

集群有利于提高中华倒刺鲃幼鱼的数值辨别能力*

唐中华, 付世建

(重庆师范大学 进化生理与行为学实验室 重庆市动物生物学重点实验室, 重庆 401331)

摘要:以集群生活的中华倒刺鲃(*Spinibarbus sinensis*)幼鱼为实验对象,利用该鱼具有倾向加入较大群体的行为习性,采用自行设计的鱼类行为观测装置,通过改变仪器两端的刺激鱼群(Stimulus shoal)的数量大小,进行选择实验(Binary choice test)。实验结果发现,当以单尾目标鱼(Focal fish)为选择主体时,实验鱼对12:6和12:7鱼群的选择正确率在60%以上,即偏向于较大鱼群;而对12:8,12:9,12:10,12:11和12:12鱼群的选择不再具有偏向性;当以两尾目标鱼为选择主体时,实验鱼还能对12:8和12:9鱼群进行正确选择。以上结果表明:中华倒刺鲃幼鱼具备数值辨别能力,单尾鱼的辨别阈值在3:2附近(即12:8);双尾鱼的辨别阈值可达4:3以上,表明合作有利于提高中华倒刺鲃幼鱼的数值敏锐性,其中机制可能与“错误稀释机制”有关。

关键词:计数;集群;鲤科鱼类;数值辨别阈值;中华倒刺鲃

中图分类号:Q958.118

文献标志码:A

文章编号:1672-6693(2016)06-0032-05

近20年来,大量的研究表明数值辨别能力并非人类特有。该能力不仅存在于高等的哺乳动物^[1]和鸟类^[2],鱼类也具备识别群体大小的能力^[3]。数值辨别能力具有重要的生态学意义,相关研究对于理解生物的进化以及探讨认知系统的起源具有重要的作用。在自然界许多情形中,动物的计数和数值辨别能力能够潜在地增加生物的存活率和繁殖成功率,提高适合度^[4]。如集群生活的鱼类会利用数值辨别能力选择更大的群体,以降低被捕食的风险^[5];而且在敌对群体遭遇时会根据双方的相对数量来确定是否展开搏斗^[3]。有关鱼类数值辨别能力的研究表明,鱼类能够辨别1:2甚至2:3的比率^[6-7]。以往的研究对象主要以鲢形目(Cyprinodontiformes)鱼类为主,而鲤科(Cyprinidae)鱼类为中国最大的淡水鱼类类群^[8],且为中国养殖和捕捞的主要对象。目前,鲤科鱼类是否存在数值辨别能力尚不得知。因此,对鲤科鱼类的数值辨别能力进行研究显得尤为必要。

鉴于集群生活的动物在降低捕食风险和提高了觅食效率方面具有重要的生态学收益,对于绝大多数集群鱼类,个体进入陌生环境时倾向于加入同种种群;如果要在两个鱼群间作出选择时,理论上会表现出对较大群体的偏爱^[9]。因此,本研究选取集群生活的鲤科鱼类中华倒刺鲃(*Spinibarbus sinensis*)幼鱼为实验对象,通过改变“鱼类行为选择观测装置”两端刺激鱼群的大小,由此考察实验目标鱼在仪器两端不同大小群体偏好区停留的时间来判定它们的数值辨别能力以及这一能力是否可以通过幼鱼间的合作加以提高。

1 材料与方法

1.1 实验对象及来源

实验鱼(体质量为 (2.36 ± 0.29) g,体长为 (4.96 ± 0.24) cm)于2015年8月购于重庆市合川人工养殖基地,运回后养殖在实验室自制的自净化循环控温水槽中。养殖水槽的水温维持在 (23 ± 1) °C,光照周期为自然光周期。实验前,每日用商业饲料颗粒饱足投喂1次。进行选择实验的目标鱼和选择仪器两端的刺激鱼群分别放置在不同的养殖单元以确保二者由不熟悉的个体组成。

1.2 实验装置

如图1所示,实验装置为实验室自行研制的鱼类行为选择观测仪,由3部分组成:中间的部分称为“实验对

* 收稿日期:2016-03-01 网络出版时间:2016-11-02 13:25

资助项目:国家自然科学基金(No. 31172096);重庆市自然科学基金(No. cstc2013jjB20003)

作者简介:唐中华,女,研究方向为鱼类生理生态及行为,E-mail:1490912325@qq.com;通信作者:付世建,教授,E-mail:shijianfu9@cqnu.edu.cn

网络出版地址:http://www.cnki.net/kcms/detail/50.1165.N.20161102.1325.010.html

象区”,规格为 36 cm×50 cm×35 cm;在实验对象区的两端是由有机玻璃分隔而成规格为 36 cm×10 cm×35 cm 的“刺激区”,在两个刺激区放入不同数量的刺激鱼群。其中实验对象区又分为 3 部分,即邻近两端刺激区的两个“偏好区”和中间部分的“选择区”。各区水深均约为 10 cm,而且实验装置的四壁都贴上白色无毒的广告纸以避免实验对象受外界环境的干扰。实验时,实验装置由对称放置的两根白炽灯照明,水温维持在(23±2)℃。摄像头(Logitech Webcam Pro9000)位于实验装置的正上方。

1.3 实验方案及测定方法

本研究设置以下两个实验。

实验一旨在考查中华倒刺鲃是否具有数值辨别能力。首先,从刺激鱼群养殖单元中选取不同数量个体组成 12:6,12:7,12:8,12:9,12:10,12:11 和 12:12 选择对,待刺激鱼群适应 5 min 后(这一适应期由预备实验确定),随后将目标鱼群养殖单元的单尾实验鱼通过转移装置放入数值行为选择观测仪的“选择区”,立即开启摄像装置持续拍摄 30 min(速度为 15 帧·s⁻¹)。实验过程中实验鱼仅使用 1 次,刺激鱼群在相邻 2 d 内不重复使用。拍摄结束后将视频导入图像跟踪软件 idTracker 进行运动轨迹分析^[10],获取目标鱼每帧图像的坐标点。根据像素和实物的相对大小转化为实际位置的坐标点,据此得到实验目标鱼在偏好区的停留时间数据,进而进行选择正确率的计算。单尾鱼选择正确率 A₁ 的公式为:

$$A_1 = \frac{t_{12}}{t_{12} + t_x} \times 100\% \tag{1}$$

式中,t₁₂和 t_x 分别表示在临近 12 尾鱼的偏好区内和在临近 x 尾鱼的偏好区内停留的时间,x 取值为 6,7,8,9,10,11,12。此外,为消除转移对实验鱼的影响以及避免目标鱼对实验装置的适应疲劳,通过对本实验数据的初步分析,本实验仅采用 7~22 min 的轨迹数据进行相关统计^[11]。实验每组的样本量为 20。

实验二旨在考查合作是否提高了中华倒刺鲃的数值辨别能力。根据实验一结果,实验中的选择对设定为 12:6,12:7,12:8 和 12:9,除目标鱼改为为两尾实验鱼外,其余实验操作同实验一。两尾鱼选择正确率 A₂ 分别以两尾鱼中任一尾鱼位于某偏好区停留时间单独计算后再加以平均、两尾鱼同时位于某一偏好区的停留时间来计算,二者的差别在于前者包含了两尾鱼在相反偏好区和只有一尾鱼在偏好区的事件,具体公式如下:

$$A_2 = \frac{\left(\frac{t_{12_a}}{t_{12_a} + t_{x_a}}\right) + \left(\frac{t_{12_b}}{t_{12_b} + t_{x_b}}\right)}{2} \times 100\% \tag{2}$$

式中,t_{12_a},t_{12_b} 和 t_{x_a},t_{x_b} 的含义分别与(1)式中 t₁₂,t_x 相同,其中下标 a,b 分别表示两尾鱼中的某一尾鱼。

$$A_2 = \frac{t_{12_{ab}}}{t_{12_{ab}} + t_{x_{ab}}} \times 100\% \tag{3}$$

式中,t_{12_{ab}} 和 t_{x_{ab}} 分别表示 a,b 两尾鱼同时在临近 12 尾鱼的偏好区内和在临近 x 尾鱼的偏好区内停留的时间。

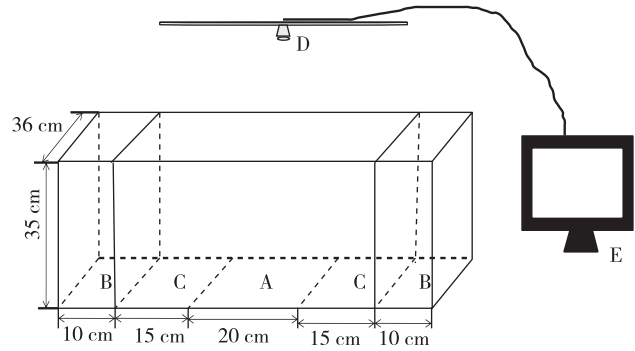
1.4 参数与统计分析

实验数据经 Excel 2007 进行常规计算后,用 SPSS 17.0 软件进行相关统计分析。实验鱼的数值辨别能力,即选择正确率采用独立样本 t 检验检测目标鱼在较大刺激鱼群的偏好区停留时间是否大于 50%来判定。所有数据结果均以“平均值±标准误”表示,p<0.05 表示数据间差异具有统计学意义。

2 实验结果

2.1 单尾鱼行为选择实验

结果显示,中华倒刺鲃幼鱼具有数值辨别能力,辨别阈值在 12:8 左右(图 2)。当选择对为 12:6,12:7 时,目标鱼选择正确率均大于 60%,大于随机概率值 50%且具有统计学意义(p<0.01);但目标鱼对 12:8,



注:A-选择区;B-刺激区;C-偏好区;D-摄像头;E-监测器。

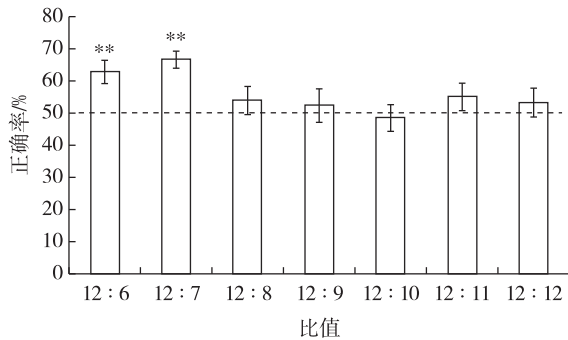
图 1 鱼类行为选择观测仪

Fig. 1 The structure of fish choice behavior monitoring device

12:9, 12:10, 12:11 和 12:12 选择对的选择正确率与随机概率值 50% 的差异不具有统计学意义。

2.2 两尾鱼行为选择实验

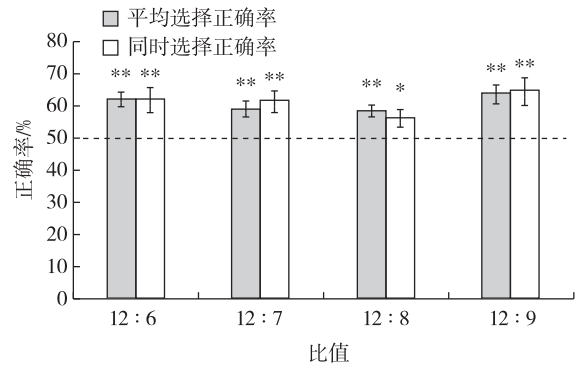
图 3 显示, 当以每尾鱼的停留时间即(2)式统计时, 在所有选择对中, 两尾目标中华倒刺鲃选择正确率均在 60% 左右, 大于随机概率值 50% 且具有统计学意义 ($p < 0.01$)。其中, 对选择对 12:6 和 12:7 的选择正确率与实验一中单尾目标鱼的结果没有统计学意义上的差异。当以两尾鱼同时位于某一偏好区的停留时间即(3)式统计时, 在所有选择对中, 目标中华倒刺鲃选择正确率也大于随机概率值 50% 且具有统计学意义 ($p < 0.05$)。经独立样本 t 检验发现, (2), (3) 式的计算结果之间无统计学意义上的差异。总之, 集群有利于提高中华倒刺鲃幼鱼的数值辨别能力。



注: *, ** 分别表示不同比值的選擇正确率与随机概率值 50% 之间的差异在 $p < 0.05$, $p < 0.01$ 水平上具有统计学意义; 下同。

图 2 单尾目标鱼对不同比值刺激鱼群的选择正确率

Fig. 2 The effect of different ratio of stimulus shoal on selection accuracy of single focal fish



注: 白色柱子表示以单尾鱼统计的平均选择正确率(采用(2)式计算), 灰色柱子表示两尾目标鱼的同时选择正确率(采用(3)式计算)。

图 3 成对目标鱼对不同比值刺激鱼群的选择正确率

Fig. 3 The effect of different ratio of stimulus shoal on selection accuracy of pair focal fish

3 讨论

鱼类是较为低等的脊椎动物, 集群行为较为普遍。集群运动能提高觅食效率, 降低能量消耗; 同时集群运动增加了捕食者选择和定位某个特定目标的难度从而降低被捕食的风险, 而且这些好处会随着种群大小的增加而显得更为明显^[3]。理论上在集群这一行为过程中, 数值辨别能力显得尤为重要。最近有研究表明鱼类具备数值辨别能力, 且辨别阈值可能在 1:2 以上^[7, 12-13]。本研究采用的中华倒刺鲃幼鱼对运动物体的数值辨别能力也在 1:2 以上, 这与以往对其他硬骨鱼类的研究结果一致。而且本次用梯度递增法研究发现中华倒刺鲃幼鱼能够辨别 12:7, 而无法辨别 12:8 及其以上的数值比率, 表明该鱼的数值辨别阈值接近 2:3。这与 Potrich^[7]对斑马鱼 (*Danio rerio*) 数字辨别能力的研究结果大体一致。而对鱗科鱼类的研究发现, 该科鱼类的数值辨别阈值应该在 3:4 甚至 4:5 附近^[3, 14]。造成数值辨别阈值差异的原因可能与以下 3 个方面有关: 1) 动物对不同环境的适应性进化以及动物自身生态习性分化的结果: 因为动物生境和生态习性不同, 进化对动物数值辨别能力及集群行为的选择压力也不同。2) 可能与研究对象的年龄不同有关。众所周知, 生物的认知能力涉及到学习和记忆活动, 而这些活动与年龄紧密相关^[15-16]。3) 可能与不同的研究者在实验过程中使用的实验方法和实验设备有关^[16-17]。总之, 作为鲤科鱼类的中华倒刺鲃具有数值辨别能力, 可能为该鱼在自然生境长期适应性进化的结果, 并通过该能力最大化该鱼的集群生活的优势。

自然界中绝大多数社群动物都通过合作来解决一些问题, 如人类通过合作完成壮观的表演、哺乳动物的合作捕猎和鸟类的合作哺育后代现象等, 表明合作能够极大的提高各方的工作速率和质量。因此, 理论上当把两尾同种鱼放置于一个潜在危险的新环境时, 这两尾鱼会自发地合作解决问题。本研究发现与单尾目标鱼相比, 成对目标鱼的数值辨别阈值显著提高, 表明合作能够提高中华倒刺鲃幼鱼的数值辨别能力。这个结果与以往鱗科鱼类的研究结果是一致的。如单尾孔雀鱼 (*Poecilia reticulata*) 能辨别阈值为 0.67, 而相同的条件下成对孔雀鱼的辨别阈值为 0.75^[9]。目前动物数值辨别能力及其作用机制仍是研究的热点和难点。关于鱼群中不同个体合作进行数值辨别活动的作用机制分为“精英领导机制”(Meritocratic leadership)^[9, 17]和“错误稀释机制”(Many wrongs principle)^[18-20]。前者表示精英型领导, 即群体中能力最佳的个体主导集体决策结果; 后者表现出

错误稀释现象,即当群体中每个个体对刺激做出有一些错误但非常接近正确值的决定时,如果这些错误是随机分布在真实值左右,那么这些错误就会相互抵消同时整个群体就会做出比大多数个体更精确的决定。本研究两尾目标鱼的同时选择正确率(即(3)式计算结果)和以单尾鱼统计的平均选择正确率(即(2)式计算结果)之间没有统计学意义上的差异,表明中华倒刺鲃协作时倾向于通过“错误稀释机制”进行数值辨别活动。这与多数哺乳动物数值辨别机制的研究结果类似,但与鲷科鱼类的“精英领导机制”不同^[9]。这种协作机制是否为所有鲤科鱼类的属性还需进一步研究。另外动物进行数量辨别活动时利用的线索主要有两类,即离散型数量线索(动物的个体数、食物的颗粒数等)和连续型数量线索(面积、物体占据空间、密度等)^[21-22]。本次研究同时涉及到两种数量信息,究竟中华倒刺鲃是利用其中一种线索还是同时利用两种线索进行数值辨别活动有待进一步研究。

总之,鲤科鱼类具有数值辨别能力,但辨别阈值稍低于鲷科鱼类;另外,合作有利于提高个体的数值辨别敏锐性,其中机制可能为“错误稀释机制”,而非鲷科鱼类的“精英领导机制”。二者可能为它们在自然界实施集群活动的行为学基础。在更多的鲤科鱼类中开展相关研究以及深入探讨它们利用的信息线索类型可以做为下一步研究的热点领域。

参考文献:

- [1] Kitchen D M. Alpha male black howler monkey responses to loud calls: effect of numeric odds, male companion behavior and reproductive investment[J]. *Animal Behavior*, 2004, 67(1): 125-139.
- [2] Hunts S, Low J, Burns K C. Adaptive numerical competency in a food-hoarding songbird[J]. *Proceedings of the Royal Society. B*, 2008, 275(1649): 2373-2379.
- [3] Agrillo C, Dadda M. Discrimination of the larger shoal in the poeciliid fish *Girardinus falcatus* [J]. *Ethology*, 2007, 19(2): 145-157.
- [4] Helfman G S, Hager. M C. Safety in numbers shoal size choice by minnows under predatory threat[J]. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 1991, 29(4): 271-276.
- [5] Agrillo C, Piffer L, Bisazza A, et al. Evidence for two numerical systems that are similar in humans and guppies [J]. *PloS One*, 2012, 7(2): 1-8.
- [6] Lucon-Xiccato T, Miletto-Petrazzini M E, Agrillo C, et al. Guppies discriminate between two quantities of food items but prioritize item size over total amount[J]. *Animal Behaviour*, 2015, 107(1): 183-191.
- [7] Potrich D, Sovrano V A, Stancher G V, et al. Quantity discrimination by zebrafish (*Danio rerio*) [J]. *Comparative Psychology*, 2015, 129(4): 388-393.
- [8] 刘凌云,郑光美. 普通动物学[M]. 北京: 高等教育出版社, 2009: 358-365.
Liu L Y, Zheng G M. General zoology[M]. Beijing: Higher Education Press, 2009: 358-365.
- [9] Bisazza A, Agrillo C, Butterworth B, et al. Collective enhancement of numerical acuity by meritocratic leadership in fish[J]. *Scientific Reports*, 2014, 4(4): 514-521.
- [10] Perez-Escudero A, Vicente-Page J, Hinz R C, et al. idTracker: tracking individuals in a group by automatic identification of unmarked animals[J]. *Nature Methods*, 2014, 11(7): 743-748.
- [11] Killen S S, Fu C, Wu Q Y, et al. The relationship between metabolic rate and sociability is altered by food deprivation[J]. *Functional Ecology*, 2016, 30(8): 1358-1365.
- [12] Miletto-Petrazzini M E, Agrillo C, Izard V, et al. Relative versus absolute numerical representation in fish: can guppies represent “fourness”[J]. *Animal Cognition*, 2015, 18(5): 1007-1017.
- [13] Piffer L, Agrillo C, Hyde D C. Small and large number discrimination in guppies[J]. *Animal Cognition*, 2012, 15(2): 215-221.
- [14] Bisazza A, Agrillo C, Lucon-Xiccato T. Extensive training extends numerical abilities of guppies[J]. *Animal Cognition*, 2014, 17(6): 1413-1419.
- [15] Agrillo C, Bisazza A. Spontaneous versus trained numerical abilities. a comparison between the two main tools to study numerical competence in non-human animals [J]. *Journal of Neuroscience Methods*, 2014, 234(1): 82-91.
- [16] Agrillo C, Miletto-Petrazzini M E, Tagliapietra C, et al. Inter-specific differences in numerical abilities among teleost fish[J]. *Frontiers Psychology*, 2012, 3(1): 483-490.
- [17] Abaid N, Porfiri M. Leader-follower consensus over numerosity-constrained random networks [J]. *Automatica*, 2012, 48(8): 1845-1851.
- [18] Simons A M. Many wrongs: the advantage of group navigation[J]. *Trends in Ecology and Evolution*, 2004, 19(9): 453-455.
- [19] Codling E A, Pitchford J W, Simpson S D. Group navigation and the “many-wrongs principle” in models of animal movement[J]. *Ecology*, 2007, 88(7): 1864-1870.
- [20] Faria J J, Codling E A, Dyer J R G, et al. Navigation in human crowds testing the many-wrongs principle[J]. *Animal Behaviour*, 2009, 78(3): 587-591.
- [21] Gomez-Laplaza L M, Gerlai R. Quantification abilities in angelfish (*Pterophyllum scalare*): the influence of contin-

uous variables[J]. *Animal Cognition*, 2013, 16(3): 373-383.

[22] Piffer L, Miletto-Petrazzini M E, Agrillo C, et al. Large

number discrimination in newborn fish[J]. *PLoS One*, 2013, 8(4):1-6.

Animal Sciences

Numerical Discrimination of Juvenile Qingbo Improved by Shoaling

TANG Zhonghua, FU Shijian

(Laboratory of Evolutionary Physiology and Behavior, Chongqing Key Laboratory of Animal Biology,
Chongqing Normal University, Chongqing 401331, China)

Abstract: Qingbo (*Spinibarbus sinensis*), a cyprinid species favor group living and prefer to join the larger size of con-specific shoals in field, was selected as the experimental model. The numerical acuity of either single or pair juvenile qingbo were measured by a binary choice test and selection accuracy was evaluated by proportion of time that focal fish stayed near larger stimulus shoal versus smaller shoal. The results showed that when a single individual was used as focal fish, the accuracy rates were more than 60% (i. e. prefer to stay with larger shoal) when force to make a choice between 12 : 6 and 12 : 7, whereas the accuracy ratio showed no significant differences from 50% when focal fish force to make a choice between 12 : 8, 12 : 9, 12 : 10, 12 : 11 and 12 : 12. When pair individuals were used as focal fish, the selection accuracy rates were significantly higher than 50% when in the scenario of making a choice between both 12 : 8 and 12 : 9. It suggests that qingbo share the ability of number processing and the digital discrimination threshold of single individual is about 3 : 2 (i. e. 12 : 8). Furthermore, the numerical acuity can be profoundly improved to 4 : 3 by collective cooperation when pair individuals make a choice together, possible underpinned by the “many wrong effect” which has been advocated previously in mammals.

Key words: counting; shoaling; Cyprinidae fish; numerical threshold; *Spinibarbus sinensis*

(责任编辑 方 兴)