

讀達爾文的種源論後 看天擇說之發展

何耀坤

臺南市私立光華女中

達爾文的種源論是近世生物學的重要古典文獻，學習生物學的人必讀的書之一。因為該書很厚，恐怕擔任生物科教學的教師中，讀過的人不多。本人利用課餘時間重新閱讀該書，記述各章的要點並附本人的感想，然後介紹自然淘汰說的近代發展情形。我相信本文對處理生物演化教材時，能提供參考。

自然淘汰說是於1858年達爾文（C. Darwin）和華萊斯（A. R. Wallace）在英國的林奈學會共同發表，是其開端（圖一、二）。他們的論文當時不太受學界的注意，真正引起世界性反響是其翌年達爾文發表的種源論。種源論的詳細表題，也包括副題寫出，即是「天擇，由於生存競爭而有利的品種受保存的有關種之起源」（On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life），可知達爾文學說的基礎是天擇說。這本書是達爾文在他五十歲時出版，是從世界航海一周回國後經二十二年，繼續



圖一 達爾文



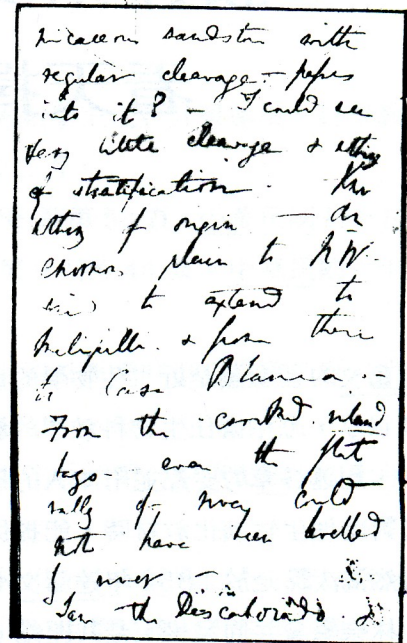
圖二 華萊斯

思索研究的成果（圖三）。達爾文在種源論的序文中強調，他致力於證明生物之種並非個別受創造而來，是由共同祖先演化來的。所以必須要說明所有的生物為什麼對生活環境那麼適應及其經過。

一、種源論各章的要點

1. 飼育動植物的變異

在種源論第一章裡，達爾文爲了說明不同品種之間的差異如何形成，他選擇家鴿爲對象：如傳信鴿、旋轉鴿、孔雀鴿等習性完全相異的品種，他指出這些品種都是以野生種的河邊鴿（*Columba livia*）爲祖先型。那麼為什麼會產生這麼大的差異呢？他認爲不可能完全歸於外界環境的直接影響或習性。其解決的關鍵是突然引起的變異中，經人爲選擇並長期累積的結果。



圖三 達爾文的航海日記

2. 自然界引起的變異

於第二章他特別舉出，因爲天擇所引起的個體變異。他特別指出分類學家認爲重要的形性中也有變異之存在，種和變種之間並沒有本質上的差異。例如有些雖然具備有許多種（species）之特徵，但是因爲有中間型之存在而被分爲變種，也是重要的事實。尤其在包含有許多種的較大的屬（genus），各種間有許多變種，證明種是經過變種之階段所生的。

3. 生存競爭

在第三章生存競爭（Struggle for Existence）中，他指出在自然界中普遍有「爲了生存而奮鬥」（struggle for life），這是在第四章所論的「天擇」之原因。他強調生存競爭是在廣義和譬喻方面，包含了生物間的彼此依賴，所以不一定只指兩隻

食肉動物在饑餓時，互相爭奪一隻小動物。更重要是生物互相之間的依存性，以及子代的生存能否成功。

生存競爭觀念是他將馬爾薩斯（Malthus）人口論的構想引用於生物界，即是人口增加以幾何級數，食糧生產以算術級數，所以必引起食糧不足而人口增加會停止。他另舉例說，象的繁殖雖然慢，但是例如子代大部份都能生存，其個體數在短年代間能達到相當的數目，並以數值證明之。他另介紹林奈（Linnaeus）的計算，如一年生植物每代個體假如有兩個種子生存，於二十年後會增加到100萬個。事實上當中能完成生長並生殖的平均只有一個而已，因此會引起生存競爭。生存競爭在同地區，吃相同食物並有共同敵的同一種個體間最激烈。

4. 天擇說

生存競爭對個體變異有何影響呢？是否和人擇一樣呢？他在第四章裡詳細論這問題。達爾文很用心證明淘汰原理在自然界中非常有效，所以本章可謂種源論的核心。他相信如此激烈的生存競爭之下，雖然極少數可能引起有利的變異，結果其生存率會提高，留下的子孫更多，這種有利的形性會遺傳子代。達爾文說：「有利的變異會受保存，有害變異必被除去，就是天擇。」

於自然界確有個體變異之事實，和人為淘汰情形相異，其變化過程無法看出。但是在長久的地質時代之間，不斷地受天擇而漸漸適應環境。在高等動物的淘汰作用方面，如雄的獲得雌配偶的能力和選擇稱為性擇（sexual selection）。他認為同種動物的雌雄一般在同環境，習性相同，但是體色、裝飾及身體構造，於兩者間却有很大差異，是由於性擇的結果。

天擇也能引起種的分歧作用，因為同一地區能提供構造及習性不同的許多生物之生活環境，因此所產生的若干變異種之中，在種間競爭得勝者得以生存而發展為新種，另一方面在生存競爭中輸的變異種就絕滅；他以此原理來說明所有生物間的類緣關係，即是類似的變種聚合成種，類似之種聚為屬，屬聚合成科。

種源論之本文共有十三章，最後第十四章是綜合要點及結語。他對天擇的許多問題都很細心討論，例如有一段如下記述：「因為天擇形成新種時最適合的情況是什麼？既然是有效，寧可有大的分布區域更重要。尤其大陸隆起或沈降的狀況下，隆起期間在陸地相連的區域內有激烈的競爭，後來因為土地沈降變成許多島嶼時，適應各島嶼的地方性種類會分化。這種分化和競爭過程反覆時，新種的形成變為有效。」這記述部分和萊

特(S. Wright)的平衡推移理論(即是種互相間有不完全的隔離而產生小的族群，偶然的分化和較小族群之間的競爭，若對種整個的演化來說是最適合的)互相比較，是相似而有趣。

5. 達爾文的研究態度值得敬佩

種源論給我印象最深的，是在第六章設理論的難點(Difficulties of Theory)，達爾文特別舉出對天擇說，他覺得困難的資料及對不同的意見作正面的檢討。一般在自然科學上要提出問題時，尤其提倡新學說時大部分的著者，只記述對自己學說有利的部分，對問題的困難點及批判採取迴避傾向。像達爾文自動提出對自己學說之不利點，並且熱心檢討的態度值得敬佩。如果我們閱讀科學方面的研究報告時，很少看到這種情形。本人認為英國學者比較保守十七世紀以來的培根(F. Bacon)的精神，勇於排除先入觀念，以實驗和觀察為基礎，使用歸納法正確把握自然。

另外在達爾文的自敘中也能看出他對任何問題，隨時有立假說的習慣。如他強調任何喜愛的假設，若發現和事實有出入時願意隨時放棄，努力保持心中的自由，這種研究態度也是種源論的特徵之一。我們能看出達爾文所議論的範圍雖然很大，但是對自然現象之觀察十分細密。在第六章裡他將天擇說之難點分為四方面記述：

第一，他說如果種(Species)是從他種漸漸演化來的話，為什麼有那麼多的中間型生物呢？事實上種是能明白區別的。第二，如蝙蝠有特殊形態和習性，是否由習性完全不同的其他動物演化來的？第三，如蜜蜂能營符合數學原理的巢，這種本能是否從天擇而獲得來的？第四，不同種的植物間傳粉也不能結實，但不同品種植物間傳粉，能結實，到底什麼原因？以上四個難題中在第六章討論第一和第二，在第七章和第八章討論第三和第四。

6. 蝙蝠翼的演化

現在無法將第六章各問題全部介紹，只記述達爾文對蝙蝠翼演化的說明。蝙蝠到底經過怎樣的中間階段，自食蟲目四腳獸演化來，他不能直接解答，但可從下列了解其一端。看松鼠科的動物其尾部稍扁平，或如鼯鼠腹部突出皮膜，尤其後者的皮膜從四肢延伸至尾部，能滑翔樹間。在其演化過程中獲得迅速採取食物，避敵時免得從樹上掉下。因為氣候和植物生態變化，敵入侵而生活環境變化之下，皮膜愈大的愈有留下子孫機會，如此累積天擇作用，終於演化為鼯鼠。又如皮翼目的陰猴科 Galeopithecus 的腹部皮膜

很寬大（從頸部至尾部），四肢的長指也包括在皮膜內，這皮膜又具伸張肌，所以蝙蝠的祖先可能由滑翔生活進而飛行生活。

7. 本能

在第七章他詳細討論本能問題，他舉出郭公鳥有產卵於他種鳥巢之習性，另如有種螞蟥會奴役別種螞蟥，又談蜜蜂本能。如果觀察最後的完成階段，以自然淘汰說難解釋，但有發達不完全階段，又有近緣種類或中間型。達爾文注意到社會生活昆蟲中的中性昆蟲（如工蜂）之演化以拉馬克（Lamarck）學說不能解釋，因為中性昆蟲沒有生殖能力，其欲求和器官的使用或不使用情形不能遺傳給子代。但是用天擇說能考慮產生中性昆蟲的雌雄個體的淘汰來解釋。他說社會性昆蟲中和不妊相關形性，如何受天擇而演化的問題是難題。因此他強調天擇不但在個體間可適用，也適用於整個族群。

達爾文以後一百年，哈密爾頓（W. D. Hamilton）用族群遺傳學研究方法，以定量證明動物爲了血緣願意犧牲自己並能遺傳這特性，這情形於一定條件下對天擇有利。現在所謂「社會生物學」（Sociobiology）中也提到生物有願意犧牲自己爲他個體之生存利益或繁殖，這和天擇說有矛盾的，就是利他行爲（altruistic behavior）之演化。這不是個體淘汰，而表示一定血緣群中的淘汰作用，是所謂「血緣淘汰」（Kin selection）。我們如果注意天擇說後來的發展情形，達爾文的這種遠見值得佩服。

8. 雜種性

第八章的題目是「雜種性」，他舉出不同種生物間的交配不妊，有些所生的雜種無生殖能力。他說這並不是因爲天擇的直接作用而獲得的形性，是由於其他形性的天擇所附帶的變化，和種的形成（speciation）有密切關係。關於種的形成或種的分化是演化論的重要話題之一，對這一點現在尚有許多不同學說。

二、天擇說的考驗期

本世紀初的十年間，出現許多研究報告，討論達爾文所說的，尤其關於個體的微小變異的天擇作用，是否按照他所說的那麼有效。其中如詹遜（W. L. Johannsen）的純系研究（圖四），他使用自花受粉的菜豆將同株或同系個體分成重的和輕的兩組，調查各子代，發現兩者間沒有什麼差異，證明純系內的淘汰無效。這研究結果我們看起來並

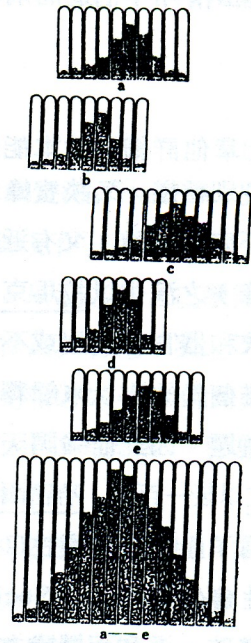
不是遺傳上的差異，而是因為環境引起的。

Johannsen 當時否定連續性個體變異的淘汰作用，經過這樣一段混亂時期後，在生物學界間漸漸認知達爾文的天擇說和孟德爾遺傳學互相之間並沒有矛盾。主要因為美國莫根（T. H. Morgan）等果蠅遺傳研究，證明基因突變中也有微小變異的。

將達爾文的演化理論配合孟德爾遺傳學，用生物統計學方法就是族群遺傳學，其先河為英國數學家哈第（C. H. Hardy）和德國醫師溫伯（W. Weinberg）於1908年，分別發表所謂「Hardy 和 Weinberg 的法則」。後來由英國的費謝（R. A. Fisher）、赫登（J. B. S. Holdane）和美國萊特（S. Wright）等三人更進一步探討，於1930年代初完成了族群遺傳學的數學理論。族群遺傳學的研究對象是生物繁殖社會，尤其追究基因的頻度，並檢討其頻度在突變或在天擇之下如何變化，因為族群遺傳學的目標之一，是探究演化的機制。

上記三位學家中，對正統的演化遺傳學的思考模式影響較多的是 Fisher。他說演化的速度及方向完全由天擇來決定，突變、遷移及基因漂變（random genetic drift）是次要的。所謂基因漂變是因為基因頻度偶然因機遇率而增減的現象，在族群中個體數愈少，愈可發生。

正統的演化遺傳學如同魏斯曼（Weismann）學說（認為生物演化關鍵在生殖細胞，外界因子作用於生殖細胞時才能產生遺傳性變異），被稱為新達爾文學說（neo Darwinism），Weismann 完全否定後天形性的遺傳而重視天擇。在美國有許多生物學家稱「演化的綜合說」（Synthetic Theory of Evolution），即是由突變營生的經天擇、遷移、隔離而產生新種。這是將近代遺傳學裏綜合納入各種演化因素，而論生物演化問題，是採取天擇萬應的立場。



圖四 菜豆的五種純系（a b c d e）和五種混合群（a~e）種子按重量分類放在試管。

Fischer 於 1930 年發表天擇的遺傳學理論，建立天擇說的遺傳學基礎，這是重視天擇的英國傳統。Holdane將這理論應用於英國曼哲斯特工業地區的蛾類之工業黑化（industrial melanism）現象。這是自從十九世紀中葉以來，在英國及歐洲各國工業都市近郊，有許多蛾類由原來的淡色型轉變為黑色型的現象。尺蠖蛾類原為淡色型，由突變變黑色型。以前英國沒有黑色型的此種蛾，自九十年來英國各地工業地區的黑色型蛾數量開始增加，因該地區的樹木樹皮由於煙煙而變黑，黑色型蛾在黑樹皮上有保護作用是生存競爭的實例（圖五）。



圖五 淡色型蛾和黑化型蛾

三、天擇說的發展

天擇說的近代進步發展，主要和遺傳學連結，尤其是天擇的數量之處理是族群遺傳學的中心課題；於 1920 年至 1930 年間的發展是由 Fisher, Holdane 和 Wright 等研究所代表。

1. 適應度（fitness）

若於族群中有相異基因型個體，而其間的生存力和妊性（一般稱為適應度）有差時，就有天擇作用。個體的適應度是在子代，能達到成熟生殖的數量。子代平均數可表示適應度，在族群遺傳學上稱為淘汰值（selective value）。

2. 族群內相對基因之增減

假設有一大族群中有相對基因 A 和 A' ，其中 A 為既有的野生型（正常）基因， A' 是由突變所生的，而對天擇有利的相對基因。以適應度而言， A 的淘汰值為 1 時， A' 為 $1 + S$ （ S 表示 A' 有利度的淘汰係數）。例如在雙套體族群，有 AA 、 AA' 和 $A'A'$ 三種基因型的淘汰值各為 1， $(1 + S)$ ， $(1 + 2S)$ ，但 S 為很小的正數。那麼在族群中的 A' 的頻度和其相對基因 A 之頻度之比，經世代的變化可以下式表示。

$$I_n (p_t / q_t) = I_n (p_0 / q_0) + st \dots\dots\dots(1)$$

上式中 I_n 表示自然對數， p_0 、 q_0 各為第 0 世代族群中的 A' 之比率（頻度）及 A 之比率。另有 $q_0 = 1 - p_0$ 之關係， p_t 、 q_t 是第七世代的同樣數量。

3. 有利突變會很快擴大

式(1)是族群非常大時， p 的偶然變動不必考慮， s 是每代為一定。在此條件下計算對淘汰有利的突變基因在族群中擴大的速度較方便。例如 A' 對 A 在天擇上有利 0.1 % 時（ $s = 0.001$ ），A 的頻度（ p ）從 0.1 %（ $p_0 = 0.001$ ）增加為 99.9 %（ $p_1 = 0.999$ ）所需世代數（ t ）為 13.813.5。可知設一世代為一年時約需 1 萬 4000 年，假設有利益度為 10 倍（1 %）時所需世代約為 1400 年。這時間從我們看來是很長，若從地質年代看是很短的。

以上可知，若在個體生存或繁殖上有明顯的有利突變基因出現於族群中，在演化的過程裏比較短時間內能取代既存的野生型基因，而占據新的正常野生型基因之地位。若如此過程反覆，在各基因座引起的突變體漸漸適應，其中最適應的能保留。現今我們所謂野生型基因，都是過去幾百萬年或幾千萬年間，經過如此的淘汰而造成的。

4. 天擇的基本定理

R.A. Fisher 在「天擇的遺傳學理論」（1930 年）中，提「天擇的基本定理」（fundamental theorem of natural selection）說：「任何生物在任何瞬間的適應度的增加率」等於該時的遺傳分散」，即是：

$$\text{適應度的增加率} = \text{遺傳的分散} \dots\dots\dots(2)$$

經半世紀的今天看這定理，我們認為這定理對生物演化的研究上沒有大的意義。寧可(2)式的類似式在動物育種學上，對預測人為選擇結果所使用的下列方程式比較有應用價值。

$$\Delta G = h^2 \Delta p \dots\dots\dots(3)$$

上式左邊 ΔG 是改良對象的量形性（如收量）之人為選擇，每一世代的增加，就是「遺傳獲得量」（genetic gain）。右邊的 h^2 是遺傳率（heritability）， Δp 是選擇差（selection differential），是被選為親代的個體群和選擇前的量形性之差。

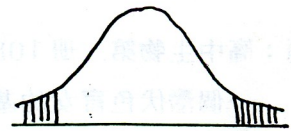
5. 天擇的分類

達爾文在種源論裡記述生存競爭之激烈後說，因天擇作用，所以生物就向適應環境

之方向演化。從上述(4)天擇的基本定理可知，淘汰有效的是個體間的適應度之差；各個體產生許多子代，這樣不能說有了淘汰作用。要在族群內有相異的基因型個體，並在其間的適應度有差時才能說有天擇作用，嚴格地說是基因型的淘汰。

淘汰可分為正和負的，所謂正的淘汰是在族群中，出現能提高其生存能力和妊性（稔性）的突變時，比其他個體多留下子代。這是達爾文演化論的基本淘汰作用，稱為「達爾文淘汰」。所謂負淘汰是在族群中出現有害基因時，其生存力及妊性損害，這種基因會被族群中除去，故稱為淨化淘汰（purifying selection）。正淘汰作用是適應演化的基礎，是最重要的，例如前述的蛾的工業黑化（黑色型基因的增加）及連續使用農藥所產生的抵抗性基因之增加。負淘汰和突變之本質相關、例子甚多、如在果蠅族群中隱性致死基因及有害基因被取除，是著名實驗例子。

一般而言，基因型和淘汰難分別，若將淘汰以表型而分，有安定化淘汰（stabilizing selection），方向性淘汰（directional selection）和分斷性淘汰（disruptive selection）等三種。所謂安定性擇是族群的平均個體適應度最高，隨正或負，其適應度會降低。安定化淘汰是除去極端個體，如圖六的常態分配曲線之兩端（畫黑線部分）的生物在繁殖前死亡較多。所以安定化淘汰能促進維持現狀的功能，特稱正常化淘汰。



圖六 安定化淘汰之例

方向性淘汰是引起適應性演化的淘汰作用，如量形性平均值和最適應值不同時的淘汰。分斷性淘汰是對一族群，每代最適應值有兩個以上時引起的淘汰，如有兩個以上表型在適應別的生態地位時會引起。

麥克阿瑟（R. H. MacArthur）和威爾遜（E. O. Wilson）說明島嶼的生物演化時，設 r 淘汰和 K 淘汰兩種形式。這和族群個體數（ N ）的時間變化有關的方程式 $dN/dt = rN(K - N)/K$ 之觀念相關。此式右邊是單位時間內的個體數之增加率，右邊的 r 是密度低極限的個體增加率， K 是環境能維持時的最多個體數。 r 及 K 淘汰是最近在生態學方面較新的概念之一。例如在某地域有充分食物而個體密度低時，自然增加率（ r ）大的基因型對淘汰有利（ r 淘汰）。後來個體數增加而食物不足時，以少量食物能養育子代的能力的基因變為有利，就是 K 淘汰。所以要確認自然界中有無這些淘汰作用，是遺傳生態學上的重要問題，可知天擇的實證是不容易的。

主要參考書

1. Barlow, N.ed. (1958): The Autobiography of Charles Darwin, Collins.
2. Darwin, C.(1859): The Origin of Species by Means of Natural Selection, John Murray .
3. Endler, J. A. (1986): Natural Selection in the Wild, Princeton University Press .
4. Paterson, 磯野直秀譯：現代的進化論：岩波書店
5. 小泉舟：進化學說：叢文閣

生物科疑難問題解答

童武夫

問題：高中生物第三冊108頁談女性皮膚細胞有巴爾氏體，此為退化的一個X染色體。一個潛伏色盲女的基因型是 $XX^{\#}$ （ $\#$ 表色盲隱性基因），既然其中一個X染色體會退化成巴爾氏體，則可能是 $oX^{\#}$ ，這種情形應該會表現出色盲才對。也就是說：「潛伏色盲女有可能表現色盲」。（雲林崇光高中張憲鍾教師）

解答：Barr body 為不活化（非為退化）的X染色體。當一個 XX 受精卵開始發育到約為64個細胞團時，其中一個X便逐漸inactive，而不限定是那一個，如果以a、b將之標示為 X^aX^b ，則一個女性個體中的細胞可能有部份為 X^a 另一些為 oX^b 。因此必論到眼球中的顏色感覺細胞是由那一種細胞分化成兩種皆有，却由一種細胞分化，而此細胞不活化的X恰為具色盲基因，則不色盲，反之則可能表現色盲。如果是由兩種細胞分化而成，則色盲便有程度性的差異。事實上，不活化X染色體中也有少數基因仍具功能（活化），影響色盲的基因是否也是如此，則仍不知。

再說X染色體被inactive的機制仍然未知，但據我所知，直到目前仍未發現到潛伏色盲女人表現色盲的例子，如果能找到的話，那就很有學術價值。

（國立台灣師範大學生物系童武夫教授）