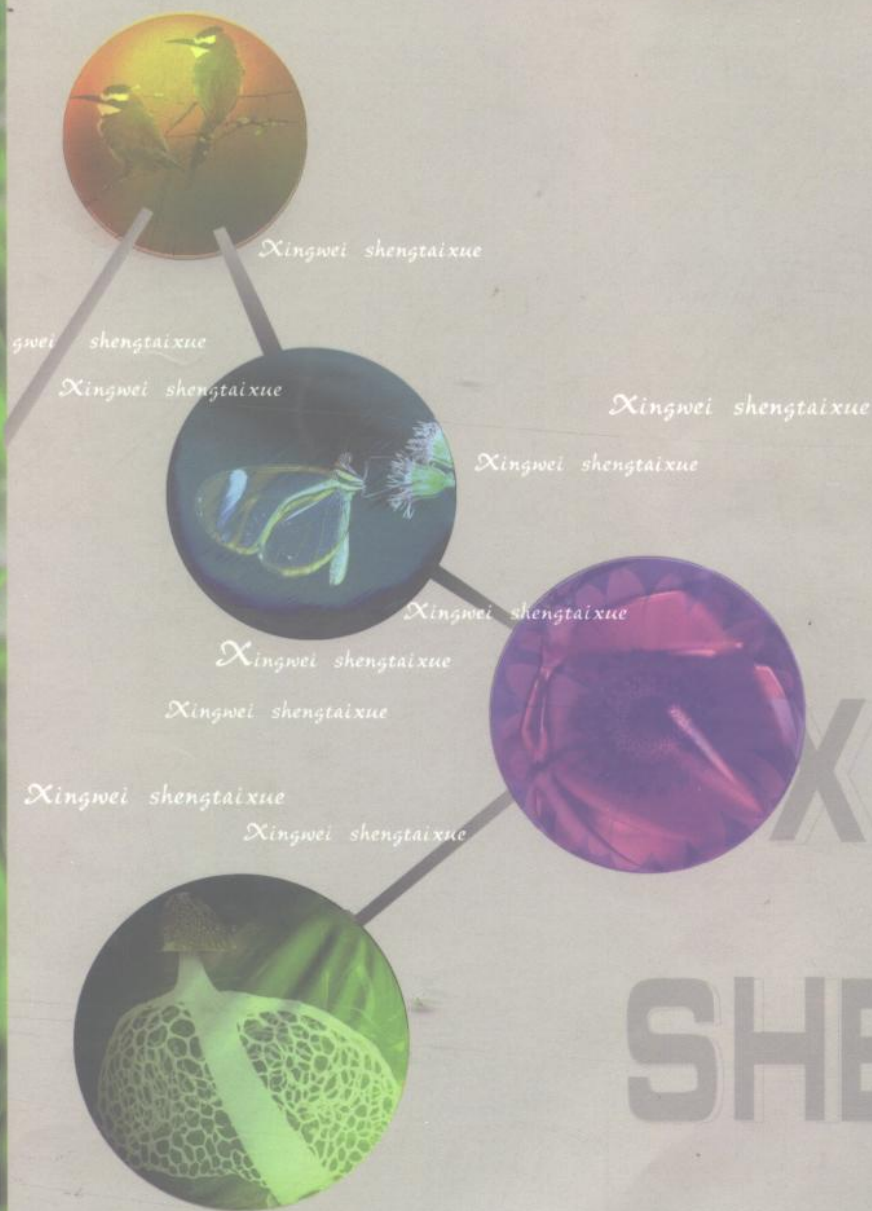


尚玉昌 编著

行为生态学



北京大学出版社

Q14-43,
1

- 北京大学生态学教材系列(2)

行为生态学

尚玉昌 编著

北京大学出版社
北 京

图书在版编目(CIP)数据

行为生态学/尚玉昌编著. — 北京:北京大学出版社,1998.12

ISBN 7-301-03644-2

I.行… II.尚… III.行为生态学 IV.Q14

书 名: 行为生态学

著作责任者: 尚玉昌

责任编辑: 李宝屏

标准书号: ISBN 7-301-03644-2/Q·75

出 版 者: 北京大学出版社

地 址: 北京市海淀区中关村北京大学校内 100871

电 话: 出版部 62752015 发行部 62559712 编辑部 62752032

印 刷 者: 国防科工委印刷厂

发 行 者: 北京大学出版社

经 销 者: 新华书店

787×1092 16开本 27.25印张 700千字

1998年12月第一版 1998年12月第一次印刷

定 价: 35.00元

2429/3320

内 容 简 介

行为生态学是一门在近年才发展起来的新兴学科,但这门学科一经问世便显示了强大的生命力,在国际上已成为一门颇受重视的热门学科。行为生态学的一个重要特点就是把生态学同行为学、遗传学和进化论紧密结合在一起,并引入经济学思想,探索新的理论和研究方法,在短短的十几年内就在新理论和新观念的探索上有所建树并提出了许多全新的概念,如进化稳定对策、博弈论、频率制约、最适模型、经济可保卫性、两性利益冲突、亲缘选择、广义适合度、利他主义、行为权衡和决策以及基因的自私性等,并开始形成自己的理论体系。

本书共 12 章,分别从觅食行为、生殖行为、社会行为、生境选择和领域行为、社群、捕食、信号与通讯、资源竞争等不同角度,较为系统和全面地介绍了行为生态学的基本理论、基本内容和基本方法。全书附有 200 余幅插图,图文并茂,可作为大学本科生和研究生的教材,也可作为科学工作者和研究人员的参考书。

前 言

我撰写的《人类生态学》讲座(10讲)于1984年在《生态学》杂志刊完后,杂志编辑部继续约我写讲座。当时我是《生态学》杂志的常务编委,不好推辞。再说,我也很愿意向国内读者介绍国外生态学的新进展和新动态。当时我心目中有两个选题,即进化生态学和行为生态学。那时我手头上进化生态学的资料很多,而行为生态学的资料却很少。国内一般读者几乎还不知道有这样一门新学科,国外当时也只出版过一本论文集,即由 J.R. Krebs 和 N.B. Davies 于 1978 年编写出版的《Behavioural Ecology——an Evolutionary Approach》,连一本较系统的教材和专著也还没有看到(实际上 1981 年出版过一本)。但最终我还是选中了行为生态学,这倒不是因为我喜欢知难而上,而是因为当时我预感到行为生态学是一门极有发展前景的新学科,它把行为学、生态学、进化论、遗传学、数学和经济学思想紧密地结合了起来,还涉及到了许多全新的知识和概念,如进化稳定对策(ESS)、博弈论、比较研究法、最适模型、行为利弊分析、两性利益冲突、亲缘选择、广义适合度、利他主义、行为决策、欺骗行为和基因的自私性……等。这些知识和概念不仅使我大开了眼界,看到了一个新领域和新概念,而且使我感到吃惊的是,当时国内对这门学科的新发展几乎还没有作出任何反应。于是我便下决心要把这些新东西和极有发展前途的新学科介绍到国内来。在这里我要特别感谢《生态学》杂志给我提供了这个机会和如此多的篇幅,连续刊载了我撰写的 25 讲“行为生态学”讲座。随着讲座一讲一讲地陆续发表,社会的反响也越来越大,国内外不断有读者来信鼓励和索要单印本。社会反馈来的信息对我是极大的支持和鼓励,使我始终怀着极大的兴趣关注着国外在这一领域内的新动向和新进展。从 1984 年撰写《行为生态学》讲座时起,凡是涉及这方面的书籍、论文、杂志、评论和会议文集,我都广为收集、阅读和写摘要,到 1996 年已收集论文集、会议文集和专著 12 种,论文近 3000 篇,并亲眼目睹了在短短十几年间行为生态学的迅猛发展。1978 年出版的《Behavioural Ecology——an Evolutionary Approach》论文集又于 1984 年和 1991 年出了第二版和第三版,每出一版的改动之大简直就像是一本新的论文集,学科新进展都及时地反映在新版之中。《An Introduction to Behavioural Ecology》一书于 1981 年出版后,于 1982、1983 和 1985 年连续 3 次重印,又于 1987 和 1992 年出了第二版和第三版,这是目前唯一的一本比较的行为生态学教材和专著。1984 年 4 月 10 ~ 12 日英国生态学会举办行为生态学专题学术讨论会,并于 1985 年出版了讨论会的论文集,集名是《Behavioural Ecology——Ecological Consequences of Adaptive Behaviour》,共收入论文 34 篇(提交大会的论文 93 篇)。1985 年,由 Bert Hölldobler 和 Martin Lindauer 编辑的《Experimental Behavioural Ecology and Sociobiology》一书问世,本书是为纪念诺贝尔奖获得者、著名行为学家 Karl von Frisch (1886 ~ 1982) 而编写出版的,书中含有大量蜜蜂和无脊椎动物行为生态学资料。1986 年,第一本关于行为生态学模型的书《Modelling in Behavioural Ecology: an Introductory Text》由 Dennis Lendrem 编写出版,该书为行为生态学研究中的建模和定量分析树立了样板。1993 年,由 F.A. Huntingford 等人编写出版了《Behavioural Ecology of Fishes》,这是一本以分类群为研究对象的行为生态学论文集,涉及鱼类的取食、生殖、防御、竞争、领域、性别转变、性

选择和生活史变异等内容。此外, E. O. Wilson 于 1975 年出版的《Sociobiology》和 R. Dawkins 于 1977 年出版的《The Selfish Gene》都对促进行为生态学的普及和发展发挥了重要作用。总之, 行为生态学在国外的研究进展是很迅猛的, 人们对这一学科的兴趣也正在与日俱增。

为了适应这一新学科在我国的普及和发展, 从 1988 年起我开始招收行为生态学科的研究生, 并于 1989 年第一次为研究生开设了行为生态学课, 至今已连续讲授了 8 年, 该书就是作为“行为生态学”课程的教材而编写的。本书初稿早在 1993 年便已完稿, 但由于没有出版经费未能及时出版, 直到 1996 年在北京大学教材建设委员会和副校长王义遒的支持下才排上了出版日期, 在此我要特别感谢学校领导和北京大学出版社给予的支持以及李宝屏先生为本书编辑所付出的辛勤劳动。本书的出版虽然拖延了 3 年, 但令我感到欣慰的是, 它终于就要和读者见面了, 这是很多人都在等待和盼望的事, 因为这是我国出版的第一本行为生态学教科书。也正因为如此, 它的缺点和不足也是在所难免的。我本想再花些时间把近二三年的新进展补充进去再交出版社, 但王祖望先生和动物研究所的其他同仁都主张应当尽快出版, 待其再版时再作补充和修改。因其言之有理, 我便采纳了这一意见。

最使我感到高兴的一件事是, 中国科学院极有远见地已把行为生态学课题列入了“百人计划”予以重点资助(三年共资助 300 万元), 这也是动物研究所被列入“百人计划”的唯一一项研究课题, 课题带头人是以公平竞争的方式从国内外公开招聘的。我作为该课题专家组的成员曾参加了学科带头人的评选工作和一年工作成果小结的评审工作。专家组对该课题一年来所取得的成绩和进展给予了基本肯定, 并对今后工作提出了许多建议。由于“百人计划”的启动, 目前动物研究所有望成为我国行为生态学研究的核心, 在这里已聚集了一批年轻的博士、硕士。从法国学成归来擅长灵长类研究的张树义博士和从加拿大学成归来擅长鹿类研究的蒋志刚博士就是这批年轻学子的代表。他们的年龄都只有 30 多岁, 他们精力充沛、学思敏捷、不怕吃苦、事业心强, 正是出成果的好年龄。在北京大学和其他高校也有不少年轻学子正在满怀激情地致力于行为生态学的研究, 这预示着我国行为生态学将会有个稳步的、长足的发展。虽然目前我们距国际先进水平还有很大差距, 但我们有自己的优势(资源优势、体制优势和人材优势等)。只要认清自己的优势, 抓住机遇, 分秒必争, 埋头苦干, 我们最终能搞出自己的特色来, 至少能够在某些方面赶上和超过世界先进水平。我深信这一天迟早是会到来的。本书的出版如能在这一进程中起到些许的推动作用, 我将会感到非常欣慰, 这也是写作此书所希望达到的目的。

目 录

第一章 概论	(1)
一、行为生态学的概念	(1)
二、行为生态学研究简史	(2)
三、我国行为生态学发展现状	(4)
四、行为生态学研究的主要内容、观点及发展趋势	(6)
五、行为生态学中的比较研究法	(13)
六、最适性理论和进化稳定对策(ESS)	(14)
七、行为、生态学和进化的关系	(16)
八、亲缘选择和广义适合度	(17)
九、基因的自私性	(18)
第二章 觅食行为生态学	(20)
第一节 最优化觅食	(20)
一、最有效率的捕食者	(20)
二、食物的最适选择	(20)
三、食物质量对最优食物选择的影响	(24)
第二节 觅食行为经济学	(26)
一、棕鸟的食物运量问题	(26)
二、海滨蟹的食物选择与经济模型	(28)
三、从取样中获得信息是减少觅食投资的一种行为适应	(29)
四、将饥饿风险降至最小——动物觅食的另一经济原则	(30)
五、取食与危险之间的经济权衡	(31)
六、蜜蜂科昆虫采食的经济学分析	(32)
七、蚊科昆虫对食物资源的有效利用	(35)
八、等翅目(白蚁)昆虫的经济对策	(39)
第三节 对离散分布食物的最适利用	(41)
一、选择在最有利的环境斑块内觅食	(41)
二、资源可被捕食者耗尽的环境斑块	(42)
三、理论检验	(43)
四、行为机制	(45)
第四节 最适搜寻路线和觅食的能量投资	(47)
一、借助于经验和学习改进搜寻路线	(47)
二、最适返回时间	(47)
三、觅食的能量投资	(48)

	四、最优觅食的生态后果——资源再分	(49)
第五节	觅食行为的可变性	(50)
	一、动物的贮食行为	(50)
	二、觅食行为的个体发育	(52)
	三、觅食新技能的起源	(52)
	四、动物的觅食技巧	(54)
第三章	生殖行为生态学	(58)
第一节	性的功能和性分化	(58)
	一、性的功能	(58)
	二、性分化的远期好处和近期好处	(59)
	三、雌雄同体、自体受精和异型杂交	(61)
	四、性别转变	(63)
第二节	两性差异、性比率和求偶交配	(64)
	一、雌雄两性的基本差异及生殖投资	(64)
	二、性比率和 ESS	(65)
	三、求偶和交配	(68)
	四、两性利益冲突	(74)
第三节	性选择和配偶选择	(76)
	一、关于性选择的各种理论	(77)
	二、多配偶动物的性选择和配偶选择	(80)
	三、单配偶动物的性选择和配偶选择	(81)
	四、性内竞争	(83)
	五、性选择与多态现象	(84)
	六、精子竞争	(85)
第四节	亲代抚育和交配体制	(86)
	一、鱼类、鸟类和哺乳动物亲代抚育的比较	(86)
	二、亲代投资的 ESS 模型	(88)
	三、生态因素对交配体制的影响	(90)
	四、保卫资源的鸟类多配偶制	(91)
	五、鸟类多配偶制中的两性利益冲突观	(92)
	六、保卫雌性个体的哺乳动物多配偶制	(94)
	七、靠求偶场和集体合唱而形成的多配偶制	(96)
	八、两性行为的颠倒和鸟类的一雌多雄制	(97)
	九、靠出生疏散避免近亲交配	(98)
第五节	植物生殖行为生态学	(99)
	一、植物的性选择	(100)
	二、高等植物生殖系统的进化	(102)
	三、植物生殖中的两性利益冲突	(104)

第六节	生殖对策和生活史	(105)
一、	什么是生殖对策和生活史	(105)
二、	两种基本的生殖对策	(106)
三、	生活史概述	(108)
四、	个体散布与生活史	(110)
第四章	动物的生殖合作与帮手	(111)
第一节	生殖合作的类型与一般特征	(111)
一、	生殖合作的类型及分布	(111)
二、	在巢穴中充当帮手	(112)
三、	集体生殖	(113)
第二节	动物生殖合作的研究实例	(114)
一、	椋鸟	(114)
二、	犀鹃	(117)
三、	白额蜂虎	(119)
四、	非亲缘个体间的生殖合作	(121)
第三节	帮手的作用及其发生的生态条件	(123)
一、	帮手的作用及其验证	(123)
二、	帮手的存在与生态压力说	(124)
三、	生态压力的类型	(125)
四、	对生态压力说的检验	(127)
第四节	非生殖个体充当帮手的原因	(128)
一、	充当帮手的远期利益	(128)
二、	帮手行为的定量研究实例	(132)
第五节	生殖者与帮手之间的利益冲突	(135)
一、	理论分析	(135)
二、	集体生殖者之间的利益冲突	(136)
第六节	生殖合作行为的进化	(138)
一、	对生殖个体和非生殖个体的利弊分析	(138)
二、	关于生殖合作行为进化的几种理论	(139)
第五章	动物的社群生活	(141)
第一节	动物社群生活的好处	(141)
一、	社群生活对被捕食者(猎物)的好处	(141)
二、	社群生活对捕食者的好处	(146)
三、	其他方面的好处	(149)
第二节	社群生活与种内关系	(149)
一、	永久性的社群	(149)
二、	近亲生殖	(150)

三、社群成员间的亲缘关系及其对行为的影响	(150)
四、动物社群内的生殖优势	(152)
五、社群内的食物竞争和食物分享	(153)
六、其他方面的合作	(154)
七、社会的文化继承	(155)
第三节 社群大小与最优社群	(155)
一、社群大小的周期性变化	(155)
二、社群大小与资源特征	(156)
三、社群大小与觅食	(157)
四、社群大小与生殖成功率	(158)
五、最优社群大小的经验研究	(159)
六、社群大小与生境选择的 ESS 模型	(159)
七、社群大小与生境选择的矩阵分析	(162)
八、最优社群大小的利弊分析	(163)
第四节 营社群生活的主要动物类群	(168)
一、昆虫	(168)
二、两栖动物和爬行动物	(178)
三、鸟类	(182)
四、哺乳动物	(182)
第五节 灵长动物的社群生活	(187)
一、社群的大小、组成和空间利用	(187)
二、灵长动物的生殖行为	(193)
三、灵长动物社会行为的适应性	(197)
第六章 捕食者和猎物之间的相互关系	(204)
第一节 捕食和反捕——猎物的防御对策	(204)
一、捕食阶段及各阶段上猎物的防御对策	(204)
二、反捕行为的特点	(206)
三、警戒色和反避稀选择	(206)
四、拟态	(208)
五、稀有性、避稀选择和多态现象	(211)
六、隐蔽性	(213)
七、报警鸣叫	(215)
八、臀斑信号和尾斑信号	(217)
九、激怒反应	(218)
第二节 进化上的军备竞赛	(219)
一、问题的提出	(219)
二、捕食者与隐蔽猎物间的进化军备竞赛	(220)
三、捕食者与具警戒色猎物间的进化军备竞赛	(224)

四、巢寄生物与其寄主间的进化军备竞赛	(226)
五、捕食者和猎物能够共存的原因	(229)
六、进化上的军备竞赛与协同进化	(230)
第三节 捕食者和猎物关系的数学模型和实验研究	(232)
一、问题的提出	(232)
二、捕食者和猎物关系的数学模型	(232)
三、原生动物的捕食者和猎物关系的实验研究	(236)
四、节肢动物中捕食者和猎物关系的实验研究	(236)
五、在生物防治实践中捕食者和猎物关系的研究	(237)
六、捕食者和猎物关系的主要原理和特点	(238)
第七章 生境选择和领域行为生态学	(240)
第一节 动物的生境选择	(240)
一、什么是生境选择	(240)
二、对生境选择的定量描述与验证	(240)
三、生境选择中的信息利用	(243)
四、生物间的相互关系对生境选择的影响	(244)
五、生境选择中的遗传因素和后天获得性	(246)
六、生境选择的适应意义	(246)
七、在生境选择上的泛化种和特化种	(250)
八、生境选择和物种形成	(251)
第二节 动物的领域行为	(253)
一、领域的概念和特征	(253)
二、领域的类型和大小	(255)
三、种间领域	(257)
四、领域的保卫和标记	(257)
五、领域与配偶竞争	(264)
六、领域行为与种群密度调节	(267)
七、动物的个体间隔	(269)
第三节 领域行为的经济分析	(270)
一、理论分析	(270)
二、最适领域大小的一个简单模型	(273)
三、金翅太阳鸟	(274)
四、夏威夷蜜鸟	(276)
五、褐色蜂鸟	(278)
六、三趾鹑	(280)
七、杂色鹑鸽	(280)
第四节 领域共占	(282)
一、从资源偷窃者到领域共占者的转化条件	(282)

二、资源更新和领域共占模型	(284)
三、最适群大小和个体间的利益冲突	(285)
四、博弈论	(286)
第 八 章 动物战斗行为生态学	(287)
第一节 消耗战与博弈论	(287)
一、什么是消耗战	(287)
二、消耗战的理论分析	(287)
三、消耗战理论的检验	(288)
第二节 常规战与进化稳定对策	(289)
一、问题的提出	(289)
二、鹰对策和鸽对策博弈	(289)
三、鹰、鸽和 Bourgeois 三种对策博弈	(290)
四、模型与现实	(291)
第三节 动物战斗实例	(292)
一、生死战	(292)
二、尊重所有权——一种决定胜负的战斗法则	(292)
三、资源价值对战斗胜负的影响	(293)
四、实力评估和实力较量	(293)
第四节 不对称战斗和争夺社群优势的战斗	(295)
一、不对称战斗的理论概述	(295)
二、雄蛛之间的不对称战斗	(296)
三、争夺社群优势地位的战斗	(298)
四、战斗双方的信息传递	(299)
第五节 博弈论及其数学模型	(300)
一、鹰(对策)和鸽(对策)博弈的数学模型	(301)
二、鹰-鸽-反击者三方博弈的数学模型	(304)
三、鹰-鸽-应变者博弈的数学模型	(305)
四、漏斗网蛛博弈的数学模型	(307)
第 九 章 动物的利他行为及其进化	(310)
第一节 亲缘选择与亲缘系数	(310)
一、亲缘选择理论与 Hamilton 法则	(310)
二、亲缘系数(r)的计算方法	(312)
第二节 亲属之间利他行为的研究实例	(314)
一、布氏黄鼠	(314)
二、草原旱獭	(315)
三、塔斯马尼亚水鸡	(317)
四、亲属之间如何相互识别	(318)

第三节	非亲缘个体之间的利他行为	(320)
一、	互惠合作式的利他行为	(320)
二、	行为操纵式的利他行为	(321)
三、	互相回报式的利他行为	(321)
第十章	昆虫社会行为生态学	(327)
第一节	昆虫社会行为的起源与进化	(327)
一、	社会性昆虫的特征	(327)
二、	社会性昆虫的两条进化路线	(329)
三、	影响昆虫社会行为进化的因素	(330)
四、	集体建巢行为的起源	(332)
五、	昆虫社会秩序的维持——冲突与合作	(334)
第二节	昆虫社会中的合作与利他行为	(336)
一、	社会性昆虫的生活史	(336)
二、	不育职虫起源的两种理论	(338)
三、	单倍双倍性与利他行为	(341)
四、	膜翅目昆虫的利他行为最初是如何发生的	(345)
五、	脊椎动物与昆虫之间的比较	(348)
第十一章	动物的信号与通讯	(349)
第一节	信号及通讯方式	(349)
一、	什么是信号	(349)
二、	视觉通讯	(350)
三、	听觉通讯	(351)
四、	化学通讯	(353)
五、	接触通讯	(356)
六、	电通讯	(357)
第二节	通讯的功能	(358)
一、	通讯的种间功能	(358)
二、	通讯的种内功能	(359)
三、	通讯系统的模拟与被模拟	(365)
第三节	通讯信号的进化	(366)
一、	通讯系统进化的一般原理	(366)
二、	通讯信号的起源及其仪式化	(367)
三、	化学信号及其进化	(370)
四、	视觉信号及其进化	(372)
五、	听觉信号及其进化	(373)
第四节	动物求偶行为中的通讯程序	(374)
一、	蝶类求偶中的通讯程序	(374)

二、鱼类求偶中的通讯程序	(379)
三、两栖动物(滑北鳅)求偶中的通讯程序	(382)
四、鸟类求偶中的通讯程序	(384)
五、动物求偶通讯的一些基本原理	(386)
第十二章 动物之间的资源竞争	(388)
一、资源竞争的一般概念	(388)
二、动物在斑块状生境中的理想自由分布	(390)
三、动物之间的竞争干扰	(394)
四、竞争者在斑块间的稳定分布和非稳定分布	(396)
五、理想自由分布模型的改进	(396)
参考文献	(401)

第一章 概 论

一、行为生态学的概念

行为学(ethology)和生态学(ecology)是生物科学中两个正在蓬勃发展的分支学科,而行为生态学(behavioural ecology)则是这两个学科的交叉领域。行为学和生态学一方面各自独立地发展,一方面又日益相互渗透,形成了行为生态学这一新的研究领域。虽然早在 30 年代已有人注意到了动物的行为和生态学之间的相互关系,但直到近一二十年,行为学和生态学之间的密切关系才开始受到普遍的重视。这一新领域的研究历史虽然极其短暂,但已取得了明显进展,并已逐渐发展为一门不仅涉及行为学和生态学,而且也涉及到生理学、心理学、遗传学、进化论、社会学和经济学的一门综合性学科。

行为学家从行为学的角度提出了生态行为学(ecoethology),而生态学家则从生态学的角度提出了行为生态学。研究问题的角度虽然不同,但都进入了同一领域,总的目标是一致的,都是研究行为和生态的关系。从两个方面同时逼近这一领域,将会加速这一领域的研究进展,使其日臻完善。

生态行为学主要是研究动物的行为与其环境之间的相互关系,它或是着重研究一个彼此有亲缘关系的动物类群,或是着重研究同一生境内的各个物种。如果是研究一个亲缘类群,则主要兴趣是查明不同物种之间存在着哪些行为差异,这些差异又如何表现为对不同生境的适应,倘若其中有一个物种生活在一个与其他物种完全不同的生境中,而且它的行为也大大偏离了该类群动物的典型行为的话,那么常可由此得出一些特别有意义的结论。如果是研究一个生境(如热带雨林或沙漠),则主要兴趣是研究生活在该生境内的物种所发生的平行行为适应,由于这些物种一般不具有密切的亲缘关系,因此这些行为就可以被看成是该特定生境内的典型行为。

行为生态学主要是研究生态学中的行为机制和动物行为的生态学意义和进化意义,即研究动物的行为功能、存活值(survival value)、适合度(fitness)和进化过程。动物的行为特性也与动物的形态特性和生理特性一样,不仅同时受到遗传和环境两方面的影响,而且也是在长期进化过程中通过自然选择形成的,因而同样具有种的特异性。有时,两个在形态上难以区分的物种,却可以通过不同的行为型加以辨识。在自然界,行为型也常常是近缘物种的种间隔离和种间辨识的一个重要方面。研究动物的行为必须充分注意到行为的进化方面,达尔文在卓越地论证了生物形态进化的同时,也在 1859 年出版的《物种起源》(第八章,本能)和 1872 年出版的《人类及动物的表情》等著作中,充分注意到了行为的进化。尽管达尔文在世时,对一些行为现象(如利他行为和中性不育昆虫的行为)尚不能从理论上给以满意的解释,但达尔文坚信,不管表面看来是多么复杂和多么不可思议的行为,都必定经历过一个进化和自然选择过程。事实证明,特别是行为生态学的最新发展证明,达尔文的观点是正确的。直到现在,达尔文的自然选择进化学说仍然是研究行为和行为生态学最锐利的思想武器。

行为生态学又可细分为取食行为生态学、防御行为生态学、生殖行为生态学、社会行为生态

学、学习行为生态学、通讯行为生态学、时空行为生态学(如生境选择、定向和导航、巢域和领域现象等)、植物行为生态学和最适行为预测等内容。其中的社会生态学(socioecology)或社会生物学(sociobiology),近年来取得了突出的发展。K. Lorenz 对鸟类社会行为的研究,N. Tinbergen 对人类社会行为的研究和 K. von Frisch 对蜜蜂社会行为的研究奠定了社会生态学的基础。1975 年,E. O. Wilson 出版了《Sociobiology》一书,系统地介绍了社会生态学这一行为生态学分支学科的观点、理论体系和研究方法。社会生态学把达尔文自然选择的概念应用于社会行为的研究,又把生态学、行为学、遗传学和进化论加以综合,提出了广义适合度(inclusive fitness)和亲缘选择(kin selection)的新概念,从而把利他行为(altruistic behaviour)和自私基因(selfish gene)统一了起来,认为行为是某些基因型的反映,种群内个体的行为可使广义适合度达到最优状态。这些新概念不仅丰富和发展了达尔文的自然选择学说,而且也把动物社会行为的研究提高到了一个新高度。

二、行为生态学研究简史

行为生态学渊源于 60 年代初期发展起来的四个学术派别,即:1) 英国的 J. H. Crook 和 D. Lack 把鸟类和猿猴类的社会组织同各种生态因素联系起来加以研究,提出了比较研究法;2) W. D. Hamilton 和 J. Maynard Smith 明确地提出了亲缘选择和广义适合度的概念,从而在基因层次上令人信服地解释了各种利他行为和自私行为;3) N. Tinbergen 等人用简单的田间试验和观察法确立了测定行为存活值和适合度的程序,为自然行为的试验观察奠定了坚实的科学基础;4) R. H. MacArthur 及其同事牢固地确立了这样的信念,即生态学中关于进化的各种假说,可以用精确的数学方法表达。MacArthur 对数学生态学有很多重要贡献,但他们所使用的最适性理论(optimality theory)和进化稳定对策(evolutionarily stable strategy,简称 ESS)这两个概念特别适用于行为生态学,并对行为生态学的发展起了很大作用。

1973 年,K. Lorenz, N. Tinbergen 和 K. von Frisch 三人因对动物行为的卓越研究而分享了该年的诺贝尔医学奖,这是诺贝尔奖第一次授予行为学家,从而大大推动了行为学和行为生态学的发展。行为生态学是生态学中最年轻的一个分支学科,至今只有 10 ~ 20 年的研究史,但这门学科一经问世便显示了强大的生命力,在国际上已成为一门颇受重视的热门学科,据不完全统计,到 1990 年底已发表论文和文章近千篇。行为生态学的一个重要特点就是把生态学同行为学、遗传学和进化论结合在一起,并引入经济学思想和方法,探索新的理论。由于综合了多门学科的研究成果,在短短的十几年内就在新理论和新概念的探索上有所建树,并开始形成自己的理论体系。

1978 年,在英国出版了第一本行为生态学论文集《Behavioural Ecology——an Evolutionary Approach》,1984 年该论文集经过修改和补充又出了第二版,1991 年出了第三版。该书邀请各个领域的专家撰写,具有很高的权威性。1981 年,第一本比较全面系统地介绍行为生态学理论和内容的专著《An Introduction to Behavioural Ecology》问世,该书出版后十分畅销,并于 1982,1983 和 1985 年三次重印,1987 年出了第二版,1992 年又出了第三版。该书综合了大量文献资料,总结了行为生态学研究的各个方面,基本反映了目前行为生态学研究的现状和水平,对推动行为生态学的进一步发展发挥了重要作用。

1984 年 4 月 10 ~ 12 日,英国生态学会在 Reading 大学召开了第 25 次生态学专题学术讨论会,即行为生态学专题学术讨论会,参加这一讨论会的人数多达 500 人,这一数字充分显

示了人们对行为生态学的兴趣和重视程度。这次讨论会的论文集于 1985 年出版,共收集论文 34 篇(提交大会的论文和研究简报共 93 篇),除 7 篇评论性论文外,其他论文都是研究动物的各种行为与种群动态的关系。

1985 年又有一本新著作出版,即《实验行为生态学和社会生物学》,本书是为纪念现代行为学奠基人之一、诺贝尔奖金获得者 K. von Frisch(1886 ~ 1982) 而出版的,实际上是 1983 年 10 月 17 ~ 19 日在 Mainz 召开的一次国际学术讨论会的论文集。这次学术讨论会集中讨论了蜜蜂、蚂蚁、胡蜂、等足类、鸟类、灵长类和食虫类的各种行为生态学问题,如蜜蜂舞蹈语言研究的最新进展,蜜蜂的学习能力和觅食的信息中心对策,蚂蚁生殖的社会生物学,鸟类的生殖合作,猿猴社会的互助、合作和利他主义等。全书共收集论文 28 篇,其中关于社会性昆虫(特别是蜜蜂)方面的论文最多。

1991 年 8 月 22 ~ 29 日在日本京都的 OTANI 大学举行了第 22 届国际行为学学术会议,这是第一次在亚洲举行的行为学国际会议,它对促进亚洲国家行为学和行为生态学的发展将起重要作用。这次会议的内容可概括为以下几个方面:1) 灵长动物的社会策略;2) 性的经济学;3) 应用行为学;4) 行为机制;5) 动物社会行为的进化;6) 交配体制和交配对策;7) 行为决策。参加这次国际行为学大会组织工作的除日本科学院和农林渔业部外,还有 13 所大学。这 13 所大学都在从事行为学和行为生态学方面的研究工作,而且各个大学都有所侧重和各有自己的特点。如 Kyoto 大学的海洋动物行为生态学和应用行为学; Sophia 大学的神经行为学; Nagoya 大学的行为生态学; Osaka 大学的人类行为学; Showa 女子大学的拟态行为; Niigata 大学的普通行为生态; Osaka 城市大学的哺乳动物、鸟类和鱼类的社会学; Tokyo 大学的动物通讯行为; Chukyo 大学的鱼类行为学; Musashi 大学的灵长类行为学和 Miyazaki 大学的应用行为学等。目前,欧美各国所有主要大学都在从事行为学和行为生态学研究。

从期刊出版情况来看,行为学和行为生态学的发展也是很快的。1947 年只有一种行为学期刊即《行为》,但发展到 70 年代末已出版发行 20 多种行为学和行为生态学期刊,几乎每年增加一种,特别是 70 年代发展最快,新增期刊十多种。现将国外有关行为学和行为生态学的期刊名称及其创刊年份列举如下:1) 《Behaviour》(行为)(1947); 2) 《Animal Behaviour》(动物行为)(1953); 3) 《British Journal of Animal Behaviour》(英国动物行为杂志)(1953); 4) 《Insect Society》(昆虫社会)(1954); 5) 《Behavioural Science》(行为科学)(1956); 6) 《Experimental Journal of Animal Behaviour》(动物行为实验杂志)(1963); 7) 《Journal of Experimental Analysis to Behaviour》(行为实验分析杂志)(1964); 8) 《Physiology and Behaviour》(生理学和行为)(1966); 9) 《Brain, Behaviour and Evolution》(脑、行为与进化)(1970); 10) 《Learning and Motivation》(学习与动机)(1970); 11) 《Advance of Behaviour》(行为研究进展)(1971); 12) 《Behaviour Genetics》(行为遗传学)(1971); 13) 《Learning and Behaviour of Animal》(动物的学习与行为)(1973); 14) 《Applied Ethology》(应用动物行为学)(1975); 15) 《Animal Behavioural Process》(动物行为过程)(1975); 16) 《Bird Behaviour》(鸟类行为)(1977); 17) 《Behaviour, Ecology and Sociobiology》(行为、生态学与社会生物学)(1977); 18) 《Behaviour and Brain Science》(行为和脑科学)(1978); 19) 《Behaviour》(行为学)(1978); 20) 《Ethology and Sociobiology》(行为学与社会生物学)(1980)。目前我国还没有一种行为学和行为生态学期刊出版,这也反映了我国在这一领域研究方面的落后状态,这与我国的国力和大国地位是很不相称的。我国生态学工作者面临着填补学科空白和赶上世界先进水