

# 食肉目动物的社会性及其进化起源的推测\*

彭建军<sup>①</sup> 蒋志刚<sup>①\*\*</sup> 胡锦矗<sup>②</sup>

(<sup>①</sup> 中国科学院动物研究所 北京 100080; <sup>②</sup> 四川师范学院珍稀动植物研究所 四川 637002)

**摘要:**在查阅大量文献的基础上,收集了有关食肉目动物的社会性行为方面的资料,我们推测食肉目动物的社会性进化主要有两条途径,第一条途径可能是食肉目动物为了适应在开阔栖息地捕食集群生活且活动性强的猎物,促进了以共同合作捕猎为目的的社会性群体的进化。第二条途径可能是食肉目动物所依赖的食物资源分布均匀而丰富,个体间对食物资源的竞争很小,从而有助于动物集群以提高共同警戒御敌和合作哺幼的成效,促进了以家族群为基础的社会性群体的进化。我们推测食肉目动物的社会性主要起源于家族群,在家族群的基础上加入一些其它家族群迁入的无亲缘的个体,使家族群进一步扩大。如果群体内全体成员共同合作捕猎、分享食物、警戒防御天敌、防卫领域、哺育和保护幼仔以及进行其它的社会性协作时,则初步形成具有社会性的群体。社群内个体进一步分工合作,最终进化出社会性。

**关键词:**社会性;进化;合作捕猎群;家族群;警戒防御;食肉目

**中图分类号:**Q958 **文献标识码:**A **文章编号:**0250-3263(2001)03-67-06

## The Sociality and Its Evolution in Carnivores

PENG Jian-Jun<sup>①</sup> JIANG Zhi-Gang<sup>①</sup> HU Jin-Chu<sup>②</sup>

(<sup>①</sup> Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences Beijing 100080;

<sup>②</sup> Institute of Rare Animals and Plants, Sichuan Normal College Sichuan 637002, China)

**Abstract:** Based the scientific information about the behavior and ecology of carnivores, we hypothesize two evolutionary paths of the sociality in canivores. The first possible origin of the sociality in may due to that the carnivores are adapted to the open grassland and hunt in-groups, thus facilitates the evolution of sociality the cooperative hunting groups. Second, the foods for carnivores are abundant and evenly distributed; the aggregation in carnivores is due to cooperative parental care and territory defense.

**Key words:** Sociality; Evolution; Cooperative hunting group; Familial group; Carnivores

食肉目动物一般在除繁殖季节外的其它时期主要营独栖生活,因为主要以捕食脊椎动物为生的食肉目动物营独栖生活是为了避免在捕杀猎物时个体之间的互相干扰而降低捕食成功率。如果社群中的个体不断发出声音来进行联系,就不可能导致成功地捕食机敏的脊椎动物。正如 Kleiman 和 Eisenberg<sup>[1]</sup>指出,大多猫科动物因以偷袭方式捕食猎物,故需要独栖生活,以避免个体之间的互相干扰。但也有一部分食肉目动物在一生中主要是营社会性生活,是什么因素导致它们进化出社会性呢?

丰富程度对食肉目动物社群的空间格局和结构的影响是最重要的,一定的食物获取方式可导致集群和社会性的形成。在此,我们综合已发表的文献资料,以犬类

\* 国家重大基础研究与发展规划项目(No. 20000486),中国科学院创新青年科学家小组项目(No. C2999082),国家杰出青年科学基金资助项目(No. 39725005);

\*\* 通讯作者;

第一作者介绍 彭建军,男,26岁,博士;研究方向:动物生态和保护生物学;E-mail: jipeng74@263.net

收稿日期:2000-09-08,修回日期:2000-11-02

Macedonald<sup>[2]</sup>认为,资源(尤其是食物资源)的分布和

动物、非洲狮、非洲獾类等动物为代表,从生态、行为、能量和经济学角度分析并探讨食肉目动物的社会性生活的进化起源。

## 1 合作捕猎的社会性行为及其进化起源的推测

### 1.1 犬科动物的社会性及其进化起源的推测

**1.1.1 犬科动物的生态和社会行为** 犬科动物其社会形式主要决定于成体的性比、扩散、配偶形式和育幼方式。当幼仔长大后,在扩散出去之前要在社群中呆一段时间,帮助双亲哺育幼仔。因此在家族群的基础上往往形成一雌多雄或一雄多雌的具血缘关系的社会性群体。

从小型犬类到大型犬类,它们所捕食猎物的体型也逐渐增大,为了能有效地捕获猎物,从没有合作捕猎行为发展到专营合作捕猎。尤其是大型犬类,例如豺(*Cuon alpinus*)和非洲猎狗(*Lycoon pictus*)在野外专营群体合作捕猎,窝产仔数也是犬类中最多的,可达15~16只<sup>[3-7]</sup>;狼(*Canis lupus*)在冬季也主要是合作捕猎<sup>[8,9]</sup>,捕食体型较大的猎物。因此,大型犬类因捕食大型猎物而形成善于奔跑、穷追不舍地捕猎行为<sup>[10]</sup>,随着捕猎群中个体数目的增加而提高了捕猎成功率<sup>[11]</sup>。

从小型犬类到大型犬类,随着母兽平均体重的递增,虽然窝产仔总重量的绝对值增加了,但窝产仔数也逐渐增多,因此每只幼仔的相对重量却下降了,而且母兽孕期也相对缩短,每个初生幼仔相对母体就越小,依赖性更强,哺育后代的能量消耗相应地增加,也就需要更多的社群成员帮助哺育幼仔。因此,大多犬类动物有合作育幼的行为,例如北极狐(*Alopex lagopus*)、黑背胡狼(*Canis mesomelas*)、亚洲胡狼(*Canis aureus*)、丛林狼(*Canis latrans*)、豺、非洲猎狗等<sup>[10,12-16]</sup>。Moehlman<sup>[14-16]</sup>在对黑背胡狼和亚洲胡狼的研究中发现,社群中的帮手会帮助母兽保护和哺育幼仔,帮手越多则作出的贡献越大。帮手的存在使双亲有更多的时间去觅食,可提高对大型猎物的捕获成功率<sup>[17]</sup>,也可使双亲在防卫领域、保卫食物方面有更高的成功率<sup>[16,17]</sup>,因此,社群的合作育幼可直接或间接地提高幼仔的食物供给和保护。

**1.1.2 犬科动物社会性进化起源的推测** 犬科动物是适应陆栖的种类,由于上新世草地的大扩展,导致食草的有蹄类动物和啮齿类、兔形类动物的大暴发<sup>[2]</sup>。开阔地的有蹄类善于奔跑,则犬科动物的祖先就采用长跑或穷追不舍的方式来适应在开阔地带捕食<sup>[10]</sup>。但在捕捉大型猎物时,单独捕猎势单力薄,因此犬类动物的

祖先在长期的捕食进化中聚集成群、轮番追逐、合作捕猎那些亦集群的食草有蹄类动物,提高了捕食成功率,节省捕食的能量消耗。因此随着猎物体型的增大,犬类动物的体型也在增大,捕食成功率也在增加<sup>[16,17]</sup>。

这种为合作捕猎而聚集成群的个体之间有着非常紧密的血缘关系。社会性群体主要是在一雄一雌制的基础上(也有一雄多雌和一雌多雄制的变化),前一窝已长大的幼仔想立即扩散或找到一个适宜的领域以及立即得到一个配偶并非易事,它们往往在真正扩散之前先在父母身边呆一段时间,帮助父母抚养下一窝幼仔<sup>[14-16]</sup>。所以,尽管犬类动物随着体型的递增,所产下的幼仔数也相应递增,幼仔更趋于晚成熟,依赖性也更强,但帮手的存在使得整个家族的幼仔成活率和繁殖成功率大大提高,而且帮手减轻了父母的繁殖负担和营养压力,使得父母能尽快恢复体力,为产下一窝后代奠定强健的身体基础。另外,帮手还和父母一起共同捕获和保卫食物、维持领域、防御天敌等<sup>[14-17]</sup>。因此,犬类动物的祖先在进化中,从这种家族性的群体生活中获得很大的利益,逐渐产生了现代犬类动物的群体合作捕猎的社会性生活及行为。

### 1.2 非洲狮的社会性及其进化起源的推测

**1.2.1 非洲狮的生态和社会行为** 除非洲狮(*Panthera leo*)外,其它所有的猫科动物的雌性成体是营独栖生活的,其雌体之间互不相容(除哺乳及发情期外),所以将雌狮的生态习性与其它猫类的雌体进行比较可揭示导致非洲狮社会性进化的主要原因。

雌狮所生活的社群由2~18只具血缘关系的雌狮、几只幼仔和1~7只从其它社群迁入的成年雄狮所组成<sup>[18-20]</sup>,在雌狮社群中没有明显的支配序位<sup>[20-22]</sup>。成雌在社群中没有繁殖压抑,所有成雌的繁殖率基本相等,这与其它社会性的食肉类有所不同<sup>[19,22]</sup>。社群内雌体常以小群形式散布在整个社群的领域内<sup>[22]</sup>。尽管雌狮群的领域很大,但它们主要防卫其巢域<sup>[20]</sup>。社群领域一般较稳定,但当社群分裂时,最初的领域会分成几块<sup>[23]</sup>。Kruuk<sup>[11]</sup>认为营社会性集群生活其本身就是对捕猎大型猎物的一个适应。如果捕食者合作捕猎就会更易捕获大型猎物。与其它食肉类相比,非洲狮的确喜欢捕获大型猎物,如非洲水牛(*Syncerus caffer*)、旋角羚(*Addax nasomaculatus*)和长颈鹿(*Giraffa camelopardalis*)等<sup>[20,21]</sup>。

非洲狮从合作捕猎中获益。(1)提高了捕猎的成功率。Schaller<sup>[20]</sup>的研究指出单只雌狮出猎6次才有1次成功,而群体仅需出猎3次。(2)减少了捕猎时受伤的危险性<sup>[11,20]</sup>。Schaller认为以群体方式捕猎就可捕食

一些非常大的猎物(如非洲水牛、旋角羚、长颈鹿等),而单只雌狮要想捕获大型猎物既危险且可能性极小。(3)可缩短追捕时间,节约能量消耗。(4)非洲狮集群可增加社群与斑鬣狗(*Crocuta crocuta*)对食物资源竞争的成功率<sup>[17,20,24]</sup>。(5)由于雌狮群的个体之间均有血缘关系,而且社群中没有序列地位,当社群中某些个体捕到猎物后,社群中的其它个体会来分享食物。因此,社群内所有个体既能分散成小群进行捕猎以提高社群的总捕猎成功率,又能使社群内没有捕到猎物的个体有分享食物的机会,减少了个体挨饿甚至于饿死的可能性<sup>[25]</sup>。这种在社群内分享食物的情况使得社群生存力大大提高。(6)在群体合作捕猎的基础上,非洲狮也如犬科动物一样共同合作哺育幼仔<sup>[26]</sup>。

**1.2.2 非洲狮社会性进化起源的推测** 为什么猫科动物中仅非洲狮营社会性生活呢?这可能由于三个因素的作用:喜捕食大型猎物、栖息地的开阔性、种群密度高<sup>[22]</sup>。前面已讨论过,较大的猎物可供更多的个体进食。开阔的栖息地有助于非洲狮集群围捕猎物<sup>[10,27]</sup>。从非洲狮的领域来看,其种群密度比其它大型猫类高<sup>[26]</sup>,且其所捕食的猎物种类几乎全部集群生活,非洲狮具较高密度是其产生社会性的前提条件。由于密度高,则捕获的猎物就会引来附近其它个体分享食物。因此,与其它大型猫类相比,非洲狮个体之间彼此亲近的频率要高得多,也就最易进化出社会性的群体生活。

虽然虎(*Panthera tigris*)、豹(*Panthera pardus*)等非社会性动物经常捕食比自身大得多的动物,如牛(*Bos* sp.)、野猪(*Sus scrofa*)等,但由于它们栖于山地,地形复杂、不开阔,其野外种群密度也很低,故不易形成社会性的群体。

另外,在非洲狮的高种群密度区域中,一个亚成雌要想扩散出去建立一个新领域困难较大<sup>[28,29]</sup>。扩散出去的亚成雌比留在出生社群的生存力要低,且扩散的代价在高种群密度区域是很高的,扩散的死亡率显著高于仍留在出生社群中的亚成雌<sup>[24]</sup>。

非洲狮的祖先与其它猫类动物一样营独栖生活,面临着与现代狮一样的生态条件。它们一般捕捉与自己体重差不多大小的猎物,而且这些猎物的尸肉常常引来附近其它的雌狮聚集于猎物的周围。当雌狮的女儿们逐渐性成熟,虽然它们继续留在母狮身边会减少母狮的摄食量,但与摄食量减少相比,扩散的代价很高,以至于母狮允许女儿们仍留在自己的领域内,这样也增加了母狮自己的内在适合度<sup>[30]</sup>。母狮不支配性成熟的女儿们,也不会阻止它们繁殖,甚至母狮还愿意让女儿们繁殖<sup>[23]</sup>。当一群母狮和女儿们合作捕猎、分享

食物、共同哺育幼仔、防御天敌、防卫领域时,也就形成了现代非洲狮的社会性群体。

## 2 警戒防御的社会性行为及其进化起源的推测

**2.1 非洲獾类动物的生态和社会行为** 獾科动物的生态和社会形式分化较大,主要捕食小脊椎动物(如小鸟、青蛙等)和昆虫。如果集群捕猎,社群个体在捕食中不断发出声音进行联系,则个体之间由于相互干扰而影响捕食,降低了捕食成功率。因此獾科动物大多营独栖生活。但少数生活于非洲的獾类,如矮獾(*Helogale hirtula*),营社会性生活。营社会性生活的獾类全是体型小、昼行性、食昆虫的种类,且大多栖于开阔草原<sup>[31,32]</sup>。昆虫的分布是均匀而丰富的,活动性也较低,这些獾类很容易捕食昆虫。且个体之间对食物资源的竞争也很小,个体之间的排斥性也就很小,在食物资源丰富的大草原个体易集成群,因此以昆虫为食的习性为非洲獾类的社会性进化创造了前提条件。

我们从集群生活的獾科动物来探讨食肉目动物中的另一条社会性进化途径。以矮獾为代表,简述社会性獾类的生活。矮獾是多雄多雌的社群,平均约8个个体,但有时可达20多个个体<sup>[32]</sup>。社群包括一对占统治地位的主雄和主雌,通常是年龄最大的个体,是社群成员的双亲,只有它们有权力进行繁殖<sup>[33]</sup>。兽穴中的幼仔受到积极保护以免被侵害和干扰。全群成员共同哺育幼仔,当其它成体出去觅食时,至少有一只成体留在兽穴保护幼仔。成体带回昆虫给幼仔吃,并常常在更换兽穴时帮助护送幼仔。当幼仔长大能够随成体一起觅食时,成体仍挖掘出昆虫给幼仔吃,而且幼仔仍受到成体的保护,每天在觅食和活动时均有一个成体紧随着它们<sup>[34]</sup>。全群成员共同活动、觅食、栖息、防卫领域、防御天敌、互相帮助等。群体越大,则繁殖率越高,死亡率越低<sup>[32,33]</sup>。

然而,是什么压力促使集群呢?有人认为防御天敌是动物集群生活的主要原因之一<sup>[35]</sup>,而Rood<sup>[33]</sup>认为捕食是促使獾类集群的主要选择压力。小型昼行性以昆虫为食的獾类动物集成群,比单个体发觉天敌以及与天敌斗争的效率要高。因此捕食压力在獾类营群体生活的进化中起重要的推动作用。Rood<sup>[32]</sup>发现矮獾中,小社群的死亡率显著高于大社群,可能是因为小社群中的个体被捕食的概率高。矮獾还进化出几种反捕食的行为模式,例如警戒、发出刺耳的警告声,或社群成员团结一致、积极抵抗黑背胡狼等捕食者,驱逐天敌离开<sup>[32]</sup>。

**2.2 非洲獾类动物的社会性进化起源的推测** 獾类社会性进化的途径可能是通过配偶和家庭发展起来的。捕食压力有助于选择那些前一窝已长大的后代(亚成体)仍留在家族群中,帮助父母哺育下一窝幼仔的社群在自然界中繁荣发展。亚成体呆在父母身边虽可能繁殖受到压抑,但亲缘选择所得的利益超过推迟繁殖的代价,而且社会性生活能有效防御天敌,增强其自身在自然界中的生存适合度。一旦社群越来越大,就有压力迫使部分个体离开出生社群,而扩散至繁殖机会较多的其它社群中。

非洲獾类与犬科动物有一定的相似之处,即父母与已长大的子女之间能长期相容。但是,促使这两个科的动物形成社会性群体的选择压力是不同的。合作捕猎常常是导致犬科动物、非洲狮等大型食肉类动物营社会性生活的主要原因<sup>[3-7]</sup>。许多大型食肉类动物主要为捕食者或甚至仅是捕食者,因此捕食压力不可能是它们的社会性进化的主要因素。相反,獾类动物一生中受到各种捕食者的袭击,故捕食压力促进了獾类的社会性群体的进化。

另外,其它动物营筑的大量隐蔽所可能促进了非洲獾类的社会性的进化。这些隐蔽所为獾类的社群提供了适宜的藏身处,并可使整个社群共同栖居。例如,非洲草原上的獾类动物自己不挖掘兽穴而一般利用白蚁冢,白蚁冢非常大,可为20多只个体提供隐蔽所。而且这些通风的洞穴洞口刚好只容一个个体挤入,因此这些冢穴为躲避捕食者提供了理想的藏身之处<sup>[32]</sup>。

继中新世晚期和上新世草原的爆炸性辐射和扩展,促进了上新世大型有蹄动物的爆炸性辐射,这些有蹄动物集群栖于开阔草原的习性促进了一些大型食肉类动物形成了群体合作捕猎的社会性生活方式。同时,这些有蹄动物排出的粪便滋生了大量的昆虫,给小型、昼行性、以昆虫为食的非洲獾类提供了丰富的食物资源。个体之间对食物资源的竞争很小,彼此之间能长期相容,这就为獾类的社会性进化创造了前提条件。另外,捕食压力促使它们集成社会性群体以提高防御天敌和保护幼仔的成功率,从而推动社会性的进化。

### 3 小结

食肉目动物的社会性进化可能主要有两条途径:第一条途径是因为所捕食的猎物体型大、集群、活动性强且对捕食者的反抗性也强,并且栖息地域一般比较开阔,这就促使捕食者集群共同合作捕猎,以提高捕食成功率,减少捕食过程中的能量消耗和受伤的危险性。例如大部分犬类、非洲狮以合作捕猎为目的的社会性

的进化属这条途径。

食肉目中还有一些其它类群的动物进化出这种合作捕猎的社会性行为。例如,鼬科的水獺(*Lutra lutra*)、小爪水獺(*Aonyx cinerea*)、江獺(*Lutra perspicillata*)和青鼬(*Martes flavigula*)、灵猫科中的斑林狸(*Prionodon pardicolor*)、非洲的鬣狗(*Hyaeninae*)等动物<sup>[36-41]</sup>。据徐龙辉<sup>[36]</sup>报道,在小河溪边成年水獺常单独行猎或母獺带幼獺出猎,但在大湖泊或沿海地区,水獺常集群围捕鱼群。围捕到大鱼后,有的用牙咬,有的用前足拖,拾鱼上岸。然后继续入水围捕,捕杀大量鱼后才开始共同进食;它们对成群水禽的捕杀也往往如此。江獺也喜欢集群活动,渔民常在清晨和黄昏见到几头甚至十几头江獺在海上围猎海鱼。在江獺群活动的地方,若遇难獺发出呼叫声,群獺即闻声而到,尤其幼獺的哀叫,更能招来群獺进行营救。不少渔民反映,有猎犬追獺或因捕打江獺而招来群獺围攻,以至狗被咬死,人被咬伤。广东昆虫研究所捕获江獺的现场,也曾看到周围留下大大小小、杂乱无章的其它江獺的足迹,表现出惊恐、慌乱,而不是一惊而散<sup>[36]</sup>。这些都是社会性行为的表现。另外,盛和林等<sup>[40]</sup>描述的小爪水獺、胡锦涛<sup>[37-39]</sup>报道的青鼬和斑林狸以及王祖望等<sup>[41]</sup>描述的非洲鬣狗中也表现出与此类同的合作捕猎的社会性行为。

第二条进化途径可能是通过配偶和家族群发展起来的。主要捕食一些无脊椎动物和小型脊椎动物。它们所依赖的食物资源分布较均匀且数量丰富,个体间对食物的竞争很小,即使许多个体在一起也不影响彼此的觅食成效,这些都为营家族群的社会性进化提供了前提条件。尽管均匀分布且数量丰富的食物容易导致动物独居或成对生活在一起。但逐渐长大的亚成体要想从双亲的领域内扩散出去开辟新的领域,将受到其它领域内同种个体的排斥,扩散压力较大;同时亚成体即使扩散出去也将面临着强大的捕食压力和生存压力,它们防御天敌、保护自己的能力和又较弱。因此,幼体长大后先留在出生领域中与双亲一起生活并帮助父母哺育下一窝幼仔。这样形成了家族性的群体,这种家族群是形成较大社会性群体的基本单位。亚成体留在双亲身边虽可能繁殖受到压抑,但亲缘选择和自己生存适合度的提高所得的利益超过了繁殖压抑所付出的代价。而且集群有助于提高共同警戒御敌、哺育和保护幼仔的成效,减少捕食压力,从而提高整个社群在自然界中的生存适合度。这就促进了以家族群为基础的社会性的进化。例如獾科中的矮獾等以家族群为基础的社会性进化属这条途径。另外,食肉目中一些其

它的类群,如小熊猫<sup>[33-40]</sup> (*Ailurus fulgens*)、花面狸<sup>[40,41]</sup> (*Paguma larvata*)等也在家族群的基础上进化出社会性群体。

综上所述,我们推测食肉目动物的社会性主要起源于家族群,在此基础上加入一些其它社群迁入的非亲缘的个体,则使家族群进一步扩大。如果群体内全体成员共同合作捕猎、分享食物或警戒防御天敌、防卫领域、哺育和保护幼仔以及进行其它的社会性协作时,初步形成具有社会性的群体。社群内个体进一步分工合作,最终进化出社会性。

关于食肉目动物的社会性进化起源,虽然目前只是理论上的推测,但是探讨食肉目动物的社会性及其进化起源是一个令人感兴趣的问题。国外曾从20世纪70至80年代中期对一些犬科动物、非洲狮和非洲猿类等动物的社会性进行了较深入地工作,但随着全球经济的迅速发展,人类对野生动物的栖息地进行了掠夺式的开发、利用和破坏,大型野生动物的种群数量急剧减少,很多具有社会性的食肉目动物处于濒临灭绝的边缘,给研究食肉目动物社会性的工作带来了较大的困难。令人遗憾的是,国内虽然对食肉目做了较多的研究工作,但是涉及食肉目动物社会性生活方面的工作较少。因此,希望本文起一个抛砖引玉的作用,能引起国内学者对食肉目动物社会性研究的兴趣,以期促进此研究领域工作的深入开展。

## 参 考 文 献

- [ 1 ] Kleiman, D. C., J. Eisenberg. Comparisons of canid and felid social systems from an evolutionary perspective. *Anim. Behav.*, 1973, **21**: 637 ~ 659.
- [ 2 ] Macdonald, D. W. The ecology of carnivore social behavior. *Nature*, 1983, **301**: 379 ~ 384.
- [ 3 ] Davidar, E. R. E. Ecology and behavior of the dhole or Indian wild dog (*Cuon alpinus*). In: Fox, M. W. ed. *The Wild Canids*. New York: Van Nostrand Reinhold, 1975. 109 ~ 119.
- [ 4 ] Frame, L. H., G. W. Frame. Female African wild dogs emigrate. *Nature*, 1977, **263**: 227 ~ 229.
- [ 5 ] Frame, L. H., J. R. Malcolm, G. W. Frame *et al.* Social organization of African wild dogs (*Lycan acrus*) on the Serengeti Plain, Tanzania 1967 ~ 1978. *Z. Tierpsychol.*, 1980, **50**: 225 ~ 249.
- [ 6 ] Johnsingh, A. J. T. Reproductive and social behavior of the Dhole, *Cuon alpinus* (Canidae). *J. Zool. London*, 1982, **198**: 443 ~ 463.
- [ 7 ] Malcolm, J. R. Social organization and communal rearing of pups in African wild dogs (*Lycan pictus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 1979, **10**: 1 ~ 13.
- [ 8 ] Mech, L. D. *The Wolf: Ecology and Social Behavior of an Endangered Species*. New York: Natural History Press, 1970.
- [ 9 ] Peterson, R. O., J. D. Woolington, T. N. Bailey. Wolves of the Kenai Peninsula, Alaska. *Wildl. Monogr.*, 1984, **88**: 1 ~ 52.
- [ 10 ] Gittleman, J. L. *The Behavioral Ecology of Carnivores*. Ph. D. diss., University of Sussex, 1984.
- [ 11 ] Krunk, H. Functional aspects of social hunting in carnivores. In: G. Buerends, C. Beer, A. Manning ed. *Function and Evolution in Behavior*. Oxford: Oxford Univ. Press, 1975. 119 ~ 141.
- [ 12 ] Bekoff, M., T. J. Daniels, J. L. Gittleman. Life history patterns and the comparative social ecology of carnivores. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 1984, **15**: 191 ~ 232.
- [ 13 ] Bekoff, M., J. Diamond, J. B. Mitton. Life history patterns and sociality in canids: body size, reproduction and behavior. *Oecologia*, 1981, **50**: 386 ~ 390.
- [ 14 ] Moehlman, P. D. Jackal helpers and pup survival. *Nature*, 1979, **277**: 382 ~ 383.
- [ 15 ] Moehlman, P. D. Why do jackals help their parents? Reply to Montgometric. *Nature*, 1981, **189**: 824 ~ 825.
- [ 16 ] Moehlman, P. D. Sociocology of silver-backed and golden jackals (*Canis mesomelas*, *C. aureus*). In: J. F. Eisenberg, D. G. Kleiman ed. *Recent Advances in the Study of Mammalian Behavior*. Special Publication No. 7, Amer. Soc. of Mammalogists, 1983.
- [ 17 ] Lamprecht, J. The relationship between food competition and foraging group size in some larger carnivores. *Z. Tierpsychol.*, 1978, **46**: 337 ~ 343.
- [ 18 ] Betram, B. C. R. Social factors influencing reproduction in wild lions. *J. Zool.*, 1975, **177**: 463 ~ 482.
- [ 19 ] Packer, G., A. E. Pusey. Cooperation and competition within coalitions of male lions: kin selection or game theory? *Nature*, 1982, **296**: 740 ~ 742.
- [ 20 ] Schaller, G. B. *The Serengeti Lion*. Chicago: Univ. of Chicago Press, 1972.
- [ 21 ] Betram, B. C. R. Kin selection in lions and evolution. In: P. P. G. Bateson, R. A. Hinde ed. *Growing Points in Ethology*. London: Cambridge Univ. Press, 1976. 281 ~ 301.
- [ 22 ] Packer, C., L. Hestev, A. E. Pusey *et al.* Reproductive success of lions. In: T. H. Clutton Brock ed., *Reproductive Success*. Chicago: Univ. of Chicago Press, 1987.
- [ 23 ] Pusey, A. E., C. Packer. Dispersal and group fissions in lions. *Behavior*, 1987.
- [ 24 ] Eaton, R. L. Interference competition among carnivores: a

- model for the evolution of social behavior. *Carnivore*, 1979, 2: 9 ~ 16.
- [25] Caraco, T., L. L. Wolf. Ecological determinants of group size of foraging lions. *Amer. Nature*, 1975, 109: 343 ~ 352.
- [26] Packer, C., A. E. Pusey. Male takeovers and female reproductive parameters: a simulation of oestrous synchrony in lions (*Panthera leo*). *Anim. Behav.*, 1983, 31: 334 ~ 340.
- [27] Sunquist, M. E. The Social Organization of Tigers *Panthera tigris* in Royal Chitaman National Park, Nepal. Washington, D. C: Smithsonian Institution Press, 1981.
- [28] Emlen, S. T. The evolution of helping, I: an ecological restraints model. *Amer. Natur.*, 1982a, 119: 29 ~ 39.
- [29] Emlen, S. T. The evolution of helping, II: the role of behavioral conflict. *Amer. Natur.*, 1982b, 119: 40 ~ 53.
- [30] Rodoman, P. S. Inclusive fitness and group size with a reconsideration of group size in lions and wolves. *Amer. Natur.*, 1981, 118: 275 ~ 283.
- [31] Nellis, D., C. O. R. Everard. The Biology of the Mongoose in the Caribbean. Studies on the Fauna of Curacao and Other Caribbean Islands. 64. Utrecht. 1983.
- [32] Rood, J. P. The social system of the dwarf mongoose. In: J. F. Eisenberg, D. G. Kleiman ed. Recent Advances in the Study of Mammalian Behavior. Special Publication No. 7. Amer. Soc. of Mammologists, 1983.
- [33] Rood, J. P. Reproductive success in the dwarf mongoose. In: T. H. Clutton-Brock ed. Reproductive Success. Chicago: Univ. of Chicago Press, 1986.
- [34] Rood, J. P. Dwarf mongoose helpers at the den. *Z. Tierpsychol.*, 1978, 48: 277 ~ 287.
- [35] Triesman, M. Predation and the evolution of gregariousness, I: an economic model for predator-prey inner action. *Anim. Behav.*, 1975, 23: 801 ~ 825.
- [36] 徐龙辉. 水獭属. 见: 高耀亭等编著. 中国动物志·兽纲(第八卷). 食肉目. 北京: 科学出版社, 1987. 228 ~ 242.
- [37] 胡锦矗, 王西之主编. 四川资源动物志·兽类. 成都: 四川科技出版社, 1984.
- [38] 胡锦矗编著. 天府奇兽. 成都: 四川科技出版社, 1994. 1 ~ 124.
- [39] 胡锦矗编著. 兽类学(研究生用). 南充: 四川师范学院, 1998. 1 ~ 205.
- [40] 盛和林, 大泰司纪之, 陆厚基编著. 中国野生哺乳动物. 北京: 中国林业出版社, 1999. 1 ~ 297.
- [41] 王祖望, 蒋志刚, 冯祥建主编. 人与自然百科·人与动物. 沈阳: 辽宁人民出版社, 2000. 1 ~ 257.
- [42] 王应祥. 花面狸属. 见: 高耀亭等编著. 中国动物志·兽纲(第八卷). 食肉目. 北京: 科学出版社, 1987. 281 ~ 293.