

禮節是一套高度儀式化的行為，有助於鞏固社會關係，它是演化為了避免混亂與誤解而提供的解藥。

社會生物學

新綜合理論

第二冊
動物的通訊系統

SOCIOBIOLOGY

THE NEW SYNTHESIS

VOL. 2

威爾森◎著 薛絢◎譯

EDWARD O. WILSON

社會生物學：新綜合理論

SOCIOBIOLOGY : THE NEW SYNTHESIS
twenty-fifth anniversary edition

第二冊：動物的通訊系統

威爾森 著
BY EDWARD O. WILSON

薛絢 譯

Sociobiology: The New Synthesis (Twenty-Fifth Anniversary Edition)

by Edward O. Wilson

Copyright © 1975, 2000 by the President and Fellows of Harvard College

Published by arrangement with Harvard University Press

Complex Chinese edition copyright:

2012 Rive Gauche Publishing House

All rights reserved

左岸 | 科普 181

社會生物學——新綜合理論 (Sociobiology: The New Synthesis)

第二冊：動物的通訊系統

作 者 威爾森 (Edward O. Wilson)

譯 者 薛 紹

總編輯 黃秀如

協力編輯 蘇彥肇、張名泉

責任編輯 王湘瑋

封面設計 黃暉鵬

內頁設計 Arales

社 長 郭重興

發行人暨 曾大福

出版總監 左岸文化事業有限公司

出 版 遠足文化事業股份有限公司

發 行 231 新北市新店區民權路 108-3 號 6 樓

電 話 (02) 2218-1417

傳 真 (02) 2218-8057

客服專線 0800-221-029

E-Mail service@bookrep.com.tw

網 站 <http://blog.roodo.com/rivegauche>

法律顧問 華洋法律事務所 蘇文生律師

印 刷 成陽印刷股份有限公司

初 版 2013 年 4 月

定 價 350 元

I S B N 978-986-6723-85-8

有著作權 · 翻印必究
缺頁或破損請寄回更換

國家圖書館出版品預行編目 (CIP) 資料

社會生物學：新綜合理論，第二冊，動物的通訊系統。
/ 威爾森 (Edward O. Wilson) 著；薛紹譯。－初版－新
北市新店區：左岸文化出版；遠足文化發行，2013.4.

320 頁；23 公分

(左岸科普；181)

譯自：Sociobiology: The New Synthesis

ISBN 978-986-6723-85-8 (平裝)

1. 動物行為

383.7

102005707

總目

第二卷 社會機制

9 第六章 群體大小、繁殖、時間能量預算

決定群體規模的因子 / 可調整的群體規模 / 社會增殖與重組 / 時間與能量的預算

37 第七章 社會行為的發展與改變

用演化的改變追蹤環境 / 生物體反應的等級分層 / 藉形態建成的改變來追蹤環境 / 母親經驗的非遺傳性傳遞 / 激素與行為 / 學習 / 社會化 / 遊戲 / 傳統、文化、發明 / 使用工具

105 第八章 通訊：基本原理

人類的通訊與動物的通訊 / 離散的訊號與梯度的訊號 / 對比原理 / 訊號特殊性 / 訊號節約 / 訊息增多 / 計算

153 第九章 通訊：功能與複雜的系統

通訊的功能 / 訊號功能的高等分類法 / 複雜的系統

201 第十章 通訊：起源與演化

知覺途徑 / 知覺管道的演化競爭

235 第十一章 侵犯與爭鬥

爭鬥行為與競爭 / 競爭機制 / 爭鬥行為的限度 / 爭鬥行為的直接原因 / 人類的爭鬥行為

265 第十二章 社會空間分配與領域

個體距離 / 「典型」的領域動物 / 領域概念的發展史 / 領域的多種樣貌 / 領域演化的理論 / 領域的特殊屬性 / 領域與族群調節 / 物種之間的領域性

社會生物學：新綜合理論

SOCIOBIOLOGY : THE NEW SYNTHESIS
twenty-fifth anniversary edition

第二冊：動物的通訊系統

威爾森 著
BY EDWARD O. WILSON

薛絢 譯

Sociobiology: The New Synthesis (Twenty-Fifth Anniversary Edition)

by Edward O. Wilson

Copyright © 1975, 2000 by the President and Fellows of Harvard College

Published by arrangement with Harvard University Press

Complex Chinese edition copyright:

2012 Rive Gauche Publishing House

All rights reserved

左岸 | 科普 181

社會生物學——新綜合理論 (Sociobiology: The New Synthesis)

第二冊：動物的通訊系統

作 者 威爾森 (Edward O. Wilson)

譯 者 薛 紹

總編輯 黃秀如

協力編輯 蘇彥肇、張名泉

責任編輯 王湘瑋

封面設計 黃暉鵬

內頁設計 Arales

社 長 郭重興

發行人暨
出版總監 曾大福

出 版 左岸文化事業有限公司

發 行 遠足文化事業股份有限公司

231 新北市新店區民權路 108-3 號 6 樓

電 話 (02) 2218-1417

傳 真 (02) 2218-8057

客服專線 0800-221-029

E-Mail service@bookrep.com.tw

網 站 <http://blog.roodo.com/rivegauche>

法律顧問 華洋法律事務所 蘇文生律師

印 刷 成陽印刷股份有限公司

初 版 2013 年 4 月

定 價 350 元

I S B N 978-986-6723-85-8

有著作權・翻印必究

缺頁或破損請寄回更換

國家圖書館出版品預行編目 (CIP) 資料

社會生物學：新綜合理論 . 第二冊 . 動物的通訊系統 . / 威爾森 (Edward O. Wilson) 著；薛紹譯 . - 初版 - 新北市新店區：左岸文化出版；遠足文化發行，2013.4.

320 頁；23 公分

(左岸科普；181)

譯自 : Sociobiology: The New Synthesis

ISBN 978-986-6723-85-8 (平裝)

1. 動物行為

383.7

102005707

總目

第二卷 社會機制

9 第六章 群體大小、繁殖、時間能量預算

決定群體規模的因子 / 可調整的群體規模 / 社會增殖與重組 / 時間與能量的預算

37 第七章 社會行為的發展與改變

用演化的改變追蹤環境 / 生物體反應的等級分層 / 藉形態建成的改變來追蹤環境 / 母親經驗的非遺傳性傳遞 / 激素與行為 / 學習 / 社會化 / 遊戲 / 傳統、文化、發明 / 使用工具

105 第八章 通訊：基本原理

人類的通訊與動物的通訊 / 離散的訊號與梯度的訊號 / 對比原理 / 訊號特殊性 / 訊號節約 / 訊息增多 / 計算

153 第九章 通訊：功能與複雜的系統

通訊的功能 / 訊號功能的高等分類法 / 複雜的系統

201 第十章 通訊：起源與演化

知覺途徑 / 知覺管道的演化競爭

235 第十一章 侵犯與爭鬥

爭鬥行為與競爭 / 競爭機制 / 爭鬥行為的限度 / 爭鬥
行為的直接原因 / 人類的爭鬥行為

265 第十二章 社會空間分配與領域

個體距離 / 「典型」的領域動物 / 領域概念的發展史
/ 領域的多種樣貌 / 領域演化的理論 / 領域的特殊屬
性 / 領域與族群調節 / 物種之間的領域性



阿周那對黑天大神說：

如果這些人利令智昏，被貪婪迷住心竅，
不把毀滅家族視為罪，不把謀害朋友視為惡；
而我們心智清明，知道毀滅家族罪孽深重，
那我們還有什麼理由，不迴避這種罪過？

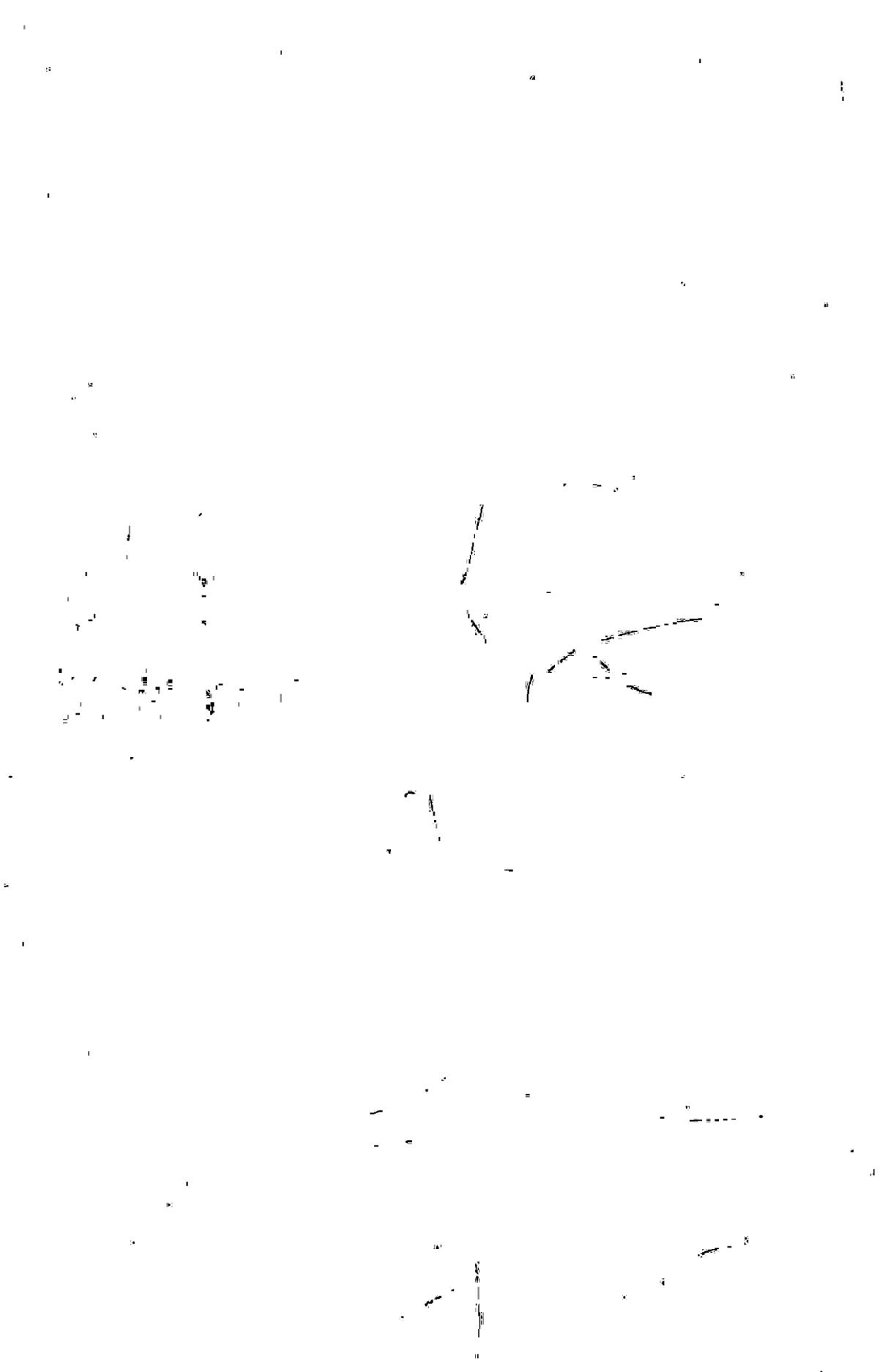
黑天大神對阿周那說：

認為宇宙的大我會殺死什麼，
或認為大我會被殺死，這兩種看法都不對。
大我既不殺，
也不被殺。





第二卷
社會機制



Chapter

6

群體大小、繁殖、時間能量預算

天擇作用如果延長得夠久，必然導向妥協。導引族群之中基因改變的每一種選擇壓力，都有其他選擇壓力相抗。族群演化的過程中，本來較強的壓力後來會變弱，相抗的壓力也會由弱轉強。圖 6-1 是社會演化過程的簡單示意圖。圖中的座標軸所計量的是兩種社會特徵的性質變異，例如，複雜度與強度的變異。族群之中的生物體以黑點代表，每個點的位置由該生物體這兩種社會特徵表現出來的程度決定。黑點群的中心附近，是黑點最密的地方。按定義，這便是族群的統計形式。每個環境之中只有一個或少數幾個統計上的位置，優勢會大於比較不普遍的表現型。假如族群沒有集中在這種位置上，之後的動態選擇會把族群向那裡帶。因此，天擇作用會在表現型平面之上形成一種力場。族群暫時停駐的位置，代表幾個特定的表現型，其週圍天擇力量達到平衡，也就構成演化過程中的妥協。

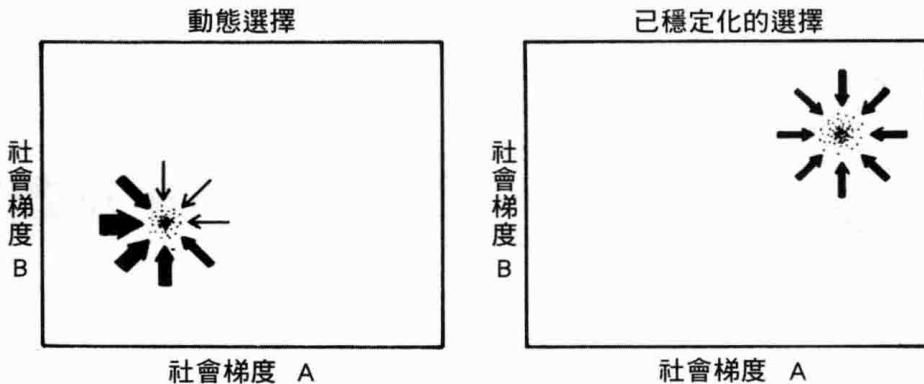


圖 6-1：兩種社會特徵的演化，整個族群在表現型平面上移動的狀況。移動速率和方向，由相反的天擇作用的力場決定（左圖）。當天擇壓力平衡，就達到穩定狀態，即穩定化選擇（右圖）。

假如社會系統中普遍都有這種平衡，則現存物種的種系演變之中，那些比較弱的、中間的階段，應該就是較早發生的妥協，而不是該物種正在進行中的演化。族群基因表現型不過是被天擇力量平衡了，天擇作用是較早的時間點發生的，如圖 6-1 的左下方，不是如圖例那樣持續移動。我們有理由假定，多數群居物種至少會暫時處於平衡。有些物種在標尺很低的位置就停住，維持「原始」物種狀態。有些物種要再往上移動很久才穩定下來（如圖 6-1 的右圖），結果成為「高級」物種。

天擇力量相互抵消的例子，在自然界很容易看到。爭鬥行為如果太強烈，以至於毀害自己和血親，導致遺傳適合度的損失和打垮敵手的得益差不多了，爭鬥行為的強度自然會受到限制。毀滅性的行為在自然界很常見。例如阿拉伯狒狒，雄性為爭奪雌性而打鬥時，往往傷及要爭奪的對象。又如雄象為爭地盤而激烈打鬥時可能把竄逃的小象踩死。演化過程中以妥協來限制毀滅行為，自然界的例子也很多。總之，同物種的動物發生的打鬥，從儀式化打鬥達到劇烈打鬥的少之又少。換言之，不會打到彼此都受重傷（第十一章）。在演化順從行為的過程之中，形成了一種對應的妥協方式。在統

御系統內，動物會向比自己優勢者表示順從——有的順從行為包含非常特定的而且細膩的動作，但表示順從的限度也有一定。到忍無可忍的地步，被逼迫的一方也會以劇烈的打鬥反擊，或者索性離開所處的群體。從為同伴梳毛所耗的時間多寡，可以更精確地算出妥協的程度。許多有尊卑區分的群體之中，從屬位階者要藉著為統御位階者梳毛以示好。恆河猴在這件事上做得一絲不苟，只要觀察他們哪一隻會為哪一隻梳毛，哪一隻會接受哪一隻的梳毛服務，就可以把一個群體中各成員的位階分得一清二楚。從些這動物的觀點看，應該花多少時間在為其他成員梳毛上？答案是：多到足夠維繫情感並且增進自己的地位。這樣答雖有譏諷的意味，至少與觀察恆河猴群內統御位階的變換是一致的。

兩性行為的演化，更是處處可見折衷妥協。多配偶習性的鳥類中，雄鳥大多演化出較大體型、鮮艷羽色、耀目的炫示動作，以吸引較多交配對象。這些特徵遭遇的抵消力量，來自掠食者更容易找到並且捕到雄鳥。結果便是兩性比率隨年齡增長而越來越不平衡。例如巨尾擬八哥（*Cassidix mexicanus*）剛孵化時是兩性平衡的，等到繁殖季結束兩個月後，一歲成鳥和更大的成鳥比率變成每一隻雄鳥比 1.34 隻雌鳥，再過五個月，到了翌年春季，雄鳥與雌鳥的比率更擴大到 1 : 2.42。這是 Selander (1965) 發現的，他認為，雄鳥死亡率偏高的原因之一就是較易被掠食者捕獵，而較易被捕獵的原因則是羽色鮮艷，而且用來炫示求偶的尾羽太長也會妨礙行動。原因之二顯然在於體型比雌鳥大，所以覓食效率不如雌鳥。

決定群體規模的因素

社會成員的多寡也是一個難以掌握的社會表現型，必須藉演化妥協的概念之助才能完全解釋清楚。我們要從影響群體規模的純功能性的參數著手，也就是研究一下決定大小不同群體頻率分佈的因素。然後再探討是哪些天擇

壓力導致功能性參數落入特定值。整個解析必須提供兩種層次的答案。第一個是，哪些力量促成群體成員的增與減？這些力量要多強才能夠造成觀察所見的頻率分佈？第二，這些力量引起的反應受天擇影響到什麼程度，是否連這些力量也受天擇影響而緩和了？從第一個層次到第二個層次的過程中，解釋也會從現象學的論說轉為基本的學理。

現象學論說主要是 Joel E. Cohen 提出（1969a, 1971），靈感來自 John James、Joel S. Coleman、Harrison White 等社會學家。他們曾經試圖將人類群體的規模頻率分佈以卜瓦松分佈（Poisson distribution）表示，但是須排除零級項（即無成員群體的頻率）。群體定義為正在大笑、微笑、談話、工作，或正在做其他面對面互動的一群人。研究目標包括城市街上的行人、百貨公司裡的人群、正在遊戲的小學生。如果計算包含一人、二人等人數的小群數目，多數都合乎捨去零級項的卜瓦松分佈。寇恩把這個方法應用到亞洲、非洲等地的猿猴上。但是他深入到問題的根本，從隨機的模型導出頻率分佈，模型中的群體大小不一，成員不同，各有不同的能力吸引並暫時留住成員。其中的參數有三：在自由形成的群體所組成的系統中，單一個體純粹因為「成為群體一員」的吸引力而加入群體（此吸引力與該群體大小無關），每單位時間的加入率記為 a 。 b 是本來獨行的個體受群體之中個體的吸引力而加入的比率，群體成員的數目因而可能會改變群體的吸引力。 d 是已經在群體之中的個體的離開率，離開是為了各自的原因，與群體的規模無關。假定有一個封閉的族群，其中的個體自由地形成未經計劃的群體，成員多寡不一。包含 i 個成員的群體總數是 n_i ， $i = 1, 2, 3, \dots$ 。在最簡單的社會系統之中，特定大小的偶現群（casual group）的數量改變率可推測為

$$\begin{aligned} \frac{dn_i(t)}{dt} &= an_{i-1}(t) + b(i-1)n_{i-1}(t) - an_i(t) - b(i)n_i(t) - d(i)n_i(t) \\ &\quad + d(i+1)n_{i+1}(t) \end{aligned}$$