

The World of Science Encyclopedia

牛頓

現代科技大百科

環境科學(I)——動物行爲與環境



Newton

牛頓現代科技大百科 11
環境科學 (I)
——**動物行爲與環境**

出版者 / 牛頓出版股份有限公司

負責人：高源清

原著作名稱 / Actions and Interactions

原出版社 / Equinox (Oxford) Ltd.

譯者 / 呂靜儀

發行所 / 牛頓出版股份有限公司

地址 / 臺北市和平東路二段107巷25-1號一樓

電話：7061976 • 7061977 • 7059942 • 7062470

郵撥 / 1179402-3 牛頓出版股份有限公司

製版 / 詮盛彩色製版有限公司

印刷 / 仲一彩色印刷股份有限公司

單冊定價 / 新臺幣 750元

初版 / 1989年12月15日

出版登記證 / 局版臺業字第3139號

法律顧問 / 林樹旺律師

● 版權所有 • 翻印必究 ●

本書如有缺頁、破損、裝訂錯誤，請寄回本社更換。

Printed in Taiwan, R.O.C. 1989

ISBN 957-627-000-6

ISBN 957-627-091-X

總編輯 / 劉君祖

科學主編 / 陳育仁

科學編輯 / 高孟忱 • 劉曼君 • 李傳楷 • 曾月卿

柳絲絲

美術主編 / 洪家輝

美術編輯 / 傅華麗

封面企劃 / 陳融賢

The World of Science Encyclopedia

Actions and Interactions

Contributing Editor

Colin Tudge

Editor

Lionel Bender

Designers

Ayala Kingsley

NiKi Overy

Picture Researcher

Alison Renney

Design Consultant

John Ridgeway

Project Editor

Lawrence Clarke

Advisor

Professor Richard Lewontin
Harvard University

Contributors

Robin Dunbar

Professor N.J. Mackintosh

Dr Peter D Moore

Artists

Priscilla Barrett

Simon Driver

Chris Forsey

Richard Hook

Alan Hollingbery

Kevin Maddison

Colin Salmon

Mick Saunders

Agricultural advisor

Tim Blanchard

Cartographic editor

Nicholas Harris

Editorial assistant

Monica Byles

Art assistant

Frankie Macmillan

Indexer

Barbara James

Media conversion and

Typesetting

Peter MacDonald and

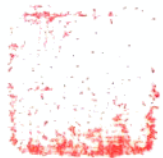
Ron Barrow

The World of Science Encyclopedia

牛頓 **現代科技大百科**

環境科學 (I) —— 動物行爲與環境





The World of Science Encyclopedia

牛頓 現代科技大百科

環境科學 (I) —— 動物行爲與環境



Newton

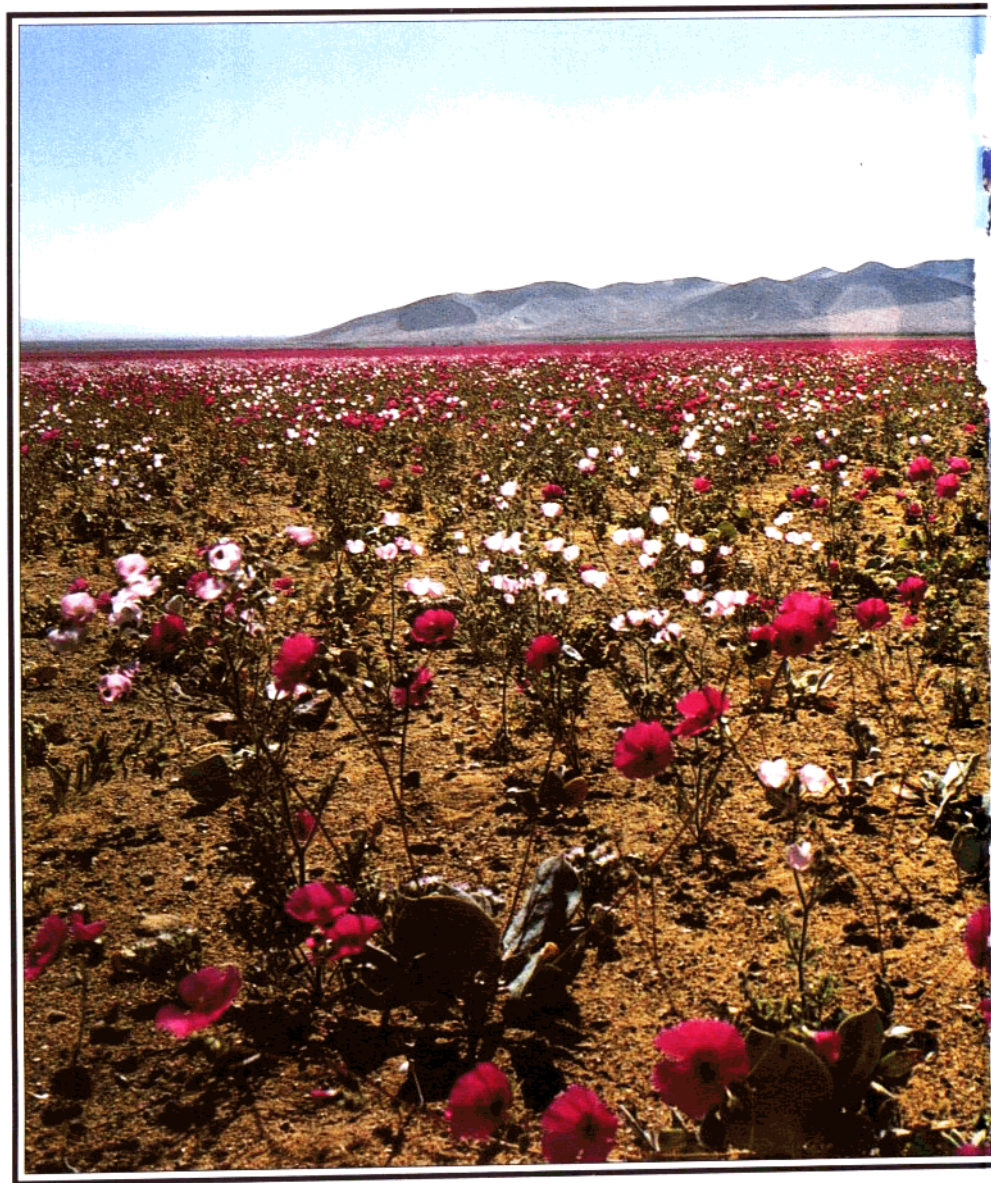
牛頓出版公司

1197004



21197004

试读结束：需要全本请在线购买：www.ertongbook.com



圖片說明(1~8頁)

- 1 鋸木場
- 2 ~ 3 放牧的拉普蘭人
- 4 ~ 5 雨後盛開的花菜
- 7 燃燒石油
- 8 君王蝴蝶



目 錄

| | |
|-----------|-----|
| 引 言 | 6 |
| 觀察與闡釋 | |
| 1 細察動物 | 9 |
| 2 動物機器 | 19 |
| 動物能力 | |
| 3 動物的極限 | 25 |
| 動物行爲 | |
| 4 性與種 | 35 |
| 5 族與羣 | 47 |
| 6 領域 | 63 |
| 7 動物的遷徙 | 71 |
| 生態學與生態系 | |
| 8 交互作用 | 81 |
| 9 陸地社區 | 97 |
| 10 水族生態環境 | 117 |
| 語 彙 | 130 |
| 索 引 | 132 |

引言

當我們在非洲平原上首度演化為「獵人族」(hunter gatherers)時，對大自然有絕對的依賴，因此必須尊敬它。我們跟麋鹿競爭，因為牠們是人的獵物；我們也跟豹子競爭，因為人是牠們的獵物。後來人類變成了農夫，開始尋求馴服大自然的方法；我們悉心照料有用的動植物，而把其他的生物(從狼到綠色蚜蟲)當成害蟲或者狡猾的敵人。最後，在成為「都市人」(town-dwellers)的過程當中，我們自絕於大自然，變得對它漠不關心。

人類發展的各個階段，跟大自然各有不同的關係，但如今人類演化已經達到一個點，在這一點上，我們能夠而且必須跟地球行星上的動植物建立起嶄新的關係，這比已往任何一種關係都要來得複雜、細緻。

人類施諸大自然的力量

不論對人類本身的利益或其他生物的存活，形成這種新關係都是極端重要的。我們跟祖先的最主要不同點，也許僅在於我們現在對大自然有著驚人的影響力——事實上，此力量大到足以將之完全摧毀。造成這種狀況的最明顯理由，是人類族羣已經膨脹到嚇人的地步，足足有基督時代的百倍還不止。更糟的是，人類屬於大型動物，消耗掉大量資源。此外，我們還遠比其他任一種動物更善於改變環境，使之符合所求——像利用土地種植食物、把河口改建成小艇停泊補給站等等，全憑一己之高興。我們在城市間修築寬廣的道路，只為了稍微快一點兒，卻把森林、山丘分割成一小塊一小塊，使得這些土地僅能供養極少數的動植物。因此，即使人類並未因爆發核子戰爭(這是可能的)而摧毀地球，也可能因為過度成功而得到同樣的結果。

另一方面來說，我們左右大自然的力量，早已大到根本沒有任何理由懼怕它的程度。人類不需要藉殺狼來保護羊羣，只要把牠們跟羊羣分隔開來就好了；人類欲使農作物發育良好，並無必要殺死所有昆蟲，只需找出真正造成危害的元凶，然後設法使牠們難以生存即可。簡而言之，雖然我們有力量摧毀地球上的生物，但如果真的這麼做了，則是不可原諒的。如今，我們應該開始運用巨大的控制力量——不是為了消滅我們的「友種」，而是為了拯救牠們。

行星管理的需要

有關我們必須進行保育工作的認知，並非全然為了其他動植物的利益。雖然人類覺得自己「定勝於天」，但今天的生態學家已經指出，人類跟我們最古老的祖先一樣，至少對聚集了許多野生物的「健康」環境充滿依賴。這裏所說的「環境」，根據生態學家的說法，意指可能以任一種方式影響所有生物的外在因素(或狀況)的集合體，其中包括所有的生物以及像空氣、陸地、水等的無生物。設若海洋被污染，可能使大氣中氧氣的主要供給者——微小植物——無法生存；設若森林被破壞，則我們可能消滅了將來可作為新食物源、藥物源的動植物。

最後一點極其重要。近幾年來，生物學家已經發現，人類以外的其他動物，遠較已往我們所認為的要聰明、敏感、行為更多變。有一度，人類曾理直氣壯地把動物看成自己的奴隸，可隨時依需要把牠們監禁起來或殺掉。

目前抱持這種態度的人仍然為數眾多，所幸已有越來越多人贊同一種看法，那就是我們應該以較慈悲、較具敬意的態度來對待動物。畢竟，動物的智力也許不及人類，也不像人類那麼多才多藝，但牠們並不只是無生命的機器而已。

綜合上述——我們的力量和去除我們所懼怕事物的控制方法，以及我們需要自然及必須對其他生物懷有敬意的認識——就是這本書的基本精神了。書中，我們述及人類正對大自然做些什麼，在保育的觀念下人類又應該做些什麼，以及為何我們的態度必須改變。

首先，我們檢視了人類對動物觀感的變化及今天各種費力的研究，這些研究顯示出動物的生活、心理歷程，都比已往我們所知要豐富得多。實際上這類研究可分成兩個部分：第一部分為有關動物個體的研究，告訴我們動物如何「思考」，故可稱為「動物心理學」；第二部分為有關動物如何在羣體中表現社會行為的研究。在當代生物學中，這兩個主題均以演化學為根本。生物學家不再只問：「動物在做什麼？」他們開始探究：為什麼動物會演化出每一種特定的行為？而演化出這些行為又可以得到什麼好處？

其次，我們著眼於最奇怪，暫時也算最成功的大型動

物：人類。顯然，我們有別於其他動物——我們用扁平的腳直立步行、全身幾乎無毛。然而，到底那些差異導致我們那令人驚駭的成功呢？當今的研究顯示，人類與其他動物間的顯著不同可能遠比已往所知更為精細。

不管怎麼說，人類的成功是不可否認的。本書後半部即以介紹人類運用其成果的方式為開頭，我們仔細研究了人類開發大自然的方式——農業、林業及漁業，指出每一種開發形式其實都極具破壞力。但我們也提出改良的方案，以減少對環境所產生的衝擊，使地球這顆行星更安全。除此之外，我們還特別介紹了幾種可控制害蟲而不至於破壞環境，同時達成糧食生產與保育、較仁慈地飼養家畜的方法。

未來之路

最後，我們特別討論到保育問題，並說明如何把我們對待大自然的新態度付諸實現。如果我們任由目前的情形持續下去，那麼到下一世紀中期，地球上的一百六十萬種動植物，將有百分之九十左右會步上絕滅之途。當然，也許這種情況甚難避免，但若我們正視該問題，至少也應設法拯救那些尚未遭受威脅的物種——包括許多大型脊椎動物。更進一步來說，我們要是能夠促使野生動物進入人類的城市，將可從大自然獲取更多利益。目前，許多北歐的城市已普遍可見「城市之狐」(urban foxes)及紅隼(kestrels)。在美國的新英格蘭，被視為野地象徵的鷹，開始可在渡假屋、遊艇上發現。然而保育工作仍是急迫、困難的。在我們的壓迫下，一種動物要被視為「不至於絕種」，其養育族羣的個體數至少需達數百，但如今已有很多動物(包括大型哺乳動物及鳥類)的數目低於最小「安全」標準了。

即使我們未曾低估地球所面臨的問題，本書仍然帶來充滿希望的訊息。人類似乎正走上自我毀滅的漫漫長路，也同時在毀滅地球上的所有生物，不過仍然來得及修正方向，所需的，只是所有人類——特別是政府機構——應該以嚴肅的態度來看待這個問題，即道德上的態度有所轉變。此外，我們更得一如以往，去發掘有關人類和其他生物的進一步知識。

本書旨在提供必要的洞察力。





細察動物

為何研究動物行為？……觀察與分析的方法…以神經外科作為檢驗行為機制的一種方式……野外研究與實驗室中的實驗……學習在幼小動物身上所扮演的角色……透視報導……聲譜儀及鳥的腳環……動物如何在黑暗中認路……銘印作用……幼鼠跟母鼠學習避開毒餌的方法

我們之所以對動物感興趣，是希望藉由對動物的了解而更了解人類自身，並期望對人類福祉有實質的貢獻。用動物來隱喻人類有一度曾相當普遍，「伊索寓言」(Aesop's fables)及中古時代的動物寓言集都是最為人熟知的實例。許多動物在經濟上跟人息息相關，其中一部分已被馴養，協助人類工作(►「生態保育」43頁)，有些可供給人食物或衣料，有些則會損害穀物或帶來疾病。欲成功地馴養動物(domestication)，必須具備某些動物習性與生活方式的知識。由於以撲滅害蟲的方式來控制牠們經常都不成功，甚至弄巧成拙，故若想達成控制害蟲的目的，顯然必須對牠們多加了解，才能發展出更精密的技術。如今，醫學已因運用類似人類的動物來做研究而獲益。雖然某些基礎解剖學的知識可以由解剖人類屍體獲得，但要了解如人腦等複雜的構造，從較簡單的動物模型開始著手，應是比較合理的(►23頁)；同時，要了解某一構造的功能或生理反應，更應觀察它在活體上的運作情形。這兩種觀點更適用於動物行為的研究(the study of behavior)。

現今研究動物行為學(animal behavior)的學生通常會問好幾個不同的問題，其中包括動物們做些什麼？牠們如何做？為什麼做？跟研究其他科學的人一樣，他會想出幾個假設來解釋其數據，然後進行測試，並根據進一步的數據修正假設。首先，他會做一些觀察，再設法解釋觀察的結果，最後以進一步的觀察或設計一些實驗來測試這個解釋的正確性。他們的問題遂變成：那隻動物正在做什麼？其行為機制為何？為什麼牠要這麼做而不那麼做？

動物行為學

在生物學上，以「為什麼」為開頭的問題通常最難回答，因為這種問題可以用多種不同的方式來回答。有一種答案跟動物當時的目標有關。為什麼草叢裏的獅子專心地注視著一羣斑馬？因為牠正在狩獵(hunting)。另一種答案則著眼於活動的功能或適用值(adoptive value)。由於狩獵可得到食物，而動物(及其幼兒)必須要有食物才能生存下去。

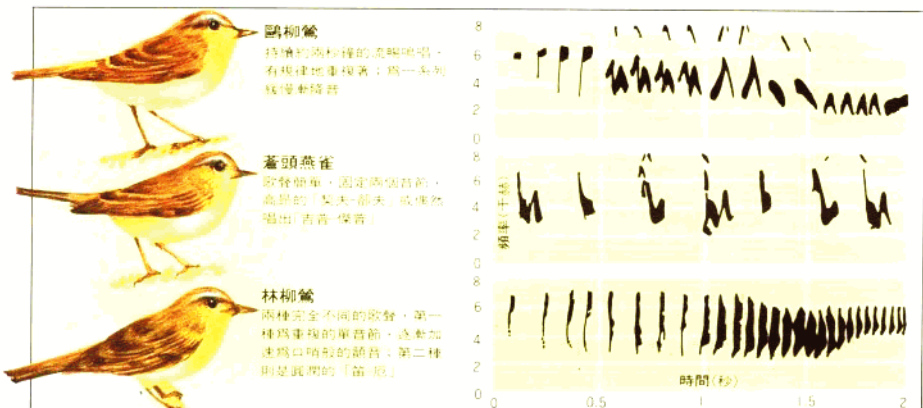
本世紀頂尖的動物行為學家之一，荷蘭的丁柏根(Nikolas Tinbergen, 1907~)總結其動物行為學的研究認為，關於動物行為有四個問題，即行為的發展、其直接因素、它如何演變及現今所發揮的功能等。動物行為學家藉著對野外動物的研究，以尋求這些問題的答案。



▼動物行為學(ethology)
諾貝爾獎得主。一九七三年，諾貝爾生理學暨醫學獎頒給了三位現代動物行為學的創始者——勞倫茲(Konrad Lorenz)、弗瑞詩(Karl von Frisch)及丁柏根。勞倫茲和丁柏根的研究範圍相當廣，弗瑞詩則終其一生研究蜜蜂(bees)的舞蹈「語言」。

▲熱帶及亞熱帶地區所產的流浪蜘蛛(wandering spider)是行動快速的狩獵者。牠們通常具有攻擊性，再加上以掠食為生，因而嚴格限制了牠們的社會行為。但是另有些蜘蛛則生活在大型的團體網(communal webs)上，一起享用抓到的獵物，並且沒有領域行為、攻擊性，也不會吃同類。





視野

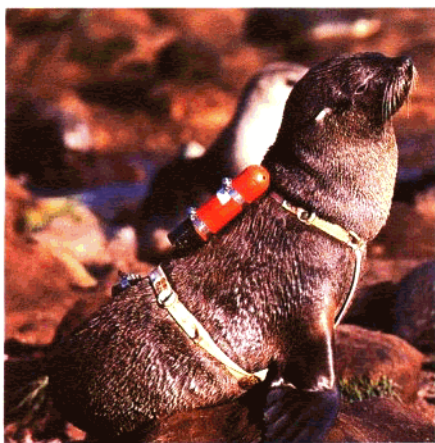
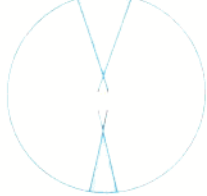
視角廣



視角窄



山狀



◀我們該如何追蹤水中動物的行動呢？如果只需知道動物潛入水中的深度，在動物身上裝配深度紀錄器就可以了。圖示為海狗(fur seal)身上綁著深度紀錄器的情形。根據紀錄，海狗可潛入水中六百公尺，鯨魚則可達一千二百公尺。

▲欲區分銀線關係極為接近的鳥種，鳴唱往往提供最好的方法。多種鶯科鳥類或北美洲的麻雀(North American sparrows)外形均相當類似，但其叫聲及鳴唱則有顯著的不同。也許，並非只有人類才使用這種方式來辨別不同的鳥種。

觀察與調查

欲對動物進行精細、準確的觀察，必須具備特殊技巧，才能將所見、所聞詳加記述。拍攝系列行為影片，不僅留下永久性的紀錄，也讓動物行為學家可以看到肉眼可能漏失的細節。而放映影片時把速度減慢或加快，則可更進一步了解行為系列的型態。一位有經驗、有天賦的鳥類學家(ornithologist)可能會學數十種鳥的鳴唱，但只有錄音機能留下永久性的準確紀錄；而運用聲譜儀，則可顯示出鳴唱的基本型態與其重複性，這就不是一般人耳所能偵測出來的了。

另一方面，一個沒有器材協助的觀察者，並不能把動物正在進行的活動記錄下來。如果動物停留在一小範圍中，理論上就可以連續觀察，但欲對自由生活的動物做有系統性的觀察，其時間長度可能得有超乎常人的耐力才辦得到。同樣的道理，像貓科動物(cats)、狐狸(foxes)等夜行性哺乳動物，想追蹤牠們的行跡，也許還得有特殊的輔助裝備才行！就這一方面來說，無線電遙測技術(radio telemetry)雖然昂貴，倒不失為一個有效的解決方法。每年遷移時，魚類、鳥類及哺乳類的遷移範圍可能廣達數千公里，親身跟隨追蹤牠們的移動，無疑是件令人聞之卻步的任務(►72頁)。

不管怎麼說，觀察的結果其實只能提供「動物在做什麼」的資料，如果我們要進一步了解牠們「怎麼」做，顯然需要採取更深入的方式。親鳥從巢中飛出，獲取食物後再回巢哺育幼鳥。牠是怎麼辨認食物的？又如何找到回巢的路呢？對諸多數海鷗等會成羣繁殖後代的動物而言，在一段陡峭的崖壁上，很可能有數千個巢。當然，親鳥是不太可能錯認這種繁殖區的，但親鳥如何從眾多的巢及幼鳥中辨認出自己的巢跟幼鳥？另外掠食者如何偵測、捕捉獵物？而獵物又如何偵測、逃避掠食者呢？

分析鳥類的鳴唱

科學家們運用聲譜儀(sound spectrographs)分析鳥類的鳴唱，發現不同羣的白冠雀(white crowned sparrows)在發出這種鳴唱時，居然擁有不同的「方言」。年幼的蒼頭燕雀(chaffinches)即使未曾聽過父母的鳴唱，在牠們簡單的叫聲中，仍然包含了正常蒼頭燕雀鳴唱的構造元素。另外，每隻濕地羣鶯(marsh warblers)都能發展出極具特色的鳴唱，其中包含多至一百種牠所聽過的別種鳥的鳴唱元素。沒有聲譜儀的話，這些研究結果都不可能完成。

偵測動物的動向

偵測動物的動向最常用的一種方式為替動物做標記，以便同一動物再度出現時可辨認出來。為鳥套上膠環是為動物做標記的最佳實例，也為鳥類的遷移形態提供了大量資料。當然該工作也可能完全沒有收穫，因為加上膠環的鳥兒先未被發現，爾後還得發現者有提出報告的意願才行；即使發現者提出報告了，研究者所知道的往往也只是鳥兒的最終目的地，而非到達此目的地所經的路線(►78頁)。

◀有些動物——如生活在樹上的靈長類，以小型、活動迅速的獵物為食的掠食者——必須能精確地判斷遠近，這種透視感由立體視覺(stereoscopic vision)產生，而立體視覺來自緊鄰的雙眼，且雙眼有重疊的視野，如圖中的貓頭鷹(owl)即是。在這種情況下，動物不轉動頭部即無法看到後方的景物。對自身被視為獵物的動物來說，維持廣及四周的視野可能比僅有前方的窄視野(雖可看得更精細)來得更重要，雙眼分別位於頭部兩側即可得到廣視野的效果。



▶在跟同種生物溝通，找出行進的路徑上，耳朵往往比眼睛更有用。像生活在密林中的動物或圖示深海魚的座頭鯨，因為視覺大受阻礙，更非倚賴聲音通訊不可，有時還藉回音定位來搜尋獵物。

感官構造

動物行為的機制，引發了有關其感覺能力的問題，而第一個解決問題的方法就是研究該動物的結構。幾乎所有脊椎動物眼睛視覺系統的基本構造都具備水晶體與視網膜，並以視神經來和腦部聯繫，不過，這中間仍有相當多的差異(►21頁)。夜行性動物(nocturnal animals)的眼睛設計能將微弱光線的敏感度發揮到極致，而大部分的晝行性動物(diurnal animals)則能很清楚地分辨彩色。

某些夜行性動物，以及其他諸如掘洞的鼫鼠(moles)、生活在洞穴中的鰲鯨、生活在暗無天日的深海魚類等(►122頁)，其視覺系統均已退化，有時則如鰲鯨一樣，是幼體時期有眼而成體則無。所有這些動物均需仰賴其餘的感覺器官，聽覺可能十分靈敏。倉梟(barn owls)雖擁有良好的夜視能力，但牠們在完全黑暗的環境中，也能借助於聽覺以測出老鼠的呼吸聲及行動，而捕捉老鼠。回音定位(echolocation)也許是聽覺最有趣的應用方式，例如，蝙蝠朝前的大耳，就有接收牠們自己所發射之極高頻聲波回音的功用。

機能障礙

僅瞭解到學並不是以解開動物如何尋路之謎。我們確信，像眼睛被皮膚蓋住的鼫鼠或成體時眼睛完全退化的墨西哥穴魚(Mexican cave fish)等，行動時不必倚賴視覺。但欲證明像倉梟這種有大眼睛、夜間視力良好的動物在行動時亦借助聽覺，則非進行實驗不可。可採用兩種方式：一是利用外物以阻礙某種感覺器官，一是乾脆手術切除該感覺器官。由於瞎了眼的蝙蝠飛起來毫無困難，所以我們知道蝙蝠飛行時無需使用眼睛。同樣的，把牠們的耳朵塞住後會破壞其飛行能力，因此蝙蝠的飛行勢需倚賴聽覺的幫助。

蝙蝠飛行的奧秘

義大利科學家史帕蘭查尼(Lazzaro Spallanzani, 1729~1799)曾對各種夜行性動物如何尋路發生興趣，經他測試發現，貓頭鷹(owls)在完全黑暗的情形下根本不飛，蝙蝠則毫無困難。為了證明蝙蝠飛行無需視力輔助，他所採用的方法是把蝙蝠弄瞎，發現蝙蝠仍能飛行且能避開障礙物。他還把這些瞎蝙蝠放到戶外，過幾天後再到牠們原來棲息的地方去找，結果發現這些蝙蝠跟其他正常的蝙蝠都在那兒，而且一樣健康。他剖開其中一隻瞎蝙蝠的胃，發現一如其他蝙蝠般，胃裏填滿了最近吃下去的蟲子。故意干擾蝙蝠的觸覺、味覺，似乎一樣不會產生效果，但當史帕蘭查尼塞住蝙蝠的耳朵之後，蝙蝠飛行時變得會撞上障礙物。為了確定這個結果不是因為耳道受傷所引起的，他設計了一種可以插入蝙蝠其中的微細中空銅管，剛開始時並無影響，直到他把中空銅管用蠟封起來才使蝙蝠飛得跌跌撞撞。

由於蝙蝠用來產生回音的聲波遠超出人耳所能聽到的範圍，故史帕蘭查尼並不了解蝙蝠如何利用聲音來飛行。直到一九三〇年代，這個秘密才被揭開。當時，荷蘭的動物學家迪克格拉夫(Sven Dijkgraaf)記錄到蝙蝠的微弱聲波，他發現，當蝙蝠接近障礙物時，聲波的頻率會提高。另外，美國心理學家葛里芬(Donald Griffin)則藉電子裝備測得人耳無法聽到的聲波。往後的實驗證明，就破壞蝙蝠的飛行能力而言，塞住牠的口跟塞住牠的耳朵一樣有效。蝙蝠飛行的奧秘至此得到了解答。

假使在剛生下小山羊的一個鐘頭以內，母山羊無法跟牠的新生兒接觸，小山羊的體味就不能銘印在母山羊的腦海中，母山羊就辦不認這個小孩。

敏感期

當我們看到小鴨跟在母鴨身後游泳，或是小羊邊叫著奔向母羊時，往往不會覺得訝異，因為我們可能把這些行為歸諸本能。直到英國人斯伯丁(Douglas Spalding)及奧地利的動物行為學家勞倫茲才發現，年幼動物在辨識其母親時，「學習」究竟扮演了什麼樣的角色。他們發現，小雞、小鴨及小獅在剛出後的兩三天內，會跟著第一眼看見的醒目標動物體走，而不管那是牠的媽媽或只是一個鮮紅色的球。這種稱之為「銘印作用」(imprinting)的現象，也許是某些動物可以成為家畜或家畜的部分因素，藉著敏感期時跟人接觸，讓許多為人所畜養的動物幼兒，在腦海中「印」上人的影子，因此對於人存在的容忍力，遠遠超出未嘗「銘印」的狀況。



做出正確的結論

人類究竟怎樣找出動物腦子的那一個部位跟儲存記憶(memories)有關呢？這聽起來很簡單。第一步，先訓練好某一動物執行某種任務，例如實驗室中的老鼠在鈴聲時壓下一個桿就可獲得一塊食物(●27頁)；其次，干擾大腦(brain)的某一部分；最後，經過幾個禮拜再測試該行為的保留程度。如果受傷老鼠(rat)的表現比未經手術的老鼠差，設計實驗的科學家不妨相信自己已經發現了老鼠腦中的記憶部位。不過，他還得確定手術不致於干擾到老鼠聽到鈴聲或產生反應的能力，並未降低其飢餓感或造成足以影響進食的其他情緒狀態，以及使老鼠陷入不能壓下桿的昏睡、過度興奮情況才行。因此，欲判定某種手術干擾了那種或那些神經傳導儲存過程，可說困難重重。傷害深藏於腦半球內部的海馬(hippocampus)，曾先後被認為會阻礙動物抑制反應、自主性動作的產生、對新奇與熟悉刺激的分辨、學習分辨狀況性差異(conditional discriminations)、將資料保存在短期記憶中、將資料轉向長期記憶、跨越時間差距及建立周遭環境的空間圖等能力，這個結構太奇妙了吧！

成熟抑或學習？

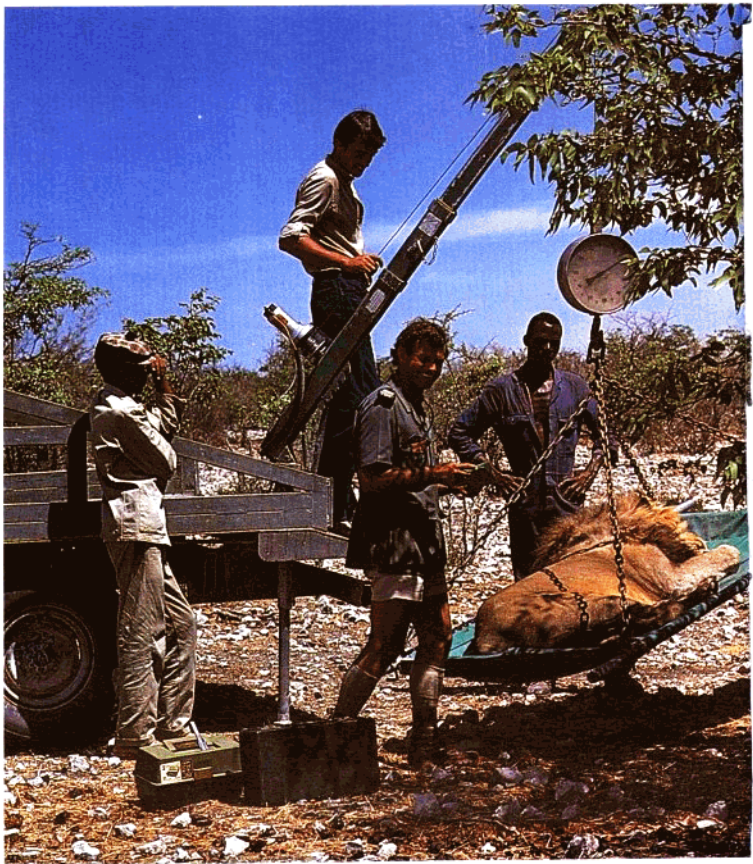
水生甲蟲(water beetle)龍蠹(*Dytiscus*)具有良好的視覺，但在捕捉獵物時並不憑藉視力。實驗結果顯示，如將餌料先置於玻璃試管中，再放入飼有龍蠹的水槽，龍蠹會視若無睹；但若把餌料置於不透明的棉布袋內後放進水槽，龍蠹反而會立刻攻擊牠。龍蠹似乎是藉著化學刺激偵測到餌料的。相對地，在以小蝦(shrimp)為食的烏賊(cuttlefish)當中，經驗較少的年輕個體，在自然狀況下似乎需經學習才會攻擊小蝦，但是卻連玻璃試管內的小蝦也起而攻之。頭原被以為需要學習的情形，只是行為成熟過程上的一個階段，牠們並不需要由成功的經驗中學習。

◀生於一九〇三年的奧地利動物行為學家勞倫茲，也許並非發現銘印作用的第一人，但像這張灰鵝(greylag geese)幼鳥以勞倫茲為銘印對象而忠實地跟著他的照片，使許多人開始注意這種現象。像鴨、鵝(geese)、羊、牛等動物，新生兒在初生的幾分鐘後就會到處亂跑。銘印作用有助於讓牠們跟著首度見到的明顯移動物體——通常是母親——緊緊相隨，這可以降低牠們走失的機率。

運用可見的陸標



▼有關動物的野地研究(field studies)，往往包括捕捉動物的行動在內，以便藉丈量與稱重及得知動物的年齡，並監測牠們的生長過程，檢查其健康狀況。圖示工作人員正在為被麻醉槍射倒的獅子(lion)量體重。



◀ 雌掘土蜂必須尋找食物，以存放在巢穴中。由於巢穴入口幾乎看不見，牠是如何找到回家的路呢？荷蘭動物行為學家丁柏根發現，雌掘土蜂可藉鄰近的陸標達成目的。當雌掘土蜂正在產卵的時候，丁柏根用一圈松樹的球果圍住巢穴，待雌掘土蜂外出尋找食物，他把這圈松樹球果整個移動一小段距離。結果雌掘土蜂自覓食之旅回來後，會直接飛到球果圍圈中心，而非巢穴的入口。



▶ 有關扁鵲(mute swans)的野外研究顯示，一隻擁有領域的雄扁鵲會猛烈地攻擊另一隻侵入領域裏的扁鵲，卻可容忍他種天鵝。侵入者的橘紅色喙是引發攻擊的因素。



史柏爾在雀尾的實驗方法，是神經學家意欲了解腦的功能時所採用的一種主要技巧。他們希望以外科手術切除或傷害某一特定腦部構造，可能阻礙某一項特定的功能，但不致影響其他功能。這種技巧已證明在某些情況下很有效，尤其是在建立感覺系統的功能上，主要是因為主管不同的感覺系統的部分在結構上是互相獨立的，而它們的功能也是獨特而容易了解的。然而，在對複雜刺激的認知、學習、記憶、下決定或動作控制(◆22頁)等方面，欲解釋傷害中樞神經系統所造成的影響相當困難。神經學家只能觀察動物在某種條件下的行為，以及腦部受損對該行為的影響。假若他對複雜的程序感興趣，則此狀況必須是對動物有相當複雜的要求者，而由行為到程序結論將非常直接。

簡易的行為實驗所能給予我們的，往往跟那些透過激烈的手段所給的一樣多，而且是了解腦部功能的必要條件。就跟兩個古典實驗——丁柏根有關掘土蜂(digger wasp)的研究及英國鳥類學家雷克(David Lack)有關歐洲鶉(European robins)的研究一樣，行為實驗亦可在野外進行。但不管怎麼說，這類研究仍以在實驗室內進行者多，因為在實驗中能更有效地控制一切因子(◆21頁)。

「經驗」所扮演的角色

如同許多幼鳥看似依靠夠奮的練習以學習飛行一樣，我們通常認為特殊的技巧來自學習，但事實上它都似乎隨著正常的成熟化而發展(◆79頁)。在其他狀況下，我們又會忽略掉早期經驗(experience)的重要性。這使得英國人斯伯丁及奧地利人勞命茲進行實驗，以確立在年幼動物確認其母親的過程中，學習所扮演的角色。此即稱為「銘印」現象。

對局論一

動物的競賽

自然學家尋求描述動物做些什麼的方法，而現今的生物學家則設法解釋牠們為什麼這麼做。「為什麼」這三個字在生物學上有極為特殊的含義，其意義為：某一特定形式的行為，就演化的觀點來看有什麼好處？

近數十年來，我們在生物學家問為什麼的過程上看到兩個主要的變化，其一為他們對演化是在那個層面上運作的認知有明顯轉移，其二則為整個生物學領域內愈來愈藉重於數學。綜合以上兩點，我們發現如前英國蘇塞克斯(Sussex)大學教授梅納史密斯(John Maynard Smith)等生物學家，將數學(mathematics)上的一個分支——對局論(game theory)——應用於動物行為學上，並提出新的詮釋。

演化：層次的問題

達爾文(Charles Darwin)認為，演化(evolution)因自然淘汰(natural selection)的方式而往前推進。也就是說，生物每一代所產生的個體數量都遠超過能存活的數量，某些個體無疑地較其他個體更能適應(adaptation)環境。那些較能適應環境者，將能生存下來並繁衍出下一代。達爾文指出，自然淘汰有助於修正行為，正如它會造成體形、顏色或其他生物特性在與適應性有關的方面有所改變一般。

如今，大部分現代生物學家仍然接納達爾文所定義的自然淘汰為演化的重要導引力量之說，它的確有「製造」出比上一代更能適應環境之新個體的傾向。

無論如何，在此基本概念上，目前已有了一些重要的修正，其中之一為達爾文假定自然淘汰作用於個體上，因此他認為在一窩小貓中，最大、最聰明的可能會存活下去，而較小、較笨拙的可能會死亡。

時至今日，生物學家知道，生物的每一特性皆分別由基因所決定(►「生態保育」82頁)。自然淘汰的意義不再被認為一種可淘汰不適個體的力量，生物學家要我們將之看成一種會消除造成不適應特性之基因的力量。當然，行動較慢、較不警覺的小貓的確比行動迅速、較機警的幼體容易死亡；但重點並不在於某些個體生存或死亡，而是造成行動遲鈍、缺乏警覺性等特徵的基因(gene)往往會被消除的傾向，使行動迅速、警覺性高等特徵的基因則會逐漸普遍化，因為擁有這類基因的動物生存下來了，並得以繁衍。

乍見之下，自然淘汰到底實際作用於個體上或基因上的問題，似乎是相當學院派的，因為雖然生物學家認為動物體所含的基因比動物本身更重要，實際的狀況仍然是有些動物死了，有些存活下來。不過，這種新的思考演化的方式，會影響生物學家對動物行為的詮釋(►16頁)；不過，我們首先必須看一看生物學上其他革命性的改變(►15頁)。



◀大型的雄性北方象海豹(Northern elephant seals)於生殖季節會爬到海灘上，不吃食物而停留約四個月之久。牠們在此跟別的雄海豹進行極端耗能的爭鬥，有時會留下相當嚴重的傷痕，直到勝利者在某段海灘建立起領域為止。往後，雄海豹只跟進入牠領域範圍內的雌海豹進行交配。



►圖示為一隻成年獅子正在跟牠的後代嬉戲。當幾隻雄獅接管一羣獅子之後，牠們很可能會殺掉被趕走的雄獅所生的幼獅，因為這些幼獅擁有競爭者的基因。新稱霸的雄獅很快會生下自己的後代，而對於自己的後代，牠們則有極大的容忍度。



數學的興起

現代生物學跟傳統自然史的重要不同點在於生物學是定量的：自然學家做觀察，而生物學家不但觀察，也進行測量。

不過，過去一百年來，生物學家並不僅僅測量他們所見的事物而已，還開始將許多不同的數學原理應用於觀察工作上，因此對許多生物學問題獲致嶄新的見解。事實上，如同物理學一樣，生物學已經漸漸以數學原理為其基礎了。

現在，我們可以把這兩種概念結合在一起。一九七〇年代早期，梅納史密斯教授及他的伙伴們，開始把數學上的一個分支——對局論——應用到動物行為的研究上。對局論正如其名，使我們得以預測那一類動作得以獲致勝利，而那些又會導致失敗的結果。

他們先仔細觀察動物所採取不同的行為策略，並且指出由特定基因所控制的先天行為模式。現在，我們所要提出的第一個問題就是：我們要如何才能夠決定何種策略優於其他策略，而能成為自然淘汰下的強者？

◀南非的鵜鳥(gannets)於生殖季節時會在海岸外的許多島嶼上形成龐大的繁殖族羣。這裏的食物資源相當豐富，可獲易得，因此每隻成鳥大約可養育四隻雛鳥。不過，牠們通常一窩只產兩個蛋。在孵化後的數天內，不論食物足夠與否，其中的一隻雛鳥往往會殺死另一隻，這種行為策略所得的結果是，使得一隻較壯的雛鳥，而非兩隻較弱的雛鳥有機會獨立起來。至於當中的第二個蛋，則當第一個子代在孵化過程中死亡時可發揮種族的作用。



▲如棕獼猴(olive baboons)等社會性動物，每一個體均需在交錯的關係網(web of relationships)中找出自己的位置，這種定位過程藉著各式各樣包含威嚇、展示、爭鬥、修飾(grooming)等行為在內的互動關係而漸漸達成。舉例來說，年幼獼猴在玩「混戰」(rough-and-tumble)遊戲的時候，不僅學習了成年生命中用得著的戰鬥技巧，也意識到族羣中優勢階級(dominance hierarchy)的存在，因為玩伴中有些獼猴像孩子王，有些則像懦夫。雄獼猴經常參與具有攻擊性的活動，牠們為爭取雌獼猴或建立起自己的地位而戰。