

「族群遺傳和演化」散文選讀（三）

賴特與自然演化論

楊靜芬

臺北市立長安國中

縱觀二十世紀的演化生物科學，其最重要的發展在於用數量的分析來探討演化的模式。數量演化方面的學者利用數量方法證明有些機制對演化的影響並不如人們所想像的那麼強而有力。有一些甚至是完全沒有作用的，此一貢獻大大的縮小了有關演化機制的爭論。在這些數量演化學者的理論中，由賴特（Sewall Wright）所提出的自然演化理論（Theory of Evolution in Nature）目前仍是演化生物學界中最受推崇的理論，其最主要的成就在於建立了研究基因量變的理論和方法，使得演化的事實不必非藉著形態上的變異（質變）來佐證，而可以藉著族群間的基因頻率的變化（量變）來評估（黃，1992）。而 Wright 和 Fisher 二人之間對於演化議題的論辯與互動，對於 Wright 之演化理論的成熟亦有相當大的助益。本文除了說明 Wright 之自然演化理論之背景外，亦將介紹解釋演化之平衡變遷理論（Shifting balance theory）。

從達爾文的天擇說構思成熟到 Wright 的新理論發表相隔九十多年，在這近一世紀的歲月裡，生物學的進步可算是一日千里。其中最重要的里程碑是重新發現了孟德爾的遺傳學理論。生物學家自此手中握有一把環境的鑰匙和一把遺傳的鑰匙，再結合物理、化學等科學的快速發展，大自然的規律和生命的奧秘便一一開啓（黃，1992）。

在 1930 和 1940 年代的遺傳學家受新達爾文主義浪潮的影響，傾向於思考天擇僅是一種群體選擇（mass selection），即族群中所有個體朝單一方向選擇。而 Wright 發現群體選擇在改變基因頻度（gene frequencies）上是相當緩慢的、不確定的，或者甚至是無效的一種機制。因此 Wright 認為自然的演化必定由一些更有效率和更有效力的機制所帶動，而不單只是經由群體選擇。他認為在自然狀況下，演化的進程主要有三個階段：(1) 地區性的群體選擇和自交現象。(2) 較成功的地區性族群的個體擴散至較弱的族群裡。(3) 整個物種的轉型。Wright 從動物繁殖的觀點看，認為自然的族群總是被分割成很多小而部份隔離的亞族群（subpopulation）。這些亞族群不大，使得基因的逢機漂變（random drift）變成影響基因頻度的重要因子，亞族群又不能太小，使得亞族群內的遺傳因子不至於漂失而僵化以

致步上滅絕。發展較成功的亞族群個體（帶有較佳的基因組合）擴散至其它亞族群中，亞族群內各自進行群體選擇，最後就是所有的亞族群藉由與這些較成功的移入者的交叉繁殖(crossbreeding)產生新的遺傳組合而逐漸轉型。關於這些概念所衍生出的平衡變遷理論將在稍後詳細介紹。

Wright 的演化理論架構在他的家畜實驗和天然族群之演化和遺傳知識上，主要有下列四個研究主題(Provine 1986)：

- 1.Castle 的冠頂老鼠實驗：Castle 是 Wright 的老師，從 Castle 的選擇實驗，Wright 學到兩個觀念：一是單一性狀的群體選擇足以永久改變該性狀的表現，許多群體選擇可快速改變一個族群；另外經由長期的育種觀察發現，選擇過程有一定的限制，像隱性基因的衰退，許多是由生育力減退所造成的。這樣的天然限制是極普遍的。
- 2.Wright 以天竺鼠的毛色為研究題目研究遺傳因子間的交互效應多年，他十分了解生物體是一個非常複雜的交互系統，就育種的過程而言，它是控制在整個交互作用系統而不是單一個基因的作用。
- 3.天竺鼠的自交、雜交和選擇：Wright 大半輩子從事有關天竺鼠的實驗，因此他深深了解到天竺鼠高度自交可使基因僵化，不同品系間由於相對性狀的集中而極易區分其間的變異是為高度分化。但在雜交過程中則顯示出中度的分化，個體具有較高的活力和生育力。顯然在逢機交配族群中本來就隱藏著很好的交互作用系統，所以對選擇的過程有利。
- 4.短角牛的繁殖史：Wright 從分析短角牛的遺傳性狀，發現最初選用的繁殖品系對後代影響甚巨。隨著自交及選汰，少數個體的遺傳性狀隨時間的延長而散布，形成了整個品系，群體選擇在這樣的案例中僅扮演一個小角色。他對育種有了另一番體認，於是架構出自然演化論(Evolution in Nature)的想法，也認定了研究族群遺傳結構是探討自然演化之鑰匙。

在 1931 年 Sewall Wright 提出了一個主要的族群遺傳理論——平衡變遷理論，此理論將天擇(selection)、遷徙(migration)、遺傳漂變(genetic drift)等影響演化的重要因子整合在一連貫性的架構中，提供了主要的演化理論。此理論建立在四個假設的前提下：

- 1.一族群是由很多亞族群組合而成，亞族群間的基因流傳機率小，亞族群間有部份的隔離存在(Nei,1987)。
- 2.在族群之遺傳組成上，大部分的基因座呈現多型性(polymorphic)。演化的主要力量是由族群內對偶基因的頻率變遷所造成的，而非基因的置換(gene substitution)。維持遺傳多

型性的力量是過顯性及視頻率而定的天擇(overdominance and frequency-dependent selection)(Nei,1987)。所謂過顯性即異合子優勢(heterozygote advantage)，而視頻率而定的天擇即：基因型的適合度(fitness)和其在族群內出現的機率有關。

3. 基因多效性(pleiotropy)是廣泛存在的，若依生物體內生化途徑的複雜性來判斷，則一個基因座的改變可能會發生多方面的影響，並引發適合度和形態上的差異。基因多效性的影響層面大小未知，其重要性也許應與其它對遺傳變異有影響的因子一起考慮方可評斷(Hedrick,1983)。
4. 基因型(genotype)和適合度之間是相關的，意指不同的基因型有不同的適合度(Hedrick,1983)。

平衡變遷理論可分成三個時期說明(Hartl and Clark,1989)：

1. 探索期(exploratory phase):在一大族群的眾多小族群或亞族群中，可能有一小族群因逢機性的遺傳漂變而產生優勢的基因組合，使得小族群的適合度提高。賴特認為，當一個族群被分成幾個小的且略為隔離的亞族群時，是亞族群探索其最佳遺傳組合的時期。
2. 群體選擇(mass selection)：在探索期中逢機創造出來的優勢基因組合，會因群體選擇的作用而快速併入該地族群的基因庫中。
3. 小族群間的選擇(interdeme selection)：上述的幸運的小族群其適合度可達適應峰(adaptive peak)，和其他小族群相較，其族群的數量及遷徙速率都比較大，並比其他小族群產生更多的遷徙者。當這些遷徙者進入鄰近的小族群時，造成鄰近小族群的基因頻率發生變遷(shifting)，經天擇作用後亦朝向更高的適應峰邁進。而此優勢的基因組合以同心圓的方式擴散至整個族群，使整個族群的適應峰變化至另一更高的適應峰。

平衡變遷理論包括了逢機漂變、群體選擇和基因流傳三大自然力的互動關係，但這樣的關係必須符合幾個假設(Hartl and Clark,1989)：物種在自然界中分成很多亞族群，亞族群須小到足以使遺傳漂變有影響力，亦須大到透過群體選擇保存優勢的基因組合。而亞族群間的遷徙亦是必需的，在第一階段遷徙率須小，使相鄰的亞族群間隔離至遺傳分化可發生，但在第三階段遷徙率又須大到使優勢的基因組合可擴散至相鄰的亞族群。

總合上述，賴特的平衡變遷理論是一個寫實的、總括性的演化模型。此理論包括了，多個基因座、適合度間的交互作用、族群內及族群間的天擇作用、遺傳漂變及遷徙。正因為它的複雜性，所以要以實驗去檢驗平衡變遷理論是很難的，於是很多的科學家開始改用電腦模擬的方式來了解平衡變遷理論在自然界扮演的角色。例如 Moore and Tonsor (1994)兩人即以電腦模擬的方式估算多大的遷徙率可以發生平衡變遷。因為平衡變遷理論三個階段皆受遷徙率的影響，而且遷徙對遺傳漂變及天擇有抵消的作用。電腦模擬的結

果發現：族群的擴張發生在有效族群數目(N_e)小，（如此遺傳漂變之影響力才顯著），且遷徙率低（使遺傳分化發生）的情況下，而在亞族群間的選擇時則須有高遷徙率，以將優勢的基因組合迅速散佈至鄰近的亞族群方可。所以要使擴張階段和篩選階段同時發生，須在中等程度的遷徙率下才有可能。

賴特(1931)提出平衡變遷理論原要解釋形態上的演化，當他發現有蛋白質的多型性時，他認為此理論亦可解釋分子的演化。但是 Nei(1987)則認為目前還沒有實驗數據支持平衡變遷理論可用來證明分子演化。其原因是：比較不同生物的氨基酸序列及 DNA 序列，發現族群之遺傳組成改變並不是基因頻率的改變而是基因的置換。而在演化上，基因的置換一直以恆定的速率進行。如果基因的交互作用普遍，則連鎖不平衡(linkage disequilibrium)的現象應很多，但實驗結果並未證實這一點。且在自然界中實際所觀察到的蛋白質多型性甚至比中性理論(neutral theory)所期望的更低。基於上述原因，Nei(1987)認為平衡變遷理論並無法證明分子演化。

根據賴特(1931)的平衡變遷理論，基因流傳作用也能成為演化的創造力。一個個體或是一整個族群遷入某地，可能帶進來強勢基因，這些強勢基因在物種繁殖過程中與當地原族群的基因相結合而產生了新的遺傳組合（黃，1991）。

賴特(1931)之平衡變遷理論確實存在一些矛盾，有其缺陷。然而，一般解釋微演化的理論模型多是將天擇、基因流傳、突變及遺傳漂變等分開討論，或是將其中兩項合併討論，而賴特將這些因子連貫起來成為一個理論的模型，提供大家對於微演化有一個連續性的思考方向，應是平衡變遷理論的一大貢獻吧！

參考文獻：

1. 黃生，1991. 基因流傳與族群分化，生物科學，34 (2), 19.
2. 黃生，1992. 基因浮動—兼談稀有物種的保育，生物科學，35 (1), 1.
3. Francisco B.G. Moore and S.J. Tonsor., 1994. A simulation of Wright's shifting balance process migration and the three phrases, *Evolution*, 48 (1), 69.
4. Hartl, D.L. and A.G. Clark, 1989. *Principles of population genetics*, 2nd ed., Sinauer Press, Sunderland, MA.
5. Hedrick, P.W., 1983. *Genetics of populations*, Science Books International Inc.
6. Nei, M., 1987. *Molecular evolutionary genetics*, 419, Columbia U. Press, New York.
7. Provine, W.B., 1986. *Sewall Wright and evolutionary biology.*, U. Chicago Press, Chicago.
8. Wright, S., (1931). *Evolution in Mendelian populations*, *Genetics* 16,97.