

進化學說的發展與獲得性狀遺傳問題

劉祖洞

(復旦大學生物學系)

達爾文首先把進化學說放在穩固的科學基礎上。他認為生物的進化是通过自然選擇而實現的。至于作为自然選擇的素材——遺傳性變異是怎样产生和如何保持，他就没有肯定的意見，并且前后的想法也不很一致，这自然是和當時一般的科學水平有關的。假使把達爾文對變異的產生和保持的看法加以概括，則不外下列幾點：

(1) 在兩性生殖的有機體中，子裔顯示兩個親體的中間形質，也就是說，它們是按融合方式遺傳的；因此兩性生殖很快地使個體間的生理性能和形態結構趨向一致。假使要新產生的變異繼續存在着，而不歸于消滅或沖淡，那末產生新變異的原因必須繼續作用着，使新的變異可以不斷地產生。

(2) 動植物家養後，最普遍的現象是，環境條件的改變和食物的增加，只有這些現象可以說明變異發生的原因。例如增加了的食物可以引起體積(遺傳上)的增加，不過更重要的是環境條件的改變擾亂生物有機體的生殖系統的正規作用，使動植物向各個方向發生不定變異。

(3) 野生種由于地理上的變動，遭遇到各種轉變了的環境條件，可以使遺傳性發生變異；偶而食物供應的臨時增加，也可以產生同樣效果。在這些場合下，假使選擇不起作用，由于兩性生殖的結果，變異將互相中和；不過如選擇繼續在作用着，那末適宜方向的變異就可以累積起來，形成一個持續的進化上的轉變。

可是達爾文也看到一些事實，使他對於他自己的見解也不能感到十分滿意。假使家養動植物的食料比在野生狀態時為多，因而使它們

產生各種變異，它的效果為什麼可以持續這樣長久呢？小麥已栽培很久，而牛和羊的馴化也有很久歷史，可是我們不能假定它們食料的分量在繼續增加着，儘管如此，它們在家養種類中變異還是非常多的。而且氣候等環境改變也不可能是變異最重要原因之一，因為在家養動植物的原產地，大多數都是飼養和栽培歷史最久，而那里品種數目也是最多。還有一點，在自然界中最普遍的、實行兩性生殖的生物中，如子裔只能顯示兩親的中間形質，新發生的變異在繼續中和沖淡着，那末為了供給自然選擇的原料，必得經常要有大量變異的存在，這也是使他感到迷惑的問題之一。

在二十世紀初葉，遺傳學有着飛速的進展，創立了二個重要的學說，使達爾文所遇到的困難得到了解決，而進化學說也有了新的發展。

二個重要學說

第一個重要學說是孟德爾創立的顆粒遺傳學說。他研究豌豆的遺傳，知道不同的性狀是由不同遺傳因子決定的。這些遺傳因子在身體細胞中是成對的，可是在生殖細胞中是單數的。可以產生不同性狀的遺傳因子，能夠共同存在于身體細胞中，各自保持相對的、但是高度的獨立性，在形成配子時又分離開來。如孟德爾把紅花豌豆和白花豌豆交配，雜種第一代的豌豆是開紅花的，可是把第一代雜種自花授粉，則第二代大約有 $\frac{3}{4}$ 是開紅花的，而 $\frac{1}{4}$ 是開白花的。那就是說，白花的遺傳因子雖然在雜種第一代的身體細胞中與紅花的遺傳因子同時存在于一個細胞中，可是並未受到感染，在雜種第二代又分離出來。遺傳因子在雜

种細胞中虽然和它的相对遺傳因子相处共存，可是仍可保持它的独立而不受感染，这就是孟德尔的顆粒遺傳學說的基本內容。

第二个重要學說是戴佛利 (H·de Vries) 的突变學說。戴佛利自从重新發現孟德尔遺傳法則后，他就以为新种不是由于微細變異通过自然選擇而形成的，而是在一个生物世代中突然地出現的。他有系統地找寻在自然界中形成新种的植物。他化了多年工夫沒有成功，可是最后終於找到了一种期待中的植物，也就是形态上变化很多的植物——月見草。月見草本来生長在美洲，以后輸入到歐洲，栽培在庭園里，可是時而散逸出来，在荒廢的田地上野生着。戴佛利把它們移植到自己的庭園里，經過長時期的栽培和觀察，發現各种突变型是在經常产生着。这些突变型或在生長習性上，或在外觀形态上，都和原来的植物有所不同，而且自交的時候仍舊保持这些生理和形态特性，所以戴佛利以为新的种型产生了。現在我們知道这些所謂突变型大多數是由于染色体的變異等，而只有少數是由于遺傳因子的變異。可是他对月見草的觀察引向突变學說的創立。根据这个學說，不論染色体或遺傳因子的變異是突如其來的，是不定向的。突变所引起的生理和形态的變異可以是巨大的，或極微細的，可是它們的形質是不連續的。这样产生的突变就是自然選擇的原料。

孟德尔遺傳學說指出各种生理和形态性狀的遺傳不是象達爾文所想象一样的融合遺傳，在兩性生殖过程中，新产生的變異并不会冲淡，而是可以繼續保持着，如环境条件适宜時还可繼續扩布開来。而戴佛利的突变學說指出，决定有机体生理和形态特性的遺傳結構，不論是染色体或遺傳因子等是以跳躍方式在变化着，虽然不同的物种，不同的遺傳因子在突变頻率上有所不同，但是它們都以一定的頻率在产生着，因而達爾文对于家養動植物在很少变化的环境条件下为什么还有很多變異产生的問題也有了进一步的說明。

有了这二个學說的補充，達爾文的进化学說更臻完滿，于是逐漸發展或为新達爾文主義。

新達爾文主義

新達爾文主義者認為进化过程包括四个步驟，即突变、組合、選擇和隔离，現在按次說明如下：

(1) 突变 遺傳因子或染色体的變異由尚未十分明了的原因，經常按一定的頻率，不定向地产生着。这样产生的變異絕大多數是有害的，那是有目共睹的事实。可是我們知道也有極少數的突变是有利的，正可作为进化的原料。例如瑞典葛斯德富生 (Gustafson 1952)^[2] 利用 X 射綫处理大麦所获得的突变中有 1/800 是有利于产量增进的，这不是作为育种時改进的材料很够了嗎？还有新产生的突变是否有利要由环境条件来衡量，某一些現在認為有害的突变，在某些有机体中繼續存在着，以后环境条件改变而那个突变偶而有机会分离或显示出来時，轉而成为有利的變異，可以作为进化的源泉，提供自然選擇上必需的素材。

(2) 組合 組合就是在兩性生殖过程中，二个遺傳結構上不同的个体通过配偶子的相互結合，而集中在一个有机体中。誠然單是組合不能創造新的遺傳物質，可是变化万千的分配組合可充分为自然選擇之用。例如有四对因子的不同，就可以造成 $3^4 = 81$ 遺傳因子組合不同的个体，假使有 10 对遺傳因子不同，可以得到 3^{10} 种遺傳因子組合不同的个体，这个數字已大得驚人，何況事实上在二个亲緣關係很远的个体間遺傳因子不同的數目是很大的，它們可以造成的遺傳結構上不同組合的數目，是在我們想象以外的。所以不論在動植物的育种上，或在生物有机体的进化上，通过兩性繁殖的遺傳因子的錯綜复杂的組合提供了丰富的選擇原料。

(3) 選擇 遺傳因子的變異是不定向的，而且絕大多數是对有机体不利的，而事实上我

們在自然界中看到的生物有機體不論在生理上或形態上都是對環境條件適應的，那是通過自然選擇而達成的。所謂自然選擇不一定是、而且也不應當都是狗咬兔子這樣的你死我活的鬥爭，而是表現在對環境的不同適應程度上。例如有二個屬於同一種或不同種的個體，如一個比另一個更能適應環境些，可以多留下一些子嗣，這樣它就在生存競爭上占了上風。所以通過自然選擇，具有比較適應環境的遺傳因子的個體逐漸加多，而比較不適於環境的個體慢慢地減少，於是生物有機體的變異就向一定方向累積起來，同時又能機動地適應於經常在改變着的环境。

(4) 隔離 所謂隔離就是使兩羣生物相互間不能產生有生殖能力的後裔，這是物種形成上極重要的一個環節。隔離的方式很多，如植物的開花時期不同，或動物的性細胞成熟時期各異，還有如二羣生物的生活習性有別，一羣在日間活動，一羣在夜間覓食，都可使它們相互間沒有機會進行兩性繁殖。不過由進化上來看，最基本的隔離是地理隔離，這使每一羣生物只能相互間進行繁殖，而不能和地理間隔外的另一羣生物進行兩性繁殖，交換遺傳物質。雖然如間隔撤消時，它們可以正常地進行兩性繁殖，而產生有正常生殖力的後裔。假使這種地理隔離存在一個相當久長的時候，那末每一羣體的生物都能把適應於它們所生活的地區的特定環境的遺傳變異累積起來。變異累積到某個程度，即使把兩個羣體間的間隔除去，也不再能夠產生有生殖能力的後裔，或進行任何有性繁殖過程，這樣就分化成為兩個類型，新種就宣告出世了。

對於上面學說也有人持不同意見的，哥舒密(R. Goldschmidt, 1940)^[1]就是其中的一個。他認為上面的這些步驟只能引起種內變異，他稱之為“微進化”，而只有系統突變，即同時的發生染色體的一系列的重新排列等，才能引起種間變異，即“巨進化”。不過染色體類型的突然改變仍脫離不了染色體的質和量的變

化。不僅如此，根據薛拍達(P. M. Sheppard 1955)^[5]的意見，一個個體經受的變化愈大，愈可能是對它自己有害的。所以哥舒密的所謂系統突變沒有看到過，即使偶而發生，生存機會也很少。而且在兩性生殖的個體，必須在同一時候，同一繁殖羣體中，這樣的系統突變發生在一雌一雄；而這樣一對偶而有機會交配，可以繁殖的機會又是極少。所以現在一般認為突變、組合、選擇和隔離是通常物種形成過程的四個環節。

從上面可以看出，在進化學說中，新達爾文主義的理論體系已是相當完整，但是在探究各種進化上爭執的問題時，新達爾文主義還是不斷地作着修整補充，不斷地向前發展的。例如新達爾文主義者在探究進化方面重要課題之一的獲得性狀遺傳問題時，就陸續提出新的見解。所以我們在下面將化相當篇幅來推敲這個問題。這樣不僅使我們可以對進化學說中這個重要問題可以有進一步的了解，而且由此也可看出進化學說發展的趨向。

獲得性狀遺傳問題

所謂獲得性狀的遺傳是指身體細胞在外界環境條件直接作用下所獲得的性狀通過生殖細胞而遺傳。所以獲得性狀是否可以遺傳首先要看性狀是否是在有機體生活過程中獲得的，其次要看那個性狀是否可以通过生殖細胞而遺傳。但單是這樣還不夠，最後還得看某一性狀的後天獲得和同一性狀的遺傳固定是否在同樣的外界環境條件作用下按着一定次序，有着因果關係，先獲得，後通過生殖細胞而遺傳。假使是這樣的，獲得性狀才能肯定是可以遺傳的。

因為這裡所謂性狀自然是指對環境能適應的性狀，所以我們就把各種適應性狀按它們產生的原因，就上面所提出的幾點加以分析如下(Waddington, 1953)^[6]：

(1) 外生適應性狀 有機體生活在特殊環境下，過着一種特殊的生活方式，它們的生理

或形态性狀就有了改变，使更能适应这种特殊的环境或生活方式。这种适应叫做外生适应。例如哺乳動物的一个腎臟切除后，另一个就補償增大；狗或鼠的前腿生時缺失或生后不久切除，后腿就有所改变，以适应動物不得不采取的二足行走姿态。象这類的例子俯拾即是，可是这些性狀的本身是不遺傳的，所以就談不到获得性狀的遺傳問題。

(2) 内生适应性狀 因為我們无从設想这些适应性狀是由于有机体的生活方式或对环境直接反应产生的，所以称之为内生适应性狀。例如某些表皮細胞改变，可以分泌汗。还有在有机体的發育过程中，另一部分皮膚变为透明，形成眼睛的角膜。我們不能得到任何根据，說因为外界温度高，所以形成汗腺，或因为光綫要透过不透明的皮膚達到眼睛的网膜上，因而使它透明。象皮膚形成汗腺和角膜的性狀是遺傳的，但我們不能找出这些性狀和有机体生活的环境有着任何直接的關係，所以也和获得性狀的遺傳問題不相牽涉。

(3) 擬外生适应性狀 最后一种适应叫做拟外生适应，因为有机体显现出一种特征，看来似乎是由外界环境条件引起的一种外生适应，可是經過仔細研究，証明是遺傳的，和外界环境条件找不出什么直接關係。例如儒艮的第二臼齿在成年時多少近于平坦，有着縱向的結节。这种形状很象是錐形齿冠的一种改变，似和这个牙齿的碾磨食料有着直接關係。可是这个牙齿的改变在使用以前早已開始。即在早期胚胎時，这个牙齿是圓錐形的，以后通过吸收过程，使它成为最后的平坦形式(圖 1)。所以看来似乎是一种获得性狀，可是实际上却是遺傳机制决定的。还有如人的脚底皮膚的加厚，这是大家都熟識的例子。这个加厚显然是对脚底要承担身体重量的一种适应，可是達尔文早已指出，加厚在胚胎發育中即已进行，而那時脚底根本没有承担任何重量。所以这个機構也不可能是对外来压力的直接反应，而是由遺傳机制决定的。再一个例子是駝鳥的皮膚加

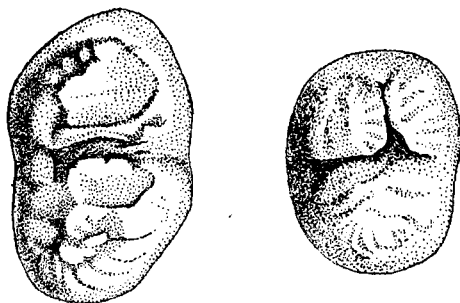


圖 1

厚，那是更加使人迷惑。駝鳥蹲下去只有腹面前后二端和地面接觸，肝臟剛巧在那里發生(圖 2)。这不是明明和这个性狀用以适应的外界环境有着直接關係嗎？可是这些地方的皮膚加厚在孵化前胚胎中已显示出来，明白地告訴我們这也是由遺傳机制控制的。这样的例子当然很多，但是單举这些已經够了。

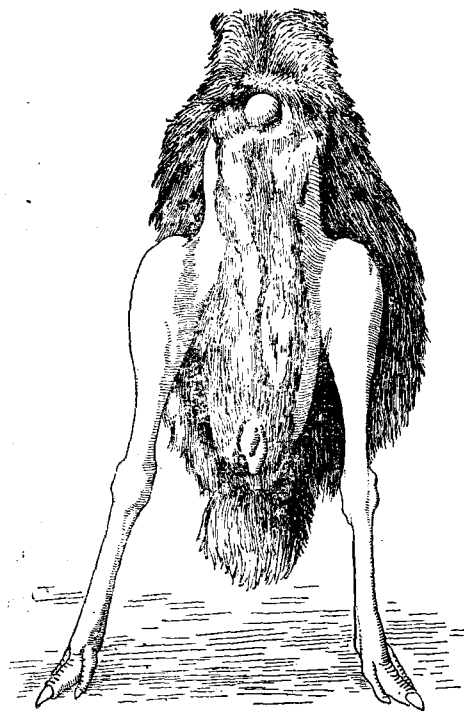


圖 2

那末上述的拟外生适应現象如何用新達尔文主义的學說去解釋呢？換句話說，我們已知道这些性狀在胚胎時期即已形成，而不是在外

界环境条件作用下直接形成的，不是恰好說明拟外生适应现象是在生物历史發展过程中通过有机体对外界环境作用的直接反应而获得的，以后通过生殖細胞而遺傳了嗎？現在我們就以駝鳥的胼胝为例，来加以說明。如在駝鳥的历史發展过程中，腹面前后二个胼胝本来不是遺傳决定的，那末可能象其它動物一样，腹面前后二个接觸地面的地方，由于压力和摩擦，直接發生反应而加厚。可是我們这里 必得 注意到，皮膚对摩擦和压力發生一定反应的能力是由遺傳机制决定的。因为每一种生物的羣体中，并不是全部有机体在生理机能和形态特性上都是无分軒輊的，我們可以想象駝鳥祖先对压力和摩擦产生相应的皮膚加厚的反应能力也是有所不同的，因而在自然选择过程中，能够产生最有效的外生适应的个体就遺留較多的后裔。在漫长的岁月中，这样的个体在羣体中就相对地扩展開来，逐漸演發成为一羣具有新性状的个体，它們可以对一定蹲坐方式在有摩擦和压力的地方产生相应的胼胝。不过到了这个阶段，皮膚加厚仍舊不是遺傳的，仍有賴于外来的压迫和摩擦的刺激；換句話說，仍未超出获得性状的范圍，还未把这个性状在遺傳結構上固定下来。

胼胝是發育的結果。而動物發育的主要特征就是在發育过程中，如正常条件稍有偏差時，有一种緩冲的力量可以把發育导向最适应的終點产物(圖 3)。即在通常的环境下，有机体的發育經常地通向对那个环境比較适应的終點产物 P，虽然在偶而情形下也可有一些个体趨向对环境較不适应的終點产物 Q。現在外界环境有了變動，对环境較不适应的終點产物 Q轉而成为对环境較能适应的性状，于是自然选择就有利于在發育过程中趨向終點产物 Q 的个体，使这些个体得到較多的繁殖和扩布的机会。Шмалъгаузен (1941, 1949) [3] 称这一种自然選擇为稳定化选择，他認為由于这种选择的長期作用結果，可以使有机体具有一种由遺傳性控制的緩冲力量，把發育正常地导向終點产物 Q

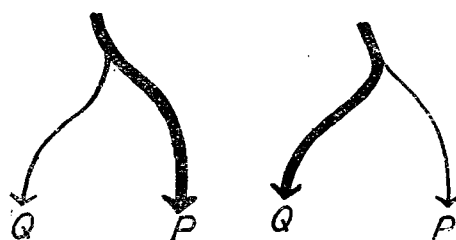


圖 3

在通常环境下發育途徑經常通向对环境比較适应的終點产物 P，虽然偶而也有趨向对环境較不适应的終點产物 Q。

有时环境變動，終點产物 Q 变为对环境較能适应的性状，于是由于稳定化选择的結果，使發育途徑經常地通向終點产物 Q。

的途徑。所以自然选择并不是單把具有最适应性状的个体保存下来，而是选择在各种變動条件下具有产生最适性状能力的个体。說得具体一些，就以駝鳥的胼胝而言，經過自然选择的一种——稳定化选择的長期作用的結果，不久就達到了一个阶段，不論駝鳥蹲坐終日或偶而蹬下，就能通过一定的發育途徑，使在皮膚和地面接觸的前后二點产生相应的胼胝。

这样的發育机制一旦建立，那就如箭在弦上，一觸即可把胼胝的發育过程推動，使它相当自動地进行，以底于成。發育開始的最初刺激，可能就是或多或少的外界压力和摩擦，但这个压力和摩擦在整个發育过程中已不占很重要的地位。这时遺傳机制上的一个微小突变，使胚胎在形成腹面前后二胼胝的地方稍有改变，以代替外部摩擦和压力的作用，这样就如箭在弦上，不再通过外界环境的影响，由內在原因的“一觸”，即順序地、自動地完成胼胝的發育。不过在这里我們得着重地指出，这个“遺傳机制上的一个微小突变”是戴佛利式的，而且和使駝鳥产生胼胝的外界环境条件——压力和摩擦，沒有任何直接关系的。

从上面看来，外生适应性状是后天获得的，它得有一个外来的刺激才可以产生这个性状，如沒有外来环境条件的作用，这种适应性状不能产生，所以外生适应性状本身是获得的，但是不遺傳的。内生适应性状恰好相反，

它們由內在的刺戟引起的，不能找到和外界环境条件有任何直接關係，所以它們 虽是 遺傳的，却不能証明是后天获得的。而拟外生适应性状似乎既是后天获得，而又是遺傳，但經過仔細分析后，知道拟外生适应性状还是經過遺傳性變異和自然選擇的作用，其中自然也特別包括穩定化選擇的作用而建立起來的。所以根据現有的事实和推理，还不能使人信服地相信，“获得性状是遺傳的”；不过由這個問題的討論中倒使我們明了在自然選擇中，穩定化選擇是起着一定作用的。

結 言

達爾文首先提出生物进化是通过自然選擇而进行的，这是很偉大的貢獻。但是他对遺傳的机制和變異的产生过程还不十分清楚。孟德

尔的顆粒遺傳學說指出遺傳物質保持相对的、但高度的獨立性，在雜種體的細胞中也不受感染。而戴佛利的突變學說告訴我們生物有機體的變異是不定向地按一定頻率在自然界中發生着的。这样達爾文的進化學說經過進一步的補充，發展為新達爾文主義。新達爾文主義者認為进化主要是通过下列四个过程，即突變、組合、選擇和隔離。

現在尚在討論的获得性状可否遺傳的問題，至少根据現有的事实是否定的。不过由這個問題的討論中，使我們相信自然選擇不單是選擇具有最适性状的个体，而是通过一种穩定化選擇，即選出具有在變動条件下能产生最适性状的个体。这个新見解的提出，使進化學說中对選擇的理解又有了進一步的發展。

参 考 文 獻

- [1] Goldschmidt, R. (1940) The Material Basis of Evolution. Yale University Press, New Haven.
- [2] Gustafson, A. (1952) Mutations, Environmen tand Evolution. Cold Spring Harbor Symposium, *Quantitative Biology*. Vol. 16
- [3] Шмальгаузен, И. И. (1941) “穩定化選擇及其在进化因素中的地位” (俄文，附英文摘要)。普通生物學雜誌，2：307—354

- [4] Schmalhausen, I. I. (1949) Factors of Evolution Blakiston, Philadelphia.
- [5] Sheppard, P. M. (1955) Evolution in Bisexually Reproducing Organisms. In *Evolution as a Process*, 201—218, ed. by J. Huxley. Allen and Unwin, London.
- [6] Waddington, C. H. (1953) The Evolution of Adaptations. *Endeavour*, 12：134—139.

鳥 類 飛 行 速 度

測量動物行動的速度常常是很困難的，特別是對於鳥類。一只鳥的速度可以因情況不同而變異，這要看它是否在作一般飛行，或者是在驅逐它物或被驅逐。此外風的影響也要計算在內。一只鳥順風飛時自然要比逆風快些。這些和其它原因都能影響鳥類的速度。

下表是由紐約“自然史雜誌”(Natural History, October, 1937)中記錄鳥類速度一個相當完善的表中選錄出來的：

鳥類名稱	每小時英里數	鳥類名稱	每小時英里數	鳥類名稱	每小時英里數
1. 剪尾蠅雀	10	11. 褐鵝鵝	30	21. 西方磯鶇	52
2. 山鵲	13	12. 大黑背鵲	31	22. 哨聲天鵝	55
3. 貓鵲	16	13. 紅鵲(翻石鳥)	33	23. 鵲鳥	55
4. 美洲白鷺	17	14. 喜鵲	35	24. 鳶	60
5. 金翅雀	18	15. 翠鳥(捕魚郎)	36	25. 加拿大鵝	60
6. 土耳其兀鷹	21	16. 信鴿	39	26. 旅隼	62
7. 渡鴉	24	17. 小紅隼(歐洲產)	43	27. 褐雨燕	68
8. 雀鷹	25	18. 白頸鴉	45	28. 雕鴉	70
9. 美洲黃鳥	26	19. 塘鵲	48	29. 蒼鷹	100
10. 普通燕鵙	29	20. 田鵉	50		(重熙)