

中国科学院科学出版基金资助出版

当代杰出青年科学文库

动物行为原理与物种保护方法

蒋志刚 主编

科学出版社

北京

内 容 简 介

本书介绍了动物行为的研究简史、研究方法和技术、内分泌调节,以及动物的采食行为、繁殖行为、育幼行为、玩耍行为、通讯行为等内容。作者在总结多年研究结果的基础上,综合国内外有关研究进展,提出了动物行为的刚性与弹性、动物行为的表达空间等概念,探讨了动物行为的时空结构、行为多样性与生境元素丰富度之间的关系,提出了结构行为学的雏形。作者还专门介绍了动物的迁徙行为,栖息地选择与自然保护区设计,人工繁育野生动物回归自然,有尾两栖类动物的行为与保护,峨眉山人与猴冲突问题及对策,以及现代人类社会中野生动物与人类的行为互作等应用问题。

本书适合从事生物学、自然保护、环境保护、行为学、实验生物学的科技工作者、大学生、研究生以及野生动物保护站与动物园、自然保护区管理的工作人员参考。

图书在版编目(CIP)数据

动物行为原理与物种保护方法/蒋志刚主编.—北京:科学出版社, 2004.8

(当代杰出青年科学文库)

ISBN 7-03-013321-8

I. 动… II. 蒋… III. ①动物-行为科学 ②动物-种-保护
IV. ①Q958.12 ②Q16

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2004)第 042163 号

责任编辑:霍春雁 李久进 贾学文 / 责任校对:包志虹

责任印制:安春生 / 封面设计:陈 敬

科学出版社 出版

北京东黄城根北街 16 号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2004 年 8 月 第 一 版 开本:787×1092 1/16

2004 年 8 月 第一次印刷 印张:26 1/2

印数:1—2 000 字数:605 000

定价:60.00 元

(如有印装质量问题,我社负责调换(科印))

前 言

动物行为学研究动物如何以行为适应环境。这种环境包括物种的种内环境和生态系统中从微生物、植物到动物所有物种之间的环境,还包括环境的非生物因子组分。动物生存环境的多样性决定了其行为的多样性。动物的运动能力和传递接收信息的能力,决定了动物寻找适宜生境、寻觅食物、追逐猎物、逃避天敌、社会互作、寻找配偶和哺育子代的能力。“动”是动物的基本特征,动物怎样动,为什么动,是动物行为学研究的关键问题。

在保护濒危物种时,人们通常关心动物的正常行为是什么,动物在什么样的环境下才能形成正常的行为,了解野生动物的行为适应性可以增加人们对野生动物环境需求的理解。Lehner曾指出,通过对动物行为的研究,使人们了解动物与环境是怎样相互联系和作用的,从而揭示动物与环境的相互关系。动物行为研究还可以帮助人类了解自身的演变和发展规律,也有助于保护濒危物种和控制有害生物。特别是在保护濒危物种时,采取适当措施,培育濒危动物个体的正常生存行为、通讯行为和繁殖行为,更离不开对动物行为的研究。

目前,迁地保护是保护濒危物种的主要方式。由于条件限制,野生动物在人工繁育条件下被饲养在狭小的围栏或笼子里,不可能得到与原生境一致的生境条件。因此,这些人工繁殖的野生动物的行为受到了限制,其正常行为难以表达。正如本书第三章所述,空间对动物行为有着显著的影响,野生动物在圈养环境中往往只展示了刚性行为而被抑制了部分弹性行为。人工环境与野生环境所存在的差异,使得两种环境下的动物行为存在差异。另外,在人工环境下,随着时间的延长和后代的繁殖,野生动物会逐渐习惯于人工喂养和缺乏危险的人工环境,导致在后代中许多适应野生环境的行为不断丧失,它们的后代也将因此而丧失觅(捕)食、躲避天敌(包括人)、繁殖等野外生存技能,从而降低了人工繁育的野生动物在野外生存的可能性,如圈养虎(*Panthera tigris*)丧失了捕食能力,圈养大熊猫(*Ailuropoda melanoleuca*)丧失了交配能力。

北京大学尚玉昌教授推出了国内第一部行为生态学专著,然而,国内关于动物行为学方面的专著仍不多。我们在构思本书的过程中,设计了章节,探讨了一些过去国内学者尚未涉足的研究领域,力求写出一本内容较为全面的行为学著作。我们首先在本书第一章中介绍了动物行为研究的历史、现状与前景。注意到广大野生动物管理人员与保护专业的学生希望了解动物行为学研究方法,特别是应用于物种保护的行为学方法,我们专门写作了“行为研究与保育方法”一章。我们在研究中对行为的弹性、刚性与多样性及行为的空间与时间结构进行了探索,并借此机会对这些概念进行了总结。激素是动物行为特别是繁殖行为的生理基础,过去对这方面的介绍不多,本课题组研究生贾志云研究了血液激素与果子狸发情行为的关系、李春旺探索了麋鹿中激素与发情行为的关系、阎彩娥等研究了激素与金丝猴月经周期之间的关系。所以,我们在第四章中较为系统地介绍了激素与动物行为之间的关系以及激素研究技术在物种保护中的应用。

采食行为曾是动物行为研究的重点,本书的第五章介绍了自然界食物的分布、动物的

营养需要和能量代谢以及草食动物的采食、肉食动物的捕食及反捕食对策。20世纪末,人们对动物繁殖行为的研究形成了一个高潮。我们在第六章介绍了有效性价比、性选择、动物配偶制度,探讨了动物的社会结构、繁殖策略与物种保护的关系。育幼是成功繁殖的关键环节,我们在第七章回顾了不同动物类群中的育幼行为,并总结了濒危物种繁育中的育幼方法。动物的玩耍行为在国内的研究不多,而动物的玩耍行为是高等动物幼体的重要行为之一,哺乳动物年轻个体中都有玩耍行为,我们在第八章介绍了玩耍行为及其适应意义。中国科学院水生生物研究所白海豚研究室对淡水豚类的通讯行为有较深的研究基础,所以在第九章介绍了动物的通讯行为及其与濒危物种保护之间的关系。动物的社会行为是一类十分复杂的行为,我们无法介绍动物社会行为的全部内容,但是我们从动物社会中的个体关系、家庭动态到社群组织探讨了动物的社会行为,并阐述了动物社会行为在物种保护中的应用。为了避免被捕食、寻找食物和成功繁殖,一些个体需要扩散和迁徙。那么,为什么有些动物个体愿意离开家,而有些个体不愿意扩散呢?扩散的功能和机制又是什么?为什么一些迁徙性动物要离开一个地区,而在数月后又准确地返回原地呢?本书第十一章探讨了扩散、迁徙行为与物种保护的关系。

在本书的第十二章至第十六章中,我们将更多注意力放在了应用动物行为学上。第十二章从动物的生境选择、领域行为探讨了自然保护区的设计,第十三章介绍了濒危物种繁育中心、濒危物种放归大自然的原则和注意事项,还介绍了大丰麋鹿自然保护区野放麋鹿的经验。有关有尾两栖类动物的行为学研究在国内尚不多见,从1996年开始,费梁教授、谢锋博士系统地研究了镇海棘螈的繁殖行为生态,他们在第十四章中系统介绍了有尾两栖类动物的行为学研究进展。赵其昆教授在四川峨眉山对人与猴的冲突进行过多年极具特色的研究,他在第十五章中介绍了峨眉山人与猴冲突的原因,并探讨了解决这种冲突的对策。最后,在第十六章中回顾了野生动物对人类社会的行为适应、人类社会对野生动物的影响,提出野生动物的人类协助生存策略,并展望了未来社会中人与动物的关系。

12年前,我还在加拿大阿尔伯达大学学习时,东北林业大学的高忠信教授就曾建议写一本动物行为学专著。如果说这本书的写作在12年前即开始了,那可能有些夸张,但是这本书的写作的确已经构思很久了。写作本书的初衷是介绍有关动物行为学的理论与方法,但是,近年来人们开始重视行为学在濒危物种保护方面的作用,于是,我设想写作一本关于动物行为学与物种保护的原理与方法的专著。随着动物行为学在保护生物学中的进一步应用,将会形成一个新的学科分支——保护行为学,我期待这一天的到来。

自1994年以来,我承担了国家重大基础研究规划项目“长江流域的生物多样性变化与生态安全”(G2000046800)、中国科学院知识创新工程项目(KSCX2-1-03, KSCX2-SW-118, KSCX3-IOZ-02)、自然科学基金项目(30230080, 30270206)、中国科学院“九五”重大项目“中国珍稀脊椎动物繁殖行为生态学研究”(1997~2000)、国家杰出青年自然科学基金项目(1997~2000)、中国科学院“百人计划”项目“动物行为的适合度研究”(1995~1998)及美国国家地理协会(National Geographic Society)、美国哥伦布动物园与水族馆协会(Columbus Zoo and Aquarium Association)、加拿大极地研究所(Canadian Boreal Institute, CBI)、物种与种群保护动物协会(Zoological Society for the Conservation of Species and Population)等一系列与动物行为及其保护有关的研究项目,这些研究项目的执行为写作本书提供了素材。1999年初在剑桥大学动物学系和2001年初在瑞典乌普萨拉大学的短

期访问研究,使我有机会阅读、搜集了不少有关动物行为的文献。2002年底,作者终于完成了本书的写作,并得到了中国科学院科学出版基金的资助,使得本书能够顺利与读者见面。

在这里,我感谢那些为写作、出版本书提供过种种帮助的单位与专家,特别是中国科学院动物研究所、西北高原生物研究所、北京动物园、上海野生动物园、成都动物园、成都大熊猫繁育中心、北京麋鹿苑、龙溪-虹口国家级自然保护区、江苏大丰麋鹿国家级自然保护区、国家自然科学基金委员会、中国科学院科学出版基金委员会等为我们工作所提供的支持与帮助;我还感谢费梁教授、赵其昆教授、王丁教授、谢锋教授、王克雄博士参与了本书的编写;同时感谢那些先后在我的研究组工作过的研究生李春旺、雷润华、胡慧建、于广志、曾岩参加了本书的写作;感谢科学出版社李锋、霍春雁的帮助;最后,我感谢研究生卢学理、唐继荣、蔡静、马瑞俊、张劲硕等人校阅了本书的文稿。

蒋志刚

2003年12月8日

目 录

前言

第一章 行为研究的历史、现状与前景	1
第一节 行为的定义	1
第二节 为什么研究动物行为	2
第三节 行为研究的起源	4
第四节 行为学的形成	8
第五节 不同学派的思想	9
第六节 动物行为研究的现状	12
第七节 行为生态学的发展	14
第八节 行为学的前景	19
第九节 动物行为与物种保护	19
第二章 行为研究与保育方法	23
第一节 方法论与行为研究	23
第二节 行为研究的技术	35
第三节 保护生物学中的行为学方法	39
第三章 行为的时空结构与多样性	43
第一节 行为的空间结构	43
第二节 行为的刚性与弹性	46
第三节 行为的表达空间	47
第四节 动物的空间需求与自然保护区的设计	54
第五节 行为的时间结构	56
第六节 行为的冗余	66
第七节 行为与生境元素	68
第四章 激素、行为与保护	70
第一节 内分泌腺、激素与行为	70
第二节 繁殖行为的激素调节	76
第三节 激素与育幼行为	83
第四节 攻击行为的内分泌基础	85
第五节 肾上腺皮质激素、环境压力与人类干扰	88
第六节 季节性繁殖的内分泌基础	93
第七节 激素、行为与物种保护	96
第五章 食物、营养与动物采食	102
第一节 自然界的食物	102
第二节 代谢、食性与营养	105

第三节	动物的采食对策·····	111
第四节	采食行为的剥夺与恢复·····	123
第六章	繁殖行为与物种保护·····	125
第一节	有效性价比·····	125
第二节	性选择行为·····	126
第三节	求偶交配计策·····	133
第四节	配偶系统·····	138
第五节	繁殖计策与物种保护·····	143
第七章	育幼行为与濒危物种繁育·····	149
第一节	不同繁殖阶段的育幼行为·····	149
第二节	不同动物类群的育幼行为·····	151
第三节	影响育幼行为的因素·····	156
第四节	育幼行为与亲代子代适合度·····	161
第五节	亲代子代冲突与育幼行为的进化·····	167
第六节	圈养动物的人工育幼·····	172
第八章	玩耍行为及其适应意义·····	175
第一节	定义及类型·····	175
第二节	特征·····	179
第三节	功能·····	184
第四节	影响因素·····	187
第五节	圈养环境的影响·····	189
第九章	通讯行为与物种保护·····	191
第一节	通讯系统的组成要素·····	191
第二节	物理通讯行为的种类·····	192
第三节	通讯行为的功能·····	194
第四节	通讯行为的进化·····	205
第五节	通讯行为与物种保护的关系·····	209
第六节	与物种保护有关的动物声通讯研究·····	214
第十章	社会行为及其适应意义·····	219
第一节	社会中个体关系·····	219
第二节	家庭结构·····	224
第三节	聚群行为及其功能·····	227
第四节	社会行为与物种保护·····	232
第十一章	扩散、迁徙行为与动物保护·····	237
第一节	动物的扩散·····	237
第二节	迁徙行为·····	242
第三节	扩散、迁徙行为与动物保护·····	246
第四节	保护优先序·····	250

第十二章 生境选择、领域行为与自然保护区设计	254
第一节 生境选择	254
第二节 生境选择能力的获得	257
第三节 影响生境选择的因素	260
第四节 生境质量评估方法	262
第五节 领域行为	267
第六节 生境选择与动物保护	274
第十三章 人工繁育野生动物回归自然	280
第一节 野生动物繁育中心的功能	282
第二节 野生动物放归自然	284
第三节 麋鹿放归试验前后的行为变化	286
第十四章 有尾两栖类的行为与保护	293
第一节 有尾类的生物学特点与保护现状	293
第二节 有尾类的行为学特点	299
第三节 镇海棘螈的行为学研究和保护实践	311
第十五章 峨眉山“人-猴”关系问题及对策	321
第一节 问题的渊源	321
第二节 探讨人-猴关系	322
第三节 消除人-猴冲突	324
第十六章 野生动物与人类的行为互动	327
第一节 人类与伴人动物	327
第二节 人类对野生动物的影响	333
第三节 未来世界中的野生动物	337
参考文献	340
名词解释	404

Contents

Preface

Chapter 1	History, Status and Prospective in Behavioral Research	1
1.1	Definition of behavior	1
1.2	Why do we study animal behavior	2
1.3	The origin of animal behavioral study	4
1.4	The birth of ethology	8
1.5	Different schools in animal behavior science	9
1.6	Status of animal behavioral studies	12
1.7	Recent developments in behavioral ecology	14
1.8	Prospective of behavioral science	19
1.9	Animal behavior and species conservation	19
Chapter 2	Methods in Behavioral Studies and Conservation	23
2.1	Methodology and behavioral research	23
2.2	Techniques of behavioral study	35
2.3	Behavioral methods in conservation biology	39
Chapter 3	Temperate and Spatial Structure of Behavior	43
3.1	Temperate structure of behavior	43
3.2	Plasticity of behavior	46
3.3	The expressing space of behavior	47
3.4	Space requirement of animals and the design of nature reserves	54
3.5	Temperate structure of behavior	56
3.6	Redundant behaviors	66
3.7	Behavior and habitat elements	68
Chapter 4	Hormones, Behavior and Conservation	70
4.1	Endocrine glands, hormones and behaviors	70
4.2	Hormonal regulation of behavior	76
4.3	Hormones and parental care	83
4.4	Endocrinological basis for aggressive behavior	85
4.5	Cortisol, environmental pressure and human disturbance	88
4.6	Endocrinological basis for seasonal breeding	93
4.7	Hormones, behavior and species conservation	96
Chapter 5	Foods, Nutrition and Animal Foraging	102
5.1	Foods in nature	102

5.2	Metabolism, feeding habits and nutrition	105
5.3	Foraging strategy in animals	111
5.4	Deprivation and restoration of foraging behavior	123
Chapter 6	Breeding Behavior and Species Conservation	125
6.1	Operational sex ratio	125
6.2	Sexual selective behavior	126
6.3	Courtship and mating strategies	133
6.4	Mating system	138
6.5	Breeding tactics and species conservation	143
Chapter 7	Parental Care and Endangered Species Breeding	149
7.1	Parental care at different breeding stage	149
7.2	Parental behavior in different animal taxonomic groups	151
7.3	The factors influencing parental care	156
7.4	Parental care and fitness of offspring	161
7.5	Parents-offspring conflicts and the evolution of parental care	167
7.6	Parental care in captive bred animals	172
Chapter 8	Play Behavior and its Adaptive Significance	175
8.1	Definition and the type of play	175
8.2	Characteristics of play	179
8.3	Function of play	184
8.4	Factors affecting animal play	187
8.5	Impacts of the captive environment	189
Chapter 9	Communication Behavior and Species Conservation	191
9.1	Components of animal communication system	191
9.2	Type of physical communication	192
9.3	Function of animal communication	194
9.4	Evolution of animal communication	205
9.5	Animal communication and species conservation	209
9.6	Vocal communication related to species conservation	214
Chapter 10	Social Behavior and its Adaptive Significance	219
10.1	Individual relationship in society	219
10.2	Family structure	224
10.3	Animal aggregation and its function	227
10.4	Social behavior and species conservation	232
Chapter 11	Dispersal, Migration and Species Conservation	237
11.1	Animal dispersal	237
11.2	Animal migration	242
11.3	Dispersal, migration and animal conservation	246
11.4	Conservation priority	250

Chapter 12	Habitat Selection, Territorial Behavior and Design of Nature Reserves	
		254
12.1	Habitat selection	254
12.2	Ability of habitat selection in animals	257
12.3	Factors affecting habitat selection	260
12.4	Evaluation methods of habitat quality	262
12.5	Territorial behavior	267
12.6	Habitat selection and species conservation	274
Chapter 13	Release of the Captive Bred Wildlife into Field	280
13.1	Function of wildlife breeding centers	282
13.2	Release of captive bred wildlife into field	284
13.3	The behavioral changes in the Pè re David deer before and after field release	286
Chapter 14	Behavior and Conservation of Caudata	293
14.1	Biology and conservation status	293
14.2	Behavioral characteristics of Caudata	299
14.3	Behavioral research and conservation practice in <i>Echintriton chinhaiensis</i>	311
Chapter 15	Monkey-human Conflict in the Mt. EMEI	321
15.1	The origin of the problem	321
15.2	The monkey-human relationship	322
15.3	Prospective of eliminating of monkey-human conflict in the Mt. Emei	324
Chapter 16	Behavioral Interactions between Wildlife and Human in Modern Society	327
16.1	Human and anthropophilous animals	327
16.2	Human impacts on wildlife	333
16.3	Wildlife in future world	337
References		340
Glossary		404

第一章 行为研究的历史、现状与前景

自然界形态各异的野生动物表现出各种各样的行为。有的动物行为似乎充满智慧,如松鼠在严冬到来之前,大量采集和储藏松子,以备冬天食物缺乏时能有充足的食物;天鹅在严冬到来之前,会千里迢迢飞往温暖的南方。有的动物行为似乎令人费解,例如,为什么大鳄鱼在池塘边张着大嘴,露出满嘴锋利的细牙,一动不动?为什么每天清晨树林里无数小鸟齐声婉转鸣唱?有些动物的行为敏捷而又准确,令人类汗颜,猎豹的瞬时速度可以达到 110km/h,超过汽车的速度;鹰在高空能看见并能准确地俯冲猎获地面的猎物。一些动物的力量令人惊奇,如切叶蜂能扛起比身体大许多的叶片,搬运回巢。人们早在有文字记载的历史之前,就开始注意观察动物和它们的行为。然而,直到最近 200 年来,人们才开展对动物行为的系统科学研究。为什么要研究动物的行为?研究动物行为对于生命科学有何意义?研究动物行为对于人类认识本身有何意义?研究动物行为对于人类保护濒危物种有何意义?本文将回顾动物行为研究的源头,介绍动物行为研究的各学派及其学术思想的融合和分化,以及动物行为学与生命科学其他分支学科的关系;讨论动物行为研究在生命科学中的地位与作用,阐述动物行为对人类认知动物与动物社会、自身与人类社会的意义,以及人类在研究和保护野生动物中遇到的行为学问题。

第一节 行为的定义

在深入研究行为之前,有必要对行为进行定义。

什么是行为?简单地说,行为就是动物在时间和空间中的活动。也可以说,行为是动作和动作的变化、信息的传递与接受及个体之间的行为互动。

1995 年 Random House 版的《韦氏学院词典》将“动物行为”定义为“动物中观察到的活动”。1999 年版的《辞海》对行为的解释为“心理学上泛指的外显的活动、动作、运动反应和行动”(夏征农,1999)。

范志勤(1988)提到动物行为时,指出“行为是动物的动作。除了跑、游、爬及各种其他方式的转移位置外,还包括动物在进食、求偶、甚至呼吸时的所作所为”。

Paul Martin 和 Patrik Bateson(1993)认为动物行为即动物自由地运动,并与其生存的环境和其他个体之间的相互作用,是动物适应生存条件的最重要的途径。

Mark Ridley(1995)对动物行为的定义是“关于行为的最简单的定义是运动,无论是行走时腿的运动,还是飞行时翅膀的运动,还是采食时头部的运动。但是我们希望将孔雀的哼哼叫声也视为行为,尽管孔雀哼哼叫时并不具备通常意义上的全身运动”。

Lee C. Drickamer、Stephen H. Vessey 和 Doug Meikle(1996)认为动物行为包括动物寻找食物、隐蔽所、繁殖后代和逃避天敌等内容。

Aubrey Manning 和 Marian S. Dawkins(1998)是这样定义动物行为的:“行为包括静止的姿势和自主的运动,动物一生中特有的声音、气味及体色与体型的变化”。

尚玉昌(2004)在即将出版的《生态学名词》中将行为定义为“行为(behavior):动物所做的有利于眼前自身存活和未来基因存活(包括利他活动)的一切事情,或者说是个体层次上,动物对来自体内的生理变化和来自体外的环境变化所做出的整体性反应”(中国生态学名词审定委员会,印刷中)。

以上都是关于行为的狭义的定义,然而,在许多行为学著作中研究者们认为需要一个关于行为的广义的定义。如 Skinner(1938)将动物行为定义为“动物体在内外环境变化时,所有可测度的肌肉和腺体分泌反应,以及血流和体表色素的变化”。Grier 和 Burk(1992)提出另一个关于行为的定义是“行为包括从简单的肌肉收缩和腺体分泌到高级复杂的求偶和通讯。于是,对于行为的研究包括那些我们常常不能察觉的现象,如分子的和进化的过程,以及智力和认知”。

James W. Grier 和 Theodore Burk(1992)定义动物行为是“动物行为即与内外环境条件改变有关的、可以观察到和以其他手段测度到的肌肉、分泌反应和一些其他相关现象如血流的改变、体表色素的变化”。这个定义与 Kandel 和 Schwartz(1985)的定义相似,而后者又是基于 Skinner(1938)和 Hebb(1958)关于行为的定义而给出的定义。

Randy J. Nelson(2000)认为:“一般地,我们认为行为是一种输出(output)。因为肌肉是最重要的输出器官和效应器官,我们倾向于认为行为是一种协调的运动。但是,萤火虫产生的荧光、电鳗产生的电击、各种动物所分泌的气味和化学物质都是动物的行为。有时,缺乏运动也是动物的一种重要行为,如当动物潜伏捕食时或躲避捕食者时。”

人们所常常关心的动物行为主要是狭义的行为,比如那些可察觉的动作及其节奏。我们定义的行为是动物在一定环境条件下,为了完成摄食排遗、体温调节、生存繁殖及满足个体其他生理需求而以一定的姿势完成的一系列动作。行为有三个要素:姿势、动作和环境,这里的环境条件包括空间和时间、动物所处的生物环境与非生物环境(蒋志刚等,2001)。同时,动物行为受到动物的心理因素的影响。当然,在研究行为产生的原因时,我们同样对神经、内外激素分泌对行为的调控过程,对动物发出和感知声、光、电的过程感兴趣,我们认为上述内容是行为学研究的重要领域。

第二节 为什么研究动物行为

研究动物不同于研究一般的生物科学。动物行为学家 James W. Grier 和 Theodore Burk(1992)在《动物行为的生物学》(*Biology of Animal Behavior*)中讲述了一个故事。在他们任教的那所大学里,一位植物专业的学生跨系选修了“动物行为学”课程。上完这门课后,这位学生大失所望。她发现动物行为学竟是一门如此乏味的课程。老师安排学生在课外实习中观察鸟的行为,可是,“鸟总是在飞来飞去,一刻静止的时间都没有。你甚至无法看清那只鸟的模样!”在某种程度上,这位学生是对的。研究动物行为时,我们无法像植物学家研究植物那样,在野外采集植物的标本,将植物标本带回到实验室。然后在实验室里,对照其他植物标本,用放大镜仔细观察,甚至在解剖镜下观察植物的细胞和纤毛;或者是将植物移栽在温室里和花盆里开展研究。

动物是运动的。动物表现出来的行为活动是动物与植物最根本的差别之一。动物会以行为来调节体温;动物会寻找隐蔽地点来回避天敌;动物会寻找食物和配偶以及以行为

来决定社会等级;动物会感到害怕,它们会以种种行为来表达这种恐惧和害怕。动物的行为为动物世界涂抹了一层斑斓绚丽的色彩,也为动物世界的进化增添了一个新的选择方向,为动物的新种形成增添了一种形式。同时,动物行为变化快,并且常常发生在人们的视域和听觉域之外。例如,蝙蝠利用超声波定位,象会利用长波(超低频声)进行远距离通讯。不借助于特殊的仪器和设备,人们可能会无法研究这些动物的定位或通讯行为。于是,一些动物的行为在许多人眼里显得扑朔迷离,难以琢磨。

但是,人们并没有因此而放弃对动物行为的研究,相反,人们对动物的行为越来越感兴趣。科学家研究动物行为的原动力主要来自如下几个方面:①人们对动物行为的好奇心;②行为是动物适应生态环境的方式,动物行为是人们了解动物进化的途径;③行为与动物的意识和心理密切相关,行为是意识和心理的外部表现。

电视屏幕上,野生动物,特别是那些人们所不熟悉的动物的奇怪行为是公众所津津乐道的。现代大众传媒如电视与网络的普及,使得广大电视观众能坐在家里欣赏到各种各样的野生动物和它们的行为活动,包括生活在非洲大草原上的非洲象、羚羊、鬣狗,生活在北极圈的北极熊和北极狐,秦岭、岷山崇山峻岭中的大熊猫。而在20~30年前,观察这些野生动物还是一些专业研究人员的工作。他们必须背着沉重的行囊,跋山涉水,风餐露宿,在野外生活很长的时间,才能观察到这些野生动物。而一般人除了到动物园认识这些动物外,没有机会看到这些野生动物,更不用说观察这些动物的行为了。现代大众传媒大大地拉近了野生动物与人的距离。人与动物之间存在进化血缘关系,一些动物,如猿猴,其形态和行为方面与人类的形态和行为相似,更激发了人们对这些动物行为的浓厚兴趣。那些活泼可爱的家庭宠物更是时时引起人们的注意,成为人们观察动物行为的对象。

人类与其他动物的根本区别是人类不断探索我们所处的世界,这不仅仅是出于好奇心,也是为了人类自身生存的需要。作为一种社会动物,人类也希望通过了解动物的行为来理解自己的行为。

动物行为和行为的机制是了解生物学的组成部分,是生理学、组织形态学、生态学、遗传学和进化论等学科所必不可少的知识。事实上,行为学与生物学各分支学科的关系是相辅相成的:一方面,如果没有行为学的知识不可能全面理解生物学;另一方面,如果没有生物学各分支学科的知识要理解行为学也是不可能的。研究动物行为从一开始就与研究人类行为密不可分。几个世纪以来,心理学家一直活跃在行为科学的前沿,探索着动物与人类行为的规律,一些社会学家应用动物社会的研究结果探索人类社会现象。今天,行为学已经与生物学、其他自然科学及社会科学交叉融合,成为一门综合科学。

更好地了解动物行为将有助于人类更好地协调人与自然的关系,促进人类保护濒危稀有动物物种。濒危动物迁地保护时,需要研究、掌握动物的行为;人工繁殖濒危动物个体回归时,需要重建其自然野外生存所需的行为。行为可能是影响动物种群周期性暴发的因子之一,控制有害动物也必须掌握这些动物的行为规律。此外,研究动物行为有利于澄清关于动物疼痛和动物福利等方面的问题(Burghardt and Herzog, 1989; Bradshaw and Bateson, 1998)。

第三节 行为研究的起源

事实上,我们无法真正探明人类的行为学研究的源头。人类从动物界进化而来,人类的远祖——早期猿人应当有相当丰富的关于周围的捕食者和猎物行为的知识,这是他们生存所必需的;同时,早期猿人也必须具备对自己同伴的行为的充分了解,这样他们才能生存繁衍。应当说,人类从诞生那一天起,就对动物的行为有所了解。但是,我们却没有办法确定行为研究的起源,因为生物进化是一个连续的过程,我们无法划定人类脱胎于动物的确切时间。然而,远古时人们对动物的行为观察所获得的动物行为的知识都是通过口头语言世代相传的。

早期猿人是动物狩猎者和食肉者,那么,古人类是如何获得动物食物的呢?他们通过捕猎动物。古人类学家 L. S. K. Leakey 在坦桑尼亚通过对早期人类遗址的研究,曾提出并验证了一种基于动物行为的早期人类狩猎策略。他指出,早期的人类必须具备基本动物行为知识,才能捕获猎物。Leakey 还曾经演示了早期人类捕获小型哺乳动物的过程,当人发现 15 m 外的猎物时,人必须对准猎物疾奔,快速接近猎物,因为这时小型哺乳动物通常会呆在原地不动,人可以迅速接近猎物。当人离猎物 2~3m,追捕猎物的人应当猛地往左或往右拐,因为这时小型哺乳动物在被捕食者追赶时,通常会从一个方向猛地跳到另一个方向。如果追捕小型哺乳动物的人和小型哺乳动物同时往左猛拐,那么,这时追捕者可以轻易地用手逮住猎物,或用木棒和石块砸昏猎物;如果这时追捕者拐错了方向,猎物逃往了相反的方向,那么,追捕者应当立即停下来,等待奔跑的猎物也停下来后,再一次从头开始继续前面的捕猎过程。小型哺乳动物逃生时,往左拐或往右拐的概率为 1/2。这样,捕猎时只要猎手紧追不放,即使小型哺乳动物起初能逃脱一两次,它最终会被抓住的(Grier and Burk,1992)。这样一个捕猎过程离不开对动物行为的观察和了解。

从内蒙古阴山、宁夏贺兰山,到甘肃祁连山、新疆罗布泊和阿尔泰一直延续到俄罗斯乌拉尔及东欧、阿尔及利亚和西班牙的山岩上都有古拙简洁、粗犷有力的岩画。不论是中国还是其他国家的古代岩画,狩猎与野生动物是最主要的岩画题材。在这些岩画中,我们可以看到当时人类对动物的观察,如在内蒙古乌拉特中后旗西南石岩上发现的古人类狩猎岩画、在宁夏贺兰山发现的古人类狩猎岩画及在新疆奇台县发现的鹿、北山羊和羚羊的岩画(盖山林,1993;李祥石,1993;苏北海和张岩,1993)。当然,由于岩画绘画材料的限制,岩画表现的内容有限,但是这些岩画反映了当时人类对野生动物的观察,是野生动物行为的真实记录(图 1.1)。

历代诗人的笔下留下许多关于动物行为的生动描述,如“两个黄鹂鸣翠柳,一行白鹭上青天”、“鸳鸯荡漾双双翅,杨柳交加万万枝”、“犬吠寒烟里,鸦鸣夕照中”、“风轻粉蝶喜,花暖蜜蜂喧”,这些优美的诗句记录了栩栩如生的动物行为。历代的画家们也留下了许多有关动物的画像。当人们今天在画廊里欣赏到那些名画时,会为古代画家们对动物行为的细致观察而叹服。有许多成语也借寓动物行为,如狼吞虎咽、老马识途、狡兔三窟、虎视眈眈、摇尾乞怜等,这些与动物行为有关的成语丰富了我们的语汇。

如果说人们对动物行为的研究仅仅是出于对动物行为的好奇,可能有些片面,许多情形下人们了解动物行为是生产实践的需要。在旧石器时代的早期,人类的文明处于狩猎

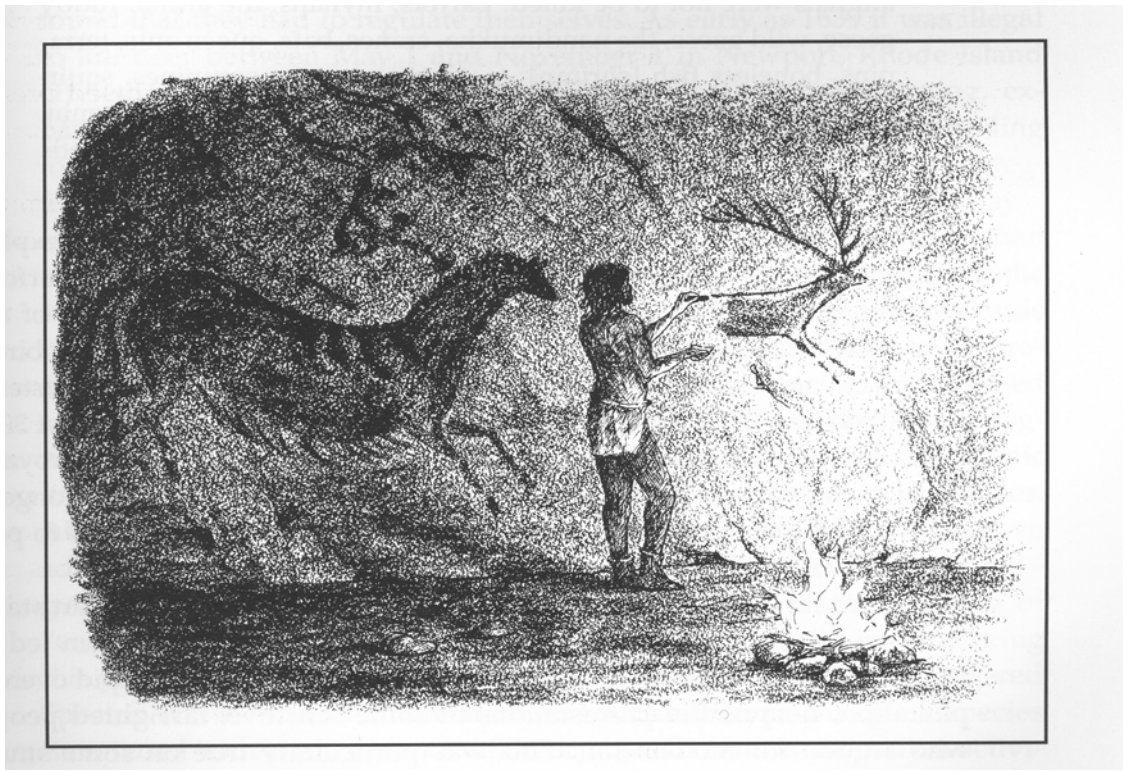


图 1.1 野生动物的行为为史前的艺术家提供了创作灵感(Hunter, 1996)

文明阶段。人类开始用火驱赶大型野生动物掉下悬崖摔死,或将大型野生动物驱赶到峡谷,然后用石块将猎物砸死。在斯洛伐克的一个峡谷中人们发现了上百头猛犸象的遗骸,在法国的一个悬崖下堆积了上千具旧石器世代的马的遗骨,这样一个狩猎过程需要狩猎者了解这些大型野生动物的活动规律。如果掌握了野生动物的活动规律,就增大了猎获野生动物的概率。中国古代的人们在狩猎过程中积累了丰富的经验,留下了许多谚语。如反映野生动物习性的谚语:“野猪疑心大,狐狸性狡猾,狗熊性直胆子大,虎豹阴毒心虚假”、“五月的麂子六月鹿,七月的熊类八月虎”、“九月的黄羊,十月的狼;九月的野狐,雪天的野鸡盲”;如反映野生动物行为的“飞狐走兔,不见面的狼”;反映野生动物栖息生境的谚语:“野鸡卧草丛,兔子卧场坎,鹌鹑落的泥塘地,黄羊跑的草山尖”、“避虎逃下山,避蛇跑转弯”。钓鱼和捕鱼需要了解鱼类行为规律,捕捞鱼虾的渔民中流传着关于鱼类活动的谚语:“鱼有鱼路,虾有虾路”、“白天鱼行上,黑夜鱼行下”、“七月上(游),八月下(游)”、“鲤鱼往上游,鲫鱼往下游”;还有反映鱼类活动节律的谚语:“三月三,鲈鱼上岸滩”、“四月月半潮,黄鱼满船摇”、“涨水的鱼,退水的虾”等。

人类社会进入农业文明以后,牧业生产也需要人们掌握家畜的行为规律。许多预报天气的民谚以动物行为为基础,如“蜘蛛添丝天放晴”,如果蜘蛛开始织网或补网,那么天将放晴了。关于动物行为与天气的谚语还有:“鸡回笼早,天气晴好;鸡回笼迟,大雨将至”、“燕雀高飞晴天告,低飞雨天到”、“蜻蜓低飞,逃雨来不及;蜻蜓低飞,不是风就是雨”、“蛤蟆哇哇叫,大雨就来到”、“蚯蚓拦路,不满三天雨就到”、“蚂蚁迁居,天将雨;蚂蚁忙碌,天气将变;蚂蚁垒窝,要涨大水;蚂蚁筑防道,准有大雨到”等。

Aristleto 在 *Historia Animalium* 一书中记录了许多他对动物行为的观察。不幸的是,早期人们对动物行为的观察不是失传了,就是作为不可质疑、不能修正的权威论述,在愚昧的中世纪中流传着,尽管当时人们对动物行为本质的许多认识还存在着谬误

(Grier and Burk, 1992)。

中国关于动物行为的文字记载较西方早得多,成书与公元前 11~前 7 世纪的《诗经》中有许多关于动物行为的描述:“麇(yōu)鹿濯濯,白鸟鹄(hū)鹄”(《诗经·大雅·灵台》)、“螽斯羽,诜(she)诜兮……螽斯羽,薨薨(hōng)兮”(《诗经·周南·螽斯》)、“伐木丁(zhēng)丁,鸟鸣嚶嚶……嚶其鸣矣,求其友声”(《诗经·小雅·伐木》)等。中国古代的人们曾记载了哺乳动物的行走方式、鸟类的迁飞、动物的集群行为等(郭鄂等,1999)。公元 533~534 年北魏贾思勰曾在《齐民要术》一书中详细记载了家畜的行为习性,提出了“顺天时,量地利,则用力少而成功多;任情返道,劳而无获”。中国古籍中关于动物的行为虽然早,但是后人一直未能对动物行为开展系统科学的研究,人们缺乏对动物行为的科学观察方法和分析方法。由于这种先天不足,史籍中有关动物行为的记录常常是不系统的。欧洲文艺复兴后,许多现代科学在西方出现,现代动物行为学也在西方初步形成了。

15~19 世纪,随着自然科学的发展,人们了解自然的能力增强,动物行为的科学研究也得到了长足的发展。动物行为学在渊源上与行为学,特别是人类行为学密切相关。现代动物行为学有 3 个来源:医学解剖和生理研究、生物进化研究以及心理学研究。

最初的医学解剖奠定了人们对大脑结构、人体和动物机体形态结构的认识,促进了人们对行为的理解。18~19 世纪中叶,人们开始对大脑和神经开展零星的研究,如 1791 年 Luigi Galvani、1850 年 Herman von Helmholtz 开展的青蛙神经实验。1860~1870 年间,法国的 Paul Broca 和德国的 Karl Wenick 发现人类的语言问题与大脑特定区域有关,这项研究开创了神经生物学。

达尔文(1859)在《物种起源》(*Origin of Species*)一书中提出了进化论,并专为本能(instinct)写作了一章。在《人与动物的情感表达》一书中,达尔文更深入地研究了人与动物的行为。他将进化论思想应用于动物行为的研究,推测了动物行为的内在机制。尽管时间已经过去 100 多年,达尔文的有些观点在今天看来显然仍是正确的。达尔文的学生 Romanes 将主要兴趣转向人类的心理和行为研究,探讨了精神的功能与进化的关系,表现出人类对自身的兴趣。

尽管像生理学和解剖学一样,心理学有着悠久的历史 and 漫长的发展过程。但是,心理学的发展是从 16 世纪开始的,那时心理学研究与现代心理学研究不同,多是关于心理现象的哲学研究。真正的心理学发端于 19 世纪,与达尔文之后生物学领域中兴起的动物行为学研究大致同期。Wilhelm Wundt 真正地将心理学从哲学研究转化为科学研究,他在 1853~1920 年 68 年间发表了大量的著作。在心理学领域中,另一位有影响的人物是 Herbert Spencer,他在 1855 年发表了《心理学原理》(*Principle of Psychology*),指出从低等动物到高等动物存在意识的连续性。

Romanes 以后的时期,许多人开始投身行为学研究,发表了许多论文与著作,形成了不同的学术思想。这些不同的学术思想后来形成了与行为学有关的三大学科:行为学(ethology)、比较心理学(comparative psychology)和神经生物学(neurobiology)(图 1.2),这些学科都对行为的内在控制感兴趣,在各自不同的领域里发展起来。

ethology 一词的意义在不断地变化,其最初的意思是演员在舞台上的表演。19 世纪初至 19 世纪中叶,ethology 开始用来表示那些与实验室里死的解剖标本不同的自然环境中的活动物。直到 19 世纪末 20 世纪初,由于一些研究动物行为的学生常常使用 etholo-

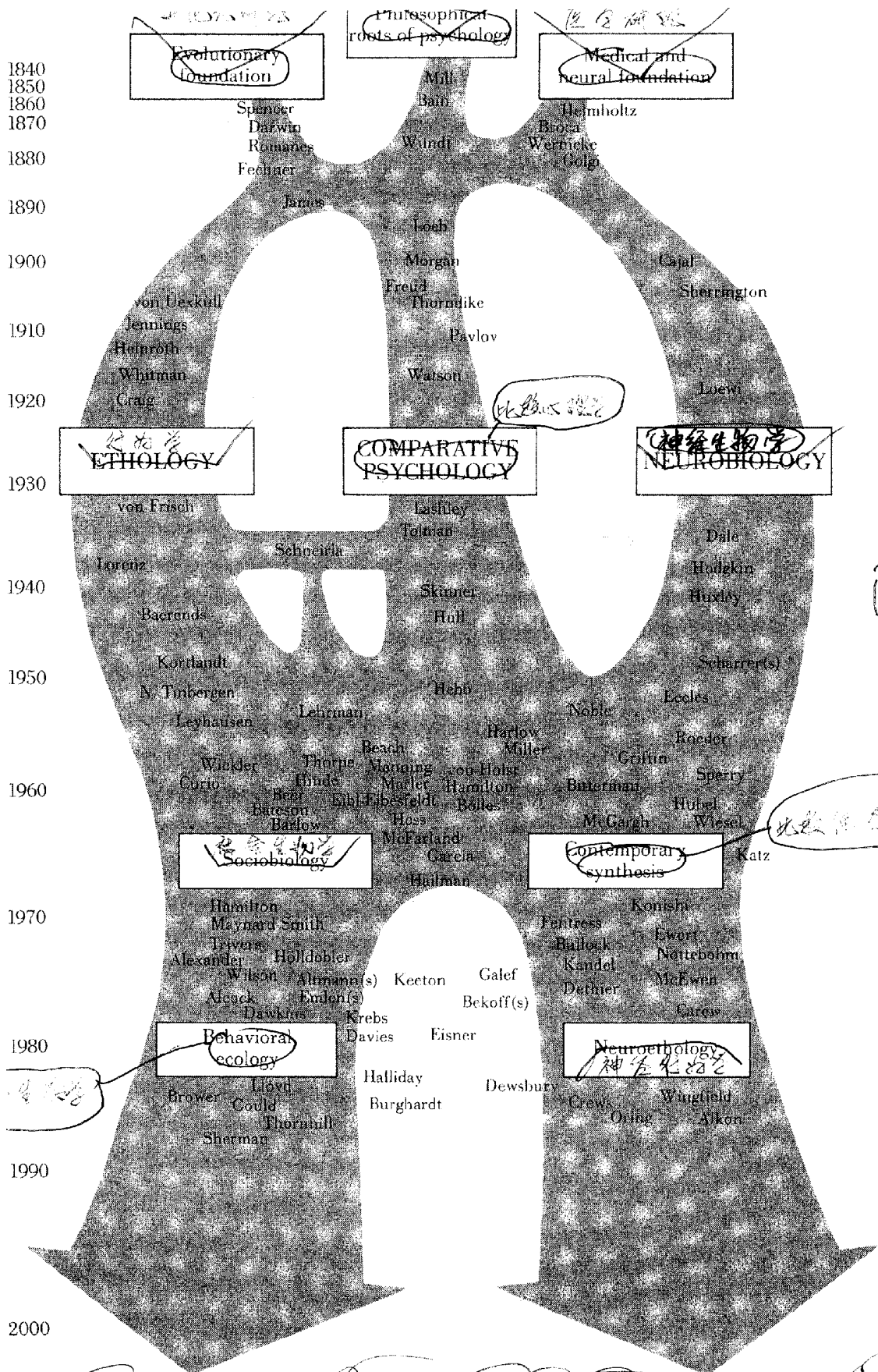


图 1.2 动物行为研究的渊源与潮流(Grier and Burk, 1992)

图中显示了动物行为学研究的起源、学科演化和发展趋势

gy 一词, ethology 才从解剖学的含义转化为行为学的意思。直到 1940 年人们才普遍开始使用 ethology 一词表示自然环境中的活动物的行为。

Pierre Flourens 在 1864 年发表的一部著作《比较心理学》(*Comparative Psychology*) 中阐述了比较心理学的概念。最初,在这本书中,Flourens 持居维叶的哲学观,强调实验室研究,而对自然的观察抱有成见,直到今天,这种观点对比较心理学还有影响。

第四节 行为学的形成

行为学、比较心理学和神经生物学几乎都是独立发展起来的,彼此很少注意其他学科的工作。早期,行为学主要在欧洲发展起来,比较心理学的工作主要在美国进行。在 1950 年以前,行为学研究集中探讨自然界与特定物种有关的动物行为,很少涉及学习行为、哺乳动物行为和人类行为,那时的行为研究主要由对行为的进化和形态发生有广泛兴趣的生物学家和动物学家们开展的。大多数行为研究是即景描述式的,但是,也有像 Karl von Frisch 这样的行为学家,他在实验中运用了很好的实验设计和统计分析。

比较心理学家渐渐地失去了对动物进化和行为的适应意义的兴趣,开始侧重于应用实验和统计的方法去研究学习行为。他们的兴趣主要集中在通过研究学习探讨人类的行为内在控制,认为在其他脊椎动物中这种控制机制类似于人类。比较心理学研究主要利用几种动物如大鼠、猫、鸽子、狗和灵长类作为模型动物开展研究(图 1.3)。这些动物中的一些种类如大鼠已经在实验室里繁殖了许多代,不可否认,人造环境已经影响了它们的行为。

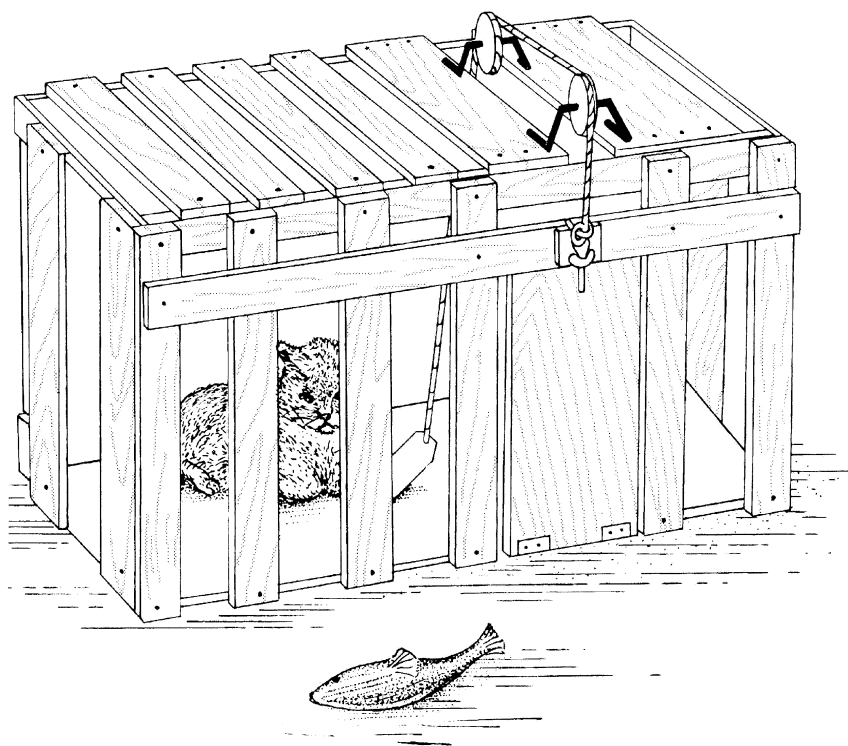


图 1.3 Thonidike 的问题箱(Drickamer et al., 1996)

在 Edward L. Thonidike (1874~1949)设计的问题箱中,一只猫能清楚地看到箱外的报酬——一条鱼,这只猫只有学会操作问题箱的闸门才能获得报酬。事实上,经过 10 多次实验后,猫操作闸门的时间从几百秒下降到不到 100s,经过更多的实验后,猫能很快打开闸门

神经生物学家一般具备基本的生物学基础知识。他们热衷于研究神经形态的即时、直接效应,而对整个生物体的行为功能单元和行为最终的进化内涵不感兴趣。神经生物学一直独立地发展,没有参与行为学与比较心理学的冲突。

当时的行为学家指责比较心理学家们心胸狭窄,完全不考虑生物的进化,而比较心理学家反讥行为学家不懂得设计实验,只懂得将行为的一切动因归结于动物内在的、遗传的因素,两个学派之间的分歧一直到今天仍然存在。在北美许多大学中,行为学与比较心理学的教学与研究仍属于不同的系。当然,目前的情况有所改善,行为学与比较心理学两个学科的交流日益增多,两个学派的教授也开始在一个系中工作了。

在行为学与比较心理学分歧最严重的 20 世纪 30 年代,Theodore C. Scheirla 和他学生的工作结合了行为学与比较心理学的研究成果,提出了关于学习行为的一个现代观点。《动物心理学原理》(*Principles of Animal Psychology*)(Maier and Scheirla,1935)填补了行为学与比较心理学之间的鸿沟。在以后的 20 年中,Scheirla 将不同物种置于进化框架中研究,他发现蚂蚁的迷宫学习行为与大鼠的迷宫学习行为不一样。

动物行为有神经内分泌基础,激素启动和调节动物行为。早在公元前 350 年,Aristotle 在《动物史》(*History of Animals*)一书中就记载了鸟去势以后,失去了繁殖能力,不再表现繁殖行为。Beach(1984)发表的《激素与行为》(*Hormone and Behavior*)一书奠定了现代行为内分泌学的基础。1849 年,哥廷根大学的 Arnold A. Berhold 教授开展了第一个内分泌学实验,他发现动物睾丸分泌的一种物质可以随血液循环到达动物身体的各个部分,从而影响动物的行为(Nelson,2000)。

随着更多的人参与行为学研究和其他学科的研究进展,行为学、比较心理学与神经生物学开始走向融合,一个现代综合行为学开始形成。现在来自 3 个学派的科学家常常共同探讨关于行为的内在控制问题。

第五节 不同学派的思想

芝加哥大学的 Charles Whiteman 和柏林动物园的 Oskar Heinroth 被认为是行为学的探路者(Lorenz,1981)。Whiteman 研究了鸽子的繁殖行为,Heinroth 研究了鸭的行为,他们都发现不同的物种均存在炫耀行为,可以作为动物的分类特征。Whiteman 的学生 Wallace Craig 发现复杂行为如觅食、性活动和筑巢行为等通常由一个上升期和一个消失期组成。在上升期,动物积极寻找,并将行为指向外部刺激,且不同动物的行为强度不同,但是,消失期是相对恒定的,在消失期之后是静止期,这时动物行为阈值高,有时动物根本不活动(Grier and Burk,1992)。

尔后,Konard Lorenz、Karl von Frisch 和 Niko Tinbergen 分别在鸟类、鱼类和昆虫开展了许多工作。他们在自然环境中观察了许多无脊椎动物和脊椎动物,研究了动物行为的终极原因和直接原因。1951 年,Tinbergen 发表了《本能的研究》(*The Study of Instinct*),总结了当时的动物行为研究成果。由于这些出色的工作,他们获得了 1973 年度诺贝尔奖。

Konard Lorenz、Karl von Frisch 和 Niko Tinbergen 的发现包括:①许多物种中特定行为的表达是程式化的(stereotyped)。于是,Lorenz 提出了固定行为模式(fixed action pat-

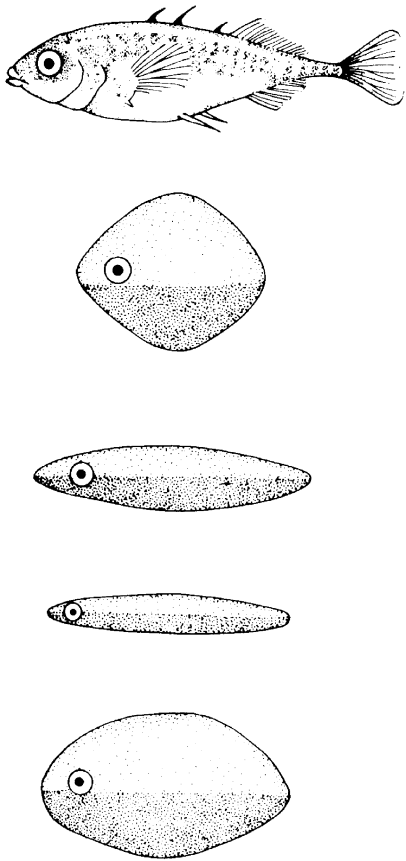


图 1.4 Tinbergen 研究刺鱼时用到的模型 (Manning and Dawkins, 1998)

Lorenz(1965)还提出了内在释放机制(innate releasing mechanism)的概念。他认为信号刺激是通过激发内在释放机制而产生固定行为模式的,关于内在释放机制的神经学机制尚不知晓。但是,Lorenz 提出了著名的抽水马桶模型作为内在释放机制的比喻。1981年,Lorenz 修改了他的模型(图 1.6)。

比较心理学家比较研究人的心理与动物的心理。早期比较心理学与行为学是密切相关的,William James 的著作《比较心理学》(Comparative Psychology)事实上影响过行为学和比较心理学两个学科的研究人员。在 James 以后的 30 年中,许多人开始投身心理学研究,包括 Sigmund Freud,这一时期关于意识的争论很多。比较心理学分裂为结构主义(structuralism)和内省主义(introspectionism),许多观点导致了拟人观。一些企图检验内在精神状态的努力被抛弃了,人们将注意力转移到观察外部行为表达,这成为以后比较心理学的基础。

Lloyd Morgan 在 1894 年发表了“比较心理学导论”(An Introduction to Comparative Psychology),他抛弃了理解动物行为时的拟人观,指出在“任何形式下,如果存在可能将一

tern)。然而,目前看来动物行为并不像 Lorenz 想像的那样固定。于是,Barlow(1977)放松了 Lorenz 固定行为模式的要求,提出了模板行为模式(modal action pattern)。
②导致一个行为反应的刺激可能很简单。例如,扁虱的雌性个体需要吸一顿哺乳动物的血才能繁殖,如果吸不到哺乳动物的血,那么雌扁虱可以一直处于休眠状态等待吸血的机会,扁虱可以在休眠状态生存达 18 年之久。一旦闻到从哺乳动物汗腺散发出来的丁酸气味,雌扁虱立即从休眠状态中苏醒过来,从休眠的树枝或草尖上掉到哺乳动物身上,开始寻找合适的部位,钻进皮肤吸血。这一系列行为是由一种简单的刺激——丁酸气味引发的。

在脊椎动物之中,简单的刺激也能引发复杂的行为,像三刺鱼的争斗行为(图 1.4)、欧歌鸬的领域行为及刚孵出的海鸥的乞食行为等都是经典的例子。将一块涂成鹰羽毛颜色的、剪成鹰形状的硬纸板沿一根铁丝从空中滑过时,可能触发鸟类的逃避行为,这种特定的刺激称为信号刺激(sign stimulus)。

人们发现一些人工的刺激比自然的刺激更能激发动物的行为。如果给正在孵卵的鸟一只比正常卵大得多的人工卵,正在孵卵的鸟会放弃正在孵化的卵,来孵化那只人工卵(图 1.5)。像人工卵这样的刺激称为异常释放者(supernormal releaser)。

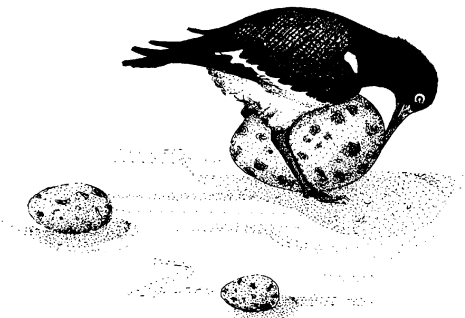


图 1.5 异常刺激(Tinbergen, 1951) 当正在孵卵的鸬鹚(Haematopus sp.)发现附近有一只比它正在孵化的卵大许多的人造卵时,鸬鹚会放弃自己正在孵化的卵试图孵化那只人造卵。大的人造卵会引发鸬鹚的孵卵行为,这样一种刺激称为异常刺激

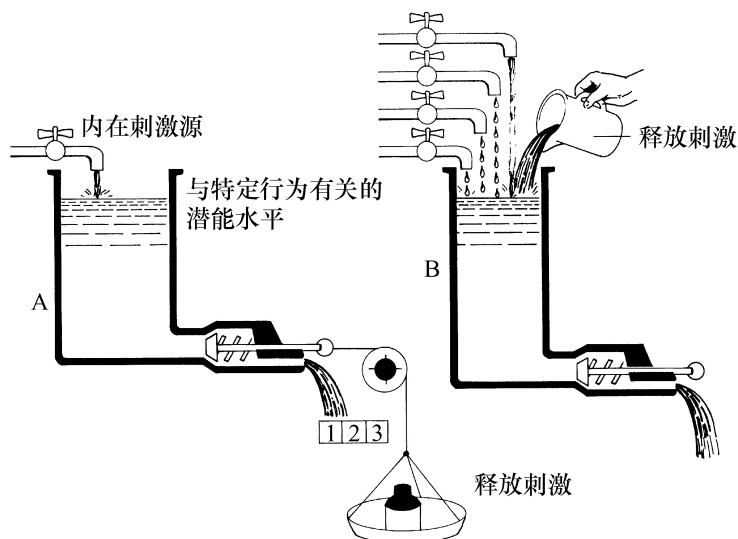


图 1.6 Lorenz 提出了抽水马桶模型作为内在释放机制的模型(Drickamer et al., 1996)

种行动理解为在心理尺度上较低的中枢活动结果,我们不必将其理解为高级心理中枢活动的结果”。也就是说,一个行为如果能归结为一种条件反射,不应当理解为思维的结果,这个原则称为“摩尔根加农炮(Morgan's cannon)法则”。

Morgan 之后的比较心理学分裂为两派:行为派(behaviorist)与认知派(cognitivist branch)。行为派强调学习行为的可观察的输出输入关系。认知派后来发展为强化理论(reinforcement theory),行为派最终发展为行为主义。

值得一提的是 Edward Lee Thorndike,他在 1911 年发表了“动物智力的实验研究”(Animal Intelligence: Experimental Studies)和一系列论文。他用所谓的“问题箱”进行了一系列的动物实验,看受试动物需要多长的时间才能打开“问题箱”的门跑出来,并记录了受试动物在一系列实验的成功率。根据实验,Thorndike 提出了练习与效果律(law of exercise and effect)。根据练习与效果律,一种行为随着不断练习而熟练。事实上,我国的俗语“曲不离口,拳不离手”和练习与效果律异曲同工。练习与效果律表明:结局是愉快的时候比后果是不愉快的时候,更能激发一种行为响应。练习与效果律一般称为报酬与惩罚法则(principle of reward and punishment)。

Morgan 试图区分内在和外表的行为,认为科学只能认识客观过程。Leahey(1987)曾举了一个例子:一只狗在人群中认出了它的主人。于是,我们能够客观地认为狗具有一些意识能力,如认知、记忆和分辨,这些意识特征可以科学地加以研究。但是,主观的情感、狗找到主人时的高兴感觉是不能以科学的方法加以研究的,只能与人的感情进行类比,这些情感可能确实存在,但是无法用科学的方法加以研究。

研究行为内在过程的客观特征产生了一门重要的心理学分支:认知心理学,其研究领域包括记忆、注意、模式识别、认知、解决问题和智力。这个分支由于几位学者包括 Edward C. Tolman 和他学生 Jean Piaget 在内的工作而发展成熟,其中 Piaget 研究了儿童的智力发育。

B. F. Skinner 是一位著名的行为主义者,1938 年他出版了《生物的行为》(The Behavior of Organism),这是一本关于学习研究与心理学的主要著作。Skinner 利用所谓的

“Skinner 箱”研究了与强化有关的条件反射(Skinner 不用惩罚与报酬这些词,因为这些词带有内在效应)。动物的可以强化的反应称为操作子(operant),学习是操作子条件反射。操作子条件反射与经典条件反射不一样,前者改变效应的模式,因为强化仅仅在一些响应后发生,而在另一些响应后不会发生。经典条件反射则是通过一系列的惩罚与报酬来形成的。强化被认为是通过简单地改变行为的概率,发现一个变量(刺激)怎样影响另一个变量(响应)。

在比较心理学中关于简单条件反射与操作子条件反射的性质的讨论一直持续到 20 世纪 60 年代,直到今天仍在继续。争执的焦点是简单条件反射与操作子条件反射是两个不同的反射还是同一个反射。在实验室里人们却集中在几种动物特别是小白鼠身上研究学习,这种趋势在 20 年后仍是如此。

在比较心理学领域,除了研究条件反射之外,Schneirla 研究了服习与印痕。Carcia 和他的同事在 20 世纪 60~70 年代研究了以味觉回避的学习,他们发现他们的研究结果与传统的条件反射有显著的差异。

比较心理学与行为学研究的领域不同。前者对心理行为如学习、情感和记忆感兴趣,后者则对与特定物种的一个固定动物模式感兴趣。两个学科的差异究竟是由于对行为不同方面的研究兴趣的不同,还是两个学科真的存在差异,也就是说,两个学科的差异究竟是研究对象的差异还是研究过程的差异现在尚不清楚。

神经生物学从经典的医学、解剖学和生理学发展而来。由于学科的本质,神经生物学的研究队伍比行为学和比较心理学的研究队伍大,并且神经生物学获得了较多的科研经费资助。人类医学从一开始即涉及神经系统,特别是眼、耳、大脑、脊髓和神经-肌肉的相互作用等。由于研究活的神经十分困难,在很长的时期内,神经生物学的发展依赖于科学技术进步,以及由于疾病和伤残损伤造成神经系统部分功能丧失的病例的观察。尽管神经疾病是随机发生的,但是,观察、治疗疾病,伤残受损的神经系统病例,为神经生物学积累了大量的资料。

17~18 世纪,人们对神经系统的解剖已经了解得比较清楚了。但是,关于神经传导的生物电特性直到 19 世纪才搞清楚。

除了从由于疾病、伤残而神经系统受损的人身上收集资料以外,神经生物学家们还从实验动物,如狗、猫、白鼠和猕猴身上开展实验,以了解动物神经系统的工作,作为人类神经系统的参照。Charles Sherrington 从 1890 年到第二次世界大战期间在狗和猴的身上进行了大量的实验,他切除了实验动物的小脑,在不同的部位切断实验动物的脊髓,发现了神经突触和反射弧通路的重要信息。同时,俄国生理学家巴甫洛夫发现了固有反射和条件反射。同一时期,人们在内分泌激素对动物行为的作用方面取得了重要进展(Grier and Burk,1992)。

第六节 动物行为研究的现状

20 世纪 50 年代,Konrad Lorenz 和 Niko Tinbergen 奠定了现代行为学研究的现代生物学理论基础。Tinbergen 提出了 4 个著名的关于动物行为研究问题:①生理机制怎样调节动物的行为;②这些机制在动物个体水平上如何发育;③行为特征的适应价值在哪里;

④在进化历史上这些行为特征是如何出现并变化的。不过当时人们更多地关心前两个问题,而没有深入探讨行为的适应意义,因此这时动物行为方面的研究还停留在纯行为学研究之上。

经典行为学研究到 1960 年告一段落。20 世纪 60 年代以来,行为研究主要沿着两个主要方向发展:行为终极的进化生态原因(ultimate cause)和行为直接的神经生理原因(proximate cause)。尽管在研究对象上心理学仍侧重研究人类、行为学主要研究动物,但行为学与比较心理学之间的分歧正在逐渐消失。

在探索行为的进化生态原因方面,行为学研究方法从 Konard Lorenz、Karl von Frisch 和 Niko Tinbergen 的经典研究方法变为 Robert MacArthur、Edward O. Wilson、John Maynard Smith、George Williams 及 Robert Trivers 为代表的进化生态学研究方法。从目前的科学学会和科学期刊的名称看,这个行为学的现代分支包括社会生物学(sociobiology,来自 1975 年 Edward O. Wilson 写作的一本书的名字)和行为生态学(behavioral ecology,来自 John Krebs 和 Nicholas B. Davies 写作的一本书的名字)。20 世纪 60 年代是行为生态学的萌芽时期,在此期间,经典生态学开始走向成熟;同时,沉寂半个多世纪后,达尔文的性选择理论又开始受到人们的重视。人们在野外和实验室开展了系统的行为生态学研究,早期的行为生态学思想有 3 个主要来源:①动物行为的研究,如 Crook 对社会组织和通信方式的研究、Tinbergen 在野外对动物行为的系统观察等;②生态学的研究,如 Lack 关于鸟类种群和繁殖的研究、MacArthur 等人关于斑块环境优化利用的研究等;③生物进化的研究,如 Hamilton 关于利他行为和社会行为的遗传进化研究、Mayrad Smith 关于亲缘选择的研究及 Williams 等对动物繁殖代价与自然选择的研究等。

目前行为学研究有以下 4 个主要特点。

(1) 设计实验,研究动物的行为生态机制

行为学家设计野外和实验室实验,利用实验动物,调控生态环境组分,检验有关动物行为的理论和假说。一些易饲养观察的动物,如刺鱼、星鸦等已经广泛地用于行为学实验。仅在最近 10 年中,就召开了两届关于刺鱼的行为学国际学术讨论会。就一个物种的生物学研究召开国际学术讨论会是很少见的(Bell, 1995)。

Vander Wall(1990)曾以实验证明鸟类能够利用空间记忆找到埋藏的食物。他在一个卵圆形沙盘中放置石块,并以其中的一块石头为原点建立直角坐标系,让星鸦在沙盘埋藏向日葵籽。当星鸦埋完葵籽后,将星鸦移开,记下埋藏地点的坐标位置。然后,Vander Wall 将沙盘的一半沿 x 轴向右端延伸了 20cm,延伸区内所有的石块相对沙盘边框的位置不变。3d 后,将星鸦放回,让它们寻找埋藏的葵籽。结果,在沙盘的左半部,星鸦准确地找回了埋藏的葵籽。而在移动了的沙盘右半部,星鸦却找不到原来埋下的葵籽,它们在偏移了原来埋藏地点 20cm 的地点来回寻找,这说明星鸦具有空间记忆。

(2) 寻找理论模式

行为学家们表现出对理论模式的渴求,他们一直在寻求简洁的、可验证的行为学理论模型,如 Charnov(1976)将经济学中的边际效益模型引入行为学,曾引起了一场优化采食理论研究的热潮。现代行为学中的著名模型还有 Hamilton 的社会互作模型;描述获取资源行为的效率最大模型和随机动态模型;描述个体在不同的资源斑块间分布的理想自由分布模型;描述动物的性选择行为的 Fisherian 模型等。

(3) 发展综合理论

Emlen 和 Oring 在 1977 年提出了交配系统的概念,将一雄一雌制、一雄多雌制、一雌多雄制、混交制等动物交配制度统一在一个理论框架内。1996 年 Reynolds 提出了包括交配系统和亲代抚育制度在内的繁育系统概念。传统的交配系统理论认为,食物和安全繁殖场所的空间分布格局决定了雌性的空间分布格局,对资源的竞争能力决定了交配系统;而 Reynolds 认为繁育系统取决于配偶选择、竞争和性炫耀的代价和收益。

(4) 应用高新技术

目前,行为学研究注重应用现代科学的新成就,如应用 DNA 指纹分析技术检测微卫星 DNA 位点序列;利用电子计算机进行动态模拟分析;将亲缘系谱学分析方法应用于行为的起源与演化研究等。大丽鱼亲代抚育子代的行为模式有双亲抚育、父亲抚育和母亲抚育等多种模式,McLennan(1994)利用亲缘系谱学分析方法探讨这些行为模式的起源,发现母亲照料抚育由双亲抚育模式演变而来,而父亲抚育则起源于母亲抚育或双亲抚育模式。

检测细胞核 DNA 和线粒体 DNA 的基因位点序列。检测相对保守线粒体 DNA 序列,如细胞色素 b 用于鉴别种和亚种关系;而相对变化较大的序列,如 D-loop 区域,可以用来检测种群和居群间的遗传变异。确定微卫星 DNA 位点序列,可以鉴别亲子关系、谱系。分子生物学技术为标识野生动物的个体,了解动物个体的领域、迁移途径和繁殖过程提供了新手段。Constable 等(1995)从灵长类粪便中检测到 DNA 片断,为非损伤性检测野生动物个体、研究野生动物的行为提供了新手段;圣地亚哥动物园的 Ryder 博士曾建议从大熊猫标志领域蹭擦树干的痕迹上提取 DNA,以鉴别大熊猫个体。只需少量样品即能扩增大量 DNA 进行分析的聚合酶链式反应技术已经对野生动物的研究带来了巨大的影响。

第七节 行为生态学的发展

动物行为多种多样,瞬息万变,这其中有没有一般性规律?能否找到一些普遍适用的原则呢?为了回答这些问题,人们开展了大量的研究工作。行为生态学研究的第一次高潮是对动物觅食策略的研究。20 世纪 70 年代,Charnov 应用经济学的边际效益原理研究动物在斑块环境中的觅食,提出了觅食行为优化理论,用来预测动物觅食行为的一般规律。行为生态学者将这一理论模型应用于许多动物,取得了令人信服的结果,引起人们对优化行为研究的极大兴趣。如我们曾经发现,美洲马鹿在草地斑块中何时终止采食是可以预言的(Jiang and Hudson,1993)。1986 年,Stephens 和 Krebs 撰写了《采食理论》(*Foraging Theory*)一书,系统地总结了动物优化采食的理论基础和实验结果,该书的出版标志着对动物生存策略的研究达到了高潮。

同期,许多行为生态学专著和研究论文的出版进一步促进了行为生态学的成熟,如 Krebs 和 Davies 的两本专著:《行为生态学导论》(*Introduction to Behavioral Ecology*)和《行为生态学:进化的探索》(*Behavioral Ecology: An Evolutionary Approach*),在行为生态学的研究中产生了深刻的影响,其中《行为生态学:进化的探索》一书曾经三次再版。

20 世纪 80 年代中期,西方的许多大学组建了行为生态学研究小组,设置了行为生态

学课程。1986年首届国际行为生态学大会在美国纽约召开,成立了国际行为生态学会,标志着这门学科开始走向成熟。近10年来,行为生态学一直是生物学中一个发展较快的分支。国际行为生态学大会迄今已经召开了五届,并且出版了专业刊物——*Behavioral Ecology*(《行为生态学》)。

行为生态学与行为学是两个既有紧密联系、又有各自侧重点的学科。行为生态学研究动物如何以行为来适应生态环境,侧重于行为的功能研究;而行为学则研究动物干什么?怎样干?为什么表现出这种行为?侧重于行为的描述和行为的机制探索(Gould, 1982)。行为学家多在实验室里研究动物行为机制;而行为生态学家则多在野外探讨动物行为与环境的关系,并综合运用行为学、生态学、进化论和遗传学知识来确定行为在自然界的进化适合度(evolutionary fitness),以揭示不同动物类群如何适应不同生态环境以及生态环境的变化。

行为生态学有三条基本公理:①效率最优原理,自然选择使动物行为的效率最优,即动物行为的收益与代价比最大;②进化稳定原理,那些增加物种进化适合度的动物行为策略才是进化稳定的;③行为结构优化原理,动物的行为是具有层次结构的(参见第三章),在自然选择的作用下,动物的行为的层次结构会优化。这些基本公理有助于人们理解动物行为的本质。

20世纪90年代以来,行为生态学研究中的一个显著变化是人们研究动物繁殖策略和性选择行为的兴趣增加,而对研究动物觅食行为的热情逐渐下降。从已经召开过的几届国际行为生态大会上所提交的论文题目看,1/3的论文是关于繁殖策略的研究报告;与生存策略、社会行为和生活史有关的研究报告各占14%左右;关于行为机制的研究报告仅占7%。1995年在国际著名的刊物所发表的行为生态学方面的论文中,有关动物繁殖策略的研究报告占多数(图1.7)。这一现象反映了行为生态学者研究兴趣从研究动物的低级生存行为向研究高级的繁殖行为的转移。动物繁殖行为策略的研究,是行为生态学研究第二次高潮。

Alcock(2003)分析了西方有关行为学教科书后发现,过去的50年里,行为学教科书中传统行为学内容减少而行为生态学内容却显著增加。1975年以前,在所有行为学教科书的内容里,关于行为近因(proximate cause)方面的研究都远远多于行为特征适应值(adaptive value)方面的研究。1975年后,关于行为适应的远因(ultimate cause)方面的问题引起了行为研究工作者的注意。导致这一变化的原因之一是,20世纪60年代中期出现的一系列事件,包括Hamilton(1964)关于利他行为的研究,Wynne-Edwards、Williams、Lack等人关于群体选择(group selection)理论的争论(Alcock, 2003)。这些事件使学者们能够基于物种利益来考虑使用适应理论,并改变了研究者一向关注行为生理与发育方面研究的趋势。不过,虽然1975年以后在纯行为学方面的研究有所减少,但事实上还是有许多关于行为在细胞生物学和神经行为学上的研究,并且导致了神经行为学的迅速发展。然而,经典的行为学研究在后来直到现在的教科书里还是占有相当的比重,只不过后来的学者们更关注行为适应性理论的研究。Dawkins(1989)和Milner(1990)的分析都表明当今关于行为近因的研究越来越少了。而Wilson在1975年出版的《社会生物学:新的综合》(*Sociobiology: the New Synthesis*)一书里就曾预言纯行为的研究在动物行为科学里的比重将逐步下降(图1.8),现在看来这个预言是成立的。

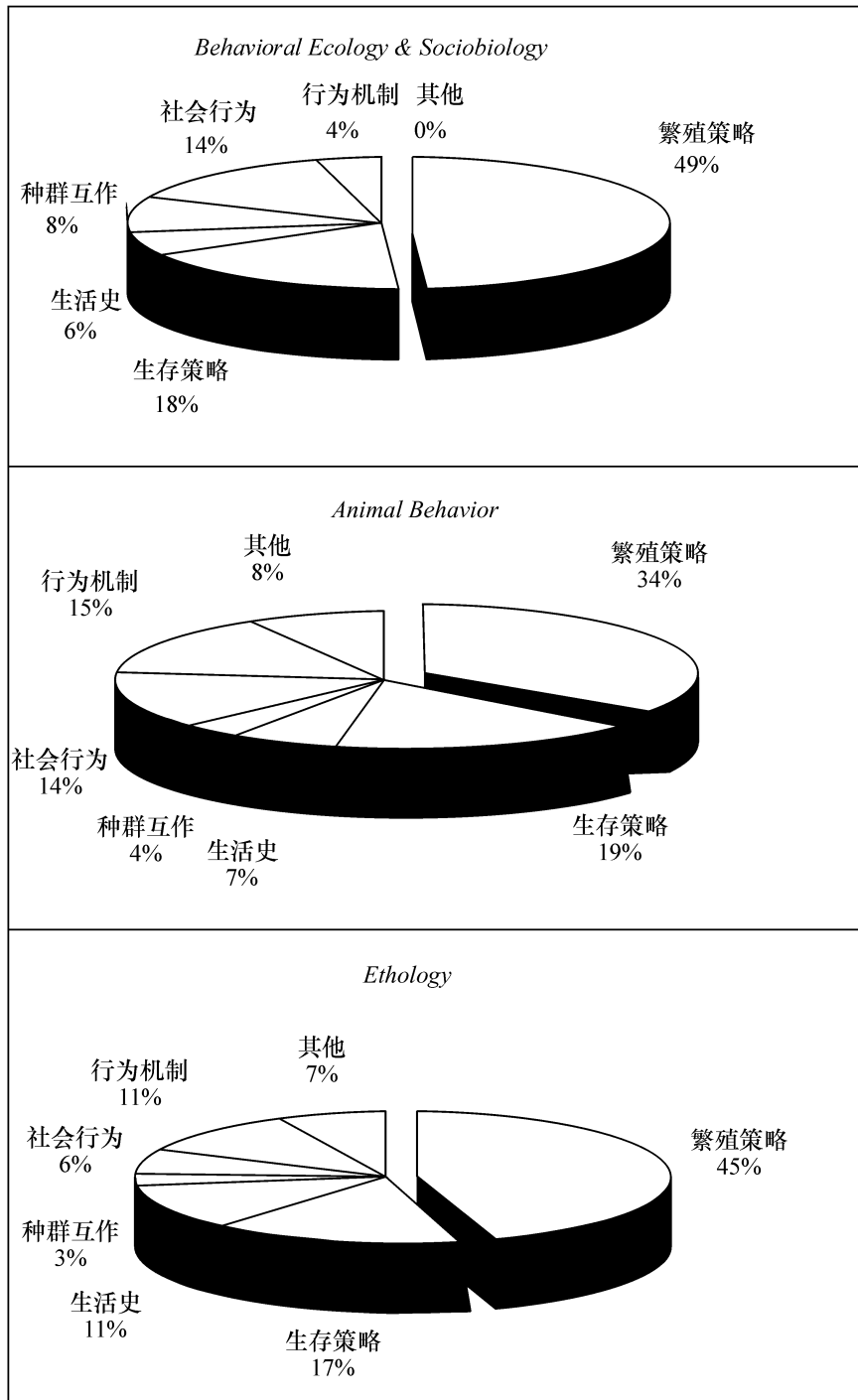


图 1.7 1995 年国际上三种行为学期刊

Behavioral Ecology & Sociobiology (《行为生态学与行为生物学》杂志)、*Animal Behavior* (《动物行为》杂志) 和 *Ethology* (《行为学》杂志) 发表的有关行为生态学论文分类。有关论文分为繁殖策略、生存策略、生活史、种群互动、社会行为、行为机制和其他等七大类

国内行为生态学研究起步较晚,20 世纪 80 年代是我国行为生态学的引进时期。20 世纪 90 年代以来,我国研究人员在有关领域已经取得了一些进展(Feng et al., 2002; Hu and Jiang, 2002; Jia et al., 2001; Jiang et al., 1999; Li et al., 2001; Li, 2002; Liang et al., 2000; Liu et al., 2003; Sun et al., 2000; Wei et al., 2000; Zeng et al., 2002; Zhang, 2000; Zhang et al., 2000; 李春旺等, 2001; 李进华, 2000; 尚玉昌, 1999; 宋延龄和曾治高, 2000; 阎彩娥等, 2003)。

目前行为生态学的主要研究领域有：①繁殖策略,包括性选择、性冲突与交配制度；②生存策略,主要是觅食策略和觅食行为代价的研究；③社会行为、互惠行为、家庭起源与亲子代间冲突；④行为与种群密度周期之间的关系；⑤行为策略的进化稳定性；⑥濒危物种迁地保护环境中的行为发育；⑦行为的机制；⑧行为生态学的应用等。

人们开始关注动物究竟是否也存在意识。Dawkins(1998)在《眼见为实：寻找动物的意识》(*Through Our Eyes Only? The Search for Animal Conciseness*)一书中深入浅出、惟妙惟肖地将一些奇妙的动物行为展示在我们的面前,使人们似乎只能用动物拥有内在精神世界的假说来解释那些行为。我们会发现,动物或多或少地会用像人类一样的“思维”方式来改变这个内在精神世界。动物也知道顺序和数字的概念。如同人类一样,在大猩猩动物群体中,一只大猩猩为了超出竞争对手而反复琢磨,思考使用各种计策。动物会强烈“预感”某些事情,我们似乎只能用意识来解释这些动物行为。但是,读者又会发现动物并不具有与人类相似的意识。此外,生物学家们沮丧地发现我们无法将动物意识置于生物学传统框架之内加以研究。我们无法证明意识的功能,无法检验意识功能所带来的效应。在进化过程中自然选择只作用于那些有正或负的效应的生物学形态与机能。于是,至少现在我们还无法证明意识受进化这一生物学基本规律的支配。

Dawkins 指出研究动物意识可能需要新的思维方式。过去探索宇宙的起源和物质的本质时,物理学曾出现过新的思维方式。生物学家需要重新建立关于意识,或者是关于大脑工作方式的概念以接受新的观念。

一旦在动物中找到意识存在的证据,人们将可能改变原来对动物世界的认识以及对动物的态度。如果设想一下那些我们所吃的动物、所猎杀的动物、作为害兽而捕杀的动物,以及作为宠物饲养的动物原来比我们以前想像的更“像我们”:它们同样具有意识。我们应当怎么办?我们可能会修正我们的道德标准,我们可能会更爱那些和我们一样具有意识的动物。

应当指出,即使最终确定动物具有意识,动物意识仍可能与人类的意识有差异。意识可能存在初级与高级的形式,或者说简单与复杂的形式。无疑人类存在高级的意识,对于人类的意识而言,社会环境和学习无疑是决定性的因素。如果将一个婴儿与社会隔离,那么,缺少了其他社会成员的身传言教,离开了社会环境的潜移默化,无法设想他的智力-意识的高级形态会发育完全。如果一个人不学习,不从周围环境中吸收信息,不根据社会的

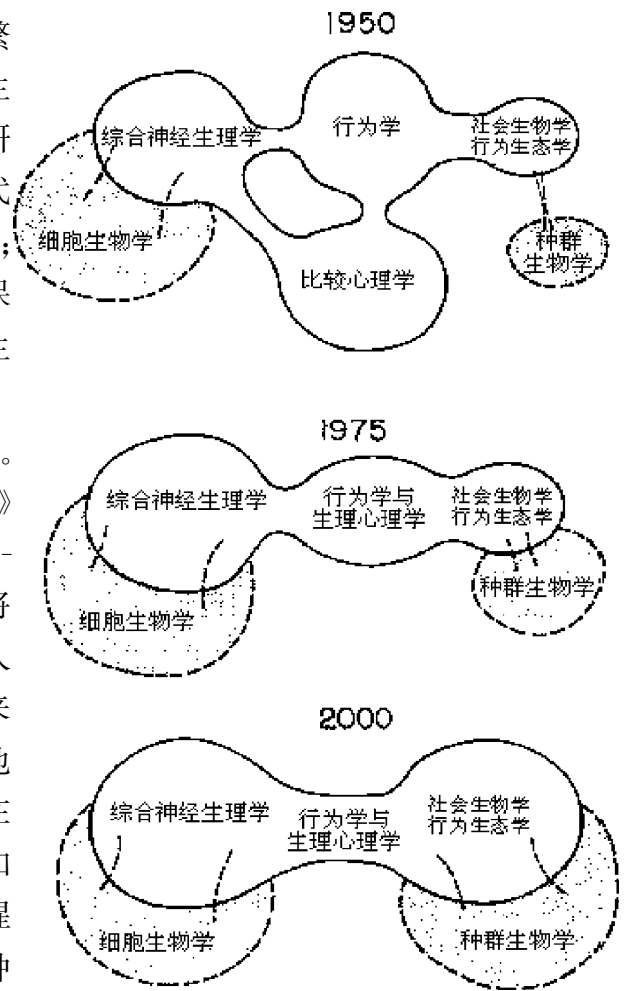


图 1.8 1950~2000 年动物行为研究的变化趋势(Wilson,1975; Alcock,2003)

奖励或惩戒来不断修正自己的行为,那么,这个人智力也只会停留在低级阶段。因此,我们应当留心动物意识与人类意识的差异,但是这种差异可能不是质的不同而是量的差异。

在应用动物行为学领域,家畜行为学是研究得较多的一个分支学科(Hart,1985)。人们很早就对家畜、家禽及家庭宠物的行为观察机会较多,因此,民间产生了许多关于家畜、家禽行为的俗语和谚语。现代的家畜、家禽品种经过高强度的人工选择后,其行为已经发生了巨大的变化。畜牧业养鸡、养猪、奶牛养殖等都是集约化生产。特别是现代养鸡业、养猪业,集约化养殖业将动物饲养在全封闭的畜舍中,人工控制温度和湿度,定时为动物提供营养全面的全价配合饲料,这些家畜、家禽生活环境的单调,食物的均一,甚至利用激素催情、人工授精,使得动物在相同的时间发情、分娩,这样一系列因素,现代家畜、家禽成为了生产肉、蛋奶的机器,使得动物丧失了许多原本存在的行为,或者更准确地说丧失了表达那些行为的环境条件。

尽管如此,家畜行为学家仍研究了家养动物的正常行为与疾病的关系,为诊断家畜疾病提供了临床诊断标准,研究家养动物在不同环境条件和管理条件下,家养动物的习性和行为,以设计适合家畜行为活动的畜舍建筑(朱景瑞,1996)。目前,家畜行为学家已经开始研究家养动物的动物福利(animal welfare)问题。

从20世纪60年代以来,动物行为学研究中的另一个重要发展是,科学家开始重视实验动物的动物福利。对于家养动物来说,如果家畜生活在一个干净、卫生、能表现适当行为、没有环境胁迫的环境,那么,这些家畜的生产力会增高。同时,这也是社会文明进步的标志。动物福利已经成为一个争议颇大,议论很多的话题。为了防止过去实验中可能存在的虐待实验动物的现象,现在西方大多数大学、研究机构和基金会都制定了严格的规章制度。在许多大学建立了动物福利委员会,利用活的动物开展的实验必须经过动物福利委员会的批准。有些国家还对动物福利立法予以强化。

研究动物行为存在的一个主要问题是人们可能会将动物拟人化。人们将人类的感受、人类的推理、甚至人类的情感、人类的思想套用在动物身上,认为动物和我们存在同样的感觉和情感,这种拟人化是不正确的。因为动物的感官和人类的感官不同(Gould and Gould, 1999),因而,动物与人类的认知(cognition)常常是不相同的(Shettleworth, 2001)。例如,动物可能不能看见我们所能看得见的“可见光”,因而它们所看见的物体的图案与人类所看到的不一样。动物的听觉域可能比人类的听觉域宽广,它们能够听到一些人类所不能听到的声音,于是它们能够用超低频或超声波通讯。将动物拟人化这一问题的另一方面是人们以自己的行为揣摩动物的行为。因为人类和动物都具有行为,人类又是脱胎于动物界,人类的行为与动物的行为之间有着许多相似之处,有人可能会认为动物的行为与人类的行为相同,于是将人类自己的行为简单地外推,揣摩动物的行为。这种拟人化同样是不正确的,因为人类的行为更多地受到后天的社会环境的影响,人的一生中在不断的学习,以修正自己的行为,以符合社会的行为规范,达到自己的理想目标。这种学习是通过周围社会环境中的“奖”、“罚”,通过社会环境的诱导、通过人类自身的模仿而发生的。在动物身上通常需要经过许多世代才能发生的行为演变,在人类身上可能在一个世代中发生。同时,由于人类社会的复杂组织结构、人类的思维能力和人类所拥有的工具和资源,人类的行为比动物的行为要复杂得多。

第八节 行为学的前景

在理论方面,行为学的发展将与生命科学的基础学科发展息息相关。动物的行为有遗传基础,如果特定行为的基因定位取得全面进展,将为人们调控动物行为创造条件。那时,我们将能通过生物技术将某一特定行为导入到一类动物中。

高新技术的发展为行为学发展带来了新的契机(Altmann and Altman, 2003)。多媒体技术的应用将为分解动物行为单元、储存和重演动物行为、找出动物行为的决定因素以及最终构造动物行为的理论模型创造条件。遥感、全球定位系统和地理信息系统技术将给野生动物的宏观行为研究带来巨大影响。这些技术给研究人员在全球变化大背景下探讨野生动物的宏观行为适应提供了工具。在 21 世纪,动物生态学将在宏观方面取得突破性进展。

行为生态学的深入研究,必将推动其他学科的发展。首先,由于对动物个体的生存行为机制和繁殖行为机制的理解,将发展个体生态学,同时提出不同动物行为对策的进化适应意义,带动理论生态学和进化生物学的研究,行为生态学对经典行为学研究提出了更高的要求,我们必须了解不同种类动物对环境的感觉途径和反应机制,才可能了解动物行为适应生态环境的本质。

行为生态学将成为一门重要的应用基础学科,在水产养殖业、动物养殖业、远洋捕捞业和野生动物驯化中发挥指导性的作用,如调节动物的群居行为、摄食行为,探讨动物同步发情的行为规律,增加生物生产力,掌握海洋鱼类洄游规律,增加渔获产量等(Reynold and Jennings, 1999)。野生动物的驯化也离不开行为生态学,野生动物的驯化首先是其行为的驯化。家养环境条件要求野生动物改变行为,一方面,有赖于人工选择;另一方面,有赖于对野生动物在家养环境中的行为发育进行人工诱导。来自实践的研究将为动物行为生态学增添新的内容。

第九节 动物行为与物种保护

进化理论与经典行为学的结合产生了行为生态学。在过去 20~30 年中,行为生态学理论得到了长足的发展。在这期间,一个以自然保护、生物多样性保护为宗旨的学科——保护生物学出现了。人类进入 20 世纪后,人口的急剧增长、人类生产力的高度发展和人类的自身的高速发展,已经危及到自然界千千万万的野生生物和自身的生存环境(Wilson, 1988)。于是,从 20 世纪下半叶开始,人类社会进入了一个环境保护的新纪元。出于对人类自身生存的关注,我们开始关心身边的、郊区的、远山大洋中的知名、不知名的野生生物物种。

Edward O. Wilson(1975)从研究社会性昆虫出发,综合当时的行为学、特别是社会昆虫学和种群生物学的新发现,写作了《社会生物学:新的综合》(*Sociobiology: the New Synthesis*)。那本曾在 20 世纪 70~80 年代在学术界掀起轩然大波的书,在许多人眼里被认为是社会生物学的经典的书,其实,在那本 575 页的著作中涉及人类行为的篇幅只有 30 页。Wilson 在他的自传 *The Naturalist* 中曾抱怨那些批评家连读都没读过那本书,就