

3

本能行为

本章提要 本能作为神经系统中的一种先天的、适应性的协调体系，当被激活时，以完善且固定的模式在行为上表达出来。本能行为一般都由两部分构成：一部分是先天固定不变的；另一部分是对后天环境条件的反应，因此，本能行为具有先天的适应性。

- 3.1 本能行为的定义与特征
- 3.2 本能行为的不变性
- 3.3 本能行为的适应

3.1 本能行为的定义与特征

动物的行为是动物在进化过程中通过自然选择对环境刺激产生的适应性反应。一般，动物不像机器那样：“一按开关”，就会从事各种有效的行为动作，而且动物也不会终身维持一种不变的行为模式。动物的行为随着年龄而改变，有些改变是渐进的，如蝌蚪在卵壳内的扭动，出卵后便发展成在水中涌动的波浪形动作；有些变化却是突然的，如刚孵化的小蝴蝶立刻便能腾空飞翔；出世才两小时的小鸭，就会下水游泳。也就是说，动物的有些动作一开始便已相当成熟，而另一些却必须经过逐步的训练和演变才能形成。前者可称为本能行为，后者则称为学习行为。

本能行为 (instinctive behavior) 是一种天赋遗传性的适应行为，具有物种特有的、且以固定模式表现的特征。赫尼克 (Hurnik) 将本能定义为不依赖于学习和经验的反应，是先天和遗传的。实际上，反射 (reflex) 活动是最简单的本能行为。不过蜘蛛织网、蜜蜂跳舞和鸟类迁飞等都是本能行为，要比起趋性如趋化性、趋光性、趋磁性等反射活动复杂得多。

为本能下一个准确的定义颇不容易。我们在生活中常说的“本能”，多半是指人的下意识活动或动物生来就有的目的性行为。弗洛德 (Freud) 心理学派把冲动叫作本能。心理学家穆勒 (Muller) 说：本能是先天的心理过程，它驱使动物注意于特定的对象，并产生冲动而导出复杂而刻板的动作。Lorenz 认为，本能是指固定在神经系统中的具有适应性的综合体系，其输入与传出机制皆有层次性，当其潜在的势能积聚起来时，可被外来的一定信号所引发，表现为固定模式的动作。本能主要指由遗传决定固定不变的行为模式，因自然环境的差异性，导致动物遗传基因的结构变化，创造了不同的先天行为。

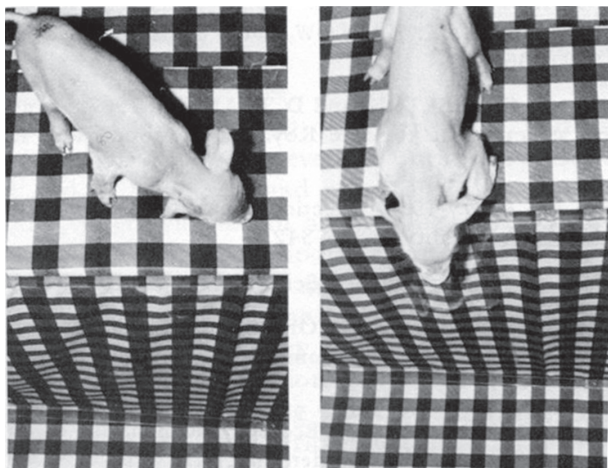


图 3-1 一个没经验的一日龄仔猪本能地躲避峻峭的“悬崖”。事实上，它是保护自己避免掉下来，尽管这只是一张用玻璃覆盖着的看上去像悬崖的床单 (Craig, 1981)

本能行为是一些不通过学习便能做出有利于个体或种族的适应性动作。如蜘蛛的结网、蜜蜂的酿蜜、幼小哺乳动物居高临下时的恐惧表现都属于本能行为。一个没有经验的 1 日龄仔猪，本能地回避垂直的“峭壁”，避免跌落下来，即使仔猪从来没有跌落的经验，它仍能表现有意识地控制身体移动，拒绝跨过有“峭壁”的区域 (如图 3-1)。新生哺乳动物典型的寻求动作，有利于母亲的乳房的定位及随后的吮吸。新生或幼小的家畜通过寻求和保持与温暖物体的接触，以及母子分离后发出的叫声，使自己获得必要的保护。奥地利动物行为学家乔伊·亚当森 (Joy Adamson) 一直在非洲工作，她收养了一只 15 天大的

小狮子，养大后放归自然。这只小狮返回自然后，乔伊一直跟踪观察，令人惊奇的是，这只并没有在它的妈妈那儿学到任何育儿技巧的小狮子，在长大后居然领回一窝小狮子来到乔伊的营地。上述这些行为表现是纯粹的本能行为。

Tinbergen 在实验室用三棘刺鱼证明动物的求偶和交配行为是本能行为，非后天习得。初春，雄鱼脱离整个冬天都在一起的鱼群，独自游开，迁移到温暖的浅水中，生长在这里的绿色植物形成了对雄鱼的刺激，于是产生了一系列行为反应：先选择领域，继而开始用植物在该区域内筑巢，每条雄鱼占据一定地盘，并保卫这个地盘不受其他雄鱼（偶尔也有雌鱼）侵犯。在离开鱼群时，雄鱼的那身冬季暗灰色“外装”开始更换，两腮和嘴下部变成粉红色，背部则披上一层淡绿色（图 3-2）。

雄鱼占有领域后，即开始筑巢。它用嘴一口口含起泥沙，吐在一旁，挖成一个浅洞。随后，采集水草，堆在窝上，并排出一种由肾脏分泌的黏液把水草黏合在一起。接着，用嘴把草团推拱成丘状，然后用身子在草丘中穿一条小隧洞。一个精致的供雌鱼产卵的窝巢筑成了。

在雄鱼做窝的同时，体内的刺激物又使它体表的颜色发生变化：腹部变成鲜红色，眼睛发蓝，背部则呈蓝白色。一旦雄鱼披上这身色彩斑斓的盛装（red-bellied male），求偶活动就开始了。

这时，雌鱼体内的激素也促使它进入适于交配的状态，而它的腹部亦因装有 50~100 颗小卵而鼓胀起来。如果有雌鱼游进雄鱼的领域，雄鱼便在异性前游出“之”字形“舞蹈”，告诉对方自己是雄鱼。它在雌鱼面前猛然拐来拐去地摇摆着，雌鱼则以扬头的姿势接近雄性，表示响应。雌鱼的动作似乎是向雄鱼炫耀那鼓胀的肚子，表示它是一条准备交配的雌鱼。彼此交换了“情报”，雄鱼便向筑好的窝游去，雌鱼则在后面相随。

然后，雄鱼朝窝的入口作个姿势，接着就转过身来，这是让雌鱼进窝的信号。雌鱼得到信号后，随即钻进窝中，而雄鱼立刻用头部轻撞它的尾根，刺激雌鱼排卵。排卵后，雌鱼即离窝。雄鱼赶紧钻进窝内，把精液排泄在卵上，使卵受精。求偶和交配从开始到结束仅历时一分钟左右。

雄鱼给卵子授过精后，就从窝里钻出来，并把这条雌鱼赶走。然后，雄鱼又招引另一条雌鱼来窝巢排卵。在整个繁殖期间，雄鱼可以吸引 5 条或更多雌鱼来产卵。产卵、授精反复进行。最后，雄鱼的交配精力衰弱下来，它那鲜红的色彩也褪去。这时，雄鱼就守卫在窝旁，不让任何其他鱼类侵犯。

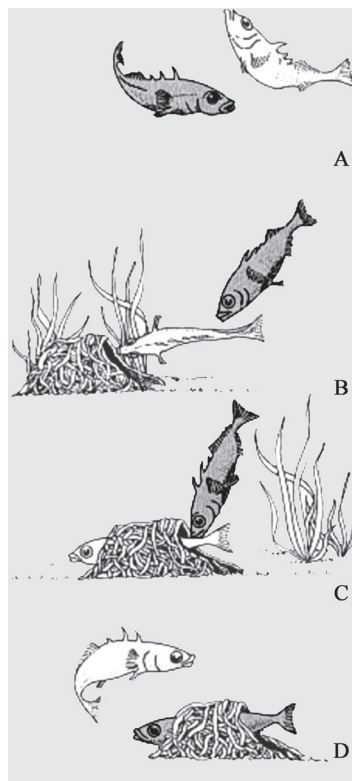


图 3-2 三刺鱼的繁殖行为
(Tinbergen, 1965)

- A. 雌鱼的形状刺激雄鱼跳“之”字形转折舞，雌鱼显示自己银青色的腹部并游向雄鱼；
- B. 雄鱼转身向巢游去，雌鱼尾随雄鱼游去，雄鱼指示巢的入口引导雌鱼滑行进入巢内；
- C. 雄鱼用头部触动雌鱼尾根，使雌鱼排卵；
- D. 雄鱼把雌鱼赶出巢穴，自己入巢授精

照料幼鱼的是雄鱼，而不是雌鱼。雄鱼守卫着窝巢，还经常用鳍和尾不断扇动，让新鲜水流通过窝巢，以此为卵提供充足的氧气。它有时绕巢而游，有时对巢扇扇。它常常头向下尾巴向上，面对着巢，迅速而又均匀地不断鼓动鱼鳍，向巢内拨水，长可达 30 s。同时，摇头作前进动作，实际上并未移动位置，身子停留于原地不动，这是在使鱼卵通风，让卵经常获得新鲜（含空气的）水的供应。

繁殖方面的本能取决于体内性激素的水平。从繁殖期间雄三刺鱼的战斗行为便知，三刺鱼最爱攻击的是红色物体。为了判断这一行为是先天的，还是从经验中学习而来的，科学工作者作了如下实验：先把尚未孵化的刺鱼卵隔离，再进行孵育，小鱼出世后不使它见到别的三刺鱼，甚至连与刺鱼同样大小的物体也不让见，待成长到将要成熟并准备繁殖时，才让它看见处于繁殖期的三刺鱼，结果是即便在隔离条件下培育出来的三刺鱼，仍然会不断地攻击红腹的雄鱼。这说明攻击红腹雄鱼的行为是先天性的。

本能的含义包括以下几个方面：与生俱来的，不用学习，使用后形成；一旦形成后，不改变，物种中所有成员共享；具有进化适应性，通过大脑中不同模块行使，由基因决定。

3.2 本能行为的不变性

实际上，许多看起来复杂的本能行为往往都由两部分构成：一部分是先天固定不变的，决定动作发生的时间和力量；另一部分是对后天环境条件的反馈反应，借以控制动作的空间和方向。这好比一枚导弹，有燃料部分和导向部分，燃料一经点火一直推进到烧完为止，但制导部分将随时针对周围的变化发生反应。巴甫洛夫学说中的先天的本能是具有连锁性的、无条件的反射，如人吃东西时就分泌唾液、胃液、小肠液；而后天建立的反应形式叫条件反射，如人听到说酸就流口水。

3.2.1 本能行为是由动物内部状态决定的

本能是一种天赋的与生俱来的固定性行为。“天赋”的意思是指一只成熟的动物，在其全部感官都发育完全时，无须练习、适应或模仿，便能表现某种协调一致的复杂行为。隔离饲养的三刺鱼的这种攻击红色的行为即属天赋。即使动物从未经受过的刺激，也能诱使它表现本能活动，这说明了本能行为的内源性。例如，由人工喂养的金丝雀从未见到过长长的、易弯曲的建筑材料，但每到筑巢期，它仍然能熟练地选择这些东西来筑巢，还拔下自己的羽毛排在巢内。在繁殖季节，鸟的这类行为同时也受动物内部环境所制约。如筑巢、求偶、惊叫等行为都是很稳定的，并不随外界环境条件的变化而变化，它们多由体内激素水平的波动来调节。当然，外界是否存在有配偶、伴侣，也是影响行为反应的关键因素。有些动物在性激素水平过低时，对外界强烈的性刺激可能完全不产生反应。但是，当动物体内性激素含量较高时，只要极小的外源性刺激，就足以引起交配行为。有时候身体内部的情况十分强烈，以至于我们看不到外部有什么刺激就能产生反应，这叫作“真空反应”（vacuum activity）。真空反应是自动产生的，母鸡抱窝行为就属此种。

运用实验方法去考察动物的内部状况往往很难，虽然可以把实验动物同它原有的环境隔

离开来，在黑暗或寂静中饲喂它，但这也只是说明这些并不影响其发育而已。这种实验方法仅仅是否定过程，是用一种排除法来探索真相的尝试，并不能显示行为机制的内在因素，更不用说揭示内部因子是怎样起作用了。因此，正如要用控制各种不同的外界条件来饲喂动物，以求外在环境控制作用不变，然后采用干扰内部条件的办法去研究内部的控制作用。

以青蛙为例，我们可以用下面的实验来说明有关这方面的工作。当青蛙察觉自己身体上某个地方在发痒，便会做出搔痒反应。这种反射全靠皮肤及与之相连接的神经间的相互作用。在这种作用中，皮肤各个部位化学性质的异同，在青蛙幼年时便已给神经有所指示了。如果我们在青蛙发育前期，也就是说，在脊椎伸出的神经尚未与皮肤接触之前，便把它背上的一块皮肤和肚上的另一块对调一下（图 3-3），隔一段时期后，有趣的现象就发生了。在皮肤和脊椎间的神经连接长成之后，搔弄这只青蛙的背部的植皮部位，会使它用脚去抓肚子；而搔它的肚子的植皮部位时，它却反而会去抓背。应该说明的是，那两块皮肤虽然经过对调移植，却都是发育正常的。移植在白色肚腹上的背皮照样呈深绿色，而背上那块腹皮也仍是原来的白色。也就是说，两者所结合的化学成分是不同的。这种化学成分差异显然在向神经报告它们的身份说：“我是块背皮”或“我是块腹皮”。虽然它们所在的位置已经改变，但化学成分传达给神经的却仍是原来的信息，所以搔痒时，蛙脑会发出错误的指令。从这个实验我们看出，神经的作用主要取决于后来它所伸入的那块皮肤的化学性质，而与皮肤的所在部位无关。

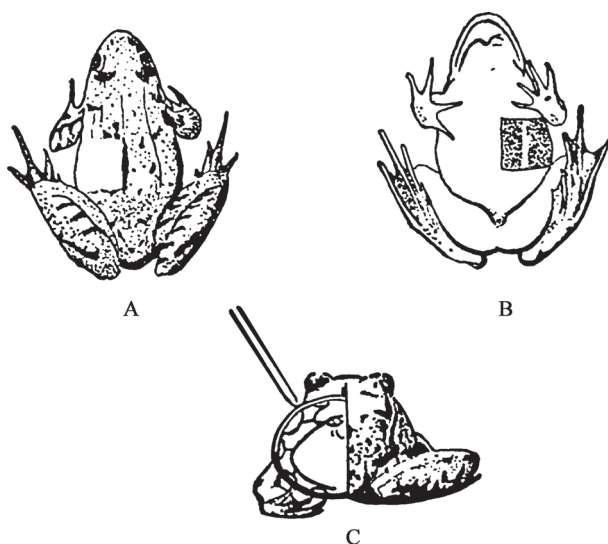


图 3-3 青蛙搔痒的实验（仿范志勤，1988）

A. 从背部取下一块暗色的皮，在这一部位移植上另一块取自下腹的白色皮肤；B. 将那块背皮移植到腹部已取去皮肤的部位上。移植要在幼蛙神经尚未伸达皮肤时完成；C. 神经长成后，只要腹皮受到搔痒，神经就会下达“搔肚”的信息，哪怕这是已移植到背上的那一块，它也会照样去搔痒

这个实验揭示了一种特殊的内在编订工序，皮肤本身已经替它的感觉神经编好工序了，它们不受外界条件的影响。

Lorenz 引用了一个鸟挠头的例子。他观察到鸟与鸟之间的挠头动作是完全一致的：挠头行为是通过后肢横过翅膀上方到达头部产生的（图 3-4）。他也注意到其他的脊椎动物，包括哺乳动物也以相同的方式挠头。Lorenz 认为，可以从不同的动物所表达的相似行为中得出结论：我不知道如何解释这种笨拙的行为，除非我们承认它是天生的。换句话说，狗、鸟和其他动物的抓挠是基本本能（the ultimate instinct），即古老的、预先编程的、不可改变的。

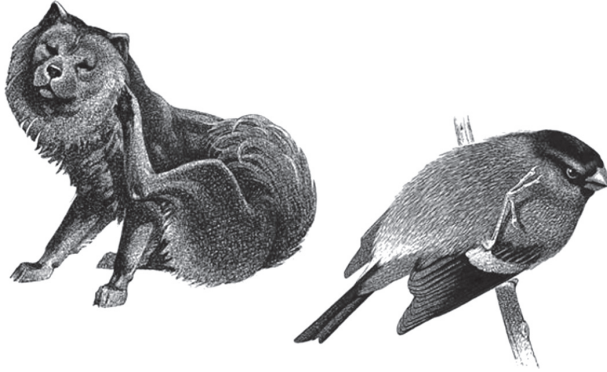


图 3-4 狗和欧洲红腹灰雀的挠头行为（Blumberg, 2016）

Lorenz 用两个不同物种动物的挠头动作来支持行为是由进化形成的观点。他明确表示，本能行为是遗传的一部分，不是通过训练形成的。

3.2.2 本能行为只需要刺激来“引发”，在行为过程中不需要刺激来维持

本能行为只要一定的外界刺激来“引发”，但它不完全由外界刺激所决定，如钩蛋（egg rolling）动作。抱窝中的母鹅看到窝边的蛋，会用喙的下部把蛋钩回到两腿之间。当这种本能行为被引发之后，即使中途把蛋拿走，钩取动作仍然进行到底（图 3-5）。也就是说，钩蛋行为在引发后会持续下去，不受有蛋或无蛋的影响。从这里可以得出本能的又一特点，即外界刺激只能作为行为的引起者，而不是行为形式的决定者，行为模式主要由遗传所决定。同一物种不同个体的表现大致相似说明了遗传性的相同。例如，同一种蜘蛛的结网方式及形状；同一种蜜蜂的跳舞语言，大都很近似。

沿热带海岸分布着一个蟹属，共计 40 余种。它们的仪式化动作（蟹螯运动）的轨迹、方向和延续时间都是定型的，个体间变异很小，所以，熟悉它们的人可以仅据这点就能鉴定它们属于哪个种。显然，在它们体内一定存在具有协调激素神经系统的机制，才能使该类行为以准确的速度、一定的变化幅度和相同的强度显示定型动作模式（图 3-6）。

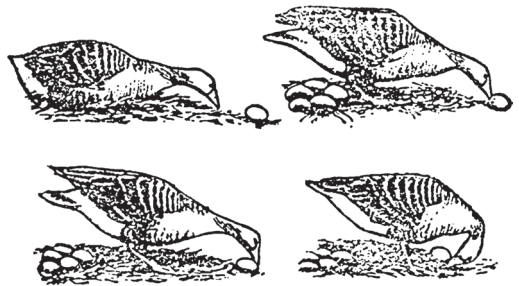


图 3-5 抱窝母鹅钩蛋的动作
（李世安，1985）

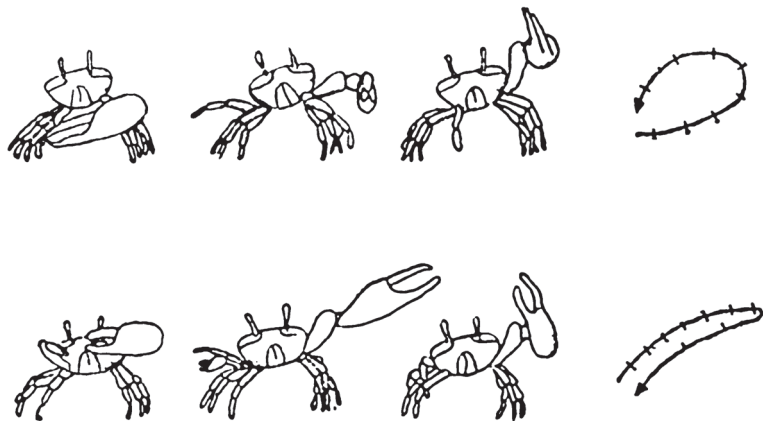


图 3-6 蟹的仪式化动作（箭头表示蟹运动的方向）（Russell, 1945）

本能行为的表现型式，在同一物种中都是固定一致的，但是，本能行为当中常常包含有可变的成分。比如，在灰雁钩回蛋的行为中，包含左右交替以不使蛋滚向一边的平衡动作。如果用圆柱形的假蛋代替，则只有钩取而没有左右交替的动作。这说明，钩蛋的全部行为是由不变的钩取动作与可变的左右交替动作两个部分组成。前者是由巢外有蛋造成的视觉刺激所引起，一直进行到底，中途不管蛋是否存在其形式是永不改变的，是本能行为不变的成分；后者是由蛋的滚动造成的反馈刺激所决定，是可变的成分。

3.3 本能行为的适应

3.3.1 适应性

本能行为虽然有固定的行为模式，但它会被日后的学习过程所改变或补充，使本能行为更加完善。例如，自幼与成鸟分开的鸣禽，长期在隔离室中喂养，它们长大后只能唱出最基本的曲调，表现简单的发声模型。雏鸟若与亲鸟一起生活长大，它就能表现完整的鸣唱本能，发出优美动听的声调。所以，鸣唱虽属鸟类的先天性行为，但歌唱技巧的发挥和传达内容的丰富程度却与后天学习有关。这表明鸟鸣唱的先天生理活动与后天个体经验在共同起作用。对于高等动物来说，这种现象更加普遍。上面所说的关于鸣禽的例子中，简单的调子是纯粹的本能，而经过学习唱出的复杂的声调，已含有后天得来的成分了。大量研究也表明，很多种早期被称为本能的行为，其实是由经验产生或极大地被经验所修饰。如被长期隔离饲养的灵长类雌性幼婴，长大后很多与母亲有关的行为往往不能表现出来或表现的不完整。另外，哺乳动物的有些定型行为常被学习模式所掩盖。如褐家鼠在搜集建窝材料时，将其堆建成粗圆形墙垣，然后轻轻拍打，把内壁弄光滑，这是本能的定型行为。当在没有建窝材料时，它们仍徒手进行这类活动，表现出一整套筑窝动作。可是，若为褐家鼠预备一些纸条或其他柔软物质，它反倒显得不知所措，使搜集、堆筑、拍打光滑表面等行为顺序完全变乱了。可见，只有让动物经过学习，有了足够的经验，它才能学会修饰一些本能动作中的可变部分。

水獭是能水陆两栖的动物，住在旱地，也可在水里捕食鱼虾，还能在水陆之间筑堤堰截水成池，并打洞筑窝，它们的窝一头开口在河岸边，另一头开口在树林里，中间是宽敞的藏身处所（图 3-7）。水獭这种筑窝本领反映了其对水陆两栖的适应。



图 3-7 水獭的洞穴 (<http://www.kepu.gov.cn/zlg/zxdw/shuita.htm>)

3.3.2 本能行为的行为序列

本能行为的程序有繁有简，延续时间有长有短，有的几秒钟就完成，有的则需几日才行。复杂的本能行为实际上包括一系列类似反射的行为。如在繁殖方面有求偶—交配—筑巢—育幼等一系列行为。其中，各种行为又有一系列固定次序的活动，如筑巢行为就有收集材料—搬运材料—筑造—整修内衬等活动。行为序列和行为链的形成，一方面是由于有些生物学目的需要，行动的依次配合才能完成；另一方面这也反映出这类遗传的行为在中枢神经中有层次地编制成程序。如雄三刺鱼的生殖本能包括迁移、地域占领、作巢、战斗、对舞、交配及保护后代等一系列的行为活动。其生殖本能中，第一步是迁移，这是由季节变暖及水的温度引起的；而后，三刺鱼迁移到温暖的水中，在那里它们受到绿色植物的刺激，开始选择建巢地点；接着，它用植物在那里筑巢，并保卫这个地区，不许其他雄三刺鱼侵入。可能由于水的温度的升高，引起性激素的增加，又使雄鱼腹部的红色加深，从而诱来雌鱼；最后，二者开始对舞，雄鱼把雌鱼引到巢里。在巢中，舞蹈促进支配，使雌鱼产卵，雄鱼排精。卵受精后，雄鱼负责卵的保护工作。它用鳍扇动水流，供给卵充足的氧气，以促使卵能更好地发育。在这一系列行为中，外部环境条件，如水温、绿色植物、筑巢的物质，以及雌鱼鼓胀的腹部都是必要的关键刺激。行为的产生还与内部激素的水平，特别是与性激素的增高有关。必须指出，这些外界刺激在行为中的作用是十分专一的。

因此，许多本能行为是由接连的一套动作组成，形成行为链。在社会行为中比较明显，如在三刺鱼的求偶行为中，一方的每一步活动将引发对方下一步固定的活动。假如一方中途失去反应，将导致对方重复刚才的动作或者中断行为的进程。家畜家禽的求偶也与此类似。

总之，本能的优越性在于动物能对刺激做出及时的反应，而且一般来说，这个反应是正确无误的，是具适应性的，是不需要通过改变反应方式来适应环境条件的。草履虫对于强烈的化学刺激，立即会产生躲避行为。这个刺激所引起的反应总是正确无误，因为环境中经常

出现各种化学刺激，对于这种刺激的习惯反应，不必学习，不必改变逃避方式，只要尽快躲避、逃走就行了。假如对这样的刺激每次都需要学习来改变应答方式，那么就难以应付更加多变的外界环境了。

思考题

1. 试述本能行为的概念与特征。
2. 如何理解本能行为的不变性？
3. 如何理解本能行为的可变性？
4. 试述本能行为的生物学意义。

数字课程学习资源

📖 思考题参考答案 📖 自测题

(张爱忠)