

# 生態劇場中的共演化劇碼——不同地點與時間點下多樣化的共演化關係

◎中央研究院生物多樣性國際研究生學程、國立臺灣師範大學生命科學系·劉鎮  
(flyckbc@gmail.com)

## 重新思考生態背景與共演化

當筆者回想第一次學到演化的概念，老師利用一個經典案例講述自然選擇(natural selection)的機制與現象：胡椒蛾(*Biston betularia*, Peppered moth)族群的形態多樣性在時間上的變化。在1848年的英格蘭，曼徹斯特因工業革命的興起排放大量的煤煙，使得樹木與建築物蒙上一層煤灰，在1811年時紀錄非常稀少的胡椒蛾深色型(*B. betularia var. carbonaria*)開始逐漸佔多數。到了1895年，胡椒蛾深色型已經佔總族群的98%。然而，在空污法案(Clean air act, CAA)執行之後，胡椒蛾淡色型(*B. betularia var. typica*)的族群比例又逐漸回升到30% (Clarke *et al.*, 1985)。此珍貴的生態記錄共橫跨了150年，並持續監測中，不只是成為自然選擇理論的重要實例，也啟發了研究者體悟到環境變遷會改變演化方向。

回憶完從小就熟知的經典案例後，我們可以試著推敲得更遠一些：成對的生物交互作用關係(如獵物-捕食關係、宿主-寄生關係、片利共生或互利共生)，在相對短暫的時間尺度下，是否也會因環境變遷而不斷地變化？若更進一步探討，兩物種的交互作用關係會不會因環境變遷而改變，而在敵對關係與互利共生的梯度上變化；換句話說，共演化關係可能不同的地點或時間點而不一致，共演化的現象是和生態背景有一定程度的關聯性。

## 有基因還不夠！一生態因子造成的免疫可塑性

為了研究農業害蟲印度穀蛾(*Plodia interpunctella*)與其顆粒性病毒(granulosis virus)的宿主-寄生關係，加州大學柏克萊分校的疾病生態實驗室利用演化實驗(experimental evolution)的方法，在實驗室內模擬自然狀況下演化可能的發展。此研究試圖在不同世代的印度穀蛾中製造出不同的環境狀況，推敲不同環境背景下病毒帶給宿主的選汰壓力，以不同世代的宿主對同株病毒的感受性(susceptibility)做為測量指標。

此實驗給予第一代的印度穀蛾幼蟲高食物資源的環境，以及感染病毒與無感染病毒兩組試驗。在兩個試驗組與其重複樣本繁殖到第二代時，調整食物資源的豐富程度(本實驗從保留第一代資源的30%到保留100%，以10%持續遞增，共七種環境背景)。結果如圖1所示，在第一代遭到病毒感染的族群(白圈)，因為在高食物資源的優渥環境中成長，可能可幾近完整表現免疫基因，於是到了第二代，族群內擁有免疫基因的個體數即會變高，而第二代也就有較低盛行率，也就演化出較可抵抗病毒的族群；但是，如果第二代成長於低食物資源的環境中，病毒感受性卻並沒有降低，因為印度穀蛾需要把營養投資在生長上，間接使其免疫反應的發育受限。換句話說，第二代在低食物資源的環境下並沒有展現出上一代被自然選擇汰選過後的優



*Forficula auricularia*

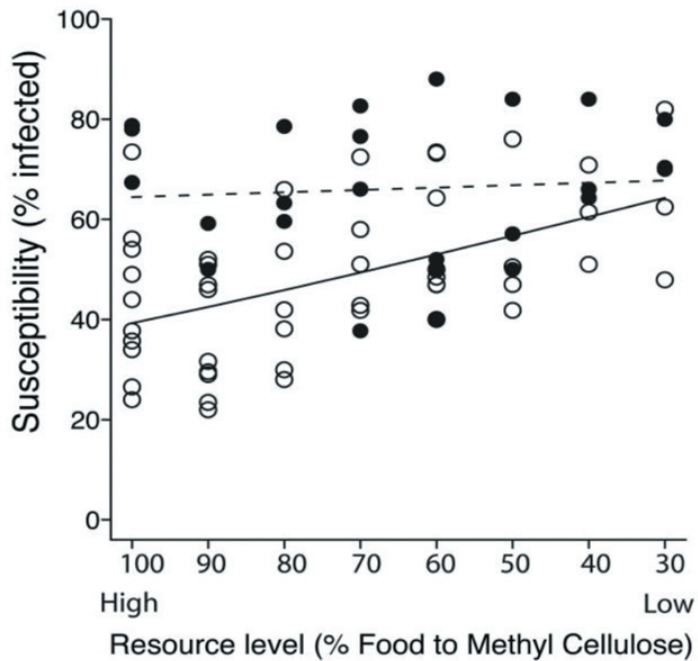


圖1 第二代印度穀蛾在不同食物資源下呈現對病毒有不同的感受性。白色圓圈的樣本為第一代有被病毒感染過的族群，黑色圓圈為第一代未被病毒感染過的族群。此圖呈現第二代在高食物資源的環境中，較低的病毒感受性(較可以抵抗病毒)，在低食物資源的環境中，第二代的病毒感受性與第一代相差無幾(翻繪自Boots 2011發表內容)

勢，而是和沒被汰選過的族群相差無幾(Boots, 2011)。總結上述結果，此實驗顯示食物資源的優渥程度實質影響著免疫的可塑性。

### 是朋友還是敵人？寄生蟲永遠都會對寄主有害嗎？

一般來說，寄生蟲和致病生物會造成宿主健康狀況的受損，造成競爭能力與生存機率下降，或者讓宿主的繁殖能力下降。但是，多數致病生物必須要靠宿主互相接觸而傳染，若致病生物對宿主的傷害過於巨大，反而會降低致病生物的傳播效率。於是，理

論上，致病生物的演化需平衡毒力和傳播效率，藉以達到最佳的適存度。

歐洲蠶蛾(*Forficula auricularia*)與他的腸道寄生蟲，頂複門綱(Apicomplexa)簇蟲亞目(Gregarinasina)的寄生蟲*Gregarina ovata*(在此文我簡稱為蠶蛾簇蟲)，即從具有提升宿主致死率的寄生蟲，演化成接近中性無害的腸道共生微生物。因此，歐洲蠶蛾的免疫系統已演化出不會強烈排除蠶蛾簇蟲，造成感染率的上升。更有趣的是，雖然簇蟲對宿主有微弱的害處，但是在食物資源豐富時，宿主蠶蛾雖然成長的較慢，但死亡率並沒有太大的

異狀；但相反的，當資源匱乏的時候，有較高簇蟲感染強度(被較多簇蟲寄生)的個體雖然成長較為緩慢，但卻有較高的存活率，而宿主也保持較低的免疫反應而讓簇蟲在腸道內有更大的族群量(Arcila & Meunier, 2020)。因此，由以上的結果可推論，寄生蟲對宿主的影響並不是固定的，可能因食物資源的改變而從宿主-寄生關係轉變為互利共生關係。

當我們回顧完以上的兩個實驗案例，我們可以得出兩個自然現象，即：(1)生態因子會影響宿主的免疫能力的可塑性，於是若考量生態因子，就必須擴充簡單的族群遺傳理論，而必須考量基因表現的問題(2)即使是相同的兩共演化物種，生態因子的差異會造成交互作用關係的變化，若用較擬人化的方式類比，也就是說：並沒有永遠的敵人或朋友，環境條件必須被考量。

### 找出原則—共演化的地理馬賽克理論

雖然研究人員找到許多物種用來印證生態因子會影響交互作用的強度和關係，但是受限於實驗所需要的時間和成本，無法解釋長期下來生態因子如何造成遺傳上的變異。另一方面，雖然實驗室內的操作實驗可以發現這些現象，但實驗室畢竟是排除了許多因子的環境，和實際的野外環境還有點差距。於是，在實際的田野中是否可以找到同樣的兩物種在不同生態因子背景下展現出不同強度的交互作用關係，以證明實驗室的狀況的確可以存在於自然界之中，成為一個很好的實證取徑研究。另一方面，共演化的多樣性除了生態因子造成的自然選擇壓力，還需考量到族群遺傳的其它機制，例如生物遷移帶

進新的基因增加了基因多樣性。綜合以上可設想的生態與演化機制，若要清楚完整表達野外觀察到的現象背後可能發生的機制，必須先設計出合理的共演化理論。

任教於加州大學聖塔克魯茲分校的桑普森教授(John N. Thompson)提出「共演化的地理馬賽克理論」(The geography mosaic theory of coevolution)，試圖綜合生態因子與族群遺傳機制，藉以解釋複雜的共演化現象，此理論奠基於三個常見於野外的自然現象：

- (1) 同一物種的不同族群總有些許遺傳隔離(有不同程度的遺傳分化)
- (2) 雖然兩共演化物種的地理分布必須重疊才有機會產生交互作用，但並不是所有的重疊區域都有交互作用產生
- (3) 兩物種的交互作用形式在不同生態背景下有不同的型態與強度。

依據以上三點自然現象，桑普森教授提出三個共演化的機制，藉以解釋兩個共演化物種交互作用在時空上的變化(Thompson 2005)：

- (1) 自然選擇的地理馬賽克：因為不同地區的生態因子差異，同樣的基因在不同地區的表現也不一致，於是交互作用關係(由物種給予的選擇壓力)在各地區會有不同強度的差異。
- (2) 存在著共演化的熱點與冷點：根據以上的機制，我們可以推測有些地區較適合共演化的發展，這些地區會加速兩共演化物種的演化速率，例如互利共生的物種或毒性較低的寄生蟲在適當的環境下較容易保持一定族群量，因此可不斷持續累積遺傳變

異。另一方面，而來自共演化物種帶來一定程度的自然選擇壓力又造成不同族群上的分化。

- (3) 不同族群間的基因交流混合：當不同族群在冷點與熱點之間有不同的演化軌跡後，個體的遷移即會造成族群遺傳的交流，不論是基因重組，或只是單純的基因隨機配對，基因重新混合提升了區域的基因多樣性。共演化過程就在不斷的自然選擇、遺傳漂變與基因交流的過程中持續變化(圖2)。

有趣的是，不同於傳統的族群遺傳模型，共演化的地理馬賽克理論不只考慮的環境因子直接造成的自然選擇現象，也考慮到了環境因子影響共演化物種，再影響目標物種的間接自然選擇現象，提出了複數路徑的自然選擇方式。

### 共演化研究在疾病生態學上的應用

在COVID-19盛行的2020年，喚起了各行專業的學者研究如何預測嚴重疾病可能爆發的地點，因此，找到重要病原的產生地和可以儲存病原的儲主即變成關鍵問題。有趣的是，若我們更進一步想想，重要病原產生地的研究旨在找尋病原多樣性較高的地理區域，或帶有較高多樣性病原的儲主物種的分布地。若我們應用共演化的地理馬賽克理論所提供的概念，亦即找尋病原與其宿主的共演化熱點。

棲地破碎化是減少生物多樣性的重要機制之一，而在疾病生態學的議題上，棲地破碎化可能將宿主隔離成不同的小族群，每個小族群又各自推動不同的宿主-病原共演化機制，造成明顯的病原族群分化，也就增

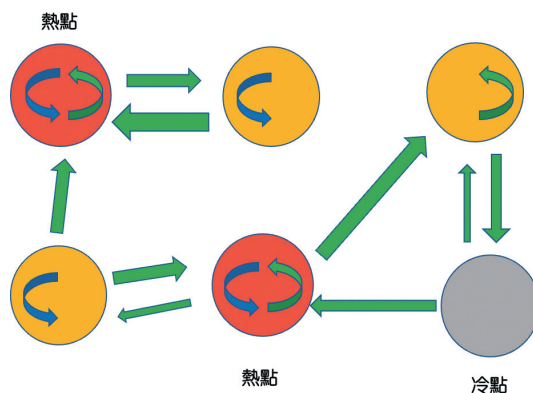


圖2 共演化的地理馬賽克理論示意圖。紅色區域為共演化熱點，共演化的兩物種互相選汰對方。黃色區域只有其中一個物種受到選汰壓力。灰色區域為共演化的冷點，兩物種皆沒有受到強烈的選汰壓力。綠色箭頭為不同方向的基因流動，箭頭大小為基因流動的程度

加了病原多樣性，若有些許小族群為共演化熱點，就有更大的機會孕育出致病力較強的病原體。於是，依據共演化理論的原則與概念，人為開發造成的棲地破碎化也可能加劇「創造」更多的致死病原。

雖然共演化機制研究在疾病生態學中已被討論了二十年，但目前大多數研究多為數學模型的推演，而可以清楚印證如此複雜的理論的實驗研究還較稀罕，在回顧了相關研究後，我認為，共演化理論尚還需要更細緻的實證研究，在應用上，共演化的地理馬賽克理論還是一個假設較為複雜的假說，同樣的，還需要更多的野外觀察與實驗室數據作為實證研究。最後，我認為對不同的生物案例而言，理論可能需要更加特殊化才有其應用價值，於是持續修訂理論亦是一項重要的工作(參考文獻請洽本文作者)。