

# 「族群遺傳和演化」散文選讀

黃生

國立臺灣師範大學 生物系

演化生物學是生物學中最有意思的部份，因此這部份的研究做得最多，論文也最豐富。籠統一點說，每篇探討種源，種間親緣，種內變異，前後代關係，生物和環境關係的研究報告，都是在探索演化的機理。這樣一個眾人投入研究的大學問，自然不是三言兩語能夠講清楚的，但也不是一定說不清楚。於是我們決定慢慢的來，先選些散見於不同書籍雜誌中的論著和報告，整理成我們大致能看得懂的短文輯在這裡。

這些短文的總標題是「族群遺傳和演化」，討論天擇效應，基因流蹤，群體選汰，利他行爲，共同演化等等。如果我們說他是論叢，實在是嚴肅了些，怕會嚇走一大群朋友們，而且我們也還不到寫論叢的程度。因此就用散文選讀這個題目，意思是把散在各書裡的文章湊在一起大家讀一讀，希望能對「生物演化」教學有所幫助。更請大家指教，以做為選下一篇散文的參考。

## 自然族群內的基因流蹤

王弘毅

國立臺灣師範大學 生物系

大部分的生物種內都存在著許多型態或是遺傳上的變異。這些變異是由於不同的演化力量所造成的。我們通常把這些力量分成兩股，一股是產生變異的力量，另一股是使變異均質化的力量。前者包括了，突變、遺傳漂變(genetic drift)，以及天擇(natural selection)。這股產生變異的力量能使族群間產生遺傳上的分化(population differentiation)。另一股力量是基因流傳(gene flow)，是配子、個體、甚至是族群的移動，會阻止族群間的分化，使得變異平均分佈。演化的理論主要在嘗試著去了解這些力量如何在過去的時間內造成遺傳上的演化(genetic evolution)。在達爾文的理論中，天擇是造成演化的主要力量。但是由於天擇所造成遺傳的改變速度太快了，使得它在族群的分析上幾乎派不上用場。至於它改變的

速度有多快呢？下面的例子可以讓我們有一個初步的了解。

如果用適合度(fitness；以  $w$  表示)當作某個基因對環境適應程度的指標，則某對偶基因(allele)若不受天擇的影響，或其影響可以忽略則其適合度為 1。若一個基因座(locus)上，有兩個對偶基因(A 和 a)，而其中的 A 不為中性而是對個體有利的顯性突變對偶基因，它的選擇係數(selection coefficient)為  $s$ ，帶有該顯性突變對偶基因的個體其適合度( $w$ )便是  $1+s$  的有利情況，三種基因型個體之適合度便分別為  $w_{AA} : w_{Aa} : w_{aa} = 1+s : 1+s : 1$ 。而每一代之間對偶基因頻率的改變  $\Delta p$  可用  $\Delta p = pq[p(w_{AA} - w_{Aa}) + q(w_{Aa} - w_{aa})]/w$  這個公式來表示。其中  $p$  與  $q$  分別代表對偶基因 A 與 a 的頻率。 $W$  則表示在這樣的頻率下，整個族群的平均適合度。而只要非常微弱的天擇差異就可以使得新的突變在族群內增加得非常快。例如以  $s = 0.05$  為例，只要經過 250 代就可以使突變基因的頻率由 0.1 增加至 1。這是非常快速的改變。舉個例子來說，人類算是世代最長的生物之一，每個世代若以 20 年計算，則只要經過 5000 年的時間，上述的改變就可以完成，而此事件的完成和族群的大小無關。當然大部分生物所需的時間要比這個少的多了。5000 年對於生物的演化來說只是短短的一瞬間，但要在短時間內觀察種內族群間這類的改變並不容易。再者這種具有選擇性差異的突變是逢機發生的，也就是說它很可能在漫漫的演化過程中並沒有發生，但是只要一發生很快的就會席捲整個族群。所以在了解生物族群分佈以及它們的基因演化上，天擇可能幫不上忙。

然而有許多的突變是中性的，也就是說它們對於適合度的改變並沒有幫助。用簡單的公式來表示就是  $w_{AA} = w_{Aa} = w_{aa} = 1$ 。這些中性突變頻率的改變完全是逢機的，即所謂的逢機遺傳漂變(random genetic drift)。一個新的中性突變要完全取代其它的對偶基因所需要的時間為  $4N_e$  個世代， $N_e$  為有效族群數( $N_e = 4N_f N_m / (N_f + N_m)$ ， $N_f$  為雌性個體數、 $N_m$  為雄性個體數)。若同樣以人類為例，設台灣的人口總數為 2 千萬，且性別比為 1 : 1。假設有一中性突變要取代其他對偶基因所需要的時間為  $4 \times 2 \times 10^7 \times 20 = 1.6$  億年。即使世代較短的生物也要幾萬年甚至幾十萬年的時間。雖然如此，由於它是一種不斷在進行的力量，而且對於整個基因組(genome)的作用皆相同，因此仍然不可忽視它的作用。

基因流傳似乎是唯一對抗遺傳分化(genetic differentiation)的力量。同時也往往被視為一種限制演化的力量。由於它傾向使族群間的遺傳差異均質化，使得種化變得困難。但是賴特(Sewall Wright)也曾指出，在某些情況下基因流傳也可以是一種具有創造性的力量，改變族群的遺傳結構。

## 基因流傳的限制力量

達爾文曾經強調族群的隔離是造成演化的因子之一。他注意到植物或動物的育種家選出具有他們期望特徵的個體，並讓他們交配產生子代。如此不斷重複，最後終能得到他們想要的品系。在自然界中，他也發現被隔離在孤立的島嶼或是洞穴中的族群往往具有較特殊的特徵。雖然如此，達爾文並沒有指明隔離必須是造成演化的第一步。這個觀念隨後在 19 世紀末期，1868 年被 Karl Jordan 所提出。在近期有關演化學的討論中，梅爾(E. Mayr)強烈的宣稱基因流傳是一種演化的限制力量。這個觀點主要基於他所提出生物種的概念，種是一群可以互相交配產生後代的群體。由於它們具有交配的潛能，使得同一種的不同族群間基因得以流傳，因而阻止了區域族群的分化。如果基因流傳被打斷，不同地區的族群將會因為天擇與遺傳漂變，而各自演化，最後形成不同的種。這就是梅爾有關異域種化(allopatric speciation)的模型。

梅爾對基因流傳的詮釋在 1969 年受到 Ehrlich 與 Raven 的質疑。首先，它們質疑在自然的情況下，族群間的基因流傳非常的少。根本無法聯繫不同地區的族群成爲一個演化單位。其次，Ehrlich 與 Raven 認爲強烈的天擇會因為環境不同，而對不同地區的族群有不同的選擇壓力。最後仍會導致族群的分化。其實他們與梅爾最主要的爭論只在於，究竟需要多少的基因流傳才能阻止族群分化或是種化的產生？這就要回到族群遺傳學(population genetics)的理論去尋找答案了。

就如一開始所提到的，造成族群或是遺傳分化的原因不外乎突變、天擇、與遺傳漂變。由於突變的速率太低了，一般不認爲它本身足以造成族群的分化。倒是突變的產物，有可能成爲天擇的對象，而造成遺傳分化。遺傳漂變的作用則是持續不斷的，且對象爲整個基因組。在一個完全隔離的族群中，遺傳漂變會傾向在不同族群內對不同對偶基因的頻率固定（頻率等於 0 或 1），而造成族群分化。基因流傳則會阻止這種情況產生。賴特曾經估算過，平均每一代只要有一個個體在兩個族群中彼此交換，就可以達到阻止基因頻率被固定的目的。令人驚訝的是這個數字與族群大小完全無關。也就是說，不論族群數是 200 或是 200,000，每一個世代中只要有一個個體移入，就足以使得對偶基因頻率免於因爲遺傳漂變而被固定。其實在大族群中，雖然基因流傳相對於族群的比率（爲  $m$ ）很小，但是相同的，其遺傳漂變的影響爲  $F=1-(1-1/2N)$ ，其中  $2N$  爲族群數。也就是說，當  $2N$  越大時其所造成遺傳漂變的影響就越小。因此兩股力量仍可維持平衡。

前面曾經證明，天擇所造成的遺傳分化比遺傳漂變要有效率多了。如果天擇偏愛相同

的基因或是性狀，則一生物在其分佈的地理範圍內無論有沒有基因流傳，都會造成遺傳均質化。反之如果選擇係數  $s$  大於基因流傳的比率  $m$ ，而天擇在不同地方又偏愛不同的基因的話，就會造成遺傳的分化。

雖然遺傳漂變對於所有基因座的影響都是相同的，但是天擇則否。天擇可能只對幾個性狀具有選擇性的差異，造成族群的分化，而其餘的則仍為中性。相對於這些演化的力量而言，基因流傳的力量可能在某些基因座上較天擇微弱，而在其他的基因座則較遺傳漂變為強。

## 基因流傳的估計

既然基因流傳在了解族群的結構上這麼重要，許多生物學家就想要了解自然族群中基因流傳的速率。很不幸的，雖然在理論上已經很清楚不同的基因流傳頻率，對於自然族群會造成何種影響。但是在實際的工作上，卻很難度量真正發生的基因流傳。例如，除了哺乳類與鳥類以外，生物的遷移往往不容易掌握。此外，單純個體的遷移並不一定會造成基因流傳，還必須伴隨成功的繁殖才能算數。

一般而言度量基因流傳的方式可分成直接的方式與非直接的方式。前者是觀察遷移者移動的距離，以及交配的成功率來推算可能的基因流傳。後者則是以對偶基因的頻率或是 DNA 的資料來估計判斷所需要的基因流傳數。

### 1. 直接估算法

一個種的移動能力通常是很容易觀察得到的。例如有些鳥類可以遷徙數百甚至數千公里，因此如果視這一廣大範圍的個體為同一生殖群，應該是合理的推測。很多海洋生物的幼體必須經過長達數月的漂流才能固定下來。雖然要追蹤一個個體漂流的路徑是不可能的，但是據此推測它們基因流傳的距離很遠，則也是很平常的。

但是物種的移動能力往往無法用來估計實際基因流傳的程度。原因之一是遷移必須付出極高的代價。要重新找尋一個適合的棲地並不容易，此外還必須與原來的族群競爭，而降低了生殖成功率。所以物種實際基因交流的距離，往往比觀察到的移動距離要短。此外，直接觀察遷移的速率與能力也有其實際的限制。研究人員往往沒辦法觀察整個族群的動態，另外其遷移的範圍若超出觀察者的監控範圍也沒有辦法被估算。

另一個造成偏差的原因是來自研究者觀察時間的尺度問題。基因流傳在演化上的影響是取決於在經過許多世代的平均值。一個特定的演化力量所需要作用的時間，是取決於它所能改變基因頻率的能力。簡單的來說以天擇而言，一選擇係數為  $s$  的新突變約需要其倒

數即  $1/s$  世代的時間來改變族群內的基因頻率。例如若有一突變其  $s=0.01$ ，就需要約 100 代的時間才能改變整個族群的基因頻率。如果是逢機遺傳漂變，則所需的時間約是整個族群數即  $N$  個世代。基因流傳的重要性則取決於在過去漫長的時間中，它與這些演化力量互相影響的結果。例如若有一基因其  $s=0.01$  被帶入一新的族群中，則只要約 100 代這些新的族群的基因頻率就會被改變。這種情況只要發生 3、4 次就可以顯著的改變其基因頻率。如果直接估算它們之間數代的基因流傳，很可能完全忽略這些因子。

此外直接估算也很可能會被族群在“正常”情況下的遷移所欺騙。例如有一種叫做 *Euphydryas editha* 的蝴蝶，研究人員發現在 25 年的研究期間，這種蝴蝶的相鄰族群之間並沒有遷徙。因此猜測它們之間的基因流傳應該相當小。但是有一年其中一個族群忽然在當地滅絕了，很快的第二年就有其它的族群遷徙過來，證明了它們彼此之間其實有很強烈的聯繫來避免族群分化。

## 2. 非直接估算法

直接估算法所得到的數據，只能用來說明族群在特定時間的遷移，或是基因交流。但是沒辦法代表族群在過去長期的表現。而非直接估算法則可以對偶基因頻率的差異來推算造成這些差異所需的時間與基因交流。

理想的間接估算法應該要能夠排除因為天擇與遺傳漂變所造成的偏差。但是現階段這個目標還未能達成。間接估算基因交流最常用的方法是賴特所提出的。它是先計算族群間對偶基因的標準偏差， $F_{ST} = \sigma^2 / p(1-p)$ 。其中  $p$  為平均的對偶基因頻率， $\sigma^2$  則為其變方。如果一個基因座上擁有二個以上對偶基因，或是其基因座超過一個，則  $F_{ST}$  有許多不同的算法。最簡單的算法是 Nei 所提出的  $F_{ST} = H_T - H_S / H_T$ 。其中  $H_T$  是所有族群全部一起計算時，異形合子的期望值。 $H_S$  則是所有族群內異形合子期望值的平均。那麼  $F_{ST}$  也就是個別族群異形合子的比例與所有族群一起計算時的差的標準化。為什麼要計算  $F_{ST}$  呢？因為賴特導出的一個公式  $F_{ST} = 1 / (4Nm + 1)$ ，把  $F_{ST}$  與基因交流的個體數  $Nm$  連結在一起。這其中  $N$  為有效族群數， $m$  則為基因交流的比例。因此只要知道  $F_{ST}$  經過簡單的計算就可以求得基因交流的值。此外， $Nm$  只要大於 1， $F_{ST}$  就會小於 0.2，也就正如前面所提到的，遺傳漂變對族群分化的作用就會大大的降低。

另一個計算  $Nm$  的方法是 Slatkin 所提出的，它是以只在某個族群出現的對偶基因頻率 (rare allele)，來估計  $Nm$ 。它的根據是這種只出現在單一族群的對偶基因頻率與  $Nm$  的關係可寫成  $\ln[p(1)] = a \ln(Nm) + b$ 。其中  $p(1)$  是只出現在單一族群的對偶基因平均的頻率， $a$  與  $b$  則分別依照不同的取樣大小有不同的數值。

Slatkin 與 Barton 用電腦模擬的結果發現在天擇不大的情況下  $s < 0.1$ ，用  $F_{ST}$  與稀有基

因所估算的  $Nm$  值都很接近真正的數值。但是如果天擇在不同的地方偏好不同的對偶基因，則即使族群之間有基因交流，用間接估算法的結果也會造成所得的  $Nm$  值甚低。

## 演化上的意義

基因交流到底在演化上扮演限制的因子或是一種創造性的力量，應視生物本身的族群結構以及地理分佈是否穩定來決定。一物種若是穩定的分佈在一固定地理區，且其族群結構相當穩定。則基因交流在這個物種應該是扮演一種保守穩定的力量。它使族群間分化的程度降低，並防止發生種化。然而如果一個生物的基因交流的比例很低，倒也不一定就保證它會快速的演化。蝾螈(salamander)就是一個很好的例子；Routman 研究的一種蝾螈 (*Cryptobranchus alleganiensis*)就發現族群間基因交流值極低， $F_{ST}=0.865$ ，但是在形態上它們並沒有什麼區別。

基因交流若要扮演創造性的角色，大約只在某物種的族群結構不穩定，或是偶發性的族群大遷移情形下才會發生。所謂的結構不穩定，就像發生了族群滅絕或是再侵入的事件。所謂偶發性的族群大遷移就像是以  $r$ -選擇( $r$ -selection)的方式，短時間佔領棲地又迅速消失（如藻類）的例子。

## 參考文獻

- Barton, N. H. and M. Slatkin. 1986. A quasi-equilibrium theory of the distribution of rare alleles in a subdivided population. *Heridity*, 56: 409-415.
- Dallas, J. F., B. Dod, P. Boursot, E. M. Prager, and F. Bonhomme. 1995. Population subdivision and gene flow in Danish house mice. *Molecular Ecology*, 1995(4): 311-320.
- Hartl, Daniel L. and Andrew G. Clark. 1989. *Principles of population genetics*. Sinauer Associates Press, Sunderland, Mass., U. S. A.
- Mayr, E. 1970. *Population, species, and Evolution*. Harvard Univ. Press, Cambridge, MA.
- Routman, Eric. 1993. Mitochondrial DNA variation in *Cryptobranchus alleganiensis*, a salamander with extremely low allozyme diversity. *Copeia*, 1993(2): 407-416.
- Patton, J. L., M. N. F. Da Silva, and J. R. Malcolm. 1996. Hierarchical genetic structure and gene flow in three sympatric species of Amazonian rodents. *Molecular Ecology*, 1996(5): 229-238.
- Slatkin, M. 1987. Gene flow and the geographic structure of natural populations. *Science*, 236: 787-792.