

BEHAVIOURAL ECOLOGY

行为生态学

第二版

尚玉昌 / 编著



非
外
借



北京大学出版社
PEKING UNIVERSITY PRESS

BEHAVIOURAL ECOLOGY

行为生态学

第二版

尚玉昌 / 编著



北京大学出版社
PEKING UNIVERSITY PRESS

图书在版编目(CIP)数据

行为生态学/尚玉昌编著. —2版. —北京: 北京大学出版社, 2018.10
ISBN 978-7-301-29814-5

I. ①行… II. ①尚… III. ①行为生态学—高等学校—教材 IV. ①Q149

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2018) 第 192304 号

书 名	行为生态学 (第二版) XINGWEI SHENGTAIXUE (DI-ER BAN)
著作责任者	尚玉昌 编著
责任编辑	黄 炜
标准书号	ISBN 978-7-301-29814-5
出版发行	北京大学出版社
地 址	北京市海淀区成府路 205 号 100871
网 址	http://www.pup.cn 新浪微博: @北京大学出版社
电子信箱	zpup@pup.cn
电 话	邮购部 010-62752015 发行部 010-62750672 编辑部 010-62764976
印 刷 者	河北滦县鑫华书刊印刷厂
经 销 者	新华书店
	787 毫米 × 1092 毫米 16 开本 29 印张 678 千字
	2018 年 10 月第 1 版 2018 年 10 月第 1 次印刷
定 价	80.00 元

未经许可, 不得以任何方式复制或抄袭本书之部分或全部内容。
版权所有, 侵权必究
举报电话: 010-62752024 电子信箱: fd@pup.pku.edu.cn
图书如有印装质量问题, 请与出版部联系, 电话: 010-62756370

第一版前言

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。因是《生态学杂志》的常务编委,我不好推辞。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。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,还涉及了许多全新的知识和概念,如进化稳定对策、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……这些知识和概念不仅使我大开眼界,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 年、1983 年和 1985 年 3 次重印,又于 1987 年和 1992 年出了第二版和第三版,这是目前唯一的一本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, 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: The New Synthesis* 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,本书就是作为“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程,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为中心,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、体制优势和人才优势等)。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)
第二章 觅食行为生态学	(21)
第一节 最优化觅食	(21)
第二节 觅食行为经济学	(28)
第三节 对离散分布食物的最适利用	(45)
第四节 最适搜寻路线和觅食的能量投资	(50)
第五节 觅食行为的可变性	(54)
第六节 动物的行为热调节	(62)
第三章 生殖行为生态学	(70)
第一节 性的功能和性分化	(70)
第二节 两性差异、性比率和求偶交配	(77)
第三节 性选择和配偶选择	(85)
第四节 亲代抚育和交配体制	(98)
第五节 生殖对策和生活史	(113)
第四章 动物的生殖合作与帮手	(119)
第一节 生殖合作的类型与一般特征	(119)
第二节 动物生殖合作的研究实例	(123)
第三节 帮手的作用及其发生的生态条件	(132)
第四节 非生殖个体充当帮手的原因	(138)
第五节 生殖者与帮手之间的利益冲突	(144)
第六节 生殖合作行为的进化	(147)
第五章 动物的社群生活	(151)
第一节 动物社群生活的好处	(152)
第二节 社群生活与种内关系	(160)
第三节 社群大小与最优社群	(166)
第四节 营社群生活的主要动物类群	(181)

第五节 灵长动物的社群生活	(201)
第六节 灵长动物行为生态学研究的新进展	(217)
第六章 捕食者和猎物之间的相互关系	(232)
第一节 捕食和反捕——猎物的防御对策	(232)
第二节 进化上的军备竞赛	(248)
第三节 捕食者和猎物关系的数学模型和实验研究	(262)
第七章 生境选择和领域行为生态学	(270)
第一节 动物的生境选择	(270)
第二节 动物的领域行为	(284)
第三节 领域行为的经济分析	(301)
第四节 领域共占	(314)
第八章 动物战斗行为生态学	(319)
第一节 消耗战与博弈论	(319)
第二节 常规战与进化稳定对策	(321)
第三节 动物战斗实例	(324)
第四节 不对称战斗和争夺社群优势的战斗	(327)
第五节 博弈论及其数学模型	(333)
第九章 动物的利他行为及其进化	(344)
第一节 亲缘选择与亲缘系数	(345)
第二节 亲属之间利他行为的研究实例	(348)
第三节 非亲缘个体之间的利他行为	(355)
第十章 昆虫社会行为生态学	(362)
第一节 昆虫社会行为的起源与进化	(362)
第二节 昆虫社会中的合作与利他行为	(372)
第十一章 动物的信号与通信	(385)
第一节 信号及通信方式	(385)
第二节 通信的功能	(394)
第三节 通信信号的进化	(403)
第四节 动物求偶行为中的通信程序	(411)
第十二章 动物之间的资源竞争	(424)
参考文献	(438)

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 20 世纪 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,但直到三四十年前,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,并已逐渐发展成为一门不仅涉及行为学和生态学,而且也涉及生理学、心理学、遗传学、进化论、社会学和经济学的综合性学科。

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、通信行为生态学、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),在20世纪后期取得了突出的发展。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。

行为生态学渊源于20世纪60年代初期发展起来的四个思想派别,即:

① 英国的T. 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,提出了比较研究论;

② W. D. Hamilton和J. Maynard Smith明确提出了亲缘选择和广义适合度的概念;

③ N. Tinbergen等人用简单的田间试验或观察法确立了测定行为存活值的程序;

④ R. H. MacArthur及其同事牢固地确立了这样的信念: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;他所使用的两个概念,即最适性理论和进化稳定对策特别适用于行为生态学。

以上四个学派对行为生态学的产生和发展做出了突出贡献。

二、行为生态学研究简史

1973年,K. Lorenz(1903—1989),N. Tinbergen(1907—1988)和K. von Frisch(1886—1982)三人因对动物行为的卓越研究而分享了当年的诺贝尔医学奖,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,至今只有三四十年的研究史,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,并已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后又出了第二版,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 年、1983 年和 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,基本反映了当时行为生态学研究现状和水平,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》。该书是为纪念现代行为学奠基人之一、诺贝尔奖获得者 K. von Frisch 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起到了重要作用。这次会议的内容可概括为以下几个方面:① 灵长类动物的社会策略;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,而且这些大学都各有侧重并有自己的特点。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 大学的动物通信行为, Chukyo 大学的鱼类行为学, Musashi 大学的灵长类行为学和 Miyazaki 大学的应用行为学研究等。目前,欧美各国的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》,发展到 70 年代末已出版发行二十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)。我国还没有专门的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平的艰巨任务。

三、我国行为生态学发展现状

(一) 行为生态学的启蒙和普及工作

在20世纪后期,行为生态学的研究在国外也只有三四十年的历史时,我国的相关研究则刚刚处于启蒙和起步阶段。在这方面,《生态学》杂志发挥了重要作用,从1984年起连续刊载《行为生态学讲座》25讲(尚玉昌,1984a~d;1985a~f;1986a~d;1987a~c;1988a~d;1989a~b;1990a~b)。《生态学进展》《应用生态学报》《生物学杂志》和《生物学通报》等学术刊物也陆续刊载了《动物行为学讲座》和有关行为生态方面的文章(尚玉昌,1983;1985g;1986e~g;1987d~e;1989c;1990d;1991a)。在马世骏主编的《现代生态学透视》(科学出版社,1990)一书中专门有一章介绍行为生态学(尚玉昌,1990c)。上述系列讲座和文章比较全面地介绍了现代行为生态学的基本理论、研究方法和研究内容,涉及行为生态学的一些基本概念和研究领域,如进化稳定对策(ESS)、比较研究法、最适性理论、亲缘选择和广义适合度、最优觅食对策、防御行为生态、社群生活的利弊分析、昆虫社会经济学、动物行为热调节、领域行为预测和领域的可保卫性、生境选择、性的生态学问题、性选择和交配体制、动物的生殖合作以及动物的信号与通信等。周波(1988,1990)和李金明(1988)撰写了普及行为生态学知识的文章。范志勤于1988年出版了一本通俗读物《动物行为》,该书介绍了动物行为学研究的一些领域,如定向导航、生殖行为、节律、本能与学习、行为进化和行为生理等,对动物行为知识的普及发挥了一定作用。

(二) 行为生态学的研究工作

三四十年前,在我国,真正意义上的行为生态学研究工作还极少,如果把凡是涉及行为与生态关系的研究都算作行为生态学研究的话(不管作者是否意识到了这点),在20世纪末近十多年里大致做过如下一些工作,这些工作主要是集中在哺乳动物(特别是灵长类和大熊猫)、鸟类和昆虫方面。在哺乳动物方面,姜永进(1989)的硕士论文《甘肃鼠兔的社会行为及其对高寒

特殊生境的适应》和苏建平、王祖望(1990)的《高原鼯鼠挖掘取食活动的能量代价及其最佳挖掘取食行为》是两篇比较好的行为生态学论文。李致祥等(1981)、史东仇等(1982)、木文伟等(1982)、白寿昌等(1987)、吴宝琦(1988)曾研究了我国特产珍稀动物金丝猴的社会结构、活动特点、食性、生殖行为、保护行为和活动路线,并把滇金丝猴的活动区分为漫游区和核心区两部分。江海声等(1990)和李朝达等(1982)研究了野生猕猴的通信行为,并对不同年龄猕猴的反转学习进行了比较研究。阮世炬(1983)、叶志勇(1984)、胡锦涛(1987)和朱靖等(1987)则研究了大熊猫的野外觅食行为、性行为 and 昼夜活动规律,并对大熊猫发情期的叫声及其行为学意义进行了分析,总共可区分出 13 种不同的叫声,其行为学意义可归纳为三点:① 受到威胁和临危防范;② 领域标记和寻偶;③ 生殖、发情和抚幼。在其他灵长类方面,郑荣治(1988)和扈宇等(1990)分别研究了黑长臂猿的交配行为和白颊长臂猿的食性。

在鸟类方面,我国是雉鸡种类最丰富的国家,特产种类也最多,因此,第四届国际雉类学术讨论会于 1989 年在我国北京举行。20 世纪末在我国自然科学基金的资助下完成了一些课题研究,如郑光美等(1985,1986)、张军平等(1990)研究了黄腹角雉的觅食基地、觅食活动和食性、求偶炫耀行为、孵卵行为、巢区以及种群数量和种群结构等;卢汰春等(1986)、何芬奇等(1985)研究了绿尾虹雉的活动规律、冬季行为特点、生殖行为和叫声的声谱分析;丁平和诸葛阳(1988,1990)对白颈长尾雉进行了观察和研究,包括雌雄配对行为、筑巢和孵卵行为及其他生殖行为;刘迺发等(1990)研究了高山雪鸡的生殖行为如生殖期、卵和巢、孵化与雏鸟、食物与天敌和活动规律等。此外,对其他雉类,如白腹锦鸡(杨炯鑫,1981)、蓝马鸡(郑武生,1983)、褐马鸡(刘如笋,1986)和斑尾榛鸡(王香亭,1987)等的生殖行为和觅食行为也进行过一些观察。在其他鸟类方面,江望高等(1983)研究了三宝鸟繁殖期的领域行为,如鸣叫与巡行、对入侵者的反应和争夺栖位等,并计算了领域面积及其变化;宋榆钧(1983)研究了煤山雀的迁移动态和巢前期、巢期、卵期、雏期的行为及食性;赵正阶(1981a,b)研究了白腹蓝鹇的繁殖行为、占区和营巢条件、产卵和食性,还研究了金腰燕的迁移、生殖季节、窝卵数、生殖成效和生产力等;卢欣(1990)研究了大苇莺的繁殖周期、窝卵数及其变化、营巢成效、卵和雏鸟的损失等;李文发等(1990)研究了红嘴鸥的占区、筑巢、产卵和孵卵行为;尚玉昌和李留彬(1994)研究了灰喜鹊的生殖行为生态,首次研究了鸟类的发育行为谱和对外来卵的识别能力以及对巢内卵数变化的敏感性。

国内对两栖类和爬行动物的研究中,江耀明等(1980)研究了青海沙蜥的洞穴结构、活动规律、觅食行为和生殖习性等;杨大同等(1990)研究了中国蝾螈科两栖动物的反捕行为;沈猷慧等(1986)研究了大树蛙的繁殖期、产卵场、产卵时间、性比和交配行为。

在昆虫和其他无脊椎动物方面,陈若簏(1979)研究了褐飞虱的迁飞行为和迁飞规律,这对于掌握褐飞虱的年生活史和制定防治措施具有重要意义;蔡晓明等(1980a,b)、尚玉昌等(1980,1981)和阎浚杰等(1983,1987)首次发现和研究了七星瓢虫的群聚和迁飞行为,证明了每年 6 月上旬在渤海沿岸出现的大量群聚瓢虫与瓢虫种群定期自南向北迁飞有关;程量(1987)研究了蚁类在不同生境中的觅食规律,分析了觅食活动的周期变化;宋宗臣(1984)、刘连珠(1986)和黄复生(1988)等人研究了大劣按蚊在自然条件和实验条件下的交配和产卵行为以及吸血活动与交配受精的关系;李文谷(1981)、伍德明(1986)和杜家伟(1988)分别研究了红铃虫、大螟和三化螟与信息素有关的行为,如性信息素对红铃虫雄蛾近距离性行为的抑制效

应、大螟雄蛾触角对性信息素的生理反应和三化螟的求偶行为等;赵敬钊等(1980)研究了三突花蛛的交尾、产卵、护卵行为、寿命和性比等;薛瑞德等(1986)研究了家蝇巨螯螨的侵袭行为及其对蝇类的影响。在海洋无脊椎动物方面,王文雄(1990)研究了海洋瓣鳃类幼体的趋性行为,分析了环境因子对趋性行为的调节作用。

当时在国内,虽然在行为生态学方面也做了一些工作,但大部分工作是属于繁殖习性和社会行为的观察、食性的分析和生活史的描述,多属经典描述性质的研究,缺乏创新和新观点、新理论的指导,在研究方法和指导思想上比较陈旧,而行为生态学无论是在理论上还是在方法上都有了很大突破,产生了很多理论、观点和方法,如:① ESS理论(即进化稳定对策);② 比较研究法,即对近缘物种的行为和社会结构与其生态条件联系起来进行比较研究,以确定行为的适应性;③ 动物行为存活值和适合度的定量测定法;④ 经济学思想和方法(如投资—收益分析)在行为生态学中得到普遍应用(行为分析的经济观);⑤ 行为分析的基因观(利他行为、亲缘选择和广义适合度);⑥ 最适理论和最适模型的运用;⑦ 博弈论已成为分析动物行为的一个极有用的理论工具;⑧ 关于两性利益冲突的新观点;⑨ 关于种群多对策的新概念;⑩ 三种选择理论(个体选择、亲缘选择和群选择);⑪ 生活史对策;⑫ 信号仪式与通信理论;⑬ 行为、生态、遗传、进化的综合分析方法。在90年代末期时,以上这些思想、概念、方法和理论在国内的研究工作中基本尚未得到应用,也没有注意到或还没有来得及注意到这一领域的发展。我们的研究路子基本上没有什么太大变化,而国外同一领域新东西却层出不穷、蓬勃发展,也许这就是我们和国外研究水平的主要差距。在1991年,尚玉昌撰写并发表了《中国行为生态学发展战略研究》一文(1991),该文刊载在马世骏主编的《中国生态学发展战略研究》(中国经济出版社,1991)一书中。该文不仅论述了行为生态学的产生和发展、国外行为生态学的研究进展与发展趋势和我国行为生态学的发展现状,而且还论述了该学科在我国战略地位,提出了行为生态学在我国发展的中、近期战略方向和目标,以及“八五”期间我国应优先资助发展的前沿课题,最后还提出了我国应采取的可行的战略措施建议。该文是在国家自然科学基金会和中国生态学会的支持和组织下经过专家审议后发表的,所以当时对我国行为生态学的发展具有战略指导意义。

四、行为生态学研究的主要内容、观点及发展趋势

行为生态学研究的主要内容和观点可概括为以下几个方面:

(一) 关于动物行为功能的研究

行为功能是指行为对动物生存和生殖的影响,行为功能是以行为的存活值和适合度来度量的。试验表明,动物的行为差异是由基因差异引起的,自然选择总是最有利于那些能够最有效地把自身基因传递到未来世代的个体。基因传递通常是通过个体直接参与生殖的方式,但也可以间接借助于体内含有共同基因的其他个体(亲属)的生殖,因此,动物对自己的亲属普遍表现出利他行为,因为利他行为在一定条件下对传递利他者自身的基因有利,但在基因利益上绝不会有利他现象,也就是说,自然界只会有利他行为,而不会有利他基因。在进化期间,生态条件将决定什么行为对动物的生存和生殖最为有利。这方面的主要研究工作有:Parcker和Pusey(1983)的“Adaptations of female lions to infanticide by incoming males”(雌狮对雄狮杀婴的适应);Arnold(1981)的“Behavioural variation in natural populations”(自然种群的行为

变异);Wynne-Edwards(1986)的“Evolution through group selection”(借助于群选择的进化过程);Hogstedt(1980)的“Evolution of clutch size in birds: adaptive variation in relation to territory quality”(鸟类窝卵数的进化:与领域质量有关的适应性变异);Bell(1980)的“The costs of reproduction and their consequences”(生殖投资及其结果)等。

(二) 关于进化稳定对策(ESS)的研究

进化稳定对策是行为生态学中最重要的概念之一,也是自达尔文以来进化理论最重要的发展之一。如果种群中的大多数个体都采取某种行为对策,而这种对策的好处又为其他对策所不及,这种对策就可称为 ESS。在环境的每次大变动之后,种群内可能出现一个暂时的不稳定阶段,但是一种 ESS 一旦确立下来,种群就会趋于稳定,任何偏离 ESS 的行为就会被自然选择所淘汰。目前,这一理论已广泛地用于研究仪式化战斗问题、求偶场问题和生境选择问题等。进化稳定对策使我们第一次能够清楚地看到一个由许多独立的自私实体所构成的群体(如种群)是如何能最终变成为一个稳定的、有组织的实体。这一过程不仅适用于物种内的社会组织,很可能也适用于由许多独立物种所构成的群落和生态系统。Darkins 认为,ESS 的概念将会使生态学发生彻底的变革。这方面的主要研究工作有 Maynard Smith(1982)的“Evolution and the theory of games”(进化与博弈论);Darkins(1980)的“Good strategy or evolutionarily stable strategy?”(是有效对策还是进化稳定对策?);O'Donad(1982)的“Population genetics and fitness concept in sociobiology”(种群遗传学和社会生物学中的适合度概念);Parker(1982)的“Phenotype-limited evolutionarily stable strategies”(限于表现型的进化稳定对策);Andersson(1982)的“Sexual selection, natural selection and quality advertisement”(性选择、自然选择和素质广告);Parker(1983)的“Arms race in evolution: an ESS to the opponent-independent costs game”(进化军备竞赛——对敌手的 ESS);Rubenstein(1982)的“Risk, uncertainty and evolutionary strategy”(风险、非确定性和进化对策);Hammerstein(1982)的“The asymmetric war of attrition”(非对称的消耗战)等。

(三) 关于比较研究法

比较研究法是对近缘物种的行为和社会组织进行比较分析,找出这些物种的行为和社会结构差异与它们生态学差异之间的关系。从这些相关分析中就可以推断出行为特征的适应意义。这一研究方法已在文鸟、羚羊和灵长类社会行为的研究中得到应用,得出的主要结论是:决定社会结构和社会行为进化的主要生态因素是食物的数量和分布、捕食者的压力和配偶竞争等。这些因素不仅影响社群的大小,而且也影响交配行为和性二型的分化。这方面的主要工作有 Clutton-Brock 和 Harvey(1984)的“Comparative approaches to investigating adaptation”(用比较法研究动物的适应性);Jarman(1982)的“Prospects for interspecific comparisons in sociobiology”(社会生物学中的种间比较研究展望);Damuth(1981)的“Population density and body size in mammals”(哺乳动物的种群密度与身体大小);Gittleman(1983)的“Behavioural ecology in carnivores”(食肉动物的行为生态学)。

(四) 关于动物行为经济学和最适模型的研究

从经济学角度看,动物的任何一个行为都会给动物带来一定的收益,同时动物也会为此付出一定的代价(投资)。自然选择总是倾向于使动物从它们的行为中获得最大的净收益(净收益=收益-投资)。衡量净收益的最终标准是测定基因对未来世代贡献的大小,而这种贡献又

决定于动物近期的行为表现,如觅食效率、生殖成功率和反捕行为的有效性等。行为生态学家经常靠建立最适模型(如椋鸟育雏期间的最佳运食量模型、蜜蜂最佳载蜜量模型和最适领域大小模型等)来预测在行为的投资和收益之间应做出怎样的决策才能获得最大的净收益。这方面的主要研究工作有:Kacelnik 和 Cuthill(1987)的“Starlings and optimal foraging theory”(椋鸟和最适觅食理论);Charnov(1976)的“Optimal foraging: the marginal value theorem”(最优觅食:边缘值理论);Schoener(1983)的“Simple models of optimal feeding-territory size: a reconciliation”(最适取食领域大小的简单模型);Hodges 和 Wolf(1981)的“Optimal foraging bumblebees? Why in nectar left behind in flowers?”(熊蜂是否采取最优觅食对策?);Lima(1984)的“Downy woodpecker foraging behaviour: efficient sampling in simple stochastic environments”(绒毛啄木鸟的觅食行为);Snyderman(1983)的“Optimal prey selection: the effects of food deprivation”(最优猎物选择:资源消耗效应);Kamil 等(1987)的“Foraging behavior”(觅食行为)等。

(五) 关于捕食者和猎物之间相互适应的协同进化过程

对鸟类捕食隐蔽性猎物所做的试验表明:① 猎物的隐蔽性的确可以减少捕食者对它的捕食,而猎物种群的多态现象则可能有效地干扰捕食者搜寻印象(search image)的形成(以蓝桉鸟和肋授夜蛾为试验对象);② 猎物隐蔽性稍加改进便能增加捕食者的辨认时间,从而给被食者带来好处,这可以被看成是协同进化的一个起点。试验还表明:如果一个有毒和不可食的猎物身着鲜艳的色彩而不是隐蔽色,那么捕食者就能更快地学会拒食这种猎物,这就是警戒色在自然界如此普遍存在的原因。这方面的主要研究工作有 Pietrewicz 和 Kamil(1981)的“Search image and detection of cryptic prey: an operant approach”(搜寻印象和隐蔽猎物的发现);Sargent(1981)的“Antipredator adaptations of underwing moths”(翼下蛾的反捕适应);Schlenoff(1985)的“The startle responses of blue jays to Catocala prey models”(蓝桉鸟对肋授夜蛾模型的惊吓反应);Erichsen 等(1980)的“Optimal foraging and cryptic prey”(最适觅食行为和隐蔽猎物);Guilford(1986)的(警戒色如何起作用?);Guilford(1985)的“Is kin selection involved in the evolution of warning coloration?”(警戒色的进化是否与亲缘选择有关?);Rothstein(1975)的“Evolutionary rates and host defences against avian brood parasitism”(进化速率与寄主对鸟类巢寄生者的防御)等。

(六) 关于动物资源竞争的研究

动物对资源的竞争可分为两种类型:一类是纯利用竞争(pure exploitation),另一类是排他性的资源保卫。纯利用竞争的简单模式就是竞争者在资源之间的理想自由分布(ideal free distribution)。此外,经济可保卫性也是一个非常有用的概念。从这一概念出发可以确定动物在什么时候保卫资源才是有利的。将理想自由分布和经济可保卫性两个概念结合起来去研究动物活动的时间分配,就可以预测在什么条件下领域行为将会发生或不发生,同时也可预测领域的最佳大小。这方面的主要研究工作有 Milinski(1979)的“An evolutionary stable feeding strategy in sticklebacks”(刺鱼取食的进化稳定对策);Milinski(1984)的“Competitive resource sharing: an experimental test of a learning rule for ESSs”(竞争性的资源共占:ESS 的一个学习规则检证);Gill 和 Wolf(1975)的“Economics of feeding territoriality in the golden winged sunbird”(金翅太阳鸟取食领域的经济学);Pyke(1979)的“The economics of territory size and

time budget in the golden-winged sunbird”(金翅太阳鸟领域大小和活动时间分配的经济学); Hixon 等(1983)的“Territory area, flower density and time budgeting in hummingbirds: an experimental and theoretical analysis”(蜂鸟的领域面积、花朵密度和时间分配的实验和理论分析); Houston 和 MacNamara(1985)的“The choice of two prey types that minimises the probability of starvation”(使饥饿概率降至最小的两种猎物选择); Harper(1982)的“Competitive foraging in mallards: ‘ideal free’ ducks”(绿头鸭的竞争觅食); Reed(1982)的“Interspecific territoriality in the chaffinch and great tit”(燕雀和大山雀的种间领域)等。

(七) 关于动物社群生活及社群最适大小的研究

社群生活带给动物个体的两个最重要的好处是增加安全性和增加找到或猎得食物的机会。但社群生活也会带来一些不利,如加剧个体间的资源竞争和更易吸引捕食者。社群大小实际反映着上述各种有利和不利方面的权衡结果。但是,最适社群大小受到下列两种情况的限制:①社群中不同的个体受益程度不同,因此它们对最适社群大小的要求也不同,如果实际观察到的社群大小是各种不同要求的折中,那么对任何一个个体来说就都不是最适的;②理论上的最适大小社群常常是不稳定的,因为较小社群中的个体如能加入到最适社群中来就能增加它的适合度。这方面的主要研究工作有 Bertram(1980)的“Vigilance and group size in ostriches”(鸵鸟的警戒性与社群大小); Pulliam 和 Caraco(1984)“Living in groups: is there an optimal group size?”的(社群生活:是否存在最适大小社群?); Foster(1985)的“Group foraging by a coral reef fish: a mechanism for gaining access to defended resources”(一种珊瑚鱼的群体觅食); Galef 和 Wigmore(1983)的“Transfer of information concerning distant foods: a laboratory investigation of the information centre hypothesis”(远处食物的信息传递:信息中心说的实验研究); Pitcher 等(1982)的“Fish in larger shoals find food faster”(较大的鱼群能更快地找到食物); Elgar(1986)的“House sparrows establish foraging flocks by giving chirrup calls if the resources are divisible”(麻雀靠叫声建立觅食群); Giraldeau 和 Gillis(1985)的“Optimal group size can be stable: a reply to Sibly”(最适大小社群可维持稳定)等。

(八) 关于博弈论用于动物战斗行为的研究

博弈论(game theory)最初被用于经济学的研究,后来,特别是由于 Maynard Smith(1982)的工作,使博弈论成了分析动物行为的极有用的理论工具,因为一个动物所采取的最好的战斗对策往往取决于种群中其他个体的行为表现。进化过程将会导致一个种群产生一个进化稳定对策。利用最适模型可以对战斗行为的投资和收益作出评价,并能算出什么样的对策能够获得最大的净收益。这方面的研究主要有 Maynard Smith(1982)的“Evolution and the theory of games”(进化与博弈论); Packe 和 Pusey(1982)的“Cooperation and competition within coalitions of male lions: kin selection or game theory?”(雄狮群内的合作与竞争); Krebs(1982)的“Territorial defence in the great tit”(大山雀的领域防卫); Austad(1983)的“A game theoretical interpretation of male combat in the bowl and doily spider, *Frontinella pyramitela*”(雄性 bowl 蛛和 doily 蛛战斗的博弈论解释); Roskaft 等(1986)的“The relationship between social status and resting metabolic rate in great tits and pied flycatchers”(大山雀和杂色鹀的社会状态与静止代谢率之间的关系); Yasukawa 和 Bick

(1983)的“Dominance hierarchies in dark-eyed juncos: a test of a game theory model”(黑眼灯芯草雀的优势等级:对博弈论模型的检验);Caldwell(1985)的“A test of individual recognition in the stomatopod, *Gonodactylus festae*”(虾蛄个体识别的检验)等。

(九) 关于两性冲突和性选择的研究

行为生态学把两性之间的利益冲突视为有性生殖的核心问题,雌、雄性的基本差异在于配子的大小。雄性个体产生的配子极小,可被看成是雌性大配子的寄生者。由于精子极多、极小,因此雄性个体可以靠与多个雌性个体交配而增加其生殖成功率。这样就使雌性个体成了雄性个体互相争夺的稀缺资源,雄性的求偶行为就是出于争夺配偶的需要。通常,雌性个体不急于选定配偶,为的是最终能选择一个具有优质基因和占有高质量资源的异性做配偶。关于性选择,目前存在三个主要理论,即达尔文的理论、Fisher的理论和Trivers的理论。性选择的研究则包括多配偶动物的性选择、单配偶动物的性选择、性选择与多态现象、选型交配与非选型交配以及雌性动物的择偶标准等。这方面的研究工作主要有Trivers(1985)的“Social evolution”(社会进化);Emlen等(1986)的“Sex-ratio selection in species with helpers-at-the-nest”(巢中有帮手物种的性比选择);Alexander和Borgia(1979)的“On the origin and basis of the male-female phenomenon”(论雌雄现象的起源和基础);Chanov(1982)的“The theory of sex allocation”(性分配理论);Clutton-Brock等(1982)的“Red deer the behaviour and ecology of two sexes”(赤鹿的两性行为及生态学);Maynard Smith(1980)的“A new theory of sexual investment”(性投资的新理论);Nur和Hasson(1984)的“Phenotypic plasticity and the handicap principle”(表现型的可塑性和handicap原理);Sutherland和Parker(1985)的“Distribution of unequal competitors”(不对称竞争者的分布);Kodric-Brown(1985)的“Female preference and sexual selection for male colouration in the guppy, *Poecilia reticulata*”(雌性花鳉对雄鱼颜色的偏爱和性选择)等。

(十) 关于动物的亲代抚育和交配体制的研究

根据对各类动物和各种生境的比较研究表明:生态因素对动物的亲代抚育和交配体制有重要影响。资源分布(如产卵地和食物等)和雌性个体的时空分布都能影响动物为了达到最大的生殖成功所采取的行为方式。物种的生理特性也是决定亲代抚育方式和交配体制的重要因素,如体内受精和以乳汁哺乳的生理特点决定着雌性在亲代抚育中的主导作用,而体外受精、保卫领域和喂养后代的繁重任务决定了雄性必须参与亲代抚育工作,否则家庭生育就会失败。物种之间在亲代抚育方式上的差异是同交配体制的差异相关的。动物的交配体制大体可分为①一雄一雌制;②一雄多雌制;③一雌多雄制和④乱交制等类型。在鸟类和哺乳动物中,当雄性个体有能力独占一部分优质资源和多个异性个体时,往往会出现一雄多雌制(如百灵、鹀和象海豹等)。当一种交配体制对一性最有利时,对另一性不一定最有利,因此两性在交配体制的选择上可能存在着利益冲突并采取折中的解决办法。这方面的主要研究工作有Gross和Sargent(1985)的“The evolution of male and female parental care in fishes”(鱼类雌雄双亲抚育的进化);Gross和Shine(1981)的“Parental care and mode of fertilisation in ectothermic vertebrates”(变温脊椎动物的亲代抚育和受精方式);Wittenberger(1980)的“Group size and polygamy in social mammals”(社会性哺乳动物的社群大小和多配性);Askenmo(1984)的“Polygyny and nest site selection in the pied flycatcher”(杂色鹟的一雄多雌制和巢位选择);