



动物的行为

〔美〕 V. G. 德西尔 E. 斯坦拉 著

上海科学技术出版社

动物的行为

（第三版）

上海科学技术出版社

动 物 的 行 为

[美] V. G. 德西尔, E. 斯坦拉 著

張 宗 炳 譯

上海科学技术出版社

內 容 提 要

本书从神經生理学的角度来闡明动物的各种不同的行为——由定型式的反射,到最复杂的学习能力和思維能力。全书分为两部分。第一部分叙述这些行为的形态基础,亦即动物的神經系統由最简单的应激性的原生质到最复杂的人的大脑。第二部分叙述行为的生理基础,亦即从神經的作用机制來說明动物的行为:具有簡單的神經系統的动物只有簡單的行为,而具有大脑等复杂神經系統的动物,就可能产生复杂的行为。

可供大专学校生物系学生、中学师生、生物学爱好者閱讀。

《FOUNDATIONS OF MODERN BIOLOGY SERIES》

ANIMAL BEHAVIOR

V. G. Dethier, Eliot Stellar

Prentice-Hall, Inc. 1962

动 物 的 行 为

張 宗 炳 譯

上海科学技术出版社出版 (上海瑞金二路 450 号)

上海市书刊出版业营业許可証出 093 号

商务印书館上海厂印刷 新华书店上海发行所发行

开本 850×1156 1/32 印张 3 20/32 排版字数 93,000

1966 年 1 月第 1 版 1966 年 1 月第 1 次印刷

印数 1—2,600

統一书号 13119·698 定价 (科六) 0.50 元

目 录

1	緒論	1
2	应激性与傳导	4
	非細胞的傳导系統	4
	多細胞的傳导系統	7
	神經元	8
	神經冲勁	9
	突触	11
	感受器	12
3	簡單的神經系統	14
	神經网及輻射神經系統	14
	水母的中央集中	17
	行为的各种类型	18
4	复杂的神經系統	22
	海參的神經系統	22
	海星的神經系統	23
	海星的行为	24
	总结	25
5	兩側对称的神經系統	27
	神經节	31
	有簡單神經节的无脊椎动物的行为	35

头部集中与控制的統治体系	37
整合作用和部化作用	38
头足綱軟體动物(烏鰂和章魚)	39
昆虫	41

6 脊椎动物的神經系統	46
脊髓	48
脑	53
脊椎动物神經系統的机能組織	59
总结	61

7 定型的行为	63
趋性	65
反射	69
本能行为	70
有动机的行为	75
总结	79

8 学习	81
仿随学习	82
习惯化	82
經典的条件反射	83
手段性的条件反射	87
“尝试与錯誤”的学习	89
学习的系統发生	90
学习的神經机制	95
总结	100

9 复杂的过程	102
推理	102
动物脑的功能	108
人脑的功能	109
总结	111



緒 論

沒有一種動物真正單獨地生活。每一個動物在它一生的某些時期總會與別的動物發生接觸。最孤獨的動物信天翁，它一生的大部分時間是在遠離大陸的海洋中生活的，但是，它也定期回到同類的群中來繁殖。甚至那些能夠單獨生殖的動物，如進行分裂生殖的變形蟲，出芽生殖的水螅，雌雄同體的蝸牛，孤雌生殖的蚜蟲，也不是孤獨地生活的。它們與那些成為它們食物的動物，以及捕食它們或寄生在它們身上或體內的動物都有接觸。

因此，極少動物是單獨生活的。有些動物是由于環境條件的變動，例如溪流中一塊遮蔭的石頭，森林中一塊腐爛的木頭，沙漠中一個水穴，草原上一個動物屍體，而被誘集到一處，成為暫時的、流動性的集體。有些動物聚集成為共同生活的群體，例如魚群和鳥群；有些聚集成為高度有組織的群體，例如蜜蜂和螞蟥；又有一些動物個體是如此緊密地聯繫着，以致不能把個體與群體區分開來，例如珊瑚。

不論動物間的聯繫如何緊密，它們間的關係與非生物間的集合體（例如分子）是十分不同的。雖然一群棕鳥的運動，或是一個蟻冢被毀時一群螞蟥的運動，或許可以應用與分子的布朗運動的描述相同的數學術語來分析，但是這兩者基本上是不同的，而其差異也不僅是複雜程度的不同。動物的行動是為了維持動物的生活，使它們能夠繁殖。因此，一個動物或一個種能否繼續存在，決定於這個個體的行動的有效性。而對分子來說，情況就不是如此。

动物彼此之间的这种有目的性的行动或“定向性”的行动，就是动物行为的一个特点。

动物的生存还决定于它能够对非生命的环境维持着适合的关系。麻雀在寒冷的时候就扩展它的羽毛，蝗虫在太阳下晒得热的时候就把身体的体轴对着阳光，蝙蝠到了冬天就冬眠，而燕子却飞向南方去了。动物与环境保持适应关系也是动物的行为。

我们说动物与它生存的环境，不论是生物环境或非生物环境，能维持着适应关系，这实际上意味着一个动物能随着环境的改变而改变它的反应。这些反应，我们就称之为行为。它们并不是被动的，而是“定向性”的，也就是说，这些行动将促使动物生存下去；同时，这些行动又是可逆性的。当一株橡树在大风中吹弯摆动时，这是完全被动的。一枝寄生性植物，例如菟丝子，生出一根藤，绕在它的寄主植物上，它是通过它的生长运动这样做的，而这种运动是不可逆的。相反地，动物的行为既是主动的，又是可逆的。

对于刺激能产生反应的能力，称为应激性，这是生物的一个基本特征。不危及动物生存的反应在长时期中被保留下来，其他的却消失了。在动物的长期发展史中，随着细胞组成为组织，组织组成为器官，器官组成为整个有机体，在每个细胞、组织及器官中所发生的改变的适合性，不能单单从它本身的单位来衡量，而要从它对于整体的生存的需要来衡量。产生不适合反应的细胞被淘汰了，同样地，有缺陷的组织或器官也被淘汰了。总之，反应性的进化历程，不断地被整个个体在环境中生存需要的影响所塑造。因为没有一种动物能够完全脱离遗传的影响，所以它的行为必然与它的进化史有密切的关联。

单细胞构型成为多细胞构型的改变，使得动物能够增大体积。随着多细胞构型的发生，就更加需要协调；随着体积的增大，在动物体内就更加需要信息传导。为了满足这些需要，多细胞动物的某些细胞就特化，以加强应激性，并加强应激性改变在动物体内的迅速传导。随着进一步的特化，这些细胞就组织起来而有了分工——测知环境（动物内部和动物外部）的改变，传导信息，整合信息

以及引起反应。这些細胞組成了神經系統，这就是行为的基础。由此可见，动物的行为主要是它的神經系統的能力的一种表现。

因此，对动物行为的研究，就是对神經系統的潜在能力的分析。注意，我們这里說的是神經系統的“能力”，而不是它的“生理”，因为我們要强调：神經系統影响整个动物或动物的一个器官系統，并控制动物改变它們与环境的关系。神經系統并不在真空中起作用。它受到长期进化过程中所留下的一些局限性和偏倚性的影响，受到个体生长发育的特殊阶段的影响，受到它本身重复活动所形成的改变的影响，还受到内部和外部环境改变的影响。最后，它的行动又轉变为它本身之外的某些效应。

神經系統的主要功能就是通过肌肉的收縮及腺的分泌，来控制能量的释放；它也控制其他类型的能量释放，如光能（螢火虫）和电能（电鰻）。在这些效应中，肌肉运动无疑是最重要、最普遍的。在复杂的肌肉系統发生之前，錯綜的行为是不可能的，甚至在神經系統已具有产生这种行为的潜能时，也是不可能的。肌肉能量的控制不只是涉及收縮机制的有效性。不同肌肉的收縮必須配合起来，这样，它們的动作才能“服务于”动物的需要。否則，就是能量的无意义的消耗。肌肉运动的复杂性，在頻率、順序关系、收縮時間和强度、活动的总模式、对于其他运动的影响、引起收縮的条件、以及对于先前影响的反应等等方面，都有很大的差异。

为了了解动物的行为，我們必須首先研究神經系統的某些方面。我們必須研究它在記錄环境中的改变、在“估計”这些信息、以及在調节各种肌肉活动中所起的作用。这些肌肉活动是为了最好地使动物作節約的动作。但是，我們的研究并不止于神經系統，因为我們將发现，当神經系統激动和控制肌肉、腺及其他反应器时，也間接地使自己受到影响。例如，当部分的神經系統引起一个肌肉收縮时，这个肌肉的动作可能刺激另一些神經，而这些神經又可能終止原来的动作。因此，我們的研究将延伸到其他系統——腺和肌肉，因为正是这些系統的相互作用才产生了行为。

应激性与傳导

从原生质的应激性到認識的发生，是一个需要亿万年的发展过程。这个发展过程与神經系統的进化密切关联。当然，最原始的动物是沒有神經系統的。生物物质的分离小块，可能有一般的、相同的应激性。当一个刺激在一点上引起一个改变时，这个改变无疑地也刺激邻近的部位；于是一个兴奋波由这一点向各方面傳开，正如一池靜水中落入一粒石子引起漣漪一样。

經過了很长一段时期，应激性这一特性逐渐趋向局部化、通道化，并且精炼了。于是，动物就不再是全身具有同样的应激性了。兴奋的傳导加快了，并且有特殊的通路来傳导。这种改进的优点是显而易見的，否則这个动物就会成为一个永远在起反应的东西，缺少应变性和精密的区别性。在进化过程中，应激性向着两个广闊的方面在改进着：一方面是在一个胞膜所包围的范围内，在亚細胞水平上的精密化；另一方面是在細胞水平上的改进，并发展形成了一个多細胞的結構。

非細胞的傳导系統

在現在的原生动物中，結構的复杂性存在着很大的差异：从相对地沒有分化的原生质块（如变形虫）到有精密的細胞器官系統的类型（纤毛虫类，如草履虫）。纤毛虫中的原生质具有專門測知外界环境的改变的部分，把兴奋傳导到身体各部去的部分，以及产生有限的局部反应的部分。这些特化部分包括有感觉毛、光感受器、

游泳的纤毛、纤毛愈合成的棘毛（爬行之用）、捕食的器官、固着的器官、刺絲泡（微小的泡状结构，一般认为有粘着捕获物的作用）、收缩性纤维（肌纤维，有的甚至是有横纹的），以及另一些被认为具有传导功能的纤维。

图1的试验，可用

来证明这些纤维的功能是传导联系。

我们还不完全了解这些相当精密的系统的作用，但是，在这些动物中，应激性实在是一个单个结构的一部分。这些结构的天生的亲密性限制着这种机制的复杂性和它的工作范围，特别是限制着它的潜在能力。

但是，非细胞系统显然是可以满足动物对食物、保护和生殖的根本需要的。为了满足这些需要，动物一定要能够行动，能够测知环境的情况。而所有这些机能可以由相对不分化的原生质（例如变形虫）来完成。变形虫所能感知的世界，似乎只分为食物的和非食物的。几乎所有非食物的刺激都引起退缩反应；而食物（及少数化合物）引起取食反应。但是，变形虫如何取食，这决定于食物的种类，食物如何活动，以及变形虫本身是处在饱食状态还是饥饿状态。变形虫几乎不表现任何其他行为。这些似乎就是未分化的原生质在行为方面的局限性。

随着细胞内小器官的发生，就产生了较为复杂的反应。纤毛、鞭毛、收缩性纤维（肌纤维）及特化的感觉部位等等，比起一个“全都做”的伪足来，就能有更多类型的行为。例如，绿眼虫有向光的

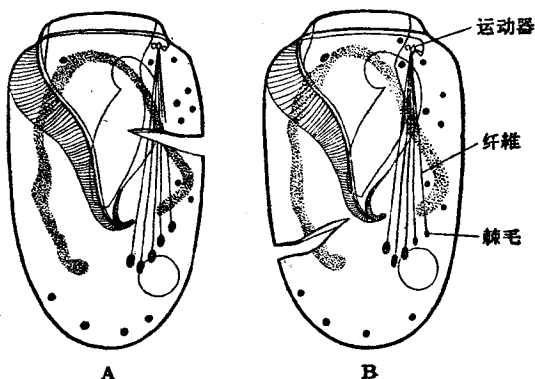


图1 证明纤毛虫身上的纤维有传导功能的实验

A. 在一种纤毛虫的上部切断一处，正好使得纤维也被切断（注意这些纤维是在运动器及棘毛之间的），运动就失去了调节；B. 假如切断处不在这些纤维上，那么运动就不会受到影响

定向运动，这是因为它有一个感光的眼点，以及一个不透明的斑，叫做眼斑。我們用阴影盖过眼点，就能证明它对光线确实是敏感的。眼虫能够作定向运动，而不是随机运动，就是因为它在水中旋轉运动时，它的眼点一会儿被眼斑遮住，一会儿又見到光，这样，通过光与黑暗的光强度比較，它就能够确定方位。原生动物一般不能作定向运动。对于原生动物，刺激只引起运动，而运动的方向与刺激的方位没有关系。在多数鞭毛虫和纤毛虫中，任何一个不利的刺激都会使动物退縮，把身体轉到一边，然后再向前运动。草履虫的躲避反应就是这种典型的定型行为，这种行为既沒有个性，也沒有創造性。

虽然原生动物只显示出有限数目的反应，但是非細胞的結構体型确实允許有許多不同的动作。例如，我們可以看一下不同种类之間的差別。某些纤毛虫只是以單調的、随机的方式游泳；而另一些却显示出有复杂的探索行为。例如，有一种刺纤毛虫，它生活在一种水草（浮萍）叶子的細胞內，在这里，它分裂成为两个个体。一个个体从細胞的小孔伸出它的前端来取食，而另一个（游泳体）在早期的大部分時間中在細胞內游蕩，最后把它的同伴推开一边，而由細胞的小孔中钻出来。假如它碰到許多同样的水草，它就在叶子上爬来爬去，最后钻入到一个空的細胞中。但是，假如它一下子不能碰到这种水草，那么，这个游泳体就长途游泳，一直到它找到水草为止。

有柄的原生动物，如喇叭虫和钟形虫，表现出更复杂的行为。对于一个輕微的、持續一些时候的触动，动物起先的反应是以柄收縮，但是，最后对于这个刺激就不产生反应了。对于重复的触动，它可能表现出一連串的反应。起初它弯縮，然后不时地把纤毛背着原来的方向打动，接着整个縮入管内，最后脫开固着处而游到其他地方去。这些反应的次序是不固定的，但是，每一反应都是使动物离开刺激的范围；也就是說，它們都是适应性的。

原生动物的行动特点，不仅在于它是对外界改变所产生的反应，而且在于它是自发性的行动，也就是說原生动物自己不断地在

动,例如纤毛的有节律的打动,以及类似钟形虫的有柄种类的有节律的收缩。既然这些动物一直在动,因此,环境不是对着一个恒定的背景起作用,而是对着一个变动的背景起作用。这就使得动物本身的状态,成为决定它对某一刺激怎样反应的一个重要因素。因为变动总是留下它的影响,所以任何反应都决定于以前发生的事情。例如,假使草履虫在一个时期内一直吃洋紅颗粒,那么,以后它就会拒绝再吃,甚至在2~3日内继续拒食。一个不断受到刺激的动物,最后会变得对这一刺激不再产生反应。另一方面,有柄的原生动物对于一个連續的刺激却可以作出各种不同的反应。这里,我們第一次证明行为是可以改变的。但是,究竟原生动物能不能真正地学习(見我們下文所討論的定义),还不知道。目前的实验证据还远不能令人信服。

多細胞的傳导系統

多細胞动物主要是一个間断的体系,因为組成它的每一个細胞,或多或少地是自成一个单位的。这好比是磚房,而不是水泥建筑。因此,多細胞动物体内的应激性,分別处在許多分离的单位内,每一个单位能够有不同程度的敏感性和不同速度的改变;能够对环境中的不同改变发生反应,并要求不同时间来恢复;同时也能通过反应释放出不同的能量。这些单位在动作中保持一定的独立性,但是,它們也在不同程度上彼此影响。

多細胞的結構体型,使几乎无限单位的联合有可能得到高度的敏感性。在一个敏感单位上任何一点引起的兴奋状态,能很快地傳播到这个单位的所有其他部位。当一个单位与另一个单位十分紧密地接触时,兴奋可以通过接触处傳遞过去。因此,这种由許多特化部分所形成的系統,可以达到高度的复杂性和灵活性,而这一个单位的非細胞系統所不可能达到的。我們現在可以把这种在应激性和傳导性上特化的細胞的組合称为神經系統。在动物界中,它在結構上的发展包括这些細胞的进一步分化、移位、排列和配合。

神 經 元

神經系統的单位叫做神經元，这就是神經細胞体加上它所有的原生质伸出(突起)部分。平均一个神經元的直徑約略小于1/10毫米，正好肉眼看不見。虽然神經元有各种形状，并且大小不同，但是，它們基本上由三部分組成(图2)：树突，在正常情况下是接受兴奋的部分，并把它傳导給細胞体；細胞体，其中有細胞核；軸突(神經纖維)，在正常情况下是把兴奋由細胞体傳送出去的部分。神經元是一个十分敏感的細胞，在一点上的兴奋可以极快地傳送到所有其他部分，尽管在有些情况下軸突可以长达几尺(例如足趾

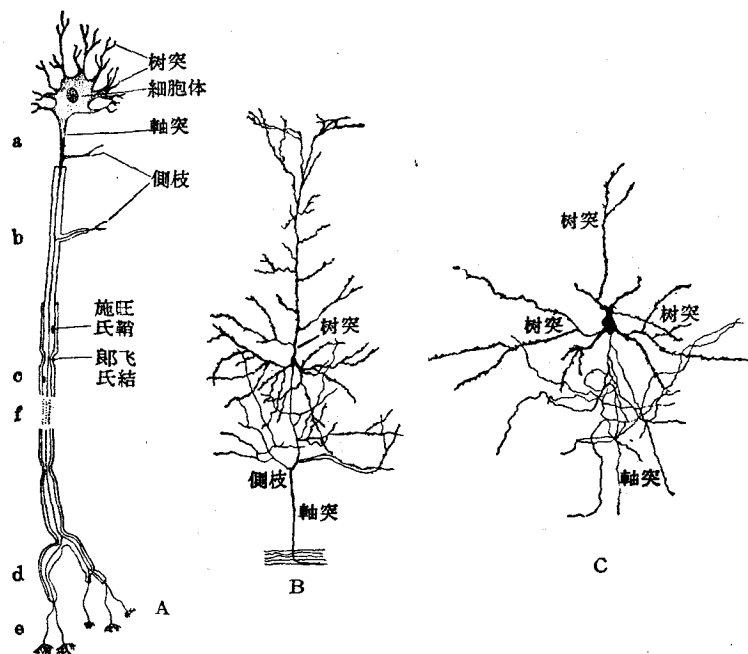


图2 神經元

A. 运动神經元的示意图：(a)軸突裸露部分；(b)只有髓鞘包圍的軸突部分；(c)施旺氏鞘及髓鞘包圍的軸突部分；(f)虛綫，显示軸突是很长的；(d)只有施旺氏鞘及其細胞核所包圍的軸突部分；(e)裸露的軸突，末端成为树状末梢。B. 家兔大脑皮层中的錐状神經元。C. 猫的大脑皮层中的II型神經元

的感觉細胞由足趾到大脑)。

神經冲動

冲動实际上是沿着軸突傳导的，这一点很容易証明。只要我們把一个一端連在肌肉上的神經纖維夾一下或刺激一下，就可以看到肌肉收縮。試驗也表明，这样的一个神經冲動在傳导时，伴随着电的变化(动作电位)，这一变化的电量只是几百到几千分之一伏，而時間只有几千分之一秒。这个冲動最快能以每小时 200 英里的速率傳导(在人的最粗神經中)。不能过分強調神經冲動只是通过神經的一个电流；它是在神經結構中一个十分复杂的电化学变化的循环，在下文中，我們將再予以叙述。神經元乃是專門为了傳导神經冲動而高度特化的，所有的神經在这方面都是相似的。

既然神經冲動代表着行为的語言，因此我們必須知道它的一些基本特性。这可以用下述方法来研究：把电极放在神經上，观察神經受刺激时所发生的变化。假如我們把一个电极放在未被刺激的神經元的外部，把另一个插入内部，而把这两个电极連接起来，并連在一个能記錄电流的仪器上，我們就可以看到，神經元的外部相对于它的内部來說是正电的。因此我們說，这个神經元是极化的。当它被刺激时(夹一下，用电刺激，用化学物质处理，或以激烈的溫度变化处理等)，它就产生反应，因为它是由原生质組成的，而原生质的一个基本特性就是它的应激性(对刺激发生反应)。这个反应包括表面膜的渗透性的变化，使离子能由周圍的液体中渗入到軸突中去(图 3)。

由于电流的作用，神經元的外部

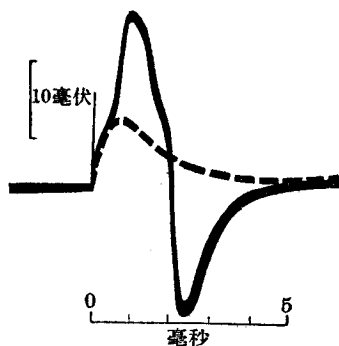


图 3 一个刺激所引起的局部电反应(虛綫)与由此产生的动作电位之間的关系

这个图是用两个电极放在一个神經纖維上連接到一个阴极示波器所得到的。动作电位是双相的，因为它是由两个电极所記錄的。局部的电反应及动作电位是連續发生的，現在把它們重叠在一起来显示它們之間的关系

与内部之间的电位差改变了。我們說，这个神經元发生了去极化作用。假如去极化的部位不大，去极化的程度也不大，那么，神經就只利用代謝的能量使它的膜恢复原来的极化状态，因而不产生神經冲动。另一方面，假如去极化的程度很大，神經就不能立即恢复，因此电流就由这一去极化部位两边的完整部位流向去极化部位。这就使得两边的完整部位发生了去极化作用。換句話說，神經現在自己在刺激自己。这个过程一直繼續下去，于是去极化状态就由原来(被刺激)的部位沿着神經向两端移开。膜的改变、化学变化和电变化，共同組成了这个神經冲动。但是，我們一般总是以这个流动的电变化(即动作电位)来描述神經冲动，因为这是最容易測出的。

动作电位有一个“全或无”的特征。換句話說，只要它发生，它就有軸突所能产生的最高伏特量。而且，它在神經上的傳导，并不引起任何量的丧失，因为事实上它是在神經元的每一点上不断产生的。既然神經元产生动作电位，动作电位的特征就决定于神經，而不决定于引起这一系列变化的刺激。这个情况跟放枪的情况大致相似。刺激(手指按扳机)产生压力(相当于局部的兴奋状态)，压力引起頂尖把火药中所儲存的能量释放出来，把枪彈射出。不

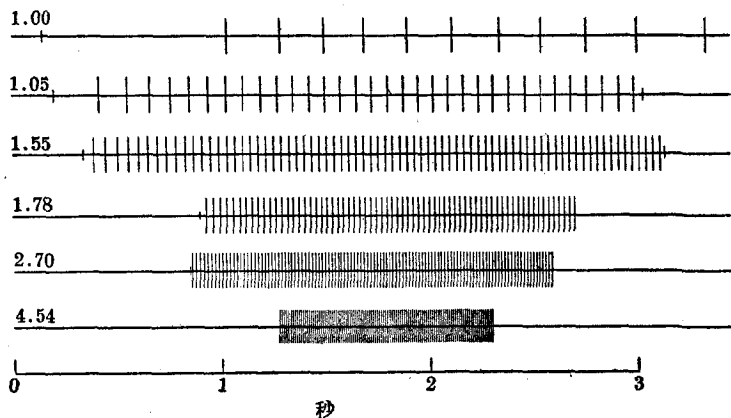


图 4 蟹的一个运动神經纤维在不断(連續)刺激下的重复性反应
反应的頻率随着刺激的强度(与刺激的数目成比例)而增加；注意，动作电位的
振幅却并不改变

論对扳机的压力是快是慢，也不論是用手指扳或是用鎚子打，都不影响枪彈的射程。

一个神經并不是在所有時間內都能同样受刺激而产生反应的。在一个神經冲动产生之后，神經变得較不敏感；并且必須在恢复后，才能产生另一个神經冲动。因此，神經冲动是以脉冲或齐发的形式发生的，虽然产生它們的刺激可能是連續性的(图4)。

突 触

刚才已經指出，神經細胞都是单个的实体；它們相遇的地方，也就是一个細胞的軸突的末端与另一个細胞的細胞体或树突发生紧密接触的地方，叫做突触。突触可能是十分复杂的結構。許多軸突的末端可以接触到一个細胞上(图5)，或者一个分枝很多的軸突可以连接到許多細胞上。由于有許多可能的連接方式，因此，在神經系統中具有突触就大大增加了冲动傳导途徑的复杂性，正如在一个铁路的車輛調度站上，許多铁軌之間有許多連接，这使得車輛的运行比在一条直的铁軌上复杂得多。但是

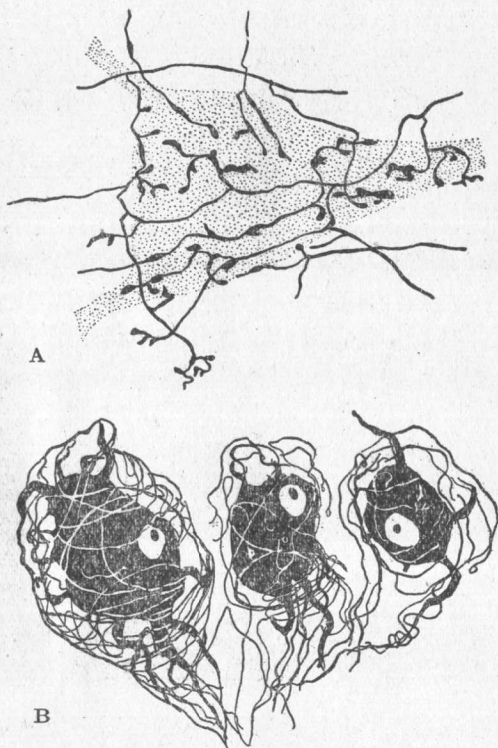


图5 突触

A. 一个运动神經細胞，显示出許多突触前纖維都接触到这同一个細胞；B. 在星状神經节中的三个神經元，显示出与它們联系在一起的突触前纖維的网状結構