



第8讲 动物行为学

罗建川

中国科学技术大学生命科学学院

注：本PPT仅供学习使用，请勿上传至网络或另作他用。

主要内容

- 一、动物行为学概况
- 二、本能行为和学习行为
- 三、行为的生理与遗传基础
- 四、常见动物行为和行为节律

一、动物行为学概况

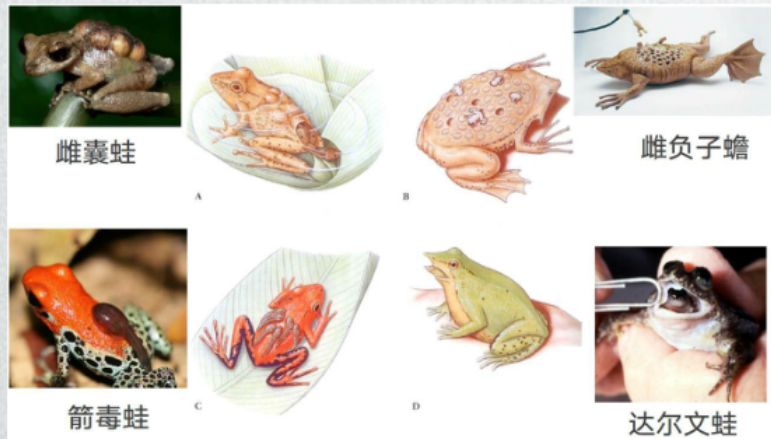
(一) 行为

行为 (behavior) 一词在生物领域内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。

本性——“吃”



本能——“生”



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。



动物行为的形成原因及意义

动物的行为和动物的形态及生理一样，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，因而同样具有物种的特异性和适应性。



鸠鸽类

意义：动物只有借助于行为才能适应外界多变的环境，以最有利的方式完成各种生命活动，以便最大限度地确保个体的存活和生命的延续。

（二）动物行为学的研究内容

对于动物的行为可以从各种不同角度加以研究，如从进化的角度、从行为功能的角度、从心理机制和生理机制的角度等等。

主要研究领域：

- （1）行为生理学：两大主要控制系统，神经系统和内分泌系统。
- （2）行为遗传学：所有动物的行为都有其遗传基础，有些行为完全由遗传决定，很少改变；有些虽然也由遗传决定，但会因受环境影响而发生变化。
- （3）行为生态学：动物行为与其生存环境之间的相互关系，研究生态学中的行为机制和动物行为的生态学意义及进化意义。

自然界的动物对于它们所生活的环境通常都具有极好的适应性。
行为适应问题和行为机制问题是完全不同的两类问题。

鸟为什么孵卵？

- (1) 鸟为什么_·孵_·卵？（侧重点在_·卵_·上）
- (2) 鸟为什么_·孵_·卵？（侧重点在_·孵_·上）
- (3) _·鸟_·为什么_·孵_·卵？（侧重点在_·鸟_·上）
- (4) 鸟_·为_·什_·么_·孵_·卵？（侧重点在_·为_·什_·么_·上）

动物行为谱

行为谱（ethogram）就是一个动物正常行为的全部名录或记录。

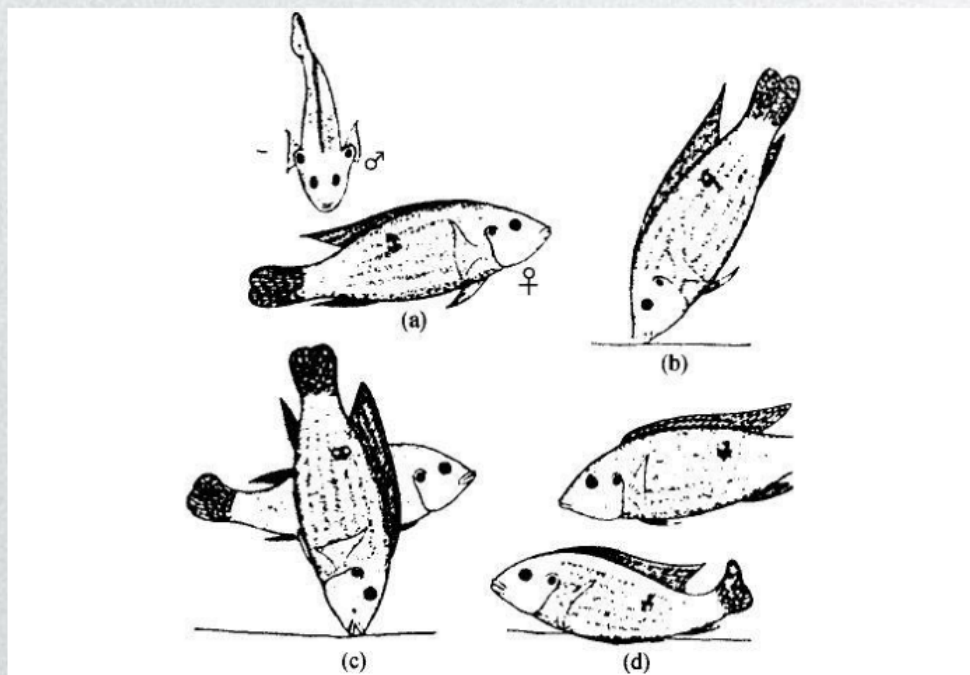


图 1-7 珍宝鱼的求偶行为谱

(a) 追逐：加速游向另一条鱼；(b) 抖动：快速地左右颤动，从头部开始，传至身体后部时结束；
(c) 咬：用圆形口清除产卵地表面的污物；(d) 擦：鱼体的腹面擦过产卵地的表面，实际是产卵动作

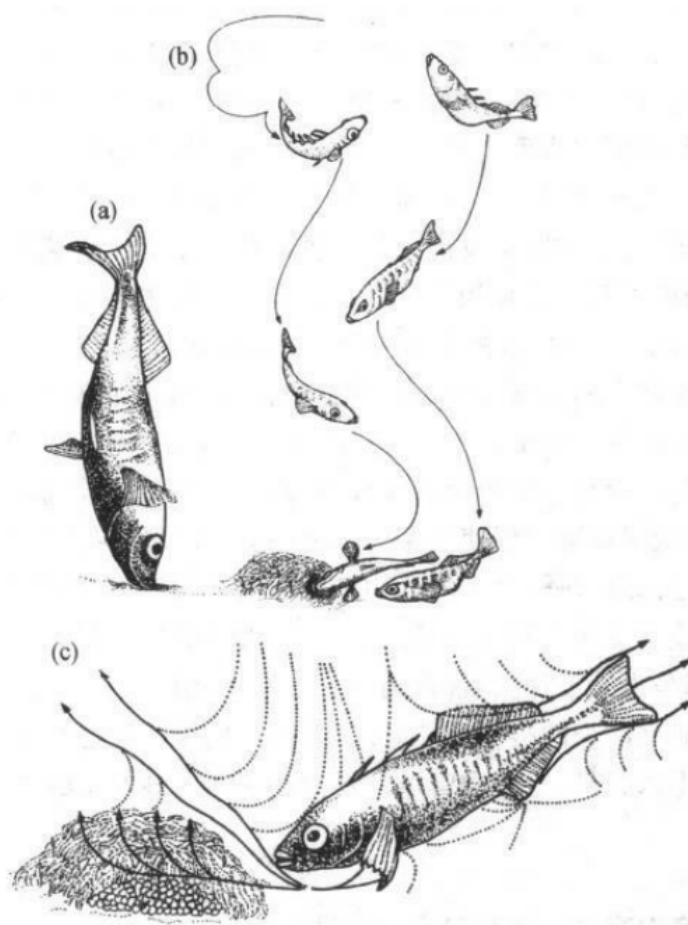
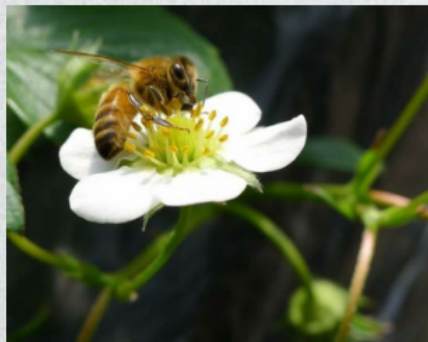
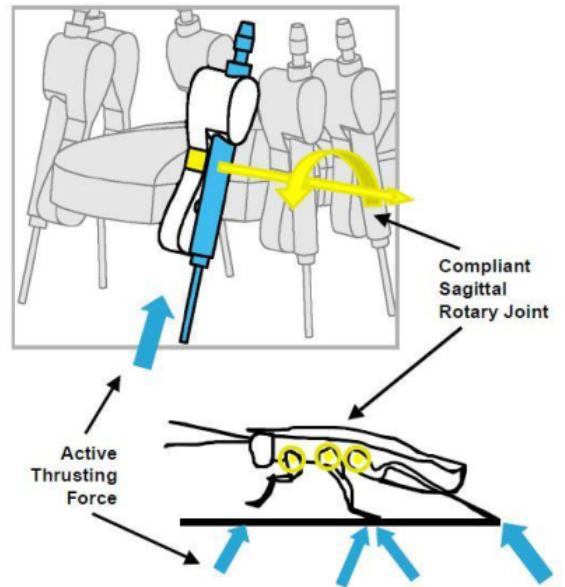


图 1-6 三刺鱼的求偶和生殖行为谱

(a) 雄鱼头向下对侵入其领域的另一条雄鱼进行威吓;(b) 雄鱼用之字形舞把雌鱼带入它已建好的巢中;
 (c) 雌鱼产卵后,雄鱼用鳍击水形成水流,以便保持卵周围的水体中含有丰富的氧气

(三) 学习动物行为的意义

- 动物行为仿生学
- 有害动物的防治
- 有益动物的利用
- 珍稀濒危物种的保护



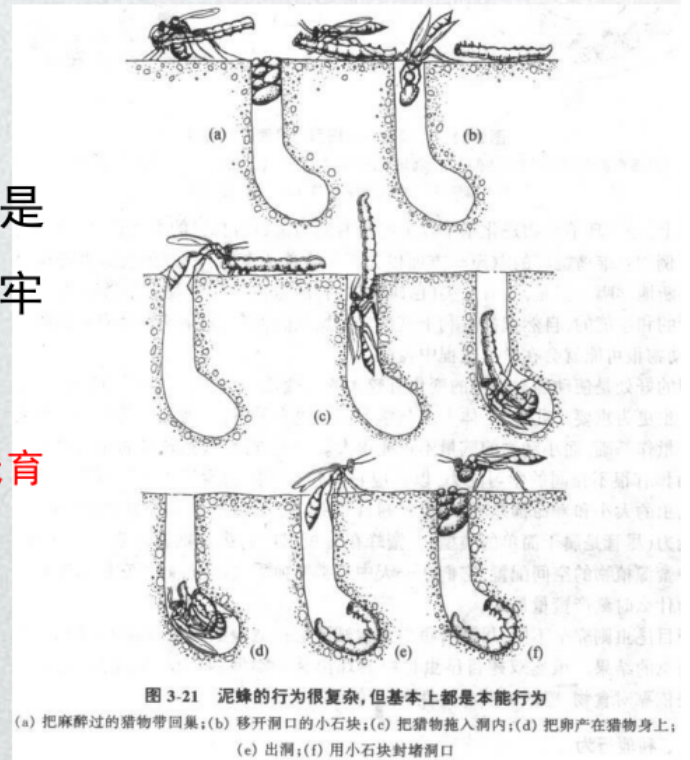
二、本能行为和学习行为

动物依靠本能行为和学习行为适应环境。

(一) 本能行为

在物种进化过程中形成的，是由遗传因素决定的，具有相当的牢固性和不易改变性。

本能对于那些寿命短和缺乏亲代抚育的动物来说具有明显的适应意义。



本能行为包括**动性**、**趋性**和**固定行为型**

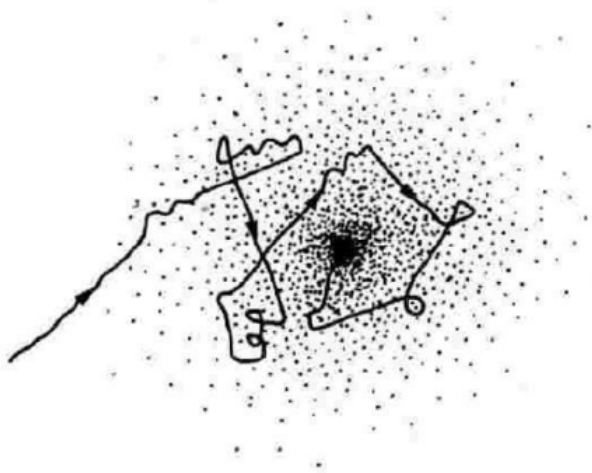
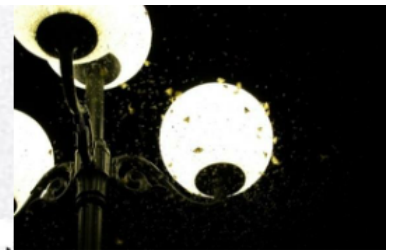


图 39.3 在一种化学物质气味的刺激下,一只昆虫动性的运动轨迹(引自 Wigglesworth, 1964)

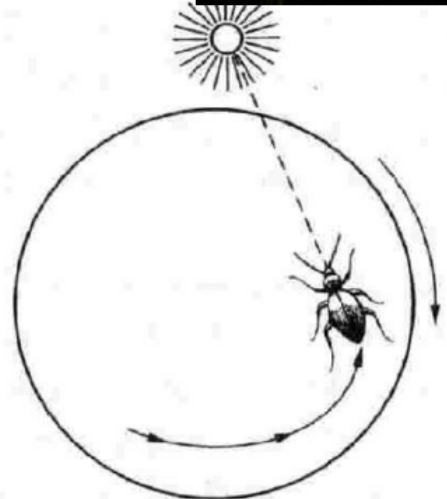
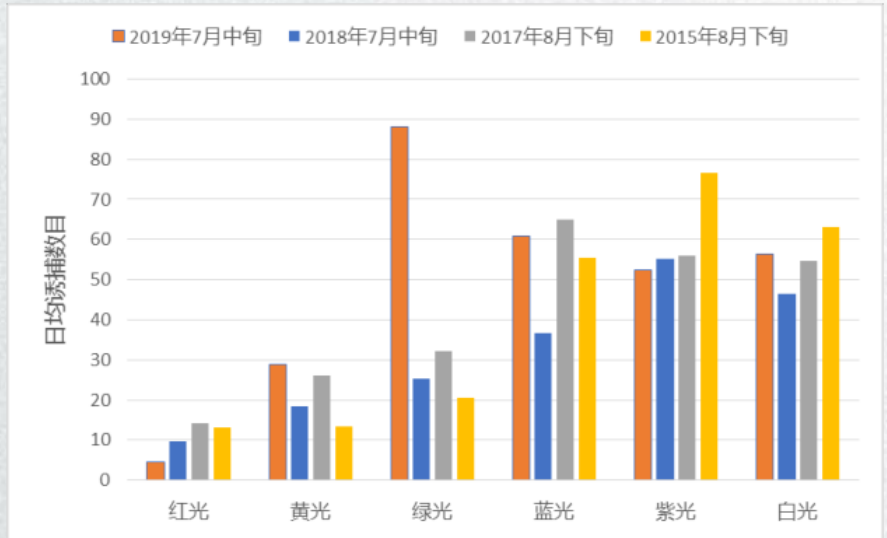


图 39.4 甲虫的趋光性机制实验(引自 Atkins, 1980)

动性是动物对某种刺激所作出的一种**随机的和无定向的运动反应**。

趋性是动物接近或离开一个刺激源的**定向运动**。靠身体两侧的感觉器官把同等量的刺激强度传到中枢神经。

近年来鹞落坪昆虫夜间趋光活动



固定行为型

按一定时空顺序进行肌肉收缩活动，表现为一定的动作并能达到某种生物学目的。

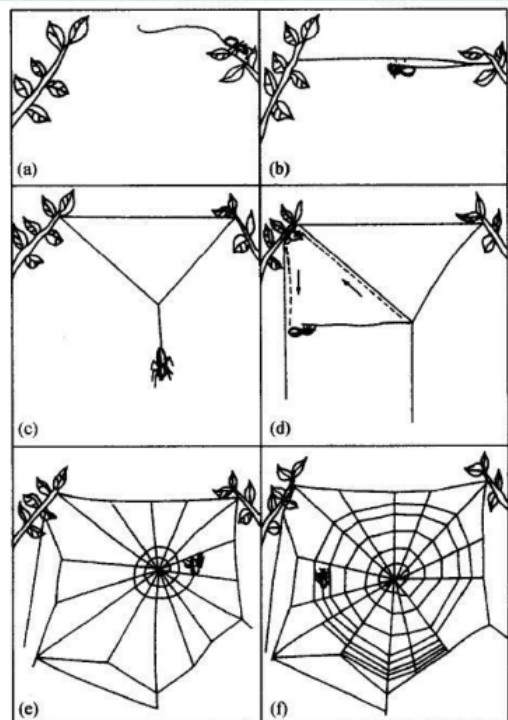


图 3-20 蜘蛛依靠固定行为型的织网过程

(a) 抛出一根丝线靠风力搭桥; (b) 建一根直线桥; (c) 和 (d) 作辐线; (e) 建宽距离的临时螺旋线; (f) 作密集的最终螺旋线

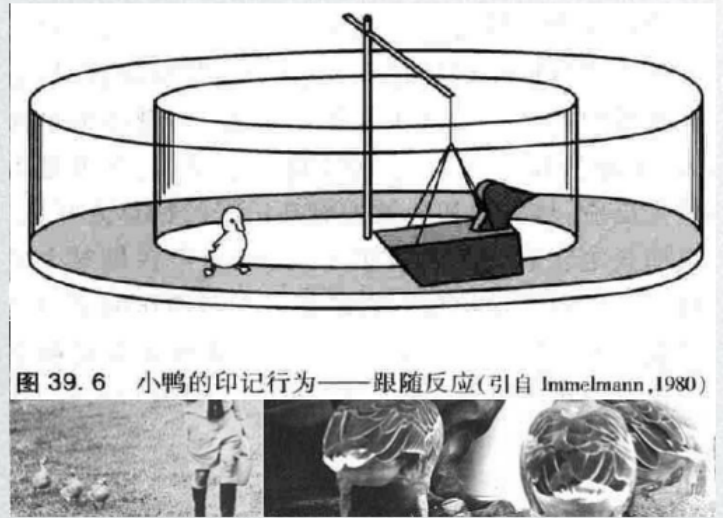


织巢鸟用树枝树叶编织精致复杂的鸟巢

(图片来源: <http://www.dili360.com/article/p54af67fc67a7457.htm>)

(二) 学习行为

学习是动物借助于个体生活经历和经验使自身的行为发生适应性变化的过程。



习惯化和印记是比较简单的学习类型

联想性学习——经典条件反射和操作式条件反射

- 条件反射的建立常常是靠把一个无关刺激与一种报偿（如食物）结合在一起，这是一种强化作用。
- 操作式条件反射建立的基本过程是让动物依据某一信号必须做一件事才能得到报偿。

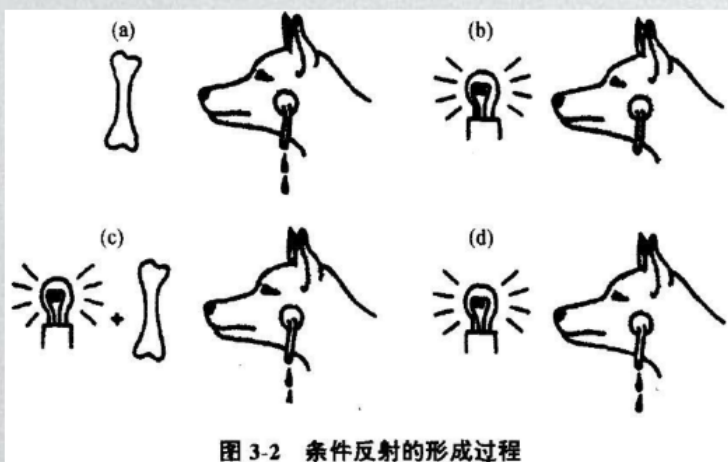


图 3-2 条件反射的形成过程



最高级的学习形式——顿悟

- 顿悟学习是动物利用已有经验解决当前问题的能力，包括了解问题、思考问题和解决问题。

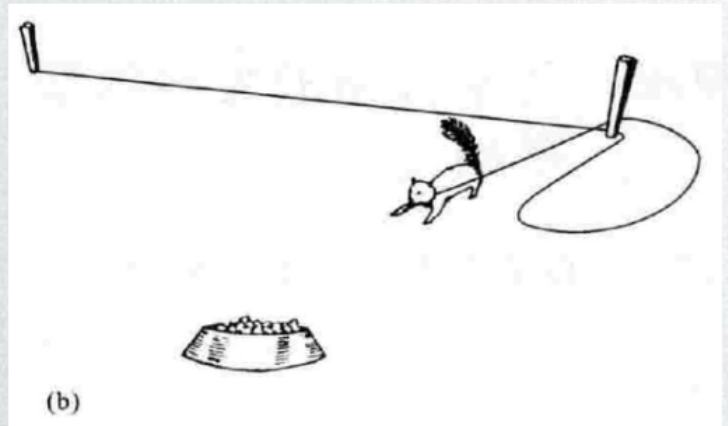
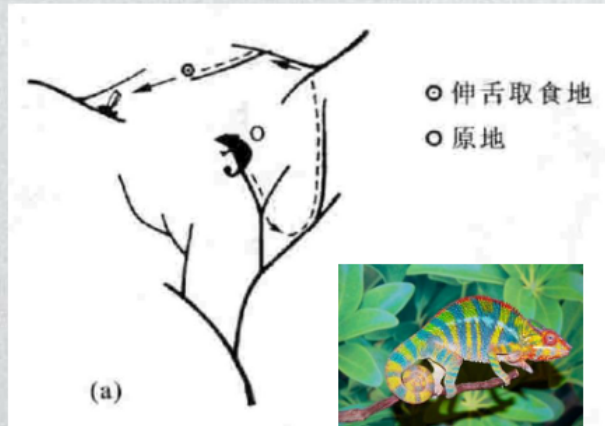
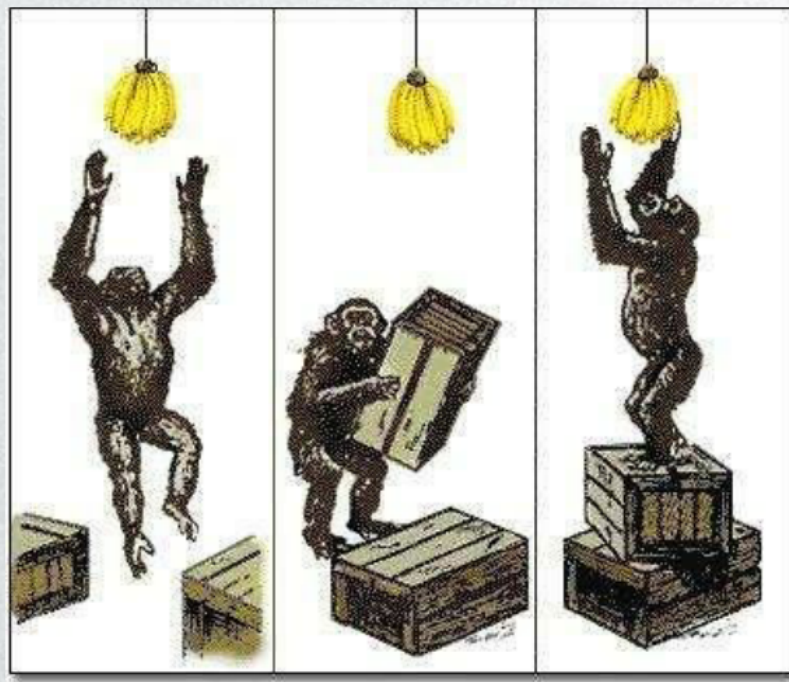


图 39.10 避役(a)和松鼠(b)的绕路取食(最简单的顿悟学习)(引自 Von Frisch, 1962)



黑猩猩是除人类以外顿悟学习能力最强的动物

三、行为的生理与遗传基础

(一) 内分泌激素

激素对动物行为有明显的激活效应并常常涉及行为、激素和环境三者之间的复杂相互作用。

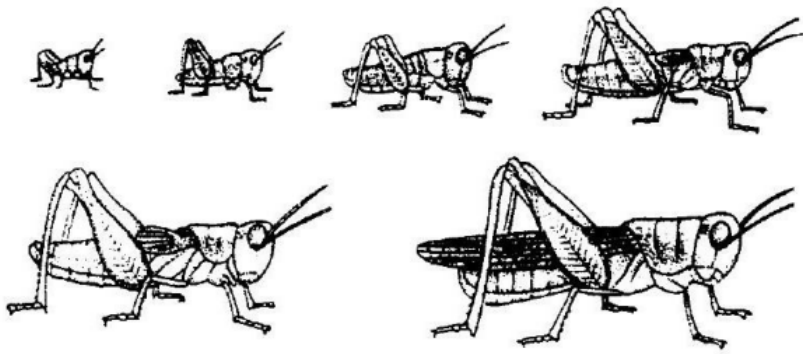


图 6-14 蝗虫的发育要经历 5~7 次蜕皮

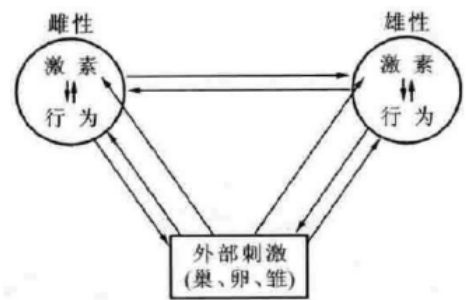


图 39.13 环鸽的激素、行为与环境三者之间的关系
双向箭头表示反馈关系,单向箭头表示直接影响

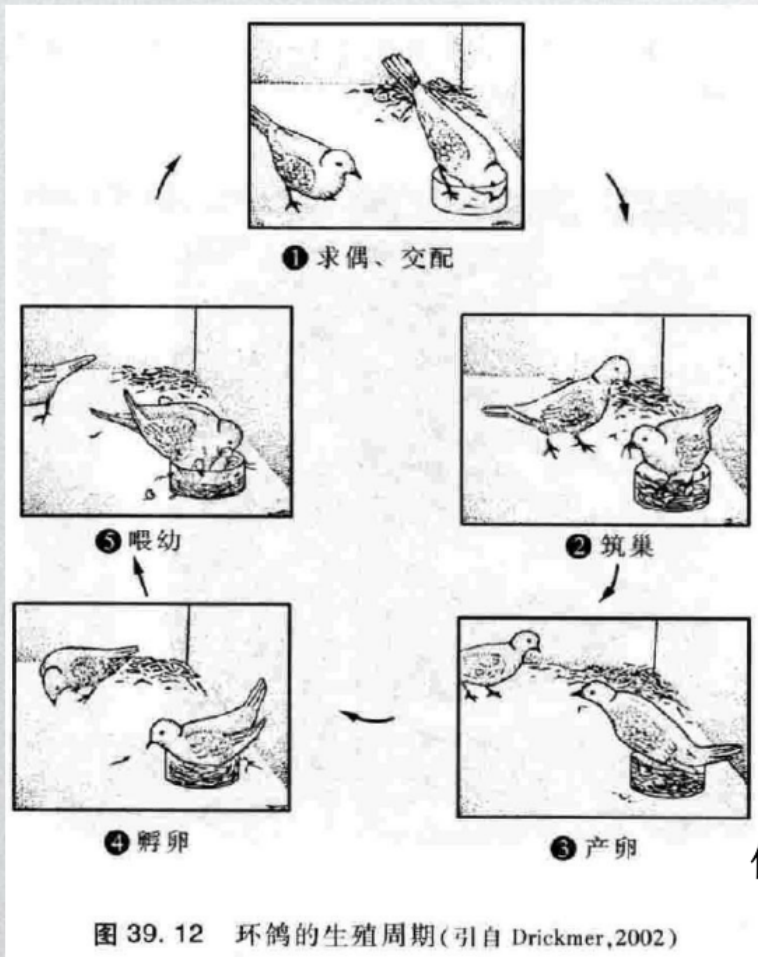


图 39.12 环鸽的生殖周期(引自 Drickmer,2002)

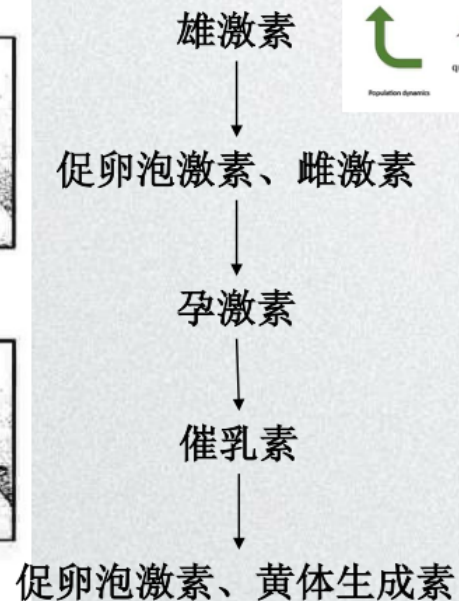
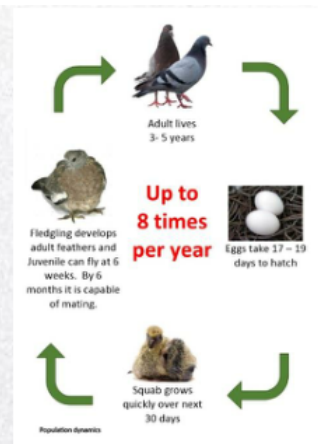


表 6-2 脊椎动物激素的种类、来源及对动物生理和行为的影响

激素名称	来源	对生理和行为的影响
褪黑激素	松果体	调节年生殖周期
催产素, 升压素	垂体后叶	排奶; 催产; 水分平衡
促黄体素(LH)	垂体前叶	形成黄体; 分泌孕酮; 分泌雄激素
促卵泡激素(FSH)	同上	卵泡发育; 排卵(与 LH 和雌激素一起)
促乳素	同上	分泌乳汁; 鸟类双亲抚育行为
促肾上腺皮质激素(ACTH)	同上	分泌肾上腺类固醇
促黑激素(MSH)	垂体中叶	变色
类固醇	肾上腺皮质	水分平衡; 代谢; 电解质平衡
肾上腺素, 去甲肾上腺素	肾上腺髓质	血糖水平; 压力反应
雄性激素	精巢	精巢发育; 精子发生; 第二性征
雌性激素	卵巢和胎盘	子宫发育; 乳腺发育
孕激素	同上	维持妊娠

(二) 神经系统和感觉器官

1. 神经系统



脊椎动物的脑

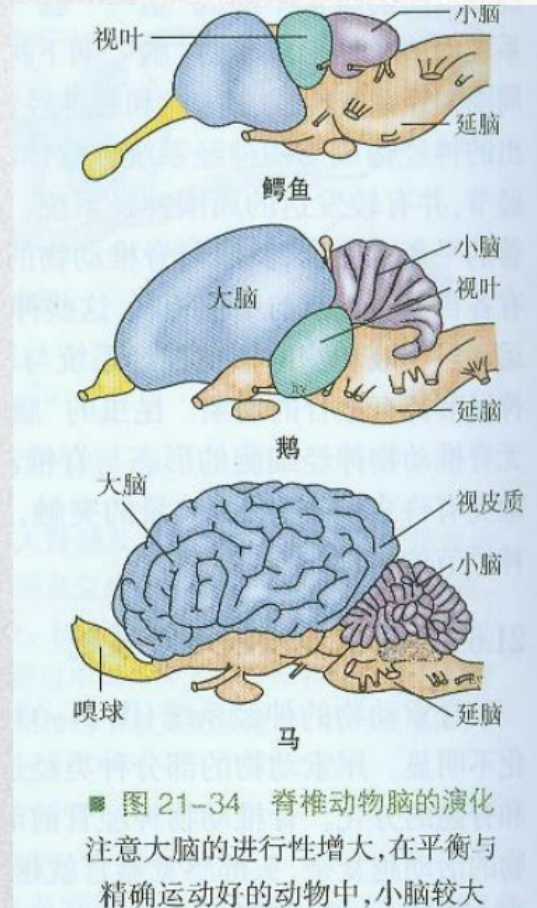
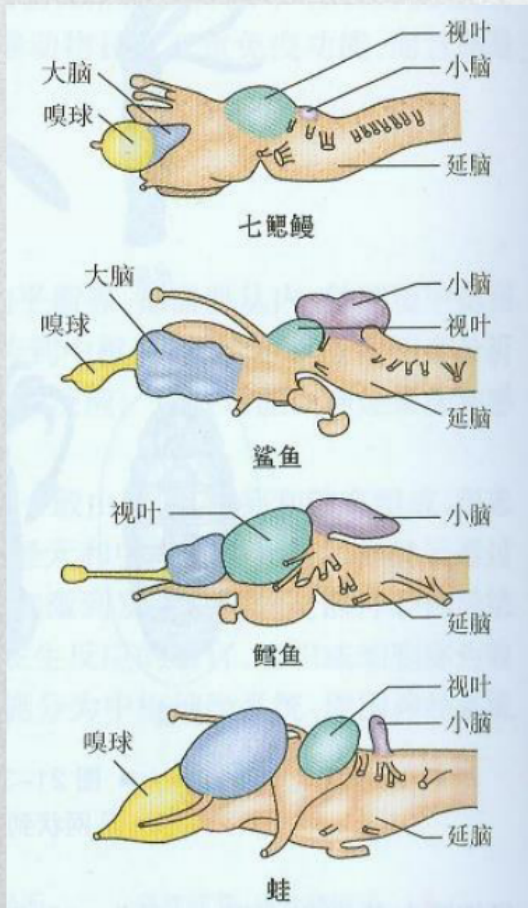
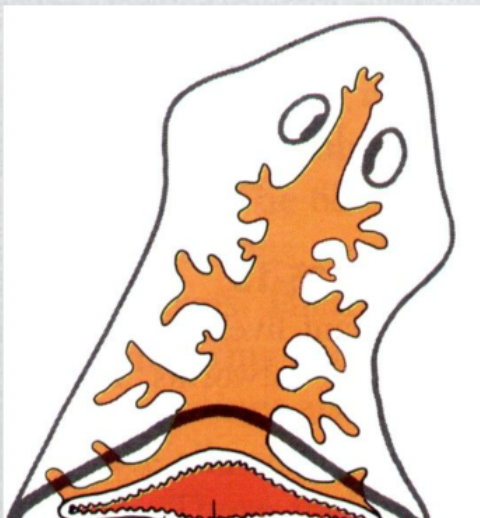


图 21-34 脊椎动物脑的演化
注意大脑的进行性增大,在平衡与精确运动好的动物中,小脑较大

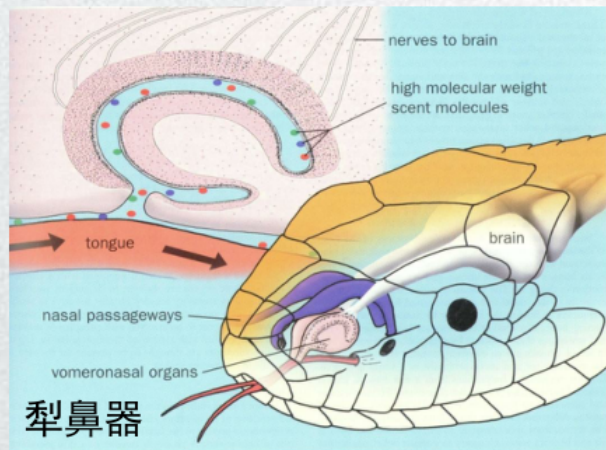
2. 感觉器官

其种类很多, 结构复杂程度不同。

(1) 化学感受器



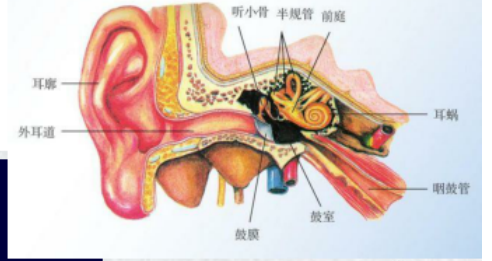
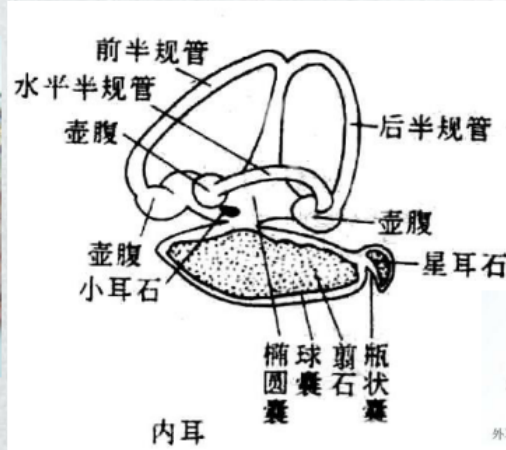
耳突感觉味觉和嗅觉



嗅觉

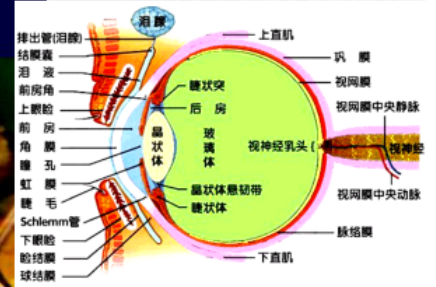
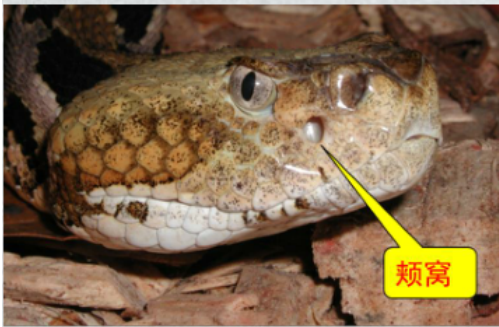
(2) 物理感受器

皮肤感受器、平衡器、听觉器、视觉器等。



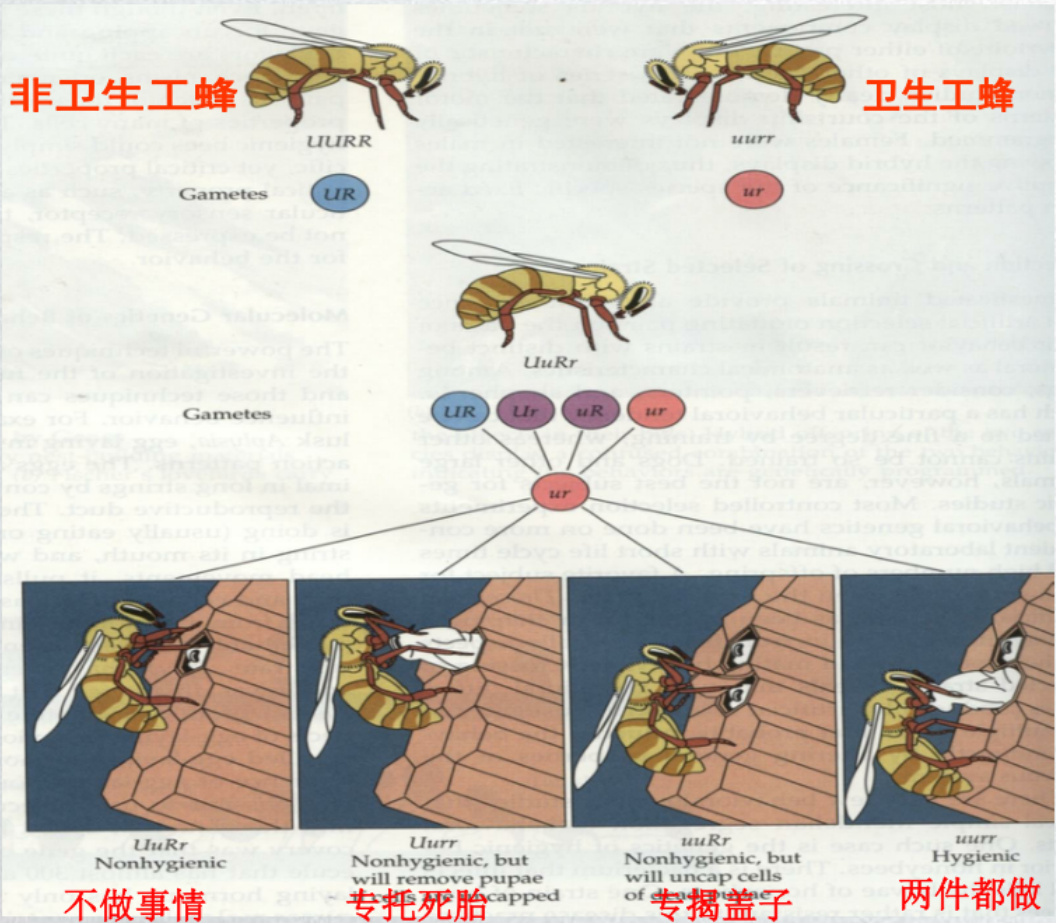
感觉器官：

- 1) 视觉：单眼感光，复眼视物。
- 2) 听觉：听器，感觉声波的振动。
- 3) 触觉：触角
- 4) 味觉：特化的附肢。



(三) 基因

基因型对卫生工蜂行为的影响



四、常见动物行为和行为节律

(一) 防御行为

指任何一种能够减少来自其他动物伤害的行为。可区分为初级防御和次级防御。

- 初级防御不管捕食动物是否出现均起作用，它可减少与捕食者相遇的可能性，包括穴居、隐蔽、警戒色和拟态；
- 次级防御只有当捕食者出现之后才起作用，它可增加和捕食者相遇后的逃脱机会，包括回缩、逃遁、威吓、假死、转移捕食者攻击部位、反击等。

初级防御

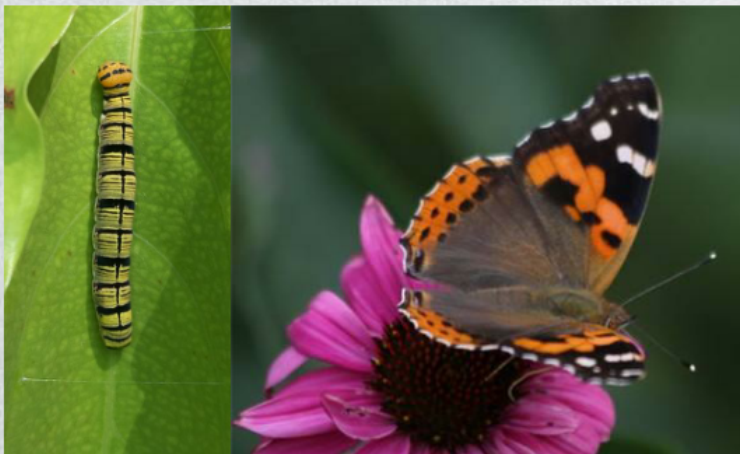


穴居或洞居

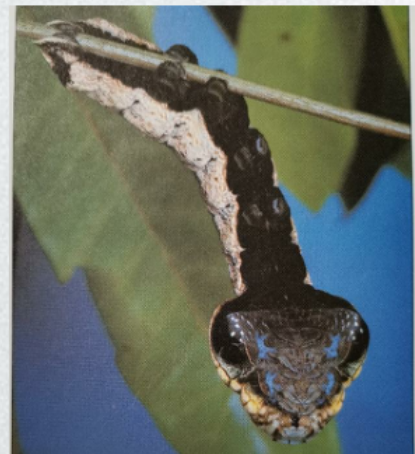


隐蔽

鳗鱼幼体



警戒色



拟态

蛾类幼虫

次级防御

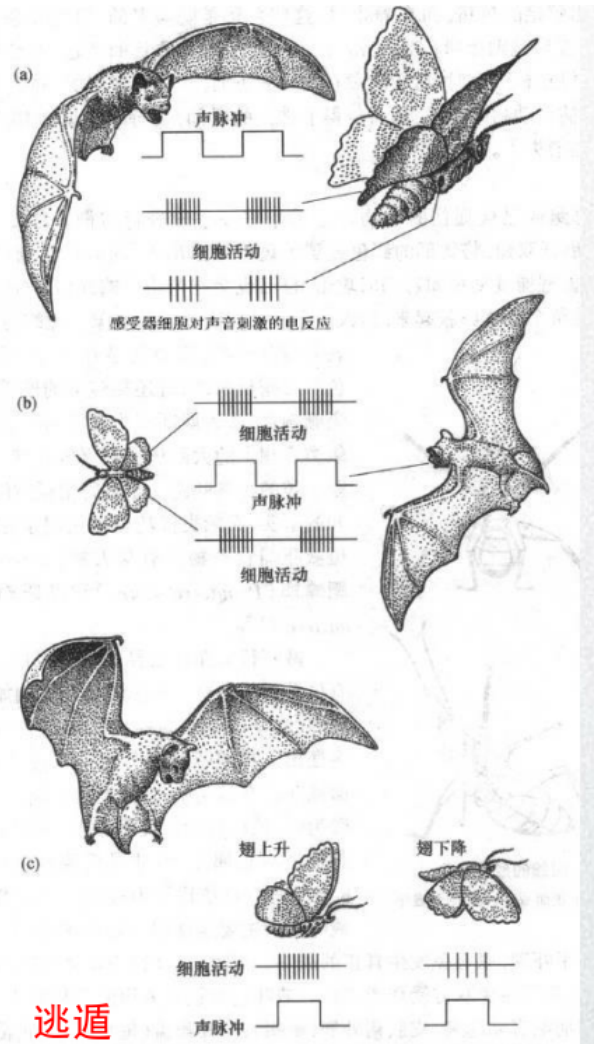


回缩



负鼠 *Didelphinae*

假死



逃遁

图 8-16 夜蛾可判断蝙蝠的方位, 并采取不同的逃遁策略

次级防御 (续)



蛱蝶



海参



褶伞蜥

威吓

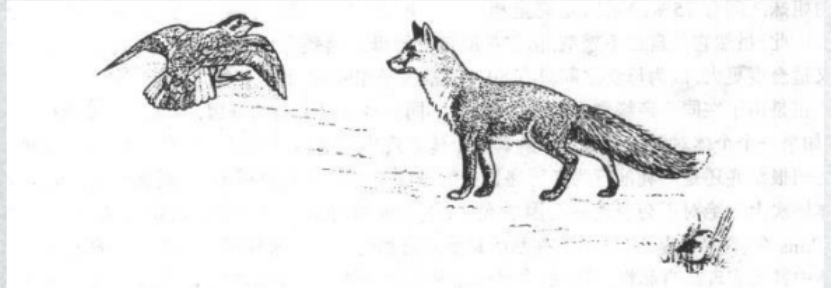


图 3-23

一只环鹞(左上)为了保护自己的鸟巢和幼鸟(右下)假装翅膀受伤的样子而把狐狸(中)的注意力吸引到自己身上

转移捕食者攻击部位

次级防御（续）

- 反击



三刺鱼 *Gasterosteus aculeatus*

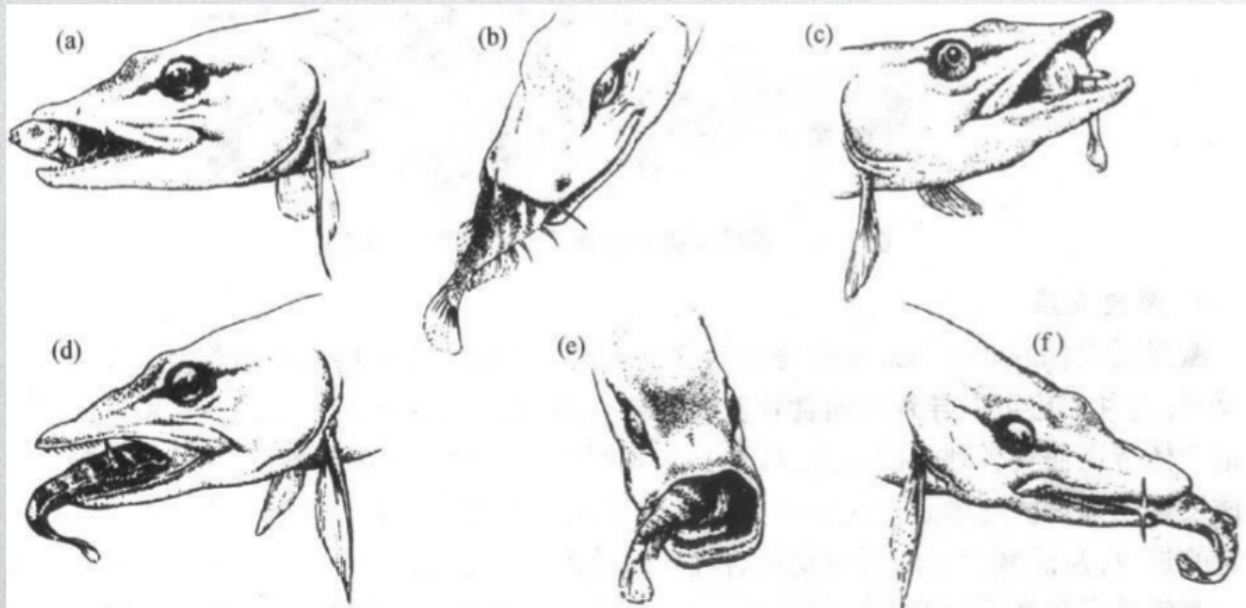
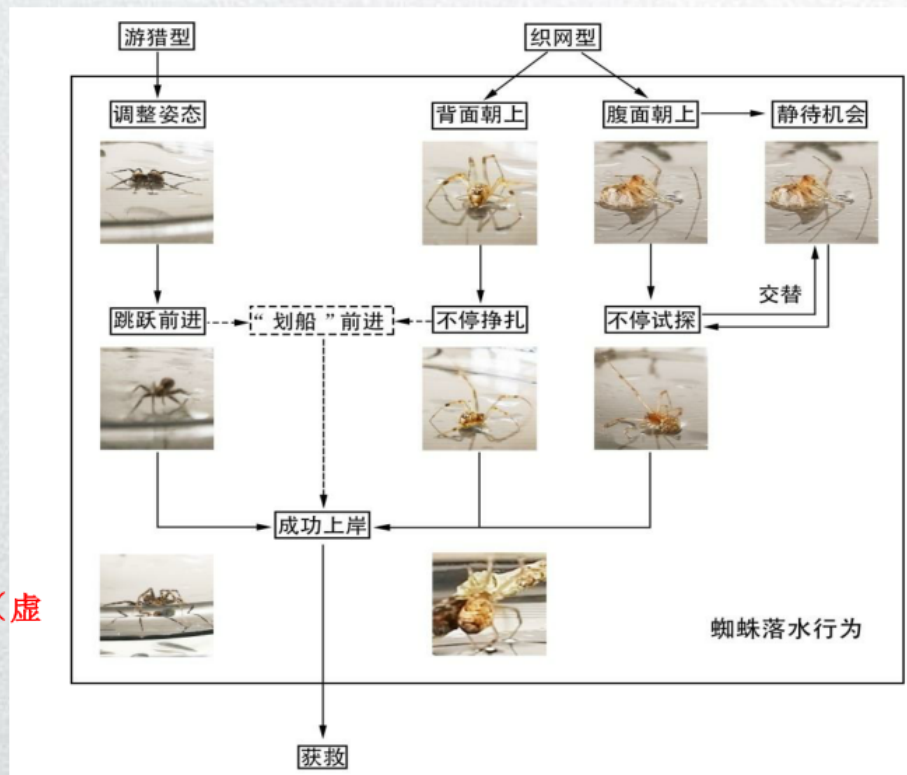
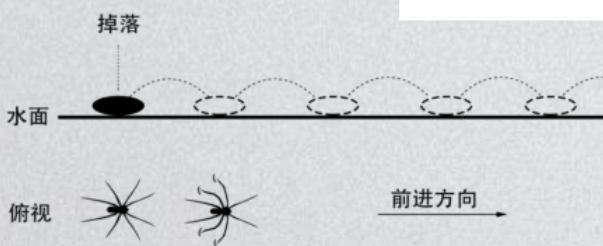


图 8-21 三刺鱼一旦被白斑狗鱼捕获就会用它的背刺和侧刺进行反击

- 应对意外的行为



黑腹狼蛛和球蛛落水行为（虚线框表示可能存在的行为）



黑腹狼蛛落水后跳跃式逃离行为

(二) 觅食行为

1. 动物对觅食区域的选择

- 能从大量食物物种中选择最有利的猎物物种；
- 在可供选择的生境斑块中选择在生产力最高的生境斑块内觅食；
- 穿过一个生境斑块的路径最有利于增加与所喜食猎物的相遇率。

2. 坐等和伏击猎物

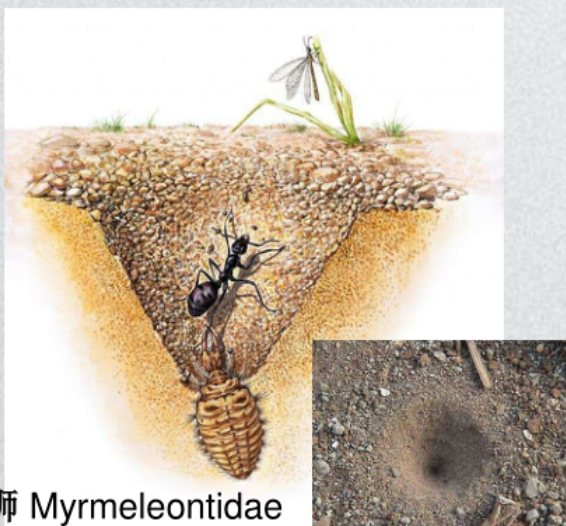
- 伪装



- 诱饵



- 陷阱



漏斗蛛的捕猎行为

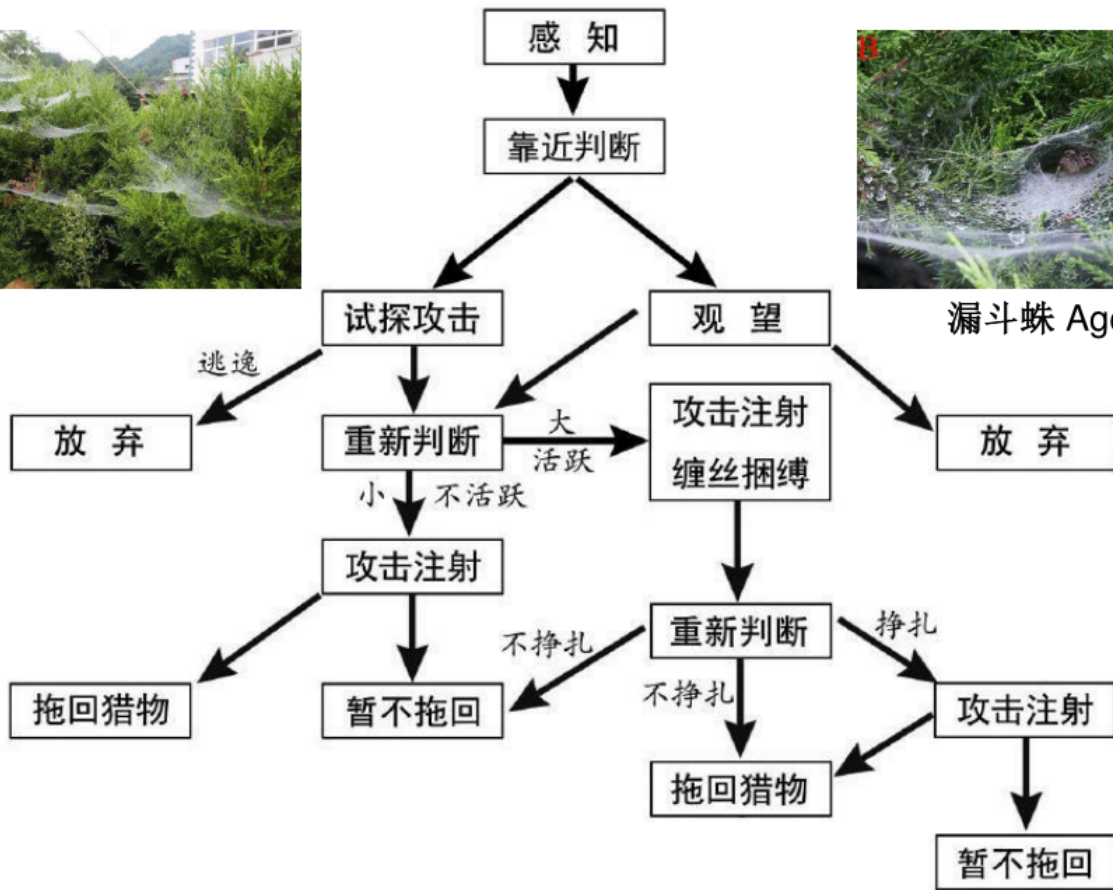


图2 森林漏斗蛛的捕猎过程，方框内文字为森林漏斗蛛的行为，箭头上下的文字为猎物的情况

3. 集体狩猎

- 狼（冬季）、狮子和鬣狗等集体活动的动物和社会性昆虫蜜蜂和蚂蚁都习惯集体觅食、狩猎



营集体生活的动物在捕食时常采取一致的行动，利用集体力量捕获较大的猎物。

在狮群中，母狮狩猎成功后，雄狮利用身体优势驱离母狮自己先进食，而后母狮进食。



4. 鸟类觅食创新

表 8-1 鸟类觅食创新(觅食新技能)的一些实例

物 种	觅食创新(觅食新技能)
红衣凤头	可把花朵上充满花蜜的蒴果咬下,吞而食之
银鸥	捕到小啮齿动物后将其扔到岩石上摔死或将其沉入水中淹死
褐鹰	受猎人枪声的吸引,捕食被猎人打死的猎物
喜鹊	将土豆从土中挖出取而食之
海燕	取食腐烂的鲸鱼脂肪
大贼鸥	在动物尸骸上搜寻食物
家麻雀	利用自动传感器打开公交车站的门
家麻雀	为搜寻昆虫而进入汽车散热器的护栅进行全面搜索
嘲鸫	从海狮的口中夺取食物
普通乌鸦	利用公路上行驶的小汽车压碎坚硬的果壳
鸮	把海螺从高空掉向坚硬的地面或水泥构件
翻石鹬	突袭并攫取海葵胃腔中的内容物
红翅乌鸫	跟随拖拉机,捕食被拖拉机强行赶出的青蛙、田鼠和昆虫等
雀鹰	驱散并捕食乌鸫的猎物
黑兀鹫	停落在漂浮于水面的绵羊尸体上取食
绒毛啄木鸟	利用风力的摆动,取食悬挂在树枝上的食物



5. 其他觅食行为

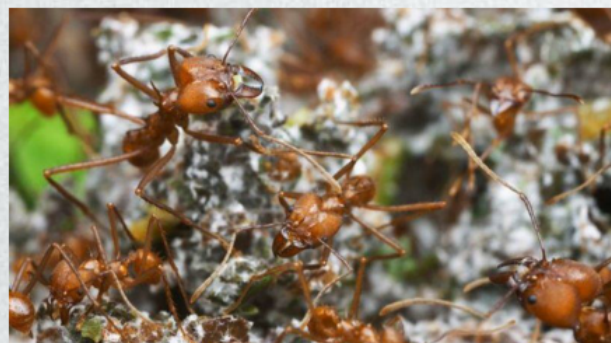
给食物放毒——萤叶甲



芋叶怪圈



种植和收获食物——切叶蚁



(三) 生殖行为

1. 求偶行为

- 求偶动物往往会作出一些奇特的动作、展示鲜艳的色彩和发出复杂的声音。



- 功能：吸引配偶、防止异种杂交、激发对方欲望、选择最理想的配偶等。

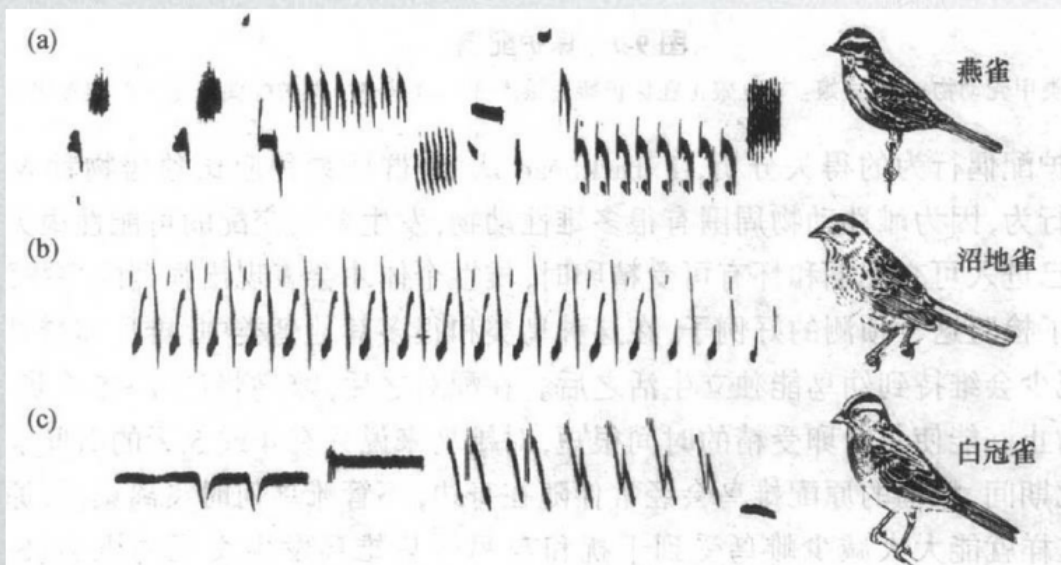


图 9-8 三种鸣禽(雄)叫声的频谱分析

其叫声的物种特异性使雌鸟很容易辨认自己物种的雄鸟

生物声学

性选择的两种表现形式——性内选择和性间选择

- 性内选择——同性个体彼此间为争夺异性个体所进行的战斗或竞争。大多数物种是雄性个体争夺雌性个体，也有少数物种是雌性个体争夺雄性个体。
- 性间选择——通过产生增加性吸引力特征的方式来进行。自然界中雌性个体选择雄性个体最为常见。

雄性动物往往具有其他一些吸引异性的重要特征，即所谓的第二性征，如华丽的羽毛、鲜艳的体色和复杂的求偶炫耀动作等。

雌性个体从它们所选择的配偶那里不仅可以得到一些直接的资源（如食物和隐蔽场所），而且还可以得到更多的东西，如含有优质基因的精子，并将这些基因传给自己的后代。

2. 婚配体制

- 一雌多雄、一雄多雌、一雄一雌、混交制



表 9-1 雄岩鹀婚配体制的多样性

岩鹀 *Prunella modularis*

单配制：在一个生殖季节内一只雄鸟只和一只雌鸟配对

- (1) 帮助配偶的单配制：已有配偶的雄性个体提供亲代抚育并靠提高后代的存活机会而受益
- (2) 保卫配偶的单配制：雌鸟呈分散分布，雄鸟靠保卫一只雌鸟而增加自己的父权确定性

一雄多雌制：

- (3) 保卫妻妾群的一雄多雌制：雄鸟占有和保卫多个雌鸟，垄断交配权
- (4) 保卫资源的一雄多雌制：雄鸟保卫雌鸟所必需的资源以便吸引雌鸟进到自己的领域
- (5) 求偶场式的一雄多雌制：雄鸟保卫一个很小的交配领域，雌鸟来访只是为了得到一个性配偶
- (6) 争夺竞争式的一雄多雌制：每只雄鸟都试图抢在其他雄鸟之前找到一个呈分散分布的雌鸟

表 9-2 雌岩鹀婚配体制的多样性

单配制：在一个生殖季节内，雌鸟只和一只雄鸟配对

- (1) 雌鸟强制式的单配制：雌鸟排斥其他雌鸟而独占其配偶为养育后代所提供的帮助

一雌多雄制：在一个生殖季节内，雌鸟与多个雄鸟配对（靠保卫雄鸟所必需的资源或直接保卫雄鸟）

- (2) 致育保险式的一雌多雄制：雌鸟靠其卵有较高的受精率而受益
- (3) 精子择优式的一雌多雄制：雌鸟因能获得遗传多样性的精子而获益
- (4) 更多物质利益式的一雌多雄制：雌鸟从多个雄鸟那里接受婚配礼品或其他资源
- (5) 更多亲代抚育式的一雌多雄制：雌鸟的后代可得到多个雄鸟提供的亲代抚育

3. 亲代抚育行为

在动物界，亲代抚育并不是一个普遍存在的现象。亲代抚育的主要好处是可提高后代的存活机会，主要代价是要消耗资源，此外在保卫后代时还会增加自身遭到捕食的风险。

- 亲代抚育通常是由雌性个体提供

纵观整个动物界，如果亲代抚育只由双亲中一方提供的话，那么亲代抚育的往往是雌性而不是雄性。

(1) 父亲身份难认定假说

(2) 配子释放顺序假说

(3) 幼体关联学说



表 9-3 鱼类和两栖类受精方式与亲代抚育的关系

提供抚育的性别	体内受精			体外受精		
	鱼类	两栖类	总计	鱼类	两栖类	总计
雄性	2	2	4	61	14	75
雌性	14	11	25	24	8	32

- 无脊椎动物的亲代抚育行为

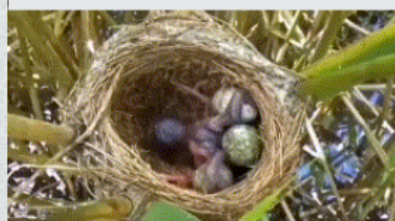
主要表现在给幼虫喂食（沙蜂、蚂蚁、蜜蜂等）。

- 鱼类

很多种类是雄鱼参加亲代抚育而雌鱼不参加，主要表现在对卵的照料和供氧上。

- 鸟类

早成鸟和晚成鸟。



杜鹃 *Cuculus*



“鸠占鹊巢”

• 爬行动物

鳄鱼亲代抚育行为很发达，龟鳖目不发达，蜥蜴有守护卵的行为。



• 哺乳动物

由于雌性个体有专门为幼兽发育提供营养的乳腺，因此先天决定着母兽会更多地参与亲代抚育工作。

哺乳行为并非哺乳动物特有 (*Science*, 2018-11-30)

蜘蛛哺乳行为：蜘蛛幼崽们会趴在母亲胸部和腹部当中的位置，汲取似跳蛛母亲所排出的液体。该液体中蛋白质的含量比牛奶高出4倍。

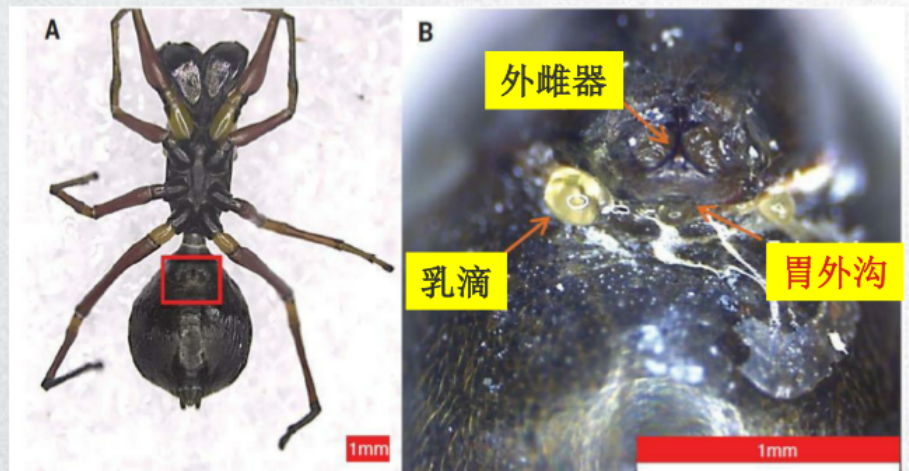
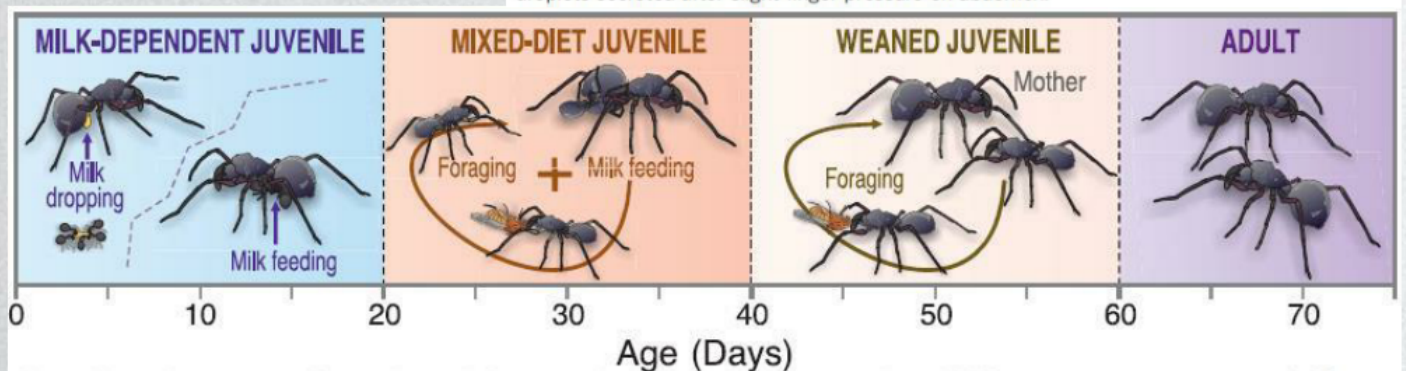


Fig. 2. Spider milk and its secretion site in *T. magnus*. (A) Ventral view of mother. (B) Milk droplets secreted after slight finger pressure on abdomen.



（四）社群生活与利他行为

1. 社群生活的好处

- 对被捕食者来说：不容易被捕食者发现、社群比个体有更高的警觉性、稀释效应、集体防御、迷惑捕食者等；
- 对捕食者来说：可更快找到食物、提高猎食成功率等。



站岗的细尾獾



2. 昆虫的社群生活

社会性昆虫的特征：

- 众多成虫生活在一起形成一个社会；
- 成虫在建筑和喂养幼虫的工作中密切合作；
- 世代重叠；社会中存在明显的生殖优势和等级。

社会性膜翅目昆虫的建群方式：

（1）从一个或多个生殖雌虫开始，雌虫亲自参与建筑、产卵和育幼工作，待第一批幼虫羽化为成虫后，它们便接替母亲承担起社会的全部工作，而母亲则专司产卵。

（2）从一个（或多个）雌虫和一群职虫开始，雌虫一开始就专司产卵。

膜翅目昆虫的社会性生活

- 蜜蜂、蚂蚁、蜜蜂、黄蜂及白蚁都是群居的社会性昆虫。
- 由利他行为结合的群体。
- 由单倍体和二倍体组成的性别决定系统。
- 依靠激素维持群体，移走王虫会引起群体内的迅速变化。

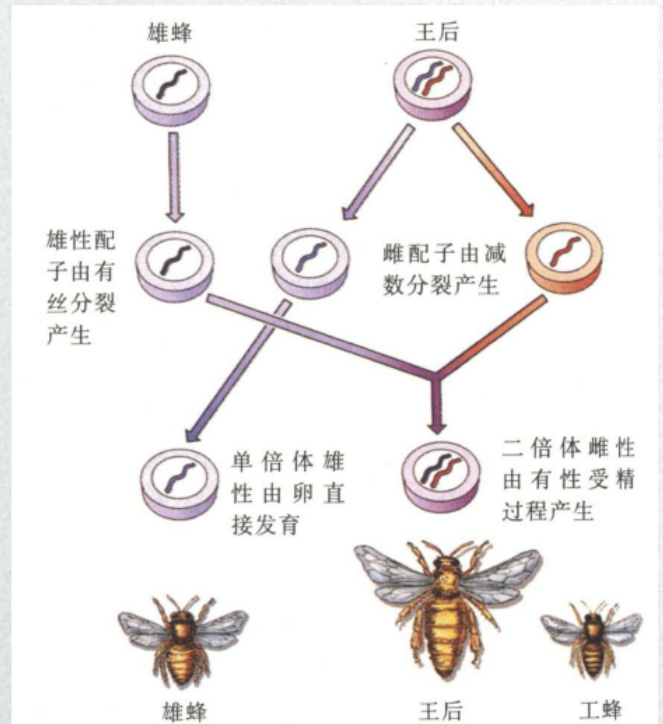


图 12.18 膜翅目昆虫有单倍二倍体性决定系统。王后可以决定后代的性别，用储藏的精子使卵受精，产生二倍体雌性(工蜂)或者不给卵受精，产生单倍体雄性(雄蜂)

• 蜜蜂的舞蹈通讯

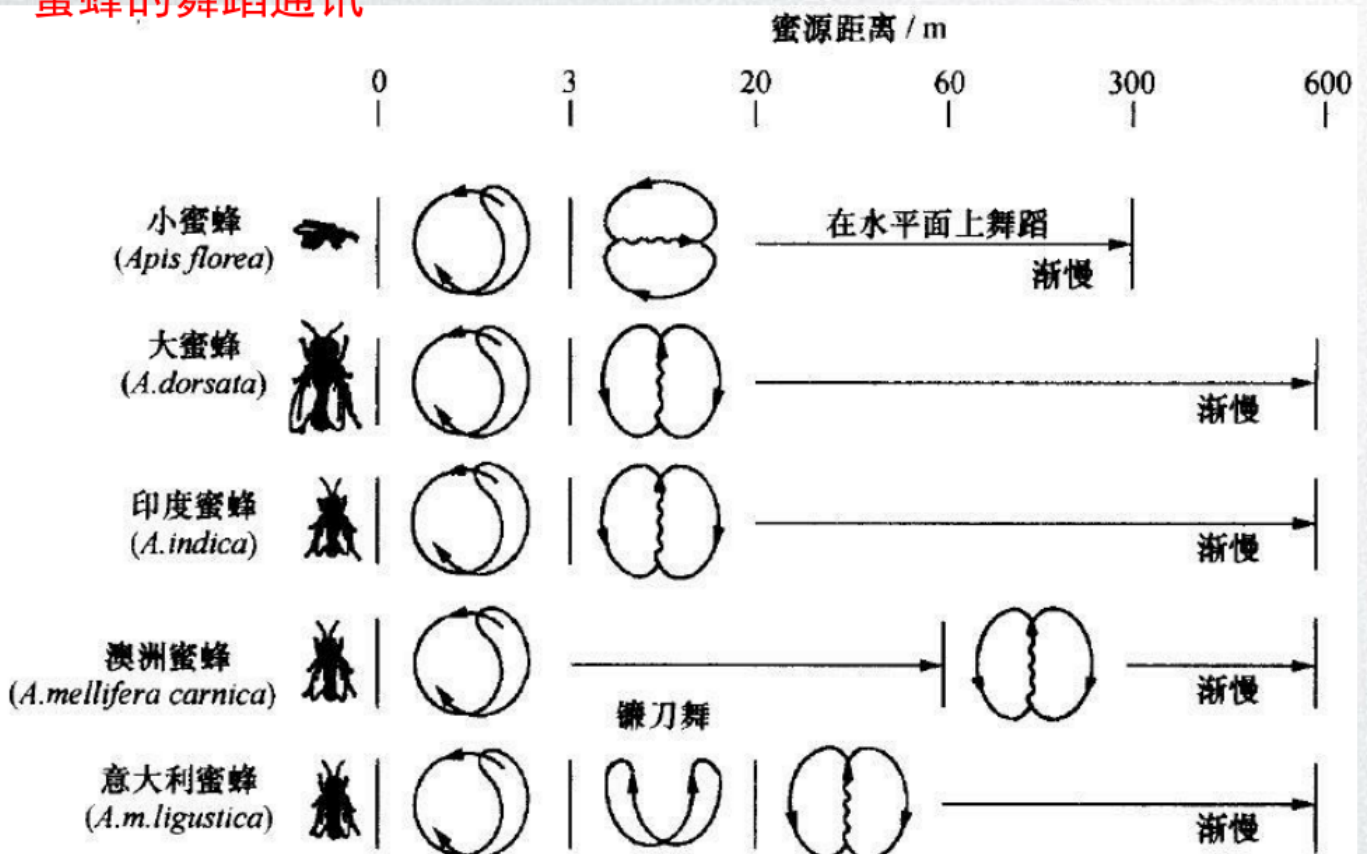
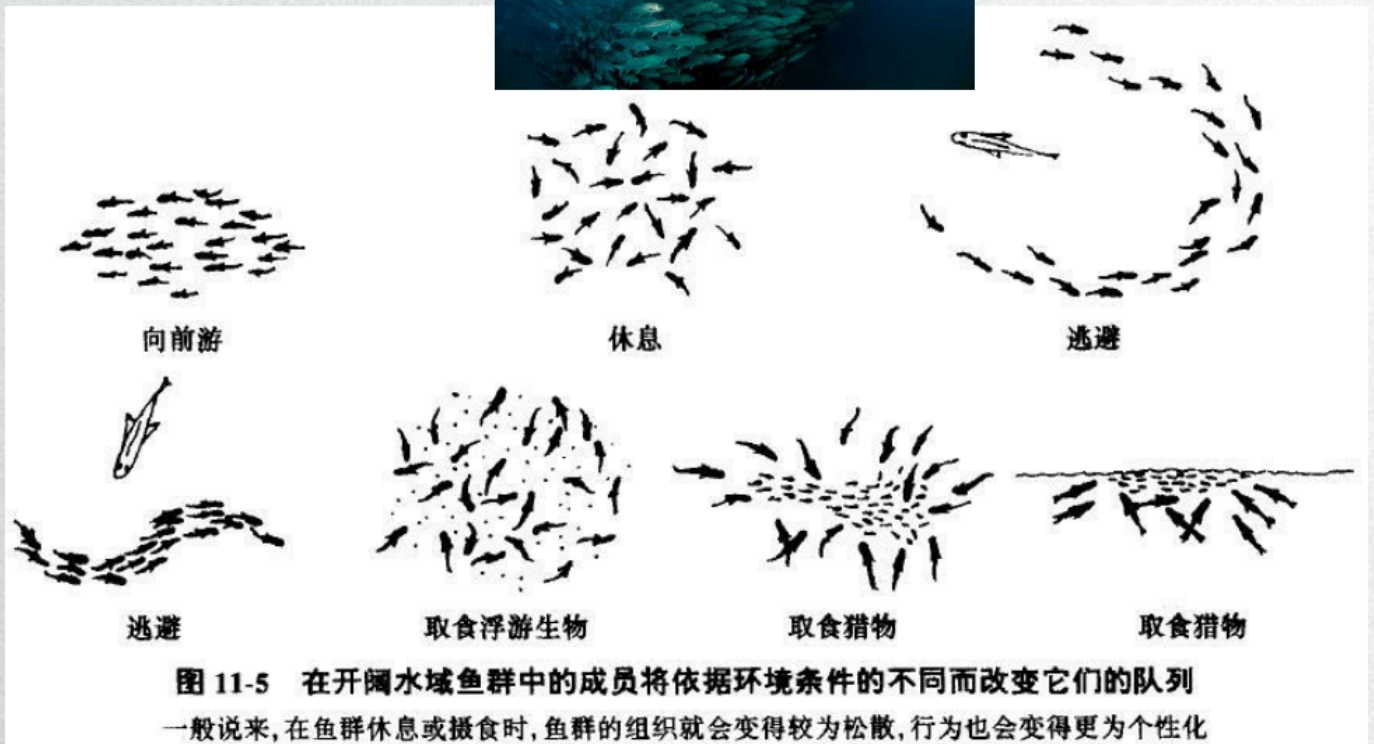


图 11-23 蜜蜂属 (*Apis*) 的几个地方物种在舞蹈语言上的差异，即蜜蜂语言的方言土语

3. 鱼类的社群生活



4. 鸟类的社群生活

很多鸟类在取食和夜宿时都形成很大群体,最复杂的社会行为主要表现在生殖合作中。

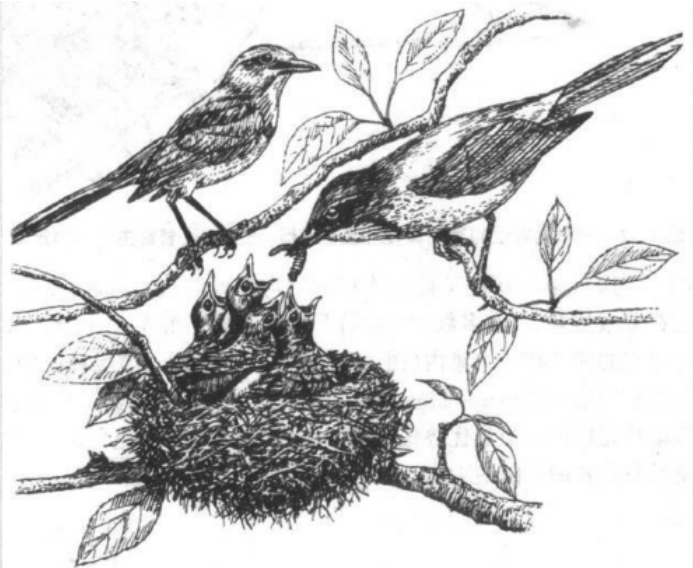


图 11-9 蓝松鸦的一只帮手鸟正在喂食巢中的雏鸟
它还帮助雏鸟的双亲保卫雏鸟,使其免受蛇的侵害

在巢中当帮手

表 11-1 佛罗里达松鸦的帮手鸟对一对亲鸟生殖成功率的影响

年份	松鸦对数		每对出巢幼鸟数(\bar{x})		每对成活幼鸟数(\bar{x})	
	无帮手	有帮手	无帮手	有帮手	无帮手	有帮手
1969	2	5	0	2.6	0	2.0
1970	8	8	2.0	3.5	1.3	1.8
1971	6	19	1.3	2.1	1.0	1.2
1972	13	17	0.3	1.6	0.1	1.1
1973	18	10	1.3	1.8	0.4	1.1

5. 哺乳动物的社群生活

在哺乳动物中有一些种类发展出了复杂的社会组织，尤其在有袋类、食肉类、有蹄类和灵长类动物中，它们大都属于母系社会组织，母兽常常同子女中的雌性后代生活在一起。



狮群中的雌狮共同喂养幼狮



在猕猴中最高顺位的雄猴控制着整个猴群

社群生活为后代创造学习环境



（五）行为节律

地球上的任何一种生物都会经受各种环境条件的周期变化，这种变化是由于地球、月亮和太阳之间的相对运动而引起的。

- **日节律**——动物对各种环境条件昼夜变化的一种综合性适应，日行性动物、夜行性动物、晨昏性动物。
- **潮汐节律**——生活在潮间带的很多生物都具有与潮水涨落相一致的活动周期，如招潮蟹觅食和求偶活动。
- **月节律**——从满月到满月的时间间隔是29.5天，有些生物所具有的生物钟可使它们的活动发生在这一周期特定时间，如蚁狮沙穴大小的月节律。
- **年节律**——冬眠、迁徙、换毛换羽等。

动物行为复杂多样

- 动物借助于行为适应外界多变的环境，以便最大限度地确保个体的存活和生命的延续。
- 动物的行为同时受到遗传和环境两方面的影响，是在长期进化过程中通过自然选择形成的，具有物种的特异性和适应性。
- 动物依靠本能行为和学习行为适应环境，本能行为包括动性、趋性和固定行为型。
- 受各种环境条件的周期变化，动物行为节律表现出日节律、潮汐节律、月节律和年节律等。