

自然选择和遗传

P. M. 薛柏德

科学出版社

自然选择和遗传

P. M. 薛柏德 著

胡 楷 译

谈家桢 校

P. M. Sheppard
NATURAL SELECTION AND HEREDITY
Hutchinson & Co., 1959

內 容 簡 介

本书在遺傳学的基础上，介紹了生物进化的机制的各个主要方面。扼要地論述了自然选择的作用，多态現象，遺傳和自然选择的关系，自然环境的選擇作用，生态遺傳和物种起源，等等。本书可供生物学和农学工作者参考。

自然选择 and 遺传

[英] P. M. 薛柏德 著

胡 楷 譯

談 家 楨 校

*

科 学 出 版 社 出 版

北京朝阳門内大街 137 号

北京市书刊出版业营业許可証出字第 061 号

上海市印刷五厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店經售

*

1966 年 6 月第 一 版 开本：850×1168 1/32

1966 年 6 月第一次印刷 印张：5 1/8

印数：0001—2,950 字数：133,000

統一书号：13031·2299

本社书号：3480·13—10

定价：[科六] 0.80 元

序 言

1858年7月1日在倫敦林奈学会宣讀的达尔文-华萊斯的論文以及1859年出版的达尔文的著作“物种起源”标志着生物学的轉折点。他們不只证明了进化的发生，而且还用自然选择来解釋进化。

如选择的結果造成有机体性状的改变，这些改变必須是能遺傳的；但是直到1900年孟德尔发表于1866年的著作被重新发现以前，对遺傳規律的了解並沒有甚么进展。

遺傳学(研究遺傳和变异的科学)虽是在本世紀建立的，但在这方面已經有大量的研究工作。对自然选择和进化的分析在一开始进展是很慢的，因为它要等待遺傳原理的发展，但是在近三十年中进展却非常之迅速。

本书按照現代遺傳学的原理，討論一些进化机制的新观念。由于遺傳学在进化理論中的重要性，所以用了两章的篇幅來說明遺傳的基本原理，目的在于帮助那些缺乏遺傳学基本知識的讀者。

有关自然选择和它的作用方式的資料非常之多，甚至比本书大十倍的篇幅也不可能作充分的闡述。所以，我只选择某些能說明重要原理的課題加以詳細的討論。我相信这样做法要比对群体遺傳学整个領域作一簡單的叙述好，能使讀者更好地了解問題，因为有限的篇幅是完全不适合于群体遺傳学的討論。由此之故，我不得不略去很多的課題，諸如性別决定机制的进化，細菌中的选择，杂种优势(在发展杂种玉米中特別重要)，基因的本质和人类进化等。

我所略去的一个最重要的問題是遺傳本身染色体系統的进化，也許这么作是不明智的，它决定着基因按次序的分布及其以后的进化过程。除了討論有关多倍体和倒位的效果而外，我没有突

出这个问题，因为这在 C. D. 达林頓(Darlington)的“遺傳系統的进化”一书中有了出色的闡明，并且本书的篇幅也不允許作适当的討論。

当我写这本书的时候，我考虑到下列三点：(i)要說明原理，(ii)要避免造成这种印象，即有关自然选择的大部分問題都已解决，爭論已不复存在，这是一般基础讀物常会給予讀者的一种印象，(iii)要使讀者如想进一步理解书中的主要見解能达到閱讀原始文献的能力。

为了达到这些目的，我只得将例子减少到最低限度，并举些周知的动物群为例來說明我的观点。所以，常用鳞翅目(蝶蛾类)来代表，因为恐怕除鳥类外这类动物为大多数人們所熟悉。再者，它們被广泛地应用于进化研究，有时我自己也用这类材料。在这本书中，我列入的一些假說，都是为一般所接受的見解的补充或交替，这样就強調了我們的知識虽然在达尔文-华萊斯論文之后一百年的今天也还是不完备的。在用科学术语上我没有犹疑，因为这样作可以簡便些，而且，熟悉这些术语可以减少对学习高深书籍或文献的困难。本书的篇幅不允許我专为这些术语作注解，但是在书中对它們都有所說明。我也不能够将我所涉及的文献全部列出，但是經常提出了这些著者的姓名。重要的书籍或文献可以在本书最后的参考书目中找到。

P. M. 薛柏德

(利物浦大学生物学系)

目 录

序言	iii
第一章 自然选择	1
第二章 简单的孟德尔遗传	14
第三章 一些其他的孟德尔式原理	25
第四章 多态现象	41
第五章 稳定性多态现象	54
第六章 多基因遗传和选择	73
第七章 重组, 突变和遗传漂变	85
第八章 显性的进化	96
第九章 保护色	110
第十章 拟态	117
第十一章 生态遗传学	134
第十二章 物种起源	140
进化和选择问题的总结	149
参考文献	156

第一章 自然選擇

1858 年 7 月 1 日，标志着生物学界思想的轉折点，其意义之重大在当时却很难估計到。这一天达尔文-华萊斯在倫敦林奈学会上宣讀了他們的論文。以后又刊载在这个学会期刊的第三卷上。

查理士·达尔文和 A.R. 华萊斯各自独立地提出了这种观点，认为物种（140 頁）不是单个地被創造的和不变的，而一物种在一定時間內可以逐漸地产生新物种。物种不是不变的而是能改变的，或按我們現在的說法，是进化的，这并不是一种新的观点。（在达尔文-华萊斯之前已有人以推測性方式提出来过，但没有詳細的論证或证明。）所以，他俩的观点之新穎，是在于以自然選擇作为引导和控制进化变异的基本动力这个假說上。

在詳細討論这个假說之前，需要简单地提一下当时生物学者所持的一些信念。概括地讲，对过去和現今棲息在地球上的不同生物类型的起源有两大思想学派。一派主張物种是单个地被創造的和不变的。虽然有許多人同意，有时发生一些不同于正常类型微小的变化，但这些变异最終总要回复到原来的型式，不能产生足够的区别以形成新的物种。另一派包括这些人，象伊拉斯瑪斯·达尔文（查理士·达尔文的祖父）和偉大的法国生物学者拉馬克，他們认为物种可以逐漸改变为新种，或者說物种能够进化。

拉馬克对生物学思想的偉大貢獻是用使人信服的論证支持进化理論。他还提出一个控制进化改变因素的假說。他认为生命物质固有一种能够在許多世代中从一种簡單的结构或体制逐漸改变为較复杂和完善结构和体制的能力。除此而外，他还指出常用的器官由于常用的結果和个体的其他不常鍛炼的器官比較起来，会变得更大和更高度地发展。而且，他观察到，当这些器官完全不用时，

它們的大小便縮小。他假定在机体的生活时期中所获得的改变，可以在某种程度上遺傳給子代。因而，他用世代間“获得性状”遺傳引起的这种改变來說明为什么許多器官以非常精巧和复杂的結構来适合于它們的特殊功能。例如，他假設水鳥在努力游泳时，張开它們的足趾，故而擴張了足趾間的皮肤。他想，这种擴張的状态可以遺傳，这种过程在水鳥的子代中重复，一直到进化成蹼足。这样，物种就会逐漸变得更适于它們的环境，也就是适应，当它們一經达到这点之后，它們的結構就保持不变，直到条件改变时为止。他用很多这类例子来支持他的假說，并特別地指出家养动植物在它們馴化期間，与其野生祖先显著地不相同了。

拉馬克的功績之偉大，在于当他的許多同行坚信物种是单个地被創造的时候，他能持有这样有力的进化立場。他相信于获得性状的遺傳是并不奇怪的，因为，这是当时所可能提出的一种假說。而且，对他說来与使人們相信进化发生的重要性比較起来，遺傳机制可說是次要的任务。

看来，拉馬克坚持物种的进化是逐漸的，这是他的假說的基本特点，大概一方面由于他自己的观察和推論，另一方面由于新物种突然地出現的說法太象特創論的緣故。查理士·达尔文当然同意拉馬克关于物种逐漸进化的概念，至少部分地也是由于同一原因。他也追随拉馬克，相信至少有些获得性状是可以遺傳的，并且拉馬克的工作看来还启发了达尔文着手家养动植物的研究，来弄清进化問題。

达尔文-华萊斯的讲演包含四个文件。第一是查理士·萊伊尔爵士和 J. D. 虎克博士的信，說明了导致达尔文和华萊斯的論文在同一个會議上同时宣讀的原因。他俩說明了，在 1839 年达尔文已把他的观点写成一个草稿，而是出于他俩的意見叫达尔文在 1844 年重写，并給虎克看过。华萊斯在 1858 年把他的論文寄給达尔文，并认为如果这个論文有意义的話請他轉給萊伊尔。所以，萊伊尔和虎克认为，两人的論文同时提出是适当的。因此他們就在学会的同一次會議上分別地宣讀了。达尔文的文件中还包括了

一封在 1857 年他給波士頓的爱沙·葛雷(Gray)教授的信。

在这两个文件中，达尔文說明了使他提出自然选择是控制进化过程的首要因素的原因。他对馬尔薩斯在人口增加方面的理論工作有深刻的印象。他指出，动物和人一样，产生很多的子代，如果全都活着的話，可以保证群体以一个巨大的速率增加。为了說明这点，达尔文举了下面一个例子：“假定在一地点，有八对鳥，其中仅有四对，每年只哺育了四个幼鳥(包括一年二窩的在內)，而这些幼鳥以同样速率繁殖它們的子代，那末到第七年年底(对任何鳥类来讲，除因偶然原因而死去，七年寿命算是短的)这就会有 2048 只鳥，代替了原先的 16 只。”他于是指出，和馬尔薩斯所了解的一样，实际上群体数目并不如此增加，而是保持一个大小很恒定的平均数，虽然它們有高速度增加数量的潜力。象事实所证明的那样，动植物的数目在有利条件下，特別当它們进入一个新地区时，有时扩展得很快，但早晚总要达到一个恒定状态。他作出結論說，每一地区的有机体数目，一定会被“与其他物种間或与外界自然界間的反复斗争”所抑制。很清楚，他所謂的与外界自然界作斗争的意思，并非只指物理条件，而是简单地表示現今所謂的外界环境的意思。外界环境經常是严酷的，对群体数目的增加是有害的，在这种条件下，种間和同种个体間就要为了空間、食物、抵御敌害、得到配偶和其他供应缺少的方面而发生竞争。

在这个論点上，达尔文是以如此明白的方式表达了他的假說，使我不得不引述他的原文。“在斗争中每一个体須要获得生存，如在結構、习性或本能上获得有利于适应新条件的任何微細的变异，必将反映在体力和健康的增强，这还有甚么可怀疑的嗎？在斗争中，这种个体将有更好的生存机会，而如果它們的子代遺傳到这些变异，那怕它很微細，也会有較好的生存机会。年年繁殖出来的个体比能生存的为多，則只要在平衡上超过了一点点，就会在誰死誰活上发生作用。一方面让这种选择作用和另一方面的淘汰死亡繼續千代。尤其当我们想到下述二例，即在不多几年中，白克威尔(Bakewell)在牛上面，魏斯頓(Western)在綿羊上面，由于这种同

样的选择原理所得到的效果时，誰又敢断定上述过程不会有效果呢？”

达尔文相信，有机体在任何环境条件下、在一定時間內，将积累可遺傳的变异，这种变异是最适合或适应它的周圍环境的。如果环境条件改变了，而新变异在环境适应方面有利，将会被利用而取代旧的、不太适应的类型。达尔文知道，这种“自然选择”要有效的話，变异非得是可遺傳的，而且这种变异一定要能儲存起来，为了它們能被利用时备用。当环境条件改变时，变异經常总会出現，象野生动物馴化情况下所常見的，他猜想条件改变导致新变异自发产生（現在叫作突变，33 頁）。我們現在知道，这种說法不是正确的（除了在电离輻射和某些化学試剂作用的結果之外），新变异之出現是选择本身的方向和强度改变的結果。因此，象将要在第六章中解釋的那樣，选择的改变“釋放出”遺傳的变异来，而这种变异虽在以前也曾存在，但不表現出可見效应。达尔文由他的論证得出結論說，有利变异虽小，也能被保存，而由于这种变异的积累，物种会与其原型越来越分歧。

有关选择和进化的其他方面，在达尔文以后的著作，包括他的巨著出版于 1859 年的“物种起源”在內，有更充分的叙述，在他的讲演中也提到了。达尔文将性选择与其他型式的选择分开。他指出在两性动物中，特别是雄性，具有許多特性，看来似乎与个体的生存无关，甚至可能对生存有害。他很容易地解釋了这种特性之出現。例如，如果一个雄体具一种样式的結構或行为，它能刺激雌性，在有竞争者的情况下可使此雄性增多据有雌性的机会，这一特点使它在多留后代方面有利。而且，这种性状，在一段时期內会得进步和完善化，因为任何增加它的刺激性的变异，都会使具有此一性状的动物有利，而这种更成功的雄体和不太成功的相比較会留下更多的子代。这种性状只有当它在性方面的有利性被其机械的、生理的或其他方面的不利性所平衡时，也就是說达尔文所謂性选择被相等而相反的自然选择所平衡时，改变才会停止。他用这种方式解釋了許多很难解釋的第二性征的发展，例如极乐鳥的羽

毛或孔雀的尾巴。

达尔文显然过分强调了性选择的重要性，他在选择这一题目下包括了类别太广泛的现象。有许多现象，象鸟类的歌唱，作为吸引雌性不如说是与威吓其他的雄性和占有生殖地盘有关。但是，同样明显的是某些近代的作者又过分低估了性选择的重要性。

华莱斯的论文在进化问题上与达尔文的观点一致，但有不同的着重点。他指出那些认为物种是不变的人也相信有变异发生。但是他们主张这种变异不能大到足够形成新种，而新类型时常在一定时期内回复到种的原来型式。华莱斯指出这种主张是基于家养类型上的报道，他们对自然界变种十分无知。他认为这种法则亦不为家养物种方面的情况所支持，要用于自然状况下所发现的变异则更不恰当。他于是考虑到各方面，象达尔文一样地强调，有机体有很快增加它们数量的能力，而事实上它们并不增多，却在很长时期内保持很恒定。再者，常见的物种并不一定具有最大生殖力。因此，他认为物种的数目大小不依赖于生殖能力，而决定于其他因素，特别是食物供给。

华莱斯主张生殖潜力而外的其他因素控制着物种数目的大小，无疑是正确的。食物缺乏可能是经常的一种因素^[48]，但华莱斯对这一问题很显然是太强调了。现代生态学家知道还有许多其他的因素，例如在掠食者与被掠食者之间、寄生物与寄主之间的相互作用，现只提这二个因素（见 134 页）都很重要。华莱斯提出，如果我们对这些因素知道得很多时，我们才能决定为何某物种是常见物种，而与之相近的另一类型却是稀有的。一百年以后——不是一个很短的时期吧，是否能对一野生群体的一切控制因素都了解清楚了呢？事实上，这些因素中很难有一个是能完全弄清楚的，这确实不是开玩笑。

华莱斯提出了二点，作为他的论断的结论。(i)一动物群体平均一般保持恒定的大小，它的增长能力为食物缺乏和其他因素所抑制。(ii)物种之比较常见或罕见完全由于它们与这些控制因素斗争的效率。

华莱斯进一步主張，离开正常类型的任何变异会影响到机体的能力。他认为这种影响可使一个体在与控制因素的斗争中变为更有效的或更不有效的。因此，一个变种对获得食物、隐蔽所等具有較低的能力，最終会被淘汰。而那些在上述方面有較好能力的变种会增加数目，所以淘汰的将是原来的类型而非变种。

现在如果在一特殊地区的条件改变了，在与环境条件相斗争中不那么有效的物种将絕灭，但如存在着一个受影响較少的变种，則它可生存下去，并将代替这一物种的旧类型。他认为，也可能有某些器官的改变，与物种的生存能力关系不大时，这种变异类型可与亲型一起保存。达尔文作出了差不多的結論。他說：“无用的或沒有害的变异不为自然选择所作用，将被保留作为徬徨的因素，也許就象我們在一些多态物种中所見到的，或最終由有机体的本性和条件的性质而变为固定的。”这些說法是极有趣的。达尔文錯誤地相信多态物种的变异不为自然选择所作用，我們在第四和第五章中将讀到这是不对的，但也應該指出，达尔文还是很慎重的。事实上，只有在自然选择的作用下，二个或多个可区分的变种能在一个群体中无限地保持下来。而“固定”这詞，他的意思是指一类型最后代替了一切其他类型来讲的，他正确地相信如自然选择不作用的話，变种在某些条件下也能固定下来。这点是特別正确的，当一个群体大小很小时，象在第七章中将要解釋的。

华莱斯在他的論文的最後部分很突出的一点是針對那些反对自然选择进化理論的人的。华莱斯指出，家养的动植物有人提供食物和保护，所以在野生状况下許多生存必需的性状在家养中不見了，而其他对人类有用的性状，在自然条件下虽是有害的，也会被积累。因此，挽馬和賽跑馬都不适于生存在野生条件下。他认为家养物种，被放野之后，不是死去的話即会回复到其祖先类型的状态。这种对祖先类型的选择就能解釋为何变种在家养条件下不能无限地保持不变的原因，也就是为何人們不能从家养物种中找出它野生亲种的暫時性质的变种来的原因。

因为对遺傳机制的无知，当华莱斯在討論变种的永久性时混

淆了二种不同现象,指出这点是很有趣的。他完全正确地指出,与祖型相近的变种会生存下去,其他的变种将被淘汰。但是,在家畜中发现许多遗传性状却是所谓的隐性性状(21 頁)。在具有这类性状的一个体与另一具相对性状的个体交配而生的子代中不得表现出来,这在第二章中将要说明。这种变种好似会消失不见,虽然在它们的某些子代中会带有再产生这种“失去”的性状的能力,并在适当的交配中会重现。他因此而混淆了不利变种由于选择作用而消灭与隐性变种的暂时不表现这二种现象。

华莱斯提出下列一点作为结论,他说不需要假设变异的能力有任何特别的有限性,象特创论者所认为的。因为他描述的上述过程可以保证物种能逐渐改变到新种产生。达尔文和华莱斯两人都强调生存斗争是由于群体所固有的增加其大小的能力而来的。他俩都用“斗争”这个字眼,是大大的不幸,这个字只提示对物质条件的斗争,而使得选择包罗一切的性质都混淆和模糊起来。进化甚至在类型间它们的生活力上(生存下去的能力)没有差异的情况下也能发生。例如,有两个具遗传差异的变种,在生活力上并无差别,其他情况也相同,但如果一个是更多产的话,变种之一也可以代替另一变种。换句话说,一个类型的命运(是说,一变种或突变)取决于这个变异是否遗传,是否对将来的世代有利(而不只是对下一代)。举一极端的例子来看,一个很耐寒、耐旱、耐饥及耐其他致死因素的变种,不论在其他方面如何有利,如它是不孕的,亦不会变成更为常见些。选择的作用依赖于一切不同的选择压力的净值,而这些压力是很少能详细知道的。所以,衡量净选择压力的现实方法是不同变种代代的相对比例的改变。实际上,这种衡量通常作为一类型对另一类型的有利或不利的百分比。

达尔文和华莱斯都得出结论说,适应环境特别好的类型是选择作用于个体而发展成的。达尔文在“物种起源”中说得很清楚,他写道:“自然选择只作用于保存和积累小的遗传的改变,这些改变有利于被保存的个体……。”我们可以看到,严格地说来,这种说法并不正确,例如生殖力增加,不能真正地认为对具有这一特性

的个体有利,而这一能力会被选择,如果它不因此而在其他方面带来一些相等的或较大的不利的话。

篇幅不允许我对达尔文的一切信念和结论都作一评论,但任何人读他的著作时,都会立刻发现他所持有的许多观点和某些现今的进化论者一样,甚至更加进步。他很明显是超时代的,而当他错误时,经常可以发现他的错误是由于缺乏遗传机制的知识之故。

达尔文起初更关心于证明进化的真实性,必须假设自然选择去解释进化,而不是用实验去证明选择的存在。他很明显地不感到需要用实验去证明选择之存在,或者也许想选择的效果在每一世代中是如此之小,它的作用在人的一生中很难被发现。

E. B. 福特博士报道,查理士·达尔文对他的儿子利奥纳德·达尔文(Leonard Darwin)说:“将资料完全收集起来,也许不需要五十年,就能揭露进化改变的经过。”其实,达尔文对选择作用的多数例子是取自家养动植物的,在这里他有相当多的资料,可以排除对野生状况下选择作用产生怀疑的一切理由。与他同时代的支持他的人,甚至比达尔文好象还更不关心选择的证明。有些人不仅无助反而损害了这一理论,他们不加思索地胡乱推测这一性状或那一性状的有利性,并且无疑的对野生状况下所生活的动植物根本没有观察过。由于这种毫无拘束的推测的结果,在二十世纪初许多的生物学家都拒绝了达尔文的观点。事实上,一直要到 R. A. 费修(Fisher)和 J. B. S. 海尔登(Haldane)利用数学研究法驳斥了对达尔文理论的反对,这种动摇重新回到选择论者的观点上面来。

迟至 1936 年, G. C. 罗伯逊(Robson)和 O. W. 理查(Richards)^[6]才能谈到选择的例证。他们写道:“我们可以看到,在这种分析中(只要引证的材料确是可靠的),很少有证据来说明在生存者和绝灭者之间有显著的差异存在。应该承认,任何细小的正面证据,都是有价值的。另一方面,最重要的是,在任何显有选择性淘汰的例子中,没有发现生存者的显著特性是可以遗传的。”在他们的报告中,倒是确实倾向于使用特殊的狡辩法去贬低他们讨论

到的一些无可爭辯的結果。虽然如此，他們能在达尔文-华萊斯的讲演七十八年之后提出这些疑問，这件事本身是了不起的。

人們傾向于以为選擇能改变一物种而不是使这一物种保持恒定。事实上，選擇大概通常使一性状恒定，而非改变它。H. C. 彭伯斯^[5] (Bumpus) 在 1898 年报告了他对美国一次大风雪中所遭殃的家麻雀的一些性状所作測量的結果。发现生存下来的和没有生存下来的不同，因此得出这是自然選擇作用的证明的結論。罗伯逊和理查试图对这个事实提出疑問說：“我們必須明确提出問題作为答复，如何能說任何或許能决定一鳥之是否打落的結構性状（例如体重、展翅大小等），又能决定这鳥在打落后的生存或死亡呢？因为这可能取决于一种純属偶然性的原因，例如，在它落下时碰到一根树枝呢？还是一块石头呢？或者由于它能否經得起襲击和电击？”但是，問題不在这里。我們應該注意的一切是在那些生存下来的和死去的鳥之間，是否有真正的差別，而不是造成鳥或死或活的物理因素。哪只鳥死去，哪只鳥不死，不单独决定于机会，而决定于两者之間所显现的量度上的真正差別。

W. F. R. 威尔頓 (Weldon) 在 1901 年和 A. P. 德賽斯諾拉 (di Cesnola) 在 1907 年证明選擇对蝸牛 *Marpessa laminata* (Montage) 和 *Arianta arbustorum* (L.) 壳上的作用。他俩都揭示出，在幼年蝸牛中壳的变异比成年蝸牛多。这是因为那些离开平均数的极端变异个体被淘汰了的緣故。換句話說，自然選擇趋于制止形状乱变。当然我們不能肯定这些作者和彭伯斯所研究的性状是否是遺傳的性状，所以，我們也不能确定在这些例子中選擇是否在减低变异性方面有效。但这無論如何不能证明選擇无效。

當我們考虑到另外两个新近研究过的例子时，对選擇就有了更可靠的根据，在这两个例子中，我們知道被研究的性状，至少部分是遺傳的，虽然也为环境所影响。其一是不同大小的鴨卵的孵化率。研究結果表明超出平均数两端的、大的和小的卵，孵化率都很低。換句話說，在这里選擇也傾向于保持一个最适宜的大小。另一研究是关于人类出生时的体重^[29, 48]。在一医院中記錄了出

生体重和不同体重等級的嬰兒在出生后头 28 天中的存活率。显示出与 8 磅相差太远的个体,比之与 8 磅相近的个体較难于成活。初看起来很奇怪,为何超过 8 磅的个体也难成活呢?因此,在这里选择也是趋向于淘汰在出生时太重和太輕的个体。这种型式的选择,曾被称为是稳定性的,因为它不是趋于改变一性状,而是使一性状与一适合个体生活条件的大小相近。虽然在罗伯逊和理查的 1936 年时,对自然选择的作用,沒有很多的經得起考驗的证明,但从那时以后,证明增加得很快,現在在这里要都加以評論就太多了,但其中的一小部分将在以后几章中提到。

現在我們轉而來談談曾經反对过达尔文理論的一些异議。一般可分为下列几类:

(i) 达尔文自己也感觉到从他接受混合遺傳假說而来的困难(見下面)。象以后(79 頁)所指出的,只有孟德尔式遺傳可以达到在同一个时候使物种既保持其恒定又儲有巨大的遺傳變異性。

(ii) 在一些特殊的例子中,很难想象,一器官进化的中間阶段会对具有这一器官的个体有利。

(iii) 早期孟德尔派的遺傳学家在孟德尔顆粒遺傳的發現对进化理論的意义上有所誤解。

把这几点来分別地說一下:

(i) 达尔文和他大多数同时代的人一样,相信遺傳是混合的。他們认为决定傳遞遺傳性状的物质分別地为每一双亲傳給他們的子代;在子代中,这些物质不可分开地混合在一起。因此,杂交后的子代趋于为双亲所具有的不同性状的中間性的,而正因为从双亲而来的遺傳物质混合了,所以双亲的性状在以后的世代中不可能无改变地重現。这样的话,例如,在一群牛中黑色和白色的数目相等,根据这种假說,不需很多代,都将变成灰色的了。在一个世代中不会发生这种情况,因为有些黑牛可能与它們自己一样顏色的牛交配,而只产生黑色子代;同样,一些白牛也可能与白牛交配。但是,灰色类型的数目会很快地增加,因为黑白之間交配产生灰色的子代。根据这种道理,每一世代中約有半数的變異性将会失去。

所以,如果選擇有效的話,这个过程将进行得具有非常的速度。

为了克服这一困难,达尔文提出改变了的条件可以产生新变异性;但事实上,这是无济于事,因为,如果这样的话,则这种性质的、連續发生的新变异性将决定进化的方向而非选择。这样不仅只有新近发生的变异性状对选择才有利(因为一些过去发生的变异性状,将由于混合遺傳而消失),而且一个有害的性状也将扩散,如果它的自然发生的速率比选择作用淘汰它的速率为大的話。也就是說,进化将决定于自发改变的方向。奇怪的是达尔文的反对者似乎也很少看到这点,虽然这点是他的理論的致命伤。直到孟德尔揭示出遺傳不是混合的时,这一困难才得到解决。

(ii) 对自然选择进化理論的另一异議,是很难想象一个发展到中間阶段的性状会对具有它的个体有利,这可用魚类的发电器官來說明。在某些魚类中这种結構可以放出击昏或击毙很大动物的电流。达尔文在这一事实上談到:“魚类发电器官提出另一个特别难的例子,因为不能使人想象,这种奇怪的器官是由于那些步驟而产生的。这并不奇怪,因为我們甚至不知道它有何用处呢。电鰻(*Gymnotus*)和电鰩(*Torpedo*)无疑是用它作为有力的防御工具,也許还能作掠食用;而在鰩魚(*Ray*)里,如馬特西(*Matteucci*)所做的观察指出,类似的器官在尾部,甚至当它被大大刺激的时候,也沒有多少电,电太少,以至于很难作为上述目的而有任何用处。再者,在鰩魚中,除上述器官外,R. 爱姆唐耐儿(*M'Donnell*)指出,另一器官在头部附近,不发电,而与电鰩的“电炮”是真正的同源的器官。”因此,这个达尔文已感觉到而被有些对他进行批評的人所大大強調的困难,即魚类中产生几个伏特而不足以引起严重打击的电流似乎不可能想象其有何用处?这个难点为 H.W.萊斯曼^[49](*Lissmann*)的工作消除了一部分。他揭示出有一种非洲魚类 *Gymnarchus niloticus* Cuv., 当它靜止时,有一种恒定的电波放出来。萊斯曼证明,这种魚类借此可以发觉外物之来临,例如食餌或其他魚类。跟雷达的方式一样,D. 摩尔豪斯(*Moorhouse*)先生告诉我,东非洲象鼻魚 *Mormyrus kannume* Forskal, 也能用同一方