



生物多樣性研究中心

# 改寫經典—— 當演化生物學碰上巨觀生態學

山區擁有豐富多樣的氣候環境，為陸域生物多樣性熱點。(許永暉 攝)

「挑戰經典」這類聽起來有些離經叛道的事，往往令人津津樂道，其背後的故事脈絡也格外引人好奇。2016年3月，新聞媒體上紛紛湧現「挑戰經典生態學」這樣的標題，翻開故事，主角是中央研究院生物多樣性研究中心副研究員沈聖峰帶領的研究團隊，而這裡的經典則是發展近半世紀的「氣候變異度假說」(Climatic Variability Hypothesis)；他們的研究故事於3月25日登上了《科學》期刊。

1967年，美國演化生態學家詹森(Daniel Janzen)提出氣候變異度假說，認為隨著緯度或海拔增高，氣候變動幅度加大，身處其中的生物對於溫度變化會有較高的耐受性，也因而分布範圍較廣；該假說被廣泛視為「巨觀生理學規則」。沈聖峰長年在臺灣中橫沿線山區研究尼泊爾埋葬蟲，想了解氣候變遷與人為開發對其生存與繁衍的影響，於是量測了各種微氣候因子，結果發現日溫差是影響尼泊爾埋葬蟲繁殖成功率的關鍵因素。從這項研究

出發，沈聖峰想知道，是否有其他研究也探討過日溫差對生物的影響並進行大尺度分析，而當時所找到最完整的資料便是氣候變異度假說的研究，但該研究主要聚焦於全球的年溫差觀測數據，且雖然是通則，卻缺乏可靠的實驗證據加以支持。

「這點和我們做行為生態的人相當不同。」沈聖峰說道。行為生態學的研究通常需要釐清生物行為發生改變的原因，因此會藉由在野外及實驗室操作實驗，來找出行為背後的演化機制。然而或許是受限於大尺度資料蒐集的困難，巨觀生態學家看待事情的角度往往較為直觀，一如氣候變異度假說，便是直接透過生物存活情形的觀察及跨緯度、海拔之年溫差觀測，推導出理論，較難去探究現象背後的原因。「這樣的想法某種程度來說過於簡化，但和陳一菁的合作，讓我知道巨觀生態學家理解問題的方式就是如此，也才懂得做出能讓他們理解並認同的研究。」陳一菁目前為國立成功大學生命科學系

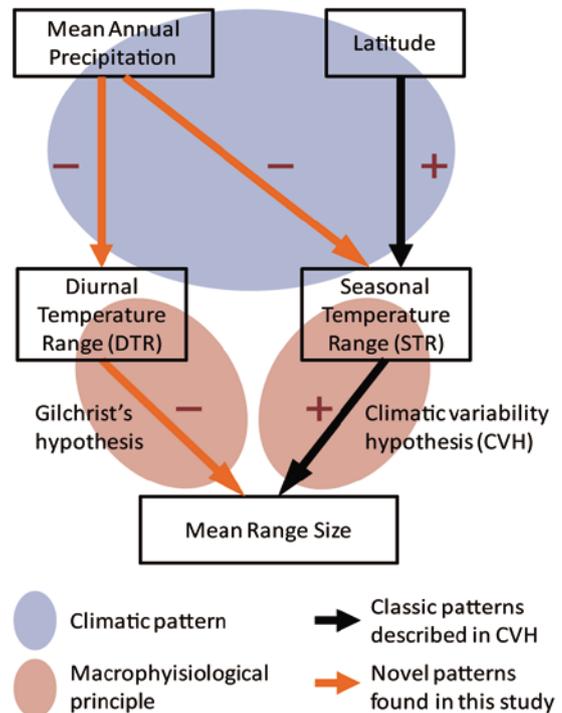
助理教授，研究專長為氣候變遷和巨觀生態學，在當時是沈聖峰研究室的博士後研究員。有了她以及其他領域人才陸續加入團隊，得以開啟多邊的跨領域合作，一步步找出證據，補足經典假說的缺漏。

## 數學模型找出關鍵氣候因子

過去在進行巨觀生態學研究時，簡單來說，就是攤開全球地圖，直接檢視不同緯度的氣候變異，因此自然容易注意到年溫差與生物存活之間的關係，而忽略各地微氣候的影響。然而近一世紀以來，氣候變遷效應擴及全球，除了溫度上升，各地的極端氣候現象加劇，短時間內的氣候變動幅度（例如日溫差）也勝過以往。多數生物終其一生須不斷經歷短期氣候變異對生存的考驗，過去大家認為熱帶地區生物面臨的挑戰特別顯著，因為熱帶生物對溫度變化的適應範圍小於高緯度地區的生物，而沈聖峰研究團隊的研究進一步顯示，除了熱帶地區外，日溫差大的區域也將受到氣候變遷嚴苛的考驗。

為了進一步了解全球各地氣候因子對生物存活的影响，其團隊透過氣候和生態學的開放資料庫，取得各種氣候因子與生物分布範圍相關的數據，以及來自全球180座山超過1萬6,000種陸域脊椎動物的海拔分布跨幅資料，再利用結構方程模型（structural equation modeling, SEM）與定點拔靴法（stationary bootstrap）建立各種氣候因子的影響途徑與程度。這些資料取得與分析方法提高了研究難度。但幸運的是，沈聖峰的研究團隊擁有來自各方的好手，像是擔任研究助理的該論文第一作者詹偉平就擅長寫程式與分析資料，中央研究院統計科學研究所副研究員劉維中也協助一同建立模式，臺灣大學地理環境資源學系副教授黃倬英負責指導地理分析，而康乃狄格大學的教授柯威爾（Robert Colwell）則幫助改進論文的邏輯架構與呈現。

最後，他們得出模型，顯示影響生物分布範圍的氣候因子主要為緯度、雨量、年溫差及日溫差，其中

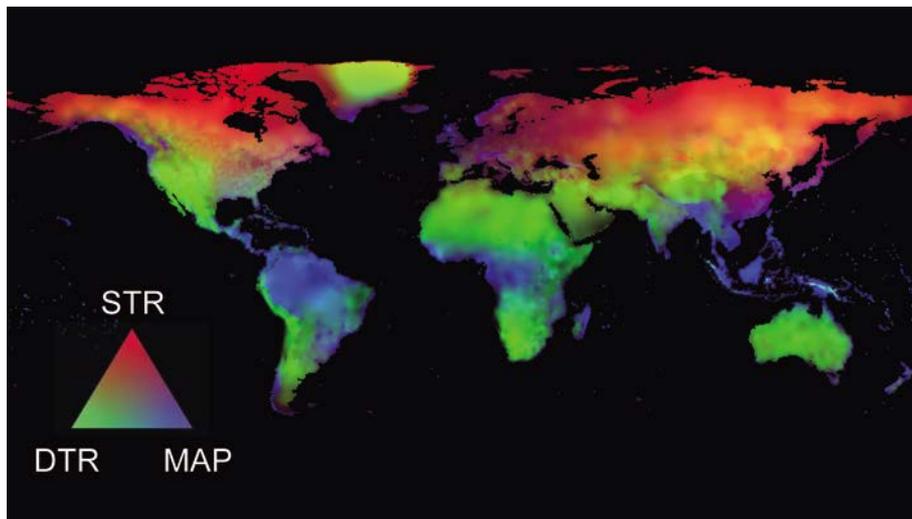


▲ 透過結構方程模型（SEM）得出陸域脊椎動物的海拔分布跨幅受到雨量（MAP）、日溫差（DTR）、緯度（Latitude）、年溫差（STR）的交互影響；其中正、負符號表示正向和負向關係。黑色箭頭代表與氣候變異度假說（CVH）吻合，紅色箭頭則為新得出的模式。

年溫差和日溫差對於生物分布範圍的影響相反，而年溫差與緯度呈正相關，符合氣候變異度假說的理論；這個模型也凸顯了雨量對日溫差的影響，並明確指出日溫差與生物分布範圍之間的負向關係，補足經典假說未解釋的部分。至於為什麼會歸結出這四個因子？沈聖峰答道：「我們在附錄裡大概花了10頁解釋這件事。」簡而言之，其團隊透過數學模型綜合各因子的解釋度，由事件的相關性（correlation）逐步推導出因果關係（causation）。這個方法雖然行之有年，在生態學領域卻還沒有太多人使用。

## 從生物繁殖看適應與演化

從SEM的分析結果發現，日溫差增加會縮小生物的適應範圍，迥異於氣候變異度假說，沈聖峰感到非常好奇，因此花了一些時間搜尋文獻，想知道是否有研究也曾得出相同的結果，終於讓他找到



利用紅 (STR)、綠 (DTR)、藍 (MAP) 三原色展示全球陸域氣象資料。北半球高緯度地區主要受到年溫差影響，而熱帶地區由於具有較高雨量，調適了溫差的影響，其他例如乾燥或高海拔地區以及大部分的南半球陸地，則主要受到日溫差影響。

一篇由美國演化生物學家吉爾克里斯特 (George W. Gilchrist) 於1995年發表的論文。這項研究同樣探討了溫差對生物適應範圍的影響，但有別於年溫差與日溫差，採用的是較為抽象的因子，亦即世代間 (among generation) 與世代內 (within generation) 的溫度變異，並指出世代間的溫度變異越大、越有利於對溫度耐受性大的生物 (thermal generalist)，而世代內的溫度變異大則對溫度耐受性較小者 (thermal specialist) 的生存有利。

沈聖峰的研究團隊嘗試把日溫差與年溫差分別對應世代內與世代間溫度變異，而這取決於生物的壽命長短 (life span)：日溫差對很多脊椎動物來說屬於世代內的影響，年溫差則不一定，不過由於年溫差大的地方，一年四季的溫度變化通常也較大，所以也可以把年溫差對應於世代間溫度變異。這個理論乍看和氣候變異度假說有一致論述，但前者看的是繁殖，後者看的是存活。沈聖峰長期研究環境變動對尼泊爾埋葬蟲繁衍後代的影響，認為繁殖率是決定物種可否穩定存續的關鍵，但需要透過實驗和觀察才可得知，因此相較存活率較難研究。「這種把繁殖和存活分開看待的做法，依然很難讓巨觀氣候生態學家接受，我們只能一步步、慢慢讓大家了解箇中差異。」

## 出自南方觀點的研究

每種生物對氣候變異的適應能力和方法都不盡相同，不難猜測內溫動物和外溫動物必定相互歧異，但現階段仍缺乏足夠資料來釐清差異背後的演化機制。沈聖峰的研究團隊因而把下一步的研究重心放在特定生物類群上，例如樣本數量高的蛾類。陳一菁過去曾在婆羅洲蒐集不同海拔高度對蛾類繁殖影響的數據，而根據特有生物研究中心現有的資料，臺灣的大蛾類超過1,000種，沈聖峰更透露，接下來兩三年其團隊將前往中國四川、日本和馬來西亞的山區進行研究，希望未來能透過蒐集足夠多的樣本數據，建立蛾類分類群在溫度適應上的通則。

以全球尺度來說，氣候變遷研究其實相當不均質，因為研究氣候變遷的學者多半來自溫帶國家，而從上圖可以看出，年溫差主宰了溫帶地區的溫度變異，不難想像，強調緯度與年溫差影響的氣候變異度假說多年來何以位居經典。沈聖峰說：「即便我們做的是全球尺度的研究，觀點其實來自臺灣在地的研究。」他希望透過這篇從南方觀點出發的論文，引起更多人對微氣候研究的重視，進而提供更多在地研究，並以實驗證據解釋表象之下的機制，才可能再創經典。



中央研究院為使民眾可觀賞所舉辦各項演講活動，設有「影音服務專區」  
<http://app.sinica.edu.tw/videosrv/>