

生物学基础知识丛书

# 动物行为



范志勤 编著

科学出版社

生物学基础知识丛书

# 动物行为

范志勤 编著

科学出版社

1988

## 内 容 简 介

近年来,动物行为的研究越来越受到人们的关心和重视,并得到了蓬勃的发展,以致很快形成了一门新兴学科——行为生物学。本书简明地介绍了这门崭新学科的发展概况、基本概念、研究的主要内容,以及重要的奠基人。书中分别叙述了动物的定向、导航、各种感觉感受刺激的功能及其相互联系和作用,并在最新实验的基础上,对动物的繁殖、活动节律、社群关系、信息传递、本能和学习等行为进行了剖析。本书还讨论了行为的生理基础、遗传和进化等问题,特别是引用了不少生动有趣的新颖实验,着重阐述新近的进展,科学家的设计和研究方法。

本书可供大专院校师生阅读,对有关学科的科技工作人员也有一定参考价值。

生物学基础知识丛书

动物行为

范志勤 编著

责任编辑 朱博平

科学出版社出版

北京朝阳门内大街137号

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

\*

1988年6月第一版 开本:787×1092 1/32

1988年6月第一次印刷 印张:9 7/8

印数:0001—3,600 字数:221,000

ISBN 7-03-000392-6/Q·73

定价: 2.55 元

# 《生物学基础知识丛书》

## 动物学编委

主任编委 张致一

编 委 (按姓氏笔划排列)

孙儒泳 许维枢 严绍颐

汪 松 周本湘 郎 所

郑宝賚

## 序

勤劳勇敢的祖国各族人民，正怀着热切的心情和必胜的信念，团结在中国共产党的周围，为加速实现四个现代化而进行新的长征。在这个极不平凡的历史新时期，大力提高整个中华民族的科学文化水平具有重大的现实意义和深远的历史意义，是当前全党和全国人民的紧迫任务。为此，科学出版社组织编辑了各种自然科学基础学科的普及丛书，《生物学基础知识丛书》就是其中之一。

生物学是研究生命的科学。这一门规模宏伟、内容丰富的自然科学，近二三十年来得到了蓬勃的发展，使得它的地位越来越突出。生物学的许多新成就已经或正在引起农业、医疗卫生、工业和国防建设发生巨大的变革。由于生物学与其它一些科学互相结合、互相渗透和互相促进，衍生出许多新的分支学科，并已推进到分子和量子水平，探讨生命现象的内在规律，证明生命活动的物质性。因而，不难预料，生物学将成为认识自然、改造世界、推动国民经济和人类健康事业的强大武器，将为整个人类社会的进步作出更大的贡献。

我相信，《生物学基础知识丛书》的出版将有利于生物科学知识的进一步普及和提高，将使更多的同志掌握和利用生物科学的成就，从而在自己工作中做出更大的贡献，也将有利于培育富有创造性的新一代生物学家。衷心希望这套丛书为加速实现祖国四个现代化增添应有的力量。

贝时璋

# 前 言

近年来,世界上许多科学家积极地开展了对动物行为的研究,他们奉献给人类不少具有重大意义的、宝贵的科学成果,使得对动物行为的认识向前迈进了一大步。1973年廷伯根(N. Tinbergen)、劳伦兹(K. Lorenz)和符瑞西(K. V. Frish)三位行为生物学家,因为在这一领域中的出色工作和优异成绩,获得了国际上有史以来第一次颁发给行为生物学方面的诺贝尔奖。他们的工作为新兴的行为生物学的建立打下了基础。此后,许多动物学家、博物学家、生态学家、生理学家、心理学家和遗传学家积极加入这一行列,在动物行为的研究中进行了大量卓有成效的工作,大大促进了这一研究领域的深入发展,从而在生物学中形成了一个独立的新分支学科——行为生物学。

现在,行为生物学由于其显著的理论价值和巨大的生产实践意义,得到了迅猛的发展,并已成为生物科学中极为活跃的分支学科之一。

众所周知,在生物机体的新陈代谢过程中,存在着通过机体系统的物质流和能量流,同时还存在着信息流,而且信息流起着控制新陈代谢的作用。行为正是受信息流制约并由信息流决定而产生的。人们很早就感到,对动物行为的研究日益显得重要,这在本书最后一章的关于研究动物行为的意义中作了必要的阐述,并指出了它在科学技术及人民生活中的应有地位。所以,不难理解,为什么行为生物学受到了人们如此的关注。

我国在行为生物学方面的研究应该说还是很薄弱的,涉

足于这一科研领域的时间还不长。但是，有关科研人员经过了10余年的努力，无论在理论上，或是在实践中均已获得了一定的进展。本书对于近年来我国所进行的一部分有关工作、我们与国际同行共同探讨的一些问题，以及我们的学术观点，都作了通俗的叙述。把这一吸引人的新兴学科介绍给广大读者，希望在我国能有更多的人参加到这一研究领域中来，是作者多年的愿望。为此，本书在说明研究成果及新进展的同时，特别注意描述研究者的设计思想、实验步骤及工作方法，以便于同行或感兴趣的读者在探索类似事物时，有一些可供参考的资料。

当然，在这本篇幅不大的书里，想要全面地介绍行为生物学所涉及的极为丰富的内容，是不可能的，何况一个人的知识领域总是有限的。但是，作者怀着一颗竭诚的心，希望加速推进行为生物学这门崭新学科的发展，使它为科学技术事业，为我国的四化建设作出应有的贡献。

本书初稿承蒙张宗炳先生审阅，提出了极为宝贵的修改、补充意见和建议，特在此表示诚挚的谢意。

# 目 录

## 序

### 前言

一 行为生物学——发展中的科学.....	1
(一) 动物行为的定义 .....	2
(二) 研究方法 .....	7
1. 观察法 .....	7
2. 实验法 .....	10
(三) 研究内容 .....	11
二 行为研究的回顾.....	15
(一) 历史概况 .....	15
(二) 行为科学的先驱和研究者 .....	21
1. 行为研究的四位先驱 .....	21
2. 当代的研究者 .....	24
三 动物的定向和导航.....	34
(一) 动性 .....	35
(二) 趋性 .....	37
(三) 迁移 .....	47
(四) 返巢 .....	52
(五) 其它定向技能 .....	56
四 视觉、听觉与行为.....	63
(一) 视觉 .....	65
(二) 生物光 .....	76
(三) 听觉 .....	80
1. 发声器官 .....	81
2. 听觉器官 .....	86
3. 声音信号的含义 .....	92



五	嗅觉、味觉与行为 .....	99
	(一) 嗅觉 .....	99
	(二) 味觉 .....	111
六	触觉、其它感觉与行为 .....	119
	(一) 触觉 .....	119
	(二) 其它感觉 .....	125
七	刺激及其作用 .....	133
	(一) 刺激的分析 .....	134
	(二) 刺激的选择 .....	140
	(三) 超常刺激 .....	148
八	繁殖行为 .....	153
	(一) 求偶 .....	153
	(二) 交配 .....	158
	(三) 亲仔 .....	165
九	节律行为 .....	175
	(一) 节律行为与昼夜、月运和季节 .....	176
	(二) 其它环境因子与节律 .....	178
	(三) 生物钟 .....	184
十	社会性与通讯 .....	190
	(一) 社会性 .....	190
	(二) 通讯 .....	198
十一	本能与学习 .....	219
	(一) 反射与本能 .....	219
	(二) 学习 .....	228
	1. 条件反射 .....	229
	2. 操作条件反射 .....	231
	3. 印记学习 .....	234
	4. 模仿 .....	239
	5. 习惯化 .....	239
	6. 尝试与错误 .....	242
	7. 推理学习 .....	243

十二 行为的生理基础.....	249
(一) 激素与行为 .....	250
(二) 神经系统与行为 .....	257
(三) 综合作用 .....	264
十三 行为的进化.....	269
(一) 行为的遗传 .....	271
(二) 行为的演变 .....	278
十四 研究动物行为的意义和展望.....	294

## 一 行为生物学——发展中的科学

当你漫游动物世界,听着那鸟鸣蛙唱、狼嚎虎啸,看到那雄鹰的展翅翱翔、蜜蜂的奇妙舞蹈、刺鱼的精巧繁殖、蝙蝠的高超定向本领,以及鳗类的放电绝技……等等,你就会被那千姿百态、奥妙无穷的现象所吸引。所以,自古以来,人们就对此倾注了极大的热情,细察精描,赋诗作画,同时还渴望了解其中的奥秘。可是,往往如涉足浩瀚的大海,陷入迷茫的境地。

人类从在地球上诞生之日起就与动物结下了不解之缘。人们食肉,衣裘,驯养动物帮助自己耕作、运输、传递消息。无论你住在什么地方,从事何种工作,都要和动物交往。猎人必须了解猎物的习性,才能找到并顺利捕获猎物;农民要观察家畜、家禽,以便饲养;渔民需要知道何时何地出现自己期待的鱼群,从而决定用何种方法进行捕捞;就是居住在城市里的人,也要驱除蟑螂,消灭老鼠,扑打蚊蝇。总之,人类与动物之间存在着极为密切的关系。试想,如果没有动物,世界将会是什么样子呢?

无论是原始社会还是现代社会,都有许多热情执著的人在仔细地观察着周围的动物。由于他们经年累月的努力,人类对动物的了解和认识,不断得到拓广和加深。人类对未知领域的探索是无止境的。我们一旦观察到事物的现象,就必然要了解这些现象的本质是什么。

对于我们周围的动物,我们绝不会仅仅局限于单纯的观察。我们不但想知道鸟儿为什么歌唱,蜜蜂为什么起舞,河狸为什么筑坝,猩猩为什么捶胸,也想了解蜜蜂怎样通知它的同

伴花粉的地点,狗怎样识别归家的路径,小鸭怎么能在大群鸭子中紧跟它的妈妈而不走失。还有,无数个日常的、普通的“为什么?”都在吸引人们去追根寻源。因为,我们想知道它们为什么这样做,是什么支配它们这样做,它们又是如何学会这样做的。

一门崭新的科学——行为生物学就在人们对这一系列问题的不断探索中应运而生了。

## (一) 动物行为的定义

什么是动物行为呢?大体而论,行为是指动物的动作。除跑、游、爬及各种其它方式的转移位置外,还包括动物在进食、求偶,甚至呼吸时的所作所为。此外,身体某些部位的细微动作,如竖起耳朵或者发出声音,也是行为的一部分。有时,动作并不是很明显,如墨鱼对附近的被捕食者闪耀着不断变红的色带;颜色的变化是由皮肤上几种色素细胞的协调活动引起的。这种活动,其意义并不亚于墨鱼求偶时的行动。它的色素细胞是效应器,就像肌肉控制足的运动一样。再有,类似发出声音、静立不动和注目凝视等等,也可归入行为之列。因为,它们虽然有的并未显示动作,但在体内进行着可能影响随后的行为的活动。例如,玉带凤蝶 (*Papilio polytus*) 常常长时间地趴在墙头上的阳光下展翅不动,实质上它是在从阳光中取得热能。这里,它的双翅对太阳射线形成的角度很重要,一旦加热到一定程度,将产生难以捉摸的行为变化。又如,把一条鳃裨鱼放进一只新桶里,它会迅速潜到桶底,就像“冻结”一般静止不动,即使给予很大的骚扰,仍保持这个姿势。但是,尽管它不活动,却是躲避捕食者的一种行为。

年龄或生长的过程,虽然也发生变化,但不属于行为的范

畴。

总之,可以说行为是动作,或者动作的变化,包括从动到绝对不动,乃至所谓“冻结”,一句话,包括我们可以直接观察到的一切动物的状态。或者说,行为是观察到的动物对环境的反应,是对环境条件改变的适应活动。动物为了生存下去,必须不断地行动。所有动物都面临着同样的基本问题,譬如它们都需要:定期补充能源——取食;避免脱水——饮水;回避敌害——逃避;保养体表——整饰,以及传宗接代——繁殖等等。动物的行为正是围绕着上述这些基本问题发生、发展的。有人认为,结构与行为二者是彼此相互作用、相互依赖,同时又不断地共同适应其生存的环境的变化,而动物正是这些相互作用着的结构和行为的总体。

动物的生存环境包括非生物环境和生物环境。动物能随着环境而改变它们的反应。麻雀在寒冷时,不但会增长新羽,还会扩展羽毛保暖;酷热中蝗虫就用体轴对着阳光,以减少过多受热;冬天蝙蝠进入冬眠,而燕子却飞向南方;旅鼠数量增多,就要成群地向外迁移。这些都意味着对环境条件的适应,都称之为行为。这里是通过行为及生理作用调节它们的内在环境与外部环境的关系,行为起到了因子补偿作用。

“定向性”是动物行为的一个特点。动物之间的关系与非生物间的集合体(如分子)是十分不同的。虽然在对一群椋鸟的运动的分析中,或许可应用与分子的布朗运动相似的数学术语,但它们在性质上完全不一样,因为动物的行动是为了维持生命和繁衍后代。一种动物或一个物种能否继续存在,决定于该种个体的行动有效性。而对分子来说,情况却不是如此。因此,动物彼此之间有目的性的行动是“定向性”的行动。

同时,动物的行动还具有“主动性”和“可逆性”。一株树

木随风摆动,是被动的行动;菟丝子围绕别的植物蔓延藤条是通过生长运动来实现的。除了含羞草、捕蝇草等少数种类之外,一般植物唯一的一种运动就是生长,这是一种迟缓的、不可逆的运动。通常说来,生长虽然有适应外界环境的表现,但是不显著。相反,动物的行为既是主动的、迅速的,又是可逆的,并且是对环境适应性的显著反应。

动物学家经过了世世代代的努力,对丰富多彩的动物形状、体积和颜色进行了一些分类,但对于行为,似乎工作没有做得那么多。实际上,动物的行为模式,恰如它们的形状、颜色一样,也是千变万化的。

两种动物的行为绝不会完全相似。可以从鸣声来辨识知更鸟,也可以从它在草地上的觅食方式、筑的巢、威胁或求爱的姿态诸方面来识别。猫头鹰绝发不出百灵鸟般悦耳的啼鸣;前者的叫声总是那么难听,因而有“恶声鸟”之称。

反过来说,即使是同一种动物的同一类型行为,也一样能有许多不同的行为形式,如鸱的觅食:或俯冲捕鱼,或袭击病鸟,或扒开草地啄食虫子,或在空中吞噬飞虫。

可是,每种动物的行为又各有一定的范围。例如,鸱不会像隼那样猎取小型鸟类,知更鸟造不出南美灶鸟那样精细的窝巢。动物的行为特性也与它们的生态特性和生物学特性一样,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。有时,不同类群、亲缘较远的动物,由于生活在极为相似的环境条件下和对相似环境适应的结果,表现出相似的行为类型。这种行为称之为“趋同行为”。

有时,两个在形态上难以区分、亲缘很近的物种,却可以通过不同的行为型加以辨识,这种现象称为“行为趋异”。在自然界中,行为型也常常是近缘物种的种间隔离和种间辨识

的一个重要方面。

总的来说,行为是生物适应环境条件,以利于自身生存的行动。但是,问题又不仅仅到此为止,因为在个体集合成为有组织的、能进行调节的社群和群落中,行为也起着重要的作用。

在对行为的研究过程中,为了不同的目的,常常需要按照某些特征将行为分成几个类型。通常有四种分类方法。

第一,按照因果关系,根据它们所依赖的诱导因素的不同,将同一诱导因素引起的活动归为一类。例如,雄性激素使动物活动频次和强度剧烈增加,这可归类为性行为;雄性个体间存在的雄体刺激引起的争斗活动,可称为“对抗行为”。要进行这种分类,往往必须对整个动物的行为有所了解,当然这是很困难的。因此,常应用两种辅助方法,借以鉴别该行为型是否是由某种原因所引起。一是控制诱导因素,譬如,给予外源激素,使体内雄激素水平上升,再观察动物是否增加活动频次;另一是当某一诱导因素不能被单独控制时,则用调查各种行为活动出现的相互关系来解决。举例来说,鸟类孵卵期与雌激素增加之间的关系,可调查雌鸟在孵卵时的雌激素含量,若两者一起出现,就可能有相互关联。但是,当两者都不表现时,并不意味着该因素无诱导效应。

第二,按行为在动物间所行使的功能划分类型是另一种行为分类方法。从进化的意义上说,根据行为所具有的适应性意义可划分成觅食行为、迁徙行为、领域行为、亲仔行为、进攻行为、社群行为等等。它们就像个体形态上的腿、眼等各个部分一样,不管它是昆虫的,还是脊椎动物的,也不管它们的个体发生或系统发生情况如何,尽管有时它们具有相似的结构,但只要其功能不同,即划分为不同类型。

需要注意的是,按功能划分类型,有时会与按因果关系区

分的类型相似,甚至名称也相同,故极易产生混淆。例如,性行为、母性、亲仔行为,它们既可归属因果关系的行为类型,又可划分为功能型的行为。但是,繁殖行为就不是因果关系了。同一功能单元可以有不同的起因,像领域行为和迁徙行为,在各种亲缘关系甚远的种类中是截然不同的。当然,即使是同一成分对不同的物种来说,功能也不尽相同。

第三,从历史因素或从发生学的观点来划分行为类型是又一种方法。按照来源,从行为进化的观点,把具有同一起源的行为划为一类,如定型(固定的)行为,趋同、趋异行为等等。

第四,根据行为所获得的途径,把行为分为先天的、学习的等等。

本书将主要采用最后一种分类系统,并适当结合其它方法进行叙述。

在繁多的生物种类中,其基本的行为类型可归纳为6个,即向性、趋性、反射、本能、学习和推理。上述6个行为类型在每一物种中其重要性各不相同,并在不同物种内构成了多种复合体,而每个类型在各复合体中又占据着不同的地位,具有不同的意义。

行为学家往往习惯于把向性、趋性、反射、本能统称为先天行为或天赋行为,认为这是一种定型的,对一定刺激产生特定反应的行为,并称这一类行为是“固定作用方式”。这类行为的神经机制为一条神经通道,其优越性在于对刺激能作出迅速的、无误的反应。而学习和推理则认为是后天获得的行为,它常对一些反应作出改变,其神经机制带有改变通道,即在原来的神经通道上联系有许多可以选择的通道。学习行为的好处在于能适应多变的环境。但是,近年来的研究表明,这一划分还不是绝对的,因为许多本能行为中掺杂有学习行为,而学习行为开始时乃是定型的,是以反射、本能和其它遗



传行为类型为基础的。

## (二) 研究方法

行为生物学的研究方法有的是在野外进行观察，而有的则广泛应用实验室条件。观察法是仔细地观察动物活动情况，并建立相应的动物行为目录；实验法是对发生行为或接受行为者，或它们所使用的信号进行干扰。大多数的行为研究是采用这两种方法的不同结合形式。

### 1. 观察法

观察可以在实验室内或自然界里进行，当然最好是在自然条件下进行。可是，人们不可能总是跟着某一动物转，以及其它种种原因，以致时常需要用实验室的观察来加以充实、证明。

首先，最重要的是要详细而客观地记录各种动物的行为（包括被科学家反复训练过的实验动物的行为），了解它们与某一刺激的关系。行为记录必须客观，观察者不能受自己原来的观点所左右。记录要力求全面，否则是有些资料可能暂时看不出其用途，也决不可删减观察内容的记载。一定要注意决不能把人的动机强加于动物，否则常会得出错误的结论。只有把动物行为作为一门客观的科学，才能深入研究和解开动物行为的奥秘。

随着科学技术的发展，人们逐渐发明并引进一些先进的仪器和技术设备到行为生物学研究中来，从而加快了行为生物学的进展。在研究动物释放的信号时，摄影机、照像机、录音机、录像机是极为有价值的工具。蜜蜂在巢内的舞蹈是以