

发育重演律与生物进化

陆长富

(中南大学 生殖与干细胞工程研究所, 中国湖南 长沙 410078)

摘要: 发育重演律是生物个体发育的一般规律, 该规律认为生物个体的发育是类囊胚不断形成和演化的过程, 并认为生物进化亦是类囊胚不断形成和演化的过程. 因类囊胚层级不断增加而导致的生物体结构复杂程度提高的演化为纵向进化, 而不能提高生物体复杂程度的演化为横向演化, 生物的纵向进化具有周期性. 生物物种系进化与个体发育之间具有严格的对应关系, 一个物种经历的纵向进化的周期数与该物种所属个体完成发育所经历的细胞分化的周期数相等.

关键词: 类囊胚; 进化; 纵向进化; 横向演化

中图分类号: Q111.9

文献标识码: A

文章编号: 1007-7847(2011)02-0095-06

The Ontogenic Law and Evolutionary Biology

LU Chang-fu

(Institute of Human Reproduction and Stem Cell Engineering, Central South University, Changsha 410078, Hunan, China)

Abstract: The ontogenic law is a universal law of organism development. According to this law, organism development and evolution are both processes of repetitive blastocyst-like structure (BLS) formation and development. The evolution which increases the BLS levels and enhances the complexity of organism is named vertical evolution, while the evolution which can not enhance the complexity of organism is named horizontal evolution. The vertical evolution of organism is periodical. Phylogenetic evolution corresponds to organism ontogeny strictly. The number of the vertical evolution cycles which a species has gone through is equal to that of the cell differentiation cycles which the individual from the species to complete development does.

Key words: blastocyst-like structure; evolution; vertical evolution; horizontal evolution

(Life Science Research, 2011, 15(2): 095~100)

2009 年是达尔文诞辰 200 周年, 也是《物种起源》发表 150 周年. 《物种起源》的发表奠定了进化论的基础, 具有划时代意义. 进化论打破了生物物种之间的绝对界限, 使生物界成为相互联系的整体. 达尔文的自然选择学说很好地解释了生物与环境及生物之间奇妙而精确的适应关系, 并认为自然选择决定了生物进化的方向, 生存竞争的压力是导致生物进化的动力^[1]. 根据自然选择学说, 通过自然选择而生存下来的后代生物一般较前代生物更能适应环境, 因而对前代及与前代相似程度较大的生物具有淘汰或排挤的趋势, 高等生物由低等生

物进化而来, 因而对低等生物也有淘汰或排挤趋势. 现实情况却是从最低等的单细胞生物到最高等的哺乳动物并存, 低等生物并没有被高等生物淘汰, 而且, 生存竞争的压力对生物而言只是外因, 不可能是生物进化的根本原因.

发育重演律^[2]是作者根据现有生物发育知识总结的生物个体发育的一般规律, 根据该规律, 受精卵或发育成个体的细胞通过细胞分化形成囊胚. 囊胚由外胚滋养层和内细胞团构成, 外胚滋养层负责胚胎与外界的物质和营养交换, 为内细胞团提供合适的发育环境, 而内细胞团则继续分

收稿日期: 2010-08-25; 修回日期: 2010-11-03

作者简介: 陆长富 (1966-), 男, 湖南沅陵人, 中南大学副教授, 博士, 主要从事早期胚胎研究, Tel: 0731-82355305; E-mail: lcf1001@sohu.com.

化,形成类似囊胚的“类囊胚”。类囊胚由类外胚滋养层和类内细胞团构成,类外胚滋养层的作用是为类内细胞团提供发育的环境,而类内细胞团则会分化形成新的类囊胚,如此过程不断重复,形成一系列级别不同的类囊胚。类囊胚的类内细胞团一般不能形成本级别的类囊胚,因此,类囊胚的级别越低,其内的类内细胞团的发育潜能越低,最后一级类囊胚的类内细胞团不能形成新的类囊胚,而只能形成特定的功能细胞。由于这一发育过程以类囊胚的形成和演化为特征,可以称为“个体发育的类囊胚模式”。类囊胚模式是在生物的进化中形成的,某种生物类囊胚的最大层级数是一定的,该最大层级数可以反映该生物所属物种的进化程度。本文将根据发育重演律和类囊胚模式对进化论进行分析。

1 进化周期和进化的标尺

细胞分裂是细胞的基本生命活动,单细胞生物通过细胞分裂形成的子代细胞相当于下一代个体,这些后代个体有可能积聚在一起,经过漫长的岁月,细胞之间形成实质性的联系^[3],成为由一种细胞构成的简单多细胞生物^[4]。最初的简单多细胞生物的每个细胞均需直接从外界获取营养,即每个细胞均需与外界直接接触,因此整个个体不能过大,否则部分细胞会受到其他细胞的阻挡而与外部环境隔离,不能实现与外界环境的物质交换,使内部细胞不能获取营养和排出代谢产物,造成内部细胞的死亡,从而影响个体的生存。如果多细胞生物的外部细胞可以将外界环境的营养输送到个体内部,同时将代谢产物转移到环境中去,则内部细胞也可以存活。由于内部细胞不与外界环境直接接触,只能生活在外部细胞营造的环境中,因而可能表现出与外部细胞不同的特性^[5],从而出现进化史上最初的细胞分化,形成由两种不同特性的细胞构成的多细胞生物,这种多细胞生物在形态结构上与囊胚非常相似,是进化史上最初的类囊胚。由两种细胞构成的多细胞生物,其内部细胞形成的细胞团也不能过大,否则内部细胞团将面临简单多细胞生物相同的问题。在长期的进化过程中,像简单多细胞生物一样,内部细胞团的外层细胞与内部细胞出现了分工,在最外层细胞营造的环境中形成新的类囊胚,于是出现了进化史上的第二次细胞分化,形成了由3种细胞构成的较复杂多细胞生物。如

此过程不断重复,在类囊胚内不断进化出新的类囊胚,导致类囊胚的层级越来越多,生物体也越来越复杂。这就是单细胞生物演化成简单多细胞生物、进而进化成复杂多细胞生物的过程。

由于生物进化以形成类囊胚为特征周期性地,可以将这种周期称为生物进化周期,一个进化周期可能经历千万年计的漫长岁月,不同的周期经历的时间并不一定相等。

分析从单细胞生物到第一个类囊胚的形成,一个进化周期大致可分为单细胞阶段、简单多细胞阶段和类囊胚阶段。在单细胞阶段,每个细胞都是一个独立的个体。由一个细胞分裂而来的后代细胞如果没有分开而积聚在一起,各细胞之间并没有实质性的联系,只有松散的接触。但这些细胞之间可以有一定程度的相互影响,这种影响有可能经过漫长的岁月而得到加强,从而最终在这些细胞之间建立实质性的联系,使这些细胞结合成有机的整体,进化周期进入简单多细胞阶段。在简单多细胞阶段,细胞之间形成紧密连接,外界环境的液体不能自由进入个体内部。由于每个细胞都需直接从外界获取营养,细胞只能排布在个体的表面,如果细胞分泌液体,这些液体有可能在细胞间积聚,使简单多细胞生物成为充满液体的囊状,在个体内形成与外界隔离的内环境,初具类囊胚雏形。在该阶段,每个细胞都有一部分与外界接触,一部分与个体的内环境接触,细胞通过与内外环境接触的细胞表面跟内外环境进行物质交换。由于内外环境的差别,细胞与内外环境的物质交换使细胞具备了将物质有选择地从—个环境转移到另一个环境的功能。生物个体即依靠这种转运功能将内环境多余的液体和代谢产物排出,防止内环境液体和代谢产物积聚而危害个体的生存,因此,内环境是相对稳定的环境。在长期的生活史中,个体的部分细胞有可能完全被封闭在个体内部,只能依靠内环境存活,逐步发展出适应内环境的特性而与外部细胞出现差异,出现进化史上的首次细胞分化,成为类内细胞团,形成真正意义上的类囊胚。类内细胞团的形成标志第一个进化周期的完成,也是第二个进化周期的开始。在第二个进化周期内,类内细胞团将以相似的过程进化出第二个类囊胚,如此过程将周期性地,导致类囊胚的层级越来越多,生物个体也越来越复杂。裸子植物到被子植物的变化,即是这一进化过程的体现。基于

类囊胚层级数多少的生物体结构的复杂程度,是判断生物进化程度的重要依据。

类囊胚层级增多而形成的复杂结构,会遗传给生物个体的后代,使个体的发育经历与种系进化相似的过程,个体的解剖和组织结构,实际上记录了个体的发育过程,因此,个体的发育过程和解剖结构,保存了物种进化的信息。这种保存在个体发育和结构中的信息同地层中的化石一样,是研究生物进化的材料和证据。与化石相比,这种信息更易获得,可以提供化石不能提供的动态细节。物种经历了几个周期的进化,该物种个体的发育就会经历相同周期的细胞分化^[6],形成层层套叠的结构(图1a),该结构的最内部为最后形成的功能细胞。如果以最内部的功能细胞为原点,画一条从左向右的数轴(图1b),该数轴的方向即是生物进化的方向,类外胚滋养层与数轴的交点则代表生物进化的程度。该数轴最右和次右的两个刻度,分别由胎盘(哺乳动物的外胚滋养层)和羊膜与数轴相交形成,可标上胎盘和羊膜,表示进化到该阶段的生物为胎盘动物和羊膜动物。与此相应,其他刻度也可标上相应类外胚滋养层的名称,这样便形成了生物进化的标尺,每一刻度代表一个进化周期。进化标尺是简化和抽象的生物个体结构,每种生物在标尺上均有对应的位点,该位点即代表该物种进化的程度。原点代表单细胞生物,原点到第一个刻度之间为只有一种细胞的简单多细胞生物,而哺乳动物(严格来说应为胎盘动物)位于最右刻度的右侧,处于向下一刻度的进化过程中。该标尺同样适用于植物,只是刻度的名称要作相应改动。

2 纵向进化和横向演化

物种经历的进化周期越多,该物种所属个体发育形成的类囊胚的层级就越多,生物个体的结构因而越复杂,这种因进化周期增多而导致的生物个体复杂性提高的变化可称为纵向进化或垂直进化。生物个体类囊胚层级数的多少不但是判断生物进化程度的依据,而且是衡量生物进化程度的标准。根据这一标准,在时间上没有相继关系、没有亲缘关系或亲缘关系很远的物种之间也可以进行进化程度的比较。同一物种的不同个体之间,类囊胚的层级数是一致的,因而进化程度相同。这些个体之间的性状可以有较大程度的差异,群体的平均性状还可能向某种方向演化,以

致后代群体表现出明显不同于祖先群体的特性,甚至演变成不同的物种,但这种演化并不涉及类囊胚层级数的变化,不同于上述的纵向进化,可称为横向演化或水平演化。一般来说,纵向进化要慢于横向演化。以往的进化论由于不能区分纵向进化和横向演化,或区分的意义和标准不明确,常将横向演化当成进化。实际上,如果导致物种向某一方向横向演化的条件发生改变,物种有可能向原来相反的方向演化。

加拉帕哥斯(Galapagos)群岛是因火山喷发而形成的群岛,位于南美洲西部的太平洋,距南美



图1 个体的结构(a)和进化的标尺(b)

圆环示类外胚滋养层,实心圆示最末级类囊胚的类内细胞团。

Fig.1 The structure of organism (a) and evolution rule (b)

Circles represent trophoderm-like structures, and the round represents the inner cell-like structure of the last blastocyst-like structure.

海岸约1000 km,从来没有与大陆相连,因而处于相对隔绝状态。岛上生活着许多奇特的生物,达尔文曾在该岛上观察过这些生物,对达尔文形成进化论思想有重大影响。岛上有一些达尔文研究过的雀形目小鸟,现在被称为达尔文地雀,因适应岛上不同环境而分为不同的亚种。这些被认为起源于同一祖先物种的亚种之间因适应不同生态位而在形态上表现出明显的差异,有的甚至变成了鸫的样子(鸫型地雀)^[7]。如果将这些亚种中的某个亚种,如鸫型地雀,置于与加拉帕哥斯群岛相似而没有雀类生活的环境,则鸫型地雀的后代物种,完全有可能演变成与鸫型地雀的姊妹物种甚至祖先物种相似的物种,这些物种虽然在时间上是前后相继的,但后代物种的进化程度并不一定比祖先物种高,因而是横向演化而非纵向进化。在《物种起源》中,达尔文列举了大量横向演化的例子作为生物进化的证据,实际上是不恰当的。

纵向进化可用进化标尺表示,但进化标尺在应用上并不会如此简单,因为同一类内细胞团可以形成多个类囊胚,这些类囊胚称为姊妹类囊

胚。姊妹类囊胚的发育命运可以相同,也可能不一致。发育命运相同的类囊胚为同类型类囊胚,如肌外膜内的类囊胚均发育为肌束。而发育命运不同的类囊胚为不同类型类囊胚或异型类囊胚,如卵黄囊和羊膜囊互为异型类囊胚。同型类囊胚由于发育命运相同,发育潜能一致,形成下级类囊胚的层级数是相同的,因而不会影响对纵向进化的判断。异型类囊胚的发育潜能则有可能不一致,形成下级类囊胚的层级数有可能不同,这种情况下,以哪个类囊胚的层级为标准,即如何确定主标尺,尚需进一步研究。

姊妹类囊胚的增多也会增加生物体结构的复杂性,在判断生物的进化程度时,也应该考虑这种复杂性。类囊胚层级数相同的生物,其相同级别的类囊胚内姊妹类囊胚的类型越复杂,即姊妹类囊胚的类型越多,则生物的进化程度越高。姊妹类囊胚类型增多而导致的生物体结构复杂性的提高,是介于纵向进化和横向演化之间的一种演化,在判断生物的进化程度时,这一演化的重要性要低于纵向进化。姊妹类囊胚的演化具有纵向进化的性质,其下级类囊胚的层级数是判断生物进化程度的重要指标,具有副标尺的价值。在主标尺衡量结果一致的情况下,可通过副标尺衡量的结果比较生物的进化程度。同型姊妹类囊胚的数目多少不影响对纵向进化的判断,可当作横向演化处理,例如:单个豆荚内种子数的多少不能作为判断豆类植物进化程度的指标。

个体的发育和结构层次可以反映纵向进化的历程,但不能反映横向演化的过程。

3 自然选择的作用

自然选择学说是达尔文进化论的核心内容,达尔文认识到生物普遍具有变异的特性,有的变异能够遗传给后代,达尔文同时认为生物具有过度繁殖的倾向,而生存的空间和条件是有限的,过度繁殖的生物个体只有部分能生存下来,这就决定生物个体必须为生存而进行斗争,包括与种内的个体竞争和与各种影响生物生存的环境条件进行斗争。通过生存斗争,只有具有利于个体生存的变异的个体才能生存下来,而具有不利生存的变异的个体则会遭到淘汰。通过选择而生存下来的具有有利变异的个体,可以将有利变异遗传给后代,使后代更多个体具有有利的变异,这些后代个体之间通过竞争,只有具有更有利变异的

个体才能在竞争中胜出,使得某种变异通过一代一代的积累而逐渐变得显著,自然选择就这样促使物种向着某种方向演化。达尔文将这种演化当作生物进化的证据,认为促使生物向某种方向演化的自然选择是生物进化的动力,是这种动力促使生物由低级向高级的进化,同时将生物的多样性也归因于自然选择。由于总是更具生存优势的个体能通过自然选择,后代生物一般经过“改进”,较前代及与前代相似程度较大的生物更具竞争优势,因而对前代及与前代相似程度较大的生物具有排挤和淘汰的倾向,这很自然就会得出高等生物淘汰低等生物的不当结论,达尔文对自然选择的认识显然是有局限的。

自然选择导致的生物向某种方向的演化大多是横向演化,这种演化可以使生物更能适应其生活的环境,却并不一定能导致生物由低级向高级进化。如果竞争的条件发生变化,自然选择导致的生物演化方向就会发生改变,甚至有可能向原来相反的方向演化。将飞蛾置于浅色背景的环境中,颜色较浅的飞蛾不易被捕食者发现而具有竞争优势,导致飞蛾向与环境相似的浅颜色演化,如果将背景换成深色,演化的方向就会反转。

自然选择并非导致生物多样性的原因,反而会降低生物的多样性。个体间的竞争会导致部分个体死亡,因而会降低个体的多样性,对个体一般是不利的。但个体间的竞争淘汰了带有不利于生存的性状的个体而保留了对生存有利的个体,会使其所在的物种更能适应环境,对物种是有利的。物种间的竞争有可能导致劣势物种的灭绝,因而会降低物种的多样性。生物的多样性是由于具有不同的环境而生物又能产生适应不同环境的变异,这些变异经过自然选择而得以保存,不具这些变异的则被淘汰,看起来好像是自然选择造就了生物的多样性,实际上这种经过了选择的多样性,其多样的程度已大为降低。家养动物和植物的变异程度要远远大于自然状态下的生物,也就是说家养动物和植物更具多样性,这是由于在人工干预的情况下,自然选择对家养动物和植物的作用减弱甚至消失。单就体重这一性状来说,成熟家犬的体重可以相差几十倍,其变异程度甚至超出了自然状态下相近物种间的变异。

竞争通常存在于争夺同一生态位的生物之间。生活在同一块土地上的非洲黑犀牛和白犀牛因嘴吻形态不同而具有不同的取食习惯,各自偏

好不同的植物,从而避免或减弱了相互竞争.在纵向进化上进化程度不同的生物在结构上常常具有较大差别,各自依赖的生态位常常不同,它们之间的竞争较小.一般在进化程度上的差异越大,生物间的竞争就越小.由于依赖的生态位不同,低等生物并不一定会被高等生物淘汰.即使在争夺同一生态位的竞争中,也并不总是高等的一方获胜,不同生物之间的竞争结果取决于竞争的条件和规则,而不是进化程度的高低.在远离海岸的陆地,植物之间的竞争主要取决于对阳光的争夺,一般是长得高大的乔木较灌木和草本植物具有优势,而在经常遭受台风袭击的海岛或海岸地区,乔木由于树大招风而易于被台风吹折,低矮的草本和灌木因而更具竞争优势.高等生物的优势在于其拥有的性状更多,性状的组合更复杂,因而能产生更多适应不同环境的变异,可以向低等生物未曾涉足的空间拓展.

如果生存的空间足够大,允许所有不带致死变异的个体都能生存,也就是让自然选择不起作用,一个祖先物种的所有后代就会在某个性状的两极之间呈现连续的分布.在这个连续的分布中,大多数个体均呈中间类型,只有少数具有极端性状的个体分布在两极,即整个群体呈正态分布或偏态分布.尽管具有极端性状的个体非常少,但随着群体数量的增大,整个群体的变异范围还是有可能继续扩大,使极端性状继续向更极端的方向延伸.由于长颈鹿的祖先物种具有产生向长颈演化的变异的可能,如果不加选择,长颈鹿还是有可能出现,只是占群体的比例非常低,就像在人群中偶尔会有极端的高个个体.这样的群体尽管变异范围非常大,由于没有形成生殖隔离,在群体内存在遗传交流,因而仍属同一个物种,就像体貌特征相差非常大的家犬属于同一物种一样.但自然选择的作用是无处不在的,理论上的连续分布在现实中很难出现,因为自然选择淘汰了部分个体或群体而使连续的分布出现断裂,存活的个体被割裂为不同的亚群,这些亚群之间的性状因而有了明显差别.性状具有明显差别的亚群各自适应不同的环境,亚群之间可能不再进行基因交流而成为不同物种,这个意义上,可以说正是自然选择促成了新的物种.自然选择除了将变异范围过大的群体分为不同的亚群、剔除群体中变异过大的个体外,有时还会严格地向极端性状进行选择,使稀少的极端性状在物种中

的频率迅速提高,造就了许多奇特的物种,长颈鹿的形成就是长期向长颈单向选择的结果.

自然选择可以促成新的物种,也可能使劣势物种灭绝,更多的时候是限制潜在物种成为现实物种.在自然状态下,许多家养动物和植物的品系都不能出现.脖子较短、潜在的长颈鹿的姊妹物种和曾经出现过的过度物种均被自然选择淘汰.由祖先物种演化成长颈鹿需要以千万年计的漫长岁月,但演化的时间再漫长,长颈鹿长得再高,长颈鹿也不一定比祖先物种更高级.只要改变选择的规则,对长颈鹿向短颈的方向进行选择,长颈鹿的脖子就会变短,甚至有可能演变成其过度物种和祖先物种相似的物种.

只有纵向进化才能导致生物由低级向高级的变化,自然选择对纵向演化的意义有待进一步研究.自然选择只是外因,即使是横向演化,也只有当生物能产生向某种方向的变异时,自然选择才能发挥作用,促使生物向这一方向演化.纵向进化有其内在的机制,生物以其固有的节律和速度增加类囊胚的层级数,进化的速度可能取决于基因变化的速度.类囊胚层级的增加能否在现实中实现还是会受到自然选择的限制,当类囊胚层级的增多不利于生物存活时,纵向进化就不能实现.理论上,哺乳动物类囊胚的层级数存在继续增加的趋势,能否增加则取决于类囊胚层级的增加是否会危及个体的生存.通过计算羊膜动物出现到胎盘动物出现之间的时间间隔,可大致推算哺乳动物进化到下一阶段的时间.纵向进化是一个过程,像其他过程一样,纵向进化也会有始有终,如果在哺乳动物阶段,类囊胚层级的增多再也不能产生有利的作用,纵向进化有可能在哺乳动物阶段终止.通过人力的干预可以影响横向演化的方向和进程,而对于纵向进化,目前人类尚无能为力.

4 个体发育与种系进化的关系

个体发育是由基因控制的,个体的发育过程就是干细胞的分化过程.根据发育重演律和发育的类囊胚模式,干细胞的分化以形成类囊胚为特征周期性地^[6]进行,个体完成发育所经历的细胞分化的周期数与该生物所属物种经历的纵向进化周期数相等.个体发育与种系进化这种关系的形成,是由于种系进化是通过个体发育实现的.个体的基因结构或表达方式可能变得较前代复杂而形成新的类囊胚,增加的类囊胚导致生物个体结构的复杂

化,如果这种复杂化对个体无害甚至有益而能通过自然选择,这种复杂化就有可能在群体中扩散,最终形成更为复杂的物种,从而导致物种的进化。

在进化过程中,生物体的基因构成经历了由简单到复杂的过程,生物体增加类囊胚的层级,是由于获得了新的相关基因或新的基因表达方式,这一基因或这些基因也会在发育过程中发挥作用^[8-10],控制类囊胚的形成,因此该基因或该组基因就是控制干细胞分化的基因,这些基因会在干细胞分化即类囊胚形成时表达。

在寻找发育相关基因时,可以比较生物发育关键阶段,即细胞分化前后的基因表达,寻找细胞分化前后表达有差异的基因,在其中确定发育的相关基因。由于细胞分化的起点和终点难于精确确定,实际上很难分离到纯的分化前后的组织,混杂的其他组织也可能干扰实验结果。如果能找到纵向进化上前后相继的相邻物种,较低等生物少经历一个进化周期,两种生物在结构上,其类囊胚的层级数相差一个级别,较低等生物不具有较高等生物拥有的一些基因,这些相差的基因中,即有控制形成相差级别的类囊胚的相关基因。例如:哺乳动物的骨骼肌的发育至少需要经历3次细胞分化^[11],在全部分化完成、形成肌纤维之前,发育中的骨骼肌实际上是没有肌纤维的,要分离到只进行了第一次和第二次分化的幼稚骨骼肌(实际上是将要形成骨骼肌的类囊胚)非常困难,比较这两次分化前后的基因表达也就无从谈起。在进化过程中,骨骼肌也必然经历了由简单到复杂的过程^[12],在生物的进化史中,也必然出现过只需一次细胞分化和两次细胞分化形成的较简单的骨骼肌,具有这种骨骼肌的生物还可能在现实中存在,只要找到这样的生物,比较几种不同骨骼肌之间的基因表达,就可找到控制哺乳动物骨骼肌各分化步骤的相关基因。反之,找到控制干细胞分化的基因,也就找到了导致纵向进化的基因。

生物能形成不同的器官,是由于姊妹类囊胚的演化出现了歧化,即形成了异型类囊胚,因此,上述方法可用来研究器官进化和姊妹类囊胚进化对纵向进化的意义。例如,可以分别考查鱼类、两栖类、爬行类、鸟类、哺乳类的骨骼肌,比较它们发育和结构层次的差异,就可看出骨骼肌进化和纵向进化的关系,进一步揭示纵向进化的机制。

参考文献(References):

- [1] 查尔斯·罗伯特·达尔文.钱逊(译).物种起源[M].重庆:重庆出版社(DARWIN ROBERT Charles. QIAN Xun(Translation). The Origin of Species[M]. Chongqing: Chongqing Press), 2009. 44-262.
- [2] 陆长富.发育重演律[J].自然杂志(LU Chang-fu. A basic law of individual development[J]. Chinese Journal of Nature), 2008, 30(5): 291-295.
- [3] ABEDIN M, KING N. Diverse evolutionary paths to cell adhesion[J]. Trends Cell Biology, 2010, 20(12): 734-742.
- [4] NISHII I, MILLER S M. Volvox: Simple steps to developmental complexity[J]. Current Opinion in Plant Biology, 2010, 13(6): 646-653.
- [5] 李富恒,谭大海,齐东来,等.植物发育中的位置信息[J].东北农业大学学报(LI Fu-heng, TAN Da-hai, QI Dong-lai, et al. The role of positional information in plant development[J]. Journal of Northeast Agricultural University, 2009, 40(2): 134-139.
- [6] 陆长富.发育重演律与干细胞研究[J].自然杂志(LU Chang-fu. The ontogenic law and stem cell research[J]. Chinese Journal of Nature), 2009, 31(5): 285-289.
- [7] TEBBICH S, STERELNY K, TESCHKE I. The tale of the finch: adaptive radiation and behavioural flexibility[J]. Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences, 2010, 365(1543): 1099-1109.
- [8] FRITZSCH B, BEISEL K W. Evolution and development of the vertebrate ear[J]. Brain Research Bulletin, 2001, 55(6): 711-721.
- [9] KOZMIK Z. Pax genes in eye development and evolution[J]. Current Opinion in Genetics & Development, 2005, 15(4): 430-438.
- [10] BECKER A, THEIBN G. The major clades of MADS-box genes and their role in the development and evolution of flowering plants[J]. Molecular Phylogenetics and Evolution, 2003, 29(3): 464-489.
- [11] SANGER J W, CHOWRASHI P, SHANER N C, et al. Myofibrillogenesis in skeletal muscle cells[J]. Clinical Orthopaedics and Related Research, 2002, 403 (Suppl): S153-162.
- [12] SEIPEL K, SCHMID V. Evolution of striated muscle: Jellyfish and the origin of triploblasty[J]. Developmental Biology, 2005, 282(1): 14-26.