

进化的随机动力：遗传漂变

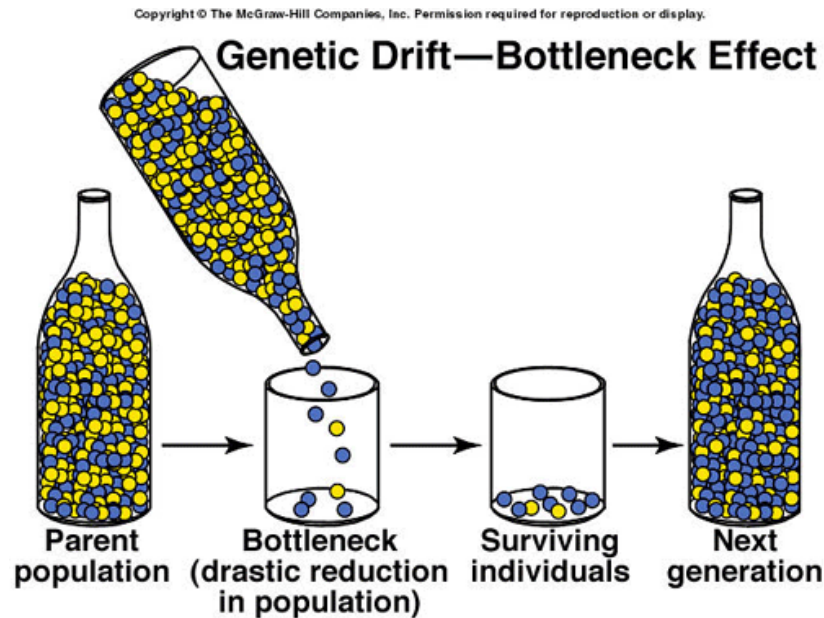
谈到进化的驱动力，我们常常想到自然选择：其追逐最适者的动力不倦地将生命朝最适应环境的方向推动，成果即适应性进化。然而，进化并非总是适应性的——自然选择并不是进化的唯一动力。实际上，随机的因素同样可以主导进化过程，让进化漫无目的四处游走，甚至朝着不适应的方向前行。这种可以掌控进化，但与适应无关的随机力量我们称之为**遗传漂变**。

要理解随机漂变，我们先来看一个比喻。

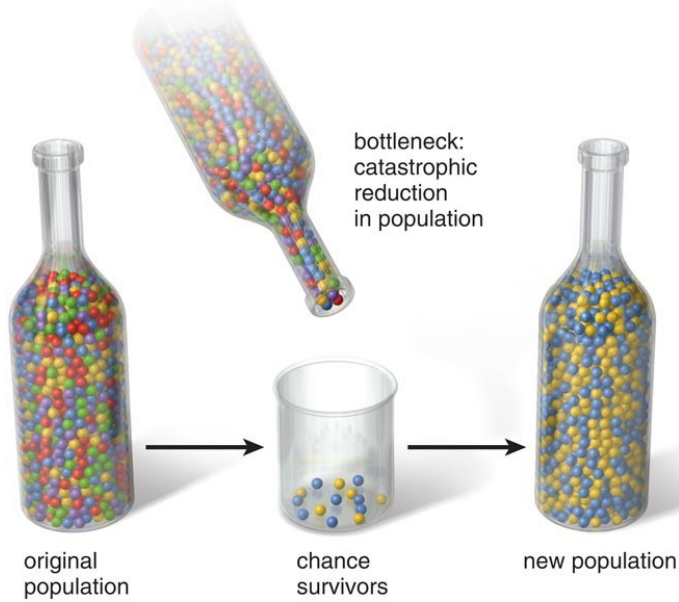
如图一所示，初始的玻璃瓶中有着初始比例 1: 1 的红蓝两色豆子。我们随机地倒出其中的几颗，由于**抽样误差**的存在，抽出的豆子的颜色比例常常会与原始比不同。这就像从人群中随机抽出少数几个人，这几个人性别比常常会偏离实际的（约）1: 1 一样。

更甚者，这种随机选取可能导致原有的一些豆子颜色的**永久丢失**。如图二所示，原始瓶子中有红绿黄蓝四种豆子，但取出的几个豆子刚好只有黄蓝两色，在新的瓶子中，红色和绿色丢失了。

当豆子们以这个新的颜色比例恢复原始数量后，新瓶子的颜色比可能会完全不同于旧瓶子。如图一、二所示，右侧新瓶与左侧旧瓶豆子颜色组成比例显然不同。



图一。Copyright: McGraw-Hill companies.



图二。Copyright: McGraw-Hill companies.

这样看来，豆子的颜色比例经过一次随机的倒出过程，是可以出现显著的变化。

这一过程实际上是对生命现象的模拟。我们可以将瓶子看作种群，把豆子看作个体，豆子的颜色代表表型或等位基因型。倒瓶子并取出几颗豆子，可以看成是一个种群剧烈缩小的过程。种群剧烈缩小，并由随机保留下来的少数个体所组建的新种群可能与原种群存在等位基因频率的不同：进化发生了。

种群短时间内剧烈缩小这类事件在自然界中是真实存在的。比如：一个生存于大陆的蚜虫种群，其中几个个体偶然地落到漂浮木上，随其飘洋过海到达远处的孤岛，繁衍而重建种群。

蚜虫刚好落到一个有前途的漂浮木这一事件是随机的，这几只乘风破浪的蚜虫所携带等位基因频率或表型，比方说颜色比例，很可能跟原始种群存在随机性偏差，正如上图中倒豆子的情况。若以进化的眼光来看，由少数个体在孤岛上建立的新种群已经不同于原始种群了，因为种群的基因频率发生了改变。这种现象被称为奠基者效应 (founder effect)。

种群的剧烈缩小也可以由偶然的大灾害所引起：一块大岩石从山上砸落下来，跌落山脚小水塘。水塘中的蜗牛种群，大都被岩石砸死。存活的几只蜗牛并非具有更好的适应性，而仅仅运气较好：那一瞬间他们刚好处于安全位置。这几只随机幸运者所带有的等位基因可能跟原始种群有着不一样的比例，这同样可以导致种群基因频率的随机性改变。这类现象我们称之为瓶颈效应 (bottlenecks)。

这两个例子都是货真价实的进化过程——种群发生了改变或者说等位基因频率发生了变化。自然选择并没有参与，遗传漂变指引着他们朝着随机的方向变化。

然而，举例中的漂浮木跟滚石都是罕有的情况。这类稀有事件能对进化过程有多大影响呢？

实际上，如此特殊的条件（种群数量突然急剧缩小）对遗传漂变来说并非是必须的。即使种群数量维持不变，它也能发挥作用。这同样是在抽样误差的帮助下完成的：

我们拿来一个装了 100 颗红绿豆子（如红 50：绿 50）的瓶子，我们从中每次抽出一颗，确定其颜色后将之放回。于此同时，我们在第二个瓶子里放入一颗同样颜色的豆子。如此重复一百次后，第二个瓶子中也有了 100 颗豆子。这一操作模拟了种群数量不变的情形下，因为遗传漂变，等位基因频率在下一世代的变动情况。

以同样操作，我们可以得到代表第三、四、五等世代的瓶子。这时候，我们可以回头数一数每个瓶子中红绿色豆子的数量。

由于不可避免的抽样误差，我们会得到类似如下数值的变化：

红/绿：

1 世代：50：50

2 世代：46：54

3 世代：53：47

4 世代：61：39

5 世代：59：41

6 世代：70：30

.....

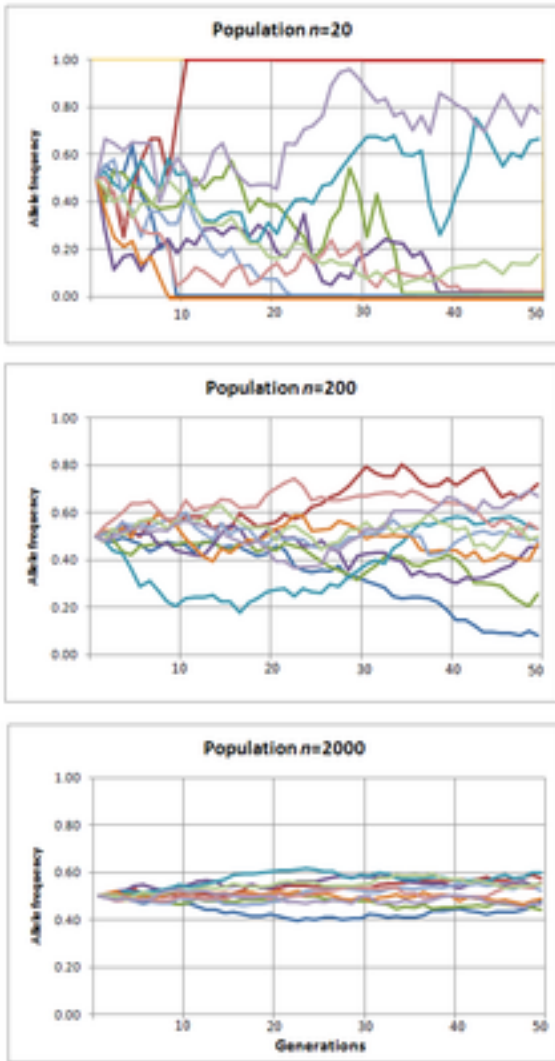
可以看到，两种颜色豆子的比例并非保持不变，而是处在波动中。

在种群数量保持不变的情况下，豆子比例，也就是等位基因频率同样会发生改变，进化同样发生了。实际上，在一个有限数量的种群中，无论种群数量是否变动、如何变动，遗传漂变是必然存在的。

这里可以很容易看出影响遗传漂变强度的一个关键性因素：种群大小。越小的种群受这种抽样误差的影响就越大。设想第一罐子里面若只有两个豆子，两次都取到同一颗豆子的概率那可是很高的。相反，一个无限大（虽然现实中不存在）的种群，取样后得到的比例将总是相同。

种群数量的对遗传漂变的具体影响可以用计算机数据模拟得出。图三即模拟结果。纵坐标是等位基因频率，横坐标为世代数，每一条线都代表了一次 50 世代的模拟结果。线条在纵坐标的波动表

现的是等位基因频率的波动。三个小图从上到下模拟的分别是 20 个体，200 个体，2000 个体的三个种群。可以看到，种群越小，等位基因频率波动越明显。



图三。Copy right: Wiki commons.

以上的分析都是在假定自然选择不存在的情况下做出的，但如果自然选择存在呢？自然选择会不会消除遗传漂变的力量？遗传漂变与自然选择是如何相互影响的？

首先，他们的作用是独立的。抽样误差只跟样本数量有关，自然选择的强弱对其毫无影响。同样，遗传漂变对自然选择本身也没有影响。

然而，遗传漂变可以干扰自然选择发挥的效果。

若把进化比作一架马车，自然选择总是朝单一方向（假定环境不变），也就是适应性的方向牵引，以期种群能朝更适应当前环境的方向前行。于此同时，遗传漂变也在对马车施力，不同的是遗传漂变的施力方向并不是固定的，它拿着个骰子，抛到哪面就往哪个方向拉，实质上是一会儿朝东一会儿朝西，至于哪个方向是适应性的他可是毫不在乎。

虽然两者施力的时候互不干扰，不会影响对方用力的方向和力度。但是马车真正的前行方向却同时受到了他们两者的影响。自然选择想一路向北，但遗传漂变却在捣乱，向东西南北纯看骰子。自然选择若真的想发挥最用，让进化马车朝着适应性方向移动，则一定要比遗传漂变大得多的力量，否则只能被淹没在东西南北的无尽混沌中。

那他们的力量谁大谁小呢？他们的力度其实很好计算：漂变的力度只取决于种群的大小；自然选择的大小取决于等位基因的适应度，简单说来就是某个等位基因对个体生存力生殖力的影响，影响越大， s 越大（介于 0 和 1 之间），自然选择越强。

种群数量以 n 表示，而适应度以 s 表示。

两者力度较量的胜负取决于一个简单比较：

$1/n$ 与 s

当 $1/n$ 远大于 s 的时候，遗传漂变占主导。相反，当 $1/n$ 远小于 s 的时候，自然选择占主导。

$1/n$ 有大有小，但大部分 s 都极小。

也就是说，当我们谈到自然选择的实际作用效果时，往往是要考虑遗传漂变所带来的混沌“噪音”所造成的影响。当种群不大、遗传漂变力量相对较强的时候，进化的方向是有可能被纯粹随机的遗传漂变所操纵的。

夸张地说，一切不考虑遗传漂变的进化分析就是耍流氓。

当有人问起你，为啥某个蚜虫物种是红色而不是绿色的时候，答案也许很简单：红色蚜虫运气比较好。

作者：冠轮大虫

amphisonia@gmail.com