

# 動物繁殖和天擇取向的相互關係

王效岳

臺灣省立博物館

查理·達爾文 (Charles Darwin) 觀察自然界後綜合出一個結論：分佈於任何地區的任何生物個體，若其遺傳基因組合在繁殖子代的競賽中優於其他個體的遺傳基因組合，就決定了天擇的方向。任何能使單獨個體增加「繁殖成功機率」的遺傳性特徵，在天擇的運作下，便世代代的傳遞下去，使該項特徵散佈於整個族羣中。生物世代代經由「優勝劣敗、適者生存」的天擇過程，便形成了演化。

我們可將動物演化的歷程條述於下：

(一) 雖屬同一種類的動物，各個體在形態上、生理上、行為上仍有諸多差異，顯示同種類族羣中的各個體間存在著遺傳基因變異。

(二) 遺傳基因決定動物體軀的結構、生理和行為功能，而體軀、生理和行為功能則決定各個體是否能夠適應環境因素直到成功地繁殖其子代。

(三) 當氣候、競爭者、食物供需、天敵等環境因素發生變化時，各個體隨其結構、行為、生理的不同，而顯示出不同程度的適應力，結果族羣中某些個體的基因組合顯得特別優良，這些個體遂能夠比其他個體傳下更多的子代，而增加了它們在族羣中遺傳基因所佔的比率，這就是天擇的過程—凡最適於生存個體就能夠留下最多的子代，其優良的基因組合將經由多次世代傳遞而散佈於全族羣。

前面所述的演化理論須在野外實地對野生動物勘查後才能獲得驗證。我們想清楚的瞭解天擇如何在自然界中運作，便須對野生動物各個體長期追蹤觀察，然後進一步分析出何以有些個體能夠成功地生存下去，而其餘的個體則趨於失敗滅亡。對野生動物各個體能否成功繁殖子代的調查統計，有助於瞭解該種野生動物各自不同的特徵所造成的利弊得失，即使這些造成生存成敗的差異非得自於遺傳因素亦然。在調查形成野生動物各

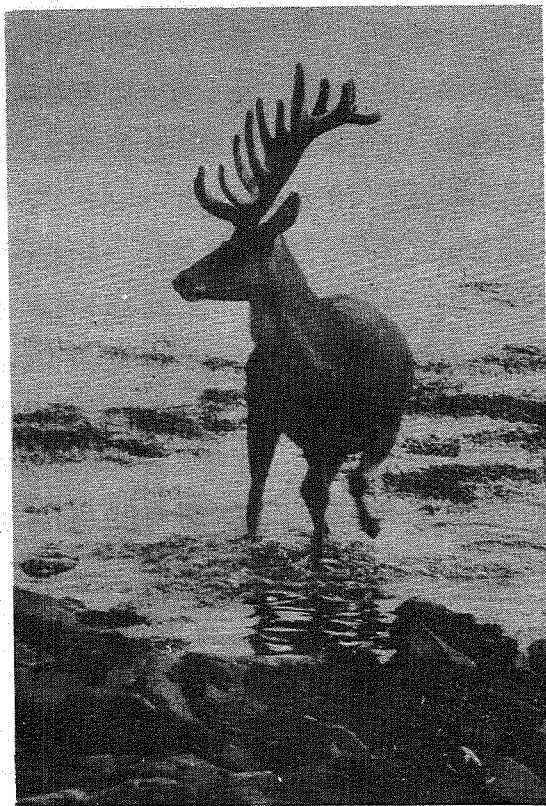
個體間繁殖成功率差異的主要因素一天擇的取向一的過程却遭遇許多實際的困難。

計算出一種野生動物的族羣裏成熟雌雄個體所繁衍的子代中能夠存活的資料，是一件長期的浩繁工作，不僅須辨識出相當多數目的個體，而且須接近到相當近的距離以觀察其孕育子代的行為，才能夠算出每隻雄性使那些雌性個體受孕及各雌性所生育的幼仔數目，所有這些累積的統計資料須一直保存到最初族羣中的全部個體死亡殆盡才算告一段落。調查許多種類動物的繁殖成功率特別困難，譬如許多種類的昆蟲個體既小、行動又隱秘，不可能自始至終的追蹤，而其孕育子代的行為也不容易在野外加以觀察，許多齧齒類動物和鳥類也存在著相同的困難。大型哺乳類動物雖然較容易觀察並分辨其個體，但牠們的生命期却往往比研究計畫的本身要長，或甚至於比研究人員本身還活得久，而許多最易於觀察的種類却在牠們遷徙季節的路途上散佈廣達數百平方英哩的範圍。由於存在這些困難，所以野外研究工作者很難成功地計算出任何野生動物雌雄兩性於生命期間的繁殖成功率。

位於蘇格蘭海岸外 12 英哩的魯島 (Rhum Island)，長約 8 英哩，寬約 5 英哩，島上幾乎沒有大樹存在，視野良好。1957 年時魯島被劃入國家自然生態保護區，目前該島上約有 1500 隻紅鹿 (Red deer)，島上八戶住民皆為自然生態保育協會所雇請的人員。紅鹿喜徜徉於開闊的荒原，有特定的活動範圍，易從臉型特徵及體表顏色分辨出不同的個體，大多數的母鹿每年只交配一次，每年只生產一個仔鹿，懷孕週期既短又有規則，生命期也不至於太長—公鹿多在 9 歲到 11 歲的年紀死亡，母鹿通常在 11 歲到 13 歲時死亡。由於紅鹿具有優良的可觀察條件，科學家乃在魯島北部建立起觀察站，開始對每隻紅鹿的繁殖成功率進行統計。

最先的工作便是辨識出所有常出現於魯島北部研究地區內的 300 隻紅鹿個體，並建立起檔案。為了計算出母鹿的繁殖成功率，在六月份生產仔鹿的季節，科學家每天都要檢查母鹿羣，以決定每隻母鹿生產的確實日期，並趁母鹿暫時離開仔鹿覓食時抓住仔鹿，稱其體重並加以標記，這些工作須儘量的不使鹿羣野外生活受到騷擾。對於鹿群規律性的調查工作，可使每隻仔鹿從生下來後其生長狀況、存活率和長成後的繁殖成功率皆獲得詳細的資料。

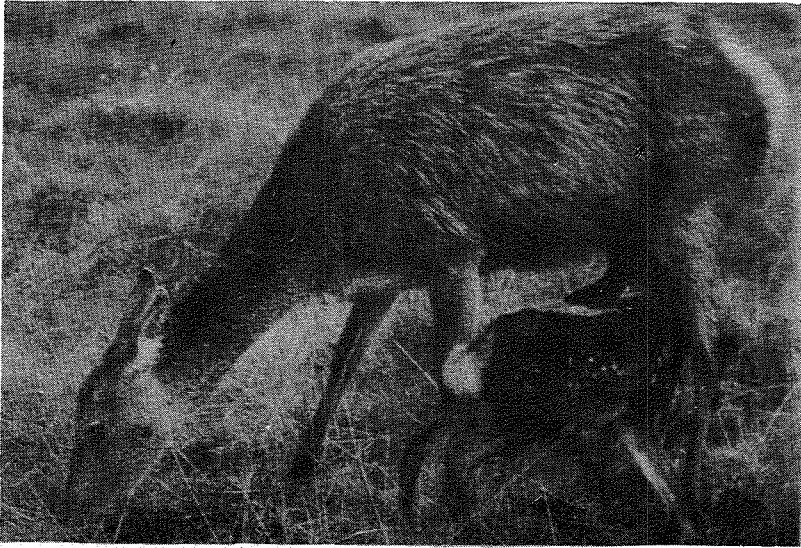
公鹿繁殖成功率的計算工作比較困難。10 月份發情期時，一隻強壯的公鹿可成功地守衛住數達 30 隻以上的母鹿羣，每天必須記錄下每隻公鹿擁有的母鹿羣數目並對其中的母鹿加以辨識。從母鹿懷孕的平均日期 (幼公鹿 265 天，幼母鹿 234 天) 及每隻仔鹿出生日期的登記資料可推溯出母鹿當時受孕的日期，且可判明這隻母鹿受孕當時是在那



圖片一：在一個蘇格蘭島上對紅鹿的生殖行為進行觀察，從牠們誕生到死亡的過程中，可以使我們瞭解天擇如何在自然界中運作。

隻公鹿的母鹿羣內。但是每隻母鹿實際的懷孕日期和平均日期約有 5 天的誤差，爲了將這項誤差列入統計，可將這隻母鹿在受孕期間前後 11 天內所接觸的公鹿都加以判定，並依據每隻公鹿和母鹿實際接觸的日數按照比例分別予以計分。如果一隻母鹿在受孕的 11 天期間只侷限於一隻公鹿的母鹿羣內，這隻公鹿就被計算爲生下一隻仔鹿。若受孕期間只有 7 天在一隻公鹿的母鹿羣內，這隻公鹿就被計算爲生下  $7/11$  的仔鹿，餘類推。這種計算方式雖然很繁瑣，却對各公鹿的繁殖成功率提供了合理的估計，而且可據以推演出許多其他雷同的計算方法，譬如每隻公鹿可能和母鹿交配的次數等。

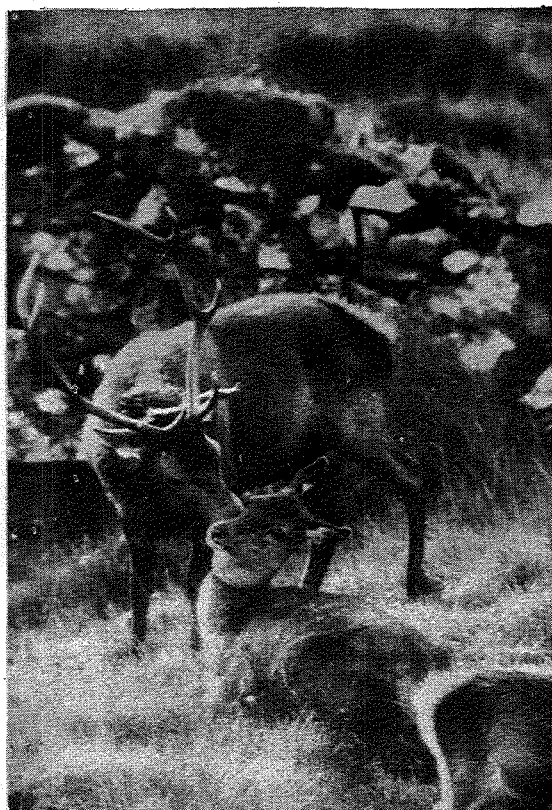
常出現於魯島北部地區的全部 300 隻紅鹿，每隻鹿的年齡和繁殖過程都有清楚的資料，這些資料若用人工統計實在太繁雜，必須藉電腦來處理。每隻鹿都冠以 4 個字母的密碼代字，連同其資料輸入英國劍橋大學的電腦系統中，當一隻鹿死亡後就終止其資料並詳查其生命期間所生育仔鹿的存活率。結果對紅鹿繁殖成功率的調查有了初步的成果。



圖片二：當仔鹿專心地吸吮奶汁時，母鹿正在吃青草。公仔鹿吸吮的時間較長，次數也較多於母仔鹿，證明公仔鹿哺乳期間需要耗費母鹿較多的精力。

一隻公鹿所擁有的母鹿羣內只有部分母鹿會懷孕，且一隻公鹿在生產季節內所能生育的仔鹿不超過 6 或 7 隻。此外，由於各公鹿間具有激烈的競爭性，只有成熟的公鹿在體力最顯峰狀態時才能夠保有母鹿羣，所以大多數的公鹿在生命期中能成功地生育仔鹿的時間都不超過 4 年。各母鹿的繁殖成功率彼此間的差異很大，仔鹿存活的數目隨母體的不同而有從零隻到 12 隻的差異，造成這種差距的部分原因是由於有些母鹿從 3 歲起迄 15 歲甚或更老一些仍能成功地生育仔鹿，然而其他的母鹿却終其生未能生育能夠倖存的仔鹿。而且愈能成功地繁殖仔鹿的母鹿愈比其他母鹿活得久。所以決定雌雄鹿繁殖率的因素和成功的程度隨雌雄性別而殊異。一隻母鹿的繁殖成功率主要視其生命的長短及其仔鹿從誕生到 1 歲是否得到完善的養育而定，而每隻母鹿生育仔鹿總數的多寡是不甚重要的。然而對公鹿而言，每隻公鹿每年使母鹿們受孕的次數對其本身的繁殖成功率是一項重要的決定性因素，而公鹿生命期的長短和仔鹿的存活率等因素則不重要。

影響雌雄鹿繁殖成功率的基本因素也迥異。公鹿通向母鹿的通道主要依賴戰鬥的能力，換句話說就是依賴公鹿體軀的大小。一隻成年公鹿體軀的大小又受其幼小時成長速率的影響，而成長速率又視其母鹿產奶量的多寡和身體健康狀況而定，所以一隻公鹿將來是否能成功的繁殖子代大多在其一歲大時就可以決定。相對地，體型大小的差異、統



圖片三：這隻公鹿正以鼻端輕撫其保有的母鹿羣中的一隻母鹿。公鹿具有成功繁殖能力的期限不會持續超過4年。

治權的爭奪和戰鬥的能力對母鹿是否能成功繁殖其子代則影響甚微，其重要性被遺傳自母親家族的血統所取代。

影響公母鹿繁殖成敗的差異，是公母鹿在形態、生理、行為上爲了適應環境而存在的不同特性。譬如打鬥的能力對於公鹿的繁殖成功與否具有非常重要的影響，所以天擇是傾向有利於體型較大的公鹿方向發展，這可以解釋何以公鹿體重可重達母鹿的兩倍之多，也有助於解釋何以只有公鹿才具有鹿角、鬃毛和發情期季節性的頸肌發育。

假若公仔鹿幼期發育的重要性要超過母仔鹿，則母鹿爲了使其子代有最大的生存率，就應該在斷奶前投注更多的心血於公仔鹿的身上。在理論上，母鹿至少可以兩種方式完成這項任務：(一)、母鹿可調整生育雌雄仔鹿的時機，以便在體能狀況極佳的情況下生育公仔鹿，而在體能狀況不佳時生育母仔鹿。(二)、或僅單純的將母鹿本身較多比例的營

養傳遞給公仔鹿而非母仔鹿。有證據顯示母紅鹿對公仔鹿付出的心血多於母仔鹿，而且耗費更多的精力哺育公仔鹿。公仔鹿出生時的重量平均比母仔鹿多重 1 磅，而且懷孕的日期平均要多約 2 天，公仔鹿吸吮母鹿的奶量和次數也多於母仔鹿，所以可判定母鹿生育公仔鹿要耗費更多的精力。這種差異造成更深一層的影響，使母鹿生育公仔鹿後的生殖行為受到較多的妨礙——生育一隻公仔鹿的母鹿比生育一隻母仔鹿的母鹿在次一年時更不容易生育，顯示出母鹿在生育公仔鹿之後其體能狀況往往較差。這種情況可從母鹿在次年分娩仔鹿的日期加以分析：和生育母仔鹿的母鹿相比較，生育公仔鹿的母鹿在次年生產季期的分娩日期平均要遲 11 天。這種差異並非單獨發生在紅鹿這種動物，其他動物也普遍存在著這種現象。比較許多其他動物的體型後可發現，雄性通常大於雌性，母體也耗費較多精力於雄幼體。以象海豹來說，公幼象海豹生下來就比母幼象海豹重，生長速率亦較快，斷奶時間較晚，且在斷奶後仍有執著繼續吸吮母奶的傾向。

現在又觸發了一個相關聯的問題，一對雌雄成鹿所生育的仔鹿其雌雄性間的比例應如何調配才最合理（合乎天擇的取向）？或許有人認為像紅鹿這類一夫多妻的動物，其單隻公鹿可和數隻母鹿配種，而且僅一小部分的公鹿可以保有其母鹿羣，應該生育更多的母仔鹿才可獲得合理的平衡，支持這項理論的人認為如此才能使族羣內的人口資源獲得最充分的有效利用。事實是天擇似乎並未使紅鹿族羣的生殖行為達到最經濟的效用，這實在是令人費解的現象。現在讓我們從另一個角度來探索這個疑問：動物個體應如何調整其生育雌雄幼兒的比例以使公鹿或母鹿的繁殖成功率提升到最高的效益呢？曾有許多的答案被提出來討論。最初嘗試解答的努力之一是在十八世紀由一位卓越的博士（John Arbuthnott）所提出，他的結論認為一夫多妻是不自然的現象，因為這種體制顯然無法儘量滿足大多數的個體，他說：「在宛如上天安排的無數自然界現象裏，其中一項顯而易見的傑作就是維持了男人和女人數量的完美平衡。經由這項傑作提供了人類絕不致覆亡毀滅的命運，因為每個男人都可擁有其各自的異性伴侶，而且依照合理的年齡比例分配。人類這種男人和女人數目的相等並非得自於機率，而是神妙的天意，用以朝向最完善的目標邁進……。」由此可見，一夫多妻的現象是有悖自然公正的法則，而且和人類的繁殖方式背道而馳。在一個男女人數相等的地區，若一個男人娶二十位太太，其餘十九位男人就必須過單身漢生活，而產生天怒人怨的不正常心理現象，而且一位男人娶二十位太太其懷孕效果不及於二十位男人分別為之的效果。

1930 年大不列顛國的遺傳學家費契兒（R.A. Fisher）提出另一套理論。他認為凡生育雌雄幼兒耗費精力相同的動物，則所生育的子代中雌雄幼體的數目約略相等。

費契兒的理論是根基於一項事實，即每種動物其兩性間繁殖成功比率必和兩性在族羣中的出現率呈反比關係。譬如，假使一項遺傳特徵促使母體生育過多的雌性子代，散佈於整個族羣之中，族羣便涵括高比例的雌性人口，結果使雄性個體的平均繁殖成功率高過雌性個體，天擇便傾向有利於能夠生育較多雄性子代比例的雌性母體進行。當傾向有利雄性生殖類型的個體在族羣中散佈開，雄性人口比例重佔優勢，則天擇重又開始將性別的比例調整向有利於生育雌性的繁殖個體去。最後公母鹿生育約略相等數目公母仔鹿的平衡狀態就因此而達成。至於生育雌雄子代所耗費精力不相同的動物種類，費契兒的理論認為若雌雄雙親將全部精力平均的分配予雌雄子代，則較耗費精力的子代性別所生育的數目就會少一些，這項理論可憑直覺加以理解，假設一個種類其生育雄仔需耗費的精力是雌仔的兩倍，然而其所生育的雌雄子代在性別上的比例是相等的，在這種情況下，雌雄雙親生育雄仔所付出的代價必大於那些生育雌仔的代價，結果易於生育雌仔的個體將會受利於天擇，一直到雌雄體在生育子代兩性間的分配獲得合理平衡為止。

現在再回頭來討論魯島上紅鹿生育仔鹿雌雄分配的問題。雖然有確實證據顯示紅鹿生育公仔鹿須比母仔鹿耗費更多的精力，然而生產時，公仔鹿在出生性別比例上却佔著持續性的優勢：公仔鹿佔 57 %。由於 1 歲或 2 歲斷奶之前的公仔鹿比同年齡的母仔鹿容易遭致夭折，使得公仔鹿數目上的優勢下降，但仍維持約 53 % 的比例——並非如預期的偏向母仔鹿佔優勢的生育比例。莫非費契兒的理論有錯誤？似乎不可能，因為他的理論甚合邏輯。或許紅鹿生育子代所付出代價的估算並非在斷奶時結束，尚須延展到母鹿生命期中的其餘時間中去，若詳確的列入計算，或許其代價同樣或甚至於更大於母鹿在生產後第一年哺育公仔鹿的代價也不一定。魯島紅鹿生殖行為的觀察有助於建立研究影響個體在生命期中的繁殖成功率的各項因素，這項調查工作顯示出研究生命長的動物所需要投注的時間多麼長，這些工作無法在兩年之內獲致任何結論——兩年是大多數野外研究工作的期限。但是我們須瞭解，只有對動物整個生命期的活動做通盤的觀察，我們才能對影響動物繁殖成功率及天擇如何在這方面運作的因素獲得真正徹底的瞭解，也只有視公鹿和母鹿如兩種不同的種類，才能在解剖學、生理學和行為學上瞭解兩性間的差異為何如此鉅大。

取材自「自然歷史雜誌」11/1982