

# 「兩性戰爭」與進化

## 陰道作為生化戰場

在一般人心目中，「兩性戰爭」(the battle of the sexes) 只不過是文學家或者女權主義者所用的譬喻，再不然就是指黑寡婦蜘蛛在性交後將男伴吃掉那麼奇異和獨特的自然現象。他們再也不會想到，這戰爭有極之具體、直接甚至十分普遍的含義：它極可能是涉及所有生物的現象，而且和進化有密切關係。

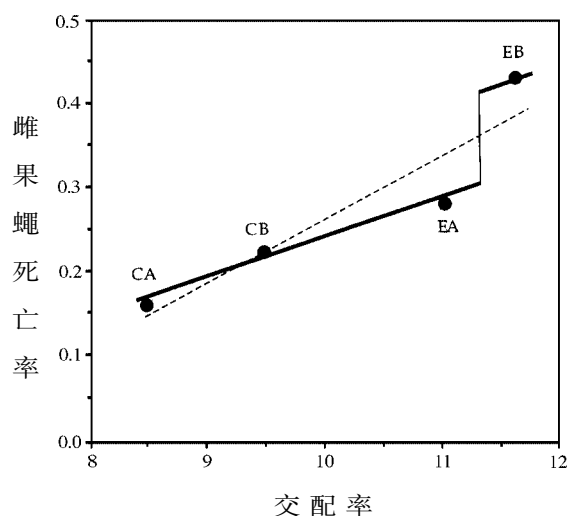
其實，進化生物學家早已知道，不但物種(species)之間有生存競爭，從而促進演化，而且在同一物種的兩性之間也一樣有生存競爭，由是產生兩性的共同演化(co-evolution)。如所周知，異種生物的競爭是通過弱肉強食、侵佔生存空間和資源等外在方式進行；意想不到的是，同種生物兩性之間的生存競爭，則是在其最親密和相互依賴的行為——交配——中，通過性液，即精液和陰道液的多種化學分子進行。

因此，陰道就是一個不折不扣的生化戰場。例如，陰道液有消滅精子的作用，這一般被理解為對精子活力的篩選。然而，令人訝異的是，除此之外，它和精液都還有抑制對方性慾的能力，以求獨佔生殖機會；而且，精液還包含一系列其他成分，可以抑制陰道液的殺精作用和威脅其他競爭個體精子的存活，甚至還包含直接危害雌性個體的毒素。換而言之，交配不但是生殖過程的一部分，同時也是一場微妙、複雜而又激烈的戰爭。通過這一戰爭，雌雄雙方都不斷演化，以適應對方的戰術，和力求爭佔上風①。

不過，為甚麼兩性會有戰爭呢？答案是雖然進化的自然壓力令得雌雄兩方的首要目標都是與對方交配，以確保本身的DNA基因組可以通過下一代的誕生而留存，但是由於雙方的生理差異，所以達到這目標的途徑並不一樣：雄性經常產生多量精子，所以它的自然趨勢是採取主動，儘量多交配，以及壓制其他雄性的精子；雌性有固定產卵期，而且排卵數目少，因此自然趨勢是性反應比較冷淡，交配次數較少，但要確保卵子在成熟時能夠受精。這一基本差別，以及雌雄兩方在生殖機能上所需要的只是對方的生殖細胞，即精子／卵子，而並非其個體，就是造成兩性戰爭的基本原因。

## 壓制雌果蠅進化的實驗

以上所談的，是近二十多年來從多方面研究(主要以果蠅 *Drosophila Melanogaster* 為題材)所推斷出來的一個兩性戰爭概觀，但現在已經有更直接的證據顯示這種戰爭的真實性和酷烈程度了。在今年5月中出版的《自然》雜誌上，加州大學聖克魯茲(Santa Cruz)校園的萊斯(William Rice)發了一篇名為〈雌性進化受控停頓狀況下帶性別敵意的雄性適應〉的論文②，報導了下列大規模實驗(牽涉數千百隻特殊篩選的果蠅)的驚人結果：倘若利用特殊DNA鑒認方法去作人工篩選，令雄果蠅在交配之後可以進化(這主要是排除了母系基因組的影響之後，令之通過父系基因組的選擇而產生變化)，而雌果蠅則由於基因組被固定而不能進



Reprinted with permission from *Nature* 381, 234. Copyright 1996 Macmillan Magazines Limited.

圖1 雌果蠅死亡率與交配率的同步關係。CA和CB分別指兩個不同的對照組果蠅；EA和EB分別指兩個相應的實驗組果蠅。雌果蠅死亡率的定義是交配後兩日內死亡的分數；交配率則指在每一標本盒中觀察到的平均交配次數。

化，那麼經過41代（果蠅大約兩星期即為一代，所以這一實驗可在兩年之內完成。）之後就會培養出特殊的雄果蠅（可稱為「超果蠅」）。它不但有更強的性吸引力和生育能力，而且精液包含更劇烈的毒素，使雌果蠅交配後的死亡率顯著增加（圖1）。這一實驗清楚顯示：兩性之間通過交配而產生的共同演化一旦失去平衡，成為單方面的進化，那麼其帶敵對性的強弱（以繁殖和生存能力衡量）之勢就會出現極大差異。因此，它也是含高度敵意的兩性共同演化之重要性的一個直接證明。

## 兩性戰爭的含義

這一實驗為了解兩性的生物關係提供了一個嶄新的角度。例如像黑寡婦蜘蛛的行為，或者極端的雌雄二態（dimorphism）現象（這在昆

蟲例如蜜蜂中頗為突出，但高等生物中也有很多例子，例如海象或琵琶魚Ceratioid anglerfish都是——後者是個極端例子③等，那雖然可能是物種與環境交相作用的自然選擇結果，但也許至少部分也是兩性競爭的結果。

除此之外，這一實驗還有其他重要含意。例如，兩性戰爭的一個可能後果是「超級雄果蠅」（或相類的其他物種）在自然界的出現可能是物種演變（speciation）的開始。因為這種果蠅有完全獨佔某區果蠅繁殖機會的傾向，從而使得遺傳基因的交換受到限制，那往往就是新物種出現的先聲。所以，萊斯基甚至認為，兩性共同演化的選擇壓力對塑造物種的作用也許甚至不下於環境的選擇作用！

同時，若將上述實驗逆轉進行，即是凍結雄性的基因變化，而任由雌性進化，那麼根據兩性戰爭的理論，經過多代交配之後，就應該培養出相當於「冰山皇后」那樣的雌蠅，它會把交配活動限制到最低程度，以僅足把本身基因組遺傳到下一代為目的。同時，亦可能對與之交媾的雄性構成生命威脅。

因此，兩性戰爭是真實而又永恆的：它不但有現在大家已經十分熟悉的社會學層面，而且還有社會生物學（sociobiology）和遺傳學、生物化學的層面。性別既然是生命本質的一部分，兩性戰爭恐怕也是一樣吧。

① Virginia Morell, *Science* 272, 953 (May 17, 1996).

② William Rice, *Nature* 381, 232 (May 16, 1996).

③ Stephen J. Gould: *Hen's Teeth and Horses' Toes* (New York: Norton, 1984), pp. 26-31. 在此一報導中，他採取了純粹物種與自然環境交互作用而產生進化的觀點，並不涉及兩性戰爭。