

动物

D o n g w u

尚玉昌 编著

行为学

Xingwei Xue



北京大学出版社
PEKING UNIVERSITY PRESS

动物行为学

尚玉昌 编著



北京大学出版社
PEKING UNIVERSITY PRESS

图书在版编目(CIP)数据

动物行为学/尚玉昌编著. —北京:北京大学出版社, 2005. 7

ISBN 7-301-08899-X

I. 动… II. 尚… III. 动物—行为科学 IV. Q958.12

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2005)第 029727 号

内 容 简 介

动物行为学的研究成果不仅可用于农业、畜牧业、养殖业等部门以大大提高经济效益,而且对促进仿生学、生理学、心理学、遗传学、进化论等学科的发展也具有不可估量的意义。

本书从动物行为的研究方法、行为遗传、行为进化、行为生理、行为发育、觅食行为、时空行为、社会生活与通讯、学习行为等多种角度,对动物行为学的基本理论和方法进行了系统全面的阐述。书中列举的大量实例生动有趣,笔触严谨而又不失诙谐。

本书既可作为大学本科生和研究生的教材,也可作中学生物教师的教学参考书,还可供有兴趣的读者阅读。



书 名: 动物行为学

著作责任者: 尚玉昌 编著

责任编辑: 郑月娥

标准书号: ISBN 7-301-08899-X/Q-0103

出版发行: 北京大学出版社

地 址: 北京市海淀区成府路 205 号 100871

网 址: <http://cbs.pku.edu.cn>

电 话: 邮购部 62752015 发行部 62750672 编辑部 62752021

电子信箱: zpup@pup.pku.edu.cn

排 版 者: 北京高新特打字服务社 82350640

印 刷 者: 北京宏伟双华印刷有限公司

经 销 者: 新华书店

787 毫米×1092 毫米 16 开本 24.75 印张 620 千字

2005 年 7 月第 1 版 2006 年 4 月第 2 次印刷

定 价: 38.00 元

未经许可,不得以任何方式复制或抄袭本书之部分或全部内容。

版权所有,翻版必究

前 言

动物行为学是生物学的一个分支学科,也是一门新兴学科,从学科建立到现在只有短短几十年的发展史。该学科发展的里程碑是1973年,当年有三位终生从事动物行为学研究的生物学家 K. Lorenz, N. Tinbergen 和 K. V. Frisch 共同获得了诺贝尔奖,这标志着动物行为学开始了一个加速发展的新时期。在此后的三十多年间,动物行为学无论从理论体系、知识深度和资料积累上都已有了很大发展,并已具备了一门独立学科所应具备的特征。当前国际上对动物行为的野外研究和室内研究、理论分析和实验分析都已有了长足进步,研究的深度和广度还在不断扩展。西方发达国家几乎所有稍有名气的大学都有专门从事动物行为学教学和研究的机构和人员。全球性的动物行为学学术会议也已举行过近三十届,其中第22届(1991年8月22日至29日)是第一次在亚洲日本京都的 OTANI 大学举行,因为日本是亚洲动物行为学研究最发达的国家。目前,国外专门的动物行为学期刊或杂志已有二十多种,如《行为》(1947年创刊),《英国动物行为杂志》(1953),《动物行为》(1953),《动物行为实验杂志》(1963),《行为实验分析杂志》(1964),《生理学和行为》(1966),《脑、行为与进化》(1970),《学习行为与动机》(1970),《行为研究进展》(1971),《行为遗传学》(1971),《动物的学习与行为》(1973),《应用动物行为学》(1975),《动物行为过程》(1975),《鸟类行为》(1977),《行为、生态学与社会生物学》(1977),《行为和脑科学》(1978),《动物行为学》(1978),《行为学与社会生物学》(1980)等。而有关动物行为学的专著和教科书也出版了几十部之多,70年代出版的有 H. Brown 著《Brain and Behavior》(1976), E. R. Kandel 著《Cellular Basis of Behavior》(1976), A. Payne 著《Social Behaviour in Vertebrates》(1976), P. P. G. Bateson 著《Growing Points in Ethology》(1976), T. A. Sebeok 著《How Animals Communicate》(1977), J. D. Carthy 著《The Study of Behaviour》(第2版,1979), John Alcock 著《Animal Behavior: An Evolutionary Approach》(第2版,1979), R. A. Wallace 著《Animal Behavior: Its Development, Ecology and Evolution》(1979);80年代出版的有 D. B. Lewis 著《Biology of Communication》(1980), D. M. Guthrie 著《Neuroethology: An Introduction》(1980), S. A. Barnett 著《Modern Ethology: The Science of Animal Behavior》(1981), D. M. Bro 著《Biology of Behaviour》(1981), E. M. Macphail 著《Brain and Intelligence in Vertebrates》(1982), J. Balthazart 等著《Hormones and Behaviour in Higher Vertebrates》(1982), R. L. Mellgren 著《Animal Cognition and Behavior》(1983), K. Aoki 等著《Animal Behavior: Neurophysiological and Ethological approach》(1984), G. Horn 著《Memory, Imprinting and the Brain》(1985), D. McFarland 著《Animal Behavior》(1985);90年代出版的有 D. W. Leger 著《Biological Foundations of Behavior: An Integrative approach》(1992), J. W. Grier 等著《Biology of Animal Behavior》(第2版,1992), L. C. Drickamer 著《Animal Behavior: Mechanism, Ecology, Evolution》(第3版,1992), J. Goodenough 著《Perspectives on Animal Behavior》(1993), J. Alcock 著《Animal Behavior》(第5版,1993), D. McFarland 著《Animal Behaviour》(第2版,1993), N. J. Mackintosh 著《Animal Learning and Cognition》(1994), B. M. Bekoff 著《Animal Play》(1998);进入21世纪后出版的有 J. Alcock 著《Teaching' Animal Behavior》(第7版,2001), J. Alcock 著《Ani-

mal Behavior》(第7版, 2001), L. C. Drickamer 著《Animal Behavior: Mechanism, Ecology, Evolution》(第5版, 2002)。目前, 动物行为学正处在蓬勃发展的时期, 研究成果和人才不断涌现, 发展前景广阔, 令人向往和振奋。

动物行为学目前在我国还处于起步阶段, 与国际水平相差甚远, 直到现在也还没有一种专门的动物行为学期刊, 也没有出版过一本动物行为学教材, 本书如能出版算是国内的第一本。我是1988年在北京大学开始主讲动物行为学的, 这也是国内高校第一次开设这门课程, 当时还只是一门选修课, 但一开讲便受到了广泛的关注和欢迎, 选课者除北大学生外, 还有来自校外单位的很多人, 如中科院动物研究所、中国林业科学院、中国农业大学和北京师范大学等, 选课人数最多达256人(按参加期末考试人数统计), 很多人都在大阶梯教室的后面和两侧站着听课, 这种状况对我是很大的支持和鼓舞, 使我连续讲授了11年之久, 并写了一本动物行为学讲义作教材(北大印刷厂印制), 我深深感到在我国高等院校开设动物行为学课程是势在必行, 越早开越好。

我国从1993年开始年年参加国际奥林匹克生物竞赛, 适逢今年在我国首都, 且在北京大学举行。在每年国际奥赛的考题中都有动物行为学方面的内容(大约占5%), 这种形势大大促进了我国中学生物学教材内容的改革, 为了应对国际生物奥赛, 在中学生物课本中不得不专门增加了动物行为学的章节, 但现在的中学生物学教师在师范院校学习时都没有学过动物行为学这门课程, 而且国内有关动物行为的参考书和参考资料又极为贫乏, 其教学难度可想而知, 据参加全国奥赛辅导员培训班的中学教师反映, 这部分内容是中学生物学教学中最没有把握和最难教的。目前, 中学生物教师急需辅导、补课, 更需要系统地学习动物行为学的理论和基础知识。多年来我一直为此而尽自己的微薄之力, 走出北大为北京市和全国的中学生物教师、为参加各种培训班的中学教师辅导, 并在教师进修学院讲授动物行为学, 还连续多年为参加国际奥林匹克生物竞赛的国家代表队进行出国前的培训, 为此曾连续5年获得了国家教委和中国科学技术协会的表彰和颁发的突出贡献奖。一个人的力量是有限的, 这些年来我一直呼吁在我国综合性大学、农林大学和师范大学开设动物行为学课程, 哪怕是选修课也好, 但至今我国只有少数院校开设了这门课程, 还远远达不到我个人的期望。这些年来, 我与中学生物教师们接触比较多, 深知他(她)们教学中的困难和需求, 他(她)们一直都在期待和催促着我这本拙著能够早日出版, 我现在终于可以告诉他(她)们不会等待很久了。北大出版社及本书的责任编辑郑月娥同志正在加紧工作, 力争本书尽快出版, 在此我要特别感谢北大出版社的领导和郑月娥同志, 谢谢你们为此书出版所付出的辛勤劳动。

我深知, 该书出版虽然是我国动物行为学教学和科研发展中的一件令人高兴和瞩目的事, 但它并不能从根本上改变我国动物行为学的落后状况。这种落后状况时时敲打着我的心, 这么多年来, 我一直为改变这种状况而四处呼吁, 并尽我个人所能做一点事, 但个人的力量实在是太渺小了, 深感力不从心。在本书出版之际, 我再次呼吁: 希望教育部门和科研部门的各级领导能够给予动物行为学这一新兴学科更多的关注和照顾, 希望有志于从事我国动物行为学教学和研究的人, 能够携起手来共同努力开创我国动物行为学发展的新局面, 为早日改变我国动物行为学研究的落后状况而努力奋斗!

尚玉昌

2005年3月于北京大学

目 录

第一章 绪论	(1)
一、什么是行为和为什么要研究动物的行为	(1)
二、描述行为学和实验行为学	(2)
三、动物行为学的研究领域	(5)
四、动物行为学的研究内容	(6)
五、比较心理学派和行为学派	(9)
六、行为的进化和行为功能	(10)
七、动物行为谱	(11)
第二章 动物行为的研究方法	(14)
一、比较心理学研究法	(15)
二、行为学研究法	(16)
三、行为生态学和社会生物学研究法	(18)
四、动物行为观察的几点原则	(18)
第三章 动物行为学中的一些基本概念和基本行为型	(21)
一、反射	(21)
二、动性	(22)
三、趋性	(23)
四、横定向	(24)
五、释放行为的刺激阈值和空放行为	(25)
六、行为反应的疲劳现象	(26)
七、欲求行为和完成行为	(27)
八、动物行为的动机	(28)
九、动机的测定	(29)
十、刺激过滤	(31)
十一、行为的释放机制和关键刺激	(34)
十二、释放者	(35)
十三、信号刺激	(37)
十四、刺激的累积	(38)
十五、超常刺激	(39)
十六、固定行为型	(40)
十七、本能与学习	(42)
十八、利他行为	(44)
第四章 行为遗传	(49)
第一节 问题与方法	(49)

一、行为遗传学中的问题	(49)
二、评估遗传决定性的方法	(49)
三、杂交试验	(51)
四、动物行为遗传分析的几个实例	(55)
第二节 基因与动物行为	(58)
一、基因对鸚鵡和蜘蛛行为的影响	(58)
二、基因与黑顶莺的迁移行为	(59)
三、基因与果蝇的活动周期和求偶鸣叫节律性	(60)
四、基因与束带蛇的行为	(62)
五、基因影响行为的生理基础	(63)
六、染色体对行为的影响	(64)
第五章 行为进化	(66)
第一节 行为进化的证据和研究方法	(67)
一、来自化石研究的证据	(67)
二、来自行为个体发育方面的证据	(67)
三、遗痕行为	(68)
四、行为的适应辐射	(68)
五、来自驯化方面的证据	(69)
六、近缘物种行为的比较研究	(70)
七、来自通讯行为仪式化方面的证据	(72)
八、来自行为趋同方面的证据	(74)
九、吸血蛾吸血行为的起源和进化	(75)
第二节 行为适应的产生和进化	(76)
一、什么是行为适应	(76)
二、对黑头鸥激怒反应功能假说的检验	(77)
三、对家燕激怒反应功能假说的检验	(79)
四、近缘物种行为的比较研究	(79)
五、动物行为的适应价值	(81)
六、动物行为的进化特征	(82)
七、个体适合度和广义适合度	(84)
第三节 通讯信号的起源和进化	(87)
一、重建通讯信号的进化史	(87)
二、蜜蜂的舞蹈通讯及其起源和进化	(88)
三、通讯信号的利弊分析	(91)
四、通讯信号在捕食压力下是如何进化的	(93)
五、欺骗信号为什么会普遍存在	(94)
第六章 行为生理	(96)
第一节 神经系统与行为	(96)
一、不同类群动物的神经系统及其进化关系	(96)

二、神经系统的基本结构单位及其功能	(100)
三、动物的感觉和知觉	(101)
四、感觉与行为	(103)
五、神经系统的研究方法	(107)
六、神经生物学与行为关系的研究实例	(112)
第二节 内分泌激素与行为	(115)
一、无脊椎动物的内分泌系统	(116)
二、脊椎动物的内分泌系统	(117)
三、激素与行为关系的研究方法	(120)
四、激素的功能之一——激活效应	(120)
五、激素的功能之二——组织效应	(122)
六、激素、环境与行为之间的相互作用	(125)
七、动物的睡眠行为	(128)
第七章 行为发育	(132)
第一节 动物发育期间行为发生变化的原因	(132)
一、神经系统发育引起的行为变化	(132)
二、激素改变引起的行为变化	(132)
三、其他形态改变引起的行为变化	(133)
四、经历与经验引起的行为变化	(133)
第二节 基因和环境在鸟类鸣叫发育中的作用	(134)
一、斑马雀鸣叫行为的控制机制	(134)
二、学习在白冠雀鸣叫发育中的作用	(135)
三、鸟类鸣叫学习的敏感期	(136)
四、鸣叫学习的本种倾向性和学唱对象的选择	(137)
五、雌鸟在雄性牛鸟叫声发育中的作用	(138)
第三节 行为发育的敏感期	(139)
一、什么是敏感期	(139)
二、敏感期的时间选择	(139)
三、敏感期对行为发育的重要性	(140)
第四节 行为发育的内稳定性	(146)
一、猕猴的社会行为发育	(147)
二、两栖动物的神经行为发育	(147)
第五节 昆虫和鱼类的行为发育	(149)
一、果蝇的行为发育	(149)
二、蜜蜂的行为发育	(150)
三、鱼类的行为发育	(151)
第八章 动物的觅食行为	(152)
第一节 最适觅食理论	(152)
一、最适觅食理论的概念	(152)

二、最适食物类型的选择	(153)
三、觅食行为的动机	(156)
四、猎物的转换	(157)
五、最适觅食地点的选择	(158)
六、捕食和竞争对最适觅食的影响	(159)
第二节 动物觅食的技巧和策略	(160)
一、动物食性的多样性	(160)
二、食性的特化	(162)
三、传粉动物与植物的协同适应	(163)
四、动物的觅食技能	(164)
五、动物的捕食策略	(168)
第三节 动物的防御行为	(174)
一、防御行为的概念、类型和功能	(174)
二、初级防御	(175)
三、次级防御	(181)
第九章 动物的生殖行为	(189)
第一节 两性生殖对策	(189)
一、两性差异和亲代投资	(189)
二、性选择、性二型和两性作用的逆转	(190)
三、竞争交配权	(193)
四、谁能使卵受精	(198)
五、雌性动物的配偶选择	(200)
六、雄性只提供精子时的配偶选择	(203)
第二节 婚配体制	(205)
一、雄性动物婚配体制的多样性	(205)
二、一雌多雄的婚配体制	(210)
三、一雄多雌的婚配体制	(211)
四、婚配体制的研究实例——岩鸚	(218)
第三节 亲代抚育	(219)
一、亲代抚育通常是由雌性个体提供	(219)
二、雄性个体提供亲代抚育的实例	(220)
三、亲代对子代的识别(亲子识别)	(222)
四、不同类群动物的亲代抚育	(223)
第十章 动物的时空行为	(226)
第一节 生物节律和生物钟	(226)
一、生物节律和生物钟的研究简史	(226)
二、生物节律的概念和特征	(227)
三、生物节律的类型	(228)
四、生物钟的调控	(233)

五、生物节律和生物钟的适应意义	(235)
六、生物钟的特性	(237)
七、生物钟的作用机制	(240)
八、各类动物昼夜节律生物钟的组织与调控	(243)
第二节 动物的迁移行为	(247)
一、什么是迁移	(247)
二、动物迁移的研究方法	(248)
三、动物迁移的诱发因素	(248)
四、动物迁移的利弊分析	(249)
五、动物迁移的起源	(251)
六、动物迁移与人类的关系	(252)
七、哺乳动物的迁移	(252)
八、鸟类的迁移	(254)
九、爬行动物的迁移	(262)
十、两栖动物的迁移	(263)
十一、鱼类的迁移(洄游)	(264)
十二、昆虫的迁移	(267)
第三节 动物的定向和导航机制	(269)
一、利用地标定向和导航	(269)
二、利用太阳定向和导航	(269)
三、利用星星和星空定向和导航	(273)
四、利用月亮定向和导航	(274)
五、利用地球磁场定向和导航	(275)
六、利用嗅觉定向和导航	(277)
七、利用电和电场定向和导航	(278)
八、利用声音定向和导航	(279)
第四节 动物的领域行为	(281)
一、巢域、核域和领域	(281)
二、动物保卫领域的方法	(282)
三、领域的类型	(283)
四、领域的标记	(284)
五、种间领域	(286)
第十一章 动物的社会生活与通讯	(287)
第一节 动物的社会生活	(287)
一、群体无脊椎动物	(287)
二、社会性昆虫	(288)
三、鱼类	(290)
四、两栖动物和爬行动物	(291)
五、鸟类	(292)

六、哺乳动物	(295)
第二节 社会生活的好处和代价	(297)
一、问题的提出	(297)
二、社会生活的好处	(297)
三、社会生活的代价	(299)
第三节 动物的通讯及通讯方式	(300)
一、什么是通讯	(300)
二、动物为什么要通讯	(300)
三、动物的通讯方式	(302)
四、动物通讯的代价	(309)
五、对动物通讯方式的选择压力	(309)
第四节 动物通讯的功能	(313)
一、识别物种	(313)
二、识别社会等级	(314)
三、识别种群	(315)
四、吸引异性	(316)
五、求偶	(317)
六、使卵的孵化同步	(317)
七、乞食和喂食	(318)
八、报警	(318)
九、求救呼叫	(320)
十、招募	(320)
十一、靠身体接触保持社会联系	(320)
第五节 通讯信号的进化	(321)
一、为什么炫耀行为总是刻板不变的	(321)
二、仪式化的炫耀行为是怎样进化来的	(322)
三、仪式化的实际过程	(325)
第十二章 动物的学习行为	(328)
一、什么是学习	(328)
二、学习与适应	(328)
三、学习敏感期	(329)
四、学习的类型	(331)
五、习惯化	(331)
六、经典条件反射	(333)
七、操作条件反射	(335)
八、试-错学习	(336)
九、潜在学习	(342)
十、模仿学习	(343)
十一、玩耍学习	(344)

十二、印记学习	(346)
十三、学习集	(350)
十四、顿悟学习	(351)
十五、动物的文化行为	(352)
十六、动物使用工具	(354)
参考文献	(358)
动物行为学名词英-中对照及释义	(370)

第一章 绪 论

一、什么是行为和为什么要研究动物的行为

1. 行为的定义

什么是行为？要给行为下一个确切的普适的定义是很困难的，因为行为(behavior)一词在不同的科学领域有不同的含意，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，如个体行为、细胞行为、基因行为和分子行为等。一般说来，动物行为学(ethology)中所说的行为是指个体行为和种群行为，通常是指动物各种形式的运动(跑、跳、游泳和飞翔等)，鸣叫发声，身体的姿态，个体间的通讯和能够引起其他个体行为发生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。因此，行为虽然常常表现为是某种动作或运动形式，但它并不局限于是一种动作或运动形式。一只看上去完全不动的雄性羚羊屹立在山巅，这往往是向同种个体显示它是这一特定领域的占有者，因此是一种炫耀行为；一只蜥蜴停在阳光下静伏不动，实际上它是在从阳光中吸取和积蓄热量，这是在变温动物中经常可以看到的行行为热调节现象，它对动物的生存和活动非常重要；一只雌蛾在夜间释放性信息素吸引雄蛾或一只雌萤在幽暗的角落以固定的频率放射冷光也是一种几乎看不出动作和形体变化的通讯行为。总之，行为是动物在个体层次上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并具有一定的生物学意义，动物只有借助于行为才能适应多变的环境(生物的和非生物的)，以最有利的方式完成取食、饮水、筑巢、寻找配偶、繁殖后代和逃避敌害等各种生命活动，以便最大限度地确保个体的存活和子代的延续。为了做到这一点，动物个体必须以一个整合的协调单位做出反应，首先是把来自环境和体内的各种刺激加以整合，把信息转化为各种指令送达肌肉系统，并以适当的行为表现于外。动物的行为也和动物的形态和生理一样，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，因而同样具有种的特异性。有时，两个在形态上难以区分的物种，却可以通过不同的行为型加以识别，例如，在鸠鸽类鸟类中，目前还没有一个共同的形态特征把它们联系在一起，但它们极为特殊的饮水方式却与其他所有鸟类不同，这无疑是从行为方面揭示了这一类群的共同起源。在自然界，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，例如：所有萤科昆虫都是靠雌萤发出闪光来吸引雄萤的，但每种萤的闪光频率都不一样，而雄萤只对本种雌萤发出的闪光频率才有反应，这就从行为上避免了种间杂交。

行为还有另外一个定义：是动物所做的有利于眼前自身存活和未来基因存活的任何事情。从这个定义可以看出，行为不一定有利于动物个体的存活(如利他行为)，但总是有利于基因的存活。R. Dawkins 把个体看成是基因的寓所和复制基因的机器。

2. 为什么要研究动物的行为

我们人类像所有的动物一样与其外部世界(包括生物的和非生物的)有着复杂的和重要的联系。人类获取食物和居所的能力、寻找配偶和生儿育女的能力以及躲避敌害的能力(至少早

期人类是这样)也和所有动物一样,对于种群的生存和延续是十分重要的。由于人类始终都和自然界的动物处于激烈竞争和密切依存的关系之中,所以从远古时代到现在人类始终都对动物的行为怀有极为浓厚的兴趣就不足为奇了。早期人类的生活与大型狩猎动物是密切联系在一起的,而昆虫和啮齿动物对现代人类的生存则更加重要,因为这些动物是人类食物的强大竞争者,而且还能传播很多危险的疾病。有人曾记载过,人类死于鼠类传染病的人数大大多于在历次战争中死亡的人数。据统计,全世界因鼠害而损失的粮食,相当于粮食总产量的5%,约可养活两三亿人口。要想控制啮齿动物的危害,必须从了解它们的生活习性和行为规律入手,对它们的行为了解得愈清楚愈全面,就愈有希望找到有效的防治措施。利用黑光灯诱蛾和糖醋酒诱杀粘虫就是依据对这些害虫趋光性取食行为的研究而制定出来的有效防治措施。

研究动物的行为不仅为有害动物的防治奠定了科学基础,而且也各种有益动物的利用和珍稀濒危动物的保护提供了广阔前景,这些工作无一不是建立在动物行为研究基础之上的。根据对蜜蜂和熊蜂学习行为的研究,目前已能训练蜜蜂为人们所指定的作物和果树授粉,从而大大提高了这些有益昆虫的利用范围和经济作物的产量。将动物行为的研究成果广泛地应用于农业、畜牧业、林业和养殖业等部门就能够大大地提高经济效益和工作效率。此外,研究动物的行为也有利于促进仿生学、生理学、心理学、遗传学、进化论、分类学和生态学的发展,具有不可估量的理论意义。近二十几年来,国际上对动物行为的野外研究和室内研究、理论分析和实验工作都有了很大发展,有些人热衷于研究适用于所有行为的一般原理,有些人则集中精力对各种动物的行为进行比较研究并用模型解释所观察到的各种现象。对自然保护感兴趣的科学家则着重研究动物的生理学和行为过程,为的是能够挽救一些濒危物种。总之,全世界正在出现一个研究动物行为的热潮,这预示着动物行为学这门最年轻的学科将会展现出诱人的发展前景并取得重要的研究成果。

二、描述行为学和实验行为学

1. 描述行为学

行为学分析包括两个步骤,即观察动物的行为和解释动物的行为。动物的任何一种行为都可以从因果关系、生态功能、个体发生和遗传进化四个方面去解释,这是全面认识动物行为的几个重要方面,它们彼此互相补充,缺一不可。因果关系是指行为是由什么外部刺激和内部动机引起的;生态功能是指行为的适应意义和行为对动物个体的存活价值;个体发生是指一个特定行为为什么只出现在动物发育的一定阶段及其在动物个体发育中的变化规律;遗传进化是指行为的遗传规律和进化史,即某一特定行为是如何继承下来和如何进化的。

对动物行为进行科学研究的起点和基础是正确而又详细地收集和整理所研究动物的各种行为类型(即行为谱研究)。这种研究早期是依靠对观察记录的整理和分析,现在则有可能借助各种先进的记录和信息贮存仪器,如磁带录音机、录像机、摄影机、声波分谱仪、各种自动记录仪器和电生理技术等,这些技术的应用大大便利了对动物行为进行定量分析和比较分析。同时计算机的应用则大大加快了研究数据的处理速度。动物行为谱的研究有时又被理解为是行为形态学,因为动物的行为也和动物的形态一样具有种的特异性,即每个物种都具有自己所特有的行为型和行为特性。动物的行为和形态都是长期进化的产物,所以,行为学家在研究行为进化的时候常常采用形态进化的研究方法。

从一开始,行为学家就不是孤立地研究一种动物的行为,而总是把一种动物的行为同其他

动物的行为进行比较研究。Charles Otis Whitman 对鸠鸽类行为的比较研究和 Oskar Heinroth 对雁鸭类行为的比较研究就是很好的例子。对整个属和整个科的行为谱进行比较研究和分析可以提供各类群间亲缘关系的重要线索和证据,有助于从行为进化的角度对动物进行系统分类,同时还可阐明各个行为型的进化过程。比较行为学(comparative ethology)主要就是研究行为的系统演化问题。

描述行为学的另一个重要任务是对各种行为型进行分类和命名。行为的分类可依据不同的标准,其中最常用的是功能标准,即依据行为的功能进行分类。通常是把具有相同或相似目的和效果的一些行为归入同一功能系统,已知的功能系统有运动、取食、求偶、亲代抚育、侵犯和学习等。而每一个功能系统又可以再分为亚系统,如取食行为又可细分为猎食、食物加工和食物贮存行为等;亲代抚育行为又包括筑巢、喂食和护幼行为等。

描述行为学也包括对行为层次性和行为顺序性的研究。一个行为型往往是由多层次上的运动或动作整合而成的,例如从单个肌肉或肌肉群的收缩到动物体某些部分的运动,再到由多个成分构成的复杂行为的表现等,越是处于低层次上的简单运动就越有可能属于不止一个功能系统。又如一个复杂的本能行为常常可以分解为肌肉运动、固定行为型、简单本能和复杂本能四个层次,它们经过合理地组织和整合才能完成一定的生物学功能。行为学家所要研究的行为层次往往是依据课题的性质而定,如果是要研究某种鸟类的歌声对雄鸟激素的依存关系,那么只要把整个歌声作为一个单位加以分析就足够了,但如果要研究歌声中哪些成分对其他雄鸟具有信息功能,那就需要对组成歌声的各种成分进行单独分析或部分成分之间的组合分析。此外,各个行为的发生也有明显的顺序性,有些行为总是一起发生,而且是按固定的顺序先后出现,但也有些行为是互相排斥和相互抑制的。以上这些问题都是属于行为组织或行为结构的研究范畴。

2. 实验行为学

通过描述行为学的研究可以掌握动物的各种行为型和行为发生的层次性和时间顺序性,但要了解行为的因果关系,就必须借助于实验行为学的研究,下面我们举一个最简单的经典实例来加以说明。沙蜂(*Ammophila campestris*)是一种掘地蜂,雌蜂在地下掘洞作巢,在巢内产一卵后便把洞口封死,待卵孵出幼虫后便重返巢中并把猎获的鳞翅目幼虫(麻醉或杀死)带回巢内充作幼蜂的食物,雌蜂大约要为每只幼蜂运送 3~7 只猎物,直到幼蜂化蛹时才再一次把洞口封死,使蛹能在地下安全羽化。雌蜂的这种行为顺序是很容易通过观察了解到的。但是,每只雌蜂要同时照顾和喂养几个洞穴中的蜂幼虫,而这些蜂幼虫的发育年龄又各不相同,因此,雌蜂往每个洞穴内运送猎物的大小和数量也不相同,那么,雌蜂是怎样知道每个洞穴内需要多少食物呢?这个问题只凭观察是无法解释的,但如果做一个简单的行为学实验就清楚了。如果人为地减少或增加洞穴中已存猎物的数量,雌蜂也相应地增加或减少它所带回的猎物的数量,这表明,雌蜂的行为并不是刻板的和固定不变的,而是根据每个巢内的具体情况运送食物的。原来,每天清晨雌蜂都要到每个洞巢内巡视一遍,并根据每个巢内的幼蜂和食物状况决定这一天运送多少猎物。如果在雌蜂巡视巢室以后再人为地增减巢室内食物的数目,雌蜂就不会再对这种变化做出任何反应(图 1-1)。

在实验行为学中,模型的使用起着重要的作用。模型是指对任何起刺激作用的现实物体的模仿,这种模仿可以在从很精确到很不精确的范围内变动,以便对诱发动物行为的刺激成分进行分析,看看到底是什么刺激成分对诱发动物的特定行为起了作用。模型常常只模仿动物

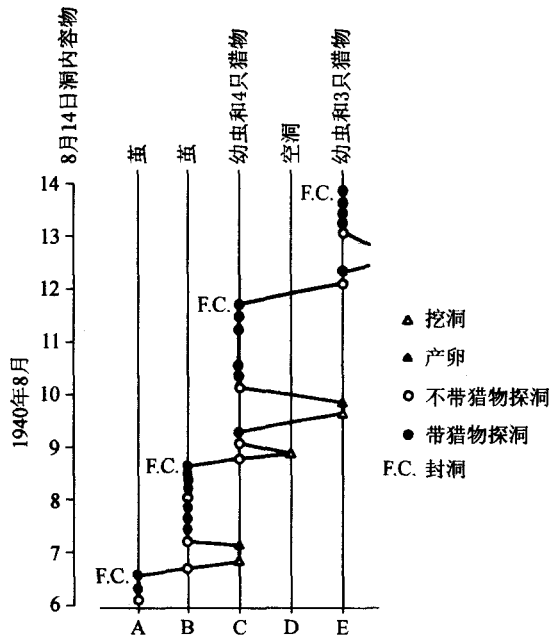


图 1-1 雌沙蜂挖巢、产卵、贮食和封巢活动图解

A, B, C, D, E 代表它同时照顾的 5 个洞穴

身体的一部分,如鸟喙或头,并不断改变模仿的精确性(如改变各部分的比例、改变形状和颜色等)。甚至一些非自然物体(如木球和各种颜色的立方体)也可以当做模型使用,用录音磁带播放声音和人工释放某种气味也可看做是声音模型和气味模型。总之,行为学家可以任意改变自然物体的各个部分,以便能够找出这些自然物体的哪些成分是有效的刺激成分。在研究鸟类的叫声时也可以用改变歌声各组分的自然顺序、节律或增减某种声音频率的方法(即播放各种类型的录音),来测定到底是歌声中的什么成分具有重要的生物学意义。

下面我们举一个利用模型来研究雏鸥啄击反应的实例。雏银鸥每当饥饿乞食时使用啄击成年鸥黄色喙上的红斑点,此时成年鸥便会反吐食物给雏鸥。试问,雏鸥的啄击反应是由什么外界刺激因素引发的呢?是成年鸥头上的什么东西诱发了雏鸥的反应呢?为了回答这个问题,行为学家用模仿成年鸥头部形态和颜色的各种硬纸卡模型做了实验,这些模型变换成年鸥喙及头部的着色和喙上斑点的颜色并作各种可能的组合(图 1-2)。试验结果表明:诱发雏鸥啄击反应的信息是在成年鸥的喙上,而与成年鸥头部的形状、大小及颜色无关。成年鸥喙上的红斑点及其与底色的对比程度起着重要的作用。如果把成年鸥喙的模型染成适中的灰色,而其上的斑点由白色到黑色(经过不同程度的灰色)变动,那么最容易诱发雏鸥啄击反应的是斑点偏白或偏黑,位于白色和黑色正中间的灰色斑点所引起的啄击反应次数最少,这就是说,斑点与底色的对比越强烈,越容易诱发雏鸥的啄击反应。但是,一个喙为黄色、斑点为红色的仿真自然模型还是比任何其他非自然模型(如喙为灰色、斑点为黑色)更能有效地诱发雏鸥的啄击反应,虽然后者斑点与底色的反差可能更强烈。

除了银鸥以外,对很多其他动物都曾用模型作过类似分析。这些模型或是一个接一个地相继出现在受试动物面前,或是两个或更多模型同时出现在受试动物面前。同时出示多个模

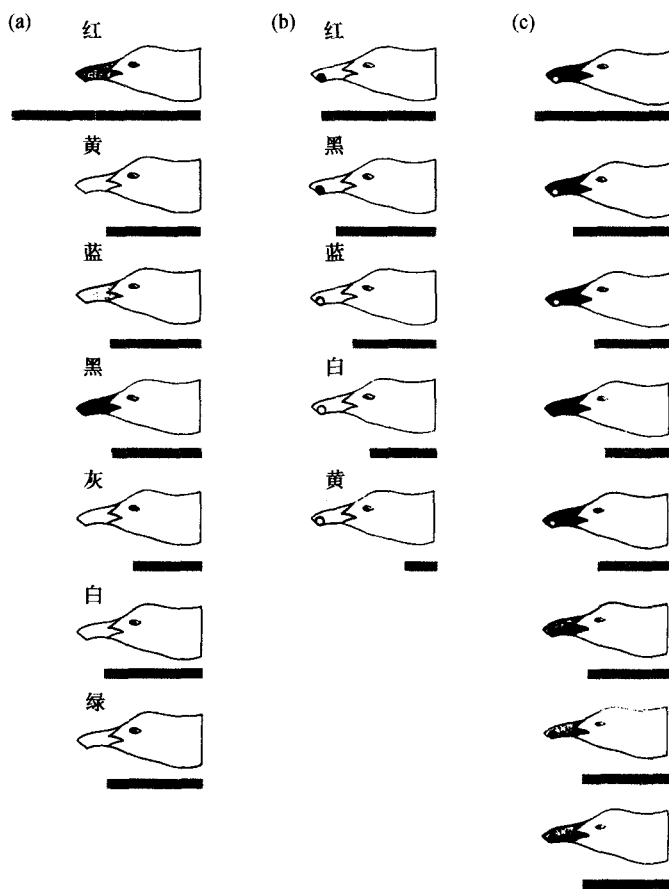


图 1-2 用于测定雏银鸥乞食行为(啄击反应)的各种硬纸卡模型

横棒长度代表啄击次数的多少。(a) 各种颜色的喙;(b) 黄色喙上各种颜色的斑点;(c) 在灰色喙上斑点由白色到黑色逐渐转变

型的好处是动物马上就可以对它们进行比较,而模型的相继出现往往会导致动物的适应和疲劳,使同一模型在试验前期出现和试验后期出现的效果不相等,也就是说,动物对模型做出的反应往往不能准确表明该模型的“价值”。

三、动物行为学的研究领域

除了描述行为学和实验行为学以外,行为学还包括几个不同的研究领域,这些领域各有自己所要研究的重点问题。生态行为学(ecoethology)是行为学中一个比较新的分支,主要是研究动物的行为与其生物和非生物环境之间的相互关系,它或是着重研究一个亲缘类群,或是着重研究同一生境内的各个物种。前者主要兴趣是要查明不同物种之间存在着哪些行为差异,这些差异又如何表现为对不同生境的适应,倘若其中有一个物种生活在一个与其他物种完全不同的生境内,而且它的行为也大大偏离了该类群动物的典型行为的话,那么常常可以由此得出一些特别有意义的结论。如果是研究一个生境(如沙漠和热带雨林),则主要兴趣是研究生生活在该生境内的动物所发生的平行行为适应,由于这些物种一般不具有密切的亲缘关系,这些行为就可以被看成是该特定生境内的典型行为。

生态行为学的一个重要分支是社会生态学(socioecology)。社会生态学主要是研究动物的