

# 知識天地

## 環境變遷與生物多形現象及同域物種形成

胡進錕研究員(物理研究所)

### 摘要

生物多形現象(polymorphism)是指在某一物種(species)雜種繁殖(interbreeding)的群體(population)，並存兩種或兩種以上不同的型態(morph, 表現型)。同一物種群體內會有不同的型態可能源自不同的基因體(例如雄性和雌性哺乳類有不同的基因體)，也有可能純粹源自環境的因素(例如雄性與雌性鱷魚有相同的基因體)。環境變化是促成同一物種發展不同型態的重要因素，隨著時序變化的環境，如何造成多形現象是一個有趣的學術問題。2009年2月6日，本人與亞美尼亞葉里溫物理研究所 Armen Allahvendyan 教授在物理期刊《物理評論通訊》(Physical Review Letters)發表一篇有關快速週期變化的環境如何造成生物多形現象的論文。我們發現快速變化的環境有可能讓原來居於劣勢的型態存活下來而造成多形現象。此一結果與最近利用微生物族群在快速變化環境中的實驗結果一致。我們也應用這個研究成果來討論同域物種形成(sympatric speciation)的機制。我們認為快速週期變化的環境可能是同域物種形成的先決條件。快速週期變化的環境先讓一物種形成不同的型態，這些不同的型態再演化為不同的物種。

### 生物多形現象

生物多形現象(Biological polymorphism)是指在某一物種(species)雜種繁殖(interbreeding)的群體(population)，並存兩種或兩種以上不同的型態(morph, 表現型)[1,2,3,4]，而且每一種型態都佔有相當的比例(例如大於 1%)。因此同一物種在不同地區有不同的形態，同一物種在不同季節有不同的形態(如蝴蝶，蠶)，或者因為基因變異(mutation)而造成極少數不同的型態，都不能算是生物多形現象[4]。

同一物種群體內會有不同的型態可能源自不同的基因體(例如雄性和雌性哺乳類有不同的基因體)，也有可能純粹源自環境的因素(例如雄性與雌性鱷魚有相同的基因體)。生物多形現象是生物多樣性重要的原因之一，它包含下列幾種不同的情況。

1. 高等生物的兩性異型(sexual dimorphism)，例如鳥類和哺乳類動物有雄性與雌性，通常雄性與雌性有不同的型態。
2. 人類的血型，例如在 ABO 系統，人類的血型有 O 型、A 型、B 型和 AB 型；不同的血型對各種疾病有不同的抵抗力，例如對於霍亂(cholera)的抵抗力，AB 型最強，A 型第二，B 型第三，O 型最差。
3. 小樹林蝸牛(Grove snail 學名 *Cepaea Nemoralis*)的外殼有褐色、粉紅色和黃色[2,3]。
4. 發育多型性(phase polyphenism)，由於環境因素使得同一基因型生物但是有不同的型態，例如雄性與雌性鱷魚有相同的基因體。

### 環境變遷與生物多形現象

環境變化是促成同一物種發展不同型態的重要因素，褐色與粉紅色小樹林蝸牛在春天與環境顏色相近較不易被獵食動物(Predator)察覺，因此較易生存；同樣地，黃色的小樹林蝸牛在夏天和秋天較易生存。具備多形的物種在變動的環境中仍有某些個體能夠存活下來，因此較易適應環境。

隨著時序變化的環境，如何造成多形現象是一個有趣的學術問題。

### 演化博弈論

演化博弈論(evolutionary game theory)是把博弈理論分析和動態演化過程分析結合起來的一種理論，它源於生物演化論，曾相當成功地解釋了生物演化過程中的某些現象。傳統的博弈論將重點放在靜態均衡和比較靜態均衡上，演化博弈論強調的是一種動態的均衡。經濟學家運用演化博弈論分析社會習慣、規範、制度或體制形成的影響因素以及解釋其形成過程，也有不錯的成績。演化博弈論目前成為演化經濟學的一個重要分析手段，並逐漸發展成一個經濟學的新領域。

2009年2月6日，本人與亞美尼亞葉里溫物理研究所 Armen Allahvendyan 教授在《物理評論通訊》(Physical

Review Letters)發表一篇有關快速週期變化的環境如何造成生物多形現象的論文。所謂快速變化的環境是指在一生物體的生命期中，環境已有數個週期的變化。例如，小樹林蝸牛生命期約 7 至 8 年，它在生命期中經歷 7 至 8 次四季的變化，因此它感受到快速週期變化的環境。我們應用演化博弈理論[5,6]和 Kapiza 法(P.L. Kapiza 1894~1984, 得 1978 年諾貝爾物理獎) [7]研究各形生物總數在整體所佔的比例隨時間的變化，而寫下複製方程式(replicator equation)，方程式的係數用於表現環境對生物的影響。

以往許多學者係以平均的環境取代快速變化的環境來研究環境對生物的影響，本人和合作者仔細分析快速週期變化的環境對生物的影響，我們發現快速變化的環境有可能讓原來居於劣勢的型態存活下來而造成多形現象[8]。

例如某一生物在某一地區有兩種型態，在時間  $t$  第一種型態和第二種型態在整體所佔的比例分別以  $p_1$  和  $p_2$  表示，且  $p_1 + p_2 = 1$ 。我們可以寫下  $p_1$  和  $p_2$  滿足的複製方程式，該方程式包含用於表現環境隨時間週期變化的係數  $a_{kl}$ ,  $1 \leq k, l \leq 2$ 。而變化的週期為  $2\pi/\omega$ 。我們可以將  $a_{kl}$  展開成平均值  $\bar{a}_{kl}$  加上隨時間週期變化的部分  $\tilde{a}_{kl}$ ，將  $\tilde{a}_{kl}$  對時間積分可以得到  $\bar{a}_{kl}$ 。由  $\bar{a}_{kl}$ ,  $\tilde{a}_{kl}$  和  $\bar{a}_{kl}$  可以定義

$$\bar{A} = \bar{a}_{12} - \bar{a}_{22}, \bar{B} = 2\bar{a}_{12} - \bar{a}_{11} - \bar{a}_{22}, C = [\bar{a}_{12}(\bar{a}_{22} - \bar{a}_{11}) + \bar{a}_{22}\bar{a}_{11}]/\omega$$

而  $C$  在一週期的平均值為  $\bar{C}$ 。我們可以證明當  $\bar{A} > 0, \bar{A} > \bar{B}$  (即  $\bar{a}_{11} > \bar{a}_{12} > \bar{a}_{22}$ ) 且  $\bar{C} \leq 0$ , 則  $p_1$  在一週期的平均值的平均值  $\bar{p}_1$  有唯一的穩定解  $\bar{p}_1 = 1$ ，如圖一的上圖所示。而當  $\bar{C} > \bar{B} > 0$  且  $(\bar{B} + \bar{C}) \geq 4\bar{A}\bar{C}$ , 則  $\bar{p}_1$  在  $(0,1)$  區間有穩定解  $\pi_1$  和不穩定解  $\pi_2$  且  $0 < \pi_1 < \pi_2 < 1$ ，如圖一下圖所示。 $\pi_1$  的穩定解代表有  $\pi_1$  的比例在第一種型態， $1-\pi_1$  的比例在第二種型態，它代表生物的多形現象。我們可以得到生物多形現象的穩定解乃是因為  $\tilde{a}_{kl} \neq 0$ ，即考慮環境隨時間變化。

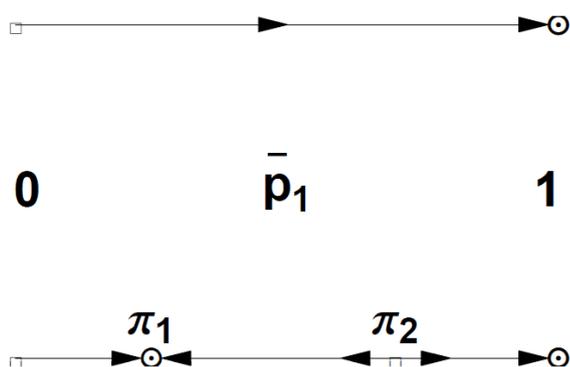
假設某一生物在某一地區有三種型態，在時間  $t$  第一種型態，第二種型態和第三種型態在整體所佔的比例分別以  $p_1, p_2$  和  $p_3$  表示，且  $p_1 + p_2 + p_3 = 1$ ，則典型的相圖如圖二所示。

我們的結果與最近利用微生物族群在快速變化環境中的實驗結果一致[9]。

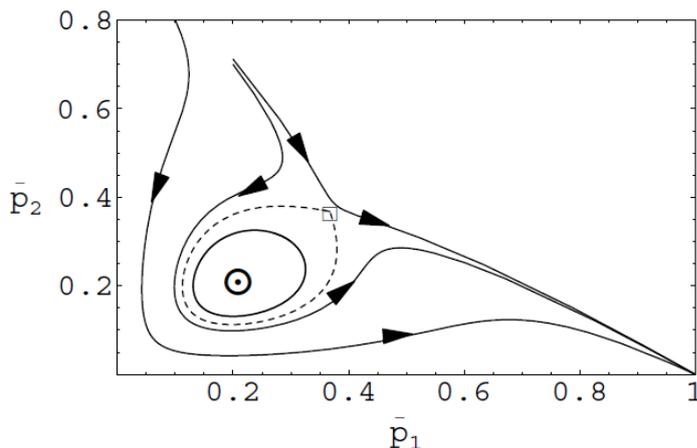
### 異域物種形成或同域物種形成

我們也應用研究成果來討論同域物種形成(sympatric speciation) 的機制。同域物種形成，係在單一族群中引發的物種形成，這是廣為人知但仍然有爭議的物種形成理論；而異域物種形成(allopatric speciation)則比較為學術界接受。我們認為快速週期變化的環境可能是同域物種形成的先決條件。快速週期變化的環境先讓一物種形成不同的型態，這些不同的型態再演化為不同的物種。

致謝：感謝中央研究院及國家科學委員會的資助。



圖一. 兩種型態生物典型的相圖。上圖只有一個非生物多形現象的穩定解  $\bar{p}_1 = 1$ ，下圖則有一個生物多形現象的穩定解  $\pi_1$ ，和一個非生物多形現象的穩定解  $\bar{p}_1 = 1$ 。



圖二. 三種型態生物典型的相圖。近似橢圓形的點線將相空間分為內外兩區，區內包含生物多形現象的穩定解，區外的點則被吸引至無多形現象的解  $\bar{p}_1 = 1$ 。

## 參考文獻

- [1] R. Levins, *Evolution in Changing Environments* (Princeton University Press, Princeton, N.J., 1968).
- [2] V. Grant, *Organismic Evolution* (Freeman, San Francisco, 1977).
- [3] L. M. Cook, *Phil. Trans. R. Soc. B* 353, 1577 (1998).
- [4] Wikipedia, the free encyclopedia.
- [5] Yu. M. Svirezhev and V. P. Passekov, *Fundamentals of Mathematical Evolutionary Genetics* (Kluwer, Dordrecht, 1990).
- [6] J. Hofbauer and K. Sigmund, *Evolutionary Games and Population Dynamics* (Cambridge University Press, Cambridge, England, 1998).
- [7] L. D. Landau and E. M. Lifshitz, *Mechanics* (Pergamon Press, Oxford, 1976).
- [8] A. E. Allahverdyan and C.-K. Hu, *Replicators in fine-grained environment: Adaptation and polymorphism*, *Phys. Rev. Lett.* 102, 058102 (2009).
- [9] J.-N. Jasmin and R. Kassen, *Evolution of a single niche specialist in variable environment*, *Proc. R. Soc. B* 274, 2761-2767(2007)