

非人灵长类动物的警报叫声

赵迎春 苏彦捷 *

(北京大学心理学系, 北京, 100871)

摘要: 警报叫声是非人灵长类动物社会交往中的一种重要的通讯行为。本文从警报叫声系统及其作用、发展和影响因素入手, 综述了相关研究。根据叫声包含的信息, 警报叫声可以归纳为功能性参照系统和紧迫性参照系统。警报叫声使灵长类动物能够更好地躲避危险, 增加存活机率。各物种产生、理解和使用警报叫声的能力有其发展过程。天敌的捕食方式、个体差异和学习, 在不同层次上影响着警报叫声。川金丝猴警报叫声的初步研究发现不同性别、年龄个体的警报声所体现的危险程度不同。对更多物种进行更深入的研究将有助于了解非人灵长类警报叫声的全貌。

关键词: 非人灵长类; 警报叫声; 功能性参照; 紧迫性参照

中图分类号: Q958.1

文献标识码: A

文章编号: 1000 - 1050 (2005) 01 - 0081 - 05

Alarm Calls of Nonhuman Primates

ZHAO Yingchun SU Yanjie *

(Department of Psychology, Beijing University, Beijing, 100871)

Abstract: Alarm-calling behavior is important in the social communication of nonhuman primates. Based on related studies, the paper introduced two systems (functional reference system and urgency reference system) and alarming functions of the calls, and reviewed the developmental process of production, comprehension and usage of alarm calls. Meanwhile, the influential factors including predators' hunting techniques, individual differences and learning were discussed. In the preliminary study of Sichuan golden monkeys' alarm calls, it was found that different levels of dangerous information embedded in males, females, and infants' calls. Future researches on more species will help to understand more about alarm calls of nonhuman primates.

Key words: Nonhuman primates; Alarm calls; Functional reference; Urgency reference

在自然界中, 大部分动物都会面临天敌的威胁。而在进化的过程中, 某一物种想要存活下来, 必然要发展出一些应对和保护的策略。利用警报叫声就是其中一种方式。它是动物个体在遭遇危险或探测到天敌时发出的, 通常能够使接收个体产生惊吓或者逃离行为 (Hauser, 1996)。非人灵长类动物将发声行为作为一种重要的社会交往手段, 具有本物种独特的警报叫声是很普遍的现象 [如, 环尾狐猴 (*Lemur catta*) (Fischer and Hammerschmidt, 2001), 黑脸长尾猴 (*Cercopithecus aethiops*) (Seyfarth et al., 1980), 棉顶绒猴 (*Saguinus oedipus*) (Bauers and Snowdon, 1990), 叟猴 (*Macaca syl-*

vanus) (Pereira and Macedonia, 1991; Fischer and Hammerschmidt, 2002)]。而这些叫声具有哪些特征和作用, 它们的发展过程如何, 有哪些因素可以影响到它们? 现简要综述如下。

1 两种警报叫声系统

大多数动物的警报叫声都可被归入两类系统: 功能性参照系统 (Functional reference system) 和紧迫性参照系统 (Urgency reference system)。功能性参照系统的警报叫声中通常包含着物种天敌类型的信息, 因此当某一物种存在一种以上的天敌时, 该物种就可能有多种警报叫声。这些警报叫声不但具有不同的声学结构, 还能引起其它动物个体特定的逃

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30170131, 30370201)

作者简介: 赵迎春 (1980 -), 女, 硕士研究生, 主要从事比较心理学研究。

收稿日期: 2004 - 02 - 19; 修回日期: 2004 - 04 - 15

*通讯作者, correspondence author, E-mail: yjsu@pku.edu.cn

离行为 (Seyfarth *et al.*, 1980; Zuberbühler *et al.*, 1997)。就非人灵长类动物来说, Seyfarth 等 (1980) 和 Hauser (1989) 最早研究了黑脸长尾猴的警报叫声。针对它们的 3 种天敌——豹 (*Panthera pardus*)、蛇和鹰 (*Stephanoaetus coronatur*), 生活在东非的黑脸长尾猴可以发出 3 种在声学结构上有显著差异的警报叫声, 其它个体可据此作出适当的逃避反应。具体来讲, 黑脸长尾猴听到对豹的警报声后, 会立刻爬到树上躲藏; 听到对蛇的警报声后, 会直起身子, 不断查看周围地面; 而听到对鹰的警报声后, 地面的会立刻钻进灌木丛, 在树上的则立刻爬下来, 躲在树底下。随后研究者相继发现另外一些灵长类动物也存在功能性参照的警报叫声系统。比如, 环尾狐猴在猛禽和猛兽出现时会发出不同的警报声 (Pereira and Macedonia, 1991)。叟猴会对环境中出现的狗、蛇和秃鹰发出不同的警报叫声 (Fischer and Hammerschmidt, 2001, 2002)。棉顶绒猴有两种不同的警报尖叫: 由看到的危险信号引起的 A 型尖叫声, 通常会使动物个体立刻聚集在一起; 由听到的危险信号引起的 E 型尖叫声, 通常会使动物个体立刻停止正在进行的活动, 四处观察 (Bauers and Snowdon, 1990; Castro and Snowdon, 2000)。

相对于功能性参照系统在灵长类动物警报叫声中的体现, 紧迫性参照系统却多在非灵长类动物, 比如, 黄腹旱獭 (*Marmota flaviventris*) (Bauers and Snowdon, 1990); 加州黄鼠 (*Spermophilus beecheyi beecheyi*) (Swaigood *et al.*, 1999)。这类警报叫声不包含天敌类型的信息, 而是包含着发声个体所感受到的危险程度, 即紧迫性的信息。随着紧迫程度的不同, 动物个体发出警报叫声的声学结构会有连续性的变化 (Blumstein and Steinmetz, 1999; Zuberbühler, 2000)。正是由于这种连续性的变化只和发声个体的主观感受和唤醒水平有关, 才使得听到叫声的动物个体很难直接判断危险的来源, 并作出特异化的逃避行为。因此紧迫性参照的警报叫声通常引起接收者较为单一的行为。但也有少数灵长类动物的警报叫声属于这种系统。Fichtel 和 Kappeler (2002) 发现在马达加斯加东部生活的领狐猴 (*Varecia variegata*) 警报叫声的声学结构与发声个体的情绪状态紧密相关。而 Fischer 等 (2001) 发现, 非洲豚尾狒狒 (*Papio ursinus*) 在发现猎豹

(*Acinonyx jubatus*)、狮子 (*Panthera leo*)、土狼 (*Proteles cristatus*) 和野狗等地面的天敌时, 发出的警报叫声是相同的; 而它们在水边探测到鳄鱼时, 所发出的警报叫声与前者在声学结构上只有稍许不同。虽然某些声学参数的差异是显著的 (比如, 第一共振峰的峰值), 但是由于它们平常发出的叫声中还存在着这两种声音的过渡形式, 总的来说这两类叫声的差异是非常小的。Fischer 等 (2001) 还认为, 在自然状态下, 豚尾狒狒不但依据叫声的不同特点, 更重要的是根据当时的具体情境和环境中的线索作出反应。但是这种说法还待进一步证明。

现在有一些研究结果对这种绝对两分的系统提出了质疑。Manser 等 (2002) 就认为动物的警报叫声既能够具有功能参照性, 同时又能够表示危险的程度, 如灰沼狸 (*Suricata suricatta*) 的 3 种警报叫声不但能提供危险类型的信息, 还包含着事件紧迫性信息。灵长类物种中也有类似情况。Fichtel 和 Kappeler (2002) 发现, 褐美狐猴 (*Eulemur fulvus rufus*) 和维氏冕狐猴 (*Propithecus verreauxi verreauxi*) 会对空中和陆地的天敌发出不同的警报叫声; 对来自空中天敌的警报叫声是特异性的, 具有功能性参照, 也就是其它个体可以从这些叫声包含的信息来判断空中出现了哪种天敌; 而它们对陆地上天敌的警报叫声却不包含天敌类型的信息, 只是反映了一种紧迫程度和动物个体的唤醒水平; 因为在没有天敌出现的其它情境中 (如与同伴打斗), 也伴随着高度唤醒的情绪状态, 它们也会发出同样的叫声。显然, 这两种狐猴的警报叫声也不能简单地归入上述两种系统中。他们认为之所以会出现这种情况, 是因为两种狐猴在进化阶梯上处于夜行动物向昼行动物转化的阶段; 一方面夜行动物的警报声是不需要包含天敌类型的信息, 另一方面狐猴在白天活动时受到猛禽的威胁更大, 进化的不平衡性使得两种狐猴具有了这种混合型的警报叫声系统。

2 警报叫声的作用

从根本上来说, 警报叫声是非人灵长类物种所使用的一种信号。而根据叫声发出者与接收者的关系不同, 我们可以认为它的作用主要有两类: 物种内的交流信号和物种之间的通讯信号。作为物种内交流信号, 动物个体发出警报叫声的目的是提醒同类的其它个体周围存在着危险, 并且提供有关天敌的类型、所在位置等有关信息 (Fichtel and Kappel-

er, 2002)。具体来讲, 警报叫声能给发声个体带来 3 个好处: 一是直接引起其它个体躲避天敌的行为; 二是间接提高与其具有亲缘关系个体的存活率; 三是帮助社会经验缺乏的后代掌握有关天敌的知识 (Zuberbühler *et al.*, 1999)。因此, 在天敌出现时, 虽然发出警报叫声可能使动物个体本身受到更大的威胁, 但对整个种群而言, 这样的行为还是很有价值的。

作为物种之间的通讯信号, 警报叫声按照接收对象的不同, 又可以分为两种情况: 一种是作为居住在同一地区、具有相同天敌的不同物种之间的交流, 即某些灵长类物种能够通过理解其它物种的警报叫声, 作出相应的逃避反应, 从而减少危险, 增加生存机会。Zuberbühler 等 (1997, 2001) 发现, 西非森林中的黛安娜长尾猴 (*Cercopithecus diana diana*) 和坎贝尔长尾猴 (*Cercopithecus campbelli*) 在日常生活中常会遇到共同的天敌——鹰 (*Stephanoaetus coronatus*) 和豹 (*Panthera pardus*), 它们针对这两种天敌发出各自的警报叫声。黛安娜长尾猴发出的警报声不但能够引起同类的逃避反应, 还能引发坎贝尔长尾猴的发声行为, 当黛安娜长尾猴发出对鹰的警报声时, 坎贝尔长尾猴也会发出对鹰的警报叫声; 同样, 黛安娜长尾猴对豹的警报声也能够引起坎贝尔长尾猴发出对豹的警报叫声。Zuberbühler (2002) 还发现坎贝尔长尾猴的警报叫声也能使黛安娜长尾猴发出相应的本物种的警报叫声。Ramakrishnan 和 Coss (2000) 通过自然观察也发现韦氏冕狐猴的警报声对环尾狐猴也能起到报警的作用, 印度的戴帽猴 (*Macaca radiata*) 除了能够利用生活在同一地区的两种叶猴——黑乌叶猴 (*Trachypithecus johnii*) 和长尾叶猴 (*Semnopithecus entellus*) 的警报叫声以外, 甚至还能利用一种非灵长类动物——水鹿 (*Cervus unicolor*) 的警报声。不过, 目前还没有证据表明发出警报叫声的动物个体是有目的地作出有利于其它物种的行为, 很可能只是接收者形成“条件反射”的结果。

警报叫声还是一种捕食者与被捕食者之间的通讯信号, 此时它能够起到阻止天敌捕食的作用。前面已提过, 黛安娜长尾猴针对鹰和豹有两种警报叫声。在观察中发现, 当动物个体发现天敌, 发出警报叫声的同时, 还有小心地靠近天敌的行为。因此 Zuberbühler 等 (1997) 假设, 这些警报叫声除了作

为警告同类个体的信号, 还可以是对天敌的探测信号。为了验证这一假设, 他们回放了鹰和豹的典型叫声, 结果发现黛安娜长尾猴在听到这些叫声后能发出警报声, 并且有显著地向隐藏好的音箱靠近的行为。在此基础上, Zuberbühler 等 (1999) 进一步证实了另外 5 种灵长类动物 (西部红疣猴, *Colobus badius*; 西部黑白疣猴, *Colobus polykomos*; 小白鼻长尾猴, *Cercopithecus petaurista*; 坎贝尔长尾猴, *Cercopithecus campbelli*; 白领白脸猴, *Cercocebus atys*) 在发现猎豹时都有与黛安娜长尾猴相似的行动。另外, 通过对豹的追踪观察, 他们还发现将被捕食的灵长类动物发现豹的藏匿之处, 并发出警报叫声后, 大多数豹都会放弃捕食行动, 快速地离开。这种现象进一步证明警报叫声可能对天敌有“警告”作用。

3 警报叫声的发展

同其它的发声研究一样, 有关动物警报叫声发展的研究通常也包括 3 个方面: 声音的产生, 即动物个体能够发出物种特有的警报声; 声音的使用, 即个体在特定的情境下发出适宜的警报声; 对声音的理解, 即个体在其它个体发出警报声时能作出正确的反应。到目前为止, 只有少数研究是专门针对非人灵长类动物展开的, 涉及物种包括黑脸长尾猴 (Seyfarth *et al.*, 1980, 1986; Hauser, 1989)、豚尾狒狒 (Fischer *et al.*, 2000) 和棉顶绒猴 (Cstro and Snowden, 2000)。

Seyfarth 和 Cheney 等 (1980, 1986) 对黑脸长尾猴的警报叫声的发展过程进行了系统的研究; 他们在 1980~1983 年收集了大量 0~4 岁黑脸长尾猴的叫声, 详细记录了叫声发出的时间和情境, 并将自然观察与回放实验的结果相结合, 总结出了黑脸长尾猴警报叫声的发展规律。一般在出生的头 2 个月, 黑脸长尾猴几乎不会发出任何类型的警报叫声。到 5 个半月, 幼猴对鹳鸟发出的警报声与成年个体对鹰的警报声就具有相似的声学结构了, 而且还能引起附近的其它个体作出逃避鹰的典型行为——抬头看。Hauser (1989) 也发现黑脸长尾猴出生 3 个月左右就可以发出 3 种不同的警报声, 表明幼猴很小就已形成与成年个体类似的警报叫声了。

但是黑脸长尾猴对警报叫声的理解和正确使用的能力并不是与生俱来的, 而是逐步发展出来的。先看看作为叫声接收者, 黑脸长尾猴理解警报叫声

的情况。Seyfarth 和 Cheney (1986) 将幼猴听到警报叫声后的反应分为 3 种类型：跑向母亲、错误的躲避反应（听到对老鹰的警报声后却爬上树，听到对豹的警报声后钻进灌木丛中）和正确的躲避反应。结果发现，3~4 个月的幼猴，无论听到什么声音，多是直接跑向母亲，几乎没有其它的躲避反应；4~6 个月，幼年个体跑向母亲的行为逐渐减少，但出现较多的错误躲避反应；6~7 个月，长尾猴在听到警报叫声后几乎不再跑向母亲，而且它们的躲避行为反应与成年个体越来越相似，出现错误的情况大大减少。

作为叫声发出者，黑脸长尾猴正确报警的能力也有着发展的过程。成年个体能够针对不同的天敌发出特定的警报声，而幼猴和亚成年猴却对很多物种都发出警报，甚至包括鸽子和疣猪等对它们毫无威胁的动物。但引起叫声的刺激和警报叫声的类型之间是有一定关系的：幼猴主要针对陆地上的哺乳动物发出对豹的警报声，针对空中物体发出对鹰的警报声，而对蛇形物体发出对蛇的警报叫声 (Seyfarth *et al.*, 1980, 1986)。

相对于黑脸长尾猴，人们对豚尾狒狒和棉顶绒猴警报叫声的发展研究不很全面。Fischer 等 (2000) 采用豚尾狒狒的 4 种叫声：典型的联系叫声、过渡形式的联系叫声、过渡形式的警报叫声和典型的警报叫声作为回放材料，发现这 4 种叫声在声学参数上是连续变化的，所包含的紧迫性是逐渐增加的。豚尾狒狒在 6 个月时开始区分典型的警报叫声与联系叫声，9 个月时对 4 种叫声的反应强度与叫声的紧迫性一致，到成年时，则只对典型的警报叫声作出反应，而忽略另外 3 种叫声；由此看出豚尾狒狒识别警报叫声的能力是逐步发展出来的。Castro 和 Snowden (2000) 发现，棉顶绒猴在 4~5 个月时就能发出与成年个体类似的两种警报叫声，但此时它们还不具备正确使用的能力，在没有危险信息出现的时候也可能发出警报叫声。

总的来说，同一物种的警报叫声在 3 个方面的发展是不同步的。幼年动物个体虽然可能在出生后的几个月就能发出与成年个体类似的警报叫声，但其理解和正确使用这类叫声的能力还有待发展，因此在研究某物种的警报叫声时，应该根据研究目的选择不同年龄段的动物个体，在解释某些实验结果时，也应该考虑到年龄因素。

4 影响警报叫声的因素

从群体水平上看，天敌的捕食方式是影响灵长类物种警报叫声的主要原因 (Zuberbühler *et al.*, 1999)。由于不同的天敌在捕猎时可能会采取不同的行动，被捕食者只有相应地采用不同的躲避策略，才能保全自己。而警报叫声作为一种指示躲避行为的信号，必然也应该随之变化。Cheney 和 Seyfarth (1990) 及 Fischer 等 (2001) 认为，同时存在空中和地面的天敌是灵长类动物建立功能参照性警报叫声系统的关键因素，因为它们需要截然不同的逃离方式。所以那些遭遇不同类型天敌的物种往往具有多种警报叫声，如黑脸长尾猴、黛安娜长尾猴等；而豚尾狒狒在躲避它们的两类天敌——猛兽和鳄鱼时，所采用的逃避方式却无质的不同。

从个体水平上讲，性别差异和年龄差异不但可以影响灵长类个体发出警报叫声的特征，还可能影响个体对警报叫声的使用和理解。比如，成年雄性黛安娜长尾猴发出的警报叫声为响亮而平稳的怒吼声，而成年雌性、亚成年个体和幼猴发出的叫声更加尖利、杂乱。在发现天敌时，第一声警报通常由成年雄性发出。由于许多刺激都可能引发未成年猴的警报叫声，因此它们的警报声引起其它个体的反应强度较小 (Zuberbühler *et al.*, 1997)。在对川金丝猴 (*Rhinopithecus roxellana*) 警报叫声的研究中 (陈玢, 2002) 也发现，成年雄性发出的警报声最易引起其它个体的逃跑行为，其次是成年雌性的警报声，而幼猴警报几乎不引起逃跑行为。在理解警报叫声时，未成年动物个体更容易作出错误的反应 (Seyfarth and cheney, 1986)。而在天敌出现时，群体中高等级个体通常比低等级个体更早发出警报叫声 (Hauser, 1996)。

学习是影响灵长类动物警报叫声的重要因素，它可以在群体和个体水平上都起作用。对某个灵长类群体来讲，学习最突出的作用体现在对其它同域的动物的警报叫声的识别。比如印度戴帽猴，能利用其它 3 种动物的警报叫声来逃避天敌。但这种能力并不是所有戴帽猴群体都具有的，在那 3 种动物不经常出现的地区，它们的警报声并不会引起那里的戴帽猴明显的反应。显然，在不断的经验积累中，戴帽猴逐渐学会将同域动物的警报叫声与本物

陈玢. 川金丝猴的发声通讯. 北京大学心理系基础心理学硕士论文, 2002.

种的警报叫声等同起来 (Ramakrishnan and Coss, 2000)。而学习更是促进了灵长类个体警报叫声的发展。Hauser (1989) 发现, 在一个发声频率高的群体中生活的小黑脸长尾猴, 比低发声频率群体中的小猴更早地发出叫声。而在 Seyfarth 和 Cheney (1986) 的研究中, 幼年长尾猴如果观察成年个体的表现, 就更容易对回放的警报叫声做出正确的反应。

人们对于非人灵长类动物的警报叫声虽然有了一定的了解, 但从整体上看, 对不同物种的研究深度是不同的, 而且多数研究还停留在发现规律的阶段, 很少进行理论上的探讨。因此, 如果想对非人灵长类动物的警报叫声有清晰而全面的了解, 还需要对更多的物种进行深入而广泛的研究, 这也是构建关于警报叫声的理论模型的重要基础。

参考文献:

- Bauers K, Snowdon C T. 1990. Discrimination of chirp vocalizations in the cottontop tamarin. *American Journal of Primatology*, **21** (1): 53 - 60.
- Blumstein D T, Steinmetz J. 1999. Alarm calling in three species of marmosets. *Behaviour*, **136** (6): 731 - 757.
- Castro N A, Snowdon C T. 2000. Development of vocal responses in infant cottontop tamarins. *Behaviour*, **137** (5): 629 - 646.
- Cheney D L, Seyfarth R M. 1990. How monkeys see the world: inside the mind of another species. Chicago: University of Chicago Press, 102 - 113.
- Fichtel C, Kappeler P M. 2002. Anti-predator behavior of group-living Malagasy primates: mixed evidence for a referential alarm call system. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **51** (3): 262 - 275.
- Fischer J, Cheney D L, Seyfarth R M. 2000. Development of infant baboons' responses to graded bark variants. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences*, **267** (1459): 2317 - 2321.
- Fischer J, Hammerschmidt K. 2001. Functional referents and acoustic similarity revisited: the case of Barbary macaque alarm calls. *Animal Cognition*, **4** (1): 29 - 35.
- Fischer J, Metz M, Cheney D L, Seyfarth R M. 2001. Baboon responses to graded bark variants. *Animal Behavior*, **61** (5): 925 - 931.
- Fischer J, Hammerschmidt K. 2002. An overview of the Barbary Macaque, *Macaca sylvanus*, vocal repertoire. *Folia Primatologica*, **73** (1): 32 - 45.
- Hauser M D. 1989. Ontogenetic changes in the comprehension and production of vervet monkey (*Cercopithecus aethiops*) vocalizations. *Journal of Comparative Psychology*, **103** (2): 149 - 158.
- Hauser M D. 1996. The Evolution of Communication. Cambridge: Bradford/MIT Press.
- Manser M B, Seyfarth R M, Cheney D L. 2002. Suricate alarm calls signal predator class and urgency. *Trends in Cognitive Sciences*, **6** (2): 55 - 57.
- Pereira M E, Macedonia J M. 1991. Ringtailed lemur anti-predator calls denote predator class: not response urgency. *Animal Behavior*, **41** (3): 543 - 544.
- Ramakrishnan U, Coss R G. 2000. Recognition of heterospecific alarm vocalizations by Bonnet Macaques (*Macaca radiata*). *Journal of Comparative Psychology*, **114** (1): 3 - 12.
- Seyfarth R M, Cheney D L, Marler P. 1980. Vervet monkey alarm calls: semantic communications in a free-ranging primate. *Animal Behavior*, **28** (4): 1070 - 1094.
- Seyfarth R M, Cheney D L. 1986. Vocal development in vervet monkeys. *Animal Behavior*, **34** (6): 1640 - 1658.
- Swaigood R R, Owings D H, Rowe M P. 1999. Conflict and assessment in a predator-prey system: ground squirrels versus rattlesnakes. *Animal Behavior*, **57** (5): 1033 - 1044.
- Zuberbühler K, No R, Seyfarth R M. 1997. Diana monkey long-distance calls: messages for conspecifics and predators. *Animal Behavior*, **53** (3): 589 - 604.
- Zuberbühler K, Jenny D, Bshary R. 1999. The predator deterrence function of primate alarm calls. *Ethology*, **105** (6): 477 - 490.
- Zuberbühler K. 2000. Referential labeling in Diana monkeys. *Animal Behavior*, **59** (5): 917 - 927.
- Zuberbühler K. 2001. Predator-specific alarm calls in Campbell's guenons. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **50** (5): 414 - 422.
- Zuberbühler K. 2002. A syntactic rules in forest monkey communication. *Animal Behavior*, **63** (2): 293 - 299.