

# 爬行动物：动物认知领域的新兴模式生物

郭家源 祁玥 操姝蕙 杨翠 彭亮飞 赵伟\*

兰州大学生命科学学院 兰州 730000

**摘要：**20 世纪由于非生态相关性的实验设计及不适宜的环境条件限制，爬行动物一直被人们误解为认知能力低下的脊椎动物。自 21 世纪始，动物认知领域迎来新契机，有关爬行动物认知的研究数量激增。现有的研究发现，爬行动物具有一系列不亚于哺乳动物和鸟类的认知技能，表现出空间记忆、社会学习、数质鉴别甚至工具使用等多方面的能力。近 20 年来，爬行动物凭借其丰富的物种数量、繁多的生殖策略、社会类群多样等优点逐渐走进研究人员视野，填补了动物认知领域的空白，有望成为认知领域新的模式生物。本文针对近年来爬行动物认知研究的部分方向进行了总结和梳理，论述了爬行动物在认知研究的认知、数质鉴别、社会认知等方面作为模式生物的巨大潜力，并对爬行动物认知研究未来可能的发展方向提出了思考与展望。

**关键词：**爬行动物；动物认知；数质鉴别；空间认知；社会认知

**中图分类号：**Q958 **文献标识码：**A **文章编号：**0250-3263 (2024) 02-293-11

## Reptiles: New Model Organisms in Animal Cognition

GUO Jia-Yuan QI Yue CAO Shu-Hui YANG Cui PENG Liang-Fei ZHAO Wei\*

*College of Life Science, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China*

**Abstract:** Owing to the experimental design and environmental limitations of the past century, reptiles have been erroneously perceived as vertebrates with limited cognitive abilities. The field of animal cognition has experienced significant advancements in the 21st century, leading to a surge in research on reptile cognition. Recent studies have revealed that reptiles possess a range of cognitive skills comparable to mammals and birds, including spatial learning and memory, social learning, quality and quantity discrimination, and even tool use. Over the past 20 years, reptiles have gained recognition as valuable research subjects due to their diverse species, reproductive strategies, and social groups. This has filled a gap in the field of animal cognition and positioned reptiles as potential new model organisms for cognitive research. This paper aims to summarize and organize recent directions in reptile cognitive research, highlighting the significant potential of reptiles as model organisms in the study of spatial learning and memory, social learning, quality and quantity discrimination. Furthermore, this paper presents thoughts and prospects for the future development of reptile cognitive research.

\* 通讯作者, E-mail: zhaowei@lzu.edu.cn;

**第一作者介绍** 郭家源, 女, 硕士研究生; 研究方向: 动物学; E-mail: 220220931610@lzu.edu.cn。

收稿日期: 2023-05-08, 修回日期: 2023-09-25 DOI: 10.13859/j.cjz.202423086

**Key words:** Reptiles; Cognition; Quality and quantity discrimination; Spatial learning and memory; Social cognition

动物认知通常被定义为个体对环境信息的感知、获取、保留和使用,以及在记忆、语言、视空间、计算、执行和理解判断等方面认识和获取知识的过程 (Dukas 2004),是动物行为学重要的组成部分。作为行为学中的新兴研究热点,动物认知的研究对象主要集中于鸚科鸟类和非人类哺乳动物,研究内容可以大致分为一般认知、物理认知和社会认知三大领域。其中,一般认知为认知基础,指在解决不同问题时展现出来相同的思维模式,具有普遍性,如执行能力、空间及情景记忆等;物理认知指个体对自然规律的认知与理解,如数质鉴别和工具使用等;社会认知指个体对其他个体的行为动机和心理状态等的推测和判断,包括社会学习、镜面识别及合作行为等 (王琳等 2020)。

爬行动物作为低等的脊椎动物,在认知领域一直以其僵化且不发达的大脑及缓慢的学习速度为人熟知,甚至被研究人员称为“反射机器”和“智力矮人” (Szabo et al. 2021a)。Burghardt (1977) 在第一篇有关爬行动物认知的详尽综述中对先前研究提出了批评,他指出,爬行动物在认知能力实验中的不佳表现主要是由于非生态相关性的实验设计和不适宜的环境条件导致,如低效的研究范式或次优温度的实验环境。此外,不规律的进食习惯也导致食物奖励对爬行动物的吸引力降低,从而影响了早期的研究结果。

尽管 Burghardt (1977) 确实对爬行动物的认知研究提出了极为有用的建议和思考,但直到 21 世纪初,人们才逐渐意识到早期研究中对爬行动物的错误认识。研究人员采用稳定环境温度、精密控制饥饿和其他奖励代替食物等方法对爬行动物的认知研究进行了更合理的改进 (Day et al. 2001, Mueller-Paul et al. 2012, Amiel et al. 2014)。现今研究发现,爬行动物在空间记忆、社会学习、数质鉴别甚至工具使用

等多方面具有并不低于哺乳动物和鸟类的认知能力 (Leal et al. 2012)。爬行动物作为现存第三大脊椎动物类群,凭借多样的栖息地 (水生、陆生)、生殖策略 (孤雌生殖、卵生、卵胎生和胎生) 以及社会组织 (群居、独居) 等优势,具备成为动物认知领域新兴模式生物的巨大潜力 (Matsubara et al. 2017)。

动物认知是动物行为学领域的核心概念之一,对爬行动物的认知能力进行总结和梳理,有助于加深对于动物认知与行为进化的理解。基于此,我们总结了近 20 年来爬行动物认知领域的重要研究,并展望未来,提出对爬行动物认知研究未来发展方向的思考与讨论及可能需要解决的问题,以期对动物认知研究有所帮助。

## 1 研究概况

爬行动物的认知研究集中在一般认知能力、物理认知和社会认知三个认知领域中,也有部分研究关注适应性价值等其他方向。

### 1.1 一般认知能力

空间记忆是爬行动物一般认知能力研究中最热门的方向,在龟鳖、蜥蜴和蛇类都有研究。早期有关爬行动物空间记忆的研究大多借助啮齿类或哺乳类动物的标准研究范式,主要为巴恩斯迷宫 (Barnes maze)、径向臂迷宫、Morris 水迷宫等 (López et al. 2001)。由于实验装置与爬行动物存在一定的不兼容性,部分实验结果并不理想。而后研究人员针对其研究对象设计了新的研究范式,如蜥蜴的四角庇护所 (图 1a) 等 (Font 2019),也有部分研究在旱地巴恩斯迷宫的基础上进行了一系列改进 (图 1b) (Ladage et al. 2017)。这部分的认知研究均发现,受试者进入正确避难所的潜伏期和每次实验中访问的错误避难所数量会随着实验次数的增加而逐渐减少,证实爬行动物具有一定的空

间认知能力，但与哺乳动物和鸟类的空间认知能力仍有一定差距 (Heinen et al. 2021, White et al. 2022)。

最近 20 年的相关工作除主要研究蜥蜴类

和龟鳖类物种的空间认知能力外，也关注爬行动物的空间导航策略：如记忆目标方向的多个远端线索以形成认知地图 (图 1c) (López et al. 2000, Ladage et al. 2012, Font 2019)、以自身

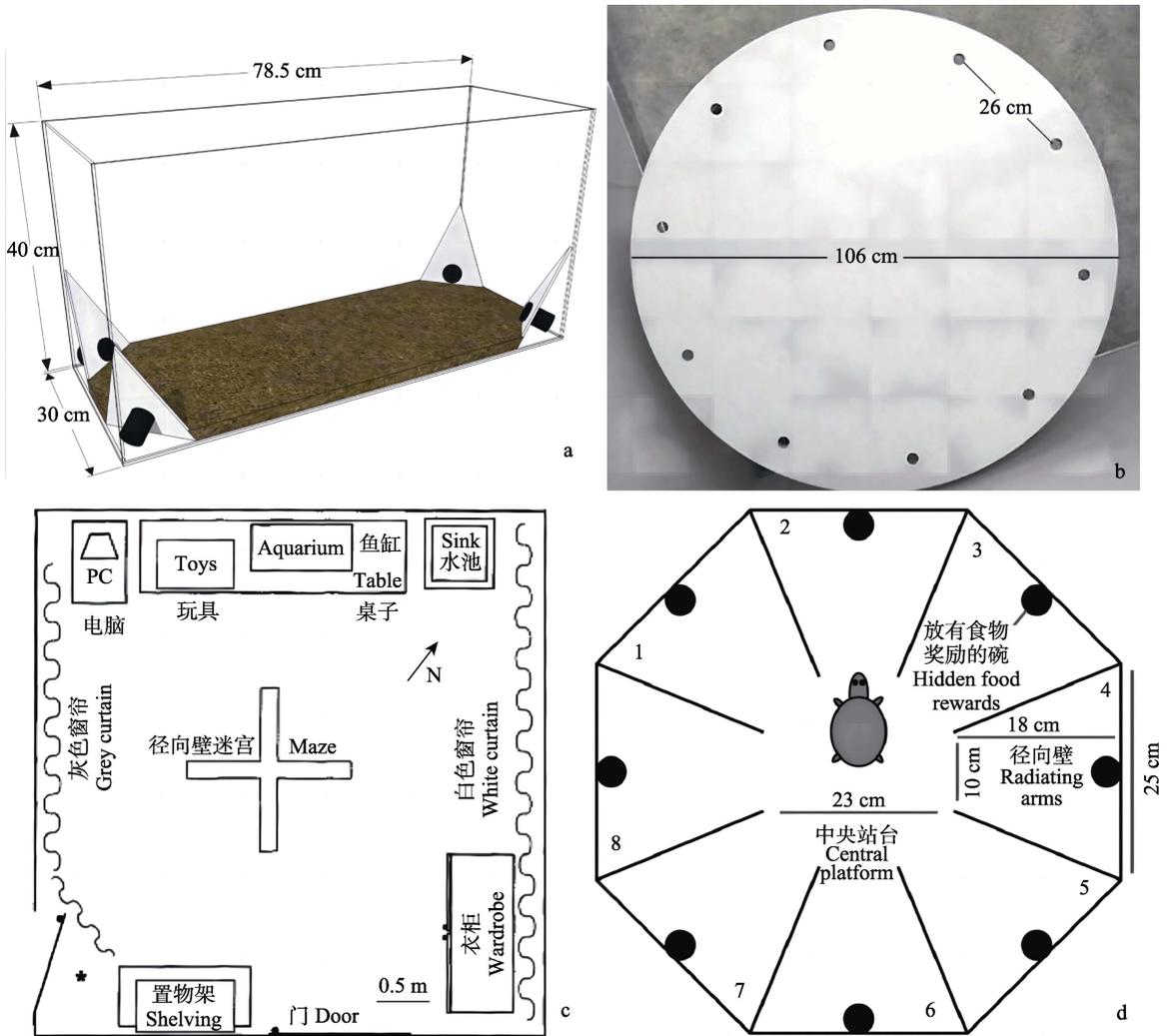


图 1 近年来用于爬行动物的几种空间认知研究装置

Fig. 1 Several spatial cognitive devices of reptiles in recent years

a. 四角庇护所实验装置，同时可证明受试者空间导航策略 (Font 2019)，图中黑色圆柱物体为庇护所，三个封闭一个开放；b. 改进后的巴恩斯迷宫 (Ladage et al. 2017)，有一孔洞下方放有蜥蜴饲养箱；c. 海龟的径向壁空间导航策略装置 (López et al. 2000)，记录其实验装置所在的实验室信息作为远端线索；d. 海龟仿巴恩斯迷宫空间导航装置 (Mueller-Paul et al. 2012)，食物奖励隐藏在其中一个培养皿里。

a. Four-corner shelter experimental device, which can also prove that the subject's spatial navigation strategy, the black cylindrical object in the picture is a shelter, three closed and one open (Font 2019); b. Improved Barnes maze, under one hole is a lizard terrarium (Ladage et al. 2017); c. Radial wall spatial navigation strategy device for sea turtles, record information about the laboratory in which their experimental setup are located as remote clues (López et al. 2000); d. Turtles' improved Barnes maze space navigation strategy, the food reward is hidden in one of the Petri dishes (Mueller-Paul et al. 2012).

为中心线索的反应策略(图 1d)(Day et al. 2003, Mueller-Paul et al. 2012)、记忆目标附近的局部信息作为引导(Holtzman 1998, López et al. 2001),或者是基于以上三种方式的混合策略(Stone et al. 2000)。

## 1.2 物理认知

有关爬行动物物理认知方面的研究主要集中在于数能力,也有文献提到了工具的使用。

### 1.2.1 数能力(numerical competence)

数能力即表达、区分和处理数字信息的能力,在动物的生存繁衍中提供了极为重要的适应性价值(Nieder 2020);而数质鉴别(quality and quantity discrimination, 辨别数量和质量)作为数能力的基础,在觅食、配偶选择、日常生活中都具有相当重要的作用(Lyon 2003, Buckingham et al. 2007)。截至目前,几乎所有的脊椎动物类群都已经被证实具备数质鉴别的能力,由此推断该能力可能是脊椎动物大脑的标志性特征(Lucon-Xiccato et al. 2023)。鸟类、哺乳类和昆虫的数能力研究较早(Hanus et al. 2007, Rugani et al. 2008, Ward-Fear et al. 2017),且近年来已经深入到测试概率论等更复杂的数能力任务上。如啄羊鸚鵡(*Nestor notabilis*)可以从物体数量、占总体的比率、与物体有关的物理信息和社会信息等多方面对物体数量的大小进行比较,是目前除类人猿之外被发现具备统计推理能力的第一个物种

(Bastos et al. 2020);两栖动物和鱼类被证实具有区分数量的能力(Uller et al. 2003, Schluessel et al. 2022),但除 Sun 等(2023)证实红耳龟(*Trachemys scripta elegans*)经过训练后具有辨别物体相对数量的能力外,大部分爬行动物的数能力研究还停留在基础的数质鉴别上(Recio et al. 2021)。如把特定刺激和食物奖励联系起来后,红腿象龟(*Chelonoidis carbonaria*)在面对不同数量的食物刺激时会选择较大数量的食物(Soldati et al. 2017);中国条纹颈龟(*Mauremys sinensis*)经过训练后最大可以区分 9 与 10 的数量差异(Lin et al.

2021)。在自发性刺激中,澳洲刺尾岩蜥(*Egernia stokesii*)能够区分 3 与 4 的数量差异,而不能区分胡萝卜的长度大小(Szabo et al. 2021b);意大利壁蜥(*Podarcis sicula*)能够区分食物面积的大小,对食物数量却没有偏好(Miletto Petrazzini et al. 2017)。但是意大利壁蜥在经过训练后可以区分 2 与 3 的数量差异,且在离散变量上比连续变量更精通(Miletto Petrazzini et al. 2018)。此外,欧洲岩蜥(*Iberolacerta cyreni*)和赫尔曼陆龟(*Testudo hermanni*)都被证实有区分食物大小或数量的能力(Gazzola et al. 2018, Recio et al. 2021)。然而,蛇类及鳄类的数质鉴别能力目前仍未有突破性的研究。

**1.2.2 工具使用** 工具使用常被视为动物复杂认知能力的表征,而现有的研究认为,这应当是鸟类和哺乳动物的专有能力(Healy 2019)。爬行动物中只有湾鳄(*Crocodylus porosus*)被发现具备主动使用工具的能力,它们会用鼻尖顶着小木棍或树枝(图 2),将其露出水面来吸引鸟类栖息,而自己隐藏在水面下伺机捕食(Dinets et al. 2015)。除湾鳄外,有关其他爬行动物主动使用工具的研究仍没有突破性的进展。



图 2 湾鳄用树枝引诱鸟类栖息

Fig. 2 *Crocodylus porosus* uses tree branches to lure birds to roost

## 1.3 社会认知

社会认知涉及动物从其他个体获取知识的所有认知过程,通常被分为两类,社会智力和

社会学习 (Emery 2010)。社会智力即解决社会生活中问题的能力 (Whiten et al. 2007), 具有高度适应性, 因为它可以提醒观察者注意必要的信息, 如食物来源或捕食者的存在。社会智力的经典测试方法是注视跟随, 主要包括普通视线跟随和几何视线跟随, 其中普通视线跟随在红腿陆龟中已有验证 (Wilkinson et al. 2010); 几何视线跟随 (可以跨越障碍完成视线跟随) 目前只在犬类、鸦科鸟类和灵长类中被发现 (Bräuer et al. 2005, Schloegl et al. 2007, Met et al. 2014)。

社会学习指动物个体通过观察其他个体的行为及结果获得对应的环境信息, 作为解决问题的捷径, 以此来规避风险的一种行为 (Szabo et al. 2021a)。早期的社会学习研究集中于群居动物中, 而对社会性较低的物种知之甚少 (Galef et al. 2005)。爬行动物通常被认为是独居动物, 但许多物种享有个体领地, 同时拥有邻居, 并不是与同类毫无交流 (Pianka et al. 2003)。随着研究的深入, 非群居社会性爬行动物的社会认知能力逐渐被证实, 如纳尔逊伪龟 (*Pseudemys nelsoni*) 通过观察其他同种个体的行为来获取社会线索并以此得到食物 (Davis et al. 2011); 鬃狮蜥 (*Pogona vitticeps*) 在观看同种个体的演示之后, 能完成开门任务 (Kis et al. 2015)。而社会信息不仅仅可以从同种个体中获得, 近年来有关入侵物种的研究发现, 意大利壁蜥可以从异种土著个体处获得社会信息, 以帮助其更快适应新环境 (Damas-Moreira et al. 2018)。简言之, 即便是独居类爬行动物也具有获得社会信息的能力 (Laland 2004), 这提醒我们可以扩大社会认知的研究类群, 把目光投到更多的物种上。

此外, 还有研究发现孵化温度和年龄都会对爬行动物的社会认知造成影响。鬃狮蜥的实验中, 较低温度下孵化的个体比高温下孵化的个体能更快获得社会信息, 学会开门, 但两者成功开门的次数差异并不显著 (Siviter et al. 2017)。年轻的雄性澳洲水龙 (*Eulamprus*

*quoyii*) 在社会学习实验中比年长的个体学习得更快 (Noble et al. 2014, Kar et al. 2017)。

#### 1.4 适应性价值

认知通常被认为在动物维持日常生活的许多方面都起到重要作用, 但始终没有确切的证据 (Sol 2009)。认知的适应性价值研究主要基于与动物栖息环境相关的某些认知能力, 可能会在很多方面改变个体的生活状况, 如影响觅食能力以及对资源分布和避难所位置的记忆情况等 (Thornton et al. 2014)。研究证实, 空间认知能力强的天鹅绒壁虎 (*Amalosia lesueurii*) 幼体存活时间更长, 存活率更高 (Dayananda et al. 2017)。虽然空间认知如何影响存活率的机制尚不清楚, 但证实了部分认知能力会对个体的生活情况产生影响。

直至目前, 大部分有关爬行动物认知的研究仍是在实验室内进行的, 关于认知能力与生态相关性研究仍处于探索阶段。先前有关意大利壁蜥的研究证明了入侵物种能够合理利用社会认知能力获取信息以适应新生境 (Damas-Moreira et al. 2018)。Ward-Fear 等 (2016) 证明了学习新信息的适应性价值, 在野外生境引入剧毒蟾蜍作为入侵生物的背景下, 通过味觉厌恶训练学会避开蟾蜍的黄斑巨蜥 (*Varanus panoptes*) 比未经训练的个体存活时间更长。但实验室中研究的认知能力是否可以类比到野外生境中, 仍是一个难以回答的问题。

近年来有不少研究对同种两性间的认知差异做了对比, 证实了部分物种, 如澳洲水龙等, 雄性的部分认知能力高于雌性 (Carazo et al. 2014)。对 11 种蜥蜴的 Meta 分析发现, 只有树石龙子 (*Egernia striolata*) 表现出学习的性别差异, 雄性学习速度快于雌性 (Szabo et al. 2019)。理论上, 雄性需要捍卫或者扩大自己的领地、寻找更优质的雌性及探寻更大的栖息地环境等, 因此被推断认知能力可能强于雌性。但同种雄性个体之间的认知能力也会有差异, 这就引出另一个与动物适应性有关的有趣话题: 认知能力是否影响爬行动物的性选择? 不

同物种的交配策略不同,对于认知能力的高低需求也不相同。这种认知能力的性别差异或许会对性选择造成影响,虽然有研究证明鸟类雄性认知能力的高低会对雌性择偶造成影响 (Chen et al. 2019),但爬行动物中仍未发现相关证据。

简言之,目前的研究结果还不足以确切地证明爬行动物认知能力与选择压力的作用机制,也无法揭示认知能力能否影响性选择。因此,我们期望能有更多的研究人员投入到爬行动物认知能力适应性价值的研究中来,有助于阐明选择压力如何塑造种间及种内认知差异。爬行动物认知能力的适应性价值仍亟待探索。

## 2 讨论与展望

自 Burghardt (1977) 对爬行动物的认知研究提出新的建议后,爬行动物的认知能力逐渐得到研究人员的重视,对近年来爬行动物的部分认知研究做一个总结(附录 1),发现目前的研究仍处于初步探索阶段,未来仍需要更多物种和研究方向来填补空白。

### 2.1 系统参考鸟类与哺乳类经典认知研究

动物认知能力的高低和进化水平一直是动物行为学研究领域的难题。早期研究人员认为动物认知水平受其进化程度的影响,随着研究的深入,研究人员发现认知进化与系统发育并非简单的线性关系 (Szabo et al. 2021a)。确定爬行动物认知能力相对于哺乳动物和鸟类的系统发育位置可以帮助我们阐明两者认知技能的相似性究竟是趋同进化的结果还是从一个共同祖先继承而来,并证明认知能力的进化在某种程度上是否可预测 (De Meester et al. 2021)。值得一提的是,一些曾被认为独属于哺乳动物和鸟类的复杂认知技能,如前述的数质鉴别能力和工具使用能力,近年来在爬行动物中也有验证 (Healy 2019)。但由于相关研究的数量较少,限制了我们对认知进化方式和适应性价值的探索。

认知作为一种跟神经系统息息相关的能

力,离不开大脑结构,特别是新皮层(neocortex)或者背腹嵴(dorsal ventricular ridge, DVR)的参与 (Yamashita et al. 2017)。新皮层是哺乳动物特有的大脑结构,而背腹嵴(DVR)只存在于非哺乳类羊膜动物中,但这两者功能相似,都可以调控与认知有关的高级神经功能,因此在早期被研究人员认为是演化自爬行动物和哺乳动物共同祖先的一个原始结构 (Yamashita et al. 2017)。而 Woych 等 (2022) 推翻了这一论断,证明两者在遗传层面上没有关系。因此,爬行动物相对于哺乳类和鸟类的系统发育位置究竟在哪里,确定两者之间认知能力的界限,还需要更多的数据研究做比较。系统参考鸟类与哺乳类动物的经典认知学实验,与爬行动物一一对比,对于深入理解动物认知能力的进化水平是非常必要的。

### 2.2 结合爬行动物的习性、生境(生态相关性)设计更合适的研究范式

对于行为学领域的认知实验来说,实验设计的合理与否决定了实验的进展。爬行动物的低耗能、少进食、对环境温度的严苛需求等特点大大提高了实验设计的重要性,为加深对爬行动物认知的理解,必须开发出具有生态相关性的、可以在实验室或野外合理运行的研究范式。因此,研究人员需要仔细观察研究对象在野外的行为活动,结合其习性、生境、进食需求等方面设计生态相关性较高的实验方案,提高实验数据的可利用率。不仅如此,野外观察也有利于发现新的研究方向,如 Zani 等 (2009) 在野外观察中发现侧斑蜥蜴(*Uta stansburiana*)个体具有不同的逃跑策略,进而揭示了距洞穴距离对其逃跑策略的影响。

### 2.3 比较生境相同的近缘物种之间的认知差异

在系统演化的基础上,比较近缘物种或生境不同的相似物种的认知能力、扩大爬行动物认知研究的物种范围,有助于了解动物认知能力的系统演化。比较认知研究经常利用行为生态密切相关的物种来预测认知能力的差异,该

方法在哺乳动物和鸟类中取得了一定成效。这提醒我们也可以在爬行动物的认知研究中对这个方法加以利用，如在更广泛的生态范围和更多种类的分类群中进行比较研究。不仅如此，这种认知的比较工作还可以被用来预测不同生态环境下同一物种或相似物种的认知差异，如污染环境和原生态环境、高海拔与低海拔、城市与郊区及圈养与野外生境等，还可以用于细化调查同一物种的两性认知差异。

### 3 总结

以上针对爬行动物认知的总结并非详尽无遗，尽管许多认知领域的研究方向，如厌恶性刺激、行为灵活性、入侵物种的认知行为及抑制性控制等并没有在本文中提及，但已证明了爬行动物具有作为认知模式生物的巨大潜力。目前国内爬行动物认知领域的研究物种集中于蜥蜴及龟鳖类，蛇类与鳄类几乎没有研究；主要研究方向集中于空间认知，并在种间和种内水平对空间认知能力进行比较，对于数质鉴别和社会认知的研究较少，在行为灵活性、厌恶性刺激和入侵物种认知等其他方面更少涉及。

为了更好地理解爬行动物的认知能力，我们建议：系统参考鸟类与哺乳类经典认知研究；结合所研究爬行动物的习性、生境（生态相关性）设计更合适的研究范式；比较生境相同的近缘物种之间的认知差异。除此之外，还可以研究影响认知的因素，如孵化温度、圈养或野生、社会聚群或独居、年龄和性别等。总之，爬行动物的物种丰富度、多样的生殖策略、栖息地和社会组织，为动物认知领域提供了更多的研究方向。摆脱对爬行动物的刻板印象，正视爬行动物在进化谱系中的位置，不仅有利于我们对动物的认知进化、功能和机制产生更深刻的见解，还能为濒危爬行动物的保护做出贡献。

### 参 考 文 献

- Amiel J J, Lindström T, Shine R. 2014. Egg incubation effects generate positive correlations between size, speed and learning ability in young lizards. *Animal Cognition*, 17(2): 337–347.
- Bastos A P M, Taylor A H. 2020. Kea show three signatures of domain-general statistical inference. *Nature Communications*, 11: 828.
- Bräuer J, Call J, Tomasello M. 2005. All great ape species follow gaze to distant locations and around barriers. *Journal of Comparative Psychology*, 119(2): 145–154.
- Buckingham J N, Wong B B M, Rosenthal G G. 2007. Shoaling decisions in female swordtails: how do fish gauge group size? *Behaviour*, 144(11): 1333–1346.
- Burghardt G. 1977. Learning processes in reptiles. *Biology of the Reptilia*, 7: 555–681.
- Carazo P, Noble D W A, Chandrasoma D, et al. 2014. Sex and boldness explain individual differences in spatial learning in a lizard. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1782): 20133275.
- Chen J, Zou Y, Sun Y H, et al. 2019. Problem-solving males become more attractive to female budgerigars. *Science*, 363(6423): 166–167.
- Damas-Moreira I, Oliveira D, Santos J L, et al. 2018. Learning from others: an invasive lizard uses social information from both conspecifics and heterospecifics. *Biology Letters*, 14(10): 20180532.
- Davis K M, Burghardt G M. 2011. Turtles (*Pseudemys nelsoni*) learn about visual cues indicating food from experienced turtles. *Journal of Comparative Psychology*, 125(4): 404–410.
- Day L B, Crews D, Wilczynski W. 2001. Effects of medial and dorsal cortex lesions on spatial memory in lizards. *Behavioural Brain Research*, 118(1): 27–42.
- Day L B, Ismail N, Wilczynski W. 2003. Use of position and feature cues in discrimination learning by the whiptail lizard (*Cnemidophorus inornatus*). *Journal of Comparative Psychology*, 117(4): 440–448.
- Dayananda B, Webb J K. 2017. Incubation under climate warming affects learning ability and survival in hatchling lizards. *Biology Letters*, 13(3): 20170002.
- De Meester G, Baeckens S. 2021. Reinstating reptiles: from clueless creatures to esteemed models of cognitive biology. *Behaviour*,

- 158(12/13): 1057–1076.
- Dinets V, Brueggen J C, Brueggen J D. 2015. Crocodilians use tools for hunting. *Ethology Ecology & Evolution*, 27(1): 74–78.
- Dukas R. 2004. Evolutionary biology of animal cognition. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 35: 347–374.
- Emery N J. 2010. Cognition, evolution, and behavior. *Animal Behaviour*, 80(4): 769–770.
- Font E. 2019. Rapid learning of a spatial memory task in a lacertid lizard (*Podarcis liolepis*). *Behavioural Processes*, 169: 103963.
- Galef B G, Laland K N. 2005. Social learning in animals: empirical studies and theoretical models. *BioScience*, 55(6): 489–499.
- Gazzola A, Vallortigara G, Pellitteri-Rosa D. 2018. Continuous and discrete quantity discrimination in tortoises. *Biology Letters*, 14(12): 20180649.
- Hanus D, Call J. 2007. Discrete quantity judgments in the great apes (*Pan paniscus*, *Pan troglodytes*, *Gorilla gorilla*, *Pongo pygmaeus*): the effect of presenting whole sets versus item-by-item. *Journal of Comparative Psychology*, 121(3): 241–249.
- Healy S D. 2019. The face of animal cognition. *Integrative Zoology*, 14(2): 132–144.
- Heinen V K, Pitera A M, Sonnenberg B R, et al. 2021. Specialized spatial cognition is associated with reduced cognitive senescence in a food-caching bird. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 288(1947): 20203180.
- Holtzman D A. 1998. From slither to hither: orientation and spatial learning in snakes. *Integrative Biology: Issues, News, and Reviews*, 1(3): 81–89.
- Kar F, Whiting M J, Noble D W A. 2017. Dominance and social information use in a lizard. *Animal Cognition*, 20(5): 805–812.
- Kis A, Huber L, Wilkinson A. 2015. Social learning by imitation in a reptile (*Pogona vitticeps*). *Animal Cognition*, 18(1): 325–331.
- LaDage L D, Cobb Irvin T E, Gould V A. 2017. Assessing spatial learning and memory in small squamate reptiles. *Journal of Visualized Experiments*, 2017(119): 55103.
- LaDage L D, Roth T C, Cerjanic A M, et al. 2012. Spatial memory: are lizards really deficient? *Biology Letters*, 8(6): 939–941.
- Laland K N. 2004. Social learning strategies. *Animal Learning & Behavior*, 32(1): 4–14.
- Leal M, Powell B J. 2012. Behavioural flexibility and problem-solving in a tropical lizard. *Biology Letters*, 8(1): 28–30.
- Lin F C, Whiting M J, Hsieh M Y, et al. 2021. Superior continuous quantity discrimination in a freshwater turtle. *Frontiers in Zoology*, 18(1): 49.
- López J, Gómez Y, Rodríguez F, et al. 2001. Spatial learning in turtles. *Animal Cognition*, 4(1): 49–59.
- López J C, Rodríguez F, Gómez Y, et al. 2000. Place and cue learning in turtles. *Animal Learning & Behavior*, 28(4): 360–372.
- Lucon-Xiccato T, Gatto E, Fontana C M, et al. 2023. Quantity discrimination in newly hatched zebrafish suggests hardwired numerical abilities. *Communications Biology*, 6: 247.
- Lyon B E. 2003. Egg recognition and counting reduce costs of avian conspecific brood parasitism. *Nature*, 422(6931): 495–499.
- Matsubara S, Deeming D C, Wilkinson A. 2017. Cold-blooded cognition: new directions in reptile cognition. *Current Opinion in Behavioral Sciences*, 16: 126–130.
- Met A, Miklósi Á, Lakatos G. 2014. Gaze-following behind barriers in domestic dogs. *Animal Cognition*, 17(6): 1401–1405.
- Miletto Petrazzini M E, Bertolucci C, Foà A. 2018. Quantity discrimination in Trained Lizards (*Podarcis sicula*). *Frontiers in Psychology*, 9: 274.
- Miletto Petrazzini M E, Fraccaroli I, Gariboldi F, et al. 2017. Quantitative abilities in a reptile (*Podarcis sicula*). *Biology Letters*, 13(4): 20160899.
- Mueller-Paul J, Wilkinson A, Hall G, et al. 2012. Radial-arm-maze behavior of the red-footed tortoise (*Geochelone carbonaria*). *Journal of Comparative Psychology*, 126(3): 305–317.
- Nieder A. 2020. The adaptive value of numerical competence. *Trends in Ecology & Evolution*, 35(7): 605–617.
- Noble D W A, Byrne R W, Whiting M J. 2014. Age-dependent social learning in a lizard. *Biology Letters*, 10(7): 20140430.
- Pianka E R, Vitt L J. 2003. *Lizards: Windows to the Evolution of Diversity*. California: University of California Press, 955–957.
- Recio P, Rodríguez-Ruiz G, López P, et al. 2021. Prey quantity discrimination and social experience affect foraging decisions of rock lizards. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 75(2): 33.
- Rugani R, Regolin L, Vallortigara G. 2008. Discrimination of small numerosities in young chicks. *Journal of Experimental Psychology*:

- Animal Behavior Processes, 34(3): 388–399.
- Schloegl C, Kotrschal K, Bugnyar T. 2007. Gaze following in common ravens, *Corvus corax*: ontogeny and habituation. *Animal Behaviour*, 74(4): 769–778.
- Schlüssel V, Kreuter N, Gosemann I M, et al. 2022. Cichlids and stingrays can add and subtract ‘one’ in the number space from one to five. *Scientific Reports*, 12: 3894.
- Siviter H, Deeming D C, van Giezen M F T, et al. 2017. Incubation environment impacts the social cognition of adult lizards. *Royal Society Open Science*, 4(11): 170742.
- Sol D. 2009. Revisiting the cognitive buffer hypothesis for the evolution of large brains. *Biology Letters*, 5(1): 130–133.
- Soldati F, Burman O H P, John E A, et al. 2017. Long-term memory of relative reward values. *Biology Letters*, 13(2): 20160853.
- Stone A, Ford N B, Holtzman D A. 2000. Spatial learning and shelter selection by juvenile Spotted Pythons, *Anteresia maculosus*. *Journal of Herpetology*, 34(4): 575.
- Sun X Q, Piao Y G, Wang T L, et al. 2023. Keep numbers in view: Red-eared Sliders (*Trachemys scripta elegans*) learn to discriminate relative quantities. *Biology Letters*, 19(7): 20230203.
- Szabo B, Noble D W A, McCloghry K J, et al. 2021b. Spontaneous quantity discrimination in a family-living lizard. *Behavioral Ecology*, 32(4): 686–694.
- Szabo B, Noble D W A, Whiting M J. 2021a. Learning in non-avian reptiles 40 years on: advances and promising new directions. *Biological Reviews*, 96(2): 331–356.
- Szabo B, Whiting M J, Noble D W A. 2019. Sex-dependent discrimination learning in lizards: a meta-analysis. *Behavioural Processes*, 164(1742): 10–16.
- Thornton A, Isden J, Madden J R. 2014. Toward wild psychometrics: linking individual cognitive differences to fitness. *Behavioral Ecology*, 25(6): 1299–1301.
- Uller C, Jaeger R, Guidry G, et al. 2003. Salamanders (*Plethodon cinereus*) go for more: rudiments of number in an amphibian. *Animal Cognition*, 6(2): 105–112.
- Ward-Fear G, Pearson D J, Brown G P, et al. 2016. Ecological immunization: *in situ* training of free-ranging predatory lizards reduces their vulnerability to invasive toxic prey. *Biology Letters*, 12(1): 20150863.
- Ward-Fear G, Thomas J, Webb J K, et al. 2017. Eliciting conditioned taste aversion in lizards: live toxic prey are more effective than scent and taste cues alone. *Integrative Zoology*, 12(2): 112–120.
- White D J, Arthur J, Davies H B, et al. 2022. Cognition and reproductive success in cowbirds. *Learning & Behavior*, 50(1): 178–188.
- Whiten A, van Schaik C P. 2007. The evolution of animal ‘cultures’ and social intelligence. *Philosophical Transactions of the Royal Society Lond B: Biological Sciences*, 362(1480): 603–620.
- Wilkinson A, Mandl I, Bugnyar T, et al. 2010. Gaze following in the red-footed tortoise (*Geochelone carbonaria*). *Animal Cognition*, 13(5): 765–769.
- Woych J, Ortega G A, Deryckere A, et al. 2022. Cell-type profiling in salamanders identifies innovations in vertebrate forebrain evolution. *Science*, 377(6610): eabp9186.
- Yamashita W, Nomura T. 2017. *Brain Evolution by Design*. Tokyo: Springer, 291–309.
- Zani P A, Jones T D, Neuhaus R A, et al. 2009. Effect of refuge distance on escape behavior of side-blotched lizards (*Uta stansburiana*). *Canadian Journal of Zoology*, 87(5): 407–414.
- 王琳, 罗云超, 李忠秋. 2020. 鸦科鸟类认知研究回顾. *动物学杂志*, 55(6): 806–831.

附录 1 近 20 年爬行动物认知研究概况

Appendix 1 Examples of reptile cognition reported in the past 20 years

类群 Group	物种 Species	认知类型 Cognitive type	认知能力描述 Description of cognitive abilities	参考文献 Reference
蜥蜴类 Lizards	加泰罗尼亚壁蜥 <i>Podarcis iolepis</i>	空间认知 Spatial learning and memory	通过装置外的远端线索辨认放置在矩形实验场地四个角落中的正确避难所 Identify the correct shelter placed in the four corners of the rectangular experimental site by remote cues	Font 2019
	侧斑蜥蜴 <i>Uta stansburiana</i>	空间认知 Spatial learning and memory	在改动巴恩斯迷宫实验装置下能够进入设定的正确洞口 Enter the correct opening of the improved Barnes Maze	Ladage et al. 2012
	澳洲水龙 <i>Eulamprus quoyii</i>	空间认知 Spatial learning and memory	在驱赶下能够在两个避难所中选择进入正确的避难所; 雄性比雌性学习得更快 Enter the correct shelter between two shelters under expulsion; Males learn faster than females	Carazo et al. 2014
	澳洲刺尾岩蜥 <i>Egernia stokesii</i>	数量鉴别 Quality and quantity discrimination	自发性刺激下能够辨别胡萝卜的数量差异 (最大可区分 3 与 4 的数量差异), 但不能区分胡萝卜的长度差异 Spontaneously discriminated the difference in the number of carrots (ratio 3 and 4), but no length	Szabo et al. 2021b
	意大利壁蜥 <i>P. sicula</i>	数量鉴别 Quality and quantity discrimination	自发性刺激下能够区分食物面积的大小, 但对数量没有偏好; 经过训练后可以区分数量差异, 对面积和大小则没有偏好 Spontaneously discriminated the size of food, but not quantity; Distinguish quantitative differences after training, but no size	Mileto et al. 2017, 2018
	欧洲岩蜥 <i>Iberolacerta cyreni</i>	数量鉴别 Quality and quantity discrimination	在自发性刺激下能够区分 5 与 10 只蟋蟀的区别 (数量比为 0.5) Spontaneously discriminated between 5 and 10 crickets (ratio 0.5)	Recio et al. 2021
	鬃狮蜥 <i>Pogona vitticeps</i>	社会认知 Social cognition	观看同种个体的开门演示之后, 能完成开门任务; 高温孵化的个体更快获得社会信息 Open the door after watching demonstration of the conspecific individuals; Individuals incubated by high temperatures get social information faster	Kis et al. 2015, Siviter et al. 2017
	意大利壁蜥 <i>Podarcis sicula</i>	社会认知 Social cognition	作为入侵物种能够从异种土著个体处获得社会信息以适应新环境 Obtain social information from heterogeneous individuals to adapt to new environments as invasive species	Damas-Moreira et al. 2018
	澳洲水龙 <i>Eulamprus quoyii</i>	社会认知 Social cognition	有演示者演示的蜥蜴更快学会移开盖子的关联任务; 年轻雌性比年老雌性学的更快 Learn to remove the lid faster with presenters; Young males learn faster than older males	Noble et al. 2014, Kar et al. 2017
	天鹅绒壁虎 <i>Anolis tesuenerii</i>	适应性价值 Adaptive value	空间认知能力强的个体存活时间更长, 存活率更高 Individuals with high spatial cognition survive longer and have higher survival rates	Dayananda et al. 2017
黄斑巨蜥 <i>Varanus panoptes</i>	适应性价值 Adaptive value	在野外生境引入剧毒蟾蜍作为入侵生物的背景, 通过味觉厌恶训练学会避开蟾蜍的蜥蜴比未经训练的个体存活时间更久 Lizards that learn to avoid toads live longer than untrained individuals in the background of invasive species	Ward-Fear et al. 2016	

续附录 1

类群 Group	物种 Species	认知类型 Cognitive type	认知能力描述 Description of cognitive abilities	参考文献 Reference	
龟鳖类 Turtles and tortoises	红耳龟 <i>Pseudemys scripta</i>	空间认知 Spatial learning and memory	通过记忆远端线索和装置内的局部线索进入正确的径向壁获取食物 Enter the correct radial wall to obtain food through distal cues and local cues	López et al. 2000	
	红腿象龟 <i>Chelonoidis carbonaria</i>	空间认知 Spatial learning and memory	以自身动态位置为中心线索辨别方向以进入正确径向壁 Orient itself with its dynamic position as the central cue to enter the correct radial wall	Mueller-Paul et al. 2012	
	中国条纹颈龟 <i>Mauremys sinensis</i>	数质鉴别 Quality and quantity discrimination	通过训练后可鉴别 9 与 10 的数量差异 Discriminate the difference between the number of 9 and 10 after training	Lin et al. 2021	
	红耳龟 <i>Trachemys scripta elegans</i>	数质鉴别 Quality and quantity discrimination	通过训练后可以区分物体的相对数量 Distinguish the relative number of objects after training	Sun et al. 2023	
	红腿象龟 <i>C. carbonaria</i>	数质鉴别 Quality and quantity discrimination	有意识选择更多食物奖励所对应的视觉刺激且长期保持该记忆 (至少 18 个月) Consciously select more visual stimuli for food rewards and maintain that memory for a long time (at least 18 months)	Soldati et al. 2017	
	赫尔曼陆龟 <i>Testudo hermanni</i>	数质鉴别 Quality and quantity discrimination	自发性刺激下能够区分番茄片大小及数量 (最大可区分 3 与 4 数量差异) Spontaneously discriminated distinguish between the size and number of tomato slices (ratio 3 and 4)	Gazzola et al. 2018	
	红腿象龟 <i>C. carbonaria</i>	社会认知 Social cognition	绕道实验中模仿同种个体的行动轨迹以获取食物 Imitate the action trajectories of other conspecific individuals to obtain food in a detour task	Wilkinson et al. 2010	
	纳尔逊伪龟 <i>P. nelsoni</i>	社会认知 Social cognition	通过观察其他同种个体的行为来获取社会线索并以此得到食物 Observe the behavior of other conspecific individuals to obtain food	Davis et al. 2011	
	蛇类 Snakes	斑点星蟒 <i>Asterias maculosus</i>	空间认知 Spatial learning and memory	在 Barnes 迷宫中能够根据空间线索寻找正确逃生洞口的位置 Find the correct escape hole according to spatial clues in Barnes Maze	Stone et al. 2000
		玉米蛇 <i>Pantherophis guttatus</i>	空间认知 Spatial learning and memory	在 Barnes 迷宫中通过记忆局部线索找到正确的逃生洞 Find the right escape hole by memorizing local clues in Barnes Maze	Holtzman 1998
鳄类 Crocodiles	湾鳄 <i>Crocodylus porosus</i>	工具使用 Tool use	鼻尖顶起小木棍引诱鸟类栖息, 从而获得食物 Use trees ticks to lure birds and obtain food	Dimets et al. 2013	