

DANGDAIKEXUECONGSHU

# 行为的进化

李 难 编著

当代科学丛书

XINGWEIDE  
JINHUA



上海科技教育出版社

当代科学丛书

# 行为的进化

李 难 编著

上海科技教育出版社

当代科学丛书  
行为的进化

李 难 编著

上海科技教育出版社出版发行

(上海冠生园路 393 号)

各地新华书店经销 上海市印刷三厂印刷

开本 787×1092 1/32 印张 3 字数 66,000

1990 年 12 月第 1 版 1990 年 11 月第 1 次印刷

印数 1—2400

ISBN 7-5428-0372-7

G·373

定价: 1.05 元

## 前 言

行为这个概念，一般适用于生物体，包括植物、动物直至我们人类。本书写的重点是动物的行为进化。动物行为与非生物不同，一切生物都充满着生机。所谓行为，正是生命活动的重要特征，简单地说，就是生物体的动作。俗话说，“吃有吃相，走有走相”，“相”就是动作，就是行为。行为的强度不同，鸟飞、蛙跳、虎斗、狼嚎是一类行为；蝴蝶“装死”不动，竹节虫整天停在树上，是另一类行为。行为的产生往往与环境因素不可分，从历史上看，它是适应环境的产物。因此，一般认为行为是生物体感受外来信息的有规律的适应性活动。行为从功能上划分，有摄食行为(ingestive behavior)、求偶行为(courtship behavior)、争斗行为(agonistic behavior)、社群行为(social behavior)、通讯(communication)行为、节律(rhythm)行为等等。在这些行为中，最基本的内容是取食、传代和保护自身。行为的进化正是围绕着这几方面展开的。

行为进化(evolution of behavior)是一个崭新的科学研究领域，它是现代两门新兴学科——行为生物学和进化生物学的交叉点。这个领域令人困惑，也引人入胜。尽管古往今来，人们一直关心着行为及其进化问题，然而科学到今天所能作出回答的仍十分有限。例如，按现有的科学水平，即便对个体发育的基本过程，也还只能作部分或近似的说明；再如，基因与行为之间的内在联系我们还相当模糊，而这种联系又极

其微妙，隐隐约约，使人难以捉摸。因此，人类对行为进化的认识，至今尚处在探索的阶段。

有鉴于此，这本小册子只能从科学的实际出发，简单介绍一些在这个领域中比较有代表性的发现。如果它能引起读者的某些兴趣，充当起一个入门向导的作用，笔者就相当高兴了。书中难免有不当、错误之处，敬请批评指正。

本书的主要参考文献为：《人类和动物的表情》(达尔文)、《Animal Behavior, An Evolutionary Approach》(J. Alcock)、《The Foundations of Ethology》(K. Z. Lorenz)、《The Naked Ape》(D. Morris)、《The Evolution of Behavior》(J. M. Smith)、《The Molecular Basis of Evolution》(A. C. Wilson)。书中的插图由李瑞端先生绘制，照片由杨文龙先生翻拍，特此致谢。

李 难 1989年3月于上海

# 目 录

|                           |    |
|---------------------------|----|
| 前言 .....                  | 1  |
| 第一章 行为进化研究概述 .....        | 1  |
| 1.1 研究简史 .....            | 1  |
| 1.2 有关的若干概念 .....         | 5  |
| 1.3 研究的意义 .....           | 10 |
| 1.4 研究的基本方法 .....         | 11 |
| 第二章 行为进化的基本环节 .....       | 14 |
| 2.1 先天的行为: 趋性、反射、本能 ..... | 14 |
| 2.2 后天获得的行为: 学习、推理 .....  | 16 |
| 第三章 通讯行为及其进化 .....        | 21 |
| 3.1 通讯方式的类型 .....         | 21 |
| 3.2 通讯信号起源实例 .....        | 25 |
| 3.3 通讯系统的起源和发展 .....      | 32 |
| 第四章 争斗行为及其进化 .....        | 37 |
| 4.1 有节制的争斗形式 .....        | 37 |
| 4.2 最优争斗方法 .....          | 38 |
| 4.2 争斗中的“有产者”原则 .....     | 40 |
| 第五章 利他行为及其进化 .....        | 45 |
| 5.1 利他行为实例 .....          | 45 |
| 5.2 利他行为的选择效应 .....       | 48 |
| 第六章 性行为及其进化 .....         | 51 |
| 6.1 性的起源 .....            | 51 |

|                            |           |
|----------------------------|-----------|
| 6.2 动物性行为及其进化 .....        | 55        |
| 6.3 人类性行为及其进化 .....        | 62        |
| <b>第七章 行为进化的生理基础</b> ..... | <b>70</b> |
| 7.1 内分泌系统对行为的调控 .....      | 70        |
| 7.2 神经系统对行为的调控 .....       | 71        |
| 7.3 两种系统的相互关系 .....        | 72        |
| 7.4 大脑对行为进化的作用 .....       | 73        |
| <b>第八章 行为进化的机制</b> .....   | <b>77</b> |
| 8.1 行为进化与遗传变异 .....        | 77        |
| 8.2 行为进化与自然选择 .....        | 82        |

# 第一章 行为进化研究概述

## 1.1 研究简史

关于行为进化问题，生物进化论的奠基者拉马克 (J. B. Lamarck) 和达尔文 (C. Darwin) 早有论述。拉马克的《动物哲学》一书，多次涉及到行为的演化问题。达尔文在不少著作中，都提到行为的进化。尤其是他晚年发表的《人类和动物的表情》一书，详细描述了狗、猫、马、鹿、黑猩猩以及人类的多种表情，生动地阐述了表情的进化过程。这本书也许可以说是最早的一部行为进化专著。有趣的是，达尔文对人类表情的研究，可能是从他的长子威廉开始的。当威廉呱呱堕地时，达尔文就开始记录他的表情。这方面的资料被引用到了上述的书中。达尔文还发表过《一个婴儿的生活概述》一文，专门论述他的长子和长女在婴儿期的各种表情行为(图 1-1)。

行为可否进化? 这个问题曾有过争论。直至 19 世纪中叶还有学者认为，表情行为神秘莫测，全然不可得知。达尔文针对这种看法，在《人类和动物的表情》一书中写道：“无疑，在我们还把人类和所有其余的动物看作是彼此无关的创造物的时候，我想要尽可能去研究表情的原因的这种天然愿望，就会受到有效的阻止……如果我们承认说，不同的、但也是有亲缘关系的物种起源于共同的老祖宗，那么它们的某些表情的共同性就比较容易使人理解了。例如，人类和各种不同的猿在发笑时所发生的同样的面部肌肉的动作，就是这样的。一个人如果根据于一切动物的身体构造和习性都是逐渐进化而来这





图 1-1 中年时代的达尔文与长子威廉(自 C. Darwin)  
达尔文在《自传》中写道:“我的长子生于 1839 年 12 月 27 日,我马上开始记录他的各种表情,因为我相信纵使在这个早期,最错综的和最细微的表情一定都有一个逐渐的和自然的起源。”

个普遍的原理,那么就会用一种新的具有趣味的看法,去考察这整个关于表情的问题了。”达尔文关于进化论与行为学相结合的思想,为行为进化研究奠定了理论基础。

19 世纪末,这一领域的工作侧重于对意识进化的探讨。达尔文和斯宾塞(H. Spenser)明确指出,在意识和行为能力

方面，是经历了从低等哺乳动物到人类这样一个连续演化过程的。后来，赖曼鲁斯(H. S. Reimarus)提出了用比较方法研究行为，并建立了比较行为学。此外，摩尔根(O. L. Morgun)、詹姆斯(W. James)、洛布(J. Loeb)等都在方法、概念上为行为及其进化的研究作出过贡献。到20世纪初为止，不少科学工作者都始终以人的感情解释动物行为。摩尔根则不同意这种看法，他的研究表明，完全可用较简单的思路去解释动物的活动，“拟人化”的解说将会把研究引入歧途。摩尔根的成就克服了长期以来在行为研究上的错误倾向。上世纪末和本世纪初，韦特曼(C. O. Whitman)在鸽子生态研究中，成功地把“同源”的概念应用于行为比较，并据此找出了不同鸽子间的亲缘关系。

20世纪以来，行为进化受到分类学家、动物学家、进化论者的广泛重视。海因罗斯(O. Heinroth)、弗里希(K. von Frish)、廷伯根(N. Tinbergen)，尤其是洛伦茨(K. Z. Lorenz)都对此作过探讨。在洛伦茨以前，洛布通过对草履虫向光性的研究提出，高等动物的复杂行为也与低等动物的向性一样，仅仅是一种对外界刺激的简单反射，这就是盛极一时的行为主义心理学观点。可是，洛伦茨对此并不信服。他所感兴趣的一些现象仅用上述理论显然无法解释。例如，由人所抚养的小狼，长大后用不着老狼教，照样会以狼的方式去召唤它的同类；在人工饲养下长大的蜘蛛，从未见到过蛛网，很快自己就会吐丝张网。洛伦茨认为，这些动物的行为，不能不说是一种天生具有的模式。后来，通过著名的“印记”现象的研究，他提出，有许多行为，除了先天的遗传外，还需要外来的某种特定刺激才能表现出来(图 1-2)。洛伦茨发现，小雁刚孵出后的几小时内有一个“敏感时期”。此时它们若见到母雁以外的其他任何运



图 1-2 洛伦茨和他的“印记”试验(自 Wallace)

这群小鸭子从破壳而出的一瞬间便认定这位老人——洛伦茨是它们的“母亲”。此后,它们缠在老人后面寸步不离。令人费解的是,这个性格孤僻的奥地利人居然与鸭子如此亲密无间。

可是,这正是洛伦茨严谨观察的杰出表现。

动物体,都以为是母雁,因而会长时期尾随其后,甚至可维持终生。也就是说,小雁被这个运动物体打上了“印记”。如果鸡蛋是在鸭群内孵化,出壳的小鸡便会认鸭为自己的母亲。当小鸡长大进入求偶阶段时,它对本是同类的鸡无动于衷,却一味追逐异性的鸭子。洛伦茨认为,这便是本能加刺激的结果。本能是遗传的,但又离不开环境的影响。因而高等动物的许多行为,就不象低等动物的向性那样简单。洛伦茨通过对鼩鼱、蛙、鸭、猴、狗等许多动物的研究,提出了自己独树一帜的行为理论,并认为行为是适应进化的产物。他的著作有《行为的进化和变异》、《动物和人类行为研究》等。洛伦茨以及廷伯根、弗里希三人通过长期对动物在自然环境下的生态学研究,得出了某些个体行为和社会行为的模式,因而获得了 1973 年

诺贝尔生理学医学奖金。

近年来,行为进化研究又有新的进展。行为生物学和行为遗传学的创立,无疑对这方面的工作提供了新的条件。在多种形式的研究中,特别值得一提的是对黑猩猩行为的观察和分析(尤其是在自然条件下),它必将有助于揭示人类行为的形成和进化。

## 1.2 有关的若干概念

在行为进化研究中,涉及到许多基本概念。其中比较主要的有反应(reaction)、刺激(stimulus)、冲动(drive)、行为格式(behavior patterns)、自然选择(natural selection)、适应(adaptation)、遗传(heredity)、变异(variety)、遗传物质(genetic material)、基因(gene)、染色体(chromosome)等等。

**反应与刺激** “反应”一词从广义上说,是指化学物质、生物体或生态系接受外来的各种作用而引起的反作用。在行为学、心理学中,指的是生物体对刺激的回答,即应答(response)。例如,含羞草的叶子因触动而闭合;变形虫遇不同物体而伸出或缩回伪足。在高等动物中,因体内外各种变化而引起肌肉运动、腺体分泌或行为表现,尽管复杂状况不同,都是反应。

**刺激**是与“反应”相对的概念。它是作用于生物体并引起反应的因素。刺激能影响行为的方向、反应的程度等。各种动物能从自然界感受到的刺激的种类和范围极不相同。蝶蛾能感受高频音波;蚂蚁对紫外光很敏感;响尾蛇能觉察红外线和辨别极微小的温差,从而能在黑暗中确定进攻目标;有些鸟和鱼能确定所在的磁场位置;蝙蝠能收发超声波;许多高等哺乳动物善于嗅辨气味,如狗辨别脂肪酸的能力比人高2万倍

……凡动物的感觉器官所能觉察到的环境，均由对它有生物学意义的刺激所组成，总起来被称为该动物的“环境世界”。但是，环境中的信息，对动物的作用并不相同，动物从中抽出最主要的部分予以反应。有人做过实验，将电极埋入猫脑中，所记录的脑电图表明（图 1-3），猫在捕鼠的瞬间不能再听到原来能感知的节拍器响声。可见，动物感受外界刺激的能力，除取决于它的感觉器官外，还与中枢神经系统有关。随着动物的进化，感觉的能力也有发展。高等动物有多种特殊的接受不同刺激的感受器和感觉器官，如眼感受光刺激，耳感受声刺激等。在人类中，语言也可说是一种复杂的刺激物。

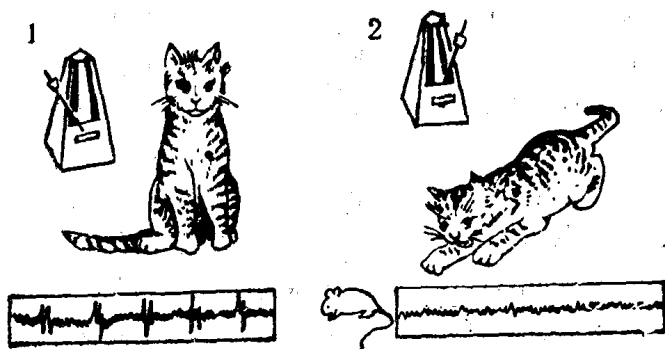


图 1-3 静止和捕鼠时猫的脑电图(自 Tinbergen)

1. 静坐的猫能听到身后节拍器发出的响声；
2. 在捕鼠时则听不到原有的这种声音。

一种有持续力的刺激，可称为冲动。如食物冲动、性冲动、争斗冲动、结伴冲动等等。冲动也可认为是导致某种行为的内部和外部刺激的复合。后天获得的行为冲动，往往与动物得到的物质刺激有关。冲动能使动物在达到某种要求以前始终保持活动状态，要求一旦实现，冲动便消失。此时，生理要求下降，原来的刺激物不再引起反应。当然，这只是暂时的现象。

动物也时常表现出主动的活动。这类行为冲动往往出自体内某种欲求。如寻找食物就并非直接由外界的某种刺激所引起。但对动物来说,一般只是有向刺激源接近的趋向,并不意味着它已经知道要达到何种目的。冲动的水平不仅取决于遗传因素,也受环境的影响(如气候变化等)。

**行为格式** 面对同样的客观环境,同一物种的不同个体间有基本相同的行为;不同物种的行为表现却不一样。这种行为方面的特征,称为行为格式或行为型式。行为格式是生物体长期进化的产物。行为格式虽属先天性模式,但在许多高等动物中,多少受到后天的学习和经验的修饰。例如,象本来是四足着地的,但经过训练后也能两足站立一段时间。

动物的行为有的已在中枢神经系统中定型,其表现格式是不变的,刺激只能引发出固定的格式,至多影响表现的速度和强度,如吮吸、搔痒、整理羽毛等等。有的则是没有固定格式的灵活行为,其表现状况依外界刺激而转移。如抱窝母鸡收蛋时平衡方向的动作,这种行为的有无及其进程全都由蛋的位置和滚动情况而定。在很多场合,动物的行为往往是上述两种类型互相配合,协调完成的,只是两者先后次序不同而已。蛙类的捕食行为一般先有灵活的转向动作,然后才以固定方式弹射舌头;兽类的性行为也是先有灵活的定向动作,再有刻板的爬跨动作。

**自然选择** 这个概念是1859年达尔文提出的,指的是生物在自然条件下不断地发生变异,有利于生存的、可以遗传的变异逐代地累积和加强,不利于生存的则逐渐被淘汰的现象。生物的形态结构、生理功能、行为习性及上述几方面的进化,都是自然选择的结果。

自然选择是通过生存竞争(也称生存斗争)实现的。生存

竞争指的是同种或异种生物之间，由于生活条件(如食物、空间等)和性要求上发生种种联系而引起的竞争。在竞争中，适应者生存，不适应者淘汰。

所谓的适应者生存，不只是指个体的生存，更重要的是指繁殖而留下后代。只会生存而未留下后代的个体在进化上是没有意义的。因而，现代进化论强调用繁殖优势去衡量生物的适应能力。适应可以表现为某种过程或某种结果，但都是自然选择的产物。

**遗传与变异** 遗传与变异是生物的基本特征之一。上一代的生物性状在下一代中表现出来，称为遗传；上下代个体之间或同一代不同个体之间性状上的差别，称为变异。马生马，鸡生鸡，这就是遗传现象。但同一种类的马(或鸡)的个体间总有所不同，世上没有完全相同的马(或鸡)。养马人总能认识自己的马，养鸡人总能识别自己的鸡，这就表明变异现象的普遍存在。变异按可否遗传分为可遗传的变异(即遗传变异)和不可遗传的变异两类。遗传变异一般由遗传物质的变化所引起。在生物进化上，只有遗传变异才是自然选择的材料。

遗传与变异既有联系，又有区别。遗传，保持原有的特征；变异，产生新的特征。没有遗传的一面，生物便没有质的稳定性，也就会丧失种的存在；没有变异的一面，生物也就无所谓进化。在历史过程中，当变异的一面占优势，新种才能形成。例如，从爬行类向鸟类的进化历程中，始祖鸟被认为是一种过渡类型。它有一些爬行类的特征，如有牙齿、长尾等，但主要象鸟，因而它在分类上属鸟类。相反，如遗传的一面始终占优势，则生物基本保持原来面貌。即使有很悠久的历史，但仍属于原类。

**遗传物质** 遗传物质指的是决定生物遗传的基本物质单位,即基因和染色体。基因是遗传的最小单位,一般是按一定顺序排列在细胞核内的染色体上。基因的化学组份是脱氧核糖核酸(即 DNA)。DNA 是高分子化合物,整个分子是一条双螺旋结构的长链。一个基因是 DNA 上的一个微小片段。每个基因控制一个或多个遗传性状,或多个基因共同控制一个遗传性状。染色体是细胞有丝分裂时出现的、易被碱性染料着色的丝状或棒状小体。它由细长的染色质纤维盘螺旋折叠而成。染色体由核酸和蛋白质组成,是一种遗传物质。在雌雄异体的个体中,染色体分为两类:决定性别的称性染色体,其余为常染色体。如人体细胞中染色体数目为 46 个,即 23 对。其中一对是男、女两性不同的,称性染色体;22 对是两性共有的,即常染色体。人体的性别正是由性染色体所决定。男性细胞内的性染色体为一个 X 染色体和一个 Y 染色体(称“XY 型”);女性细胞内的性染色体为两个 X 染色体(称“XX 型”)。在人的受精过程中,如男性的性染色体 Y 与女性的性染色体 X 相结合,则出生的是男孩;如男性的 X 与女性的 X 相结合,则是女孩。因此,男女之间某些行为上的差异也是由



图 1-4 家鸡(左)、环颈雉(右)和它们杂交后代(中)的啼叫姿势。杂种行为介于双亲之间。



遗传物质决定的。其中先天性的行为差异完全由遗传物质所决定,后天获得的行为差异与遗传物质也有关系。

为了求得行为与遗传的关系的解释,许多人进行了实验研究,并已取得有说服力的结论。如将家鸡与野生环颈雉杂交,所产生的杂种雄鸡的啼叫行为,明显介于两亲本之间(图1-4),从而表明了行为的遗传特性。

### 1.3 研究的意义

行为进化研究是一个很有意义的项目。首先,行为是生物应激性的高级表现形式,行为进化也是所有进化问题中难度最大的课题。因此,这项研究的成果将会对进化论产生重大影响。从达尔文时代起,形态结构一直是用来鉴别种系发生关系的一种手段。例如,人的手臂和鸟的翅膀的相似骨架就被看成是两者具有共同起源的证据。洛伦茨认为,行为方

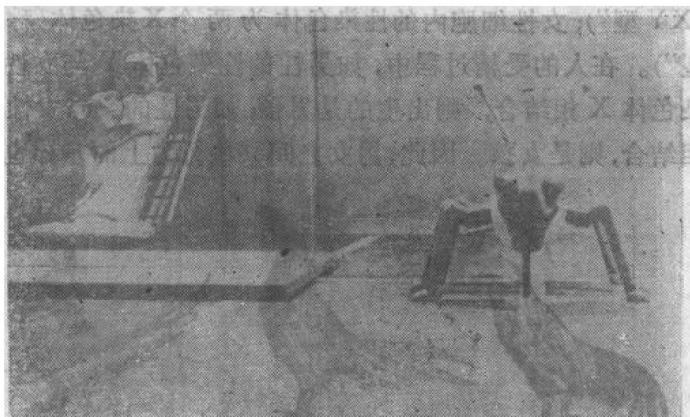


图 1-5 在这个形状古怪的庞然大物面前,这只幼猴立即扑向并紧紧抱住一个用柔软毛料制成的假妈妈。心理学家哈洛(H. Harlow)所做的这一实验表明,人类在正常发育过程中需要保护和抚爱是有生物学依据的。(自 Haviland)