

「族群遺傳與演化」散文選讀（五）

共同演化

沈淑端

國立臺灣師範大學 生物系

生物間의 交互作用（interaction），是生物演化的重要動力之一，可以強烈地影響其行爲、形態、及生態；兩種或以上具有交互作用的物種，在天擇的作用下，長期進行同時而互利的特徵演化，稱爲共同演化（coevolution）。自然界中記錄了許多這樣的例子，其中最爲人所稱道的，就是顯花植物形形色色的花朵，與其特有傳粉生物的共同演化。

長久以來人們認爲：「蜂鳥與其所造訪的花朵之間具有關連性。」但是這個假設一直沒有很明確的實驗證據支持。曾有學者對蜂鳥的嘴長、與其採食花蜜之花朵的長度做觀察記錄，卻發現鳥嘴長與花朵長並沒有必然的關係。Temeles（1996）認爲原因可能在於所考量的變因數太少——前人只以蜂鳥嘴長與花冠長度作相關性分析，忽略了其它花部構造也可能影響蜂鳥的取食意願——所以他設計了整組的實驗，研究蜂鳥嘴長與花冠長度及花冠直徑大小之間的關係。實驗包括花長度與花直徑的 15 種組合，記錄蜂鳥對這 15 種花形的採食狀況，得到如下結果：1. 以採食深度而言，若花的直徑比鳥嘴寬度窄，則不論蜂鳥嘴長多少，採食深度沒有差異，主要由舌頭長度決定。2. 以採食效率而言，花直徑越大，蜂鳥的採食深度就越長，且長嘴較短嘴有利。3. 以準確度而言，在長筒花的採食上，長嘴鳥的失誤率比較高。4. 長窄花形的花，若有高品質的花蜜來補償失誤造成的損失，長嘴蜂鳥還是願意花比較多的時間去採食的。由上述結果可知，蜂鳥對花的選擇以取食效率爲依歸，包括了花的長度、花的寬度及所得花蜜的品質，三者組合的「採食平衡」（Handling time equivalents），才是影響蜂鳥取食選擇的關鍵；植物則是以花蜜的品質，調節花冠形態對傳粉昆蟲的影響。

上述的共同演化構築於植物與蜂鳥的互利作用（mutualism）。而這樣的交互作用，也被懷疑發生在地球的第一個真核生物身上。

在生物細胞內，粒線體是很特別的一種胞器，它具有自身的遺傳物質、可以自發性複製、又具有母系遺傳的特性，其部份獨立於細胞活動之外的特質，引起了「現今真核生物原由二種以上生物組合而來」的假說：學者懷疑遠古時代的「粒線體」，其實是一

種可進行有氧呼吸的寄生性細胞，寄生在其他原始型的細胞中，這些細胞被寄生後雖然營養不良，卻因粒線體的存在而免於被氧化的威脅，於是這兩個細胞越來越互相依賴，各取所需，各司其職，形成了真核生物。曾有學者（Hutter & Rand, 1995）對粒線體及其所在細胞的細胞核，作移植實驗以驗證二者之間的共演化關係，其實驗結果顯示，即使是新培育出來的果蠅品系，其核細胞與粒線體的合作與分工也已有專一性存在，越是遠親緣的細胞，經粒線體互換後，細胞的存活率越低，可見細胞核與粒線體之間的分工有其共同演化的歷史背景。

除了互利關係之外，食性關係（predation）也是共同演化的動力之一。捕食者爲了取得食物以求生存，必須與被捕食者休戚與共；被捕食者則演化出種種反抗（defense）與逃避（escape）的策略，以度過滅絕的危機。廣義的食性關係不只在動物吃動物，也包括動物吃植物的關係，甚至植物吃動物也是。

地球上的動物均直接或間接依賴植物爲食而生存。作爲一個供養者，植物行光合作用之所得，常被植食生物（herbivor）分去大半甚至更多；爲了自身的存活，於是具有有毒二次代謝物的植物、具有大量纖維素的植物、具有高生產力的植物、或具有其他特殊形態的植物，便成了較具競爭力的種類，這些特徵雖大大降低一般植食生物的取食能力與意願，卻相對的也是一種新型的資源，能夠克服這類逆境的生物，常常以建立專一性交互作用的形式出現，相對的就降低與其他生物的競爭。

現今廣爲栽培的白花苜蓿，其在不同生育地常具有不同形態特徵，這些差異形成不同的品系，使人們得以將運之用在做綠肥、各種牲畜的牧草等等。Small（1996）觀察記錄這些變異，發現造成這樣差異的原因，很可能與不同地區的主要危害的植食性生物不同有關。在天敵以營養器官爲食的地區，苜蓿的形態出現較多羽片（一般苜蓿是三出複葉，這類常有四出以上，似乎與防止受害面積增加有關），或者所含的纖維量提高（只有口器強壯，消化能力強的蟲子能以之爲食；不過人們則篩選來餵食不同的家畜，例如餵牛，牛對纖維的消化能力高於馬），或者長出很多毛茸以妨礙攝食，或者長得低矮（放牧的是馬或羊等高啃食性的家畜）；在天敵以生殖器官爲食的地區，特別的是有些品種出現捲曲的豆夾，這樣的地區發現有寄生性蠅類，雌蟲會將產卵管插入豆莢中產卵，幼蟲即以嫩果爲食。這些變異的存在，顯示生物交互作用與天擇之緊密關連，產生特有的共同演化關係。

因應天敵的捕食，還有兩類的變異較爲特殊，一是具有有毒的二次代謝產物（secondary compound），一是擬態現象（mimicry）；前者是一種化學反抗機制，後者

則屬於逃避機制。蘿摩科植物具有生物鹼，一般動物畏懼其毒性而不敢採食；然而屬於蘿摩科的馬利筋卻是樺斑蝶幼蟲的食草，二者之間有專一性存在，可見馬利筋的毒性防止了其他動物的取食，而樺斑蝶幼蟲卻以此毒為偏好而專享美食。

擬態是指一種生物長得像同一區域內沒有血緣關係的另一物種。這種生物間的交互作用，約可歸類為三種類型：1.警戒擬態（Batesian mimicry）～被捕食者長得像另一種不好吃或有毒的生物，以逃過被捕食；2.謬倫擬態（Mullerian mimicry）～兩種以上不甚好吃的被捕食者之間彼此相似，以利共生；3.攻擊性擬態（Aggressive mimicry）～天敵長得像被捕食者。擬態的成功，即代表天擇有利於至少一方的生存，於是被擬態者的改變會牽連另一方的改變，所以也是一種共同演化的情形。

常被提及的擬態的例子，例如長得像樹枝的竹節蟲與尺蠖蛾的幼蟲，長得像樹葉的枯葉蝶，都是第一類的擬態，他們不只形態相像，行為也模仿被擬態者。另外，澳洲有些槲寄生科的植物，形態與其寄主十分相似，足以矇騙以他為食的昆蟲（Abrahamson, 1989），例如 *Dendrophthae shirleyi* 這種槲寄生，具有三種不同的外觀形態，分別擬態三類寄主：寄生在尤加利樹上者具有平展長披針形葉子，居住在紅樹林物種上的則具有肉質圓形的葉子，寄生在其他澳洲森林樹種上者則具有扁平線狀葉，迫使這種演化的天擇力量，來自專以這植物為食的蝴蝶，由於被取食的壓力，使得這類槲寄生植物越來越像他寄生的對象，藉以矇騙以他為食草的蝶類。

第二類擬態如：長得像胡蜂的蜜蜂，相似的警戒色，相似的身形，二者都不大美味，又有反擊能力，令天敵嚐一次就難以忘懷，相互模擬對彼此都有利。

第三類的擬態曾被發現在螢火蟲上：同種螢火蟲之間以發光的顏色與發光間隔區辨彼此，這在交配季節時尤為重要，因為準備好的雌蟲會停棲於樹上，以特定的發光頻率回應雄蟲的閃光以進行交配，然而有些螢火蟲以其他種類的螢火蟲為食，其發光形式與被食者相似，偽裝作雌蟲以誘捕雄蟲，這類的擬態者本身是攻擊手。另外，在熱帶美洲有一種毒蛾屬（*Heliconius*）蝴蝶的幼蟲，專以百香果的葉子為食，雌蝶在產卵時會避開已經有蟲卵的葉子，為的是一來避免競爭，二來避免蟲卵或較晚孵化的幼蟲給吃掉；結果這地區的百香果，在葉子上出現一些小小的黃色突起，或者托葉特化成蟲卵的形態，使得雌蝶誤以為已有其他雌蝶捷足先登而不在此葉面上產卵，以此逃過幼蟲的啃食（Williams and Gilbert, 1981），這時的擬態者本身是被捕食者。

共同演化是生物交互作用由非專一性轉向專一性的表現，牽連其中的生物休戚與共，提醒我們勿輕視與其他物種的交互作用，因為誰能知明天的生活會是如何呢？

參考文獻

- Abrahamson, W. G. 1989. Plant-animal interactions. McGraw-Hill, U.S.A.
- Brewer, Richard. 1994. The science of ecology. Saunders college publishing. Florida.
- Hutter, Carolyn M. & David M. Rand. 1995. Competition between mitochondrial haplotypes in distinct nuclear genetic environments : *Drosophila pseudoobscura* vs. *D. persimilis*. *Genetics* **140**:537.
- Temeles, Ethan J. 1996. A new dimension to hummingbird-flower relationships. *Oecologia* **105**:517.
- Raven, P. H. 1986. Biology. Times Mirror/Mosby college publishing, U.S.A.
- Small, E. 1996. Adaptations to herbivory in alfalfa (*Medicago sativa*). *Can. J. Bot.* **74**:807.
- Williams, K. S. and L. E. Gilbert. 1981. Insects as selective agents on plant vegetative morphology: Egg mimicry reduces egg laying by butterflies. *Science* **212**:467.



遠哲科學教師工作坊

編輯室

遠哲科學教育基金會為提供科學教師進修及自我成長的機會，以研發教學策略，寓教學於研究與用研究於教學，期望教學能活潑化，進而營造一個愉快而充實的教學環境，以提升教學效果，自八十四年以來，陸續辦理教師工作坊。

今年舉辦的遠哲科學教師工作坊將有別於以往的型態，整個活動的進行融入更多教授與教師間的互動，提供教師一個更寬廣的討論空間。經由教授的引導及教師間實作經驗心得交流，讓參與活動的教師更能從「做」中獲取寶貴的知識與經驗。

本活動將同時推出生物、理化、數學三科，生物以論壇的方式就不同主題進行探討，理化則著重於實驗設計及實際操作，而數學乃針對教學輔助活動的設計給予漸進式的引導。活動辦法及各科詳細內容請洽：(02)23211784 或 23965303 轉 5002 或 5003，遠哲科學教育基金會。