

22-4526-б

НА ДОМ НЕ ВЫДАЕТСЯ

# БИОЛОГИЯ РАЗВИТИЯ

22-04526



М. Дж. Ф. БАРРЕСИ  
С. Ф. ГИЛБЕРТ

М. ДЖ. Ф. БАРРЕСИ  
С. Ф. ГИЛБЕРТ

# БИОЛОГИЯ РАЗВИТИЯ

Перевод с английского

под редакцией  
доктора биол. наук,  
профессора А. В. Васильева



Москва  
Лаборатория знаний

УДК 573  
ББК 28.03  
Б25

**Переводчики:**

Е. А. Радугина (гл. 1–4, 21, 22), Ю. В. Храмова (гл. 5–7, 12),  
Д. А. Никишин (гл. 8, 9, 10), И. Е. Борисенко (гл. 13, 15, 19),  
В. В. Козин (гл. 17, 18), Н. М. Алешина (гл. 11, 20),  
Е. Ю. Шмуклер (гл. 14, 16), Ю. Б. Шмуклер (гл. 23, 24)

**Барреси М. Дж. Ф.**

**Б25** Биология развития / М. Дж. Ф. Барреси, С. Ф. Гилберт ; пер.  
с англ. под ред. д-ра биол. наук А. В. Васильева. — М. : Лабо-  
ратория знаний, 2022. — 800 с. : ил.

ISBN 978-5-00101-323-5

Перевод нового, дополненного 12-го издания «Биологии развития» М. Дж. Ф. Барреси и С. Ф. Гилbertа привлекает своей основательностью и возможностью эффективно узнавать о классических принципах и о передовых разработках в этой обширной междисциплинарной области. Книга очень любима, хорошо иллюстрирована и предельно понятно написана.

Обновлены главы об оплодотворении, дроблении, гаструляции, раннем развитии позвоночных, клеточной дифференцировке и клеточных взаимодействиях в процессе развития. Включена информация о биологии растений в те из них, которые посвящены клеточной спецификации, регуляции генов, клеточной коммуникации, производству гамет, оплодотворению, определению осей, формированию органов и регенерации.

Представлен новый материал о морфомеханике развития во время гаструляции у дрозофилы и формирования легких млекопитающих. Особое внимание удалено использованию полногеномных подходов, выводящих наше понимание дифференцировки клеток на новый уровень.

Для студентов и аспирантов биологических и медицинских вузов, а также их преподавателей, будет полезна старшеклассникам для более глубокого изучения предмета.

УДК 573  
ББК 28.03

---

**Учебное издание**

**Барреси Майкл Дж. Ф.  
Гилберт Скотт Ф.**

**БИОЛОГИЯ РАЗВИТИЯ**

Ведущий редактор канд. биол. наук *В. В. Гейдебрехт*

Художественные редакторы *В. А. Прокудин, И. К. Диоян*

Технический редактор *Т. Ю. Федорова*. Корректор *И. Н. Панкова*

Компьютерная верстка: *В. И. Савельев*

Подписано в печать 25.11.21. Формат 60×90/8.

Усл. печ. л. 100,00. Заказ № В3К-05940-21.

Издательство «Лаборатория знаний»

125167, Москва, проезд Аэропорта, д. 3

Телефон: (499) 157-5272

e-mail: [info@pilotLZ.ru](mailto:info@pilotLZ.ru), <http://www.pilotLZ.ru>

Отпечатано в АО «Первая Образцовая типография», филиал «Дом печати — ВЯТКА»  
в полном соответствии с качеством предоставленных материалов.  
610033, г. Киров, ул. Московская, 122.

---

Developmental Biology, International Twelfth Edition was originally published in English in 2020. This translation is published by arrangement with Oxford University Press. BKL Publishers is solely responsible for this translation from the original work and Oxford University Press shall have no liability for any errors, omissions or inaccuracies or ambiguities in such translation or for any losses caused by reliance thereon.

Developmental Biology, International Twelfth Edition было впервые опубликовано на английском языке в 2020 г. Этот перевод опубликован по договоренности с Oxford University Press. ООО «Лаборатория знаний» несет полную ответственность за этот перевод оригинального произведения, и Oxford University Press не несет ответственности за любые ошибки, упущения, неточности или двусмыслинности в этом переводе или за убытки, причиненные в связи с его использованием.

© 2020 Oxford University Press  
© Лаборатория знаний, 2022

ISBN 978-5-00101-323-5

# Содержание

Введение в биологию развития – это книга для студентов и ученых, изучающих эмбриональное развитие растений и животных. В ней представлены основные концепции и методы изучения этого процесса, а также обсуждаются новые исследования и их практическое значение.

<b>Предисловие к русскому изданию</b>	<b>6</b>
<b>Предисловие: широкий взгляд на биологию развития</b>	<b>17</b>
<b>Вспомним междисциплинарные основы области</b>	<b>17</b>

<b>Новое в международном двенадцатом издании</b>	<b>18</b>
Развитие растений охватывает все	18
Модернизированная и расширенная глава по регенерации	18
Обновления во всех главах	18
Новый, ориентированный на студентов, подход	19
<b>Благодарности</b>	<b>19</b>

## ЧАСТЬ I • Раннее развитие: дробление, гастроуляция и формирование осей

**21**



<b>Возникновение тела и области: введение в биологию развития</b>	<b>21</b>
---	-----------

<b>Обзор раннего развития животных</b>	<b>34</b>
Способы дробления	34
Гастроуляция: важнейшее событие в нашей жизни	36
Первичные зародышевые листки и первые органы	37
Постигая поведение клеток в эмбрионе	38

<b>«Как ты? Кто ты?». Сравнительная эмбриология и вопросы биологии развития</b>	<b>23</b>
---	-----------

<b>Принципиальный подход к наблюдению развития</b>	<b>40</b>
--	-----------

<b>Жизненный цикл</b>	<b>27</b>
-----------------------	-----------

Подход к проблеме: обнаружить, утратить, переместить	40
--	----

Жизненный цикл животного	27
--------------------------	----

Прямое наблюдение за живыми эмбрионами	41
--	----

Жизненный цикл цветкового растения	28
------------------------------------	----

Мечение красителями	41
---------------------	----

<b>Пример 1: жизнь лягушки</b>	<b>28</b>
--------------------------------	-----------

Генетические метки	41
--------------------	----

Химеры с трансгенной ДНК	43
--------------------------	----

Подход к проблеме: обнаружить, утратить, переместить	40
--	----

Дробление и гастроуляция	29
--------------------------	----

Прямое наблюдение за живыми эмбрионами	41
--	----

Органогенез	31
-------------	----

Мечение красителями	41
---------------------	----

Метаморфоз и гаметогенез	31
--------------------------	----

Генетические метки	41
--------------------	----

<b>Пример 2: даже в жизни сорняков есть место цветам</b>	<b>32</b>
--	-----------

<b>Эволюционная эмбриология</b>	<b>45</b>
---------------------------------	-----------

Фазы репродукции и гаметофита	32
-------------------------------	----

Понимание древа жизни позволяет увидеть взаимосвязи в развитии его представителей	47
---	----

Эмбриогенез и созревание семени	32
---------------------------------	----

История развития наземных растений	52
------------------------------------	----

Вегетативные фазы: от роста спорофита до определения соцветия	34
---	----

<b>Медицинская эмбриология и тератология</b>	<b>56</b>
--	-----------

Генетические аномалии и синдромы	56
----------------------------------	----

Нарушения и тератогены	56
------------------------	----

<b>Послесловие</b>	<b>57</b>
--------------------	-----------



## **Определение идентичности: механизмы разметки тела в развитии**

**59**

### **Уровни коммитирования**

- Дифференцировка клеток 60
- Созревание согласно траектории развития клетки 60

### **Автономная спецификация**

- Цитоплазматические детерминанты и автономная спецификация у оболочника 61

### **Условная спецификация**

**64**

### **Синцитиальная спецификация**

**68**

- Положение определяют противонаправленные градиенты вдоль осей 68



## **Дифференциальная экспрессия генов: механизмы дифференцировки клеток**

**71**

### **Определение дифференциальной экспрессии генов**

**71**

### **Короткий курс по центральной догме**

**72**

### **Доказательства геномной эквивалентности**

**73**

### **Анатомия гена**

**75**

- Состав хроматина 75
- Эзоны и интроны 76
- Основные части гена эукариот 76
- Продукт транскрипции и его процессинг 76
- Некодирующие регуляторные элементы: включение, выключение, регулировка активности гена 77

## **Механизмы дифференциальной экспрессии генов: транскрипция**

**82**

- Эпигенетические модификации: настройка доступности генов 82
- Транскрипционные факторы регулируют транскрипцию генов 85
- Генная регуляторная сеть: определение отдельных клеток 90

## **Механизмы дифференциальной экспрессии генов: процессинг пре-мРНК**

**91**

Создание семейств белков путем альтернативного сплайсинга пре-мРНК 91

### **Механизмы дифференциальной экспрессии генов: трансляция мРНК**

**93**

Дифференциальная стабильность мРНК мРНК, запасенные в ооцитах: избирательное ингибирование трансляции мРНК 93

Избирательность рибосом: избирательная активация трансляции мРНК 94

МикроРНК: специфическая регуляция трансляции и транскрипции мРНК 95

Контроль экспрессии РНК за счет локализации в цитоплазме 97

### **Механизмы дифференциальной экспрессии генов: посттрансляционные модификации белка**

**97**

### **Послесловие**

**106**

## **Межклеточная коммуникация: механизмы морфогенеза**

**109**

### **Основы межклеточной коммуникации**

**110**

### **Адгезия и сортировка: юкстакринные взаимодействия и физика морфогенеза**

**111**

Дифференциальное средство клеток 111  
Термодинамическая модель взаимодействия клеток 113  
Кадгерины и клеточная адгезия 114

### **Внеклеточный матрикс как источник сигналов для развития**

**116**

Интегрины: рецепторы молекул внеклеточного матрикса 117

### **Эпителио-мезенхимный переход**

**118**

### **Клеточная сигнализация**

**119**

Индукция и компетенция 119

### **Паракринные факторы: молекулы-индукторы**

**123**

Градиенты морфогенов 123  
Каскады передачи сигнала: ответ на индукторы 125  
Факторы роста фибробластов и тирозинкиназный сигнальный путь 125  
FGF и сигнальный путь JAK-STAT 126  
Семейство Hedgehog 127  
Семейство Wnt 131  
Суперсемейство TGF $\beta$  135  
Другие паракринные факторы 137

<b>Клеточная биология паракринной сигнализации</b>	140	<b>Ниши стволовых клеток у взрослых животных</b>	159
Локальные выросты мембраны как источник сигналов	140	Стволовые клетки стимулируют развитие половых клеток в яичнике <i>Drosophila</i>	159
<b>Юкстакринная сигнализация в определении идентичности клеток</b>	145	<b>Постнатальная ниша стволовых клеток в вентрикулярно-субвентрикулярной зоне</b>	160
Сигнальный путь Notch: юкстапозиция лигандов и рецепторов в установлении разметки тела	145	Нейронная ниша стволовых клеток в В-СВЗ	163
Координация паракринной и юкстакринной сигнализации: индукция вульвы у <i>C. elegans</i>	146	<b>Постнатальная ниша стволовых клеток кишечника</b>	166
		Самообновление клеток в крипте	166
<b>Стволовые клетки: ниши стволовых клеток и их потенциал</b>	<b>151</b>	<b>Стволовые клетки обеспечивают поддержание клеточного состава крови</b>	168
Концепция стволовой клетки	152	Гемопоэтическая ниша стволовых клеток	168
Деление и самовоспроизведение	152	<b>Мезенхимные стволовые клетки: поддержание разнообразия тканей взрослого организма</b>	171
Потенции определяют типы стволовых клеток	152	Регуляция развития МСК	172
<b>Регуляция стволовых клеток</b>	<b>154</b>	<b>Модели систем человека для изучения развития и болезней</b>	172
<b>Плюрипотентные клетки в эмбрионе</b>	<b>155</b>	Плюрипотентные стволовые клетки в условиях лаборатории	173
Клетки меристемы у эмбриона <i>Arabidopsis thaliana</i>	156	Индуцированные плюрипотентные стволовые клетки	176
Клетки внутренней клеточной массы в эмбрионе мыши	158	Органоиды: изучение органогенеза человека в культуральной чашке	179
		<b>Стволовые клетки: надежда или шумиха?</b>	182

## ЧАСТЬ II • Гаметогенез и оплодотворение: определение пола 185

<b>Определение пола и гаметогенез</b>	<b>185</b>	<b>Хромосомное определение пола у <i>Drosophila</i></b>	197
Определение пола	185	Определение пола путем дозировки X-хромосомы	197
Хромосомное определение пола	186	Ген <i>Sex-lethal</i>	197
Способы определения пола у млекопитающих	186	<i>Doublesex</i> : ген переключения определения пола	199
Гонадное определение пола у млекопитающих	187	<b>Определение пола в зависимости от внешних факторов</b>	200
Вторичное определение пола у млекопитающих: гормональная регуляция полового фенотипа	193	<b>Гаметогенез у животных</b>	203
		<b>ППК млекопитающих: от половых валиков до гонад</b>	203
		Мейоз: переплетение жизненных циклов	204
		Сперматогенез у млекопитающих	207
		Оогенез у млекопитающих	211

## 10 Содержание

<b>Определение пола и гаметогенез у покрытосеменных растений</b>	213	Pредотвращение полиспермии: одна яйцеклетка, один сперматозоид	232
<b>Определение пола</b>	213	Активация метаболизма яйцеклетки морского ежа	236
<b>Гаметогенез</b>	216	Объединение генетического материала морских ежей	242
Пыльца	218		
Семязачаток	218		
<b>Оплодотворение: начало нового организма</b>	223	<b>Внутреннее оплодотворение млекопитающих</b>	243
<b>Структура гамет</b>	224	Проникновение гамет в яйцевод: перемещение и капацитация	243
Сперматозоид	224	Вблизи ооцита: гиперактивация, направленное движение сперматозоидов, акросомная реакция	245
Яйцеклетка	226	Распознавание <i>zona pellucida</i>	246
Узнавание сперматозоида яйцеклеткой	228	Слияние гамет и предотвращение полиспермии	246
<b>Наружное оплодотворение у морского ежа</b>	230	Активация яйцеклетки млекопитающих	249
Привлечение сперматозоидов: действие на расстоянии	230	Слияние генетического материала	249
Акросомная реакция	230		
Распознавание оболочки яйцеклетки	231	<b>Оплодотворение у покрытосеменных растений</b>	250
Слияние мембран сперматозоида и яйцеклетки	231	Опыление и не только: програмная фаза	250
		Прорастание пыльцы и удлинение пыльцевой трубки	250
		Ориентирование пыльцевой трубки	251
		Двойное оплодотворение	252
		<b>Послесловие</b>	253

7



## Оплодотворение: начало нового организма

<b>Структура гамет</b>	224
Сперматозоид	224
Яйцеклетка	226
Узнавание сперматозоида яйцеклеткой	228
<b>Наружное оплодотворение у морского ежа</b>	230
Привлечение сперматозоидов: действие на расстоянии	230
Акросомная реакция	230
Распознавание оболочки яйцеклетки	231
Слияние мембран сперматозоида и яйцеклетки	231

## ЧАСТЬ III • Раннее развитие: дробление, гастроуляция и формирование осей

257

8



## Улитки, цветы и нематоды: разные механизмы для схожих паттернов спецификации

<b>Напоминание об эволюционном контексте, в котором возникли стратегии регуляции раннего развития</b>	257
Двухслойные животные: стрекающие и гребневики	258
Трехслойные животные: первично- и вторичноротые	258
Что дальше?	260
<b>Раннее развитие у улиток</b>	260
<b>Дробление эмбрионов улиток</b>	260
Материнская регуляция дробления улиток	262

Детерминация осей эмбриона улиток

268

Гастроуляция у улиток

272

Нематода *C. elegans*

272

Дробление и формирование осей у *C. elegans*

274

Ротационное дробление яйца

275

Формирование передне-задней оси

276

Формирование дорсально-вентральной и право-левой осей

277

Контроль идентичности бластомеров

277

Гастроуляция 66 клеток у *C. elegans*

279

9

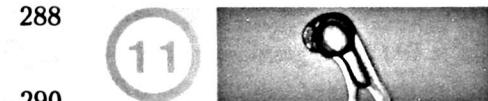
Генетика спецификации осей у *Drosophila*

283

<b>Раннее развитие <i>Drosophila</i></b>	285	Карта презумптивных зачатков асцидий	328
Оплодотворение	285	Автономная и зависимая спецификация	
Дробление	286	blastomeres оболочников	329
Переход на средней бластуле	287		
Гастрюляция	288		
<b>Генетические механизмы разметки тела <i>Drosophila</i></b>	290		
<b>Сегментация и передне-задняя разметка тела</b>	291	<b>Амфибии и рыбы</b>	<b>333</b>
Материнские градиенты: регуляция полярности цитоплазмой ооцита	291	<b>Раннее развитие амфибий</b>	333
Передний организующий центр: градиенты Bicoid и Hunchback	296	<b>Оплодотворение, кортикальная ротация и дробление</b>	334
Группа концевых генов	297	Неравномерное радиальное голобластическое дробление	336
Обобщение ранней спецификации передне-задней оси у <i>Drosophila</i>	297	Переход к средней бластуле: подготовка к гастрюляции	336
<b>Гены сегментации</b>	297	<b>Гастрюляция амфибий</b>	337
Сегменты и парасегменты	297	Эпиволия проспективной эктодермы	338
Gap-гены	299	Вегетативная ротация и инвагинация	338
Гены pair rule	299	бутылковидных клеток	339
Гены сегментной полярности	302	Инволюция на губе бластопора	339
<b>Гомеозисные селекторные гены</b>	304	Конвергентное удлинение дорсальной мезодермы	343
<b>Формирование дорсально-вентральной оси</b>	306	<b>Прогрессивная детерминация осей тела амфибий</b>	345
Дорсально-вентральная разметка в ооците	306	Спецификация зародышевых листков	345
Формирование дорсально-вентральной оси в эмбрионе	307	Дорсально-вентральная и передне-задняя оси	346
<b>Оси и зачатки органов: модель в картезианских координатах</b>	308	<b>Работа Ганса Шпемана и Хильды Мангольд: первичная эмбриональная индукция</b>	346
<b>Морские ежи и асцидии: вторичноротые беспозвоночные</b>	313	<b>Молекулярные механизмы формирования осей земноводных</b>	348
<b>Раннее развитие морских ежей</b>	313	Как образуется организатор?	348
Раннее дробление	314	Функции организатора	353
Формирование бластулы	316	Индукция нейроэктодермы и дорсальной мезодермы: ингибиторы BMP	354
Карты презумптивных зачатков и детерминация blastomeres морского ежа	316	Сохранение передачи сигналов BMP в ходе дорсально-вентральной разметки	356
Генные регуляторные сети и спецификация скелетогенной мезенхимы	317	<b>Региональная специфичность нейронной индукции вдоль антерио-постериорной оси</b>	358
Спецификация вегетативных клеток	321	<b>Спецификация лево-правой оси</b>	361
<b>Гастрюляция морского ежа</b>	321	<b>Раннее развитие <i>Danio rerio</i></b>	362
Ингрессия скелетогенной мезенхимы	322	<b>Дробление яйцеклетки <i>Danio rerio</i>: изучение процесса</b>	365
Инвагинация архентерона	326	<b>Гастрюляция и формирование зародышевых листков</b>	366
<b>Раннее развитие оболочников</b>	327	Развитие эпиволии	366
Дробление	328	Интернализация гипобласта	368



## Морские ежи и асцидии: вторичноротые беспозвоночные



## Сегментация и передне-задняя разметка тела

- Материнские градиенты: регуляция полярности цитоплазмой ооцита
- Передний организующий центр: градиенты Bicoid и Hunchback
- Группа концевых генов
- Обобщение ранней спецификации передне-задней оси у *Drosophila*

## Гены сегментации

- Сегменты и парасегменты
- Gap-гены
- Гены pair rule
- Гены сегментной полярности

## Гомеозисные селекторные гены

- Формирование дорсально-вентральной оси**
- Дорсально-вентральная разметка в ооците
- Формирование дорсально-вентральной оси в эмбрионе

## Оси и зачатки органов: модель в картезианских координатах

## Морские ежи и асцидии: вторичноротые беспозвоночные

313

## Раннее развитие морских ежей

- Раннее дробление
- Формирование бластулы
- Карты презумптивных зачатков и детерминация blastomeres морского ежа
- Генные регуляторные сети и спецификация скелетогенной мезенхимы
- Спецификация вегетативных клеток

## Гастрюляция морского ежа

- Ингрессия скелетогенной мезенхимы
- Инвагинация архентерона

## Раннее развитие оболочников

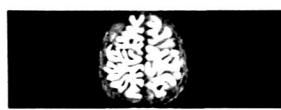
- Дробление

## 12 Содержание

Зародышевый щиток и нейральный киль	369	<b>Раннее развитие птиц</b>	379
<b>Процесс формирования дорсально-вентральной оси</b>	371	Дробление у птиц	379
Губа бластопора у рыб	371	Гаструляция у птиц	379
Разделение сил Nodal и BMP во время детерминации оси	372	Спецификация осей и роль организатора в эмбрионах птиц	386
<b>Формирование лево-правой оси</b>	374	Формирование лево-правой асимметрии	387
		<b>Раннее развитие млекопитающих</b>	388
<b>Птицы и млекопитающие</b>	<b>377</b>	Дробление у млекопитающих	389
		Трофобласт или ВКМ? Первое решение, определяющее всю дальнейшую жизнь	391
		Гаструляция у млекопитающих	392
		Формирование осей тела у млекопитающих	396
		Близнецы	402
		<b>Послесловие</b>	404

## ЧАСТЬ IV • Строим из эктодермы: нервная система позвоночных и эпидермис **409**

	<b>Формирование и разметка нервной трубы</b>	<b>409</b>	<b>Механизмы развития, регулирующие рост мозга</b>	435
	Трансформация нервной пластинки в нервную трубку: рождение ЦНС	411	Поведение нейральных стволовых клеток во время деления	435
	Первичная нейруляция	412	Нейрогенез: стройка снизу вверх (или изнутри наружу)	437
	Вторичная нейруляция	421	Глия как матрикс для мозжечка и неокортекса	438
	<b>Разметка центральной нервной системы</b>	<b>422</b>	Сигнальные механизмы, регулирующие развитие неокортекса	438
	Передне-задняя ось	422	<b>Развитие человеческого мозга</b>	441
	Дорсально-вентральная ось	422	Фетальный рост нейронов после рождения	442
	Противостоящие морфогены	422	Холмы высятся на горизонте обучения	442
	<b>Все оси сходятся</b>	<b>426</b>	Гены роста мозга	444
			Изменения в количестве транскриптов	445
			Подростковый мозг: подключен и раскован	446

	<b>Рост мозга</b>	<b>429</b>
	Нейроанатомия развивающейся центральной нервной системы	429
	Клетки развивающейся центральной нервной системы	430
	Ткани развивающейся центральной нервной системы	430

	<b>Клетки нервного гребня и специфичность аксонов</b>	<b>449</b>
	<b>Нервный гребень</b>	449
	<b>Регионализация нервного гребня</b>	451
	<b>Нервный гребень: мультипотентные стволовые клетки?</b>	452

<b>Спецификация клеток нервного гребня</b>	454	...Нетрин Slit и Robo	481 481
<b>Миграция клеток нервного гребня: из эпителия в мезенхиму и не только</b>	455	<b>Путешествие аксонов ганглиозных клеток сетчатки</b>	482
Деламинация	455	Рост аксонов ганглиозных клеток к зрительному нерву	482
Движущая сила контактного ингибирования	458	Рост аксонов ганглиозных клеток сетчатки сквозь зрительную хиазму	483
Коллективная миграция	459		
<b>Пути миграции клеток туловищного нервного гребня</b>	460	<b>Выбор мишени: «Мы уже на месте?»</b>	484
Вентральный путь	461	Хемотактические белки	485
Дорсально-латеральный путь	464	Выбор мишени аксонами сетчатки: видеть – значит верить	485
<b>Головной нервный гребень</b>	465	<b>Формирование синапса</b>	488
<b>Модель «преследуй и беги»</b>	468		
Тянитолкай: хитроумное сотрудничество	468		
<b>Скелет черепа, образующийся из нервного гребня</b>	470	<b>Эктодермальные плакоды и эпидермис</b>	493
<b>Сердечный нервный гребень</b>	471		
<b>Установление аксональных путей в нервной системе</b>	471	<b>Черепные плакоды: чувства нашей головы</b>	494
<b>Конус роста: водитель и двигатель аксона в поиске мишени</b>	473	Индукция черепных плакод	495
Rho действует на актиновые филаменты под влиянием сигнальных каскадов	473	Развитие слуховой и эпибранхиальной плакод: общий опыт	495
<b>Наведение аксона</b>	475	Морфогенез глаза позвоночных	501
<b>Внутреннее программирование навигации моторных нейронов</b>	476	Формирование глазного поля: образование сетчатки	502
Клеточная адгезия: механизм, чтобы удержаться на пути	477	Индукционный каскад хрусталик–сетчатка	504
Местные и дальнодействующие направляющие молекулы: дорожные знаки для зародыша	478	<b>Эпидермис и кожные прилатки</b>	505
Паттерн избегания: эфирины и семафорины	478	Происхождение эпидермиса	507
<b>Как аксон пересекает дорогу?</b>	480	Эктодермальные прилатки	508
		Сигнальные пути, в которые мы можем вонзить зубы	509
		Стволовые клетки эктодермальных прилатков	510

## ЧАСТЬ V • Позднее развитие мезодермы и энтодермы: органогенез

**515**

<b>Параксиальная мезодерма: сомиты и их производные</b>	515	<b>Определение параксиальной мезодермы и клеточного развития вдоль передне-задней оси</b>	519
		Спецификация параксиальной мезодермы	519
		Пространственно-временная колinearность экспрессии Ноx-генов определяет идентичность структур туловища	521
<b>Клеточные типы сомита</b>	518	<b>Сомитогенез</b>	524

## 14 Содержание

Удлинение оси: каудальная зона предшественников и межтканевая адгезия	525
Как формируется сомит: модель часов и волнового фронта	528
Связь часов и волнового фронта с Нох-опосредованной осевой идентичностью и завершением сомитогенеза	533
<b>Развитие склеротома</b>	535
Формирование позвонков	537
Формирование сухожилий: синдетом	540
<b>Развитие дермомиотома</b>	540
Детерминация центрального дермомиотома	542
Детерминация миотома	543
<b>Промежуточная мезодерма и мезодерма боковой пластинки: сердце, кровь и почки</b>	<b>547</b>
Промежуточная мезодерма: почка	548
Спецификация промежуточной мезодермы: Pax2, Pax8 и Lim1	550
Реципрокные взаимодействия тканей развивающейся почки	551
Механизмы реципрокной индукции	552
Мезодерма боковой пластинки: сердце и кровеносная система	557
<b>Развитие сердца</b>	558
Миниатюрное сердце	558
Формирование полей сердца	558
Спецификация кардиогенной мезодермы	560
Миграция клеток-предшественников сердца	560
Начало дифференцировки клеток сердца	563
Образование петли сердечной трубы	563
<b>Формирование кровеносных сосудов</b>	565
Васкулогенез: начало формирования кровеносных сосудов	565
Ангиогенез: ветвление кровеносных сосудов и перестройка сосудистого русла	568
<b>Кроветворение: стволовые клетки и долгоживущие клетки-предшественники</b>	568
Места кроветворения	568
Ниша ГСК в костном мозге	569
<b>Послесловие</b>	573



## 19 Развитие конечности тетрапод

<b>Развитие конечности тетрапод</b>	<b>575</b>
<b>Анатомия конечности</b>	575
<b>Почка конечности</b>	576
<b>Дифференцировка скелета конечности за счет Нох-генов</b>	578
От проксимального к дистальному: Нох-гены в конечности	578
<b>Как определить, какую конечность формировать и где ее расположить</b>	580
Спецификация полей конечности	580
Индукция ранней почки конечности	582
<b>Рост: формирование проксимально-дистальной оси конечности</b>	587
Апикальный эктодермальный гребень	587
Спецификация мезодермы конечности: детерминация проксимально-дистальной полярности	588
Модель Тьюринга: реакционно-диффузионный механизм проксимально-дистального развития конечности	589
<b>Спецификация передне-задней оси</b>	593
Sonic hedgehog определяет зону поляризующей активности	593
Спецификация идентичности пальцев под влиянием Sonic hedgehog	596
Sonic hedgehog и FGF: еще одна петля положительной обратной связи	597
Нох-гены как часть регуляторной сети, обеспечивающей спецификацию идентичности пальцев	597
<b>Формирование дорсально-вентральной оси</b>	600
<b>Гибель клеток и формирование пальцев и суставов</b>	602
Формирование аутоподия	602
Формирование суставов	602
<b>Эволюция путем изменения сигнальных центров конечности</b>	603
<b>20 Энтодерма: трубы и органы для пищеварения и дыхания</b>	<b>607</b>
<b>Глотка</b>	609

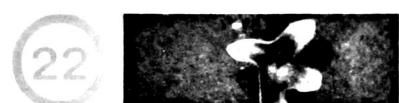
<b>Кишечная трубка и ее производные</b>	611	<b>Дыхательная трубка</b>	617
Спецификация кишечной ткани	613	Эпителио-мезенхимные взаимодействия	
Придаточные органы: печень, поджелудочная железа и желчный пузырь	614	и биомеханика ветвления в легких	618

## **ЧАСТЬ VI • Постэмбриональное развитие** **623**



### **Метаморфоз:** гормональная реактивация развития **623**

<b>Метаморфоз у амфибий</b>	624	Гидра: регенерация за счет стволовых клеток, морфалаксис и эпиморфоз	652
Морфологические изменения, связанные с метаморфозом амфибий	624	Регенерация за счет стволовых клеток у плоских червей	655
Гормональный контроль метаморфоза амфибий	626	<b>Тканеспецифичная регенерация у животных</b> <span style="float: right;">663</span>	
Программы развития с региональной специфичностью	628	Саламандра: эпиморфная регенерация конечности	663
<b>Метаморфоз у насекомых</b>	629	Определение клеток в регенерационной бластеме	664
Имагинальные диски	630	Рыбка <i>Danio</i> : извлечая механизмы регенерации	667
Гормональный контроль метаморфоза у насекомых	633	<b>Регенерация у млекопитающих</b> <span style="float: right;">675</span>	
Молекулярная биология активности 20-гидроэйдизона	635	Компенсаторная регенерация печени млекопитающих	675
Детерминация имагинального диска крыла	635	Иглистые мыши: грань между регенерацией и образованием рубца	677



### **Регенерация:** развитие на службе восстановления **639**

<b>Определение проблемы регенерации</b>	640	<b>Генетические ошибки в развитии человека</b> <span style="float: right;">682</span>	
<b>Регенерация: повторение эмбрионального развития?</b>	641	Развитие и природа генетических синдромов у человека	682
<b>Эволюционный взгляд на регенерацию</b>	643	Генетическая и фенотипическая гетерогенность	683
<b>Механика регенерации</b>	646	<b>Тератогенез: атаки среды на развитие животного</b> <span style="float: right;">684</span>	
<b>Регенерация у растений</b>	647	Алкоголь как тератоген	685
Тотипотентный способ регенерации	647	Ретиноевая кислота как тератоген	690
Чудесные целительные силы меристемы растений	648	<b>Вещества, нарушающие эндокринную систему: эмбриональные источники заболеваний</b> <span style="float: right;">691</span>	
<b>Регенерация всего тела у животных</b>	652	Диэтилстильбестрол	692



### **Нормальное развитие и патология:** врожденные дефекты, вещества, нарушающие эндокринную систему, и онкологические заболевания **681**

## 16 Содержание

Бисфенол А	694	Ограничения, накладываемые развитием на эволюцию	719
Атразин: эндокринные нарушения, вызываемые нарушением синтеза гормона	696	Физические ограничения	720
Гидравлический разрыв пласта: новый потенциальный источник веществ, нарушающих эндокринную сферу	697	Морфогенетические ограничения	720
<b>Наследование нарушений развития</b>	<b>698</b>	Плейотропные ограничения и избыточность	720
<b>Рак как заболевание, связанное с развитием</b>	<b>698</b>	<b>Экологическая эволюционная биология развития</b>	<b>720</b>
Онкотерапия, основанная на факторах развития	704	<b>Пластичность – первая эволюция</b>	<b>721</b>
<b>Послесловие</b>	<b>705</b>	Генетическая ассимиляция в лабораторных условиях	722
		Генетическая ассимиляция в природной среде	723
		<b>Отбираемые эпигенетические вариации</b>	<b>724</b>
		<b>Эволюция и симбиоз развития</b>	<b>726</b>
		Эволюция многоклеточности	727
		Эволюция плацентарных млекопитающих	727
		<b>Послесловие</b>	<b>727</b>
		<b>Приложение</b>	<b>731</b>
<b>Развитие и эволюция: механизмы биологии развития в эволюционных изменениях</b>	<b>707</b>	<b>Краткое руководство по поиску и пониманию научных статей по биологии развития</b>	<b>731</b>
<b>Модель генетики развития в эволюционных изменениях</b>	<b>708</b>	<b>Исследование для исследования</b>	<b>731</b>
<b>Предпосылки эволюции</b>	<b>708</b>	Поисковое исследование	731
Структура развития в геноме	708	Навигация по базе данных PubMed	733
Модульность: дивергенция через диссоциацию	708	Получение PDF-файла статьи	733
Молекулярная экономия: дупликация генов и дивергенция	710	<b>Определение анатомии исследовательской работы</b>	<b>733</b>
<b>Механизмы эволюционных изменений</b>	<b>714</b>	<b>Глоссарий</b>	<b>735</b>
Гетеротопия	714	<b>Указатель</b>	<b>791</b>
Гетерохрония	715	<b>Рецензенты 12-го издания</b>	<b>800</b>
Гетерометрия	716		
Гетеротипия	718		

