

第14章 遗传与发育

第1节 细胞核和细胞质在个体发育中的作用

第2节 基因对个体发育的控制

第1节 细胞核和细胞质在个体发育中的作用

◆个体发育：高等生物从受精卵开始发育，经过一系列细胞分裂和分化，长成新的个体。

◆个体发育有两个特点：

★一是个体发育的**方向和模式**，由合子(受精卵)中的基因型决定，由基因型和环境共同作用，形成个体的各种性状；

★二是合子分裂到一定阶段，细胞就要发生**分化**，也就是个体不同部位的细胞形态结构和生理功能发生改变，形成不同的组织和器官。

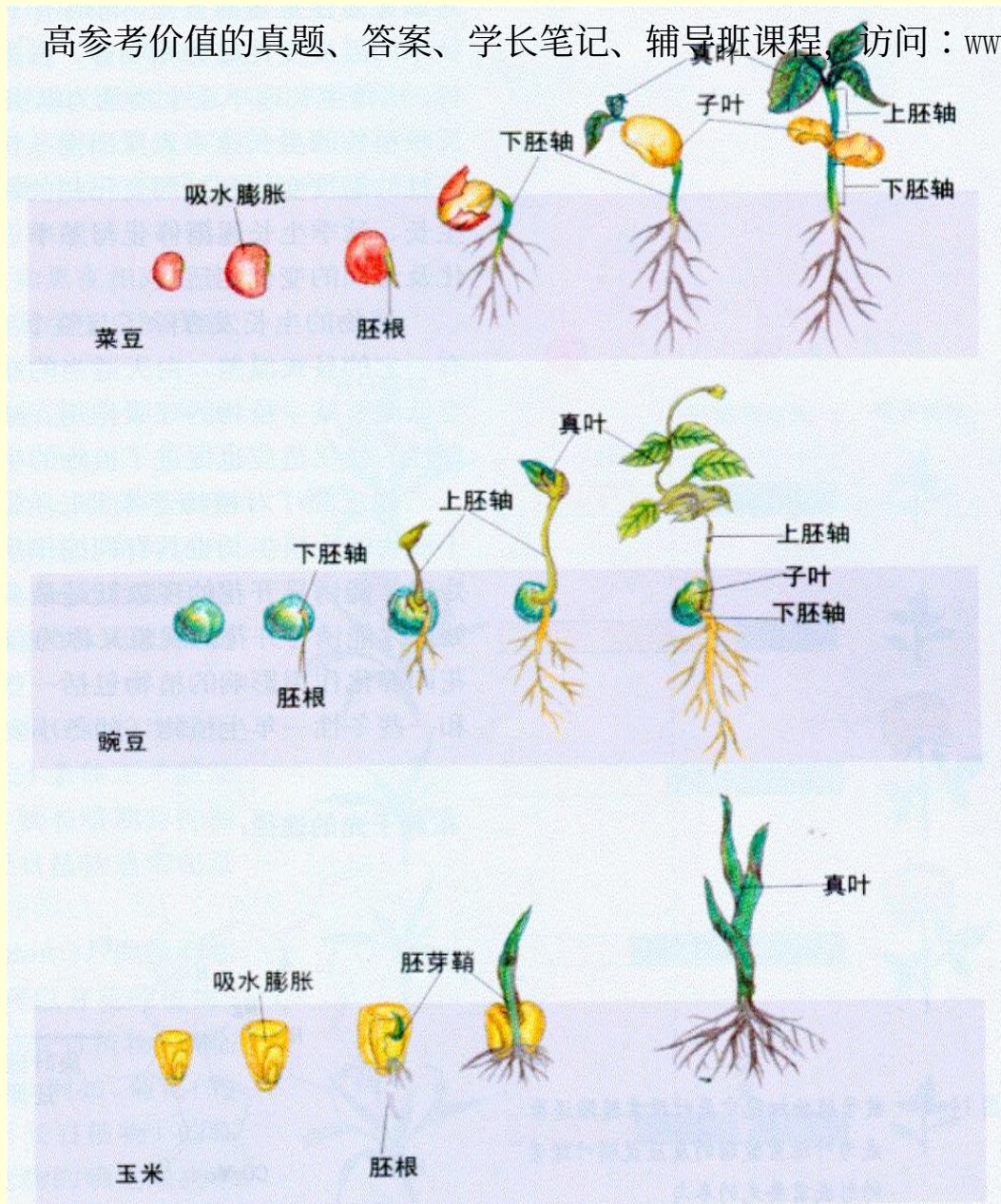
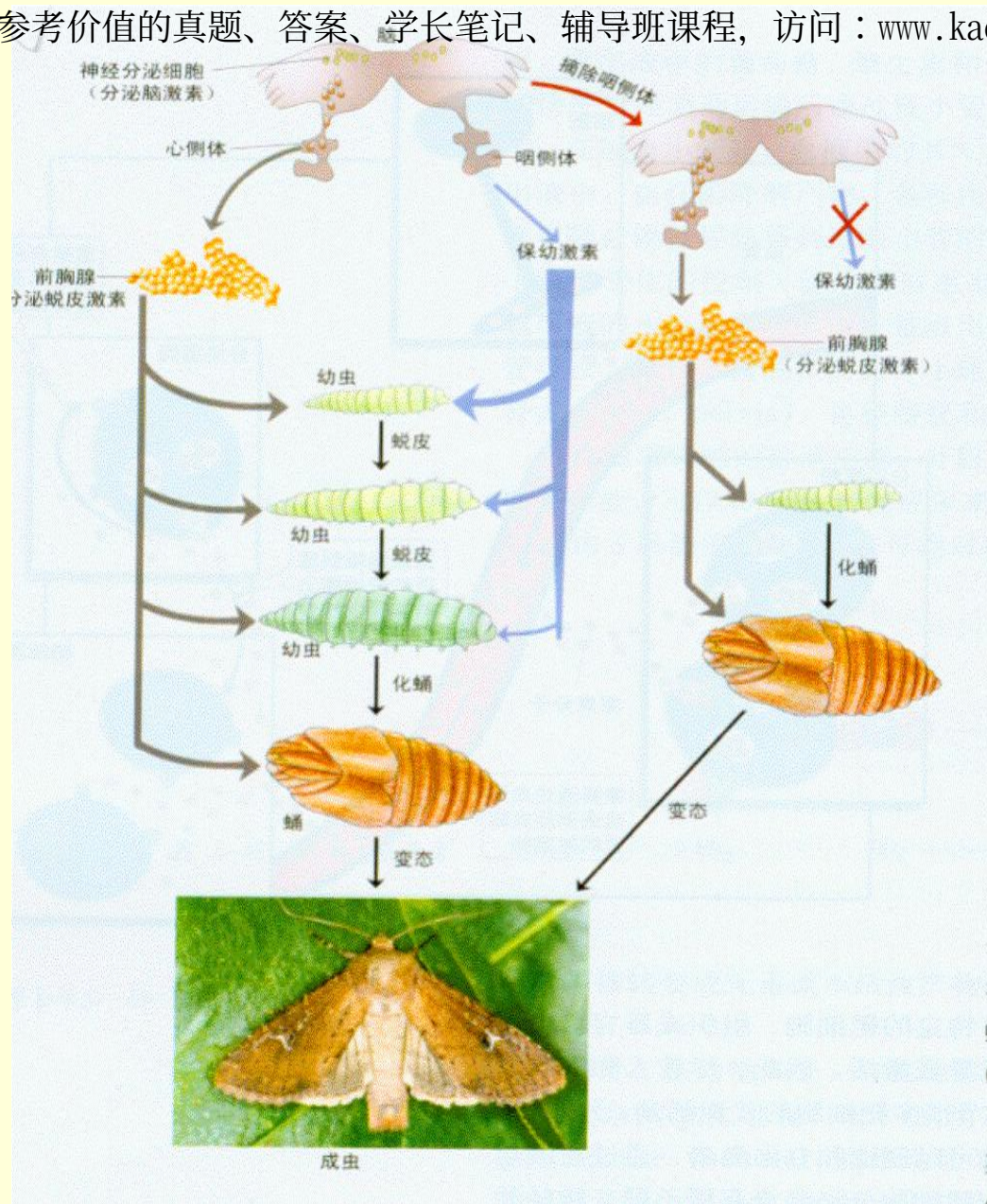


图 14-36 种子萌发成为幼苗

高参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：www.kaoyancas.net



完整版，请访问www.kaoyancas.net 科大科院考研网，专注于中科大、中科院考研

一 细胞质在细胞生长和分化中的作用

高参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：www.kaoyancas.net

◎动、植物的卵细胞虽然是单细胞的，但它的细胞质内除显见的细胞器有分化外，还存在动物极、植物极等分化。

◎这些分化的物质将来发育成什么组织和器官，大体上已经确定。

一 细胞质在细胞生长和分化中的作用

高参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：www.kaoyancas.net

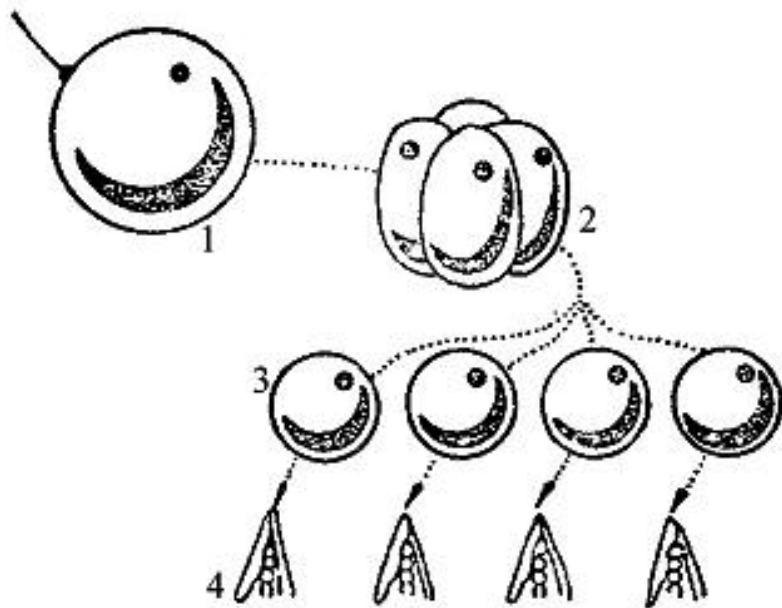


图 12-1 海胆的个体发育。在第二次卵裂形成 4 个卵裂细胞时，把它们分开，每一个卵裂细胞可以发育成正常的 $1/4$ 大小的长腕幼虫。

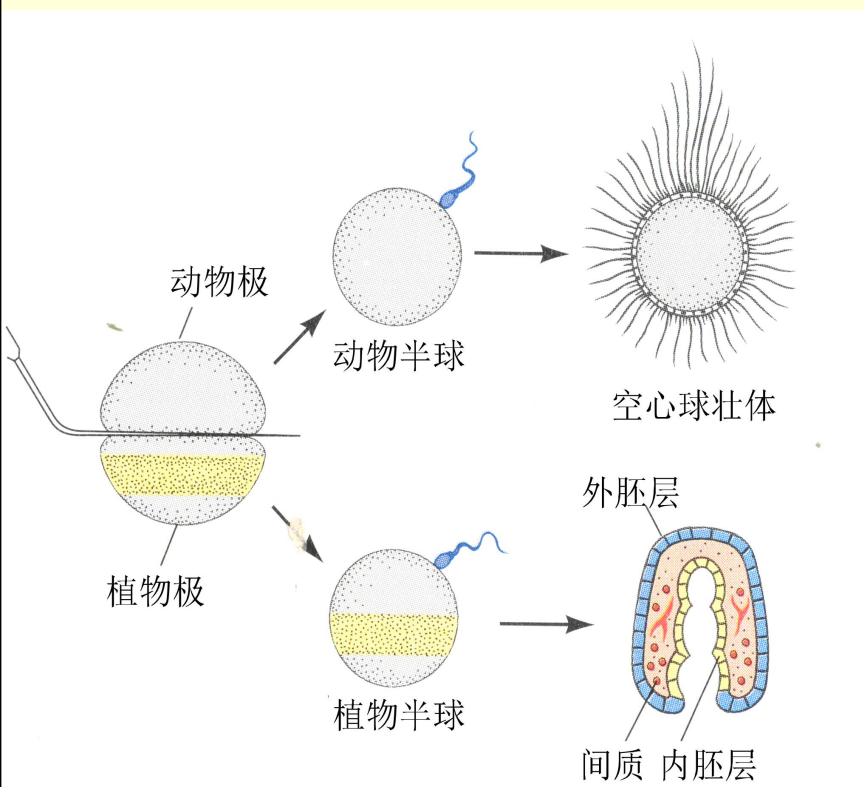
1. 卵在接受精子；2. 受精卵经过两次分裂，产生 4 个卵裂细胞；3. 卵裂细胞分开；4. 4 个长腕幼虫

◆海胆受精卵的第一、二次分裂，是顺着对称轴方向。如果将四个卵裂细胞分开，每一个卵裂细胞都能发育成小幼虫，说明各个卵裂的细胞质是完全的

◆第三次卵裂方向与对称轴垂直，分裂的 8 个卵裂细胞分开后，不能发育成小幼虫。

一 细胞质在细胞生长和分化中的作用

高参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：www.kaoyancas.net



◆在卵裂开始时，顺着赤道面把卵切成两半

★植物极一半受精，发育成比较复杂但不完整的胚胎；

★动物极一半受精后，发育成空心而多纤毛的球状物。

◆如果在切割前用离心法将植物极的细胞质抛向动物极，然后切割，则含有细胞核的动物极半球在受精后能正常发育。

一 细胞质在细胞生长和分化中的作用

高参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：www.kaoyancas.net

- ◆花粉:小孢子的核，在经过第一次有丝分裂形成二个子核。一个核移到细胞质稠密的一端，发育成生殖核。另一个移到细胞的另一端，发育成营养核。
- ◆如果与分裂面垂直，两个子核处于同样的细胞质环境，则不能发生营养核和生殖核的分化。

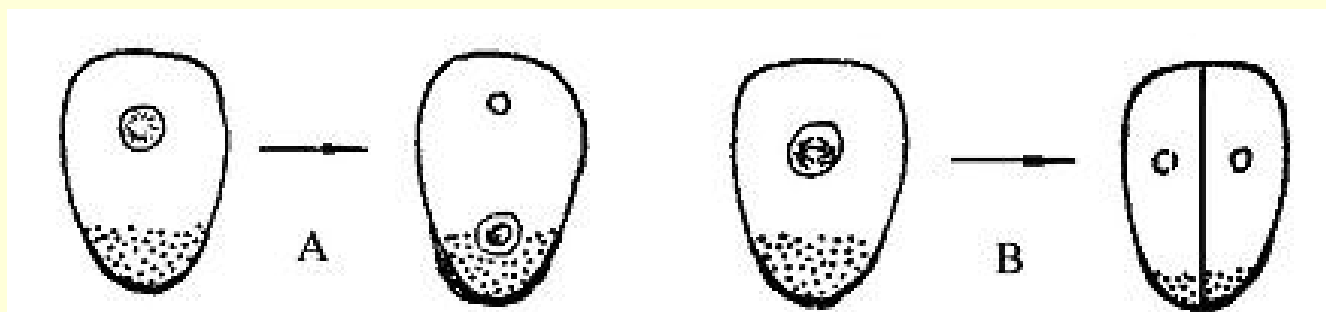
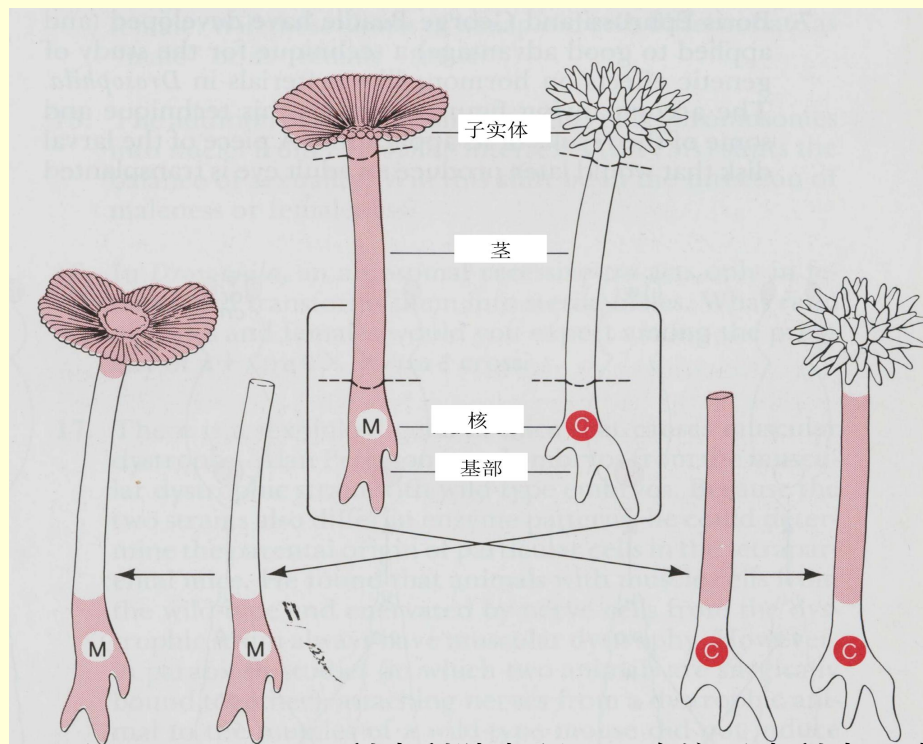


图 12-3 花粉粒的发育

A. 正常的核分裂。一个核移到细胞质稠密的区域发育成生殖核。另一个核发育成营养核 B. 不正常的核分裂。核分裂和正常分裂面成直角，子核保留在同样的细胞质环境，形成二个相等的细胞，使花粉粒的进一步发育混乱。

◆卵细胞的发育也一样，远离珠孔一极的细胞质较多，靠近珠孔一极的细胞质较少。大孢母细胞经过减数分裂形成的四个大孢子中，远离珠孔的一个子细胞能继续分裂和发育为胚囊，其余3个最终退化，同样说明细胞质的不同部分对细胞的分化产生不同的影响。

- ◆ 伞藻细胞核在基部假根内。地中海伞藻，子实体边缘为完整的圆形。裂缘伞藻，子实体边缘裂成分瓣形。
- ◆ 嫁接试验：如果把地中海伞藻的茎嫁接到裂缘伞藻的假根上，不久出现中间形的子实体；把这种中间形的子实体去掉，长出来的是裂缘伞藻的子实体



◆嫁接后为什么先长出中间形的子实体？

★是因为嫁接的茎中还带有原来的细胞核控制下合成的物质，它们自然要影响子实体的形成。等到茎中贮存物质消耗完了，再生的子实体是在嫁接后的异种核控制下形成的，所以长出的完全是异种的子实体了。

★控制子实体形态的物质是mRNA。它在核内形成后迅速向藻体上部移动，编码决定子实体形态的特殊蛋白质的合成。

◆这个试验结果，充分肯定了核在伞藻个体发育中的主导作用。

三 细胞核和细胞质在个体发育中的相互依存

高参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：www.kaoyancas.net

◆在个体发育过程中，细胞核和细胞质是相互依存、不可分割的，但起主导作用的是细胞核。

★细胞核内的“遗传信息”决定着个体发育的方向和模式，控制细胞的代谢方式和分化程序。

★细胞质则是蛋白质合成的场所，并为DNA的复制、mRNA的转录以及tRNA、rRNA的合成提供原料和能量。

◆从另一方面看，细胞质中的一些物质又能调节和制约核基因的活性，使相同的细胞核由于不同的细胞质的影响而导致细胞的分化。细胞质的不等分裂起着重要的作用；没有细胞质的不等分裂，不会有细胞的分化。

四 环境条件的影响

高参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：www.kaoyancas.net

◆环境中的很多生物及非生物因子，都可以调控相关基因的表达，影响个体发育。

◆植物与病原菌之间的互作。植物受到病原菌侵染时，由病菌释放的诱导子(elicitor)，识别受植物抗病基因控制的受体后，激活植物细胞，使其迅速产生NO、H₂O₂、活性氧中间体。这些物质可直接或间接地导致植物产生过敏反应，杀死病原菌。同时它们也作为信号传递分子，诱导植物防卫相关基因(defense-related gene)表达。

如几丁质酶、葡聚糖酶，这些水解酶可降解真菌细胞壁，抑制病菌生长；或诱导苯丙氨酸解氨酶基因及其它与细胞壁形成有关的基因表达，以加强植物细胞壁，抵御病菌侵入。

四 环境条件的影响

高参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：www.kaoyancas.net

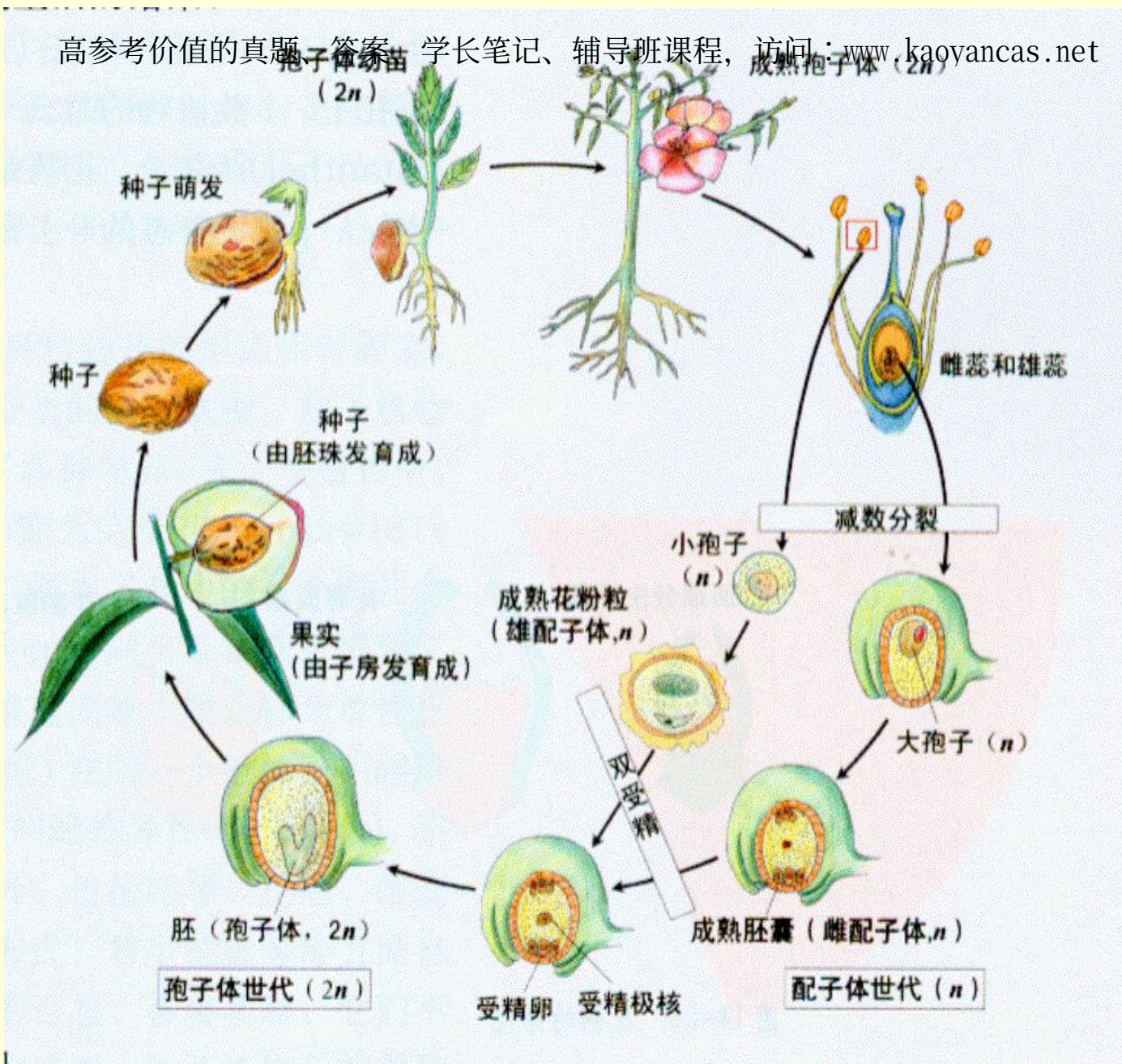
◆植物的**诱导抗性(induced resistance)**：在蚕豆感病品种上接种炭疽菌之前，用其它**真菌预先接种**，结果使这个感病品种表现出抗炭疽病。这种诱导抗性也伴随着**防卫相关基因的表达**。有些诱导抗性还可使**植物产生系统抗性(systemic resistance)**。例如在第一片叶上接种一种病原物，能使第2片叶或随后长出的新叶抗其它病菌，包括病毒、细菌、真菌等多种病原物。这种系统抗性有时可持续二周或更长时间。

◆其它一些非生物因子，如加热、冷冻、干旱、积涝、受伤、紫外线、激素及化合物等都可以诱导相关的基因的表达，影响植物个体发育。

一 个体发育的阶段性的

- ◆ 高等植物甚至第一次分裂就是不均等的分裂，形成一个小的和大的细胞。
- ★ 小细胞→胚体→球形期 → 心形期、鱼雷形期→分化根、茎等原始组织器官。（胚胎经过生长，各部分细胞分化成不同的形态特征和生理特性）
- ★ 大细胞→胚柄（胚胎长成就退化）
- ◆ 这一过程包括了一系列连续的发育阶段，这些阶段按预定的顺序依次接连发生。上一阶段的趋向完成，“启动”下一阶段的开始。一个细胞(组织或器官)分化到最终阶段，实现其稳定的表型或生理功能，表示达到了**末端分化**。

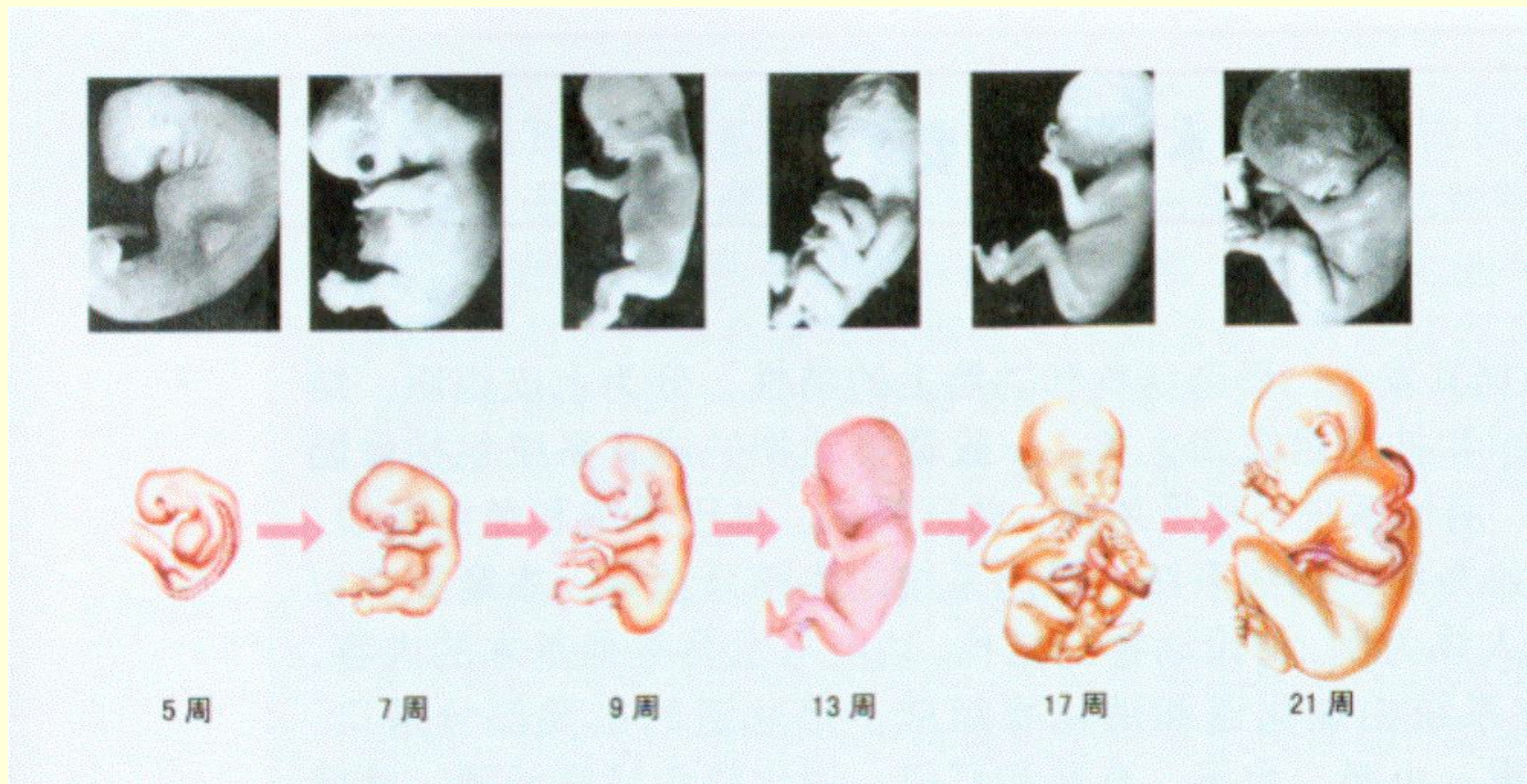






一 个体发育的阶段性

高参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：www.kaoyancas.net



完整版，请访问www.kaoyancas.net 科大科院考研网，专注于中科大、中科院考研

一 个体发育的阶段性和

高参考价值的真题、答案、学习笔记、辅导班课程，访问：www.kaoyancas.net

◆烟草。分离叶片的表皮细胞培养

基部两个叶片→只长出两片叶子就不再生长。

第3，4片叶→长出3-4对叶后开花。

第5-7对叶→长出两对叶就开花，

第8-10对叶片→长出一个叶片就开花。

花序→直接开了花。

表明：当植株发育到某一阶段时，该阶段分化的组织和细胞，达到与之相应的发育状态。一旦脱离周围组织离体培养，则在原来发育阶段的基础上，继续向前

◆个体发育的这种特性由内外两种因素控制。内在的因素是基因序列在不同时间上的选择性表达。外在的因素包括相邻细胞间或组织器官间、外界环境条件的影响。

◎个体发育的方向和模式是基因所决定的。

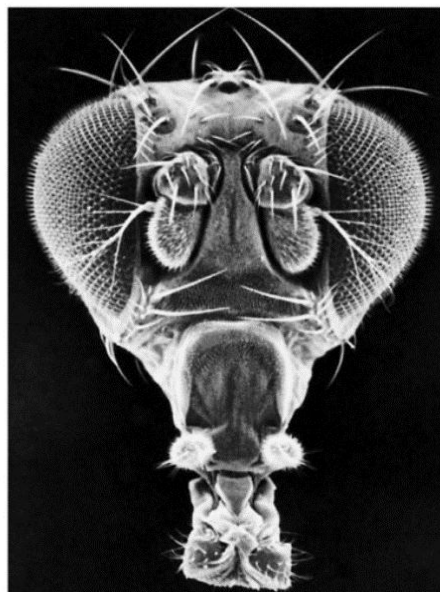
◎同形异位基因控制个体的发育模式、组织和器官的形成。

◎同形异位现象

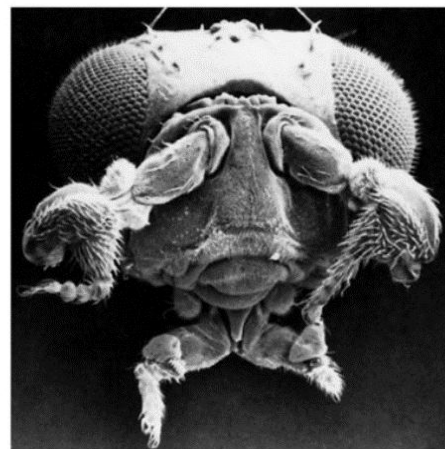
果蝇触角脚突变：头上触角部位长出脚来。这种脚与正常的脚形态相同，生长的位置却完全不同。

已在几乎所有真核生物中发现有同形异位基因的存在

(a)



(b)



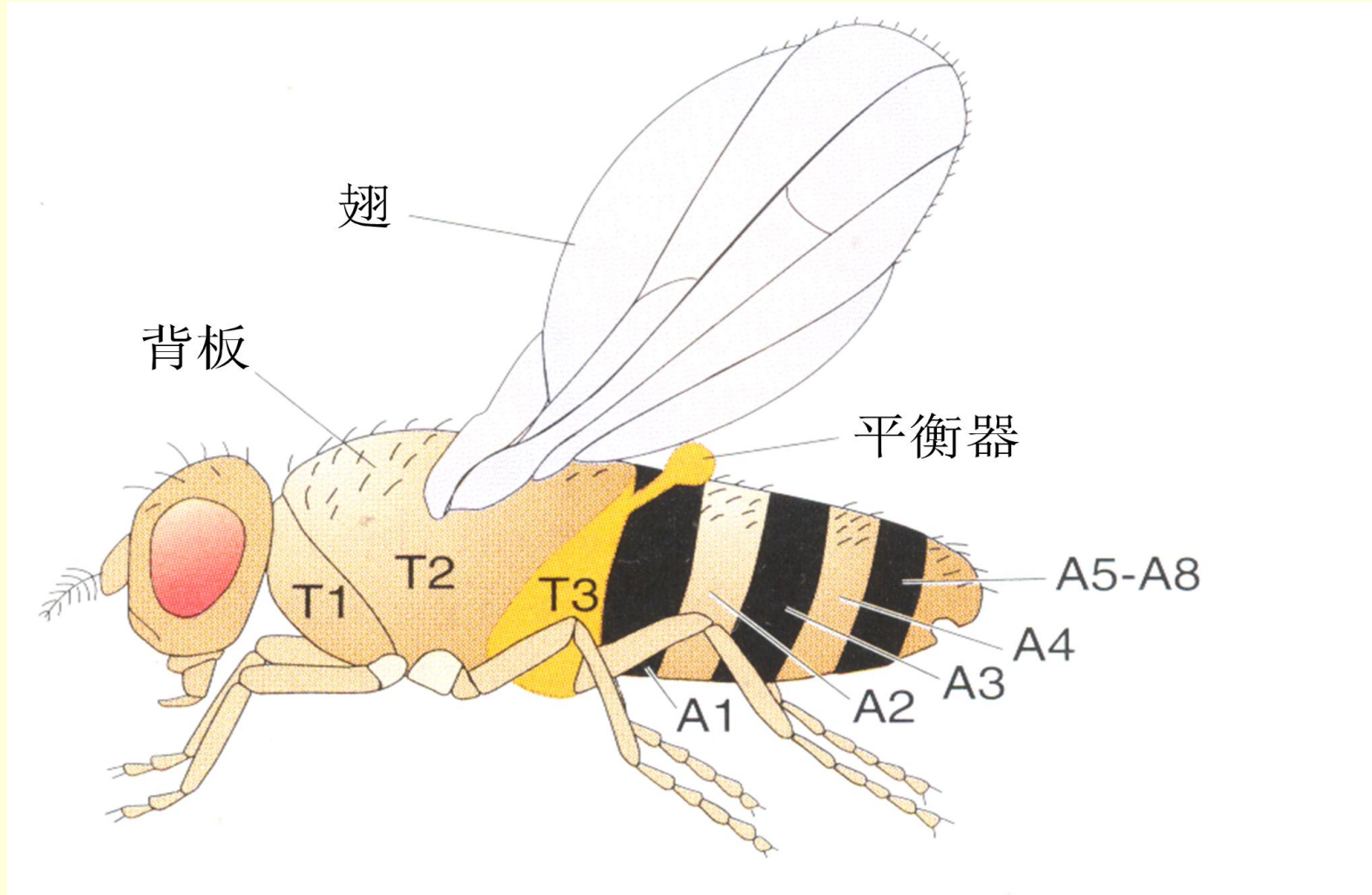
◎ 同形异位基因是通过**调控其它重要的形态及器官结构基因的表达**，来控制生物发育及器官形成的。

◎ 这类转录因子都含有一段或几段十分保守的序列。这些序列能形成一定空间结构，与特异的**DNA**序列结合。

(一) 果蝇发育中的同形异位基因

高参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：www.kaoyancas.net

● 果蝇同形异位基因



(一) 果蝇发育中的同形异位基因

高价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：www.kaoyancas.net

- 果蝇幼虫及成虫由体节组成，包括一个头(head)，三个胸节，八个腹节，每一节又分为前端(A)和后端(P)两部分。
- 成虫的每个胸节带有一对脚。在第二胸节(T2)上长出翅膀，第三胸节(T3)上生长平衡器。

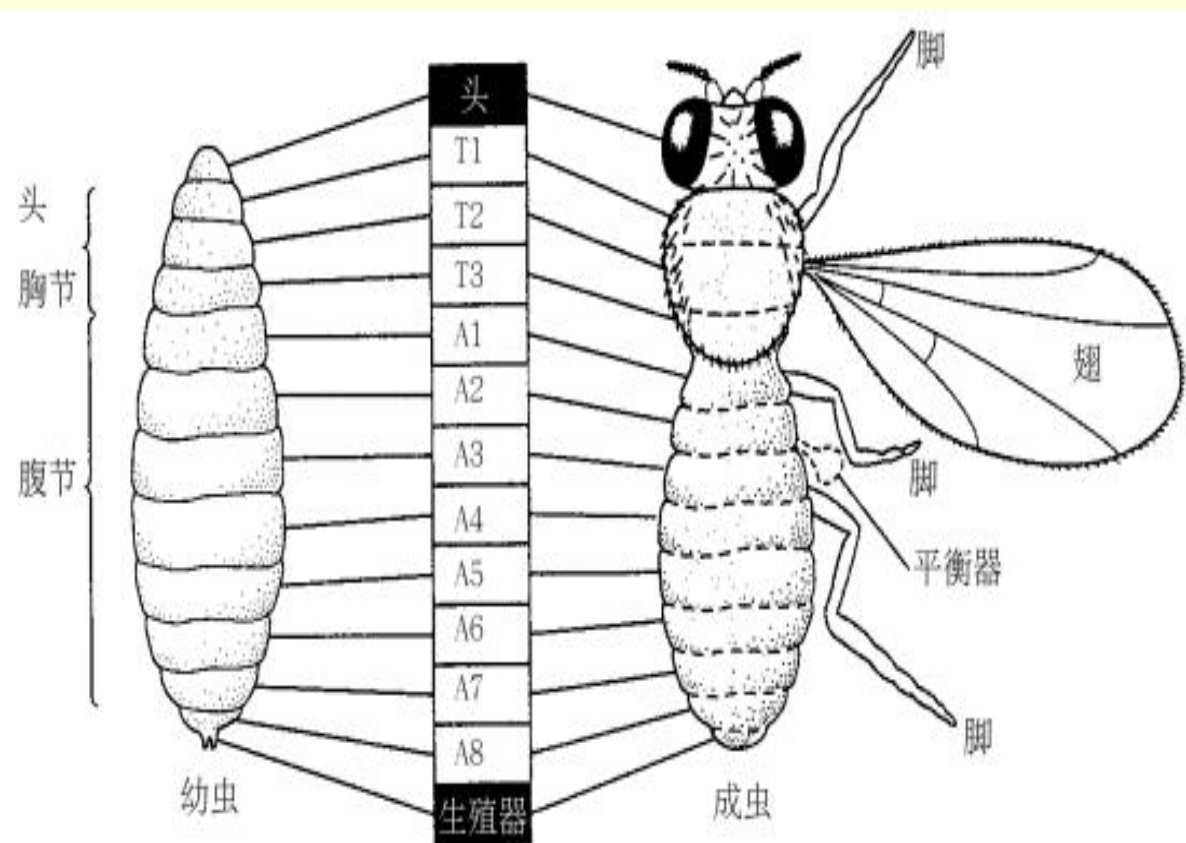
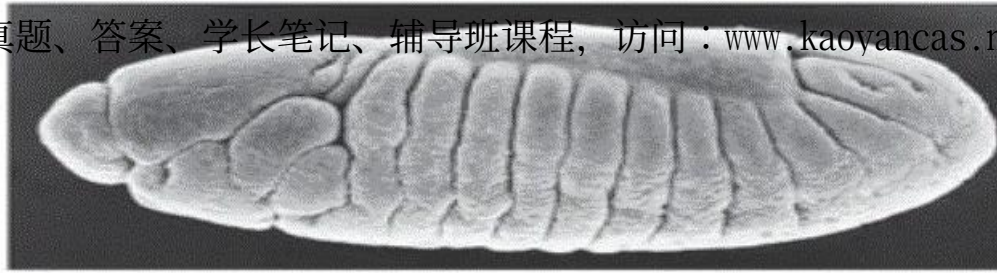


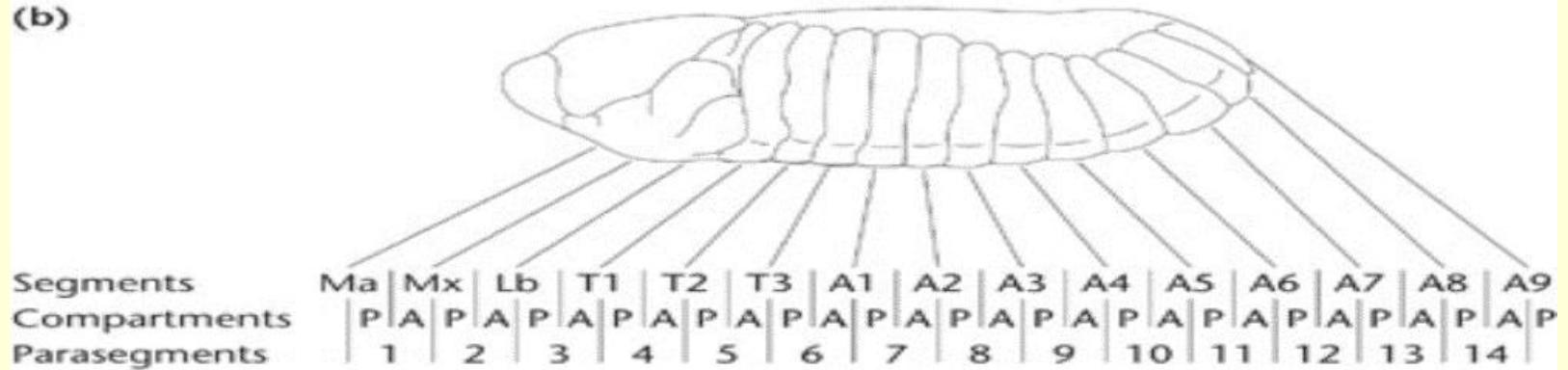
图 12-5 果蝇幼虫、成虫结构

(a)

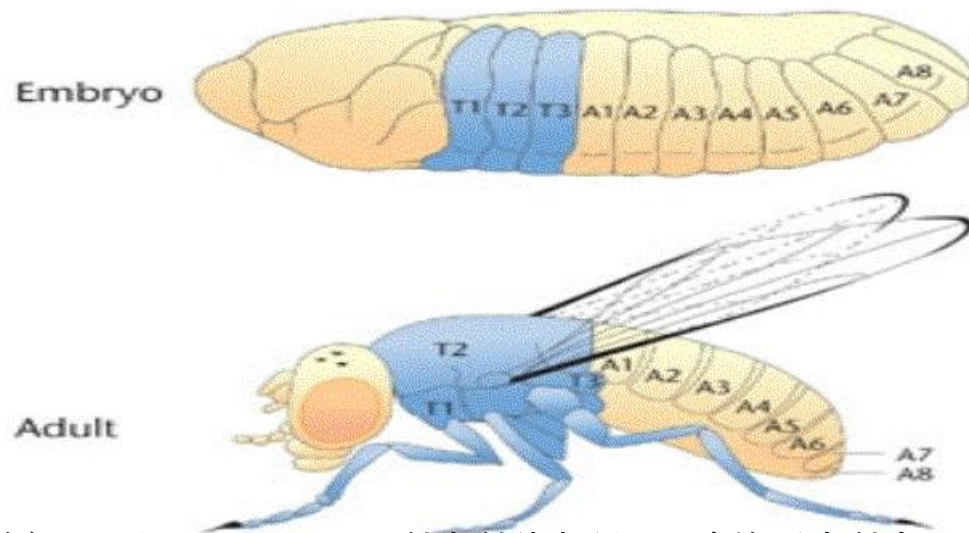
高参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：www.kaoyancas.net



(b)



(c)

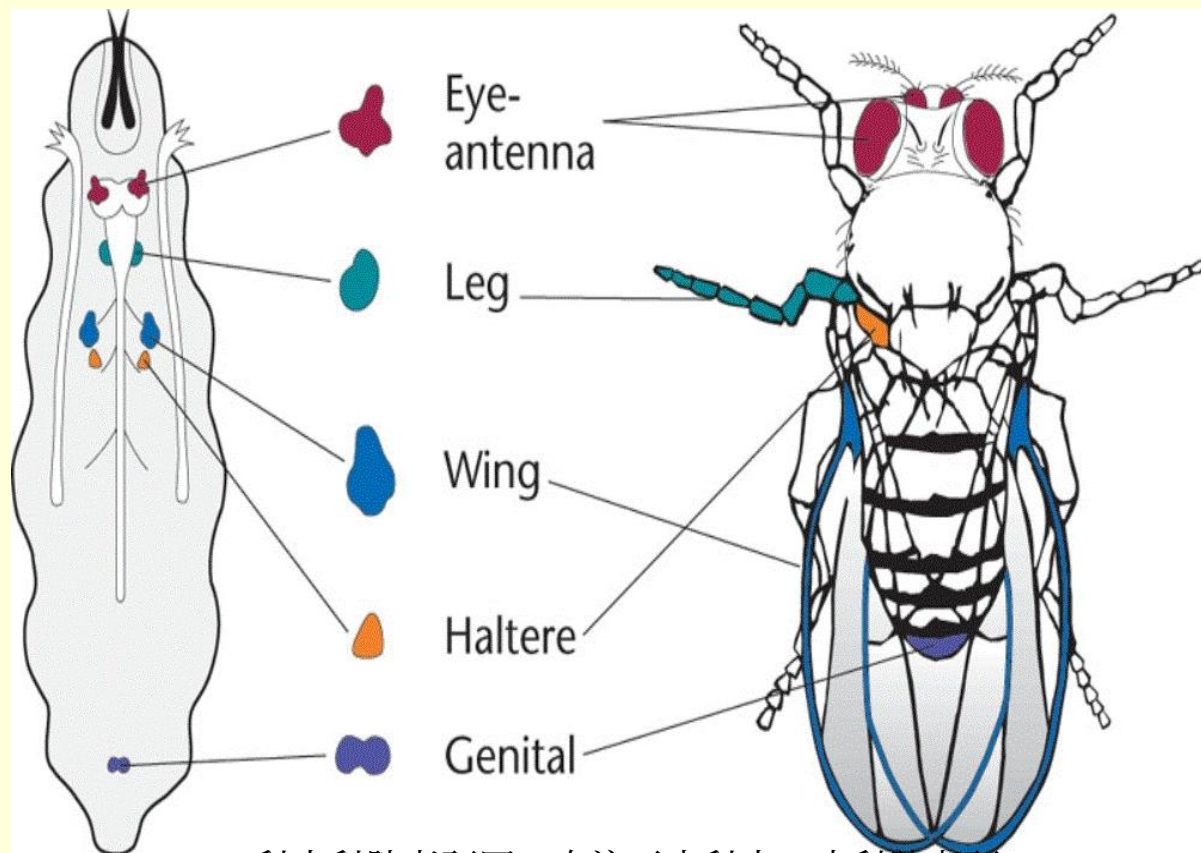


完整版，请访问www.kaoyancas.net 科大科院考研网，专注于中科大、中科院考研

(一) 果蝇发育中的同形异位基因

高参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：www.kaoyancas.net

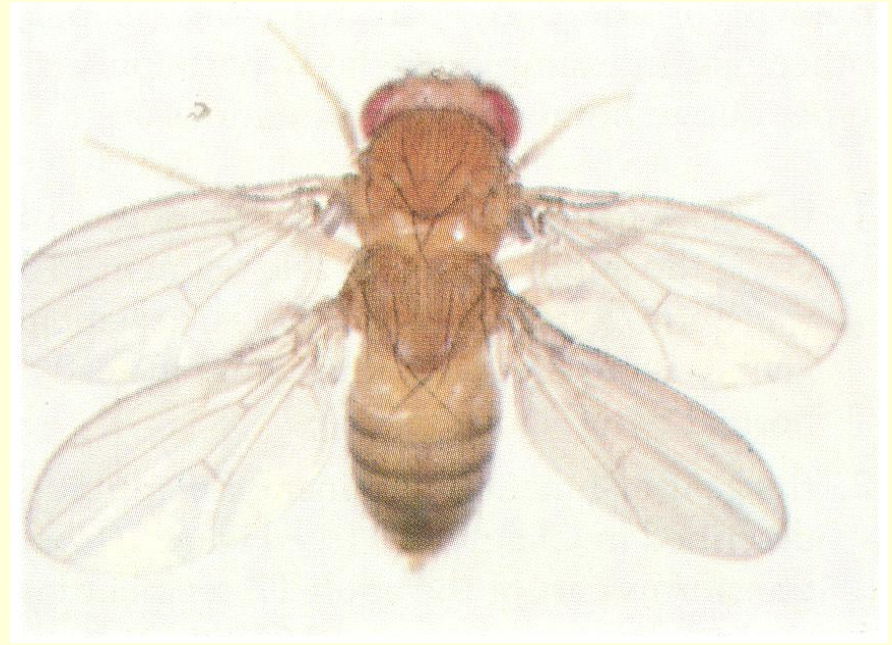
果蝇从胚胎分化发育至成熟个体，有两组同形异位基因簇参与调节这一过程。它们是**触角脚基因簇(Antennapedia)**和**腹胸节基因簇(Bithorax)**。



(一) 果蝇发育中的同形异位基因

高参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：www.kaoyancas.net

- 腹胸节基因突变将第三胸节转变成第二胸节，使平衡器转变成一对多余的翅膀。

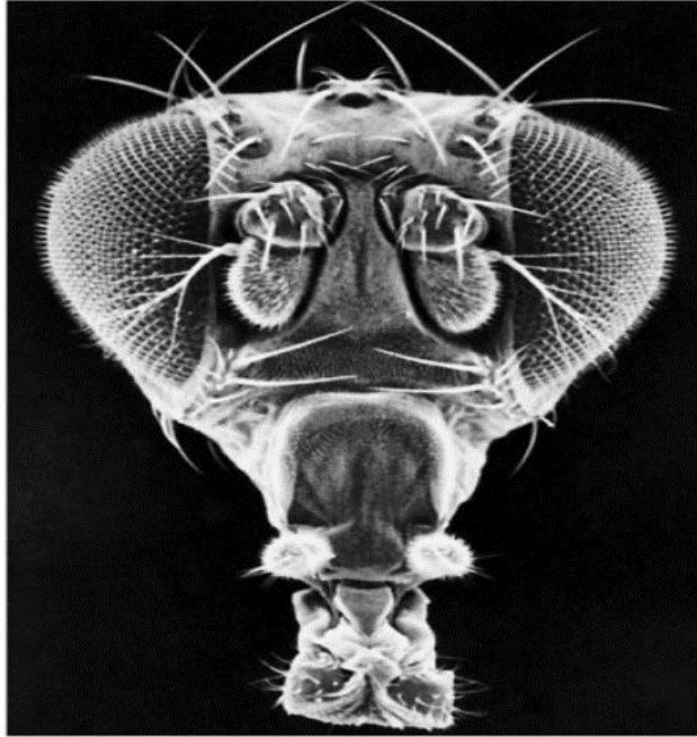


(一) 果蝇发育中的同形异位基因

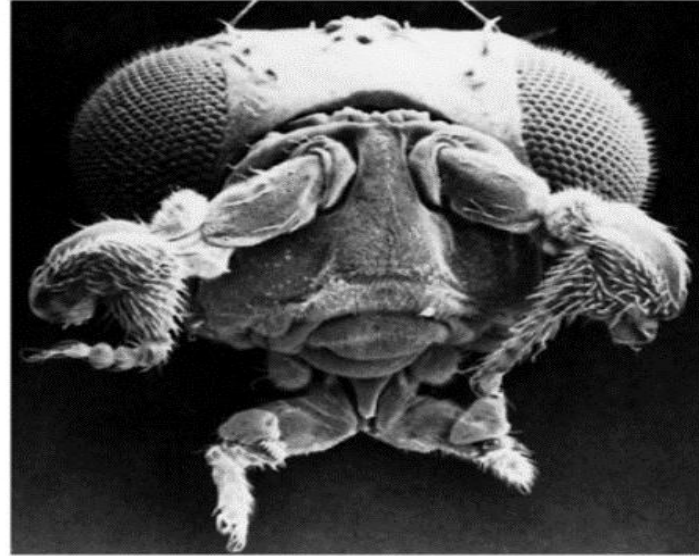
高参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：www.kaoyancas.net

- 触角脚突变则使头上的触角变成另一对脚。

(a)



(b)



- 这两组同形异位基因簇均位于果蝇第3染色体上。
- 触角足基因簇位于长约**350kb**的区段内，有**5个编码基因**：
 - ✓控制头部的*Lab* 和*Dfd* 基因
 - ✓控制前面两个胸节（T1和T2）的*Scr* 和*Ant*（antennapedia）基因；
 - ✓*Pb*基因。可能与胚胎发生或保持成虫的分化状态的调控有关。

腹胸节基因簇位于一段**300kb**的区段内，
包括**3**个编码基因。

✓ *Ubx* 控制第二胸节 (T2) 后端以及第三胸节 (T3) 的结构

✓ 两个基因 *abdA* 和 *abdB* 控制 8 个腹节 (A1~A8) 的形成。

(一) 果蝇发育中的同形异位基因

高价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：www.kaoyancas.net

- 这两组同形异位基因的表达受其它基因控制。
- 如触角脚基因簇中的Ant基因，具有8个外显子及很长的内含子，总长度约103 Kb，其阅读框架从第五个外显子开始，编码一条43 KDa的蛋白质。
- Ant基因具有二个启动子，它们相距约70Kb，一个位于外显子1的上游(P1)，另一个位于外显子3的上游(P2)。

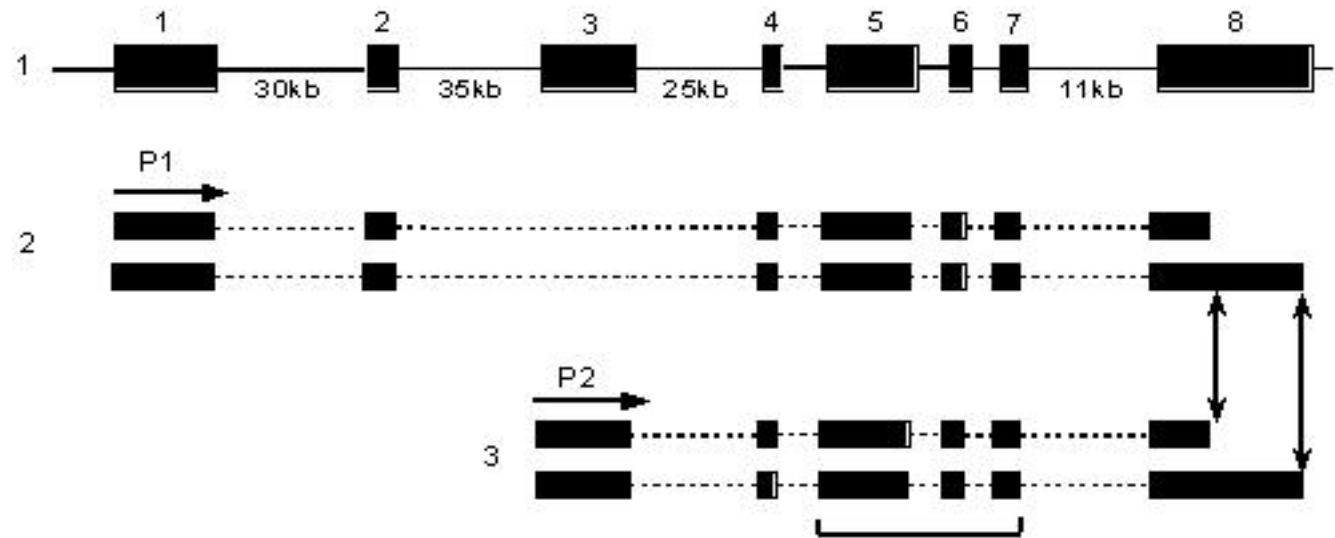


图 12-6B。触角脚基因簇中的 Ant 基因结构及转录子。1，Ant 基因结构；

2，由启动子 1(P1)形成的转录子；3，由启动子 2(P2)形成的转录子

完整版，请访问www.kaoyancas.net 科大科院考研网，专注于中科大、中科院考研

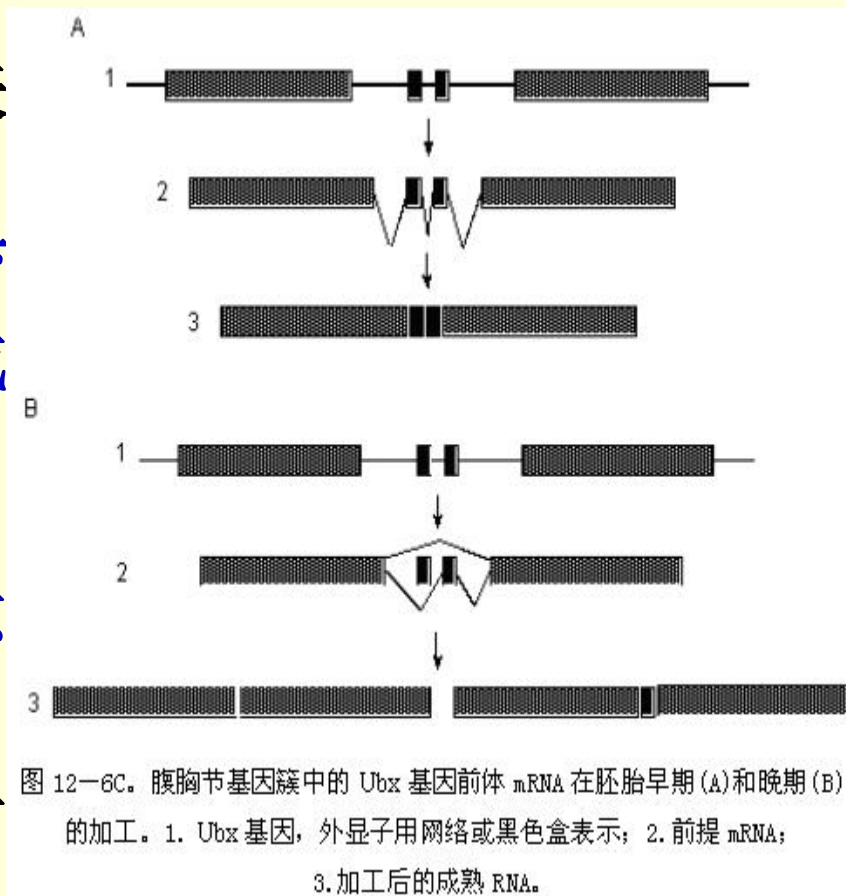
(一) 果蝇发育中的同形异位基因

高参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：www.kaoyancas.net

同形异位基因也通过对前体 mRNA 的不同加工切割方式来调控基因表达。

➤ **Ubx** 基因长约 75Kb。胚胎发育早期，**Ubx** 基因加工后，形成不同长度的 5' 端(第一个外显子)，以及包括中间的**二个微小外显子**，产生一系列长度不同的蛋白质。

➤ 胚胎发育晚期，形成的转录子可能仅含有一个微小外显子，或不含微小外显子序列。



(二) 高等植物发育中的同形异位基因

高参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问 www.kaoyancas.net

◎拟南芥和金鱼草有三组同形异位基因控制花器分化发育。

◎第一组基因控制初级花的分生组织。

金鱼草的花序突变长出的花序不形成花。这种突变只形成花序分生组织，不形成花的分生组织。

◎第二组基因控制花的对称性。

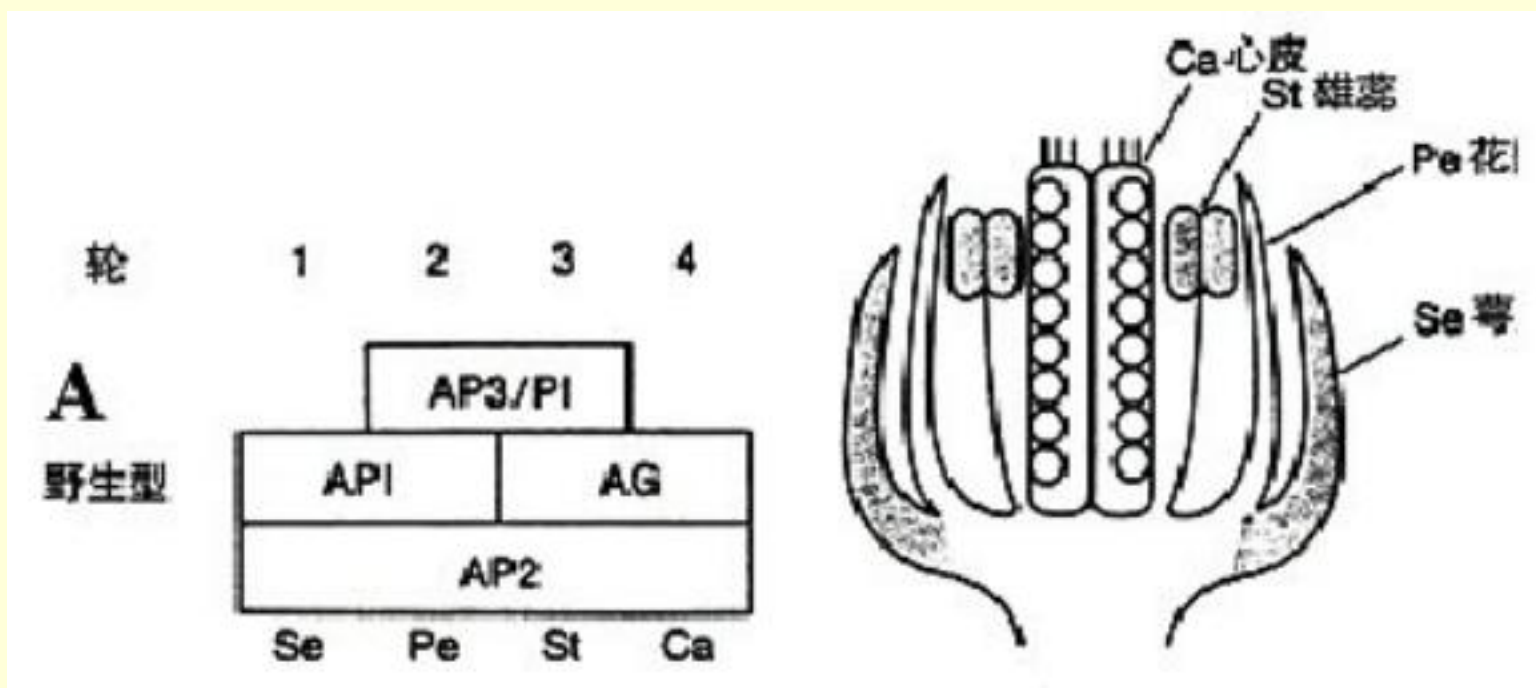
正常金鱼草花是两则对称的，从中间对等将花一分为二，其中的一半正好与另一半镜像对称。有一种园形基因突变体形成非对称结构的花。

(二) 高等植物发育中的同形异位基因

◎ 第三组基因直接控制花器器官的形成。

正常拟南芥的花具有四种花器，以同心圆方式排列，由外向里的顺序是萼片，花瓣，雄蕊和心皮。

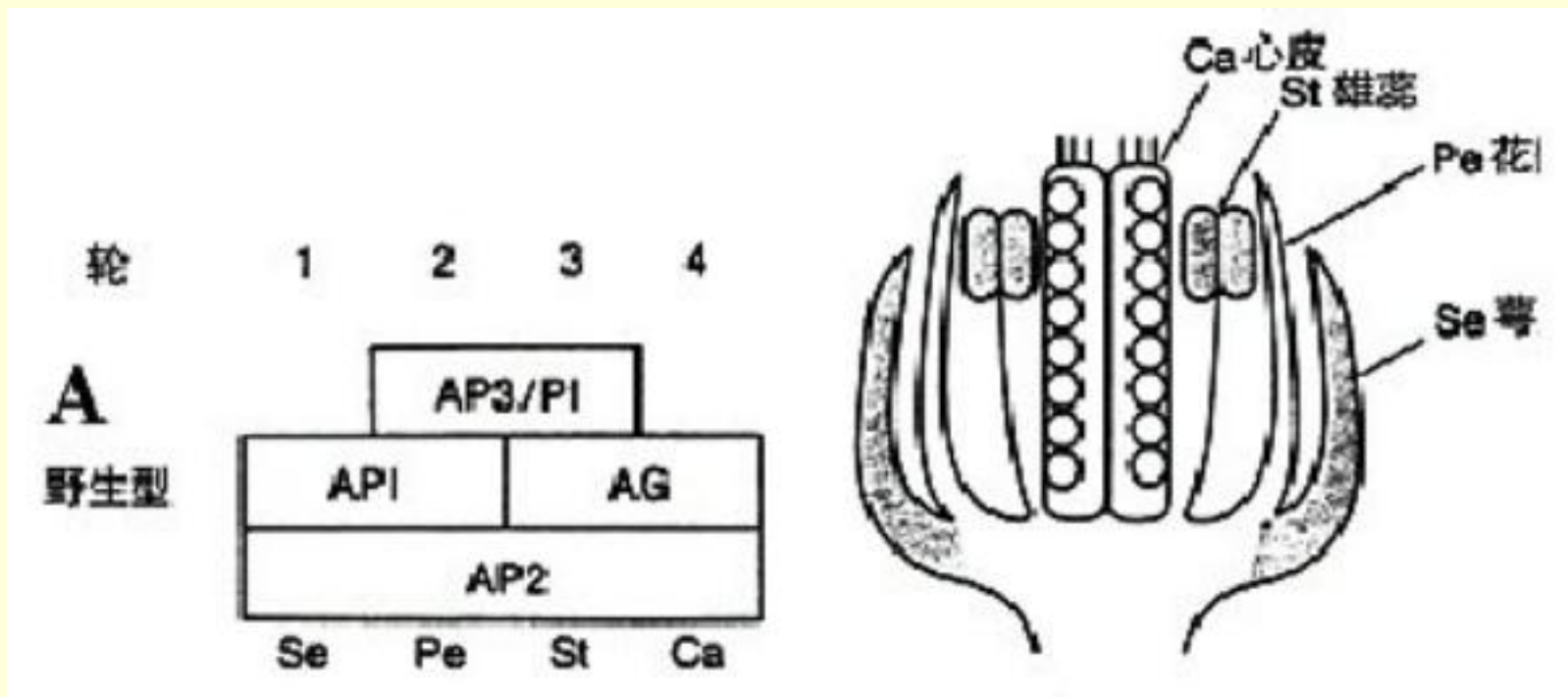
◎ 这种花器结构由外向里依次又称为1，2，3，4轮。



(二) 高等植物发育中的同形异位基因

◎至少有五种基因参与控制花器发育。

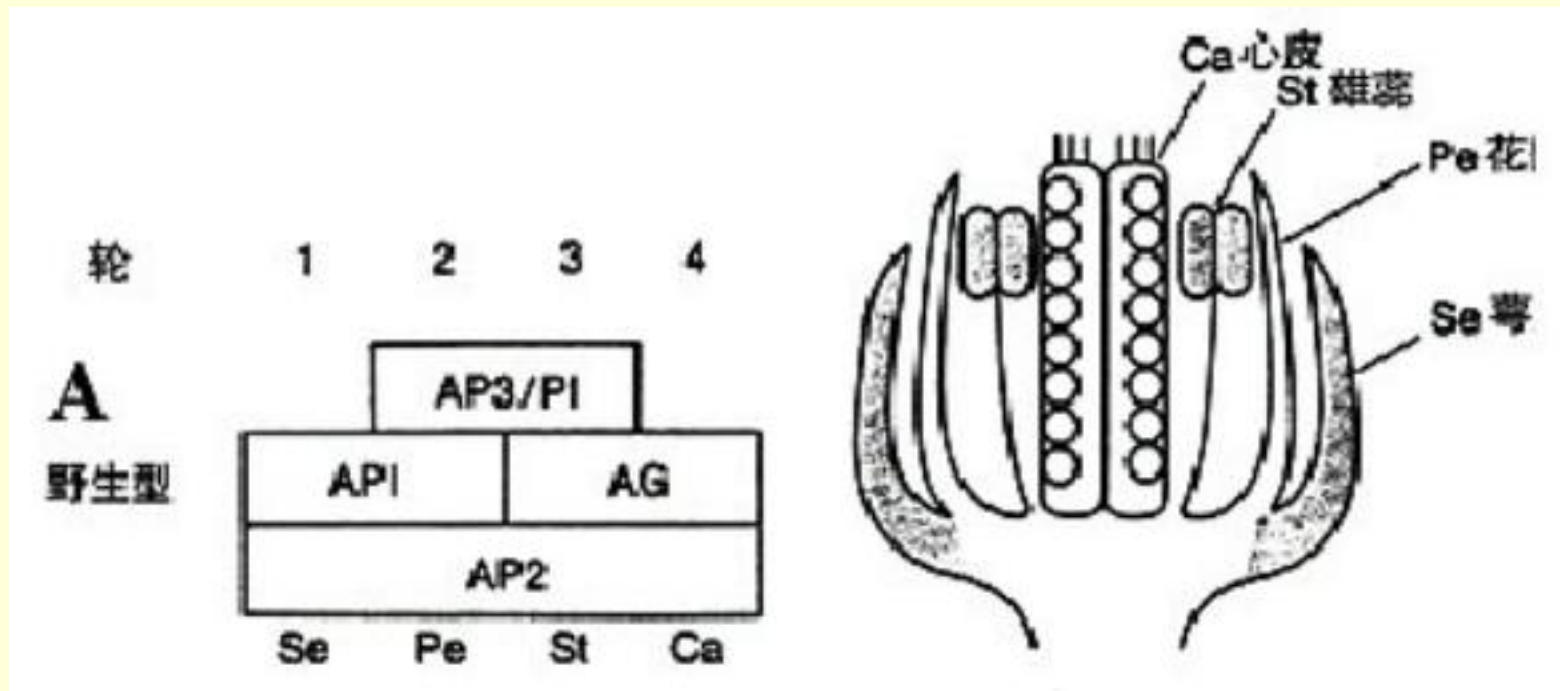
无花瓣基因(AP1, AP2)控制萼片。花瓣的形成是无花瓣基因(AP1, AP2, AP3)及雌蕊基因(PI)共同表达的结果。无配子基因(AG), AP2, AP3和PI一起控制雄花。心皮的形成是受AG和AP2两个基因控制的。



(二) 高等植物发育中的同形异位基因

高价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：www.kaoyancas.net

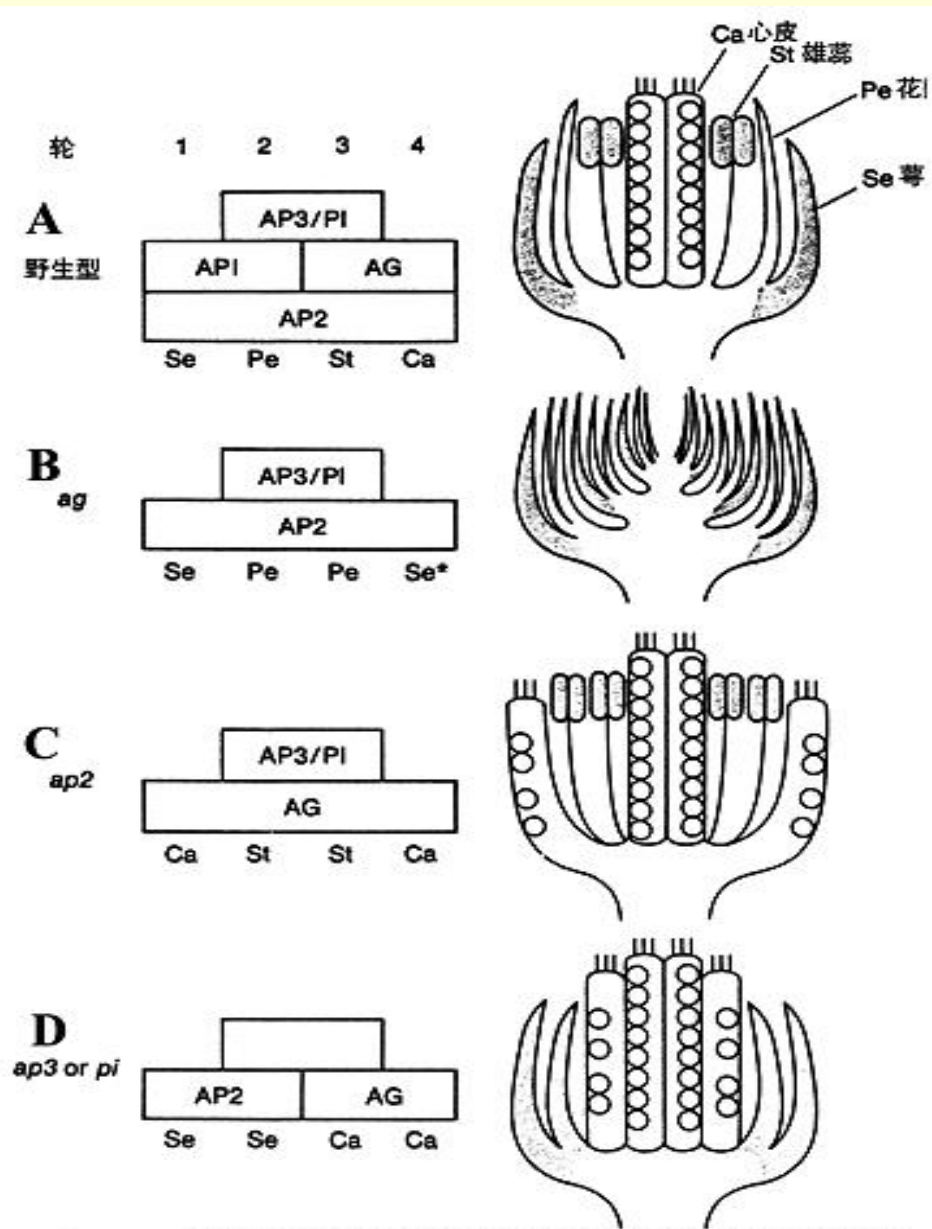
◎四种花器的形成都与AP2基因表达有关。同时，AP2与AG基因产物具有相互拮抗作用。正常情况下，AG基因可阻止AP2基因在雄蕊和心皮原基中表达。AP2又阻止AG基因在萼片和花瓣中表达。



(二) 高等植物发育中的同形异位基因

高参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：www.kaoyancas.net

- **AG**基因突变可使**AP2**在雄蕊及心皮中过量表达，导致只形成萼片及花瓣，不形成雄蕊及心皮**(B)**。
- **AP2**基因突变又使**AG**在萼片及花瓣中表达，在花瓣处形成雄蕊，在萼片处形成心皮**(C)**。
- **AP3**或**PI**基因突变，则不形成雄蕊**(D)**。



(二) 高等植物发育中的同形异位基因

- 拟南芥花序发育不同基因互作模式：**AP2**与另一未知基因“**X**”一起共同抑制**AG**基因；而**AG**基因又抑制**AP1**基因表达。还有一个负调控基因**SUP**控制**AP3/PI**基因表达。

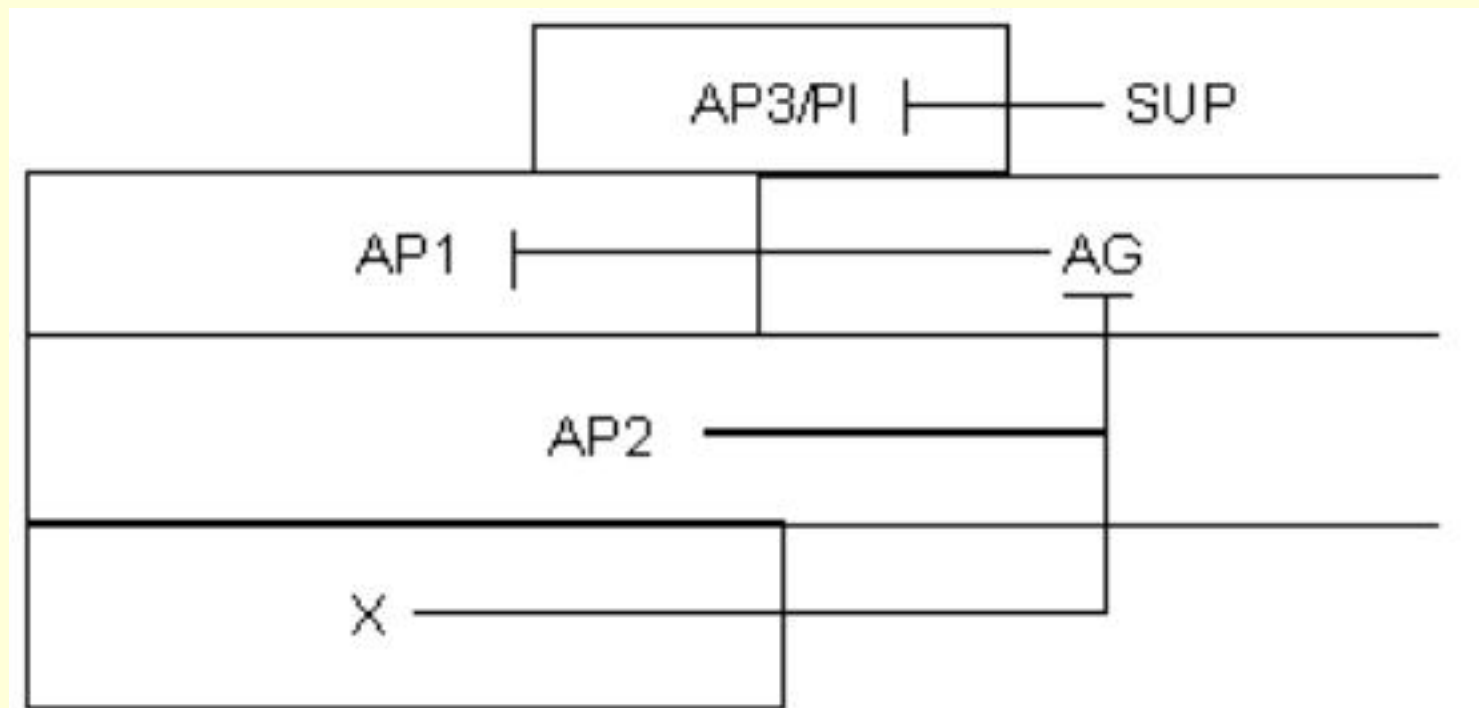


图 12-7E 拟南芥不同花器同形异位基因间的互作模式

完整版，请访问www.kaoyancas.net 科大科院考研网，专注于中科大、中科院考研

(二) 高等植物发育中的同形异位基因

高参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：www.kaoyancas.net

◎ 植物同形异位基因也编码转录因子，参与调控其它结构基因的表达。

➤ 有些转录因子氨基端具有一个长约60个氨基酸的MADS框。MADS框是转录因子中与DNA结合的区域。

➤ 不同MADS框序列高度保守。但这些序列相似的不同MADS框基因参与调控不同结构基因的表达。这是因为MADS框与DNA序列的结合具有高度的特异性

(二) 高等植物发育中的同形异位基因

高参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：www.kaoyancas.net

◎ 另一类植物同形异位基因编码RNA结合蛋白。

控制玉米花序发育的顶穗基因1(Ternalear 1)，在雌雄花分化发育中起开关作用。顶穗基因突变导致在正常雄花处长出雌穗，并伴随有节间密集，植株矮小等特点。这个基因含有三个保守的RNA结合框，表明这种RNA结合蛋白可能参与调控RNA切割、定位等过程，来控制性状表达。

◎ 不同植物同形异位基因通常分布在不同染色体上。

例如，拟南芥Ag1基因位于第4染色体上，PI2基因则位于第5染色体上。

◆个体发育阶段性转变的过程，实质上是**不同基因被激活或被阻遏的过程**。在**发育的某个阶段**，某些基因被激活而得到表达，另一些基因则处于被阻遏或保持阻遏状态。在发育的**另一阶段**，原来被阻遏的基因因激活而表达了，原来表达的基因却被阻遏。

◆**高等生物**的结构复杂，其形态建成涉及一系列新陈代谢过程。这些过程的完成有赖于不同蛋白质的及时合成，并按一定顺序组合到各种形态结构中去，使器官从小到大，从简单到复杂。**原核生物**和单细胞的低等生物则结构简单，而这方面的研究结果对认识高等生物的分化和发育很有启发作用

◆噬菌体侵入大肠杆菌后，它的DNA利用宿主细胞中的RNA多聚酶合成自己的mRNA(侵入后1-2分钟)。这些专化的mRNA在宿主的核糖体上进行翻译，合成能裂解宿主DNA的酶

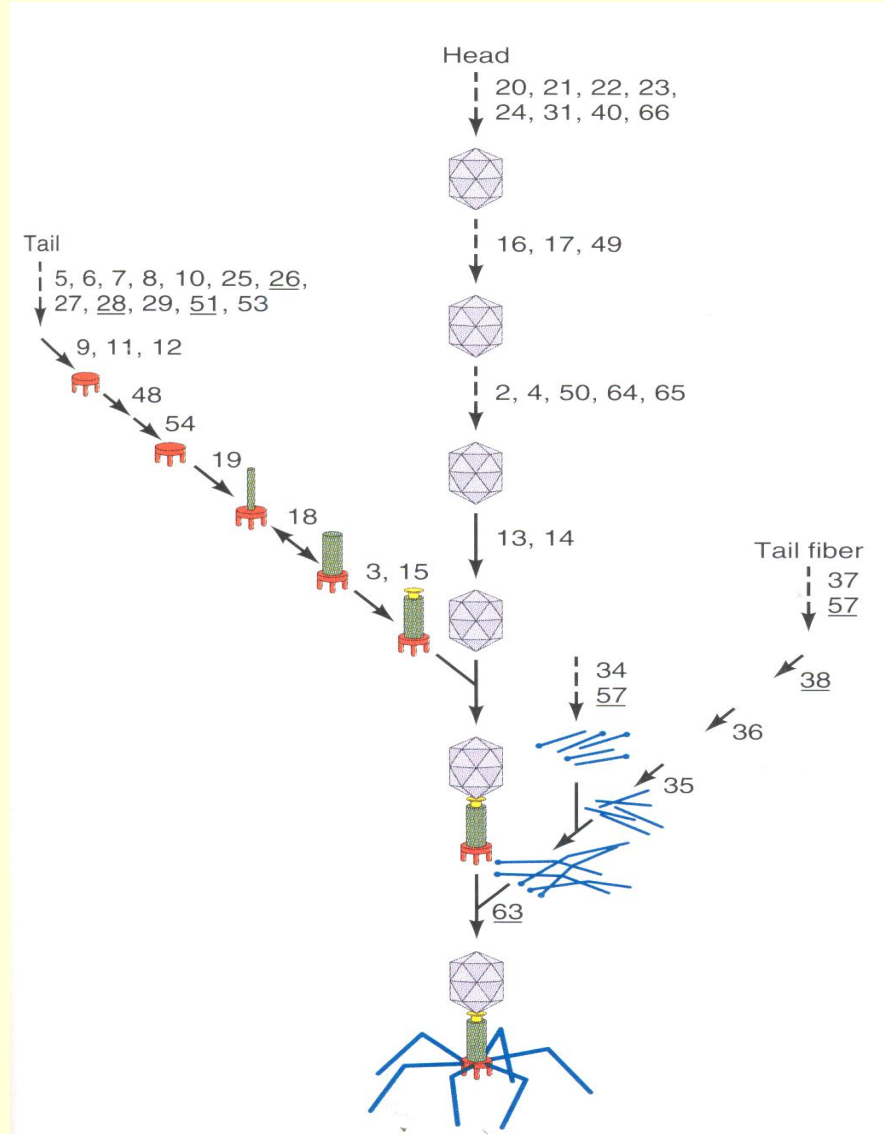
◆侵染后5-6分钟，出现新合成的噬菌体的DNA，随即合成“早期”的蛋白质。

◆侵染后9-10分钟，出现几种“晚期”蛋白质，包括头部外壳的蛋白质，尾部及各种附属结构的蛋白质和溶菌酶(lysozyme)。溶菌酶裂解细菌的细胞壁，使新的噬菌体得以释放。

◆利用突变体研究，已发现控制T4噬菌体各“部件”的合成以及装配，需要70个基因。

➤早期基因(early gene)，主要控制早期侵染行为，产生早期的mRNA，编码合成噬菌体DNA的酶等。

➤晚期基因(late gene)，主要控制蛋白质“部件”的合成，装配新的噬菌体并产生溶菌酶。



◆无论早期基因或晚期基因发生突变，分化就停止，不能形成完整的噬菌体。如果把具有不同突变体的裂解液混合，使它们进行体外装配，得到了有活性的噬菌体

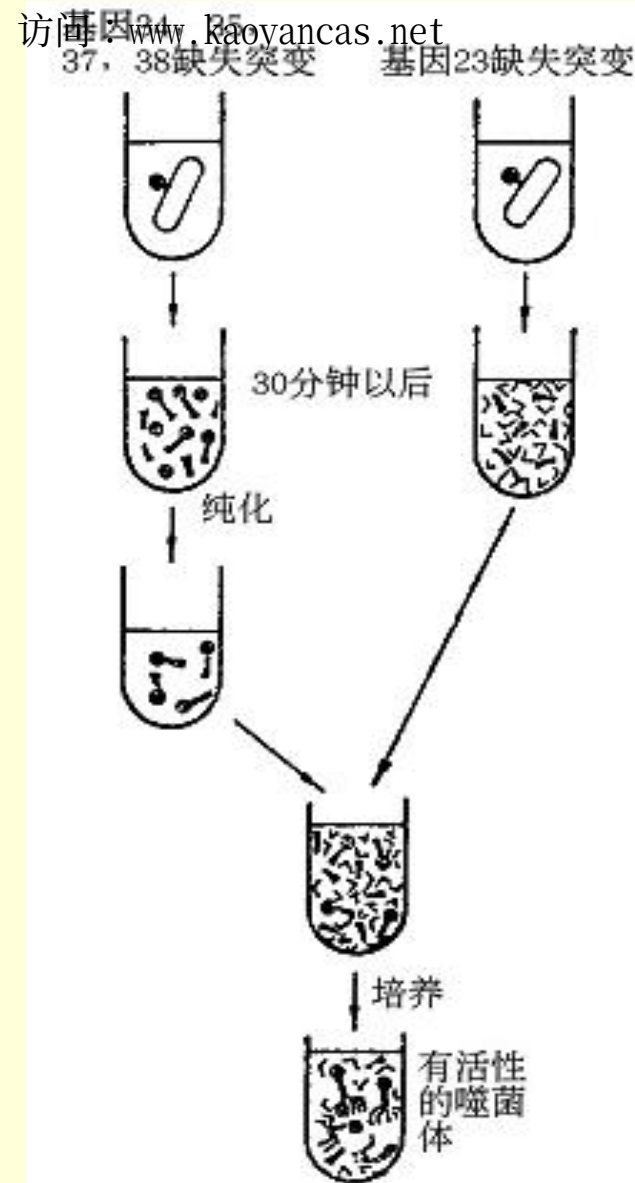


图12-9 具有不同缺陷的噬菌体在

- ◆盘基网柄菌完成其生活史大约需要20-50小时
- ★当食物来源(细菌)充足时，分裂繁殖成大量细胞，类似变形虫。
- ★当食物来源缺乏时，细胞停止分裂而彼此聚集，产生一个聚集中心。聚集中心包含一个或几个能产生聚集素(环式AMP)的细胞。当各个细胞感受环式AMP信号以后，向聚集中心移动，排列成同心圆。外面由一种粘菌鞘所包围。以后就进入形态发育阶段。

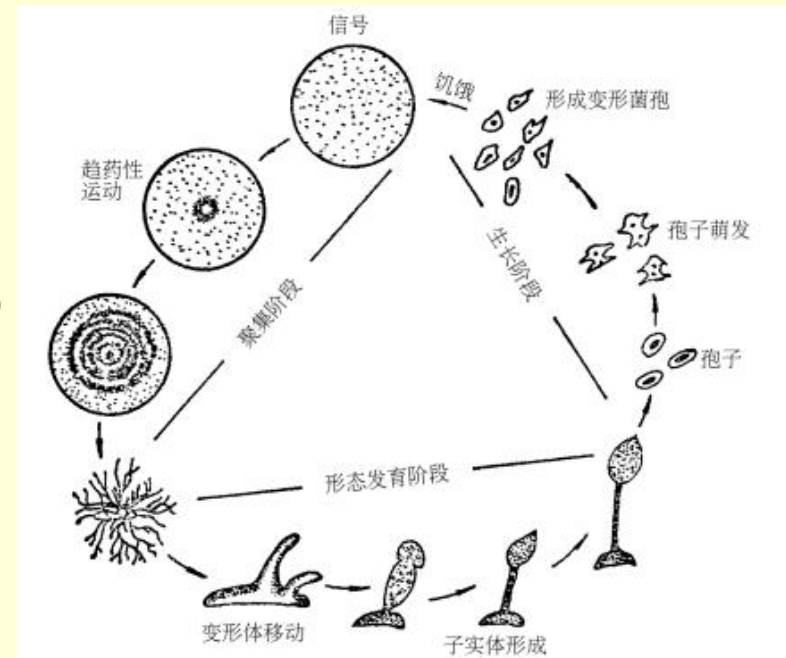


图 12-10 盘基网柄菌(*Dictyostelium discoideum* Raper)的生活史

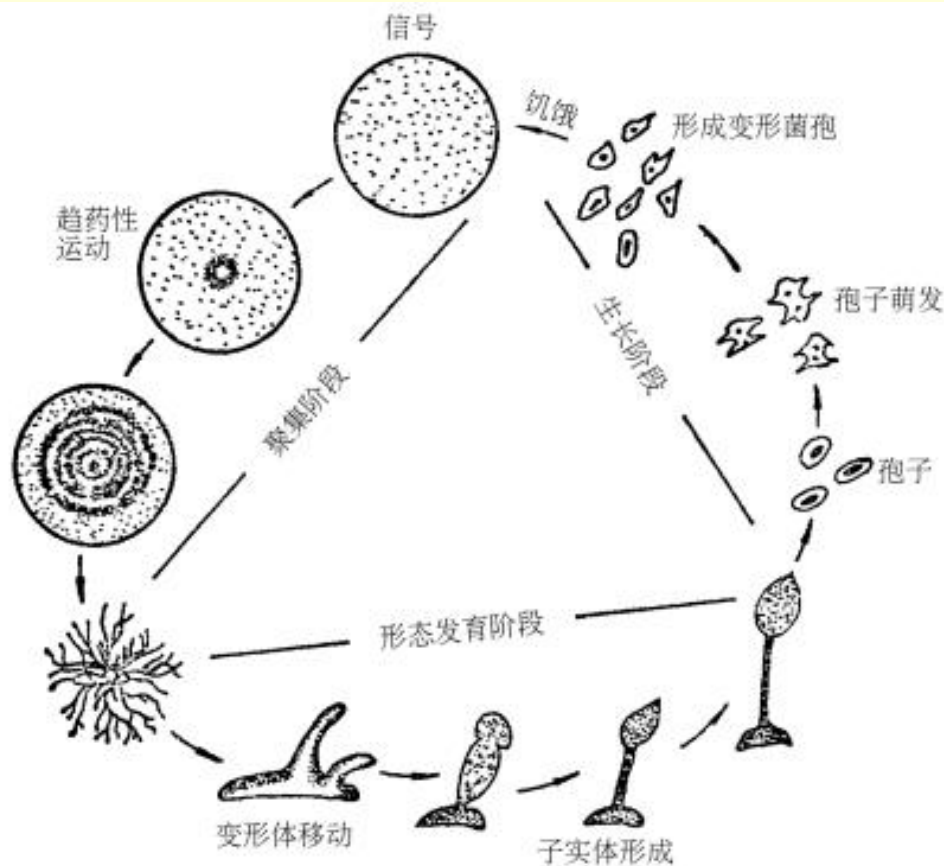


图 12-10 盘基网柄菌 (*Dictyostelium discoideum* Raper) 的生活史

生活史可以分成不同的形态发育阶段：聚集体、变形体、子实体、孢子形成、色素形成等。

在粘菌的不同发育阶段，内部相应地产生不同的阶段性专一酶。这些酶是在相应的发育阶段合成的，即不同的基因在不同发育阶段表达的结果。专一酶划分为三类，它们分别在发育的早期、中期、晚期发挥作用。

(三) 高等植物发育中基因的顺序表达

高价值真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：www.kaoyancas.net

- ◆ 高等植物中尚无前完整的实例。
- ◆ 某一特定发育时期某些mRNA及蛋白质合成变化——有关基因根据植物发育的需要依次表达的结果。
- ★ 在小麦和大麦花芽分化的不同时期，从生长锥伸长到抽穗灌浆为止，苏氨酸脱氨酶及碱性磷酸酯酶的比活性在花芽分化初期最高，以后逐渐下降；而碱性磷酸酯酶的比活性在花芽分化前期很低，随着分化进行而升高，至受精时达到高峰，受精后又逐渐降低。
- ★ 说明个体不同发育阶段的形态变化，受不同的酶控制，这些酶的合成则受制于不同基因的依次开启或关闭。

(三) 高等植物发育中基因的顺序表达

高价值真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：www.kaoyancas.net

◆利用胚胎发育不同时期mRNA差别杂交表明，每一特定发育时期都有一些相应的特异基因高效表达。

◆大豆从子叶期至胚成熟中期(开花后25至95天)，有14000至18000种不同mRNA，即有这么多个基因在这段时期表达。与成熟叶及茎中表达基因数相同。

★在子叶期有两组mRNA，第一组约有180种，每个细胞中的拷贝数约有1000个；而绝大多数mRNA属于第二组，每一种mRNA仅几个拷贝。

★胚成熟中期，出现一组新类型，约6-7种，其拷贝数高达10万个。是编码贮藏蛋白质的基因。

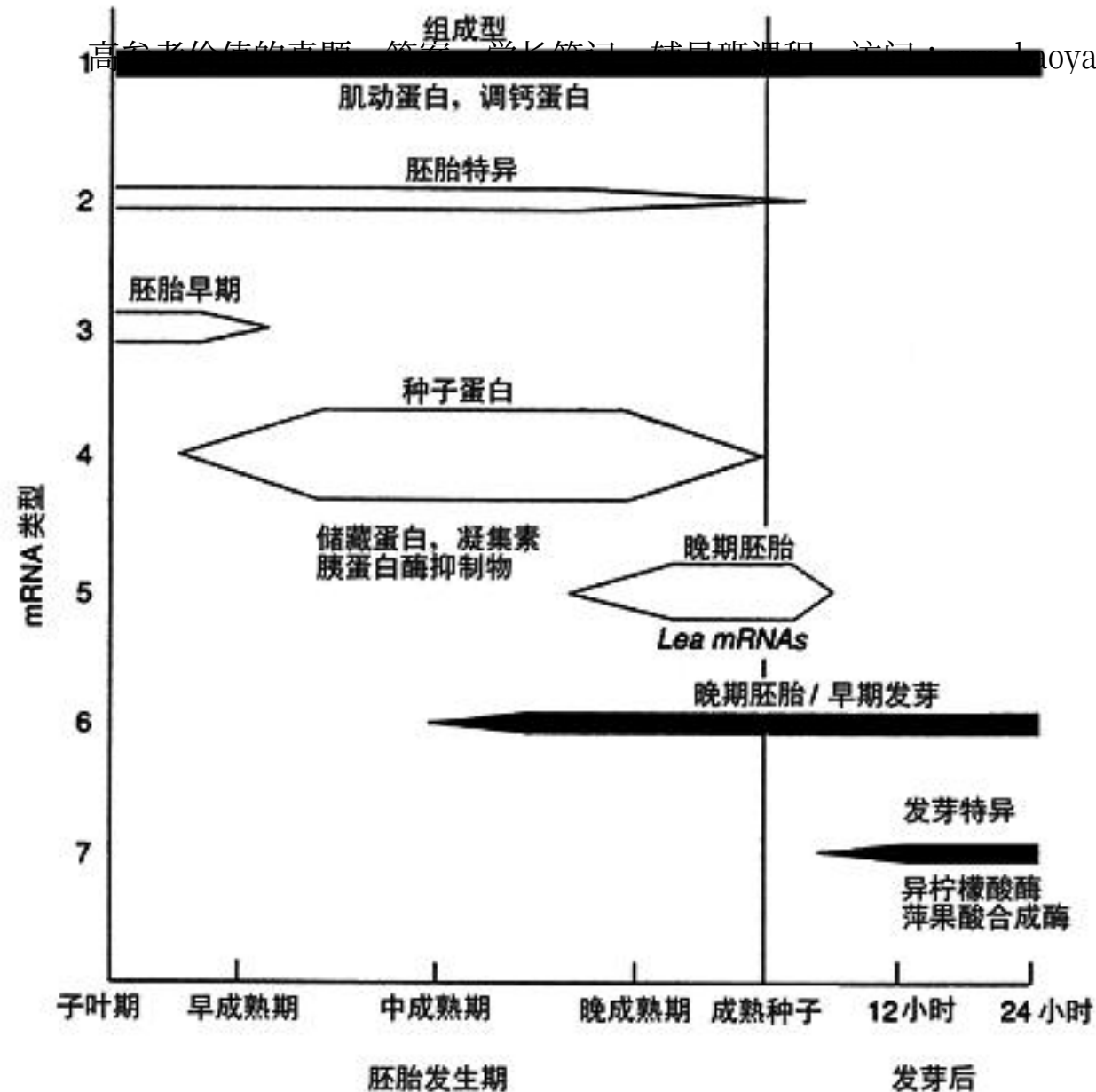


图 12-11 大豆种子发育过程中七种不同类型 mRNA 出现时间及相对数

◆ 人的血红蛋白由两条 α 链和两条 β 链聚合而成的四聚体 $\alpha_2\beta_2$ 。 α 链和 β 链分别由独立遗传的两个基因簇编码。

★ α 链基因簇位于长约28 kb的DNA区段内，包括1个有活性的 ζ 基因，2个有活性的 α 基因。还有一个 ζ 假基因，2个 α 假基因。

★ β 链基因簇长约50 kb，含有5个功能性基因(1个 ϵ ，2个 γ ，1个 δ 和1个 β 基因)，一个 β 假基因。

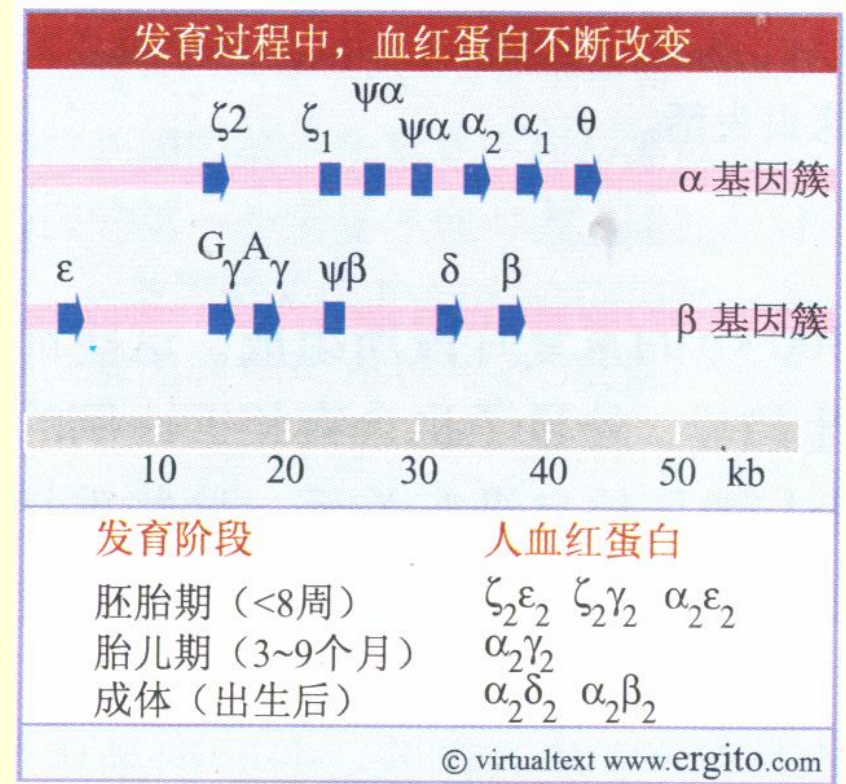
(四) 高等动物发育中基因的顺序表达

高参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：www.kaoyancas.net

◆ 在八周以内， α 基因簇中 ζ 链最先表达，但很快就被 α 链取代。在 β 基因簇中，只有 ϵ 、 γ 链表达。组成3种不同的胚胎血红蛋白

◆ 3-9个月， α 基因簇仅 α 链表达， β 基因簇 ϵ 被 γ 链取代，血红蛋白仅1种组成。

◆ 从胎儿后期到出生， β 基因簇中 γ 链合成下降， β 链合成上升。从出生到成人期，以 β 链表达为主，伴有少量 δ 链表达。 α 基因簇在这两个时期都只有 α 链表达。



血红蛋白基因从胎儿到成人期都有活性的只有 α 基因簇的 α 链基因，其它五个基因只在发育的特定时期才有活性。

在成人血红蛋白中， $\alpha_2\beta_2$ 组合的四聚体占97%， $\alpha_2\delta_2$ 占2%，由胎儿期遗留下来的 $\alpha_2\gamma_2$ 约占1%。