

中华鲢空间认知能力的性别差异

朱玉蓉¹ 刘焕章²

1. 华中农业大学水产学院/农业动物遗传育种与繁育教育部重点实验室/
农业部淡水生物繁育重点实验室, 武汉 430070; 2. 中国科学院水生生物研究所, 武汉 430072

摘要 选择16尾中华鲢作为研究对象,对鲢鱼类两性间空间认知能力的差异进行研究。试验使用T型迷宫装置,比较经过训练的雌鱼个体进入目标位置所需的消耗时间、方向选择的正确率以及达到学习标准所需的训练次数。数据显示,雌性个体组训练前后的消耗时间变化及方向选择的正确率均大于雄性个体组,而达到学习标准所需的训练次数少于雄性组。试验结果表明处于生殖季节的中华鲢,在经过训练后,都能够完成特定的空间认知任务,但两性间在空间认知能力上存在明显差异,生殖期的雌鱼相对雄鱼具有更好的空间学习能力。

关键词 中华鲢; 行为学; 空间认知能力; 性别差异; T型迷宫装置

中图分类号 Q 95 **文献标识码** A **文章编号** 1000-2421(2016)04-0082-05

动物的空间认知能力在其生命活动中发挥着非常重要的作用,不论是寻找食物、躲避敌害还是群体迁徙,都需要依赖动物自身良好的方向感。在长期的演化过程中,两性之间发展出了不同的空间认知能力^[1-3]。包括人类在内的大多数哺乳动物中,雄性在涉及到解决空间问题的活动中,都表现的比雌性个体更优秀^[4-5]。哺乳动物的雄性空间认知能力优于雌性这一观点甚至得到了生理学方面相关研究的数据支持。神经及内分泌研究表明,动物神经中枢的海马体帮助其处理外界的空间信息,在雄性表现出比雌性更好空间认知能力的小鼠群体中,雄性个体具有更大的海马体^[6-7]。对非哺乳类在空间学习和认知方面的研究虽然没有前者多,但已有的资料显示,非哺乳类动物的两性之间空间学习能力的差异情况与哺乳类类似^[8-10]。值得注意的是,在很多行为学实验中,科学家也发现了一些不同的情况,有些动物的两性在空间活动中并未表现出明显的认知能力方面的差异,而有一些动物的雌性在空间认知活动中比雄性个体表现更好^[11]。

行为学家们对动物认知能力的性别二态性的不同表现及成因进行了探讨,他们认为,雌性和雄性因为其在群体中发挥的作用不同、在某些特定的生命活动中扮演的角色不同而各自承受着不同的进化压

力。外界环境和进化压力的共同作用,导致了雌性和雄性之间空间学习和记忆能力的差异^[12]。行为学家提出了大量相关的假说来解释这些因素如何促使差异形成,其中最具代表性,并获得大量试验数据支持的有“range size hypothesis”假说^[13-15],该假说认为两性间之所以存在认知能力上的差异,是因为两者在履行生命活动的过程中,活动范围是不同的,通过对动物两性活动范围差异的分析,就能找到导致两性空间认知能力差异的根本原因。

鲢是一种具有特殊繁殖行为的小型淡水鱼类,它们在河蚌中产卵、受精及孵化。处于繁殖状态的雄性鲢鱼会与其他雄性个体争夺领域资源,获胜的雄鱼独占自己领域内的河蚌,并且吸引产卵管足够延长、处于排卵期的雌鱼到其守卫的河蚌中产卵。性成熟的雌性鲢鱼在产卵前,会对雄鱼及其提供的河蚌质量进行严格的考察,而后确定是否在该河蚌中产卵。由此可见,在生殖季节,雄性鲢鱼类主要在自身领域范围内活动,而雌性则会在多个雄鱼领域间活动,以寻找最合适的产卵点,雌性的活动范围在生殖季节大于雄性。根据“range size hypothesis”假说,处于生殖期的雌性鲢鱼的空间认知能力与雄性鲢鱼之间有可能也存在明显差异。本文拟以鲢鱼类中的中华鲢(*Rhodeus sinensis*)为

收稿日期: 2015-11-05

基金项目: 国家自然科学基金项目(31101647)

朱玉蓉, 讲师. 研究方向: 鱼类行为学. E-mail: zhuyr@mail.hzau.edu.cn

通信作者: 刘焕章, 研究员. 研究方向: 鱼类进化生物学、鱼类生态学、鱼类保护生物学. E-mail: hzliu@ihb.ac.cn

对象,研究处于生殖季节的雄性鲮和雌性鲮,其空间认知能力是否受到性别差异的影响,并探讨产生该差异的原因,为验证“range size hypothesis”假说提供一定的试验数据。

1 材料与方法

1.1 试验鱼的采集与饲养

随机选择16尾中华鲮作为试验对象(雌雄各8尾)。候选的鲮鱼类群体采集自武汉郊区的鲁湖,使用大型透明的玻璃鱼缸饲养于实验室。鱼缸中配置足够充氧泵并能进行温度控制,保证试验鱼生活水体中溶氧充足,维持水温在27℃。饲养期间,提供冻红虫作为试验鱼的食物,并通过人工控制光照时间为12:12。选择进行试验的鲮鱼类均处于繁殖期(雄性鲮具有明显的婚姻色,雌性具有明显延长的产卵管)。

1.2 试验装置

试验使用“十”字形实验缸,通过在不同部位设置可移除的活动挡板,在试验进行中可将实验缸隔离成“T”形迷宫,所有试验均在“T”形迷宫中进行^[16]。

1.3 试验过程

试验分为预备试验和正式试验2个阶段。

1)预备试验。在正式试验前,将试验鱼放入隔离成“T”型的实验缸,进行预备试验,以便试验鱼适应试验环境。此阶段中实验缸两臂的隔门升起,门内各放置一个培养皿,皿内装有足够冻红虫,试验鱼可自由取食。将试验鱼随机平分为2组,每组共完成3次预备试验。试验分3d进行,每组每天进行1次,每次持续2h。试验鱼只有在实验缸才能获得食物。3d预备试验完成后,将16尾试验鱼分别编号,并用小鱼缸单独饲养。正式试验在预备试验结束并断食3d后开始。

2)正式试验。正式试验连续进行8d,训练试验鱼学会选择固定的向左或向右转向,进入迷宫臂的末端以获得食物报偿。试验鱼每天进行3次训练,共计24次。试验开始时,每尾试验鱼被单独放入隔离的起始格,适应5min后,起始格的挡板升起,试验鱼可自由游出,并可选择任一臂进入。在“T”型迷宫的两臂末端各放置有一个培养皿,其中一个放置有冻红虫,如果试验鱼选择进入有食物端的臂,则可自由取食冻红虫,并在5min后,放下该臂隔门,将试验鱼隔离在内,并通过调整“十”字缸活动门,使

该末端成为下一轮训练的起始格(其左右两臂与该起始格形成新的T型迷宫,这样可减少了对试验鱼的操作,降低其应激行为对试验结果的影响)。若试验鱼未能选择有食物的迷宫末端,或者在10min内没有选择进入任一臂末端,我们会用小型渔网驱赶其进入无食物端并放下隔板,将末端封闭,作为下一轮训练的起始格。为了防止可能存在的方向偏好,一半试验鱼受训进入左臂末端可获得食物,一半试验鱼受训进入右臂末端可获得食物。每天3轮训练完成之后,试验鱼仍被运回原来的小型鱼缸。在正式试验阶段,试验鱼只有在训练过程中选择正确的末端才能获得食物。

1.4 试验数据的采集

雄性个体组和雌性个体组分别有1尾试验鱼在试验过程中因染病而未能采集到完整数据,我们只采集到雌雄各7尾共计14尾对象的完整试验数据,所有结果由这14组数据分析得到。正式试验中记录试验鱼离开起始格至进入食物臂末端所花费的时间(以鱼鳍末端穿过洞口作为离开及进入的标准),记为消耗时间;记录试验鱼第一次选择的方向,并统计选择正确方向的次数,记为正确率。为了确定试验鱼经过训练是否能够完成指定的空间认知任务,制定了以下学习标准:在连续的10次试验中,如果试验鱼有6次都能够正确选择放置食物的方向,则认为其获得了稳定记忆。已经获得稳定记忆的个体继续参与训练直到完成24轮试验。

1.5 试验数据的统计分析

对受控选择左右2个不同方向的个体的试验数据进行分析,对两者每次训练的均值进行配对 t 检验,结果显示两者间不存在显著差异($P>0.05$),可将数据合并分析。

使用SPSS19.0软件对所有采集到的试验数据进行统计分析。训练前后的时间及正确率比较采用 t 检验。消耗时间受性别影响的比较采用协方差分析。

2 结果与分析

2.1 试验过程中消耗时间变化

表1显示了雄性组及雌性组的所有个体前3次训练消耗时间均值与最后3次的消耗时间均值,并对训练前后的试验鱼到达其目标位置所消耗的时间均值进行了比较。结果表明雌雄两性消耗时间在训练后均表现出显著下降。2组试验鱼前3次训练的

平均消耗时间无显著差异($P=0.292$),训练后表现出显著差异($P=0.005$)。对两性个体训练前后的消耗时间进行协方差分析,采集的数据满足方差齐性,符合方差分析要求($P=0.217$)。协方差分析结果为 $F=0.109$ 、 $P=0.746$,表明训练前个体所需消

耗时间对训练后个体所需消耗时间无影响,训练后的试验鱼到达目标位置所需的消耗时间,其下降的显著性不受训练前个体差异的影响。对雌雄两组的时间变化进行比较, $F=10.415$ 、 $P=0.007$,表明性别差异对训练后个体的消耗时间有影响,雌性个体

表 1 雌雄组训练前后消耗时间

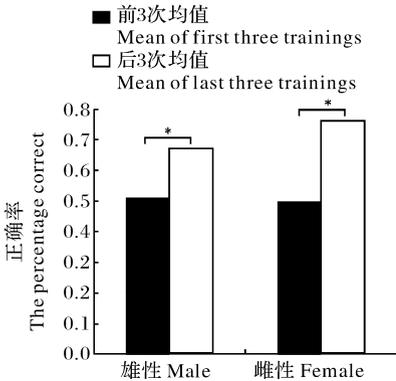
Table 1 The latency in male and female *R. sinensis*

组别 Group	样本数 Sample No.	前 3 次消耗时间/s Mean latency of first three trainings(Mean±S.D.)	后 3 次消耗时间/s Mean latency of last three trainings(Mean±S.D.)	训练前后消耗时间比较 Compare mean latency	
				<i>t</i>	<i>P</i>
雄性组 Male	7	24.711±12.604	11.519±5.490	2.591	0.036
雌性组 Female	7	17.733±12.912	4.518±2.071	2.850	0.025

组训练前后的消耗时间变化大于雄性个体组。

2.2 试验过程中正确率变化

采集正式试验阶段每尾试验鱼方向选择的正确率数据,并选取前 3 次正确率均值与后 3 次正确率均值进行比较(图 1)。图 1 中显示,经过 24 轮训练后的鳊鱼,无论是雄性个体组还是雌性个体组,试验对象的正确率相对训练前都表现出显著增高的趋势(雄性组 $P=0.031$ 雌性组 $P=0.042$)。对经过 24 轮训练后的雌雄 2 组试验鱼的最终正确率进行比较,结果显示,两者间并未表现出显著差异($t=1.41$ 、 $P=0.357$),但是与消耗时间的变化相似,经过 24 轮训练后,雌性组的最终正确率高于雄性组。



* 表示差异显著 Asterisk indicates that the percentage correct was significant greater after trainings.

图 1 中华鳊鱼正确率比较

Fig.1 The percentage correct in *R. sinensis*

2.3 两性个体获得稳定记忆所需训练次数比较

本试验中采集到完整试验数据的 14 尾中华鳊鱼均在 24 轮训练中达到了制定的学习标准,其中雄性个体组达到学习标准所需的训练次数最少的为 13 次,最多的为 24 次,雌性个体组所需训练次数最少为 10 次,最多为 20 次。2 组试验鱼获得稳定记忆所需训练次数均值比较见图 2,对 2 组试验对象

的达标次数均值进行比较的结果为 $t=1.806$ 、 $P=0.096$,虽然两者间未表现出显著差异,但是雄性组均值约为 19 次,雌性组均值约为 14 次,雌性个体组达标所需平均训练次数少于雄性个体组。

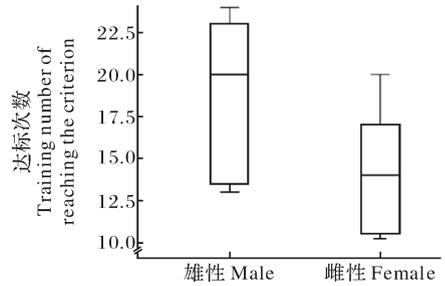


图 2 中华鳊鱼达标次数比较

Fig.2 The number of training trials to reach the criterion in *R. sinensis*

3 讨论

3.1 中华鳊鱼在空间认知任务中的表现

行为学研究认为,动物的学习过程必然也是一个消耗的过程。因为学习过程中的错误而付出的代价、信息处理过程中的能量消耗及由于学习而增大的生殖投资等,都属于学习消耗。为了控制学习“成本”,动物学习能力的进化会受到一定的制约,从而将由于学习而产生的消耗控制在一定范围之内,动物的空间认知能力也是如此^[17-18]。例如,在有路标存在的环境中,生活在静水中的三刺鱼表现出比生活在流水中的同种个体更好的空间认知能力^[19]。这是因为通过可见标记物进行空间记忆的时候,后者的生活环境会使其在记忆过程中产生更大消耗,当这种消耗超过了由于方向选择错误而增加的“成本”时,动物的这一学习能力就会在进化过程中被制约。除了生活环境会影响动物的空间认知能力外,动物的生理周期也会对动物的空间认知能力产生影

响。某些动物的雌性个体的空间认知能力会随着体内激素水平的不同产生周期性变化,它们在生殖期的空间认知能力会显著降低,这可能与其在生殖季节为了躲避被捕食危险而降低的活动性相关^[1]。本研究对处于生殖期的中华鲮的空间认知能力进行了试验。通过比较训练前后两性个体到达目标位置的消耗时间可以看出,经过24轮训练后,无论是中华鲮的雄性个体组还是雌性个体组,其到达目标位置所耗费的时间都表现出明显的下降。训练后的2组试验对象的正确率与训练前相比均显著提高,且都能够获得稳定的空间记忆,这说明处于繁殖期的中华鲮无论雄鱼还是雌鱼,均具有良好的空间学习与记忆能力,通过训练都能够形成一定的空间记忆,并更快更准确地找到目标位置。

3.2 中华鲮空间认知能力在两性中的差异

自然界中的很多物种,其两性个体对于空间认知能力的需求可能是不同的,需求的不同导致了两性能够进化出不同的空间认知能力。鹿鼠是一种具有典型的一夫多妻制繁殖习性的哺乳动物,用处于生殖季节的鹿鼠为对象进行水迷宫试验,显示雄性个体具有优于雌性的空间认知能力^[20]。行为学家用“range size hypothesis”假说解释了两性间形成差异的原因。该假说认为在一夫多妻制的动物群体中,雄性个体的活动范围必须远大于雌性,才能获得与更多雌性交配的机会,雄性个体因此进化出优于雌性的空间记忆能力。我们的研究结果显示,雌性中华鲮经过训练后,在陌生环境中的活动性高于雄性个体($P=0.005$),表明它们能够比雄性更快地到达目标位置。虽然2组的最终正确率未表现出显著差异,但雌性组的平均正确率仍高于雄性组,同时雌性组完成空间记忆与学习任务所需的平均达标次数也明显低于雄性组,这表明经过相同的训练过程,雌性鲮相对雄性表现出更强的方向记忆的能力,并且能更快完成空间学习任务。综上所述,在完成相同空间任务的过程中,雌性鲮能对陌生环境更快地形成正确的方向记忆,从而消耗更少的时间到达目标位置,获得食物,这表明处于生殖期的雌性中华鲮比雄性具有更好的空间认知能力。鲮鱼类的雌鱼和雄鱼在生殖过程中具有明显不同的行为表现,这可能是导致中华鲮雄性与雌性在生殖季节进化出不同空间认知能力的重要因素。处于生殖期的雄性鲮会占据一定范围“领地”,该领域范围内的河蚌资源为其所独有,雄鱼在此期间进行的主要

活动就是守护领域,在有其他雄性个体进入其领域时进行驱赶,并通过特定的引导行为引领进入其领域的雌鱼到河蚌中产卵。处于生殖期待产卵的雌性鲮则会多个不同雄性的领域间游弋,对各领域中的河蚌及雄性个体的质量进行“考察”,以确保选择出质量最优的交配对象及产卵位点^[21]。由此可见,雄鱼在生殖季节的活动范围主要局限于自身领域内,而雌鱼的活动范围远大于雄性的活动范围,为了寻找最佳产卵点,雌鱼的活动范围可能需要覆盖群体中所有雄性的领域。随着生物体活动范围的增大,其面临的摄食压力及敌害遭遇系数也会相应增大,被捕食对象往往会通过提高个体的活动性来进行应对,这也可能解释了生殖期雌性鲮在活动性方面的表现为何能够高于雄鱼。

如前所述,处于生殖期的中华鲮,经过训练可以完成一定的空间任务,并且雌性的空间认知能力的表现优于雄性,符合“range size hypothesis”假说。但是,动物的空间认知能力可能会受到其体内激素水平的影响,随着生理周期的变化而变化。本文所使用的中华鲮均处于繁殖季节,其在非生殖期的空间认知是否会有不同表现,雄性个体与雌性个体的认知能力差异是否与其生理状态有关,有待进一步深入研究。

参 考 文 献

- [1] JONES C M, BRAITHWAITE V A, HEALY S D. The evolution of sex differences in spatial ability [J]. Behavioral neuroscience, 2003, 117: 407-411.
- [2] JONASSON Z. Meta-analysis of sex differences in rodent models of learning and memory: a review of behavioral and biological data [J]. Neurosci Biobehav R, 2005, 28: 811-825.
- [3] COLUCCIA E, LOUSE G. Gender differences in spatial orientation: a review [J]. Journal of environmental psychology, 2004, 24: 329-340.
- [4] SAUCIER D M, GREEN S M, LEASON J, et al. Are sex differences in navigation caused by sexually dimorphic strategies or by differences in the ability to use the strategies? [J]. Behav Neurosci, 2002, 116: 403-410.
- [5] VOYER D, VOYER S, BRYDEN M P. Magnitude of sex differences in spatial abilities: a meta-analysis and consideration of critical variables [J]. Psychological bulletin, 1995, 117: 250-270.
- [6] JACOBS L F, GAULIN S J C, SHERRY D F, et al. Evolution of spatial cognition: sex-specific pattern of spatial behavior predict hippocampal size [J]. Proceedings of the national academy sciences USA, 1990, 87: 6349-6352.

- [7] LOY R. Sexual dimorphism in the septohippocampal system [M]. New York: Plenum, 1986: 301-321.
- [8] SOVRANO V A, BISAZZA A, VALLORTIGARA G. Modularity as a fish (*Xenotoca eiseni*) views it: conjoining geometric and nongeometric information for spatial reorientation [J]. *J Exp Psychol Anim B*, 2003, 29: 199-210.
- [9] HODGSON Z G, HEALY S D. Preference for spatial cues in a non-storing songbird species [J]. *Anim Cogn*, 2005, 8: 211-214.
- [10] JOZET-ALVES C, MODE' RAN J, DICKEL L. Sex differences in spatial cognition in an invertebrate: the cuttlefish [J]. *Proc R Soc B*, 2008, 275: 2049-2054.
- [11] EALS M, SILVERMAN I. The hunter-gatherer theory of spatial sex differences: proximate factors mediating the female advantage in recall of object arrays [J]. *Ethology and sociobiology*, 1997, 15: 95-105.
- [12] GEARY D C. Sexual selection and sex differences in spatial cognition [J]. *Learn Individ Differ*, 1995, 7: 289-301.
- [13] GAULIN S J C, FITZGERALD R W. Sexual selection for spatial-learning ability [J]. *Anim Behav*, 1989, 37: 322-331.
- [14] SILVERMAN I, CHOI J, MACKEWN A, et al. Evolved mechanisms underlying wayfinding: further studies on the hunter-gatherer-theory of spatial sex differences [J]. *Evol Hum Behav*, 2000, 21: 201-213.
- [15] ECUYER-DAB I, ROBERT M. Have sex differences in spatial abilities evolved from male competition for mating and female concern for survival? [J]. *Cognition*, 2004, 91: 221-257.
- [16] 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.
- [17] BERGMAN A, FELDMAN M. On the evolution of learning: representation of a stochastic environment [J]. *Theor Popul Biol*, 1995, 48: 251-276.
- [18] STEPHENS D W. Change, regularity, and value in the evolution of animal learning [J]. *Behav Ecol*, 1991, 2: 77-89.
- [19] ODLING-SMEE L, BRAITHWAITE V A. The influence of habitat stability on landmark use during spatial learning in the three-spine stickleback [J]. *Anim Behav*, 2003, 65: 701-707.
- [20] GALEA L A M, KAVALIERS M, OSSENKOPP K-P, et al. Sexually dimorphic spatial learning varies seasonally in two populations of deer mice [J]. *Brain Res*, 1994, 635: 18-26.
- [21] SMITH C, REICHARD M, JURAJDA P, et al. The reproductive ecology of the European bitterling (*Rhodeus sericeus*) [J]. *J Zool*, 2004, 262: 107-124.

Sex differences in spatial cognition ability of *Rhodeus sinensis*

ZHU Yurong¹ LIU Huanzhang²

1. College of Fisheries/Key Lab of Agricultural Animal Genetics, Breeding and Reproduction of Ministry of Education/Key Lab of Freshwater Animal Breeding, Ministry of Agriculture, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China;

2. Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072, China

Abstract In the present study, differences of spatial learning and memory ability between male and female bitterling, *Rhodeus sinensis*, were investigated using T-maze. A faster decline in mean latency and higher percentage of correction were detected in the trained female bitterling. The times of training trials reaching the criterion was also lower in female than that in male. The results showed that, both male and female bitterlings were able to learn a spatial task after being trained. However, there were significant gender differences in reproduction season, with the capability of spatial cognition in female excelled that in male.

Keywords *Rhodeus sinensis*; behavioural; spatial cognition ability; sex differences; T-maze

(责任编辑:边书京)