



DONGWU  
XINGWEI  
XUE

# 动物 行为学

季达明 著  
涂长晟



辽宁教育出版社



生命科学丛书

# 动物行为学

季达明 涂长晟 著

辽宁教育出版社

1989年·沈阳

## 动物行为学

季达明 涂长晟 著

---

辽宁教育出版社出版 辽宁省新华书店发行  
(沈阳市南京街6段1里2号) 沈阳新华印刷厂印刷

---

字数: 190,000 开本: 850×1168<sup>1</sup>/<sub>32</sub> 印张: 7<sup>3</sup>/<sub>4</sub>

印数: 1—1,000

1989年11月第1版

1989年11月第1次印刷

---

责任编辑: 马 芳

责任校对: 日 月

封面设计: 安 迪

插图: 张 辉

---

ISBN 7-5382-0757-0/Z·24

---

定价: 3.50元

## 前 言

近年来，我国各地电视台陆续播映《动物世界》，引起了人们的极大兴趣。面对着各种动物千姿百态绚丽多彩的行为，人们在惊讶、叹赏之余又不禁要问：这些动物的活动或行为是怎样发生的？为什么会是这样？是天生的本能，还是模仿学习的结果？

诸如这样的一些问题正是动物行为学所要研究和解答的。

动物行为学的研究表明，动物行为是动物个体和动物社群为适应内外环境的变化（刺激）所作出的反应。各种动物的行为林林总总又千差万别，从简单反射到包括学习与社群互相影响的复杂活动。这些差异不仅由于在漫长的进化历史过程中所形成的感觉器官、神经系统以及反应机制不同所致，而且还由于所处生态环境（生境）各异所引起。尽管各种动物的行为千差万别，但它们都是为了个体的生存及其遗传物质或物种的延续（即提高适合度）。凡在某一特定环境中能提高适合度的行为方式就由自然选择选中，从而得以生存与繁衍，否则即被淘汰。

著名动物行为学家Tinbergen提出动物行为学（Animal Behaviour）是研究动物行为的原因（Causation），发生与发展（Development），进化（Evolution）与（适应）功能（Function）的一门科学。这一论点被许多动物行为学家认同。后来Thomas McGill将之用英文大写的头六个字母ABCDEF表述，也就是Animal Behaviour Causation Development Evolution Function。

动物行为学作为一门科学必然是集体智慧的结晶。自远古的蛮荒时代，人类祖先在生存竞争中就必须注意动物的行为，

从而取得衣食资源或逃避野兽的袭击。考古学的发现以及洞穴壁画、石刻都记下了史前人类对动物行为的印记与描绘。后来，畜牧业的建立与发展，更是将有关动物行为的知识运用于生产实践中。流传于民间中的诗歌、谚语有许多也勾勒了动物行为或习性。这些都可以看作是动物行为学的经验基础。到了19世纪与20世纪之交，由于通过自然选择的进化论的建立(达尔文、华莱士)，系统地采用了比较方法(G. J. Romanes, C. L. Morgan)以及遗传学的发展(孟德尔)，动物行为学的研究才取得了长足的进展。本世纪40年代前后，动物行为学才蔚然成为一门独立的、涉及生理学、生态学、遗传学、心理学等的一门交叉学科。1973年诺贝尔生理与医学奖授予K. Lorenz, N. Tinbergen及K. von Friesch, 以表彰他们对动物行为学的卓越贡献，这更加激发了人们对动物行为学的兴趣与关注。70年代社群行为学(社会生物学)与人类行为学的兴起，又将生物科学与社会科学联系起来，为动物行为学的发展开拓了更加广阔的领域。

我们的这本小书只是将学习笔记整理并稍加扩充而成。由于动物行为学的领域极其广泛，各种动物的行为又千差万别，我们这本概论性质的小书只是选择了一些经过深入研究的动物行为作为例子来说明动物行为学的基本理论和方法，目的是为对此有兴趣的读者提供一本入门的读物。一般读者在阅读时也可以从第五章开始，先通过一些具体的行为方式在脑海中留下一些印象，然后再阅读涉及基本理论的二、三、四章，这样可能更会引起学习兴趣。

在编写这本书的过程中，我们自始至终都得到了辽宁教育出版社及责任编辑马芳同志的大力支持与帮助，特在此表示感谢。读者对这书的任何批评与指教，也请写信给马芳同志转交，我们诚恳地表示欢迎。

作者

1988年10月

# 目 录

<b>第一章 绪论</b> .....	( 1 )
1.1 动物的基本要求与行为.....	( 1 )
1.2 动物行为的近期原因与终极原因.....	( 2 )
1.3 适应、自然选择与动物行为.....	( 5 )
1.4 动物行为学的内容与方法.....	( 7 )
<b>第二章 动物的知觉与行为动机</b> .....	( 15 )
2.1 刺激与感觉器官.....	( 16 )
2.1.1 刺激筛选.....	( 22 )
2.1.2 关键刺激与引发刺激.....	( 25 )
2.1.3 刺激积累与超常刺激.....	( 29 )
2.2 行为动机.....	( 31 )
2.2.1 行为动机模型.....	( 32 )
2.2.2 行为动机之间的竞争与矛盾行为.....	( 38 )
2.2.3 影响行为动机的各种因素.....	( 42 )
<b>第三章 神经系统、激素系统与动物行为</b> .....	( 47 )
3.1 神经系统.....	( 47 )
3.1.1 神经系统的进化.....	( 48 )
3.1.2 神经系统与动物行为.....	( 53 )
3.2 激素系统.....	( 58 )

3.2.1 激素与动物行为·····	( 59 )
3.2.2 外激素 (信息素) ·····	( 67 )
<b>第四章 动物行为的遗传与发育·····</b>	<b>( 69 )</b>
4.1 本能行为与学习行为·····	( 69 )
4.1.1 本能行为与学习行为的生物学 意义·····	( 70 )
4.1.2 行为的决定因素是遗传还是 环境·····	( 73 )
4.2 动物行为的遗传·····	( 75 )
4.2.1 遗传对本能行为的影响·····	( 76 )
4.2.2 遗传对学习行为的影响·····	( 78 )
4.3 动物个体行为的发育·····	( 81 )
4.3.1 亲子关系、印记与个体行为发育·····	( 83 )
4.3.2 动物行为的成熟·····	( 86 )
4.4 学习·····	( 88 )
4.4.1 动物学习的方式·····	( 89 )
4.4.2 学习与记忆·····	( 98 )
<b>第五章 动物的摄食行为·····</b>	<b>( 100 )</b>
5.1 动物的食性·····	( 100 )
5.2 摄食行为的机制与策略·····	( 105 )
5.2.1 动物的捕食策略·····	( 111 )
5.2.2 动物的反捕食策略·····	( 116 )
5.3 动物的饮水与排泄·····	( 125 )

<b>第六章 动物的择居行为</b> .....	(128)
<b>6.1 动物对居处的选择</b> .....	(129)
6.1.1 蜜蜂分群.....	(129)
6.1.2 山雀与三趾鸥的择居行为.....	(131)
<b>6.2 动物的迁移</b> .....	(134)
6.2.1 候鸟的迁徙.....	(136)
6.2.2 鱼类的洄游.....	(144)
6.2.3 动物迁徙的代价与收获.....	(147)
<b>第七章 动物的繁殖行为</b> .....	(150)
7.1 动物的性别决定与性选择.....	(151)
7.2 动物的性行为.....	(160)
7.2.1 求偶行为.....	(161)
7.2.2 交配、配偶关系、生殖隔离.....	(167)
7.2.3 抚育行为.....	(171)
<b>第八章 动物的社群行为</b> .....	(175)
8.1 结群行为.....	(175)
8.1.1 合作与利它行为.....	(176)
8.1.2 竞争.....	(182)
8.1.3 种间关系.....	(189)
8.2 社群组织.....	(192)
8.2.1 社群组织的类型.....	(192)
8.2.2 社群组织的维护机制.....	(195)
<b>第九章 动物行为的进化与人类活动的影响</b> .....	(207)
9.1 动物行为的进化.....	(203)



9.2 人类活动的影响.....	(214)
9.2.1 环境污染.....	(214)
9.2.2 动物驯化.....	(217)
<b>第十章 灵长类动物的社群组织与行为.....</b>	<b>(221)</b>
10.1 灵长类的社群组织(人类除外).....	(222)
10.2 灵长类的行为.....	(224)
10.3 动物行为学与人类行为学.....	(230)
<b>附录 动物行为谱.....</b>	<b>(234)</b>
<b>参考文献</b>	

# 第一章 绪 论

## 1.1 动物的基本要求与行为

动物和其他生物一样，种类繁多，分布极广，并与其周围环境（包括生物环境与非生物环境）构成相互依存、互相影响的生态系统。一切生物的个体都在特定的生活环境中进行新陈代谢（包括物质代谢与能量代谢），使本身得以生长、发育，并按遗传规律进行繁殖，使种群<sup>①</sup>得以繁衍和进化。动物也不例外，例如动物的幼仔出生后即须摄取食物以维持生存，达到性成熟时即须求偶、交配进行繁殖。因此可以说动物的基本要求是：个体的生存与种群的繁衍，也就是前人所说的“食、色、性也”。

动物的行为，例如摄食行为和性行为，是为了满足上述基本需要，适应体内、体外环境变化（如季节变化，食物来源，生理需求的变化等）的一切反应的总和。或者说，是动物应付或适应内外环境变化的手段。由于内、外环境的变化千差万别，多种多样，因而动物的行为也是千姿百态，奥妙无穷的。尽管如此，动物的一切行为、例如猫捕鼠，雄孔雀开屏，都基本取决于三个因素：一是外界或内部刺激，如鼠和雌孔雀的出现；二是动物的感觉器官与神经系统的功能状态（发现鼠和

---

<sup>①</sup>种群(population)又称群体，是同种生物在特定环境和特定时间内所有个体的集群，能自由交配、繁殖。种群是分类学、遗传学、生态学研究中的基本单位。

雌孔雀并决定采取什么相应的行动)；三是动物机体的结构与生理特性(如器官结构、饥饿、激素水平)。

动物的行为并不单指动物的可见行动，还包括它们的习性、举止，例如猛兽掠食前的潜伏，某些昆虫的拟死(假死)，雌蝶释放引诱雄蝶的气味(外激素)，以及动物的姿态与表情等等。此外，动物除了维持个体的生存与种群的繁衍而有基本的摄食行为与性行为之外，还由此派生了一系列的其他行为，如择居、防御、迁移、休眠、群居动物的社群(会)行为(群体行为)以及由此产生的联络(信息交流)、分工、等级、抚幼(抚育)、利它等等有利于群体形成与巩固的活动或现象。

鱼游、鸟飞，这都属于动物行为，这些行为是在动物的机体结构和生理功能的基础上实现的，而动物的机体结构和生理功能归根结底又由遗传物质支配。地球上现存的动物是在亿万年的进化过程中通过遗传、变异和自然选择<sup>①</sup>的产物。在历史的长河中，时间与空间都在不断变化，动物因适应这种变化，在其机体结构、生理功能以及行为上亦必须随之发生相应的改变以维持个体与种群的生存与发展。虽然各种动物的行为千姿百态、奥妙无穷，而追本溯源则仍然是动物进化的历史结果，这一点以后还要详细介绍。

## 1.2 动物行为的近期原因与终极原因

前面讲过，动物的行为是动物进化的结果，是动物适应内外环境变化的手段。这是动物行为学中极其重要的结论。下面用候鸟迁徙的例子来扼要说明。

鸟类中凡随季节改变而发生迁徙行为的称为候鸟，它们的

<sup>①</sup>自然选择(natural selection)这一学说首先由达尔文提出。他认为生物在自然环境条件下不断地发生变异，有利于生存的变异，逐代地累积加强，不利于生存的变异逐渐被淘汰。

生活环境有繁殖区和越冬区之分，如燕、雁、野鸭、美洲红翼歌鸫等。候鸟迁徙和鱼类洄游一样，具有定期、定向和群集性特点。

候鸟是怎样定期定向迁徙的？它为什么要迁徙？

美洲红翼歌鸫 (*Agelaius phoeniceus*, 一般通称 red-winged blackbird) 是一种已详细研究过的候鸟，初春时它由热带(越冬区)飞往北美并在沼泽地繁殖(繁殖区)，秋天来临就又携儿带女飞往南方热带过冬。研究表明，它对光周期很敏感。当春天日照时间上升到一定阈值时通过神经系统的松果体(光照时间监测器)作用于下丘脑的睡眠中枢使之抑制，引起鸟类兴奋，同时下丘脑还将信息传至脑下垂体，释放促性腺激素促进性腺发育(为繁殖作准备)和肾上腺与甲状腺的功能，加强代谢活动(为迁徙作准备)。当这些生理上的准备工作完成再配合适当的气候条件(如温度、气压、风力)，红翼歌鸫通过观察太阳方位、星座位置并结合体内节律控制机制(生物钟)的作用就成群向北迁徙并在北美生息繁殖。由光照刺激(环境因素)所引发的这一系列神经、腺体、代谢与肌肉活动，就构成了红翼歌鸫的迁徙行为方式。在动物行为学中将动物个体怎么样(自然过程的描述)去进行某种活动，或者说在环境条件因素的刺激下动物的内部生理机制(广义的，包括生理、心理、遗传与发育机制)是怎样去完成某种行为的方式称之为近期原因(proximale cause)或“怎么样问题”(how question)。

红翼歌鸫为什么在秋天要向南方迁徙而与之比邻而居的北美红雀(*Richmondena cardinalis*)处在同一地域，经受同一光照与气候变化，也具有相应的解剖生理结构却并不如此迁徙(北美红雀是不具迁徙习性的留鸟，其领域直径不超过十五公里)呢？经过研究认为这种区别是由环境条件和鸟类的食性造成的。红翼歌鸫的食物主要是沼泽地带的昆虫，入秋以后气候转

凉，昆虫数量急剧下降，到了冬天几乎完全绝迹，为了生存，红翼歌鸫必须转移到有充分食物来源的气候温暖的南方。红雀的食物来源主要是果实、种子等植物性食物，在其领域范围内长年不缺，即使偶有短缺，较之远程飞往南方所必须消耗的能量（由食物转化而成）也得不偿失（利弊得失是从物种生存与延续的进化观点衡量，在动物行为学中经常应用，必须与掺有个人情绪与主观色彩的拟人论—anthropomorphism—区别开）。然而更根本的原因却是鸟类的食性和迁徙习性的区别是经过千百万年进化过程自然选择所形成的遗传性所决定的。在动物行为学中，将行为或行为方式的进化历史原因，它对动物生存特别是繁殖能力的影响，称为行为的终极原因（ultimate cause）。由于终极原因回答的是动物（如候鸟）为什么具有某种行为方式（如迁徙）而不是其他的行为方式（像留鸟那样定居），也就是行为方式的生态功能和进化历史，因之一般又称之为“为什么问题”。

地球上现存的一切生物都是亿万年进化历史的产物。生物与非生物的根本区别在于生物具有编码于遗传物质脱氧核糖核酸（DNA）的遗传程序（genetic program）。遗传程序能精确地自我复制，并根据它的指令和由环境所提供的物质条件塑造一切生物性高分子、细胞、系统结构和完整的生物。各种生物虽然具有各自的独特遗传程序和占有不同的特殊生活环境（提供生物赖以生存与繁殖的物质条件），从而有不同的进化历史和进化路线，但遗传程序的精确自我复制能力却完全相同（在复制过程中也可能发生万一差错，这就是突变，突变是遗传变异的基本原因）。遗传程序的历史可以追溯到三十亿年前生命起源时，因而它将过去祖先的“经验”都编入了程序。另外，遗传程序还赋予一切生物的生理过程和整体活动（包括行为）以“目的性”（保全个体与繁衍种群）。生命现象和动物行为之所以千姿百态、奥妙无穷，其根本原因就在于此。动物行为

的近期原因与终极原因也正是由于动物具有遗传程序。近期原因所涉及的是动物个体的遗传程序的解码（破译），从而引起一系列生理现象（如候鸟迁徙前的生理变化），终极原因则涉及到动物种群的遗传程序的历史变化以及变化的原因（如候鸟与留鸟的区别及其原因）。

### 1.3 适应、自然选择与动物行为

生物与它的生活环境（包括生物环境与非生物环境）是相互影响相互依存的。适应是生物在某一特定环境中调整本身的结构、功能、行为以更好地协调它与环境的关系，提高其生存能力与繁殖能力的现象，它是自然选择的结果。

自然选择指的是生物在自然条件下不断地发生变异，有利于生存的变异逐代地累积加强，不利于生存的变异逐渐被淘汰的现象或过程。自然选择按现代的观点解释，可归纳为以下几点：

（1）一切生物都含有基因，基因就是为蛋白质合成编码（编制程序）的核酸。

（2）某些基因由于突变产生等位基因。等位基因影响蛋白质的合成程序，产生新的蛋白质（如酶或激素），从而对细胞代谢与生物个体发育产生影响。

（3）如果等位基因对个体发育产生影响，使具有该等位基因的个体繁殖的成功率提高（也就是说该等位基因将继续遗传下去），则该个体在种群中的数量将增加。如果遗传变异和繁殖成功率之间的这种关系长期保持不变，则具有该等位基因的个体在种群中的数量将占绝对优势，其性状也得以充分表现。

遗传学研究表明生物的表现型是基因与环境相互作用的产物，而生物性状（特征）的遗传，实际上是DNA分子以及它

新编码的信息的遗传。这信息的表达就是对生物所处环境的反应，也就是生物在这环境中所表现的具体性状。这可以用下面研究得比较透彻的例子来说明。

人类染色体有一个为苯丙氨酸（食物中蛋白质的正常成分之一）转变成酪氨酸的酶（羟化酶）编码的位点。在这位点上有一个为不能催化这一反应的缺陷酶编码的等位基因（PKU等位基因）。具有PKU纯合子的人由于缺乏正常具有活性的羟化酶，因而苯丙氨酸不能转化成酪氨酸（它是某些激素及神经传导物质的前体）而在体内积聚并连同其代谢物一起由尿排出（苯丙酮尿症，PKU）。幼儿如果患有苯丙酮尿症就影响中枢神经系统的正常发育而导致智力低下。因此就智力发育而言，PKU等位基因通过传递遗传信息合成了有缺陷的酶进而影响苯丙氨酸的正常代谢，最终导致幼儿智能低下。从这个例子可以说明基因（PKU等位基因）决定了对环境条件（食物中的苯丙氨酸）的反应。（目前治疗患有苯丙酮尿症这种遗传性疾病幼儿的办法是在六岁以前食用特殊的低苯丙氨酸膳食，六岁以后幼儿神经系统已经发育完全，恢复正常膳食并不致影响智力。）

通过对果蝇、白鼠，其它动物以及微生物、植物的遗传学研究都证明生物的各种性状（特征）都是基因对特定环境的反应结果或表现；换句话说，生物的表现型（表现性状的总和，即生物的总体结构与整体功能）是其遗传型（全部遗传组成的总称）在特定环境条件影响下的表现。

由于动物行为是在进化过程中发展形成的，因此在动物行为学中特别强调动物在特定环境下的三种能力：生存能力、繁殖能力、子代存活能力。这三种能力一般统称为适合度(fitness)，是衡量遗传物质在进化过程中继续往下传递能力的尺度。如果动物个体由于具有不同的基因，对环境条件的反应不同从而在适合度上有所差别，那么环境条件影响的是这些基因

(它们直接决定适应度) 传递给下一代的相对机率, 环境(条件)对哪些基因被传给下一代的这种影响在生物学上称为自然选择。自然选择所选择的是适合度高的个体, 也就是说自然选择所选中的是由遗传决定的对特定环境作出更佳反应(按生存与繁殖能力标准)的个体。

生物(包括动物)的进化是通过遗传、变异、自然选择将多变的环境(如气候、食物、竞争、敌害)与生物的相对稳定的遗传程序统一了起来。动物行为, 无论是本能行为还是学习行为, 都是动物的遗传型和环境互相作用的结果, 都受遗传程序支配; 因而也要经受自然选择。在特定环境中, 动物行为或行为方式凡有利于提高适合度的便被自然选择选中并遗传给后代, 否则即不能生存或不能繁殖而被淘汰。应当注意的是, 动物的一切行为既然是接受自然选择的统一标准适合度的选择, 则其各种行为方式(如择居、觅食、群居、迁徙、求偶等等)就必须适应这一标准而协同发展。又由于动物行为是在进化过程中通过自然选择的历史产物, 因而在特定环境中具有相同进化历史的某一种群中的所有成员, 以及亲缘相近的物种都具有相同或类似的行为方式。另外, 动物行为必须适应特定环境条件, 为了提高行为的适合度, 就必须加强神经系统收集、整理环境信息的能力; 从进化生物学的观点来看, 高等动物中枢神经系统的发展就是突出的表现。

#### 1.4 动物行为学的内容与方法

动物行为学(ethology, 一般通称为Animal behaviour)是运用科学理论与方法研究动物行为的一门新兴交叉学科。由于动物行为基本是动物对内、外环境变化的适应反应, 因而有人又将它列为生态学的分支学科。

Ethology. 这个词来源于希腊文 etho, 原义为习性, 它首



先出现于18世纪中叶的法国科学院出版物中，当时指的是动物的一般生活方式，相当于目前人们所说的动物生态学或动物生物学。将这个词汇严格地用于动物学研究的是由 Niko Tinbergen\* 在1950年首先提出的并被学术界普遍采用。但在美国和英国也有不少人仍然沿用 animal behavior 这一通俗名称。

Tinbergen在《动物行为学的目的与方法》(1963)一文中提出，动物行为学研究必须回答下述四个问题：原因(cause), 发生或发展(development), 适应功能(adaptive function 或 survival value), 进化历史(evolutionary history)。只有回答了这四个问题才能被认为对所研究的动物行为作出了完整的阐述。以人的行走作为例子，人接受到环境的刺激并运用特定的肌肉群而行走(原因)；人经过爬行阶段并依赖支持物而后学会直立行走(发展)；人的直立行走是由于自然选择选中了人类在进化的特殊生活环境中的这种行动方式(适应功能)；人的直立行走是经由长臂猿的悠荡式行动，发展到大猩猩的蹒行式(人亦同此式)而进化到人类的直立行走(进化历史)。

Tinbergen就动物行为学研究提出的四个问题，实际上包罗了动物行为学的全部内容，虽然在具体研究工作中可以有所侧重。事实上在动物行为学的发展过程中，根据所研究的具体内容并按上述问题归纳，构成了若干分支领域：

行为生理学(Behavioral physiology, Ethophysiology)。研究行为的生理基础，其下又可按控制系统分为神经行为学(neuroethology)与行为内分泌学(ethoendocrinology)。

而一种又叫做动物行为学(ethology)。

\*N. Tinbergen 原籍荷兰1907年生，后就读于莱顿大学，第二次世界大战后任该大学动物学教授。1949年应牛津大学聘任教，后入英国籍。1973年与首言 K. Lorenz 及K. von Frisch 共同获诺贝尔生理学奖。