

管水母集群的行为和协调，一直是麦基(Mackie, 1964, 1973) 深入研究的课题。游动孢子作为独立单位有一定程度的行动自由，但它们也受到集群其他成员相当程度的控制。例如，每个游泳肢有自己的神经系统，该系统决定着游泳肢收缩的频率和水柱喷射的方向。但是，游泳肢只有在受到来自集群其余部分的刺激时，才会活动。当触碰集群的后部时，则前部的游泳肢就开始收缩，随即其余的游泳肢也收缩。试验表明，这种协调是由连接各游泳肢的神经通路引发

的。当触碰集群的浮标时，各游泳肢就反转其喷水柱的方向，使集群向后退。这后一种协调动作，不是通过神经通路而是通过上皮敏感细胞引发的。若干个胃游动孢子在捕获和消化猎物时可进行协作，但是它们的运动和神经活动全然是相互分离的。胃游动孢子和触管（辅助的消化器官）把消化食物喷出到集群主干的其余部分。甚至没有食物的胃游动孢子也参与蠕动，其结果是使消化食物更快地沿着集群主干来回流动。但是，在其他方面，它们的行动仍是相互独立的。



图 19-2 复合管水母 (*Forskalia tholoides*)。该生物比图 19-1 画的管水母集群的示意图更为放大和精细 (自: Haeckel, 1888) (此图占原书 p385 整版)。

把管水母和其他管水母类作为集群而非个体的极大困难, 根源于如下事实: 集群中的每一实体均来源于单个受精卵。这一合子经多次分裂而形成具纤毛的浮浪幼虫。随后, 加厚外胚层并芽殖出浮标、游泳肢和其他游动孢子的雏形。这一过程(集群无脊椎动物专家们称之为“老年化”)基本上与真水母或腔肠动物门(Coelenterata)中其他真正个体的发育没有什么不同。上述难题的解决在于: 管水母既是个体又是集群。在结构上和胚胎发育上, 管水母可看作是个体, 但在系统发育上, 它们起源于集群。其他的水螅类, 其中包括花水母和瘦水母以及多孔螅和柱星“珊瑚”, 在集群进化的每一阶段都表现出与管水母接近的水平。某些物种形成一种基本类型: 充分形成一些彼此独立的螅状体, 而这些螅状体仍然用一生殖根(或者随着基质运动, 或者像杆状物进入水中)连接起来。在另一些物种中, 随着一定程度的特化, 游动孢子的体壁有融合现象。当游动孢子间发生职别分化时, 例如我们熟悉的蕨枝螅属(*Obelia*)某些物种丧失了繁殖能力, 而有繁殖能力的个体(生殖体)又丧失了捕食和保卫自身的能力。结果, 在进化上高级的物种中, 集群就萎缩成一高度整合的单位。已有人指出, 从属于游动孢子的、经过特化和相对不变的形式, 只有外被层、浮标、触手载体和其他一些类似器官的单位。这一最后阶段就是由管水母目(Siphonophora)以及不太引人注意的帆水母属(*Veleva*)和腔肠动物目(Chondrophora)的浮游螅状体所达到的阶段。

386 管水母和腔肠动物的出现, 可认为是进化史上最伟大的成就之一(Mackie, 1963)。它们通过由个体造成的器官产生出了复杂的后生动物。其他较高等的动物进化支, 起源于由中胚层产生器官的祖先, 它们没有经过集群阶段。这两类生物个体的最终结果都基本相同: 它们都逃出了二胚层体结构的限制, 都能自由产生大的复杂器官系统。但是, 它们伴随的进化途径却基本不同。

在低等无脊椎动物中, 集群化的另一个独有特征是: 在某些条件下, 某些无关的集群具有融合成一个单位的能力。H·奥卡(H.Oka, 1971)发现: 如果被囊动物菊海鞘属(*Botryllus*)的两集群至少有一个共同的“识别”基因, 那么它们就会结合。当把一个集群一分为二, 并把它们并排放在一起时, 它们就毫无困难地融合了。这一结果是可预料的, 因为集群是

遗传上相同的动物无性繁殖系。但是, 如果把两个无关的集群放在一起进行接触, 它们间就会产生一个坏死物质区。由于所有集群都是杂型合子, 所以由奥卡指出的识别基因可用 AB 和 DC 等表示(由于包围卵细胞的卵细胞会阻止与卵子识别基因相同的精子进入, 所以这些集群仍保持为杂型合子)。如果接触中的集群有共同的识别基因, 例如 AB 与 BD 接触或 BC 与 AC 接触, 那么就会发生融合现象。如果所有的基因不同, 如 AB 和 CD 接触, 则会发生坏死现象。在其他的微生物集群和无脊椎动物集群, 是否存在如同奥卡说的机制或类似的机制, 还有待证明。如同西奥多(Theodor, 1970)指出的那样, 对抗“非自我”的“自我”识别, 在无脊椎动物中, 如果不是普遍存在的话, 也是广泛存在的, 这种识别是建立在外胚层组织不亲和性基础上的(与脊椎动物的免疫反应类似)。仅仅在奥卡研究过的被囊动物中, 研究了可以克服这种不亲和性的条件。

集群的适应基础

集群内成员的达尔文式有利性不是显而易见的。在最高水平的整合上, 绝大多数游动孢子不能进行繁殖; 在受损伤或过度增长并在总体上有碍集群时, 许多游动孢子乃可自由分裂。甚至形成完好的游动孢子也可能受到集群成员的某些伤害。比歇普和巴尔(Bishop 和 Bahr, 1973)证明: 当淡水苔藓虫(*Lophopodella carteri*)的集群大小增加时, 每个游动孢子的水余隙速率(Clearance rate)(例如, 微升/每游动孢子/每分钟)就会降低。所以, 较大的集群大小, 对于其中每一个体成员就意味着导致获得较少的食物。但在集群的一些物种中, 业已证明, 对集群个体也有许多有利性在对抗着上述的不利性:

1. 浅海底栖生物对身体胁迫的抵抗。沿着海岸线栖息在浅海区的无脊椎动物, 集群性是最常见的现象。在波浪最强的地方, 座生生物有可能最容易被沉积作用闷死。在沉积岩和岩石上的珊瑚礁和污浊处基本上是由集群的腔肠动物、苔藓虫和被囊动物组成。对 6 种珊瑚类的珊瑚进行的仔细研究揭示: 当游动孢子的大量钙质骨架以某些方法构筑时, 能更安全地把海底集群加以固定, 从而增加了被它们保护生物的成活时间(Coater 和 Oliver, 1973)。集群从海底产生

个体，这样就避开了最浓稠的悬浮尘埃颗粒。在珊瑚和其他集群形成中各游动孢子的一定取向，使它们比相似结构的分离个体游动得更快 (Hubbard, 1973; 见图 19-3)。

2. 自由泳动 (浮游生活) 对其他座生形式的解放。管水母和腔肠类集群的活动孢子是螅状体，它们基本上像水螅个体，适应于海底和座生生活，通过把某些螅状体改变成浮标和游泳伞膜，这些集群就能在广阔的海洋上自由游动。集群的某些成员，例如胃游动孢子、生殖游动孢子和苞片，在结构上仍是螅状体，但通过上述游动“专家”的携带就容易游动起来 (Phillips, 1973)。

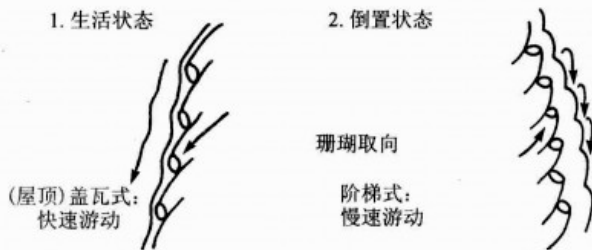


图 19-3 山星属 (*Montastrea*) 珊瑚游动孢子左边的取向要比右边的取向游动速度更快 (自: Hubbard, 1973。经允许重印于《动物集群: 随时间的发展和功能》, 编辑为 R.S.Boardman, A.H.Cheetham 和 W.A.Oliver。版权所有者为 Dowden, Hutchinson 和 Ross 出版公司, 地点为宾夕法尼亚州的 Stroudsburg)。

3. 集群优势和竞争能力。如波纳 (Bonner, 1970) 强调的那样, 黏球菌和细胞黏霉菌通过集聚得到的明显好处是, 提高了梗上子实体的能力。因此, 从子实体释放出的孢子, 要比单个细胞或仍在土壤中的变形黏菌传播得更远。传播是孢子形成的“目的”, 因为只有当局部环境条件恶化时才引发集聚。座生无脊椎动物中的集群性, 不是与传播的增强有关, 而是与传播后能改善集群的生长和成活有关。无性芽殖是最快的生长形式, 特别是当进行侧生而产生具外壳的组合体时。无性芽殖也能使集群过度增长而抑制其竞争者。例如珊瑚可像植物那样彼此竞争: 通过遮挡其下方那些珊瑚的阳光, 或者通过压盖而闷死占有同一表面的竞争者。在这两个例子中, 繁殖成大的团块并继续增长达到高密度分布的能力是决定性因素。

关于集群能力和竞争能力之间的区别, 卡夫曼 (1973) 已对苔藓虫集群的增长进行了模拟。他首先假定, 幼虫产量的限制因子是能量消耗的速率, 而后

者又与摄食游动孢子数成比例。能量一定在芽殖出新的游动孢子、新的非摄食异质游动孢子、为集群增添钙化作用和新幼虫之间进行分配。具外壳和呈蔓状的物种具有最高的 r , 因此往往在有可利用的新环境条件下, 这些物种可期望占优势。换句话说, 这些物种是机会主义的, 在最为波动和能短期生活的生境中可繁殖起来。但像一般的 r 选择者那样, 这些物种在拥挤环境中的竞争能力不强。 K 选择者最可能是具有强钙化作用的贝壳的和灌木状的物种, 且其中许多是异质游动孢子。这些物种通过消除较小的和竞争能力不强的竞争者而使自己有立足之地。

4. 对捕食者的防御。外肛亚门 (Ectoprocta) 的绝大多数异质游动孢子, 是通过如下方式特化成担负集群的防御功能的: 增加集群的强度, 或者主动驱逐入侵者 (Kaufmann, 1971; Schopf, 1973 和私人通讯)。

集群的一般进化趋势

俄罗斯动物学家 W·N·贝克勒米谢夫 (W·N·Beklemishev, 1969), 对无脊椎动物的集群生活作了几乎是最为完整的系统说明。他在考查了大多数集群分类单位并对它们进行简单的形态学分类后, 得出他认为广泛适用于无脊椎动物的一些主要进化规律。他的思想受到了以下两个古老概念的影响: 超级有机体的概念、生物复杂性涉及个体分化和个体整合这一双重过程的概念。据此, 他鉴别出三个互补趋势, 作为增强集群性的基础: (1) 通过身体结合、共用器官、减少身体大小和寿命以及特化成简单的、高度依赖的异质游动孢子, 弱化游动孢子的个体性; (2) 通过更为精细、固定的身体形式和各游动孢子在生理和行为上的更紧密整合, 强化集群的个性; (3) 发展合体节, 或发展“集群内的集群”。至少在外肛亚门的棘口类, 班塔 (Banta, 1973) 已得出结论: 首先通过劳动分工 (可能与合体节的界定有关), 然后通过多态游动孢子在生理上的相互依赖, 最后通过游动孢子在结构上的相互依赖, 从而增加集群性。在进化的后期阶段, 上述三个过程是同时发生的。

合体节特别有趣, 因为它们对应后生动物个体的器官系统和附属器。合体节的例子包括: 管水母和管水母其他类型的游泳体、游泳伞膜区 (游泳肢); 海

鳃动物和其他 8 种珊瑚类珊瑚的“叶”、“腕足”和分肢；外肛类集群中的幼芽或节间；以及其他。在五角水母属 (*Muggiaea*) 和有关钵状亚纲的管水母类中，有一类合体节是如此之独立，以致作为一个组织单位或作为一个完整集群都可以生存。它典型地由一个帽形苞片、一个具有触手的胃游动孢子和一个或多个生殖芽体(一种性别)组成，而后者加倍成为游泳伞膜。当这些充分发育的单位断开时，暂时能自由生存。现在知道的真光水母合体节 (eudoxomes) 在发现它们是真正的较大的集群单位之前，还被认为是管水母目 (*Siphonophora*) 的不同物种 (Hyman, 1940; 见图 19-4)。

在表 19-1, 给出了集群系统发育的分类单位以及最受发育影响的生活周期的分类特征。在随后的几节中，我们会足够详细地介绍若干类群，以作为集群基本特征的示例。介绍是按系统发育的顺序，从相对原始的黏霉菌到高级的三胚层苔藓虫。应记住的要点是，在整个生物学的基础上，这些生物在系统发育位置上虽然变化很大，但是每一生物的集群特化要通过很高的“目”级水平才能识别。

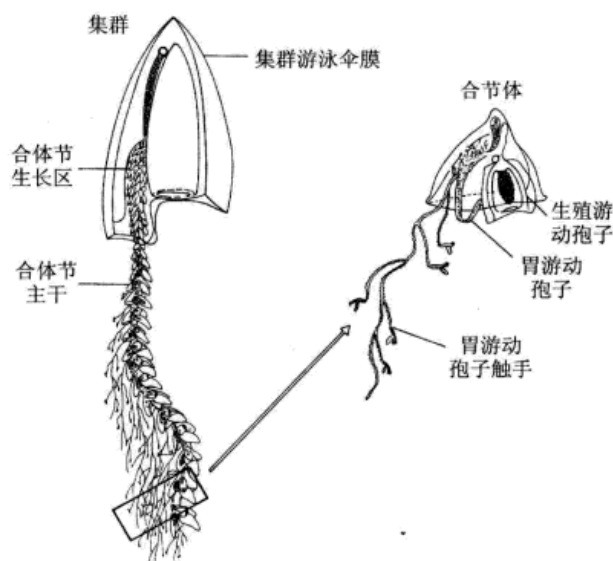


图 19-4 五角水母属 (*Muggiaea*) 管水母，其中表示的是无脊椎动物集群各组织单位完全的等级系统。合体节是由一群游动孢子(个体)组成的，而在集群内这些孢子是相互协作的，且是作为不同的因子来加以识别。在五角水母属情况，合体节可近似看作一完全集群，因为它可分离出来生活一段时间(自: Hyman, 1940, 经修改)(此图在原书 p388)。

表 19-1 微生物和无脊椎动物集群的系统发育分布和特征 (此表在原书 p389~391)

生物类型	集群组织	作者
原核生物界 裂殖菌门(细菌) 黏球菌纲 (黏球菌)	单个细菌在黏液上缓慢滑行; 培养基中缺乏某些氨基酸时, 细菌集聚并形成不同的子实体。	Bonner (1955), Doetsch 和 Cook (1973)
原生生物界 鞭毛虫纲 (鞭毛虫)	盘虫属 (<i>Gonium</i>)、实球虫属 (<i>Pandorina</i>) 和其他形式的简单游动集群是由清澈黏质包围的细胞丛; 团虫属 (<i>Volvox</i>) 是由包围在清澈黏质内 500~50 000 个细胞组成的, 具有复杂的无性芽殖和分化的性细胞。	Hyman (1940), Grasse (1952a), Curtis (1968b), Barnes (1969)
纤毛虫纲 (纤毛虫)	复杂性有变化的座生、具梗集群; 在极端情况下, 如聚缩虫属 (<i>Zoothamnium</i>), 将产生大量细胞, 其中一些是类似孢子的集群形式。	Summers (1938), Hyman (1946), Corliss (1961)
黏霉菌纲(黏菌) 迷宫菌目	形成细胞网的寄生真菌, 偶尔会稠密地聚集。在植物宿主上的只有一个属: 迷宫菌属 (<i>Labyrinthula</i>)	Bonner (1967)
根肿菌目	寄生在植物上。单细胞游动孢子穿透宿主细胞、繁殖并融合成无细胞壁的团状物(合体体), 后者继续入侵宿主。	Bonner (1967)

续表

生物类型	集群组织	作者
真黏菌目 (真黏菌)	分解性生物, 即绒泡菌属 (<i>Physarum</i>) 生活在土壤和朽木中。合胞体是通过核分裂而不是细胞聚集增长的; 当环境恶化时, 合胞体往往转化成携带孢子的子实体结构。偶尔, 分离的合子或合胞体融合成新的合胞体, 从而形成了初步的聚集。	Alexopoulos (1963), Bonner (1967, 1970)
黏霉菌目 (细胞黏霉菌)	分解性生物, 即网柱菌属、哈氏虫属 (<i>Hartmanella</i>) 和多管菌属, 生活在土壤和朽木中。单个变形细胞 (变形粘霉菌) 由孢子产生, 独立摄食。环境恶化时, 变形黏霉菌聚集成假原生质体, 后者迁移一段时间, 然后产生一梗状的、发散孢子的子实体。	Bonner (1967, 1970)
动物界		
多孔动物门 (海绵动物门)	在许多物种中, 如枝叶形海绵 (<i>Eспериopsis</i>)、山羊海绵 (<i>Hircinia</i>) 和细芽海绵 (<i>Microciona</i>) 的游动鞭毛幼虫发育成完全座生海绵, 并在各分离细孔 (前下前咽) 周围长出半独立的芽体。这些称为个体或集群的芽体, 显然在组织水平上是中间型的。同一物种的相邻海绵有时可融合再组织成一新个体 (或集群)。	Hyman (1940), Fry, ed (1970), Hartman 和 Reiswig (1933), Simpson (1973)
腔肠动物门或刺泡动物门 (水螅、水母或有关形式)		
水螅纲 (水螅和类似水螅类型)	在生活周期中大多数物种具有螅体阶段, 其中绝大多数为集群。集群由单个合子发育而成, 形式上随物种变化很大。所有集群至少有两类个体 (游动孢子): 一类用作捕获和消化食物 (胃游动孢子); 一类用作繁殖 (生殖游动孢子)。大多数集群是座生、呈枝状形式。在少数物种中, 集群漂浮在海面上如同水母; 在管水母目, 这一趋势发展到了极端, 一般也是无脊椎动物集群性的极端。某些水螅类物种具有真正的水母阶段, 但都为单生独立的。	Hyman (1940), Garstang (1946), Barnes (1969), Beklemishev (1969), Mackie (1969, 1973), Phillips (1973)
珊瑚纲 (珊瑚、海葵和有关形式)	除海葵和角海葵外, 都由集群形式组成。由附着在基质上的浮浪幼虫发育成集群; 无性芽殖新的游动孢子, 并且它们是紧密连在一起的 (虽然全部或近乎全部个体可典型地作为腔肠动物螅状体区分开来)。大量的不同集群形式是由现在生存的 10 个“目”产生的。某些物质分泌外骨骼, 从而形成了热带珊瑚礁。	Hyman (1940), Barnes (1969), Beklemishev (1969), Boardman 等 (1973)
扁形动物门 (扁虫)		
涡虫纲 (真涡虫和其他自由生活扁虫)	在单肠目扁虫的链涡虫属 (<i>Catenula</i>)、微口涡虫属 (<i>Microstomum</i>) 和直口涡虫属 (<i>Stenostomum</i>) 中, 其个体通过横向裂殖繁殖, 然后通过游动孢子相互吸附而形成链状集群。	Hyman (1951a), Beklemishev (1969)
多节缘虫纲 (缘虫)	囊尾蚴属 (<i>Cysticercus</i>) 的幼虫芽殖生殖具有许多附着的但为半独立囊泡的系统; 膜壳属 (<i>Hymenolopis</i>) 产生具有多生殖根和似囊尾蚴虫的分枝集群。成熟缘虫的节片 (具有独立繁殖系统) 可大致解释为它具有游动孢子并将整个缘虫体看作集群。	Hyman (1951a), Beklemishev (1969)
轮虫门	少数物种形成初步的集群 (个体附着在基部)。在座生的簇轮虫属 (<i>Floscularia</i>), 年幼轮虫附在年老轮虫的管上。聚花轮虫属 (<i>Conochilus</i>) 轮虫呈现集群浮游形式; 个体从共同中心向所有方向辐射, 在水面上作为一个单位浮游。	Edmondson (1945), Hyman (1951b), Barnes (1969)
内肛动物门 (苔藓虫)	多数物种为集群, 在多数情况下从水平葡萄丝长出具有一个或多个游动孢子的多个梗。游动孢子是普遍存在且半独立的, 在组织水平上则与原始水螅类相似。	Hyman (1951b), Beklemishev (1969)

续表

生物类型	集群组织	作者
环节动物门 多毛纲 (多毛蠕虫, 全海产)	在自裂虫属 (<i>Autolytus</i>)、海螵蛸属 (<i>Myrianida</i>) 和其他属的少数物种中, 通过个体的横向裂殖形成线状链。自裂虫属也是二态的: 第一个母性个体是无性的, 而其女儿是有性的。	Beklemishev (1969)
节肢动物门 甲壳纲 (甲壳类动物)	在快合藤壶 (<i>Thompsonia Socialis</i>) (根头目中的一种寄生藤壶), 胞囊幼虫芽殖生殖后代, 并用一共同的根系系统连接起来。	Beklemishev (1969)
昆虫纲 (昆虫)	真社会集群, 在蚂蚁和白蚁的所有物种以及蜜蜂和黄蜂的许多物种中, 都以存在不育职别 (工职) 为特征。集群是由一受精皇后 (蚂蚁、蜜蜂和黄蜂) 或由一对皇后和皇王 (白蚁) 建立的; 然后繁殖个体产生工职, 并且当集群达到一定大小时, 还繁殖产生其他的形式。不像其他的无脊椎动物集群那样, 昆虫集群各成员在身体上是分离的, 能够独立活动。	Wilson (1971a); 见该书第 20 章
帚虫动物门 (帚虫, 类似蠕虫的海产动物)	卵状帚虫 (<i>Phoronis ovalis</i>) 通过芽殖和横向分裂形成分枝的、座生集群。	Hyman (1959), Beklemishev (1969)
391 外肛动物门或苔藓虫门 (外肛苔藓虫、苔藓动物、苔藓虫)	几乎全部 4 000 个生存物种都是集群和座生的。通过芽殖成长的集群在形式上随物种的不同而有很大变异: 有些是扁平 and 具外壳的; 有些是直立和分支的; 有些纵裂成类似于珊瑚虫的裂片。裸唇纲大多数物种集群是多态的: 具有许多简化的游动孢子 (“异质游动孢子”), 或者变化成具有保卫、清洁或繁殖作用的游动孢子。	Hyman (1959), Beklemishev (1969), Ryland (1970), Boardman 等(1973), Larwood 等 (1973)
半索动物门 (柱头虫)		
羽鳃纲 (羽鳃类)	头盘虫属 (<i>Cephalodiscus</i>) 和杆壁虫属 (<i>Rhabdopleura</i>) 通过芽殖形成座生集群; 在后者, 游动孢子在集群基部的基质上蔓延形成一共同的葡萄根。	Barrington (1965), Beklemishev (1969)
脊索动物门 (脊椎和无脊椎的脊索动物)		
尾索动物亚门 (尾索动物)		
海鞘纲 (海鞘动物)	尾索动物亚门的最大的一群, 整个生活在海底座生。集群组织至少已独立产生了若干分支, 在形式和整合程度上随物种会有很大变异。在最简单的集群中, 如豆角鞘属 (<i>perophora</i>) 的集群, 单个的游动孢子是从一如同葡萄根中产生的。中等程度的聚集涉及身体基底部的结合和一公用被囊的形成。在杯球属 (<i>Cyathocormus</i>) 和腹球属 (<i>Coelocormus</i>) 的极端情况, 建立的集群如同某些高等海绵动物的集群: 游动孢子各成员的颊侧鳃孔 (“口”) 开口到外面, 但各气门鳃孔却开口到泄殖腔, 被囊也变成一单形结构。	Barrington (1965), Barnes (1969), Beklemishev (1969)

续表

生物类型	集群组织	作者
樽海鞘纲 (樽海鞘类)	所有的樽海鞘是海面自由游动的浮游觅食者。火体虫属 (<i>Pyrosoma</i>) 形成精细的、两侧对称的集群, 其游动孢子沿着体壁和前心房排列并作为一些觅食单位开口于泄殖腔, 泄殖腔又依次与集群一端的大开口相通。	Barrington (1965), Barnes (1969), Beklemishev (1969), Griffin 和 Yaldwyn (1970), Baker (1971)

黏霉菌和集群细菌

网柱菌属 (*Dictyostelium*) 黏霉菌或黏菌 (细胞黏霉菌类中被了解得最清楚的成员) 明显的生活周期, 让生物学者普遍都抱有兴趣, 因为它提供了一个发育成多细胞生物的模式系统, 而且能相对容易地进行试验操作。对于社会生物学家来说, 它具有更为特殊的吸引力, 也许是它具有单细胞生物最高级的社会行为——变形黏霉菌的集象启动了多细胞半生活周期。关于网柱菌属及有关黏霉菌的生物学, 已由班纳 (1967, 1970)——对该研究的主要贡献者之一——作了深入的评论。

网柱菌属的生活周期, 可方便地以孢子落在土壤、落叶层或朽木上作为开始标志。它呈现的细胞是单细胞的, 其行为如同“真”变形虫; 它们在液膜上蠕动、吞噬细菌并以不同的间隔时间进行分裂。只要有足够的食源, 这些细胞便会彼此完全独立。但当食源短缺时, 就会发生了戏剧性的变化。某些变形虫 (细胞) 成为吸引中心, 而群体中其他的变形虫都流向它。不久, 这种随机序列就变化成变形虫缨子, 而这些缨子由于变形虫不断迁入而具有一隆起中心和若干个辐射状臂。当这种集聚进一步发展时, 就表现为在长度上平均为 1/2~2 毫米的腊肠形状。这一称为假原生质体的新整体, 现在仿佛像多细胞生物。它分头端和尾端, 能使头朝光方向缓慢运动。直到一周或两周后, 假原生质体转化成子实体。部分变形虫成为子实体基部或梗, 其余的在顶端成为子实体的携带孢子的 (孢子) 球。每一物种的细胞黏霉菌都有其生活周期中这一最后的, 也是最为复杂阶段的不同变异形式 (见图 19-5)。这一生活周期的适应意义不难解释。

由于变形虫很小而表面积与体积之比最大, 所以当环境条件变得有利时, 它们的摄食和繁殖能力都会变得最大。当局部环境恶化时, 它们就从最大分散状态变化到集聚状态并进行迁移。

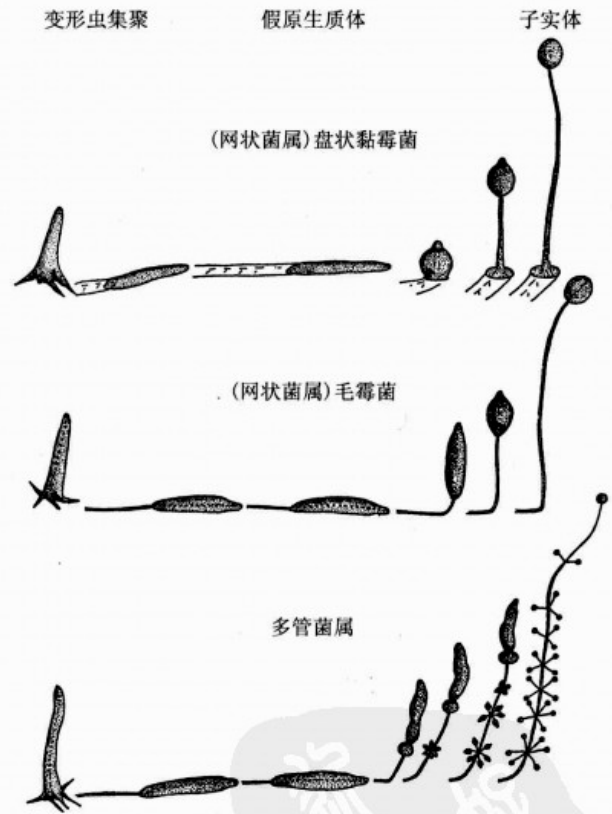


图 19-5 若干种细胞黏霉菌生活周期的多细胞各阶段。左边是变形虫聚集隆起; 这一隆起部分躺倒而成为可迁移的假原生质体 (中部); 最终转化成子实体 (右部)。在这些多细胞阶段中, 每一物种在外部形态的细节上都不同 (自: Bonner, 1958, 经修改) (此图在原书 p392)。

在物种盘状黏霉菌 (*Dictyostelium discoideum*) 中, 引起变形虫聚集的物质称为集胞粘霉菌素, 并经鉴定为腺苷-3', 5'-环状一磷酸盐 (环状 AMP)

(Konijn 等, 1967)。当这些变形虫缺少食物时, 就进入分化期 (称为间期), 持续 6~8 小时, 然后释放出的环状 AMP 量急剧增高, 从开始的 10^{-12} 克分子到随后 6 小时的峰值 10^{-10} , 二者相差 100 倍; 变形虫对环状 AMP 的敏感性也成百倍地增大。一度, 这种相应增大的基础是一个谜。当一个变形虫在局部浓度梯度的高点时, 它是如何沿着集胞黏菌素梯度运动的呢? 答案是: 在这过程中各变形虫不断地向对方重复发出信号。环状 AMP 以脉冲形式释放, 而这些脉冲明显地受到随后的集胞黏菌酶的释放的影响而迅速下降 (因这种酶使环状 3', 5'AMP 转化成 5'AMP)。约 15 秒后, 这些变形虫自己发射一些脉冲以对这些脉冲做出回应, 然后指向原来的信号源运动经约 100 秒。在环状 AMP 脉冲和对其反应脉冲之间的间隔期约为 300 秒; 且运动时, 变形虫对进一步的信号没有反应。由于每一变形虫是作为一个局部信号源而发生作用, 所以总体来说, 群体总是指向其最近的邻近个体运动, 这样一开始就形成了一串串的聚集流。在这些聚集流内, 运动仍继续指向原来的信号源, 这样最终就形成了总的聚集中心。罗伯逊 (Robertson) 等 (1972), 通过电泳以适当速度从微电极释放出环状 AMP 可以诱发出上述全过程, 培养皿中的变形虫都很顺从地往微电极的尖端处聚集。

我们对假原生质体内发生的变化了解得很少, 这就提出了更多的难题。在迁移运动期间, 细胞团块中的变形虫经历着分化: 前部 1/3 的变形虫要比后部 2/3 的变形虫更大一些, 用某些类型染料染色它们的着色程度也不同。这两部分的区别是很明显的, 并且预示着即将形成子实体。迁移结果是, 假原生质体滚成一个球状体。较大的变形虫一端仍生长得较大, 并往球体内部陷入, 它们开始形成子实体的梗。当另一端变形虫堆积时使梗加长, 同时把较小的后部变形虫细胞抬举到空中而形成圆形囊。不久后, 后部的细胞就转化成孢子了。这种劳动分工是很奇特的, 因为这意味着: 借助于梗部分细胞的自我牺牲, 可以使得某些细胞作为孢子而求得永生。如果这些细胞在遗传上是相同的, 则不存在理论问题, 因为这一过程与后生动物个体的组织分化基本上没有什么不同。但是, 如果这些细胞在遗传上不同 (这是可能的, 因在生活周期的开始它们来源于多个孢子), 则在网柱菌属

(*Dictyostelium*) 观察到的这类繁殖上的从属关系就会受到个体选择, 而其进化必须通过在较高水平的选择上加以解释。

在趋同进化中最值得注意的一种情况是, 黏球菌与细胞黏霉菌的生活周期具有紧密相似性。黏球菌这种细菌是原核生物, 而黏霉菌这种真菌是真核生物。这两类微生物处在所有进化中最大歧化的两支——其歧化程度甚至超过诸如单细胞真核原生动物和更为原始多细胞动物间的歧化。然而, 这两类微生物的生活周期在许多细节上却彼此相似。研究得最为精细的细菌之一是软骨霉状菌属 (*Chondromyces*) 的细菌 (图 19-6)。该属的“黏球菌”实际上是直径为 50 微米



图 19-6 软骨霉状菌属 (*Chondromyces*) 的社会细菌。A: 橘霉细菌 (*C.aurantiacus*) 营养细胞和觅食细胞群的一般表现。B: 黄霉细菌 (*C.crocatus*) 的子实体——横断面大于 0.5 毫米时测量到的一个大而复杂的结构 (自: Thaxter, 1892)。

或稍大一些小胞囊，而每个胞囊内都有数千个细菌。当胞囊裂开时，聚在其内的杆状细菌，按班纳的说法，像从一条龙的口中射出一样。这些细菌然后在黏液迹径表面滑行、吸收营养并按常规裂殖进行繁殖。大量的细菌成群滑行，后面的细菌沿着前面细菌的路径滑行。像行军蚁中的觅食集群那样，它们首先往一个方向，随后往另一方向运动。有时还作扇形展开，仿佛是在寻觅新食源。偶尔，各群还收缩成坚实的聚集体。不仅各单个细菌进行分裂，而且来自不同胞囊的细菌团块还能相互结合，以致运动中成片细菌的面积很快就会变得很大。当食物短缺，或更正确地，当环境中某些氨基酸含量降低时，细菌就凝结形成特定的子实体。子实体的梗是由变硬的黏液支持的，而类胡萝卜素的累积则为子实体增添了红色、粉红色、紫色或黄色的美丽色彩。

它们具有繁殖器官功能，并通过咽侧往下流动的大纤毛沟进行水循环（见图 19-7）。这一分化的明显意义在于后一功能的出现：它防止了群体在高密度时水的停滞。通过海鸡冠目物种深海珊瑚（*Bathyalcyon robustum*），珊瑚中的集群已获得了最终发展：每一成熟集群由一个大的自主游动孢子组成，而其体内植入了大量的子代管状游动孢子。在效应上，管状游动孢子已成了亲本自主游动孢子的器官。

393

腔肠动物

在腔肠动物门内已经出现了真正可以证明的集群进化的等级。虽然各个体全都保持着基本的二胚层身体结构，但它们之间的关系表明，其间存在着极大的差异：从单独个体的真水母、水螅和海葵，经过实际上可以想象的分级发展到与个体几乎不能区分的、充分整合在一起的一些集群。某些集群是座生的如同苔藓那样的形式，而另外一些集群是类似水母那样的可游动的组合体。

现存的珊瑚物种，展现了座生集群进化的一种情景（Bayer, 1973）。在匍根目（*Stolonifera*）中发现的最基本类型的集群，是由一生殖根相连的几乎独立的游动孢子组成的。其生长类似于植物，新游动孢子从靠近带形生殖根的末端长出（见图 19-7）。在匍根目的另外一些物种，新游动孢子来源于老游动孢子体壁上的生殖根。当它们长到一定高度时，仍以相同的方式产生其他的新个体，其结果是得到一支状集群：从底部到顶部的密度是逐渐增加的。在海鸡冠目（*Alcyonacea*），通过形成一普通的类似胶状物的中胶黏蛋白（*Mesogloea*）达到了更进一步的整合，因为在这里腹腔已被紧密地包起来了。该属物种产生最大集群的游动孢子分化成两种形式：更为基本的自主游动孢子（*autozooids*），它们摄食、消化并把营养物质分配到集群的其余部分；管状游动孢子（*siphonozooids*），

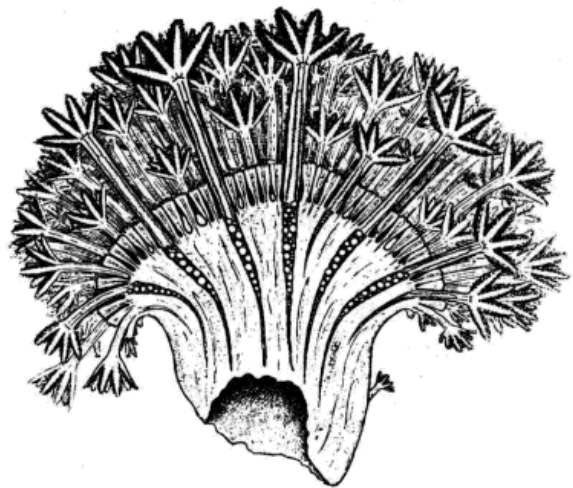


图 19-7 珊瑚集群进化的两个等级。顶部：简单形式（物种 *Clavularia hamra*），在这里大量的独立游动孢子从靠近带形生殖根的末端长出。底部：较高级形式（物种 *Heteroxenia fuscescens*），在这里，游动孢子相互协作建造出一个坚实的钙质基底。这个样本切开一半以显示两类游动孢子：管状游动孢子，沿着它们的边缘有一纤毛沟和深深穿透到基底的性腺；自主游动孢子，这些孢子没有上述那些器官。管状游动孢子特化成能进行繁殖和水循环；而自主游动孢子进行摄食和消化食物。（自 Bayer, 1973；根据 H.A.F.Gohar。经允许重印于《动物集群：随时间的发展和功能》，编辑为 R.S.Boardman, A.N.Cheetham 和 W.A.Oliver, Jr. 版权所有者为 Dowden, Hutchinson 和 Ross 出版公司，宾夕法尼亚州 Stroudsburg）。

在柳珊瑚科 (*Gorgonacea*) 中呈现了所有不同的集群方式。在这里, 生长是树状的, 以不规则的分支模式进行组合。某些物种的集群类似扇子, 某些类似棕榈叶, 某些在具游动孢子的枝上产生精致的螺纹环。在珊瑚科中 (属于真正的柳珊瑚), 游动孢子像大的海鸡冠那样, 是二态的。但这种相似性可能是趋同的结果。在海鸡冠中, 自主游动孢子 (而不是管状游动孢子) 含有性腺。

允许体腔液自由流动。

游动孢子的多态现象仅限于裸唇纲的原始海生动物。在这些个体中各特化者的差异性是很大的, 并且苔藓虫动物学家几乎一直没有系统地研究过它们, 甚至其基本形态学的分类类型也处在不断的变动中。自主游动孢子 (具有独立繁殖和摄食器官的个体) 作为主要的一类可与异质游动孢子 (所有特化者合在一起的一大类) 区分开来 (见图 19-9)。此特化大类中的一个最为明显的类型是在棘口目 (*Cheilostomata*) 的某些物种中发现的鸟头体。这类游动孢子的苔藓盖已变化成锋利的塑盖: 通过肌肉的反向活动可进行开合。草苔属 (*Bugula*) 和聚苔属 (*Synnotum*) 的具柄鸟头体, 明显地类似于鸟头, 事实上它确实能够指向并咬住入侵的小生物。在这种个体和其祖先自主游动孢子之间的差异, 要比社会昆虫任何两职别间的差异大得多, 并且只有管水母游动孢子之间的差异才能与之相比拟。外肛动物其他的特化者包括: 振鞭体, 在这里苔藓盖改变成能不断鞭打的柔软鞭毛; 刺状游动孢子, 其特征是从体壁突出刺状物; 生殖游动孢子, 特化成进行有性繁殖; 中间游动孢子, 这是高度简化的形式, 其作用是用来作为适于相邻游动孢子之间的孔板或孔隙。空状游动孢子 (*Kenozooid*) 是由广泛不同的支持固定要素 (例如根丝和其他的根附属物)、生殖根管状要素 (由此芽殖出其他的游动孢子) 和吸附盘组成的。空状游动孢子, 连同中

394

外肛动物

外肛动物门或苔藓虫动物门 (较老的动物学分类认为含有大量的“苔藓虫”) 的动物, 在有体腔动物中显示了最高级的集群组织。游动孢子的特化是极端的, 可与在有体腔的管水母中发现的相比拟。绝大多数外肛动物的物种都是座生的, 在海水或淡水中可利用的坚实表面上形成具壳的或树状的集群。用肉眼观看, 某些集群类似于一片片的具网眼的针织物, 有的类似于一小片地衣或海草。胶苔藓属 (*Cristatella*) 的集群是带状体, 其在基质上滑行的速度每天不超过 3 厘米 (见图 19-8)。外肛动物以浮游生物为生, 是用触手冠 (顶部具有纤毛触手的凹形器官) 捕获这些生物的; 其所有物种都是集群的。游动孢子是通过骨架壁的孔洞进行联络的。这些孔洞通常被表皮细胞堵塞, 只有在羽苔属 (*Plumatella*) 和被唇纲 (*Phylactolaemata*) 的其他淡水成员才确有孔洞, 以

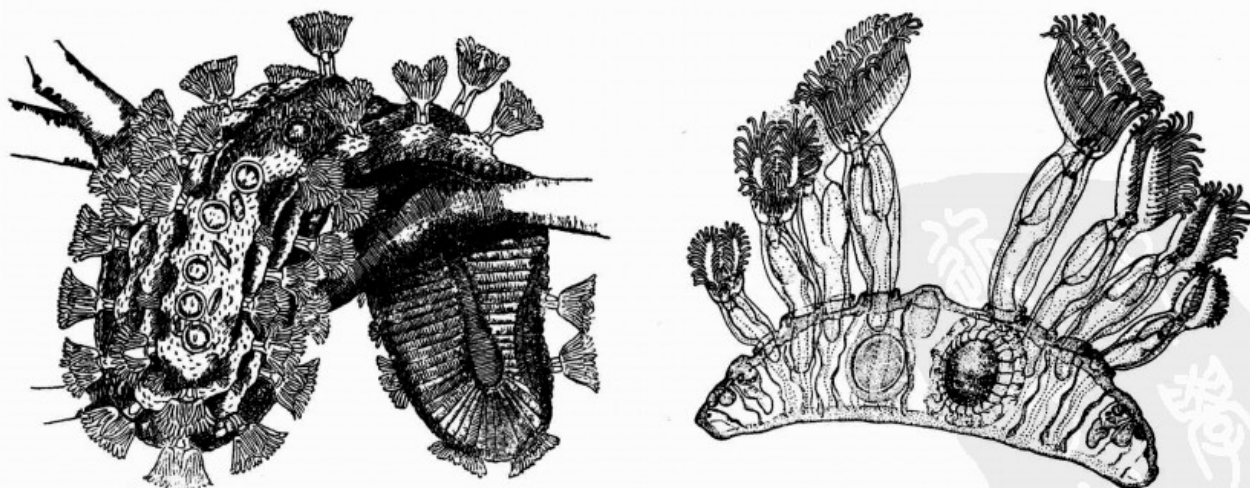


图 19-8 淡水胶苔藓虫 (*Cristatella mucedo*) 的运动集群。左: 爬行在植物茎上的集群整体观: 各单个游动孢子向上伸出其如刷子般的触手冠, 而在其下面圆形的生殖胞 (无性产生的繁殖体) 被集群的胶状支持结构包围 (自: J.Jullien, 1885)。右: 淡水胶苔藓虫集群的横切面 (自: Brien, 1953)。

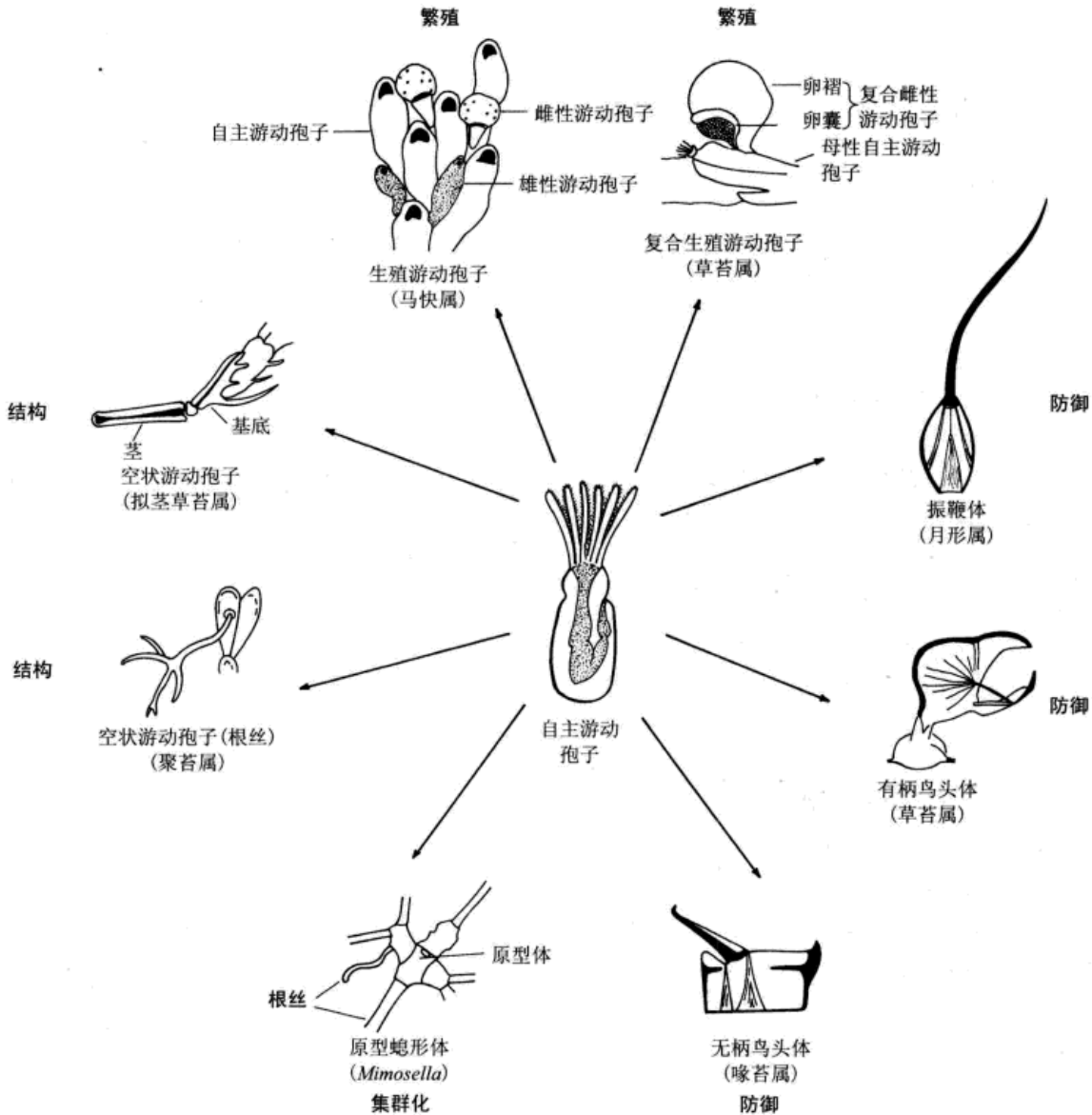


图 19-9 苔藓虫集群中各个体的分化。特化者(异质游动孢子)每一基本类型已由更为原始的自主游动孢子(能进行繁殖和摄食)进化而来。该图给出了异质游动孢子的某些主要类型,也给出了其代表的属名。仅有几类异质游动孢子是在苔藓虫所有物种中都存在的。

396 间游动孢子一起,在结构上往往简化到如此程度,以至于有时要把它们放在进化的各中间阶段进行比较,才能把它们确定为个体而非器官。这些孢子的存在导致西伦(Silen, 1942)把外肛动物门游动孢子(即个体)的最终结构确定为:由体壁包围形成的体腔。还有其他一些形态类型存在。在空腔属(*Diplosolen*)和孔盖属(*Trypostega*)的集群中,空状游动孢子是自主游动孢子在发育上受阻的复制物,现在还不清楚它们的功能(如果有的话)。外肛动物集群的奠基成员[称为原型体(ancestrula)]往往首先形成生殖根

节段,也能形成复合游动孢子。如伍拉科特和齐默尔(Woolacott 和 Zimmer, 1972)指出的那样,外肛动物目(Eurystomata)草苔属和其他成员的圆形抱袋或卵室不只是一变异的游动孢子。卵室由两部分组成:肉褶(是由母性生殖游动孢子体壁外翻形成的)和外(钙化)壁(是由靠近母性个体的自主游动孢子衍生出的一独特空状游动孢子形成的),胚胎就是在这两部分间进行发育的。在外肛动物,每一物种共有的异质游动孢子(其中包括繁殖特化者)不超过4类或5类。

关于异质游动孢子的结构、胚胎起源和进化，一直是赖兰（1970）、波德曼和奇萨姆（1973）以及奇萨姆（1973）和西伦（1975）深入研究评论的课题，但对它们行为的研究却相对较少。值得注意的一个例外是卡夫曼（1971）对草苔属有柄鸟头体的研究工作。只从这种鸟头体的解剖学上作推测，它们是防御特化者，但其防御的有效性却是相当有限的：它们能捕获具有许多附属肢的、在长度上为 0.5~4 毫米的小动物，或者是在直径上小于 0.05 毫米的像蠕虫那样的小动物。实际上这意味着，这种鸟头体的关键作用是：防止甲壳动物的筑管钩虾（tube-building gammarid）

落在集群上。超出这一范围的大多数动物，其中包括污染生物的幼虫和大多数潜在捕食者，这种鸟头体都很难应付。在斯科夫（1973）的开拓性论文中，已对苔藓虫动物的多态现象作了一般的生态学分析。根据职别的工效学理论（见第 14 章），唇口类多态物种一般在稳定的环境中（特别是在热带大陆架和深海环境中）发生的频率最高。异质游动孢子的一些最高级形式，也是集中在这些地区。斯科夫的上述这些相关关系，不管在细节上是否做出了正确的解释，都合乎逻辑地指明了下一步研究苔藓虫动物自然史时的方向。



397 社会昆虫在数量上和多样性上的绝对优势向我们提出了挑战。巴西森林1平方千米内的蚂蚁物种超过了世界上灵长类的所有物种数,食根蚁的一个集群的工蚁数要多于非洲所有的狮子和大象数。在生物量和能量消耗方面,社会昆虫要超过大多数领域生境中的脊椎动物。尤其是蚂蚁,作为无脊椎动物的主要捕食者,要超过鸟类和蜘蛛。在温带地区,蚂蚁和白蚁,作为土壤和落叶层的疏松运输者,是蚯蚓的竞争者,但在热带,这些昆虫要远远胜过后者。

昆虫提供了一系列丰富的社会组织给生物学家进行研究和比较。通过像对集蜂、泥蜂和胡蜂这样一些类群的研究,充分显示了社会进化的过程。在每一进化级上有许多物种,使得对它们可进行统计抽样、计算方差和偏相关。但这一课题仍处于初级阶段。对于大多数社会性的属在行为上尚未进行研究,所以我们只能对这些属的集群组织进行大致推测。蚂蚁是研究的一个主要例子,已用双名法命名进行过描述的蚂蚁物种接近8000个,据布朗(蚂蚁分类的主要权威)估计,至少还有4000个蚂蚁物种尚待发现;而在文献中报道发现新物种的速度来看,似乎比他估计的蚂蚁物种要多。也许现存蚂蚁物种有1.2万个,则凡进行过较仔细研究的物种少于100个或少于1%,而进行过完全系统研究的不足10个。蚂蚁物种约有270个属(Brown, 1973),这些属代表着总体单位,当进行比较研究时可获得最大益处。我判断其中只有49个属已进行了仔细的社会生物学方面的调查研究,并且在大多数情况下,可以想象,这些研究限制在很窄的范围内^①。剩余的220个属的知识,几乎是来自其自然史的短篇论文,很少涉

及它们的社会行为。也许其中的半数除知生境和巢址外,其他的一无所知。社会昆虫的其他主要类型,即白蚁、社会蜜蜂和社会黄蜂也已经有较好的研究。

因此,尽管有如下事实,即已出版发行的论文专著数在社会黄蜂达3000,白蚁达1.2万,蚂蚁达3.5万、社会蜜蜂达5万(Spradbery, 1973),但是昆虫社会生物学的发展大体上取决于未来的情况。398 这方面研究者的数量、出版物的出版速度和知识的增长,全都处在指数增长的早期阶段。昆虫学家也开始按如下逻辑顺序提出了这方面的一些中心问题:

昆虫社会生活的独有品质或特征是什么?

昆虫社会是如何组织起来的?

导致更为高级的社会组织的进化步骤是什么?

社会进化的原动力是什么?

这些问题在我的早期著作《昆虫社会》中已有相当系统的阐述,对于较完善的解释请读者参阅该书。有关社会蜂类的问题(Michener, 1974),尤其是蜜蜂(Chauvin等, 1968)、社会黄蜂(Kemper和Dohring, 1967; Richards, 1971; Spradbery, 1973)和白蚁(Howse, 1970; Krishna等, 1969, 1970),在有关文献中还可得到更详细和专门的说明。这章的以下部分给出昆虫社会生物学的概要:首先对上述问题做出些可能的部分答案,接着对一些关键类型的行为做出更为系统的说明。

什么是社会昆虫?

“真正”的社会昆虫,或在学术上更正式地称呼真社会昆虫,包括全部蚂蚁、全部白蚁和较为高度组

^① 社会生物学方面经仔细研究的蚂蚁49个属是:蜜蚁属、钝刺蚁属、爪蚁属、褶刺蚁属、角蚁属、针通蚁属、细质蚁属、齿蚁属、游蚁属、钳蚁属、尼蚁属、矛蚁属(其中包括异蚁属)、谜蚁属、伪蚁属、红蚁属、农蚁属、触蚁属、收蚁属、大头蚁属、扁蚁属、细胸蚁属、劫蚁属、四怜蚁属、全蚁属、雄势蚁属、圆颚蚁属、卑蚁属、火蚁属、切叶蚁属、心节蚁属、举腹蚁属、毒螫蚁属、杆须蚁属、瘤蚁属、田鼠蚁属、平地蚁属、弯背蚁属、粗蚁属、尖蚁属、植菌蚁属、灵蚁属、虹蚁属、微细蚁属、织蚁属、文蚁属、鼻蚁属、蚁属、牧蚁属和木工蚁属,参考文献见表20-2。——作者注

织的蜜蜂和黄蜂。这些昆虫，作为一个类群，具有 3 个共同性状的特征：① 在抚育幼年昆虫时，同一物种的个体相互协作；② 存在繁殖上的分工，即或多或少的不育个体替繁殖能力旺盛的巢窝同伴劳动；③ 至少存在能为集群提供劳动的两个重叠世代，所以子代在其生活周期的某一阶段能帮助亲代。这就是大多数昆虫学家具体定义真社会的 3 个特征性状。如果我们注意到这些性状有可能彼此独立发生时，那么就较容易在其中一个或两个性状的基础上定义前社会 (*presocial*) 水平。“前社会”是指还未达到真社会时，除了有性行为之外，其他社会行为有一定程度的表达。在这一广泛的分类范围内，可以识别出一系列的较低社会阶段，而这些阶段以矩阵形式定义于表 20-1。通过密切地检查上述那样的矩阵形式，可以领悟由诸如像惠勒 (1923, 1928)、艾文斯 (1958) 和米琴纳 (1969) 这样一些老练的昆虫学家，在进行多年工作后所重建的合乎逻辑的社会进化。在社会进化的副社会 (*parasocial*) 顺序，属于同一世代的成体在不同程度上相互帮助。在其最低水平，它们只可能是群居的，即它们在筑巢穴时是协作的，但在抚育同巢穴幼雏时是分开的。在其下个拟(似)社会 (*quasisociality*)

水平，抚育同巢穴幼雏是协作的，但每一雌性仍在其生命的某一阶段进行产卵繁殖；在半社会 (*semisocial*) 水平，拟社会水平的协作通过新添一个真正的工职而得到增强，换句话说，集群中的某些成员没有繁殖能力；最后，当半社会集群成员存活时间足够长，而使两代或更多代成员可重叠和协作时，就完成了真社会的 3 个基本特征性状，我们把这样的物种 (或集群) 看成是真社会。由米琴纳及其同事研究蜜蜂的一条可能进化途径，可以精确地预测这一社会进化的副社会顺序。

社会化程度的另一个顺序，亚社会顺序，包含着亚社会 (*Subsocial*) 各阶段。在这一情况下，母亲和其子代之间的密切关系日益增加。在最原始水平，母亲抚育子代一段时间，但子代在成熟之前母亲就分离了。因此有可能，当子代成熟时母亲仍还活着，可以为母亲照管其他的幼仔。类群中有部分成员成为永久工职时，就获得了真社会 3 个特征性状的最后一个性状。惠勒和随后多数研究者都相信，蚂蚁、白蚁、社会黄蜂和至少少数几类社会蜜蜂是随着亚社会顺序的途径进化的。

在表 20-2 列出了真社会昆虫并很简要地总结了它们的习性。它相当清楚地表明，作为一个生态学对策，真社会化已获得了压倒优势的成功。把昆虫集群想象为如下的扩散有机体是有效的：其重量从小于 1 克到多达 1 千克，其个体数从约 100 到 100 万或更多。它如同变形虫那样的动物，在数平方米的固定领域内觅食；如普通路边蚁 (*Tetramorium caespitum*)，一个集群的平均工蚁数约为 1 万，总重约 6.5 克和控制着约 40 平方米的地面。美国收获蚁 (*Poyonomyrmex badius*)，为个体较大的物种，其集群平均有 5 000 工蚁，总重 40 克和占领数十平方米的领域。所有这样的“超级有机体”中最大的是非洲食根蚁 (*Dorylus wilverthi*) 集群，它可有多达 2 200 万工蚁，总重超过 20 千克，其群队在 4~5 万平方米的领域范围内巡逻。独居的臀钩土黄蜂 (与现存蚂蚁在进化上关系最近)，比较起来只不过是整个昆虫的极小部分。类似地，白蚁的进化等级高于蟑螂。隐角蟑螂 (其高级的亚社会形式接近白蚁的祖先) 这一物种的丛聚形式尤其不明显，只限于北美和北亚的某些地区存在这一形式。只有社会蜜蜂和社会黄蜂的物种，其中间的各进

表 20-1 在昆虫中显示中间的副社会顺序和亚社会顺序而导致最高组织形式 (真社会) 的不同社会化程度

社会化程度	社会特征性状		
	协同抚育 同巢幼雏	职别 分工	世代 重叠
副社会顺序			
独居	-	-	-
群居	-	-	-
拟(似)社会	+	-	-
半社会	+	+	-
真社会	+	+	+
亚社会顺序			
独居	-	-	-
原始亚社会	-	-	-
中间亚社会 I	-	-	+
中间亚社会 II	+	-	+
真社会	+	+	+

化级才能同其物种的真社会形式相竞争。它们提供的一系列形式，足以推导出—完整的进化途径。

昆虫社会的组织

一个物种一旦达到了真社会的阈值，有两种互补方式可推进物种的集群组织：通过增加工职的数量和特化程度；通过扩大使集群成员相互协作的通信密码。这一表述是如下权威说法对昆虫的表述：社会，就像一个个体和确实像任何一个控制系统那样，是通过其组织各部分的分化和整合而进化的。在第 14 章，我不够明显地推出了一个法则：进化中有增加职别的趋势，直至单一职别负责单一任务。对于社会昆虫的许多物种，可能还未达到职别数的理论限度，但大多数的高级形式逼近这一限度的程度是，在工职内可辨别的功能类型数往往可达 5 个或更多，可能往往超过 10 个。对这一估值含糊性的原因是简单的。职别可以是身体形态（体形）的，即这些职别是建立在个体间永久的解剖学差异基础上的；或者，职别可以是暂时的，这意味着，个体通过其发育的不同阶段而以不同的方式服务于集群。换句话说，对于后一种情况，个体在其生命期间不只属于一种职别。固执者可能难以把发育阶段称为职别，但工效学理论的解释，会表明为什么必须这样定义。

在蚂蚁中，依体形可发现有三种基本的职别，且成员全是雌性的：工蚁、兵蚁和蚁后。我把它们说成是基本的，乃是因为它们通常（但不总是）以明显可

以区分的形式存在，而没有其他中间任何类型的职别。只是在最不确切的意义上，雄性才成为一附加“职别”。在雄性内，还没有发现过真正职别的多态现象。在下蚁属 (*Hypoponera*) 中的某些物种可产生两种形式的雄性，但甚至在这些情况下，两种形式也没有共存于一个集群。兵蚁往往是指较大的工蚁，与之共存的体型较小的简称工蚁。一个物种中凡有兵蚁，则也会有（较小的）工蚁。与兵蚁相比，工蚁更为“多才多艺”，其典型工作是觅食、筑巢穴、照顾同巢伙伴和其他日常事务。在许多物种中，兵蚁在一定程度上也帮助工蚁工作；但在大多数情况，它们是巢穴的保卫者和作为液态食物储存的活容器（见第 14 章）。在许多社会寄生物种丧失了整个工职这一职别；而在少数自由生活物种，尤其是在原始的猛蚁亚科 (*Ponerinae*)，蚁后已完全被工蚁或类似工蚁替代。只有少数物种，才发现上述 3 种雌性职别在一起。但是，所有蚂蚁物种都产生不少雄性，以作为正常集群生活周期的一部分。

在进化过程中，以不同的（往往是明显的）方式使这些职别精细化。有时衍生出的形式与其祖先形式没有什么相似性，例如棘蚁属 (*Acanthomyrmex*) 的兵蚁，其细小的躯体，部分地缩卷在其大头底下，或形成行军蚁那样的大而奇特的蚁后。有时，一些中间类型也连接着三种基本的雌性职别：在工蚁和蚁后间的拟工蚁；在小工蚁（工蚁）和大工蚁（兵蚁）间的中间型工蚁。

表 20-2 社会昆虫概况

分类学类型	自然历史和社会行为	作者
膜翅目（黄蜂、蚂蚁、蜜蜂） 泥蜂总科（泥黄蜂） 泥蜂科 泥蜂亚科 大翅瘦蜂属及其他	分布全球。多数泥蜂物种为独居。大翅瘦蜂 (<i>Trigonopsis cameronii</i>) 为群居：直至 4 个雌蜂协作筑一大巢，但同巢幼雏仍分别抚育。	W. G. Eberhard (1972)
短柄泥蜂亚科 小刺蜂属及其他	分布全球。多数短柄泥蜂物种为独居，小刺蜂 (<i>Microstigmus comes</i> , 中美洲) 多达 11 个雌性协作建造和保卫一个群居巢。初步证据表明，其中一个雌性产卵，而其余的为工蜂。因此该物种为半社会或原始真社会昆虫。	Matthews (1968a, b)

续表

分类学类型	自然历史和社会行为	作者
方头泥蜂亚科 方头泥蜂族 方头泥蜂属、孤垂泥蜂属等	分布全球。多数方头泥蜂物种为独居。属于一个世代的粗泥蜂 (<i>Moniaecera asperata</i>) 有 2~3 个雌蜂同巢群居, 但抚育幼雏没有协作。须角泥蜂 (<i>Crossocerus dimidiatus</i>) 也有类似行为。	Evans (1964) Evans 和 Eberhard (1970), Peters (1973)
节腹泥蜂族 节腹泥蜂属等	分布全球。在红节腹泥蜂 (<i>Cerceris rubida</i>), 多达 5 个子代雌蜂与其母蜂协同保卫巢穴, 但仍分开抚育自己的幼雏。	Grandi (1961)
胡蜂总科 (胡蜂) 壶巢胡蜂科 壶巢胡蜂亚科 踝羸胡蜂属、白钩胡蜂属、细唇胡蜂属、疼痛胡蜂属、翼唇胡蜂属及其他: 陶蜂和有关类型。	几乎分布全球。多数物种独居, 但少数物种相互为幼雏提供食物, 即属于亚社会物种。角质黄蜂 (<i>Synagris cornuta</i>) 甚至把猎物浸软后, 直接喂给幼虫。	Evans (1958) Evans 和 Eberhard (1970)
胡蜂科 狭腹胡蜂亚科 狭腹胡蜂属、真狭腹胡蜂属、平滑狭腹胡蜂属、短腹胡蜂属	分布在从印度到新几内亚岛 (西太平洋)。亚社会昆虫, 把猎物浸软后直接喂给幼虫。在短腹胡蜂属 (<i>Parischnogaster</i>) 的某些物种, 女儿至少暂时与母亲住在一起, 在这里新建蜂房和抚育它们自己的后代。至少在短腹胡蜂属的一个物种还有劳动分工, 即未受精的雌蜂起着工蜂的作用; 但这两职别的遗传关系仍不清楚。	E.X.Williams (1919) Iwata (1967) Yoshikawa 等 (1969)
长足胡蜂亚科 铃腹胡蜂族 铃腹胡蜂属	分布在从非洲到亚洲热带、新几内亚岛、澳大利亚。雌蜂集群表现拟 (拟) 社会形式, 雌性至少有工蜂和蜂后的暂时分工。	Yoshikawa (1964) Iwata (1969) Spradbery (1973)
异腹胡蜂族 异腹胡蜂属、针腹胡蜂属、异短腹胡蜂属、 <i>Apoica</i> 属、柄腹胡蜂属、纸胡蜂属、合巢胡蜂属及其他: 异腹胡蜂	分布在非洲、亚洲和 (特别是) 新大陆热带地区。所有物种表现真社会形式, 雌蜂有蜂后和工蜂两职别 (至少在功能上不同)。许多新大陆物种已发展了高级社会组织, 这以有体形上不同的职别和有大大个头而生活时间长的集群为标志。蜂巢往往结构精细, 这表明经过仔细“设计”以能很好抵御蚂蚁和其他捕食者的入侵。集群通常用分群方式扩增: 多余的蜂后带领部分工蜂迁入新巢。	Richards 和 Richards (1951) Richards (1969) Evan 和 Eberhard (1970) Pardi 和 Piccioli (1972) Schremmer (1972) Spradbery (1973)
长足胡蜂族 长足胡蜂属: 纸黄蜂	分布全球。有 150 余物种, 为原始真社会。有时分离出作为“哇状长足胡蜂属” (<i>Sulcopolistes</i>) 的 4 个物种是寄生在长足胡蜂属 (<i>Polistes</i>) 一个物种上的社会寄生蜂。集群通常有一个蜂后或有一小群蜂后 (属于同一世代), 但有时会通过分群扩增集群 (在热带物种)。其他情况见本章。	Pardi (1948) Delourance (1957) Yoshikawa (1963) Eberhard (1969) Yamane (1971) Guiglia (1972) Spradbery (1973)

401

续表

分类学类型	自然历史和社会行为	作者
胡蜂亚科 胡蜂属、前胡蜂属、黄胡蜂属：大黄蜂、胡蜂	分布在欧亚大陆、北非和北美，而在东亚具有最大多样性。所有物种是高级真社会形式，具有体形上不同的蜂后和工蜂，集群有数百或数千个成体，具有精细的纸板巢和高级形式的化学和听学通讯。胡蜂属 (<i>Vespa</i>) 和黄胡蜂属 (<i>Vespula</i>) 的 6 个物种是同一属成员的社会寄生昆虫，而黑尾胡蜂 (<i>Veopa mandarinia</i>) 在一定程度上捕获其他胡蜂物种的幼虫。其他情况见本章。	Ishay 等 (1967) Kemper 和 Dohrig (1967) Guiglia (1972) Ishay 和 Landau (1972) Spradbery (1973)
蚁总科 蚁科 “蚁复合群” 黄蚁亚科 黄蚁属	仅有化石；美国、加拿大和俄罗斯地区的白垩纪已知最原始的蚂蚁，它是蚁复合群 (<i>myrmecoid complex</i>) 和独居臀钩土黄蜂之间的桥梁。	Wilson 等 (1967) G.Dlusski (个人通讯)
402 蜜蚁亚科 蜜蚁属和其他：喇叭蚁或喇叭狗蚁	现存属有澳大利亚和新加里东幕的蜜蚁属 (<i>Myrmecia</i>) 和澳大利亚的拟蜜蚁属 (<i>Nothomyrmecia</i>)。其他的属是以化石的形式在欧洲和南美洲的第三纪早期发现的。在形态学上，是蚁复合群最原始的成员。现存物种是高级真社会昆虫，在蚁后和工蚁职别间具有良好发育的体形差异，集群具有数百或数千个成体和复杂的化学通讯形式。但是同其他蚁比较，蜜蚁类有某些原始社会性状：集群奠基的蚁后仍然觅食；产生第一窝时，幼虫有一定程度的运动能力，而工蚁不反哺食物给其他个体等。其他情况见本章。	Wheeler (1933) Haskins 和 Haskins (1950) Haskins (1970) Gray (1971a, b) Wilson (1971a) *
伪蚁亚科 伪蚁属、厚蚁属、四猛蚁属和 <i>Viticicola</i>	分布在全球热带地区，其中包括澳大利亚。体形细小，且几乎专为树栖形式。有些物种与植物，如金合欢树、 <i>Barteria</i> 和 <i>Vitex</i> 有专性共生关系，以使它们免受草食昆虫和草食哺乳动物的侵害。幼虫在其头部下体腹部有特化囊，以便工蚁把食物放入其内。	Janzen (1967, 1972) Wilson (1971a)
长颈蚁亚科 灵蚁族 灵蚁属及其他	唯一已知的现存小灵蚁 (<i>Aneuretus simoni</i>) 只限于斯里兰卡。化石物种在美国和欧洲的渐新世已有发现。考虑到物种 <i>A.Simoni</i> 是从较古老的灵蚁类衍生出来的，所以其在社会生物学上基本不同于臭蚁亚科其余的成员。工蚁这一职别，分裂成较小的和较大的两个亚职别，集群大，化学通讯 (包括臭迹系统) 相对高级。	Wilson 等 (1956)

续表

分类学类型	自然历史和社会行为	作者
长颈蚁族 长颈蚁属、棘变蚁属、下蚁属、僧蚁属等	下蚁属 (<i>Hypoclinea</i>) 为世界性分布; 其他的属限于澳大利亚或新大陆热带地区。集群很大, 往往生活在由长长的臭迹连在一起的多个巢穴中。至少在下蚁属, 臭迹也用来作为觅食路线的通讯部分, 借此到达同翅类昆虫产生的蜜露源和其他的食物源。臭蚁属 (<i>Dolichoderus</i>) 和僧蚁属 (<i>Monacis</i>) 这些新大陆特有的属也是专门树栖的, 螫刺被化学物质替代, 而这些物质大多是由蚁腺分泌的类萜烯化合物, 用来逐退对手和为巢穴同伴报警。偶尔为体大而结实的蚂蚁。	Wheeler (1910) Kempf (1959) Wilson (1971a)
细蚁族 细蚁属	分布在澳大利亚和新加里东地区。蚂蚁大而细长, 存在无翅、拟工蚁的蚁后, 在较大工蚁中也存在完善的职别。螫刺退化但仍具有功能。	Wheeler (1910, 1934)
微细蚁族 微细蚁属、巢蚁属、小巢蚁属、同蚁属、矛蚁属、 <i>Forelius</i> 、虹蚁属、 <i>Liometopum</i> 、巧蚁属和其他; 包括阿根廷蚁和食肉蚁类 (<i>Iridomyrmex detectus</i> 和其他类似的澳大利亚物种)。	分布全球, 在澳大利亚、新几内亚岛和新大陆特别多并具有多样性。集群从大到很大, 往往占有多个巢穴, 巢穴间用持续时间长的通讯臭迹连接。通讯臭迹也引导寻找食源, 其中包括由同翅类昆虫产生的蜜露源。像在臭蚁族那样, 螫刺已被化学“报警-防御”系统替代。工蚁体型为小到中等, 体柔软, 行动敏捷。	Wheeler (1910) M.R.Smith (1936) Blum 和 Wilson (1964) Markin (1970) Benois (1973)
蚁亚科 象蚁族 象蚁属	分布于澳大利亚。相对原始的树栖蚁类, 巢在树枝或其他地方的洞穴中。工蚁分大、小两个职别。其自然史所知甚少。在这些和其他的蚁亚科蚁类, 螫刺已被甲(蚁)酸替代, 后者是由从螫刺器官分离出的特化毒腺分泌的。	Wilson (1971a)
基索蚁族 基索蚁属	分布于亚洲热带, 已知起源于欧洲渐新纪。相对原始的树栖蚁, 工蚁具有大、小两个亚职别。其自然史所知甚少。	Wheeler (1910) Wilson (1971a)
长颚蚁族 长颚蚁属	分布亚洲热带地区。食肉蚁类, 具有张开时大于 180° 和关闭时形如弹环圈的上颚。在热带雨林土壤中筑巢。其自然史的其他方面所知甚少。	Wilson (1971a)
植蚁族 植蚁属、毛舌蚁属、 <i>Notoncus</i> 属、原毛蚁属	毛蚁属在南美温带; 其余的属在澳大利亚。个体大小中等, 栖息土壤, 集群中等到很大。植蚁属某些物种收获种子。	W.L.Brown (1955, 1973)

403

续表

404

分类学类型	自然历史和社会行为	作者
<p>斜结蚁族 斜结蚁属、<i>Acantholipis</i>、高臀蚁属、 文蚁属</p>	<p>高臀蚁属 (<i>Acropyga</i>) 分布在从亚洲到澳大利亚的热带地区和新大陆热带区; 其特点是生活在地下, 盲眼, 与生活在根部的同翅类昆虫相伴; 在某些地区, 数量之多可成为农业害虫。其余各属限于旧大陆; 大多在地上觅食, 在体形、大小和生态学上都不同。</p>	<p>Bunzli (1935) Weber (1944) Steyn (1954) E.S.Bronn (1959)</p>
<p>织蚁族 织蚁属: 织蚁</p>	<p>分布在亚洲到澳大利亚热带地区; 还有赤道非洲。起源于欧洲的渐新世和肯尼亚的中新世。大的、进攻型的树栖蚁类。工蚁用幼虫丝把叶紧系在一起而筑巢; 工蚁用其上颚夹住幼虫作为织梭沿着叶边缘前后编织。工蚁分大、小两种职别: 前者觅食, 后者抚育。</p>	<p>Ledoux (1950) Way (1954a, b) Sudd (1963) Wilson 和 Taylor (1964) Wilson (1971a)</p>
<p>蚁族 蚁属、刺蚁属、倭蚁属、田蚁属、 <i>Paratrechina</i>、牧蚁属、拟田蚁属等</p>	<p>分布全球。作为蚁科的优势类型与木工蚁族相当; 也是最大和最具有多样性的一族。大而昼出夜息的蚁属 (<i>Formica</i>), 其中包括寄生或使其他物种沦为奴隶的物种, 是许多适应类型中的一种类型。当蚁属开发利用时, 牧蚁属 (<i>Polyergus</i>) 和红蚁属 (<i>Rossomyrmex</i>) 是专门的奴隶。刺蚁属 (<i>Acanthomyops</i>) 显然是暂时寄生在田蚁属 (<i>Lasius</i>) 上; 在其独立生活期间, 集群是由大量的生活在地下的盲眼工蚁组成的, 在这里与在根部的同翅类昆虫为伴。短刺蚁属 (<i>Brachymyrmex</i>) 是由很小的蚁类组成; 有些物种在地上觅食, 有些是专门在地下觅食。拟田蚁属 (<i>Pseudolasium</i>) 的工蚁分成一些亚职别, 但其他物种的工蚁却是单态的。还有许多其他例子可以用来引证说明: 蚁族属内往往发生身体形态和社会系统的巨大变异。</p>	<p>Wilson (1955a, 1971a) Sudd (1967) Wing (1968) W.L.Brown (1973) Francoeur (1973)</p>
<p>木工蚁族 木工蚁属、热蚁属、<i>Opisthopsis</i>、刺 蚁属; 木工蚁属中某些物种称木工蚁</p>	<p>木工蚁属 (<i>Camponotus</i>) 是所有蚂蚁属中最大和分布最广的一属, 在陆地和树上都可发现。它比大多数蚁族表现出更多的生态学和行为学的多样性。几乎木工蚁属的全部物种都是多态的, 显然具有大、小两个亚职别。工蚁大和集群相对普遍, 在某些情况下含有数百或数千个成体。刺蚁属 (<i>Polyrhachis</i>) 是具有大的单态属。其物种分布从非洲到澳大利亚。热蚁属和 <i>Opisthopsis</i> 属的单态形式只限存在于澳大利亚。</p>	<p>Sudd (1967) Sanders (1970) Levieux (1971) Wilson (1971a) Benois (1972) Holldobler 等 (1974)</p>

续表

分类学类型	自然历史和社会行为	作者
<p>“猛蚁复合群” 猛蚁亚科 钝刺蚁族 钝刺蚁属等</p>	<p>全球分布的钝刺蚁属 (<i>Amblyopone</i>) 是蚂蚁最原始的类型之一, 且是“猛蚁复合群”内的最原始类型。集群小, 组织松散, 土壤中的巢结构简陋。蚁后和工蚁间的差异在蚁类中是典型的, 但在发育上很不完全。通讯表现原始。由单个蚁后建立集群, 蚁后周期性地离巢外出捕获猎物。有时工蚁杀死其幼虫作为猎物。绳蚁属 (<i>Myopopone</i>), 分布从亚洲热带到新几内亚岛, 具有类似习性。澳大利亚的爪蚁属 (<i>Onychomyrmex</i>), 已独立进化成行军蚁行为, 其中包括流浪生活和集团式攻击猎物以征服大的昆虫。匙蚁属 (<i>Mystrium</i>) 和锯蚁属 (<i>Prionopelta</i>) 这两属的生物学所知甚少。</p>	<p>W.L.Brown 等 (1970) Haskins (1970) Gotwald 和 Levieux (1972)</p>
<p>伸张蚁族 伸张蚁属等</p>	<p>伸张蚁属 (<i>Ectatomma</i>, 新大陆热带地区)、棘刺蚁属 (<i>Acanthoponera</i>, 新大陆热带)、曲蚁属和异刺蚁属 (<i>Gnamptogeny</i> 和 <i>Heteroponera</i>, 新大陆热带和印度-澳大利亚地区) 和褶刺蚁属 (<i>Rhytidoponera</i>, 从亚洲热带到澳大利亚) 的个体大小从中等到大的都有, 具有中等大小集群和相对高级的社会组织。阴隐蚁属和长蚁属 (<i>Discothyrea</i> 和 <i>Proceratium</i>) 是形成小集群和捕获蜘蛛卵的隐秘型蚂蚁。可能在中生代晚期, 由切叶蚁亚科产生了原始的伸张蚁族。</p>	<p>W.L.Brown (1957, 1973) Wilson (1971a)</p>
<p>盲切叶蚁族 盲切叶蚁属</p>	<p>分布新大陆热带地区。其自然史所知甚少。集群为中等大小, 往往在树皮皮下成群觅食。</p>	<p>Brown (1965, 1973)</p>
<p>猛蚁族 猛蚁属等</p>	<p>是猛蚁亚科中最具多样性和最为繁盛的一族。分布全球的猛蚁属 (<i>Ponera</i>) 和下猛蚁属 (<i>Hypoponera</i>), 是由一些生性胆小的小蚁组成, 在朽木和土壤中以组织松散的集群生活, 靠弹尾目昆虫和其他小节肢动物为食。尽管它们很繁盛, 但对它们的行为仍所知甚少。分布于热带的隐刺蚁属 (<i>Cryptopone</i>), 在行为上甚至更为隐秘。在旧大陆地区, 形成由中等到大集群物种的属有: 穴猛蚁属 (<i>Bothroponera</i>)、短刺蚁属 (<i>Brachyponera</i>)、双刺猛蚁属 (<i>Diacamma</i>) 和虹蚁属 (<i>Myopias</i>), 它们形成较大的和显然有较好组织的集群。虹蚁属以其捕食的极端特化而著称: 某些物种仅靠千足虫为生; 另外一些物种以甲虫或蚂蚁等为生。细质蚁属 (<i>Leptogenys</i>) 的蚂蚁纤细, 能快速运动, 分布在热带地区。许多物种形成小到中等大小的集群, 捕获土鳖 (等足类甲壳动物); 其他物种形成大到巨大的集群, 行为类似行军蚁, 以纵列成群捕获白蚁或其他节肢动物。扁小蚁属 (<i>Simopelta</i>) 的行为也类似行军蚁, 袭击其他蚂蚁的集群; 新大陆热带地区的钻木蚁属 (<i>Termitopone</i>) 和巨刺蚁属 (<i>Megaponera</i>) 以及非洲大蚂蚁的其他一些属都有相同的情形, 它们以白蚁为生。齿蚁属 (<i>Odontomachus</i>) 和高穴蚁属 (<i>Anochetus</i>) 分布在热带地区; 这些蚂蚁为食肉性, 利用如同夹子样的大颚捕获猎物。</p>	<p>Wheeler (1936) Wilson (1955b, 1958a, c, 1971a) LeMasne (1956b), W.L.Brown (1965 和其参考文献 1973, 1975) Gotwald 和 Brown (1966), Colombel (1970a, b) Haskins 和 Zahl (1971) Levieux (1972)</p>

405

406

续表

分类学类型	自然历史和社会行为	作者
扁门蚁族 扁门蚁属	分布在热带。行动敏捷, 往往为树栖蚁。其生物学所知甚少, 往往以捕食白蚁为生。	W.L.Brown (1952a, 1975) Wilson (1971a)
柱蚁族 柱蚁属	分布在新大陆热带地区。小集群筑巢于朽木和植物洞穴中, 以白蚁为生。其另外的自然史不清楚。	W.L.Brown (1975)
角蚁族 角蚁属、 <i>Leptanilloidas</i> 、 <i>Simopona</i> 、 <i>Sphinctomyrmex</i>	角蚁属 (<i>Cerapachys</i> , 分布在热带地区) 和 <i>Sphinctomyrmex</i> 属 (分布于旧大陆热带地区) 蚂蚁对其他蚂蚁物种进行集团式攻击, 而后者成为前者的专门猎物。	Wheeler (1936) Wilson (1958a, b) W.L.Brown (1975 和个人通讯)
棘列蚁族 棘列蚁属	分布在新大陆热带地区。集群的巢在土壤中, 以白蚁为食。	W.L.Brown (个人通讯)
瘦残蚁亚科 瘦残蚁属	分布热带地区。在行为上表现像行军蚁的高度隐秘的小型蚁类, 但其生物学几乎不知。	Wilson (1971a)
行军蚁亚科 行军蚁族 矛蚁属: 食根蚁或旧大陆行军蚁	分布在旧大陆热带地区。高级行军蚁。矛蚁属 (<i>Dorylus</i>) 类, 攻击白蚁和范围广泛的其他节肢动物。其集群在社会昆虫中是最大的, 偶尔超过 2 000 万工蚁。	Wheeler (1922) Rainier 和 Van Boven (1955) Schneirla (1971) Wilson (1971a) Raignier (1972)
谜蚁族 谜蚁属: 行军蚁或旧大陆行军蚁	分布在旧大陆热带地区。高级行军蚁, 多数捕食黄蜂和其他蚁类物种。	Wilson (1964, 1971a) Schneirla (1971)
游蚁亚科 游蚁族 游蚁属、钳蚁属、尼蚁属: 行军蚁 或新大陆行军蚁	分布在新大陆热带地区。高级行军蚁。集群通过集团攻击其他节肢动物 (尤其是社会黄蜂和蚂蚁) 取得食物。有关其他情况见本章正文。	Borgmeier (1955) Schneirla (1971) Wilson (1971a) W.L.Brown (1973)
小蹄蚁族 小蹄蚁属: 行军蚁或新大陆行军蚁	分布新大陆热带地区。行军蚁。形态学上相对原始, 其行为不清楚。	Gotward (1971) Schneirla (1971)
切叶蚁亚科 扁蚁族 扁蚁属、棒蚁属	扁蚁属 (<i>Molissotarsus</i>) 分布于非洲和马达加斯加岛。形成中等大小集群, 其巢在直立树的树皮中, 与介壳虫相伴。棒蚁属 (<i>Rhopalomastix</i>) 生活在亚洲热带地区, 其生物学尚不清楚。	Delage-Darchen (1972)
切叶蚁族 (广义) 红蚁属、 <i>Aphaenogaster</i> 、心节蚁属、 <i>Chelaner</i> 、细胸蚁属、弯背蚁属、收蚁属、卑蚁属、蜜蚁属、寡蚁属、大头蚁属、 <i>Pheidologeton</i> 、农蚁属、 <i>Pristomyrmex</i> 、火蚁属、四怜蚁属、三雕蚁属、真收蚁属等	分布在全球。是蚂蚁中最大的和生态学上最具多样性的一族。大多数的属是单态的, 但其他的属, 其工蚁职别表现一定程度的差异; 少数的, 如寡蚁属 (<i>Oligomyrmex</i>) 和大头蚁属 (<i>Pheidole</i>) 表现强烈的二态现象。大多数物种一般是食虫的昆虫, 同时也吸取蜜露; 但是收蚁属 (<i>Messor</i>)、农蚁属 (<i>Pogonomyrmex</i>)、真收蚁属 (<i>Veromessor</i>) 和卑蚁属 (<i>Monomorium</i>) 的许多成员以及少数其他的属, 由于在很大程度上依赖种子为生, 已成为收获蚁。	Ettershank (1966) Cole (1968) Wilson (1971a) W.L.Brown (1973)
沟蚁族 沟蚁属、 <i>Blepharidatta</i> 、 <i>Wasmannia</i>	分布在新大陆热带地区。 <i>Wasmannia</i> 属形成具有多个蚁后的大集群, 其小工蚁利用臭迹通讯。	Wilson (1971a)

407

续表

分类学类型	自然历史和社会行为	作者
植菌蚁族 植菌蚁属、尖蚁属、 <i>Apterostigma</i> 、弯背蚁属、粗蚁属等；真菌共生蚁；植菌蚁属和尖蚁属也都称为切叶蚁	分布在新大陆热带和暖温带地区。工蚁培养和取食特定的共生真菌。栽培真菌的基质依属而变；弯背蚁属 <i>Cyphomyrmex</i> 属和粗蚁属 (<i>Trachymyrmex</i>) 专门使用昆虫粪便；切叶蚁属 (<i>Atta</i>) 和尖蚁属 (<i>Acromyrmex</i>) 是切割新鲜的叶和花等。	Weher (1966, 1972) Martin 和 Martin (1971) Wilson (1971a) Cherrett (1972) Martin 等 (1973)
裂蚁族 裂蚁属 <i>Caloptomyrmex</i> <i>Mayriella</i>	分布于旧大陆、澳大利亚。小到中等集群。裂蚁属 (<i>Meranoplus</i>) 以种子为生，其余属的行为知道得很少。	Wilson (1971a)
蛙沟蚁族 蛙沟蚁属	分布在旧大陆热带地区。树栖；其生物学几乎不知。	Bolton (1974)
头角蚁族 头角蚁属、次隐蚁属、原隐蚁属、全隐蚁属	分布在新大陆热带地区。全为树栖。多数物种有多态工蚁职别。在某些情况下，它们分成极小和极大工蚁。极大工蚁利用它们的盾形头保卫巢的入口。杂食性，广泛依赖于昆虫和其他小动物的腐尸。	Kempf (1951, 1958) Creighton 和 Gregg (1954) Wilson (1971a)
举腹蚁族 举腹蚁属	分布于全球。最大属之一，在旧大陆热带地区尤其数量多和变异广。集群大小从中等到很大，生活在土壤或树栖(依物种而异)。腹部呈心脏形，可以折叠到头部，通过非功能螫刺得以分泌毒液。工蚁利用发达的臭迹系统寻觅昆虫和蜜露为生，其臭迹系统来自两后腿的胫节腺的分泌物。	Soulie (1960a, b, 1964) Buren (1968) Leuthold (1968a, b) Hocking (1970)
盗蚁族 盗蚁属	分布在热带地区。为大而厚的盗甲蚁类，巢筑在朽木中，小集群，明显以白蚁为食。这一相对罕见的类型的生物学在其他方面知道甚少。	Wilson (1971a) W.L.Brown (个人通讯)
毒螫蚁族 毒螫蚁属、棘列蚁属、 <i>Colobostruma</i> 、 <i>Epopostruma</i> 、 <i>Mesostruma</i> 、顎食蚁属、田鼠蚁属、瘤蚁属等	全球分布；特别在热带量多且多样。较为原始的属，其中包括南美洲的毒螫蚁属 (<i>Daceton</i>) 和澳大利亚的顎食蚁属 (<i>Orectognathus</i>)，蚁大小从中等到大蚁，它们在开阔地捕食多种节肢动物。形态学上较为高级的属小而隐秘，它们捕食身体比较软的节肢动物，尤其是弹尾目昆虫。	W.L.Brown (1952b, 1973) W.L.Brown 和 Wilson (1959) Wilson (1963b) W.L.Brown 和 Kempf (1969)
基鳞蚁族 基鳞蚁属等	限于新大陆热带地区的基鳞蚁属 (<i>Basiceros</i>) 具有大而行动缓慢的蚁类，它们捕食白蚁。 <i>Eurhopalothri</i> 属和 <i>Rhopalothrix</i> 属(分布于热带地区)是由小而隐秘的蚁类组成，至少其中一个属捕食小而体软的节肢动物。	W.L.Brown 和 Kempf (1960)
蜜蜂总科(蜜蜂) 小花蜂科 集蜂亚科 集蜂属：汗蜂	大多数物种显然为独居。旧大陆某些物种为群居，也许甚至进入拟社会或半社会。	Michener (1974)
隧蜂亚科 AUGOCHLORINI 族 <i>Augochlora</i> <i>Augochloropsis</i> 、 <i>NeocoRynura</i> 等；汗蜂	主要分布在新大陆，特别是热带地区。大多数物种独居，但其余的表现不同为不同程度的群居、半社会或原始真社会行为。群集小。	Michener (1974)

408

续表

409

分类学类型	自然历史和社会行为	作者
隧蜂族 隧蜂属、喜蜂属、集蜂属、林蜂属、毛蜂属、 <i>Paralictus</i> 、拟喜蜂属、 <i>Sphecodes</i> 和其他汗蜂	全球分布，由大量物种组成。 在新大陆地区有被 <i>Augochlorini</i> 族替换的趋势。大多数物种独居；但少数群居，且其中许多是原始真社会形式。偶尔有些真社会物种的蜂后和工蜂有明显的差别，且形成有数百个成员的多年生集群；但绝大多数是单态的和形成小的、生命期相对短的集群。 <i>Paralictus</i> 和 <i>Sphecedis</i> 是非社会巢寄生。	Sakagami 和 Michener (1962) Ordway (1965, 1966) Batra (1966, 1968) Knerer 和 Atwood (1966) Michener (1966a, b, 1974) Knerer 和 Plateaux-Ouenu (1967a, b) Michener 和 Kerfoot (1967) Sakagami 和 Hayashida (1968) Wille 和 Orozco (1970) Eeckword 和 Eickwort (1971, 1972, 1973a, b) Plateaux-Quenu (1972, 1973) Brothers 和 Michener (1974)
地蜂科 地蜂亚科 地蜂属和少数其他较小的属	主要分布在北温带。多数物种独居；少数处在副社会顺序进化中（可能为群居阶段）。	Michener (1974)
毛地蜂亚科 毛地蜂属、丽蜂属、 <i>Meliturga</i> 、 <i>Nomadopsis</i> 、 <i>PeNurginus</i> 、粪蜂属等	分布全球。多数物种独居；但毛地蜂属 (<i>Panurgus</i>) 和粪蜂属 (<i>Perdita</i>) 少数物种为群居。	Michener (1974)
切叶蜂科 切叶蜂亚科 切叶蜂族 切叶蜂属、石蜂属、 <i>Chelostoma</i> 、 <i>Hoplitis</i> 、壁蜂属和其他	分布全球。绝大多数物种为独居；但石蜂属 (<i>Chalicodoma</i>) 和壁蜂属 (<i>Osmia</i>) 为群居，或者可能进入拟（似）社会。	Michener (1974)
黄斑蜂族 黄斑蜂属等	全球分布。多数物种独居，但 <i>Dianthidium</i> 、 <i>Heteranthidium</i> 和 <i>Immanthidium</i> 属的少数成员为群居。	Michener (1974)
条蜂科 条蜂亚科 外绒蜂族 外绒蜂属、 <i>Paratetrapedia</i> 等	分布在新大陆，特别是其热带地区。外绒蜂属 (<i>Exomalopsis</i>) 的所有物种，据目前所知为集群式，也许为群居。	Michener (1974)
长须蜂族 长须蜂属、 <i>Melissodes</i> 、 <i>Peponapis</i> 、 <i>Svastra</i> 、 <i>Tetralonia</i> 等	分布全球。多数独居，但 <i>Eucera</i> 、 <i>Melissodes</i> 和 <i>Svastra</i> 以集群筑巢，可能是群居。	Michener (1974)
木蜂亚科 芦蜂族 芦蜂属、异族蜂属等；其中主要包括异族蜂类	全球分布。除芦蜂属 (<i>Ceratina</i>) 和 <i>Manuelie</i> 属外的其他所有属限于旧大陆的热带和北温带，构成所谓的异族蜂类 (<i>allodapine bees</i>)。 <i>Eucondylops</i> 属、寄食蜂属 (<i>Inguilina</i>) 和 <i>Nasutapis</i> 属是社会寄生在其他的异族蜂类上。 <i>Halterapis</i> 属和上述两个非异族蜂的属是独居的，其余的非异族蜂是亚社会或原始真社会形式。其他情况见本章正文。	Skaipe (1953) Sakagami (1960) Michener (1961a, 1962, 1966d, 1971, 1974)

续表

分类学类型	自然历史和社会行为	作者
木蜂族 木蜂属等：木蜂和其他	遍及全球热带和暖温带地区。独居，少数物种偶尔有拟（似）社会行为。	Michener (1974)
蜜蜂科 熊蜂亚科 长舌花蜂族 长舌花蜂属、 <i>Eulaema</i> 、 <i>Euplusia</i> 等：兰花蜂 (<i>orchidbees</i>)	分布在新大陆热带。物种（其中许多具有明显的金属光泽）有不同独居、群居或拟（似）社会形式。在拟社会形式，巢内很少多于 20 只，雌蜂通常少于 10 只。	Dodson (1966) Roberts 和 Do-dson (1967) Zucchi 等 (1969) Michener (1974)
熊蜂族 熊蜂属、拟熊蜂属：熊蜂	主要分布在北温带；大多数适应于寒冷气候。熊蜂属 (<i>Bombus</i>) 的物种几乎全是原始真社会。拟熊蜂属 (<i>Psithyrus</i>) 是社会寄生在熊蜂属上。其余情况见本章正文。	Sladen (1912), Plath (1934) Free 和 Butler (1959) Sakagami 和 Zucchi (1965) Michener (1974)
蜜蜂亚科 无螫针蜂族 无螫针蜂属、 <i>Dactyurina</i> 、盗蜂属、 <i>Meliponula</i> 和无刺蜂属；无螫（刺）蜂或无螫刺蜜蜂	分布热带地区。特别在新大陆更是丰富多样。所有物种个体成活期超过一年和呈现高度社会化，蜂后和工蜂具有很明显的差异，具有很大的集群（偶尔有数以万计的成年蜂），具有复杂的巢（其构型依物种而异），以及精细的化学、听觉通讯系统。还未发现有社会寄生蜂，但盗蜂属 (<i>Lestrimelitta</i>) 的物种偷盗其他无螫刺蜂的储存食物。	Schwarz (1948) Michener (1961b, 1974) Ker 等 (1967) Nogueira-Neto (1970a, b) Sakagami (1971) Willc 和 Michener (1973)
蜜蜂族 蜜蜂属 (<i>Apis</i>)。有 4 个物种：东方箱蜂 (<i>A.cerana</i>)；2 个巨大蜜蜂 (<i>A.dorsata</i> 和 <i>A.florae</i>)；普通蜜蜂或西方箱蜂 (<i>A.mellifera</i>)。它们是真蜜蜂或螫针蜜蜂	原来只限于分布在欧洲、亚洲和非洲，但西方箱蜂通过人工引种现已扩散全球。所有 4 个物种都是高度社会化，蜂后和工蜂具有很明显的差异，集群中的成员数以万计，具有精细的巢结构和高级的通讯形式，其中包括摇摆舞。其他有关情况见本章正文。	Von Frisch (1954, 1967) Lindauer (1961) Chauvin (编辑, 1968) Morse 和 Laigo (1969) Michener (1973, 1974)
等翅目（白蚁） 澳白蚁科 澳白蚁属	分布于澳大利亚；在欧洲和北美洲也发现渐新纪和随后的第三纪化石。唯一现存物种 (<i>Mastotermes darwiniensis</i>) 到目前为止是最原始的生活物种。其他有关情况见本章正文。	Gay 和 Calaby (1970)
木白蚁科 木白蚁属、钙白蚁属、雕白蚁属、新白蚁属、雏白蚁属等：干木白蚁	全球分布。在行为和行动上相对原始。之所以称干木白蚁，是因为其集群的巢通常在木材，而不是在土壤中；而巢穴是由界限不明的通道组成。若虫参与集群劳动。在以后阶段，它们成为拟工蚁 (<i>Pseudergates</i>)；后者可转化成兵蚁或繁殖蚁职别。至少有 8 只兵蚁的头部发育成塞子形状，它们借此把巢的入口处封住。其他有关情况见本章正文。	Emerson (1969) Bess (1970) Krishna (1970) Weesner (1970)
草白蚁科 草白蚁亚科 草白蚁属、微草白蚁属、 <i>Anacantho-termes</i> ：收获白蚁	主要分布在非洲，但已扩散到亚洲中东和热带地区。为相对原始的物种，形成在地面组巢的大集群。大眼工蚁在地面觅食草料和种子，储存在特定的巢室中。	Bouillon (1970) Rocnwal (1970) Lee 和 Wood (1971) Watson 等 (1972)

411

续表

分类学类型	自然历史和社会行为	作者
垩白蚁亚科 垩白蚁属	根据(北美)拉布拉多半岛发现的1亿年前的白垩纪中期的化石,它和蚂蚁中黄蚁亚科的化石一起,是已知最老的附昆虫。	Emerson (1967)
原白蚁亚科 原白蚁属、初原白蚁属、 <i>Hodotermopsis</i> 、 <i>Porotermes</i> 、 <i>Zootermopsis</i> : 湿木白蚁	分布在欧洲、亚洲和北美洲暖温带地区。非成熟形式几乎由拟工蚁组成,它们参与集群劳动并能转化成兵蚁和繁殖蚁。巢筑在潮湿的朽木中,由界限很不分明的通道组成。	Castle (1934) Krishna (1970) Stuart (1970) Weesner (1970) Lee 和 Wood (1971)
鼻白蚁科 鼻白蚁属、 家白蚁属、 杂白蚁属、 沙白蚁属、 散白蚁属、 <i>Schedorhinotermes</i> 等	分布全球。该科集中了许多属和物种;在形态学职别发育和社会行为上,基本介于最原始白蚁(澳白蚁科、木白蚁科)和“高级”白蚁(白蚁科)间的中间型。散白蚁属(<i>Reticulitermes</i>)深入到北美洲和欧洲北部,有时在木材中形成大的扩散集群,有时存在原始的和附属的繁殖职别。非洲和亚洲阿拉伯半岛的沙白蚁属(<i>Psammotermes</i>)最远渗透到干旱的沙漠地区,取食于动物粪便和干木材。至少鼻白蚁属(<i>Rhinotermes</i> , 新热带地区的一个属)的某些成员,其巢筑在范围广泛的雨林地区。在澳大利亚,家白蚁属(<i>coptotermes</i>)某些物种的集群有数百万个成员,它们建起大的小丘(仅仅鼻白蚁类是这样),是林木业的严重害虫,甚至危及成活树木。亚洲物种 <i>C.formosanus</i> 通过人类偶尔扩散到世界许多地方,它们破坏建筑、公用木质杆材和其他木质结构建筑。	Araujo (1970) Bess (1970) Gay 和 Calaby (1970) Harris (1970) Weesner (1970) Emerson (1971)
锯白蚁科 锯白蚁属	锯白蚁属的唯一已知物种 (<i>Serritermes serrifer</i>), 发现于在巴西的 <i>Cornitermes</i> 属所筑起小丘的巢壁上。	Araujo (1970)
白蚁科 白蚁属、 <i>Ahamitermes</i> 、棘白蚁属、角白蚁属、 <i>Cubitermes</i> 、镰白蚁属、 <i>Labiotermes</i> 、大白蚁属、鼻白蚁属、 <i>Phiotermes</i> 、近歪白蚁属、 <i>Copritermes</i> 、喙白蚁属、合白蚁属等: 高等白蚁	分布全球。在进化上是高级的极大类型,占已知白蚁的75%。兵蚁的形态差别很大,是分类学家多用来进行分类和系统发育研究的基础。极端类型包括: 鼻白蚁[如在鼻白蚁属(<i>Nasutitermes</i>)的兵蚁], 从头部喷形器官可喷出滴状液; 如近歪白蚁属(<i>Pericapritermes</i>)的兵蚁用如手指紧抓的强力把其扭卷的顎松开; 等等。这些白蚁物种的生态学辐射程度也是值得注意的; 除了较“常规”的适应类型外, 还有专门的真菌生长适应类型 [大白蚁属(<i>Macrotermes</i>) 和大白蚁亚科的其他成员]; 在 <i>Ahamitermes</i> 属、 <i>Incolitermes</i> 属和白蚁属 (<i>termites</i>) 中的物种, 只生活在宿主白蚁的巢壁中, 等等。其他有关情况见本章正文。	Araujo (1970) Bouillon (1970) Krishna 和 Weesner(编辑, 1969, 1970) Roonwal (1970) Ruelle (1970) Lee 和 Wood (1971) Maschwitz 等 (1972) Sands (1972)

412

虽然只有少数蚂蚁物种的工蚁可分成在身体上有差异的亚职别,但迄今的所有研究表明,它们随年龄经历了复杂的生理和行为的变化。这些变化导致了由一种暂时职别到另一种职别的转变。奥特(1958)对

欧洲木蚁(*Formica polyctena*)的分析是一种典型情况: 每一工蚁,当完全限于集群内时,其活动都是不偏倚地为集群所有成员服务的;或者是为给定职别或给定生命阶段所有成员服务的。工蚁约用 1/2 的时间休息,

而另一 1/2 的时间从事一定的社会活动或觅食。工蚁从其茧羽化后,至少有 50 天的时间花在巢内服务上,德国研究者把这种巢内服务者称为内勤者 (*Innendienst*)。内勤者的工作包括照料同巢幼雏、蚁后和其他成年工蚁,处理巢内的死猎物 and 负责巢内清洁。虽然少数内勤者专门从事其中的一两项工作,但大多数内勤者在一定时间内要做其中多数或全部工作。约 50 天以后,大多数工蚁转化成永久性的外勤者 (*Aussendienst*),在这期间它们觅食和筑巢。筑巢时还可有进一步的分工:有些工蚁集中在巢内挖洞穴,有些为巢项备料。行为的个体发育,在内容和时间上都随个体有很大变化。例如,许多工蚁在整个内勤期间全然不照料同巢幼蚁。

在内勤者期间,工蚁卵巢中有卵,在这期间末,卵的重吸收开始;进入外勤者时,卵的重吸收完成。其他可以想象的变化发生在若干外分泌腺。例如,集中在巢内挖洞穴的工蚁,其颚腺中的核要比其他工蚁的大。当许多这类微小的变化发生时,蚂蚁随着年龄不同进行的劳动分工,即年龄劳动分工 (*age polyethism*) 显得极复杂。实际上,社会行为的所有分类都已证明有一定程度的变化;当以组合形式观察时,许多分类形成了不同的模式。

甚至蚂蚁的幼虫阶段也可作为一种职别,尽管事实上多数蚂蚁中的幼虫不能活动。在许多蚂蚁物种中,幼虫的唾液腺向成体分泌唾液。过去认为,幼虫这一行为只是排除液态废物;但现有可靠证据表明,这种唾液具有营养价值,并在某些情况下对集群组织起着重要作用。例如,法老蚁 (*Monomerium pharaonis*) 的工蚁,当接近其幼虫唾液时可长时间防止干化,而曲细胸蚁 (*Leptothorax curvispinosus*) 的蚁后不断地吮吸这种唾液,即蚁后在向唾液取食是没有什么疑问的。

在系统发育上虽然白蚁与蚂蚁无关,但白蚁已进化的职别系统在若干主要方面与蚂蚁明显相似。与蚂蚁一样,白蚁已有兵蚁职别,为保卫集群,其在头部结构和行为这两方面都是高度专一的;已有的小工蚁职别,其数量在集群中占优势,其形态在物种间相似,而其行为是多功能的。在系统发育上最为高级的白蚁物种中,由于身体差异产生的职别数量要稍多于相同进化水平上的蚂蚁职别,但是个体的平均特化程度是相同的。最后,高等白蚁已发展成的暂时劳动分工,

基本上与蚂蚁的相似。

它们间也存在着差别。白蚁的中性职别是由两性组成的,而不像蚂蚁那样,其中性职别只由雌性组成;而且在白蚁,不存在只为交配而生存和交配后就程序化死亡的“雄性”白蚁。蚂蚁幼虫如同蛴螬,除了能生物合成营养物外,不能对集群付出劳动;而未成熟的白蚁是能活动的若虫,在形式和行为上与成熟阶段的白蚁没有根本的不同。在较为原始的蚂蚁中,若虫要为集群劳动;换句话说,存在雇用“童工”的问题。在高等白蚁(白蚁科)中就不存在这一情况;在这里,白蚁的非成熟形式完全依赖于分化良好的工蚁职别的照料。最后,在白蚁中,当把主要繁殖者从集群除去后,一般会出现一系列的“补充繁殖者”,即出现一些可育的但无翅的两性个体。这种“补充繁殖者”的出现,在一些极端情况下为白蚁的生存提供了一定程度的潜在可能性,而这种情况在蚂蚁和其他的社会膜翅目昆虫很少碰到。

在社会蜜蜂和黄蜂中,职别获得了广泛的表现。在原始的真社会集蜂、职别的出现仅仅是形态上相似成体间的心理或精神差异,但在少数物种的职别具有若干明显的蜂后和工蜂二态现象的形式。在普通蜜蜂 (*Apis mellifera*) 中,蜂后和工蜂间存在着明显的形态和生理差异,而个体的职别是由以下两个因素间复杂的相互作用决定的,即由在对饲育工蜂的信息素调节行为和喂给幼虫的特定食物间的相互作用下决定的。其次,至少在无刺蜂属 (*Nelipona*) 中一个无刺蜂物种的一个类群,其职别在有关类群存在的常规生理差异的基础上,又附加了遗传控制。普通蜜蜂的大多数系统发育进化,在社会黄蜂的进化中都有类似情况(最为明显的例外是前者创建了遗传控制)。社会蜜蜂和黄蜂不同于蚂蚁和白蚁之主要方面在于:前者都没形成很明显的工蜂亚职别。的确,具有大集群的社会蜜蜂和黄蜂物种,表现了与多数高级蚂蚁和白蚁相类似的劳动分工;但是,后者的劳动分工部分是建立在身体差异的亚职别基础上,部分是建立在程序化的、暂时劳动分工基础上,而大多数蜜蜂和黄蜂,几乎全是建立在暂时劳动分工基础上的。

蜜蜂和黄蜂也能识别出某些其他进化趋势。在进化过程中,当集群大小增长时,蜂后和工蜂职别间的一些差异在扩大,中间类型在消失,而蜂后的行为已日益变得更为特化,成为寄生。蜜蜂和无刺蜂已达到

了极限阶段，其蜂后决不通过自己首先建立集群，并且使自己退化到只不过是一部产卵机器的状态。与这一趋势相关的，在集群的权力结构方面也有些细微的变化。在原始的社会类群，特别是集蜂、熊蜂和原始的长足胡蜂，蜂后通过对其姐妹、女儿和侄女的攻击行为保持着优势地位。在较为复杂的社会物种，是通过抑制性的信息素进行繁殖控制的。

虽然蜜蜂和黄蜂在形态学(差异)的亚职别可以说几乎不存在(与蚂蚁和白蚁相比较)，但个体大小的效应确实存在：在给定集群的个头较大的成员一般负责觅食，而较小的成员照料巢内幼蜂和负责巢内清洁。在蜜蜂，较大的个体会使自己较快地通过行为的各正常个体发育阶段，而最终限定在主要是进行觅食的阶段中。贯通真社会各高级水平的进化过程，已存在着产生更为精细的暂时劳动分工的一些模式，而最为极端的情况又是蜜蜂和无刺蜂中存在的情况。这一暂时劳动分工(像蚂蚁和白蚁中的一样)的典型顺序是从巢内工作(照料幼雏和清洁)到外出觅食；据我所知，业已报道的只有一个例外，即日本纸蜂(*Polistes fadwigae*)，其很不明显的暂时劳动分工是按以上相反方向进行的。

社会昆虫通讯的方式多种多样，令人印象深刻。这些方式包括：轻拍、摩擦、抚摸、紧抓、触觉、尝味和吹气，以及释放出化学物质，这导致出现了从简单的识别到募集和报警的不同反应。我们必须对上述方式进行补充，补充的往往是具有精细的、有时甚至是很稀奇的：液态食物中信息素的交换，导致职别发育的抑制；只是为了作为食物而产生和交换“营养”卵；通过附近其他集群成员的存在而加速或抑制集群成员的工作；存在不同形式的首领和顺从关系；存在程序化控制和同类自残现象，等等。

为了掌握这一课题的全面情况，以下三个概念是有用的。首先，社会昆虫中多数通讯系统是建立在化学信号基础上的。已知的视觉信号是稀少且简单的，在某些类群中，特别是白蚁和洞穴蚂蚁，视觉信号在集群的日常生活中根本不起作用。社会昆虫对通过空气传播的声音很不敏感，且在任何重要的通讯系统中都与它无关。但许多物种对通过基质传递的声音极为敏感，不过只是在有限的范围内(主要是在攻击和发警报期间)明显地利用它。可调节声音的信号，在高级无刺蜂的无刺蜂属(*Melipona*)和蜜蜂中，对募集

成员有作用的这种声音，使工蚁参与到摇摆舞行列。触觉通讯在昆虫集群中是普遍应用的，但是它一直没有形成能传递更高信息负荷的类似莫斯那样的系统(也许在黄蜂的首领和交哺控制是例外)。

相反，涉及臭迹或嗅觉的化学信号，几乎与每一类型的通讯都有联系。在1958年，我认为通过解析腺体分离出的分泌物，就可能提供以前似乎难以处理的社会行为的分析方法：“蚂蚁的复杂社会行为，大部分似乎是由化学感受器调节的。如果假定，蚂蚁的‘本能’行为是以与其他了解得较清楚的无脊椎动物相应行为的类似方式组织起来的，那么一个有用的假说似乎是假定存在一系列‘释放剂’。在这一情况下，由蚂蚁个体分泌出的各化学物质引起了同一物种其他成员的各特定反应。出于研究的目的，它还可进一步用来推测：这些释放剂至少部分是由腺体分泌产生的，并在腺体库中有累积和储存趋势”(Wilson, 1958d)。随着每次有机物微量分析的改良而允许从分泌物中进行分离和测定，新的证据就会支持上述假设。信息素[卡尔森和布特南特(Karlson和Butenandt, 1959)首先称为化学释放剂]，根据其接受的部位可分类到嗅觉或味觉信息素。根据它们的作用不同，也可区分为释放剂效应或原初效应：前者包括整个由神经系统调节的经典刺激反应(因此根据定义在动物行为学家看来，刺激是“释放剂”)；在后者中，内分泌和生殖系统都会引起生理变化。在后一种情况中，身体在一定意义上说，对于新的生物学活动是“原初的”，并当存在合适的刺激时，它会随着信息储存库的变化而发生反应。释放剂信息素的例子包括工蚁的报警和臭迹物质以及蜂(蚁)后的吸引气味，而了解最为清楚的原初信息素包括由白蚁蚁后和蚁王分泌的、抑制若虫发育成与自己相同职别的物质。一种信息素可以具有释放剂效应，也可具有原初效应：9-酮-十一碳烯双酸(蜜蜂蜂后产主要“蜂后物质”)吸引雄蜂和抑制工蜂建造蜂后的蜂房(释放剂效应)。它也抑制工蜂卵巢的发育(原初效应)。现在的证据都表明，信息素在昆虫社会的组织中起着中心作用。

第二个概念是，在独居和前社会昆虫业已存在的行为模式中，大多数通讯系统都是类似的。巢的建筑便是一个合适的例子。原始的蚂蚁、白蚁和社会黄蜂筑的巢并不比许多与其有关的独居的昆虫更复杂。原始的社会蜜蜂的巢还往往比其有关的独居蜜蜂更简

单。在进入真社会后,某些进化支产生了精细的巢结构,而其进化途径是容易追踪的。在熊蜂和黄蜂社会中,起着关键作用的首领等级系统,在许多独居昆虫物种(其中至少包括少数膜翅目昆虫)的领域行为中有其先驱雏形。昆虫对同巢幼雏的精细抚育(高级社会的标志),是属于昆虫若干目的许多亚社会物种的先驱对幼雏抚育逐渐进化来的。在许多情况下,报警物质只是简单变化的防御分泌物;而臭迹物质与某些独居膜翅目昆虫用作雄性婚飞路线标记的臭迹物质是类似的。米琴纳·布洛瑟和卡姆(1971)已得出结论:在原始的社会集蜂中,“社会整合的机制(导致了劳动分工和职别分化)几乎都与其独居祖先的行为特征相联系,并且偶尔还出现共同栖居巢穴的现象”。依多数生物学家观点,甚至蜜蜂摇摆舞的各成分都有其祖先或先驱:天蚕蛾可调节的摇摆行为的持续时间是随着飞行距离而变化的,因此这类类似于蜜蜂摇摆舞的“直线运动”;饥饿中的伏蝇(*Phormia regina*)得到一小滴糖水后的定向“舞蹈”;某些社会昆虫被置于黑暗垂直平面上时,由阳光定向转到重力定向的能力。

最后是关于昆虫社会通讯的第三个概念。社会生命的显著特征是,通过通讯方式从极简单的各单体模式整合起来所呈现的集团现象。如果通讯本身作为离散现象处理,那么整个问题就容易分析了。目前在昆虫社会容易识别的 9 类反应如下:

1. 报警;
2. 简单吸引(复合吸引 = “组装”吸引);
3. 募集,使新成员到新食源地或新巢址;
4. 修饰,其中包括帮助蜕皮修饰;
5. 交哺(口腔液或肛门液的交换);
6. 固态食物颗粒的交换;
7. 类群效应:增强给定的活动(促进)或抑制给定的活动;
8. 识别,包括巢穴同伴和特定职别成员的识别;
9. 职别决定,通过抑制或刺激以决定之。

上述大多数类别已在本书其他部分(特别是第 3 章和第 8~10 章),及早先引证过的专论中研究过了。

昆虫中高级社会进化的原动力

关于昆虫中真社会的一个最为引人注目的事实

是,膜翅目几乎占据了垄断地位。真社会化(Eusociality)在膜翅目内至少发生 11 次:在黄蜂至少有 2 次——更正确地说,在短腹黄蜂和类黄蜂(vespine-polybiine vespids)至少各一次,也许在小刺蜂属(*Microstigmus*)的泥蜂还有第 3 次;在蜜蜂有 8 次或更多;在蚂蚁至少 1 次,也许 2 次。然而节肢动物门的所有剩余部分,已知进化到真社会的只有另外一生存类群:白蚁。膜翅目社会地位的这一优势现象不可能是巧合的。至少在整个新生代,全部昆虫物种中的近 20%都属于膜翅目。而且,在膜翅目内真社会化只限于有刺黄蜂及其中间类型,以及蚂蚁和蜜蜂;估计它们一共不超过 5 万个现存物种,或者占全球昆虫物种总数的 6%。这一压倒性的系统发育趋势是最重要的线索,我们必须沿着这一线索继续探讨高级社会进化的原动力。

有刺膜翅目进化成真社会物种的趋势可能部分地归结于其具颚的口器,这样就可使它们容易处理各种对象,或者可使有刺雌性便于筑多个巢(它们在巢间作重复往返),或者可使母亲和后代间保持经常紧密的关系。这些,也可能还有一些其他的生物学特征,是真社会进化的必要条件。但是这些条件与节肢动物许多物种的类群(其中包括蜘蛛、蠼螋、直翅目动物和甲虫)都是完全共有的,而这些类群没有一个(只有蟑螂例外,由它进化成白蚁)到达完全的社会化。机遇,还有不同的系统发育枝已经胁迫着大多数类群走向真社会进化的道路;在某些情况下接近了真社会的阈值线,但随后却无端地停止了。

现在,膜翅目进化成功的关键是单倍二倍性,即性别决定的模式;通过这一模式,未受精的卵典型地发育成雄性(因此是单倍体),而受精卵发育成雌性(因此是二倍体)。单倍二倍性是膜翅目的特征。此外,节肢动物其他少数类群也是单倍二倍性的,它们是:某些螨、蓟马和粉虱;介壳虫类昆虫;甲虫类的(*Micromalthus*)属和小蠹属(*Xylosandrus*),也许还有材小蠹属(*Xyleborus*)。有两个研究者已独立提出了在单倍二倍性和真社会产生之间的联系。理查德(1965)认为:单倍二倍性允许雌性对其自己后代性别的控制,已使通向集群化组织变得容易了。这无疑是真的。雄性精子的延期结合(直至交配季节的晚期,精子通过雌性的受精囊管与所有的卵结合)是高

级社会的一个特征,如在一年生集蜂中就是这种情况(Knerer 和 Plateaux-Quenu, 1976b)。可是,集蜂科中许多其他的原始真社会昆虫不具有这一特征,尽管其高级真社会昆虫仍然具有。换句话说,通过母亲的性别控制是高级社会的一般特征,但不是到达完全社会的必要条件。

汉密尔顿(1964)就社会起源创立了使单倍二倍性占有绝对中心地位的一个极为大胆的遗传理论。他根据群体遗传学的传统理论,首先推出了可应用到任一基因型的如下原理:为了使一个利他主义性状得以进化,一个个体丧失的适合度,必须要使其与血缘有关类群的适合度增加而得到补偿,这个补偿因子要大于有关类群相关系数(r)的倒数。如在第4章解释的,相关系数(也称相关度)是共有血缘上相同基因的平均分数:因此,(全同胞)姐妹间的 $r = 1/2$,半同胞姐妹间的 $r = 1/4$;第一表姐妹间的 $r = 1/8$;等等。下面的例子应使上述关系更为具体明确:如果一个个体丧失了其生命或对某一遗传性状是不育的,为了使该性状在进化中得以固定,其姐妹的繁殖速率必须大于原来的2倍,或其半同胞姐妹的繁殖速率大于原来的4倍,等等。个体对其自己适合度和对其所有血缘个体适合度的整个效应(通过对血缘个体相关度的加权处理)称为“广义适合度”。这个广义适合度,如果不考虑血缘

416

个体的情况,就是经典意义上的适合度。汉密尔顿关于利他主义的原理只不过是:当有关血缘个体的适合度增加时,对有关基因型频率增加的基本原理做出了一个更为一般性的说明。

然后,汉密尔顿指出(表20-3):由于膜翅目性别决定的单倍体二倍体模式,使得姐妹间的相关系数为 $3/4$;而母亲和女儿间的相关系数仍为 $1/2$ 。出现这一情况,乃是由于姐妹共享从其父亲那儿接受过来的全部基因(因其父为同型合子),而只共享从其母亲那儿接受过来的一半,即 $1/2$ (平均来说)基因。在每一姐妹全部基因中来自父、母的各占一半,从而两姐妹间具有在血缘上共享基因的平均分数(r)等于

$$\left(1 \times \frac{1}{2}\right) + \left(\frac{1}{2} \times \frac{1}{2}\right) = \frac{3}{4}$$

所以,当母亲活到其雌性后代羽化时,这些后代

通过抚育年幼的妹妹比抚育自己的后代具有更大的广义适合度。换句话说,在其他所有条件相同的情况下,膜翅目昆虫应更可能成为社会昆虫。

上述奇怪的运算,当用到其他的血缘个体时,甚至可得出更为奇怪的结论。例如,考虑雄蜂的期望结果:对于集群其余成员而言,雄蜂应比雌蜂更为自私。之所以这样,是因为在所有条件下(蜂后完全控制工蜂除外),雄蜂期望的繁殖成功率要大于相似大小雌蜂的繁殖成功率(见如下解释)。为了使选择有利于雄蜂利他主义,这样的利他主义提供的有利性,必须大于由雌性提供的类似利他主义的有利性——但这是一个不可能的情况。雄蜂比雌蜂更为自私的这种期望情况在自然界不仅存在,且其存在还只有通过上述的特定理论才能得以解释。雄性行为的自私性是众所周知的,“雄蜂”(drone)这一词意指懒惰、过寄生生活的个体。膜翅目昆虫的雄性不仅对集群不付出任何劳动,而且它们在对集群雌性成员乞讨食物方面也是具有高度竞争力的,在婚飞期间接近雌性时与其他雌性相比也具有相当的攻击力。自然界甚至还提供了一对照实验:白蚁不是单倍二倍体,但在社会进化上却能与膜翅目昆虫相匹敌,其原因在后面会予以讨论。根据上述理论,雄白蚁应不是懒惰者。事实上它们也确实不是。雄白蚁近似构成了工蚁中的半数,担负了半数工作量,对巢内同伴所尽的利他主义义务与其姐妹们同样多。

根据上述理论的第二个不够明显的期望结果是:膜翅目集群的工蜂,对于其儿子和兄弟而言,应更有利于其儿子。换句话说,工蜂应产非受精卵,以及应当照料这些非受精卵而排斥蜂后的非受精卵。这一趋势部分原因是基于如下简单事实:雌性与其儿子的相关系数是 $1/2$,与其兄弟的相关系数是 $1/4$ 。通过姐妹间的关系可增加这一血缘相关便可作如下简单解释。虽然这一结果有些奇怪,但可得到很好的证明。纸黄蜂(Yamanaka, 1928)、熊蜂(Ronaldo Zucchi, 个人通讯)以及蚂蚁中的树蚁属和红蚁属(*Oecophylla* 和 *Myrmica*) (Ledoux 1950; Brian, 1968),其雄性一般是由工蜂(蚁)产的卵发育成的。在膜翅目的社会昆虫中,雄性由工蜂(蚁)产生是一广泛现象;但是,这不是一个普遍现象,例如蚂蚁中的大头蚁属(*Pheidole*)和火蚁属(*Solenopsis*)的工蚁,其卵巢完全丧失了。

表 20-3 在膜翅目类群中血缘关系密切个体间的相互系数 (r)

(自: Trivers, 1975; 根据 Hamilton, 1964 修改)

	母	父	姐妹	兄弟	儿	女	侄或侄女
雌	1/2	1/2	3/4	1/4	1/2	1/2	3/8
雄	1	0	1/2	1/2	0	1	1/4

通过检验单倍二倍体系统内的非对称现象,可更详细和严密地检验血缘选择假说(Trivers, 1975)。用一竞争假说来进行这一检验可能是符合实际的。特别是,布洛塞和米琴纳(1974)以及米琴纳和布洛塞(1974)已经提出:集蜂的真社会行为,是通过某些雌蜂成功地对另外一些雌蜂取得优势地位和控制权而进化的——与通过血缘选择对取得优势地位蜂的“自愿”顺从相反。他们注意到一个原始的真社会蜂物种 *Lasioglossum zephyrum* 的蜂后,是如何利用两个简单的行为控制其他成熟雌蜂的。首先蜂后蓄意地推挤其他成熟雌蜂,这一行为在自然界中表现为攻击行为,具有抑制卵巢发育的效果。最经常受到推挤的是那些具有很大卵巢的个体,即最具有与蜂后竞争潜力的个体。推挤以后是撤退,这时推挤者(蜂后)撤退到巢穴通道内,显然在招引其他蜂跟随之。其结果是把跟随者调动到蜂房附近帮助建造蜂房和提供食物,以供蜂后利用。跟随蜂常常是卵巢高度退化的蜂。根据布洛塞和米琴纳的思路不难想象:如果某些基因型个体对控制巢穴同伴是强力有效的,那么不育职别是可以进化的。亚历山大(1974)已独立地指出(开发假说):这种强力影响,特别是亲本对子代的影响,是昆虫社会进化的普遍因素。

特里维斯已表明,利用单倍二倍体的不对称现象可判别血缘假说和开发假说。根据开发假说,我们可以期望:一个完全控制集群的蜂后,会产生等量干重的繁殖雌性(新的处女蜂后)和雄性。这与原来的费希尔模型相符;而该模型认为,如果在两性中的能量投资相等,即产生的蜂后干重等于产生的雄性干重时,则可期望利润/成本之比为最大(见第 15 章)。可是,在单倍二倍体系统中的血缘选择会导致严重偏离 1:1 的性比。涉及血缘选择的如下两种情况是可能的:

1. 阻止蜂(蚁)后繁殖雄性。如果一只工职(工蜂或工蚁)能帮助其母后抚育女儿(该工职的妹妹),而且还能产生非受精卵而使集群只有该工职自己的

儿子,那么这一工职与其自己的后代(儿子)具有平均相关系数 $r = 1/2$, 与其姐妹和儿子具有 $r = 5/8$ ($3/4$ 和 $1/2$ 的平均)。如果其他的工职同这只产卵的工职合作,它们就会抚育妹妹和侄女,所以它们与其自己后代的 $r = 1/2$ 和与其妹妹、侄女的平均 $r = 9/16$ 。最后通过上述这一安排,蜂(蚁)后也从中受益,因为现在蜂(蚁)后有女儿和孙子,具有平均 $r = 3/8$; 而如果这些工职只留下其自己的后代,那么蜂(蚁)后就只能有孙女和孙子,具有平均 $r = 1/4$ 。但是,如果这些工职把蜂(蚁)后的女儿和儿子全都留下,这种安排仍然是不利的。如果工职确实控制着产生雄性,那么集群中大多数雌性[蜂(蚁)后和非产卵的工职]倾向于在新蜂(蚁)后和雄性中作等量投资。例如,老蜂(蚁)后对新蜂(蚁)后[老蜂(蚁)后的女儿]的 $r = 1/2$, 而对雄性[通过产卵工职的生产而成为老蜂(蚁)后的孙子]的 $r = 1/4$ 。但是,对于每单位投资,雄性的价值依次又是新蜂(蚁)后的 2 倍,因为雄性和女儿的 $r = 1$ 和儿子(通过工职产卵)的 $r = 1/2$, 而新蜂(蚁)后(和其母亲一样)和女儿的 $r = 1/2$ 和孙子的 $r = 1/4$ 。非产卵工职也倾向于作等量投资:这些工职和新蜂(蚁)后的 $r = 3/4$ 而和雄性的 $r = 3/8$, 但(如上所述)对每一单位投资,雄性的价值为新蜂(蚁)后的 2 倍。当产卵工职只产生一定的雄性时,情况就变得复杂了,但特里维斯(1975)已指出:蜂(蚁)后仍倾向于等量投资,而非产卵工职开始倾向于更多地投资于雌性。来自蜂(蚁)后的雄性越多,偏于一方的投资比的矛盾就越尖锐。

2. 允许蜂(蚁)后繁殖雄性但以其他方式控制其比例。纵使允许蜂(蚁)后产生所有的雄性,工职也会抵制蜂(蚁)后达到的最适比例而调节到工职要求的最适比,工职调节的方法是根据卵、幼虫和蛹的性别情况做出不同程度的破坏。其证据是,至少在蚂蚁的细胸蚁属 (*Leptothorax*), 集群增长的速度几乎完全是由工蚁而不是由蚁后决定的(见 Wilson, 1974d)。在全是蚁后产卵的情况下,如果工职由投资兄弟转向姐妹,那么工职的相关系数就由 $r = 1/4$ 转向 $r = 3/4$ 。蚁后(姐妹)和雄性(兄弟)之平衡比应是 3:1; 因为在每克(干重)基础上,当与开始的 $1/3$ 投资平衡时,雄性的期望繁殖成功机会为蚁后的 3 倍。

总之,血缘选择假说可期望工职在一定程度上控

制集群繁殖 [人们甚至可以说在一定程度上它们在“开发”或“剥削”蜂(蚁)后], 有利于蜂(蚁)后繁殖时的投资比在 1:1 和 3:1 之间。如果繁殖在母蜂(蚁)后控制下, 即她在“剥削”工职, 那么比例应是一般的费希尔的比例 1:1。至目前为止研究过的蚂蚁不同物种, 比例明显地大于 1:1, 在许多情况下很接近 3:1 (Trivers, 1975)。

特里维斯这一明显的 3:1 的结果, 是与蚂蚁中进行的血缘选择相符的, 即蚂蚁中的性比是受血缘选择控制的, 而不是受个体选择通过蚁后的优势和开发控制的。不用说, 这两个过程都可能发生作用。事实上, 在原始的社会蜜蜂和黄蜂中优势系统的存在, 就提供了这种可能性: 个体选择的优势和开发确实在起作用。但是, 在像毛虫蜂属 (*Lasioglossum*) 的物种 *L.zephyrum* 中, 其“优势”行为实际能控制到什么程度呢? 这一行为可能只是通讯系统的一部分; 通过这部分, 具有不同能力的个体发挥着自己最适宜的作用, 即发挥着使个体适合度最大化的作用。事实上, 林和米琴纳 (1972) 在研究毛舌蜂属和膜翅目的其他社会昆虫的进化中, 预测到了这样的安置方式。他们观察到工职的早期作用未必是利他主义的, 乃至在血缘选择条件下也是这样。附属的雌性, 通过偷偷地产卵可增加一定量的个体适合度; 如果蜂(蚁)后死亡或离去, 附属雌性也会准备接管主要产卵者的任务。在没有什么机会建筑新巢的环境中, 它们会采用折中方式, 能产生比有新巢时更高的平均子代数。这类协作行为, 可以想象是在缺乏血缘选择条件下的进化。

然而在最终分析中, 甚至把上述“开发”和“折中”的这些参数加入到方程式中, 也只有血缘选择似乎才能解释膜翅目中真社会的统计学优势现象。血缘选择, 仍然是引导各系统发育枝的类群越过真社会阈值和允许在集群水平上进行选择的动力。

尚待指出的是, 虽然白蚁不是单倍二倍体, 但它们具有一个明显的特征而可以提供其社会起源的线索: 除了与其关系紧密的隐角蟑螂外, 它们是依靠共生肠道原生动物的唯一的食木昆虫。像由 L·R·克利夫兰 (L.R.Cleveland, 1934) 首先指出的, 这些原生动物的通过肛门食物从年长个体传到年幼个体的, 这一(安置)方式至少在地位低的社会行为是需要的。克里夫兰认为, 白蚁社会是由需要交换肠道原生动物的联系的摄食社会开始的, 并且在顺序上它与膜翅目

社会进化相反, 只有后者涉及对幼雏的社会照料。在膜翅目(进化)方式中, 通过异常紧密的同胞血缘关系进入真社会, 这在理论上不是必需的。威廉斯 (1957) 在扩展怀特的类群选择理论时 (1945) 证明, 如果同胞类群间的竞争足够强, 那么昆虫中的真社会行为, 其中包括不育的和利他主义职别的形成, 都可得到进化。关键是, 在这一点上白蚁已成功了。这方面的研究成绩是明显的, 生物学者应继续思考使社会进化成为可能的条件。

社会黄蜂

已知的虽只有约 725 个真社会黄蜂物种 (见 Richards, 1971), 但对其行为的研究已不断得到一些很有趣的主要结果。昆虫社会生物学的四个基本发现——职别的营养控制 (P.Marchal, 1897)、在分类学和系统发育研究中行为特征的应用 (A.Ducke, 1910, 1914)、交哺现象 (E.Roubaud, 1916) 和优势行为 (G.Heldman, 1936a, b; L.Pardi, 1940) ——或者完全来自, 或者基本上来自对黄蜂的研究。甚至更为重要的是, 对现存的黄蜂物种, 以最清晰的细节揭示了从独居生活到高级真社会状态的各个进化阶段 (Wheeler, 1923; Evans, 1958; Evans 和 Eberhard, 1970)。

黄蜂中的真社会行为几乎全限于胡蜂科 (Vespidae)。已知的唯一例外是最近在泥蜂 (*Microstigma comes*) 这一物种中发现的原始真社会组织 (Matthews, 1968)。为了对它们和膜翅目其他社会昆虫的进化有一总体认识, 我们考虑图 20-1 中具螫刺的膜翅目 7 个总科的系统发育顺序。这些螫刺类 (像昆虫学家常这样称谓的) 包括严格意义上所指的“黄蜂”。在这一系统发育分类图上也放进了蚂蚁 [蚁总科 (Formicoidea)] ——认为是由臀钩土蜂科 (Tiphidae) 衍生而来, 还放进了蜜蜂 [蜜蜂总科 (Apoidea)] 认为是由泥蜂总科 (Sphecoidea) 衍生而来。胡蜂总科 (Vespoidea) 是由 3 个科, 即大胡蜂科 (Masaridae)、壶巢胡蜂科 (Eumenidae) 和胡蜂科组成的。这些黄蜂往往称为折翅类, 因为它们的成体具有极强的把其翅向折叠的能力; 在狭腹胡蜂类或在大胡蜂科的大多数物种没有这一性状, 而这一性状的缺乏可能是一

衍生特征而不是一个原始特征。通过前翅基部向上向外倾斜辐射的扇形翅脉和结合的翅中脉，还可进一步把胡蜂与其他黄蜂区分开来。由于大多数胡蜂每眼的内缘有一切口，所以一看就可把它们识别出来。

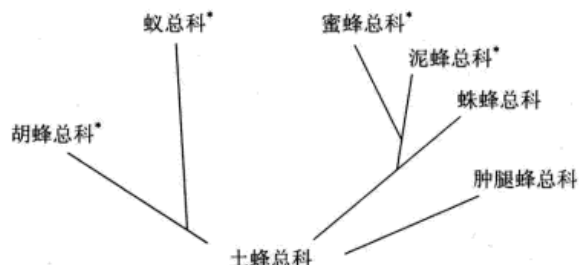


图 20-1 螿刺类膜翅目的进化，在严格意义上它们包括“黄蜂”。星号表示真社会行为在进化上已发生两次或更多次的总科。胡蜂总科和泥蜂总科是黄蜂的两个总科；蚁总科是蚂蚁的总科，蜜蜂总科是蜜蜂的总科（自：Evans, 1958, 经修改）。

长足胡蜂属 (*Polistes*) 的纸黄蜂类是较原始的真社会胡黄蜂；全球（除新西兰和南、北极地区外）共发现 150 个物种，并且在欧洲和北美洲，长足胡蜂属集群的数量要超过所有其他社会黄蜂的集群数量。我们熟悉的北美洲温带地区的棕色纸黄蜂 (*P.fuscatus*) 一直是艾伯哈德 (1969) 进行研究的极好对象。该物种集群为一年生（每一集群的持续时间只有一个温暖的季节）。在美国较冷地区，能够越冬的个体只有蜂后。在夏末和秋季跟短命的雄蜂交配受精后，蜂后就是一些保护地（如房子的内外夹层间和疏松的树皮底下）隐蔽起来越冬。第二年春季，蜂后在进入巢穴之前的若干周内，卵巢开始发育，在这期间蜂后们还常常集聚在阳光下。随后，当卵巢发育进入后期阶段时，各蜂后独自进入旧巢或新巢作为栖息地，其他蜂后接近巢时会受到攻击。

艾伯哈德发现，在（美国）密歇根州的巢中开始
419 只有一只雌蜂；在 5 月份期间观察的 38 个巢中，当各巢只有 1~10 个蜂房时，有 37 个巢中每巢内只有 1 只雌蜂。当巢龄不到 24 小时的条件下，一个巢内有 2 个奠基蜂后。但是，在 6 月末出现第 1 只幼蜂时，绝大多数的奠基蜂后都伴有 2~6 个附属蜂——而越冬的蜂后，由于某种原因一直没有为自己建巢。这些附属蜂，对于奠基蜂后来说，在地位和繁殖能力上通常都是从属的。在行为上，它们的从属性明显表现在：

附属蜂接近奠基蜂后时，蜂后处于优势地位；进行飞行觅食，为奠基蜂后提供反哺食物；奠基蜂后决定产卵。奠基蜂后不仅力图阻止其同伴接近其产的卵，而且还偶尔偷偷进入其未占领的蜂房内偷吃同伴产的卵。后来，附属蜂的卵巢退化。标记试验证明：这样的附属蜂更喜欢与其是姐妹关系的奠基蜂后联合。但是，在集群奠基阶段，它们很容易在集群间往返；并且甚至有少数附属蜂，在建巢中作为从属者工作时，还试图为自己建巢。

经过整个夏季，到初秋，集群开始衰败和解体时成熟群体迅速增长（图 20-2）。从卵到成虫的完全发育平均约需 48 天，所以在一个季节内大致可育出三个连续重叠的世代。在夏季末，一个巢内能育出多达 200 只或更多的成体，但它们的死亡率是相当高的，在一定时间内只有很少部分成活。第一批个体都是工蜂，即都为翅长一般少于 14 毫米和卵巢未发育的雌蜂。到 7 月底，这些工蜂，连同奠基蜂后和可能是原来的附属蜂在一起，形成整个成熟群体。工蜂负责集群的全部工作：寻找昆虫猎物、花蜜和筑巢碎木料、在巢边缘建立新蜂房、照管抚育集群中的幼雏和非工蜂成体。在 8 月初，开始出现雄蜂和“蜂后”（能够越冬的体形大的雌蜂）；这些纯粹的繁殖形式，在秋季开始整个地替换工蜂。它们基本上是过着寄生生活。当它们在数量上增加时，就会对集群生活起日益增长的破坏作用。工蜂以攻击的方式对待雄蜂；在 8 月中雄蜂的数量达到峰值时，驱赶雄蜂是巢中行为的一个明显特征。

约在 8 月中旬，棕色纸黄蜂 (*Polistes fuscatus*) 的雄蜂开始离巢，聚集在已废弃的旧巢上。随后，雌蜂开始加入这些雄蜂群。交配发生在阳光能照射到的地方，而这些地方就是在以后用来作为越冬的洞穴附近或洞穴内。冬季开始时雄蜂死亡；受精的雌蜂单个越冬，等到第二年春天来临，重新开始新的集群生活周期。

长足胡蜂属集群生活周期，就黄蜂的社会生物学来说，说明了其中的一个重要概念。因为在冯·伊赫林 (von Ihering, 1896) 时代就反复注意到：热带物种的巢倾向于由多个奠基者蜂后创建，而温带物种的巢倾向于由独居越冬的单个奠基者蜂后创建。在某些热带的异腹胡蜂族中看到了上述第一类型的极端发展。这里，通过形态学上相似个体离开旧巢的分群而开始

形成新集群。胡蜂亚科的温带物种表现了上述第二类型的极端发展；这里，在春季总是通过形态学上很不相同的单个可育蜂后开始形成新集群。这一概念的扩

展（但不是这一概念的基本部分）是：热带分群物种的集群具有多功能的多个蜂后，但温带分群物种的集群只有一种功能的蜂后。

420

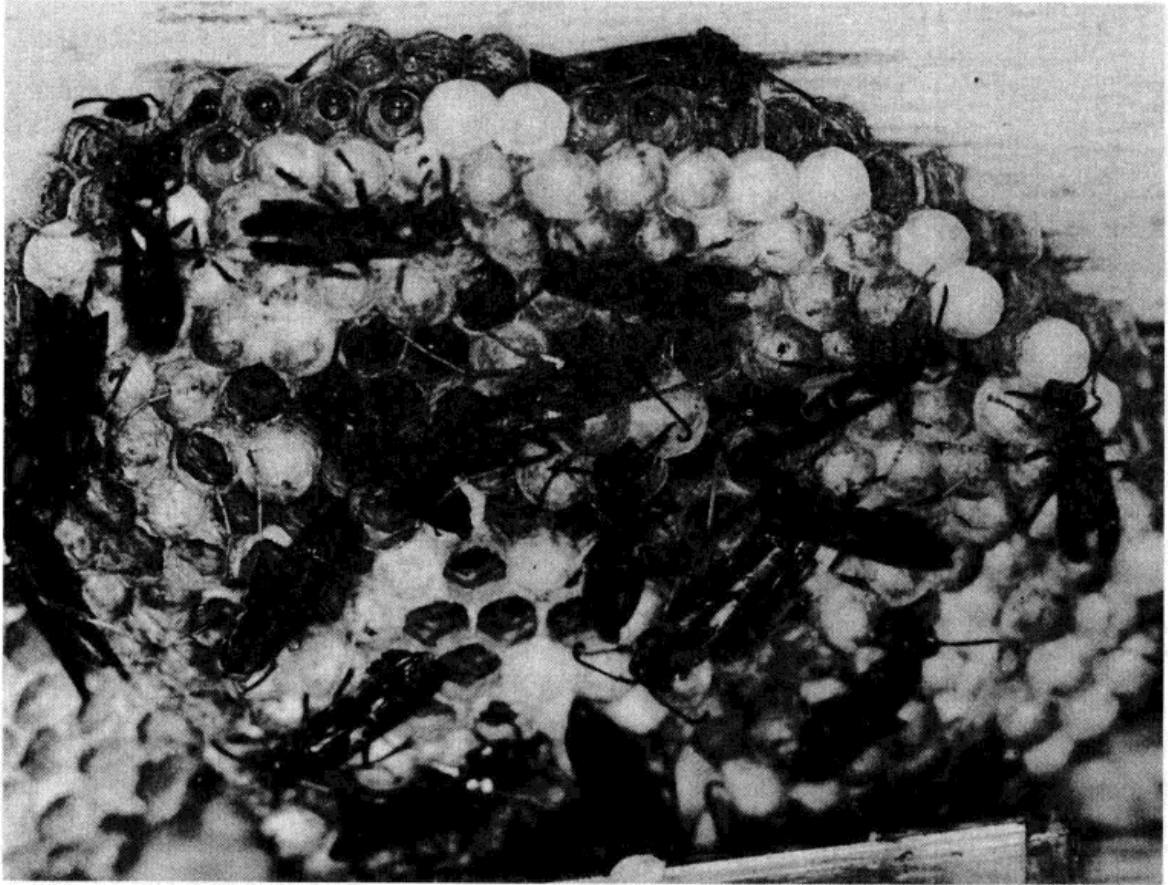


图 20-2 美国密歇根州棕色纸黄蜂 (*Polistes fuscatus*) 的集群。蜂巢（底面观）是由育雏的蜂房组成的（用嚼碎的植物纤维建成）。这里看到的多数成体蜂是雌蜂和工蜂。某些蜂带有颜色标记，是研究者用来帮助个体识别的。在蜂房外围建筑新小蜂房，结果巢内最幼小的成员就开始于这一位置。在图片顶部可看见成熟幼蜂的头和胸。靠近蜂巢中央的具盖蜂房内藏有较老的蛹。最后，蜂巢中心是已去盖的蜂房，其内出现了完全成熟的工蜂。在某些蜂房内已下了卵，这样就开始了新一代（照片蒙 Mary Jane West Eberhard 特许转载）。

在分群过程建立集群时，一般认为：基本上“一妻制”（一个集群一个蜂后）是由基本上的“多妻制”（一个集群一组蜂后协作）进化来的。惠勒（1923）指出，这样进化容易想象：“也许我们可以说，胡蜂属 (*Vespa*) 和长足胡蜂属 (*Polistes*) 的物种每年产生具有雌蜂和工蜂的蜂群，但是寒冷天气的来临冻死了抵抗力较差的工蜂，只允许分散生活的蜂后能够成活且可越冬到下一个季节。”长足胡蜂属特别有趣，因其物种在这一进化中呈现出一些中间阶段。棕色纸黄蜂这一温带物种的确基本上是“一妻制”，但创建集群的那个蜂后，在筑巢开始后的数天甚至数小时内

通常要有其他蜂后的参与，所以集群的开始状态几乎是“多妻制”。分布在从美国南部到阿根廷的一个物种北美洲纸黄蜂 (*Polistes canadensis*) 在起源上是热带的（不管其名称的叫法），在分群时与上述情况极类似 (Rau, 1933; Eberhard, 1969)。在中美洲和南美洲，一个雌蜂从其姐妹们占领的旧巢直接进入一新巢后，一个新巢就建立起来了。当雌蜂间为争夺优势地位发生争斗（这种争斗是公开的，甚至可与棕色纸黄蜂相匹敌）时，往往就引起了这样的先驱者的离巢。但是，像在棕色纸黄蜂那样，北美洲纸黄蜂的先驱者，即奠基蜂后也会很快地使其他的雌性个体加入；经过

争斗后,一只雌性取胜,这样集群就成为功能上的“一妻制”。因为长足胡蜂属的原始物种是热带物种,所以其寒温带物种,在没有以重要方式改变其社会行为的条件下,在集群生活周期中已插入了一个越冬阶段。

为了发现黄蜂社会组织变化与气候适应变化之间的联系,有必要回到胡蜂亚科。这一类群的物种(在说英语的国家称为大黄蜂或黄色胡蜂,而在德国称为“真黄蜂”),集中在亚洲温带地区,但已深深地渗透到欧洲和北美洲的温带地区。胡蜂亚科的所有物种在其真社会关系上,不是真社会关系就是社会寄生关系。这些关系是值得注意的,因为这一社会的高级状态与长足胡蜂亚科的多数物种有关;尽管在温带物种,集群生活周期在自然界仅为一年。平均来说,蜂后在大小上要比工蜂大得多,并且是主要的或唯一的产卵者(图 20-3)。

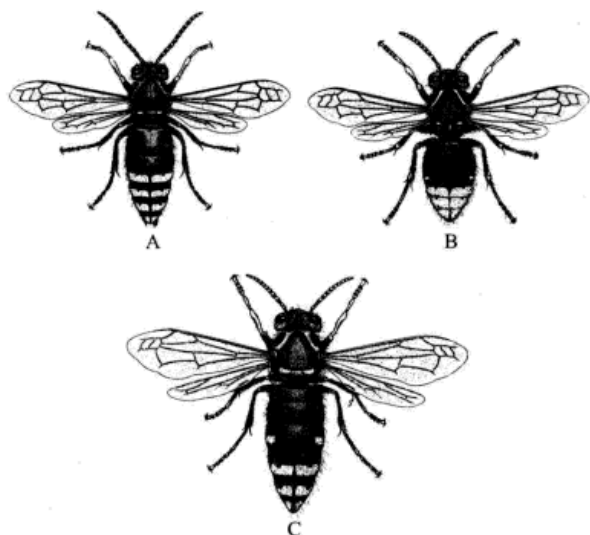


图 20-3 秃头大黄蜂(*Vespa machulata*) (北美洲一种高度社会化的黄蜂)的三种成体职别: A, 雄蜂; B, 工蜂 C, 蜂后(自: Betz, 1932)。

胡蜂亚科的集群生活周期基本上与长足胡蜂属的相似,其区别在于:前者在春季建巢期间只有蜂后而没有附属蜂加入。物种间在集群生活周期的细节上没有什么不同,一般只有蜂后越冬。在气候温暖的仲冬仍能发现少数成活的工蜂;但在筑巢时它们会有什么作用,是值得怀疑的。在春季,蜂后选择巢址、搜集木屑和草本植物纤维、嚼碎成浆状以建造巢的第一批蜂房。用 1~3 层薄纸膜包围第一批蜂房(共若干个)。然后,蜂后向

每一蜂房产一卵,当孵化出第一批幼虫时,用每天捕获来的新鲜昆虫经嚼碎后饲养它们。第一批工蜂羽化后不久,它们就为自己觅食并为巢穴添加各种物质。现在蜂后很少离开巢穴,并且随着时间推移,蜂后除了产卵外放弃了其他一切活动。在整个夏季,工蜂继续在蜂巢外围新添蜂房,以及建筑新蜂柱和新蜂巢。蜂巢作为一个总体是向外和向下增长的,当工蜂撕掉部分旧巢并添加部分新巢时,巢就变得更大和更成球体状。这些黄蜂捕获范围广泛的软体昆虫运回到巢内,而更偏爱的猎物是蜜蜂、苍蝇以及鳞翅类的成虫和幼虫。物种 *Vespa mandarinia* 的巨型工蜂广泛地捕获其他一些物种的黄蜂;少至 10 个个体,在 1 小时内可以毁坏蜜蜂的整个集群,用其大颚弄死 5 000 只或更多的蜜蜂。

在夏季末,属于温带物种的黄蜂在巢上建造较大的蜂房,在这些蜂房中,它们育出一群数十只到数百只的雌蜂和雄蜂。约在这时,母蜂后死亡,幼雏生产停止。处女蜂后和雄蜂离巢外出交配;当寒冷天气来临时,巢中最后剩下的少数工蜂死亡或离巢流浪。雄蜂,在孤独地食取花蜜数天或数周后也相继死亡。但是新近受精的蜂后,在适当的地点度过冬天;这些适当的地方是树皮底下、积层柴堆的层间部位、朽木内被甲虫废弃的洞穴和类似的隐蔽所。

蚂 蚁

蚂蚁是真正意义上的优势社会昆虫。它们是地理分布最为广泛的主要真社会类群,其分布范围实际上是除两极地区之外的所有陆地。在数量上它们也是最多的。如果我们假定, C·B·威廉斯(C·B·Williams, 1964)所估算的昆虫总个数为 10^{18} 是正确的,并且其中蚂蚁占 0.1% 作为保守估算比例,那么地球上的成活蚂蚁数至少为 10^{15} 。

蚂蚁成功的原因是推测性的。的确,成功与其革新有关;回溯到 1 亿年前的白垩纪中期,无翅工蚁就能深入到土壤和植物缝隙中觅食。其成功也部分由于如下事实,即原始蚂蚁就是其他节肢动物的捕食者,而不是像白蚁那样只限于以纤维素为食和把栖息集群的巢址限制在有纤维素资源的地方。最后,蚂蚁的成功还可能是部分由于:所有的原始蚂蚁及其大多数后代,都具有在

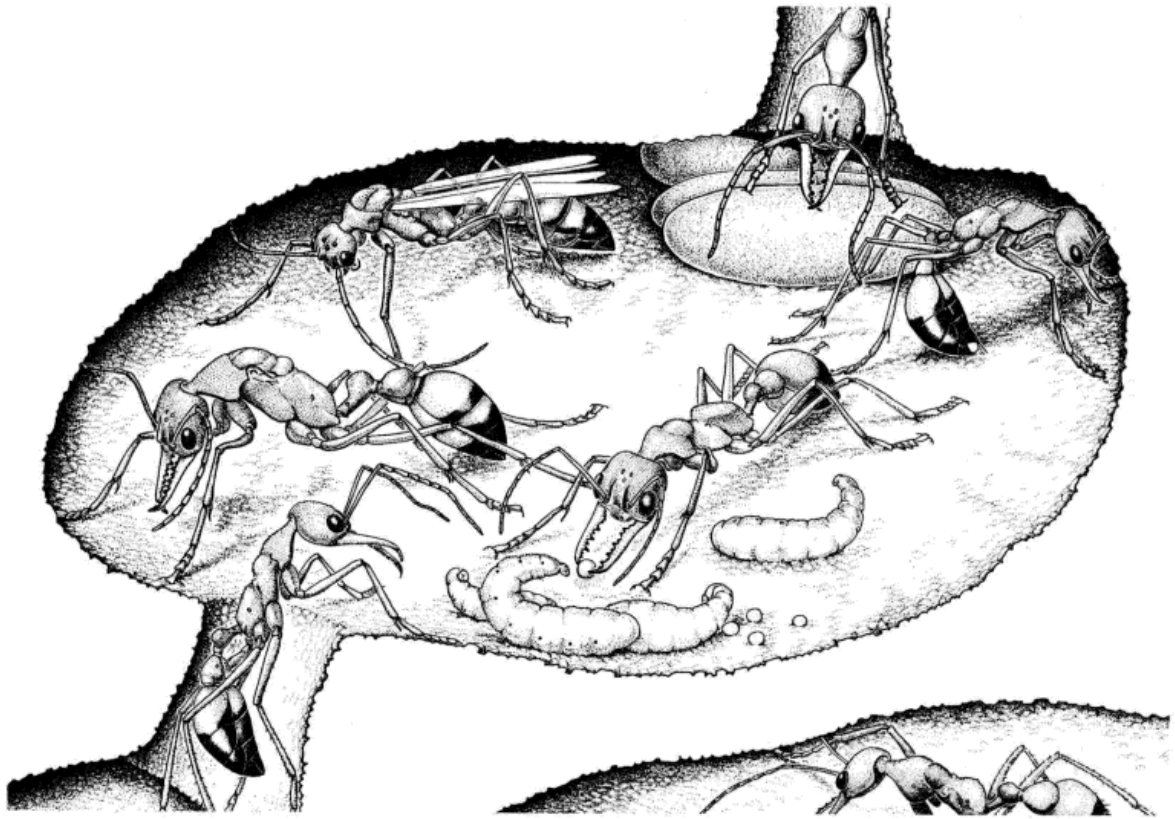


图 20-4 原始的澳大利亚喇叭狗蚁 (*Myrmecia gulosa*) 集群的地下巢内部观。最左端是母蚁后 (其体形较大、胸较粗, 在头中央有三个单眼), 在其后是一具翅雄蚁 (母蚁后的儿子), 其余的成体都是工蚁 (全是母蚁后的女儿)。在右端, 一只工蚁产营养卵, 而另一只工蚁在给蠕虫样的幼虫喂饲营养卵。母蚁后产的球形卵 (孵化成幼虫) 是单个地分散在巢板上。巢的后端是含有蚂蚁蛹的三个茧 (Sarah Landry 画图; 自 Wilson, 1971a)。

土壤中和腐殖质中筑巢的能力, 从而使它们能得益于开发这些最富有能量的领域微生境。也许对这一行为的适应, 依次又使后胸侧板腺体的起源成为可能, 而这一腺体的酸性分泌物抑制了微生物的生长。后胸侧板腺体 (或其退化物), 可能是蚂蚁区别于膜翅目其他昆虫的一个重要解剖特征性状。

蜜蚁属 (*Myrmecia*) 的“喇叭狗蚁”, 在研究社会生物学的某些方面是重要的。它们属于最大类的蚂蚁, 不同物种工蚁的身长在 10~36 毫米之间, 而且在实验室还容易饲养。它们是现存蚂蚁的最原始类型, 其原始性仅次于拟蜜蚁属 (*Nothomyrmecia*) 和钝刺蚁属 (*Amblyopone*)。在澳大利亚野外, 昆虫学家遇到觅食的蜜蚁属的工蚁时, 就首先给昆虫学家留下了一段值得纪念的经历。这使昆虫学家得到了一个奇怪的印象, 即无翅黄蜂正在向蚂蚁进化的征途中: “在它们无休止的活动中、在它们极为机敏和快速的运动中、在它们敏锐的视觉和对视觉的明显依赖中、在它们利用强

力的螫刺进行挑衅的攻击和脾性中, 蜜蚁属和原蜜蚁属 (*Promyrmecia*) 许多物种的工蚁, 与蚁蜂科 (*Myrmecidae*) 或双翅蚁蜂科 (*Mutillidae*) 的这些行为要比较高等蚁类的这些行为表现出更为明显的相似” (Hashiins 和 Haskins, 1950)。

蚂蚁在其社会生活周期的一系列特征中变异是很少的, 所以用蜜蚁属 (*Myrmecia*) 的物种可作为蚂蚁这类昆虫的代表。其集群为中等大小, 含有数百只到上千只的工蚁。工蚁以捕获范围广泛的活昆虫作为猎物, 它们把猎物撕碎而直接喂给幼蚁。工蚁是厉害的捕食者, 能够降服和逮住蜜蜂工蜂。它们也从花的蜜腺中采集花蜜; 这是集群中还没有幼虫时的主要食物。在大多数物种中, 蚁后从蛹羽化出来后有翅的, 而工蚁体形较小且无翅——这是蚂蚁的普遍情况。对某些物种, 在这两职别之间正常地还出现一些中间类型, 偶尔还以胸部退化和无翅的雌蚁或具有短翅的雌蚁替换蚁后。但是, 这些

例外代表次级进化倾向，而不是由祖先黄蜂进化的主要状态。在蜜蚁属的某些大形物种，如喇叭狗蚁 (*Mgulosa*)，工蚁往往分化成两重叠的亚职别：体形较大的工蚁主要或全部从事觅食；而较小的工蚁主要负责抚育幼雏的工作。

蜜蚁属的许多物种婚飞非常壮观。具翅的蚁后和雄蚁从巢中飞出，并在山顶或其他有明显界标的地方成群地聚集在一起。当蚁后飞到雄蚁的范围内时，雄蚁形成密实的球状体包围着蚁后以强烈地试图进行交配。蚁后受精后，脱落翅膀，在土壤中、在木头或石板下挖掘巢房，并开始抚育第一批工蚁。在 1925 年，约翰·克拉克 (John Clark) 得到了这一发现，后来惠勒 (1933) 和哈斯金斯 (Haskins, 1950) 又进行了证实和扩展：上述蚁后没有遵循在较高等蚂蚁中所发现的集群那种典型的“遁世” (Claustral) 模式。也就是说，蚁后没有停留在开始挖掘的蜂房中，完全用自己代谢的脂肪体和翅肌组织抚育幼雏；相反，它们通过容易出口的通道从蜂房出来，在野外捕获昆虫猎物。这种建立集群的“部分遁世”模式 [现在已知是同猛蚁亚科 (Ponerinae) 多数物种共有的]，被认为是通过非社会的臀钩土黄蜂祖先觅食的原始形式进化来的。近来，哈斯金斯 (1970) 指出：蜜蚁属物种的蚁后也用自己组织代谢的营养物去帮助抚育幼雏，但抚育幼雏并不依赖这一方式。

蜜蚁属 (*Mymecia*) 的典型集群于图 20-4 所示。如同哈斯金斯强调的，喇叭狗蚁在其社会生物学方面表现出具有原始和高级性状的一个“嵌合体”。在表 20-4，我用这一简单的二分法 (原始和高级性状) 对许多观察记录性状进行了分类。我必须同时补充的是，这种分法只不过是系统发育的一组假说。与蜜蚁属比较的“高等蚁类”是除了蜜蚁亚科 (*Myrmeciinae*) 和猛蚁亚科 (*Ponerinae*) 之外的所有现存亚科。这两个亚科 (分别是蜜蚁复合群和猛蚁复合群中最原始的两个亚科) 共有蜜蚁属某些 (不是全部) 原始性状。总之，蜜蚁属的行为，在多数基本性状方面已进入了真社会水平，然而它也有一些原始性状的残余，这种残余使我们产生了它像中生代祖先 (蚂) 蚁的想法。

蚂蚁对蜜蚁属原型的适应性辐射是异常充分的。许多物种的食物专一化达到了极端程度，如细质蚁属 (*Leptogenys*) 的猛蚁类物种，只捕食等足类甲壳动物；

钝刺蚁属 (*Ambly-opone*) 某些物种专捕猎蜈蚣 (Wilson, 1958a; Gotwald 和 Levieux, 1972)；阴隐蚁属 (*Discothyrea*) 和长蚁属 (*Proceratium*) 的猛蚁类物种仅食节肢动物的卵，特别是蜘蛛的卵 (Brown, 1957)。属于切叶蚁类的毒螫蚁族 (*Dacetini*) 的某些成员只捕获弹尾目昆虫 (Brown 和 Wilson, 1959)；扁小蚁属 (*Simopelta*) 和角蚁族 (*Cerapachyini*) 中猛蚁，就我们目前所知，它们是唯一专门捕猎其他蚂蚁的蚂蚁 (Wilson, 1958b; Gotwald 和 Brown, 1966)。大多数蚂蚁类群在捕食选择上表现出高度的变异性，有少数类群已经依赖于种子维持生活，还有一些类群主要或专门依赖蚜虫、水蜡虫和其他同翅目昆虫在巢内排泄的肛门“蜜露”物质为生。无疑，最为明显的类群是植菌共生蚁族 (*Attini*) 的切叶蚁类。植菌共生蚁族的 11 个属和 200 个物种遍布整个新大陆。它们是在热带地区极为成功的昆虫——在巴西，植菌蚁属 (*Atta*) 是最具有破坏性的农业害虫——其中少数物种往北分布到如美国的新泽西州 (Weber, 1972)。⁴²⁴ 这些蚂蚁，利用它们搜集带入巢内的有机物 (基质) 培植一些特定的酵母或真菌。这些基质随蚂蚁物种而异：例如，物种 *Cyphomyrmex rimosus* 主要或全部是鳞翅目昆虫的粪便；物种 *Cyrmicrocrypta buenzlii* 是死植物成分和昆虫尸体；植菌蚁属和尖蚁属 (*Acromyrmex*) 中的一些著名的切叶蚁是新鲜的叶、茎和花。在这些蚂蚁中，园艺技术已得到了高度发展，甚至有所延伸：用富有壳多糖酶和蛋白酶的排泄小滴给真菌“施肥” (Martin 和 Martin, 1971; Martin 等, 1973)。

表 20-4 蜜蚁属 (*Myrmecia*) 的行为性状和其他性状
(自: Wilson, 经修改: 基于 C.P.Haskins 的资料)

原始性状

1. 在许多巢中，存在多个蚁后。
2. 卵球形，彼此分散在巢板上。
3. 直接用新鲜昆虫片断喂幼虫。
4. 在没有帮助的情况下，幼虫能短距离爬行。
5. 成体高度喜吃花蜜，成体捕获昆虫主要给幼虫喂食。
6. 成体相互运输现象极少见；纵便有，运输也是很笨拙的，被运输者没有适当被固定。
7. 觅食时，工蚁间既没有募集工蚁到新食源地，也没有其他明显的协作形式。
8. 报警通讯缓慢、低效；信号的本质尚不清楚。
9. 创建集群仅仅是部分遁世的。
10. 失去工蚁时，蚁后可恢复原来创造集群的行为，其中包括到地面觅食。

续表

在较高等蚁类中发现的高级性状

1. 蚁后和不育工蚁这两职别彼此很不相同，很少有中间类型。
2. 在许多物种存在工蚁多态现象，这表明有区别明显的两种工蚁亚职别的共存现象。
3. 集群大小中等，蚁巢在结构上一般相当精细。
4. 在成体间以及在成体和幼虫间有反哺现象。
5. 成体不仅给幼雏修饰，而且成体间也相互修饰。
6. 工蚁产营养卵，喂给其他工蚁或蚁后。
7. 工蚁用土壤覆盖幼虫（成蛹前）借此帮助幼虫吐丝作茧；工蚁帮助新羽化出来的成体从茧中出来。
8. 存在巢臭迹，集群间的领域行为也得到很好的发展。
9. 工蚁对油酸臭迹，也许还对巢中死亡同伴其他的分解产物发生反应，从而把死尸运出巢外。

如在第 17 章所解释的，在蚂蚁社会，寄生现象得到了最充分的发展。不同的物种在进化中这一寄生现象呈现出一系列阶段，直至包括奴役的退化形式；在奴役中，蓄奴蚁只能进行攻击活动，无时无刻完全依赖于其奴隶蚁的服侍。其他的进化分支导致完全的寄生——工蚁职别丧失了。

筑巢习性依然呈现多样化。少数蚂蚁物种，如植菌蚁属 (*Atta*) 的成员以及栖息在沙漠的卑蚁属物种 (*Monomorium salomonis*) 和袋蚁属物种 (*Myrmecocystus melliger*)，它们往地下挖掘洞穴有时深达 6 米甚至更深 (Jacoby, 1952; Creighton 和 Crandall, 1954)。相反，拟切叶蚁亚科 (*Pseudomyrmecinae*) 臭蚁属 (*Azteca*) 的某些树栖成员，却限于居住在一种或少数几种植物的洞穴中。其中某些宿主植物还非常适合蚂蚁栖息，因能提供集群营养；试验已经表明，这些植物若没有其蚂蚁栖息，也可能不能成活 (Janzen, 1967, 1969, 1972)。细切叶蚁类物种 *Cardiocondyla wroughtoni* 有时在由毛虫采集的留在洞中的枯叶筑巢，而少数蚁族物种 [如长结红树蚁 (*Oecophylla longinoda*)、红树蚁 (*O. smaragdina*)、*Camponotus senex* 和刺蚁属 (*Polyrhachis*) 某些物种] 其习性已进化到利用其幼虫吐出的丝构筑如帐篷样的树栖巢。

在某些方面，行军蚁构成了昆虫类中社会进化各高级阶段中的一个阶段，其行进中的集群是自然界的一大壮观景象。惠勒在其著作《蚂蚁：结构、发育及行为》(1910)中是这样描述这一景象的：“食根蚁和军团蚁相当于人类中的(第 4, 5 世纪欺辱欧洲人的)匈奴人和鞑靼人。它们组织松散但协作精巧并由高度

多态工蚁构成了庞大的队伍，它们充满着贪得无厌的食欲欲望和终年不断迁移的渴望，它们与奇怪的喜蚁混杂宿主相伴，以及在土地深处可育职别举行奇怪的隐蔽婚礼和抚育它们的后代——所有这些都使观察者首先想到了热带灌木丛中的那些蚂蚁，它们存在着一种精细而严密的机构在指挥其活动。”

自从惠勒描述蚂蚁行为特征以来，其中的谜已基本得到解答。施耐尔拉 (1933—1977) 通过耐心的野外和实验室的研究 (实际上是他的整个职业生涯)，首先揭示了游蚁属 (*Eciton*)、尼蚁属 (*Neivamyrmex*) 和其他新大陆蚂蚁物种的复杂行为和生活周期。他的结果已被其他研究者 (尤其是雷敦麦尔 1963b) 证实并得到了极大的延伸。同时，雷格尼尔和波文 (1955) 以及雷格尼尔 (1972) 也揭示了非洲食根蚁 [矛蚁属 (*Dorylus*)] 生活周期的基本特征。

让我们回到行军蚁 (*Eciton burchelli*) 讨论，这是发现于从墨西哥南部到巴西的潮湿低地森林区的、一种大型的、明显是成群性的觅食蚂蚁。一天，当天刚亮，即当第一束阳光弥漫在朦胧林区的上方时，就开始出现了行军蚁集群。这时，集群处于露宿状态，即集群暂时或多或少在暴露的地方栖息。露宿地最为有利的地方是树木根部膨大处的下方和已倒树干的下方，或者未倒树主干和主枝在地面以上到高达 20 米或更高的任何可隐蔽的部位。工蚁本身的身体为蚁后和未成熟的幼蚁提供了隐蔽所。在工蚁聚集在一起形成隐蔽所时，这些工蚁利用其强有力的跗节钳状颚把它们自己彼此间连接起来，用它们的身体形成一些链和网而一层层地堆集起来，直至借助整个工蚁的力量构成一个致密的圆柱体或椭球体，横断面直径可达 1 米。因此，施奈德等人把这种蚁群称为“露宿地”。椭球体的工蚁数在 15~70 万之间；球体的中央部分有数以千万计的非成熟蚁的各种形式，一个母蚁后，在干旱季节经一短暂时间后会出现 1 000 只左右的雄蚁和若干个处女蚁后。这个深棕色的椭球体渗透出一种麝香味的、稍带有点腐臭的味道。

当蚂蚁周围的光水平 (光强度) 超过 0.5 烛光英尺 426 时，“露宿地” (椭球体) 开始解体。椭球体的链断裂使聚集的蚁团在地面上翻腾着，其蚂蚁向四面八方运动。随后，沿着阻力最小的通路出现一觅食队列，并以每小时 20 米的速度从“露宿地”前进。在觅食队列中没有“领导者”指挥。实际情况是，行进时遇到极大阻力的

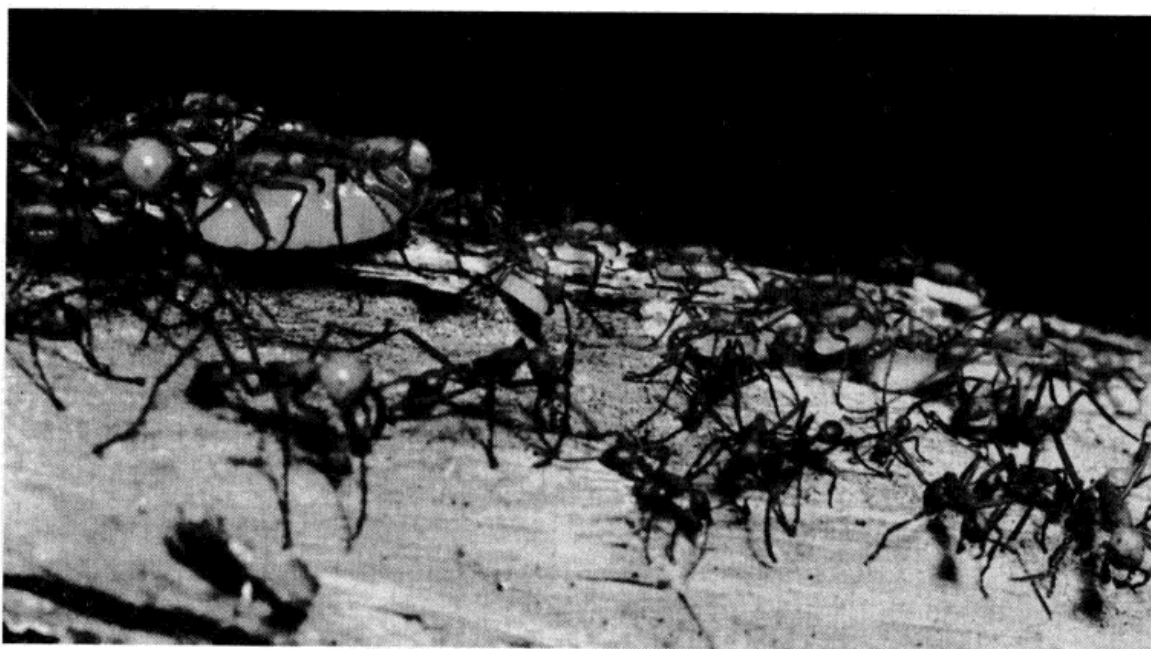


图 20-5 当行军蚁在漫游期间从一露宿地到另一露宿地转移时，工蚁把幼虫吊挂在身体下方将其运走。在行军蚁 (*Eciton hamatum*) 集群迁移的这张照片里，也看到一些工蚁 (左上) 携带着异腹胡蜂类的黄蜂大幼虫 (是作为猎物捕获的)。在左边能看到两只兵蚁 (通过它们大的体型、浅色头和长颚容易辨认出来)。两只中等大小的工蚁携带着上述那只黄蜂大幼虫，而最右端第 3 只工蚁头向着观察者 (照片蒙 C. W. Rettenmeyer 特许，准予翻印) (此图在原书 p425)。

工蚁回撤到其后的队列中时，马上就会被其他的工蚁替代而使行程稍有前进。当这些工蚁向新地点移动时，会从其腹部末端分泌出少量的化学臭迹物质，以引导其他蚁的行程。基于不同职别行为上存在差异，队列中出现了不够严密的组织形式。较小的和中等大小的工蚁沿着化学臭迹快速前进跑到了队列的最前面，而较大和较笨重的兵蚁 (不能与其同伴工蚁同步前进) 多半在队列两边行进。游蚁属 (*Eciton*) 兵蚁的这一行进位置曾使早期观察者误认为：兵蚁是带领队列前进的“领导者”。如贝尔特所说：“无论何处都有一浅色的领导者在前后跑动以指挥队列前进。”实际上，这些兵蚁 (具有大头和格外长的镰刀型的大颚) 对其同巢伙伴没有什么控制能力，几乎只是对巢员有保卫责任。较小的工蚁 (具有较短的钳形小颚) 是多面手：捕获和运输猎物、选择露宿地点以及抚育照料幼雏和蚁后。

当攻击队列达到末端时，行军蚁 (*Eciton burchelli*) 的工蚁散开并呈现具有宽广前沿的扇形蚁群。各分支队列 (经过分裂和重组像一条条的粗绳) 从蚁群返回延伸到原来的露宿地 (蚁后和幼蚁仍隐避在这一安全地带)。工蚁的前沿地带有着大量的猎物

可猎获：舞蛛、蝎子、甲虫、蟑螂、黄蜂、蚂蚁等；其中大多数被击倒、刺死、撕碎，并很快地被运往后方；甚至某些蛇、蜥蜴和雏鸟也成了它们的牺牲品。

人们可能预测，当行军蚁集群经过一森林地区时，会对其内动物的生活产生明显的影响。例如威廉斯 (1941) 记录了如下情况：当前一天行军蚁的群体经过林区的一些地方时，这些地方的节肢动物明显减少。但是对林区的总效应却不很明显。在巴罗科罗拉多岛 (Barro Colorado Island)，其面积约 16 平方千米，约有 50 个行军蚁的集群。因为每天每集群至多运行 100~200 米，所以这些集群在一天中或甚至在一周中仅仅涉及该岛面积的很小部分。

纵使这样，事实上在每一集群的附近，食物供应也会很快地减少。早期研究者匆匆做出表面上有道理的结论：当食物供应短缺时，行军蚁集群会更换其露宿地点。斯耐拉尔 (1933, 1938) 在其早期工作中发现：行军蚁的迁出是受到其内在精密的节律控制的，而与食物短缺没有联系。他继续证明：游蚁属 (*Eciton*) 每一集群在如下两个阶段间交替：静栖阶段 (*statory phase*)，其间集群在一个露宿地长达 2~3 周；漫游阶段 (*nomadic phase*)，其间几乎每天换

一个露宿地，也有长达 2~3 周的。游蚁属集群的基本生活周期总结于图 20-6。其关键特征是在繁殖周期 (reproductive cycle) 和行为周期 (behavior cycle) 之间的相关。在繁殖周期内，工蚁幼雏是以周期性的批量进行抚育的；在行为周期内，是由静栖和漫游两阶段的交替组成的。要抓住这一相当复杂的相关关系，需要记住游蚁属集群的一个最重要的特征是：每一批幼雏的发育都是明显同步的。当集群进入静栖阶段时，蚁后的卵巢开始快速发育，在一周内其腹部迅速膨胀，已容有 5.5~6.6 万个卵。然后，在静栖阶段的中期，经过持续数天的爆发式的艰巨劳动，蚁后产卵

10 万~30 万个。到静栖阶段的第 3 周和最后 1 周末，孵化出幼虫 (在数天内全部完成)。数天后，“幼嫩”工蚁 (这种叫法是因为它们开始是幼弱色淡的) 从茧中羽化出来。数以万计的新成体工蚁的突然出现，对它们的姐姐们有一个激励效应。集群活动的一般水平提高了，觅食的集群大小和强度增长了，并且集群在每天觅食结束时就开始迁出。总之，集群进入了漫游阶段。但是，只要幼虫化蛹，觅食强度减小，迁出停止，集群 (依定义) 进入下一个静栖阶段。

游蚁属 (*Eciton*) 集属的活动周期确是由内在原因引起的。它与任何已知的天文学节律或气候事件都没有关系；它在全年中，无论是潮湿还是干旱季节，都是一月一月地按平稳的速度在进行着。通过漫游阶段每日迁出的推动，集群在森林地区底层不断地反复移动。由斯耐拉尔的试验结果指出：行为周期的各阶段，是由幼雏的发育阶段和它对工蚁行为的影响决定的。当在“幼嫩”工蚁的早期漫游阶段，他除去游蚁属原有集群，则这些“幼嫩”工蚁陷入静栖阶段的相对昏睡状态，这时迁出也停止。直到试验开始时即存在的幼雏长得更大和更活跃时，才恢复漫游行为。为了检验幼雏在激活工蚁中的作用，斯耐拉尔把一个集群分成大小相等的两部分：一部分有幼雏，另一部分没有幼雏。留有幼雏的工蚁具有大得多的持续的活动性 (与没有幼雏的相比)，这种诱发的活动性的刺激本质，到底是化学的、触觉的或是别的什么，还有待进一步确定。

在斯耐拉尔文章的解释中，他显然未能区分直接原因和终极原因。在证明集群生活周期的内在本质，并且是通过幼雏发育对其周期控制后，他未考虑食物耗损的作用。他反复指出：迁出是由于“幼嫩”工蚁和较老幼雏的出现引起的，而不是由于食物短缺引起的。他忽视了结合上述两方面原因的较完善的进化解释：迁出的适应意义，是使大量的集群在一定的时间间隔内有规则地迁往新食源地；而在进化过程中，“幼嫩”工蚁的出现是随着迁出的时间选择的信号。换句话说，如果集群经常迁移到新食源地存在选择上的有利性 (来自游蚁属行军蚁的所有证据都表明是这种情况)，那么工蚁行为的进化就会以如下方式进行，即集群迁出时间与其生活周期中引起食物最大短缺的时间严格同步。迁出直接原因的内在化并未改变迁出终极原因的本质——迁出似乎总是与食物严重短

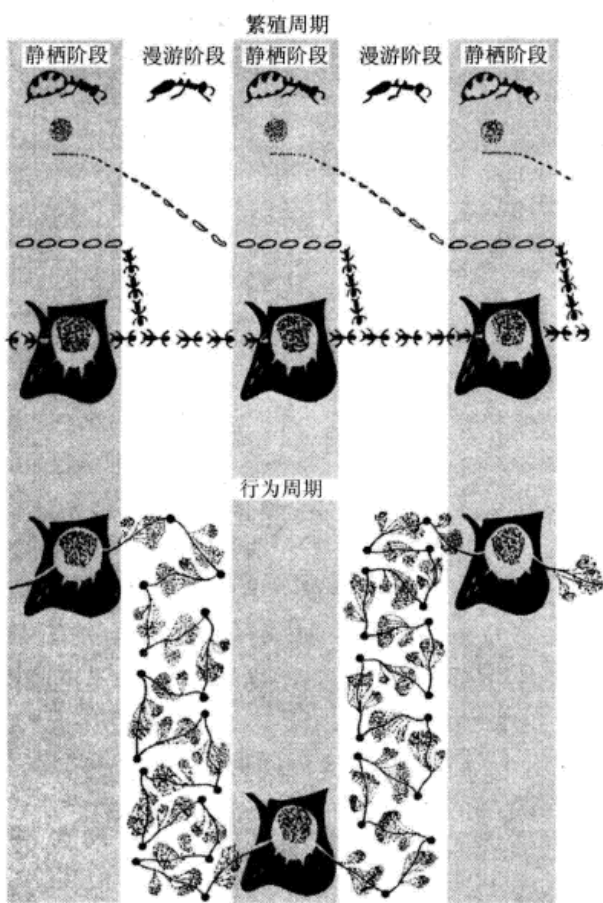


图 20-6 行军蚁 (*Eciton burchelli*) 一个月的集群周期。静栖阶段和漫游阶段的相互交替，构成了两个不同的但紧密同步的繁殖周期和行为周期。在静栖阶段：蚁后 (上部) 在很短时间产一大批卵；卵孵化成幼虫；从前批卵衍生出的蛹发育成成体蚁；(下端) 集群居住在一个露宿地。在漫游阶段：幼雏完成其发育；新工蚁从其茧中羽化出来；在每天成群觅食完成后，它们迁出进入新巢址 (根据 T. C. Schnerirla 和 G. Piel 的《行军蚁》重画。版权为“科学美国人出版公司”所有)。(此图在原书 p427)

缺相联系。

在 1958 年,我通过比较行军蚁亚科 (*Dorylinae*, 高级行军蚁) 和猛蚁亚科 (*Ponerinae*) 的觅食类群的行为,研究了导致行军蚁行为的可能进化阶段。以前的昆虫学家反复指出:在追捕猎物方面,密集的行军蚁要比独立行动的招募蚁更有效。这种说法当然是正确的,但还不是其全部。当猛蚁和行军蚁以类群觅食对猎物的嗜好,跟猛蚁以个体觅食对猎物的嗜好相比较时,类群觅食对另一个基本功能就显而易见了。大多数非类群猛蚁物种中,其食物习性已知是捕获接近其工蚁大小或更小的活猎物。一般来说,它们以单个工蚁能够捕获和运回相应大小的小动物为生。相反,类群觅食蚂蚁捕食一些大的节肢动物或其他的社会昆虫的幼虫,而这些猎物在正常时单个的蚂蚁是接近不了的。因此,爪蚁属 (*Onychomymex*) 和细蚁属物种 *Leptogenys diminuta* 的类群专门捕获大的节肢动物;游蚁属 (*Eciton*) 和矛蚁属 (*Dorylus*) 物种捕猎范围广泛的节肢动物,其中包括社会黄蜂和其他蚂蚁;扁小蚁属 (*Simopelta*) 和角蚁族 (*Cerapachyini*) 的物种专门捕获其他蚂蚁;巨刺蚁属 (*Megaponera*) 物种 *M.foetans* 和某些其他大的非洲、南美的猛蚁类捕获白蚁。

428

经过这样的归纳和物种间的密切比较,就比较容易重建导致行军蚁亚科充分表现军团行为的进化步骤:

1. 类群觅食允许发展成专门捕获大的节肢动物和其他社会昆虫。不会经常改变巢址的类群觅食可能发生在角蚁属 (*Cerapachys*) 和其他有关属;如果是这样的话,这一情况可能很短暂,会立即被下一阶段取代。

2. 漫游现象或者与类群觅食行为同时发展,或者紧随其后出现。对于这一新适应的原因是,大节肢动物和社会昆虫比其他猎物的类型分布更广,而类群捕食者集群必须经常变换其觅食区方能开发新食源。这样的物种,由于获得类群觅食和漫游行为两特征,是真正的“军团”蚁,即是在功能意义上的行军蚁。多数类群觅食的猛蚁类已明显地适应了这一水平。这些物种的集群大小,平均来说,比有关的非军团物种要大,但还没有游蚁属 (*Eciton*) 和矛蚁属 (*Dorylus*) 物种所获得的集群大小那样大。

3. 当类群觅食更有效时,有可能成为更大的集群。行军蚁亚科的许多物种,其中包括谜蚁属

(*Aenictus*) 和尾蚁属 (*Neivamyrmex*) 的物种以及至少游蚁属 (*Eciton*) 的少数成员,都达到了这一阶段。

4. 其后,扩充了食物范围,其中包括其他较小的非社会节肢动物,甚至小脊椎动物和植物;与此同时,集群可以变得极大。这是非洲和亚洲热带的食根蚁 (*Dorylus*) 类、钳蚁属 (*Labidus*) 各物种和物种 *Eciton burchelli* 达到的阶段,它们中的多数或全部也采用大群觅食 (swarm raiding) 而非队列觅食 (column raiding) 的方式。

后来,行军蚁亚科各物种或者构成一系统发育类群,或者构成两个(或更多个)趋同系统发育类群的聚集群。它们不仅在物种和集群的数量上超过了其他类型的军团蚁,而且它们之间也相互排挤。例如角蚁类在整个热带大陆地区就相对稀少,但行军蚁亚科之蚁类却相当多。不过,角蚁类在行军蚁亚科之蚁类还未到达的地方,如(非洲)马达加斯加、(西太平洋)斐济、(南太平洋)新喀里多尼亚和澳大利亚多数地区,是非常易见的。

社会蜜蜂

所有的蜜蜂在一起构成了蜜蜂总科 (*Apoidea*)。在形态学基础上,它们与泥黄蜂最接近;虽然由于没有适当的化石证据,而不能正确指出其祖先属于哪一系统发育枝。总之,蜜蜂总科,与泥黄蜂一样,其特征基本上是以专门搜集花粉而不是以昆虫猎物作为幼虫的食物。而成体蜜蜂仍和类黄蜂一样以花蜜为食(有时以蜂蜜形式储存),但与大多数其他黄蜂(其中包括所有泥蜂)不同,这些真黄蜂是用花粉或花粉和蜂蜜的混合物喂其幼虫的。某些真社会物种,最终是花粉和花蜜经腺体加工衍生出的产物喂其幼虫的。

在蜜蜂总科内的真社会化,通过副社会和亚社会途径至少发生 8 次,并且还发生了不计其数的、几乎每一可能程度的前社会化 (*presociality*)。蜜蜂中社会行为的这一普遍性和巨大变异性,为研究社会行为的进化提供了机会(这点,仅黄蜂可与它相比拟),但这一研究只是开始。

异族蜜蜂 (*allodapine bee*) 是属于较原始的真社会形式。有两个原因使人们对它们特别感兴趣:第一,与蜜蜂其他类型的幼虫相反,异族蜜蜂的幼虫是保持在一起的,并用植物性食物粉末喂养(见图 20-7);第

二，由于这一特殊习性，异族蜜蜂的物种通过亚社会阶段表现了从独居行为过渡到社会行为的进化历程。这些基本事实，是由布劳恩对南非异族蜂属 (*Allodape*) 的研究发现的；近些年来，通过岩田、米琴纳、T·雷门特 (T. Rayment)、阪上和斯凯夫在亚洲、澳大利亚和非洲的野外研究已得到了很大扩展。

南非的一个物种 (*Allodape angulata*) 是真社会异族蜜蜂的一个好例子 (Skaife, 1953)。集群筑巢于干枯的花柄中或有髓心的茎中。当新一代的成体蜂在夏季中期出现时，集群生活周期就开始了，其周期从12月末到2月初。夏季的其余时间和随后的秋季，这些成体大体以休眠状态聚在一起，然后它们分散到各新巢址。不久后，在7月和8月开始繁殖。现在，独居的、交配过的雌蜂开始了新集群。建新集群的典型顺序是，这样的雌蜂在茎的木髓部挖掘一浅巢穴，并在底部产下一个大而白和稍带卷曲的卵。在卵孵化

所需要的4~6周的时间内，母蜂在巢穴入口处进行保卫；当受到骚扰时，其腹部的末端就会往外伸出。当幼蜂发育时，因母蜂将其按幼蜂大小顺序依次排列：蛹最靠近入口，随后是较大的幼蜂，而最远离入口的是卵，即卵总是在如图20-7所示的巢穴底部。新孵化幼蜂由母蜂用无色液体反哺喂养，较老幼蜂用花粉和花蜜制成的糊状小粒喂养。7周或8周以后，⁴²⁹随着11月份初夏的到来，第一批幼蜂化蛹。截至1月，所有第一批幼蜂都羽化为成体蜂。正好这时，物种 (*Allodape angulata*) 母蜂为一岁，还可产3个或4个卵。然后，经数天或数周后，母蜂死亡。第二批成员 (由其姐姐们抚育) 在夏末或秋初以成体蜂出现。在这后一段时间，第一批的雄蜂偶尔会离开巢穴为自己寻找食物，但它们决不会参与抚育第二批幼蜂的活动。

熊蜂代表向真社会更迈进了一步。最值得注意的

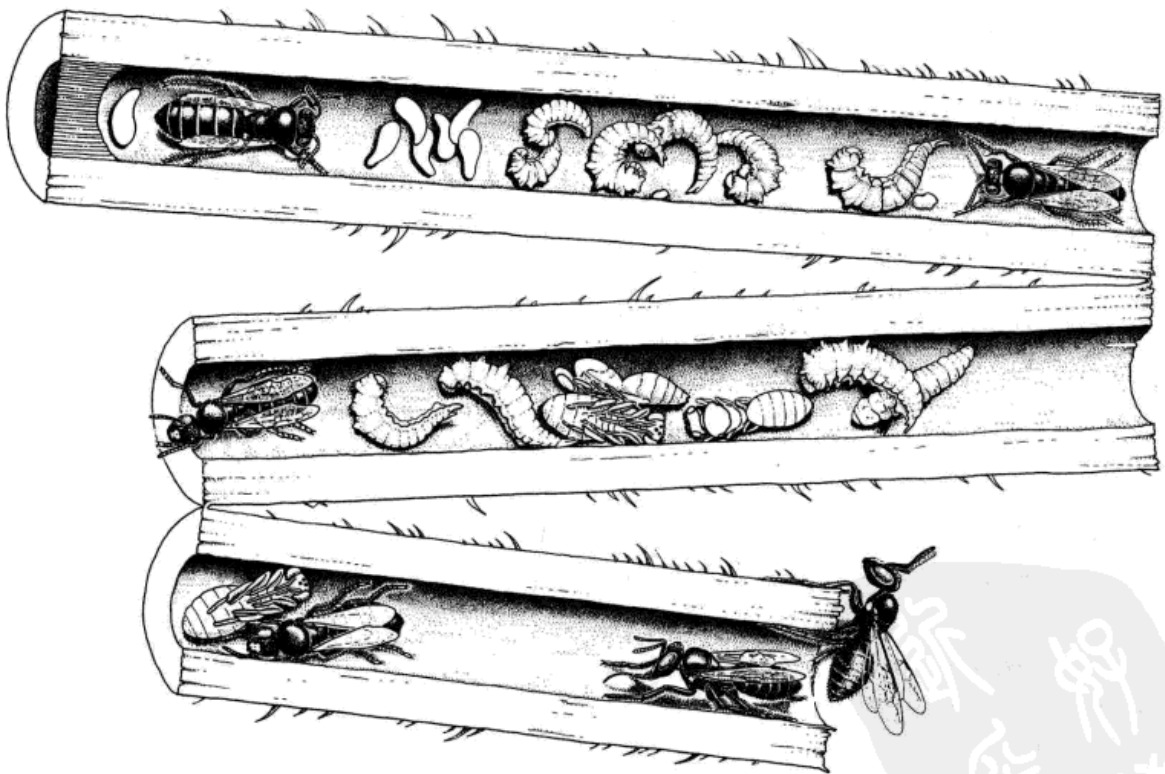


图20-7 蜜蜂物种 *Braunsapis sauteriella*，一种原始真社会蜜蜂，显然是通过亚社会进化途径达到这一状态的。在中国台湾，这一普通集群栖息在马缨丹 (*Lantana camara*) 茎的洞穴内。以典型的异族蜜蜂的方式，把幼蜂自由地放置在公用的巢室 (而不是各单个的被隔开的蜂房) 内，用小的粉状食物喂养幼蜂。卵 (卵非常大是这个物种及其他某些异族蜜蜂物种的特征) 以丛状放在洞巢底部，而母蜂后就在卵附近休息。花粉以小粒状储存在巢壁上。用小粒状花粉不时地喂幼蜂 (Sarah landry 画图；自：Wilson, 1971a)。

是，由约 200 个物种组成的熊蜂属 (*Bombus*)，它们作为社会昆虫主要是适应于较寒冷的气候。它们中的多数限于北美洲和欧亚大陆的温带地区，某些发现于北极圈附近和高山地区的无林峰上。两个物种往北远至出现在（加拿大最北端的）厄兹米尔岛——并且其中一个另一个的社会寄生物种！少数物种往南运至（南美洲南端的）火地岛和（印度尼西亚的）爪哇林区，有一个物种甚至普遍存在于亚马逊雨林地区。

在北温带，熊蜂属集群的生活周期为一年，且只有受精的蜂后能冬眠越冬。其集群的生活史按如下方式呈现。在早春，独居蜂后离开其冬眠地寻找由野外老鼠废弃的巢穴或其他类似的巢穴，这些巢穴要求位

于地势开阔但相对不受干扰的生境（如荒芜地或废弃花园）中。蜂后开出一条穴道进入巢穴，然后改造它以适合自己利用：建造一入口隧道，用巢穴壁的优质材料衬起一内腔（蜂巢室）。与此同时，在巢室内蜂后从腹部节间腺中分泌出蜡而形成一些薄蜡片；以蜡片为材料，蜂后在蜂巢室的底部以浅状杯的形式做成第一个卵壳。然后，蜂后把花粉球放入卵壳（卵室）内，并在花粉球的表面产下 8~14 个卵。最后，蜂后在卵室上方用蜡和其他材料筑成一圆顶，这样整个卵室就被封住并呈球形。在产第一批卵期间，蜂后也在蜂巢室的入口内用蜡构筑储蜜囊，并把从野外采来的部分花蜜储存其中。第一批工蜂出现时，它们就帮助蜂后扩建巢室和抚育其他幼蜂（如图 20-8 所示）。

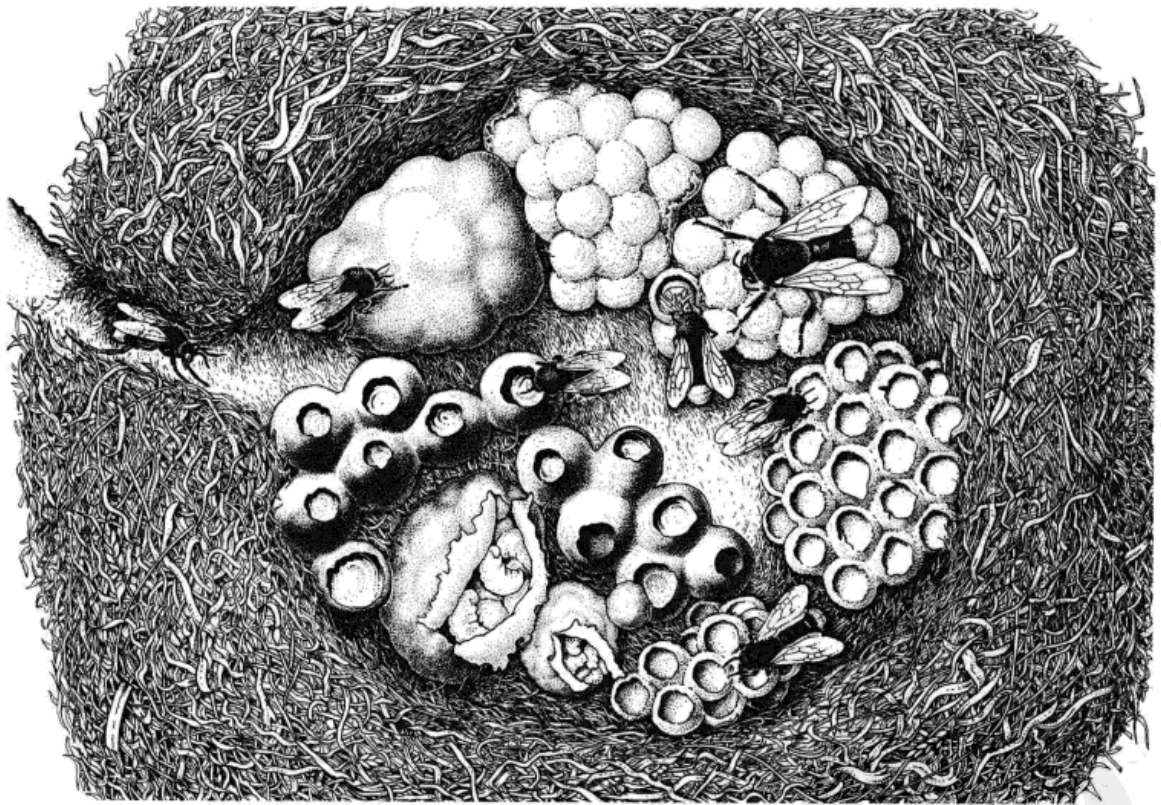


图 20-8 欧洲熊蜂 (*Bombus Lapidarius*) 的集群。该巢是在旧耕地中由一废弃老鼠巢的中央营造的。那个大的蜂后位于一堆茧上，而茧内是工蜂的蛹（其中一个蛹为显示其位置而被暴露）。在上部和左下部是三群居幼蜂室；底部两个封蜡的外壳已被撕破而显示出内部的幼蜂。大的封蜡储蜜囊处于整个巢的左端和中央。在右下，是成堆的用于储存花粉的废弃的茧 (Sarah Landry 画图。根据 Wilson, 1971a)。

依赖于熊蜂属的物种，喂养幼蜂有两种不同的方法。有一类物种，即“花粉储存者”，是把花粉储存在废弃的蜂茧内，它们用蜡加高使茧形成高达 6~7 厘米的圆柱形。花粉可随时从经改造的茧中移出，以花粉和蜂蜜混合的黏稠液喂入幼蜂室中。这些物种

的蜂后和工蜂并不直接把食物喂给幼蜂，而是在幼蜂室打开缺口后才把食物反哺到靠近的幼蜂。另一类物种，即“蜡囊制造者”或“花粉制造者”，其蜂后和工蜂在靠近幼蜂的地方建筑一些专门的蜡囊，并往蜡囊中填充花粉。幼蜂就直接从蜡囊中取得花粉食

物。偶尔，这些蜡囊制造者通过反哺喂养幼蜂；而要成为蜂后的幼蜂是专门用这一方法喂养的。

截至夏季末，其集群含有约 100~400 只工蜂（照例，随物种而异）。秋季来临时，成活期为一年的集群产生雄蜂和蜂后，随后集群开始崩溃。熊蜂集群的崩溃似乎是由其内在因素决定的。在新西兰北部的温带气候地区，从欧洲引来的熊蜂属物种可在全年中飞行生存，并且独居的蜂后至少在一年中的 9 个月中可以开始筑巢。集群有时可以成活过冬且集群可增长到很大。但是，尽管这种在新西兰的集群有成活到一年以上的机会，但这些集群在产生蜂后以后，绝不能恢复其产生工蜂的能力。

熊蜂属物种的交配行为有极大的变化。在某些物种中，雄蜂在巢的入口处盘旋飞行以等待年轻的蜂后出现。在另一些物种雄蜂选择一明显对象（如一束花或一栅栏柱），交替地停留在此对象上和在其周围作盘旋飞行，随时准备阻击类似蜂后的飞行物。在第三类物种，雄蜂建立其飞行路线，沿着该路线用从颚腺分泌出的臭迹以一定的间隔进行标记；雄蜂一小时接一小时、一天接一天地沿着其路线飞行，以等待蜂后的到来。交配后，蜂后在土壤中特定的洞穴内冬眠，下一个春天它们开始建立新集群。

熊蜂的蜂后与工蜂的区别，在于前者的体形较大并且卵巢得到较大程度的发育，而这两职别之间的各中间型是普遍存在的。在工蜂内也存在很大变异：较大的工蜂更倾向于觅食，较小的工蜂更多地花时间在巢内工作上；在少数物种，最小的工蜂不能飞行，因此它们总是留在巢内；某些物种还有对巢进行保卫工作的蜂，这些蜂通常是卵巢发育较好的工蜂。

在蜜蜂科 (Apidae) 内，其物种构成了社会蜜蜂的上流社会 (*haut monde*)，而熊蜂属 (*Bombus*) 处在其中相对低的位置。熊蜂属在解决其社会组织的问题时，一般来说是粗放的；在蜜蜂和无刺蜂族的无刺蜂区别于集蜂科 (*Halictidae*) 原始社会汗蜂的许多较明显的控制机制，熊蜂属都未具备。从总体上讲，根据蜜蜂科生物学的联系，我在表 20-5（依我的观点）已指出了熊蜂属一些较为原始或至少较为简单的性状。

普通蜜蜂 (*Apis mellifera*) 可作为最高级社会蜜蜂的代表。通过社会复杂性的一般具体标准——集群大小、蜂后和工蜂的差异大小、集群成员间的利他主义行为、雄蜂产生的周期性、化学通讯的复杂性、巢温调节

和自动调节行为的其他证据——都说明普通蜜蜂是处在其他最高真社会的昆虫，即无刺蜜蜂、蚂蚁、高等异胡蜂族和胡蜂族黄蜂以及高等白蚁的同一水平。普通蜜蜂的一个特征，即摇摆舞，使它与所有其他的昆虫都明显不同。这种摇摆舞的真正奇特之处在于，它是工蜂外出到食源地或新巢址的仪式化重演；它是通过巢内其他工蜂了解该舞后所执行的动作，即这些工蜂必须把摇摆舞翻译（这是非常奇特的一部分）成自己实际的、非试探性或非实习性的飞行。显然，某些无刺蜂族蜜蜂也具有类似这种解释调制符号的能力，即这种无刺蜜蜂能把传递具有不同持续时间和频率的声音信号与食源地的距离关联起来。但是，在社会昆虫中，符号通讯的其他情况尚待证实。

表 20-5 熊蜂属 (*Bombus*) 原始 (或至少相对简单) 性状与蜜蜂属 (*Apis*) 蜜蜂和无刺蜂族 (*Meliponini*) 无刺蜂这些最高级社会蜜蜂的较高级性状的比较 (自: Wilson, 1971a)

432

熊蜂属	蜜蜂属和无刺蜂族
蜂后和工蜂在形态上有一定程度的不同，中间类型普遍存在。	蜂后和工蜂在形态上很不相同，正常情况下不存在中间类型职别。
至少对大多数物种，集群生活周期为一年；新集群由单个蜂后建立；成熟集群小。	集群生活周期为多年；新集群由分群建立；集群从中等到很大。
蜂后通过攻击行为维持繁殖优势，工蜂间也彼此攻击。工蜂偶尔偷对方和蜂后的卵。	蜂后通过信息素维持繁殖优势（至少蜜蜂属是这样），攻击行为很弱或没有。除无刺蜂族的蜂后作为惯例吃卵外，其他的还未发现有偷卵现象。
往往成群喂养幼蜂，且各幼虫的食物是相同的。	幼蜂在蜂巢的各分离蜂房内喂养，这样就大大增加了保育蜂对个体幼蜂的照顾和职别控制的机会。
用未加工花粉以及花粉和蜜的混合物反哺给幼蜂。	在蜜蜂属，至少部分是以颚腺和咽腺制造的特殊食物喂养幼蜂。
成体蜂间很少直接相互反哺食物或相互修饰。	相互修饰和反哺食物在成体间很常见，至少在蜜蜂属此类行为在通讯和调节中还起着重要作用。
蜂后通过自己营造全部卵室并在其内产卵以调节集群增长，蜂后也按同一行为模式创建集群。	在营造卵室或集群增长方面蜂后不起直接作用，而是由工蜂决定的，并且工蜂的这些行为受到巢外环境的极大影响。

续表

熊蜂属	蜜蜂属和无刺蜂族
暂时劳动分工很不明显。	暂时劳动分工很明显：刚成熟的工蜂首先从事抚育幼蜂（或巢内工作），然后从事巢内工作（或抚育幼蜂），最后从事觅食。至少在蜜蜂属，这一进程与外分泌腺的顺序变化有关。
缺乏化学报警通信。	化学报警通讯得到了很好的发展，而在这一通讯中涉及的信息素尤为明显。
工蜂间缺乏募集。	募集得到很好的发展，并通过特定的结集和臭迹信息素作用而调节；在蜜蜂属，也存在符号摇摆舞的募集。

要理解普通蜜蜂生物学最终要理解其起源于热带的说法，可能存在过于简单化的危险。很可能的是，该物种起源于非洲热带或亚热带的什么地方，并且在人类耕作时代之前渗入到较寒冷的地区。因此，不像绝大多数对寒温带地区特有的社会蜜蜂那样，普通蜜蜂是多年生的，并且因为是多年生，它能增长和维持大的集群。由于有了大集群，它必须在其巢的飞行范围内，广泛地寻找和有效地开发利用花源。其摇摆舞和腹部内萨诺夫腺体的臭迹释放，显然是对这一情况的适应。也由于主要起源于热带，它是通过分群增加集群的；在集群生活周期中，没有必要像温带的纸蜂和熊蜂那样有冬眠期。最后，因为普通蜜蜂的蜂后没有必要冬眠和独自创建集群，所以在进化中，其作用已退化成一简单的产卵机器；结果在形态学和生理学两方面，蜂后和工蜂这两职别彼此相距甚远。普通蜜蜂与专为寒温带蜜蜂相区别的几乎所有现象，都在上述这些连锁效应中发现了（见图 20-9）。当我们回到热带动物区系，并考虑在蜜蜂总科内还有什么物种进化到真社会水平时，差异根本就没有如此明显。热带真社会蜜蜂（无刺蜂族）的优势类群，不仅生活周期与蜜蜂属蜜蜂相似，而且在社会组织复杂性方面也可比拟。当然，在热带地区存在许多（也许大多数）原始社会蜜蜂，但这并不影响如下重要结论：最高等的蜜蜂社会起源于热带。



图 20-9 普通蜜蜂集群的一部分。左上角，母蜂后由若干侍从工蜂伴随。蜂后在一组封盖的蜂房上休息，其中每个蜂房都有一发育中的工蜂蛹。许多无盖蜂房具有不同发育阶段的卵和幼蜂，而其他蜂房一部分是储存花粉团或蜂蜜（右上端）。靠近中央的部分，一只工蜂伸出其舌在啜饮另一工蜂反哺出来的蜜和花粉。在左下方，另一只工蜂拖着一雄蜂翅膀，这只雄蜂将被处死或被驱逐出巢。蜂巢的下部边缘有两个蜂后蜂房（比其他蜂房大），其中一个切开以揭示里面的蜂后蛹（Sarah Landry 画图；自：Wilson, 1971a）。

白 蚁

白蚁几乎就是社会蟑螂。在最原始白蚁的澳白蚁科（*Mastotermitidae*）和相对原始的构成隐尾蠊科（*Cryptoceridae*）的食木蟑螂之间，存在着很明细的相似性。甚至它们消化纤维素的肠道微生物也相似。在蟑螂物种 *Cryptocercus punctulatus* 的肠道中，发现超鞭目和多鞭目鞭毛原生动物的 25 个物种，在较原始白蚁的有关科中也全都发现了；甚至在一个属，即披发虫属（*Trichonympha*）就全有这 25 个物种。这些肠道原生动物能成功地从蟑螂“转移”到白蚁，反

之亦然。当然，不能指望现存的蟑螂就是白蚁的祖先。所有已知的蟑螂都有角质前翅；而白蚁的透明膜翅是较原始类型。其他的差异表明，这两类昆虫起源于一共同的、类似蟑螂的祖先。但是，这些差异不是主要的，所以某些昆虫学家把白蚁、蟑螂和螳螂归于同一个目：网翅目 (Dictyoptera)。

因为白蚁已从膜翅目 (Hymenoptera) 的极原始状态进化到了真社会的水平，所以研究白蚁的社会组织与膜翅目组织有什么基本不同是很有趣的。要对这两类很不相同的组织的生物趋同程度做出有价值的判断，虽然很困难并难以做出定量评价，但我相信仍可做出如下合理的评估。白蚁已经采用了蚂

蚁和膜翅目其他社会昆虫的大多数 (但不是全部) 机制。白蚁社会的复杂化水平也与较高等的膜翅目社会大致相同。在表 20-6，我列出了这两类社会已知的相似点和相异点。表中的简单说明并未忽视以前强调过的事实：在社会膜翅目内也会发生许多重要变异。的确，这两类社会的相似是明显的。这些相似好像在告诉我们：在昆虫的脑结构中存在一些限制区，这些限制区不仅限制了社会组织的选择，而且还限制了社会组织所能达到的限度。在白蚁和社会膜翅目，这些限制在约 5 000 万年和 1 亿年以前就似乎已经完成。

表 20-6 在白蚁和膜翅目高等社会 (黄蜂、蚂蚁和蜜蜂) 间社会生物学上的基本相似和相异。相似是由于进化上的趋同引起的 (自: Wilson, 1971a)。

相 似	相 异	
	白 蚁	社会膜翅目
1. 职别在数量和类型上是相似的，尤其在白蚁和蚂蚁间更是如此。	1. 低等白蚁职别的决定主要建立在信息素基础上；某些高等白蚁职别决定还涉及性别，但其他因素尚待鉴别。	1. 职别决定主要建立在营养基础上，尽管某些职别信息素在起作用。
2. 有交哺现象，且在社会调节中是一重要机制。	2. 工蚁由雄性和雌性组成。	2. 工职只由雌性组成。
3. 在募集中，如同蚂蚁那样利用化学臭迹；且释放和跟随臭迹的行为十分相似。	3. 幼虫和若虫为集群劳动，至少若虫是这样。	3. 非成熟阶段 (幼虫、蛹) 很衰弱，几乎不能为集群劳动。
4. 存在抑制职别的信息素，其作用方式与蜜蜂和蚂蚁类似。	4. 同一集群个体中不存在首领等级系统。	4. 首领等级系统常见，但不是绝对的。
5. 经常个体间相互修饰，至少部分地具有传递信息素的功能。	5. 物种间几乎不存在社会寄生现象。	5. 物种间社会寄生现象是常见的并分布广泛。
6. 一般存在巢穴气味和领域性。	6. 在低等白蚁普遍存在液态肛门食物的交换，没有发现过营养卵。	6. 肛门交哺现象罕见，但在蜜蜂和蚂蚁的许多物种有营养卵交换。
7. 巢穴结构的复杂性相当，白蚁科的少数成员，如非洲尖蚁属 (<i>Apicotermes</i>) 和大白蚁属 (<i>Macrotermes</i>) 的结构非常复杂。巢内温度和湿度调节的精确程度约在同一水平。	7. 主要的繁殖工蚁 (“蚁王”) 婚飞后与蚁后在一起，帮助蚁后营造第一个巢；当集群发展时，蚁王间断性地与蚁后交配授精。婚飞时蚁后没能受精。	7. 婚飞时雄性使蜂 (蚁) 后受精，并随后不久死亡而不能帮助蜂 (蚁) 后营巢。
8. 两类中同类相残广泛存在 (但并不是绝对，至少在膜翅目不是如此)。		

澳白蚁科 (Mastotermitidae) 的最原始的和唯一生存的白蚁——澳大利亚白蚁 (*Mastotermes darwiniensis*) 发现于澳大利亚北部的大部分地区。在某些方面其行为很怪异，好似中生代的残遗物种。它是澳大利亚北部地区最具有破坏性的白蚁和最具有破坏性的昆虫。其集群 (筑巢在土壤中) 巨大，最大的可超过 100 万只个体。该物种的食性在已知白蚁中是最为广泛的；甚至可以说与蟑螂的类似。其工蚁

已观察到有侵入桅杆、篱笆、木建筑、成活树、作物、羊毛、角质物、象牙、蔬菜、草堆、羽毛、橡胶、糖、人和动物粪便以及电缆的塑料套管的现象。其范围内无人管理的宅地——房子、篱笆等，仅在两三年内就会变成废墟。该物种，通过其适应广泛范围的生境，能很快地在土壤和木质物中进行挖掘。其洞穴巢 (往往是分片的，其间用位于地表面的经过覆盖的隧道连接起来) 难以发现。隧道的出口离巢穴远至 100 米或

更远。大多数隧道是浅层的，一般距地表面之下不超过 40 厘米。但是有一个隧道系统，经捕获白蚁时的挖掘发现的，深达 4 米。

435 考虑到该物种在系统发育上的地位和在经济上的一些最基本事实，对其生物学的了解，其中包括其生活周期的一些最基本事实，知道的却是相当的少。一个稀奇的事实是，很少有主要的繁殖体。有多数附加的繁殖体似乎是通常情况，并且集群繁殖往往通过芽殖进行。当一群群的若虫从主要集群分离出去时，某些若虫就能发育成繁殖职别。以相似于蟑螂卵囊的形式成批产卵，每批约产 20 粒。有规律地进行婚飞，但婚飞对新集群形成的相对贡献还不清楚。

已知木白蚁科 (*Kalotermitidae*) 的干木白蚁，在解剖学上是相对原始的，尽管认为仍比澳白蚁科的白蚁高等。它们的社会生物学是初级性状和高级性状的嵌合体。干木白蚁的集群（很少多于数百个个体）生活在它们吃过的木材的洞穴里，其间隧道的界线不明显。这些白蚁依靠肠道鞭毛原生动物消化木材，没有利用共生真菌，也不储存食物。当主要的蚁后和雄蚁丧失时，就会很快用次级的“补充生殖体”替代，而后者是由易变的、类似工蚁的拟工蚁的雏蚁转化形成的。当主要的繁殖个体存在时，它们通过由肛门排出的抑制信息素阻止拟工蚁的转化。也有抑制兵蚁的现象，但其生理学基础尚不清楚。口腔液和肛门液，就像表皮分泌液一样，在集群所有成员间都经常发生交换。肛门液的交换，把肠道鞭毛原生动物传到年轻的若虫和所有不同发育阶段的新个体都是很基本的现象。

一个奇怪的事实是，大多数木白蚁和大多数其他相对原始的白蚁类群，都集中在温带地区。构成世界动物区系真正大本营的热带地区，占优势的是白蚁科的“高等”蚁类；大多数白蚁生活在土壤中，并且大多数巢穴是结构精细的山丘，这成了热带景观的一大特征。不同的物种实际上已特化成以特定的纤维素作为食源。为了获得其食源，工蚁通过延长土壤中的隧道，或在地表建立覆盖的臭迹路线，或者甚至沿着暴露的臭迹路线成队奔向食源。

我们可用由斯凯夫 (1954a, b; 1955) 详细研究过的矛白蚁 (*Amitermes hastatus*) 作为相对非特化白蚁的例子。该物种发生在南非好望角西南部、海拔约从 100~1 000 米的山岳中。其筑巢在天然无林草原的沙壤中，用土壤及其分泌物构成的混合物向上筑成引人注目的

半球形或圆锥形的山丘。在夏末的 2、3 月份，在较大的巢中会发现大量具有翅芽的白色若虫。截至 3 月底或最晚 4 月，这些个体已转化成具翅的繁殖体。在若干周内，这些繁殖体在巢内缓慢地漫游。然后，秋天雨季开始后不久就进行婚飞。在上午 11 点和下午 4 点之间的一天，在下了一场透雨和温度升高后不久，白蚁开始出巢。工蚁首先挖掘大量的紧密排列的出口洞，每个洞直径约为 2 毫米，这样就使得山丘的顶部就仿佛像是一个粗制的筐。这是唯一的一次，工蚁使其巢壁有缺口而暴露在大气中。对于大多数白蚁物种也同样。工蚁、兵蚁和具翅繁殖体以极兴奋状态倾巢出洞，而后者几乎马上飞走；在 3~4 分钟内，这些白蚁又返回巢内，之后就

436 把出洞口堵上。大多数具翅繁殖体（但不是全部）在这第一次飞行中就离开了。少数具翅繁殖体留下来准备参与以后的离巢飞行。具翅繁殖体飞行能力弱；其中许多在降落前离巢飞行不会超过 50 或 60 米。它们一落地，其翅就从基部的断裂线处折断（由于翅尖对地的瞬间压力）。矛白蚁以后的配对和筑巢行为的顺序与木白蚁属 (*Kaloterme*s) 的基本相同。开始的巢室建筑主要由蚁后担当；有时，蚁王全然不参与这一工作。配偶在整个冬天都留在原来的巢穴内，明显地要到天气转暖才发生交配。在春季的 10 月和 11 月份，蚁后首先产 5 个或 6 个卵。第一批幼蚁个体发育成发育不良的工蚁。在随后的幼蚁中出现兵蚁；4 年以后最终产生具翅繁殖体。矛白蚁典型的巢穴增长如图 20-10 所示。斯凯夫已估算其巢穴山丘不会超过 15 年，但从巢丘大小的严格判断来看，他认为巢丘年龄不会超过

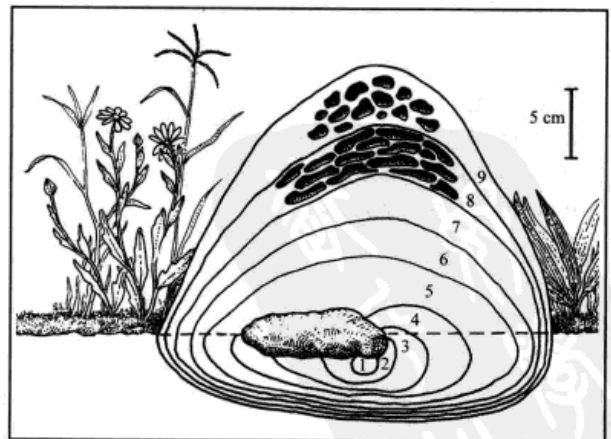


图 20-10 南非矛白蚁 (*Amitermes hastatus*) 历时 9 年的巢穴，进行典型的山丘式增长。图中数字相应表示各连续年的增长。在山丘巢穴的顶部表示了外部和内部的巢室，没有蚁后巢室（据：Skaife, 1954a）。

437 25年。单个集群的这种灭亡（如果是真实的话）是未料及的一个特征，因为当蚁后死亡后，以为集群能产生次级繁殖体。当主要的蚁后衰弱时，工蚁强力舐吃它而将它致死。如斯凯夫所描述的：“它（蚁后）被一群工蚁包围着，全都用口器攻击它，这一局面持续3~4天，直至其身体逐渐皱缩到留下一层枯萎的皮止。”存在蚁后时，确实出现了次级蚁

后和三级蚁后（见图20-11）。但是，在人工巢穴保存的无（主要）蚁后集群中，斯凯夫未能养活这些二级、三级蚁后；并且他发现，只有约20%的天然巢穴中有这些蚁后。于是，很显然，或者这些附加繁殖体是罕见的，或者它们只在特定的条件下出现，或者具有它们的集群寿命是相对短的。

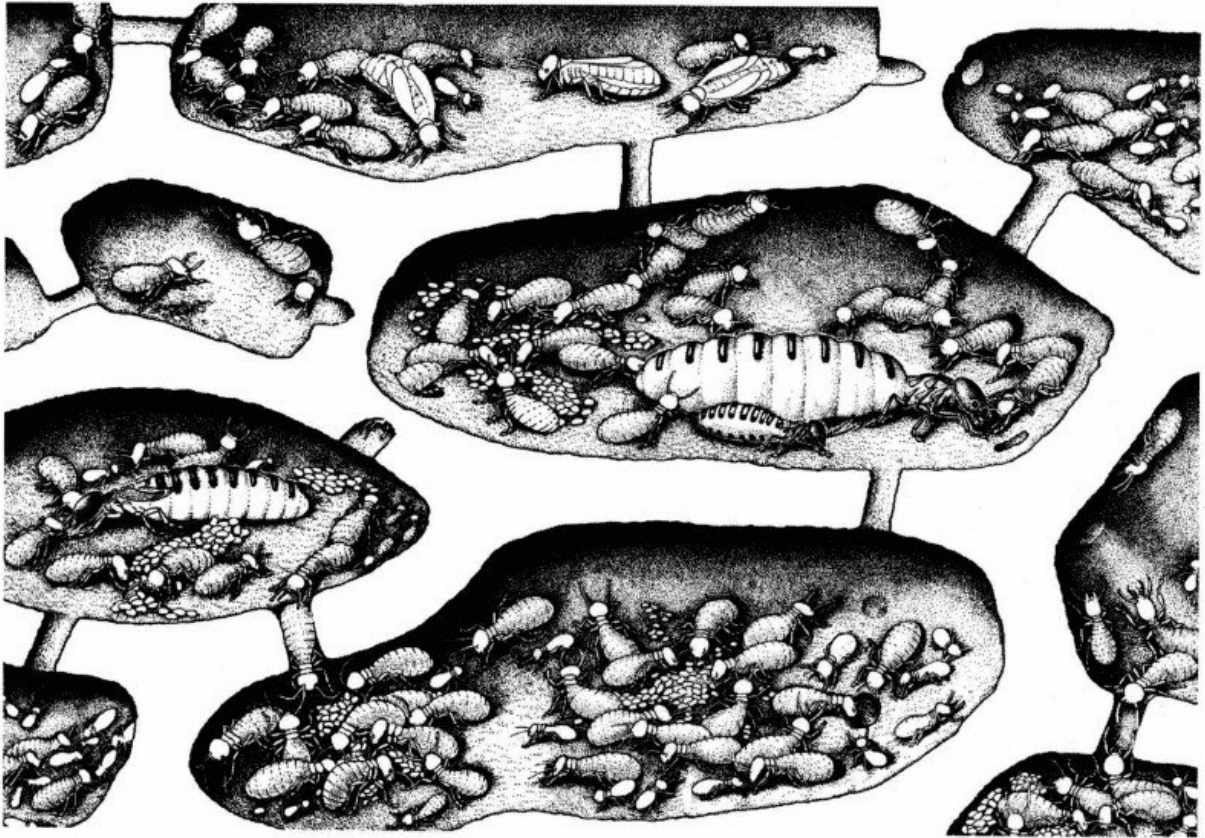


图20-11 南非矛白蚁（较高等的白蚁）典型巢穴的内部观。在中部巢室一只主要蚁后和一只小得多的主要雄蚁并排栖息着，在左下方巢室可见到一只具有功能的次级蚁后。在顶部巢室内是繁殖体若虫，其特征是有部分发育的翅。工蚁服侍蚁后，特别是它们的头彼此吸引相对，借此以一定时间间隔把食物反哺给蚁后。另一些工蚁在照料许多白蚁卵。在右下方巢室可见兵蚁和前兵蚁（兵蚁的若虫阶段），在大多数巢室中可见不同发育阶段的工蚁幼虫（Sarah Landry 画图；根据 Wilson, 1971a）（此图在原书 p436）。

438 在社会组织的某些要素中,鱼类、两栖类和爬行类动物是复杂精细的,但这些要素未能很好地组配起来。在领域性、求偶和亲本抚育方面,这些冷血脊椎动物与哺乳动物和鸟类相当,并且有关物种在野外和实验室研究中已成为重要的材料。但由于某种原因(可能是智力缺乏),它们没有进化成如同哺乳动物社会的相互协作的抚育类群。由于另外一些原因(可能是没有单倍体二倍体的性别决定或存在一些适当的生态学限制),它们也没有足以产生类似昆虫社会那样的利他主义。即便如此,在社会生物学研究中,冷血脊椎动物还是提供了一些特有性状。如同本章要指出的那样,鱼群具有一些现在我们开始关注的特有性状。在一定意义上说,鱼群是在一个新的物理媒介中的社会,因为它在社会组织中第一次构成了重要的三维几何空间(所有其他的社会是由一个平面上聚集的个体组成的)。两栖类动物对于社会生物学研究来说是饶有趣味的。最近的研究表明,蛙类具有一些发育良好且高度多样化的社会系统,而这些系统与鸟类中的系统是可以比拟的。由于蛙类在系统发育上与鸟类相距甚远,以及研究中的这些性状在属和种的水平上是容易变异的,所以蛙类为我们检验进化提供了一个独立的试验。关于爬行类,尤其是蜥蜴中关于领域性物种的情况,也与上述情况极为类似。

鱼 群

1927年,艾伯特·E·帕尔(Albert E. Parr)发表了一篇旨在开创鱼群生物学研究的论文。他在否定了以前的关于“社会本能”的含糊概念后提出:在视觉的基础上,鱼间程序化的相互吸引和排斥达到平衡时就形成了鱼群。不同的鱼类物种,形成鱼群的程度和形式不同。帕尔把鱼群看作是一种适应的生物学现象。这种现象,与其他任何生物学现象一样,都可在生理和进化两个水平上进行分析。在过去的50年间,

已经积累了大量的有关鱼群的行为学基础和生态学意义的大量信息,并且证实了帕尔关于鱼群概念的有效性。肖氏(1970)根据大量的英文和德文文献,而拉达柯夫(Radakov, 1973)则根据大量的俄文文献对此做出了最新评论。前苏联这方面的研究(迄今为止西方动物学者几乎是一无所知),由于其对渔业工业的潜在应用得到了很好的资金资助,相关研究明显地注意到鱼群的生态学意义,而其他国家的研究集中在更为现代的社会生物学方面。

引用拉达柯夫的话说,鱼群是“由个体组成的暂时类群:这些个体通常属于一个物种,其全部或大多数处在生活周期的同一阶段;积极地保持着相互接触;在任一时刻表现出或可以表现出有组织的活动,而这些活动在生物学上一般对类群的全体成员是有利的。”人们可以质疑这一定义,对其中个别特征的表述可进行增减变更;而且,该定义过于冗长的直观的语义表述,已削弱了其涉及的“理论”。人们较一致的看法是,拉达柯夫对鱼群的这一定义,是对当前一些实质性问题的更为恰当的表述。

一个鱼群有些像一个大的有机体。其成员(数目可从2条或3条直至数百万条)以紧密群的形式游动,它们以近乎协调的方式进行旋转和折回游动。鱼群没有优势系统,或者这些优势系统很不明显,使得从总体上看对鱼群的动态情况只有很小的(甚至没有)影响。而且,鱼群没有固定不变的导游位置。当鱼群向左或向右游动时,其侧翼前方位置的个体为领头鱼(见图21-1)。鱼群平均大小、成员间距离、平均游速和几何形状都因物种而异(Breder, 1959; Pitcher, 1973)。鱼群游动时,虽然它们通常如同军队那样协调一致地形成队列,但是当休息或摄食时,却表现出更接近于随机行动。当鱼群受到捕食者的攻击时,其队列也会以特定方式发生变化(见图21-2)。鱼群内成员间的距离,在很大程度上显然是由流体动力学力决定的。各个体力图与其邻近的鱼尽可能地接近,以

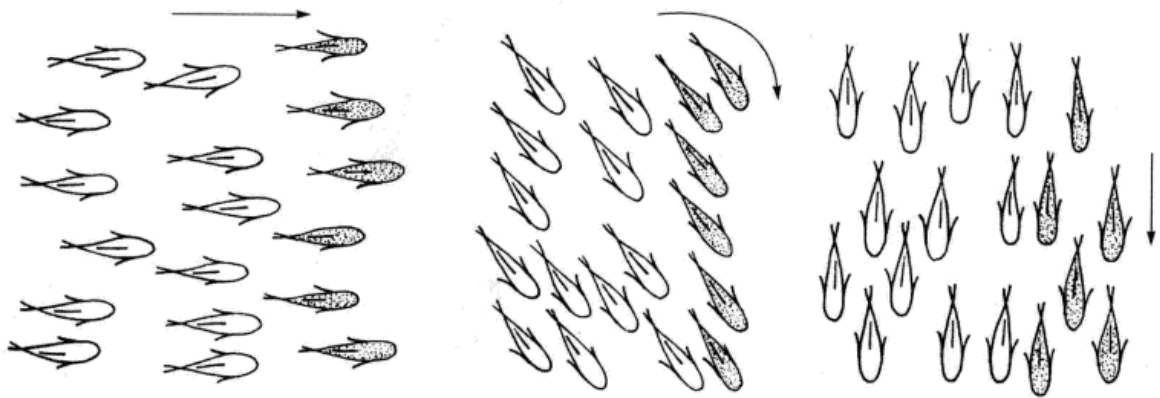


图 21-1 当鱼群改变游动方向时，鱼群的领头鱼位置发生变化。左边的领头鱼（具斑点）在鱼群旋转 90° 时，变化到侧面（如该图的中间部分和右边部分所示）（自：Shaw, 1962, 经修改）。

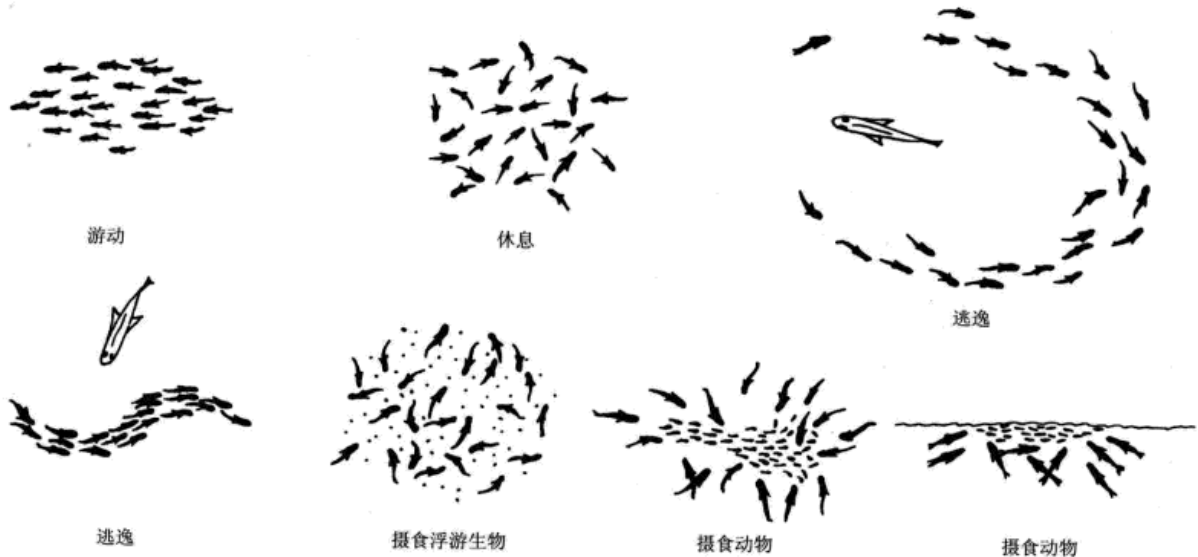


图 21-2 在开放水域中，鱼群的成员根据环境条件改变其鱼群队列或形状。一般来说，当鱼休息或摄食时，组织化程度下降，且行为趋于个性化（自：Radakov, 1973, 经修改）。

防止其他鱼激起的乱流对自己的活动产生严重影响 (Rosen, 1959; Bceder, 1965; Shuleikin, 1968)。每一条鱼游动时在其后都会产生旋涡余波。在大多数鱼群中，鱼间的并排距离为从一条鱼的一侧到其靠近旋涡余波外缘距离的 2 倍多；利用游在前面的鱼所耗损的能量，后面的鱼甚至可沿着旋涡余波滑行一段距离。但是，能量耗损不是唯一要考虑的因素。鱼群有时聚集成由布雷多 (Breder) 所称的“小群”，在这些“小群”中各成员实际上是相互接触的。在某些情况下，这种聚集有助于保护鱼免受捕食者的侵害。例如，鳗鲕属 (*Plotosus*) 中的鲕鱼在受到侵扰时会聚集成致密的球状体；而它们锋利的胸鳍，就像仙人掌

植物的针刺那样向外指向所有方向，以保护鱼群。一般来说，当鱼温饱时，就倾向于形成致密的鱼群；当饥饿时，就倾向于分散而没有什么队形。这种变化，可解释为从有利于避免捕食者的侵害过渡到有利于增加觅食的概率。

通过肖氏和其他人的扩展试验表明，各个体鱼在鱼群中的取向或定位主要是依靠视觉。鲱鱼类，尤其是月银汉鱼 (*Menidia menidia*) 和真月银汉鱼 (*Atherina mochon*)，在其生命的前几天内就表现出适当的视觉反应，而随后不久就能完成相当程度的队列活动。以分离状态饲养的月银汉鱼仍能形成鱼群，但远不如以类群状态饲养形成的鱼群那样流畅。鲑鱼

(*Trachurus symmetricus*) 调节其游速以与鱼群其他成员 440 的游速相匹配, 同时密切关注远离其侧翼的那些个体。鱼的取向也部分地具有趋流性: 它们倾向于逆水而上和沿着旋涡边缘游动。由于鱼群中处于不同位置的鱼在行为表现上有些不同, 所以偶尔地鱼群会表现出一定程度的几何形状。为了繁殖, 每年秋季条纹鲷鱼 (*Mugil cephalus*) 从美国濒临墨西哥海岸各州和东海岸的各海湾迁游到大海中。这些致密的鱼群经常改变形状, 容易变化成圆形、盘形、椭圆形、三角形和线形。在鱼群后部较致密的部分会以随机游动的方式把水翻腾起来 (翻腾运动), 并经常分裂成一些更小的相互不同的亚群; 而这些亚群以后可能加入, 也可能不再加入原群。麦克法兰和摩斯 (McFarland 和 Moss, 1967) 发现: 大鱼群从前到后的环境氧浓度明显地下降 (见图 21-3)。于是, 他们得出结论: 只有这个因素就能说明条纹鲷鱼群体后部的翻腾运动、分成亚群和许多形状的变化。相反, 其鱼群周围的 pH 值变化不大, 不足以引起异常作用。

流体动力学的约束因素也表明, 每一鱼群的大小应近于相等。事实上, 鱼群大小很少超过 1:0.6, 其中的 1 是最大鱼群的大小 (Breder, 1965)。如果小鱼群要与大鱼群一起游动, 则小鱼群很难保持与大鱼群同速; 小鱼群也难以正确地保持个体间的正确距离, 从而难以避免旋涡产生的减速效应。如果不同大小的鱼群聚集在一起, 它们必须重新调整个体间的距离, 以使相邻个体在每一时刻都最靠近——这一调整可能因太复杂而难以完成。

许多专一性成群鱼类, 其活动的功能是进行通讯, 而不是协调动作。南美洲的一种淡水鱼——脂鲤 (*Pristella riddlei*), 在其脊鳍上有一明显的黑色斑块。当这种鱼受到惊吓时, 脊鳍就会快速上下运动 (Keenleyside, 1955)。太平洋珊瑚鱼 (*Dascyllus aruannus*) 身体上明显的黑、白带, 其作用是把鱼群各成员吸引在一起 (Franzisket, 1960)。有少数物种, 特别是在晚上合群的物种, 是用声音作为明显的联络接触信号 (Winn, 1964)。在鲤科小花鱗鱼、鲇鱼和其他骨鱗鱼的皮肤中存在有报警物质; 当鱼群中的一个成员受伤害时, 这种物质就释放到水中而使其他的鱼进行疏散 (Pfeiffer, 1962; Tucker 和 Suzuki, 1972)。

首先, 鱼为什么成群游动? 它们能这样, 乃是由于它们没有局限到一个永久的固定领域。在生命期间, 部分或全部的时间在开放水域中觅食的物种 (凭机会从一个地方游到另一个地方), 是具有潜力进化 441 成群游行为的物种。通过在领域行为方面极不相同的物种的比较分析, 我们有可能推出使物种没有固定领域行为的生态因子。斯蒂芬斯 (Stephens, 1970) 等人最近对高鳎属 (*Hypsoblennius*) 的鳎鱼研究提供了一个极好的例子。沿着加利福尼亚州南部的海岸线, 有两个优势物种几乎独占两个不同的地区: 一个物种 *H. jenkinsi* 占有亚潮区, 生活在贻宝、蛤洞和蠕虫管中; 另一物种 *H. gilberti* 占有在亚潮区上游的中潮区, 落潮时生活在岩洞“家园”, 涨潮时漫游遍及整个中潮区和接近亚潮区的卵石地。我们有理由得出推论: 这两个物种是相互排斥的。物种 *H. jenkinsi* 较稳定和可预测的环境, 允许成体生活在其栖息地的 1 米范围内。相反, 物种 *H. gilberti* 为了觅食, 要从“家园”基地漫游到 15 米远的范围内。要保卫这么一个大范围的家园可能性很小 (如果有的话)。因此, 其成群行为很可能是从这样的机会对策而进化的。所

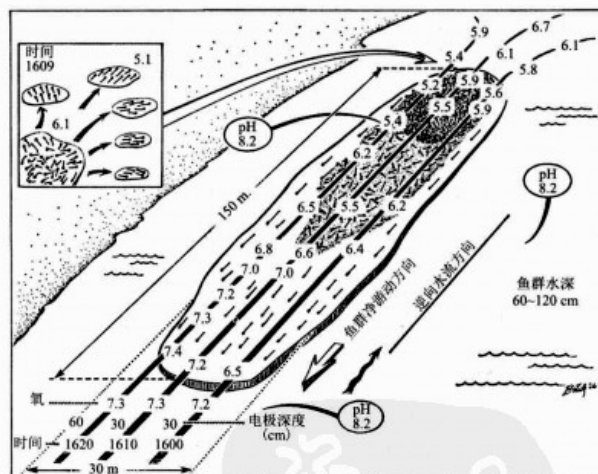


图 21-3 条纹鲷鱼的鱼群结构。这一大的迁移鱼群在后部分的个体聚集得更为致密, 它们通过远离主游道往不同方向的游动而翻腾水, 并且如游道中的画图所示, 它们往往分裂出一些大小不同的亚群。这一活动引起鱼群形状和其成员相对位置的进一步变化; 这一活动可通过环境中氧浓度的降低引起, 在这一例子中得到了证明。周围环境的 pH 值没有什么变化, 从而不会起着明显的作用 (自: McFarland 和 Moss, 1967; 美国科学促进协会版权所有, 1967)。^①

① 图中时间: 1620 是指 16 点 20 分, 余类推。——译者注

个重要考虑)也是可能的。赫根雷德和哈斯拉(Hergenrader 和 Hasler, 1967)发现:当(美国)威斯康星州的孟多塔湖(Lake Mendota)冬天水温降至 $0\sim 5^{\circ}\text{C}$ 时,黄鲈鱼(*Perca flavescens*)独居个体的游速只有成群个体的一半。

4. 繁殖促进。广泛分布在开放水域的鱼类物种,其群体密度远远低于生活在海底特定生境中物种的群体密度。成群中的各成员几乎肯定更容易同步地进行交配和产卵。但是,这种有利性是否足以引起其向成群方向进化,在现有证据的基础上还未能确定。

蛙类的社会行为

在一般人印象中(甚至包括许多动物学工作者),青蛙和其他(两栖)无尾目动物属于一类简单的生物,其生活是单调独居的,只是在交配和产卵时才打破这一格局。事实上,成百上千的两栖类物种的生命史还是非常不同的。虽然许多物种确实遵循着基本的卵、蝌蚪和成体的水栖顺序进行生长发育,但这些情况往往传递着繁育类群的精细通讯和暂时的社会组织。而且,其生活周期(尤其在热带类型中)已发生了明显的变化。某些物种把蝌蚪携带在雄蛙的背上或声囊中;另外一些物种把巢筑在溪流上方的植物上,使得孵化出的蝌蚪可以掉入水中;还有一些物种就全然不经过蝌蚪阶段。其中的每一适应现象,都伴随着性通讯和两性作用的变化。

从蛙科、雨蛙科、细趾蟾科、负子蟾科和蛙科中的蛙类,具有领域性是常规情况(Sexton, 1962; Duellman, 1966; Bunnell, 1973)。在黄昏,牛蛙(*Rana catesbeiana*)雄性离开其栖息地并在开放水域内确定鸣叫位置,在这里它们用空气使肺膨大起来而处于具有一定特征的高的漂浮姿态。这一姿态使其露出了明亮的黄色喉区——当这些蛙发出深沉的鸣叫声时,这个喉区可作为附加的视觉信号。如果一只雄蛙接近另一只雄蛙约6米时,则留守个体会发出明显的、非连续的“呃”声并向入侵者前进一小段距离。在多数情况下,入侵者会撤退。如果入侵者不撤退,两只蛙就会贴身格斗。一只可能扑向另一只或扑在另一只头顶上,迫使后者逃离。但是,更通常的情况是,它们面对面地进行格斗:用前肢抱住对方,并用后肢猛踢对方,直至一只被强力背部着地为止(S.T.Emlen,

1968)。类似的格斗发生在树丛蛙中,它们以格斗保卫陆上领域(见图21-4)。



图 21-4 热带青蛙(*Dendrobates galindoi*)雄性为占有领域的格斗。在多数情况下,通过不断的鸣叫而保持领域间距离(自: Duellman, 1966)。

青蛙和其他两栖类的社会行为的进化,是在从水栖到陆栖的交替期间进行的。蛙类通过许多系统发育枝(一定程度的)独立进化和借助于其生命史的许多交替阶段,已经达到了部分脱离水栖的程度。詹姆森(Jameson, 1957)已识别出4个平行趋势表现出与日益重要的陆栖生活相适应:①求偶和产卵的大多数或全部行为都从水中转移到陆地;②产卵期间的泄殖腔生长;③求偶期间雌性作用的增加;④通过雌性或雄性对卵保护的增加。在求偶中两性作用的变换特别有趣。原始有尾蛙(*Ascaphus truei*)的雄性不能发出鸣声,必须去寻找那些处于被动状态的雌蛙。这种雄蛙用一插入器官使卵受精。但是在这一情况下,这一基本形态可能并不意味着有基本的性行为。较原始的似乎是完全在水生境繁殖的形式,其中包括如铃蟾属(*Bombina*)、爪蟾属(*Xenopus*)、掘足蟾属(*Scaphiopus*)和蟾属(*Bufo*)中的多数物种。这些雄性(有时聚集在一起,有时分开在各自永久性领域内)用不同的鸣声把雌性吸引到繁殖场所。掘足蟾属某些物种的雄性极为活跃,只要发现有雌性就去追逐。其他物种的雄性,其中包括蟾属、蛙属(*Rana*)、树蛙属(*Rhacophorus*)和岩蟾属(*Syrhophus*)的雄性,只有当雌性靠得很近时才去追逐。掘足蟾属、小口蛙属(*Gastrophryne*)和雨蛙属(*Hyla*)的某些物种,是雄性在停止鸣叫和开始下一阶段求偶行为之

前,雌性必须去与雄性接触。求偶的最后一种情况是,当从蛙属 (*Dendrobates*) 的雄性不停地活动和鸣叫时,其雌性追逐着雄性。第 15 章介绍的性选择现行理论认为:在雄性提供足够的亲本照顾使它们成为雌性有限资源的条件下,才受到雌性的追逐。明显的是,从蛙属的雄性在陆栖地接受雌性的卵,随后携带着蝌蚪进入水栖环境。

当雄性聚在一起进行“大合唱”鸣叫时,它们实际上是在形成与鸟类中相似的求偶场。这种类群的鸣声比单个雄性的鸣声要传得更远、维持得更久。“大合唱”中的成员,要比其单独鸣叫与同类群竞争时得到配偶更为容易。这些大合唱典型地是由处在繁殖期的物种进行的,地点是在雨后的积水池和淡水水域中,它们产生了自然界一些最为壮观的声音。在炎热夏天的漆黑的夜晚,在(美国)佛罗里达州路边水沟中成千上万的掘足蟾(属于掘足蟾属)的哀鸣声,使我们想起了《地狱》篇中低沉的乐曲声^①。这些大合唱可以通过如同雨蛙 (*Hyla avivoca*) 柔和颤声的短距离对唱,或者是通过如同拟蝗蛙 (*Pseudacria ornata*) 金属般清脆声的对唱。南美洲蛙的大合唱有时是由 10 余个物种组合成的,其疯狂程度类似于精神病院中的状况。

在 1949 年,戈因有一个惊人的发现:啾鸣雨蛙 (*Hyla crucifer*) 的雄性以三重奏形式鸣叫,使得每一“合唱”是由许多三重奏组成的。从那以后就在其他物种中发现了二重奏、三重奏甚至四重奏的鸣叫,这些物种分别属于雨蛙属、窄口蟾属 (*Engystomops*)、小口蛙属、掘蛙属 (*Pternohyla*) 和凿蛙属 (*Smilisca*),代表着蛙科若干生物的独立进化分支 (Duellman, 1967)。卵齿蟾属 (*Eleutherodaetylus*) 的细趾蟾雄性,当它们在其自己领域内时会同邻居进行二重奏鸣叫 (Jameson, 1954; Lemon, 1971b)。二重奏鸣叫是由两个体间音调的交替组成的,其间的时间间隔往往很精确。除去其中的一只,会中断另一只的鸣叫。虽然如列蒙指出的那样,可用录音带替代除去那只雄蛙的作用。如果当一只雄蛙处于高度兴奋状态下时,其伴唱者停止了鸣叫,那么这一雄性可能会变换其位置而发出鸣叫声,这显然是在寻找一只新的伴唱者 (Duellman, 1967)。在小类群内存在着一定优势现象

的证据,这也是鸟类求偶场表征的现象。当杜尔曼从中美洲鸣蛙 (*Centrolenella fleischmanni*) 的每组三重唱中除去鸣叫最为响亮的那只时,余下的两只先是保持一会沉默,然后只发出零散的鸣声。当把“从属”的那两只除去时,余下的那只领头蛙照样以同样的速度鸣叫。布拉兹特隆 (1962) 发现:水泡窄口蛙 (*Engystomops pustulosus*) 小类群的领头蛙,不仅多数开始鸣叫,而且在繁殖上也最为成功。如杜尔曼在包氏凿蛙 (*Smilisca baudini*) 中注意到的,一类群对另外一些类群起着领头作用也是可能的。第一对二重奏的领头者发出一个音调后,暂停,然后再发出另一个音调,或一系列的二音调,三音调。如果其同伴没有反应,则这一领头者会等待数分钟并重复上述过程。当其同伴开始回应鸣叫时,则这对二重奏者会以精确和快速的变换而相互更替音调。典型的情况是,其他的成对二重奏者然后也会加入进来,直至这一“合唱”为一完全曲调为止 (见图 21-5)。

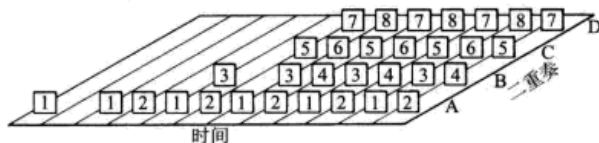


图 21-5 包氏凿蛙 (*Smilisca baudini*) 4 对雄蛙的鸣叫顺序,其中每对以快速变换音调的二重奏形式进行鸣叫。这 8 只蛙以数字标出,而 4 对是用字母沿着平面的边缘标出。领头的一对(个体 1 和 2)通常开始鸣叫,这种鸣叫是用来吸引雌性的(自: Duellman, 1967, 经修改)。

爬行类的社会行为

对爬行类社会行为的研究,比鸟类和哺乳类的研究要少得多。虽然部分原因是这类动物具有隐秘性,但主要原因在于,它们受到约束或控制时的活动明显减少。丁克尔用侧斑犹他蜥 (*uta Stansburiana*) 所做的试验是典型的。当把这种蜥转移到实验室时,其正常的攻击行为和性行为急剧减少,而在野外从未观察到的同性交配却很常见 (Tinkle, 1967)。研究者普遍认为,爬行动物在行为方面都缺乏复杂性,并且还相对缺乏智力。但如布拉兹特隆 (Brattstrom, 1974)

① 《地狱》篇为但丁 (Dante) 所作《神曲》中的第一部分。——译者注

和其他学者已经发现的那样,上述观念是建立在置于阴冷且过于简陋的室内笼中的被擒爬行类之观察基础上的。当把温度仔细地调升到野外群体适宜的水平时(往往是令人惊奇地高),则蜥蜴的表现得到了戏剧性的改善。例如,在早期研究中,某些蜥蜴学会走“T”形迷宫需重复 300 多次试验;而放入由野外生活测量决定的正常温度下时,其他的个体学会类似的行为只需重复 15 次或更少。在笼内,蜥蜴甚至可学会以压捧的动作去增加笼内热温。对蜥蜴一个物种全部社会行为信息储存库的开发,不仅取决于适宜的温度,还取决于笼内放置适合于刺激该物种三维视觉的环境(岩石、植物和其他对象)。

现在,呈现在我们面前的爬行类的社会生活情景,在物种中还是具有相当的多样性的,其中少数还具有引人注目的奇异性。其社会行为的平均复杂性可能居于鸟类和哺乳类之下。这就是说,其中很多的物种,严格来说,是独居的;而只有极少数物种的社会系统接近于鸟类和哺乳类的中等进化级别。然而,总体来看,爬行类仍具有一系列的引人注目的适应现象。其中一些适应,甚至以哺乳动物的标准进行衡量也属于高级适应。

现考虑一下栖息范围和领域性。像其他脊椎动物一样,这两方面都是高度易变的。在蜥蜴中,我们可以鉴别出基于陆栖形式的广泛的生态学基础。鬣蜥科、避役科、壁虎科(Gekkonidae)和美洲鬣蜥科(Iguanidae)的多数成员,以栖息方式(往往在暴露情况下)等待其猎物,还主要依赖于其视觉。它们也占有领域趋势,坚持不懈地守卫着自己的领地,用视觉信号警告同一物种的入侵者离开。相反,蜥蜴科(Lacertidae)、石龙子科、美洲蜥蜴科和巨蜥科的成员,是在有碍视觉的地方觅食。其中的许多种类拱入土壤和叶层中觅食,这明显依赖于嗅觉。可能由于有这一行为,它们的栖息范围多为重叠在一起。如果存在着领域,则这些领域具有时空性。在一个物种内,对陆栖领域的使用有着相当的变化。在加拉巴哥群岛^①的陆栖和海栖鬣蜥,保卫领域只限于繁殖季节。在侧斑犹他蜥保卫的形式和强度因陆栖和海栖而变。业已证明,许多情况是依赖于密度在如下两个极端间发生变化:一个极端是具有严格的领域性,另一个极端是

各成员组织成首领等级系统而共存。当黑鬣蜥(*Ctenosaura pectinata*)生活在不怎么受到干扰的生境中时,各个体可以向外扩张,而每一独居成体雄性都可保卫一个确定的领域。艾文斯(1951)在墨西哥发现一个蜥蜴群体被挤缩到一个公墓的岩石壁上。在当天,这些蜥蜴外出而进入附近的种植园觅食。在这个岩石壁上的隐避所并没有足够的空间可容纳数个领域用地,尽管种植园有足够的食物维持一定大小的蜥蜴群体的生存。因此,雄蜥蜴组成一个二水平的首领等级系统。那个首领雄性是真正的霸主,它定期地巡逻其领域,张着嘴恐吓不愿进入石裂缝隐居的任何对手。每一个从属者只拥有一个小空间,拥有者不允许其他任何个体(首领雄性除外)接近。在研究与上述物种同一属的一个相关物种栉尾蜥(*C. hemilopha*)期间,布拉兹德隆可在实验室激起上述转变:当 5 个雄性放入户外具有 4 个石堆的一个大笼内时,4 个最大的雄性每一个占领一个石堆;当这 4 个石堆合并成一个时,它们就根据体形的大小建立起一个首领等级系统。在领域性和首领等级系统之间的尺度,不是一成不变地依赖于密度的变化。在安乐蜥属(*Anolis*)的物种 *A. aeneus*, 由于在稠密植被中形成等级系统,所以决定行为尺度的主要因子似乎是隐避层的厚度(Stamps, 1973)。侧斑犹他蜥的群体状况,其行为是表现出领域性还是首领等级系统,显然是由不同的死亡程序和不同程度的 r 选择决定的(Tinkle, 1967)。

爬行类与攻击和求偶有关的炫耀,在复杂性方面介于蛙类和鸟类的炫耀之间。在广泛研究的基础上,卡斯特尔(1963)在草原变色蜥(*Norops auratus*)中区分出 4 个基本类型,而兰德(1967b)在线状蜥(*Anolis lineatopus*)中区分出 7 个基本类型。在这里,顺从行为几乎与恐吓炫耀一样也得到了充分表现,因此在某些情况下可使两个或更多的个体紧密相处。须龙(*Amphibolurus barbatus*),一种澳大利亚飞蜥,其从属雄性通过把其身体紧贴地面并且以特定的方式摇动其一前肢,以使其优胜者不会恐吓它们。通过这一方式,它们可以自由地通过优胜者的领域。艾尔湖龙(*Amphibolurus reticulatus*)的雄性,甚至发出更为奇特的顺从信号。见到其霸主时,它们翻倒使背着地,一直等到霸主通过为止(Brattstrom, 1974)。美

① 在东太平洋,属厄瓜多尔。——译者注

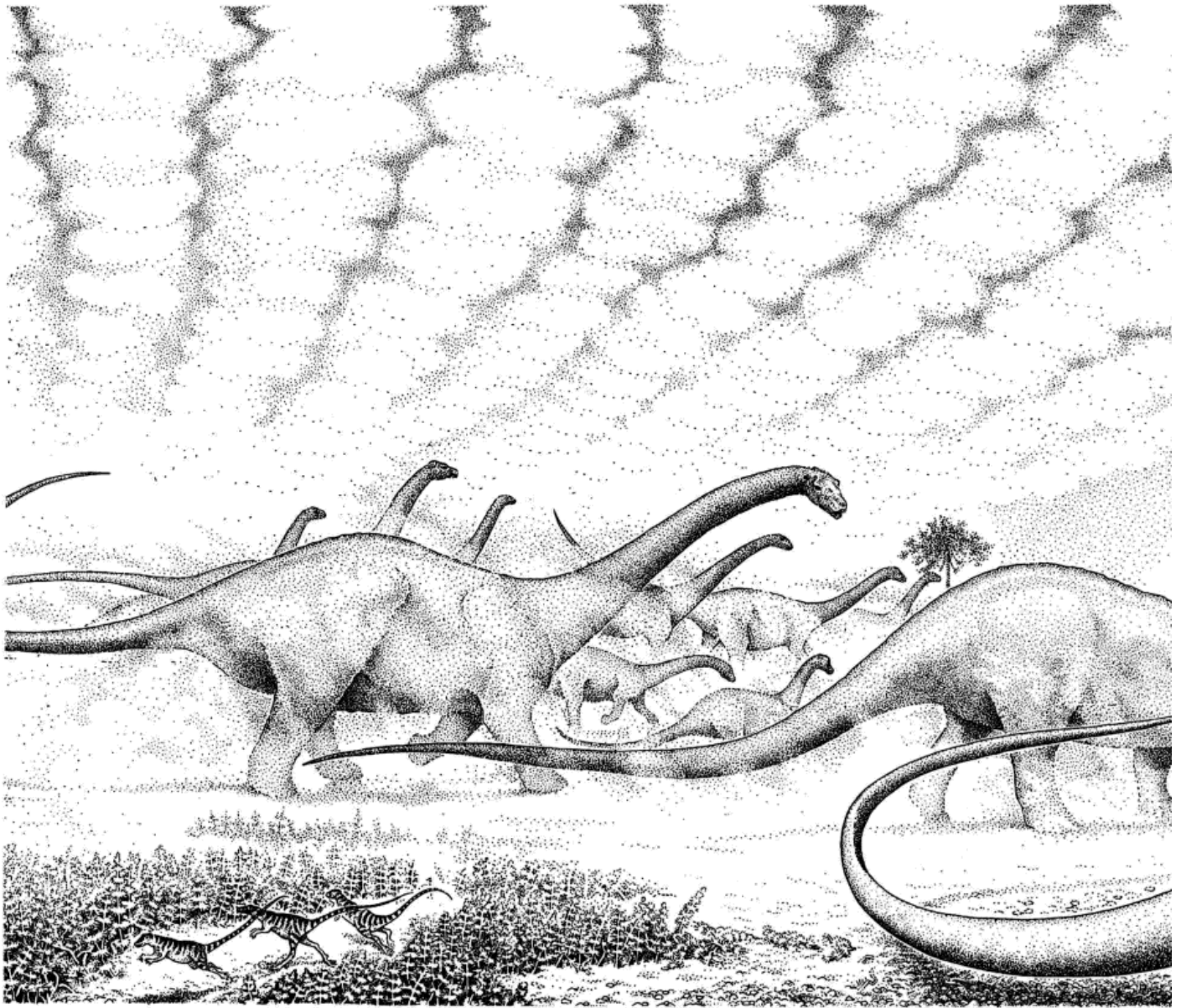
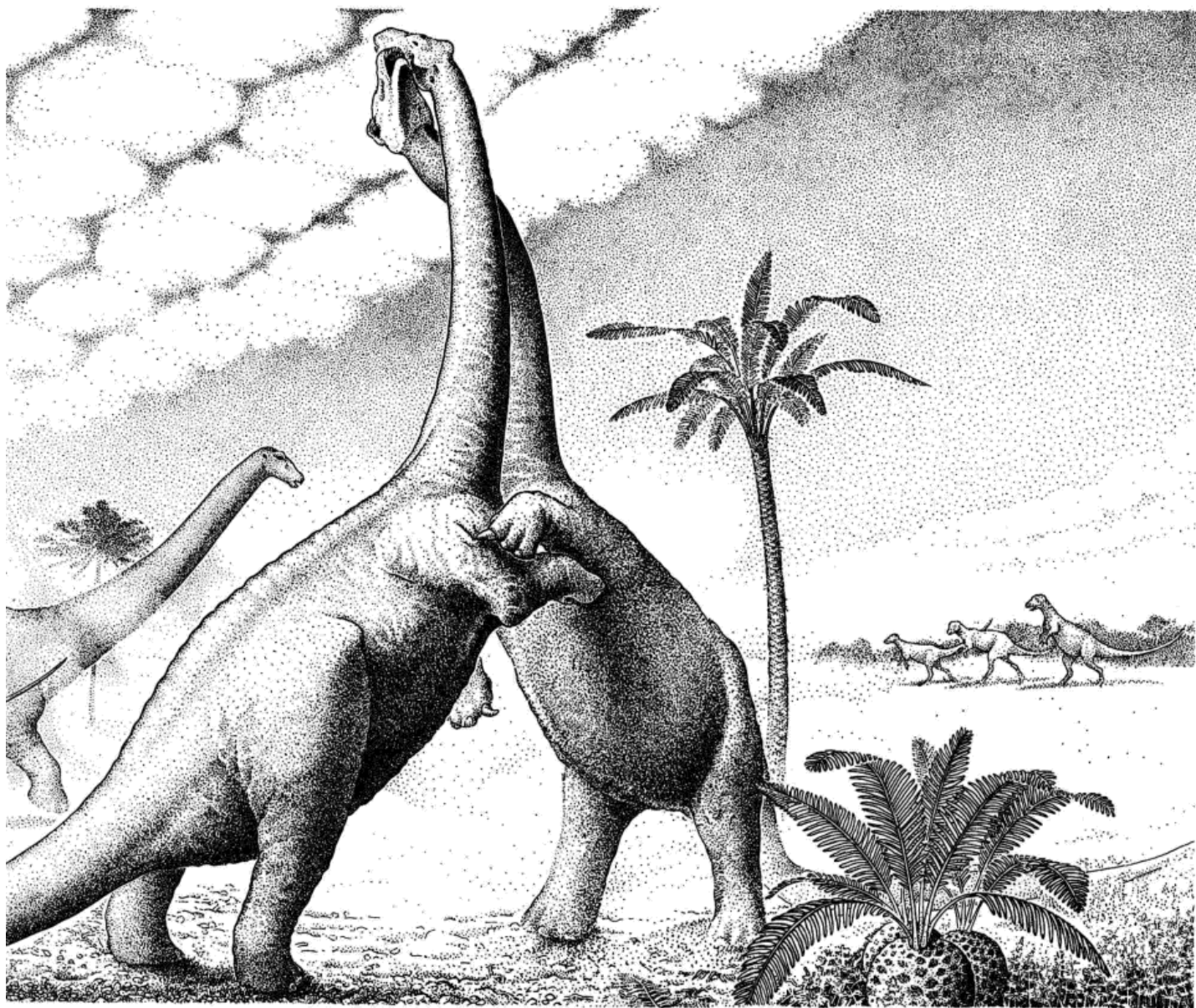


图 21-6 恐龙社会生活的推测。重建的生境是侏罗纪晚期的（现美国）怀俄明州。大的蜥脚亚目类恐龙是梁龙属（*Diplodocus*）的雌性恐龙带领下，一群雌性和年幼恐龙从左向右行进。在最前面，两头雄性为争首领位置在战斗：它们用如同长颈鹿样的：若用后肢（脚）站立，至头部可高达 10 米。在这里，它们是一类敏捷的、领域开放型的动物，而不是在旧文献中一般认为的：片木贼植物区快速前进。另一类特征植物是威廉姆逊苏铁属（*Williamsonia*）的拟苏铁（即右边类似棕榈的植物），而右边正是 H. Ostrom, 1972）（此图占原书 p447~448 整版）。

国西南部的沙漠龟（*Gopherus agassizi*）可能把首领系统更推进了一步。其雄龟经常格斗，只是当对手之一撤退或把背翻倒在地上才暂停。对于龟来说，背着地是致命性的。因为自己很难再翻过来，而这在过热的阳光下是很危险的。根据帕特森（1971）的观察，战败龟会发出一种独特的声音，以使战胜龟把它再翻

过来。

大多数的爬行类首领系统所表现的只不过是领域霸权主义的一些变化形式，因为一个霸主只容许少数几个从属者生活在其领域内，而从属者自己很少能够组织起来。不过物种 *A. aeneus* 是个例外：在单个雄性领域内生活着多个雌性，而这些雌性构



物。由于它们当时所处的生境与现代有蹄类和大象的平原生境最为相似，所以把它们视为与大象具有相同的社会组织。在一年长的厮打，用伸长的前肢脚趾甲彼此抓爬。这种梁龙属动物是恐龙中的最大型动物：成体长达 30 米；站立高度在肩部处约为 4 米；钝的、水生形式类型。在右边背景上可看到一群异龙属 (*Allosaurus*) 的肉食恐龙。在左下边，“一群”二足类恐龙正在通过一株真正的苏铁树，其背景是一片南美杉松 (Sarah Landry 画图。根据 Robert T. Bakker, 1968, 1971 和个人通讯，以及 John

成了至少有 3 个水平的等级系统 (Stamps, 1973)。

常见的是，雄蜥蜴在其领域内可容纳多个雌蜥蜴。这个“一夫多妻”的形式，已报道的有：壁虎类 [壁虎属 (*Gehyra*)]，鬣蜥类 [安乐蜥属、钝鼻蜥属、柔齿蜥属 (*Chalarodon*) 和峭尾蜥属 (*Tropidurus*)]。但是，这些关系不是应用于鸟类和哺乳类严格意义上的“一夫多妻”；雌性可容纳在雄性

领域内，但它们不会得到专门的补充或保护。已发现的最接近真正的“一夫多妻”的物种是叩壁蜥 (*Sauromalus obesus*)，这是美国西南部的一种大型草食蜥蜴 (Berry, 1971)。霸主雄性占有大的领域，在其内，从属雌性允许在石堆附近占有有限领域和晒太阳场地。在霸主领域内雌性也有领域，这要比从属雄性的领域大。在繁殖季节，霸主雄性每天要到各雌性领域，

不允许其他的雄性进入这些领域，只有霸主雄性才能和雌性交配。

在爬行类，亲本照顾一般很不普遍。奥利弗（1965）在野外和擒养条件下观察了眼镜王蛇（*Ophiophagus hannah*）的亲本照顾。雌性筑巢和卫巢以防止所有的入侵者入侵——使得这些大蛇对人类特别危险。因为蛇在所有爬行类中的社会化程度是最低的，所以这一独有的行为模式是相当明显的，并且使这种眼镜王蛇在将来野外研究中成为最引人注目的爬行类物种之一。鳄科类（短吻鳄各物种、鳄各物种、宽吻鳄各物种和其他有关形式）进行的最为高级的亲本照顾形式，也是令人吃惊的。鳄科类全部现在的21个物种，其雌性把卵产在巢内，并保护它们免遭侵略者的入侵（Greer, 1971）。较为原始的行为是筑洞穴巢，这些巢为食鱼鳄和鳄的7个物种采用。其余的鳄科类，其中包括短吻鳄、宽吻鳄、马来鳄和鳄的其他物种，它们用叶、棍和其他碎片筑起小丘巢。这些小丘巢位于水面的上方，用来孵化卵，通过分解作用也可产生附加的热。恰好在孵出之前，幼婴发出音频叫声（尤其是在受到周围的干扰时），其母亲的反应是把巢顶的材料除去。在许多情况下，母亲的帮助对幼婴的出巢可能是必要的，因为卵掩埋到巢内后，经太阳的照射使巢的外层成为硬壳。至少在某些物种中，母亲也带着幼婴到水边，并在以后的不同阶段对它们进行保护。

鳄科类是古龙——中生代占优势的陆生脊椎动物中，占统治地位的一群爬行类最终的生存者。因为它们具有相对精细的母亲照顾形式，所以完全有理由询问：它们的远亲——恐龙是否以社会类群生活。有少数零星的证据指出，至少对于某些物种可能是这种情况。1922年，美国自然历史博物院到蒙古考察发现了原龙属（*Protoceratops*）的有名的一窝卵，这窝卵埋在沙巢中，也许与现代鳄科类的洞穴巢没有多少不同。但是，更有意义的是，在（美国）得克萨斯州和马萨诸塞州还发现了恐龙的足迹和路径（Bakker, 1968; Ostrom, 1972）。这些恐龙似乎是成群活动的，它们留下了密集的一行行足迹。在得克萨斯州的达芬波特瑞池（Davenport Ranch）发现了30个类似雷龙的动物，显然是作为有组织的群体行动的。最大的足迹只存在于路径的周围，而最小的足迹在路径中心附近。而且，最大的吃植物恐龙可能不像过去一般认为的那么懒惰和愚笨。在一般生理学原理和新的解剖学重建的基础上，巴克（Bakker, 1968, 1971）认为，其中许多物种的身体是直立的，为恒温动物且行动迅速。雷龙和鸟龙的群体可能经历过干旱的平原和开放的森林区，极像现代的羚羊、犀牛和大象。萨拉·兰德雷（Sarah Landry）和我，在图21-6大胆、冒昧地重建了这一情景，显现的是梁龙属（*Diplodocus*）动物。由于它们属于最大的恐龙，所以我们认为它们与非洲大象具有相同的社会组织。



第22章 鸟类

448 鸟类,在其社会生活的细节上,是最像昆虫的一类脊椎动物。有少数物种,其中包括非洲的类织巢鸟[牛文鸟(*Bubalornis albirostris*)和厦鸟(*Philetairus socius*)]、垂肉掠鸟(*Creatorhina cinerea*)、西印度椰林鸟(*Dulus dominicus*)和阿根廷鸚鵡(*Myiopsitta monachus*),它们筑起群居巢;而其中每对鸟占有巢中的一个小巢,在其内抚育自己的后代。这种合作的有利性是改善了对捕食者攻击的防御(Lack, 1968)。用昆虫学语言来说,这些鸟形成了群居类群。它们与某些物种的蜜蜂极为相似,其中包括物种 *Augochloropsis diversipennis*、*Lasioglossum ohei* 和 *Pseudagapostemon divaricatus* (Michener, 1974)。群居阶段的昆虫可认为处于进化的“副社会”征途中,而最终可进化到具有不育职别的充分发育的集群阶段。群居巢与协作繁育的区别在于,协作繁育是在同一巢内不只一对成体鸟共同抚育后代。在许多鸟的物种中,称为助手的某些个体帮助其他个体抚育后代,而自己并未产卵繁殖,这点与昆虫也很相似。当这些助手从一开始就从属于繁殖个体时[像在长尾山雀(*Aegithalos caudatus*)那样],则该物种与“半社会”的蜜蜂和黄蜂物种相似,而后面这些物种也是处于“副社会”征途中。当这些助手是由前窝的后代组成时(即这些后代共有该巢内的双亲,是以社会性鸟为例说明的一种情况),则昆虫学家会把这样的物种分类到“高级亚社会”物种中,即同样能很好地沿着另一条亚社会途径进化。不管我们是否能区分开副社会和亚社会状态,上述情况对鸟类学的研究都会证明是有效的(就像在昆虫学已证明的那样)。不可否认的是,依昆虫标准,助手的存在是一个高级社会性状。为了达到蚂蚁和白蚁的水平,所需要的是助手“职别”的进化,使其成员永远发挥助手作用。就目前所知,这最后一步,鸟类是绝对没有达到的。鸟类助手完全具有潜在的繁殖能力,只要有就会开始自己筑巢繁殖。

随着社会进化各阶段相关比较研究的进展,还会发现鸟类和昆虫类间所存在的相似性。鸟类也是唯一具有真社会寄生的脊椎动物;而且,这种行为的形式(窝寄生现象)在许多细节上相似于蚂蚁的暂时社会寄生现象。这些鸟类没有把这一趋势发展到由社会昆虫达到的极端水平,但有少数鸟类物种依昆虫标准已占到了中高级水平。关于这些现象的进一步信息,请读者参考第17章。

我相信,这些相似性的原因,在于由这两类型共有的亲本照顾的方式。鸟类,与前社会昆虫和社会昆虫一样,提供了连续的亲本照顾,而这种照顾需要反复远行给幼鸟搜寻食物。在绝大多数协作繁殖的鸟类物种中,就像为窝寄生的那些宿主物种一样,其幼鸟是守巢的(刚出生时软弱无能),必须留守在专门建造的巢中。这两个因子(亲本照顾和幼鸟守巢)在一起,就构成了两亲本间紧密联系广泛发生的基础——在其他脊椎动物中相对不常见的一种情况。在这一阶段,首先,较年长的同胞和其他具有血缘关系的个体,通过帮助其双亲照顾较年幼的相应个体,可以提高它们的广义遗传适合度;其次,对于寄生形式的个体可利用这一阶段,把它们的卵安插到巢中。通过适当地隐匿守巢幼鸟,以及不断重复在它们和其双亲间的通讯信号,还可进一步促进寄生现象。

现在,读者知道:鸟类中社会行为的各因素(*elements*),在发展社会生物学的一般原理中已经发挥了很大的作用。尤其是,聚群的适应意义是专门在关于鸟群的问题中分析的(见第3和17章),而通讯的研究(以及用它对行为学的广泛研究),在很大程度上是建立在鸟类基础上的(每8~10章)。鸟类为下述情况提供了大量证据:领域性和优势(首领,第12~13章)、繁殖和攻击行为的内分泌控制(第7和第11章)、关于集群筑巢和“一夫多妻”的性行为(第15章),亲本照顾(第16章),以及窝寄生现象和混合物种觅食类群(第17章)。上述大多数情况都是普

通常见的，因为其特性也为其他大多数脊椎动物共有。现在需要深入探讨鸟类社会组织的最为高级的模式 (patterns)，尤其是建立在协作繁育基础上的模式。这些就是本章其余部分的内容。

由于综合了在世界范围内的对鸟类的野外研究，所以，对其协作繁育的分析近来取得了惊人的进展。在 1935 年，斯卡奇报道的例子少于 10 个物种，其中 3 个是他本人发现的。在 1961 年，当他重新总结这一课题时，不同类型的鸟类助手，报道的已超过 130 个物种，其范围从火烈鸟到燕子、啄木鸟、鹳鹤和其他科奇特系列的成员。弗莱在 1972 年重新研究了上述情况，并且解释了约 60 个物种(可能属于 30 个科)中存在得力助手的现象。不管情况如何，这方面的相关例子还会继续增多，据估计动物界的协作繁育约占 1%。

鸟类学家对协作繁育的生态学基础已有一定的了解 (Lack, 1968; J.L.Brown, 1968)。尤其是，布朗已估评了与此有关的统计学因子，并借此把这方面鸟类的社会性首次与群体生物学的理论联系起来。在图 22-1，我用一个简单图解企图把原因和媒介因子连接起来，以说明全部已知的协作繁育情况。注意，似乎存在两条主要途径引起协作繁育：一条是具有早熟幼鸟(出生后不久可以离巢)物种的途径；另一条是具有守巢幼鸟(出生时软弱无能)物种的途径。群居巢的形式也存在着重要差别。在第一类物种，其中包括鸵鸟 (*Struthio camelus*)、三趾鸵鸟 (*Rhea americana*) 和称为鸚科鸟的一些原始热带美洲的鸟类，它们有 2~4 只母鸟的卵产在一个巢内，由一只雄鸟保护。其雄鸟一般专门负责巢内工作，尽管有时会得到首领雌鸟的帮助。鸚 (*Nothocercus bonapartei*) 留在雄鸟领域内，如果第一批卵遭到破坏，又会准备产第二批卵；但是在灰胸穴鸚 (*Crypturellus boucardi*) 和灰鸚尾鸚 (*Nothoprocta cinerascens*) 的雌性会飞走去为其他的雄鸟产卵。我们还不知道，雌性间能相互容纳的这一特殊形式的环境原动力是什么，但是在进化中使物种事先适应以获得这一形式的某些条件是很清楚的。首先，幼鸟的早熟性质意味着，单个亲本能够照料这些幼鸟的全部需要。其次，这有利于雄性控制领域，能引诱多个雌性进入到领域内。这是基本的“一夫多妻”情况，并且可以想象，正如奥里安斯-维纳模型(见第 15 章)

指出的，该雄性各领域的质量存在很大差异。但是，奇怪的事实是：各雌性并不事先企图强占该雄性和每一领域内的单个巢。人们推测，这些雌性至少遵循其他鸟类物种的共同模式，会瓜分该雄性的领域并在其内建造自己的巢。事实上，这些雌性并未这样做的原因，可能是它们在血缘上是紧密的。一小群姐妹如果以一个单位行动，特别是如果它们只利用一个雄性进行繁殖 [如同穴鸚属 (*Crypturellus*) 和鸚尾鸚属 (*Nothoprocta*) 的鸚那样]，那么它们就会获得最大广义适合度。对这种小群鸟类的血缘关系的研究，无疑是很有启发意义的。

第二类协作繁育的鸟类物种要比第一类多得多，超过已知物种的 90%。如图 22-1 指出的那样，存在若干个原因因子，其间的联系是复杂的。通过一些作者的研究，这些因子已分别得到了阐明。例如，普里阿姆 (Pulliam) 等 (1972) 认为，黄面草雀 (*Tiaris olivacea*) 的簇聚性促进了群体规模的缩小，继而导致近交的增加。在牙买加群体(接近于连续分布，因此群体相对较大)，个体具有强烈的领域性。(拉丁美洲)哥斯达黎加的群体小且处于半隔离状态，而其成员以相对较大的类群聚集在一起。在(英属拉丁美洲)开曼群岛，其群体和类群大小都属于中等。上述发现的含义在于：有效群体的规模越小，有关相互作用

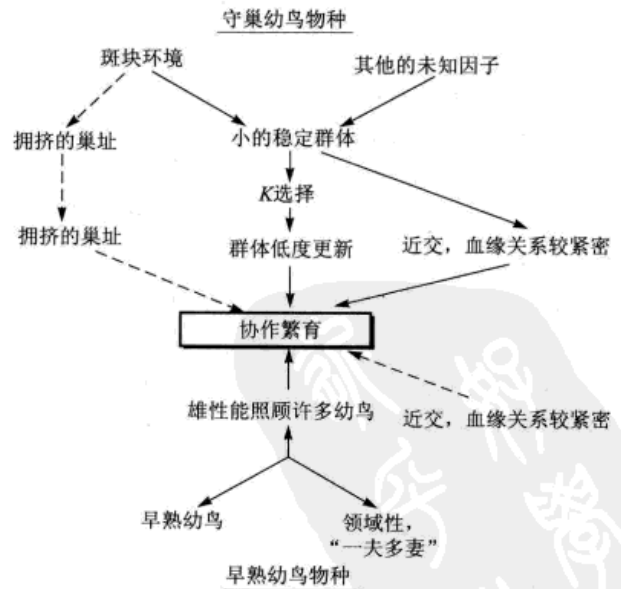


图 22-1 导致协作同繁育(已知鸟类社会行为的最高级形式)所推测的原因链。图中实线表示业已证实并被认为是极重要的关系；虚线表示尚未证实但可能至少具有辅助作用。

用个体间的血缘程度就越大,它们对制造事端反应的可能性就越小。研究过协作繁育物种的一些动物学家,其中包括研究犀鹃的戴维斯(1942)和研究椋鸟的布朗(1972, 1974),就小群体及其稳定性作了类似的评论。

物种细分成一些小的、半隔离群体,其本身是另外一些环境因子的效应所致。这些因子在鸟类还没有明确地鉴别出来,但可以推测出它们的一般性质。首先,明显的是,对于社会性具有前适应的那些物种,已经特化成依赖于斑块分布的资源。斑块的形式对社会类型的进化具有明显的影响。斑块资源若是细粒状(这意味着在每次外出觅食的过程中,各个鸟是从一个斑块进入另一斑块),则其结果可能是形成类群(Levins, 1968)。食物和水是最可能的细粒状资源,而巢址和栖息地址是倾向于固有和稳定的。所以,这些鸟类繁殖时维持着各单个领域,而寻找食物和水源时就成群形成类群。这些资源在时空上越不可预测,这种最适类群大小的行为就越明显。对于燕鸥和某些其他集群海鸟(Ashmole, 1963)、掠鸟(Hamilton和Gilbert, 1969)以及澳大利亚栖居沙漠鸚鵡(Brereton, 1971)的成群现象,都可用上述因果关系得到最为满意的解释。如果主要资源更接近于粗粒形(即分布广泛,或者足够大,需要一个个地仔细开发利用),结果可能会有根本的不同。现在各个体不是在广大范围内漫游。群体被局限于有限的生境,彼此间更易成为遗传隔离状态,每个个群体会更小。其可能的结果是导致如图 22-1 表示的那些事件的有序联系。小的隔离群体是趋于稳定的,易受到 K 选择。 K 选择有利于较长的寿命、较小的繁殖率和较长时间的亲子关系(见第 4 和 16 章)。在生活周期中的所有这些变化,都促成了繁殖期间的协作和利他主义行为。

那么,实质上协作繁育的进化起源,大体上就依赖于小的有效繁育群体。具有成群行为的那些物种,如果由于其巢址的限制,使得群体减小和血缘关系明显上升,那么它们也可能进化成协作繁育群体。但是,这两个过程可能整个是非偶联的。许多成群物种形成大的繁育集群。在这样的集群中,其平均血缘关系是低的,而在繁育场地的性别内竞争和攻击因此增强。相反,栖息和觅食在一些特定生境(“粗粒状”环境)的物种,可以广泛地利用斑块生境或以如此高的密度

存在,这使得它们的群体大小是相对大的。它们也在繁育场地内进行性别内竞争和攻击。根据现代假说,协作繁育依赖于有限资源(食物、巢址或其他)的存在,而这样就使群体成为小的、“思乡”的和隔离的。

即使上述假说证明是正确的,还留下一个问题尚未回答:这些物种为什么朝依赖于食物和巢址这方面进化,而不是朝其他方面进化?对这一问题的详细回答(至少对于鸟类)超出了该书的范围。由特定物种做出的选择是适应辐射的结果,随后各物种彼此发挥不同的生态作用而形成群落。在第 3 章和第 4 章已经介绍了有关的基础理论,而麦克阿瑟(1972a, b)和柯迪(1974)给出了更为详细的解释。

现在我们要转到两个例子。在这些例子中,通过紧密相关物种的比较,协作繁育的进化问题得到了相对较好的解决。这样的系统发育研究,提供了建立协作繁育的适应基础的最好方法,以及提供了发现社会行为新形式的最好方法。

杜鹃亚科

杜鹃亚科(Crotophaginae),由铤声鹃(*Guira guira*)和犀鹃属(*Crotophaga*)的犀鹃组成,构成了杜鹃科(Cuculidae)的 6 个亚科之一。杜鹃亚科全都分布在大陆的热带和亚热带地区。虽然只有 4 个物种,但其社会行为的多样性足够多,能够很有道理地重建其社会进化。戴维斯(1942)对杜鹃亚科的研究之所以值得注意,乃是因为它是在脊椎动物类群中首先考察了社会进化的生态学基础的研究之一,并且它仍是时新和正确的。自此以后,斯卡奇(1959)和拉克(1968)对此信息作了补充。

全部 4 个物种几乎都生活在开放生境中,并且以“喧闹和显耀的习性”为特征。它们约以 12 个个体为一群联合起来,十分引人注目:以这样的类群进行觅食和晚上在同一棵树上栖息。每一群都通过攻击炫耀和战斗使自己的领域不受同物种其他成员的侵犯。在繁育季节,这些成群鸟筑起一个群居巢,可容纳许多个雌性产卵。巢由雄性构筑,并在随后饲养幼鸟。至少第一批羽毛丰满的一些后代要协助饲养随后孵出的幼鸟,其中的少数后代还要参与下一年的繁殖活动。杜鹃亚科集群是半封闭类群。比率很少的个体(迄

今还未测量过)可从一类群迁入另一类群,但它们要战胜对方的恐吓和反抗后方能进入新群。

戴维斯把协作行为的进化分成三个发展阶段。群居巢在铤声杜鹃中只是偶有展现。其中某些配偶在其自己类群领域内标定出一小块领域,分开筑起自己的巢,与其他的鸟分开而饲养自己的后代。因此,铤声杜鹃偶尔仍然遵循成对联合和占有领域的鸟类基本模式,但是不同点在于:它们总是与处于非繁殖活动的特定类群联合。社会进化的早期阶段还表现在如下事实:类群保护其领域的的能力很弱。大犀鹃(*Crotophaga major*)几乎总是群居巢,虽然其类群是由一些成对的配偶组成的,但其类群保护领域的的能力只稍有增强。最后,在光嘴犀鹃(*C. ani*),显然也在纹嘴犀鹃(*C. sulcirostris*)中,它们的群居巢已达到了极端。多配偶或混交是常有的事,若干个雌性把卵产在同一窝巢内,并且整个类群是作为一个单位强有力地保护其领域。

现在还不清楚杜鹃亚科这一趋势的终极原因。其性比是雄性多于雌性,这是在其他协作繁育鸟类物种中经常碰到的现象。这个可能是促成助手行为进化的基础,因为如果没有配偶的雄性把它们的能量用于饲养其同胞,它们就可使其适合度增加。但是,这一性比本身是进化产物,容易受到小的遗传变化而变化。非平衡的性比可能是协作繁育的一个共同适应,而不是协作繁育的原因。其原动力更可能是一个环境因子。戴维斯注意到,杜鹃亚科的鸟巢和栖息处,是广泛分散在热带草原的树丛中。他认为,这些鸟只是由于缺少空间而被迫聚在一起的。所以似乎更可能的是,这种斑块性的显著效应使得局部繁育群体的大小减小,并增加它们间的遗传隔离。

桤 鸟 类

对鸟类社会性的最新和最受启发的研究,涉及新大陆的各种桤鸟(J.L.Brown, 1972, 1974; Woolfenden, 1974)。可能除矮松桤鸟(*Gymnorhinus cyanocephala*)外,其8个属形成了一密切的系统发育类群。类似于鸦科(*Corvidae*)的其他成员(其中包括鸦、鹊、星鸟和红嘴乌鸦),这些桤鸟是强烈地倾向于社会行为的适应杂食的鸟类。其社会系统的范围,是从成对配偶(还具有保护领域的行为)的鸟类

基本模式到鸟类中已知的集群筑巢和协作繁育的更为极端的形式。

布朗(1974)指出:这一类群的社会进化已经伴 454 随着两条不同的途径(见图 22-2)。一条途径只是在集群筑巢物种(矮松桤鸟)达到了顶点。这种鸟多至数百对成体以聚丛式地筑巢,以密集的群体在一起觅食,它们像掠鸟和斑鸠那样“席卷式”地通过宽广的林区。只有在靠近巢的附近由一对留守鸟进行保护;而集群作为一个整体的领域,对其他矮松桤鸟的侵犯并未受到保护。其中某些成鸟可充当助手,但这种情况不像在灌木桤鸟和墨西哥桤鸟那样明显。一个可能的早中期阶段可用斯特拉桤鸟(*Cyanocitta stelleri*)代表。这个物种不是真正的集群,因为窝巢是由成对的巢中鸟用攻击行为占有的。但是,家园(领域)范围几乎尚未界定,所以它们有广泛的重叠区。斯特拉桤鸟是这样物种:其领域保护或防御功能已开始削减,达到了使聚丛巢进入集群系统的阶段。

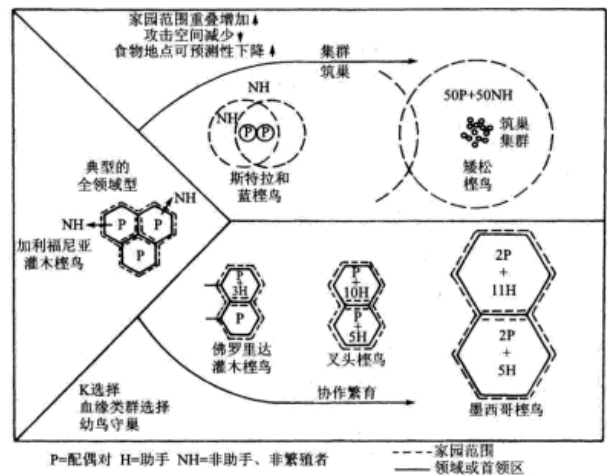


图 22-2 新大陆桤鸟中走向高级社会的两条途径。图上方的途径在矮松桤鸟达到了顶点,在这里成对的鸟以“集群”在一起筑巢。每一集群的成员也紧密成群在一起觅食。(图下方的)另一条途径导致了协作繁育,在这里助手鸟帮助其他成体鸟饲养后代。这一途径是墨西哥桤鸟达到了顶点(自: J.L.Brown, 1974, 稍加修改)。

佛罗里达灌木桤鸟(*Aphelocoma caerulescens*)的协作繁育得到了很好的发展,对该物种这种行为的研究,已由伍尔芬敦(1973, 1974 和个人通讯)辛勤工作达 5 年之久。这一美丽的兰白鸟局限生活在佛罗里达半岛“灌木”生境中,这是一种具有独特植物区系的高度非连续的土壤生境。生活在美国东北部的这种

鸟的一种类型,是如此地依恋这样的灌木生境,以致使它成为最为独特的佛罗里达鸟,其活动范围还没有观察到超出该州边界的。其群体很稳定,且具有期望中的特别长的 K 选择标记:在野生鸟中,其个体寿命长,往往长达 8 年或更久;出生 2 年后才能进行繁殖;配偶成对生活在一起且有固定领域。伍尔芬敦研究过的繁殖对中,接近半数有助手帮助。实际上这一数字随年度而变化,其范围从 36%~71%。这些助手不参与筑巢或孵化,但在其他活动中是积极的,其中包括保护领域和巢不受其它椋鸟的侵犯、攻击捕食者和饲养幼鸟(见图 22-3)。

伍尔芬敦对大量的椋鸟进行标记并跟踪其前数年的生活情况,使他最终能确定这些助手的关系和最终命运。在 74 个繁殖季节(一对配偶繁殖一个完全季节称为一个繁殖季节)中,助手帮助双亲的 48 次、帮助父亲和继母的 16 次、帮助母亲和继父的 2 次、帮助兄及其配偶(嫂)的 7 次,而帮助无血缘关系的配偶仅 1 次。因此,助手强烈地偏爱于最紧密的血缘个体——这是通过血缘选择促使利他主义性状进化的基础。伍尔芬敦也能证明:助手的存在实际上增加了繁殖者的繁殖率,因此也就增加了其广义适合度。在对 47 个无助手的繁殖季节成对配偶连续观察若干年后,得到每对配偶所生的长到出羽的幼鸟平均数为 1.1 只,而出羽后 3 个月仍成活的平均数为 0.5 只;相反,在对 59 个有助手的成对配偶,每对配偶所生的长到出羽的幼鸟平均数为 2.1 只,出羽后 3 个月仍成活的平均数为 1.3 只。因此,有助手时,椋鸟家系比无助手时要增加 2~3 倍。伍尔芬敦发现,没有助手的繁殖配偶也是最年轻和最没有经验的,仅仅这一因子就可能说明上述成活率的差别。但是通过请除没有经验的鸟而变得完全有经验时,助手的作用同样是明显的。最后,通过把同一对配偶有助手年份与无助手年份其后代的成活率进行比较分析,其结论仍然很明确:助手的作用被证明是明显的。

奇怪的是,后代成活率的增加,不是表现在对雏鸟增加饲喂速率的结果。助手的数量对出羽后代的数量根本就没有关系,而出羽雏鸟的体重对其后的成活率也没有明显影响。于是,剩下的最有可能的假说是:助手通过群居防御加强了对捕食的防御,尤其是对森王蛇的防御。这些助手为家系增添了警戒系统,

当蛇距巢很近时,它们就会对蛇进行成群骚扰。但是助手的存在,是否确能降低幼鸟的死亡率还尚待证实。

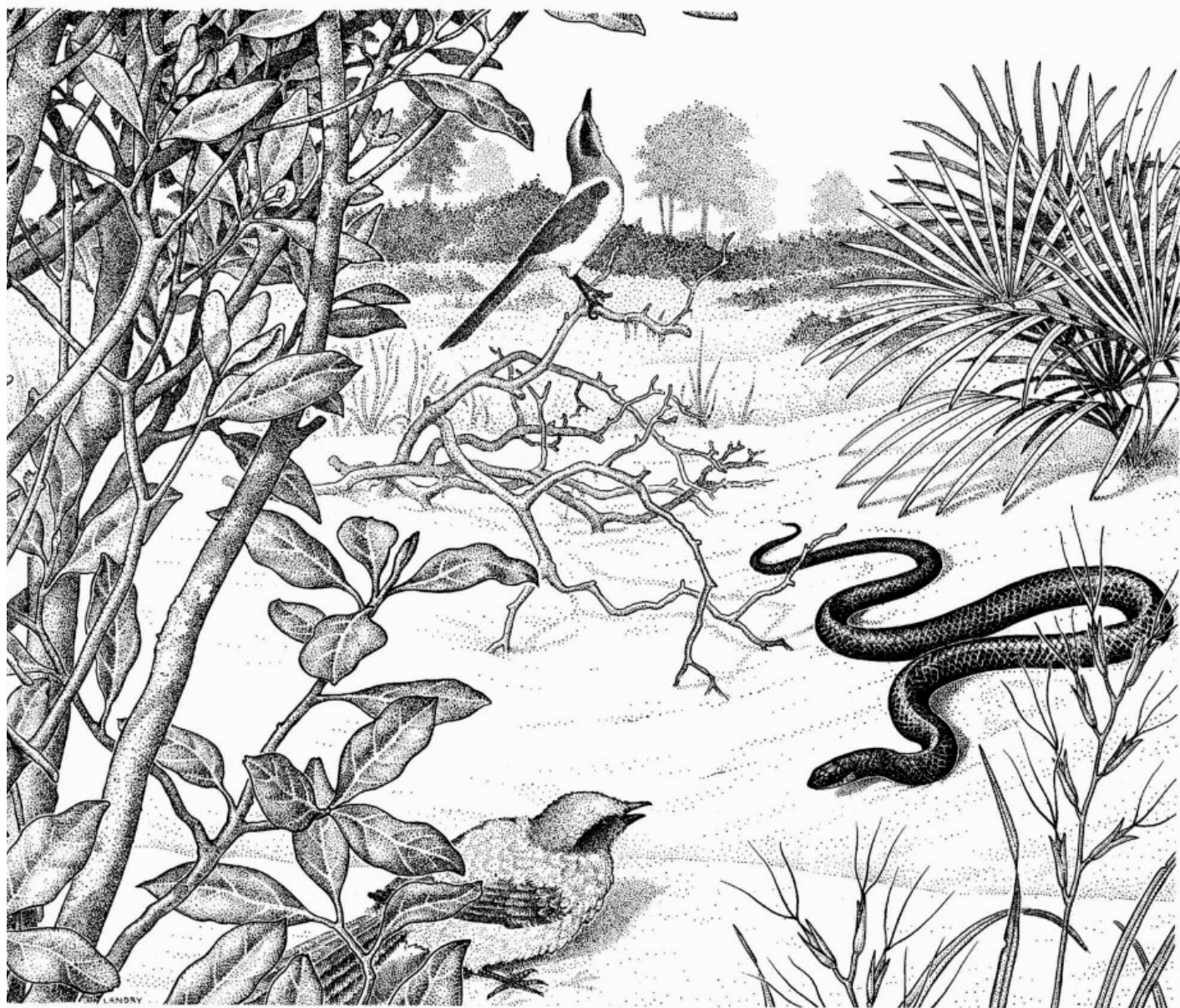
佛罗里达灌木椋鸟的研究资料之所以重要,是因为几乎还没有其他证据证明,协作繁育是否确能提高繁殖率。换句话说,助手是否对提高繁殖率确有帮助。仅仅还有一个物种,即美丽的兰鹑鹑(*Malurus cyaneus*)证明有这样的作用(Rowley, 1965)。弗莱的关于蜂虎(*Merops bulocki*)的研究资料也认为有这样的作用,但其资料在统计上是不显著的。加斯顿(Gaston)对英国长尾山雀(*Aegithalos caudatus*)的研究指出:助手对繁殖率没有影响,而阿拉伯小莺(*Turdoides squamiceps*)的助手甚至还有碍于繁殖(Amotz Zahavi, 个人通讯)。

在某些物种中,如果助手不帮助繁殖者,那么其含义是指它们本身会以某种方式从血缘关系中受益。伍尔芬敦已经发现,甚至“利他主义”的灌木椋鸟可能就是这样的情况。在每个家系群的非繁殖者中,存在一个严格的首领体系:雄性高于雌性。如果参与繁殖的雄性死亡或离开,极可能就会由一优势雄性助手顶替。的确,助手的存在也可导致领域一定程度的扩展,最终可能增加 1/3 或更多。当领域增加时,具优势的雄性助手有时在类群领域内建立起自己的领域,找到配偶并开始繁殖后代。总之,通过“芽殖”,群体可得到一定程度的增长。因此,助手现象至少部分是由于个体选择的结果。在不同的鸟类物种中,个体选择和血缘选择对协作繁育进化的相对贡献尚待确定。

在新大陆椋鸟内,协作繁育程度最高的要算墨西哥椋鸟(*Appelocoma ultramarina*) (Brown, 1972, 1974)。事实上,一个墨西哥椋鸟类群,就是扩展的墨西哥椋鸟家系。每一专有的家园一般由一群 8~20 只鸟占领,其中包括 2 对或更多对配偶。类群中的全体成员喂饲雏鸟,大致其中半数为双亲。墨西哥椋鸟要出生 3 年或 3 年后才能配对繁殖,并且整个生活几乎全在家系领域内度过。似乎有可能,至少部分像灌木椋鸟那样,墨西哥椋鸟通过“芽殖”分出亚群进入新的、邻近的家园领域。如果是这样的话,相邻的各类群要比鸟类通常情况下的各类群在血缘上更为紧密。



图 22-3 佛罗里达灌木桤鸟 (*Aphelocoma coerulescens*) 的助手现象。该图刻画了佛罗里达中部阿池波德生物站 (Arc 视一条森王靛蛇 (*Drymarchon corais*): 桤鸟幼雏的危险捕食者。一只在地上以恐吓姿态蜷缩着; 另一只站在附近树枝上呢口 的枯枝建造的。其他典型植物包括右下角的狗尾草 (*Aristida oligantha*) 以及右边的背景植物锯形矮棕榈 (*Serenoa repens*)



logical Station) 的典型情景。在巢内, 双亲和一年龄鸟(助手)喂雏鸟, 而这些雏鸟是助手的同胞。在右方, 另两个助手在监视中鸟的报警信号)。生境是适于该椋鸟生活的特定的佛罗里达“灌木”植物区系。巢是用矮状番樱桃叶栎 (*Quercus myrtifolia*) (*Pinus clausa*) (Sarah Landry 画图; 根据 G.E. Woolfenden, 1974 和个人通讯) (此图占原书 p452~453 整版)。



第 23 章 哺乳动物内的进化趋势

456 哺乳动物社会生物学的关键是哺乳。由于幼小的哺乳动物在早期发育的关键时刻要依靠其母亲，所以母子类群是哺乳动物社会普遍的核心单位。即使所谓的独居物种（除了求偶和母性照顾外，它们没有其他的社会行为表现），也是以母子间精细的和相对持久的相互作用为特征的。由这一保守的特征出发，会衍生出更为高级的社会（其中包括像狮“群”和黑猩猩“队”这样一些不同的类群）的一些主要特征：

——超过断奶时间后，不同世代的个体仍联合在一起时，则这种联合通常是母系的。

——因为成年雌性（在繁育中）要消耗大量的时间和能量，所以它们在有性选择中是一种有限资源。这样，多配制在哺乳动物系统中是常规，而常见的是其中的“一夫多妻”制。“一夫一妻”制相对罕见，已经见到的有河狸、狐狸、狨猴、青猴、长臂猿和裂颜蝙蝠。在这方面，哺乳动物不同于鸟类基本的“一夫一妻”制。哺乳动物的另一特点是没有反向的性作用，即没有雌性向雄性求偶，而随后离开雄性单独照顾幼仔的情况。

虽然我们可以有把握地得出上述这些明显的结论，但对哺乳动物的多数社会生物学仍处在研究的早期阶段，远远落后于对昆虫和鸟类在这方面的研究。关于哺乳动物自然史的多数说明，尤其是在洞穴和夜

出活动物种的情况下，仅仅以说奇闻逸事的方式触及这一问题。作者往往错误地把密集的群体和繁殖的聚集体作为“集群”，把有较多子代和母亲在一起构成的单位作为“队”。对哺乳动物两个最大的目（蝙蝠和啮齿动物）的大多数科和属来说，它们的社会生物学实际上还不清楚。对于有袋动物的情况也是这样，对其社会进化的了解，与真兽亚纲的比较起来具有明显的尝试性。

根据我们现有的知识，以高度浓缩的提要形式在表 23-1 基本上表示了哺乳动物的各个社会系统。要把这一信息融入到一个总结性的进化图中，是件困难（如果不是不可能的话）的事。首先，有关资料仍过于零碎。但更为基本的是，哺乳动物的大多数性状很容易变化。除了普遍存在的母性照顾和像表中列出的最为明显的有关直接后果外，哺乳动物社会组织的一些特定性状或特征，都是在小到像科和属这样的分类单位内以高度“斑块”的方式产生的。表 23-2 中说到的蝙蝠就是一个适当的有趣例证。同一科，甚至同一属内的不同物种有时可占有三个或更多的社会进化级。在一个给定的分类单位内，某些物种可以是独居的，某些可能是“一夫一妻”、“一夫多妻”或永远过着雌雄混居的生活。由有关物种表现的这样一些系统的组合随科而异，并且根据自然史其他方面的现有

457 表 23-1 现存哺乳动物各科（连同代表属）的社会生活模式以及含有社会生物学性状的一些关键参考文献。分类的根据是安德森和琼斯（Jones）1967 年出版的分类系统。有关行为和生态的早期文献的详细目录见于沃克（Walker, 1964）和“哺乳动物学新近文献”——作为《哺乳动物学杂志》连续补充而出版的系列文献。

哺乳动物类别	社会生物学性状	文献
单孔目 针鼹科 针鼹类，食蚁动物（针鼹属、原针鼹属）。澳大利亚、新几内亚。	独居。自由生活时可能为领域性；紧密囚禁中通过类群形成首领等级系统。雌性把卵直接产于囊状结构中。幼仔放入安全隐蔽处时，雌性随后觅食（以 1~2 天为一阶段）。无雄性协作。	M.Griffiths in Ride (1970) Brattstrom (1973)
鸭嘴兽科 针刺鸭嘴兽（鸭嘴兽属）。澳大利亚。	独居。雌性把卵产在封闭的洞穴中待 17 周，雌性觅食。无雄性协作。	Troughton (1966) Ride (1970)

续表

哺乳动物类别	社会生物学性状	文献
有裂动物目 负鼠科 负鼠 (负鼠属、蹠足负鼠属)。新大陆 (特别是热带)。	独居。在负鼠属 (<i>Didelphis</i>) 中新生幼儿由袋状物携带; 随后, 它们抓住母亲背部毛皮随母作短暂活动。无雄性协作。	Reynolds (1952) Llewellyn 和 Dale (1964), McManus (1970)
袋鼬科 袋猫 (袋鼬属和其他属)、袋“大鼠”和袋“小鼠” (宽足袋鼬属、狭足袋鼬属)、袋食蚁兽 (袋食蚁兽属)、袋獾 (袋獾属)、袋狼 (袋狼属)。澳大利亚。	独居。至少某些物种的雌性利用窝穴。幼仔由袋状物携带, 随后与母相伴短暂时间。袋鼬属 (<i>Dasyurus</i>) 和袋獾属 (<i>Sarcophilus</i>) 作战斗玩耍。无雄性协作。至少在狭足袋鼬属 (<i>Antechinus</i>) 和袋獾属有广泛的重叠家园范围。	Fleay (1935), Calaby (1960), Eisenberg (1966), Troughton (1966), Van Deusen 和 Jones (1967), Guiler (1976), Lidicker 和 Marlow (1970), Ride (1970), Wood (1970)
袋鼯科 袋“鼯” (袋鼯属)。澳大利亚。	可能独居。	Van Deusen 和 Jones (1967), Ride (1970)
袋狸科 袋狸 (袋狸属、短鼻袋狸属)。澳大利亚。	独居。可能为领域性。窝穴在植被区的堤丘内。幼仔首先待在袋内, 然后伴母居住一短暂时间。无雄性协作。	Mackerras 和 Smith (1960), Troughton (1966), Van Deusen 和 Jones (1967), Ride (1970)
鼯负鼠科 鼯负鼠 (鼯负鼠属、秘鲁鼯负鼠属)。南美洲。	可能独居。	Van Deusen 和 Jones (1967)
袋貂科 袋貂 (袋貂属)、环尾袋貂 (环尾袋貂属、拟环尾袋貂属)、袋滑貂 (小袋滑貂属)、考拉 (树袋熊属)、蜜貂 (长吻袋貂属)。澳大利亚。	多样化。某些物种独居。小袋貂属 (<i>Petaurus</i>) 以雄性为首领过着家系群的生活, 可数代生活在一起。拟环尾袋貂属 (<i>Pseudocheirus</i>) 有着相似的但显然较松散的组织。这些物种显然是领域性的, 并在拟环尾袋貂属随着群体密度的增加而增加攻击性。在树袋熊属 (<i>Phascolarctos</i>) 中母性照顾幼仔延长至 1 年。	Schultze-Westrum (1965), Eisenberg (1966), Troughton (1966), Ride (1970)
袋熊科 袋熊 (毛吻袋熊属、袋熊属)。澳大利亚。	独居。雌性为单生, 它们把幼仔放入袋内, 随后在数月内幼仔都与母保持联系。各个体占领着复杂的坑道系统。	Troughton (1966), Wunschmann (1966), Van Deusen & Jones (1967), Ride (1970)
袋鼠科 大袋鼠、短尾 {鼠尊}、小袋鼠和有关类型 (大袋鼠属、沙袋鼠属、麝袋鼠属、巨型袋鼠属、岩 {鼠尊} 属、长鼻袋鼠属、短尾 {鼠尊} 属和其他)。澳大利亚、新几内亚。	多样化。某些物种独居或成对生活, 如麝袋鼠属 (<i>Hypsiprymnodon</i>) 和长鼻袋鼠属 (<i>Potorous</i>) 是例子。短尾 {鼠尊} 属 (<i>Setonix</i>) 形成具有雄性首领等级系统的非组织化聚群; 巨型袋鼠属 (<i>Megaleia</i>) 和大袋鼠属 (<i>Macropus</i>) 以松散组织形式成队生活 (见该章其他部分的说明)。	Hughes (1962), Caughley (1964), Eisenberg (1966), Troughton (1966), Racker (1969), Ride (1970), Russell (1970), Kitchener (1972), Grant (1973), Kaufmann (1974a-c)
食虫目 猬科 猬和鼠猬 (猬属、鼯猬属、副猬属等)。旧大陆。	独居。母亲照顾幼仔, 无雄性参与。	Eisenberg (1966), Findley (1967), Matthews (1971)
鼯科 鼯和麝鼯 (鼯属、星鼻鼯属、麝鼯属等)。北美洲、欧亚大陆。	独居。母亲照顾幼仔, 无雄性参与。	Eisenberg (1966), Findley (1967), Matthews (1971)

458

续表

459

哺乳动物类别	社会生物学性状	文献
<p>无尾猬科 无尾猬(猬属、盔猬属、刺猬属、纹猬属、小盔猬属、獭鼯属、刚毛猬属等)。马达加斯加岛、西非。</p>	<p>多样化。母亲在洞穴中照顾幼仔。在刺猬属(<i>Hemicentetes</i>)和无尾猬属(<i>Tenrec</i>)中于觅食途中跟随母亲。在刚毛猬属(<i>Setifer</i>)，繁殖期外可组成小的雄性类群。纹猬属(<i>Hemicentetes</i>)最具有社会性：一个雄性、若干雌性及其后代可占用同一幽谷空间。</p>	<p>Dubost (1965), Eisenberg & Gould (1970)</p>
<p>金毛鼯科 金毛鼯(金毛鼯属等)。南非。</p>	<p>独居。</p>	<p>Findley (1967), Matthews (1971)</p>
<p>沟齿鼯科 沟齿鼯(异鼯属、沟齿鼯属)。西印度群岛。</p>	<p>独居或初步的社会形式。扩展的各家系可共占同一洞穴。</p>	<p>Eisenberg & Gould (1966), Findley (1967), Matthews (1971), Eisenberg (个人通讯)</p>
<p>鼯鼯科 鼯鼯(鼯鼯属、北美短尾鼯鼯属、麝鼯属等)。世界分布。</p>	<p>独居。当接到报警时，尾鼯鼯属(<i>Crocidura</i>)和麝鼯属(<i>Suncus</i>)幼仔彼此抓住尾巴在其母后面连成链条。</p>	<p>Crowcroft (1957), Shillito (1963), Quilliam 等 (1966)</p>
<p>跳鼯科 象鼯鼯(跳鼯属、象鼯属等)。非洲。</p>	<p>独居。</p>	<p>J. C. Brown (1964), Findley (1967), Ewer (1968), Matthews (1971), Sauer & Sauer (1972)</p>
<p>皮翼目 鼯猴科 “飞猴”或猫猴(鼯猴属)。亚洲热带。</p>	<p>独居或聚群。步伐为极度的滑行式。一年出生一个幼仔，紧贴母亲腹部。不筑窝穴。偶尔成体形成松散的聚群(缺乏内部组织)。</p>	<p>Wharton (1950), Eisenberg (1966), Findley (1967), Matthews (1971)</p>
<p>翼手目 19个科，见表23-2。</p>	<p>极多样化(科间和科内都如此)。某些物种独居[如饰肩果蝠属(<i>Epomops</i>)、棕蝠属(<i>Eptesicus</i>)、蓬毛蝠属(<i>Lasiurus</i>)];某些物种成对生活(如彩蝠属(<i>Kerivoula</i>)、黄翼蝠属(<i>Taphozous</i>))，或形成“一夫多妻”(银线蝠属(<i>Saccopteryx</i>)、犬吻蝠属(<i>Tadarida</i>))，或形成大的永久性的雌、雄聚群(狐蝠属(<i>Pteropus</i>)、银线蝠属)。在一定程度上，约有50%热带物种和20%温带物种是社会性的。见该章其余部分。</p>	<p>Eisenberg (1966), Koopman & Cockrum (1967), Davis 等 (1968), LaVal (1973), Bradbury (1975)</p>
<p>灵长目 贫齿目 食蚁兽科 食蚁兽(食蚁兽属、侏食蚁兽属、小食蚁兽属)。中美洲和南美洲。</p>	<p>见第26章</p> <p>独居。单个的幼仔骑在母亲背上携带，在食蚁兽属(<i>Myrmecophaga</i>)情况持续到一岁。</p>	<p>Krieg (1939), Schmid (1939), Barlow (1967), Matthews (1971)</p>
<p>树懒科 树懒(树懒属、二趾树懒属)。中美洲和南美洲。</p>	<p>独居。漫游一段时间后，通过战斗进行领域防御。雌性携带幼仔在胸上或背上约一个月或更长时间。</p>	<p>Beebe (1926), Barlow (1967), Montgomery & Sunquist (1974)</p>
<p>犰狳科 犰狳(犰狳属等)。新大陆(特别是热带)。</p>	<p>独居。占领一定的家园范围。一次能多胚胎产生12个幼仔；它们是早熟的，出生数小时后就能随母亲一起觅食。</p>	<p>Taber (1945), Talmadge & Buchanan (1954), Barlow (1967)</p>

续表

哺乳动物类别	社会生物学性状	文献
鳞甲目 穿山甲科 穿山甲(穿山甲属)。非洲和亚洲热带。	独居。由母亲的背上或尾巴携带一到两个幼仔。	Rham(1961), Pages(1965, 1970, 1972a, b), Barlow(1967)
兔形目 鼠兔科 鼠兔(鼠兔属)。亚洲和美洲西北部。	“集群”式独居。群体是稠密和局域的,但各个体在群体内保持着独居领域。	Haga(1960), Broadbocks(1965), Layne(1967)
兔科 家兔和野兔(兔属、穴兔属、岬兔属、林兔属等)。世界分布;澳大利亚为引种。	多样化。领域行为是广泛分散的。某些物种独居[如兔属(<i>Lepus</i>)]。在欧洲兔(<i>Oryctolagus cuniculus</i>),某些雄性在其领域内有多个雌性,而这些雌性具有松散的优势顺序。在穴兔属(<i>Oryctolagus</i>)兔场内,年轻的成年后代也可允许待一段时间。某些类群比另些类群占优势,占有较大的领域。	Southern(1948), Lechleitner(1958), Mykytowycz(1958—1960, 1968), O'Farrell(1965), Ewer(1968), Mykytowoyoz和Duczinski(1972)
啮齿动物目 (现存43个科) 山河狸科 山河狸(山河狸属)。美洲西北部。	“集群”式独居。群体是稠密和局域的,但个体在它们的洞穴内各占有独居领域。	Anthony(1916), Mclaughlin(1967)
松鼠科 松鼠(松鼠属、场拔鼠属、花鼠属、大鼯鼠属、美洲黄鼠属、红松鼠属等)。旱獭和土拨鼠(旱獭属)。世界分布。	多样化。领域行为十分(如果不是完全的话)分散。某些物种独居[如松鼠属(<i>Sciurus</i>),红松鼠属(<i>Tamiasciurus</i>)];某些物种形成“一夫多妻”[旱獭属(<i>Marmota</i>)]或冬天形成暂时队群[美洲飞鼠属(<i>Glaucomys</i>)];黑尾场拔鼠(<i>Cynomys ludovicianus</i>)形成复杂的“小集团”(包括两性的成体及其他年龄);见该章的以后部分的说明。	Layne(1954), Robinson和Cowan(1954), King(1955), Bakko和Brown(1967), Broadbooks(1970), Dunford(1970), Waring(1970), Brown(1971), Carl(1971), Downhower和Armitage(1971), Heller(1971), Yeaton(1972), Barash(1973, 1974a), Drabek(1973), Smith等(1973)
囊鼠科 囊鼠(囊鼠属、平齿囊鼠属等)。新大陆。	独居。具有地下防御洞穴系统。	Eisenberg(1966), Mclaughlin(1967)
异鼠科 更格卢鼠、刺鼠和有关类型(异鼠属、 <i>Diplodomys</i> 属等)。新大陆。	独居。一般是领域性的,占有专门的洞穴系统。	Eisenberg(1963, 1966, 1967), Mclaughlin(1967), Rood和Test(1968)
河狸科 河狸(河狸属)。北美洲和欧洲。	家系群生活。配偶、一年龄后代和新的幼仔占领一窝穴;二年龄后代进行扩散。窝穴防止其他家系个体入侵。	Tevis(1950), Eisenberg(1971), Bartlett和Bartlett(1974)

续表

哺乳动物类别	社会生物学性状	文献
<p>鳞尾松鼠科 鳞尾松鼠 (鳞尾松鼠属)。热带非洲。</p>	<p>家系群生活。明显地成对配偶生活。</p>	<p>Mclaughlin (1967)</p>
<p>仓鼠科 仓鼠 (仓鼠属等)、林鼠 (林鼠属)、稻鼠 (稻鼠属等)、树鼠 (南美羚鼠属等)、鼯鼠 (白足鼠属)、叶耳鼠 (叶耳鼠属)、鼯鼠 (冠鼠属)、旅鼠 (旅鼠属等)、田鼠 (田鼠属等)、麝鼠 (麝鼠属等)、小沙鼠 (小沙鼠属等), 共 97 属。世界分布。</p>	<p>多样化。多数物种独居, 且可能全为领域性。白足鼠属 (<i>Peromyscus</i>) 某些物种在不同阶段表现雌雄配对, 在少数情况冬天有较大的聚群现象。田鼠属 (<i>Microtus</i>) 某些物种, 特别是在群体高密度时, 以扩展的同窝母亲后代生活在一起; 一种草原鼠 (<i>M.brandti</i>) 形成混合性别的小集团——这点与场拔鼠属的黑尾场拔鼠的行为相似。</p>	<p>Linsdale 和 Tevis (1951), Eibl-Eibesfeldt (1953), F.Petter (1961), Eisenberg (1962~1968), Errington (1963), Lidicker (1965), Arata (1967), Healy (1967), Dunanay (1968), King (1968), Linzey (1968), Packard (1968), Stones 和 Hayward (1968), Baker (1971), Matthews (1971), Getz (1972), Myton (1974)</p>
<p>啮鼠科 鼯鼠 (鼯鼠属)。中东。</p>	<p>独居, 领域性。</p>	<p>Arata (1967)</p>
<p>鼠科 旧大陆的大鼠和小鼠 (小家鼠属、<i>Aethomys</i> 属、姬鼠属、树鼠属、家鼠属等)。共 98 属, 遍布旧大陆。</p>	<p>多样化。许多物种独居。在小家鼠属 (<i>Mus</i>) 和家鼠属 (<i>Rattus</i>) 形成“一夫多妻”和松散的家系联系。</p>	<p>Calhoun (1962), Barnett (1963), Eisenberg (1966), Arata (1967), Saint 和 Girons (1967), Ropartz (1968), Ewer (1971), Matthews (1971), Wood (1971), R.M.Davis (1972)</p>
<p>睡鼠科 睡鼠 (睡鼠属等)。欧洲、中东和非洲。</p>	<p>聚群和家系式生活。两性冬天聚群; 在洞穴内至少家系成员暂时在一起。</p>	<p>Koenig (1960), Eisenberg (1966), Arata (1967)</p>
<p>林跳鼠科 林跳鼠 (林跳鼠属等)、桦鼠 (桦鼠属)。北温带区。</p>	<p>独居, 显然为领域式。</p>	<p>Quimby (1951), Whitaker (1963), Eisenberg (1966), Arata (1967)</p>
<p>跳鼠科 跳鼠 (跳鼠属等)。北非, 亚洲。</p>	<p>独居, 显然为领域式。</p>	<p>Eisenberg (1966, 1967), Arata (1967)</p>
<p>豪猪科 旧大陆豪猪 (豪猪属等)。从非洲到中国。</p>	<p>多样化。某些物种显然成对生活, 少数为混杂群居。</p>	<p>Starrett (1967)</p>
<p>美洲豪猪科 新大陆豪猪 (美洲豪猪属等)。从阿拉斯加到南美洲。</p>	<p>独居。家园范围重叠 (其范围是用臭迹标记的)。繁殖能力低, 母性照顾时间延长。</p>	<p>Eisenberg (1966), Starrett (1967)</p>

461

462

续表

哺乳动物类别	社会生物学性状	文献
豚鼠科 豚鼠和天竺鼠(豚鼠属、小豚鼠属等)。长耳豚鼠(长耳豚鼠属)。南美洲。	独居和领域式。 一个雄性在其领域内可与多个雌性同居,而这些雌性在其内各自占有较小的领域。在小豚鼠属(<i>Microcavia</i>),雌性生了下一胎时就会让其原来的女儿离开,而雄性聚集在已被接受的雌性周围而形成优势等级。在长耳豚鼠属(<i>Dolichotis</i>)中,成对配偶的不同窝个体共用领域。	King (1956), Kunkel 和 Kunkel (1964), Rood (1970), Eisenberg (个人通讯)
水豚科 水豚(水豚属)。南美洲和中美洲。	社会生活。 啮齿动物中最大型者。形成一些小群(3~30 个个体),是由不同年龄不同性别的个体组成,且其中至少有部分家系成员。	Starrett (1967), Matthews (1971)
硬毛鼠科 硬毛鼠(硬毛鼠属、地硬毛鼠属等)。	独居。 在野外有一定程度的分散而避免相互接触,但在饲养条件下能相对接纳对方而形成类群。	Clough (1972)
河狸鼠科 海狸鼠、河狸鼠(河狸鼠属)。南美洲。	家系生活。	Ehrlich (1966)
刺豚鼠科 拉马刺豚鼠(刺豚鼠属、长尾刺豚鼠属)、无尾刺豚鼠(穴豚鼠属等)。南美洲和中美洲。	独居或成对配偶生活。 饲养时形成类群,但在野外一般为分散生活。雄性和雌性共用领域,雌、雄性分别反对各自性别的成员入侵领域。	Starrett (1967), Kleiman (1971, 1972a), Eisenberg (个人通讯)
獾鼠科 獾鼠(獾鼠属)、鼯(鼠各)属、平原(鼠各)属。南美洲。	多样化。 山鼯形成“小集团”(2~5 个个体),是由不同年龄不同性别的个体组成,且其中至少有部分家系成员。这些小集团以“集群”紧密聚在一起(稠密群体)达 75 个个体之多。在繁殖季节,雌性间彼此仇视,而雄性经过洞穴通道漫游且可成群地进入窝穴。	Pearson (1948), Starrett (1967)
蔗鼠科 蔗鼠(蔗鼠属)。非洲。	“一夫多妻”。	Ewerl (1968)
啮齿动物其他科 24 个现存的其它科,许多是小科且罕见,一般了解甚少。	多样化。 了解甚少。	Arata (1967), McLaughlin (1967), Packard (1967), Staarett (1967)
463 须鲸目 北极露脊鲸科 露脊鲸(北极露脊鲸属、侏露脊鲸属)。	多样化。 侏露脊鲸属(<i>Caperea</i>):独居或成对生活。北极露脊鲸属(<i>Balaena</i>):独居或由雌、雄和幼仔组成的小家系群。	Slijper (1962), Norris (1966, 1967), Rice (1967), Morzer Bruyns (1971)
灰鲸科 灰鲸(灰鲸属)。	随季节变化。 它们单个或组成多达 12 头鲸的小群迁移;在寒冷地觅食,它们形成大的松散的聚群,雌鲸和幼仔倾向于与雄鲸分开。	同上
鲸鲸科 鲸鲸:兰鲸、长须鲸和鳍鲸(鲸鲸属);座头鲸(座头鲸属)。	社会生活。 小群大小变化,在富有食物区聚成较大的聚群。座头鲸属(<i>Megaptera</i>)物种精细的鸣叫声是众所周知的;这种鲸往往以雌、雄及幼仔形成家系群。	Slijper (1962), Norris (1966, 1967) Rice (1967), Morzer Bruyns (1971), Payne & McVay (1971)

续表

哺乳动物类别	社会生物学性状	文献
齿鲸目 剑吻鲸科 剑吻鲸, 其中包括红鼻鲸(剑吻鲸属等)。	多样化。某些物种显然独居[如喙鲸属(<i>Mesoplodon</i>)剑吻鲸属(<i>ziphius</i>)], 但巨齿鲸属(<i>Hyperoodon</i>)物种形成紧密的群, 由 10 个或更多个体构成的小群密切协作。	Norris (1966, 1967), Rice (1967), Morzer Bruyns (1971)
独角鲸科 白鲸(白鲸属)和独角鲸(独角鲸属)。	社会生活。形成大小不一的鲸群。	同上
抹香鲸科 抹香鲸(抹香鲸属、小抹香鲸属)。	社会生活。雌鲸和幼仔组成紧密的保育群迁移, 其中伴有一头或更多头大的成年雄鲸(“鲸群首领”); 年轻的雄鲸往往形成松散的“光棍”群。这些鲸群有时多达 1 000 头联合成大的暂时性聚群。	Caldwell 等 (1966), Norris (1966, 1967), Rice (1967)
恒河喙豚科 长鼻河豚(恒河喙豚属、亚马逊河豚属等)。	社会生活。以不多于 12 个个体组成的游动。	Layne (1958), Layne & Caldwell (1964), Rice (1967)
长吻海豚科 粗齿海豚(长吻海豚属)和脊背海豚(白海豚属和弓背海豚属)。	社会生活。组成大小不同的群活动; 据报道长吻海豚属(<i>Steno</i>)的物种有多达 1 000 个个体的群, 但一般不多于 10 个个体。	Rice (1967), Morzer Bruyns (1971)
鼠海豚科 鼠海豚(鼠海豚属等)。	社会生活。小群通常有 6 个成员或更少。	Rice (1967), Morzer Bruyns (1971) Vaughan (1972)
海豚科 海豚、虎鲸(海豚属、虎鲸属、逆戟鲸属、鲸豚属、灰海豚属、原海豚属、宽吻海豚属等)。	社会生活。群体大小高度变异; 在鞍背海豚(<i>Delphinus delphis</i>)已观察到由 10 万个个体组成的聚群。巨头鲸(<i>Globicephala scammoni</i>)在宽广的海滨行驶, 同一年龄和同一性别的还分裂成一些亚类群, 然后进入混杂类群中“游荡”。虎鲸(<i>Orcinus orca</i>)以很好协作的方式捕猎海狮、鲸和其他海豚。	Tavalga & Sssapian (1957), Norris & Prescott (1961), Dreher & Evans (1964), Norris (1966, 1967), Rice (1967), Evans & Banstian (1969), Pilleri & Knuckey (1969), Martinez & Klinghammer (1970), Morzer Bruyns (1971), Caldwell & Caldwell (1972), Saayman 等 (1973), Tayler & Saayman (1973)
食肉目 狗、猫、浣熊、熊、水獭、鼬鼠、臭鼬鼠、灵猫、鬣狗和有关动物。	见第 25 章。	
鳍足目 海狮科 海狮(海狮属、北海狮属、加州海狮属), 海獭(南海狮属、海狗属)。	社会生活。在繁殖季节, 海狮类在海滩和其他保护的海岸线上集合成大群, 其中最大的雄性保卫着其领域(其内有其“妻妾”和幼仔)。	McLaren (1967), Orr (1967), Peterson & Bartholomew (1967), Stains (1967), Peterson (1968), Schusterman & Dawson (1968), Fatthews (1971), Stirling (1971, 1972), Caldwell & Caldwell (1972), Nishiwaki (1972)

464

续表

哺乳动物类别	社会生物学性状	文献
海象科 海象 (海象属)。	社会生活。 由雄性组成的各群体彼此格斗,只是在繁殖季节才参与到由雌性和幼仔组成的群体中。似乎还未形成“一夫多妻”制。母子关系维持达3年之久。	Eisenberg (1966), Perry (1967), Staens (1967)
海豹科 无须海豹,其中包括普通海豹(海豹属)、灰海豹(灰海豹属)、豹形海豹,(豹形海豹属),象豹(象海豹属),髯海豹(髯海豹属),僧海豹(僧海豹属),冠海豹(冠海豹属)等。	高度多样化。 从接近独居[豹形海豹属(<i>Hydrurga</i>)]到群居都有。但群居时有组织化程度很低和性乱交的[髯海豹属(<i>Erignathus</i>)、僧海豹属(<i>Monachus</i>)],有在繁殖季节家系间形成配偶的[冠海豹属(<i>Cystophora</i>)],有像海狮那样形成“一夫多妻”的灰海豹属(<i>Halichoerus</i>)和象海豹属(<i>Mirounga</i>)。	Bartholomew (1952, 1970), Scheffer (1958), Sartoolomew 和 Collias (1962), Carrick 等(1962), Eisenberg(1966), Stains (1967), Peterson (1968), Ray 等 (1969), Nicholls (1970), Catdwell 和 Caldwell (1972), Le Boeuf 等 (1972), Nishiwaki (1972), Le Boeuf (1974)
管齿目 土豚科 土豚(土豚属)。非洲。	独居。 1个(有时2个)幼仔与雌性相伴。	Eisenberg (1966), Hoffmeister (1967), Pages (1970)
蹄兔目 蹄兔科 蹄兔(蹄兔属、树蹄兔属、杂蹄兔属)。非洲,阿拉伯半岛。	社会生活。 树蹄兔属(<i>Dendrohyrax</i>)物种以雌性、雌性及其子代构成家系群;蹄兔属(<i>Procavia</i>)物种构成“集群”,其内的单位是一雄性及其“妻妾”和子代。	Coe (1962), Eisenberg (1966), Hoffmeister (1967), Rahm (1969), Matthews (1971)
海牛目 儒艮科 儒艮(儒艮属)。中非到所罗门群岛。	社会生活。 以小类群存在,至少某些情况下以家系群形式生活。	Eisenberg (1966), Jones 和 Johnson (1967)
海牛科 海牛(海牛属)。从(美国)佛罗里达州到南美洲,西非。	独居或具微弱的社会性。 基本单位是母亲及其一个后代,但在某些情况下形成松散的聚群。	Moore (1956), Eisenberg (1966), Bertram & Bertram (1964), Jones & Johnson (1967)
奇蹄目 马、斑马、驴、骡和犀牛。	见第 24 章。	
偶蹄目 猪、西貪、河马、骆驼、麝鹿、鹿、长颈鹿、羚羊、牛、山羊、绵羊等。	见第 24 章。	
长鼻目 大象。	见第 24 章。	

465

466

表 23-2 蝙蝠内各社会系统的系统发育分布, 在属及其以下水平显示出巨大的变异性 (根据 Bradbury, 1975)。(A, 除交配和母子联系之外的独居; B, 除交配之外的不同性别分离; C, 分娩时两性分离, 但其他时间在一起; D, “一夫一妻” 家系; E, 终年 “一夫多妻”; F, 终年多雌多雄类群。)

蝙蝠类别	A	B	C	D	E	F
狐蝠科 (食果蝠、“飞狐”)						
始新孤蝠 (<i>Pteropus eotinus</i>)	x					
地孤蝠 (<i>P.geddiei</i>)	x					
孤蝠 (<i>P.giganteus</i>)						x
灰头孤蝠 (<i>P.poliocephalus</i>)	x					
小红孤蝠 (<i>P.scapulatus</i>)						
富氏前肩头果蝠 (<i>Eppomps franqueti</i>)		x				
非洲长舌果 (<i>Megaloglossa woermanni</i>)	x					
列氏果蝠 (<i>Rousettus leschenaulti</i>)	x					
鼠尾蝠科 (鼠尾蝠)						
小鼠尾蝠 (<i>Rhinopoma hardwickei</i>)			x			
鞘尾蝠科 (翅囊蝠、鬼蝠)						
小囊翼蝠 (<i>Balantiopteryx plicata</i>)			x			
南美白折尾蝠 (<i>Diclidurus alba</i>)	x					
尖长鼻蝠 (<i>Rhynchonycteris naso</i>)						x
双线囊翼蝠 (<i>Saccopteryx bilineata</i>)					x	
细尾囊翼蝠 (<i>S.leptura</i>)						x
黑须墓蝠 (<i>Taphozous melanopogon</i>)			x			
裸腹墓蝠 (<i>T.nudiventris</i>)			x			
黑暗墓蝠 (<i>T.peli</i>)				x		
夜凹脸蝠科 (刚毛蝠)						
夜凹脸蝠属 (<i>Mycteris</i>): <i>M.arge</i> ; <i>M.hispida</i> ; <i>M.nana</i>				x		
菊头蝠科 (马蹄蝠、旧大陆叶鼻蝠)						
<i>Hipposideros atratus</i>	x					
西非小蹄蝠 (<i>H.beatus</i>)				x		
<i>H.brachyotis</i>				x		

续表

蝙蝠类别	A	B	C	D	E	F
康氏蹄蝠 (<i>H.commersoni</i>)			x			
帽盔蹄蝠 (<i>H.diadema</i>)			x			
劳氏菊头蝠 (<i>Rhinolophus rouxi</i>)	x					
丘陵菊头蝠 (<i>R.clivosus</i>)			x			
小巧菊头蝠 (<i>R.lepidus</i>)			x			
叶口蝠科 (美国叶鼻蝠)						
大叶口蝠 (<i>Macrotus waterhousi</i>)			x			
大叶妖面蝠 (<i>Mormoops megalophylla</i>)	x					
淡色叶口蝠 (<i>Phyllostomus discolor</i>)						x
叶口蝠 (<i>P.hastatus</i>)						x
蝙蝠科 (普通蝙蝠)						
浅色穴蝠 (<i>Antrozous pallidus</i>)			x			
北美大棕蝠 (<i>Eptesicus fuscus</i>)			x			
<i>E.minutus</i>	x					
阮氏棕蝠 (<i>E.rendalli</i>)	x					
号耳蝠属 (<i>Kerivoula</i>): 号耳蝠、多疣号耳蝠、 彩色号耳蝠						x
红毛尾蝠 (<i>Lasiurus borealis</i>)	x					
锡族毛尾蝠 (<i>L.cinereus</i>)	x					
鼠耳蝠属 (<i>Myotis</i>): 东 南鼠耳蝠 (<i>M.austroriparius</i>) 等					x	
亚澳长翼蝠 (<i>Miniopterus australis</i>)			x			
折翼蝠 (<i>M.schreibersii</i>)			x			
兔蝠 (<i>Plecotus auritus</i>)			x			
唐氏兔蝠 (<i>P.townsendi</i>)			x			
油蝠属: 油蝠等 (<i>Pipistrellus</i>)			x			
犬吻蝠科 (犬吻蝠、无尾蝠)						
美洲皱唇蝠 (<i>Tadarida brasiliensis</i>)			x			
大皱唇蝠 (<i>T.maior</i>)			x			
皱唇蝠 (<i>T.midas</i>)						x
侏儒皱唇蝠 (<i>T.pumila</i>)			x			

467

知识不易进行预测。布拉德伯里 (1975) 的极好评论是上述结论的基础, 他以银线蝠属 (*Saccopteryx*) 为例, 说明控制社会进化的环境因子是多么的精妙。在 (拉

丁美洲)特立尼达(Trinidad)的, 双线囊翼蝠(*Saccopteryx bilineata*)主要栖息在一些大树的板状根膨大处。当这些蝙蝠受到鸟类或哺乳动物干扰时, 就会躲藏到两板状根膨大间的黑暗处, 并且成为不活动状态。这一习性允许它们形成中等大小的、稳定的聚群, 并因此而形成一个更为精细的社会系统。其雄蝠通过综合的歌声、怒吼、攻击和盘旋飞行进行相互竞争, 一个雄性可终年占有多个“妻妾”。另一个相关物种细尾囊翼蝠(*S. leptura*)发生在同一地区, 但其类群大小为 5 个个体或少于 5 个, 栖息在暴露的树干上。当受到干扰时, 它们就飞走逃到另外的、通常是固定的地点。显然, 由于这一逃逸策略的结果, 就需要小的类群大小、其雄性每个不会占有多个“妻妾”, 并且该物种的信号信息储存库要比双线囊翼蝠的小。银线蝠属的情况紧密地遵循了社会黄蜂的两个基本防御策略。某些物种, 尤其是新热带区的柄腹黄蜂属(*Mischocyttarus*)的许多成员, 都是形成小的、成熟快的集群, 当它们受到行军蚁和某些其他难以应付的捕食者攻击时, 就会飞到其他地点; 另外一些物种, 例如纸胡蜂属(*Chartergus*)、异胡蜂属和胡蜂属的成员, 会筑起如同堡垒式的窝巢, 几乎能阻挡所有捕食者的攻击。后述这些物种的特征是集群大、工蜂和蜂后身形差异大和具有更为精细的通讯系统(Jeanne, 1975)。

作为一个整体, 在翼手目内可见到几个其他的趋势。蝙蝠的较小型物种(其热调节能力差)喜欢把巢筑在更为安全的地方, 如洞穴和大树的孔洞内。因此, 它们形成一些较大的聚群, 而休息时一般聚丛在一起, 这些就是促使更为高级的社会组织形式进化的性状; 但是, 其相关是微弱的。非洲蝙蝠(*Hypsignathus monstrosus*)是一种大型的有性二态物种, 具有最为引人注目的求偶场炫耀系统, 它们也栖息在森林冠层的露天处。狐蝠科某些大型食果蝠在林区形成一些庞大的永久性聚群, 这显然是对抗捕食者的一种防御性策略。在这里, 食物和社会系统间的总体相关仍然是微弱的, 甚至有可能它们间无相关关系。

哺乳动物的其他各目, 同样也相对难以进行快速的进化分析。在最大和最为感兴趣的真兽亚纲动物, 其中包括啮齿类、偶蹄类和灵长类更是这样。对于有袋动物也是这样, 这类动物是除真兽亚纲动物之外, 我们所能见到的一类大的进化试验动物。对于偶蹄类和灵长类, 为建立属级和种级水平上的相关关系, 这

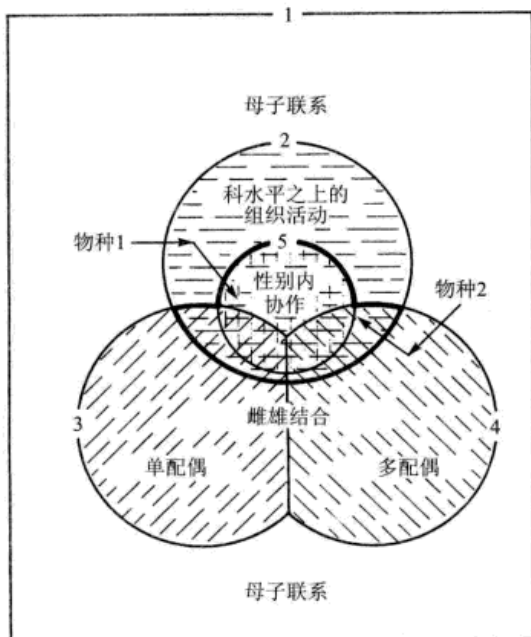
一分析已达到了足够深入的程度。哺乳动物的这些类群将是随后各章讨论的课题。在一定程度上, 现在以单个社会性状估评进化不稳定性的相对程度也是可能的。在第 27 章, 我们要用这一方法帮助重建人类的早期进化。

一般模式

哺乳动物社会进化的详情图, 不是用一般的系统发育树, 而是用如图 23-1 的维恩图(Venn diagram)表示。由该图可知: 密切的母子联系是普遍的。在属或种的水平上可相对容易地添加或减少其他一些社会性状。图中的长方块中包含了特定时间内的一组全部的哺乳动物。各单个物种的进化变化, 是随时间通过各亚组边界的径迹反映的, 这样可确定一些添加的、较小亚组的界线。其中一些细节, 如性别内协作模式、内聚程度和社会开放性, 都在变化。多数互作形式, 有理由相信也是随物种而变的, 而这些变化模式在物种水平上是不同的。

然而, 尽管这是在物种间对一些特定社会系统拼凑成的“斑块”分布, 但是作为总体, 在哺乳纲内以及在其少数几个目内, 我们还是能够发现一些主要的系统发育趋势。像一些较为原始的现存的有袋动物和食虫动物的基本类群, 如同所期望的那样, 是独居的。在夜间或地下觅食的那些物种主要也是独居的。一般来说, 每个目中最复杂的社会系统都出现在体型最大的物种上。例如, 有袋动物、啮齿动物、有蹄动物、食肉动物和灵长动物都是这样。也许这一趋势部分地反映了如下简单事实: 最大型的动物是在白天和地上觅食。但是, 另一明显的相关一定是它们的智力在日益增加。每一分类群中的最大型者(不管其生活方式如何), 一般都具有较大的、结构较复杂的脑, 并且有较强的学习能力。最后, 适应于开放环境生活的那些物种可能是更具有社会性的。例如, 有袋动物中最具有社会性的, 是在澳大利亚草原和开放林区的那些大袋鼠和小袋鼠物种。已知以不同性别在一起形成小集团的少数几个啮齿动物物种, 全都具有草原生活习性。在有蹄动物中, 最大的兽群主要限于生活在草原和大平原中的那些物种。在多数情况下, 虽然这些兽群在组织上是松散的, 但是马群、山地野绵羊群、象群和少数其他兽群是由内聚力强的、

具有高度组织性的社会组成的。



(图 23-1 说明:)

“独居”

1 仅有: 母子类群, 雄性参与仅为交配目的。

社会生活

2 仅有: 非组织化的(兽)群、(鲸)群和其他活动类群。

3 仅有: 交配对, 往往是领域式的。

4 仅有: “一夫多妻”, 往往是领域式的。

5: 组、队、群。

2+3, 2+4, 5 (粗线勾出部分): 在科水平上的结构社会。

图 23-1 哺乳动物社会系统的多样性。这是用一些特定社会性状具有的组合, 以界定物种的维恩图。图中的长方块包含了特定时间内的一组全部哺乳动物物种; 各圆圈包含了具有一些单个社会性状的各亚组物种; 而图中心部分的粗线包含了被认为是具有最高级社会组织的哺乳动物物种。这里没有采用系统发育树和进化级, 是因为多数社会性状在属和种水平上的易变性使进化模式具有极大的复杂性, 从而用这一常规图不能反映这一实际情况。但是, 推测的各单个物种的进化可通过亚组的径迹(如假定的物种 1 和物种 2 所表示的那样)表示。(此图在原书 p468)

这章的其余部分要讨论哺乳动物的三个物种, 它们在自己的类群内具有最高级形式的社会行为。长尾小袋鼠和黑尾场拔鼠分别位于有袋动物和啮齿动物的进化顶端。红鼻海豚有希望代表鲸类动物(须鲸目和齿鲸目, 其中包括所有的鲸和海豚), 但仍然是一个神秘物种——在所有哺乳动物的主要类群中, 对它了解得最少。在本书的最后四章, 将对

有蹄动物、食肉动物和灵长类进行较完整的评论。

长尾小袋鼠 (*Macropus parryi*)

长尾小袋鼠, 在所有现存的有袋动物中可能是最具有社会性的, 其分布范围从(澳大利亚的)昆士兰(Queensland)北部到新南威尔士(New South Wales)东北部。它们喜爱的生境是富有草地的桉属(*Eucalyptus*)植物林区。这些富有吸引力的小型有袋动物白天觅食, 特别喜欢吃禾本科植物和某些其他草本植物, 其中包括蕨类。卡尔曼(1974a)在戈基克里克(Gorge Creek)——属于新南威尔士的里奇蒙德区(Richmond Range)——研究了一个自由生活群体, 为期 13 个月。这些动物分成终年在一起的三个松散的组织“兽群”, 每一“兽群”有 30~50 个成员。成年的性比随兽群而异, 但作为一个整体, 该群体的性比是平衡的。虽然这些数据是零星的, 但显然至少某些亚成年雄性在兽群间是流动的, 而雌性却很少有这一现象(如果有的话)。

这三个兽群专门占有的家园范围分别为 71 公顷、99 公顷和 110 公顷。每两个兽群间能可靠地测量出的重叠区约 10 公顷。两兽群间相会合的情况不常见, 但会合后却很和睦。其结果是会暂时融合成一个聚群, 在一起栖息和觅食。在这些情况下, 这些长尾小袋鼠对待别的兽群个体, 就像对待自己兽群的一样。所有年龄段的个体都容易混居在一起; 而成年雄性会为争当首领而发生战斗, 与雌性交配的偏爱程度和雌性来自哪一兽群没有关系。卡尔曼发现每一兽群相对一致的日常活动模式是: 晚上, 各个体聚集在树丛中; 白天, 分裂成大小不同的小群到开放地带觅食。这一模式在细节上兽群间稍有不同。例如, 一个兽群在清晨离开有茂密树丛的山脊时, 一般分裂成具有 15 个或更多个体的较大的小群; 在中午, 这些成员在小群大小和组成上经常发生变化而以分散的小群进行活动; 在傍晚返回山脊前, 某些小群又聚合在一起。事实上, 在返回前, 有时整个兽群会重新聚合起来。另外两个兽群, 生活的植被区与上一兽群的不同, 不需要往返于山脊间。但是, 在白天, 它们在开阔地区仍有聚集倾向。

这一生活习性, 表现出一个松散的、个体化的社会组织模式。小袋鼠兽群只不过是一个松散结构的聚

群,其个体和小群以彼此十分紧密的方式参与不同的活动(见图 23-2)。在亚成体和成体间存在着首领等级系统。这种系统在雌性表现出偶尔零星地发生,但在雄性却以一定的间隔时间非常明显地呈现出线性增强。其攻击行为是高度仪式化的。攻击的最温和形式是身体换位,即一只小袋鼠促使另一只从旁边移动。有时,一只小袋鼠只是接近另一只嗅嗅后者身体或接触鼻子,以促使其走开;有时,它从对手后方跳起,并在接近中腰部时抓住对方。当雄性争取接近雌性,或雌性试图阻止好色的雄性接近时,最容易发生换位现象。在雄性冲突的情况下,换位往往导致驱赶和格斗。卡夫曼对戈基克里克群体格斗时的“绅士”派头留下了深刻印象。一雄性通常用后肢站立(战斗姿态)对另一雄性进行挑战,也许还用其前爪轻轻地放在对方的颈部或上半部。接受挑战后,战斗以一种可以预测的方式进行。交战双方直立相对,通过后肢直立而达到尽可能高的高度。然后它们用前肢抓彼此的头、颈、咽和胸部,而进攻的力量要比反击的小。有时由抓爬转向摔斗,即两雄性彼此抓住对方的颈或肩而企图把对方摔倒。在战斗中,有少数情况是一雄性用其后肢踢对方的腹部,但踢的力量很小,通常表示踢者要放弃战斗了。这种战斗显然是用来加强雄性间的等级关系。在多数情况下,战斗是由处在高级别的雄性,且是同一级别中最强有力的雄性发动的。战斗时,从未观察到有受伤的情况。

472 高等级的雄性可优先接近发情的雌性。在一只雌性处于发情的数小时之内,有 6 只或更多的雄性伴随着它,但通常只有其中的首领雄性能与其交配。当这只首领雄性被另一只发情雌性占有时,则其中的次级首领雄性会取而代之。由于雌性发情期的短暂性和不可预测性,使得雄性要花很大精力对雌性进行“性”搜索。事实上,在长尾小袋鼠中看到的最普遍、最明显的社会互动就是雄性对雌性的“性检验”。卡夫曼相信,在该群中每天每个雄性要对大多数或全部的雌性进行这种检验。因为雌性的发情期只有数天,并且只有首领雄性方有交配的机会,所以雄性的大多数努力必然是徒劳的。然而,这种努力可使每一雄性处于有准备状态,一旦有机会最终可得以交配。在戈基克里克,这种检验从嗅觉开始。典型地,雄性从后面接近雌性并迅速地嗅雌性尾巴,也许此时还抬起其尾去摸和舐雌性的阴道部位。偶尔雌性把尿排到

雄性嘴中加以回应。然后,雄性站到雌性的前面,将其头伸向雌性,或者前后上下地摇着头。有时,雄性把其两前臂抬起超过其胸部,或把两前臂轻轻地搭在雌性的头或肩上。如果雌性没到发情期,其一般反应是走开,或者用爪抓雄性,直至雄性撤退为止。当雌性进入发情期时,雄性的这种接近会持续更久。首先,是一些地位处于次高级的雄性跟随着发情雌性,但雌性处于发情高峰期时,它们会不可避免地被邻近的首领雄性赶跑。这样,一个专门的配偶关系就建立起来了,时间可持续 1~4 天。有时,这一发情雌性会突然跑起来,使其配偶和其他雄性在野外向它追逐。

这些戈基克里克的长尾小袋鼠,彼此闻嗅常常并非与性活动有关,于是有如下推测:嗅觉通讯是对更为重要的视觉通讯的一个很好补充。这些袋鼠极少发生异体修饰,主要的异体修饰是“舐”,且几乎只限于母子间以及幼仔间的互动,极少发生在参加战斗的雄性间。因此,异体修饰这一行为起的安抚作用,没有像在灵长类和真哺乳亚纲其他各目那样明显。

与多数真哺乳亚纲动物比较,长尾小袋鼠的玩耍很不普遍。玩耍几乎整个限于母子间的互动,并主要是模拟有性和攻击活动。亚成熟个体模拟攻击时,在形式上就是“认真的”,因为这直接导致了首领等级系统的形成,因此,这样的模拟实际上已是有目的的,而非真正意义上的玩耍。

总之,长尾小袋鼠格外有趣,因为它代表了哺乳动物一个主要类群社会进化的极限,而这一类群在系统发育上,远离迄今为止研究过的其他所有的哺乳动物。虽然这种袋鼠在求偶和攻击的进化中出现了复杂的仪式化行为,同时在雄性中产生了很好的首领等级系统,但显然没有产生其他的内部组织模式。它们的聚群是稳定的,其类群家园范围是持久而近乎独特的。类群间的相容程度显然是高的,并且通过类群间个体的相互认识可以得到强化。在这一方面,长尾小袋鼠与黑猩猩相似。但在另外一些方面,它们的行为具有强烈的个性化,并且在短期内总的社会模式是浑沌的。虽然攻击行为在长尾小袋鼠社会生活中起着重要作用,但是异体修饰却没有进化到像多数真哺乳亚纲动物那样的补偿水平。最后,长尾小袋鼠母子间的关系,其复杂性不亚于真哺乳亚纲社会动物,但年轻同伴间的关系是疏远的。事实上,虽然在成年个体正常交往的一些特定互动中,在复杂性和个性化方面,

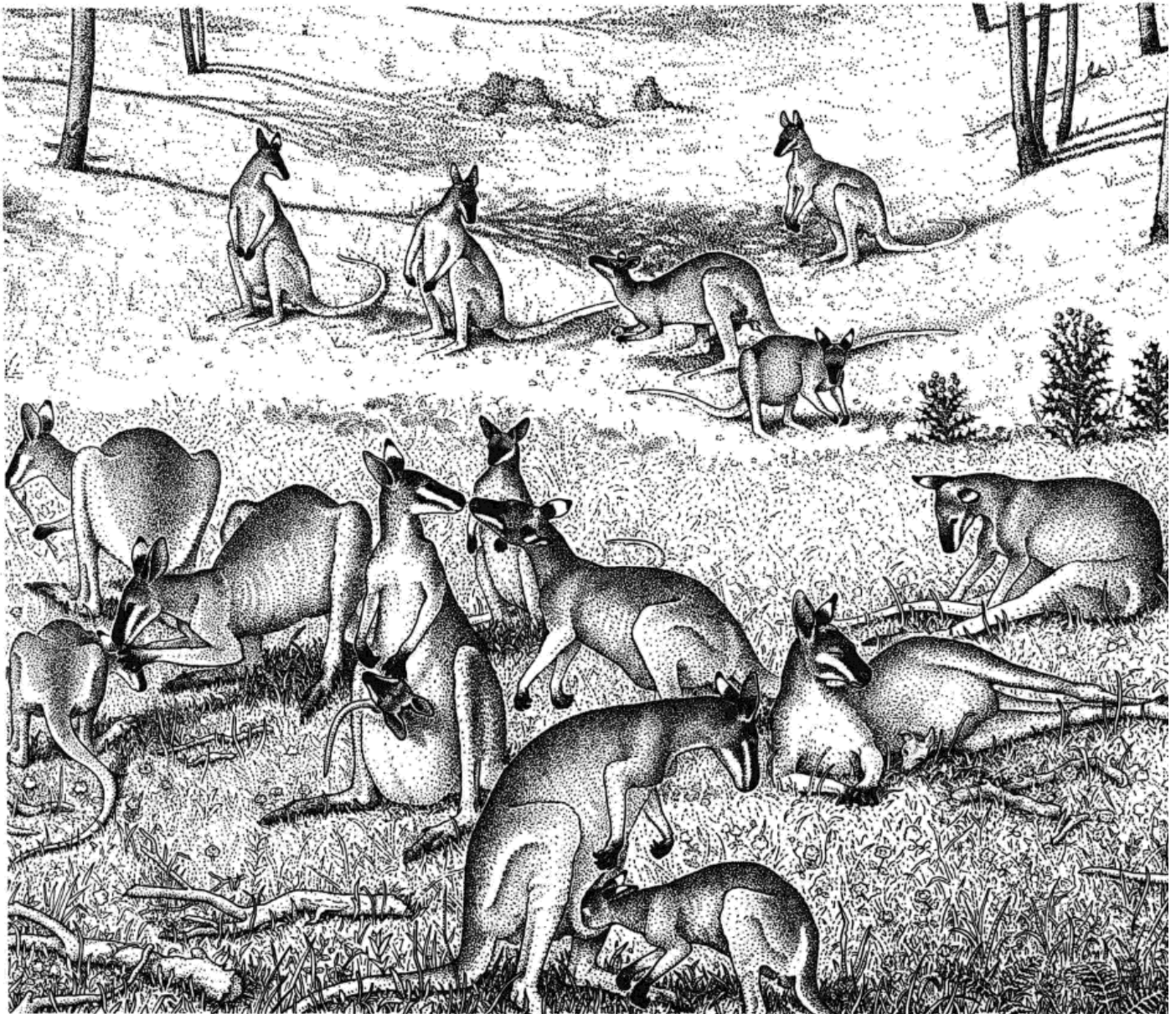


图 23-2 长尾小袋鼠 (*Macropus parryi*) 的一个兽群，这一袋鼠被认为是有袋动物中最具有社会性的物种。其情景是在实际上不存在协作，各个体和各小群只是彼此靠得很近在进行各自的活动。在图的前部，不同的雌性和幼仔在休息、修地位而在进行仪式化战斗，第 3 只雄性在观战。在后部，一雄性在检查一雌性的阴道区——用来“检验”雌性是否处在发情期。如果雌性离开附近的话，这 3 只从属雄性就会开始自己的求偶炫耀。该图的生境是一个开放的林区。地面上主要长有草和草木

长尾小袋鼠与其他的哺乳动物不差上下，但在同辈伙伴间的社会玩耍方面实际上是没有的。

黑尾场拨鼠 (*Cynomys ludovicianus*)

生活在最为暴露的生境中的啮齿物种，倾向于形

成局域群体。在这些“集群”内，个体或小的社会类群保持着它们分离的巢穴系统，并在巢穴入口周围捍卫着各自小的领域。例子包括开放型冻土带的寒带掘地小栗鼠 (*Spermophilus parryi*)、高寒草原的旱獭 (*Marmota*) 和鼯 (*Lagidium*)，以及牧场的田鼠 (*Microtus brandti*) 等。这一倾向的顶点 (在若干独立进化支上都已达到)，可用生活在北部平原的黑尾场拨鼠 (*Cynomys ludovicianus*) 代表。金氏 (1955) 在 (美



尔士的戈基克里克的清晨。整个兽群仍聚集在一起，但它们即将分成若干小群而到不同的开放地区觅食。作为整体，这种兽群一天中的吃食活动。在左边，可见两雌性为了认识对方而在彼此闻嗅。在中间靠右，两雄性为决定首领等级系统中的常用方法。在左后，一求偶雄性弯着腰对着一发情雌性，同时用爪扒着地和草，有 3 只从属雄性在这对配偶周围。如果这只首零星在欧洲蕨和蓟（根据 J. H. Kaufmann, 1974; 由 Sarah Landry 画图）（此图在原书中占 p470-471 整版）。

国）南达科他州的黑山地区，在野外对该物种进行了广泛的研究。史密斯等（1973）通过对自由生活群体和对在费拉德尔菲亚^①动物园（Philadelphia zoo）的圈养集群的研究，证实并扩展了金氏的研究成果。沃林（1970）对该物种的通讯系统进行了深入的研究。

在黑山地区，各局域群体（有时称小镇群体）多达 1 000 个个体。这些局域群体又被山脊、溪流或植物等分割成不同的隔离区。这些隔离区内依次又分成一些小集团——真正的社会单位，是由行为特征而不是由环境特征决定的。根据金氏的研究，群体中这些小集团的平

① 费拉德尔菲亚，美国宾夕法尼亚州东南部港口城市。——译者注

均组成是：1.65 个成体雄性，2.45 个成体雌性，3.75 个未成年雄性和 2.36 个未成年雌性。已发现最大的小集团有 38 个个体——2 个成体雄性、5 个成体雌性、16 个未成年雄性和 15 个未成年雌性。成员数较多的小集团，通常立即会通过分裂和迁出使个体数减少。

小集团的成员共用巢穴，明显地把彼此作为伙伴相称。当任何两个黑尾场拔鼠相遇时，它们就会“接吻”——张嘴露齿以使两嘴唇接触。这种相互识别的交流也许起源于仪式化的恐吓炫耀。当接吻的是同一小集团的成员时，它们可能只是彼此擦肩而过；也可能是像通常那样彼此进行修饰。当一个个体躺下时，另一个体会用其齿轻咬躺下者毛皮。偶尔这种接吻以两个个体并排躺下一会儿后结束，然后一起外出觅食。当接吻的两个个体是陌生者时，其后果与上不同：它们的尾巴抬起而露出肛门腺体，彼此闻嗅对方的肛门腺体，直至最后一方放弃而离开现场为止。

这些动物社会生活的一个最不寻常的特征是如下事实：各小集团的领域边界是通过传统继承下来的。每一小集团的群体经过数月或数年由于生、死和迁出在经常变动。但是小集团的边界，通过每一黑尾场拔鼠的学习继承仍基本相同。幼小动物的这一信息，显然来自于小集团内成员反复修饰、抚养以及受到相邻领域反复排斥而获得的。成熟雄性冒险进入附近空闲领域并在那里开始筑起巢穴，就形成了新的小集团。其间有少数成熟雌性随后进入空闲领域，而年幼的和亚成熟个体仍留在老巢穴中。这一小集团系统在每年的晚冬和早春会部分地遭到衰落，因为这时产仔的雌性，会保护一些部分的巢穴系统，不让所有的来访者进入。

异体修饰（与长尾小袋鼠的情况形成鲜明的对比），在黑尾场拔鼠是社会互动的最常见形式。幼仔特别喜爱异体修饰，为此，它们经常紧随成体为它们修饰。此外，黑尾场拔鼠还利用极为丰富的听觉和视觉信号的信息储存库。当可能的捕食者接近局域群体时，一个吼叫波（实际上是一种高频的鼻音）就会向各巢穴传播。当隼或鹰在局域群体上方时，这种吼叫波会达到最高强度。此时，这种吼声在音频、音速和持续时间上都很不相同，因而有效地构成了一明显的（报警）信号。当这种动物要捍卫其领域时，会发出另一类吼叫声——低而间断的声音；特别是当动物在严厉恐吓其对手时，通过牙齿的颤抖可发出这一声

音。雌性捍卫其穴巢是发出一种明显的沉闷声。战斗失败的黑尾场拔鼠被追逐时，典型情况会发出颤叫声，作为一种投降的信号以减少追逐者的仇视状态。最后，在所有叫声中最为戏剧性的是称为“自信”的领域吼叫。吼叫时，后肢立起而前肢腾空，通过吸气发出一响亮的声音；然后回到平常站立状态，通过呼气发出第二声。有时，是整个身体跳起来离开地面而发出这个双声，甚至还可能使身体翻倒在地。金氏已把这种声音与雄鸟保卫领域的录音声进行了比较。对于作为观察者的人来说，黑尾场拔鼠这种声音似乎在说：“这是我小集团的领域，没有什么能把我赶走，禁止陌生者入内”。

黑尾场拔鼠和其他啮齿动物，在开放环境生活和高级社会组织间的相关是最强的。在环境中这种相关的原动力（如果有的话）是什么？由金氏提出的，以及或多或少被大多数学者（如卡尔，1971 和史密斯等，1973）所接受的一个原动力是捕食作用。当啮齿动物已特化成适应在最为开放的生境中生活时，它就会利用密集的聚群和社会报警系统隐蔽在岩礁和植被中。同时，黑尾场拔鼠的食性基本上已从吃不受干扰的大草原的禾本科植物，改变到吃从挖掘巢洞的土壤中长出的非禾本科植物。这种啮齿动物已经利用其社会生活把环境改变成它所喜爱的环境。或者我们要从反面说，这种啮齿动物已把其所喜爱的社会生活改变到适应变化了的环境？人们会倾向于选择后一假说。这就意味着，捕食作用确是原动力，而其他的变化都是这一原动力的变化导致的后适应。但此时我们无法确认这一假说正确与否。因为很显然，在这两种情况下的社会生活比其他任何情况下的社会生活，在草原的某些部分都可能发展成更密集的啮齿动物群体。统计结果表明，长期存在的小集团具有低的出生率和长的平均寿命。与社会行为相伴的是出现一个新的信息量大的信号信息储存库，而这一储存库是专为识别类群同伴和捍卫领域用的。

海 豚

红鼻海豚比其他动物更具有智力，并且可能具有与人相等的智力吗？它们是用高度复杂的、至今尚未被我们破译的陌生语言进行通讯的吗？这些是公众甚至是科学家中广泛持有的见解，而这些见解大体来

自于约翰·C·里利 (John C. Lilly) 的两本著作:《人和海豚》(1961) 和《海豚的智力: 非人类智力》(1967)。以我的观点, 里利的书是在近似于不负责任地进行误导。里利用令人吃惊的断言声称: “在 10 年或 20 年内, 人类这一物种将同另一物种建立通讯联系, 而另一物种是: 非人类的、外来的、可能是外星的、更可能是海生的, 但肯定是具有高度智力的, 甚至可能是具有理智力的。” 这种联系将揭示出“人类思维中以前没有想象到的概念、哲理、方式和方法” (Lilly, 1961)。它将很快为各国政府所关注, 就像原子弹使核物理学进入了国家的政策范畴那样受到关注。里利为了支持他的论点, 又转到对红鼻海豚的解释。但在把其读者引到这里并满怀希望时, 他却文雅地告诫读者, 他关于海豚的观点也许是错误的。他坚定地对其讨论问题的这一方式进行辩护: 科学的进步, 难道不是通过对假说的否定取得的吗?

里利虽然没有直截了当地说, 红鼻海豚和其他海豚是他要寻找的外来智慧生物, 但实际上他一直是这样认为的。“它们可能具有流浪的文明, 可能使自己像鱼群那样的聚群——但我们实际上不知道, 这些是尚待确认的事实。” 奇闻逸事被用来建立“完满”的推测。一群虎头鲸从捕鲸船队迅速撤退的情况导致了推测: 鲸可能彼此在说“前方船队的某些船内总有一些什么锐利之物, 能够射入我们的体内而引起爆炸; 总有一条长线能够把我们拉进去”。然后, 这样的虚构幻想又成为更深入一步讨论和推测的前提: “现在, 让我们把这个‘对话’与鱼群的进行对比……首先, 有许多信息在另一对象 (而不是虎头鲸) 的周围传播, 且这一对象与邻近类似的那些对象是有区别的。这些相似对象有一种危险神态, 所以它们说另一对象也有危险神态。” 这个例子明白地表达了里利的证明和逻辑的总特点。在这里, 在自然条件下对行为的客观性研究没有了, 而意在证明高智力的“试验”, 几乎都是由缺乏定量测量和控制的奇闻逸事组成的。里利的写作不同于梅尔维尔和弗纳的写作, 不只是前者在文字上有更为谦虚的优点, 而且更为基本的是他生硬地把相当无理的断言当作正确的科学报告。

我已经很直率地对上述两本书进行了探讨, 因为它们可能是最受到广泛阅读的有关社会生物学的著作, 因此对广大公众和科学工作者起到了深刻的误导作用。这两本书成了无数的大众读物、若干类似著作

(由别人写的) 和成功的影视片的依据。在撰写社会行为的评述时, 多数动物学家只是简单地不提这两本书, 但是这种不发表自己意见的态度只能帮助里利创造的神话继续泛滥。值得强调的是: 没有任何证据表明, 海豚在智力和社会行为上要比其他动物更高级。在智力上, 红鼻海豚可能位于狗和恒河猴之间 (Andrew, 1962)。海豚的通讯和社会组织一般表现为普通的哺乳动物类型。

创造出外来文明神话的事实基础是, 海豚的脑容量不可置疑地大, 和模仿能力格外地强。如同麦克布莱德和赫布 (Hebb, 1948) 指出的那样, 大西洋红鼻海豚 (*Tursiops truncatus*) 的脑约有人类的大, 重量接近 1 600~1 700 克, 并且其皮质回纹的程度也可与人的相比拟。但是仅有脑的大小和其皮质面积还不能对智力进行精确测量。脑容量的大小随身体大小的增加而增加, 所以抹香鲸 (与海豚在亲缘关系相距很远) 的脑重达 9 200 克。抹香鲸在伪装上可能的确具有天赋, 这种可能性不能全然低估。但是考虑大象的脑, 其重接近 6 000 克, 或者为人脑的 4 倍。现在我们已充分了解这一最大的陆生动物的行为, 有充分的理由相信: 其智力水平远远低于人类, 可能与较聪明的猕猴和猿相当。而且, 在信号信息储存库和社会组织方面, 大象与其他有蹄动物没有根本的不同 (见第 24 章)。因此脑的大小, 只是与智力大致相关, 而不能对智力进行精确测量。

但是, 留下的一个问题显然是, 海豚的脑为什么如此之大。其答案可能在于海豚真正强大的模仿能力。这些动物不仅像海豹和黑猩猩那样可容易训练成会耍杂技, 在没有强化训练的情况下还可很好地模仿其他物种的动作。据里利报道, 池养海豚能回应像笑声、口哨声和嘘声这样一些类似的声音。像“一、二、三”、“TRR”和“现在 6 点钟”这样一些短语也能模仿, 尽管效果不好。布朗等人 (1966) 把大西洋红鼻海豚与太平洋原海豚 (*Stenella*) 放入同一池中时, 红鼻海豚只要看一次原海豚的旋转跳就可学会这一动作。在野外, 红鼻海豚不会做旋转跳, 也没有机会看到这种动作。泰勒和萨埃曼 (1973) 提供了一系列的其他类似例子, 其中包括池养的印度洋红鼻海豚 (*Tursiops aduncus*)。当把它们与好望角海狗放在同一池中时, 它们就会模仿海狗的各种睡姿以及不同的游泳、安抚和有性活动。一个海豚看到潜水员在清除观

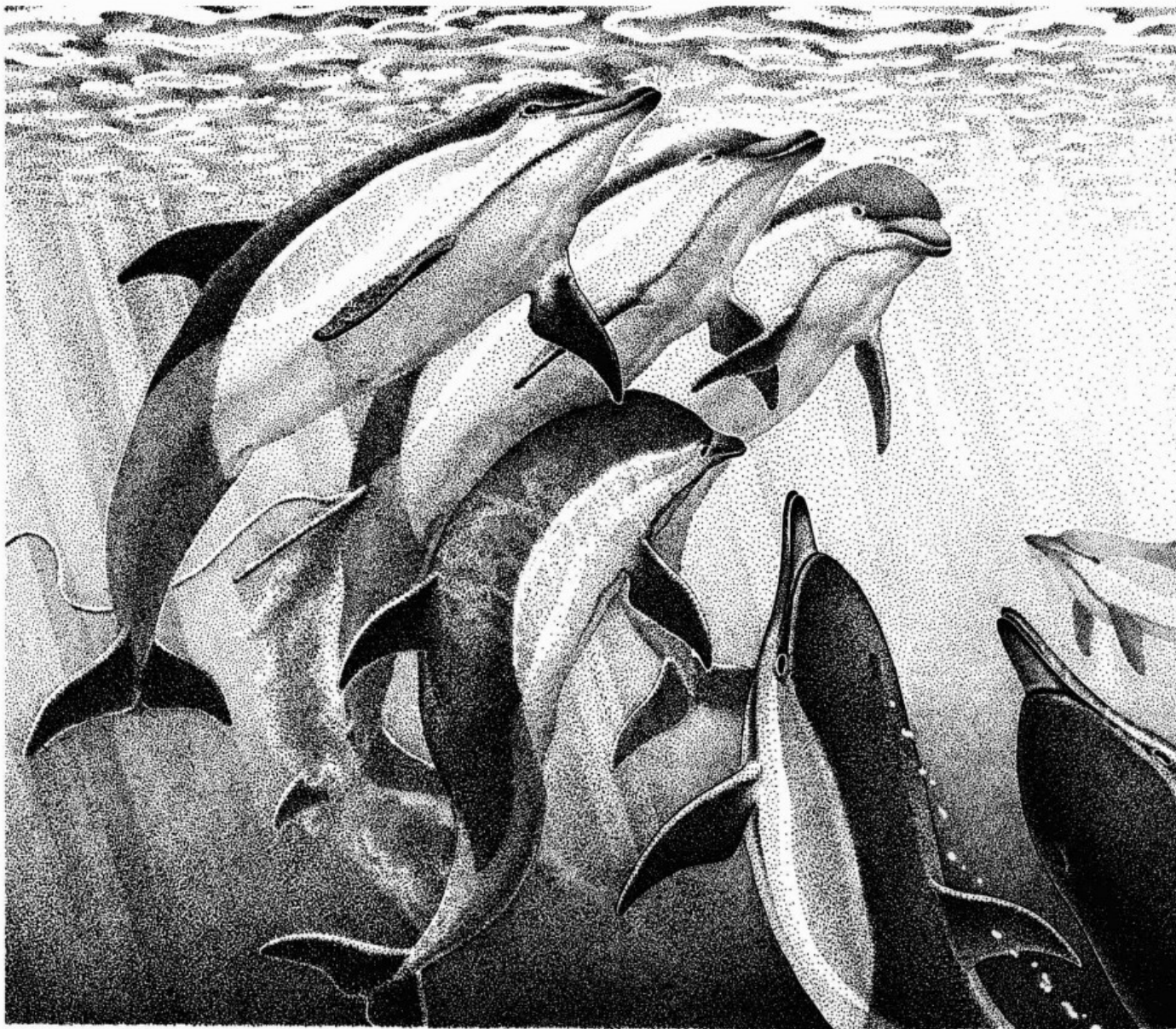
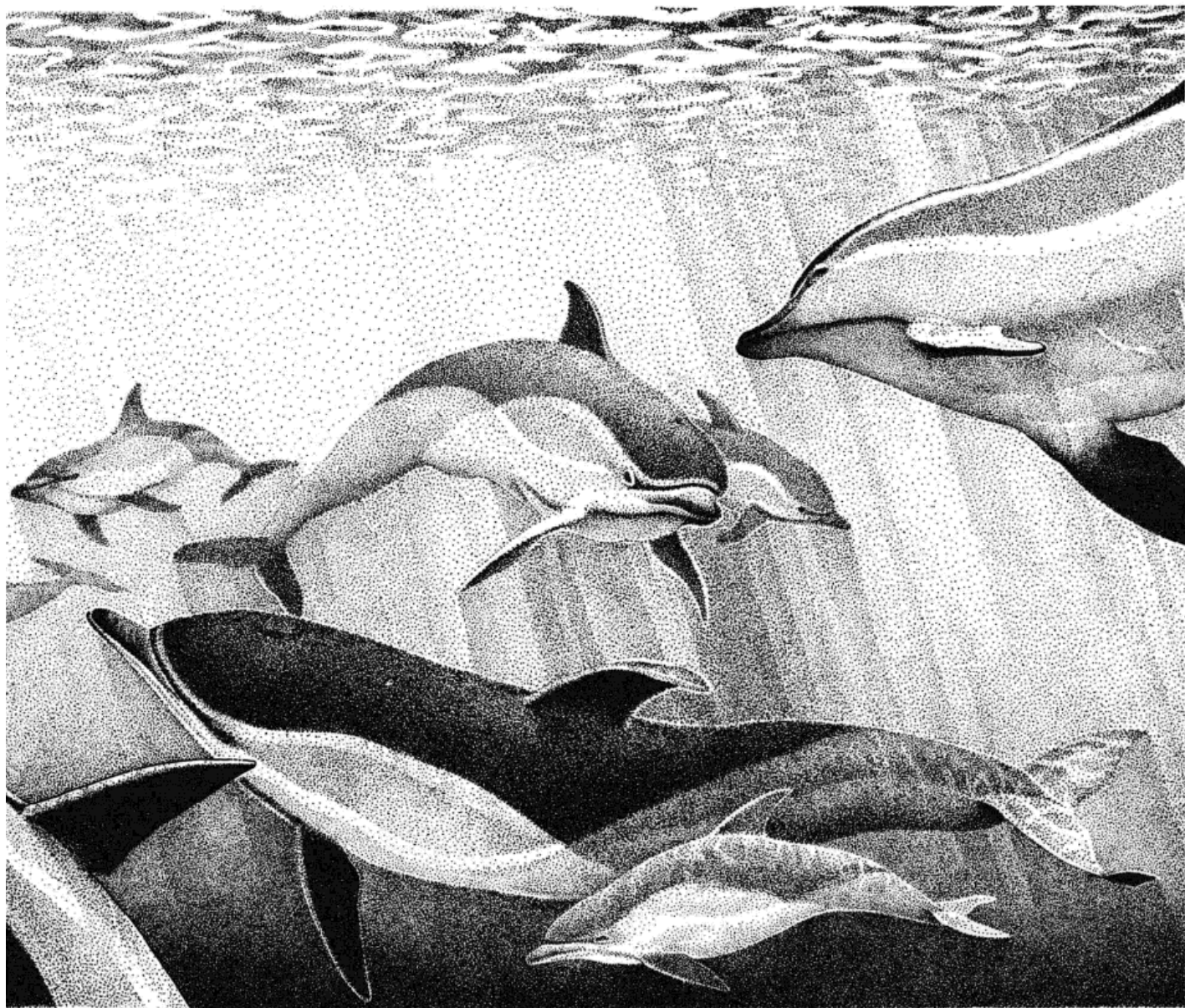


图 23-3 海豚 (*Delphinus delphis*) 的利他主义协作行为。在左方, 一群海豚在救助被电渔叉击中的一个个体。如正文
面进行呼吸。该群中的另外一些成员在附近兜圈子。在最右方, 两幼豚紧靠在其母旁边 (根据 Pilleri 和 Knuckey, 1969; 由

475 察窗上的水藻后, 如果发出类似于供气阀的声音和排出类似于潜水员排出空气时的气泡流, 它也会重复进行清洗水藻的动作。另一个海豚看到潜水员用一机械刮削器在池中清除水藻后, 它也用这一工具能很好地刮松其中的一些水藻, 并吃掉。在后一情况下, 海豚表现了与黑猩猩类似的利用工具的能力。

为什么海豚成了这样的超级模仿者呢? 安德鲁对于声音模仿提出了一个合理假说。如同鸟类和灵长类的模仿一样, 这一行为可以引起类群成员间信号的趋同现象, 并允许在一定距离内相互识别类群内的各

个体。对于以高速游弋于宽广的海域, 以及不断地进行聚合和分裂的有关物种的群体来说, 具有这种能力特别有价值。只有这一因子就能说明声音模仿能力极强和脑容量增大的原因。而且, 海豚对猎物进行定位和识别时, 对回声定位的依赖性, 已使它们产生前适应而发育了很好的听觉通讯系统。对于模仿活动的倾向性现还不易解释, 我们对自由海豚群这一行为的知识仍是零碎的, 尽管研究现正在进行中 (见 Saayman 等, 1973)。存在如下的可能性: 海豚群的成员能很快适应来自环境的一些特定挑战, 同时在逃逸捕食者



一受伤个体是在西地中海由一研究快艇击中的。受伤个体从旁侧伤口处流出血，若其他的海豚不将它托起，它便不能浮到水表面（此图在原书占 p476~477 整版）。

或追捕鱼群（猎物）过程中，大多数个体会因成功的适应而受益。这样的可塑性（快速适应）在一些特定环境中也能导致协作行为。霍斯（Hoese, 1971）目睹两个红鼻海豚协作推动水波把鱼推到泥滩上，然后它们冲上岸一小段距离把鱼逮住，又重新滑入水中。

另一种形式的协作行为发生在营救伤残动物的时候。当海豚群的一个成员受到叉伤或其他伤时，群中其他成员的一般反应是逃跑而留下受伤的成员。但是，海豚偶尔会聚集在伤者周围，并把伤者托升到水的表面（使能继续进行呼吸）。下面是皮勒里和那奎（1969）

在地中海记录的一个偶发事件：

在海洋中看到由约 50 个个体组成的海豚（*Delphinus delphis*）群。当一艘名为黄道号（Zodiac）的研究快艇靠近时，这些海豚游速增加、潜入水下并在水下改变方向。豚群在黄道号后方重新聚集。快艇进行追捕，一个海豚被渔叉叉住受伤。我们清楚看到其他的海豚，在快艇右舷边是如何立即帮助这一受伤海豚的。它们用其鳍状肢和身体支持着伤者并托起它到水面上，让它浮浮沉沉 2~3 次，然

后潜入水下。这整个事件持续约 30 秒钟，并且当伤者不能独立浮在水面上时共重复托起两次。最后，所有的海豚（其中包括受伤者）潜入水下并迅速游离消失。

这一情景刻画于图 23-3。相似的行为在自由和池养红鼻海豚群中都观察到了(Caldwell 和 Caldwell, 1966)。这种协作救助行为代表一种形式的利他主义，可以与在野狗、非洲大象和狒狒中观察到的救助行为相比拟。但是，这未必反映一种较高一级的智力水平。比方说，其行为本身并不比织巢鸟筑巢或蜜蜂跳摇摆舞更为复杂。它可能很好地代表了对同伴受难的一种先天的复杂反应。由于致残性伤害而淹死的结果，一定是鲸类动物死亡的主要原因之一。子代和其他血缘个体间的自动救助，极大地增加了广义适合度，并可能在该物种先天的行为信息储存库中已经得到了固定。

在宽吻海豚 (*Tursiops truncatus*) 的异母行为也得到了很好发展 (Tavolga 和 Essapian, 1957)。至少在池内，较老的未怀孕的雌性与怀孕的雌性联合起来帮助新生仔游泳 (通过在新生仔旁边相伴而游)。有时它们还托起幼仔至水面，这可解释为一种救助行为。

社会化的海豚群在大小上是高度可变的。太平洋红鼻海豚 (*Tursiops gilli*) 群是由两性组成的，通常每群有 20 或更少的成员，虽然例外的一些群可上至 100 个左右。该物种几乎总是与巨头鲸 (*Globicephala scammoni*) 在一起游弋 (Norris 和 Prescott, 1961)。在地中海，海豚 (*Delphinus delphis*) 和蓝白细吻海豚 (*Stenella styx*) 的豚群成员数在 10~100 之间，尽管偶尔可看到由数百乃至数千个成员组成的豚群 (Pilleri 和 Knuckey, 1969)。已看到一些豚群形成若干几何构形，其中每个构形显然具有不同的功能 (见图 23-4)。根据从水底下的观察，艾文斯和巴斯迪安 (1969) 在统计学基础上把自由行动的白点细吻海豚 (*S. attenuata*) 的豚群分成三类：第一类是只有 1 个雄性组成，有时还有 1 雌性相随；第二类由 4~8 个亚雄性组成；每三类由 5~9 个成熟雌性和幼仔组成。这种三类一组的阵容促使我们想到：在许多有蹄动物的畜群组织中，其雄性除了繁殖季节外，其余时间都是与育幼群分开的。以下事实使这一想法得到了强化：大

西洋红鼻海豚形成首领等级系统，即一个首领雄性控制着从属雄性和雌性。这一首领雄性，在繁殖季节用其牙咬和用其他方式挑衅其他成体，变得特别具有攻击性。首领雄性控制着幼豚，控制的方式有用头撞它们、用其尾片击打它们和用其上下颌相碰发出的强声 478 恐吓它们。有时雌性也控制着一些较低级别的雄性和雌性，尽管其间的关系是松散和不确定的 (Tavolga 和 Essapian, 1957; Tavolga, 1966)。这些特点与有蹄动物社会行为具有相似性，可能存在着生态学基础。和热带大平原和半沙漠地区的有蹄动物一样，海豚类也是在广大的区域觅食。它们的食物是由鱼类而不是由植物组成的，但来源是相似的，即食物分布在时间和空间上都是斑块性的。在这些条件下，以不同大小的类群进行活动一般是有利的，在这里雄性群和育幼群都能独立活动 (见第 3 章)。

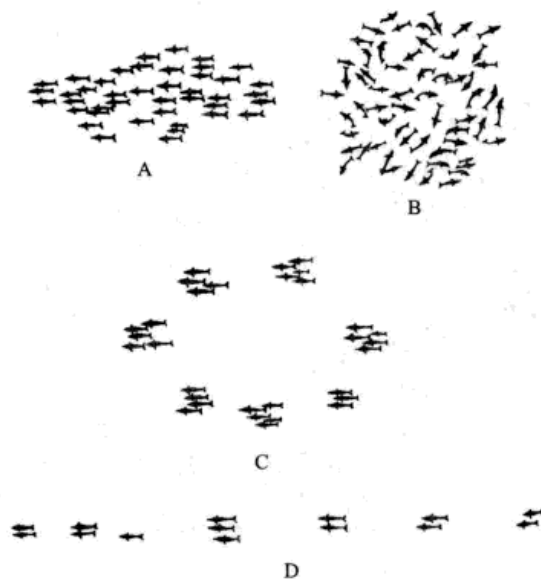


图 23-4 在地中海观察到的海豚群的主要构型或编制。A: 领航构型，其豚群以一固定方向行进，往往是由母豚带着其幼豚组成最密集的一类群 (所有被观察到的海豚物种都是这样)。B: 觅食构型 (如海豚和蓝白细吻海豚)。C: 中空圆圈构型，通过寂静的清澈海洋行进时的“阅兵”构型 (物种 *Tursiops truncatus*)。D: 通过寂静的清澈海洋行进时的“阅兵”构型 (海豚)。(自: Pilleri 和 Knuckey, 1969)。

海豚类的通讯系统，在大小和复杂性方面，与鸟类和其他哺乳动物的相近。德勒赫尔和艾文斯 (1964) 能在以下一些物种中区分出各种不同的声音：在大西洋红鼻海豚，16 种；在太平洋红鼻海豚，16 种；在 *Delphinus bairdi*, 19 种。当把这三个物种的任何两种

的声音进行详细比较时,发现 60%~70%的信号是相同的。在这些声音中,还夹杂着用尾片拍打海水和用上下颚猛咬的一些震动声(Caldwell 和 Caldwell, 1972; 还见 Busnel 和 Dziedzic, 1966)。因此,有关声音合理的总信号数的基本估值应在 20~30 之间,很低于恒河猴、黑猩猩和其他非人灵长类的总系统,而与多数其他的脊椎动物的总系统相当。但是,这一估值很易偏低。由于研究自由生活群体的困难性,对海豚和其他鲸类动物社会生物学的研究仍处于早期阶段。在茫茫的大海中要对动物进行标记,并在其长

长的迁游中跟踪它们是极为困难的。而且,在通讯中应用的听觉信号,可能难以与用作回声定位猎物和用作在黑暗中确定方位所发射的超声波区分开来。最后,在平淡无奇的空间中进行通讯的挑战,可能包含有由鲸类已经解决了一些独有问题,而这些问题是其他的海洋动物难以解决的。特别有希望的是,鲸类这些哺乳动物,已朝着用信号使家系群或鲸群能保持长距离接触的方向进化,座头鲸精细的鸣叫声已经实现了这一功能。





第24章 有蹄类动物和象

479 有蹄类动物，或蹄类哺乳动物，是一个庞杂的聚合体。它们曾经被归入一个目，即有蹄目，但现在人们却认识到它们是由系统发育上两个明显不同的目组成的：奇蹄目或奇蹄类动物，包括马、犀牛和獾；偶蹄目，或者说偶蹄动物，包括骆驼、猪、鹿、羚羊、牛、山羊、绵羊及其相关种类。有蹄类动物一般都是素食动物，它们的腿都非常粗壮，能够在其他食肉哺乳动物和大的猫科动物的捕食中逃生。当有蹄类动物在开阔的地带奔跑时，蹄能使它们以更快的速度奔跑行走。大象被称做亚有蹄类(ungulates)动物，乃是基于它们和有蹄类动物都源于一个共同祖先的事实。它们同样也是素食动物，但是它们可以用庞大的身躯和强劲的力量来抵御捕食者。

贯穿于新生代的大部分时期，大约有5 000万年，奇蹄类动物衰退了，同时偶蹄动物和大象的数量增多了。到了更新世(Pleistocene)，在随后的300万年间，偶蹄动物和大象也衰退了。但是偶蹄动物存活下来至少有三类，以至于今天它们还以广泛的界域作为主要的大型食草动物遍及世界的各个角落。最主要的偶蹄动物是反刍动物，反刍动物(即反刍亚目)由鹿、羚羊、牛、山羊和与其相关的种类构成。反刍动物的特征是它们有着独特的消化方式。它们以最小量的咀嚼来吞咽食物，稍后它们便会将食物从四个胃腔中吐出

再继续咀嚼它们，然后再一次吞咽下去。接着再由很大一部分存在胃里共生的原生动物和细菌分解纤维素，然后部分的消化并吸收。反刍技能与微生物的作用相结合，使得这些动物们在觅食粗糙的饲料时更为有效，这对其一般生态学上的成功有着不可置疑的贡献。

有蹄类动物使其能为社会进化研究感兴趣的两个特征在于：它们具有极强的成群趋势和具有相对大量的物种(全世界有187种有蹄类动物)。在过去的10年中，对圈养和自由活动群体的研究出现了戏剧性的急剧增长。很多信息以简要的形式被概括于表24-1中。放在一起进行思考的各社会体系呈现出了一种简单的模式，该模式以微小的畸变形成一根轴线，或“社会渐变群”(socieline)。与绝大多数其他哺乳动物类群(其中包括产生有蹄类动物和大象的古新世踝节类动物)共有的原始类型或状态是处在上述轴线的一端：除了求偶交配外，成体是单独生活；幼仔要部分或完全长大后，方与母亲分开生活。一些有蹄类动物，比如鹿，当它们在富有食物的区域中形成一个暂时的聚群时，仍然保留了这一原始的组织形式。其他的物种，比如马、猪和很多羚羊，采取的则是另外一种组织形式，多个雌性和子代构成的单元有较长时间联合在一起。

480

表 24-1 有蹄类动物的目及其以下的分类单位、社会生物学性状和参考文献

有蹄类动物的类别	社会生物学性状	参考文献
奇蹄目		
马科(马, 驴, 斑马)。1属, 7物种。非洲, 中东至中亚; 引入到世界各地。	形成雌性群或雄性是领域性的。在布氏斑马(<i>Equus Burchelli</i>)和原始马(<i>E.caballus przewalskii</i>)群中, 母马与幼仔一起奔跑, 典型地形成了以母马为首的等级体系。在大多数或所有的物种中, 这个畜群是由一个雄性控制的。它是首领并领导雌性并强烈地排除其他的雌性。一匹布氏公斑马控制着多达6匹母马, 所以如果将幼马也包括在内的话, 这一种群便可达到15个个体。当公马消失时, 这个兽群仍会呆在一起直到另一匹公马出现。原始马有着基本的母系体系, 但野生种族则以不同方式发生歧化, 使该性状出现变异。在格雷氏斑马(<i>E.grevvi</i>)和野驴(<i>E.asinus</i>)中, 雄性是领域性的, 而雌性及其幼仔一起组成畜群进行活动。	McKight (1985), Klingel (1965, 1968, 1972), Eisenberg (1966), Tyler (1972) Estes (私人交流)

续表

有蹄类动物的类别	社会生物学性状	参考文献
<p>獾科(獾) 1 属, 4 物种。美洲中部和南部, 印度支那到苏门答腊岛。</p>	<p>独居或(有可能)成对配偶生活, 野外的社会行为所知甚少; 子代离开其家园后, 重新进入重叠区时, 成年个体还能认识并容忍其子代的加入。</p>	<p>Hunsaker 和 Hahn (1965), Eisenberg (1966 私人交流) Matthews (1971)</p>
<p>犀牛科(犀牛) 4 属, 5 物种。非洲, 亚洲的热带区域。</p>	<p>多样化。非洲白犀牛(<i>Ceratotherium simum</i>)的家系群可多达 5 个成员, 并且临时的兽群至少可达 24 个个体。其他物种显然是独居的。领域性存在于黑犀牛(<i>Diceros bicornis</i>)和白犀牛(<i>C. simum</i>)中。它也可能出现在其他的物种中, 但这方面的资料很少。</p>	<p>Ripley (1952, 1958), Hurchinson Ripley (1954) Sody (1959) Lang (1961) Goddard (1967, 1973) Dorst (1970) Owen-Smith (1971, 1974) Mukinya (1973)</p>
<p>偶蹄目 猪亚目(猪, 野猪, 河马) 猪科(猪, 公猪)。 5 属, 8 物种。除去澳大利亚和大洋洲以外的旧大陆。</p>	<p>多样化的社会生活, 欧洲野猪(<i>Sus scrofa</i>), 若干母猪及其幼仔“成队”地生活在一起; 单个的雌性会在繁殖季节开始的时候离开群体。非洲丛林猪(<i>Potamochoerus porcus</i>)生活在一个由野公猪为首领的有 6~20 头猪所组成的兽群中(偶尔会增加到 40 头)。非洲野疣猪(<i>Phacochoerus aethiopicus</i>)由公猪、母猪和一两个连续世代产下的幼仔组成的家系群一起生活。一些家系群有时会加入到大兽群中, 非洲野疣猪兽群有自己的领域, 而且公猪之间为了争夺首领地位会进行争斗。</p>	<p>Frädriich (1965, 1974) Gundlach (1968), Dorst (1970)</p>
<p>西獾科(西獾) 1 属, 2 物种。美国西南至美洲南部</p>	<p>社会生活。肉卷西獾(<i>Pecari angulatus</i>)形成一个两性混居的兽群, 每个兽群平均有 10 名成员, 但有时也会增至 50 名成员。全年都可进行繁殖。兽群领域通常是排他的。雌性动物主导着雄性并向其求爱和交配。但兽群中的领导权并不明显。</p>	<p>Eisenberg (1966), Sowls (1974)</p>
<p>河马科(河马) 2 属, 2 物种, 非洲</p>	<p>散居。小河马(<i>Choeropsis liberiensis</i>)单独生活或成对生活。河马(<i>Hippopotamus amphibius</i>)是高度社会化的, 母河马与它们的幼仔生活在有 5~15 头河马组成的兽群中, 而公河马则守护在其边缘。作为首领的公河马显然是第一个进行交配的。兽群从水中用臭迹点标记的路线进入觅食区。</p>	<p>Verheyen (1954), Eisenberg (1966), Dorst (1970)</p>
<p>反刍动物亚目(反刍动物) 骆驼科(骆驼, 美洲驼) 3 属, 4 物种。非洲北部至亚洲的温带地区, 南美</p>	<p>形成雌性群。由一头作为首领的雄性掌控的拥有雌性与幼仔的小兽群。在骆驼中, 母系关系的存在是季节性的。在骆马中, 这种关系是持久性的。参见本章中其他部分有关骆马的描述。</p>	<p>Koford (1957), Gauthier-Pilters (1959, 1974) Franklin (1973, 1974)</p>
<p>鼠鹿科(麝香鹿, 鼠鹿)。2 属, 4 物种。西非, 亚洲热带地区</p>	<p>独居。独立生活或在繁殖季节成对生活。</p>	<p>Davis (1965) Dubost (1965) Dorst (1970)</p>

481

续表

有蹄类动物的类别	社会生物学性状	参考文献
<p>鹿科 (鹿和相关种类。包括北美驯鹿, 麋鹿和骆鹿) 16 属, 37 物种。除亚撒哈拉非洲, 澳大利亚和大洋洲以外遍布世界各地</p>	<p>多样性。一些物种是独居的, 其中包括狍 (<i>Capreolus capreolus</i>), 白尾鹿 (<i>Odocoileus virginianus</i>), 和骆鹿 (<i>Alces americana</i>)。其他兽群是由一只或几只处于发情期的雄鹿控制的雌鹿和幼仔组成的。北美驯鹿 (<i>Rangifer</i>) 形成一个庞大的迁移兽群, 除了发情期外, 大部分的雄鹿与雌鹿是分离的, 只有很少的雄鹿会整年都伴在雌鹿身边。</p>	<p>Darling (1973), Linsdale 和 Tomich (1953), Dasmann 和 Taber (1956) Geist (1963), Eisenberg (1966), Vos 等 (1967), Kelsall (1968), Prior (1968), Dorst (1970), Espmark (1971), Brown (1974), Houston (1974), Peek 等 (1974)</p>
<p>长颈鹿科 (长颈鹿和霍家皮) 2 属, 2 物种。非洲</p>	<p>散居,居住在森林中的霍家皮 (<i>Okapia johnstoni</i>) 是独居的。长颈鹿群有 2~40 个成员, 偶尔也会多达 70 个。某些鹿群只有雄性; 另外一些是由一头雄性或几头雄性 (其中只有一只为首领) 相伴的多头雌性和幼仔。混杂的兽群经常由雌性主导。</p>	<p>Innis (1958) Dorst (1970) Matthews (1971) Foster 和 Dagg (1972)</p>
<p>叉角羚科 (叉角羚)。1 属, 1 物种。北美西部</p>	<p>形成雌性群。雄性建立领域, 在繁衍季节伴随雌性。</p>	<p>Buechner (1950) Eisenberg (1966) Bromley (1969)</p>
<p>牛科 (牛, 水牛, 野牛, 羚羊) 44 属, 111 物种。北美, 欧亚, 非洲</p>	<p>极其多样化。参见表 24-2 和此章中其他部分的讨论。</p>	<p>Schloeth (1961), Tener (1965), Eisenberg (1966) Estes (1967, 1969, 1975a) Hanks 等 (1969), Pfeffer 和 Genest (1969) Dubost (1970), Leuthold (1970, 1974), Roe (1970) Geist (1971), Hendrichs 和 Hendrichs (1971) Kiley (1972) Shank (1972), Whitehead (1972), Jarman 和 arman (1973), Gosling (1974), Jarman (1974), Joubert (1974)</p>
<p>长鼻目 象科 (大象)。2 属, 2 物种。非洲, 亚洲的温带地区</p>	<p>高度社会化。由雌性和幼仔构成的象群, 在繁殖季节由首领雄性控制。雄性经常以“光棍”群生活, 偶尔也会独居。参见本章其他部分的详细描述。</p>	<p>Kühme (1963), Hendrichs 和 Hendrichs (1971) Sikes (1971) Eisenberg (1972), Eisenberg 和 Lockhart (1972) Douglas-Hamilton (1972, 1973) Mckay (1973), Laws (1974)</p>

表 24-2 挑选出来的有蹄类物种的社会性状, 以说明其社会构成的广阔范围 (主要根据 Eisenberg, 1966 的资料, 其他的资料来自 Kingel, 1968; Tyler, 1972; Douglas-Hamilton, 1972; Owen-Smith, 1974)

482

有蹄类动物的类别	除了交配期以外成体独居; 有领域或无领域	成体形成松散类群; 雌性和子代类群为非联盟	雌性与幼仔联盟形成小群体; 雄性独居	大兽群。也有求偶场: 在传统繁殖基地上雄性占有的领域; 兽群其他时间为单性生活	大兽群。由领域雄性掌控雌性群; 雌性和子代类群形成联盟	大兽群: 由雄性掌管发情期的雌性群; 雌性和子代类群形成联盟	大兽群。由单性组成亚群体。某些发情期雌性与雄性群联合或永久联合
奇蹄目							
马科							
布氏斑马					×		
野马					×		
犀牛科							
白犀牛		× (变化)	×				
偶蹄目							
猪科							
野猪 (<i>Sus scrofa</i>)			×				
河马科							
河马							×
骆驼科							
骆马					×		
骆驼					×..... 变化X	
麋鹿科							
麝香鹿	×						
鹿科							
鹿亚科							
红鹿						×	
空齿鹿亚科							
骡鹿			×				
驼鹿		×					
狍			×				
叉角羚科							
叉角羚						×	

续表

有蹄类动物的类别	除了交配期以外成体独居;有领域或无领域	成体形成松散类群;雌性和子代类群为非联盟	雌性与幼仔联盟形成小群体;雄性独居	大兽群。也有求偶场;在传统繁殖基地上雄性占有的领域;兽群其他时间为单性生活	大兽群。由领域雄性掌控雌性群;雌性和子代类群形成联盟	大兽群:由雄性掌管发情期的雌性群;雌性和子代类群形成联盟	大兽群。由单性组成亚群体。某些发情期雌性与雄性群联合或永久联合
牛科							
小羚羊亚科							
蓝羚	×						
牛亚科							
野牛							×
亚洲野牛							×
483 马羚亚科							
非洲水羚				×			
北非狷羚					×		
羚羊亚科							
黑斑羚						×	
长颈羚						×	
羊亚科							
高鼻羚羊族							
高鼻羚羊						×	
岩羚羊族							
岩羚羊						×	
石山羊			×				
麝香牛族							
麝牛						×	
山羊族							
石绵羊							×
野山羊							×
长鼻目							
象科							
印度象							×
非洲象							×

在这段时期里,其成员会识别其他成员,并且可能排斥或者可能不排斥外来者。最后,大象使这种趋向走向极端,世代间是用紧密的血缘类群维持的。成年的母象会帮助其他有困难的象,年幼的象不论在何处都会受到碰巧处于哺育期的雌象不加区分地喂养,一头年长的母象控制着象群的形成与成长。

简而言之,有蹄类动物和大象社会是一个非常复杂的以雌性为中心的集合体。雄性角色在物种中以一定的方式发生了很大的变化,这种方式被看作是“雌性—后代”单元的进化。在所有已知物种中,雄性为了接近雌性会以某种方式展开竞争。有的会通过简单的领域防御,以帮助其领域重叠区部分的雌性,或者帮助野生迁移群体中处于发情期的雌性(经过雄性领域时)。至少有一个羚羊物种(乌干达的非洲水羚)的雄性会把其领域集中到一些求偶场,而这些求偶场是雌性来求偶的传统场所。其他物种的雄性,诸如一些像马、骆驼和灌木猪之类的不同类群,会为了争夺哺育幼仔的雌群而发生争斗;获胜的一方便可恣意地接近发情的雌性。还有一些其他的物种,包括麋鹿和北美的叉角羚,其雄性只会在发情期掌管兽群。

484 社会状况的全貌在表 24-2 中各列的开头部分已经给出。表中代表的物种类别表明:在主要社会性状上,有蹄类动物是容易变异的,在这一点上它们与包括有袋类、啮齿类、食肉类和灵长类在内的其他大部分哺乳动物群体是相同的。比不是母系—后代联合有关的其他社会性状或特征,在科和属层次上的变异很广泛,有蹄类动物社会生活的一个明显特征似乎是很少长久地维持雄、雌性联合在一起。当“独居”物种的雄雌领域重叠时,各配偶专门占领一些广泛的区域,但只有在很少的情况下,它们才能在保卫领域和抚育后代中进行协作,而这种协作在鸟类和食肉动物中是常见的现象。然而对在野外“独居”的麋鹿和羚羊却知之甚少,配偶的结合或许能够更好地证明比我们先前想象的更为普遍(Estes, 1974)。

社会进化的生态学基础

由有蹄类动物和大象显示出来的社会状况的概貌可以被看作是一个在三维空间中的点的集合,而这

一空间的三个轴线分别是兽群大小、成年雌性间联盟的强度以及雄性依附雌性兽群的形式。这些变量中的相关性是非常弱的。艾森伯格(Eisenberg, 1966)在其对哺乳动物社会生物学的评论中初步考察了决定每个物种地位的必要生态因子,盖斯特(Geist, 1971a, b)对绵羊、鹿和野牛进行了更深层次的系统的专门研究;艾森伯格和 Lockhart (1972)对亚洲的有蹄类动物和大象进行了研究;艾斯特(Estes, 1974),加曼(Jarman, 1974)和 Leuthold, 1974)则对非洲牛进行了研究。这些研究者的结果合在一起所揭示的是对社会行为的详尽阐述,这个社会行为是由茂密的树林向有如大平原、草地和牧场这样一些更为开放的生境迁移的结果。艾斯特声称非洲羚羊构成了世界上全部有蹄类动物种群的 37%的独特之处就在于这一转变,留在森林中的大多数物种体形都非常小且是独居的,而其他在平原上的物种则更具社会性。在塞林吉提(Serengeti)^①和其他稀树草原上保留下来的大兽群便是与之相关的可见证据。狮子(猫科中最具社会化的动物)和野狗(犬科中最具社会化的动物)追逐兽群,这决非巧合。也就是说,非洲野生动物的壮观场面在很大程度上是以社会组织为基础的。

利用定量的数据,加曼分析了羚羊社会生物学的精细结构。其方法的长处在于它详细地证明了:羚羊兽群的大小和社会复杂性的增加伴随着其个体大小的增加,并且这些与对食物和生境地的偏爱密切相关。为解释这一信息而提出的各种模式都持有异议,而只有覆盖生态学和行为的大多数主要方面的模式才具有额外的优势。加曼的全部理论可以用一种逐步论证的形式来概括:

1. 非洲开阔的生境——草地、草原和稀疏的林区——含有最大的生物量和羚羊的物种多样性。这些生境拥有最高的但却不均匀的植物产量,主要是因为生长季节的早期草是同步出现。同时,草本植物比起嫩枝植物在食用价值上更均匀一致,因为后者在地上部分仅提供有限部分供食用。

2. 小羚羊是趋向于更具选择性的吃食者。小羚羊一次能啃完一株植物,然而更大的物种一次就得吃掉很多株植物。而且,于“表面积对质量”法则的作用,更小的物种每克(体重)具有更高的代谢需求。

① 塞林吉提:非洲坦桑尼亚大草原。——译者注

结果使得它们必须食用能量价值更高的食物。因为这些食物是在特定的植物类型和植株的特定部位存在的，它们非常稀少并且很分散，所以，小物种生物量的水平比那些大物种要低。在开阔的生境中则更是如此，在那里，草地提供了能为较大羚羊更高效利用的低能量食物（参见 Bell, 1971）。

3. 加曼所划分的社会组织的 5 个主要类别与羚羊物种的进食方式和个体大小有着密切的关系，这 5 个类别与表 24-2 中的大致相应。这些关系被概括在表 24.3 中。最小的物种由于其食性的本质决定了它们更为分散。它们或是独居或最多是生活在小类群中。动物越大，就越易出现在较开阔的环境中，因为这样的环境能充分利用草类作为其食物。而且，这也更有利于兽群提高防御捕食者的能力。小羚羊几乎完全依靠公共的报警系统来减小被吃掉的风险；而最大的羚羊，依赖于同捕食者抗争的坚实防御甚至反击，还对这一报警系统进行了强化补充。这两种因素（即

通过利用草本植物的高密度生物量和开阔生境中共同防御的需要）已经结合起来而改善了兽群的情况。有蹄类动物的平均体形越大，形成的稳定类群就越大。

通过加曼的分析和其他对有蹄类动物研究所揭示的这种关系为盖斯特（1974）成功地编撰到一起。他的表达有些是以观察为依据的陈述，有些则是来自于理论演绎得出的假设，这些表达将有蹄类动物的社会生物学研究带入了群体生物学的边缘。从这个意义上来说，有蹄类动物的研究比其他哺乳动物群体的研究要先进得多。下一个逻辑步骤将是模型的构建，这个模型明确包含了来自于统计学和群体遗传学的测量数据。对于要在由盖斯特、加曼和其他的哺乳动物学家所提出的用以解释有关有蹄类动物性别二态现象的错综复杂的假说中进行选择，这一进路应是最具效力的。

485

表 24-3 非洲羚羊和野牛的行为和生态分类（基于 Jarman, 1974）

社会组织	吃食类型	大小(平均体重。以千克为单位)	抵御捕食者的行为	例子
A 类 独居或成对生活，有时也会与后代生活在一起。类群大小为 1~3，有小的永久家园。	挑选广泛植物物种中的特定部分，所有物种以大多数植物为食。	1~20	颤抖、躺下，或逃走躲避和颤抖。太小了以至于难于逃脱多数捕食者，并不能利用群体进行反击。	犬羚（犬羚属）， 小羚羊（小羚羊属）。
B 类 通常是由一些雌性和后代联合在一起。类群大小 1~12，通常是 3~6。单个雄性的活动范围是永久的家园。	所食用的食物完全是草本植物或是植物嫩枝的特定部分。	15~100	同 A 类物种。	苇羚（小苇羚属）， 短角羚（短角羚属），侏羚（侏羚属），小弯角羚（ <i>Tragelaphus imberbis</i> ）。
C 类 有 6 到几百名成员的更大兽群，随地域和季节而变化。在繁殖季节少数的雄性会守护领域以防止其他雄性入侵，它们中的大多数都会单独或以“光棍群”形式进行迁移。雄性非洲水羚在求偶场进行炫耀。	在有多种植物的草地和嫩枝的地方选择性进食。	20~200	多样化。严密隐蔽、颤抖或逃跑（当被发现时）。在开阔的生境中，逃跑；有时会同所有方面使全体“暴露”，接着便重新结合在一起。能利用同伴的警报行为更好地抵御捕食者。	非洲水羚，非洲大羚羊， 互氏羚羊，和驴羚（水羚属）；跳羚（跳羚属）；瞪羚（瞪羚属）；黑斑羚（黑斑羚属）；大弯角羚（ <i>Tragelaphus strepsiceros</i> ）。

续表

社会组织	吃食类型	大小(平均体重,以千克为单位)	抵御捕食者的行为	例子
D类 在栖息期间,当草料很丰裕时,社会就像在C类物种中一样组建起来。在为了顺应变化的食品供给而做的迁移中,兽群经常结合成拥有数以千计成员的“超级兽群”。	在许多草本植物的不同部位取食,因为这些植物在时间和空间上是零星分布的,所以羚羊群体在适当的季节以聚群形式进行迁移。	100~250	逃离大的捕食者,但也可能以类群形式面对捕食者,甚至以这种方式攻击它们。	角马或牛羚,狷羚,转角牛羚和大羚羊。
E类 由雌性和幼仔组成相对稳定的大兽群,再伴有雄性,以组成首领等级系统。这个群体通常有数百名甚至是一两千名成员。也会出现雄性群。在迁移途中不会形成超级兽群。	在草本植物和嫩枝植物的许多部位进行非选择性进食;大多数食物是营养价值低的。	200~700	形成了防御系统,甚至对大的捕食者也会群起而攻之;对幼仔求救呼叫,类群会做出回应。	非洲野牛,也许还有大角斑羚、大羚羊和长角羚。

486 在这一性状上物种间差异巨大。提供这方面情况的例子是不成问题的。比如,在加曼的A类独居物种中,雄性同雌性是非常相似的。这种单态现象显然有助于领地的稳定,因为使雄性为争夺雌性而竞争提供的机会很小,而且通过隐秘和隐藏有利于避免捕食者的捕食。更具社会性的有蹄类动物属于加曼所说的C到E类,其中的一些物种具有强烈的二态现象,而另外一些物种则具有单态现象,在一些例子当中是雌性模仿雄性或反过来雄性模仿雌性(参见Estes, 1974)。盖斯特用如下假说解释了这种变异。当食物供给逐年变化,且每年一些阶段食物持续丰富时,雌性能在最小干扰下繁衍其后代。它们不具领域性,否则在密集的兽群中显得更具进攻性。那么雄性可以自由地为了争夺雌性而竞争,雌性现在已成了稀缺资源。用群体生物学的术语来说,这样的物种是r型选择者,在仅与性内选择有关的方式中,雄性区别于雌性的趋势是十分明显的。但是当食物供给更为斑块分布时,即在某种程度上成为“细粒”资源时,出于性别选择的选择将会减弱,这种物种更接近于K型选择者。因为雌性不会急剧地繁殖,这对于雄性通过排挤其他竞争对手以扩张其对兽群更强的控制来说是没有益处的。既然在繁衍时期的这种控制力量并非轻而易举的,那么雌性会发现避免引起较小雄性的过

多关注是非常有益的。它们似乎就变得更具有攻击性,甚至表面看来更具有雄性的特征,如角马雌性长着一束类似阴茎的毛状物。这一过程能够说明在像野牛、非洲野牛、驯鹿、跳羚、瞪羚和非洲大羚羊等之类的物种中的单态现象。它也有助于解释加曼的E类羚羊物种中许多雄性加入到雌性兽群中进行长久合作的事实。

艾斯特(1974)提出了一种与上面观点不同的、但似乎是同样有道理的假说。他将单态现象看作是不同的物种混杂的兽群在迁移时维持其聚合的一种方式,该性状(单态现象)经常与醒目的标识和身体外形联系在一起,这为每个物种所特有,并且能因此而更容易地加以识别。在诸如非洲大羚羊和野牛这样的非地域性物种的情况下,因为其地位排序是基于个体大小决定的,对于雄性的生长发育甚至存在着反向的选择压力,其结果便是从属于此兽群的成年雄性的尺寸发生了显著的变化。

本章剩余部分将概要地说明贯穿于整个社会阶段的整个领域的一系列物种的自然历史,挑选出的例子有从形态学上原始的麋鹿到高级的、特化的角马和非洲象,以提供一个最具可能的系统发育情况。

麋鹿（麋鹿科）

麋鹿或鼠鹿的行为，因其在反刍亚目中所具有的原始地位而特别有兴趣。这个亚目有蹄类动物亚目中 含有最多数量的物种和最多样的社会体系。5 个现存物种都是很隐密的、居住在森林中，在野外很难观察到，所以有关其行为的信息也是支离破碎的。

麋鹿看起来就像大老鼠一样，在很多方面与生活在南美的长尾刺鼠和其他大型的居住在森林中的豚鼠状啮齿动物具有趋同性。它们行动迅速而敏捷，R·A·斯敦代尔 (R.A.Sterndale, 1884) 说道：“它们用其蹄尖飞快地跳跃奔跑，就好像有一阵风在吹着它们跑一样。” 雄性除了长有一对小獠牙以外，与雌性非常相似。社会组织在本质上是简单的。多斯特 (Dorst, 1970) 报告说，仅有的一种非洲麋鹿是水麋鹿，他们常常是单独出现或成对出现。亚洲麋鹿的雄性显然保留了领域性或至少是在它们的领域中为保护雌性而具有攻击性。凯瑟琳·拉尔斯 (Katherine Ralls, 私人通讯) 观察到，圈养的麋鹿或鼠鹿 (*tragulus napu*) 雄性用中合腺的分泌物标记其生活范围。它们也将分泌物涂抹在雌性的背上。人们曾经观察到，陌生雄性在一起圈养时，它们用

獠牙互相攻击 (参见图 24-1)。但是，被迫群居生活在一起的雄性是很少对抗的，拉尔斯认为这种情况可能就是由于几代之间的近亲繁殖。这个观点与戴维斯 (Davis, 1965) 的观点相一致，后者发现麋鹿属物种 *T.javanicus* 父子间能够和睦相处，甚至儿子还可跟与其父交配过的雌性交配。

骆马 (*Vicugna vicugna*)

在只有有限耕种的南美西部安第斯山脉 (Andes) 的高地上，有一片没有树木的草原，当一位游客注视着这片无遮掩的草原时，可能会被拉长的尖叫声所惊吓。这种尖叫声会引起游客对一群追逐着的、貌似瞪羚的、肉桂色的约有 50 只左右的骆马群的注视！当它们飞奔在荒凉的山坡上时，有一只大骆马紧随其后。这个追逐者对群中的一个离群者发起了袭击，接着又朝向另一个，好像要咬它的脚后跟。但是这个攻击者会突然停下来，伸着纤细的脖子，竖立着粗壮的尾巴高高地站立着，凝视着远方的一队美洲驼，并发出刺耳的颤声。接着便飞奔着加入到一队骆马中去，其中一些显然是年幼的小骆马，它们在觅食时会紧紧跟着这支队伍。

487

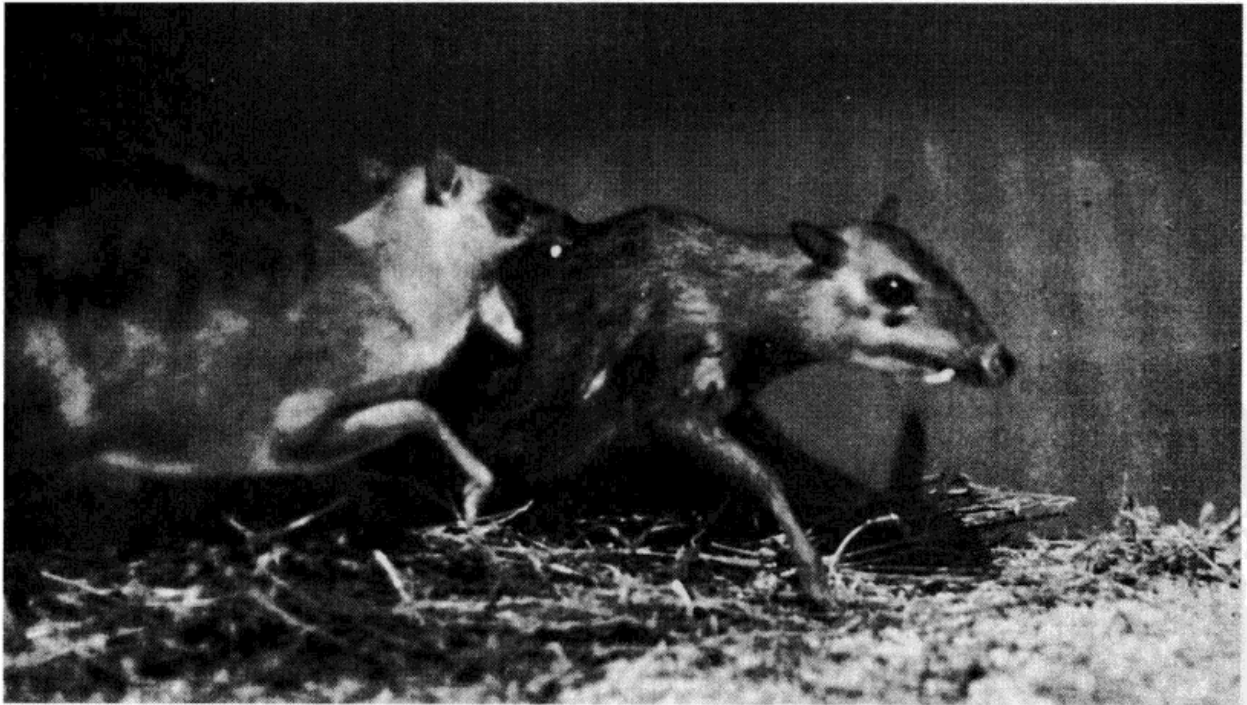


图 24-1 鹿鼠鹿 (*tragulus napu*) 雄性之间的争斗 (本照片承蒙 Katherine Ralls 的准许，由 Karen Minkowski 拍摄)。

以上是卡尔·B·柯福特(Carl B.Koford)对骆马的经典描述。这是首次以现代的方式把脊椎动物的社会行为与生态学进行整合的研究之一。在这篇文章中,描述的是一只雄性骆马,它将一个雄性兽群驱逐出自己的领地并远离其雌性和幼仔。骆马(*Vicugna vicugna*)是骆驼科的一员,其雄性是已知哺乳动物中最具领地性意识的动物,也是雄性终年有“妻妾”相随的少数有蹄类动物之一。柯福特花了一年时间走访了秘鲁安第斯山脉的一些地域,并对其群居生活进行了详尽地描述。L·威廉(William L)对此又进行了验证并由弗兰克林扩展了从1967到1971年期间在秘鲁的潘帕·盖勒斯(Pampa Galeras)国家骆马保护区进行的第二项卓有成效的研究。

基本的社会单元是具有领地的家系群,由雄性和及其配偶组成(参见图24-2)。在胡伊拉克(Huaylarco)地区,柯福特发现了这样一些“队”,平均每队包括一个雄性、4个雌性、2个未成体,而最大的“队”分别有雌性和未成体18只和9只。在潘帕·盖勒斯保护区,每一个类群都占据了一个觅食领域(供觅食和繁殖用)和一个稍小点的栖息地(供晚上睡觉用)。弗兰克林研究的6个类群占有领域由7公顷到30公顷不等,平均占地也有17公顷。有时道路和河床是分隔领地的一个方便的物理屏障,但更多的时候都存在着只有骆马才能辨识的一种看不见的界线。雄性通常会进入到另一方领地的二三米之内,并在这里互相恐吓对方。如果逾越了一步,它就会立刻被驱赶回来。

490 这些领域点缀了一大堆一大堆的粪便,这一堆堆的粪便是骆马的一种仪式化方式。所有的家系群成员都有规则地光顾这一堆堆的粪便并嗅其味道,它们用前足揉捏这些粪便,并且添加粪便和尿液。弗兰克林认为这些气味标界并没有用作警告信号。当这个家系群暂时不在时,流浪的雄性及其家系群便会毫不犹豫地踏入这片领域。这一堆堆的粪便更可能是用来保留居住地的,被用来标记其领域边界线的界标。当雌性和幼仔偶尔越过这条界线时,它们会被居住地的雄性驱赶回它们自己的领域。尽管这已是被确认的,但领域的首要作用还是在于保证食物供给。食物在贫瘠的高原环境中,在全年或一年中的大部分时间都是有限的资源,这种食物一局

限性假说又为这样一个事实所强化,即领域的规模是指拥有最小密度可食性植物的面积最大化,的确,正是这种严格的有限因素为骆马非同寻常的领域体系的进化提供了可能。

雄性骆马无时无刻不在守护着他的小群体,并且带领着它的队伍从领域中的一处移到另一处。在危险的时候,他会发出刺耳尖叫的警报。这是一种大约可以持续4秒钟的由强到弱的鸣叫声,它将自己置身于在威胁者和群体之间一雄性遗弃的区域来获得领域。首先,该雄性会静悄悄地在此觅食和休息,就如同先前一样保持低姿态形象。在几天之后,他开始尝试向邻近的雄性展开攻击。通过这一方式,它似乎懂得了划定明确界线能使其安全地占据这一领域。它在巩固了其领主地位后,就着手搜寻雌性以建立家系群。雌性的来源有:处于独居的一年龄雌性、无雄性配偶的雌性群和丧偶的较老的雌性。

在3月份的繁殖季节,“crias”骆马的新生儿性别比率大体相当。但在6个月之内,年轻雄性的比例开始骤然下跌。3月份降生的雄性能活到一周岁已经变得很少见了。在潘帕·盖勒斯保护区,弗兰克林发现雌雄比例为100:7。年轻雄性数目下降的原因,在于成年雄性中日益增长的攻击行为。在最初的时候,一些母亲会试着去保护她们的儿子。甚至她们偶尔会和儿子一起试着离开群体,但最终会被成年雄性驱赶回来。最终它们会默认这一切,而年轻的雄性将被迫离开。雌性成了成年雄性和她自己母亲的攻击目标。实际上,这些雌性所占据的是这个首领的等级系统底层的不牢靠的位置,并且随时都有被驱逐的可能。在拥有领域的家系群中,成年成员的数量代表着在上述被驱逐个体(其中包括丧失了雄性首领的雌性群)的吸纳和由于死亡、迁移而造成的成员减少之间的一种平衡。其中新成员将会与丧失其母系主人的雌性结合在一起。骆马中严格的父权制是显而易见的,这为雄性的所作所为基本上控制了这一平衡数。

第二个主要的社会单元是非领域性的雄性兽群。这个兽群通常包括15~25名成员,但是其总范围是从2~100,且独居的流浪情况是司空见惯的。这些雄性松散地聚合在一起,个体的进进出出显然是随意

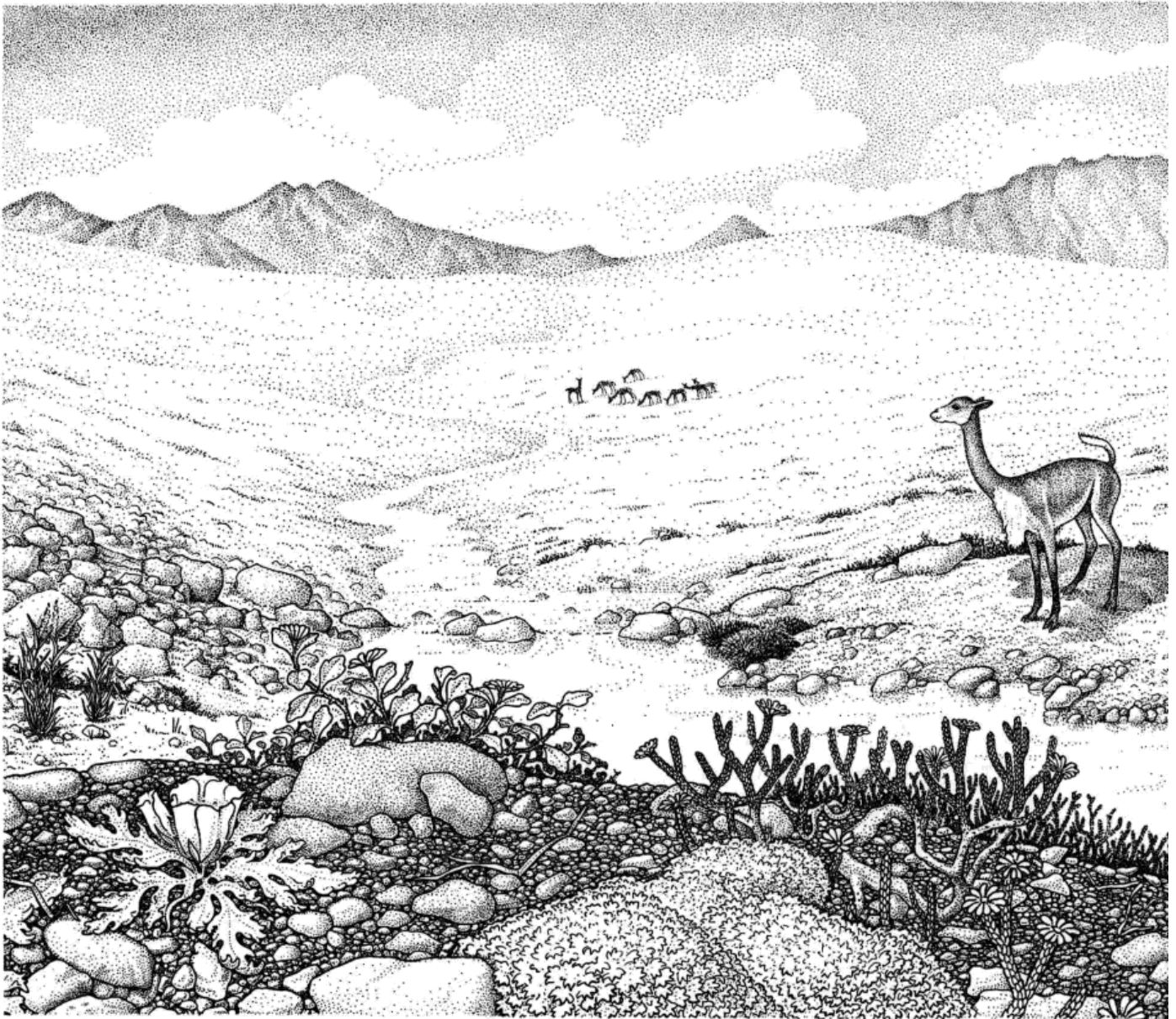


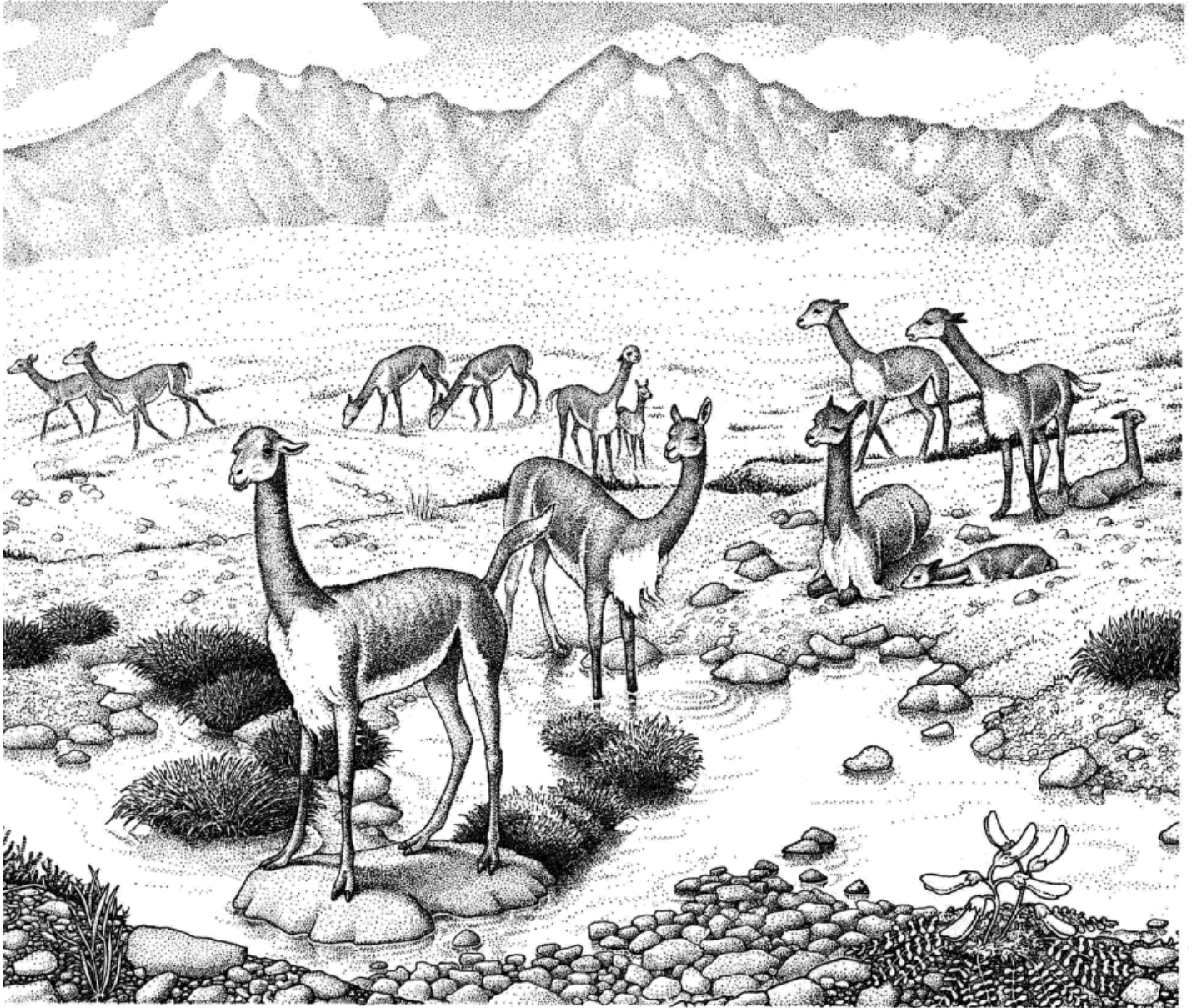
图 24-2 骆马的社会，骆驼科的一个少数成员，经常出现在巍峨的安第斯山脉荒芜的草原上。本图前景是一个有领域的很高大。在其身后有其“妻妾”，即 10 个雌性和 3 个幼仔，它们正在栖息和进食。在躺下休息时，骆马会把腿放在自己！的厌烦和敌意。在左方的远处，可以看到一个非领域性的雄性骆马群。在为寻找丰富的觅食区而从一处漫游到另一个处时，山脉上生长的某些植物展示在图的前面。它们包括拂子茅（最左边）和羊茅草（中间）。在左下角是类似莴苣样的锦葵，恰好了鳞孢叶以外，其他的植物都可成为骆马的食物（Sarah Landry 作画；据 Koford, 1957, 和 Franklin, 1973）（此图占

489

的。这个完全由雄性组成的群体沿着家系群领域广阔的边缘四处游荡，只是偶尔停下来休息和觅食。这些个体通常会以故意入侵或挑衅的方式窥探有领域雄性的防御——如果这个首领雄性衰弱或离开时，总会随时准备取而代之。

蓝角马 (*Connochaetes taurinus*)

蓝角马或斑纹牛羚，代表着几近消失的非洲野生动物的荣耀。动物学家认为它是羚羊的一种畸变形



。一个雄性首领以一种敌视的姿态面向观察者，它站立在岩石上竖起自己的毛发，高高挺立起头和尾巴，尽可能使自己看上去以保持体温，通过白色皮毛遮盖住前胸和前腿上部会增强这一效果。最右边的一雌性正“吐”出驱逐的气体以示对另一驹马致这种类群随意地形成和解散。并且如果该领域内的雄性首领衰弱或消失，雄性群的成员就会取而代之。在环境恶劣的安第斯山面是香根菊 (*Baccharis microphylla*) 和鳞孢叶 (*Lepidophyllum quadrangulare*)，在右下角是豆科植物 *Astragalus peruvianus*。除 88~489 整版)。

式，是非洲草原上最丰富的有蹄类动物，其庞大的迁移兽群，由数千名成员组成，一旦伸展开来便可遍及整个地平线。现在仍有上百万只角马生活在塞林吉堤大草原上。这些角马控制着其疆域的生态，它们使像狗牙草 (*Cynodon dactylon*) 这样的一类集群草生长繁茂，因为这些草能经得起不断的践踏和啃食，而且

事实上还可以从依赖于草场进食的动物肥料中获益。因此，角马最大限度地拓展了它自己的最佳环境条件。加曼的 D 物种就是一个极好的例子，在那里，无配偶的雌性群及其后代进出雄性的繁衍领域。但是，正如 R·D·艾斯特 (1969, 1975a) 所做的深入研究所表明的那样，这个物种的一个更大的

特性在于其社会体系的强大的适应性 / 巨大的可塑性, 它能很好地进行调节以适应非洲平原高度变化的环境。

在牧草较丰富的环境中, 角马群体会组织成由雌性及其子代的留守群或组织成雄性留守群。在坦桑尼亚的恩戈罗恩戈罗 (Ngorongoro) 火山口地区, 由雌性及其子代构成的兽群平均包括 10 名成员, 并明显占据了多达数百公顷的疆域。它们在构成上似乎相对稳定, 而且对外来者是封闭的, 因为陌生母兽加入其中经常会受到攻击。在干旱季节, 上述情况发生了变化。由雌性及其子代构成的兽群开始向适合于觅食的较潮湿的地方 (变得日益缩小) 聚集。最初的时候兽群会在晚上回到自己的领域, 但是在最终它们会将所有的时间都花在新的进食区域内。同时他们的数量会增加。在持续干旱的地区, 角马存在周岁上下的大聚群, 它们会从一处适合觅食的地方迁移到另一处适合觅食的地方。事实上, 永久栖息和永久迁移群体是角马社会组织的两极, 它们分别地适应于非常稳定的和大幅变化的环境。所有的中间阶段都是可以想象的, 而且事实上它们也时常发生。正如罗得西亚^① (Wankie) 国家公园和博茨瓦纳南部曾报道过的例子, 当本地条件变得有利时, 迁移群体也可能成为栖息群体。

蓝角马很好地适应了进行集团式迁移。它们沿着传统的路线排成单行行进, 在身后留下由蹄内腺分泌出的气味。这种气味很浓, 以至于即使是紧跟其后的人都能闻出来。它们比大多数其他的有蹄类动物要挨得更近些, 出于一些临时性的需要, 它们也可能会紧密地聚集在一起。

加于绝大多数以雌性为中心的兽群系统之上的是独居的雄性领域性组织。在那里, 雄性羚羊为保护其“妻妾”及其食物供给会捍卫自己的领域, 而雄性角马仅仅是出于求偶的目的就会捍卫它。这种防御和与此相关的性炫耀贯穿于全年, 并在短暂的发情期会大大增强。在栖息群体中, 领域大小是适中的, 平均直径大约是 100~150 米。但是在迁移的兽群中, 雌性必须频繁地改变它们的居所, 这个领域经常被压缩成直径为 20 米或更小的区域。在干旱情况严重的季

节里, 当种群数量不断变动的时候, 领域行为有时会变得很弱或者甚至短时期完全丧失。只有大约半数的成年雄兽在任何季节都能维持其领域, 其余的则被逐入雄性群体中。

雄性角马展示其领域的炫耀在脊椎动物中是最为复杂也是最奇特的。首先, 它们动用了狷羚全部的基本信息储存库: 抬头姿态、扒土和仪式化排粪、下跪和用角争斗。其中许多行动发生在固定的地方, 即靠近领域中心的一块空地上。雄性经常在地上打滚。这一举动可能不仅仅是一个可以看得见的炫耀, 而且还可能意味着身体沾满了粪便和尿液的气味。雄性角马也会每天进行独特的“挑战仪式”活动 (Estes, 1969)。即每一雄性每天要巡视其边境邻居, 依次同每一邻居巡视平均 7 分钟, 一天中同所有邻居通报交流至少 45 分钟。这一挑战仪式的明显功能在于雄性在巡视中重申自己的领主权。领域拥有者似乎能识别出其每一个邻居。通过能被合情合理地称作以互敬互让的方式进行, 争斗非常罕见。真正的争斗和冒犯经常发生在其他时间里——当一个雄性开始建立起其疆域, 换句话说就是当它仍旧是一个外来者时。在这个仪式中大约运用了 30 种不同的行为模式。这些行为模式, 会被双方以几乎每一种可想到的排列组合运用在仪式上的任何时刻。这种炫耀包括: 侧身; 仪式化进食和修饰; 腾跃 (包括扬头, 弓背、跳起、奔跑和旋转); “虚拟的”警报信号 (一方或双方都扬起头、互相注视着对方, 并跺脚); 检测尿液; 和先前提到的狷羚的那些变化多端的炫耀 (见图 24-3)。挑战仪式的另一个独特特征就在于它可发生在领域中的任何地方, 而并不仅仅是它们经常出没的地方或其边界线附近。

尽管对单个兽群成员的历史在细节上还不清楚, 但大致的生活周期还是知晓的。在繁殖季节以前, 年轻的雄性会被从由雌性和幼仔组成的兽群 (抚育群) 中驱逐出来并开始组建雄性群。4 个月后, 到了发情季节, 除了极少数的周岁雄性外, 全部都加入到雄性兽群中。母亲和其他雌性的拒绝只是年轻雄性从抚育群中分离出来的一个因素, 而导致分离的最主要因素来自于拥有领域雄性的攻击

^① 罗得西亚: 津巴布韦旧称。——译者注

行为, 它们将周岁的雄性视作竞争对手。抚育群中的年轻雌性受到较为宽容的对待, 因为成员至少在某种程度上是在雌性系统的基础上建立起血缘关系的。

非洲象 (*Loxodonta africana*)

这种最大的陆生哺乳动物也是以拥有最高级的社会组织而著称的。非洲象的特征在于它们与雌性有紧密的联系, 并且与掌管整个兽群的雌象的权力大小和这些个体联合时间的长短密切相关。象的社会生物学概念是近代的研究成果。劳斯 (Laws) 和派克 (Parker, 1968) 通过统计学数据推论出了一些基本要素。这些要素由休伯特 (Hubert) 和厄苏拉·亨德里希 (Ursula Hendrichs, 1971) 对行为的直接观察中得到了证实, 他们花了两年时间对塞林吉堤大草原上的象群进行了研究。近期 I·道格拉斯-汉密尔顿 (Iain Douglas-Hamilton, 1972, 1973) 在坦桑尼亚阿拉湖国家 (Lake Manyara National Park) 进行了为期 4 年半的研究, 标记了现有约 500 头象中的 414 头, 记录了各个体的相互关系和各家系群的历史。如下面的说明主要是基于道格拉斯-汉密尔顿的研究。

494 今天非洲象分布在除了好望角以外的非洲次撒哈拉 (sub-Saharan) 的大部分地区, 但是在罗马时期它们分布在地中海和叙利亚沿岸的北部地区。它们现有的群体可能有数百个之多, 每一个群体有 1 000~8 000 个个体, 并且占据了 1 300~2 600 平方千米的地域。大象全然是一种高级的素食动物, 它食用各种各样的植物。在为时 12 小时的时间里, 一头象被看到吃过属于 28 个科的不少于 64 种植物。因为适宜的植物在一个特定的场所生长稀少, 所以象群对牧草的消耗量就越来越大, 但是它们不能靠这些牧草使自己繁荣起来。大象能对它们的生存环境产生极大的作用, 它们剥去树皮和树枝, 毁坏许多树木。在象群密度较高的地方, 它们最终会使枯萎的森林转向稀树草原。少数雄象能够推倒大树, 为他们自己和他们的同伴提供食物。阿拉伯橡胶树和其他树木及灌木的种子, 能够安然无恙地通过象的消化道并在它们的粪堆上发芽生长, 因此, 在象群大小和其所食植物密度间迟早会达到平衡。

每一个群体是由两级或三级的等级系统的社会类群组织起来的。直接位于个体之上的最重要的类群是家系单元 (*family unit*), 这是由一个强有力的雌象所领导的、拥有 10~20 个雌性后代紧密结合的兽群。在曼尼阿拉, 每一个单元平均都包含了三、四个雌性—后代的类群。成员们离开它们的单元漫游超过 1 000 米似乎不会超过一天的时间。这个强有力的雌象通常是最年长的个体——因此也是最大的和最强壮的, 因为大象在成年以后还会继续生长。因为她的年龄, 她旁边的成年雌性似乎不仅仅是她的女儿, 另外还有她的孙女和外孙女, 这种雌性—雌性的结合被认为至少可以持续 50 年。这个强有力的雌象集合其他成员, 并领导它们从一处迁移到另一处。当面临危险时, 她会站在前面的位置; 而在撤退的时候, 她会处于后面的位置。当她变得年老体衰时, 年轻的母兽就会逐步取代其位置。但是如果这个强有力的雌象突然死去, 幸存者就会恐慌地、无组织地和似乎不能为撤退或进攻进行适当防御地围着她团团转。猎人早就知道了擒贼先擒王的道理。基于这种原因, 苏斯 (Laws) 和帕克 (Parker) 建议, 当出于群体压力需要进行疏散的时候, 而应以整个家系单元, 而不只是以个体为单元随机疏散。

社会组织中的第二级水平是血缘关系类群 (*kinship group*), 这是各家系单元的集合, 彼此靠得很近, 成员间表现具有一定的亲密性。当家系单元被拆分而分离时, 这种血缘类群的起源还是可能的。很少有多达 20 个个体的事实表明了家系单元一定要被拆分, 尽管如此, 绝大多数兽群还是会持续增长的。道格拉斯-汉密尔顿在曼尼阿拉见证了包括 22 名成员的最大家系单元的拆分过程。两头一岁多的年轻雌象、一头青春期雌象和两头幼象渐渐地疏远了这个家系的其他成员。在这个处于青春期的雌性第一次产仔之后, 这两个亚群在不同时期都是分开生活的。随后的一天, 这个雌性首领带领原初的家系单元向南迁移了 15 千米的里程, 并且造成了两亚群之间第一次在空间上的分离。当亲本家系单元回到原初地时, 其衍生的类群会重新加入它们, 并在附近安顿下来。如果说这个历史案例是典型的, 那么把这么一个复合体作为血缘关系类群就是正确的了。

随着超级稳定的雌象类群的不断聚集, 有可能使

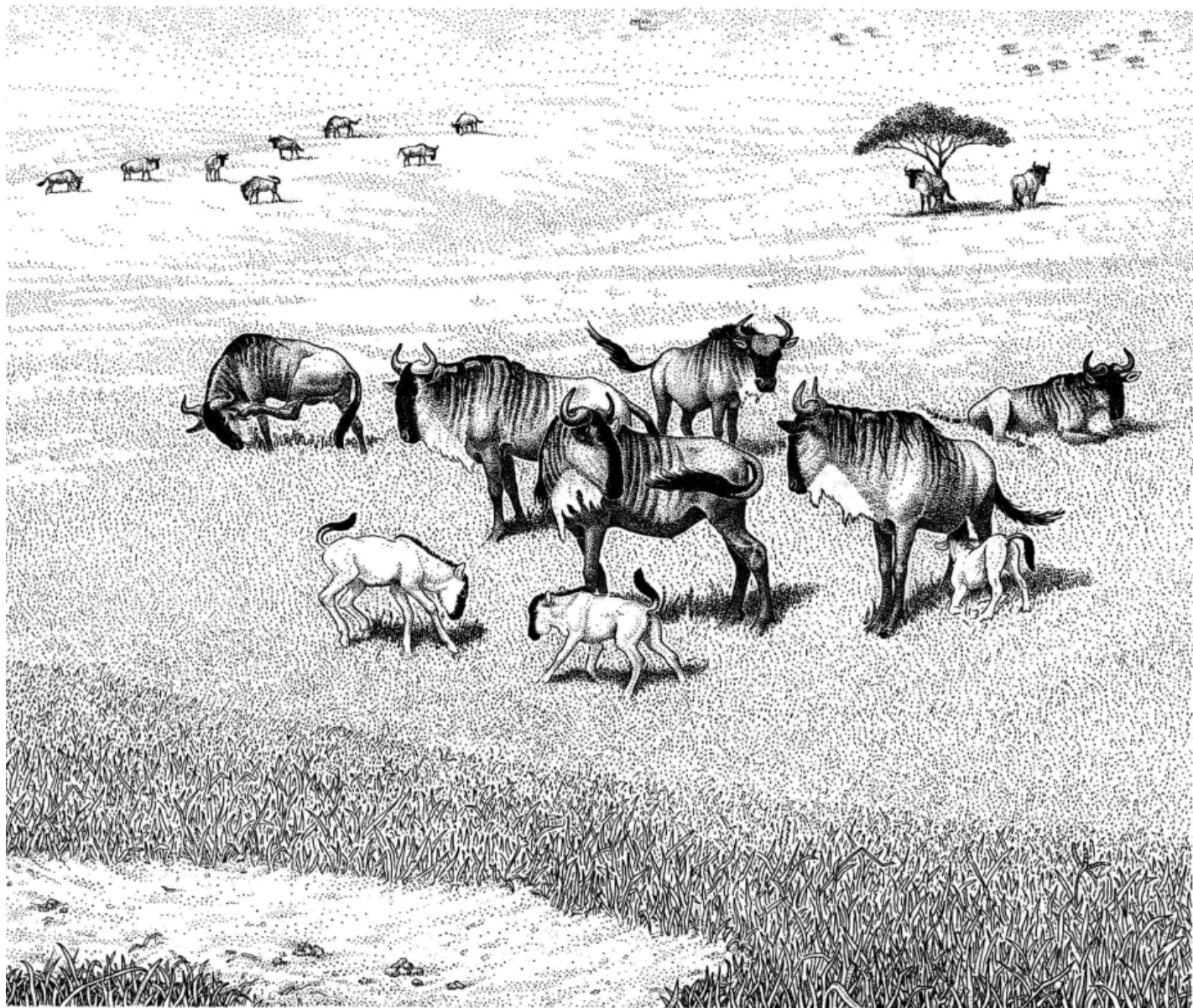


图 24-3 这个坦桑尼亚塞林吉堤大草原现场描述的蓝角马或牛羚的社会组织。在最显眼的地方是两只雄兽正在进行结束了这场挑战，即用其角掘地。雄兽似乎能通过挑战的结果了解对方，这种仪式持续时间仅 7 分钟，并且在仪式中几乎是中间这块最显眼的地方。而在右边，是一个抚育群在穿越其中一个雄性领域时的休息和进食情况。在发情期的任何一头他的独居雄兽站在它们的领地上，一个正远离这两个争斗的雄兽，而在右后方的另一对，则位于橡胶树旁的领域边界上。在角马啃食和排粪施肥的基础上繁茂地生长起来的 (Sarch Landry 绘图；根据 Estes, 1969 和个人通讯) (此图占原书 p4

群体增长产生更大的、可与局域群体共存的社会复合体 [“部落”(“clan”)]。这种“部落”可以容纳 100~250 名成员。在多达上千头大象的迁移中，在血缘类群的层次之上形成了显然是无组织的动态聚集体。在曼尼阿拉，各家系群单元通过无规则的游荡占据了 14~50 平方千米的疆域，各个疆域重叠很多但并不

存在公开争夺领域行为，这可能是临近兽群存在血缘关系的结果。

在家系群内展现出来的合作与利他主义是非同寻常的。年轻的幼兽不分雄雌都是同等对待的，它们能被允许由群内任何一个哺乳的雌性对其进行哺育。青春期的雌象都是它们的“姨妈”，她们管教幼

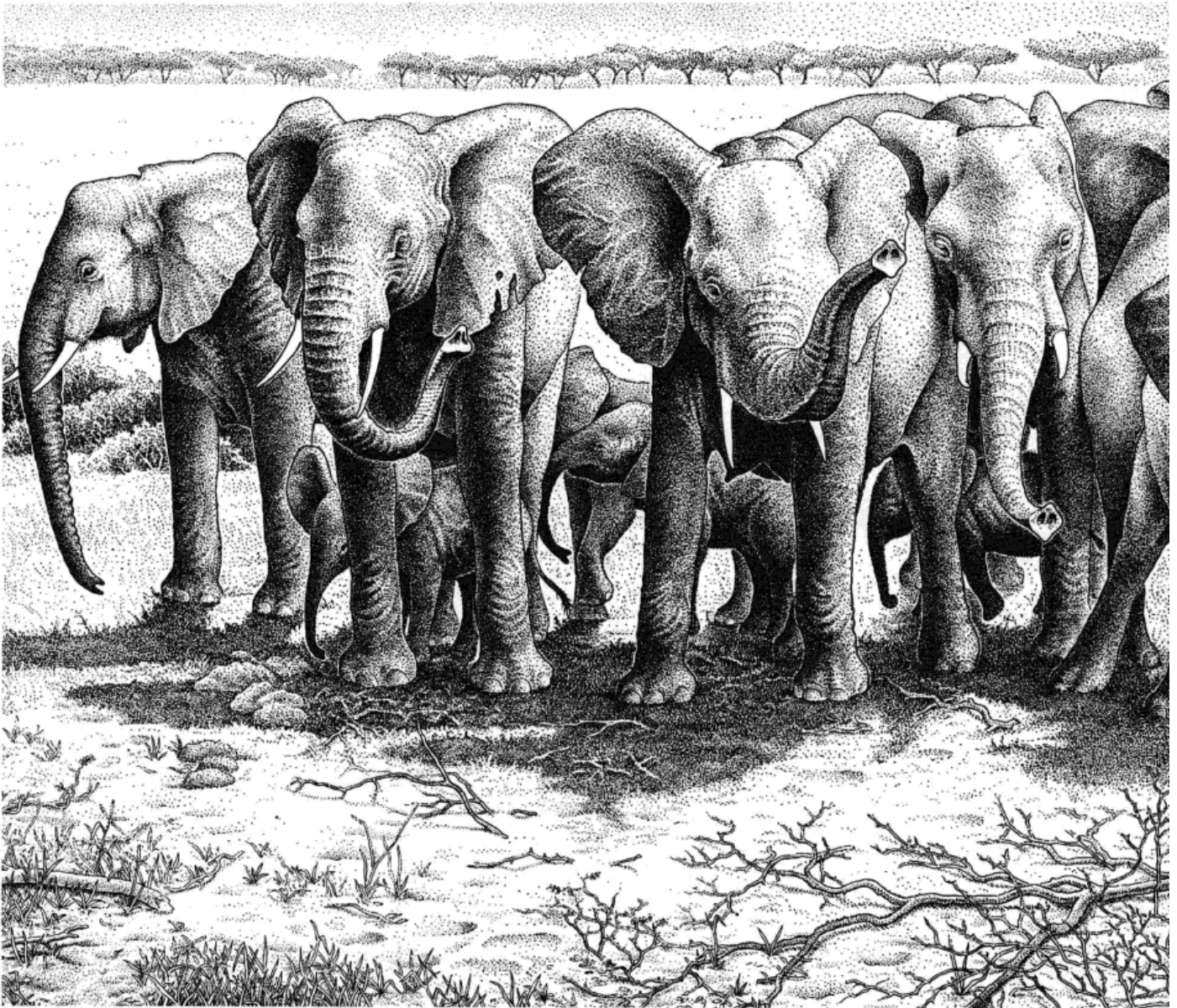


式，双方的日常交流是重申其领域权和向其邻居挑战。左边的雄兽腾跃到其对手的前方，而这个对手以另一种仪式的表演致真正的争斗和伤害。这种交流可能发生在双方雄兽领域中包括他们经常出没的地方在内的任何一个地方。在这个例子中就可能与常驻的雄兽交配。两头小雄兽以预期的精细的攻击仪式进行玩耍，而这种攻击在其成年后要经常进行的。我们看见其一些抚育群正在进食，中间后面的是一松散的没有领地的雄性群。这里主要的植被是狗牙草，这是一种坚韧的集群物种，是 3 整版）。

仔不要跑在前面，并且将它们从小睡中叫醒。当汉密尔顿用一支麻醉镖击倒一头年轻的雄象时，成年的母象便会冲过来帮助它并试着扶起它的脚。猎象者也会经常见到类似的情况。在大象的适应价值观上，其反应与由其同群成员帮助受伤的海豚基本上差不多。因为其庞大的身躯，一头倒下的大象会因其自

身的重量或持久躺在阳光下浑身过热而很快窒息。最后，首领雌象将变得极具利他性。在保护兽群时，她时刻准备着将自己暴露于危险之中，而且当集合群体排成独特的圆形防御队形时，她也是表现最为勇敢的个体（参见图 24-4）。

当年幼的雄个体仍有母亲相伴时，它们会在模拟



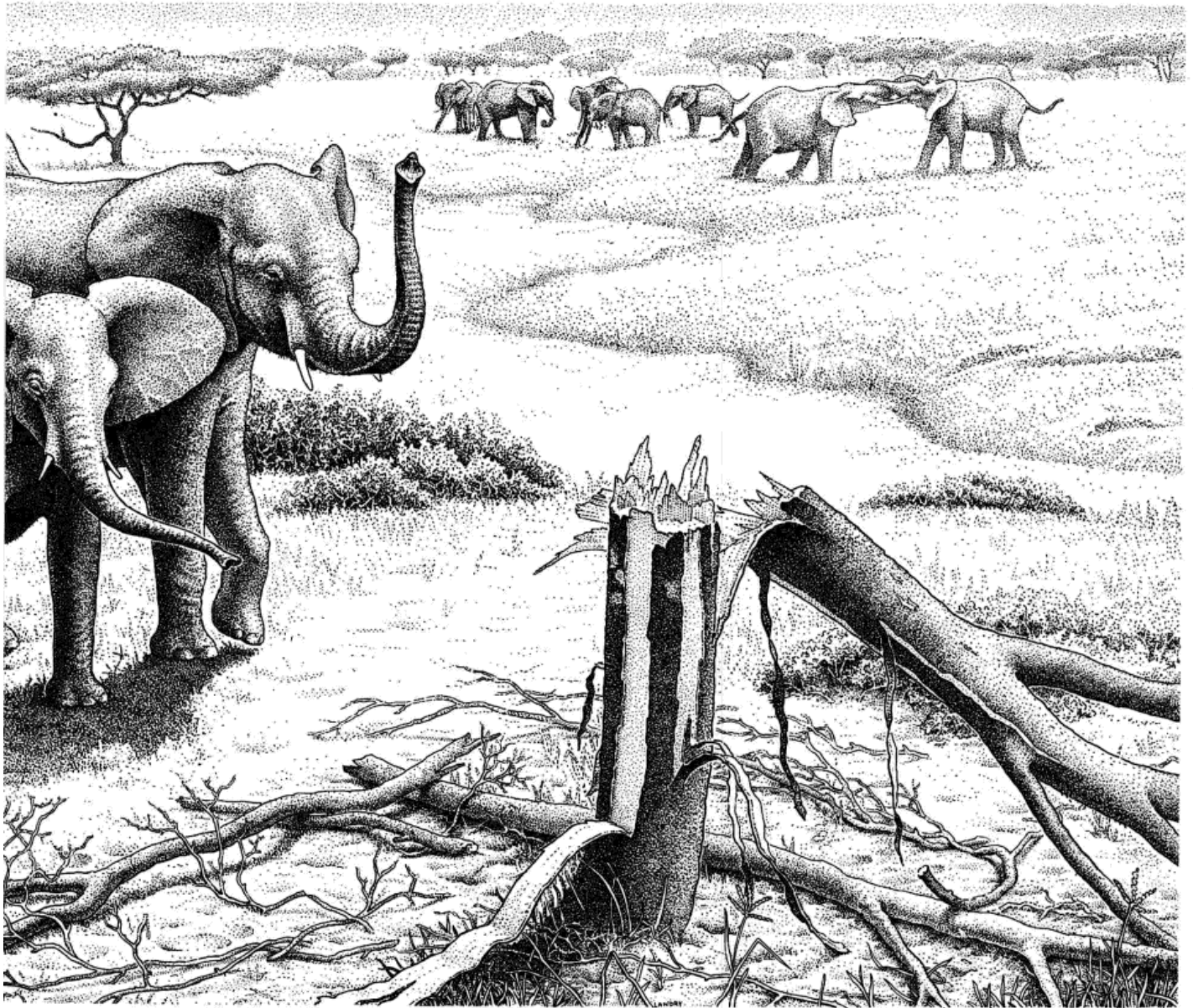
496

图 24-4 这幅画描述了非洲象的两个基本社会类群。左前方一个家系群单元以紧密的类群防御形式面对观察者。它由长阶段的年轻大象构成。雌性首领是左边的第二个，更多的皮肤皱纹和破损的耳朵揭示了她较大的年纪。一些幼崽和年轻的是成年母象了。如果类群被迫撤退，这个雌性首领会在后方抵挡，继续面对敌人并有可能模仿或真正进行攻击。当它离开这个雌性首领，并常常维持数十年。右后方是一个松散雄象群，它们中的两个正在为主导权而进行争斗。具有较高地位的雄象在这种稀树草原的例子中，为了维持这些地区稠密的大象种群数量，干枯的树林经常转变成本图所示的那种草场（由 Sarah Lau

攻击中彼此冲击和做玩耍格斗，以预演其未来的角色。在青春期，它们便开始被母兽驱赶，到了 13 岁它们基本长成时，又被再次驱赶直至离开。成年雄性单独生活或生活在一个比雌性离得更远的松散群队中。在这个群队中，他们为了争当等级系统中的优胜者而竞争，其结果通常是由体格的大小来决定。这种

搏斗在有发情期的雌性时最为严重，但即使这样，它们也很少受到严重伤害，在较为高级的灵长目动物中的这种结盟似乎也存在于雄性象群中。

本得里奇(Bendrichs)和亨德里希观察到了一种“保护性恐吓”的策略，这非常类似于库默尔(Kummer)在阿拉伯狒狒中独立报道的情况(参见 26 章)。也就是 495



直立姿态、两耳向前张开和鼻子的伸展来表明其警戒状态和温和的敌对行为。这个家系群单元完全由母象和处于各种不同生长阶段的个体组成。母象和幼象都在类群的后面转向防卫的姿势。在右后方可以看到一头 9 个月大的母象，在她旁边的只有半岁大。再大一点的个体都不会比最小的、最慢的幼兽走得更快，这些家系群单元构成了象群的核心社会类群。这些单个母象的结合在很大程度上取决于母象群中发情期雌性的临时配偶。在右前方是一棵被进食的在象刚刚弄倒的金合欢树。这种毁坏的方式使植被变得稀疏：(i, 基于道格拉斯-汉密尔顿的研究, 1972 年, 以及私人交流, 由 Peter Haas 拍摄)。

497

说, 较小的雄象仅仅通过与地位较高的雄象对战就能胜过中等体形的雄象。最大的动物对小雄象的恐吓不及它们对中等大小雄象的恐吓, 中等体型的雄象显然是更可能被它们作为竞争对手而加以对待的。非洲象的交流主要是由其身体前面部分产生的视觉信号完成的。敌视是通过一系列复合姿态和运动表

达的。在最低强度是大象“高高站立”, 即大象通过抬头显示其两颗獠牙, 两耳竖向前方以使得看上去更为高大。根据亨德里希的观点, 大象通过向敌方推进, 以很大的噼啪声掀起耳朵并向前延伸其躯体, 以表达一个较大强度的恐吓。当向小一点的竞争对手展现这种威胁时, 大象可能会运用“身躯向前蠕动”, 此

时身躯是蜷缩的，然后会突然向对手伸展。同时它会喷射出一股强劲的气流或发出号叫声。少数个体会猛掷一捆牧草、树枝或其他东西。身躯的利用说明了其在大象交流中的重要性。伴随着一个耳朵上举和前倾的姿势，躯体的伸展基本上是一种敌视信号。但是躯体也能简单地提供一种气氛或作为一种友好的姿态。当两头大象在短暂的分离后重遇时，它们会举行一个欢迎问候的仪式，这与狼和非洲野狗非常相似。大象会将身体的末梢部分放入对方的口中，而且通常是从较小的动物先开始。这种行为可能是一种仪式化的喂养活动。幼仔经常从母亲的口中接受被咀嚼过的食物。

非洲象最高级别的侵略行为是全力攻击，这是一种令人恐惧的自然奇观。这种攻击可能只是用于包括人类在内的危险捕食者。在全力攻击中，仇视行为很少，只给出少许警告：

一头带着新生幼仔的未知的年轻雌象消失在右边。在 60 秒的间隔过后，一头两耳完全张开的庞大的雌象（5 号类型），悄无声息地从灌木丛中走出来，进入到先前那个雌象和幼仔消失的地方。这头雌象并没有放慢它的脚步，它将一个獠牙插入到我的汽车后的地里。把这车翻了 90 度。这时其他的大象也出现了，它们阻止了对第一头母兽的进一步观察，但从这个损害可以看到，它已抽回了它的长牙同时还发出吼声。走在最前面的是一头 3 岁大小的幼象的新象群，从右手边跑过来，并且毫不犹豫地直接参与到进攻当中，但这次的行动掺杂了喧哗和持续的号叫。第二头完全成熟的母象用它的头撞击并且随后压翻了车顶。它紧贴在车旁并用牙打碎了门后的车身。第三头大母象从前面进行了攻击并且用左獠牙击碎了一个前车灯。它迅速后退并且再一次猛推并插入到前面的散热器中，直到象牙的 3.5 英尺完全插入到车里了。它急抬头部，抽回并再次冲击。这辆车向后移动了大约有 35 码，直到撞到了一棵小树上。第三头母象和其他的大象此时在约 30 码以外的地方歇息并形成了一个紧凑的圆圈，它们仍然发出号叫，向外翻出耳朵并扬着头。不一会儿，象群便消散在灌木丛中。（Douglas-Hamilton, 1972）

大象的听力显然同人的听力一样敏锐。在圈养条件下，它们能轻而易举地被训练成对人类的声音做出回应。经过完全训练的印度象能执行训象者的 24 个单独的口头命令。在自由生活的非洲象中，听觉交流与视觉交流一样丰富和频繁。这些声音能大致分为咆哮、高音喇叭式的吼叫、长长的号叫和尖叫，但是这些声音在强度上有极大的变化，还与其所处的环境有关。咆哮的声音，听起来很低沉，带有卷舌音“r”，是大象发出的声音当中最常见的和功用最多的一种。一声咆哮可传至 1 000 米远，它的常用功能似乎是在个体与家系群成员之间保持联系。但当成年象试图将幼象驱赶到水洞时，它也会用母象与幼仔之间温和的进攻信号。幼兽在搏斗时会发出咆哮声，咆哮声的另外一种形式就是在成年象间更为激烈的敌对时与高音喇叭式的吼叫声结合在一起。一些情况也表明，类群中的各个成员也可以通过音质上的微小变化来彼此识别。

大象的化学交流也得以很好的发展，在这方面，人们可能也惊诧于这种庞大的哺乳动物。道格拉斯-汉密尔顿发现，离群的个体能通过用其鼻子的前端跟踪两小时前的臭迹而跟上其家系群群体。雄兽经常会将鼻子的前端放到雌性外阴部以检查其性状况。颞腺展示了一项不可思议的事情，这个腺体位于耳朵和眼睛之间，能周期性地分泌一种具有浓重气味的黏液。当动物处于兴奋或某种压力下时，这种分泌物就会大量排放，由此说明这种腺体可能是自动调节的。它在两性双方都是机能性的，不过在亚洲象中这种作用只存在于雄性当中。和亚洲象一样，非洲象也将这种分泌物涂抹到树上或地面上，但是其目的并不明确。没有证据表明雄兽以此来标识和防护其领域，尽管通过这种分泌物的流动确实增加了群体的密度。在众多领域观察的基础上，道格拉斯-汉密尔顿假设这个分泌物可能用于多种交流功能——臭迹的标记、个体识别、报警，还可能是确定社会空间。

艾森伯格、麦克凯及其同事在斯里兰卡的研究⁴⁹⁸表明，亚洲象的社会行为与非洲象基本类似。特别是稳定的类群是 8~21 头母象和小象的家系群单元。这些单元由一个雌性首领导，幼兽由这个类群里的任何一头处于泌乳期的雌性所喂养。当雄性长到 5~7 岁大时便开始分离出去。但是我们已经

注意到一些差异。超过 14 岁的雄兽表现出狂暴状态的现象，短时间变得特别具有敌对性并且当腺分泌大量的黏液时会发生性行为。这些雄性会把分泌物涂抹到树皮上，显然是表示其存在和其情绪的信号。公象不处于狂暴状态的时候也能进行繁殖活

动，而且这种状况显然提高了它们在竞争对手中争夺主导权的机遇和接近发情期雌兽的可能性。弄清楚这种分泌物的变化是否足以影响到个体的臭迹“信号”是十分有趣的。



第 25 章 食肉动物

499 在哺乳动物当中,就社会行为的复杂性和多样性而言,食肉动物仅次于灵长类动物。包括狗、猫、浣熊、獾和一些相关的种类在内的 253 种现存种类中的大多数种类都完全是“独居”的。这就意味着社会是由母亲和她未断奶的孩子构成的,成年的雄性和雌性动物只是在繁殖季节才能结合在一起。以此为基础,一些更为复杂的组织形式得以进化。常见的一个等级,比方说,胡狼、浣熊、狐狸和一些獾,是以成对结合的方式为特征的:雄性留住雌性有较长时间并以某种方式帮助照料和保护孩子。长吻浣熊代表了另外一种等级,它是以雌性动物及其后代构成群体为特征的,它们与雄性动物的结合只是在交配季节。獾类很多物种仍然拥有较高级的组织形式,在捕猎时这个家系群的雄-雌配偶会相互合作。水獭则展示了另外一种组织方式。基于它们的海洋环境,它们更像是为了生存安全而具有紧密组织的海豹。雄性会互相争斗,以此求偶和交配。狮子是唯一一种具有高级社会组织的猫科动物,是由一群母狮子和一两头优势公狮居住在一起的,这些公狮就像寄生物那样依赖于母狮。最后,在那些可能被称为食肉动物社会进化顶峰的类群中,一群狼和非洲猎狗展示了互相协调和利他主义的程度,只有昆虫和一些旧大陆的猴与猿才能与之相比。

社会行为的多样性不仅作为整体存在于食肉动物内,而且也存在于各个科和各个属内(表 25-1)。个体社会性状高级进化的易变性,可以同其他哺乳动物相比拟,这使得它很难通过一个传统的系统进化图来说明其走向。食肉动物作为一个整体来说,比大部分其他动物更具社会性。并非仅仅是超过基本的雌性及其子代结合单位的物种有较高的比例,而更多的是因为它是一个或者说是接近最高级进化的一个等级。但更为有趣的事实在于大部分食肉动物的社会行为都是为了提高捕食效率。这一特性造成了两个后果。首先,依据生态学的效率原则,食肉动物与食草动物相比,没有那么稠密的群体,因此它们的疆域范围相应更广阔些。这样,领域是有时空性的,而且在一些情况下,存在着一些由臭迹柱标记的广泛重叠的界标网络。其次,在能量金字塔的最顶端,最大的食肉动物本身不会遭到明显的捕食。狮子、老虎和狼经常被生态学家援引当成是最主要的“顶级动物”来说明这一类别。它们体现了一种明显的进化历程的结果,其社会适应性是与一些基本的或高级的捕猎活动有关的,如此它们便能同啮齿类动物、羚羊和其他动物的适应性进行适当的对比。在一定程度上,这些动物 502 的社会体系代表了一个为避免捕食者的袭击而采取的策略。

表 25-1 现存食肉动物(食肉目)的科和属及其它们主要的社会生物学性状。对于每个属给出了参考文献;更为一般性的评论参见 Eisenberg (1966), Kleiman (1967), Ewer (1973), Kleiman 和 Eisenberg (1973) (此表占原书 p500~501 整版)

食肉动物的类型	社会生物学性状	参考文献
犬总科 犬科(狗,狐狸和相关类型) 犬亚科 犬属(“真”狗,包括狼,丛林狼,胡狼)7物种。北美,欧亚,非洲。	多样化。成对配偶的胡狼保卫其领域。狼形成多达 20 只的狼群(通常是扩展成家系群);参见本章其他地方的描述。	Murie (1944), Banks 等 (1967), Scott (1967), Snow (1967), Woolphy 和 Ginsburg (1967), Woolphy (1968a, b), Fox (1969, 1971), Mech (1970), H. 和 Jane van Lawick-Goodall (1971), Ewer (1973), Wolfe 和 Allen (1973)
北极狐属(北极狐)。1物种。环绕两极。	成对配偶,偶尔独居。	Kleiman (1967), MacPherson (1969)

续表

食肉动物的类型	社会生物学性状	参考文献
鬃狼属 (鬃狼) 1 物种。南美南部。	独居。	Langguth (1969), Kleiman (1972b)
南美狼属 (巴拉圭狐, 智鲁狐狸和相关种类)。10 物种。南美。	独居。	Housse (1949), Kleiman (1967)
耳郭狐属 (耳郭狐)。1 物种。北非至阿拉伯。	成对配偶。	Gauthier-Pilters (1967)
貉属 (貉属)。1 物种。俄罗斯东部, 中国, 日本。	成对配偶。	Seitz (1955)
灰狐属 (灰狐)。2 物种。北美。	成对配偶。	Lord (1961)
狐属 (狐)。10 物种。欧洲, 亚洲和非洲。	成对配偶。雄性可能不止与一只雌性在一起, 这些雌性有可能是母、女或姐妹。领域性。	Vincent (1958), Ables (1969), Kilgore (1969), Ewer (1973)
狗狐属 (狗狐), 食蟹狐属 (食蟹狐)。	未知。	
SIMOCYONINAE 亚科 猎狗属 (非洲猎狗)。1 物种。亚洲。	高度协作的群体。参见本章的其他部分。	KÜhme (1965a, b), Estes 和 Goddard (1967), H. 和 Jane van Lawick-goodall (1971), van Lawick (1974), Estes (1975b)
豺属 (印度野狗或红狗)。1 物种。俄罗斯南部到爪哇。	群居。成群捕食。	Keller (1973), Kleiman 和 Eisenberg (1973)
薮犬 (丛林狗)。1 物种。美洲中部和南部。	群居。捕食啮齿动物和其他小类群猎物。	Kleiman (1972b)
OTOCYONINAE 亚科 大耳狐属 (蝠耳狐)。非洲。	群居。捕食小型鸟和小群昆虫。	Kleiman (1967)
熊科 (熊和大熊猫)。6 属, 8 物种。	独居。一般可能占有领域; 母亲与幼仔的共处时间长, 参见本章其他地方的描述。	Krott 和 Krott (1963), Perry (1966, 1969), Ewer (1973), Poelker 和 Hartwell (1973)
浣熊科 (浣熊和有关类型) 浣熊属 (浣熊)。6 物种, 新大陆。	独居。除了一岁大小的时候穴居在一起以外, 普通的浣熊 (<i>P.Lotor</i>) 都是独居的。领域大量重叠。尽管在觅食生境中形成首领等级系统, 但没有发现其领域防卫的证据。	Stuewer (1943), Sharp 和 Sharp (1956), Bider 等 (1968), Ewer (1973), Barash (1974b)
小熊猫属 (小熊猫或红熊猫)。1 物种。锡金至中国。	未知。圈养时能相互容纳, 因此在自然界可能成群生活。	Ewer (1973)
大浣熊属 (尖吻浣熊)。2 物种。墨西哥到南美。	未知。	
环尾猫熊属 (环尾“猫”或环尾猫熊)。2 物种。俄勒冈州到美洲中部。	独居。	Richardson (1942)
南美浣熊属 (小浣熊)。3 物种。美洲中部和南部。	社会化。雌性及其后代结成的小群队, 在繁殖季节有雄性加入其中。参见本章其他部分	Kaufmann (1962)
长鼻浣熊 (小浣熊)。1 物种。南美。	未知。	
蜜熊属 (蜜熊) 1 物种。墨西哥至南美。	独居。	Poglayen-Neuwall (1962, 1966)
鼬科 (獾, 水獭, 臭鼬, 鼬鼠)。25 属, 70 物种。除澳大利亚和大洋洲外, 遍布世界各个地区。	多样化。除却一般的母亲—后代聚居和在繁殖时期雄性加入以外, 大部分物种都呈现出独居的状态。海獭形成大型的、组织松散的两性混合群。在那里, 海草和岩石为其提供了栖息场所; 群内发生求偶、交配、雄性之间的争斗。其他的水獭似乎是独居的。在欧洲獾 <i>Meles meles</i> , 成对配偶并与其后代同居住在一个地洞里, 多达两个世代。地洞的位置是“世袭”的, 有时甚至会持续上百年, 经过很多獾的世代。美洲的紫獾是独居的。	Eisenberg (1966) Lockie (1966), Verts (1967), Erlinge (1968), Kenyon (1969), Ewer (1973)

501

续表

食肉动物的类型	社会生物学性状	参考文献
<p>猫总科 灵猫科 (灵猫, 香猫, 猫鼬)。36 属, 75 物种。除去澳大利亚和大洋洲以外的旧大陆。</p>	<p>多样化。灵猫科动物是夜间活动的动物, 而且很显然是独居的, 但是獾类一般比鼬更具社会性。鼬类一般典型地形成成对配偶。至少在长毛獾属和沼狸属中, 其雌性个体较大, 且对雄性处于主导地位。在某些物种中, 如长毛獾属、非洲獾属和沼狸属的物种中, 若干家系成员穴居在一起并一同觅食; 在带猫鼬 (一极端情况), 穴居群体一般可达 30~40 个个体。在非洲獾属, 可若干世代共同生活在一起, 并一起觅食。</p>	<p>Ewer (1963, 1973), Wemmer (1972), Albignac (1973), Rasa (1973)</p>
<p>鬣狗科 (鬣狗, 土豚)。3 属, 4 物种。非洲至印度</p>	<p>社会化。土豚 (<i>Proteles cristatus</i>) 主要以白蚁为食并常被发现独自和以小群活动, 这可能就是其家系群。斑纹鬣狗形成由 10~100 个个体组成的、具有领域性的群队; 雌性比雄性体大, 并居于主导地位。</p>	<p>Eisenberg (1966), Kruuk (1972), Kruuk 和 Sands (1972)</p>
<p>猫科 (猫)。4 属, 37 物种。除澳大利亚和大洋洲外, 遍布世界各个地区</p>	<p>多样化。大部分是独居物种, 尽管在年幼的时候经常协助母亲捕捉猎物; 猎豹 (<i>Acinonyx jubatus</i>) 中的雄性与雌性在一起, 直到幼仔降生为止。狮子形成母系群体并伴有一头或两头公狮。参见本章的其他地方。</p>	<p>Eaton (1969, 1970) Schaller (1970, 1972), Eisenberg 和 Lockhart (1972), Bertram (1973) Eloff (1973), Ewer (1973) Kleiman 和 Eisenberg (1973), Muckenhim 和 Eisenberg (1973)</p>

在接下来的章节中要描述的物种, 代表了大部分食肉动物社会等级中研究得最好的范式。因为几种相关的物种也是“大的杂技动物”(big game) 和受欢迎的动物园动物, 所以对它们的兴趣就变得更为强烈了, 而且野外研究也变得比平常更为细心了。结果使得动物学家处于一种更有利的地位去思考其社会进化的生态学基础。

黑熊 (*Ursus americanus*)

熊长期以来都被看作专门的独居动物。在明尼苏达州北部进行的一项令人钦慕的野外研究中, L·L·罗杰斯 (L.L.Rogers, 1974) 指出, 在美洲黑熊中, 这虽然基本上是一个个案, 但是个体间的关系远比我们推测的要更为亲密和持久。简而言之, 雌性依赖于其独占的觅食领域进行繁殖, 在这种意义上它们是独居的。但是它们也允许自己的雌性后代进一步划分领域, 并且当它们离开或者死去时会将它们的权利留给后代。为了了解这些事实, 罗杰斯诱捕并标记了 94 个个体, 这一研究历时 4 年。在无线电遥控技术的帮助下, 他跟踪到了 7 个雌性幼仔从出生到成

熟的历史。

在交配季节, 从 5 月中旬到 7 月末, 成年的雌性保卫其领域, 在明尼苏达州平均是 15 平方千米, 而且范围从 10~25 平方千米不等。这似乎是一个临界点, 在此以下繁殖变得很困难。仅仅拥有 7 平方千米领域的两个雌性是不能产仔的, 第三只产了一个幼仔后, 就离开这一领域。在夏季季末, 即便大部分的雌性仍呆在其领域内, 但面向闯入者的攻击变得很脆弱。

罗杰斯监测的 9 个家系群在 6 月份的前 3 周中解体了, 此时幼仔已是 16、17 月龄了。每一个周岁的雌性都会留在其母亲的领域内而建立自己的亚类群维持至少 2 年的时间。在一个例子中, 4 个年幼的雌性和一些年长的雌性紧密地生活在一起, 后者可能是前窝产下的同胞。母亲和年幼雌性的活动范围是趋于分离的, 虽然它们全在母亲原来的交配领域内。在一个熊妈妈被杀了后, 她的一个女儿便会接替整个 15 平方千米的领域。她在接下来的一个冬季产下了幼仔并在继承的领域上喂养。在另一个例子中, 一个 3 岁大的雌性独占了她母亲的东部领域, 随后又向西迁移了 2.4 千米。她的一个妹妹得到了西边较小的一部分, 生长非常缓慢并且未能产下幼仔。这位母亲在第

一块地盘上早就转移到了邻近数量已减少的领域中。它的到来使邻近领域 3 岁大的儿女转移到了以前熊领域的西半部；这个女儿与一个 5 岁大的可能是前窝产下的雌熊分享这一部分；这一雌熊显然在年龄上是只较老的熊，下个冬季就没产仔了。

雄性黑熊不参与这一继承系统。它们在亚成熟期就从母亲的领域中分离了出来。在交配季节完全成熟的雄性便会进入雌性的领域，并且通过侵略性的相互作用彼此驱赶对方，特别是很接近雌性的时候。随后，当它们的睾丸激素水平下降时，又会从雌群中撤退出来。当找到丰富的食源时，又会集聚到各平地觅食。到了晚秋，它们又回到雌性领域的一个穴居。

狗 (*Nasua narica*)

狗与有着尖细的嘴和不断摇摆、富于表达的尾的浣熊很相似。它们是美洲最具社会性的动物。小狗这个术语经常被用来指一种独居的狗——动物学家目前推测就是雄狗。狗是南美浣熊属 (*Nasua*) 最靠近北部的物种，主要分布在亚利桑那州南部到巴拿马一带。考夫曼 (Kaufmann, 1962) 在科罗拉多的巴罗岛 (Barro Colorado Island) 上对其生态学和社会行为做了系统的调查，而有关同一群体的其他信息是由史迈斯提供的 (Smythe, 1970a)。

503 尽管狗和黑熊代表了独立进化路径，但狗的社会生物学比黑熊的在进化上显然是更进了一步。其实质上的不同仅在于几种雌性后代作为稳定的群队聚合在一起。这些群队的家园广泛地重叠，但是核心区域是独自占有的。考夫曼研究的 6 个群队每群队的成员数由 4~13 个不等，其核心也由 1~4 个成年雌性不等。在研究区域中，也曾观察到过一个独居的成年雌性以及有时会有超过 12 个之多的独居的成年雌性。尽管这些群队的构成长时间地保持了近乎不变，但它们经常会在白天觅食途中分裂而组成暂时的亚群。群队的这些亚群是在不同个体组合的基础上形成的，所以其图解就类似于一条松散的绳索。队群内最稳定的组合是雌性个体和其幼仔的组合。一种可能但尚未被证实的推测是基于姐妹或第一表姐妹关系的雌性之间是紧密相联的。无疑，群队是通过简单的分裂方式扩增的，这时是一个或多个雌性离开群队去开发新的核心领域。

群队成员之间的关系就相对松散一些。存在着相互修饰的现象：最常见的是在母亲和幼仔之间；其次是在其他不同年龄的成员之间；最少见的是在同龄的成员之间。虽然未成年成员试图超越除了它们母亲以外的所有成员，但并不存在明显的等级系统。作为狗群队中的“激进分子”，它们富有挑衅性地同其同胞们逗闹、尖叫和角斗玩耍。当未成年的幼狗正在进食或在被修饰时，或靠得很近时，就会毫无理由地彼此攻击。它们的优势是基于其母亲的强力支持，在打斗中，可以去寻求母亲的帮助。这种优势会延续下去，因为当母亲暂时离开时，这些幼狗还能去恐吓其他的同类。在这些情况下，这些幼狗偶尔会得到其他成熟雌狗的支持。

在狗的社会行为中，几乎没有合作和利他主义的证据。分摊性竞争的目的是为了争夺食物。像老鼠、蜥蜴这样的小猎物经常会闯进有几个狗的活动领域，但是，第一个抓住猎物的才可以享用这道美餐。抓住猎物的狗会冲着其他的狗狂吠以阻止抢食，直到将食物吃光为止。一次，考夫曼 (Kaufmann) 看到一只母狗吃了猎物——一只陆栖蟹的大部分后，才让其一个幼仔吃。当一只狗挖出一只蜥蜴或大蜘蛛时，任何试图与其分享食物的其他成员都会受到攻击。几乎不存在主导关系。未成年者习惯于跟随其母亲，但作为一个整体，群队是随着那些表现最有活动力的成员进行活动的。狗没有专门的哨兵，当出现第一个危险信号时，群队的每一个成员会马上分散——每只狗都仿佛在为自己而逃命。

在每年的绝大部分时间中，成年雄性过着独居的生活。当两个个体在森林中相遇时，它们彼此鼻孔朝天尖叫、怒吼，还做出其他的敌对动作，有时会挑起打斗。在科罗拉多的巴罗岛的群体，由于争吵是短暂且可预期的，所以似乎存在着等级系统。当雄性遇到家系群组合时，也会引起争端。在大多数情况下，群队会占上风，而雄性会从容不迫地撤退。只有在干旱季节开始的交配期 (1 月~3 月份)，雄性才能够和平地接近上述家系群队。

如表 25-1 所示，科罗拉多巴罗岛的狗的繁殖周期和食物供给紧密相关。当大量的水果在枝头成熟时，交配就开始了。当水果多得会有许多都烂在地里时，年轻的狗就从母亲的洞穴中走出来，开始寻觅自己的群队，包括仍然为独居的雄性在内的所有的狗，

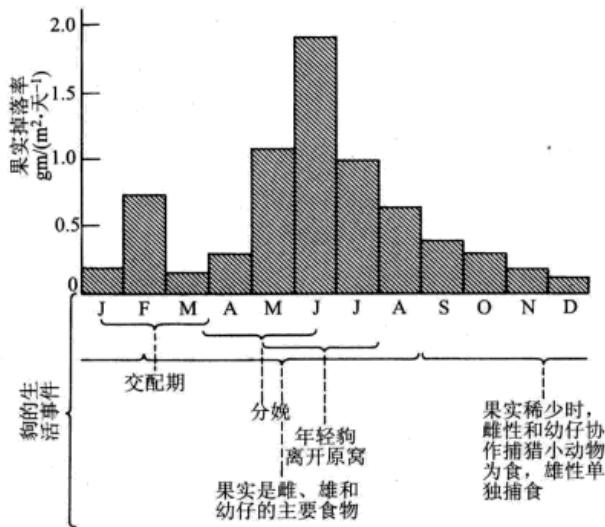


表 25-1 狗的食物供给和社会行为年度周期的关系(经由 Smythe 修改, 1970a: 部分来自 kaufmann 所提供的有关狗的数据, 1962)

都主要以果实为食。随着潮湿季节的结束, 当果实供应减少时, 由雄性和幼仔组成的群队逐渐转向捕食留在森林土层中的小脊椎动物。除了这些动物之外, 雄性还捕食老鼠, 可能还有其他的脊椎动物。有证据表明, 雄性的数量最终为食物所限制。在没有水果的季节, 它们把捕食时间延长到夜幕降临以后。它们的打斗增加, 毛皮的状况也变差, 这样的性别差异现在还不清楚。这种生态学上的分配可能基于雄性的某种利他主义趋向, 它们去寻找其他食物, 而把剩下的一批水果留给后代; 或者, 根据现代遗传学理论, 至少更合理的是, 捕食较大的猎物主要或完全是基于雄性个体的自然选择。也许狗群队协同捕食较小的猎物, 可使一个成体利用单独觅食的方法继续维持生活。其结果是雄狗利用它们硕大的体型(比雌性重 10%) 来捕获啮齿类动物和其他大型猎物。

狮子 (*Panthera leo*)

在以动物为中心的人类心目中, 狮子一直居于一种高高在上的地位: 人们认为它是“百兽之王”、太阳的象征, 甚至是动物的上帝。埃及法老拉美西斯二世带着狮子上战场搏斗, 从阿蒙霍特普二世到圣·路易斯的国王们, 最传统的运动就是猎狮。但是直到最近 10 年, 雌狮子才成为动物学的重点研究

课题。在 1966~1969 这 3 年中, 乔治·舍勒 (George Schaller) 对坦桑尼亚塞林吉堤草原上的狮群进行了跟踪研究。那是一个“一望无垠的区域, 即使透过鸵鸟的两腿间都可以看见天上的白云。中午的热浪可以把远处的花岗岩鹅卵石变成城堡的美景, 把斑马变成瘠瘦的阶可米提 (Giacometti) ①雕塑”。舍勒行走了大约 14.9 千米的旅程, 对那些狮子进行了长达 2 900 小时的现场观察。随后布雷恩·伯特姆 (Brain Bertarm) 又对同一的狮群进行了 4 年的跟踪研究, 他不仅证实了舍勒的观点, 而且还获得了对它们社会行为生态学基础很有价值的新看法。对其他种类的动物群体很少进行过这么长时间的野地研究。就像利恩·罗格 (Lynn Rogers) 对黑熊的研究、I·道格拉斯-汉密尔顿对大象的研究以及珍妮·范·拉斯韦克-古多尔 (Jane Van Lawick-Goodall) 对非洲黑猩猩的研究一样, 他们的分析已达到了一个新的水平。在这里, 对自由活动的个体进行追踪, 把它们从出生到社会化、分娩和死亡以及它们的特性和联合情况都详细地记录下来。

一个狮子群的核心是几个成年雌性的姐妹关系, 至少是像表亲一样亲近的关系, 并且它们大部分或全部一代代地都居住在一个固定的领域上。在舍勒观察到的最密切的几个狮群当中, 个体数在 4~37 个不等, 但每个狮群的平均数是 15 个。雌狮子间所表现出的合作程度在哺乳动物中仅次于人类。母狮们常常以扇形展开追踪, 然后同时对猎物进行袭击。它们的幼仔, 像非洲大象的幼仔们一样, 被安置在一个类似托儿所一样的地方: 每个泌乳期的雌狮喜欢在这里给自己的幼仔喂奶, 但也允许其他雌狮的幼仔吮吸。有时为了吃得更饱些, 幼仔可以连续地从三、四个甚至五个处在泌乳期的雌狮子那里吃奶。与此相反, 成年的雄狮子们却有点像雌狮子的寄生虫一样生活着。年轻的雄狮子几乎都会一成不变地成单或成群地离开生它的狮群 (一小部分年轻的雌狮也会离群成为流浪者)。只要一有机会, 这些雄狮就会使自己进入一个新狮群, 有时还通过攻击来取代狮群中的雄狮。狮群内的和狮群外的雄狮群队是由兄弟组成的, 或者至少是由一些在生活中许多方面都有关联的个体组成。雄狮跟着雌狮从一个地方迁移到另一个地方, 并且依赖于雌狮

① 阶可米提: 瑞士雕刻家和画家。——译者注

捕杀猎物。一旦捕获到猎物后，雄狮就会跑过来利用自己体型上的优势把雌狮和幼仔们赶到一边，然后自己大吃起来（参见图 25-2）。雄狮对其他的狮子，特别是想进入自己所在群的那些雄狮反应非常强烈。具有兄弟关系的成员数越多，其成员占有狮群的时间就越长，直到有一天它们被对手赶出为止。

以独居中习性著称的另一类哺乳类动物（猫科动物）的上述独特社会结构有什么意义呢？舍勒断言，狮群得以进化主要是因为，在开阔的地区类群捕猎更容易捕获到较大的食草的哺乳动物。他的数据表明：狮群狩猎的成功率为单独狩猎的 2 倍。集体狩猎还可以捕获那些格外大、格外危险的猎物，特别是长颈鹿和成年的公水牛，单只狮是根本无法捕获到的。舍勒进一步还发现，在狮群中，幼狮可以受到更好的保护，以免被美洲豹或其他流浪的雄狮所伤害。正是由于这两个原因，狮群比单独的母狮更容易把幼仔养大。

在狮群内存在着一种松散的等级关系，这主要是建立在实力的基础上。每只狮似乎都清楚彼此的斗争潜能，所以只有以喧闹的、偶尔发生的冲突打破这种紧张的宁静。这些冲突只是恐吓，一般很少有伤害。但是，特别是当争夺反目时，真正的战斗就开始了。它们一旦撕咬开来，往往就控制不住自己。最好的办法就是群中的成员能预见到这种搏斗，并避免那些可能会引起这种搏斗的行为。有时，母狮通过集体攻击还能把雄狮赶走，狮子间偶尔也会自相残杀。舍勒就记录下几起雄狮间搏斗致死的例子。他还目睹了这样一幅场景：在群中的雄狮死后，它们的领域被其他狮群侵占，群中原有的幼狮也被残忍地杀害了。

狼和狗（犬科）

有 3 种犬科动物是成群捕食的：狼（家狗就是从其进化而来的）、非洲野狗、亚洲的印度野狗。成群捕食对动物间的合作水平以及动作的协调程度要求很高，所以也影响了它们群居生活的其他方面。体型相对较小的动物可以通过成群捕食去捕获形体较大的动物。布尔列尔（Bourlière, 1963）和其他动物学家都已经注意到，肉食哺乳动物在大部分情况下，都会捕食那些与自己体型相同或者比自己体

型小的猎物，但是成群捕食的犬科动物却打破了这一限制。与其类似的海生哺乳动物是虎鲸，可以集体袭击那些比它们大得多的鲸。昆虫中的行军蚁也与此类似，它们成群捕食，成群袭击掠夺其他社会昆虫，其中包括其他蚂蚁的领域。根据流行的理论可知，在灵长类动物中，原始人也是成群捕食的。（参见第 27 章）

犬科动物的两个性状，在许多情况下，都容易使它们的成群捕食得以进化（Kleiman 和 Eisenberg, 1973）。第一个性状就是它们独特的成对配偶形式，在这一形式中，供养雌性和幼仔，当有足够多食物时，还会养育数量较多的幼仔。大部分社会物种的群体都是在这种经济系统的扩张中形成的，这种系统把关系较近的家系群维持在一起。第二个性状就是与大部分猫科动物和其他肉食哺乳动物不同，犬科动物是在开阔地带追捕猎物，而不是依靠暗中袭击和埋伏捕获猎物的。以这种方式开始捕猎，较容易使协作的成群捕猎得以进化。

狼（*Canis lupus*），是北方成群捕食动物的代表。在没有被人类大量捕杀之前，他们的分布从北美南部到墨西哥高地，从欧亚大陆到阿拉伯、印度以及中国南方。除了巨型家狗之外，它的体型比大部分家狗都大。成年狼的平均体重为 35~45 千克，偶尔还会达到 80 千克，雌狼要比雄狼稍轻一些。换句话说，狼大约有小个子的成人那么大。它们也处于食物链的顶端。食物中大约有 50% 都是河狸一样大小甚或更大的哺乳动物。在北美洲，其典型的猎物有：河狸、鹿、麋（驼鹿）、北美驯鹿、角鹿、山地野绵羊，还有其附近居住区域内的牛、羊、猫、狗（有时甚至还包括人，但量很小）。小一点的猎物，从老鼠到雷鸟，丰富了它们各个季节的饮食。但是在困难时期，这些小猎物无疑会变得十分重要。当狼群发现猎物时，就会一起合作去追踪和发动攻击。单匹的狼能够抓住小的猎物，并用自己的尖牙利齿把它撕碎。但大的猎物必须由大家一起追赶，即使这样也经常避免不了失败。像鹿和山地野绵羊这样跑得很快的动物，就常常超过狼的速度，而一只成年的驼鹿只要坚持到底就可以躲过一群狼的追击。正如戴卫·梅克（David Mech）所观察到的那样，在 I·劳莱（Isle Royale），131 只被狼发现的驼鹿中，只有 6 只最后被捕食。剩下的驼鹿

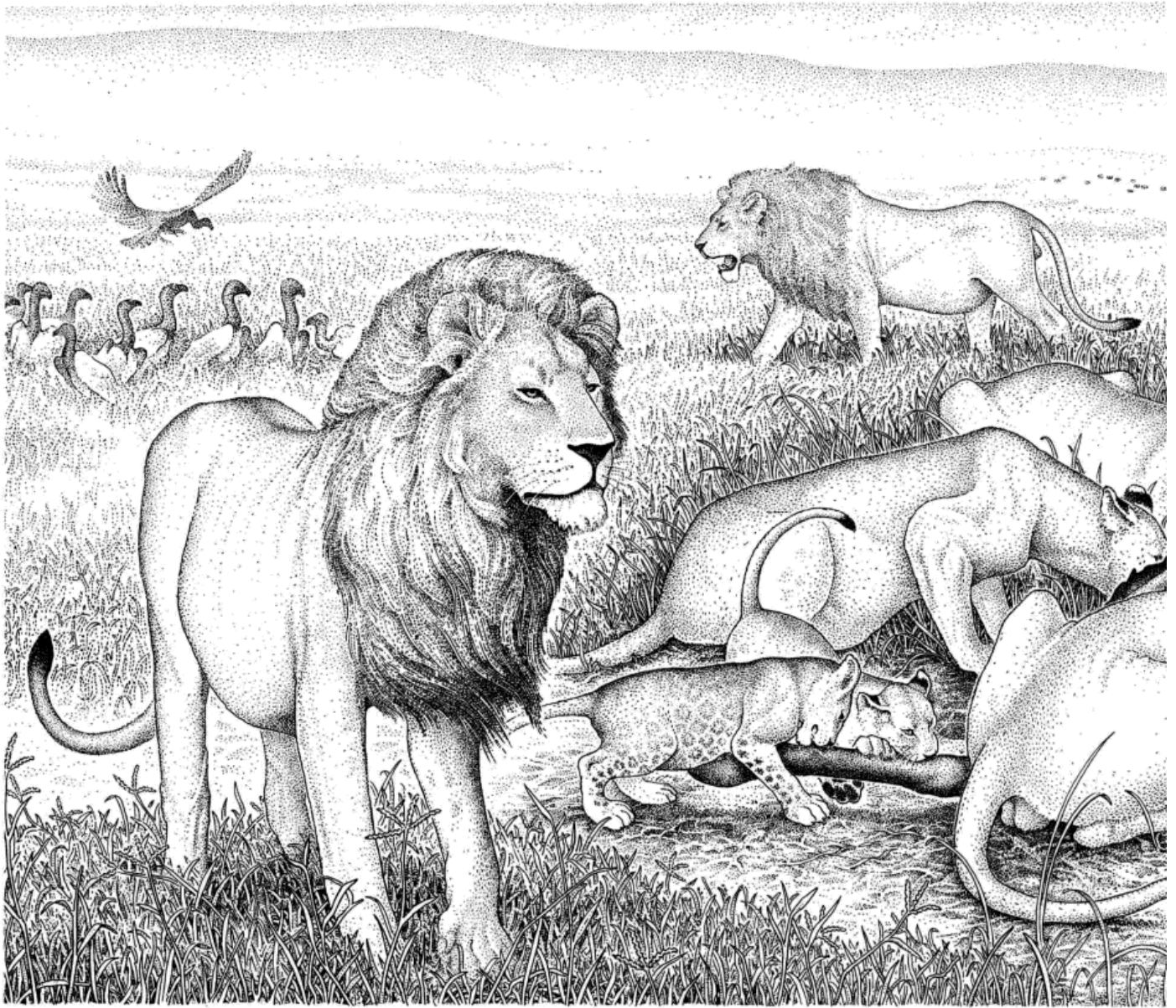
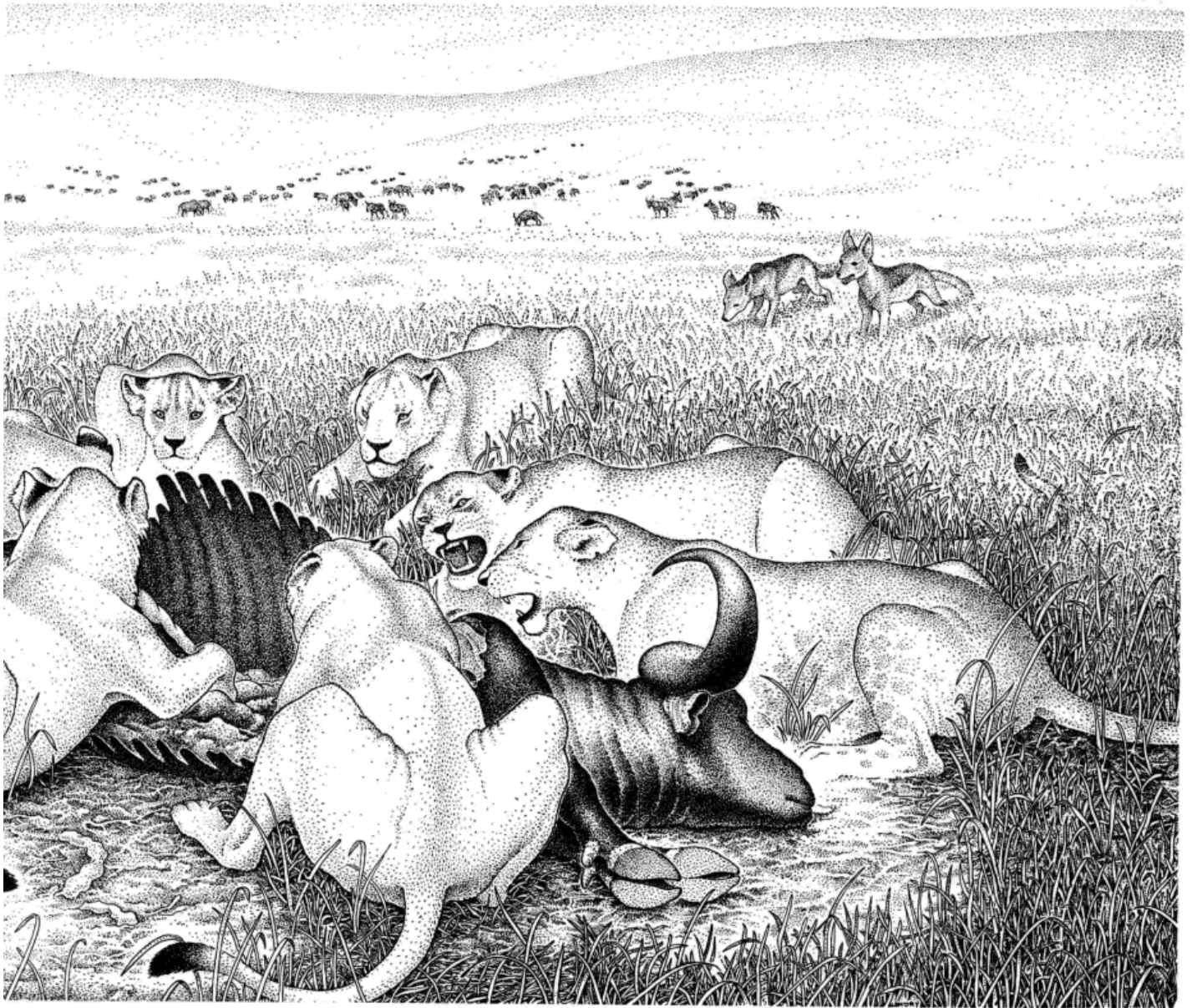


图 25-2 在塞伦盖蒂公园，一群狮子抢食一头新近捕获的野牛。两头成年雄狮（它们是兄弟）已经吃饱并在附近漫游，两头黑背胡狼和一群突鹭正在等待着分享所剩猎物的机会。位于后面的那头成年雄狮轻松地张着嘴向周围夸耀，而另一头成年食猎物期间暂时被排挤在外而蹲在猎物后边。在狮群首领等级系统，幼狮地位最低，在争食猎物时由于吃不饱营养不良具

大部分都是在狼还未靠近时就逃走了；或者是站着与狼对峙，直到狼放弃为止；或者是在狼的追踪下飞快地奔跑。（参见图 25-3）文献中也有许多猎食成功的例子，这些都是只有通过有关的活动才可能做到的。猎物通常都是被来自几个方面的猛攻而逼入困境或死角的。至少有 3 个观察者（Murie, 1944）；Crisle, 1956；Kelsall, 1968）亲眼目睹了

狼群把北美驯鹿赶到有其成员守候的地方。凯萨尔（Kelsall）看见由 5 只狼构成的狼群，静静地等着一小群队的北美驯鹿进入一小片云杉林。当驯鹿刚从视野中消失时，立即就有一只成年狼穿过云杉往上坡走去，潜伏到驯鹿要走的路上。同时，其他 4 只狼也在附近形成了包围。然后沿着山脚驱赶驯鹿，其意图非常明显，就是要把驯鹿赶到其同伴正



狮子接近猎物取食。这些其他的狮子是由母狮、两头 3 岁雄狮、一头约 18 月龄的青年狮和 2 头 5 月龄的幼仔组成。背景上，
 见着观察者远方的陌生对象。两头母狮在相互咆哮，这是狮群成员间在争食猎物时的少见的相互争斗现象。一头青年雄狮在争
 斗率（绘图者 Sarah Lamdry；根据 Schaller, 1972，咨询过 Brian Bertram）（此图占原书 p506~507 整版）。

在等候的山坡上去。

狼的体型较大，以及专门的捕食习性都表明它们只能在低密度下生存，并且拥有一个很大的家园。在密执安的 I·劳莱和安大略的阿尔戈因（Algonquin）公园这些地方，据统计，每 1 000 平方千米大约有 40 只狼。但是在加拿大和阿拉斯加州，每 1 000 平方千米大概有 4~10 只狼。因为大部分狼群中有 5~

15 个成员（阿拉斯加中南部的记录是 36 只）。所以我们假设一个狼群的家园群范围约为 1 000 平方千米是很合理的。在对 100~1 000 平方千米的野外狼群的家园范围进行实际估算时，人们发现这些数字大部分都在 300~1 000 平方千米之间（参见 Mech, 1970. 表 18, 165 页）。狼在它们的领域内不停地寻找猎物。捕杀猎物后，它们通常会在附近休养几天，

508

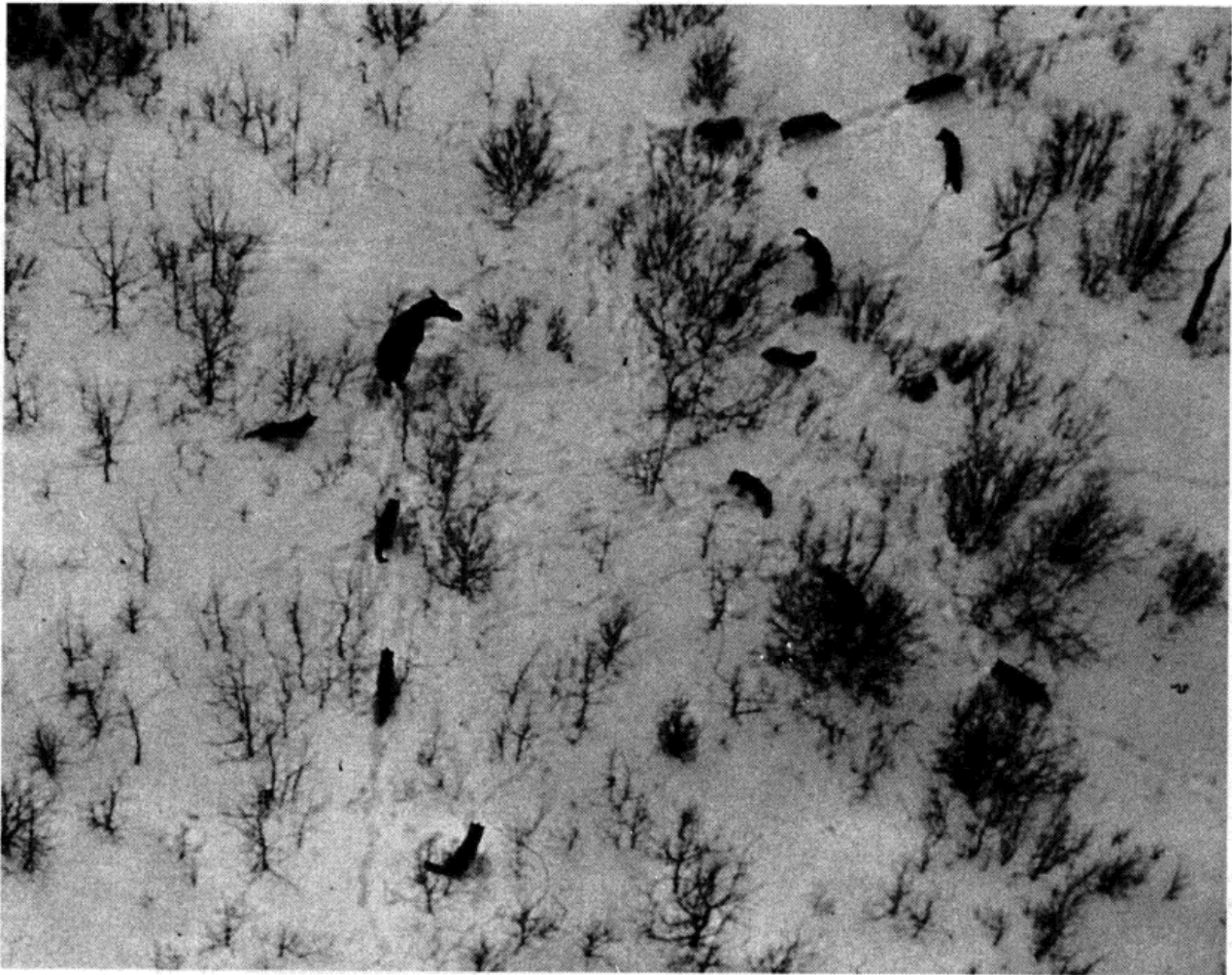


图 25-3 在湖上游 (Lake Superior) 的 I·劳莱地区, 一群狼包围着一头驼鹿。这头驼鹿在原地站立与狼群成功地对峙 5 分钟, 随后狼群放弃围攻 (自 Mech, 1970)。

然后再重新出发。虽然在它们的旅程中有些路线会重复, 但总体上它们的行为模式都是随机的, 没有固定的路线可以追寻。狼像马拉松运动员那样持续、不知疲倦地快速奔跑, 它们在 24 小时之内可跑 100 多千米。当狼群在芬兰厚厚的雪地上被人们捕到的时候, 一天内大概已跑了 200 千米 (Pulliaiuen, 1965)。D·L·阿伦 (Durwood L.Allen)、戴卫·梅克及其同事在 I·劳莱的研究都显示了狼群是领域性的, 但其形式通常是时空性的, 并且其家园范围相当重叠。据研究显示, 一群狼会避免通过别的狼群几小时或几天前刚走过的地方。尿液的气味无疑是狼群获取信息的重要途径, 当然, 离得远时, 它们嚎叫的声音也可以做到这一点。在某些场合, 狼群会相遇并搏斗。沃尔夫和阿伦 (1973) 记录了 I·劳

莱一个最大的狼群与一个只有 4 匹狼的狼群相遇搏斗的情形, 结果这一小狼群中只有一匹被捕杀了。在某些时候, 大的狼群也会对小狼群进行领域控制, 但是它们也有安静的时候, 在这期间它们的家园范围会有广泛的重叠。

梅克 (1970, 野外生活狼群的主要观察者) 和福克斯 (Fox, 1971, 研究了圈养动物的社会化进程) 509 已对狼的社会行为进行了详细的研究。梅克的解释是相当翔实的, 并且还具与有该物种现代生态学知识相对照的优点。当一对配偶离开其亲本类群去营造自己的巢穴时, 一个新的狼群就形成了。随着家系的成长, 在雌性和雄性中分别形成线性首领等级系统, 而那对家系的奠基配偶至少在一段时间内要占领家系的首领地位。这些统治权利主要表现在诸如优先获取食

物、良好的栖息地和配偶。但这也不是绝对的，任意一只狼的大概半米的范围内都是这只狼的“所有权地带”，该区域内的食物即使是地位较高的狼也不会与其争执。早在幼狼进行战斗玩耍时，等级就已然确立了。在成熟过程中，通过不断的仇视和顺从的行动得以强化，争斗一般会在一方的顺从后迅速结束。但有时候，特别是繁殖期间，爆发的战争会导致很严重的伤害。在上述争斗中，狼会结成不同的帮派。无论是从狼群的领主还是从狼群的征服者方面考虑，为首的雄性是持续关注的中心。在绝大多数追逐中，首领雄性都是领导者，并且对入侵者最先反应，同时反应也最为强烈。其他成员在问候仪式上会很服从它，在仪式上它们会互相温柔地轻触、舔食、嗅闻对方的嘴。这种仪式还出现幼狼乞讨食物的活动的仪式化表演。尽管这种仪式之后通常都是分离，但是在许多场合下都是自发地为雄性首领举办的，有时整个类群都会簇拥在其周围很友好地表示顺从。

雄性首领也有更多的机会接近发情期的雌性，但这种特权也并不是绝对的（Woolpy, 1968）。这个首领和其他等级较高的雄性每一个都要展示它们对雌性的喜爱；反过来，雌性也要在这些雄性中间进行选择，通过静静的站立并把其尾巴移至身体的一边，就表明它们想要交配了。

正如申克尔（Schenkel）1947, 1967）最先证实的那样，狼用面部表情、尾巴位置和身体姿势来丰富信息储存库，以表达其等级和敌意程度上的细微差别，这被劳伦兹（Lorenz）在《所罗门王的指环》（*King Solomon's ring*）一书中（1952）把（动物）呈献颈部区解释为顺从。但是现在看来，这可能是错误的。劳伦兹指出，“当胜利者的牙齿将要撕破失败者的颈部血管时，你屏住呼吸、等待着暴力即将发生的那一刻，但你的恐惧是毫无意义的，因为无论怎样，它都不会发生。在这种生死攸关的特殊情况下，胜利者会明确地不靠近它不幸的对手。你将发现，即使它愿意去做，他也不能那样做”。按照申克尔（1967）的观点，相反的情况下才是正确的，首领将喉部暴露给它的下属，下属显然不敢利用这一有利时机。早期的观察资料可能未搞清楚这两种动物（强者和弱者）之间的角色，尽管这种问题仍旧远未完全解决。

通过类似的及一系列的狂吠、嚎叫和其他的声音补充了视觉信息储存库。对狼的信息素方面研究得很少，仅在其肛门区有 5 处地方能够产生信息素：生殖腺、前尾腺、肛门腺、小便和大便。气味可以用来标记领域，通报近期吃了哪种食物（通过用鼻子嗅闻其他动物的嘴唇之气味来完成）；辨别雌性发情周期的阶段。在首领相互作用中，它们也利用这些增殖通讯，首先地位较高的动物嗅地位较低动物的肛门域，接着为了检查展示自己的后部。

尽管从家犬中没有检测出来来自于豺、草原的狼或者其他犬属种类的基因，但现在有充分的证据表明，家犬完全起源于狼。实际上，在犬属大家庭中，家犬不能作为一个有效的生物学物种与祖先的狼区别开来。也许唯一共同的识别性状就是镰刀形或卷曲形尾，这是在家犬的所有品种中都能发现的，这也容易与狼和其他野狗低垂的姿态区分开来。狼强烈的社会特性、通过趴伏和仪式化的舔食来表达其顺从的殷切、服从首领的心甘情愿和成群捕猎的习性，都使它们以前适应地成了人类的共生伙伴。对考古学遗迹的放射性碳测定表明，这一共生事件在距今 1.2 万年前就已然发生了。当时，是在最后的大陆冰期消退后，人类处于狩猎-采集的发展时期。已足够社会化但仍需被哺乳的幼狼是如何融入进人类社会的？J·P·斯科特（J. P. Scott, 1968）提供了以下天才的、理由充分的假说：

食腐肉的狼可能会来到狩猎营地附近，寻找仍具食用价值的内脏并试图偷吃贮存的肉类。狩猎者有时也可能猎到了狼并将其幼仔带离它们的洞穴；有一些在带回家后还活着，并且由于引起可能丢失了自己的孩子并正经历着长长哺乳期折磨的女性的注意而没有被食用，这样的幼仔可能很容易被这样的人类母亲（养母）用乳汁喂养几周。在此之后，它们可能靠着吃剩饭以及食用煮过的食物而生存下来。持续一段时间充足的食物供应后，被饲养的狼仔很快就对人有依恋了，如同今天的幼狼一样，如果选择了恰当的时机，它可能很友善并很爱和小孩子玩耍。到了 3 个月大小的时候，它变得足够大，依靠小量的残食而成为人类群体中的一员，并且除非人类的行为有剧烈变化，这位养母可能也变得非常依恋它了。

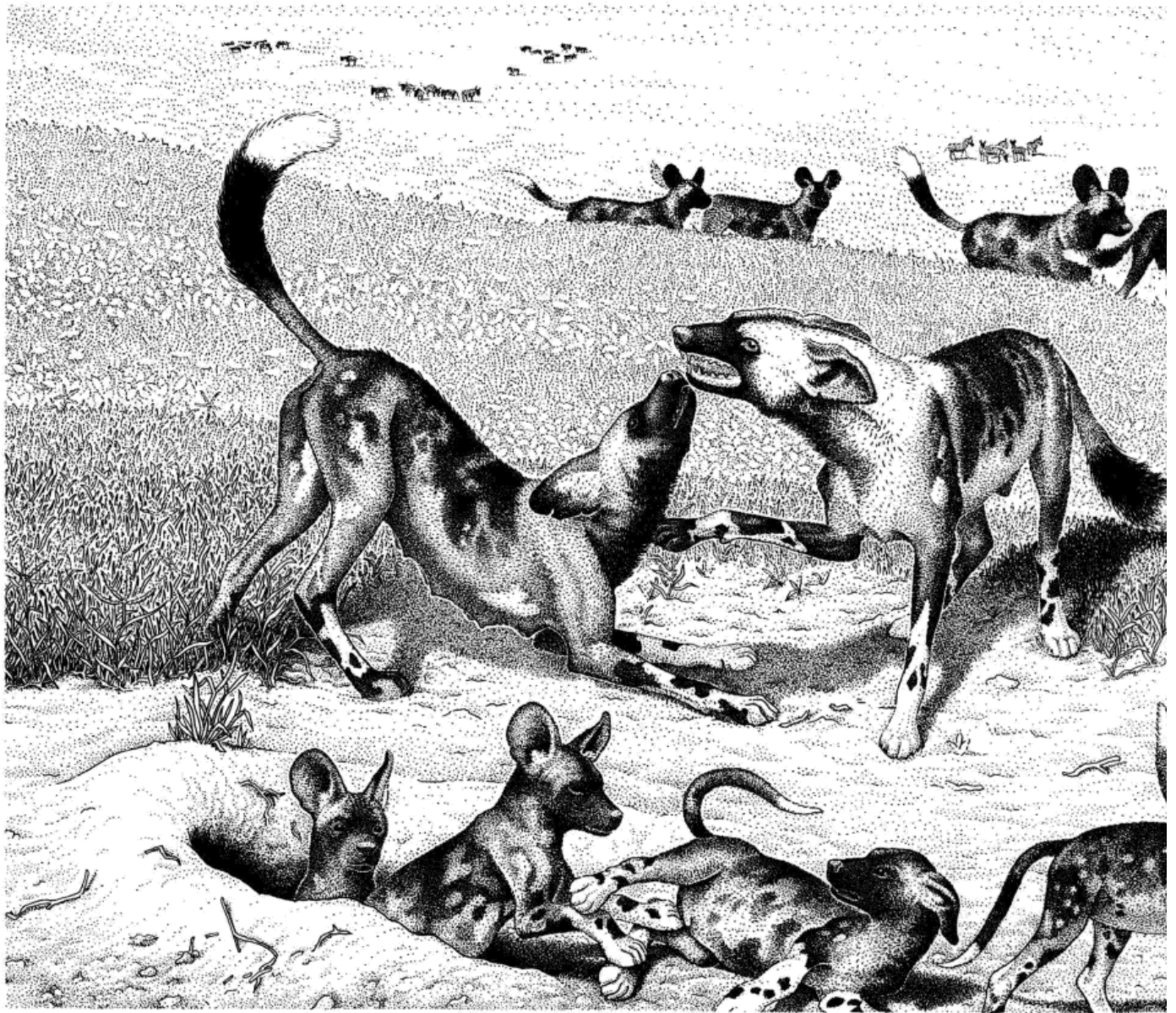
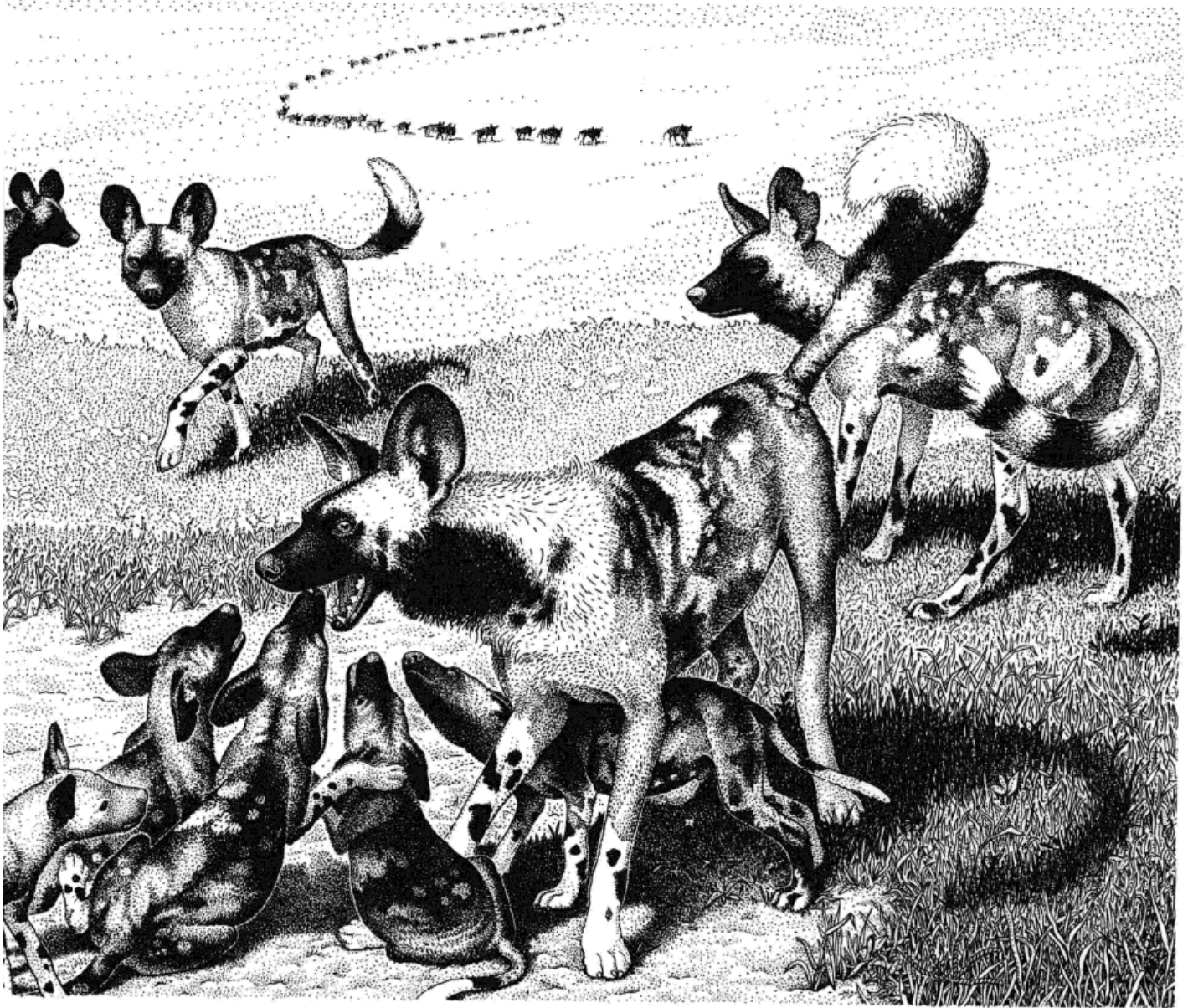


图 25-4 “超级食肉兽”和极高度社会化的犬科动物：在坦桑尼亚塞伦盖蒂平原的一群野狗，多数成年野狗则成功捕杀，随后这只母狗也会通过反哺得到食物。在远处可看到一群斑马和一群角马，它们都是野狗捕杀的大型动物。每窝产仔数该物种这种极强的利他主义和协作精神与其成群捕猎的习性有关，而这一习性可在白天提高捕猎效率，可捕获比野狗大得多（Goodall, 1971 中）^①；咨询过 Richard D. Estes]（本图占原书 p510~511 整版）。

被海德格尔（Hediger）恰如其分地称为“一种高级捕食野兽”的非洲野狗（*Lycaon pictus*），把狼充分表现的社会行为又进入了更高的层次。即使是在哺乳动物分布最广泛的非洲，该物种也仍是最为稀少的一种物种。除了极其荒凉的沙漠和茂密的森

林外，其他的生境它都可以生存栖息。由 5 只狼组成的群队曾被发现于乞力马扎罗（Kilimanjaro，海拔 5 895 米）山脉的顶峰，这可能是哺乳动物的登高纪录。作为一种严格的食肉动物，这种野狗经常猎取跟它大小相当的猎物，比如格兰特和汤姆森瞪

① 原文如此。——编者注



1. 在图的前部一只成年野狗准备给从窝穴爬出来的一些幼仔反哺新鲜肉食。在图左，一只母野狗在向首领雄野狗进行问候仪式。野狗这一物种的另一性状。在一群野狗中只有一只或两只雌性产一窝仔（在给定年份），其余的成年野狗全力照顾和抚育幼仔。
Sarah Landry 画图；根据 Extes 和 Goddard, 1967 以及 Hugo van Lamch-Goodall（在 Van Lawick-Goodall 和 van Lawick-

羚、黑斑羚和角马的幼仔。但是它们也同样攻击、猎杀比它还要大的动物，其中包括成年角马和斑马。围猎几乎总是以紧密的群队进行，持续时间平均 30 分钟，并通常以胜利告终，这是一幕惨剧。群队的首领在（猎物）远处就选定目标，然后带领群队坚定地追逐。瞪羚一般在野狗接近 200~300 米之内就要逃跑。

野狗会依赖速度、耐力、数量的综合因素甚至可以捕到跑得最快的猎物。野狗奔跑速度每小时 55 千米，爆发时速达 65 千米，野狗在前 3 千米内就会追上多数目标；有时会在 5 千米甚至更长一段距离内保持每小时 50 千米的速度。它们不会如以前想象的那样通过接力的形式追捕，有一只野狗（通常是领导“干部”）始终

在前面领跑，其他的紧随其后排成大概有 1 千米的长队。类群追捕的好处在于两个方面。有些猎物会围绕着一个大圈跑或者是 Z 字型来摆脱跟随其后的猎杀者，那么跟在身后的野狗就会截断并接近逃跑的路径。一旦猎物被抓住，所有成员都冲上去按住它，从各个方向猛拉，很快地撕碎它。瞪羚一般会在被俘获后的 10 分钟之内被杀死吃完，一头雄角马或者是斑马大概需要一个多小时的时间。但是，作为像德国牧羊犬那么大的野狗能够猎杀如此大的猎物却非同寻常。

我们关于非洲野狗社会行为的知识还是很新的，主要是根据屈梅 (Kühme, 1965)、艾斯特和戈达德 (Estes 和 Goddard, 1967) 以及雨果·范·拉维克 (1974, 和 J. van Lawick-Goodall, 1971) 等人对塞林吉提 (Serengeti) 国家公园的野外研究。经过动物学家数百个小时的观察，他们发现，除大象和黑猩猩之外，野狗的协作和利他主义程度，是任何其他动物都无法企及的。它们一旦吃饱之后，会马上赶回洞穴，将食物反刍给幼仔、它们的母亲以及其他留在后方的成年动物 (参见图 25-4)。即使有时猎物不足以喂饱所有的成员，狩猎者仍旧会把它们的战利品拿出来共同享用。生病的和伤残的成年动物因而被照料得很好。在成年野狗杀幼仔的优先权上，其顺序与狼和狮的完全相反。野狗的社会行为发展到了这样的程度，艾斯特和戈达德观察到当一窝 9 只 5 周大小的幼仔成为孤儿，它们被该群队里其他 8 个成员喂养，并且碰巧还全是雄性。

尽管野狗在狩猎中显示出其凶残，但是在和其他成员的关系中却表现出放松和平等。没有发现个体的距离，并且群队成员有时会簇拥躺在一起取暖。在抚育权上，尽管在正常情况下母亲拥有第一位权利，但是雌性之间还会争夺抚养幼仔的特权。尽管在雄性和雌性中存在着相分离的统治秩序，但是它们细致的表情可以让人类观察者很容易辨认出来。恐吓是特别难以识别出来的，它们不像狼那样嚎叫或者是竖立鬃毛，而是表现出与平时快速前进时类似的体姿。头会低到或低过肩膀，尾巴自然下垂，当面对着对手或者对手朝它走来的时候，它会站住严阵以待。相比之下，顺从则是一种复杂而明显的举动。在庆祝仪式上等级会明显分出，通过这种仪式野狗可以重新建立联系，并在其他的一些场合会发起群队攻击。在潜在的紧张形势下，特别是伴有一场捕杀后，这些野狗在做出顺

从表示上似乎在彼此竞争。它们的嘴唇收回露出牙齿，前端身体下倾，尾巴举的高过背部，它们会激动地反复颤抖，似乎每一个都要试图钻到另一个的下面去。用艾斯特的表达就是以丧家犬 (underdog) 取代优胜狗 (top dog) 的行为方式。当以舔食对方的脸或用鼻子嗅嘴添加到仪式化的乞讨行为中时，这种表演就变成了成熟的问候仪式。

伴随着顺从姿态的普及，在野狗的社会内攻击和主宰的意义变得模糊也就不足为怪了。最不确定的是雌性之间的关系。在雨果·范·拉维克 (H. and J. van Lawick-Goodall, 1971) 的一次观察实例中，一个线性的次序存在于 4 只母狗 (bitches) 的地位是依次下降的，现在产幼仔的一只母狗处于等级的最底层，并常常受到其他狗的骚扰，后者表现对其幼仔的强烈兴趣。这种关系是令人困惑的，它可能展示出一种不祥之兆；因为根据范·拉维克后来的发现 (1974)，两只母狗在同一时间产仔，它们间会杀害彼此的幼仔。比如当“魔鬼” (Havoc) 产下一窝幼仔的同时，“天使” (Angel) 怀孕了，“魔鬼”的地位就上升了一些，它会利用其较高的地位来排挤“天使”，直到“天使”的幼仔降生之后，这些幼仔会被“魔鬼”杀害，直到剩下一只叫“唯一” (Solo) 的幼仔。这一幸存者“唯一”最终由“魔鬼”抚养，并允许其同自己的幼仔玩耍，虽然它处于较低地位并常常受到攻击。其后“魔鬼”会防止“天使”接近“唯一”。

野狗的繁殖行为呈现出一幅迷人的画卷。在一年中只有一个或两个雌性产下一窝幼仔。产幼仔可能要 513 依赖于首领等级系统中雌性的地位，否则很难使幼仔存活到断奶期。但不管实际上是否是这样，作为总体来说，一个群队一次只生一窝或至多两窝幼仔却是一个不争的事实。一窝的幼仔在数量上相对多些，在野外平均约 10 只，多的可达 16 只。它们大部分在雨季出生，即当大部分食草动物也出生了的时候。我认为，该性状的意义可从把野狗和行军蚁进行比较中推测出来。两者都是极端的食肉动物，它们都采取集团的方式去攻击那些大的或依靠个体力量难以抵挡的猎物。这一专门化产生的最终结果可能是，野狗和行军蚁都是游荡的，几乎每天都是从一个地方挪到另一个地方，不这样做就没有充足的食物。行军蚁以其卵发育高度同步化而著称，这是因为其产卵间隔时间是一定的，且在短时间内可产生极大量的卵。这些昆虫只

是当同批的卵发育到幼虫阶段时才是流浪的。因此，一批卵的同步发育意味着：当所有的后代处于卵和蛹阶段时，有关集群可安全地在一个良好的家园内停留一段较长的时间。野狗也从发育同步化中受益，但方式则不同。当生下一窝幼仔时，野狗群在某一地点驻扎下来，直到幼仔长大甚至足以跟随一起参加流浪活动为止。如果每只野狗都生一窝，且每窝的幼仔数与通常的一样多，且彼此独立，那么野狗群在一个地点停留的时间就要长得多。因此，有理由认为：单个雌性一窝生较多幼仔是发育同步化存在的原因，这样可以使群队每年有尽可能多的天数在进行游荡觅食活动。

（虽然野狗是游荡的，但它们似乎是生活在一个宽阔而有限的区域内。由库默所监测的群队在猎物最多的 2 月份是在 50 平方千米的区域内活动的。但是

到了 5 月，当猎物变得很少时，其活动范围扩展到 150~200 平方千米。其他的观察还表明：在几年的时间里，一个群队所覆盖的范围可以扩展至成千上万平方千米。在偶尔的一些场合中，野狗群相遇时，会做出极为强烈的反应。有时，它们会表现得非常友好，但它们常常会彼此避开或者一群追踪另一群。在其他犬科动物中表现得非常明显的尿液标记，对于野狗来说却并不发达。在它们的巢穴附近，首领雌性留下了大量的标记。范·拉维克曾经有两次看到一小群入侵的野狗被从附近的一个巢穴里赶了出来。所以在严格意义上说，野狗的领域行为只局限于产幼仔后在两个月期间内栖息的地方。也许，野狗群队真的是以一种极其敏锐的侦察方式来击退并驱逐对方的。）





第 26 章 非人类的灵长类动物

514 现存的灵长类物种可看做一类再升生物 (*scala naturae*), 即是从接近胎生哺乳动物系统发育的底部, 通过解剖学上的特化、行为的复杂化和社会的组织化而一步步地逐渐发展来的。它依次有以下的分类等级: 树鼯 (鼯)、眼镜猴、狐猴、新大陆猴、旧大陆猴、类人猿, 最后是人。正如 T·H·赫胥黎 (T.H.Huxley) 在 1876 年所指出的: “或许没有什么其他动物的等级序列比哺乳动物呈现给我们的物种序列更非同寻常了——它不知不觉地把我们从物种的较高等级带到了动物的较低等级——那些似乎是最矮的、最小的和最缺乏智慧的胎生哺乳类动物, 只不过是一步之遥。”按照现在的术语来说, “再升”解释为横切于分枝的系统发育进化树的一系列进化等级, 而不是导致从祖先到现存后代的各具体步骤 (参见黑尔 Hill, 1972)。但是, 有关进化等级的精确定义, 仍是现行关于灵长类动物社会研究中的一个至关重要的问题, 在这里将会引起格外的关注。

灵长类动物特有的社会性状

首先, 让我们来看一看促进灵长类动物明显社会进化的生物学性状。1932 年索利·朱克曼 (Solly Zuckerman) 在《猴与猿的社会生活》(*The Social Life of Monkeys and Apes*) 中提到, 灵长类动物社会行为的凝聚力量在于两性间的吸引。他是通过对伦敦动物园中一群新近形成的阿拉伯狒狒群体的观察而得出的上述结论。当处于频繁的性活动时期, 雄性会为争夺雌性而争斗。但是朱克曼认为他所见到的唯一真实特征在于猴、猿和人类通常都过着不被打扰的性生活。他宣称, 即使某物种具有一定的繁殖季节, 但繁殖活动的变化并不影响社会结合的性本质。“因为这并不意味着在全然没有性刺激因素的情况下, 将各个体勉强维系在一起。在一类群内所有动物繁殖活动的季节性减少, 并不妨碍其内在的性基础, 因为其成员

只要有一定程度的性要求, 社会就会把它们结合在一起。”在随后的 25 年里, 这种理论在灵长类动物社会生物学中居于主导地位。直到 1959 年萨林斯 (Sahlins) 仍然说: “即使不是贯穿于在月经周期和一年四季, 那么也是在许多时候, 交配的生理能力的发展推动了在猿与类人猿中异性类群的形成。在灵长目内, 一个新的社会整合出现了, 它超越了其他哺乳动物的社会整合; 而非灵长目哺乳动物的交配阶段 (因此是异性类群阶段) 是受时间和季节限制的。”

朱克曼 (Zuckerman) 的理论是错误的, 这已经被在 20 世纪 50 年代后期崛起的、现在正飞速发展的灵长类动物生物学的野外研究所证实了。人们已经发现灵长类动物拥有着不同的生育期, 甚至具有极强社会性的大多数物种也都是这样的 (Lancaster and Lee, 1965; Hill, 1972)。许多社会互相作用的细节都已证实了整体上是与繁殖行为无关的。高等社会呈现的重要的偏相关因素包括: 领域的有无、抵御捕食者的战略和其他的非性别现象。具有反讽意味的是, 一种更具说服力的证据是来自于汉斯·库默尔 (Hans Kummer) 关于埃塞俄比亚的野生阿拉伯狒狒的后期研究。库默尔发现准成年的雄性在建立自己的群体以前, 甚至远在交配活动发生之前, 就开始同雌性群居在一起。它们引诱并如同母亲那样抚育小于 6 月龄的幼婴, 最终它们会收养年轻的雌性, 并采用恐吓的方式使其与之紧密地生活在一起。这样, 单雄性单元在性活动发生以前就已然产生了。库默尔认为这种结合是作为母—婴关系的一种转换形式进化来的。N·A·迪克 (N.A.Tikh) 通过在黑海的苏库米 (Sukhumi) 工作站对阿拉伯狒狒混合体的独立研究也得出了相同的结论 (参见 Bowden, 1966 年)。

朱克曼 (Zuckerman) 的理论构成了对灵长类动物社会进化的第一次——并且也许是最后一次——庞大的整体解释。随后事实的增加在很大程度上揭示了在物种特征中的特异性, 这就导致了这样的一种信

念：即通过某一特定的物种获得的进化等级至少部分由其所适应的当时环境的独特性所决定的。因此，就可利用已经证明在对社会昆虫、鸟类、有蹄类动物和少数其他脊椎动物分类单元的研究中是成功的方法，来解释灵长类动物的进化了。但是，为什么一些灵长类动物完成了比其他有脊椎动物类群更为高级的进化呢？这个问题依然没有答案。确实，大脑容量的大小显然是一个重要的伴生因素，因为最有趣的动物往往是脑量较大的猕猴和猿。但是我们并不知道智力在多大程度上能作为一种使其偏向复杂社会的前适应，也不知道智力在多大程度上是对某些外界选择压力

的响应而改良社会组织后的适应方式。

前适应仍然不能从后适应中分离出来。最好的做法是按照一种逻辑的而非假说的因果联系，以说明被专家所认识到的有关灵长类动物社会生活的最明显的特征。在图 26-1 指出了向灵长类进化的原动力的某些基本品质（性状）。根据第 3 章中所概括出来的方法，我把它们分为起源于系统发育的惯性或者是起源于灵长类动物向树栖生活的主要适应性转换。这两方面的影响，惯性和后适应触发了其他适应性之链条，使其共同组成了灵长类动物的可供鉴别的社会性状。

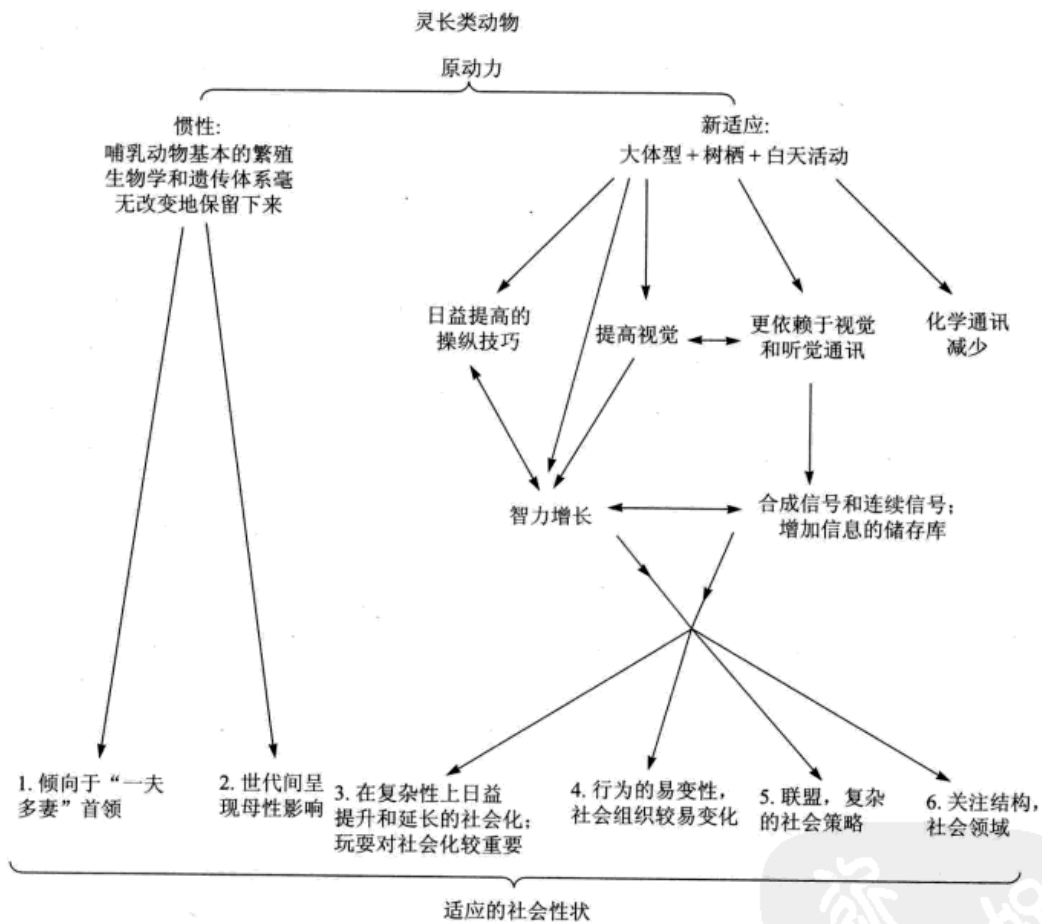


图 26-1 高等灵长类动物的明显的社会性状可以看作是保守的哺乳类动物的特性（“惯性”力）和对树栖生活适应性的结果。甚至现在的陆栖物种仍然保留着它们树栖祖先的进化优势。（此图在原文书 p516）

哺乳动物的繁殖和遗传的基本体系是极其保守的。一个进化中的哺乳动物群体不能轻易地改变脑垂体和生殖腺内分泌系统，用单倍二倍性 (haplodiploidy) 来代替 XY 性染色体机制，或者也不能轻易地废除基于哺乳的母系抚育基础。因此，繁殖和遗传系统在其效应上是惯性的。由于这些惯性的作

用，哺乳动物祖先的一些性状仍然得以在灵长类动物身上维系下来。对于雄性来说，虽然少数的一夫一妻制的平静关系是存在的，但一夫多妻制和雄性之间的攻击才仍然是总的趋势 (Washburn 等人, 1968)。在长期的性联姻不是很普遍的情况下，最牢固、最持久的关系则是母亲与其后代之间的关系，其后果是母系

成为群体的核心。母亲是早期生活中的基本社会力量，至少在某些富有攻击性的有组织的物种中，母系对识别其同体和其儿女的社会等级上都发挥了作用。这种影响可能还会拓展到随后的各世代中 (Kawamura, 1967; Masden, 1968; Missakian, 1972)。

灵长类动物社会行为的第二类最终决定因素是由一些基本的后适应性状组成的，见图 26-1 的右方。从昆虫和松鼠的绝大部分树栖动物的体型来看，它们大都体型较小，并且在树冠之间穿行没有什么困难。尽管不像在地面上那么平坦宽广，但是树干、树枝，甚至树叶的表面相对于其身体的比例来说也是绰绰有余了。然而，绝大多数灵长类动物，特别是那些在系统发育上更为高级的原猴亚目动物（猴和猿）却是例外的大型树栖动物。它们成为大体型物种的最终原因至今还不清楚，但是这种适应性转变所带来的直接的生理上的结果却是显而易见的。对于必须精确判断距离和支撑力量的动物来说，视觉是最重要的感觉。灵长类动物视觉精确度的提高是通过把眼睛移到了头的前部，从而使立体视觉成为可能，再加上色觉，这样就提高了在杂色的树叶丛中辨别物体的能力。卡特米尔 (Cartmill, 1974) 提出，捕食小型昆虫的趋向又使这些变化更为先进。声音作为穿透浓密的树丛以发现其他动物的唯一方式又呈现了另外的意义。与此同时的是，嗅觉的重要性开始减弱。一个大型动物在空气流通不畅的树丛中，可以较少地依赖于嗅觉来跟踪气味。它必须沿着不规则的树枝间的小道迅速移动，以至于不能根据其他动物散发出的气味来进行追踪。这样的结果就是灵长类动物在通讯时，开始更多地依靠视觉和听觉，这种倾向在原猴亚目和新大陆时期的中猴不像在旧大陆大型猿中那样普遍。

516 伯恩哈德·伦茨 (Bernhard Rensch, 1956, 1960) 认为，在不同的情况下，大体型的哺乳动物大致有着较高的智力，因此绝对脑容量的增长似乎成为不可避免的结果。这样较高等的灵长类动物通过简单的身型变大过程就能获得某些智力成分。在运动和休息时，它们用手和足去抓住树枝的动作又使其智力得到了更进一步的提升。新大陆猴和旧大陆猴和猿从更为原始的“力量型抓握”发展到“精确型抓握”，则体现了更大的进步 (Napier, 1960)。无论是为了支撑还是取食，它们都遗弃了原来仅是用手紧抓物体的动作，而现在则是通过把食指和拇指分离出来进行适当

的控制，就可以更好地操作食物和梳理皮毛。一般来说，灵长类动物体型越大，这方面的操作就越精细。非洲黑猩猩比猕猴和狒狒更为灵巧，而后两者又优于长尾猴和叶猴，人类则更代表了这种进化的顶峰。

智力是脊椎动物能形成最复杂社会的前提条件。个体间的关系是个性化的、渐进的、精细分级的且是快速变化的。情绪的精确表达会带来回应。较高等的灵长类动物已经扩展了哺乳类动物的基本特性，即不再利用基本的信号刺激，而是倾向于利用整体的格式塔式 (gestalt) 的感觉信号，也就是说，走向了复杂 517 系列信号的同步合成。例如，在视觉方面，鸟类和鱼类只能对于单一颜色或者头部一个方位的运动做出正确的反应——事实上它们对其他的并无反应。猴子或猿更为一致地倾向于按照整个身体外观、姿势和根据过去的经历采取行动。这也有利于开发多种感官的倾向。在近距离内，视觉和听觉信号是互为补充的，并且还可以与触觉混合而组成复合信号以更精确地传达信息 (Marler, 1965)。R. J. 安德鲁 (R.J. Andrew, 1963a) 指出，旧大陆猴和猿在密切的社会接触期间一般使用的深深的“咕啾”声，特别适用于上面的表述。这种声音在音调上很丰富，很个体化，因此允许单独通过声音就能识别出不同的个体。它们是由呼吸道上部发出的，所以还添加了个体的其他一些独特的信息，像基于与口型、舌位和决定面部表情的其他肌肉状态有关的视觉信号的丰富信息。在原始人类中，熟练地应用这些复合信号，就可以导致语言的起源。其他可能引发的结果是通过面部特征来识别个体。古多尔 (Van Lawick-Goodall)、舍勒 (Schaller) 等人证明了黑猩猩和大猩猩的面部特征变化和人类有惊人的相似。对于人类来说，在一瞥之间就能识别一个人甚至十分精确地猜出其身份是很容易的。至于在灵长类中对其他同类特征的识别，安德鲁 (1963b, 1972)、Altmann (1967)、Anthony (1968)、Moynihan (1969)、Wickler (1969b) 和 Van Hooff (1972) 等人，也都做了广泛的讨论。

除了监控多重信号之外，较高等的灵长类动物同时还需要估计所处社会内的很多个体的行为。动物生活在社会领域 (social field) 之中，在这一领域中它如果要同时对多个个体做出反应，就要考虑到不同的关系并常常还需要做出妥协。研究旧大陆猴和猿的观察者，已经注意到它们用来控制社会领域的行为。例

如库默尔 (Kummer, 1967) 描绘了阿拉伯狒狒的“保护性威胁”战术。一只正在与对手相争的雌性狒狒有时会跑到首领雄性狒狒身边, 在这里这只雌性狒狒能够较好地发起并抵御攻击。如果这只雌狒受到威胁, 雄性首领一般会帮助它驱赶对手而不是惩罚它。这样的结果使得它的社会等级就更有可能是上升。联盟也是一种普遍运用的方式, 特别是在母亲和她们的成年后代之间更为普遍。异亲抚育也可导致成体之间的联盟, 同时通过正在成长的年轻一代会更为迅速地扩大社会接触面。在猕猴和狒狒群中, 各成年雄性 (不一定有血缘关系) 在攻击战中往往会彼此支援。一个个体的地位不仅靠其自身的威力同时还在于盟友的力量和相关的帮助 (Altmann 1962a; Hall 和 DeVore 1965)。席蒙兹 (Simonds, 1965) 在研究一群头巾猕猴时发现, 一只首领雌猴在同该群其他成员发生冲突时, 要想取得胜利就必须依靠其雄性首领的帮助。但是, 当雌猴的保护者 (其雄性首领) 发现已掉了犬齿并在主要战斗中受挫而引起地位下降时, 这只雌猴就不能再控制其他的雄猴了。

查恩斯 (Chance, 1967) 以及查恩斯和乔利 (Jolly, 1970) 根据整个社会的关注结构 (attention structures) 已经概括了个体社会领域的组织形式。在旧大陆猴和猿的物种中, 大致可分出两类关注结构。向心社会 (为猕猴、狒狒和绝大部分其他的猕猴类物种具有) 是以一个雄性统治者为中心组织起来的。社会中的成员要仔细观察其首领, 要根据首领的“意图”变换位置或决定离开, 也要根据首领的反应调整攻击其他个体的行为。当该类群受到外来攻击时, 雄性首领和它的盟友会组织防御或者撤退。这种首领结构越是组织分明, 向心作用就越强。当冲突发生在类群内部时, 其成员会成群地倒向各首领雄性, 这就是为什么打斗往往是在雄性之间展开的原因。第二类关注结构是离心社会, 赤猴、叶猴和长臂猿就是典型的例子。虽然在这一结构中具体细节随物种而变, 但是在攻击战斗时, 雌性和非成体却有离开雄性的倾向, 这是离心社会的特征。换句话说, 在面对紧张压力时这一社会就要分裂。和平时期, 雄性赤猴大部分时间生活在其群体的边缘担任放哨任务。一旦受到捕食者的威胁, 它就会跑到一棵小树上或者是其他醒目的地方报警, 这时雌性和幼仔就会往另一方向逃跑。查恩斯和乔利把关注结构看作是基础结构, 认为它就是了解灵长类社

会的关键。但事实上, 关注结构还只是一个参数, 它是由许多行为综合而成的, 并且是为适应特定环境而进化的参数。因此, 与其他参数 (如年龄结构、类群大小和信号传递速率) 一起, 可以放入到某些社会组织的模型中。洛伊 (Loy, 1971) 也批评过把关注结构的分类过于简单化, 并且指出, 并不是所有的物种都适合于进行“二分法”分类。被查恩斯和乔利识别为向心社会的黑猩猩, 实际上其组织结构是很松散的, 以至于使这一识别被认为是无效的: 它们的组织结构非常松散, 并经常改变社会类群, 这些类群包括没有幼婴的异性群队、仅由成年雄性组成的群队、仅由母亲和幼婴组成的群队等, 事实上包括了所有可能的“性别-年龄”组合的群队。另一个例子是, 恒河猴雄性在控制类群的行动中所起的作用很小, 远不如在狒狒中的类似情况, 而后者才是向心社会的真正范例。查恩斯和乔利呼吁, 在复杂的社会领域中, 应该注意较高水平的组织, 而这些组织是由较高等的灵长类实行自我组合而形成的。尽管这一呼吁在方案上还有缺陷, 但它却是正确的。

社会领域和关注结构丰富了个体所起的作用。德沃 (DeVore, Hall and DeVore, 1969a) 发现, 作为成员中的“中心领袖”, 年老的雄性狒狒首领可以在体质过了最强壮的阶段后, 仍旧还能维持其领导和统治地位。瑟尔马·罗威尔 (Thelma Rowell, 1969a) 基于对同一物种的独立研究, 详尽地叙述了其群体中成员一致尊重并把权威赋予身体衰弱但富有经验的首领的益处, 因为灵长类动物是在竞争中进化的, 其群体中最老谋深算的成员所积累的知识对其他个体是非常有益处的。

所有灵长类动物的颇具特点的关键特征在于: 一般群体中个体行为同环境变化的联系越来越紧密。精确地根据群体领域中的细微变化从一个个体反应到另一个个体, 这种迅速的转变就要求社会结构本身具有可延展性。在研究灵长类动物的文献中就有大量的关于群体延展性的内容, 汉斯·库默尔 (Hans Kummer)、瑟尔马·罗威尔和其他一些人认为这是野外动物群体所特有的现象。狒狒是一种具有独特意义的物种, 在肯尼亚内罗毕公园的热带草原上, 德沃注意到群体在区域间转移时常伴有明确的行军命令, 雄性首领陪伴着雌性和幼仔总是处在驻地中心附近, 靠近它们的是稍年轻的成员, 而其他成年雄性和雌性则

518

处在先锋或断后的位置上,一旦发现有潜在的食肉动物的威胁时,首领就会立即冲到最前面备战。罗威尔(1966a)在乌干达森林中发现了另外一种不同的 anubis 狒狒群体,这里的狒狒区别于其他种类而更接近于树栖灵长类动物。它们的行动缺少一致性,也没有统一的行军路线,它们在茂密的树丛里活动,这种狒狒更依赖于咕噜声,且比草原生活的狒狒更关注落伍者。罗威尔还发现,大草原狒狒没有明显的统治阶层,其群体间的斗殴也很少出现。居住在森林中的狒狒为了避开其他群体,睡眠的场所一般都不固定。在安布阿萨里(Amboseli)保护区的辽阔草原上,可以用于睡觉休息的小树林很少,所以豺面狒狒能够容忍同其他群体共用,这样就经常可以看到狒狒组成的庞大的睡觉队伍的景象。在埃塞俄比亚的阿瓦什河域(Awash Falls)豺面狒狒由于别的种群的入侵已经进入另外一种地形,通过对群体转移的细节的研究,内吉尔(Nagel, 1973)能够区分遗传的程度并了解狒狒社会行为的组成,即使在很小的环境下通过细致分析仍可以区别出种群的差异,豺面狒狒为了觅食而四处分散,又在通常睡觉的地方集合。狒狒在觅食的时间和路线的长度上也类似于阿拉伯狒狒,但是有别于阿拉伯狒狒的两个阶层的等级体系,豺面狒狒则保留着同等级的社会组织特征。

库默尔在一次实验中描述了当外界的压力足够大时如何使社会行为产生引人注目的变化。当一个雌性阿拉伯狒狒被放进一群豺面狒狒中,它会很快地改变以前的群体反应,半个小时之内它像雌性的豺面狒狒一样,感觉会遭到雄性豺面狒狒的攻击而远离它

们。把两者倒过来实验会更具有启示作用。一只雌性豺面狒狒放入一群阿拉伯狒狒(为“一夫多妻”)中,会发现在一小时内它会靠近和攻击这只雄性阿拉伯狒狒,从而适应了与豺面狒狒这一物种相反的“一夫多妻”社会系统。但是,这一适应是不完全的。在完全学习这一(攻击)行为后,大多数雌性豺面狒狒会离开阿拉伯狒狒群中的雄性而不再回来。这种不完全适应的本身可能足以说明——在阿瓦什河域的豺面狒狒群体,甚至在被阿拉伯狒狒社会包围的变化环境中,为什么仍不能转化成阿拉伯狒狒(社会)组织的原因。

灵长类动物社会行为生态学

在有关灵长类动物社会现象的研究中,最主要的组织概念是将社会参数固定地作为每一物种对适应其生存的特殊环境的一种理论。这些参数包括种群大小、人口结构、家系群领域的大小及其稳定性、关注结构,等等。由于这一理论是初级的,所以当对其进行历史追溯的时候,很容易就会发现这一特点。C·R·卡彭特(C. Ray Carpenter, 1943, 1942b, 1952, 1954)保存了这些数据并第一次清楚地指出种群大小、数目统计和不同的社会行为是鉴别物种的主要特征。卡彭特(Carpenter)认为,性别-年龄结构倾向于稳定状态,每一灵长类物种可用“中心组群倾向”表示,即根据社会样本计算每一性别-年龄类型的中位数序列表示。例如,他研究的灵长类的前两个物种的中位数序列如下(见第389页):

519

表 26-1 现存灵长目动物的对照表。在社会生物学研究中,物种的举证是有重要意义的。

(较高的分类是基于 Simpson 所做的工作, 1945; 较低等分类和地理分布主要是基于 Napier 和 Napier 的工作, 1967。)

灵长目	
原猴亚目	
(原猴亚目动物)	
树鼯科: 树鼯	狐猴科: 狐猴 (Lemur)
印度树鼯属 (1 个物种): 马德拉斯树鼯, 分布于印度南部的丛林地带。	鼠狐猴属 (3 个物种): 矮狐猴, 分布于马达加斯加岛的森林地带。
细尾树鼯属 (2 个物种): 无尾树鼯, 分布于越南到婆罗洲的森林地带。	驯狐猴属 (2 个物种): 驯狐猴, 分布于马达加斯加岛的森林地带。
笔尾树鼯属 (1 个物种): 羽尾树鼯, 分布于马来半岛到婆罗洲的森林地带。	狐猴属 (5 个物种: 特别要注意环尾狐猴); 真狐猴: 分布于马达加斯加岛的森林地带及科摩罗群岛 (Petter, 1962; Petter-Rousseaux, 1962; Jolly, 1966, 1972b; Klopfer and Jolly, 1970; Klopfer, 1972)。
树鼯属 (12 个物种, 特别注意 T.glis): 树鼯, 分布于亚洲东南部的森林和岛屿的边缘地带。(Martin, 1968; Sorenson, 1970)	鼬狐猴属 (1 个物种): 好动狐猴, 分布于马达加斯加岛的森林地带 (Petter, 1962; Petter-Rousseaux, 1962; Charles-Dominique 和 Hladik, 1971)。
菲律宾树鼯属 (1 个物种): 菲律宾树鼯, 分布于棉兰老岛, 菲律宾群岛。	

续表

灵长目	
原猴亚目	
(原猴亚目动物)	
<p>倭狐猴属 (2 个物种): 鼠狐猴, 分布于马达加斯加岛的森林地带 (Petter, 1962; Petter 等人, 1971; Martin, 1972, 1973)。</p> <p>叉斑狐猴属 (1 个物种): 叉斑矮狐猴, 分布于马达加斯加岛的森林地带 (Petter 等人, 1971)。</p> <p>大狐猴科: 大狐猴</p> <p>毛狐猴属 (1 个物种): 毛狐猴, 分布于马达加斯加岛的森林地带。</p> <p>大狐猴属 (1 个物种): 分布于马达加斯加的森林地带。</p> <p>冕狐猴属 (2 个物种; 特别注意 <i>P.verreauxi</i>): 分布于马达加斯加岛的森林地带 (Petter, 1962; Jolly, 1966, 1972b)。</p> <p>指猴科: 指猴</p> <p>指猴属 (1 个物种): 指猴, 分布于马达加斯加岛的森林地带 (Petter 和 Petter, 1967; Petter and Peyrieras, 1970)。</p> <p>懒猴科: 懒猴与婴猴</p> <p>金熊猴属 (1 个物种): 金熊猴, 分布于西非的森林地带 (Charles-Dominique, 1971)。</p> <p>婴猴属的亚属 <i>Euoticus</i> (2 个物种): 针爪婴猴, 分布于 Fernando Poo 和非洲热带雨林 (Charles-Dominique, 1971)。</p>	<p>婴猴属的亚属 <i>Galago</i> (3 个物种, 特别要注意丛猴): 分布于北纬 13° 与南纬 27° 之间的非洲森林地带以及热带大草原 (1963; Doyle 等人, 1967, 1969; Charles-Dominique, 1971; Rosenson, 1973)。</p> <p>婴猴属的亚属 <i>Galagoides</i> (1 个物种, <i>G. demidovii</i>): 矮婴猴, 分布于 Fernando Poo 和非洲热带雨林东部到大峡谷地带 (Rift Valley) (Vincent, 1968; Struhsaker, 1970b; Charles-Dominique, 1971, 1972; Charles-Dominique and Martin, 1972)。</p> <p>懒猴属 (1 个物种): 细懒猴, 分布于印度南部与锡兰 (现斯里兰卡) 的森林地带 (Subramoniam, 1957; Petter and Haldik, 1970)。</p> <p>蜂猴属 (2 个物种): 钝 (slow) 懒猴或迟缓蜂猴, 分布于印度与柬埔寨到婆罗洲的森林地带。</p> <p>树熊猴属 (1 个物种): 树熊猴 (Potto), 分布于非洲森林地带 (Blackwell and Menzies, 1968)。</p> <p>眼睛猴科: 眼镜猴 (Tarsiers)。</p> <p>眼睛猴属 (3 个物种): 眼镜猴, 分布于苏门答腊岛、婆罗洲、西里伯斯岛、菲律宾群岛的森林地带。</p>
拟人亚目	
(猿, 类人猿和人)	
卷尾猴总科 (= “扁身猴族”)	
(新大陆猴)	
<p>520 猴科: 狨和桎柳猴</p> <p>节尾猴属 (1 个物种, <i>C. goeldii</i>): 节尾绒, 分布于亚马逊河上游。</p> <p>狨属 (8 个物种): 狨, 分布于亚马逊河流域, 巴西南部的森林地带及巴拉圭南部。</p> <p>侏狨属 (1 个物种): 侏绒, 分布于亚马逊河上游的山谷 (Christen, 1974)。</p> <p>狮狨属 (3 个物种): 金狮狨或桎柳猴, 分布于巴西森林地带。</p> <p>桎柳猴属的亚属 <i>Marikina</i>, (4 个物种): 光面桎柳猴, 分布于亚马逊河上游的森林地带。</p> <p>桎柳猴属的亚属 <i>Oedipomidas</i> (2 个物种; 特别注意赤颈桎柳猴): 冠毛光面桎柳猴, 分布于巴拿马到哥伦比亚的森林地带 (Mounihan, 1970b)。</p> <p>桎柳猴属的亚属 <i>Saguinus</i> (16 个物种): 桎柳猴, 分布于亚马逊盆地的森林地带。</p>	<p>蜘蛛猴属 (4 个物种, 特别要注意黑爪蜘蛛猴): 蜘蛛猴, 分布于墨西哥到亚马逊盆地的热带雨林。(Carpenter, 1935; Eisenberg and Kuehn, 1966; Richard, 1970)。</p> <p>绒毛蜘蛛猴属 (1 个物种): 绒毛蜘蛛猴, 分布于巴西南部的森林地带。</p> <p>秃猴属 (3 个物种): 短尾猴, 分布于亚马逊河上游的森林地带。</p> <p>伶猴属 (3 个物种; 特别要注意褐青猴): 青猴, 分布于亚马逊-奥里诺科河盆地到巴西南部的森林地带 (Moynihan, 1966, 1969; Mason, 1968, 1971)。</p> <p>卷尾猴属 (4 个物种), 卷尾猴, 分布于中南美的热带雨林地区 (Bernstein, 1965; Mason, 1971; Oppenheimer, 1968, 1973)。</p> <p>红背僧面猴属 (2 个物种): 有须僧面猴, 分布于亚马逊河—奥里诺科河盆地的森林地带。</p> <p>绒毛猴属 (2 个物种): 绒毛猴, 分布于亚马逊河—奥里诺科河盆地的森林地带。</p> <p>僧面猴属 (2 个物种): 狐尾猴, 分布于亚马逊河—奥里诺科河盆地的森林地带。</p> <p>松鼠猴属 (2 个物种; 特别要注意普通松鼠猴): 松鼠猴, 分布于中南美的热带雨林地区 (Ploog, 1967; Baldwin, 1969, 1971; Rosenblum and Cooper, eds, 1968; Mason, 1971)。</p>
猴总科 (= “狭鼻猴族”)	
(旧大陆猴和猿)	
<p>猴科: 旧大陆猴</p> <p>白眉猴属 (5 个物种; 特别注意灰颊白眉猴和白颈白眉猴): 白眉猴。非洲热带森林 (Struhsaker, 1969)。</p> <p>长尾猴属的亚属 <i>Allenopithecus</i> (1 个物种): Allen 沼泽猴,</p>	<p>分布于刚果的森林地带。</p> <p>长尾猴属的亚属 <i>Cercopithecus</i> (21 个物种; 特别注意黑长尾猴、青猴、蓝猴和斑鼻长尾猴): 长尾猴, 广泛分布在非洲的次/亚撒哈拉 (sub-Saharan) 森林和热带草原地带</p>

猴总科 (= “狭鼻猴族”)
(旧大陆猴和猿)

(Haddow, 1952; Boot, 1962; Struhsaker, 1967a-d, 1969, 1970a; Gartlan and Brain, 1968; Bourliere 等人, 1970; Aldrich-Blake, 1970; Hunkerler 等人, 1972; McGuire, 1974)。
 长尾猴属的亚属 *Miopithecus* (1 个物种, 麦喀隆长尾猴): 麦喀隆长尾猴, 或者红树猴, 分布于非洲中西部的森林地带 (Gautier-Hion, 1970, 1973)。
 疣猴属的亚属 *Colobus* (2 个物种): 黑白疣猴, 分布于阿比西尼亚、塞内加尔到坦桑尼亚的森林地带 (Haddow, 1952; Ullrich, 1961; Marler, 1969; Sabater Pi, 1973)。
 疣猴属的亚属 *piliocolobus* (2 个物种): 红疣猴, 分布于非洲东部、中部与西部的森林地带。
 疣猴属的亚属 *procolobus* (1 个物种): 橄榄疣猴, 分布于非洲西部的森林地带 (Booth, 1957)。
 疣猴属 (1 个物种): 西里伯斯黑猴, 分布于摩鹿加群岛的西里伯斯和 Batjan 岛。
 赤猴属 (1 个物种): 赤猴, 分布于非洲的次/亚撒哈拉的草地和热带大草原 (Hall, 1965, 1967, 1968a; Hall and Mayer, 1967; Struhsaker and Gartlan, 1970)。
 猕猴属 (12 个物种; 特别要注意日本猴, 食蟹猴, 恒河猴, 豚尾猴, 帽猴, 残尾猴, 无尾猴)。分布于北非的森林地带与开阔的栖息地, 阿富汗、中国台北、日本、菲律宾和西里伯斯岛 (Carpenter, 1942a; Sugiyama, 1960; Altmann, 1962a, 1965; Izawa and Nishida, 1963; Southwick, ed., 1963; Mizuhara, 1964; Furuya, 1965, 1969; 柯福特, 1965; Simonds, 1965; Southwick, 1965; Bernstein, 1969a, b; Bernstein and Sharpe, 1966; Nishida, 1966; Yamada, 1966; Kaufmann, 1967; Blurton Jones and Crook, 1971; Lindburg, 1971; Sugiyama, 1971; Rowell, 1972; Carpenter, 等人, 1973; Deafm, 1973; Itoigawa, 1973)。
 山魈属 (2 个物种): 山魈和鬼山魈, 分布于西非和 Fernando Poo 的森林地带 (Gartlan, 1970; Sabater Pi, 1972)。
 长鼻猴属 (1 个物种): 长鼻猴, 分布于婆罗洲的森林地带和红树湿地 (Kern, 1964)。
 狒狒属 (5 个物种, 可能是一个物种的 5 个地理种族: 橄榄狒狒 (仅分布于北非的撒哈拉沙漠的南部; 阿拉伯狒狒分布在埃塞俄比亚东部与索马里; 几内亚狒狒分布在非洲高地西部的最高点 (几内亚, 塞内里昂); 黄狒狒分布在非洲的索马里到安哥拉的南部边缘地带, 正好在橄榄狒狒的南方; 大狒狒, 分布在南非。这 5 个物种或种族彼此相邻, 居住在平原、热带大草原、草场以及开阔的森林地带 (Bolwig, 1958; Washburn and Devore, 1961; Hall and Devore, 1965; Bowden, 1966;

Rowell, 1966, 1972; Hall, 1968b; Kummer, 1968, 1971; Crook, 1970b; Ransom, 1971; Dundar and Nathan, 1972)。
 叶猴属 (14 个物种; 特别要注意长尾叶猴和尼尔吉里叶猴): 叶猴分布于印度、不丹、中国西南部到婆罗洲的森林及沼泽地带 (Jay, 1965; Ripley, 1967, 1970; Sugiyama, 1967; Bernstein, 1968; Yoshiba, 1968; Poirier, 1970)。
 白臀叶猴属 (1 个物种): 白臀叶猴, 分布于老挝、越南和中国海南的森林地带。
 仰鼻猴属 (2 个物种): 仰鼻叶猴, 分布于越南及中国西部。
 巨猿属 (1 个物种): 北比盖岛叶猴, 分布于民大威群岛及苏门答腊海岸的森林地带。
 狮尾狒属 (1 个物种): 狮尾狒, 分布于埃塞俄比亚山脉斜坡的草地地区 (Crook, 1966, 1970b; Crook and Aldrich-Blake, 1968)。
 长臂猿科: 倭猿: 长臂猿和合趾猿
 长臂猿属 (6 个物种; 特别应注意白爪长臂猿): 长臂猿, 分布于泰国、中国南部及婆罗洲的森林地带 (Carpenter, 1940; Bernstein and Schusterman, 1964; Ellerson, 1968; Chivers, 1973)。
 合趾猿属 (1 个物种, 合趾猿), 分布于苏门答腊和马来半岛的森林地带 (Chivers, 1973)。
 猩猩科: 大猿: 黑猩猩, 大猩猩和猩猩
 大猩猩属 (1 个物种, 大猩猩, 通常分 3 个亚种): 西部低地大猩猩 *Gg.gorilla* 大猩猩, 西部低地大猩猩 *Gg.graueri*, 东部高地大猩猩 *Gg.beringei*, 分布于尼日利亚, 喀麦隆的森林地带和东非的山脉地带 (Schaller, 1963, 1965a, b; Fossey, 1972)。
 黑猩猩属 (2 个物种, 黑猩猩和倭黑猩猩), 分布于热带雨林的林下。黑猩猩分布在穿过非洲的几内亚和塞拉利昂, 东至 Victoria 湖和 Tanganyika 湖; 倭黑猩猩分布在刚果到卢瓦拉巴河之间 (Yerkes 和 Yerkes, 1929; Nissen, 1931; Kortlandt, 1962; Goodall, 1965; Reynolds and Reynolds, 1965; Izawa and Itani, 1966; Itani and Suzuki, 1967; van Lawick-Goodall, 1967, 1968a, b, 1971; Nishida, 1968, 1970; Nishida and Kawanaka, 1972; Sugiyama, 1968, 1969, 1973; Suzuki, 1969; Izawa, 1970; Okano 等人, 1973)。
 猩猩属 (1 个物种): 猩猩, 分布于苏门答腊岛和婆罗洲的森林地带 (Schaller, 1961; Davenport, 1967; MacKinnon, 1974; Rodman, 1973)。

人总科
(人)

Hominidae 科: 人。
 人属: (1 个物种): 人。

吼猴 (*Alouatta villosa*), 51 群
 3 个成年雄性 + 8 个成年雌性 + 4 个未成年
 组员 + 3 个幼仔 + 未知数目的单独生活的雄性
 白爪长臂猿 (*Hylobates lar*), 21 群
 1 个成年雄性 + 1 个成年雌性 + 3 个未成年

组员 + 1 个幼仔 + 暂时单独生活的未知数目的雄性和雌性
 卡彭特把成年雄性和成年雌性之间的平均比率称为“社会通用性比率”。他认为这一比率和其他的

社会特性代表了对环境的适应程度, 尽管他并不清楚它所包含的具体过程。

卡彭特更进一步意识到社会生活为它们对抗食肉动物提供了某种程度的保障。有一次在巴罗·科罗拉多岛, 他看到一只年幼的吼猴被一只美洲虎攻击, 这个幼仔发出悲惨的叫声, 很快三只成年雄性吼猴立即冲过来对其进行援助并发出大声吼叫。钱斯(M. R. A. Chance, 1955, 1961) 独立地提出自己的想法: 他认为猴和猿的聚集一般是用于抵御被捕食的一种方式, 他也提到了其社会成员拥有的可行性策略并不止一种, 它们或者按照雄性狒狒的方式抵抗和战斗, 或者像长臂猿家系群那样的方式一起逃到可掩护地带。1963 年伊文·德沃(Irven DeVore) 又添加了一种新的重要方式。他在肯尼亚观察到的橄榄狒狒给他留下了深刻的印象, 他认为区域存在的变换代表了一种向更大型的、更有组织的社会进化的趋势。既然食物是匮乏的, 那么其群体必然就要占据更大的家系群领域。在其穿越开放地带掠食期间, 更会暴露给食肉动物, 因此群体成员当然是数目越多越好, 而且还能更好地进行组织。在没有树木可以遮蔽的情况下, 成年个体, 特别是成年雄性必须得去战斗, 这就使得它们朝更具进攻行为的方向口进化。表现在狒狒的身上, 雄性则体型更为硕大并拥有坚硬的犬齿, 在争斗过程中, 这些坚硬的犬齿可被用作尖牙(fangs)。进攻性样式会扩展社会组织本身的内在结构, 这种情况似乎是不可避免的, 由此它可以强化由部分成年的两性所组织的统治体制。德韦尔的观点得到了来自阿尔特曼斯(Altmann, 1970) 的支持, 后者发现了 11 种环境可以将阿姆巴舍里(Amboseli) 的橄榄狒狒聚集在一起, 绝大多数情况显然还是同防御有关。以下就是狒狒聚集的原因: (1) 在遇到食肉动物的时候; (2) 当附近狒狒群发出有食肉动物的警告时; (3) 在错误的警告期间; (4) 当马赛人的牲畜或其他狒狒群在附近出现的时候; (5) 当群队的食料在浓密的灌木丛里发现时; (6) 当群队要通过一片开放的树丛时; (7) 当沿着不熟悉的线路前进时; (8) 当利用一片树阴乘凉或者小水坑喝水时; (9) 正在从一个地方向另一个地方转移时; (10) 准备爬上栖息的树木之前; (11) 早晨或者晚上的“群居时间”。

将社会行为当作一种直接的生态适应的观念, 灵长类动物学的下一个逻辑步骤就是要对拥有不同习

惯的物种进行细致的比较。菲莉斯·吉(Phyllis Jay, 1965) 明确了树栖食叶的疣猴, 特别是亚洲叶猴和非洲疣猴, 它们在许多方面完全不同于似乎是已经适应了地面居住环境的短尾猿, 它们占领小而明确的领域, 以便于坚决抵御同类的其他群体。这些特点同更为平均的、可依赖的食物分配相一致, 并类似于鸟类之间的关系。但是由于雄疣猴在力量上低于雌猴, 在攻击性上又低于短尾猿和狒狒, 所以这些特征明显地反映出了这种猴子当面对食肉动物时, 宁可逃进树林也不愿正面相对的倾向。

另两位作者, 豪尔(K. R. L. Hall, 1965) 和约翰·F·艾森伯格(John F. Eisenberg, 1966) 虽然考察了范围广泛的灵长类动物, 但是他们仍然感到它们之间的相关关系太弱或者数据太少因而很难以得出比吉·豪尔所做出的初步概括更为丰富的结论。尽管如此, 吉·豪尔对最终结果仍然还是乐观的, 他预言一旦进行持续的研究, “现今流行的有关比较研究分支的一些传统概念发生革命性变革并不是不可能的。同时在这一过程中, 也表明了他对在对动物自然生活的生态环境还没有详尽了解的情况下, 就贸然对它们的社会行为进行比较的行为不真实性的怀疑”。但是在这一点上, 克鲁克(J. H. Crook) 和佳特兰(J. S. Gartlan, 1966) 显得迫不及待并决定试着尽快研究这一问题, 他们所采取的办法是对将包括原猴亚目在内的所有灵长类动物进行分类; 将其在社会行为方面分为五个进化等级。为取得理想的效果, 他们寻找物种间在居住地上的彼此相关性以及它们的日常饮食等一些能获得的更为精细的数据。这种方法后来被克鲁克(Crook, 1970b, 1971) 和邓哈姆(Denham, 1971) 扩充并使之精确化, 表 26-2 虽然是其方案的原始版本, 但其中表现出的直接性和清晰性仍是值得关注的。这种分类并不包括我前面曾经提到过的(第 16 章) 实际上是树鼩科独居的树鼩。克鲁克-佳特兰(Crook-Gartlan) 研究的价值在于其客观性, 当这种分类矩阵被设计出来的时候, 其假定的内容就被揭示出来, 并且相关种类划分的必然的随意性也就很容易被推测出来了, 数据能够被添加并且对无需重新做原始数据就能够应用于新的分析中。

让我们考察一下克鲁克和佳特兰所得出的结论, 然后再分析其弱点。第一等级几乎完全是由绝大多数行为被看作是原猴亚目动物组成的, 其物种成员是夜

行的、生活在森林里的食虫动物，它们大多是个体独居或者成对结伴的生活。值得注意的是，唯一一种在系统进化学上处于较高地位并被列在这一等级中的物种是夜猴，悬猴在夜间出没的特征与其相比只能排在第二位。第二等级用很短的部分描绘了拥有单一雄性的小家系群群体，它是同昼夜交替并且主要以素食为主这样的巨大生态转变相关联的。第三等级和第四等级主要是根据多个雄性对另一雄性的容忍态度以及与其紧密相关的群体大小的特点来区分的，它们全

部的生态学相关性十分贫乏。生活在野外开阔地的陆生灵长类趋向归于第三或第四级，它们主要是夜行的、居住于森林的物种。第五等级不同于第二等级讲述的受一只雄性或两只共同支配基础社会单元(比如阿拉伯狒狒)，它在描写雄性的篇幅和行为的不同点上明显具有与其他等级不同的特征。描写阿拉伯狒狒和狮尾狒狒的单元主要集中在食物和睡觉方面，第五个等级里的所有三个物种都居住在最干燥、荒芜的非洲大陆。

表 26-2 克鲁克-佳特兰第一次尝试将所有的灵长类动物群体分成进化等级，并把这些进化等级与特定物种的生态学进行相关的分析（此表在原书 p523）

	等级 I	等级 II	等级 III	等级 IV	等级 V
分类学					
物种	夜猴 (<i>Aotus trivigatus</i>) 倭狐猴 (<i>Microcebus</i> sp.) 鼠狐猴 (<i>Choriegaleus</i> sp.) 叉斑鼠猴 (<i>Phaner</i> sp.) 指猴 (<i>Daubentonia</i> sp.) 鼬狐猴 (<i>Lepilemur</i> sp.) 婴猴 (<i>Galago</i> sp.)	灰驯狐猴 (<i>Haplemur. griseus</i>) 狐猴 (<i>Lndri</i> sp.) 原狐猴 (<i>Propithecus</i> sp.) 毛狐猴 (<i>Avahi</i> sp.) 黑暗伶猴 (<i>Callicebus moloch</i>) 长臂猿 (<i>Hylobates</i> sp.)	环尾狐猴 (<i>Lemur</i> sp.) 吼猴 (<i>Alouatta villosa</i>) 松鼠猴 (<i>Saimiri sciureus</i>) 疣猴 (<i>Cobbus</i> sp.) 肯尼亚长尾猴 (<i>Cercopithecus ascanius</i>) 大猩猩 (<i>Gorilla gorillb</i>)	恒河猴 (<i>Macaca mulatta, etc.</i>) 长尾叶猴 (<i>Presbytis entellus</i>) 黑长尾猴 (<i>Cercopithecus aethiops</i>) 草原狒狒 (<i>Papio cynocephalu</i>) 黑猩猩 (<i>Pan troglodytes</i>)	赤猴 (<i>Erythrocebus patas</i>) 阿拉伯狒狒 (<i>Papia hamadryas</i>) 狮尾狒 (<i>Theropithecus gelada</i>)
生态学					
生境	森林	森林	森林-森林边缘	森林边缘, 稀树草原	草地或干燥热带大草原
食性	绝大多数昆虫	水果或树叶	水果或叶根茎等	素食-杂食; 狒狒和猩猩偶尔肉食	素食-杂食, 阿拉伯狒狒偶尔肉食
行为和社会生物学					
每天活动情况	夜晚活动	黄昏或白天	白天活动	白天活动	白天活动
类群大小	通常独居	类群很小	小类群, 偶尔大类群	中大型, 猩猩类群大小不固定	中大型, 狮尾狒, 还有可能阿拉伯狒狒类群大小不固定
繁殖单位	已知的成对	单个雄性建立的小类群	多雄性类群	多雄性类群	单雄性类群
雄性在类群间是否走动	—	可能很少	已知的是	在日本猴和草原长尾猴“是”, 其他的未观察到	未观察到
性二态现象和社会角色分化	不明显	不明显	不明显——大猩猩两性在大小和行为上有三态现象; 环尾狐猴体色有二态现象	在狒狒和猕猴中有二态性和角色分化	有二态性和社会角色分化
群体分散情况	划分领域的信息有限	夸耀和标记具有领域性	已知吼猴和狐猴有领域; 大猩猩可能具有类群回避的家园范围	草原长尾猴具有夸耀领域; 其他猴具有回避类群争斗的家园范围; 黑猩猩具有广泛的类群混杂	在赤猴、阿拉伯狒狒和狮尾猴的家园范围, 觅食和休息时聚在一起; 狮尾猴觅食环境贫乏表现类群分散

克鲁克-佳特兰 (Crook-Gartlan) 的分析有两点不足。第一, 它们的关系很脆弱并且不确定, 通过简单的观察就可以证明它。这些问题随着新资料的不断出现而显得越来越严重, 特别是表现在新大陆猴上。悬猴类从第一等级贯穿到第三等级, 并且它们自身在群体大小、性年龄分布 (sex-age distribution) 和地位关系方面的变化都非常大。然而所有的树栖猴在食性上变化小。摩维尼汉 (Moynihan, 个人交流) 新近评论这一群体认为, 他发现几乎根本没有发生生态学上的关联。可能具有重要意义的方面是夜猴保留或者是回归了第一等级, 一种比较简单的状态经常是同夜行习惯相关。与此同时, 蜘蛛猴聚集分散群体的倾向可以解释成对开发食物资源的一种适应。也许——支持者会肯定地说——悬猴类中还存有其他的相互关系, 但是这些与克鲁克-佳特兰的分析不是在一个表达层面上。我们现在说是生态学而不是系统发展史决定了独特物种的社会系统, 这种说法在一些灵长类动物学家中已经变得很时兴, 但是系统发生学的惯性仍继续存在, 并且当比较研究变得更为细致深入的时候, 相当多的研究可能被发现。艾森伯格 (Eisenberg, 1972) 等人指出诸如狐猴和原狐猴这样的马达加斯加狐猴类是以拥有比雌性更多的雄性的群体为特征的, 雌性统治高于雄性, 并且经常分离成全雄性或全雌性的亚群体, 这种情况在其他所知的灵长类动物中是很少见的, 尽管狐猴的大部分社会生态习性还和它们是相同的。斯特鲁萨克 (Struhsaker, 1969) 发现: 非洲猴科动物在社会行为的某些方面具有相似的系统发育的保守性。例如, 在稀树大草原生活的赤猴, 在解剖学上与长尾猴属树栖的长尾猴紧密相关; 它们的社会结构也紧密相关, 所以把它们放在等级 VI 而紧靠阿拉伯狒狒和狮尾狒的等级 V 可能不正确。另一方面, 黑长尾猴在社会行为上很不同于与其同属的其他猴, 尽管实际在生态学上相似。

同样重要的是, 克鲁克-佳特兰的版本中缺少真正的因变量。根据多元回归分析的精神, 它不可能给出正确的程序。根据一种令人满意的因变量去限定社会进化的等级是必要的, 然后在尽可能充分寻找与因变量部分相关的其他变量的证据, 因变量可以是性状或基于若干性状的指数。在克鲁克-佳特兰的研究中, 没有这样的限定变量, 并且从一进化等级上升到另一进化等级时, 这一分析的性状间转换是含混的。

克鲁克和佳特兰似乎要对某些社会性状, 如性二态现象和类群分散的程度当做次要性状; 而另一些作者可能把它们当做主要性状。

在有关这一问题随后的综合研究里, 艾森伯格 (Eisenberg, 1972) 及其同事在纠正其方法的缺陷上更深入一步, 如表 26-3 所示, 这些作者选择的关键性状是雄性动物参与社会生活的程度。这个变量不但能满足其自身, 而且同诸如类群大小、首领系统本质和领域的其他社会性状也合理相关。由于能够比从前的作者获得更多的数据, 艾森伯格等人意识到存在一个中间的社会分类, 即按雄性年龄分群的分类。表现为多雄性社会组织的某些物种实际上并不严格遵循这一分类模式。年轻、弱小的雄性可能只是以一种下属身份被接纳, 经过一段时间后它们或者会接管统治职位或者会离开这个群体。处于这种进化等级中的社会并不包括这些年龄大致相仿的雄性, 结果就使得在狒狒和短尾猴的群体里并不存在能够组成特权联盟和小团伙。

尽管表 26-3 提供的矩阵是比最初的克鲁克-佳特兰方案更有效而且更具启发性的体系, 但性状间的相关受到干扰而减弱。食虫类处于下面的进化等级, 陆生和半陆生的种类依然表现出最为先进的社会组织, 杂食类生物也同样如此。在单一的进化等级中, 根据附加的一些社会性状可能确定次级进化, 并可把这些次级进化与优良小生境的某些方面确定相关关系。因而食叶类比食果类的家园范围要小, 它们更喜欢以单个呼喊或者群体喊叫的方式维持临近群体间的空间。

尽管有关灵长类动物社会进化的生态学分析并没有像其最早的支持者所希望的那样快速发展, 但是由克鲁克和佳特兰所创造的多元回归方法仍旧在正确的轨道上发展, 并且由于通过新数据而带来的变量的增加和丰富就更能让人期待产生新的洞见。同时在观念上也应产生这样一种认识, 即多元回归分析法绝对不能证明因果关系, 它只能提供关于其存在的线索。第二个与之相伴的并将导致一个新飞跃的工作就是关于种群生物学模型的进化假说的构建。这种方法的必要原理在第四章已经给出, 该方法在对社会性昆虫的研究中已经很领先了。基于群生物学的正确的演绎推理有望是对多元回归方法的补充, 这就注定要通过表明参数的存在和不容易通过完全归纳法确认的数学关系来超越它。

表 26-3 由艾森伯格等人(1972 和个人通讯)排列的灵长类社会的进化等级和生态相关[进化等级是根据雄性涉及的程度(每列第一项)确定的](此表在原书 p525)

独居物种	双亲家系	容纳最少成年雄性 ^a (单雄群) ^b	容纳中等数目雄性 ^c (年龄分级雄族群) ^b	容纳最多雄性 ^d (多雄群) ^b
A. 食虫—食果动物	A. 食果—食虫动物	A. 树栖食叶动物	A. 树栖食叶动物	A. 树栖食果动物
树鼯科 (Tupaiaidae)	猴科 (Hapalidae)	疣科 (Colobinae)	疣科	大狐猴科 (Indriidae)
树鼯 (<i>Tupaia glis</i>)	绵顶猴 (<i>Saguinus oedipus</i>)	东非疣猴 (<i>Colobus guereza</i>)	银叶猴 (<i>Presbytis cristatus</i>)	沃氏原狐猴 (<i>Protilhecus verreauxi</i>)
狐猴科 (Lemuridae)	倭猴 (<i>Cebuella pygmaea</i>)	紫面叶猴 (<i>Presbytis senex</i>)	长尾叶猴 (<i>Preshytis entellus</i>)	狐猴科 (Lernuridae)
密氏倭狐猴 (<i>Micocebus murinus</i>)	猴(娟毛猴) (<i>Callithrix jacchus</i>)	尼尔吉里叶猴 (<i>Preshytis johnii</i>)	悬猴科 (<i>Alouatta villosa</i>)	环尾狐猴 (<i>Lemur catta</i>)
大鼠狐猴 (<i>Cheirogaleus major</i>)	悬猴科 (Cebidae)	长尾叶猴 (<i>Presbytis entellus</i>)	B. 树栖食果动物	B. 半地上食果—杂食动物
指猴科 (Daubentoniidae)	暗黑伶猴 (<i>Callicobus moloch</i>)	B. 树栖食果动物	黑掌蜘蛛猴 (<i>Ateles geoffroyi</i>)	动物
指猴 (<i>Daubentonia madagascariensis</i>)	夜猴 (<i>Aotus trivirgatus</i>)	悬猴科 (Cebidae)	松鼠猴 (<i>Saimiri sciureus</i>)	猴猴科
懒猴科	B. 食叶—食果动物	白喉卷尾猴 (<i>Cebus capucinus</i>)	猕猴科	草原长尾猴 (<i>Cercopithecus aethiops</i>)
懒猴 (<i>Loris tardigradus</i>)	大狐猴科 (Indriidae)	猕猴科 (Cercopithecidae)	喀麦隆长尾猴 (<i>Carcopithecus talapoin</i>)	日本猴 (<i>Macaca fuscata</i>)
树熊猴 (<i>Perodicticus potto</i>)	大狐猴 (<i>Indri indri</i>)	蓝猴 (<i>Cercopithecus mitis</i>)	C. 半地上食果—杂食动物	恒河猴 (<i>Macaca mulatta</i>)
B. 食叶动物	长臂猿科 (Hylobatidae)	坎氏长尾猴 (<i>Cercopithecus campbelli</i>)	猕猴科	帽猴 (<i>Macaca mdiata</i>)
狐猴科	白掌长臂猿 (<i>Hylobates lar</i>)	白颊白脸猴 (<i>Cercocebus albigena</i>)	长尾猴 (<i>Cercopithecus aethiops</i>)	黄狒狒 (<i>Papio cynocephalus</i>)
鼬狐猴 (<i>Lepilemur mustelinus</i>)	合趾猿 (<i>Symphalangus syndactylus</i>)	C. 半地上食果动物	白颈白脸猴 (<i>Cercocebus torquatus</i>)	豚尾狒狒 (<i>Papio ursinus</i>)
		猕猴科	兰卡狒猴 (<i>Macaca sinica</i>)	猎神狒狒 (<i>Papio anubis</i>)
		赤猴 (<i>Erythrocebus patas</i>)	D. 地上食叶—食果动物	兰卡狒狒 (<i>Macaca sinica</i>)
		狮尾猴 (<i>Theropithecus gelada</i>)	猩猩科 (Pongidae)	猩猩科
		鬼狒 (<i>Mandrillus leucophaeus</i>)	大猩猩 (<i>Gorilla gorilla</i>)	黑猩猩 (<i>Pan troglodytes</i>)
		阿拉伯狒狒 (<i>Papio hamadryas</i>)		

a 由一个成年雄性组成而容纳其他成熟雄性的单雄群
 b 这是指由成年雌性和其非独立(或半独立)子代构成的基本社会类群
 c 典型地表现出雄性的年龄等级系列
 d 有若干成熟成年雄性和不同年龄等级雄性的类群

邓哈姆(Denham, 1971)所做模型建构中有一个论点虽简洁但却是希望的起点,那就是他强调食物分配是至关重要的参数,他的思路符合当前社会生态

学理论并可以将之进一步扩展。早在本书前面章节里(第3章)就讨论过对食物在空间和时间上的更大预见性促进了物种的领域性进化。当资源密集和很容易

防御且当食物是有限资源时,最适宜采取的策略是双重防御——通过一雌一雄的成对结合的方式。如果环境质量不但可预见而且也处处相同时,那么它的变化就是开始控制一雄多雌,而一雌一雄的趋势就得到加强。后一因素可以解释表 26-3 显示的第一等级“独居”物种(包含高比例的食虫动物)和第二等级“双亲家系”物种(其中大多数或几个全部主要是素食动物)之间的生态学差异。其解释是根据一个合理的和可以检验的假说,即在不同领域,植物在质和量上的变化要小于昆虫在质和量上的变化。相同的假说是与以下事实相吻合的:即食叶动物比食果动物所捍卫的领域要小,而且它们使用更明显的叫声夸耀捍卫领域。较高等的社会等级期望按照霍恩原理(Horn Principle)原则进化,也就是说当食物在空间上成为斑块分布并且在时间上不可预期时,最好的对策是废弃斑块觅食领域和组成比家系大的类群(见第 3 章)。正像克鲁克(Crook)、邓哈姆和其他人指出的那样,这可能就是旧大陆猴和猿在野外拥有更大类群的最终原因。这些灵长类动物生活在斑块食物分布并且不可预期的环境中。如果更进一步的数据揭示出食物项类也是同样分配的话,同样的规则也可以拓展到处于更高社会等级的树居物种。不同于流行概念,热带雨林是具有很强的季节性的。树林中包括某些植物物种的芽、花朵和果实都能成为潜在的食物,它们不仅具有季节性而且呈斑块分布而不可预期。最后,动物的捕食行为担当了进化中无可置疑的辅助作用,迫使物种采取一种或另一种防御策略,并且因此有助于促进它们形成种群规模和组织。

本章的剩余部分,我们将通过考察代表着每一种进化等级的个体物种来评论全部灵长类动物的社会性。既然顺序是按照等级而不是按照系统发育划分的,那么读者会注意到一些奇怪的分类并置现象。例如,类人猿的分布从该排列的一端延至另一端。在社会生物学上多数独居猩猩一定分在原始的原猴类,而各长臂猿分属狨、青猴和新大陆猴。大猩猩因其合理的复杂组织而拥有按年龄分级的雄性群体,但是在等级上它仍然排在黑猩猩的后面,黑猩猩通过其完全合理的标准占据了非人类的灵长类动物进化的顶点。类人猿是这种多元化展示的极端。但是,剩余的每一种重要的系统发生学上的类群都跨越了几个进化等级。

倭鼠狐猴 (*Microcebus murinus*)

婴猴、树猴、鼠狐猴和其他的夜行原猴都是最原始的社会性灵长类动物。因为对该领域内的动物进行研究会有很多困难,所以有关这一物种的绝大多数数据都是零散的并且无法定论。非常感谢彼特(Petter, 1962)和 R. D. 马丁(R.D.Martin, 1973)关于种群结构及其行为方面所做的工作,这使得倭鼠狐猴作为最低等进化等级的范式得以清晰地呈现出来。倭鼠狐猴是最小的,也是在马达加斯加所有的原猴中分布最为广泛的,整个海岸的森林地带几乎都能看到它们的身影。它完全是夜间活动,白天主要是在灌木丛中或树洞中用于树叶垒成的巢里度过。虽然主要是树栖生活,它也会下到地面上,在成堆的树叶间隙中寻找食物。倭鼠狐猴几乎是所有已知的灵长类动物中最杂食的,它的食谱包括很多种树的果实、花朵、树叶、小灌木和藤苗,它还吃昆虫、蜘蛛,甚至是树蛙和变色龙,可能还有软体动物。它独特的进食方式在于用自己的门牙旋转啃食,并从树洞中收集赖以生存的树液。后面这个习惯,倭鼠狐猴和最小的新大陆灵长类动物——矮狨有些相近。

可能是由于食谱过于广泛,倭鼠狐猴的家园范围很小,直径只在 50 米以内。假设捍卫领域的一些形式是合理的,这个范围就呈现出排外的趋势,至少在同性之间是这样的。彼特把一些个体同时放进同样小的圈子里,它们可以和谐相处。但是,一旦其中一个首先占领了这个空间,它就会攻击所有的后来者,甚至在和谐相处的圈子里,当雌性进入发情期时雄性之间也会互相攻击。

马丁的数据显示这些物种是分散成定域化的种群核心,每一核心都是以四个雌性和一个成年雄性为特征的高密度核心。在马达加斯加的曼德那(Mandena),这些核心生活在含高比例的、为它们喜欢吃的两个树种区内。由于出生时性比例为 1:1,所以雄性要么迁出,要么就会过早地夭折。实际上,多出的雄性发现集中于核心地带的边缘地区。雌性常常成组地筑巢,显然是为了交配并饲养幼仔。在 1968 年,每个巢穴中雌性的数量是 1~15 只,中位数是 4。当雌性处于发情期时,它们经常与单一的雄性为伴。当雌性过了发情期,雄性之间明显变得彼此更加宽容,有时甚至

两、三只雄性聚集在同一只雌性的巢穴里。马丁认为雌性组群常常是母亲或姐妹。然而，儿子倾向于在栖息地外围，在那里它们等待机会进入核心成为首领和成为繁殖雄性。公共筑巢可能是巢穴位点数目有限的结果，或许是通过亲缘选择进行的。在任一情况下，倭鼠狐猴仍看作是本质上的独居动物。巢内没有存在有组织的社会生活的证据。同样重要的是，倭鼠狐猴也完全靠自己搜寻食物。根据查尔斯·多明尼克(Charles-Dominique)和马丁的记载，类似的社会模式也存在于生活在非洲西部的矮婴猴(*Gallago demidovii*)。

倭鼠狐猴的通讯系统并没有很好研究。彼特所做的初步发现揭示了它们保留着丰富的声音信息储存库，这些声音包括成年者防御时的喊叫和幼仔痛苦的叫喊。它们之间的化学通讯仍然很明显。当进入一个新的领域时，成年者会用脚在树枝上涂抹尿液，在雌性的发情期，雄性也会用特殊的生殖分泌物去标示其领域。

猩猩 (*Pongo pymaeus*)

直到最近才知道猩猩就是我们知之甚少的大猿，即是在野外很少见的在苏门答腊和婆罗洲雨林中的神秘“老人”。戴维·霍尔(David Horr)、P·S·罗德曼(P.S.Rodman, 1973)和麦金农(J.R.Mackinnon, 1974)完成了深入细致的研究。罗德曼和他的助手花了1 639个小时的观察时间，在这一过程中他们认识了11只猩猩。他们可以在连续几个小时或几天持续工作并穿过几乎是人迹罕至的婆罗洲库泰(Kutai)保护区的森林跟踪其目标。

正如猩猩罕见的体型所证实的那样，它们擅长栖于树上，主要依靠手臂在雨林中从冠木丛到附近的地面做各种不同方位上的移动穿行。尽管主要以吃果实为主，它们也会进食一些树叶、少量树皮和鸟蛋。它们的自然种群密度按先前的统计是每平方千米0.4个个体或更少。在婆罗洲库泰保护区，包括留在亚洲的一些最少被打扰的低地栖息地，罗德曼(Rodman)发现其密度接近每平方千米3个个体。核心的组群由雌性及其后代组成，有时也伴有一只成年雄性。单独的雄性很常见，但是未成年的猩猩和成年雌性都只能在很少的情况下才能单独遇到。猩猩的组群规模很少超过4只。在库泰保护区，记录了以下7个类群：成

年雌性 + 幼年雄性；成年雌性 + 幼年雌性；成年雌性 + 不明性别幼儿；成年雌性 + 青年雄性；青年雌性；成年雄性；成年雌性(译注：原文此处重复了一遍“成年雄性”，疑为笔误，改之)。偶尔这些类群相遇会形成次级类群，其中最大的组包含着6个个体。两个类群暂时组合在很多情况下看起来似乎都是基于血缘关系。其他的则是因为被共同的果树吸引，这样聚在一起的都是被动的组合。家园范围的广泛交叉，促进了相互之间的联系。

猩猩的社会可以被看作是组成松散的分裂—聚合结构，这在黑猩猩那里将得到引人注目的阐释。但是这种形式只是基本的，在绝大多数其他方面猩猩则非常接近于诸如鼠狐猴那样的独身的原猴。特别是，雌性趋向于聚集，而雄性则仅仅只是为了交配才和雌性在一起。当未成年的雌性成熟时，它们便会慢慢地离开其母亲的家园范围。雄性也会离开，并在建立自己家园范围之前会在外游荡很长一段时间。

猩猩中的社会相互作用相比于其他类人猿在种类上要少也简单得多。事实上，它们主要局限于母亲和后代以及同成年的雄性和雌性的短暂相遇。社会内的挑衅行为很少出现，在研究数据里没有观察到类似的首领等级系统。在库泰保护区的长时间观察期间，罗德曼和他的合作者只记录了一个彼此公然敌视的实例——当时是一只成年雌性在一棵果树上驱赶另一只猩猩。

绝大多数独自游荡的成年雄性，很可能是在雌性的附近嬉戏游荡。尽管没有观察到直接的证据，但有一些间接的证据显示性内冲突是存在的。性别的二态性得到了很大发展，雄性比雌性在体积上平均大一倍并拥有可扩展的声带。雄性用他们的声带传递“长长的叫喊”，这种大声地、嘶哑的尖叫，人们在一千米以外就能听到。他们大多数是在与其配偶短暂分开的时间内大声喊叫的，其作用看起来似乎是要重新建立联系。当雄性与雌性在一起时雄性偶尔也会叫喊。因为这种叫喊的夸耀显然是为了远距离通讯，所以它的第二个功能可能就是驱逐对手。最后，很明显的是，与一只雌性为伴的绝不会多于一只雄性。

暗黑伶猴 (*Callicebus moloch*)

伶猴是小型的卷尾猴，它们一般分布于亚马逊河

—奥利诺科河流域的雨林地带。暗黑伶猴（是现存三个物种中被研究得最为充分的）具有我们熟悉的最为简单的一种社会形式。它与许多其他的卷尾猴共处一个进化等级，其中包括倭属（*cullithrix*）的“典型”猿类、戈尔迪猿（*Callimico goeldii*）、倭猿（*cebuella pygmaea*）、棉顶猿（*Saguinus oedipus*），以及悬猴科中的夜猴（*Aotus trivirgatus*）和僧面猴（*Pithecia monachus*）。在旧大陆中，长臂猿和合趾猿也出现了同样的基本组织。

暗黑伶猴在灵长类动物中体型较小，大概除去尾巴只有 280~400 毫米长，体重也仅有 500~600 克。它比较喜欢低森林树冠层、灌木丛和树丛，并可以在其中飞快有力地奔跑和跳跃。偶尔它也会在陆地上进行一些短途旅行。在哥伦比亚的巴尔瓦斯科（Hacienda Barbascal），梅森（Mason, 1971）发现了由一对配偶和一两只未成年后代组成的类群。这些类群分布得非常密集，每一个家系占有大约直径只有 50 米的领域，而且领域被严密地防御着。在一些通常的场合下，尤其是在清晨，各个家系通常是在领域的边界相互对峙，相互夸耀，但不会有明显的身体接触。

暗黑伶猴家系中的凝聚力是非常强的。其成员在一个亲密的类群中一起寻找食物并经常会有身体上的接触。尾巴捻缠在一起（如图 26-2 所示），通常是当它们在一起休息时传达的一种亲密的信号。梅森（Mason）还描述了在大的野外圈地中相互结识的两性间结合的情形。最初，两性之间在接触陌生者时都非常谨慎小心，但是雌性会表现得更加强烈并更为谨慎。但这种结合一旦最终达成，就是一生一世，雌性就会表达出更加依赖的迹象。这种结合的破坏会对它们的心理因素产生不利的影响，伶猴（不同于群居的但组织松散的卷尾猿类，如卷尾猴和松鼠猴）就会因此变得沉默并孤独地生活。仅有一小部分幸存者能活过几个星期。

青猴的通讯系统惊人的发达（Moynihan, 1966）。除了嗅觉和触觉信号外，它们还有较为广泛的视野。在动物界中，其听觉信息储存库是最为不同的。仅仅为了将伶猴的音调用语言表达出来，莫伊尼汉就几乎用尽了所有的有关英语词汇：口哨声、咕咕叫、唧唧叫、呻吟声、共鸣叫声、发颤声、打气声、吱吱叫、咯咯叫和呜呜声。这些声音和其间过渡的一些声音又能单独的或将其中一个到三个声音进行组合就可以

产生几乎无穷无尽的歌声集合。这些信号还可根据性质和强度上的变化而发生变化，并且还能由于背景的改变而发生变化。明显相同的一个意思可以不止用一个短语或歌声来表达，并且听觉要素还经常与触觉和视觉系统联合起来。在图 26-2 中显示了一个合成的活动以用来展示领域防御和其他攻击信号。

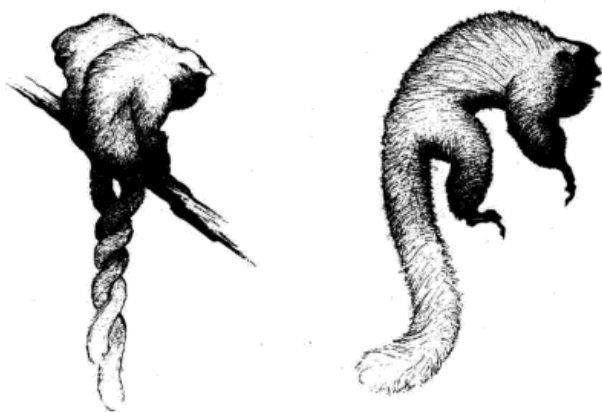


图 26-2 以一对配偶为基础社会的、类似于绒猴属黑青猴的通讯。图左边的一对配偶把尾巴缠绕起来，这是一种普通的触觉通讯方式。在图右边的成年猴呈现了“弓形姿势”，还是一种挑战行为。四肢腾空离开栖木并向下悬空，张嘴突唇，皮毛竖立，尾巴弯曲有时还伴有前后鞭打的动作。这种弓形姿势经常伴随着声音上的变化（莫伊尼汉，1966）。

怎样解释暗黑伶猴的这种扩展的信息储存呢？莫伊尼汉假定：这是缘自它拥有的非同寻常的狭窄而专一的“听觉小生境”。在这物种的周围有鸟类和其他猴（像卷尾猴和吼猴），它们会发出不同的颤音、咕咕声、口哨声及其他一些或多或少的类似于暗黑伶猴的声音。暗黑伶猴通过“解密”这些声音并随之充分利用它们，再加上视觉和其他形式的活动，就能极大地限制其周围物种的通讯联系，即使身处再嘈杂的森林中也能确保自己通讯的安全。莫伊尼汉还相信黑青猴受到捕食的机会相对较少。如果这是真实的，那么对抗大声吵闹的频繁通讯的逆选择就会减少，从而听力系统就可向其最高的潜力水平发展。用莫伊尼汉的话来说，该系统可很好地作如下表述：“在特别有利的环境下，通过物种专有的（也许是‘先天的’）语言所能达到的最大精细化和最大复杂化的系统。”这个假设向我们提出了一个新的并且有趣的挑战，而且暗黑伶猴的例子也表明了我们大体上在多大程度上了解了新大陆灵长类动物通讯的含义。

白掌长臂猿 (*hylobates lar*)

长臂猿的六个物种以及同其密切相关的合趾猿 (*Symphalangus syndactylus*) 是大猿中体型最小的猿类。以白掌长尾猿为例,因为它是最常见的并是这个类群中被研究得最充分的物种,该类群在社会行为上与暗黑伶猴和其他的单配新大陆灵长类具有明显的趋同性。白掌长臂猿分布于印度支那以西至湄公河,向南至马来半岛和苏门答腊岛。其习性为树栖,大约有 90% 的活动都是依赖其长臂吊在树杈上进行的。它更喜欢有茂密树阴的森林,在那里它们可以很快地从一棵树窜到另一棵树上。尽管它们体内的大量液体都是通过食用水果和舔食雨后的树皮和树叶获得的,但在行进时偶尔也会下降到较低的灌木丛中和地面的溪边去饮水。因为维持它们的单配,两性在外形和大小上相似,体重范围在 4~8 千克之间。长臂猿群领域的防御范围在 100~200 公顷之间(Ellefson, 1968)。

我们知道的大多数关于长臂猿的社会行为仍然来自于 C·R·卡彭特 (C. Ray Carpenter) (1940) 在泰国附近的基麦 (Chiangmai) 所做出的经典的野外研究。卡彭特组织了一支成员完备的探险队,其目的就是为能够长时间地跟踪长臂猿。他运用录音设备进行了最精确的关于灵长目动物在自然条件下声音通讯的研究。为了跟踪研究历史,应当注意卡彭特的一个助手 S·L·华西本 (Sherwood. L. Washburn), 当时的一位研究生。沃什伯恩后来加入了在伯克利的加利福尼亚大学的研究工作,在那里,独立于在哈佛大学的 S·A·阿尔特曼 (S. A. Altmann) 和日本猿类中心的科学家们,在 20 世纪 50 年代对灵长类社会行为野外研究的复苏起到了至关重要的作用。

卡彭特发现白掌长臂猿的社会就是其家系。在一个家系中一般会有六个成员,一对配偶和四个后代,偶尔还会有一只年老的雄性。有时也会在森林中看到单独的个体,显然它们或者是年长的个体或者是年轻的成年个体继续在寻找配偶并建立其领域。一个家系紧密地生活在一起,它们间的首领等级系统关系在这里已经很微弱或完全消失。雌性在领域防御和性交前的两性行为上与雄性处于同等地位(参见 Bernstein 和 Schusterman, 1964)。母亲照顾幼儿,在它们很小时允许它们偎依在腹部,喂养它们并同它们玩耍,教

导这些年轻的小家伙直到它们能够独立出行。雄性与这些幼儿的关系也非常密切,它频繁地帮它们做检查。处理及一些清洁工作。它们经常会有一些玩耍的集会,在这期间年轻的长臂猿可以冒充挑衅者。当一个年幼的长臂猿发出报警呼叫时,雄性会迅速从树那边跳跃过来帮助它。当非成熟猿间玩耍过激时,成熟雄性有时会加以阻止。在由卡彭特收集的一群圈养的黑掌长臂猿中,一只独身雄性收养了一只小的幼猿,此后在一天的大部分时间肯定就像母亲一样照顾这个小生命。这个观察说明了不仅在正常情况下幼猿有父亲的照料,一旦母亲生病或去世后,雄性也会担负起母亲的职责。

关于长臂猿新类群的起源在自然界中还从未被观察到过,但它能可靠地从其生活环境中推衍出来。正如伯克森 (Berkson, 1971) 等已注意到的,年轻的长臂猿处于青春期时会变得富有攻击性,靠得很近的成年个体间相互仇视。年轻的成年长臂猿有被驱逐的倾向,尤其是在进食的时候。这可能是因为父母和年轻的成年长臂猿之间的关系变得摩擦不断,这就迫使后代开始离开去组建自己的家系。卡彭特观察到一对这样的配偶,可能它们处于一个乱伦的阶段,尽管它们的性别和血统不能够查清楚。它们在所有的时间里都保持亲密的关系,并且常常远离家系中的其他成员。伯克森及其同事在室外圈养地也观察到在一群陌生长臂猿中形成配偶的情况。

长臂猿家系遵循一套精确的每日活动周期表,这可从卡彭特在基麦的观察数据总结出来:

1. 黎明 5:30—6:30: 醒来。
2. 6:00—7:00 或 8:00: 和邻近的长臂猿家系相互喊叫并参加一些日常的活动。
3. 7:30—8:30 或 9:00: 在领域范围内行进。
4. 8:30—11:00: 进食。
5. 11:00—11:30: 走到一个地方午休。
6. 11:30—2:30 或 3:00: 伴有一些玩耍活动和其他一般活动的休息,特别是在年轻的长臂猿中。
7. 2:30—4:30 或 5:00: 进食并在领域内活动。
8. 5:00—5:30 或 6:00: 直接到达过夜的地方。
9. 6:00—太阳下山: 准备睡觉。
10. 太阳下山—黎明: 睡觉或至少安静地休息。

长臂猿并不筑巢,但它们选择茂密的树的顶部和它们领域的中心地带以作为“居所”。

长臂猿的通讯频繁而复杂。它们的修饰主要由手、脚和牙齿来完成,这是其社会生活很显著的一部分。个体通过左手掌心朝外的姿势来诚邀其他的成员为它们修饰,这时它们会将其手臂举至或超过肩膀和头。它们也会发出具有邀请特征的呼噜声来代替吱吱声。在真正的修饰期间,会伴有嘴角收回现象。(Andrew, 1963)。卡彭特运用他的声音录制设备能够区分出自由分布在奇恩玛地区长臂猿的九种声音。其中最引人注意的是庆祝领域的喊叫,它可以传到几千米以外的地方。在两性的成熟者中,尤其是雌性中,会发出轻蔑的叫嚣声并带有音调的变化,同时提高幅度并加快速度。叫声到达顶点后,会忽然减少两个到三个音调而至较低状态,整个叫声用时 12~22 秒。雄性也会采用一种简单形式,但它只用前半部分的叫声,一遍又一遍地反复。当家系被猎人或潜在的敌人所惊吓时也会发出同样的叫声。当群队中的一个成员离队时,长臂猿会发出特殊的召集或寻找的喊叫,在队伍行进期间会发出喋喋不休的声音和咯咯声来统领其他成员前进。在表示欢迎、玩耍和在对类群内其他成员不同程度的各种恐吓期间,它也会利用其他的叫声、相关的姿势及面部表情。

披肩吼猴 (*Alouatta villasa*)

吼猴属的吼猴是新大陆猴中最大并且也最引人注意。披肩吼猴在文献中常指作篷毛吼猴 (*A. palliata*),这是其同种异名。这一物种是该属五个物种中分布最广的,它们分布在从穿过中美洲的墨西哥海岸森林到南美洲的太平洋海岸森林,向南一直到达赤道地区。这个物种具有特殊的社会生物学意义,因为其个体具有很高程度的容忍力从而使得其可能形成大的多雄社会(在自然界可以是由相同年龄也可能不是相同年龄组成)。从这方面看,这个物种与狐猴趋于一致,同时也与猕猴和许多其他猕猴科的物种一样。披肩吼猴和它的同类也因其每日的大声吼叫而闻名,雄性通过这种吼叫将各群行进的队伍分隔开。卡彭特(1934, 1965)在巴拿马对这个物种进行了初始的研究,直到现在这些基本结论也还没有改变。生态学上和行为学上的重要数据是由科莱斯(Collas)和索斯威斯(Southwish, 1952),阿尔特曼(Altmann, 1959),伯恩斯坦(Bernstein, 1964),奇弗斯(Chivers, 1969)

和艾莉森·理查德(Alison Richard, 1970)补充的。

披肩吼猴是美洲热带森林动物中给人印象最深刻的。成年的体重超过 5 千克,非常强壮,它们的头向下朝向肩部并呈弓形姿态。除了深色的脸以及手掌和脚板以外,长长的黑毛覆盖了全身。膨大的喉部是为了远距离的叫喊而特化的一部分。两性的二态现象已很明显,雄性要比雌性重 30% 并且喉部的突起也较大并覆盖有胡须。

依灵长类标准,披肩吼猴的类群是很常见的。1932—1933 年间卡彭特在科罗拉多的巴罗岛上对群体进行调查时它的数量就已经或者接近饱和状态,类群中包括 4~35 个成员,其中位数是 18 只的个体按性别和年龄分配如下:3 只成年雄性,8 只成年雌性,530 4 只青年猴和 3 只幼儿。在 20 世纪 50 年代早期,一场灾难性的黄热外寄生流行病(yellow fever epizootic)使类群大小的平均数减少了一半,由此成年雄性的数量平均下降到 1 只。10 年后,在数量和最初的性别—年龄分配上几乎又恢复到原来的水平。因此当一个物种处于非同寻常的环境时,作为总体就会根据群体的密度使类群在多雄和单雄组织间进行交替。单独的雄性偶尔会在树顶上相遇,显然它是在从一个类群到另一个类群的迁移过程中。这些雄性随猴群一起生活数天,承受着恐吓和排斥,直到最后被猴群接纳。类群增加的过程并不知晓,但它可能是由基本的类群分裂构成的。

各吼猴群都是领域性的,但各群间相互驱逐的方法却是罕见的。每天,邻群间的雄性会都时常相互吼叫,特别是在早上。这些雷鸣般的声音是美洲热带森林动物发出的最响亮的声音,它能够传播一公里甚至更远的距离。它们在表面上有足够的的能力保持各猴群的空间。奇弗斯观察到了两个猴群,在每天觅食期间它们的叫声会随着对方的靠近而增加,随着撤退逐渐降低。因为类群在领域边界相遇时它们不会像暗黑伶猴一样进行威胁和争斗,所以它们领域的范围在某种程度上是重叠的。然而,像科莱斯、索斯威斯和奇弗斯曾经引证的那样,随着成员密度的增加,这种重叠会逐渐地减少。随着黄热外寄生流行病的流行使重叠面积增大。随着密度的反弹,重叠面积会逐渐减小,直至物种防御领域边界不再通过明显的冲突为止。如果说这种喊叫声使人类观察者的耳朵都难以承受的话,那么说明它们的防御方法是行之有效的。

猴群内部的冲突并不常见。一般是以露出牙齿和咯咯的叫声作为信号，但几乎没有真正意义上的争斗。雌性之间的挑衅行为就更少了；在一个历时数百小时的观察中，观察者没有看到过一次明显的敌对行为。它们的等级地位相对来说很不明显，因为这一原因以及识别成体年龄的困难性，我们目前还难以确定：这些猴群是由一个年长的雄性首领控制的呢，还是有多个地位高的雄性控制的（J. F. Eisenberg, 个人通讯）。根据主要的外在表现，后一种情况似乎更有可能。雄性在保护幼仔的合作上是很密切的，并且它们对在分享发情期时的雌性上也并没有表现出敌意。

异体修饰现象在这里很罕见。这一统计上的估计支持了如下假说：行为功能在很大尺度上是一种安抚策略，因此在灵长类动物中，有组织的社会攻击性越少，其成员相互修饰的需要就越少（参见第9章）。猴群内通讯主要依靠声音。领域内雄性的吼叫及雌性像猎狗一样的咆哮，都是在看到人类或更巨大的食肉动物时发出的报警信号。其余的信息贮存库在丰富性上是可与大多数其他新大陆灵长类相比拟的。一些特定的声音可以用来在树丛中引导猴群前进，用来提醒猴群在陌生状况下提高警惕，用来邀请同伴一起玩耍，当幼仔迷路时会哭喊着发出求救帮助；当幼仔摔倒或分开时，母亲也会以一种很有特点的方式哭嚎。

环尾狐猴 (*Lemur catta*)

在马达加斯加岛由狐猴属 (*Lemur*) 构成的五个物种的真狐猴代表了原猴亚目社会进化的顶峰。因此，它们提供了另一种自然试验，其进化级可以与卷尾猴和长尾猴 (猿) 的较高进化级相比较。环尾狐猴的编年史家艾莉森·乔利 (Alison Jolly) 是如下描述其表现的。“其皮毛是光亮的淡灰色，面部由白黑两色组成，尾巴有大约 14 道黑白相间的环纹。它的鼻子、手掌、脚板和生殖器上的皮肤是黑色的。你对一群环尾狐猴的第一印象就是一条条从树枝上垂直悬挂下来的尾巴，它们就像具有大量绒毛的并带有条纹的毛虫。随后 (具有一定困难)，你可看到具有明、暗斑块的弓形灰背，黑白斑脸和琥珀色眼。在这个时候，如果这群猴不认识你，首先，它们会彼此发出嘀嗒声，然后是它们将包围你并发出高声的、愤怒的咆哮。这猴群面对 20 只粗野小猎狗的狂吠而发出嘀嗒

声和咆哮声能长达一个小时之久。”这些猴在性别上的二态现象很不明显，雄性比雌性头部稍大、肩膀稍宽。观察者发现也很难区分狐猴个体间的差异，而这一点在类人猿和更大的猕猴身上是很容易区分的。

环尾狐猴生活在马达加斯加岛南部和北部的干燥地带以及混合的落叶性森林中。它是这个属中最具有陆栖性的动物，地面生活占整个时间的 20%，超过了与其在生态上类似的原狐猴 (*Propithecus verreauxi*) 的 3 倍并几乎与“陆生的”狒狒一样多。但是它也从不会离树林太远，并且可以在几乎没有警告的情况下做这些短距离跑动。这种狐猴以素食为主，只吃某些树种的叶、果、种子和一些地表植物。它们严格遵循每日的有规律的活动。猴群在黎明前开始骚动，一般不超过上午 8:30，具体的时间要依靠具体的温度和天气情况而定，然后猴群开始晒太阳、觅食和活动。通常情况下，在早晨会有两支长长的行进队伍，第一队是走向较低植被层的觅食地点，而第二队是去午休地。在下午继续闲游和觅食后，猴群返回食物树上。这种同一路线的趋势会持续四天，然后会转移到家园范围的其他部分重复上述活动。

像在科罗拉多的巴罗岛上的绒毛吼猴一样，乔利在 Berenty 保护区中的狐猴数量在几年的时间里在类群构成和领域占有方面都发生了明显的改变。在 1963—1964 年间有两个猴群，分别由 21 和 24 只个体组成。成年雄性和雌性在数量上相等，并且它们的整个群体在未成熟个体和幼儿的数量上都是相当的。两个或者更多的下属雄性形成了“雄性俱乐部” (drone club)。在行进中它们落在主要类群的后面，喜欢独自觅食和午休。猴群间彼此回避并几乎各自占有专有领域，所以争斗很少发生。在 1970 年同一群体分为 4 个猴群，每类群平均成员数是 1 个 (成年和年轻狐猴)。现在家园范围广泛重叠，它们按时一起共享食源和水源。冲突和争斗更加频繁了，但下属的雄性俱乐部成员经常会落后很远且不在视野范围内。乔利 (1972b) 认为这些变化都归因于当年或者更多的歉收年，可值得利用的空间有限，因此迫使猴群组合到一起。然而，观察到的猴群的细分现象并不能很容易地以这种方式解释。

环尾狐猴社会是富有攻击性的组织。攻击形式可以从简单的视觉仇视和殴打发展到全方位的“跳跃攻击”，在最后一攻击期间，它们有时用其长长的下伸犬

齿彼此戳咬对方。成熟的雌性支配着成熟的雄性，这与普遍的灵长类模式正好相反。雌性的等级系统是松散的，至少有一部分是非过渡的，而雄性的等级系统是严格线性的。在 4 月繁殖季节雄性之间的争斗达到了顶点。然而奇怪的是，雄性的地位并不能影响接近发情期的雌性。乔利看见 1 只雌性连续与 3 只雄性交配，而 1 只下属雄性在所观察的 6 对配偶中就与其中的 3 只进行了交配。也许雄性的地位决定着：哪些雄性可与猴群相处较长时间，而哪些雄性在短暂的繁殖季节能持续留在群体内。在行进队伍中，成年个体轮流充当领导者。偶尔队伍会分成几个部分向不同的方向运动，直到某些猴发出大声的集合信号。

环尾狐猴与旧大陆猴和猿在通讯系统上具有某些相似的地方，而在其他方面则存在明显不同。玩耍的方式得到了较好的发展，体现在绝大多数是在未成年者之间的模拟争斗。修饰也是相互作用的一个明显的方式。但与众不同的是，修饰发生在配偶之间并且与其他等级个体毫不相关。化学通讯比旧大陆猴和猿有长足的发展，并主要用于发生攻击冲突时。雌性和雄性都用生殖器分泌物标记小的直立枝条。它们用前肢支撑倒立，然后用后肢在尽可能高的高度内抓住枝条并在短距离内上下摩擦其生殖器。雄性也使用前掌做标记，通过用其前臂表面与枝条摩擦从而把气味分泌物抹在枝条上。各种腺腺（在雄性胸部多）和前臂上的各器官也会产生有香味的物质（参见图 26-3）。雄性将前臂腺靠着胸腺，以混合其分泌物。在攻击发生时，它的尾巴反复在前臂间托起并在空中摆动，目的是让气味飘到对手那里。当雄性间发生大规模的攻击时就会产生大量的化学、视觉和声音信号。它们经常把分泌物涂抹到尾巴而发动冲突，有时甚至会导致一场壮观的“臭气战”：

同时一只环尾狐猴凝视着另一只猴。它的上唇向前向下以掩盖其犬齿，并稍至下颌以下。这就使狐猴嘴的前部呈四方形，外观就好像猎狗的两片喇叭唇；但其唇是绷紧的，不能像猎狗那样下垂。这一动作可能使鼻孔张开。当标记唇时，它可能发出尖叫声或咕噜声。然后它用四肢站立，尾巴在背上呈弓形，其末端正好在头部上方。它在垂直平面上猛烈地摇动尾巴，使气味飘向前。尾巴的摇动直接对着正好在它们前面或 3

米外的另一只猴……一场臭气战是长时间两个雄性间指向对方的一系列的手掌标号（palmar-marking）、尾巴记号（tail-marking）和尾巴摇动。这两只猴相距 3~10 米之间。第一只猴做了上述一系列标记动作后，第二只接着做同样的动作，偶尔它们尾巴的摇动会同时进行，两个弓形的背和互相对应的尾巴就像一个纹章学（heraldic）图案。攻击性较强的雄性会逐渐向前移动，另一只则后退，尽管它们不会一跃跳到对方的位置，但却经常跳到对方的范围内与其接近并相互排挤（乔利，1966）。

环尾狐猴其余的信息贮存库主要是由带有丰富的视觉信号的声音混合而成的。其功能分类与卷尾猴和长尾猴的类似，但许多特殊行为却是其独立进化的结果。

阿拉伯狒狒（*Papio hamadryas*）

阿拉伯狒狒，也称为神圣狒狒，是一种大型的、白天活动的并几乎是专门陆栖的长尾猴。它分布在穿过干燥的热带稀树（金合欢）大草原和红海口周围的草地——阿比西尼亚的东部、索马里的南部和阿拉伯的西南部。因为阿拉伯狒狒广泛地和橄狒杂交，所以 534 有关它们是否拥有完全独立物种的地位（*Papio hamadryas*）或仅仅是构成了一个局域亚种（*Papio papio hamadryas*）是存在疑问的。尤其是考虑到它具有独特的明显的形态学性状，前一种看法似乎更合理。阿拉伯狒狒面部肥胖，脸色呈桃红色而不像在其他所有狒狒中的呈黑色。雄性在体积上是雌性的两倍，它们的外貌因许多弯曲的灰色鬃毛而非常醒目。这种二态性与狒狒的行为特征相关，这使得该物种独特而有趣：成年雄性对雌性拥有极度的统治权，雌性被强制在一个永久的配偶群中。这种关系的确定影响了其社会组织的各个方面。

阿拉伯狒狒的社会生物学是由汉斯·库默尔（Hans Kummer）用历时超过 15 年的时间通过辛苦研究而建立的；他首先是通过捕获的狒狒，然后是在衣索比亚地区对野外狒狒进行研究（特别参见库默尔，1968，1971）。该物种完全是社会性的。在它活动范围内的相当大部分地区里在经过历时几个月的观察

中只看见了一只单独的个体（一只成熟雄性）。阿拉伯狒狒组织的独特性，可以通过与其他种类狒狒“常见的”系统进行比较而得以更好地理解。獼狒社会的基本单位，如德沃、霍尔和其他人所指出的那样，是类群（*group*），即多个雌性、后代和多个雄性的集合体。除了母亲及其子代外，没有其他明显的组织形式存在，至少在热带稀树大草原的群体中是不存在的。雄性组成了首领等级系统，类群由优势雄性的“核心

等级系统”控制，这些雄性防御时彼此协作并控制着下属。接近雌性在很大程度上是由雄性地位决定的，并且绝大多数都发生在发情期。相反，阿拉伯狒狒的雄性持续地长久地占有雌性，并且形成三个水平。基本的社会元素是一雄单位（*one-male unit*），由一个成熟的雄性和永久伴随它的雌性配偶群组成。有限的几个一雄单位组成一个队（*band*），这一队中的成员在一起觅食，并在抵御其他群队保卫食源时相互协

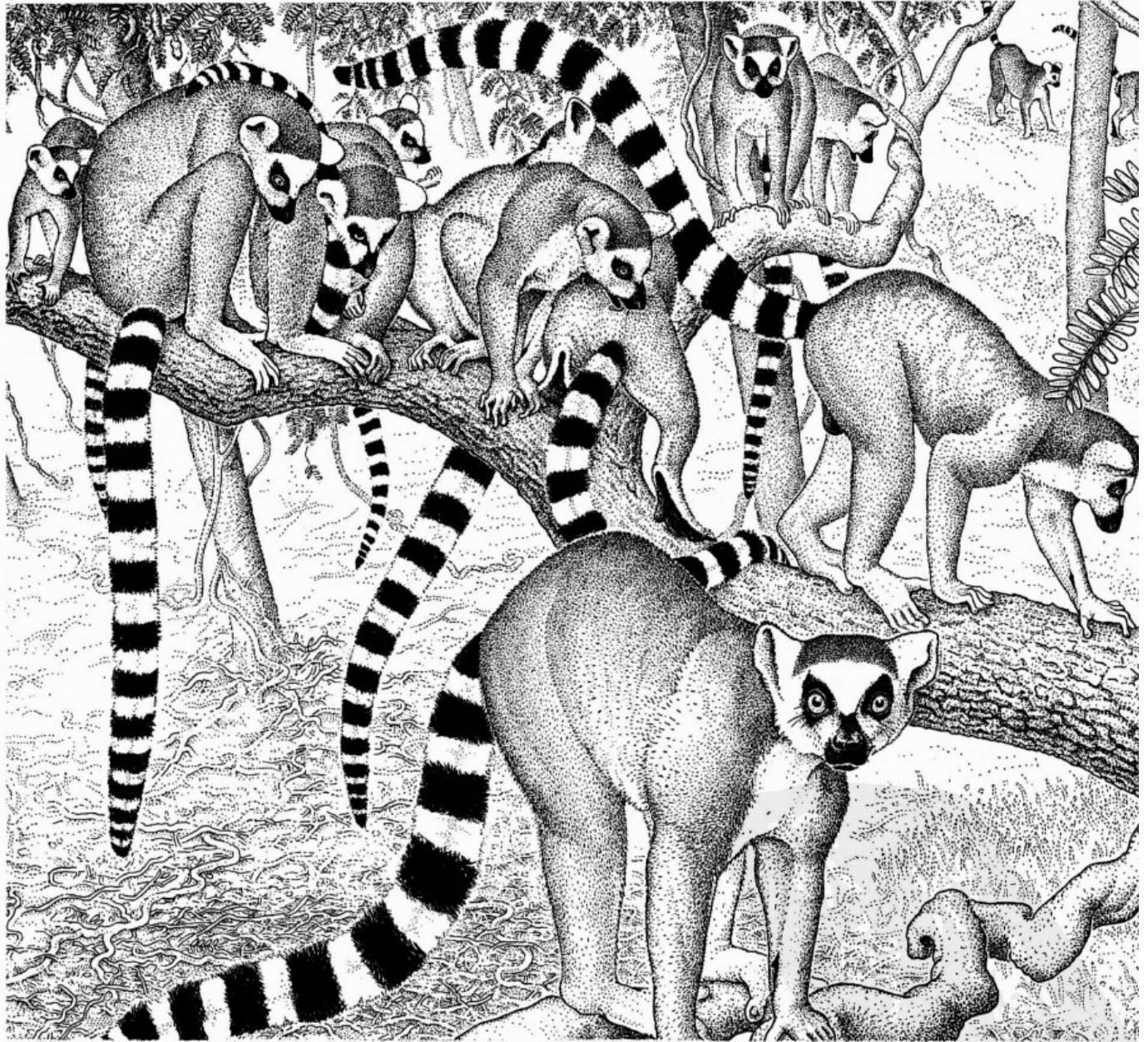
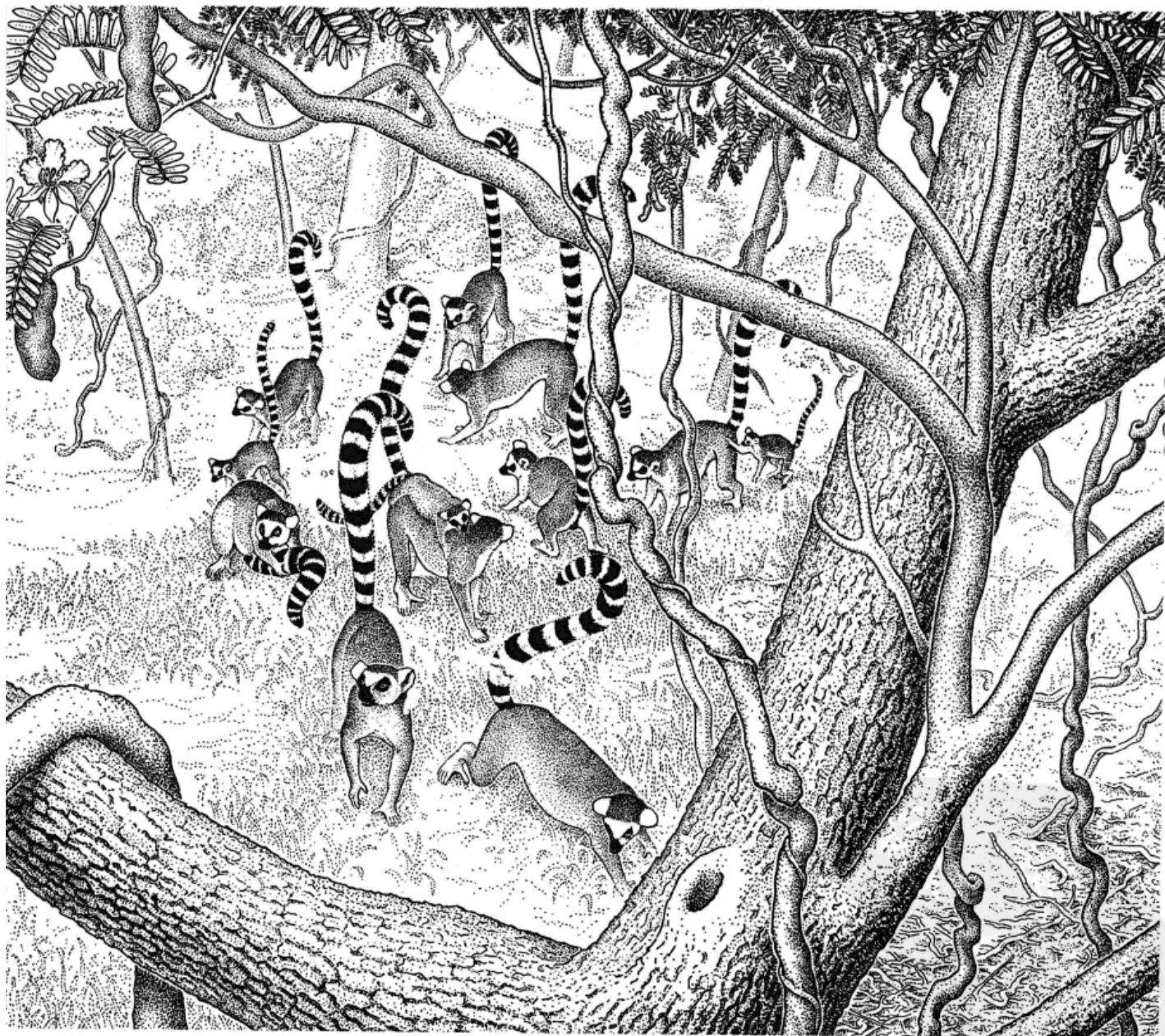


图 26-3 在马达加斯加岛的玻因提（Berenty）保护区，两群环尾狐猴相遇的情景。生境是一个河畔的森林走廊，图观察者，其前臂腺在左前臂的内侧明显可见。其后面的第二只雄性开始朝向另一群猴的方向沿着树干向下移动。在它正后边和前边的两只成年猴认出了树上的猴群并朝着它们的方向怒视着咆哮。在这群中的一个雄性，将它的尾巴贴到前臂腺处”中的两只下属雄性尾随着第二个猴群（Sarah Landry 绘图，根据 Alison Jolly, 1916 和个人通讯）（此图在原书 p532/

作。这些群队晚上轮流在睡觉的岩石上度过，这时彼此间或多或少是友善的。这个睡觉单位，群（troop），在区域内多达 750 个个体（这种适合的遮蔽所是非常罕见的），而一般情况下只有 12 只。最后，单身的雄性，约占总数的 20%，形成了它们自己的队。

“妻妾群”包含了一只或多到十只的成年雌性。在雄性身体强壮的顶峰期，绝大多数能够控制 2~5

只这样的雌性。这种关系就是很容易理解的灵长类中的“雄性至上主义”。在一群多雌类群中雄性将雌性集合起来，不允许它们离的过远，不允许它们与陌生狒狒相会，甚至不允许它们间相互激烈的争吵。它采用了一些挑衅的方式即从简单的敌意注视或拍打到猛烈地撕咬颈部（参见图 26-4）。被责罚的雌性的反应就是跑向雄性。下面摘自库默尔 1968 年所做的调查报告的三个片段是极其典型的：



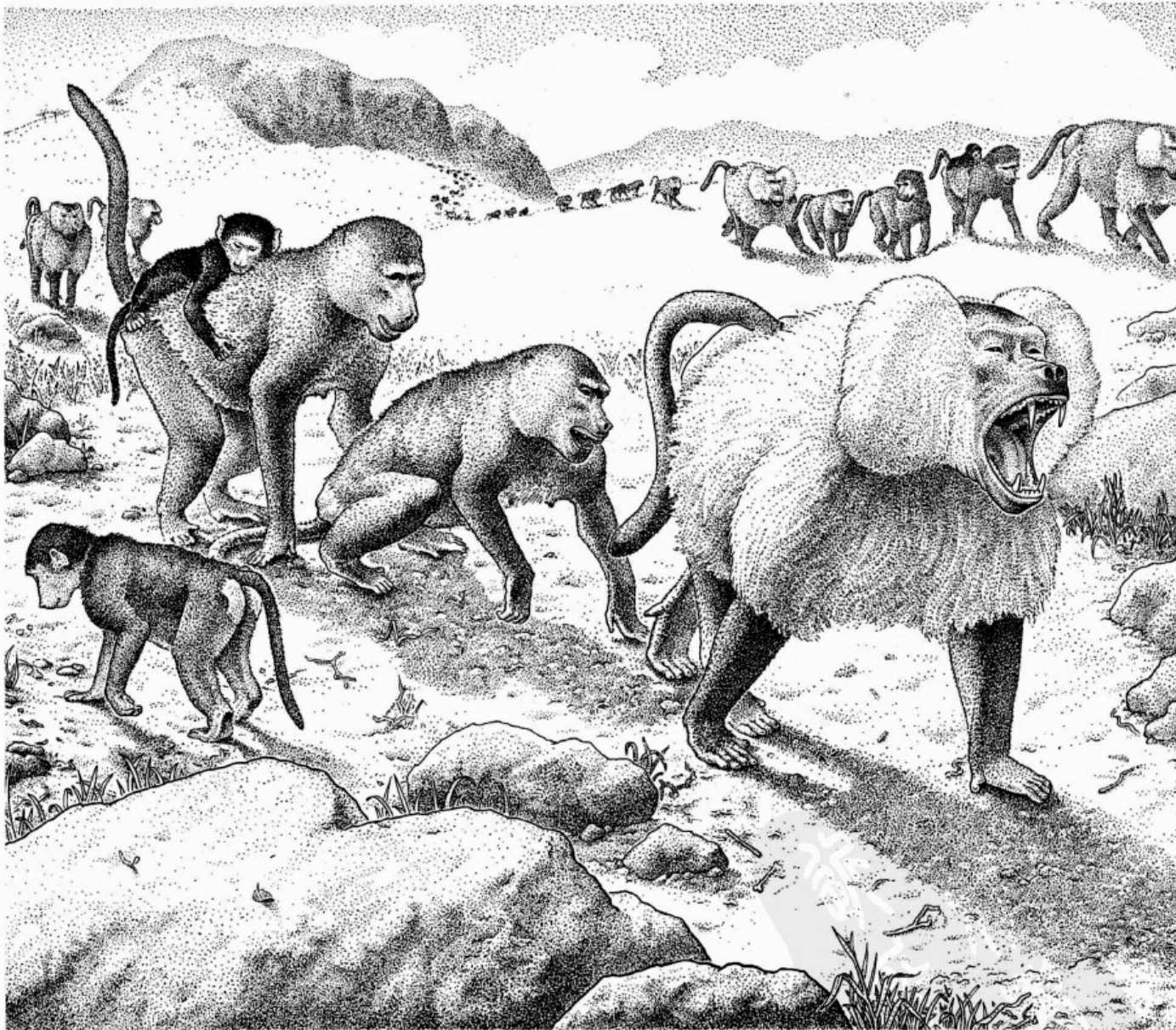
果明显的罗望子树（*Tanarindus indica*）。左边的栖于树上的一群猴在午休后欢快地活动着。一只雄性怒目而视地恐吓着地面的成年狐猴正在相互进行修饰，而其他成员正聚在一起休息睡觉或刚刚醒来。在地上的猴群午休后已开始向其食源地行进。在左斗的姿势。它为臭气战做好了准备，在这期间尾巴会来回反复猛摇以使气味飘向对手。正好在这幅图片的中心后部，“雄性俱乐

在休息的岩石上，一场战争爆发了。一开始，硝烟四起，雄性迅速冲向离它最远的雌性并用手掌轻轻地拍打它的头部。

一只雄性，在每天的长途跋涉期间，会回头寻找它的正处于发情期的雌性。当这只雌性在后面的一个小山背上出现时，它就冲向这只雌性。这只雄性发出不连贯的咳声时，雌性就会跑向它。

一只雄性，刚刚到达睡觉的岩石，突然转过头顺着回来的方向冲出 30 米。最远离的一只成年雌性向它跑来，接受雄性在其颈后咬一口。它发出长而尖锐的声音，跟随着雄性跑到其他雌性等待休息的岩石上。

诸如此类的事情经常发生。雌性也相互攻击，但个体从来不会勇敢地面对竞争对手，除非有其他雌性



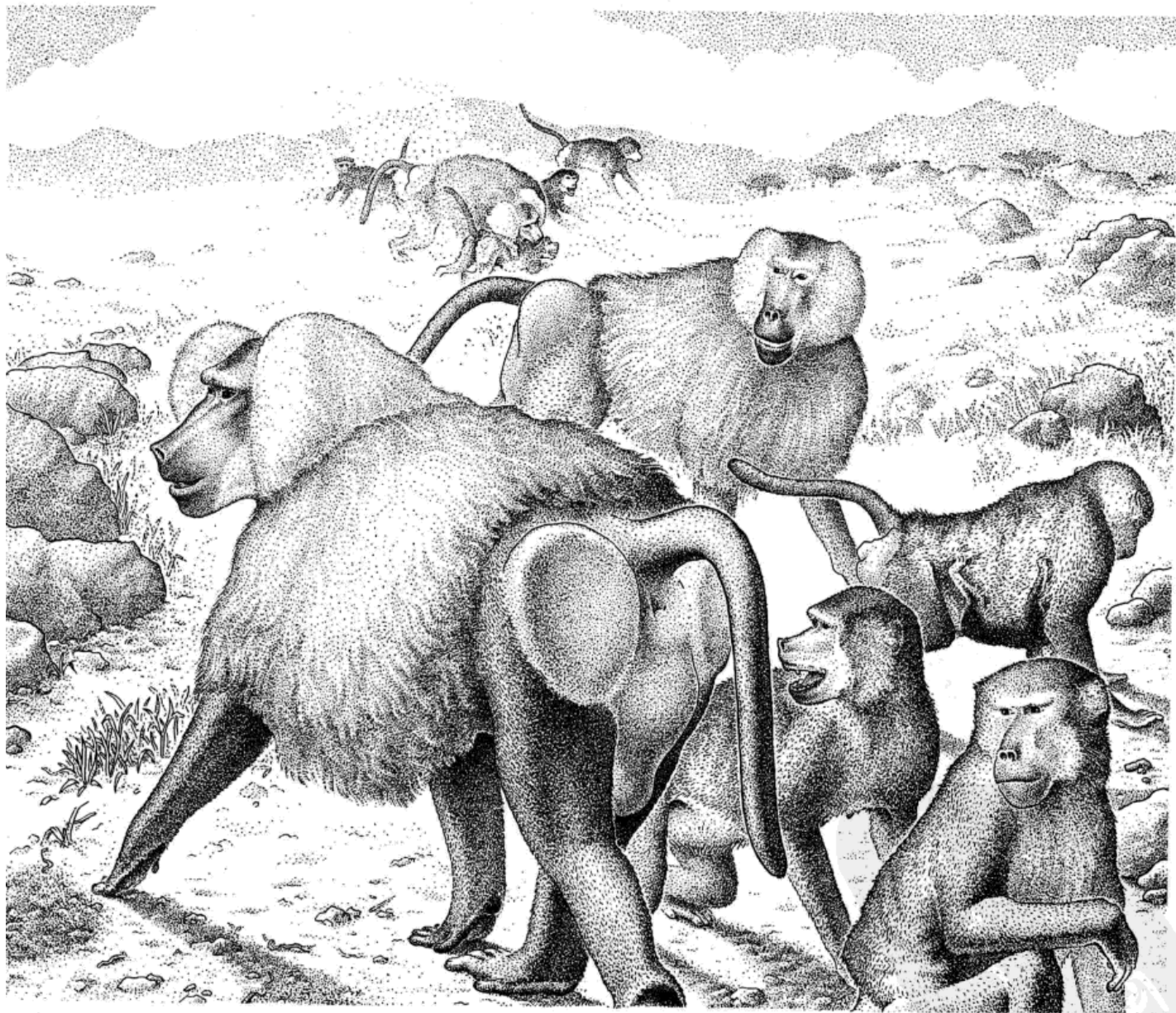
536-537

图 26-4 阿拉伯狒狒的社会行为。其场景沿着水平线看上去是在达纳凯 (Danakil) 草原贫瘠的草地上和靠近阿玛 (At) 分成基本的社会单元，即单独的雄性及其“妻妾”和后代。激烈的相互攻击是经常的。处于正前方的两个雄性正在相互恐惧迅速的拳击和嘴咬防御。雌性直接蹲伏在两个雄性的后方，带有畏惧的表情，大声嚎叫，否则就会逃离冲突的现场。大约在自己的“妻妾”，但它并不想加入这场战斗。在它的正后方另一个首领在咬它的雌性的颈部以作为它走得太远而离群的惩罚；拉·兰德里 (Sarah Landry) 绘图，基于库默尔，1968 年和个人通讯) (此图在原书 p536~537)。

在附近，结果雄性常常是帮助其中的一个。雄性这种“保护性的威胁”，其目的是为了使其雌性接近自己。当两个（雌性）竞争者同时想为雄性修饰时，争斗就特别容易爆发。

尽管由于雄性怕“吃醋”而把它们的“妻妾”隔离起来，但是它们也要同其他阿拉伯狒狒单位进行一些相互活动。年轻的雄性首领倾向于紧密地带着它们的家系开始行进，而年长的首领或者是追随一起前

行，或者是停下休息，它们的行为整体上决定了猴队的结局。当准备变换位置时，雄性们会用特殊的姿态相互通告。群队之间的争斗也在雄性间进行，那完全是非常壮观的虚张声势。在这期间，对手们主要通过张大下颌和来回迅速地击掌来相互恐吓。录像影片分析表明，不管表现如何，它们身体上的接触实际上很少发生。只有当一只雄性掉头逃跑时，它才容易被抓伤肛门。当其中一只转过它的头露出颈部的一面时，



的低地山脉下的丘陵地带。在早晨，一大群狒狒离开其一起睡觉的岩石（背景左面），去寻找有食物和水源的地方。队伍开始的一只用敌意的目光注视着对方，而另一只则用更为强烈的张嘴凝视给予回应。这种情况可能会提升到仪式化争斗，即伴随着其后边两米处，有一个年轻些的跟随雄性在注视着双方的对峙。虽然它与这一首领同属一个组并企图在这个首领的保护下获得佳的回应将是紧紧跟随它。在最左边，母亲的臀部背着一个年轻的幼儿，两只单身雄性以它们自己的社会形式跟着队伍行进（萨

战争就会结束；这种投降的方式会立刻让胜利的一方停止战斗。

非常明显的是，当面对这种“吃醋”和愤怒时某些首领雄性会容忍其雌性追随其他雄性的存在。当接近成年的雄性与群中处于发情期的雌性联合时，依恋就开始了。首领雄性不仅容忍这种入侵，而且它还允许这一年轻者与雌性交配。随后这一年轻雄性就接替年长的雄性为首领，当有危险或跟随群队出去觅食时都像雌性一样尾随着它。在这一阶段，它显示出的第一位的、最基本的趋势是形成它自己的“妻妾群”，这主要通过诱拐年幼的雄性和雌性并挟持它们长达30分钟以上。随着它的成熟，它不再将很多的注意力放在雌性首领身上，而开始收养并像母亲那样照顾其自己年轻的雌性（“妻妾”）。这样，在交配以前这种有性结合就形成了，并通过惩罚攻击而得到强化。

535 现在两个雄性（每个都有自己的“妻妾”）就构成了组（team）。年长的个体因为年老体衰，逐渐离散而变少，但它仍然可以依靠其年轻伙伴的支持与合作支撑下去。现还不知道原来追随的雄性与原来的首领是否有血缘关系（也许甚至为父子关系），或许是外来者。通过独居雄性收养年轻雌性，有时，也可组成“妻妾群”。

极端的一雄多雌制在阿拉伯狒狒中得到进化发展，这种趋势的扩大在其他狒狒中也表现得十分明显，这需要一种生态学上的解释。库默尔（1971）把这种社会结构解释为对衣索比亚干旱生境的那种斑块的、不可预测的食源资源的适应。阿拉伯狒狒通过融合、分裂原理可形成从上至各群队的集聚到下至一雄单位的所有大小觅食单位，这就使得那些依时间和地点会发生很大变化的斑块食源得到充分开发。库默尔的上述解释是真实合理的。但是当如果我们追问为什么长久的“妻妾”是这个系统的一部分时，就没有生态学上的解释了。因此回想第15章的基础性类型理论就有必要了。因为狒狒没有占有食物领域，所以奥瑞安斯·弗纳（Orians Verner）模型也不能采用。这个假设的不成立进一步说明了这样的事实，为“妻妾群”所建立的扩展的收养程序减少了雌性选择的机会。然而雄性用于获得“妻妾群”的能量消耗非常大，所以对于雄性的繁殖来说雌性是一种有限的资源。在一个食物资源异常贫乏的环境下，这是怎样形成并成为事实的呢？答案可能在于食物供应的波动模式而

不是它的平均数量。库默尔指出在橄狒、黑长尾猴和印度长尾猴中，当环境中可利用的食物波动最大时，组群中雌性与雄性的比例最高。尽管数据仍然不太充分，但如果监控能超过数年的话，这些群体在大小上就有可能发生较大的变化。换句话说，它们经历了许多在短暂的急剧上升后随之而来的突然下降。如果情况确实如此，那么在环境优越时把雌性作为一种有限资源，以至于中等程度的繁殖努力可使个体适合度有大的增加。

东方山地大猩猩

（*Gorilla gorilla beringei*）

大猩猩之所以引人注意是因为它是灵长类中个头最大的，大的雄性能达到接近两米高并且有180千克或更重。但是正如乔治·舍勒（George Schaller）所称的这个“可爱的素食主义者”，具有社会生物学的特质，这使得即便它是同类中的小动物，也是值得被关注的。大猩猩是由成年雄性控制组成的类人猿物种。它的社会生活在高等灵长类中是最默默无闻的，虽然它们的组群有很强的凝聚力，在它们活动时也会一个紧跟着一个，但是控制行为在这里极不重要并且公开的争斗也几乎不存在。领域空间要么不存在，要么就淡化和不明确，两性间的行为也非常少，以至于在野外只能偶尔被观察到。

该物种是由分散在赤道非洲的一些分离群体组成。在这个地域的最东边生活着长有较长毛发和发育良好的银色背部性状的雄性大猩猩。它们的学名定为 *Gorilla g. beringei* 亚种，或者，俗称为东方山地大猩猩。它们分布在弗伦加火山（Virunga Volcanoes）和卡虎兹（kahuzi）山脉地区，其中包括金福（Kivu）湖东部和北部山脉及其周围高地。大猩猩具有惊人的适应性，从低地的雨林到繁茂的竹林，哈格玛（Hagema）稀树平原和高山的劳贝里阿·塞内西奥（Lobelia-senecio）小丛林，这样一些环境它们都能够很好地适应和生活。我们还观察到猩猩群穿过高达4115米的高山森林，在那里夜间的温度会降到冰点以下。一般来说，其共同的特性就是偏爱潮湿和有繁茂植被的环境。在低海拔地区，大猩猩也喜欢原始森林的次生林，这种偏好使其能够频繁地与人类接触。

大猩猩仅限于白天活动,如同它们的在系统发育上最为近亲的黑猩猩一样,在树上建立夜晚休息的巢穴。它们也完全是素食的,吃许多植物的树叶、花、嫩枝、水果及树皮。在东部高地的哈根属(*hagenia*)树林周围,可以为它们提供充足的食物。在竹子成长的季节,大量的嫩枝叶成为大猩猩的食物补给。尽管在野外它们有很多机会去吃诸如白蚁群和留在巢里的鸟和小羚羊之类的食物,但是我们从未发现过这种情况。然而令人好奇的是,大猩猩在被囚禁时接受了肉食。

关于野外山地大猩猩的重要著作是由舍勒(1963, 1965a, b)写的。原由迪昂·福塞(Dian Fossey)做了一个更新更全面的研究,这个研究补充了许多有价值的信息,但是现在看来它只不过是这一科目的初级报告(福塞, 1972)。对于该物种这个群体的社会组织我们是非常清楚的。山地大猩猩由 2~30 个类群组成。在舍勒的整个统计数据中,银背雄性(即年龄为 10 岁或以上的雄性)占群体的 13.1%,黑背(年轻的成体)雄性占 9.4%,成年雌性占 34.1%,其余的是幼儿和未成年者。一个“典型的”猩猩可能有一只银背雄性, 0~2 只黑背雄性,大约 6 只雌性和类似数量的未成年个体。独居猩猩的存在也相当普遍,福塞还发现一个完全由单身的猩猩组成的小组群。如果把把这些个体也考虑进去的话,雄性与雌性的比率大体上是 1:1.5。一些单独的雄性积极地跟随着猩猩,给我们留下深刻印象的是它们悠闲地从一个组群转换到另一个组群。

大猩猩的组群在统计学上是稳定的,并且每一个都占有一定的家园范围,在几周时间内只会有轻微的变动。在维索克(Mount Visoke)山坡上,福塞所观察到的四个组群的家园范围在两年内确实发生了变动,但彼此间仍保持着原来的关系。家园范围在大部分都有重叠现象,舍勒和福塞都没有发现领域防御的迹象。但是清楚的是,它们之间还是会有一定的间隔,因为家园范围的中心是按有规律的间隔向外扩展而不是随意分布的。当类群相遇时,反应是各异的,而且不可预测。一般相遇者都表现友好,各类群彼此观察而没有明显的兴奋后会继续进食或前行,有时还会在一起混群几分钟。但是偶尔也会发生相互之间的挑衅和憎恶。舍勒曾见到过一类群中的雄性首领偷偷地攻击另一类群中的雄性首领,两只雄性相互瞪视着

对方,还时不时地把眉皱到一起。这两类群白天相遇后多数情况下会马上分开。公开的挑衅在另一种情况下也被看到了,即一只雌性、一只未成年者和一只幼儿正朝着一邻近类群发出最初的挑衅动作。舍勒曾假定相邻类群的成员能互相了解,并且类群间许多不同的反应来自于大猩猩对以前遭遇历史的记忆。福塞则强调居于首领地位雄性的个体特质行为的重要性,它控制着类群的行为。其中的一个类群是由温尼(Whinny)控制的,它是一个银背雄性,因为它不能准确发音而得此名。当温尼去世时,领导权传递给组中的第二只银背玻特大叔(uncle Bert),它控制组群的行为“就像一个患了痛风病的校长”。先前已经平静地接受了福塞观察的这一类群,在玻特大叔的统领下,它们(见福塞)改变成捶胸、击打树叶、躲藏或其他的警告姿态。不久后,组群撤退到维索克山麓更高更远的地方。它们也远离了一个试图去接触它们的全雄性类群——在这一情况下,这个回避行为本身就能证明它们所能观察到的家园范围的空间。具有家园范围的进一步证据(也许甚至是领域“声明”)是由东方山地大猩猩的洪亮的吼叫声提供的。它们是由延长的连续的“hoo, hoo, hoo”声组成,这种声音只有在或与其他类群进行交换或有独居雄性靠近时由银背雄性发出。两只银背大猩猩喊声之间的传递距离一般从 6~1 000 米甚或更远的地方(Fossey, 1972)。

山地大猩猩是成年雄性控制组织起来的一些群。每个群的核心都是一只银背雄性、成年的雌性和年轻的猩猩。其他的雄性,包括下属的银背雄性和黑背个体,总是处于群的周边。虽然这是一种分散的形式,并且总体上大猩猩的社会生活节奏缓慢,但它们的群都具有很强的凝聚力。个体组成群的直径范围很少超过 70 米,并且首领雄性总是处于在其他成员可能听到声音的范围之内。

等级虽很明显,但在表现上却很细微。等级顺序与个体大小有些关系,所以往往是大个的银背地位最高,稍微小些的黑背雄性高于雌性和年轻猩猩的地位。如果群内不止一个银背雄性,则等级系统是线性的,并受年龄的影响,年轻的和明显年老的雄性处于较低的地位。绝大多数统治的相互作用仅仅是由对地位高低的认可形成的。当两只大猩猩在一个狭窄的小径上相遇时,较低等级的就会让出其右边的道路;如果一只具有优越地位的雄性靠近的话,其下属也会起

身离去。有时占统治地位的大猩猩会以惊吓来恐吓其下属，在很多时候，它都是用其嘴巴发声或用手背轻拍其他同类的身体。较高层次的斗争在群内是非常少见的。舍勒观察到雌性间的相互尖叫、格斗，并参与模拟撕咬，但从未见到过真正的受伤者。即使是真正指向入侵者的争斗也是很少的，大部分情况只限于首领雄性间的争斗（它们位于队伍的前面）。在福塞观察维索克山地大猩猩的3 000多个小时的时间内，

他只看到了不超过5分钟的战斗——全都是自然防御，并且仅仅是虚张声势而已。

即使有两性间的行为，那它也不是主要的。舍勒只目睹过两次交配，每一次都是有占统治地位的银背雄性参与的。异体修饰也不像是在黑猩猩和其他灵长类中那样普遍，它主要是在成年的对未成年的个体或在年轻个体之间进行的。异体修饰在成年个体间非常少见，福塞曾经目睹过，但舍勒从未见到过。

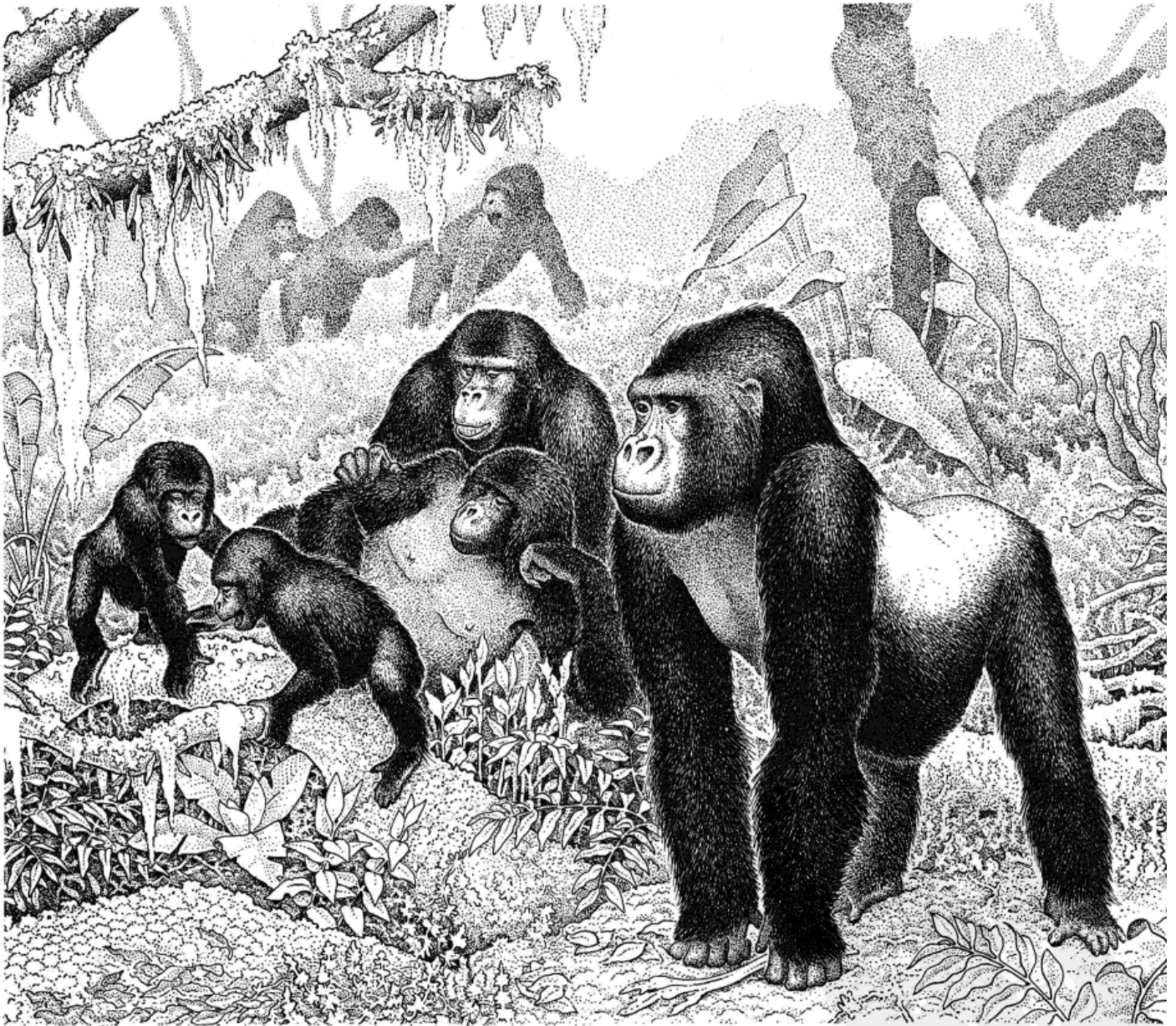
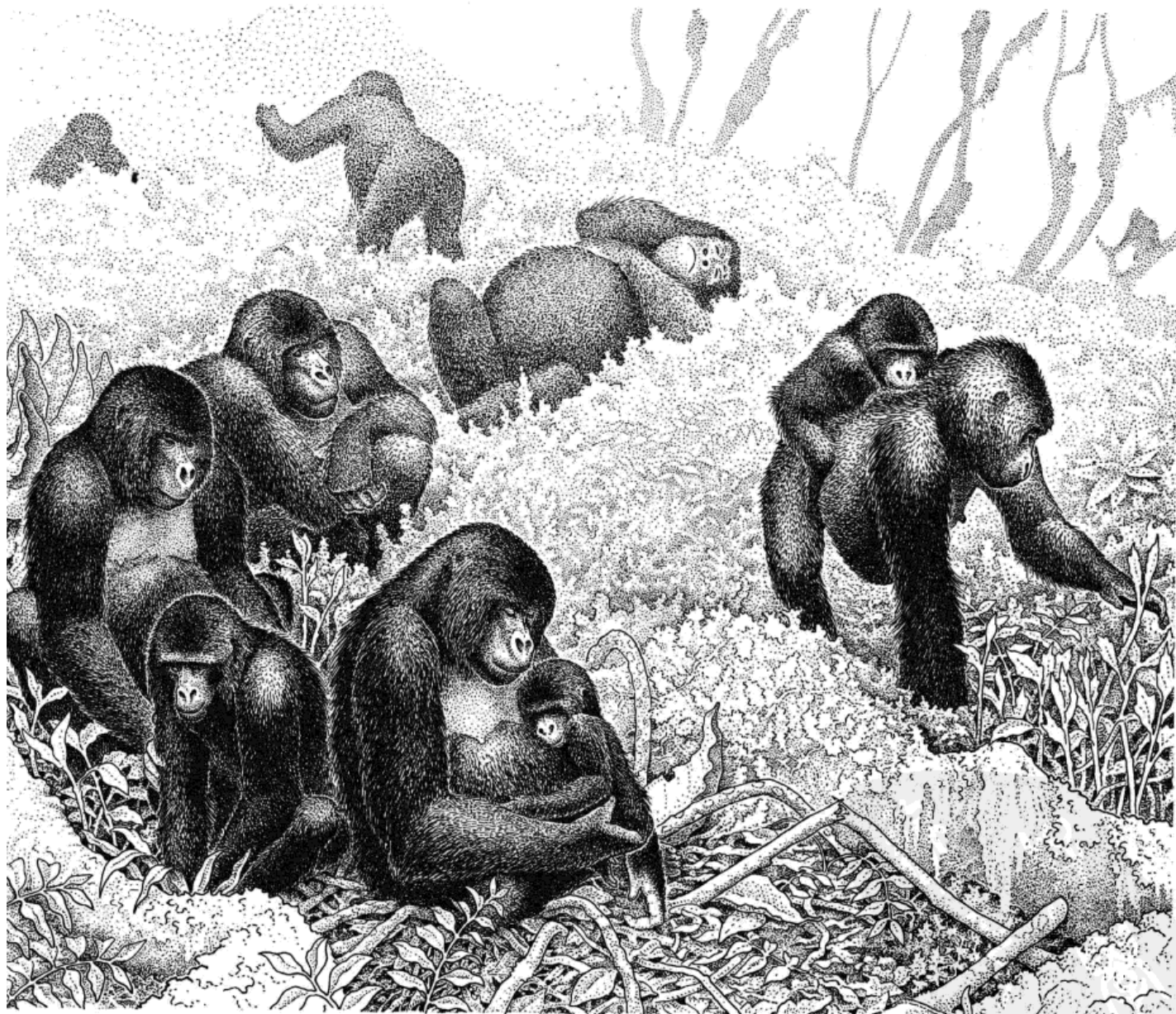


图 26-5 在大猿和较大的旧大陆猴中，大猩猩拥有最轻松和最友善的群体生活。在这个场景中所描绘的是，一群山地大猿的右边是两只成年雌性和一对两岁大小的双胞胎，它们正在互相推树枝玩耍就好像人类玩“山寨大王”的游戏一样。在左另一只在为一个三岁大小的猩猩做修饰，而（最右边）第三只正背着一个两岁大小的猩猩进食。在这类群后边一只黑背雄性面部表情的变化，这些变化被认为是大猩猩自身用来识别类群内个体成员的。金丝桃属植物森林有充足的野生芹菜和猪殃属植

大猩猩主要是通过视觉和听觉渠道进行通讯的。这里有 16 或 17 种不同的声音展示,包括银背雄性远距离的大声吼叫和稍微较小的可区分的面部表情和姿势的表达。令人感兴趣的是,这个巨型的类人猿,假定它们有很高的智商水平,却采用了并不比其他大多数灵长类或社会性哺乳动物和一般鸟类社会更为丰富的通讯系统。只有在我们涉及到与其系统发育上关系最近的黑猩猩时,才会看到在社会行为上达到了

一个新的进化级。已经说过如果大猩猩的社会生物学并不比旧大陆的猴和猿高级的话,那么至少在某些重要方面具有本质上的不同。现在看来,舍勒和福塞积累的数据与这一观念是相矛盾的。大猩猩的生活确实更加平静,节奏更为缓慢,并且在某些地方更加敏锐,但是仍然并未看出在一些基本的方式上它偏离了绝大多数其他旧大陆物种。



乌干达的维尼加 (Virunga) 火山上海拔 3 000 米处的金丝桃属 (Hypericum) 森林区休息进食。首领银背雄性站在左前方。在个未成年的猩猩在玩“跟随向导”(follow the leader)。在首领雄性的左边是另一类群雌性:一只在轻摇一只一岁大的幼儿入睡,大的地方坐着休息,它后面远处两只黑背雄性和一只雌性在觅食,另一只银背雄性在斜坡上仰躺休息。注意它们大量不同的面部都是大猩猩的主要食物(本图由兰德里绘图,基于沙勒 1965a, b, 和个人通讯,福塞, 1972)(此图在原书 p540~541)。

黑猩猩 (*Pan troglodytes*)

通过参照大多数直观标准,黑猩猩在社会性上是非人类灵长类中最为高级的。它们组成适度规模的社会,在这种社会内,它们以非同寻常的方式临时形成类群、分裂和再形成。尽管它们的社会具有凝聚力并占有稳定的家园范围,但它们的相处是友善的并很容易交换成熟的雌性——而不是像其他灵长类物种那样交换雄性。这两个特殊的特性,即很好的灵活性和开放性,由于群内成员行为上的个性化和智力发展而得以加强了。黑猩猩生活周期的特点是长期的社会化以及松散的然而持久的母亲和其子代间的联系。最后,当追捕猎物及其在随后的讨食和分享中,雄性在其所展示的合作总量上在非人类灵长类中是独一无二的。

普通黑猩猩分布在从大西洋沿岸的莱奥尼(Leone)山脉和几内亚地区,东到坦噶尼喀(Tanganyika)湖和维多利亚(Victoria)湖的赤道非洲地区。第二种形式是倭黑猩猩,仅分布在刚果和卢阿巴拉河(Lualaba)之间的有限区域内,又把它分类为一个独立物种——黑猩猩(*Pan troglodytes*),也有把它分类为黑猩猩亚种(*Pan troglodytes paniscus*)的。普通黑猩猩广泛地生活在许多不同的森林生境中,从雨林到稀树草原森林嵌合区,高度从海平面到海拔3000米的各水平方位都有。它是半陆地生的,通常白天有20%~50%的时间是在陆地上。它们白天搜寻食物,晚上在树上筑巢过夜。非洲黑猩猩确实是杂食动物,它们虽吃水果较多但也吃各种各样植物的树叶、树皮和种子,也会吃白蚁和蚂蚁,并常常捕杀一些小狒狒和猴子。

有关黑猩猩社会行为的先驱性的野外研究是由尼森(Nissen)(1931)和卡特兰德特(Kortlandt,1962)做出的。在近些年,三项重要的研究成果正大大加深了我们在这方面的认识:在乌干达阿尔伯特湖(Lake Albert)附近的布多葛奥(Budougo)森林,由弗农(Vernon)和法国的雷诺尔兹(Reynolds)以及井泽(Izawa),井谷(Itani),西田(Nishida),杉山(Sujiyama)和京都大学项目组的其他研究者共同完成的研究;在坦桑尼亚的卡波吉奥(Kabojjo)地区和马凯雷(Mahali)山脉,坦噶尼喀(Tanjanyika)湖以东,由京都大学项目组完成的研究;和由珍

妮·范·拉维克·古多尔(Jane Van Lawick-goodall)及其助手在坦桑尼亚国家公园流域完成的研究。这些工作受益于由古多尔所引入的习惯化(habituation)技巧。观察者让自己公然出现在野生黑猩猩面前,让它们在习惯有观察者的情况下生活达数天或数个星期。假如有足够长的时间的话,这种方法完全可以成功。黑猩猩不仅把人类在它们之中看作一件正常的事,而且实际上已把人类接受为其类群中陌生的然而友善的成员。

日本人的研究成果(特别是Izawa的,1970;Nishida和Kawanaka,1972)显示:非洲黑猩猩基本的社会单元是大约30~80个个体组成的松散小社会,在几年之内,它们占有一块持久的相当固定的家园范围。其家园范围在规模上是适度的,在布多葛奥森林5~20平方千米和在马凯雷(Mahali)山脉附近大约10平方千米范围内,各家园有部分重叠(参见图26-6)。在国家公园的峡谷流域,古多尔估计整个群体大约可有150只左右;然而,在其观察站仅观察到38只,与1964-1965年间观测的结果相符,所以这个地方不能排除这种区域差别。类群的持续时间

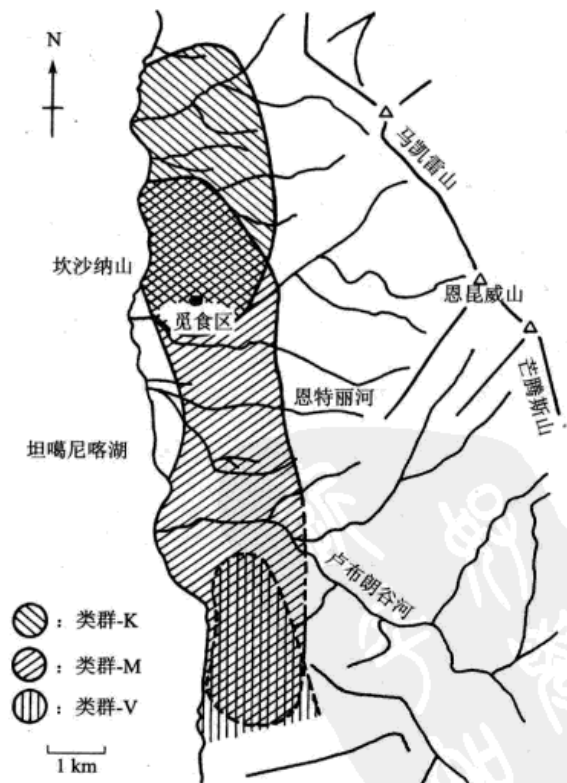


图 26-6 在马凯雷(Mahali)山附近黑猩猩组群中的三个类群的家园范围。公共觅食的地方都是在两个家园范围重叠之处(本图由Sugiyama重新绘制,1973)。

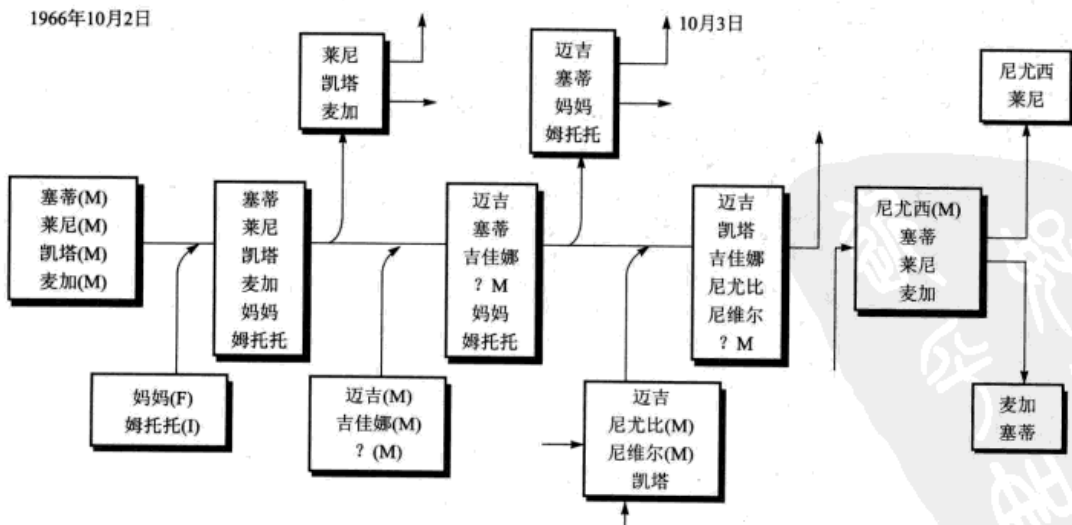
和对家园范围的忠诚显然是通过代际传递下来的。这样就与原来的推测相反，社会是不是像第 6 章定义的那种临时形式。当类群相遇时（例如在公共进食的地方）它们经常在一起进行短时间的玩耍而并不存在明显的敌意。但是，杉山在布多葛奥森林地带两次目睹了灵长类其他种类间类似于领域夸耀的行为。当两类群相遇时，它们兴奋地混在一起，用在通常情况下很少使用的夸张动作吃树叶和水果、在地面上奔跑和攀登并大声喊叫和咆哮。经过约一小时这样的吵闹和夸耀后，每个类群撤回到其家园范围内。类群在它们短暂的相遇期间会定期地交换成员。西田和川中（Kawanaka, 1972）注意到，在布多葛奥的移居者绝大多数是成年雌性，尤其是那些在性行为上成熟的雌性。一些带有孩子的雌性也会迁移，但是在每次迁移中，它们最终都会返回到自己的类群中。

总而言之，黑猩猩群体是根据血缘系统组织起来的，暂时与邻近类群混合的现象并不常见。但是作为个体与邻近组群的明显熟识并不是其所特有，在其他哺乳动物和鸟类的物种中也有诸如此类的记载。是雌性而非雄性的交换是很独特的，但其遗传结果同其他物种的雄性交换却是类似的。

然而，黑猩猩内部组织的流动的确是一个例外。在同一个地方很少见到整个类群在一起。成员只有在从家园中的一个地方到另一个地方觅食的迁移期间才会聚合在一起。例如，在布多葛奥森林地带的一个类群曾在 9 月份向北方移动去寻找藤黄属（*Gacinia*）

植物结的多汁水果。但是在大多数的时间里，在这些类群内不断形成一些千变万化的小集团。除了后代跟母亲有持续联系（有时持续到断奶后）外，其余联系或联盟在统计结构上是不一致的。它们在事实上真的是临时类群，这与通常的人类社会是一样的（参见第 6 章）。图 26-7 提供了一个例子。找到水果树的小集团以欢庆的表演通告其他黑猩猩，传教士托马斯·S·萨维高（Thomas S. Savage）在 1844 年第一次将这种表演描述为“大叫声、尖叫声和在木头上的捶击声”。实际上，黑猩猩用手掌敲打树干和树墩，同时兴奋得跑来跑去，由手臂吊在树枝上从一棵树窜到另一棵树上，咆哮、尖声欢叫和喊叫。声音可以传至 1 千米以外，在听力范围内的各小集团的反应就是向声音的方向跑去。这种行为也会用于其他情况：当一个小集团分裂并有一部分成员要离开的时候，当一个小集团休息或觅食后想要离开时（这些时候并没有明显的外部刺激）。它用来建立和加强类群内的关系，也许就像吼猴和长臂猿的咆哮轰隆声使各群隔开一样。当同一类群的各小集团相遇时，一般都会有一个问候仪式，尤其是在成年雄性之间。一个深受信赖的雄性来到一棵已被一个小集团占领的水果树前，它会击打树墩的同时大声喊叫。这个小集团的雄性然后会接近新到来的雄性，在安静下来进食之前它们会相互拥抱并修饰。

黑猩猩小集团内的合作在类型和程度上都是极为独特的。大多数时间是小集团的成员在食用水果和



其中 M 代表雄性，F 代表雌性，I 代表幼儿

图 26-7 黑猩猩小集团的构成千变万化。正如图中所示的布多葛奥森林中黑猩猩一个群的各个小集团的历史。尽管这样的分类只是短暂的，但其中的各局域群却可能能够一代一代地保留下来（摘自：Sugiyama, 1973）。

其他植物时是单独行动的，但是如果供给非常有限，例如如果一个人类观察者提供水果，并且只有雄性猩猩冒险才得以采摘到，黑猩猩会相互乞讨而分享食物。一种不同的、更加重要的合作种类是在非洲黑猩猩捕捉动物时表现出来的。铃木（Suzuki, 1971）、特勒基（Teleki, 1973）和其他人所积累的观察表明：捕杀较大的动物（如狒狒）是一个不常见但相当规范的专门化行为。追捕的准备由成年雄性做出，它通过姿态、行为和面部表情的变换来传达信息。其他非洲黑猩猩对这种暗示的反应是机警的，兴奋的行为通常在达到高潮的同时进行追捕。根据特勒基的观察，捕杀的兴趣和意图由一系列的面部表情来显示。黑猩猩变得异常地安静并一动不动地盯着目标猎物，它的姿势是绷紧的，身体的毛发部分竖立起来。尽管有一次看见两只雌性捕获并杀死了一对年幼的猪，但一般只

有成熟的雄性才参与猎杀。在追捕中值得注意的一个方面是部分黑猩猩是安静不动的，直到抓到猎物为止。诸如此类的约束在所有吵闹的动物中并不常见。

特勒基区分了三种追捕方式。首先，黑猩猩混进猎物中然后突然抓住它，即爆发式的行动。第二种技巧是追逐猎物。当猎物是很小的狒狒时，只需要成年雄性冲过去抓住它即可。第三种方法，也是最有趣的，是跟踪策略（stalking maneuvers）。在这一过程中，猎物无奈地爬上树或掉入陷阱。这三种方法的每一部分都需要部分捕猎者的协作完成。

在国家公园的峡谷流域捕猎的最好机会就是当黑猩猩和橄狒在觅食地点混合在一起时。在很长的一段时间里相互之间是中立的，最多是温和地争斗。未成年的非洲黑猩猩和狒狒偶尔甚至在一起玩耍。这时情景的突然改变预示着暴力场面的发生：



图 26-8 在国家公园峡谷河流附近暂时休息的一些黑猩猩小集团。左面：左边的三只成年雄性（Worzel，查理和雨弄着典型的“顽皮的脸”，而另一只未成年的猩猩在给一只成年猩猩修饰（Peter Marler 和 Richard Zigmund 的照片）（此二图

另外两只黑猩猩查理和格莱斯,在某地点吃完香蕉后,在几码远的地方躺下来休息。麦克和雨果也吃完了,并一起开始为休做修饰。两个更大点的狒狒和几个未成年的狒狒正和曼德莱尔(mandrill)和塞弗(Sif)(成年狒狒)在一起,所以这个混合的群体(所有的都在直径 10 码的圈内)现在包括 5 只成熟雄性非洲黑猩猩和 7 只不同年龄的狒狒。瑟奥(Thor)是唯一的狒狒幼儿。所有的情景看上去都很轻松:几只黑猩猩在相互修饰,塞克蒂狒狒开始给塞弗修饰。麦克在 11:02 分突然生气并用手臂再三地威胁曼德莱尔;曼德莱尔通过转动眼皮来回报麦克的威胁,麦克轮流击打狒狒的鼻子,曼德莱尔向后跳跃,并迅速平静下来……在 11:07 分,曼德莱尔从瑟奥的母亲手中将其抱走,母亲没有停止给成年雄

性的修饰。狒狒离黑猩猩只有一码远。然后在 11:09 分,几个雄性的黑猩猩——麦克、休、雨果和查理——突然扑向曼德莱尔,从其手中将瑟奥掠走,并且紧密地挤成一团开始迅速将其撕裂成片。狒狒——包括母亲——迅速散开。只有曼德莱尔待在黑猩猩附近,它不停地咆哮同时用双手推一只黑猩猩的后背,但已没有任何作用了。瑟奥很快就被麦克和休及其他在这场景两码外的黑猩猩撕分了,它们都爬上树,开始吃这个幼儿的肢体(Teleki, 1973)。

这是一个爆发式夺物的例子。当黑猩猩在陆地上奔跑追逐猎物时,雄性之间的协作就会变得十分明显,在应用第三种方法跟踪和包围猎物时,这种合作就更明显了。下面是特勒基对最后一种策略开始的描述。



图 26.1 两只成年雌性(Sophie, 带着一只雌性幼儿和 Melissa)。右边: 在第二个小集团中, 两只年幼的黑猩猩在中间玩耍, 一只带编号, 在原书 p544~545)。

544

悠闲地坐在树上的费根 (Figan), 在下午 12:32 分左右, 突然跳到地面上, 穿过开阔的斜坡默默地快步走向一群狒狒——一只成年雄性、一只雌性和一个未成年狒狒。几乎在同一时刻, 瑞克斯 (Rix) 和沃泽尔 (Woezle) 也从另外的树上窜下加入了费根的行动, 在距离狒狒 5 码远的地方它们都停下来注视着同一群狒狒。费根站得比其他的猩猩稍微靠前一些, 并开始慢慢地接近正在吵闹的未成年狒狒; 雄性狒狒立刻加入到未成年狒狒这边, 坐在它们的旁边面对着正往这边观察的黑猩猩。费根在距离狒狒 3 码远的地方再一次停了下来。这时胡戈 (Hugn)、查理和麦克迅速穿过斜坡朝向狒狒这边; 未成年的狒狒在旁边尖叫并吵闹着, 雄性狒狒立刻冲向前翻着眼皮恐吓着黑猩猩; 查理站立着, 挥动着手臂并装模作样的朝着群队走去。

545

当狒狒能安全撤退时, 这一段捕食插曲就结束了, 在这之后, 雄性黑猩猩就迅速地分散开了。古多尔曾目睹了另一段捕食经过, 这一次雄性所起的作用更加不同。同样费根开始跟踪未成年的狒狒到棕榈树的树干上。与此同时, 其他的雄性正在附近休息并做修饰, 同时逐渐靠近这棵树。其中一些移动到树下, 而另一些则分散到树的附近, 封锁住狒狒可能选择的逃跑路线。狒狒从一棵树跳到另一棵树上, 驻守在那里的一只黑猩猩开始迅速地爬向它。狒狒于是跳过 20 英尺的距离到达地面上的狒群附近以寻求保护。

546

肉食的分配同样是一个复杂的过程。正如古多尔和特勒基指出的那样, 乞讨肉食利用了不同的信号。乞讨的猩猩在凝视食肉猩猩的同时, 还将它的脸靠近正在食肉或正拿着肉的猩猩的脸, 或者可能伸手去拿并触摸肉食或食肉猩猩的下巴或嘴唇。乞讨的另一方式是, 乞讨者手掌向上把手伸到食肉者的下巴处。并且经常是一边做出这些动作, 一边发出轻柔的呜咽声和 hoo 声。这些乞讨个体既有雄性, 也有雌性, 并且一般都是两岁多的猩猩。有时食肉者会将其捕获物拖走, 移至其他地方或发出拒绝的信号来拒绝乞讨。偶尔它也会允许乞讨者直接吃肉或默许乞讨者拿走其中的一部分。在一年当中, 特勒基一共观察到过 4 次黑猩猩撕下肉片分给乞讨者的情景。

首领行为在黑猩猩这里得到了良好的发展。一只

地位低的个体与一只地位高的个体在树枝上同时接近一块食物时, 地位低的会选择放弃食物。处于地位低的状态还意味着, 它要给其他个体让路或通过伸出手接触它的唇、腿和生殖器来迎合其他个体。但是这些相互作用都是很微妙的。公开的威胁和撤退并不常见。杉山在 360 个小时的观察时间内只目睹过 31 次这样的行为, 雷诺尔兹在 300 个小时内看到了 17 次“争吵”, 古多尔在国家公园峡谷流域的前两年时间里记录了 72 次争斗。大多数的敌意争斗都有成年雄性的加入。然而令人好奇的是, 首领系统的出现并没有影响不同地位的雄性接近雌性。基本上黑猩猩雌性对于雄性是不加选择的。它们经常连续地与多只雄性交配, 在这期间附近的雄性都不会对其进行干扰。一次古多尔看见 7 只雄性骑在同一只雌性上, 一个接一个, 前 5 次交配每次都不超过 2 分钟。偶尔雌性也会自己寻找有地位的雄性交配。在杉山的布多葛奥群中有一只发情期的雌性停下来给首领雄性修饰, 然后与靠在附近树枝上的一只年轻雄性交配, 随后继续服侍前一只雄性。第二个值得注意的黑猩猩的明显特征是, 地位与异体修饰没有什么关系。黑猩猩进行有规律的异体修饰, 看上去是一种互相放心的行为。异体修饰会在以下的情况中高频率地发生, 例如, 当母亲和后代在长期分离后再相聚, 或同一区域猩猩的两个小集团在搜食的短途旅行中相遇时。有时地位高的会给为了安全靠近它的下属做简单的修饰, 但大多数情况只是触摸或轻拍。

领导权是在类群刚开始时就被严格定义了的, 它在黑猩猩这里得到了很好的发展。一般来说, 一个小集团的首领雄性领导其成员。当一个小集团迅速地从一棵食物树到另一棵行进时, 首领雄性走在前面的位置。在其他一些情况下, 它可能会居于中间或后面。不管情况如何, 首领雄性几乎不会失控, 因为当它移动时, 其余的成员就会跟着移动; 当它停下来的时候, 其他成员就会跟着停下来。

黑猩猩丰富的通讯系统由古多尔详细描述过。它由发音、面部表情以及体态和移动的大量合成信号组成。包括异体修饰在内的接触, 也经常会被使用, 但这种接触在符号的多元性上远没有听力系统那样变化多样。像人类一样, 黑猩猩很少使用化学信号。然而必须承认的是, 对于这一问题还没有采用适当的行为和化学测试进行清晰明确的研究。



第 27 章 人类：从社会生物学到社会学

547 现在让我们开始考虑在自然史中拥有自由精神的人类，这就好像我们是来自另一个星球的动物学家来完成地球上社会物种的分类似的。按照这种宏观的观点，人文科学和社会科学就收缩成生物学的两个特殊分支；历史学、传记文学和科幻小说就成了有关人类行为学的研究记录；而人类学和社会学在一起就构建了整个灵长类物种的社会生物学。

智人 (*homo sapiens*) 是生态学上一个非常特殊的物种。他占据着最广泛的地理区域，并在灵长类中维持着最高的局域密度。一位来自于其他星球的聪明的生态学者将不会惊诧于发现智人属 (*Homo*) 中只存在一个物种。现代人类已经抢先占有了所有可以接受的原始人类的生态位或生态小生境。在过去，当南方古猿的人猿和一种可能生活在非洲的早期人属存在时，两个或者更多的原始物种确实共存过。但是只有一个进化支得以成活，到更新世晚期，并且参与了最高级的人类社会性状的形成。

现代人在解剖学上是独一无二的。其直立姿态和完全用两足行走，是包括大猩猩和黑猩猩在内的任何其他灵长类（偶尔会用后腿行走）所无法比拟的。为了适应这种改变，人类的骨骼发生了巨大的变化：脊柱变弯曲可使躯干重量较均匀地分配在其长度上；胸部变平是为了移动重心使其向后靠近脊柱；骨盆变宽是为了能像连接器一样连接大腿肌肉而作跨步，并经过修正使其成盆状而能承载内脏；尾巴已经完全退化，它的脊椎骨（现在被称为尾骶骨）向内弯曲形成了骨盆底层的一部分；后头骨骨节在头盖骨下方作了很大的旋转，使头的重量得到了平衡；脸变短以协助重心的转换；拇指变大使手有力量；腿变长；足急剧地变窄并延长以便于跨步。还有一些其他的变化也发生了。毛发在身体的大多数地方消失了。但现在还仍不是十分清楚的是为什么现代人是“裸体猿”。一个似乎合理的解释是：在炎热的非洲平原辛苦地追捕猎

物时，裸露可以使身体感到凉快。这比较符合人们笃信的一条原则，即出汗可以降低人的体温；人体包含有 200~500 万的汗腺，这远远大于灵长类其他物种。

人类生殖生理学和行为也经历了非同寻常的进化。尤其是，女性的发情周期以两种方式影响两性间的性行为和社会行为。月经开始逐渐加强；灵长类其他物种的雌性也会经历微量的出血，但只有女人才会在“未受孕子宫”壁组织严重坏死时大量出血。发情期，或者雌性“发热”期，实际上被持续的两性活动代替。548 交配不是通过一般灵长类的发情信号（如雌性性器官周围皮肤颜色的变化或信息素的释放）启动的，而是在性交前通过双方的相互刺激进行的。而且，一些身体引诱性状在本质上是固定的，包括：两性阴毛，女性隆起的乳房和臀部。顺利的性活动周期和连续的女性吸引巩固了亲密的婚姻，这也是人类社会生活的基础。

很久以前，一位颇富洞察力的火星动物学家就将人类球状的头看作是人类生物学要素的一个最为重要的线索。人属的大脑在相对较短的进化期内异常扩展（参见图 27-1）。300 万年以前的南方古猿拥有的成熟容量为 400~500 立方厘米，相当于非洲黑猩猩和大猩猩的容量。200 万年后，推测他的后代直立人的容量大约有 1 000 立方厘米。又过了 100 万年后，我们看到尼安德特人增加到了 1 400~1 700 立方厘米，并且现代人是 900~2 000 立方厘米。伴随着这种脑容量增大的智力增长是非常巨大的，我们还没有有效的途径来衡量它。人类可以根据智力和创造力的一些基本分量在它们之间进行比较。但是还没有发明一种尺度能够客观地将人与黑猩猩以及其他现存的灵长类进行比较。

在智力进化方面我们得到了飞速发展，以至不能使我们继续进行自我分析。智力的异常发达使我们曲解了甚至最基本的灵长目动物的社会质量，将其看为

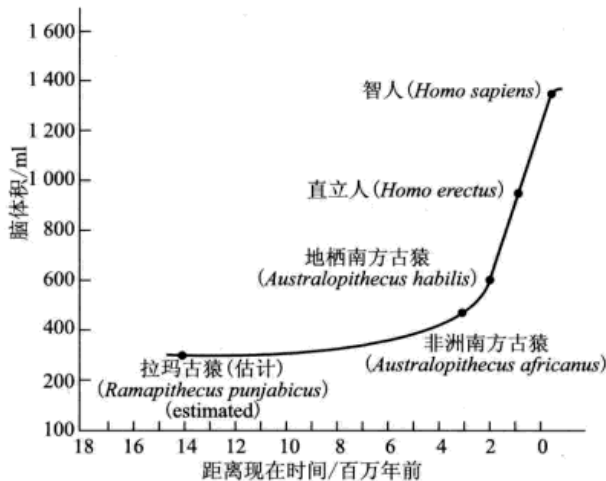


图 27-1 在人类进化过程中的大脑容量的增长 (Pilbeam 重画, 1972)

几乎无法理解的形式。旧大陆猴和猿的各物种具有着非常明显的可塑性社会组织；人类将这种趋势扩展到能形成不同形式的种族。猴和猿利用行为尺度调节攻击性的和两性之间的相互作用。对于人类而言，其尺度已成为多元的、用文化调节的和几乎是无限精细的；联合和相互的利他主义是在其他灵长类中的基本行为。人类将其扩展为更大的网络系统，在这里，个体就像换面具一样可以有意识地随时变换角色。

尽可能地往回追踪这些性状和人类其他品质(性状)，就是比较社会生物学的任务。通过这些研究，除了补充一些有洞察力的，也许是哲学意义上的见解外，还有助于识别出人类的一些行为和规则，而通过这些行为和规则的社会操作可增加人类的达尔文适合度。用一句话说，我们正在探求人类的生物图(human biogram) (Count, 1958; Tiger 和 Fox, 1971)。由追求真正理论的人类学家和生物学家提出的关键问题之一是：人类生物图在多大程度上代表了对现代文化生活的适应，在多大程度上是系统发育的痕迹。我们的文明是在人类生物图周围用劣质材料草率地建立起来的。这些文明是怎样影响人类生物图的呢？或反过来说，在人类生物图中有多大可塑性并在其中有哪些特定参数？在其他动物上的实验表明当器官异常发达时，系统发育就很难重建。这是人类行为进化分析中的一个核心问题。在本章节的其余部分，我们讨论人类品质(特性)是以物种的一般性状看待的。然后，我们要评论人类生物图进化的现代进展情况，最后对未来社会的进展作些推测。

社会组织的可塑性

首要的且最容易变化的特征性状在本质上是统计学的。社会组织的各参数，其中包括类群大小、等级系统特性和基因替换率，在人群中变化要远远超过灵长类其他物种种群的变化。这种变化甚至超过了现存灵长类动物间的变化，某种可塑性的增加是能够预料到的。可以从狒狒、黑猩猩和猕猴科猴子其他物种显现的易异趋势得以推断。然而，真正令人惊奇的是为什么它会进行得那么极端？

为什么人类社会是这样易变的？部分原因在于其成员本身在行为和绩效方面存在着很大的变化。即使是在最简单的社会中，个体之间的差异也是十分明显的。在控族(布什曼) (! Kung Bushman) 的小部落里也可发现“最好的人”——猎手和医生中的领袖人物及杰出的专家。即使是在非常重要的财物分配方面，一些人也会能够像企业家一样不动声色地获得一定数量的财物。控族人和高级工业社会的人们一样，一般在中年 30 岁以前就建立了自己的事业，否则就只能接受较低层次的生活。当然，有一些人从来就不为争取这些而如此行事，他们就生活在破旧的茅屋里，并且从不为他们自己及他们的工作引以为自豪 (Pfeiffer, 1969)。人类避开这种局面的能力，塑造这种适应的个性，可能本身就是可适应的。人类社会是通过较高的智力组织起来的，并且其中的每一个成员都要面对压抑其全部智慧的社会挑战的混合体。这个基线的改变是在类群的水平上通过人类社会的其他特性(或性状)而扩大的：长期、紧密的社会化阶段；通讯网络的松散联系；多样性的结合；穿越远距离和历史时期的交流能力(特别是文化修养方面的交流能力)；而且，在所有这些性状中，还有掩饰、操纵和开拓的能力。每一个参数都很容易改变，并且每一项都会在最终的社会结构中具有明显的影响。结果可能就是在社会中可观察到的变化。

接下来我们需要考虑的假说是，促进社会行为可塑性的基因是在个体水平上受到强力选择的。但是社会组织的改变只是一种可能性，并不是这一过程的必然结果。为了生成确实观察到发生的变化量，有必要存在多个适应峰。换句话说，对于在同一物种的不同社会形式中，对于许多长期占有的物种来说，必定

在生存方式上具有足够的相似性。其结果可能是社会各类型在统计上的一个总效应，这个效应即使不是均衡的，也至少不会迅速朝向某一特定类型。在某些社会昆虫中发现的另一个情况是个体行为和职别发育方面的可塑性。然而，当把集群中的所有个体合在一起考虑时，个体各类型的统计学分布还是接近一致的。在蜜蜂和蚂蚁中的蚁属（*Formica*）和农蚁属（*Pogonomyrmex*）“个性”差异即使是在单一的职别内也可能明显地表现出来。对于被昆虫学家们作为精英来谈及的一些个体通常积极行动，完成多于其应承担的工作任务，并通过这种促进来鼓励其他成员工作。集群的其他成员一般都是偷懒的，尽管它们看上去健康并拥有较长的寿命，但它们的个体产出仅仅是精英们产出的一小部分。专门化也发生了，某些个体待在巢穴里从事抚育工作的时间远多于平均水平，而其他的个体则集中于筑巢或觅食。然而，在集群中的整体行为模式还是趋近于物种的平均水平。具有数百或数千个成员的一个集群与同一物种的另一个集群比较时，统计的活动模式大致是相同的。我们知道这其中的一些一致性是归因于负反馈。当诸如巢穴需要照顾和修理时，工职就会转向有关活动，直至完成后再转变回去。试验已经表明：这些反馈回路的破坏，也就是集群偏离其统计规范，其结果可以是灾难性的。所以发现这些回路是精确和有效的就不足为奇了（Wilson, 1971a）

管制人类社会的控制并不是那么强有力的，并且偏离管制的效应也不那么危险。人类学著作中充满了许多无效的、甚至有病理缺陷的社会的例子——却仍旧继续存在着。奥兰多·帕特森（Orlando Patterson, 1967）所描述的牙买加的奴隶社会因缺乏文明生活的道德标准而无疑是病态的。“它所标示的就几乎是对正常人类生活的每个基本前提条件的惊人的忽视与歪曲。这是这样的一个社会：牧师是‘最彻头彻尾的浪荡子’；在主人间和奴隶间的婚姻受到官方谴控；对于这样社会的大多数成员来说，组成家庭是不可能的，而乱伦是常见现象；教育被认为是绝对地浪费时间，教师被视为瘟疫而加以回避；法律体系蓄意歪曲成任何事情都是公正的；所有形式的高雅艺术和社会习俗要么缺乏要么瓦解。只有一小部分的白人几乎垄

断了岛上所有的肥沃土地并从中受益。这样，在他们成了巨富不久，就抛弃了不能维持他们在自己祖国过着舒适生活的土地。”然而，这种霍布斯（Hobbesian）的世界持续了近两个世纪^①。在经济繁荣的同时，人口也增加了。

乌干达的伊克族（Ik）是一个同样具有益的例子（Turnbull, 1972）。他们原是狩猎族，在发生一场灾难后转化成为农耕族。由于总是处于饥饿的边缘，他们意识到自己的文化萎缩为一种遗迹。他们唯一认定的价值就是鱼酱或食物，他们关于善的观念就是个人填饱肚子，他们对于一个好人的定义就是“一个拥有饱胃的人”。村庄仍然在建设，但作为一种惯例维持下来的核心家庭已废弃了。他们不愿意照看孩子，并从约3岁开始就使其流浪谋生。婚姻一般只是有特定合作的需要时才发生。因为精力不足，性行为也很少，并且其快乐程度被认为与排便所带来的快乐几乎相同。死亡被看作是一种解脱或者是一种乐趣，因为这将意味着有更多的食物可留给幸存者。因为不幸的伊克人是生活在最低的可维持的生活水平之上，为此，人们可能会得出结论说，他们注定会灭亡。然而在某种程度上说，他们的社会还维持了一定的完整性，并或多或少稳定了至少30年，甚至有可能无限期地持续下去。

在社会结构中，这种变化是怎样得以持续的呢？解释可能是缺乏来自其他物种的竞争，结果就产生了生物学家所说的生态释放。在过去的一万年或更长的时间内，作为一个整体的人类在主宰其环境方面是非常成功的，只要人类有适度的内部一致性和没有中断繁殖，那么几乎还没有任何一种文化能在一段时间内超越它。蚂蚁或白蚁中没有一个物种会喜欢这种自由。它们在建筑巢穴、建立臭迹路线和进行婚飞时的极低效率，都有可能由于来自其他社会昆虫的捕食和竞争而迅速导致该物种的灭绝。很大程度上这对于社会食肉动物和灵长类也同样如此。简而言之，动物物种更倾向于紧密地簇拥在一个较小空间的生态系统中生活或玩耍。人类已经暂时逃离了这种种间竞争的限制。尽管文化有相互替代现象，但是这一过程在减少变异方面比种间竞争要低效得多。

一般传统的看法是，实际上所有的文化变异在起

① 霍布斯，英国哲学家，主张绝对服从首领可维护公共秩序。——校者注

源上都是表现型的而非遗传型的。这种观点从文化的易替代性得到支持,即文化的某些方面可以在单一世代内得以改变,其改变之快实际上不能得以进化。在马铃薯枯萎病的前两年(1846~1848),爱尔兰社会发生的剧烈变化就是一个有力的例证。另一个例子就是第二次世界大战美国占领日本后,日本权威结构的转换。诸如此类的例子可以无穷尽地增加——它们都是历史的真实。在遗传上,人类群体与其他群体没有很大的不同,这也是事实。列文丁(Lewontin, 1972b)在分析现存的9种血型系统的数据时,他发现85%的变异是由于群内的多样性造成的,而只有15%的变异是因为群间的多样性造成的。没有先验的理由去推测:这个样本的基因分布会与另一个少受行为影响的样本的基因分布有什么明显不同。

极端正统的环境决定论观点则更进一步,该观点认为事实上在文化的传播过程中并不存在遗传变化。换句话说,文化的能力是通过人类的单个基因型传递的。Dobzhansky(1963)这样陈述这个假说:“文化并不是通过基因得以传承的,它是通过从其他人那儿学习而获得的……从某种意义上说,人类基因失去了其在人类进化中的首要地位而成为一种全新的、非生物学或非器官的作用因素——文化。然而,不能忘记的是这种作用因素完全依赖于人的基因型。”尽管基因丧失了大多数主权,但他们至少在基于文化间变异的行为品质上具有一定的影响。内向性、外向性测量、个性气质、痉挛活动和体育活动、神经过敏、张扬压抑和诸如精神分裂症之类的各种形式的精神病,业已证明都具有中等大小的遗传率。(Parsons, 1967; Lerner, 1968)。即使群间这一变异(方差)较小,也可能会造就文化差异的社会。无论如何,我们应该试图去测定上述性状的遗传率。因为仅仅指出一个或少数几个社会缺乏的行为性状,就得出该性状在人类是由环境诱发而与遗传无关的结论是无效的。其相反的情况可能是正确的。

简而言之,这里需要人类遗传学的研究。在我们获得它之前的这段时间里,应通过两种间接方法概括出人类生物图。第一,从最基本的人类行为规则中建构模型。在模型可检测的范围内,这些规则能够以像由动物学家绘制出的习性图辨别动物物种“典型”的行为信息储存库那样,概括出人类生物图的特点。这些规则可以合理地与其他灵长类物种的习性图相比

较。尽管人类文化中规则上的变化微不足道,但也可能提供了潜在遗传差异的线索,特别是当其与所知的可遗传的行为性状的变化相关联时。尽管社会科学家有着不同的社会背景,但事实上他们已经在采用这一方法进行了研究。亚伯拉罕·马斯洛(Abraham Maslow, 1954, 1972)提出:人类的需要是等级式的,只有低水平的需要得到满足时,才去关注高水平的需要。最本能的需要就是吃饭和睡觉,当这些需要得到满足后,安全就转变为首要考虑的因素。接下来这一需要就是归属于一个类群并得到爱,再接下来就是自尊,最后是自我实现和创造。马斯洛梦想中的理想社会是一个“促进人类潜力和人性最大程度发展的社会。”当人类生物图能自由表达时,其重心应在较高一些的水平上停下来。另一位社会科学家,乔治·豪曼斯(George C. Homans, 1961),采用斯金纳(Skinnerian)方法,企图把人类行为减少到与学习有关的基本过程。他假定了如下规则:

1. 如果过去人对某一特定刺激发生的行动得到了回报,那么现在的刺激越与过去的相似,这个人现在就越会采取同样或类似的行动。
2. 在某个特定的时期,如果某人的行为对另一 551 个人的行为回报越多,那么另一个人就越是愿意重复这一行为。
3. 如果别人对一个人活动的回报越有价值,则这个人也往往会以同样的方式回报别人的活动。
4. 一个人在最近一段时间内的活动,接受别人的“回报”越多,那么以后此人同样活动得到回报的价值就越小。

行为学幻想家马斯洛(Maslow)观察世界,与行为学家、还原论者豪曼斯不同。然而他们两人的方法都是一致的。豪曼斯的规则可认为是由可表达人类生物圈的一些设备组成的,豪曼斯的操作词是“回报”(reward),所谓的“回报”实际上就是由合适的大脑易感中心定义的全套相互作用。根据进化论,“合适”是以遗传适合度为单元来度量的,因此大脑易感中心也就程序化地定义下来了。马斯洛的等级系统就是由这些规则达到目标的一种简单的优先次序。

人类遗传学的另一个间接方法是系统发育分析。通过人与其他灵长类动物相比较,确认隐藏在表面之下的灵长类动物的基本特征是可能的,并且将有助于决定人类的较高级社会行为的外形结构。这一方法在

康纳德·洛伦兹的《论攻击》、罗伯特·阿德雷的《社会契约》、迪斯蒙德·摩里斯的《裸猿》、莱奥内尔·泰格和罗宾·福克斯的《动物帝国》等系列畅销书中被普遍采用。作为已适应特殊环境的生物体来说，他们的工作对于唤起人们对将人类作为一种适应其独特环境的生物物种的关注是有益的。他们所受到的广泛关注打破了极端行为主义者令人窒息的控制。那些极端行为主义者将人类的意识实际上看作是一个既不正确也无启发性的等效的反应机器。而且他们对问题的独特处理方法是无效的并带有误导性。它们选择了一个似是而非的假说，或者选择一个基于动物物种小样本评论的假说，然后积极地把这种解释推到极端。这种方法在更为一般的背景下的弱点前面已作讨论（见第 2 章），这里就不再重复了。

使用比较行为学的正确方法是把密切相关的物种的严密的系统发育建立在许多生物性状基础上。然后将社会行为作为因变量而推出它的进化。如果这样做没有十足的把握（研究人类进化还不能这样）的话，接下来最好的方法就是第 7 章所概括出的：建立一个最低级分类水平，使得在此水平上的每一形状在分类单位间都表现出显著的变异。随物种或所属而变化的形状都是容易变化的形状。我们不能确切地从猕猴科的猴和猿推断到人。在灵长类动物中，这些易变的性状包括群体规模、类群凝聚力、类群间的开放度、在

亲本哺育中雄性参与的程度、关注结构以及领域防御的强度和形式。如果这些性状在分类水平科或灵长目上都是稳定的，那么可认为它们是保守的，从而使它们更可能以相对不变的形式形成进化到人类的进化。这些具有保守性状的特征包括：具有攻击性的首领系统（雄性一般是主导雌性的）；反应强度的尺度（特别是在相互斗争时）；细致而时间长的母性关照（幼仔具有明显程度的社会化）；母系社会组织，这种行为性状的分类为假说的形成提供了一种适宜的基础，使得可以对各种行为性状持续到了现代“智人”的可能性进行定性的评估。当然，某些易变性状，比方说在任何黑猩猩间的易变性状仍有同源的可能；相反，贯穿于其他一些灵长类动物中的一些保守性状，在人类起源过程中仍然可能发生改变。而且，这种评估并不意味着保守性状比遗传性状更具有遗传性，即具有更高的遗传率。易变性完全是以物种间或者物种内群体间的遗传差异为基础的。最终回到了文化的进化，我们可以直观地推测，被证明为易变的性状也很可能是建立在遗传差异基础上的人类社会间不同的那些形状。在图表 27-1 所示的证据与这一基本概念是一致的。最后值得注意的是，比较行为学方法无论如何也不能预测人类的独有性状。进化研究的普遍法则就是：量子跃迁方向是不容易通过种系统发育的推测而发现的。

表 27-1 人类社会的一般社会性状

其分类的根据是：他们在人类中是否是独有的；是否在其他灵长类的种间或属间变化（易变性状）；是否在其他灵长类中都是不变的（保守性状）（此表在原书 p552）

进化中灵长类的易变性状	进化中灵长类的保守性状	人类性状
类群大小		与某些其他灵长类共有
类群凝聚力		高度易变
对其他类群的开放性		高度易变
亲本照顾中雄亲的参与程度		高度易变
关注结构		强
保卫领域的强度和形式		以首领雄性为中心，但领域性高度易变一般
	攻击性首领系统（雄性优于雌性）	与所有或几乎所有其他灵长类共有的
	反应的尺度（特别是攻击相互作用的）	尽管有变化，但与其他灵长类一致
	持久的母性照顾，显著的幼儿社会化	与其他灵长类一致
	母系组织	与其他灵长类一致
		绝大多数与其他灵长类一致
		独有性状
		真正的语言，精细的文化
		贯穿于月经周期的连续的性活动
		明确规定禁止乱伦和具有不同血缘关系的婚配规则
		成年男女间劳动的协作分工

实物交换与相互利他主义

共享在非人类的灵长类动物中非常罕见，只是在黑猩猩也可能在其他少数旧大陆猴和猿中可以见到较初级的形式。但在人类中，它是最稳固的社会性状之一，达到了与白蚁和蚂蚁高度的交哺相匹配的水平。结果，只有人类存在经济体系。人的高智力和符号化能力真正地使实物交换成为可能。智力也允许这种交换能够持久，并将其转变为相互的利他主义行为(Trivers, 1971)。在我们所熟悉的日常语言中，通常会表达出下面的一些行为模式习惯用语：

“现在你给我一些东西，以后我会偿还给你的。”

553 “这次你帮助我，下次当你需要我时，我会成为你的朋友。”

“我其实并没有想把救援当作英雄主义，我只是希望在同样的情况下，别人也会帮助我或者我的家人。”

正如托勒克特·帕森斯(Tolcott Parsons)所喜欢说的那样，货币本身是没有价值的。货币仅仅是一点点金属或者几片纸，通过货币人们保证放弃一定的财产和提供所需要的服务。换句话说，货币是相互利他主义的一种量化。

在早期的人类社会中，也许最早的实物交换形式就是用男性所捕捉的肉类食品换取女性所采集的植物食品。如果现存的狩猎—采集社会反映了最初的社会状况，那么这种交换就以不同性别结合方式形成了一种重要的因素。

继列维—斯特劳斯^①(Levi-Strauss, 1949)之后，福克斯(Fox, 1972)凭借人种学的证据，认为在人类社会进化的早期过程中，至关重要的一步是利用妇女做实物交换。由于男性需要通过控制妇女以获得社会地位，它们就把妇女作为交换对象以巩固联盟和加强血缘关系。在文字前社会(preliterate society)就是以通常被直接解释为权力佣金的复杂的婚姻规则

为特征的。在禁止某些类型间的结婚的原始的“消极”婚配规律中，有增添了指出哪些结婚必须规则的“程级”婚配规则，尤其属于这种情况。在澳大利亚的土著社会中，存在着两“部分”，在这两“部分”间是允许结婚的。其中每个“部分”的男人可以交换侄女，甚至其妹妹的女儿。权力随着年龄的增长而增大，因为一个男子能够支配像他姐妹的女儿的女儿这样原亲关系的侄系后代。加上一夫多妻制，这种体制保证了部族中老人的政治和遗传优势。

就所有的复杂性而言，部落间婚姻交换的正式化，就如同一只雄猴偶尔从一个猴群游荡到另一个猴群或者是黑猩猩群体之间交换年轻雌性一样，具有大致相同的遗传效果。在欧洲移民到来的影响之前，澳大利亚土著社会中所缔结的7.5%的婚姻关系发生在部落之间，在巴西的印第安人以及其他文字前社会也具有大致相同的比率。回想前面(第4章)提到的，每一代中约10%的基因流动足以抵消造成人类差异的相当强大的自然力。部落间的婚姻交换是造成人们所见群体中高度遗传相似性的主要因素。异族婚配最终的适应性基础本质上不是基因的流动而是避免近亲交配。再者，出于这种目的，10%的基因流动就已经足够了。

人类社会组织的微观结构主要是基于能够导致建立契约的复杂的相互评估。正如艾尔文·高夫曼(Erving Goffman)所正确构想的那样，外来者迅速但又文雅地进行探测，以决定其社会经济地位、智力和教育、自我感觉、社会态度、能力、威信以及情感的稳定性。这些主要是下意识地做出和接受的绝大多数信息具有突出的实践价值。这种探测一定要深化，因为这个外来者总是试图去创造一种能够给他赢得最大利益的印象。至少他能够控制以避免揭示将会危害其地位的信息。自我表现被认为包含有欺骗性的因素：

很多关键性的事实超越了相互作用的时间和地点或者其中隐藏着谎言。例如，个人的“真正的”或者是“真实的”态度、信念以及情感就只能通过其声明或非自觉表现的行为间接地确定。同样，如果这一个体给他人提供产品或者是

^① 法国著名的社会学家，曾经深入到原始部落进行人类学调查，著有《悲伤的热带雨林》(1955)、《结构主义人类学》、《神话学》、《今日图腾》、《原始思维》(1962)等。——译者注

服务，他人就会时常发现，在相互作用期间并不是在任何时间和地点即刻就能获得想要吃的食物。他们将被迫接受这样一些结果，作为对于某些不能直接获得事物的传统的或者是自然的符号。（Goffman, 1959）

欺骗和虚伪既不是将善良人压制到最低水平的绝对的恶，也不是有待于被进一步的社会进化去除掉的动物的残留性状。它们恰恰是人类处理社会生活中复杂的日常事务的工具。每一特定的社会水平都体现出了反映社会大小和复杂性的一种妥协。如果这一水平太低，其他的水平的社会就会抓住这一优势并取得胜利。如果这一水平太高，其结果就是遭到排除。在所有方面的完全诚实并不是其答案。老练的灵长类动物很坦率，会超越当前小集团的局限性，可能摧毁人类社会中所建立的有关社会生活的精致构造。正如路易斯·J·豪尔（Louis J. Hall）所正确观察到的那样，良好的风度变成了爱的一种替代。

联盟、性和劳动分工

几乎是所有人类社会的建筑单元都是核心家庭（Reynold, 1969; Leibowitz, 1968）。无论是美国工业城市中的平民，还是澳大利亚荒原中的一队狩猎—采集者，都是围绕这一单元组织起来的。在这两种情况中，家庭在地方社区（regional communities）间移动，但通过拜访（或者是打电话和写信）和交换礼物的方式同主要的血亲维持复杂的联系。白天妇女和孩子在居住区里，男人却要以实物或者货币的形式在外寻找猎物或其他等价物。男性为狩猎或对付邻近部落而成队相互联合起来。即使没有实际的血缘关系，他们也能像“一家兄弟”一样行事。婚配要严格遵守部落的习俗，不能轻易更改。无论是隐蔽的还是通过习俗明确允许的，一夫多妻制主要都是由男性进行的。通过月经周期，性行为几乎是连续的并且是以性行为前的爱抚（extended foreplay）为标志的。在马斯特（Master）、约翰逊（Johnson, 1966）和其他一些人的研究基础上，毛利斯（Morris, 1967a）指出，人类性行为的独有的特征与体毛减少有关系：年轻女性浑圆隆起的乳房，性交时皮肤的红润和血管扩张增加了嘴唇的性感灵敏度；此外还有：鼻子、耳朵、乳头、

乳晕和生殖器的柔软部位以及男性阴茎特别是勃起时的大小，等等。正如达尔文（Darwin）本人在1871年所记述的那样，甚至女性裸露的皮肤也是性的释放者。所有的这些变化都是为了加强永久的结合，这在时间上是与排卵期不相关的。令那些试图通过有排卵节律方法避孕的人惊讶的是，女性几乎没有发情期。具有讽刺意味的是，那些除了生育的目的以外禁止性活动的信教者还根据这一“自然法则”行事。由于基于一个错误的假定，即在生殖过程中，男人从本质上讲就像其他动物一样，因而在比较行为学中就成为一种误导。

血缘关系几乎遍及整个人类社会，这也是我们这个物种的独有生物学特征。血缘系统提供了至少3个明显的优势。首先，血缘系统使部落和亚部落单元结成联盟，并且为年轻成员的无冲突迁移提供了通道。其次，血缘系统是实物交换体系的一个重要部分，通过这种系统，男性获取统治和领导权。最后，血缘系统能够用作是渡过艰难时期以寻找亲族的自我稳定装置。当食物匮乏时，部落单元可以以其他群居的灵长类动物不知晓的方式号召其同盟提供利他主义的援助。加拿大西北部北极圈地带的—个狩猎—采集群体——阿萨巴斯卡·多格里布的印第安人，就是这样的一个例子。阿萨帕斯卡人主要是通过原始的双边联合规则松散地组织起来（Jane Helan, 1968）。当地各类群的人在公共领域中游荡，时断时续地进行联系和通过互相通婚交换成员。当遭受灾荒时，受到威胁的那队人就与那些暂时境况较好的人联合。另一个例子是南美洲的雅诺马马人，当其庄稼被敌人毁坏时，就依赖与其具有血缘关系的人（Chagon, 1968）。

随着社会从一队人马通过部落进化到王国（chiefdoms）和国家，某些结合方式便超出了血缘关系的网络，扩展为包括其他的联盟和经济协议。因为社会网络随之变大，通讯线路变得更长和相互作用变得更为多样化，所以整个社会系统就变得更为复杂。但是这些变化背后的道德准则却没有太大的变化。平民百姓仍旧在形式化代码的操控之下，与管制狩猎—采集社会成员的情况没有不同。

角色扮演和行为多型

就如同超蚁和超狼一样，超人绝不会是一个个

体。它是一个社会，其成员多样化和彼此协作，以创造出可以超出任何一个可设想个体所具有能力的复合体。因为人类社会成员所拥有的智力以及灵活性，使他们实际上能够在任何程度的专业化中发挥作用，转化自身以满足特定场合的需要，所以人类社会已经进入到一个非常复杂的阶段。现代人通过不断转换他对环境的需求，在很多方面都已成为可以很好地拓展其领域的行动者。正如高夫曼（Goffman, 1961）所观察到的那样：“也许有些时候，个体就像是一个笨拙的士兵那样紧紧地被一定的角色限制，只能向前走或向后走。的确，当一个人担当一个角色，坐在那儿，昂着头、目视前方，无论在哪里他都是真实的。但是到了下一时刻，这幅画分成了许多碎片，真实的个人被分解成了不同身份地位的人，其中有的有其手，有的有其牙，有的有其怪相。当靠近观察时，他在生活中所拥有的所有的联系以不同的方式汇集在一起时的这个人，又变得模糊了。”不足为奇的是现代人的最敏锐的内在问题是识别。

人类社会中各成员的作用基本上不同于社会昆虫中各职别的作用。人类社会中的成员有时按照昆虫的方式相互间紧密合作，但是更多的时候，他们要为争夺分配给他们发挥作用的领域的有限资源而竞争。最优秀的和最善经营的角色行动者（role-actor）通常赢得了一份不成比例的优厚回报，而最不成功者会被降到别的不理想的位置。另外，个体希望通过改变角色而获得较高的社会经济地位。阶级之间的竞争也会发生，并且在历史的大多数时间它被证明是社会变革的决定性因素。

人类生物学的一个关键性问题在于：是否存在着一种要进入某一阶层并且要扮演某种角色的遗传因素。人们很容易会想到可能发生这种遗传差异的环境。至少某些智力和情感性状的遗传率，对中等大小的歧化选择有足够的反应。迪尔伯格（Dahlberg, 1947）认为，如果一个单一的基因能够决定成功和地位的升迁，它就会很快集中于社会经济的最高阶层。例如，假定有两个阶层，每一个阶层都始于一种只有1%频率向上升迁基因的纯合体；进一步假定在每一代人，较低阶层的50%的纯合体要向上升迁。那么依靠这些类群的相对大小仅仅在10代人当中，上等

阶层就会拥有多达20%的纯合体甚至更多；下等阶层仅拥有0.5%的纯合体甚至更少。根据类似的讨论，合恩斯坦（Herrnstein, 1976b）认为，随着环境机遇在社会中变得几近相同，社会经济集团将日益为基于智力上的遗传差异所限定。

当一个人类群体战胜并征服另一个群体（人类历史中常见的事件）时，就会产生出对这种分层的一种强烈的初始偏见。通过提高阶层间的壁垒，提高种族文化和文化差异的判别以及提高少数民族居住地区的限制，这些心智性状的差异（然而很小）就会倾向于保存下来。遗传学者D·达灵顿（D. Darlington, 1969）认为这一过程是人类社会遗传多样性的一种主要来源。

然而，尽管这一断言似乎是有道理的，但是却并不存在有关身份/地位的任何遗传固定的证据。虽然印度种姓^①社会已然存在2000多年了，远远超过了进化趋异时间，但是他们只在血型和其他可测量的解剖学或者生理学性状方面存在着微小的差异。阻止等级差异的遗传固定有若干强大力量。第一，文化发展太富于流动性了。在几十年或者多达几个世纪的时间中，少数民族被取代，种族及其民众获得解放，征服者被征服。即使在一个相对稳定的社会中，向上发展的道路也是不计其数的。较低阶层的女子趋向于上嫁（攀高枝）。在一个世代中，商业或者政治生活方面的成功，能使一个家庭从任何一种社会经济阶层进入到统治阶层。而且，还存在许多不是以简单模式遗传的迪尔伯格基因（Dahlberg genes）。人类成功的遗传因素显然是多基因的，并且可以列出一个长长的单子，但仅有少数几个已被测定。智商仅仅是智力组成部分的一个子集。创造力、经营能力、驱动力、精神毅力等方面虽然都是无形的，但也是同样重要的品质或性状。假定决定了这些性状的基因分散于许多染色体上，再假定其中某些性状是不相关或者甚至是负相关的。在这些情况下，只有最强的歧化选择才能产生稳定的基因组合。更有可能的一种情况是如下占优势的情况：社会内保存着大量的遗传多样性和某些遗传决定的性状与成功存在着松散的相互关系。这种连续的转换加速了这一分化过程。

即使这样，对于某些具有广泛作用的遗传因子的

① 种姓：印度的世袭阶级（层），共分5个阶级，各级有特别的习俗，不能与其他级有社会往来。——校者注

通 讯

影响是不能低估的。我们考虑一下雄性同性恋。金枝 (Kinsey) 及其同伴的研究表明, 20 世纪 40 年代, 在美国大约有 10% 的生理上成熟的男性在被调查之前至少有 3 年主要是或者完全是同性恋的。在其他许多文化不同的群体 (如果不是大多数的话) 里, 男性人口也有比较高的同性恋比例。考曼 (Kallmann) 提供的双生数据表明, 同性恋可能存在遗传因素。因此, Huthinson (1959) 认为同性恋基因在杂合体的情况下可能具有较高的适合度。它是根据群体遗传学的现代推理进行推理的。同性恋状况本身导致较低的遗传适合度, 当然同性恋男性通常很少结婚, 并且跟异性恋者相比, 他们的孩子就更少了。这种同性恋基因在进化中能够得以维持的最简单方式就是: 这些基因在杂合状态下是有利的, 也就是说, 杂合体能够更好地进入成熟期, 能产生更多的后代, 或者是兼而有之。H·T·斯皮思 (Herman T. Spieth, 个人通讯) 向我提供了一种有趣的可供选择的假说, 并且罗伯特·L·特拉弗兹 (Robert L. Trivers, 1974) 独立发展了这一假说。在同其他男性群体打猎或者是在居住地处理更多的内部事务时, 原始社会中的同性恋成员只是用作帮手。同性恋者脱离了尽特殊义务的父亲职责后, 在帮助亲近的亲属时可能是很高效的。那么仅通过血缘选择, 有利于同性恋的基因可以在很高的平衡水平上持续下来。也就可以说, 如果这种基因确实存在的话, 它们在外显率方面几乎都是不完全的, 并且在表现度上是有变化的。这也就意味着这种基因携带者, 哪些会发展成同性恋者和发展到何种程度依赖于修饰基因的有、无和环境的影响。

其他的基本类型可能也存在, 并且也可能观察到它的一些线索。布勒顿·琼斯 (Blurton. Jane, 1969) 在对英国幼儿园的儿童进行研究时, 区分了两个明显的基本行为类型。“言辞者” (verbalists), 这种类型的人很少, 经常独处, 很少走来走去, 并且几乎从来不加入粗野打闹。他们话很多, 并且花了很多时间读书。另一类型是“行为者” (doers), 他们结成团体, 经常走来走去, 并且花很多时间绘画、做事情而不是讲话。布勒顿·琼斯推测这两种类型起因于行为发育的早期差异并持续到成年期, 如果这种差异具有一般性, 则基本上可归结于文化内的多样性。现在还没有办法知道, 这种差异最终是否是起源于遗传或者完全是通过早期的经验诱发的。

人类的全部独有的社会行为都是以其独有的语言的使用为支点的。在任何一种语言中, 词在每一种文化中都随意地给出了一定的定义, 并且按照语法把词法进行排列, 而赋予了超越于定义的新意义。文字完全的符号品质和语法的复杂性, 便可以创造出在数量上具有潜在的无限性的信息, 甚至使系统本身的通讯成为可能。这是人类语言的基本本质。人类语言的基本属性或特征可进行分解, 并且在传播过程可以增加其余特征, 从而总共可达到 16 种设计特征 (C.F.Hockett, 由 Thorpe 评论, 1972a)。其中大多数特征至少可见于其他一些动物物种的初级形式中。但即使是教黑猩猩在一些简单的句子中使用符号, 也远远不能达到人类语言的生产率和丰富性。在进化中人类语言的发展就是一次量子跃迁, 可与真核细胞的“组类”相比拟。

即使没有文字, 人类的通讯也可能是目前所知道的最为丰富的通讯。关于非文字通讯的研究已成为社会科学研究中一个欣欣向荣的分支。符号在语言交流中所承载的如此之多的辅助性角色使得编纂变得困难。对这些符号的分类定义经常是不同的, 所以分类结果很难一致 (例如: Rensky, 1966; Crystal, 1969; Lyon, 1972.)。表 27-2 给出了一个排列, 我想这个表既可以免除内部矛盾, 又可以与现行的用法相一致。包括面部表情、身体的姿势和动作及接触等在内的非声音信号的数目可能超过了 100 种。布兰尼根 (Brannigan) 和汉弗里斯 (Humphries, 1972) 列出了一个他们认为几乎穷尽了的所有 136 种的信号。这个数目和伯德维瑟 (Birdwhistle, 1970) 所独立做出的估计相一致, 他认为尽管人的面部可能具有多达 25 万种表情, 至少可以组合成 100 套具有不同的、有意义的符号, 但由于声音准语言 (paralanguage) 同真实语言的韵律变化有所不同, 因而将其进行分类并不是很困难。格兰特 (Grant, 1969) 区分了 6 种不同的声音, 而且惯常于其他灵长类物种的动物学家有时也能区分这 6 种。总之, 所有的准语言学 (paralinguistic) 符号加起来几乎超过 150 种, 并且可能接近 200 种。这种信息存储库要比绝大多数其他哺乳类和鸟类的信息存储库高出 3 倍甚至更多, 而且也

超出了恒河猴和黑猩猩的全部信息存储库。

表 27-2 人类交流的模式

I. 语言通讯: 词和句的表达
II. 非语言通讯
A. 韵律: 音调、音速、节律、音符、音法, 以及修改语言陈述意义的其他声音品质。
B. 准语言: 符号与用于补充和修辞语言的文字分开。不同于用词来补充或变更语言的信号。
1. 有声准语言: 呼噜声、咯咯笑、笑声、抽噎声、哭声和其他一些非语言的声音。
2. 无声准语言: 身体姿势、动作和接触(能动系统)、可能也包括化学通讯。

在对人类的准语言进行分析中, 另一有用的区别在于对前语言 (prelinguistic) 信号和后语言 (postlinguistic) 信号之间的区分, 其中前语言信号被认为在真正语言进化开始以前就使用了。后语言符号很有可能是作为语言的纯辅助性装置产生的。对于这一问题的研究方法, 是对灵长类动物通讯的有关特性进行系统发育分析。例如, 胡夫 (Hooff, 1972) 认为猴科的猴和猿的面部表情上的微笑和大笑是同源的, 因此不把人类的这些行为列入我们的最原始的普遍信号而进行分类。

正如马勒 (Marler, 1965) 所称的那样, 人类语言可能起源于丰富的连续声音信号——这些信号与恒猴猴和黑猩猩应用的信号不同, 也不同于某些低等灵长类信息存储库中表征的较为非连续的信号。同猴猴、狒狒和黑猩猩相似, 人类的婴儿也能发出各种不同的声音, 但在其发育的早期就转变为人类语言的特殊声音了。

多重爆破音、摩擦音、鼻音、元音和其他一些声音组合在一起构成了大约 40 种基本的音素。人的口腔和上呼吸道被强烈地改变为能够具有这种声音的能力 (参见图 27-2)。最关键的变化是与人的直立姿势相联的, 这种直立姿势对现在的状态提供了最初的但仍不完全的推动力。随着面部拉长, 口腔与咽喉形成 90 度的夹角。这种结构变化有助于帮助升高舌背, 直到形成了咽喉气流的阻力。同时咽喉部的空间和会厌适当地拉长了。

舌头位置的改变以及咽喉的拉长, 这两个主要的变化就能够产生变化多样的声音了。气流经过声带时就可以发出嗡嗡的声音, 这种声音可以在强度和长度上变化, 但在所有重要的产生音素区分的音调性质上

并不发生变化。当空气经过咽喉和口腔、从口出来时, 音调才会变化。这些结构一起构成了一个像圆柱体一样、用作共鸣器的气体通道。当其位置和形状发生改变时, 通道就会强化来自于声带的不同的音频组合。结果就产生了如图 27-2 所示的我们认作是音素的声 (也可参见 lenneberg, 1969 和 Denes、Pinson 1973)。

然而, 获得语言上的巨大进步并不是来自于形成许多声音的能力。毕竟从理论上讲, 对于一个高智能者来说, 要说出一个词仍可进行快速通讯, 就像数字计算机一样只需编程就可以了。

增加声音大小、持续时间和声调上的变化都可能提高传播率。回想一下, 一种单一的化学物质如果完全是在理想状况下进行调整的话, 那么每秒钟可高达 1 万比特 (bit), 远远超过了人的说话能力。相反, 人类的效率不是依赖于语法, 即依赖于各个词的线性排列的意义。每一种语言都有语法, 即有一套管制句法的规则。要想真正理解语法的本质和起源就应该理解大量的人类意识的建构。为了叙述已知规则, 有 3 种可能的竞争模型:

第一个假说: 从左到右的概率模型 (*Probabilistic left-to-right model*)。这是极端的为行为心理学者喜欢使用的一种解释, 也就是说一个词的显现是马尔可夫式的 (Markovian), 这意味着该词出现的概率是由其仅靠前的词或词组决定的。正在成长中的儿童, 在每一适当条件下该把那些词连接在一起就属于这种情况。

第二假说: 学习深化的结构模型 (*Learned deep-structure model*)。通过现存有限的规则把词构成的短语组合并置在一起获得不同的意义。孩子或多或少无意识地学习了他自己文化中语言的深度结构。虽然这种规则在数量上是有限的, 但是依赖这些规则组成的句子在数量上却是无限的。动物不能说话仅仅是因为它们不具有这种必需的认知或者是智力水平, 而不是因为他们缺乏某种特定的“语言能力”。

第三假说: 先天的深度结构模型 (*Innate deep-structure model*)。正如第二假说所说的, 存在着正式规则, 但是这些规则是完全或部分遗传的。换句话说, 其中一些规则以不变的形式到了成年就会出现。这一命题的必然推论是: 很多语法的深化结构在人类中即使不是普遍存在, 也是大量存在的, 尽管在语言间的表面结构和词义上存在着明显的差异。第二个必然推论是: 动物不能讲话是因为它们缺乏先天的

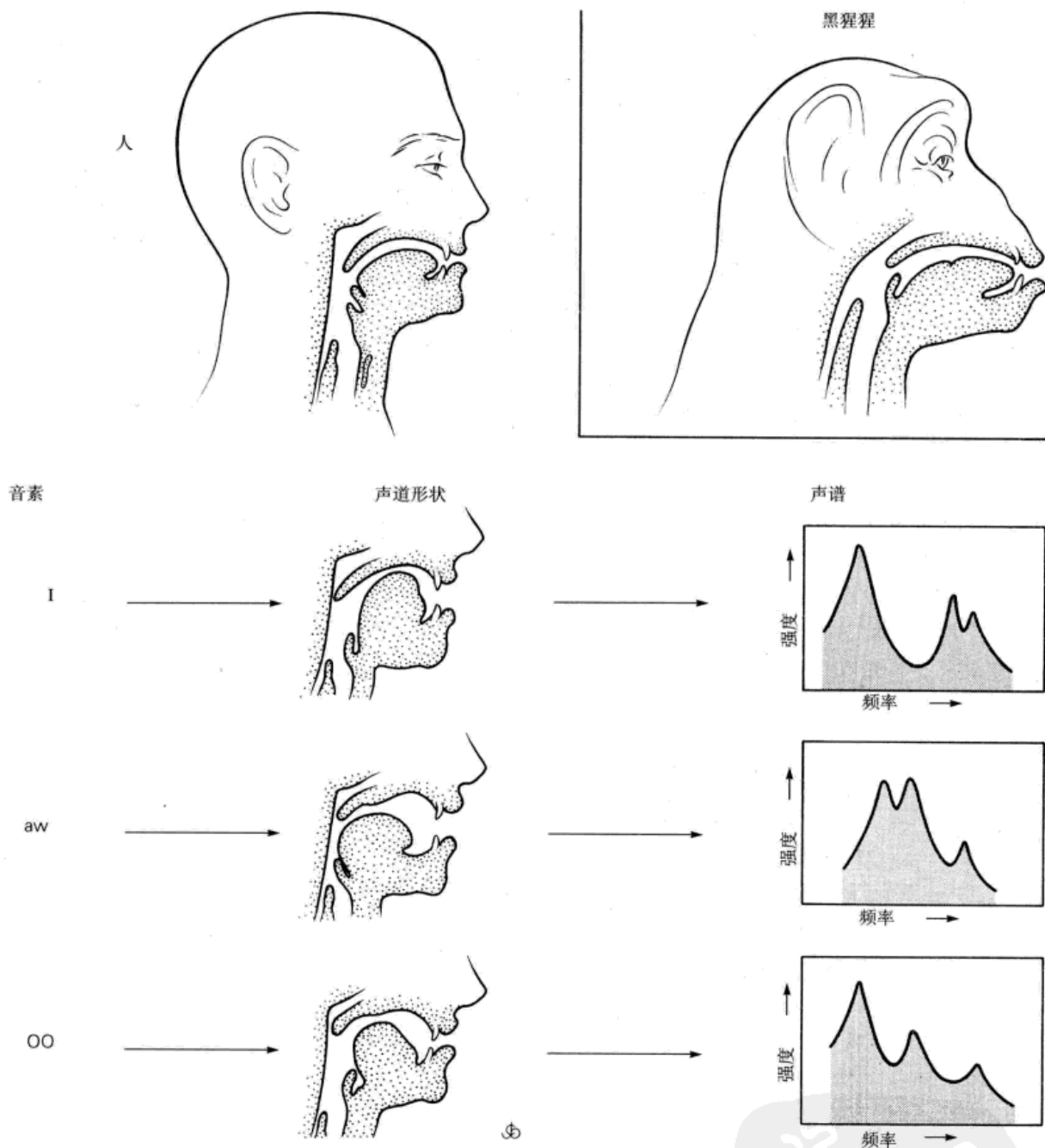


图 27-2 人类的发音器官是向着能够发出许多不同声音的方向进化的。多面性则是人类语言功能进化过程中的一个必要的伴随物。图的上部分表明人类不同于猩猩和其他非人类灵长类动物的地方在于：在嘴与上呼吸道之间夹角增加，咽部空间拉长，同时舌头后半部在声带上方长长的通道口形成前壁。图的下部分表示舌头的运动怎样改变气流的形状以产生不同的声音（1973 年 Howell、Danes 和 Pinson 修改）（此图占原书 p557 整版）。

语言能力，这种能力是人类先天具有的独有特性，并不只是人类智力优于动物的结果。先天的深化结构模型主要是和诺姆·乔姆斯基（Noam Chomsky）的名字相联的，现在已引起很多心理语言学家的兴趣。

从左到右的概要模型（至少是它的极端形式）已

被排除。在像英语这样的一种语言中，孩子为了计算而不得不学会转换的概率数是很高的，在少年时，他们仅仅是没有足够的时间去全部掌握它们（Miller, Galanter, 以及 Pribram, 1960）。当孩子碰到其成年可能碰到而与其童年明显不同的语言结构形式时，他

们实际上会很快地以期望的顺序学会语法规则 (Brown, 1973)。这种个体发育是动物行为先天分量成熟的典型过程。然而这种相似性不能作为一个结论性证据来说明：这就是人类的一般遗传程序。

罗杰·布朗 (Roger Brown) 以及其他一些发展心理语言学家强调，直到深化语法本身的特征化很清晰时才能找到问题的最终答案。相对来说，这是一个崭新的研究领域，最早不超过乔姆斯基的《句法结构》(1957)。这种深化语法开始就以复杂的、快速变换的推论为标志。斯洛宾 (Slobin, 1971) 和乔斯基姆 (Chomsky, 1972) 在最近的文章中提出了这种语法的基本概念。图 27-3 列出的短语结构语法 (phrase structure grammar) 是句子按一定规则一定等级 (或分层次) 方式组成的。各短语可看作是一些模块，一些等价模块可以替换或重新放入句子中而使其意义不变。短语不能分解，各个短语相互交换不会有任何特别的困难。例如在“男孩打球”(The boy hit the ball.) 这个句子中“the ball”(球) 在直觉上就是一个单位。可以将它提出来，用其他短语例如“羽毛球”(the shuttlecock)，或者简单的“it”代替。“hit the”这样的组合不是一个单位。尽管这两个词并列是事实，但是用文化代入后会给句子其余部分的构成造成困难。通过研究，我们潜意识中就知道了这些语法的规则，就可以通过插入适当的短语来扩展句子：“回到他的位置后，这个小男孩摇晃了两下，最后击球并跑到第一垒 (After taking his position, the little boy swung twice and finally hit the ball and ran to first base).”

总之，短语结构语法规定了短语形成的方法。与各单词的表面结构或者各单位呈现的简单顺序相反，短语结构语法产生了我们称之为由单词窜组成的深化结构。当然，短语或者关键词出现的顺序，对句子的意义是至关重要的。“这个男孩击球”(The boy hit the ball.) 与“这个男孩击什么？”(What did the boy hit?) 的意义是很不相同的，尽管它们的深化(短语)结构是一样的。通过语法深化规则把深化结构转换成由短语组配的表面结构依据的规则称为转换语法 (transformational grammar)。转换就是一个短语结构变换成另一个短语结构的构成的过程。最基本的过程是替换(用“什么”替换“球”)、移位(把“什么”移到动词前)和重排(变换相关词语的位置)。

心理语言学家描述了英语中的短语结构和转换

语法。然而对于在第二假说和第三假说之间做出选择 559 的根据却不是很充分。换句话说，就是决定这些语法是先编程的还是后天学习的还不够明确。在所有的已经认识到的人类语言都可以转换，然而，通过对自身的研究不能确定其转换规则是否完全相同。

是不是存在一种普遍适用的语法？这个问题很难回答，因为任何使深化语法普遍化的尝试都是建立在某种特殊语言的语义基础上的。这门学科的学者很少遇到这样的问题，仿佛它是真正科学的，可以具体解释和解决可能出现的问题。事实上，对于大多数心理语言学文献的冗长和含混不清的本质，自然科学家深感头痛，因为这些文献往往不顾前体和证据的一般准则。理由是，许多作者，其中包括乔斯基姆 (Chomsky)，都是持有利维-斯特劳斯 (Levi-Strauss) 和皮亚杰 (Piaget) 的传统结构主义者。他们以盲从的世界观来研究这一学科。这种世界观认为，人类思想的过程确是结构的，也是非连续的、可数的且在进化上是独有的，没有必要引用其他学科的成就。这个分析由于不能从可以进行检查和扩展经验的基本原理进行讨论，所以从这个意义上说它是非理论的。一些心理学家包括罗杰·布朗 (Roger Brown) 及其同事以及福多 (Foder) 和加勒特 (Garrett, 1966)



图 27-3 英语中短语结构规则的一个例子。简单句男孩打球 (“The boy hit the ball.”) 是由短语等级系统构成的。在每一个等级水平，一个短语可由另一个等价的短语替代，但是短语不能分开，并且它们的组成部分不能互相替换 (根据 Slobe, 1971)。

已经提出了一些可检验的假说，并且想找到一些结果，但即使是这些熟练的实验学者，也不能轻易地得到这些关于深化语法的结果。

就像富有诗意的自然主义者一样，结构主义者赞扬具有人物特性的幻想。建构主义者在很大程度上依靠隐喻和列举，而很少利用多种竞争假说的方法，从隐含的前提出发进行讨论。显然，作为所有科学中最重要的学科之一，这一学科应用严密的理论和适当配合实验研究的时机已经成熟了。

人类语言起源于何时，这个重要的问题是新语言学家不能回答的。是不是 200 万年前南方古猿第一次使用石器工具、建造遮蔽物所的时候就出现了语言？或者是现代人完全出现的时候才出现？或许是直到在过去 10 万年宗教礼仪产生的时候才出现？里伯曼 (Lieberman, 1968) 认为这个时间是相当晚的。他解释说，在腭和咽喉道的形状上，达特 (Dart) 复原的 Makapan 南方古猿与黑猩猩很相似。如果他是正确的话，那么早期的原始人类应该可以清晰地发出人类的声音。对于尼安德特人的解剖学和音量的研究，得到了相同的结论，这个结论（如果是真的话）就是把语言起源定在了智人物种起源的晚期阶段 (Lieberman 等, 1972)。珍妮·希尔 (Jane Hill, 1972) 和马丁里 (I. G. Mattingly, 1972) 已讨论了人类语言进化起源的其他理论反面。伦内伯格 (Lennberg, 1971) 认为，数学推理能力的起源与语言能力的起源稍有不同。

文化、仪式和宗教

非人类的高等灵长类，其中包括日本猕猴和黑猩猩（见第 7 章）就具有文化的萌芽，但是只有在人类中，文化才彻底地渗透到实际生活的各个方面。人种内文化的细节在遗传上受到的控制很小，从而导致了社会间的巨大多样性。控制很小并不意味着文化脱离了基因而自由发展。进化的是文化的能力，一种文化或者另一种文化的发展的确具有压倒性趋势。罗宾·福克斯 (Robin Fox, 1971) 按以下形式提出了这一主张，它是这样提出的：如果是苏格兰詹姆斯四世和法老普萨美提克 (Psammetichos) 的有 560 名实验得以成功，那么在隔离状态下养育的儿童却会惊人地健康生存下来。

我不怀疑他们可能会讲话，而且从理论上讲，尽管从来没有人教授过他们，但是只要有时间，他们或其后代就能够创造并且发展出一种语言。此外，尽管这种语言不同于我们所知道的任何一种语言，但是在同样的基础上语言学家能够像分析其他语言一样分析这种语言，而且可以把这种语言翻译成我们所知道的语言。我可以由此进一步引申下去。如果我们的新亚当和夏娃能够生存、生育后代——仍然是处于一种与任何文化的影响总体上都相隔绝的状态——那么最终他们能够创造一个社会，这个社会拥有：有关财产的法律，有关乱伦和婚姻的规则，有关禁忌和避免的习俗，以最小的牺牲解决冲突的方法，有关超自然及与其相关实践的信念，社会地位体系以及表明其社会地位的方式，年轻人的成年仪式，包括女性装饰以及象征性的身体装饰的求偶活动，排除女性的只为男性保留的某些活动和组织，某种赌博，工具和武器的制造产业，神话传说，舞蹈，通奸犯和各种各样的杀人犯、自杀行为、同性恋，精神分裂症、精神病、神经衰弱症，还有促进或扫除上述情况的各种各样的行业（依赖于他们如何看待上述情况）。

包括仪式和宗教盛大展示在内的文化可理解为环境追踪方式的一种等级系统。在第 7 章中，从快达毫秒的生物化学反应到慢以世代计的基因替代的全部生物学反应就可作为这样的系统。那时文化就放置在慢端时间尺度范围内。现在可扩展一下这个概念。如果文化的一些特定细节到了非遗传的程度就可以脱离生物系统，而在其旁边作为一个辅助系统。纯粹的文化追踪系统的跨度与一部分慢速生物追踪系统的极为类似，其范围是从数天到数个世代。在工业文明中，语言和服饰是变化最快的。稍缓慢些的是政治观念和对其他国家的社会态度。最为缓慢的是伦理禁忌，以及对上帝信仰与否。以下假设是有效的：在达尔文的意义上，文化细节多年都是适应的，尽管其中一些细节是通过增加类群成活率而间接达到适应的 (Washburn and Howell, 1960; Master, 1970)。为了使生物类比完善，另一个值得考虑的假设是：一套特定文化行为的变化率反映了这些行为所处关键环境的变化率。

缓慢变化的文化形式趋向于反映在仪式中。某些社会科学家在人类的庆典与动物通讯炫耀之间作了类比。这种类比是不正确的。绝大多数动物的炫耀只是传达了有限意义的非连续信号。而这些信号与人类手势、面部表情和准语言的声音大体相当。少数动物的炫耀，比如鸟类的极为复杂的性炫耀行为和更换筑巢，是如此令人印象深刻的精细，以致动物学家偶尔把它们当作庆典。甚至这里的对比也是一种误导。绝大多数人类的仪式不仅仅是当下的信号价值，正如迪尔凯姆^① (Durkheim) 所强调的那样，这些符号不仅仅是标签，它们还是对有关社会道德价值的再确认和更新。

神圣的仪式是人类最具特色的特征。其最基本的形式与巫术相关，积极地试图去控制自然和上帝。来自西欧洞穴的石器时代后期的艺术反映了对狩猎动物的关注。很多画面显示的是矛和箭射入了猎物的身体，还有一些画面上则展示着人装扮成动物跳舞或者站立着用头向动物鞠躬。基于可以以图画的形式来表达现实的逻辑概念，绘画的作用可能就是感应巫术。这个预先行为可以比作动物有目的的运动，在进化的过程中，这种行为经常仪式化为通讯信号。人们会想起，蜜蜂的摇摆舞是它从蜂巢到食源的微型化重复飞行表演。原始人类可能会很容易理解这种动物复杂行为的意义。巫术过去并且现在也依然存在于某些社会，操作巫术的人有各种各样的称谓，如萨满僧 (shamans)、巫士 (sorcerers)、巫医 (medicine men)。人们认为唯有他们才有神秘的魔方能有效地应对自然的力量，有时候他们的影响甚至超出了氏族首领。

狭义的正式宗教拥有许多巫术的因素，但是这些巫术主要集中于较深层的、更为部落定向的信念。它的仪式庆祝创造神话，安抚上帝，并且使部落的道德信条神圣化。他们不是通过萨满僧强有力的身体力量，而是通过牧师同上帝倾心交谈并且通过崇敬、牺牲和为部落的善行提供证据的方式讨好上帝。在更为复杂的社会中，政治与宗教总是很自然地混为一体。虽然通过神授，权力是属于国王的，但是由于更高级的上帝授权使高级牧师往往统治着国王。

如下的假说是合理的：巫术和图腾崇拜直接适应

于环境，并在社会进化中早于正式的宗教。在人类社会神圣的传统习惯几乎到处都存在。能够解释人类起源的神话，至少是能够解释部落与其他世界关系的神话传说也是一样到处都有。但是对上帝的信任却不是这样普遍。怀廷 (Whitting, 1968) 记录的 81 个狩猎—采集社会中，只有 28 个，或者说占 35% 的社会信奉上帝。一种积极的、道德的、创世的上帝概念甚至并不普遍，这种概念最具一般性地是兴起于一种游牧式的生活方式。越是依赖于游牧，越可能是信仰耶稣基督式的牧羊神 (参见表 27-3)。在其他一些类型的社会中，这种信仰的发生仅仅占 10% 或者更少。一神教的上帝也总是男性。这种强烈的父权制倾向有几种文化来源 (Lenski, 1970)。游牧社会具有很强的流动性、严密的组织性，并且经常发生战斗，所有这些特征都使男性权力在社会中越来越重要。当然作为主要的经济基础的游牧依然由男性负责也是具有重要意义的。因为希伯来人 (Hebrew) 一开始就是游牧民族，圣经中所说的上帝就是牧羊神，他选择的人民就是他的羊。伊斯兰教 (Islam)，一神教信仰中最为严格的宗教之一，神权早就渗入阿拉伯半岛的游牧民族中。牧羊人与他的羊群之间的亲密关系显然提供了人类社会的缩影，而这个缩影激起人们对人与控制人的神权间关系的更深入的分析研究。

表 27-3 根据起源于游牧社会的生存百分比划分的 66 个农业社会的宗教信仰 (摘自《人类社会》由 G. and Jean Lenski. 由 McGraw-Hill 图书公司提供版权，经过许可使用)

来自于游牧生活的百分比/%	信仰积极的、道德的创世神的百分比/%	社会的数目/个
36~45	92	13
26~35	82	28
16~25	40	20
6~15	20	5

日渐成熟的人类学也并没有给出理由来怀疑马克思·韦伯 (Marx Weber)^② 的结论：为了得到长寿、富饶土地和食物的纯粹世俗的报偿，为了避免身体伤害和挫败敌人，宗教得去寻找超自然的力量。类群选择的形式也会在教派之间的竞争中起作用。获得支持

① 法国社会学家。——译者注

② 德国著名学者，研究领域广泛涉及哲学、社会学、政治、经济、文化等领域，对现代西方学术的影响非常大。——译者注

的教派就能生存；反之却不能。结果，宗教就像人类其他组织一样，为了促进其教徒的利益在进化。因为这个利益是统计学上的，作为整体来说只适用于类群，所以其中一部分可以通过利他主义和开发（即其中一部分获利是以牺牲另一部分为代价的）获得。换言之，类群利益是把普遍增长的各个体适合度相加得到的。结果在社会术语中就有较为邪恶和较为仁慈的宗教之分。在一定程度上说，所有的宗教都具有邪恶性，特别是当其受到国王和国家的鼓励时。既然宗教可以高效率地应用于战争和经济开发，所以当社会竞争出现时，这种趋势就被强化。

宗教一直存在的悖论就是它的很多基础显然都是错误的，然而在所有的社会中它却依然是一种驱动力。正如尼采所说的那样，人们宁愿以虚无作为目标，也不愿没有目标。在世纪之交，迪尔凯姆拒绝了这样的观念，即这种动力真的能够从“一种虚幻的组织”（a tissue of illusions）中抽取出来；而且，从那时起，社会科学家就在寻觅能够辨别宗教理性深层真理的心理学上的罗塞塔石^①（Rosseta stone）。在深刻分析这个主题时，拉帕波特（Rappaport, 1971）提出，所有形式的神圣仪式实际上都是以通讯为目的的。加之共同体道德价值观的体制化，庆祝仪式能够提供关于部落和家庭的力量及财富的信息。在新几内亚的（Maring of New Guinea）海战中，并没有指挥战争的首领或其他指挥官。只是一个类群举行一次仪式舞会，个人就通过是否愿意跳舞表明出其是否愿意参战。那么，一个类群的力量可以通过其人数准确地确定。在更为高级的社会中，有国教装饰和仪式所美化的阅兵都是出于同样的目的。印第安人的西北海岸著名的冬季仪式，是通过个人可以给出的东西的数量来炫耀其财富的。宗教仪式也是规范其相互关系，否则的话，这种关系是模糊而不确定性的。这种通讯模式的最好例子就是成年庆典仪式。当一个孩子成熟时，从生物学和心理学角度，从儿童到成年的转变是一个渐进的过程。有时候，当一种成人的反应应该更为适合时，他却像一个孩子似地在行事，反之亦然。社会很难按照一种或者另一种方式将其分到儿童或成年类。而成年庆典仪式就是通过从一种渐进的分类方

式，进入到二分法的分类方式而消除了上述社会分类的不确定性。成年庆典仪式也可作为儿童与接收儿童的成年类群间促进联系的纽带。

要使一个程序或者陈述神圣化就是毫无疑问地维护它，并且对任何与之相对抗的人予以惩罚。神圣就是在日常生活中消除世俗观念，以至于在错误环境中对它简单地重复就是犯罪。作为所有宗教核心的这种证实的极端形式，被认为是运用于实践并成为最重要的群体利益的教条。神圣的仪式要求个人竭尽全力和自我牺牲。咒语的诅咒、别样的服饰以及神圣的舞蹈和音乐进入了人的情感中心，于是他便拥有了一种“宗教体验”。他要对他的部落及其家庭发誓效忠，要展现仁慈，要使生命变得神圣，要去狩猎、参战，为上帝或者国家而献身。上帝兀鹰号（*Deus vult*）就是第一次十字军东征的重新集结令。上帝愿意这样做，但是如果没有认定受益者的话，对部落相加的达尔文适合度的总和就是最终结果。

是亨利·柏格森（Henri Bergson）^②第一个发现了导致宗教和道德形成的第二支力量。人类社会行为的极端可塑性不仅在于其巨大的力量，还存在一种真正的危险。如果每一个家庭都制定出一套他自己的行为规则，其结果就会产生出大量无法容忍的传统转换并滋生出很多混乱。为反击自私行为和对高智能者“解除权力”，每一个社会自己都会为此编制法典。在广泛的范围内，实际上遵守任何一套习俗都会比完全没有要好。因为执行独断法典，各组织则趋向于变得效率低下并且带进了一些不必要的平等。正如拉帕波特所简明表达的那样：“神圣化将独断转变为必要的，而独断的调整机制可能被神圣化。”这个运行过程遭到了批评，并且在一些较为自由和自我意识较强的社会中，幻想家和革命者试图改变这一体制。因为从某种程度上讲，制度被神圣化和神话化，使得绝大多数人认为它们是无可置疑的，不一致就被认为是亵渎上帝，所以改革就会受到排斥。

这就引导我们进入到了一个有关灌输能力进化的基本生物学问题（Campbell, 1972）。人类很容易地就可以灌输——人类需要这个。如果我们假定一个争论：灌输能力是在自然选择的什么水平上进化的？

① 罗塞塔石：1799年在埃及罗塞塔发现的碑石。用象形文字，古埃及俗语和希腊语三种文字写成，由此成了解释古埃及象形文字的初步根据。——校者注

②（1859—1941），法国哲学家，生命哲学的代表人物。1928年获诺贝尔文学奖。——译者注

一种极端的可能性是类群就是选择单位。当一致性太脆弱时，类群就要灭亡。在这一情况下，利己的个人主义成员赢得了优势，以其他成员为代价而加以扩大。但是他们越来越快地发展，促进了社会脆弱性的产生，加速了社会的灭亡。包含更高频率一致性基因的社会代替了那些一致性基因消失了的社会，因此在社会的超级群体中，就提高了一致性基因的总频率。如果超级群体（如部落的复合体）同时扩大其范围，那么就会使这些一致性基因更快地扩散。如第5章提到的这一过程的正式模式表明，如果社会的灭亡速度与阻碍个体选择的强度是高度相关的，则利他主义基因可以提升适当高的水平。这些利他主义基因可能就是那种甚至是以顺从的个体为代价而灌输的。例如，战斗中愿意冒死的个体以严格的军纪的基因为代价，有利于类群的生存危险帮助群体生存。类群选择假设足以说明灌输能力的进化。

个体水平上的竞争假说同样足以说明这个问题。这种假说认为个体一致性的能力使得他们可以很小的能量消耗和风险，就可以分享其他成员的利益。尽管他们自私的对手可能获得短暂的优势，但是最终可通过放逐和压制使其失去优势。遵奉者展示利他主义行为，甚至可能是达到了冒着生命危险的程度，不是因为类群水平上选择自我否定的基因，而是因为类群偶尔会取得灌输能力的优势，而这一优势在其他一些场合是有利于个体的。

这两个假设并不是互相排斥的。类群和个体选择可以互为补充、互相支持。如果战争需要斯巴达式的美德并且会失去一些勇士，那么胜利后能够在提供耕地、权力和繁殖机遇方面充分补偿幸存者。当竞争成为有利时，平均个体会增加广义适合度，这是因为竞争参与者的共同努力使其平均个体获得更多的补偿。

伦 理

科学家和人类学家理应一起思考将伦理暂时从哲学家之手转移过来的可能性并将其生物化。当前的

伦理主题由几个古怪且不相联的概念组成。第一是伦理直觉主义 (*ethical intuitionism*)，这种信念认为意识拥有具有直接知晓真正的正确和错误的认知能力，并通过逻辑可以将其形式化而转化成社会行为的准则。西方世俗思想中最为纯粹的指导准则就是由洛克、卢梭以及康德所表述的社会契约论。在当代，这一准则又为约翰·罗尔斯 (John Rawls, 1971) 将其转化成一种固化的哲学体系之中。他声称，公义 (*justice*) 不仅仅是政府体系的完整组成，而且是原始契约的对象。这被罗尔斯称为“公义就是公平” (*justice as fairness*) 原则，是那些自由和理性之人的当然选择。如果这些人要从利益均等的位置上建立一个联盟，并希望制定联盟的基本原则，那么就应选择这一原则。在判定其后的法律和行为的适合性时，检验它们与不容置疑的起始位置的符合程度是必要的。

直觉主义者观点的致命弱点^① (*Achilles hell*) 在于：虽然大脑必须当作黑暗进行处理，但其观点还得依靠大脑的情感判断。虽然很少有人会反对“正义就是公平”是一种精神脱离肉体的理想状态，但就人类来说这个概念是无法解释或无法预测的。所以，当严格执行其概念后，它未考虑到最终的生态或遗传后果。也许在这一千年并不需要这种解释和预测。但是，这是不可能的——人类基因型和其进化的生态系统都是在极不公平的情况下形成的。无论在何种情况下，充分探讨伦理判断的中性机制都是人们所希望的，并且已经在发展过程中。这种努力构成的第二种概念化的模式可称为伦理行为主义 (*ethical behaviorism*)。J·F·斯科特 (J. F. Scott, 1971) 最充分地扩展了它的基本假设，他认为，由于主控机制在起调节作用，所以道德信仰是从学习中获得的。换句话说，儿童只是把社会行为规范内在化。与上述假设或理论相反的是伦理行为的发育遗传概念 (*developmental-genetic conception*)。劳伦斯·柯尔伯格 (Lawrence Kohlberg, 1969)^② 提供了一个最好的说明。柯尔伯格的观点是结构主义者 (尤其是皮亚杰) 的观点，所以与生物学的其余传统还没有联系。

① *Achilles hell*: 该习语源于古希腊神话。据传阿喀琉斯出生后被他母亲在冥河中浸过，除未浸入水中脚踵 (*hell*) 外，浑身刀枪不入。他最终因脚踵受伤而死。后喻为“致命弱点”。——校者注

② (1927—1987)，美国当代著名的发展心理学家和道德教育学家，曾任哈佛大学道德发展与教育研究中心主任。他自20世纪50年代末开始道德发展研究，自称为皮亚杰 (Jean Paul Piaget, 1896—1980) 在这个领域的继承人。

表 27-4 对道德判断发展的水平和阶段的分类

水平	道德判断基础	发展阶段
I	道德的价值由惩罚和奖励决定	1. 遵从权威和准则以避免惩罚 2. 喜欢获得奖励和交换礼物
II	道德价值在于发挥正确作用, 维持秩序和满足别人的期望	3. 好孩子倾向: 与避免受人不喜欢和避免受到别人拒绝 4. 义务倾向: 避免权威指责, 秩序破坏和导致犯罪
III	道德价值的标准在于与共同的标准、权利和义务一致	5. 守法倾向: 同个人契约价值, 为了维护共同利益时有些独断性 6. 良心或本性倾向: 主要选择对本性的忠诚, 当判断法律弊大于利时就推翻法律

皮亚杰使用“遗传认识论”, 而柯尔伯格使用“发育认识论”来表示其一般概念。然而, 这些结果最终融入到了一个广阔的发育生物学和发育遗传学中。柯尔伯格的方法用来记录儿童对道德问题的语言反应, 并对其进行分类。他已经给出了 6 个连续的伦理推理的阶段, 通过这些阶段可以部分地导致思想上的成熟。儿童逐渐从主要是依赖于外部控制和赏罚因素到主要依赖于日益增加的精细化程度的内部标准发展(参见图 27-4)。这个分析没有牵扯到基本规则的可塑性问题, 也没有测量文化内的方差, 所以也没有估算遗传率。伦理行为主义和当前发育遗传发展分析的区别在于, 前者提出了机制(主控调制), 却没有证明; 后者提出了证明, 却没有提出机制。这种不同并不存在严重的概念性问题。道德发育的研究仅仅是一个相当复杂而且不易处理的遗传方差问题的翻版(参见第 2、7 章)。随着资料的增加, 这两种方法有望融合, 将在行为遗传上形成一种可鉴别的方法。

即使这一问题明天就可以解决, 但还有一个重要的问题仍然被忽视, 这就是伦理的遗传进化(genetic evolution of ethics)问题。在本书的第 1 章, 我主张通过研究下丘脑边缘系统的情感中心, 伦理哲学家可以直觉到道德的道义准则, 对于发育论者来说也是这种情况, 甚至会把这一系统看作是他们最为密切的对象。只有通过把情感中心的活动解释为一种生物适应性, 才可以破解伦理准则的意义。有一些活动很可能是已经过时的, 是对部落组织最原始形式适应的遗迹。其中有一些证明处在早期状态, 同时对城乡生活又引起了新而快速的变化适应。由此导致的混乱又为其他因素所强化。通过类群选择, 群体的单向利他主

义基因频率已上升到一定程度, 这时他们对个体选择有利的等位基因所排斥。既然现行理论预言基因并且较好地维持了一种平衡的多态状态, 所以在不同控制之下的波动冲突很可能在群体中广泛存在(参见第 5 章)。即依赖于性别和依赖于年龄的伦理“项”, 要比对所有“性别年龄”类群都相同的单一伦理编码“项”具有较高的遗传适合度。该例就是社会互动对成活率“项”和繁殖率“项”专有共享的加吉尔一波塞特(Gadgil-Bossert)分布的一个特例(见第 4 章)。以这种方式可解释在柯尔伯格阶段的一些差异, 例如, 基于个人原则, 对于儿童而言, 以自我中心和相对地不愿从事利他行为理应是具有选择优势的。与此相类似, 青少年在其同性当中应是同辈更紧密地形成联盟, 并因此对于同辈的赞赏很敏感, 其原因在于, 当与性别和亲本道德成为适合度的主要因素相比较时, 青少年联盟的形成具有更大的有利性, 并在地位上也有所提升。特里弗斯(Trivers)模型(参见第 15 章和第 16 章)所预言的那种由遗传程序化的性别和亲子冲突, 也可能在道德信仰的种类和程度上促进了年龄差异。最后, 在集群增长的早期阶段的个体道德标准, 在很多细节方面不同于群体统计平衡或者过度增长阶段的个体道德标准。在道德行为中, 受制于较高的灭绝的超级群体在遗传上产生差异(参见第 5 章)。

如果这一道德先天多元理论有任何真实性的话, 那么需要对伦理进化进行探讨就不言而喻了。还应清楚的是, 并不存在一套单一的道德标准可以用于人类所有群体, 更不用说对于每一群体内的所有性别-年龄类型了。因此, 将一种统一的道德准则强加于会产生复杂的、难以处理的道德困境——当然这也就是当前人类的状况。

美 学

艺术的冲动, 无论如何都不会仅仅限于人类。1962 年, 当戴蒙德·毛利斯(Demond Morris)在《艺术生物学》中就提出了这个问题, 32 个非人类灵长类动物在囚禁状态下创作了一些绘画。其中有 23 只黑猩猩、2 只大猩猩、3 只猩猩以及 4 只卷尾猴。哪一个也没有受过特别的培训, 只是给予它们必要的工具。实际上, 想通过诱导模仿去指导动物绘画的尝试永远都不会成功。它们使用绘画工具的内驱力很强,

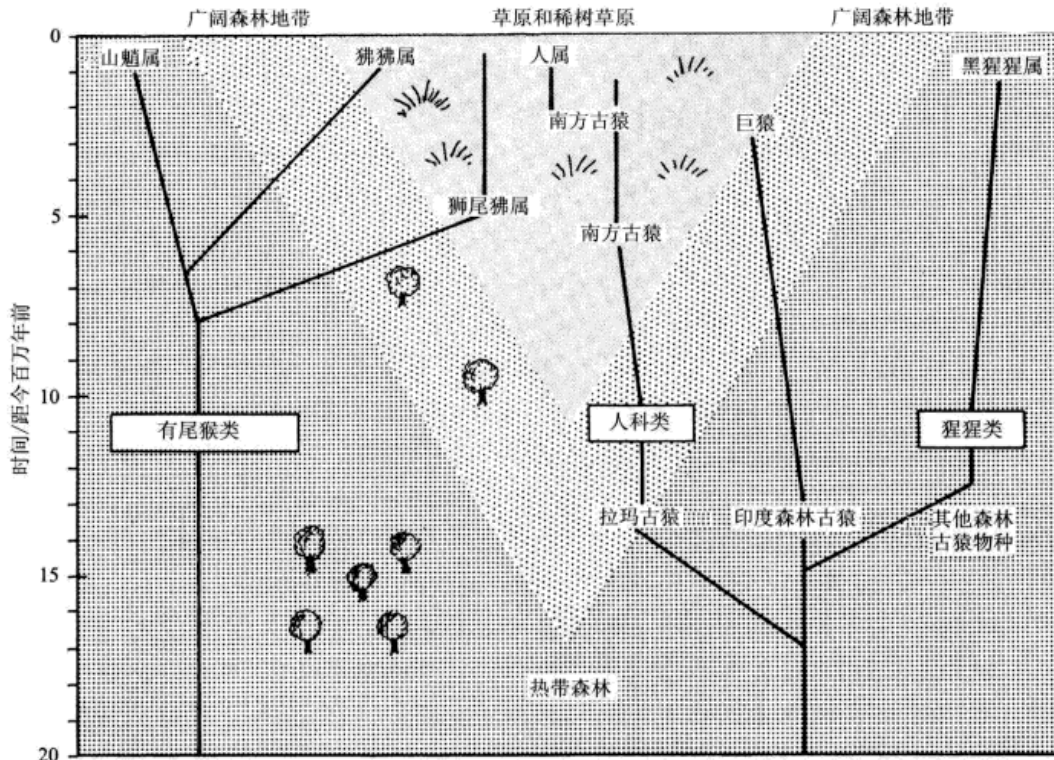


图 27-4 旧大陆高等灵长类动物的简化系统演化表明，只有 3 种现存的类群从森林转移到稀树大草原。它们是狒狒 (Papio)、狮尾狒 (Theropithecus gelada) 和人类 (主要是基于 Napier 和 Napier, 1967, 以及 Simons 和 Ettl, 1970) (此图在原书 p566)。

并不需要来自人类观察者的帮助。年幼的和年长的动物都非常专注地投身于这种比进食还要令其兴奋的活动，有时当其行为受到阻碍时，还会大发雷霆。在被试对象中，两只黑猩猩是很高产的。“阿尔法 (Alpha)”画了 200 多张画，而著名的“康戈” (“Congo”) 可称为猿猴中的毕加索，几乎画了 400 张。尽管它们画作的绝大多数是胡乱潦草的，但也决非随意而为。在一张白纸上，线段和浓墨从一个位于中心的图形向四周延展。当黑猩猩开始从一张白纸的一边绘画时，通常会向另外一边移动继续作画，使之平衡。随着时间的增长，其笔迹变得更加强劲，逐渐形成从简单的线段开始进展到复杂多样的绘画。“康戈”的绘画方式就像人类的那些非常小的孩子一样，沿着大致相同的路径发展，画出扇形图表甚至完整的圆。其他的黑猩猩也能画一些十字符号。

黑猩猩的艺术活动可能是其使用工具行为的一个特殊表现形式。被试成员大概总共表现出大约 10 种技巧，所有这些都是需要手工技能。也许所有的这些都得通过实践才能提高，同时至少有一些作为传统是一代一代地流传下来的。黑猩猩也拥有相当的发明新

技巧的才能，例如使用木棍通过笼的围栏拖动一些物体并且用木棍撬开箱子。这样，操作物体并且去探究其用途的倾向对黑猩猩而言具有适应优势。

相同的推理可用于人类艺术的起源。如沃什伯恩 (Washburn, 1970) 指出，人类在其历史上有超过 99% 的时间是狩猎—采集社会，在这期间，每个人会制作他自己的工具。评价实际过程中制作工具的形式和技巧对于生存是必要的，并且它们可能会受到社会的赞扬。其中这两方面成功的形式所得到的回报具有很大的遗传适应度。如果黑猩猩“康戈”能达到初级的图形阶段，就不难想象原始人已发展到了反映客观世界的图画阶段。一旦达到这个阶段，很快就会过渡到在感应巫术和仪式中使用艺术。在文化发展和心智发展的过程中，艺术很有可能具有相互促进的作用。最终，作为语言特殊代表的写作就出现了。

音乐作为艺术的一种形式也是由某些动物创作的。人类认为鸟类精巧的求偶和领域歌声是优美的，并且也许最终出于同样的原因，这些歌声对鸟类来说是有用的。它们可以清晰而又准确地辨认出演唱者的种类、生理状况和心智特征。在人类的音乐中，信息

的丰富和心绪的准确传达自然是优秀音乐的标准。唱歌和跳舞都是为了把群体聚集在一起、引领人们的情感并为其联合行动做准备。在这方面，前面章节所描绘的黑猩猩的狂欢表演与人类的庆祝仪式极为相像。在敲打运动中，猿猴们又跑，又跳，或者连续地敲打树干，有时还反复地大声喊叫。这些行为在公共觅食地至少部分地用于寻找几个类群集合在一起。他们可能类似于早期人类的庆典，然而在后来的人类进化中又出现了较大的差别。与人类真正的语言从动物表达通讯的初级仪式中分离出来一样，人类的音乐也已从旧框套中解放了出来。音乐具有无限、独特的符号化能力，并且应用短语和短语排列的规则与句法相同。

领域和部落文化

人类学家通常并不将领域行为作为人类的一般属性。只是当从动物学中借用这一现象的最狭义概念——“刺鱼模型”时，才具有这一属性。在“刺鱼模型”中，居民沿着固定的边界恐吓并且驱赶另一群居民。但是前面在第 12 章中，我说明了为什么有必要去确定更宽阔的地域，这就像是某一动物或者是一群动物通过公开的防卫或炫耀或多或少地占有一些领域一样。相互排斥的技巧就像陡然发动的全面进攻一样明晰，或者又像臭迹柱的化学分泌物的沉积那样精细。同样重要的是，动物以一种高度不同的方式对待其邻居。每一物种都是以其自己独特的行为尺度为特征的。在极端的情况下，比方说在繁殖期或群体密度高的时候，其行为尺度从公开的敌视转到炫耀行为或根本没有领域行为。人们试图去概括物种行为尺度的特征，并且上下移动，以确认是个体活动的那些参数。

如果承认这些性质，那么就可以合理地推论出领域是狩猎—采集社会的一般性状。在对证据的富有洞察力的评论中，艾德温·威尔姆森 (Edwin Wilmsen, 1973) 发现，在争夺领域的策略上，这些相对原始的社会与很多哺乳动物并没有根本的差别。全面的公然攻击在狩猎—采集少数民族社会中会经常发生，例如北美洲的齐佩瓦族 (Chippewa)、达科他人 (Sioux) 和沃岫 (Washo)，此外还有澳大利亚的默恩金人 (Murngin) 和梯维人 (Tiwi) 族等。占有领域和群体统计平衡通常是通过突袭、谋杀和巫术的威胁来实施

的。奈维达人 (Nevada) 的华萧人 (Washo) 人积极地保卫其家园范围的核心地区，以取得冬季居住权。更细微并且更间接的相互作用也有同样的效果。(南非) 那埃那埃 (Nyae Nyae) 地区的倥族 (布什曼) 人将自身看作是“完美的”或“清洁的”，而把其他的倥族人看作是“奇怪的”利用毒药的谋杀者。

人类的领域行为有时显然是以功能化的方式被大书特书了。比如早在 20 世纪 30 年代，在非洲西北部多贝 (Dobe) 地区的布什曼人就认识到了雨季期间家庭独占土地的原则。这种占有仅扩展为对蔬菜类食品的采集，但可允许其他人在此打猎 (R·B. Lee in Wilmsen, 1973)。其他的狩猎—采集人口似乎遵循相同的双重标准：氏族或者家庭对丰富的素食类食品资源或多或少地有专门占有权，相反地却有广泛的重叠狩猎区。因此巴塞罗缪 (Bartholomew) 和伯德塞尔 (Birdsell, 1953) 所提出的南方古猿和原始智人属人类是领域性的这一最初说法仍然是一个可行的假说。而且，按照生态学的效率原则，如果家园和领域的面积很大，那么人口密度相应地就低。回想这个规则是要说明：当食物全是动物性食物时，要产生跟全为植物性食物同样多的能量，则前者所占领域约为后者的 10 倍。现行的狩猎—采集群队，一般由 25 个个体组成，占据了 1 000~3 000 平方千米不等的土地。这块土地大抵相当于一个狼群的家系群领域，但约为完全是素食的大猩猩所需要的家系群领域的 100 倍。

汉斯·库默尔 (Hans Kummer, 1971) 从领域假定推理出了关于人类行为的另一种重要观点。类群间的边界本质上是一种基本要素，并且可以通过对小量的简单进攻技巧而维持。类群内的边界和优势关系要复杂得多，且与其余所有的社会信息储存库都有关系。人类的一部分问题在于类群间的反应仍旧是很粗糙和原始的，并且对于文明强加给人类的那种扩展了的外部领域关系是不适合的。不幸的结局就是格莱特·哈汀 (Garrett Hardin, 1972) 在现代意义上所说的部落文化：

如果任何一类群人将其自身视为一个与众不同的类群，并且其余的人也这样以为的话，那么这一类群就可以称作部落。正如一般所定义的那样，这个类群可以是一个种族，但也可以不是一个种族；它也可能是一个宗教派别、一个政治

类群，或者是一个职业类群。部落的最根本的特征在于：他应该遵守双重道德标准——一种行为标准是针对类群内关系的，另一种行为标准是针对类群外关系的。

这是部落文化的一种不幸的然而又无法避免的特征，最终会导致反部落文化（或者换句话说，导致“多极化”社会）。

由于害怕其周围的敌视群体，“部落”拒绝对公共利益做出让步。自愿地抑制其自身的人口增长已太不可能。就像斯里兰卡的僧伽罗人（Sinhalese）和泰米尔人（Tamil）一样，竞争者们甚至可能彼此之间进行远系繁殖。资源被独占，正义和自由退却了。现实和想象中的威胁更加凝聚了类群的认同感，并把部落成员调动起来。仇外成了政治美德，对人类中非传统分子的处理变得更为严厉。在历史上这一过程逐渐升级，使得社会分崩离析或进入战争。没有任何一个国家能够完全避免这一情况。

早期的社会进化

现代人被认为在心智的进化中经历了两个阶段的加速。第一个加速过程发生在从大型的树栖灵长类动物到最初的人猿（南方古猿）。按照现代所持有的观点看，如果原始类人猿的腊玛古猿是处于这条线上的祖先，那么这种变化可能需要多达1000万年的时间。南方古猿出现在500万年前，并且到了距今300万年前已经形成了可能包括早期人属在内的几种物种形式（Tobias, 1973）。如图27-1所示，这些中间的人科动物进化是以脑容量的逐渐增加为标志的。同时，身体直立行走使双足活动得以完善，并且手也变得能准确地抓取东西了。这些早期的人类无疑比现代的黑猩猩更多地使用工具。通过削切做成粗糙的石制工具，石头堆在一起形成了庇护所的地基。

第二个更为迅速的加速阶段始于大约100万年前。它主要是由文化进化组成的，并且在本质上大多数是表现型，它是在先前数百万年的时间里在大脑中累积的遗传潜能的基础上建立的。大脑达到了一个临界值，并且是一种全新的、异常迅捷的心智进化形式。这第二个阶段绝不是有计划的，并且其潜能只是现在才被揭示出来。

关于人类起源的研究要考虑到与心智进化的这两个阶段相对应的两个问题：

——什么样的环境特点使得人科类动物得以同其他的灵长类动物有不同的适应，并开始沿着其独有的路线进化？

——进化一旦开始，为什么人科类动物又走得那么远？

对人类早期进化原动力的探寻已经有25年之久了。这项研究的参与者包括达特（Dart, 1949, 1956）、巴塞罗缪和伯德塞尔（1953）、艾克金（Etkin, 1954）、沃什伯恩（Washburn）和艾韦斯（Avis, 1958）、华西本（Washburn）等（1961）、赖伯（Rabb）等（1967）、雷诺尔兹（Reynolds, 1968）、劳瑟（Lowther, 1969）、乔利（C.J. Jolly, 1970）、考特兰德特（Kortlandt, 1969）。这些研究者的研究主要集中于关于南方古猿和早期人类的生物学方面的两个无可辩驳的重要事实。首先，强有力的证据表明，生活在开放的亚热带稀树大草原上的非洲南方古猿很有可能就是人类的直接祖先。取自斯特克佛特恩（sterkfontein）化石的磨损沙化谷粒表明它处于一种干燥的气候，然而猪、羚羊和其他与人类有关的哺乳类动物通常生活在草原上。南方古猿的生活方式是主要生境改变的结果。腊玛古猿的祖先或者更为久远的祖先生活在森林之中，通过手臂在树上的摆动得以进化发展。仅仅是一些身体庞大567的灵长类动物离开森林，在开放生境的地上渡过其生命的绝大多数时间时，人才可能进化到人类（如图27-4）。这也并不是说非洲的南方古猿整个一生中总是在这种开放生境中生活。他们中有一些可能将猎物带回洞穴，甚至永久地居住在那里，尽管这个经常被引述的性状还远远不是结论性的（Kurten, 1972）；其他一些可能就像现在的狒狒那样，一到夜晚就跑到小树林里寻找庇护所。至关重要的一点是，许多或者所有的觅食活动都是在亚热带稀树大草原上进行的。

早期人类生态学的第二个独有特征是他们对动物性食物的依赖程度，有证据表明其程度远远超过现代猴和猿。南方古猿对小动物的选择相当广泛。它们的森林生境包括很多乌龟、蜥蜴、蛇、老鼠、兔子、豪猪的残骸以及其他一些生在亚热带草原上很丰盛的弱小而脆弱的被捕食动物。类人猿也会用棍棒捕捉狒狒。通过对58只狒狒的头颅进行分析，达特（Dart）

估计所有的狒狒头部都曾受到过敲击，其中有 50 只是前部头骨受损，其余的是后部头骨受损。南方古猿有时也会去捕捉大型动物，包括巨大的西汪古猿、长角长颈鹿、像大象那样长有弯曲长牙的猛犸象。在舍利时代^① (Acheulean times)，当直立人 (*Homo erectus*) 开始使用石斧时，非洲的一些大型的哺乳动物就灭绝了。有理由认为：这种灭绝是由于人类成群结队孤独大量捕杀的结果 (马丁, 1966)。

从有关早期人类生活的事实中，我们能够推导出些什么呢？在尝试回答这个问题以前，我们应该注意到，从与其他现存的灵长类动物的比较中，我们可以直接推导出的东西微乎其微。仅有的以开放形式生活的狮尾狒和狒狒主要是以素食为生。他们至多代表这 6 个物种的一个样本，在社会组织上他们很不相同，从而提供了比较的基础。黑猩猩作为最聪明的、社会性上最为复杂的非人类的灵长类动物，主要居住在森林里，并且基本上是素食者。只有在偶尔进行冒险捕食时，它们才以对人类进化有意义的方式表现出与生态学直接相关的行为。有关黑猩猩社会组织的其他一

些显著特征，诸如迅速改变亚群的组成、类群间相互交流雌性和复杂而漫长的社会化过程 (参见第 26 章)，原始人类也许有，也许没有这些。基于生态学的相关性，原始人类是否具有这些特征，我们尚不能肯定。在一些普及性图书中经常会出现这样的说法，黑猩猩的生活在很大程度上反映了人类的起源。这并不一定是真实的。黑猩猩所具有的一些与人相似的性状可能是由于趋同的结果，在这一情况下采用它们进行进化重建时就可能有误导。

最好的研究方法 (我相信研究这方面问题的大多数学者是这样认为的) 是：从现存的狩猎—采集社会往回推来研究人类起源问题。在表 27-5 中，这项技巧是十分明确的。根据李 (Lee) 和德沃所撰写的综合资料 (特别参见 1968 年 J.W.M. Whiting, pp336~339)，我列举了狩猎—采集社会的大部分主要特征。接着，通过记录非人类的灵长类动物在性状类型上的变化，可以估计出每一行为类别的不稳定性。类别 (性状) 越稳定，由狩猎—采集者表现出的性状就越有可能是早期人类表现的。

表 27-5 现存狩猎—采集类群具有的也可能是早期人类具有的社会性状

一般常见于现存狩猎—采集社会普遍发生的性状	非人类灵长类中性状类别的变异	通过同源性早期人类具有相同性状的可靠性
局域类群大小： 多数为 100 或更少 作为核心单位的家系	高度可变，但在 3~100 范围内 高度可变	很可能为 100 或少于 100，否则不可靠 不可靠
劳动性别分工： 妇女采集、男人打猎 雄性统治雌性	限于现存灵长类中的人类 广泛但非绝对	不可靠 可靠
长期异性联系 (婚配)： 近乎普遍；一般“一夫多妻”	高度可变	不可靠
异系婚配普遍，遵守婚姻规则	限于现存灵长类中的人类	不可靠
亚群组成经常变化 (分裂—聚合原则)	高度可变	不可靠
普遍存在领域性，在富有采集区尤为明显 玩耍，特别是涉及身体技能但非策略性的玩耍	广泛发生，但模式易变 至少在基本形式方面一般发生	可能发生，但模式不明 很可靠
延长母亲关照；年轻者明显的社会化；母子 (特别是母女) 间联系增加	在高等猴类普遍	很可靠

可以有一定把握地得出这样一种结论，即原始人类生活在一个小的类群领域内，其中男性统领着女性。依然还不知道攻击行为的强度及其尺度的性质。

母性的关爱延长了，并且这种关系至少在某种程度上是母系的。对于社会生活其他方面的考察不能得到任何一方不稳定数据的支撑，并因此而更为脆弱。早期

① 舍利时代：即旧石器时代。——校者注

人科类以类群方式觅食是可能的。根据狒狒和狮尾猴的行为判断,这种行为可以保护免受大型捕食者的捕食。到了南方古猿和早期属类开始以大的哺乳动物为食的时候,类群狩猎几乎肯定是一种优势,甚至是必需的,就像非洲野狗一样。但是没有强有力的根据能推论出男性确实外出打猎,而女性呆在家里。尽管在现今的狩猎—采集社会存在这样的现象,但是在与其他灵长类动物的比较中,并不能知道什么时候出现了这一特征。当然在本质上并不能得出这样的结论,即男性当时一定是特定的狩猎阶级。在黑猩猩中雄性确实是狩猎者,这可能暗示早期灵长类也是这样。但是对于狮子来说,我们还会记得,雌性是捕猎者,它们常常以类群捕猎并照顾幼仔,而雄性通常是退缩在后。在非洲野狗不论雌雄都会参与捕食。这也并不是说,雄性类群狩猎不是人科类动物的早期性状,而是说没有强有力的证据支撑这一假设。

于是就产生了当下流行的关于人类社会起源的理论。这是由一系列相互关联的模型组成的,它们主要是从零零碎碎的生物化石、现存狩猎—采集社会的逆推以及与现存其他灵长类物种相比较得到的。这一理论的核心可称为自催化模型(*autocatalysis model*)。这一理论认为,最早的人科动物变为两足行走并部分地适应了陆地生活时,它们的双手被解放了出来,使得制造和使用工具变得简单,并且智力的增长部分地促进了使用工具的习惯。随着心智能力与使用工具趋向的相互促进,完全以物质为基础的文化便蔓延开来。合作打猎变得更加娴熟,这为智力的发展提供了一种新的推动力,反过来,通过因果循环又使使用工具变得更加复杂,等等。在某一阶段,大概在南方古猿的晚期,或者是南方古猿到人属类的过渡阶段,这种自催化模型将进化的类群带进某种能力的开端,这时人科动物能够捕杀非洲草原上丰富的羚羊、大象和其他大型哺乳类食草动物。很可能人类学会驱赶大型猫科动物、鬣狗和其他食肉类动物时,这一过程就开始了(图 27-5)。这时他们自己成为主要的狩猎者,同时不得不预防他们的猎物被其他掠夺者或者食腐动物掠走。自催化模型一般包含了这样一个假定,即转为捕杀大型动物促进了其心智的发展过程。这一转化很可能就是大约 200 万年前从南方古猿祖先导致了早期人属类起源的驱动力。另一个假定是男性狩猎的专业化。离开居住区去狩猎的男性与留在居住区照

顾孩子和主要从事采集的女性的密切的社会结合,使照顾孩子变得容易。许多人类性行为和家庭内部生活的独特细节很容易由于这种基本的劳动分工而变化。但这些细节对于自催化模型并不是本质性的,在此提及及主要是因为现代狩猎—采集社会也存在这些行为。

尽管自催化模型具有内在的一致性,但并没有触发因素。一旦这一过程开始了,就很容易明白它能够自我维持。但究竟是什么因素触发了这一过程呢?为什么早期的人科动物不是像狒狒和狮尾猴那样四足着地跑,而是变成了两足行走?卡尔福德·乔利(Calfford Jolly, 1970)假设主要的动力是采集草籽的专业化。因为早期的前人类,或许还可以追溯到更早的腊玛古猿,他们是依赖谷类生活的最大的灵长类动物,要学会操控相对于手小得多的物体的能力。简而言之,人类两足行走是为了捡拾草籽。这个假设绝不是一个得不到证据支持的臆想。乔利指出,人与狮尾狒在头骨和牙齿结构上拥有一些共有特征。基于这些特征,狒狒可以依靠进食草籽、昆虫和其他一些小东西来生活。而且在旧大陆猴和猿中,狮尾狒与人类共有的下列吸引异性的解剖学性状就是独特的:雄性在颈和脸的周围长有长发,雌性胸部长有明显的情欲饰物。根据乔利的模式,早期人科动物手的解放是一种前适应,它使得使用工具得以增加,并且心智进化和捕食行为自催化地相伴而产生。

晚期的社会进化

在生物系统中,自催化反应绝不会无限制地扩展。生物学参数一般达到某一速度后会逐渐降低生长速度,直至最终停止。但一直不可思议的是,这种事情在人类的进化中仍旧没有发生。大脑容量的增长和石制工具的精细化表明,在整个更新纪时期心智的能力逐渐得到提高。大约 7.5 万年以前,尼安德特人(*Homo sapiens neander thalensis*)和莫斯特(Mousterian)工具文化的出现,为这种趋势聚集了动量,使得距今 4 000 年前在欧洲的智人(*Homos. sapiens*)出现了旧石器时代的后期文化。约 1 万年以前农业出现了,并且蔓延开来,人口的密度也逐渐增大,并且原始的狩猎—采集群体为部落、王国、国家的无情增长所取代。最后,即在公元 1400 年后,以欧洲为基础的文明再次加速,知识和技术不仅仅是以指数还以超指数的速

度增长（参见图 27-6，27-7）。

没有理由认为，在这一最后的飞速发展期间对心智能力和期望朝向特定社会行为的进化就停止了。群体遗传学理论和其他生物的实验都表明，实质性的变化能够在 100 代以内发生，对于人类而言这仅仅是要追溯到罗马帝国时代。2 000 代，大概就是从典型的智人入侵欧洲开始，这有足够的时间产生新的物种，并以主要的方式塑造他们。尽管我们不了解心智进化实际上发生了多么大的变化，但是认为现代文明完全建立于漫长的更新世的资本积累之上的这种认识可能是错误的。

既然文化和遗传追踪系统按照平行轨迹运行，那么我们可以暂且绕过这一问题，在更为宽泛的意义上回到晚期人类社会进化的主要原动力这一问题上。人类转移到亚热带稀树大草原，食草籽似乎是一种合理的解释，而同样转为捕获大猎物可能说明他们已进入直立人阶段。但是对类群捕食的适应足以向智人，以及进一步向农业和文明进化吗？人类学家和生物学家并不认为仅有这些推动力就足够了。他们还提出以下附加因素，这些因素可以单独起作用，也可以共同起作用。

性选择

受到查恩斯（Chance，1962）观点的启发，福克斯（Fox，1972）认为性选择是促使人类进入人属起辅助作用的发动机。其推理过程是这样的：一夫多妻制是狩猎—采集社会的一般性状，而且可能也是早期人科类社会的一条规则。如果是这样的话，其回报就在于性选择，这既与女性的引诱性展示有关，又与男性之间的性别内竞争有关。缘自于女性连续的性接受能力而引起了持续的交配刺激，增强了这种选择。由于群体高水平协作的存在，最初南方古猿适应性的传统和性选择趋向于与狩猎的勇猛、领导权、制造工具的技能以及其他归因于家庭和男性群体的成功特征相关联。攻击性受到了抑制，以前灵长类动物的明显优势被复杂的社会技能所代替。年轻的男性发现，只有融入类群才是有利可图的，他们控制着性欲和攻击性，以等待着他们登上领导地位。结果使得人科类社会中居于主导地位的男性是具有妥协品质的嵌合体：“控制力、狡猾、合作、对女性的吸引力、对儿童的亲善、从容、坚强、善辩、手艺高超、有知识，还精

通自我防卫和打猎。”由于在这些更为复杂的社会性状和繁殖的成功之间的正反馈，社会进化在不必承受来自环境的额外选择压力的情况下无限地发展。

文化创新和网络扩展上的多重效应

不论文化最初的原动力是什么，日渐增长的力量和学习的需要推动了文化能力的发展。个体以及群体之间的联系网络也必定能得以发展。我们可以假设存在一个具有文化能力和网络大小的临界群体，在这一群体中，群体在这两个方面都能得以积极扩展。换句话说，这种反馈是正向的。这种机制就像是性选择，并不需要超出社会行为本身的局限而增加额外的输入。但是也不像性别选择，可能在人类的前史中达到了这种自催化的临界标准是相当晚的。

日益增长的人口密度和农业

文明发展的传统观点认为，农业的革新导致了人口的增长、闲暇时间的保障、休闲阶层的产生，以及文明化的具有非即时性功能器具的发明。人们发现，侏族和其他一些狩猎—采集人口的劳动时间很少，比大多数农民拥有更多的闲暇时间，这一发现在很大程度上削弱了上述传统观点。原始农业人口一般并不过多生产，除非是迫于政治和宗教权威的压力（Carineiro，1970）。埃斯特·波塞拉普（Ester Boserup，1965）则走的更远，他提出了一个相反的因果关系：人口的增长促使社会深化其间的联系，并加强在农业上的专业化程度。然而这个解释却不能说明开始的人口增长。狩猎—采集社会保持人口优化平衡长达成千上万年。其他的一些原因使得一些人成为最早的农业劳动者。成为农业者十分可能的关键事件，不过是达到某一智力水准并幸运地遇到野生的可食性植物。一旦达到这个水平，农业经济就会允许更高的人口密度，反过来又促进了社会交流渠道的拓宽、技术的发展以及对农业的进一步依赖。诸如灌溉和纺车之类的几次革新，又义无反顾地加剧了这一进程。

战争

在整个有记载的历史上，部落之间的战争行为是很普遍的事情，就是在王国间和国家间也是普遍存在的。所罗金（Sorokin）分析了欧洲 11 个国家从 275 年至 1025 年间的历史，他发现他们平均从事与某种

军事活动有关的时间就占了 47%，或者大约相当于每两年中就有一年与军事行为有关。这个范围从德国的 28% 到西班牙的 67%。欧洲和中东地区早期的王国或者国王很快就被颠覆了，并且很多征服就其本质上来讲都是种族灭绝性的。基因的扩展是具有至高无上的重要性的。例如，米甸摩西（Midianites Moses）的

征服说明，就如同雄性叶猴入侵和遗传篡夺一样。 573

现在要杀掉每一个属于败方的男性，并且杀掉每一个与男性有性关系的女性，但是为了自己饶恕了其中每一个没有性行为的女性。（Numbers 31）

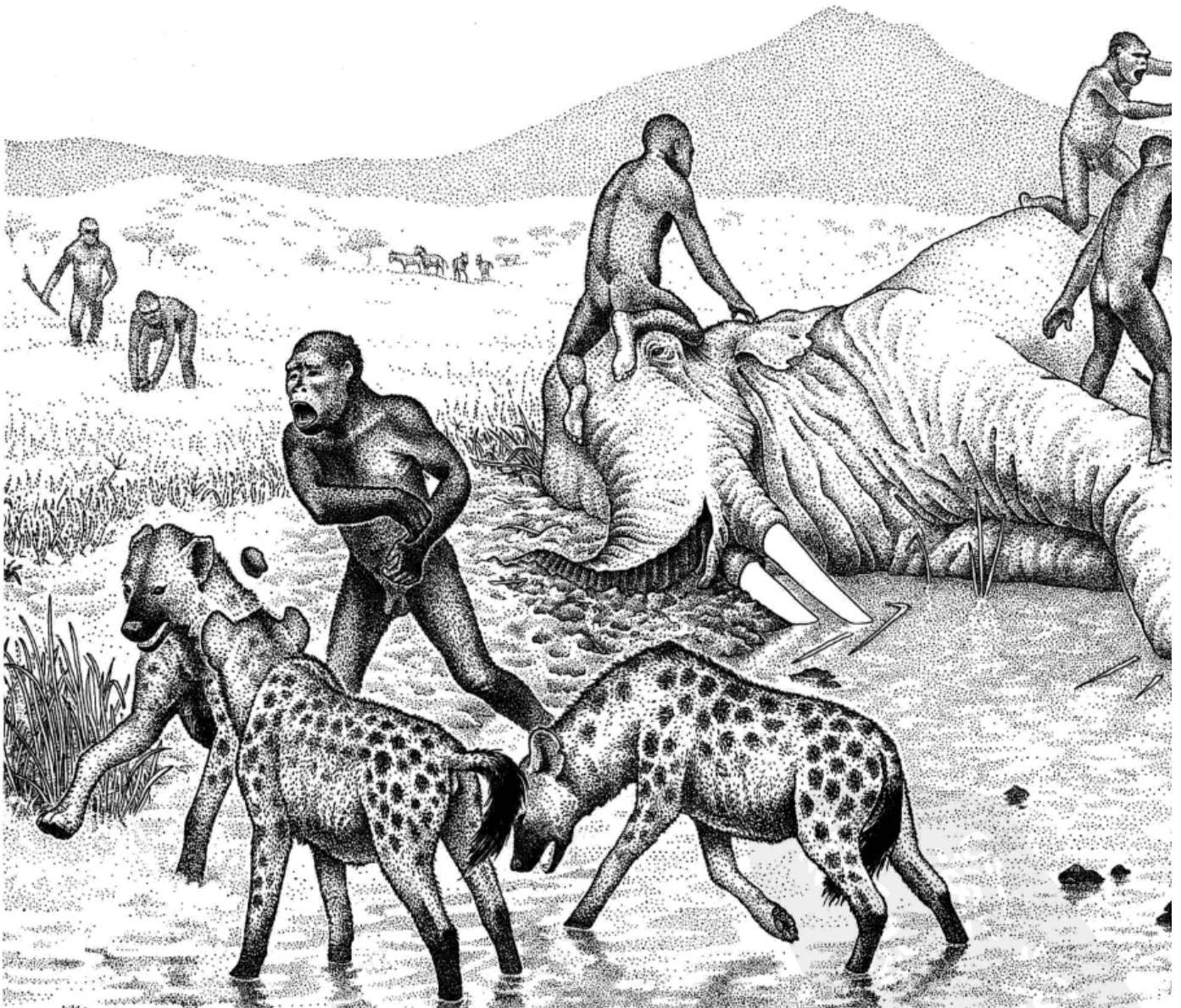


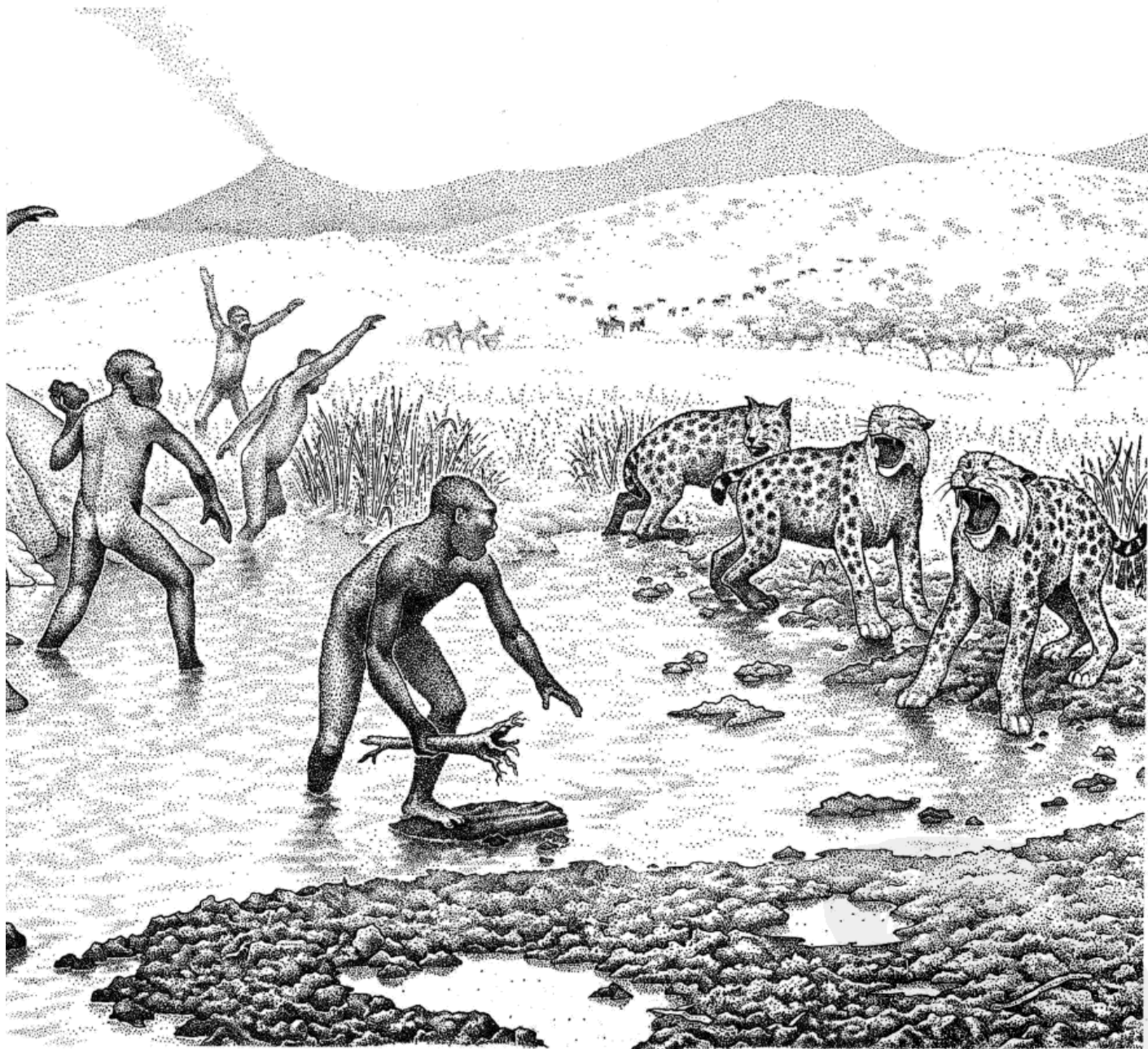
图 27-5 200 万年前，在社会进化自催化的临界期，一队早期人类——能人（*Homo habilis*）在非洲的稀树大草原上其灭绝可能由于与其接邻动物的袭击而加速了。他们通过各种吼叫、挥舞着手臂或木棒以及投掷石块等方式驱赶捕食者；同时，从其非同寻常地张开的嘴巴可见其紧张的面孔。左前方，一群身上带斑鬣狗也被逼退了，但仍准备伺机反扑。人的身材矮小并以高度的智力和超凡的使用工具的能力结合起来。这幅画的背景所显示的是坦桑尼亚仍能看到的奥杜瓦伊地区的环境。这有几匹三趾马，而右后方是角马群和类似于长颈鹿的具有长角的西洼兽（此图占原书 p570~571 整版）（由 Sarah Landry

几个世纪以后，冯·克劳塞维茨 (Von Clausewitz) 告诫他的学生普鲁士王子，战争的真正的、生物学意义上的欢娱在于：

规划时大胆而又狡猾，执行时坚定且不屈不挠，必定有一个辉煌的结局，而且命运会使你容

光焕发。这些才是一位王子的荣耀，并将你的形象铭刻在后代的心目中。

查尔斯·达尔文清楚地意识到特有的战争和基因篡夺可能是类群选择中的一项有效力量。在《人的由来》中，他提出了一个值得注意的模型，这个模型



种推测性的（系统发育）重建中，这群人正在为一个刚到手的恐象而去驱赶竞争者。这种巨大的如同大象的生物已经绝迹，|的游荡者，想要加入这场争斗中。图右侧，一只雌性剑齿猫（*Homotherium*）及其两只幼仔至少暂时被吓住并准备离开。5米高，并且就个体而言无法抵挡巨大的食肉动物。按照流行的理论来看，人类要想捕食这些大型动物，就需要高度协作，蜿蜒起伏的稀树草原，一直延伸到东面的火山高地。正如现在的食草动物一样，当时的草食动物种类多样且密集。左后方，Clark Howell 绘制。剑齿猫部分的根据是欧里纳克时期（Aurignacian）的雕塑；参见 Rousseau, 1971）。

社会类型	一些机构 (按出现顺序排列)	人种例子	考古学例子
国家	以同系婚配为核心 技术专门化 分级系统 王权统治 成文法律 官僚体制 征兵 征税	法国 英国 印度 美国	古代的中美洲人 苏美尔人 ^① 中国商朝 罗马帝国
王国	等级世袭类群 再分配经济 世袭领导权	(西太平洋) 汤加, 夏威夷 夸丘特尔 ^④ 努特卡人 ^⑤ 纳奇兹人 ^⑥	墨西哥海湾海岸奥尔麦克人 ^② (公元前1000) 近东撒玛利亚人 ^③ (公元前5300年) 北美洲密西西比人 (公元1200年)
部落	非等级世袭类群 泛部落团体 日常仪式	新几内亚高地人, (美国) 西南部印第安人 (北美) 苏族 ^⑦	墨西哥内陆的早期形式 (公元前1500-1000年) Near East 新石器时代 的前陶器时代 (公元 前8000-6000年)
队	当局类群自治 平等地位 领袖领导 特别仪式 相互经济	喀拉哈里布什曼人 ^⑧ , 澳大利亚特著人 爱斯基摩肖肖族人 ^⑨	美国和墨西哥的古印第安人早太古时期(公元前10000-6000年) 近东的古石器时代 晚期(公元前10000年)

图 27-6 在社会政治复杂性上按次序递增的 4 种主要社会类型, 其中每一社会都有现存的和已消亡的例子。这几种社会政治机构是按人们所理解的上升的大致顺序展示的 (自 Flannery, 1972 经允许复制于“文明的文化进化”, 载于《生态学和系统学年鉴》第三卷第 401 页。版权所有为《年鉴出版社》)(此图在原书 p572)。

预示着现代类群选择理论中的很多基本要素:

现在, 如果部落中的某人比其他人更聪明, 发明了一种新式的陷阱或者武器, 或者其他进攻或防卫方式, 那么即使他得不到许多道义上的帮助, 也会唤起其他成员效仿, 并且也都可能因此而受益。任何一种新工艺的经常性练习必定同样在些许程度上强化了智力。如果这个发明是很重要的, 那么这个部落在数量上就会增加、扩展, 并且取代其他一些部落。这样部落就扩大了, 就有更大的机会生育优良的、有创造性的成员。如果这样的人留下孩子继承了其心智上的优越性,

那么生育更具天才成员的机会就会更大一些。即使他没有孩子, 部落依然还会有他们的一些血缘关系。这一点已被农牧学者所证实, 即通过保存和繁殖来自一(优良)动物的家系, 当屠宰发现其有价值时, 就获得了所需要性状。

达尔文发现, 类群选择不仅可以增强个体选择, 而且还可以排斥个体选择——有时是很有效的, 特别是繁殖单位很小和平均血缘关系相应较紧密时。特别是如果生育单元的规模非常小, 相应地一般的亲属关系相应地较近时。后来, 本质上相同的论题为金枝 (Keith, 1949)、比格劳 (Bigelow, 1969) 以及亚历

- ① 苏美尔人: 古代幼发拉底河下游的居民。——校者注
- ② 奥尔麦克人: 墨西哥的古印度人, 其文化特点有高度发达的农业, 巨大的雕刻玉器。——校者注
- ③ 近东撒玛利亚人: 古代巴勒斯坦与约旦河地区人。——校者注
- ④ 夸丘特尔: 加拿大不列颠哥伦比亚省的一个印第安居住区。——校者注
- ⑤ 努特卡人: 加拿大温哥华岛上的美洲印第安人。——校者注
- ⑥ 纳奇兹人: 原住在美国密西西比州西南部的印第安人, 现已灭绝。——校者注
- ⑦ (北美) 苏族: 印第安人的一族。——校者注
- ⑧ 喀拉哈里布什曼人: 南非喀拉哈里沙漠地区的一种黑人。——校者注
- ⑨ 爱斯基摩肖肖族人: 美国北部一种印第安人——校者注。

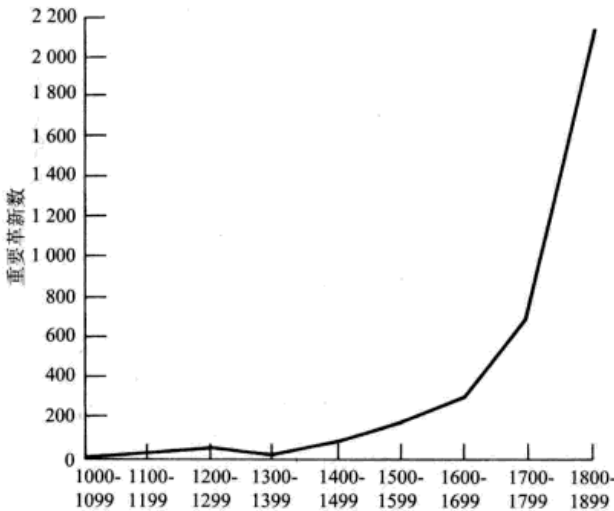


图 27-7 公元 1000—1900 间,重大发现和发明的数目(自 Lenski, 1970; 根据 Ogburn 和 Nimkoff, 1958. 取自 L.Barmstaedter 和 R.BuBois Reymond, 汇编: 4000 Jahre-Pionier-Arbert in den Exacten Wissenschaften, 柏林, J.A. Stargart, 1904) (此图在原书 p573)。

山大 (Alexander, 1971) 等人在深度上得以发展。这些人都想到了作为战争的遗传产物的人类的一些“最高贵”性状, 其中包括团体协作、利他主义、爱国主义、战斗中的英勇表现, 等等。

通过增加一些临界效应的附加假设, 有可能解释为什么这个过程只适用于人的进化(威尔逊, 1972a)。如果任何一种社会捕食哺乳动物达到了某种智力水平, 像早期人科动物一样的大型灵长类动物那样去做, 那么一个群体就会自觉地考量与社会各类群的意义, 并且会以一种理性的、有组织的方式和这些类群相处。然后, 一个群队也许会替代邻近群队, 占领其领地, 并在超级群体中增加自己的遗传代表比例, 把这一成功事件保存在部落的记忆中。再后, 重复它、扩展其发生的地理范围并且进一步在超级群体中迅速扩大其影响。在某些基因可能具有这种原始文化的能力。反过来, 文化能力可以通过超级群体的遗传组成而推动基因的扩展。这一过程一旦开始, 这种相互增强就是不可逆的。在同种族灭绝侵略斗争中, 能够提供优良适合度的是这样一些优良组合: 能够产生更为有效攻击技巧的, 或者通过某种和平手段事先能够制止种族灭绝能力的。加之上述基因组合是自催化的, 所以这种进化有一种有趣的特点, 即为了能够像个体水平选择那样迅速地进行, 需要非常偶然的选择事件。依现代理论, 非常有利于侵略者的种族灭绝或

种族吸收, 只许每若干世代发生一次就可引起直接进化。仅仅这样就可以使群队内真正的利他主义基因达到一个很高的频率 (参见第 5 章)。根据早期欧洲和中东的历史 (例如, McEvedy 的图表集, 1967) 图表集估计的部落和王国的更替表明, 类群间适合度足够大的差异已经达到了这种效果; 而且, 可以期望的是, 某些隔离的文化类群可避免若干世代发生一次种族吸收的过程, 这在效应上是暂时回复到如人种史学家所分类的和平状态。

多因子系统

前面所述的每一种机制都足以单独作为社会进化的原动力。但是更为可能的是它们联合起来, 以不同的力量和复杂的相互影响起作用。因此最真实的模型可能是充分受到控制的, 通过具有高度联系的、类似于自行车各部件发生相互的因果关系而起作用。亚当斯 (Adams, 1969) 提出了一个如图 27-8 所示的国家和城市社会产生的图解。不用说, 转换这一类似模型所需要的各方程还未确定, 而且至今方程各系数大小也没有构想出来。

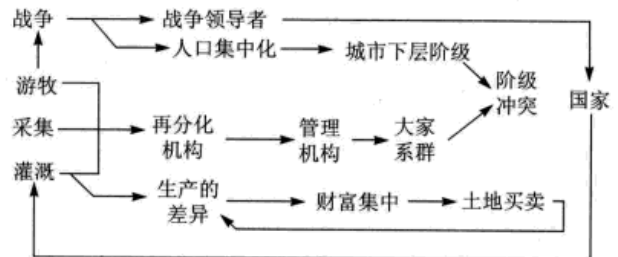


图 27-8 国家和城市社会起源的多因素模型

(资料来自 Flannery, 1972. 基于 Adams, 1966, 再版经过许可, 出自“the cultural evolution of civilization,” Annual review of Ecology and systematics, Vol.3, p.408 版权 1972 为 Annual reviews 公司所有, 所有版权都被保留)。

在单因子和多因子的社会进化模型中, 都假定了一种日益增长的内在化控制。这种转换可以认为是以前引证的两个阶段加速的基础。在人科类进化的早期, 原动力是外在环境压力, 这与导致其他动物社会进化因素没有什么不同。目前似乎有理由认为, 人科类连续经历了两个适应性转换: 首先是露天生活和以种子为食, 其次是在与进食种子相联系的身体结构和心智变化的前适应之后去捕捉大型哺乳动物。捕捉大猎物引起了人类思想和社会组织的进一步发展, 思想

和组织的进一步发展使人类从临界阶段进入了自催化的、更接近内在化的进化阶段。在第二个阶段，绝大部分独有的人类特征出现了。然而，强调这种独有特性，并不意味着社会进化独立于环境。人口统计学的铁则仍然钳制了人口的蔓延，而且控制环境新方法的发现推动着最壮观的文化发展。业已发生的是：心智和社会的变化越来越依赖于内部的再组织，而对周围环境中的直接反应特征的依赖则越来越少。简言之，社会进化需要它自己的动力。

未 来

可能到 21 世纪末期，当人类达到了一种生态上的稳定阶段时，社会进化的内在化几乎就完成了。到了那个时候，随着社会科学迅速成熟，生物学也理应达到其顶峰。一些科学史学家对在这些领域内加速发展的步伐是否意味着更为迅速进化的问题会有不同的看法。但是历史先例以前误导过我们：我们正谈论的问题比物理学和化学的问题至少困难两个数量级。

现在考虑的是社会学的前景了。这门科学目前处于其发展的自然史阶段。在体系建立上，就像心理学一样，有很多的尝试，它们还不成熟，且成效甚微。现在大多数社会学理论所经历的仅仅是以一种所期望的自然史方式罗列出一些现象和概念。这一过程因其基本单元的晦涩难懂或者可能根本就不存在是难以分析的。具有较强想象力的思想家们建立了一系列不同的定义和隐喻，令人厌烦的交叉引用就共同构成了综合（例子参见 Inkeles, 1964; Friwdrichs, 1970）。这也是自然史阶段的典型特征。

随着解释说明和实验的丰富，社会学越来越接近于文化人类学、社会心理学和经济学，并很快将与它们融合在一起。从广义说来这些学科是社会学的基

础，很有可能产生第一批现象学法则。实际上，一些可行的定性法则已经存在了，它们包括对下列关系的检验性陈述：敌视和胁迫对民族（中心）主义和仇外主义的影响（LeVine 和 Campbell, 1972）；战争文化和竞技运动之间以及它们内部的正相关，导致了进攻性驱动的水力学模型（hydraulic model）的消除（Slip, 1973）；精确但是依然专业化的晋升模式和行

业协会中的机遇（White, 1970），以及远不止于此的 575 最一般性的经济模式。

从纯粹的现象学到社会学基础理论的过渡，需要对人类大脑进行充分的神经解释。只有当这一机制在细胞水平上能进行分拆并组装起来时，关于感情和伦理判断的性质才会清楚。可以使用模拟的方法以估计行为反应的范围和自我平衡控制的准确性。根据神经生理学的骚动和松弛时间来估测胁迫强度。认知可以转变为一个回路（circuitry）。学习和创造可以定义为从情感中心通过输入来调控认知机制的一些特定部分的改变。在更新心理学时，新的神经生物学将会为社会学产生第一批有名的原理。

在这项工作中，进化社会生物学的作用是双重的。它将试图重建这种机制的历史，识别其每一部分功能的适应意义。有一些功能几乎能肯定是过时的，比如用于指导像狩猎、采集、部落间战争等这些旧石器时代的紧急事件。其他一些在个人或者家庭水平上看，现在可能证明是适应性的，但是在类群水平上可能是不适应的；或者是相反的。如果决定要塑造一种文化以适应生态稳定状态的需要，那么某些行为不需要情感创伤和创造力损失就可以从经验上改变，其他的则不行。这一方面的不确定性意味着：实现斯金纳事先设计的幸福文化之梦必须等待新神经生物学的出现。因此遗传上精确的完全公平的伦理编码也必须等待。

进化社会生物学的第二个贡献就是研究社会行为的遗传基础。最优的社会经济系统绝不是最完美的，因为阿罗（Arrow）^①的不可能定理，也可能因为伦理标准先天就是多元的。而且，建立这样一些规范系统所依据的遗传基础都期望是连续变化的。人类绝不会停止进化，但是在某种意义上，人口是流动的。经过几代人的努力就可能改变对社会经济最优性的认同。特别是，当全世界的基因流动率提高到一个戏剧化的水平并且得以加速发展，当地社区内的血缘关系平均系数也相应地减小的时候。其结果可能是通过类群选择基因的不适应或遗失，使利他主义行为最终减少（Haldane, 1932; Eshel, 1972）。前面已经说过，这些行为性状在受到抑制或者其原始功能在适应价值上变成中性时，根据代谢保守原理会将其挑选出

① 肯尼思·阿罗，斯坦福大学荣誉退休经济学家，1972 年诺贝尔经济学奖获得者。——校者注

来。这些性状大体上会在 10 代以内从群体中消失，在人类也只是两、三个世纪的时间而已。由于现在对人类大脑尚未充分了解，我们也就不知道有多少最优良的性状与无用的、不优良的性状在遗传上连锁在一起。类群同体间的协作可能与对陌生者的攻击相伴，创造可能与个人欲望和支配权相伴，热爱体育运动可能与暴力倾向相伴，等等。在一些极端的情况下，这种相伴关系可能源自基因的多效应，即同一套基因控制多于一种表现型性状的现象。如果这种未来社会——出现这一社会在下一世纪^①似乎不可避免——有意识地控制其成员脱离曾经使不良表现型出现在达尔文边缘的胁迫和冲突，那么其他的表现型就可能随着他们衰弱。在这个最终的遗传意义来说社会控制会剥夺人的人性。

看来我们的自催化的社会进化已经把我们封闭在一个特殊的过程中，在这个过程中，我们早期的人类似乎是不受欢迎的。为了无限地维持物种，我们被

迫学习全部知识，甚至到了基因和神经的阶段。当我们发展到足以按照这些机制的术语解释我们自己，并且社会科学也发展到了充分繁荣的时候，其结果可能是难以接受的。因此，当刚刚打开这本书时就把它合上好像是恰当的，因为阿尔伯特·康姆斯（Albert Camus）带有先见的洞察力预见到：

一个甚至可以用很坏的理由来解释的世界依然是一个熟悉的世界。但是另一方面，在一个被剥夺了幻想和光明的世界里，人们感到自己又是外来者、陌生者。由于他被剥夺了对失落家园的记忆或者对未来的希望，因此他的放逐将是无法消除的。

不幸的是，这是真实的。但是我们依然还有 100 年的时间。

^① 此指 21 世纪。——编者注

术语解释

要能迅速地理想社会生物学，读者最好是学过一门大学程度的生物学课程。此外，本书大多数的技术性章节都要求读者在基本的数学知识特别是微积分与概率论上有一定的训练才容易理解。但在写《社会生物学：新的综合》时，作者头脑里想着的是要尽可能地面向广大的读者，让有一定文化程度的读者不论是否受过正式的科学训练都能读懂本书的大部分内容。出于这种考虑，下面的词语解释中纳入了不少本书频繁使用的生物学与数学的基本术语。这份词语解释也包含一些主要限于社会生物学的技术性较强的词语，包括一些在本书中很少出现，但在本书所引述的文献中经常出现的词语。

Absenteeism	疏远习俗	鼯鼠等动物的一种习俗。这些动物在远离其后代的地方建巢，但不时地来探视其后代，为之提供食物及最低限度照顾的习俗。
Active space	活性空间	信息素（或其他对动物行为有影响的化学物质）的浓度达到或超过其阈限水平的空间。信息素的活性空间本身事实上就是化学信号。
Aculeate	螫刺昆虫	包括蜜蜂、蚂蚁和许多黄蜂在内的具有螫刺的膜翅目昆虫。
Adaptation	适应	在进化生物学中，与同一物种的其他成员相比更适合于生存和繁殖的身体结构、生理过程或行为模式。也指使这种性状得以形成的进化过程。
Adaptive	适应的	指经由进化过程而形成的任何性状（解剖学的、生理的或行为的）是适应的（另见：适应）。
Adaptive radiation	适应辐射	物种扩展、歧化进入不同小生境（如捕食者捕获不同类型的猎物 and 占有不同的生境等）并占有相同地区或至少共同占有一些重叠地区的进化过程。
Age polyethism	年龄的行为多型现象	社会成员随着年龄的增长而导致劳动任务的规律性变化。
Aggregation	聚群	由多于一对配偶或一个家系组成的，聚集在同一地点的、但是它们相互间没有组织起来或没有相互协作的同一物种的一群个体。要把聚群与真实社会区分开来（另见社会）。
Aggression	攻击	由一个个体发出的、会减少另一个体的行动自由或遗传适合度的身体打击或威胁行为。
Agonistic	敌视	指有关争斗（不管是攻击、安抚还是退却）的任何活动。
Agonistic buffering	缓冲敌视	指成年动物利用幼稚动物来制止其他成年动物的攻击。这种行为在雄性猕猴与其他几种猴类中均有发现。
Alarm-defense system	报警—防卫系统	同一物种的成员间交换的一种化学物质，在大家共同受到威胁时起到使成员们处于警觉状态的作用。
Alarm pheromone	报警信息素	一种通讯系统。该系统将一个社会的其他成员召集到一特定的地方去保卫该社会。例如低等白蚁的臭迹系统，用来将一个集群的成员募集到入侵者周围，而把巢壁破坏。
Alarm-recruitment system	报警—募集系统	指一种防卫行为在一个集群中也起到报警的作用的情形。例如，一些蚁种用于防卫的化学分泌物同时也作为报警信息素。
Alate	具翼的	有翅膀的。有时也用作名词，以表示仍然具翅的进行繁殖的社会性昆虫。
Allele	等位基因	基因的特定形式，区别于同一基因的其他形式或同一基因的其他等位基因。
Allodapine	异族蜂	属于异族蜂属（ <i>Allodape</i> ）或其一系列密切相关属中的芦蜂（ <i>ceratinine</i> ）

Allogrooming	异体修饰	对另一个体进行的修饰, 与自体修饰(对自身进行的修饰)相对应。
Allometry	变速生长	可用 $y = bx^a$ 来表达的身体两个部位在大小上的关系, 式中 a 与 b 为固定的常数。在等速生长的特殊情况下, $a = 1$, 因此当身体大小发生变化时, 身体两部位的相对比例保持不变。在其他情况下 ($a \neq 1$ 时), 随着身体总的大小的变化, 相关部位间的相对比例也发生变化。变速生长在社会昆虫特别是蚁类的职别分化中很重要。
Allomone	异源激素	由一个物种分泌而作为另一物种通讯信号的化学物质(与信息素相对应)。
Alloparent	异亲	帮助双亲照看其幼雏的其他个体。
Alloparental care	异亲照顾	由非双亲个体帮助照顾后代的现象。照顾者可以是雌性动物, 也可以是雄性动物。前者称为异母照顾, 后者称为异父照顾。
Allopatric	异地(群体)	占据不同的地理范围的群体, 特别是物种(与同地群体相对应)。
Allozygous	异合子的	指染色体同一基因座上两个不同的基因或至少是血缘上不同的两个基因(与同合子的相对应)。
Alpha	首领	(在首领等级系统中)地位最高的个体。
Altricial	晚熟的	指出生后相当长时间内都不能自立的需要帮助的年幼动物, 特别用指鸟类(与早熟的相对应)。
Altruism	利他主义	为了其他个体的利益而采取对自己不利的行为(参见第 5 章的相关讨论)。
Ameba	变形虫	大量的单细胞生物个体中的任一个体, 特别是肉足动物门(Sarcodina)的个体, 能通过称为伪足的柔软的细胞质物质的伸缩而经常改变形状。
Amphibian	两栖动物	脊椎动物两栖纲的任一成员, 如蝶螈、青蛙、蟾蜍。
Analog signal	模拟信号	同连续信号(另见连续信号)。
Analogue	同功体	指由于趋同进化(而非由于有共同的祖先)而产生的相似的结构、生理过程或行为。同功体表现的是同功现象(与同源体相对应)。
Analogy	同功现象	由于趋同进化 ^① 使两种结构、生理过程或行为在功能上(往往还在外表上)相似的现象(与同原现象相对应)。
Anisogamy	配子异型、异配生殖	雌体的性细胞(卵细胞)比雄体的性细胞(精子)大的情况(与配子同型相对应)。
Annual	一年生	指在一个生长季节完成的生活周期, 也指有这样生活周期的物种。
Antennation	触角作用	批昆虫用触角进行触摸的作用。这一触摸可用作感觉的探测, 或可用作对另一昆虫发出的触觉信号。
Antisocial factor	反社会因子	倾向于抑制社会进化或使社会进化发生逆转的选择压力。
Aposematism	警戒作用	危险动物对其自己身份的夸耀。所以毒性最大的黄蜂、珊瑚鱼与毒蛇往往色彩也最鲜艳。
Arachnid	蛛形纲动物	蛛形纲(Arachnida)的动物, 如蜘蛛、螨、蝎等。
Arena	求偶场	专门用作集体求偶夸耀的场所。与“求偶场”(lek)同。
Army ant	行军蚁	有游食与类群猎食行为的蚁类动物。换言之, 这种蚁类相当频繁地变换其巢区, 有时是每天都要变换; 其工蚁以类群觅食(与“军团蚁”相同)。

① 原文作“由于进化”(due to evolution), 此据“同功异质体”条中的说明改。——译者注

Arthropod	节肢动物	节肢门 (Arthropoda) 动物, 如甲壳动物、蜘蛛、千足虫、蜈蚣、昆虫等。
Artiodactyl	偶蹄目动物	任何属于偶蹄目 (Artiodactyla) 的哺乳动物, 亦即每只蹄上都有偶数趾的有蹄动物。最常见的偶蹄目动物有猪、鹿、骆驼与羚羊。对照“奇蹄目动物”。
Asexual reproduction	无性繁殖	任何不涉及性细胞结合 (配子配合) 的繁殖, 如芽殖与孤雌生殖。
Assembly	集聚	为一共同活动将社会的各成员召集到一起的过程。
Assortative mating	选型交配	在一个或多个性状上彼此相似的个体间的非随机交配 (与非选型交配相反)。
Aunt	姑娘, 姑妈, 姨妈	(帮助双亲照顾其幼仔的) 任何雌性个体。
Australopithecine	南方古猿	属于南方古猿属 (<i>Australopithecus</i>) 的“人-猿”灵长类, 是生活于更新世的原始人, 为现代人 [人属 (<i>Homo</i>)] 的祖先。南方古猿的体态与齿系与现代人相似, 但脑比现代猿类大不了多少。
<i>Australopithecus</i>	南方古猿属	见“南方古猿”。
Autocatalysis	自催化	通过自己产生的产物而供反应加快的过程。自催化反应在正反馈的作用下不断加速, 直到反应物耗竭或有某种外在制约条件的加入为止。
Automimicry	自拟态	一种性别或一个生命阶段对同一物种的另一性别或另一生命阶段的通讯方式的模仿。例如, 在安抚仪式中一些猴类物种的雄性会模仿雌性的性信号。
Autozygous	同合子的	指同一基因座上具有两个或更多个在血缘上相同的等位基因。
Auxiliaries	辅助昆虫	与同一世代其他雌性有关的并成为工职的雌性社会昆虫 (尤其是蜜蜂、黄蜂和蚂蚁中的工职)。
Band	队	用于某些社会性哺乳动物 (包括南美浣熊与人类) 类群的一个术语。
Behavioral biology	行为生物学	对行为的各方面进行科学研究的学科, 内容包括神经生理学、行为学、比较心理学、社会生物学与行为生态学。
Behavioral scale	行为尺度	见“行为尺度范围”。
Behavioral scaling	行为尺度范围	同一社会或生物个体以适应方式表达的行为形式与强度的范围。例如, 一个社会在密度低时可能是组织成多个领域系统, 而在密度高时则转变为一个统治体系 (参见第 2 章的相关讨论)。
Biomass	生物量	一组植物、动物或动植物的重量。这里的“组”的选定根据的是研究的方便, 如可以是昆虫的一个集群, 狼的一个群体或是整个森林。
Bit	比特	信息定量的基本单位。具体说来, 一个比特是无误差地控制两种同样可能的可能性中何者将被接受者选择所需要的信息量。
Bivouac	宿营蚁团, 宿营地	行军蚁的工蚁组成的一个团块, 蚁后与幼雏能住在此团块中宿营。亦指这种团块的所在地 (宿营地)。
Bonding	亲密关系	两个或多个个体间形成的任何亲近的关系。
Brood	幼雏	任何由成年动物照看的年幼动物。具体在社会性昆虫中, “幼雏”指整个集群全部的未成熟成员, 包括卵、若虫、幼虫和蛹。卵和蛹在严格的意义上并不算社会成员, 但还是被视作幼雏的一部分。
Brood cell	幼虫室	为了让处于未成熟阶段的昆虫居住而建造的特殊居室。
Brood parasitism	巢寄生	在鸟类, 一个物种将自己的蛋产在另一物种的巢中, 结果宿主将寄生鸟的幼雏当作自己的幼雏来抚养。欧洲杜鹃 (<i>European cuckoo</i>) 便是这样的巢寄生。
Budding	芽殖, 分裂建群	从旧的个体直接长出一个新的个体的繁殖方式 (芽殖)。亦指通过分裂增

Callow workers	初成工职	加昆虫集群的方法(参见“集群分裂”)。 指社会性昆虫的集群中新产生的成年工职, 其外骨骼还比较软, 身体颜色还比较浅。
Canid	犬科动物	犬科哺乳动物, 如狼、家犬、豺等。
Carnivore	食肉动物	以鲜肉为食的动物。
Carrying capacity	容纳量	指给定的环境中能无限期地维持的一特定物种的最大的个体数量, 通常用字母 K 表示。
Carton	巢材	昆虫学用语, 指很多种蚂蚁、马蜂及其他昆虫用来筑巢的咀嚼过的植物纤维。
Caste	职别	按广义的定义(如第 14 章所论及的工效学理论中的定义), 是指在集群中, 具有特定体型或特定年龄或二者兼有的从事特定工作的一组个体。按狭义的定义, 指一个给定的集群中既在体型上不同于其他个体, 又有专门化行为的一组个体。
Casual society (or group)	临时社会(或类群)	由一个社会中一些个体暂时地组成的类群。临时群社会不具有稳定性, 新成员加入和老成员失去的速度都相当高。例如, 猴群中因觅食而形成的类群和一群在一起玩的小猴都是临时社会[对照“统计(群体)社会”]。
Central nervous system	中枢神经系统	神经系统中很集中且居于中央位置的部分。例如, 脊椎动物的脑与脊髓, 还有昆虫的脑与神经结的梯状链均为中枢神经系统。这一词语往往缩写为 CNS。
Cercopithecoid	猴总科的	与旧大陆猴 ^① 和猿相关的类型[很多作者将这些动物归为猴总科(Cercopithecoidea)]。
Ceremony	典礼, 仪式	一种进化程度和复杂化程度很高的展示, 用于安抚其他个体及建立和维持一定的社会关系。
Character	特征	在分类学与其他一些生物学分支领域, “特征”一词通常用作“性状”的同义词。为一个个体所有而为另一个体所无, 或为一个物种所有而另一物种所无的特定性状, 往往称为特征态(character state)性状。
Character convergence	特征(性状)趋同	指两个新进化出来的物种发生相互作用的过程, 使得其中一个物种在一个或多个性状上趋同于另一物种, 或两个物种在一个或多个性状上相互趋近(对照“特征或性状趋异”)。
Character displacement	特征(性状)趋异	指两个新进化出来的物种发生相互作用, 使其中一个物种在一个或多个性状上更远离另一物种, 或两个物种在一个或多个性状上互相更加趋异(对照“特征趋同”)。
Chorus	合唱团	一群鸣叫的无尾目动物(如青蛙或蟾蜍)或昆虫。
Chromosome	染色体	细胞核内一种复杂的杆状结构, 是细胞遗传基本单位(基因)的载体。
Circadian rhythm	生理节律	在行为、新陈代谢或其他活动上约每 24 小时重复一次的节律(前缀 <i>circa</i> -表示的是计时并不完全精确)。
Clade	进化枝	系统发育树一个枝上的一个或一组物种(对照“进化级”)。
Cladogram	进化分枝图或进化树	只标明物种之间与物种组之间在进化时间中发生歧化的系统发育树。
Class	纲	生物分类系统中的一级, 低于门而高于目, 由一组有亲缘关系的、相似的目组成。纲的例子如有昆虫纲(Insecta)(包括全部真正的昆虫, 即有 6 条腿的昆虫), 鸟纲(Aves)(包括全部鸟类)。

① 旧大陆(Old World)指东半球的欧洲、亚洲、非洲与澳洲, 也可专指欧洲。与之相对的是新大陆(New World), 即美洲。旧大陆猴(Old World monkeys)指猕猴、狭鼻猴等产于旧大陆的猴类, 相应的新大陆猴(New World monkeys)则指卷尾猴、阔鼻猴等美洲产猴类。——译者注

Claustral colony founding	幽闭式建群	蚁类及其他膜翅目动物建立新的集群的一种方式, 程序是蚂蚁蚁后(在白蚁中是一对蚁王蚁后)将自己幽闭于一室, 主要或完全靠它们的贮存组织(包括脂肪体 ^① 与经溶解的翼部肌肉)提供养分来养育出第一代工蚁。
Cleptobiosis	劫食共生	两个物种间的一种关系, 在这种关系中一个物种抢劫另一物种的食物贮备或在另一物种的废弃物堆中觅食, 但并不跟此物种在一起巢居。
Cleptoparasitism	劫食寄生	一种寄生关系, 在这种关系中, 一个雌性动物搜出另一雌性动物(通常是属于另一物种)的猎物或食物贮备, 将其据为己有而用来养育自己的后代。
Cline	渐变群	指一个群体分布的地理范围从一部分到另一部分时, 其群体内逐渐发生遗传变化的模式。例如, 很多哺乳动物的物种于其分布范围内在越寒冷的地带体型越大。
Clone	克隆(无性繁殖)	由从同一亲本经过无性繁殖而派生出来的个体群。
Clutch	窝卵数	一个雌性动物一次产卵的数目。
Coefficient of consanguinity	血亲系数	与“血缘系数”(参见下条)相同。
Coefficient of kinship	血缘系数	用 F_{ij} 或 f_{ij} 表示, 指从两个个体同一座位随机抽取的一对等位基因因在血缘上相同的概率。也称为“血亲系数”。
Coefficient of relationship	相关系数	也称为“相关度”(degree of relatedness), 用 r 表示, 指两个个体由于血缘上具有相同基因所占的比例。
Colony	集群	一种高度整合的社会。整合的方式或者是成员的物理结合, 或者是靠将成员分成专门化的游动孢子或专门化的职别, 或者是二者兼而有之。在通俗的用法中, “集群”一词有时基本上可以用来指任何一群生物, 特别是一群在一起建巢的鸟或住在一个窝里的一群啮齿动物。
Colony fission	集群分裂	新集群得以增殖的一种模式。在这种模式中, 一个或多个繁殖单位在成群工职的陪伴下离开母巢, 但留下一些相应的单位以延续“母”集群。这种集群增殖的模式在蚁类文献中有时称为“冢析”(hesmosis), 而在白蚁文献中则称为“社会分群”(sociotomy)。蜜蜂的分群(swarming)可以视作集群分裂的一种特殊形式。
Colony odor	集群味	一给定集群的社会昆虫身体上所特有的气味。一个昆虫对同一物种的另一成员可以通过嗅其集群味来确定其是否为跟自己同巢(参见“巢味”与“物种味”)。
Comb (of cells or cocoons)	蜂巢	密集而整齐地排列的一层育雏小室或茧袋。蜂巢是很多社会黄蜂和蜜蜂的巢的一个特征。
Commensalism	偏利共生	一个物种的成员与另一个物种的成员栖居在一起而获利, 而对另一个物种的成员既无益又无害的一种共生现象。
Communal	群建分养的	指同一代的成员合作建巢但在照看幼雏上不进行合作的状态或类群。
Communication	通讯	一个生物(或细胞)的作用使另一个体(或细胞)以适应的方式改变行为的概率模式(见第8章的讨论)。
Compartmentalization	区域化	社会的各亚群作为分离单位采取行动的方式与程度。
Competition	竞争	指两个或更多的生物个体(或两个或更多物种)对同一资源的积极需求。
Composite signal	复合信号	由两个或更多个信号组成的信号。
Compound nest	群居巢	具有两个或更多物种的社会昆虫的集群的巢, 极端时可到这样的程度:

① 脂肪体 (fat body): 昆虫用以贮存食物的组织。——译者注

Connectedness	连接性	巢的通道并在一起, 不同物种的成虫混杂在一起, 只是各物种的幼雏还是分开的 (参见“混巢”)。
Conspecific	同种的	社会内与社会间通讯连接的数目与方向。
Control	控制	属于同一物种的。
Conventional behavior	常规行为	根据严格的社会生物学, 特别是灵长类研究中的用法, 控制是指一个或多个个体为制止同一群体中其他一些成员间的攻击行为而进行的干预。
Coordination	协调	按照 V·C·怀恩-艾德华兹提出的假设, 指一个群体的成员用来显示其存在, 让别的动物能估计该群体的密度的任何行为。这种行为较精致的形式称为“表演夸耀”。
Core area	核心区	个体之间或亚群体之间的一种相互影响, 这种影响使群体总的工作在个体或亚群体之间进行分配, 其间没有任何个体或亚群体居于领导地位。
Cormidium	合体节	在家系范围内利用得最多的地区。
Coterie	亲密动物群	能够从管水母集群分离出来并独立生存的一群游动孢子 (集群的个体成员), 是介于游动孢子与完整的管水母集群之间的组织单位。
Counteracting selection	弱化选择	犬鼠 (一种啮齿动物) 的基本社会。一个亲密动物群是由占有共同洞穴的一小群个体组成。
Court	求爱区, 工职成员	指选择压力同时作用于组织的两个或多个层次 (如同时作用于个体、层次与种群), 其作用方式是在某个层次有利于某些基因, 但在另一个层次上又不利于这些基因 (对照“强化选择”)。
Darling effect	达灵效应	在求偶场 (或公共夸耀场) 内由各雄性个体捍卫的求爱区; 特别在鸟类是这样。也指昆虫集群 (特别是蜜蜂集群) 中围绕在皇后周围的一群工职; 工职成员 (亦称随从) 的构成是不断变化的。
Darwinism	达尔文主义	见“弗雷泽·达灵效应”
Dealate	脱翼的, 脱翼昆虫	最初由查尔斯·达尔文提出的以自然选择为机制的进化理论。进化理论的现代版本仍以自然选择为进化的核心过程, 因此往往被称为新达尔文主义。
Dealation	脱翼	指脱掉翅膀 (通常是在交配后) 的个体, 既可作形容词又可作名词。
Dear enemy phenomenon	亲敌现象	指在婚飞期间或婚飞后不久和新集群建立之前蚁后 (有白蚁中还有雄蚁) 脱掉翅膀的现象。
Deme	同类群	能在个体水平上识别邻近领域的成员, 使得它们间的攻击能保持在最低的水平。较强烈的攻击行为是用于对付附生动物的。
Demographic society	统计 (群体) 社会	进行完全随机交配的局域群体。因此, 这是用群体遗传学一些较简单的模型能够分析的最大群体单位。
Demography	统计 (群体)	指经过相当长时间还足够稳定的群体。这种稳定性往往是由于这类群体对新来者相对封闭, 使生育与死亡的统计过程在其成员构成中发挥重要的作用 (对照“临时社会”)。
Dendrogram	系统树图	群体的增长速度与年龄结构, 以及决定这些性质的过程。
Density dependence	密度制约	表示某一生物学性状在进化上发生变化 (其中包括产生新物种所具有该性状的不同形式) 的图。
Deterministic	确定的	指随着群体密度的增加, 一个生理或环境因素对群体增长的影响会增加或减少的情形。
		在数学中指两个或更多变量间有固定的关系, 而不考虑随机事件对具体个案之结果的影响 (对照“随机的”)。

Developmental cycle	发育周期	昆虫从卵到羽化为成虫的周期（用于对社会黄蜂的研究）。
Dialect	方言	在动物行为研究中，指鸟类的鸣叫、蜜蜂的摇摆舞及其他用于通讯的炫耀在不同的地域呈现出的不同形式。
Dimorphism	二态现象	在职别系统中，同一集群存在两种形式的个体（包括两种大小不同的个体），而没有中间形式的情况。
Diploid	二倍体	指细胞或生物体的染色体组含有每种染色体的两个拷贝（称为同源染色体）。一个二倍体的细胞或生物体的产生通常是由于两个性细胞的结合，其中每个性细胞只含每种染色体的一个拷贝。这样，一个二倍体细胞中的每一对染色体的两个同源染色体有不同的来源，一个来自母体，一个来自父体（对照“单倍体”）。
Direct role	直接作用	指社会一个亚群显示出的对其他亚群（从而对整个社会）有益的一种或一组行为（对照“间接角色”；见第 14 章的讨论）。
Directional selection	定向选择	对变异范围的一端不利的选择，因此这种选择倾向于使整个群体向变异的另一端转变（对照“歧化选择”与“稳定选择”）。
Disassortative mating	非选型交配	配对个体间彼此有一个或多个性状不同的非随机交配。
Discrete signal	离散信号	通讯中可有开、关两种状态，但无重要的中间型信号（对照“连续信号”）。
Displacement activity	替换活动	通常在受挫折或犹豫时表现的跟眼前情况无直接关联的行为举动。
Display	夸耀	在进化过程中经修饰后用来传递信息的行为模式。夸耀是一种特殊的信号，而信号是广义地定义为用于传递信息的任何行为，不论这种行为是否还有别的功能。
Disruptive selection	歧化选择	对变异范围的中间状态不利的选择，因此这种选择倾向于使群体发生歧化（对照“定向选择”与“稳定选择”）。
Distraction display	引诱夸耀	亲本为吸引猎食者的注意力，使之远离自己的后代而进行的表现活动。
DNA (deoxyribonucleic acid)	DNA（脱氧核糖核酸）	各种生物基本的遗传物质。在包括动物在内的高等生物中，绝大多数 DNA 都位于染色体上。
Dominance hierarchy	首领（优势）等级系统	一类群的一些成员以相对有序和持久的模式对另一些成员形成自然的控制。除级别最高与最低的成员外，每个给定的成员都控制一个或更多的同伴，而其自身又被一个或更多的同伴控制。这一等级系统的形成始于敌对行为，也靠敌对行为维持，虽说这种敌对行为有时是以较为微妙和间接的形式出现（参见第 13 章的讨论）。
Dominance order	首领（优势）顺序	同首领（优势）等级系统。
Dominance system	首领（优势）系统	同首领（优势）等级系统。
Driver ants	食根蚁	矛蚁属（ <i>Dorylus</i> ）的非洲行军蚁，也少量见于行军蚁族（ <i>Dorylini</i> ）的其他成员。
Drone	雄蜂	雄性的社会蜂类动物，特别是雄性的蜜蜂或熊蜂。
Duetting	二重唱	两个个体，特别是两配偶鸟之间迅速而精确地进行交替鸣叫。
Dulosis	奴役现象	一寄生（奴役）物种的工职袭击另一物种的巢，俘获其幼雏（通常是蛹的形式），将其养大，以作为奴役物种奴隶的现象。
Dynamic selection	动态选择	与“定向选择”相同。
Eclosion	羽化，孵化	指昆虫从蛹化为成虫。也指卵的孵化，但这一用法不大常见。
Ecological pressure	生态压力	见“原动力”下的解释。
Ecology	生态学	研究生物与其环境（包括物理环境及生活在此环境中的其他生物）间相互作用的科学。

Ecosystem	生态系统	一个特定生境（如一个湖或一片森林）中所有的生物再加上它们所生存的物理环境。
Effective population number	有效群体数	一个理想的随机繁殖且性比例为 1/1 的群体中的个体数目，在这一有效群体中杂合性下降率与所要研究的实际群体的相同。
Elite	精英	指昆虫集群中显示出高于平均水平的创造性与活动能力的成员。
Emery's rule	艾默里法则	最早由卡罗·艾默里提出的一条法则，其内容是：社会性寄生物种与宿主物种很相似，因而在系统发育上应该跟宿主物种是近缘关系。
Emigration	迁出	指一个个体或一个社会从一个巢址迁往另一个巢址。
Empathic learning	神入学习	见“观察学习”。
Enculturation	文化传递	一特定文化的传递，特别指传递给社会中年幼一代的成员。
Endemic	地方物种	指为一个特定的地方所有而其他地方没有的物种。
Endocrine gland	内分泌腺	通过血液或淋巴将激素分泌到身体中的任何腺体（如脊椎动物的肾上腺、垂体等）。与“外分泌腺”对应
Endocrinology	内分泌学	对内分泌腺与激素进行科学研究的学科。
Entomology	昆虫学	对昆虫进行科学研究的学科。
Environmentalism	环境决定论	在生物学中指强调环境影响对形成行为性状或其他生物性作用的分析形式，也指认为环境影响对行为的形成往往极为重要的观点。
Epidictic display	表演夸耀	至少在理论上，是指一个群体各成员显示其存在的一种夸耀，并通过这一夸耀让别的动物能估计该群体的密度。这是 V·C·怀恩-艾德华兹假设存在的“常规行为”的一种极端形式。
Epidermis	表皮	皮肤外层的活细胞。
Epigamic	吸引异性的	除交配所必需的器官与行为之外的跟求偶与性有关的任何性状。
Epigamic selection	吸引异性选择	见“性选择”下的解释。
Epizootic	动物流行病	疾病在一个动物群体中的传播，相当于人类的流行病（epidemic）。
Ergatogyne	雌工职	指昆虫社会中任何处于工职与皇后之间的中间形态的昆虫。
Ergonomics	工效学	对工作、工作状况与效率的定量研究（见第 14 章的讨论）。
Estrous cycle	发情周期	与繁殖相关的生理与行为（在发情时达到高潮）重复出现的一系列变化。
Estrus	发情期	雌性对性交接受程度最高的时期，通常发情期也是雌性释放卵细胞之时。
Ethocline	行为渐变群	在有亲缘关系的物种中观察到的和被认为是代表进化不同阶段的一系列不同的行为。
Ethology	行为学	对动物在自然环境中的行为模式进行研究的学科，重点是分析这些模式的适应与进化。
Eusocial	真社会的	这是指个体具有如下三个性状的类群或条件：合作抚养下一代；在繁殖上有分工，由多少处于不育状态的个体为从事繁殖的个体服务；至少两个世代的生命阶段重叠以便可为集群劳动做出贡献。“真社会的”与“真正社会的”（truly social）或“高度社会的”（higher social）都是正式的等价表达方式。在社会昆虫研究中，这些表达较常用，但其意义不够确切。
Eutherian	真哺乳亚纲的	指有胎盘的哺乳动物（参见该条）。
Evolution	进化	指任何逐渐的变化。往往指作短期进化的有机进化，是指生物体从一代到下一代发生的任何遗传变化，更严格地说是指从一代到下一代在群体内基因频率的变化。
Evolutionary biology	进化生物学	由一组生物学学科组成，既研究进化过程与生物群体的特征，又研究生态学、行为与分类学。

Evolutionary convergence	进化趋同	指两个或更多的物种在进化过程中独立获得一个或一组特定性状。
Evolutionary grade	进化级	一个或一组物种在一种特定的结构、生理过程或行为在发育上所处的进化水平，有别于在血缘上有关的一组物种的系统发育。
Exocrine gland	外分泌腺	对体外或消化道中进行分泌的任何腺体（如唾液腺）。外分泌腺是外激素即信息素（多数动物种类用于通讯的化学物质）最常见的来源。（与“内分泌腺”相反）
Exoskeleton	外骨骼	昆虫与其他节肢动物硬化了的外体层，其功能一是作为保护层，二是作为肌肉固着的骨架。
Exponential growth	指数增长	实体（特引是群体中个体数）的增长是按其实体大小的简单函数进行的增长；在这种增长中，实体越大，增长越快。
<i>E, f</i>	<i>E, f</i>	近交系数符号（见近交系数）。
Facilitation	促进	见社会促进。
Family	家庭；科	在社会生物学中，family 是常规的“家庭”或“家系”的含义，由父母与后代及其与跟他们紧密结合在一起的亲属组成。在生物分类学中，family（科）是在目之下而在属之上的一级，由一组有亲缘关系的、相似的属组成，例如蚁科（Formicidae，包括所有的蚁类）与猫科（Fliidae，包括所有的猫科动物）。
<i>F_u, f_u</i>	<i>F_u, f_u</i>	血缘系数符号。见血缘系数。
Fitness	适合度	见遗传适合度。
Fixation	固定	在群体遗传学中，指一种等位基因完全占据主导地位，将另一等位基因完全排除。
Flagellate	鞭毛藻，鞭毛虫	鞭毛纲（Mastigophora）的成员之一，是一种用其鞭毛（形似鞭子的运动器官）来驱动自身的单细胞生物。
Floater	流浪者	没能占有领域从而被迫在周围不太适合生存的地带流浪的个体。
Folivore	食叶动物	以树叶为食的动物。
Food chain	食物链	食物网的一部分，最常见的是画出一个简单的系列，标明猎物的物种与吃它们的捕食者物种。
Food web	食物网	一个群落中各物种间全部的食物连接所组成的网，用一个图来表示，图中标出哪些物种是捕食者，哪些物种是猎物。
Founder effect	奠基者效应	一隔离群体的基因差异，这种差异是因为其奠基者纯属偶然地携有一组在遗传上跟其他群体在统计上有差异的基因。
Fraser Darling effect	弗雷泽·达灵效应	指除交配的两个动物之外同一物种其他成员的存在及活动会刺激这两个动物的繁殖活动的效应。
Frequency curve	频率曲线	在一个图上画的曲线，用来显示特定的频率分布（参见频率分布）。
Frequency distribution	频率分布	就某一变量显示不同变量值的个体数目的排列；例如，不同年龄动物的数目，或住有不同数目幼雏的巢穴数目，等等。
Frugivore	食果动物	以水果为食的动物。
Gamete	配子	成熟的性细胞，即卵细胞或精子。
Gametogenesis	配子发生	导致产生性细胞（配子）的一系列专门化的细胞分裂。
Gaster	柄后腹	有时用来称后体的一个特殊用语。后体是蚁类及其他膜翅目动物身体三大部位中最靠后的部位，在细腰（waist）后面。
Gene	基因	遗传的基本单位。
Gene flow	基因流动	不同物种之间基因的交流（这是一种称为杂交的极端情况），或同一物种

Gene pool	基因库	的不同群体之间基因的交流。
Genetic drift	基因漂变	一个群体中的全部基因（亦即全部遗传物质）。
Genetic fitness	遗传适合度	仅通过随机过程发生的进化（基因频率的变化）。
Genetic load	遗传负荷	在一群体中，一种基因型相对于其他种基因型在下一代中占的比例。根据定义，这一自然选择过程最终将导致占优势的基因型具有最高的适合度。
Genome	基因组	由于存在适合度比其他个体低的个体而导致整个群体遗传适合度（参见该条）平均水平的下降。
Genotype	基因型	一个生物体全部的基因组成。
Gens (复数: gentes)	氏族雌鹑	一个个体的遗传组成，这一组成可以就单一性状，也可以就一组性状而言（对照“表现型”）。
Genus (复数: genera)	属	指欧洲杜鹑（ <i>Cuculus canorus</i> ）种群中主要只在一个宿主物种的巢中产卵的一群雌鹑。这些雌鹑的卵很像宿主的卵。
Geographic race	地理种族	由一组有亲缘关系的、相似的物种组成。例如蜜蜂属（ <i>Apis</i> ，包括蜜蜂的4个物种）与犬属（ <i>Canis</i> ，包括狼、家犬及其近缘物种）。
Gonad	性腺	见“亚种”。
Grade	级	产生性细胞的器官，即卵巢（雌性性腺）或睾丸（雄性性腺）。
Graded signal	连续信号	见“进化级”。
Grooming	修饰	强度或频率可变，或二者均可变的信号，借以传递发送者的情绪、目标的距离等定量的信息。
Group	类群	以舔舐、轻咬、用手指摘取或其他动作来清洁身体表面的行动。当这种行动是以个体自身为对象时，称为“自体修饰”；是以另一个个体为对象时，称为“异体修饰”。
Group effect	类群效应	任何属于同一物种，在一段时间内生活在一起，且彼此间的互动明显多于其跟同一物种其他个体的互动的一群生物。该词语也常在一种不够严格的分类学意义上用来指一组有亲缘关系的物种，所以例如一个属，或一个属的一部分可以称为一个分类学上的“类群”。
Group predation	类群捕食	由一些既无空间指向也无时间指向的信号导致的物种内行为或生理特征的改变。一个简单的例子是社会促进，在社会促进中一种活动的增加只因看到或听到（或通过别的刺激感受到）其他个体在从事同一活动而增加。
Group selection	类群选择	指动物通过类群协作方式捕获活的猎物。例如，行军蚁与狼均有这种行为模式。
Gynandromorphism	雌雄嵌体现象	以谱系类群中两个或多个成员为单位而发生作用的选择。按广义定义，类群选择包括血缘选择和同类群间选择（参见这两条）。
Habitat	生境	指同一个体同时拥有雄性与雌性性器官的现象。
Haplodiploidy	单倍二倍性	一特定地方的生物体与物理环境。
Haploid	单倍体	确定性别的一种模式，在这种模式中雄性产生于单倍体的（亦即未受精的）卵细胞，而雌性产生于二倍体的卵细胞（通常是受精卵）。
Harem	雌眷，“一夫多妻”	指染色体组中只包含每种染色体的一个拷贝的细胞。性细胞是典型的单倍体。（对照“二倍体”）。
		由一个雄性动物加以护卫、以防别的雄性动物与它们交配的一群雌性动物。

Harvesting ants	收获蚁	在巢中贮存种子的蚁类物种。在进化过程中有很多类群独立地形成了这种习惯。
Hemimetabolous	半变态的	指发育过程是逐渐的,不能明确区分为幼虫、蛹与成虫阶段。例如,白蚁就是半变态的。(与“全变态的”对应)
Heritability	遗传率	是在一个群体内某个性状的变异由于遗传上的不同引起变异所占的分数或比例;更精确地说,是该性状的(表现型)方差(可进行统计测量)中由于遗传原因引起的而非环境原因引起的方差所占的分数或比例。遗传率为1,意味着性状的全部变异是由遗传变异引起的;遗传率为0,意味着性状的全部变异是由环境变异引起的。(见第4章)
Hermaphroditism	雌雄同体	指雄性性器官与雌性性器官在同一个体身上共存的现象。
Heterozygous	杂合的	指载有某基因的一对同源染色体上有两个不同的等位基因的二倍体生物(参见“染色体”)。
Hierarchy	等级系统	在普遍的意义指有两个或更多层次的单元系统,其中较高的层次至少在某种程度上控制着较低层次的活动,从而将整个群体整合在一起。在社会的统治系统中,一个等级系统是由占统治地位的个体与被统治的个体组成的一个系列。
Holometabolous	全变态的	在发育过程中经历完全的变态,有可以明确区分开的幼虫、蛹与成虫阶段。例如,膜翅目就是全变态的。(与“半变态的”对应)
Home range	家园范围	一个动物对之有彻底的了解并定期进行巡逻的地带。该动物可能对家园范围的某些部分加以保卫,而对别的一部分则不加以保卫。其所保卫的部分构成该动物的领域。
Homeostasis	自我平衡	指通过用内部反馈反应进行自我调节来加以维持的稳定状态,特别是生理状态或社会状态。
Hominid	人科的,人科动物	与人(其中包括早期人)相关的。这个词源自“人科”(Hominidae)一词。人科这一类群包括现代人与其直接的祖先。
Homo	人属	真人属,包括现代人(智人, <i>H. sapiens</i>)及一些已经灭绝的种类(能人, <i>H. sapiens</i> ; 直立人, <i>H. erectus</i> ; 尼安德特人, <i>H. neanderthalensis</i> 等)。这些灵长类的特征是直立体姿、双足行走、牙齿变小、脑容量增加,尤以最后一个特征为突出。
Homogamy	同类交配	与“选型交配”相同。
Homologue	同源体,同源染色体	指由于有共同的祖先而与另一物种有相似的结构、生理过程或行为;因此同源体表现的是同源现象。在遗传学,同源染色体是染色体组中具有(两条)相同遗传构成的(任)一条染色体。(参见“二倍体”)
Homology	同源现象	由于来自同一祖先的遗传使两种结构之间呈现相似性。这两个结构被称为“同源的”。(对照“同功现象”)
Homopteran	同翅目动物,同翅目的	同翅目昆虫的一员或与同翅目有关的。同翅目包括蚜虫、木虱(jumping plant lice)、角蝉(treehoppers)、沫蝉(spittlebugs)、粉虱(whiteflies)及其他近缘物种。
Homozygous	纯合的	指两个同源染色体上的两个等位基因相同的二倍体生物。一个生物体可以在一个基因上是纯合体而在另一个基因上是杂合体。
Honeybee	蜜蜂	蜜蜂属(<i>Apis</i>)动物。除非有别的说明,“蜜蜂”是特指家养的意大利蜜蜂(<i>Apis mellifera</i>),而且这一词语通常是指该物种的工蜂。
Honeydew	蜜露	源于植物韧皮部(phloem)的汁液,并通过以此汁液为食的蚜虫或其他

Hormone	激素	昆虫作为肠道排泄物排除的含糖液体,是多种蚁类动物的主要食物。由内分泌腺分泌到血液或淋巴中,能影响身体其他器官的活动的任何物质。激素也能影响神经系统,并通过神经系统影响到生物体的行为。
Hymenopteran	膜翅目的,膜翅目动物	与膜翅目昆虫有关的。也指膜翅目的成员,如黄蜂、蜜蜂或蚂蚁。
Imago	成虫	成年的昆虫。对于白蚁,这个词通常只用于指成年的主繁殖蚁。
Imitation	模仿	仿效一种新颖的或从其他方面看不大可能的行为。
Inbreeding	近亲交配	具有血缘关系的个体间交配。衡量近亲交配的程度是用血缘上完全相同的基因所占的比例进行测量的(参见“近亲交配系数”,并对照“远亲交配”)。
Inbreeding coefficient	近亲交配系数	用 f 或 F 表示,指一对染色体上同一座位的两个等位基因在血缘上完全相同的概率。
Inclusive fitness	广义适合度	一个个体的适合度加上其血缘个体(直接后代除外)对其适合度大小的影响值之和;因此,这个广义适合度是血缘选择对个体的总效应。
Indirect role	间接作用	一种或一组行为如果仅对显示此行为的亚群有益,而对社会其他亚群为中性甚至有害,此行为便称为间接作用(对照“直接作用”;见第14章的讨论)。
Individual distance	个体距离	一个动物试图在自己与本物种其他成员间保持的最小距离。此最小距离一般比较固定。
Inquilinism	寄食现象	指社会寄生昆虫物种的整个生活周期都在宿主物种的巢中度过的寄生关系。这种寄生昆虫要么完全没有工职,要么虽有工职但通常很稀少,而且在行为上有退化。这种情形有时也不太严格地称为“永久性寄生”(permanent parasitism)。
Insect society	昆虫社会	在严格的意义上指真社会性昆虫(蚁类、白蚁、真社会黄蜂、真社会蜜蜂)的集群。本书采用的是这一词语广义的含义,指任何前社会与真社会昆虫。
Instar	龄期	昆虫或其他节肢动物发育过程中两次蜕皮之间的期间。
Instinct	本能	高度固定的、比最简单的反射更为复杂的、且通常是针对有关环境特定客体的行为。本能行为的形成可能涉及到学习,但也可能不涉及,重要的是此行为的发展是朝向狭窄的、可预期的结果。(参见第2章的讨论)
Intention movement	意向活动	动物在采取完全的反应行为前所做的预备动作,如跳跃前的蜷曲、咬别的动物之前的吠叫等。
Intercompensation	相互补偿	在群体控制中由于某些密度制约因素相对于其他密度制约因素占了支配地位而产生的效应。如果其中的主导性因素(如食物短缺)被消除,会被另一个因素(如疾病)替代。这种相互补偿在每一物种中都有特定的顺序。
Interdemic selection	同类群间选择	以整个繁殖群体(同类群)为基本单位进行的选择,是类群选择的极端形式之一(与血缘选择相反,见血缘选择)。
Intrasexual selection	同性内选择	见“性选择”下的解释。
Intrinsic rate of increase	内禀增长率	用符号 r 表示,指任一时刻群体增长的比例。
Invertebrate zoology	无脊椎动物学	对无脊椎动物进行科学研究的学科。
Invertebrates	无脊椎动物	缺乏脊柱的各种动物。从原生动物到昆虫与海星均属无脊椎动物(参见“脊椎动物”)。
Isogamy	配子同型、同配生殖	雌雄性细胞与雄雄性细胞大小相同的情况(对照“配子异型”)。

Iteroparity	重复繁殖	指一个生物相继生产多批后代（对照“自毁式一次繁殖”）。
K	K	环境容纳量（参见该条）符号。
K extinction	K 消亡	当种群达到或接近环境容纳量时（即群体中有 K 个个体时）经常会发生的消亡。
K selection	K 选择	有利于在稳定的、可预测性强的环境中占优势者的选择。在这样的环境中，种群迅速增长是不重要的（对照“ r 选择”）。
Kin selection	血缘选择	这是指由于对一个或多个个体的基因选择而引起有利于或不利于与其具有血缘上相同基因的个体（但选择个体的子代除外）的选择，是类群选择的极端形式之一（对照“同类群间选择”）。
King	蚁王	在社会生物学，白蚁集群中伴随着蚁后（产卵雌白蚁）并不时给蚁后授精的雄蚁。
Kinopsis	招引现象	仅因看到社会中其他成员的运动便受到其吸引的现象。
Kinship	血缘关系	指在不远的过去拥有共同的祖先。血缘关系可用血缘系数或相关系数（参见这两条）精确地测量。
Lability	易变性	在本书中这一词语是指进化的易变性（evolutionary lability），即特定类型的性状容易变化和进化速度快。因此领域行为通常是高度易变的，而母性行为就难变得多。
Labium	下唇；唇状部分	昆虫的下“唇”即口器（mouthpart）所在的最低的体节，紧接着上、下颚。在普通动物学中指任何动物的唇或唇状结构。
Langur	叶猴	属于叶猴属（ <i>Presbytis</i> ）的亚洲猴类动物。
Larva	幼虫	在体形上跟成年个体大相径庭的一个不成熟阶段。这是很多水生与海洋无脊椎动物及全变态昆虫（包括膜翅目昆虫）的一个特点。当用来指白蚁时，这一词语有特殊的含义，指外形上没留下翅芽遗迹（这是兵蚁的特征）的不成熟的个体。
Leadership	领导	按社会生物学比较窄的定义，“领导”限于指当群体从一个地方移往另一个地方时带领社会其他成员的角色。
Legionary ant	军团蚁	见“行军蚁”。
Lek	求偶场	一直固定用于公共求偶夸耀的地方。
Lestobiosis	盗食寄生	两个物种间的一种关系，在这种关系中一个体型较小的社会昆虫物种在一个体型较大的物种的巢壁中筑巢，并进入后者的室中猎食其幼雏或抢劫其食物贮备。
Life cycle	生活周期	一个生物体（或一个社会）从产生开始到繁殖时的整个生命历程。
Lineage group	系谱群	有共同血缘的一群物种。
Locus	基因座	基因在染色体上的位置。
Logistic growth	逻辑斯蒂增长	指速度随着相关实体接近其最大值而不断减慢的增长（构成一个群体的个体数的增长尤其如此）。（与指数增长比较）
Macaque	猕猴	任何属于猕猴属（ <i>Macaca</i> ）的猴类动物，如恒河猴（ <i>Macaca mulatta</i> ）。
Major worker	大工职	体型最大的亚工职（尤其是蚁类）的成员。在蚁类中，这一亚工职通常专门负责防卫，所以其成体常称为“兵蚁”（参见“中工职”与“小工职”）。
Mammal	哺乳动物	哺乳纲（Mammalia）的动物，特点是雌性乳腺产奶和体表被有毛发。
Mammalogy	哺乳动物学	对哺乳动物进行科学研究的学科。
Marsupial	有袋动物	属于后哺乳亚纲（Metatheria）的哺乳动物。大多数有袋动物（如负鼠与

		袋鼠)都有一个袋,称为育儿袋(marsupium),内有乳腺,并为幼兽提供遮蔽。
Mass communication	群通讯	个体的信息不能在个体间而只能在类群间传递的通讯方式。例子包括行军蚁袭击时的空间组织、工蚁数量的多少对臭迹强弱的调节以及巢温调节的某些方面。
Mass provisioning	大量供食	指在产卵时便将幼虫发育所需的全部食物贮藏起来的行为(与“累进供食”相反)。
Matrifocal	母亲中心的	指大多数活动与个体间关系皆以母亲为中心的社会。
Matrilineal	母系的	由母亲传给其后代的,如对地盘的拥有或在一个首领军级系统中的地位等。
Maturation	成熟	随着动物的成熟而自动地日益复杂化与精确化的行为模式的形成过程。与学习不同,成熟过程的发生不需要有经历。
Mean	均值	数值的平均值。
Media worker	中工职	指含有3个或更多个亚职别工职的多态蚁类系列中属于中等大小亚职别工职(可以有多个)的成员(参见“小工职”与“大工职”)。
Meiosis	减数分裂	导致性细胞(配子)形成的细胞变化过程。具体过程是:一个双倍体分裂两次,形成4个子细胞,但染色体只进行了一次复制,所以生成的4个细胞是单倍体(即每个细胞只有一套染色体)。
Melittology	蜂类学	对蜂类进行科学研究的学科。
Melittophile	伴蜂动物	指生活周期中至少有一部分必须在蜂类集群中度过的动物。
Mesosoma	中体	昆虫身体三大分段之中间段。在大多数昆虫中,中体与胸部(thorax)严格对等,但在较高级的膜翅目动物中,中体还包括并胸腹节(propodeum),即跟胸部融合在一起的腹部的第一体节。
Metacommunication	元通讯	关于通讯的通讯。一个元通讯的信号给出了应如何解释其余信号的信息。因此,邀请对方来玩的信号指示出:接下去作出的表示威胁的显示应被看作是玩,而非真是一种敌意的信息。
Metapopulation	超群体	属于同一物种的同时生存的一组群体。按照定义其中每一个群体都占据一个不同的地域。
Metasoma	后体	昆虫身体三大分段中最靠后的一段。在大多数昆虫中,后体与腹部(abdomen)严格对等,但在较高级的膜翅目动物中,后体仅包括腹部的部分的体节,因为腹部的第一体节(并胸腹节)是跟胸部融合在一起的,是中体的一个体节。
Metazoan	后生动物	除海绵外的所有多细胞动物。
Microevolution	小进化	由基因频率、染色体结构或染色体数目上的小的变化而引起进化上的小变化(进化上的大变化称为大进化,亦简称进化)。
Migrant selection	迁移选择	基于遗传组成不同的个体的迁移能力不同而引起的选择。例如,如果新的群体总是更多地由携带基因A的个体而非由携带基因a的个体创建成,就可以说迁移选择有利于基因A。
Minima	小工蚁	在蚁类中的小工职。
Minor worker	小工职	亚职别工职中体型最小(尤其是蚁类)的成员。与“小工蚁”相同(参见“中工职”与“大工职”)。
Mixed nest	混巢	有两个或更多物种的社会昆虫的集群生活的巢,在这种巢中不同物种的成虫与幼雏都发生混杂(参见“复巢”)。

Mixed-species flocks	混种群	由属于两个或多个物种的鸟在一起迁移和觅食而形成的鸟群。
Mobbing	成群骚扰	对一个过于厉害、单个动物对付不了的捕食者进行的联合攻击,旨在将其致残或至少将其驱离附近地带。
Molt (moult)	蜕皮, 蜕壳	指昆虫或其他节肢动物在成长过程中脱掉已显得过小的皮肤或外骨骼。也指蜕下的皮肤。这个词还可用作不及物动词,指发生蜕皮行为。
Monogamy	单配偶	指一雄一雌两个动物结合并生养至少一窝幼雏的情形。
Monogyny	多雄一雌配偶	在动物中,一般指每个雄性倾向于只跟单个雌性交配的情况。在社会昆虫,这一词语(独王)还可指一个集群中只存在一个有正常功能的皇后。(与“一雄多雌配偶”对应)
Monomorphism	单态现象	在昆虫学中指一个昆虫物种或集群只存在一个亚职别工职。(与“多态现象”对应)
Monophasic allometry	单相异速生长	单相异速生长的回归直线只有一个斜率的多态现象。在蚁类中,也表示身体某些部分为异速生长的相互关系。
Morphogenetic	形态发生的	指生物体成长过程中解剖结构的发育。
Multiplier effect	多重效应	在社会生物学中指当一个行为被纳入社会组织的机制中后该行为进化性变化的效果被放大的情形。
Mutation	突变	广义地说,“突变”是指一个生物体的遗传构成出现的任何非连续性的变化。狭义地说,该词通常指“基因点突变”,即沿核酸序列很窄的一部分发生的变化。
Mutation pressure	突变压力	完全由突变率的不同而造成的进化(或基因频率的变化)。
Mutualism	互利(互惠)共生	指相关的两个物种都从中获益的共生关系。
Myrmecoid complex	蜜蚁复合体	蚁类的两大分类之一,其名来自作为这两大分类之一类的“蜜蚁亚科”(Myrmeciinae)。请注意不能将其跟切叶蚁亚科(Myrmicinae)混淆,后者属于猛蚁复合体(见第20章)。
Myrmecology	蚁类学	对蚁类进行科学研究的学科。
Myrmecophile	蚁冢动物	指生活周期至少有一部分必须在蚁类集群中度过的动物。
Myrmecophytes	适蚁植物	与蚁类形成专性互惠共生关系的高等植物。
Nasus	长鼻	象白蚁亚科(Nasutitermitinae)的一些物种的兵蚁所拥有的长鼻似的(snoutlike)器官,用于向入侵者喷毒液或黏液。
Nasute soldier	长鼻兵蟊	白蚁中拥有长鼻(参见该条)的兵蚁。
Natural selection	自然选择	指属于同一群体但基因型不同的个体产生下一代的数目有差异的情况。这是查尔斯·达尔文在其进化论中提出的基本机制,现在一般被认为是进化中主要的决定性力量(见第4章中的相关讨论)。
Necrophoresis	移尸行为	将死去的集群成员运离巢的做法,是蚁类中高度发达而固定的行为。
Neoteinic	增补繁殖的	指白蚁中的增补繁殖蚁,可用作名词或形容词[如增补繁殖蚁(neoteinic reproductive)]。
Nest odor	巢味	一个巢所特有的气味。根据此气味,居于该巢的动物能将其跟属于其他社会的巢或至少跟周围环境区分开来。在有的动物(如蜜蜂与某些蚁类物种)中,一巢的动物能通过巢味来确定自己的巢所在的方向。在有的动物中巢味可能跟集群味是一样的。蜜蜂的巢味往往被称为“蜂巢味”(hive aura 或 hive odor)。
Nest parasitism	巢寄生	一些白蚁物种中存在的一种关系。在这种关系中,一个物种的集群居于另一物种(宿主)的巢壁中,直接以构成巢壁的巢箱物质为食。

Net reproductive rate	净繁殖率	用 R_0 表示, 指每个雌性在其一生中平均产下的雌性后代的数目。
Neurophysiology	神经生理学	对神经系统, 特别是神经系统借以运行的生理过程进行科学研究的学科。
Niche	小生境	让一个物种能够生存并繁殖的每个环境变量(如温度、湿度、食物来源)的范围。理想小生境是一个物种在其中能表现得最佳的小生境, 现实小生境是一个物种在一个特定环境中实际生活的小生境。
Nomadic phase	漫游阶段	行军蚁活动周期的一个时期。在此时期, 整个集群较积极地觅食, 且频繁地从一个宿营地迁往另一个宿营地。在此期间蚁后不产卵, 幼雏的大多数都处于幼虫阶段。(与“静息阶段”对应)
Nomadism	漫游生活	指整个社会比较频繁地从一个巢址或家园范围迁往另一个巢址或家园范围的情况。
Nomogram	列线图(诺模图)	将两种刻度(如摄氏温标与华氏温标)并列在一起, 使之一个点一个点地互相对应的图。
Nuptial flight	婚飞	指昆虫社会有翼皇后与雄性进行的交配飞行。
Nymph	若虫	在普通昆虫学中指任何发育为半变态的昆虫的幼虫阶段。对于白蚁, 该词语的含义限定性略大一点, 指有外翅芽与膨大性腺, 通过进一步的蜕变更发育成有繁殖功能的成虫的个体。
Observational learning	观察学习	一个动物观察另一个动物的活动时进行的无偿的学习。与“神入学习”相同。
Odor trail	臭迹	由一个动物留下的而为另一动物跟踪的化学臭迹。其中散发气味的物质称为“臭迹信息素”或“臭迹物质”。
Oligogyny	寡皇后	指一个社会性昆虫的集群中存在从两个到几个有正常功能的皇后的情况。是一雌多雄配偶的一种特殊情形。
Omnivore	杂食动物	既吃动物又吃植物的动物。
Ontogeny	个体发育	个体生物在其整个生命周期中的发育。(对照“种系发生”)
Opportunistic species	机会主义物种	专门利用新开放的生境的物种。这样的物种往往能远距离扩散并迅速繁殖。换言之, 这些物种是 r 选择的。
Optimal yield	最佳增长	在一给定环境中一个群体能维持的最高增长率。理论上存在一个低于容纳量的特定的规模, 在此规模会达到最佳增长。
Order	目	生物分类学中的一级, 低于纲而高于科, 由一组近缘的、相似的科组成, 例如膜翅目(Hymenoptera, 包括黄蜂、蚂蚁与蜜蜂)与灵长目(Primates, 包括猴类、猿类、人及其他灵长类动物)。
Organism	有机体	任何有生命之物。
Ornithology	鸟类学	对鸟类进行科学研究的学科。
Outcrossing	远亲交配	无血缘关系的个体之间的配对。(对照“近亲交配”)
Ovariole	卵巢管	构成雌性昆虫卵巢的两根输卵管。
Pair bonding	成对结合	一雌一雄两个动物之间形成的紧密而持久的结合。至少在动物中, 这种结合主要是起到合作抚养幼雏的作用。
Palpation	触摸作用	指昆虫用下唇或下颚的触须进行触摸。这种动作可以是进行触觉探试, 或可以是对另一昆虫发出的触觉信号。
Panmictic	随机交配群	指完全随机地交配的群体。这样的群体往往称为泛交群体。
Parabiosis	准共生	指不同物种的蚁类动物的集群使用同一个蚁巢, 甚至使用相同的臭迹, 但却将其幼雏分开保存。
Parameter	参数	按严格的数学中的用法, 参数是这样的一个量: 在一个模型中可以将其

Parasitism	寄生	作为一个常量，而改变其他一些量以研究它们之间的关系；但参数又可以改变，以代表同一模型的不同情况。照此，群体增长率 r 是一个参数，可以将其保持在某个值而改变 N （生物体个数）与 t （时间），但又可以将其改变为某一新的值，代表同一群体增长模型的另一情况。“参数”这一词语还可以不太严格地用来指任何对一系统产生影响的数量可变的性质。
Parasocial	副社会的	共生的一种，指一个物种的成员以损害另一物种成员的利益的方式而生存，但这种损害通常不致于导致后者的死亡。
Parental investment	亲本投资	见“前社会的”。
Parthenogenesis	孤雌生殖	亲本消耗其能量投资于后代以增加后代成活率的任何行为。
Partially claustral colony founding	部分幽闭式建群	指从一个未受精的卵产生出一个生物体的现象。
Path analysis	途径分析	蚁类建立新集群的一种方式，程序是蚁后自己独处一室，但还不时地外出觅食，作为其食物供应的一部分，以建立一个新的集群。
Patrolling	巡逻	一种图形分析方法，用于确定近交系数。
Peck order	啄食顺序	对巢内进行视察的行为。蜜蜂中的工蜂巡逻特别积极，因而作为一个类群它们在巢内出现紧急情况时能迅速采取行动。
Pedicel	腰节	有时用来指等级地位的一个词语，特别是用于鸟类。
Perissodactyl	奇蹄类动物	蚁类的细腰（waist），有的是由一个体节〔腹柄（petiole）〕组成，有的是由两个体节（腹柄加上柄后体节）组成。
Permeability	可渗透性	任何属于奇蹄目（Perrisodactyla）的哺乳动物，亦即每只蹄上都有奇数个足趾的有蹄动物，如马、犀牛等。（对照“偶蹄类动物”）
Phenodeviant	表现型畸变体	一个社会对新成员开放的程度。
Phenotype	表现型	由于若干普通基因非正常的分离组合而形成的稀有的反常个体。
Pheromone	信息素	在个体的遗传组成与环境因素的共同影响下生物体形成的可观察到的性状。（对照“基因型”）
Philopatry	恋乡性	一种化学物质，通常由某个腺体分泌，用于一个物种内的通讯。通讯时一个个体释放该物质，另一个体在尝到或嗅到这种物质时会做出反应。
Phyletic group	种系类群	指动物喜欢留在某些地方或至少回到这些地方来觅食和休息的倾向。
Phylogenetic group	系统发育类群	彼此有共同血缘关系的一类群物种。
Phylogenetic inertia	系统发育惯性	与“种系类群”相同。
Phylogeny	系统发育	见“原动力”下的解释。
Phylum	门	特定生物类群的进化史；也是“系统发育树”的图解，借此表明哪些物种（或物种类群）产生了其他的物种（或物种类群）。（对照“个体发育比较”）。
Physiology	生理学	生物分类学中较高的一级，低于界而高于纲，由一组有血缘关系的、相似的纲组成。例如节肢动物门（Arthropoda，包括所有的甲壳动物、蜘蛛、昆虫与其他邻近类别）与脊索动物门（Chordata，包括脊椎动物、尾索动物与其他邻近类别）。
Placenta	胎盘	对生物体的各种功能及组成生物体的各种器官、组织与细胞进行科学研究的学科。在最广泛的意义上，生理学也包含分子生物学与生物化学的大多数内容。
		大多数哺乳动物都有的一个器官，作用是胎儿提供营养及清除胎儿产生的废物。系由来自胎儿与来自母亲的膜结合而成。

Placental	有胎盘的	与属于真哺乳亚纲 (Eutheria) 的哺乳动物相关的。真哺乳亚纲的特点是雌性动物有胎盘, 绝大多数现存的哺乳动物均属这一亚纲。
Plasmodium	合胞体	真黏霉菌 (真黏霉菌目: Myxomycetales) 生活周期的一个阶段; 在这一阶段, 通过核分裂和细胞质增长, 含有多核但无明显细胞界限的组织块进行增长 (与假合胞体相反)。
Pleiotropism	基因多效性	由同一基因或同一组基因控制两种以上表现型性状 (如眼睛的颜色、求偶行为、大小等) 的现象。
Plesiobiosis	邻栖现象	指两个或多个巢非常邻近, 但居于这些巢中的集群间很少有或完全没有直接的通讯联系。
Pod	密集群	个体的身体间实际互相接触的一群鱼, 亦指一群鲸。
Point mutation	基因点突变	由于基因的化学结构发生一个很小的、局部性的改变而发生的突变。
Pollen storers	贮粉蜂	在废弃的茧里贮存花粉的熊蜂物种。这种熊蜂的雌性成虫会不时地将花粉从茧中取出, 而后以花粉与蜂蜜的混合液的形式喂食到幼虫巢室 (与“制袋蜂”对应)。
Polyandry	一雌多雄配偶	指一个雌性获得两个以上的雄性作为偶伴的情况。在比较狭义的动物学意义上, 一雌多雄婚通常意味着这些雄性还与该雌性合作抚养其所生幼雏。
Polydomous	多巢的	指一个集群占有两个以上的巢的情形。
Polyethism	行为多型	指社会各成员间的劳动分工。在社会昆虫, 行为多型可分为职别行为多型 (在这里形态不同的职别具有不同的功能) 和年龄行为多型 (在这里当个体逐渐变化时, 经历不同的特化阶段而执行不同的功能)。这两类职别分别称为形态职别和时间职别。
Polygamy	多配偶	指在正常的生活周期中一个动物获得两个以上的偶伴的情形。其中一雌多雄配偶指多个雌性与一个雄性交配, 而一雌多雄配偶指多个雌性与一个雌性交配。在比较狭义的动物学意义上, 多配偶婚通常还意味着有关偶伴合作抚养其所生幼雏。
Polygenes	多基因	影响同一性征但位于染色体上两个或更多基因座上的一组基因。
Polygyny	一雌多雄配偶	一般来说在动物中, 这一词语 (一雌多雄) 指每个雄性倾向于跟两个以上的雌性交配的情况。照严格的用法, 用这一词语时要求雌性在某种程度上跟雌性合作抚养其所生的幼雏。在社会昆虫中, 这一词语 (多王) 还可指一个集群中存在两个或更多产卵的一雌多雄。如果是多个皇后共同创建一个集群, 可称为原初一雌多雄 (primary polygyny); 如果有些皇后是在建群后增加的, 则称为派生一雌多雄 (secondary polygyny)。只有两个或少数几个皇后共存的情况有时称为寡皇后。(与多雄一雌配偶对应)。
Polymorphism	多态现象	指社会昆虫中同一性别有两个或更多个功能不同的职别并存的情况。对于蚁类, “多态现象”可以有较精确的定义, 指一个正常、成熟的集群中在虫体大小足够大的变差范围内出现生长率不同的现象, 从而产生出来的个体在虫体的大小上有明显的区别, 呈现出几种极端的表现。在遗传学中, “多态现象”指同一基因座上两个或多个等位基因出现的频率维持在比按突变与迁徙预期的要高的水平。
Poneroid complex	猛蚁复合体	蚁类的两大分类之一, 其名来自作为这两大分类之一的“猛蚁亚科” (Ponerinae)。(见第 20 章)

Pongid	猩猩类动物	除长臂猿与合趾猴外的任何类人猿动物。猩猩类动物由现在尚存的大猿类（黑猩猩、大猩猩和马来猩猩）加上一些现已有化石的猩猩科物种组成。
Population	群体	在同一时间占据一个边界清晰的空间、属于同一物种的生物体的集合。同一物种的若干群体（按定义其中每一个都占据一个不同的地域）有时称为一个超群体。
Postadaptation	后适应	这是严格意义上的适应，指某种性状在进化中的变化是对环境中特定的选择压力的反应，而非先于选择压力便偶然性地出现的（对照前“适应”）。
Pouch makers	制袋蜂	熊蜂的某些物种。这类熊蜂在一群一群的幼虫旁边建一种特殊的蜡袋，在其中盛满花粉（与“贮粉蜂”对应）。
Preadaptation	前适应	任何能使新的进化性适应更容易发生的预先存在身体结构、生理过程或行为模式（对照“适应”和“后适应”）。
Precocial	早熟的	指动物的幼雏（特别是雏鸟）很小时便能走动和觅食。（对照“晚熟的”）
Predator	捕食者	杀死其他生物并以此为食的生物。
Preferred niche	理想小生境	见“小生境”下的解释。
Presocial	前社会的	特别用来指昆虫，指的是个体显示出低于真社会性的某种程度的社会行为的情形，也指具有这种情形的类群。前社会的物种或者是亚社会的，即父母对自己所产的若虫与幼虫加以照看；或者是副社会的，即显示下列三种性状中的一种或两种的：在繁殖上有分工，由多少处于不育状态的个体为从事繁殖的个体服务；至少两代动物能贡献于集群劳动的生命阶段有重叠；协作照顾幼仔。
Primary reproductive	主繁殖蚁	指白蚁中由具翅成体的参与新建集群的蚁后和雄蚁。
Primate	灵长目动物	灵长目（Primates）的任何成员，如狐猴、猴类、猿类、人类。
Prime movers	原动力	决定进化变化的方向与速度的终极因素。有两种原动力：一是系统发育惯性，这包括基本的遗传机制与原先已有的、能使某些变化更容易或更难发生的各种适应；二是生态压力，即构成自然选择之动因的各种环境影响（见第3章的讨论）。
Primer pheromone	变感型外激素	外激素（化学信号）的一种，其作用是以某种方式改变接收动物的生理特性，最终使该动物的反应发生变化。（对照“释放刺激型外激素”）
Primitive	原始性状	指在进化中最早出现、后来又产生其他更“高级”性状的性状。原始性状一般比高级性状简单，但并非总是如此。
Progressive provisioning	累进供食	对幼虫多次反复供食（与“大量供食”相反）。
Prosimian	原猴亚目动物	属于原始的原猴亚目（Prosimii）的任何灵长类动物，如狐猴和眼镜猴等。
Protease	蛋白酶	对蛋白质的消化过程起催化作用的酶。
Protistan	原生生物	指原生生物界（Protista），含过去被归于原生动动物门（Protozoa）中的大多数生物，包括鞭毛虫、变形虫、纤毛虫及其他几种单细胞生物。
Protozoa	原生动动物门动物	被一些动物学家划分为一个门的一组单细胞生物，包括鞭毛虫、变形虫与纤毛虫。
Proximate causation	近因	引起一生物反应的环境条件或体内生理条件。这些条件应区别于环境力量，后者称为终极原因，是首先导致了生物反应的进化。
Pseudergate	伪工蚁	较低级的白蚁中一个特殊的职别。构成这个级的个体要么是从若虫阶段经由使其翅芽变小或消失的蜕变而形成的，要么是源于一些经历无分化

Pseudoplasmodium	假合胞体	的蜕变的幼虫。伪工蚁是工蚁的主要成员, 但还保持了通过进一步蜕变发育成其他职别的能力。
Pupa	蛹	由其黏霉菌细胞聚合而成的会移动的蛞蝓似生物。
Pupate	化蛹	全变态昆虫(包括膜翅目)虫体不活动的发育阶段。成为成虫所需的发育在此阶段完成。
Quasisocial	准社会的	指昆虫从幼虫变为蛹的过程。
Queen	皇后	指同一代的成员用同一个复巢并合作照看幼雏的情形, 也指有这种情形的群体。
Queen substance	皇后物质	半社会性或真社会性物种的昆虫中负责繁殖的级的成员。王虫这个级的存在预设了集群生命周期的某个阶段会存在一个职虫的级。王虫有可能但不一定在形态上异于职虫。
Queenright	具皇后集群	原指蜜蜂的蜂后借以持续地吸引工蜂并控制其生育活动的一组信息素。这一词语常常狭义地用来指这组信息素混合物中效能最大的反式-9-酮-2-十一碳烯双酸(trans-9-keto-2-decenoic acid)。但这一词语也可沿其原义作更广义的定义, 用来指皇后用来控制工职或其他皇后生育活动的任何一种或一组信息素。
<i>r</i>	<i>r</i>	指有一个具备正常功能皇后的集群, 特别是蜜蜂的集群。
<i>r</i> extinction	<i>r</i> 消亡	这一符号用来表示一个群体的内禀增长率, 也可以用来表示两个个体的关系程度。
<i>r</i> selection	<i>r</i> 选择	在建群后不久, 当集群还在早期的扩张阶段便发生的整个群体的消亡。(对照“ <i>K</i> 消亡”)
Race	种族	对群体增长率高有利的选择。对于专门在短期存在的环境中建群或群体大小有大幅度波动的物种中, 这种选择表现得特别突出。(对照“ <i>K</i> 选择”)
Ramapithecus	拉玛古猿属	见“亚种”。
Realized niche	现实小生境	约 1 500 万年前生活于旧大陆的一种较小的灵长类动物, 从其牙齿的特征看是人猿[南方古猿属(<i>Australopithecus</i>)]可能的祖先之一。南方古猿是后来产生真正的人[人属(<i>Homo</i>)]的动物。
Recessive	隐性的	见“小生境”下的解释。
Reciprocal altruism	互惠性利他行为	在遗传学中指在有显性等位基因存在时其表现型会受到抑制的等位基因。
Recombination	重组	指个体在不同时间交换利他性的行为。例如, 一个人抢救了一个落水的人, 作为交换, 后者承诺(或前者可以期望)如果未来某个时候情形颠倒过来, 他的利他性行为会得到回报。
Recruitment	募集	通过减数分裂与受精的过程不断形成的新的基因组合。这一过程发生于大多数生物种类典型的性周期中。
Redirected activity	转向行动	结集的一种特殊形式。通过这种结集, 社会的成员被导向一个有工作需要做的地点。
Reinforcing selection	强化选择	指某种行为(如攻击行为)被导离主要目标, 而指向另一不是很合适的目标。
		指选择压力同时作用于组织的两个或多个层次(如同时作用于个体、家系和群体), 其作用方式是在所有层次均有利于某些基因, 使这些基因在该群体中的传播得到加速。(对照“弱化选择”)

Releaser	释放	通讯中用的一种信号刺激。这个词语往往被广义地用来指任何信号刺激。
Releaser pheromone	释放信息素	信息素(化学信号)的一种,会很快被对方感受到,从而引起对方差不多立即采取反应。(对照“引发信息素”)
Replete	贮蜜蚁	嗉囊因装入很多液体食物而大为膨胀的蚁类个体。其嗉囊膨胀的程度使其腹节被拉开,节间膜也被绷紧。贮蜜蚁通常是作为活的贮存器,在需要时通过使其食物回翻而对其巢伴喂食。
Reproductive effort	繁殖努力	一个生物体进行繁殖所需要的努力,用该生物体后续繁殖能力的下降来衡量。
Reproductive success	繁殖成活数	一个个体经繁殖存活下来的后代数目。
Reproductive value	繁殖值	用 v_x 表示,指年龄为 x 的每个雌性动物所产的存活下来的雌性后代的相对数目。
Reproductivity effect	繁殖效应	指社会昆虫中每个集群成员所产的新成员随着集群大小的扩大而下降的效应。
Retinue	随从	指昆虫集群(特别是蜜蜂集群)中围绕在皇后周围的一群工职。随从的组成是不断变化的。也叫做“朝臣”。
Ritualization	仪式化	在进化过程中对行为模式作出的某些限定。通过这些限定可将有关行为变成用于通讯的一种信号,或至少使其作为信号的效率得以提高。
Role	角色	一个社会中的某些成员显示的、对其他成员有影响的行为模式。(见第14章的讨论)
Royal cell	皇室	指蜜蜂中由工蜂建造大型、凹状的蜡质小室,用来养育将成为蜂后的幼虫。也指某些物种的白蚁中蚁后所住的特殊巢室。
Royal jelly	蜂皇浆	由工蜂提供给住在皇室中的雌性幼虫的一种物质,是这些幼虫变形为蜂皇所必需的。蜂皇浆主要由咽下腺分泌,是一种含有多种丰富营养的混合物,其中很多营养物有复杂的化学结构。
Scaling	尺度范围	见“行为尺度范围”。
School	群	有组织地游在一起的鱼类或鱿鱼等像鱼类的动物,一般群中所有的或绝大多数成员都处于生活周期的同一阶段。
Sclerite	甲片	昆虫体壁的一部分,以缝线(sutures)为界。
Selection pressure	选择压力	任何导致自然选择的环境特征。例如,食物短缺,有捕食者活动,存在同性成员对偶伴的竞争均可导致基因型不同的个体平均寿命与繁殖率不同,或两方面兼而有之。
Self-grooming	自体修饰	对自身进行的修饰,与异体修饰(对另一个体进行的修饰)对应。
Selfishness	利己行为	按社会生物学严格的定义,这一词语是指从遗传适合度看对个体有利而对同一物种其他成员的遗传适合度有害的行为。(对照“利他行为”与“恶意活动”)
Sematectonic	工匠信号通讯	指通过构建一定的物体来进行通讯,例如雌性沙蟹用砂建的金字塔和社会昆虫的巢结构的不同部分。
Semelparity	自毁式一次繁殖	指一个生物一生只生产一批后代。(对照“重复繁殖”)
Semiotics	符号学	对通讯进行科学研究的学科。
Semisocial	半社会的,半社会动物	在社会昆虫,指同一代的成员合作照看幼雏并在繁殖上有分工(即有的个体主要负责产卵,有的则主要作为工职)的情形,也指具有这种情形的群体。
Sensory physiology	感官生理学	对感觉器官及其如何从环境接收刺激并将其传递到神经系统进行科学研

Sex determination	性别决定	研究的学科。 确定个体的性别的过程。例如，人类胚胎如果有一个 Y 染色体，便会使胎儿发育成男性。而黄蜂与蚁类的卵如果受精，便会发育成雌性。
Sex ratio	性比	一个群体、社会、家庭或任何别的群体（可以根据研究的方便而选定）中雄性对雌性的比例（如 3 雄/1 雌）。
Sexual dimorphism	性二态现象	性器官功能部分之外的雄性与雌性间普遍存在的任何差异。
Sexual selection	性选择	指基因型不同的个体在获得偶伴的能力上有差异。性选择由吸引异性选择（基于雄性与雌性间的相互选择）与同性内选择（基于同性成员间的竞争）组成。
Sib	同胞	血缘关系紧密的个体，特别是兄弟姐妹。
Sign stimulus	信号刺激	一个动物用以区分关键目标（如天敌、可能的偶伴、适合建巢的地方等）的一个刺激，或是少数几个这种关键的刺激之一。
Signal	信号	在社会生物学中指将信息从一个个体传达到另一个体的任何行为，不管其是否同时起到别的作用。在进化过程中被特别加以限定而用来传递信息的信号称为“夸耀”。
Social drift	社会漂变	指社会在行为与组织模式上随机性地朝各个方向变化。
Social facilitation	社会促进	指一种正常的行为模式由于另一动物的在场或行动而被引发或加速或变得更为频繁的现象。
Social homeostasis	社会自我平衡	指通过控制巢区的微气候或对群体密度以及群体成员行为与生理特征从总体上进行调控，从而在社会的层次上保持稳定的状态。
Social insect	社会昆虫	在严格的意义上，“真正的社会昆虫”属于某个真社会物种，亦即是蚂蚁、白蚁或某种真社会性的黄蜂或蜜蜂。在较广义的意义上，“社会昆虫”可以是属于前社会性或真社会物种。
Social parasitism	社会寄生	两个动物物种共存的一种方式，其中一个物种寄生性地依赖于另一物种的社会。
Social releaser	社会释放	见“释放”。
Sociality	社会性	社会性存在的性质与过程的总和。
Socialization	社会化	个体由于与社会其他成员（包括其父母）的相互作用而在行为上发生改变的总和。
Society	社会	属于同一物种且以协作的方式组织在一起的一群个体。判断一群动物是否组成一个社会的标准是看它们是否有超出单纯的性活动之外的互作交往。（进一步的讨论参见第 2 章）
Sociobiology	社会生物学	对一切社会行为的生物基础进行系统研究的学科。
Sociocline	社会渐变群	在有血缘关系的物种中观察到的、被认为代表进化趋势的不同阶段的一系列不同的社会组织。
Sociogram	社会图	以分类目录列出一个物种所有的社会行为的形式对之进行的全面描述。
Sociology	社会学	对人类社会进行研究的学科。
Sociotomy	社会分群	与“集群分裂”相同。
Soldier	兵蚁	工蚁中专门执行集群防卫的亚职别成员。
Song	鸣唱	在动物行为研究中指任何精巧的声音信号。
Speciation	物种形成	群体的遗传歧化和物种增多的过程。
Species	种，物种	生物分类学中基本的较低级水平的分类单位，由亲缘关系相近或相似的生物体的一个群体或一系列群体组成。“生物物种”是在自然条件下由能