

# 「族群遺傳和演化」散文選讀(四)

## 親緣選擇和適合度

陳又君

台北縣立義學國中

執干戈以爲社稷，這樣的英雄不再是人類的專利，研究動物行爲時，我們發現許多的生物都存在這種犧牲自己照亮別人的美德，現在就簡單的向大家介紹利他行爲。

先要爲利他主義下一個簡短的定義：個體在行爲上或在另一些方面犧牲自己，增加其他個體存活機會的行爲。某一些行社會生活的昆蟲常有這種行爲模式，例如蜜蜂，在牠們的社會裡有三種成員：女王蜂、雄蜂及工蜂，其中工蜂爲數最多，正如其名，他不停的工作，要餵食女王蜂，幫她梳理，建立蜂房以供她產卵，等到卵孵化後要餵食幼蟲，隨時檢查並移走死亡和不健康的蛹，除了這些例行性工作外，工蜂還要負責守衛蜂巢，當獵食者出現時，牠們會攻擊並刺擊入侵者，就在刺擊的同時，失去了寶貴的刺針及連在刺針上的毒腺，這樣的行爲等於是自殺。工蜂窮其一生的工作，犧牲生殖的機會，屈就在女王蜂之下，這對群體生存有什麼貢獻？而對自己是否全然是一種損失？在得與失之間，演化又爲何選擇這樣的行爲模式？

Haldane 首度探討利他行爲的演化模式，他認爲利他基因普遍存在在具有親屬關係的生物裡，雖然降低利他者的存活會減少這些基因，但是由於受惠者的存活機會提高，適足以抵消這種損失，所以整體而言這些基因是遞增的。當利他者和受惠者間的遺傳關係愈近時，利他者愈願意犧牲自己。

利他行爲對存活的影响可由概括適合度 (inclusive fitness) (Hartl & Clark, 1989) 得到進一步的了解，概括性適合度是計算利他基因在個體裡本質上的適合度，加上在親系中此基因所獲得的適合度。我們還是拿大家熟悉的蜜蜂做例子，如果我們把蜜蜂帶有的利他基因用 A 來表示，假設已知有 I 蜜蜂的基因型爲 Aa，牠的親屬 R 蜜蜂的基因型爲未知，R 和 I 兩蜜蜂遺傳物質相似程度爲 r，便是親屬係數 (coefficient of relationship)，親屬係數其實是指 R 蜜蜂帶有 A 基因的機會。假設 I 和 R 蜜蜂的適合度皆爲 w，在沒有利他行爲的情況下，所有 A 基因對下一代適合度的貢獻爲 P，P 就是 R 和 I 兩蜜蜂帶有 A 基因的機率 (各爲 1/2) 乘上適合度之和， $P = w/2 + rw/2$ 。在利他行爲有利的情况下，帶 A

的 I 蜜蜂其適合度因為有所犧牲， $c$  (cost)，故 I 蜜蜂的適合度應為  $w-c$ ；另一方面對 R 蜜蜂是有利的，適合度應為  $w+b$  (benefit)，那麼所有 A 基因對下一代適合度的貢獻  $P'$  則為  $(w-c)/2 + r(w+b)/2$ ，假如利他行為所獲得的適合度較大，也就是  $P' > P$ ，那麼演化會朝向利他行為，符合 Hamilton's rule，得到  $c/b < r$  關係，而且當  $r$  值愈高時會愈傾向利他行為。Slater & Alexander (1993) 依照這些觀念來解釋工蜂的行為，假設女王蜂的基因型為  $\alpha_1\alpha_2$ ，雄蜂是單倍體，基因型為  $\alpha_3$ ，牠們可產生基因型為  $\alpha_1\alpha_3$  或  $\alpha_2\alpha_3$  的工蜂，若  $\alpha_1\alpha_3$  工蜂與  $\alpha_4$  的雄蜂交配則產生  $\alpha_1\alpha_4$  或  $\alpha_3\alpha_4$  的後代，計算一下工蜂和其姊妹的  $r$  值為基因型的機率  $(1/2) \times$  相似度  $(1) + (1/2 \times 1/2) = 0.75$ ，和後代的  $r$  值為  $(1/2 \times 1/2) + (1/2 \times 1/2) = 0.5$ 。女王蜂的後代也就是工蜂的姊妹，與工蜂帶有同樣  $\alpha_1$  或  $\alpha_3$  基因的機會較高，我們都知道生物繁殖的目的是想要把自己的遺傳物質流傳下去，這也就是為什麼工蜂會放棄生殖的機會。

下面要對適合度及其應用做更進一步的說明，適合度 (fitness) 就是相對適合度 (relative fitness) 是指各種不同的基因型將對偶基因傳下去的相對能力 (Hedrick, 1984)。由適合度的估計可了解族群內各基因型的生存力，進而推測天擇的力量是如何作用在其上。有許多的因子可以用來估計適合度，如：存活力、生育力、性狀變異等，最高的相對適合度定為 1，族群的平均適合度 (mean fitness,  $\bar{w}$ ) 也就是各種基因型的適合度之和小於 1。

要了解天擇作用的過程，我們必須考慮個體生活史在每個階段有不同的適合度。受精卵有不同的基因型，從生長、發育到成熟的過程中受到族群內個體的競爭，族群間的交互作用，再加上環境的影響，只有部分受精卵可以順利長大。成熟的個體接下來面臨一連串的性別選擇 (sexual selection)，如同性間的競爭和異性間的選擇，獲取交配的機會，最後繁殖的成功與否，就在於能否產生健康的配子，並完成受精，產生受精卵。遺傳和環境似乎影響著適合度，但卻不一定同時存在，Snow & Spira (1996) 研究一種木樨屬植物在天然族群的不同個體間花粉管的競爭行為，發現不同個體的花粉，確實存在不同的萌發能力，這樣的競爭現象會影響雄性的適應 (male fitness)，但此現象與環境無關，推測是由遺傳造成的。

自 1970 年以來，許多研究者紛紛用分子生物學的方法來研究，而不只是估量一些適合度因子來探究天擇的進行，目前最常使用的就是同功異構酵素 (allozyme) 的電泳分析，利用估計各種同功異構酵素的頻度，間接反應各種基因型的頻度。不同基因型會呈現不同程度的顯性 (dominance)，可以用  $h$  ( $0 \leq h \leq 1$ ) 來表示，從無顯性 ( $h = 0$ )、部分顯性、

到完全顯性 ( $h = 1$ )，這些可表現在外表型。天擇常作用在某些基因上，使發生不同的對偶基因頻率，天擇作用的強度也有差別，我們可用  $s$  (selection coefficient  $0 \leq s \leq 1$ ) 表示，對某些基因型的部分淘汰，和對致死基因的完全淘汰 ( $s = 1$ )，其  $s$  值自然是不一樣的 (李, 1988)。由以上族群基因型的類別和天擇作用的方向和力量，我們可以計算出一個「族群的適合度」。在實際的應用中，我們可藉由族群中各基因型的頻率，算出相對的適合度，比較代代之間適合度的變化，可以解釋部分天擇、突變、漂變的力量作用在這個族群所發生的改變，這種逐代改變基因頻率的現象就是演化。Chevillon et al. (1995) 研究某種蚊子的抗殺蟲劑基因之演化，用中性基因的多型性電泳法分析族群內多型性中性基因的配比，發現由西班牙北部到法國南部地區的基因流傳很順暢，基因的遷移 (gene migration) 足以抵消基因漂變 (genetic drift) 的影響，然而，抗藥基因的分布卻與殺蟲劑的處理有很大的關係，這是因為在噴殺蟲劑的地方，選擇抗藥基因存活，而在未施藥的地方，由於保存抗藥基因的適合度耗費 (fitness cost) 較大，雖然基因流傳順暢，此基因仍不易留存在族群中。

前幾段談的親緣選擇和利他基因；生活史中各階段競爭發生的選擇；環境改變 (噴藥) 對族群基因配比的選擇等，都是在選擇這件事，這裡說的選擇 (selection) 其實就是我們熟知的天擇 (Natural selection)，天擇有幾個模式 (Starr & Taggart, 1995) 我們在這裡介紹一下：

一、方向性的選擇 (Directional selection): 假如一個基因座上有兩種對偶基因，其基因型可能為  $AA.Aa.aa$ ，其適合度分爲  $W_{11}.W_{12}.W_{22}$ ，如果方向性選擇的結果使  $W_{11} > W_{12} > W_{22}$  或  $W_{11} < W_{12} < W_{22}$ ，則在相同選擇力量之下，可發現當天擇有利於顯性基因時，顯性基因會迅速被「固定」(fix) 下來。若天擇是有利於隱性基因時，由於開始時隱性基因是存在異基因合子 (heterozygosity) 裏，所以剛開始固定的速度較慢，但很快地會以同型合子被固定下來。在英國由於工業污染造成淺色胡椒蛾 (*Biston betularia*) 大量減少，便是此模式的最佳例子。

二、穩定的選擇 (Stabilizing selection): 這種選擇的模式使得  $W_{11} < W_{12}$ 、 $W_{22} < W_{12}$ ，族群遺傳結構將會維持多型性的平衡 (polymorphic equilibrium)，在非洲鎌型血球貧血症就是一例， $Hb\beta^s$  基因會導致紅血球攜氧量下降，在血球內形成結晶，使血球變成鎌刀型並聚集在血管壁上，擁有  $Hb\beta^s / Hb\beta^s$  者，通常早夭，故  $Hb\beta^s$  基因在選擇上不利，但瘧疾原蟲是另一個選擇力量，基因型為  $Hb\beta^a / Hb\beta^a$  較  $Hb\beta^s / Hb\beta^a$  易被感染，這些選擇力量作用的結果使得  $Hb\beta^s / Hb\beta^a$  這種異基因合子存活力最高，因此在有瘧原蟲分布的環境中，

鎌型血球基因在族群中頻率偏高。

三、分裂性的選擇 (Disruptive selection)：此種模式不利於中間型，使得  $W_{11} > W_{12} < W_{22}$ ，在一些經常發生染色體易位 (translocation) 的族群中常見，由於其配子常帶有不整倍數變化的異常染色體，使得許多異基因合子無法存活，於是天擇選擇極端型的同型合子存活。

適合度的應用相當的廣，尤其對於天擇及演化的進行加以量化，使得許多模式得以建立，配合現今分子生物技術的運用，適合度的估計不但多樣且更加準確，對於族群遺傳及生物演化的探討，扮演相當重要的角色。

### 參考文獻：

- 李學勇. 1988. 族群遺傳學與生物演化. pp. 123-129. 國立編譯館. 台北.
- Chevillon, C., N. Pasteur, M. Marquine, D. Heyse, and M. Raymond. 1995. Population structure and dynamics of selected genes in the mosquito *Culex pipiens*. *Evolution*. 49(5) pp. 997-1007.
- Hartl D. L. and A. G. Clark. 1989. Principles of population genetics. 2nd ed. Sinauer Press. Sunderland. MA.
- Hedrick, P. W. 1984. Population Biology. Jones and Bartlett Publishers, Inc. U. S. A.
- Slater, P. P. and R. M. Alexander. 1993. The encyclopaedia of animal behavior and biology VIII. pp. 112-115. Grolier International, Inc. England.
- Snow, A. A. and T. P. Spira. 1996. Pollen-tube competition and male fitness in *Hibiscus moscheutos*. *Evolution*. 50(5) pp. 1886-1870.
- Starr, C. and R. Taggart. 1995. Biology. 7th ed. pp. 278-282. Wadsworth Publishing Company. U. S. A..