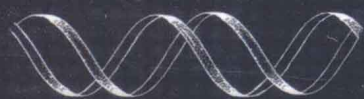


Development

# 发育与进化



and Evolution

李云龙 主编



科学出版社

Development

# 发育与进化

作者: [模糊]



出版社: [模糊]

# 发育与进化

Development and Evolution

李云龙 主编

科学出版社

北京

## 内 容 简 介

发育与进化是当代生命科学的前沿学科和研究热点,本书以科学系统观和现代系统思维方式,结合多年的教学与科学研究实践,较全面地参考了国内外部分最新教材、专著和相关学术论文精心撰写而成。

全书分绪论、动物发育、植物发育、生物进化、哺乳动物胚胎工程五部分,共 28 章,并附有英汉词语对照表和参考文献。书中的“box”栏(14 个)、照片(61 张)、所绘图表(174 幅)有助于读者对发育与进化的演化进程、发生机制和前沿动态有一个清晰梗概的掌握。该书内容较为翔实,在重视形态学描述的基础上,更加注重以常用模式生物为素材,以最新主流研究成果为切入点,从个体、器官系统、器官、组织、细胞、亚细胞、高分子复合体和分子层面阐述发育和进化的基本原理和规律。

本书可作为生物科学和生物医学高年级本科生、研究生教材,以及教师和相关科研人员的参考用书。

### 图书在版编目(CIP)数据

---

发育与进化/李云龙主编. —北京:科学出版社,2011.  
ISBN 978-7-03-031936-4

I. ①发… II. ①李… III. ①个体发育②进化 IV.  
①Q11

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2011)第 150930 号

---

责任编辑:陈 露 朱 灵 / 责任校对:刘珊珊  
责任印制:刘 学 / 封面设计:殷 靓

科 学 出 版 社 出 版

北京东黄城根北街 16 号  
邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

南京展望文化发展有限公司排版

上海欧阳印刷厂有限公司印刷

科学出版社出版 各地新华书店经销

\*

2011 年 8 月第 一 版 开本:889×1194 1/16  
2011 年 8 月第一次印刷 印张:25 1/2  
印数:1—2 500 字数:741 000

定价:98.00 元

## 前 言

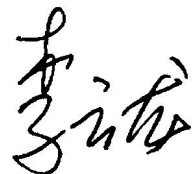
以 2001 年年初完成人类基因组图谱制作和全序列分析为时间界标,生命科学已进入功能(后)基因组时代,“21 世纪是‘生物世纪’”这绝不是一句空话。在 20 世纪后半叶以来知识爆炸的洪流中,无数理论和实践告诉人们,人类对生命本质的探究和对生物技术创新的生长点,将从细胞水平全面深入到分子和纳米水平,并步入生物信息学和系统生物学阶段(包括各类组学:基因组学、蛋白质组学、RNA 组学、代谢组学、细胞组学、元基因组学等)。像前 60 年对生命现象的认识,是从细胞结构和细胞功能上寻找答案一样,人类对生命活动的揭示,将按着“基因—基因组—发育和进化”这一主航道去探索和耕耘,也就是更多地以已揭示的多种生物基因组碱基序列为对象,在已知基因、基因组表达与表达调控为核心的理论框架基础上,以生命信息的传递和处理为主线,进一步揭开三维有机体的时空构建机制和生命的起源与进化规律。在生命科学发展的新征途中,“发育与进化”领域的诸多研究内容和惊人成就,事关全局,具有举足轻重的特殊地位。

近年来,在发育与进化领域,随着研究的日益深入,在世界范围内已积累了大量很有价值的研究成就和相关资料。虽然国外已经有多部高质量的相关专著和教科书出版(或再版),但是国内成书甚少。由于我们在多年的教学和科学研究实践中深知此类书籍的匮乏和需求状况,为使有关人员掌握和了解发育和进化的主要内容和动态,构筑起合理的知识框架,我们本着不断学习和积极进取的心态,精心策划完成了这部《发育与进化》教材。

为帮助读者涉猎更广泛的信息,把握最新知识,并有所启迪,本书对某些有学术价值的最新成果和动态在“Box”栏中作了归纳总结和扼要介绍。在撰写中,特别注意将形态演化过程和规律,与分子、亚细胞、细胞、组织器官和个体的发育及物种进化事件熔为一炉,力求知识的全面性、系统性和前沿性。相信对读者知识视野的扩展和深化会有所裨益。

该书“第 2 篇 动物发育”由李云龙教授和孟小倩副教授完成,“第 3 篇 植物发育”聘请姚敦义教授撰写,“第 4 篇 生物进化”特聘旅美学学者刘春巧博士撰写,“第 1 篇 绪论”由李云龙教授编写,“第 5 篇 哺乳动物胚胎工程”由李云龙和李光鹏教授共同完成。李秋艳同志和邵群同志承担了书稿打印、排版、图表绘制和书稿传输等工作。在该书出版之际,感谢山东大学安利国教授的关心和支持。

由于生命科学的发展迅速,在对生物发育和进化奥秘的揭示上形成了多学科互相补充、互相融合和彼此渗透的新态势,呈现出内容广泛、理论精深、层次鲜明、方法先进、创新性研究成果层出不穷的喜人局面。虽然我们在编撰时做最大努力尽量避免挂一漏万,但由于思维能力、知识水平、学术功底、时间和篇幅所限总有不足和不妥之处,在表示歉意的同时,恳请先辈、同行和读者批评指正。



2011 年春于青岛

# 目 录

## 前言

## 第1篇 绪 论

<b>1 发育与进化——生命科学领域的新主角</b> .....	3
1.1 发育与进化在生命科学中的地位和主要任务 .....	3
1.1.1 发育与进化在生命科学中的地位 .....	3
1.1.2 发育与进化研究的主要任务 .....	3
<i>Box1 生命信息</i> .....	4
1.2 发育与进化的发展历程 .....	5
1.2.1 起点 .....	5
1.2.2 复兴与争鸣 .....	5
1.2.3 近代成就 .....	6
1.2.4 现代发展 .....	6
1.3 发育与进化和其他学科的关系 .....	7
1.3.1 发育与表观遗传学 .....	7
1.3.2 发育与进化和其他理论与技术的相互促进 .....	9

## 第2篇 动物发育

<b>2 个体发育阶段的区划</b> .....	13
2.1 个体发育阶段概述 .....	13
2.2 哺乳动物个体发育的主要阶段 .....	13
2.3 哺乳动物个体发育的建成谱系 .....	14
2.4 几种模式动物的个体发育进程 .....	15
<b>3 配子发生</b> .....	18
3.1 原生殖细胞 .....	18
3.1.1 原生殖细胞的形态学 .....	18
3.1.2 原生殖细胞的发生、迁移途径与迁移机制 .....	18
<i>Box2 形态发生决定子</i> .....	20
<i>Box3 细胞内受体超家族</i> .....	23
3.2 哺乳动物的精子发生 .....	24
3.2.1 精子发生的过程 .....	24
3.2.2 精子的超微结构 .....	28

3.2.3	精子发生的机制	31
3.3	哺乳动物的卵子发生	39
3.3.1	卵子发生的特点	39
3.3.2	卵子发生的简要过程	40
3.3.3	成熟卵母细胞的结构	41
Box4	蛋白质器	45
3.3.4	卵黄发生和卵膜形成	45
Box5	受体协调的胞吞作用	46
3.3.5	卵泡细胞与卵子发生	49
3.3.6	成熟卵子的排放	49
3.3.7	卵子发生的基因表达与调控	50
3.4	DNA 甲基化修饰、配子基因组印记与发育	55
3.4.1	DNA 甲基化修饰	55
3.4.2	哺乳动物配子的基因组印记	57
Box6	三种 sncRNA 与动物生殖细胞的发育	59
4	受精	62
4.1	无脊椎动物的受精	62
4.1.1	无脊椎动物的精卵识别	62
4.1.2	海胆的受精	62
4.2	哺乳动物的受精	66
4.2.1	精子获能	67
4.2.2	顶体反应	68
4.2.3	精卵间的相互作用	70
4.2.4	皮层反应和阻止多精入卵——受精的唯一性	75
4.2.5	受精唤醒了沉睡的卵子——新生命启航	76
4.2.6	原核及合子核形成	78
4.2.7	极体	79
4.3	动物的性别	79
4.3.1	哺乳动物性别决定相关基因——SRY 基因	80
4.3.2	哺乳动物生殖腺的发生与分化	80
4.3.3	动物的雌雄同体	82
4.3.4	环境与性别决定	82
5	早期胚胎发育	84
5.1	卵裂、桑葚胚与囊胚	84
5.1.1	早期胚胎发育方式与卵裂类型	84
Box7	细胞决定	84
5.1.2	桑葚胚	90
Box8	细胞周期的调控途径	90
5.1.3	囊胚与囊胚类型	91
5.1.4	卵裂与囊胚形成的机制	93

5.1.5	早期胚胎发育过程中的基因表达	94
5.1.6	胚胎植入的分子机制	94
5.2	原肠胚	97
5.2.1	海胆胚胎的原肠作用	97
5.2.2	两栖类胚胎的原肠作用	97
5.2.3	鸟类胚胎的原肠作用	99
5.2.4	哺乳动物胚胎的原肠作用	101
5.3	神经胚	102
5.3.1	脊索诱导神经管的形成	103
	<i>Box9</i> 胚胎诱导	104
	<i>Box10</i> <i>Wnt</i> 及其与几种信号通路的网络化调控	112
5.3.2	胚体锥型的建立	115
5.3.3	神经嵴细胞的发生	116
5.4	哺乳类、鸟类的胎膜与胎盘	116
5.4.1	胎膜	116
5.4.2	脐带	118
5.4.3	胎盘	118
<b>6</b>	<b>卵及胚胎的极性建立</b>	119
6.1	线虫卵及胚胎的极性建立	119
6.1.1	线虫胚胎前后轴的确立	119
6.1.2	线虫胚胎背腹轴及左右轴的形成	121
6.2	果蝇卵及胚胎的极性建立	121
6.2.1	果蝇卵及胚胎前后轴图式的建立	121
6.2.2	发育调控基因及其发挥作用的特征	131
6.2.3	果蝇胚胎背腹轴极性的形成	133
6.2.4	果蝇胚胎终极结构的限定	135
6.3	两栖类动物卵及胚胎的极性建立	136
6.3.1	两栖类动物胚胎背腹轴形成的分子机制	136
6.3.2	两栖类动物胚胎前后轴形成——组织者的分区	138
6.3.3	两栖类动物胚胎的左右轴限定	140
6.4	鸟类胚胎的极性建立	140
6.4.1	鸡胚胎背腹轴形成的原动力——pH 的作用	140
6.4.2	鸡胚胎前后轴的形成——重力的作用	140
6.4.3	鸡胚左右轴的形成	141
6.5	哺乳动物胚胎极性的建立	142
6.5.1	哺乳动物前后胚轴的形成	142
6.5.2	哺乳动物背腹轴和左右轴的确立	145
<b>7</b>	<b>三个胚层的组织分化和器官奠基</b>	147
7.1	中胚层的组织分化	147
7.1.1	中胚层组织分化概观	147
7.1.2	轴旁中胚层的分化	150



7.1.3	间介中胚层的分化 .....	155
7.1.4	侧板中胚层的分化 .....	158
7.1.5	四足动物的肢芽发育 .....	164
7.2	外胚层的组织分化 .....	172
7.2.1	神经外胚层的组织分化 .....	172
7.2.2	神经嵴细胞的迁移与分化 .....	187
7.2.3	表皮和皮肤衍生物的形成 .....	191
7.3	内胚层的组织分化 .....	193
7.3.1	消化管及其腺体的发生 .....	193
7.3.2	呼吸道发生机制 .....	195
<b>8</b>	<b>动物的胚后发育 .....</b>	<b>197</b>
8.1	变态 .....	197
8.1.1	几个物种的变态形态学 .....	197
8.1.2	变态发生的机制 .....	199
8.2	哺乳动物的胚后发育 .....	201
8.2.1	哺乳动物胚后发育的概述 .....	201
8.2.2	哺乳动物的衰老 .....	201
<b>9</b>	<b>发育原理 .....</b>	<b>203</b>
9.1	分化是发育的基础 .....	203
9.1.1	细胞分化的机制 .....	203
9.1.2	细胞分化中基因表达的调控 .....	206
9.2	发育调制理论 .....	207
9.3	发育体制 .....	208
9.4	发育的自组织 .....	210
9.4.1	胚胎发育中自组织现象的实例 .....	210
9.4.2	发育自组织的作用机制 .....	211
9.4.3	发育自组织与细胞分化的彼此推进 .....	212
9.5	发育的集约化 .....	212
9.5.1	发育的集约化概述 .....	212
9.5.2	发育集约化的建立和特点 .....	213
9.5.3	发育模块的自主性和可塑性 .....	214
9.6	发育程序 .....	215
9.6.1	多细胞生物发育程序的构建 .....	215
9.6.2	发育程序的稳定性和发育失控 .....	220
9.7	发育与环境 .....	222
9.7.1	发育对环境的依赖性 .....	222
9.7.2	发育对环境的适应性 .....	223

### 第3篇 植物发育

<b>10</b>	<b>植物的胚胎发育 .....</b>	<b>227</b>
10.1	合子的极性 .....	227

10.2	胚胎发育中细胞的分工	227
10.3	细胞分裂面和速度	228
10.4	细胞决定与分化	229
10.5	体细胞胚	230
10.6	胚胎操作	231
10.7	影响胚胎发育的基因	232
10.8	胚柄	233
10.9	结语	234
<b>11</b>	<b>幼苗发育</b>	<b>235</b>
11.1	光形态发生	235
11.2	光不敏感突变体—— <i>HY</i> 突变体	235
11.3	组成型光反应突变体—— <i>DET</i> 与 <i>COP</i> 突变体	236
11.4	暗紫色 ( <i>FUSCA</i> ) 突变体	237
11.5	光发育的下游事件	237
11.6	油菜素类固醇和光发育的控制	238
11.7	乙烯突变体与三重反应	238
<b>12</b>	<b>条的发育</b>	<b>239</b>
12.1	条顶端分生组织的结构——分层和分区	240
12.2	条端分生组织中细胞的异质性	240
12.3	<i>SAM</i> 的突变体	242
12.4	<i>SAM</i> 中的细胞分化	243
12.5	<i>SAM</i> 的分子生物学	244
12.6	叶序	244
12.7	赤霉素与节间的伸长	246
12.8	营养生长时期的相变	247
<b>13</b>	<b>叶的发育</b>	<b>248</b>
13.1	叶的决定	248
13.2	双子叶植物叶原基的起源	249
13.3	双子叶植物叶的发育	249
13.4	单子叶植物叶	251
13.5	复叶	251
13.6	毛状体的发育及其图型	252
13.7	气孔图型及空间分布	252
<b>14</b>	<b>从营养生长到生殖生长的转变</b>	<b>254</b>
14.1	动植物生殖生长的比较	254
14.2	植物生殖器官的发生	254
14.3	开花的诱导	255
14.4	与开花有关的基因	257
14.5	从营养生长到开花是发育程序所规定的	258

<b>15</b>	<b>花的发育</b> .....	260
15.1	花序、花的发生与构造、ABC 模型 .....	260
15.2	ABC 模型的改进 .....	263
15.3	控制花器官发育的 ABCDE 模型.....	263
<b>16</b>	<b>花的无性和有性生殖</b> .....	265
16.1	植物的性别.....	265
16.2	花的孢子生殖与配子体的形成.....	266
16.3	花发育中的基因表达.....	267
16.4	雄性不育现象.....	268
16.5	雌蕊、胚珠与胚囊的发育 .....	269
16.6	影响雌蕊、胚珠和胚囊发育的突变体 .....	269
<b>17</b>	<b>传粉与无融合生殖</b> .....	271
17.1	花粉粒萌发与花粉管生长.....	271
17.2	自交不亲和性.....	272
17.3	受精作用.....	274
17.4	无融合生殖.....	274
<b>18</b>	<b>种子和果实的发育</b> .....	275
18.1	种子发育.....	275
18.2	种子形态发生时期.....	276
18.3	种子发育过程中贮藏物质的积累.....	276
18.4	种子成熟时期.....	278
18.5	种子失水时期.....	279
18.6	休眠和萌发的控制.....	279
18.7	果实发育.....	280

## 第4篇 生物进化

<b>19</b>	<b>达尔文进化论和进化生物学</b> .....	285
	<b>Box11 地球生命的起源</b> .....	285
19.1	进化的概念.....	285
19.2	达尔文的进化学说.....	286
	<b>Box12 社会达尔文主义</b> .....	287
19.3	进化生物学.....	288
19.4	孟德尔遗传学说对进化论的贡献——新达尔文主义的诞生.....	290
19.5	对新达尔文主义的评价.....	290
19.6	生物进化证据的获取及分析.....	291
<b>20</b>	<b>进化发育生物学</b> .....	295
20.1	进化和发育的关系.....	295
20.1.1	经典胚胎学与进化.....	295

20.1.2	重演论	296
20.1.3	异步发育与进化	298
20.2	发育和遗传是形态进化的基础	299
20.2.1	人和猿 DNA 序列比较揭示调控基因在进化中的作用	299
20.2.2	从 <i>Hox</i> 基因复合体的进化看其与物种进化的关系	300
20.2.3	基因组在进化过程中的“两次复制假说”	301
20.2.4	发育过程中的基因表达和表型进化相关	302
<b>21</b>	<b>自然选择和变异</b>	<b>305</b>
	<i>Box13</i> 生态位与生态系统	305
21.1	自然选择与物种进化和可适性	306
21.2	自然选择对物种的定向、稳定及破坏作用	307
21.3	物种变异的普遍性	309
21.3.1	物种变异存在的普遍性	309
21.3.2	物种繁殖能力的变异	310
21.3.3	物种变异来源于基因组的多态性	310
<b>22</b>	<b>生物的进化</b>	<b>312</b>
22.1	生物大分子的诞生	312
22.2	RNA——原始生命初期的主角	314
	<i>Box14</i> <i>RNase-P</i> 的研究进展	315
22.3	细胞生物的进化	318
22.4	从单细胞生物向多细胞生物的进化	327
22.5	高级生命体发育与进化的细胞和分子基础	328
22.5.1	高级生命体中细胞的特化和协同	328
22.5.2	细胞间的通讯和空间模式	329
22.5.3	细胞间分子机制的进化	330
<b>23</b>	<b>器官进化与物种进化</b>	<b>335</b>
23.1	器官进化——脊椎动物眼睛的进化	335
23.2	物种进化——鸟类的起源与进化	342

## 第 5 篇 哺乳动物胚胎工程

<b>24</b>	<b>动物胚胎工程</b>	<b>347</b>
24.1	动物胚胎工程概述	347
24.2	动物胚胎及卵的培养系统	347
24.3	超数排卵和胚胎移植	350
24.4	配子和胚胎的冷冻保存	350
24.5	胚胎分割	350
24.6	嵌合体动物的构建	350
24.7	单性繁殖	351
24.8	试管动物(试管婴儿)	352

24.9	家畜的性别控制	352
<b>25</b>	<b>哺乳动物胚胎干细胞技术</b>	<b>353</b>
25.1	胚胎干细胞概述	353
25.2	ES/EG 细胞技术的应用前景	354
25.3	诱导多能干细胞的创建及前景	355
<b>26</b>	<b>哺乳动物细胞核移植技术</b>	<b>357</b>
26.1	细胞核移植发展史的回顾	357
26.2	哺乳动物细胞核移植的种类	358
26.3	哺乳动物核移植的基本程序	358
26.4	体细胞重编程的实质是表观遗传修饰的重编程	359
26.5	细胞核移植的意义	362
26.6	关于克隆人的争论	363
<b>27</b>	<b>转基因哺乳动物的创建</b>	<b>364</b>
27.1	转基因动物的构建程序	364
27.2	转基因动物的应用前景	366
<b>28</b>	<b>组织工程概述</b>	<b>370</b>
28.1	种子细胞	370
28.2	支架材料	371
28.3	组织工程诱导分子的选择	372
	<b>本书撰写涉及主要科学家名录与业绩</b>	<b>373</b>
	<b>主要参考文献</b>	<b>375</b>
	<b>英汉词语对照表</b>	<b>383</b>

# 第 1 篇

# 绪 论

---

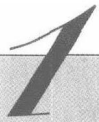
判天地之美,析万物之理。

——庄 子

探讨宇宙、太阳系、地球万物发生、发展和演化规律,创造人类物质文明和精神文明的伟大实践是科学神圣而崇高的目标,永无止境。

在科学技术迅猛发展的 21 世纪,生命科学突破性的进展令世人瞩目,作为生命科学重要组成学科的“发育与进化”,在对生命本源、生命现象、生命行为、生命规律和生命与环境互作等诸多方面的探索中,内容广泛,事关全局,颇显统领性,具有举足轻重的特殊地位。





现今存在于地球上的几百万种生物,都是由生活在几十亿年前的少数低等生物进化而来的;并约于200万年前出现了人类,5万~1.5万年前出现了现代人。他们和其他各种生命形式使地球充满了生机和活力。

在物种起源和进化过程中,自然选择是进化的外因,遗传变异是进化的内因。

迄今,人类越来越认识到,作为既是生物长期进化遗产又是个体发育产物的“人类大脑”,是创建新天地和改造世界的动力站,人脑的智慧会改造环境和自我,成为执行选择的权威性结构。人工选择就是人类智慧改造生物的伟大实践,对生物进化具有巨大地推动力。达尔文在论述变异和适应,涉及家养动物和栽培植物形成时说“在积累连续微小变异方面,人类选择的力量是何等之大……”人类能通过掌握的现代知识、文化和技术,用全新的思维和想象,以经过亿万年进化而形成的现存生物和生物材料为素材,采用环境诱变、风土驯化、引种、筛选、杂交和生物技术等手段,人为培育对人类有益的新性状、新品种,甚至能创造出新生命,造福于人类。

### 1.1 发育与进化在生命科学中的地位 and 主要任务

#### 1.1.1 发育与进化在生命科学中的地位

发育与进化是生物学中古老的话题。从古生物学至今,许多学者和先驱在自己熟悉的领域(动物、植物或微生物)探讨了发育和进化的形态变化、演化程序和规律,分析了可能的机制,取得了许多有价值的成就。

随着近几十年来,分子生物学、细胞生物学、实验胚胎学、进化生物学、比较基因组学、功能基因组学、生物信息学等学科的研究成果以惊人的速度大批涌现,许多有价值的内容和研究手段已深入和加盟到对发育和进化的深层次探索中,该领域的学科体系逐步趋向系统和完整,使之从初始的形态程序描述进入到从细胞、亚细胞和分子水平揭示发育机制和进化规律的新阶段。特别在反向生物学(reverse biology)理论和横向思维的启迪下,使诸多关键性问题找到了本质性的答案,把相关研究推到了一个崭新的发展阶段。

为此,人们公认发育与进化的理论创建和突破是当今学术界最活跃和最激动人心的研究领域,将以极大的相关性有效推动整个科学理论体系的完善和发展。它已经以强劲的优势跃居为生命科学的支柱理论。

#### 1.1.2 发育与进化研究的主要任务

##### 1. 探讨生命体发育与进化的机制是该学科的主导任务

探讨的对象是生命体,对于生命体的定义,人们提出了多种说法。其中缪勒(H. J. Muller, 1946年诺贝尔生理学或医学奖得主)和美国国家航空航天局(NASA)的定义最为相似,被大多数学者所接受:生命体是一个自给自足、能够进行达尔文进化的化学系统。现今地球上存在亚细胞形态的生命体和细胞形态的生命体。细胞形态的生命体又分为单细胞形态生命体和多细胞形态生命体两大类。



现代学者面临的任務不仅对多细胞形态生命体,要从组织、器官、器官系统和个体层面上找出各类物种内和物种间纵向和横向发育进化模式的规律和造型,更应从细胞、分子层面揭示这些具有严格准确时空特征的发育和进化机制。近年来,人们对于发育与进化的认识有了长足的进展。

个体发育(ontogeny)是生命体以生命信息为指令(基础),循序自我组装、自我复制、自我调控,完成有机体生命周期的过程。随着认识的深化将逐步正确回答发育中许多关键事件的机制,例如,配子怎样产生,精子和卵子怎样相互作用形成合子,胚胎怎样由一个单细胞发育为具有多种细胞类型的成体,神经细胞怎样互相连接起来分布到周围组织中,组织怎样构建成器官,器官如何形成器官系统,不同发育阶段基因如何表达与调控进而构建新生个体等核心问题。在以系统论、数学动力学模型及混沌理论审视并解析生物发育和遗传的过程中,已经在发育自组织、发育集约化、发育程序、发育体制、发育调制和对环境的探索性发育等方面取得了突破性研究进展,并继续深入。例如,以果蝇为材料关于“发育调控基因多层次、网络式、多次性表达和作用的研究”,以小鼠为材料关于“双亲基因组印记作用的研究”,对多种动物“早期胚胎诱导机制的研究”等,都为现代发育生物学增添了绚丽的色彩。

人类对生物进化即生物的系统发育(phylogeny)的研究,将逐步揭示生物在漫长的“物竞天择、适者生存”自然选择的征程中,从无机到有机、从分子到细胞、从单细胞到多细胞、从简单到复杂、从低级到高级的演进规律,并阐明地球上生命的起源与进化、人类的起源与进化、性的起源与性行为进化、生物多样性形成等进化大事件的机制和理论。

对个体发育和系统发育的研究花费了几代学者的心血和精力。自赫克尔(1880)提出生物发生律(biogenetic law)以来,人们用比较胚胎学的观点观察脊椎动物胚胎发育时发现,属于所有动物共有的结构总是比用以区分不同物种的特征结构优先发生,早期胚胎发育的这个共同阶段即为高度保守的种系特征性发育阶段,可见,个体发育是物种进化史的一个“缩写体”。缪勒在《支持达尔文》一书中写道:“个体发育是其祖先经历的变化历史记录”;海克尔在《有机体普遍形态学》一书中指出:“个体发育是系统发育的简短而迅速的重演。”这充分揭示出生物体由受精卵或起始细胞开始的个体发育与这种生物系统发生跨时空的对应关系。所有脊椎动物个体发育的早期都重演了它们祖先的某些特征,尔后才表现出本种系生物的特征,这为阐明进化机制找到了许多有说服力的形态学佐证。近年来,由于对生命本质认识的深入和比较基因组学的成熟,把进化理论推向了新的征程。

## 2. 深入揭示基因、基因群、基因组在发育和进化中的作用

19世纪最杰出的理论生物学家韦斯曼(Weismann, 1834~1914)基于把细胞学、遗传学和达尔文进化论融为一体形成完整科学体系的思考,提出了“种质(keimplasma)”这个概念。至今一百多年来,经过许多学者艰辛努力,在遗传、发育和进化的研究中,虽然成绩可观,但个体发育和系统发育进程中生命信息(包括遗传信息和细胞活动信息等)是如何转变为物种及种系有序发育模式问题,仍然是科技界面临的核心攻克目标。近年来,采用生命科学的最新理论和分子生物学手段,重返发育传统研究的许多领域,如生殖细胞发生、受精、卵裂、原肠作用、中轴器官形式、决定与分化、胚胎诱导、体轴形成、信号在细胞间和组织间的传递及处理、发育调控基因的作用、发育中的DNA密码遗传和型式遗传等方面的工作均深入展开。有些已在基因与表型之间找到了本质性的规律,取得重大突破。在未来的研究中,个体发育调控,生命体意识和思维的产生,生命的起源、人类的起源和进化是当代科技界明确认定的三大难题。这些基本理论的进一步完善和深入揭示是当今生物科学学者义不容辞的历史使命。

### Box1 生命信息

以往,生命科学的研究基本聚集在物质和能量两个范畴,随着生命科学的飞速发展,人们认识到,生命系统的特征就在于它蕴含着大量的信息,信息是生命的精髓,是生命活动的主导,调控着生命体的物质代谢和能量转换。信息与物质、能量一样属于生命的基本要素,在生命体中这三个基本要素无时无刻不在发生精确有序的互作和互动,赋予有机体特定的形态结构和各种生命行为。

生命信息由个体间生命信息和机体内生命信息组成。

个体间生命信息保证了生物与环境的统一,如昆虫的信息素(警戒素)、性息素(萜烯类)、外激素