

食性演化的「微」幫手 — 腸道微生物與果蠅的食性多樣性

陳家宣、方淑

微生物出現至今已經接近四十億年，比多細胞動物的出現還要早上了數十億年。微生物無所不在，包括在動物身體內。儘管這種關係在一開始可能更像是一種寄生，但隨著演化的推進，微生物與動物演變成對彼此的依賴性。微生物的基因也成為動物宿主基因體的一部分，影響著宿主的生長發育、免疫系統、和精神狀態，甚至還影響宿主對事物的抉擇。所以有所謂的「一個人的全身上下僅有百分之十是人類，剩餘的百分之九十都是我們長久以來的好朋友—共生微生物。」的說法（Collen, 2015）。

在這些共生微生物當中，有許多存在於動物宿主的腸道內，它們參與食物的分解和利用。越來越多的證據表明，許多動物通過自身的生理適應及結合腸道微生物群的代謝途徑，來實現特殊的食性適應。我們想藉由這篇文章來介紹我們在果蠅腸道微生物的研究成果，並闡述動物如何透過腸道微生物來彌補自身基因的不足，完成食性的適應。

果蠅的食性多樣性

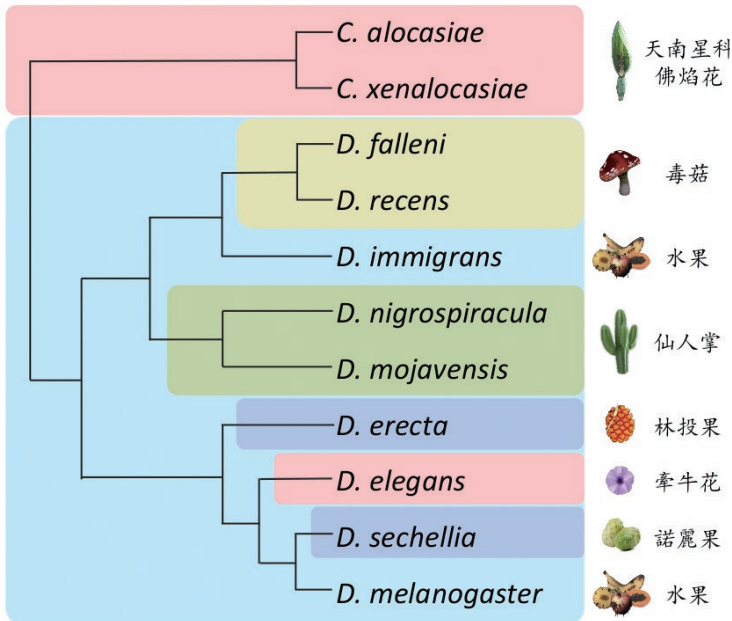
Drosophilidae雖然被稱作果蠅科，但這個分類名稱實際上並不完全貼切。現今大多數的果蠅是廣泛性的雜食性，牠們以各種腐爛的植物基質（樹葉、蔬菜、水果）為食，但在果蠅的演化歷史中，某些支系發展出了特化的食性（Markow et al., 2005），因此果蠅科的物種擁有相當大的食性多樣性（圖一、圖二）。

某些果蠅演化出特化的食性，像是塞席爾果蠅（*Drosophila sechellia*）對具有毒性的諾麗果情有獨鍾，而新果蠅（*D. neotestacea*）則偏好取食有毒的菇類，這種演



圖一、台灣野外常見的專食性姑婆芋小蠅（*Colocasiomyia*），以及牠們賴以為生的天南星科植物。左圖為姑婆芋，右圖為山芋。（山芋照片由鍾國芳博士提供）

化特性對果蠅族群帶來了幾項好處。首先，食性特化使得果蠅能夠取用其他物種所無法使用的資源，避免了不同物種之間的食物資源競爭。其次，物種的食性專一性也可能增加雌雄個體相遇的機會而有利於求偶。此外，特殊的食性也可能降低果蠅被捕食的風險，例如：被捕食者攝食具有毒性的食物來完成生活史，使得懼怕毒物的捕食者忌避而降低捕食的意願（R'Kha et al., 1991）。



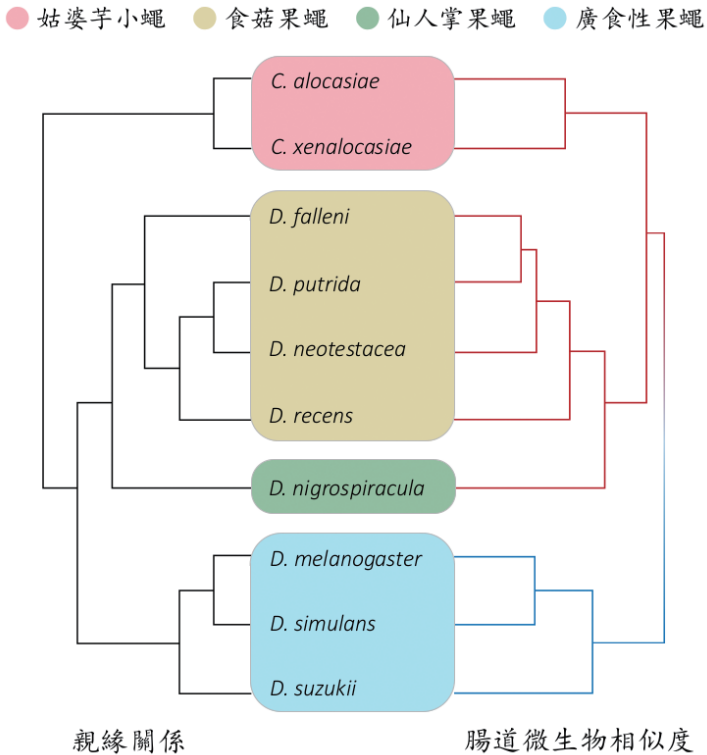
圖二、果蠅科物種的演化及其食性的多樣性。左圖為各種果蠅的親緣演化樹，右圖為牠們的食物來源。

微生物對果蠅的重要性

果蠅的整個生命週期都與微生物密不可分。這種緊密關係使得果蠅成為研究動物與微生物交互作用的理想題材之一。在自然界中，微生物分解了環境中的大分子物質，包括果蠅主要利用的植物基質。當植物基質腐爛時，一些揮發性物質會被釋放並吸引果蠅聚集、進食、和進行交配。此時，果蠅也會透過排泄的方式將腸道微生物釋放到基質中。雌性果蠅會將卵產在同一基質中，而來自親代的微生物也會附著在卵膜上。孵化的幼蟲可能是通過食用卵膜來獲得最初的微生物，或者在化蛹之前通過進食的過程從環境中獲得額外的微生物（Bombin et al., 2020）。雖然親代與子代之間的微生物傳遞似乎在果蠅繁殖的過程中沒有被十分嚴格地執行，這使得有些子代在出生時沒有攜帶所需的腸道微生物，但腸道微生物對果蠅的重要性仍不容忽視。許多研究顯示：腸道微生物會影響果蠅對環境的適應性。在移除腸道微生物後，果蠅幼蟲需要更長的時間發育為成蟲，且成蟲羽化的成功率下降；此外，羽化的成蟲不僅壽命縮短且繁殖力也降低（Leitão-Gonçalves et al., 2017）。

果蠅的食性演化與牠們腸道微生物的關係

在2011年，演化生物學家Brucker和Bordenstein提出譜系共生（Phylosymbiosis）的概念，描述了宿主演化和共生微生物之間的對應關係。這種關係係指親緣關係越相近的宿主動物，牠們的共生微生物組成可能會更相似。而這種相似性可能來自於動物宿主共同的演化歷史或生態因素，暗示了宿主動物與其共生微生物之間存在著長期的共同演化的關係，並且宿主動物的演化可能會影響其共生微生物群落的結構和組成成員。然而，果蠅的食性多樣性卻使得共生微生物群落的結構和組成成員有更加複雜的趨勢。在比較了廣食性與專食性果蠅的腸道微生物組成後，我們發現：(1) 相同食性的果蠅在共生微生物組成的相似性上與牠們的親緣關係大致一致；(2) 專食性果蠅更傾向擁有相似的腸道微生物組成，即使某些種類（如：食瓜果蠅及仙人掌果蠅）與廣食性果蠅有較接近的親緣關係（圖三）。這結果說明：雖然有不同偏好的食物，親緣關係疏遠的專食性果蠅可能依賴相似的腸道微生物來完成食性的適應。這是否意味著專食性果蠅的食物具有相似的特性？

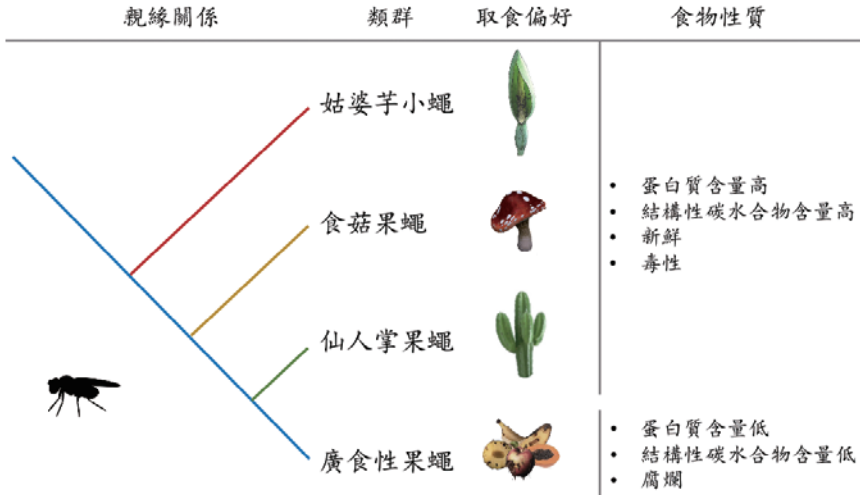


圖三、果蠅與腸道微生物的譜系共生現象。

不同的食物但有相似的特性

我們調查了不同食性果蠅的食物特性，包括仙人掌、菇類、和天南星科植物的花粉。儘管外觀看似有極大的差異，但這些果蠅食物的共同點在於含有毒性的次級代謝物。此外，相對於廣食性果蠅所食用的腐爛水果，專食性果蠅的食物含有較高比例的蛋白質以及無法被動物直接吸收的結構性碳水化合物，如：仙人掌中的葡聚糖、菇類中

果蠅食性演化



圖四、果蠅的食性演化。

的幾丁質、和花粉中的果膠。而新鮮的植物組織及菇類通常也缺乏僅有微生物可以合成的維生素B₁₂（圖四）。專食性果蠅的腸道微生物組成反映了牠們在飲食上的需求，包括在毒性次級代謝物分解、蛋白質代謝、結構性碳水化合物降解及維生素B₁₂生合成等方面的共生微生物組成上，專食性果蠅明顯地多於廣食性果蠅。

在多細胞動物的演化過程中，腸道微生物在幫助宿主擴展生態能力上發揮了重要的作用。這些微生物不僅協助宿主消化和利用食物，還影響宿主的免疫系統、代謝及其他生理特徵。腸道微生物的多樣性和功能性演化有助於宿主適應不同的環境及擴展食物來源，這些微生物在動物的食性演化過程中扮演了關鍵的角色。

參考文獻

1. Bombin A, Cunneely O, Eickman K, Bombin S, Ruesy A, Su M, Myers A, Cowan R, Reed L (2020) Influence of lab adapted natural diet and microbiota on life history and metabolic phenotype of *Drosophila melanogaster*. *Microorganisms* 8: 1972.
2. Brucker RM, Bordenstein SR (2011) The roles of host evolutionary relationships (genus: *Nasonia*) and development in structuring microbial communities. *Evolution* 66: 349-362.
3. Chen, JS, Tsaur SC, Ting CT, Fang S (2022) Dietary utilization drives the differentiation of gut bacterial communities between specialist and generalist drosophilid flies. *Microbiology Spectrum* 10: e0141822.
4. Collen, A (2015) 10% Human: how your body's microbes hold the key to health and happiness. New York, NY: Harper.
5. Leitão-Gonçalves R, Carvalho-Santos Z, Francisco AP, Fioreze GT, Anjos M, Baltazar C, Elias AP, Itskov PM, Piper MD, Ribeiro C (2017) Commensal bacteria and essential amino acids control food choice behavior and reproduction. *PLoS Biology* 15: e2000862.
6. Markow TA, O'Grady PM (2005) Evolutionary genetics of

reproductive behavior in *Drosophila*: connecting the dots.
Annual Review of Genetics 39: 263-291.

7. R'Kha S, Capy P, David JR (1991) Host-plant specialization in the *Drosophila melanogaster* species complex: a physiological, behavioral, and genetical analysis. Proceedings of the National Academy of Sciences 88: 1835-1839.

後 記

共生微生物的研究為生物學開啟了新視野，也為其他研究領域提供潛在的解決方案及創新的思路。我們需要重新思考：個體生物並非只是單一個體，而是與共生微生物組成的複雜群體。

作者簡介



陳家宣

臺灣大學生命科學系博士後研究學者。
臺灣大學生命科學系博士。研究興趣為
動物食性的演化。



方淑

中央研究院生物多樣性研究中心研究助
理。臺灣大學植物病蟲害學研究所博
士。專長為演化遺傳學及分子演化學。