

路标对德玛森小岩鲷空间学习能力的影响*

魏庆银, 李武新, 付世建

(重庆师范大学 进化生理与行为学实验室 淡水鱼类资源保护与利用重庆市重点实验室
动物生物学重庆市高校重点实验室, 重庆 401331)

摘要:为探究路标对德玛森小岩鲷(*Chindongo demasoni*)空间学习能力的影响,以体型大小相近且健康状况良好的20尾德玛森小岩鲷幼鱼为实验对象并均分为无路标组和路标组,以绿色人工水草为可视线索(路标),在特殊“T”形迷宫中进行空间学习训练,每尾鱼每日进行5次空间学习训练并记为1个训练周期,连续训练6个周期后对无路标组进行移除食物奖励处理、对路标组进行路标放置在错误觅食区域所在臂入口处理。验证实验结果显示:1)在路标存在的情况下,随着训练次数的增加,实验鱼的正确率明显升高,到达正确觅食区域经历时长明显减少。2)实验鱼在空间学习训练中的运动特征如游泳速度在到达正确觅食区域前后没有明显变化;随着训练次数的增加,无路标组到达正确觅食区域前的游泳加速度明显增大;在路标存在的情况下,实验鱼游泳加速度在到达正确觅食区域后明显减小,运动时间比在到达正确觅食区域后明显增加。3)实验鱼的脑体比与空间学习训练中的正确率以及第21~25次训练到达正确觅食区域经历时长没有统计学意义上的相关关系。研究结果提示:德玛森小岩鲷具有空间学习能力,能够建立可视线索与食物奖励之间的联系;在空间学习过程中,路标的存在提升了德玛森小岩鲷的觅食效率;在空间学习过程中德玛森小岩鲷的运动参数变化不明显,仅在到达正确觅食区域后的游泳频率增加;德玛森小岩鲷脑体比与空间学习能力无明显的相关关系。

关键词:空间认知;可视线索;空间学习训练;运动特征变化;脑体比

中图分类号:Q175

文献标志码:A

文章编号:1672-6693(2025)05-0051-13

学习是生物体基于经验储备的适应性行为调适机制,动物的行为可根据动物自身经历和获得的经验发生适应性变化^[1]。大量研究发现:与哺乳类、鸟类一样,鱼类也具有良好的空间学习能力,它们能够在自然环境中凭借过去的经验建立可视路标与食物、隐蔽场所间的联系^[2-4]。在鱼类的日常生活中,快速定位食物、隐蔽场所的能力对于鱼类的生存和繁衍具有重要意义^[5]。鱼类的学习行为与其他动物类似,且与其他动物一样被证明是多样化的,具体体现在印记行为、习惯化、条件反射等多种学习机制中^[6]。较多研究者认为鱼类在空间认知过程会使用视觉、嗅觉、触觉等感知能力来探索所处环境^[7-9],感觉线索的存在有助于鱼类在所处环境中对目标例如食物、隐蔽场所等进行快速定位。目前通常采用操作式条件反射方法来探究鱼类是否具有空间学习能力,其中感觉线索的添加往往能够提高鱼类的空间学习表现^[10]。已有研究表明,硬骨鱼类如斑马鱼(*Danio rerio*)具有在线索或位置与奖励之间建立联系的能力^[11],以及在“十”字形迷宫中稳健学习的能力^[12]。在关于金鱼(*Carassius auratus*)的空间学习能力的实验中,研究者发现金鱼在存在一系列远端视觉线索的四臂迷宫中能够导航到指定位置,但是在没有远端视觉线索的迷宫中迷失了方向,这证明了可视线索对于鱼类在迷宫中的导航具有积极的促进作用^[13]。除此之外,十五棘刺鱼(*Spinachia spinachia*)和塞翅濼鱼(*Crenilabrus melops*)在辐射迷宫中通过学习训练建立了食物与视觉空间线索的联系,有效提升了觅食效率^[14]。现阶段多数研究以哺乳类和鸟类为对象来考察动物的空间学习能力,而关于硬骨鱼类空间认知能力的研究相对较少^[15]。同时,许多研究往往更关注动物在空间学习训练过程中的学习表现,而空间学习训练过程中的运动特征变化并未受到重视。

动物可以根据不同的生态场景采用不同的空间定向策略,其中涉及多个不同功能特性的学习系统,并且不同的神经基础在这些系统中发挥着作用^[16-17]。关于动物神经及内分泌的研究表明,协助处理外界空间信息的核

* 收稿日期:2025-05-21 修回日期:2025-06-13 网络出版时间:2025-10-11T09:04

资助项目:国家自然科学基金面上项目(No. 32370509)

第一作者简介:魏庆银,女,研究方向为鱼类生理生态与行为学,E-mail:2481860853@qq.com;通信作者简介:付世建,男,二级教授,博士生导师,E-mail:shijianfu9@hotmail.com

网络出版地址:https://link.cnki.net/urlid/50.1165.n.20251010.1514.002

心部位是神经中枢的海马体^[18],并且大脑的面积与功能密切相关^[19]。神经解剖学和发育数据研究表明,硬骨鱼的外侧大脑皮层与鸟类和哺乳动物的海马体同源^[20]。研究表明,关于鱼类空间记忆,发挥作用的主要部位是鱼类端脑的外侧大脑皮层^[20-22],端脑消融会严重损害鱼类在学习任务中的效果。除此之外,有研究发现生活在非洲慈鲷科(Cichlidae)鱼类的端脑大小与栖息地的空间复杂性(例如珊瑚礁的存在)呈正相关^[23-24]。脑化(即脑体比)被认为反映了一个物种的认知能力,通常脑化程度越高的个体拥有更出色的认知能力^[25]。因此,在研究鱼类空间学习能力的同时,探究鱼类脑体比与空间学习能力的关系对于理解鱼类的空间认知具有重要意义。

德玛森小岩鲷(*Chindongo demasoni*)为硬骨鱼纲(Osteichthyes)鲈形目(Perciform)慈鲷科鱼类,外表美丽、易于饲养,具有复杂的社会群体行为^[26],是鱼类行为学研究的理想材料^[27]。关于慈鲷科鱼类的研究目前主要集中在食性、生长、生物入侵和繁殖行为^[28]方面,而最新相关研究则多涉及该科鱼类的集群行为及个性^[29-30],涉及空间学习能力方面的研究则相对较少。本研究以德玛森小岩鲷幼鱼为研究对象,旨在探究路标对该鱼种空间学习能力的影响;并认为空间学习训练过程中的运动参数变化也反映了鱼类空间学习过程中的策略或行为改变,从而考察了该鱼种在空间学习训练中的运动特征的变化;还对该鱼种空间学习能力与脑体比的关联性进行了分析。本研究希望在鱼类空间认知能力研究领域提供更多案例,同时为鱼类资源保护和合理利用提供参考资料。

1 材料与方法

1.1 实验鱼的来源与驯养

实验用德玛森小岩鲷幼鱼购自重庆市合川水产养殖基地,并放置于 2 个各盛有约 250 L 驯化水体的循环控温水槽中驯化 30 d;为提升驯化水体环境的丰富度以及给实验鱼提供隐蔽场所,将 6 株 10 cm 高的绿色人工塑料水草放置在水槽底部。上述驯化过程还包括对实验鱼进行食物驯化,即每日 10:00 用通威商业饲料对实验鱼进行饱足投喂 1 次,并在进行投喂操作的 10 min 前关停充气泵以避免因氧造成的水面大幅波动给鱼群摄食行为带来干扰。在投喂 1 h 后,采用虹吸法清除水体中多余的饵料以及残存的排泄物,以保持驯化水体的清洁。整个驯化期间,用持续曝气 4 d 的自来水对驯化水体进行更换,每日更换量约为驯化水体体积的 10%,始终维持溶解氧质量浓度不低于 $7 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 、水温为 $(25 \pm 0.1) \text{ }^\circ\text{C}$;同时将光周期设定为 14 h 光照:10 h 黑暗。

1.2 实验设计

1.2.1 空间学习训练实验鱼的选择

在驯化结束后,筛选出 20 尾大小相近(体质量为 $(1.95 \pm 0.17) \text{ g}$ 、体长为 $(4.40 \pm 0.12) \text{ cm}$)且身体健康的实验鱼为研究对象,并对实验鱼进行编号,其中 1~10 号为无路标组、11~20 号为路标组。由于本研究使用的实验鱼为幼鱼,故而在空间学习训练中对不同性别实验鱼进行随机分配,以消除性别对实验结果的影响。

1.2.2 空间学习训练装置设计

如图 1 所示,本研究选用 2 个完全相同的自制特殊“T”形迷宫对实验鱼进行空间学习训练。与其他研究中使用的规则“T”形迷宫^[31]相比,本研究所用的训练装置空间更大、复杂程度更高,它能更真实地反映鱼类的空间学习策略,并有利于进一步探究鱼类的空间学习能力。该实验装置全部由 10 mm 厚的有机玻璃制成,并在装置内部用无毒白色广告纸对全部可见范围进行覆盖。除此之外,对装置内壁进行了模糊处理以避免镜像效应在实验中影响实验鱼的行为表现。装置内部被分隔成为不同功能区域,隔板表面的处理也均使用白色无毒广告纸覆盖,这些区域包括为 2 条等长的臂和 1 个起始区域。在距离各臂末端 20 cm 处放置 1 块中央带有 $5 \text{ cm} \times 5 \text{ cm}$ 方形门洞的固定隔板。起始区域放置 1 个可移除的不透明挡板以便让实验鱼在挡板升起时自由游出进行探索。装置的 2 条臂分别为正确觅食区域和错误觅食区域。在空间学习训练过程中,路标组的可视线索即路标是 1 株绿色人工水草(该水草的表面积很小,不足以作为庇护所);将路标放置在装置中正确觅食区域所在臂的入口处,建立绿色水草路标-奖励关联机制,而无路标组在进行空间学习训练时上述位置不放置路标线索。将 1 个与电脑连接的罗技 C920 型高清广角摄像头(分辨率为 1920×1080 像素,拍摄帧率为 $30 \text{ 帧} \cdot \text{s}^{-1}$)安装在实验装置的正上方以全程拍摄实验鱼空间学习训练过程。

1.2.3 空间学习训练实验方案

空间学习训练包括空间熟悉、记忆获得和记忆验证共 3 个阶段,具体方案如下。

1) 空间熟悉。2 组实验鱼均需完成 2 次装置适应训练,每次让实验鱼自由探索和熟悉所在空间,每次训练时间为 30 min。在该阶段,不进行数据采集。在实验鱼进行探索和熟悉空间学习训练装置的过程中,装置 2 条

臂的末端皆放置有一定数量可被取食的食物,且移除了装置中所有臂的隔板和路标。

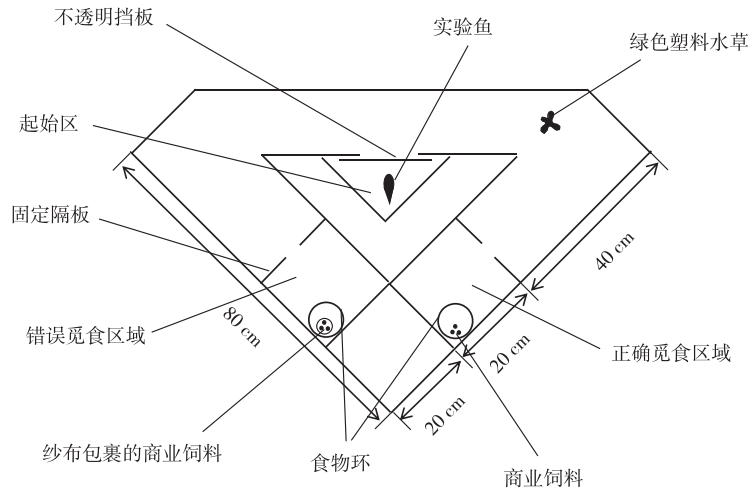


图 1 特殊“T”形迷宫
Fig. 1 Special T-maze

2) 记忆获得。对每尾实验鱼每日进行 5 次空间学习训练并记为 1 个训练周期,连续训练 6 个周期。将 2 个食物环分别放置在空间学习训练装置中的 2 条臂中,各环内均放有 3 颗商业饲料作为饵料。由于实验鱼取食过程中装置的 2 个觅食区域都存在饵料气味,这对该阶段实验有较大的影响,因此错误觅食区域的饵料用纱布包裹,让实验鱼即使靠近食物也无法取食;在正确觅食区域实验鱼可自由取食该区域食物环中的饵料。对 2 组实验鱼均严格执行以下相同的操作步骤:训练开始时,起始区不透明挡板处于关闭状态,把实验鱼放入起始区;待实验鱼适应 5 min 后将挡板升起,实验鱼即可自由游出起始区域。每次训练结束表现为实验鱼成功取食或者在 10 min 拍摄时长内未完成取食。在下一训练次中,无路标组和路标组的正确觅食区域和错误觅食区域位置调换,同时路标组的路标放置位置改变(与上一次空间学习训练的放置位置相反),训练步骤与上一次训练一致。

3) 记忆验证。对无路标组和路标组的每尾实验鱼均进行 3 次验证实验,每次验证实验都穿插在学习训练后期,具体实验进行时间如图 2 所示。验证实验分为在无路标组中移除食物奖励、在路标组中将路标放置在错误觅食区域所在臂入口这 2 种类型。

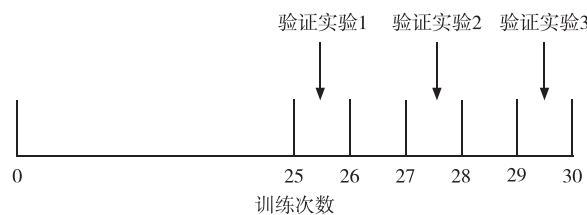


图 2 空间学习训练流程
Fig. 2 The processing of spatial learning training

1.3 空间学习训练实验参数

本研究通过 6 个参数来考察实验鱼在空间学习训练过程中的学习效果和运动特征变化,它们的名称、定义或计算方法如下。

1) 正确率。该参数是指实验鱼首次选择进入正确觅食区域所在臂的比率。实验鱼首次选择并进入正确觅食区域所在臂的入口(以实验鱼鳃盖后沿超过入口线为准)记为 1,实验鱼首次选择并进入错误觅食区域所在臂的入口记为 0。

2) 到达正确觅食区域经历时长。该参数是指实验鱼从起始区域游出直到进入正确觅食区域所经历的总时长(单位:s)。从移除起始挡板开始计时,直到实验鱼进入正确觅食区域(有路标一侧,以实验鱼完全进入门洞为准)计时结束。

3) 个体游泳速度。实验鱼的个体游泳速度计算公式如下:

$$v_t = \sqrt{\frac{(x_t - x_{t-1})^2 + (y_t - y_{t-1})^2}{d_t}}$$

其中: v_t 表示实验鱼个体在 t 时刻的游泳速度(单位: $\text{cm} \cdot \text{s}^{-1}$), x_t 和 x_{t-1} 分别表示实验鱼个体在 $t, t-1$ 时刻的横坐标(单位: cm); y_t 和 y_{t-1} 分别为实验鱼个体在 $t, t-1$ 时刻的纵坐标(单位: cm); d_t 为每帧图像的时间间隔, 本研究中设定为 $1/30 \text{ s}$ 。

4) 个体游泳加速度。该参数为实验鱼个体的速度变化量与发生这一变化经历时间的比值, 即:

$$a_t = \frac{v_t - v_{t-1}}{d_t}$$

其中: a_t 为个体游泳加速度(单位: $\text{cm} \cdot \text{s}^{-2}$), v_{t-1} 为实验鱼个体在 $t-1$ 时刻的个体游泳速度(单位: $\text{cm} \cdot \text{s}^{-1}$)。

5) 运动时间比。该参数表示实验鱼处于游泳运动状态累计经历时长与处于静止状态累计经历时长的比值。本研究中将实验鱼个体游泳速度大于 $1.75 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$ 作为该个体处于游泳运动状态的标准。

6) 脑体比。在训练结束后, 使用 MS-222 麻醉剂将实验鱼麻醉致死并在解剖镜下进行解剖, 取出完整的脑部, 使用生理盐水($w_{\text{NaCl}} = 0.7\%$)对附着在脑部的脑脊液和残留的血液进行冲洗, 之后使用吸水纸除去表面多余水分, 使用测量精度为 0.0001 g 的电子天平称量脑质量。实验鱼的脑质量与体质量之比即为脑体比。

1.4 数据分析

空间学习训练及验证实验完成后, 首先采用视频转码软件“格式工厂”将 2 组实验鱼进行空间学习训练的所有拍摄视频的格式由“.wmv”类型转换成“.avi”类型, 然后采用 idTracker 软件对转码后的视频进行分析, 获取每尾实验鱼在每帧视频图像中的二维坐标数据(x, y 轴像素值)。根据像素将坐标数据与行为装置的实际大小换算成实验鱼个体所在空间位置的实际坐标数据, 再通过坐标数据计算实验鱼的行为实验参数获取行为特征和觅食效果。

所有实验参数数据先用 Excel 2010 软件进行平均值计算, 然后再采用 SPSS 19.0 软件进行统计分析。采用 Shapiro-Wilk 检验方法对数据进行正态性检验, 采用 Levene 检验方法对数据进行方差齐性检验。通过双因素方差分析探究路标处理(即有、无路标)和测定时间(即训练周期)对正确率和到达正确觅食区域经历时长的影响, 通过三因素方差分析探究路标处理、测定时间和觅食时间段(即到达正确觅食区域前、后)对个体游泳速度、个体游泳加速度和运动时间比的影响。使用独立样本 t 检验比较 2 组实验鱼在不同测定时间和测定时间段的个体游泳速度、个体游泳加速度和运动时间比差异。运用 Pearson 相关性分析来探究脑体比与正确率和第 21~25 次(第 5 周期)训练达到正确觅食区域经历时长之间的关系。所有参数统计值均以“平均值±标准误”形式表示, 当 $p < 0.05$ 时, 上述统计分析的结果具有统计学意义。

2 结果

2.1 空间学习训练中学习效果的变化

表 1 显示: 路标处理对实验鱼到达正确觅食区域经历时长有统计学意义上的影响($p < 0.05$), 测定时间对实验鱼的正确率和到达正确觅食区域经历时长均有统计学意义上的影响($p < 0.05$), 路标处理和测定时间的交互作用对实验鱼的正确率和到达正确觅食区域经历时长均无统计学意义上的影响。

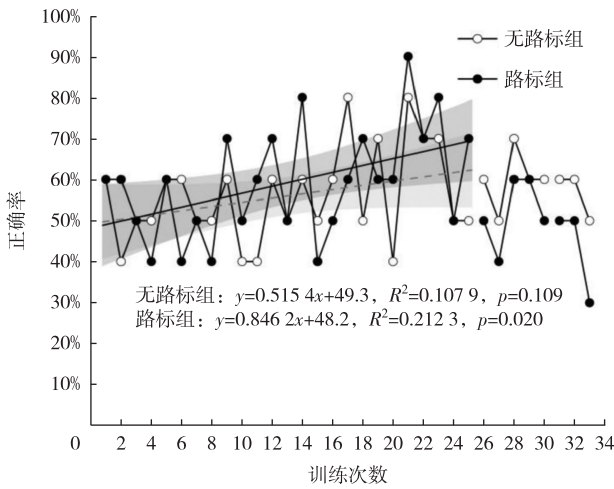
表 1 路标处理和测定时间对德玛森小岩鲷空间学习表现影响的双因素方差分析结果

Tab. 1 Results of a two-way ANOVA on the effect of landmark treatment and determination time on learning performance in the *C. demasoni*

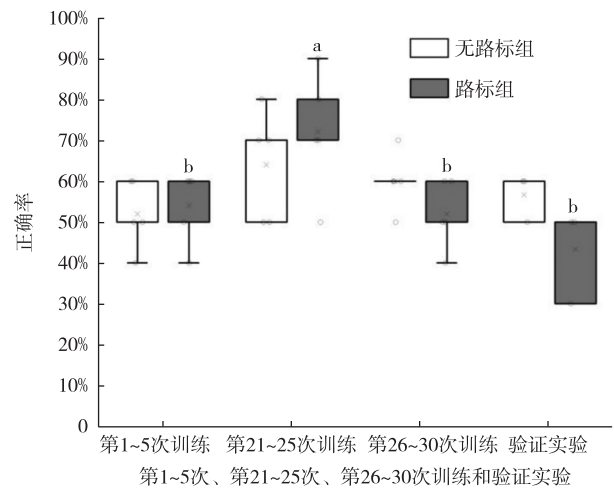
参数	路标处理	测定时间	路标处理×测定时间
正确率	$F = 0.639, p = 0.431$	$F = 5.157, p = 0.006$	$F = 1.771, p = 0.176$
到达正确觅食区域经历时长	$F = 3.951, p = 0.048$	$F = 11.056, p < 0.001$	$F = 0.812, p = 0.488$

图 3a 显示: 无路标组中训练次数与正确率间的相关性无统计学意义, 路标组中训练次数与正确率呈统计学意义上的正相关($p < 0.05$)。图 3b 显示: 在路标组中, 第 21~25 次训练的正确率高于第 1~5 次(第 1 周期)训练, 两者差异具有统计学意义($p < 0.05$); 在路标组的验证实验中, 路标位置调换后实验鱼的正确率低于第 21~25 次训练, 两者具有统计学意义上的差异($p < 0.05$); 在路标组中, 第 26~30 次(第 6 周期)训练的正确率低于第

21~25 次训练,两者差异具有统计学意义($p < 0.05$)。



a 正确率与训练次数的关系



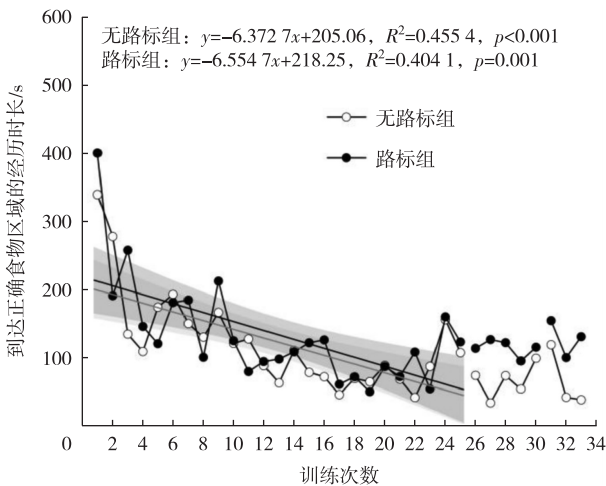
b 第 1、第 5 和第 6 周期训练及验证实验的正确率比较

注:图 a 中训练次数 31、32 和 33 分别代表验证实验 1、2 和 3,它们分别在第 25、27 和 29 次训练后进行;不同小写字母表示同一处理组在不同测定时间(即训练周期,本研究中 5 次训练为 1 个周期)下组间数据差异具有统计学意义($p < 0.05$);下同。

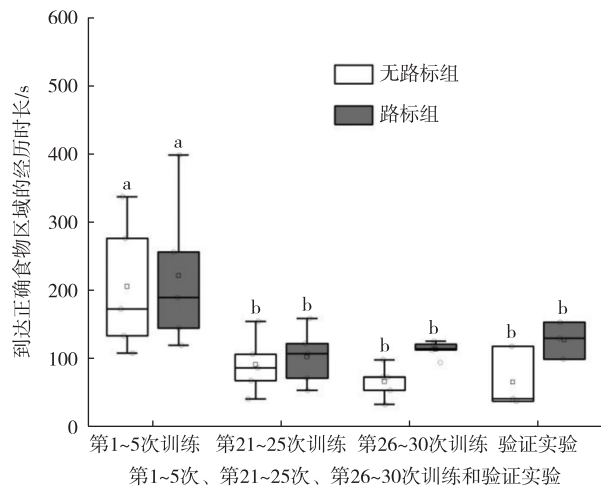
图 3 德玛森小岩鲷在空间学习训练过程中的正确率

Fig. 3 The percentage correct during spatial learning training in the *C. demasoni*

由图 4a 可知,在无路标组和路标组中训练次数与到达正确觅食区域经历时长均呈统计学意义上的负相关($p < 0.05$)。图 4b 显示:无路标组和路标组在第 21~25 次训练过程中到达正确觅食区域经历时长与第 1~5 次训练相比均具有统计学意义上的减少($p < 0.05$);第 26~30 次训练与第 21~25 次训练过程中到达正确觅食区域经历时长没有统计学意义上的差异;验证实验中无路标组和路标组到达正确觅食区域经历时长较第 1~5 次训练都具有统计学意义上的减少($p < 0.05$)。



a 到达正确觅食区域的经历时长与训练次数的关系



b 第 1、第 5 和第 6 周期训练及验证实验的到达正确觅食区域的经历时长比较

图 4 德玛森小岩鲷在空间学习训练过程中到达正确觅食区域经历时长

Fig. 4 The latency to reach the correct foraging area during spatial learning training in the *C. demasoni*

2.2 空间学习训练中运动特征的变化

由表 2 可知:觅食时间段和路标处理对实验鱼的个体游泳加速度和运动时间比均有统计学意义上影响($p < 0.05$);测定时间对实验鱼的个体游泳速度、个体游泳加速度和运动时间比均无统计学意义上的影响。

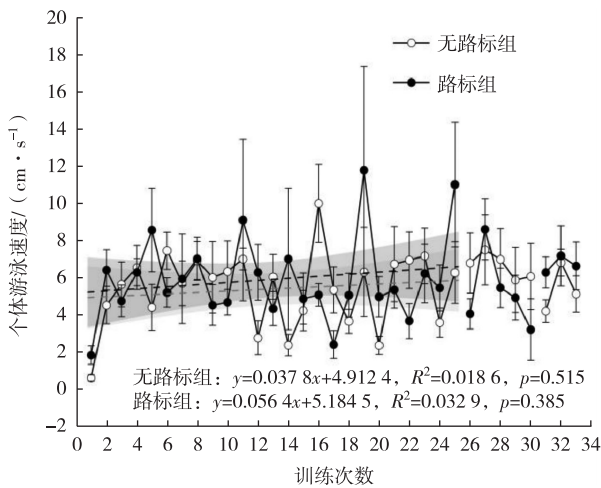
图 5a、b 显示,无路标组和路标组中训练次数与到达正确觅食区域前、后的个体游泳速度均无统计学意义上的相关关系。图 5c 则显示,无路标组和路标组到达正确觅食区域前、后的个体游泳速度也均无统计学意义上的

差异。

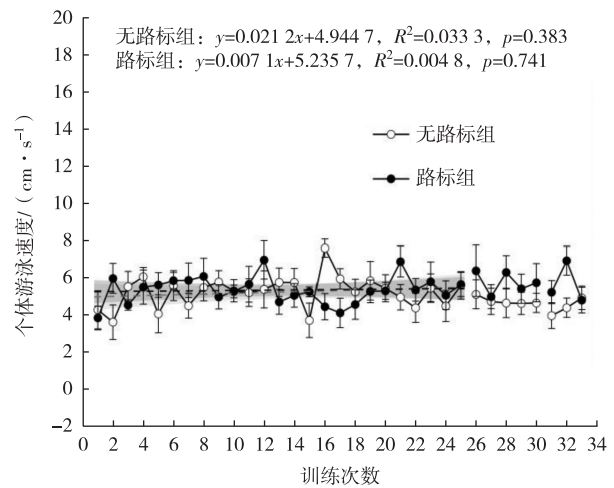
表 2 路标处理、测定时间和觅食时间段对德玛森小岩鲷个体游泳速度、个体游泳加速度和运动时间比影响的三因素方差分析结果

Tab. 2 Results of a three-way ANOVA on the effects of landmark treatment, measurement time, and foraging time period on individual swimming speed, individual swimming acceleration, and percent spent time on moving in the *C. demasoni*

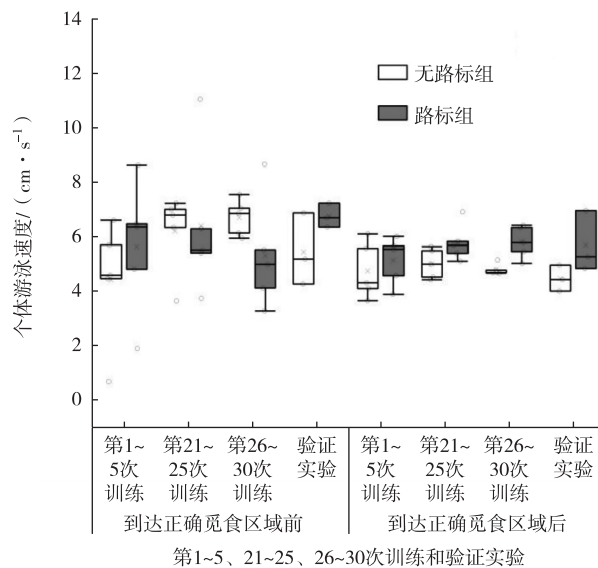
参数	觅食时间段	路标处理	测定时间	觅食时间段×路标处理	觅食时间段×测定时间	路标处理×测定时间	觅食时间段×路标处理×测定时间
个体游泳速度	$F=2.947$, $p=0.087$	$F=2.811$, $p=0.094$	$F=1.200$, $p=0.309$	$F=0.809$, $p=0.369$	$F=0.426$, $p=0.734$	$F=1.004$, $p=0.391$	$F=1.350$, $p=0.257$
个体游泳加速度	$F=5.184$, $p=0.023$	$F=13.407$, $p<0.001$	$F=2.260$, $p=0.081$	$F=0.585$, $p=0.445$	$F=0.964$, $p=0.410$	$F=0.269$, $p=0.848$	$F=0.078$, $p=0.972$
运动时间比	$F=4.883$, $p=0.028$	$F=4.250$, $p=0.040$	$F=1.972$, $p=0.117$	$F=0.415$, $p=0.520$	$F=0.451$, $p=0.717$	$F=0.580$, $p=0.628$	$F=0.137$, $p=0.928$



a 到达正确觅食区域前个体游泳速度与训练次数的关系



b 到达正确觅食区域后个体游泳速度与训练次数的关系

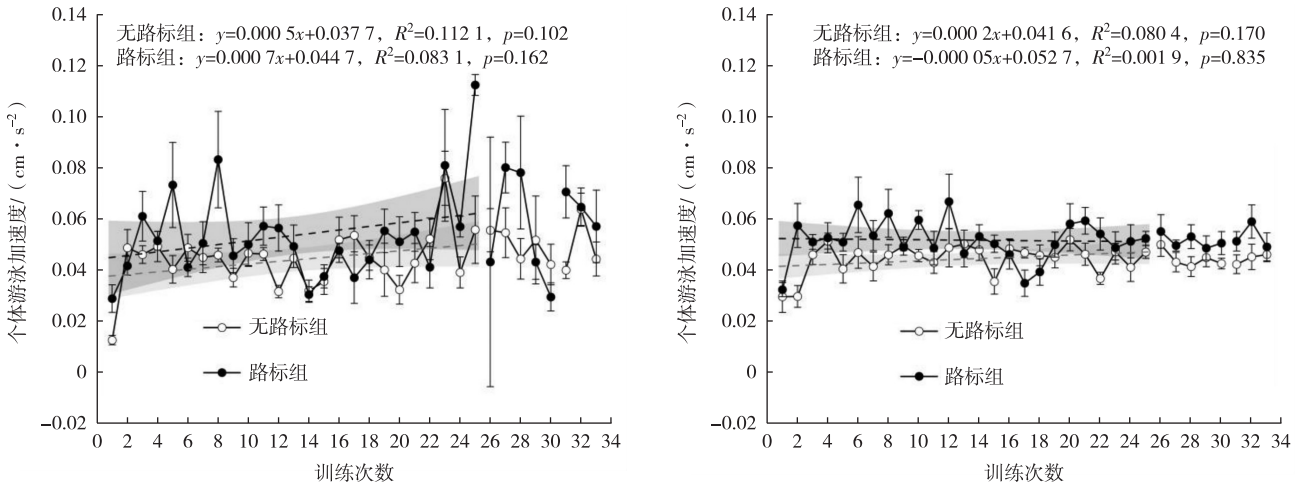


c 到达正确觅食区域前后第 1、第 5 和第 6 周期训练及验证实验的个体游泳速度比较

图 5 德玛森小岩鲷在空间学习训练过程中到达正确觅食区域前、后的个体游泳速度

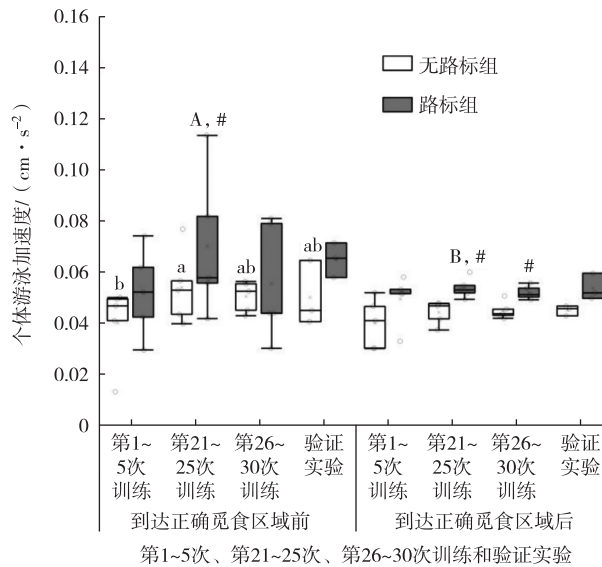
Fig. 5 The individual swimming speeds before and after reach the correct foraging area during spatial learning training in the *C. demasoni*

图 6a、b 显示,无路标组和路标组中训练次数与到达正确觅食区域前、后的个体游泳加速度均没有统计学意义上的相关关系。图 6c 则显示:路标组在第 21~25 次训练中到达正确觅食区域前的个体游泳加速度要高于到达正确觅食区域后的个体游泳加速度,两者差异具有统计学意义($p < 0.05$);无路标组在第 21~25 次训练过程中到达正确觅食区域前的个体游泳加速度比第 1~5 次训练更大,两者差异具有统计学意义($p < 0.05$)。



a 到达正确觅食区域前个体游泳加速度与训练次数的关系

b 到达正确觅食区域后个体游泳加速度与训练次数的关系



c 到达正确觅食区域前后第 1、第 5 和第 6 周期训练及验证实验的个体游泳加速度比较

注:不同大写字母表示在同一处理组在同一测定时间下到达正确觅食区域前、后(即不同觅食时间段)具有统计学意义上的差异($p < 0.05$),“#”表示在同一测定时间和同一觅食时间段下不同处理组之间存在统计学意义上的差异($p < 0.05$),下同。

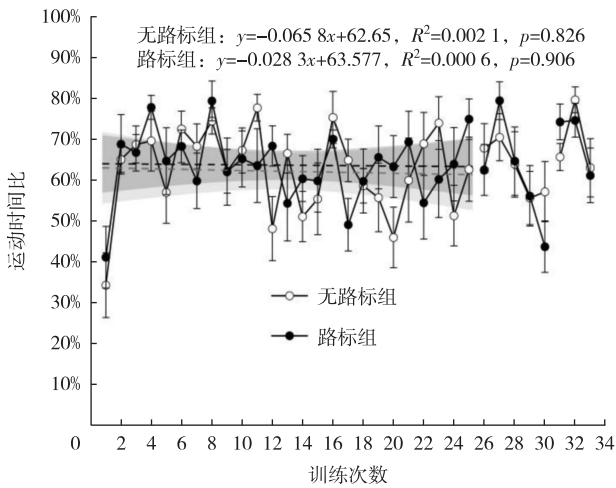
图 6 德玛森小岩鲷在空间学习训练过程中到达正确觅食区域前、后的个体游泳加速度

Fig. 6 The individual swimming acceleration before and after reach the correct foraging area during spatial learning training in the *C. demasoni*

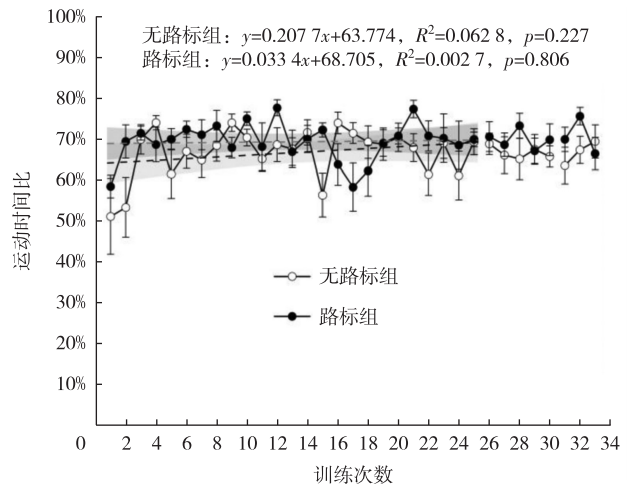
图 7a、b 显示,无路标组和路标组中训练次数与到达正确觅食区域前、后的运动时间比均没有统计学意义上的相关关系。而图 7c 显示,路标组在第 21~25 次训练中到达正确觅食区域前的运动时间比低于到达正确觅食区域后的运动时间比,两者差异具有统计学意义($p < 0.05$)。

2.3 空间学习能力与脑体比的关联性

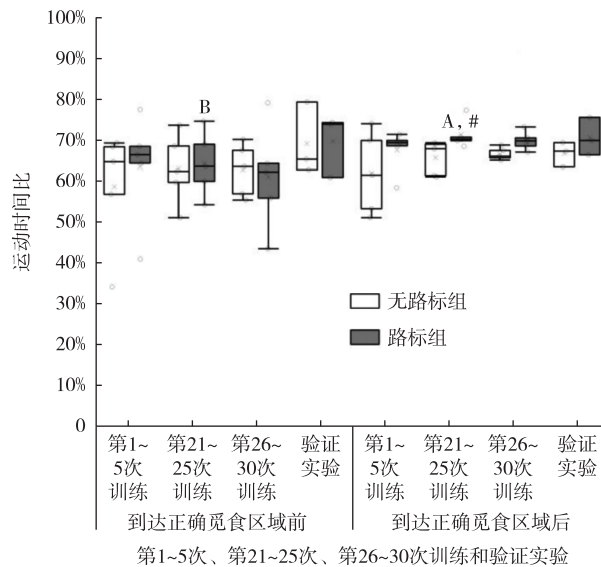
图 8a、b 显示,无路标组和路标组的脑体比与正确率或第 21~25 次到达正确觅食区域经历时长之间均无统计学意义上的相关关系。



a 到达正确觅食区域前运动时间比与训练次数的关系



b 到达正确觅食区域后运动时间比与训练次数的关系



c 到达正确觅食区域前后第 1、第 5 和第 6 周期训练及验证实验的运动时间比比较

图 7 德玛森小岩鲷在空间学习训练过程中到达争取觅食区域前、后的运动时间比

Fig. 7 The percent spent time on moving before and after reach the correct foraging areas during spatial learning training in the *C. demasoni*

3 讨论

3.1 德玛森小岩鲷的空间学习表现

过去的研究表明:鱼类具有空间认知能力,并可以采用不同的空间策略;这些策略与哺乳动物和鸟类所采用的策略非常相似^[13,32-33]。这些空间策略通常分为 2 种:一种是左右转向策略,该策略以体轴为中心;另一种则是感觉提示线索策略^[8-9]。一些鱼类被证明能够选择性地使用这 2 种策略^[13]。在有路标情况下,鱼类相较于在无路标情况下具有更好更快的学习能力,例如锦鲤(*Carassius auratus*)、高体鳊鲃(*Rhodeus ocellatus*)、特立尼达孔雀鱼(*Poecilia reticulata*)和斑马鱼(*Danio rerio*)在路标存在情况下表现出学习能力^[6,34-36],能将路标与食物建立联系,且在调换或去除路标后正确率均出现了下降,而空间学习训练能加强觅食效率^[34]。在本研究中,随着空间学习训练次数的增加,路标组德玛森小岩鲷的正确率明显提高,而无路标组并没有表现出这种趋势,说明路标组实验鱼建立了可视觉线索与食物之间的关联,表明该鱼种具有学习能力。在第 26~30 次的训练中,路标组的正确率相比第 21~25 次的正确率有明显下降,这是因为第 6 个训练周期中有验证实验加入,在路标被调换位置的情况下,德玛森小岩鲷的学习表现受到了影响。这种正确率下降的现象在验证实验中更加明显,可能是由于

在第 25 次以后的训练中,路标组的实验鱼已经建立了路标与食物的联系,它们可能在后续训练和验证中的第 1 选择是利用路标导航,然而在验证实验中这会让实验鱼到达错误觅食区域;在多次的尝试后,实验鱼可能出现认知偏差或选择其他的策略进行探索。无路标组在第 25 次之后的训练及验证试验中,正确率变化不明显,可能是由于无路标存在情况下,实验鱼仅根据嗅觉进行食物探索,而在取消食物奖励之后,无路标组实验鱼失去嗅觉线索,在迷宫中选择寻找其他线索。此外,随着训练次数的增加,无路标组和路标组实验鱼到达正确觅食区域经历时长都明显减少。上述结果表明德玛森小岩鲷具有良好的空间学习能力,路标的存在提高了它的觅食效果,这与上述其他鱼类的空间学习研究的结论一致。

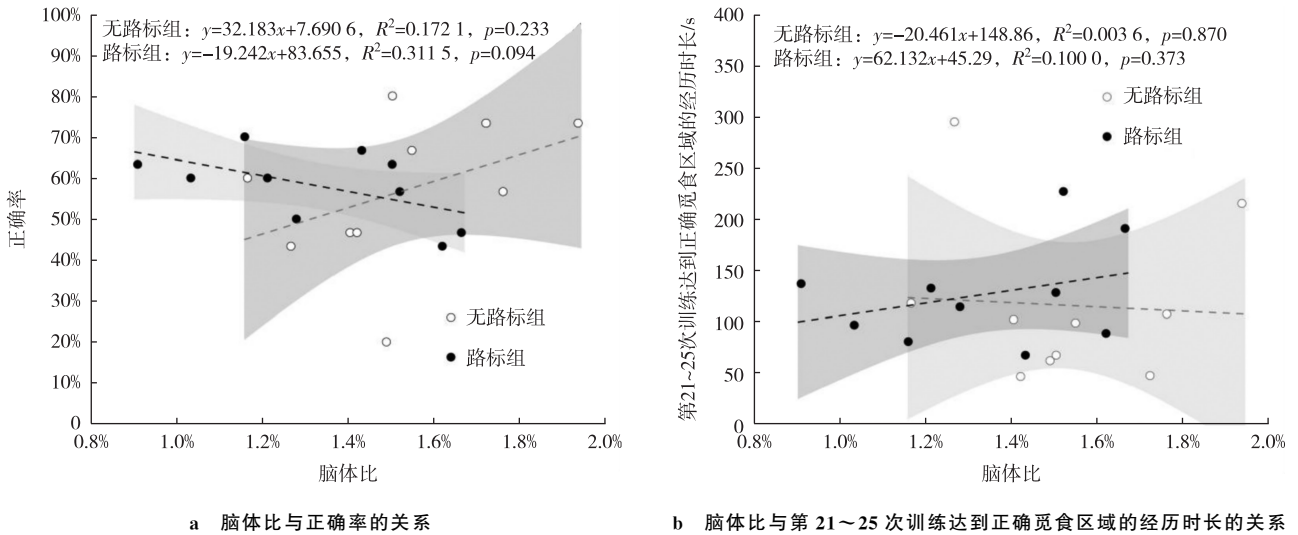


图 8 德玛森小岩鲷空间学习训练过程中脑体比与正确率及与第 21~25 次训练到达正确觅食区域经历时长的关系

Fig. 8 Relationships between brain-to-body ratio and percentage correct during spatial learning training and latency to reach the correct foraging area for the 21st~25th trials in the *C. Demasoni*

3.2 德玛森小岩鲷在空间学习训练过程的运动特征变化

在鱼类空间学习的相关研究中,多采用正确率来衡量空间学习能力的强弱,对鱼类在空间学习训练过程中的运动特征如速度、加速度等参数方面却少有关注。有研究表明,锦鲤在进行空间学习训练后,在觅食正确率提高的同时,游泳速度也有所增加,且存在运动加速度即鱼在觅食过程中的速度和运动时间比都增加的现象,这更具体地说明了锦鲤的空间学习训练的效果^[34]。在本研究中,无路标组和路标组德玛森小岩鲷到达正确觅食区域前、后的游泳速度没有明显变化,但是在到达正确觅食区域前德玛森小岩鲷的个体游泳速度存在一定程度的波动,而到达正确觅食区域后的个体游泳速度的波动程度较小。这种现象也存在于个体游泳加速度和运动时间比方面。上述结果说明德玛森小岩鲷在空间学习过程中的运动特征可能有一定程度的改变,这种速度改变还可能涉及该鱼种在空间学习过程中的策略使用。在无路标存在的环境中,德玛森小岩鲷在空间学习训练后的个体游泳加速度明显增加,这说明了德玛森小岩鲷在无可视线索的环境中的运动频率会增加。并且在路标存在的情况下,在空间学习训练的后期,路标组的个体游泳加速度和运动时间比无路标组更高,表明路标存在时德玛森小岩鲷的速度变化频率更高。这可能与有在路标存在的环境下德玛森小岩鲷在探索和觅食期间还伴随着路标与食物间联系的建立有关。同时,在空间学习训练后期,在路标存在环境中,到达正确觅食区域后德玛森小岩鲷的个体游泳加速度明显降低,运动时间比明显增加。这可能是由于德玛森小岩鲷根据可视线索与食物之间的关联来加快觅食速度,在觅食完成后仍然以较快的速度进行环境探索。

在对锦鲤的研究中,锦鲤的游泳速度、游泳加速度和运动时间比等参数在经历了空间学习训练后,都呈现出指数性升高的现象^[34]。而本研究中,在有路标的情况下,德玛森小岩鲷空间学习训练后也存在游泳频率增加的现象。与对锦鲤的研究不同的是,本研究中德玛森小岩鲷的个体游泳速度不存在相应提高的现象。但相对于锦鲤而言,德玛森小岩鲷在到达正确觅食区域前、后的速度都更高,这可能是因为这 2 个物种的栖息环境资源结构和习性存在差异。锦鲤为鲤形目(Cypriniformes)鲤科(Cyprinidae)鱼类,喜好流水生境中下层,主要分布于野外溪流、河沟与稻田中,常以枝角类(Cladocera)、桡足类(Copepoda)、轮虫(Rotifera)、摇蚊(Chironomidae)幼虫

以及植物茎、叶、芽、果实、碎屑等为食,且在生存环境中面临的捕食压力较小^[34]。德玛森小岩鲷原产自非洲坦桑尼亚的马拉维湖,是一种小型淡水底栖的鲈形目慈鲷科鱼类,主要以底栖无脊椎动物和浮游生物为食;它的生境结构为食物丰富度高度异质的复杂栖息地,且所处环境存在较高的捕食压力^[37-38]。因此,德玛森小岩鲷面临的高捕食压力与所处的高度异质的资源环境可能驱动它进化出比锦鲤更快的探索速度。此外,在本研究中,德玛森小岩鲷的运动特征在路标调换后依然没有明显变化,说明它的运动特征与空间学习表现不同,并不会受到路标位置改变的影响。

3.3 德玛森小岩鲷空间学习能力与脑体比之间的关系

研究表明,鱼脑是异速生长的,其中各个部分的发育与环境条件有关^[39-42],并且无论是在个体发育尺度上还是在进化尺度上,大脑大小均随体型异速变化^[43-44]。体型的快速增长使个体在获得食物资源方面更具竞争力^[45],但可能会以牺牲认知投资为代价^[46]。硬骨鱼依赖于多种感官线索,可以使用各种空间策略进行导航,这些不同的空间策略基于不同的大脑机制。例如,视盖是硬骨鱼大脑中处理“自我中心”方向信息的关键中枢。它被视为一个更广泛大脑网络中的重要枢纽,负责指导个体在空间中产生基于自身坐标的动作。相比之下,其他大脑中枢,例如硬骨鱼的背外侧端脑大脑皮层,被认为与陆地脊椎动物的海马体同源,似乎对于基于类似地图的空间记忆的同轴导航至关重要^[47]。此外,脑的大小被认为与认知能力存在一定关系。有关脊椎动物脑容量进化的研究表明,神经组织的发育演化受到认知功能提升优势与代谢维持成本增加这两者的动态平衡调控^[48-50]。依据昂贵组织假说,脑部大小的种间差异本质上反映了神经系统功能强化带来的选择优势与高能耗组织维持所需能量分配之间的适应性权衡^[51]。研究表明,大脑大小是认知任务表现中的一个较为有用的指标^[52]。在雌性孔雀鱼关于脑的大小与空间认知能力关系的研究中,两者间具有统计学意义上的正相关关系($p < 0.05$),即空间认知能力更强的个体通常拥有更大的脑^[53]。不过在锦鲤的相关研究中,脑容量与空间学习能力呈现负相关^[34]。与上述研究不同的是,在本研究中,德玛森小岩鲷的脑体比与空间学习能力之间不存在统计学意义上的相关关系。上述研究结果说明了不同种类鱼类之间的学习能力存在差异。此外,脑的大小与认知能力间的正向关系通常在对哺乳类和鸟类的研究中得到验证;对于鱼类而言,空间学习能力与脑的大小的关联性结果不一致的原因可能是哺乳类和鸟类的脑相对于身体而言所占比例更大,而鱼类的脑相对于身体所占比例要小得多。本研究推测,脑的大小与空间学习之间的关系也有可能是脑中与学习有关的区域占全脑比例的大小来决定的,但需要在后续的研究中进行更为具体的考察。

综上所述,德玛森小岩鲷具有一定的空间学习能力,能够建立可视线索与食物奖励之间的联系。在空间学习过程中,路标的存在提升了德玛森小岩鲷的觅食正确率,获得食物所需时间明显缩短。在空间学习过程中德玛森小岩鲷的运动参数变化不明显,仅在到达正确觅食区域后的游泳频率增加。在德玛森小岩鲷空间学习训练过程中,脑体比与空间学习能力无明显的相关关系。在后续的相关研究中,还应注意这类群居鱼类具有较为复杂的社会背景,它们的认知能力可能受到其他因素如饲养条件和性别的影响,后续将进一步探究不同生态环境和性别对认知能力的影响,从而可以更深层次地揭示鱼类的认知能力。

参考文献:

- [1] DILL L M. Adaptive flexibility in the foraging behavior of fishes[J]. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 1983, 40(4): 398-408.
- [2] ODLING-SMEE L C, BOUGHMAN J W, BRAITHWAITE V A. Sympatric species of threespine stickleback differ in their performance in a spatial learning task[J]. Behavioral Ecology and Sociobiology, 2008, 62(12): 1935-1945.
- [3] SCHENK F, MORRIS R G M. Dissociation between components of spatial memory in rats after recovery from the effects of retrohippocampal lesions[J]. Experimental Brain Research, 1985, 58(1): 11-28.
- [4] PRAVOSUDOV V V, CLAYTON N S. A test of the adaptive specialization hypothesis: population differences in caching, memory, and the hippocampus in black-capped chickadees (*Parus atricapilla*) [J]. Behavioral Neuroscience, 2002, 116(4): 515-522.
- [5] JONES C M, BRAITHWAITE V A, HEALY S D. The evolution of sex differences in spatial ability [J]. Behavioral Neuroscience, 2003, 117(3): 403-411.
- [6] 朱玉蓉. 几种淡水鱼类空间学习与记忆的研究[D]. 武汉: 中国科学院水生生物研究所, 2007.
ZHU Y R. Studies on spatial learning and memory of some freshwater fishes[D]. Wuhan: Institute of Hydrobiology, Chinese

- Academy of Sciences,2007.
- [7] WOLBERS T,HEGARTY M. What determines our navigational abilities?[J]. Trends in Cognitive Sciences,2010,14(3):138-146.
- [8] TIERNEY A J,ANDREWS K. Spatial behavior in male and female crayfish (*Orconectes rusticus*): learning strategies and memory duration[J]. Animal Cognition,2013,16(1):23-34.
- [9] MENZEL R,DE MARCO R J,GREGGERS U. Spatial memory, navigation and dance behaviour in *Apis mellifera*[J]. Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology,2006,192(9):889-903.
- [10] LONG J X,FU S J. Spatial learning of individual cichlid fish and its effect on group decision making[J]. Animals,2022,12(10):1318.
- [11] SISON M,GERLAI R. Associative learning in zebrafish (*Danio rerio*) in the plus maze[J]. Behavioural Brain Research,2010,207(1):99-104.
- [12] PITTMAN J T,LOTT C S. Startle response memory and hippocampal changes in adult zebrafish pharmacologically-induced to exhibit anxiety/depression-like behaviors[J]. Physiology & Behavior,2014,123:174-179.
- [13] RODRIGUEZ F,DURAN E,VARGAS J P,et al. Performance of goldfish trained in allocentric and egocentric maze procedures suggests the presence of a cognitive mapping system in fishes[J]. Animal Learning & Behavior,1994,22(4):409-420.
- [14] HUGHES R,BLIGHT C. Two intertidal fish species use visual association learning to track the status of food patches in a radial maze[J]. Animal Behaviour,2000,59(3):613-621.
- [15] RODRÍGUEZ F,QUINTERO B,AMORES L,et al. Spatial cognition in teleost fish: strategies and mechanisms[J]. Animals,2021,11(8):2271.
- [16] NADEL L. Multiple memory systems: what and why, an update[M]//SCHACTER D L, TULVING E. Memory systems. Cambridge: The MIT Press,1994:39-63.
- [17] SHETTLEWORTH S J. Varieties of learning and memory in animals[J]. Journal of Experimental Psychology Animal Behavior Processes,1993,19(1):5-14.
- [18] BURNS J G,RODD F H. Hastiness, brain size and predation regime affect the performance of wild guppies in a spatial memory task[J]. Animal Behaviour,2008,76(3):911-922.
- [19] HOFMAN M A. Evolution of the human brain: when bigger is better[J]. Frontiers in Neuroanatomy,2014,8:15.
- [20] BROGLIO C,GÓMEZ A,DURÁN E, et al. Hallmarks of a common forebrain vertebrate plan: specialized pallial areas for spatial, temporal and emotional memory in actinopterygian fish[J]. Brain Research Bulletin,2005,66(4/5/6):277-281.
- [21] RODRÍGUEZ F,LÓPEZ J C,VARGAS J P, et al. Conservation of spatial memory function in the pallial forebrain of reptiles and ray-finned fishes[J]. The Journal of Neuroscience,2002,22(7):2894-2903.
- [22] BROGLIO C,RODRÍGUEZ F,SALAS C. Spatial cognition and its neural basis in teleost fishes[J]. Fish and Fisheries,2003,4(3):247-255.
- [23] KOTRSCHAL K,VAN STAADEN M J,HUBER R. Fish brains: evolution and environmental relationships[J]. Reviews in Fish Biology and Fisheries,1998,8(4):373-408.
- [24] POLLEN A A,DOBBERFUHL A P,SCACE J, et al. Environmental complexity and social organization sculpt the brain in Lake Tanganyikan cichlid fish[J]. Brain, Behavior and Evolution,2007,70(1):21-39.
- [25] MONTGOMERY S H. Encephalization[M]//FUENTES A. The international encyclopedia of primatology. New York: John Wiley & Sons, Ltd,2017:1-2.
- [26] LINDSTEDT E R,HAMILTON I M. Variation in social information use: the influences of information reliability and mass on decision making in a group-living fish *Gambusia affinis*[J]. Journal of Fish Biology,2013,82(6):2095-2103.
- [27] COUZIN I D. Collective cognition in animal groups[J]. Trends in Cognitive Sciences,2009,13(1):36-43.
- [28] BIRCK T,MESSAGE H J,BAUMGARTNER G, et al. Foraging behavior interactions between the invasive Nile tilapia (*Cichliformes: Cichlidae*) and three large native predators[J]. Neotropical Ichthyology,2019,17(3):e180116.
- [29] 龙家兴,付世建. 鱼群大小对慈鲷幼鱼集群行为动态的影响[J]. 重庆师范大学学报(自然科学版),2022,39(3):21-25.
LONG J X,FU S J. Effect of group size on fission-fusion dynamics of a cichlid juvenile[J]. Journal of Chongqing Normal University (Natural Science),2022,39(3):21-25.
- [30] 赵浩翔,龚文奥,夏继刚,等. 养殖环境颜色和光照强度对慈鲷个性行为的影响[J]. 水生生物学报,2025,49(3):155-163.
ZHAO H X,GONG W A,XIA J G, et al. Color and illumination intensity in aquaculture environment on personality behavior of cichlids[J]. Acta Hydrobiologica Sinica,2025,49(3):155-163.

- [31] JONES N A R, CORTESE D, MUNSON A, et al. Maze design; size and number of choices impact fish performance in cognitive assays[J]. *Journal of Fish Biology*, 2023, 103(5): 974-984.
- [32] DODSON J J. The nature and role of learning in the orientation and migratory behavior of fishes[J]. *Environmental Biology of Fishes*, 1988, 23(3): 161-182.
- [33] WARBURTON K. The use of local landmarks by foraging goldfish[J]. *Animal Behaviour*, 1990, 40(3): 500-505.
- [34] 李武新. 锦鲤空间学习能力与其个性和能量代谢及脑容量的关联[D]. 重庆: 重庆师范大学, 2023.
LI W X. Relationship between spatial learning ability, personality, energy metabolism and brain size of crucian carp (*Carassius auratus*) [D]. Chongqing: Chongqing Normal University, 2023.
- [35] 朱玉蓉, 刘焕章. 路标影响高体鲫的空间学习与记忆[J]. *华中农业大学学报*, 2015, 34(1): 91-95.
ZHU Y R, LIU H Z. Influence of landmark in spatial learning and memory in *Rhodeus ocellatus* [J]. *Journal of Huazhong Agricultural University*, 2015, 34(1): 91-95.
- [36] KNIEL N, GUENTHER A, GODIN J J. Individual personality does not predict learning performance in a foraging context in female guppies, *Poecilia reticulata* [J]. *Animal Behaviour*, 2020, 167: 3-12.
- [37] KONINGS A F. *Pseudotropheus demasoni* sp nov: a sexually monomorphic cichlid from the Tanzanian coast of Lake Malawi [J]. *The Cichlids Yearbook*, 1994, 4: 24-27.
- [38] LI S, KONINGS A F, STAUFFER J R Jr. A Revision of the *Pseudotropheus elongatus* species group (Teleostei: Cichlidae) with description of a new genus and seven new species [J]. *Zootaxa*, 2016, 4168(2): 353-381.
- [39] GONDA A, HERCZEG G, MERILÄ J. Population variation in brain size of nine-spined sticklebacks (*Pungitius pungitius*)—local adaptation or environmentally induced variation? [J]. *BMC Evolutionary Biology*, 2011, 11(1): 75.
- [40] KIHSLINGER R L, LEMA S C, NEVITT G A. Environmental rearing conditions produce forebrain differences in wild Chinook salmon *Oncorhynchus tshawytscha* [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 2006, 145(2): 145-151.
- [41] VON KROGH K, SØRENSEN C, NILSSON G E, et al. Forebrain cell proliferation, behavior, and physiology of zebrafish, *Danio rerio*, kept in enriched or barren environments [J]. *Physiology & Behavior*, 2010, 101(1): 32-39.
- [42] GONDA A, VÄLIMÄKI K, HERCZEG G, et al. Brain development and predation: plastic responses depend on evolutionary history [J]. *Biology Letters*, 2012, 8(2): 249-252.
- [43] HARVEY P H, BENNETT P M. Evolutionary biology. Brain size, energetics, ecology and life history patterns [J]. *Nature*, 1983, 306(5941): 314-315.
- [44] MARTIN R D, HARVEY P H. Brain size allometry ontogeny and phylogeny [M] // JUNGERS W L. Size and scaling in primate biology. New York: Plenum, 1985: 147-173.
- [45] DOYLE R W, TALBOT A J. Artificial selection on growth and correlated selection on competitive behaviour in fish [J]. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1986, 43(5): 1059-1064.
- [46] TSUBOI M, HUSBY A, KOTRSCHAL A, et al. Comparative support for the expensive tissue hypothesis: big brains are correlated with smaller gut and greater parental investment in Lake Tanganyika cichlids [J]. *Evolution*, 2015, 69(1): 190-200.
- [47] DURÁN E, OCAÑA F M, BROGLIO C, et al. Lateral but not medial telencephalic pallium ablation impairs the use of goldfish spatial allocentric strategies in a “hole-board” task [J]. *Behavioural Brain Research*, 2010, 214(2): 480-487.
- [48] CORRAL-LÓPEZ A, GARATE-OLAIZOLA M, BUECHEL S D, et al. On the role of body size, brain size, and eye size in visual acuity [J]. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2017, 71(12): 179.
- [49] STREET S E, NAVARRETE A F, READER S M, et al. Coevolution of cultural intelligence, extended life history, sociality, and brain size in Primates [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2017, 114(30): 7908-7914.
- [50] SAMUK K, XUE J, RENNISON D J. Exposure to predators does not lead to the evolution of larger brains in experimental populations of three spine stickleback [J]. *Evolution*, 2018, 72(4): 916-929.
- [51] AIELLO L C, WHEELER P. The expensive-tissue hypothesis: the brain and the digestive system in human and primate evolution [J]. *Current Anthropology*, 1995, 36(2): 199-221.
- [52] READER S M, HAGER Y, LALAND K N. The evolution of primate general and cultural intelligence [J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences*, 2011, 366(1567): 1017-1027.
- [53] KOTRSCHAL A, LIEVENS E J P, DAHLBOM J, et al. Artificial selection on relative brain size reveals a positive genetic correlation between brain size and proactive personality in the guppy [J]. *Evolution*, 2014, 68(4): 1139-1149.

Animal Sciences

The Effect of Landmark on the Spatial Learning Ability of *Chindongo demasoni*

WEI Qingyin, LI Wuxin, FU Shijian

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

Abstract: To investigate the effect of landmark treatment on the spatial learning ability of *Chindongo demasoni*, twenty juvenile *C. demasoni* with similar body size and good health condition were used as experimental subjects and equally divided into no landmark and landmark treatment. Green artificial aquatic plants served as visual cues in a specialized T-maze during spatial learning training. Each fish received five trials per day, constituting one training cycle. After six consecutive cycles, food rewards were removed for the no landmark treatment, while the landmark was repositioned to the entrance of the incorrect foraging arm for the landmark treatment. The results showed that: 1) in the presence of landmark, with the increase of the number of training sessions, the percentage correct of *C. demasoni* increased significantly, and the latency to reach the correct foraging area decreased significantly; 2) the motor characteristics of *C. demasoni* in spatial learning training, such as individual swimming speed, did not change significantly before and after arriving at the correct foraging area. With an increase in training sessions, the individual swimming acceleration of the no landmark treatment before arrival significantly increased; in the presence of the landmark, the individual swimming acceleration of the fish significantly decreased after arriving at the correct foraging area, while the percent time spent on moving increased significantly after reaching the correct foraging area. 3) No statistically significant correlation was found between the brain-to-body ratio of the experimental fish and either the percentage correct in spatial learning training or the latency to reach the correct foraging area during the 21st to 25th training sessions. The results of the study suggest that the *C. demasoni* possesses spatial learning ability by associating visual cues with food rewards. The presence of landmark during spatial learning enhances the foraging efficiency of the *C. demasoni*. The changes in locomotor parameters of *C. demasoni* during spatial learning were not significant, and the swimming frequency increased only after they reached the correct foraging area. In addition, there was no correlation between the brain-to-body ratio and spatial learning ability in the *C. demasoni*.

Keywords: spatial cognition; visual cues; spatial learning training; motor character changes; brain-to-body ratio

(责任编辑 方 兴)