

〔联邦德国〕克劳斯·伊梅尔曼 著

行为学 导论

XING WEI XUE

DAO LUN

马祖礼 等译



南开大学出版社



200356177

48300

Q-0
001



00302600

行为学导论

[联邦德国] 克劳斯·伊梅尔曼 著

马祖礼 张奎光 钟贻诚

杨竹舫 李合意

译

李玉和 余素研

张奎光

校

SY54/29



南开大学出版社



48300

行 为 学 导 论
〔联邦德国〕克劳斯·伊梅尔曼 著
马祖礼 等译

南开大学出版社出版
(天津八里台南开大学校内)
邮政编码300071 电话34,9318
新华书店天津发行所发行
天津马家店印刷厂印刷

1990年6第月1版 1990年6月第1次印刷
开本: 850×1168 1/32 印张: 8.6
字数: 210千 印数: 1—2300
ISBN7-310-00337-3/Q·12 定价: 2.25元

内容简介

本书系统地介绍了行为学各领域的基本知识，基础理论和研究方法。内容丰富，论述简明，深入浅出，图文并茂，并富有趣味性和启发性。既可作为行为学教科书，又可作为行为学的研究入门指南。



译校者序

行为学是生物科学领域内一门新兴的分支科学，目前研究范围涉及动物学、生理学、心理学和社会学等学科，具有边缘学科的特色。70年代以来，行为学的发展非常迅速，对于不同进化阶段动物行为的观察、行为产生机理的研究以及动物的语言、意识的起源等方面都已获得长足的进展，引起自然科学界和社会科学界的重视。

国外有关行为学的研究资料和专著颇为丰富，已经充实到有关学科的教科书之中，成为独立的章节。但是在我国尚无较系统地介绍行为学的编著或译著出版。为了使我国读者对行为学有所了解，引起对行为学研究的重视和兴趣，我们选择联邦德国著名行为学家克劳斯·伊梅尔曼所著《行为学导论》(Introduction to Ethology)一书介绍给读者。该书是著者在德国布伦瑞克、柏林和比勒菲尔特等大学讲授行为学课程，积12年之经验编著而成。德文初版于1976年问世，1979年修订第二版，1980年被译成英文，同时于纽约和伦敦发行。

本书共十二章，系统地阐述行为学各个领域的基本知识，基础理论和研究方法。内容丰富，论述简明，深入浅出，图文并茂，并富有趣味性和启发性。既可作为学习行为学的教科书，又可作为研究行为学的入门指南。

我们以该书英文版译成，马祖礼译第三、第五章，张奎光译第十章，钟貽诚译第七、第十二章，杨竹舫译第一章，李玉和译第四、第六、第十一章，余素研译第二、第九章，第八章由李合意、张奎光、杨竹舫三位合译。全书各章由张奎光同志校。我们

真诚希望《行为学导论》一书，对我国从事行为学教学和研究工作的同志有所收益，并成为学习生物学、心理学和社会学的大学生和广大生物学爱好者的有益读物。由于我们外文和业务水平有限，译文中难免有错误和不足，敬请读者批评指正。

译校者

1990年

前 言

行为学是研究生物行为的科学。行为学在最近一些年来发展非常快，由于对某种行为现象进行全面解释的要求日益增长，以及要求对行为学的认识和评价与研究结果尽可能地吻合，因此对大量的积累资料进行全面评述是有困难的，而要想在行为学这一领域中取得一致看法及在适当章节增加新的资料以使研究课题现代化就更加困难了。非行为学者不可能对行为学文献中的一般论述进行评论，特别是当这样的工作是针对广大读者的情况下。

因此，本书的目的有二：（1）在杂乱的大量资料中整理出一些条理，使行为学的研究简单易行；（2）介绍有关的各种事实和知识，帮助读者理解行为学文献中的大量研究项目和文章。

为这样一本概论性质的书选择素材，同时用某些逻辑方法对这些素材进行整理，困难始终是存在的。因此作者使用了许多可以应用的方法中的一种来介绍这些素材。本书是伊梅尔曼教授根据他在德意志联邦共和国的布伦瑞克（Braunschweig）、柏林（Berlin）和比勒菲尔特（Bielefeld）等大学12年来讲课的讲稿整理而成，并对这些讲稿中许多问题的解答不断地进行了修改，指出哪些知识在哪些章节将会利于对某些联系的理解。因此这本书的体系编排，在解决问题的途径上好比一种阶梯。我希望，这将是介绍各种事实、假设和理论之间联系的最明确和最简单的方法。

由于篇幅的原因，使得对素材的选择受到了限制，这就是为什么生理学课本中讲到的行为生理学与经典行为学和比较行为学领域的知识相比不太全面的原因。当前流行的以插图和实例为主

的教学形式多少有些不平衡，结果使某些方面，如侵犯行为的一般规律和研究方法的介绍比其他方面的详细。本书对各章重点作了选择，在其他许多课本中容易找到的知识在本书中只用较简炼的形式进行介绍。

因为本书是属于引论性质的，主要设想是进一步为野外实际研究提供方法，所以著者有时避免涉及行为学不同学派关于基本概念有争论性的讨论。这些争论性内容在书中也有些实例介绍，对某种理论和解释的争论仍在继续。

关于人类行为，我们必须承认人类行为的某些特征的发展是进化过程的结果，因此，与动物行为的相应方面是类似的。所以行为学某些方面提出的规律对人类也是适用的。但是，正如以前反复指出的那样，对这种应用必须持特别谨慎的态度，因为没有充足证据支持的对比，只能损害行为学对行为作更一般性的论述。对比也有助于更好地理解人类行为。

行为学是一门生物科学。动物的每一种行为特征，只有当它们的生物学意义被认识之后，即对特定物种在其自然环境中的重要性被了解之后，才能够理解和解释清楚。但是，在行为学的研究历史中，往往不是这样。本书的另一个目的是不断揭示生物的亲缘关系以及它们在进化过程中对发展的适应过程。

为使本书能引起未学过生物的读者的兴趣，需要说明某些基本概念，而这些概念对一种特定行为的生物学意义的了解是很重要的。这些内容在正文和附注中都可以找到，也包括可能不属于行为学的一些特殊术语。

关于物种的学名，只有找不到一种动物的普遍名称时才引用。

我非常感激比勒菲尔特大学绘图家克劳斯·韦盖尔(Klaus Weigel)先生的生物学才能，他对素描的准备进行得非常仔细。同时，对我的同事和比勒菲尔特大学的助教所给予的鼓励和提

出的讨论意见也表示感谢。

克劳斯·伊梅尔曼 (Klaus Immelmann)

1976年3月于比勒菲尔特

这本英文版本所增加的新材料，在德文的第二版中已经包括了，该书是在英译版本正在进行翻译过程中出版的。新增加了两章，一章是关于驯化，另一章论述了行为学和人类行为。这两章所涉及的研究内容，同样可以导致对人类行为的更好了解。然而，已经收集的这些资料，至今仅限于结论性的。由于这种原因，这两章与以前各章相比，都是更富于纯理论性质的，实际上，最后一章仅仅是因为内容的需要而增加的。文章中所表达的观点与第一版中所表达的观点一样，没有改变。

克劳斯·伊梅尔曼 (Klaus Immelmann)

1980年7月于比勒菲尔特

张奎光 译

目 录

第一章 行为学的目的、方法和范围	(1)
1.1 概念的解释	(1)
1.2 描述行为学	(2)
1.3 实验行为学	(5)
1.4 行为学研究的范围	(8)
第二章 行为学的基本概念	(13)
2.1 反射	(13)
2.2 阈值变化	(16)
2.3 专一性疲劳	(17)
2.3.1 专一性活动疲劳	(17)
2.3.2 专一性刺激疲劳	(18)
2.4 欲求行为和完了行动	(20)
2.5 行为的自发性	(22)
2.6 动机	(25)
2.7 动机分析	(27)
2.8 动机系统; “冲动”	(28)
第三章 外部刺激	(31)
3.1 刺激的筛选	(31)
3.1.1 外周性筛选	(31)
3.1.2 中枢性筛选	(34)
3.2 释放机制	(38)
3.3 关键刺激	(40)
3.4 释放器	(40)
3.5 种间释放器	(44)
3.6 刺激总和	(46)

3.7	超常释放器	(48)
3.8	外部刺激的不同效果	(50)
3.9	对外部刺激的依赖性	(51)
3.9.1	遗传性动作协调(固有活动模式)	(51)
3.9.2	趋性成分	(52)
第四章	行为的时间和等级结构	(55)
4.1	行为模式的类型	(55)
4.2	争夺行为	(57)
4.2.1	利害矛盾心理行为	(57)
4.2.2	转向行为	(58)
4.2.3	取代行为	(59)
4.3	本能行为结构模型	(61)
第五章	行为生理学	(66)
5.1	神经系统与行为	(66)
5.1.1	研究方法	(67)
5.1.2	实验结果	(71)
5.2	激素与行为	(82)
5.2.1	研究方法	(83)
5.2.2	激素的影响	(84)
5.2.3	激素的效应	(91)
5.2.4	行为对激素释放的控制	(95)
第六章	行为的个体发育	(98)
6.1	先天的还是获得的	(98)
6.1.1	信息的来源	(98)
6.1.2	先天行为模式的识别	(101)
6.1.3	什么是先天的	(104)
6.2	行为模式的成熟	(108)
第七章	学习	(111)
7.1	独立获得信息的生物学意义	(111)
7.2	学习的敏感阶段	(113)

7.3	学习的素质	(115)
7.4	学习的过程	(118)
7.4.1	习惯化	(119)
7.4.2	经典式条件反射	(119)
7.4.3	操作式条件反射	(119)
7.4.4	游戏行为	(121)
7.4.5	模仿、情绪感应	(124)
7.4.6	悟性学习	(125)
7.4.7	印记	(127)
7.5	行为的传递	(134)
7.6	工具的使用	(138)
第八章	社会行为	(148)
8.1	格斗行为	(141)
8.1.1	定义	(141)
8.1.2	生物学意义	(142)
8.1.3	威胁和恫吓夸耀	(143)
8.1.4	顺从和屈服姿态	(145)
8.1.5	领域	(146)
8.1.6	个体间距	(158)
8.1.7	仪式化格斗	(160)
8.1.8	同种的伤害性和致死性格斗	(161)
8.1.9	动机方面	(164)
8.2	性行为	(171)
8.2.1	生物学意义	(171)
8.2.2	性行为的作用	(172)
8.2.3	结偶行为	(187)
8.2.4	异性结合的类型	(188)
8.2.5	维持结合的机制	(188)
8.2.6	动机方面	(191)
8.3	护幼行为	(192)

8.3.1 护幼的作用	(182)
8.3.2 家庭的组成	(184)
8.3.3 关于护幼行为的适应	(186)
8.4 群体行为	(198)
8.4.1 社会群体的生物学功能	(199)
8.4.2 群居的结构	(204)
8.4.3 利他主义	(204)
8.4.4 群体的类型	(209)
8.4.5 群体的起源	(211)
8.4.6 群体形成的机制	(212)
8.4.7 动机方面	(216)

第九章 行为遗传学..... (219)

9.1 研究方法.....	(219)
9.2 杂种的行为	(220)
9.3 杂交育种实验	(223)
9.4 结论	(225)

第十章 行为的系统发育..... (226)

10.1 研究方法	(226)
10.2 同源问题	(227)
10.3 物种比较	(229)
10.4 研究行为的个体发育	(230)
10.5 行为雏形	(231)
10.6 仪式化	(232)
10.7 行为模式的趋同现象	(235)
10.8 结论	(238)

第十一章 驯化对行为的影响..... (240)

11.1 定义问题	(240)
11.2 驯化的特征	(241)
11.2.1 准备行动的变化	(241)
11.2.2 先天性释放机制的变化	(242)

11.3 驯化期间发生变化的原因	(244)
11.4 结论	(246)
第十二章 行为学与心理学.....	(247)
12.1 引言	(247)
12.2 比较的标准	(247)
12.3 应用	(248)
12.3.1 作为模型的动物实验	(249)
12.3.2 人类行为学的研究	(250)
12.4 人类行为系统发育的早期雏形	(252)
12.4.1 例子	(252)
12.4.2 人类行为遗传学的研究	(254)
12.5 展望未来	(255)

第一章 行为学的目的、方法和范围

1.1 概念的解释

行为学的目的是用自然科学中所惯用的方法来研究行为。可是,对行为概念的解释并不像人们所想像的那么简单,并且在各种文献中使用这个术语也是不一致的。这里有一个问题使得对行为学的确切解释遇到了特殊的困难,这就是由于研究现象的多样化,从而导致一些不成熟的解释。

通常,行为这个词在行为学中的用义是非常广泛的。行为指的是动物的活动形式、发声和身体姿势,以及在外表上可辨认的变化,这些变化起到相互通讯的作用,并且能引发另一动物的行为模式,包括体色的改变或气味的释放。因此,行为不只限于活动,即使动物表现静止不动,在这里也可使用“行为”这个词。例如,一只雄羚羊在白蚁丘上站立不动,表示如同它的领域一样是它所占据的特有区域;一只雌蝶释放一种气味(外激素或信息素)来吸引一只雄蝶,按广泛的含义来解释,这些都是“行为”。

行为学这个术语(来自希腊的 ethos ——习性,习俗),正如今天对行为的生物学研究中使用的那样,是十分古老的,但是最初使用它不像今天这样。这个术语最早出现在13世纪中叶法国科学院的出版物中,当时和19世纪后期一样,一般被用来描述动物的生活方式,即如同在生态学或普通生物学中应用的那样。这个术语在狭义方面应用于研究行为是1950年被廷伯根(N. Tin-

bergen) 所采用。

在行为学研究的早期, 同义词动物心理学被广泛地应用。今天, 随着生理学在行为学中重要性的增加, 动物心理学这个术语是不恰当的, 并且已经废弃不用了。可是, 在动物行为中, 当涉及个体的、主观的(这个程度能根据客观标准来研究)、和疾病有关的现象时, 在这种比较狭窄的意义中, 动物心理学这个词仍被行为学家所采用。在动物园和马戏团的动物研究中已经获得了有关动物心理学的大量知识。在美国和英国出版的行为学书籍和文章中一般都应用动物行为这个术语。比较心理学涉及物种的比较, 即美国心理学家传统上感兴趣的是有关行为类型的物种比较, 如学习、动机和通常用动物作实验来研究人类行为。

1.2 描述行为学

行为学的分析包括两个重要的步骤, 即观察解释一种动物的行为, 对行为的功能、原因和系统发育等方面依次解释和说明。这些问题涉及行为的适应性和基本机制以及在动物进化期间行为发展的可能过程。当它能预言一个动物的将来行为或一个行为形式的程序, 并证明解释是有根据的时候, 那么行为学的研究目标就已经达到。

行为研究的起点和基础是对一个物种行为形式作精确和详细的汇编, 这种汇编应该是尽可能完全的。在行为学的早期, 这种“行为谱”(ethogram)主要是由原始记录(protocol)分析或在观察期间取得的记录组成的。今天, 人们可以利用各种仪器, 这样不仅可简化取得的记录, 而且有可能进行更准确的分析和比较永久的信息储存。现在可以利用活动记录器, 特别是磁带录像机, 这种录像机能使人们的眼睛不离开动物进行观察口述。由于动物阻断一束光线或激活一个引发计数器或活动记录器的磁

接触器，其活动也可用光电管自动记录。利用录像磁带、影片和录音带可以对动物活动和声音模式进行详细分析，然后可以对上述结果进行比较和定量分析。利用慢的或快的动作和单一镜头分析很容易做到这点，并且还可利用声谱图进行声学研究。最后，有可能使用计算机进行快速分析和结果的测绘。

行为学中涉及行为谱汇编的内容有时被认为是行为形态学，因为行为的模式恰如一个物种形态特征一样是独特的（见3.9.1），而且当涉及系统发育问题时，行为学者常常采用形态学的方法。

在早期，行为学家没有试图观察隔离物种的行为，但是他们也把它和其他种进行比较。最好的例子是查尔斯·奥蒂斯·惠特曼(Charles Otis Whitman)对鸽子的研究和奥斯卡·海应洛思(Oskar Heinroth)对鸭和鹅的研究。对整个属或科行为的全部组成部分的汇编，叫做“类群行为谱”(group ethogram)。这样的汇编能给我们指出有关系统类群内部的关系，并且对一个种的系统分类很有价值，它能更进一步地阐明单个行为模式的系统发育(见10.3)。比较行为学这一术语强调行为学中比较和系统发育的问题。

描述行为学的另一重要工作，就是整理为数众多的观察资料，即给各种行为模式命名，并对它们进行分类；如果有正当理由，也可把它们分解成更基本的、可辨认的单位。我们已经指出给术语命名确实困难，要求术语没有存在于通俗用词中的任何附加含意。给行为模式命名时最好是描述它们的形态，鳃盖的伸开、点头和翅膀的举起都是无附加含义的中性术语(neutral term)。按照行为的功能来命名一种行为则更加困难，至少当这种行为的功能或含义确切了解之前是存在这种困难的。鸟边飞行边鸣唱有几种类型，如果一概称作求偶飞行，这样会使人产生误解，因为绝大多数鸟类鸣声不是早期求偶的组成部分，恰恰相