

简介行为研究的发展

王敏慧

(中国科学院自然科学史研究所)

由于动物行为与狩猎、畜牧、水产和植物保护等方面的生产活动密切相关,所以人类在史前时期就已对此作初步的观察研究。近代科学形成以来,人们常在博物学(或译“自然史”)、生物学(狭义的,主要涉及生活史、生活方式)、生态学等学术名义下研究动物行为。十九世纪末二十世纪初开始较多地采用更专门的术语:动物心理学和行为学(Ethology,或译个体生态学、比较行为学、习性学)。最近一个时期有所谓行为生物学和行为科学的新提法。后者实际上是涉及人和动物行为的一个多学科综合研究领域的名称。这里就着重对二十世纪以来现代动物行为研究的基本趋势作一些分析说明。

对动物行为的研究者来说,在他们心目中往往会接二连三地产生三个问题,并想逐步解决它们。首先是判明在什么情况下有什么样的动作表现,进而要了解有什么生活意义(生物学功能),最后是深入分析行为活动的内在和外在原因以及控制机制。显然,这是一种合乎逻辑的认识过程。在动物行为研究的历史中基本上也正是从这三方面开展工作的。但二十世纪以前主要研究前两个问题,二十世纪以来除对前两个问题更系统地研究外,对第三个问题逐渐深入地进行探索。大量的观察和试验表明,动物有多种多样的行为表现。但归纳起来主要有以下几类。最低等的是对刺激作趋向或逃避反应,称作“趋性”(如:向光或避光),其次是略为复杂的“反射”动作(如:抓一抓狗的后背,狗就

抬起后腿做搔痒动作),再有是更加复杂但却是天生本领的“本能”(如:蜘蛛结网,蜜蜂做巢),进一步是适应性很强的“学习”和最复杂的“推理”。这些从简单到复杂的不同行为是随着动物从低等到高等而发展起来的。就大多数较高等的动物来说,突出的行为是先天的“本能”和后天的“学习”。长期以来许多观察和试验正是围绕着这些行为活动进行工作的。甚至可以说二十世纪上半叶行为研究的两个主要流派很大程度上就是因为研究重点不同,采用的方法不同,而形成了各自的学派。

以劳伦兹(K. Lorenz)和廷伯根(N. Tinbergen)为代表,以欧洲学者为主的一派可称作比较行为学派。他们主要研究自然条件下的行为表现,重点是研究本能行为。研究的范围很广,鸟兽虫鱼都是观察对象,甚至还包括一些低等动物。很自然地,他们常常联系到生物进化作比较研究。实际上这一学派在上世纪就有很深的根源。欧洲学者关于动物生活方式的一些名著就对此提供了研究的基础。十九世纪末二十世纪初开始了现在意义的行为学研究。1907年著名的英国杂志《动物学记录》已经专门列出“行为学”这一项目。然而,许多有意义的基础工作是在三、四十年代完成的。长期在德国工作的奥地利动物学家劳伦兹是这一派最主要的奠基人,他在三十年代就发表了“鸟类的伴侣”和“本能概念的形成”等重要论文。另一个奠基人荷兰出生的廷伯根则在1951年出版

的《本能研究》一书中对他们这一派的工作作了很好的总结。此外，他的“行为学的目的和方法”（1963）一文也对有关问题作了进一步的阐述。这里应该指出：许多行为研究同时也结合感觉分析，并且进行接近自然环境的实验研究。比较突出的代表人物是奥地利出生的动物学家丰·弗里施（K. Von Frisch）。他发现蜜蜂能识别颜色（包括紫外，但不包括红色），蜜蜂能通过“跳舞”来通讯，跳舞的方式和强度表明食物离开蜂巢的方向和距离，甚至食物供应量的多少。1950年出版的《蜜蜂，它们的视觉、化学感觉和语言》这本书对此作了很好的说明。总的说来，许多动物学家，特别是动物生态学家，基本上是按着这一派的路子进行研究的。最近一个时期，由于常采用新的电子技术设备，能更精确地观察和记录，从而提高了研究水平。通过长期的工作，他们累积了大量行为习性的资料，试图进一步分析行为表现并揭示其生物学意义。五十年代以来已有愈来愈多的人，从探讨原因问题入手，进一步注意行为机制的研究，特别是从生物控制论的角度进行分析。

另一个学派以美国为基地，他们侧重研究实验室内的学习行为，常称作实验心理学派。关于动物行为的实验，最初是在十九世纪后期的欧洲逐渐发展起来的。二十世纪初俄国生理学家巴甫洛夫（И. П. Павлов），用狗作条件反射研究引起很大影响。然而，十九世纪末美国一些学者在实验心理研究方面有了新的发展。采用迷箱对小鸡、猫、狗作试验的桑代克（E. L. Thorndike）就是著名的代表人物。影响最大的是从1913年由心理学家瓦特生（J. B. Watson）所倡导的行为主义。他在1924年出版的《行为主义》一书被认为是关于行为的现代实验研究的里程碑。三十年代以来更有一些心理学家为克服瓦特生“刺激——反应”公式的片面性而发展新行为主义。总的说来，行为主义者不仅强调外在行为表现的实验观察，而且重视引起行为反应的环境刺激。大量的工作是用白鼠作迷宫试验。他们认为老鼠在迷宫的学习行为，是某些从刺激到反应的连接被增强而另一些却

被减弱。新行为主义者斯金纳（B. S. Skinner）有一项重要发展。他在1938年出版的《有机体的行为：一个实验方案》一书中描述了他的新技术。他所创用的斯金纳箱是使试验动物与外界隔绝的上下四方都装有隔音板的金属箱，常用现代化装置来控制试验的进行。让老鼠在箱中学会按键取得食物。进一步训练可使老鼠等待灯亮的指示，然后按键取得食物。他在实验中采用及时奖励的办法，也就是用所谓“增强”原理去训练动物作它们不熟悉的动作。实验心理学派的科学家往往把他们以动物试验所得结论推广到人类的学习和教育，并引起不少争议。

二十世纪中期，特别是五十年代以来，在动物行为研究方面的一个重要趋势就是探索行为机制。不仅行为研究愈来愈多地结合神经生理研究，而且近年又采用模型和计算机模拟。当然，行为的内、外在原因及控制过程问题不是一下子被人们注意到的。关于动物行为的生理学基础研究从十九世纪后期就不断地累积资料，并且有些学者早就有目的地作这种研究。例如，德国动物学家丰·霍斯特（E. Von Holst）从三十年代就对中枢神经系统与行为的关系作了一系列实验研究。在劳伦兹和丰·霍斯特的努力下，1956年西德成立了马克斯·普朗克学会所属的行为生理学研究所。事实上这一发展趋势不仅表现在德国，而且是欧美行为研究的一种普遍趋势。著名的英国行为生物学家欣德（P. A. Hinde）在他的《动物行为》（1966）一书中称这一趋势是行为研究的“生理学化”。显然，重点就在于神经生理学基础的研究。近来有些人采用“神经行为学”（Neuro-ethology）这一新名称来表示这一研究领域（例如：小原嘉明1975、Ewert 1976）。行为研究与神经生理学有很多交错重叠的部分。一些生理学家早就作了很多有意义的基础工作。例如瑞士人黑斯（Hess）三十年代的工作就证明了像愤怒、吃食、恐惧和愉快这样一些表现可用对猫脑一定部位的电刺激引发出来。深入的研究不仅观察从刺激到反应的行为表现，而且主要探索从感觉到行动的整个过程，着重揭示内部机制。这方面研究得

较多的是迁徙、回巢、捕食等习性与视、听、嗅系统有关的定向、定位行为活动。但必须说明,不仅是与外部刺激有关的感觉机制受到重视,而且对有机体的内部状况与行为的关系也进一步深入研究。三十年代后期,坎农(W. Cannon)的著作普及了“稳态”(机体内部环境的恒定性)概念。1943年里希特(C. P. Richter)认为稳态也取决于行为或他所谓的整体反应。此后,关于行为与内分泌系统及外周神经系统自律神经系统部分的关系受到注意。对热调节、取食、饮水、攻击和性行为等所谓动机行为的神经基础(脑机制)。从四十年代就作了不少工作。主要是对猫和鼠等动物的脑部使用损伤和电刺激进行试验。四、五十年代的研究表明,丘脑下部不仅涉及温度等的调节,而且是有关饥、渴、性等行为的神经控制部位。人们进一步认为丘脑下部对机体的稳态有重要作用。五十年代后期和六十年代的研究表明,前脑边缘结构也与取食、饮水等动机行为有关。一些试验表明边缘系统不仅涉及情绪和内环境,而且在条件反射和学习等高级行为活动方面有重要意义。正是由于在行为的神经生物学基础方面有了进展,五十年代中期以来人们对行为活动才有一种较明确的双重机制的认识。高等动物的许多行为一方面受外部刺激的影响,另一方面受内部稳态的影响,而控制中枢则是脑。因此,此后许多研究就在这种认识的基础上进一步展开。至于学习行为的脑机能,近二十年来也已着重从电生理和生物化学角度深入探究。用于学习和记忆的电刺激方法主要是电痉挛休克,皮质电极直接刺激和皮质下部位直接刺激。七十年代前期的一些研究表明,中脑网状构造与短期记忆有关,而前脑边缘系统的海马区与长期记忆有关。六

十年代以来,对“大分子与行为”之类课题也开展了许多工作,用老鼠、金鱼、扁虫等动物作了试验。主要是把“脑机制与行为”的问题深入到分子水平的分析,特别是探索学习和记忆的分子基础。例如,杰出的先驱者瑞典人海登(Hydén)及其同事在五十年代末六十年代初就报告了大鼠学习试验的结果:学习可能影响核糖核酸(RNA)的合成,甚至影响四种碱基的组成。他们发现被迫学习的大鼠脑细胞RNA比正常大鼠高12%。近来许多研究者认为记忆的“执行分子”可能是蛋白质。尽管从生理生化角度对行为的研究也已累积了不少资料,但还远远没有查明各种复杂过程,因此至今也没有形成关于行为的完整的科学理论。一些设想有待进一步试验研究来证明。

总之,二十世纪中期发展起来的神经行为学研究,近来有了显著进展。但这绝不是偶然发生的事。首先因为比较行为研究已经累积了大量描述性资料,而许多实验心理学试验又提供了不少分析的线索,人们自然要进一步追究原因,并了解控制过程。二十世纪中期神经生物学和生物控制论的发展为进一步研究提供了理论基础和实验方法。新兴技术,特别是电子计算机的发展更是提供了模拟的工具。社会需要也是进展的重要原因。工业和军事上自动化技术的革新(特别是仿生学方案),农牧业中有害有益生物的有效管理,都需要进一步揭示动物行为的秘密。医学和教育学的发展也需要有关人和动物行为本质的更深刻的了解。由此可见,不仅包括神经行为学在内的行为生物学的发展有其内在和外在的根据,而美国甚至从五十年代就努力发展多学科的所谓行为科学也是可以理解的。