

當我們同在一起

# 動物群體生活之利與弊

What are the pros and cons of living in a group?

林大利 Lin Da-Li

特有生物研究保育中心助理研究員





日本鳥類學家山階芳麿至臺灣考察鳥類生態，在阿里山發現冠羽畫眉(*Yuhina brunneiceps*)於繁殖季期間會形成4-8隻不等的繁殖群，共同築巢、孵蛋和育雛(Yamashina 1938)。他共觀察到6個不同的繁殖群，分別照顧6個巢。巢中蛋殼斑點至少有2種以上的形式，山階認為這些蛋很可能由不同的雌鳥產下。他回國後發表了這次觀察紀錄，成為首篇描述冠羽畫眉合作生殖的文獻。

臺灣大學森林系袁孝維教授的研究團隊在梅峰農場研究冠羽畫眉的合作生殖行為時，發現冠羽畫眉的繁殖群是由2-8隻不等的個體所組成，大多數繁殖群為4隻個體，這個成員數表現最好，繁殖成功的子代數及親鳥的適存度(fitness)最高(Yuan *et al.* 2004)。許多群居動物的研究也發現，群體(group)內的成員數在某個範圍時，該群體的生存狀況最佳。然而，並非世界上所有的動物都會形成群體生活(group-living)，由此可見，形成群體與否，以及群體內能容納多少成員對許多動物生存有相當大的影響。



袁孝維教授的研究團隊於梅峰觀察冠羽畫眉巢內的繁殖狀況，紅圈處為巢位的約略位置。(林大利 攝)

## 前言

群體生活在動物界是一個普遍的現象，動物形成群體的方式也相當多元。Wilson(1975)將群體定義為：「任何一群屬於同一物種的生物，在共同相處的一段時間當中，群體內個體之間的互動頻率明顯地高於群體外相同物種的個體。」Lee(1994)則將群體的定義簡化為：「兩個或以上的動物個體共同生活所形成的群居單位，即為一個群體。」從上述兩種定義來看，形成群體的基本條件包含三項：一、適當數量的個體；二、足夠的空間；三、一段共同相處時間(Pitcher *et al.* 1983)。除此之外，形成群體更進一步的必要條件是：群體必須具有社會吸引力(social attraction)(Krause & Ruxton 2002)。所謂社會吸引力，意指能夠吸引單獨行動的動物個體形成群體的因素，也可以是個體加入群體後所能享受的淨利益(net benefit)。因此，只要個體生活在群體中的利益能夠高於該個體單獨生活的利益時，便會形成動物群體。

由於每一類群(taxon)動物的生活史及生活環境不同，所以形成群體的社會吸引力也不盡相同。一般而言，群體中個體能享受的利益包括：被捕食率降低、共同禦敵、獲得更多覓食資訊、偶外配對機會增加、保持體溫和移動時減少能量消耗等。但是，形成群體也可能需要承擔某些風險，其中包含：生殖受到干擾、生存資源的競爭程度增加、容易被掠食者發現和感染傳染疾病或寄生蟲的風險增加等等(Alcock 2005; Krause & Ruxton 2002)。

所謂形成群體，是指群體成員數從單一個體開始增加到兩個或以上的過程。隨著群體成員數的變化，形成群體的利益與代價也會發生改變。一般而言，自然界所見群體的成員數大多維持在某一個數量左右，這個數量能使群內成員獲得最大的淨利益，稱為最佳群體成員數(optimal group size)(Caraco & Wolf 1975)。

一般來說，只要群體生活的利益高於單獨生活，動物就會傾向於形成群體，以提高適存度。因此，對許多類群的動物而言，形成群體是相當重要的策略。但是，所有行為策略都有利益與代價，對群體生活來說，利益與代價會隨著群體成員數而改變。因此，個體在群體中，必須隨著群體成員數的改變，進一步做更多複雜的應對策略，才能有效地面對環境變化或其他競爭者與掠食者的影響。

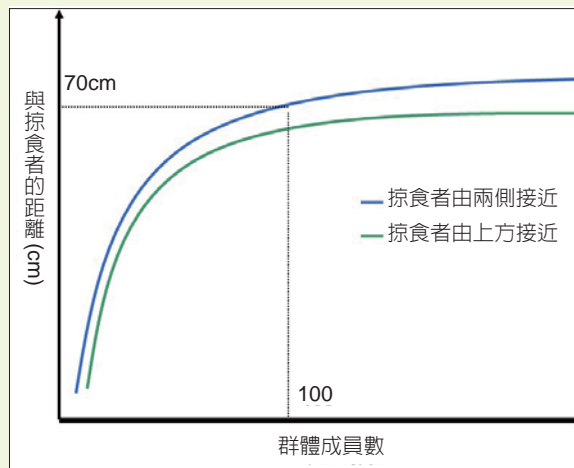
## 形成群體的利益與代價：以應對掠食者為例

在群體生活中，群體內的成員除了面對單獨生活時會遇到的環境變化與和



其他生物交互作用之外，還須應對群體內的其他個體。雖然群體是建立在每個個體的利益之上，但是每個個體也同時需負擔共同生活的風險。

針對形成群體的代價利益分析，起初的研究者多以群體共同應對掠食者作為研究的方向。許多



海龜的群體成員數和發現掠食者時與掠食者的距離之關係圖。(引自 Treherne & Foster 1980)

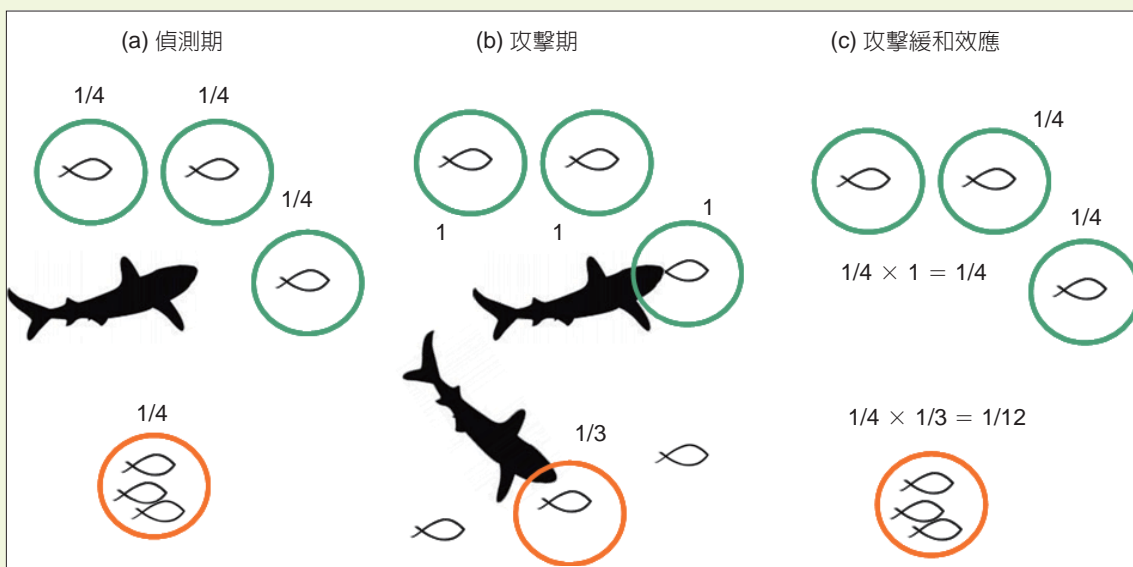
研究結果支持：成員數較高的群體能更有效率地偵測到接近中的掠食者(Powell 1974; Treherne & Foster 1980; Cresswell 1994)。Treherne和Foster(1980)發現當海龜(*Halobates robustus*)察覺掠食者時，其群體隨著成員數增加，與掠食者的距離愈遠，愈不受掠食者侵入方向的影響；但是當群體成員數超過100隻時，與掠食者的距離大約維持在70cm(上圖)。對於這樣的效應，Lazarus(1979)最早以多眼理論(many-eyes theory)來解釋：群體成員數愈高，就有愈多的成員能注意到掠食者的存在。雖然名為多眼理論，但是並不只限定在以視覺為主要感覺器官的生物。

Couzin等(2002)在魚群的模擬研究中對於多眼理論有更詳細的解釋。當魚群遇見掠食者時，群體中必定存在某些對掠食者察覺力較高的個體，或者是位在較容易發現掠食者的位置，而先發現掠食者的個體，牠們為了躲避掠食者而改變移動方向。此時，鄰近這些個體的其他個體，為了避免碰撞，必須與已改變方向的個體維持相同方向，因此也跟著轉向。當隨著轉向的個體逐漸增加，整個魚群移動的大方向便會跟著改變。所以，多眼理論最核心的原則是：隨著群體成員數的增加，成員不需增加採取警戒行為的頻率，就能將被捕食的風險降低。

從掠食者的角度來看，增加群體成員數來應對掠食者的這種策略，通常以迴避效應(avoidance effect)與稀釋效應(dilution effect)來解釋。迴避效應是指當一個群體與單獨行動的個體都存在時，掠食者會比較傾向攻擊單獨行動的個體；稀釋效應則是指群體中的個體，被掠食者攻擊的機率為群體成員數的倒數(當群體成員數為 $n$ ，特定個體被攻擊的機率是 $1/n$ )，前提是掠食者一次只能攻擊單一個體(Bertram 1978)。

可是，Turner和Pitcher(1986)認為應當將兩種效應結合為攻擊緩和效應

(attack abatement effect)，才有比較完整的解釋。由圖1來看，掠食者攻擊的過程可以分為兩個時期，首先為偵測期(detection phase)，接著為攻擊期(attack phase)。偵測期時，不論單獨或成群行動，都視為相同的單元，所以被偵測到的機率都是1/4。攻擊期時，如果掠食者選擇攻擊單獨行動的個體，該個體被攻擊的機率即為1；如果掠食者選擇攻擊群體行動的個體，該群體中的個體被攻擊的機率則為1/3。將兩個時期的風險分別相乘之後，單獨行動的個體被攻擊的機率為  $1/4 \times 1 = 1/4$ ；群體行動的個體被攻擊的機率則為  $1/4 \times 1/3 = 1/12$ 。因此，當掠食者選擇攻擊單獨行動的個體時，觀察者會描述：「掠食者比較傾向攻擊單獨行動的個體」，因而發展出迴避效應的解釋；當掠食者選擇攻擊群體生活中一個個體時，觀察者會描述：「群體中的個體被攻擊的機率會因為身在群體中而降低」，因而發展出稀釋效應的解釋。對這兩種狀況的說法都沒有錯，但若綜合兩種效應，以攻擊緩和效應解釋將可更加完整地描述掠食者的行為。



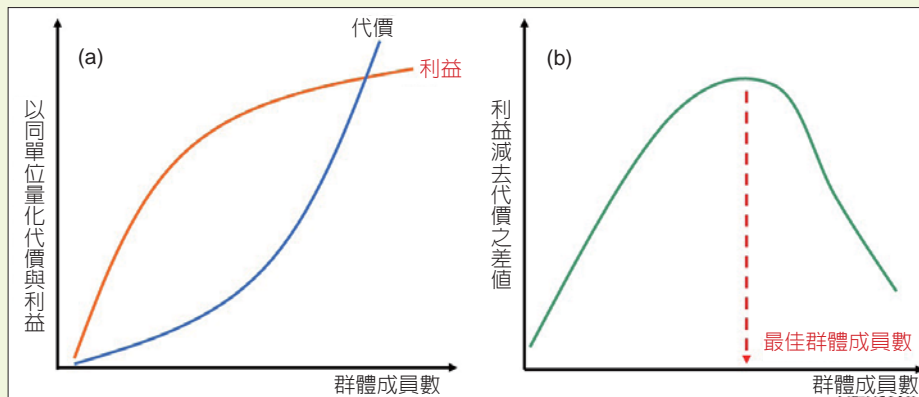
1. 攻擊緩和效應的過程，顯示迴避效應與稀釋效應必須合併為攻擊緩和效應加以討論。(引自 Turner & Pitcher 1986)

雖然前段敘述了許多動物形成群體後應對掠食者的優勢，但是形成群體後，有時反而容易吸引掠食者的注意。Cresswell(1994)觀察北雀鷹(*Accipiter nisus*)攻擊赤足鵲(*Tringa totanus*)過程當中發現：北雀鷹傾向攻擊群體成員數在11-40隻之間的赤足鵲群。

由上述幾個案例可以知道，形成群體所享受的利益與負擔的代價，與單獨行動時有明顯的差異，並且會隨著群體成員數的變化而有所改變。因此，群體內的成員調整為適當的群體成員數時，獲得的利益將達到最高，其所負擔的代價也降到最低，進而增加最終適存度(ultimate fitness)(Krause & Ruxton 2002)。

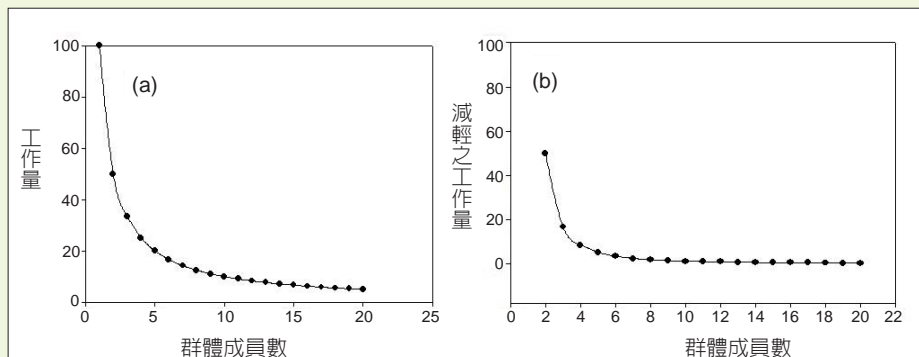
## 群體成員數的效應

從投資利益分析的結果看來，形成群體的利益與代價都會隨著群體成員數的增加而提升，所以，很有可能存在一個適當的群體成員數，使淨利益提升到最高。Krause和Ruxton(2002)以簡單模擬的狀況來看，如圖2(a)，橫軸為群體成員數，縱軸為量化成相同單位的利益及代價，將利益及代價相減之後的值即為淨利益。接著，同樣以群體成員數為橫軸，淨利益為縱軸，所得的結果如圖2(b)的駝峰狀分布，最高值所在的群體成員數，就是最佳群體成員數。



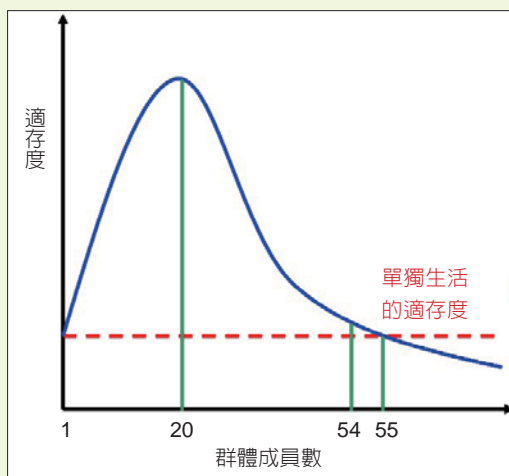
2. (a) 利益與代價隨群體成員數的變化狀況，(b) 淨利益 (利益減去代價之差值) 隨群體成員數的變化狀況。(引自 Krause & Ruxton 2002)

另外，從分工的模式來看，每個群體內成員所負擔的平均工作量會隨著群體成員數的增加而降低，如圖3(a)。接著再將群體成員數增加後的平均負擔工作量，減去群體成員數增加前的平均負擔工作量，即可得到群體成員數每增加1員，每個成員所能減輕的負擔量，如圖3(b)。但是隨著群體成員數增加到4-6員時，所能減輕負擔的程度就會開始持平，也就是說，即便再增加更多的成員進來，能分擔的工作量也不會太多。不過，群體成員愈多，群體成員之間就必須投資更多能量在協調及溝通上，群體才能有效的運作，因此所需負擔的代價會愈高。這種類型的群體，可能在群體成員數為4-6員時，就不會再增加太多成員，此時的群體成員數即為最佳群體成員數。



3. 筆者模擬成分工隨群體成員數改變的狀況。(a) 個體平均工作量與群體成員數的變化關係，(b) 個體平均減輕的工作量隨群體成員數的變化關係。(林大利 改繪)

1. 群體內個體適存度隨群體成員數變化圖。(引自 Sibly 1983)



Sibly(1983)首先提出了「最佳群體成員數是否為一個穩定的狀態」的問題，認為每個群體的成員數應該要大於最佳群體成員數。這點可以透過臆想實驗(thought experiment)來說明。假設一群個體分別依序單獨到達一個定點形成一個群體，在第一個個體之後的每一個個體都必須選擇：加入該群體或單獨行動。假設每一個個體的適存度隨群體成員數變化的曲線如圖1，由此圖可知，第二個個體最佳的策略應該是加入群體，

這個狀況會一直持續到群體成員數達到最佳群體成員數：20個個體。然而，第21個個體的最佳策略仍然是加入群體，雖然會略降低所有個體的適存度，但是自己的適存度卻能大幅提昇。直到群體成員數達到54個時，一旦第55個個體加入群體，該群體內成員的個別適存度，就會等於單獨行動時的適存度。此時第56個個體，可能較傾向於單獨行動或另外組成成員數為2的群體。從這裡可以發現，穩定的群體成員數不一定與最佳群體成員數相同。

Sibly(1983)提出的另一個臆想實驗，說明穩定的群體成員數應該略大於最佳群體成員數。舉例來說先設定現在有九個群體，群體成員數分別是：18、19、19、20、20、20、21、21和22，而最不利的群體會解散並加入其他的群體。群體成員數為22的其中一個個體，以及群體成員數為18的其中一個個體，會分別移動到兩個群體成員數為19的群體中，此時群體組成數的分布是：17、20、20、20、20、20、21、21和21。同理，群體成員數為17的其中五個個體，應該分別移動到五個群體成員數為20的群體中，此時群體組成數的分布是：12、21、21、21、21、21、21、21和21。依此類推，群體組成數最後的分布是：22、22、22、22、23、23、23和23。此時沒有任何個體可以藉由移動到其他群體獲得更高的適存度，因而成為穩定的狀態，同時，每一個群體的群體成員數都略高於最佳群體成員數(20)，此時的群體成員數稱為Sibly群體成員數(Sibly's group size)。

對於Sibly(1983)的臆想實驗，Giraldeau和Gillis(1985)認為：最佳群體成員數的穩定性，會因適存度隨群體成員數變化的模式不同而有所差異。如圖2，當最佳群體成員數(5)再增加一個個體(5+1=6)的適存度，比單獨行動的適存度來得

低時，最佳群體成員數就會更加穩定，也就是說，Sibly 群體成員數會等於最佳群體成員數。另外，Kramer(1995)指出，Sibly(1983)的論點是建立在「個體必須單獨在群體間移動」的前提下發展。如果不考慮這個前提，在回答「最佳群體成員數是否為一個穩定狀態」的臆想實驗中，這個群體就不可能將群體成員數達到54。因為在群

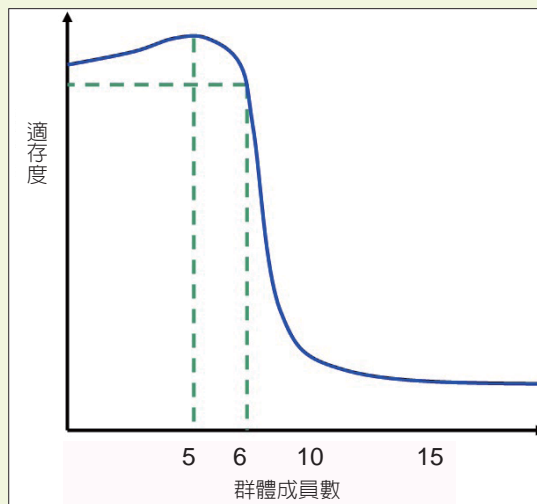
體成員數為40的時候，就會拆成兩個群體成員數為20的群體。因此，自然界中穩定的群體成員數應該在最佳群體成員數附近。

一個群體的穩定群體成員數，是否就是最佳群體成員數，在單純的模式底下就有許多爭論。自然界中，仍有許多因素會影響群體成員數的穩定性。從Hamilton在1964年提出之包含性適存度(inclusive fitness)的觀點來看，Giraldeau和Caraco(2000)的研究結果顯示：如果欲加入群體的個體與該群體有親緣關係，就會比較容易加入該群體。另外，有些群體內的成員之間會有位階關係，通常群體內次優勢成員的組成會由最優勢的個體決定(Vehrencamp 1983; Keller & Reeve 1994)。因此，群體內的個體差異程度，也會進一步影響群體成員數的穩定性。

## 結論

綜合以上所述，透過投資利益代價分析，可以清楚瞭解許多群體的利益與代價間的關係，以及群體成員數的變化對群體造成的效應。但是，將可獲得的資訊整合，並且將最佳群體成員數的理論以假說檢測，仍然是一個相當大的挑戰。除此之外，瞭解群體的形成原因之後，更需進一步瞭解群體運作的機制，例如：溝通、協調、自我組織(self-organization)等等，並且使用模式與模擬瞭解各種影響因子之間的作用關係。最終的目標是瞭解這些經過天擇篩選過的運作機制，以及該如何將它們有效地應用在人類生活的需求上。

## 參考文獻請逕洽作者



2. 群內個體適存度隨群體成員數的變化圖。(引自 Giraldeau & Gillis 1985)