



“十二五”国家重点图书出版规划项目
国家出版基金项目

生命之窗

总 主 编 鞠 躬
陈志南

——生命科学前沿纵览

执行总主编 刘宏颀

发育生物学

主 编 张金山

第四军医大学出版社·西安

生命之窗——生命科学前沿纵览

《发育生物学》编委会

主 编 张金山

副主编 李 臻 张远强

编 者 (按姓氏笔画排序)

王 卉 李 伟 李 臻 吴智群

张远强 张金山 金晓航 周劲松

赵 洁 胡成虎



总主编 鞠 躬

中国科学院院士

第四军医大学神经生物学教研室主任，全军神经科学研究所所长。我国现代神经解剖学奠基人之一。先后担任过国家自然科学基金评审委员会委员，973（筹备）15人专家组成员，何梁何利基金专业评审组成员，陈嘉庚科学奖医学组评奖委员会委员，邵逸夫奖推荐人，吴阶平医学奖推荐人，Japan Prize 推荐人。自1987年起任 *Neuroscience* 编委，目前是两位中国编委之一。



总主编 陈志南

中国工程院院士

第四军医大学细胞工程研究中心、细胞生物学国家重点学科主任、教授，博士生导师。“长江学者与创新团队发展计划”创新团队、军队科技创新群体、总后优秀教学团队带头人。兼任重大新药创制国家科技重大专项技术副总师，国家生物产业咨询委员会专家，863计划生物和医药技术领域专家，国家药典委员会委员，973计划项目首席科学家，中国细胞生物学会副理事长兼细胞工程与转基因生物分会会长，《生物化学》(*J Biol Chem*)、《中国科学C辑——生命科学》编委，美国癌症研究会、化学学会会员。

执行总主编 刘宏颀

理学博士，专业技术大校。生于古城西安，先后就读于西北大学和北京大学。一直从事药用植物学、植物解剖学、细胞生物学、细胞工程学等的教学和科研工作。知天命之年甫过，由理转文。现从事医学伦理学、自然辩证法和科学文化的教学与学术研究。曾担任第四军医大学科研部副部长、陕西省细胞生物学学会秘书长。现担任陕西省医学会医学科普分会副主任委员，陕西省动物学会副理事长，《医学争鸣》杂志编委。

主 编 张金山

第四军医大学人体解剖与组织胚胎学教研室副教授，博士。1990年毕业于第四军医大学临床医学系（6年制），获医学学士学位；1995年获组织学与胚胎学硕士学位，1998年获病理学与病理生理学博士学位。担任中国解剖学会科普工作委员会委员、陕西省解剖学会秘书长兼常务理事、陕西省细胞生物学会理事等学术职务。多年来一直从事基础医学的教学与科研工作。发表学术论文50余篇，参编学术著作7部。负责完成国家自然科学基金项目3项。

序 1

鞠 躬

随着研究技术的发展及多学科的综合、交叉研究的进展，生命科学在 20 世纪后叶已成为前沿学科，有多项证据表明生命科学的巨大潜力与发展态势：其一是每年都有大量的论文发表，以我近年关注的脊髓损伤研究为例，仅 2013 年就有相关论文数以万计；其二是自俄国巴甫洛夫于 1901 年获得诺贝尔奖以来，已经有数百位与生命科学相关的诺贝尔奖得主产生；其三是政府对生命科学研究的巨大投入，如 2013 年 4 月 2 日，美国总统奥巴马宣布了 BRAIN (Brain Research through Advancing Innovative Neurotechnologies) 项目正式启动，该项目也称作 Brain Activity Map Project，是一项合作研究，目的在于标记出人类脑内每一个神经元的活动，本计划在未来 10 年中每年将需要 3 亿美元。

生活在当今的生命科学家所面临的挑战、机遇，每时每刻都在变化、发展着。从事生命科学研究的人员即使追踪本专业的相关文献已非易事，何况研究生们。《生命之窗——生命科学前沿纵览》丛书，以生命科学研究前沿内容为切入点，涵盖生物化学与分子生物学、神经生物学、免疫学、发育生物学、医学遗传学、细胞生物学、疼痛生物学、生理学、病原生物学等九大学科，每个学科选取多个

具有代表方向的课题，并配有一定数量的插图，力求从不同侧面和角度充分展示相关领域近年来的研究成果和发展态势，从而为读者提供一扇纵览生命科学的窗口，使读者在较短时间里管窥生命科学的发展动态和热点问题，以激发年轻学子深入探索的兴趣，同时为研究者开展高水平科学研究提供有益的启示。

作为一位从事生命科学 60 余载的研究者，忍不住说：“幸哉，中国的生命科学家和莘莘学子！”

序 2

陈志南

自然的本质，生命的奥秘，是人类科学探索中的永恒命题。伴随着一系列激动人心的发现，生命科学，这个一个世纪以前初生的婴儿，从蹒跚学步，到茁壮成长。今天，它正在改变着人类的生活甚至命运，冲击着人类固有的世界观与信仰。

不论是抗击癌症的利器——单克隆抗体药物，还是人类器官再造的希望——干细胞培养；不论是早已被生命科学工作者们娴熟操作的基因工程，还是如雨后春笋般蓬勃发展的3D打印技术等，每一项生命科学领域的突破与进展都标志着人类文明前进的脚步。

强大的工具需要应用，先进的技术需要传承。尽管生命科学已经为我们的生活带来了革命性的改变，但纷繁的内容、复杂的理论让很多人望而生畏。此时，这套《生命之窗——生命科学前沿纵览》就如同它的名字一样，为广大读者开启了一扇了解生命科学、读懂生命科学、应用生命科学的窗户，而这扇窗户里则充满了各种各样美丽的风景。全套图书用风趣的语言、生动的举例，为我们描绘了分子生物学的千变万化、神经生物学的阡陌交通、细胞生物学的变幻莫测……针对一系列具有代表性的问题，循序渐进，环环相扣，将我们引入一个精彩的生命科学世界。这样一套深入浅出、引人入

胜的图书不仅有助于人们对知识的掌握，更有利于科技的传承，意义深远。

探索和发现是人类的本能，也是人类文明发展至今的原动力。人们往往是这样，知道得越多，越知世界之大、未知之多。凭已知之道，探未知之谜是学术和科学的真谛。现在，就让我们从这些已经打开的生命科学之窗开始，一同探寻生命的秘密，畅游科学的海洋！

序 3

刘宏顺

生命科学是 21 世纪发展最为迅猛的学科领域之一，新技术不断涌现，新成果层出不穷，新名词应接不暇，这已成为新世纪生命科学的突出特征。如果试图涉足生命科学前沿领域一探究竟，更会令人眼花缭乱、莫衷一是，真可谓“乱花渐欲迷人眼，洞察秋毫非等闲”。

面对如此态势，我们思考的最多的问题就是，面对飞速增加的海量生命科学新知识，如何能在当下有所作为。为此，经过深入思考和讨论，一个大胆的构想萌生了：能否为关注生命科学的大众读者编写一套图书，用科普的形式介绍生命科学若干前沿领域的发展动态和最新进展，其中穿插研究的背景知识和人物介绍，用科普的笔触，围绕饶富兴趣的主题，勾勒出一幅相关领域的基本轮廓，从而使读者不致因观察“万花筒”而头晕目眩，而是推开一扇扇窗户，让清新之风扑面而来，美丽景致直入眼眸，于是《生命之窗——生命科学前沿纵览》应运而生。

生命科学学科门类众多，我们首先以基础医学作为切入点，分别选取了细胞生物学、分子生物学与生物化学、神经生物学等公认的生命科学前沿学科，同时囊括了免疫学、医学遗传学、发育生物学、疼痛生物学、病原生物学以及生理学，这些学科的总汇可以基本涵盖生命科学的整体面貌。丛书按学科领域分册出版，共九个分

册，每个分册选取多个视点，用简洁的表述加以论述，力求形成面的印象，体现出科学性、新颖性、可读性的有机结合。如果作一类比，就仿佛是在一间封闭的居室开设了九扇窗户，雅室踱躞，从不同的窗户向外瞭望，读者可移步换景，既可放眼远眺，又可趋近细察，新鲜空气盈满居室，无限风光悉收眼底，这不能不说是一件快哉事也。

窗户易开，而窗外的风光景物则需要精心打理，这就需要物色一批善于“种花植树”的“园艺师”，他们应当富有构建景观的热情，具有生物学知识和培植花木的耐心。所以丛书特别邀请了一批年富力强的中青年学术骨干，由他们牵头组织各分册的撰写，可以说，经他们之手构建的“园林景观”，应当会因独特的创意、奇妙的风格和别具一格的匠心而令观赏者获得超乎寻常的体验。

开窗置景，是本书的出发点和落脚点，为了做到这一点，需要编写者具备创新的勇气和开拓的锐气，善于用科普的语言讲述生命科学前沿的“故事”，这毫无疑问是一种全新的尝试和挑战。为此，所有参编者都付出了大量的心血和艰辛的汗水。如果呈现在您面前的每一分册能够带给您一些启迪或感悟，那么一切的付出都是值得的。当然，如果未能饱您眼福或阅后仍觉不过瘾，只要能激发起您的兴趣，那么进一步的探究就自然会成为您情理之中的选择了。

“会到白云长取醉，不能窗下读闲书”——若此，我们当静思；“竹树日已滋，轩窗渐幽兴”——若此，我们当欣然；“溪岚漠漠树重重，水槛山窗次第逢”——若此，我们当释怀；“深浅檐花千万枝，碧纱窗外啭黄鹂”——若此，我们当愉悦；“坐久不知香在堂，开窗时有蝶飞来”——若此，我们当快意；“酒阑展卷山窗下，习习香从纸上来”——若此，我们当心畅；“远岫如近见，千重一窗里”——若此，我们当拊掌。

唯愿：启开九扇窗，骋目睹春光。

前言

张金山

发育生物学的历史可以追溯至 2000 多年前。古代中国对鸡人工孵化技术的掌握和应用比欧美各国均早，史料有“正月孵桴”的记载。公元前 5 世纪，古希腊医生希波克拉底对鸡胚的发育进行了逐日的观察，并写成了《论动物的发生》一书，这是人类历史上首部关于生物体发育的著作。当今，发育生物学整合了生物学和医学的众多分支学科，特别是细胞生物学、遗传学和分子生物学等，这些学科研究技术的进步，极大地促进了发育生物学的发展，使之成为生命科学领域中发展最快、最具挑战性和最令人感兴趣的前沿学科之一。目前，国内许多高等医药院校和综合类高校的生物科学专业均开设了发育生物学课程。

发育生物学的经典研究内容包括生殖细胞、受精及其调节、胚胎发育、生后发育、衰老和死亡等过程及其机制。如今，发育生物学的研究领域还涵盖干细胞生物学、生殖和胚胎工程以及环境发育生物学等分支学科。发育生物学探讨从受精一直到胚胎器官形成期间发育的基本过程，偏重于研究细胞决定及分化的分子机制，生殖细胞的发生、受精机制，以及形态发生过程中的基因调控和细胞间相互作用等问题，也是当今胚胎学最重要的分支学科。从某种意义

上说，发育生物学不仅是现代生命科学的重要基础学科，而且已成为与人类生活密切相关的应用科学。

本书以发育过程为主线、以形态发生为基础，突出人体发育，从当今发育生物学研究领域中的关键和重要问题中选取 15 个专题，内容既涵盖发育生物学简史、模式动物、受精、胚胎植入、胚胎干细胞、性别决定、信号分子对发育的调控等发育生物学的基础研究问题，又包含了神经系统、免疫系统、内分泌系统、泌尿和生殖系统、消化系统以及心血管系统的形态发育问题，还对胚胎发育与肿瘤、发育生物学相关技术等问题做了介绍。本书可供生命科学与医学专业师生和科研技术人员作为参考，也可供对生命科学感兴趣的非专业读者阅读。

在本书的编写过程中，我们参考了大量国内外《发育生物学》著作，在此向原书作者表示衷心的感谢！尽管我们已尽了很大的努力，但由于发育生物学进展迅速，加之作者水平、能力和学识有限，科普写作的能力不足，有些知识点和内容难免存在不妥和疏漏之处，敬请广大读者批评、斧正。

目录

专题 1 | 预成论与渐成论之争——发育生物学简史

胚胎发育的预成论与渐成论 /2

细胞学说丰富了胚胎学理论 /3

遗传学与发育的结合 /4

发育生物学研究的主要问题 /5

专题 2 | 舍生取义——发育研究的模式生物

秀丽隐杆线虫 /10

果蝇 /11

斑马鱼 /13

爪蟾 /14

小鼠 /16

专题 3 | 生命之初——受精

精子和卵子的结构 /19

精卵相遇和识别 /21

精子入卵的调控 /22

卵子代谢的激活 /23

专题 4

种子与土壤——胚泡植入

植入的时间:窗口期 /28

植入的分子机制 /29

植入的保障:免疫隔离 /36

植入与试管婴儿及人造子宫 /38

专题 5

长生不老之梦——胚胎干细胞

胚胎干细胞概述 /43

胚胎干细胞的分离与鉴定 /45

胚胎干细胞的分离 /46

胚胎干细胞的鉴定 /47

胚胎干细胞的定向分化 /49

胚胎干细胞的潜在应用前景 /51

胚胎干细胞研究的伦理学问题 /53

专题 6

性别之谜——性别决定的机制

染色体性别决定 /58

性腺性别决定 /62

表现型性别阶段 /63

专题 7

隐形战士——信号分子对生长与发育的调控

信号分子概述 /69

信号分子类型及作用特点 /72

信号分子受体类型及作用特点 /74

几类重要的信号分子及其信号通路 /75

专题 8	指挥中心的诞生——神经系统的发育
	神经组织的形成 /83
	中枢神经系统的发生 /86
	周围神经系统的发生 /88
	神经系统发育中的基因调控 /89
	神经系统主要的先天性畸形 /91
专题 9	人体王国军队之组建——免疫系统的发育
	免疫细胞的发育 /93
	免疫器官的形成 /96
	免疫力的建立 /98
	免疫异常与发育 /102
专题 10	远程作战之师——内分泌系统的发育
	甲状腺 /108
	甲状旁腺 /111
	肾上腺 /112
	垂体 /115
	松果体 /119
专题 11	细胞迁移——泌尿和生殖系统的发育
	肾的发育 /124
	后肾的发育调控 /125
	生殖腺的发育 /129
	生殖管道的发育 /131
	生殖系统的发育调控 /132

专题 12 | 非对称性发育——消化系统和呼吸系统的发育

消化系统的发育 /142

呼吸系统的发育 /151

专题 13 | 殊途同归——心血管系统的发育

循环系统的发现和种属间差异 /155

成人和胎儿的血循环途径比较 /157

卵黄囊、血岛和生心区 /159

心脏的形成和主要血管的演变 /162

循环系统的生后发育 /167

殊途同归 /169

专题 14 | 发育失控之痛——胚胎发育与肿瘤

肿瘤细胞分化调控异常 /173

胚胎植入与肿瘤细胞的侵袭转移 /180

发育异常与肿瘤 /184

专题 15 | 他山之石——发育生物学相关技术

基因差异筛选 /193

基因差异鉴定 /198

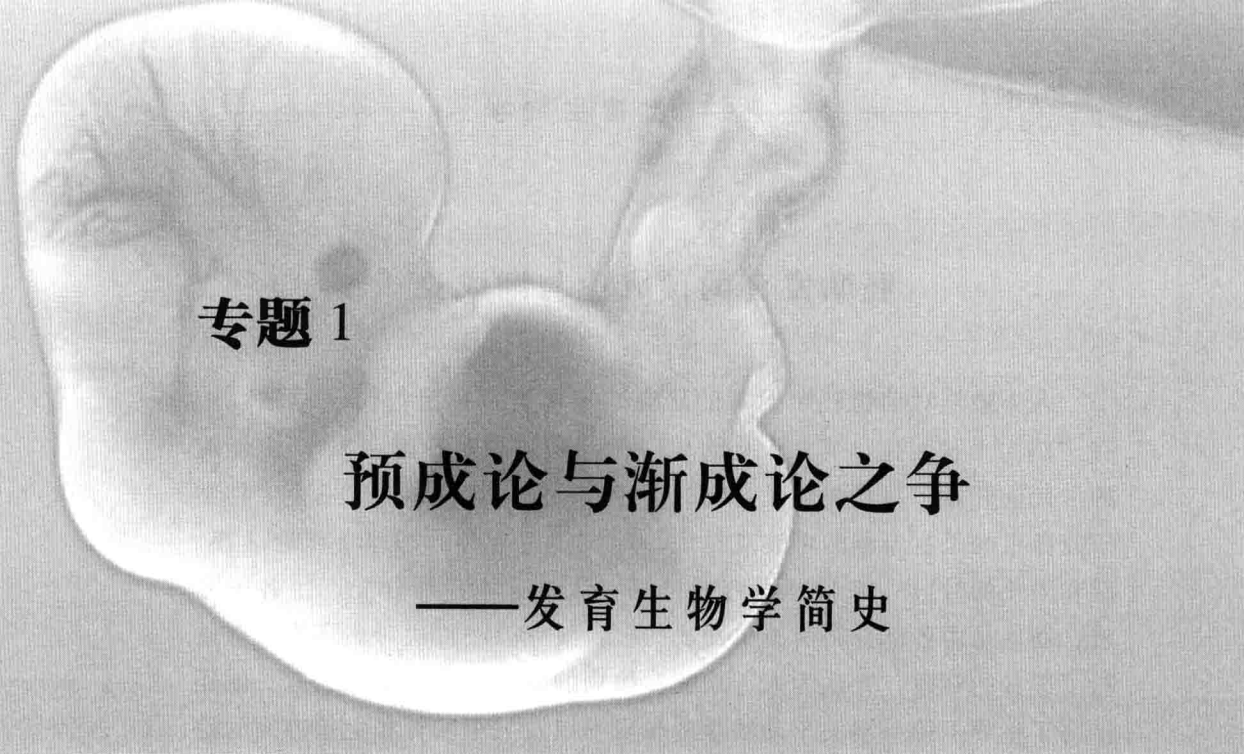
差异调控机制 /204

缺失性功能研究 /215

RNA 干扰 /222

获得性功能研究 /228

索引 /239



专题 1

预成论与渐成论之争

——发育生物学简史

我们时常听到这样一句话：人类从哪里来？又要向哪里去？这看起来是一个深奥的哲学问题，然而，这也正是发育生物学要涉猎的问题。发育生物学（developmental biology）既是一门古老的学科，又是一门飞速发展的新兴学科。随着细胞生物学、遗传学、生物化学和分子生物学等生命科学的发展，发育生物学的研究内涵和外延已经大大地扩展了。现代发育生物学是运用先进的生物学技术，研究生物体从配子发生、受精、发育、生长、衰老和死亡等整个生命发生的变化过程及其变化机制的科学。因此，发育生物学是一门研究生物体变化过程的科学，是研究生物体整个生命的发展过程及其调控机制的科学。

发育生物学的历史是人类发展、进步史的缩影。早在公元前 5 世纪，希腊医生希波克拉底（Hippocrates，前 460—前 377）就对鸡的胚胎发育进行了研究，从此开辟了发育生物学的经典时期。本章简要介绍发育生物学发展史中几个有代表性的事件，加深我们对现代发育生物学的理解。