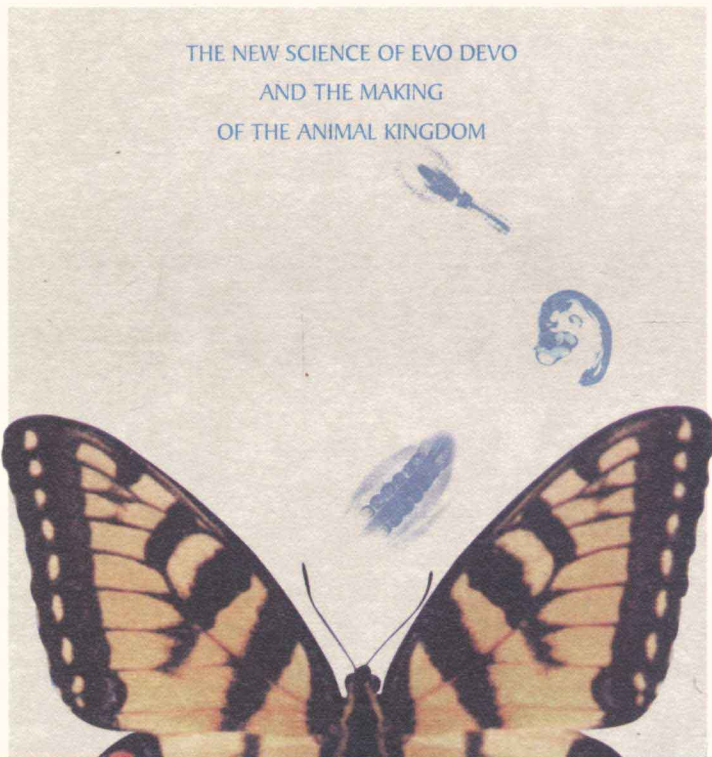




开放人文

ENDLESS FORMS MOST BEAUTIFUL



[美] 肖恩·卡罗尔 著 王晗 译

Sean B. Carroll

# 无尽之形最美

动物建造和演化的奥秘

上海世纪出版集团

**图书在版编目(CIP)数据**

无尽之形最美:动物建造和演化的奥秘/(美)

卡罗尔(Carroll, S. B.)著;王晗译. —上海:

上海科学技术出版社, 2012. 7

(开放人文系列)

ISBN 978-7-5478-1298-3

I. ①无… II. ①卡…②王… III. ①个体发育—进化论 IV. ①Q112

中国版本图书馆CIP数据核字(2012)第097874号

---

责任编辑 张帆

---

**无尽之形最美:动物建造和演化的奥秘**

[美]肖恩·卡罗尔 著

王晗 译

出版 世纪出版集团 上海科学技术出版社  
(200235 上海钦州南路71号 www.ewen.cc www.sstp.cn)  
发行 上海世纪出版集团发行中心  
印刷 上海商务联西印刷有限公司  
开本 635×965mm 1/16  
印张 20.75  
插页 12  
字数 220 000  
版次 2012年7月第1版  
印次 2012年7月第1次印刷  
ISBN 978-7-5478-1298-3/N·32  
定价 48.00元

无尽之形最美

## 世纪人文系列丛书编委会

主任

陈 昕

委员

丁荣生	王一方	王为松	毛文涛	王兴康	包南麟
叶 路	何元龙	张文杰	张英光	张晓敏	张跃进
李伟国	李远涛	李梦生	陈 和	陈 昕	郁椿德
金良年	施宏俊	胡大卫	赵月瑟	赵昌平	翁经义
郭志坤	曹维劲	渠敬东	韩卫东	彭卫国	潘 涛

## 出版说明

自中西文明发生碰撞以来,百余年的中国现代文化建设即无可避免地担负起双重使命。梳理和探究西方文明的根源及脉络,已成为我们理解并提升自身要义的借镜,整理和传承中国文明的传统,更是我们实现并弘扬自身价值的根本。此二者的交汇,乃是塑造现代中国之精神品格的必由进路。世纪出版集团倾力编辑世纪人文系列丛书之宗旨亦在于此。

世纪人文系列丛书包涵“世纪文库”、“世纪前沿”、“袖珍经典”、“大学经典”及“开放人文”五个界面,各成系列,相得益彰。

“厘清西方思想脉络,更新中国学术传统”,为“世纪文库”之编辑指针。文库分为中西两大书系。中学书系由清末民初开始,全面整理中国近现代以来的学术著作,以期为今人反思现代中国的社会和精神处境铺建思考的进阶;西学书系旨在从西方文明的整体进程出发,系统译介自古希腊罗马以降的经典文献,借此展现西方思想传统的生发流变过程,从而为我们返回现代中国之核心问题奠定坚实的文本基础。与之呼应,“世纪前沿”着重关注二战以来全球范围内学术思想的重要论题与最新进展,展示各学科领域的新近成果和当代文化思潮演化的各种向度。“袖珍经典”则以相对简约的形式,收录名家大师们在体裁和风格上独具特色的经典作品,阐幽发微,意趣兼得。

遵循现代人文教育和公民教育的理念,秉承“通达民情,化育人心”的中国传统教育精神,“大学经典”依据中西文明传统的知识谱系及其价值内涵,将人类历史上具有人文内涵的经典作品编辑成为大学教育的基础读本,应时代所需,顺时势所趋,为塑造现代中国人的人文素养、公民意识和国家精神倾力尽心。“开放人文”旨在提供全景式的人文阅读平台,从文学、历史、艺术、科学等多个面向调动读者的阅读愉悦,寓学于乐,寓乐于心,为广大读者陶冶心性,培植情操。

“大学之道,在明明德,在新民,在止于至善”(《大学》)。温古知今,止于至善,是人类得以理解生命价值的人文情怀,亦是文明得以传承和发展的精神契机。欲实现中华民族的伟大复兴,必先培育中华民族的文化精神;由此,我们深知现代中国出版人的职责所在,以我之不懈努力,做一代又一代中国人的文化脊梁。

上海世纪出版集团  
世纪人文系列丛书编辑委员会  
2005年1月

无尽之形最美

# 译者序

花了将近3年的时间，此书的翻译终于曲终幕落。因为平时工作繁忙，只能利用凌晨或深夜，出差时飞机或火车上以及一些节假日的点点滴滴的时间，一句一段一页，锱铢累积而成。在这里，很想回顾一下我与演化发育(Evo Devo)的不解之缘。

我对演化发育的最初兴趣，发生在大约1995—1996年间——即我在美国韦恩州立大学(Wayne State University, Detroit)生物科学系攻读博士学位的最后一年。那时，我在卡尔·弗里曼(D. Carl Freeman)教授实验室经过4年多的不懈努力，已经完成了博士论文的主要研究工作，一边撰写学术论文和博士论文，一边寻找博士后研究的机会。

我的博士学位属于演化生物学，主要研究植物杂交带(hybrid zone)的演化及其在物种形成(speciation)过程中的作用机制。我们研究的大型蒿(big sagebrush) *Artemisia tridentata* 杂交带位于美国西部犹他(Utah)州境内。大型蒿是北美洲西部常见的灌木，通常能够



生活几十年，且以风传授花粉，但其多数种子仅能散布到离其母本 2 米范围之内，所以其种间基因流 (gene flow) 很低。两类亚种 (subspecies)，山谷大型蒿 (basin big sagebrush) *A. t. ssp. tridentata* 和山地大型蒿 (basin big sagebrush) *A. t. ssp. vaseyana* 分别生长在该区域的山谷和山上，而且呈现邻地 (parapatric) 分布。在犹他州北部，山地大型蒿在海拔 1 870 米之上的生境生活，而山谷大型蒿则在海拔 1 777 米之下的生境生活。这两类亚种在这两个海拔区域之间的狭窄地带相遇、杂交并形成杂交带。

两类亚种形态上呈现较大的差异，比如与山地大型蒿相比，山谷大型蒿枝冠较高大，枝叶也较宽长，而且因为产生不同种类的次生代谢物，而散发不同的芬香气味。大型蒿杂交带很可能在 1 万多年前随着北美洲最后冰川 (glaciation) 的后退就已经形成。那么，1 万多年来，是什么类型的自然选择力量维持大型蒿杂交带的稳定性呢？

当时有许多假说解释杂交带稳定性和演化规律。英国著名演化生物学家尼克·巴顿 (Nick H. Barton) 提出的“动态—平衡假说” (the dynamic-equilibrium hypothesis)，主张杂交破坏了协同适应基因复合体 (coadapted gene complex)，导致杂种在发育上和生理上出现问题，而呈现较低的适合度 (fitness)。所以这个模型认为，自然选择力量仅仅来自于内在的遗传因素。动态—平衡假说认为，杂交带能够不断地迁移，直到限制在种群密度低的区域。相反，我的博士学位委员会成员之一，威廉姆·摩尔 (William S. Moore) 教授提出了“有界杂种优势模型” (the bounded hybrid superiority model)。这种模型假设基因和环境之间的相互作用导致杂交带的稳定性，尤其主张杂种在杂交带之内比其母本呈现较高的适合度，而在杂交带之外比起母本则呈现较低的适合度。有界杂种优势模型预测杂交带应该分布

于生态交错带(ecotones)。

为了检验这两个假说孰是孰非，我们首先调查了横跨大型蒿杂交带的植物群落以及土壤的特性。大型蒿杂交带之内的植物群落和土壤既与山谷的不同，也与山上的迥异，表明大型蒿杂交带的确位于生态交错带。然后，我们又在位于犹他州尼法(Nephi)镇附近的盐河峡谷(Salt Creek Canyon)开展了交互移植实验(reciprocal transplant experiments)。我们分别在盐河峡谷的山上、山谷以及中间的杂交带建立了移植园(transplant gardens)。把采自山地大型蒿、山谷大型蒿和大型蒿杂种的种子分别种到三个移植园内。我还在位于普罗沃(Provo)市杨百翰大学(Brigham Young University)校园内的美国农业部林务局灌木科学实验室(USDA Forest Service, Shrub Science Laboratory)培育了山地大型蒿、山谷大型蒿和大型蒿杂种的幼苗，并在三个移植园内，挖坑、浇水，把这些幼苗栽种上。

从1992到1996年，每年我都到犹他州野外工作少则2个多星期，多至2个多月。通常是在暑期，我常常从底特律(Detroit)飞抵盐湖城(Salt Lake City)，然后驱车到普罗沃市与我们的合作者杜兰特·麦克阿瑟(E. Durant McArthur)教授[时任美国农业部林务局灌木科学实验室项目负责人(Project Leader)]汇合，接着再驱车到尼法镇附近的盐河峡谷试验地。我们每年都要检查种子的发芽率、幼苗生长情况，以及后来它们开花、结果的情况。我还要采集土壤和植物样品，带回韦恩州立大学进行元素成分分析。到1995年，经过连续4年的观察研究，我们发现大型蒿杂种在杂交带之内比其母本的确呈现较高的综合适合度，而在杂交带之外比起母本则呈现较低的综合适合度，这和摩尔杂种优势模型的预测不谋而合。该研究工作后来发表在《演化》(*Evolution*)杂志上，也被写入演化学教科书如《演

化分析》(*Evolutionary Analysis*, Scott Freeman and Jon C. Herron, 2004)。

截至那时，我所有的学习和研究工作主要集中在宏观的表型生物学，而对于连接宏观的表型现象及其过程和微观的分子遗传机制的发育则所知甚少，只是模糊地了解到胚胎发育对于演化十分重要。这主要通过参加当时每周一次的杂志俱乐部(Journal Club)而获得。这个阅读文献报告讨论会是由韦恩州立大学生物科学系里对演化、种群和环境感兴趣的教授、博士后和研究生组成的。每周的例会，由其中一位老师或学生宣讲一篇新近发表的学术论文。我们所讨论的文章当然以演化方面的为主，包括杂交在演化中的作用、杂交带、物种形成，也有有关分子演化、线粒体 DNA 和叶绿体 DNA 在系统树分析中的应用，化石 DNA 等的研究，偶尔也讨论寒武纪大爆发、*Hox* 基因等。有一段时间，我们以来访的系级学术讲座人(departmental seminar speaker)为主，讨论他们的最新文章，比如佐治亚大学(University of Georgia, Athens)遗传学教授迈克尔·阿诺德(Michael L. Arnold)有关鸢尾花杂交的研究；康奈尔大学(Cornell University)生态学和演化生物学教授理查德·哈里森(Richard G. Harrison)有关蟋蟀杂交带的研究；加州大学欧文分校的理查德·哈德森(Richard R. Hudson)有关基因溯祖理论(coalescent theory)等。

那时候还有幸参加和目睹了韦恩州立大学生物科学系全球招聘助理教授的活动，对我本人也有较大影响。由于当时恰逢多名老教授退休，生物科学系在分子生物学、微生物学、发育生物学、生态学和演化生物学方面同时招聘多名助理教授。我的导师弗里曼教授是招聘委员会的成员，因为我是即将毕业的高年级博士研究生，他刻意要求我参加教授招聘中多个环节的工作，比如阅读相关申请人的简历、

文章及其研究和教学方面的陈述(statements)，参加他(她)们的学术报告会、与研究生的午餐会或座谈会、为他(她)们举行的晚宴或聚餐(potluck)，代表研究生在教授会(Faculty Meeting)上反映研究生们对相关应聘人的整体看法，以及机场接送等。这的确让我大开眼界，见识了博士学位学习之外的许多东西，也有机会结交了一些良师益友。比如芝加哥大学的龙漫远教授就是那段时间认识的。龙漫远当时还在哈佛大学诺贝尔奖得主沃尔特·吉尔伯特(Walter Gilbert)实验室和著名演化生物学家理查德·列万廷(Richard C. Lewontin)实验室从事博士后研究。先前，我碰巧把龙漫远在加州大学戴维斯分校查尔斯·兰利(Charles Langley)实验室完成的博士学位研究[即以精卫填海的精卫(*Jingwei*)命名的新基因起源]论文[发表在《科学》(*Science*)杂志上]，在我们杂志俱乐部进行了宣讲和讨论。那时，龙漫远与吉尔伯特合作对内含子起源和外显子重排(exon shuffling)等开展了系统深入的研究。招聘委员会收到龙漫远的申请材料，特别是看到那篇发表在《科学》杂志上的精卫基因文章时倍感似曾相识，尤其是弗里曼教授和摩尔教授对精卫基因的故事印象极深，竭力主张邀请龙漫远来校面试。龙漫远已经出类拔萃，他对新基因起源和演化的研究自成一体，对科学的专注以及思考和解决问题的独特方式，让韦恩州立大学生物科学系师生钦佩信服，整个面试进展异常顺利，很快就收到工作录用信(job offer letter)。这样，龙漫远又被邀请到底特律进行第二次访问，这一次其夫人李丽明博士也被一同邀请。我也有了与龙老师和李老师深入交谈的机会。尽管龙漫远最终选择去了在美国生态学和演化学排名第一的芝加哥大学；但从那时起，龙漫远便一直是我难得的良师益友；每次与龙漫远交流，都收获良多。后来我任教于俄克拉荷马大学，我第一个邀请和主持的学术讲座人就

是来自芝加哥大学的龙漫远教授。多年来，龙老师和李老师对我帮助很多。值得一提的是，在那次他们结束对韦恩州立大学的访问，我送他们到机场的路上，他们问起我今后的打算。我说博士毕业后打算继续博士后研究，特别希望有机会学习发育生物学。他们立即提到，他们在四川农大的校友林硕正在佐治亚建立独立的斑马鱼发育遗传学实验室，非常需要吃苦耐劳、踏实得力的博士后。

感谢龙漫远和李丽明的推荐，还要感谢林硕教授给予我的机会，我的第一个博士后训练就是在发育生物学领域。大约在1995年底，林硕在佐治亚医学院开始组建斑马鱼发育遗传学实验室。斑马鱼的研究那时可谓是方兴未艾。正是在1996年，在纽约长岛(Long Island, New York)的冷泉港实验室(Cold Spring Harbor Laboratory)举行了第二届国际斑马鱼发育和遗传学会议。诺贝尔奖得主克里斯蒂亚娜·尼斯莱因—福尔哈德(Christiane Nüsslein-Volhard)在德国蒂宾根(Tübingen)领导的团队，沃尔夫冈·德里费尔(Wolfgang Driever)在美国波士顿(Boston)领导的团队，经历了多年的顽强奋斗，刚刚完成生物学史上的一大壮举：他们利用斑马鱼在发育和遗传上的优势，实现了第一次对脊椎动物大规模正向遗传突变体筛选，而且战果辉煌。在1996年《发育》(*Development*)杂志特刊，两个研究团队联合报道了上千个斑马鱼突变体，几乎涉及脊椎动物发育的每一方面。林硕早在20世纪90年代初期，就在麻省理工学院(MIT)南希·霍普金斯(Nancy Hopkins)实验室进行斑马鱼方面的博士后研究。林硕率先构建了能够侵染斑马鱼胚胎的反转录病毒，为利用病毒插入来开展斑马鱼基因诱变提供了诱人的前景。另外，林硕还参加了蒂宾根斑马鱼突变体的筛选工作，获得一组非常有趣的影响血液发育的突变体。在这时候加入林硕实验室开始斑马鱼研究，

我觉得非常幸运。

比我稍微早些时候加入林硕在奥古斯塔(Augusta)市佐治亚医学院实验室的还有龙乔明博士、孟安明博士及其夫人唐洪。龙乔明从英国爱丁堡大学获得博士学位后，来美进行博士后研究，非常精通分子克隆技术。孟安明在英国诺丁汉大学获得博士学位，在北京农业大学(现中国农业大学)完成博士后研究，已经晋升为副教授，应好友林硕的邀请，举家(还有爱子弘博)来美。孟安明来美前已经在国内成功地建立了DNA指纹图谱技术，却以极大的勇气来美，从头开始开展斑马鱼早期胚胎发育的研究。孟安明的这种勇气，也体现为2年后带着丰厚的研究成果，坚定地举家回国，在清华大学组建了国内第一个斑马鱼实验室；而且经过多年努力，在国内开创了一个蒸蒸日上的斑马鱼研究领域。

加入林硕的斑马鱼发育遗传实验室，对于我来说不仅仅是如愿以偿有了学习发育生物学的机会，也的确面临巨大的自我挑战。我实际上是从演化领域跨入发育领域，由研究植物转向研究动物，由宏观的表型研究跳到微观的分子遗传研究。因为我的博士学位是在宏观的演化生物学领域，许多常用的分子遗传技术从来没有接触过，所以在林硕实验室一开始的3个多月，可谓是两眼一抹黑。每天在实验室工作十五六个小时，既要做实验，又要搞明白各种实验技术的原理。我和乔明合用同一实验台，他在实验技术方面给我提供很大的指导和帮助。林硕、安明和唐洪也给予了多方面的指导和帮助。从1996年8月到1998年10月2年多的时间内，在林硕实验室，我参与并主要完成了两项研究。第一，与乔明、安明等合作建立了绿色血液转基因鱼品系，这是首例以斑马鱼内源基因启动子(*Gata1*)驱动绿色荧光蛋白(GFP)组织特异(血液)表达的转基因鱼品系，发表在《发

育》杂志上；第二，建立了首例人类肝性红细胞生成性卟啉症 (hepatoerythropoietic porphyria) 斑马鱼模型，发表在《自然遗传学》 (*Nature Genetics*) 上。那段时间，总是早上 7 时左右到实验室，晚上 11 时许才拖着疲惫身体回到所住的公寓，的确辛苦劳累，但却非常充实，觉得自己在做最喜欢的事。这样的好时光，本应继续维持好多年，但 1998 年 4 月底到 5 月初在冷泉港举行的第三届国际斑马鱼发育和遗传会议上，不期而遇的两个人，让我又对发育演化心驰神往，而改变了我学习研究的轨迹。

这第一个人便是约翰·波斯尔思韦特 (John H. Postlethwait)，我第二个博士后的导师。约翰是俄勒冈大学神经科学所教授，斑马鱼研究领域开创者之一，以构建第一幅斑马鱼遗传图谱闻名。约翰好像是那一届斑马鱼会议组织者之一，但没有做口头报告，而是把这样的机会让给他实验室的博士后和研究生，其本人只是展示了一个墙报 (poster presentation)。我对这个关于斑马鱼基因组复制 (duplication) 的墙报非常感兴趣。我和一大群人围着约翰，听他讲述如何通过比较斑马鱼、人和小鼠遗传图谱，特别是他的博士后安杰尔·阿莫雷斯 (Angel Amores) 发现了斑马鱼拥有 7 个 *Hox* 基因簇 (而果蝇仅有 1 个 *Hox* 基因簇，人和小鼠只有 4 个 *Hox* 基因簇)，揭示 1 段人和小鼠染色体对应 2 段斑马鱼的染色体，许多人和小鼠基因都有 2 个对应的斑马鱼基因，因而强有力地表明斑马鱼基因组可能发生了全基因组复制。我还注意到，在墙报右上方一个纸袋内有一沓他计划招聘演化发育方面博士后的广告。我所邂逅的另外一个人是艾伦·福斯 (Allan Force)。艾伦可以说是位老朋友。我在韦恩州大学攻读博士学位时，艾伦是一位本科生，也是唯一一位经常参加我们杂志俱乐部的本科生，而且抓住机会就大谈寒武纪大爆发、*Hox* 基因

等。艾伦那时是波斯尔思韦特实验室的博士研究生，正在构建一个新模型，试图解释为什么斑马鱼基因组内含有许多复制基因(duplicate genes)。这也就是后来发表的复制—退化—互补(Duplication-Degeneration-Complementation, DDC)假说。该假说认为祖基因的各种功能可以通过互补性退化的方式在其两个复制基因之间分配，即亚功能化(subfunctionalization)。因为两个复制基因仅仅拥有其祖基因的部分功能，所以两者都必须保存下来并共同作用，才能保证物种正常发育，行使各种功能。我问及艾伦有关波斯尔思韦特实验室的情况，艾伦说很多人都知道约翰是一位著名发育遗传学家，他实际上对演化问题非常感兴趣，对演化发育情有独钟；波斯尔思韦特实验室是开展演化发育研究最好的实验室之一。我又问是否能申请到波斯尔思韦特实验室做博士后研究，艾伦立即说申请人很多，竞争异常激烈。艾伦可能考虑到我有演化生物学的博士学位，又做了1年多斑马鱼发育遗传学博士后，想了一下又说，约翰可能对我感兴趣；如果我提交申请的话，他会向约翰推荐我。

怀着对演化发育研究的憧憬，冷泉港会议之后，我就给波斯尔思韦特教授寄去了我的简历和申请信。很幸运被艾伦说中，约翰的确对我既有演化生物学又有斑马鱼发育遗传的研究经验感兴趣，很快邀请我到俄勒冈大学面试。我预定好机票后，打电话给约翰告诉了我的行程，他说要到尤金(Eugene, Oregon)机场迎接我，这的确是很大的礼遇。只是那天不巧，在旧金山转机时，未能搭上正点的班机，所以当我到达尤金，迈进机场大厅，喇叭中就传出约翰给我的留言，说他有急事，必须返回校园，要我自行到达他的实验室。尤金市其实是一个只有十几万人口的大学城，尤金机场离俄勒冈大学很近，我乘出租车很快就找到波斯尔思韦特实验室。只见约翰那时已是头戴



棒球帽，身穿短衣短裤，脚穿跑鞋。简短寒暄后，约翰急切地说他要参加的长跑比赛马上就要开始，能否和他一起到操场去。我们一路小跑，来到俄勒冈大学海沃德运动场(Hayward Field)。后来才知道这是个颇富传奇的运动场，著名的普雷方田径精英赛(The Prefontaine Classic)每年都在此举行，而且许多田径世界记录都诞生在这里。一走进海沃德运动场，就可以看到大约 100 多人正在起跑线后面准备，约翰让我在看台上等待，他快速加入那一群人。一声枪响，比赛开始，他们沿着 400 米的跑道一圈又一圈地跑了十几圈。我也看清楚了参加长跑比赛的有男有女，有老有少，我猜测这大概是一场群众运动会中的 5 000 米比赛。约翰跑得很稳健，慢慢地他把大多数参赛者甩到后面，主要与一组看似大学生或中学生的运动员较劲，最后获得了前十几名。后来知道，约翰是一位狂热的长跑爱好者，几乎每天都要跑上十几英里。令人惊奇的是，每年的生日，他都要跑他生日的英里数，56 岁那年，他就沿着俄勒冈境内威拉米特河(Willamette River)边的小路跑了 56 英里，第二天恍若无事照样来上班。

比赛结束后，我们慢步走向他的实验室。他问及我研究生和博士后期间的研究工作，我向他简明扼要地介绍了我有关杂交带及物种形成和转基因斑马鱼及血液突变体方面的研究。我提及他早年有关昆虫同源异型突变体方面的研究，他异常兴奋。在靠近实验楼的灌木丛下，他还抓了一种昆虫，让我看。就这样，我的博士后面试似乎就结束了。第二天，在实验室组会上，我以“绿血斑马鱼和淡红荧光血斑马鱼”(Green-blooded fish vs. reddish autofluorescent fish)为题做了报告。“绿血斑马鱼”是指乔明、安明和我建立的 *Gatal-gfp* 绿色血液转基因鱼，而“淡红荧光血斑马鱼”是指一种能发淡红