

图 8-8 沙蟹 (*Ocypode saratan*) 的信号工匠通讯由成体雄性沙蟹建立在沙滩上建筑的精细结构基础之上。左边的用沙堆成的“金字塔”，“通过一小道与通廊和螺旋形巢穴连接起来。这一复合体的独特景观排斥其他雄蟹并吸引雌蟹（根据 Linsenmai, 1967, 重画）。

连续变化

在其他所有情况相同的条件下，连续信息要比等量的离散信息传递更多的信息。考虑最简单的一种可能情况，即一个离散信号与从连续变化中的一个点选出的一个信号进行比较。离散信号只能以“有”或“无”两种状态存在，在同一信息类别中缺乏其他信号时，它至多传递 1 比特的信息。相反，连续信号仍以“有”或“无”两种状态存在，并且以“有”状态存在时，它还要继续选定连续变化中的一个点（即选定一个信号），由此产生的附加比特数是连续变化中可以辨别的总点数的对数的函数。现在假定被比较的两个系统是：① 沿着一定梯度排列（比方说是用 1~10 标记的）并沿着上升强度的尺度表示的一组离散信号；② 对于连续变化的信号，连续信号也具有与离散信号相同的尺度。令在两种情况下发射和接收的精度都相同时，可以表明：连续变化系统总要比被分离成离散的系统携带更多的信息。这个道理，如果把蜜蜂摇摆舞（这是一个连续变化系统）和一个想象的被分离成等价的分离信息系统进行比较就更清楚了。我们知道，由于摇摆舞本身和受该舞引导外出飞行的这两个方面的差错，关于方向传递的信息量是相当有限的，约有 4 比特；这个等价于 2^4 或 16 个等可能的罗盘扇面之内的任何一个目标（扇面）。如果传递的精度与实际摇摆舞的相同，则传递的信息要比每次摇摆舞的

4 比特少。这是因为某些蜜蜂会不可避免地落在非信号指定的一些目标（扇面），然后这些差错的概率和程度必须转换成比特数，并把此比特数从 4 比特（完全离散系统的最大值）中扣除。

连续信号的信息不仅在强度上，而且在性质上也可发生转换。中收获蚁 (*Pogonomyrmex bodins*) 的工蚁，对其主要报警物质 4-甲基-庚酮能以很不相同的方式发生反应，这种物质是当工蚁受到惊扰时由其下腭腺中释放出来的。当释放的量达到平均每立方厘米 10^{10} 个分子的阈值浓度时，工蚁的反应只是向臭迹源移动。当浓度范围比这一浓度高出 1 个或更多个数量级时，工蚁就会进入疯狂报警状态。如果它们在高浓区停留时间多于 1 或 2 分钟，则它们中的许多就会从报警行为改变到挖掘行为。

合成信号

把一些信号进行组合使它们给出新的意义是可能的。组合信息的理论上限是其所有分量的“幂集” (Power set) 或所有可能子集 (subset) 组合的集合。例如，如果 A、B 和 C 是三个离散信号，每个具有不同的意义且每一组合仍有不同意义，那么，总的可能信息就是由如下七个要素构成的幂集：A，B，C，AB，AC，BC 和 ABC。没有一种动物正好会以这一方式进行通讯，但业已发现，有许多例子的令人印象深刻的信号，都是利用有效的不同组合而提供不同意

义的。来自马科 (Equidae) 的含有离散和连续两种信号的一个例子见图 8-9。斑马或其他马科动物以其耳向后平躺表示恐吓或敌意, 以其耳向上竖起表示问候或友谊 (离散信号); 而同时用嘴张开的程度来表示恐吓或问候的程度 (连续信号)。母马再添加两个分量就可产生第三种信息: 当它要交配时, 其脸部对公马显出恐吓姿态, 但同时它踢起其后两腿并把其尾巴移向旁边。

化学通讯与视觉通讯一样, 也容易产生合成信号。许多物种的昆虫和哺乳动物具有许多外分泌腺体, 其中每一腺体可产生不同意义的信息素。例如库伦伯格 (Kullenberg, 1956) 发现, 某些具有螫刺的黄蜂, 从头部释放出一些简单吸引物与从腹部释放出的性兴奋物可同时发挥作用。同一腺体也能产生不同物质并具有不同的意义。蜜蜂蜂后的头部至少检测出

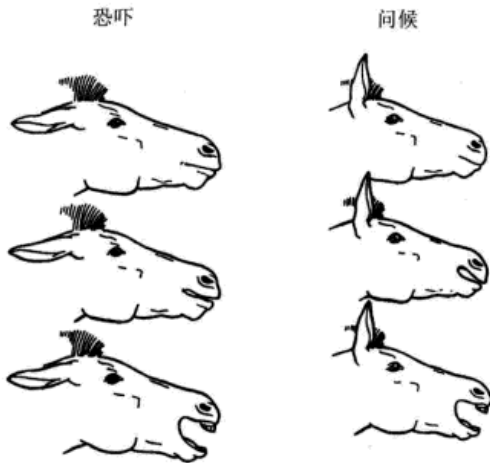


图 8-9 斑马 (*Equus burchelli*) 面部合成通讯。耳向后平躺 (离散信号) 表示恐吓, 嘴逐渐张开 (连续信号) 表示恐吓程度逐渐增强。斑马表示友好问候时, 其嘴也是逐渐张开, 但这时耳总是向上竖起 (自: Trumler, 1959, 经修改)。

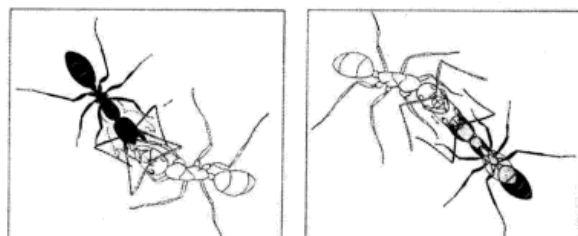
32 种化合物, 其中包括 9-酮癸酸甲酯、9-酮-2-癸酸甲酯、壬酸、癸酸、2-壬烯双酸、9-酮癸酸、9-羟-2-壬烯双酸、10-羟-2-壬烯双酸、9-酮-2-壬烯双酸等 (Callow 等, 1964)。这些化合物的大多数或全部是由腭腺分泌的, 其中大多数的生物学意义仍不清楚。某些无疑是信息素的前驱物, 但至少有两种是已知具有相反效应的信息素。第一种, 即 9-酮-2-壬烯二酸, 基本是抑制剂。它与体内别处产生的另一种臭迹物共同作用, 抑制工蜂构筑蜂

后房室和饲喂新蜂后 (这些新蜂后是蜂母后以后的竞争者), 也抑制工蜂卵巢的发育 (在效果上起到了阻止工蜂与蜂后的对抗)。第二种腭腺分泌的信息素, 即 9-羟-2-壬烯双酸, 引起工蜂分群时的聚集和稳定, 并帮助分群的蜂从一巢址飞至另一巢址 (Butler 等, 1964)。在河狸的河狸香中也发现了一种丰富的化学混合物, 已识别的约有 45 种物质, 包括一系列不同的醇类、酚类、酮类、有机酸和酯类及水杨醛和河狸胺 ($C_{15}H_{23}O_2N$) (Lederer, 1950)。虽然这些物质还没有被证明具有行为功能, 但经过更为仔细的检测可能会揭示出某些物质是信息素。美国生物学家 E·T·塞顿 (E.T.Seton) 曾推测, 河狸香的饱和臭迹柱是河狸用来通讯的“不明电报”。

有少数例子表明, 当一些信息素以组合形式存在时, 可以具有不同意义的信息。在把火蚁头部和杜福尔腺体分泌的信息素释放到火蚁的工蚁附近时, 可以分别引起它们的报警行为和吸引行为。当同时还有一只高度受到刺激的工蚁驱赶它们时, 它们就全引起报警行为。与蜜蜂蜂后密切接触达数小时后, 从蜂后身上获得臭迹的工蜂, 可能会把蜂后臭迹与它们自身的“工蜂识别臭迹”相组合, 从而导致受到同巢其他工蜂的攻击 (Morse 和 Gary, 1961)。

特别是在脊椎动物中, 通过不同感觉通道传递的信息, 往往以不同方式组合在一起而达到增加信息的目的。在某些例子中, 这样的信号组合只不过是冗余的, 例如变色龙同时发出嘶嘶声和颤动身体, 雄性雪白鹭同时的展翅炫耀和求偶鸣叫。在这两种情况下, 尽管其组合没有任何新的信息 (在非组合时都分别存在), 但信息精度却增加了。不同感觉通道的分量, 可以加到一个信号中作为连续强化该信号的一部分。在灵长类的封闭类群社会中, 例如在猕猴和狒狒的密集群队中, 低强度的恐吓行为事实上是经常可见的。为了强化这些恐吓行为, 常常要加入一些具有特征性的声音。蚂蚁木工蚁 (*Camponotus socius*) 的工蚁, 利用其臭迹有如下作用: 召唤同巢伙伴到新食源地运食, 或把它们引入到新巢址 (Holldobler 1971a); 添加头部摇摆运动表示召唤到新食源地, 添加整个身体前后来回运动表示到新巢址 (见图 8-10)。其他动物或多或少是利用炫耀的两正交梯度 (orthogonal gradient), 所以两梯度相交的每个点可用来识别不同的信息。为了使这样的相交系统的结构具体化, 我们

考虑如下极端的理论情况：在一个信息类别中存在着 m 个可能信号，而不论这些信号是离散信号或是连续信号中的 m 个可区分的点。假定该物种还可利用第二个有关的含有 n 个可能信号的信息类别。然后，这两个类别进行组合可产生多达 mn 个信号。例如，在早期求偶阶段，鱼类和鸟类某些物种的雄性把纯粹恐吓和纯粹求偶的信号组合在一起，这就表达了允许特定的雌性进入雄性领域的应允程度；而雌性用适当的顺从炫耀加以回应。这时，雄性的炫耀就马上转到有性行为上，于是雌雄配对结合就完成了 (Baerends and Baerends-van Roon, 1950; Tinbergon, 1952, 1959; Meyerriicks, 1960)。



召唤伙伴到新食源地

召唤伙伴到新巢址

图 8-10 木工蚁 (*Camponotus socius*) 工蚁的合成信号。由后肠分泌的臭迹或者用来召唤同巢伙伴到新食源地，或是到新巢址。如图所示，头的左右摇摆表示到前者，身体的前后来回运动表示到后者 (自: Holldobler, 1971a)。

敌视和顺从炫耀的相互独立组合也有可能产生新的信息。换句话说，炫耀不是从一端的最敌视到另一端的最温顺排列起来形成的一简单的连续系列，而是构成两组信号——它们或者是分别表达或者是组合表现。当组合时，这些信号衍生出的信息具有高度的模糊性。在家猫中，高强度恐吓炫耀和高强度惧怕炫耀组合在一起使猫处于“万圣节前夕猫”姿态：身体用僵直的四肢支撑，嘴紧闭（恐吓）；身体也呈弓形，耳平躺（惧怕）。这种镶嵌姿态对于基本信息来说是模糊的，但它提供了不同类别的新信息：人类观察者可把这种猫理解为正处在一种高度亢奋状态，以准备进入激烈攻击或迅速退却。这一新信息明显不同于纯粹高强度的攻击或顺从姿态，也不同于一只猫处于低强度攻击和低强度顺从的较为宽松的镶嵌姿态 (Leyhausea, 1956)。这一相当复杂的解释已得到了神经生理学试验的支持。J·B·布朗 (J.B.Braun) 等

(1969) 用电极同时植入原来分别独立控制攻击和退却的猫的下丘脑的两中心进行刺激，结果诱发了猫的攻击和退却的组合行为。相似的信号组合（在本质上或多或少是相互独立的）在对狼和狗的研究中也有叙述 (Schenkel, 1947)。

句子排列

人类语言学意义上的真正的句子排列 (true syntax)，信号组合的意义依赖于句子成分出现的顺序，在动物学中尚未得到证实。一个可能的例外是玩耍邀请，这个在随后的元通讯 (metacommunication) 中要讨论，不过充其量是一个个案而已。如果具有不同意义的分离信号，比方说 A、B 和 C 进行不同顺序的排列：ABC、CBA 和 CAB 等而衍生出新信息时，那么就发生了真正的句子排列。在人类语言中，三个排列“乔治追捕”、“乔治追捕熊”，和“熊追捕乔治”，其中每个排列的意义相互都很不同。在动物中还不知道是否有类似的信息形成过程。

虽然如此，但单个信息的区分仍往往依赖于构成该信息各要素的排列顺序。强棱蜥属 (*Sceloporus*) 各个物种的点头动作的差异是按时间排序的，这样就可使雌性识别出自己物种的雄性 (图 8-11)。根据各个物种模式做成的 (雄性) 点头动作，试验模型可吸引被模拟物种的雌性 (Hunsaber, 1962)。但是，头点的顺序并不是由单个蜥蜴进行分解并进行重排的句子，而是一个孤立不变的信号。与此类似，布勒蒙 (Bremond, 1968) 发现，欧洲鹁鸟 (*Erithacus rubecula*) 雄性鸣唱的音调顺序，对于同种其他成员能识别它是很重要的；相反，在欧洲林白灵 (*Lulus arborea*) 和靛蓝白鹁鸟 (*Passerina cyanea*) 中鸣唱的音调顺序却并不重要 (Tretzel, 1966; S.T.Emlen, 1972)。与蜥蜴的点头动作一样，欧洲鹁鸟的鸣唱也缺乏句子排列的组织，它只是属于添加一些与单位信号无法区分的音调、音时 (持续时间) 和其他分量的暂时刺激的情况。

此外，如下情况也是真实的，即执行一个动作或发出一个信号会影响下一个动作或信号发生的概率。换言之，各单个动作或信号，不是作为独立试验而是作为马尔可夫过程表现的。在下一过程中，一个表现发生的概率，在一定程度上要受到已发生过的表现的性质影响。这实际上是研究这一课题的所有生态学家

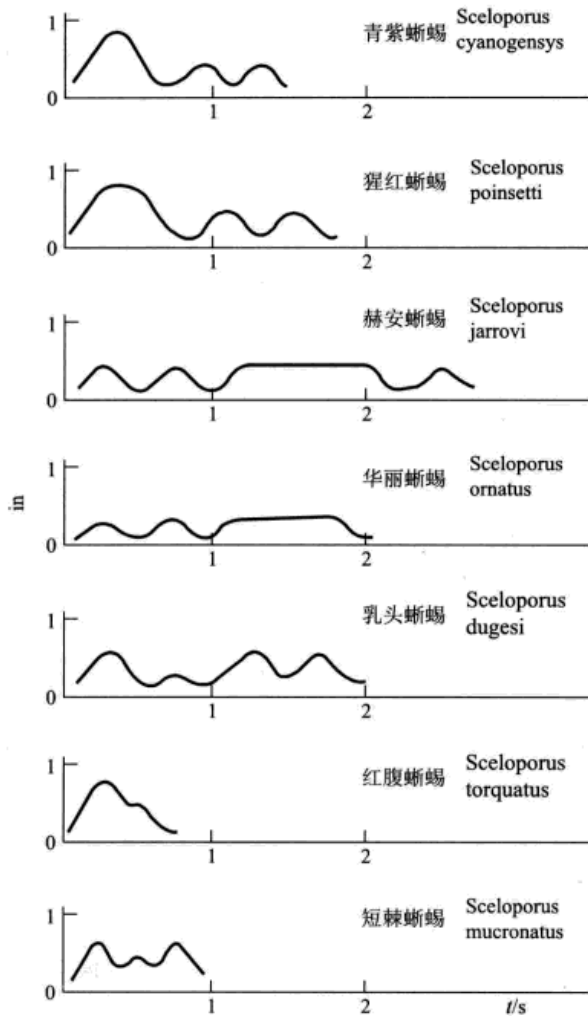


图 8-11 强棱蜥属 (*Sceloporus*) 蜥蜴各物种雄性(垂直向)点头活动的模式, 足以使雌性选择到自己物种的雄性而得到配偶。图中纵坐标表示点头的深度。虽然点头活动的顺序具有专一性, 但它们没有构成真正的句子排列 (自: Hunsaker, 1962, 经修改)。

的一般共识, 并在由戴恩和克洛特 (Dane 和 Kloot, 1964) 对鹊鸭 (*Bucephala clangula*) 的出色的统计学研究中得到了证明。因为估算二级或更高级的传递概率时需要的观测数极大, 所以通讯系统中随机链的最大长度的估测极其繁琐, 有时需要数以千万计的观测数。然而, 在哈兹勒和波塞特 (Hazlett and Bossert, 1965) 对寄居蟹科 (Paaguridae) 寄居蟹的攻击互作分析中, 可以确定至少存在二级概率。这就表明, 对于三个动作 (比方说 A-B-C) 的顺序, C 发生的概率不仅受前面发生的 B 而且也受 A 的影响。这些顺序涉及一个个体中的行为系列, 也涉及当别的个体

发出一个或两个信号时该个体发生反应的概率。阿尔特曼 (Altmann, 1956) 在研究恒河猴 (比寄居蟹的 191 信息储存要复杂得多的一个物种) 时得到了类似结果。但是, 在上述两类动物中所限定的传递概率的事件, 都不是句子排列的等价物。哈兹勒、波塞特和阿尔特曼已清楚表明: 这些限定事件组合在一起提供的信息, 并未超过其各分离信息之和。

元通讯

组合的一种特殊形式是元通讯, 即是关于引发其他通讯意义的通讯 (Bateson, 1955)。进行元通讯的动物, 改变了原来被传递的信号, 使其具有其他类别信号的意义。阿尔特曼 (1962a, b) 首先把这一概念扩展应用到非人类的灵长类动物的行为, 并且识别了两种情况下的元通讯。第一种是地位信号。一只首领雄性恒河猴, 可通过如下表现识别出来: 轻盈大踏步的步伐; 位置明显降低了的睾丸; 往上举起而顶部往后卷曲的尾巴; 镇定的“大管家”姿态——以自信和从容不迫的方式注视着它要关注的任何一只猴。而地位低的从属雄性猴表现出相反的一组信号 (图 8-12)。在猕猴和狒狒的其他物种中也观察到了一些类似的信号。阿尔特曼的假说是: 正在表现的动物是在通报其地位的状况, 所以如果发生冲突时, 是在通

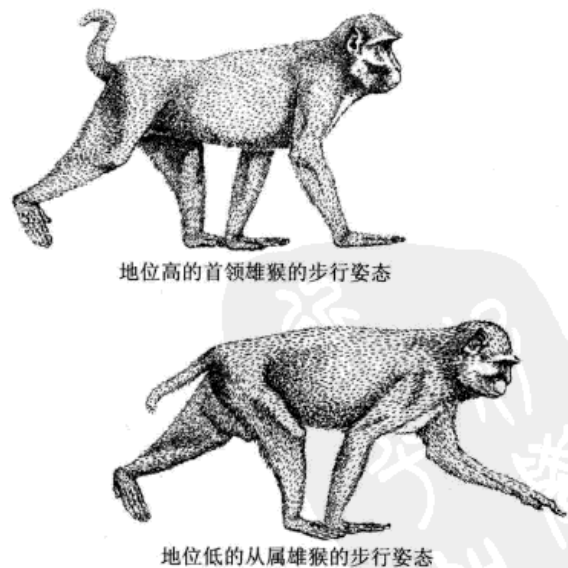


图 8-12 恒河猴中元通讯包含的地位信号。个体的姿态和行动显示了它们在等级系统中所处的地位 (自: Wilson et al, 1973; 根据 S.A. Altmann)。

报其参加战斗或退却的可能性大小。因为猴群中各成员都相互了解，所以，它们能够判断是否有些竞争者准备取代首领，能够评估社会各成员的一般“态度”。这种解释似乎很有道理，但还没有经受任何有说服力的检验。

灵长类动物元通讯的第二种形式是玩耍邀请。恒河猴的玩耍，与其他多数哺乳动物一样，大体上集中在相互追逐和嬉戏战斗上。邀请信号由欢跃和凝视玩耍伙伴组成，凝视方式是，以头朝下从自己的腿间或腿边凝视自己的伙伴。在随后的玩耍中，猴子们生龙活虎地相互摔跤和吻嘴。玩耍时虽然看样子容易造成伤害，但事实上却很少发生。在以后的强烈攻击中，对玩耍中攻击行为进行了升级就会造成真正的伤害。恒河猴的玩耍信号近似表达了如下简单的人类信息：“我在做的和要做的只是为了好玩，可别认真。总而言之，跟我一起玩吧！”

狗中的元通讯玩耍信号，是在 1872 年由达尔文首先描述的：“在玩耍中，我的狗在咬我的手的同时还往往嗥叫。如果它咬时我说轻一点、轻一点，它就会继续咬，但以摇几次尾巴回应我——这似乎在说，‘别介意，只是玩玩。’”狗突然向前伸直其两前肢蹲下并吠叫，这样就开始了它们的玩耍。这两个信号表现为仪式化的攻击意向运动 (Loizos, 1967; Bekoff, 1972)。与此同时，狗的两眼睁得大大的，而两耳向前倾。家猫和狮子开始玩耍时采用了与上相似的姿态，但是没有嗥叫声 (见图 8-13)。年轻的雄性松鼠，高高一跃就跳在同窝雌性松鼠背上，随后做出如同成熟个体类似的交配和修饰动作 (Horwich, 1972)。黑猩猩、狒狒和旧大陆猴展现“面部玩耍”或“含笑张嘴炫耀” (Andrew, 1963b; van Hooff, 1972)：嘴张开，但牙的大部分或全部仍用唇覆盖着，而两嘴角没有像在明显的攻击型露牙炫耀中那样向前伸 (见图 8-14)。身体和双眼都是以一种轻松的方式在活动和观看，呼吸快而浅。在黑猩猩中，快而浅的呼吸伴有如同“啊哈—啊哈—啊哈”的响声。事实上，这些“面部玩耍”与人类的露齿微笑相似。一个人在轻拍一个朋友的臂或对其朋友的胸部用拳轻击一下的同时，如果还露齿微笑着，其得到的回应不会是敌视的。在西方文化，这些组合动作或姿态大体是一种友好逗笑的表示。

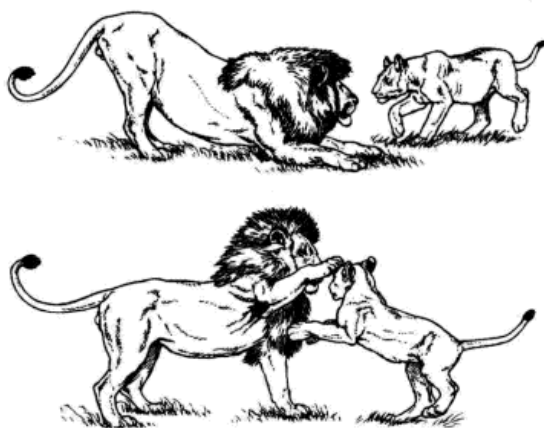


图 8-13 狮子的这一玩耍邀请是哺乳动物利用的两种主要元通讯形式中的一种。上图：一头成年雄狮蹲下其前身邀请一头幼狮玩耍。下图：成年雄狮用前肢轻拍幼狮的头 (自: Schaller, 1972)。



图 8-14 右边的食蟹猴 (*Macaca fascicularis*) 的“含笑张嘴炫耀”，是旧大陆猴和猿广泛使用的玩耍邀请信号，可能类似于人类的露齿微笑。这里表示的是两只猴正在进行玩耍挑逗 (重画自: van Hooff, 1972)。

信息背景

虽然动物受到信号储存量小的限制,但如果每一信号在不同背景下进行传递时,信息就会大量增加。因此,一个信息的意义,依赖于信号接收者同时收到的其他的刺激。考虑一个想象的极端情况:一个动物只限于一个警戒同种动物其他成员的信号。然后,添加不同的特定背景:面对危险时,则上述这个信号起报警作用;动物在自己领域内时,该信号对有性竞争者起着恐吓作用,或对可能的配偶起着邀请作用;面对子代时,它意味着要提供食物了,等等。

W·J·史密斯(W.J.Smith, 1963, 1969a、b)

193 已经强调了信息背景的变化对丰富鸟类通讯信息的重要性。例如,东方必胜鸟(*Tyrannus tyrannus*)的雄鸟发出一般的如同“开脱”声的叫声。当该鸟在接近某一目标——栖木、配偶或其他鸟——遇到判断不明或受到干扰等不同背景时,都会发出“开脱”叫声:如果一只孤独的雄鸟在其新安置的领域的栖木上飞来飞去,则“开脱”声用来吸引雌鸟和警告潜在的竞争者离开;如果该雄鸟已接近了其配偶,则这声音显然就是安抚信号了。

哺乳动物广泛地利用背景信息。汤普森瞪羚为免受捕食者(如野狗)的捕获,在逃跑期间进行了“逃跑腾跃”炫耀,这种炫耀也在种内成体追逐中得到了利用(Estes, 1967)。狮子的吼声,根据背景信息不同,至少有如下四方面的功能:在分离期间,吼声有助于彼此发现同群的个体。当个体在一起时,吼声是同群成员间强化联盟关系的信号;吼声是使相邻群间保持一定距离的手段;在“短兵相接”的相互攻击中,它是以最为壮观的声势而发挥作用的(Schaller, 1972)。狼问候仪式的意义即在这期间一只狼舐另一只狼的嘴时,也依赖于社会环境:它有时是一个归顺服从信号,特别是在为地位最高的雄性狼舐嘴时。幼狼利用一个相似甚至相同的方法以乞讨食物;而成年狼兴奋地参加问候仪式,是当它们发现猎物时(Mech, 1970)。一群非洲野狗,在要追击猎物之前也有上述类似的行为。

社会昆虫利用不同的背景信息来丰富信息量,比起脊椎动物是有过之而无不及。蜜蜂的蜂后物质9-酮-2-癸酸(在不同背景下)有如下功能:在蜂巢内,作为职别抑制信息素;在婚飞期间,作为雌性主

要的性吸引物;在分群期间,作为集群的集聚臭迹。蜜蜂的摇摆舞引导工蜂飞到新食源地;它也引导分群蜂迁入新巢址。蚂蚁中火蚁的杜福尔腺分泌物,在其成体的大部分时间内,对于所有职别的成员来说是一种有效的吸引剂。但在不同环境条件下,它可引导工蚁到新食源地,可以引导集群迁出,另外与头部挥发性分泌物一道还可引起定向的报警行为。

群通讯

社会昆虫许多高度组织化的通讯系统含有一些信息分量,不能在个体间而只能在类群间进行传递,我已把这一现象称为群通讯(mass communication)(Wilson, 1962a, 1971a)。火蚁中工蚁离巢的数量,是由已在野外的工蚁释放出的臭迹物质的含量控制的。有关利用这种臭迹信息素的检测已经表明:吸引到巢外的个体数,总体来说,是集群释放的这种物质含量的线性函数。在自然条件下,这一数量关系归结为把外出的工蚁数量调节到食源地所需要的水平,是通过如下方式达到了平衡状态:在新食源地开始的工蚁数量是呈指数增长的;由于在食源地工蜂很拥挤而未能触及食物团块的工蜂返回巢时途中未释放臭迹,又由于在数分钟内通过单个工蚁释放的臭迹下降到阈值浓度以下。所以,在新食源地工蚁的数量,倾向于稳定在为(新食源地)食物团块面积的线性函数水平上。有时候,例如当发现的食源品质差或与巢相距过远,或整个集群已吃得很饱时,工蚁就不会全部通报这一发现,而是使来新食源地的工蚁维持在一个较低密度的平衡状态。这一附属的有关品质的群通讯,是通过“选择区”反应的方式完成的,即发现新食源后个体选择是否要释放出臭迹——如果选择要释放,它们就会根据环境状况而调节臭迹信息素的量(Hangartner, 1969a)。新食源越是集群所需要的,则正向反应的百分数就越高,个体释放出臭迹信息素的量就越多、为集群提供的臭迹信息素的量就越多,因此从巢中来到新食源地的工蚁数就越多。这样,通过群通讯效应,臭迹信息数提供的控制,要比只依靠个体行为的有关基本形式的控制更为复杂。

通过很类似于上述火蚁释放臭迹信息素的群通讯方式,蜜蜂的摇摆舞调节着工蜂进入新食源地的数量。蜜蜂“群通讯”的第二个例子,是在冷却巢窝中展示的行为(见第3章)。巢窝空气调节系统,

是由巢内工蜂接受从野外飞回工蜂携带之水的“情愿程度”控制的。当有足够的水滴分布于巢中，并且巢温下降时，巢内工蜂向飞回工蜂要水的积极性就降低，而这些飞回工蜂必须花更长时间寻找愿意接受其携带之水的工蜂（把其所携带的水反哺给接受者）。因此，进入巢内的水会减少而最终停止（Lindauer, 1961）。这里，对水携带者的激励或挫伤（由整个集群对水的吸纳控制）是群通讯的一种形式，在许多方面与蚂蚁中臭迹信息素的释放类似。这两个系统可以测定出整个集群的数量需求，并且只对大量工蚁（蜂）的作用进行相加就可满足这一要求。

（即 2 的幂数），即令 H 是比特数和 N 是信息数，则有

$$N = 2^H$$

$$H = \log_2 N$$

这里之所以利用二进制数字系统，是由于利用它很方便和在科学的其他许多分支学科中以及工程中都很熟悉它。要提醒的是，二进制词汇量是随着所用数字的数目呈指数增长的：由一个二进制数字产生两个信息 0 和 1；由两个二进制数字产生 4 个信息 00、01、10 和 11，等等。同样有效的是，我们也可利用三进制数字（0, 1, 2）；在该情况下，信息数是以 3 的幂数而增长的，并且这样的信息单位为“提特”（trit）。或者，我们可以利用全部的十进制数字系列（0, 1, 2, ..., 8, 9），那么可能的信息数是以 10 的幂数而增长的，而其信息单位称为“地特”（dit）。

194

通讯测量

通讯已定义为一个个体改变另一个个体行为概率的过程。这一概念的优点是可直接转换成数字表达式表达。我们下面的表达形式可识别出具有 6 项的最小集合：

个体	A	B
行为	X_1	X_2
行为发生概率	$p(X_1)$	$p(X_2)$

下面假定各信息的发生不是等可能的。在这种情况下，传递的信息量必然小于 $\log_2 N$ 。信息损失的理由在直观上很容易了解。如果所有的信号是等可能的，则与每一未来信号都等可能相联系之不确定性就是其最大值。当我们说发射某一信号时，则它以其最大可能量（即以 $\log_2 N$ ）减少其不确定性。但当一信号比其他一些信号发射更为频繁时，我们可确认每个未发射的信号就是有较少的不确定性。在确认的条件下，它就更可能成为普通信号而不是非普通信号了。假定我们刚提到过的想象中的那只留鸟，几乎在所有的时间内都是发射其两个信号中的一个，即第二个信号只偶尔发射。与此相应，下一次那一个信号会发射的不确定性就很少，因此每一信号包含的信息量就很少。对于任何这样的信息系统，每一信号中的潜在信息量可用香农—维纳公式（Shannon—Wiener formula）计算

当 $p(X_2|X_1) \neq p(X_2)$ 时，就发生了通讯。换句话说，在给定个体 A 发生行为 X_1 的条件下个体 B 发生行为 X_2 的条件概率，不等于缺少行为 X_1 时个体 B 就发生行为 B 的概率，就发生了通讯。

假定已传递了一定量的信息，那么我们如何测定这一信息量呢？信息的基本定量单位是比特（bit），这是二进制数字（binary digit）的缩写。1 个比特是接受者在无误差情况下，从两个等可能替代物中选出一个所需要的信息。想象在一个领域内，有一只留守鸟面对一系列入侵者这样一个极其简单的系统。只有留守鸟在发出如下的两个等可能信号之一以后，入侵者才会注意到它：如果留守鸟翅膀上扬，入侵者就离开；如果翅膀下垂，入侵者就接近它。所以，一个信号每呈现一次就传递 1 比特信息。如果可发送 4 个等可能的信息，那么每一信号就含有 2 比特信息；8 个等可能信息的一个系统，每一信号就含有 3 比特信息，等等。总之，为了得到等可能信息数目，比特数就是 2 的自乘数

$$H(X) = -\sum p(i) \log_2 p(i)$$

式中 $p(i)$ 是每一信号 X_i 的概率；各项之和取负值是因为所有 $p(i) > 0$ 的对数都是负值，否则 $H(X)$ 就会成负值。一个简单的计算例子见表 8-3，其 $H(X) = 0.948$ ，略少于 1 比特。注意，这个信息量少于具有两个等可能信号系统的信息量，而这少于具有 4 个等可能信号系统的信息量—— $H(X) = 2$ 。

表 8-3 用香农—维纳公式计算一个想象中的 4 信号系统的信息量

信号, X_i	信号频率, $p(i)$	$p(i)\log_2 p(i)$
X_1	0.80	-0.257
X_2	0.13	-0.257
X_3	0.06	-0.382
X_4	0.01	-0.243
	$\sum_i = 1.00$	$\underline{-0.066}$
		$-H(X) = \sum_i = -0.948$

香农—维纳公式的测度在数学上具有若干突出优点：① 它独立于利用的尺度，我们能够把以埃、米、罗盘度和颜色分级等为单位的系统进行比较；② 它可计算连续变量和离散变量；③ 它是 $p(i)$ 的连续函数；④ 由于进行了对数转换，罕见的信号对公式的测度值影响很少，所以在汇编行为目录表时，有可能除去许多罕见信号后只仅仅稍有低估 $H(X)$ 值；(5) 它是可加的，即如果应用两个信号系统（比方说 X 和 Y ），则这两系统的总信息就是它们各自信息量之和。这后一个性质，注意到如下情况就容易清楚了：如果在 X 系统有 m 个等可能信号加在 Y 系统有 n 个等可能信号，则这两系统有 mn 个等可能信号组合；这样， $H(X+Y) = \log_2 mn = \log_2 m + \log_2 n = H(X) + H(Y)$ 。

信号中的信息称为信息熵，在一个无噪声系统中，每类信号引起一类也只有一类反应而没有误差，在发射者和接受者之间传递的信息恰好就是（信息）原熵。但是没有几个通讯系统是这样完美的，而且几乎可以肯定动物利用的通讯系统都不会有这样完美。噪声渗透到大多数系统中，使得一个信号有可能触及多个反应（信号接收方的接收模糊度），以及多个信号有可能只有效地引起一个给定反应（信号发射方的信号模糊度）。为了使这一观点更为清楚，假定发现某一动物物种有着丰富的信号（信息）储备，我们可能就像科普作家描述海豚的例子那样得出结论：这种丰富的信号储备反映了其高智能和复杂的通讯编码。但以后发现，其所有的信号只能引起一种类型的反应。因此，信号发射方的信号模糊度竟如此之大，以至于其通讯编码只相当于“一信号—反应系统”。为了测量在信号和反应间所约束的信息量，这一噪声必须从信号（或反应）的总信息中减去。这个约束的信息量，才是通过信号传递的真正信息。测量一个“2

—动物系统”信息的详细步骤见图 8-15 和表 8-4。基本数据是每对 X_i 和 Y_i 组合的概率。例如，注意表 8-4，任一给定信号和反应分别为 X_4 和 Y_2 的概率是 0.02。换句话说，凡观察到的 X_4 和随后 Y_2 的全部“信号—反应”组合占 4.2%——为了使这模型更为现实具体，信号 X_4 可以是冠羽竖起， Y_2 可以是随后从领域撤退。

每一信号传递的信息量，等于信号源熵减去信号模糊度。计算信号源熵的方法见表 8-4。通过依次取每一个 Y_j 并注意当每一 Y_j 发生时，每一个 X_i 的条件概率就可计算出信号模糊度。例如当 Y_i 发生时，由 X_2 引起的占 $0.001/0.01=0.1$ （即 10%），由 X_3 和 X_4 引起的分别占 0.5（为 50%）和 0.4（即 40%）。对于 Y_i 我们计算这三个值的熵

$$H_j(i) = -\sum_i p_j(i)\log_2 p_j(i) = -\sum_i p_i(i)\log_2 p_i(i)$$

然后，我们用使 Y_1 发生的频率对上述熵进行加权。这里使 Y_1 发生的频率是 $p(j) = p(1) = 0.001 + 0.005 + 0.004 = 0.010$ ，要加权的熵 $H_1(i)$ 是 $p(1) \cdot H(i) = 0.01H_1(i)$ 。对于其余 5 个 Y_j 的加权熵都可仿 Y_1 的步骤求出。 $P(j) \cdot H_j(i)$ 的全部 6 个数值之和就是信号模糊度。

以对称的方式从接收熵中减去接收模糊度，就可获得传递信息量。这些基本信息分量（函数）的关系见图 8-16。

很少有人试图测量通讯系统中的信息传递量。哈兹勒和波塞特两人（1965）记述了寄居蟹（寄居蟹科）一个完全攻击型通讯系统的特征，和计算了多达三个行为动作链的传递概率。他们发现，在 8 个物种中，每一信号传递的平均信息的变化在 0.35 和 0.52 比特之间，而总平均为 0.41 比特，与分类单位间差异具有明显的一致性。寄居蟹科的一个最慢传递物种长眼寄居蟹（*Paguristes grayi*）传递速率的总变化范围为 0.4~1.0 比特/秒，而一个最快传递物种肉式寄居蟹（*pagurus bonairensis*）传递速率相应为 0.9~4.4 比特/秒。由丁格尔（Dingle, 1972b）对虾蛄目（Stomatopoda）的类似研究得到了更高的传递速率：在口足目的指虾蛄属（*Gonodactylus*）的物种：棘指虾（*Gspinulosus*）每一信号传递的信息为 0.64~0.79 比特/信号，筒指虾（*Gbredini*）为 0.63~1.03 比特/信号；信号传递速率棘指虾为 0.021~8.58 比特/秒，筒指虾为 0.014~

6.27 比特/秒。其中一些上限速率值是令人吃惊地高，特/秒。达到了人类语言信息传递的最低估值范围 6~12 比

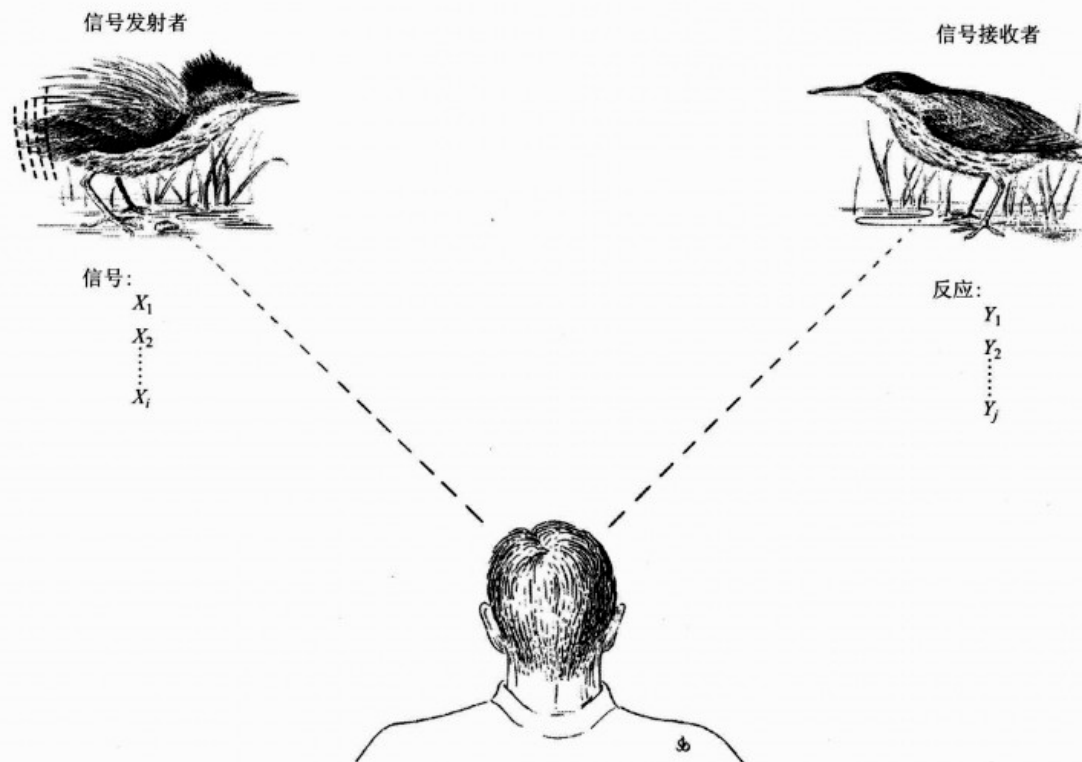


图 8-15 如果观察者能区分由一动物发射的一组信号 (\$X_i\$) 和由第二个动物给出的一组反应 (\$Y_j\$), 那么对一个“二分系统”(dyadic system) 进行信息分析是可能的。估算每对 \$X_i\$ 和 \$Y_j\$ 组合的概率就构成了如表 8-4 的基本数据。为了便于举例说明, 这里随意选择的动物是一对绿鹦鹉。

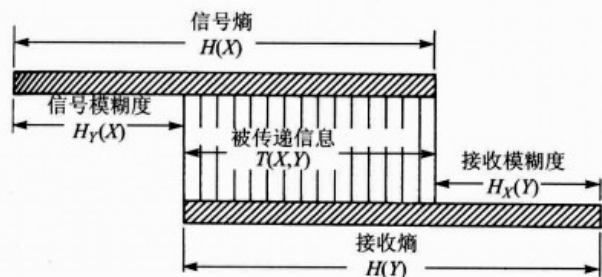


图 8-16 信息函数间的关系图 (自: Quastler, 1958, 重画) (此图在原书 p197)

假定信息来自于一个连续变化的信号源 (如调音、调幅或调色器), 并且在其变化梯度内发生的频率符合正态分布。在这一情况下, 香农 (Ahannon 和 Weaver, 1949) 指出信号熵为

$$H = \log_2 \sqrt{2\pi e \sigma^2}$$

式中 \$e\$ 是自然对数的底, \$\sigma\$ 是标准差。哈尔代恩和思

普威 (Sppurway, 1954) 把香农的这一公式应用到: 根据蜜蜂的摇摆舞, 求出新到工蜂在目标诱饵附近所占散射角的大小; 计算时假定散射角的离差服从正态分布。在缺乏其他任何信息条件下, 关于目标方向的测不准性 (uncertainty) 为

$$H_1 = \log_2 360^\circ$$

式中 \$H_1\$ 是把测不准性减少到 1 度的区间所需要的比特数。如果这些新到工蜂接受信息后剩下的测不准性为 \$H_2\$, 那么 \$H_1 - H_2\$ 就是每一摇摆舞传递的信息量, 即

$$H_\theta = H_1 - H_2 = \log_2 360^\circ - H_2$$

如果接受假定, 即新到工蜂围绕目标的离差为一维正态分布, 那么有

$$H_\theta = \log_2 360^\circ - \log_2 \sqrt{2\pi e \sigma_\theta^2} = \frac{\log_{10} \frac{360^\circ}{\sigma_\theta}}{\log_{10} 2} - 2.0471$$

表 8-4 在一假想信息系统中信号熵、接收熵、信号模糊度和接收模糊度的计算 (自: Quasler, 1958, 经修改)

	反应						P (i)	-p (i) log ₂ p (i)
	Y ₁ =Y ₁	Y ₂	Y ₃	Y ₄	Y ₅	Y ₆		
X ₁ = X ₁	—	.001	—	—	—	—	.001	.01
X ₂	.001	.007	.006	.001	—	—	.015	.09
X ₃	.005	.022	.060	.027	.005	—	.119	.37
动作 (信号) X ₄	.004	.042	.156	.152	.039	.001	.349	.53
X ₅	—	.009	.075	.175	.095	.010	.364	.53
X ₆	—	.001	.011	.035	.039	.010	.096	.32
X ₇	—	—	—	.003	.006	.002	.011	.07
p (j)	.010	.082	.308	.393	.184	.023	1.000	Σ=1.92
-p (j) log ₂ p (j)	.07	.30	.52	.03	.45	.13		Σ=2.00
$H(X) = -\sum_i p(i) \log_2 p(i) = 1.92$ 比特 (信号) 源熵 $H(Y) = -\sum_j p(j) \log_2 p(j) = 2.00$ 比特 接收熵 $H_Y(X) = -\sum_j p(j) \cdot H_j(i) = 1.70$ 比特 信号模糊度 $H_X(Y) = -\sum_i p(i) \cdot H_i(j) = 1.78$ 比特 接收模糊度 $T(X, Y) = H(X) - H_Y(X) = H(Y) - H_X(Y) = 0.22$ 比特 被传递的信息 $H_j(i) = -\sum_i p_j(i) \log_2 p_j(i)$ $H_i(j) = -\sum_j p_i(j) \log_2 p_i(j)$								

威尔逊 (1962a) 把这一方法也应用到距离通讯, 并且用火蚁数据以及用冯·弗里希和詹德 (von Frisch and Jander, 1957) 在蜜蜂的观察数据进行了估算, 基本结果见图 8-17。值得注意的是, 就方向和距离而言, 这两个系统传递的信息量大致相当。但是, 在火蚁臭迹中, 方向信息量是随着臭迹的长度而增加的。这是因为活动区的宽度是固定的, 并且随后出来的火蚁基本靠向整个真实臭迹路线的附近。所以, 相对于巢来说, 当臭迹从巢延伸时, 离真实臭迹路线的散射角离差就减少。这样, 由随后出来的火蚁传递的方向误差就减少, 以及当臭迹随着延长时, 臭迹本身传递的方向信息量就随着增加。

由于弗里希和詹德在统计上的错误, 对蜜蜂摇摆舞关于距离信息的估值含有相对较少的误差。B·波兹 (B.Boch, 个人通讯) 已经指出, 冯·弗里希及其同事, 除 1949 年进行的一个试验之外, 总是把捕获落在目标食盘的蜜蜂排除在计数之外。所以, 在大多数情况, 这些“无误差”的蜜蜂没有参与标准差的计算, 所以, 我在 1962 年对 H 的估值太低。一个合理

的调整可以补救上述错误, 即用 1949 年试验数据, 求出在方向试验中“有误差蜂”对“无误差蜂”的比例, 由此可得出: 无误差蜂在数目上要大于 3 倍有误差蜂, 这似乎是很不可能的。所以, 对于传递距离信息的上限很可能是 2.3~4.3 比特, 其“典型的”中间值是 3 比特 (而不是 2 比特)。只有新的试验数据才能自信地估算出真值。而且现在还无法估测纳山诺夫腺体 (Nasanov gland) 物质和其他信息素对蜜蜂传递信息的贡献。但是, 纵使有这些物质参与调节, 仍然可以说来自蜜蜂摇摆舞和臭迹得出的传递信息, 与火蚁臭迹传递的信息是相当的, 是可比拟的。

无脊椎动物系统的信息分析似乎更为切实可行, 尤其是当我们能分离出一些独特的类别时。但是, 脊椎动物行为却会出现一些新困难。不过, 阿尔特曼 (1965a) 却大胆地对恒河猴 (动物中最复杂的动物之一) 进行了全面的行为分析。在定义了 120 个行为模式的 (信息) 储存 (某些动物在自然界中能进行通讯, 有些不能) 后, 他估算了信息储存库中的信号源熵是“每个行为”6.9 比特。由于最近早先的社会互动对该

行为的限制，所以从恒河猴群的通讯中接收的信息接近每个行为 1.9 比特。这后一统计数无疑是一个较低的估值，因对行为一定的附加限制可以表明只是二级社会（行为）互动。虽然阿尔特曼的努力未能达到其

完全弄清恒河猴社会系统的原来目标，但他确实对恒河猴行为进行了非同寻常的全面分类，并在非人类的高等灵长类的行为顺序中首次获得了传递概率的清晰画面。

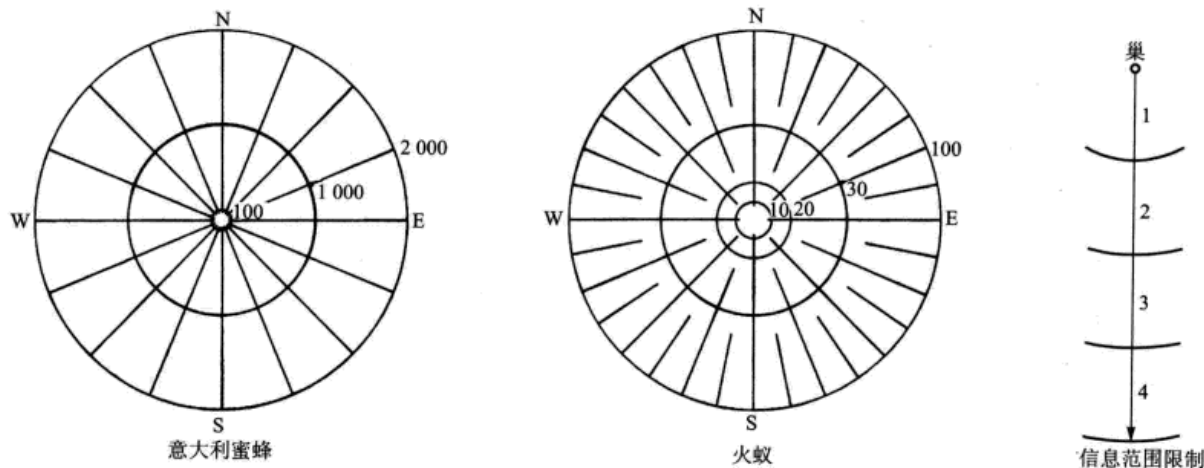


图 8-17 社会昆虫通讯的信息分析。这些无单位数字代表蜜蜂（属于 Carnica 族）在其摇摆舞期间以及火蚁释放出臭迹时所传递的信息量。左：“蜜蜂罗盘”指出，工蜂就方向而论接受高达 4 比特信息；或者等价于允许它确定 16 个等可能角扇面之一内的一个目标所需要的信息。任意等分各扇面构成了罗盘线。方向信息量独立于距离（这里距离单位为米）。关于后一个估值，正如正文中解释的，也许需要校正。中：“火蚁罗盘”表明，方向信息是如何随着距离（这里为毫米）的增加而增加的。右：蜜蜂和火蚁的“距离尺度”，它表明：如果用单个信号能提供足够信息使工蜂（蚁）确定在巢和最大距离间四个等同心圆区之一内的一个目标，那么需要传递约 2 比特信息量（自：Wilson, 1962a）。

199

信息分析中的陷阱

现在，在已确立测定信息的合理性后，我们必须考虑一系列技术和概念上的困难——在许多情况下，由于这些困难使得信息分析成为不可能。也许最为严重的困难是：一些个体发出信号后，其他个体是如何识别和领悟这些信号而发生反应的。例如，猴和狼的长期延续的特征信号，对人类观察者来说是显而易见的。但是，这些动物对这些信号正好何时会做出反应呢？它们会继续变换它们的行为吗？或者，它们只是在注意何时会获得诸如攻击、安抚或有性通报这样一些其他有关信息的信号吗？另一类型的信号显现原发效应（primer effect）而不是释放效应（releaser effect），即这类信号是通过神经内分泌系统而改变接收动物生理状态的（Wilson 和 Bossent, 1963）。因此，被影响的动物，对于一个新行为的信息储存库来说是“原发的”，在以后一些新类型的信息会激发被影响动物。原发信号的一个例子，是雄性斑尾林鸽在求偶初期向雌鸽不断点头，这样依次激活雌鸽的脑中枢诱导

分泌垂体促性腺激素；后者又诱导卵巢的生长和释放雌性激素，这样就使雌鸽为有性行为和筑巢行为做了准备（Lehrman, 1965）。如何对这些生理事件（持续时间超过 2 天）构成的这一复合链，用信息单位比特加以定量呢？这些原发信息素带来了双重问题——其效应不仅持续时间长，而且对人类观察者来说也显得极为神秘，难以捉摸。小鼠的尿排泄物以不同的方式改变雌小鼠的繁殖生理，从而相继发生了发情期、假怀孕和流产这样一些基本效应。蜜蜂、黄蜂和蚂蚁的皇后物质抑制工职的卵巢发育，而白蚁的蚁后物质抑制若虫到蚁后的发育。因为这些原发物质的作用很少引起明显的行为反应，所以必须根据生理变化和改变行为的潜力来测量信息传递。

对这些神秘信息的解密，可能一部分要依赖于直接监控神经和其他生理活动的新方法，而不是继续依赖于来自对出现的明显行为的推断。奥特·冯·弗里希（Otto von Frisch, 1966ab）利用心电图跟踪胁迫动物的心脏活动。他发现：燕八哥（*Turdus merula*）和麦鸟（*Vanellus vanellus*）的幼鸟，当听到其双亲报警鸣叫时，心跳频率会放慢；成鸟看到人或狗时心跳

加快,但看到花栗鼠或听到花栗鼠的警告鸣叫时却没有反应(心跳正常);幼野兔(*Lepus europaeus*)发现捕食者时,它们会畏缩,其心跳速度降至正常的50%。法拉和卡特里特(Fara和Catlett, 1971)也用心电图研究在社会胁迫下豚鼠的情感反应。D·冯·霍斯特(1969)发明了另一个更为明显可见的技术以测量树鼩(*Tupaia glis helangdeco*)的情感反应。这些动物的尾毛是通过肌肉制动毛囊的作用竖起来的,而这些毛囊是在交感神经控制之下。当树鼩习惯于其笼居生活后,尾毛竖起几乎总是由社会刺激引起的。在冯·霍斯特的试验中,社会互动的一些特定形式,其中包括首领地位、有性活动和亲子关系,每一个都与尾毛竖起的程度和持续时间有着可预期的联系。

甚至在如此精细估算生理变化的情况下,可以认为仍然存在一些严重的技术问题。某些动物,尤其是灵长类和其他一些在行为上表现复杂的哺乳动物,在通讯上可能是更为复杂的,最仔细的观察者对这点已有体会。柯勒(1927)在描述黑猩猩通讯的精巧性时提供了一个明显的例子:

黑猩猩能了解“彼此”,这不仅在情感变化和情感状态的表达上,而且也在一定的要求和劝告的表达上,不管这些表达是对同一物种的成员间还是对其他的生物或对象。我已经提到过,当处于性兴奋状态时,有些成员利用的是“眼睛语言”的方式。有相当部分的这种要求,都是通过对所要求的“示范”而自然表达出来的。例如,一只黑猩猩,希望有另一只作陪伴时,它就会用臂轻推一下另一只黑猩猩或拉着后者的手,看着后者并往希望的方向做出“散步”行动……对另一只黑猩猩在较远处的召唤,常常会非常人性化地以点头或招手加以回应,也可“用脚回应”——把脚向前侧伸直并在地面上刨。

门泽尔(1971)已经指出了黑猩猩是如何利用这些情感和姿态而引导群队同伙寻找食物的。

当各类群动物同时展示其行为时,就会使问题复杂化。我们需要问的是:任意选择一类群成员的行为,会被其最邻近的一群影响到什么程度(影响的程度是相对于其第二邻近、第三邻近,或者直到第七邻近的邻近群体而言,用每秒比特表示)。

如果观察者仅局限于二分法的信息分析,以及仅局限于对明显信号和反应的信息分析,仍然还会碰到其他的一些问题。例如连续信号就难以分割成信息。马勒(Marler, 1970)在研究红疣猴(*Colobus badius*)时发现:“被记录的全部用词范围,似乎是由一个连续系统组成的。”这个系统,以人类的标准难以单个地分离出成为有意义的信息。另一个共同困难是,信号源熵有时会随着动物的经历而变化,如一个动物成为另一个动物的首领(Dingle, 1972b)、随着年龄的增长和背景的变化,都会引起信号源熵的变化。黑胸绿苔莺(*Dendroica virens*)的雄性能唱出两类歌声:A类歌声是在同种雄性在一起时鸣唱的;B类(主要功能是起着通报情况的作用)主要是青春期的雄鸟,甚至在没有竞争性雄鸟存在时随意鸣唱。这两类歌声的相对频率,是一只雄鸟根据自己所处的环境情况,沿着一个连续区间而发生变化:当这只雄鸟在其领域边界附近甚至在没有竞争者时,以及在白天第一回和最后一回鸣唱时,A类歌声的比例倾向于增加(B类歌声比例下降)。其他的雄鸟可能会从这歌声A和B的比例中“读出”许多情况,但是常规的信息分析不适用于这样的系统(Lein, 1972)。

总之,一系列技术上的困难(有些在本质上是难以发现的),成了多数信息分析的障碍或陷阱,使得不可能用这一方式对整个行为的信息储存库进行分析。尽管如此,除了少数例外情况,这样的定量分析还是相当可行和令人满意的。就像我们在蜜蜂摇摆舞和蚂蚁臭迹中的分析那样,对两个根本不同的系统进行新增信息的有效性比较是可以实现的。而且,在一些狭义的、容易发现的类别(如攻击的相互作用)中,是可以测定信息传递的复杂程度和速率的。人们也有理由需要获得这些估值,而不是仅仅为了简化目的才把观察数据缩减成比特数。

冗余信息

如果要求一个动物学家只选择一个词来说明动物通讯的特征,那么他很可能选择“冗余”这个词。动物表演或炫耀,就像它们在自然界中实际发生的那样,倾向于非常重复;在一些极端情况,对人类观察者来说,简直到了愚昧的地步。这一性状,在有性炫耀和领域通报中是最为突出的。鹊鸭(*Bucephala*

clangula) 的求偶炫耀是一个典型例子：伸头、竖头、点头、伸头—叫声、竖头张望、连续叫声——这些炫耀构成难以计数的大量组合混合在一起，而这些鸭在一小时复一小时和一日复一日地不断重复它们 (Dane 等, 1959)。

动物为什么要进行如此冗长乏味的表演呢？人们可能有理由指望它们，只利用适合于其目的的一两个表演就停下来。但是，在某些情况下，可把“冗余”理解为付出的保险费。假定这些信号是连续的，以及个体间的关系很明确且随时间而变化。例如，当两竞争者企图占据一个有利位置而相互竞争时，或当一雄性和一雌性为了配偶关系时，都属于这一情况。在这些条件下，为了重新评估在变化中的相互关系，有必要不断地重复这些信号。

冗余 (信息) 也用于维持激励状态。许多动物物种的成员，在求偶期间能建立更多的配偶关系和为交配作更多的心理准备。通过激素调节方式，它们也改变彼此的繁殖生理和未来行为的信息储存库。因为这些原发效应维持时间相对较长，所以激励必须得以维持。哈雄 (Harshorne, 1958)、摩维尼汉 (Moynihan, 1966) 和巴劳 (Barlow, 1968) 认为，利用在形式上不同，但在意义上冗余的多个信号可增加激励。已发现有两种方法可维持这种激励状态。一种方法是，使某些分量 (表演) 保持固定以便容易识别，而以非预期的方式变换其他分量。橙色丽鱼 (*Etroplus maculatus*)，巴劳研究过的属于丽鱼科的一种鱼——在求偶期间保持颤动这一常见的基本形式不变，同时

在炫耀期间不断变换有关颤动参数，即用头部颤动调整腹鳍运动方位、使身体倾斜和游向同伴。第二种方法——在鹊鸭求偶活动中得到了明显的应用——只是改变各个表演或炫耀的顺序。

有利于冗余 (信息) 的另一种情况是，单个信息存在着丧失或误解的实质性危险。因此，为了保险，有必要增强具有相同意义的信号。兰德和威廉斯 (Williams, 1970) 已注意到：西印度群岛一些最大的岛屿上共存安乐蜥属 (*Anolis*) 约 10 个蜥蜴物种，它们的垂皮颜色和表演动作相互组合出的潜在信息含量，远远超过了识别这些物种所需要的信息量。他们认为，这些冗余信息，可在可见度低占优势的环境下用来保障信息传递的精确性，而可见度低是由森林生境浓密的树叶引起的。

最后，在某些情况下经过更细致的检测，可以证明冗余要比实际的更加显而易见。雷因 (Lein, 1973) 最近发现：雄性栗色苔莺 (*Dendroica pensylvanica*)，根据形态和大小的一系列变化有 5 类歌声的变化，从具有极强的结束音调和传送长距离的歌声类型，到没有结束音调和传送较短距离的歌声类型。每一类型利用的相对频率，依赖于雄鸟在其领域内的位置和它距最近鸣唱的雄鸟的距离。因此，这些歌声类型可能构成了不同的信息，借以传递这些鸟在激励程度和安全性方面的差异。雷因的初步分析向我们提供了一个警示：只有在信息传递的背景相同，或者至少在通讯中对发射和接收信息双方都没意义的条件下，才可把信号分入冗余信息类别。





第9章 通讯：功能和复杂系统

201 建立起通讯系统的总体分析概念相对简单,但要实现它却相当困难。这一总体分析分三部分:识别信息功能 (*function*),即对于通讯者来说信息意味着什么,并且因此最终在改变遗传适合度方面它起了什么作用;推论信息的进化或文化起源 (*evolutionary or cultural drivation*);详细阐明信息通道 (*channel*),即从启动信号行为的神经生理的各事件到信号发射、传递、接受和解释的各过程。哲学家们没有忽视如下事实,即人类思想正是通讯的一个特例。某些人已认为通讯的研究与逻辑学、数学和语言学同样久远和广泛。例如,C·S·皮尔斯(C.S.Pierce)、C·摩里斯(C.Morris)、R·卡尔纳普(R.Carnap)和M·米德已利用符号学(*Semiotic*)一词表示最广泛意义上的通讯分析。在源于这一分析的种种尝试中获得许多有益的见解,其中之一是认识到:甚至在人类语言中,一个词或一个短语仅仅表达了刺激与有关对象相联系的极少部分。例如“一棵树”仅暗指其全部特性中的很少部分,其中包括植物的一般属性、木质、树冠和相对大小。它并未说明其分子结构的细节、森林生态学原理,或在树木学中已经论述过的任何其他“树性”品质。总之,甚至人类语言也是与行为学家指出的信号刺激相联系的。当把语言学观点用在动物学上时,T·A·塞伯克认识到,动物处理通讯信号远比人类语言精确,并在这一基础上对于更深入一步的语言分析提供了有用的指导。他在研究动物通讯时,认识到动物通讯是由两个要素综合成的事实:第一个是行为学对通讯的进化非常重要,行为学描述了在自然环境下行为的所有模式,并推出了这些模式在遗传意义上的适应意义;第二个是与人类相适应的符号学相联系的逻辑分析技术。基于上述事实,他认为动物通讯这门学科应称为“动物符号学”(zoosemiotics)。为了把人类符号学的原理适应于动物通讯的解释,还做了其他方面的一些努力。霍克特和阿尔特曼已经系统地列出了人类语

言的结构特征,并用它们对动物的某些行为现象进行再分类。其他一些研究者(他们的工作在第8章已做了评论),把原来研究人类通讯发展起来的信息论技术,引入到动物系统的研究。马勒(1961,1967)已应用摩里斯(Morris,1946)和切里(Cherry,1957)的客观语言分类系统,企图对动物行为做出进一步的非人性化描述。

但是,过早地轻率地把动物行为研究和人类语言紧密结合起来是危险的。人类语言具有一些独特的特征,而这些特征是通过前脑(目前仍在令人吃惊地增长着)非同寻常地形成的。由乔姆斯基(Chomsky)和波斯塔尔(Postal)提出的这些深奥说法如果成立的话,那么就on能像人类的二足行走和特殊的喉部声带解剖一样,成为智人(*Homo sapiens*)的一特征性状——因此导致了不可能是一个同源的,而是一个全新的适应。把语言学术语引入动物学或把动物学术语引入语言学,只能是试探性和启发性的,而不能在所有方面使这二者的分类强求一致。正是在这一思想指导下,我考虑,对于动物通讯的研究得从现象入手,先是收集观察事实,再通过归纳法对它们进行尝试性的分类。

通讯的功能

社会行为包含一套最为远离DNA的表现型,因此这套表现型在进化上是最易变化的,既是从基因信息的转录到个体的表现型最易变化的一套表现型,也是通过增减其他无关分量最容易变化的一类表现型。所以,当通讯适用于所有类型的生物时,其中所包含的行为的来源在本质上很不相同且不可能是同源的,其功能差异很大,不可能进行简单的分类。

注意到社会行为的易变性和异质性的事实,我们就可很快抓住问题的症结所在。关键概念(过去几乎没有得到正确认识)是:分类技巧要集中到社会行为

功能的研究上。事实上，动物符号学只是再次提出了分类学理论中两个分类问题中的一个问题：如何定义分类的最终单位（这里要分类的是功能），并如何把这些单位聚类成等级分类系统，从而使这一系统成为这些单位关系的简明表示，同时又能合理地与系统发育树密切接近。在分类学上，生物的基本单位是物种。有着共同的世代相传而彼此十分相似的个体群定为一个物种，而大体上凭主观标准把类似物种聚类定为属；相似和有关的属聚类成科；依次由一些科聚类成目。如此类推可向上聚类成门和界。在具有创造性的功能分类中，研究动物行为的工作者把信息作为分类基本单位。分类学者虽然不是以物种为单位进行工作，但他们仍或多或少在自觉地履行着同样的理念。标有“信息分类”的一套信息是符号学中等价的属或科。以前没有哪个表述会比信息分类给出的定义和意义更有效，更深刻。因此，考虑动物通讯意义的最好方式，是在功能分类中从简单而相对精细的定义的目录开始，即从我们的字符学分类中的“物种”开始，然后再进行聚类。以下讨论的各类别使现有研究成果得到了相对完整的表达，但这些类别并未进行尽可能精细的划分。例如有性信号至少可分成 6 亚类（其中许多有广泛重叠的现象），而社会昆虫的职别抑制信号则可更精确地与许多不同的职别相匹配，等等。

促进和模仿

由于一个物种—动物（模型动物）的存在而诱发的行为，以及其他成员对其行为模式进行逼真的模仿（见第 3 章），就可构成广义上的通讯活动。有理由认为，模型动物并非“想”改变伴随动物的行为。利用麦克凯伊（Mackay, 1972）的表达，模型动物没有估测自己活动效应的估测器（evaluator），因此其信息传递是一种直觉作用而非通讯。现在我们可暂时不管这种语义上的区别，而是注意到，在许多情况下，可能确实存在一定程度的估测或者鉴别活动。家系群和紧密联盟的社会各成员的活动往往是高度协调的，因为这样的类群或社会作为一个单位活动，对于领导者和随从者都是有利的。群体中的一个成员改变某一行为，例如阿拉伯狒狒群中的迈摇摆步或鸟群中的仪式化拍动翅膀，往往用来诱发同群成员也采取某一行为的信号。社会昆虫在类群活动的协调中，

已把这种诱发或促进作了最大的发挥：黄蜂离巢外出觅食，倾向于诱发促进附近的黄蜂也外出觅食；开始筑土巢穴或其他巢穴的蚂蚁和白蚁，会吸引同巢的伙伴一起来参与这些劳动，如只要蚂蚁物种——大眼蚁的工蚁看到一只工蚁在快速运动，它们就会受到激励和吸引。这种称为招引行为（Kinopsis）的通讯形式有助于捕获和制服猎物。这一促进的结果是在时空上集中了整个类群的努力，这是明显地既有利于信号发射者又有利于信号反应者的一种协作形式。

监 控

与促进和模仿互补的一个功能是持续观察另外一些动物的活动情况。食物或水的存在、领域竞争者的入侵和捕食者的表现，都可从邻居成员的活动中“读”出来。甚至从最为广泛的意义上来说，监控是否为真正的通讯是个有待讨论的问题。

接 触

在某些环境下，社会动物利用信号只是为了使类群中的各成员保持接触。在可见度很低的环境下生活的物种，这种习性尤为常见。南美獭（*Tapirus terrestris*），利用短促的“平滑尖叫声”维系生活在雨林生境的稠密植被中（Hunsaker 和 Hahn, 1965）；类似狐猴的原孤猴（*Propithecus verreauxi*）利用“咕咕声”达到了同样的目的（Alison Jolly, 1966）。动物相互鸣唱（在鸣唱期间相继迅速改变音调）是一种保持联络接触的信号。这一现象广泛存在于蛙类和鸟类，也至少存在于灵长类的两个物种——树鼯（*Tupaia palawanensis*）和合趾猿（*Symphalangus syndactylus*）（Hooker 和 Hooker, 1969; Williams 等, 1969; Lamprecht, 1970; Lemon 1971b）。最近培恩和麦克威（Payne 和 Mcvay, 1971）分析了座头鲸（*Megaptera novaeangliae*）的非同寻常的相互鸣叫声，认为这可能是用来保持家系群或鲸群内成员间的联络接触（尤其是在远洋迁移中更是这样）。鸟类和座头鲸的相互鸣唱，在该章后面还会进一步讨论。

个体和类型识别

社会昆虫中的成员广泛具有识别不同职别的能力。在巢中，蚁（蜂）后会得到优厚的待遇，首先工

蚁(蜂)会从同一职别的处女雌的成员中把它们识别出来。在最大的集群中,这些被识别出来的多产个体一般受到保育工职的加倍照顾,保育工职经常舐这些多产个体,并用反哺食物和富营养的卵饲喂它们。至少在蜜蜂中有3种独特的信息素涉及上述过程:由下颌腺分泌的顺式-9-酮-2-癸酸和顺式-9-羟-2-癸酸以及由柯谢尼科夫腺(Koschevnikov's gland 位于螫刺基部)分泌的尚未鉴定的挥发性吸引剂。无螫刺蜂属(*Meliponini*),从事筑巢的工蜂会留出一条道通向巢中的蜂后室,以允许蜂后吃到反哺的花蜜和花粉以及它们产在顶部的卵。木白蚁属(*Kalloterme*s)的某些职别,制造出数量很不相同的主要挥发性吸引物2-乙烯醇,借此改变它们自己的集聚能力。在社会膜翅目的集群内,雄性这一类群一般都受到排斥,工职(全是雌性)为它们提供很少的食物,饥荒时常常被驱逐出巢外或被杀死。

除了工职能识别职别的这些例子之外,有证据表明,工职还有识别生活周期中不同发育阶段的能力。蚂蚁中相对原始的切叶蚁属的工蚁不能区分卵和微小的一龄幼虫,所以当卵孵化后,其幼虫会暂时留在卵堆中间。但是,一旦它们蜕皮进入第二龄幼虫,就会被工蚁搬移到一分离堆中(Weir, 1959)。卵、幼虫和蛹分离成不同堆的倾向,几乎是蚂蚁的一个普遍性状。从火蚁的幼虫中可提取一种识别物质,把这种物质转移到前面的无生命的一龄幼虫模拟物时,工蚁就会把这些模拟物搬移到幼虫堆中(Glancery 等, 1970)。而且,多数蚂蚁的工蚁能区分二类或更多类型的幼虫(LeMasne, 1953)。原始的社会异族蜂类(*Allodapiine*),上述能力达到了极端程度(Sakagami, 1960)。在法老蚁(*Monomorium pharaonia*),工蚁还能区分出雄卵和雌卵(Peacock 等, 1954)。

在大多数社会昆虫中,职别和生活周期中各发育阶段的识别,似乎是通过触角接触完成的。这一事实本身就隐含着化学感受作用,尽管布莱恩(Brian, 1968)猜测:红蚁属幼虫发育的某些阶段可能用其茸毛的差别(在低放大倍数下我们很容易观察到这种差别)加以区别。已知有两种情况的通讯似乎是通过气味进行远距离传递的。当农蚁的工蚁要产营养卵(仅供其他个体食用的一种特殊卵)时,它们就在空气中摇摆其触角以寻找饥饿的幼虫;当它们来到饥饿的幼

虫头部前约1厘米以内时,就靠近它并把卵准确地放在它的口器上。弗里(1969)业已证明:只有蜜蜂幼虫的气味才能引起蜜蜂工蜂外出觅食花粉;如果工蜂直接与幼虫接触,则会增强这一效应。

脊椎动物的一个普遍性状是具有区分幼婴期、青少年期和成年期个体的能力。这里大致用到了一些感觉器官,其中包括听觉、视觉和味觉。这一反应往往是专一的。往往像昆虫那样,反应方式是固定的。丽鱼科的朴丽鱼(*Haplochromis bimaculatus*)只需通过气味就能区分幼体和鱼秧:成体鱼放入(已移走鱼秧)的“鱼秧水”或(已移走幼体)的“幼体水”中,则成体鱼会做出对鱼秧或幼体的专一性或特征性反应。守雏鸟的双亲至少部分是通过雏鸟张嘴时的不同表现而识别其雏鸟的;在少数物种中,如爱斯特里迪德雀(*estrildid finches*)的一些物种,这种效应可通过嘴鲜艳的颜色得到增强,在此基础上通过特定的匹配标记还可进一步增强(Nicolai, 1964; Eibl-Eibes fel, 1970)。但是,上述识别往往需要一些背景刺激。例如,歌鸫的雏鸟必须在巢内方能被其双亲认出来,放在巢的数厘米之外就有饿死的危险。

高等脊椎动物物种中的一个共同点是,各个体可通过它们发射特定信号的方式区分彼此。靛蓝鸫、美国歌鸫和某些其他鸣禽,可学会区分那些占领邻近领域的邻居鸟的领域鸣叫和那些占领远处领域的陌生鸟的领域鸣叫。当在这些鸟附近播放邻近鸟的领域鸣叫声时,它们没有异常反应。但当播放陌生鸟的领域鸣叫声时,它们就会出现煽动性的攻击反应。这种(对邻近的)亲敌现象,在以后的领域性(第12章)讨论中会有更详细的叙述。福尔斯(Falls, 1969)、西尔克(Thielcke)和恩伦(1972)的分析,揭示了这些鸣叫声的一些特殊分量,诸如白颈雀中的绝对频率和靛蓝鸫中的详细相位的形态。这些分量都随个体而异,显然这些鸟就用这些分量来区分彼此。

海鸟的各个家系依赖于与上相似的个性化信号,以稠密的、吵吵嚷嚷的集群作为一个单位而保持在一起。一只沉睡的大海鸥(*Larus argentatus*)会被其同伴鸣叫唤醒,但不会受到其巢周围的其他大海鸥的鸣叫干扰(Tinbergen, 1953)。在一些特殊情况下,塘鹅(*Sula bassana*)在飞入其伙伴视野之前,其伙伴就已知道它们在向自己的方向飞来。根据怀特(1970)

的发现，塘鹅着陆前的鸣叫声随个体而异，所以利用这种鸣叫可作为区分或识别个体的线索。年幼的普通海鸦 (*Uria aalge*)，一种大型海雀，在其出生后的最初几天内学习对其双亲的鸣叫做出选择性的反应，而双亲也很快学会识别自己的后代 (Tschanz, 1968)。

皇家燕鸥 (*Sterna maxima*) 的成体通过其后代的鸣叫声，偶尔只通过其后代的眼神识别后代 (见图 9-1)。更为明显的是，如果试验者把它们的卵移到邻近的巢内，它们仍能识别出自己的卵 (Buckley 和 Buckley, 1972)。



图 9-1 混居在饲养场的皇家海燕的成鸟和幼鸟。在这样的环境下，根据幼鸟的叫声和表现的这些单个性状，成体鸟可以识别出自己的后代。在图的中间，一亲本展开其翅庇护其后代 (自：Buckley 和 Buckley, 1972)。

205 通过对某些物种成对配偶和相互接触的信号的研究，我们可以指望发现一些个性化要素。黑伯劳 (*Laniarius aethiopicus*) 成对的配偶彼此学习二重唱。在这期间，它们实现了各“短语”的组合，纵使以后它们在稠密的丛林中隐藏了很长时间，通过对唱也能彼此识别 (Thorpe 和 North, 1965, 1966)。

哺乳动物至少同样擅长识别自己同类的各个个体。不同的物种有许多线索可以把同伴和后代与无关的个体区分开来。大猩猩、黑猩猩和红尾猴 (*Cercopithecus mictitans*) 的面部表情是如此不同，以至于人们一看就能把它们区分开来；有理由相信，对于其他的非人类灵长类同样也可做出这样的区分 (Marler, 1965; van Lawick-Goodall, 1971)。某些哺乳动物的物种，把自己的排泄物作为自己的臭迹信号留在自己的环境中，或告诉社会类群的其他成员。如所有的养犬人都知道，他们的宠物会在其领域内能在较固定的一些地点和以一定的频率小便，而这些频率之快似乎超过了其生理上的需要。我们还很不清楚

的是，这种不自主行为为什么具有如下功能：这包含在狗尿中的气味划定了狗的领域，同时也把自己的存在告诉了潜在的入侵者。气味标记在狗的祖先——狼那里很可能是使狼群领域免受捕食者入侵的方式。如海因伯格 (Heimbürger, 1959) 指出的那样，这种行为在犬科动物的其他物种是广泛 (如果不是普遍的话) 存在的。老虎和家猫以十分类似的方式来建立臭迹标记和划定领域。灵长类嗅觉最为灵敏的一类——褐狐猴 (*Lemur fulvus*)，可根据会阴腺的气味识别同种的不同个体 (Harrington, 1971)。啮齿动物常常利用气味来进行社会互动。例如沙鼠，甚至将其尿液稀释 1 000 倍，它仍能根据尿的气味识别出不同个体 (Dagg 和 Windson, 1971)。

糖飞鼠 (*Petaurus papuanus*)，新几内亚的一种袋鼠，具有明显的特点，但表面上与飞鼠相似。糖飞鼠的雄性在上述这方面的功能就更强了，它们能在物种、类群和个体水平上识别不同的个体。其雄性可用头前部腺体的分泌物标记其配偶；可用其足部、胸部、

近上肢部的分泌物与其唾液一起标记其领域。在两个例子中，这些气味都是专一的，足以使糖飞鼠雄性识别出该种的其他个体 (Schultze-Westrum, 1965, 见表 9-1)。欧洲兔 (*Oryctolagus cuniculus*) 的雄性以上十分类似的方式，利用肛门腺体各分泌物标记其占领的领域。这些分泌物与尿混合后的气味是专一的，随个体而异。这些肛门腺体的分泌物与有类似功能的下颌腺体的分泌物一道可确定欧洲兔的等级关系，所以只有首领雄兔才能用自己的气味作为标记 (Mykytowycz, 1965, 1968)。

表 9-1 雄性袋鼠 (*Petaurus breviceps*) 标记领土和同伴的分泌物来源 (自: Schultze-Westrum, 1965)

气味来源	标记领域					标记同伴
	肛门	嘴	足	胁部	腹部	
主要气味来自:						
前额腺						+
腹腺					+	
肛门区腺	+		+			
足底腺			+			
次要混合气味来自:						
唾液		+				
毛皮				+		+

哺乳动物的气味，通过一些复合混合物的融合而呈现的细微变化，使其具有个性化特点。例如，黑尾鹿 (*Odocoileus hemionus columbianus*) 的跗部气味含有数十种成分，而它们所占比例随个体而异。它们彼此通过嗅和舐对方的跗部器官，仅在这种化学感受的基础上就能识别不同的个体。D·穆勒斯-施沃兹、R·M·西尔维斯坦 (R·M·Silerstein) 及其同事发现：至少有 4 种物质诱发的效应与鹿跗部产生的总效应在定量上相同。这些物质是含有约 12 个碳原子的不饱和酯类；主要成分被鉴定为顺式-4-羟十二-6-烯酸酯 (Müller-Schwarze, 1969)。其他类型哺乳动物也广泛利用臭迹识别个体，已经证实的不同类型有如小鼠 (Hahn 和 Tumolo) 和狮子 (Schaller, 1972)，但用来识别的信息素的化学本质大体上还不清楚。

个体识别也发现存在于两个非社会物种 (成体为成对的配偶生活在一起)：食海星虾 (*Hymenocera*

picta) (Wickler 和 Seibt, 1970) 和沙漠土鳖 (*Hemilepistus reaumuri*) (Linsenmair 和 Linsenmair, 1971)。沙漠土鳖还在幼鳖之间反复变更个体的分泌物，以区分自己同窝后代和其他亲本的同窝后代 (Linsenmair, 1972)。利用体表臭迹识别一个集群的各 (伙伴) 成员，在高度社会化的节肢动物近乎是一个普遍性状，所以称之为社会昆虫。几乎在所有节肢动物种中，工职会很快识别非本集群的个体，并会把这些异己驱逐出巢外或杀死。尼克森和里班兹 (Nixon 206 和 Ribbands, 1952) 的试验表明，蜜蜂的识别气味至少部分来自于食物。汤兰格 (Lange, 1960) 证明，蚂蚁中梳栉蚁 (*Formica polyctena*) 的集群气味，来自工蚁的食物和巢壁的化学物质。这些昆虫除了外表皮臭迹这样一些外部因素外，还存在着遗传决定分量使工职 (工蜂、工蚁) 能识别出异种成员，并且在一定程度上还能识别出外来昆虫。威尔逊最近已广泛地但仍是初步地评论了有关集群臭迹的文献 (1971a)。至关重要，关于这些臭迹的化学本质人们仍毫无所知。只有知道这一信息后，去推测臭迹的来源、传递或在物种内 (间) 的遗传方差和表现型方差，对集群识别的相对重要性才是有意义的。

保守者可能认为，个体的识别没有构成真正的通讯。然而，所有其余的社会 (信息) 的收集储存都依赖于个体识别信息的不断输入。这一输入的细微变化会引起类群成员相互作用的即时变化。如果实验者把一蚂蚁幼虫从窝堆中拾起来，放入邻近一个生存条件不够好的小室内，那么工蚁会即时地把它拾起来带回原处。如果试验者用溶剂轻轻清洗幼虫表面以干扰其臭迹，幼虫就会被杀死或吃掉。如果实验者把一只没有其母臭迹的羊羔送入母亲身旁时，其母会驱走它而使它挨饿。在上述每一情况下都会激活其他一些行为模式，但是这些模式的激活依赖于持续不断接受的识别信号的时间和方向。

等级信号

这是用表现和信号发射 (本质上往往是元通讯) 上的不同特性来识别首领等级系统内的各个体的等级。这一课题已在第 8 章的另一背景条件下讨论过了。

讨食和喂食

在鸟类和哺乳动物中，讨食和喂食已得到了广泛的进化。巢中幼鸟是通过如下信号识别其回巢亲本的：回巢叫声、亲本在巢上方盘旋飞行的情景、亲本飞落时巢的振动情况或上述各信号的各种组合。然后，这些幼鸟张开嘴而对亲本回巢做出反应。幼鸟张嘴的视觉刺激，引起亲本给幼鸟喂食或把食物反哺给幼鸟。在这一过程中，可能还伴有其他一些更为专一的信号。成体大海鸥喙下端有一醒目的红圆点，引导幼鸟对准这一位置使它们最容易获得反哺食物（Tinbergen, 1951）。幼鸟稍大和行动更为灵敏时，一般利用展翅运动来讨食。当鸣禽展翅时，秃鹫（*Geronticus eremitio*）和澳大利亚林燕（*Artamus*）也展翅并慢慢煽动（Immelmann, 1966; Wickler, 1972a）。在早熟鸟类没有讨食和喂食现象，可用特定的引诱吃食的形式替代。当一只母鸡发现食物时，它会通过咯咯咯的叫声把其后代引诱到它的附近；它也可以通过重重地啄地，啄起一些食物颗粒后又使其重新落回地面引诱后代（Wickler, 1972a）。

哺乳动物是通过相对简单的讨食和喂食信号完成哺乳的。在鹿、羚羊和有关的有蹄动物中，生有一头或两头幼仔的母亲把腿分开站立，以让其幼仔从其下方接近其乳头而吃奶。一次生更多个幼仔（如猪和与猪有关的猪科动物）的母亲，会侧躺下为其幼仔喂奶（Fraser, 1968）。这两类有蹄动物的幼仔都很早熟，而野猪和家猪是极端情况——出生后的1小时内就可跟随母亲走路。树鼩鼯偶尔给其幼仔喂奶时，母亲只是把腿分开站立（Martin, 1968）。在某些哺乳动物的物种中，亲本会用一些特殊方法使其后代的取食更接近于成年的取食形式。当松鼠、大鼠和其他啮齿动物的幼仔长得稍大时，它们就要学习在巢区如何从其母嘴中直接获得食物，从而可以事先获得它们在以后觅食过程中会碰到的一些经历，海岛猫鼬（*Suricata suricatta*）——麝香猫的近亲——在喂食过程中增加了一喂食刺激：当母亲觅食回来后，首先把食物叼在嘴上让幼仔取食；如果幼仔没做出适当反应，它就在幼仔面前跳来跳去，直到幼仔直接取走食物为止（Ewir, 1963）。胡狼、非洲野狗和狼，如鸟类那样把食物反哺给它们的幼仔，而这些幼仔已进化成一定的通讯形式来启动取食行为：它们强有力地用

鼻子摩擦成体的嘴唇以诱导成体进行反哺，有时幼仔的头直接伸进亲本张大的嘴中取走食物（Mech, 1970; H·和J·van Lawick-Goodall, 1971）。

考拉（*Phascolarctos cinereus*）——专门以桉树叶为生的一种特殊的澳大利亚有袋动物，有一种非常规的喂食形式。幼仔在开始自己能吃桉树叶之前的约一个月期间，幼仔的母亲以粪便的特定形式提供乳状食物（不像其正常的滴状物）。这些由半消化桉树叶构成的糊状物从母亲的肛门排除而供幼仔舐吃（Minchin, 1937）。这一行为跟白蚁中的直肠交哺现象（这一现象以后要作简要说明）很相似，其目的也一样——把肠道起消化作用的共生菌在个体间和世代间进行传递。

讨食和喂食在脊椎动物成体间（恰与幼体与成体间的情况相反）是罕见的。成功捕到猎物的非洲野狗，返回巢穴时会把猎物反哺留守在巢穴的成年野狗（Kuhme, 1965a, b）。成年的猕猴、狒狒、长臂猿和黑猩猩偶尔也会讨食——或是带着讨好的神态进行试探，或者是手掌向上伸手讨食。在狒狒和黑猩猩中，如果其中一个个体捕获了一只小羚羊、小猴或类似的其他猎物，并且它已控制了这些猎物，那么在这一情况下讨食和食物共享表现得最为明显。

食物交换在社会昆虫中达到了顶点，事实上这种交换是构成其集群的组织基础。当食物为液态形式（从嗉囊中通过反哺得到的液态食物或作为与消化系统有关的特殊腺体的分泌物）时，这种食物交换就称为交哺现象（*trophallaxis*）。在高等社会昆虫中，交哺现象甚为广泛但还谈不上普遍。它遍及整个真社会黄蜂类，其中包括社会性相当原始的长胡蜂属（*Polistes*）。在这些蜂群中，交哺现象的模式表现出高度的不一致，这种不一致反映在有关物种在系统发育上的地位不同，以及所处环境食物习性和巢穴形式的不同。在大黄蜂（一种原始的社会类群）中，其工蜂只是把花粉放在卵或幼虫上，成体和幼虫很少直接接触，而且液体食物的交换是极为罕见的（Free, 1955b）。集蜂类的巢室是封闭的，但至少某些低等社会物种的雌蜂会在一定的时间间隔打开巢室，以便为幼虫补充食物；而高等社会物种的雌蜂，却是在整个时间内都把巢室打开，并有规律地服侍其内的幼虫（Batra, 1964; Plateux-Quenu, 1972）。即便如此，仍还没有证据表明：成体对幼体是以反哺形式喂食的，甚至成体

间可相互反哺；用毛舌蜂属 (*Lasioglossum*) 的试验集群 [参与试验的有集蜂属和林蜂属 (*Evylaeus*)] 试图诱发这种反哺的努力也失败了 (Sakagami 和 Hayashida, 1968; Michener 等, 1971)。无刺蜂族 (*Meliponini*) 的封盖巢室是为了防止成体无刺蜂给幼虫喂食, 但成体之间的反哺却是平常的事 (Sakagami 和 Oniki, 1963)。蜜蜂集群的巢室虽然是开放的, 并且工蜂为其内的幼虫不断提供食物, 但它们不是直接反哺到幼虫的口器上; 相反, 成年蜜蜂间彼此反哺却很常见。工蜂以从其嗉囊中反出来的水、花蜜和蜂蜜相互反哺, 但幼虫和蜂后接受的, 多数是由工蜂颌下腺酿造的皇浆蛋白质或巢内食物 (Free, 1961a)。异族蜂以反哺方式喂它们的幼虫 (幼虫位于巢穴的中央), 但成体间无反哺现象 (Sakagami, 1960)。

蚂蚁中的交哺现象也反映在系统发育上。迄今为止研究过的蜜蚁复合群 (myrmecioid complex) 所有物种的工蚁都能进行液体食物交换。由蜜蚁亚科 (*Myrmeciinae*) 组成的原始喇叭狗蚁, 这种习性或者很罕见, 或者可经常看到但执行起来很不完善 (Freeland, 1958)。在较高等的蜜蚁类的一些亚科 [灵蚁亚科 (*Aneuretinae*)、长颈蚁亚科 (*Dolichoderinae*)、蚁亚科 (*Formicinae*)] 这种食物交换是常见的, 并且在最后两个亚科, 在集群工蚁的努力下, 这种分配还相当公平。在猛蚁复合群 (peneroid complex) 的主要类群中, 与蜜蚁复合群比较, 交哺现象更具有变异性, 但极端情况较少。在钝刺蚁属 (*Amblyopone*), 属于最原始的现存猛蚁类之一, 显然没有交哺现象, 但对猛蚁类的其他物种的仔细研究中却发现了有限程度的交哺现象 (Haaskins 和 Whelden, 1954)。某些蚂蚁物种, 例如蜜蚁属 (*Myrmecia*)、农蚁属 (*Pogonomyrmex*)、细胸蚁属 (*Leptothorax*)、虹蚁属 (*Iridomyrmex*)、蚁属 (*Formica*) 和长颈蚁属 (*Dolichoderus*) 的某些物种, 它们产下特殊的营养卵, 以补充交哺现象的不足; 至于农蚁属的一个物种 (*P.badius*), 已完全用这种营养卵的食物交换形式取代了交哺现象。

交哺现象也普遍存在于白蚁中 (Alibert, 1968; Noirot, 1969a)。迄今为止研究过的属于木白蚁科 (*Kalotermitidae*) 和犀白蚁科 (*Rhinotermitidae*) 的全部低等白蚁物种, 其集群成员相互交哺用的是两种食物: “胃食”——来源于唾液腺和嗉囊; “肠食”——

来源于后肠。“胃食”是蚁王蚁后和幼虫的主要营养物质。它是清澈液体, 在起源上几乎全是分泌物, 但偶尔混有木屑末。“肠食”是肛门的排泄物。这种排泄物与普遍的粪便大不相同, 因为它含有普通粪便中缺少的共生性鞭毛虫, 并与水有更好的亲和性。显然, 这种“肠食”交哺现象的主要功能把共生性鞭毛虫传给在蜕皮中已丧失了这种鞭毛虫的同巢伙伴。白蚁具有典型的昆虫纲性状, 即它们的前肠和后肠, 随着蜕皮其内壁有蜕皮层和几丁质层; 前、后肠这两部分内层在蜕皮后的一、两天内会从肛门排出, 从而也从后肠带出了活的共生性鞭毛虫。新的蜕过皮的白蚁由于丧失了消化纤维素的能力, 必须从其巢伴那里获得新的共生性鞭毛虫。在肛门交哺现象中排泄的“肠食”流汁, 几乎可以肯定也是营养物的次级来源, 但它在这方面的的重要性还未加分析。高等白蚁 (白蚁科) 消化纤维素时不依赖于共生性鞭毛虫, 也丧失了肛门交哺现象的习性, 同时其未成熟阶段完全依赖“胃食”液为生。与低等白蚁的幼虫不同, 高等白蚁的幼虫在形态上很不同于非幼虫个体——在第二次或第三次蜕皮中经历着根本的变化。在上述蜕皮发生前, 幼虫全是白色的, 具有软的外骨骼和非功能的大颚。诺伊洛特认为, 白蚁科较老的若虫也接受“胃食”液, 但也能接受木屑和真菌。 208

在某些前社会节肢动物中也有复杂的食物交换形式。穴居蟋蟀 (*Anurogryllus muticus*) 的雌性用营养卵喂给它们的若虫 (West 和 Alexander, 1963)。食尸甲虫 [食尸甲虫属 (*Necrophorus*)] 的雌性喂食时与幼虫的相互作用的方式, 极像母鸟喂食时与其幼鸟的相互方式; 当雌性食尸甲虫接近其幼虫时, 幼虫就把其前半身抬至空中并抱合其腿作讨食样的动作; 然后雌性甲虫张开其口器把液状食物逐一反哺给幼虫 (Pukowski, 1933)。更为令人吃惊的是, 蜘蛛少数物种的雌性——球膜蛛科 (*Theridiidae*) 成员——还很有规律地为它们的后代反哺食物 (Kaston, 1965; Kullmann, 1968)。

就目前的分析, 交哺现象是通过化学信号和触觉信号的结合作用进行调节的。一般来说, 潜在的供食者, 识别和接近潜在的受食者主要是通过化学信号, 也许还通过接触。但讨食却是通过特定物触觉信号完成的。高度激励的蚂蚁供食者, 迎头接近同巢伙伴、张开其口器并反哺数滴液体作为礼物;

与此相对照，讨食是讨食者的触角或前腿在潜在供食者的下唇部作快速而轻巧的摇动，而其口器却正好在供食者张开的口器下方。讨食者的这一动作，引起了供食者嗉囊中食物的反射性反哺(Holldobler, 1970)。以类似的方式，白蚁受食者用其触角和口器抚摩供食者的末端腹节而诱发肛门交哺现象，同时也引起了“胃食”液的喷出。

弗里(1956)用了一系列独出心裁的试验分析了蜜蜂的交哺行为。控制交哺行为的是在蜜蜂的头部而不是其他部分，一个新鲜的蜜蜂断头(即头与身已分离)足以诱发蜜蜂的讨食和喂食行为。弗里注意到：在交哺中，属于同巢伙伴的头比属于外来者的头更有效。事实上，头部气味是如此重要，以至于他用摩擦过蜜蜂头部的小棉球也偶尔会引发蜜蜂的一些交哺反应。触角对交哺也具有刺激作用——没有触角的头不及具有触角的头有效；由于丧失触角而丧失交哺部分，可用相当于触角长短和大小的铁丝插入头部模拟触角而得到恢复。显然，触角不仅可诱发交哺，而且还可引导供食者和受食者的口器对接在一起。

蒙塔格纳(Montagner)对属于黄胡蜂属(*Vespula*)的社会黄蜂研究指出：交哺通讯是精细和持久的。当他利用黄蜂(而不是蜜蜂)重复弗里的试验时，结果大多数是相反的。明显的现象是，工蜂断头的气味，能吸引似乎准备要进行食物交换的工蜂，但这些断头本身不足以引发讨食和供食。固定在断头上的每秒振动20~100次的人造(铁丝)触角，可诱发一定程度的交哺现象，但活工蜂在7秒或更短的时间内就中断了接触。蒙塔格纳业已指出：只有成对的讨食者和供食者，根据如图9-2特定模式进行连续的触角相互接触，才能维持交哺现象。

社会昆虫的交哺现象是个复杂的研究课题，它涉及职别决定生理学、优势行为、劳动分工、信息素扩散和集群组织的许多其他方面。最近威尔逊(1971a)已综合了这一课题的大量文献并进行了解释。

修饰和修饰邀请

修饰是通过动物不同系统发育枝的不同组合进化而来的一套选留行为。虽然这些行为表面上彼此相似，但在许多机制的细节上却是不同的，它们具有不同的功能。所以，把所有类型的修饰行为放入一个单一的功能类型中，坦白地说是出于方便的考虑，部分

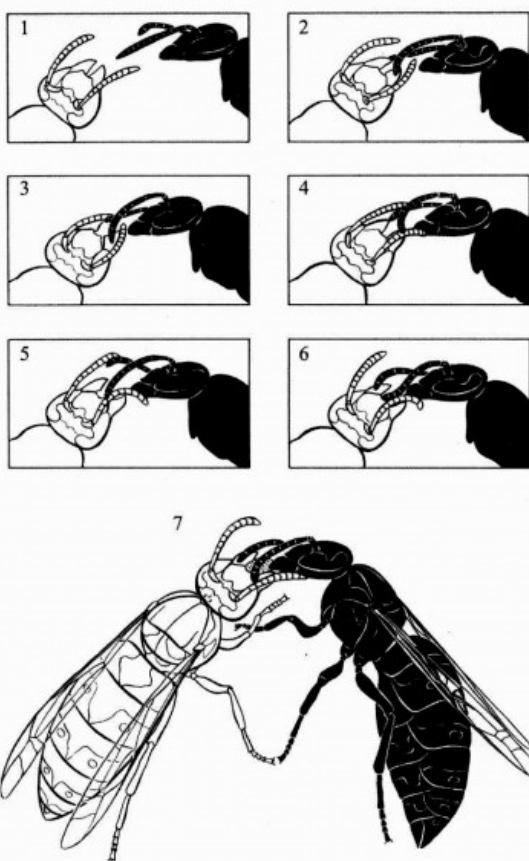


图9-2 社会黄蜂(*Vispula germanica*)工蜂间的交哺现象。右边的讨食者接近供食者，并把其灵敏的触角放在供食者下口器的末端(1, 2)。供食者用其触角与讨食者触角紧密接触加以回应(3)，然后讨食者用其触角上下地轻轻拍打供食者下口器的上方(4~7)。如果这一相互作用得以继续，则供食者开始反哺，讨食者就能获得食物(自: Wilson, 1970a, 根据 Montagner)(此图在原书 p209)。

也是我们对修饰行为中大多数单个变量的适应意义还不够了解的反映。

然而，关于修饰在脊椎动物和社会昆虫中的意义可以做出一定的综合归纳。脊椎动物利用异体修饰(即为别的个体的修饰)，在一定程度上是作为卫生互助的一种方式，并且这可能是修饰的主要功能。但是，异体修饰是所有社会行为中最容易仪式化的行为之一，并在重复不断地转化成安抚和联盟的信号。后面这些社会功能常常还掩盖了卫生互助功能——在极端情况下，还可整个地丧失了卫生功能。在社会昆虫，异体修饰大体上仍是一个神秘的过程。其基本功能可能是卫生互助，尽管还缺乏直接证据。有时异体修饰还传播信息素，因此也可能帮助群集的气味扩散和标

记。所以，和脊椎动物一样，社会昆虫的异体修饰至少在某种程度上似乎已进化成一种类群联盟的方式。

209 鸟类中的异体修饰(更正确的说法是异体饰羽)，明显地(如果不是专门的话)具有通讯功能(Sparks, 1965, 1969; Harrison, 1965)。此行为在鸟类中有一个零散的系统发育分布，且仅发生在极少数物种——几乎整个限于有大量身体接触的物种，如梅花雀(梅花雀科)、莺类(画眉科)、白眼鸟(绣眼鸟科)和鸚鵡(鸚鵡科)。高级社会行为可能与身体接触有着重要的相关关系，因为某些鸦和相关鸟类(鸦科)的个体接触时就有异体饰羽行为，异体饰羽在功能上通常是一种安抚表现：如果鸟类仿佛要像异体饰羽那样对恐吓或攻击加以回应时，那么这种恐吓或攻击一般都会被抑制下去。至少在一个物种——燕八哥，当其攻击企图受挫时，作为攻击的一种相反的行动——异体饰羽就会发生。异体饰羽除与身体接触和社会性有关外，还在性二态物种或构成持久配偶物种(或二者兼有的物种)中最常见。当这些鸟第一次相聚一起或久别重逢时，异体饰羽在种内就达到了最高潮。在异体饰羽中，鸟类采用不同的邀请姿态，如羽毛蓬松和仿佛像要保护眼睛似地那样把头缩回。在多数情况下，可有理由把这些姿态解释向安抚或撤退行为转换。鸟的修饰行为几乎是针对头部的，而头部是自己修饰时无法触及的少数身体部位之一。这一情况可能表明：鸟类的异体饰羽在功能上也有纯粹的卫生互助成分，只不过大体上在进化中被其仪式化信号掩盖了。

210 在啮齿动物中广泛存在异体修饰，即一个体轻啃另一个体的皮肤(见图9-3)。这种行为常见于处在冲突状态中的啮齿动物，尽管也可发生在其他状态，即异体修饰啮齿动物间既不表现攻击也不表现紧张的状态。异体修饰在其他哺乳动物也偶有发现，最仪式化的形式也许是摩弗仑羊(*Ovis ammon*)——南地中海地区的一种山羊——的表演：两只雄山羊为争夺首领位置争斗之后，败者立即举行舐胜者(首领)的颈部和肩部的妥协仪式；而胜者为配合这一过程自己也在腕关节处(即在其“腕部”)跪下让败者舐(Pfeffer, 1967)。

在灵长类中，异体修饰是一种生活方式。在系统发育上，通过从低等到高等类型的观察，我们可以明显看出：这种修饰经历了从依赖于嘴和牙，到近乎专门利用手的演变过程。树鼯应用平伏的下部门齿作

为“齿梳”以其齿和舌进行修饰。狐猿(无可置疑地是灵长类中最原始的生活类型)能用齿、舌和手十分协调地修饰(Brettner-Janusch 和 Andrew, 1962)。在高等灵长类中，手是基本的修饰工具。修饰的基本动作包括：通过拇指和食指抽拉毛发、逆着毛束方向以不定的旋转模式擦拭拇指和用指甲轻轻地抓把毛发。把通过这些动作散落下来的东西送到嘴里品尝，有时还吃下去(Spark, 1969)。狮尾狒狒(一种长毛地面猴)以一只手张开把毛发压下去，同时用另一只手又把毛发拾起来。令人惊奇的是，黑猩猩和大猩猩用其非常灵活的嘴唇大量地整理其毛发，而这可能是一种次级进化行为。



图9-3 野生大鼠轻啃皮肤的异体修饰。而在其他哺乳动物，异体修饰在通讯中的功能主要是安抚妥协(自：Barnett, 1958)(此图在原书 p209)。

在高等灵长类，异体修饰至少部分地是为群内同伴做清洁工作。用手可全面地除去身上的寄生虫，而用手(有时甚至用嘴舐)可把伤口弄干净(Carpenter, 1940; Simonds, 1965)。波伊里(Poirier, 1970a)在对尼尔吉里叶猴(*Presbytis Jchnii*)的研究中发现：它们把62%的时间花在被修饰者自己触摸不到部位的异体修饰上。

同时，大多数灵长类物种在应用异体修饰时具有极强的社会作用。在队群成员间的活动相遇期间，修饰与攻击这两种行为呈现反向关系：当一种行为在频率和强度上上升时，另一种行为则下降。在事态紧张的情况下，这些灵长类动物要么为别的个体修饰，要么享受别的个体修饰。这些做法很少会使恐吓或战斗进一步恶化，而事实上似乎化解了一场场争斗。在大多数高等灵长类物种中，首领个体接受其下属个体修饰的机会似乎是大得不成比例(与它给下属修饰比

较)。这种异体修饰的关系,如果被进一步的研究证实的话,完全符合我们对这一行为的主要作用的概念,因为获得最大利益的正是接受者——享受修饰的个体。然而,这一一目了然的概念至少有一个令人迷惑的例外:在蜘蛛猴 (*Ateles geoffroyi*) 中,地位高的成员要完成大多数的修饰工作 (Eisenberg 和 Kuehn, 1966)。母亲的大多数精力要花在其幼仔、群队其他成员及其有性配偶的繁育成体身上。萨埃曼 (Saayman, 1971b) 指出了南非大狒狒雌性的修饰模式是如何使修饰作为具有无可置疑的社会意义的方式而发生变化的:未发情和喂奶期的雌性修饰很少,并主要是在情况相似的雌性之间进行。发情期的雌性属于修饰盛期的一类——在卵泡期,它们与年轻的和亚成熟的雄性情投意合,在(发情期)中期,它们转向成熟雄性而与亚成熟雄性只有少量的修饰行为。卡夫曼 (Kaufmann, 1967) 在恒河猴的研究中,也报道了与此十分类似的修饰模式。同样重要的是,异体修饰得到了极为明显的发展,并在攻击性的有组织的物种中表现出明显的社会作用 (Marler, 1965; Sparks, 1969)。异体修饰在猕猴和狒狒中,是最花时间的一种社会互动方式,但在相对和平的大猩猩和红尾猴中,异体修饰却不常见且多限于卫生互助;而关于这一规律,黑猩猩提供的却是一些模棱两可的证据。珍妮·范·拉维克—古多尔 (Jane van Lawick—Goodall) 把异体修饰看作是戈木比溪谷公园 (Gombe Stream Park) 的黑猩猩的主要社会行为,但雷诺尔兹 (Reynolds, 1965) 在巴东戈森林 (Budongo Forest) 的 300 个小时的观察中只明显地看到了 57 个这种行为的例子——这一数字与这个物种所具有的相对不具有攻击性的本质更为符合。

虽然修饰邀请行为在高等灵长类动物一般不具专一性,但它随物种的不同而有明显的不同。大猩猩在仪式化安抚活动中首先显示其臂部,然后,显出希望同伴给它修饰的部位 (Schaller, 1965a, b)。恒河猴阻断可能成为其修饰者的去路(以一种宽松的非攻击性的方式阻断)。它们也仰卧在乞求妥协者的旁边,或者显露出颈或胸以让乞求者修饰。狒狒典型地显示其臂部或颈部,赛克斯猴 (*Cercopithecus mitis*) 显示其头顶,小长尾猴 (*C. talapoin*) 为了显示颈的背面,而背对修饰者躺下 (Rowell, 1972)。修饰者聚精会神地在要修饰的部位修饰,而被修饰者放松全

身,并且还可能闭着眼睛表现欲睡的样子。灵长类伙伴间周期性地彼此亲亲嘴,是它们安抚妥协的信号。

社会昆虫中的绝大多数工职,利用其唇舌对同巢伙伴进行修饰,而极少利用其大颚(在功能上相当于灵长类的手)。例如,在长胡蜂属 (*Polistes*) 中,至少某些社会黄蜂会进行修饰 (Eberhaard, 1969)。但这一现象只偶尔出现在无刺蜂类中 (Saakagami 和 Oniki, 1963),在大黄蜂 (Free 和 Butler, 1959) 和原始的球聚蜂中 (*Dialictus zerhyrus*; Batra 1966) 极为罕见乃至缺乏。社会昆虫中异体修饰的意义还未真正了解,我们只能猜测其相互卫生的活动在一定程度上是有利的,在传递集群气味和信息素方面也可能有一定的作用。例如,蜜蜂的蜂后物质 9-酮壬烯双酸开始就是以这一方式从蜂后向工蜂传递的 (Butler, 1954)。与此形成鲜明对照的是,大黄蜂既无同巢伙伴的修饰也不利用蜂后物质。蚂蚁也许用这一方式传播苯乙酸和由后胸侧腺分泌的其他杀生物质,借此抑制真菌和细菌的生长而保护了集群,这些物质是洞穴社会生活的主害之一 (Maaschwitz 等, 1970)。根据海达克和米拉姆 (Haaydak 和 Milumc 1955) 的研究,在异体修饰中蜜蜂的工蜂采用了一种特殊邀请表演,他们称这种邀请为修饰舞或振颤舞——邀请工蜂快速反复地向左右颤动,同时用其中部的两腿试图梳理其胸毛。这一行为往往(但不总是)诱发邻近的工蜂接近邀请工蜂,并用其大颚修饰邀请工蜂腹柄上和翅基部的被毛层,这是蜂自己清洁不到的两个部位。

报 警

给一类群同伴报警就是告诫同伴回避任何形式的危险。通常,危险发生在接近捕食者或领域入侵者的情况,但也不尽然:例如在白蚁中,报警的臭迹物质释放在巢壁的裂缝处。虽然大多数报警信号在其通报的范围内是普通的(没有专一性),但有少数报警信号却是相当专一的。根据艾伯哈德的研究,长足胡蜂属 (*Polistes*) 的纸黄蜂以独特的专一方式对其巢内的某些寄生物发生反应。特别是,当识别出聚球蜂属 (*Pachysomoides*) 的姬蜂在巢上或巢附近时,纸黄蜂就会发出一阵强烈的短程跑动和翅膀振动而迅速传到全巢。哺乳动物的报警吼叫大多没有专一性,但黑长尾猴——栖树非洲猴——以至少 4 个或 5 个声

音构成的“语汇”能通报发现敌情。蛇会发出特定的“除脱”(Chutter)声,小鸟或小哺乳动物捕食者发出急促的“嗯”(uh!)或“呢啊”(nyow!)的叫声;长尾黑颌猴只要一看到大型鸟捕食者,就会发出如同“拉普”(rraup)的叫声。当这种大型鸟或大型哺乳动物捕食者靠近时,长尾黑颌猴就会发出啾啾声和惊恐的咆哮声。长尾黑颌猴的反应随着不同的信号而变化:蛇的“除脱”声和小捕食者的叫声引起猴对危险的注意。听到“拉普”的叫声,表明在某处存在着大型鸟捕食者,促使猴从开阔地和树顶上撤离进入茂密的丛林中。其他的报警声使猴盯着捕食者,同时撤退到隐蔽的地方(Struhsaker, 1967c)。

啮齿动物有可能拥有报警信息素。当小家鼠和大家鼠通过电休克或在大家鼠遭遇攻击而受到胁迫时,同种动物就会散发出一种气味而引起逃避(Muller-velten, 1966; Carr等, 1970; Eisenberg和Kleiman, 1972)。穆勒-维尔敦(Muller-Velten)发现:气味是随尿释放的,有效期在7~24小时之间。

生物对报警信号的反应,随着物种及个体接收信号环境的不同而有明显的不同。威尔逊和雷格尼尔(1971)在对蚁族蚂蚁(formicine ants)的研究中,把它们大致分成:明显表现攻击型报警的物种,在这里工蚁攻击指向骚乱的中心;具有恐惧型报警的物种,在这里工蚁向所有方向分散,同时还力图营救幼虫和其他阶段的未成熟蚁。可靠的证据表明:攻击型报警是更为普遍的形式,并作为“报警-防御系统”部分得到了进化。在该系统中,防御化学物质和对敌人进行的其他形式的攻击,对巢穴同伴也越来越成为有效的报警信号。报警通讯的某些其他方面,连同社会进化的起源在第3章已有评论。

求 助

许多鸟类物种的幼鸟和哺乳动物的幼仔,利用特定的求助叫声吸引其成体靠近它们。早熟的鸟类,如家鸡、家鸭和家鹅,当它们受冷或挨饿时会发出一种微弱不清的声音(Lorenz, 1970)。非洲野狗的幼仔被丢弃后会发出“Klage”的悲哀声(Kuhme, 1965b)。环颈旅鼠(*Dicrostonyx groenlandicus*)当受到冷胁迫或受到突然的非疼痛刺激时,会发出独有的超声波啾啾信号;而这种超声波会吸引其成年雌鼠的注意(Brooks和Banks, 1973)。灵长类幼仔受到惊吓时,

会以尖叫或惊叫声呼唤其成体。长尾黑颌猴的幼仔离开其母时,会用若干声调构成的一个音阶,以极高的强度发出哇哇的哭声(stnehsaker, 1967c)。切叶蚁的叽叽声——由第三腹节的脊刮擦第四腹节的一排细脊发出的声音——似乎主要或专门当作求助信号:当它们被诱陷落入一封闭处,特别是被捕食者压住或在洞穴内被逮住时,就会发出这种叽叽声,仅凭这种声音巢穴同伴就会前来帮助(Markl, 1968)。

结集和募集

这两个概念间不存在严格的界限。结集(assembly)大体可定义为:为了一般的共同活动把社会成员召唤在一起的过程。募集(recruitment)只是结集的一种特殊形式,通过募集,同一类型的同伴奔向需要工作的地点。

以上所有的结集信号都引起社会成为较紧密的物理构型,被动物学家称为“广告色彩”的珊瑚鱼类 212 的亮丽装饰和联合就是一个适当的例子。弗兰兹克(Franzisket, 1960)的试验表明:宅泥鱼(*Dascyllus aruanus*)这个物种的特征是通过“黑-和白联合模式”相互吸引的,并且这一反应有助于个体以鱼群的形式联合在一起。在珊瑚鱼生境中群聚大量其他类型的鱼时,珊瑚鱼类为了使鱼群快速正确地结集和协调,其许多物种具有明显的个性化色彩可能是需要的(W. J. JHamilton, III, 个人通讯)。在淡水鱼的热带鱼区集中,由鱼群构成广告色彩也得到很好的发展,这可能不是偶然的。基恩莱塞德(Keenleyside, 1955)发现:金雀鱼(*Pristella riddei*)——南美亚马逊河流域的鱼群——其背鳍上的一明显黑色斑点是聚集刺激信号。小丽鱼属(*Nannacara*)、珠母丽鱼属(*Geophagus*)和少数其他热带丽鱼科鱼类,实际上以小幅的头的侧向运动在“召唤”其幼鱼。这种运动似乎是起程远游的仪式化形式。在成体条纹丽鱼(*Cichlasoma nigrofasciatum*)中,这种高强度的仪式化还用作报警信号,其幼鱼看到这一信号不仅游向母亲,而且还聚集在母亲腹下。在物种 *Neotroplus carpinis* 中,鱼头的侧向运动极为明显,并只作为报警信号,因此其结集功能显然在进化中丧失了(Lorenz, 1971)。

阿姆斯特朗(1971)认为,苍鹭、燕鸥、鹈鹕和其他海洋鸟类某些物种的白羽,有助于在新近发现鱼

群的附近结集鸟群成员。狼的嚎叫，可把分散在领域广大范围内进行常规巡逻的狼群成员聚集起来 (Mech, 1970)。黑猩猩发现结果实的树时，就会发出具有类似功能的吼叫声以通知远处的群内其他成员 (Sugiyama, 1972)。

社会昆虫中已知的结集技术，在本质上几乎全是化学接受方式。白蚁超过至少数厘米的距离时，是通过其后肠释放出的 3-乙炔-1-醇达到彼此吸引的目的，而蚂蚁中的火蚁是通过增加二氧化碳梯度才能发现彼此 (Wilson, 1962a; Verron, 1963; Hangartner, 1969b)。在蜜蜂中，已经发现了某些更复杂的以信息素为媒介的吸引和结集形式：当工蜂发现一个新食源或与其同伴分别时间很长了，它们就会抬起腹部、露出纳山诺夫氏腺并分泌出具有强烈气味的由香茅醇、橙花醇酸、香茅醇酸和柠檬醛组成的混合物 (von Frisch 和 Rosch, 1926; Butler 和 Calam, 1969)。这些信息素会引导其他工蜂飞越相当的距离。其中的柠檬醛只占新鲜分泌液总体积的 3%，但它却是最为强效的吸引剂。也已证明 (Vetthuis 和 van Es, 1964; Mautz 等, 1972)：分群蜜蜂当第一次碰到蜂后时，纳山诺夫氏腺会分泌出具有强烈气味的混合物，从而吸引其他工蜂飞到蜂后附近。因此，混合物中的这些物质，是真正执行结集信息素功能的。显然食源的出现降低了反应的阈值，所以这些信息素转而成为第二位的募集信号。

第二种更接近连续释放的结集气味 (信息素) 是在蜂巢中发现的。这种帮助蜜蜂发现其巢的信息素对于集群似乎不是专一的，而可能与由工蜂在巢和食物场所周围连续释放的“足迹物质”相同。“足迹物质”的气味，有时在巢周围作为一种臭迹而引导蜜蜂找到蜂巢入口 (Butler 等, 1969)。巢口周围的土壤对农蚁的工蚁具有高度的吸引力。每一集群的成员能够识别自己的巢物质 (Hangartner 等, 1970)。波特·霍尔多布勒 (Bert Holldobler) 和我已确定：来自农蚁的工蚁周围的气味，对同一物种的其他工蚁也有吸引作用，甚至与巢分离时也是这样。所以很有可能 (但还未得到证明)，这种物质是窝巢臭迹的部分物质。

社会昆虫中最为神奇的结集形式，是由集群的母后操纵的。除了最原始的社会昆虫的物种外，任何一只营养良好的受过精的母后都能吸引一批工职 (工蜂或工蚁) 作为随员，使它们以头部紧靠母后。当母后

信息素被提取并转移到嗅觉中性的母后模型上时，这个模型会像自然母后一样暂时地可作为吸引中心。母后物质一种是顺式-9-酮-2-壬烯双酸；第二种是由柯谢尼科夫腺产生的还未鉴定出的脂溶性物质，该腺体是位于刺囊中的一小丛细胞，其主要管道开口于交错的呼吸孔和方肌板之间。这两种信息素，至少是使工职随员留在母后身边的部分原因。当集群通过分群过程进行分裂时，9-酮壬烯双酸的吸引能力就担当起了新的作用：当工蜂嗅到这一信息素时，就会飞向在空中飞行的蜂后。当蜂后飞到分群地址成为其新巢址 (这两种情况皆由侦察蜂引导) 时，大量的工蜂就会尾随着蜂后释放的挥发性物 9-酮壬烯双酸的臭迹来到新址。但是，一旦建立新巢的目的达到后，这种物质要使这些飞行中的工蜂安定下来就不适用了。现在，由蜂后下颌腺产生的第二种信息素顺式-9-羟-2-壬烯双酸开始发挥作用了。工蜂只能在短距离内嗅到这种物质；嗅到这种物质的工蜂又促使其他的工蜂释放出其自己的内萨诺夫腺的气味。这样，在很短时间内，整个集群就形成了一个安静而稳定的集聚体。事情还不止于此。这些酸性物质的 32 种成分除了两种成分外，都存在蜂后的下颌腺中。已鉴定的其他物质包括甲基-9-酮癸酸、壬酸以及许多其他的酯类和酸类 (Callow 等, 1964)。由蜂后其他腺体生产的这些或别的尚未鉴定的分泌物是否具有通讯功能，其可能性基本上尚未研究 (Renner 和 Margot Baumann, 1964)。

真正的募集显然只限于社会昆虫的通讯形式。蚂蚁、蜜蜂、黄蜂和白蚁已以许多精巧的发出信号的方式使工职结集起来协作进行食物运输、巢穴建设、巢穴防卫和迁移活动 (见第 3 章。更详细情况见 Wilson, 1971a)。

领 导

少数脊椎动物和昆虫的物种，利用信号似乎明显地是为了启动和引导类群成员的活动。早熟鸟类的亲本和幼鸟，利用精致的信号系统协调它们的行程。例如，母野鸭 (*Anas platyrhynchos*) 用足够慢的步伐在前面走，以使其小鸭能紧跟其后，而在这期间还不断地发出特定的引导性的叫声。如果小鸭落后太远，就会发出求助的鸣叫声；母野鸭对叫声的反应是即时和自动的——它停下来，舒展身体，平伸羽毛并发出

更为响亮的鸣叫。在短时间内，掉队小鸭若还不知如何向母鸭靠近，母鸭就会暂时不顾在其身边的小鸭，而往后跑去接近掉队的小鸭。这时，它们会相互问候和进行“交谈”鸣叫。在这期间，走在前面的小鸭开始鸣叫，又促使母鸭再次跑到前面；而原来掉队的小鸭会向前跑数米，以防再度落后。这样通过反复前后奔跑和反复问候引导，母鸭最终会把这两群小鸭集中在一起，而使其整个家系再次一起向前行进 (Lorenz, 1970)。

如同洛伦兹 (Lorenz) 指出的那样，不能飞行的较大群鸟类，可容易使一些特定信号进化，以诱导群中成员同时起程。野鸭用高强度鸣叫反复“交谈”，同时还活动它们的喙，似乎是在表达仪式化的迁徙意图。鹅也有类似的仪式，但其头的活动（主要是头的侧向摇动）不太容易与迁徙联系起来。葵花鸟飞行前会发出响亮的尖叫声。家鸽和它们的野生岩鸽祖先 (*Columba livia*) 响亮地振动翅膀——而振翅时间的长短这一信号表明的是要飞行多远：若只是短程飞行，则全然没有振翅信号；若要长途飞行，则在起飞前会做出一阵长时间的振翅。读者会注意到，在这一连续（振翅）信号和蜜蜂摇摆舞的直向运动之间存在着明显的相似，摇摆舞中的直向运动的长短，是随着蜂巢到目标物（食源）距离的增加而增加的。鸟一旦起飞，在其翅或尾上就能出现“广告信号”，以诱导仍在地面的鸟尾随跟上。奥斯卡和玛格达勒娜·海因洛思 (Magdalena Heinroth, 1928) 指出，翅的颜色是如此地依物种而异，以致我们只要瞧一眼翅的颜色就可以识别属于哪个物种。这种识别原理与海上指挥的有色旗是相同的。

与上类似的信号，是阿拉伯狒狒首领雄性的“大迈步”。在灵长类中，它们控制其类群的行动是非同寻常的。当首领雄性要离开时，它们便迈开大而快的步伐，同时竖起尾巴和有节律地向左向右扭动其臀部。这些动作似乎在引导下尾随它 (Kummer, 1968)。

蜜蜂已经进化了两种形式的引人注目的领导信号，这两形式的信号超过了非人类脊椎动物的任何一种信号。第一种当然是摇摆舞。第二种是鲜为人知的嗡嗡运动 (buzzing run)，也称分裂舞 (breaking dance)，这是蜜蜂开始分群时的信号。就在分群前，大多数蜜蜂仍在巢内或巢口外悠闲地休歇。到中午气

温上升时，一只或若干只蜜蜂以极大的骚动性强行挤入蜂群中——在蜂群中作“z字形”运动，碰撞其他工蜂，并以在摇摆舞中的直向运动期间观察到的类似方式摆动其腹部和翅膀。但这里产生的声音与摇摆舞中的直向运动的声音大不相同，这种不同就使它可能成为分群信号的重要部分 (Esch, 1967a)。这种嗡嗡运动快速蔓延，1~2分钟内，就有十余只或更多的工蜂参与进来。林道尔 (Lindauer, 1955) 是这样描述的：“嗡嗡运动的参与者雪崩般地增加：其中许多冲向巢口去“唤醒”那些懒惰的蜜蜂（这些蜜蜂在飞散之前聚集在一起就像一簇羽毛似的）；而其余的蜜蜂主要围绕着巢盘旋，而后又继续进行它们的嗡嗡运动。这样经过约10分钟就到了起程分群的时刻。……然后最靠近巢口的蜜蜂往外冲，结果形成一个稠密的蜂流（分群云）。蜂后这时也被“唤醒”，如果它没有立即跟着分群蜂飞出，那是因为受到了还在进行嗡嗡运动及飞行中的那些蜜蜂的干扰，它找到巢口后就马上飞入分群云（根据 von Frisch, 1967，由 L. E. Chadwick 翻译）。显而易见的是：该现象是我知道的在动物通讯系统中自动催化的唯一范例。一个个体发出一信号，其他个体也发出同样的信号，其结果是产生连锁反应和行为“爆炸”。当然，这正是为了千千万万的个体飞离巢确保行动一致所需要的效应。当蜂后偶尔被其他蜂群驱跑时，也会出现工蜂的嗡嗡运动。在这一情况下，是使工蜂在空中进行嗡嗡运动 214 而积极地寻找其蜂后 (Mautz 等, 1972)。在鸟群飞行前的行为中，也发现了自动催化通讯的情况。例如，在加拿大鹅的家系成员中，飞行前雌鹅要不断地抬头，直到雄鹅也参与其中开始飞行为止。

捕猎激励

问候仪式——犬科 (Canidae) 动物广泛存在的一种仪式——在集会中包括集体捕猎的启动或动员，已为非洲野狗广为利用。下面就是 H·范 (Hugo van) 和拉维克-古多尔 (见 H 和 J. Lawick-Goodall, 1971) 在 (坦桑尼亚) 的戈伦戈罗火山口 (Ngorongoro Crater) 记录的一群非洲野狗是如何开始捕猎的：

太阳刚下山，一只名为成吉斯 (Genghis) 的年长雄性野狗站起身来，打着呵欠伸展其身子，它快步走到名为哈福斯 (Havoc)、斯维福

特 (Swift) 和巴斯克费里 (Baskerville) 的 3 只野狗躺着的地方。见到它, 3 只野狗跳了起来, 它们彼此用鼻闻、舐嘴唇, 尾巴翘起摇摆着, 它们的声音由低沉的吼声逐渐转为狂叫。这时所有的成年野狗都参与其中, 狗群在周围跑着而举行问候仪式。在腿、尾和轻灵的身躯都看得模糊的情况下, 我瞥见了哈福斯和斯维福特这两只狗张开大嘴在彼此舐吻, 而它们的舌在彼此的嘴中翻卷。刹那间, 看到一只名为黄波里 (Yellow Peril) 的年长雄性狗在激动中尿湿了自己的腿; 一只名为朱诺 (Juno) 的雌性野狗又展现在我面前, 当它要曲身去舐年长雄性狗成吉斯的嘴唇时, 它的两前肢平伏在地上, 而臀部却往上抬起。再往后, 突然间又仿佛回到了最开始, 野外活动的热闹场面又趋于平静, 这群野狗离开了活动场地, 开始了它们的夜间捕猎。

范·拉维克—古多尔凭直觉认为, 上述仪式表达了非洲野狗为了捕猎的群体团结。上述信号若要翻译成人类语言可能是在说: “我愿放下我的身份地位, 我愿在捕猎中尽我的责任, 我愿猎物共享。现我们一起捕猎去! 一起捕猎去!”

社会昆虫中类群捕猎的“杰出代表”(在无脊椎动物中相当于非洲野狗) 是蚂蚁中的军团蚁。食根蚁类大集群的工蚁 (矛蚁属)、行军蚁 (游蚁属、钳蚁属、尼蚁属和其他属) 以及行军蚁亚科 (Dorylinae) 和猛蚁亚科 (Ponerinae) 其他成员的大集群的工蚁, 它们通过相互的触觉刺激和通过经常分泌臭迹的通讯协作形式组织其共同捕猎。T·C·施奈尔拉 (T. C. Schneirla, 1940) 描述了游蚁 (*Eciton burchelli*) 的捕猎过程:

工蚁到达一个新领域后, 前面的工蚁就做出急停动作而放慢速度, 在其进程中明显地表现出漫步爬行。在工蚁撤退前的有限进程内, 其身体比以前波浪式起伏的自然状态更贴近地面——足伸展, 行动有些僵硬。随着前身的摆动, 其触角索也做出快速的如同黄蜂式的半旋转摆动。伸长的触角索向下弯曲并以一定的时间间隔快速地拍打地面。以这种方式犹豫地前进数厘米后, 工蚁在急速暂停中使自己向前躬屈 (这一动作还

可能快速重复) 或随后再前进一小段距离, 然后迅速掉转回头返回自己的巢群。

上述先遣工蚁在先于巢群同伴进入新领域的短暂行程中, 就从其腹部末端释放出少量的臭迹信息素, 而这些信息素可引导其他工蚁往同一行程前进。在其他工蚁前往期间, 其中多数甚为忙乱, 它们逮住猎物, 并把猎物通过觅食队列逐一传回到蚁后和各阶段非成熟蚁的宿营地:

在谈到巢群工蚁行为的一致倾向时, 不要忽视其个体行为的极大变异性是重要的。当游蚁属 (*Eciton*) 工蚁经过路径时, 它们的触角或足会发生从轻轻摩擦到有力碰撞的所有不同程度的接触: 迎头 (正面) 相碰的工蚁或多或少地会突然后退, 并且双方可能各自转回或者彼此相让通过 (如果是慢跑的话); 并列相触的工蚁, 根据相触力的大小通常其路线会有些改变; 或者工蚁受到后面工蚁的追赶时, 受到追赶的会加快步伐 (如果原来未全速前进的话)。

除去这些变异性, 就出现了游蚁 (*Eciton burchelli*) 的特征巢群: 大致为一个椭圆形工蚁群, 长为 10~5 米或更长, 最大宽长为 1~2 米, 用引回到 (巢群) 宿营地原点的两个或更多个觅食队列相连接, 而队列是以每分钟 30 厘米的速度在延长。这个椭圆形工蚁群是如何形成的呢? 斯奈尔注意到有两股相反的力在维持巢群各工蚁工作。第一股是压力——工蚁有从过于拥挤的地方移出的倾向。当新来的工蚁聚集时 (多数来自宿营地), 新来者会刺激先到的工蚁返回, 离开他们。这一活动依次诱导工蚁进一步向外运动, 这样就产生了一个刺激和运动的中心波。第二股力是分流力: 当一些地方的工蚁撤出后, 邻近拥挤的工蚁就有迁移过来的倾向。因此分流力恰与压力的作用相反, 并且它也会像波那样扩散到整个巢群。由于来自后方的新到达的工蚁不断涌入形成了压力, 所以迫使已经构成巢群的工蚁向前和向旁边运动。但是, 巢群边缘的先遣工蚁的缓慢行动阻碍了队列前头其他工蚁的行动, 从而促使它们呈扇形展开而形成最终的巢群。由于一些未知原因, 在前面的阻碍要大于在两侧的阻碍, 所以最终的巢群变扁平而成椭圆形。

孵化同步（胚胎通讯）

属于同窝的早熟鸟类的幼雏，具有尽可能接近同一时间孵化的强烈趋向。孵蛋的母亲和第一批孵化出的幼雏在数小时内会走出窝巢；还留在蛋内的幼雏就会死亡。整窝的同步孵化（至多差一或两个小时）是早熟鸟的一个普通性状，这些鸟类特别是指雉、鹧鸪、松鸡、鸭和三趾鸵鸟。这些不同物种的卵分别孵化时，它们孵化时间相差的天数较多。但把它们放在一起孵化时，则孵化是同步的。玛格丽特·文斯（Margaret vince, 1969）已获得强有力的证据：这种协调或同步，是当幼雏仍在卵中时通过其声音信号的交流而完成的。刚好在孵化出来前，这声音最为响亮和持久。最具特点的声音是有规律的咔嚓声，把卵握在耳边是可以听见的。这种声音不像以前生物学家广泛相信的是通过轻击卵壳引起的，而是与呼吸活动相联系的真正的声音。

身体运输的启动

蚂蚁的工蚁常常托起巢中同伴从一个地方移到另一个地方。集群从一个巢址迁移到另一巢址时最容易出现这一行为。许多物种的侦察工蚁在发现一个好的巢址时，在返回旧巢的路上会释放出臭迹。只用这种臭迹信息素就足以引诱某些工蚁外出去调查这一好巢址，而在火蚁（*Solenopsis invicta*）这种信息素几乎是引起集群迁出的唯一基础。在其他许多蚂蚁中，在这方面是更为原始的，最重要的启动迁移的方法是成体运输，即侦察蚁真正是托起集群其他成员移向新的巢址。法克兰德（Kland, 1934）研究欧洲林蚁（*Formica rufa*）时首先意识到：这一现象可能是集群整合的重要方式。与欧洲林蚁密切相关的一个物种多栉蚁（*F. polyclena*），在多个巢址间的成体运输是季节性的，在春季和秋季时间达到最大。在德国，由纳勒尔（1964）研究过的接近一百万工蚁的一个集群，在一年期间发生的成体运输次数在 20 万和 30 万之间。从事运输的大多数工蚁是较年长的觅食工蚁，而被运输的大多数工蚁主要是从事保育工作和其嗉囊内存食物的较年轻的个体。

对蚂蚁来说，这种从条件不好的巢的简单迁移，其重要性是不言而喻的，这种功能可以说是基本而原始的。在高等蚁类，成体运输已进化成一种精细而固

定的通讯形式。在蚁亚科（Formicinae），运输者面对面地向被运输者接近，用触角快速地触动被运输者头部表面，并且在自己迅速往后抽动的同时，力图用其大颚抓住被运输者。如果被运输者接受运输，则它将其触角和腿都贴身折起成蛹的姿态，以使自己被举起而离开地面。当它被举起时，其腹部向前蜷缩。然后，运输者就迅速把被运输者送往目的地。相反，大多数切叶蚁亚科（Myrmicinae）的运输工蚁，正好从被运输者大颚下方或颈部将其抓住，而被运输者蜷缩着身体在运输者的头上，其腹部是向前或向后。其他的分类学类群，在运输通讯方面都有自己的特征变异情况（Wilson, 1971a）。

少数蚂蚁物种已把这种运输行为用于其他目的。在暗红蚁（*Manica rubidda*）和细胸蚁（*Leptothorax acervorum*）中，利用这种运输把外来工蚁从集群中运走（Le Masne, 1965; Dobrzanski, 1966）。有趣的是，被降伏的外来蚁以巢内同伴相同的行为发生反应。血红蚁（*Formica sanguinea*）中“沦为奴隶”的蚂蚁，有规律地携带巢伴往返于栖息巢和它们正在入侵的其他蚁巢之间。在系统发育上有关原红蚁（*Rossomyrmex proformicarum*）的这一倾向已发展到极端：其工蚁可进入原蚁属（*Proformica*）的各巢中，进入时以典型的蚂蚁运输方式，以一种蚁运输另一种蚁到达目的巢（Arnoldi, 1932）。

在白蚁中，巢里同伴运输的一般是卵。但在少数白蚁物种中，非卵运输确有发生。例如在裸蚁属（*Anoplotermes*）和三棘蚁属（*Trinervitermes*）的成员中，当集群或集群的一部分从一个巢址迁往另一巢址时，偶尔会发生这一情况：成年工蚁用上颚带着较年幼的幼虫迁移，但较年长的幼虫还需步行。在社会蜜蜂和黄蜂中还未发现有成体集群运输。显然，这是因为在飞行中携带如此重的负荷是件困难的事。当一个集群的蜜蜂——无刺蜂或城市黄蜂迁出时，旧巢被抛弃，而有能力飞行的成年蜂后和工蜂就移居到新巢。

在脊椎动物中，类似蚂蚁那样精细的运输行为还未见过。但哺乳动物携带幼仔的方式有时是固定的。犬科（Canidae）和猫科（Felidae）动物的母狗和母猫把它们的幼仔放在松软而宽大的颈背上携带，被拾起后，幼仔通常是软绵绵地依在其上——一种协助母亲携带的姿势。鼯鼠携带幼仔抓住的部分几乎是随机的。大多数啮齿动物喜欢抓住幼仔背部携带，尽管麝

鼠、松鼠和鼠科的姬鼠属 (*Apodemus*) 动物喜欢抓住幼仔腹部携带(而随后松鼠幼仔还蜷缩着抱住母亲的头)(Ewer, 1968)。小啮齿动物的雌性, 是当幼仔吸吮奶头时携带的。林鼠 (*Neotema fuscipes*) 幼仔的门牙专门变化为一种抓捕器官, 因此可以说它已进化成该物种常规运输机制的一部分 (Gamder, 1929)。

玩耍邀请

哺乳动物邀请类群同伴玩耍的一些特定信号, 在第8章已经讨论过了。

工作邀请

社会昆虫一般利用符号通讯 (Sematectonic communication), 即已经完成的工作形迹的通讯, 以启动和指导一些特定形式的巢穴建筑 (见第8章)。

恐吓、顺从和安抚

调节紧张行为的复杂信号 (往往是连续系统信号) 第8章已经介绍了, 其细节会在随后有关攻击、领域性和统治的讨论中予以考虑 (第11~13章)。

216 巢窝换班仪式

在双亲抚育不能自食其力的幼鸟的鸟类物种中, 典型的是一个亲本留在巢内警卫而另一个亲本外出觅食。觅食返回后, 护巢鸟就没有护巢任务而可以离开了。这种警卫的变化, 首先是这对配偶通过个性化的鸣叫和其他信号而确定相互识别的一系列精细行动, 然后通过专门适用于这一情况 (换班) 的仪式而达到彼此协调一致的 (Armstrong, 1947; Lorenz, 1971)。在某些物种中, 这一仪式显然在系统发育上与紧张冲突中利用的安抚行为有关, 这种安抚行为包括在紧张冲突中一对同盟者的得与失。灰苍鹭 (*Ardea cinerea*) 的雄鸟通过一系列典型的明显是相互间的通讯与其配偶换班: 它首先飞落在巢的边上, 同时强有力地拍打其翅膀, 而雌鸟用向上伸长其颈和连叫数声加以回应; 然后, 这对配偶在大声鸣叫的同时, 背对背站立; 最后, 雄性把头弯下而使冠毛竖起, 其喙啄数次后就安静下来了, 此时雌性飞离巢。有时这一换班过程变化如下: 雄性颈伸长, 头向上冠毛竖起, 拍打其翅, 而雌性也表演同一套动作。欧洲夜鹰 (*Caprimulgus europaeus*) 雄性飞进巢内时发出一种

特定的颤叫声, 而雌性以同样鸣声回应; 然后, 雄鸟紧靠雌鸟。当它们轻轻地作左右摇摆时, 雄性使雌性逐渐离开巢而占领之; 最后, 雌鸟飞走。某些鸟类的配偶, 当巢窝换班仪式的安抚功能归于失败后, 就会转化为双方的攻击行为。事实上, 巴布亚企鹅 (*Pygoscelis papua*) 一般不喜欢配偶接近, 如果它们靠近得太快, 实际上会彼此相啄。但通过不断的点头和嘶嘶的鸣叫可避免战斗。

性行为

在进行授精作用这个单一行动中, 涉及到有性行为的一个完整过程, 而在这一过程中, 紧密和谐的一系列行为在形式和功能上是根本不同的。至少在这一系列行为中可区分为5类: 性广告 (Sexual advertisement)、求偶、性配对、性交和性交后炫耀。此外还知道有少数信号具有明确的抑制繁殖的功能。这些都会在专门论及有性行为的一章 (第15章) 中讨论。

职别抑制

多数高等社会昆虫的蜂 (蚁) 后, 分泌出抑制非成熟阶段的雌性发育成新蜂 (蚁) 后的信息素, 其结果是产生了高比例的不育工职用来保护和喂养母蜂 (蚁) 后。白蚁的蚁王 (雄) 也产生一种物质抑制雌性若虫发育成自己的职别。在蜜蜂中, 这种雌性信息素已鉴定为普遍存在的顺式-9-酮-2-壬烯双酸, 这是由蜂后膨大的下颚腺分泌的。这种信息素的气味使工蜂不能修建宽大的蜂后室 (新蜂后从早期幼虫阶段就是在这里喂养的)。每年春天, 蜂后分泌这种信息素的量减少, 从而允许产生少数几个新蜂后, 以便为随后集群的分群用。蚂蚁的蚁后物质 (在化学上还未做出鉴定) 表现为影响工蚁对幼虫的处理: 使表现最有希望发育成蚁后的个体放慢发育的速度。相反, 白蚁的蚁后信息素直接作用于若虫的发育生理。从总体上看, 社会昆虫的这些抑制信息素的作用, 还不能从职别决定的许多其他形态学或生理学过程分离。读者可参考威尔逊 (1971a) 对于这一复杂课题的新近评论。

信号功能的高级分类

动物符号学的长期目标是探知动物通讯系统的

深层结构。动物学家如果能列出范围广泛的信息类别，而利用它们的同一性知道动物是如何显露其智慧，实际上又是如何进行通讯的，那么就应该很满意了。如果对我们提供的资料经过逻辑分析的组合和再组织，似乎存在如下可能的希望：在进化上，信息类别不可能无限增多；动物仅在少数几种情况下是可以相互表达明白的。

217 这种希望或目标，我认为决不能达到。更为严重的是，不同的动物学家越想达到这一目标，他们的结果就越不一致——文献中的相互矛盾就越多。主要困难就是这一章开始提到过的困难，即通讯活动的高级分类（或心理学意义上的深层分类）仅是一个简单的分类练习而已，而这一分类的单位分类和聚类过程的定义是建立在随心所欲的基础上的。由于以下两方面的事实，即社会行为非常远离其基因型和在遗传上非常容易变，所以使这一困难更为严重。如果研究者把分类扩大到科（如猫科、犬科、鬣狗科或其他科）水平以上，如扩大到“目”的更高水平以包含所有这些分类单位，那么行为的相似性就越来越有可能成为趋同性。因此，在单一类别中搜集的不同物种的行为，就越来越成为判断相似性而非同源性的问题，大体上这是一个主观的过程。动物符号学在这一方面与植物社会学（按植物群落分类）和描述生物地理学（把世界按区域——生物群落型分类）极为相似，并且具有较少的单位。在这两个学科中，好不容易建起了有关单位和高级分类的竞争金字塔，可又在由相互矛盾的定义和神秘莫测的术语构成的混杂碎片中倒塌了。

然而，即使类别的构筑没有希望，那也是有益的。不够严格的分类可以把新观点引入老现象，而这些新观点为进一步研究提供了新途径，这就是我们评论以前作者得出的（有矛盾的）系统应持的态度。例如，塞伯克（1962）认为，所有的通讯服务于6个基本功能。两个发生在许多动物：情感（或情感反应的诱导）功能和交际（建立和保持接触）功能；第三和第四个功能（至少某些动物具有）是认知功能（传递与情感无关的客观信息）和意动功能（只是命令指导行动）；塞伯克考虑的第五个功能元通讯是专门用于人类的。现在我们相信，它也发生在许多其他的哺乳动物中。第六个功能——诗意功能，严格说来也只限于人类。它的功能是唤醒那些复杂的、个性化情感想象的、在本质上是暗指的信息，也唤醒那些基于过去联系的在本

质上专门以认知保存、且要尽很大努力才能想起的那些触发记忆和刺激的信息。根据摩里斯 1946 年的人类语言学系统，马勒（1961）发现了4个信号功能，在本质上是与上述塞伯克提出的6个功能互不相关。任一信号根据功能不同可作为如下分量：**识别符**（*identifiers*）——指明一定的时间和地点；**指示符**（*designators*）——指出反应者所注意对象的本质；**规范符**（*prescriptors*）——规范反应者需伴随的适当动作；**评估符**（*appraisors*）——允许反应者与一个对象（或信号）而不是别的对象（或信号者）发生反应。现考虑在其领域内鸣唱的一只雄鸟。对于一只从这一领域附近飞过的雌鸟来说，这只雄鸟的广告鸣唱标识了自己的位置和至少标识了其领域的部位位置。它指出了它所属的（雌性所需要的）正确物种，并且是其合适的性配偶对象；它告诉这只雌鸟应当采用一定的姿势接近，以便激励下面要发生的求偶活动；最后，这鸣唱含有音量、音准和持续时间等测度，以允许雌鸟在选择配偶时与其他雄鸟的鸣唱信号作比较。

W·J·史密斯（1969a）认为（独立于莫维尼汉）：通过每一脊椎动物物种利用的表演或炫耀数的范围很窄，对大多数物种从约10个到40或50个。史密斯把这些表演数分成12个聚丛（*clusters*）或12个“信息”，他发现这些聚丛包含了迄今详细研究过的所有类型的脊椎动物（从鸣禽到草原犬鼠）。这些信息的特征性状是直观的、后天的，并与塞伯克和摩里斯以前提出的系统无关。应该补充说明的是，这种类型的不一致是对纯粹分类学独立修正的共同结果。史密斯的信息简要表征如下：

1. **识别**（*Identification*）：与摩里斯的识别符相同。
2. **概率**（*Probability*）：信号者执行信号所指动作的可能性大小。因此在连续信号中，信号的强度越强，一般就意味着动作的概率越大。
3. **宏集**（*General set*）：没有独立含义，但表明动物很可能采取一定非特征性质行动的一些分量或信息。
4. **运动**（*Locomotion*）：启动或终止运动有关的信息，或是动物在运动中独自发射出的信息。
5. **攻击**（*Attack*）：任何仇视行动或炫耀。
6. **逃逸**（*Escape*）：当动物从攻击战斗中撤退时

发出的信息，或其他任何厌恶刺激。

7. **非攻击子集 (Nonagonistic subset)**: 指出动物不会发动攻击的任何信号。

8. **联合 (Association)**: 动物不是以仇视或性行为为目的而接近在一起所给出的特定信息。

9. **耦联限制亚集 (Bond-limited subset)**: 以更紧密、更持久的耦联关系，如配偶间或亲子间的关系而连在一起的信息。

10. **社会玩耍 (Social play)**: 特别是玩耍邀请。

11. **交配 (Copulation)**: 恰好只在交配前或在试图交配期间利用的信息。

12. **挫折 (Frustration)**: 动物仅在执行其他类型的行动，如交配或攻击受挫时所发生的行为（而那些其他类型的行为是通过生理变化或以前的信号事先发动的）。

218 史密斯后来对上述信息表征作了一定的修改（个人通讯），但仍约还有 10 个行为类别或信息。其研究程序是利用切里 (Cherry) 的方法（原来是用来研究人类语言的），对信号“信息”的研究（语义学）和对信号通讯意义的研究（实用学）这二者做出区分。切里的第三个主要区分或主要类别是句法学，即把信号作为物理现象进行研究，这是一门具有确定目标（没有歧义）的学科。对于动物学家来说，决定编码行为信息的纯语义学的方法，应当是当给出信号后简单地把信号与实际发生的行为（如交配、运动、分泌）连接起来，或者是与容易发生的行为连接起来。一个更为实用的方法是考虑信息的终极功能，换句话说考虑信息对通讯双方的长期适应意义。史密斯 1969 年的分类显然用意在于语义学方面，因此是更为“客观的”。然而，客观性是一理想化目标，在动物通讯中分离功能意义的任何尝试，都可能比丧失部分客观性会带来更多的不确定性。而且，把许多非同源现象的聚丛分成不同类型本身就偏离了真正的客观性，并且这基本上是一个无意义的过程，在一般实践中是难以掌握利用的。的确，上述的信息分类，就其本质来说是作为分类的一个练习。它很像附有特征性状的一张对属或对科的分类表，但这张表缺乏对所构成物种的分类。每个优秀的分类学家都知道只有这样一些专家，即对有关物种已经很了解，并凭这些了解以最好的方式对有关物种聚类去评价修正者观点的专家，才能有自信利用这张信息分类表。我们会继续制作和修

正这样一些表，但对它们中的任何一张表不会有倾向性意见。

复杂系统

有一个普遍错误的概念（甚至动物学家也是这样），认为大多数的动物通讯是由刺激和反应两个相互沟通的简单信号组成的。这一简单情况，在微生物和许多低等后生无脊椎动物中确有发生。但是在脑容量，比方说，具有以 1 万个神经元或更多神经元这一数量级的动物，其社会行为就会复杂精细得多。这一结论可用例子很好地说明。开始我们用两个已经过仔细分析的“普通”通讯系统——仓鼠的攻击和鸽子的求偶——说明这样的行为变化实际上是如何错综复杂的。然后，为了从总体上获得动物通讯所能达到的上限，我们把注意力转向至今发现的若干最高级的动物系统。

仓鼠的攻击

仓鼠 (*Mesocricetus auratus*) 的雌性，若不是在发情期，具有强烈的攻击性，甚至对首领雄性也不例外。当把两只陌生雌仓鼠放在一起时，它们会发生争斗，直到一方取得明显优势为止。这种争斗决不只是粗野的打斗，它遵循着一系列如同希腊—罗马式拳击比赛那样的“战术”。这两只雌鼠彼此鼻对鼻地相互接近后，它们执行如下三个动作中的任何一个：转圈、跟随或彼此面对面地竖着站立（竖立）（见图 9-4）。这些“战术”可在任一不定期的阶段中发生轮换，并可作为攻击开始的先兆或导火线。攻击是采取逐步升级的方式进行的，即从中间的一些轮换形式（其中包括按住和攻击性修饰）开始，直到逃逸式的翻滚战斗。双方中的任何一方都可通过“飞逃”战术终止战斗（逃者用两后肢爆发性伸直进行“飞逃”）。最后，失败者从现场逃离，或者在跟胜利者相处时处于完全从属的地位。

斑尾林鸽的繁殖

斑尾林鸽 (*Streptopelia risoria*) 的繁殖行为通过偶然的观察，似乎是两配偶间在数周内受到相对少的几个简单信号调节的。事实上，经 D. S. 列尔曼及其同事的仔细研究业已指出，这是通过通讯、外界刺激和激素活动的密切和谐而逐渐展开的一出生理戏剧

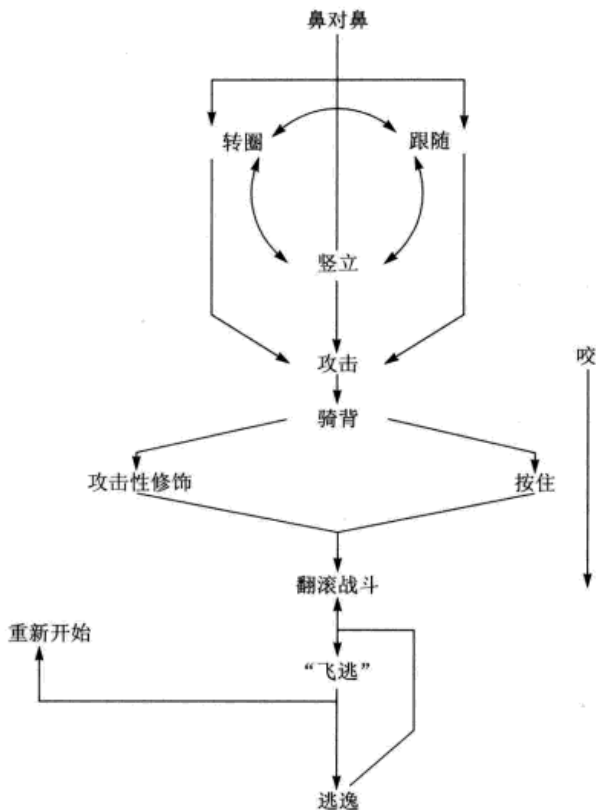


图 9-4 倉鼠固定的攻击通讯，两陌生雌倉鼠相遇遵循着一系列可预期的“战术”和战斗技术。在一些极端情况下，这一过程会导致爆发性的“飞逃”，使失败者逃离现场。这例子表明，乍看起来可能是很简单的社会互动，其本质是具有组织性的（自：Floody 和 pfaff, 1974）（此图在原书 p218）。

(Lehrman 1964, 1965)。整个周期持续 6~7 周（图 9-5）。只要把一只成年雄鸽和一只成年雌鸽放在一个笼内（笼内有筑巢材料），雄鸽就通过点头和咕咕叫声向雌鸽求偶。数小时之后，它们选择一凹形地作为巢址（在实验室最好是小盆状物）并蹲在里面，同时发出特定的咕咕叫声。不久以后，它们把筑巢材料放在巢址上而筑起一个松软的巢。筑巢若干天后，雌鸽对巢极为依恋，随后不久就产下 2 枚卵。此后，配偶双方轮流孵卵。列尔曼及其同事的实验指出，只有配偶的情景和声音才能刺激垂体分泌促性腺激素。这些物质诱发增加雌激素（触发筑巢行为）和孕激素（启动孵化行为）。另一垂体激素——催乳激素——引起喙囊上皮的生长；蜕化的上皮可作为一类“乳叶”交哺给雏鸽。催乳激素也维持着孵化行为。当雏鸽到 2~3 周龄时，双亲就不顾它们了。随之而来的双亲又开始了新的内分泌—行为周期。在实验室条件下，可全年连续重复这一周期。

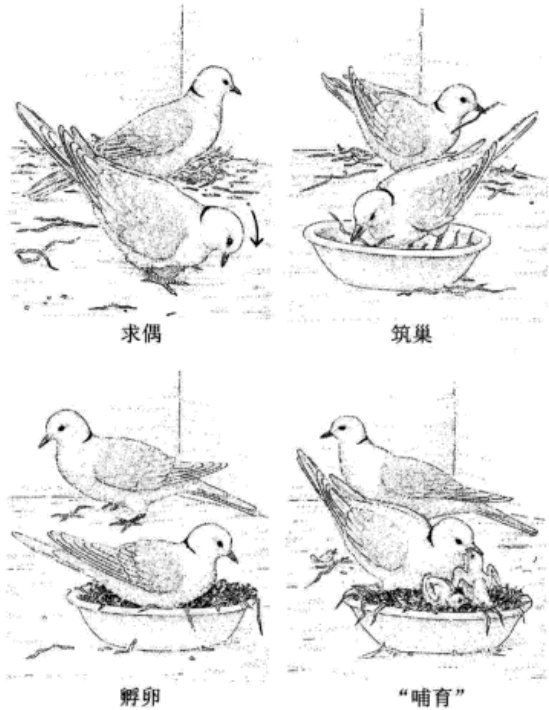


图 9-5 斑尾林鸽的程序繁殖通讯。繁殖周期长达 6~7 周，受到配偶、筑巢材料和若干按一定顺序分泌激素之间相互刺激的调节（自：Wilson 等，1973；根据 D·S·Lehrman）。

昆虫和脊椎动物的极端求偶炫耀

虽然昆虫脑容量的数量级比脊椎动物的小，但是它们的最精细的表现或炫耀至少是同样复杂的。这个结论可用蜜蜂的摇摆舞以及蚂蚁臭迹和触觉二者相结合的表现加以说明，也可进一步用许多类型昆虫的求偶炫耀说明。也许已知最复杂的模式是聚球属 (*Syrbula*) 的蝗虫模式（见图 9-6）。如奥特 (Otte, 1972) 所描述的，在这一模式过程中所利用的炫耀，多数是通过发出不同类型的唧唧声的某一类型，以及伴有触角和翅膀的一些特定安抚行为共同组成的。在脊椎动物中，已知最精细的求偶过程也许是流苏鹬 (*Philomachus pugnax*) 的求偶了：雄性在炫耀场炫耀，它们在这里是根据它们在首领等级系统中的地位来确定位置的。在至少利用 22 个可见炫耀的总数中，不同等级的雄性是以它们利用的子集信号 (subsets of signals) 的不同进行区分的 (Hogan-Warburg, 1966; Rhijn, 1973)。我的主观印象是：聚球属 (*Syrbura*) 220 蝗虫类和流苏鹬属 (*Philomachus*) 鸟类的求偶信息储存库，在复杂性方面大致是相似的。

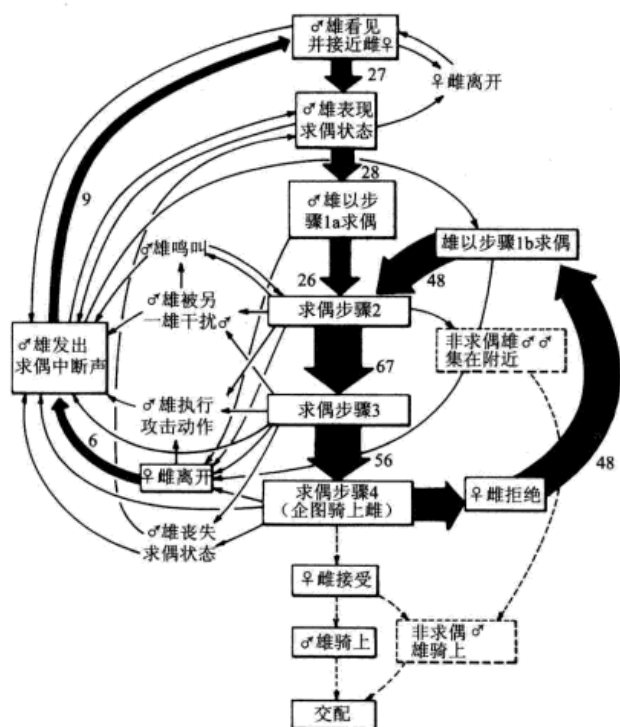


图 9-6 在昆虫中已知最复杂的求偶步骤，是聚球属 (*Sybra*) 的蝗虫类中的物种 (*S.admirabilis*)。两步骤间的每一过渡的观察数附在箭头的旁边，这个观察的大小还用箭头的粗细表示。各个分离信号，其中包括标有步骤的信号，由声音和身体各部分的运动组合而成 (自: Otte, 1972)。

鲸叫声

动物中已知最为精细的单个炫耀可能是座头鲸 (*Megaptera novaeangliae*) 的叫声。由 W·E·舍维尔 (W. E. Schevill) 首先发现后又由培恩和麦克威 (1971) 的一些详细研究指出，其叫声的音程可持续 7~30 多分钟。由培恩和麦克威确定的真正非同寻常的事实是：每一头座头鲸的叫声都有一个特定变异范围——由一长系列的音调组成，并且能无限制地加以重复 (图 9-7)。我们人类没有几个歌手能持续这样长而复杂的唱曲。叫声很响亮，通过贴近其附近小船的船底和通过数公里外的水听器都可清楚地听到。这种声音，我们人类听起来是怪怪的，然而又是优美的。在音调上，以骤然降低或升高的重复呼叫在交替着低沉的呻吟声和几乎听不见的高亢的刺耳声。座头鲸叫声的功能现在仍不清楚。没有证据表明，特定序列的音调是由特定的信息编码的。换句话说，这种叫声显然没有句子或段落，而只是由一个很长的炫耀组成

的。最可能的假说是，这种叫声用于个体间识别，并使小群个体在每年的远洋迁移期间能保持在一起。但实际情况还不清楚，也许还隐藏着某些令人惊奇的情况。其他的鲸物种也有叫声，其中一些声音的少数分量还与座头鲸的相似 (Schevill 和 Watkins, 1962; Schevill, 1964)，但在复杂性上还没有一个能与座头鲸的相比。

大猩猩和黑猩猩的表演

在陆生动物中，最为复杂的单个表演，也许要算是进化上最高级和最有智力的两个类人猿物种——大猩猩和黑猩猩——的表演了。大猩猩有名的拍胸表演见得很少，且仅限于银黑色大猩猩的首领雄性。根据沙勒 (Schaller, 1965a) 的观察，整个表演由 9 个动作组成——它们可以单独表演，也可以由其中两个或更多的一个组合进行表演。当以组合表演时，可预期的顺序如下：

1. 开始，大猩猩坐着或站立时，发出 2~40 个嘭嘭声——开初是清楚的，但当速度增加时会变得模糊起来。
2. 当大猩猩从植物上采下一片叶或拆下一条枝放入其两嘴唇间 (吃食时的一种仪式化形式) 时，有时会中断这种嘭嘭声。
3. 恰好在表演进入高潮前，大猩猩抬起两后肢，使其成为二足动物状态达数秒钟之久。
4. 当后肢抬起时，它常常抓起一把枝条向上、向旁边或向下抛掷。
5. 表演的高潮是拍胸。拍胸时，站立的大猩猩从侧面举起其弯曲的两前臂，以没有完全握紧的、稍微呈杯凹状的前掌，交替地拍打胸部 2~20 次，拍打频率很快，约每秒钟 10 次。大猩猩有时就像它们拍打树干和树枝那样拍打自己的腹部和大腿。
6. 拍打胸部时，有时一条腿会踢向空中。
7. 在拍胸期间或拍胸后不久，大猩猩会向一侧跑步——开始用两足跑数步，然后用四足跑 3~20 米或更远。
8. 跑步时，大猩猩在其通路上用一前肢横扫草木、猛击矮丛林、摇晃树枝和折断小树。
9. 一个完整表演的最后一个动作是用一个或两个前掌猛击地面。

这一表演的功能似乎很普遍地用于通报和恐吓。

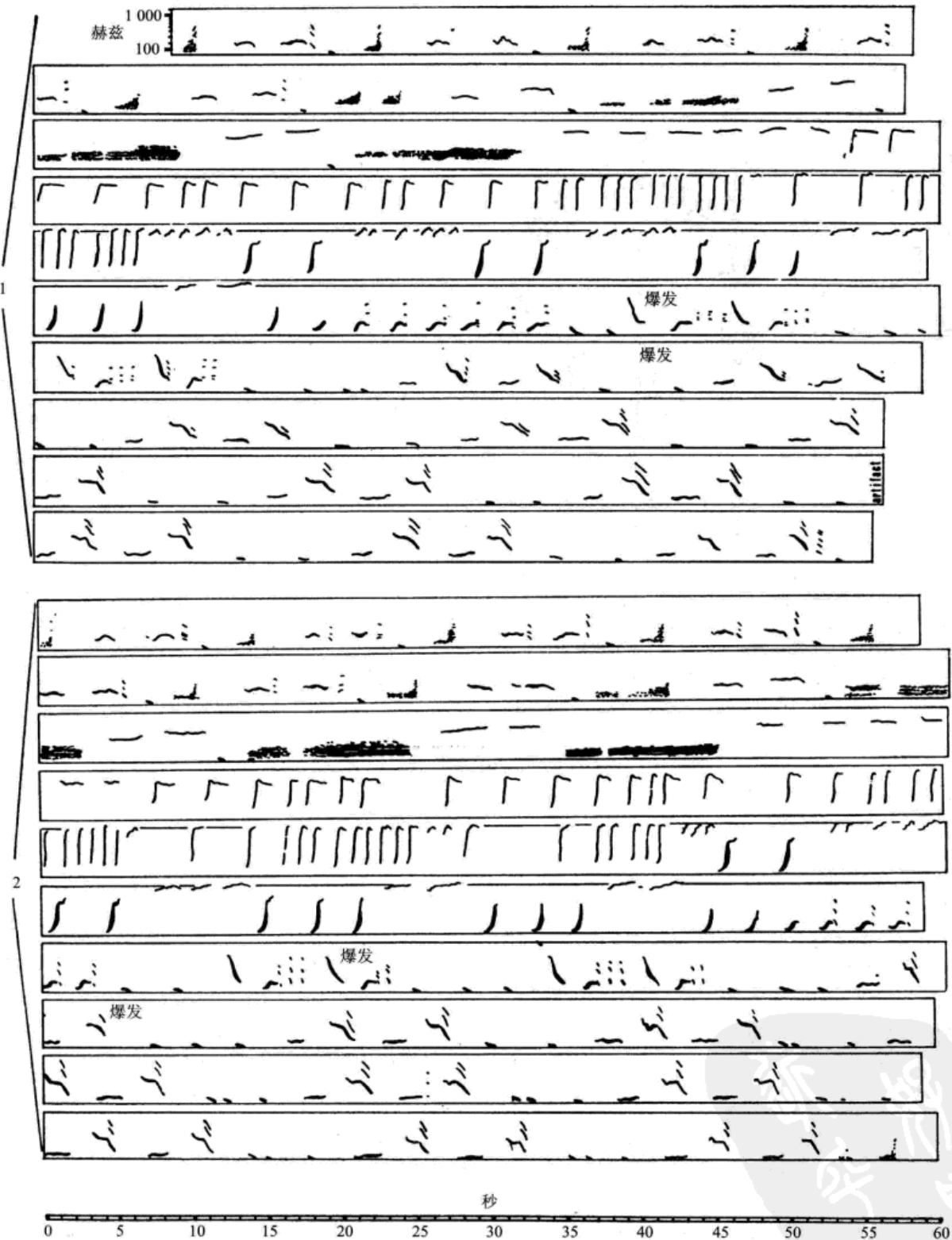


图 9-7 座头鲸的叫声。其音程持续时间长达 30 分钟或更长，也许是在动物界迄今发现的最为复杂的单个炫耀。图中用 1 和 2 标记的声谱图代表由靠近（大西洋西北部）百慕大群岛的同一座头鲸发出同一叫声的两个重复。它们在音调上的明显一致性，可通过逐一比较这两声谱图得到证实（自：Payne 和 McIlroy, 1971；美国科学促进会 1971 年出版）（此图在原书 p221）。

当雄性大猩猩碰到人或其他的大猩猩群队，或碰到自己群队的其他成员开始表演时，最容易见识这一表演。但是，在玩耍期间，有时甚至没有任何外界刺激的证据（对于观察者而言）的情况下，也会出现这一表演。

黑猩猩群队的“杂耍”就更奇怪了。黑猩猩群队，不管白天黑夜的任何时刻都不可预期地爆发出震耳欲聋的嘈杂声——以最大音量吼叫着、用上肢敲打和猛推树干和摇晃树枝，与此同时，它们还在地面上迅速跑动或用前肢从这一树枝攀到另一树枝 (Sugiyama, 1972)。胆小的人类观察者会感到自己处在群魔乱舞的环境中。雷诺尔兹 (1965) 描述了他们在乌干达巴东戈森林 (Budongo Forest) 的经历：“在森林内，如果可能的话，我们试图选定一些黑猩猩以观察与这些惊心动魄的吵闹声有关的行为。不幸的是，事实证明这是不可能的。刹那间，在所有的方向都有鸣叫声，涉及的所有群队似乎都在快速地动来动去。当我们要确定一个吵闹源时，又会有其他方向的来干扰。践踏声和快速跑动的脚步声时来自后方，时而来自前方；爆发式的咆哮声和持续不断的隆隆声（快速连响多达 13 声）震撼着大地，使我们大受惊吓。”不像大猩猩的拍胸，黑猩猩的这种“大合唱”在自然界是常见的。这种“大合唱”决不是用来恐吓和驱散别的动物，似乎是用来把分散着的黑猩猩各群队保持一定的接触，甚至使它们能更紧密的接触。这种疯狂式的“大合唱”最易发生在它们迁移或在第一次聚集于觅食区时。杉山 (Sugiyama) 和雷诺尔兹相信，这种“大合唱”部分用来召唤其他的黑猩猩进入新发现的食源地，但证据显得不足。答案还不确定，这种表演或“大合唱”可能有其他的，甚至有完全意想不到的功能。

对 唱

为了精确的最大化和表演的协调性，与纯粹的复杂性相反，我们必须把注意力转向鸟类的对唱 (duetting)。由索普 (Thorpe, 1963b)、威克勒 (Wickler, 1972b, c) 及其同事详细研究过的非洲伯劳类 (黑伯劳属, *Laniarins*) 的通讯系统，是这方面的一个极端例子。成对的配偶通过重复相对鸣叫——对唱而保持接触：一方鸣叫出一个或多个音调，而另一方总是以前者的变奏曲进行鸣叫而回应。这种对唱的轮换是如

此之快（有时不足 1 秒的间隔）如果观察者不是站在这二鸟之间，或者不是用精密的记录仪器记下来，还以为只是一只鸟在鸣叫呢！（见图 9-8）至少在非洲伯劳类的一个物种——黑伯劳 (*L.aethiopicus*) 中，其成对的成员是彼此对唱。它们二者对唱组合的个性化，足以使它们甚至在看不见的情况下，听到鸣叫声也能识别彼此。

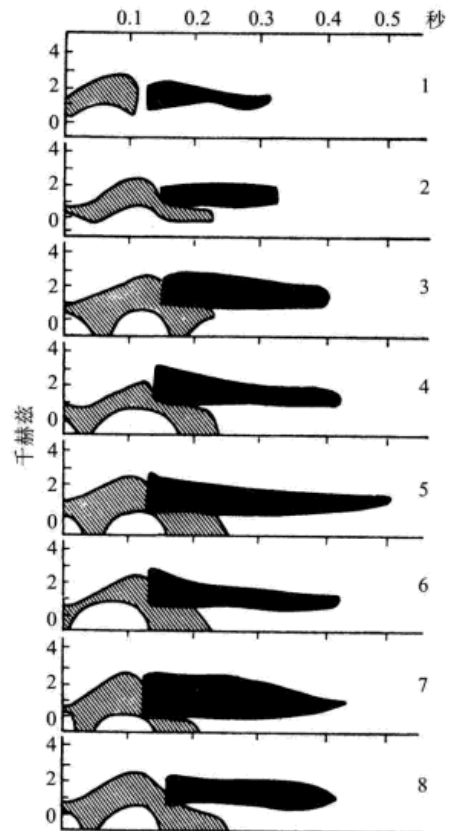


图 9-8 非洲伯劳类的对唱。这里用声谱仪显示了一对黑头伯劳 (*Laniarium erythrogaster*) 的 8 次对唱：一方的鸣叫用平行线区表示，另一方几乎立即回应的鸣叫用黑色区表示。图中明显小于 0 的频率是由于低于 50 赫兹的畸变和干扰所致（自：Hooker 和 Hooker, 1969；根据 Thorpe, 1963b）。

范围广泛的不同类型的鸟已经进化成（也许是独立进化）不同形式的对唱，这些鸟有：鹤、海鹰、鹅、鹤鹑、啄木鸟、须鸢、豕雉、翠鸟、杜鹃、伯劳、大蜜鸟属 (*Melidutes*) 的吸蜜鸟等。这些不同形式的变化随类型而变。但是一般来说，它们确实表现出明显的可能具有适应意义的生态相关。对唱物种典型地实行“一夫一妻”制，两性个体通常彼此相似，配偶生活的环境似乎对于它们长期保持在一起是很有利的。戴孟德和特伯格 (Diamond 和 Terborgh, 1968)，在

分析新几内亚区系鸟类时指出(像以前的鸟类学家在世界其他各区系指出的那样):许多物种生活在稠密的植被区,这里鸟类常常难以相见,为了保持不断接触,经常进行鸣叫交流是必要的。但在某些其他物种,即使在多数时间内都可通过视觉保持接触,却仍发生对唱现象。对于后述这些情况,戴孟德和特伯格提出假说:这种对唱部分,是为了在变化无常的波动环境中适应繁育的需要。在这样的环境中,配偶必须密切

接触,以便在环境条件变好的短暂时间内就可开始繁育。由这两个作者提出第三个竞争性假说是:对唱减少了血缘关系密切的物种间的相互杂交。有关非洲鸟类对唱的进化、生态学意义和个体发育的信息,已由威克勒及其同事(Wickler, 1972b, c; Wickler 和 Uhrig, 1969; von Helversen 和 Wickler, 1971)以及托特(Todt, 1970)作了补充。



第 10 章 通讯：起源和进化

224 最初的动物通讯编码来自哪里？通过近缘物种间的信号行为比较，动物学家有时甚至可以把最为奇异的通讯系统的各进化阶段连结在一起。威克勒 (1967a) 把添加到通讯功能上的任何进化都称为“语义作用” (semanticization)。在语义作用过程的一个可想象的极端情况下，只有反应得到进化。因此，一个物种的感觉器官和行为是以这样的方式进化的，以至于对一定的气味、运动或业已存在但本身没有改变的解剖特征提供了更为适应的反应。例如，雄性龙虾和十足蟹对其雌性的蜕皮激素 (甲壳蜕皮素) 发生反应，仿佛这种激素就是一种性吸引剂。如下的假定 (虽还未得到证明) 是可能的，即在雄性整个进化过程中，甲壳蜕皮素是作为信号发挥作用的。但绝大多数已知的语义变化情况都涉及仪式化 (ritualization) ——行为模式变化作为一种信号，而成为越来越有效的一种进化过程。当某一动作、解剖特征或生理性状，在另外相当不同的场合获得了作为信号的次级价值或次级功能时，那么上述进化也许不可避免地就开始了。例如，一个物种的成员可把张开嘴看作恐吓 (信号) 或者在冲突中把对手的转身看作逃跑意图 (信号) 而开始进化。在仪式化期间，这样一些动作是使它们的通讯功能更有效而发生变化的。典型的情况是，这些动作会获得形态学的支持，即会出现一定形式的附加结构，以增强一定动作的明显性。它们在形式上也具有简单、固定和夸张的倾向。在一些极端情况下，行为模式从其祖先状态的变化是如此之大，以致几乎不可能追踪其进化历史。像装饰军服的肩章、帽饰和滚边，为了使在通讯中的效率最大化，它们原来的功能早就消失了。

仪式化的生物学性状称为炫耀或表演。由动物学家认识一种特殊表演形式是仪式 (ceremony) ——用来协调、建立和维持社会联盟的一套高度进化的行为。我们都熟悉我们自己社会生活中的仪式。虽然美国文化还太年轻，还没有许多真正本土的仪式，但是

从哈佛大学每年一度的学位授予典礼上可以看到有趣的仪式。在 19 世纪公务期间的仪式，马萨诸塞州的州长由荷枪骑兵护卫、米德尔塞克斯县和埃塞克斯县的县长着礼服以显文官权威和学生用拉丁文讲演，其中每一表演都已丧失了其原来的功能，只有在真正意义上作为一种仪式才能继续存在。与此方式十分类似，动物利用仪式重建性关系、变更在巢 225 中的地位，以及在紧密互动中避免或减少攻击。仪式，用阿姆斯特朗的话来说就是防止愚笨、混乱和误解的一种进化方式。

脊椎动物行为的仪式化往往在冲突过程中发生，特别发生在动物还未决定是否结束行动的时候。动物行动上的犹豫是把它的意向通报给同一物种的旁观成员，或更正确地说，是把其行动的未来可能进程通报给旁观者。这种通报，可以作为一简单的意向动作开始其进化上的转化。意欲飞行的鸟，正好在起飞前，其典型意向动作是下蹲、抬尾和轻轻展翅。许多物种已把上述这些分量中的一个或多个独立地成为仪式化中的有效信号 (Daanje, 1950; Andrew, 1956)。某些物种，当抬尾时尾羽产生耀目的闪光。在其他物种中，翅尖重复地向下拍动，以露出翅的初级羽毛显眼区。在一些更为基本的形式中，这些信号用来协调鸟群成员的活动，也可能用来警戒接近的捕食者。当加入仇视分量，比方说，当鸟面对其对手而其头挺伸向前或其翅伸展时，飞行意向活动就仪式化地转为恐吓信号。但由这些基本的活动构成的仪式化的形式更为精细而极端的表现，是转化成求偶炫耀 (见图 10-1)。

信号也可从两个或更多个行为间产生的矛盾中得到进化 (Tinbergen, 1950)。当一雄性对对手还未决定是攻击还是逃跑时，或者当这雄性以极强的威逼和求偶倾向接近一潜在配偶时，这两个动作它开始都不选择，而是选择第三个似乎无关的动作——它把其攻击转向附近的某一对象，如一个小石子、一片叶子或作为替罪羊的一个旁观者。或者，该雄性可能突然

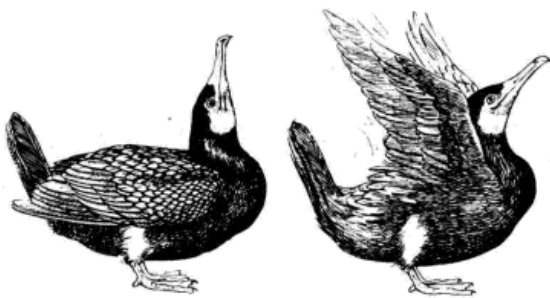


图 10-1 在欧洲鸬鹚 (*Phalacrocerax carbo*) 雄性, 飞行意向活动已被仪式化成为求偶炫耀。存在雌性时, 雄性表演着非常醒目但非功能性的起飞跳跃动作 (自 Hinde, 1970, 《动物行为》, McGraw-Hill 图书公司出版, 经允许使用。根据书中 Kortlandt, 1940 文章)

转向替换活动 (*displacement activity*): 与其当前所处环境没有关系的一种行为模式。例如它用嘴修饰其羽毛、进行无效的筑巢活动或装出吃食和饮水的样子。这样一些转向的替换活动, 往往已经仪式化地成为明显的求偶信号。像丁伯根说的那样, 这些新信号衍生于事先存在的原动力模式——但它们在进化中已从旧的功能里“解脱”出来了。

仪式化的概念起源于 J·赫胥黎在 1914 年对大冠鸬鹚 (*Podiceps cristatus*) 的研究, 后又在关于红颈潜鸟 (*Gavia stellata*) 的论文 (1923) 中得到了更为明确的发展。赫胥黎在其开始的工作中发现, 大冠鸬鹚从爬出水面到巢台的简单行动中, 具有明显的符号性质。以这种方式行动接近巢台的大冠鸬鹚, 表明它想交配, 并且在巢台上的行动和姿态的变化进一步

导致实现交配。虽然这种鸟在系统发育上是属于原始鸟类, 但它利用的是在脊椎动物中发现的某些最为精细的求偶和配对结合炫耀。很久以后, K·E·L·西蒙斯 (K. E. L. Simmons, 1955) 对赫胥黎的观察进行了扩展和加强, 而赫胥黎本人 (1966) 根据现代生态学概念又进行了重新解释。这些炫耀 (其中 3 个描述于图 10-2) 不仅具有历史意义, 而且也为仪式化正确假说的形成提供了一个范例。当一对大冠鸬鹚的配偶分离一段时间后重聚时, 都是以最大强度举行每个仪式, 而每个仪式是由该鸟 (信息) 储存库中最为明显的姿态和活动 (信息) 组成的。例如, 在摇头仪式期间的竖冠, 在企鹅式舞蹈之前的潜泳动作和猫式表演的展翅。最后, 有理由认为, 上述若干分量与这些鸟在其他环境下利用的恐吓和安抚活动相同。其中的摇头尤其是这样, 摇头时它们仿佛如仇敌那样彼此靠近, 但后来脱离攻击状态而用扁长的嘴彼此向下、向两侧轻轻敲打。

丁伯根 (Tinbergen, 1952) 的论文发表后约经过 10 年左右的时间, 多数生态学家发现: 利用已知的表演 (或炫耀) 起源的冲突理论, 很容易解释像大冠鸬鹚那样的一些通讯系统。丁伯根的神经生理学模型, 表面上看来为这些解释提供了坚实的理论基础。一个替换活动只不过是“属于执行原动力模型的一个 (而不是多个) 被激活的本能活动。”而“过剩的驱动力”促成了无关的替换活动。在进化时间内, 适应执行中心在其新的含义下接管了执行的那个本能, 通过

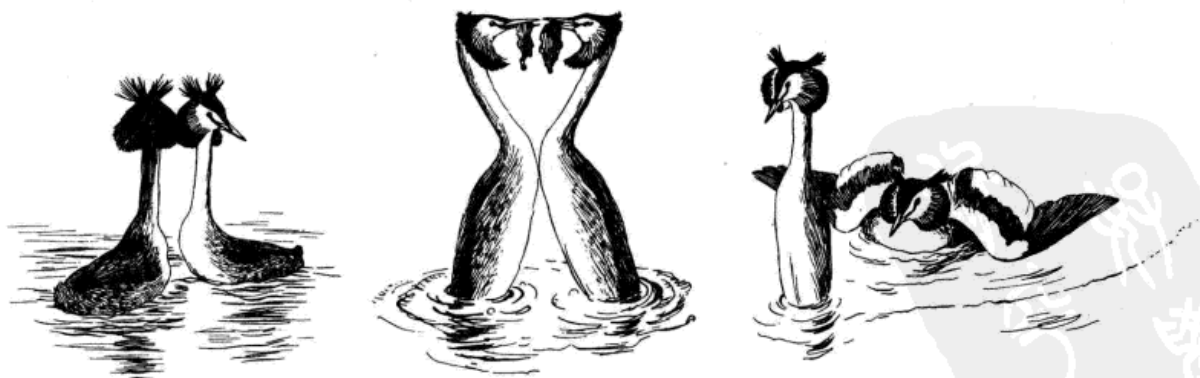


图 10-2 大冠鸬鹚的三个联姻仪式。左: 相互摇头仪式, 显然这是鸟类从攻击转到安抚活动的仪式化结果。中: 相互企鹅式舞蹈仪式, 在这期间, 双方彼此赠送筑巢中用的一类水草。这一仪式可能起源于轮换 (或替换) 筑巢的仪式化形成。右: 相互发现仪式——一方慢慢从水中浮起, 而另一方以猫式表演 (即把防御和求偶二者结合在一起的一种活动) 的方式把翅展开 (自: Simmons, 1955)。

通常的仪式化形式把它转化成信号，并从老的执行中心解脱出来。然后，这一新创造出来的表演或炫耀，就只随着其服务的通讯系统而进化。在摩维尼汉(1958)对北美海鸥的仇视行为的研究中，这一冲突理论也许得到了最为完全的应用。摩维尼汉在现场观察的主观印象基础上，企图对这种海鸥不同的争斗表演或炫耀进行定位作图：在二维现场图上，一个轴定义为从占优势的进攻驱动到占优势的逃跑驱动的连续变异转换，另一轴定义为仇视动因的强度。例如，呼吸困难的窒息表演(Choking display)，可解释为是一只高度兴奋的海鸥在追赶和逃跑间取得平衡的结果；而攻击性的直立表演可看作是一只海鸥战斗力不强但最富有攻击倾向的反应。

随后的关于鸟类和哺乳类的神经生理学试验，都未能证明存在着执行中心、本能解脱机制和原来的洛伦兹-丁伯根模型(Lorenz-Tinbergen models)中的其他关键因素。因此，对原来的引起争议的冲突理论相应地作了很好的修正。像经由安德鲁(Andrew, 1963, 1972)、威克勤(1969b)和其他人，特别是针对哺乳动物，提出了大致如下的新观点：许多信号，确实很像达安杰(Daanje)和丁伯根想象的那样从仪式化意向和替换活动进化而来。但是，仪式化是一弥漫的、高度随机的进化过程，它几乎可从任一适宜的行为模式、解剖结构或生理变化，而不只是从替换活动进化而来。正如安德鲁强调的那样，必须用产生信息的即时的生物环境，而不是用先入为主的冲突驱动或类似的观点进行信息分析。如果我们确实这样做了，则很显然：所有方式的生物过程，从脸红和出汗，到黏液分泌和大小便(其中一些过程受自主神经系统控制)，不是属于这个物种就是属于那个物种。如下的一些例子，说明了生物过程的多样性本质。

仪式化捕食(Ritualized predation)。灰鹭(*Ardea cinerea*)的雄性，作为其求偶仪式的一部分，它常规表演的显然是经饰变过的捕鱼动作。在冠羽和身体其他部位某些羽毛竖起的同时，它把头指向下方，仿佛要捕其前面的一猎物，并且猛扣上、下嘴发出响亮的叮当声(Verwey, 1930)。

227 仪式化食物交换(Ritualized food exchange)。

鸟类的亲嘴，在建立和维系联盟方面具有多种功能(Wicker, 1972a)。在某些物种，例如在斑纹多情鸚鵡(*Agapornis personata*)，亲嘴是用来作为配偶间的问

候仪式或作为结束争吵的信号。在另外一些物种中，例如在加拿大檉鸟(*perisoreus canadensis*)中，亲嘴是群内地位低下的鸟(从属鸟)用来作为安抚的信号。亲嘴这一表演，显然来自于幼鸟和成鸟之间食物交换的一种变化形式。当从属鸟在安抚中利用这一表演时，通常与幼鸟讨食的动作(包括体蹲伏和翅颤动)相似或相同。配偶间亲嘴时往往还伴随着一个个体给另一个个体喂食。雄性斑蚊鸚鵡有规律地为雌性喂食，而后都留在巢内照管幼雏。燕鸥属(*Sterna*)的雄性燕鸥，只是恰在交配前或交配期间采用给幼雏喂食的动作为其配偶喂食(Nisbet, 1973)。

狼和非洲野狗的问候仪式大体上与鸟的亲嘴相似。下级个体，以谦恭匍匐的姿势和面带喜色地咬舐着嘴区，接近其群队地位高的上级个体。非洲野狗群队，也用这一行为彼此激励和可能用这一行为协调追捕猎物。问候仪式似乎是从幼仔的讨食行为衍生出来的，而后者是幼仔诱发成体把食物反哺给它们的基本行为。一个居中的行为变体是成年狼个体间的“嗅闻”，即一只成年狼以其鼻和嘴探测另一成年狼的唇区，以便知道后者最近是否已进食了(Mech, 1970)。

属于舞虻科(Empididae)的某些舞虻，在它们求偶仪式的主要动作中，仪式的食物交换达到了极致(ne plus ultra)(Kessel, 1955)。原始的舞虻类，或者至少在繁殖行为上是原始的那些物种，其求偶行为基本上与其他的虻类似。但因它们是捕食者，所以雌性偶尔会把雄性逮住吃掉。少数物种的雄性，如舞虻属(*Empis*)、蚊形属(*Empimorpha*)和钩蝇属(*Rhamphemyia*)的某些成员，为了避免丧生的命运，它们首先捕捉其他类型的蝇以作为向雌性求婚的礼物，雄性就可安全地与雌性交配了。喜蝇属(*Hilara*)和钩蝇属的某些成员把这一仪式化进化到了第二阶段。雄性捕捉猎物，不是为了寻找雌性，而是为了与其他同类雄性一起参加空中飞舞。空中飞舞的雄性群现在成了雌性的“吸引剂”——雌性加入群中并找到各自的配偶。在随后的几个进化阶段中(已由克塞尔等人通过对舞虻类各物种的艰辛分类后，对有关物种的仪式化食物交换进行了极为仔细的跟踪)，空中飞舞的雄性开始在猎物礼品上添加细丝或丝小球，以使这个飞婚群更为明显。然后(舞蝇属的某些物种)整个猎物外面被一层丝包裹着，这样就产生了第一个气圈(balloon)。在这一点上，这种仪式化应相当高级

了，但仍还在继续发展。在舞蝇属和钩蝇属的某些物种中，猎物的大小在减少，以致猎物礼品几乎只是一个气圈。事实上，这个猎物（小蝇）是如此之小，又如此经过挤压和干燥，很明显在雄性喂给雌性前，对舞虻类雌性已不再是作为原来意义上的食物了。这一仪式进化的最后阶段，现在我们可以推想：在喜蝇属的两个物种 *H. granditaarsus* 和 *H. sartor* 中，其雄性根本就没有猎物，而只是纺成一个气圈，然而这一气圈在婚配中是乐于接受的。这是一段惊奇的曲折历史，是因为这一最后阶段也是由奥斯敦-萨肯 (Osten-Sacken) 于 1875 年首先发现的。当然，奥斯敦-萨肯的困惑是完全可以理解的。如果没有随后经数代昆虫学家的努力，把一系列明显的中间物种揭示出来，那么，关于这一行为的进化无疑仍会处在猜测之中。

咂嘴唇 (Lip smacking)。以黄狒狒 (*Papio cynocephalus*) 为代表的高等灵长类，利用咂嘴唇作为在所有情况下的安抚问候。最值得注意的是，它们是在性交期间或在对性对象的反应中，利用这一咂嘴唇的信号。这信号是由快速的重复吸咂动作组成的。安东尼 (Anthony, 1968) 跟踪了这一信号在狒狒个体发育中的情况：从由母亲指导下对幼婴的基本保育，到由队群中其他成员指导下的分离问候行为，进行了观察研究。研究发现，在诱发咂嘴唇时，某些解剖特征是特别有效的。它们都是粉红色的（像母亲的乳头），有些特征在形状上也与乳头相似。这些解剖特征，包括雌生乳头和雌性发情期的生殖器皮肤、雄性阴茎以及幼婴的脸和会阴部。

微笑和大笑 (Smiling and Laughing)。冯·胡弗 (Van Hooff, 1972) 相信：人类的微笑和大笑，与其他高等灵长类利用相似的和同等复杂程度的表演，很可能是同源的。根据冯·胡弗的假说，微笑在进化上是从“露齿表演”衍生出来的，而“露齿表演”在系统发育上是最原始的社会信号之一。当这些最原始物种的成员，遇到恶意刺激并具有强烈的逃跑倾向时，它们就会采用这一表演。逃跑受到阻挠时，会强化这一表演。高等灵长类的“露齿表演”一般是无声的。而且，在黑猩猩中，这一表演在强度上是逐渐分级的，并在群队内能自由地用来建立友善相处关系。“轻松张嘴表演”（往往伴随着短促的呼气声），通常是与玩耍有关的信号。在人类，无声露齿表演和轻松

张嘴表演这两个信号，似乎处在从一般的友善反应（微笑）到玩耍（大笑）这一连续系列的两极。由原始面部表演发展起来的第三类信号是露齿惊叫表演。这一行为（在灵长类动物广泛存在，但在人类已消失）表明：就像表演者受到相当的胁迫要准备攻击那样，228 表现了极度的恐惧和委屈（见图 10-3）。

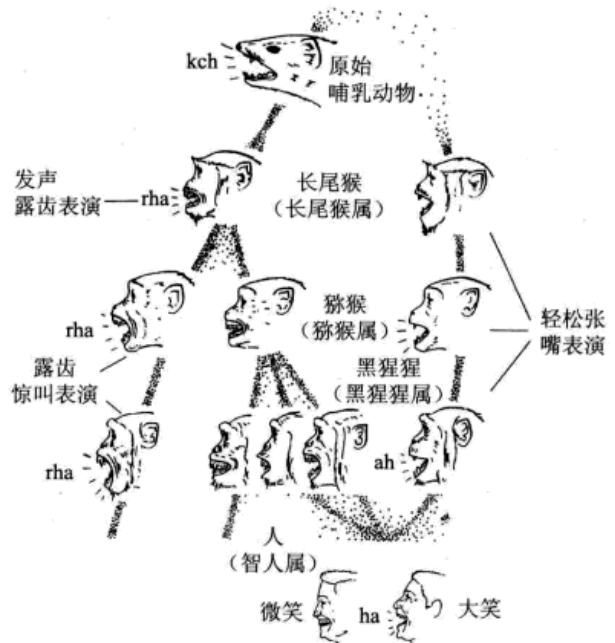


图 10-3 灵长类面部信号的系统发育 (自: Van Hooff, 经修改)。

仪式化飞行 (Ritualized flight)。某些鸟类物种，在求偶时要表现出一种特定的十分卖劲的飞行形式，即在飞行期间一些特定的羽毛模式得到极大化展现，图 10-4 是一个例子。鸟类的许多物种或恋母蝗虫的雄性，进行这一飞行表演是在吸引地面上观看飞行的雌性。在表演期间，它们向上飞行，同时展出它们亮丽的后翅或快速拍打它们的后翅，以发出被昆虫学家所说的“啵啵”声 (Otte, 1970)。

仪式化呼吸 (Ritualized respiration)。非洲变色龙 (蜥蜴类)，在其领域内通过两侧尽力吸进呼出而表演着过度的呼吸动作。这一动作伴随着头部的摇摆扭动——表现为头部的仪式化防御动作 (Kastle, 1967)。

仪式化排泄和分泌 (Ritualized excretion and secretion)。早期发展起来的信号进化概念，几乎全是建立在可视和可听信号基础上的——对人类来说

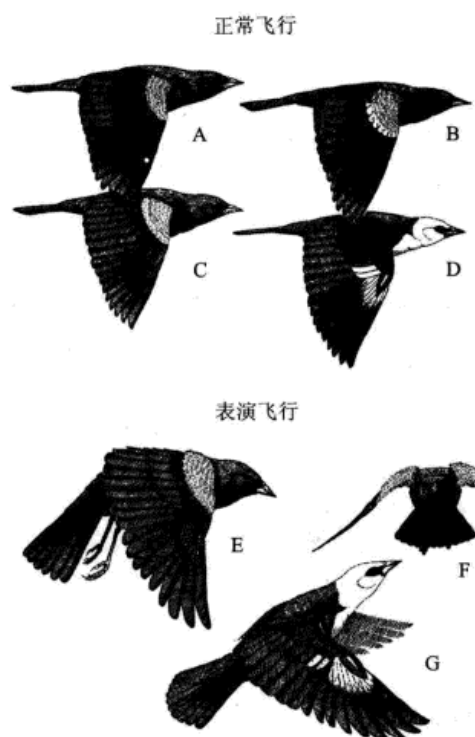


图 10-4 雄性燕八哥的飞行仪式。红翅燕八哥 (*Agelaius phoeniceus*) 的三个种族 (A-C) 和黄头燕八哥 (*Xanthocephalus xanthocephalus*) (D) 的正常飞行。E 和 F 代表雄性红翅燕八哥在仪式化飞行中的两面观, G 代表雄性黄头燕八哥的仪式化飞行中的侧面观 (自: Orians 和 Ohristman, 1968; 加利福尼亚大学出版社第一版, 后经该大学评委会允许重印)。

这是最容易领悟的。现在, 化学通讯的研究已保持同样重要的势头, 例子来自类似变异程度的排泄和分泌产物。不同的哺乳动物, 利用由其小便和大便中的代谢分解产物气味, 以及由与尿道和肛门有关的腺体分泌出的产物气味, 来标记它们的位置。某些物种, 例如非洲巨鼠 (*Cricetomys gambianus*)、獾和灵猫科其他动物, 为了把它们的气味留在树干上或地面上方的其他物体上, 它们就采用两前肢站立或不同于寻常大小便的其他动作进行大小便。小鼠尿中不同的气味成分对繁殖作用具有调节功能——依情况可以阻断或促进发情和受孕。在家猪中, 公猪的尿液中释放出的一种物质能使母猪的脊柱向前弓凸。与上述情况类似, 蚂蚁中的行军蚁和蚁科蚁类从后肠物质中释放出臭迹。虽然臭迹标记与排便行为完全不同, 但有理由假定, 臭迹可看作是一种仪式化的排便形式。

废弃产物的仪式化未必只限于大小便。雌性恒河

猴的性吸引物还来自于其阴道, 最近发现至少是由 5 种短链脂肪酸组成的混合物 (Curtis 等, 1971)。这些物质是脂类代谢的一般产物, 并且可能在进化上已很好地充当了由阴道外表皮以低浓度排泄的部分仪式化物质。

任何脊椎动物的体表, 至少含有数以百计的为语义化过程所用的微量排泄物和分泌物。鱼的外表皮黏液可作为一个例子。最近的试验表明 (Roson 和 Cornford, 1971): 鱼黏液的水动力学特性使鱼的流速比其他的可能物质要快得多。因此我们可以假定, 使鱼流速增加是该物质的主要功能。但是, 鱼黏液也是真正的水溶性臭迹物的化学“商店”, 即它对通讯功能具有前适应特性。诺登 (Nordeng, 1971) 发现, 鲑 (*Salmo alpius*) 亲本鱼所在的溪流可吸引其幼仔, 于是他认为: 这些鱼的逆水迁移是受亲本鱼皮肤黏液的特定气味吸引的。

迄今为止容易证明的一个最为怪异的化学仪式化情况, 就是通过细胞黏液霉菌利用环状 AMP 作为通讯物质: 这种物质 (环状-3'5'——磷酸腺苷) 作为所有生物的细胞内信使。它调节某些形式的遗传表达, 并且至少在脊椎动物中, 它在到达细胞膜的激素和膜内选择酶 (靶) 之间进行调节 (Pastan, 1972)。这种细胞黏液霉菌的生活史是由两个阶段——变形体阶段和多细胞假合胞体阶段——组成的, 在霉菌最终静止不动和从长高的子实体上产生孢子之前是以如同蛞蝓的方式在附近运动着。假合胞体是由单细胞变形体聚合成的, 而这种聚合是在微量的称为集胞黏菌素的指导下完成的。最近业已鉴定, 这种集胞黏菌素就是环状 AMP (Konijn 等, 1967)。为什么这一特定化合物 (由变形体产生的许多化合物中的一种) 在进化中会选作变形体的信息素, 这一点仍是迷雾重重。

自动拟态 (Automimicry)。当一种性别或某一生命阶段的个体模仿属于同一物种的其他类型个体的通讯时, 就会发生某些最为极端和最为雅致形式的仪式化。拟态者通过模仿被模仿者 (模型) 的反应而增加了自己的适合度。由于自动拟态利用的是社会行为中的某种形式, 所以对被模仿者也是有利的——或至少不会造成严重伤害。自动拟态的概念基本上是由威克勒 (1962, 1967, 1969) 发展起来的, 图 10-5 是其中一个比较突出的例子。在淡水鱼的朴丽鱼属

(*Haplochromis*) 中, 某些口孵鱼物种的雄鱼, 在其尾鳍上有一行明显的斑纹状条纹。这些斑状标记与雌鱼中携带的卵(为了保护)在一定程度上很相似。卵偶尔从雌鱼口中掉出时, 雌鱼具有极强的倾向要把这些卵重新收回来。雄鱼利用雌鱼这一行为, 在靠近湖底时就显示出它们尾鳍的斑纹。当雌鱼接近雄鱼并试图收回“卵”时, 收到的却是一口精液, 从而其口内

的真正的卵在无意中都被受精了。

雌鬣狗具有异乎寻常逼真的假阴茎, 当它把假阴茎作为安抚信号的一部分, 就进行了与上述相似的相互有利的拟态表演。至少在亚里士多德时代就有民间传统: 鬣狗借笑声取乐要超过其改变性别的能力。事实上, 在攻击性组织的鬣狗社会中, 阴茎表演或炫耀是重要的安抚信号。威克勒也已强调: 从性行为到社

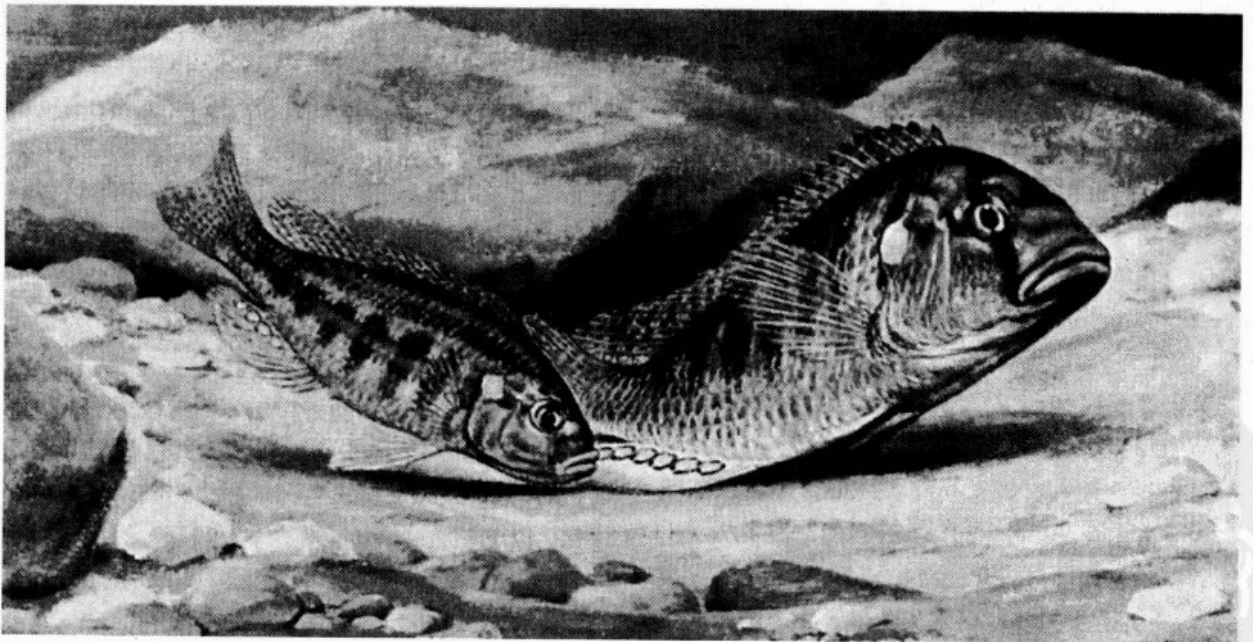
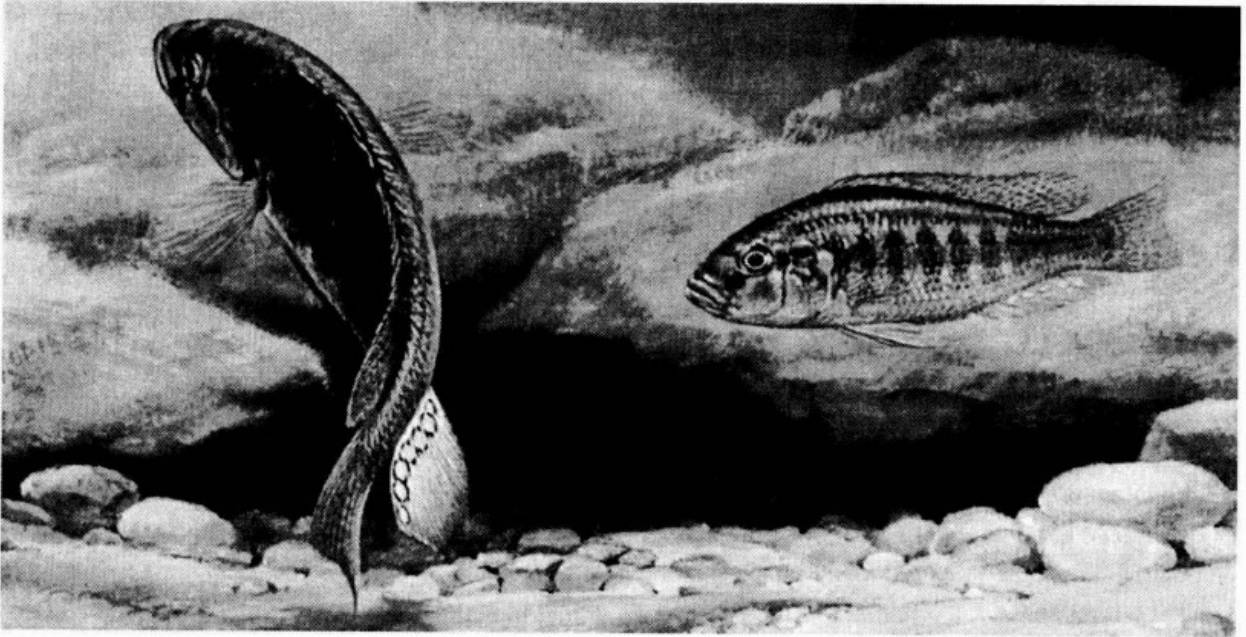


图 10-5 口孵鱼 (*Haplochromis burtoni*) 的自动拟态。上: 一条较大的雄鱼通过尾鳍上的一行斑纹吸引着雌鱼, 因为这些斑纹与其口内携带的卵相似。下: 当雌鱼试图收回“卵”时, 接受的却是由雄鱼释放出的精子, 这样就导致了其真正的卵的受精(自: Wickler, 1967a)(此图在原书 p230)。

会行为这一本质转变的自动拟态，是灵长类社会生活进化中的一个显著事件。大约在发情期间，许多旧大陆猴物种的雌性，在其生殖口附近皮肤的裸露部分出现大片红肿现象，在一些极端情况下这种红肿程度使得雌猴难以坐下。雌性通过弯腰低头和上抬其臀部，性感地、极大化地把生殖区部分显示给雄性。试验观察者虽然还未证明，这种有性皮肤的颜色和独有形式可作为交配行为的可视刺激，但完全有理由认为它们起了这种作用。雄性恒河猴审视这部分生殖区，其中包括其皮肤，并且有时还用鼻嗅嗅这部分——这一行为可能表明，恒河猴业已鉴定出存在着某类性信息素。雄性阿拉伯狒狒和某些其他物种具有永久性的有色臀部，当雌性要问候和安抚雄性时就展现其臀部。在模拟交配中，这一有性模拟（伪装）常常使雄性猴爬上模拟体背上进行交配——一个作家把这一情况比拟为一个军人向一模拟行军礼的“人”行军礼。这种同性恋相接触引起了上述真正自动拟态的现象，是由下述事实证明的：只有在发情期间雌性有性皮肤的颜色发生变化的物种，臀部也有同样颜色变化的雄性间才会有交配。仅在少数物种中一大群雌性已发生发情期的生殖部分肿胀，而同一物种（且仅限于同一物种）的雄性又具有相似的有色臀部时，这一自动拟态情况很容易发生。在许多类型的旧大陆食叶猴中，其中包括叶猴（叶猴属，*Presbytis*）、长鼻猴（长鼻猴属，*Nasalis*）、毛臀叶猴（白臀叶猴属，*Pygathrix*）以及疣猴和长尾猴（疣猴属，*Colobus*），只有红疣猴（*C·badius*）和橄榄疣猴（*C·verus*）的雌性发情时具有红肿臀部；并且只有在这两个物种内，雄性的臀部确会变化——不仅在颜色上与雌性的红肿相似，而且在形状上也相似。克鲁克（Crook, 1972）提供了对灵长类的有性表演或炫耀的新近评论，其中包括对威克勒自动拟态的评价。

开始信号 (*Ab initio signals*)。虽然行为学家已正确地把注意力集中在仪式化过程中的功能转化上，但是，在原初通讯结构中重新产生信号器官和行为也是可能的。社会昆虫的一些腺体似乎属于这种情况，其中包括分泌臭迹的白蚁腹板腺和长颈蚂蚁帕凡腺、应用于报警和防御的长颈蚂蚁的肛门腺、应用于给幼虫喂食的所有蚂蚁类型的咽后腺，以及应用于吸引和聚集的蜜蜂的内萨诺夫腺 (Wilson, 1971a)。在非社会昆虫中，没有呈现出这些结构的任何先兆，当然，

可以认为这些腺体必然发生于事先存在的未分化的表皮细胞，但这种形式的进化不是在典型的脊椎动物研究意义上的仪式化。

传感通道

在通讯系统的进化中，仪式化及其后效应的概念，给我们留下的是一幅极端机会主义式的图景。在这样的系统里，信号几乎可方便地从物种任一生物过程中塑造出来。所以，分析若干传感通道的有利性和不利性是可行的，尽管这些传感通道在开放市场为了实现信息的特权在相互竞争。用更为熟悉的方式来说就是，我们有理由假定，物种是以混合传感通道的方式进化的，即：或是使能量效率最大化，或是使信息效率最大化，或是二者兼有。现在我们就传感通道的特定竞争能力，即就传感通道物理特性的相对有利性和相对不利性分别检验每一传感通道。

化学通讯

信息素（或者同一物种两成员间用来通讯的物质）可能是服务于生命进化中的第一批信号。在蓝绿藻、细菌和其他原核生物的祖先细胞间，不管发生的是什么样的通讯，肯定是化学通讯，并且由它们进化而来的真核原生生物必定沿用这一通讯。在我们目前的认识水平上，我们还有理由相信哈尔代恩的推测：信息素是激素的直系祖先。当后生动物的体细胞在进化中组织起来后，激素就真正成了信息素的细胞间的等价物，负责调节单细胞生物个体间的行为。随着的扁形动物门、腔肠动物门和其他后生动物门类良好器官系统的形成，就有可能建立起更为复杂的听觉和视觉接受系统，以处理如同单细胞生物化学接受器那样多的信息。在少数类型生物，这些新通讯形式会超过原来的化学系统，但对大多数类型生物信息素来说仍是基本信号。当注意力自然地吸引到鸟类和其他大型脊椎动物（它们的感觉生理学与我们人类的很相似）时，上述重要事实并未被早期的行为学家认识。现已发现，化学系统存在于许多微生物、低等植物和大多数主要生物门类中。当对尚未发现有化学系统的物种进行仔细寻找时，则极有可能找到这样的系统，以致使我们有理由推测，化学通讯实际上普遍存在于生物中。表 10-1 是许多研究者进行的有关这方面的系统

表 10-1 化学通讯系统的系统发育分布

分类单位	信息素活性、功能	信息素化学本质	作者
原生动物 团藻虫 (<i>Volvox sp.</i>)	雌性物质诱导分生体发育成精子束	高分子量超过 200 000; 可能是蛋白质	Starr (1968)
草履虫 (<i>Paramecium bursaria</i>)	通过纤毛接触识别配偶	明显是蛋白质	Siegel 和 Cohen (1962)
藻类 褐藻 (<i>Ectocarpus siliculosus</i>)	雌配子吸引雄配子	异-顺式-1-(环状-庚二烯-2', 5'-基)-丁烯-1	Müller 等 (1971)
真菌 异水霉 (<i>Allomyces sp.</i>)	由雌配子产生的精子吸引剂; 活性 10^{-4} M	诱雄激素: 具有环己烷中心的氧化倍半萜烯; $C_{15}H_{24}O_2$	Machlis 等 (1968)
绵水霉 (<i>Achlya bisexualis</i>)	雄株上雄器菌丝的诱发; 活性 2×10^{-10} 毫克/毫升	雄性醇: 一种类固醇 $C_{19}H_{32}O_5$	Barksolale (1969)
毛霉 (<i>Mucor mucedo</i>)	诱发相反性别的有性菌丝	“交配素”: $C_{20}H_{32}O_5$	Plempel (1963)
黏霉菌 (<i>Dectyostelium discoideum</i>)	变形细胞的吸引聚合	集胞黏菌素; 环状 3', 5'-磷酸腺苷	Konijn 等 (1967) Bonner (1974) Voeller (1971)
维管束植物门 蕨属 (<i>Pteridium</i>)	雌配子体分泌成精子囊素, 后者诱发附近配子体发育成雄器 (雄性器官)	未知	
和其他蕨类			
囊蠕虫门 轮虫 (<i>Brachionus spp.</i>)	雄性识别雌性, 随后交配	不是蛋白质; 其余不详	Gilbert (1963)
环节动物门 蚯蚓 (<i>Lumbricus terrestris</i>)	报警和逃逸; 黏液状分泌	未知	Ressler 等 (1968)
软体动物门 盘螺 (<i>Helisoma spp.</i>) 和某些其他水产螺	报警: 自埋或逃出水体	来自组织的多肽; 分子量约 10 000	Snyder (1967)
节肢动物门 双足目 [钩虾 (<i>Gammarus duebeni</i>)]	雌性性吸引剂	未知	Dahl 等 (1970)
十足目 梭子蟹属 [<i>Portunus</i> (蟹)]	雌性性吸引剂	未知	Ryan (1966)
黄道蟹属 (<i>Cancer</i>) 和厚纹蟹属 (<i>Pachygrapsus</i>)	雌性性吸引剂	可能是甲壳蜕皮素	Kittredge 等 (1971)
蔓足亚纲 藤壶 (<i>Balanus balanoides</i>) 和扁藤壶 (<i>Elminius modestus</i>)	通过信息素与基底接触使幼虫聚集和固定	蛋白质	Crisp 和 Meadows (1962)
蛛形纲 狼蛛	雌性性吸引剂	未知	Kaston (1936)
跳蛛	雌性性吸引剂	未知	Crane (1949)
昆虫纲	性吸引剂。雌性吸引剂非常普遍, 已证明的网翅超目中的各目: 等翅目、舞翅目、鞘翅目、膜翅目和双翅目。雄性性吸引剂和“催情剂”也非常普遍, 已报道的有: 网翅亚目中的蜚蠊目、丰翅目、长翅目、脉翅目、鳞翅目、鞘翅目、双翅目和膜翅目。各评论请参考: Jacobson (1972), Butler (1967), Wilson (1968, 1970), Silverstein (1970) 以及 Roelofs 和 Comeau (1970)。 在大多数社会昆虫中都存在: 报警物质、臭迹物质、识别气味等。其评论见 Wilson (1971a)		
脊索动物门 脊椎动物亚门	性吸引剂 (包括雄性和雌性)。这些物质在鱼类、两栖动物、爬行动物和哺乳动物中广泛存在, 虽然在多数类群中仍尚未得到充分证实。参见评论: Bardash 和 Todd (1970), BurghanH (1970), Ralls (1971), Bronson (1971) 以及 Eisenberg 和 Kleiman (1972)。 这些信息素现在已知在灵长类, 甚至包括雌性恒河猴, 都很普遍 (Rowell, 1971)。Comfor (1971) 讨论了这些物质在人类中存在的巨大可能性。 首领气味以及领域和家系范围标记。这些在哺乳动物是常见的 (例如参见: Mykytowycz, 1964; Schultze-Westrum, 1965; Thiessen 等, 1968; Thiessen, 1973; Eisenberg 和 Kleiman, 1972)。关于鱼类中涉及领域防御的气味已有报道 (Todd, 1971)。		

发育调查的进展报告。化学系统不仅广泛存在，而且至少像视觉、听觉系统那样具有同样多的功能。

高程度复杂性的化学通讯，也发生在彼此紧密适应的物种间的交往中，特别是在共生生物间以及在捕食者和被捕食者间的交往中。W·L·布朗和 T·埃斯纳 (W. L. Brown 和 T. Eisner, 1968) 对种间的化学信号提出了异源激素 (Allomone) 的概念。后来布朗等人 (1970) 把异源激素专门适用于种间的发信者，又提出“种间激素”(“hairomones”) 概念专门适用于种间的接受者，这使得在概念的名称上有些混乱。因为在实践上这种区分是困难的，有时甚至是不可能的，所以慎重的方法是废除后来提出的“种间激素”的概念，而从更广泛的意义上继续利用异源激素的概念。

233 化学信号具有若干突出有利性。它们可通过黑暗和障碍物进行传递。它们具有巨大的潜在能量效率，小于 1 微克的较简单的化合物产生的信号可持续数小时甚至数天。信息素的生物合成所花能量很少，并且通过如同开放腺体“水库”或翻转腺体皮肤表面那样简单的操作就可进行传播。信息素在动物用来作任何类型的信号传递时，具有最大的可能范围：在一个极端，信息素是通过接触化学接收作用或在数毫米甚至更短距离内进行传递，这使得在微生物间的通讯是理想的；在另一个极端，当生物合成和接收作用的方式没有根本变化时，信息素产生的活性空间最终可

234 达数千米。化学信号的潜在生命很长，只有在筑巢中利用的符号可视模型的动物系统可以比拟。信息素留下作为气味标记或臭迹时，存留的时间也是相当长的。发出信息的动物有可能把信息复原，以便为以后使用。

化学通讯的明显不利性是传递缓慢和逐渐消退。信息素必须在流通中扩散或携带，所以动物不能很快地把信息传得很远，也不能迅速地从一信息转换到另一个信息。虽然大鼠有能力把其首领鼠和从属鼠的气味区分开来，但没有证据表明，在攻击性和地位决定中，这些信息素的快速传递，是以常规的听觉或视觉的方式进行的。而且，对任何类型的动物，也还没有报道过，信息传递是通过调节化学发射的频率和振幅实现的，虽然生物学家刚开始考虑这种可能性。像波塞特 (1968) 指出的那样，以这种方式编码的潜在信息量可能还令人吃惊的高。在两个特定的环境下，

即当传递在平静的空气中达 1 厘米或更短距离的数量级，或当传递是在稳定的、中等的风速下进行，那么调节不仅是可行的，而且还是高度有效的。在极端有利的环境下，一个设计完好的系统，每秒传递的信息可达 1 万比特的数量级，这是只考虑一种物质时所达到的一个令人吃惊的数值。在一个更为现实的环境下，比方说，在恒速每秒 400 厘米越过 10 米时，信息传递的最大潜在速率仍是相当高的——每秒超过 100 比特，或者相当每秒传递 20 个英文单词 (设每单词 5.5 比特)。对于每一独立释放出的信息素，其同一信息容量可添加到通道容量中。我们只能期望，任何动物的信息传递速率只是由波塞特计算的理论容量的一小部分。为了实现这一传递，就需要符号和句法语言的进化，这是动物在任何其他感觉通道中都没有实现的情况。但是可以想象，为了增加信号专一性，信息通讯中应已添加了一定的信号调节，这正好像在有些动物物种中的许多视觉和听觉系统都已获得了信号调节一样。在没有已知例子的基础上怀疑 (气味) 信号调节的存在是不充分的，因为人类观察者现在还不能测定气味波，特别是在波塞特表示的对于气味调节的进化为最适的环境条件下更是这样。

234 尽管如此，有充分的证据表明：一般来说，动物不是依靠各单个化学信号的调节，而是依靠只对它们开放的其他通道——增加腺体类型或其他生物合成场所，以便可以独立释放出具有不同意义的信息素。大多数嗅觉哺乳动物都含有这么一些信号源。例如黑尾鹿 (*Odocoileus hemionus*) 至少有 7 个场所产生信息素：大便、小便、跗腺、跖腺、眼窝前腺、前额腺和趾间腺。就目前的试验分析，上述每一来源的物质都具有不同的功能 (Muller-Schwerze, 1971, 见图 10-6)。在其他哺乳动物别处产生信息素的腺体还有：体侧腺、颈腺、会阴腺和雌性有袋动物的袋囊腺等。社会昆虫在更大范围内利用这一方法使信息增加。大多数高等膜翅目社会昆虫的工职和蜂 (蚁) 后拥有一套活跃的外分泌腺 (见图 10-7)。

通过空气传递的信息素的分子大小，可期望遵循某些物理规律 (Wilson 和 Bossert, 1963)。一般来说，它们含有的碳原子数目在 5~20 之间，分子量在 80~300 之间。导致这一期望的主要论据如下：在这一限度的较下方，只有相对较少的分子类型容易由腺体

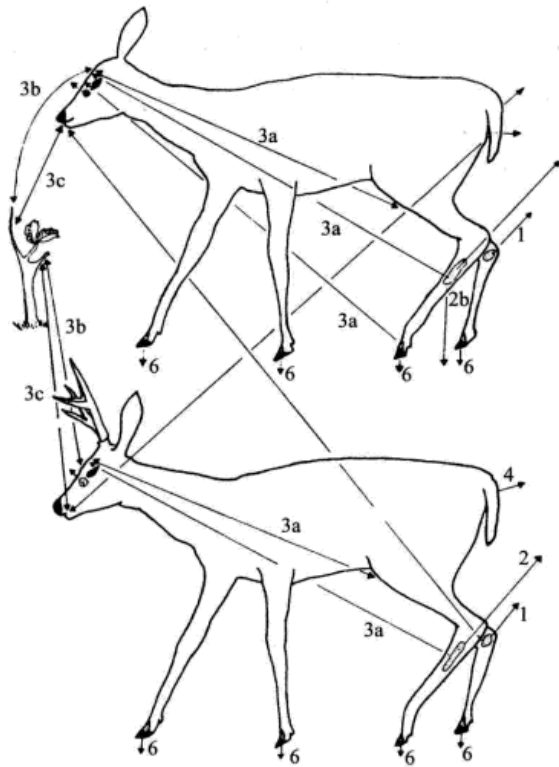


图 10-6 黑尾鹿信息素的来源和传递通路。来自附节器官(1)、蹄腺(2a)、尾部(4)和尿(5)的气味全通过空气传递。鹿蹄腺分泌时蹄部也触地。鹿用后肢摩擦其前额(3a)而前额摩擦干树枝(3b)而前额和干树枝别的鹿可以嗅和舐(3c)。最后,趾间腺(6)把气味直接留在地上(自: Muller-Schwarze, 1971)。

组织产生和储存;而在较上方分子的差异性得到迅速的增加,至少在某些昆虫,对于某些同源系列化合物,嗅觉效率也迅速上升。当接近上限时,分子差异极其巨大,使得进一步增加分子大小在这方面不会带来什么有利性。就已知分子大小而言,为了增加(信号发射者)内在刺激效率,上述期望同样成立。从信息发射方来说,生产和运输大分子量的分子要花费更多的能量,并且这样的大分子挥发性很差。但是,由于在分子量方面相当程度的变异引起的扩散系数的差异,又不会在活性空间特征方面引起大的变化(这点可能与直观预测相反)。威尔逊和波塞特还进一步期望:性信息素(一般需要更高程度的专一性和刺激效率)的分子量,应比多数其他类型的信息素(如报警物质)分子量大。昆虫表现的经验规律是:多数性吸引剂的分子量在 200 和 300 之间,而多数报警物质在 100 和 200 之间。关于这后一种期望推测的某些证据

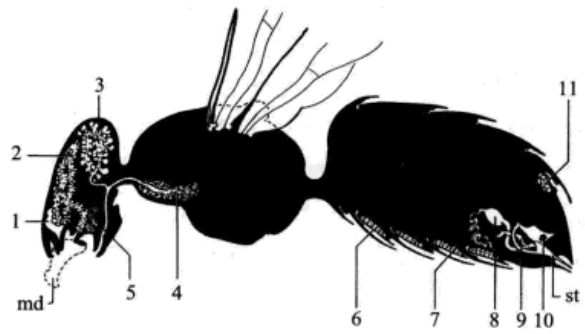


图 10-7 蜜蜂服务于社会组织的若干外分泌腺。在产生信息素中,蜜蜂是借增加腺体以扩大化学(词汇)量的一个例子。图中没有指出工蜂针刺(st)基部的位置,在这里工蜂产生乙酸异戊酯(一种报警物质);下颌(md)的轮廓也是用虚线表示的。

1. 下颌腺	2-庚酮	报警:蜂后物质(其性别和集群控制多种功能)
2. 下咽腺	蜂皇浆	幼虫食物
3. 头唇腺	?	清洁、溶解、消化(?)
4. 胸唇腺	?	清洁、溶解、消化(?)
5. 后颊腺	?	?
6. 蜡腺	蜂蜡	筑巢
7. 毒腺	毒液	防卫
8. 毒腺库	毒液	防卫
9. 杜福尔腺	?	?
10. 柯谢尼科夫腺	?	使蜂后吸引工蜂
11. 内萨诺夫腺	香茅醇;柠檬酸,橙花酸	蜂群聚集、导向

及例外,威尔逊(1968a)已作了评论。

但是,当信息素在水中传递时,情况就很不不同了。当然,关于分子大小差异的规律仍与上述的相同。不过,给定的物质从薄雾或微水滴进入水介质的速度和扩散系数却发生了巨大的改变。什么样的分子类型可以期望成为水中信息素呢?只是在最近若干年内才有足够的化学特性允许做出某些结论。就分子大小而论,这些信息素物质可明显分成两类。一类是列举过的真菌和虹鳞属(*Lebistes*)的性信息素,以及黏霉菌的聚集吸引剂——集胞黏菌素。这些物质,在分子大小上,与陆生动物的由空气传递的性吸引剂类似。分子量大小在这一范围内的多数水溶性物质,其扩散系数在水中是 10^{-5} 的数量级,在空气中是在 10^{-1} 和 10^{-2} 之间的数量级。在扩散性方面成千倍或更大程度的减少,使得在活性空间的特性方面存在许多差异。至少在信息素非连续释放的情况下,信息素活性空间的最大半径在水中和在空气中是相同的。但是,

达到最大半径需要的时间,以及在信息释放和活性空间消失(即活性消退)之间的间隔时间,在水中比在空气中大 1 万倍。那么,水生生物如何利用这类分子大小呢?一个更为恰当的问题是:生物究竟是如何通过水传递信息素的?事实上,有两种方式可使同一物质在水中和在空气中的利用效率相同:适当调节(1) Q/K 比(即发射的分子数与引起反应的分子最小密度之比);(2) 把信息素放入自然水流或创造人工水流可使它传递更快。

通过扩展波塞特和威尔逊(1963)的扩散理论,在水系统中我已检验调节 Q/K 比的各种可能情况而得到如下结果:对于同一物质,为了使在水中和在陆地上活性空间达到最大半径和活性消退的时间间隔相同,有必要使在水中的 Q/K 比值比在空气中的大 100 万倍。换句话说,利用同一信息素时,为了达到陆生生物在空气中传递信号的同一种效果,淡水生物或海水生物(在单次释放模型,即所有信息素分子一次集中释放)必须增加释放 100 万倍的信息素溶质量(与陆生生物相比),或者降低其反应阈值到 100 万分之一,或者使这两个参数(Q , K)达到某个等价的组合变换(Wilson, 1970)。这种调节偶尔会使活性空间的最大半径成百倍地增加。

要获得 Q/K 这样巨大的增量并没有开始想象的那样困难。最有希望的参数是发射速率 Q 。当信息素以薄雾喷雾或微滴在空气中发射出,发射速率大体上是挥发压的函数。在大多数同源系列,挥发压随着分子量的增加急剧下降。例如,在烷烃类系列中,发射率(从固定面积的表面每秒发射的分子数测量)随每增加一个 CH_2 基团而减少一个数量级中的一小部分。为了实用目的,可令蛋白质和其他大分子的挥发压为 0 而不能在空气中传播(如果它们吸附在气泡上、尘埃上或雾滴上则是例外)。但这一情况在水中传播就不适用了。大极性分子的溶解度为中等偏高时,在水中的 Q 值(与在空气中相反)可按人们所需要的量增加。

事实上,大部分已知的水传递信息素都是蛋白质。在原生生物信息素和藤壶聚集物质,这些信息物质的运输并无问题,因为是通过化学感受器的接触或短距离运输而实现通讯的。田螺的报警物质显然利用了如下事实:受损伤的田螺释放出大量的血液蛋白和组织蛋白进入受损伤处的水体中,当然是

一种无意识的行为。这些蛋白质的扩散能力有限,但仍能产生足够的活性空间。在 20°C 水中,这些蛋白质的扩散系数范围从 $0.34 \times 10^{-7} \sim 1.6 \times 10^{-8}$ 。信号持续的时间与对信号反应的田螺行为(把自己掩埋起来或离开水体)完全一致。

虽然通过加大 Q/K 比值可以增加固定距离的传递速率,但这一调节也增加了活性消退的时间。因此,在有理由需要短时间消退时,我们可以期望发现一些附加方式(如不稳定的分子结构或酶促失活)使信号终止。在功能相似条件下,这些方式在水传递系统中比在空气传递系统中的发展更为明显。

对于淡水和海水生物的行为生态学和社会学这一大体上尚未开发的领域来说,上述的讨论应当足以指出其进展的某些方面。对于这些生物的大多数来说,信息素和外源激素应是它们的主要通讯方式,甚至可以说是唯一的通讯方式。化学污染的更为潜在的有害效应之一是对这样一些生物系统的干扰。

听觉通讯

236

与信息素一样,声音信号可超过障碍物,也可以在不同气候条件下日夜传播。就能量的效率来说,声音信号介于信息素(极易传递)和视觉显现(其中许多需要整个生物体运动)二者之间。声音具有相当大的传播能力,在现实条件的广大范围内,超过了信息素和光(视觉)传播能力, F·达林(F. Darling, 1938)注意到:海鸥和其他集群海鸟的鸣叫声,可被远至 200 米的其他鸟群听到,这也是其他许多物种的鸣禽,以生活在不同生境条件下的可鸣叫的昆虫所能听到的范围。在最好的条件下,多数脊椎动物的叫声可听到的距离比上述要长得多。人类观察者可在远至 1 千米处听到雄性疣猴和吼猴的吼叫声。鸟类中(也许可能整个陆生动物中)的鸣叫冠军,是集群繁育中的松鸡(松鸡科)。在开阔地带在炫耀场周围 1 千米以上都可听到雄松鸡的鸣叫声。在少数物种中,例如欧洲黑松鸡(*Lyrurus tetrix*)和个体较大的北美松鸡(*Tympanuchus cupido*),在 3~5 千米之内都可听到它们的声音。相反,同样这些物种通过视觉看到的距离不会超过 1 千米,通常比这要短得多(Hjorth, 1970)。

可这不等于说,动物的鸣叫声可以进化到超过上述最大可能的距离。相反,动物鸣叫的声音大小和频

率，似乎只让与信号发射者有关的（而不是其他的）个体听到。超过这一大小和频率进行传递，就会为捕食者提供一个不必要的甚至威胁到自己大本营的信息。当然，在某些情况下，信号发射尽可能地远对动物是有利的。例如，雄性动物在其炫耀场的炫耀或表演，幼仔走失处于危难时，以及社会动物逃离捕食者的报警鸣叫在这些情况下都是试图把声音叫得最大、传得最远。鸟类的成群骚扰鸣叫提供了一个极好的例子：这类成群骚扰鸣叫，使进化传播很远并容易对受到骚扰的捕食者鸟类进行定位；相反，当母鸟叫唤其幼鸟聚集在其身边时，在茂密森林中类群成员聚集在一起及配偶双方举行换巢仪式时，都会利用更为温和的、秘密的、很难让无关的旁听者听到的声音信号。摩维尼汉（1969）已利用上述原理解释新大陆猴不同物种声调不同的原因。在这些物种中，声音传播可达最远距离的冠军——吼猴（吼猴属，*Alouatta*）利用低声调（低频）吼叫对稠密雨林中在视线之外的竞争对手发出信号。其他的物种，其中包括绢毛猴和夜猴，发出高声频吼叫，由于它比低频吼叫在空气中消耗的能量更多，所以它传递的距离较短。当高频吼叫碰到吼叫动物周围的树枝和稠密的叶片时，也会遭到更大的散射而受到限制。这些高频吼叫应用于不同的场合，其中包括邻近队群间的短范围内的接触。根据若干方面的证据，摩维尼汉认为：高声频信号不是小型猴类的一个自动结果，而是一个专门进化的性状——这一性状使这些猴的隐蔽性增强了，所以减少了被捕食（小型动物一般容易遭遇到）的可能性。

声音通讯中最为有利的进化特征，即在人类语言进化中确实导致其适应的特征，是语言的灵活性。对于信息素来说，为了使信息传递速率增加到任一可感知的程度，必须延伸到多个腺体库，而单个器官却可产生所有需要的声音信号。对这单个器官简单的机械调节就可在音量、音频、调谐结构和音调顺序上发生变化，而这些变化的大量组合就创造出大量不同的信号。声音传递和消失都是快速的，这两个快速为高速率的信息传递提供了基础。

鸟儿歌唱代表了听觉通讯的顶点之一。一大批有能力的研究者（特别是 Therpe, 1961, 1962b; Konishi, 1965; Hinde, ed, 1969; 还有该书第 7 章），从神经生理学和进化方面，对这一课题的每一水平进行了研究。从这一研究中，可把鸟类听觉通讯分为两类：鸣

叫（Call notes）和歌唱（Songs）。鸣叫在结构上要简单得多，仅由一个或少数几个短的爆破音组成。在物种的（信息）储存库中鸣叫的功能是最为直接和基本的：报警、骚扰、危难、保持接触和准备逃逸等。鸣叫在表达方式上也很有效，例如危险和骚扰鸣叫典型是由响亮、短促但音频较宽的声音组成的（见第 3 章），其中的每一特征都有利于从中等距离到长距离的定位。相反，惧怕鸣叫和捕食者警告鸣叫的声音较长但音频很窄，这些特征能使对方听到但难以定位（Marler, 1957）。鸟类绝大多数或全部物种成员，在一年中的大部分或全部时间内都可鸣叫；相反，歌唱在繁育季节一般多是由雄鸟发出的。典型的情况，歌唱在结构上是精细的，在持续时间上是长的，并且没有什么明显的直接目的。但是确实存在歌唱的功能，用一个词最能表征其功能的是：识别。一只雄鸟利用其歌唱向外界宣布：它是属于某个物种的成员，是领域内的一个有性成熟的个体，并在一定程度上承担着保卫和求偶任务。属于同一物种的第二只雄鸟听到歌唱后，会作出如下判断或识别：信号者（歌唱的那只雄鸟）会保卫其领域，并且，根据本能行为的几个已知规律判断，信号者可能会取胜。另一方面，信号者的歌唱告知同种雌鸟：如果它敢于靠得足够近，它就要接受求偶炫耀。

为什么鸟类的歌唱竟如此复杂？人们早已认识到，雄鸟的不同声音是重要的交配前隔离机制。这意味着，这些声音与其他类型的基于遗传上的差异，共同防止了种间交配。事实上，正如索普所说：“要把具有相同歌唱声的两个密切的亲缘物种区分开来，实际上是可能的”。鸟类观察者都知道，许多很相似的物种，例如蚊霸鹟属（*Empidonax*）的北美鹟类在野外根据它们的歌声很容易识别。在繁育季节，它们也利用歌声求得需要的配偶。根据现代物种形成的理论，当一个祖先物种被分裂成两个或更多个地理上隔离的群体时，大多数或全部鸟类物种就开始了—一个歧化过程。引起这一歧化的壁垒，可以是环境中任一不可逾越的地形——分割山林的干涸河谷、分割干涸河谷的山峰和分隔两岛的海峡等。当这些子群体随后进化时，它们在许多遗传决定性状上就不可避免地要发生歧化，而这些歧化反映了它们栖息环境的差异。只要隔离时间足够长，以后如果把地理壁垒消除，这些子群体的差异竟因如此之大而很难彼此杂交。如果差异

237

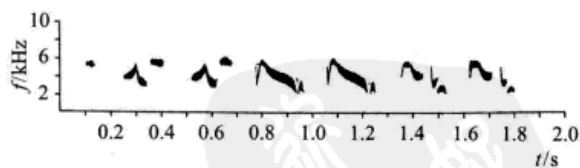
足够大，它们可能完全分离成各有所爱的生境，或有不同的繁育季节，或对彼此的求偶炫耀没有反应。这些遗传决定的差异（这些差异隔断了新形成物种间的交配可能）就是交配前隔离机制。假定在交配前隔离机制完善之前，两群体重新在一起而发生了实质性的杂交，那么这些遗传上很不相同的群体的杂种，特别是在子二（ F_2 ）及其以后的杂种，就倾向于不育或不可成活。因此，当两个物种差异如此大，以致可以避免种间杂交从而避免配子浪费在这种杂交上时，这两个物种的基因型就具有选择上的有利性。其理论预期结果（在少至 10 代的强烈互作可以发生）是性状替换（Character displacement），在上述情况是增强交配前隔离机制。可以期望，在新形成的鸟类物种中，雄鸟歌声往往包含着这种性状替换。在同一地理范围内的各近缘物种，其歌声是朝着容易区分的方向歧化的。

与这理论相关的是，在给定地区的物种越多，雄性歌声和其他求偶炫耀就越精细（因此就越容易区分）。虽然这一期望现象的证据是零星的并具有多义性（Thielcke, 1969; Grant, 1972），但是这些证据与理论是一致的，在某些情况下还具有极大的参考价值。最值得注意的，很少或没有近缘物种接触的、土著在小岛的鸟类物种，它们或者有变化较大的歌声（与栖息在大陆的相近物种的歌声相重叠），或者有结构上较简单的歌声。绿山雀（*Parus caeruleus*）——特纳利夫岛（Tenerriffe Island）的土著种，并且是山雀属（*Parus*）在该岛的唯一物种——其歌唱声频范围很怪异：某些是自己独有的，另外一些与该属在欧洲大陆的其他一些物种的相似。在加纳里群岛（Canary Islands）的棕柳莺（*Phylloscopus collybitis*）利用的也是一类似变异的信息储存库。但该群岛的土著燕雀类的两个物种蓝燕雀（*Fringilla teydea*）和苍头燕雀（*F. caelebs tintillon*），要比它们的欧洲大陆近缘种的歌声更为简单（Marler, 1960）。关于某些蛙类求偶歌声在进化上的趋异，有着更详细和更有说服力的证据（Littlejohn 和 Loftus-Hills, 1968），但总体来说，要把该理论普遍用于动物物种还缺少足够的可靠资料。

物种形成不是使鸟歌声成为复杂化的唯一动力。无论如何鸟类还能识别歌声的强度和调式，并至少对少数物种还能识别歌唱者的个性。这些功能要求把一

些附加的专一特性注入到歌声中。在 1960 年，马勒推测：这样一些信息量编码到歌声的不同部分，也许编码到各个音调的不同节段。不管是真是假，这个假说至少是富有启发性的，因为它提出：对鸟类歌声的绝大多数分析，实际上是根据功能分类对歌声进行分解和对其信息含量进行解密的问题。这一概念的某些证据，来自最近的恩伦对靛蓝鸫（*Passerina cyanea*）的研究。根据靛蓝鸫雄性对相似物种磁带歌声的反应观察，以及对自己歌声经录音实验修改后的反应观察，恩伦可以估计出歌声结构、顺序和持续时间各主要分量的作用（见图 10-8）。他的最有趣的发现是：若干主要的识别类型，确实对应于歌声的各有关特征。物种识别的各分量一般是在各群体内保持恒定的那些分量，个体识别的各分量是随各个体雄性的歌声而变化，而激励线索（motivational cue）或诱发个性归结于个体信息储存库内的明显变化的各分量。歌声中的大多数节段都具有一定形式的信息，在某些情况下另外一些节段具有过剩信息。但是，至少最为明显的特征之一，是变换音调的顺序对传递给其他的雄性靛蓝鸫的信息没有明显的变化。

鸟类各物种歌声发育的模式变化很大。有些物种的雄鸟歌声世代间完全是由遗传传递的，而不需要后天的学习。而其他物种的成员，其中包括燕雀，为了发出正常歌声的一部分或全部，必须要听到同种其他个体的歌声。学习的过程允许领域内雄性歌声相互模仿，这是导致地域方言的一种机制。邻里相互熟悉导致了亲敌（与敌人亲热）的现象（见第 8 章），并减少了不必要的领域争斗。这种相互熟悉，也通过相应



编码：
 物种识别——音调结构（音频升和降），频率范围（？）
 音调间间隔，音调长度
 个体识别——音调结构的细节
 激励线索——歌声长度，歌唱速度

图 10-8 雄性靛蓝鸫歌声的信息含量。该图表示一典型歌唱的声谱。其中推测的但未证实的所述功能的分量用问号（？）标出。（自：Emlen, 1972）

的遗传上半隔离物种间某些遗传形式整个变异的“冻结”而加速物种形成。最后业已表明，某些物种配偶间的二重唱，能固定其“夫妻”关系和改善其间利用声音的接触联系。

蟋蟀、蝉和其他昆虫的歌声要比鸟的简单得多。昆虫是音调盲，不能辨别音调的差别。识别方法主要是变化声音的强度和变化产生声音的速度。昆虫可能辨别三种歌声的例子如下：

CheeeCHEEEcheeeeCHEEE...
 Cheee CHEEE cheee CHEEE...
 Cheee cheee cheee cheee...

对于人的听觉来说，这就是昆虫声音听起来如此无旋律和单调的原因。然而在没有音调和音谱的协助条件下，昆虫的歌声仍能产生大量信息（如图 10-9 指出的那样）。

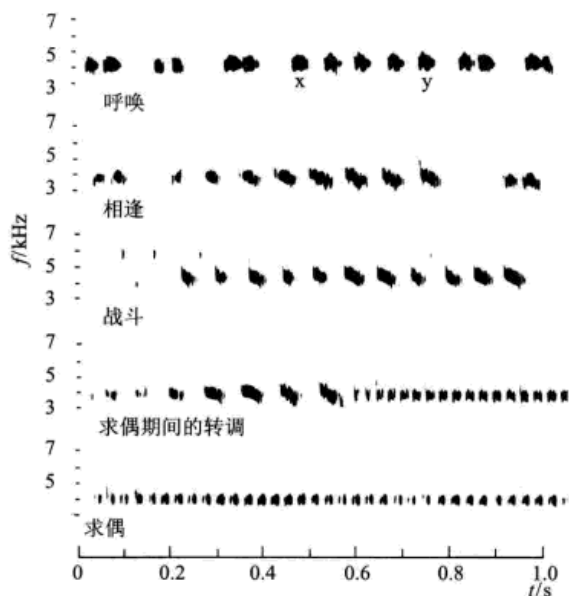


图 10-9 蟋蟀 (*Teleogryllus commodus*) 的原声信息储存库，因为昆虫是音（调）盲，所以信号是在音量和声音发出速度的基础上而加以辨别的（自：Alexander, 1962, 重画）。

表面波通讯

水黾（水黾科）是生活在静水体表面膜上的长腿昆虫，尽管它们有中等大小的身体，但仍能被水的表面张力托起。人们早就知道水黾对水波是敏感的，这是由于其腿上的本体感受器对水波敏感所致。水黾会冲向并逮住落入水中的昆虫，会逃离由于鱼和其他潜

在脊椎动物敌害引起的危境。最近威尔科（Wilcox, 1972）发现，生活在澳大利亚东北部属于滑水黾属 (*Rhagadotarsus*) 的一个种，其大部分求偶行为是通过模式化的表面波进行传播的。这些表面波信号，在不同求偶阶段以不同的频率和振幅在两性间反复传播。当雄性在水表面抓住一漂浮物或一固着物时，以每秒 17~29 次的速率进行振动而送出水波就开始了求偶活动。附近的雌性向信号源接近以作为回应，当距雄性 5~10 厘米之内时，雄性转为“求偶呼唤”，随后转为纯粹的求偶信号。距雄性 2~3 厘米时，雌性用自己的求偶信号回应，紧接着是一系列的触觉信号而最终导致交配。在交配期间和交配后，雄性会马上发出另一类型的求偶（水）波。交配后经一短暂间隔时间，雌性会在它们相逢处挖掘一洞下卵。雌性离开后，雄性开始新一轮求偶。

有少数类型的蜘蛛借助于它们编织的网络有着与上类似的通讯模式。球腹蛛属 (*Theridion*) 中织网蛛的某些物种，其雌性通过反哺喂养其幼仔和允许幼仔共享其网中的猎物，诺加德 (Nogaard, 1956) 描述了欧洲居岩蛛 (*T.saxatile*)，其母蛛和其子代间两种特定的网络通信形式。孵化后，幼蛛停留在母蛛编织的网络中约 1 月之久，靠网速住的猎物为生，其中 90% 为蚂蚁。当幼蛛很小时，退居到网的中心部位，而母蛛杀死所有的缠在网络上的猎物。只要幼蛛冒险接近被缠蚂蚁，母蛛就会转向幼蛛的前面用其前肢弹拨网丝，这很像音乐家在拨弄其琴弦。幼蛛对这种弹拨的反应是退回原处。当幼蛛长得更大而能参与捕猎时，这时母蛛不是警告它们撤退，而是以一种不同的方式挥动其前肢而召唤它们来捕猎。

触觉通讯

在引起身体紧密接触的诸如像集聚、安抚、求偶和亲子关系的一系列亲密事件中，我们可以期望通过接触的通讯会得到最大程度地发展。对于紧密集聚的物种，如冬眠的甲虫和游动中的鱼群（见第 3 章），身体接触既是明确的目标又是停止觅食行为的信号。但在某些情况下，接触可触发其他的生理和行为的改变，从而使动物进入新的生存模式。蚜虫中的触觉刺激，明显意味着它们要从无翅形式进入有翅形式。有翅蚜虫能进行有性繁殖，并且分散起来要容易得多，因此在另外的宿主植物上建立新的集群时就可减轻

母集群的群体压 (Lees, 1966)。成群饲养蝗虫的若虫, 能把其伙伴与同等大小的暗色物体区分开来, 它们以该物种典型的社会反应问候其伙伴——踢登后腿、旋转触角, 并用自己的触须和触角探查其他若虫的身体。佩吉·埃利斯 (Peggy Ellis, 1959) 通过在隔离条件下饲养蝗虫的若虫, 但用细的、经常移动的铁丝与若虫经常接触, 以模拟上述社会化过程。仅通过这种形式的接触刺激, 结果使蝗虫达到了正常反应水平。在脊椎动物中也发生了同样明显的效应。阿德勒及其同事 (1969) 的试验揭示: 多个雄性大鼠多次放入 (一般在放入前已射精) 雌大鼠中, 会诱发雌鼠内两个适应的生理变化——首先, 这些可能的触觉刺激增加了精子到子宫的输送速度; 第二, 通过至今尚未充分阐明的神经内分泌反射, 这些刺激在血液中增加了孕酮和 20α -羟基-孕烷-4-烯-3-酮的含量, 因此增加了受精卵成功植入子宫壁的百分数。

视觉通讯

方向性是视觉通讯的首要特征。视觉图像在空间上是相当精确的: 蜜蜂 (典型的大眼昆虫) 可分辨出约 1° 宽的两点, 而人眼 (在结构上是哺乳动物中的典型) 的分辨角为 0.01° 。光信号在信号持续期间起着如下两个极端作用中的一个作用。在一个极端, 一些明暗和色彩的模式或多或少会进入视觉眼表面, 或者还可暂时地添加一些特定的色素沉积、载色体的扩大与收缩等, 这样可用最小的能量消耗而获得长时间的信号。因此, 我们发现, 只要当视觉成为可能, 在物种的个体识别中以及在首领等级系统内个体地位的识别中, 光学信号是最重要的。在另一个极端, 是视觉信号迅速消退和转换, 因此在进化中, 这些信号大体与多数快速传递求偶和格斗的波动情绪的听觉信号相关联。

但是, 光信号的显著特征是, 只有在一些限定的条件下才是有利的。没有光时, 如果动物自己又不能通过生物发光产生光信号, 视觉通讯就会失败。只有光信号对准光接受器, 视觉通讯才能继续。为了精确地进行视觉通讯, 两动物不仅要执行适当的动作, 而且每次传送它们还要有正确的取向。上述情况可能解释了如下事实: 虽然已知许多动物物种的系统全是化学系统, 而许多其他动物的系统又几乎全是听觉的, 但是却没有物种的系统 (如果有的话) 称得上几

乎全是视觉系统的。

电通讯

鲨和魮、鲀、普通鳗 (鳗鲡科) 和电鱼 (裸背鳗科、长颌鱼科、裸臀科), 能够感知和确定低频率电压梯度发生的位置 (Kalmijn, 1971; Bullock, 1973)。电感受作用广泛用于寻找猎物。通过比目鱼泄漏出的微弱而稳定的电场, 纵使它们是埋在沙中, 鲨也能确定这些猎物的位置。而且, 电鱼, 通过由高度变化的肌肉组织构成的电器官, 可使自己产生电场。水体中的猎物或其他对象干扰这电场时, 纵使电鱼缺乏其他 240 所有的感觉系统, 它们也会发现这些猎物或其他对象的存在 (Lissmann, 1958)。基于这一复杂精细的观点, 发现某些电鱼利用彼此的电场相互通讯, 也就不足为怪了 (Mohres, 1957; Valone, 1970; Black-Cleworth, 1970)。布莱克-克勒华思 (Black-Cleworth) 指出: 裸背鳗 (*Gymnotus carapo*) 的个体, 能够识别和回避自己物种成员发射出来的正常电脉冲。放电频率突然增加而开始攻击——当猎物被定位时, 相似于触发电脉冲加速的模式。攻击中的鱼也会突然停止放电, 间隔时间少于 1.5 秒。无论放电频率是突然增加还是突然中断, 接收到信号的鱼都会撤退。所以这两种行为可解释为恐吓信号。

除了电鱼之外, 我们不知道其他动物是否有电通讯, 因为只有通过特定的一些技术才能揭示这一现象。电通讯这一感觉通道的有利性是显然的。像声音一样, 电场可在黑暗中识别, 能越过普通障碍传递。到目前为止, 证明只有相对少的物种可以利用这一通讯, 因此, 具有高度保密性。但同时, 电通讯只能用于相对平静的水体且应用范围较小。

各感觉通道间的进化竞争

如果自然选择理论实际正确的话, 那么一个进化中的物种可隐喻为一名通讯工程师, 他要试图利用手头可以利用的器材组装成一套完善的通讯设备。微生物、海绵、真菌和最低等的后生无脊椎动物, 几乎全都与化学感受和触觉反应有关。视觉和听觉系统需要 241 多细胞接受器的器官, 在听觉信号情况下, 是特定的发声器官。电系统和表面波系统也依赖于多细胞信号发射和接收装置。一般来说, 生物越原始和身体结构

越简单，它就越依赖于化学通讯。

对于较高等的无脊椎动物和脊椎动物，系统发育限制对各感觉通道选择的效应表现为较少程度的影响。例如，我们考虑蝴蝶为什么在颜色上多彩而却无声。在我们看来，在大部分时间内蝴蝶是鲜艳迷人的，因为我们是极度依赖于视觉的脊椎动物。蝴蝶在进化产生对脊椎动物捕食者的有毒物质和非可口物质的同时，又朝着鲜艳色彩模式进化，以警告（捕食者）它们是非可口的（Brower, 1969）。蝴蝶也进化成独特的紫外线翅和身体模式，使得它们彼此可以看见，但脊椎动物却看不见它们，这在很大程度上成了它们的秘密通讯（Silberglied 和 Taylor, 1973）。它们为什么没有进化到如鸟类那样精细的听觉信号呢？蝴蝶和鸟类生活在同样的环境，飞行高度近似并且通讯距离也相当。其答案似乎是：成体蝴蝶的身体（不像鸟类的那样）在大小上太小和在构成上太精巧，以致不可能发育出发声器，以有效地进行远距离声音传递。

物种在各自系统发育的限制内，它们以令人吃惊的不同组合选择了各通讯通道，并且已成为模式化（见图 10-10）。这些不同组合的模式化也达到了令人工程师印象深刻的效率。再以蝴蝶为例，可以注

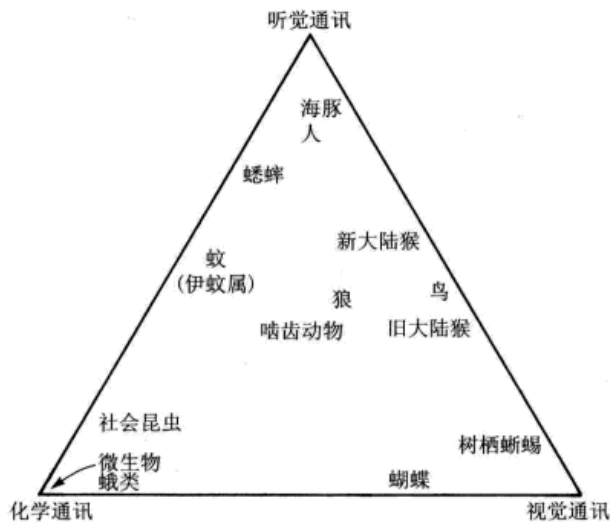


图 10-10 在物种的选择类型中各感觉通道的相对重要性。完全是通过主观和直觉标准，靠近三角形每一顶点的类型，指出了在有关物种信号（信息）储存库中的有关通讯通道利用的高百分数。图中没有包括触觉、表面波和电通讯通道。

意到：与蛾类一样，它们广泛利用性信息素。但与蛾类不同，它们传递性信息素，主要是通过接触传递或通过不超过数厘米远的空间传递。这种不同的原因很可能是，白天大气热上升气流和骚动，阻断了长距离活性空间的形成。生态学家对广泛不同的系统发育类型进行了有关研究，并毫无困难地在环境和感觉模式间得到了这样的相关关系。某些最佳的进化重建研究，已在物种水平上追踪了从一种模式到另一种模式的变化，并且是建立在具有充分说服力的详情基础上的。总结在图 10-11 的是奥特对蝗虫通讯进化分析的一个例子。威克勒（1967, 1972）对许多脊椎动物的通讯情况作了精彩的评述。

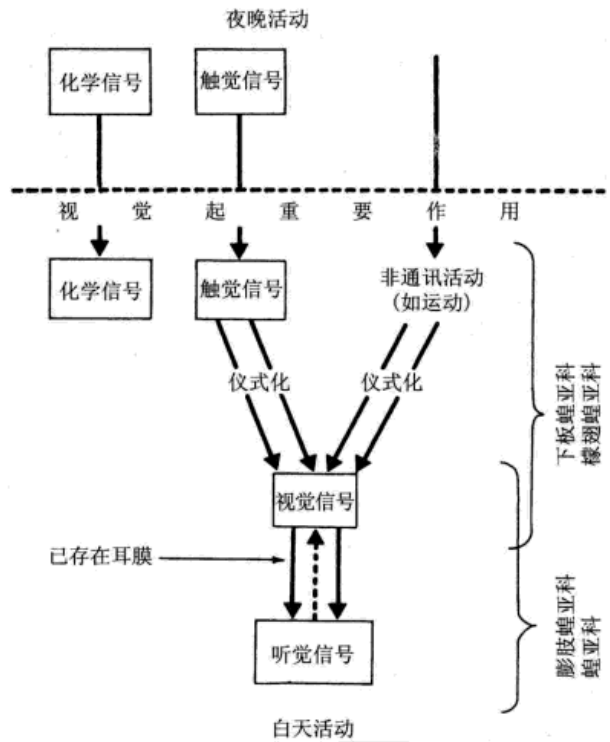


图 10-11 蝗虫通讯的进化。原始形式假定是夜晚活动，极度依靠信息素和触觉信号通讯。较原始的下板蝗亚科（*Catantopinae*）和板翅蝗亚科（*Cyrtacanthacridinae*）甚至或多或少兼用化学、触角和视觉信号。膨肢蝗亚科（*Oedipodinae*）和蝗亚科（*Acridinae*）已添加了听觉信号，并与视觉信号一起占着优势地位。相应地，信息素和触角信号的作用减小（自：Otte, 1970）。

第11章 攻击

242 什么是攻击？在英语日常用语中，攻击是指通过身体或恐吓作用剥夺别人的权利，迫使别人放弃其拥有或其他可能获得的某些东西。生物学家甚至在局限到狭义的动物行为的情况下，对上述定义也不能加以进一步完善，但从长远来看，他们指出了：受攻击者的真正损失只是其遗传适合度遭到了一定程度的下降。为了试图作出更为正确地表达，许多研究者已倾向利用由斯科特和弗雷德里森（Scott 和 Fredericson, 1951）提出的新术语“争斗行为”，以指出与战斗有关的任何行为，不管这种行为是攻击的，还是迎合的或退却的。但是，在一些特定情况下，争斗行为这一概念并不比攻击或战斗行为更为明确，而且一般只是指出对攻击和顺从反应有密切关系的生理学上的有关性。但我们不必过于注重术语的名称。关于攻击这一术语要记住的基本事实是，它是许多不同行为模式的混合体，具有许多不同的功能。以下是已知道的攻击的主要形式。

1. 领域攻击 (*Territorial aggression*)。这是领域保卫者在驱逐入侵之敌时采用的最为引人注目的一种信号行为。在相互攻击期间处于相持状态时，使战斗升级是通常利用的最后手段。失败的一方，会发出顺从信号，以帮助它不会进一步遭到身体损伤而逃离现场。但这种顺从信号，不像在等级系统中的从属成员发出的那样复杂。相反，雌鸟进入雄鸟领域时，往往发出精细的安抚信号，以使雄鸟的攻击行为转化成迎合和求偶行为。

2. 优势攻击 (*Dominance aggression*)。由优势或首领动物对其类群成员进行的攻击或炫耀，在许多方面与领域保卫者的行为相似。但是，其主要目的不是把其从属成员从领域中驱走，而是拒绝从属者所希望得到的东西，和预防从属者对其优势地位的挑衅。在某些哺乳动物中，优势攻击还进一步以显示其地位高等的特定信号为特征，例如优势旅鼠的傲视阔步、优势恒河猴抬头跷尾的悠闲的“大管家”式的散步，以及特定的面部表演和尾部姿态。而各从属者同样是用

一套不同的安抚信号加以回应。

3. 性攻击 (*Sexual aggression*)。雄性为了达到与雌性交配或迫使雌性与其形成更为持久的性同盟，会对雌性进行恐吓或攻击。也许在高等脊椎动物中的最终发展，就是阿拉伯狒狒的性攻击行为——它们把年轻的雌性募集起来成为“妻妾”。为防止这些妻妾远离它们而去，妻妾的一生都要受到它们的折磨。

4. 亲本管束攻击 (*Parental disciplinary aggression*) 243 许多类型的哺乳动物的双亲以温和的亲本攻击形式使其后代在其身边、督促后代活动、阻止后代打架和终止后代过于粗鲁的吮吮等。在多数情况（但不是所有情况）下，这种亲本管束攻击可提高后代的个体遗传适合度。

5. 断奶攻击 (*Weaning aggression*)。某些哺乳动物的亲本，在其子代的年龄超过了断奶期若还乞求喂奶时，会用恐吓甚至轻微的攻击阻止其子代这样做。最近的理论认为（见第6章）：在较广泛的条件下，幼小动物的生活中存在一段时间，在这段时间内通过继续依赖其母亲生活可提高其遗传适合度，而其母亲的遗传适合度却同时下降。这一利害冲突就可能引起断奶攻击的程序化事件的进化。

6. 道德攻击 (*Moralistic aggression*)。随着高级形式的相互利他主义的进化，几乎同时出现了一个道德处罚系统而强化这一相互作用（见第5章）。人类的道德攻击表现在有无数形式的宗教和意识形态的福音主义 (*evangelism*)，借此推行类群的一致性标准和执行对违规者惩罚的法规。

7. 捕食攻击 (*Predatory aggression*)。关于捕食作用是否可恰当地看作一种攻击形式，就一直存在着一定的问题（例如，Davis, 1964）。然而如果我们考虑到，许多动物物种有同类相食现象（有时还伴有领域和其他形式的攻击，而有时没有），那么就难以把捕食作用当作一个完全不同的过程。

8. 抗捕食攻击 (*Antipredatory aggression*)。猎物

纯粹的防卫方式可以提升到对捕食者的全面攻击。在成群骚扰的情况下，潜在的猎物在捕食者离开之前会发起这种攻击。成群骚扰的意图往往是很仇恨的，在少数情况下还可引起捕食者受伤或死亡。

以前的作者，特别是丁伯根(1971)、巴劳(1968)、摩伊尔(Moyer, 1969, 1971)和J·L·布朗(1970b)，都强调“攻击”的升级本质。在不同的物种中，攻击行为具有许多不同的功能，而不同类型的功能是不止在大脑的一个控制中心独立进化的。摩伊尔根据动物和人类行为把攻击行为分为7类：捕食攻击、雄性间攻击、由恐惧诱发的攻击、过敏攻击、领域攻击、母性攻击和工具攻击。我在这里提供的8类攻击行为与这7类相似，但主观成分较少，这8类更符合在动物群中观察到的自然行为的真实类别。巴劳举了个有启发性的例子，说明响尾蛇的行为有多种攻击形式共存。当两雄性竞争时，它们的颈部相互缠绕进行搏斗，仿佛在检测彼此的力量。但是，它们不会咬对方。相反，响尾蛇在追捕或伏击猎物时，会去咬猎物的任何一个部位，但不会用其发声器发出警告。当响尾蛇面临大的动物足以威胁其安全时，它会盘绕起来，使头转向盘圈中心位置而处于攻击状态，同时勃起发声器使其颤动而发出格格格的响声。它这时也可把头和颈竖起来呈“S”形状态。然而，如果响尾蛇面对一条王蛇（专门以其他蛇类为食的一个物种），它就会采取与上述完全不同的策略：它盘绕起来，把头隐藏在其身体下面，并用其一个盘圈轻轻地击拍王蛇。

攻击和竞争

同一物种各成员间的大多数攻击，可以看作是服务于竞争技术的一套行为。大多数生态学者应用竞争这一术语是指(Miller, 1967)：同一物种两个或更多成员(种内竞争)或处于同一营养水平的两个或更多物种成员(种间竞争)，对现有或潜在有限的同一资源或必需品的积极需求。这一定义与洛特卡-沃尔特拉方程组中的假设是一致的，而这个方程组仍然是竞争的数学理论基础(Levins, 1968)。群体生物学的理论认为，竞争现象可分成两大类：(有)性竞争(*sexual competition*)和资源竞争(*resource competition*)。雄性在繁殖季节，特别是在公共求偶炫耀场凶悍的阳刚之气，是性竞争的典型例子：雄羊、雄鹿和雄羚羊的角斗，松

鸡和其他求偶场雄性鸟间的炫耀和战斗，象海豹为占有“妻妾”的属于重量级的战斗等。雄性为占有多个雌性的斗争，是为占有一类很特殊的资源进行的竞争。当r选择是主要的，或当其他的环境压力放松到一定程度，足以使雄性投资大量的时间和能量而成为一个多配偶者时，性竞争就成为信息储存库的一个明显部分。关于这方面的理论，在第15章性行为进化的讨论中还会加以发展。

种内进行的非(有)性攻击，主要是对环境资源(其中特别是食物和隐蔽所)的一种竞争形式。当这些资源短缺成为密度制约因子时，这类资源竞争就能进化(见表11-1和在第4章中有关密度制约的讨论)。但是，即使在这样的情况下，攻击也只是可能

表 11-1 放慢群体增长速度的密度制约因子的简化分类。在竞争性竞争类群下的各因子用星号(*)注明，以强调这种攻击行为在密度制约控制的进化中只能得到其中的一个结果。

- | |
|--|
| <p>A. 竞争</p> <p>*1. 争夺性竞争</p> <p> *a 战争和同类相食</p> <p> *b 领域性</p> <p> *c 优势地位</p> <p>2. 分摊性竞争</p> <p>B. 捕食和疾病</p> <p>C. 迁出</p> <p>D. 环境的非竞争变化</p> |
|--|

出现的许多竞争技术中的一种。我们现在唯一明白的是，物种可以通过分摊性的方法(该方法不涉及攻击冲突)进行竞争。关于动物竞争的如下总结也适用于攻击行为的进化(Wilson, 1971b)。

1. 同一物种个体间的竞争机制，在性质上与不同物种个体间的相似。
2. 然而在竞争强度上却有不同。发生竞争时，物种内的一般要强于物种间的强度。
3. 可以想象存在若干理论上的环境，在这些环境下可永远避免竞争(Hutchinson, 1948, 1961)，其中多数涉及刚论述过的这类其他密度制约因子的介入，或者涉及恰好在群体饱和前能阻止群体增长的环境波动。
4. 野外研究(在本质上虽然依旧是很片断的)已倾向于证实刚提到过的理论预测。业已发现，动物物种竞争是广泛的但不是普遍的。竞争在脊椎动物中比无脊椎动物常见，在食肉动物中比食草动物和杂食

动物常见,在属于稳定生态系统的物种中比属于非稳定生态系统的物种常见。其他密度制约控制的优先作用,常常阻止了竞争的发生,这些其他密度制约控制最常见的有迁出、捕食和疾病。

5. 甚至在发生竞争的地方,由于密度非制约因子的介入(特别是因出现不利的气候而常常出现新的空闲生境时),在相当一段时间内会使竞争暂停。

6. 应用的不管是什么样的竞争技术——是直接的攻击竞争、领域竞争、非攻击的“分摊性”竞争,或是其他的竞争——其最终的限制资源通常就是食物。虽然对这一看法(Lack, 1966; Schaener, 1968a)的证明仍显得不够充分且受到有关权威的质疑(Chitty, 1967b),但作为统计推断能很好地证明是正确的。然而,有很少数的例子涉及到其他限制资源也是事实:藤壶和其他座生海洋无脊椎动物的生长空间(Connell, 1961; Paine, 1966);斑鹑(Von Haartman, 1956)和苏格兰蚂蚁(Brian, 1952a, b)的巢址;在非洲沙漠中蜚蠊高湿度处(Dumas, 1965)和衷金莺阴凉处(Hartley, 1949)的栖息空间;秃鼻乌鸦(C.J.F.Coombs in Crook, 1965)和鹭(A.J.Meyerriecks, 南佛罗里达州立大学, Tampa, 个人通讯)的筑巢材料。

竞争机制

如果行为只是竞争技术的一种形式,那么现在就考虑,在动物物种中实际观察到的有关这一技术的广泛变异的一系列情况。我们从其直接的和最为明显的攻击开始,然后通过不同物种考察一些日益变得精细和间接的攻击形式。

直接攻击

当一个物种——榲果藤壶(*Balanus balanoides*)侵入另一物种——斑纹藤壶(*Chthamalus stellatus*)所占的岩石表面时,前者就会通过在后者的附着地点直接捕获而把后者消灭。康奈尔(Connell, 1961)在苏格兰的一个研究中发现:在一个月,斑纹藤壶集群中的10%个体被榲果藤壶消灭占领,另3%被切断浮起,还有少数被榲果藤壶膨胀的壳质侧向挤损;在第二个月末,20%的斑纹藤壶已被消灭,直到最后全被消灭。榲果藤壶的个体也彼此相残,但相残速度

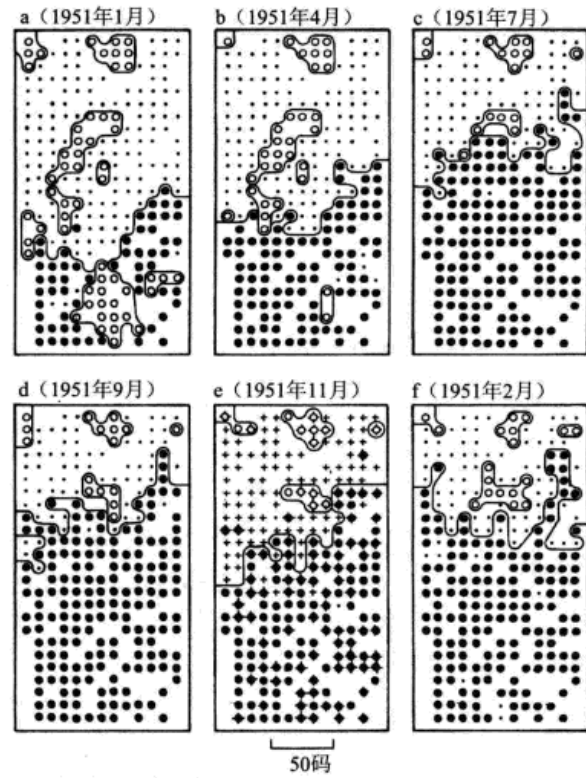
要比对斑纹藤壶的慢。

蚂蚁集群彼此间的攻击是非常有名的,许多昆虫学家(例如: Talbot, 1943; Haskins and Haskins, 1965; yasuno, 1965)都目睹过它们在种内和种间的集群“战争”。庞丁(1961, 1963)发现:黄田蚁(*Lasius flavus*)和黑田蚁(*L. niger*)的大多数蚁后处于独居时,若试图建立新集群,就会遭到其同物种的工蚁破坏。普通铺道蚁(*Tetramorium caespitum*)的集群,以大群的工蚁进行激战的方式捍卫其领域。这种激战的适应意义,已由最近的发现得到了阐明,即在其旺季末,工蚁的平均数量和具翅的有性形式(这两者都是反映集群营养状况的良好指标),是随着领域大小的增加而增加的(Brian, Elmes, and Kelly, 1967)。布莱安(1955)对红蚁(*Myrmica ruginodis*)不同集群间 245 的工蚁战斗的下列描述,对于绝大多数领域的蚂蚁来说是很典型的。在这一特定情况下的战斗,是由一个集群的工蚁接近另一集群的工蚁(此处有糖作诱饵)引起的。

如果接近者是急冲冒进,则供食者一方会反抗……相互扭打在一起,最后以两对手双双掉落到地上而散去。另一方面,接近者可缓慢接近,并小心地检查供食者的腹部而不使后者受到干扰;然后接近者抓住供食者(通过用大颚抓住触角的肢节)。抓住后被举起的蚂蚁仍然是寂静的,并立即被带回接近者的巢中。有时在某些情况下,没有抓住时,就可以引起其他的蚂蚁介入。由双方集群巢组成的3个或4个工蚁构成的类群,就在巢和糖源之间的途中(没有形成可见的径迹)翻来覆去地发生战斗。战斗时没有出现死亡现象,但是被成功地拖入到对方集群巢的那些蚂蚁有可能被肢解。因此这些争斗的结果应该有利于把大量的工蚁抓回到其巢中的集群。也就是说,结果与集群大小、亲近和募集能力有关。

昆虫生物学的更为戏剧化的奇观之一,是由属于大头蚁属(*Pheidole*)的某些物种的大头兵蚁提供的。这些个体具有形状接近于金属剪的两个大颚,其头具有大量的内收肌。当集群间发生冲突时,这些兵蚁就冲入其中进行殊死搏斗,战场上留下战败者受损的触角、腿和腹部。布莱安(1956)业已证明:集群间的

冲突会导致互换位置,使得苏格兰蚂蚁取得胜利的“优势(首领)等级系统”换到最温暖的巢址。他识别出如下三种竞争技术:(1)逐渐侵占竞争者的巢穴;(2)占领由竞争者集群废弃的巢穴(受不利的微气候变化,巢穴因过于潮湿或寒冷而被废弃),这是在微气候转好但在竞争者返回之前的情况下占领的;(3)围攻,其中包括连续骚扰和战斗,直到竞争者撤离巢穴为止。在集群水平上的冲突,有时会导致局部地区的一个物种被另一个物种淘汰。这一极端情况经常发生在不稳定的环境(如农垦地)中,或当新引入的物种入侵到自然生境中时发生。图 11-1 是这方面的一个例子。



● = 长足文蚁占领的椰林区 + 在椰树基部针刺大头蚁的巢
 ○ = 长结红树蚁占领的椰林区 ◆ 针刺大头蚁和长足文蚁占领的椰林区
 • = 长足文蚁和长结红树蚁都没有的椰林区
 — 由长足文蚁和长结红树蚁占领领域的大致边界
 ◇ 针刺大头蚁和长结红树蚁占领的椰林区

图 11-1 在坦桑尼亚椰林区,长结红树蚁(*Oecophylla longinoda*)被其竞争者长足文蚁(*Anoplolepis longipes*)清除的情况,清除是通过集群水平上的战斗进行的。在植被稀少的沙壤区,长足文蚁替换长结红树蚁;而在植被较稠密和具有少量开阔和少量沙质的地域中,情况则往往相反。第三个物种针刺大头蚁(*Pheidole punctulata*)偶尔大量存在,但所起的作用很小(自: Way, 1953)。

毫无疑问,在某些昆虫物种的成员间发生争斗,甚至同类相食,都是正常现象。属于姬蜂科、钩腹科、广腹细蜂科、锤角细蜂科、细蜂科的膜翅目,在其某些寄生物种的生活周期中,其幼虫会暂时转化成一种非同寻常的好战形式,这种形式可以残食占有同一宿主昆虫的其他同种幼虫。这样,寄生在可利用的有限 246 的宿主组织中的数量就可以减少,而能较容易地生长到成体。图 11-2 描述了两个同类相食物种。

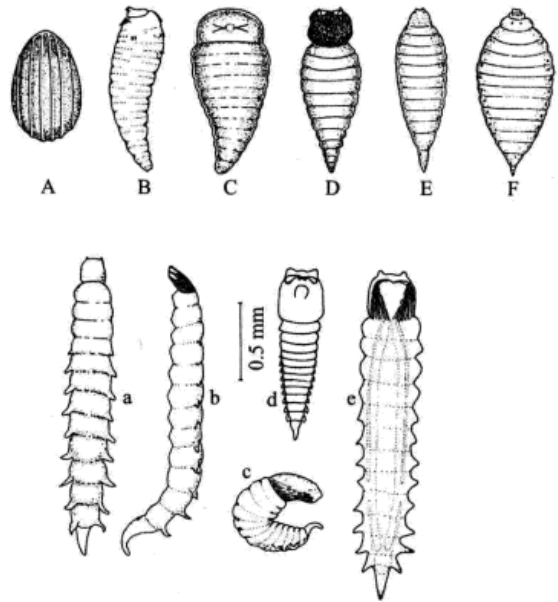


图 11-2 在寄生黄蜂的某些物种,幼虫暂时转化成一种非同寻常的好战形式,具有硬化的头和大颚。当属于这一龄期的幼虫寄生在一个宿主昆虫时就发生战斗,直至只有一个个体成活为止。在上行,表示钩腹蜂(*Poecilognalos thwaitesii*)的卵和其连续的各幼龄期,其好战形式是处于第四龄期(D)。在下行,是姬蜂(*Collyria calcitrator*)的第一(a, b)和第二(c, e)幼龄期(自 C.P.Clausen 《食虫昆虫》, McGraw_Hill 图书公司版权所有, 1940。经允许翻印)

凶杀和同类相食也常见于脊椎动物。例如狮子有时相互残杀。沙勒(1972)在其对塞伦吉堤(Serengeti)狮群的研究中,观察到的几次雄狮间的战斗结局都很惨烈。他也记录了如下情况:当保护幼狮的一头雄狮死亡,其领域被其他几头雄狮侵占后,出现了杀害幼狮和幼狮相残的现象。不甚严重的战斗更为常见,其结果导致狮子受伤和感染,最终缩短了许多个体的生命。鬣狗,依人类标准是真正的残杀者(Kruuk, 1972)。它们也是常见的同类相食的动物:当幼仔在吃猎物尸体时,其母必须在旁加以保护,以防止幼仔被同群的

其他成员吃掉。邻近的各鬣狗群，有时为了争夺被捕杀的猎物而发生激战，使得有的类群全被杀害。以下是摘自克鲁克报告中的一段：

两群鬣狗混在一起吼叫着，但不久这两群再度分开——蒙基（Mungi）群鬣狗逃跑，而爬岩（Scratching Rocks）群鬣狗短暂追赶后又返回到猎尸处。可是，约有 12 只爬岩群鬣狗抓住了一只蒙基群雄性鬣狗，并且到处咬它（尤其是其腹、脚和耳）。这只鬣狗完全处在其攻击者的包围之中，被撕咬约 10 分钟。而这些撕咬者同群的伙伴正在吃一头角马。这只蒙基群雄性鬣狗几乎被撕裂，当我后来靠得更近观察它时，发现其耳、脚和睾丸都被咬掉，并且由于受到脊髓损伤而瘫痪，两后腿和腹部有深度伤口，表现出整个皮下出血……第二天早晨，我发现一只鬣狗正在吃这具尸体，约有 1/3 的内脏和肌肉已被吃掉。这再次看到了已出现过的证据。真是同类相食！

脊椎动物物种间致死性的争斗，现在知道的越来越多了。业已发现，雄性日本猕猴和雄性豚尾猕猴在半自然和笼养条件下，为了争夺霸主地位而彼此残杀（Kawamura, 1967; Bernstein, 1969）。当把巴巴雷（Barbary）猕猴的一个新类群引入到吉布拉脱（Gibraltar）群体时，会爆发严重的战斗，结果导致一定的伤亡（Keith, 1949）。在印度中部，流浪的雄性叶猴有时侵入叶猴群中，驱走群中的首领雄猴并杀死所有的幼猴（Sugiyama, 1967）。离开亲本巢区领域流浪的年轻黑头海鸥，会遭到其他海鸥的攻击，有时甚至还会被杀害（Armstrong, 1947）；而在阿生神岛（Ascension Island）的褐色结巴鸟（*Sula leucogaster*）中第一个孵化出的幼鸟，一般要把第二个孵化出来的同胞从窝中推出（Simmon, 1970）。在黑猩猩中，成年个体同类相食幼婴的现象也有报道，但这样的事件确实很少发生（Suzubi, 1971）。

现在，在哺乳动物和其他脊椎动物中所累积的关于残杀和同类相食的证据，足以推翻由科拉德·洛伦兹在其著作《论攻击》中提出的结论，而这一结论又为随后的科普作家继续强化而作为一种普遍看法被接受。洛伦兹写道：“在领域或竞争对手的战斗中，

通过某一灾难性动作，虽然一只角可能会插入眼内或刺破动脉，但我们绝没有发现，其攻击目标就是根除有关物种的同伙成员。”相反，残杀是更为普通的，因此在许多脊椎动物物种中残杀比在人类中更为“正常”。令我印象深刻的是，只有当对一个物种的观察时间以千小时为标记单位时，才可以经常看到这种行为。但就人类标准来说，每个观察者每千小时仅看到一个残杀行为仍然属于暴力频繁。事实上，想象中有一个到地球访问的火星动物学家，如果他把观察到的人类只是作为经过很长一段时间出现的又一个物种，那么他就可能得出结论：纵使把我们经历的战争事件也计入，对以每单位时间每个人发生的猛烈攻击或残杀进行估测时，我们还是属于比较热爱和平的哺乳动物。如果让这个火星来访者阅读一本迄今为止出版的较为详尽的野外研究的著作，并限制到乔治·沙勒的 2 900 小时和一个随机抽样的人群（而这个人群众大小与塞伦吉提狮群大小是相当的），那么他看到的可能几乎只是限于青少年间的一些玩耍式的战斗，或者也可能是发生在成年人之间言语上的争吵。我们还有一个正在消亡中的偶尔见到的邪恶现象是，只有我们人类，杀害的猎物比我们需要吃的更多。对于塞伦吉提狮群，如同汉斯·克鲁克对鬣狗的描述那样，如果条件方便的话，它们有时会放肆地进行残杀。而像沙勒得出的结论那样：“这些狮群的捕猎和残杀程度与饥饿程度无关。”

在竞争和捕食行为中没有普遍适用的“行为准则”。基于同一理由，也不存在普遍适用的攻击本能。各个物种完全是机会主义的。它们的行为模式不遵循任何的一般先天模式，而是像其他所有的生物学性状那样，在足以引起进化的时间内，只是受到使它们成为有利的事件引导。因此，对于给定物种的个体来说，即使在选择上使它成为同类相食动物是暂时有利的，那么整个物种至少有中等大小的可能性朝着同类相食的方向进化。

相互排斥

当蚂蚁物种大头蚁和球形火蚁（*Solenopsis globularia*）的工蚁在食源地相遇时，会发生一些战斗，但胜负并不是以这种方式解决的，而是依据组织能力解决的。这两个物种的工蚁与陌生者相遇时会受到激发，释放出臭迹并离开食源地，然后大头蚁平静

下来,重新释放出臭迹并在食源地再次聚集。这些都要比球形火蚁的动作快。结果,在冲突期间,大头蚁能更迅速地集结力量,通常也就能对食源地加以控制。然而,球形火蚁可通过占领大头蚁不能入侵的巢穴和更为开阔的沙壤生境得到生存(Wilson, 1971b)。法老蚁(*Monomorium pharaonis*)在食源地同其他物种的竞争中是有效率的,它是用其毒腺中释放出的一种物质的气味来驱散其他物种的(Holldobler, 1973)。

为了资源通过间接的排斥形式而进行的竞争,还有其他一些例子。细黄蜂(*Trichogramma evanescens*)的雌性,用其产卵管穿入宿主的绒毛层,把卵产入许多昆虫宿主的物种中。同一物种的其他雌性能够识别出业已寄生在宿主中的卵,这显然是通过探测出原来雌性寄生卵时所残留的微量气味实现的。因此,在受到这一警戒后,这些其他雌性就会走开,寻找别的宿主(Salt, 1936)。

化学攻击和干扰,在效应上可能是有害的和不可预测的。如果新近被一只雄小鼠受孕的雌小鼠同另一只雄小鼠(与第一只雄鼠属于不同品系)放在一起,则雌小鼠通常会流产并很快与另一只雄小鼠交配受孕。流产的刺激物质,是雄小鼠尿中存在的尚未鉴定出的一种信息素,雌小鼠闻了以后会激活大脑垂体和黄体的活动(Bruce, 1966; Bronson, 1969)。罗帕兹(Ropartz, 1966, 1968)最近已经证实了与上述效应同样明显的情况。他在研究拥挤小鼠群体中可育性下降的原因时发现,仅仅其他小鼠的气味,就可使各小鼠肾上腺生长增大并增加其肾上腺皮质激素的产量,从而最终使繁殖能力下降甚至引起死亡。

攻击的限度

为什么动物喜爱和平与恐吓,而不喜欢采用逐步升级的战斗呢?如果我们不考虑那些依靠密度制约控制就足以阻止群体达到竞争水平的为数众多的物种,仍还要解释其他的确实发生了竞争的多数物种为什么缺乏明显的攻击呢?答案可能是:对于每个物种,依赖于其生活周期、食物嗜好和求偶仪式的各细节,都存在着某一最适攻击水平,而超过这一水平时,个体适合度就会下降。对于某些物种,这一最适攻击

水平必为零。换句话说,这些动物全都应该是非攻击性的;对于所有其他的物种,最适攻击水平为中等大小。对于进化中的攻击性增加,至少有两类限制。首先,存在着攻击者的敌视行为,有指向其未识别的血缘个体的危险。如果其血缘个体中的成活率和繁殖率因此而降低,那么在攻击者和其血缘个体间在血缘上共同基因的替换率也就随着降低。因为这些共同基因涉及到负责攻击行为的基因,所以这种广义适合度的减少也将阻止攻击行为。这个过程会得以继续,直到在这种攻击的有利和不利性之间的差值(以广义适合度为单位进行测量)达到最大化时为止。 248

第二,攻击者在攻击中耗费了可以投资于求偶、筑巢、觅食和抚养后代的时间。例如,优势(首领)的白来杭母鸡比其从属鸡更易获得食物和栖息空间,但是它们只能吸引更少的公鸡,因此得到交配的次数很少(Guhl, cllias, And Allee, 1945)。以下的说法似乎是有道理的,即这些母鸡的攻击平均水平代表着由于嘴啄攻击获得的最适平衡值,而这个值一般就是在这一攻击的有利性和不利性之间的最大差值。但对这一情况还没有完全的结论,因为有关试验持续时间没有足够长,从而不能确定这些优势母鸡由于减少了交配次数是否实际上减少了产卵数(Guhl, 1950)。这种“攻击忽视”(“aggressive neglect”)的逆效应在鸽子(Castoro 和 Guhl, 1958)、鲑鸟(Nelson, 1965)以及太阳鸟和蜜鸟(Ripley, 1959, 1961)中得到了更为确切的证明。攻击行为的形式和强度有时与不同物种的环境特点直接相关。例如,属于金花鼠属(*Tamias*)和真金花鼠属(*Eutamias*)的各金花鼠,在它们显现的领域防卫程度上有明显的不同。根据赫勒(Heller, 1971)的看法,进化中的领域防卫强度,是由获得领域绝对控制的需求量和防卫领域付出代价间的相互作用决定的,而这个代价是根据防卫领域时的能量消耗和来自捕食者的风险计算的。在赫勒看来,这些因子随着生境的不同会发生很大的变化,这足以说明如下事实:真金花鼠属的一些物种有极强的领域性,而另外一些物种却明显是非领域性的。如表11-2所示,当食物供应的有限性足以值得对领域进行防卫时,领域防卫才明显得到了进化(但条件是在防卫中的代价不超标)。

表 11-2 作为相反生态力之间的折中进化, 金花鼠各物种领域行为的有无 (+表示对领域有利的条件; -表示对领域不利的条件) (根据 Heller, 1971)。

物 种	食物供应	领域防卫 的能量 代价	由于领域防 卫所冒的捕 食者风险	领域 有无
高山金花鼠 (<i>Eutamias alpinus</i>)	有限区域, 季节短 +	相对低 +	相对低: 高 山岩石中有 许多隐藏地 +	有
黄松金花鼠 (<i>E.amoenus</i>)	有限区域, 季节短 +	中等或低 +	相对低: 森 林底层有许 多隐藏地 +	有
小金花鼠 (<i>E.minimus</i>)	有限区域, 可能季节性 +	高 (由于 炎热干燥 环境) -	?	无
棚屋金花鼠 (<i>E.speciosus</i>)	广泛、丰富、 多样化、全 年 -	可能中等 或低 +	可能高 -	无

进化折中甚至可波及到攻击行为的一些微小细节。三趾鸥 (*Rissa tridactyla*) 是一种具有独特习性的鸥——把巢筑在临海的峭壁暗礁中。这种鸟着陆后只能完成有限的一些活动, 因此限制了其攻击行为, 它们废弃了鸥类其他所有物种利用的竖立恐吓姿势, 只能用其嘴相互抢夺和骚扰。由于非成熟三趾鸥从峭壁暗礁巢中掉下是不可避免的, 所以它们的行为特意改变成应付一些偶然事件: 当受到攻击时不是逃跑, 而是以一种极端的安抚让步方式把头转向, 并把嘴完全地隐藏起来 (Esther Cullen, 1957)。

攻击的近因

攻击不是像心脏跳动那样作为连续的生物学过程, 而是作为应急计划 (Contingency plan) 而进化的。攻击是在胁迫时间内由程序化规定的、由动物内分泌和神经系统控制的一套复杂反应。攻击在早先定义 (第 4 章) 的意义上来说是遗传的, 即攻击的各分量已证明具有高程度的遗传率, 并且因此隶属于连续进化。这种证明是可靠的, 斯科特和富勒 (1965) 以及麦克勒恩 (1970) 对此作了评述。攻击在第二层较粗

略的意义上来说也是遗传的, 即在某些极普通的刺激下, 某些物种的攻击或顺从反应是特定的、定型的和高度可预测的。当在任何形式的社会行为中可识别出攻击或顺从的各分量时, 攻击的适应意义、攻击的终极原因和指导攻击的基因型变异的自然选择的环境压力都应成为分析的对象。

现在检查攻击变异的近因。当分成两套 (刺激) 因子时就很容易了解其变异的近因。第一套是动物加以反应的一系列外部环境的突发因子, 其中包括与来自社会类群外部的陌生者发生的遭遇战、与其自己类群其他成员为争夺资源的竞争以及应付物理环境中的每日变化和季节变化。所有这些外部因子都对动物产生了刺激, 而动物必须正确地调整其攻击尺度, 对这些刺激作出反应。第二套刺激是通过学习和内分泌变化的内部调节, 通过这样的调节, 动物对外部环境的攻击反应可更为精确。

外部环境的突发因子

与类群外部的遭遇 (*Encounters outside the group*)。动物中攻击反应的最强诱发者是看见陌生者, 特别是领域入侵者。这一陌生恐怖原理, 实际上在显示高级社会组织形式的每一动物类型中都得到了证实。当陌生的雄狮进入一个狮群的视野时, 狮群中的雄狮 (在狮群中一般较懒散) 就会迅速活动起来并进行一阵阵的怒吼。当把少数外来工蚁引入到蚂蚁的一个集群时, 不管其受到的胁迫如何, 该集群日常生活都会停止。这一陌生恐怖原理也扩展到了灵长类动物。索思维克 (Southwick, 1967, 1969) 为了权衡某些主要因子在攻击进化中的相对重要性, 对圈养恒河猴进行了一系列的控制试验: 食物短缺实际上降低了“攻击—顺从”的相互作用, 因为这些恒河猴降低了所有的社会交流, 而用更多的时间对圈养地进行缓慢而单调的食物探测。猴的拥挤状态促使它们的攻击互动约为非拥挤状态时的 2 倍。但是引入陌生的恒河猴后, 攻击互动就增加了 4~10 倍。更为精确的试验一般是在野外的观察试验。当恒河猴两群队相遇, 或一个陌生猴试图进入这些群队时所表现出来的攻击速率, 要远远超过在群队内的日常生活中遭到胁迫情况时的攻击速率。

食物 (Food)。在动物中, 攻击行为与食物供给及其分布的关系一般是复杂的, 对于任何一个特定物

种来说都难以预测。一般而言,如果食物是呈丛状的,而不是散开的一片或是可供利用的一块食源小区,那么“攻击—服从”的相互作用就会急剧增加。狒狒一般像鸟群那样进行觅食,即在寻找小型植物性食物时呈扇形展开,在地面上采集并即时吃掉。在这些环境下狒狒群队各成员很少彼此间有挑衅行为。但是,当狒狒群队发现大象粪上长有一丛嫩草或发现一个小动物的尸体时,它们就会为食物而彼此恐吓甚至发生战斗。观察者要看到狒狒攻击行为和优势地位的快速方法,就是喂给它们面包片或其他一些普通食物。N·R·查尔默(由 Rowell, 1972 引用)观察到:当白眉猴(*Cercocebus albigena*)吃波罗蜜(是直接长在树上的很大的果实)时,它们相互攻击的次数比分散在森林树冠层其他小型水果的相互攻击的次数约大9倍。食物短缺可强化攻击行为,但只有在食物呈现可防卫的格局分布时才会这样。完全的饥饿者,由于产生倦怠和为了觅食导致彼此分散,它们甚至能降低这种相互攻击的速率。通过提高卡里巴水坝(Kariba Dam)的水位,从而把非洲大狒狒围逼在一个小岛上时,霍尔(1963a)观察到了上述这一惊奇的反应。当常规的猴食未能运到半野生的位于考欧珊堤沟(Cayo santiago)的恒河猴时,也观察到了同样的情况(Loy, 1970)。

拥挤(Crowding)。当动物相互靠得很近时,彼此相遇的速率呈指数上升。在所有其他情况相等的条件下,攻击的互动频率以同一指数速率上升(见图11-3)。但是,某些物种的“空间—攻击”曲线却更为复杂。淡水鳌虾(*Orconectes virilis*)在中等密度时占有各自的领域,但在密度极高时拥挤后却成了和平相处的聚群(Bovbjerg and Stephen, 1971)。当宅泥鱼(*Dascyllus aruanus*)——澳大利亚的一种岩礁鱼——以不断增加密度的方式放养在成片的人造珊瑚周围时,则它们相遇攻击的速率首先不断上升,然后下降(图11-4)。攻击的速率也是作为类群大小的函数而上升(独立于密度)(Sale, 1972)。麦尔斯等(Myers等, 1971)对欧洲兔的试验,也证明攻击的互动是随着密度的增加而增加的。但在试验中观察到了第二个更为令人惊奇的效应:如果密度保持恒定,但作为一个总体由类群占领的总空间下降时(为了保持密度恒定,减少类群中的兔子个体数),则攻击的速率仍然上升。因此,兔子不仅对其他兔子的靠近是

敏感的,而且对其空间的绝对数量也是敏感的,拥挤程度必须与其绝对数量相适应。

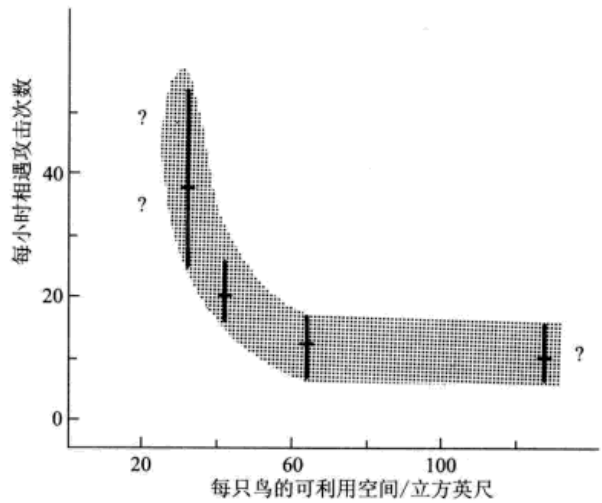


图 11-3 当笼养家雀(*Carpodacus mexicanus*)的拥挤程度增加,每个鸟所占据的空间减少时,攻击的互动速率就呈指数增加。在某些空间给出了这些速率的平均数和变异范围(根据 Thompson, 1960 重画)(此图在原书 p249)。

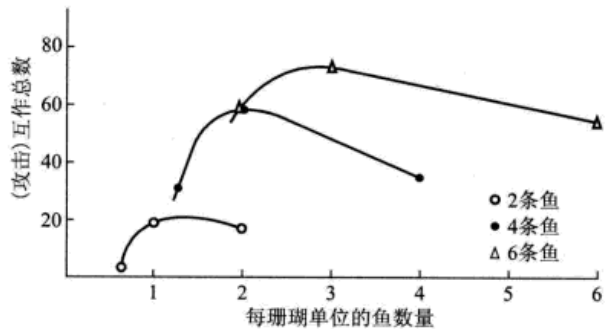


图 11-4 宅泥鱼(*Dascyllus aruanus*)的攻击互动速率随着密度的增加而急剧增加,然后下降。如同三条“空间—攻击”曲线的位置所示,攻击行为也是总类型大小的函数(根据 Sale 1972 重画)。

季节变化(Seasonal change)。大多数动物物种的攻击互动在繁殖季节出现高峰。例如,老虎间的战斗,仅局限于雄性间为争夺发情期雌性的竞争。贝可夫(Baikov, 1925)叙述了他观察东北虎的经历:“我和我的同事在一片纯针叶林中守候了许多个夜晚,坐在火旁倾听着老虎间的决斗声——在阴森森的林区回荡;虽然决斗场不可避免地呈现出血迹斑斑的景象,但绝没有出现死亡的情况。”原狐猴(*Propithecus verreauxi*)——马达加斯加的一种狐猴——在一年中的大多数时间内是很温顺的,但在繁殖季节却会爆发

残酷的战斗 (Alison Jolly, 1966)。雌性驯鹿在其一生中的大部分时间内是非攻击型动物,但在产仔的前后,它对其他群的成员,尤其是对其他群的一岁左右的幼仔会发动攻击。恒河猴是特别具有攻击性的动物,甚至旧大陆猴也是这样。它们的社会,在很大程度上是建立在首领等级系统基础上的,而这一系统实际上是通过连续的攻击冲突来维持的。即使如此,在交配季节,雄性间的敌对行为仍达到了最高潮,而雌性的大量战斗发生在交配和产仔季节。在这些时间内,受伤和死亡也最为常见 (Wilson and Boelkins, 1970)。其他的季节模式,在关于脊椎动物和无脊椎动物生活史的文献中都有详细记载。

学习和内分泌变化

以前的经历 (*Previous experience*)。动物生活的许多经历可以影响其攻击行为的形式和强度。通过直接的机械训练可以增加试验大鼠的攻击性。在这些研究中详细介绍的行为是“疼痛攻击”反应:当用一定的引起疼痛的刺激(如电休克)施给两个试验大鼠时,它们就会被彼此发生战斗——用两条后腿面对面地站立、张开嘴使它们的头向前伸并且彼此间猛烈地撞击和撕咬。尼尔·E·米勒 (Neal E. Miller, 1948) 用电刺激训练大鼠的攻击时,是刺激刚能够引起大鼠呈现战斗姿态就中止刺激(即刺激强度未达到电休克)。最近,弗伦和尤里奇 (Vernon and Ulrich, 1966) 通过典型的联合训练的方法,在缺乏疼痛的情况下成功地诱导了“疼痛攻击”反应:在重复试验期间,由电产生的 1.32 千赫兹的中性声音 (60 分贝) 和电休克刺激同时施给大鼠。经过一段时间后,大鼠只需上述的声音刺激就可诱导成原有的战斗姿态。

251 对攻击行为的这种机械放大,可以看作是在自然条件下社会化的实验室表现,而动物在自然条件下通过这种社会化,确定了自己在领域和优势等级系统中的位置。动物等级提升时,它们对攻击的准备就要增加,特别是当它们与以前被击败的对手相遇时更是这样。在同一组竞争对手相遇时被击败过的动物,如果遇到另一组竞争对手时,在心理上就完全居“下风”,表现为胆小,因此它们比其他的早就是胜利者的对手更可能处于较低的地位 (Ginsburg 和 Allee, 1942; MacDonald 等, 1968)。虽然一般把这一效应看作是脊椎动物的一个性状,但它也发生在昆虫中。在

常规试验里,当弗里 (1961a) 把无蜂后的熊蜂集群中的优势工蜂引入另一集群的巢中时,就发现了这个性状:典型的情况是,引入的优势工蜂受到巢中留守优势工蜂的挑衅,然后两工蜂扭打在一起,最终以一方躲藏到巢箱角落而作为它表示顺从的信号。当引入的优势工蜂被返回到原来的集群时,其以后的地位就要看它在上述陌生巢中的战斗是否取胜:如果胜利了,在巢中仍不可改变地重新获得其优势(首领)地位;如果失败了,就会降为从属地位。类似地,亚历山大 (1961) 也可使雄性蟋蟀的首领地位的顺序颠倒过来,其方法是通过人工刺激方法,使在相遇的雄性蟋蟀间重复地“挫败”首领雄性。

这一社会化过程也影响到哺乳动物正常的攻击反应。断奶后在隔离状态下饲养的雄性小家鼠 (*Mus musculus*) 的攻击性,要比在社会类群状态下饲养的弱。这些小家鼠与其他家鼠共同生活的时间越长,以后对陌生者的攻击性就越强。这个临界阶段相对较长。根据金 (King, 1957) 的试验,断奶后长达 20 天的隔离对随后的反应仍有抑制效应。雄鼯鼠 (*Peromyscus maniculatus*) 甚至是在更为严格的条件下进行发育。在缺乏雌性时它们要显示出对其他雄性的攻击性,它们必须事先要有大量的有性经验 (Bronson 和 Eleftheriou, 1963)。

激素和攻击 (*Hormones and aggression*)。为了调整攻击行为,脊椎动物的内分泌系统是作为一个相对粗糙的调节装置而起作用的。在这一控制中所涉及的某些激素的相互作用是复杂的(见图 11-5)。但是,如果把整个系统看作是由三个控制水平组成的,那么这些激素的相互作用就容易理解了:第一个控制水平决定了攻击的准备状态(雄性激素、雌性激素和黄体激素);第二个决定了对胁迫产生快速反应的能力(肾上腺素);第三个决定了对胁迫作出缓慢的、较能容忍的反应能力(肾上腺皮质激素)。

为攻击和战斗的准备水平就是我们通常所指的攻击性 (*aggressiveness*),以便与攻击的动作区分开来。如罗思巴勒 (Rothballer, 1967) 所说,攻击性是一个总阈值。它可通过引发攻击所需要的刺激量,或通过在给定刺激下的攻击强度和持续时间进行测量。在脊椎动物中,与增强攻击性最有关系的激素类型是各种雄性激素,它们是 19-碳的甾类化合物,在 C-10 和 C-13 上带有甲基,是由睾丸的莱迪格细胞 (*Leydig cells*) 分泌的。在行为上最有效的雄性激素

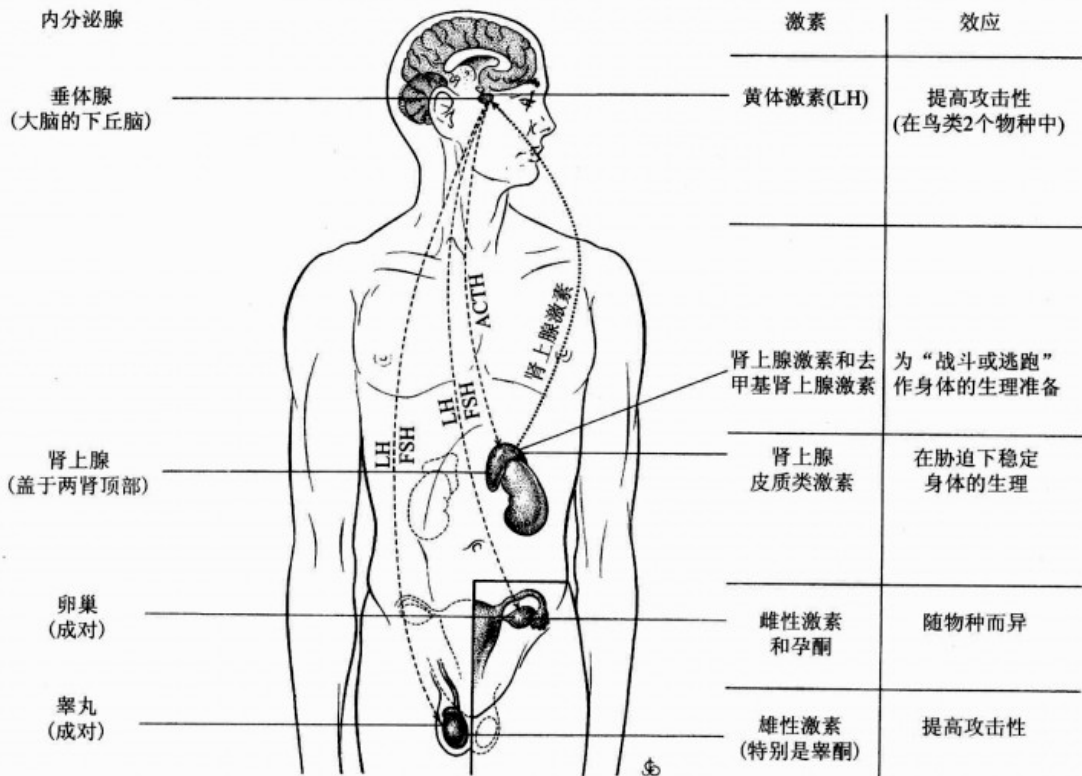


图 11-5 影响哺乳动物攻击行为的主要激素。垂体腺，通过来自下丘脑的刺激和少量通过肾上腺激素的刺激，释放促肾上腺皮质激素 (ACTH)，而后者使肾上腺皮质增大并提高肾上腺皮质类激素的产出。下丘脑腺也释放黄体激素 (LH)，后者刺激雄性睾丸产生雄性激素。在雌性黄体激素与卵泡刺激激素 (FSH) 共同作用以促进卵泡雌性激素的分泌。刺激自主神经系统 (主要由下丘脑控制) 的某些神经细胞，会引起肾上腺髓质释放肾上腺激素 (Epinephrine)。这一图解是建立在脊椎动物的许多物种试验结果基础上的，采用人类系统只是为了方便。(此图在原书 p252)

显然是睾酮。阿诺德·伯索尔德 (Arnold Berthold) 在 1849 年的试验就已经知道：除去公鸡的睾丸后公鸡就停止啼鸣和争斗，但如果把其他公鸡的睾丸移植到去睾丸公鸡的腹腔内时，它又会恢复原来的行为。近年来已经证明，通过注入适当的睾酮可恢复这些行为。现已证明：许多物种都具有类似的效应，其中包括剑尾鱼、刺鳍鱼 [深鰕虎鱼属 (*Bathygohius*)]、安乐蜥、栅栏蜥 [强棱蜥属 (*Sceloporus*)]、锦龟 [锦龟属 (*Chrysemys*)]、夜鹭、鸽子、鸣禽、鹌鹑、松鸡、鹿、小鼠、大鼠和黑猩猩 (Scott 和 Fredericson, 1951; Davis, 1964; Andrew, 1969; Floody 和 Pfaff, 1974)。通过注入睾酮，可引起未成熟雄性 (其中包括男孩) 加速成熟，在某些物种，雌性行为可以强烈地表现出雄 (男) 性化。雄性激素的这些效应深深地影响到与攻击性有关的生理性状和社会性状。当蒙古沙鼠 (*Meriones unguiculatus*) 的任何一种性别的鼠除

去睾丸或卵巢后，它们就会把具有标记领域功能的腹脂腺吸收掉。当注入睾酮后，这些腺体会再生并恢复标记领域行为的功能 (Thiessen, Owen 和 Lindzey, 1971)。如同阿里、阿里埃斯和路瑟曼在 1939 年首先发现的那样，施给母鸡小剂量的睾酮，它会更具有攻击性且在鸡群的等级系统中地位会有所提高。沃森和摩斯 (1971) 报道：注入雄性激素的雄性赤松鸡 (*Lagopus lagopus*) 更具有攻击能力，其领域约增大一倍，能把更多的时间用于求偶并和两只雌赤松鸡交配 (而通常只与一只交配)；原来身体状况很差的两只无领域的雄性重新恢复健康，并且赶跑了占有领域的雄性而建立了自己的新领域——它们当年虽然未能与雌性交配，但活过了冬天，而在次年建立起了领域，其中一只雄性在次年还与一只雌性交配。如果这两只雄性赤松鸡没有注射雄性激素，那几乎可以肯定它们会在当年冬天死亡。

在脊椎动物中, 雄性个体雄性激素滴定度的季节性升高一般与下面的情况相关: 攻击性增加、领域性物种对领域的建立和扩大以及(有)性活动开始。总之, 雄性激素启动了繁殖季节。雄性中的优势(地位)也与其雄性激素水平有关。然而, 在雄性激素和行为之间的关系远比简单化学反应复杂。在高等脊椎动物, 优势(地位)在很大程度上依赖于经验和类群中其他成员在过去表现基础上的顺从程度。在对雄性激素的反应上, 鸟类有着明显的不一致。例如, 戴维斯(1957)指出, 睾酮对棕雀群中的等级系统地位没有影响。乌鸫(*Turdus merula*)和鸟类其他物种的雄性, 在秋季和冬季它们的生殖腺很小时仍能继续捍卫着领域(Snow, 1958)。这些不一致性的解释, 可能是雄性激素在很低水平下仍能继续发挥作用, 或者其他一些激素具有压倒性的效应。马修森(Mathewson, 1961)的新发现, 即当乌鸫睾酮缺乏时注射黄体激素(LH)可增加其攻击性和优势地位, 这提供了一些新的可能性解释。黄体激素的一个功能是刺激睾酮的产生。戴维斯(1964)已经指出: 黄体激素在控制攻击行为中起着更为基本的作用。只是作为后期的进化发育, 黄体激素才刺激产生雄性激素。但是, 这些资料还不足以验证这一假说。

在高等灵长类中, 雄性激素与攻击性的关系仍然可能比较复杂。罗斯(Rose, 1971)等发现, 在雄性恒河猴中血浆的睾酮水平与攻击性有关, 但同优势等级系统中地位的相关性却不明确, 因为较高地位的雄猴反而有较低的睾酮水平。同样令人感到惊奇的是, 地位较低的雄性猴的睾酮滴定度要高于独居笼养的雄猴。其可能的情况是, 攻击性是通过“大脑—垂体—睾丸”途径而不是通过其他途径诱导睾酮分泌的。或者同样可能的原因是, 通过其他的至今尚未鉴定出的一些刺激(如经验)和通过输入其他激素(这些激素影响“垂体—睾丸”途径)可使雄性激素的产生和攻击行为模式二者同时增强。

雌性激素诱发了许多令人迷惑的对攻击行为的效应。卵巢能产生大量的雌性激素, 但小量的雌性激素也发现于肾上腺、胎盘、睾丸, 甚至还有精细胞。因此虽然雌性激素主要是属于雌性的激素, 但在雄性生理中也可起一定的作用。一般来说, 高水平的雌性激素能促进受精、雌性的性反应并因此而减少攻击性(当个体保护幼仔或在很少情况下与其他成体竞争时

除外)。雄性脊椎动物注射雌性激素后, 典型地成为攻击型弱的个体。阿达姆·华生(Watson和Moss, 1971)把雌性激素注射给雄性赤松鼠, 结果它失去了其配偶并最终失去了其领域。相反, 去睾的金仓鼠(*Mesocricetus auratus*)注射雌性激素时重新获得了攻击性状, 而雌性却未受影响(Vandenbergh, 1971)。当雌性金仓鼠同时注射雌性激素和孕酮(它们是重现正常发情期的条件)时, 其攻击性强烈地受到抑制(Kislak和Beach, 1955)。用雌性激素处理过的雌性黑猩猩更具有攻击性(Berch和Clark, 1946)。在人类, 雌性激素的效应或是可以忽略, 或是很小, 以致使得其效应只有通过心理分析才能确定(Gottschalk等, 1961)。在妇女月经周期的中期, 当准备进行排卵时, 其烦躁程度和攻击性似乎确有一定减少(Ivey和Bardwick, 1968)。在这期间, 接受性或包容性应为最大, 因为雌性激素和孕酮的水平都处在其高峰。总之, 从这些零碎的证据中我们可以推测: 雌性激素是以高度条件化的方式影响脊椎动物的攻击性的。当雌性适应于性欲顺从期(特别是当孕酮含量为高水平的发情期)时, 其攻击性受到抑制; 而在其他的时间里, 雌性激素可能实际上的作用是增强攻击性, 借此维持雌性的地位和保卫其后代。雌性激素对雄性攻击性的抑制效应很可能是无意义的人工假象。

如果黄体激素和生殖激素使脊椎动物维持在适合于其地位和繁殖的状态, 那么肾上腺激素就是脊椎动物在随时发生的紧急事件中做出精细调节的一种激素。肾上腺激素是一种儿茶酚胺——主要由肾上腺髓质分泌的酪氨酸衍生物。在交感神经的刺激下使肾上腺激素释放到血液中, 因此其释放最终受到下丘脑的管制。肾上腺激素与另外一种儿茶酚胺, 即去甲基肾上腺激素是互补的; 而后者与副交感神经系统有关系, 一般与肾上腺激素具有不同的(有时是相反的)生理效应。肾上腺激素连同交感神经一起迅速地使整个个体投入“战斗或逃跑”, 个体心脏速率和收缩血压升高, 全身血管舒张, 嗜曙红细胞数增加, 通过骨骼肌、大脑和肝脏的血液增加多达100%, 血糖上升、消化和繁殖功能受到抑制。至少在人类还有心情烦躁不安的表现。当脊椎动物处于胁迫状态时, 不论是寒冷、“胆小逃逸”或来自同物种其他成员的仇视攻击, 都会释放出肾上腺激素。这种激素本身并不使动物由非攻击型转为攻击型, 而是在攻击期间使攻击变得更

有效。在某些条件下，肾上腺激素也促进来自垂体前叶的促肾上腺皮质激素（ACTH）的释放，从而进一步引起肾上腺皮质激素的释放及个体对胁迫更为持久的调节。

在对一般胁迫的反应中，也释放出去甲基肾上腺激素，但其释放独立于肾上腺激素。凡是肾上腺激素触发个体的强烈反应时，糖元就转化成血液葡萄糖并把血液重新分布到活动中心，而去甲基肾上腺激素的作用主要是维持血压——促进心脏活动和使血管舒张，而对血液流动或代谢速率具有相对小的效应。因此肾上腺激素的作用很符合瓦尔特·肯诺原来的肾上腺髓质作用的应急理论，而去甲基肾上腺激素起到了一个次要的基本上是调节的作用。在人类中发现的一个奇怪的效应是：参加激烈的攻击时会释放出相对大量的去甲基肾上腺激素和仅有中等量的肾上腺激素；而以激动或畏惧形式做出的攻击作用仅有利于肾上腺激素的释放。例如，坐在替补席上的曲棍球队员仅分泌肾上腺激素，而同时在场上的队员分泌的几乎全是去甲基肾上腺激素。

在胁迫条件下，来自垂体前叶的促肾上腺皮质激素（ACTH）诱导肾上腺皮质产生皮质类激素。当胁迫延长时，肾上腺重量增加，并维持着这些肾上腺皮质类激素的高产出。其分泌物中含有许多活性物质，其中包括皮质酮素、皮质醇、皮质甾酮等。它们的功能随脊椎动物的类群而异，但是一般来说，其中一类物质有助于维持血液和组织液的离子平衡，而另一类物质是通过减少炎症、降低嗜曙红细胞数和杀死淋巴结中淋巴细胞的方式以控制身体对感染的反应。其中的某些激素也促进糖元在肝脏中的储存。因此某些肾上腺皮质类激素在效应上与儿茶酚胺相反，后者对身体应急启动系统起着遏制作用。在所有时间内，甚至

254 当动物在没有任何胁迫的情况下，都需要一定量的肾上腺皮质类激素。摘除肾上腺的动物所患的疾病与人患阿狄森病的病症相同：低血糖、肠胃功能失调、血压和体温降低、肾衰竭和无力抵御任何类型的胁迫。如果没有肾上腺皮质类激素，面对极端温度、长期活动、感染和中毒等情况，动物（或人类）的身体状况就会恶化。正常动物遭到长期胁迫时，就会患上如汉斯·塞莱（Hans Selye, 1956）所称的“一般适应综合征”。这种综合征的发生经历如下三个阶段：

1. 报警阶段（*Stage of alarm*）。由大脑激活的垂

体腺释放出促肾上腺皮质激素，后者依次诱导各种肾上腺皮质类激素释放进入血液。这些皮质类激素发挥各自的调解效应，以激励和控制动物对应急事件作出快速反应，以及帮助动物稳定其生理状态。如果胁迫还未停止，动物就进入第二阶段。

2. 抵抗阶段（*Stage of resistance*）。肾上腺皮质类激素的大量需求诱导着肾上腺的生长。在大多数强烈的胁迫因子中能引起攻击的相互作用。通过长期隔离成为极度敏感的实验小鼠，放入经过训练的好斗小鼠中仅 15 分钟，前者的血浆肾上腺皮质类激素水平就极大升高，并维持这个高水平超过 24 小时（Bronson, 1967）。小鼠每天战斗 5 分钟共持续 5 天，结果肾上腺增大 38%（Welch 和 Welch, 1969；也见图 11-6）。这个系统将稳定下来。但如果塞莱的假说是正确的话，继续胁迫会使动物进入第三个病理阶段。

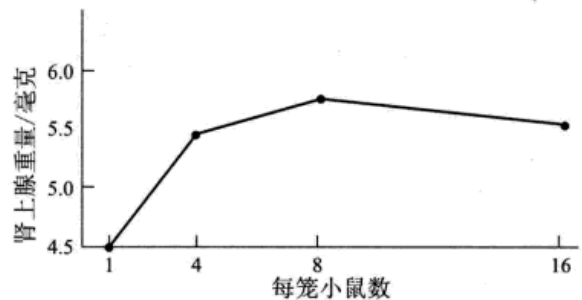


图 11-6 在实验笼内，随着小鼠拥挤程度的增加而使肾上腺重量的增加。当哺乳动物长期受胁迫，导致从肾上腺皮质产生的皮质类激素升高时，一般会出现这一现象。（根据 Davis, 1964 重画）

3. 耗竭阶段（*Stage of exhaustion*）。个体经受不住增加的肾上腺皮质类激素的负荷。这些激素虽然以某些方式在保护个体，但同时也以另一些方式在损害个体。因此，虽然大量的这些抗炎症的皮质类激素可使动物在应急事件中成活下来（通过避免严重炎症），但归根结底这也会增加感染的机会。亲感染和抗感染的皮质类激素可能暂时会相互抵消其效应，但这两类激素都在高滴度时组合在一起，这样会引起肝脏损伤。这种“一般适应综合征”的证据，主要来自把大量肾上腺皮质类激素注射到实验动物所诱发的病理效应。这种综合征的耗竭阶段，在自然界是否普遍发生仍是一个有争议的问题（Turner 和 Bagnara, 1971）。在肾上腺皮质类激素水平和如下情况间的相关性都得到了证明，这些情况是：可育性降低、抗体生产减

少、肾衰竭、对锥虫病和其他疾病的抵抗力下降 (Christian, 1955; Noble, 1962; Jackson 和 Farmer, 1970; D. von Holst, 1972a, b)。这些结果与莱塞的假说是一致的,但是在缺少直接因果关系的证明时,这些结果还不能证明该假说是否正确。因此,由 J·J·克里斯琴和其他学者提出的一条因果关系链(即群体密度的增加依次导致攻击互动、肾上腺皮质类激素分泌增加和群体控制),也可认为是一个推测性假说。在实验群体中要找出这一因果关系链是可能的,但这个远远不能成为在自然界也存在这一链的证据(见第 4 章)。

关于行为的内分泌学课题,几乎全是在对脊椎动物的研究中进行的。读者在知道出现这一情况的合理性后可能会感到吃惊。至少在我的知识范围内,在无脊椎动物中,其中包括昆虫,就还没有发现过调节攻击行为的激素系统(也见 Barth, 1970; Trumaan 和 Riddiford, 1974)。艾文(1967)已报道过蟑螂[蟑螂属 (*Naupheta*)]的死亡与攻击诱导的胁迫有关,但这绝不意味着与内分泌系统有关。而且虽然昆虫性别差异的发育是受激素调节的,但其直接的生理效应并不知道是否包括攻击性的变化。

人类的攻击

人类的攻击是适应性的吗?依生物学家的观点来看,答案似乎是肯定的。很难相信,在物种中像攻击行为这样如此广泛和容易引发的任何性状,在人类中对个体生存和繁殖的效应竟然是中性的或负面的。诚然,在全部或者大多数人类文明中,明显的攻击不全是性状。但是为了使攻击具有适应性,只有在某些胁迫条件下(如在食物短缺期间和群体处于周期性的高密度期间)引发的攻击模式就足够了。这种攻击是否完全是先天的,还是通过学习部分或全部获得的,这都无关紧要。现在我们很清楚地知道,学习某些行为的能力本身是受遗传控制的,因此是一个进化性状。同时,这样一种解释(是根据在对其他动物物种有关模式攻击的研究中我们所获得的信息对人类攻击行为的解释),与雷孟德·达特 (Raymond Dart, 1953) 提出的关于凶残的先天攻击

性观点相差甚远,而后一观点对以后的研究者有很深的影响:

从古代埃及人和苏美尔人到最近第二次世界大战的人类历史的血腥屠杀档案中,记载着早期的普遍的同类相食现象,记载着在正式的宗教仪式中用动物、人类或其替代物作为祭品的活动,记载着人类在宣判自己的同种为“异己”时的世界性仇恨、杀头肢解和陈尸。这个以该隐 (Cain)^①把人类从其类人猿的关系和集团中分离出来为标志,从而使人类成为最凶残的食肉目动物。

这一观点在人类学、行为学和遗传学上都是很值得怀疑的。但是,全盘接受许多人类学家和心理学家[如蒙塔古 (Montagu, 1968)]的极端观点也同样是错误的。后一观点认为,攻击性只是由非正常环境引起的一种神经病,因此它意味着对有关个体是非适应性的。例如,当 T·W·阿多诺 (T.W. Adorno) 证明(在《独裁者个性》一书中),暴徒倾向于来自父亲是暴君而母亲具有沉静个性的家庭时,他识别出的只是影响人类某些基因表达的其中一个环境因子。阿多诺的上述发现并未说明该性状的适应性。暴徒行为,连同其他形式的对胁迫和非异常环境的攻击反应,可能具有很好的适应性——这就是说,陷入胁迫环境中的个体可能会程序化地增加成活率和繁殖率。在恒河猴的行为中可以看到一个具有启示性的类似现象。饲养在隔离状态的个体,表现出具有无控制的攻击性,从而常常受伤。对于其行为发育因此而被误导的个体而言,这种表现的确是一种神经病态和非适应性的。但是,这并不贬低如下众所周知的事实的重要性,即在活动自由的恒河猴社会中,攻击是一种生活方式和一种重要的使猴群稳定的方法。这使我们想起了拥挤综合征和社会病理学的问题。雷豪森 (1965) 已经生动地描述了当猫受到非自然状态下的拥挤时所表现的行为:“笼内的猫越拥挤,存在的有关等级系统就越少。最终出现了一个暴君,出现了一批“贫民”,彼此通过不停的、无情的相互攻击而变成各种各样的疯狂神经病行为,其社群变得好斗起来。这些猫几乎没

① 该隐,《圣经》中亚当和夏娃的长子,杀害其弟亚伯 (Abel),这里比喻杀人者。——译者注

有松弛和悠闲的时候，并且不断地发出嘶嘶声、吼叫声，甚至相互打斗。玩耍全然停止了，活动和训练也已减少到最低限度。”考宏（1962）在其试验性的过度拥挤的挪威大鼠群体中甚至观察到了更为稀奇的效应。除了在雷豪森的猫试验中看到的过度紧张的行为外，某些大鼠还表现出过度的有性活动、同性恋和同类相食。它们筑的巢一般是不规范的，起不到巢功能的作用，在受干扰更为严重的母鼠中，其幼仔死亡率高达96%。

这样的行为显然是不正常的。在某些较为恐惧的人类行为方面与以上行为有紧密的相似性。例如，考宏的试验大鼠的社会生活与过于稠密的状况，跟战犯集中营中人类的社会行为存在着某些明显的相似性，就像小说《安德森维尔》（*Andersonville*）^①和《帝王大鼠》（*King Rat*）中描写的那样残酷无情。但是我

们也不要错误地认为，由于在非正常高密度的条件下攻击已被扭曲成一些稀奇的形式，所以攻击就是非适应的。对于任何一个给定的攻击物种来说，一种极为可能的情况（我想对于人类也是这样）是：攻击反应是根据遗传程序化模式所规定的情况而变化的。正是这一总的反应模式（*Pattern*）才使得攻击是适应的，并且在进化过程中受到选择。

人类的教训是，个人的幸福与所有这种攻击是没有什么关系的。攻击可能是非幸福的和非常适应的。如果我们要减少自己的攻击行为，并且要把儿茶酚胺和（肾上腺）皮质类激素的滴定度降到使我们全都感到比较幸福的水平，那么我们应当以这样的方式来确定我们的群体密度和社会系统，以致在大多数可能的日常环境中使得攻击变得不合时宜并且是很少适应的。

① 描写在美国南北战争时期，南方联邦关押北方联邦的战犯，在佐治亚州的安德森维尔一座监狱的悲惨情况。监狱的容纳量原为1万人，实际最高达3.1万人。——译者注

第 12 章 社会空间 (其中包括领域)

256 一些动物,如无脊椎浮游生物,终生漂荡,没有固定的空间。它们与同一物种中的其他成员作为性配偶的接触极为短暂,作为双亲照顾后代(如果有的话)的时间也是很短暂的。其他动物,包括几乎所有脊椎动物和大量的在行为上最为高级的无脊椎动物,其指导行为的准则,包括陆地、空间占有和统治地位都是精确的。这些准则为竞争优先权的斗争进行调节,并且为提高个体遗传适合度或广义遗传适合度提供了手段。为了理解这些准则,我们有必要先从以下有关的特殊社会关系的基本分类开始阐述:

总范围 (Total range): 个体动物一生中所至的全部区域 (Goin and Goin, 1962)

家园范围 (Home range): 动物完成学习和惯常巡逻的区域 (Seton, 1909; Burt, 1943)。在有些情况下,家园范围和总范围可能同一;就是说,动物熟悉某一地区就从不离开那里。家园范围和领域常常同一,意思是说某动物把同物种的其他成员都排除在其家园范围之外。但是,在绝大多数物种中,家园范围大于领域,而总范围要比前二者大得多。通常,巡查家园范围是为了巡护食物,但额外也可能包括巡护熟悉的瞭望所,臭迹点和应急退路。巡护任务也可以由整个社会类群所共同分担。

核心区 (Core area): 家园范围里使用最为频繁的区域 (Kaufmann 1962, 见图表 12-1)。在诸如南美浣熊和狒狒等动物中,我们可以有把握地确定核心区的界限,它们与动物寝息地一致,而寝息地差不多就在家园范围的中央部位。但是,根据观察者野外考察所花费的时间和他为了把确定的地区包括进来而需要动物访问这一确定地区的最低次数来定界,从根本上说来,无论是家园范围还是核心区的精确界限都是主观随意的。正如詹里克 (Jennrich) 和特纳 (Turner) (1969) 所指出,解决这一问题的方法就是干脆把家园范围定义为占用总范围内特定比例的最小亚区;我们可把包围核心区的小部分地区作为这样

的最小亚区,在这亚区里动物来访者极少。对家园范围和核心区两个概念的说明在比较不同物种的社会或社会体系时应该被证明是最有用处的。

领域 (Territory): 一个动物或一群动物通过公开防卫或炫耀或多或少独自占有的区域 (Noble, 1939; J. L. Brown, 1964; Wilson, 1971b)。像我在稍后的讨论中要展示的那样,这个定义只是近 20 年来已经 257 发展的若干概念中发生变化最少的一个。这里采用这个定义是因为它符合大多数野外工作者的直观感觉,更重要的是这个界定运用中最符合实际。领域无需某块固定的地理区段。它可以是“漂移的”或实际上是时空性的 (spatiotemporal),意思是说动物防卫的仅仅是在某时刻或某天和某季的某时段,或某天和某季时段偶然进入的地域。

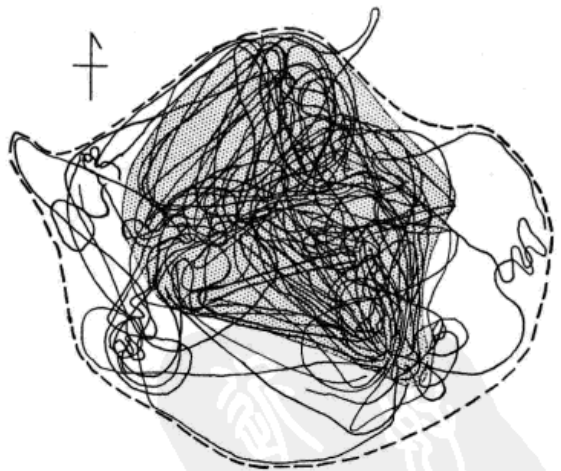


图 12-1 每年 9 月期间南美浣熊群在巴罗·科罗拉多岛的旅行踪迹。家园范围用破折线圈画,核心区用点阵标记。核心区是实属主观划定的使用率最高的部分家园范围。这个特定家园范围最大(东西)直径长 700 米;图中所示越过家园范围北边的单线回路代表浣熊群偶然迷路的一次事件。(源自考夫曼, 1962。原为加利福尼亚大学出版社出版;经加利福尼亚大学校务委员会同意再次印刷)

个体距离 (Individual distance) [社会距离 (social distance)]: 动物惯常保持自己与同物种其他成员间的最小距离 (Hediger, 1941, 1955; Conder, 1949)。每一种动物在它们不在自己的地盘时, 都有可以量度的该物种特有的最小距离。而在领域内这种量度则没有意义, 因为当动物在自己的领域内活动时, 其与最近邻居的最小距离会不断变动。在领域外, 动物个体距离从聚生物种的零距离到某些大型鸟类和哺乳动物的一米或更大距离, 各有不同。当某种动物要求个体距离大于零时, 这种动物面对入侵的邻居时, 或退让或威胁它离开, 以此维持所需距离。个体距离不可以混同于逃跑距离 (flight distance), 后者是猎物在逃跑前允许捕食者接近的最小距离。

优势地位 (Dominance): 肯定动物类群的某一成员优先于其他成员获得食物、配偶、炫耀场所、寝宿地或有助于这个优势个体增加遗传适合度的其他任何必要条件的权利 (见第 13 章)。

当比较许多动物物种行为时, 各物种的家园范围、领域、个体距离和优势地位的不同标识被看作组成了一个连续的梯度序列。每一物种沿梯度占有各自的位置。一些物种占有序列中一个或多个位置的一个大区段, 用作随机应对环境不断变化的行为尺度; 其他物种则被固定在序列中的一个点上。

让我们现在开始使用上述分类作为框架, 在此基础上, 从个体距离作为最简单的形式开始, 而最后到优势地位, 对其中每一现象进行排列并进行适应性分析。最后在第 13 章, 我们返回到梯度和尺度概念的讨论。

个体距离

保罗·莱豪森 (Paul Leyhausen) 引用下面的德国寓言来阐明个体距离的重要意义: “一个夜晚, 严寒使一群豪猪簇拥在一起取暖。但是, 它们身上的刺刺得它们不舒服, 不得不分开, 而后它们又冷起来。靠近了, 离开; 离开了, 再靠近, ……移来移去, 它们终于找到一个距离, 这个距离既能避免刺痛, 又可以保持温暖舒适。自此以后, 豪猪就把这一距离称为适宜的上佳距离。”

个体距离是动物们经过斗争达成的妥协, 同物种动物既相互吸引又相互排斥, 保持一个短距离。有少

数社会动物就根本没有个体距离, 例如条纹鲷鱼紧缩成一小群, 身体不断摩擦, 很多昆虫和蛇类成员聚集体眠, 简直就是一个堆在一个上面。但是, 大多数种类的动物, 都或多或少观察到了代表其物种的个体距离 (见图 12-2)。家燕 (*Hirundo rustica*) 保持 15 厘米, 黑头鸥 (*Larus ridibandus*) 30 厘米, 大红鹤 (*Phoenicopterus ruber*) 60 厘米, 沙丘鹤 (*Grus canadensis*) 175 厘米 (Hediger, 1955; Miller 和 Stephen 1966)。当动物被实验人员投放在一起时, 它们会迅速散开直到重新获得该种动物所要求的正确距离。鲍布杰 (Bovbjerg, 1960) 发现太平洋海蟹 (*Pachygrapsus crassipes*) 的分散速率是其初始密度的线性函数, 到达正常的个体距离时, 其分散速率等于零。石蛾幼虫被强行赶到一起时, 它们会彼此边分散边战斗直到与所有的邻居之间有足够的空间可以编织漏斗形捕食昆虫网而不受其他同类织网的妨碍时才停下来 (Glass 和 Bovbjerg, 1969)。许多种类的哺乳动物包括恒河猴, 如果把它们关进笼子里而靠得过近, 它们就会很长时间地跑到可隐蔽的物体后面以躲避伙伴, 或目盯地面, 或凝视窗外, 以此加以补偿。

动物的个体距离也可以通过化学信号来保持。面粉甲虫 (*Tribolium confusum*) 成虫的群体在低密度时集聚在一起, 在中等密度时明显成为随机分布, 而在高密度时为均匀分布 (Naylor, 1959)。最后, 根本的效力显然归因于化学元素酮的分泌, 它在某一浓度之上是作驱虫剂用的。洛康狄 (Joconti) 和罗思 (Roth, 1953) 揭示, 这些物质由胸腺和腹腺产生, 在红粉甲虫 (*T. castaneum*) 情况下, 主要由两种酮组成。千足虫 (*Zinaria millipedes*) 幼虫分泌出一种显然含氢氰气体的物质, 这种物质在千足虫由原来聚集状态分散开来时发挥相似的驱散效力; 但是, 这一推测尚待证实。

爱德华·霍尔 (Edward Hall, 1966) 在抓住上述动物学原理对人类的意义时, 提出了研究“人类空间关系”学的必要性, 即把利用空间的系统研究作为文化的一个特殊分量的必要性。霍尔强调, 文明的人类在反自然的稠密住宅中使用墙体提供了一个适宜的空间。各种文化在个体距离问题上大相径庭。地中海人包括法国人对宾馆和会场的人群簇拥抱宽容态度, 谈话时彼此站得比北欧人更靠近些。结果是, 英国人大概会认为意大利人粗俗鲁莽, 而意大利人则会认为

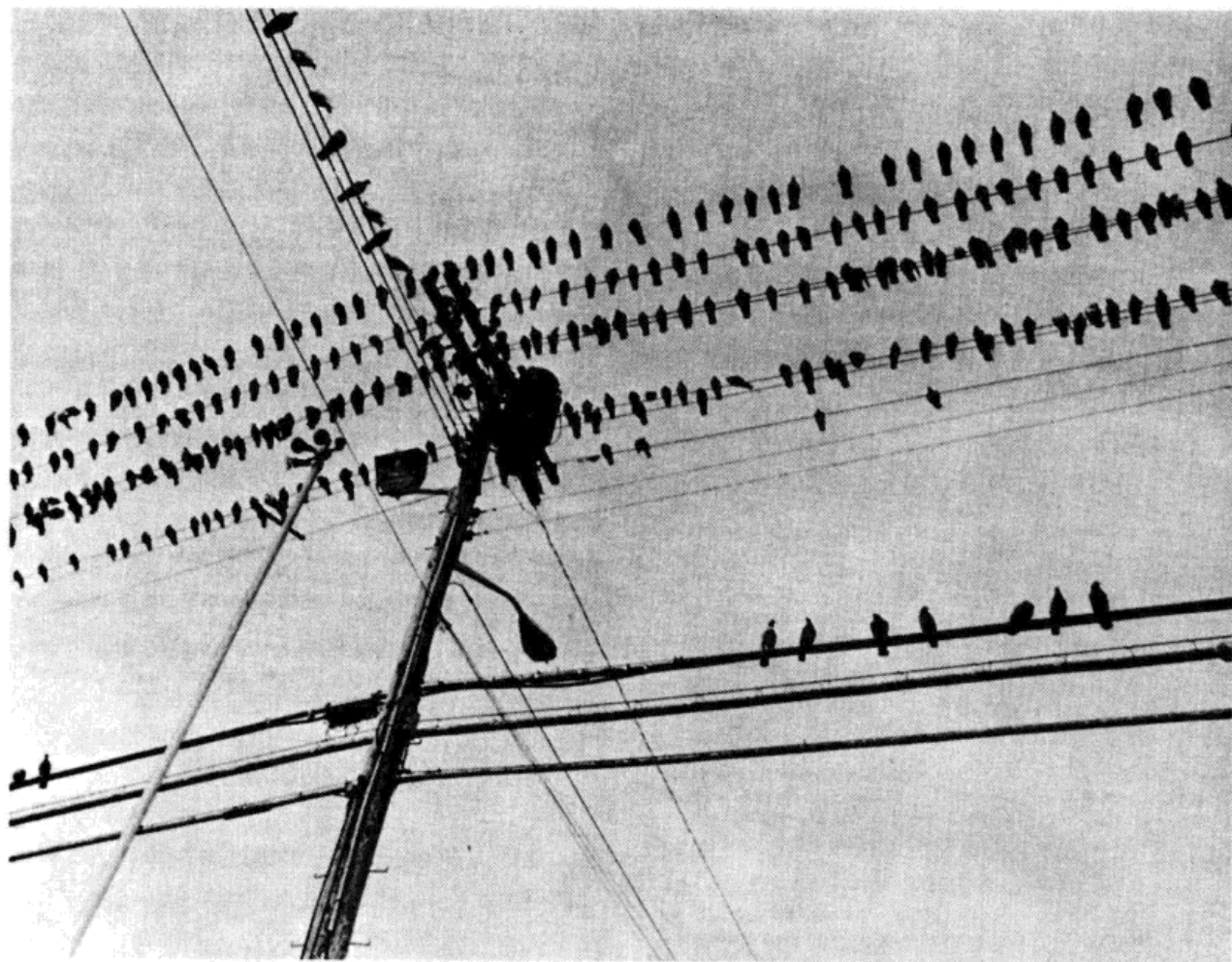


图 12-2 家鸽的个体距离 (斯坦利·鲍莫摄影) (此图在原书中占 p258 整版)

英国人冷漠和不懂礼貌。德国人的私人空间占有观与绝大多数其他文化的空间意识不同,并弥漫于德国人的日常生活的全部思想过程。

德国人的自我主义表露无遗,他们会竭尽全力去保持自己的“私人领域”。这在二战时期,美国士兵有机会观察各种环境下的德国战俘而得以展现。一次,在美国中西部,4个德国战俘被关进一个小监房里。一旦有材料可用,每个战俘马上建起间隔,以便能有他个人的空间。

在德国,公共和私人建筑像许多宾馆的房间一样,为了隔音常常装置双门。而且,德国人对待门的态度非常严肃。来到美国的德国人认为美国的门轻薄易坏。德、美两国开门和关门的意义非常不同。在办公室,美国人敞着门,而德国人则关着门。在德国,关门并不意味其内的人寻

求独处或躲避干扰,也不意味他正在做不想让别人知道的事情;很简单,没有别的,德国人只是认为敞开着门邋遢和混乱(霍尔 hall, 1966)。

赫迪格对家养和动物园里的动物研究(1950, 1955)表明,其他哺乳动物调整个体距离的过程是如何复杂微妙。一只羊低头吃草并使其身体保持与其最近的羊成 60° 角,以便在移动时保持特有的个体距离。羊的注意力不断地在食物与邻居之间转来转去,当饲草不断减少,纽带断裂,羊群四散而形成新的随机模式。为了控制狮子和老虎,马戏团里的动物驯养师们利用它们逃跑和进攻之间微妙的心理平衡。笼子里的狮子,当驯养师与其距离小于逃跑距离时,它就逃离驯养师并一直退到背倚墙体,当驯养师与其距离接近个体距离时,狮子就开始提爪蹶足迎向驯养师。如果驯养师平静后退,把一条长凳横放在自己的前

面，狮子就会爬过这道障碍物。这个行为是基于对几厘米距离内的判断而使狮子前行或后退；鞭子和空膛手枪不过派个舞台道具而已。

一个“典型的”领域物种

图 12-3 展示两条雄性蓝喉烟管鳎 (*Chaenopsis ocellata*) 张牙舞爪相互威胁的样子，显示了动物学家认为是攻击行为（特别是领域行为）的某些最普遍的特征。对于不熟悉动物领域性自然史的读者，这两条鱼将给您提供一个有趣的入门。这种行为在众多方面体现了“典型性”：(1) 领域行为在雄性成鱼中得到最

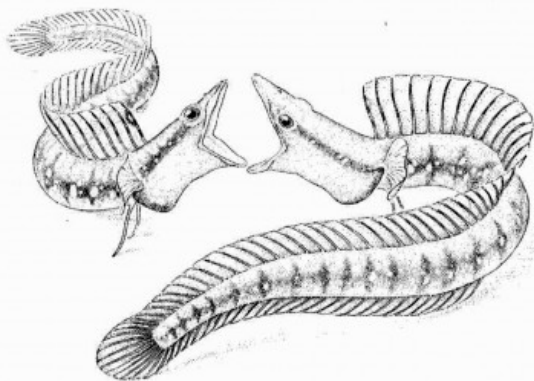


图 12-3 两条雄性蓝喉烟管鳎之间的地盘炫耀和争斗 [源自威尔逊等 Wilson et al., 1973 (根据罗宾斯 Robins 和菲利普夫妇 Philips and Philips, 1959)]

260 充分的发展；(2) 存在明显的分界区域，在区域内每一雄性会对同一物种的入侵者（特别是其他的成年雄性）进行夸耀；(3) 住地雄鱼或如图中较大的蓝喉烟管鳎在抗争中常常取胜；(4) 蓝喉烟管鳎物种全部信息储存库中一些最突出和最精妙的行为都是在此类交战中出现的；(5) 这些动物的各种体姿使得它们显得更庞大和更危险；(6) 这种交战大都只限于吹胡瞪眼地吓唬对方而已，而且即使真的发生战斗，通常也不会发生伤亡。正如我们很快将见到的，上述所有这些“典型”情况会有一两个物种出现例外。但是，现在让我们作为基准范例更详细地讨论蓝喉烟管鳎。

蓝喉烟管鳎是一种身长 7 厘米的底栖小鱼，主要生活在佛罗里达东南到古巴的沿海浅水中。雄鱼占据环节蠕虫废弃的巢穴。任何动物接近到 25 厘米范围内都会激发雄蓝喉烟管鳎的兴趣，它会抬起头，竖起背鳍。如果入侵者是另外一条雄蓝喉烟管鳎，警戒姿

势就会升级到全面的威胁夸耀，其特征是呼吸频率迅速增加，背鳍和头鳍带刺的部位紧张得发黑，腹鳍伸开，最后是张开大嘴，展开天蓝色的鳃盖膜。在大多数情况下，这种剧烈的身体变形足可以吓退入侵者。如果陌生者坚持前行，住地雄留鱼就会不顾一切地发动进攻。两条鱼鼻子碰鼻子，然后挺起他们身体三分之二的前身离开水底，下面卷起鱼尾支撑身体。嘴张得大大的，彼此相互碰撞，鳃盖膜充分伸张，胸鳍迅速铺展，以保持姿势。如果两条鱼大小近于相等，他们可能嘴顶着嘴，在这种仪式化的战斗中上浮下几次。如果其中一条小点，它通常在完成一次起浮接触后就会退让。胜利者就会迅速把嘴转到侧面，拼命压制对方。失败者便很快卷起背鳍和鳃膜，两个雄鱼沉入水底，接触的嘴巴便分开了。没有伤着，被击败者便离开现场。雌蓝喉烟管鳎不会遭到住地雄留鱼蓝喉烟管鳎的挑战。在繁殖的季节，对雌性的宽容很可能是求偶的序幕（罗宾斯 Robins 等）

领域概念的历史

亚里士多德和普林尼提到过雄性鸟对领域划界和防卫的现象，此类现象在近代科学起始的前数个世纪里又被零散地重新发现。1622 年在罗马，G·P·奥利纳评论过夜莺的“可终身保有的不动产”。约翰·雷 1678 年读过奥利纳的文字后写道：“如此说法是合适的，这种鸟一来到一个地方就占据和夺取过来作为终身保有的不动产，除了配偶，任何其他夜莺进入都是不可接受的。”吉尔伯特·怀特也许是第一个领悟到领域对群体密度具有影响的人。1774 年 2 月，他写信给戴恩斯·巴林顿 (Daines Barrington) 说：“在发情的季节，雄鸟中到处都弥漫着忌妒，使它们无法忍受在同一个篱舍或田园共度时光。在这时候，绝大多数的欢呼雀跃和放声歌唱，我想，都似乎出于竞争和模仿的原因；而且这正是我所归纳的春天里鸟儿们所以均匀散处田野的主要原因，即忌妒的情绪。”

可以说，现代的地盘性研究始于 1868 年约翰·伯纳德·西奥多·奥尔塔姆 (John Bernard Theodor Altum) 发表的《四处狩猎的生活》。他是明斯特大学教授，后执教于埃伯斯瓦尔德林学院。厄恩斯特·梅尔 (Ernst Mayr) 发表了有关部分的译文和评论 (1935)。伯纳德·阿尔塔姆的著作很好地回答了

阿尔弗雷德·布雷姆 (Alfred Brehm) 的《远足旅行》(1867), 其中把鸟描绘成仿佛如人类一样地感觉和思想。阿尔塔姆坚持这样的信条: 动物不行动, 会被诱使行动; 意思是动物会回应刺激和驱动, 包括领域驱动。他清晰地领悟到的不仅有群体的重要性, 而且也有个体适应领域的价值: “如果因为有利的土壤、植被和气候条件, 一个地方生产大量食物, 那么其领域大小就可能做某种程度的缩减。我们把这样的地方叫做鸣鸟、夜莺等动物最佳的活动环境, 但是, 甚至在这里领域边界也不能缺少。表面上一点也看不出, 这些必要领域的面积实际上被调整到适应每一种鸟类所要求的完好的生态条件和特定食物。例如, 海雕需要步行 1 小时直径路程的领域, 而对于啄木鸟, 一小块林间空地, 对于鸣鸟, 一英亩灌木丛就足够了。所有这些都达到了精细的设计和平衡。”

1903 年, C·B·莫法特 (Moffat) 写到欧亚鸻的行为时, 把“领域”一词引入英文科学文献。但正是埃利奥特·霍华德 (H. Eliot Howard) 在其出版《鸟类生活中的领域》(1920) 及后来的著作中, 终于继续了阿尔塔姆的工作。这里是他对美洲水鸡攻击和性反应复杂的相互作用的描述。

那么, 这就令人费解——在池塘里, 雄性一再寻求交配, 雌性回应却很勉强; 而在水边草甸里, 雌性回应大方, 而雄性反却无意。我要说的是: 此雄性 (他) 记得自己的配偶, 因此对其他雌性没有兴趣。那么, 如果此雌性 (她) 在记忆里排除了其他雌性作为兴趣的目标, 她就把她排除在雄性寻求交配的目标之外; 如果她仅仅把她们作为性兴趣目标排除在外, 这与他在水边草甸里的所作所为不一致, 而我们则无法得知他为什么寻求交配; 如果是她而不是其他什么挑逗他寻求与陌生雌性交配, 我们也无法解释他为什么把寻求性交的行为限定在某个特定的地方; 如果是某个特定的地方而不是别的刺激他寻求与雌性交配, 那么, 这个特定的地方所起到的唯一作用是毁掉他得到配偶的机会。但是, 如果把他变成一个单身汉, 就没有哪一个雌水鸡会遭到他的折磨了。所以, 雄水鸡为他对 3 种事物的感觉所指导——陌生雌水鸡、他的配偶和池塘; 而不是其中任何一个事物单独刺激他寻求交配 (《水

鸡世界》, 1940)

可以说, 霍华德对鸟类领域的研究做出了三个重要贡献。第一, 他通过鸟类行为的系统调查揭示了该物种惊人丰富的细节和变异。他把此类细节归于物种对环境的不同适应。在评述的过程中, 霍华德指出, 攻击性也发生在物种之间, 在血缘关系最密切的物种之间敌对最强烈。第二, 霍华德阐明了在领域攻击夸耀与求偶之间的密切联系。他预料了弗雷泽·达灵关于配偶成员之间的夸耀与繁殖条件同步的推论。最后, 霍华德扩展并强化了如下概念: 领域性确定了鸟类群体密度的上限。

自 1920 年以来, 致力于领域性研究的数量呈指数增长, 直到今天, 它与攻击性和优势地位的研究具有同等重要性, 是社会生物学几个研究最热门的课题。领域行为在所有主要脊椎动物群类和几个无脊椎动物门中已经得到了证实。为了完成这个简史提要, 应该列举 5 个其他最近研究的贡献, 因为它们的创见和影响特别突出。

1. 玛格丽特·M·尼斯 (Margaret M. Nice, 1937, 1941, 1943)。尼斯关于歌带鹀 (*Melospiza melodia*) 行为和生活史的研究在当时是异乎寻常的详尽、客观。它们有助于确定关于社会生物学野外考察的新标准, 其中有领域行为和生殖行为的描述。

2. C·R·卡朋特 (C. R. Carpenter 1934, 1940)。卡朋特在对巴拿马吼猴和泰国长臂猿的研究中, 确定了领域性在非人类灵长类动物的社会生活中的重要意义。他还进一步认识到, 类群领域性作为一种现象应与个体的或成对配偶的领域性区分开来。

3. W·H·伯特 (1943)。在这篇短文中, 伯特明确区分了家园范围和领域的概念, 从而有助于消除大量的有关哺乳动物研究资料的混乱。

4. G·A·巴塞罗缪 (Bartholomew) 和 J·B·伯德塞尔 (Birdsell, 1953)。这篇论文是他们重建早期人类生态学最初的努力, 其中包括对南方古猿领域行为的探索。两位作者认为, 当南方古猿群体接近于统计平衡时, 领域就作为主要的调节方式。

5. R·A·欣德 (Hinde, 1956)。在评论积累至 20 世纪 50 年代中期有关鸟类的证据中, 欣德强调了建立领域各行为的异质特点以及这些行为可能起到的多重功能作用。他也表明, 许多关于功能的证据是

含糊的,因此可促使具有挑战性的鸟类学家和其他方面的学者在他们的野外研究工作中设计出更为严格的实验。

领域的多种形式

在保存多样性功能的不同进化枝中,像攻击性的其他形式一样,领域性也呈现出变化多端的形式。而且像一般攻击性一样,事实已经证明,很难用一种包罗所有表征的令人惬意的方式定义领域性。但是,当我们注意到以前的研究者谈论该问题是倾向于用意相左时,问题就变得较为简单了。少数研究者按经济功能定义领域:是特定动物专门使用的地域,而不管其管理私生活的手段如何。例如,皮特尔加(Pitelka, 1959)认为:“领域的根本意义不在于使领域与其占据者成为一体的机制(进行明显的防卫或任何其他行动)而在于领域占据者事实上专一使用领域的程度。”相反,大多数生物学家则用使专一性得以保持的机制来定义领域,而不涉及领域的功能。他们根据G·K·诺布尔(1939),对埃利奥特·霍华德概念的简化,把领域定义为有设防的地域。或者使用D·E·戴维(Davis)的替代术语:领域行为只是没有下属的社会等级行为。

这次我认为实际上多数人的意见是正确的,即防卫肯定是领域性的关键特征。更为确切地说,领域应定义为:动物或动物类群通过公开攻击或夸耀的排斥手段,所能专一占有的地域。我们知道,从直接攻击以驱除入侵者到没有威胁和武力攻击相伴的化学标记的巧妙使用,使不同动物物种的防卫方式有所不同。

关于众多种动物为保持领域而采取的攻击性行为,都得到了很好的证实。例如,马大头蜻蜓(*Anax imperator*)在它们产卵的池塘巡逻,俯冲攻击那些同种和样子相像的战鹰蜻蜓(*Aeschna juncea*) (Moore, 1964)。奥里恩斯(Orians, 1961b)发现,在美国西部,通过一种不同的交互作用,三色黑鹇(*Agelius tricolor*)被红翅黑鹇(*Agelius phoeniceus*)驱除。三色黑鹇群不保护领域,结果被迫散居到条件不够好的且红翅黑鹇没有抢占的地方筑巢。

一种不太直接的保持地盘的方式是由一些重复的声音信号组成的。人们熟知的例子包括蟋蟀及其他

直翅目昆虫(Alexander, 1968)、青蛙(Blair, 1968)和一些鸟类(Hooker, 1968)等的一些比较单调的鸣声。此类鸣声不是直接针对个体入侵者,而是作为一种领域夸耀的广播。我们发现一种甚至更为周全的夸耀形式,就是在哺乳动物家园范围的战略要点施放臭迹作为标记。莱豪森(1965)就已经指出,单个家猫的多次狩猎的区域几乎重合,而多个家猫的多次狩猎的路标也如此。觅食猫通过嗅闻先前过客遗留的臭迹和判断臭迹衰退的时间,就能够对其竞争者活动的区域作出粗略的估计。通过这一信息,猫决定是避退近处,谨慎行事,还是可自由走过。关于昆虫的一些类似的夸耀已经有过报告。雌苹果蝇(*Rhagoletis pomonella*)在苹果皮下产卵后,在苹果表面拖着它们伸长的腹部大约30秒钟,同时释放一种信息素。信息素的气味足以在4天以内的时间里阻止其他雌苹果蝇在同一个苹果产卵,由此给自己的幼虫以决定性的抢先发育机会(普罗克比Prokopy, 1972)。

我们没有足够的信息判断,被占领的土地在某时是否通过化学夸耀的方式普遍拒绝同物种其他成员。动物行为学家自然会将其注意力贯注于在狭路相逢时所引起的更为惊人的攻击行为。当此类攻击性行为根本没有的时候,由此人们就会推断:通过这种或那种形式的夸耀使驱除获得了成功。需要指出的是,专一使用某地域一定属于下列5种现象的一种:(1)公开防卫;(2)通过夸耀驱除;(3)不同生命形式或遗传组成选择不同的住所;(4)通过随机扩散作用使个体得到充分疏散;(5)这些作用的某些结合。无论在哪里发生动物间的相互影响,尤其是在前两个列举现象的条件下,我们可以说,被占据的区域就是领域。

在长寿和天生记忆力强的动物中,地盘驱除的情况,可能是人类观察家在现场考察很久以前就已经发生过了。哺乳动物学文献中有大量关于“非领域性”社会系统的描述,而这种系统大有可能完成了为研究者所未知的更为明显的驱除阶段。例如,虽然弗雷泽·达灵的赤鹿各群,各占领独自の牧场,然而,在他观察它们时,它们从来没有任何公开炫耀的表现;但是,这些牧场在研究期开始以前就已经被圈定了。在圣基尔达地区看到,野生母羊群占据独占的核心区5年而从未有过明显的攻击性遭遇战(Grubb and Jewell, 1966)。申克尔(Schenkel, 1966a)同样得

出结论说，黑犀牛没有领域性。这些大型动物实际上用粪便和尿液标记气味点，而且当它们彼此相遇或嗅到标记的气味时便显得“情绪激动”。申克尔承认在黑犀牛遭遇时存在某种不常有的攻击性要素，但他相信动物间的这种交流实际上表达了“一种亲密或团结的气氛”。生活在意大利北部阿尔卑斯山脉蒂罗林地区的欧洲棕熊最后的野生群体也被看成非领域动物，但缺乏充分证据 (Krott and Krott, 1963)。

可以肯定，所有这些负面事例都是非结论性的。这不是说，没有积极驱除行动或警告夸耀，独占领域就无法保持，而只是说，负面证据还不是决定性的。确定领域边界和优势关系的过程可能发生在很多年以前。凡是在依传统传宗接代的整个家系和类群所占据的地方，驱除行动可能在许多世代里仅仅发生一次。而且，当种群密度低于环境容纳能力所允许的密度，领域防卫可能大为减缓或暂时中断。幸运的是，哺乳动物学家无须等待一生来检验这些假设。如果这

种或那种意见是正确的，在动物迁入新的地方，或人为地加速类群成员更新，或实验性地增加群体密度，那么，领域冲突就应该容易观察到。

领域行为在动物中是普遍的，并且用来保护几种资源中的任何资源。在表 12-1，以相当的可信度确定了一些物种的领域的主要功能。这个清单简短，因为环境条件特别有利于观察者辨别一种动物在计较得失后攻击其他动物而保护的某些资源。在鸟类和有蹄动物求偶场的情况下，雄性动物建立领域几乎完全是用于生育繁殖；这些领域缺少防止食肉动物的攻击保护。确实，诸如非洲角马等有蹄动物在求偶场面临着狮子和其他食肉动物的巨大威胁 (Estes, 1969)。再者，动物在求偶炫耀场所周围聚集，使这个场对觅食不利。诸如草原榛鸡和火鸡等求偶炫耀场的这些鸟类甚至可以去任何其他地方觅食。所以，在求偶领域保护的资源就只是有性炫耀空间，再加上在此空间对雄性发生反应的雌性。

表 12-1 以相当可信度确定的领域行为的主要功能举例

263

物 种	保护的资源	作 者
软体纲 MOLLUSCA		
泉帽贝 (<i>Lottia gigantea</i>)	食物供应	Stimson (1970)
环节纲 ANNELIDA		
毛沙蚕 (<i>Nereis caudata</i>)	隐退 (建造地下通道)	Evans (1973)
甲壳纲 CRUSTACEA		
端足属 (<i>Erichthonius</i>)	栖息区和觅食区	Connell (1963)
刺龙虾 (<i>Jasus lalandei</i>)	栖息区	Fielder (1965)
蜘蛛纲 ARANEA		
华盖蛛雄性 (<i>Linyphia triangularis</i>)	接近雌性	Rovner (1968)
蜻蜓目 ODONATA		
豆娘和蜻蜓雄性	性炫耀场	Johnson (1964), Bick and Bick (1965)
膜翅目昆虫 HYMENOPTERA		
独居蜂雄性 (黄斑蜂属)	性炫耀场	Haas (1960)
蜂泥蜂雄性 (<i>Sphecius speciosus</i>)	雌性羽化穴，藉此获得交配优先权	Lin (1963)
蚂蚁集群	根据物种不同保护巢址和食源	Wilson (1971a)
白蚁集群	根据物种不同保护巢址和食源	Wilson (1971a)
夏威夷雄果蝇	性炫耀场所 (求偶场)	Spieth (1968)
鱼纲 PISCES		
庭园鳉鱼 (<i>Gorgasia sillneri</i>)	食物	Clark (1972)
黄尾雀鲷 (<i>Pomacentrus flavicaud</i>)	食物，栖息区	Low (1971)
黄斑豆娘鱼雄性 (<i>Abudefduf zonatus</i>)	产卵地	Keenleyside (1972)
小雀鲷 (<i>Hypsypops rubicunda</i>)	食物和繁殖穴地	Clark (1970)
两栖类 AMPHIBIA		
蝾螈雄性，欧螈属 (<i>Triturus</i>)	性炫耀场	Gauss (1961)
叶毒蛙雄性 (<i>Phyllobates trinitatis</i>)	栖息区；也可能有周围觅食区	Test (1954)
鲍氏雄膜蟾 (<i>Hymenochirus boettgeri</i>)	性炫耀场	Rabb and Rabb (1963)
雄牛蛙 (<i>Rana catesbeiana</i>)	性炫耀场	Capranica (1968), 埃姆林 Emlen (1968)
绿池蛙雄性 (<i>Rana clamitans</i>)	性炫耀场	Martof (1953)
无肺蝾螈 (脊口螈属、河西螈属、半趾螈属)	栖息区；也可能有周围觅食区	Grant (1955), Brandon and Huheey (1971) D.B.Means (个人通讯)

续表

物种	保护的资源	作者
爬行纲 REPTILIA		
加拉帕戈斯海鬣蜥 (<i>Amblyrhynchus cristatus</i>)	雄性: 栖息和性炫耀区; 雌性: 孵卵区	Eible-Eibesfeldt (1966)
陆鬣蜥 (<i>Iguana iguana</i>)	雌性: 孵卵区	Rand (1967)
“假变色龙”(变色蜥) (<i>Anolis lineatopus</i>)	雄性: 雌性和食物; 雌性: 食物	Rand (1967)
鸟纲 AVES		
赤松鸡 (<i>Lagopus lagopus</i>)	食物供应; 雄性接近最健康的雌性	Jenkins et al (1963), Watson and Moss (1971)
黑腹滨鹬 (<i>Calidris alpina</i>)	食物供应	Holms (1970)
蜂鸟 (蜂鸟属、北蜂鸟属、泛蜂鸟属)	食物供应	Pitelka (1942), Stiles and Wolf (1970), Wolf and Stiles (1970)
橙顶灶鸫 (<i>seiurus aurocapillus</i>)	食物供应	stenger (1958)
歌雀 (<i>Melospiza melochia</i>)	食物供应	Yeaton and Cody (1974)
小嘲鸫 (<i>Mimus polyglottos</i>)	食物供应	Hailman (1960)
长嘴沼泽鹈鹕 (<i>Telmatodytes palustris</i>)	食物供应	Verner and Engelson (1970)
求偶场的鸟: 动冠伞鸟、侏儒鸟、草原榛鸡、火鸡、拟椋鸟等	求偶炫耀空间	Gilliard (1962), Drury (1962), Ellison (1971)
集群筑巢的鸟: 信天翁、海鸥、燕鸥等	求偶炫耀场和筑巢场; 扩大空间可以减少掠食卵的强度, 因此卵得以保护	Hinde (1956), Rice and Kenyon (1962), Tinbergen et al. (1967)
哺乳纲 MAMMALIA		
乌干达雄水羚 (<i>kobus kob</i>)	求偶场和性炫耀空间	Buechner (1961), Leuthold (1966)
斑纹角马 (<i>Connochaetes taurinus</i>)	性炫耀空间	Estes (1969)
水羚 (<i>kobus ellipsiprymnus</i>)	食物供应	Kiley-Worthington (1965)
骆马 (<i>Vicugna vicugna</i>)	食物供应	Koford (1957)
树松鼠 (<i>Tamiasciurus</i>)	食物供应	C.C.Smith (1968), Kemp and Keith (1970)
黄翼蝠 (<i>Lavia frons</i>)	食物供应	Wickler and Uhrig (1969a)
恒河猴 (<i>Macaca mulatta</i>)	食物供应	Neville (1968)

264

其他形式领域的分析需要不同的参照模式,但恰可以作为实证来建构。加拉帕格斯群岛 (Galapagos Islands) 的雌海鬣蜥 (*Amblyrhynchus cristatus*) 通常随便到处下蛋, 只是把蛋放在松软的土里后就离开了。但是, 在胡德岛 (Hood Island) 上, 巢穴地是稀少的。为争夺有限的空间, 雌鬣蜥变成与雄鬣蜥类似的体色, 用比武大赛的方式进行战斗。胜者就去把蛋产在有利的地点。而后, 他们站在附近礁石上瞭望俯察, 偶尔也下来随便嗅嗅和尝尝下蛋地点的气味, 用爪扒些土盖在蛋的上面 (Eible-Eibesfeldt, 1966)。

还有一些其他形式的证据可能缺少直接性, 但同样具有说服力。罗 (Low, 1971) 在研究生活在大堤礁的一种鱼, 黄尾雀鲷 (*Pomacentrus flavicaudad*) 的过程中指出, 每个地盘覆盖一种特殊形式的沙子与礁石的分界面, 这里隐藏着裂缝, 也有充足的水藻供应。很明显, 黄尾雀鲷从不离开这里。他们不仅向同类对手挑战, 而且也向任何以水藻为食的入侵物种挑战, 但对非食草动物不予理会。当罗除去住地黄尾雀鲷, 几种吃水藻的物种就迁入这个空出来的领域。从

理论上讲, 来自其他物种的食物竞争者的存在应该减少食物的密度和迫使每个动物去扩大自己的地盘面积以便收获同样数量的能量。竞争物种的数量越多, 我们应该期望发现的平均领域面积就越大——就此而言, 领域面积是弹性的, 而且其他因素, 诸如生境差异可以由此得到解释。准确地说, 就其详细情况, 这一结论是在伊顿 (Yeaton) 和科迪 (Cody) 关于歌雀的野外考察研究中获得的 (1974, 见图 12-4)。这些考察人员不仅找到了预期的上述结论的紧密正相关关系, 而且根据相互竞争物种间的知识可以预测出近似的平均领域大小和估算出这些物种与歌雀之间的竞争系数。

像动物社会行为的绝大多数其他组分一样, 领域防卫所发挥的功能也是特异的和难以分类的。然而, 我们能够区分几种主要范畴, 在这些范畴中, 已知或可能的功能与被防卫的空间的大小及位置相匹配。下面的分类是梅尔 (1935)、尼斯 (1941)、阿姆斯特朗 (Armstrong, 1947) 和欣德 (1956) 等在已有的鸟类分类系统贡献的基础上发展起来的扩展

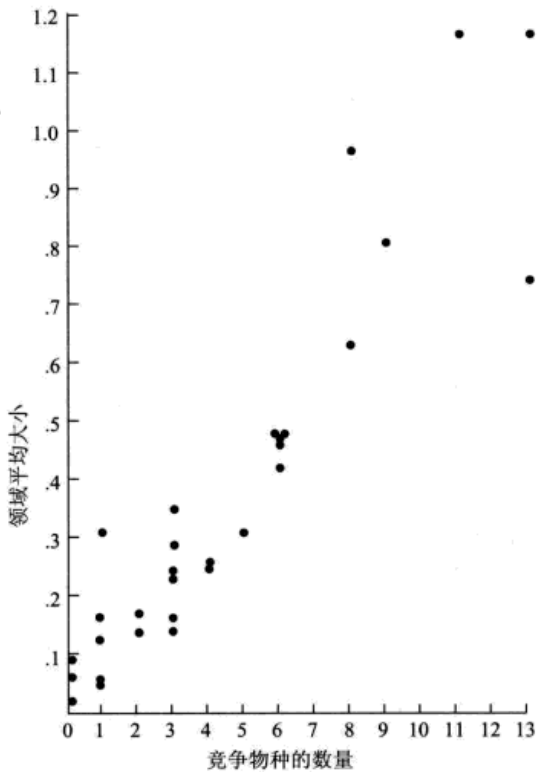


图 12-4 随着竞争物种数的增长，歌雀的领域平均大小也在增长。每个点代表太平洋西北沿岸或怀俄明州的一个不同的地点。竞争物种数最少的地点在海岛。这一相关与如下解释是一致的，即竞争减少食物密度，从而迫使竞争物种扩大地盘面积以满足能量的需求（源自 Yeaton 和 Cody, 1974）（此图在原书 P264）。

分类。我略微做了修改，目的在于进一步涵盖其他类群的动物。

类型 A: 动物避居、求偶、交配、筑巢和大部分食物采集活动发生的大防卫区。这种类型的领域尤其在底栖鱼类、林蜥、食昆虫鸟类和小哺乳动物中出现率高。

类型 B: 所有繁殖活动的发生地，但不是食物的主要来源地的大防卫区。使用这种不太常有类型地盘的典型物种包括欧夜鹰 (*Caprimulgus europaeus*) 和芦苇莺 (*Acrocephalus scirpaceus*) 等。

类型 C: 巢穴周围的小防卫区。大多数集群鸟类，包括大多数海鸟、苍鹭、鸱、火烈鸟、织布鸟和拟椋鸟等使用这种严格限定形式的领域。以聚集方式筑巢的泥黄蜂和蜜蜂也属这类型。

类型 D: 配对和/或交配领域。例子包括某些昆虫如雄性豆娘和蜻蜓、鸟类和有蹄动物的求偶场。

类型 E: 栖息所和避居地。蝙蝠的许多物种，从鼠耳蝠属和犬吻蝠属的飞狐蝙蝠到洞居的物种，都群

聚栖息，在这里，每个蝙蝠的食宿地都得到保护。同样如此的是群体栖息的鸟类，如拟椋鸟、英吉利麻雀和家鸽。各种各样的无脊椎动物、鱼类、两栖类和爬行类动物保护其定期去冒险捕食的避居地。它们或在避居地内及周围繁殖生育；或临时外出，唯一的目的地也是繁殖生育。掘足蟾（掘足蟾属, *Scaphiopus*）为我们提供了一个不够熟悉但却典型的例子，他们白天藏在阴沟里，潮湿或下雨的夜晚出来捕食。经过无定期的间歇，常常在滂沱大雨之后，他们在浅水池短暂集合，为的是交配繁殖。

认知另外两种与刚刚给定的分类相互独立的分类类型是有用处的。对于领域类型 A 和 B，领域防卫可以是绝对的或时空的。这就是说，住地动物每时每刻都能保护自己的全部领域，或者，它能保护的仅仅是与入侵者遭遇的那部分领域。时空摄食领域在哺乳动物，特别是在食果动物和食肉动物中尤为普遍，因为确保足够食物供给所要求的地域太大以至无法持续不断地进行掌控或夸耀。绝对觅食领域在鸟类中更常遇到，它们有出色的视野可以看到前哨阵地，有足够的飞行速度可迅速扫掠范围相对广大的觅食区。这两类主要脊椎动物的上述差异，就是如下问题的原因：鸟类的领域为什么起初就得到了阐明，而且其普遍意义为什么从来无人质疑，而哺乳动物的领域问题因为资料的明显不足和语义的混乱，则总是模糊不清。

第三种分类如下：领域在空间上既可以是固定的，也可以是漂移的。当动物所依赖的底物是流动的，它们的领域也会随着漂移。苦味鲟鱼 (*Rhodeus amarus*) 是一个例子，这种鱼把卵产在河蚌和其他淡水双壳类动物的外套腔中。每个鲟鱼都把它们性争斗限定在河蚌附近，当河蚌四处游动，鲟鱼的领域随之迁移 (Tinbergen, 1951)。一些动物在一个固定的底物周围迁移领域。雄性蓝色豆娘白天在它们夜间栖息地和产卵的池塘之间飞来飞去。当它们到达池塘水面上空时，彼此便拉开 2 米的间距，驱除从它们设置的警戒线以外飞来的其他雄性豆娘，并试图与进入其范围内的任何雌性豆娘交配。每天交配领域的位置随雄性豆娘散飞到新的地方而迁移 (Bick and Bick, 1965)。甚至在一些鸟类中，领域漂移也有发生。橙顶灶鸮 (*Seiurus aurocapillus*) 的领域界限明确，但不断波动，有时一天一变动，有时一个小时一变动

(Stenger 和 Falls, 1959)。

各种动物的领域除了具有某种业已证实的功能外,还偶尔随便说成具有各种功能。尤其是,说住地动物熟悉它活动的领域,在结果那里成了能寻找食物和躲避捕食者的行家(欣德,1956)。这种状况无疑是事实,但是,任何动物留在一个地方,而不管它是否进行防卫,同样的益处都会自然增加。领域的关键品质特征是防卫,而领域的功能是资源保护。通常,被保护的那些特定资源是影响遗传适合度的至关重要的资源,但熟悉这些资源是领域的而不是功能的先决条件。温一爱德华(1962)和其他一些人认为,领域起着限制群体数量的“功能”。确实如此,领域往往有这种功能,但领域不可能作为群体控制的一种适应方式。鉴于这一概说所依据的证据,读者可以回过头去参考第5章评论的群体间选择的理论。最后,有人认为,地盘性发挥防止动物流行病的作用(Tavistock, 1931; 外加欣德的评论,1956)。我还得说,如果这种作用果真发生,它可能也不过是动物领域行为的一种可喜结果,而不是形成动物领域行为属性的主要选择力量。

30年野外研究的结果表明,领域呈现出斑块状的系统发育分布。这在脊椎动物中是普遍和常见的,但在节肢动物尤其在甲壳纲动物和昆虫中情况则远非如此。真正的地盘行为在一个软体动物物种,如斯廷森(Stimson, 1970)研究的泉帽贝(*Lottia gigantea*),和一些沙蚕科环节蠕虫(Evans, 1973)中也有研究报告。有关分类学基础最具综合性的评论如下:昆虫通论(约翰逊,1964;麦金农,1970),社会昆虫(威尔逊,1971a),甲壳类动物(康奈尔,1963;Dingle和Caldwell,1969;Boybjerg和Stephen,1971;Linsenmair and Linsenmair, 1971),蜘蛛(Rovner, 1968),鱼类(Gerking, 1953; Clarke, 1970; Low, 1971),青蛙(Duellman, 1966, 1967; Lemon, 1971b),蜥蜴(Castle, 1967; Land, 1967),鸟类(欣德, 1956; J. L. Brown, 1964, 1969; Lack, 1966, 1968),哺乳动物通论(Ewer, 1968),和灵长类动物(Bates, 1970; Alison Jolly, 1972a)。

领域进化的理论

如果你射杀一只长臂猿,你就会留下七条

孤独的河流。”

——泰国北部斯考克伦族人谚语

一个动物的家园范围,不管是否当作领域加以防卫,必须足够大,以便提供充足的能量供应。与此同时,理想的家园范围不可比这个最低限度大得太多,因为动物穿行过远的地带会不必要地把自己暴露给捕食者。依靠我们掌握的为数不多的家园范围内直接产生能量大小的资料,似乎证实了这个最佳领域假说。例如,C·C·史密斯(Smith, 1968)发现,红松鼠属(*Tamiasciurus*)的树松鼠显然是通过调整领域大小来为自己提供足够支撑全年需要的能量。在史密斯所测量的26个动物领域中,可利用与所消费的全年能量比率从略小于1~2.8不等,平均数为1.3。如果给定生境每平方单位能产量越贫乏,每个松鼠用以补偿所占的领域就越大。

同样的基本原则在阿尔特曼斯(Altmanns)对肯尼亚安博塞利国家公园(Amboseli National Park)黄狒狒研究中所用的更直观的方式中表现出来,这是应用此种原则指导灵长类物种研究的最为彻底的分析。每天这些黄狒狒群从寝宿的树林中出来,沿着去水源和摄食地的路前行。它们的方向、它们的步速、它们全天花费在每一部分活动的时间长短明显是根据狒狒群首领的记忆和判断决定的。单独任何一天里的狒狒群行动踪迹本身并没有什么意义。但是,一旦把许多重合的踪迹片断有意识地与这一天的不同时间比照起来时,狒狒群按照很强的白昼节律活动的模式就会呈现出来(图12-5)。这些踪迹从寝宿的树林中出来像变形虫一样散去,在水坑处暂停,中午扩散的面积最大,黄昏收缩回到寝宿的树林。家园范围大小显然恰好足以养活狒狒群,而且狒狒群常去某地方的频率与那个地方预计所产食物量大体相称。研究这些资料就会让人想起R·J·赫恩斯坦(Herrnstein)的数量享乐主义(quantitative hedonism)原理。赫恩斯坦发现,在位于左右两个圆盘中训练的鸽子会尽力按照与每个圆盘被鸽子啄食后补给食物次数的百分比相一致的精确比例去两个圆盘啄食(赫恩斯坦, 1971a)。换句话说,如果 P 代表啄食数量, R 代表补给数量,下标的 l 和 r 分别代表左圆盘和右圆盘,就有如下式子:

$$\frac{P_i}{P_i + P_r} = \frac{R_i}{R_i + R_r}$$

如果不同的摄食地和临时水坑使动物得到不同程度的满足，我们就可以做出如下假设，即动物穿行家园范围的活动模式将按照赫恩斯坦原理相一致的方式或做出某些修正而反映出这种异质性 (heterogeneity)。一些揭示在领域脊椎动物的体重和其家园范围大小之间具有普遍的相关关系进一步证实了这一最佳产出假说。这种关系最初由麦克那布 (McNab, 1963) 关于哺乳动物的研究所论证，由后来的学者关于其他脊椎动物种群的著述所拓宽，其间是那样惊人的一致。通过比较许多物种而发现的这种关系大致适合下面的对数函数：

$$A = aW^b$$

式中 A 代表给定物种的家园范围面积， W 代表属于

这个家园范围的动物重量，而 a 和 b 代表适当的常数。能量使用率 (E) 是新陈代谢率 (M) 的一个线性函数，这也接近真实，即

$$E = cM$$

式中 c 是另外适当的常数，最终，代表新陈代谢率的 M 将依随代表动物体重 W 的一个对数函数增长：

$$M = \alpha W^\beta$$

式中 α 和 β 还是两个适当的常数。因此，家园范围的面积是能量需求的对数函数。脊椎动物三种分类类群的 A ， b ， α 和 β 的数值见表 12-2。

我们可以看到，每一类群都有一套不同的数值，这反映它们在活动和在获得能量效率上具有特殊性。斯科纳 (1968a) 进一步证明，鸟类有关家园范围 (或 267 领域) 大小对体重曲线的斜率大小依赖于其食物性质。如图 12-6 所显示，食肉动物的斜率最大，食草

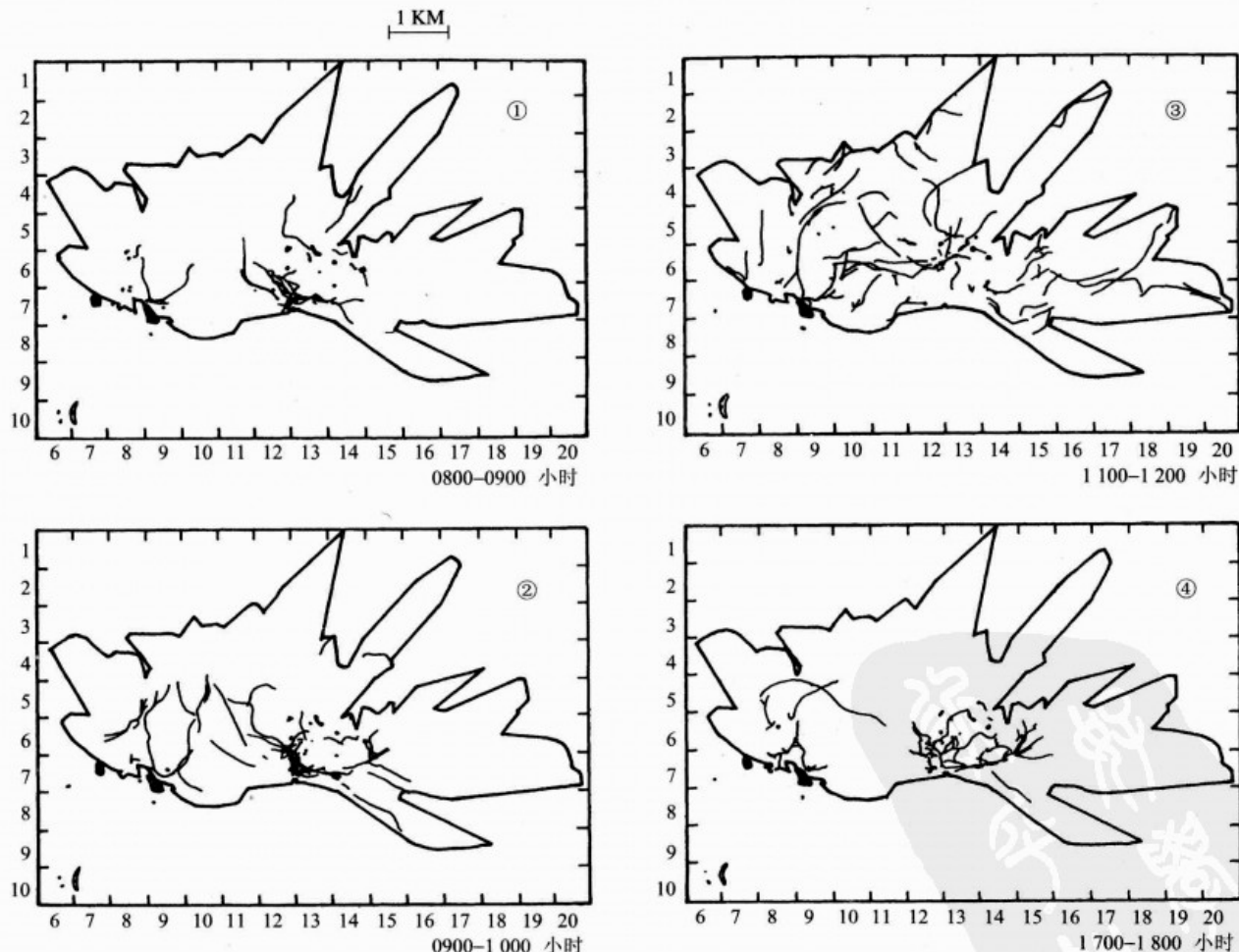


图 12-5 黄狒狒群白使用家园范围的周期。黑色实线标记家园范围界限，狒群在白天不同间隔时间观察到行踪用断续的细实线表示。位于家园范围中心和西南角的小黑片是永久性用水坑 (根据 Altmann and Altmann 修改, 1970)。

动物的斜率最小，杂食动物的斜率居中；这一关系雄辩地证实了最佳产出假说。现在，假说诠释说，随着食肉动物不断长大，大小适度的猎物变得越来越稀少，食肉动物必须寻找远大于比例的区域以保证能量的最低供给。但是，为什么大小适度的猎物会变得稀少起来？这有两个原因。在任何营养级内，比方说食草动物或初级食肉动物，大多数生物都较小，因此，适合较大捕食者食用的猎物少得不成比例。而且当一个食肉动物不断长大时，很有可能成为其他食肉动物的猎物；而此之其他的食肉动物，根据生态效率原则更为稀少。斯科纳提供了这样的证据，即哺乳动物的研究资料可以按照同样的方法加以分解，再一次产生了食肉动物的高斜率曲线。关于蜥蜴研究的资料在表 12-2 的第三类群做此假说的检验还不够充分（特纳等，1969）。

268 表 12-2 在三类群脊椎动物中，代谢率 (M) 和家园范围面积 (A) 对体重 (W) 的回归关系 (M 对于哺乳动物和鸟类为千卡/天，对于蜥蜴为 $\text{cm}^3\text{O}_2/\text{小时}$ ； A 对于哺乳动物和鸟类为英亩，对于蜥蜴为 m^2 ； W 是以 kg 计量哺乳动物和鸟类的体重，以 g 计量蜥蜴体重)。

类群	关系	函数	作者
哺乳动物	基础代谢与体重	$M=70W^{0.75}$	克雷伯 (1961)
	家园范围与体重	$A=6.76W^{0.63}$	麦克拉布 (1963)
鸟类	基础代谢与体重	$M=Kw^{0.69}$	拉斯欧斯基和道森 (1967)
	家园范围与体重	$A=Kw^{1.16}$	斯克纳 (1968a)
蜥蜴	标准 (30°C) 代谢与体重	$M=0.82W^{0.62}$	巴塞罗缪和塔克 (1964)
	家园范围与体重	$A=171.4W^{0.95}$	特纳等 (1969)

人们应该记得，这一数量关系仅仅适合非防卫家园范围和觅食领域（一种特殊类型的家园范围）。其他形式的领域，例如环绕避居所或炫耀场展开的领域各服从于完全不同的一套控制，可能与动物不同方式的生理特性有关。甚至有时摄食领域是通过比能量产出更简单或更复杂的因素界定出来的。捕食浮游生物的庭园鳗鲕（鳗鲕属）生活在富有食物区；但是，作为底栖动物显然常遭捕食，即使如此，它们也不离开它们的洞穴。因此，每个鳗鲕为了防备临近的鳗鲕，其摄食地的半径恰好和它的身体一样长（Clark，

1972）。在隧道里生活的端足目动物 *Erichthonius braziliensis* 为统一的生活方式所支配。以水藻为生的甲壳类动物，利用和保护与其生活隧道相接触的所能到达的全部觅食区（康奈尔，1963）。在动物的各物种中，占据领域的是一些封闭群而不是一些个体或成对配偶。在这些情况下，体重—面积法则可能仍然起作用，但是，在类群大小和其占有生境品质之间可能还存在着进一步的关系，从而引起相应回归关系的发散。黑长尾猴 (*Cercopithecus aethiops*) 群是一个例子，其猴群大小高度变化。最大的猴群统治最小的猴群，最小的猴群被迫迁到不太有利的地带，为了满足它们的能量需求，又不得不保护庞大的地域（斯特鲁斯 *Struhsaker*, 1967a）。正像贝茨 (Bates, 1970) 最近整理考证的资料所揭示的那样，由于较高级社会组织产生的这些复杂性极有可能是灵长类动物家园范围普遍急剧变化的原因。

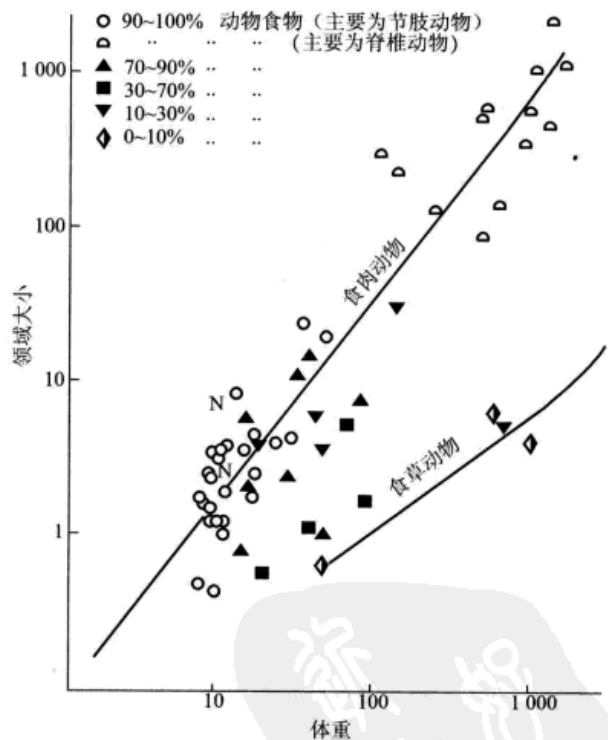


图 12-6 领域（以英亩为单位）与各种正在摄食鸟类体重（克）的关系。每个点代表一个不同的物种。杂食动物（10%~90%动物食物）为实心点，食草动物为半实心点，食肉动物为空心点。N=鸮属物种（自 Schoener, 1968a）。

但是，为什么动物要不厌其烦地去防卫它们家园范围的任何部分呢？麦克阿瑟 (1972) 研究证明，为了食物的纯粹的争夺性竞争，在获得能量方面看，其

效率不如纯粹的分摊性竞争。这种自相矛盾容易解释。领域性是争夺性竞争的一种非常特殊的形式，在这种竞争中，动物只需赢得一次或仅仅几次即可。结果，这位领域胜利者消耗的能源远较它每次要吃某物而被迫虎视鹰瞵地对抗同种动物时少得多。如果它开始碰上了，并不理会其邻近领域占有者——在本章稍后要讨论的一种亲敌现象——的话，它的能量平衡情况还是改进不少。

清清楚楚，这时可形成的地盘在能量方面来说比内部存在纯粹争夺性竞争或纯粹分摊性竞争的家园范围更有效率。但是，果真如此，那又为什么不是所有的具有固定家园范围的物种也限定自己的领域呢？答案就在 J·L·布朗（1964）所称的经济防卫性中。自然选择理论预言，一种动物应该保护一定量的地域，
269 为此获得的能量比支出的多。换句话说，如果一个动物，例如一个食肉动物占据比它用一种快速搜索所能监视的领域大得多的领域，它就可能发现，仅仅为了驱逐入侵者而从自己领域的一头到另一头跑来跑去，在能量上看是一种十分浪费的行为。因此，自然选择应该有利于一种时空的而非绝对的领域进化。这样的食肉动物将用其大部分能量去捕食猎物，挑战的只是那些在近距离相遇的入侵者。此外，它也会在自己领域全境的战略要点施放臭迹用以吓跑入侵者。树栖蜥蜴，诸如美洲鬣蜥、飞龙科蜥蜴和避役科蜥蜴有扫视大片领域的的能力，也还是愿意保持绝对领域。而像许多飞龙子、白齿蜥和巨蜥的领域形式普遍采用时空领域或家园范围大片重叠领域(Judy Stamps, 个人通信)。

霍恩（Horn, 1968）在调查黑鹇有利于集群筑巢的条件时使用了这一概念。他证明，当资源均匀分布和持续更新的时候，在相当短的时间里可以巡防领域的任何地方，维持全面防御具有有利条件。但是，当食物呈斑块分布，而且出现时间无法预测时，防卫固定区域的费用就无法支付。这时，最佳对策是集群筑巢和成群觅食。通过这种方式，个体可以利用整个类群的优势。实际上，经济防卫性只是决定领域行为进化的有关适合度的一个重要分量。赫勒（1971）研究金花鼠的工作表明，如果领域使动物暴露而造成太多被捕食的机会，那么它就会缩减。攻击行为也会带来玩忽其他职责的现象：领域防卫现象：会导致求偶时间不足、交配次数较少，以及忽视照顾后代和易使后代健康不良。简而言之，进化了的领域对策是：在

比较因保护领域的努力和风险而使适合度造成的损失后，使得由于从被保护的地域所取能量导致适合度的增加而呈现最大化。

斯科纳（1971）已经朝这种领域进化理论的参数化迈出了第一步。如果我们把领域的可渗透性看作是经过对侵略者入侵率与被驱除率终归相等的测算后而达到的平衡，就可能通过测量在任何既定时间容许的入侵者的密度来估计这个地盘的渗透程度（图 12-7）。在最简单的情况下，随着这个地盘上入侵者密度的增加而使入侵率呈线性下降。入侵率可以化简等于下面式子的乘积：

入侵率

$$\frac{\text{防卫面积} \times \text{周长}}{\text{由外来者入侵率决定的常数}} \times \left(1 - \frac{N/A}{H}\right)$$

式中 N/A 是领域内入侵者的密度（领域单位面积入侵者的数量）， H 是任何情况下出现的最大密度。地盘占据者驱除或消灭入侵者的驱逐率也可能呈线性：

驱除率

$$\frac{\text{防卫者单位面积/时间} \times \text{相遇时驱逐入侵者的概率}}{\text{入侵者的搜索速率}} \times \frac{1}{\text{每个入侵者在领域中停留的时间}} \times \text{入侵者密度}$$

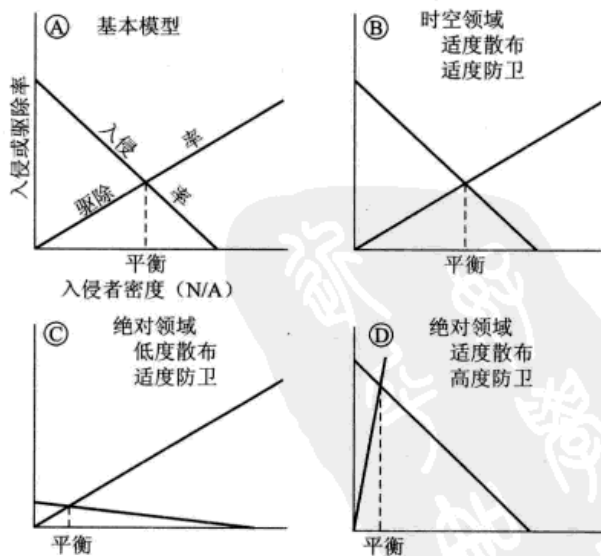


图 12-7 斯科纳领域防卫模型和三个以此为根据能够做出的拓展模型

在图 12-7B~中给出了斯科纳模型的三种基本拓展模型。我们注意到：对家园范围周边实施相对高的入侵率，同时对此实施相对低的防卫，则可产生时空领域。当入侵者的扩散率低、防卫力强时，就产生了绝对领域（在这样的领域内，在所有时间内全部地方都受到保卫）。斯科纳构想的参数可能是正确的，但是，在他那里我们看不到估计入侵曲线和驱除曲线形式的现有方法。他的模型也没有包括自然选择中最重要能量平衡，或有关适合度的其他一些分量。库克(1972)已经独立建构了一种大致相似的模型，虽然参数不那么精确，但它包括了能量得失的观点。库克特别关于最适集群大小的专门推理在前面的第 6 章里已经介绍过了。

领域的特性

动物的领域行为包含比驱逐入侵者更多的内容。而且，领域也不仅限于被防卫的地域：领域既具有结构又具有活力 (dynamism)，可以把它描写成具有不同张力的场所。领域的面积和形状因季节而变，随动物的成熟和年龄而改。野外考察揭示下列丰富的现象，有些非常普遍，有些仅限于一种或较少数量的物种。

弹性圆盘

在大多数物种中，领域大小或多或少随群体密度而变化。朱利安·赫克斯利 (Julian Huxley, 1934) 把可变领域比作住留动物在中央的弹性圆盘。当整个群体密度增加和沿着周边形成压力时，领域就会收缩。但是，存在一个动物不能被推挤过当的限度。如果过当，动物就会停住拼打起来，或者整个领域系统也可能开始瓦解。相反，周边群体密度降低，领域就会扩张。但是，这里也存在一个动物不能脱离控制的范围界限。在群体密度稀疏的地方，则领域或者不相连，或者变得模糊不清，难以定界。

图 12-8 显示了一种鹑，即黑腹滨鹑弹性领域的典型例子。在北纬 61° 亚北极阿拉斯加的科洛麦克 (Kolomak) 地区食物相对丰富且来源可靠，鹑的群体密度达到了每公顷 30 对。再往北到北纬 71° 北极的巴罗，食物供应不可预料，而且夏季短缺。生活在这里鹑的密度仅为科洛麦克的 1/5，或大约每公顷 6

对。因为在这两处地方领域的边界都是紧挨着的，所以，巴罗的领域面积是科洛麦克的 5 倍。

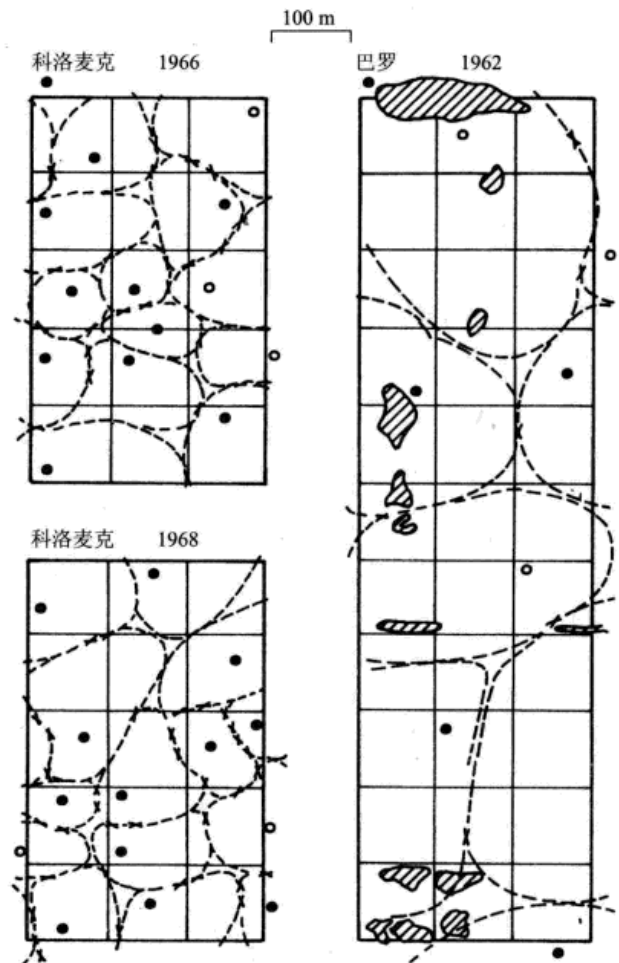


图 12-8 黑腹滨鹑领域所展示的弹性盘现象。这是在阿拉斯加繁殖的一种鹑。巴罗的群体密度是科洛麦克的 1/5。因为两个地点的领域是毗连的，所以，巴罗的领域大约是科洛麦克的 5 倍。实心点代表一个巢的地点，空心点代表一个尚未被发现的巢的临近地点 (根据霍尔姆斯重画, 1971)。

领域的使用模式随领域的缩放而变化。朱迪思·斯滕格·威登 (Judith Stenger Weeden, 1965) 发现，树雀鹀 (*Spizella arborea*) 收缩时当群体密度大受到压缩时，就集约使用空间；但群体稀疏时，则把领域分成集约使用的核心区和很少光顾的外围层，而每个鸟都有自己的较大空间。研究报告说，在犹他属蜥蜴 (Tinkle, 1967)、许多鸟的类群 (尼斯, 1941; 克鲁伊沃 Kluijver 和丁伯根, 1953; 斯滕格·威登, 1965)、蹄兔 (朱厄尔的塞尔, 1966)、臭鼬属 (*Suncus*) 的家鼬 (梅尔斯等, 1971)、田鼠属 (*Micratus*) 的田鼠 (弗兰克, 1957)、白足鼠属 (*Peromyscus*) 的鼯

鼠(怀特, 1964)和欧洲兔(*Oryctolagus cuniculus*) (梅尔斯等, 1971)中, 可收缩的家园范围有时明显有防卫, 有时则没有。

“不可征服的中心”

271 一个成年雄鸟除非严重受压, 或者生病, 否则在它的领域中心区通常是不会被同种任何一只鸟战败的(丁伯根, 1939; 尼斯, 1941)。这种情况只是如下更为普遍的原理和可能性的极端表现, 即动物的攻击倾向和任一给定的攻击或炫耀强度都会产生竞争者的优胜方和确立中心地位(J. R. Kresb, 1971)。精确地说, 这个“中心”是什么? 在一个匀质领域, 中心通常是几何中心, 但是, 在一个异质环境中, 行为中心大有可能既是动物的避居地, 或动物在领域内食物最集中的场所, 无论哪一种, 对动物的兴衰都是至关重要的。地盘的占据者在这个中心附近花去绝大部分时间, 一般在这个进行求偶夸耀和建造巢穴。雄性树雀鹀以鸣唱确认核心区来开始自己的每一天, 紧接着就通过较远的旅途去领域的外围地带(斯滕格·威登, 1965)。

让我们做如下猜想, 每个物种从领域周边到中心进行测量时都具有一特定的攻击和优势梯度。在有些情况下, 梯度将近于零; 这时, 外围受到保卫的程度与中心的差不多。在另外一些情况, 梯度可能陡然升降, 也许随距离增大而价值发生转换, 表现为一种缓慢斜坡或被一些突然上扬的陡坡所分割的模式。这个假设和在某些物种行为中所观察到的特征是一致的。暗冠蓝鸦(*Cyanocitta stelleri*)和双色蚁鸟(*Gymnopithys bicolor*)的各边界防卫不明显(它们好像对外优势不断减弱的一些聚集区), 使得这些鸟类在某些中间地带或保持中立或与邻居维持微弱的平衡(J. I. 布朗, 1963; 威里斯, 1967)。在这些情况下, 对系统动态的描述当然比任何一个静态领域边界图都会更精确。

多角边界线

当用可变形物质制成的圆形盘沿着边缘相互挤压时, 他们就会变成六角形, 其边线就会最大限度地重合起来。大小相等的各六边形不会在彼此之间留下任何空隙。例如, 蜜蜂巢中蜡质蜂房就是蜜蜂所建造的六边形的柱状物。当领域绝对化、边界明晰和中心

区保持群体高密度的时候, 它们就会用类似于弹性圆盘的方式彼此相互挤靠。这就会便于领域占据者依靠防卫倾向于最优六边形的多边形的周边而使利用空间达到最大化。格兰特(1968)重新分析了R·T·霍尔姆斯关于阿拉斯加的研究资料, 精确地描述了黑腹滨鹬中所存在的这种现象。多边形地盘在图12-8所重制霍尔姆斯的地图中并不明显, 但在特别注意追索边界的一些领域中, 情况就明确了。1972年, 在伯克利(Berkeley), 乔治·W·巴罗向我展示了几簇特征特别明显的多边形动物领域, 这是在户外浅水养鱼池放养的雄性口育鱼(*Tilapia mossambica*)展示的领域。大部分形状是六边形, 也有一些是五边形。我们未能发现任何清晰的四边形或七边形(见图12-9)。

领域随季节和生活周期的阶段而变化

用来确定最适领域大小的各参数值, 在多数动物的生活周期内是变化的。一个雄鸟求偶时较比后来需要用大量食物抚育未离巢的雏鸟时防卫的领域要小。但是, 它要更经常地防卫这些场所, 因为这样的群体作为一个总体是变化的, 还常常受到其他流浪雄性的挑战。如此的变化, 欣德在关于大山雀(1952)和马勒(Marler)在关于苍头燕雀(*Fringilla coelebs*)的研究中(1956)得到了证明。这些欧洲小鸟的雄性们在它们所选择的炫耀场所周围用歌声和战斗开始了繁殖的季节。仅仅是后来, 它们才把防卫扩大到整个领域。黑顶山雀(*Parus atricapillus*)领域的边界在整个繁殖季节强烈波动, 先是筑巢时稍有扩张, 然后在孵卵和育雏时急剧收缩, 最后当幼仔终于放飞出巢时再次扩张(图12-10)。事实上, 鸟类随物种的不同其领域模式大相径庭。雄性小嘲鸫(*Mimus polyglottos*)终年不离自己的领域, 在春天繁殖季节开始时才扩大领域(Hailman, 1960)。相比之下, 小绿鹭(*Butorides virescens*)则春天到达繁殖地, 立即建立最大直径约40米的全境领域。此后, 其防护地逐渐缩小, 直到巢穴的附近为止; 在此期间, 成对配偶在防卫中进行合作(Meyerriecks, 1960)。当考虑到这种鸟的自然史时, 由这些差异带来的神秘感就消除了。雄性小嘲鸫保卫觅食领域, 这样当幼鸟成长时, 必须扩大和保持觅食领域。但雄性小绿鹭首先是保卫求偶夸耀场, 后来它和它的配偶不再交配。它们在繁殖区外的浅水区觅食, 只需要保卫它们的巢窝和后代。

家园范围和领域的季节性变异依然是复杂和富有个性的。红松鼠 (*Tamiasciurus hudsonicus*) 在阿尔巴达 (Alberta) 的混合林中维持两种形式的领域。成年松林地带的“主要领域”终年由成功的成年红松鼠保卫, 在这里可连续以种子提供松鼠食物。在其他一

些生境, 特别是在具有高比例松树的生境, 每年只能在生长季提供种子。在冬季, 留守的红松鼠 (主要由青年红松鼠组成) 保卫着在温暖月份搜集来的储存种子。与此根本不同的另一个例子是雄性角马, 它们在繁殖季节期间保卫着求偶夸耀场, 而在一年的其余

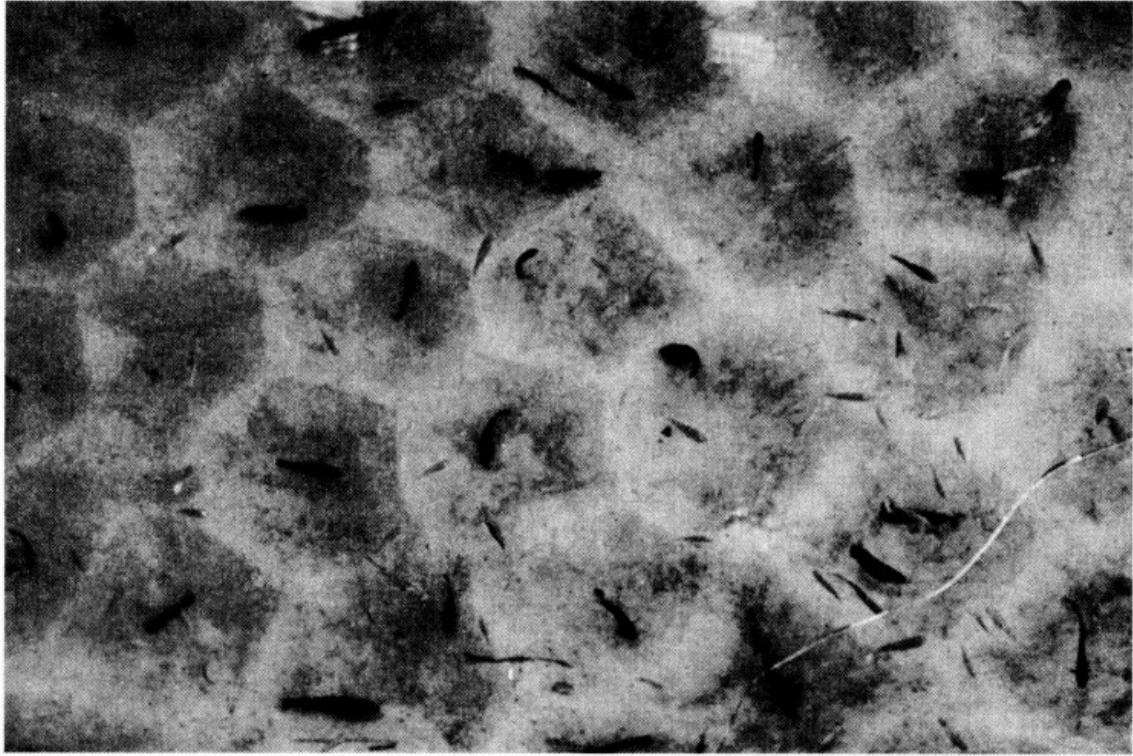


图 12-9 这张照片中清晰可见雄性口育鱼 (*Tilapia mossambica*) 在凹陷的沙子周围堆起的领域边界为六边形的脊。每个这样的领域由单个雄鱼占据, 以其较深的繁殖色和较大的身材可以把它与其他鱼区别开来 (源于巴罗, 1974b)。

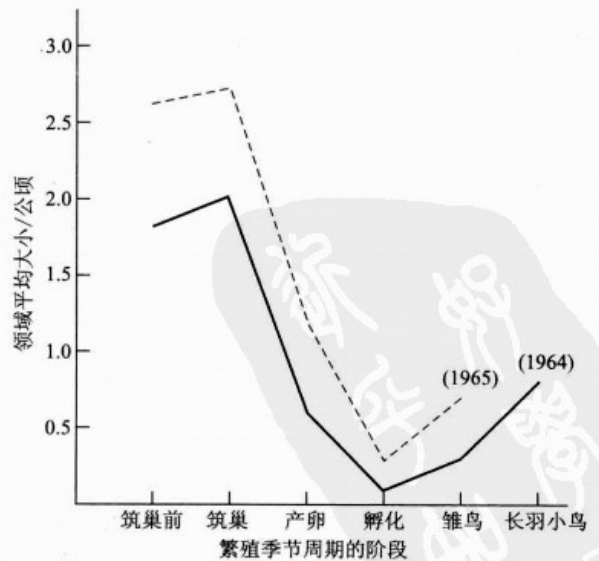
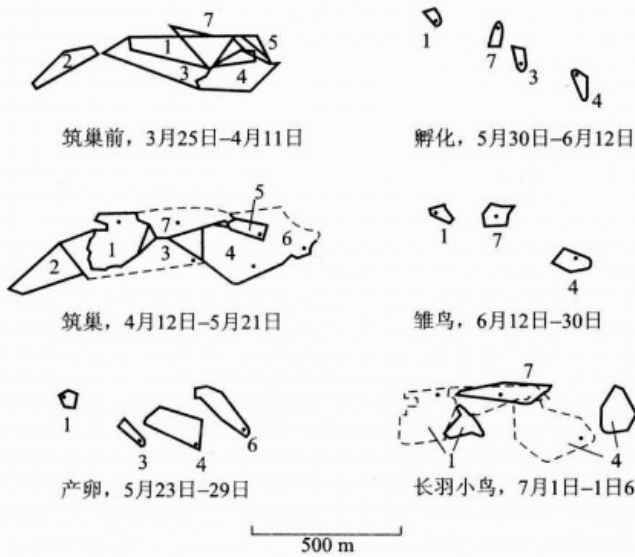


图 12-10 在繁殖季节的不同阶段, 成年黑顶山雀领域大小和形状的变化。左图中, 领域边界用实线而巢地用虚线表示。右图中展示了在繁殖季节六个阶段中领域平均大小的变化 (根据 stefanski 重画, 1967) (此图在原书 p273)。

时间却随着流浪角马群流浪 (Estes, 1969)。

在有些哺乳动物中, 家园范围和领域不仅因季节而异, 而且随动物年龄而变。年轻的北美灰松鼠 (*Sciurus carolinensis*) 从两个月大就开始从出生地向四面八方开疆拓土, 扩大家园范围, 六个月大以后才完成这个过程 (Horwich, 1972)。苏格兰的鲁姆 (Rhum) 小岛上, 赤马鹿的个体发育经历了一个更为悠闲和复杂的过程 (Lowe, 1966)。年轻赤鹿在它生命的头三年里逐渐解除与家庭的纽带, 上行来到位于小岛中心的河流地区, 夏季期间, 它们在这里不断寻找立身之处。随后在河流区域内建立家园范围, 当繁殖开始, 就逐渐向下游扩大领域。随季节的变换上述过程不断重复。最后, 到了老年, 赤鹿放弃了上游的夏季营地, 全部时间都留在下游地段。

领域大小的其他决定因素

动物领域行为的经验性研究偶尔也发现一些以前从未预想到的参数。例如, 范敦·阿塞姆 (Fan de Assem, 1967) 发现, 把三刺背鱼 (*Gasterosteus aculeatus*) 的雄鱼同时放进水族馆时所建领域面积比一个一个放进时的大一倍。有证据表明, 在白鹡鸰 (*Motacilla alba*)、乌鸫、豚尾猴 (*Macaca nemestrina*) 中也存在类似的现象, 虽然这些证据还不够直接。当动物同时进入一个陌生的环境时, 成群地进入至少会部分地明显减少彼此间的敌对现象 (Berstein, 1969; J.R. 雷布, 1971)。领域占据者的传统和“个性”也会施加一些影响, 尤其是那些寿命长、有较高智商的哺乳动物更是如此。索斯威克 (Southwick) 和西迪奇 (Siddiqi, 1967) 提供了他们从观察中得到的有关印度野生恒河猴的奇闻趣事, 富有启发意义。当雄性首领身体健康时, 一个猴群的家园范围达 16 公顷; 而当它受伤了的时候, 却不到 4 公顷。一旦猴王死于此伤害, 先前猴群的副手立刻继位, 然而领域范围大小却仍停留在已经缩减了的规模。

嵌套领域

已知在有些动物的社会组织中; 一个雄性(领主)把持着一个领域, 但其内的雌性各分占其中部分领域。在矮丽鱼 (*Apistogramma trifasciatum*) (Burchard, 1965) 和安乐蜥属 (*Anolis*) 某些物种 (Rand, 1967) 中, 雌性为保卫各自的领域而彼此战斗, 但不反对它

们的雄性领主。这种嵌套领域 (nested territory) 实际上是领域系统和统治等级的结合。

亲敌现象

通常说, 一个领域的邻居并不是一种威胁。应该努力去把邻居当作一个个体加以认可, 在公共边界上彼此协调, 由此, 尽可能少地把能量浪费在敌对方面。在弗雷泽·达灵效应 (Fraser Darling Effect) 也起作用的情况下, 边界就成了社会刺激的一个重要源泉。詹姆士·费舍尔 (James Fisher, 1954) 在鸟类中也找到了大部分此类原则, 他指出: “这个效应会创造个体式的‘邻居身份’, 当它具有自己明确而有限的特征时, 就会与其邻居发生紧密的社会联系, 这种联系可描述为亲敌现象或认对手为朋友现象, 但对鸟类说来, 使用相互刺激这样的词语来描述应该更稳妥。”鸟类区别邻居和陌生者歌声的能力, 在对雄留鸟播放这两类个体的录音并观察其反应的实验中得到了证实。被实验的鸟类包括红天竺鲷 (*Richmondia cardinalis*) (Lemon, 1967)、橙顶灶鸫 (Weeden and Falls, 1959)、白喉带鹀 (*Zonotrichia albicollis*) (福尔斯, 1969)、靛蓝彩鹀 (*Passerina cyanea*) (S.T. Emlen, 1971) 和印第安鹀 (*Gracula religiosa*) (Bettram, 1970)。一般来说, 在一个雄鸟附近播放邻居的录音, 它没有反常的反应, 但播放一个陌生鸟儿的歌声就会引起极度不安的攻击性反应。但是, 如果陌生者从远方而来, 使得其歌声属于不同的方言, 反应就较为缓和。

在这种亲敌现象中, 适应的意义还存有疑问。是能量保持? 是社会刺激? 或两者都是? 对此, 我们说不确切。但假定这种现象是生物适应性的, 那么, 是什么机制使它成为可能呢? 看来有如下三种机制。第一就是习惯化, 这是一种学习方式, 是说随着动物在这种学习中对某种刺激不断熟悉, 对刺激的反应强度就不断降低。用差不多是咬文嚼字的话说, 就是邻居们彼此“驯服”。R·B·扎琼 (Zajonc, 1971) 通过在人类和实验大鼠发现的第二个效应可以强化这种习惯化: 在一个个体面前仅仅重复暴露一种给定的刺激对象足以引起这个个体对该对象的注意。换句话说, 无须辅助, 这种注意力的固定能够发生。某种起初为中性的刺激物越是暴露给动物或人, 就越能吸引动物或人的注意力。扎琼把大鼠放在某种音乐, 就是

莫扎特或斯库恩伯格 (Schoenberg) 的乐曲环境中, 之后, 大鼠选听它熟悉的乐曲 (古典音乐主义者可以欣慰地得知, 不受约定的大鼠选择的是莫扎特而不是斯库恩伯格)。给人无明白词义的词语或不熟悉的中文表意字, 稍后, 他会与先前第一次给他的其他词或表意字比较, 然后做出好与坏判断。某些特定陌生者以照片的形式在试验对象面前显示的次数越多, 试验对象就越愿意认为他们好。简而言之, 熟悉引诱热情。或如扎琼所说: “熟悉不繁殖轻蔑, 熟悉却繁殖熟悉。” 这种效应的可能适应性是容易推知的。不产生伤害的事物在身边越久, 就越有可能成为有利环境的一部分。在情感中心的原始本能中, 陌生意味着危险。在异国他乡也许容易患思乡病, 甚或感受到文化冲击的苦痛。至于动物, 似乎会谨慎地把熟悉和相对无害的敌人看成亲爱的。

有利于亲敌识别的第三种机制是在利用方言上有趋同现象。当印第安鸚哥彼此为邻建立领域时, 它们会改变歌声使其趋向同一种方言 (Bertram, 1970)。同样的行为也为美国红衣凤头雀、交嘴雀 (*Pyrrhuloxia sinuata*)、苍头燕雀和美国大山雀所展示 (Hinde, 1968; Gompertz, 1961; Lemon, 1968)。在每年留居领域时间最长的物种中, 这种趋势也表现得最突出。

宽容, 甚至与熟悉的邻居相互进行有益的交流, 至少发生在哺乳动物, 要是发现这是一种普遍现象, 我们也不必诧异。艾斯特 (Esters, 1969) 发现, 可以把邻近雄性角马高度仪式化的挑战性夸耀仪式看作是一种合作问候的步骤。这些雄性角马是以个体彼此相识的, 新来者的定居具有许多欲加入领域的外部信号。鼯鼠 (*Peromyscus maniculatus*) 在领域边界对待陌生者比对老邻居要敌对得特别厉害。希莱 (Healey, 1967) 认为, 在这些啮齿类小动物中, 和谐共存的邻居实际上是一个真正的社会单位。

领域和群体调节

H·N·克鲁伊沃和 L·丁伯根在一篇关于荷兰山雀群体动力学的开创性的论文中得出结论说, 领域在群体的调节方面起着明显的作用。他们认为生境可分为两种, 一种是最佳繁育生境, 另一种是次佳繁育生境。克鲁伊沃和丁伯根推断, 最佳生境支持最稠密

的、最稳定的群体——该物种特有的核心。次佳生境支持稀疏不够稳定的繁育群体。春天里, 荷兰山雀首先到达最佳生境安家, 通过驱逐行动不断扩张领域直到占满这个地方。领域性防止群体过大和波动过度。克鲁伊沃和丁伯根把这种稳定状态归因于缓冲作用。后来者涌入次佳生境, 在那里, 它们在七零八落的领域上生活或者像流浪者四处飘荡。这些边缘群体缺少缓冲屏障。它们繁殖过少, 死亡率较高, 尤其是在秋季和冬季, 数量波动更大。例如, 美国大山雀的最佳生境位于狭长的阔叶林区, 周围有作为次佳生境的松林区。

后来, J·L·布朗 (1969) 详尽评论了这一主题, 他设想在鸟类群体形成过程中缓冲作用分三个水平发展:

水平 1 在最低的群体密度, 其领域内没有竞争。来最佳生境安家的个体不会受到限制。

水平 2 随着群体密度增加, 某些个体被逐出最佳生境, 不得不来到较贫瘠的生境区建立领域。

水平 3 群体密度最大时, 某些个体被统统拒绝建立领域。他们作为流浪的种群维持生存, 在别人建立的地盘里或周围流浪。布朗推断, 这些流浪者是最佳生境缓冲过程的一部分, 因为在最小的程度上说, 缺少有利条件的生境到处都可以筑巢。当某些鸟死在它们的领域上时, 流浪者就迁徙进来, 接管它们的地方, 由此, 在可居住生境中保持一个接近经常的种群密度。

研究文献中充斥着——的确过剩——关于在群体调节中领域作用的一些欺人之谈。经过压缩, 话题转向领域驱除是否对群体密度起调节作用, 或者食物供给是否最终起这种作用。也会常常提出这样的问题, 即主要以食物供给为条件的出生率和死亡率的波动是否足以压倒地盘性的缓冲效应。但是, 如果我们把这一问题看作是群体生物学理论一致的, 并把它置于经受检验和修正之中的一种进化假设, 那么它就不会给我们带来巨大的概念困难。一种假设认为, 食物供给大有可能成为最终的限定因素。在一些物种中, 例如斑姬鹀 (*ficedula hypoleuca*) (Von Haartman, 1956), 专门的巢址也许是最终的限定因素。但是, 无论是什么资源, 一旦短缺, 领域行为就是保护它的机制。促成群体稳定性的缓冲效应是领域行为的副产品。这就完成了领域通过在个体水平上的选择对领域

进化假设的解释。

第二个富有竞争性的假设是,领域是通过类群选择,特别是通过群体间选择进化的。这种模式也认为,食物,或者可能性小些的其他资源,是最终的限定因素。领域是使整个群体,其中包括流浪者群体得以进化的工具,因为这样可使群体密度保持在环境可以支撑的水平上或水平下。群体调节至少部分是通过利他主义的约束,甚或自我牺牲实现的,尤其在那些流浪者群体更是如此。

现存证据对第一种假设,即个体选择特别有利。建议读者思考第 5 章所提供的莱文斯和布尔曼—莱维特模式。根据大量关于鸟类的研究资料,大量相关领域的个体死亡率与领域群体的灭绝率不同,这是我们能够获得的初步概念(见,例如莱克 Lack 所作评论,1966;布朗,1969;和 J·R·克雷布斯,1971)。这些资料似乎具有决定意义。与领域驱除相关的死亡率很高,每代大约 10% 或更多,即使该行为遗传分量的遗传率很小,也足以驱使领域行为的进化,相反,即使我们假定邻近遗传群体有限且有效群体大小很小,群体灭绝率也必定非常低。因此,至少在大量分析精良的案例中,类群选择假设显然被排除在外。

现转向对个体选择假设更缜密审查之时,我们也应该以极强的推测精神试图排除这一假设,并因此重新审视现有的进化理论。如果我们发现摄食地的能量产出正常情况下超过居民需求许多的话,这个假设就可能陷入麻烦。面对激烈的竞争和危险,领域的占据者应该期望把防卫限制在保障最低充足能量产出的地域。如果物种普遍这样做,事实是与个体选择假设相一致的。如果不这样做,就需要另外一种解释。现存的资料表明,个体选择假设在这个基础上是可靠的。在鸟类和哺乳动物经过透彻分析的物种中,家园范围和领域大小的许多变异(表 12-1)与环境质量(因此与其能量产出呈现负相关)。但是,那种确实能为严格的个体选择假设验证所需要的能量需求与能量产出的数量平衡的资料却为数很少。C·C·史密斯(1968)发现,树松鼠领域的产出是需求的 1.3 倍,而且,更有利于个体选择假设的是,在 26 个被测领域中有 5 个产出/需求比小于 1。换句话说,群体从总体上说是聚拢起来以解决其较低能量的限制,而个体选择甚至在成功的地盘占据者中也必定是强烈的。

有些作者提到地盘驱除时随便使用“调节”和“密度制约”等表述已经遇到了麻烦。他们似乎相信,为了赋予领域的调节资格,特定物种的领域必须是有弹性的,以便随着群体密度增加而使地盘面积减少,最后作为领域行为的结果,群体增长逐步减速。当特定的环境突然被无剩余空间的非弹性领域填满,那么通过上述严格的观念也就不存在真正的调节了。但是,弹性并非那么重要。依据连续函数或等级函数,都可使群体增长减缓。虽然连续函数只产生典型的逻辑增长曲线,但两者调节和密度制约的关系是真实的。

在属于许多属和更高分类单位的鸟类和哺乳动物物种中,业已证明存在着大量的次佳领域和流浪者,这就说明它们即使不是普遍现象,也是一种常见现象。用简单捕获和射杀领域占据者的实验充分证明了流浪者愿意填充空出来的领域。首先做这种铲除实验的是斯图尔特和阿尔德里奇(Aldrich, 1951)以及汉斯莱(Hensley)和库伯(1951)。这些调查者在 16 公顷的云杉—冷杉林地对 50 个物种的领域雄性鸟进行普查,然后,杀掉他们在三星期时间里能够杀掉的鸟。结果令人惊奇:实验中除掉的地盘鸟总数是原来估计出现的地盘鸟数的 3 倍。一个类似的效应随后在其他鸟种中得见,包括松鸡和雷鸟(本德尔和埃利奥特, 1967;沃森, 1967;沃森和詹金斯, 1968), 鹳鹬(哈里斯, 1970), 矶鹬(霍尔姆斯, 1966), 黑鹳属的黑鹳(奥里安 Oran, 1961b), 海鸥(帕特森, 1965), 白喉带鹀(梅瓦尔特, 1964), 麻鸭 Duck, *Tadorna* (扬, 1964), 山雀(克雷布, 1971), 白足鼠(海利, 1967), 田鼠(史密斯, 1968), 啄木鸟(劳埃德等, 1964)和其他哺乳动物中的啮齿类动物(又见,阿切尔 Archer 的评论, 1970); 鱼类(格金 Gerking, 1953; 克拉克, 1970); 蜻蜓(莫尔, 1964)。证据普遍强有力地说明,流浪者填补了巨大空缺,同时不遗余力地反对那些将会得到属于它们自己的领域的后来者。凡领域持久的地方(持续一年或至少多于一个生活周期),无可改变地总是青少年个体被迫进入边缘生境和加入流浪者群体。J·R·克雷布斯关于美国大山雀的工作(又见图 12-11),以及沃森、詹金斯和他们的合作者关于红松鸡的工作都提供了有关流浪者作用的详细资料。在每一个事例中,这种空缺替代都抑制了领域群体大小的波动。

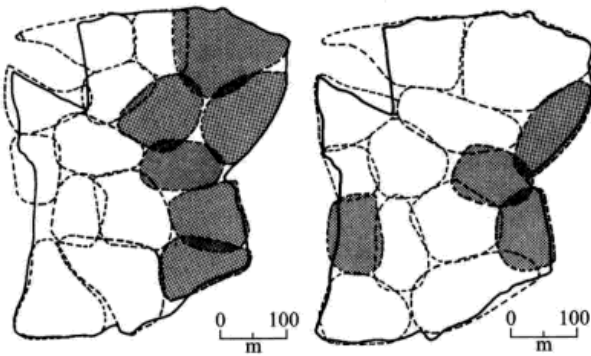


图 12-11 当鸟被从它们的领域上除去，它们会被属于同物种的没有领域的鸟迅速取代。在实验中，约翰·R·克雷布射杀了 6 对美国大山雀，它们占据的地盘在左图中用点阵表示的地区。随后 3 天，这里的成活鸟扩散移动地点，同时又有 4 对新居民迁入（右图点线区）。最终结果是鸟类完全嵌合式地覆盖着林区的情况得以恢复（根据克雷布斯 Krebs 重画，1971）。

种间领域

种间竞争是动物社会进化的主要原动力之一。当两个生态环境相似的物种第一次相遇时，或者相安共存，或者一个把另一个从重叠区里清除掉。共存条件在实质上可精细地转化。如果一个物种在另一个物种被挤出领域前，其密度制约控制实现了群体稳定，它就会“宽容”另一个物种的存在。相对应的条件是，它的竞争者必须具有足够的收缩能力以保证密度制约调节容许第一个物种能生存下去。理想来说，每个物种都有自己的一套密度制约控制办法。我们认为，这是因为物种的生态位或生境差异造成的。可以假定：两个竞争者生态位的不同形成了对食物的不同喜好；食物短缺是密度制约的主要因素。如果在一个物种挤出另一个物种前，每个物种喜好的食物都短缺，因而使每个物种的群体都成为零增长的话，那么，这两个物种可以共存。当其他必需品出现紧缺，甚至主要控制是捕食作用时，实际上也可以达到与上述同样的结果。如果捕食者 a 在猎物 A 消灭 B 以前就停止了物种 A 的群体增长，并且捕食者 b 在物种 B 消灭 A 以前就停止了物种 B 的群体增长，那么，A 与 B 将共存。注意：当两个竞争物种第一次相遇，保证他们彼此共存的生态位差异正是在他们接触以前时期里趋异进化的附带成果。

虽然已经证明两个竞争的物种基本上可以共存，但依定义，它们相互缩减生态位的空间和生物量是有限度的。当代生态学理论告诉我们，生态位的缩减更有可能采取拱手把某些生境献给竞争者，而不是交出某些喜好的食物项：如果物种 A 占据生境 1 和 2，物种 B 占据 2 和 3，我们可以发现，物种 A 把 2 交给 B。也有可能（但可能性小），是 A 和 B 仍然留在 2，但 A 将不再能使用在那里发现的某些食物项（见图 12-12）。仅仅增加一个竞争者也会因此快速和剧烈减少一个物种的实际生态位。在物种聚拢导致一个动植物群落形成的最初阶段，各竞争者得到的现实生态位，对于它们的基本生态位即潜在完全的生态位来说或多或少是不完全的。此时对社会进化的深刻影响会继续而发生，正如前面在第 3 章里所强调的那样。

所以，在所有可能的竞争方式中，开始时没有哪一种会比种间领域竞争更惹人注目。两个领域物种越是彼此相像，它们就越有可能为防卫其领域而彼此敌对。原因很简单：引起种内识别和攻击的导火线很可能类似地用于触发（物种间）的领域竞争行为。其结果是，最有利于种间领域竞争的时机是由一个亲本物种进化而来的两个同源物种第一次接触的时候。

种间领域性在鸟类中相当普遍，而且已经成为鸟类学家用不同观点进行大量仔细研究和写作的主题（西蒙斯，1951；兰容 Lanyon, 1956；T. H. 汉密尔顿，1962；约翰逊，1964；奥里恩和威尔逊，1964；

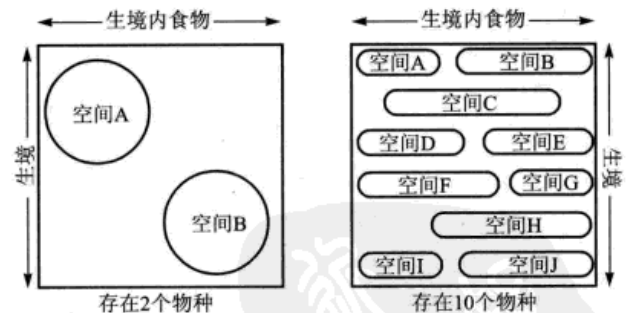


图 12-12 种间竞争的紧缩假说。当更多的物种进入一个群落（左至右）时，特定物种所占据的生境会发生紧缩，而它们被占生境中可用食物项却没有变化。实际食物量受到空间严重的局限，但食物项（类型）不太可能缩小。反之，当各物种侵入物种稀少的地方时（右至左），主要是因为后面这个已被使用的生境可扩展。这个模式仅适用于短期的非进化的变异（根据 Mac Arthur and Wilson, 1967 重画）。

格兰特, 1966; 科迪, 1969; 科迪和布朗, 1970; 莫里 Murray, 1971)。种间领域性在蚂蚁(威尔逊, 1971A)、龙虾(鲍布杰, 1970)、安乐蜥(兰德, 1967)、松鼠(阿克尔曼和韦格尔 Weigle, 1970)、花栗鼠(J.H·布朗, 1971)、囊鼠(米勒, 1964)和长臂猿(伯克森等, 1971)中也已经发现。

我们可以期望, 围绕领域进行彼此争夺的物种能用一种最终减少相互干扰和借此达到遗传适合度损失最小化的方式取得进化。图 12-13 提出了几条可追寻的进化路线。这一图主要是根据物种形成的一般理论和鸟类的野外考察推论而成。对动物领域性进化的潜在影响是双重的。优势种, 即在多数或全部竞争中取得胜利的物种, 可能用一种更接近于其从属种的方式而进化。优势种成员所获得的达尔文式的利益就是能更有效地驱除竞争者和在其防卫的单位面积上拥有更大量的资源。因此, 种间领域性可能是物种间性状趋同(character convergence)的原因之一, 而这是在少数鸟类的领域重叠区发现的一种令人不解的现象(Moynihan, 1968; 科迪, 1969)。相反, 从属种

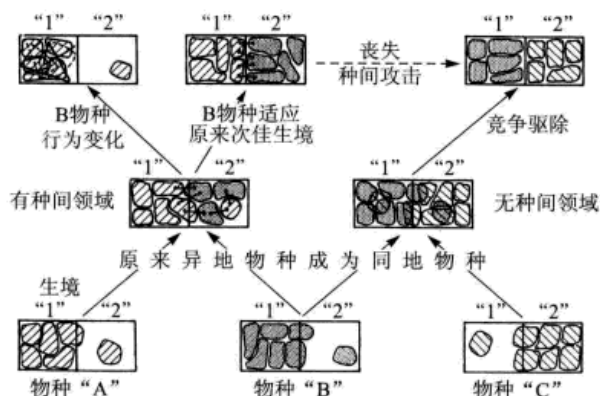


图 12-13 当两个领域物种在不同领域(异地物种)进化而成为同地物种(领域重叠)时, 所推测的可能伴随的进化途径。物种 A 和物种 B 最适合生境 1, 而物种 C 最适合生境 2。如果物种 B 和物种 C 是同地物种, 争夺某一资源, 又是非同领域, 那么, 它们所占据的生境 1 和生境 2 (正中) 在竞争性驱除导致生境分割(右上)之前不会无限期地持续下去。如果物种 A 和物种 B 是同地物种, 不为争夺资源(例如食物、筑巢地), 而是争夺种间领域空间, 且是种间领域, 那么物种 B (如果从属于 A) 将被迫离开它的最佳生境(左中)。物种 B 既可能修正它的地盘行为(上左), 也可能去适应次优生境(上中)。如果物种 B 经过因种内对颜色和其他认可信号选择所导致的趋异而最终失去它的种间领域, 那么, 与竞争性驱除所能产生的生境分割没有明显差异的生境分割就会发生(源自莫里, 1971)。

以及某些情况下的优势种也可能经历性状替位(character displacement), 即一种来自重叠区竞争者的进化趋异。莫里(1971)认为, 在鸟类中性状替位能以下面 3 种可选方式进行(也应该同样适用于其他种动物)。① 从属种进化以便在遭到优势种攻击时它不再战斗。倘若能够获得足够的资源, 它就可以在最佳生境与优势种共存。很明显, 三色黑鹇、尖尾沙鹀(Ammospiza caudacutus)和芦苇莺与同属的优势种生活关系密切, 走的就是这条路线。② 物种之一或两个物种在外貌上都充分趋异, 以致种间攻击不再由其中任何一方挑起, 结果是原来的从属种能够扩张它的生态范围和重新进入最佳生境。③ 从属种“投降”而适应次佳生境, 这样原来的次佳生境就成了有利生境。领域、进化趋同或趋异和群体稳定性三者之间的关系在图 12-14 中已经标明。

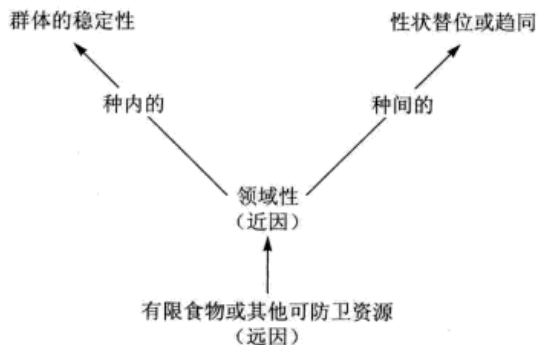


图 12-14 在性状趋同、替位和群体稳定性进化过程中领域所起的调节作用。

有关脊椎动物的文献资料甚为丰富, 足以证明领域攻击行为的各种可能结果。例如, 在美国西北部, 黄头黑鹇(Xanthocephalus xanthocephalus) 优于红翅黑鹇。当它们在两者都喜欢的沼泽生境一起筑巢时, 黄头黑鹇强迫红翅黑鹇离开它喜欢的巢地(见图 12-15)。当它们在繁殖地以外的摄食地相遇时, 黄头黑鹇也处于优势地位。

艾利森·乔利(1966)发现, 环尾狐猴(Lemur catta)和维氏冕狐猴(Propithecus verreauxi)这两个在马达加斯加的同地原猴类物种, 它们进行一种攻击游戏, 这是介于宽容和全面地盘驱逐之间的一种行为, 两种动物在它们自己的种群中也强迫实行。下面的事件是典型的。

1963 年 8 月 16 日和 8 月 24 日, 整个环尾狐猴群挡住维氏冕狐猴的去路, 1964 年 3 月 23 日, 它们以更悠闲的方式故伎重演, 而维氏冕狐猴则以挑逗回

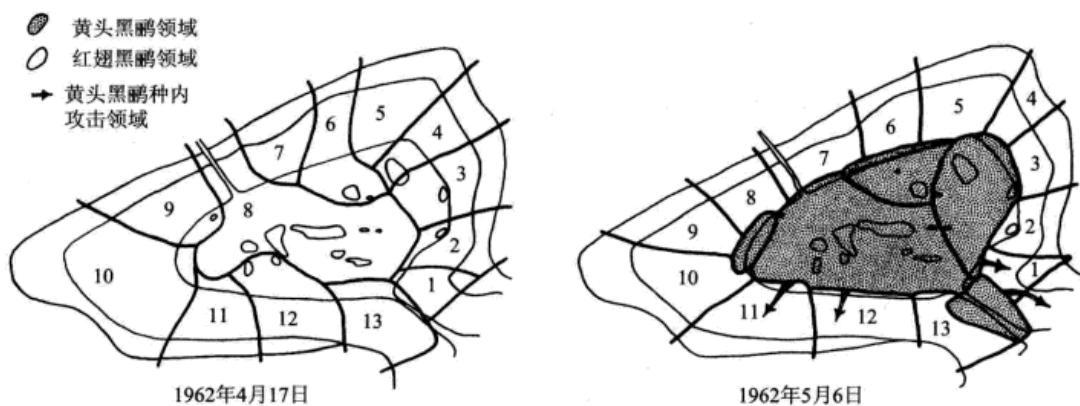


图 12-15 两种黑鹳之间的领域性驱除。后到的黄头黑鹳强迫红翅黑鹳离开丰美适宜的沼泽中心地带。箭头所指的地方是黄头黑鹳攻击红翅黑鹳后转而攻击其他黄头黑鹳的地方（源自奥里斯和威尔逊，1964）。

应。动物们彼此向前跳跃、凝视、佯装靠近，但从不发生接触。所有的猴子向前跃，向后跳，维氏冕狐猴试图穿过环尾狐猴群，环尾狐猴群则企图把它们挡在前面，彼此相向。因为环尾狐猴和维氏冕狐猴数量大约是 20:5，所以环尾狐猴占优势。如果一只环尾狐

猴不能事先正确猜透维氏冕狐猴下一步举动，另一只则可以再来。

没有理由相信这种程度的干扰会严重影响了这个或那个物种的种群稳定性。这似乎表现出来的既是长期适应环境，又是性状替位的一个过渡点。



第 13 章 优势系统

279 优势行为与领域行为类似,所不同的是后者具有攻击的有组织的类群成员共存于一个领域内。优势顺序(有时也称优势等级系统或社会等级系统)是在系统(类群)成员间维持的一套“攻击—服从”关系。专制(*despotism*)是其最简单的形式:一个个体统治类群中的全部其他成员,而从属者中则全无等级可言(C. C. Carpenter, 1971)。较为普遍的形式是等级系统包含多少表现为线性序列的多重等级:地位最高的个体统治所有其他动物,次高的个体统治除了最高以外的其他动物,最末一个个体处在最底层,其存在完全仰赖于它上级的让步。等级系统的网络有时被一些三角要素或其他环状要素而复杂化(图 13-1),但这样一些排列顺序较专制和线性顺序更缺少稳定性。事实上,托多夫(Tordoff, 1954)发现一群捕获来的红交嘴雀(*Loxia curvirostra*)最初建立的三角圈瓦解了,以至用直链顺序取代之。由卡尔·莫奇森(Carl Murchison, 1935)建立起来的公鸡群的优势顺序起初是稳定的,而且包含三角单元,但是,它后来慢慢地变成了线性顺序(图 13-2)。伊凡·蔡斯(Ivans

Chase, 个人通信)曾直接证明,直链等级系统能产生更高的类群效率。当三个一组的母鸡形成一线性优势顺序时,地位最高的那只母鸡很快吃掉一定量的食物,地位次高的那只有时还帮助其上司。但是,当优势顺序呈环形时,母鸡吃食得时时警惕,经常你上我下地相互取代,食物消耗较慢。

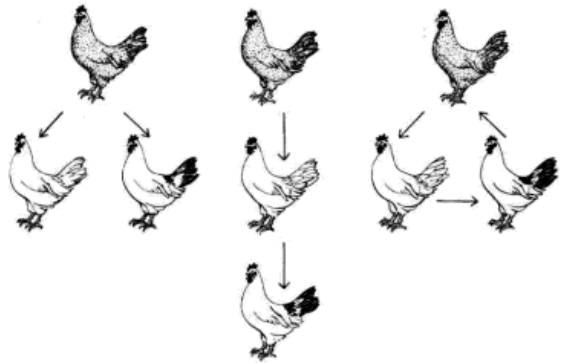


图 13-1 在优势顺序中发现的三种基本网络形式。更复杂的网络是由这些基本形式结合而建立起来的(源自 Wilson et al., 1973)。

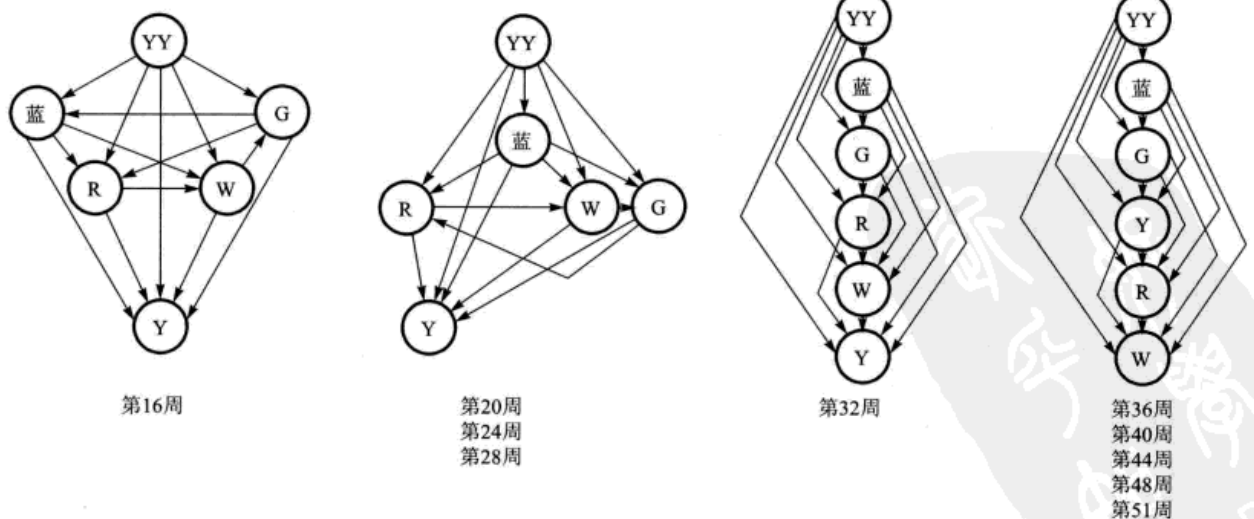


图 13-2 新形成的一群公鸡内的等级系统的变换。三角形的一些亚网络让位于一个更稳定的线性顺序。图中各字母和名字“蓝”指有关公鸡个体(根据莫奇森重画, 1935)。

等级系统是动物在彼此相遇的初期阶段,通过你来我往反复多次的威胁和争斗而形成的。一旦等级系统形成,每个个体都让步于其上级,极少报以敌对。类群生活最终变得平和,以至观察者看不到这种等级的存在——直到一些小危机碰巧导致武力对抗。例如,狒狒群常常几个小时没有相互敌对的表现,故难显露它们的等级。而后一旦关系紧张——为一种食物的一次争吵就足够——等级关系立刻就表露无遗,其情景就如照相底片浸泡在显影液中一样鲜明。

一些物种的社会组织成绝对优势等级系统(*absolute dominance hierarchies*),在这样的系统里,不管类群走到哪里和不管情况如何,其等级顺序都不会变化。只要当个体通过竞争的进一步相互作用或升或降,绝对等级系统才发生变化。其他社会,例如家猫群是以相对优势等级系统(*relative dominance hierarchies*)定位的,在这样的系统中,当从属猫靠近最高等级猫的寝宿地时,甚至后者都表示屈服(Leyhausen, 1956, 1971)。具有大幅度偏离变化的相对等级系统,在特性上介于绝对等级系统和领域性之间。

在稳定和较为和平的状态下,等级系统有时由“身份”标志所支撑。狼群中雄性领头狼的身份可根据其举动明确认定:当它靠近群中其他成员时,昂头、竖耳、竖尾和很自信地面向前方。在绝大多数相遇中,领头狼控制它的下属从来没有任何公开敌对的炫耀(Schenkel, 1947)。类似地,雄性恒河猴首领保持一种认证它的等级的体姿:头和尾抬起,睾丸下垂,身体运动缓慢、谨慎伴有迟疑,而又细心地打量和审视从它眼前走过的其他猴子(Altmann, 1962)。

最后,优势行为不仅被视觉信号,而且也被声音和化学信号调节。麦克道伊兹(Mykytwycz, 1962)发现,在雄性欧洲穴兔(*Oryctolagus cuniculus*)中,个体下颌腺的发达程度决定其等级地位的增长。用“活动下巴”的方式,也就是通过地上物体擦摩下巴,雄优势兔用它们的下颌腺分泌物划定本类群占领的领域界限。最近对飞袋貂和黑尾鹿类似行为的研究显示,这些物种的领域信息素和其他的争斗信息素是一个复杂的混合物,同一群体的成员之间千差万别(Schultze-Westrum, 1965; Wilson, 1970)。结果,每个动物都可以区分自己与其他动物的气味。

优势概念的历史

281

优势概念的发展,是从建立在简单动物基础上的初步概念到建立在最复杂动物基础上的复杂而变换的优势理论的一个进程,其间跨越了170年之久的历史时期。优势顺序这个概念在瑞士昆虫学家皮埃尔·休伯(Pierre Huber, 1802)对熊蜂的开创性研究中,第一次得到了明确的认知。他指出,蜂后产卵时,一些工蜂就偷吃,而蜂后就愤怒地驱除这些入侵者。后来许多研究者进行了类似的观察。奥地利昆虫学家爱德华·霍弗(Eduard Hoffer, 1882-1883)发现,熊蜂中的优势关系是有序的和可以预知的。正如霍弗所描述的那样:“惩罚常常几乎总是还之以腿打和嘴咬,受罚蜂甚至从来不试图反抗,其所有的努力就是最大可能地迅速逃跑。惩罚有时是那样粗暴,可怜的受罚者不是重伤,甚至就是死命。”一旦偷卵的行为被阻止长达数小时,想偷卵的工蜂“就会越来越稀少,最后全都停止下来;这些从前千方百计毁新生卵的同一群工蜂现在变成了处于胎儿期的同胞弟妹的保卫者和抚养者;此后,它们为其弟妹保暖,为弟妹提供持续不断的营养品。”

使熊蜂的早期观察者感到困惑的东西似乎是促使熊蜂进行自控和自保的一种刺激。休伯提出了近代的一个惊人的假设,其中涉及温-爱德华兹所想象为“社会惯例”的那种密度制约控制。他申明:“熊蜂是以蜂蜜为食的大昆虫;如果其数量成3倍或4倍地增长,其他昆虫就找不到任何营养,接着,也许他们自己的物种也将被毁灭。”但是,佩雷斯(Pérez, 1899)把食卵现象看成是工蜂自私行为的证据,因而,就是其社会秩序的缺憾。也许存在一个更直接的解释,即包含一个适应整个集群的功能。林哈德(Lindhard, 1912)证实和扩大了霍弗的观察,同时,他还记录了一个实例,就是熊蜂(*Bombus lapidaries*)的蜂后,从其竞争工蜂中抽出一个卵,并把它喂养成蜂后幼虫。他还注意到,即使任何工蜂卵能存活下来,也非常少,因此他推测说,这些卵除了喂养以后发育成蜂后的“御餐”外,是难以生存下来的。如果这一结论中有任何真实性的话,那就是它与其他膜翅目社会昆虫中普遍存在的工蜂产营养卵的现象是一致的(威尔逊, 1971a)。

熊蜂研究的普遍意义在当时并不为人们所认识,也没有进入动物行为研究的主流文献。这项工作留给了挪威生物学家索利弗·施耶德拉普-埃布(Thorleif Schjelderup-Ebbe, 1922, 1923, 1935),他用脊椎动物作为实验材料重新开始了这一课题。在家禽实验中,他向人们揭示,禽群成员在持续2~3周记忆的基础上能相互识别。在攻击遭遇战过程中,它们建立了“啄食顺序”,由此严格决定了它们使用禽舍和食物的顺序。在20世纪30和40年代里,卡尔·默奇森(Carl Murchison)、沃德·C·阿利(Warder C. Allee)、尼古拉斯·E·柯利艾斯(Nicholas E. Collias)及他们的同事,通过绘制禽群内部等级系统图、统计分析决定个体等级的因素以及雄性激素对攻击行为和优势行为的作用,大大扩展了关于家禽的知识。其他的研究者,尤其是卡朋特、J·T·埃姆林(Emlen)、D·W·詹金斯(Jenkins)、伯纳德·格林伯格(Bernard Greenberg)、E·P·欧达姆(Odum)和J·P·司科特(Scott)描述了散养和圈养的其他禽鸟和脊椎动物群的等级系统。到1949年,当阿利和阿尔弗雷德·E·爱默森(Alfred E. Emerson, 1936a, b)写成了第一部真正意义的现代社会生物学综论作为对动物生态学原则贡献的一部分时,基本的“啄食—顺序”形式的优势等级系统就被公认为动物社会组织的一个基本机制,而且,研究者还从多方面寻找证据。G·赫尔德曼(Heldermann, 1936a, b)和L·帕迪(Pardi, 1940)对欧洲纸黄蜂(*Polistes gallicus*)进行研究,再次发现了社会昆虫中的优势顺序。具有讽刺意味的是,帕迪真正把优势概念带回给无脊椎动物学的原因,不是受早期熊蜂研究的影响,而是受后来家禽实验的影响,就普遍意义说,这是对科学史阶段性特质的一个恰当的诠释。

当朱克曼(Zuckerman, 1932)和马斯洛(Maslow, 1936, 1940)把优势概念延伸到灵长类动物较复杂的社会生活时,就发生了严重的困难。性吸引和性选择在攻击的交互作用中有极强的联系;朱克曼推断,这些事实上正是灵长类动物社会性的联结力量。马斯洛发现,狒狒和猕猴使用同性恋跨骑动作作为攻击的仪式化形式,而从属者则用雌性的接受姿势奉送它们的臀部作为服从和妥协的表示。这时,一些著者[尤见申克尔(Schekel, 1947);阿尔特曼(Altmann, 1962)]承认,在灵长类动物和狼群中,存在一个丰富的信号

信息储存库,以用来同攻击互作非直接偶联的方式表现出动物的状态或地位。状态信号被看作是元通讯信号,它向其他动物表明:正处在某状态的个体在展现其过去的历史和和在展现其在将来的遭遇战中的预期结果。德沃(DeVore)和华西本(Washburn, 1960)一起修改了霍波森(Hobbesian)关于灵长类优势等级系统的解释,指出,从属者和优势者大多数时间里 282 和平相处——首先因为等级系统行为的进化规则产生了稳定的社会系统,其次因为属于一个类群的好处超过作为从属者的坏处。而且,在某些优势动物和从属动物间存在着小集团和联盟,使得进一步淡化了从属的效应。

随着考察的不断深入,研究灵长类动物的学者发现,无论作为解释的框架,还是分析个体行为的工具,优势顺序的概念越来越不能令人满意。在20世纪60年代里,K·R·L·霍尔(Hall)、I·S·伯恩斯坦(Bernstein)、塞尔马·罗厄尔(Thelma Rowell)和J·S·加特兰(Gartlan)及其他人开始采用一种新方法研究动物等级地位,在这一方法中可对动物个体的地位进行识别分类。例如,雄性可作为“控制”动物(伯恩斯坦,1966),它们进行警戒,把自己置于在入侵者和自己所属类群之间、制止类群成员间的战斗——然而,在狭义和传统意义上说,仍然没有对其他动物类群的成员构成攻击优势。虽然没有探明在戴帽卷尾猴(*Cebus albifrons*)群中是否有优势顺序,但事实上控制动物是存在的。迈克尔·钱斯(Michael Chance)和克利福德·乔利(Clifford Jolly, 1970)强调某些动物起了吸引中心的作用,而这一中心决定了灵长类动物群的几何分布和取向(各种作用将在下一章里给予特殊的注意。)

另外,在社会昆虫中已经碰到一类完全不同的复杂性,它来自于这些高度的类群选择动物中在自私与利他行为间的精细交互作用。例如,蒙塔格纳(Montagner, 1966)发现,在高度社会化的黄胡蜂属(*Vespula*)中存在一种特殊形式的优势等级系统。液体食物交换是等级系统的媒介,工蜂为得到从其他工蜂反哺给它们的食物的优先权而竞争,且常常是攻击性的。这种存在于工蜂成员中明显是自私行为的表现,在社会昆虫中并不具有典型的普遍意义,而且也难以用自然选择的理论来加以解释。黄胡蜂属的工蜂确实产卵,而后发育成雄蜂,而且至少想象得到,优

势个体通过贡献超过它们份额的卵使加强优势行为的“自私”基因继续存在下去。确实，优势等级系统是在动物集群成长的初期、雄卵产出以前出现的，而且在卵发育与优势等级之间存在一定的正相关。但是，优势仍然可以想象解释为建立在有利于“工蜂—雄性”遗传支系基因基础上的自私行为。但是，当集群组织被作为一个整体来研究时，这种现象显然是利他主义的第二种解释就出现了。蒙塔格纳指出，优势等级系统是工蜂有效的劳动分工的基础。“低等级的”工蜂是粮草征集者，它们负责征集食物和筑巢材料，然后把这些东西传送给入巢处较高等级的工蜂。最高等级的工蜂留守在巢内，照看幼虫，建筑和修缮孵卵蜂房。因此，优势行为是对集群劳动分工的一种机制，人们可以合理地断定，它是有助于提高整个集群的适合度。兰格（Lange，1967）在红杉蚁（*Formica polyctena*）中发现了建立在液体食物交换基础上的、与卵发育有关的类似的等级组织。不像黄胡蜂，红杉蚁在相互关系中没有公开攻击的表现。

红杉蚁的情形形成了在胡蜂和较为微妙但有趣的蜜蜂情形间的过渡桥梁。在蜜蜂物种中，也存在一种食物交换的“优势等级系统”，形成了从食物采集工蜂到抚育工蜂的食物交换。没有公开的攻击行为，随着年龄的增长，大多数蜜蜂的地位发生变化，他们从“优势的”抚育工蜂变成了从属的觅食工蜂。最要紧的是，工蜂在正常情况下对雄蜂的繁殖没有贡献，所以，我们可以给自私基因的假设打折扣了。简而言之，当我们从短时间里的几个个体去看，似乎是自私行为的东西，而在较长时期里的集群上来解释则利他主义就更为突出。在昆虫社会集群内攻击的其他情况（尤其是同启动婚飞有关的情况），可以通过集群水平选择进化的社会整合机制作出类似的解释，（Wilson，1971a，1974b）。

在随后的讨论中，我们将暂时避开这些复杂问题，把精力集中在受动物攻击行为调节的优势行为的形式上，并在个体水平的自然选择的基础上进行推测。

优势顺序的例子

在动物界，像领域性一样，优势等级系统也是呈高度不规则的方式进行分布的。在无脊椎动物中，等

级系统主要限于以个体大为特征进化成比较高级的形式（Dickinson，1954；Lowe，1956）。在昆虫中，等级系统在那些完全社会化而又以原始方式组织起来的物种中显然最发达，例如熊蜂和纸黄蜂（威尔逊，1971a；Evans 和 Eberhard，1970）。克兰（Crane，1957）已经报告过雄性纯蛱蝶中存在的非领域性攻击互动，但他把它们解释为“是求偶模式勾引阶段的一个片段。”优势发生在特殊情况下的一些蜘蛛中。一些种的雄性蜘蛛，例如蟹蛛（*Diaea dorsata*）为了占有雌性而战斗（Braun，1958）。当雄性的三角网蛛（*Linyphia triangularis*）在雌性的网上相遇时，它们就会使用螯肢和牙状爪去战斗。在网上留住一两天，胜利的雄蜘蛛也控制雌蜘蛛（Rovner，1968）。寄居蟹为了占有软体动物的甲壳做住处而争夺，这是既可以归类于一种领域行为，也可以看作是优势行为，而且最大的个体常常胜利（Hazlett，1966，1970）。某些龙虾〔螯龙虾属（*Cambarellus*），原螯龙虾属（*Procambarus*）〕通常是领域性动物，但被赶到一起时，它们形成整齐稳定的线性优势等级系统（罗，1956；Bovbjerg，1956）。

多种鱼类在领域防卫和优势顺序之间表现了与上类似的容易过渡的现象。但是，那些正常生活的鱼群并未组织成等级系统，至少建立在个体识别的基础上在本质上是不稳定的。（Thines 和 Heuts，1968；McDonald et al.，1968；McKay，1971）。当某些无尾目动物，包括豹蛙（*Rana pipiens*）和非洲爪蟾（*Xenopus laevis*）集聚在一起的时候，它们就形成了优势等级系统（Haubrich，1961；Boice 和 Witter，1969）。仍然存在问题，那就是此类大物种在自由状态时是否还集聚。A·R·亚历山大（Alexander，1964）在蟾蜍（*Bufo marinus*）中观察到接近自然的优势顺序行为。当自由生活群体中的各个体聚集在一些食物盘周围时，它们会发生战斗和根据一定的地位顺序彼此进行替换。蛙属（*rana*）的另类成员，如美国牛蛙（*Rana catesheiana*）有时在一些靠近的区域取食，但就我所知，还未有过它们是通过攻击的交互作用而组织起来的。

在自然界中相当稳定的，至少部分是建立在记忆基础上的优势顺序，实际上在所有觅食鸟群和群栖鸟类中都得到了证实（Armstrong，1947；Crook，1961；克鲁克和 Butterfield，1970）。类似地，具有不同程度

社会复杂性的、形成类群的绝大多数哺乳动物也表现出优势顺序 (Tembrock, 1968; 克鲁克等人, 1970)。等级系统在袋鼠和沙袋鼠 (La Follette, 1971)、啮齿类动物 (Calhoun, 1962; Barnett, 1963; Archer, 1970)、鳍足类动物 (Peterson 和 Bartholomew, 1967; Le Boeuf 和皮特森, 1969a) 和有蹄动物 (Vos et al, 1967; Schaller, 1967; Estes; Goddard, 1967; Geist, 1971) 得到了很好的发展。有关灵长类优势系统的文献数量庞大, 但涉及多方面研究的优秀评述是由埃莉森·乔利 (Alison Jolly, 1966, 1972a)、加特兰 (1968)、波伊里 (Poirier, 1970)、钱斯·C. J. 乔利 (Jolly, 1970)、鲍德温 (Baldwin, 1971) 提供的。一般来说, 原猴亚目猴 (尤其是狐猴) 和旧大陆猴类具有中等到强大的等级系统; 类人猿的等级系统脆弱; 新大陆的猴类变异大, 有的全然没有等级系统, 有的表现微弱到中等的等级系统。

现在, 让我们根据系统发育多样性和提供优势关系的某些极端物种进行分析。

原鸡

普通家鸡, 有时称家原鸡 (*Gallus domesticus*), 是原鸡 (*Gallus gallus*) 的后代。原鸡是一种较小的地栖鸟类, 分布从印度中北部和印度支那南部一直到苏门达腊。家鸡是第一个其优势关系被系统考察研究的脊椎动物物种 (施耶德拉普-埃布, 1922), 而且自此以后, 所有与它有关的物种都得到了精心的研究。在最近 30 年里, A·M·古尔 (Guhl) 和他在堪萨斯大学的助手们几乎研究了这个问题能够想到的所有方面; 他们的大部分关键成果和评论是由古尔 (1950-1968)、古尔和费希尔 (Fischer, 1969)、克莱格等人 (Craig et al; 1965)、克莱格和古尔 (1969) 以及伍德-古什 (Wood-Gush, 1955) 等所作。家鸡的社会行为相对简单, 在广泛意义上说, 都是建立在优势顺序基础上的。当实验人员人为地制造一个新的鸡群, 鸡会立刻争斗起来。它们迅速形成的等级系统实际上就是啄斗顺序: 鸡通过啄斗或以威胁的架势逼向对手来保持地位。地位高或级别高的鸡显然以具有高的遗传适合度得到回报, 它们获得使用食物、巢地、和栖息地的优先权, 他们享有更多的活动自由。优势公鸡远比从属公鸡有更多的交配机会。但是, 优势母鸡比其他母鸡交配的机会就少些, 因为它们作服从和

接受公鸡交配的姿势不够持久。然而, 优势母鸡的适合度可能更大, 因为它们获得了更多使用食物和禽舍的补偿性有利条件。在母鸡等级系统之外, 公鸡形成一个分离的等级系统。这种分离系统的适应解释是: 这更有利于交配, 因为从属于母鸡的公鸡不能同这些母鸡交配。关于家鸡战斗能力的遗传率已得到很好的证实。在家鸡品种内和品种间, 这一性状都具有很大的遗传变异。关于优势进化的一个有趣的评述是: 当家禽育种工作者在选择多产蛋的品系时, 也选出了更有攻击性的品系。换句话说, 育种工作者的确选出了优势鸡, 而这种优势鸡更容易进行禽巢 (McBride, 1958)。

一个母鸡群的临界大小是 10 只。正如施耶德拉普-埃布在他具有开创性的著作中所指出, 当接近这个数量时, 鸡群中的三角和正方形关系会自我变成直线, 由此产生的线性顺序会稳定几个月时间。在超过 10 只的鸡群中, 环状单元普遍存在, 等级系统仍以相对高的频率变换。但是, 如果给 1 只或多只从属母鸡注射睾酮的话, 即使是小的鸡群也会发生暴动和等级的迅速变换。鸡生活在稳定的等级系统内是有利的。通过实验换位造成无序的鸡群成员, 它们吃得少, 284 减体重, 而且下蛋很少。鸡仅凭记忆彼此足以保持等级系统的时间可长达 2~3 周。如果分开的时间较长, 它们就如陌生者一样, 会重新建立优势顺序。但是, 一只鸡可以在短的间隔时间内重复地从鸡群中移出移进, 其等级地位不会改变。

在某种程度上说, 原鸡的啄斗顺序真的反映了它们的祖先的社会状况吗? 柯利艾斯等人 (1966) 让几群原鸡在 (美国加利福尼亚州) 圣第亚哥动物园 (San Diego Zoo) 的几个展览场地放养, 进行观察, 他们发现, 作为总体的群体分成几群, 它们以各自栖息地为中心维持极稳定的领域。虽然鸡群过大和因死亡造成组成的迅速变化, 但鸡群的领域却仍然保持不变。在任何时间里大部分鸡群都有 5~20 只鸡。柯利艾斯二人 (1967) 在印度和斯里兰卡的野外观察也看到了上述基本社会单位, 而一只优势公鸡由一到数只母鸡陪伴, 往往还有一到数只下属公鸡陪伴 (这些公鸡与优势公鸡保持一定距离)。因此, 就交配机会和栖息地点的竞争而论, 这些鸡的自然类群很容易落入施耶德拉普-埃布关于稳定优势等级系统的归类范畴。

豹蛙

被迫进入彼此挨近的实验园地或作为非常环境条件的一种结果,领域动物通常转向一种原始形式的优势顺序。波伊斯和威特(1969)记录了豹蛙中存在这一现象的一个典型例子。这种动物挨在一起彼此几乎无所意识,而提供食物时则不然。优势者,一般是个头最大的占据最有利的地位,把竞争对手挤走,保持它们自己周围的一定空间。这看来是有目的地用前腿猛推来完成的。当喂给豹蛙蚯蚓时,优势者反应较迅速,而且成功率也较高。如果一只高等级的豹蛙跃起捕食着地时越过了蚯蚓,它会迅速返回;而一只低等级的豹蛙通常则会在着地后停留很长时间。等级地位相近的豹蛙有时会为争夺同一条蚯蚓而相互抓咬。像其他处于临时聚集的青蛙和蟾蜍一样。豹蛙在优势互作期间并不使用特别的攻击或地位炫耀。

纸黄蜂

在原始昆虫社会里,争斗和竞争盛行,导致一位在生理上优于集群其他成员的单个雌性即蜂后的出现。在较高级昆虫社会,尤其是蜂后与工蜂之间存在巨大差别的社会里,蜂后也实施对工蜂的控制,但往往不采取公开攻击,而是用一种更微妙的方式。在许多情况下,像在蜜蜂、大黄蜂、许多蚂蚁和白蚁中,优势是通过抑制繁殖作为和抑制集群非成熟成员发育成皇室职别的一些特殊信息素来实现的。从被认为是残酷的统治到蜂后风格优雅的控制的渐次变化是一个难以分段的进化过程,这个进化过程绵延贯穿整个社会昆虫(威尔逊,1971a)

赫尔德曼(Heldmann)的研究(1936a, b)表

明,在欧洲纸黄蜂(*Polistes gallicus*)中存在原始优势系统。他发现,两个或更多雌蜂在春天里开始一起筑巢,然后一个产卵,其他雌蜂则充当工蜂的角色。这个功能蜂后吃的由其他巢伴产的卵要比巢伴吃它产的卵要多,由此而实现3繁殖优势。帕迪(1940, 1948)发现蜂后通过直接攻击行为确立自己的地位和控制其他纸黄蜂,他对这种社会组织继续进行了详细分析。此后,森本(Morimoto)的亚洲纸黄蜂(*P. chinensis*) (1961a, b)、吉川(Yoshikawa)的日本纸黄蜂(*P. fadvigae*) (1963)和玛丽·珍妮·韦斯特·艾伯哈德(Mary Jane West Eberhard, 1969)的加拿大纸黄蜂(*P. canadensis*)和褐纸黄蜂(*P. fuscatus*) (1969)的研究,都对纸黄蜂的优势行为作了证明。纸黄蜂集群成年成员之间的关系在形式上比熊蜂集群更精微和更定型。没有后蜂的简单专制,纸蜂种群在大多数情况下存在的线性等级顺序,其中由主要产卵者(蜂后)和其他联合在一起可叫做后备队的雌蜂按产卵、觅食和筑巢的相关频率组成梯级序列(表13-1)。优势个体不管什么时候交换食物都得到较多食物,它们产卵多,而工作少。它们通过一系列的攻击确立和维持自己的等级地位。攻击强度最低时仅仅是做个姿态了事;优势个体把腿抬高到比从属者还要高的高度,而这时的从属者则蜷缩和放低自己的触角。强度较高时,彼此咬腿,而最高强度时则彼此扭打针刺。在短暂的战斗里,有时竞争者失去自己的蜂巢而摔到地上。尽管艾伯哈德曾经见过在一次战斗中一只雌性褐纸黄蜂被杀死,但是,受伤是少见的。在纸黄蜂筑巢时联合的最初几天里,等级相近的纸黄蜂之间往往会发生最激烈的冲突。随着时间的推移,纸黄蜂较容易适应它们的角色,交相攻击受到抑制,

285

表 13-1 建群的雌性纸黄蜂类群内根据等级的劳动分工
(由 1965 年 5 月 18 日至 6 月 14 日的 26 个白天的观察结果)(源自 Eberhard, 1969)

识别数	优势等级	产卵数	其他等级纸黄蜂食卵数	新蜂房起用数	觅食率(观察得到的每小时搬运食物次数)	从助手那里得到的搬运食物次数
13	1	9	4	0	0.08	25
34	2	5	2	1	0.50	20
35	3	0	0	1	1.41	0
28	4	0	0	2	1.56	5
15	5	0	0	8	1.80	3
6	6	0	0	0	1.22	1
18	7	0	0	0	1.50	0

最终攻击实际上纯属故作姿态。在集群发育的最后几个阶段里，当从蛹龄羽化出第一批成体工蜂的时候，它们对雌性创立者的关系一律都是从属和非暴力的。工蜂群内也形成等级系统；较早羽化出的工蜂较其较晚羽化的工蜂更有优势。如果地位最高的雌蜂被去除，次于她的那些后备雌性就会彼此仇视战斗，直到它们的成员之一成为明确的优势为止；这时，骚动会沉寂到先前的低水平。艾伯哈德（1969）发现，热带种的加拿大纸黄蜂与所有被研究过的温带纸黄蜂不同，前者的竞争更激烈，结果，失败者离开蜂巢去到其他地方尝试筑巢。蜂后也不怎么依赖于吃卵的间接方式来保持繁殖控制。因此，加拿大纸黄蜂接近一种真正专制控制，而就所研究范围的温带纸黄蜂来说，则是一种以不稳定寡头控制为特征的集群组织。

纸黄蜂集群的优势雌性以三种方式保持它们优越的繁殖地位：当食物变得稀缺起来的时候，它们要求和得到最大份额的食物；它们在新筑巢内产最多的卵；当从属者把卵产在空巢中，它们就清除和吃掉这些对手的卵。卵巢的生理发育程度和大小与纸黄蜂的地位多少有些相关（帕迪，1948；Deleurance, 1952；Gervet, 1962）。当一个雌蜂地位跌落，它的卵巢也变小。可以这样设想，从属个体导致卵巢发育低下，完全是因为它们得到的食物较少；换句话说，这服从于马卡尔（1896, 1897）想象的那种“营养阉割”。同样可能与“工作阉割”现象紧密相关，从属个体被迫消耗更多的能量在觅食和筑巢上（Plateaux-Quénu, 1961；Spradbery, 1965）。但是，事情远比这些复杂。能量的剥夺和卵巢的发育很有可能在纸黄蜂确立等级地位时发挥某些作用，但是，其他因素至少同样重要。格维特（1956）使短尾纸黄蜂在寒冷中过夜，达到抑制她们产卵但不影响她们白天活动的程度，这时，纸黄蜂保持了自己的优势地位。但是它们留下了更多的空室未产卵，这转过来刺激了从属纸黄蜂卵巢的发育。德勒兰斯（1948）用手术去掉优势短尾纸黄蜂的全部卵巢，然而这种处理手段依然没有影响到她们的等级。因此说来，似乎是等级地位决定卵巢的发育，而不是相反。而且格维特的结论排除了卵巢发育直接受营养控制的可能性。最明显的情况是：行为控制空室。但是，这种较为纯心理的现象反过来是什

么决定的，就完全不清楚了。经验似乎与此有关，因为第一批到达新巢的雌性倾向统治后来的雌性。正如已经指出的，老的工蜂倾向统治年轻的工蜂，这也是真实的。

熊蜂和纸黄蜂的专制和优势等级系统与那些在攻击上有组织的脊椎动物社会有许多共同特点。但是，它们是否在以个体识别和对过去经验记忆为基础方面也有相似性呢？这在有几个到几十个个体的较小的熊蜂和纸黄蜂集群至少是有理论上的可能性。雌蜂王和高级后备队组成一小伙精英，它们住留在活性孵化巢附近，因此接触频繁，凡是有这种情况的地方，在几百个个体的昆虫集群也有这种可能。但是，在最大的昆虫社会里，那就难于想象了。阪上（Sakagami, 1954）观察到，当蜂后不在的时候，蜜蜂的工蜂发生温和敌对的现象，但他没有找到纸黄蜂式规范的优势等级系统的证据。他指出，因为蜜蜂包括数以万计的工蜂，而它们中能活过1个月的几乎没有，所以要建立如此复杂的个体关系系统是没有可能性的。阪上的推论在某种意义上是正确的，但是，他没有排除建立在个体攻击差异（如抵制学习、配对关系）基础上的松散的优势系统。

蜘蛛猴

新大陆猴至今尚未达到最高等旧大陆猴和类人猿中所发现的社会复杂的程度。蜘蛛猴可以当作新大陆猴所表现的弱化、温和式优势关系的典型（Eisenberg 和 Kuehn, 1966）。其发生的攻击行为：一个猴群的成员们用摇动树枝、磨牙、咳嗽、发嘶嘶声，甚至吼叫来相互威胁；它们彼此拳打脚踢，有时甚至彼此用犬牙撕裂毛皮，用门齿拼命地啃咬；优势猴有时追打从属猴。但是，这类公开的攻击行为是相当罕见的。雄猴倾向统治雌猴，成年猴倾向统治青少年猴，但是，其等级顺序不是线性的，也难于从稀少且常常不可预料的成对地位交替来做出界定。蜘蛛猴不使用攻击表示和性交骑跨、不使用地位象征姿势或任何旧大陆猴中的猕猴和狒狒所特别明显使用的高度仪式化的威胁与和解信号。修饰不普遍，高等级猴子自修饰比被修饰多，与此相反，修饰（即异体修饰）则是大多数其余猴子中的倾向。成年雄猴有时阻止其他猴子之间的战斗，但他并未起到控制的作用。简而言之，蜘蛛猴不经常使用的原始的优势系统反映

了它们简单的社会组织的状况。

粗尾婴猴

当研究进展到原猴亚目这个现存最原始的灵长类动物的时候,我们遇到了优势系统甚至比蜘蛛猴更弱的情况。帕梅拉·罗伯兹(Pamela Roberts, 1971)在杜克灵长类研究室所观察的一个8只粗尾婴猴群中,雄猴根本没有修饰习惯,其中一只雄性对其他三只施用专制方式。雌猴常常修饰,表现很强的优势行为,但这种关系却常常变换。在一个场合,一个雌猴比一个较大的和更具有攻击性的另一雌猴更有优势。据罗伯兹解释说,粗尾婴猴社会的基础是“个体的好恶”,而不是真正的优势系统。

小青蜥

这份简短例子名单和一个畸变案例恰当地联系在一起,指明了优势行为是如何可以通过意想不到的方法被整合到性行为和社会行为中的。小青蜥[异花蜥属(*Poeciliopsis*)]是具有单性—两性物种复合体的脊椎动物类群之一[其他包括钝口螈属(*Ambystoma*)和健肢蜥属(*Cnemidophorus*)、蜥蜴属(*Lacerta*)的某些蜥蜴]。这就意味着,除了正常的祖先物种(仍保持两性)之外,还存在孤雌生殖的雌性品系,即后者无须受精即可繁殖出雌性后代来。但是,小青蜥单性体为了产卵仍需两性物种的雄性授精,尽管其精液仅仅充作一种刺激,而不会使卵受精。在两性鱼群中,优势雄鱼几乎总是给正常雌鱼授精;而从属雄鱼一般都是发育未成熟和缺少经验的个体,给单性雌鱼授精。因此,孤雌“物种”通过利用亲本物种的优势系统用寄生的方式保持自身的繁衍生息(麦克凯,1971; Moore和麦克凯,1971)。

优势顺序的特性

陌生恐怖原理

相对平静的稳定优势等级系统隐藏着联合反对陌生者的潜在暴力。新来者是对动物群中每一个动物地位的一种威胁,因此它受到了联合抵制。合作行为在抗击这样的入侵者时达到最高潮。例如,见到外来

鸟会激发一群加拿大雁的情绪,他们激起全部的威胁炫耀,伴以反复的集体靠近和退却(Klopman, 1968)。鸡场主熟谙陌生恐怖的实际含义。一只新鸡被引进有组织的鸡群,除非它非常厉害,否则就会遭到连续几天的攻击折磨,直到它被迫屈尊最低下的地位。新来者在很多情况下都是在没有什么反抗的情况下而告终的。索斯威克(Southwick)的实验(1969)在第11章中已经引证过,它揭示,新来者的出现是增强一个恒河猴群攻击行为的最有效手段,而大多数敌视行为都是直接指向陌生者的。人类行为提供了一些陌生恐怖原理的最好范例。局外人几乎总是紧张局势的一个根源。如果它们构成现实威胁,尤其威胁领土的完整,他们在我们的眼里就会像邪恶和庞大的力量黑压压地向我们逼近。在这种“内心深处情感”的水平上,人类和恒河猴的精神过程可能在神经生理学上是类同的。 287

强悍领导的和平

一些灵长类社会的优势动物利用它们的权力来终止从属者间的争斗。恒河猴、豚尾猕猴(伯恩斯坦和Sharpe, 1966; Tokuda和Jensen, 1968)和蜘蛛猴(艾森伯格和库恩, 1966)中存在的这种现象得到了清楚描述。在松鼠猴中,这种功能的运行好像没有采用优势行为(鲍德温, 1971)。用专制制度组织起来的物种,例如熊蜂、纸黄蜂、大黄蜂以及人为聚群的领域鱼及蜥蜴,也生活在由普遍承认的专制者控制所带来的相对和平的环境中。如果优势动物被铲除,先前等级相同的从属者便会争夺最高的地位,攻击行为随之陡然升级。

权力欲

在范围广泛的攻击性有组织的哺乳动物中,从象海豹、妻妾成群的有蹄动物、狮子到叶猴、猕猴和狒狒,年轻雄性照例被它们的优势长者排除在外。它们脱离其类群,或者是孤独流浪,或是加入“光棍”团伙。它们至多在类群的周边得到宽容,但也是惴惴不安。而且,完全可以料想,正是这些年轻的雄性是最富有进取精神、攻击性和惹麻烦的因素。它们有时为了类群内的优势地位而争斗,有时组成不同的团伙和小集团共同合作去削减优势雄性的权力。甚至,这两个类群中的雄性的个性都是不同的。当一个新颖的对

象出现在面前时,日本猕猴群中“建群”雄性仍然保持平静和超脱,不去冒失去地位的风险。而探索新地域和用新颖的对象做试验的,正是雌猴和年轻的猴子。这些与人类行为相似的情况被几个著者注意到了,但是说得最清楚明白和有说服力的是泰格(Tiger, 1969)、泰格和福克斯(Fox, 1971)。

社会惯性

当陌生动物聚集到一起的时候,攻击互动开始时最为频繁。随着时间的流逝,敌对行为频率逐渐降低,直到在单位时间内攻击互动接近一个常数。攻击行为渐次缓解是由于一些动物个体被挑选出来占据统治地位,而且所有动物习惯了越来越熟悉由这些个体提供的信号。古尔(1968)把此类稳定系统的胶合力叫做社会惯性。一个动物企图在固定的优势等级系统中改变地位,较在等级系统形成初期和形成阶段做出努力的成功可能性要小。

嵌套等级系统

分解成各单元的社会可以在单元内和单元间显示出优势。例如,白额雁(*Anser albifrons*)发展成若干亚群(亲本、没有小雁的成对配偶、自由的小雁),而每个亚群内又可有等级顺序(Boyd, 1953)。野生火鸡各兄弟群为取得优势而竞争(尤其是在炫耀场地),而每个兄弟群的兄弟们又建立一套优势顺序(Watts 和 Stokes, 1971)。人类部落之间、企业之间、机构之间的团队游戏和竞赛有时也是建立在嵌套等级系统基础上的,这样的系统或多或少是由若干个自治水平紧密组织起来的。

优势者的利益

用社会生物学的语言说,优势就是取得生活和繁殖必要条件的优先权。这不是同义反复,而是对在自然中观察到的一种紧密相关的陈述。好战的优势动物占用从属动物的食物、配偶和巢地,几乎无一例外。余下要证实的就是,这种优先权实际提高了优势动物的遗传适合度。在这一点上,证据是完全清楚的。

首先,我们考虑简单的觅食问题。林鸽(*Columba palumbus*)是典型的群食者,单个的林鸽会为地面一群取食的林鸽所吸引,无疑,跟随鸽群觅

食有很大好处。优势鸽占据鸽群中央。默顿等人(Murton et al., 1966)指出,这些个体比边缘的,尤其是远边缘的林鸽进食快,因为边缘的林鸽常常要回过头来观看不断向前移动的中心。黄昏时,默顿和他的助手射杀将要飞回鸟巢的林鸽,由此确知,从属鸽积食较少。事实上,它们仅仅能撑过一个夜晚,如果夜里气温骤降或因次日天气无法觅食,它们就会处于死亡的危险之中。

对这个问题没有系统的研究和评估,就无法猜测在动物地位与觅食间的关系是不是一个关键的问题。对羊和驯鹿母本照顾研究表明,地位低的雌性都是进食最差的动物,也是母亲照顾最差的动物(Fraser, 1968)。猪仔吸乳的乳头次序虽然是一个具有直接适应基础的摄食优势等级系统的缩影。在小猪仔出生的第一个小时里,它们争抢乳头的位置,一旦确定,就一直保持到断奶。猪仔拼力抢夺,用临时的门牙和獠牙彼此乱咬(麦克布赖德, 1963)。优先选择的是前面的乳头,前面的乳头比后面的乳头提供的奶多,猪仔在前面乳头吸乳时又可以防止母亲后腿的践踏。小猪吃的奶多,到断奶时体重就大。乳头奶量的梯度大到可能足以进化竞争提供一个选择压力。吉尔(Gill)和汤姆森(Thomson, 1956)发现:在对8窝猪仔的研究中,吃前4对乳头奶的要比吃后4对乳头奶的猪仔平均多吃15.3%;吃前3对乳头奶的要比吃后3对或4对乳头奶的猪崽多吃83.8%。不必惊奇,猪崽在受乳的初期可以转换乳头的偏爱而向前移动位置。依靠定位的刺激,即使乳头被部分遮蔽和被泥土涂盖,猪崽也能迅速找到它们自己的正确位置。这种定位刺激来自何物至今没有确定,但是,通过排除法得知,可能涉及气味。猪崽常在乳头周围的乳房上擦磨鼻子,麦克布赖德提出一个富有启发性的看法,那就是,猪崽在存放自己的气味。

猫中的乳头次序现在也已经有报告,某些程度的优势可能包括:饥饿的小猫挑战并抓咬撞入它们吮吸乳头附近的侵犯者。尤尔(Ewer, 1959)对这个现象进行了专门研究,他认为,固定乳头的功能是提高摄食效率——使摄食时间和努力达到最小化的一种有序组合。固定乳头也确保了一个小猫有一个有奶的乳头,因为余下的乳头几天不用就会停止产奶。但是,还有一种可能是真实的情况是,母猫的后4对乳头奶量最丰富。奶量梯度大小能否足够形成对这些乳头适

应的竞争, 尚未可知。乳头顺序的系统发育分布并不完全, 例如对狗 (*Rheingold*, 1963)、灰沼狸 (*Suricata suricatta*) (尤尔, 1963)、非洲巨鼠 (*Cricetomys gambianus*) (尤尔, 1967) 和树鼯 (*Tupaia glis*) (Martin, 1968) 的研究都未发现乳头顺序现象。

支持繁殖竞争中的优势假设的证据甚至更有说服力。德弗里斯 (Defries) 和麦克勒恩 (McClearn, 1970) 近来对实验鼠所做的实验因其设计的完善值得记述一笔。实验类群由遗传标记可以识别的 3 只雄鼠和 3 只雌鼠组成。每一次换鼠, 公鼠都要拼打上 1 或 2 天, 而后建立起严格的等级系统。正如从鼠后代所带遗传标记所鉴定的, 优势和遗传适合度之间的关系是显著的。在建立的 22 个实验类群中, 有 18 个类群的后代的父亲都是优势雄性。在 3 只 (优势雄鼠、从属雄鼠和雌鼠各 1 只) 一组的群中: 在 3 个鼠群中各出现一从属雄鼠做了一窝小鼠的父亲; 而从属雄鼠做了两窝小鼠父亲的只出现在一个鼠群; 优势雄鼠 (占群体 1/3) 做了 92% 小鼠的父亲。类似的相关或弱或强, 在原鸡 (古尔等人, 1945)、挪威大鼠 (卡尔霍恩, 1962)、野兔 (Myers et al., 1971)、象海豹和其他鳍脚亚目动物 (勒·布尔夫, 1972), 以及鹿、山羊和其他有蹄动物 (沙勒, 1967; 盖斯特, 1971) 的优势等级系统都有报告。

通过优势获得的繁殖优先甚至在最复杂的社会中也保存着。橄榄狒 (*Papio anubis*) 在性皮肤发生部分肿胀期间, 与青少年从属雄猴进行交配; 但是, 在性皮肤肿胀最高潮的 5~10 天里发生排卵时, 只与最高地位的雄猴进行交配 (德沃, 1971)。许多原始人类文化以一夫多妻为特点, 这一特点可能与其他形式的行为优势存在普遍的联系。拥有多余的妻妾在传统上是对男性成就的奖赏, 而这种成就常常是根据物质标准和资历做出判断的。在詹姆斯·范·尼尔 (James Van Neel) 和他的助手 (Neel, 1970; MacCluer et al., 1971) 所研究的巴西雅诺马马印第安人 (Yanomama Indian) 中, 政治上有优势的父系其孩子数量多得不成比例。一夫多妻伴之以一定数量的虐杀女婴, 妇女发生短缺。许多男人不是被迫终身打光棍, 就是被迫去到别的村庄抢夺妇女 (这当然增加了被抢夺村庄妇女的短缺)。雅诺马马人不得不买卖妇女, 努力与每个村庄内部的最有权势的世系门第进行此类活动。政治上强大家族的 1 个年轻男人有许多买来的全同胞

或半同胞姐妹来保证做他的多妻, 家族的生育能力通过这种做法因此得到增强。此类系统真的能推动行为优势的进化吗? 尼尔作了下面富有挑战性的评论: “纵使允许与大量的同胞姐妹发生性关系, 在印第安人社群中为领导权的竞争可能很少是基于生育权的原因, 而在很大程度上是基于人类文化的固有特点。我们的实地考察印象是, 一夫多妻的印第安人, 特别是首领, 多是比非一夫多妻的印第安人更富有才智, 他们大都也有较多的后代。因此, 这些部落中的一夫多妻制显然为某些类别的自然选择提供了着实有效的手段。我们已往的数量分析结果与上述论法应是一致的!”

优先使用巢地和避居所的适应性价值是一种不容易测验的假设。但是, 柯利艾斯和扬 (1959) 已经从加拿大雁案例的研究中提供了令人信服的证据。雌雁选择巢穴地, 并且要由可利用的最有攻击性的雄雁护卫着一起进行。优势地位低下的配偶会被其他雁一次次从巢地赶走, 它们的孵化一再推迟, 影响严重。詹金斯 (1969) 研究的溪鱒 (*Salmo trutta*) 优势者比从属者享有对溪流和栖所更多选择的自由。因为按等级系统组织的鱼群数是沿溪流水道存在的适合生活地域的简单函数, 所以, 优势鱒鱼可能享有最高的存活率。

在一个等级系统社会里, 地位最高的动物承受的压力一般较小。它由此用于对付冲突的能量较少, 遭受内分泌机能亢进的折磨可能性也小。例如, 埃里克森 (Erickson, 1967) 发现从属的驼背鳞鳃太阳鱼 (*Lepomis gibbosus*) 比其优势鱼先发动攻击行动少; 就某种意义说, 这些从属鱼是攻击的目标, 它们发育了较大的肾间体腺, 这是鱼体中皮质类固醇的来源。在恒河猴群中, 两类雄猴进行攻击的行为最少: 最低等级的一些个体逗留在群的边缘, 它们完全从最好的摄食地和栖息地驱出; 优势雄猴享有费力最小的特权。紧张与对抗在中等等级中最烈, 它们持续不断地拼力向优势等级系统的上方攀爬 (Kaufmann, 1967)。

最后, 有时享受特权的等级可以进一步促进生存的价值。在猕猴中, 优势雌猴是“姑妈”行为的受益者。两性优势猴所接受的修饰 (作为一项基本的清洗活动和社会信号) 要比它们绘出的修饰多。在恒河猴中, 等级顺序可以通过相互修饰的方向性可靠地直接判断 (见图 13-3)。



图 13-3 雄性恒河猴的修饰顺序所揭示的等级顺序。图中在修饰中的三个猴子的等级从右至左是逐步上升的（源自 Kaufmann, 1967）（此图在原书 p289）。

从属者的补偿

失败不会给一个动物留下一个无望的将来。物种的行为个体发育似乎设计成使每个失败者都有第二次机会，而且在一些更为社会化的形式中，从属者需要的只是等待在等级系统中轮到它的提升。从昆虫到猴子，最频繁使用的手段就是迁出。整个脊椎动物界的共同规则就是：青少年和年轻的成体是最有可能被从领域中逐出，最可能从优势顺序的最底层开始起步，因此，最有可能作为流浪者和从属者被发现在类群的边缘四处游荡。在一些较为封闭的社会，这些流浪者雄性占绝大多数。迁出是群体密度制约控制的普遍形式。自然选择的理论告诉我们，凡在某个生命阶段和某个群体密度上能程序化迁出的地方，以及这种迁出是涉及决定性的外迁而不是无目标的漂移，那么给迁出者带来的成功机会至少和那些仍然留在家里的同等级动物成功的机会是相等的。几乎恰好同时，迁出个体在有关物种的群体和扩充边界间的基因扩散起了关键作用。可以说，这些迁出个体起了生物地

理膨胀作用，这样总体说来就保持了最大限度的扩散和总密度。一些著者，著名的有克里斯琴（Christian, 1970）和卡尔霍恩（1971）等，把甚至更大的潜力归之于从属者和迁出者。这些流浪者通过遗传同化最有可能成为新生境的开拓者、适应新形式的实验者，以及能更敏捷地学习和调整本物种的开化能力。用迁出者的本质形式所说的流浪者，是物种进化的先锋。这是一个吸引人的假设，但仍是一种推测。同样，容易建立一个模型，在这一模型中，群体的“建立者”中心可说明大部分进化。正是在这个中心，我们找到了最大数量的遗传多样性。可居住的地方范围广泛、生态多样，而住在这里的稠密而相对稳定的群体就必然是，个体之间的社会互作类型达到最大化。在这个可选择模型中，根据这些要素，进化可以衍生出与流浪者相同的每一个品质（或性状）。细化和检验不同的各有关假设，仍然是社会生物学的一项重要任务。

其他一些可以确定的从属者的功能可能只适合优势者而不适合从属者。地位最低的个体可以充作“攻击谷底”。伯纳德·格林伯格（Bernard Greenberg, 1946）发现，当从属的、非领域性的绿太阳鱼（*Lepomis*

cyanellus) 从水族馆中清除时, 留下来的领域居住者彼此之间的攻击互作增大。此时, 一条陌生鱼引进来, 就成了新的攻击目标。自由活动群体的从属鱼可以期望走开, 到较不适宜的生境中去建立领域, 由此看来, 地位最低的从属鱼的“攻击谷底”效应有点主观臆断之嫌。

血缘选择可以为从属个体付出遗传代价提供一种方式。如果一个动物很少有机会成功实现自己的选择的话, 它就转而去为近亲服务, 这样可以提高它的广义适合度。社会昆虫提供了一个具体的范例。当能繁殖的雌纸黄蜂休眠后出来寻找一个巢地的时候, 他倾向于与前一年夏季出生的纸黄蜂为邻落巢。其中许多纸黄蜂群(群中有许多是同胞姐妹)大都合作建设一个新巢, 其中一个为优势个体负责产卵, 其余的为专业工蜂。这种自愿从属的现象不容易得到解释, 因为即使这些合作的雌蜂是全同胞的话, 从属雌蜂照顾甥女的相关系数是 $3/8$, 而她照顾自己女儿的相关系数为 $1/2$ 。理论上的这一矛盾已被玛丽·珍妮·韦斯特(1967)提出的“老处女假说”解决。韦斯特指出: 正在筑巢的雌纸黄蜂在卵巢发育方面差异很大, 并且其在优势等级系统中的地位直接与卵巢发育相关; 纸黄蜂在多数情况下的建巢以失败告终; 因此, 具有低可育的雌性建巢成功而生活到成熟期的概率极低, 以致它们使自己从属于成功建巢的亲缘雌性更为有利(以广义适合度衡量)。

我们还在其他社会中, 看到了从属动物留在自己类群中的直接诱因。个体猕猴和狒狒长时间(尤其是离开寝宿地)独处, 就无法活下去, 也几乎没有繁殖的机会。正如斯图尔特·阿尔特曼(Stuart Altmann)和其他人展示的那样, 甚至一个低等级的雄性, 如果它属于一个群, 它就仍然可以吃得好, 还偶尔可以与发情雌性进行交配。而且, 忍耐可以把半好变成全好, 因为优势动物终究会衰老、死亡。欧洲黑松鸡(*Lyrurus tetrix*)甚至在炫耀场所会遵守一种年龄系统: 1岁公鸡留在外围, 很少能吸引雌性; 2岁时, 它们迁到近中心区的第2等级地带; 3岁时, 它们有机会成为优势公鸡(Johnsgard, 1967)。优势雄性的替换可能是一种普遍现象。弗雷泽·达灵(Fraser Darling)观察到, 雄性赤鹿, 当与一群妻妾在一起时, 自己不吃东西。大约两周之后, 它们就很容易被一个新手(常常是年轻的雄赤鹿)打败。这时, 它们离开

妻妾, 跑到较高的地方四处觅食, 重新恢复体能, 也许再试身手, 夺回妻妾。优势雄性黑斑羚也很快耗尽了它们的体能, 输给年轻对手, 或沦为捕食者的口中餐。

许多种类的猴和猿都有如艾森伯格(1972)和他的合作者所称的年龄一级别一雄性系统, 这实际上就是和黑松鸡种群中一样的年龄顺列。在这一系统中, 一个年长的优势雄性包容一些较年轻的雄性, 而且与它们合作觅食和保护类群。地位最高的雄性因为年纪和受伤原因衰弱了, 或一命呜呼, 较年长的副手之一就会接替它的位置。年龄一级别一雄性组织显然是一雄社会和多雄社会之间进化过程的过度形式, 在前者中, 统治的雄性不允许任何从属雄性; 在后者中, 多个成年雄性享有相近的等级地位。大部分已知的例子是在猕猴、黑脸山魈、和长尾猴中发现的。大猩猩群(群内有一优势的但具有高度包容性的银背雄性)在类人猿中是值得注意的一个例子。

年龄一级别一雄性系统在原始社会的非洲黄蜂(*Belonogaster junceus*)中也有报告(Roubaud, 1916)。所有的集群成员个头大体相当, 有发育的卵巢, 所有和近乎所有黄蜂都在羽化后大约一周时间内受精。在受精前和受精后的一段时间里, 年轻的雌蜂充作工蜂。根据卢鲍德所做出的假设, 它们因为工作劳累和缺乏营养而成为不育。但是, 随着它们不断长大, 不知怎的就承担了产卵的角色。因此没有永久的职别分工, 就一生平均来说, 所有的雌蜂实际上都有相同的地位。你要在卢鲍德的解说中找到优势等级系统的证据是徒劳的; 但是, 在1916年, 卢鲍德当然还没有意识到这个概念, 因此, 他就容易忽视记录一些相关的观察。类似的年龄一级别社会在原始社会的蜜蜂和短腹纸蜂属(*Parischnogaster*)中也存在(吉川等人, 1969)。

优势的決定因素

是什么品质决定了一个个体的地位呢? 针对这个重要问题所做的关键性工作很少; 握有有用资料的研究者在谈到其他课题时, 常常粗略地提及这方面的结果。这方面许多最有用的信息在表13-2中以系统发育类别的形式呈献出来。我们现有的知识可以用下面的大致原则形式进行概括:

表 13-2 优势等级顺序相关程度 (此表占原书 p292 整版, p293 半版)

物 种	因 子	相关程度	被控资源	作 者
昆虫				
大力士甲虫 (<i>Dynastes Hercules.</i>): 雄性	个头大小	高	雌性	Beebe (1947)
纸黄蜂 (<i>Polistes spp.</i>): 雌性	到达巢址先后次序 (仅蜂后)	高	食物, 产卵权	Pardi (1948); Eberhard (1969); Wilson (1971a)
	年龄, 即在巢中出现顺序 (仅工蜂)	高	食物	Pardi (1948); Eberhard (1969); Wilson (1971a)
寄生蜂后	寄生物种的蜂后仅凭借较大力气和耐力统治宿主物种的蜂后	高	食物, 产卵权	Scheven (1958)。见第 17 章。
熊蜂 (<i>Bombus spp.</i>): 雌性	个头大小, 职别和卵巢发育 (全都紧密相关)	高	食物, 产卵权	Free (1955, 1961)
	前数次遭遇的胜与败	低	食物, 产卵权	Free (1955, 1961)
寄生蜂后	寄生物种的蜂后仅凭借较大力气和耐力统治宿主物种的蜂后	高	食物, 产卵权	Plath (1922); Free and Butler (1959), (1971a)
无刺蜜蜂 (<i>Melipona quadrifasciat</i>): 雌性	职别	高, 可能完全相关	食物, 产卵权	Sakagami, Montenegro, Kerr (1965)
蚂蚁 Ants: 蚁后 (雌性), 在蚁属和红蚁属物种间	个头大小	高	巢址	Brian (1952)
甲壳类				
· 叶龙虾 (<i>Jasus lalandei</i>)	个头大小	高	避居所	Fielder (1965)
龙虾 (螯龙虾属, 原螯龙虾属)	个头大小	中等到高	空间, 由领域转换	Lowe (1956); Bovbjerg (1956)
鱼类				
绿太阳鱼 (<i>Lepomis cyanellus</i>)	以前遭遇战的胜与败	中等和偏相关: 试验中排除其他因子	空间, 更换领域	McDonald et al. (1968)
剑尾鱼 (剑尾鱼属)	个头大小, 以前遭遇战的胜与败	中等	?	Thines, Heuts (1968)
小青鳉 (异花鳞属): 雄性	年龄, 经验	中等	雌性	McKay (1971)
爬行类				
加拉帕格斯龟 (<i>Geochelone elephantopus</i>): 雄性	个头大小, 特别是头能抬高的高度	强 (“不变”)	雌性	MacFarland (1972)
鸟类				
黑松鸡 (<i>Lyrurus tetrix</i>): 雄性	年龄	中等或强	雌性	Johnsgard (1967)
褐结巴鸟 (<i>Sula leucogaster</i>): 未离巢的雏鸟	出现时间	强	可能是食物	Simmons (1970)
啮齿类				

续表

物种	因子	相关程度	被控资源	作者
田鼠、鼯鼠 (鼠平属、田鼠属、白足鼠属)	个头大小	强	空间, 至少部分由领域转换	Grant (1970)
有蹄动物类				
新大陆骆驼 (无峰小骆马、骆马、美洲驼) 雄性	年龄主要, 个头其次	中等或强	?	Pilters (1954)
山羊 (加拿大盘羊, 戴氏盘羊): 雄性	个头, 尤其是角的大小	中等或强	雌性	Geist (1971)
奶牛: 雌性	个头大小	强	?	Schein and Fohrman (1955)
白肢野牛 (<i>Bos gaurus</i>): 雄性	个头大小	中等	雌性	Schaler (1967)
花鹿 (<i>axis axis</i>): 雄性	个头, 尤其是鹿角长度	中等	雌性	Schaller (1967)
灵长类				
日本猕猴和恒河猴	复杂的社会因子: 主要是母亲的级别; 还有健康, 入群时近, 个性, 输赢史, (雌性) 繁殖周期时间	?	食物, 休憩所	K. Alexander, Hughes (1971), Bartlett, Meier (1971), Jolly (1972a), Rowell (1963), Southwick, Siddiqi (1967), Sade (1967)
白眉猴 (白眉猴属): 雌性	年龄, 繁殖周期时间	?	?	Chalmers and Rowell (1971)

1. 成年优于青少年, 雄性通常优于雌性。在多数雄性社会里, 典型的是, 雄性等级顺序的划分全部置于雌性等级顺序之上, 或者几乎紧贴后者之上。在此类情况下, 青少年雄性有时在它们取得超过雄性最低地位以前, 就已经穿过了雌性等级系统, 一路上升。雌性优于雄性的例外物种包括褐结巴鸟 (*Sula leucogaster*) (Simmons, 1970)、鬣狗 (Kruuk, 1972)、长尾黑颌猴 (*Ceropithecus aethiops*) 和蓝猴 (*Ceropithecus mitis*) (罗厄尔, 1971)。

2. 大脑容量越大和动物行为越灵活, 等级地位的决定因素就越多, 其影响就越接近相等。还有, 等级链越复杂, 也就越有序。这些相关是非常松散的, 只有从系统发育的最长距离来比较这些物种时, 才能呈现出来。节肢动物, 其中包括社会昆虫, 表现了导致产生专制的、短链等级系统的基本结构; 或者导致产生一些浑沌系统, 而后者是通过彼此接触重新建立起来的优势系统 (如黄蜂中的那样)。鱼类、两栖动物和爬行动物也形成专制和短链等级系统。鸟类和哺乳动物通常形成长链等级系统, 其成员共同保卫领域。在一些高等猿猴中, 还出现了同伙联盟、优势个体捍卫领域和在确立地位初期母系的强烈影响。

3. 社会类群的凝聚力和耐久力越大, 等级的各种

相关数量就越大, 彼此就越接近平等, 优势顺序就越复杂。羚羊、绵羊和其他有蹄动物的等级顺序, 特别是那些在繁殖季节里临时形成的等级顺序, 建立的基础首先是个头大小, 其次也许是年龄 (见图 13-4)。在攻击性较强的有组织的旧大陆猴中, 特别是狒狒和猕猴中, 猴的地位是根据它孩提时代的历史决定的, 如与母亲的地位相关, 与它在联盟中的成员身份相关, 与“运气”相关——例如, 看这个动物是不是一个旧家族的一员, 看它是不是刚刚从一个相邻群中迁入而来, 看它是不是幸运到足以抓住一个较强的对手在其脆弱时刻打败它。在一个类群刚刚组成时, 诸如一群被抛进圈舍中的母鸡或恒河猴, 最初优势顺序是根据个头大小、力气和攻击性建立的。但是, 后来个体的个性和经验也是建立优势顺序的因素。

决定等级地位各因子的相对重要性的研究很少。最有启发的研究是 N·E·柯利艾斯 (1943) 对原鸡的分析。柯利艾斯测量了白来杭鸡下面一些直观上看有希望的品质 (性状): 如体重和一般的运动活力所显示的普遍健康水平, 年龄, 换羽期, 鸡冠大小所标志的雄激素水平和其所在选出家族中的地位等。来亨鸡在中立场所被组对比赛, 记录下攻击往来的结果。在这些战斗中取胜者大多依赖于其尚未换羽, 随后依次是鸡冠大小、早

期社会地位和体重,似乎与年龄无关。所有这些因素结合在一起只说明了取胜(优势地位)的约一半的原因;柯利艾斯认为,其他的因素包括战斗技巧的差异、着陆出击的运气、野性和攻击性的程度、战斗中闪失的差异和特定对手与以前的专制者在体形上的相似程度。当然,这些组分的大部分或全部都是可遗传的,因此,未杭鸡的地位是由遗传决定的,但恰当地说,其遗传决定的程度仍然没有测定。

在更社会化的哺乳动物中也已经发现了类似的因子多样性。激素的水平影响深刻。雄性激素滴定量的增加和由此而来的解剖和行为性状的雄性化容易使个体在等级系统中攀升。肾上腺激素显然也有作用。坎德兰德(Candland)和列希纳(Leshner, 1971)发现,实验室松鼠猴群中的优势雄猴 17-羟基皮质醇水平最高,儿茶酚胺(肾上腺素加去甲基肾上腺素)的水平最低。但是,17-类固醇与优势地位通过 J-形函数联系起来:优势雄性有中等滴定量;中等优势雄性有低滴定量;低等雄性有高滴定量,等级下降滴定量上升。坎德兰德和列希纳把程序倒过来,看能否从激素水平去预知优势顺序。在由 5 只松鼠猴组成的实验室子群前,都分别做了它们的尿类固醇和儿茶酚胺的基准测定。当儿茶酚胺是等级下滑的 J-形函数时,17-羟基皮质醇的浓度足以预告随后产生的等级顺序。这些结果富有启发意义,但是未能构成证据。

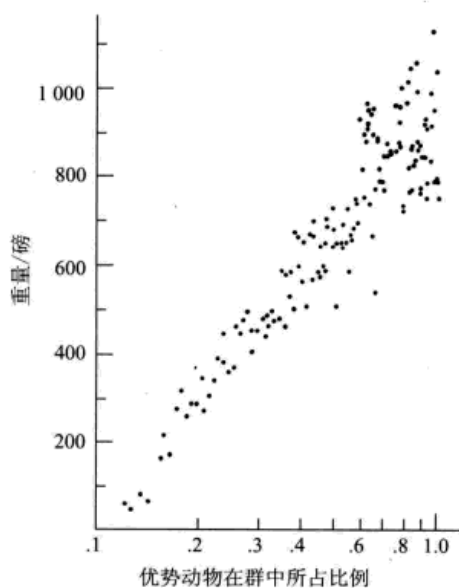


图 13-4 有蹄动物依靠个头大小建立优势顺序的典型是牛(根据 Schein and Fohrman, 1955 重画)。

只是等级顺序与激素水平之间存在相关并不能在两个方向上建立因果关系。而且,如果这两者互为因果的话,那么,前述的一些决定因素诸如年龄、健康和经验就与优势的交互作用没有关系了。

双亲的等级也有作用。在日本猕猴中,等级高的雌猴的儿子可以在猴群中心度过较多时间,并且在孩童期与优势雄猴关系更为密切。它们愿意与领导者合作,并在后者死去的时候,接替后者的位置。相比之下,等级低的母猴的儿子则是在类群的边缘,它们是首批迁出的。这样的上层集团赋予了较大类群稳定性(Kawai 1958; Kawamura, 1958, 1967; Imanishi, 1963)。川井把基本等级(basic rank)和依赖等级(dependent rank)作了有用的区别:前者是未受血缘影响的两个猴子交互作用的结果;后者则有血缘关系发挥着偏袒作用。克福德(1963)、塞德(1967)、马斯登(1968)和米萨基安(1972)对恒河猴的依赖等级作了类似的研究。青年恒河雄猴和雌猴最开始与较大些的婴儿猴和 1 岁猴进行玩耍式战斗。结果是相当不公正的:每个猴都要打败其母等级比自己母亲低的同龄猴,每个猴都要被其母等级较高的同龄猴所打败。当这些猴子成熟时,它们就把它们的优势地位伸入现存的成年猴的等级系统里,由此其最终等级还是在母亲之下。雌猴等级水平仍差不多。但是雄猴的等级则可能上升或下降,大概多是生理变化的结果。

把余下的许多优势行为变化说成是“个性”所致,也是有道理的。黑乌叶猴(*Presbytis johnii*)的优势系统欠发达,而且群与群间差异很大。联盟有或无,存在单身成年雄猴或几个猴不协调共处,互作的模式从一个群到另一个群有不同。这些差别的大部分来自于个体特有的行为性状,尤其是优势雄性的性状(波伊里, 1970)。

在我们分析的这个阶段,如果得到了决定个体能力的一组有限性状的有关知识:个头大小、年龄、激素调节攻击等,那么优势顺序似乎就能被我们完全表征了。但是,结果并不是这种情况。数学分析表明,甚至具备了优势决定因素及其与战斗能力交互作用的全部知识,也是难以解释在鸡群和其他动物群中观察到的等级系统的有序性和稳定性。这个惊人结果的基础是由海曼·兰道(Hyman Landau, 1951-1965)建立的,他是动物社会行为数学分析的开拓者。兰道分析的关键是为了测量等级系统强度(h)所设定的

如下指数：

$$h = \frac{12}{n^3 - n} \sum_{a=1}^n \left(V_a - \frac{n-1}{2} \right)^2$$

式中 n 是类群中动物数， V_a 是第 a 个动物所管辖类群成员数。项 $12/(n^3-n)$ 使 h 标准化以使其取值范围为 $0 \sim 1$ 。一个低兰道指数 (Landau index) 值表示一个弱等级系统：0 值意指，每个动物统治同等数量的类群成员；一个高值意味着一个强等级系统；1 的满分为纯粹直线等级顺序所取得，而一个 0.9 分的等级顺序从图表上直观看去，仍然可断定是强等级系统。兰道使用这个指数来证明几个有用的定理。他在一个系统中导出均值 $E(h)$ ，在这个系统中，(1) 每对动物相遇的结果 p 是下面这个概率 $P_{jk} + P_{kj} = 1$ ，其中 j 和 k 是争夺优势地位的动物；(2) 这个概率为诸如个头大小或攻击性等按一套方式分配的能力组分所决定。接着，兰道揭示，当没有相关的能力组分的数量和类群大小趋向无穷大时，这个指数接近 0。在较现实项中，这个结果意味，在中等类群到大类群中，随着无关的能力组分数量的增加，等级系统强度就急剧下降。简而言之，社会愈复杂，愈可能走向平均主义。兰道也指向一个悖论。关于鸡的资料显示了非常强的等级系统。事实上，在类群大小约小于 10 的时候，通常 $h=1$ 。然而，柯利艾斯 (1943) 所获得的一个在单一能力因子与优势间的最大相关 ($r=0.593$) 时，其兰道指数只有 0.34。事实上，为了产生强的等级系统，需要极高的能力组分的相关，比在某些等级系统社会中存在的显然还要高。

兰道悖论是蔡斯 (1973, 1974) 进行新努力的出发点。认识到在这类动物中采取的最好步骤，就是去建构一些假说，并使这些假说不相容，所以蔡斯把关于优势顺序的生物学思考综合成为两个基本模型。第一个模型是假想一个循环比武大赛，在比赛中，每个动物都参加战斗或干脆与同类群的每个成员进行一对一的较量，此后统治所有在遭遇战开始就被打败的其他动物。胜或败的概率以每次派对遭遇战的战果为准，无须参考任何特定的生物性状。在这种条件下，强等级系统无法建立。蔡斯运用兰道公式的一个推论证实了这个结果，而且这一基本结果还可作如下具体理解。在竞争中，一些动物成功的概率会高，一些动物成功的概率会低，但大多数恰恰是中等。因此，多数动物将赢得竞赛的平均数，如此结果的概率本质就

是使成功的模式无法成为一个单一的线性优势顺序。

蔡斯的第二个假设认为，能力组分和等级系统内的地位在统计学上呈现高度的相关。这个假设无法被彻底清除，然而，正如兰道早期推论结果所显示，它要求严格得几乎完全不可能的条件。对一个纯粹的线性等级系统 (即普通观察到的状况) 来说，相关系数必须等于 1。为了产生一个中等强度的等级系统和用来解释其中 80% 的变异，其相关系数必须超过 0.9。

通过类群成员的简单派对竞争来产生强等级系统是困难的，也许有时在实践上是不可能的。但是，一个优势顺序还能如何组成呢？蔡斯把这个优势顺序的形成看作是个放大的过程，在这个过程中，能力和运气结合在一起把一些动物的地位不断下降，而另一些动物的地位不断上升。攻击型动物总是竭力寻找其他动物争斗，而较胆怯的动物又总是避免正面对峙。竞争中多次成功为以后的竞争增加了成功概率，同时使较胆怯的动物在竞争中更为不适应和不匹敌。偶然事件，诸如某天疲倦或某种机会突然光顾，将开始一个动物等级地位的攀升或下落。当所有的成对竞争变得非常不对称，即其中一个竞争者明显优于另一竞争者，和等级顺序接近一种少有的可资利用的直线或近直线稳定的等级顺序时，优势等级顺序就将稳定化。蔡斯的假说是难于证实或否定的。但是，这个假说的合理性被上述放大过程的独立实验的展示有所加强。沃伦 (Warren) 和马洛内 (Maroney, 1958) 发现，在恒河猴中，成对竞争的胜者与败者之间的差异随时间而增加。初战告捷动物的总分升高了，而初战失败者的分数则下降了。如果在沃伦—马洛内实验一开始，就将猴放入一个类群的话，其等级系统就会呈弱势的；但在实验的后期阶段，这样的结合就会产生一个强得多的等级系统，实际上也就是蔡斯所预言的那种等级系统。

类群间的优势

有时一个类群优于另一类群的方式很像类群内一个成员优于另一成员。群间优势在自然界非常少见，因为组织良好的社会之间的接触通常发生在沿领域边界地区，而在这些地区，权力或多或少是均衡的。但是，如果领域是时空性的，当各类群在家园范围的重叠部分相遇时，优势顺序就可以发生。菲利斯·杰

伊 (Phyllis Jay, 1965) 在印度北部考克里和欧恰的普通叶猴 (*Presbytis entellus*) 低密度群体中观察到了这种模式。因为普通叶猴占有不同的核心区, 沿着它们自己特有的路线觅食, 所以它们很少能够彼此遭遇。当接触发生的时候, 较大的类群占先, 而较小的类群在较大的类群离开以前, 就一直保持一段距离。

类群间等级系统也可以由限定在空间上比一个类群占据的平均领域小的社会创立起来。当这是发生在社会昆虫集群时, 其结果几乎不可改变地是使弱势一方处于致命不利的地位 (威尔逊, 1971a)。在系统研究恒河猴中的这些现象时, 马斯登 (1971) 发现了 296 一个有趣的次级效应。当一个从属群撤退到一个较小的空间的时候, 它们的成员彼此之间争斗较少。但是, 在优势类群中, 在获得新空间的过程中, 攻击性互作增多。如果马斯登发现的这一效应普遍发生, 那么, 它对合作行为的进化就具有重要的含义。

物种间优势

统治秩序在属于同一分类群的物种中常常可以见到。作为一个规则, 物种关系越密切和生态环境越相似, 一个物种的成员对另一个物种的成员的优越性越明显。除了一个或多个物种是社会性的情况以外 (在这种情况下是一个物种形成最大的、组织良好的类群优于其他物种的类群), 具有大个体的物种要优于具有小个体的物种。麦克米兰 (MacMillan, 1964) 发现, 生活在南加利福尼亚半沙漠地带的 7 个啮齿类物种中, 通常是个体最大的物种统治个体较小的物种。遭遇很少导致战斗, 因为从属物种一见到较大的物种就逃之夭夭。在黄石国家公园中, 哺乳动物依据以下降序排列的优势顺序决定是前进还是撤退: 成年人类、野牛、麋鹿、大耳黑尾鹿、叉角羚和驼鹿或白尾鹿 (McHugh, 1958)。

当某些鸟类物种, 包括鹁、莺、山雀和其他鸟类, 组成觅食群在一起的时候, 它们形成种间优势等级系统。一个共同的结果是, 各物种进入比其单独觅食时更为狭小的觅食小生境。在这类情况中, 优势物种有使用大部分可预见食物供给的权利 (Morse, 1867, 1870)。种间优势在 (南美洲) 尼加拉瓜的淡水丽体鱼属 (*Cichlasoma*) 的 3 个混合物种中也有过报告 (Barlow, 1974a)。

攻击行为的尺度

图 13-5 中概括了动物中攻击行为尺度的普遍模式。这个模式是许多动物学家长期研究成果的结晶。也许第一个清晰描述动物中攻击行为尺度的是 H·H·舒梅克 (Shoemaker, 1939), 他发现, 被赶进一个小空间的金丝雀组成了优势顺序。给它们较大空间, 它们就建立领域 [“卡纳利岛丝雀” (*Serinus canaria*) 在野外的自然条件], 尽管低等级的个体在使用沐浴洼地、摄食地和其他非领域公共空间方面仍处于劣势。随后, 在其他鸟类 (阿姆斯特朗著作中的评论, 1947)、太阳鱼和嘉鱼 (格林伯格, 1947; Fabricius 和 Gustafson 1953)、鬣蜥 (L. T. 埃文斯, 1951, 1953)、家鼠 (Davis, 1958)、挪威大鼠 (巴尼特, 1958; 卡尔霍恩, 1962)、林鼠 (Kinsey, 1971)、啄木鸟 (Bronson, 1963) 和猫 (莱豪森, 1956) 等中的此类现象也都得到证实。库默 (Kummer, 1971) 专门就灵长类的社会进化, 发展了这个概念。

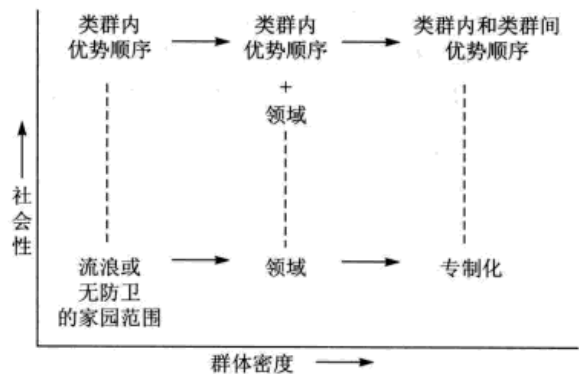


图 13-5 动物攻击行为尺度的主要模式。实线指真实尺度, 即通常观察到的个体表现型变异部分的转换尺度。虚线代表只有通过遗传进化才能发生的 (尺度) 转换, 它允许一个物种以一种尺度模式替换另一种尺度模式。

现存资料为动物攻击行为尺度的几种概括提供了可能。最清楚的案例是在诸如某种蜥蜴和啮齿类物种中发现的, 在这些物种中, 正常状态是个体单独或成对占据领域。当它们被驱赶到一起的时候, 这些个体组成的类群迅即走向专制或更复杂些的优势顺序 (见图 13-6)。在大多数此类案例中, 这种从领域性到优势系统的转变, 在本质上是表面的。在专制情况下, 一个个体实际上仍然保持自己的领域, 不过还同时宽

容其他个体的存在。这种转变不仅限于实验室中的实验。在墨西哥，埃文斯（1951）发现由大黑蜥（*Ctenosaura pectinata*）聚集的集群，生活在一水泥墙壁（隐蔽场所）上，它们从这里出发，冒险去附近的田园地觅食。至少有8个雄蜥组成一个优势等级系统，其中一个充当强悍的暴君角色。

虽然一些物种显示出的表现型变异代表了行为尺度梯度的实质部分，而利用了真实的行为尺度，但是许多其他物种会被固定在行为尺度梯度的一个点上。海狮、海象和其他有妻妾的有蹄动物的雄性，不



图 13-6 鬣蜥 (*Leiocephalus carinatus*) 中的专制优势。当鬣蜥这样一群正常的西印度群岛领域物种被迫聚到一起的时候，其中一个鬣蜥（位置最显眼）用卷起尾巴和其他威胁信号及其争斗来统治其他的鬣蜥（源自 L. T. 埃文斯，1953）。

管群体密度如何都用同样的强度保持领域。这种刚性的适应意义是一目了然的。这些动物的攻击行为的目标是单一的，那就是捕获得到妻妾。达到这个目标的方式及其遗传适合度的价值不受捕获场上动物密度的变化所影响。在此类案例中，动物行为梯度从一点到另一点通过进化而发生转换，但是，只有当已变化的环境条件改变了物种的最适社会方式才可能发生这种转换。

最后，图 13-5 中概括的模式在脊椎动物中发生非常普遍。据我所知，唯一的例外是某些鱼类。当鲑鱼 (*Salmo salar*) 和鳟鱼 (*Salmo trutta*) 被成群放入蓄养池中多到可以打断它们的领域行为的时候，它们不是转变成等级系统，而是聚成鱼群 (Kalleberg, 1958)。同样的转变也发生在一种日本鲑鱼，即香鱼 (*Plecoglossus altivelis*) (Kawanabe, 1958) 的高密度自然群体中。一个靠放电定向和通讯的物种，成群的裸背鳗 (*Gymnotus carapo*) 表现了与所有其他已知的脊椎动物相反的行为尺度：低密度时是优势等级系统，高密度时是领域行为 (Black-Cleworth, 1970)。有关无脊椎动物，包括昆虫的攻击行为的弹性和行为尺度存在的可能性等还没有系统研究。当这些特性确实存在的时候，那么，就有一个绝好的机会看到多种远远偏离标准脊椎动物模式的新类型的行为尺度的转换。

第14章 角色和职别

298 在德克海姆 (Durkheim) 和惠勒 (Wheeler) 所创造的原初的、似乎神秘的想象中, 社会是通过分化与整合的互补过程而进化成较为复杂的超级有机体。当社会变得越来越有效率、越来越庞大、越来越几何结构化的时候, 它的成员就特化成各种角色或职别, 而它们之间的关系就越加通过高级的通讯被精确地限定了。全新的生活方式——农业耕种、工业化、大量信息的储存、超远距离旅行等等——等待着能正确设计其成员劳动分工的社会的到来。甚至动作慢腾腾的蚂蚁也已经发明了农业和奴隶。

虽然远溯自查尔斯·巴特勒 (Charles Butler) 的《女君主国》(1609) 以来, 对社会昆虫中的职别已经有了清楚的理解, 但是, 动物学家对非人类脊椎动物中这种分化的基本原理的认识还是缓慢的。在传统上, 脊椎动物社会被看成是因年龄、性别、有时还因地位不同而彼此区别的个体的聚集单位。社会中的每一成员具有其自己性别的全部信息贮存, 并且占有大体上仅由两个参数限定的社会地位, 这两个参数是: 在优势顺序中的地位和在类群运动或防卫期间担当领导职责的倾向。但是, 与人类社会组织一比较, 就会把话题渐渐引到是否有更微妙的角色存在的问题上来。是否在较高级脊椎动物社会里也预示着存在一种人类社会最高级的劳动分工。这个重要问题仅仅是在 10 年前才开始得到解说的, 那时, 几位进行灵长类动物行为研究的学者, 突出的有霍尔 (Hall, 1965)、伯恩斯坦 (Bernstein) 和夏普 (Sharpe, 1966)、罗厄尔 (Rowell, 1966b) 以及加特兰 (Gartlan, 1968), 他们不满足于把优势概念的有效性当作描述社会的分析工具。他们从社会学借用了**角色 (role)** 这一概念, 这是生物学从社会科学汲取思想的第二个实例 (另一个实例是第七章所描述的社会化)。对于这个概念的含义和有用性几乎立刻就引起了迷惑和怀疑 (见 Hinde, 1974)。因此, 我们打算先用一种代表大多数著论者一致同意的方法尽可能界定角色和其他相关的术语, 由此开始本章的阐述是必要的。

角色 (role): 在同一个物种的不同社会中反复出现的一种行为模式。这种行为对该社会的其他成员产生影响, 包括通讯行为或间接作用于其他个体的活动——或者两者同时发生影响。一个动物像人类一样能够充当不止一种角色。例如, 它可以在调节争端过程中作为控制动物而发挥作用, 而在类群活动中它也可充当领导者。从理想化角度来说, 在动物可以被有意义地加以区分的范围内, 一揽子充分描述所有的角色会给社会下一个充分的定义。从最广泛的意义上来说, 在交配期间的雄性行为是一种角色, 母亲照养也是一种角色, 尽管事实上灵长类动物学家至今尚未发现用这种方式谈论此类行为会有什么用处。个体特异的行动不能构成角色; 只有类群中有规律反复出现的行为才能满足角色的标准。例如, 在类群周边附近不断监视捕食者的动物或一组动物是正在充当一种角色, 但是, 某个特定的雄性动物自己喜欢从某棵树上瞭望, 那就不是角色。因此, 在塞曼 (Saayman, 1971a) 谈到某个具体猴群中的 3 个雄性南非大狒狒的“各自角色”恰巧与它们间细微差别相吻合的情况时, 他就把角色的定义歪曲了。

职别 (Caste): 本身小于社会、或多或少严格限定于一种或多种角色的一组个体。凡在角色被界定为一种行为模式, 即一些特定个体可显示也可不显示这种行为模式的地方, 职别就被直接定义为一组以限定于某些角色为特征的个体。在人类社会, 职别是一遗传类群, 是一同族通婚类群, 是通过属于相同级别、经济地位或职业的一类群, 是通过风俗不同于其他职别所限定的类群。在社会昆虫中, 职别是任何一组具有特定形态或年龄类型, 或二者兼有的类型, 它们在集群中进行特定的劳动。它常常被较狭义地界定为在形态上不同和在行为方面专门化的一组个体。一个职别系统可以不建立在遗传差异基础上, 也可以部分地建立在遗传差异基础上。在无螫针蜜蜂的美蜂属 (*Melipona*) 中, 蜂后的确定是因为她是多基因位点体系中的完全杂合子, 而在大多数, 或所有其他社会昆

虫中，个体的职别纯粹是由于环境的影响而固定的。

行为多型 (Polyethism): 社会内各类别中，尤其是年龄、性别类别和职别中个体的行为分化。角色的发挥和职别的形成，二者自动导向了行为多型。在社会昆虫中，行为多型尤指劳动分工。按照“职别”一词的较狭义概念，在职别行为多型和年龄行为多型之间有时会有所区别：在前者中，形态不同的职别具有不同的功能；而在后者中，同一个个体不断变老时，它就从事不同形式的劳动 (Wilson, 1971a)。

角色的适应意义

某一社会内的行为分化可以用谨慎选择个体构成不同的群组 and 比较各群组的行为模式来加以准确的测定。表 14-1 和表 14-2 是用这一分析方法分别在蚂蚁的集群和灵长类的群中得到的结果。注意，这两个矩阵彼此十分相像。它们提供了用计量方法比较此类不同社会的手段，这种想法能够使我们获得一时的快意。蚂蚁的独立类别是职别，依赖类别是劳动分工；而猴群则分成年龄-性别类别和“角色形象”类别。但是，在这个水平上的区别是微不足道的。昆虫职别形成的基础是年龄、性别和个头大小，而它们在劳动分工中的地位同样可用“角色形象”加以表示。

在这两模式间的较深层次的差异在于：行为分化适应性的本质不同。我们要问：在什么水平上，自然选择对这些不同的角色形象起了定形作用？读者将会认识到，在社会进化中，类群选择这一中心问题有多种变换形式。在行为分化的全部重要意义被揭示以前，对于行为多型来说这一中心问题必须解决。对于社会昆虫来说，这个中心问题似乎已基本解决。昆虫的选择大体上是在集群水平上进行的。职别是为了利

他主义而产生的——它们为集群的利益而履行职责。职别和劳动分工因此可以用最优化理论来对待。但对于脊椎动物照例还是陷在模糊不清的泥潭中。血缘选择在诸如灵长类动物小的、封闭社会中无疑是很强的。因此，在一个单雄类群的成年雄性就能以利他主义的方式担当哨兵和保卫者的角色。它冒着受伤和死亡的危险去捍卫社会的利益。但是，它的角色与昆虫社会的捍卫者角色是大相径庭的，因为雄性脊椎动物总是捍卫它的后代。在脊椎动物社会中，大多数角色的扮演显然是自私的。发现食物的觅食者首先享受；来到新集群的雄性靠寻找较弱的对手来提高自己地位升迁的机会。每个

表 14-1 肉食螫蚊 (*Daceton armigerum*) 按头部宽度进行的劳动分工。(源自 Wilson, 1962b)

劳动类型	头宽 (mm)				观察总数
	1	2	3	4	
苏里南集群					
总蚁只数 (4月5日在人工巢穴中) ^a	13	60	20	90	102
尸体和垃圾处理 ^b	0	19	12	2	33
新鲜猎物在巢中肢解和食用 ^b	0	14	25	5	44
通过反哺喂养幼虫 ^b	8	15 ^c	3 ^c	1 ^c	27
参加卵-微小幼虫的堆放 ^b	24	3	0	0	27
野外觅食	0	0	4	10	14
特利尼达集群					
野外觅食 ^a	1	91	77	12	181
觅食途中休息 ^a	0	8	19	10	37
搬运猎物 ^a	0	1	1	10	12

a 数字指工蚁数量。

b 数字指工蚁活动次数，而不是指参加活动的工蚁数。

c 几乎由年轻而无经验的工蚁组成。

表 14-2 按年龄-性别分组对长尾猴群中若干行为类别的贡献率所表示的行为分化 (根据 Gartlam, 1968)

行为类别 (“角色”)	年龄-性别组				
	成年雄性	成年雌性	青少年雄性	次成年雌性	婴儿
领域夸耀	0.66	0.00	0.33	0.00	0.00
警戒；瞭望行为	0.35	0.38	0.03	0.12	0.12
得到友好的接近	0.12	0.46	0.04	0.27	0.12
友好地接近他者	0.03	0.32	0.00	0.47	0.15
驱逐领域入侵者	0.66	0.00	0.33	0.00	0.00
惩罚类群内攻击	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00
引领类群迁移	0.32	0.49	0.00	0.16	0.00

行为必须按对自己是否有利加以解释。只有当行为对个体的贡献（与类群适合度相反）得到估算的时候，才有可能把作为个体适应次要结果的角色与为最佳社会组织所“设计”的角色区分开来。与此同时，必须认识到脊椎动物角色的概念过于不严谨，甚至有误导的可能性。我们将探讨这个问题，但是，首先研究较为明确的昆虫社会和较低等无脊椎动物中的职别范例才是有益的。基本理论已经从这里开始，而最终将作为研究脊椎动物社会的参考。

职别系统的最优化

社会昆虫中的职别是一个大而复杂的题目，最近我在《昆虫社会》中评论过。对于那些对诸如职别决定生理学或白蚁与蚂蚁系统的详细比较等课题感兴趣的读者说来，本书将成为此类文献的导论和入门。这里，我们将仅仅思考两个普遍感兴趣的课题：蚂蚁

和白蚁的防卫职别与职别工效学理论。总体来说，前者叙述了社会昆虫中发现的特化和利他主义的极端表现；通过后者，可以接近最优化的问题。

在蚂蚁集群的高级多态现象情况中，尤其是完全没有中间态的完全二态现象，留下的两种类型在形态大小上明显不同，而其中较大类型的成员常常充任兵蚁，也常常充当别的角色。木工蚁属（*Camponotus*）和大头蚁属（*Pheidole*）的一些蚁种的兵蚁帮助收集食物，它们的腹部胀得大大的，装满了液体食物。最近的研究表明，它们的每克容量比它们较小的巢伴要大得多。因此，它们充当了有生命的储藏桶（威尔逊，1974a）。但是，头部和大颚明显地增大而使这些兵蚁的主要功能为防卫。兵蚁有三种形式，各具有一种防卫技术。在一种形式的兵蚁，使用大颚当剪刀和钳子：大颚大但很有特点，头大而重，呈心形，这些兵蚁擅长切割和撕碎动植物的表皮和剪除敌对环节动物的附肢。典型的例子是在火蚁属、寡蚁属、大头蚁属、



图 14-1 切叶蚁（*Atta cephalotes*）的一个兵蚁为一些较小的巢伴所环绕。图中所示的中等身材工蚁在巢外觅食最积极，而最小的工蚁更专注于巢内照顾。兵蚁体重高达 90 毫克，而最小的工蚁轻到 0.42 毫克（照片由 C. W. Rettenmeyer 惠施）。（此图占原书 p301 整版）

切叶蚁属(图 14-1)、木工蚁属、酸臭蚁属(*Zatapinoma*)和其他生物分类相关的属中发现的。惠勒(W.M.Wheeler)在他的“昆虫的相貌特征”短论中指出,这种兵蚁特殊的头部形状直接归因于颞的内收肌的扩大,这样使其颞具有更大的切割和碾压力量。兵蚁的第二种形式表明,镰刀形或弯钩形的大颞用来撕裂敌对者的身体。一些可怕的例子是行军蚁(游蚁属)和食根蚁(矛蚁属)的大工蚁,它们能同时又咬又螫,把大的脊椎动物赶走。兵蚁的第三种形式很少具有攻击性,代之以用头挡住巢穴的入口——确切地说,构成了一道生命之门。它们的头可能是盾状的(头角蚁族的许多成员),也可能是塞子形的[大头魅蚁(*Pheidole lamia*)和木工蚁属的几个亚属]。具有这些形式的兵蚁的集群多在有枯死或生活植物的洞穴中做巢,而它们切开入巢口的直径刚好比一个单体兵蚁的头宽稍大一点。在掘土蚁(*Camponotus ulcerosus*)的情况,建巢时在地表建造了一个纸板盖,留了一个大小和形状十分接近兵蚁头的单孔(Cteighton, 1953)。

蚂蚁的兵蚁行为常常是极端专业化和简单化的。集群防卫的有效形式是依靠这些兵蚁同其他职别相互反应的整合而取得的。北美巨额蚁(*Paracryptocerus texanus*)的阻塞型兵蚁淋漓尽致地例证了这个法则。到树穴的洞口比兵蚁的头稍大点,兵蚁就用具有沉重铠甲和饰有斑纹的头和胸部一起去堵,这时兵蚁的胸胀得大大的。兵蚁的头斜伸着,十足像是微型推土机的平铲。这个姿势,外加上它短而有力腿的猛推和猛拉足以让兵蚁把入侵者赶出巢穴之外。小工蚁觅食归来时就用触角去触摸兵蚁,使其卷缩让出足够的空间使较小工蚁挤进洞穴(Creighton 和 Gregg, 1954)。

在白蚁中发现的兵蚁也是最专业化的职别。蚂蚁和白蚁的兵蚁职别在解剖和行为上表现出许多趋同现象。我们在蚂蚁中发现了3个基本形式——剪切一破碎者、钻孔者、阻抗者——在各种白蚁中也存在。此外,在歪白蚁属(*Capritermes*)、新歪白蚁属(*Neocapritermes*)和近歪白蚁属(*pericapritermes*) (Kaiser, 1954; Deligne, 1965)中还有稀奇的“猛咬”兵蚁。它们的两颞不对称,这样的组织结构以便于颞内平面在收缩肌伸缩时可以相互碾压。

当它们的肌肉拉得足够猛的时候,两颞在彼此滑过时就会形成痉挛式的猛咬;我们碾滑手指,让中指从拇指上用足够的压力猛然滑过,其作用也是一样的。如果

两颞在坚硬的平面上一击,所产生的力足可以把兵蚁从空中甩到后面去。如果两颞如此打击其他的昆虫(这似乎是这种适应的主要目的),那么这是“致命的”一击,甚至在脊椎动物也是感到疼痛的一击。近歪白蚁属的两颞用如下方式作了特别改进,它用左颞单独出击,当目标仅仅出现在兵蚁头部的右侧时便于用右颞击中。

主要的战斗“专家”就是那些使用化学防卫物的兵蚁。非常原始的澳大利亚达尔文白蚁(*Mastotermes darwiniensis*)的有颞兵蚁从通向口腔的分泌腺生产出几乎是纯的p-苯醌(Moore, 1968)。当一个兵蚁咬了一个对手时,苯醌就和唾液中的氨基酸和蛋白质混合,瞬间生出一种黑色像橡胶似的物质,把对手缠住。过剩的本醌可能充作刺激物。这种白蚁各科中最大、最高级的白蚁科的有颞兵蚁为了达到同样的目的,已经独立地改良了唾液分泌腺。当原白蚁属(*Protermes*)攻击时,它们射出的纯白唾液滴分布在张开的两颞之间。当它们钳咬时,把液体撒满对手一身。总之,白蚁科的兵蚁的唾液腺比它们的同巢工蚁要发达得多,有时可以大到与身体其余部分不成比例。旋转土白蚁(*Odontotermes magdalenae*)的唾液蓄积向后胀以至充满了前腹部。拟刺白蚁(*Pseudacanthotermes spiniger*)的唾液蓄积盛满其腹部的9/10。毫不夸张地说,球硫白蚁(*Globitermes sulfurous*)的兵蚁是长脚走动的化学炸弹,它们的唾液蓄积填满了腹部的前半截。当攻击时,它们从口腔射出大量黄色的液体,见空气便凝结,把白蚁或其他猎物致命地缠住。如此的喷射显然是兵蚁收缩腹部发力形成的。偶尔,这样的收缩变得很猛烈以至腹部炸开,防卫液体四溅。

在另一个独立进化发育的过程中,鼻白蚁亚科的成员进行化学防卫却走向特有的、同样怪异的极端。在高级的鼻白蚁各物种中,头部的前额腺扩大了,而且头壳周围的部分拉长成了圆锥形的器官,大略像个兵蚁头前的大鼻子——因此,用“鼻形”来描述这个器官,用“鼻形兵蚁”来刻画这个职别(图 14-2 和 14-3)。大部分原始的鼻白蚁族的各个属,即合白蚁属(*Syutermes*)、角白蚁属(*Comitermes*)、原角白蚁属(*Procormitermes*)、近角白蚁属(*Paracomitermes*)和唇白蚁属(*Labiotermes*)都是典型的有颞兵蚁。处于系统发育中间的某些属,如缘白蚁属(*Rhynchotermes*)、矛白蚁属(*Armitermes*)的特征是它们长有钩形两颞和鼻形头壳。因此,这些蚁属的个体在防卫时具有“双重威胁”。根据桑兹(1957)的

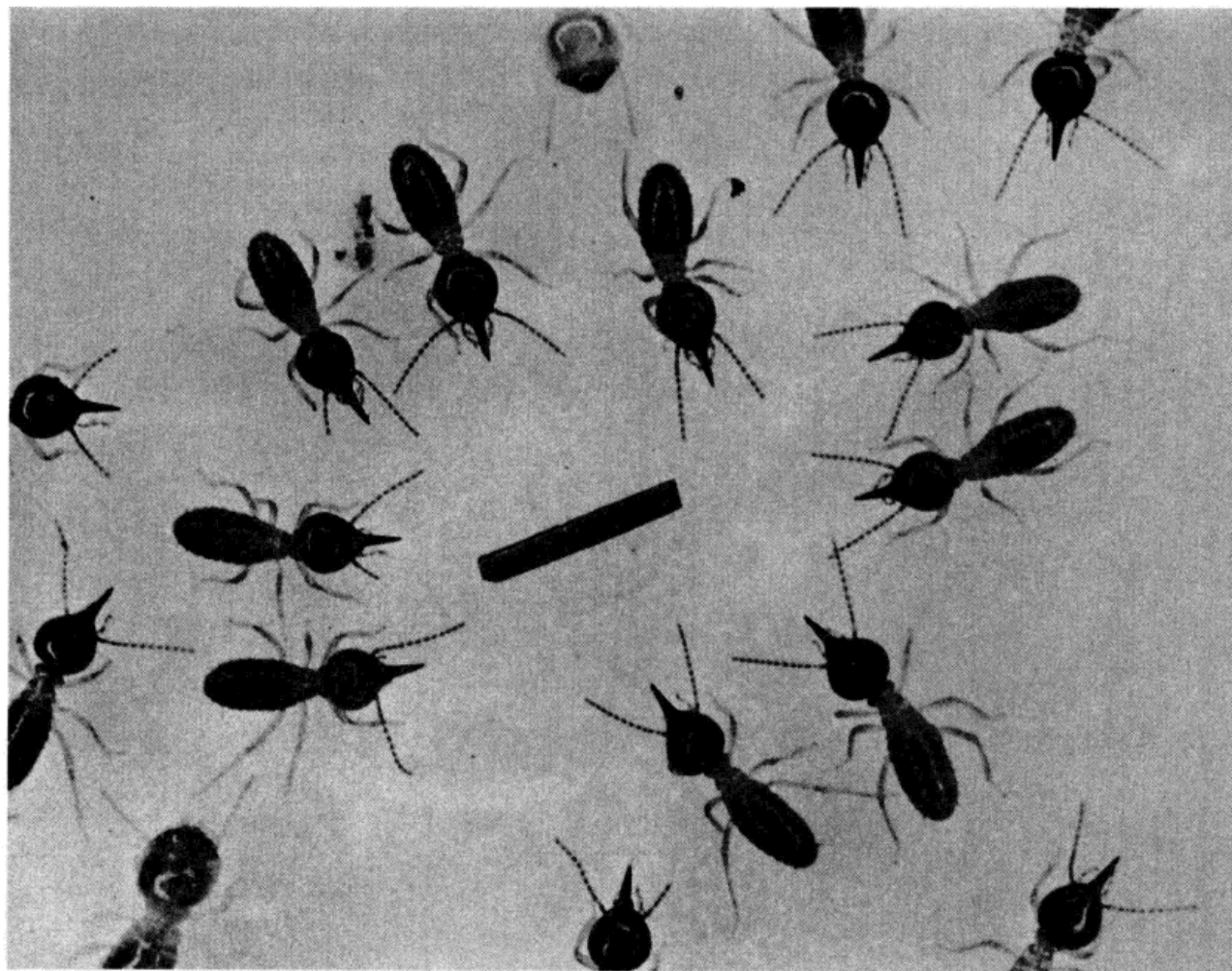


图 14-2 公共的防卫系统在鼻形白蚁中得到了最充分的表达。图中所示是托马斯·艾斯纳 (Thomas Eisner) 和埃尔姆加德·克里斯顿 (Irmgard Kriston) 做的实验, 觅食队列中的鼻形兵蚁已被一小柱形铁钉分散开, 这条铁钉由平台下的旋转磁铁操纵旋转。一些白蚁试图用从头部喷嘴似的“鼻子”喷射出黏性化学分泌物缠住小铁钉。两只工蚁 (以没有鼻加以区别) 位于兵蚁圈的后方: 一只在图的左下方, 一只在图的顶部。图中这些白蚁属于澳大利亚鼻形白蚁 (*Nasutitermes exitiosus*) (照片由托马斯·艾斯纳惠施) (此图占原书 p303 整版)。

研究, 鼻子在这个系统发育中间阶段有过两次进化。在几个独立的系统发育枝内两颧最终缩小了。鼻形兵蚁的极端形式是两颧变小而成为无用的裂叶, 至少有来自 8 个属的 9 个实例。这一趋同进化的明显波动, 连同热带地区高等鼻白蚁亚种的各种的多样性和丰富性, 都证明了化学防卫的鼻子技术是非常成功的。借助于颧肌肉有力的收缩点火的额沟“发射器”的帮助, 鼻形兵蚁能射出前额腺物质到很多厘米的距离。兵蚁的目标相当准确, 尽管事实上它完全是个瞎子。显然鼻形兵蚁定向方式的本质还未进行过研究, 但根据排除法, 几乎可以肯定实际上是嗅觉和听觉的作用。点火发射以后, 兵蚁在地面上擦其鼻并撤退进入巢内, 这显然是缺少足够的分泌物维持其连续地发射。因为

鼻形兵蚁能猛烈射击, 使敌人在相当远的距离丧失能力, 所以它们很少会被自己的分泌物缠住。它们因此比那些被迫在较近距离运用颧腺分泌物的其他白蚁种有更多的优势。根据艾斯纳 (1959) 的研究, 鼻白蚁的前额腺分泌物无毒, 只是捕捉技术手段而已。穆尔 (1964, 1969) 研究澳大利亚鼻白蚁后报告说, 那些防卫分泌物主要或全部由萜类化合物组成。易挥发物的主要成分是 α -蒎烯, 少量成分是 β -蒎烯、苈 (柠檬) 烯和单环同分异构体。“树脂质的”的东西由一些性质密切的多乙酰氧基双萜类化合物构成, 这类化合物一在空气中暴露就会不断凝固变黏。一旦这种挥发成分蒸发, 它们还成为一种报警物质, 当某个兵蚁向一个确定目标开火, 也可能会引发其他兵蚁发动攻击。

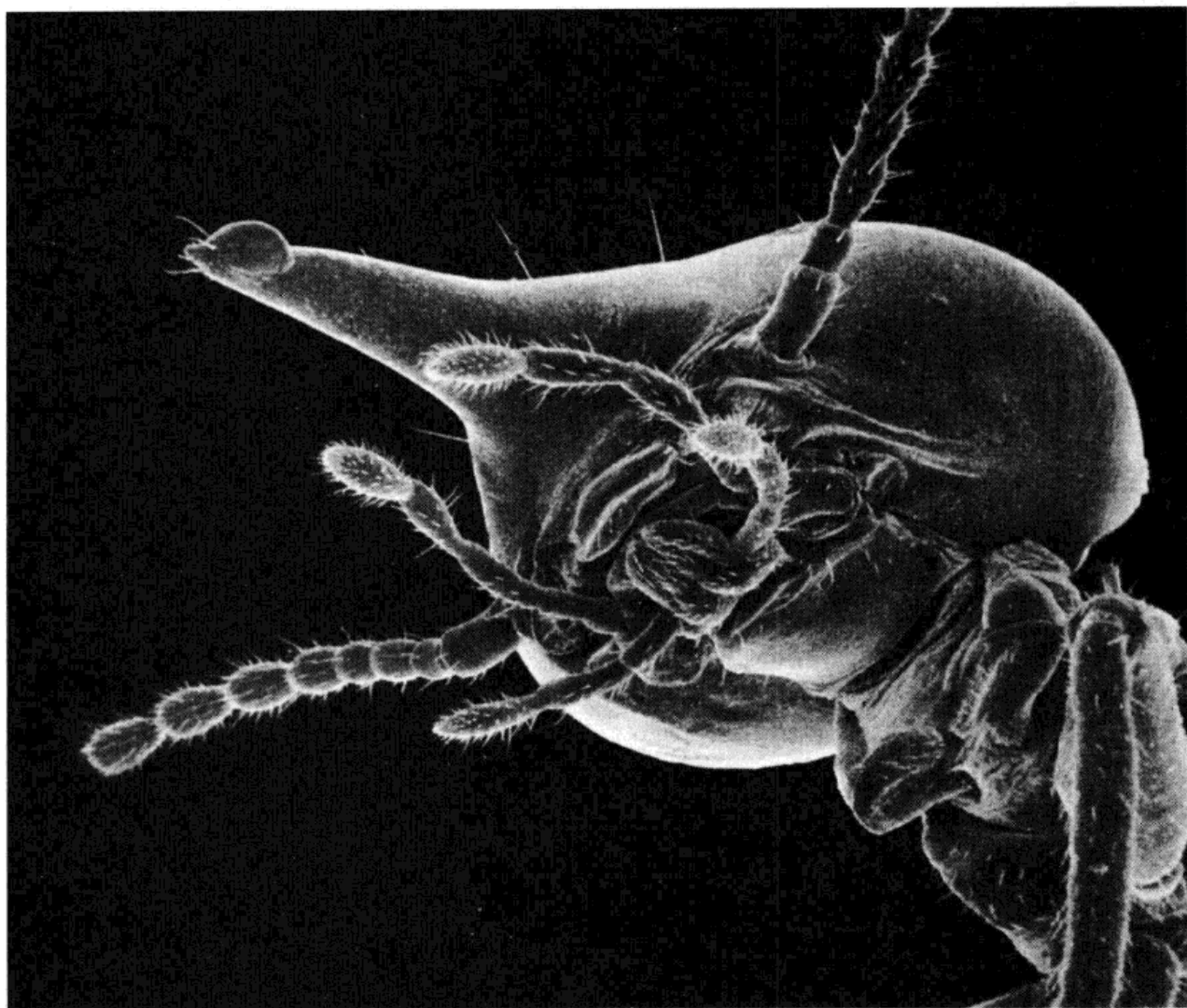


图 14-3 鼻形白蚁兵蚁从下方看的头部。在这幅把头扩大了 90 倍的电子扫描照片中，可以看到 1 滴防卫分泌物沾在鼻尖上（照片由托马斯·艾斯纳惠施）（此图占原书 p304 整版）。

一些蚂蚁和白蚁的极端兵蚁职别是那样专业化，以至于它们的作用无外乎是集群这个超级个体的一个器官而已。这些职别存在证明了把集群选择的过程作为一种选择机制的正确性，并且进而强调建立在该机制普遍有效的假设基础上的最优化理论看来是正确的。因为，如果选择大都是在集群选择水平上进行的，且工蚁相对于集群的其余成员大都是或全部都是利他主义的话，那么工蚁的数量和行为就会通过进化紧密地把集群适合度调节到最大值。在工效学发展的初期，我曾推断，成熟的种群在接近达到预定规模的时候，可以期望它们内部的各职别之比会接近最佳组合（Wilson, 1968a）。这样的组合就是当集群达到或接近最大化时，能使处女蚁后和雄蚁生产具有最大

速率的各职别之比。把社会昆虫一个集群的运行情况想象为相当于城堡中一个工厂的运行情况是有帮助的。由于处女蚁后和雄蚁留守在巢内，又被敌对者和自然环境的无常变化所烦扰，为了确保巢内食物尽可能快速有效地转化成处女蚁后和雄蚁，这时集群必须派遣觅食者出巢收集食物。有性蚁繁殖的速率是集群适合度的一个重要因子，但不是唯一的因子。可以假设我们正在比较属于同一个蚁种的两个基因型。如果我们占有下列全部信息：蚁后和雄蚁离巢婚飞开始后这两个基因型的存活率；交配成功率；受孕蚁后的存活率；各蚁后所建各集群的增长率和生存率，我们就能够计算出这两个基因型的相对适合度。当然要获得这样充分的资料是极困难的。但是，为了使工效学的

初步理论得到发展,摆脱对成熟集群的这些比较是可能的。为了达到这样的目的,还有保持准确性,我们有必要取集群在非成熟期这两种基因型间成活率的差值,并把这一差值作为单个加权因子。通过令这个差值为 0,虽然牺牲了结果的精确性,但不会丧失一般定性结果的可能性。现在,我们只涉及成熟集群,并且根据人们的惯例,有性形式的总产量就成了集群适合度的精确测量值。集群水平选择在集群内部形成群体特征的作用现在就清晰可见了。例如,如果属于一个基因型的几个集群在它们生命期内平均每个集群有 1 000 个不育工蚁,和能繁殖 10 个处女蚁后,而属于第二个基因型的集群每个集群平均来说只有 100 个不育工蚁,但有 20 个处女蚁后,则第二个基因型的适合度就会是第一种基因型的 2 倍,尽管其集群规模较小。结果,选择就会使集群的规模缩小。第一个基因型的较低适合度可以归因于成熟集群较低的存活率,或每个存活下来的集群有性蚁平均繁殖较少,或两者同时。重要之点是繁殖率可期望使成熟集群大小(或规模)固定和使组织这个繁殖率达到最大化。

有性形式的繁殖大多是由整个成熟集群在它的城堡—工厂运行期间所犯“错误”决定的。一个错误是在一些有潜在危害的偶发事件没有成功应对时酿成的——一个捕食者侵入蚁穴内部、巢壁中的裂痕足够长久使得巢室的卵枯萎、饥饿的幼虫缺少照料等。因某种类型的偶发事件所犯错误的代价是某种犯错的次数乘每次错误使蚁后的减少数的积。有了这个正式的定义,就可能用一种直截了当的方式推导出的一套关于职别的基本定理。在一个特定的模型中,蚁后的平均产量看成是其集群摄食面积的产量可能给出的理想蚁后数量与未能克服一些偶发事件所失去蚁后数量的差。(这个模型可以变换加入其他一些适合度分量而不会改变其结果。)我认为社会昆虫面临的进化问题可作如下解决:集群生产出各职别之比使将蚁后的产出最大化。为了按照简单的线性程序来描述这个解决方案,按照上述说法的另一形式来重申这个方案是必要的:集群进化的各职别比是使集群产生给定的蚁后数而使工蚁数达最小化。换句话说,目标就是

使能量支出最小化。^①

最简单的情况涉及两个其代价超过假定的“容许代价”(超过这一代价就会发生选择)的偶然事件,同时涉及两个职别,而这两职别的有效性与这两偶然事件的差异有关。从这个最简单的情况产生的推论能延伸到任何数量的偶发事件和职别。

最重要的步骤是把一个集群内在给定时刻的两个职别的总重量 W_1 和 W_2 与两个偶发事件的频率、重要性以及它们处理紧急任务的相对有效性联系起来。把这个问题看成是能量支出的最小化(见威尔逊, 1968a), 这个关系就可以用下列线性形式来给出:

偶发事件曲线 1

$$W_1 = \frac{\ln F_1 - \ln k_1 x_1}{\alpha_{11} \ln(1 - q_{11})} - \frac{\alpha_{12} \ln(1 - q_{12})}{\alpha_{11} \ln(1 - q_{11})} W_2$$

偶发事件曲线 2

$$W_1 = \frac{\ln F_2 - \ln k_2 x_2}{\alpha_{21} \ln(1 - q_{21})} - \frac{\alpha_{22} \ln(1 - q_{22})}{\alpha_{21} \ln(1 - q_{21})} W_2$$

W_1 是在平均集群大小中职别 1 所有成员的重量。

W_2 是在平均集群大小中职别 2 所有成员的重量。

F_1 和 F_2 是对偶发事件 1 和 2 最大可容许代价。

α_{11} 是在偶发事件发生期间, $\alpha_{11} W_1$ 所给出的职别 1 成员与偶发事件类型 1 发生接触的平均个体数的一个常数。

α_{12} 是在偶发事件发生期间, $\alpha_{12} W_2$ 所给出的职别 2 成员与偶发事件类型 1 发生接触的平均个体数的一个常数。

α_{21} 和 α_{22} 是对应偶发事件类型 2 与上述两个参数相似的常数。

q_{11} 是职别 1 的一个工蚁在遭遇偶发事件 1 时成功反应的概率。

q_{12} 是职别 2 的一个工蚁在遭遇偶发事件 1 时成功反应的概率。

q_{21} 和 q_{22} 是遭遇偶发事件 2 时出现的以上两种概率。

x_1 和 x_2 分别是应对偶发事件 1 和 2 每次失败所带来的平均代价(在这种情况下,用处女蚁后未繁殖来

① 莱文斯(Levins, 1968)为了使这些定理与其一般的各适应度理论联系起来,他根据与这里相反的形式重新推出了这些定理。他的方法具有教学上的优点,但是,与一些重要的行为现象联系起来是较为困难的。——作者注

测定)。

k_1 和 k_2 分别是在一个给定的时段里偶发事件 1 和 2 出现的频率。

使用惯常的有关具体简单的行为概念, 我已经提供了如此大量的细节来阐明偶发事件曲线可能呈现的一种特殊形式。事实上, 没有画出任何实际物种的偶发事件曲线。当前, 详述偶发事件和测量它们对自然群体的影响所需要的步骤在技术上是繁杂的。重要之点是在可设想条件的最大范围内, 偶发事件曲线是线性或接近线性的, 或至少能用线性形式进行图解。

职别最适组合是这样一种组合, 即使不同职别的总重量达最小, 而各偶发事件的总代价保持在最大容许水平。在进化过程中, 实现职别最适组合的方法是可以作如下设想: 任何产生接近最适组合的新基因型, 也是增加蚁后和雄蚁净平均产出的基因型。根据工效学原理, 集群消耗的每单位能量所产生蚁后和雄蚁的平均数会增长。尽管具有新基因型的集群与其他集群含有大致相同的生物量, 但是它们的平均净产出还是较高的。结果, 新基因型在集群水平选择中是受益者, 物种在整体上将不断进化而接近职别最适组合。

图 14-4 中给出了解决职别最适组合问题方案的一般形式。业已表明: 行为面对一组不同类型的偶发事件可分类成一对一对应的若干组的反应。如果这个概念仅仅大致符合真实情况, 也足以发展工效学的基本理论。例如, 在图 14-5 和 14-6 中的曲线图显示, 只要偶发事件以相对恒定的频率发生, 那么对物种如下的进化, 即对于每类偶发事件都有一个特化职别予以反应, 是有利的。换句话说, 甚至在损及其他任务的有效性为代价的情况下, 也会产生一种职别以对某类偶发事件做出适当反应。

图 14-7 展示在各职别进化过程中出现的一种令人惊奇的可能结果。这个结果是作为下面问题的答案而衍生出来的: 如果各职别的趋异和增殖是在集群水平上所期望的选择结局的话, 那么, 为什么它们在整个社会昆虫里没有达到较高的限度? 事实上, 这些性状(职别)在属与属, 甚至种与种间的差异都很大。符合这一结果的唯一答案是, 正如在大多数进化系统中一样, 一个物种所达到的各种水平都是各种对立着的选择压力之间妥协的结果。必然抵制增殖和趋异的

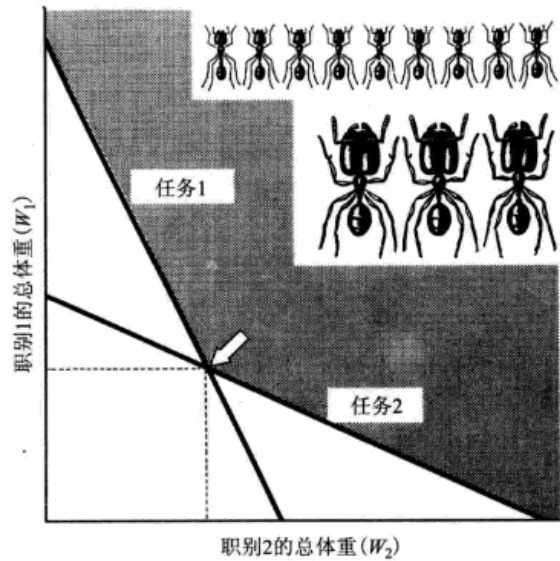


图 14-4 这个图解展示的是解决进化过程中最适组合问题方案的普遍形式。在这种可能性最简单的情况中, 两类偶发事件(“任务”)由两个职别应对。按每个职别中所有个体的总体重测量的集群最佳组合由两个曲线的交叉点给定。偶发事件曲线 1, 标记为“任务 1”, 给出了两个职别体重 (W_1 和 W_2) 的组合, 这个组合是在生产蚁后期间由于偶发事件类型 1 的存在, 欲使体重消耗保持在临界水平上所需要的; 偶发事件曲线 2, 标记为“任务 2”, 给出了对应于偶发事件类型 2 的两个职别体重 (W_1 和 W_2) 的组合。两个偶发事件曲线的交点决定了 ($W_1 + W_2$) 的最小值, 这个值是由于这两类偶发事件的存在维持体重消耗在临界水平上所需要的。这个模型可以被修改用来预测各种环境变化对职别比例进化的效应(源自 Wilson, 1968a)。

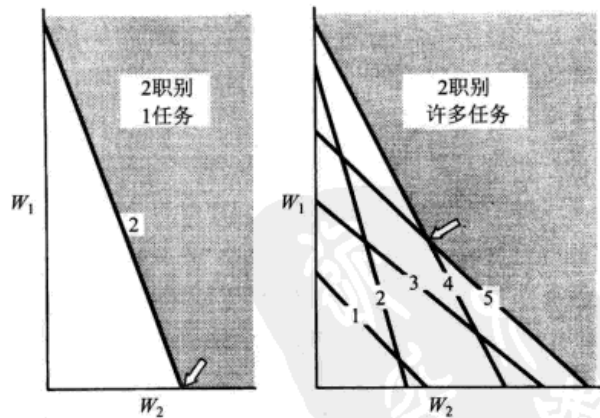


图 14-5 左图表明, 当职别数多于任务数时, 则在进化中职别数会减到与任务数相等(在该情况是去掉职别 1)。右图表明, 如果任务数多于职别数, 则最适职别数完全是由涉及集群最重要的那些偶发事件数(等于或少于职别数)决定的(在该情况是任务 4 和 5)(自: Wilson, 1968a)。

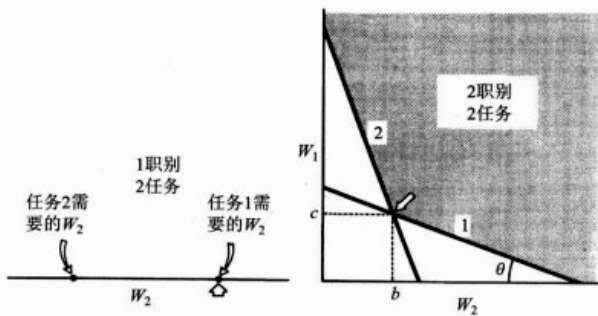


图 14-6 在职别数达到与偶发事件数相等之前，总是有利于物种的新职别的进化，并且每一职别唯一地对应于一个偶发事件。这个定理通过比较本图中的 2 个坐标图得到了确认。在右图中，由于增加了职别 1，工蚁的总体重从 a 变成了 $b + c$ 。因为职别 1 专门对付任务 1，所以 θ 是锐角；因此，对所有 a 、 b 和 c 来说， $a - b > c$ 和 $a > b + c$ (源自 Wilson, 1968a)。

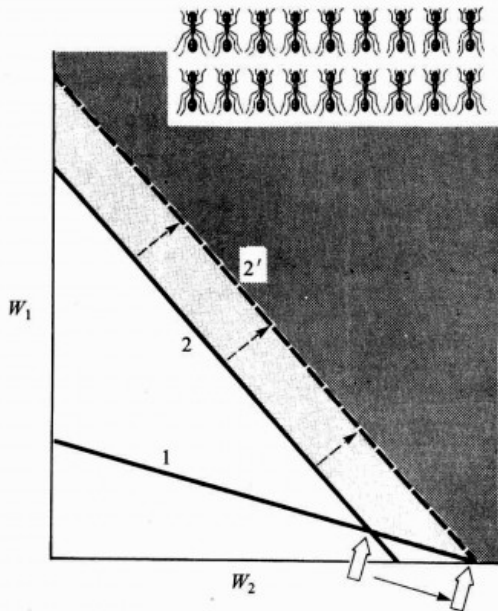


图 14-7 环境的长期变化能引起一个职别的进化消亡，甚至当该职别专门执行的任务仍旧是常见和重要的，也是一样 (源自 Wilson, 1968a)。

明显压力是环境波动。从图 14-7 中我们可以见到，如果一个职别取代另一职别不是以很专业化（而是以数量优势接管任务）的方式实现的，那么长期的环境变化会使这一职别消亡。在这个例子中，偶发事件 2 的频率（或重要性）的增长足以使其偶发事件曲线偏移向 W_2 轴的偶发事件曲线 1 截点的右方。结果，职别 2 需要对付偶发事件的工蚁数也多于对付偶发事件 1 的工蚁数。现在职别 1 的存在降低了集群的适合度，如果环境变化具有持久性，那么，职别 1 将可能被集

群一水平选择所消灭。在这种情况下，物种跟踪环境而获得了新的最适职别组合，恰巧这时消灭了被取代的职别。因此，如果环境的一些关键要素正在以缓慢的速率变化足以让物种跟踪，而另一些太快就不允许单个职别高度专业化，那么职别的数量 and 专业化程度就会保持在低水平。

在另一个水平上，环境的关键要素的变化可能太快，以至在遗传上无法跟踪，然而，也可能太慢，使每一集群在生命期间不能提供一个一致的平均数。在这种情况下，一个专业化的职别组合可能还不如少数非专业化的职别更能适应新的环境条件。

这种形式的工效学理论也揭示出：根据集群水平选择的结果与根据个体水平选择的结果可以正好相反。如图 14-8 和 14-9 所示，在职别专业化的优先程度和由于环境的给定变化所引起的最适职别组合变化的量值间存在一种关系。图 14-8 代表的职别是相对非专业化的，所示的任务 2 不常见（或不重要）；这个导致了该偶发事件曲线向原点方向移动，但其斜率没有改变。结果，最适职别组合从占优势的职别 2 变成了占优势的职别 1。相反，图 14-9 中所代表的职别都高度专业化，偶发事件曲线的转变几乎没有产生职别比的变化。这两个模型导致这样的结论：起初具有非专业化职别的物种平均看它们的职别较少，职别比例变

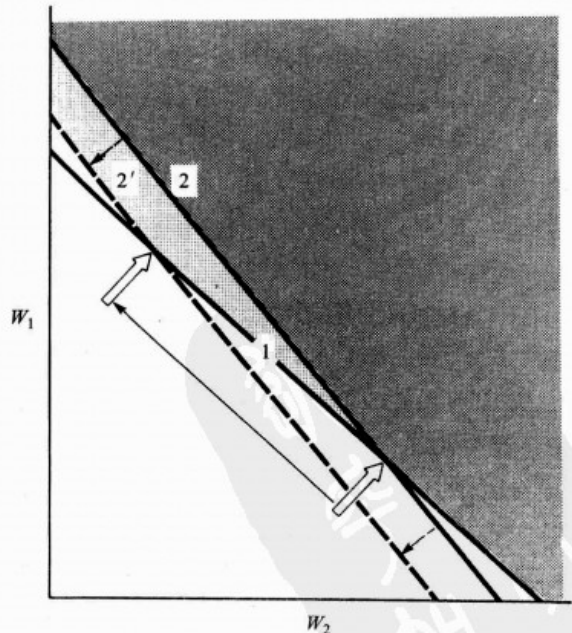


图 14-8 如果职别相对不专门化，经过小但长期的环境变化将最终导致最适职别比的大进化 (源自 Wilson, 1968a)。

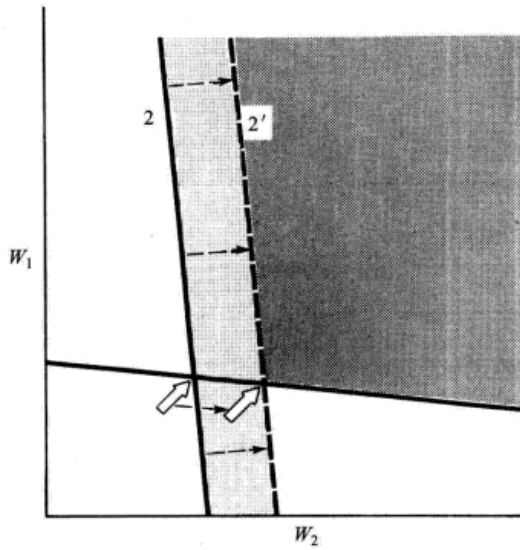


图 14-9 聚集在一起的职别越是专门化，面对长期的环境变化的最适职别组合将出现的进化变化就越少（源自 Wilson, 1968a）。

化较大，而环境波动时这种影响还会加大。如果各职别越能代表最适职别组合（不管环境长期变化如何），则可以说这些职别越专业化，就越具有保守性。这里我们获得了集群—水平选择的一个特有的理论结果，即与个体—水平选择的相反结果。因为在以为个体选择为基础的经典群体遗传理论看来，面临环境的长时段波动时能存活下来的，正是普通的而不是专业化的基因型和物种。

集群—水平选择的第二种特殊结果涉及在给定职别的效率和数量间的关系，见图 14-10。在进化的过程中，如果一个职别效率增加，而另一个没有增加，那么效率高的职别的总重量就会按比例降低。换句话说，集群—水平选择的预期结果正好与个体选择的结果相反，因个体选择是效率较高的类型得到增加。

工效学理论的检验并不容易。界定偶发事件和测量偶发事件在自然群体中的影响将需要比从前更加密切关注昆虫集群生物学。现在，我还是看不到除了这种方法之外还有什么方法可以深入探讨职别的进化，或者至少还看不到可以通过某种另外的更为明智的工效学理论指导下的类似研究。

有少量的间接经验性证据与刚提出的工效学定理相关。例如，在蚂蚁一些系统发育枝上随后有职别（如兵蚁职别）消失现象，就是这样的情况。虽然这在理论上是可能的，但还缺少实例证明。第二件更有启发意义的证据是这样的事实，即形态不同的蚂蚁职别在

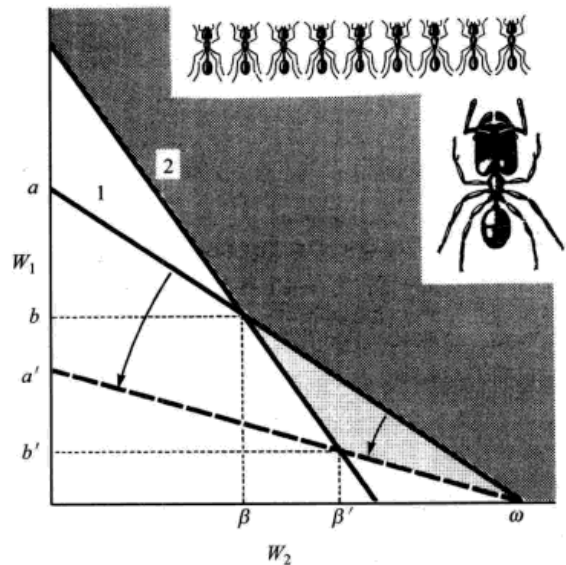


图 14-10 如果一个职别在进化过程中提高了效率，而其他职别没有提高的话，提高效率职别的总体重将相应降低。集群水平选择与个体水平选择的理论结果恰好相反，而后者是倾向于增加高效率职别的表现型（源自 Wilson, 1968a）（此图在原书 p310）。

热带蚂蚁区系中要比温带蚂蚁区系中更为常见。这条规律是与如下推理一致的，这就是职别总是倾向在进化过程中增殖，但随环境波动同时缩减，而缩减的程度与波动的程度是成正比的。第三件与理论一致但远未证实的事实是，最专业化的职别主要都是在热带的属和种中发现的。一些蚂蚁属，如巨额切叶蚁属 (*Patacryptocerus*)、大头蚁属 [扁大头蚁亚属 (*Elasmopheidole*)]、背刺蚁属 (*Acanthomyrmex*)、酸臭蚁属和木工蚁属 [短足蚁属 (*Colobopsis*)]，以及一些白蚁属，如鼻白蚁属、奇白蚁属 (*Mirotermes*)、刺白蚁属 (*Anacanthotermes*) 和歪白蚁属等稀奇的兵蚁，差不多都是限于热带和亚热带地区。温带蚂蚁物种的多态现象，以大头蚁属、火蚁属、单蚁属、袋蚁属 (*Myrmecocystus*) 和木工蚁属的一些成员为代表，占优势的基本上是体形变异所产生的较简单的形式。由下述定理出发，这种气候关联是可预见的，这就是现存职别的专业化，在遇到环境波动所构成相反选择压力的阻挡以前应该无限增强。

肖夫 (Schopf, 1973) 指出，工效学理论也可应用到无脊椎动物集群中的游动孢子分化和劳动分工的研究。在构成旧苔藓动物门主要成员的外肛苔藓虫中，一些游动孢子多像鸟喙 (鸟头体)、鞭子 (振鞭体) 和其他奇异的形状 (见第 19 章)。初步研究表明，

每种类型都有构造用来赋予专门作用的特殊行为。游动孢子的多态现象在大多数稳定的环境状态下发育最充分。这种情况在来自热带、北极和深海的 75% 的抽样物种中都有发现。相反, 从我们研究的海口等环境缺少稳定性的地方所搜集的抽样物种则缺少多态现象。

脊椎动物社会中的角色

我们现在可以考虑在脊椎动物社会中有关角色的关键问题了: 根据与无脊椎动物职别类似定义的行为模式, 对脊椎动物个体的年龄、性别和其他类别进行分类时, 会把这种分类进行到何种程度呢? 换句话说, 脊椎动物社会存在工效学吗? 正如前面所指出, 就行为分化来说, 其答案决定于类群选择的强度。

解决这个问题的最好方法可能是把动物的行为差异分成直接和间接两种角色。直接角色是一个亚类群有利于其他亚类群和因此有利于整个类群所展现的一特定行为或一组特定行为。间接角色仅仅是使展现行为的个体受益而对其他亚类群是中性的甚至具有破坏性的行为。类群选择有利于直接角色, 或者至少不会危及直接角色。但它能损害个体和个体的后代, 正像在无脊椎动物集群的蚂蚁职别和游动孢子的活动一样。在这种情况下, 有利的类群选择差不多一定会发生。在增加类群存活或至少不是削弱它的同时, 直接角色或许会增强个体适合度。得益于类群选择的直接角色, 受制于充当这一角色个体数的工效学最适化和这一角色表达的强度。当卡特兰 (1968) 用角色的术语对灵长类社会作如下描述时, 其心中想的什么是非常清楚的: “类群是一个适应单位, 是由生态压力决定的适应单位的现实形式。与特殊生态条件关联的不同角色是由不同的动物扮演的。” 相反, 间接角色只是由一些但不是所有社会成员所能显露出来的自私行为的结果。如果个体遗传选择的量值至少相当于类群消亡 (与个体遗传选择相反) 速率的话, 那么角色将保持为平衡多态状态 (见第 5 章)。但是, 就社会总体而言, 在工效学上间接角色绝非是最适的。

非常明显, 在所界定的非人类脊椎动物中, 大多数在本质上都是间接角色。我们来看看欧洲林鸽群中的“领航者”。这些导航者成为觅食队列的先头部队,

但是, 它们处于这样的位置是因为处在控制中心的优势鸽决定的。因为它们不断地回头张望前进中的类群, 所以, 它们吃得少, 在艰难的日子里, 它们更常常挨饿 (Murton et al, 1966)。一些研究者谈到这类角色的年轻鸟类和哺乳动物时, 称它们为物种分散剂, 因为它们扩展新领域和在群体间交换基因。当一些个体确实是在年轻远离家园旅行时, 差别普遍来自于他们在出生地的从属地位。其适应的基础是这个给年轻动物以获得新领域或在新的地方升迁到优势地位的较大机会。年轻动物担当决定群体动力和基因流的角色可能全部都是间接的。印度果蝠 (*Pteropus giganteus*) 在亚洲森林的某些树上在白天形成大的聚群。每个雄猴有自己的栖息地, 其从属个体占低枝而居, 由此对地栖捕食动物来说, 它们最为暴露。从属的雄猴通常第一个发现危险, 就用情绪焦躁的走动给猴群其他成员报警。它们成为整个类群的非常有用的哨兵 (Neuweiler, 1969), 但是, 它们的角色很清楚, 在本质上还是间接的。雌性阿拉伯狒狒的个体大小为雄狒狒的一半并从属于雄性。当狒狒群在金合欢树丛中取食时, 雄性抢先采食花朵和种子, 而雌性则捡食无法支撑雄性体重的小树枝果腹 (坎默 Kummer 1971)。狒狒两性在充分利用食物资源时表现出来的“角色”是非常分明的, 但在刚刚定义的意义, 它们仍然是间接角色。相似的例子不胜枚举。

直接角色在脊椎动物中极难找到。非洲成年野狗明显是按照有利于整个狗群的方式进行劳动分工的。成年狗, 包括哺乳的母狗, 在追猎过程中始终都跟在小狗的后面, 而且成功地捕到猎物的野狗回到洞穴后, 会把肉反哺给小狗。成年雄性獾彼此合作, 在獾群周围警戒巡逻给人留下非常深刻的印象; 当青少年獾发出警报或躁动时, 靠近的成年獾就去查究原因。如果查究者反应同样强烈, 其他成年雄性就会冲过去帮助它 (Rowell 1967)。山地大猩猩的银背雄性在它们所领导的群中担当着多重角色。当一个群失去雄性首领时, 这个群就会寻找新的首领 (Schaller, 1963)。也许山地大猩猩通过其群募集另一雄性继承首领地位的努力是最强有力地反映角色直接本质的证据了。

除了直接角色外, 在脊椎动物中也有职别吗? 如果类群选择足够强, 就不存在职别系统不能进化的理由。像大多数社会昆虫一样, 它们甚至可能有一个纯

粹的生理基础。如果在这种情况下,动物个体起初就会具有同样的潜能而发育成任一职别。一旦某个动物跨过了生长和分化的某个阈值,其职别就会固定一个时期。虽然生理职别系统直观上看似乎在进化过程中是最易产生和最易最适化的,但是,我们不可低估影响行为某些方面的基因以平衡多态状态存在的可能性,因为这些基因携带者有利于非携带者,因此也有利于整个类群。这些基因可以是利他的,也可以是非利他的,也就是它们可以阻碍或加强个体一水平的选择。要是换另外一种说法,那就是相对强大的类群选择可利于社会内而不是社会间的遗传多样性进化。一个各种基因接近工效学组合的社会,其遗传适合度就会比远离此种组合(其中包括具有较少遗传多样性的组合)的社会为高。但是,通过选择,特定的基因频率比特定的基因更难保持,因为,这些特定的基因能单个地参与生理职别系统。

如果这种情况存在,脊椎动物的职别应在社会内以可预期的频率反复出现不同形式的生理或心理类型。其中某些类型在行为上可能是利他的:提供不同服务的同性恋者;构成保姆、自我牺牲和繁殖能力低下的献身者的独身“处女姑妈”;等等。这一职别假设最直接和最行之有效的检验方法,是看社会内的基因型方差是否超过了关系密切的非社会性或至少是社会性差的物种类似样本的基因型方差。如果没有超过,那么,这个假设就被否定了;如果超过了,这个假设就得到了支持但仍未证实。在具有较大方差的社会内若还具有较高的遗传多样性,则就指出了该社会具有遗传职别系统的可能性。虽然特里维斯(Trivers)近来关于亲—子冲突的理论工作设想把独身和其他自我牺牲的行为类型作为脊椎动物血缘选择的一个可能结果,但是,脊椎动物学家显然还未有意识地调查这些可能性(见第16章)。证据是稀少的和模棱两可的。约里库尔(Jolicoeur, 1959)报告说狼的群体在大小和毛色方面具有高度多态性,而福克斯(Fox, 1972)已经完成了对同一窝狼成员在反应能力、探索行为和捕杀能力方面存在巨大差异的侦察。另外一些著者评论过非洲野狗群中存在的惊人差异;评论过狒狒和黑猩猩中面部表情的巨大差异,使得人类观察者能一眼就可识别不同的主体。对这样的变异有几种不同的解释,但至少它与高等哺乳动物社会中的遗传职别假设是一致的。

因此,脊椎动物社会中存在直接角色和职别的证据只局限于最具有社会性的哺乳动物。这个局限性使角色作为科学概念的使用存在相当大的异议。“角色”这个术语可以直观地和可变化地当作隐喻来使用,但是,在最近的将来还不可能获得确定的适用定义。间接角色的分类仍然还是一个可怕的——也许是无益的——任务。经过一良好的开端后,对灵长类已建立了一简单的分类系统。一些著者,如伯恩斯和夏普(1966)以及克鲁克(1971)等实际上把角色与角色表征等同起来。这种分类是根据年龄、性别,也许还有一些有价值的社会性状进行的,然后在统计学上对其一些特有的性状也进行了研究。这样对“角色”就作了如下推论(分类):控制雄性、二等雄性、孤独雄性、中心雌性、边缘雌性等。相反,加特兰(1968)把角色与社会行为等同起来,分为:领域警戒、用友好方式接近其他群的成员等等。当这些互不相关的分类汇集在一起的时候就成倍地增多,并且由此以指数速率增加了混乱。而且,在缺少以工效学为基础的适用定义的情况下,一种分类中的类别正好一直分到类群成员这一级,塞曼(1971a)和费迪根(Fedigan, 1972)等的分类已经接近了这一步。

作出上述评论不是怀疑这种社会行为分类和行为特征分析的价值。这里全部的意思是说,它们的名字是对的,但被不必要的一些角色的关联弄得混乱了。如果这是实际情况,那么,是否可以说角色的概念在脊椎动物社会生物学任何地方都适用呢?回答是充分肯定的。有少数几个社会行为模式可方便地插入一些角色,并在某些脊椎动物社会的分析中可作为分离因素处理。我们现在对其中两种模式,即领导和控制进行简要的评述。唯一要记住的是:每一模式都是各行为的异质性汇集,而这些行为是根据物种的功能大致定义的;并把每一模式指定为角色,这是因为其社会一个亚类群对它的利用,都会影响到整个类群的行为和利益。

领导

当动物学家谈到领导时,他们的意思常常是指在运动中领导类群其他成员从一个地方到另一个地方的简单活动。在许多情况下,这种角色是临时的,甚至是偶然充任的。鱼群,如鲱鱼和银汉鱼是被整个鱼群运动碰巧带到前头外沿的鱼所“领导”。个体常常

312 试图向内转向鱼群中央，以至把第二排鱼带向了前方。当鱼群遇到了捕食者或不可通过的障碍时，其成员就会单个地逃离。结果，整个鱼群滚向一边或倒转方向，这时处在边上或最后面的鱼就成了新的领导者。(Shaw (1962)。最无组织的鸟群，例如八哥的觅食群就以相似的方式移动，其领导者常常是最快的飞行者 (Allee 1942)。在斑尾林鸽和寒鸦群中，在特殊环境是最有经验的鸟领头，其他随后 (Lorenz 1935; Collias, 1950)。大型有蹄动物中的领导者也是临时的和在特征上是变化的。驯鹿群的前锋主要是由胆小和烦躁不安的鹿组成，它们首先停止吃食，首先休息和反刍，又首先再次起身 (V. M. Sdobnikov, in Allee et al, 1949)。在印度的斑鹿 (*Axis axis*) 和白肢野牛 (*Bos gaurus*) 群中，雌性占优势，领头的是成年雌性或雄性。而在遭遇危险时，走在最前面的第一个斑鹿打开道路奔逃，其余的随后跟上 (Schaller, 1967)。

一些哺乳动物物种具有较强的领导形式，与人类担当的角色更相一致。当狼群成一列纵队前进时，其中某些个体中的任何一只狼都可以成为领导。但是，在追捕时则由优势公狼指挥。它指挥攻击猎物，有时其他狼放弃它仍坚持追捕。在米克 (Mech, 1970) 观察到的一个事例中，一个公狼通过转身和突然扑向后面的狼使狼群停了下来。优势公狼领头向入侵群挑战。赤鹿群比其他大多数有蹄动物群组织得更精良。可育的雌赤鹿领导其类群，它的追随者有时甚至包括年轻的牡鹿；更年轻一些的可育雌赤鹿位于后面 (达灵 Darling, 1937)。非洲象群组织方式几乎一样。山羊队也有高度的结构。除非在发情期，成年公羊和母羊通常是分开的，每一类群由个头最大的和年纪最长的领导 (Geist, 1971a)。

在一些物种中，领导职务根据不断变化的情况用可预料的方式不时地从一个个体或亚群转到另外一个个体或亚群。斑马家系类群虽小，但却组织成很强的优势等级系统，最优势的雄性地位最高。斑马群去水坑时，牡马领头；但离开水坑后，则由优势牡马领头，牡马在后 (Klingel, 1968)。这个转换看来是适应的，因为它总是把牡马放在家系成员和水坑之间，而水坑处是大量捕食动物集中的地方。一年生小牛所经历的模式转换就不容易解释了。当牛群正在随便和自由自在走动时，中高等级的个体较靠前，而靠前的牛通常承担实际领导。但是，当牛群被迫走开时，低

等级的牛走到最前面 (Beilharz 和 Mylrea, 1963)。

控制

自角色的概念首次引入到灵长类动物的研究以来，控制动物就一直是关键概念。伯恩斯坦、克鲁克、加特兰和其他研究者等强调之点是，优势功能和控制功能是可分的。这两个相互作用的形式一般有关，然而有别。在有些哺乳动物，例如松鼠猴 (*Saimiri sciureus*) 中，有控制猴，但没有明显的优势顺序。这是一个重要的概括，但不幸的是它的语意模糊不清。这是因为这种概括未能在一种或更多种控制行为 (如果需要的话，可以一直追踪到神经肌肉机制) 与控制动物的行为表征之间做出区分。构成角色的基本行为模式是干预攻击事件，以最终达到减少和停止攻击事件的目的。在猴群中，控制几乎总是通过威胁和惩罚来实现的。川村 (Kawamura, 1967) 对日本猕猴的动物控制作如下描述：“当猴群中的一只猴遭到另一只猴攻击并发出求救的呼喊声时，领导猴就会迅速介入打击惩罚攻击者。当领导猴到场时，许多其他猴子都来献媚，但这个攻击者仍然把另外别的猴子当成新的敌人在继续攻击，这就增加了观察者的迷惑。因为这些猴子如此狂热献媚，观察者就会不时想知道这种炫耀的真实目的是否是为了惩罚那个攻击者。但是一般来说，领导猴最终会找到那个元凶并予以惩罚，尽管这些领导猴显得不像原来对攻击者那么愤怒了。”如果再进一步刻画履行控制行为的猴子的特点，常常可以发现，它在领导猴群抵抗入侵者方面是出类拔萃的，是猴群其他成员注意的中心。但是，我们必须注意到，这些都是额外的角色，而本质上不属于控制行为部分，除非我们一意要把控制的定义扩大到无任何价值的地步。分析角色的正确方法是：在特定物种中，把角色定义为离散型行为模式；在类群成员内确定它们的相关程度；最后，根据个体经常在类群中充当的角色确定个体的类别。角色表征与某些年龄类群、性别类型，或者甚至职别的一致性是很重要的，但也有不一致的问题。

人类社会中的角色

角色在非人类灵长类动物社会中极度贫乏和模糊反衬出角色在人类行为中的丰富和重要。正如微生 313

物社会学者欧文·戈夫曼 (Erving Goffman) 及其同事所说, 在很大程度上, 人的存在就是在其他人面前作为角色的精细表演。每种职业——外科医生、法官、侍者等等——都是在如此扮演着, 而不管角色后面的心理活动如何。明显地偏离角色会被其他人解释是精神缺陷和不可信赖的信号。

在与高智力和语言密切联系的某些情况下, 人类扮演的角色不同于其他灵长类 (其中甚至包括黑猩猩)。人类角色都是具有自我意识的: 演员知道, 他正在为其他社会成员表演和表演到什么程度, 接着, 还会重新评价自己的角色和他的行为给其他社会成员带来什么影响。人类模仿和选择的是其自身社会阶层和职业的模式。人类扮演的角色是完满的。一个人不工作时可以改变其衣着和个性, 甚至说话方式, 但工作时他的表现必须一致, 否则, 其他成员会怀疑他虚伪或无能。人类角色非常繁多。在高级社会中, 每个个体都要熟悉几十种或者上百种职业和社会地位的行为规范。劳动分工是建立在用类似社会昆虫生理决定职别的方式所记忆的这些特征基础上的。但是, 昆虫群中的社会组织是通过工效学上的职别最适组合依赖于程序化的利他行为, 而人类社会的福利是建立在扮演角色个体间交换基础上的。当太多的人进入

一个职业的时候, 他们个人的支出—收益比就会上升, 这样, 一些个体就会出于利己的考虑转移到较少拥挤的领域。当昆虫集群属于同一个职别的昆虫太多时, 各种形式的生理抑制作用就会产生, 如信息素分泌过低或过高就可以使正在发育的个体分流进入其他职别。

非人类脊椎动物缺少用昆虫或人类的方法进行高级劳动分工的机制。因此, 人类在质的意义上说是独一无二的。他们拥有的劳动分工数量已经可以与昆虫社会相匹, 在许多文化中还远远超过了昆虫社会。我们可以推断, 如果较高等的灵长类动物的进化轨迹在继续着而超过黑猩猩的话, 就可能达到类似于人类模式的角色体系。随着智力的增长, 就可以获得语言的能力、角色的意识、人际关系的持久记忆和通过平等的长期交换确认的“相互利他主义”。事实上, 这些品质 (性状) 的产生是人类进化过程中具有较高智力的结果吗? 或者还是其他方式——智力是作为产生这些品质 (性状) 的方式而逐渐发展起来的吗? 或其他什么方式——智力一点一点建造起人类与其他动物的这个差别并不是微小的, 在第 27 章对人类更为广泛的讨论中还会进一步探讨。



314 性在进化过程中是一种反社会的力量。个体之间的联盟或限制不顾性所碍，不因性所起。如果我们大胆地把完美社会定义为没有冲突、高度利他与和谐统一的社会，那么，这个社会就最有可能进化到所有的成员在遗传上是相同的。当性繁殖引入后，类群成员在遗传上就变得不再相同了。亲代和子代分离时在血缘上相同的基因至少减少一半；若亲代继续交配产子，则亲、子在血缘上相同的基因会减少更多。不可避免的结果是利益的冲突。如果这个雄亲向额外的雌性授精，它将获得更大的收益，甚至冒险失去投资到它第一次交配所得子女身上的那份广义适合度也在所不惜。相反，如果这个雌亲不管其配偶（上述雄亲）付出多大遗传代价而阻止其有额外的配偶而成功的话，则这个雌亲就会获利。当生育第二窝子代对亲本会有利时，其子代可能通过继续要求亲本的服务来增强它们的个体遗传适合度。亲本将以强行断奶来反对这些要求，如果必要时还会使用攻击行为。这些利益冲突的结局造成了紧张局势，对利他主义和劳动分工的范围形成了严重限制。

多配偶物种向性别二态现象进化的强大趋势加强了这种典型的遗传限制。当性选择在雄性中进行时，成年雄性长得较大和较夺目，它们的行为模式和生态条件也倾向于与雌性的不同。其一个结果不是把一个社会设计分成促进社会有效的多种职别，而是分成使个体促进抵抗类群遗传适合度的次级性角色。性与社会的对立在社会昆虫中表现得特别强烈。只有在一些高等白蚁中，职别决定才是建立在性别差异基础上的。尤其是在原始象白蚁族的合蚁属 (*Syntermes*) 和生长真菌的大白蚁科，大工蚁是雄性的，小工蚁是雌性的；在无钩白蚁族的锯白蚁属 (*Microcerotermes*) 和高等象白蚁族中，实际情况则相反。在大多数象白蚁族物种中，兵蚁正常的也都是雄性的，而在大白蚁亚科和白蚁亚科中，兵蚁正常的则都是雌性的。相反，在其余的高等白蚁或在低等白蚁的各科（澳白蚁科、

木白蚁科、草白蚁科和鼻白蚁科），职别决定与性别没有联系。在包括蚂蚁、社会蜜蜂和社会黄蜂的膜翅目昆虫中，不育职别的成员全为雌性。雄性在任何合理的意义上都不能看作是一个职别。它们高度专业化于授精的单项活动，通常是在巢外进行。交配前，它们在巢中靠集群中的雌性奉养，过着几乎完全寄生的生活。

如果纵览整个动物界的系统发育史，性与社会进化的互逆关系就会更为清晰。脊椎动物的繁殖方式几乎完全是育性的。根据尤泽尔 (Uzzell) 近来的评论推测 (1970)，在鱼类、两栖类和蜥蜴等动物中存在的相当少的单性生殖群体情况，乃是距它们进化不远的局部衍生群体。除人类外，与昆虫及其他非脊椎动物的社会相比，脊椎动物构成的社会在组织上是粗糙松散的。性在脊椎动物社会中是唯一难以克服的限制因素。在求偶的早期阶段通过攻击和吸引的方式形成了性联盟（性限制）。“一夫一妻”制，特别是繁殖季节外的“一夫一妻”制是极少的例外。亲—子联盟通常持续到断奶期，然后就常常通过一个冲突阶段而终止。超过直系家庭的社会联盟几乎限于少数哺乳动物类群，如狗和高等灵长类动物，它们有足够的智力记忆详细的关系，并由此结成联盟和小集团。就是这样一些联盟也是相当的不稳定，在大多数物种中还夹杂着攻击和明显的自私性。

无脊椎动物社会性的最高级形式是以无性繁殖为基础的。具有最高程度职别分化的系统发育类群，如海绵体、腔肠动物、外肛动物和被囊动物，也是通过简单的芽殖来创造新集群成员的类型。社会昆虫主要是通过有性方式进行繁殖的，集群内发生有限的冲突归根结底是由有性繁殖基础上的遗传分化造成的。膜翅目是一个产生高级社会生命最为频繁的目，其特点是单倍二倍体，这是引起姐妹间比亲子间的遗传关系更为紧密的一种性别决定方式。根据现行理论（见第 20 章），这个特性可以解释蚂蚁、蜜蜂和黄蜂的工

职全为雌性的事实。因此,昆虫中增强的社会性显然是由于有性剪力缓解作用的结果。在整个无脊椎动物中,社会性也大致与雌雄同体有关。雌雄同体的类群包括海绵(多孔动物门)、珊瑚虫(珊瑚虫纲)、外肛苔藓虫和固着被囊动物。但是,有少数集群式的类群不是雌雄同体,而许多雌雄同体的是非集群式的。(通过对雌雄同体适应意义的研究,吉瑟琳为此提供了一个阐述周详的评论。Ghiselin, 1969。)

简而言之,社会进化必然是受到有性繁殖的约束和定型,而不是受到有性繁殖的促进。求偶和性限制是为了对抗由于有性繁殖本身促进的遗传差异的方式。因为对抗力和促进力同样重要,所以,本章以下部分将对性进化和性与社会行为各方面关系的现行理论进行系统评述。

性的含义

在任何意义上说,有性生殖都是一种消耗性的生物学活动。生殖器官的结构变得越来越精密,求偶期越来越长,能量付出越来越大,遗传的性别决定机制微调化且容易被干扰。此外,一个由性繁殖的生物使遗传投资在每一配子中的削减了一半。如果一个卵子进行单性发育,所产子女的全部基因与其亲本的完全一样。在有性生殖中,仅有一半基因是完全一样的;换句话说,这个生物的投资浪费了一半。为什么配子不以单性生殖发育成个体而取代有性生殖和防止投资浪费,这还没有真正的理由予以解释。那么,为什么性会进化呢?

生物学家们已经承认,有性生殖的优势在于组装新基因型的速度要快得多。在第一次减数分裂的过程中,典型地进行互换,在互换中DNA片段交换并创生了新的基因型组合。此次分裂以同源染色体分离成不同的单倍体,产生更多的遗传多样性而结束。当产生的配子与来自其他个体的性细胞融合后,结果是一个甚至与来自原初配子的亲体更加不同的二倍体生物便诞生了。局限于配子发生和两性生殖过程的每一步都是为了增加遗传的多样性。追求多样性就是为了适应;有性生殖的群体比无性生殖群体更可能创生新的遗传组合以便较好地适应环境条件的变化。无性形式永远产生其特定的一些组合,当环境发生波动,它们更可能走向灭绝。它们的灭绝就为有性生殖留下了

空间,以至使有性生殖成了越来越重要的一种模式。

赋予此类适应性的精确方式还没有怎么确定。现在已经提出了两种假说,分别称作梅纳德·史密斯(Maynard Smith)的长期说和短期说。长期说首先采用了韦斯曼(Weismann)、费希尔(R.A.Fisher)和穆勒(H.J.Muller)等著述中的形式,由克罗(Crow)和木村(Kimura)给予了定量表达(1965)。实质上,它是说,整个群体依靠有性繁殖时进化较快,其结果是胜过其他类似的无性生殖群体。假定 $a \rightarrow a'$ 和 $b \rightarrow b'$ 是在不同基因座以很低的频率发过的两个有利突变。在无性繁殖群体中,组装成最有利的组合 a'/b' 是这两个突变率的乘积。因为这两个突变率非常低,所以,这种组合可能绝不会发生。但是,在有性生殖的群体中,因为 a'/b' 不仅能依靠同时发生的基因突变,而且可以通过一个 a' 载体和一个 b' 载体的交配得到创生,所以,该组合出现的速率是非常高的。梅纳德·史密斯改进克茨木村的模型显示,如果 N 是群体大小, I 是可能的但尚未发生的有利突变的基因座数目, μ 是每个基因座的突变率,还假定 $N > 1/10\mu$,那么,有性生殖就将加速进化。也就是说,在数量级为 10^7 或更大的群体中,有性群体将以接近1的速率加速度进化。当两个群体同时侵入到一个新的环境并杂交合成明显不同的多组基因的时候,进化的过程还会进一步加快。这个见解的合理性在后来这个更有说服力的改进模型中得到了完善。众所周知,几乎所有最保守的 K -选择的物种的活动范围都在经常扩张和收缩。在扩张的时期里,可以期望来自相邻群体的繁殖体反复混合。如果它们彼此杂交,它们的子代就会成为这个物种整体进化过程中的刀刃。

另一个“短期说”的解释已经由威廉斯(GC.Williams, 1966a)作为对类群选择理论全面批评的一部分而更令人信服。根据这个假说,有性生殖之所以能进化,是因为它准许一个个体亲本使它自己的子女多样化,并由此来应对从一代到下一代遇到的不可预料的环境变化。考虑在一特定基因座上为杂合体的一无性个体,比方说该个体具有基因型 ab 。它只能生殖 ab 型子女,因此,它的适合度只取决于对这样一种基因型有利的环境。相反,一个 ab 有性生殖的生物与另一个 ab 有性生殖的生物交配能生殖出3种基因型的子女: a/a , a/b , b/b 。有性品系比无性品系应对偶发事件胜出的机会更多。例如,如果环境变

化到仅允许 *b/b* 型生物存活的程度, 那么, 这个有性品系能支撑下去, 而这个无性品系就会走向灭绝。这个假说与世代交替生物的生活周期特性是一致的。有许多种动物, 诸如淡水生的水螅和蚜虫, 当处于有利于其局部群体迅速增长的时机, 它们就进行无性生殖。在生活周期的这一阶段, 社会组织最有可能出现。但是, 当环境恶化或光周期变化预示冬季迫近的时候, 就会转而进行有性生殖, 随后进行扩散和形成被囊, 或采取一些其他休眠的方式。换句话说, 生活周期的有性生殖阶段扩散了生物体, 增加遗传的多样性, 在生理上为迎接艰难时节的到来做好了准备 (Bonner, 1965)。

梅纳德·史密斯揭示, 为了使进化有利于有性生殖而不是无性生殖, 环境在世代间的, 环境必须是不可预料的, 由此, 他多少有些动摇了“短期说”的可信性。这就意味着, 生物学上强有力的变数, 诸如温度、湿度和隔离, 必然不断改变征象。只有在这种条件下, 基因的新组合和创生它们的性过程, 才会足以有利于个体水平 (而不是群体水平) 上的遗传适合度。梅纳德·史密斯阐释说这种征象的快速波动是一种极端的、不可能发生的情况。这确实是一种极端情况, 但却不是不可能发生的。在适应性方面, 具有突出意义的环境特征的数量上是足够多、在波动上是足够快, 并且与大多数物种所需要的环境只具有微弱的相关。在这个理论发展的早期, 应该强调性起源的“长期说”和“短期说”并非不可相容。它们影响的相对分量大概是随环境的可预见性和进化物种的某些群体特点而变化的。有利于性的是, 减弱与环境条件的自相关、群体内较强烈的自然选择行为和较低的基因突变率及较高的基因扩散率。显然, 大多数类型生物 (从细菌到大象) 的生物学变异都会落在位于有利于有性生殖的范围内。(Williams and Mitton, 1973)。在有性生殖中所不同的, 并且适与社会生物学有关的是: 有性生殖过程的强度 (用远交度测量); 繁殖前、后的扩散数量; 致力于有性生殖的时间量。每个参数都可以看作是自身的适应, 绝不会远离环境的直接影响。

性比的进化

为什么通常恰好只存在两性? 答案是 2 种性别

足以产生最大的潜在遗传重组, 因为实际上可保证每个健康的个体与另外 (也就是“相反”) 性别的一个成员进行交配。再者, 为什么这两个性别在解剖学上又是不同的呢? 当然, 在真菌和藻类等许多微生物中, 不同性别在解剖学上没什么不同; 产生的配子在外表上是相同的 (同配生殖)。但是, 在绝大多数生物中, 实际上包括所有的动物, 异配生殖是常例。而且, 两种配子的差别常常很大: 一种配子, 卵子相对说大些, 而且是坐生的; 另一种配子, 精子则是微小和游动的。这种分化的适应基础是提高个体适合度的劳动分工。卵具有使胎儿开始高级发育状态所需要的卵黄。因为它代表了母亲方面巨大的能量投资, 所以, 胎儿被隔离和保护起来, 有时母亲抚育一直延长到出生。这就是亲本抚育为什么在正常情况下是由雌性提供, 和为什么在大多数动物社会都以母亲为中心的原因。精子专门寻找卵子, 并且为了达到这个目的, 精子只剩下具有用一根鞭毛驱动的最小的 DNA-蛋白质小体。在整个研究分析精子作用的基础上, 斯古多 (Scudo, 1967) 得出结论说, 在异配生殖的有利性超过其祖先同配生殖的有利性前, 异配生殖必须达到高度发育的程度。

一般来说, 双亲生育出的子代在性别上数量相等也是有利的。像 XY 和 XO 性别决定的机制 (其中 X 和 Y 代表性染色体, O 指缺少性染色体) 没有看作是染色体机械运动的必然结果, 而是看成通过自然选择获得的一些特定方式, 因为通过这些方式产生了复杂性最低的 50 比 50 的性比。第一个用模型表述 50 比 50 性比进化过程思想的是费希尔 (R.A.Fisher, 1930)。是说明这一性比的“费希尔原理”可用最简明的形式叙述如下。在一个群体中, 如果雄性的出生频率比雌性的小, 每个雄性就比每个雌性有更多的交配机会。在其他情况相同的条件下, 一个雄性就更可能有若干个雌性伴侣。随之, 在遗传上可生殖高比例雄性的双亲将最终拥有更多的孙子。但是, 就一个群体的整体说来, 这个趋势又在自我否定, 因为当产生雄性的基因散播而使雄性比雌性多的时候, 这种优势就将失去。结果, 性比将向 50 比 50 接近。一个恰好与上述原理相对称的性比 50:50 的原理是以雌性生殖为参照的。随后的研究者, 著名的有麦克阿瑟 (MacArthur, 1965)、汉密尔顿 (Hamilton, 1967) 和雷 (Leigh, 1970), 是他们改进和扩展了这个模型, 由此可以做出更为精

确的表述。从理想上说,一个亲本不会生殖出相等数量的雌雄两性;相反,它应该对两性作等量投资。如果一个亲本对一种性别的投资比另一性别的高,则该亲本在产生的后代中相应地投资高的那种性别比例会下降。通常说来,投资可以用消耗的能量估算。因此,如果一个新生雌性平均体重是一个雄性平均体重的两倍,并且出生后亲本没有进一步的投资,那么出生最适性比应保持在2个雄性比1个雌性附近。一个可能甚至比能量支出更精确的评估是生殖努力,作为当前生殖努力的结果而引起未来生殖潜能的降低(见第4章)。当加入亲本抚育时,则对两性投入抚育量不同的差值必然会添加到抚育量少的一方。例如,如果养育一个女儿和一个儿子到独立,所费资前者是后者的两倍,则在子代中雌性的最适比就会削减一半。一旦亲本抚育结束,两性之间不同死亡率不会对最适性比产生影响。

其他一些选择压力能干预性比对数量均等的背离。在受精雌性少的群体中发现的寄生物种并未受到费希尔原理的限制(Hamilton, 1967)。因为大百分比的交配在同胞间进行,所以,许多寻求配偶的雄性要与在血缘上具有相同的决定性别基因的其他雄性进行竞争。在寄生生活方式中,尽可能多地繁殖受精雌性是有益的,甚至不惜以失去最初有利于雌性的性比平衡为代价。这个优势将压倒恢复雌性出生数量到相等的选择,因为近交削弱了费希尔效应。汉密尔顿(1967)证明,在这种条件下,这个“不可战胜的”性比将变成 $(n-1)/kn$,其中 k 是1或是2(取决于性别遗传的模式),而 n 是建立这个群体的雌性数量。(性比传统上指雄性比雌性。)当 n 等于1时,理想的群体都是雌性,但实际的群体全是雌雄嵌合体,或是群体中还有一个雄性以便给它的所有姐妹授精。寄生的膜翅目昆虫显然已经通过单倍二倍体解决了这个问题,在单倍二倍体中,雄性和雌性分别由未受精卵和受精卵产生。一个雌性在产卵前,只要通过“选择”是否从其受精囊,即精子储藏器官中释放精子,就能控制其每个后代的性别。有些膜翅目物种使用这种控制来产生适应特殊环境的其他性比。社会蜜蜂、黄蜂和蚂蚁通常只是在繁殖季节到来前繁殖雄性,而一年中的其他时间里则都产生雌性。在寄生黄蜂中看到的普遍模式是所有的雄性都是在小或年轻的宿主身上繁殖产生的;而在有能力支持较大生物量的宿主中,雌性寄生

黄蜂的比例增加。(Flanders, 1965; Van den Assem, 1971)。

性别决定的生理控制在昆虫中特别发达,而在脊椎动物中至少在一个有限的程度上也是存在的,对于这种可能性不应该忽视。特里弗斯(Trivers)、威拉德(Willard, 1973)已经建构了一种具有独创性的学说,用以揭示:哪些情况或特性可以期望产生偏离性比50:50的适应性比。他们的推论如下:

1. 在许多脊椎动物中,个头大的、身体健康的雄性交配频率很高,许多身体弱小的雄性则全然没有交配机会,然而几乎所有的雌性在交配上都是成功的。

2. 生理条件最好的雌性生殖最健康的婴儿,而这些子代都可能成长为个头最高大、身体最健康的成体。

3. 因此,当雌性身体最健康的时候应该生产较高比例的雄性,因为这些雄性长大后交配最成功和生殖出最大数量的孙子女。当这些雌性的身体状况走向衰弱,它们应该转到逐渐生产雌性,因为现在雌性后代将代表这种较安全的投资。

前两个推论已经在蝙蝠、绵羊和人类中证实。相当惊人的第3个推论也是与证据相一致的。这个推论对一些先来自貂、猪、绵羊、鹿、海豹和人类的尚未得到解释的资料作了新颖独到的诠释。例如,在鹿和人类中,对怀孕雌性不利的环境条件是性与性比退减小关联的,即有利于生女儿。最有可能的机制是不同的胎儿死亡率。众所周知,胁迫导致某些哺乳动物中较高的雄性胎儿死亡率,尤其是在怀孕的早期阶段。死亡率的终极原因可能是与特里弗斯-威拉德原理相一致的自然选择。

在一些动物物种中,性比可以保持稳定是因为其个体具有改变性别的能力,以作为对其他动物的性别或社会地位的一种反应。隆头鱼科、鹦嘴鱼科和鲷科的鱼类能迅速地在两性间进行性反转,有时能在一对配偶个体间和谐地反复进行性反转。因此同体间彼此能容易改变性别。这些似乎很奇怪,但这绝不是最怪异的适应。热带太平洋隆头鱼(*Labroides dimidiatus*)的社会类群由一个雄鱼和一帮雌鱼妻妾组成,占据一个领域。这个雄鱼通过攻击阻止雌鱼的变性倾向;当它死了的时候,类群中的优势雌性迅速变性成为雄性而成为这些妻妾的新主子(Robertson, 1972)。

在我们深入地考虑亲本投资的时候,一定不要轻视在性比决定过程中其他一些统计学过程也具有同样重要的作用。成年时的性比实际上是如下 3 个量的乘积: 出生时的性比、雌性和雄性成熟期间的时间差和死亡率差。所有这 3 个量,而不单单是出生时的性比,能期望成为性选择的函数(特里弗斯, 1972)。成熟时间差和死亡率差都应该包括在社会系统运作结果中而加以计算,当然计算时不是把它们作为影响这个系统的独立变量处理的。

性选择

关于性本质一系列基本问题的最后一个问题是:为什么性差别那么大? 这些有趣的性差异性状是第二性征性状,是由于两性在生殖腺和生殖器官上纯粹的功能差异造成的。许多物种的雄性比雌性个头更大、更显眼、更具有攻击性。两性差别常常大到似乎属于不同的物种。在蚂蚁和诸如双翅蚁蜂科、刺角胡蜂科和膨腹土蜂科带螫刺的黄蜂中,雄性和雌性的外表差异大到只有通过发现它们正在交配才能确定为同一物种; 否则有经验的生物分类学家都会错误地把它们放到不同的属甚或不同的科。在深海鮫鰈鱼四个科(角鮫鰈科、茎角鮫鰈科、树头鱼科、无竿鮫鰈科)遇到了脊椎动物中最极端的情况,在这些科里,雄性小到附着在雌性身上的寄生附属物。

达尔文在《人的由来及性选择》(1871)一书中的性选择概念中,首次对性趋异的神秘性给予了部分解答。根据达尔文的解说,性选择是形成动物解剖结构的、生理机能的和行为的机制的一种特殊过程,这种机制在交配前短时间里和交配时起作用,是进行一次又一次交配的基础。他把导致诸如雄性性腺的形成或雌性的产卵行为这样一些主要生殖性状的选择排除在外。达尔文认为,在一个性别的成员中为获得配偶的竞争导致了那个性别所特有的性状的进化。在性选择竞争中有两个差异明显的过程具有差不多同等的重要性。用朱利安·赫胥黎(Julian Huxley, 1938)的话说,这两个过程是异性吸引选择(是在雄性和雌性间构成的选择)和同性内选择(包括雄性个体间,有时也包括雌性个体间的选择)。要是用达尔文的话说,其差别就在于雄性个体“诱惑雌性的本事”与“在争斗中征服其他雄性个体的本事”的不同。早在 1859

年,当达尔文第一次使用“性选择”的时候,他就设想它与大多数的自然选择根本不同:在性选择中,结果不是生存或死亡,而是生殖后代或是不生殖后代。

纯粹的异性吸引选择在野外不易证实。雄鸟通常对雄鸟和雌鸟都进行炫耀,从领域上驱除雄性对手和赢得潜在配偶注意力是作为性选择同样重要的基础。未掺杂雄性间攻击行为的异性吸引选择能在一种叫做流苏鹬(*Philomachus pugnax*)的欧洲海岸鸟的求偶仪式的部分时间里见到。雄鸟羽毛颜色变化多端,在被紧密相连组合成共同竞技场中的各自地盘上疯狂炫耀(见图 15-1)。竞争对手们颈毛膨胀,羽翅展开并不断抖动,在地盘上急促地跑来跑去,还不时地暂停下来,用鸟嘴触地来抖动全身。雌性则单独或成伙地从一个领域到另一个领域闲荡,用蹲伏来表达它们接受交配 319 的意愿。在任何情况下,雄性是否占有领域不是基本要素。由观察得见,当雌鸟从一个优势雄鸟领域来到另一个优势雄鸟领域时,雌鸟追随流浪的个体雄鸟(Hogan-Warbutg, 1966)。真正的异性吸引选择也发

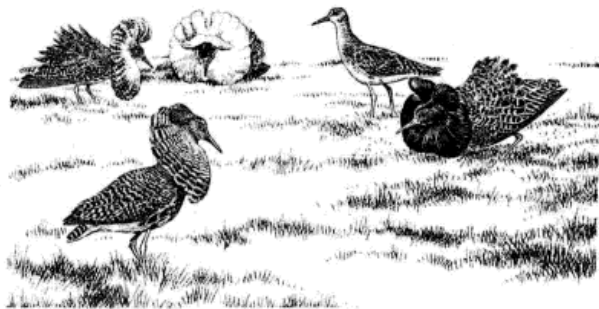


图 15-1 流苏鹬(*Philomachus pugnax*)吸引异性的竞争性炫耀。雄性占个小地盘,对着从它们中间漫步而过的雌性进行炫耀。羽毛变异如此之大,这还是在鸟类中发现的唯一物种。(Lack, 1968)

生在果蝇属(*Drosophila*)中。黑腹果蝇(*D. melanogaster*)的黄色突变体不仅通过改变其体色(果蝇名称就是根据其体色而来),而且还通过雄性求偶活动的微妙变化而表现其特征。性炫耀的一步是震动翅膀,这是一种雌果蝇用触角可以感知的飞行运动。黄色果蝇突变体雄性震动翅膀比正常果蝇持续的时间短,传播空间较大,但它们从雌果蝇那里获得适当反应的成功率较低(Bastock, 1956)。当梅纳德·史密斯(1956)比较雄黑腹果蝇与近亲繁殖和远亲繁殖的果蝇的不同表现时,也得到了一个相似的结果。一个典型的远亲繁殖雄果蝇表现出在保持与雌性接触

和千方百计引诱雌果蝇适当反应方面具有较大的“运动能力”。这一交流期间需要进行的这些活动是有难度的。雄果蝇开始时用前腿轻拍雌果蝇的头，然后绕着运动到接近雌果蝇的头前，同时伸长自己的喙。雌果蝇迅速反复地进行侧向规避，而雄果蝇则必须不断转换姿势来保持面对雌果蝇。远亲繁殖的后代果蝇在执行这样的移动时，尽显旺盛活力和出色技巧，胜出一筹。因为果蝇中交配行为的每个分量的遗传率实际上都得到了证实，所以说明品系之间交配表现的差别就非常容易了 (Kessler, 1966; Petit and Ehrman, 1969)。

异性吸引竞争依据的准则不是求偶期间的显眼和运动能力。非造型交配可得到同样的结果。当某些基因的频率下降时，而它们的携带者却越来越讨同伴喜欢。如果低于一定频率的稀有基因型在交配时更为成功，则就会达到一种平衡遗传多态状态。这种现象在果蝇中得到了广泛证实 (Patit and Ehrman, 1969)，虽然不能说在这个属中全部如此，但却是一种普遍现象。图 15-2 给出一个来自黑腹果蝇的特别有趣的例证。白色突变体的 U 形选择曲线在近中心区沉降在

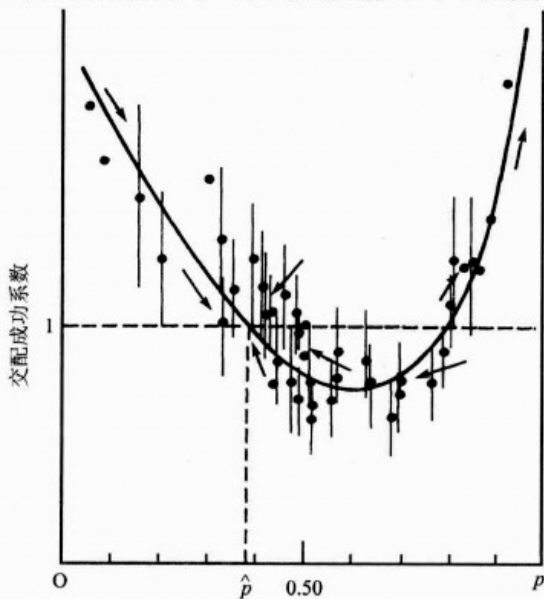


图 15-2 黑腹果蝇中依赖于频率的选择。白色突变体 (形成白色眼睛) 的交配成功是以其交配成功系数对作为雄性群体中雄性白果蝇所占频率的函数进行作图的: 当交配成功的系数是 1 时, 白果蝇和正常雄蝇成功交配相等; 当系数在 1 以上时, 白雄蝇成功的多; 当系数在 1 以下时, 白雄蝇成功较少。当白雄蝇出现频率开始低于 80%, 则在 40% 处达到平衡; 当频率开始高于 80%, 白基因会在 80% 以上继续增加。

对等数以下, 建立了两个平衡频率: 当白眼雄蝇的开始频率低于 80% 的时候, 将倾向于向 40% 的一个稳定平衡态运动; 当白眼雄蝇的开始频率在 80% 左右的时候, 则白眼雄蝇频率倾向于增加而达到固定。在实验室中的果蝇群体中, 除了异性吸引竞争之外, 还对白眼果蝇施加其他一些选择压力时, 则白眼果蝇频率未达到固定。

性选择不需要以多配偶为基础。达尔文设想一个单配偶交配也能实现性选择:

让我们取任何物种, 以一种鸟类为例, 并把留住某一地方的雌性分成两个均等的部分: 一部分由精力较为旺盛、营养较为丰足的个体组成, 另一部分由精力和健康较差的个体组成。没有任何疑问, 当春天来时, 前者将会在后者的之前繁殖。由此说来, 精力最旺盛、营养最丰足和最早的繁殖者养育优良子女的平均数量最大, 这也是没有疑问的。正如我们所见, 雄鸟一般比雌鸟更早进入繁殖期, 最强壮的 (在某些物种是雄性) 把较弱的驱逐掉, 然后, 前者就同精力较旺盛和营养较好的雌鸟交配, 因为它们首先进入繁殖期。如此具有活力的配偶肯定会比迟缓的雌性养育较大数量的子女, 而后者将被迫与被征服的和缺少力气的雄性结合 (假定两性在数量上相等); 在世代延续过程中所需要做的事就是增加雄鸟的大小、力量和胆量, 或者改良雄鸟的“武器”。

简而言之, 雌性倾向于在繁殖期的基础上选择雄性, 两性中较大的适合度都与较早的繁殖期相关。拉克 (Lack, 1968) 用反证法批评这种模型, 他认为, 繁殖时间最终是由食物的可利用性决定的。但是, 这种批评与问题是不相干的。奥唐纳德 (O'Donald, 1972) 通过一种正规的模型证明, 只要繁殖时间与适合度存在相关, 雌性就会在雄性最活跃的时间里进入繁殖。在某些情况下, 甚至当雌性自身的内在适合度没有随着繁殖时间发生变化, 进化也将迅速进行。选择强度显然是依赖于频率的。当只有很少的雌性在交配季节进行择偶时, 优良雄性开始时占有很大优势, 但是, 优势很快就缩减近零。如直观所示, 当大量雌性进行择偶时, 优良基因型会迅速播散。在二者中任一种情况下, 两性繁殖的平均时间将最终向环境的最

优化接近,而在环境最优化中,达尔文的早期讨论是一个特殊的情况。

异性吸引炫耀可以看成是推销与反推销之间的竞赛。求偶的性别一般为雄性,它打算在子女身上投入较少的繁殖努力。对于雌性说来,要证明的是,雄性是完全正常的,生理上是合格的。但是这种许诺只是由短暂的表演组成的,所以对于不合格的个体提供的虚假形象就存在一些强的选择压力。被求偶的性别,通常是雌性,将因此发现区别真假合格是大有好处的。结果,被求偶的性别有向腴腆性方向发展的强烈趋势。那就是,被求偶者以更为炫耀的表演和更易做出正确识别的方式做出其犹豫而谨慎的反应。

性内选择是以在求偶性别成员中进行攻击性排他行动为基础的。在这种选择中,事情解决的方式更为直接。处于劣势的成员是直接投靠胜者,或更实际的情况是投靠胜者的类群,在这里存在着一个小的潜在交配亚群。选到一个胜者,这个劣势个体不仅获得了一个精力较旺盛的伙伴,而且还可以共享由这个胜者保护的资源。后一种好处才是最重要的。雄性长嘴沼泽鹈鹕(*Telmatodytes Palustris*)总是想以生长香蒲的地域为自己的领域,因为生长香蒲的地域为鸟类提供了丰富的可食水生无脊椎动物。在这里它们筑了很多巢,可以多到和它们能吸引来的雌鸟一样多。弗纳(Verner)和恩格尔森(Engelsen, 1970)得到的间接证据充分表明:雌鹈鹕是根据食物的丰度来选择领域的;它们无须根据雄性的炫耀来评价如下的品质情况,即领域食物越富饶,雄性获得食物就越容易,它就有更多的时间筑巢和护巢。弗纳、恩格尔森相信,可见鸟巢的数量可以作为以上品质情况的主要指标。

当资源不是进行交配的条件时,性内冲突常常向一种类型独特和剧烈的方向进化,其风格和强度甚至对心肠坚毅的人类观察家来说,也是印象深刻的。松鸡、雷鸟和其他大多数松鸡科的鸟类是多配偶的。雄性在公共炫耀场地上竞争,于此能成功对雌性受精的只有极小部分。幼鸟是在远离炫耀场的地方专门由雌性抚育。结果,对于雄性说来,一切都取决于炫耀场上的卓越本领了。这里有约翰·W·斯科特(John W.Scott)对大草原尖尾松鸡(*Pedioecetes Phasianellus*)雄性战斗场面的描述(Scott, 1950):

优势地位主要是由公鸡之间凶残的争斗所

决定的。翅膀和鸡嘴在快速的你来我往冲击中都派上用场,其速度之快让人目不暇接。羽毛常常被拔落。战斗突然开始,便无间歇地持续好一会。有时,在短暂间歇后,战斗仍如先前一样残酷继续。如此战斗两三回合,一个公鸡放弃了,尽其所能地快速扭身逃跑,胜者紧紧追赶,甚至在追赶中还继续用嘴啄那个被征服者。我已经看到它们追赶超过了100英尺或更远。到这时,其他公鸡也加入追赶,败者被赶出了最初的争斗场,胜者同时返回到争斗场。当领头公鸡要交配时,也可能打起群架来。当领头公鸡爬到母鸡身上时,它常常会遭到1个、2个或3个其他公鸡的攻击。它们的行动之快,常常在快速交配之前就使头领受到重创,有时还会翻落在地。短暂的战斗之后,攻击的公鸡最后常常各自撤退到安全距离。

在某些昆虫中狂暴张扬的雄性也用相似的交配方式取得了进化。雄性犀金龟及其近亲的角以及鹿角虫的颚都是可用的武器。比德(Beede, 1947)曾描述南美金龟子科的大个子成员犀金龟甲虫(*Dynastes Hercules*)中发生的战斗场面(见图15-3)。从犀金龟甲虫参战那一刻开始,战斗就以一个高度可预料的顺序进行:

头前突出很长的角相碰并绞在一起,两角张开很宽,又夹起来,战斗开始阶段的全部目的就是取得在对手的两角外进行控制。当4只角紧紧绞在一起的时候,战斗就陷入了僵局。所有的力气都用在夹剪上,其目的明显是为了弄碎和伤害对手的头或胸部……一次又一次地重复着,战斗双方逐渐后退,放开了它们的武器,紧接着又开始新一轮夹剪。当在对手角外获得有利控制时,犀金龟甲虫就会用尽全身力气发动新攻势。这是或向右面或向左面进行的一系列侧面挤压动作,目的是使两角钳沿着胸部、远至腹部,有可能到中部的鞘翅,不断移位夹剪。另外,如果在一开始控制仅限于向内弯曲的角尖的话,犀金龟甲虫就不断向前移位,以便使长在两角上两套对生的牙齿在最后抓扭时发挥作用。一旦获得这样的控制和抓牢后,犀金龟甲虫就会用后腿站起,挺了又挺,直到令人难以想象的垂直姿态。

在这个姿势的顶端,对手的腹部顶突和后腿跗节被抓住,剩下的4条腿伸到半空中,身体侧面向上,有气无力地踢蹬着。这个姿势被持续2秒钟,长的有8秒之多,之后,这个战败者或被重重地摔下来,或被无方向地搬到什么地方,最后被砰地扔在地上。在这个高潮之后,如果失败的甲虫既没有受伤,也没有得到后援,它或可能重开战事,或更常见的是逃跑。

性内选择物种表现极端的炫耀有两种功能,即吸引雌性和恐吓其他雄性。至于交配前炫耀常是简短,或者根本就没有。例如,雄性犀金龟甲虫在交配前什么活动也没有;它偶尔也抓起雌性漫无目标地四处走一会,但是,这种行为的意义尚不得而知;在这整个时间里,雌性显然是被动的。

一些更为戏剧化的脊椎动物的例子给人留下的印象是:性内竞争全部都是从交配前开始,随射精活动结束而结束。但是,如表15-1中的性选择模式分类所示,性内竞争还有许多是交配后进行的,其中有些实际上是精细和直接的。雄鼠能诱发布鲁斯效应(Bruce effect):当它们到怀孕雌鼠前时,它们的气味足以引起雌鼠流产和再次受精。流浪雄性叶猴在赶跑留守雄猴后,习以为常地杀掉猴群中的所有幼猴;篡位雄猴接着向雌猴授精。犯类似形式杀婴罪的还有雄狮。交配后,性内竞争花样最多的莫过于昆虫(Parker, 1970a)。这种系统发育特性的因由看来很简单。雌昆虫普遍需要使大量的卵受精,常常延时很长;与此同时,又必须节约使用它们受精囊里所存的精液。在一些极端的例子中,如寄生黄蜂、蜜蜂、蚂蚁,至少还有一些果蝇,它们的精子是1对1地授给卵子。结果发现,如果雄性再给已交配过的雌性受精,该雄性还可获利,它们的精子至少能替换其先驱所置入受精囊的部分精子。在德州菱蝗(*Paratettix texanus*)、面粉甲虫(*Tribolium castaneum*)、果蝇和一些其他昆虫中,最后成功交配的那个雄性常常是大多数幼崽的爸爸,因为它的精子集中在雌性受精囊的入口处。

精子替换所构成的威胁驱使一系列反措施的进化,其中许多反措施已列入表15-1。在范围广泛的一些昆虫类群,雄性附腺的分泌凝结物通常会形成加到雌性生殖道的交配栓。有些研究者得出结论说,交配栓主要是用于防止精液泄漏的,但至少在一些

鳞翅目昆虫以及在龙虱属(*Dytiscus*)和潜龙虱属(*Cybister*)的水生甲虫中,首要的功能显然是预防随后的交配。此外,不能排除竞争性精子阻断,这在绝大多数其余昆虫来说,至少是一种辅助的功能。在蠓(*Johannseniella nitida*)这种表现奇异的物种中,雄性把自己的身体充作了交配栓。交配后,雌性吃掉它的配偶,剩下雄性生殖器还粘着。交配栓在一些哺乳动物中也存在,包括有袋动物、蝙蝠、刺猬和大鼠。精液的凝固是由囊泡酶引起的,在啮齿类动物中,这种酶是靠近精囊的一个“凝结核”分泌出来的(Mann, 1964)。这里再次表明,以前认为交配栓的作用是防止精液泄漏,但是,防止再次受精仍同样是个可行的假说。

在交配过程中,雄性可能传导一些激发雌性感受性的物质。克雷格(Craig, 1967)认为,在伊蚊属(*Aedes*)的蚊子中,这种信息素叫做“配偶素”,是由蚊子的附腺分泌出来;附着在雄家蝇(*Musca domestica*)输精管内壁的分泌细胞产生一种相似的物质(Riemann等, 1967)。一个阻止精子替换甚至更有效的方法是延长交配时间。雄家蝇不管自己的精子实际上在15分钟内已经全部输送完毕的事实,仍然保持交配大约1小时。但是,雄性交配时间过长在另一方面又有损失,因为它失去了可以使其他雌性受精的宝贵时间。交配在家蝇和其他蝇类中是一种高度竞争性的活动。延长交配时间更加极端的实例在其他昆虫中也有报告。柱瘤蚊属(*Cylindrotoma*)的各种蚊子和飞蛾通常交配一整天。雄昆虫普遍紧紧粘着雌性不动来保护自己的精子不被丧失。飞蛾、黄蜂和蝇等昆虫的外生殖器具有适于钩、刺和卷曲的复杂结构。它们为生物分类学家提供了区分物种的某些最可靠的特征。正如理查兹(Richards, 1927b)首先提出的,这些结构可能是经过性内选择为了防止被剥夺交配 322 权而进化的。

帕克(Parker, 1970a, b)已经在许多昆虫的求偶过程中区分出了一个“被动阶段”,在这个阶段里,雄性把自己的身体紧紧地贴在雌性身上,且经或多或少的时间是没有进行性接触的。这种紧贴有的发生在交配前,有的发生在交配后,不同物种各不相同,都是为了阻止敌对雄性与该雌性交配。蜻蜓一前一后 324 的串联姿态是人们最熟悉的例子。雄蜻蜓钉牢在雌性的腹部,然后两个蜻蜓连在一起飞,雌性把卵产在



图 15-3 在委内瑞拉一个热带雨林的表层上，两只犀金龟甲虫为争夺统治和接近雌性而战。争斗到了用从头和前胸长出的大角扭打和挑起来的严重程度。图中所示的兰科植物是委内瑞拉兰花 (*Teuscheria venezuela*)；苔藓、地钱和地衣覆盖了表层和落叶层的其余部分 (原画为 Sarah Landry 所作) (此图在原书 p322-323)。

表 15-1 性选择模式 (此表在原书 p322)

I. 异性吸引选择

A. 基于交配对成员间的选择

1. 不同类型求偶者的选择是依赖于其相对频率
2. 不同类型求偶者的选择不是依赖于其相对频率

B. 基于繁殖时间的差异：在某些时间内，优异的求偶者比其他求偶者有更多繁殖交配机会

II. 性内选择

C. 交配前竞争

1. 发现配偶的能力不同
2. 领域排除其他竞争者
3. 永久性社会类群内的优势
4. 在类群求偶炫耀期间的优势

D. 交配后竞争

1. 精子替换
2. 求偶胜者的诱发流产和再授精
3. 求偶胜者杀害败者的幼体和再授精
4. 交配栓和驱避剂
5. 延长交配时间
6. 在偶配的“被动阶段”，求偶者在交配前和交配后一段时间内都紧贴在配偶身上
7. 求偶者保护配偶但没有身体接触
8. 成对的配偶离开其竞争性求偶者。

水面上。这种方式不只是对串联中的雄性有利。在正常情况下，串联中的雌性必须把卵产在由领域雄性控制的区域，而这些雄性一见到这一雌性就会试图与它交配；如果这只雌性不是串联飞行的话，雌性产卵的努力就会被无效的性接触不时地打断。黄色的雄粪蝇 (*Scatophaga stercoraria*) 在“被动”期间不仅站在雌蝇上，而且还打跑入侵的对手。它们的花招就像日本柔道之一成不变而有技巧 (见图 15-4)。类似形式的积极防御甚至当雄性还没有直接与它们的配偶发生接触的时候就启用了。例如，并不是所有的蜻蜓串联的时段都那么长；雌性斑螳 (*Calopteryx maculatum*) 在串联交配和飞行一小会之后，就把卵产在水生植物上，雄性栖息在附近的支撑物上，以便飞出来攻击任何接近其配偶的其他雄性。

最后，交配过的配偶可能干脆就远离求偶者。雄性食谷大头蚁 (*Pheidole sitarches*) 形成特别显眼的交配群，处女蚁后飞入群中就得以交配。一旦一个雄蚁粘住一处女蚁后，这对配偶就停止飞行，落到地面，在这里完成交配。蚁后接着蜕掉翅膀，离开到一定地方建立新集群，由此有效地防止了继续受精 (Wilson, 1957)。当雌流苏鹬在竞争的雄流苏鹬中进行择偶的时候，通常情况下，首先飞离炫耀

场地，然后蹲伏下来，这是邀请交配的一种姿势 (Selous, 1927)。

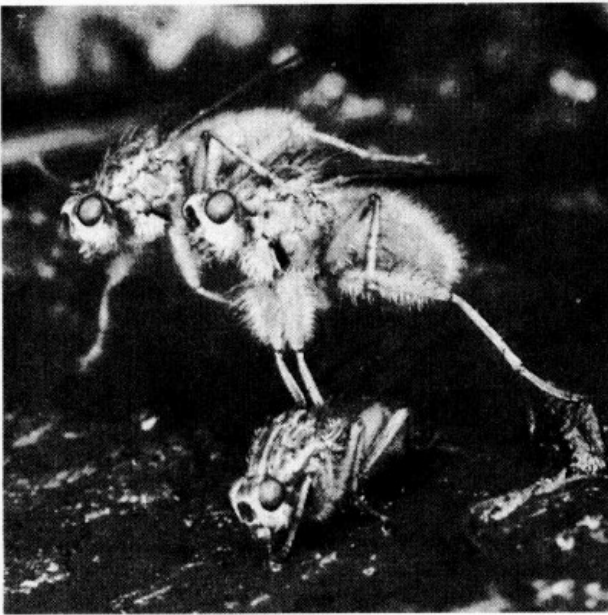


图 15-4 在求偶被动期间两个黄色雄粪蝇之间的争斗。雌蝇在底下。已为雌蝇授过精的雄蝇处在中间；这只雄蝇正在猛推此前向它攻击的对手。攻击来自它的左面，所以，它抬起左面中间的腿以防止对手从左面透入。然后它使其整个身体抬起而把对手翻倒在另一方向。(源自 Parker, 1970b)。

必须记住，在性内竞争的过程中所表现的攻击是一类特殊的攻击。在第 11 章中，我认为，大多数形式的动物攻击行为都是因为它们的资源陷入长期短缺限制了群体增长而采取的进化手段。因此，动物攻击行为成为种群密度一制约控制的一部分。在性内选择的情况下，也存在争夺有限资源的竞争。但是，这种短缺资源（通常是雌性用来受精的，而有时是雄性用来照顾雌性后代的）并未限制群体增长，所以这种攻击行为也就没有对密度一制约控制做出贡献。的确，如果当土地和食物等其他资源的供应极大富足和群体增长最迅速的时候，性内选择可能变得最为激烈。当那个时刻到来的时候，雌性才能以最高的速率生育，这本身是对雌性生育的奖赏，而且，其他资源的丰富也使雄性可以自由地去追求雌性。分配原理开始发挥作用（见第 6 章）：雄性行为进化以至把性内选择带向了它的最高潮。最精细的求偶方式表现出来了，性内攻击在雄性几乎无食物短缺和几乎无捕食者的条件下发展起来了。昆虫、鸟类和非洲草原羚羊（如乌干达赤羚）的求偶场系统都设在摄食地以外。象海

豹和其他鳍脚目动物的暴力优势等级系统是生活在如下条件的海岛上获得进化的，在这里，它们投入捕食的时间最短，遭受食肉动物捕杀的死亡率最低。因此，一般竞争和性内竞争的基础不仅不同，而且还是相互冲突的。就社会进化作为对资源短缺和捕食作用的一种反应来说，分配原理加大了有性生殖与社会进化之间的对抗。

亲本投资理论

性选择的最终结局是在一种性别内的成功交配具有较大的方差。因为在异配生殖中，雌性——定能产生较大配子的性别——实际上肯定能找到配偶。卵子是有限资源。因此，按每次交配活动的能量投资来说，雌性必须投资更多，它们相应地更可能找到配偶。雄性在每次努力交配中投入的相对少点，所以它们尽可能多地与雌性投资结合在一起，对雄性是有利的。仅有一种例外，那就是在雄性为养育刚出生的子女付出较多努力的时候，情况就会颠倒过来。这时，为了获得雄性配偶，雌性个体间展开了竞争，而不管起初因异配生殖而获得的利益如何。对有限资源的积极竞争就会增加这些资源分配的方差。一些个体可能得到数倍份额，而其他个体则一无所获。由此而来的繁殖成功的差异，导致了竞争性较强烈的性别内次性征的进化。

这种方差上的差异由贝特曼在黑腹果蝇中所作的经典实验（1948）证实。其方法是 5 个雄性对 5 个处女雌性为一组，以便一个雌性能在 5 个雄性中进行选择，一个雄性能与其他 4 个雄性形成竞争。每个果蝇都带有染色体记号以使贝特曼可以对个体做出区别。4% 的雌性未能交配，但这些雌性仍被强烈地求偶。大多数交配成功的仅交配 1 或 2 次，就获得了充足得多的精子。相反，21% 的雄性未能交配，而最成功的个体所生子女差不多是最成功雌性生育的 3 倍。而且，大多数雄性都争着反复交配（与雌性不同），它们的生殖成功与它们的交配次数呈线性比例增长。

野生群体繁殖成功的资料很少。特里弗曼在加曼安乐蜥 (*Anolis garmani*) 中获得的资料可与贝特曼的那组资料相比（见图 15-5）。雄性繁殖成功的方差超过雌性方差的有蜻蜓、粪蝇、欧洲普通的林蛙 (*Rana temporaria*)、草原鸡和有求偶场的松鸡、象海

豹及狒狒。间接证据表明在其他一些脊椎动物中这种方差的差别也存在。根据这个原理，特里弗斯(1972)对亲本投资进行了一般性理论的概括，意在对比性和亲本行为的不同模式做出解释。他的见解是以亲本投资的曲线图分析为根据的，而亲本投资可定义为：以亲本对其他子代投资为代价，以增加其子代成活率的任何针对子代的亲本行为。他分析的第二个变数是繁殖成功，这是根据成活子代数来测定的。性选择的这个核心原理在图 15-6 提供的曲线图中得以再现。从中我们看到，一个性别，常常是雌性对每个子代投入甚大。从雌性这时和以后产生的卵可戏剧性地减少这一意义上说，一个卵子比一个转子代价高。承担于较大部分的亲本投资的亲本（常常还是雌性）将发现第一个子代在一定成熟阶段之前再生殖是困难的或是不可能的。因此，亲本投资是作为每次繁殖产生子代数的函数而较快地增长。但是，对于两性来说，如果产生的子代数为 1:1 的线性增加（实际上是这样定义的），则繁殖函数应是相同的。结果，对每个子代投资较大的亲本在比其配偶繁殖更少的子女时就应停止繁殖。贝特曼原理就源于这个不对等，也就是对每个子代投资较少的性别中净生殖成功的方差将会更大。而且，这个性别将经历程度更加剧烈的性选择，容易进化为更极端的异性吸引炫耀和性内选择的技能。

虽然这个基础理论根据的参数在实践中是难于测定的，但是，还是有间接方法做出判断性检验。在

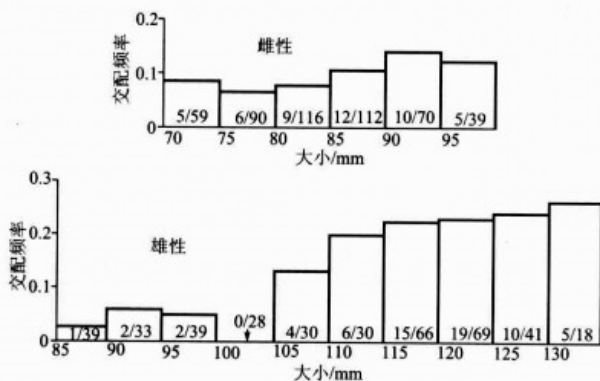


图 15-5 贝特曼原理 (Bateman's principle) 在蜥蜴中的体现：在牙买加种 (*Anolis garmani*) 中，雄性繁殖成功率比雌性大。以 (体长) 5 毫米差异范围为分类单位，通过计算每一个体 (雌或雄) 观察到的交配数作为繁殖成功的测量值。由图可知，雄性繁殖成功的机会随其大小 (体长) 的增加而增加 (特里弗斯重画, 1972)。

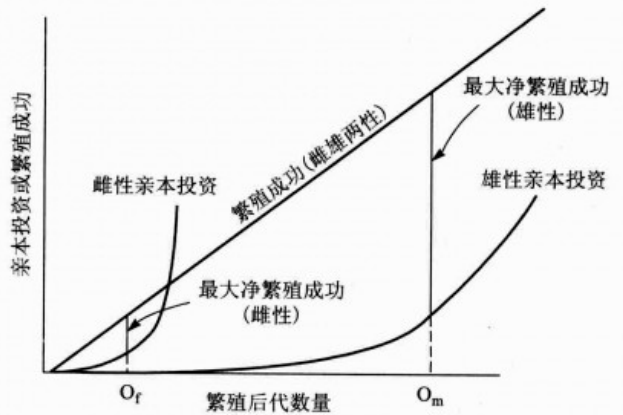


图 15-6 当两性 (O_r 代表雌性, O_m 代表雄性) 之间最后代数量不同时, 性冲突产生。在这一想象的例子中, 证明了实际一般情况: 雌性为了繁殖后代必须付出更大努力, 而它的最大净后代繁殖数只是雄性情况下的一个较低值。在这些条件下, 雄性为了保持它的后代最优数量而更可能转向一夫多妻。在很少物种中会有反过来的情况, 即一妻多夫 (由特里弗斯略作修改, 1972)。

雄性承担更多亲本抚育的例外事例中, 我们还应该寻找雌性成为竞争性别的例外事例, 这时它们运用更耀眼的炫耀, 也许还为占有雄性进行直接竞争。这个预测可以得到充分证实。存在这种性别角色颠倒和与雄亲抚育过多的有关物种如下: 海龙科的海龙和海马 (Fiedler, 1954); 丛蛙科的新热带“毒箭”蛙 (Dunn, 1941; Sexton, 1960); 类似秧鸡的涉水鸟水雉 (Mathew, 1964); 穴鸫属 (*Crypturellus*), 和鸨尾鸫属 (*Nothocercus*) 的 4 个鸫鸟种 (Lancaster, 1964); 瓣蹼鹬 (Hohn, 1969; Hildén 和 Vuolanto, 1972); 彩鹬 (*Rostratula benghalensis*) (Lowe, 1963); 林三趾鸫 (*Turnix sylvatica*) (Hoesch, 1960); 绿骨顶鸡 (*Tribonyx mortierii*) (Ridpath, 1972)。

为了解释性别相互作用中的模式变化, 可以把特里弗斯的分析模式扩展到亲本投资随时间的变化情况。图 15-7 提供了一个具有想象力鸟类物种的雄鸟和雌鸟的累计投资曲线, 其原理可方便地应用于其他动物及人类。在每一时间点上, 累积投资少的亲本有引诱其配偶 (另一亲本) 投资多的倾向。这在雄性授精刚刚完毕之后是特别真实的。雌性的投入猛涨起来, 而雄性此时则仍然投入很少。当每个性别的亲本投资在不断累积时, (亲本投资中) 抛弃一个亲本的倾向不仅依赖于双亲投资量的差异, 而且还依赖于配偶独自抚育后代的能力。如果一个配偶被抛弃, 另一配偶将努力完成抚育子代的工作, 因为这些事已委任

给它了。但是，如果有实质性风险存在，即因为任务是压倒性的艰巨使单独一个亲本无力承担时，这种抛弃作用会给潜在抛弃者带来损失遗传适合度的危险。当将来与其他配偶的成功交配不能弥补预料到的遗传适合度损失的时候，在亲本抚育周期的这个阶段抛弃配偶是极少的。正如特里弗斯所指出，当亲本双方投资如此之大（甚至在一方投资很小的情况下），使得自然选择对其中任何一方有利时，抛弃一个亲本的时刻才会来临。情状会如此，是因为抛弃作用把尽全力投资的配偶置于残酷的困境：它投资时不管前面存在什么困难它都不会放弃。在这些情况下，配偶之间的伙伴关系就可能发展成为一种看谁能获得抛弃冠军的竞赛。其结果与其说由狡猾计谋决定，还不如说由获得第二个配偶的机会决定。罗利（Rowley, 1965）描写了在澳大利亚华丽的蓝鸚鵡（*Malurus cyaneus*）中发生的一个类似情况：两对配偶芳邻碰巧同时喂养它们的雏鸟，而又分不清谁是谁的，只好像在一个托儿所里一样，不加区别地一同喂养，然后，其中一对为了开始新的繁殖而抛弃了其子代，留下来的一对则继续养育所有的雏鸟，甚至尽管它们受到了欺骗。

327 从这一配偶内冲突和欺骗的非情感运算中，可以推出私通的一个新观念。通过授精而受精（爬行类、

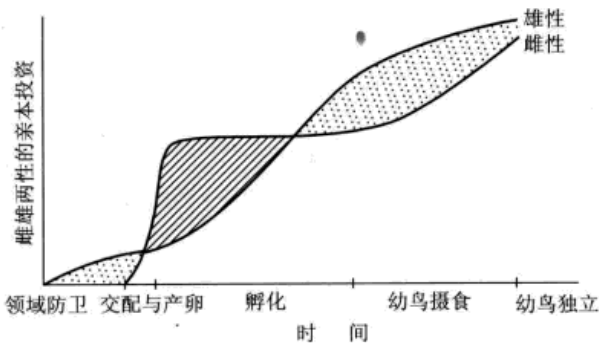


图 15-7 两个配偶动物亲本的累积投资可随时间变化，同时可引起它们的状态和关系的变化。在这个建构成模型的关于鸟类生活周期的想象例子中，雄性在某些阶段（画点的）投资较多，而雌性在另外一些阶段（画平行线的）投资较多。领域防卫：雄性防卫的地方是为了保护食物供给和巢区。交配和产卵：当雄性把它保护的巢区委托给雌性时，而雌性则与雄性交配。孵化：当雌性与后代没有任何关联时，雄性孵化；结果，当雄性的累积投资增加时，而雌性的仍然保持不动，两者的累积投资第二次相等。幼鸟喂养：每个亲本都喂养幼鸟，但雌鸟喂得快，引起累积投资进入第三次收敛（自 Trivers, 1972, 略作修改）。

鸟类和哺乳动物的普遍模式），雄性总不能完全确定：其配偶的卵是否是由其精子授精的。一个雄性确定其精子是唯一给其配偶卵子授精的情况时，对于该雄性在子代抚育上决定投资的程度在遗传上是有利的。作为来自其他类型行为的额外好处，往往是交配的优先权。从领域内排除其他雄性或在优势系统内控制其他雄性的那些雄性，正好避免了精子竞争。在“一夫一妻”的鸟类中，通过正常情况下发生的、在形成配偶关系和交配之间的时间延后，也可获得上述同样的效应，而这种延后实际上是作为检验是否有外来精子的隔离期（Nero, 1956）。这种理论表明，一个特别严重的攻击行为应作为事实上的或可疑的通奸行为。在许多的人类社会中（在这里性结合是人们共知的隐私的个人性行为），通奸者要受到严酷的惩罚；当他们生出子女的时候，这种罪行甚至更严重。虽然在诸如爱斯基摩人、澳大利亚土著人和南非的俾格米人的狩猎—采集部落中，争斗并不常有，但是，与其他人类社会相比较，谋杀或致命争斗在这些部落中显然也经常发生，并且通常都是为了既成事实或嫌疑通奸行为而复仇的结果。

直到最近，生物学家和社会科学家才用一种限定的方法，把求偶看作是挑选正确物种和性别，看作是克服在引起配偶性反应时发生攻击的手段。特里弗斯分析的主要意义在于阐明，求偶的许多细节可以看作是虐待自己配偶的几种可能性。通过研究个体做出的评估是以自然选择设定的规则和对策为根据的。社会科学家可能发现如此的诠释对他们的口味来说也太过于遗传化了，甚至太过于无道德化了，然而，其对于人类行为研究蕴涵的意义是非常巨大的。

多配偶的起源

由于贝特曼效应，动物基本上是多配偶。起初，实际上所有动物都是异配生殖的。在那些缺少亲本抚育的物种中，雄性的生殖成功的方差最可能比雌性的大；在许多境况下，增加亲本抚育将助长这种差异，因为亲本对生后抚育的投资在数量上两性很少一样多。单配偶普遍是一种进化上的派生状况。当例外的选择压力发生作用，使两亲本总投资相等和确实迫使它们成对建立性结合的时候，单配偶就出现了。这个原理与绝大多数鸟类物种的单配偶不一致。虽然鸟类

中的多配偶在大多数情况下是系统发育过程中的派生状况,但是这种状况代表了倒退到原始脊椎动物的第 3 次漂变。现代鸟类中的单配偶几乎可以肯定是从某一原始鸟类或爬行类祖先派生而来的。

在研究这些概括所依据的证据以前,让我们先对有关交配系统的关键术语做出定义。单配偶是一雄一雌共同养育至少一窝子女的状况。它持续一个季节,在少数物种中有时延续一生。多配偶广义上包括任何形式的多重交配。于其中一个雄性配一个以上的雌性的特殊事例叫做一夫多妻,而一个雌性配一个以上的雄性叫做一妻多夫。多配偶可以同时存在,在这种状况中,交配可以差不多同时发生,也可以按顺序进行。一夫同时占有多个妻子有时指一夫拥有成群的妻妾。用动物学家偏爱的狭义观点讲,多偶婚还意味着至少是临时的成对配偶的形成。否则的话,多重交配便常常被定义为性乱交。但是,正如塞兰德 (Selander, 1972) 所指出,性乱交这个词本身带有随机交配的不正确含义,尽管事实上这种交配通常是有高度选择的,通过它导致第二性征的进化。建议一种替代的表达词语:短期多配偶 (Polybrachygamy)。虽然这个术语在技术上和词源上是正确的,但是要广泛运用可能会显得太笨拙了。

就其本身的整体来说,异配生殖有利于对多配偶作广义的界定。促进多配偶发展还有 5 个一般条件:(1) 地方性或季节性的食物极大丰富;(2) 具有严重的被捕食的风险;(3) 幼仔早熟;(4) 性的二熟现象和长寿;(5) 由于性别间性境不同的嵌套领域。除了最后一个外,其余都可以在鸟类中找到,多偶婚和对偶婚普遍同时存在,为进化比较提供了可能;但是,同样的偏见可能对其他研究不详的种群施加等量的影响。

地方性的或季节性的食物极大丰富

在研究欧洲普通鹪鹩 (*troglodytes troglodytes*) 的基础上,阿姆斯特朗 (Armstrong, 1955) 认为,当食物受到限制,群体数量最大或接近最大,因此雄性有必要和雌性留在一起并帮助她养育雏鸟,这时鸟类中的单配偶就得到发展。而当繁殖季节享有极大丰富的食物,境况允许雌性独自抚育子女的时候,雄性便“抛妻离子”另找配偶,于是群体中多配偶就得到发展。实际上,克鲁克 (Crook, 1964) 使用了同样

的见解去解释非洲和亚洲的 100 多种文鸟亚科织布雀中的多配偶。他指出,居住在潮湿环境,尤其是森林中的物种主要是单配偶,并且很少表现出解剖学中副性征差别。相反,在占据草地和干燥环境的物种中,多配偶和性二态现象虽然不是说每个物种都会有,但却是相当普遍的性状。克鲁克认为,这个差别来源于食物上的差别。森林留鸟大多数食虫,在漫长的繁殖季节里它们有这些地方相对稳定的食物供应。结果,成鸟愿意组成单配偶以成对的方式保卫各自的领域。大多数居住在干旱乡野的物种食用的植物种子和其他植物食物,这些食物每年短季节极大丰富,雄性因此可在繁殖季节从亲本抚育的义务中解脱出来,寻找机会给另外的雌性受精。

拉克 (1968) 指出几乎所有其他吃植物种子的鸟类都是单配偶,由此说明了克鲁克进化观点中的缺点。然而文鸟亚科中的鸟类存在着相关关系 (又见 Moreau, 1960), 所以有望发展出一个更为有效和更为普遍的理论来说明在其他鸟类中的这些事实和类似的事实。为此,奥里恩斯 (Orians, 1969) 做出了重要努力,他利用自己对黑鹇 (黑鹇属, 黄头黑鹇属) 的研究成果和弗纳 (1965) 在鹪鹩方面的研究成果来支持如下观点。当雌鸟选择一个正在求偶的雄鸟的时候,它无须完全依赖它对这个雄鸟身体状况方面的评估。在许多物种中,考虑领域生境的质量对雌鸟是有好处的。生境应该资源丰富、能为防止食肉动物捕食提供保护和抵御严酷的天气。如果不同领域的环境质量差异过大,一个雌鸟就将通过放弃在贫瘠土地上作为单配偶雄性的唯一配偶,而加入到一个一夫多妻的雄鸟拥有的富庶领域中其他雌性的行列,由此这个雄鸟就会增加遗传适合度。这个观点已被参数化,并将其引入到如图 15-8 中所显示的奥里恩斯-弗纳模型。在单配偶和多配偶类群中,假定雌性繁殖成功率的上升曲线是环境质量提高的函数,那么在最富和最贫领域间就存在一个最小差值,使得一雌性加入到最富领域的妻妾群比在最贫领域作为一雄性的唯一配偶更为有利。这个最小差值弗纳和威尔逊 (1966) 称作“一雄多雌阈值”。

根据奥里恩斯-弗纳模型对阿姆斯特朗和克鲁克鉴定的几种特定类型的分析,可得出若干结果。生产力变化显著的生境将更有可能包括超过一雄多雌阈值的领域。在这方面,沼泽变化明显:周围水环境

之间的能量产出常常有 10 倍或更多。根据弗纳和威尔通的调查, 尽管沼泽一作巢鸟类仅占总动物群的大约 5%, 但是, 沼泽中北美雀形目鸟一雄多雌的物种已知 15 个里面有 8 个。在非洲, 一雄多雌的物种在沼泽一作巢的织布雀中也占优势(克鲁克, 1964)。植被生长不断更替的早期阶段也提供了不断变化的环境, 因此利用这些不断变化环境的机会主义鸟类物种, 一般来说分布范围广泛和没有固定地点。北美雀形目鸟类中 15 个“一夫多妻”物种有 5 个在大草原或稀树大草原繁殖; 而有 2 个, 即黑颈雀(*Spiza americana*)和食米雀(*Dolichonyx oryzivorus*)限定在最初更替阶段的草地植被上。最后, 当巢址限制了群体密度而食物没有限制的时候, 雄性领域的质量可望根据巢址的适合性而发生大的改变。一雄多雌的莺鹟鹛(*Troglodytes aedon*)和普通鹟鹛(*T. troglodytes*)在空洞形的地方落巢却不能自己挖洞, 一雄多雌的欧洲斑鹟(*Ficedula hypoleuca*)也是这样(von Haartman, 1954)。一雄多雌的织布雀不仅在繁殖季节享有丰富的食物资源, 而且它们落巢在树上, 即使在食物供应短缺时, 这里也是最有利的生境。

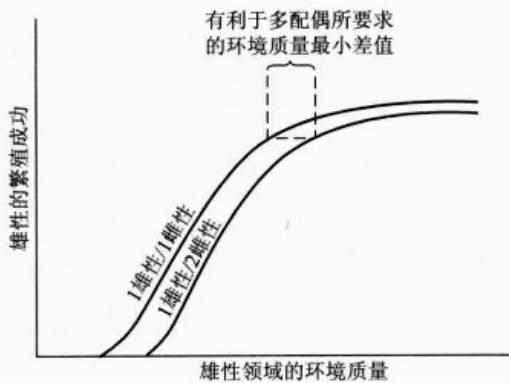


图 15-8 一夫多妻进化起源要求条件的奥里恩斯-弗纳模型。如果雌性繁殖成功率是雄性领域环境质量的函数逐渐上升的, 并且各雄性领域在环境质量上变异很大(可达到“一雄多雌阈值”), 那么某些雌鸟参加到一雄多雌领域而不是成为贫瘠领域中一雄性的唯一配偶更有利。同样的模型可以用性别简单对换的方法应用到一妻多夫现象(根据奥里恩斯改进, 1969)。

当这种公式化表述的意义被稍加推敲时, 我们就会再次遇到性与社会之间的基本对抗。如果加入一雄多雌阈值较好一边的领域性妻妾群对原群内雌性有 329 好处的话, 那么, 每个加入的雌鸟成为妻妾群的唯一

成员还会更有好处。因此, 我们应该期望这个妻妾群中雌性间会存在冲突。而且, 两性之间的利益冲突可能发展; 雌性要求尽可能少的同性伙伴, 但是, 雄性的利益要求保持雌性的数量能在有限的领域内养育最大数量的子代。这实际上是道恩豪尔(Downhower)和阿米蒂奇(Armitage, 1971)在他们研究黄腹旱獭(*Marmota flaviventris*)时遇到的情况, 这种旱獭是生活在落基山脉中一雄多雌的啮齿动物。雌獭个体生殖成功率随妻妾增多而下降。这种下降明显表现在: 每个雌性产仔窝数, 每个雌性抚育子代的平均数, 尤其是妻妾群中每一雌性拥有的一龄仔数。根据标志雌獭最终生殖成功的一岁幼仔的数据, 容易算出每个雄獭占有的雌獭最适数量在 2~3 个之间(见图 15-9)。

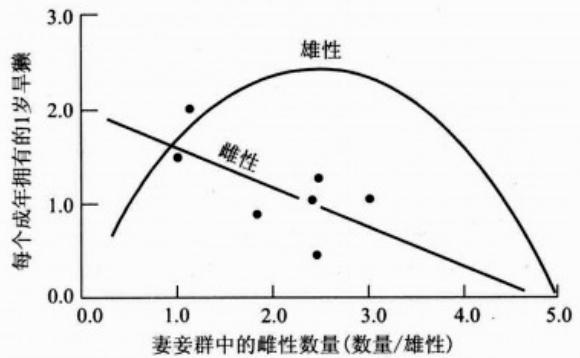


图 15-9 黄腹旱獭的繁殖成功率用所产的一岁幼崽数来测量, 这受到雌性和雄性以不同方式组成的妻妾群的大小所影响。繁殖成功率对于雌性是逐渐下降的, 以至于对于该性别的最适妻妾大小为 1; 但对于雄性, 繁殖成功率开始是上升的, 然后才下降, 在每一雄性占有 2 到 3 个雌性时达到其峰值。图上数据点指所观察到的每个雌獭拥有的一龄仔数(根据道恩豪尔和阿米蒂奇 Armitage 修改, 1971)。

具有严重的被捕食的风险

如果双亲有能力驱走捕食者和由于双亲的存在能加强防卫保护, 那么对领域动物严重的捕食行为往往有利于单配偶。范·哈特曼(1969)指出, 像在北美的动物群中一样, 欧洲鸟类中的一雄多雌现象与生境无关, 而是与偏爱的巢址有关。许多一雄多雌的物种筑圆顶窝巢或利用洞穴。范·哈特曼认为, 这些巢为躲避捕食动物提供额外的保护, 让雄性有更多的时间用于保护地盘和对另外的雌性求偶。还可以封闭巢穴, 为幼仔提供很好的隔离, 以

减少雄性的抚育代价。下面将会说明, 范·哈特曼假说与奥里恩斯-弗纳模型并没有什么不同。然而, 对于所有涉及一雄多雌的领域, 它确实增添了改良能量平衡的一个独立因子, 无论这些巢址领域的资源是相对贫瘠还是相对富有。

另一种防止捕食者威胁幼年动物的方法是使它们尽可能远离双亲求偶夸耀场。这种适应反应可以部分解释松鸡、极乐鸟和其他在公共夸耀场进行交配的鸟类中存在的一雄多雌现象。一旦受精, 雌鸟可以自由退出公共夸耀场而专心致志地在安宁和食物丰富的地区养育它们的子代。

幼仔早熟

当雌性能引导幼仔到富有觅食区和使它们能避开捕食者的捕食时, 雄性参与抚育子代的必要性就大为减少。这时, 雄性就可以更加自由地全身心投入吸引异性的夸耀和为交配而战, 这些活动常常发生在特定的择偶场。正如奥里恩斯(1969)所指出, 这种可预料的相关在自然界发生了, 但这种相关却惊人地弱。一雄多雌的物种在雉科(野鸡、山鹑、孔雀、家鸡和鹌鹑)和松鸡科(松鸡)中常常发生, 少数发生在诸如饰胸鹑(*Tryngites subruficollis*)、斑胸滨鹑(*Erolia melanotos*)和大鹑(*Capella media*)等海岸鸟中。在另一方面, 单配偶一般发生在鸫科(行鸟)和鹑科(鹑)以及鸭科(天鹅, 鹅和鸭)。这些无数例外的因由尚未知晓。

性的二熟现象和长寿

当求偶的性别是长寿的, 它的成员就会推迟生殖, 直到它们长得足够大而成熟, 处于优势地位才开始。生殖优势能使更多的雌性受精, 所得到的补偿超过因较早推迟生殖而造成的损失。这种状况本身有利于一雄多雌。根据威利(Wiley, 1974)的看法, 长寿和性的二熟现象是一雄多雌的松鸡物种中普遍存在的状况。在一岁时, 雄性不交配, 或者交配很少, 然而雌性在一岁时容易繁殖。同样的所谓的性的二熟现象在其他一雄多雌的鸟类和哺乳动物中也普遍存在。业已证实的, 诸如红翅黑鹑(Peek, 1971)、侏儒雀(Snow, 1963)、象海豹(Carricketal, 1962)和山羊(Geist, 1971a)。

由于性别间小生境不同的嵌套领域

由于性别间小生境差异引起的嵌套领域只限于觅食领域内繁殖的物种。如果雌性比雄性个头小, 或因某种其他原因所需空间比雌性的较小, 还有, 如果它能独立抚育自己的子女, 将有利于一雄多雌, 因为一个以上的雌性能在只有一个雄性的领域内生活下去。这种生态差异已经明显成为安乐蜥属(Rand, 1967; Schoener, 1967; Schoener 和 Schoener, 1971a, b)系统发育进化的一个因子, 在壁虎中也可能是这种情况(Bustard, 1970)。

单配偶和成对结合的起源

在动物世界中, 当合作养育子女的达尔文式利益超过夫妻任何一方寻求额外配偶的利益时, 忠诚便成为进化的一种特定条件。如下三个生态条件似乎可以解释所有已知的单配偶情况: (1) 领域中存在要求两个成年动物共同保护以防止其他敌人占有的一种稀缺和宝贵的资源; (2) 自然环境是那样艰难以至需要两个成年动物共同对付; (3) 提前繁殖为单配偶结合起着决定作用。

保卫稀缺和宝贵的资源

估计有 91% 的鸟类至少在繁殖季节里是单配偶的。这种适应为具有分散的可更新食物资源的稀有巢址或领域提供了优良的防卫(Lack, 1966, 1968)。少数物种甚至形成终生单配偶。一个有过良好分析的范例是特立尼达和南美北部的大油鹑(*Steatornis caripensis*)。根据斯诺(1961)的研究, 单配偶的形成最终来源于鸟类在洞穴中落巢、寿命长和繁殖缓慢的综合因素。有洞穴的山壁适当的落巢点是绝对稀少的, 显然这是限制群体规模的主要因子。为了使单配偶两成员能在漫长的繁殖生活中维系在一起, 合作保卫巢址是必要的。在食虫的翼手类中, 黄翼蝠(*Lavia frons*)在觅食方式方面是不同寻常的。像鸟类中的霸鹟一样, 它们栖息在树上等待猎物的靠近, 然后飞离巢穴出来追逐不舍。蝙蝠利用回波定位来确定方向, 利用不同寻常的大翼翅在树顶上灵活盘旋。一旦猎物被抓住, 黄翼蝠就回到栖息处。黄翼蝠在组成单配偶方面也是不同寻常的。威克勒和尤里格(1969a)推

断,这个物种需要保持一个固定的领域,因此,单配偶作为增强防卫的工具获得了进化。简而言之,黄翼蝠在这方面与食虫的林栖鸟类是趋同的,这些鸟类绝大多数是单配偶的。

单配偶在无脊椎动物比在脊椎动物是要少得多,也许一万个无脊椎动物物种还不到一个物种是单配偶的。凡是在出现单配偶的地方,增强对某种资源的防卫似乎是其首要的功能。成对的甲虫(食尸甲虫属)共享较小动物的尸体,并保卫这些尸体防止其他配偶抢夺;单单靠完全控制一具死尸,这只雌甲虫就有希望养活一窝幼甲虫到成熟。在甲壳纲中,海星虾(*Hymenocera picta*)在结成持久性单配偶方面是不同凡响的。它的猎物个头之大也是例外——一个海星可以为一对海星虾食用一个星期。猎物和猎物周围地盘的防卫对海星虾比对以浮游生物、藻和腐质为食的较普通的甲壳纲动物更加重要(威克勒和塞布特 Seibt, 1970)。

适应某种艰难的自然环境

我知道没有哪种实例说明,单配偶是专门用来充当克服自然环境带来挑战的工具。但是,至少有一个物种是生活在普遍严峻的环境下的,使得把捍卫领域强化到有利于单配偶持久生存的程度。土鼈(*Hemilepistus reaumun*)是一种生活在干燥的阿拉伯和北非稀树大草原的等足类甲壳虫。在每年最炎热和干燥的季节,土鼈为了活下来便被迫撤退到深深的地穴里。林森麦耶(Linsenmair and Linsenmsir, 1971)发现,每个地穴都被为了延续生命仍保持交配的一对成年土鼈占据。成对土鼈的高度领域性行为是防止地穴过于拥挤和消耗周围地区稀少和无法预料的食物供给。这应该看作是一个保卫有限资源的特殊例子。因为它表明,自然环境的一些参数有可能同时影响整个群体,所以应值得特别注意。这就是与奥里恩斯-弗纳效应相对立的现象,而奥里恩斯-弗纳效应是环境改变使个体成功地向多配偶进化。

提前开始繁殖

当生殖的时限很重要时,配偶双方之间的合作提供一个决定性的有利条件。在对英国三趾鸥(*Rissa tridactyla*)的出色研究中,库尔森(Coulson, 1966)发现,大约64%的繁殖三趾鸥在前一个季节就已经开

始保持配偶关系了;此类雌鸟提前3~7天开始产卵, 331 繁殖季节产卵总量较高,并且比已有新配偶的类似个体能抚育更多的幼鸟。此差别来源于“已婚配”成对双方从求偶和筑巢开始较顺利合作的能力。然而,“离婚”是常事。在12年多的研究中,库尔森发现,当第一任配偶仍在原集群内生活时,有2/3的鸟就已换了配偶。此外,前一个季节没有成功孵卵的三趾鸥与那些成功孵卵的三趾鸥相比,改换配偶的可能性高出3倍多。这后一相关表明:对于原来与生殖上不亲和配偶相结合的鸟来说,“离婚”在适应上是有利的。虽然缺少关于繁殖成功的数据资料,但是,一个相似的解释可以用来解释小滨鹬(*Calidris minutilla*)和长脚鹬(*Micropalama himantopus*)的单配偶,它们是以多配偶而著称于世的鹬科鸟类的成员。这两种鸟在加拿大北部繁殖,在那里,繁殖来得迅速是为了充分利用茂盛植被的长处,然而春天和夏天却非常短暂(杰尔 Jehl, 1970)。

集体炫耀

集体性炫耀,展现了生物界一些宏伟壮观的场面。在东南亚,成千上万的雄萤火虫在森林中的一些树上同步和有节奏地闪闪发光,划破夜空。它们发的光之强,所在树的位置之整齐一致足以使靠近海岸线生长的红树林成为航标灯塔(Buck, 1938; Lloyd, 1966, 1973)。数百万只经过13年和17年出土的蝉会聚在美国东部某一林区进行求偶;雄蝉的歌唱确实震耳欲聋(Alexander和Moore, 1962)。能与这些昆虫炫耀相匹比的有鸟类求偶的竞技景象、雄山羊和麋鹿盛大的战斗场面,以及其他脊椎动物更具有戏剧性的炫耀。

显而易见,集体炫耀的主要作用是通过扩大信号总量和范围来加强吸引力。简单地说,就是一群雄性比单个雄性更可能吸引单个雌性,群中的一个雄性更可能遇到一个愿意接受的雌性。如果炫耀场在一个开阔的空间、至高点上和其他一些容易确定方向的位置时,这种效果就会得到进一步加强。寄生黄蜂、蚂蚁、长角亚目蚊虫和其他集体繁殖的昆虫等群聚的场合都具有这些特点。鸟类普遍依赖于界标确定炫耀场。而且,许多物种的炫耀场本质上是传统的,较年长的个体依靠记忆从一个季节传到下一个季节。

在集体炫耀进化中关于捕食作用的事实尚不充分。在某些情况下（在理论上既无明显的证据又无合适的论证），捕食作用可能增加聚群密度而足以用来对抗选择力，而这种选择力最终可限制炫耀类群的大小和炫耀程度。但是，在其他情况下，相反的情形就可能发生：如果聚群是短时段的和有足够的间歇时间，那么，这种聚群就会使局部捕食者处于（猎物的）淹没之中，从而可减少由于捕食作用的个体死亡率。显然，这是周期性聚群蝉的主要对策（见第 3 章）。劳埃德（1966）对某些萤火虫物种的极端周期性作了相似的解说。多节萤火虫（*Lampyris knulli*）每个夜晚约有半小时是活跃的，而北美洲萤火虫（*Photinus collustrans*）闪烁不到 25 分钟。在大多数集体炫耀的鸟类中，求偶场远离它们的巢穴，可能的结果是把捕食者引离颜色不显眼的雌性和它们的幼仔。但是，如果合适的巢区稀少和难于落巢，这样分离的好处可能很容易逆转。这时，在生态条件理想的场地进行炫耀的每个个体可能获得足够适合度以胜过其某些子代被捕食带来的损失。西非萤火虫（*Luciola discollis*）在先前存在过的群体并由此证明是繁殖场地的地方聚集，雄萤火虫发出特别的闪烁勾引雌萤火虫来准备产卵。雄萤火虫也能招来尚未交配的雌萤火虫去同一个地方（Kaufmann, 1965）。简而言之，此时可以推断，动物集体炫耀唯一具有生物适应普遍意义的是增强信号发送的强度。其他环境因子如捕食作用和繁殖地区的斑块分布能影响集体炫耀的选址和特点，但仅仅靠这些显然无法解释为什么在自然界炫耀是集体的而不是单个的。

当一个地方连续用于动物集体炫耀时，这个地方就称为求偶场（lek）或竞技场（arena）。这些动物就说成是在进行求偶炫耀或竞技炫耀，而整个繁殖系统被称为求偶或竞技系统。用原来的鸟类学术语来说，（Mayr, 1935；阿姆斯特朗，1947；拉克，1968）真正的求偶场也定义为与巢区和觅食地分离的场所，一般来说，做出这样的限制对动物是必要的。还有一些次要的限制是，以另外方式进化的、不能普遍用于其他类群的类似行为：（1）多配偶和（2）配偶仅仅为了交配而遇到的特殊境况（Gilliard, 1962）。雄性也可能在小的不同领域上炫耀；在鸟类学文献中，每个这样的领域有时又比作一个宫廷。

• 最复杂和最壮观的求偶场系统发生在鸟类中。这一

现象在 10 个科中都独立地出现了：流苏鹬和大鹬（鹬 332 科还包括滨鹬和白腰杓鹬）；很多种松鸡物种，包括松鸡和黑松鸡（松鸡科）；少数蜂鸟（蜂鸟科）；机警雉（雉科）；大多数侏儒鸟（侏儒鸟科）；崖壁伞鸟（伞鸟科，新大陆一个大科，还包括伞鸟、食果鸟、提雉和大头伞鸟等）；大鸨（鸨科）；一些园丁鸟（园丁鸟科）；两种极乐鸟（极乐鸟科）和杰克逊织布鸟（文鸟科，旧大陆的一个大科，还包括织布雀和旅雀）。凡属以上所述物种的雄鸟都是鸟类世界中颜色最艳丽的。例如，耀眼的红崖壁伞鸟是最壮观的伞鸟，一眼就认得出来；极乐鸟被认为是天底下最美丽的鸟。与此相关的基础是：鸟类中的求偶场系统与极端的一雄多雌和性的二态现象紧密相关，而后二者都促进了雄鸟副性征的进化。阿姆斯特朗（1947）、吉列尔德（Gilliard, 1962）、斯诺（1963）、拉克（1968）、塞拉德（Selander, 1972）、威利（1974）对这个主题的各个方面的出色评论。

为了解剖一个特别有启发意义的范例，让我们思考艾草松鸡（*Centrocercus urophasianus*）这种最高级的松鸡的求偶场系统。对于这种美国北部留鸟的行为，斯科特（1942）和达尔基特（Dalkeet 等，1963），尤其是近来的 R·黑文·威利（R. Haven Wiley, 1973）进行了深入的研究。每个求偶场都有一个交配中心，进入繁殖期的成鸟都向心而聚。求偶场的群体常常是非常大的。有 400 多只雄鸟散落在 1 公顷或更大的一个求偶场上，数量相当的雌鸟在很短的时间内为了交配也来到这里。很大一部分雄鸟所占地盘很小，它们每个大约占地 10~100 平方米不等。但是，只有那些占有领域与求偶场中心区重叠的雄鸟才被雌鸟接受交配。结果，在每个繁殖季节里，不到 10% 的雄鸟获得的成功交配占总成功的 75%。在每个季节内和不同的年份，求偶场的各领域是相对固定的。只要它尚有能，每个雄鸟都会在每年的 2 月和 3 月繁殖季节开始的时候飞回到同一领域。有时邻近领域相互干扰交配，但通常都是发生在领域交界附近的地方。由斯科特最初提出的系统，即艾草松鸡由一个雄性首领和有限只从属雌性组成的优势等级系统，经过威利更详细的研究已被否定。取而代之的是，通过在求偶场中心区获得一个领域，一个雄鸟就会成功繁殖。事实上，这个中心区的领域是可以易主的；一岁的雄鸟在求偶场周边建立领域，由于运气和成熟，它们会逐渐在出现空缺时向中心区移动。

领域性雄艾草松鸡彼此炫耀，而雌鸟则表现细腻和富有戏剧性。极端的炫耀使身体膨大，如图 15-10 所示。雄鸟鼓起胸囊，这是一个有 4~4.5 升容量的弹性食管。膨大的姿势是采取身体倾斜向上，头高高昂起。它们竖起脖子周围的白羽和细羽，伸展微黄色的鸡冠到眼部。接着，突然而连续快速地两次尽可能高地举起它的胸囊，然后又放下。在提起素囊前的一刹那，它把翅膀向前伸展，当举起来时又把翅膀向后伸得僵直，这样各具特色的羽毛就衬托在胸部各处。这种动作发出嗖嗖的声音。当胸囊被举起和放下时，它会因内部充满空气而膨胀，随之裸露出胸前两个微黄色橄榄形皮袋。当胸囊被第 2 次放下时，它会随胸部肌肉的收缩而被压缩。这种空气进出皮袋的情形，就像气球迅速地一鼓一泄，发出每间隔 0.1 秒的噼啪噪音。这些间隔为一些简短而柔和的咕咕叫声所接续着。因此，身体膨大炫耀的声音部分，持续 2 秒稍多一点点，听来是具有诱惑力的“嗖嗖—嗖嗖—咕咕—咕咕—噼啪”声。根据威利的研究，这种声音在求偶场以外几百米人耳都可以听见，带白色垂毛的前胸在 1 千米外就能看到。

像鸟类这种求偶场系统在许多生活在非洲野外开阔地的羚羊群，其中包括普通水羚、北水羚 (*Kobus ellipsiprymnus*, *K. defassa*)、乌干达水羚 (*K.kob*

thomasi)、互氏水羚 (*K.vardonii*)、跳羚 (*Antidorcas marsupialis*)、格氏和托氏瞪羚 (*Gazella granti*, *G.thomsoni*)、角马 (*Connochaetes taurinus*) 和其他一些由加曼 (Jarman, 1974) 根据行为和生态环境分成 C 组和 D 组的物种 (见第 24 章)。乌干达水羚是具有同样安全意识的一种羚羊，其中特别出色的和成功的雄羚羊挤进了一个挨着一个的求偶领地，这些求偶领地很好地远离觅食地和饮水地。有受精能力的雌性作为育幼群漫步穿过这些领地，被能留住它们的雄羚羊授精。“光棍群”在求偶场周边徘徊，有时加入那里的育幼群，即使它们中有能交配的，也很少 (Buechner, 1963; Buechner 和 Roth, 1974; Leuthold, 1966)。羚羊各求偶场系统要比鸟类的更为扩散。在几何上，这些系统是处在森林羚羊完全觅食领域作为求偶场和鸟类中发现的极端求偶场之间的中间范围。

果蝠 (*Hypsignathus monstrosus*) 所形成的求偶场是全范围的 (Bradbury, 1975)。成年果蝠表现出世界上 875 种蝙蝠物种中最大的性二态现象。果蝠雄性的嘴很怪异，喉很大。在繁殖季节里，它们夜 333 里汇集在森林树冠中的老地方。每个雄性都会标界一个小领域，用尖利的叫声和喘息声威胁对手，以保护自己的领域。从一标界这一小领域，雄性便开始唱了起来，释放出的声音就像刺耳的金属音响，

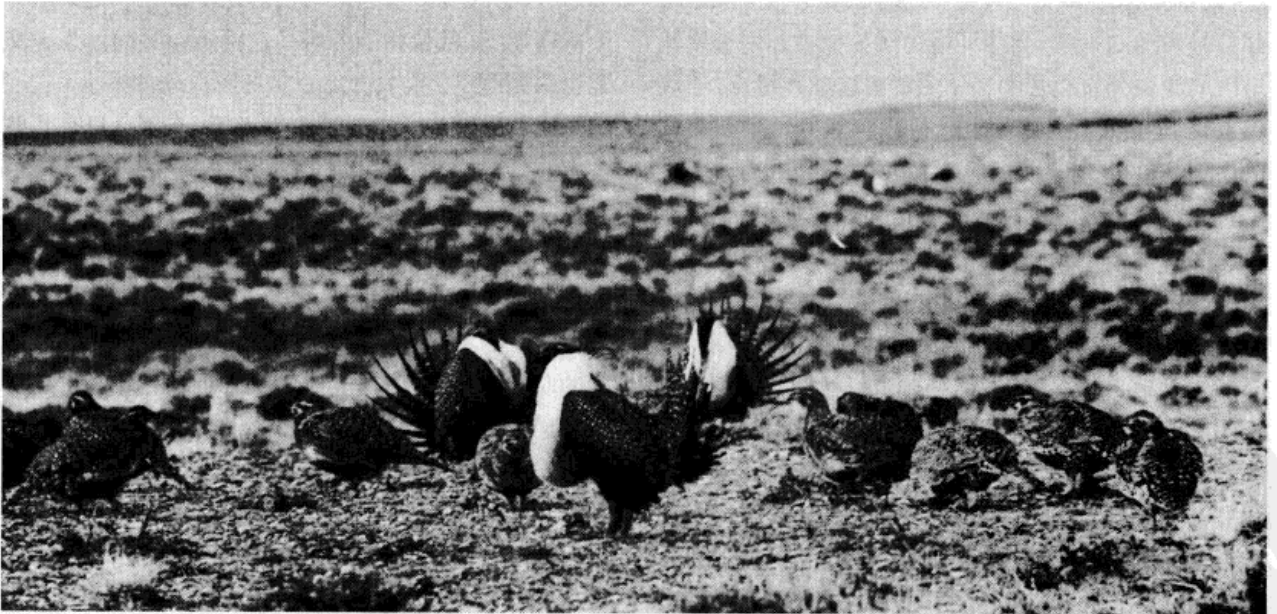


图 15-10 蒙大拿的艾草松鸡的求偶场。3 个炫耀的公鸡在求偶场的交配中心各占一小块领域。不够艳丽的母鸡从四周来接受这些极少数公鸡的交配。在求偶场周围的本照片看不到的其他公鸡很少有交配的机会。艾草松鸡的求偶场系统是松鸡科中已知进化最高级的 (来自威利, 1973)。

每分钟 80~120 次，同时拍打两下半张开的双翼。雌性光顾求偶场，围绕着求偶场的轴飞行，当它们飞过时便顿时惹起雄性起劲地炫耀。一个类似的求偶场系统，在与其相关的物种——亚颈囊果蝠 (*Epomophorus gambianus*) 中也发现了 (Booth, 1960)。

夏威夷土生果蝇因具有真正的求偶场系统而在果蝇科这一大科，也许还在蝇类中都是有名的 (Spieth, 1968)。雄果蝇聚集在蕨类和其他树枝上，其所聚集之地既向外暴露又远离雌果蝇觅食的有花植物处和产卵处。雄性与雌性在外貌上差别特别明显，翅膀上的条纹和斑点各不相同。斯皮思曾作如下假说，求偶场的这种分离和同时发生的性二态现象的进化，最终都是由捕食作用造成的。果蝇科昆虫是夏威夷林区的优势昆虫，也是像纳鹁 (*Chasiempis sandwichensis*) 等当地生的普通食虫鸟类捕捉的主要目标，这些食虫鸟在其捕食地捕食这些蝇类。通过把求偶转到专门的竞技场，很明显，雄性由此减少了这种巨大的危险。

334 根据伯特·霍尔多布勒 (Bert Hölldobler, 个人通信) 的观察，收获蚁 (*Pogonomyrmex rugosus*) 已经把蚂蚁的基本婚飞模式改变到竞技场系统。据观察，在一个地点，当天雄性比雌性离巢早，并且在 60 × 80 米的地面上聚集成群。当雌性飞来并着陆时，雄性便 10~30 个一同扑上去，努力争夺交配权。夜里，活下来的雄性撤回到土壤的夹缝中。第二天，它们再一次出现，加入到雄雌新一轮疯狂的求偶中。收获蚁竞技场系统的进化起源似乎是清楚的，那就是经常强化地面婚飞。

性二态现象的其他终极原因

读者将会承认下面这个贯穿整个性进化理论的推理主线：环境中一种或更多种力量（如领域上保护的资源分配很不均等）促进了多配偶，而多配偶依次导致了日益加剧的性选择，进而又引起性二态现象的强化。但是，正像我们在其他社会生物学现象中已经见到的例子一样，这种最终结果——在这个例子中是性二态现象的强化——可以沿着其他进化路径予以实现。图 15-11 用图表展示的这些原因链主要来自于对鸟类的研究。

莫罗 (Moreau, 1960) 在文鸟科的织布雀和汉密尔顿 (在汉密尔顿和 Barth, 1962) 在森莺科的莺和新大陆其他雀形目鸟类的深入研究中，首先检验了在显著的性二态现象和不稳定环境间的关系。在非洲干旱生境繁殖的织布鸟属的大多数物种，当过了繁殖期后，就大群巡回飞行，而所着羽毛黯然无色。以类似的方式，在新大陆迁徙最远的雀形目鸟类在繁殖季节以外成群觅食的时间里，它们的羽毛也最黯然无色。汉密尔顿和巴思以及随后的莫伊尼汉 (Moynihan, 1960) 得出结论说，向黯然无色羽毛趋同是鸟类聚群时减少相互敌对的一种手段。迁徙路途最远和繁殖期最短的物种外显最强的繁殖期的性二态现象。这好像是循着这样的路径进行的：在此类事例中，性二态现象明显是为了尽可能地结成配偶的需要，即强化通常性选择过程的需要。杰尔 (Jehl, 1970) 在极地滨鹁的性二态现象和繁殖对策的研究中得出了相似的结论。在热带，森莺科的莺和许多雀形科其他物种普遍都是单态的，但是它们雄雌的羽毛都像候鸟繁殖季节的雄鸟羽毛一样颜色艳丽，光彩夺目。这种与以上不同的倾向，本质上似乎与二重唱的情况相同：成对结合是永恒的，但这些鸟在复杂的热带环境中（在这里它们往往彼此难以相见）需要进行不断的通讯联系。

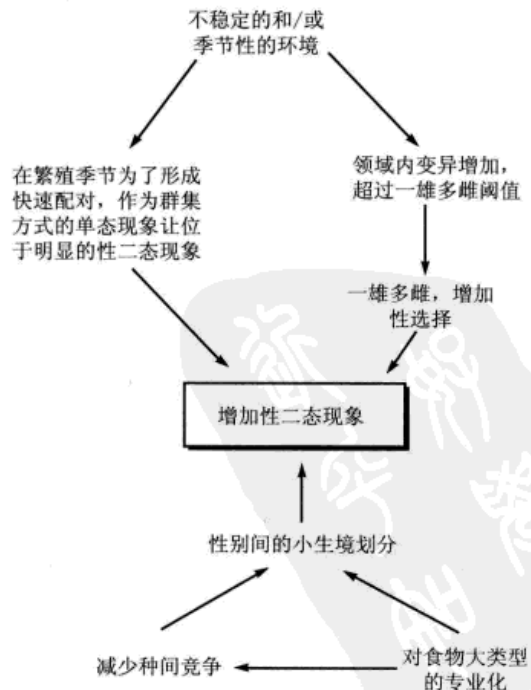


图 15-11 导致鸟类性二态现象的不同原因链

塞兰德 (Selander, 1966, 1972) 观察到, 性二态现象通常是建立在鸟类物种对大麦食物有不同嗜好基础上的。这个关系在啄木鸟、鹰和它的同类, 猫头鹰、旗舰鸟、贼鸥和大贼鸥以及新西兰灭绝的垂耳鸦 (*Heteralocha acutirostris*) 中都已经得到证实。其基础显然是因为某类食物的相对缺乏, 这种缺乏促进了为养育子女使用共同资源而必须合作的成对配偶有各自的小生境。这个假说从斯科纳 (1965) 的发现中获得了有力佐证: 有一类鸟在嘴的大小上表现出种间性状替换, 是由以稀有食物 (尤其是大型稀有食物) 为生的物种组成的。第 3 个独立证据来自于斯科纳 (1967, 1968b) 所收集的西印度安乐蜥的资料。这些食虫体形小, 和中等蜥蜴物种在一些小岛上出现时, 不同性别的个体大小就发生了趋异。让人吃惊的是, 不管什么物种,

雄性的头部平均长达 17 毫米, 雌性头部平均长接近 13 毫米。其寓意可能是在雄蜥蜴与住在雄蜥蜴领域上的雌蜥蜴之间存在劳动分工。这种生态隔离无须通过类群选择; 只须通过个体水平选择就可完成。特别是, 成活得最好的雌性是在雄性领域内吃得最好的雌性, 而繁殖最好的雄性是为雌性提供宿食最好的雄性。

性二态现象本质上未必都是解剖学上的。雄性和雌性还能通过行为反应的差异来划分食物小生境。啄木鸟属的一些物种中, 一对交配过的成员在一起觅食, 但实际上通过雄性对雌性的控制保持一定的空间间隔。当它们在同样地区里活动时, 它们就利用不同的树层——活树对死树, 以及大枝对小枝——或在同一地区觅食时采用不同的觅食方法 (Ligon, 1968; Jackson, 1970; Kilham, 1970)。



第 16 章 亲本抚育

336 亲本抚育模式，像任何其他生物性状一样受遗传控制，并因物种而异。亲本抚育是否首先就要给予、给予的是什么类型的和持续时间多长，其细节就像分类学家对不同物种区分特征解剖学性状那样，都能确定下来。例如，大多数半翅目甲虫的雌虫都把卵产在宿主植物上便离开。在有些情况下，一个亲本——雌虫或雄虫由其物种决定——一直守护着卵块到若虫出现。这些物种的小群成体守在这些若虫旁或立在若虫上面以保护它们免受捕食。在包括网蝽 (*Gargaphia solani*) 和盾蝽 (*Pachycoris fabricii*) 的甚至更小的类群中，幼虫亲近母亲并跟随着母亲从一个地方到另一个地方。佐证又见于巴西蝽象 (*Phloeophana longirostris*)，这个物种的雌虫也给若

虫提供营养 (Bequaert, 1935)。一些蜘蛛纲动物抛弃卵，或保护卵也只是在孵化前；而另一些蜘蛛纲动物则把刚刚孵化出来的幼虫装在腹部的育幼囊里 (见图 16-1)。亲本抚育在脊椎动物物种中甚至更加多样化。鸟类受其温血性所限制，鸟蛋和雏鸟必须置放在一个狭窄的温差范围内。但是，实际上现存的 8 700 种鸟类每种都有实现相应温差范围的本能 (Kendeigh, 1952)。从鸵鸟到雉鸡很多物种都是早熟的，雏鸟刚刚破壳而出几小时就能跑动和觅食。澳大利亚和东南亚的塚雉科鸟类不仅具有雏鸟早熟的特性，而且几乎一点都不需要任何亲本的抚育。雌鸟只是把蛋埋在沙子里、火山灰里或正在腐烂的植物堆里，让太阳能和植物分解产生的热量使蛋孵化。在截

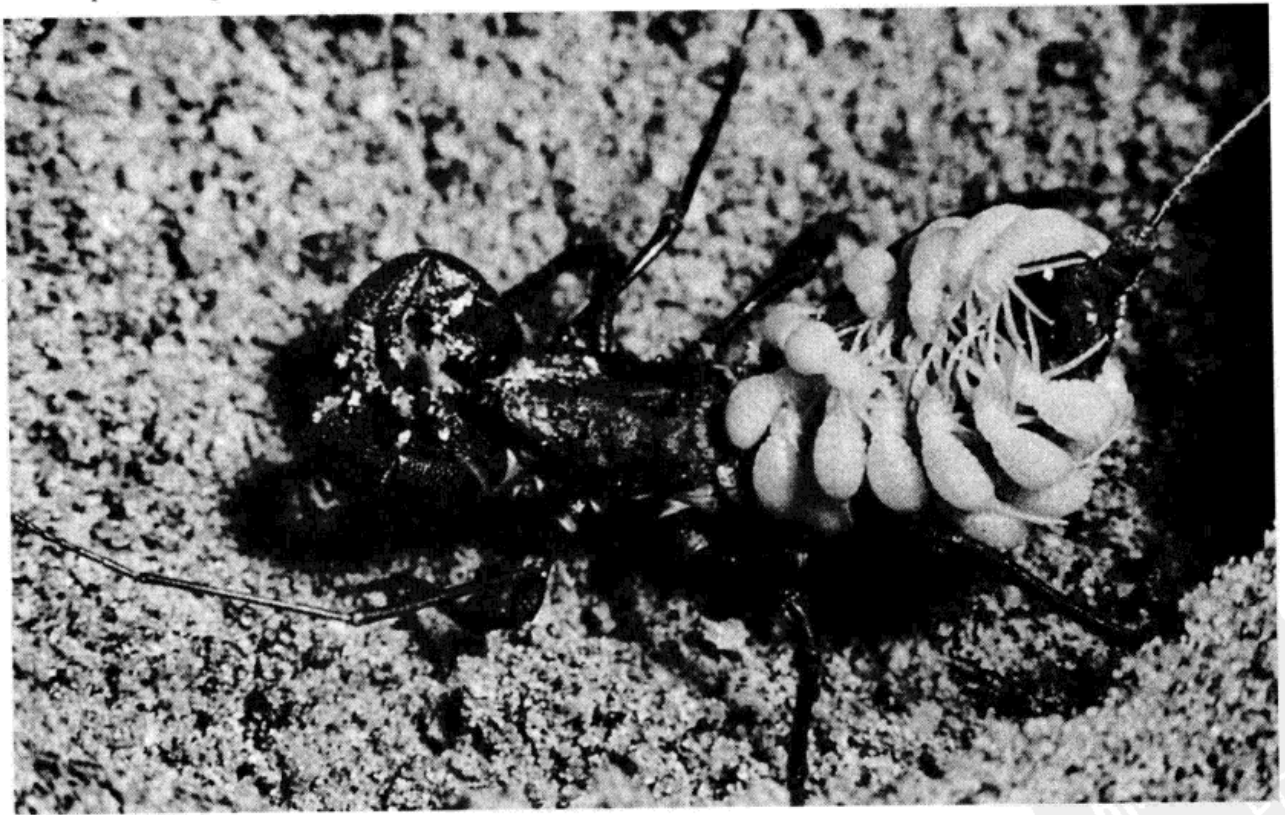


图 16-1 蜘蛛类动物中亲本抚育。一个雌性鞭尾蝎 (*Mastigoproctus giganteus*) 在它腹部的育卵室里及其周围带着它刚刚孵化出来的前若虫 (Weygoldt, 1972) (此图在原书 p337)。

然不同的物种中,一个亲本不吃不喝地坐在鸟蛋上面直到雏鸟孵化出来;这些性情刚毅刻苦的物种包括鸕鹚、绒鸭 (Eider duck)、机警雉和红腹锦鸡。亲本为那些在雏鸟期不能自立而需要在鸟巢中喂养和保护 的晚熟鸟类所提供帮助的种类和数量也是千差万别的。鱼类 (Sterba, 1962; Wickler, 1963; Barlow, 1974a)、两栖类 (Noble, 1931; Goin and Goin, 1962)、爬行动物 (Tinkle, 1969; Greer, 1971; Neill, 1971) 和哺乳动物 (Rheingold, 1963; Fraser, 1968; A. Jolly, 1972a) 亲本抚育多样性的数量少些,但仍然给人留下深刻印象。显而易见,此类差异是由于亲本行为对自然选择的敏感度决定的。

亲本抚育生态学

亲本抚育的真正理论现已逐渐形成 (Cole, 1954; Williams, 1957, 1966a, b; Hamilton, 1966; Wilson, 1966, 1971a; Tinkle, 1969; Gadgil-Bossert, 1970; 337 Emlen, 1970; Trivers, 1974)。用群体生物学的语言来表达,亲本抚育理论说的是一个因果关系网,是一个从通过改变一些统计参数使之适应一套有限环境因子,到作为一套能够抚育后代的亲本抚育的进化而引起的因果关系网。读者可以通过研究图 16-2 的图解弄清其核心思想。该理论认为,当物种适应稳定的、可预见的环境时, K 选择多优越于 r 选择,这时一系列有利于亲本抚育进化的统计结果是:动物多活得较长,长得较大,进行有间隔繁殖 (即重复繁殖) 而不是一次繁殖。进一步说,如果该动物的生境是结构性的,比方说是珊瑚礁而不是开放式海洋,动物就倾向于占领家园范围或领域,或至少为了摄食和庇护而回到一些特定的地方 (恋乡性)。

上述的每一变化都有利于产生数量相对少的子代,通过其早期发育的专门照顾可提高子代成活率。在另一个极端,是生物通过产生一些特异反应的保护方式来度过新的、胁迫性的自然环境时期,其中包括保护子代度过其最脆弱的发育阶段。对难以开发利用或对竞争者难以保存的食物资源的专一化管理,通过领域行为偶尔得到了增强,并且当子代存在时强化了对食物资源的保卫。一些脊椎动物物种甚至训练它们子女的觅食技术。最后,捕食者的行为能延长亲本保护子女生命的投资。所有这 4 个环境的原动力——导致 K

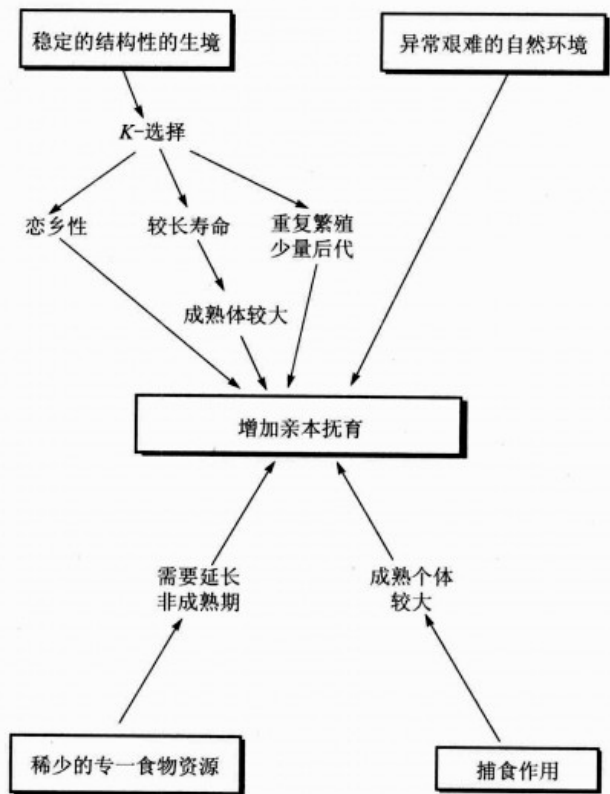


图 16-2 引起亲本抚育增加的主要环境原动力与中间阶段的生物学适应 (此图在原书 p338)

选择的稳定的和结构性的环境、异常艰难的自然环境、某些食物专一化 (管理) 的可能性和捕食者的压力——能够单独作用或合力作用产生亲本抚育的进化。现在,让我们来研究这一理论背后的一些逻辑和证据。

重复繁殖和减少每次繁殖数量

338

正如在第 4 章中所作的解释,生命周期可以期望模式化,即使生命周期中每一时间间隔各成活率和繁殖率乘积之和达到最大化。这个和不能无限地扩大,因为每个 x 岁的成活率 (l_x) 基本都是这个岁数繁殖率 (m_x) 的反函数。在大多数情况下,繁殖努力不仅会减少当时和后来的成活率,而且还会降低后来的繁殖率。因此,在任一年龄,要通过“赚取”繁殖率添加一个单位的个体遗传适合度,就要通过改变生活周期减去一定量的个体遗传适合度。其法则是,每个群体的生活周期会按如下方式进化,即使各个体生活期间的遗传适合度相加而成为最佳折中值。加吉尔-博塞尔特 (Gadgil-Bossert) 模型证实,如果繁殖

造成的遗传适合度代价随年龄增长而逐渐增加,或者如果收益逐渐减少,或者两者同时存在,那么,重复繁殖就是最佳对策。如果没有上述两条件限制,最好的模式就是自毁式一次繁殖——一次大的繁殖,常常是自毁式的。在脊椎动物以及在直翅目和膜翅目(这两目已产生了高级社会昆虫)的独居成员中,一般进行重复繁殖。如果在这些特定的类群中不存在重复繁殖,也没有形成前适应的话,那么,社会性就会是一种稀奇现象,而多半发育得很微弱。

如此这般的推理引出每次繁殖数量的理论。每次繁殖数量越少,重复繁殖的成年动物就可能会越加关注后代。亲本投资养育子女的努力越多,对每次繁殖数量的控制也就越精确。这个见解首先为大卫·拉克(David Lack, 1954, 1966)提出:一些比平均数少 1 或 2 个蛋一窝的鸣鸟物种所生的雏鸟要比产卵为平均数的鸣鸟所生的雏鸟少。拉克认为,亲本产的卵数很少会多到亲本抚育它们的潜力之上,落入亲本潜力养育能力以外的蛋很少,蛋下得太多了就会导致营养不良和整个生长中的窝群呈现高死亡率。温·爱德华兹(Wynne-Edwards, 1962)提出不同的假说,他认为,窝群大小是亲本从利他主义出发为了防止群体过大而调整的(见第 5 章)。从逻辑和证据两方面最终都利于拉克的看法。尤其是科迪(Cody, 1966)用容许独立测验拉克假说的方法扩展了窝群大小理论。科迪辨认出 3 个适应“目标”,而主要在这些“目标”间会做出一定的折中,它们是:大的窝群、高效率觅食和有效逃避捕食者。他认为,大的窝群增强 r , 高效率觅食增强 K , 而逃避捕食者则两者都增强,所以在一个地点缺少捕食者并不会改变窝群大小与觅食效率之间的平衡。科迪的意见隐含着若干推论。在季节性的北温带大陆, r 选择普遍比 K 选择重要,窝群较大,觅食效率略低。这种影响在同纬度的沿海岛屿上通常则应该减弱,因为这里有普遍温和和很少波动的气候。在热带大陆地区,捕食作用和 K 选择更重要,这时,折中应向觅食效率和逃避捕食者倾斜,窝群大小应该相应缩减。在热带岛屿上还有望出现另外一种倾向:捕食者不很重要,选择向觅食效率倾斜,而窝群大小的缩减比附近大陆要少些。所有这些推论都与证据是一致的(又见 MacArthur, 1972)。相似的理论考虑到某些生物学特性作了适当的修改,它将适用于提供出生后抚育的其他动物的窝群大小。

长寿与延期成熟

彼得·梅达沃(Peter Medawar)和 G·C·威廉斯对衰老进化的最初论述预言,对延期死亡基因的选择在繁殖价值最大的年龄时变得最为剧烈。因此,在生物体达到生殖年龄时,衰老便开始步步紧逼。汉密尔顿和埃姆伦便由此推断说,那些最具有实质上亲本抚育的物种,死亡年龄是最早的。理由是,当胎儿有缺陷,或新生儿闹病时,亲本抛弃它们,也就是“摆脱它的累赘”,并开始生育后代常常较为划算。以怀孕时间长短来计算,亲本投资越多,子女出生时的个体就越大,而且,奉献给新生婴儿的亲本抚育量越多,程序性死亡来得就会越早。当早期投资很大时,出生后抚育延长、非成熟期延长和长寿作为相互适应就可能出现。进一步说,亲本年龄越大,它本身为了子女所承担的风险也可能就越大。埃姆伦提醒人们关注恶意为行为作为互补适应进化的可能性。对子女投入大的亲本亦容易对无血缘关系个体的子代采取毁灭性行动,而且这种敌对状态在它们具有最大繁殖价值年龄的时候将达到最高潮。这一点在人类中体现很明显:对陌生人群无端恐惧和仇恨的不是陌生人中的小孩和老人,而是它们的青春后期和成熟期早期的人。

长寿和低生殖可能是以另一种方式相互强化。假定长寿完全得益于与繁殖努力无关的环境——比方说,有一个相对无捕食者的食物丰足和稳定的环境,再假定环境不利于子代的迁出,那么,这个 K 选择物种的子代可能成为它们亲本的直接的竞争者。如果这些亲本只活了它们寿命的一部分时光,那么,一个子代以其亲本为代价所获得的每一单位的遗传适合度会以 $1/2$ 个单位的广义遗传适合度得到补偿。仅在这个基础上,子代往往不是通过繁殖进行补偿的。实际上,来自于子代的竞争并没有产生新理论的问题,因为它可以算作繁殖努力的一部分。

在主要的脊椎动物类群中,低繁殖努力、滞后成熟和对单个子女的大投入间存在着正相关。由丁克尔汇集的来自蜥蜴的例子见表 16-1。在这些动物中,较大的繁殖努力相应地表现为较大的窝群重量和数量以及更主动求偶,而求偶努力的程度依次可以通过性二态现象和求偶行为的精细程度的增加来衡量。

表 16-1 或多或少显示出繁殖努力和亲本投资的蜥蜴早熟和晚熟物种的数量。N = 样本的物种数。(源自 Tinkle, 1969)

变 量	早 熟 (N = 35)	晚 熟 (N = 23)
一窝卵重/体重	0.2~1.3 (平均 0.25), N = 5	0.1~0.4 (平均 0.30) N = 9
一窝卵的数量	1~6 (平均 3), N = 17	1~2 (平均 1.1) N = 19
性二态现象	19 个物种中有 16 个明显	17 个物种中有 11 个弱或缺乏
求偶类型	9 个物种中有 5 个精细	6 个物种中有 1 个精细
领域	10 个物种全有	14 个物种中有 10 个有
胎生	35 个物种中有 1 个	23 个物种有 7 个
亲本抚育	35 个物种中有 2 个	14 个物种有 5 个

340 大的个体

寿命较长的动物不仅成熟较晚,而且普遍长得较大。在个体大小和亲本抚育间的这种期望相关在鸟类和哺乳动物中普遍存在,但在鱼类和爬行类动物中则表现微弱或者根本不存在。威廉斯(1966a)对后一组类群动物证据的评论是有一定深度的,他得出结论说,相关的缺乏乃是由于一些外部因子相互折中妥协的结果。在个体小的鱼对防止捕食者实际作用较小的时候,那么它在巢穴中保护鱼卵的必要性可能就会很大。口育和胎生是用来作为替代的繁殖方式,但是这些方式又造成生育减少而使其价值较小。社会性昆虫显然也是遵循着这一优先的大小原则(priori size rule)。与原始白蚁血缘关系很近和表现极强亲本抚育的隐尾蟑螂,它们个头大、寿命长和繁殖很慢。被认为在现存膜翅目昆虫中与蚂蚁祖先血缘关系最为密切的非社会臀钩黄蜂,与大多数直翅目其余昆虫相比较表现出相似的性状。与社会黄蜂血缘关系最近的独居泥陶黄蜂也同样如此。而在蜜蜂中这种关系则不明显。

恋乡性

亲本抚育因巢区的存在而得以加强,当亲本外出采集食物时,幼子们就留在巢区里,可用来躲避捕食者。蚂蚁、社会黄蜂和蜜蜂现存的大部分原始物种都有安全的巢区,这里是完全够格的家。昆虫学家普遍同意惠勒(1923, 1933)的意见,埃文斯(Evans, 1958)后来关于黄蜂的研究又给了进一步的证实,那就是,营巢行为的精细程度,是在膜翅目昆虫中反复表现社会性行为的一个关键因素。隐尾蟑螂以及与其

们关系密切的原始白蚁的集群,在一生的大部分或全部时间里都是在腐朽原木和其他纤维体中度过的一些显示出最大量的出生后亲本抚育的鱼类物种,也很典型地占有在泥滩、珊瑚礁和其他底水生境中的领域。它们与其他在开阔水域穿梭游弋度过一生的鱼类形成了鲜明的对比(Barlow, 1974a)。在哺乳动物中,巢区和领域对亲本抚育来说并不是基本的。一些迁徙性的有蹄动物的雌性,例如角马和驯鹿等,就没有借助于巢区和领域来养育子女。但是,在绝大多数物种中,雌性,偶尔也借助于雄性的帮助,把幼子控制在保护起来的巢区里。最后要说,鸟类的亲本抚育对营巢安家的依赖几乎是普遍的,无须在这里进一步评论。

异乎寻常艰难的自然环境

仅次于稳定和可预见的环境,最有可能推动亲本抚育进化的条件几乎与稳定和可预见的环境相反。当物种进入一或多个自然参数格外艰难的新的生境时,亲本抚育作为促进幼子发育到能独立处理新处境阶段的手段有时就会有所增加。对昆虫来说,生活在极端艰难的环境——欧洲北部沿岸潮带间的淤泥——中的隐翅甲虫,在这里,常常要面对高盐和缺氧的危险。这个物种在它所归属的大分类群(隐翅虫科)中,其雌虫在抚育自己窝仔的投入量上特别突出。雌虫把幼虫放在阴沟里,保护它们不被侵害,还经常定时带给它们新鲜的藻类食物(Bro Larsen, 1952)。无肺螭科的蝾螈透入陆地环境的程度非同一般。它们把卵产在土壤里、碎木头下或类似的地方,雌蝾螈常常保护这些卵直到孵化出来。孵化出来的幼仔不经过水生幼体阶段,而是直接变成微型成年蝾螈的样子。海顿

(Highton) 和萨维奇 (Savage, 1961) 发现, 在灰红背无肺螈 (*Plethodon cinereus*) 中, 母亲在场对螈卵的正常发育是至关重要的。与被剥夺母亲保护的对照类群相比, 卵黄更充分地利用, 窝的胎儿数量更多, 存活数量是对照类群的 2 倍多。母亲也积极保护自己的卵免受其他雌螈的侵害。各种把卵产在陆地上的青蛙, 包括提供一定程度亲本抚育的那些青蛙, 几乎都是无例外地留在潮湿的多山地区。在热带高山地区这种现象尤为明显; 这里的环境依然艰难, 但却比干燥、季节性更强的低地要好些。戈因二人 (1962) 把这种行为的变化看作是导致古生代晚期(广泛的造山运动时期) 的两栖类动物向爬行类的进化。

稀缺的食源

在所有的鸟类中, 繁殖最慢的是鹰、秃鹫和信天翁。1 次繁殖只有 1 只幼鸟生羽飞翔, 而且一个完整的繁殖周期要 1 年多。成熟至少需要几年; 秃鹫和王霸信天翁直到 9 岁左右时才开始繁殖。这些鸟类的物种所共同拥有的生态性状是依赖稀缺食物 (Amadon, 1964)。采集食物需要长距离和富于技巧的搜索。在长距离飞行中发生了导航, 在食物运输中往往需要技艺。例如一些鹰要在数千平方千米内搜寻猎物。但是, 在繁殖季节里, 活动必定受到很大限制。正常情况下, 雄鹰为了自己、它的配偶和雏鹰承担了全部的捕猎工作。当雏鹰快要长大的时候, 雌鹰也开始捕猎。最大型鹰的猎物是中等大小的哺乳动物, 如树懒、猴子和小羚羊。杀死猎物后, 带回巢区需要力气和技巧。再者, 雏鹰在准备独立生活以前一定要个体长得够大, 这是再平常不过的事情了。也许冕鹰鹞 (*Stephanoaetus coronatus*) 代表其极端情况。配偶双方轮流抚育, 一年一换, 抚育 1 个子女长羽飞出最少需要 17 个月。雏鹰有时在它离开父母前的一段时间里会自杀。在辽阔的海域搜索食物的某些较小的海鸟, 也可出现类似的现象。皇家燕鸥 (*Thalasseus maximus*) 和军舰鸟 (军舰鸟属) 对已离巢的子代还会继续喂养。由观察得见, 这些鸟类还进行“玩耍活动”, 显然是传授捕猎的技巧。它们在飞行中抓取彼此嘴里衔着的東西, 用嘴从树上叨取树枝, 一个紧挨一个地排成一行向水面做超低空猛烈俯冲 (Ashmole 和 Tovar S., 1968)。蜂虎 (蜂虎科) 中出现延长亲本抚育时间的现象是一个特例子, 在巢内子代靠喂

无毒昆虫, 在巢外子代学习吞咽蜜蜂 (它们的主要猎物) 技巧有困难时, 就得到亲本格外的呵护 (Fry, 1972)。

大型食肉动物 (如狼、非洲野狗和豹) 都有类似程度的延长的非成熟期。狮子有训练阶段, 由成年母狮对幼狮进行捕获猎物的训练。根据申克尔 (Schenkel, 1966b) 的研究, 这些训练就像真的在追捕猎物, 但没有进行到捕杀一步。下面是一个典型的例子:

晨曦渐露, 两个母狮, A₁ 和 B₁ 走近 6 个幼狮, 幼狮立刻向母狮致意。玩耍一会儿后, 所有的狮子在稀疏地覆盖着苦合欢树的一块平坦台地的小高地上坐了下来, 向四处张望。当 2 只雄角马从与它们相距 50~60 码的地方走过时, 一个母狮立刻起身, 而另一个母狮跟上。两个母狮前后约隔 15 码的距离大步向前, 偷偷跟踪, 为的是从后面横向地接近雄角马。幼狮毫不迟疑地加入追赶, 形成了一个不规则的前线, 并利用合欢树作掩蔽。当雄角马高速前行时, 这些狮子并没能靠得很近, 包括母狮在内就一个接着一个放弃了追赶。只有两个幼狮继续偷偷跟踪, 直到不得不穿过几乎没有遮蔽的平地为止。这时, 牛羚发觉了它们便轻盈地飞奔跑掉了。

当母狮开始“真的”捕猎旅程时, 它们会步伐坚定地离开幼狮, 而幼狮也不会跟着。母狮邀请幼狮参加追捕显然是一次精心的玩耍训练。申克尔研究的幼狮 20 个月左右时开始自己捕食, 这时还依然有母狮的抚育。它们最初的猎物是疣猪, 但是, 它们也常常追捕角马和斑马。当一些年轻的狮子忙着这些活动时, 其他的幼狮在不远的地方全神贯注地观察。

亲子冲突

传统认识总是把亲本与子女的关系看成是单方面的亲本投资。把子代比拟为具有亲本的许多遗传适合度单位, 即或多或少把子代比拟是一个被动的容器, 亲本为了扩大投资就相当于把一定量的 (亲本) 抚育注入这容量中。直到近来, 动物行为学家才开始认真研究断奶期间的亲子冲突现象。当少年动物一天

一天地长大的时候,母兽就会逐渐地拒绝其吃奶的要求。例如,雌猕猴用手背推开幼猴的头使它的嘴唇脱离母猴的乳头;把幼猴的头挟在自己的手臂下,或把幼猴从自己身体上掉下摔在地上。幼猴有时尖叫着抗议,使出牛大的劲争着回到母猴身上便于依附的地方(Rosenblum, 1971a)。在有蹄动物中,拒绝吃奶要求常常会渐渐转变成敌对。一个年轻的驼鹿在逐步减少对母亲依赖程度的时间里要经过两次危机。第1次危机发生在春天,这时它长到1岁,而它的母亲又刚刚生了1个新的犊子。这个母兽立刻就翻了脸,敌对起来,把1岁儿赶出其领域。这个年轻的驼鹿在领域附近徘徊着,反复试探想重新回到母亲的身边。到了秋天,在发情期刚开始的时候,领域边防松弛,1岁小驼鹿有机会重新靠近它的母亲。但是,这种新的亲近陡转直下变成第2次危机。母兽把它们的女儿当成争风对手;而公驼鹿则赶走年轻驼鹿,仿佛它们已经成年。在这个阶段,年轻的驼鹿最终脱离母亲,开始了独立的生活(Margaret Altmann, 1958)。

哺乳动物学家普遍把这种冲突当作亲子纽带断裂的一种非适应选择性结果来加以处理。或者,在猕猴的情况下,冲突被解释成为一种机制,通过这种机制母猴强迫子代走向独立,从而最终有利于亲子两代的一个步骤。汉森(Hansen, 1966)写了关于恒河猴研究的著作,提出了亲子冲突的第二个假说:“如我们所见,母猴所起的主要作用之一就是它们使自己的孩儿逐渐而又节制地摆脱亲本的管教而走向独立生活。尽管这个过程使孩儿对外部世界增加了好奇心,但是在相当大的程度上说,从母亲纽带解脱出来还是由惩罚和抛弃取得的。”欣德(Hinde)和斯潘塞-布思(Spencer-Booth, 1967)进一步发展了一种相似的解释,但是,依据还是模棱两可。考夫曼(Kaufmann, 1966)从对自由放养猴群的研究得出结论说,年轻的恒河猴从它们的母亲身边出走,其情由是其他猴子的吸引而不是母亲的抛弃。欣德和斯潘塞-布思关于饲养动物的资料与这个看法没有什么两样;其解释是,不管其他类群成员如何吸引,母兽的抛弃会增加雏兽恋母的愿望。

特里弗斯(Trivers, 1974)对这个问题有着完全不同的看法。他不是把亲子冲突看成一种关系的断裂,或者是一种推动年轻动物独立的手段,而是把它解释为自然选择对亲子两代从相反方向作用的结果。

一个母亲和她的孩儿两代既处于冲突状态而又保持适应状态,这怎么可能呢?我们必须记住,母亲和孩儿在血缘上只共有一半基因。所以一旦时机到来,那么送年龄大些的孩儿走自己的路和全神贯注于生育一个新子代就是有利可图的了。在第1个子代有机会实现独立生活的时候,母亲就可能在下次繁殖子代中增加(至多两倍)她的遗传代表份额。但却完全不能指望其第一个子代忍看事态如此发展。只要母亲的继续保护会增加子一代的广义遗传适合度,子一代就会努力保持对母亲的依赖。

如果母亲的广义遗传适合度由于这种关系首先受损,那么,冲突就会接踵而至。更精确地说,当母亲适合度单位的代价超过适合度单位的利益时,选择就有利于母亲的拒绝行为;而子代母亲适合度单位的代价超过子代本身适合度单位的利益的2倍之前,子代就会试图继续依赖母亲。达到2倍时,子代的广义适合度下降,而独立生活则变得有利。我们可以期望,当子代较小的时候,母本支出与子代收益比差就非常小,而母子双方将会“同意”继续保持依赖关系。随着子代的成长,要保持广义适合度单位的代价将变得愈加昂贵,以至会依次超过如下两个阈值:

母本支出与子代收益比超过1:当母本的适合度下降,而子代的广义适合度还仍然没有被这种关系减少时,亲子冲突开始出现。

母本支出与子代收益比超过2:亲子冲突停止,子代情愿离开,因为母子双方的广义适合度这时都降低了。

图16-3再现了这种关系的假想的时间进程。当在断奶阶段子代不能依赖亲本直接提供奶或其他食物的时候,首要冲突即将开始。断奶冲突在多种哺乳动物中得到证实,其中包括大鼠、狗、狗叶猴、黑长尾猴、狒狒,以及恒河猴和其他猕猴物种。在鸟类中,银鸥、红苔莺、黄腹树莺和白鹈鹕都有记录,一般说来,也许在晚成鸟类中很普遍。甚至还明显出现在口育鱼中(Reid和Atz, 1958)。已知在啮齿类和蹄动物中其他形式的亲子冲突,就是领域驱逐行为。

冲突时期实际上是一种极端情况,那就是不同意给予子代提供任何帮助。同样容易想象如下一些情况:在子代早期,当母亲提供帮助使母子两个体利益都得到保障的情况;但也存在当母亲提供一些帮助后才不同意给予子代继续帮助的情况。这种亲子冲突较少的情

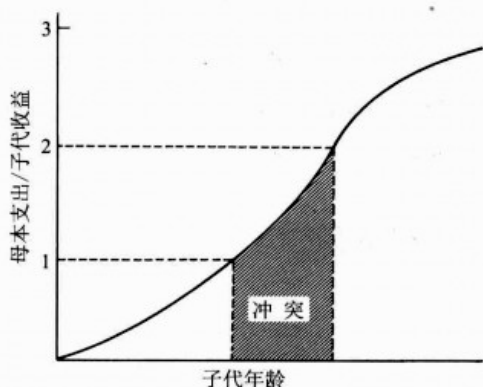


图 16-3 亲子冲突定时的特里弗斯模型

况基于这样的事实：母亲选择给出的投资量使在收益和支出间的差值达最大化；而子代力图保证在其本身收益和其母支出[通过有关的相关系数（一般为 1/2）而贬值]之间的差值达最大化。这两个函数在图 16-4 中用曲线图表示。

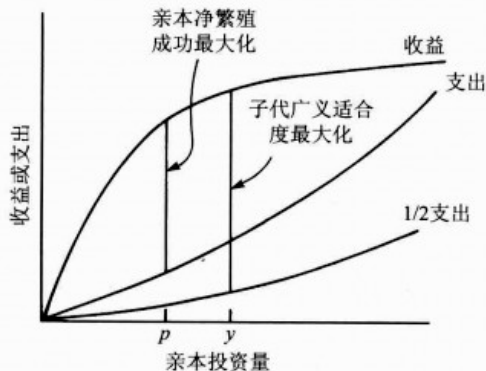


图 16-4 在所设想的条件下，亲子冲突的程度在整个亲本抚育的全过程中可能会不断变化。亲本在某个时刻对子代投资的收益、支出和 1/2 支出是以在抚育中亲本投资的函数表示的。本例的哺乳动物一次性投入就是一天哺乳所提供的奶量。在 p 点时，亲本的广义适合度（收益减支出）达到最大化；在 y 点时，子代的广义适合度（收益减 1/2 支出）达到最大化。因此，无论投资 p 还是投资 y ，亲本和子代要做出否定的选择（根据 Trivers 修改，1974）。

特里弗斯假说与在猫、狗、绵羊和恒河猴中所观察到的冲突的时间进程是一致的。在其每一物种中，冲突都恰好在断奶前开始，以后趋向不断地升级。在狗 (Rheingold, 1963) 和猫 (Schneirla 等, 1963) 中，母本抚育期间可明显分成使冲突不断升级的三个阶段：在第 1 个阶段里，大部分哺乳是由母兽提供的，很少（如果有的话）拒绝子代的哺乳要求；在第 2 个阶段里，母—子二者以大致相等的频率彼此接近喂

（吃）乳，母亲偶尔拒绝子代，甚至可能采取敌对态度；第 3 个阶段是断奶，在这个阶段几乎全是子代主动吃奶，但一般遭到拒绝。似乎难于理解但与这种理论并不矛盾的情况是，子代活动场所越大和越独立，它要求与母亲重新接触的频率就越高。

特里弗斯模型用非常显而易见的方式与罗伯特·欣德和他的助手进行的恒河猴婴儿发育实验的结果细节能精确吻合 (Hinde and Spencer-Booth, 1971; Hinde and Davies, 1972a, b)。当一个恒河猴婴儿与母猴分开几天，然后又与母猴重逢的时候（试验组），它寻求接触的次数比分开前要多。相反，对照组的恒河猴婴儿离开母猴时，在（与试验组）相同的时间内会降低与母猴接触的频率。分开的恒河猴婴儿在它们与它们的母亲重逢时还表现出更多痛苦的样子，如喊叫和不活动。在分开前母猴拒绝婴儿越多，它们后来就表现得越加痛苦。甚至更重要的是，与母猴分开的小猴比那些在母猴身边缺少母爱的小猴表现得更加痛苦。所有这些实验结果都与如下看法是一致的：婴儿为增加母本投资量而竞争，并且对母亲正在减少投资的迹象敏感。这些资料与如下两个主要的竞争假说矛盾，那就是：母本拒绝是为促进子代独立的选择手段，或者子代独立主要是依靠社会其他成员的吸引。

特里弗斯已经推敲自己的模型用以广泛说明一系列血缘和血缘选择。但是，模型的完善可能最终证明仅仅适用于人类和一些高智商的脊椎动物。现考虑对全同胞关系采取利他主义行为的子代。如果这一子代仅仅是一积极的行动者，那么只有当全同胞的利益超过其代价的 2 倍时，其行为才被选择。但从母亲的观点来看，只要对全同胞的利益超过利他主义者（上述的积极行动者）的代价就可增加广义适合度。结果，在对待全同胞的态度上就有可能发展成为亲本与子女的冲突：亲本激励全同胞给出的利他主义比它们准备给出的更多。相反的意见也成立：亲本容忍全同胞表现的自私性和恶意活动要小于它们实际表现的，否则其广义适合度会开始受到损害。通过更远的血缘关系和非血缘关系的系统，也具有类似变化情况：如果对第一表兄妹的利益超过利他主义者代价的 8 倍，则通常会选择有利于第一表兄妹的利他主义行为，因为第一表兄妹相关系数是 1/8。但是，亲本与侄甥的相关系数为 $r = 1/4$ ，所以，其孩子对孩子（第一）表兄

妹的利益与代价之比超过 2 时,就会有利于利他主义行为。亲本的良好良心 (conscientiousness) 也会扩展到无血缘个体的互动。从孩子的观点看来,一个自私或恶意活动,只要增加其自己的广义适合度,就能获得利益。而被剥削的个体(或作为总体的社会)可能对自私个体和其家系一个或多个成员进行报复。但是,如果自私或恶意活动带来的利益大于进行报复造成的损失(这个损失是对自私个体和其血缘个体的损失相加再减去各有关的相关系数),那么选择将有利于这种自私或恶意活动。在双亲方面,根据大体相同的计算也可对上述问题做出评论。但是,由于双亲受到冒犯者的同胞和其他血缘个体报复所付出的代价会丧失更多的广义适合度,所以双亲对这种自私或恶意活动只有较弱的容忍性。以人类术语来说,由于双亲和其子代在关系上的不对称和在反应上的差别,在进化上就导致了这二代间的一系列冲突。一般来说,子代试图以更为利己主义的方式增进其自己的社会化,而双亲将不断地力图其子代返回到较高的利他主义水平。双亲期望看到的利他主义的量是有限度的;其差值在于亲子两代对选择的“最适”水平是不相同的。特里弗斯对这个问题概括如下:“没有必要把在社会化时期的冲突,仅仅看成是亲本的文明与孩子的生物学之间的冲突;它也可以看成是亲本的生物学与孩子的生物学之间的冲突。”最重要的是,年轻的个体并不单单是由亲本模式化的可塑个体,就像心理学家的传统看法一样。相反,可以期望年轻人接受它的亲本的一些行为,对其他一些个体保持中立,而对另一些个体却是敌对的。

冲突理论的内涵并没有到此打住。在某些情况下,亲本有希望把对子女行为的影响化入到它们成年人的生活。当利他主义行为通过向亲本和其他血缘个体馈赠利益来达到增加广义适合度的时候,它便可以得到采纳。和尚、尼姑或同性恋者在遗传上未必会受到损失。在某些社会,他(她)们的行为可以返回改良亲本、同胞和其他血缘个体的适合度到一定程度,这个程度取决于有关基因在生命期间何时受到选择。而且,它们的血缘个体,尤其是它们的亲本将会以一种强化这种选留的方式给以反应。这种选留的社会压力未必是有意识的,至少未必到了明显影响到家庭利益的程度。相反,这种压力可能暗含着习俗和宗教的惩罚。在利益对代价的比值对个体来说小于 1 但对家庭

成员来说大于 1 的情况下,就会产生使选择转向很少发生的对该性状(指和尚、尼姑和同性恋的行为)的选择。即使如此,在有关血缘个体有较深阅历和开始就占优势的情况下,这种进化趋势仍可维持。

昆虫中的亲本抚育与社会进化

昆虫与脊椎动物社会之间为数不多的根本差异之一就出现在亲本抚育领域。这些社会昆虫物种在对子代关注的形式和强度上表现出很大的差异,而这种差异与它们社会组织的复杂程度仅仅有微弱的相关。实际上,在一些最高级的物种中,成虫与各种未成熟的形式之间没有看到有任何接触。而且,亲子间的交互作用可能对它们的社会行为几乎没有影响。相反,脊椎动物物种则在亲本抚育量与社会组织的复杂程度之间表现出一种强烈的相关。而且,亲本的行为强烈影响子女的社会发展。这两种关系在哺乳动物中表现得尤其明显。

首先研究具有明显亲本抚育的一类社会昆虫。胡蜂属和黄胡蜂属的社会黄蜂在美国叫做大黄蜂或黄蜂,它们把正在生长的幼虫放在水平窝巢中的六角形纸蜂房中。当幼虫饥饿时,它们就用头刮擦纸蜂房的侧面,发出嘎吱嘎吱的像咬嚼莴苣似的声音,吸引工蜂的注意 (Ishay 和 Landau, 1972)。工蜂把咀嚼过但未消化的昆虫猎物碎体喂给幼虫,而这些食物位于工蜂下颚部。幼虫一次又一次分泌出唾液液滴,工蜂会迅速贪婪地吃掉(图 16-5)。黄蜂幼虫成对的唾液分泌腺相对来说是巨大的,每根分泌腺向后分成腹支和背支,在体腔中蜿蜒曲折。有关幼虫分泌物作用的第一个可靠的线索是蒙塔格纳 (Montagner, 1963) 获得的,他发现黄胡蜂属的雄峰是从幼虫的唾液分泌物中获得营养的。在抚育蜂后开始时,雄峰的乞食遭到工蜂的回绝,而后它们就转而把幼虫的分泌物当成主要的食物来源。在黄胡蜂属的相同物种的生化研究中,马什维茨 (Maschwitz, 1966b) 证实,幼虫唾液分泌物既有吸引力,又有营养。它平均包含 9% 的海藻糖和葡萄糖,约为幼虫血淋巴中浓度的 4 倍。马什维茨相信,仅糖单独就足以引诱成蜂进食,而且没有证据表明有另外其他引诱物存在。分泌物包含的成分大多是糖;唾液中出现氨基酸和蛋白质,但仅占血淋巴中浓度的 1/5。蒙塔格纳和马什维茨两人都认为幼

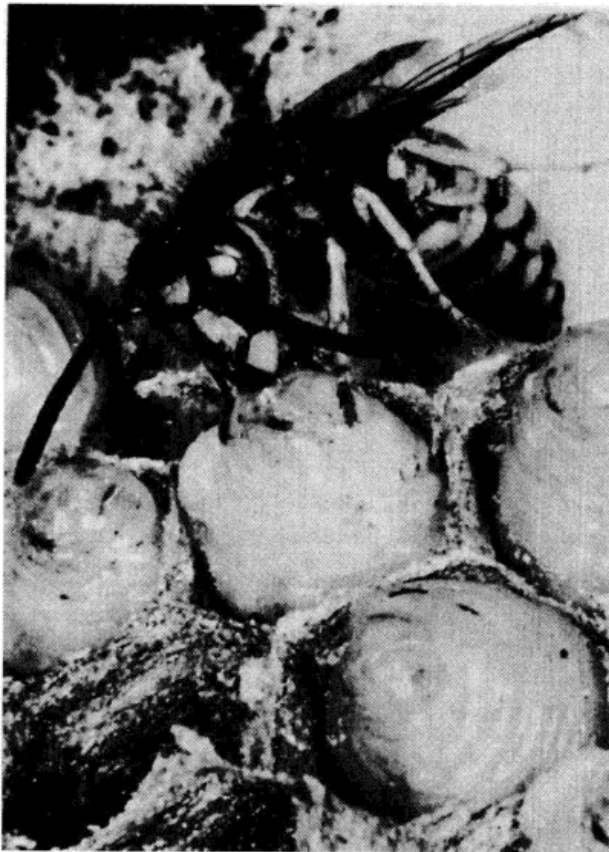


图 16-5 一个社会黄蜂 (*Vespula vulgaris*) 在取食一个幼虫的唾液分泌物 (Maschwitz, 1966b)。

虫的分泌物构成了一个蜂群的食物储备,与成体中嗉囊液的功能相同。因此,唾液分泌腺是成年工蜂嗉囊的同功器官。马什维茨计算得出,1 微升幼虫唾液提供的能量能使 1 个黄胡蜂属的工蜂活 1.8 个小时,1 个大的幼虫“挤 1 次奶”释放的糖足够 1 个工蜂活半天。最后,艾沙伊和艾肯 (Ikan, 1969) 给这一方面添了新的迷人情节。他们发现,他们在以色列研究的黄蜂即东方胡蜂 (*Vespa orientalis*) 的幼虫不仅确实为成体提供了唾液碳水化合物,而且还是首先把蛋白质转化成碳水化合物的唯一成员。只有这些个体才具有胰凝蛋白酶和羧肽酶 A 和 B。没有任何证据能证明成蜂能进行蛋白质的消化。幼虫制造葡萄糖、果糖和蔗糖以及尚未辨认的三糖和四糖,并把这些糖喂给保育工蜂。成年黄蜂没有进行糖质新生的能力在昆虫是罕见的,当然也就不能指望成为一种社会机制。有关大黄蜂的这些发现的主要意义在于第一次向世人揭示,幼虫对成蜂有利他行为,通过这种行为模式,幼虫对集群的自动调节做出了贡献。幼虫垄断糖质新生说明,高级黄蜂社会在安排成蜂与幼蜂之间的生化

劳动分工方面已经遥遥领先。

因此,黄蜂中的实例对于把成体—子代关系的复杂性作为社会进化的真正测量,首先看来显得富有说服力。如果我们接下来研究被普遍解释成占领昆虫社会进化顶峰之一的意大利蜜蜂 (*Apis mellifera*),这个直观的印象就会得到证实。虽然在成蜂与幼虫之间并没有发生直接交哺的现象,但是保育工蜂总是反复光顾幼虫蜂房,为它们清理卫生,给它们带来新鲜的食物。再下一个就是,在蚂蚁中,在蚁巢抚育和社会组织其他各参数间存在着微弱的相关。蜜蚁属 (*Myrmecia*) 的蚁后和工蚁 (是大的蜜蚁复合群的现存最原始的蚂蚁),它们把卵散放在巢穴板各处。幼虫直接食用新鲜的昆虫猎物的碎体,而且能靠自己的力量爬行一小段距离。成蚁与幼虫之间如果发生回哺现象也是罕见的 (Haskins and Haskins, 1950; Freeland, 1958)。钝刺蚁属 (*Amblyopone*) 的物种 (蚂蚁最原始的现存第二主要分支的成员) 保持着与上类类似的低的蚁巢抚育水平,属于猛蚁复合群 (哈斯金斯, 1951; R.W. Taylor, 个人通信)。蜜蚁复合群和猛蚁复合群的解剖学和社会性更高级的系统发育支内,工蚁投入更多的蚁巢抚育,且各类型互作更多。卵和一龄幼虫被有特点地聚成一串。幼虫除了嘴以外大都不动,它们向工蚁奉献唾液分泌物以回报来自工蚁嗉囊反哺给它们的固体食物和营养液体 (Le Masne, 1953; Wilson, 1971a)。至少我们已经见到有一个物种,就是法老蚁 (*Monomorium pharaonis*) 的分泌物能延长没有吃其他食物的工蚁的生存 (Wüst, 1973)。这些唾液内含足量的氨基酸和蛋白质,包括蛋白酶,但却很少或不含脂肪或碳水化合物。分泌物中的水分也能支持工蚁度过漫长的干旱季节存活下来。因此,这些蚂蚁中成一幼虫的共生是互惠的,虽然它不如东方胡蜂专业化表现得那样特别明显。白蚁也遵循一个类似的进化趋势。原始的本白蚁科和鼻白蚁科白蚁的不成熟阶段或若虫是自食其力的。的确,它们就单个说来对集群贡献的劳动比成蚁多。在昆虫学家称做假工蚁的类若虫阶段,它们保持着接近完全的生长。只有一小部分假工蚁变成充分发育的、不能逆转的兵蚁、生殖雌蚁和生殖雄蚁。因此,较为原始的白蚁的社会组织在很大程度上是建立在“童工”基础上的 (Lüscher, 1961b; E. M. Miller, 1969)。在系统发育较高级的白蚁科中,幼蚁更多地依赖成蚁,而这些白

蚁占有已知世界 1900 种白蚁的 75%。正在发育中的白蚁科的白蚁其前二龄或三龄阶段通常分在幼虫类,虽然事实上基本在形式上是若虫,因为它是无用的,不参加集群劳动,要靠老的若虫和真正的工蚁用唾液分泌物喂养 (Noirot, 1969b)。

在窝巢抚育的密切程度与社会组织其他一些参数之间似乎存在的总体系统发育相关,明显地被刺蜂破坏了。这些无刺蜂(属于蜜蜂科的无刺蜂族)在系统发育上与蜜蜂相近;在许多方面,它们的社会与意大利蜜蜂同样高级。在一些物种中,其集群与蜜蜂的一样大,其蜂后与工蜂之间的差别与蜜蜂一样明显。集群分裂是通过一种与蜜蜂在形式不同但同样复杂的一类分群方式实现的。蜂后在她往蜂巢的每一蜂房产卵之前,要重复一种非同寻常的仪式(或过程),即蜂后要吃光蜂房内的储存食物和以后发育成工蜂的卵。有些蜂种在食物发现所在地留下臭迹。斑带蜂 (*Melipona quadrifasciata*) 的工蜂引领室友嗡嗡作响地折来折去跑到目的地,就像蜜蜂的摇摆舞那样精细 (Esch, 1967a, b)。然而尽管它们有这些社会适应,但是,在无刺蜂成体和幼蜂之间却不存在任何接触。在蜜蜂的传统方式中,工蜂在开始时把花粉和花蜜放到每一个蜂房中。一旦蜂后把卵产在蜂房里,蜂房就会立刻被工蜂严密封盖起来,实际上是被丢弃了。当幼蜂在蜂房中孵化,它就食用储存在它周围的食粮,经过蜕皮、化蛹,完全依靠自己生长起来。当它成了充分发育的有翅的工蜂从蜂房中出来的时候,这是它与集群成员的第一次接触。在出来后数个小时之内,年轻的蜜蜂就开始执行一连串复杂的任务,也是它们在此后两三个月里为了生活必须去做的事情,包括筑巢、觅食、向蜂房提供食粮,有时还要迁出到新的巢址。这些活动看来即使受社会化影响,也是微小的。当诺盖伊拉-内托 (Nogueira-Neto, 1950) 把无刺蜜蜂的蛹引入到其他蜂种巢中并允许它们羽化成为成蜂的时候,它们按照自己蜂种而不是宿主的特点进行蜂巢和其他的巢结构进行建筑。

在蜜蜂中这二者还呈现负相关。与无刺蜜蜂完全相反的情形是在许多亚社会昆虫中发现的。这里存在复杂的密切的亲本抚育,但却没有额外的社会组织。在蜜蜂中见到的负相关作用由此被保留着。例如,颚毛虫属 (*Gnathotrichus*)、单节虫属 (*Monarthrum*) 和材小蠹属 (*Xyloberus*) 的棘胫小蠹甲虫的成虫,都

把其幼仔放在“摇篮”里(这些摇篮是在枯木上抠挖出来的主道旁边的短的憩室),它们用特地培育出来的真菌来喂养这些幼仔。在颚毛虫属物种中,配偶双方共同挖筑巢穴和抚育窝仔。母甲虫把卵一个一个地产在顺木头纹理走廊的两壁上挖出来的圆坑里。依据哈伯德 (Hubbard, 1897) 的研究,这些卵被用碎屑和从近旁真菌育床取来的网状菌丝体疏松地盖着。一旦幼虫孵化出来,它们就立刻开始食用碎屑中的真菌并把废物从摇篮里扔出去。当不断长大的时候,它们就用两颚咀嚼四壁和吞咽木头碎片来扩大摇篮。这些碎片通过肠道消化变成粪便排出,与微黄色的颗粒状呕吐物胶合在一起。这些颗粒状物被幼虫从摇篮里推出来,又被雌虫拾起来送到真菌育床上去。母甲虫在小甲虫的整个发育过程中不停地保护着它们。一旦塞在通道的真菌被消费完了,母甲虫就会立刻换上新食料。然而,一旦幼虫化蛹,这种联系就即刻终结;当刚成熟的甲虫在巢室里出现时,母甲虫就离开了。

在亚社会昆虫中,也许食尸甲虫属 (*Necrophorus*) 的食尸甲虫表现了最高级的亲本抚育形式 (Pukowski, 1933; Niemitz 和 Krampe, 1972)。在 5 月里,越过冬天的成虫开始寻找小脊椎动物包括鸟、鼠和鼩鼱等的遗骸。如果一个雄虫碰到了 1 具尸体,它就会定好“召唤”姿势,就是把腹尾尖举到空中并释放一种信息素。这种物质显然是吸引属于同一物种的雌性。如果发现 1 具尸体的甲虫超过 1 对——有时多达 10 对——战斗就打响了,雄对雄,雌对雌,直到剩下最后 1 对。赢家马上在尸体的下方和周围挖土直到这个战利品被部分埋葬。与此同时,它们咀嚼和控制这具腐烂的尸体,直到它的外形粗略成圆并能被滚到在它的下方挖好的洞穴内。然后,食尸甲虫从底下封闭好洞穴,把它们自己用腐烂圆球埋葬起来。雌甲虫在球的顶上继续往下吃,使球下陷成弹坑形状并把自己的粪便撒在表面。当幼虫孵化出来时,就像鸟巢中的许多雏鸟一样坐在弹坑里。普考斯基的观察显示,它们很像守鸛的雏鸟一样也与亲本进行交流。“当雌虫接近弹坑时,幼虫一起挺起前身,以至它们的腿悬空站立。雌甲虫直接站在幼虫上方,用其前腿碰撞食物球或幼虫。现在,雌甲虫张开两颚,一个幼虫便迅速把头插进雌虫颚中,紧紧地叮在雌虫张开的嘴里。如果机会允许,你可以看到褐色液体从雌虫口中传给幼虫。几秒钟后,雌甲虫把嘴撤回,又伸到另一

个幼虫的头上。无疑幼仔是由雌虫喂养的。”尼米兹和科兰坡还进一步揭示说,成虫用一种特别的唧唧叫声向幼虫发出警报。

当食尸甲虫的幼虫仅出生 5~6 个小时时,它们就开始直接食用腐烂圆球。但是,它们还继续接受雌虫不定期反哺给它们的食物,而且在每次蜕皮后的一个短暂时间里,它们则要完全依赖这种营养源。如果在幼虫尚未成熟而母虫被除掉时,它们就开始化蛹,但是还不能完全变成成虫。在已经研究过的六个欧洲物种中的两个[德国食尸甲虫(*N. germanicus*)和黑角红纹食尸甲虫(*N. vespilloides*)]中,雄虫帮助其配偶喂养幼虫,虽然没有雌虫那么积极。尽管成虫与幼虫的联系紧密,但是,成虫仍然不能守望到子女化蛹而出。就目前我们所知,在上述和其他许多甲虫类群中,其亲本抚育的极大发展,绝没有导致发展到与大多数原始白蚁和真社会膜翅目中观察到的可以比拟的社会组织(换句话说,没有到达在两代或更多代成员间的密切协作)的初级水平。(von Lengerken, 1954; Wilson, 1971a)

灵长类中的亲本抚育与社会进化

要揭示哺乳动物中幼仔抚育与社会组织之间的有序关系,我们最好研究灵长类的极端实例。构成树鼯科的各种树鼯是那么原始以至于它们作为灵长类动物的身份都引起争论,有的著者把它们放在与象鼯接近的食虫目中。但是,有重要证据,实际上主要是骨骼学和血清学的证据表明,它们即使不与灵长类为同一起源,也是相当接近的。树鼯进化出一种简单但非常特殊的亲本抚育,即母亲表现的疏远习俗。马丁(Martin, 1968)能跟踪 6 对普通树鼯(*Tupaia glis belangeri*)在半自然条件下繁殖周期的全过程。有性

347 配对结合紧密,雄树鼯用臭迹为其笼子和配偶做上标号。雌雄树鼯同住在主要是由雄树鼯建造的巢穴里。当雌树鼯怀孕时,她就自己建造巢穴,此后,她在这里养育子女。一窝幼仔通常是两个。母树鼯生产后马上离开孤弱无能的小树鼯,回到第一个巢穴和雄树鼯在一起。自此以后,她仅仅是在每隔 48 个小时回访一次这个保育巢穴。婴儿一个接一个无次序地吮吸 6 个乳头。几分钟之后,母树鼯推开它们跑掉了。小树鼯留下来自我修饰,可能主要是清除它们的粪便。当

小树鼯出巢后,成年树鼯从未将把小树鼯接回过,而小树鼯也从未发出过悲伤的叫声。甚至当把它们拾起来时,它们也不会像许多其他哺乳动物那样为了方便亲本运输做卷起来的姿势。树鼯亲本被其婴儿尿的气味熏跑;一旦亲本在自己的巢穴里产下婴儿,它们第 2 天就会搬走。如果亲本迫不得已留在与幼仔太近的地方,它们就会杀死和吃掉幼仔。当幼仔 30 天大小的时候,它们便开始到巢外进行短途觅食,这时,母亲回访它们巢穴的频率开始逐渐减少。起初,出巢的幼仔夜里或受到惊吓时回到自己巢穴里,但是,3 天后,它们便移到亲本的巢穴里。树鼯 90 天达到性成熟。有证据表明,此后它们便四处寻找配偶和属于它们自己的领域。在这个属中,至少母树鼯的行为有某些变化。索伦森(Sorenson, 1970)发现,大树鼯(*Lyonogale tana*)每两天回访抚育它们的幼仔 2 次。

虽然低水平的亲本抚育无疑是早期哺乳动物的原始特征,但仍存在如下问题:树鼯明显的疏远习俗系统实际是哺乳动物亲本抚育的底线呢,还是代表其特定的次级适应。马丁认为,疏远习俗是原始的,保育巢穴是亲本抚育细腻化过程的最初粗放阶段。根据这个假设,修饰、清理巢穴、运送幼仔和对幼仔的严密保护是后来的灵长类动物遗传谱系增添起来的。与此相反的假说是:为了使亲本和幼仔尽可能地分离,作为一种次级适应,树鼯抛弃了上述增添起来的某些或全部因子。这种分离的基础是什么呢?主要的有利因素是大多数母亲的行动不会把捕食者招到子女身旁,甚至还可把捕食者引开。但是,正如马丁认为的,这种疏远习俗也存在潜在的不利因素。幼仔被剥夺了亲本的温情,也剥夺了幼仔免受捕食者(是双亲可以击退的)捕食的即时保护。而且,一个通过气味对猎物进行定位的捕食者发现一个不清洁的巢穴将会更容易。

如果疏远习俗是亲本抚育的原始模式,那么,它应该有规律地出现在用解剖学理由判断为原始哺乳动物的其他类群中。到目前为止,一种与树鼯十分相似的模式仅仅在兔子,尤其是欧洲兔(*Oryctolagus cuniculus*)中有过描述(Deutsch, 1957; Mykytowycz, 1959)。也表现出差不多同一类的疏远习俗的有:某些有蹄动物的母兽,诸如瞪羚和麋鹿(Ewer, 1968; M. Altmann, 1963);北海狮、阿拉斯加皮海豹,可能还有其他鳍脚目动物(Bartholomew, 1959; Peterson

和 Bartholomew, 1967); 很多种类的蝙蝠 (Novick, 1969)。但是, 在上述每一情况中, 其模式都与树鼩和欧洲兔不同, 而且十分清楚, 其行为都是对特定环境的次级适应策略。转到包括许多现存最原始的真哺乳动物的食虫目动物, 我们发现除了象鼯 (象鼯科) 之外, 大多数或所有已知物种都有晚熟的幼仔需要在母巢内由母亲密切照料 (Crowcroft, 1957; Eisenberg, 1966; Eisenberg 和 Gould, 1970)。不像树鼩, 象鼯科动物的幼崽是早熟的。因此, 亲本行为的疏远习俗是原始的这个假设, 并没有得到象鼯系统发育证据的支持。但是, 仍然真实的是树鼩给它们的幼仔提供的加入社会的机会最小, 而且这一状况与其成年时近乎是过着独居生活有关。在一些其他解剖学上属于原始灵长类的动物中, 包括眼镜猴、矮狐猴 (鼠狐猴属)、*Cheirogaleus*、大概还有指猴 (*Daubentonia madagascariensis*), 接近同样水平的过着独居生活的都是与母兽的粗放抚育有关 (Napier and Napier, 1967; Petter and Petter, 1967)。

在这个最低水平以上, 在亲本抚育 (直观上与社会组织的其他一些参数有关) 方面还存在一些较高的进化等级。如果试图对这些进化等级做任何精确的界定, 那还为时过早。对许多灵长类物种的亲子关系的个体发育研究现在正在进行, 其结果会即时由专家做出合适的和解释性的综述。下面也许是所能做出的最好的简要的综述。柯普氏原理 (Cope's rule) 在灵长类动物中或多或少是适用的: 体重在整个地质时间表中存在一个逐渐增长的普遍趋势, 只有少数系统发育枝的情况相反。随着体重增加, 寿命、怀胎和成熟时间延长 (见表 16-2)。与这个趋势紧密相关的有 3 个可以通过比较研究较深入的物种来辨别的行为趋

势: (1) 社会化程度增加, 特别是年轻动物变得越来越依赖于通过学习获得和完善社会行为 (又见第 7 章); (2) 涉及亲子互动的行为在数量上更多, 在频率上更高; (3) 卷入幼兽社会化的类群数的范围扩大, 通过类群成员给予幼兽的抚育相对亲本来说变得越来越广泛和复杂。可以在不同的行为趋势中的两个或多或少相关的点间作些平行线以定义进化等级。

人类以下的最高进化等级是黑猩猩。许多考察者, 包括 R·M·耶基斯 (Yerkes) 及其助手 (Yerkes, 1943), 梅森 (Mason) 和伯克森 (Berkson, 1962) 348 及其他人, 对拘养年轻黑猩猩的发育已经进行过研究。但是, 我们对这个过程的主要理解来自于简·范·拉威克-古多尔 (Jane van Lawick-Goodall, 1967; 1968a, b; 1971) 进行的对尼日利亚贡贝河国家公园 (Gombe Stream National Park) 自然群的研究。范·拉威克-古多尔研究已经显现出来的主要意义就是揭示年轻黑猩猩的社会发育得何等微妙、复杂, 甚至如同人类一般。这个发育过程用了 10 年多一点的时间。这个过程实际上是年轻的黑猩猩逐渐具有活动能力, 在这期间它们延长离开母亲的时间以用于探索环境、控制对象物 and 与群内其他成员玩耍。最初, 较年轻的黑猩猩会得到它所遇到的成年黑猩猩的极大宽容, 它们的友善回应在其社会化进程中起了重要作用。但是, 当它日渐成熟, 它开始遭到成年黑猩猩的回绝。当接近成熟的黑猩猩要进入成年的等级系统内时, 就会强化相互攻击。虽然母亲在断奶期间温和地回绝她的较年轻幼仔求乳的企图, 但是, 这时她仍是小黑猩猩整个青春期的盟友和安慰者。

表 16-2 7 个灵长类物种的各生命期, 其总趋势是随进化水平的上升而延长 (自: Napier 和 Napier, 1967)

物种	怀孕期/天	幼年期/年	少年期/年	成年期/年	寿命/年
狐猴	126	$\frac{3}{4}$	$1\frac{3}{4}$	11+	14
恒河猴	168	$1\frac{1}{2}$	6	20	27~28
长臂猿	210	2 (?)	$6\frac{1}{2}$	20+	30+
猩猩	275	$3\frac{1}{2}$	7	20+	30+
黑猩猩	225	3	7	30	40
大猩猩	265	3+	7+	25	35 (?)
人类	266	6	14	50	70~75

新生的黑猩猩差不多像人类婴儿一样不能自助。在最初的几天里,它要依靠母亲的不间断帮助。它的眼睛似乎不能集中,它的唯一动作就是伸头寻找乳头。到第 2 个星期结束时,黑猩猩婴儿能抓取东西,并能做推拉动作。到了 7~10 周时,它显然能清楚地看见东西了,因为它开始把手伸向树叶和母亲的脸。随后,它开始在母亲的身上到处爬,还试着抓住树枝和其他东西从母亲身边荡开,然后再荡近树枝和其他东西。母亲经常和小黑猩猩一起玩耍。在 16~24 周里的某时,小黑猩猩开始打破在物质上全部依赖母亲的生活,它舔吃和吮吸某种小固体食物的养分,迈出四足之旅的第一步,还攀爬小树枝。从此以后,黑猩猩婴儿的活动发育速度超过了人类婴儿。

在小黑猩猩第 1 年生活的最后时间里,它迅速完善了自己的活动和控制物体的能力。它的社会圈在它离开母亲后扩大了,有其他成年黑猩猩给它拍打和梳理毛发,有较大的婴儿、少年和青年黑猩猩和它一起玩耍。这个小黑猩猩也向接近它的其他群成员“致意”。在它生活的第 2 年里,小黑猩猩表现出成年黑猩猩的体态和礼仪性姿势。在幼年期的最后阶段,时间范围是从两岁半到三岁,小黑猩猩断奶了。现在,母亲拒绝求乳企图的频率随之增加,虽然她还经常保护小黑猩猩免遭其他黑猩猩的侵扰。第一次见到成年黑猩猩偶然拒绝小黑猩猩接近,这时它便开始越来越谨慎起来。

少年阶段,约在 3 岁近满的时候开始,根据简·范·拉威克—古多尔的界定,此期,小黑猩猩不再吃奶和爬到母亲的后背上,但是性尚未成熟。少年黑猩猩独立住宿,但大部分醒来的时间还是和母亲一起四处行走。来自年长黑猩猩的拒绝越来越严厉,迫使它们做出主要的社会调整。随着性成熟——“青春期”——的到来,黑猩猩开始了进入真正成年社会的一个漫长起步阶段。它的关系越来越稳定,它的行动变得越来越细致和谨慎。正像在人类社会一样,黑猩猩过渡到完全成熟需要几年的时间。

其他动物的个体发育

个体发育是当前几个最热衷的动物行为研究课题之一。该研究仍然处于初期描述和寻找一般规律的阶段——即处于变化、创新和传播的阶段。莱尔曼

(Lehrman) 和罗森布拉特 (Rosenblatt, 1971) 在下面的表述中把握了它的基调:

在行为发育的研究中,正像在行为生物学其他方面的研究一样,为了定义和限定科学研究依循路径的目的,就其主要问题用一个公式进行表达既是不可能的,也是没有必要的。只有研究者发现新关系和提出这些新关系所存在问题的能力,才限制了概念和研究方法(和研究技术)的多样性。 349

诸多此种努力的必要性集中在亲子互动上。除了前面几节描述过的昆虫和灵长类的例子外,下面的物种也值得引用来作为亲子关系的新例子:斑鸠 (Lehrman, 1965; Wortis, 1969)、亚洲丛林鸡及其衍生家原鸡 (McBride 等, 1969)、实验的大鼠 (Rosenblatt and Lehrman, 1963; Rosenblatt, 1965)、驼鹿、麋鹿 (Margaret Altmann, 1960, 1963)、驯鹿 (Espmark, 1971)、家猫 (Schneirla 等人, 1963; Rosenblatt, 1972)、狮子 (Schaller, 1972)、狼 (Woolpy, 1968b)、非洲野狗 (H. and Jane van Lawick-Goodall, 1971)、长尾叶猴和黑乌叶猴 (Jay, 1963, Poirier, 1970a, 1972)、长尾黑颌猴 (Struhsaker, 1967a, b; Lancaster, 1971)、狒狒 (DeVore, 1963a; Kummer, 1968; Ransom 和 Rowell, 1972)、大猩猩 (Schaller, 1963)、恒河猴 (Kaufmann, 1966; Rosenblum, 1971a; Rowell, 1972; Hinde, 1974; 又见第 7 章的评论)。哺乳动物个体发育关系研究的综述是由摩尔兹 (Moltz, 1971) 和普瓦里埃 (1972) 提供的。社会昆虫的比较研究仍在继续。

虽然脊椎动物的研究被打上了折中主义的印记,但是,正如莱尔曼和罗森布拉特所说,这项工作的大部分受到一些非常重大的主题所推动,尽管这些主题不明确。一个就是环境论。大多数研究者的知识背景是人类学和实验心理学,其间存在偏爱,就是把已测定的种内行为性状的方差的大部分尽可能地归于环境的影响。这种态度没有任何错误;只要它持之明确,就相当有启发意义。这种偏爱导致对环境所有可能因子进行分类和加权的坚定探索,这些因子一部分是在自由群体的野外研究中表现出来的;另一部分是只有通过实验控制放大了效应后才明显表现出来的。行为

遗传学仍然处在相对初级的分析水平,尤其是有关亲本抚育的研究(见 McClearn 和 DeFries, 1973)。行为进化研究水平也相当低,其成果大部分是由一些特定组别的行为树状图推导出来的,而不是由分类学家利用的系统发育分析的现代技术。

环境论的主题是从其他的更为雄辩的主题中衍生出来的,而后一个主题就是与人类发展社会心理学相关的比较研究的主题。以下的希望是存在的:如果发现了行为上的同源物和类似物,如何用来阐明人类的行为。正是出于这种原因,许多最好的亲子个体发育的研究在文字细节上都是相当慎重的。他们十分谨慎,不放过个体变异的细端末节,包括实验上引起的行为异常。进化生物学家试图把这些个体变异的部分变异看作发育噪声,但在统计离差的各数量测量中通过合并成发育噪声的做法似乎过于简单化了。发育心理学家的研究途径是正确的;尤其是当一学科仅刚起步对其问题还不够清楚时,应尽可能多地掌握有关信息。与此同时,环境论者与进化论者应该就一个重要之点达成一致:当亲子关系有规律地影响社会结构的时候,则这些关系就应作为类群水平的机制值得特别关注。无论这些机制是在类群水平的真实适应,还是个体适应的偶然结果,都不过是在第 5 章和第 14 章已经讨论过的在自然选择水平上的这一中心问题的翻版。

异亲抚育

当社会其他成员帮助亲本抚育子女的时候,社会进化的潜能获得了巨大增长。个体社会化能用新的方式组合,优势等级系统可以改变,联盟可以缔造。术语“姑妈”被罗厄尔等(1964)用来指除母亲外照看年轻动物的其他任何雌性灵长类动物。这一术语没有任何遗传关系的含义;其含义相当英国人说的“阿姨”或是家庭密切的女性朋友。在猕猴社会相对应的雄性关系中,由井谷(Itani, 1959)提出了与“姑妈”类似的一个术语:“叔叔”。因为这两个术语都不涉及任何遗传关系,所以用中性术语异亲(或帮手)和异亲抚育似乎更适合。“异母的”“异父的”便可以用做形容词来区分抚育帮手的性别。

异亲抚育通常限于高级动物社会。例如,它是高等社会昆虫的基本行为性状——由不育工职表现的

利他主义形式。在至少 60 种鸟类,包括画眉鸟、松鸦和鹈鹕及其他鸟类中,年少的成鸟帮助亲本养育它们的弟妹(见第 22 章)。当绒鸭迁移时,常有不育雌鸭夹在母鸭和她的子女中间,它们的行为很像母鸭。发现这种现象的弗雷泽·达灵(Frase Darling, 1938)甚至在“姑妈”这个术语引入灵长类研究以前就这样称呼这些个体了。在哺乳动物中,这种现象在海豚(宽吻海豚属)以及非洲大象和亚洲大象中都有过报告(Eisenberg, 1938)。但是,异亲抚育在灵长类动物中最普遍。在狐猴(环尾狐猴和维氏冕狐猴)、新大陆猴(绒毛猴、松鼠猴)、旧大陆猴(长尾猴属、疣猴属、猕猴属、狒狒属、叶猴属的各物种)和黑猩猩中都已经有了记录(见 MuMond, 1968; Spencer-Booth, 350 1970; Lancaster, 1971; A. Jolly, 1972a; Rowell, 1972; Hrdy, 1974)。

在灵长类物种内,雌性异亲和雄性异亲之间存在重要的差别。雌性对幼仔多把自己的行为限定在爱抚、玩耍和“临时保姆”范围内;雄性不但要履行这些角色,而且还要把幼仔当做将来的配偶,当与其他雄兽遭遇时利用它们做抚慰的对象。有证据表明,这种异亲行为的功能在雄雌动物之间普遍存在差异,在雄性帮手的情况下,物种与物种各不相同。因此,异亲抚育,像许多其他社会行为一样,属于异质范畴,要理解它就只有参考有关物种的自然史。

异母行为在恒河猴中研究得特别出色。罗厄尔等(1964)发现,成年雌性被其他雌性的新生婴儿所吸引,不停地打量新生儿,并努力伸出前肢接触它们。这样的试探最初是小心谨慎的,亲母猴常常以攻击性表现抵制。这些雌猴便使用欺骗诡计取得接近。她们一边小心翼翼地侧着身子来到母猴的身边,一边假装觅食或给母猴整理毛发,直到她的注意力被完全转移,然后她们就开始注意起婴儿来。当小猴变得独立到足以爬走一小会时,异亲们以母性关爱和有性活动的奇异方式加以反应。它们蹲伏在小猴对面,用前臂围住小猴仿佛要把它抱起来,有时它们用鼻口部触及小猴头部。它们把小猴举起来放在其腹部,或当用骨盆部位作挤压时好像爬在小猴上面作性交配动作。异亲们温情脉脉地及时开始和小猴玩耍,蹲下时张着嘴、搂抱小猴、用前肢轻轻地拉小猴。她们很少发动幼年恒河猴间喜欢玩的那些粗鲁式的摔跤活动。罗厄尔和她的助手观察到的雌猴也担当了一种保护的

角色:

在幼婴生长的过程中,“姑妈”有时会守护它们,当它们在试学新的技艺和感到心情不定时,如果有必要,“姑妈”就会援助它们。“姑妈”似乎知道幼婴的危险——例如当它们使用连接两个围栏的门时显得小心翼翼,有时也把住开着的门让婴儿爬过去。当一个婴儿向观众靠近时,“姑妈”有时就会发出警告,结果小猴就会走开,“姑妈”还会在很多场合下惩罚攻击过幼婴的母猴。

最后,母猴终于信任这些雌猴,并当它做短途觅食时就用这些雌猴作幼婴的临时看护者。不过,大部分时间里,这些帮手只起警戒的哨兵作用。

在灵长类各个物种中,异母抚育的细节大不相同,甚至在猴总科内的物种也不一样。长尾叶猴的母猴在刚刚生产几个小时后就允许其他雌猴触摸婴儿,实际上婴儿身体干了就可以。第一天里多到 8 个雌猴把婴儿你送我接,传来传去(Jay, 1965)。狒狒则限制较多。雌猴与母猴争着要与婴儿接触,一些地位高的雌猴反复骚扰母猴,努力争取这种特权。一些雌猴甚至强行“窃持”婴孩。在其他物种,诸如黑长尾猴和其他长尾猴(构成长尾猴属)中,异母抚育仅仅限于青年雌猴和未产雌猴。经产母猴则对其他雌猴的婴儿极少关心(Rowell, 1972)。相反,环尾狐猴(*Lemur catta*)的母猴则只允许其他母猴触摸她们的婴儿(Jolly, 1966)。猕猴和黑猩猩在选择帮手时是母系的;尤其喜爱交给婴儿的同胞姐姐。其他的旧大陆灵长类则相当灵活。兰开斯特(1971)发现,在黑长尾猴中,与婴儿接触的次数更多的是由于母猴的允许,而很少由遗传关系决定。

为什么雌性愿意抚育其他雌性的婴儿,为什么母亲愿意宽容这类行为呢?全部有说服力的解释就在两种参与者的行动中。首先,年轻雌性在正式成为母亲以前要获得做母亲的经验。加特兰(Gartlan, 1969)和兰开斯特(1971)一直坚持认为,虽然亲母抚育具有先天的基本分量,但亲母抚育是项需要实践的十分复杂和在身体上的困难活动。由此看来,担任育婴角色是社会化的最后的经历之一。相关的证据有点模棱两可,但作为一个整体,至少对于少数灵长类物种来说,似乎是支持

这种假设的。菲莉斯·杰伊(Phyllis Jay)曾观察到由于笨拙把婴儿掉在地上的 7 个叶猴,全都年轻,其中 4 例已知是未产雌性。无独有偶,加特兰看到过把婴儿头朝下或用其他怪异姿势抱着的黑长尾猴。关键的经验显然是与其他动物,其中包括与婴儿进行接触,而不仅仅与初产雌性接触。当雌性猴子和黑猩猩被放在野生状态下饲养的时候,事实表明,她们抚育初生儿的能力一如她们将要达到的水平一样高。例如,在恒河猴中,比之非初产母猴,初产母亲情绪更紧张,拒绝她们的婴儿很犹豫,但她们用同样的方式救助、管束、紧抱和护理它们(Seay, 1966)。但是,当雌猴被用不同程度隔离饲养时,它们起初的反应是十分不适当的,只是到了后来多次生育才抚育正常。哈洛(Harlow)和他的助手用人工母亲养育的恒河猴,用一种对许多婴儿都是致命的方式拒绝和虐待它们的初生儿。但是,6 个这样的猴子中有 5 个给予它们的第 2 胎婴儿以充分的抚育(Harlow 等人, 1966)。一个拘养的大猩猩杀死了它的第 1 胎婴儿,却抚育它的第 2 胎婴儿(Schaller, 1963)。相似的因经验而改进的事例在黑猩猩中也有报告(Van 351 Lawick-Goodall, 1969)。

支持学习做妈妈假说的第二个证据线索是如下事实,即在异亲抚育明显的大多数物种和一些至少偶尔发生过的物种中,如此的行为主要是由少年和接近成年的雌性表现出来的。在兰开斯特记录的 347 次黑长尾猴异母接触中有 295 次是由 1~3 岁之间的未产雌猴发起的;剩下的 52 次参加接触的雌猴是 3 岁或大些的,它们有做母亲的经验。在笼子里的恒河猴群体中,两岁的雌猴就成了最积极的异母类群。未产个体比有经验的母猴在接近婴儿时要更迟疑,但是,一旦接触后它们发起接触的比率更高(Spencer-Booth, 1968)。

因此,这些证据符合学习做妈妈的假说,虽然还仍然不能说证实了这个假说。但是,如果我们一时认为异母正在用这种方式获利,那又为什么真母亲应该宽容它呢?你可以想象,母亲把它们的孩子交给不熟练者帮助看管会丧失其适合度。敢冒这种风险的理由可能是血缘选择。通过允许女儿、侄女以及其他近亲雌性用它们的孩子进行实践,母亲能在其血缘个体养育自己的第 1 个子女时通过额外血缘个体的生育以改进它们的广义适合度。如果实践用的婴儿受到的伤害像缺乏实践雌性的第 1 个婴儿一样严重的话,那

么,这种选择就将不会发挥作用,因为在这一情况下,母亲是用具有 $r = 1/2$ 的婴孩损失去换取用具有 $r = 1/4$ (或更少) 的婴孩 (即将出生的) 潜在利益。但是事实上,没有任何理由期望这是一种对等的交换。在大多数灵长类物种中,在婴儿的行为没有发育到一定程度时,母亲是不会放手把孩子交给异母抚育的。甚至这以后母亲仍很警觉,有时会达到攻击性的程度,并且允许婴儿受托仅仅一小段时间。换句话说,异母抚育用婴儿实践不可以出现近似单独承担责任的风险。通过确定母亲和帮手之间血缘关系的程度,可能对血缘选择假说进行检验,但迄今资料还远不充分 (Sarah Blaffer Hrdy, 个人通信)。

其他好处可以带给母亲。当母亲生病、受伤或临时从群中消失的时候,可以想象婴儿将由异母看护。因此,这样的帮手可能充当的是急救护士——很少会用得着,但是有极特殊的境遇却至关重要。甚至在正常的情况下,用帮手作婴儿保姆,母亲便可以自由地出外采集食物。在尼尔吉里叶猴 (Poirier, 1968)、黑长尾猴 (Lancaster, 1971)、赤猴和恒河猴 (Hrdy, 1974) 中,母猴常常在外觅食前把它的婴儿托付给其他雌猴。

最后,异母抚育能够导致对一方或双方都有用的结盟。恒河猴母亲只允许它的下属雌猴触摸它们的婴儿。结果,所有好处都将属于这样的帮手,这也许就是它们为什么在面对母猴早期的抵制仍然坚持不走的原因。但是,这种关系是否总是导致在这种或那种灵长类物种中地位的升迁,是单边受益还是双方得利,至今尚不知晓。

因为灵长类社会通常是母系,所以婴儿的父亲就无法通过对野外群体的偶尔观察来识别。结果很难把父亲抚育与异父抚育区分开来,并且在大多数情况下也没有理由指望雄性动物能知道这种区别。然而,灵长类物种雄性抚育形式的差别强有力地表明,父亲与异父的行为存在明显的不同。在群中只有一个雄性的,或至少一个或几个优势雄性可能是父亲的物种中,这样的雄性大都显得对婴儿几乎像母亲一样的关切。有一个极端的实例,雄性狢猴 [狢属 (*Callithrix*)] 直到把自己的孪生子女养育到两个体重和自己的体重一样时,才肯在为觅食仅此一种情况下把子女交给配偶。雄性合趾长臂猿 (*Symphalangus syndactylus*) 和少年猿猴在一起睡眠,而雌猿则与婴儿共寝。白天发生转换,全家出外采集食

物,而雄猿则在家看孩子 (A. Jolly, 1972a)。在日本猕猴的一些群中,优势雄猴通常与 1 岁大小的少年猴不弃不离,而母猴则全神贯注于婴儿, (Itani, 1959)。兰塞姆 (Ransom and Ransom, 1971) 在对乌干达依沙沙国家公园中的橄榄狒 (*Papio anubis*) 进行长期研究后发现,当一个成年雄狒狒与一个产有多胎的母狒狒形成一种紧密的配偶关系时,则对婴儿的抚育表现得无微不至,这时它就可能是这位母狒狒的婴儿的父亲。在兰塞姆观察的六个雄狒狒中,1 个早已过了豆蔻年华,到了风烛残年的一大把年纪,另外 1 个尚未成熟,仍属于种群的边缘成员,剩下的 4 个则地位正在升迁,年纪已经到了或接近青春期。甚至当缺乏或暂缺乏由雄性负责的准母亲抚育时,单个或优势的雄狒狒都会保护婴儿度过危险时期。以下情况是真实的:雄性赤猴把捕食者的注意力从群中引开;雄叶猴和松鼠猴奋不顾身冲上去保卫受困的婴儿 (McCann, 1934; DuMond, 1968)。

在雄性是父亲的可能性较小的情形中,交往的形式是不同的,表现出来的服务目的也是不同的。在兰塞姆研究的橄榄狒中,年轻雄狒狒对低等级雌狒狒的雌性婴儿兴趣强烈。这种亲密关系导致结成配偶的可能性是存在的,而且在从属雄性方面看来成功繁殖的可能性较大。对于日本猴类研究中心的研究人员在日本猕猴中观察到的一种特殊模式说来,同样的解释也是站得住脚的。雄性对一岁大小婴儿的关心没有性偏爱的迹象,而关心两岁少年的那些雄性则都喜欢雌性。这个趋势在雄性阿拉伯狒狒走向了极端,它们收养幼年雌狒补充到其妻妾中 (Kummer, 1968)。

无可怀疑的第二种异父行为形式是迪格 (Deag) 和克鲁克 (1971) 称做“争端缓冲”的行为。已经经常观察到,婴儿在场抑制灵长类群体成年成员间的攻击性。例如范·拉威克-古多尔 (1967) 注意到,当黑猩猩母亲背着婴儿比用腹部带着婴儿 (这里不易发现) 遭到攻击的次数少和烈度小。在有组织攻击的猴总科的猴子中,带着婴儿的母猴一般遭到其他成年猴子攻击的可能性最小。一些物种的雄性已经利用了这种动物脾性,当它们接近通常会回绝它们的较高等级的雄性时,它们就抬起和带着婴儿作为一种防身之物。叟猴 (无尾猕猴) 实行了一种形式极端的争端缓冲。正如迪格和克鲁克所观察,经常会有这样一种场面,一个从属雄猴抬起一个婴儿,用一只手抓着径直跑出 40 米,然后把婴儿交给另一个雄猴。然后这只

从属猴做出假的雌性性交姿势,而当这猴对婴猴发怒或丢在一边时,优势雄猴就会爬在这从属猴上面进行(假)交配。有时,婴儿干脆被一个猴子拿来放在决斗场一个中间的位置上。井谷(1959)报告了一例十分相近的实例,雄性日本猕猴把婴儿拿来当“通行证”。根据兰塞姆的观察,有时雄橄榄狒在遇到危机时把婴儿放在它们自己的前面,在有些情况下,它们又把婴儿放在腹下或背上带着。曾经观察到,雄叶猴用先与婴儿和少年猴拉亲近迂回地潜入不同的猴群。普瓦里埃(1968)在某种场合还见到一队中的3个雄叶猴几乎总是与1个较大的婴儿玩耍。一旦进入猴群成功,3个雄叶猴中的优势猴就会抛弃这只年轻的叶猴。根据斯特鲁萨克的研究(Mitchell引用,1969),雄黑脸长尾猴也是使用这种策略打入不同猴群的。

领 养

虽然异母抚育在灵长类动物中是普遍的,但是,只有在特殊的情形下它才会导致陌生婴儿的完全领养。尤其是正在护理自己子女的(和因此最有条件养育孤儿的)母亲大都敌视试图接近它们的婴儿。叶猴提供了一种可能的例外。普瓦里埃(1968)发现,正在哺乳的雌叶猴对异生婴儿反应是宽容的。当一个这样的婴儿争着要靠近乳头时,母猴对它们自己的婴儿没有特别偏爱的表现。甚至在一些雌性好斗的物种中,孤儿也极少放在一边挨饿。失去它们自己的婴儿的雌性猕猴愿意接受异生婴儿,并且甚至还可能去拐骗婴儿(Itani, 1959; Rowell, 1963)。因为母亲更可能失去婴儿而不是相反,所以,孤儿找到一个愿意抚养它的母亲是可能的。甚至即使没有母亲可找,其他雌猴也会承担起全部责任。当圈养雌性恒河猴在实验条件下被诱导收养婴儿时,它们明显开始产生正常的乳汁(Hansen, 1966)。在拘养的恒河猴群中观察到,收养

婴儿的母猴常常率先充当帮手。这种情况说明,在自然界有血缘关系的领养是可能的。范·拉威克-古多尔(1968a)记录了尼日利亚贡贝河国家公园野生黑猩猩中出现的3个领养实例,两个是年龄较大些的姐姐做的,另一个是一个年龄较大些的哥哥做的。赛德(Sade, 1965)在圣地亚哥的卡约的野生恒河猴群中观察到,3个领养的母猴都是年龄较大些的姐姐。

领养作为领域攻击的一种偶然结果在蚂蚁中也能发生。当我把弯刺细胸蚁(*Leptothorax curvispinosus*)集群密集地放在实验室里的时候,较大的攻击较小的,杀死或赶跑成年蚂蚁,并把蚂蚁卵带回到自己的巢穴里。蛹得到正常待遇,从它们中羽化出的成体工蚁被捕获者全部接受。当这种行为延伸到不同物种时,便存在一种重要的为制造奴隶的前适应。在类似刚刚描述的实验期间,隐细胸蚁(*L. ambiguus*)侵袭弯刺细胸蚁并把卵带到它们自己的巢穴里,在那里,它们以正常方式舔食和抚育蛹。成虫在蛹中羽化期间受到帮助,但是紧接着的几个小时内就被宿主工蚁处死。这种行为模式与专性寄生的奴细胸蚁(*L. duloticus*)的原始奴隶制造行为相近(Wilson, 1974b)。斑蚁(*Formica naefi*)是另外一个使其制造奴隶具有前适应的物种。当库特(Kutter, 1957)把物种外裂类群(*exsecta group*)的集群放在物种褐色类群(*fusca group*)的集群附近时,同属的斑蚁就会攻击这些邻居,并把这些集群的幼蚁和成熟工蚁带走。虽然这种行为在自然界还未直接观察到,但在野外挖出的所有较大的斑蚁集群中都含有少量的褐色类群的工蚁。这个进化阶段正是从本属的血蚁(*F. sanguinea*)和其他物种所表现出来的初级的制造奴隶行为进化而来的短暂的一步。

关于动物中亲子关系的形成和领养基础的某些其他方面,已在第7章讨论过了。

第 17 章 社会共生

353 共生被界定为属于不同物种个体间的持久和亲密的共生关系，在生物学文献中通常是通过成对个体间的交互作用加以阐明的。但是，已知与社会发生共生关系的个体还有许多例外情况，甚至整个社会之间的共生关系也是如此。社会水平上的适应与生物个体水平上的适应在多样性方面没有不同。

在社会共生关系发展上，无论从哪个方面看，昆虫都优于脊椎动物。虽然这种差别的原因至今还不完全清楚，下面的观察似乎可以综合推出一个合乎道理的假设。首先，昆虫的社会组织建立在利他主义基础上的程度要比脊椎动物高得多，重复地进行利他主义的活动也更经常。社会昆虫反哺、异体修饰、募集和进行其他的服务，其方式或与集群内的地位无关或与个体识别的特征和血亲关系无关。这种无歧视的慷慨行为为能流进入集群打开了多条通道。一旦所谓的共生体获得至少是部分的接纳，它便可以在反哺时吸吮液体食物、从宿主身上舔食营养分泌物、吃未成熟期生物，以及被募集到巢外的食源区。典型地由若干职别组成，其中每一职别执行一有限的任务，并和其他职别以有限的特殊方式进行联系。个体昆虫对其他集群成员的作用缺乏广泛的了解，这就使社会共生体把它们自己作为伪职别插入集群成为一件容易的事了。

脊椎动物内部的非个性和社会共生之间的关系还会得到进一步的阐述。有雏鸟晚熟特性的鸟类对巢寄生的防卫是特别脆弱的，在巢寄生中，其他物种的雌鸟把自己的卵混入鸟巢，骗取宿主鸟养育它们的雏鸟。这种冒充之所以可能，首先是因为鸟卵是没有明显的个性特征的，促成宿主成鸟可识别的特征刺激相对模糊。这些刺激在实验中容易被替代，在试验中比较喜欢替代的是比正常卵要大和与正常卵表面模式不一的非正常刺激。但是，更为重要的是，这些雏鸟，当从几个方面识别，诸如它们在巢

内或巢附近所占的位置，在吃食活动期间嘴的一般表现以及专门的乞讨声，一般都是没有个性特征的。像蚂蚁的幼虫，它们几乎就是无用的饭桶。相比之下，早熟鸟的雏鸟则在孵化后的头几个小时里便与亲鸟结成紧密的纽带，它们必须跟随亲鸟穿行特殊的生境，进行专门的摄食演习。寄生性早熟雏鸟要侵入这样的系统似乎是困难的，事实上，已知的只有一例——南美洲的黑头鸭 (*Heteronetta atricapilla*)。甚至这个物种也正是以自己独有的方式在表现自己，它们在宿主的巢里驻留一天到一天半的时间，然后就离巢独自成长了 (Weller, 1968)。社会寄生在哺乳动物中实际上尚未见到，这也许是因为它们亲密和高度个性化的关系与生俱来。它们没有卵期充当所谓的寄生的入口。

社会共生是一个内容丰富而复杂的课题，让人感到扑朔迷离，我在不久前出版的《昆虫社会》(1971a) 中作过评论。很多细节仅仅是昆虫学家感兴趣。本章下面的部分将致力于阐述这个课题的原理，特别参考社会生物学就较为广泛的问题有选择地做了例证。读者会看到，脊椎动物每种社会共生的形式在昆虫中都可找到，脊椎动物的情况是形成可能性共生体世界的一个微小分支，而其全貌则被昆虫表现得几乎淋漓尽致。共生现象将依据大多数美国生物学家使用的术语来加以分类 (见表 17-1)。**共生 (symbiosis)** 包括动物所有类型的密切而持久的相互作用。当共生有益于一个参与物种而对另一物种既无益处又无害处的时候，就叫做**偏利共生 (commensalism)**。使双方都受益的相互作用叫做**互利共生 (mutualism)**，这是欧洲生物学家普遍叫做“真正”共生的特殊情况。最后，当一个物种以其他物种为代价获取利益时，这种关系就叫做**寄生 (parasitism)**。寄生最终对群体增长的影响来说无异于捕食作用。

表 17-1 社会共生的模式

社会偏利共生：一个物种受益，而另一个物种不受影响

邻栖 (Plesiobiosis)：两个或更多物种巢窝紧密相邻而不混合和对任何参与方极少或根本没有收益。例：习惯于把窝巢靠在一起的那些蚂蚁物种。

窝巢偏利共生 (Nest commensalism)：一个物种生活在另一个物种的窝巢里，以垃圾或以腐尸为生，在两种情况中，都对宿主既无害也无利。例：专性的千足虫、甲虫和其他与行军蚁生活在一起的节肢动物。

群居鸟群、兽群和鱼群 (Mixed flocks, herds, and schools)：在脊椎动物中，一个或更多物种的成员加入其他物种的觅食群；在有些实例中，其他物种的存在对被动的核心（吸引）物种可能没有发生明显影响。例：组成冬季觅食群的北美山雀、麻雀和其他鸟类。

社会互利共生：物种双方都受益。

群居鸟群、兽群和鱼群 (Mixed flocks, herds, and schools)：在一些群居的脊椎动物群中，被动的核心物种以及它们的追随者都可能受益。

营养共生 (Trophobiosis)：一个物种（供者）产生食物给另一个物种（通常供者不能利用），以此换取保护，逃避寄生物、捕食动物和严酷的天气。例：蚜虫和其他的同翅目昆虫被蚂蚁作为“奶牛”保护起来。

准共生 (Parabiosis)：物种把窝巢筑得靠近，共同保卫窝巢，一起觅食，甚至可能分享食物，但是，它们不在一起养育子女。例：中、南美洲的某些蚂蚁物种。

社会寄生：一个物种受益，另一个物种受害。

营养寄生 (Trophic parasitism)：一个物种从其他物种的社会中偷窃食物。例：无螫针蜜蜂中的夺巢行为、白蚁中的食巢行为和鬣狗的偷窃猎物行为。

宾主寄生 (Xenobiosis)：一个物种巢居在另一个物种的近巢或巢内并向后者乞食。例：“香波蚁” (*Leptothorax provancheri*) 靠短结红蚁 (*Myrmica brevinodis*) 反哺的食物为生。

暂时社会寄生 (Temporay social parasitism)：一个物种在其生活周期中以部分时间在其他物种社会中作为寄生成员生活，而其余时间独立生活。例：某些蚂蚁、蜜蜂和黄蜂，其蚁（蜂）后侵入其他物种的集群并抢占原来集群蚁（蜂）后的地位；鸟类中的窝巢寄生。

奴隶制造 (Slave making) (奴役现象 dulosis)：一个物种突击搜捕另一个物种的巢穴，俘获不成熟成员，并允许它们羽化成为自己巢穴的成年奴隶。例：属于 6 个北温带属的蚂蚁。

寄食现象 (Inquilinism)：一个物种寄生在其他物种的社会度过一生。例：某些蚂蚁、社会性蜜蜂和社会性黄蜂，尤其是冷温带地区的；还有大量在热带和温带作为“客人”生活在所有种类社会昆虫的巢穴中的其他节肢动物。

社会偏利共生

昆虫学家在社会昆虫复合窝巢 (compound nest) 和混合集群 (mixed colong) 之间做了区分：在复合窝巢，两个或更多物种彼此靠得很近，但它们把各自的后代分开；在混合集群，它们把后代放在一起，倾向于共同生活。已经发现许多成对的蚂蚁物种住在复合窝巢里。当物种之间的关系对一个物种是尽义务的时候，这种关系通常是寄生的，而不是中性或互利的。但是，在许多其他情况下，这种关系是兼性的，甚至可能是偶然的。在有时称为邻栖的最简单的状况中，不同的蚁种窝巢彼此靠得很近，但极少或根本没有进行直接的往来联系——除非当它们的巢室被攻破，巢室内发生战斗，盗卵贼援例而至，这时情况则不同。物种在形态上和行为上越是缺少相似性，它们就越可能以邻栖的关系聚拢在一起。换句话说，亲缘关系最密切的蚂蚁物种最不可能容忍彼此生活在一起。邻栖蚂蚁能从邻栖关系中获利吗？像许多推测的偏利共生情况一样，这个问题从来没有在野外进行过验证。其答案可能是肯定的；我们知道，某些形式的社会寄生来源于不相似物种的一种被描述为短暂性倾向的 355 紧密同居，并且有可能，蚂蚁物种对这种变化是前适应的，因为它们从这一紧密关系中获利而不损耗其邻栖伙伴的资源。这个课题可能成为野外研究的一个内容丰富的领域。

许多非社会节肢动物为了在社会昆虫巢穴内求得偏利共生已经被改弦易辙，使得它们作为食腐动物以垃圾或腐尸为食。它们包括等足类甲壳动物、蚊蚋和尾虫虫螨类、跳虫和等张弹尾类、露尾甲和伪瓢虫甲虫类等。一些共生生物，例如跳虫弹尾类昆虫总是以快跑避开宿主。其他昆虫，例如食蚜蝇 [蚁巢蚜蝇属 (*Microdon*)] 的如蛞蝓样的幼虫靠的则是把中性体味与缓慢运动结合起来 (Wheeler, 1910; Wilson, 1971a)。还有一些昆虫，如土龟科的蠢鱼和白色食腐千足虫，甚至和行军蚁一起跑得老远并被宿主实际上当作同巢伙伴来接受 (Rettenmeyer, 1962, 1963a; 见图 17-1)。



图 17-1 昆虫中的社会偏利共生。属于物种环节虫 (*Trichatelura manni*) 的一种“蠢鱼”在热带美洲引军蚁 (*Eciton hamatum*) 袭击纵队的中部跑动。这个小昆虫循着蚂蚁的气味踪迹，舔蚂蚁的身体表皮并分享它们的猎物。照片中也展示了蚂蚁的主要工蚁的职别：这只环节虫前后都有小工蚁，两个大个头且发亮的兵蚁在它的左面 (C. W. Rettenmeyer 摄影) (此图在原书 p355)。

356 真正的社会偏利共生在脊椎动物中是极其罕见的。我的意思是说，有哪些个体或社会用一种完全非强迫的方式把它们自己插入其他社会的情况，我们所知甚少。成群的鱼可能偶尔使用这种方式混合，这是一种类似于社会昆虫的邻栖巢穴。明确无误的社会偏利共生动物的代表是在热带美洲发现的管口鱼属 (*Aulostomus*) 的喇叭鱼。艾布尔-艾伯菲尔德 (Eibl-Eibesfeldt, 1955) 观察到，喇叭鱼骑在鹦嘴鱼的身上或加入颊纹鼻鱼的鱼群，它们还周期性地猛然扑身而出，抓一些小鱼为食 (见图 17-2)。这种行为显然是隐藏在略像鱼身外形的珊瑚树枝丛中的管口鱼属的鱼类习惯的一种延伸。可能一些群居物种的鸟群成员也是按照偏利共生的方式行事的。因为鸟群中的其他一些交互作用或是互利共生或是实际上尚未知晓，这个课题在下面专门论述。

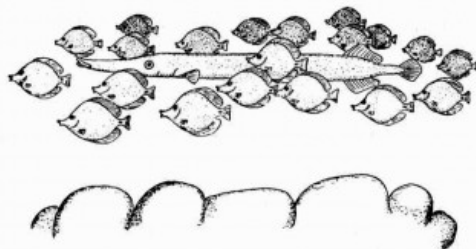


图 17-2 鱼类中的社会偏利共生。管口鱼属的喇叭鱼利用黄色颊纹鼻鱼 (*Zebrasoma flavescens*) 群作为伪装 (自: Eibl-Eibesfeldt, 1955)

社会互利共生

互利共生极端发展的典型是在同翅目昆虫 (如蚜虫) 和它们的蚂蚁宿主之间的关系。蚂蚁为蚜虫规避捕食动物和寄生虫提供保护，而同翅目昆虫则以蜜汁分泌物作为对蚂蚁的“回报”。这个称作营养共生的体系得以建立的基础是共生生物不同寻常的饮食习

惯。当蚜虫以植物韧皮部汁液为食物的时候，糖分丰富的液汁通过它们的肠道从肛门出来，只略微改变点形式。这些液汁（蜜露）通过蚜虫肠道时，有多达一半的游离氨基酸为肠道吸收，糖分被部分吸收并转化为葡萄糖蔗糖、松三糖和一些低聚糖，而有机酸、维生素-B 和矿物质大概也被部分吸收。蚜虫加工处理大量的韧皮部汁液和废弃作为蜜露的过剩物所花的能量，明显地要比对过剩物再加工处理的少。蚂蚁径直把这样一些剩余物变成自己的收益。为了刺激蜜露流出，蚂蚁用它们的触角抽打蚜虫，这种行为从根本上说来和蚂蚁为了刺激同伴反哺食物而抽打同伴触角和背部的行为没有什么两样。

生产蜜露还有其他一些同翅目昆虫，它们是介壳虫（蚧科）、粉蚧（粉蚧科）、木虱（木虱科）、角蝉（叶蝉科、角蝉科）、叶蝉（叶蝉科）、沫蝉（沫蝉科）和蜡蝉科的成员。除了沫蝉科和蜡蝉科昆虫可能例外，所有这些科的一些昆虫物种都已经与蚂蚁形成了互利共生关系。无论是同翅目昆虫还是它们的蚂蚁宿主都在共生服务的过程中经历了解剖结构和行为上的变化（Wheeler, 1910; Auclair, 1963; Way, 1963）。同翅目昆虫受到蚂蚁诱导时就分泌出蜜露液滴，而不是用非共生生物的方法拒之门外（见图 17-3）。当蚂蚁一出现，黑蚕豆蚜虫（*Aphis fabae*）个体随后就做出一系列特定的反应：腹部微微抬起，后腿蹲下而不是像在没有同伴的蚜虫中那样提起和摆动，蜜露缓慢地溢出，当蚂蚁食用时就置腹部末端。至少在蚜虫和介壳虫的一些物种中，刺激它们放出蜜露只需对其后背轻轻地一碰即可。

使蚂蚁受益到了极端的蚜虫已经进化到地位几乎和家养的奶牛差不多，它们已经减少或丢失了在非共生物种中见到的通常的防卫性结构，其中包括：称为腹管的保护腹部的喷嘴（能分泌出一种快速凝固的蜡质）；由一些特定表皮腺分泌的绒絮状的致密腊盖；硬化外骨骼；为弹跳而变化的腿。但是，它们获得了一个新的明显用于营养共生的专门器官，那就是蚜虫肛门周围的一圈绒毛，当蚂蚁食用蜜露时，绒毛可以控制蜜露滴落在适当的位置。某些粉蚧所长的长长的肛门绒毛似乎具有同样的用处。据兹伍尔法（Zwölfer, 1958）和其他一些人详细研究的文献记录，同翅目昆虫的生活周期已经按照与蚂蚁宿主活动同步的方式做了调整。



图 17-3 营养共生是一种社会互利共生的形式，由栉蚁（*Formica polyctena*）与介壳虫（蚧科）的营养共生关系加以例示。这里 3 个工蚁看护 1 个这样的“奶牛”；介壳虫已经溢出一滴蜜露，正待处于上方的蚂蚁舔食（Bert 和 Turid Hölldobler 摄影）（此图占原书 p357 整版）。

从照看同翅目昆虫的蚂蚁方面看，它们已经获得了专门服务于这种共生关系的行为，这十分清楚。一些物种在它们的巢穴养育它们的“奶牛”。S·A·福布斯（Forbes）和 F·M·韦伯斯特（Webster）在早年的经典性研究揭示，玉米根蚜虫（*Aphis maidiracis*）的卵整个冬季都由北温带的新黑田蚁（*Lasius neoniger*）的集群在巢中保护。转过年的春天，工蚁把新孵化的若虫运到可食植物附近的根部。当玉米植物被连根拔起时，这些蚂蚁就把蚜虫运到新的未受到干扰的根部系统。在晚春和夏天里，一些蚜虫长成翅膀，便飞离宿主的巢穴去寻找新的植物。如果它们在其他毛蚁集群领域内的植物根部安家落户的话，它们会被收养；否则，它们开始独立生活，这和非共生生物实际上没有什么两样。为了提高营养共生的效率，宿主蚂蚁的行为甚至在微小的细节上不断地获得改进。已经可以确信，工蚁会把其共生的同翅目昆虫在正确的发育阶段带到可食植物根部的适当部分。例如，在地下蚂蚁尖尾蚁（*Acropyga*）和它的蚧虫、织叶蚁（*Oecophylla*）和它的介壳虫、毛蚁和它的蚜虫关系中，这样的行为都已经得到证明。使人印象更加深刻的事实是，尖尾蚁属和棒蚁属（*Cladomyrma*）

的某些物种的蚁后甚至在婚飞时还把介壳虫放在顎中带着。实际上,同翅目昆虫已经被整合进了蚂蚁宿主的集群中。

蚂蚁并不是护理同翅目昆虫的唯一生物。无螫针蜂属(*Trigona*)的无螫针蜜蜂就直接从巴西角蝉科昆虫那里收集蜜露,至少这个物种用触须轻柔地触碰角蝉就可以诱出蜜露。在《尼加拉瓜博物学家》(1974)一书中,托马斯·贝尔特(Thomas Belt)报告说,短腹蜂属(*brachygastra*)的异腹黄蜂用十分相似的方式看护角蝉科昆虫,其诱发的信号不难模仿产生:我用我自己的一个毛发完成了“挤蚧虫的奶”。它们已经在其他非社会性昆虫中也得到了进化,其中包括:锯谷盗科甲虫、灰蝶科蝴蝶和双膜蝇属(*Revellia*)的苍蝇。营养共生体在同翅目昆虫以外也存在。在斯里兰卡,半翅目的一个物种是由举腹蚁属(*Crematogaster*)蚂蚁来看护的。灰蝶科许多物种的幼虫由蚂蚁来护理,反过来灰蝶用第7腹部节片背部一根非配对分泌腺分泌的一种糖液体回报它们的宿主。

准共生

1898年,奥古斯特·福雷尔(Auguste Forel)把他先前在南美洲蚂蚁中发现的一种新的共生形式,称为准共生(*parabiosis*)。树栖的光滑举腹蚁(*Crematogaster limata parabiota*)和马兜铃琉璃蚁(*Monacis debilis*)的集群的巢通常紧靠一起,巢室保持分开,但有通道连接着。也许,这两个物种的工蚁沿着共同的气味跑到一起。惠勒(1921)在圭亚那看到了同样的现象,且确定了这个物种一起从角蝉科的角蝉那里收集蜜露。他发现在光滑举腹蚁和大蚁(*Camponotus femoratus*)之间存在一种相似的关系。观察到这两个物种都利用共同的臭迹从同一个植物上的叶蝉和角蝉那里采集蜜汁,也从因加属(*Inga*)的外花器蜜腺中采集花蜜。这两种蚂蚁不仅对竞争环境下彼此存在抱宽容态度,而且它们友好相处。它们在路上相遇时用触角静静地碰打一下表示彼此“致意”,并且在3个场合惠勒观察到蚂蚁的工蚁为光滑举腹蚁反哺食物。

准共生在本质上是互利共生的还是寄生性的,现在还无人知晓。其差别在这类复合关系中充其量也只能是细微的差别。有证据表明,光滑举腹蚁

(*Crematogaster limata*)的准共生形式总是和其他蚂蚁联系在一起,而且有可能证明是其同胞种。无论哪一种方式,这时表面看来都有很突出的互利共生表现。这些物种的后代从不彼此群居,而且正如韦伯(Weber, 1943)所指出,根据他的研究,所有准共生的物种都积极地参与抗击入侵者保卫巢穴的战斗。没有举腹蚁伤害其他物种的证据。相反,与举腹蚁准共生的每个大蚁集群,都生活得很兴旺。

脊椎动物中的混种群

小食虫鸟在由两种或更多种鸟类集结成的鸟群中一起觅食,这在整个世界到处都可以见到。一些鸟类彼此挑选,然后从一个地方飞到另一个地方,厮守不离,从这个意义上说,这些鸟的类群是真正的鸟群。它们有别于鸟类的单纯聚群,即后者是被动地一起聚在食源或水源区。因此,一群山雀和啄木鸟作为一个单位穿行于落叶森林树冠之间的类群就是鸟群;但是,一帮尾随行军蚁行进的蚁鸦鸟就是聚群(见Hinde, 1952; Rand, 1954; Willis, 1966)。

混种的鸟群组织松散,其组成经常变换。成员可能留在一起数小时或一整天,有时一晨一改组。当物种因水平飞行速度较慢造成落后,或当某些个体只有鸟群飞经它们的领域才成为鸟群的成员时,替换情况就会增加。当候鸟迁徙经过一个地区并在此做短时间觅食时,更换成员的情况就会特别突出(Morse, 1970)。鸟群的物种组成随机变化,但是某物种是常在成员,确实起到了这种联系的原动力作用。摩维尼汉(Moynihan, 1962),在温特波顿(Winterbottom, 1943, 1949)和戴维斯(Davis, 1946)关于热带鸟类群系工作的基础上,提出了一般适用于混种群的下列大致分类:

核心物种(Nuclear species)。这是一些对鸟群的形成和凝聚做出重要贡献的鸟类物种。它们实际上可以领导或不领导其他鸟类;重要的事实是若没有它们,鸟群就不可能持续。有些称为积极的核心物种的鸟类寻找其他鸟类并追随它们。其他称为被动的核心物种的鸟类则形成吸引物种。

附属物种(Attendant species)。这些物种是鸟群的较常见成员,但它们不像被动的核心物种那样对其他鸟类有吸引力。它们的鸟群成员身份没有核心物种

那样经久不变。

临时物种 (*Accidental species*)。这是在偶尔的情况下加入鸟群的鸟类。

摩维尼汉(1962)的分类单位彼此交错。物种组成和各分类单位相对多寡随着鸟群和时间的不同而呈现万花筒式的千变万化。例如,在巴拿马,鸟群主要是由那些大部分时间都在接近森林边缘的树顶上逗留的唐纳雀和旋蜜雀组成。一到了高大树木稀少的地方,它们有时在低矮的灌木丛上做短暂的降落。在这里有绿背大黑纹头雀 (*Arremonops conirostris*) 和黑尾食蚁唐纳雀 (*Habia fuscicauda*) 等鸟类加入鸟群,它们离不开这种植被。当鸟群从灌木丛返回森林区的时候,它们的这些客鸟便离队了。

每个物种根据混种群中的物种组成,表现出适合自己物种在群中特定作用的一些性状。巴拿马的纯色唐纳雀 (*Tangara inornata*) 是强有力的被动的核心物种的例子。纯色唐纳雀本身形成规模大且内聚力强的鸟群,吸引诸如灰蓝裸鼻雀 (*Thraupis episcopus*) 和绿旋蜜雀 (*Chlorophanes spiza*) 等其他普通的核心物种时,其吸引信号表明达到了专业化的程度。实际上,纯色唐纳雀的一些社会行为模式显然是专门为适应物种内部召集鸟群之用。拍动翅膀和扇动鸟尾是许多燕雀的一种有飞行意向的仪式化举动,用来协调鸟群的运动。在纯色唐纳雀中,这种举动比其他在近缘的物种中更为张扬和频繁。这类用于多鸟群组织的飞行意向仪式在高速地交替着并可整个地用鸣声替代。敌对报复较少。生气勃勃的运动和反复不停的鸣叫都使这种雀比其他鸟类更加招惹注意,它的大部分或许全部吸引力都缘由于此。玫红比蓝雀 (*Piranga rubra*) 是极端附属物种的例子。它们只是在冬季迁移期间加入唐纳雀和旋蜜雀的鸟群,沿着森林的边缘最为常见。玫红比蓝雀自己不组成鸟群。它们只以个体加入混种群,以至在同一个鸟群见到一个以上玫红比蓝雀的机会很少。因为它们总是在鸟群的边上静静地飞翔,所以它们通常不会吸引与其同类的其他鸟类。

这两个来自巴拿马森林的范例形象地说明了前适应在混种鸟群形成中的强大分量。一些行为已经向促进种间联系的方向进化是可能的。如果的确如此的话,这样的后适应在较古老和较复杂的那些诸如生活在热带雨林的动物群中最有可能见到。但是,很明显,强大的前适应而非后适应是这种特殊共生形式之源。

摩维尼汉已经做出过判断,倘若它们具有正确的事先定制的行为雏形,少至两个物种就足以创造一个完好的整合鸟群:必须存在一个被动的核心物种,它具备组成招惹注意的单一鸟群的秉性;必须存在一个附属的物种,它很少或完全没有独立结群的倾向。起始的利益有望归于附属物种,而这正是我们应当寻找的后适应。至今没有谁设计出一种把鸟群形成前后的进化过程分开的方法,但是,维劳米埃 (Vuilleumier, 1967) 至少已经辨别出最简单化的鸟群,在这一基础上最终可使这一分析得以进行。在南美巴塔哥尼亚的假山毛榉属森林中,鸟群最多时是由 4 种鸟组成的,比中美洲的鸟群组织更为松散。被动核心鸟类是小灶巢鸟 (*Aphrastura spinicauda*),这是一种不安静、叫声高的食虫鸟,4~15 只组成一个鸟群。这种鸟的社会性是能自我维系在一起。当它们在树干和树枝上搜索食物时,鸟群紧密。内聚力是由经常重复的联络叫声来保持的。在任何时候,约 60% 的鸟群都有占第 2 位的大灶鸟 (*Pygarrhichas albogularis*)。小灶鸟对这些客人显得很冷淡,而大灶鸟却积极寻找和追随它们,而且的确很少发现小灶鸟有独处的时候。同样具有重要意义的是,大灶鸟从来不独立组成鸟群。因此,巴塔哥尼亚的混合鸟群是由摩维尼汉提出的两个要素组成的,每个要素由一个单一的物种所代表。这种共生显然是偏利的,小灶鸟是宿主,而大灶鸟是受益的宾客。其他两个附属物种,啄木鸟 (*Dendrocopos lignarius*) 和霸鹟 (*Xolmis pyrope*) 可能也是偏利的,但相对说,它们并不重要,因为它们出现时还不到小灶鸟鸟群的 10%。

不同学者经过数年研究推断,加入混合物种的鸟群有 3 个适应的优势:增加逃避捕食动物的机会,提高觅食的效率,按照温-爱德华兹 (Wynne-Edwards) 所估计的方法,利用类群的表演夸耀来控制群体增长。前两个假设(这两假设不是相互排斥的)得到了来自美国和欧洲鸟群野外考察证据的有力支持。读者也已了解,本书前面(第 3 章)也已经阐明,鸟群和其他动物群中的个体受到捕食的机会较小,因为类群的警惕性要超过独居个体的警惕性。在[美国]路易斯安纳州松林地带,有 3 个附属物种显然得益于此, 360 它们是东方蓝鸫 (*Sialia sialis*)、灰蓝鸫 (*Junco hyemalis*) 和褐斑翅雀鹀 (*Spizella passerina*) 等。它们在很大程度上是地面觅食者,而山雀、鸣雀和鸟群

的其他核心鸟类则是生活在树上。因此,不仅鸟群的两个要素确实各有不同的生境,而且其生境差异大得使附属物种留在鸟群中生活不会有任何麻烦。它们为什么会这样做呢?这些小鸟在穿行覆盖稀少的松林觅食时特别容易受到捕食动物的伤害,而它们却可以利用在自己头上觅食的鸟所提供的提前警报的系统来避免灾难。例如,所有3个附属物种的鸟一听到核心物种卡罗来纳山雀(*parus carolinensis*)某只鸟的警报叫声就同时四处飞散或飞落在松树的低枝上(摩尔斯,1970)。

支持改进觅食效率假设的证据甚至更多、更有说服力。需要重申的是,我们通过对单一物种鸟群的观察得知,群鸟常常能比个体鸟更容易找到食物,尤其是在资源稀缺和分散的时候。还可以说,鸟群的形成正是某些物种的个体用来度过食物短缺期的一种方式。当食物丰富的时候,欧洲山雀整个冬天都留在领地上。当食物贫乏时,它们就加入鸟群一起去觅食(欣德,1952)。根据摩尔斯(1967)的研究,路易斯安纳境内的褐头鹀(*Sitta pusilla*)一当遇到松树极大丰富的时候,它们的鸟群数量陡降得特别明显。如果这种行为尺度被混合物种的鸟群成员所普遍采用,我们应该有希望找到在鸟类群体密度(反映食物的可利用性)和个体参与鸟群所占百分数之间应成反比关系。恰恰是这种关系被摩尔斯(1967,1970)的详细研究证明了。正如书前第3章所示,鸟群的共同之点是它们可以仰赖一些引导鸟的经验和运气从一块摄食地来到另一块摄食地。同样的规则显然在摩尔斯的混合鸟群中同样有效:“混交林是马里兰种群密度最低的地区。在邻近混交林的落叶林中觅食长达1小时或1小时以上的鸟群观察到15次,几乎都是直接穿过数百米宽的混交林,很少见到停下来觅过食;相反情况(即在混交林觅食和直接穿过落叶林区)从未见过。”摩尔斯还发现,鸟群越大,从一个地方迁移到另一个地方的速度就越快。发现和利用新食源的有利条件,一定要足以克服与附近地区的其他鸟群竞争食物所带来的不可避免的不利条件。在对莫哈维沙漠雀类混合物种鸟群进行野外与理论的综合研究中,科迪Cody(1971)涉及食物较丰富和较均匀分布的环境。在这种特殊的情况下,鸟群有序移动收获资源比沿不同路径无序乱转效率要高得多。因此,对于一个确定的群体密度来说,个体鸟成为一个鸟群的成员是有好

处的。

优先觅食,尤其是在食物贫乏的地区优先觅食会成为热带地区鸟群形成的重要因子。摩维尼汉(1962)认为,反捕食是作用于热带鸟群的主要选择力量,但是,他还指出,混合鸟群在相对不利或部分隔立的生境中更为常见。通过以类群觅食,入侵这些生态边缘地区时,参与到类群中的某些物种和偏利共生体就更可能成功。

在混合一物种鸟群中,通过各物种中食物生态位的划分,可减少些物种间的竞争。一些种类的鸟比其他种类的鸟占优势,把它们赶到觅食空间的特殊角落。在美国的东部,最丰富的核心要素,都是这种行为的优势者,包括无冠山雀、有冠山雀和戴菊。黄腹松苔莺(*Dendroica pinus*)可为另外一种范例,它通过攻击性交互作用取代了褐头鹀(*Sitta pusilla*);当这两种鸟在一起出行时,鹀多在小树枝和大树枝的末梢逗留,而莺则集中在树干和大树枝上。如果鹀独处时,它们就会扩大自己的活动范围,更多地集中到莺先前喜欢的生境(摩尔斯,1967)。这一回返过程,即生境趋同现象,在巴拿马的两个物种中已由摩维尼汉(1962)作过记载。银嘴雀(*Ramphocelus carbo*)单独觅食是在非常低矮的灌木丛中完成的,而黑喉雀(*R. nigrogularis*)则总是留在矮树的略高点的地方。但是,当两种鸟群在一起时,黑脸朱红肿嘴雀常常移到它们伙伴所喜爱的较低的植被环境,而两种鸟显然吃的都是同样的食物。任何两个给定物种是否彼此取代或趋同,在很大程度上依赖于它们所喜爱生境的开始差异,也依赖于每个物种对陌生物种一般表现的仇视反应强度。摩维尼汉(1968)推断,“社会拟态”的存在是物种间和解和接触信号的趋同,起到了减少组成混合鸟群物种间敌对的作用。

关于混合物种的海洋鱼群偶尔也有文献报告(见Eibl-Eibesfeldt, 1955; Breder, 1959; Shaw, 1970; Ehrlich and Ehrlich, 1973)。但是,它们的生态意义仍然需要细心考察。一些较小的鲸类也组成混合鱼群。在地中海,大西洋海豚(*Delphinus* 361 *delphis*)常常和蓝白海豚(*Stenella caeruleoalba*)或巨头鲸(*Globicephala melaena*)一起游弋,而由莱索海豚(*Grampus griseus*)、露背鲸海豚(*Lissodelphis borealis*)和巨头鲸组成的混合物种群

则有人在加利福尼亚沿海见到过 (Fiscus 和 Niggol, 1965; Pilleri 和 Knuckey, 1969)。混合蝙蝠群通常出现在以群聚栖息的各物种中 (Bradbury, 1975)。食草动物的种间兽群在非洲平原上四处可见, 它们是由黑斑羚、牛羚、科克麋羚、瞪羚、斑马、长颈鹿、疣猪和狒狒的不同组合组成。每种动物都对至少一些他种动物的报警反应非常敏感 (Washburn 和 DeVore, 1961; Altmann and Altmann, 1970; Elder and Elder, 1970), 以至于由任何物种组成的大兽群都比小兽群和独居动物对捕食动物的靠近更加警觉。一些灵长类混合种群的记录也已经发表。长尾猴 (*Cercopithecus*) 和疣猴 (*Colobus*) 经常在非洲森林里混合成觅食帮; 尤其是小白鼻长尾猴 (*Cercopithecus petaurista*) 偶尔还和疣猴属 3 个以上的物种组合在一起 (Marler, 1965)。在马来西亚伯恩斯坦 Bernstein (1967) 曾观察过一对长臂猿配偶, 它们与黑脊叶猴 (*Presbytis melalophos*) 往来关系密切。其雄猿特别融洽, 它们总是在群的中央用食、休息和行走。在尼日利亚的贡贝河国家公园里, 范·拉威克-古多尔 (Van Lawick-Goodall, 1971) 常常看到未成年的大黑猩猩和狒狒在一起玩耍。这看来很奇怪, 因为这些成熟个体彼此相互攻击, 黑猩猩雄性有时还杀死狒狒幼崽以作食物。阿尔特曼 (1970) 在肯尼亚安博塞利国家公园也观察过年轻的狒狒和年轻的黑长尾猴在一起玩耍的情景。在新大陆阔鼻猴类中也有混合物种群: 蛛猴和松鼠猴常常和卷尾猴混成一帮 (伯恩斯坦, 1964b; 摩维尼汉, 个人通信)。

混合一物种交互作用与社会拟态可能跨越更为宽广的生物分类学鸿沟。摩维尼汉 (1968; 1970b) 给我们介绍了一个实际上说来是间接的但却令人着迷的证据, 即在猴和鸟类之间存在松散的共生关系。褐颈桤柳猴是在中美洲沿太平洋海岸的灌木丛和森林中发现的一种小猴。同样的生境生活有群体稠密的几个吉霸鹑物种。吉霸鹑和桤柳猴都以同样种类的水果和昆虫为食。这种食源无规律地呈斑块分布, 迫使两种动物要不停地搜索。猴子发出的一些喋喋不休和哀鸣的叫声和霸鹑鸟的集体叫声极相似。虽然还缺乏直接的证据, 但是, 摩维尼汉认为桤柳猴使用霸鹑鸟作为向导, 向霸鹑鸟用鸣叫宣布其所在的地方, 即觅食区的方向进发。

营养寄生

也许社会寄生的最简单形式是一个物种深入另一个物种的社会体系内部直到可以偷取食物。德国的一些研究者已用一个很恰当的术语, 即食物寄生来描述这一生存关系。鬣狗群寄生于野狗, 是我所知道的哺乳动物寄生的唯一范例。它们竭尽全力盗食由这些野狗善于捕获的斑马和其他大型动物的新猎物, 它们甚至在野狗追捕猎物的过程中都紧紧地跟在野狗群的身后 (Estes 和 Goddard, 1967)。一些蚂蚁也有基本相似的表现。R·C·劳顿 (Wheeler 引用, 1910) 发现举腹蚁属的一个印度物种在觅食归来的路上伏击卑蚁属 (*Monomorium*) 的工蚁; 这些拦路强盗抢走了卑蚁属这些小工蚁为自己食用采集来的植物种子。其他一些小蚁种, 包括火蚁属和有关切叶蚁族的各属, 通过住进其他蚂蚁和白蚁建筑的高墙之内的大巢穴里偷窃食物并捕食那里的栖息者。众所周知的范例是属于火蚁属中的双棒亚属 (*Diplorhoptrum*) 的“贼蚁”, 它们在块头大许多的蚁种的巢穴附近挖洞, 偷偷摸摸地进入内室, 捕食整窝的蚁卵。非洲和热带亚洲的重头蚁属 (*Carebara*) 的一些蚁种在白蚁巢墩墙内营巢, 相信它们以那里的栖息白蚁而食。(惠勒, 1936)。

盗蜂属 (*Lestrimelitta*) 的无螫针蜜蜂精于各种作贼的方法。泥盗蜂 (*L. limao*) 是一种从墨西哥到阿根廷常见的蜂种, 它们靠入侵麦蜂属 (*Melipona*) 和无刺蜂属 (*Trigona*) 的无螫针蜜蜂的巢并夺取它们的储备食物为生 (Sakagami 和 Laroca, 1963)。泥盗蜂后腿上缺少一个花粉刷 (由长绒毛构成的花粉篮子), 这个结构显然是在寄生适应进化的过程中丢失了。然而, 它们改用其嗉囊运送偷窃来的食粮, 然后以蜂蜜-花粉混合物的形式在自己的巢穴里储藏起来。这些蜜蜂在入侵巢穴时释放一种带强烈柠檬气味的腺分泌物, 其主要成分是柠檬醛 (Blum, 1966)。有时入侵者占据抢来的巢穴不走, 并繁殖自己的集群。泥盗蜂行为进化的起源不难想象。蜜蜂和非寄生性无螫针蜜蜂偶尔在种内和种间抢劫。对于泥盗蜂来说, 这种模式只是变成了专门的生活方式。小花蜂科原始的社会蜜蜂也有这样的先导行为表现出来。春天里, 能繁殖的糙隧蜂 (*Halictus scabiosae*) 年轻雌蜂

362 的冬眠集聚状态打破，其中一些辅助蜂也离巢而去。很多这样的个体筑起了自己的新巢。但是，还有其他一些个体则入侵到小花蜂科其他蜂种（主要是黑林蜂）新建的蜂巢，赶走或杀死那里的占巢蜂（Knerer 和 Plateaux-Quénu, 1967）。

某些种类的白蚁对营养寄生有了特定的变异。无钩蚁属（*Ahamitermes*）、居蚁属（*Incolitermes*）和白蚁属（*Termes*）这3个属的成员见长于在其他白蚁物种的巢墙内挖洞生活并以支撑土墙的纸盒状物质为食。换句话说，一些白蚁是开门揖盗！小土居白蚁（*Incolitermes Pumilis*）和丫白蚁（*Termes insitivus*）两个物种的具翅繁殖形式甚至更特别，它们有时跑到宿主的内室并迅速与宿主集群混在一起（Calaby, 1956; Gay, 1966）。堆巢白蚁特别容易受到巢穴寄生的伤害。巢堆建筑结实，在地面环境中这一结构常常最为持久，为正在寻找一个巢区进行飞行繁殖的白蚁提供了显眼的标记。这些巢堆还提供了非常有利的微观环境，使集中繁殖能够隐藏在巢堆墙内的各家巢室里进行。行为的先导模式将会在物种之间的领地竞争中见到。已有大量实例报导，两个或更多的白蚁物种生活在紧密的群丛中，并且它们通常代表不同的属，甚至不同的科。从本质上说，它们的关系常常是剥削性的，一个物种盗用另一个物种的部分巢穴。的艾斯纳（1960）研究的非洲150种白蚁中，有70%物种的巢穴至少偶尔被其他物种掠夺骚扰过。

宾主寄生

通过一种行为上的精细转换，劫巢者可以变成被宽容的宾客。在自然界两个参与物种恰好经短期混合后，存在着一个叫做宾主寄生的中间进化阶段。这些宾客寄生体生活在宿主的巢墙或巢室内并自由往来行走，但是，其不成熟发育的个体阶段仍与宿主分离住。宾主共栖的经典实例是惠勒（1910）在康涅狄格他的避暑别墅所研究的“香波蚁”（*Leptothorax provancheri*）和宿主短结红蚁（*Myrmica brevinodis*）的关系。细胸蚁属（*Leptothorax*）各蚁种的特点是其巢穴都建在狭小紧凑的空间里，放在地上的空心树枝内、朽心的橡果、死树内的被放弃的昆虫过道都是它们生活的地方。工蚁独自觅食，当它们遇到其他蚂蚁时就静而不宣地走开。因为这些性状，细胸蚁属的集

群常常可以在个头较大的蚂蚁巢穴附近发现，它们的工蚁能在它们的邻居中随便行走。这种倾向已被“香波蚁”演变成宾主寄生。“香波蚁”已经被发现只与短结红蚁的集群发生紧密联系。这两个物种在美国北部和加拿大的南部到处可见。短结红蚁的集群在土壤里、苔藓堆中以及木头和石头下面筑巢。个头较小的“香波蚁”集群在土壤表层附近挖筑巢穴，通过两头开口的走廊把自己与宿主的巢穴连在一起。它们始终把其卵与宿主严格分开。短结红蚁块头太大以至不能进入“香波蚁”的狭窄走廊，但是“香波蚁”却可以自由地穿行于宿主的巢穴。“香波蚁”不去自己觅食，而是几乎完全靠宿主工蚁反哺的液体过活。它们爬在宿主成虫的身上，并像惠勒所描写的“激动得发狂”地舔食那些液体，而宿主则报之以“极大的体谅和友爱”。虽然惠勒最初认为，“香波蚁”正在提供“洗发香波”，后来他却退而承认“香波蚁”可能是彻头彻尾的寄生虫。然而，它们远非如此的无用。当将它们放在实验室的人工巢穴里进行隔离时，它们就自己筑巢，抚育自己后代，还能觅食，尽管笨拙。

相似的宾主寄生行为在美国西部的裂毛细胸蚁（*Leptothorax diversipilosus*）（Alpert 和 Akre, 1973）和与裂毛细胸蚁亲缘关系密切的欧洲的光亮外来蚁（*Formicoxenus nitidulus*）中都已经考察研究报告（Stumper, 1950; 1971a）。在中美洲，切叶蚁亚科这个小的对称巨蚁（*Megalomyrmex symmetochus*）与植菌蚂蚁——美丽丝光蚁（*Sericomyrmex amibilis*）宾主寄生。丝光蚁形成中等大小的集群，包括100~300只工蚁和1只蚁后，在林间空地的潮湿土壤中营巢。它们全靠生长在腐殖质层上的一种特定真菌为生。对称巨蚁的集群较小，由75只或更少的成蚁组成，是惠勒（1925）在巴拿马的巴罗·克罗拉多岛上发现的，它们直接生活在宿主的真菌圃中。因为美丽丝光蚁也把它们的卵放在真菌圃里，所以两个物种的幼蚁在一定程度上混合在一起。但是对称巨蚁愿意把它们的卵分成小堆，每堆由一些工蚁照看，它们相互既不喂养，也不舔食其他物种的后代。最明显的事实是，对称巨蚁显然全靠那里的真菌维持生存。这表明，在这个蚁属进化过程离我们相对近的时间里，一定发生过主要食物类型的变化。在以真菌为生的蚂蚁中，因为液体食物交换是少见的，所以，对称巨蚁无法用这种方式从丝光蚁那里获得营养；但是，它们确实是在舔食它们

宿主身体的表面。

昆虫中临时的社会寄生

363 蚂蚁的生命周期，包括临时社会寄生时期在内，是惠勒（1904）在他对小娇蚁（*Formica microgyna*）及其他近缘蚁种的研究中首次阐明的。自那时以来，十分类似的共生现象在属于切叶蚁亚科、长颈蚁亚科和蚁亚科的多种属的蚂蚁中都已经有了发现。刚受精的蚁后找到属于不同物种的宿主集群，并通过武力征服它们的工蚁或以某种方式达成和解而得到收养。然后，原来宿主的蚁后被入侵者蚁后或被一些支持这个“寄生虫”的宿主蚁后自己的工蚁暗杀。当第 1 个寄生虫繁殖的后代成熟后，这个后代（工蚁）强行与宿主混合而营寄生生活。最后，因为没有宿主蚁后存在，就没有她繁殖的后代来接续香火，几个月之后，宿主工蚁便逐渐死去，这个集群便完全由寄生蚁后和她的后代组成。

一些堆巢凸林蚁（*Formica exsecta*）的类群成员是兼性的临时寄生。大多数新的黑山蚁集群是通过收养蚁后建立起来的，其途径就是这个被收养的蚁后在婚飞期间已经受精。但是，有少数个体蚂蚁在田野上四处游荡并试图进入黑山蚁及其他近缘物种的巢穴。它们跟踪宿主集群，或是偷偷摸摸地渗透，或是经宿主工蚁带入集群。由宿主工蚁带入的这些个体，躺下装死，把四肢缩进体内成蛹的样子。用这种姿势，它们被宿主工蚁捡起并带到了巢穴里，而没有任何敌对的外在表现。此后，它们便设法消灭宿主蚁后，并接过繁殖生养的角色（库特 Kutter, 1956, 1957）。

这种微妙之处被近缘的田蚁属（*Lasium*）进一步完善到了极致。在毛蚁属中，显然澳毛蚁亚属（*Austrolasius*）和地下毛蚁亚属（*Chthonolasius*）的所有蚁种都是依赖数量特别多和营独立生活的毛蚁亚属过活的临时寄生虫。第 4 个亚属树毛蚁亚属（*Dendrolasius*）至少某些蚁种是重寄生的：它们在地下毛蚁亚属集群成长到营独立生活阶段时就接管地下毛蚁亚属的巢穴重新寄生。这些蚁种之间的关系是专性的，而不是像在凸林蚁和它近亲蚁种中的那种可选择关系。它们不会进行同种继养。当新交配的蜃居毛蚁（*L. umbratus*）蚁后正在寻找一个宿主集群时，它们首先用颚衔住一个工蚁，杀死它，在拼力侵入这

个工蚁所属的集群前，绕着死去的工蚁跑上一会（K. Hölldobler, 1953）。显然，所有的寄生毛蚁都铲除宿主蚁后，但是，其具体的方法在大多数实例中还尚未得知。大王毛蚁（*L. reginae*）是法贝尔（Faber, 1967）在奥地利发现的一个蚁种，它的小蚁后通过把对手打翻在地并杀之而消灭它们。（见图 17-4）。暗杀也是名副其实的扼喉亚科的 *dolichoderine* 的大穴蚁（*Bothriomyrmex decapitans*）和突尼斯穴蚁（*B. regicidus*）的蚁后在夺取酸败蚁属（*Tapinoma*）控制权中所采用的技巧（Santschi, 1920）。

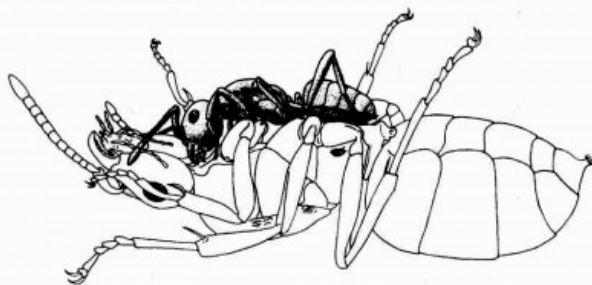


图 17-4 蚂蚁中的临时社会寄生。一个新交配的大王毛蚁（*Lasium reginae*）的蚁后进入了宿主物种玉米毛蚁（*L. alienus*）的一个巢穴内，正在扼其蚁后的喉颈。玉米毛蚁的工蚁此后将养育这个寄生蚁后的后代，而且当这些工蚁最终老死或因其他原因死去的时候，这个集群将纯粹由大王毛蚁组成（源自 Faber, 1967）。

切叶蚁亚科的多型蚁属（*Epimyrma*）的欧洲蚁种有一个从临时社会寄生到完全巢内寄食，即寄生生物的全部生命周期都在宿主物种的巢内度过的特点十分明显的进化过程（Gösswald, 1933; Kutter, 1969）。在 8 个已知物种中至少有 5 个物种的工蚁还存在，但是，数量相对稀少，而且在形态上更像蚁后，虽然还依然处于一个显然有别的无翅阶段；显然，这种工蚁从来都不帮助宿主工蚁采集食物、营巢劳动或抚育后代。所有的多型蚁属都寄生于细胸蚁属。寄生蚁后在自己巢内交配，然后离开旧巢、脱落翅膀、寻找新的宿主集群。进入新集群和随后的行为模式在各种物种中差异很大。法国凡氏多型蚁（*E. vandeli*）的后蚁一旦接近带形细胸蚁（*L. unifasciata*）集群就反复向宿主工蚁恶意靠近，用库特的话说，就是“威胁”它们。如果她成功进入这个集群的巢穴，便杀死宿主蚁后并获得该集群其余成员的完全收养。在另一方面，哥氏多型蚁（*E. goesswaldi*）的蚁后则用她的触角和下颚抚摩（德国带形细胸蚁）宿主工蚁以使它们安静下来。

一旦进入巢穴内部,她便从屁股后面爬到宿主蚁后的身上,用马刀形的颚扣死其脖颈将其杀害。库特在瑞士研究的斯当帕多型蚁(*E. stumperi*)用另外的花招进入它的宿主瘤突细胸蚁(*L. tuberum*)的巢穴。这个蚁后先是用小心翼翼的缓慢运动来跟踪宿主集群。当瘤突细胸蚁的工蚁靠近她时,她便卷缩起身体“冻僵了”,可能是装死。一会工夫,她便从屁股后面爬上工蚁的后背,用后腿的梳毛抚摩工蚁的身体和梳理她自己的皮毛,也许是由此让巢穴里的气味来回流动。当我们发现,斯当帕多型蚁比研究颇多的其他多型蚁属蚂蚁用这种实际上非常狡猾的手段能更快地融入宿主集群时,就毫不奇怪了。一旦进入集群内部,她便毫不留情地针对宿主蚁后开始一轮暗杀行动(瘤突细胸蚁集群中至少有几个后蚁)。她轮番骑在每个宿主蚁后的身上,迫使它们仰面朝天地翻过身来,然后用颚扼住宿主蚁后的脖颈。锐利的颚尖刺穿其脖颈皮节之间的软膜。多型蚁属一连几个小时,甚至几天不停地撕扯,直到瘤突细胸蚁属的蚁后最后死去才肯罢休。然后,再轮到下一个宿主蚁后,这个程序被重复着,直到一个不剩。更有趣的是,斯当帕多型蚁的工蚁偶尔也爬到细胸蚁属工蚁的身上并上演了一出无效暗杀行为的彩排,但是对它们的“牺牲品”(宿主蚁后)无伤害,对自己无明显的收益。对此,似乎最好的解释就是,蚁后的行为模式向退化的工蚁发生了部分转移,在这个转移的过程中,既不存在积极的意义,也无有害的影响。

但是,为什么多型蚁属的蚁后要如此多地烦心劳神呢?因为所有多型蚁属的蚁种都已经进入了一个永久的巢内寄食阶段,完全依赖宿主工蚁为生,由此看来,它们结束宿主蚁后的生命似乎是一个错误,这些蚁后毕竟是劳动力的源泉。无论如何,不能把多型蚁属杀害宿主蚁后的习性简单地写成多型蚁属祖先处在临时寄生早期阶段的一种不幸的残迹。结果是,当它们的蚁后被剥夺了生命的时候,细胸蚁属的一些工蚁开始产卵,甚至在多型蚁属的蚁后在场时也是一样。这些卵发育成工蚁,并确保了劳动力的永续无绝。甚至即使如此,有一个物种,就是带形细胸蚁的寄生虫莱氏多型蚁(*E. ravouxi*)还是采取了准许宿主蚁后活下去的最后步骤。换句话说,就是莱氏多型蚁已经步入了高级巢内寄食阶段,并且在这个方面,它与在进化历史上

可能没有充分展现的其他巢内寄食物种是没有什么不同的。

社会性黄蜂从临时寄生到巢内寄食进化的一个同样清楚的结果是由泰勒(Taylor, 1939)、阪上和福岛(1957)、博蒙特(Beaumont, 1958)以及舍文(Scheven, 1958)的研究发现的。实际步骤如下:

1. 物种内的兼性临时寄生。在长足胡蜂属(*Polistes*)和胡蜂属(*Vespa*)中,已经越冬的蜂后有攻击它们本物种的定居集群并取代原来的产卵蜂后。

2. 物种间的兼性临时寄生。亚洲大黄蜂(*V. dybowskii*)的蜂后能够找到自己的集群,但是它们喜欢加入黄边胡蜂(*V. crabro*)和黄翅胡蜂(*V. xanthoptera*)的小集群,并篡夺母蜂后的地位。冬眠后,亚洲大黄蜂比其他蜂种出现得晚的情况促进了它的寄生性,以至于当亚洲大黄蜂的蜂后开始寻找巢区的时候,易受伤害的宿主集群已经大量出现。到了夏季结束的时候,宿主工蜂全部自然死亡,这时集群则完全由亚洲大黄蜂的工蜂以及新生雄蜂和新生处女蜂后组成。

3. 物种间专性临时寄生。这个阶段,尽管在蚂蚁中是那样普遍,但是,在社会黄蜂中至今还没有得到证明,尽管在向完全巢内寄食性进化的道路上似乎存在可能的步骤。

4. 物种间专性永久寄生(寄食)。欧洲3个寄生长足胡蜂(*Polistes*)物种,腹颚长足胡蜂(*atrimandibularis*)、西氏长足胡蜂(*semenowi*)和沟长足胡蜂(*sulcifer*)都没有工蜂,而且蜂后完全失去了筑巢和抚育子女的能力。蜂后强行进入属于长足胡蜂属其他物种宿主集群的纸巢里。依靠较强的体力和耐力,它们接替了原来产卵蜂后的优势地位。被腹颚长足胡蜂和西氏长足胡蜂征服的宿主蜂后以从属的工蜂身份被准许留在巢穴内。然而,那些被沟长足胡蜂取代的宿主蜂后则总是消失得无影无踪。

熊蜂还呈现了另外一条从临时寄生到寄食的独立路线,(Free和Butler, 1959; K. W. Richards, 1973)。正如在社会黄蜂中的情况一样,兼性临时寄生是普遍的,但是,我们还不知道有专性临时寄生的实例。加拿大的北极伪猛熊蜂(*Bombus hyperboreus*),连同全部属于寄生属,即拟熊蜂属(*Psithyrus*)的18个衍生蜂种表现出丰富的寄食生活。

鸟类中的窝寄生

鸟类中的窝寄生与蚂蚁、蜜蜂和黄蜂的临时社会寄生特别相似。在牛鹱（拟黄鹱科）、杜鹃织布鸟（*Anomalospiza imperbis*）（文鸟科）、维达雀亚科（文鸟科）的岩穴鸟和寡妇鸟、腰响蜜鸮（响蜜鸮科）、构成杜鹃亚科（杜鹃科）的旧大陆杜鹃、南美杜鹃和鸡鹱亚科的雉鹱，还有黑头鸭（鸭科）的鸟类中，有 80% 的物种实行专性窝寄生，经历了 7 次独立的进化。这个课题被 F·哈威希米特（Haverschmidt）、F·C·R·乔代恩（Jourdain）、于尔根斯·尼科莱（Jürgens Nicolai）和 C·I·弗农（Vernon）等做了广泛的证明记载，特别是赫伯特·弗里德曼（Herbert Friedmann）在现代研究者中最为突出。下面的简要解说大部分是以拉克（Lack, 1968）和麦耶里克斯（Meyerriecks, 1972）的优秀评论为根据的。

专性窝寄生的杜鹃鸟不到 50 种，而且其繁殖生态学意义上的每一阶段实际上都带着这种适应的印记。它们的叫声大而简单。布谷这个俗名本身是对欧洲大杜鹃（*Cuculus canorus*）的拟声。除“布谷”声外，它还发出一种低沉的“啁—啁—啁”声。鹰鹱或亚洲鹰鹱（*Cuculus varius*）发出一种刺耳的哨音，每次重复都强烈高扬。叫声大是因为这种鸟稀少，需要通过大声叫来进行通讯；而音节简单被认为源于如下事实，就是雏鸟必须通过遗传获得全部歌声。杜鹃普遍寄生于体形比它们自己小的雀形目鸟类，宿主鸟最终养育寄生鸟而清除它们自己的雏鸟。但是，有 3 个物种常常寄生于乌鸦和鸦科的其他鸟类中，当它们如法炮制的时候，它们的子女确实在宿主的窝里得到了抚育。欧洲大杜鹃的雌鸟在大片保护领地上空的广阔范围飞翔，用以寻找营造中的鸟巢。当它们发现宿主营造的鸟巢对成功的寄生不适合时，这些雌鸟就会毁掉鸟巢，强迫宿主鸟重新营造。

世界各地的杜鹃亚科鸟类都已经进化出许多方式以威胁和骗取宿主鸟接受它们的卵。两种印度鹰鹱，即印度鹰鹱（*Cuculus uarius*）和大鹰鹱（*C. sparveroides*）的羽毛分别像褐耳雀鹰（*Accipiter badius*）和松雀鹰（*A. virgatus*）。印度鹰鹱还在飞行中模仿褐耳雀鹰，而且已观察到它们引诱宿主鸟离

巢。欧洲杜鹃长得像褐耳雀鹰（*A. nisus*），而且繁殖季节飞翔也像雀鹰。这种趋同的适应意义可能在于如下事实：燕雀亚目鸟类能躲避从其上方飞过的鹰类和不大可能防卫其窝巢。印度乌鹱（*Surniculus lugubris*）不仅羽毛像黑卷尾鸟（*Dicrurus macrocercus*），而且叉尾和奇特的繁殖叫声也像黑卷尾鸟。据推想，印度乌鹱用卷尾鸟威胁燕雀亚目鸟类时占了优势。印度噪鹱（*Eudynamis scolopacea*）在征服宿主乌鸦（*Corvus splendens*）时使用了一种优雅的诡计。雄噪鹱接近宿主鸟巢，大声地叫，并佯装被赶跑。当乌鸦注意力被引开时，雌噪鹱就迅速偷偷地进入乌鸦鸟巢并产下自己的卵。

杜鹃把它们自己的卵插入宿主鸟巢的适应对策妙不可言。雌杜鹃有一个特别突出的泄殖腔，起着像昆虫的产卵器一样的作用，让她能把卵放进裂隙和洞穴中，这些裂隙和洞穴由较小的宿主鸟占据但寄生鸟由于块头太大而无法进入。杜鹃卵的壳明显比大多数鸟卵的厚，这显然减少了其落下到鸟巢时破损的危险。

卵拟态是杜鹃和其他窝寄生鸟类最常见的情况。杜鹃的卵与宿主鸟的卵的大小很接近，这样就使杜鹃卵大小与雌性杜鹃身体大小的比例异乎寻常的小成为必要。缩小鸟卵有双重功能，因为它进一步允许鸟类在一个繁殖季节里增加产卵的数量。例如，据观察，一个欧洲大杜鹃 4 个繁殖季节的产卵总数是 61 枚，其中 58 枚是放在一个宿主鸟，即草地鹀（*Anthus pratensis*）的巢中。被孵化的寄生鸟卵颜色上也与宿主的鸟卵大体相似。在欧洲大杜鹃的情况中，颜色拟态存在的形式在科学上仍是一个难解之谜。群体中的每个雌杜鹃都属于鸟类学家所称的一个氏族（gens，复数形式：gentes），这个氏族的所有成员把它们自己的卵首先都产在同一个宿主物种鸟的巢里。甚至更加非凡的是，一个氏族的鸟卵在大小和颜色上都是模拟宿主鸟卵的。因此，根据行为和卵的形态，欧洲大杜鹃的地方群体可分成共存的不同的“宿主种族”。例如，在芬兰发现有 3 个生活在一起的主要宿主鸟氏族是：产蓝色不带斑点卵的欧洲红尾鹀（*Phoenicurus Phoenicurus*）、产蓝白色带深红色斑点卵的燕雀（*Fringilla montifringilla*）和产白色带灰色斑点卵的白鹡鸰（*Motacilla alba*）。似乎可能的是，这些氏族保持着部分遗传隔离基础，使得雌性杜鹃极喜爱选择属

于抚养过它们的宿主物种。也许这个选择的基础是雏鸟在尚未出巢时的印刻作用。但是，由于一个雄鸟可能与属于多个氏族的雌鸟进行交配的实际情况，问题就变得复杂起来。我们知道，除非控制卵的形状与颜色的基因位于不能配对的染色体上，卵拟态得以按母系保持的遗传机制就绝不可能存在。在鸟类，不像果蝇和人类，只有雌性才具有不能配对的染色体。

杜鹃雏鸟一孵化出来常常就开始毁灭宿主的卵及其雏鸟，把整个鸟巢占为己有。当宿主的一个卵或雏鸟落在前一两天出生的大杜鹃雏鸟的背部时，大杜鹃雏鸟就会背靠巢边挺起，将这个宿主卵或雏鸟举起扔到巢外去。典型的响蜜鸫雏鸟嘴的尖部有一对锐利的钩，是用来刺穿和杀死宿主雏鸟的（见图 17-5）。在大凤头鹃（*Clamator glandarius*）和噪鹃两个物种中，雏鸟也长得像宿主的雏鸟。两例中，宿主物种都是体形相对大些的鸫科鸟类，寄生雏鸟被放在宿主雏鸟中一起养育。当宿主亲本有机会从外观加以识别雏鸟时，有可能把寄生雏鸟当成鸟群中古怪的成员赶走，这时拟态的意义似乎就显现出来了。在杜鹃中，支持拟态假设的进一步证据是噪鹃地理差异的本质。在亚洲，幼噪鹃满身的羽毛都像和它们一起生活的幼乌鸦的羽毛一样。但是，噪鹃在澳大利亚寄生于吸蜜鸟和鸫鸚，并从巢里赶走宿主雏鸟，而寄生雏鸟却不是拟态的，它们的颜色像成年的雌噪鹃。



图 17-5 鸟类中的窝寄生。这两幅画描述了寄生雏鸟对付它们宿主的方法。左图是刚刚孵化出来的欧洲大杜鹃在驱逐芦苇莺的一个卵。右图是一个刚刚孵化出来的黑喉响蜜鸫（*Indicator indicator*）使用它的带钩的鸟喙攻击和杀害宿主的雏鸟（源自拉克，1968）。

366 非洲凤凰雀和寡妇鸟的雏鸟表现出高级的真正拟态。这些雏鸟拥有宿主雏鸟的明显喂食标记，即在

嘴衬上具有特定模式的一些色斑，同时在嘴两角还有两个球形结。当雏鸟张大了嘴作乞食姿势时，小结伸出得特别突出以至会被认为发出了光线。宿主鸟营造的球形巢内部黑暗。当亲鸟进入这样的建筑给雏鸟喂食时，嘴上的小节像个朦胧的灯泡引导它们努力把食物放到张开的口中。但是，这样的相像可能并不是进化趋同所致。寄生的维达雀亚科与宿主物种有密切的亲缘关系，它们非寄生的祖先拥有喂食标记并把它当成有助于引导走向寄生进化的前适应，这种可能性似乎更大。

窝寄生的进化起源可以通过寄生物种和与它们亲缘关系最密切的非寄生的近亲物种相比较来加以推论。在这方面，新大陆热带的牛鹂有提供信息的特别价值。5种牛鹂寄生于拟黄鹂科的和雀形类的鸟类。第5种牛鹂，即褐翅牛鹂（*Molothrus badius*）可能是与非寄生祖先的连桥结果；它通常使用其他鸟类的巢，虽然它仍然自己孵化自己的卵，养育自己的后代到成熟。褐翅牛鹂试图自己建巢，但它们仅获得部分成功。在系统发育的进程中，似有可能超越这个物种的下一步便是兼性寄生阶段，在这个阶段里，雌牛鹂在其他物种的鸟巢里产卵，并准许其他宿主鸟抚育它们的雏鸟，而且还偶尔自己建巢。亮翅牛鹂（*Molothrus bonariensis*）精确地代表了这个阶段。鸟类中可想象的最终发育要完全依赖于一个物种——这个阶段的代表是花哨牛鹂（*Molothrus rufoaxillaris*），它的系统发育地位因它寄生于唯一非寄生的褐翅牛鹂的事实而导致其更加怪异。

最后，中南美洲的巨牛鹂（*Scaphidura oryzivora*）沿着把它带出寄生而进入与其宿主互利共生的路线进化。巨牛鹂的全部历史是脊椎动物中已知的最复杂的社会共生的例子，这是由尼尔·G·史密斯（Neal G. Smith, 1968）经过缜密的研究得到的。雌巨牛鹂的多态现象与社会昆虫是否给宿主提供保护紧密关联，这就是巨牛鹂进化的基础。巨牛鹂依赖于拟椋鸟和黄鹂生活，酋长鸟是成群落巢的拟黄鹂科黑羽椋鸟的成员。根据卵的色彩和对宿主的选择，雌巨牛鹂可以区分为5类：也就是大嘴拟椋鸟属（*Zarhynchus*）、拟椋鸟属（*Psarocolius*）和裸拟椋鸟属（*Gymnostinops*）拟椋鸟的3个拟态；黄鹂的1个拟态；和称为“自御者”（“dumper”）的一种非拟态，产的卵是非拟态的普通拟黄鹂（见图 17-6）卵形。雌巨牛鹂产的拟态

卵像某特定宿主的卵，它们构成的一个氏族比得上前面为欧洲大杜鹃所描述的宿主—物种单位。但是，巨牛鹂比欧洲大杜鹃走得更远：其卵不仅逼真某个特定宿主物种的卵，而且还逼真和巨牛鹂一起生活的地方群体的鸟卵。产拟态卵的雌巨牛鹂行为羞涩，它们在宿主鸟群的周围躲躲闪闪，直到雌宿主鸟离开鸟巢才

把一个卵放进巢里。相反，“自御者”则具有攻击性，它们赶走雌宿主鸟，然后在每个巢中产 2~5 枚卵。拟椋鸟和黄鹂对巨牛鹂在应对方式上是相反的：“鉴别者”群体中的成鸟逐出任何不够拟态的巨牛鹂鸟卵，而“非鉴别者”群体中的成鸟则接受颜色、样态和大小都不同的鸟卵。



图 17-6 巨牛鹂的窝寄生。在左图中，一个雌寄生鸟向一个大嘴拟椋鸟的巢中窥视，而宿主鸟站在附近高枝上。这个特定的宿主是一个非鉴别鸟，一种与它的巨牛鹂处在互利关系中的遗传类型。右面的照片显示的是另外一个正在检查一个拟椋鸟巢的巨牛鹂（Neal G. Smith 惠许照片）（此图在原书 p367）。

为了理解寄生和宿主两个群体这种巨大差异的意义，我们转来讨论二者的一个主要天敌，爱鸟蝇属（*Philornis*）的狂蝇。这种昆虫在拟黄鹂科鸟类的许多巢里大量繁殖并害死许多拟黄鹂。拟椋鸟和黄鹂“发现”两种减少狂蝇攻击的方法。通过在社会黄蜂（原异腹胡蜂属 *Protopolybia* 和柱异腹胡蜂属 *Stelopolybia*）和无螫针蜜蜂的大集群附近筑巢，拟椋鸟和黄鹂的雏鸟得到了一些保护。这些社会昆虫用尚未查明的方法驱除了狂蝇。拟椋鸟和黄鹂第 2 种可利

用的保护方法来自于牛鹂的寄生。几乎不可置信，拟椋鸟和黄鹂筑的巢离开黄蜂和蜜蜂的很远并由此暴露给狂蝇的攻击，但是如果它们的巢为牛鹂雏鸟所寄生的话，反到更安全了。原因是客鸟用嘴梳理其巢体的羽毛，便清除了狂蝇的卵和蛆。牛鹂通过攻击性的猛烈啄咬任何活动物体，包括侵入鸟巢的狂蝇成虫而保护自己。梳理羽毛和猛烈啄咬的行为在晚熟的或鸟巢的雀形目鸟类中是独一无二的现象。

现在，牛鹂进化史的关键因子可以全部对号入座 368

了。没有得到黄蜂或蜜蜂保护的宿主集群对于巨牛鹬来说非鉴别鸟类；它们准许“自御者”巨牛鹬的卵留放在自己的巢中，并因此获得了遗传适合度。享有黄蜂或蜜蜂保护的宿主集群能鉴别抵制巨牛鹬。为了克服宿主的抵制，与它们相关的寄生鸟已经向卵拟态和羞涩行为进化。因为抗击狂蝇的保护无论来自于昆虫还是来自于巨牛鹬，在具体的地方境况下都存在不确定性，所以拟椋鸟和黄鹬每个物种的各个群体都保持了多态性。巨牛鹬保持多态性依次又作为一种混合策略使其宿主获得极大利益。在黄蜂和蜜蜂出现的群体，因为不需要巨牛鹬，它便因此变成了寄生鸟类；但是，在缺少此类昆虫的群体中，巨牛鹬便与宿主鸟互利共生。

蚂蚁中的奴役现象

自瑞士昆虫学家皮埃尔·休伯（Pierre Huber）在《关于土著蚂蚁生活习性的研究》（1810）首次报告以来，蚂蚁中的奴役现象已经成为生物学家缜密分析的对象。奴役现象在进化上已独立发生6次。在切叶蚁亚科里，奴役现象在细胸奴蚁（*Leptothorax duloticus*）中的发育是最原始的，是劫蚁属（*Harpagoxenus*）和圆颚蚁属（*Strongylognathus*）的唯一生活方式，而后二者又分别是细胸蚁属和四怜蚁属（*Tetramorium*）系统发育的衍生物。在蚁亚科里，在整个血红林蚁（*Formica sanguinea*）的复合种以及由蚁属 *Formica* 衍生而来的牧蚁属（*Polyergus*）和红蚁属（*Rossomyrmex*）中都存在生产奴隶蚁的现象。突击搜捕奴隶是大多数上述物种富有戏剧性的事务，届时工蚁列成纵队出征，强行进入有亲缘关系的其他集群的巢穴，并把蛹带回它们自己的巢穴。这些蛹被允许发育成工蚁，变成自己集群富有功能的成员。这些成员（奴隶）成为捕获者的工蚁并从事原来在自己巢中该履行的工作。相比之下，这些奴隶的制造者们即使干过采食、筑巢和养育蚁卵等杂役的话，也是极少见的，它们把这些杂役都丢给了它们制造的奴隶们。

查尔斯·达尔文（Charles Darwin）为蚂蚁奴役现象的意义而着迷。在《物种起源》中，他最早提出一个假设，就是蚂蚁的奴役行为在进化过程中是如何起源的。他认为，这类蚂蚁的祖先为了获得蚁蛹当作

食物而开始搜捕其他类蚂蚁。一些蚁蛹在储藏室里活下来的时间长了，它们便羽化成为成体工蚁，于是，它们接受捕获者为巢伴。这样幸运添加的额外劳动力，对整个集群都有帮助，随后，在自然选择的推动下，一种趋势便不断增强起来，即一代又一代的蚂蚁不停地突击搜捕其他蚂蚁集群，唯一的目的是获得奴隶。最近，我在细胸蚁属（威尔逊，1974b）研究的基础上提出一个可选择性的研究计划。该属两个非共生物种，隐细胸蚁（*L. ambiguous*）和弯刺细胸蚁（*L. curvispinosus*）当它们的巢穴靠近放在一起时，喜欢搜捕本种或异种的其他集群、赶走和杀死成蚁和俘获蚁卵。也许是因为它们没有怪异的气味，这些俘获的卵得到宽容，被准许发育成熟。新羽化的弯刺细胸蚁工蚁，当捕获它们的捕获者也是弯刺细胸蚁时，便被允许活下去；但是，如果捕获者是隐细胸蚁，它们在一两天之后便会被杀死。因此，奴役现象的这种前适应显然是领域行为和包容蚁卵行为的结合物。细胸蚁物种（可能还有许多其他蚂蚁物种）可能仅仅通过扩展领域界限，然后以此方法逐渐走向以俘获工蚁为生，它们成了专性奴隶一制造者。罕见的奴隶一制造者奴细胸蚁再恰当不过地表现了这个早期阶段的情形（见图17-7）。当我剥夺了奴细胸蚁集群的弯刺细胸蚁奴隶时，奴细胸蚁的工蚁便重新找回它们的大部分行为信息储存，梳理和清洁同伴、整理巢内物品、到一定范围内采集食物等。但是，它们在这些方面还是能力较差，在找回和食用昆虫猎物和其他固体食物上表现出致命的无能。换句话说，奴细胸蚁并没有与它的亲缘关系密切的非共生物种进化分离得很远，但是，其行为能力的衰退已经到了足以使它成为专性寄生物种。

血红林蚁差不多处于同一个进化级，该物种中的奴役现象是休伯发现的。而多伯赞斯基（Dobrzański, 1961; 1965）和威尔逊（1971a）总结概括了更多的新近研究。“血红蚂蚁”，顾名思义，它们的胸、头和肢体都是血红色的，好斗且是领域性物种。它们不是专性的奴隶主，因为常常发现它们的集群没有任何奴隶存在，而且在实验室中，血红林蚁自力更生的能力是无限的。它们最常用的奴隶属于蚁属的棕色蚁（*Fusca*）类群，其中包括棕色蚁、里曼氏蚁（*lemani*）和红须蚁（*Rufibarbis*）；不太常用的奴隶是丝光林蚁（*Gagates*）、掘穴蚁（*Cunicularia*）、高加索褐蚁

(*transkaukasica*) 和灰色蚁 (*Cinerea*), 从最广泛的意义上来说, 所有这些蚁种也都是棕色蚁类群的成员。一般来说, 血红林蚁突击搜捕的是靠它们自己巢穴最近的蚂蚁集群, 表面上的这种嗜好仅仅是当地奴隶蚁种相对丰富的一种反映。有时 2 个甚至 3 个奴隶蚁种同时出现在 1 个特定血红林蚁的巢穴中, 而且奴隶的组成可能年年不同。每个血红林蚁集群都在每年的 7 月和 8 月, 繁殖蚂蚁婚飞离巢后最多进行 2~3 次奴隶突击搜捕。在搜捕这天的任何时间 (但大多在

上午), 庞大的工蚁特遣队离开自己的巢穴, 排成笔直的长队直扑奴隶物种的目标巢穴。搜捕队实际上是宽达数米的松散长方阵。它可能要走行长达 100 米的距离。一到目标巢穴, 血红林蚁的工蚁在巢穴入口周围等待一会, 而后, 便一个接着一个进入巢穴里。目标巢中的工蚁常常拼命地逃跑, 带着它们的卵、蛹和幼虫从巢穴里出来, 逃逸爬到地面上或草叶上。只有当它们进行敌对性的抵抗时, 它们才会遭到血红林蚁的攻击。搜捕者最后带着俘获的蛹回到自己的巢穴。

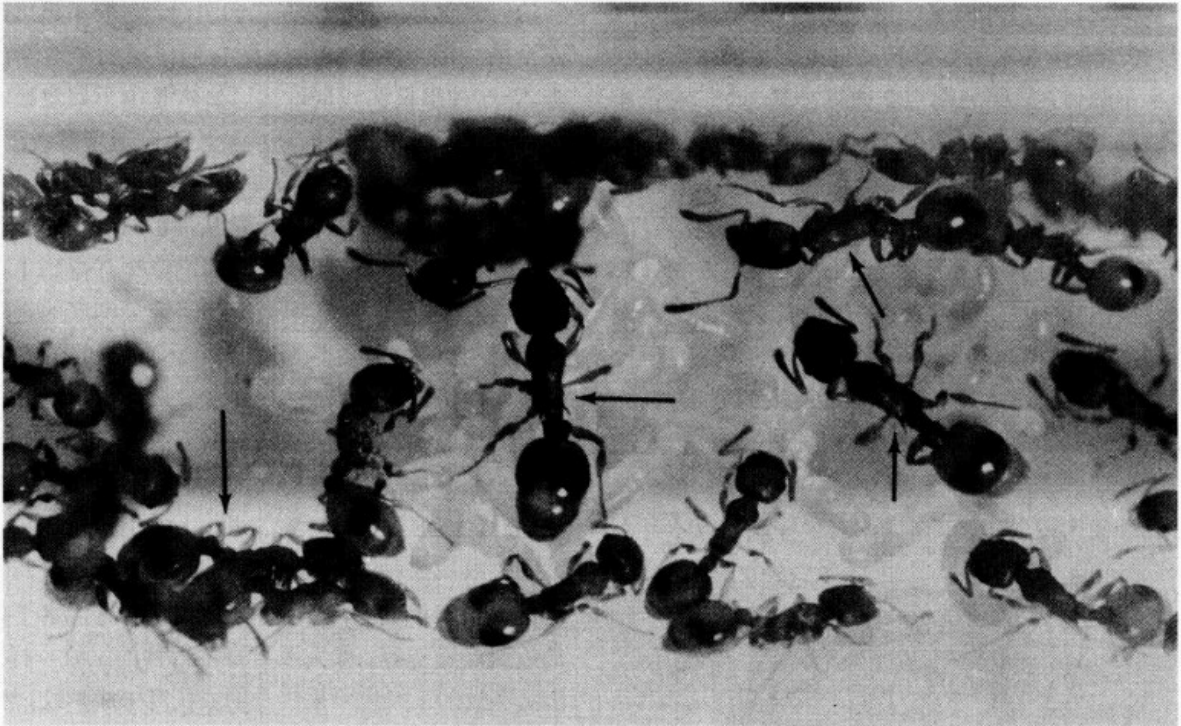


图 17-7 蚂蚁中的奴役现象。奴隶制造物种奴细胸蚁的工蚁用箭头标记; 其他工蚁属于奴隶物种弯刺细胸蚁。还有两个物种处在各个发育阶段的整窝幼蚁。制造奴隶的蚂蚁物种与被奴役蚂蚁物种的相似性, 是反映大多数社会寄生类型在系统发育上紧密相关的一个例子 (源自 Wilson, 1974b)。

发动奴隶制造蚁血红林蚁类群的各个集群进行突击搜捕和给它们确定方向的通讯信号, 至少已被雷尼尔和威尔逊 (1971) 部分地识别出来了。我们发现, 美国深红蚁 (*Formica rubicunda*) 的工蚁喜欢沿着由深红蚁整个身体提取的、用一个绒毛刷涂抹在巢穴附近地面上的人工臭迹路线行动。当这样的臭迹在下午的时间里被涂抹在远离巢穴的地方时, 突击搜捕常常便开始了, 深红蚁的工蚁所表现的行为有别于平常的袭击行为。它们疯狂地跑出巢穴, 沿着臭迹快速前进, 而且, 当它们遇到一个奴隶物种 (拟丝光蚁 *F. subsericea*) 集群时, 就与其工蚁进行战斗, 并把拟

丝光蚁的蛹带回自己的巢穴。在正常的情况下, 深红蚁的侦察蚁从它们发现的目标奴隶巢穴到自己的家巢施放臭迹, 而它们的同巢伙伴又沿着臭迹走出家巢来到目标源时, 突击搜捕便由此到来了; 这看来是可能的。这显然是奴隶—制造蚁中普遍的通信模式, 已经在劫蚁属和细胸蚁属 (Wesson, 1939; 1940) 以及牧蚁属 (Talbot, 1967) 中举出的证据有力地说明这种现象是存在的。血红林蚁的工蚁在它们向外进军时散开成“长方阵”的癖好与这种解说并不矛盾; 可能有几种臭迹同时出现的场面, 环绕这些臭迹的定向就不可能十分规则。

亚全林蚁 (*Formica subintegra*) 是血红林蚁类群的一个美国代表, 它的普通生物学和突击搜捕行为已被惠勒 (1910) 以及塔尔波特和肯尼迪 (1940) 研究。后面的两位野外调查者记录了伊利湖中直布罗陀岛上的一个亚全林蚁集群历经许多夏季的情况, 他们发现, 亚全林蚁突击搜捕比血红林蚁更为频繁。一些集群一连几周几乎天天突击搜捕, 在某特定的一天里沿着几个方向中的任一方向大打出手。袭击有时持续到夜里, 亚全林蚁的工蚁整夜都在洗劫其他蚂蚁的巢穴, 直到次日早晨才回家。雷尼尔和威尔逊 (1971) 发现, 每个亚全林蚁工蚁都长着过度肥大的奇形怪状的迪富尔腺体, 里面装着 700 微克癸基、十二烷基和十四烷基醋酸酯的一种混合物 (见图 17-8)。这些物质在突袭搜捕奴隶的过程中被对着正在自保的蚁群喷洒起来。它们起的作用至少部分像“宣传物质”, 因为它们有助于警告和驱散正在自保的奴隶物种的工蚁。根据第 10 章里所描述的信息素进化的“工程设计标准”, 这些醋酸酯实际上对于目的说来, 设计得非常理想。具有比普通警告物质更大的分子重量, 蒸发的速度慢, 发挥效果持续的时间较长。较大的分子重量还给予醋酸酯较低反应阈值的潜能, 虽然这种可能性尚未经过实验的检测。亚全林蚁工蚁本身不

受它们自己的醋酸酯气味的不良影响。它们被这些物质弄得激动并为其所吸引, 这恰恰是指导它们取得突袭搜捕奴隶成功所必需的反应。这种“宣传物质”的发现显然解开了休伯在 1810 年第 1 次指出的谜团, 也就是, 有了这种物质, 奴隶物种的集群愿意向突袭搜捕者投降。正如休伯所言: “征用灰色蚂蚁 [棕色蚁] 战争的主要特点之一似乎就是煽动恐惧, 这种效果是那么强以至于它们从不再回到它们曾被包围的巢穴, 甚至在那些压迫者 [血红林蚁] 已经返回到自己的巢穴的时候也是一样; 也许它们明白, 它们不再可能有安全的生活, 容易继续遭到它们讨厌的来客新的攻击。”这种恐惧和残局现实, 显然是由于奴隶蚁在其巢内利用的化学通信的环境被奴隶制造者篡改了。

旧大陆圆颚蚁属的 8 个蚁种都充分表现了从奴隶制造到完全寄食的转变。自从福雷尔 (Forel, 1874) 首次观察以来, 这个蚂蚁寄生属已经全部得到了许多研究者的广泛研究, 其中最近和研究最彻底的是库特 (1923; 1969) 和皮萨斯基 (Pisarski, 1966)。圆颚蚁属与四怜蚁属的亲缘关系最近, 前一个属的物种可把后一属的物种沦为奴隶。最有用的奴隶蚁种是铺道蚁 (*T. caespitum*), 它是欧洲最丰富和分布最广的蚁种之一。高山圆颚蚁 (*S. alpinus*) 的生命周期和大多数圆颚蚁属蚁种的生活周期差不多一样长。在其工蚁退化程度较小这个特殊意义上说, 它的进化水平要比劫蚁属略逊一筹。像大多数寄生蚁种的工蚁一样, 高山圆颚蚁的工蚁也不采集食物或抚育未成熟蚁; 然而, 它们仍然自己摄食并帮助营巢。高山圆颚蚁的突袭搜捕难于观察是出了名的。它们多发生于午夜, 大部分行动又都是在地下通道里进行的。陪伴高山圆颚蚁工蚁的是铺道蚁奴隶, 它们参加每个阶段的突袭搜捕, 确实具有攻击性。针对目标集群的作战是全面的: 巢内的蚁后和具翅繁殖蚁被杀掉, 所有的蚁卵和活下来的工蚁带回家巢并融入混合的蚁群。如果你想起铺道蚁群甚至在有圆颚蚁属参加的时候, 也常常进行一些激烈的, 但有时在集群融合时会中止的战斗的时候, 那么对这两个物种成蚁的联合就没那么惊奇的。高山圆颚蚁工蚁有用来进行致命战斗的精良装备。像许多其他奴役的和寄生的蚁种一样, 它们长着马刀形的颚, 适用于刺穿抵抗它们的牺牲者的脑袋 (见图 17-9)。其集群繁殖方式尚不得知, 但是, 至少有一点是清楚的, 就是在突袭搜捕的过程中杀光宿主蚁后。

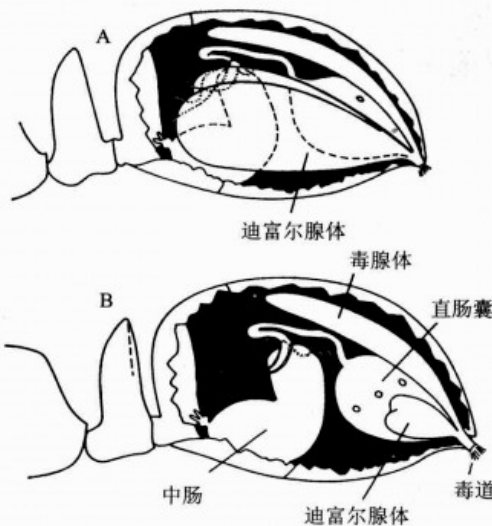


图 17-8 奴隶制造蚁分泌“宣传物质”的腺体来源。切面图 A 显示, 亚全林蚁工蚁的腹部局部内有过度肥大的迪富尔腺体, 是它装着大量能警告和驱散奴隶蚁集群的醋酸酯。切面图 B 描绘的是拟丝光蚁的腹部, 它是蚁属的一个较典型的蚁种 (源自 Regnier and Wilson, 1971)。

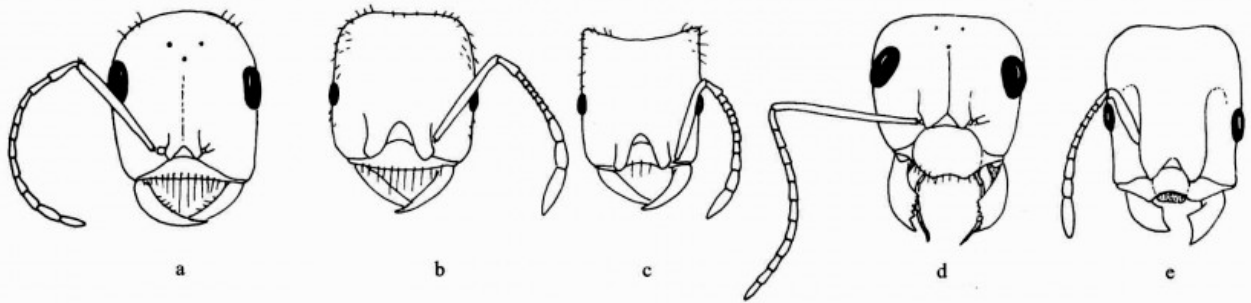


图 17-9 5 种奴役蚂蚁工蚁的头部, 展现为突袭搜捕战斗所用双颚变异的不同程度: (a) 淡红牧蚁 (*Polyergus rufescens*)、(b) 高山圆颚蚁; (c) 壳圆颚蚁, 具有刺穿它们牺牲者外骨骼所用的马刀形颚; (d) 血红林蚁, 是一个兼性的奴隶制造蚁种, 其工蚁的颚缘具有全套牙齿, 工蚁仍然承担着它们自己巢穴里的各种工作义务; (e) 亚光劫蚁 (*Harpagoxenus sublaevis*), 有用来夹断和切断对手附肢的锋利的大剪刀形颚 (源自 Kutter, 1969)。

该属的一个成员, 壳圆颚蚁 (*Strongylognathus testaceus*) 已经完成了寄食的过渡。四怜蚁属的蚁后得到宽容并与壳圆颚蚁的蚁后一道生活。在高级奴役物种中常见到的情况是壳圆颚蚁比宿主工蚁数量少。它的工蚁不承担通常的家务劳动, 完全依赖宿主工蚁来维持它们的生活。但是, 关键的事实是, 它们也不参加奴隶的突袭搜捕。不知何故, 宿主蚁后的繁殖能力被削减了, 它生出来的只是没有生殖能力的工蚁。只有壳圆颚蚁的蚁后具有生殖两个职别的特权。然而, 四怜蚁属蚁后的存在却使该混合集群形成了庞大的规模。埃里克·沃斯曼 (Erich Wasmann) 发现, 一个混合集群包括 1.5 ~ 2 万只四怜蚁属工蚁和几千只壳圆颚蚁工蚁。幼虫主要由寄食物种的蚁后和雄性蚁蛹组成。业已证明, 圆颚蚁所处的寄生进化阶段恰恰比高山圆颚蚁超前一步。壳圆颚蚁的工蚁已被保存, 而且它仍然保留着源于物种奴役历史的杀气样的颚, 但是, 它明显地已经失去了昔日的全部功能, 而且已经处在数量减少的进程中。壳圆颚蚁可能同时处在走向工蚁数量一并减少的进化途中, 这是把该物种变成完全寄食的最后一步。

蚂蚁中的寄食现象

我们已经弄清, 完全寄食 (现象) 是社会寄生生物在整个生活周期里都依赖宿主为生的生物属性, 这要经过几个进化途程才能达到。这个信息在图 17-10 中用图表的形式概括出来。一个物种一旦陷入寄食这个最后进化的深渊, 它的进化就似乎快要不幸地陷入

依赖宿主物种的状态。它要求不断增加构成“寄食症候群”的性状数。没有工蚁, 蚁后大多由叫做无翅雌蚁 (一种可育的蚁后—工蚁间性职别) 取代。在有些物种, 如果蚁后仍保留, 她和雄蚁的个头就会被缩小, 常常缩小得惊人; 这些物种包括施氏全蚁 (*Teleutomyrmex schneideri*)、阿派龙斜结蚁 (*Aporomyrmex ampeloni*) 和外斜结蚁 (*Plagiolepis xene*), 蚁后实际上比宿主物种的工蚁个头还要小。雄蚁发育成了一种像蛹的体态: 身体变厚, 腹柄和后腹柄的关节变宽, 外生殖器永久性突出, 角质层变薄和色素消失, 翅膀变小或丢失。交配常常在巢穴内进行, 受孕蚁后扩散的距离此后受到限制。也许作为削减婚飞的结果, 也许作为削减婚飞的原因, 寄食物种

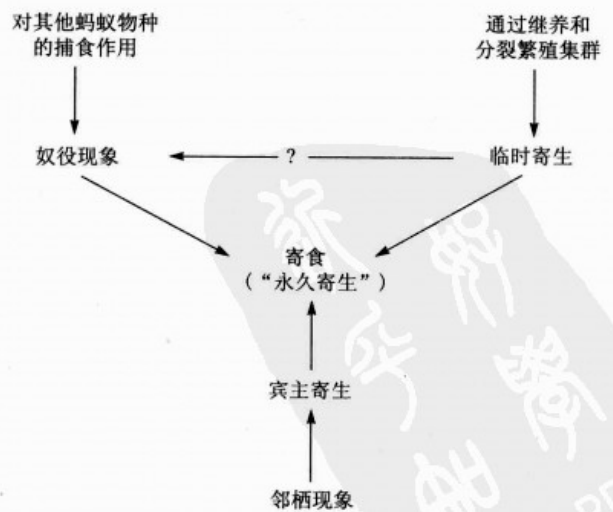


图 17-10 蚂蚁中社会寄生的进化路线 (源自 Wilson, 1971a)。

各群体的出现总是以斑块式为特征，且是非常局限性的。全身的解剖结构被缩减和简化：翅脉部分丢失，触角肢节合并减少，口器简化并变软。许多外分泌腺减少或丢失，其中包括一些被其他非寄生蚁种用来进行化学通讯的分泌腺。中枢神经系统的规模和复杂性降低，行为信息储存库大大变窄。寄生生物越来越依赖于它们吸引宿主工蚁和欺骗它们通过反哺提供液体食物的能力。

在对许多跨属物种的比较中，业已一步步证明，寄食物种显然存在着实质性的形态衰退和行为衰退。从如在切叶蚁亚科的平地蚁属 (*Kyidris*) (Wilson and Brown, 1956) 和圆颚蚁属 (Kutter, 1969) 中的寄食状态开始，经过如在斜结蚁属 (*plagiolepis*) (Le Masne, 1956a; Passera, 1968) 寄生成员中的工蚁正处在消失过程中的中间寄食状态，到最为奇特的完全丧失工蚁的退化物种，形成了寄食生物进化链。施氏端刺蚁被归类于最后一个种类，它无愧于“终极”社会寄生蚁的称号。这个特别的物种是库特 (1950) 在瑞士载荷马特 (*Zermatt*) 附近阿尔卑斯山闭塞的萨斯-费 (*Saas-Fee*) 山谷中发现的。其行为已经为斯坦伯 (1950) 和库特 (1969) 研究，其神经解剖学为布伦 (1952) 研究，其普通解剖学和组织学为戈斯瓦尔德 (1953) 研究。施氏端刺蚁是铺道蚁的寄生蚁。像许多其他寄食物种一样，它在系统发育上与宿主的亲缘关系要比它所属蚂蚁区系的其他成员更近。这种蚂蚁社会寄生的倾向有时称做“埃默里法则” (Emery rule)，这是因为意大利蚁类学家卡洛·艾默里 (Carlo Emery) 在 1909 年首次系统说明了这一倾向。实际上，施氏端刺蚁可能是直接由铺道蚁的一个临时为自由生活的分支衍生而来的，因为铺道蚁是四怜蚁族 (*Tetra-moriini*) 的唯一非寄生性成员，当时只知道它产于中欧。图 17-11 提出了施氏端刺蚁和其他物种起源的假设，这是用现代的地理物种形成的理论简单地验证了埃默里法则。

很难想象，会有比施氏端刺蚁所实际达到的进化型更高级的社会寄生阶段。这个没有工蚁的物种生活在宿主的巢穴里；后蚁对集群的劳动没有任何贡献，与其他蚂蚁，尤其是与其他四怜蚁族的物种相比，它长得非常小，长度平均仅有 2.5 毫米。它们在所有已知的营外寄生的社会昆虫中是独一无二的，这意思是

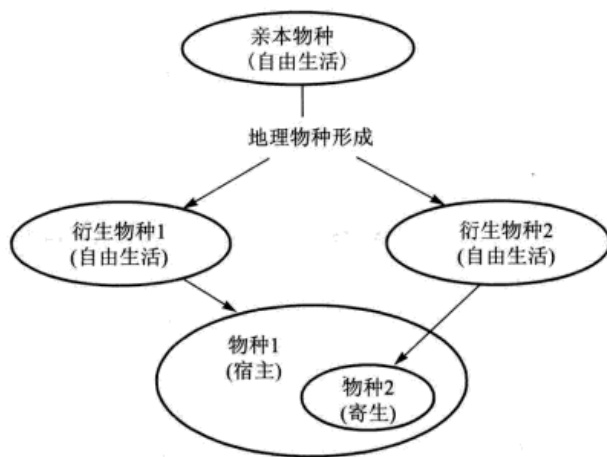


图 17-11 社会寄生物种的进化起源。该图解根据埃默里法则，描述了寄生物种从起源开始到作为社会寄生与其在亲缘关系上最为紧密的宿主物种生活在一起的多个阶段 (源自 Wilson, 1971a)。

说，它们大部分时间是骑在宿主的背上生活 (见图 373 17-12)。为了适应这种特别的生活习惯，施氏端刺蚁后的解剖结构大大改变了。柄后腹 (身体大的末段) 的表面大大凹陷，以便使寄生虫的身体能紧紧地贴在宿主的身上。跗节爪和中垫 (足垫) 超常的大，好让寄生蚁牢牢地抓住宿主甲壳质的表面。蚁后有一个明显与其他任何蚂蚁不同的抓牢物体的习性。如果要这些蚁后进行选择，它们将把它们自己摆在宿主蚁后的身体背部，或者是前胸或者是腹部位置。如果夺去本巢蚁后，它们就会抓一个铺道蚁处女蚁后、蚁，或一个工蚁、或一个蛹，甚至是一个死了的蚁后或工蚁。斯坦伯观察到一个实例，8 个施氏端刺蚁的蚁后同时抓住 1 个宿主蚁后，使它完全活动不得。这些寄生蚁显然从工蚁反哺给它们的液体物质中获得了营养。每个蚁后平均每 30 秒产 1 个卵。在同一地点，寄生有施氏端刺蚁的铺道蚁集群大小，要比没有寄生施氏端刺蚁的铺道蚁集群小，但是，这样的集群仍然拥有数千个工蚁，而且功能正常。在每个蚁巢中发现有 1 个宿主蚁后还继续产卵，但是，不断产出的幼虫除了工蚁以外不能发育成为任何其他职别。这种宿主集群繁殖上的“阉割”现象，在其他的允许宿主蚁后生存的寄生蚁中已经有过报道。让宿主后蚁活着，只要它们仅仅生产工蚁，由此延长寄生蚁的寿命和增加寄生蚁的繁殖比率，对寄生蚁是有利的。这种阉割现象的生理机制至今仍然不得而知。



图 17-12 有充足理由可以说，这里和宿主铺道蚁一道显示的施氏端刺蚁（小蚂蚁）是“终极”社会寄生蚁。骑在一个宿主蚁后前胸的两个施氏端刺蚁蚁后卵巢尚未经过发育，因此，它们的腹部是扁平形的，没有膨大；一个还长着翅膀，几乎可以肯定还未受孕。第 3 个施氏端刺蚁蚁后骑在宿主蚁后的腹部，它具有极度发育卵巢的膨大腹部。一个宿主工蚁站在图正前面的位置（根据 Walter Linsenmaier 画幅所画，经 Robert Stumper 惠允）（此图占原书 p374 整版）。

因为施氏端刺蚁的蚁后完全依赖铺道蚁的社会系统生存，所以已经经过了形态的广泛退化。唇部和咽部的腺体被缩小，腺和后胸腺完全丧失。上颌被膜变薄，而且比铺道蚁的颜色和纹理更少。作为这些退化的结果，蚁后不断变小，呈现褐色，与宿主的黑褐色不透明的外表形成了对比。螫针和毒器缩小；顎衰退得几乎不能靠自己获得食物；大脑体积缩小，神经节由 9~13 个融合成一节；如此等等。在本质上，施氏端刺蚁的生活周期相似于其他已知的极端寄生蚁。在宿主巢内进行。然后，受精的蚁后或者脱翅参与少量产卵，或者飞出寻找新的铺道蚁巢作为入侵对象。这种繁殖的限制无疑造成如下事实：施氏端刺蚁是世界上稀少和分布最狭窄的昆虫物种。

昆虫中普遍存在的社会寄生现象

较高级社会昆虫中的寄生大多数局限于温带地区，尤其是美国、加拿大、欧洲、亚洲、南部非洲和阿根廷中部的较凉爽的地方。已经收集了一些热带地

区的寄食蚁种，例如，来自刚果的无工蚁的极度寄生蚁 (*Anergatides kohli*)；来自新几内里和马达加斯加的平地蚁属 (*Kyidris*) 的奇怪的后宾主寄生成员。仅凭形态学上的证据而论，在举腹蚁属中的奇异举腹蚁亚属 (*Atopogyne*) 和酸举腹蚁亚属 (*Oxygyne*) 中的许多非洲和亚洲蚁种可能都是临时社会寄生蚁 (惠勒, 1925)。新大陆热带的金色巢蚁 (*Azteca aurita*) 和费氏巢蚁 (*A. fiebrigi*) 以及棒蚁属 (*Rhoptromyrmex*) 的全部物种也与上述情况相同，它们遍布于南非、亚洲、新几内亚和澳大利亚 (Brown, 1964)。还有已经在亚洲、马来西亚和昆士兰发现的异蜂族 (*Allodapine*) 的寄食物种 (Michener, 1970)。甚至在寒冷气候地带属于社会寄生生物的也有大量发现。这些物种的地理分布如此不同不能归因于抽样的不同。而且，山地和干旱地区出现寄生蚂蚁数量不成比例的情况。大量物种已经在阿尔卑斯山发现，仅小小的萨斯费 (Saas-Fee) 山谷这一地区就不少于 6 种，而大多数已经描述过的北美寄食物种却仅分布在得克萨斯、新墨西哥、科罗拉多和加利福尼亚山区的有

限范围内。无论是热带还是南温带都至今尚未发现一个奴隶—制造物种。

两个可利用来解释寒冷气候中社会寄生生物丰富的假说。理查兹(1927a)和后来的汉密尔顿(Hamilton, 1972)认为,在熊蜂中,关键的前适应存在两个关系密切的一南一北分布的物种。当南部物种渗入到北部物种区时,在春天首先它比北方物种羽化得较晚。第二个前适应是在一些熊蜂属物种以及长足胡蜂属和胡蜂属的社会黄蜂中,蜂后有侵入本物种集群的倾向,对此已经得到了很好的证明。假定可利用的一个亲缘关系密切的物种集群已经获得充分发育,且在它们活动范围建立的初始阶段的入侵又是较多的话,则入侵者倾向于沿着种间寄生方向进化。当寄生从兼性临时状态向完全寄食状态前进的时候,南部入侵者将会被全部并入宿主物种的活动范围。有关地理范围和寄生阶段的资料要用来验证理查兹的假设尚不充足,或至少是分析不够的。第二种假说是由威尔逊(1971a)提出来的,它也许和第一种假说是相容的。凉爽的气温可能使宿主集群反应迟钝,由此寄生蚁后便可轻松引入。在实验室环境中,如果所有的蜂后和工蜂都被冷得不能活动,然后又被一同暖身,它们就容易结合成类群。在自然界,寄生蚁后不需要等待冬天来利用这个长处。一定程度的降温就可以了,例如降到10℃或15℃的时候,恰在中期婚飞季节,山区的夏夜里常常会出现这种情况。

破解密码

外来昆虫社会通过寄食的深入渗透是借助于其与宿主在生理上和行为上的趋同达到的。寄食生物已经破解了社会昆虫的密码。在不同程度上,各寄生物种跟随着宿主集群,获得接纳而成为成员,并凭宿主工蚁喂养它们。这就向研究社会共生的昆虫学家提供了难得的机会去识别维持一个昆虫社会的一套最低限度的信号系统。因为寄生生物一般涉及超正常的刺激,所以研究者又有了在生理上辨别这些信号特性的非同一般的好机会。

抓住要领的实例是伯特·霍尔多布勒(1967—1971)进行的属于一流的一系列实验,以研究隐翅甲虫(*Atemeles pubicollis*)——在欧洲蚂蚁集群的寄食生物——的行为。隐翅甲虫依靠蚂蚁的气味从一个宿

主集群来到另一个宿主集群。霍尔多布勒发现,如果试验场所保持安静,则隐翅甲虫对住有蚂蚁集群的实验室巢穴则无动于衷。但是,当一股弱气流首先吹向蚂蚁集群,然后吹向隐翅甲虫时,隐翅甲虫便逆风跑并在巢穴周围集中。这套刺激特别接近甲虫在自然条件下必须在地面上四处寻找分散的宿主巢穴时所遇到的刺激。依靠在充满气味的气流中逆向运动,它们就能比单独按气味浓度梯度确定更远得多的距离方位。霍尔多布勒还发现,隐翅甲虫的气味偏好随年龄变化。正如埃里克·沃斯曼很多年以前所已经了解并由霍尔多布勒所证实的,隐翅甲虫在它们从蛹羽化以后6~10天的时间里从蚁属巢穴迁移到红蚁属巢穴。来年的春天,它们又回到蚁属巢穴并在那里繁殖。这种转换的生理学基础是非常初级的。实验室实验揭示,隐翅甲虫在羽化后被充满红蚁属气味的空气所吸引优于充满蚁属气味的空气吸引,但是,当它们冬眠后复出时,它们的气味偏好转换到红蚁属。隐翅甲虫适应意义似乎是要利用蚂蚁的幼虫,这是隐翅甲虫的主要猎物。整个秋季、冬季和早春红蚁属都在巢穴中保持幼虫,而蚁属则不是这样。但是,在夏季里,较大的蚁属集群提供了丰富的幼虫食源。

依靠复杂的花招骗取宿主集群的接纳,要用上2个有时3个外分泌腺的分泌物才能发挥作用。隐翅甲虫到达巢穴入口后总要在周围转来转去,直到遇到一个工蚁。然后,它接着就亮出它位于腹部末端的“安抚腺体”(见图17-13)。该腺体的分泌物至少部分是蛋白质,而且包含大量碳水化合物。蚂蚁以这些物质为食,似乎在食用过程中变得较安静。然后它移动到它的也是舔食的“继养腺体”。蚂蚁第2次就餐之后,就把隐翅甲虫运到巢穴里。如果诡计失败且隐翅甲虫遭到攻击的话,它能使用来自防卫腺的难闻分泌物把蚂蚁驱走。

一旦进入巢穴内部,隐翅甲虫能很容易引诱它的宿主反哺食物。霍尔多布勒证明,需要的唯一信号就是蚂蚁间使用的轻微的接触刺激。大多数容易受到影响的工蚁是刚刚饱餐后的蚂蚁,它们正在寻找同巢伙伴来分享它们的流体食物。为了获得工蚁的注意,一个同巢伙伴(或诸如隐翅甲虫这种社会寄生生物)仅仅用触角或前腿轻轻地敲打它的身体就可以了。饱餐者受到刺激后就会转过身体,面向给它信号的个体。如果反复轻轻敲打它的下唇,它就会反哺。为使饱餐者反哺食物,其他工蚁一般是用其前跗肢,而隐翅甲

虫则用其附肢或触角轻敲饱餐者。隐翅甲虫的幼虫缺少充分长的肢体,只好向上翘卷起它们的前身并把下

唇贴到宿主蚂蚁的下唇上。如果反哺者满载着液体食物的话,这些笨拙的模仿动作也就足够用了。

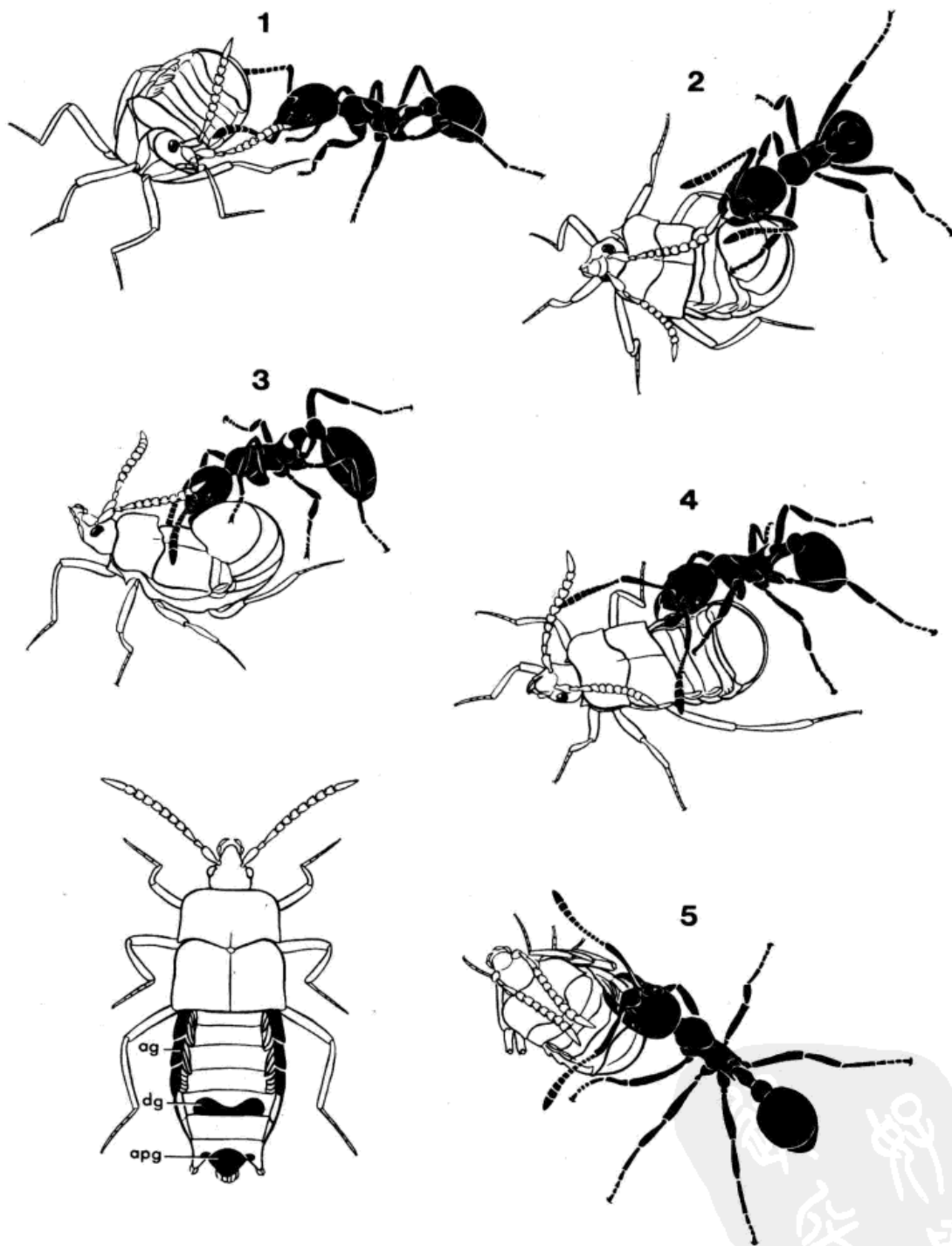


图 17-13 隐翅甲虫是隐翅类的一种社会寄生甲虫,它已经“破解红蚁属的密码”,并以此帮助它获得红蚁属集群的部分成员资格。这幅画描绘了一个成体隐翅甲虫诱使一个红蚁属工蚁(用黑色显示)把它带到蚁巢所施展的花招。左下图标出隐翅甲虫 3 个主要腹腺的位置:(ag) 继养腺;(dg) 防卫腺;(apg) 安抚腺。隐翅甲虫把它的安抚腺展示给一个刚好接近它的红蚁属的工蚁(1)。工蚁在舐打开的安抚腺的同时,又移动去舐继养腺(3, 4),然后,把隐翅甲虫带进自己的巢穴(根据 Hölldobler, 1970)。

一个更狡猾的伎俩是这个共栖的隐翅甲虫欺骗宿主工蚁错把它们当成宿主卵发育的一些特定的非成熟阶段。隐翅甲虫的蛴螬形幼虫的优异表现使行骗成功。它们被蚁属的工蚁拾起并放到宿主幼虫中，而它们则狼吞虎咽地吞食宿主幼虫。霍尔多布勒发现，能从隐翅甲虫的幼虫中分离出一种与工蚁联系的物质。当他用丙酮提取隐翅甲虫的物质后，把模拟物在提取混合液中浸泡，则这些模拟物，一时变得对工蚁有吸引力，并把这些模拟物当作宿主伙伴。显然，这些物质是从位于隐翅甲虫身体每节的前部表面的成对腺体中分泌出来的。

总之，隐翅甲虫通过生产不过2或3种“假信息

素”和模拟2种初级触觉信号就已经进入了蚂蚁集群的中心。它们已经利用了昆虫社会的相对非个性化和它们宿主感官狭窄的缺点。当注意到这些寄生物的外表和行为有如此不同时，我们只能对组织如此复杂社会的密码的简单性而感到惊奇！正如惠勒所言：“如果我们按照一种类似的方式去行动的话，我们会生活在一个真正的梦幻般的世界里。我们会欣喜在我们家里养有豪猪、鳄鱼和龙虾等，就会坚持它们与我们同桌对坐和如此专注地用一勺勺食物来喂养它们，以至使我们的孩子或死于无人照顾或长成发育不全的佝偻病人。”对社会共栖的迷宫般世界的科学探索仅仅刚刚开始，未来的发现将会支持我们的梦幻般的感觉。

376



378

第三部分

社会物种







第 18 章 社会进化的四个顶峰

379 从水母到人类,当我们要描述其所有个体社会行为的主要特征时,马上就会遇到难题。首先应该注意,社会系统是一个主要类群接着另一个主要类群这样不断地起源的,借此具有广泛不同的特化程度和复杂性。从下往上占有 4 个顶峰的 4 个类群分别是:集群无脊椎动物、社会昆虫、非人类哺乳动物和人类。每一类群对其本身的社会生命都具有唯一的基本特性。于是,这里就出现了难题。刚说到的进化顺序,虽然无疑是从生命更原始、更古老的形式到更高级、更新的形式,但是社会存在的一些关键特性,其中包括凝聚性、利他主义和协作性却衰落了。看来,当生命个体变得更精细时,社会进化仿佛却放慢了。

集群无脊椎动物,其中包括珊瑚、像水母的管水母和苔藓虫,产生的都已接近是完全社会了。在许多情况下,各个体成员(或者称为游动孢子)作为一个整体完全可以属于一个集群,这不仅反映在功能上,更反映在它们相互依赖的身体融合上。这些成员的特征化是如此之极端,而它们组装成一个统一体又是如此之完美,以致它们构成的集群简直可以称作是一个个体。把各集群无脊椎动物的各物种,从自由游动孢子形成的聚丛到功能上与多细胞生物没有什么区别的集群,分成一些在进化上具有细微差异的系列是可能的。

由蚂蚁、白蚁以及某些黄蜂和蜜蜂组成的高级社会昆虫,形成了很不完全的社会。无疑,这些社会昆虫是以不育职别为特征的,其中的不育职别做出自我牺牲而为母后服务。利他主义行为也是明显而富有变化的,这包括:把胃中食物反哺给饥饿中的同巢伙伴;在捍卫集群中,利用螫刺扎入对手,并把螫刺和腹部内含物留入对手体中的自杀式攻击,以及其他一些特定的反应。为了执行特定的功能,这些职别在身体上有所变化,并且彼此间保持着密切的内在通讯形式,各个体纵使短期脱离集群也不能生存。它们各个体识别的是职别,而不是单个的同伴,简言之,昆虫社会

的亲密性不是建立在个体基础上的。但是,这些与低等无脊椎动物集群的上述相似性却被某些有趣的独立特性平衡了。社会昆虫在身体上是一些分离的实体。它们成功的秘密,事实上在于集群具有如下能力:能使觅食者分开活动,且能定期返回巢穴。母后也不总是唯一的产卵者,雌性工职有时把其卵产在巢室 380 中,由于这些卵未受精,所以发育成雄性。有可靠的证据表明,蚂蚁、蜜蜂和黄蜂的某些物种,为了争夺产生雄性后代的机会,在母后和工职间不断地发生一些争斗现象。冲突有时明显采取较原始的形式。一个集群的雌性黄蜂在一起为争当首领和产卵权而竞争,胜者占有最高的地位;而败者沦为工蜂,工蜂偶尔偷偷地把卵产在空的巢室中。在这一情况下,存在着个体识别的证据。类似地,熊蜂的蜂后通过攻击控制其女儿,即其女儿试图产卵就要受到攻击。如果从相对简单的黄蜂社会和熊蜂社会中移走蜂后,则某些工蜂为争夺蜂后地位会彼此争斗。

在脊椎动物社会,其中包括哺乳动物,相互攻击和倾轧要强烈得多。自私性支配着成员间的关系。在脊椎动物社会没有发现不育职别,利他主义行为是偶发的,并一般只局限于自己的后代。其社会的每一成员,是一个潜在的独立繁殖单位。虽然这样的动物仿佛在孤独中生活而降低了成活机会,但是其类群成员身份,不像集群无脊椎动物和社会昆虫那样需要每天尽义务。社会的每一成员,都在利用类群为自己获得食物和隐蔽所,并尽可能多地养育后代。代表一种互让的相互协作通常是极初步的,借此各成员能提高成活率和繁殖率(与孤独生活相比较)。依人类标准,鱼群和狒狒群队的生活是紧张和残忍的:在觅食、休息和交配的常规活动中,一般都会毫不犹豫地遗弃病弱者和伤残者。雄性首领死亡后会有一个取而代之,有时也许还伴随有屠杀原首领幼仔的现象(如在叶猴和狮子中就有这种情况)。

在社会结构方面,人类依然基本上类同于脊椎动

物。但是，人类已进入了一个高度复杂化的水平，以致构成了社会进化的第四个顶峰。人类不是通过减少自私性，而是通过获得了具有检验过去和计划未来的智力而打破了脊椎动物的旧限制。人类能建立起长期有效的契约和从事可延续数代的长期的相互利他主义活动，可把血缘选择直观地引入到这些关系的计算中。他们注重血缘关系的纽带达到了其他社会物种难以想象的程度。他们利用自己独有的句法语言使其相互交往更为有效。在协作方面，人类社会接近于昆虫社会，但在通讯效率方面却远远超过昆虫社会。人类社会已经扭转了 10 亿年前生命历程中社会进化的下降趋势。基于这一看法，出现下述情况也就不足为奇了：在生命历程中，人类形式的社会组织只出现过一次，而其他三个进化顶峰却由不同的、独立的动物进化支在重复地攀登。

为什么社会进化的总趋势是下降的？这与低等无脊椎动物有较大的身体可塑性有关。因为它们的身体雏形是很初级的，以致像珊瑚虫和苔藓虫这样一些集群动物，实际可使它们的身体彼此融合在一起。与昆虫和脊椎动物比较，它们需要更少的“改换联络通路”的神经细胞，需要更少的循环系统和协调集群生理所需要的其他调节器官系统。游动孢子总的定栖习性也使它们较容易融合。但是，这种有利性并不起决定性作用。某些最为精细的无脊椎动物集群，其中包括管水母和海樽，它们也是最能游动的。它们简单的身体结构，也使它们可直接通过出芽生殖从老个体繁殖出新个体。所以这些集群是由遗传上相同的个体组成，归根结底，这个才是最重要的特征。完全的遗传同一性使得无限的利他主义进化成为可能，这已是这些后生动物内的体细胞和器官能极度分化和协作的基础。最高等的集群无脊椎动物，基本上有着相同的进化路线：导致形成超级有机体，而其器官是由游动孢子的极度变化形成的（见第 19 章）。

社会昆虫没有低等无脊椎动物的前适应。它们的身体在结构上有许多方式可像脊椎动物那样精细，并且它们有充分的活动能力。它们不可能进行身体融合，然而它们已产生了利他主义的职别和可能想象到的几乎是极端程度的集群整合。昆虫的样本量在动物界是绝对庞大的，对此我想做出部分解释。已知社会昆虫的物种已超过 80 万种，这构成了地球上已知动物类型的 3/4。在古生代晚期，现存昆虫的祖先是首

批登陆者，并充分利用了这一主要的生态机遇：海洋和淡水河湖已经充满了许多动物门类，其中的多数起源于前寒武纪；而陆地像一个新的行星，充满着植物，几乎没有动物竞争者。其结果可以说是造成了物种空前的适应辐射。纯粹的统计学讨论认为，在这大量的新类型中，至少更可能有少数几种极端的社会类型出现——比方说，出现环节动物类约 7 000 个物种，或者海星和棘皮动物类约 5 300 个物种。这一讨论，用一想象的具体例子说明可能更为清楚：如果动物出现高级社会的速率是每年每物种为 10^{-12} ，那么有 80 万昆虫物种的节肢动物门仅凭机会就可多次出现，而只有 1 万个物种的另一门类就不可能出现。 381

上述计算，如果不是在物种数量，而是在属、科和更高级分类数量的基础上进行的，那么统计学讨论就更具有有利性，因为这些更高的分类学单位更强烈地反映了生态差异。例如，代表犬科（Canidae）的狼，在生态上与鹿〔属鹿科（Cervidae）〕的差异要比与其他犬科动物（如狐狸和野狗）的差异大。昆虫范围广泛的辐射分布使得下面的情况更有可能发生：至少，这些物种是作为一个类群对社会化进行专门适应而出现的。事实上，我们可以识别这一类群，这就是由蚂蚁、蜜蜂和黄蜂组成的膜翅目（Hymenoptera）。虽然膜翅目只有现存昆虫物种的 12%，但却在较高等现存社会中几乎占着垄断地位。真社会（以具有不育职别为标志的状态）至少有 7 种不同的情况起源于膜翅目，只有白蚁一种情况起源于类似于蟑螂的祖先外，还没有发现其他的已知昆虫类型。这一明显的事实使我们想起血缘关系这个重要因子。由于单倍体二倍体的性别遗传模式（在第 20 章要解释），膜翅目雌性与其姐妹的血缘关系要比与其女儿的更为紧密。因此，在其他条件相同时，雌性成为不育职别抚育其姐妹要比雌性作为独立繁殖体进行繁殖更为有利。膜翅目昆虫还有其他一些前适应性状使得它们更容易适应社会生活，其中包括筑巢倾向、寿命较长和回巢能力。但是，二倍体单倍体倾向是它们的单一特征。纵使这样，在膜翅目姐妹间的最大程度相关（以相关系数 r 测量）是 3/4，要比集群无脊椎动物的相关（ $r = 1$ ）程度小。膜翅目中 25% 或更多的遗传差异足以解释其社会内观察到的差异部分。

在脊椎动物中，全同胞间的最大相关系数 $r =$

1/2, 即有 50% 的基因在血缘上是相同的, 在亲子间的相关系数也是 $r = 1/2$ 。因此, 对于不育职别成员来说, 没有特殊的遗传利益可言, 并且在脊椎动物中也没有发现过不育职别, 只是人类中的同性恋者可能例外 (见第 27 章)。总体来说, 非人类的脊椎动物, 与昆虫相比较, 由于有较高的百分数达到了一定水平的社会化, 所以比昆虫更具社会性。但是, 它们的最高级社会未达到昆虫的最高级社会水平。换句话说, 在脊椎动物进化中呈现出一种强势的推动力使其产生社会行为; 但是, 由于在近血缘关系个体间具有低的遗传相关, 又呈现出同样强的抵抗力使其阻止社会行为。所以, 看来我们最好不要纠缠在遗传相关的问题上 (这种相关是简单的有规律的), 而要关注上述推动力的本质。我认为, 这一推动力是脊椎动物具有更高的智力。随着智力而来的是更为复杂和更为适应的行为, 以及建立在个体关系基础上的社会组织的精细化。脊椎动物社会的每一成员可继续表现自私行为 (像通过低血缘相关指出的那样)。但是, 脊椎动物以个体的遗传利他主义为最小代价, 通过竞争和社会等级系统, 也能更好地致力于相互协作。我们必须牢记的是: 集群无脊椎动物 (由遗传上相同的个体构成) 和社会昆虫的主要 “目标”, 是使类群结构最适; 而社会脊椎动物的主要 “目标”, 是使自己和其社会内血缘关系最紧密的个体协调最好。低等无脊椎动物和昆虫的社会行为几乎全是通过类群选择进化的, 而脊椎动物的社会行为几乎全是通过个体选择进化的。在脊椎动物关系中, 必要的精细化和个性化是通过如下 4 个方面的特性完成的: (1) 丰富的通讯系统; (2) 个体对类群同伴更精确的识别反应; (3) 学习、个性化行为和传统的更大作用; (4) 社会内群队和派别的形成。现在我们分别简要地说明一下这些特性。

绝大多数脊椎动物物种, 与大多数昆虫物种 (甚至包括社会昆虫) 相比较, 前者利用的基本信号数要比后者多 1 倍或 2 倍。有两个原因使脊椎动物能够传递信息的实际数要比昆虫大得多。第一, 背景联系对脊椎动物的每一信号的含义是重要的。一个信号随着发生地点的不同、一年内的时间不同, 或者发信号动物的性别和地位不同, 都可具有不同的信息。第二, 一个信号也可能是复合信号的一部分。例如, 头部运动之后, 可能伴随着若干声音中的这种或那种声音, 而其中的每一种都可赋予头部运动以不同含义。尺度

测量在脊椎动物中也比在昆虫中得到更明显的细化, 往往很轻微的信号强度的变化, 也可用来传递轻微的情绪变化。所有这些改变的综合结果, 是使脊椎动物的信息储存库扩大了: 每秒钟传递的信息比特量比昆虫要多出一个数量级。由于在测量更为复杂通讯系统中的信息量时遇到了严重的技术困难, 现在我们还没有把握测出精确的信息量 (见第 8 章)。

个体识别几乎只限于脊椎动物的性状。被囊类动物的集群间 “识别”, 是通过接触时彼此不能相互结合而实现的 (Burnet, 1971)。果蝇属 (*Drosophilla*) 的成体, 选择交配对象时是利用不同遗传品系的味迹进行识别的 (Hay, 1972); 社会昆虫一般通过附在体表的集群味迹, 把同种同巢的同伴与非同巢的其他 382 成员区分开来 (Wilson, 1971a)。但是, 上述各反应都是指由个体组成的类群, 而不是指各分离的个体。在无脊椎动物中, 已经证明是真正个体识别的, 只有在少数几个场合。当长胡蜂属 (*Polistes*) 社会黄蜂的雌蜂在一起建立集群时, 它们就是在个体识别的基础上组织成首领等级系统的 (Pardi, 1948; Mary Jane Eberhard, 1969)。食海星虾 (*Hymenocera picta*) 和沙漠土鳖 (*Hemilepistus reaumuri*) 都是通过个体识别建立有性配对的 (Wickler and Seibt, 1970; K.E. and C. Linsenmair, 1971; K. E. Linsenmair, 1972); 这两个物种是利用有性配对作为适应特定生态需要的一种方式。其他类似的例子在无脊椎动物中无疑还会找到, 但肯定只是其中的极小部分。相反, 脊椎动物一般都有个体识别能力。在游动鱼群、在两栖动物和至少在更喜欢独居的爬行类动物中, 可能缺乏这种能力。但是, 在鸟类和哺乳动物中, 个体识别是一广泛的, 也可能是一普遍现象; 而这两类脊椎动物都具有社会组织的最高级形式。

脊椎动物也有能力使它们很快适应生活中的快速变化。当蚂蚁集群面临紧急情况时, 其成员只需要对报警信息做出反应, 并对它们遇到的刺激者做出评估。但是, 恒河猴必须判断这个刺激者是不是通过内部争斗引起的。如果是, 则必须弄清楚涉及谁、自己与有关者过去的关系, 以及根据自己采取行动时的利弊判断, 还必须决定自己的即刻行动。脊椎动物根据观察整个类群的成功或失败, 也有改变自己行为的优势。以这种方式, 在同一社会内的传统可世代延续。当脊椎动物社会往高级形式进化时, 玩耍显得格外重

要：它有助于发明和传统的传递，能帮助建立持续到成年时期的个体间关系。社会化，即获得上述性状的过程，不是终极的、遗传意义上的社会行为的原因，而是一套方式——通过这套方式，可使社会生活个性化，可在社会生活背景下增加个体的遗传适合度（见第7章）。

最后，上述典型的脊椎动物特性，即更完善的通讯、个体识别和增加行为变异，有可能产生极为重要的另一特性：在社会内部形成一些自私亚群。如有可能产生配偶、亲子类型、同胞和其他具有紧密血缘者的聚类；甚至在丧失各自身份的情况下，社会内无血缘关系个体组成的派系。每一个小集团都在追求

自己的目标，这样，从总体上看，把社会作为一个运作单位就造成了严重障碍。总之，典型的脊椎动物社会，是在牺牲社会整体的基础上有利于个体和小集团生存的社会。

人类，在新添自己独有的一些特性的同时，已经强化了脊椎动物的上述性状。这样，在几乎无损于个体成活和繁殖的情况下，人类就已达到了相当程度的互相协作。为什么只有人类已能跨越到社会进化的第四个顶峰，而使社会进化一般的下降趋势逆转，这对于整个生物学来说还是个极大的谜。在本书最后部分的关于社会生物的综合评述中，我们会重新讨论这一问题。



第 19 章 集群微生物和集群无脊椎动物

383 多年来,对微生物和低等动物的集群生物研究一直陷于困境之中。根据某些标准,其中许多物种在 30 亿年的进化中可以考虑属于最高的社会级别。集群(colony)这一术语意指:其成员或者在身体上是融合在一起的,或者是分化出有繁殖能力和不育的职别,或者是这二者兼而有之。当这两个条件在一个高级阶段共存时,这个“社会”同样可以看作是个超级体,甚至可看作是一个个体。许多从事无脊椎动物研究的动物学者,都对上述划分进行了深入思考和讨论。这一研究的困境可简单地表述如下:社会和非社会的分界点在哪里?在什么基础上,我们可以把无脊椎动物集群极端变异的游动孢子与后生动物的器官区分开来?

这些问题不是微不足道的。它们道出了生物学中难以弄明白的理论问题:在进化中,可以创造出复杂后生生物的所有可能方式的初胚是什么?为了使这个问题更为清楚,让我们直接进入无脊椎动物社会形式和普通动物社会的顶端——管水母目(Siphonophora)的集群水螅类。这些稀奇古怪的生物,已记载的有接近 300 个物种。这些物种,有些类似于水母,全都生活在宽广的海洋中,以利用其螯状触手捕获小鱼及其他小猎物为生。最熟悉的是腔肠动物中的僧帽水母属(*Physalia*)。另外的例子是如图 19-1 和图 19-2 所述短肢属(*Nanomia*)的管水母和前掘足属(*Forskalia*)的复合管水母。这些生物类似于生物个体。没有经验和专业知识的人,会误认为这些生物基本上类似于海洋中的“真”水母,即无疑是一些分离的个体。然而,每一个管水母是一个集群,其中的游动孢子都是高度特化的。每一管水母顶端充满气体的浮标是一个变化了的个体,该个体给系在其下面集群的其余部分以浮力。游泳肢(nectophores)起着小风箱的作用,喷出水柱驱动着集群在水中游动。通过改变这些游泳肢开口的形状就可改变水柱的方向,从而改变集群的游动方向。通过这些游泳肢的协同动作,可使管水母集群灵活运动——可在任何角度、任何平面运动,甚至还

可做环形曲线运动。在主干下方,如同囊状游动孢子的芽状体称为触管和胃游动孢子(gastrozooids),它们特化成消化食物,并把营养分发到集群其余部分的器官。长的分支触手是作为触管和胃游动孢子的器官而产生的,它用来捕获猎物,也许还用来保护集群。这些特化者(specialists)是通过有性的类水母体完成的,即这些类水母体通过常规的配子形成和受精产生新的集群,并且类似鳞状的游动孢子的苞片(无活动能力),像扁砾石样地固定在主干上,显然有助于保护主干免受物理损伤。在游泳肢区段的两端生长区,通过芽殖可产生新的游动孢子。

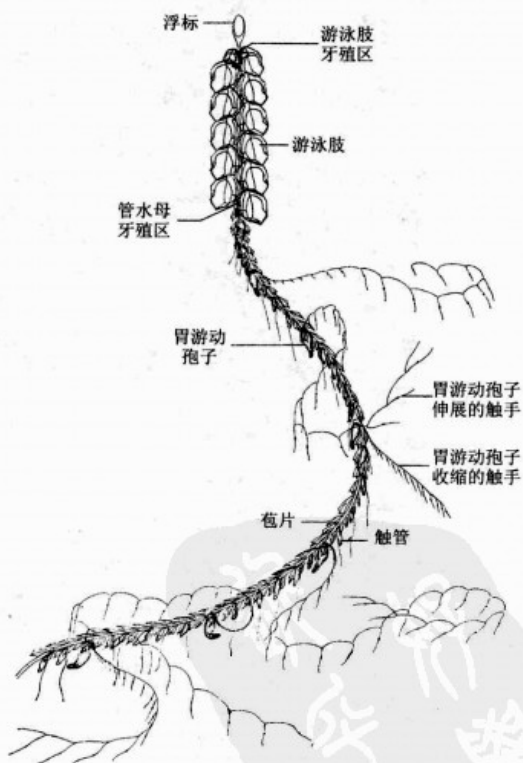


图 19-1 管水母(*Nanomia cara*)集群:为集群提供浮力的浮标;驱动整个集群的游泳肢;捕获和消化猎物的胃游动孢子,以及集群的其他成员(如苞片和触管)。这些成员极度特化,以致相当于单个后生个体的器官(自: Mackie, 1964, 经修改)。

384