

生活 自然文库

动物行为



生活自然文库

动物行为

尼可·丁伯景

与时代 - 生活丛书编辑合著

原出版者：时 代 公 司

特辑版出版者：科学出版社

时 代 公 司

目录

1	一门发展中的科学	9
2	感觉器官：开向外界的窗户	35
3	刺激及其作用	61
4	行为的机能构造	85
5	寻找方向	107
6	行为的发展	127
7	群居生活	151
8	行为的进化	171
	参考书目	193
	志谢	194
	索引	195

生活自然文库

动物行为



丛书:

航海的人们
第二次世界大战
人类的行为
世界原野奇观
世界各大城市
缝纫的艺术
人类的起源
时代生活园艺百科全书
生活摄影丛书
世界烹饪丛书
时代生活艺术文库
人类的伟大时代
生活科学文库
生活自然文库
家庭实用丛书

专辑:

生活杂志精粹
生活的电影世界
生活在战争中
婴儿是怎样形成的
濒临绝种的动物
摄影的技术

SERIES:

THE SEAFARERS
WORLD WAR II
HUMAN BEHAVIOR
THE WORLD'S WILD PLACES
THE GREAT CITIES
THE ART OF SEWING
THE EMERGENCE OF MAN
THE TIME-LIFE ENCYCLOPEDIA OF GARDENING
LIFE LIBRARY OF PHOTOGRAPHY
FOODS OF THE WORLD
TIME-LIFE LIBRARY OF ART
GREAT AGES OF MAN
LIFE SCIENCE LIBRARY
LIFE NATURE LIBRARY
FAMILY LIBRARY

SINGLE TITLES:

BEST OF LIFE
LIFE GOES TO THE MOVIES
LIFE AT WAR
HOW BABIES ARE MADE
VANISHING SPECIES
THE TECHNIQUES OF PHOTOGRAPHY

生活自然文库

动物行为

尼可·丁伯景
与时代 - 生活丛书编辑合著

原出版者：时 代 公 司
特辑版出版者：科学出版社
时 代 公 司

目录

1	一门发展中的科学	9
2	感觉器官：开向外界的窗户	35
3	刺激及其作用	61
4	行为的机能构造	85
5	寻找方向	107
6	行为的发展	127
7	群居生活	151
8	行为的进化	171
	参考书目	193
	志谢	194
	索引	195

时代 - 生活丛书

中文版

编辑：李如桐

生活自然文库特辑版

校订者：彭奕欣

编辑：高庄

本书译者：时代公司 罗天德

Authorized Chinese language edition

©1977 Time Inc. Revised 1978.

Original U.S. English language edition

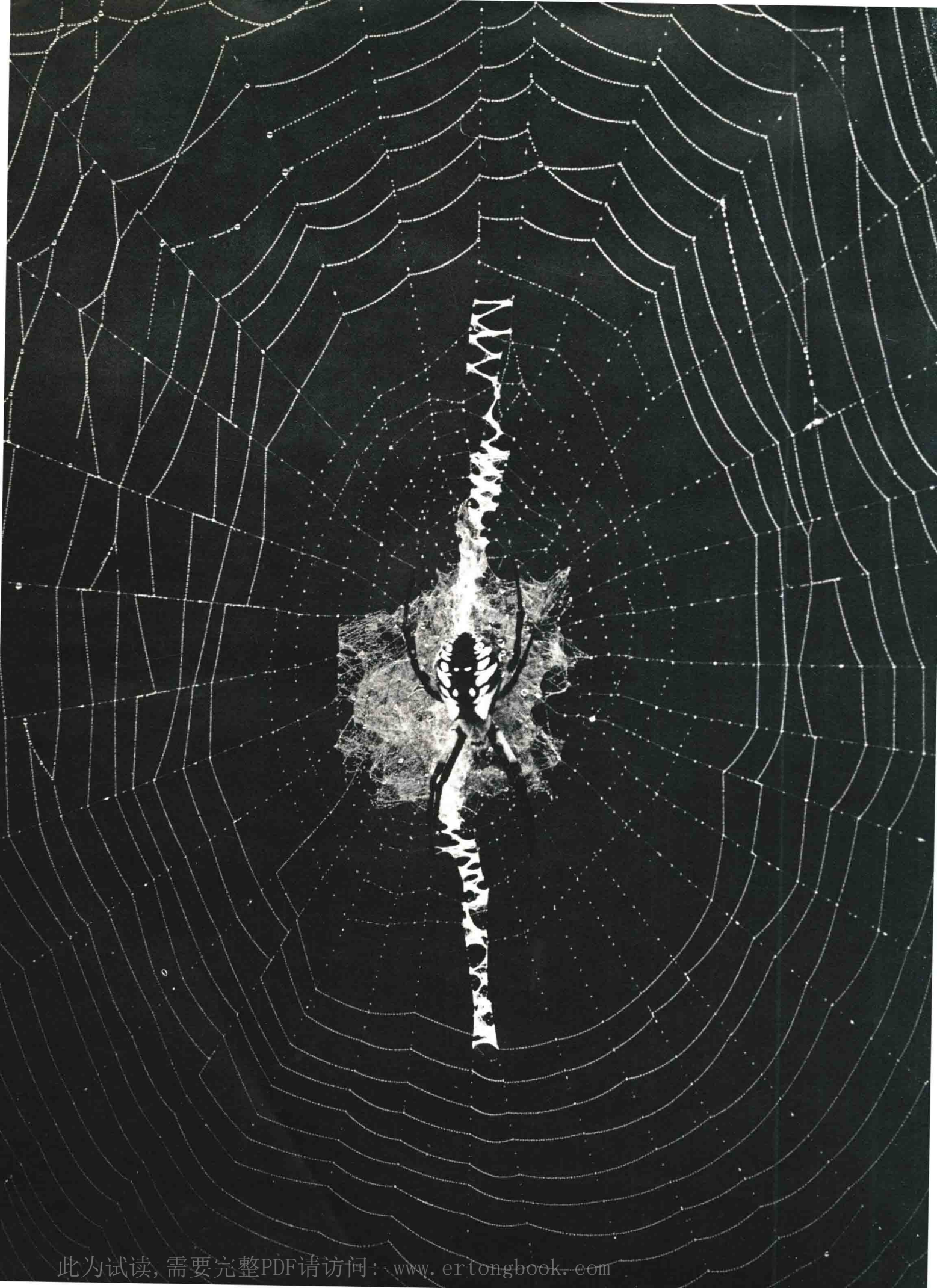
©1965 Time-Life Books Inc. All rights reserved.

作者

尼可·丁伯景 (Niko Tinbergen) 儿时家住荷兰，养了一缸刺背鱼，他对动物研究的兴趣这时就开始产生了。那些小鱼使他悠然神往，他常去瞧上个大半天，这样他便在不知不觉中养成了一种终身习惯，喜欢去仔细观察动物在其天然环境中的生活情形，终于使他成了国际闻名的个体生态学或动物行为学专家。他在荷兰受教育，获得莱登大学博士学位，后来便和动物行为研究的创导者康勒德·罗伦兹合作进行研究。此后他在英国为牛津大学创办了一个研究动物行为的学系。1962年他被选为英国皇家学会会员。他在牛津大学的动物行为学教授任中，不仅继续自己的行为研究工作，还训练出了许多青年研究工作者，而且也经常抽空去四处旅行，与世界各地的行为学家交流意见。他大概是在海鸟行为研究方面声誉最高的人，他为研究海鸥的生活习惯特别花了多年时间，欧洲、美洲、非洲和北冰洋区内的海鸥他统统都研究过。这些研究的若干心得业已收入他的《鲱鸥的世界》一书之中。他的其他著作尚有《本能的探究》、《鸟类生活》、《动物的群居行为》和《好奇的自然学家》等。他为儿童写的两本书，《克里幽》和《约翰·斯蒂格尔的故事》原来是他二次世界大战期间被德国人监禁时写给他的孩子们的信。丁伯景博士在1973年，曾与另外两位著名的动物行为学家，康勒德·罗伦兹及卡尔·冯·符瑞西，共同获得了第一次颁发给动物行为学家的诺贝尔科学奖。

编辑顾问

本书中文版编辑顾问麦继强，香港浸信会书院化学生物系毕业。美国加利福尼亚大学理科硕士，俄勒冈大学哲学博士，专攻学科为分子生物学。现任香港中文大学新亚书院理学院生物学系高级讲师。



园蛛所结成的网是好几百种蜘蛛所结出的网中最精巧的一种。它具有巧妙的圆形结构，中央部分有之字形弯曲线，是用来加强全网结构力的。结网是蜘蛛以其天然本能，加上对所在地各种情况的适应配合而形成的行为。

一门发展中的 科学

绝大多数的人，不论住在什么地方，干的是什工作，都总得和动物接触，打上交道的。猎人要了解猎物的习性；农人要注意家畜的习惯，要知道怎样防范为害农作物的动物；渔人必须知道在什么时候和什么地方才可以发现自己所要的鱼，以及怎样去从事诱捕。这些都是显而易见的例子。现代化城市的居民，也一样会和动物打交道；他也许要去驱除厨房中的蟑螂，或者养狗养鸟，对它们的行为越来越熟。不论是在原始部落或者现代化社会之中，都会有一些喜欢观察动物的人，都可能形成一种日益增长的认识，知道我们和其他动物乃是正如同行旅伴一般地共存在这个世界上的——在我们周围充满着别的就和我们一样生机畅旺的动物，这实在是件值得高兴的事；我们对它们会越来越感觉到神奇，亲切。

人对其他生命的认识与体验，其实还远不止上面这些；人对动物所想做的绝不仅只是单纯的观察。人的特性之一即是对自己生活其中的世界有所好奇。他要去审视事物出现的经纬，也要去了解其原委何在。

这种好奇心便是科学探究的基础，因此要了解动物行为的愿望必然会促成

动物行为研究的 四大先驱



查理士·达尔文, 1809—1882

在达尔文将行为和形体构造一起认为是动物生存的重要机能之前, 自然科学家多数用人类的标准去判断动物的行为, 或者根本不去注意。而达尔文却能走在当日时代的前端, 其有关动物及人类行为的研究, 已为科学的、客观的实验和观察工作辟出道路了。



J·亨利·法布尔, 1823—1915

法布尔的重要贡献在于他是第一位在自然环境中仔细观察动物的科学家, 而且也是第一位把自己观察所得详细清晰地记录下来的人。他在法国他那座花园中, 花了40年光阴, 观察蜜蜂和黄蜂的生活, 提出确证, 说明了昆虫行为之复杂, 使全世界惊异不已。

动物行为的研究。这种探究——目前仍在幼稚阶段中——所注意的, 不仅止于记录动物生活中的一些趣事而已。它要精确地发现“动物在受什么支配”; 动物为什么要那样行动。我一生的大部分时间从事的便是这一工作, 在野外和实验室中和各种动物打交道, 在种种不同的实验情况下去观察和研究它们的反应。我在这约莫30年间亲眼见到我们在动物行为的了解上的长足进展。但我深知这一门科学还有遥远的道路要走。在一个由数以万计的心理学家、动物学家、生理学家、生态学家和遗传学家组成的, 要去发展这一门崭新科学的通力合作集团之中, 我只是其中一员而已。我们提出的问题, 大部分还没有解答。更坏的是我们连对自己提出的问题和所采取的解答方法是否正确, 都不一定是常有把握的。我们只能说是尚在摸索。但是在这初步阶段中进行的科学探究已是足够引人入胜的了; 它们予人以某种探秘寻幽之乐, 令我深信必有更多的人愿意甚至亟盼前来参加这一探秘寻幽的行列。因此在本书中, 我有意采取和《生活自然文库》前此几本书略为不同的方式, 不仅希望能够提供知识, 同时希望在对这许多年累积而成的科学知识的报导之外, 还可对致力研究动物行为的生物学家们所采的不同思想路数及其方法, 能够格外加以强调。

话从什么地方说起呢? 首先——问问我们自己, 到底什么是动物行为呢? 它的意思究竟指的是什么? 这回答很难直截了当。大体而论, 行为指动物所作的动作。动作并不限于跑、游、爬及其他方式的转移位置。它也包括动物在进食、求偶、甚至呼吸时的动作。这还不是全部的行为: 身体某些部分的细微动作, 诸如竖起耳朵或者发出声音, 也是行为的一部分。许多动物有时还会象我们脸红一样地改变颜色, 如非为了躲起来不让肉食动物发现, 便是在激怒下准备进攻或在向雌性求爱。这些都是很难和行为作出清晰区分的。当然, 在这些之外的静立不动、注目凝视、或者思索——在体内进行而可能影响随后的行为的活动的, 也统统都可归入行为之列。

总括而言, 我们可以说行为是动作, 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。可是, 即使我们从观察这些可以观察的事物着手, 当我们观察得更周密, 特别是当我们进入更精细的分析时, 我们对动物体内进行的过程便会越来越看得清楚, 我们的注意便会越来越集中于动作后面的机能构造, 而行为本身也就越发象是空泛的概念了。不过, 为方便计, 说我们所研究的是行动, 也就够了。

动物行为的方式的五花八门足可令人目眩: 事实上, 动物在行为的模式上的千奇百怪, 简直就和它们在形状、体积和颜色上的千变万化同样复杂——后者正是使动物学家们经过了累世努力始能说明和分类的。两种动物的行为绝对不会完全相似。知更鸟可以从它的鸣声去辨认, 同样也可以从它在草地上的觅食方式, 从它的造巢, 从它的威胁或求爱的姿态这些方面去辨识。反过来说, 纵使同一种动物, 也一样能有许多足以令人惊奇的不同形式的行为。鸥的觅食,

可以是俯冲捕鱼，可以是去啄死病鸟，也可以是用脚扒开草地赶出虫子，甚至还可以在飞行中捕食昆虫。可是，各类动物的行为程式又各有其范限——鸥不会象隼那样猎取鸟雀，知更鸟不会造出南美灶鸟那样的鸟巢。如是繁杂不同的行为程式，现在能作的叙述说明仍然极不完备，而对于大多数动物行为的了解至今也仍是至为不足。但是我们已经知道的事物，已足够激发我们前去刨根究底，从事各种探索的了；而这一从叙述说明进入因果探究的自然进展，该会令我们对这门学问不断深入下去的。

研究行为的人通常会问的第二个问题是：一种动物为什么要以它那种方式进行活动呢？这问题看似简单明了，但它实际上正是生物学家同感重要的两个问题的汇合——这点我们立刻就会知道。

兹以观察一头狗吃东西为例。我们问：它为什么要吃东西？我们想知道的可能是：它吃东西究竟是“为了什么目的”，吃这件事的功用何在？回答之一当然是狗吃东西是为了生存，或者更专门一点，进食的作用在维持狗的生存。这是后面再会说到的行为的一面——也是重要的一面：大部分的行为都具有生存的价值。这种生存价值在进食行为中自属显而易见，但其他各种行为之有益于生存则并不如是清楚，而是必须仔细调查始可了解的。

我们追究的这一问题的，除去上述这点而外，也包括了第二个并不明显的问题：我们在问狗为什么吃东西时，也可能是在问：究竟是“什么事促使”狗要去吃东西？这时我们问的便不是狗的行为的后果，而是它的前因了。这便涉及到要知道那只狗是否饿了，是否受到了食物色香的刺激，或是否从小受过训练，知道一到什么时候便可去什么地方找到东西吃。

关于行为对生存之价值，我们的知识大部分是过去一百余年间研究所得。在1858年，达尔文发表了进化论，震动了全世界。他在“自然选择”的理论中指出动物和植物具有的神奇适应能力，不是突然创造，而是从长久的进化过程中逐步获得的。他说，现在的每种有机体，都是经过了亿万年的不断淘汰选择，方始发展出来的最适于生存的形体，正因其能竞胜过那些适应力较弱的种类，这才获得繁殖的。明显地，这一理论使人必须去研究每一种生物的特点，特别那些乍看似乎“古怪”及“不该这样”的特点，看他们是否真正有助于适应。因此，对于结构和行为之适应作用的一些极端的例子，大家一直在集中注意去发现和解说。在达尔文以后，许多引人入胜的发现先后出现，其中最著名的例子之一就是兰丝花蛾的研究。

少数几种雌蛾有辅助产卵的产卵器，兰丝花蛾就是其中之一。这种器官是一支锐利如针的细管，雌蛾能用它刺穿兰丝花的子房壁而产卵其中。雌蛾产卵后一定会采集兰丝花的花粉，授粉给花柱。这一授粉行动保证了花能结子，从而蛾的幼虫在成长期中遂有充分的种子作为食料。由于花的种子很多，不会给幼虫完全吃光，因此兰丝花并无所损。这样的共生互利作用使植物和昆虫都能



C·劳合·摩根，1852—1936

劳合·摩根的巅峰成就虽已迟过达尔文50年，但他那一时代的科学家们那种仍想拿人类的行动感情来解释动物行为的试图，却得待到他的研究出现后方始真正结束。摩根证明了我们可用更简单的思路去解释动物的动作，最简单的解说极可能便是最正确的。



伊凡·巴甫洛夫，1849—1936

巴甫洛夫的事业以实验室工作和有控制的实验为中心。他在一项经典式的测试中，利用人工刺激例如经常在进食时间摇铃，去使狗产生流涎现象。不久他便发现不论何时，狗只要一听见铃声就会因盼望食物而流涎。条件反射这一重要概念便是这样产生的。

生存——要是没有任何一方，两种生物都会死绝的。

这种微妙的神奇关系的确真实不虚，兰丝花蛾的确是昆虫行为的真实事例——但它也刚好可以用来说明这一引人入胜的重要研究工作在达尔文以后所钻入的那个牛角尖。有些人对于器官、纹彩及行为的维护生存作用太肯定了，以致形成了一些不确当的理论，反而令人对这种研究渐渐不大信任了。一位甚有地位的著名自然学家便曾认真地说过，红篦鹭那种光灿的粉红，即是它在日出日落时分的保护色——而全不去考虑这种鸟的其余时间又是如何度过的。如是的许多年后，才算出现了一种较为平衡的研究之道，有了一些局部采用实验的更见练达的方法，使大家在这一方面重新恢复信心——这一新的思想现在总算弥补了过去的亏欠，顺利地获致许多新知，使我们能对这门科目更加深入了。

例如有一种名叫刺背的小鱼，习惯于在水中建造管状的巢，特别诱得一两条雌鱼前来产卵后，便以一种古怪的办法去保护它。它会交替地有时仅仅绕巢而游，有时则象在对它搗扇：这种鱼这时头下尾上，正对着巢，在30秒钟内不断迅速而又均匀地鼓动向鱼鳍巢拨水，同时摇尾作前游动作，使自己能在原地停留不动。

刺背鱼为什么要这样动作呢？几次简单的实验便获得了同样出奇地简单的答案：它在搗巢；它在使鱼卵通风，使它们有含新鲜空气的水的供应。要是把雄鱼捉开，那些鱼卵便会死亡。如果雄鱼留在那里照样搗水，但把巢用玻璃罩罩住，鱼卵也一样会死。如果捉走雄鱼，换上一根同样是在准时导水向巢的玻璃管，鱼卵仍是不会死亡的。但是这必须用新鲜含氧的水，而且一定要对准巢的所在；如果管中无水，或者注出的水不新鲜，鱼卵就活不下去了。

探究行为的功能意义，适如一次探险的远征，每一步都可能遇上惊奇的发现。问题可以用两种方法处理。第一种是我们可去观察某一特定的行为，例如去观察刺背鱼的鳍搗，同时问：这种动作用处何在？其次我们也可去观察动物生活中的某一面，来自环境的某一压力，例如受到捕猎之类；这时我们即可追问这种动物是怎样对付这种压力的。

两种办法当然常常会同时使用。研究者开始时只需进行观察，然后再就这些观察所得去触发灵感，揣想其所见动作之最可能的目的何在。我们看到雄刺背鱼在用鳍把一股水对正巢口拨过去，立刻可能想到这一搗动也许正是为了让鱼卵通风。我们知道成长中的卵是需要氧气的，两件事一贯串，灵感就此升为假设，可用几次实验去求证了。

但我们至此还得应用第二种办法，去看是否仅需搗动即已足够。我们发现鱼卵所需要的氧会随成长而不断增加，因而搗动动作也肯定会不断增加。同时我们还发现在这一抚育时期及半之时，雄鱼便会在巢顶开出更多孔穴，使通风更流畅，而且也可看出雄鱼在搗动时确保定向的重要性，这种方向正确的动作保证它所拨动的水流必须这样才是可以真正入巢的。

在海滩沙丘中大批群栖的黑头鸥，和许多别的鸟类一样，一待小鸟孵出便会把蛋壳取走。黑头鸥为什么要这样做呢？我们认为种种可能性中之最大者是这有利于掩藏，因为就在刚孵化小鸟身畔的蛋壳片，其内侧的触目白色正足使猎食动物知道这附近便有一顿大餐。我们决定去测试这一假设，即以乌鸦为实验对象，因为乌鸦最喜欢吃小黑头鸥。我们发现小鸥巢附近20厘米内有蛋壳的，便比没有蛋壳的更易受到乌鸦的窥伺侵袭。有了这一重要发现之后，这个假设算有点根据了，于是即可进一步去研究海鸥防备食肉动物的其他办法。这使我们获得了更多的有趣发现。例如我们明白了海鸥孵卵大致都在同一时期的理由。海鸥这种习惯业经证实为与维护雏鸟生存密切有关的；凡是稍早或者稍迟于这个时期孵卵者，其雏鸟受到肉食动物侵噬的比率便会高出许多。

密集筑巢的习惯也能减少被掠食的机会。我们曾在聚集区外很远的地方和深入区内之地分别安排了一些鸥蛋，发现在区外的蛋的损失数目远多于在区内的，因为任何区内的蛋可以受到鸥群强有力的保护，足使前去偷攫的食肉动物都得知难而退。我们在长期的有系统研究后，还发现了非巢居期的黑头鸥在空旷的沙滩上过夜，这是防范狐狸的有效办法，虽然这并不是直接的防卫。狐狸同样会到沙滩上去弋捕黑头鸥，就和在沙丘地区一样，但因为沙丘使它们易于隐藏，便于偷袭，因此可以猎获的黑头鸥也就远多于在沙滩上的所得。对于沙滩上的海鸥，狐狸只在特别黑暗的晚上始有机会下手。

这样，通过有系统的观察，可能情形下再去加上实验设计的检证，去看某一种行为特点之是否有助于生存，研究者便会逐渐了解动物行为在适应环境上的微妙作用。他会越来越清楚地看到行为正是动物生存机能中的重要成分。虽然至今我们所知的都还仅属皮毛，但整个奇妙的境界正在我们眼前逐渐展开。

最主要的是那些行动本身往往是非常有效率的。乌贼，一种沿海岸生活的墨鱼，能以极有趣的方法攻破虾的防卫。墨鱼在海底沙床上约几厘米处悠闲游动，每隔一定时间就从喷管中喷出一小股水，水头向下，略带前倾。这一喷扫会使前面的沙砾旋转而起。喷水射中了巧妙地藏在沙下的一只小虾，这些小虾原是用它们的两根触手广伸两侧，向后扫扒，把一层细沙薄薄地掩覆背上。墨鱼把小虾这张掩护自己的沙毯刚一掀开，小虾立刻会再扒一层沙来遮盖自己。它这一动，反而引起墨鱼的注意，登时伸出两根触手，用触手端部的吸盘把小虾吸住不放。

这些动作本身因都能善尽其用，就是在动作的时间、方向以及诸动作间的协调上，也全是很巧妙地配合着它们的作用的。值得注意的是墨鱼只在猎取小虾时才作“喷沙”动作。这一动作要能成功，必须在喷水时对准前面的沙床，同时以一种不起惊扰的特别的悠闲方式游动，而且一看到虾动时就得立刻攻击。这些看来似平淡无奇，但细想一下，真能全部办到倒也绝不简单。因此，行为的完全系于它的效率，这是我们必须去探究的；反过来说，如果动物换用别的

行为方式，又会发生何种失误，何以会有此种失误，这些也是我们要留待后面去再加讨论的。

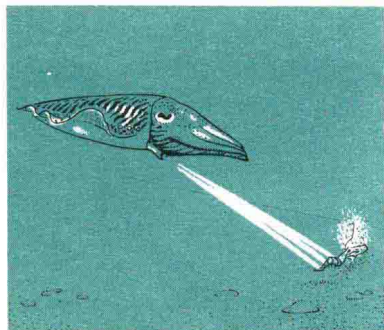
研究行为的原因，也同样引人入胜，虽然这是不同的研究。我们早就知道，从机械作用上来说，行为是肌肉活动的结果，而肌肉没有受到神经的刺激，一般而言是不会收缩的。肌肉的活动以及神经促成肌肉收缩，都是生理学家研究的对象，这些方面有许多情形已经弄清楚了。行为绝少仅是孤立的某一部分肌肉的收缩。即使较简单的行为方式，例如移动位置，都是许多肌肉的收缩和放松所引致的一系列的互相调整、准时配合的动作。事实上行为可说即是一种肌肉收缩活动交响曲，由组织严密的中枢神经系统发布命令控制进行的。我们对这一严密的组织必须加以了解。

中枢神经系统并非在全按自己的决定行事——它得从其他来源取得刺激。这些来源是什么呢？它们之中有一部分是感觉器官——眼、耳、鼻及其他——把外界的信息供应给动物。因此，我们的研究自应把感觉过程包括在内。但是，行为一部分也是受到内部控制的：饥饿的动物会去觅食，它有性欲要求时会去寻求配偶。我们必须找出动物的内部有些什么东西在促成饥饿，什么东西在刺激它的性要求。最后，还有外界刺激和内在条件互相作用的事实——例如饥饿的动物对食物刺激有反应，而吃饱了的动物就不会有这种反应，在求偶时期以外的季节，例如冬天，大多数动物对交配时期足能强烈吸引它们的那些性伴侣们，便是完全不感兴趣的。

动物行为原因的研究中有两大困难，如果不能把它们先行认清，就会严重地阻碍研究工作。第一项困难是关乎动物的主观经验问题的：动物是否也能感觉到类似我们的那些感觉，例如说发怒，或者发愁，或者高兴之类呢？生物学家根本不知道也无法知道，因此他觉得自己在这个问题上根本没有资格讲话。他必须按照合乎科学精神的那种严格一致的探究原则去从事追索，不能说一只动物的攻击是“由于它发怒”，或者说它的退却是“因为害怕”。对于我们名之曰恼怒者，生物学家必须去说明此一事件的原因，而且要在原则上还得象对行为本身一样，以可以观察和测定其过程的说法来从事阐释。总之，他注意的只是行为的机能作用。

第二个可能引起混淆的来源是我们不能分别“为什么”“为了什么原因”的两种意义。例如我们往往会说动物要吃因为它需要食物，鸟儿筑巢因为它需要产卵。这里我们又必须把这一“因为”的表面意思完全撇开。生物学家为了避免含糊不清，对这一字眼有其极为严格的用法。就生物学家而言，“因为”一词不折不扣地就是指的原因，也即在某种行为之前业已出现、而且表现为足可左右该一行为的种种事情。

这种混淆的发生是因为人类自己能够以一种科学家还不能解说的方式作事先的思索：在我们尚未决定要不要采取某一特定形式的行为之前，能够先去想



**墨鱼如何
捕食小虾**

为了获取食物，即使相当原始的生物的分别动作也必须能作有效的协调，这可以墨鱼为最佳事例。墨鱼的食物之一是藏在海底沙下的小虾。墨鱼在游动时，喷出一小股水注向沙上，有时便会揭开小虾的掩盖(上图)。如果小虾静伏不动，墨鱼会不注意它而游走的，但小虾匆匆忙忙再把自己掩盖起来，它的动作即会引起墨鱼注意，立即伸长触手去把小虾捕起(下图)。

