

越南黑叉尾斗鱼展示行为的偏侧化 及其对镜面影像的响应

王青斌 关爽 黄子强 金麟雨 蔡岩 万冬梅 李东来*

辽宁大学生命科学院 沈阳 110036

摘要: 动物行为的偏侧化现象广泛存在于各个类群, 特别是具有仪式化展示和打斗行为的鱼类。越南黑叉尾斗鱼 (*Macropodus spechti*) 是一种雄性个体间具有模式化展尾行为的小型淡水鱼类。本文主要研究越南黑叉尾斗鱼展尾行为或眼睛使用的偏侧化现象, 以及镜面影像对其行为的影响。研究发现, 越南黑叉尾斗鱼中在个体 (94.6%, $n = 35$) 和群体 (左侧化指数: $L_I = 0.25 \pm 0.19$) 水平均具有明显的左侧化倾向; 镜面影像会降低斗鱼的展示强度和左侧化倾向 ($L_I = 0.10 \pm 0.23$), 但是, 对水面呼吸的频次没有显著影响。这表明, 越南黑叉尾斗鱼的左侧化倾向是对“头-尾”相对展示的一种适应, 而镜面影像中“头-尾”展示姿势的变化对越南黑叉尾斗鱼的展示行为具有明显影响, 但这种影响在反应强度 (换气次数) 上并没有差异, 由此认为越南黑叉尾斗鱼对镜面影像缺乏自我识别能力。同时, 由于偏侧化现象的存在, 使得使用镜面影像无法获得和真实个体一致的行为响应结果。本研究对未来行为学研究中如何使用镜面影像研究动物行为具有重要的指导意义。

关键词: 攻击行为; 偏侧化; 侧面展示; 镜面影像; 越南黑叉尾斗鱼

中图分类号: Q958 文献标志码: A 文章编号: 0250-3263 (2018) 04-545-09

The Laterality of Display Behavior and Responses to Mirror-reflection in Black Paradise Fish

WANG Qing-Bin GUAN Shuang HUANG Zi-Qiang JIN Lin-Yu
CAI Yan WAN Dong-Mei LI Dong-Lai*

School of Life Science, Liaoning University, Shenyang 110036, China

Abstract: The lateralization of animal behavior is widespread among vertebrates, which is particularly shown in the fish with ritualized fighting and display. The Black Paradise Fish (*Macropodus spechti*) is a species which shows agonistic and stereotyped displays among males. In this study, 37 male fish were kept in the individual glass tanks. All the fish were maintained isolated in their tanks which is divided by an opaque plate

基金项目 国家自然科学基金项目 (No. 31672316), 辽宁省教育厅项目 (No. L2015196), 辽宁大学大学生创新创业训练计划项目 (No. x201510140160, x201610160169);

* 通讯作者, E-mail: lidonglai@lnu.edu.cn;

第一作者介绍 王青斌, 男, 硕士研究生; 研究方向: 动物学; E-mail: 501649756@qq.com。

收稿日期: 2018-01-10, 修回日期: 2018-04-23 DOI: 10.13859/j.cjz.201804006

for 24 h before experimentation. Each fish was tested twice, once against a mirror and once against a real opponent, in a random order and with a gap of 30 minutes between each test. The mirror experiment was to replace the opaque plate with a single mirror so that the fish can see themselves in the mirror. When observations against the real opponents the opaque plate was replaced by glass plate so that the focal fish can see conspecifics (Fig. 1). Each experiment was lasted 20 minutes. The lateralization of eye-use (Fig. 2) and the number of fin display as well as, surface breaths were recorded during aggressive interactions. The data were not normally distributed and the nonparametric Wilcoxon matched-pairs signed test for data was used to compare responses to conspecifics and mirror images. It was found that the Black Paradise Fish had a great tendency of lateralization at 94.6 percent of individuals with a bias of displaying the left side and using the left eye when facing opponents. Meanwhile, there is an obvious tendency of left side in population (Fig. 3a), however, this tendency was reduced by mirror image (Fig. 4b) with no significant difference on the frequency of surface breathing (index for energy requirement and reaction intensity) (Fig. 4a). The results suggested that the laterality of display could be considered as a coordination in order to maintain the “head to tail posture” when facing opponents, while the change of this posture in the mirror image had a significant influence on the display behavior of the Black Paradise Fish (Fig. 5a), however, it did not show the intensity of air-breather difference. Therefore, the study indicated that the Black Paradise Fish lacked the self-recognition of the mirror image. Simultaneously, due to the potential effects of the existence of lateralization to our results, mirror image cannot obtain the consistent result, with conspecifics. This study could be a significant implication in guiding the use of mirror in future behavioral studies.

Key words: Aggression; Lateralization; Lateral display; Mirror image; Black Paradise Fish, *Macropodus spechti*

动物行为的偏侧化 (lateralization) 现象被认为广泛存在于各个脊椎动物类群, 如人类的右手使用习惯, 家鸡 (*Gallus gallus*) 的左侧转弯偏好 (Casey et al. 1999), 蟾蜍 (*Rhinella marina*) 倾向使用右足擦除头部物体 (Bisazza et al. 1996) 等。这种行为的偏侧化来源于大脑左右半球认知功能的分区, 如人类右手使用习惯主要是大脑左半球控制 (Macneilage et al. 2009)。偏侧化现象被认为是动物进化早期的一种重要适应, 在各动物类群中呈现高度的多样性 (Vallortigara et al. 1999, Rogers et al. 2002, Macneilage et al. 2009), 并受自然环境、捕食压力、群体活动等多种社会行为的自然选择 (Rogers 2002)。

动物在其领域防卫或配偶保护中, 既可以通过激烈的攻击行为, 也可以通过各种类型的仪式化展示来实现。在展示过程中动物倾向于

把身体一侧的性状展示给对方, 从而逐渐形成侧面展示的认识方式 (May et al. 2007)。这种侧面展示被认定为是展示个体打斗能力, 或获取对手信息的有效行为 (Clutton-Brock et al. 1979, May et al. 2007)。有种观点认为动物通过侧面展示获取的对手信息, 有助于弱势一方做出合理选择, 减少与优势方展开打斗的受伤风险与能量消耗, 这对于打斗双方都是有利的 (West et al. 2007)。在自然状况下, 动物会产生“头-头”和“头-尾”这两种方向的展示, 并且展示方式的方向会与眼睛使用的偏侧化有关。例如, 雄性马鹿 (*Cervus elaphus*) 在发生打斗展示时不具有明显偏侧化现象, 只偏向于同一方向作平行状的“头-头”方向的身体展示 (Clutton-Brock et al. 1979), 而鱼类的侧面展示过程中多偏好使用一侧的眼睛观察对方, 从而出现“头-尾”方向的展示, 以此来传递其

打斗能力的信息(Hurd 1997, Arnott et al. 2009, Scott et al. 2009)。研究发现丽鱼科的黑带娇丽鱼(*Amatitlania nigrofasciata*)在展示过程中更偏好于利用其右眼进行“头-尾”的侧面展示,这种“头-尾”展示的结果相比于“头-头”方向的展示能够有效地减少对双方的伤害(Arnott et al. 2011)。

镜面影像广泛地应用在动物行为学研究中(Earley et al. 2000, Balzarini et al. 2014)。但是多数研究认为,除了人类和部分灵长类动物外(de Waal et al. 2005),动物无法识别镜像中自己的影像,而通常是把镜面影像中的个体当作同种竞争个体(Andrews 1996, Reiss et al. 2001)。同时,由于在镜面影像中,动物永远无法实现“头-尾”的展示方式。因此,使用镜面影像是检验眼睛偏侧化现象的一种好方法。然而,动物是否把镜面影像当作同种个体还没有定论,Oliveira(2005)研究发现罗非鱼(*Oreochromis mossambicus*)在镜面影像刺激下,雄性激素分泌水平没有发生显著变化;Balzarini等(2014)对丽鱼科3种鱼类的研究发现,当面对镜面影像时,只有1种鱼在面对同种个体和镜面影像时的行为具有显著的相关性。这种现象反映了视觉偏侧化对展示方式的响应存在物种差异。

本研究所选择的越南黑叉尾斗鱼(*Macropodus spechti*),属于鲈型目丝足鲈科,主要分布在越南和中国广西,是一种具有强烈打斗和模式化展示尾鳍行为的小型淡水鱼类,被广泛应用于动物行为学研究当中(Francis 1983, Gerlai 2010)。本研究通过比较在面对镜面影像与同种个体时,越南黑叉尾斗鱼的偏侧化行为的左侧化指数,研究其是否具有不同方向的偏侧化倾向,以及其偏侧化倾向是否受到镜面影像的影响。同时,通过比较越南黑叉尾斗鱼在面对同种个体和镜面影像时呼吸次数的变化,研究其是否对镜面中的影像存在自我识别能力。

1 研究方法

1.1 研究材料

本研究的实验对象越南黑叉尾斗鱼为本实验室繁育的雄性成年个体(10~12月龄),亲本为2015年购置于沈阳市北市观赏鱼市场。实验前,所有雄鱼混养在10个58 cm × 24 cm × 30 cm(长 × 宽 × 高)水族箱内,驯养条件为12 h光照和12 h黑暗,水温25 °C,使用过滤器对水体进行净化。每天投喂1次颗粒饵料(冠军牌小型热带鱼颗粒饲料)。

1.2 实验过程

实验前2周,挑选体长为4.9~5.8 cm的雄鱼37尾,编号后放置于2个隔离缸内饲养,每个隔离缸分为20个小格,单个格子尺寸为15 cm × 9 cm × 30 cm(长 × 宽 × 高),用不透明的隔板使实验鱼彼此无法看到对方,并逐步建立领域行为。实验前24 h,把实验鱼随机放入如图1实验缸(长 × 宽 × 高为58 cm × 24 cm × 30 cm)内左侧或右侧,另外一侧放入随机选取的体型类似的另一尾雄鱼,作为领域竞争者。实验缸中间用不透明玻璃板平均分隔成两半,每侧各放入1尾实验鱼和1片榄树叶。24 h后,所有的实验鱼均在实验缸内建立领域,并在树叶下筑巢。实验开始时,使用掷币方式确定镜面实验和同种个体两个实验的顺序。镜面实验是将实验缸内的隔板替换为单面镜子,使得实验鱼可以看到镜面中自己的影像;同种个体实验是把实验缸内的隔板替换为透明玻璃板,使得实验鱼可以看到玻璃板对面的竞争个体。使用摄像机(Sony FDR-AX53)分别从鱼缸侧面和上方录像记录实验鱼的展示行为,时间长度为20 min。两次实验间,使用隔板使实验鱼恢复30 min,以减少对下次实验的影响。实验后将实验鱼放回原来的隔离缸内。所有实验鱼均未重复进行实验。实验共获得37尾个体的行为数据。

1.3 行为分析

使用 etholog2.2 软件对视频中越南黑叉尾

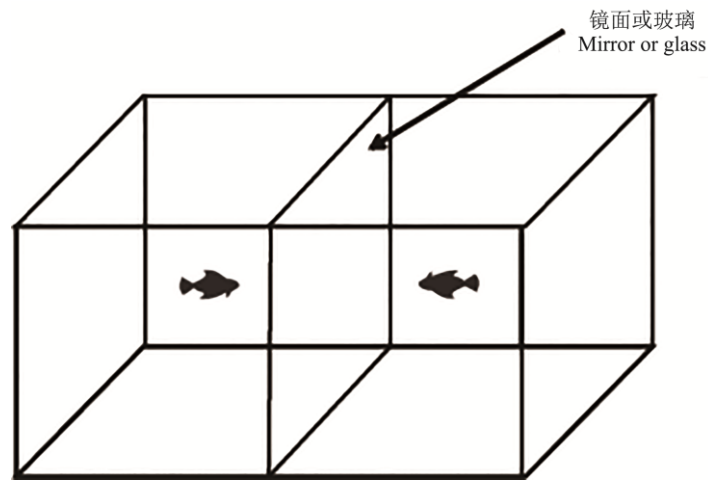


图 1 实验缸示意图

Fig. 1 Schematic design of the apparatus in the experiments

斗鱼的展示行为进行分析。越南黑叉尾斗鱼在面对入侵者时通常具有模式化的展示尾鳍和竖起腮盖的行为。主要记录越南黑叉尾斗鱼左侧和右侧展示行为的持续时间（时长）和次数。斗鱼左侧或右侧展示行为定义为身体与镜面（或玻璃板）的夹角不大于 45°（Arnott et al. 2011, 图 2）。同时记录在水面换气的次数，以表示展示行为反应的强度。

1.4 数据处理及统计分析

采用左偏侧化指数（lateralization index）来分析斗鱼展示行为的偏侧化现象。左偏侧化

指数 (L_1) = (左侧展示次数 - 右侧展示次数) / (左侧展示次数 + 右侧展示次数)，其为 - 1 到 1 之间的数值，正值代表有左偏侧化倾向，负值代表有右偏侧化倾向，0 为无偏侧化现象。个体的左偏侧化指数 (L_1) 值不低于 0.2 代表具有明显的左偏侧化，不高于 - 0.2 代表具有明显的右偏侧化。使用非参数检验的 Kolmogorov-Smirnov 检验对群体水平的偏侧化现象进行分析。所有数据的正态性检验采用 Shapiro-Wilk 方法。使用配对样本 T 检验（符合正态性）或 Wilcoxon Signed 等级检验（不符

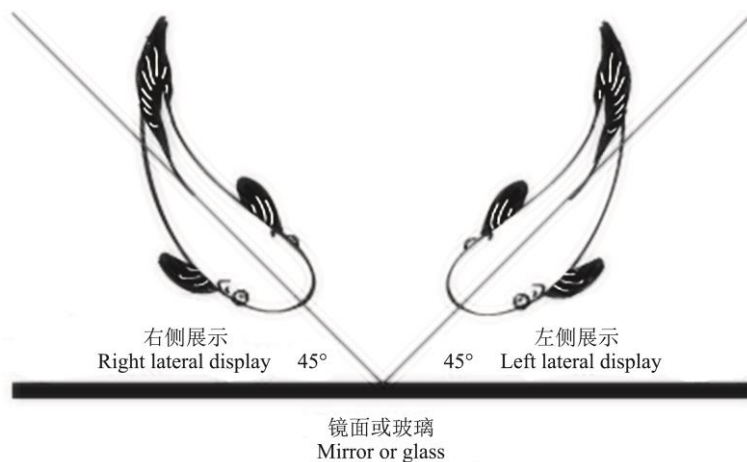


图 2 越南黑叉尾斗鱼的左侧展示或右侧展示

Fig. 2 The left and right lateral display of the Black Paradise Fish

合正态性) 比较斗鱼在镜面和同种竞争个体实验中展尾的左偏侧化指数、展示次数、时长和水面呼吸次数的差异。所有统计检验均为双尾性, 显著性水平设置为 $P < 0.05$, 极显著水平设置为 $P < 0.01$, 数据以平均值 \pm 标准差的形式呈现, 统计分析及绘图使用 Sigmaplot 11.0 完成。

2 研究结果

2.1 越南黑叉尾斗鱼的左偏侧化现象

根据左偏侧化指数 (L_I), 从个体水上, 35 尾 (94.6%) 个体在面对同种个体实验中表现为左偏侧化倾向, 其中, 22 尾 (59.5%) 个体 L_I 大于 0.2, 其余 2 尾个体表现为右偏侧化倾向; 27 尾 (73.0%) 个体在镜面实验中表现为左偏侧化, 其中, 11 尾 (29.7%) 个体的 L_I 大于 0.2, 其余 10 尾个体表现为右偏侧化倾向, 其中, 3 尾个体的 L_I 小于 -0.2。

从种群水平, 越南黑叉尾斗鱼在同种个体竞争实验中表现为极显著的左偏侧化现象 (L_I 为 0.25 ± 0.19 , $t = 8.180$, $df = 36$, $P < 0.01$, 图 3a), 在镜面实验中表现为显著的左偏侧化现象 (L_I 为 0.10 ± 0.23 , $t = 2.699$, $df = 36$, $P < 0.05$; 图 3b)。

2.2 镜面影像对越南黑叉尾斗鱼展示行为的影响

由于越南黑叉尾斗鱼在面对镜面影像和同种个体的展示过程中单位时间内的换气次数不符合正态性, 因此采用 Wilcoxon Signed 检验, 两种实验中越南黑叉尾斗鱼在单位时间内换气次数没有显著区别 ($Z = 1.305$, $P > 0.05$, 图 4a), 但在面对同种个体时的左偏侧化指数 (L_I 为 0.25 ± 0.19) 显著高于面对镜面影像 (L_I 为 0.10 ± 0.23 , $t = 6.234$, $df = 36$, $P < 0.01$, 图 4b)。

越南黑叉尾斗鱼在面对同种个体时左侧展示的次数 ($Z = -4.173$, $P < 0.01$) 和时长 ($Z = -3.674$, $P < 0.01$) 均极显著高于面对镜面影像时 (图 5); 面对同种个体时右侧展示的次数显著高于面对镜面影像 ($Z = -2.018$, $P < 0.05$, 图 5a), 但是, 右侧展示的时长在面对镜面与同种个体时没有明显区别 ($Z = -1.561$, $P > 0.05$, 图 5b)。越南黑叉尾斗鱼在面对同种个体时, 身体在左侧展示与右侧展示的平均持续时长为 (2.83 ± 1.67) s, 身体方向变化的次数为 (56.6 ± 33.45) 次; 在面对镜面影像时, 身体在左侧展示与右侧展示的平均持续时长为 (1.74 ± 1.25) s, 身体方向变化的次数为 (34.7 ± 25.04) 次。越南叉尾斗鱼在面对同种个体时, 身体在左侧展示与右侧展示的平均持续时长极显著的大于面对镜面影像 ($t = 6.234$, $df = 36$, $P < 0.01$); 同时, 在越南黑叉尾斗鱼面对同种个体时身体方向的变化次数极显著大于面对镜面

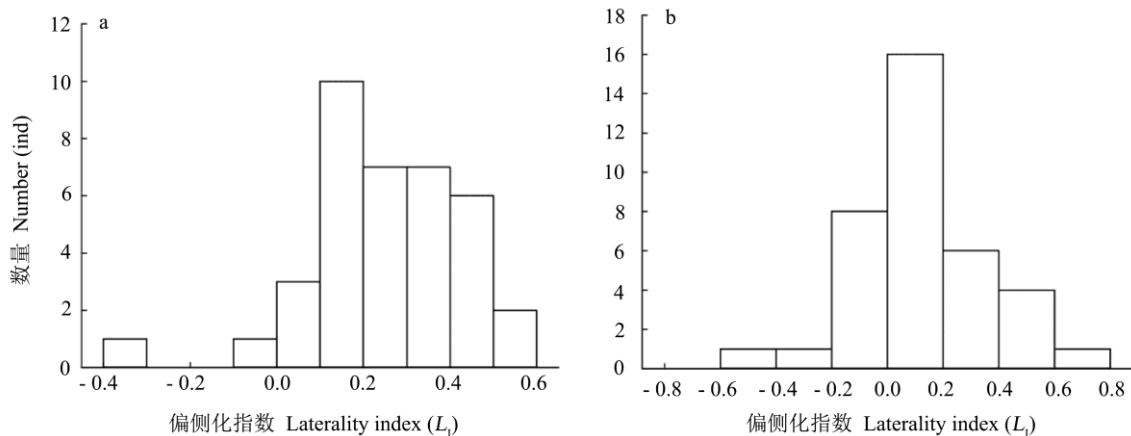


图 3 越南黑叉尾斗鱼在同种个体竞争实验 (a) 和镜面实验 (b) 中偏侧化指数的频率分布

Fig. 3 The frequency distribution of the lateralization index between mirror (b) and conspecifics (a) trials

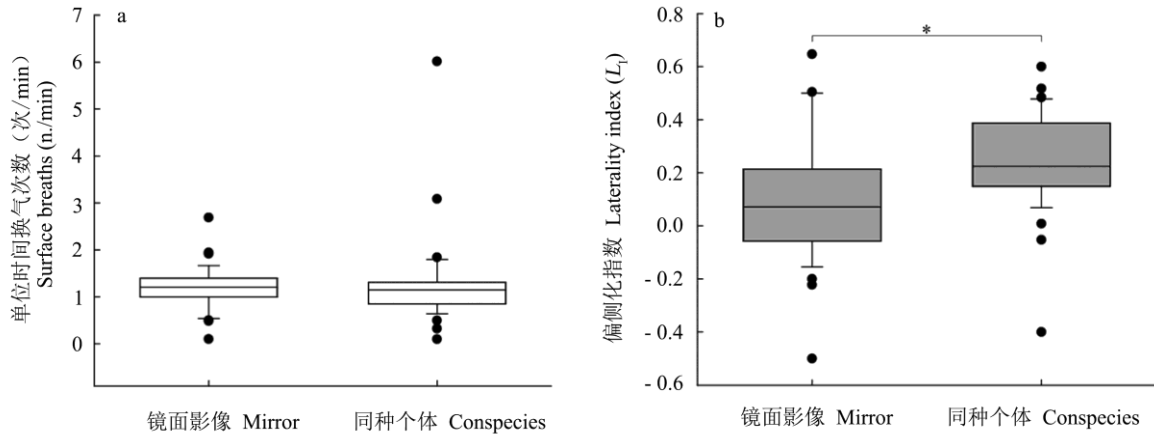


图 4 越南黑叉尾斗鱼在镜面实验和同种个体竞争实验中水面换气次数 (a) 与左偏侧化指数 (b) 差异
 Fig. 4 Comparisons in the frequency of surface breathing (a) and lateralization index (b) between mirror and conspecifics trials

“*”表示显著相关, $P < 0.05$ 。“*” indicates significant difference at $P < 0.05$.

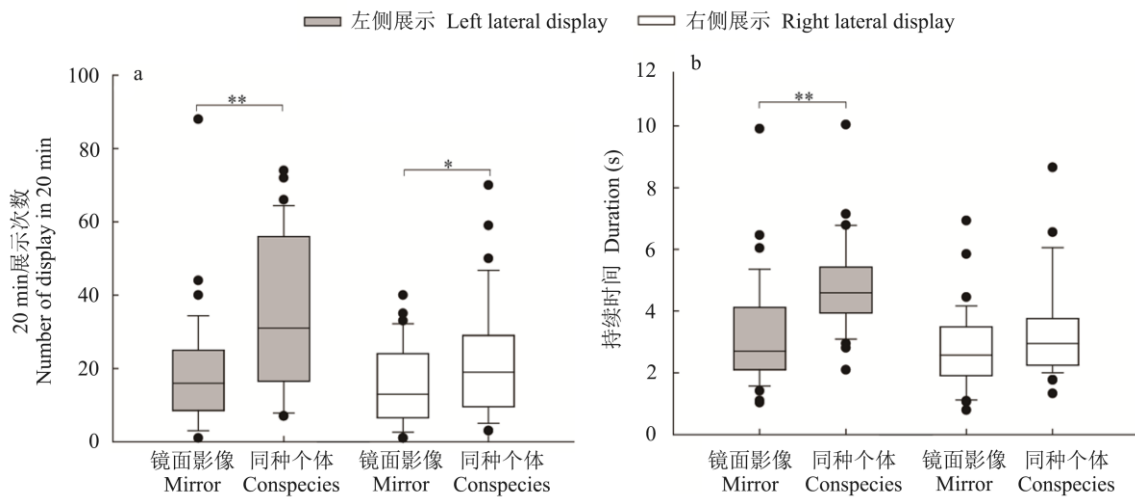


图 5 越南黑叉尾斗鱼在镜面实验和同种个体竞争实验中左、右侧展示的频率及时长差异
 Fig. 5 The difference of the frequency (a) and duration (b) of left-right display between mirror and conspecifics

“*”表示显著相关, $P < 0.05$; “**”表示极显著相关, $P < 0.01$ 。

“*”, “**” indicates significant difference at $P < 0.05$ and $P < 0.01$.

影像时方向的变化次数 ($t = 4.201, df = 36, P < 0.01$)。

3 讨论

本研究发现越南黑叉尾斗鱼的展示行为在种群水平和个体水平上均表现明显的左侧化现

象。这表明越南黑叉尾斗鱼在仪式化展示过程中倾向于展示身体左侧,并用左眼观察对手。这个结果与多数脊椎动物的研究结果一致,在Vallortigara等(2005)综述中提出了如:蟾蜍、蜥蜴、家鸡和灵长类等都是有左侧化倾向的动物。但是,在鱼类学研究中则多数认为具有

相反的右侧化倾向,如黑带娇丽鱼(*Amatitlania nigrofasciata*) (Arnott et al. 2011)、斑马鱼(*Danio rerio*) (Miklósi et al. 1999)和泰国斗鱼(*Betta splendens*) (Bisazza et al. 2003)。然而,也有研究发现有些鱼类存在左侧化现象(Bisazza et al. 2000),如葛氏鲈塘鳢(*Perccottus glenii*) (Karenina et al. 2013)。Sorvano等(1999)研究发现灯眼鱼(*Xenotoca eiseni*)以及霍氏食蚊鱼(*Gambusia holbrooki*)等鲷科鱼类也存在着左侧化现象,甚至,最新的研究认为,泰国斗鱼是左侧化倾向的(Arnott et al. 2016)。一般认为动物的偏侧化行为是受对侧大脑半球控制,并且相同类群的物种存在一致性(Vallortigara et al. 2005)。越南黑叉尾斗鱼的左侧化则应该是受右脑半球控制,这和Arnott等(2016)对泰国斗鱼的研究一致。行为偏侧化的形成多是群居性动物为了维持社会性行为的一致(Rogers 1989),如斗鱼在仪式化展示行为中,为了维持“头-尾”方向的一致,而进化出来的群体性行为(Brosnan et al. 2010)。

但是,本研究中有5%左右的斗鱼在个体水平表现有一定的右侧化,在同种个体和镜面实验中也不具有明显的一致性。在镜面影像的影响下,越南黑叉尾斗鱼偏右侧展示的个体数量有增加趋势,导致这种现象的主要原因可能“头-尾”方向的不一致影响了斗鱼的展示行为。然而,这个种群内是否存在绝对的右侧化个体,还需要对相同个体进行连续的重复观察来验证。

我们的研究发现,越南黑叉尾斗鱼在面对同种个体和镜面影像时的行为有明显的不同,对镜面影像的响应是左侧化指数明显下降,展示的时长和频次也明显减少,这与Arnott等(2016)研究的结果类似,说明越南黑叉尾斗鱼的展示行为明显受镜面影像的影响。一种观点认为,在镜面影像中,动物永远无法实现“头-尾”的展示方式,从而加快了改变其身体方向的频率,并缩短了展示的时长。另外,还有一

种观点认为,动物的展示行为是不同个体间的同步协调过程,缺少对手的行为启动,因此动物的展示频次就会下降(Elwood et al. 2014)。通过对比研究结果我们发现,镜面实验中越南黑叉尾斗鱼的展示行为可能同时受以上两种机制的共同作用,在面对镜面影像时展示时长主要是受第一个机制的限制而减少,而展示频次的减少则主要是受第二种机制的影响。

然而,通过对比换气次数发现,越南黑叉尾斗鱼在面对同种个体与镜面影像时不存在显著性差异。有研究认为,斗鱼的换气次数与自身的活动强度有关(Alton et al. 2013, Regan et al. 2015)。这说明斗鱼在面对镜面所触发的反应强度与面对同种个体没有区别,斗鱼缺乏对镜面影像的自我识别,而把自身的影像当作其他竞争个体,触发展示行为。然而,这个结果和Arnott等(2016)对泰国斗鱼的研究结果不同,泰国斗鱼在面对镜面时呼吸次数减少,呼吸时间增长。因此,斗鱼对镜面影像的行为反应,还需要从行为机制角度开展深入研究。

镜面实验广泛应用于鱼类的行为学研究中,例如,Earley等(2000)研究发现,花溪鲷(*Rivulus marmoratus*)在面对镜面影像时,相比较同种个体和模型个体,表现出更加强烈的打斗性行为;Desjardins等(2010)对非洲鲷鱼(*Astatotilapia burtoni*)的研究发现,雄性个体在面对镜面影像时大脑中类似杏仁核和海马区早期基因表达明显高于面对同种个体;Castro等(2006)发现泰国斗鱼在面对镜面影像时,背鳍和鳃盖的展示时间增加,表明其能量代谢的增加。为了模拟同种个体对实验对象的影响,使用镜面影像是一个很好的选择(Bisazza et al. 2000, May et al. 2007, Hirschenhauser et al. 2008)。然而,多数鱼类,如本研究中越南黑叉尾斗鱼,存在明显的用眼偏侧化现象。这表明在未来的相关行为学研究中,应当充分考虑镜面中的镜面影像效应对动物行为反应的影响。

致谢 感谢辽宁大学生命科学院 2013 级生物

科学专业的李磊、刘娇、吴义和 2014 级生物科学专业的刘雨、辛充、张艳等同学在实验中的协助。感谢两位审稿人和编辑在论文修改中提供的宝贵意见。

参 考 文 献

- Alton L A, Portugal S J, White C R. 2013. Balancing the competing requirements of air-breathing and display behaviour during male-male interactions in Siamese fighting fish *Betta splendens*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular and Integrative Physiology*, 164(2): 363–367.
- Andrews E. 1996. Slate-colored junco response to mirror. *Bird-Banding*, 37(3): 206.
- Arnott G, Ashton C, Elwood R W. 2011. Lateralization of lateral displays in convict cichlids. *Biology Letter*, 7(5): 683–685.
- Arnott G, Beattie E, Elwood R W. 2016. To breathe or fight? Siamese fighting fish differ when facing a real opponent or mirror image. *Behavioural Processes*, 129(8): 11–17.
- Arnott G, Elwood R W. 2009. Gender differences in aggressive behaviour in convict cichlids. *Animal Behaviour*, 78(5): 1221–1227.
- Balzarini V, Taborsky M, Wanner S, et al. 2014. Mirror, mirror on the wall: the predictive value of mirror tests for measuring aggression in fish. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 68(5): 871–878.
- Bisazza A, Cantalupo C, Capocchiano M, et al. 2000. Population lateralisation and social behaviour: a study with 16 species of fish. *Laterality*, 5(3): 269–284.
- Bisazza A, Cantalupo C, Robins A, et al. 1996. Right-pawedness in toads. *Nature*, 379(6564): 408.
- Bisazza A, de Santi A. 2003. Lateralization of aggression in fish. *Behavioural Brain Research*, 141(2): 131–136.
- Brosnan S F, Bshary R. 2010. Cooperation and deception: from evolution to mechanisms. *Philosophical Transactions of the Royal Society Biological Sciences*, 365(1553): 2593–2598.
- Casey M B, Karpinski S. 1999. The development of postnatal turning bias is influenced by prenatal visual experience in Domestic Chicks (*Gallus gallus*). *Psychological Record*, 49(1): 67–74.
- Castro N, Ros A F H, Becker K, et al. 2006. Metabolic costs of aggressive behaviour in the Siamese fighting fish, *Betta splendens*. *Aggressive Behavior*, 32(5): 474–480.
- Clutton-Brock T H, Albon S D, Gibson R M, et al. 1979. The logical stag: Adaptive aspects of fighting in red deer (*Cervus elaphus*, L.). *Animal Behaviour*, 27(1): 211–225.
- de Waal F B M, Dindo M, Freeman C A, et al. 2005. The monkey in the mirror: hardly a stranger. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102(32): 11140–11147.
- Desjardins J K, Fernald R D. 2010. What do fish make of mirror images? *Biology Letters*, 6(6): 744–747.
- Earley R L, Hsu Y, Wolf L L. 2000. The use of standard aggression testing methods to predict combat behaviour and contest outcome in *Rivulus marmoratus* Dyads (Teleostei: Cyprinodontidae). *Ethology*, 106(8): 743–761.
- Elwood R W, Stoilova V, McDonnell A, et al. 2014. Do mirrors reflect reality in agonistic encounters? A test of mutual cooperation in displays. *Animal Behaviour*, 97: 63–67.
- Francis R C. 1983. Experiential effects on agonistic behavior in the Paradise Fish, *Macropodus opercularis*. *Behaviour*, 85(3/4): 292–313.
- Gerlai R. 2010. Can Paradise Fish (*Macropodus opercularis*, Anabantidae) recognize a natural predator? *Ethology*, 94(2): 127–136.
- Hirschenhauser K, Wittek M, Johnston P, et al. 2008. Social context rather than behavioral output or winning modulates post-conflict testosterone responses in Japanese quail (*Coturnix japonica*). *Physiology and Behavior*, 95(3): 457–463.
- Hurd P L. 1997. Cooperative signalling between opponents in fish fights. *Animal Behaviour*, 54(5): 1309–1315.
- Karenina K A, Giljov A N, Malashichev Y B. 2013. Eye as a key element of conspecific image eliciting lateralized response in fish. *Animal Cognition*, 16(2): 287–300.
- Macneilage P F, Rogers L J, Vallortigara G. 2009. Origins of the left and right brain. *Scientific American*, 301(1): 60–67.
- May H Y, Mercier A J. 2007. Duration of socialization influences responses to a mirror: responses of dominant and subordinate crayfish diverge with time of pairing. *Journal of Experimental Biology*, 210(24): 4428–4436.

- Miklósi A, Andrew R J. 1999. Right eye use associated with decision to bite in zebrafish. *Behavioural Brain Research*, 105(2): 199–205.
- Oliveira R. 2005. No hormonal response in tied fights. *Nature*, 437(7056): 207–208.
- Regan M D, Dhillon R S, Toews D P L, et al. 2015. Biochemical correlates of aggressive behavior in the Siamese fighting fish. *Journal of Zoology*, 297(2): 99–107.
- Reiss D, Marino L. 2001. Mirror self-recognition in the Bottlenose Dolphin: a case of cognitive convergence. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98(10): 5937–5942.
- Rogers L J. 1989. Laterality in animals. *International Journal of Comparative Psychology*, 3(1): 5–25.
- Rogers L J. 2002. Lateralization in vertebrates: its early evolution, general pattern, and development. *Advances in the Study of Behavior*, 31(2): 107–161.
- Rogers L, Andrew R J. 2002. *Comparative Vertebrate Lateralization*. Cambridge: Cambridge University Press, 232–234.
- Scott R M, Garrido E. 2009. Probing aggressive motivation in a cichlid fish. *Biology Letters*, 5(6): 762–764.
- Sorvano V A, Rainoldi C, Bisazza A, et al. 1999. Roots of brain specializations: preferential left-eye use during mirror-image inspection in six species of teleost fish. *Behavioural Brain Research*, 106(2): 175–180.
- Vallortigara G, Rogers L J, Bisazza A. 1999. Possible evolutionary origins of cognitive brain lateralization. *Brain Research Reviews*, 30(2): 164–175.
- Vallortigara G, Rogers L J. 2005. Survival with an asymmetrical brain: advantages and disadvantages of cerebral lateralization. *Behavioural Brain Research*, 28(4): 575–589.
- West S A, Griffin A S, Gardner A. 2007. Social semantics: altruism, cooperation, mutualism, strong reciprocity and group selection. *Journal of Evolutionary Biology*, 20(2): 415–432.

~~~~~  
 (上接第 527 页)

鹰雕在中国的分布地点有陕西、甘肃、西藏南部和东南部、云南西部、四川、湖北、安徽、江西、江苏、浙江、福建、广东、香港、广西、海南、台湾，以及内蒙古东北部（郑光美 2017）。2015 年 4 月下旬，在毗邻习水的赤水桫欏国家级自然保护区，本文作者之一的胡灿实博士与成都观鸟会朱磊博士、环境保护部南京环境科学研究所周大庆博士曾观察并记录到一次鹰雕在高空飞过（胡灿实 未发表数据）。贵州境内此前尚无分布记录。



图1 鹰雕红外相机记录照片

Fig. 1 Recorded photos about Hawk Eagle by infrared camera

a. 红外相机拍摄鹰雕照片；b. 鹰雕照片细节。

a. Photo of Hawk Eagle by infrared camera; b. The details about Hawk Eagle.