

追捕与逃亡

生态学前沿

生态学是一门历史悠久的学科，但在近几十年里，它的发展却异常迅速。生态学不仅是一门基础学科，也是一门应用学科。它涉及生物学、物理学、化学、地理学、社会学等多个领域。生态学的研究对象是生物与其环境之间的相互作用。生态学的发展经历了从描述性研究到定量研究的过程。现代生态学已经发展成为一门高度定量化的学科。生态学的应用非常广泛，包括环境保护、资源管理、城市规划、气候变化研究等。生态学的发展离不开跨学科的合作。生态学的前沿领域包括分子生态学、景观生态学、全球变化生态学等。生态学的发展面临着许多挑战，包括数据获取、模型构建、理论创新等。生态学的发展需要更多的投入和支持。生态学的发展将为人类社会带来更多的福祉。

行为生态学

张恩迪 康蔼黎 编著

上海科学技术出版社



生 态 学 前 沿

追捕与逃亡

行为生态学

张恩迪 康蔼黎 编著

上海科学技术出版社

图书在版编目(CIP)数据

追捕与逃亡：行为生态学 / 张恩迪，康蒿黎编著.

—上海：上海科学技术出版社，2002.8

(生态学前沿ABC)

ISBN 7-5323-6613-8

I. ①追... II. ①张...②康... III. 行为生态学 IV. Q149

中国版本图书馆CIP数据核字(2002)第054852号

上海科学技术出版社出版、发行

(上海瑞金二路450号 邮政编码200020)

常熟市兴达印刷有限公司印刷

新华书店上海发行所经销

开本 787 × 1092 1/32 印张 3.5 字数 48 千字

2002年8月第1版 2002年8月第1次印刷

印数：1-3 000 定价：7.80 元

本书如有缺页、错装或坏损等严重质量问题，

请向本社出版科联系调换

BB-P411

人是万物之灵，也是自然之予。海明威说得对：“人可以被毁灭，但不会被打败。”但我们还要谨记的是，自然可以被践踏，但不会被征服。

自然孕育了人，就必然有某种规律约束着他，本套丛书试图寻找的，就是那些暗示这种规律的蛛丝马迹。



第 1 章 走近行为生态学

1

第 2 章 资源

11

第 3 章 交配与育幼

39

第 4 章 交流与合作

57

第 5 章 行为生态学面临的挑战

93

第 1 章

走近行为生态学

所有对自然的观察均起源于一个疑问——“这是什么？”我们的好奇心往往是由此起发，并从了解我们所观察的动物的名称而得以满足。然后我们也开始了解它在干什么和为什么会有特定的方式行为？比如我们观察一只棕鸟在草丛中觅食，东寻西觅，有时能找到像昆虫的幼虫等食物，最终采集到一些以后，飞回到巢里喂其饥饿的雏鸟。这样就引出一系列的问题：

1. 为什么它要选择在这个地方而不是别处觅食？
2. 为什么它要单独觅食？
3. 是什么来决定它的觅食路线？
4. 棕鸟吃些什么？
5. 是什么决定了棕鸟停止觅食，飞回巢内的？

当我们跟踪棕鸟回到巢中，又有一系列问题可以问：

1. 为什么要选择这个地点营巢？
2. 为什么一窝产那么多的雏鸟？
3. 亲鸟是如何分工照顾雏鸟的？
4. 为什么雏鸟要发出这样的叫声来求喂食？

如果雌鸟飞向高空，那巢中的小鸟何以为食？如果蜜蜂不在秋牡丹间传媒授粉，那田野间的秋牡丹又如何完成花期？

纪伯伦

5. 当雏鸟鸣叫时,是仅为了表示自己的饥饿呢?还是与其他雏鸟进行竞争?

我们还可以问更多的问题。比如,亲鸟在辛苦地喂养幼鸟时,如何维持自己的营养摄入?什么因素影响动物的行动?是温度光照,还是食物?行为生态学综合进化论、生态学和行为学的观点与研究方法,为回答这类问题提供了一个框架。

什么是行为生态学

动物的行为是指动物个体、群体或者一个物种对于其所在各种环境因子的可见动作或反应。而行为生态学则将行为置于动物生存的环境中进行研究,探讨行为的存在价值和如何达到繁殖上的成功。动物的“所作所为”会影响动物自身的生存和繁衍,设想一只懒惰地不愿展屏的雄孔雀,怎么可能追求到它心仪的配偶?一头不会奔跑的羚羊,如何逃脱狮子的追捕?同时,行为和其所处的环境是密切相关的,非洲草原上的食草动物在不同的季节中,走过不同的地方,为的是得到他们必需的食物,如果不懂得转移的策

略，钟情于一个地方，那么等待它们的将是饥饿，甚至更糟。

当今的行为生态学研究热门的课题包括：动物是如何分配时间和自身的能量，从而在生存和繁育后代上取得成功。两性的出现，两性之间的差异、关系和冲突。比如：在择偶交配中，雄性（或雌性）通过怎样的行为积累资源和展示自己；雌性（或雄性）如何选择配偶。亲代和子代之间的关系和冲突。在养育后代和保存自己之间，必然会存在冲突。动物通过怎样的行为在这对矛盾中取得平衡。在整个生命史过程中各阶段行为对动物生存和繁衍的作用。此外，数学模型的运用也是行为生态学中的一大热点。一些科学家将经济学的概念运用到动物行为的研究中，用数学模型描述动物行为和生态环境的关系。

行为生态学的源起和发展

早期的动物研究人员往往是集中在行为功能的探讨而忽视其他方面。许多科学家把动物看作一架架小机器，盲目地遵循固定的行为模式对外界刺激作出反应。20世纪30年

代，劳伦兹对鸟类的种种特殊行为模式作了广泛的实验研究，并在1953年发表的论文中首次提出了“印记”(Imprinting)的概念，将鸟类的行为和外界的环境作用联系起来。50年代的时候，生态行为学在前人的基础上建立起来，研究者们主张在动物的生存环境中观察他们的行为，阐述动物在自然生态条件下发生的各类行为。进入60年代之后，约翰·库如克运用比较法，通过对不同生态环境中的织巢雀(weaver finch)的观察，指出这些鸟类的行为方式和食物的种类、分布、栖息地的特征、捕食者的种类和数量等生态环境条件有相当密切的关系。比较法开创了从生态学角度解释动物社会组织的新途径，目前仍然是研究行为生态学的重要手段之一。汉密尔顿和史密斯最早提出亲选择(kin selection)和广义适合度(inclusive fitness)的概念，将“适者生存”置于个体水平进行讨论，提出个体适合度的显见性，以及带动整个亲族在种群内竞争中的作用和优(劣)势。这两个概念对一直困扰科学家的各种利他行为进行了解释。廷伯格等人用简单的野外实验和观察法确定了测定动物存活值的方法。廷伯根对鸥的研究强调在动物的自然环境中研究行为和控制实验，并指出行为模式的量

化表达可以验证观点。麦克阿瑟及其同事提出最优化理论(optimal theory)和进化稳定策略(evolutionary stable strategy, ESS)这两个概念。一系列的研究不断证实着生态环境在了解动物行为上的重要性。这些理论汇聚在一起,形成了关注动物行为和生态环境的关系的行为生态学。1973年劳伦兹、廷伯根和冯弗里施3人因对动物行为的研究获得该年的诺贝尔医学奖。1975年威尔逊出版《社会生物学》,综合了当时动物研究方面的许多新观念。当时的行为生态学和社会生物学家认为动物是计划的策略家(scheming tacticians),每时每刻都在评估自己的行为并总是选择最好的行动方案。与此同时,道金斯(1977)发表了《自私的基因》一书,将动物行为和行为的进化与基因联系在一起,使许多行为生态学上的问题有了新的答案。1978年,在英国出版了由牛津大学的克瑞博斯和剑桥大学的戴维兹合编的第一本行为生态学论文集《Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach》,可以说,这标志着行为生态学已经成为一门独立的学科。1981年,他们又合著了一本比较系统地介绍行为生态学理论和内容的教科书《An Introduction to Behavioural Ecology》,供大学

把蚂蚁的忙碌
捧得高于蚱蜢的歌唱的眼光,是多么
狭隘啊!

纪伯伦

生选用。从1978年到1997年间,以他们俩合编的《Behavioural Ecology》一书,多次再版,到1997年该书已出版了第4版,而且每一版都改动的相当大,作者群也有很大的变动。这标志着行为生态学开始走向成熟。

行为生态学是生态学科中最年轻的分支学科之一,至今只有40年不到的历史,但却显示了强大的生命力,在国外已成为颇受重视的热门学科。由于综合了多门学科的意见成果,在短短的二十多年内就在新理论和新观点的探索上有所建树,并已开始形成自己的理论体系。图1、2和3显示了在20世纪90年代末期,全球行为生态学在各个研究方面的发展状况。

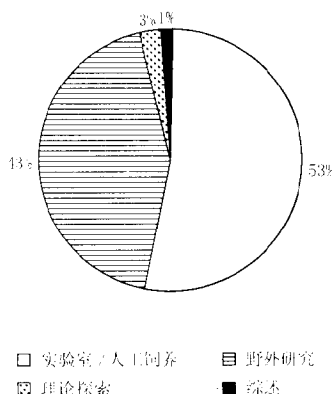
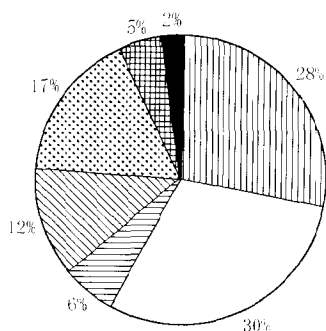


图1 不同的研究课题

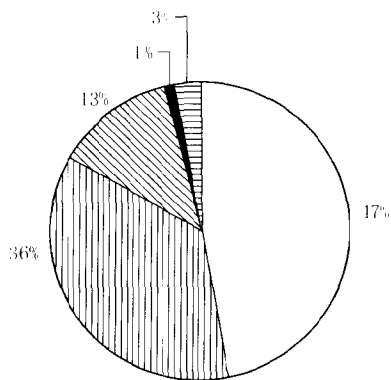


■ 哺乳动物 □ 鸟类 ▨ 两栖爬行类 ▩ 鱼类
 ▤ 昆虫 ▦ 其他无脊椎动物 ■ 综合

图2 不同的研究对象

危险中的海参把自己分裂为二：
它让一个自我被世界吞噬
然后在第二个自我逃走。

W. 辛波斯卡



□ 进化机理 ▨ 行为机制 ▩ 行为的发育
 ■ 行为遗传学 ▤ 其他

图3 不同的研究层面

我国的行为生态学

中国的行为生态学起步于20世纪80年代末至90年代初,工作主要集中在哺乳动物(特别是灵长类、鹿类动物和大熊猫)、鸟类(特别是雉鸡和鹤类)和昆虫方面。例如,金丝猴的社会结构、活动、食性、生殖和保护行为;大熊猫的觅食、交配和昼夜活动;黄腹角雉、绿尾红雉、白颈长尾雉等的觅食、求偶、生殖、领域、活动等行为;昆虫的迁飞、聚群、觅食、交配等行为。尚玉昌教授编著的《行为生态学》初版于1998年,至今已经印行了两版,其他学者如赵其昆、蒋志刚、张树义、李进华等也分别出版了有关的论文和专著,这一切都推动了行为生态学在国内的普及和发展。

第 2 章

资
源

因为大自然的真相就已经充满了令人着迷而又使人敬畏的美……你对大自然知道得越多，就会更深刻、更持久地为它迷人的真相所感动。

K. 劳伦兹

如果你愿意花上一些时间留意一下小鸟的觅食活动，就会有許多有趣的问题浮现在你的脑海中。比如，在春天观察一只知更鸟的活动。有时，它在草地上，搜索蠕虫的踪迹；有时，它出现在花坛中，捕捉空中的昆虫。有时，它会飞到附近的树上高声鸣叫，像是在练声。可没多久，它就停下来休息了。如果你的观察可以持续一些日子，就会发现那只知更鸟的活动是有规律可寻的。它比较喜欢在清晨练歌，在中午休息。它的觅食范围也不是杂乱无章的。那么，它是如何分配时间的呢？它的觅食地点是否也经过了选择？它的食物类型是怎样的？如果我们将食物、空间、水源和时间等，都看作是资源，那么这只知更鸟便成了利用资源的决策者和执行者。它要决定何时休息，何时觅食，从每一天到每一个季节的食谱该是什么内容，取食地点在哪里等等，而且在作决策的时候，还要考虑天气、精力消耗、时间配置等一系列参考因子。那么这样的小家伙是如何决定自己的觅食策略呢？行为生态学家们就此提出了各种解释。