

行為生態學 (Behavioral ecology)

徐芝敏副教授

壹、動物行為與行為生態學之關聯

A、為何要研究動物行為？學術上及滿足好奇心等,應用理由--害蟲控治、挽救瀕臨絕種動物等。Costa Rica *Automeris* moth 後翅之眼點與展翅行為研究

An Evolutionary Approach to Behavior：對動物行為的問題有二類

- 如何 (近因) **How Questions about Proximate Causes:** mechanisms, from genes to behavior; inheritance, development ; stimuli and response; nervous and muscular systems integrated;
- 為什麼 (遠因) **Why Questions about Ultimate Causes:** purpose, function, survival and reproduction; evolved and changed; historical process.

B、The founders of ethology：Konrad Lorenz、Niko Tinbergen、Karl von Frisch

1973年諾貝爾生理及醫學獎第一次頒給研究動物行為學的三位學者：勞倫茲 (Konrad Lorenz)、丁柏根 (Niko Tinbergen) 與費利區 (Karl von Frisch)。他們的研究發現動物個體及群體的行為模式，一方面長期觀察動物在自然界生活的狀況，一方面配合實驗，對動物的行為加以研究。發現動物可以從從未經經驗過的狀況下表現出許多行為，這是動物本身的天賦。也就是說，這些行為似乎有目的讓生物獲得利益，但生物本身卻是在不自覺的情況下做出這些行為來。

1. 勞倫茲 **Konrad Lorenz (1903-1989)** 出生於奧地利維也納，主攻醫學和生物；1933年修得博士學位。在雁鵝及穴鳥方面的研究揚名國際；1937年，維也納大學教授比較生理學及動物心理學。

勞倫茲被公認為現代動物行為學之父，他曾經研究過穴鳥，但是真正長期研究的對象是雁鵝和鴨。勞倫茲最著名的創見有銘印(imprinting)學說，說明了小動物出生後的第一次學習，它會永遠留在腦海中，不會忘記。尤其是稚幼的鳥類，有些會把它看到的第一個會動的東西當成媽媽，還有一些雁鴨則銘印第一次聽到的聲音，把它當成媽媽的聲音。雁鴨以後的行為，無論是模仿、或是對聲音、顏色及形象的反映，無不以這個第一印痕為模範。勞倫茲也研究攻擊(aggression)行為，此時丁柏根開始和他共同研究，他們研究的是鳥類和魚類的攻擊行為。

2. 丁柏根 **Niko Tinbergen (1907-1988)** 荷蘭裔英國動物行為學家，他最大的貢

獻在於他總是能設計出精準小心的實驗來驗證自己與他人的假設。

他發現海鷗雛鳥一生下來之後就展現啄的行為。雛鳥啄了母鳥鳥喙上的紅點，鳥媽媽就會從胃裡吐些食物出來餵雛鳥吃。是什麼引起雛鳥“啄”的行為呢？經過多次實驗，證明是母鳥鳥喙上的紅點引發“啄”的行為。丁柏根把引發雛鳥“啄”的紅點稱為信號刺激 (sign stimulus)。雛鳥飢餓時會把嘴張得很大，露出口腔內不停顫動的鮮艷舌頭，母鳥一看到這個菱形的血盆大口，便會飛出巢去尋找食物，再把找到的食物丟進菱形的口中，直到雛鳥閉嘴為止，換言之，雛鳥張大的菱形嘴巴是母鳥餵食行為的信號刺激。

丁柏根觀察野生環境下的動物行為，而研究的對象以鳥類和魚類為主。他在攻擊行為方面的研究，所使用的材料是雄性的棘魚。雄魚在繁殖期會築出一個巢，並劃定一個勢力範圍。領主對進入勢力範圍的雄性入侵者加以驅趕，就好像在攻擊情敵保衛家園一樣；但是對於雌性則會加以邀請，並且展現求偶動作。

Beewolves and Homing Behavior (Tinbergen 1929) - 狼蜂 Spatial learning

landmarks hypothesis: visual image : manipulative experiment

■A causal question

■develop a hypothesis to explain

■generate predictions:

■design experiments to test the hypothesis

■a scientific conclusion

3. 費利區 Karl von Frisch (1886-1982) 生於奧地利維也納，任職於德國慕尼黑大學。研究蜜蜂的「語言」：經由長期對蜜蜂行為的研究及實驗，得知蜜蜂確有精確的語言可以用來溝通、傳達訊息，而由舞蹈的形式來表達的。

蜜蜂的舞蹈分為圓舞和擺尾舞(waggle dance)，圓舞代表著花叢在巢附近，飛舞越快代表著花的數量越多，可獲得的花粉越多。擺尾舞的動線呈8字型，在8字型的中間，形成一條軸線。蜜蜂擺尾走動時的這條線與地心引力這條垂直線所形成的夾角，竟然正等於蜜源植物到蜂窩這條直線和太陽到蜂窩這條線所形成的夾角。如擺尾走動的線在地心引力線右邊30度角，這表示在太陽與蜂窩這條線的右邊30度角正是蜜源的方向。此外，舞蹈還會傳遞蜜源與蜂窩距離的訊息，蜜源距離愈遠，蜜蜂擺尾舞跳的時間愈長，而且擺尾時發出的嗡嗡聲愈久，此是一種有效的溝通方式。根據這些訊息，其他的蜜蜂就可以快速的找到花叢的位置。

1973年是動物行為學研究之里程碑。有三位動物行為學家榮獲諾貝爾醫學獎。這項殊榮不但肯定了三位學者的貢獻，同時也象徵「動物行為」已經成為一

個正式的學域。近年來動物行為學蓬勃發展，又衍生出兩個次學域，一為研究動物行為的功能、生存與繁殖（適存值 fitness）及其與演化適應價值，如獲得資源、逃避敵害的行為，亦即行為生態學 (behavioral ecology)，另一為將演化理論應用在社會行為上的社會行為學 (sociobiology)。

貳、演化與行為生態學

A. Darwinian Theory and Ultimate Hypotheses

Darwinian Theory applied to Individuals: Individual Selection

1. **Genetic variation: alleles,**
2. **Heredity**
3. **Differential reproduction: Natural Selection 天擇** Reproductive success
(direct fitness + indirect fitness)

B. The science of testing hypotheses - testing alternative hypotheses

1. 哈努門食葉猴 (Hanuman langurs, *Presbytis entellus*) 的生殖與社會行為

Sarah Blaffer Hrdy (1977): The Langurs of Abu: Female and Male Strategies of Reproduction. Infanticides 殺嬰行為 in Hanuman langurs:

Proximate: testosterone, experience, etc.

Ultimate: natural selection to increase reproductive success (Natural selection theory)

1). **Adaptive hypotheses: 1. Sexual competition; 2. Cannibalism** -- food supplement

3. Aggression -- incidental of high aggression

2). **Nonadaptive hypotheses: social pathology** - human disturbance

Predictions and evidence of infanticide hypotheses in langurs

■ Experimental removal of dominant male followed by takeover without male-male aggression will still lead to infanticide (**sexual competition**)

■ Males will kill other males' infants (all)

■ Males will consume killed infants (**cannibalism**)

■ Infanticide will occur only under abnormal conditions involving human interference
(**social pathology & cannibalism**)

Infanticide in other species: loins, mice, male waterbug guards eggs against infanticidal females, Jacanas (水雉 water birds, sex-roles reversed, 一雌多雄)

The Problem with Group Selection

C. Group selection--for the good of the species (V. C. Wynne-Edwards)

- Population-regulating mechanism : food source low, avoid population going extinct
- Social behavior - altruistic behavior

參、測試假說 Testing Hypotheses

行為功能的探討應包括四個階段：觀察 (observations) 假說 (hypothesis)、預測 (predictions) & 測試 (tests)。在我們有可能對於一個特別的物種的行為和生態方面提出很好的問題之前，我們可能先需要花費許多年去觀察。

A. Answering Proximate and Ultimate Questions about Behavior

測試假說的三種方法：

1. 作個體間的比較 (種內比較 comparison between individuals with a species)

- 在覓食、交配、避免掠奪者三方面，群居有較大成功率。
- 依群居數目大小 (group size)，成功率也有變化
- 無論如何，問題仍有一些混淆的變數存在：獨居者可能是較弱的競爭者，而不是“獨居”這個問題本身，可以用來解釋它們的較低成功率，也或許是諸如群居者住在較好的棲息地。

2. 實驗 (experiments) 在實驗中，可一次改變一種因子。例如，我們可改變群體大小，視如何在某種特殊條件下影響覓食、交配、避免掠奪成功率。

1967年 Niko Tinbergen 首先促導複雜的田野實驗調查。利用此方法來回答行為功能的疑問。例如，要測試一個假說：“黑背鷗的鳥巢分開藉以避免掠奪”。測試策略：把鳥蛋有些集中、有些分散；結果聚集的比分散易受掠奪。

3. 種間比較 (comparison among species) 比較性的探討研究重點：將行為上的差異和生態上的差異做相關，不同的種根據不同的生態條件進行演化。

B. Tinbergen gulls and eggshell removal exp. (種內比較實驗)

Ultimate cause: reproductive benefit:

Black-headed gull *Larus ridibundus* Trade-off between Cost and benefits

balance between Camouflage of the brood & Chick vulnerability by cannibalistic neighboring adult → **Optimality models** : remove eggshells 73.5 min

Oystercatcher: solitary nester → remove eggshells as soon as possible after hatching

C. J. H. Crook & D. Lack – pioneered comparative approach linked social organization of birds & primates to ecological factors (種間比較)

織巢鳥的社會組織

織巢鳥是雀科小鳥，分布於非洲和亞洲。它們在社會組織上有差異，有些是獨居、有些是群聚、有的在大領域內築很隱密的巢，有的巢聚集成群、有些是一雄一雌、有的是一雄多雌，我們要如何解釋行為多樣性的演化呢？

Crook's 的研究是找尋社會組織的狀態和物種生態學之間的相關。他認為在生態學的變數上有：食物的種類、分佈以及量的多寡、掠奪者及巢的位置。根據分析，織巢鳥分成二大類：1. 住在森林：吃蟲、獨居、大領土、隱密單獨的巢、一雄一雌、公母羽毛不易區分。2. 居住在大草原：吃種子、成群、巢群聚、一雄多雌、公母羽毛形狀差異較大，公的亮麗、母的不醒目。

為什麼織巢鳥的行為、形態和他們的生態之間有如此顯著不同的方式？

織巢鳥的社會行為和交配系統和食物相關？

Crook 認為掠奪和食物是最主要的選擇壓力 (selective pressure)，這個影響到社會組織的演化，其論點：

1. 在森林中，昆蟲這種食物是分散的，因此鳥類最好獨自覓食，並且防衛它們分散的食物來源作為領域。因為食物不易獲得，雙親必需一起餵養幼鳥，因此在繁殖季會形成一對，因為雌雄鳥都會回巢，所以，兩者羽毛顏色都必需較為暗淡，以避免掠奪者，隱藏式鳥巢和獨居分散，可降低被掠奪的危險。
2. 大草原中，局部食物豐富，成群找食物效率較高，鳥和鳥之間的競爭較小，而在開闊的田野中較不易隱藏鳥巢，所以就在保護點如刺槐中築巢。因為適當之繁殖處較少且分散，故鳥巢聚集在一起。一夫多妻的原因：因為食物豐富，雌鳥可獨自養育幼鳥，雄鳥免除照顧幼鳥的職責，可以將精力、時間花在吸引更多雌鳥上，故演化成亮麗的羽毛。

榕屬植物與榕果小蜂群聚生態

桑科 (Moraceae) 榕屬 (*Ficus* spp.) 植物起源於赤道兩側，於距今約一億一千萬年至七千萬年前之白堊紀。全世界目前約有 1000 種左右。

榕屬植物具有乳汁，托葉掉落之後有殘留的環狀托葉痕，尤其引人注意的在於它的酒杯狀的隱頭花序，其為一個膨大捲曲的花托包被著數以千計小花，形成一個密閉的空間，對外僅存一個細小的孔道，供雌授粉蜂進入。無花果小蜂 (Chalcidoidea, Agaonidae) 的祖先，出現於距今約一億五千萬年至一億一千萬年前之侏羅紀，其與無花果樹之間的關係是共同演化的極佳例子。有翅的雌蜂受到無花果樹化學性的吸引，擠入花序中傳粉。此時雌花已成熟，準備接受花粉，但雄花仍短小未成熟。隨即小蜂產卵於短花柱的子房內，雌花形成蟲癭，提供小蜂幼蟲食物與保護。

幼蟲化蛹後，首先羽化的是無翅的雄蜂，穿過蟲癭壁與未羽化的雌蜂交尾，且在無花果壁上鑽出一條與外界相通的隧道。稍後，雌蜂才破蛹羽化，帶著成熟雄花的花粉，離開原來的無花果，找尋新的無花果。另有蟲癭蜂雖鑽入榕果內，但不傳粉；寄生蜂直接以產卵管從榕果外刺入雌花產卵。

在臺灣常見的原生榕屬植物有 27 種，常見的包括：

1. 雌雄同株 (monoecious)：正榕、赤榕、大華榕、九丁樹、白肉榕。
2. 雌雄異株 (dioecious)：雄株榕果內兼有雄花及蟲癭花 (gall flower)，而雌株雌花為種子花 (seed flower)，只接受花粉發育為種子。如：山豬枷、稜果榕、大果榕、牛乳樹、牛奶榕、愛玉子榕、蔓榕、臺灣榕、白榕。