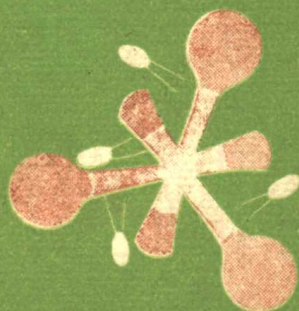


细胞分子生物学

下 册

(美) B. 艾伯茨 D. 布 雷 J. 刘易斯 著
M. 雷 夫 K. 罗伯茨 J. D. 沃森



科学出版社

细胞分子生物学

下 册

【美】 B. 艾伯茨 D. 布雷 J. 刘易斯 著
M. 雷夫 K. 罗伯茨 J. D. 沃森

庞诗宜 周 郑 张宗梁 译
叶 敏 全如斌

王亚辉 等 校

科学出版社

内 容 简 介

本书是近年来细胞生物学方面的一本巨著,也是一本很好的入门指南。内容概括了1981年前所有细胞生物学和分子生物学领域中的主要成果,以现代生物学的观点介绍细胞生物学的主要方面,并以较多的篇幅讨论了发生生物学、组织学、免疫生物学和神经生物学。全书分三部分,共十九章,取材严谨,概念清楚,并附有大量精美插图和详尽的索引。可供细胞生物学、分子生物学研究工作者,特别是研究生和高年级学生参考,也适于大学低年级学生及自学者阅读。

译本分上下两册出版,下册包括第 III 部分,六章。

Bruce Alberts·Dennis Bray·Julian Lewis·Martin Raff
Keith Roberts·James D. Watson
MOLECULAR BIOLOGY OF THE CELL
Garland Publishing, Inc., 1983

细胞分子生物学

下 册

【美】 B. 艾伯茨 D. 布雷 J. 刘易斯 著
M. 雷夫 K. 罗伯茨 J. D. 沃森

周 郑 张宗梁 译
庞诗宜 叶 敏 全如斌

王亚辉 等校

责任编辑 姜梦兰

科 学 出 版 社 出 版

北京东黄城根北街16号

邮政编码:100707

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

1990年12月第 一 版 开本:787×1092 1/16
1990年12月第一次印刷 印张:24 插页:2
印数:0001—1300 字数:562 000

ISBN 7-03-001802-8/Q·260

定价:27.90元

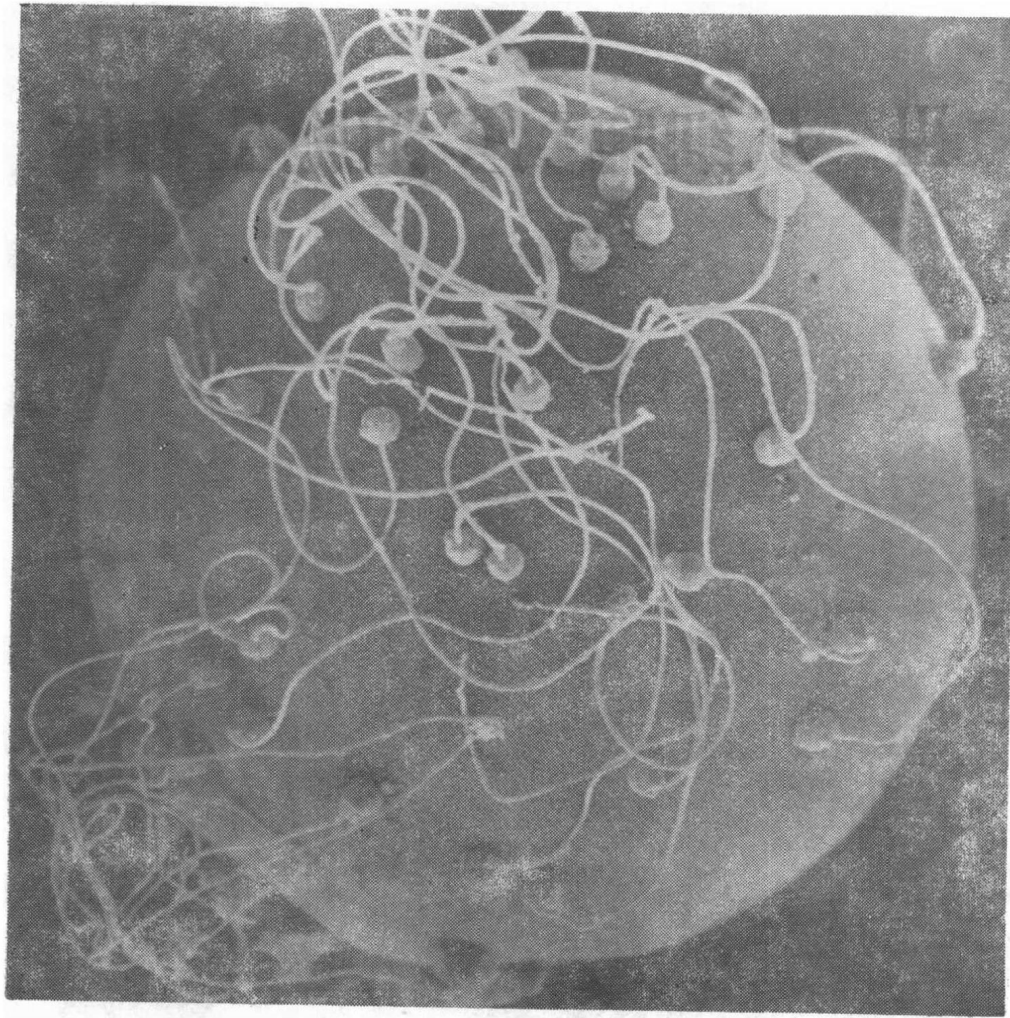
目 录

III 从细胞到多细胞生物体

第十四章 生殖细胞和受精	3
性的利益.....	3
减数分裂.....	10
配子.....	22
受精.....	36
第十五章 发育的细胞机理	45
卵裂和囊胚形成.....	45
原肠形成、神经胚形成和体节形成.....	48
小鼠格局形成的早期步骤.....	57
决定与分化.....	66
空间布局.....	81
肢体发育中的位置信息.....	88
上皮发育中的相互诱导作用.....	102
逐个细胞地研究多细胞动物的发育：线虫.....	104
迁移细胞.....	112
第十六章 分化细胞和组织维持	117
分化状态的维持.....	117
具有永久性细胞的组织.....	122
以简单倍增来更新.....	128
通过干细胞来更新：表皮.....	136
由多潜能干细胞进行更新：血细胞的形成.....	145
静止的干细胞：骨骼肌.....	155
软的细胞和坚硬的基质：骨骼结缔组织的生长、更替和修复.....	160
成体身体的区域稳定性.....	165
第十七章 免疫系统	172
免疫性的细胞基础.....	173
抗体的功能特点.....	184
抗体的精细结构.....	196
抗体多样性的产生.....	201
补体系统.....	210
T淋巴细胞和细胞介导免疫.....	216
第十八章 神经系统	231

神经系统的细胞简介.....	231
电压门控通道和动作电位.....	235
突触传递.....	253
通道调节和记忆.....	270
感觉输入.....	275
神经细胞结构的维持和发育.....	286
神经肌肉连接的发育.....	294
神经元定位分布图和视觉系统的发育.....	301
第十九章 植物细胞的特征	308
细胞壁的重要意义.....	308
细胞间的相互作用和通讯.....	319
植物细胞的内部结构.....	328
细胞生长和分裂.....	343
参考文献	355

III 从细胞到多细胞生物体



蛤卵的扫描电镜照片,有许多精子附着在它的表面。(David Epel 赠)

第十四章 生殖细胞和受精

生殖并不一定需要性。例如，变形虫靠简单的有丝分裂来繁殖；水螅（*Hydra*）以身体的中部向外出芽产生完整的子代（图 14-1）；而海葵和海产蠕虫分裂为二，每一半机体再生出缺失的另一半。但是这样的无性生殖（asexual reproduction）是简单和直接的，所得到的子代与亲本机体完全一样。另一方面，有性生殖（sexual reproduction）包括由物种的两个不同个体而来的染色体组混合而产生的子代，它通常彼此不同，并跟它们的双亲亦不同。似乎有遗传变化结果的有性生殖有很大的好处，因为众多的植物和动物都采用有性生殖，甚至许多原核生物和单细胞的真核生物也有有性生殖的能力。本章涉及有性生殖的细胞机制。在详细讨论机制工作之前，我们将暂不考虑它的生存的理由和今后的作用。

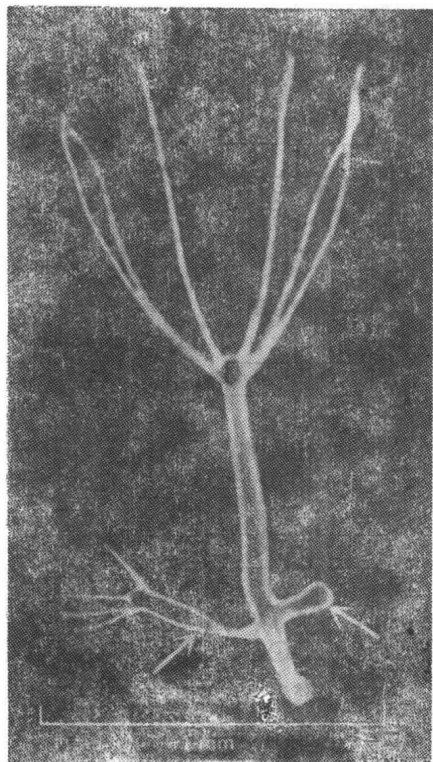


图 14-1 水螅的照片，两个新的机体（箭头）正从它出芽长出。子代在遗传上和它们的亲本完全一样，最后两者分离并独立生活。（Amata Hornbrush 赠）

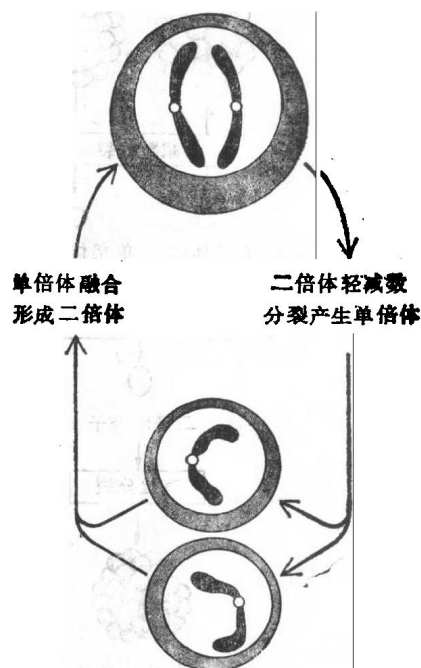


图 14-2 性周期包括细胞的单倍体和二倍体世代的交替。

性的利益¹

有性生殖周期包括携带单组染色体细胞的单倍体世代，和携带双组染色体细胞的二

倍体世代的交替。两个单倍体细胞的染色体组混合形成二倍体细胞。当一个二倍体世代的细胞经减数分裂过程分裂成新的单倍体细胞时，通过减数分裂双组染色体的基因被分配成单组染色体组（图 14-2）。在减数分裂过程中染色体之间的遗传重组使新的单倍体世代的每一个细胞的基因得以重新分配，它们一部分来源于上一单倍体世代的一个细胞，另一部分则来自另一个。因此，通过单倍性、融合、二倍性和减数分裂周期，打破了原有的基因组合，建立了新的基因组合。

在多细胞动物中二倍体时期复杂而长，单倍体时期简单而短暂

在性周期过程中，通常细胞都在二倍体时期靠普通的有丝分裂增殖。有些原始生物，例如某些类型的酵母是例外的，仅单倍体细胞借有丝分裂增殖，二倍体细胞一旦形成便立即进行减数分裂。在低等植物，例如苔藓和蕨类，单倍体和二倍体时期都是重要的。然而在有花植物中单倍体时期非常简短，而二倍体时期扩展到包括发育和繁殖的一段很长时间。几乎所有的多细胞动物包括全部脊椎动物亦是如此。实际上它们整个生活周期几乎在二倍体时期度过，而单倍体细胞仅短暂地存在，根本不分裂，并为了两性融合而高度分化（图 14-3）。我们将在下面讨论占优势的二倍体生活周期、为进化创造了重要的机会。

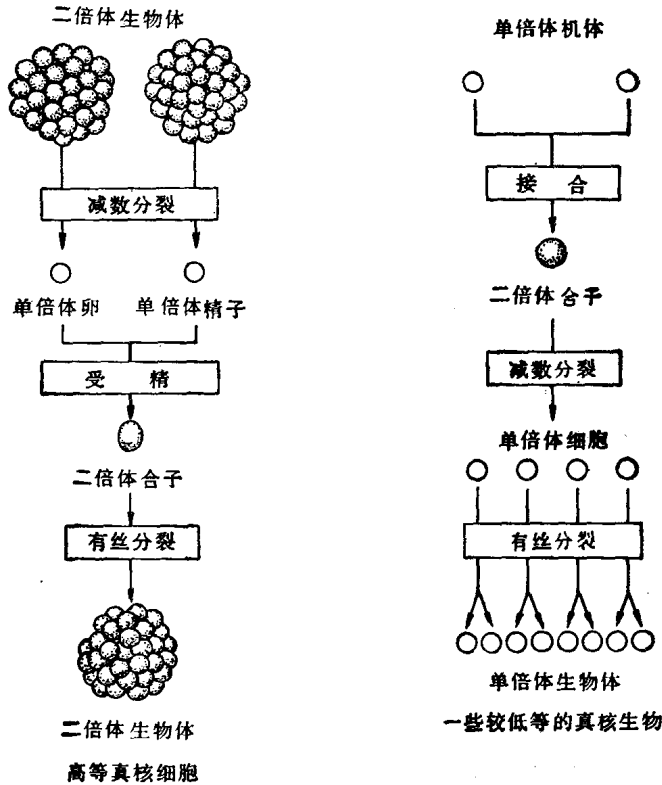


图 14-3 图解在高等真核生物内细胞在二倍体时期如何增殖形成一个多细胞机体，只有配子是单倍体的。与之相反，在一些较低等真核生物中单倍体细胞增殖，只有合子是二倍体细胞，它于交配之后短暂地存在。单倍体细胞用颜色表示。

为性的融合而特化的单倍体细胞称为配子 (gametes)。典型的配子有两种类型：一种大而不活动叫做卵 (egg 或 ovum)；另一种小而活动，叫做精子 (sperm 或 spermatozoon) (图 14-4)。当二倍体时期，配子融合后，细胞增殖并分化形成一个复杂的多细胞

生物。在大多数动物中，在种系（germ line）细胞和体细胞之间能找到一个有用的差别（但植物没有这种差别），前者产生下一代的配子，而后者形成身体的其余部分且不留后代。在某种意义上，体细胞仅仅为帮助种系细胞的存活和繁殖而存在。

有性生殖对生物在无法预料而易变的环境中的竞争有利

有性生殖的机制是精致的，耗费是很大的。它带来什么好处呢？为什么要进行呢？两性个体产生难以预料的不相似的子代，它的偶然的基因型看来至少可代表坏的变化和好的变化。为什么两性个体在竞争中会胜过靠无性过程产生的个体？虽然这问题仍不断使得遗传学家们为难，一般的结论似乎认为，通过有性生殖重新混和的基因有助于物种在不可预

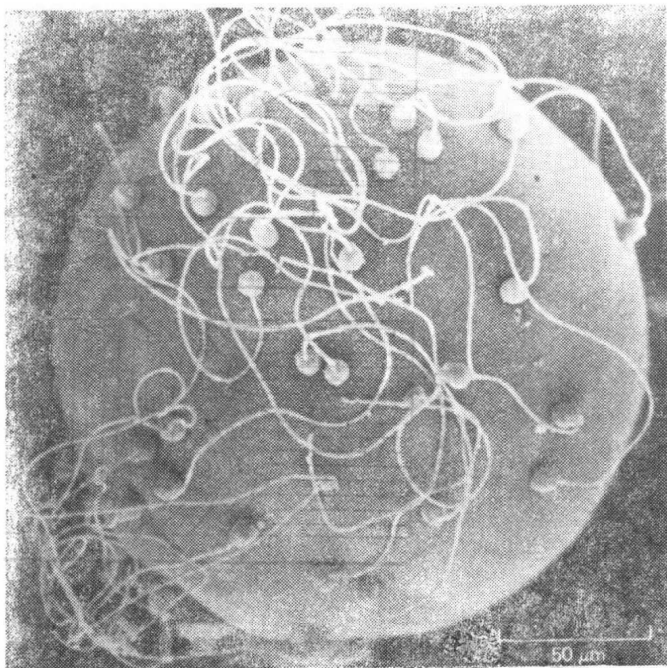


图 14-4 蛤卵的扫描电镜照片，在它的表面有许多精子。
(David Epel 赠)

言的易变的环境中存活下来。假使亲体产生许多具有广泛变异的基因组合的子代，那么其中至少有一个会有机会适合未来的环境。

我们在这里不准备详细讨论有性生殖对竞争带来的好处，而要集中讨论一个略为不同的问题：一个物种以有性的方式生殖，在它漫长的演化过程中将有什么结果？为什么几乎所有最复杂的生物都通过有性生殖而不通过无性生殖传代？

有性生殖有助于在大群体中建立有利的等位基因

进化在很大程度上依赖于突变，改变存在的基因，在原位上创造一个新的等位基因，即这些基因的变种。假定在一个群体中两个个体发生有利的突变，分别影响各个不同的遗传位点，因而影响不同的功能。在一个无性生殖的物种内，这两个个体各产生一个突变型子代的无性繁殖系，这两个无性繁殖系将竞争直到其中的一个战胜为止。由突变创造的两个有利的等位基因之一，将因此而在群体内传播，而另一个等位基因最终消失。这两个突变不可能使物种成员都得益，除非它们存在于同一个细胞系内；而且由于有利的突变是少有的，一般要经过很长时间才发生一次。另一方面，在一个有性生殖物种中，可借交配和重组把突变所创建的、在不同的个体上产生的、并影响不同位点的、有利的新等位基因带到同一基因组中去。几个这样有利的新等位基因能够同时在种群中传播而不是彼此竞争（图 14-5）。然而，详细的计算表明，这样的好处仅在非常大的种群中才有意义（大于 100 万）。

然而，一个复杂生物的进化，仅仅要求引入经改良的已有基因是不够的。它需要创建

新基因来从事新的功能。

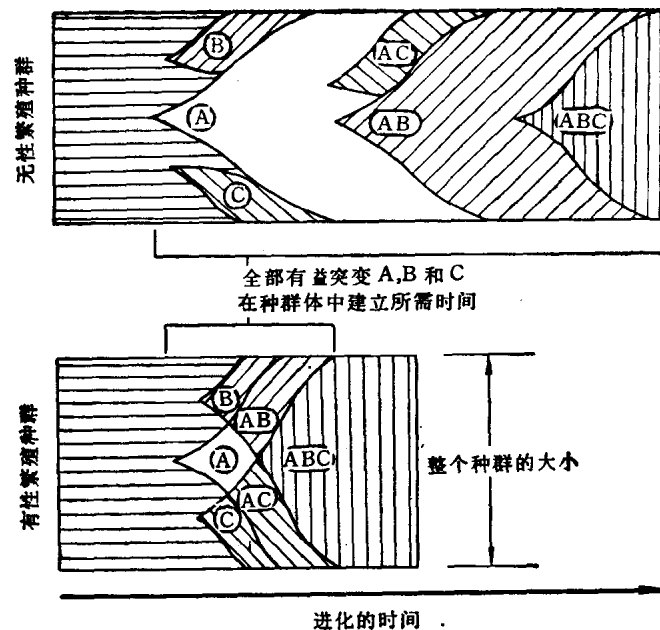


图 14-5 图解说明有性生殖如何有助于有利突变在种群内的传播，A、B 和 C 代表存在于三个不同部位三个有利突变，三者中 A 代表最适宜突变，当个体同时携带 A、B 和 C 三个突变时是最适宜的。在无性繁殖种群中，突变 A、B 和 C 最初出现在单独的个体中，这些个体彼此竞争如同与非突变型一样；A 胜利并固定在种群内，而 B 和 C 消灭。直到突变 B 重新出现在一个来源于突变 A 的个体中时才产生 AB 个体；直到突变 C 出现在一个 AB 个体中时才产生 ABC 个体。在有性繁殖种群内，突变 A、B 及 C 和上述一样，单独地产生于单个个体中，但是现在组合的 AB、AC 和 ABC 基因型可以迅速地由遗传重组建立。这样所有这三个有利突变同时在群体中传播，使种群迅速成为 ABC 基因型。

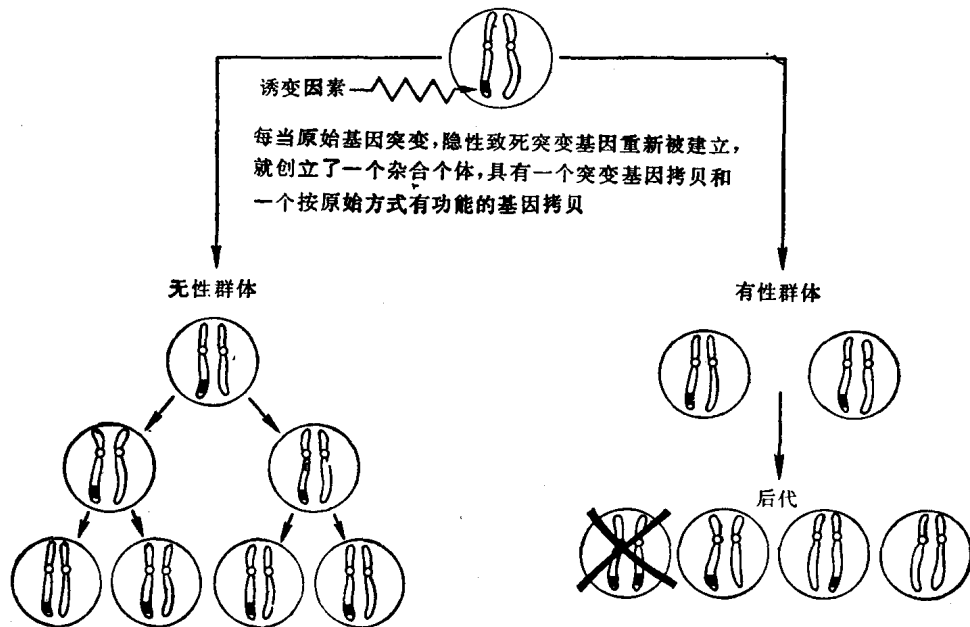
新基因借复制和趋异而进化

在多细胞动物中许多蛋白质可以分为族：如胶原、珠蛋白、肌动蛋白、丝氨酸蛋白酶等等，同族的蛋白质在功能上和氨基酸顺序上都有相似之处。毫无疑问，每一族都从单一祖基因通过复制和趋异过程进化而来。一个蛋白质族中的不同成员往往是身体的不同组织所特有的，在那里它们执行类似而特异的任务。新基因通过已有基因的趋异和特化而产生清楚地解释了复杂的多细胞机体的进化。然而我们将看到，事件的详细顺序就二倍体和单倍体物种来说是非常不同的。二倍体物种有一个重要的优点：每一个基因有一个闲置的拷贝，而这一闲置的拷贝会突变并用作革新的原料。单倍体物种就没有这种方便的手段来向更大而更复杂的基因组进化。为了了解机制，我们必须首先仔细地解释性和二倍性之间的关系。

有性生殖使一个二倍体物种保持二倍体

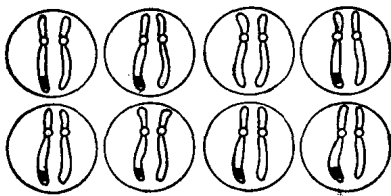
二倍体机体的每一个基因包含两个拷贝；在多数情况下单个拷贝足以维持健康和生存。一个破坏机能的重要基因的突变在单倍体个体中是致死的，但是在二倍体中，假使两个基因拷贝中只有一个受影响，可以是无害的。通常，二倍体生物的基因组内保留着许多

这样的隐性致死突变等位基因。然而，有性生殖对它们的频率有限制。那些双亲都携带相同基因的隐性致死突变的个体会继承两个都是突变基因拷贝，而得不到好的拷贝。这样的个体将死亡，而它们的突变基因拷贝亦将随之一起死亡。在群体内突变基因愈普遍，通过这种机理消除的比率也愈高。因此在突变等位基因的消除率和它由新的突变产生率

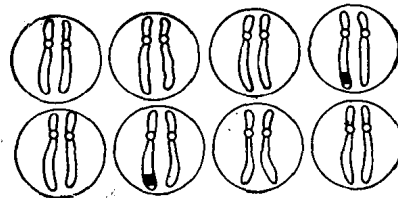


杂合的无性个体产生的子代全部相似于杂合体并且有生育力，在右方所示的机构为排除隐性致死基因不工作。

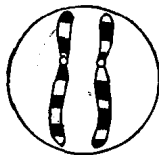
当两个杂合的个体有性交配，它们的子代中有些继承了隐性致死基因的两个拷贝和没有功能的基因拷贝，因而死亡。这帮助从群体中排除突变基因。



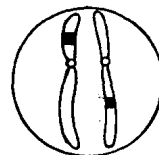
在群体内很大比例的个体带有隐性致死突变，只保留一个有功能基因拷贝。



隐性致死基因在群体中很少，大多数个体有两个有功能基因拷贝。



隐性致死突变以同样的方式堆积在许多不同部位，经许多代以后，无性群体的一个典型成员将只有多数原始基因的一个功能拷贝，因此是功能的单倍体。



隐性致死突变发生在其他部位，以同样方式保持在一个很低的频率，一个有性群体的典型成员将在极少部位有这样的突变，在多数基因中保留了两个功能拷贝。

图 14-6 略图表明有性生殖如何使二倍体机体在进化过程中保持二倍体。为了简便起见，只考虑了隐性致死突变，隐性有害的突变理由亦是相似的。

之间会达到平衡。在平衡时，隐性突变致死等位基因虽然远较其在单倍体种群中的为普遍，但仍然是罕见的：在提到的那个位点上的绝大多数个体是真正的二倍体，具有两个有功能的基因拷贝。同样原理应用到退化突变上它仅有害而不致死。

与此相反，我们要考虑到一个种群最初是由无性生殖而来的二倍体个体组成的。这里它们对两个基因拷贝中一个受影响的隐性的致死或有害突变没有选择余地。杂合的个体将没有因有性生殖重组而产生没有生活力的纯合个体的风险。这样经过许多代，隐性有害突变将在基因组内积累直到它从二倍体性退化到这样一种状况：此时其 DNA 总量仍与以往一样，但原有的每个必不可少的基因，仅保留一个有功能的拷贝。用这种方法这种生物就变成功能上的单倍体了。因此没有有性生殖，二倍体物种就不能保持二倍体，只有通过有性生殖才行（图 14-6）。

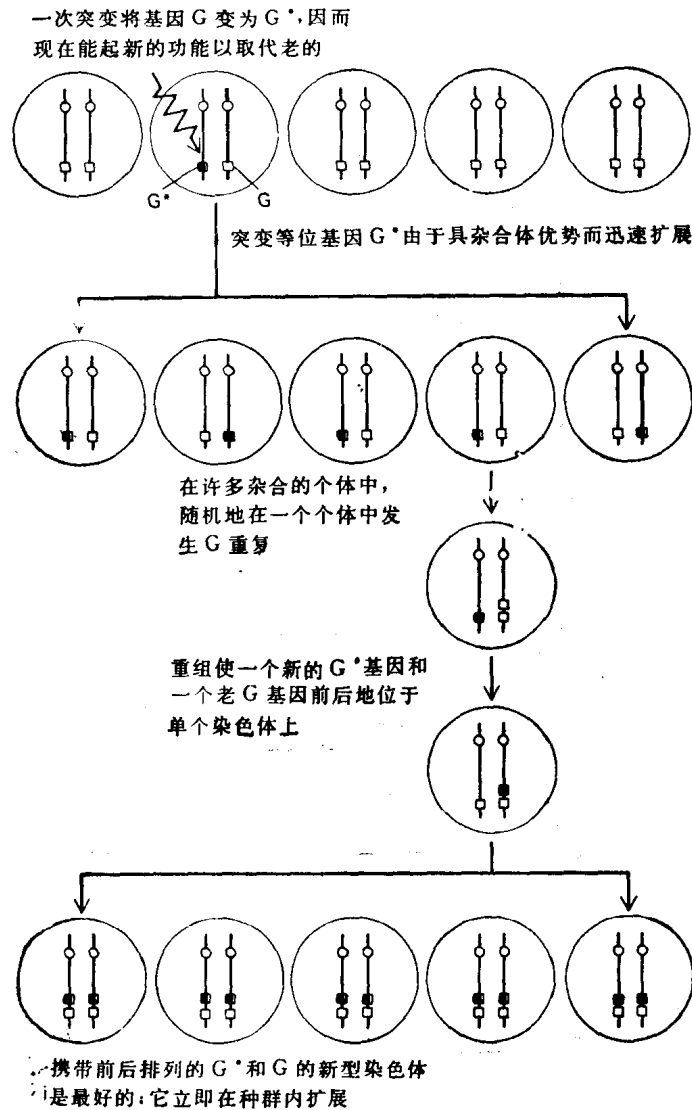


图 14-7 有性生殖的二倍体生物通过“突变，扩展和重复”的途径产生一个新基因 (G^{*})。

二倍体物种每一个基因有一个闲置的拷贝，能自由突变以执行新的功能²

我们已经说过隐性有害突变是最普遍的类型，现在让我们转而考虑改变了一个存在

基因而使它能执行一个有价值的新功能的突变。通常，突变将会在同时损害基因的原有功能。假使原有功能是有活力的，那么这变化对一个单倍体机体来说是不幸的，但是在二倍体生物中两个基因拷贝中的一个发生突变不仅是可忍受的，而且是有益的。杂合个体既得益于老基因的功能又得益于新基因的功能。具有两个老的等位基因的拷贝或两个新等位基因拷贝的纯合个体在适应上要差一些。在这种杂合子有利的情况上下，突变基因会通过有性二倍体种群迅速扩展直到平衡，此时老的和新的等位基因出现频率高，杂合个体数量亦很大（这种称为平衡多态的现象，已为实验所充分证明）。然而，当两个杂合子交配，按照通常孟德尔定律，它们的子代大部分将是适应稍差的纯合子。但是这情况不会一成不变的，会有办法向前发展的。

一个二倍体物种借增加新基因能迅速地丰富它的基因组³

在所有生物中，自发的基因重复不时发生：一个包含一个基因G拷贝的染色体通过DNA复制错误产生一个含有前后两个基因G拷贝的染色体。重复本身并不有利，也仅见于极少数个体中。不过，我们假定它发生在一个有利突变等位基因G* 由于杂合体优势而在种群内保持很高频率与原先等位基因G共存的位点上（图14-7）。于是在含GG（具有重复）的染色体的二倍体细胞中，带G* 等位基因的与GG染色体配对的同源染色体产生GG/G* 基因型的机率是很高的。在减数分裂时（见下）借遗传重组能够产生具GG* 染色体的配子。在这些配子中，原始的基因G和突变的基因G* 前后排列，已不是两个竞占同一个座位的等位基因，而是各有自己座位的两个分离的基因了。这是一次成功的组合，它迅速繁殖直到整个种群均由GG*/GG* 纯合体所组成（图14-7）。具有这种基因型的每一个体不仅有老基因G和新基因G* 的所具有的好处，它也能将这种好处传给它的全部子代。

如此，在有性二倍体物种内，新基因能够由已有基因的备用拷贝的突变而产生；新基因能够通过杂合体优势不丢失原始基因而变得普遍；最后，它们通过基因重复和遗传重组作为附加物被插入。这一系列事件只能出现在二倍体物种内，单倍体物种的更新较为困难。假若在获得新基因的过程中不丢失老的基因，它必须一直等到更新突变发生在已带有重复的适当位点上，而发生这类突变的个体将是极少的。由于特定的突变和特定的重复两者均仅偶尔发生，单倍体物种不得不化很长时间来等待它们发生结合（图14-8）。详细地计算表明，二倍体生物用具新效果的新基因来扩大并丰富其基因组的速率比单倍体生物快数百或数千倍。

总之，有性生殖保持二倍性，反过来二倍性给物种以特殊机会来进化出更大、更复杂和更适应的基因组。

现在我们要探讨性别的细胞机制的细节。首先将讨论发生遗传的重组和种系二倍体细胞分裂产生单倍体配子的减数分裂事件，然后讨论配子本身，最后讨论配子融合形成新的二倍体生物的受精过程。

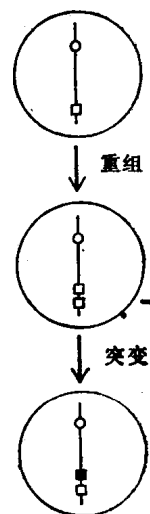


图14-8 单倍体生物中新基因的建立。这一系列事件看来比图14-7所示的简单得多，但是进程却非常慢。

小结

有性生殖包括二倍体和单倍体时期的周期性交替：二倍体细胞借减数分裂形成单倍体细胞，单倍体细胞在受精过程中双双融合形成新的二倍体细胞。在此过程中，基因组混合并重组得到一个具有基因已经重新分配的个体。在高等动植物上，生活周期的大部分处于二倍体阶段，单倍体阶段非常短暂。进化可能有利于有性生殖，因为随机的遗传重组会提高子代在一个不可预料而易变的环境中存活的机会。同时，性能促进有利突变在一个大的种群中传播。性对保持二倍性亦是必需的，因而为在高等动植物中新基因的迅速进化创造了条件。

减 数 分 裂⁴

观察的结果使我们了解生殖细胞是单倍体，所以必须靠细胞分裂的一种特殊机制产生，同时这也是提出染色体携带遗传信息的第一批观察结果之一。在1883年，在进行一种蠕虫（马副蛔虫 *Parascaris equorum*）发育的细胞学研究时，发现每个卵和精子核内只含有两条染色体，因而受精卵含有四条染色体。因此遗传的染色体理论能够解释长期未能解释的疑问，即尽管卵子和精子的体积差异悬殊，但母体和父体对子代的性状的贡献是相等的。

这一发现的另一重要提示是，生殖细胞必须经过一种特殊类型的核分裂才能形成，在这核分裂中染色体组分被精确地减半。在达到减数的减数分裂中染色体减少的行为变得比最初所设想的更为复杂。嗣后，直到1930年，由于大量细胞学和遗传学相结合的艰苦研究的结果，才确立了减数分裂过程的重要特征。

减数分裂包括两次核分裂而不是一次

除性染色体外，一个二倍体核内每一条染色体有着两份拷贝，一份来自父方，另一份来自母方。这两份拷贝称为同源染色体（homologs）。在普通的有丝分裂之前，每一条同源染色体均经复制，两份拷贝保持在一起为姊妹染色单体。这些姊妹染色单体排列在纺锤体上，其动粒丝各自指向一极。结果姊妹单体在后期被彼此分开，每一子细胞接受每一同源染色体的一份拷贝。但由二倍体细胞在减数分裂过程中产生的每个单倍体配子必定只有每对同源染色体中的一条。这种需要对细胞分裂的机制有一额外的要求，因为它意味着同源染色体一定要能彼此识别，并在其排列在纺锤体上以前配对。减数分裂所特有的每一染色体母方和父方拷贝配对的机制将在后面章节讨论。

若同源染色体配对有一种机制。减数分裂在原则上应在同源染色体在M期配对之前由单个有丝分裂周期的铈变省略了染色体的复制（S期）而发生的。结果细胞分裂能够直接地产生两个单倍体细胞。然而，实际的减数分裂过程更为复杂。在同源染色体配对之前，它们经过复制产生一对紧密联合的姊妹染色单体。减数分裂不同于有丝分裂之处在于姊妹染色单体的行为如同一个整体，就像染色体复制没有发生一样。首先，每个同源染色体就象他们是单个似的进行活动，寻找其同源对象并与之配对。配成的对即二价体，然后排列在纺锤体上。在后期两个同源染色体被分配到相对的两极，每一个仍然由

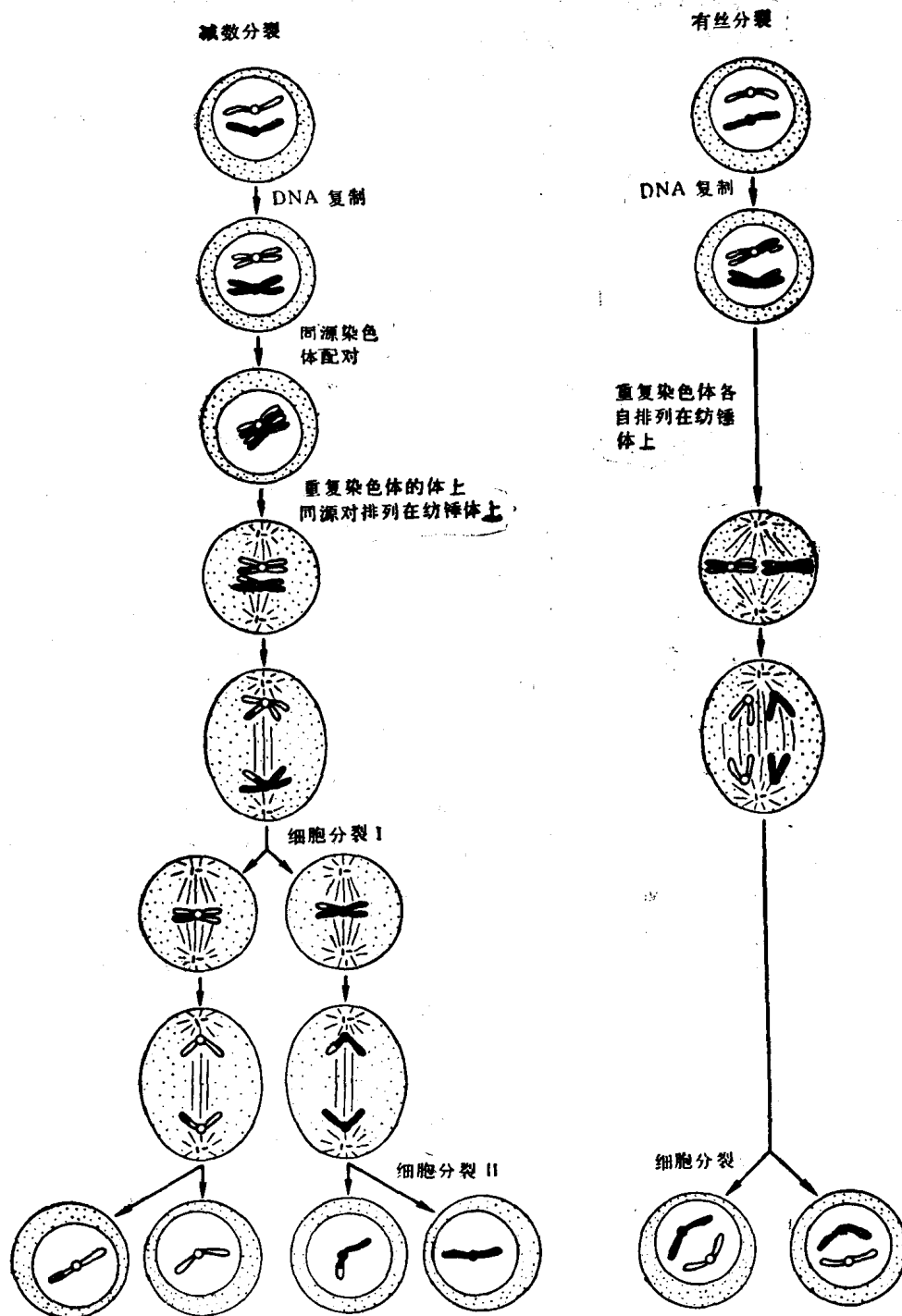


图 14-9 比较减数分裂和正常有丝分裂过程的略图。为了清楚起见仅示一组同源染色体。同源染色体配对是减数分裂所特有的；因为每一染色体是重复的，在配对前以相连姊妹染色单体形式存在，故需两次核分裂才能产生单倍体配子。因此每个二倍体细胞通过减数分裂产生四个单倍体细胞。

相联的姊妹染色单体组成。因此，当细胞减数分裂时，每一个子细胞接受两个同源染色体中的一个同源染色体的两份拷贝。因而这次分裂（减数分裂 I）的两个子细胞含有二倍体量的 DNA，但是与正常的二倍体细胞有两点不同：（1）每一个染色体的两份 DNA

拷贝都来自原来细胞中两个同源染色体之一(父方或母方同源染色体);(2)这两份拷贝是以紧密结合的姊妹染色单体所形成的单一染色体的形式被接受的(图 14-9)。

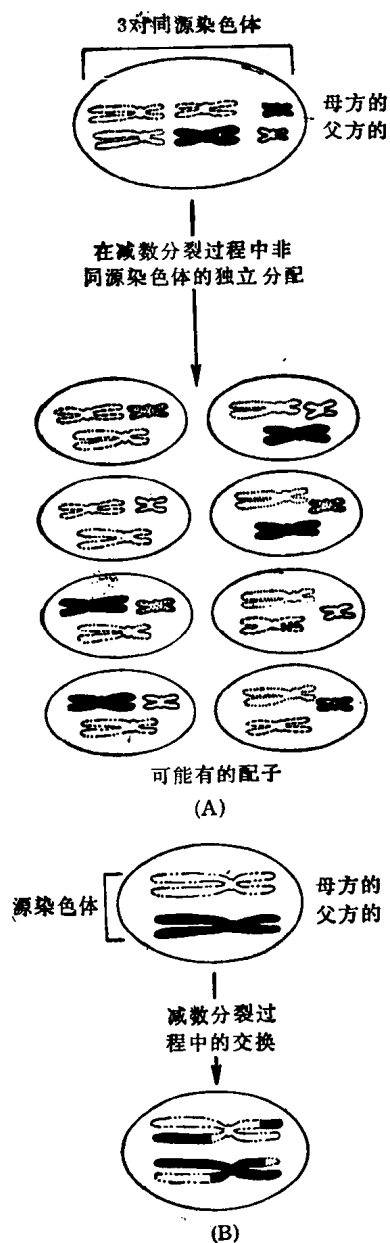


图 14-10 图解说明减数分裂过程中发生的对遗传物质再分配的两个主要起作用的事件。两种机制都增加营有性生殖的生物的遗传变异。(A)在第一次减数分裂过程中母方和父方同源染色体的独立分配,一具 n 个染色体的生物产生 2^n 个不同的单倍体配子,这里 $n=3$ 有 8 种如图所示的可能的不同配子。(B)在减数分裂前期 I 交换使同源染色体互换节段,因而在各染色体上基因再分配。

现在实际配子核可以简单地通过第二次细胞分裂,减数分裂 II 形成,在减数分裂 II 中染色体不经复制即排列在第二次分裂的纺锤体上,姊妹染色单体像正常有丝分裂一样分开,产生真单倍体 DNA 含量的细胞。这样,减数分裂由伴有一次染色体复制阶段的两次核分裂所组成,因而每一个细胞经过减数分裂产生四个单倍体细胞(图 14-9)。

同源非姊妹染色单体之间借交换增进遗传的再分配

我们已经知道基因可由两个不同个体配子的融合而混合。但光凭这种办法还不能产生遗传的变异。同一父母两个子代没有完全相像的,除非它们是同卵双生。这是由于早在两配子融合以前,早已在减数分裂过程中发生过两种不同的遗传再分配的缘故。

一种再分配是在减数分裂 I 时子细胞之间不同母方和父方同源染色体随机分布的结果,因为每一配子得到一个来自母方和父方染色体的不同混合物(图 14-10 A)。仅按这一事实,任一个体的细胞原则上能产生 2^n 个遗传性不同的配子,这里 n 是染色体的单倍数。例如人,每一个体至少能产生 $2^{23} = 8.4 \times 10^6$ 个遗传性不同的配子。但实际上的数目远较此数为大,因为在减数分裂 I 的漫长的前期发生同源染色体某些部分互换的染色体交换过程,每一对人的染色体上平均发生 2—3 次交换。这过程弄乱了配子内每一条染色体的遗传组成,如图 14-10 B 所示。

染色体交换涉及每两个染色体内单个母方或父方 DNA 双螺旋的断裂和借遗传重组过程将其彼此交互重新接起来。此过程中已知的分子细节第五章已有叙述。重组发生在减数分裂 I 的前期,在两条姊妹染色单体紧捆在一起,分不出各个单体来的时候(见后)。在这长长前期的更晚时候,每一染色体的两个分离染色单体又变得清楚可见。现在看到它们在其着丝粒处相连,在每个二价体中可以鉴别四个染色单体中的每一个属于这个或那个同源染色体。两个同源染色体仍在父方和母方染色单体间发生交叉处彼此保持接触。每一个接触点称为交叉(chiasma,复数 chiasmata),可以看到四个染色单体中有两个在同源