



動物群體的協調機制： 自我組織

Coordination mechanism on animal grouping: The role of self-organization

林大利

Lin Da-Li / 行政院農業委員會特有生物研究保育中心助理研究員



前言

野生動物形成社會群體，往往是個體提升自己生存利益的策略之一。當個體生活在群體中的利益，高於個體單獨生活的利益時，就很容易形成動物社會。生物個體在動物社會中生存的利益包括：被捕食的風險降低、得以共同禦敵、容易獲得覓食資源的資訊及增加偶外配對的機會；然而，同時也必須承受繁殖受到干擾、有限生存資源競爭程度增加、被天敵發現及感染傳染疾病的風險增加等缺點(Alcock 2005)。

由於各種類群生物的生活史及生活環境不同，因此維持社會群體的機制也不盡相同，而表現出不同的群體形式。例如冠羽畫眉(*Yuhina brunneiceps*)透過線性位階關係(linear-hierarchy relationship)來維持合作生殖的群體(Yuan *et al.* 2004)；一種淡脈隧蜂(*Lasioglossum zephyrum*)透過領導關係使整個蜂群社會得以運作(Breed and Gamboa 1977)。

爲了瞭解各種不同動物社會的運作方式，以往對於動物維持群體運作的機制，大多引用人類社會複雜的運作方式作為可能的假說。然而，這些機制在個體

層級必須以較為複雜的方式表現，可能超乎多數野生動物的溝通及理解能力，以致於不容易深入剖析群體的運作方式。另外，上述機制也不容易設計實驗加以檢驗，僅有少數例子受到假說檢測的支持(Camazine *et al.* 2001)。因此，近年來越來越多的研究以自我組織(self-organization)的概念深入探討，並模擬野生動物群體的運作機制(Sumpter 2006)。

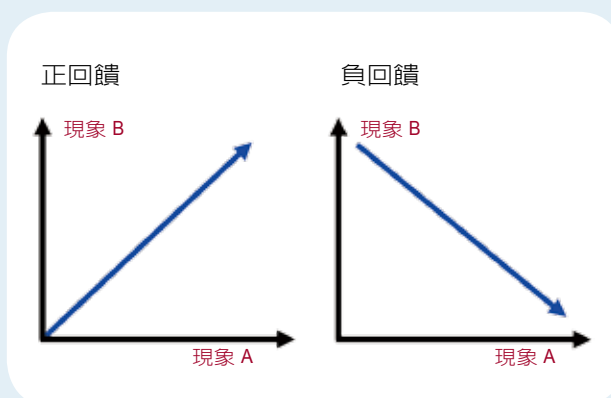
Camazine等(2001)在「生物系統中的自我組織(Self-Organization in Biological Systems)」一書中，對自我組織系統的核心原則是：在高層級(群體)表現出來的樣式，僅單獨透過系統中低層級的元素(個體)之間無數次且重覆的交互作用來表現。低層級元素之間的交互作用規則，僅需沿用低層級之間的訊息運作，並非參考高層級所呈現的資訊。也就是說，個體間只要依循簡單重複的交互作用，就能在群體層級產生複雜的樣式以適應環境。個體和環境、個體與個體之間重複的交互作用即可解釋生物的群體結構，而不需援用個體本身的複雜性(Sumpter 2006)。因此，在這樣的系統之下，不會觀察到局部個體整合高層級訊息的現象，例如某些個體指揮群體運作(Couzin and Krause 2003)。

在自我組織的系統之下，個體能在一定的時間或空間中，透過簡單的規則及重複無數次的交互作用，產生一個特定的群體結構及運作模式。一般而言，這些結構和樣式，往往遠比個體及其運作過程來得複雜。也就是說，自我組織系統說明了：複雜的系統並不一定需要複雜的行為規則或多樣的組成元素(Camazine *et al.* 2001)。

自我組織系統的運作

在自我組織的觀點之下，由簡單規則運作的動物社會群體，便可以用各種數學模式描述和模擬。其中正回饋或負回饋(圖1, Bonabeau 1997; Camazine *et al.* 2001)是自我組織系統中，個體間交互作用常見的基礎模式。

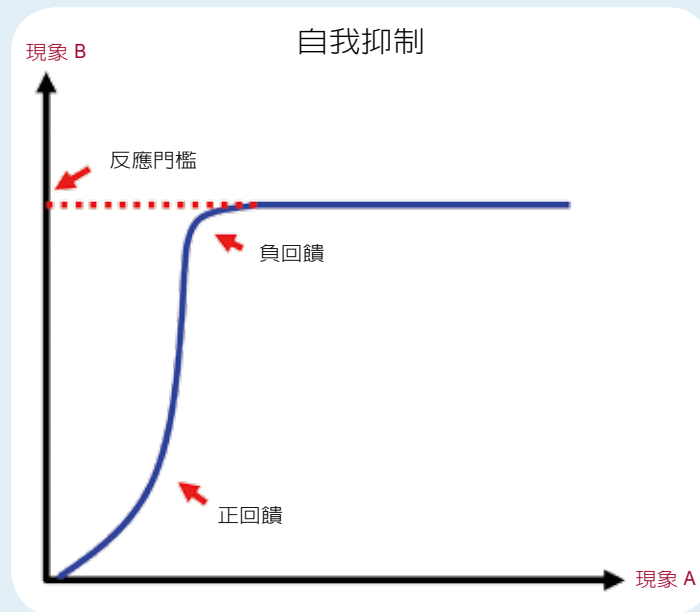
正回饋是指某個狀態受到刺激之後，不停重複相同作用方向的刺激，將初始的狀態不斷地增強、放大的效應(Bonabeau 1997)。正回饋效應常會產生生物的群聚



1. 正回饋與負回饋。

效應，例如大藍鷺(*Ardea herodias*)的集體營巢行為可以更有效率地偵測天敵，大規模的營巢地也可能代表該區域具備豐富的食物資源，其所遵循的行為規則即是：「在多數同伴築巢位置附近築巢」，如此便能形成一個大型的營巢地 (Krebs 1974)。

負回饋則是指某狀態受到刺激之後，會引起一個與此刺激的作用方向相反的反應，使其回歸到原始的狀態。例如低溫環境會刺激恆溫動物發抖或移動到較高溫環境，以使其體溫回復到正常範圍(Brooks and Koizumi 1974)。



如果正回饋的效應依照上述方式發生，則會永無止盡的無限擴大。此時，負回饋就扮演相當重要的角色：當正回饋放大到一定的程度時，便會啟動負回饋的機制以抑制正回饋的運作，這樣的過程稱為自我抑制(self-limiting)(圖2，Camazine *et al.*

2001)。正回饋效應發生到一定值時，會受到負回饋的抑制，這個使運作方式發生轉變的數值稱為反應門檻(response thresholds)。也就是說，在達到某個反應門檻時，個體通常會改變其行為反應，進而使整個群體的運作模式發生改變(Sumpter 2006)。例如當大藍鷺的營巢數逐漸增加，超過營巢地所能負荷的數量時，外來個體即無法繼續加入該營巢地(Krebs 1974)。亦即正回饋效應受到負回饋的抑制，而該營巢地的最大負荷量即為反應門檻。

除了正回饋及負回饋之外，為了將個體與其行為以模式結合，Sumpter (2006) 增列數項原則，其中自私(selfishness)原則與漢彌爾頓法則(Hamilton's Rule) (Hamilton 1964)的概念結合後，能更清楚的解釋社會行為中的群體合作(group cooperation)如何依其個體間的利害關係及親緣關係，由天擇發展出一個最佳化的模式。

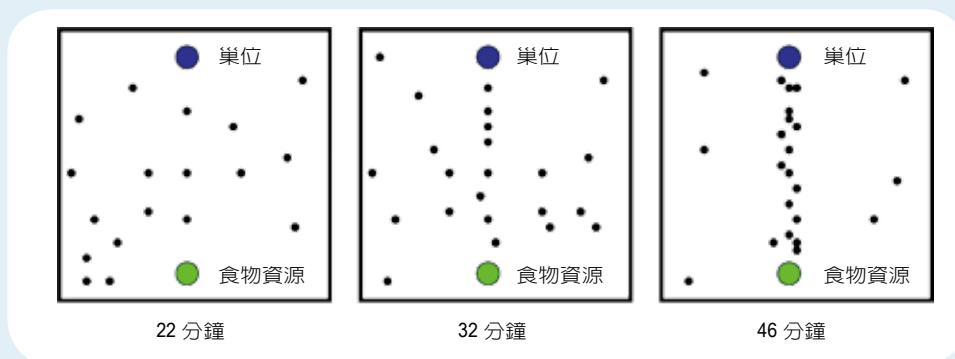
2. 自我抑制與反應門檻。

螞蟻路徑的形成

由於螞蟻多在地下生活，導致視覺退化，必須仰賴同伴所散發的化學物質氣味行動。這種化學物質稱為費洛蒙(pheromones)，與原子筆墨水中的乙二醇單苯醚相似。一隻螞蟻體內所含的費洛蒙約數奈克(一公克的一兆分之一)，大致可分為用以記錄食物到巢位之間路徑的「蹤跡費洛蒙」、面臨危險時分泌的「警報費洛蒙」，以及求偶的「性費洛蒙」。螞蟻發現食物之後，會在固定的間隔釋放出少量的費洛蒙；當發現食物的螞蟻往返食物及巢位之間，其他未發現食物的螞蟻，遇到費洛蒙路徑之後，便會循線前往食物所在的位置；同時也會留下相同的費洛蒙，使這條路徑可以維持更久，吸引更多螞蟻前來，使路徑的表現更強烈(Wilson 1971)。從第一隻發現食物的螞蟻到整個蟻群出來搬運食物，維持費洛蒙路徑的方式，便是一種正回饋的效應(圖3)。

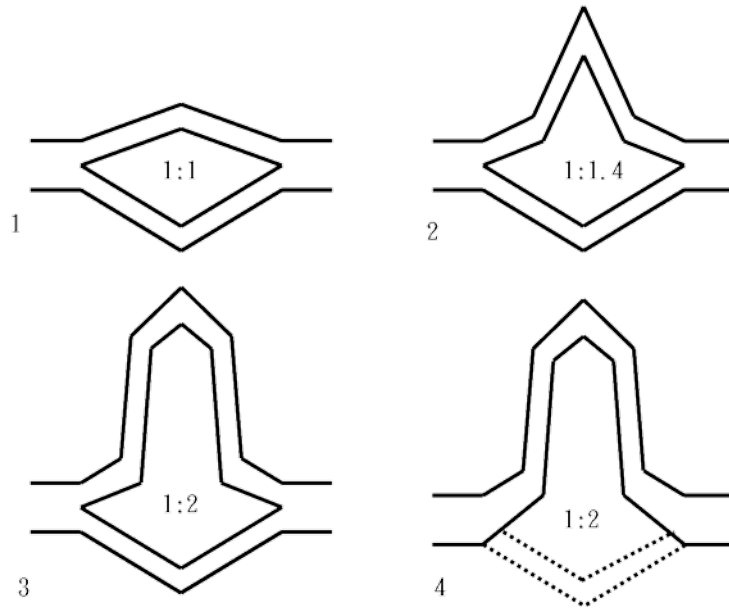
費洛蒙路徑不僅可以指示食物的所在位置，甚至可以讓蟻群依循最短的路徑找到食物。Becker等(1992)研究一種北歐常見的黑園蟻(*Lasius niger*)，將食物與巢位間僅用兩條厚紙橋連接，作出四組兩條長度比分別為1:1、1:1.4、1:2、1:2的裝置，其中的第四組裝置起初僅保留較長的紙橋，當蟻群穩定的搬運食物時再接上較短的紙橋(圖4)。

研究結果發現，隨著兩條紙橋的長短差異越大，蟻群選擇較短者的趨勢就越明顯。因為費洛蒙的持續揮發是一種負回饋效應，所以經過越長的紙橋上發現食物的螞蟻，就比較不容易建立穩定的費洛蒙路徑；相較之下，要在短紙橋上建立穩定的費洛蒙路徑就顯得容易許多(圖5)。但是，在第四組裝置中，蟻群一旦先在長紙橋上建立穩定路徑之後，就不容易將路徑轉移到較晚出現的短紙橋上(Becker *et al.* 1992)。因此，由研究結果可以看出，並不是單獨一隻螞蟻在判斷哪一條覓食路徑最短，而是透過整個蟻群在作判斷。

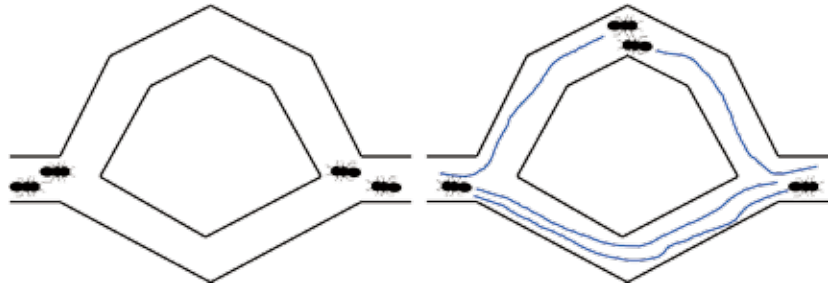


3. 螞蟻群費洛蒙路徑的形成。(引自 Becker *et al.* 1992)

4. 不同長度比例的紙橋裝置。
(引自 Becker *et al.* 1992)



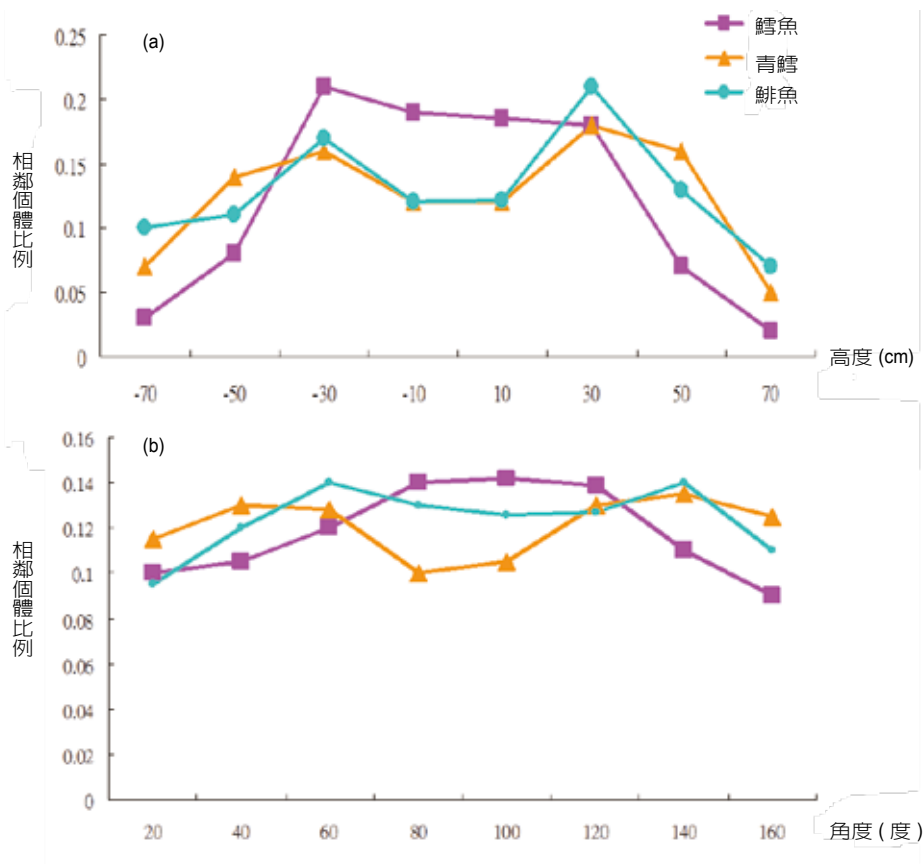
5. 費洛蒙路徑在不同長度的路徑下，所表現的強度不同，短路徑的費洛蒙路徑比長路徑來得穩定。
(引自 Becker *et al.* 1992)



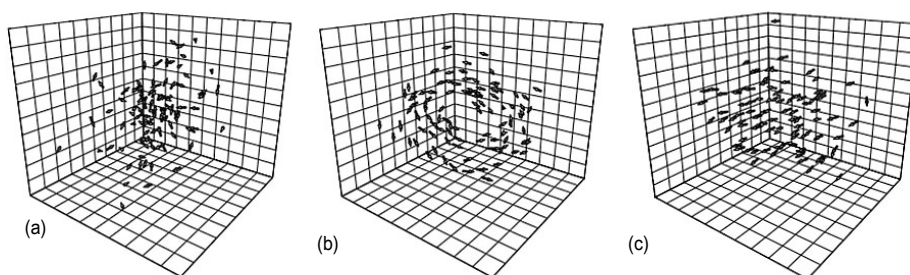
魚群的移動

魚群在移動時，所有的群體成員會平行排列於同一個方向前進。當魚群轉向時，所有的成員會快速的反應，並且一致性地緊密移動。其中特殊的性質是：某些刺激魚群轉向的訊息，可以在群體成員之間快速地傳遞，尤其是躲避天敵時。因而推測，魚群可能具有特定的結構及功能(Partridge 1982)。

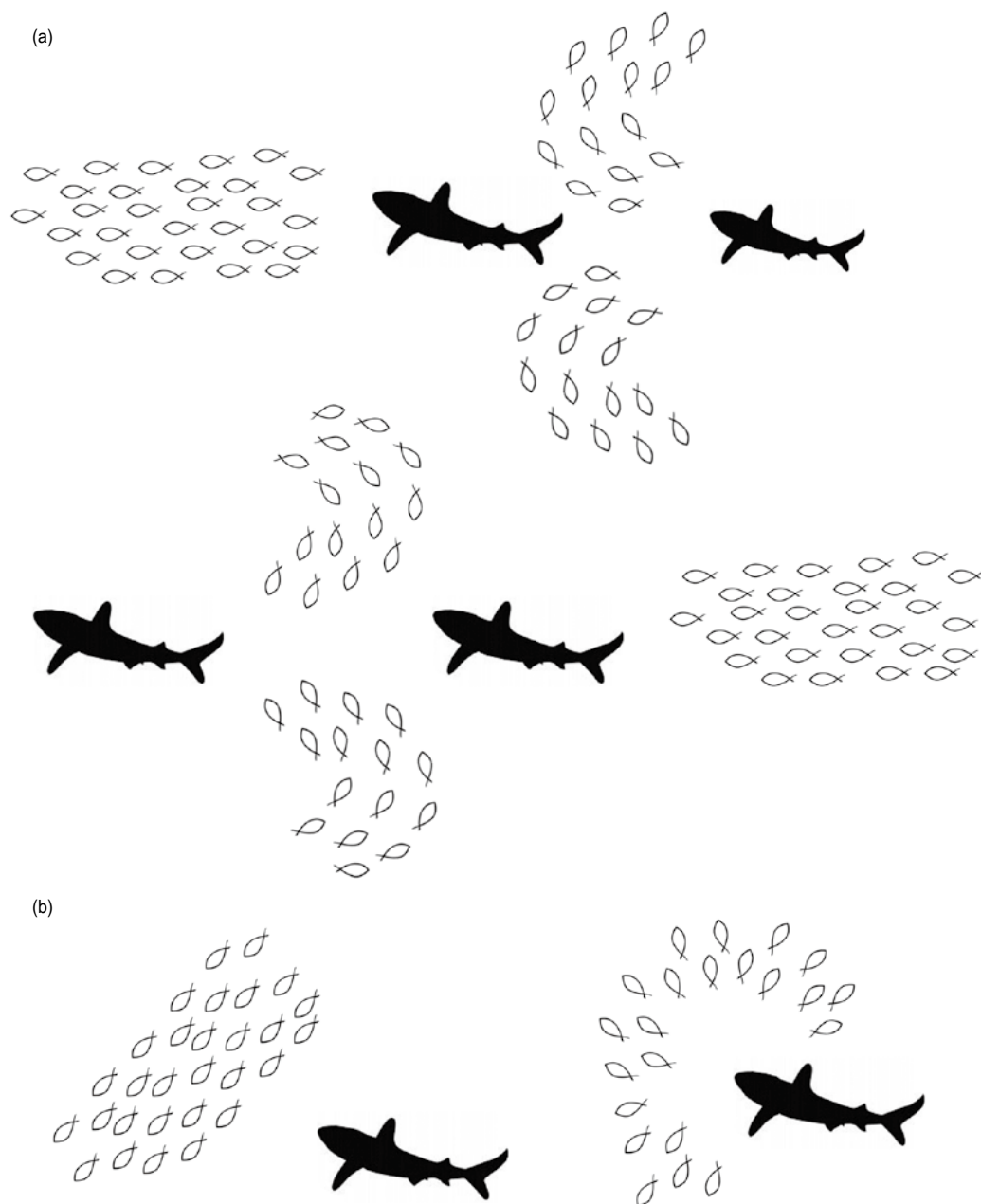
Partridge等(1980)將鱈魚(*Gadus morhua*)、青鱈(*Pollachius virens*)及鯷魚(*Clupea harengus*)分別作標記，並飼養在直徑10m，深度1.2m的圓柱體水箱中。分別用兩組攝影機從不同方向拍攝魚群的動態狀況，記錄魚群在不同維度上位置的改變。分析結果發現，不同種類的魚群會有特定的排列方式：個體會避免彼此間的距離小於某一個距離，同時成員間在高度及角度上會保持固定範圍的距離。例如在青鱈和鯷魚



6. 比較鱈魚、青鱈及鯡魚不同魚種在高度上 (a) 及角度上 (b) 與同伴的排列方式有所不同。(引自 Partridge *et al.* 1980)



7. 在電腦模擬中，隨著各區域的面積增加，魚群從最初的隨機分布 (a) 變成圍繞著質量中心的圈環 (b)，最後才成為平行移動於同一個方向的群體 (c)。(引自 Couzin *et al.* 2002)



8. 兩種魚群躲避天敵的形式 (a) 噴泉效應，(b) 瞬間分散。(引自 Partridge 1982)

群中，只有少部分的個體會與相鄰個體游在相同的高度。鯡魚在 45° 及 135° 的位置，鄰近個體的比例最高；鱈魚是在 90° 的位置，而青鱈則分別在 60° 及 140° 的位置(圖6)。

即使動物群體有多變的形狀及移動方式，這些不同的集合形式，仍然能由群體成員遵循數個簡單的規則來產生(Sumner 2006)。Couzin等(2002)設定幾條規則而提出一個魚群移動的模式。其規則包含：一、離開貼近自己的個體；二、與鄰近的個體保持在同一個方向；三、避免落單。同時，以每一個個體為中心，不同長度的半徑畫圈，由內而外分別能得到該個體的排斥區、適應區及吸引區。當鄰近個體位在不同的區域時，分別會發生排斥、適應與吸引等不同的反應。其中吸引反應為正回饋、排斥反應即負回饋，適應區間則為反應門檻的範圍。隨著距離的增加，魚群從最初的隨機分布(圖7：a)變成圍繞著質量中心的圈環(圖7：b)，最後才成為平行移動於同一個方向的群體(圖7：c) (Couzin *et al.* 2002)。

當魚群遇見天敵時，群體中某些成員對天敵的敏銳度較高，或位在較容易發現天敵的位置，而比其他群體內個體先發現天敵，這些個體便會改變移動方向以躲避天敵。此時，這些個體的鄰近個體，不一定察覺天敵的存在，僅是跟著躲避天敵的個體維持相同方向而改變移動方向。隨著轉向的個體逐漸增加，最後整個魚群的移動方向便完全改變。可見在自我組織的系統下，群體不僅可以維持其運作，也可以對外來的突發狀況做出適當的反應，例如噴泉效應(fountain effect)和瞬間分散(flash expansion)兩種方式(圖8, Couzin *et al.* 2002)。

結語

在自我組織的觀點下，低層級的元素間在多次重複簡單的交互作用後，可以在高層級上表現出複雜的模式。有些看似複雜的現象及行為，可能並不是如我們表面所見，而僅是由一些簡單且容易重複的規則引起。瞭解自然界自我組織的原理之後，這樣的概念已經應用在許多研究議題上，例如螞蟻和蜜蜂的社會行為、群聚動物的合作行為、螢火蟲明滅的同步性、觀眾掌聲的同步性、交通與物流、網絡的形成與運作機制、魚群的移動等等。我們人類也已經嘗試地將自我組織的概念應用在人類社會的經營管理上，例如出產工業及醫療氣體的美國液空公司(American Air Liquide)模擬螞蟻利用費洛蒙的機制尋找最佳的物流路徑，安排最佳的運送配置方式。以自我組織的概念作基礎，重新面對某些複雜的問題或現象，也許其背後的形成原因與我們原先想像的截然不同。如果充分理解並妥善運用，很有機會能解決人類生活與工作所遇上的難題。

參考文獻逕洽作者