

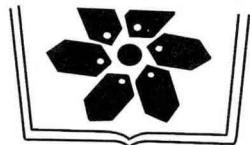
孙久荣 戴振东 等编著

动物行为仿生学

Bio-inspiration from Animal Behaviour



科学出版社



中国科学院科学出版基金资助出版

动物行为仿生学

孙久荣 戴振东 等 编著

科学出版社

北京



内 容 简 介

动物行为仿生学是一个高度交叉的领域，内容涉及动物行为学、仿生学等非常新但不够成熟的领域。本书简要介绍了若干仿生相关的动物行为研究进展、主要结果和仿生应用，并列举了大量动物行为仿生的成功案例。本书旨在起到一个桥梁的作用，使生物学家看到动物行为研究对工程技术创新的启发和启示，为工程技术人员提供一些动物行为研究的成果。相信通过动物学家和仿生工作者的协作和努力，他们的研究工作必将促进动物行为学的研究，并夯实仿生学的动物学基础，从而进一步推动生物科学与工程科学的交叉融合，最终达到推进技术原始创新的目的。

本书可供相关领域的研究生、本科生，甚至非专业人士参考，可作为认识仿生科学及工程与生命科学特别是动物学之间关系的“抛砖引玉”的材料。

图书在版编目 (CIP) 数据

动物行为仿生学/孙久荣，戴振东等编著. —北京：科学出版社，2013

ISBN 978-7-03-037419-6

I . ①动 … II . ①孙 … ②戴 … III . ①动物行为 - 仿生 - 研究
IV . ①Q958. 12

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2013) 第 093737 号

责任编辑：陈岭啸 曾佳佳 顾 艳 / 责任校对：宣 慧

责任印制：赵德静 / 封面设计：许 瑞

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>

铭浩彩色印装有限公司印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2013年5月第 一 版 开本：B5 (720×1000)

2013年5月第一次印刷 印张：16 3/4 插页 6

字数：340 000

定价：78.00 元

(如有印装质量问题，我社负责调换)

谨以此书献给恩师、挚友、兄长

孙久荣 教授
(1944. 7. 16~2009. 4. 6)

序

这不是一本普通的书，它是逝者的遗愿，是生者的承诺，更是对那段情意的纪念，对学科交叉和思想融合的赞歌。

当我提笔为这本书写序的时候，无尽的往事历历在目。

2003年的春天，那时我刚刚进入仿生学的领域，怀着惴惴不安的心情，在一个午后的春日，前往心中的圣地——北京大学，拜见程红和孙久荣教授。怀着期待和不安，早早就找到了生物系的老楼。上下先走了一遍，看一看墙上的展板，揣测哪间房子会是我所联系的程红老师的办公室。

约定的时间快到了，我赶快回到生物系大楼的门口，那是和程红老师约好见面的地方。刚出门就看见一位身着红色外套、气质超然的长者正在张望、搜寻。确认了对方的身份，简单地寒暄后，程红老师带我沿着并不宽的走廊几番转向，来到一个约二十平方米的实验室（兼办公室），一进门是一个用铜丝网包着的箱子，上面铜丝已经锈迹斑斑，一位身材不高、有点秃顶、眼睛炯炯有神的长者正在和几个学生交谈、讨论。见我们进来，他很快地安排了学生工作，带我们到实验室的东北角，那里是一个简单合围的办公室。在这里，我第一次见到孙久荣老师。

我介绍了自己并拿出随身带的笔记本电脑，向孙老师和程老师展示获得的甲虫鞘翅运动观测、甲虫鞘翅形态的微观照片和实验数据，十分钟内我们就完全沉浸在对学术问题的探讨之中，讨论为什么同是刚毛，甲虫鞘翅上的刚毛是抗黏附的，而壁虎脚底的刚毛是黏附的，我们很痛快地把自己的观测结果无保留地交给对方，以便支持对方的研究和论文。这是我们的初次相识，也是我们学术思想的第一次碰撞，更是我们毫无保留地思想交融的开端。

随后，我请孙老师来南京指导南京航空航天大学仿生结构与材料防护研究所（以下简称南航仿生所）的工作，在这里我们有了更多、更深入、更广泛的融合、启迪和火花。记忆最深的是被孙老师命名为“蓝湾会谈”的小聚。那是2003年初秋，我们在“蓝湾咖啡”小聚喝茶，期间我们谈到壁虎复杂脚掌运动行为的调控，进一步谈到对壁虎运动行为的控制，一个机电工程师和神经生物学家确立了从肌肉、外周，再到脑区实现对壁虎运动调控的三部曲。我们确定通过合作申请国家自然科学基金推进工作，并进一步联合申报国家自然科学基金的重点项目，我们计划分别从生命、信息、机械和力学的角度全方位地开展壁虎运动仿生的生物学基础和工程仿生的研究。这些计划均在后来9年的合

作中实现或者提前实现。

2004 年，我们在一穷二白的条件下，通过孙老师，向成都仪器厂叶重建厂长借到一台神经信号采集和刺激试验仪，在不到 20m² 的小房间开始了壁虎运动神经信息仿生的研究。相关积累成为后来申报各类课题的重要基础。同时这些工作，还凝聚和吸引了一批南航仿生所的基本骨干力量。

2005 年早春，在孙老师的带领和引荐下，我有幸拜见任露泉教授，南航仿生所得到任老师的大力支持，使得我们有可能和孙老师联合申报 NSFC 的重点项目，并成为与吉林大学仿生工程教育部重点实验室合作的开端。

2005 年夏，在北京九华山庄，我们在国家自然科学基金委员会信息科学部申报的第一个项目“类壁虎机器人的关键基础研究”获得通过。其间凝聚了孙老师大量的智慧、经验和辛劳。

在随后的日子里，依赖于和孙老师全面、毫无保留和坦率地跨学科融合，也依赖于孙老师对团队的无私支持和指导，南航仿生所在壁虎运动仿生领域取得了可喜可贺的成绩，成为我国该领域不可忽视的力量，在国际舞台上也有重要的影响。

2007 年，按照任露泉院士的部署，孙久荣教授毅然接受“动物行为仿生学”这一他并不非常熟悉的领域的专著编写工作，甚至在美国度假期间，仍然每天花费大量时间和精力检索资料，这些材料构成了本书的基本素材。

2008 年夏末，孙老师不幸患上晚期肺癌，病榻前，孙老师将他收集到的所有资料和已经撰写的初稿交给我，希望我接手完成后面的工作。这对机械工程背景的我来说，无疑是一个巨大的挑战，很长一段时间我甚至被这座大山所吓倒。

2010 年初春，在美国参加会议和学术访问期间，我专程前往孙老师儿子在美国的家，看望孙老师的夫人黄老师，并在孙老师的墓地前，向他汇报我们工作的成绩和进展，看到遗像中他注视的目光，更坚定了我克服困难，完成他遗作的决心和信念。

2011 年到 2012 年初，在任院士的鼓励和催促下，在同事的帮助下，在孙老师精神的感召下，我一次又一次地沉浸到这些材料中，沉浸到对动物行为的学习和理解中……尽管如此，我深知自身知识的浅薄，在此，怀着忐忑的心，将我们的工作和理解奉献给大家。期待大家的批评和指正。^①

参加本书编写的有孙久荣、戴振东、郭策教授、王浩和王文波副教授。孙久荣完成了本书的大部分章节的初稿和资料收集工作。书稿的后期工作分别由戴振东（第 1~3 章）、王文波（第 4 章）、王浩（第 5、8 章）和郭策（第 6、7 章）完成。戴振东完成了全书的统稿。

^① zddai@nuaa.edu.cn。

中国科学院动物研究所张健旭研究员，李春旺、白明副研究员审阅了本书，提出了许多宝贵的意见和建议。中国科学院成都生物研究所唐业忠教授和科学出版社的编辑也指出了不少问题，提出了很好的意见，在此表示衷心感谢。

谨以本书作为纪念和孙老师认识十周年的礼物。

戴振东

2012年12月于南京石竹居

目 录

序

| | |
|------------------------------------|-----|
| 第 1 章 绪论 | 1 |
| 1. 1 定义 | 1 |
| 1. 2 动物行为的目的及分类 | 2 |
| 1. 3 动物行为研究的历史 | 5 |
| 1. 4 动物行为研究的特点 | 7 |
| 1. 5 动物行为仿生学 | 8 |
| 1. 6 本书的结构与内容..... | 10 |
| 参考文献 | 11 |
| 第 2 章 动物的防御行为及仿生 | 12 |
| 2. 1 动物的防御行为概述..... | 12 |
| 2. 2 穴居动物的洞穴及掘地行为..... | 18 |
| 2. 3 动物的隐蔽行为..... | 23 |
| 2. 4 动物的群体防御行为..... | 44 |
| 2. 5 动物的逃遁行为..... | 53 |
| 2. 6 动物的分身和再生行为..... | 62 |
| 参考文献 | 73 |
| 第 3 章 动物的捕食行为及仿生 | 81 |
| 3. 1 动物的捕食行为概述..... | 81 |
| 3. 2 动物的化学武器..... | 92 |
| 3. 3 鸟的捕食行为 | 108 |
| 参考文献..... | 116 |
| 第 4 章 两栖、爬行动物的运动行为及仿生 | 120 |
| 4. 1 两栖、爬行动物的行为及其特点 | 120 |
| 4. 2 蛙的运动行为及仿生 | 121 |
| 4. 3 蛇的运动行为及仿生 | 126 |
| 4. 4 蜥蜴的运动行为及仿生 | 140 |
| 4. 5 壁虎的运动行为及仿生 | 148 |
| 参考文献..... | 164 |

| | |
|-----------------------------|-----|
| 第 5 章 昆虫的运动行为及仿生 | 171 |
| 5.1 昆虫爬行和黏附行为及仿生 | 172 |
| 5.2 昆虫的飞行行为及仿生 | 180 |
| 5.3 蟑螂的运动行为及仿生 | 197 |
| 5.4 蜈蚣的运动行为及仿生 | 204 |
| 参考文献 | 209 |
| 第 6 章 动物在水面上的运动行为及仿生 | 213 |
| 6.1 动物与水面的相互作用 | 213 |
| 6.2 水黾的滑水运动及仿生 | 213 |
| 6.3 捕鱼蛛的滑水运动及仿生 | 216 |
| 6.4 蜥蜴的水面行走及仿生 | 219 |
| 参考文献 | 222 |
| 第 7 章 动物在水中的运动行为及仿生 | 224 |
| 7.1 头足纲动物的运动及仿生 | 224 |
| 7.2 蝙蝠的运动及仿生 | 227 |
| 7.3 鲨鱼的运动及仿生 | 229 |
| 7.4 海豚的运动及仿生 | 237 |
| 参考文献 | 242 |
| 第 8 章 鸟类的飞行运动行为及仿生 | 245 |
| 8.1 鸟类的飞行及其结构基础 | 245 |
| 8.2 鸟类飞行的机制 | 248 |
| 8.3 鸟的仿生及未来发展 | 251 |
| 参考文献 | 257 |

图版

第1章 絮 论

地球上，无论是低等动物，还是高等动物，它们生活在不同的环境中，有着不同的生活习性、运动方式、摄食本领和自卫能力。有些动物体的部分器官，有着相当特殊的结构和功能，有些比人类更高超，甚至是人类所没有的，它们已经是或者将是人类研究与模仿的对象。本书在阐述动物行为的同时，也介绍一些相关的仿生学知识。

1.1 定 义

“行为”，心理学上指有机体外观的活动、动作、运动、反应或者行动。

“行为科学”，广义上指研究人和动物行为一般规律的综合性学科。一般认为包括心理学、社会学、人类学、管理学等与行为有关的一切学科^[1]。

“动物行为学”(ethology)是生态学的一个分支学科，研究动物对外界环境和内环境变化的全部反应过程，亦即动物在各种环境条件下的各种行为，包括个体行为和社会行为，动物行为学研究包括野外观察和室内实验。

要给“行为”(behavior)一个确切且普适的定义是很困难的，行为一词在不同的科学领域有不同的含义，即使是在生物学领域内，行为一词也广泛地应用于不同的研究层次上，如群体行为、个体行为、细胞行为、分子行为和基因行为等。动物行为学研究动物对外界环境的变化和内在生理状况的改变所做出的整体性反应。动物只有借助于行为才能适应外界多变的环境，以最有利的方式完成各种生命活动，以便最大限度地确保个体的存活和生命的延续。

动物行为从其形成机制来看，可以分为本能行为和学习行为。本能行为由进化产生的先天遗传决定；学习行为则在个体发育过程中由后天学习获得。本能行为包括反射、动性、趋性、定型行为等，而学习行为则包括习惯化、条件反射、模仿等。动物行为可按其功能进行分类，如运动、睡眠、摄食、生殖、攻击、防御、学习、个体间的通信和能够引起其他个体行为做出反应的所有外部可识别的变化（如身体颜色的改变、面部表情的变化和气味的释放等），以及社会行为等。动物行为虽然常常表现为同一种动作或运动形式，但其意义或功能可能完全不同。如同样是完全不动的行为，雄羚羊屹立在山巅，这可能是向同种个体表示它是这一特定领域的主人，是一种炫耀行为；蜥蜴在清晨的阳光下静伏不动，实际上它是在从阳光中吸收热量，是在变温动物中经常可以看到的热调节行为。动物

的行为也和动物的形态及生理一样，不仅同时受到遗传和环境两方面的影响，而且也是在长期进化过程中通过自然选择形成的，因而同样具有物种的特异性和适应性^[2]。

美国心理学家伍德沃斯（Woodworth）从有机体响应的角度对行为提出了著名的 S—O—R 行为表示式。这里，行为是有机体在外界环境刺激下所引起的反应，包括内在的生理和心理变化。

S (stimulus) ——— O (organism) ——— R (reaction)
刺激 有机体 行为反应

有关动物行为研究的国内外现状，在尚玉昌的著作《动物行为学》中有全面的介绍^[2]，这里不再赘述。

人类的行为表现错综复杂，但基本规律是一致的，即人类为了维持自身的生存和种族的延续，在适应复杂、不断变化的环境时所做出的反应。本书旨在研究动物行为及其仿生学意义，故不讨论人类行为相关的话题。

1.2 动物行为的目的及分类

动物行为的目的是保障个体的生存与适应，如寻觅食物、防御敌人等；延续生物的种族，如求偶、孵卵、育幼等。行为通常伴随着动物对环境感知或者内分泌变化、神经系统的调控、肌肉的驱动和机构的运动，表现为整个身体的移动或者局部运动。因此，动物行为和运动之间有着千丝万缕的紧密联系。

关于动物行为的内涵和分类，不同的学者有不同的解读。李世安从学习、生理、遗传发育、社会行为、性行为、母性行为、食物行为、排泄行为等方面加以论述^[3]。尚玉昌从生物学角度论述了行为的遗传、进化、生理和发育机制，并进一步研究了觅食、生殖、时空、社会生活与通信、学习记忆等行为的目的、方式和基本规律，在十多年教学积累的基础上，编著了《动物行为学》，为动物行为仿生学研究提供了很好的生物学知识。也有学者把动物的觅食行为、繁殖行为、社群行为、领地行为、战斗行为、利他行为、信号与通信行为等作为动物行为学研究的内容。国外不少专著反映了作者的特长和兴趣^[4-6]。

动物的行为复杂多样，可分为觅食行为、攻击行为（同类）、防御行为（不同类）、繁殖行为、育幼行为、空间行为（归巢行为、定向行为）、社群行为、通信行为、学习记忆行为、运动行为等。各种行为都是动物对复杂环境的适应性表现。行为帮助动物更好地生存繁衍。下面概要介绍如下。

1.2.1 觅食行为

觅食是动物养活自己，养育尚不具备觅食能力的后代，维持生命所必需的基

本行为。动物寻找食物的方式可以分为：①主动出击，如鸟类会主动寻找食物；②守株待兔，如花豹静伏在树上，等候猎物经过时发动攻击；③培育食物，如蚂蚁照顾蚜虫，使其不受甲虫的侵袭，以便食用蚜虫排出的含糖排泄物，两者达到互利共生的状态；④集体掠食，如狮群联合掠食大型草食性动物，如野牛、长颈鹿；⑤使用工具获取食物，如有些鸟类使用树枝细条穿入树洞内，以获取洞内的昆虫；黑猩猩以草茎掏取蚁穴中的白蚁。觅食行为是通过自身独特的方式获取生存所需食物的行为。与之密切相连的是储食行为，许多动物有储食行为，如蚂蚁、老鼠等，这对于维持正常的生命活动是十分有利的。

1.2.2 攻击行为

动物为了获得食物，就必须具有捕猎的能力，对食肉动物而言，这种能力往往表现为攻击行为。

攻击行为可发生在同种之间或者异种之间。在同种之间因竞争食物、配偶和筑巢空间而发生，同种动物间一般仅有威胁、降服、逃走等行为，较少发生置之于死地的攻击。异种动物也会因为竞争食物、空间等发生攻击行为，异种动物间的攻击常决定生死，如掠食者的捕食猎物。

1.2.3 防御行为

动物为了不被捕获，就必须具有防御能力，这时表现为防御行为。

防御行为是异种动物之间保护自己、防御天敌的行为。又分为初级防御和次级防御，初级防御不管捕食动物是否出现都起作用，目的是减少与捕食者相遇的可能性。次级防御只有当捕食者出现之后才起作用，它可增加和捕食者相遇后的逃脱机会。初级防御包括：穴居或洞居、保护色、警戒色、拟态等，如竹节虫拟态。而次级防御则包括：回缩、逃逸、威吓、假死、转移捕食者攻击的部位、反击等，如乌贼释放墨汁而逃跑。

1.2.4 繁殖行为

繁殖行为是与动物繁殖后代有关的行为。主要包括识别雌雄动物、占有繁殖空间、求偶、交配、孵卵、哺育等。如蜻蜓点水、夏日蝉鸣。是动物行为学和生态学交叉领域的研究课题。

1.2.5 育幼行为

育幼行为目的是保护新生个体，使之在所处环境中增加生存的机会，以增加种族延续的机会。一般低等动物不具备育幼行为，越高等的动物，育幼行为越发达。如多数鱼类会产生大量的卵和精子，以期通过大量的种群，增加种族的延

续。蜘蛛等孵出后数日内，仍攀附在母体背上受保护，个别蜘蛛甚至以母体为幼蛛的食物。鸟类中幼鸟对亲鸟有求食行为，亲子间有合作。虾、蟹将卵黏附在腹部游泳肢上，加以保护，并获得氧气直到孵化。蜜蜂、白蚁有专门育幼的工蜂、工蚁。高等哺乳动物对幼代的保护和训练可持续多年，如狮子对幼狮的训练和保护、大象对幼象的训练和保护等。

1.2.6 空间行为

空间行为表现为动物对空间的辨识、定位和运用的能力。短距离表现为归巢行为，长距离表现为定向行为。

归巢行为专指动物归巢认路及迁徙过程的定向。该行为的目的是动物离巢觅食或者迁徙之后，能使之归返旧地。归巢认路的定向方法有：①以太阳、月亮或星星的位置为参考定向，如蜜蜂以太阳为定向目标。②用化学气味为本身活动区域及领域标记。如狗在路旁频频小便，并非真有尿意，而是故意留下记号，用尿液之气味作回程之指标。

定向行为包括化学定向、视觉定向、听觉定向等。迁徙是脊椎动物、节肢动物常经过遥远的路程而到达另一个不同但更加适合生存的环境的过程。很多动物迁徙过程的定向机制尚不十分清楚，目前的看法可归纳为：①用海中或陆地上的标记，如海峡、河流的位置；②用太阳、月亮或星星的位置；③用地球的磁场作为飞行的指南针。

1.2.7 社群行为和通信行为

群体生活具有提高警惕、生殖优势、稀释效应、集体防御、迷惑捕食者、提高猎食的成功率、有利于捕食者在与其他捕食者的竞争中取胜、社会的文化传承等优势。但也有近亲生殖、食物竞争和分享等不利因素。因此社群的大小一般会有周期性的变化。

动物的社群行为，是同种动物之间维持群体共同生存的行为。并不是指一群动物聚集在一起，而是群体成员之间分工合作，共同维持群体生活。典型的如一支庞大的蚁群、蜂群等。

通信是为觅食、求偶、个体间的攻击而发出的各种信号，以相互沟通或者传达信息。通信的方式随动物的不同而不同，包括有舞姿、分泌化学物质、视觉、颜色、声音等方式。通信行为指动物社群中要依靠信息的传递来达到行动的一致。包括视觉通信、听觉通信、化学通信、触觉通信和电通信，如蚂蚁。

1.2.8 学习记忆行为

从行为获得途径来看，动物行为大致分为两种：先天性行为和学习行为。前

者为动物生来就有，由动物体内的遗传物质决定的行为，如袋鼠爬到母袋鼠育儿袋内吃奶的行为。后者为在遗传基因的基础上，通过环境因素的作用，用生活经验和学习获得的行为。学习行为建立在先天性行为的基础上，没有先天性行为的基础很难形成学习行为，因此，任何一种动物都有先天性行为，先天性行为和学习行为都与遗传物质有关。

1.2.9 运动行为

运动是动物的基本特征，也是动物实现行为的手段和外在表现形式。动物的运动行为有节律性运动行为和非节律性运动行为。

节律性运动行为指动物的活动或运动适应环境中自然因素的变化而发生有节律性的变动，叫做节律行为。包括昼夜节律、月运节律（潮汐节律）、季节节律、生物钟。节律行为一般不需要大脑高级中枢参与。

非节律性运动行为指动物在特定环境下做出的反应，一般包括感知、决策等，需要大脑高级活动的参与。

1.2.10 其他行为

在动物进化的过程中，发展了一些其他有趣的行为。在群体中生活的具有亲缘关系的动物个体间的利他行为，有利于种族的生存和繁衍，如草原上狐獴的报警行为。即使在非亲缘个体间，也会存在利他行为，具体表现为互惠合作式的利他行为、行为操纵式的利他行为和相互汇报式的利他行为。

1.3 动物行为研究的历史

对动物行为的研究可追溯到人类开始驯养家禽家畜的年代，和人类文明具有几乎同样的历史。古希腊的亚里士多德（公元前 384～前 322）开创了观察、描述动物行为的纪元。在其论著中记录了 540 种动物的生活和行为，极大地影响了人们对生命的认识。17～18 世纪，开始了不同物种行为的比较研究和行为理论的探讨。德国的 Pernaller 研究了不同鸟在取食地、社会行为、筑巢、领地、季节性羽毛色彩变化、迁徙、鸣叫和育雏等方面的行为差异。法国的 Lerebours 描述了狼、狐的捕食行为及野兔的恐惧表现，提出了动物生存依靠记忆和生活经验的理论。英国的达尔文在 1859 年发表的《物种起源》，把动物行为学的研究推向了一个新的高度，产生了深远的影响。19 世纪末，人们已经开始用迷宫研究老鼠的学习行为。Morgan 研究了鸡的本能、学习、模拟行为，提出“行为”（behavior）、“动物行为”（animal behavior）等术语，依旧为现代行为学所采用^[7]。

20世纪，动物行为学研究得到了迅速发展。1901年，Hobhouse发现了猴及其他动物能使用一定的工具（棍、箱子）得到食物。1906年，动物学家 Jennings 在《原生动物的行为》中对原生动物的动物行为进行了详细的论述。德国的 Heinroth 详细研究了多种鸭、鹅的运动方式、解剖特征、社会行为、鸣叫及繁殖行为，发现了灰雁从孵卵箱中孵出后的印记行为，该工作被认为是行为学诞生的标志^[8]。动物学家 Reimarus 发展了达尔文的思想，正式建立了比较行为学，为现代的行为生物学奠定了基础。随后 Morgan、James 和 Loeb 等在方法、概念上对行为学的发展做出了杰出的贡献。1931～1941年，欧洲行为生物学家廷伯根和劳伦兹在自然和半自然条件下对若干动物进行了长期的观察，建立了物种的行为图谱，发现了所研究行为的功能。提出了显示、位移、仪式化等新概念和新课题。特别是劳伦兹提出的“印记”这一术语，极好地说明了先天性和后天获得性行为的结合问题。在行为分析、行为生态方面做出了很大的贡献。

现代动物行为学通过与生命科学中其他学科的渗透获得了蓬勃的发展，形成了一些新的研究领域，进一步丰富了对动物行为的原因、机制、发生-发育、进化与适应功能等问题的理解。其中代表性的领域如“行为遗传学”和“行为生态学”。

行为遗传学是用遗传学方法研究行为的遗传基础，美国学者 Fuller 和 Thompson 在 1960 年撰写了《行为遗传学》，宣布这一新学科的诞生^[9]。行为遗传学为动物行为学的研究开辟了一个新天地，对于阐明行为遗传的规律和机制具有重要意义。

行为生态学研究动物行为的生态学意义和进化意义，是动物行为学中发展最快、最为活跃的领域之一。涉及取食行为、防御行为、繁殖行为、社会和时空行为（如栖息地的选择、定向和导航、巢域和领域现象等）等内容。

第二次世界大战前，经过劳伦兹和廷伯根的研究，动物行为学在欧洲大陆发展旺盛。自 20 世纪 50 年代起，行为生物学和比较心理学逐渐接近，双方互相取长补短。以 50 年代英国的廷伯根为代表，很多学者发展了实验室工作和野外工作并重的研究方法。宏观上，由非洲荒漠、南美丛林，直到两极地带都有人在工作。对野生动物进行原地隐蔽观察、拍摄电影、标记追捕、在空中水下以及用无线电追踪等方法均被行为学家所使用。战后廷伯根到了牛津大学，并使得动物行为学在英国发展开来，除了廷伯根之外，还有剑桥大学的 Thorpe、Hinde、Bateson 也是较有名的行为学家。1973 年，劳伦兹、廷伯根、Frisch 因动物行为学的研究获得了诺贝尔生理学奖^[7]。它标志着行为生物学在生物学研究领域中已进入了一个发展的新时期。

动物行为的研究在我国正处于起步阶段，研究方法主要是描述性的，在研究的理论、广度和深度方面与国外有很大的差距。目前国内仅有两本“动物行为

学”方面的专著，尚无对应的刊物^[8]。本书是在任露泉院士的规划和指导下，把动物行为学和仿生学结合起来的首次尝试。

1.4 动物行为研究的特点

动物行为学研究的方法是描述行为学和实验行为学。研究的基础和起点是正确而详细地收集和整理所研究动物的各种行为类型，即建立该动物的行为谱 (spectrum of animal behavior)。早期依靠观察记录，做出整理和分析。近代动物行为的记录已经引入了大量的图像、声音等记录和存储设备，如录音机、录像机、摄像机、各种自动记录仪及电生理记录仪等^[2]。现代研究甚至引入了 GPS 定位技术、无线通信技术等 IT 技术的新成就。

对行为资料的分析，一般从行为的功能意义入手，运用对比的方法加以研究。如研究一种动物和其他动物（一般是分类学上有一定关联的另一类动物）的行为差异。描述行为学还关心动物行为的时序性和层次性。

实验行为学侧重研究行为的因果关系，这类研究中，模型的设计是研究成败的核心。实验往往模拟引发动物行为的某个因素而开展，如形状、色彩、声音、气味等。动物行为学早期的研究采用比较心理学的方法。后期逐步引入了行为生态学和社会生物学的研究方法。

动物行为学研究的另一个特点是多学科交叉性和由此导致的动物行为学研究范围的拓展和方法的丰富。如对动物行为与其他生物或者非生物环境之间的相互作用的研究，产生了生态行为学 (eco-ethology)。对动物的生活环境与其社会结构关系的研究，产生了社会生态学 (socioecology)。运用生理学的方法研究动物行为的生理学基础，导致行为生理学 (ethophysiology) 的诞生，进一步发展出神经行为学 (neuroethology) 和行为内分泌学 (ethoendocrinology)。随着基因学的发展，遗传学方法引入到行为学研究，产生了行为遗传学 (behavior genetics)；行为随着发育变化的研究，产生了发育行为学。未来随着新的研究方法和实验手段的建立和完善，相信还会有新的领域不断产生。

经过多年的发展，人们已经探索、总结了动物行为研究的几个要点：①熟悉研究对象，坚持长期跟踪观察；②在不被动物觉察的情况下观察；③确定动物个体的鉴定和识别。

野外观测和实验室研究并重。据了解，国外一些顶级的研究团队在两方面均有不凡的贡献。如美国加州大学伯克利分校整合生物学系，几位著名教授 Full、Dudley 等均有丰富的野外观测和精细的实验室研究经验。

国内近年来动物行为研究所需设备已经有专业的厂家提供销售。为动物行为的实验室研究提供了方便和标准化的实验设备^[11]。作者在开展壁虎运动行

为和仿壁虎机器人研究中，深刻体会到新的研究方法的建立和实验设备的研制^[12]，是深入、全面、精细和动态地研究动物运动行为^[13,14]、揭示其内在规律的基础。

1.5 动物行为仿生学

从早期人类的狩猎活动到现如今人类对仿生机器人的研究，人类始终都需要了解动物的行为规律，人类始终都对动物的行为怀着极为浓厚的兴趣和模仿意识，并受此启发，我国人民创立了带有明显仿生印迹的优秀文化沉淀，如五禽戏、猴拳等。

在人类 500 万年进化过程中，人类不断地模仿自然，提升生产能力。模仿的领域和技术随着时代的前进而发展。许多影响人类文明进程的重大发明都源于人类向自然界，特别是向动物的学习和模仿。动物的行为给我们做出榜样，给我们灵感和启迪，例如，模仿蜘蛛织网捕鱼，模仿游鱼制造舟楫，模仿飞鸟发明飞机……中国科学院前院长路甬祥院士在第 220 次香山会议上作主题报告“仿生学意义与发展”^[15]，指出人的创造欲是科技创新的根本动力，自然和社会是我们认知和创新服务的对象，也是我们学习的最好老师。仿生学的意义在于：将生物 35 亿年进化的结果作为发明的参考；将 35 亿年演化形成的生物多样性作为技术方案选择的宝库；将 35 亿年演化形成的脑与神经系统结构与功能作为认知研究和智能机器的最好示范；将 35 亿年演化形成的生命现象中的精妙和多样的微结构和微系统作为微米、纳米结构和微系统技术的极好参照；将 35 亿年形成的生物在复杂环境中感知、判断、捕食、伪装、规避能力和适应机制作为传感、判断、控制、隐身、环境适应等技术的最好学习对象……他认为：①经过 35 亿年进化的生物世界是技术创新不可替代、取之不竭的知识宝库和学习源泉；②仿生学是诸多学科的交叉，尤其需要生命科学家和多学科技术科学专家的共同关注与参与；③仿生科学有无止境的前沿，正在向微观、系统、智能、精细、洁净方向发展；④重视并创新仿生学，是提升科学技术原始创新能力的一个重要方向。

动物行为仿生学是交叉学科。交叉学科是当代科学发展的必然趋势，尤其是在生命科学研究领域，纵观动物行为仿生学发展的历程，除了生物学家，特别是动物学家的努力之外，也离不开数学、物理学、化学、信息科学、环境科学和工程科学等不同学科专家的共同努力。一些国际著名的大学，如哈佛大学、斯坦福大学、普林斯顿大学、加州大学伯克利分校、剑桥大学、慕尼黑工业大学、维也纳大学等，近年来都投巨资成立了跨越生物学、物理学、化学、机械工程、自动化技术等学科的交叉科学研究所或研究中心，集中各行各业的技术、理念和不同学科专家的智慧，促进学科的交叉和渗透。国内吉林大学任露泉院士所带领的团