doi:10.3969/j.issn 0253-9608.2012.01.005

动物行为研究新进展(三):动物行为的神经生物学基础

尚玉昌

教授,北京大学生命科学学院,北京 100871

关键词　动物行为　神经生物学　田鼠　绿头鸭　空间学习　单半球睡眠

近年来动物行为学家从神经生物学的角度研究了普通田鼠的空间学习能力和定向能力,发现雄性田鼠的巢域比雌鼠大,因而比雌鼠有更强的空间定向和导航能力,而且发现多配偶制田鼠雄性个体的脑海马比雌性个体大,而单配偶制田鼠两性个体的脑海马大小没有差异。此外,大脑的颅内皮质和前额皮质对田鼠的空间学习过程也起着重要作用。

睡眠是动物行为的一种表现,绿头鸭在睡眠时是睁一只眼闭一只眼,实际上是半个脑在睡眠,半个脑保持清醒状态。这种单半球的睡眠方式能使动物在睡眠中对捕食者作出快速反应。对于一些海洋哺乳动物来说,这种睡眠方式则能使动物在睡眠时游到水面进行呼吸换气。动物行为学家已经能够利用脑电图和测脑温技术对动物在睡眠期间的脑动态进行分析,这不仅对动物行为本身的研究开辟了新的前景,而且也揭示了前所未知的大脑活动。

由于内分泌系统与动物的化学通讯有密切关系,所以它对动物行为近期的因果分析发挥着重要作用。但内分泌系统在化学通讯方面又具有很大的局限性,特别是它作出反应的速度太慢,通常是以分钟或小时计。另一个通讯途径是神经系统。神经通讯属于电脉冲系统,它的反应速度则要快得多。

动物都具有被称为神经元的神经细胞,不管这些神经细胞传递的是什么信息,它们都有着一些共同的特点,即每一个神经元都有一个细胞体、一个细胞核、一个或多个神经纤维。能够把电信息(electrical information)从一个神经细胞传递到另一个神经细胞的纤维就叫轴突(axon)。轴突的长短可小至不足 1 mm 到大至 1 m 以上。轴突的直径有所不同,这一点很重要,因为神经脉冲的速度直接影响着动物行为的反应速度。一般说来,轴突的直径越大,神经脉冲沿着它传递的速度也就越快。

每一个神经元都只有一个轴突,轴突的基部叫轴丘(axon hillock),而轴突的端部有很多分枝,当信息沿着神经元系统移动时,正是通过这些分枝离开一个神经元并进入到另一个神经元的。神经元接受来自其他细胞的脉冲是通过被称为树突(dendrite)的神经纤维,一个神经元可以有成百上千的树突,形成所谓的树突树。此外,有些类型的神经元在树突树的每个分枝上还生有很多树突棘(dendritic spine),它可接受来自于其他细胞的信息输入。重要的是,这些树突棘的数量可以随着空间导航行为和学习能力的增强而增强(见后文)。目前已知,无论是树突树、树突棘,还是每个神经元都能够接受来自于很多其他神经元的信息。

1 田鼠的神经生物学与学习能力

近年来,动物行为学家从神经生物学的角度研究了普通田鼠(*Microtus pennsylvanicus*)的空间学习行为。雄性田鼠是多配偶制动物(polygamous),即在一个生殖季节内可以和一个以上的雌性田鼠交配。此外,雄性田鼠可以占有非常大的巢域(home range),有时可以比雌田鼠的巢域大 10 倍并能覆盖好几只雌田鼠的巢域[1]。根据动物行为学家的预测,如果雄鼠的巢域比雌鼠的巢域大,而且还必须保持与雌鼠联系的话,那么雄鼠就必须具有比雌鼠更好的空间定向和导航能力。

当 Gaulin 和 Fitzgerald[1] 在实验室内用一系列的迷宫对雄性和雌性普通田鼠进行实验的时候,他们发现,雄鼠比雌鼠表现出了更强的空间学习能力。他们同时还对另一种啮齿动物——草原田鼠(*Microtus ochrogaster*)的空间学习能力进行了测定,这种草原田鼠与普通田鼠的重要区别是它属于单配偶制动物(monogamous),雄鼠和雌鼠巢域的大小差不多相等。由于雄鼠的巢域不比雌鼠大,而且也不需要很强的定向导航能力去穿越很多雌鼠的巢域,所以动物行为学家曾预测在普通田鼠雌雄个体之间所存在的空间学习能力之间的差异,将不会在单配偶制的草原田鼠中看到。事实也正是如此,当 Gaulin 和 Fitzgerald[1] 在迷宫中测定草原田鼠

© 1994-2012 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

的空间学习能力时，发现雄鼠和雌鼠之间没有差异。

目前，动物行为学家正在从神经生物学角度做以下两方面的研究：①研究雄性田鼠和雌性田鼠空间学习能力差异的神经生物学机理；②研究神经系统的某些成分是如何随着动物空间学习经历的改变而改变的。首先，是对多配偶制和单配偶制田鼠的雌雄两性个体进行比较研究，并对大脑皮层的海马区给予特别关注，因为已知大脑的这个区域对动物的空间定向起着关键作用[2]。

根据上述两方面的研究成果，Jacobs 及其同事[3]认为，多偶配制田鼠雄性个体的脑海马应当比雌性个体大，而单配偶制田鼠两性个体的脑海马大小不应当存在差异。在他们的比较实验研究中，选择普通田鼠作为多配偶制物种的代表，并选择松林田鼠（*Microtus pinetorum*）而不是草原田鼠作为单配偶制物种的代表。研究结果发现，就海马相对于整个脑量的大小来说，普通田鼠存在着两性差异，而松林田鼠没有性别差异。这种比较研究法是神经生物学经常采用的一种研究方法。不同物种之间的行为差异往往可以提示人们在这些物种之间可能存在着神经生物学方面的差异（如上例中的海马大小），而且这种提示的准确性是可以通过可控条件下的实验得到验证的。

对啮齿动物的空间学习行为和神经生物学机理的研究，不只限于对不同物种进行比较研究，也不限于对脑海马的研究。现已发现，大脑的颅侧皮质（parietal cortex）和前额皮质（prefrontal cortex）对动物的空间学习过程也起着重要作用，特别是树突棘的数量与学习行为密切相关，例如：在大白鼠颅侧皮质和前额皮质中，雄鼠树突棘的密度比雌鼠大[4]，树突棘数量和密度的增加会加强神经元之间的连接，从而使学习能力得到改善。

Martin Kavaliers 等人曾研究过普通田鼠的学习能力与前额和颅侧皮质内树突棘数量的关系[5]。为了从事这项研究，他们对水迷宫中的雌雄鼠进行了测验，并通过测定普通田鼠在 8 次实验中找到隐藏在迷宫中平台的速度来判断学习能力的强弱。实验结果表明：雄鼠的学习能力总是比雌鼠更强，这无论是在学习速度方面，还是在留住所学得的信息方面都是如此。空间学习实验一旦结束，研究人员就会对雌雄鼠的脑进行解剖并测定前额和颅侧皮质内树突棘的数量。结果发现，这两个脑区内树突棘的数量都是雄鼠比雌鼠多。

上述研究表明，田鼠的学习能力是与树突棘的密度相关的，但并没有示明其因果关系。有可能在进行水迷宫训练之前，雄性田鼠的树突棘就比雌鼠多，因而其学习能力也比雌鼠强，但也可能在水迷宫实验前，两性田鼠树突棘的数量是相等的，而雄鼠树突棘的数量是在水迷宫中学习期间增加的，而雌鼠没有增加，还有可能这两种情况同时存在，只是我们无法确认。M. B. Moser 等人已提供了充分的证据，证明大白鼠的树突棘数量是能够在学习过程中发生改变的[6]，他们除了利用水迷宫实验，还训练大白鼠去发现隐藏在笼中的食物，并以此测定大白鼠的空间学习能力，实验结束后立即进行大脑取样并计算树突棘的数量和密度。如果将大白鼠随机地分为空间学习组和对照组，并且假定树突棘数量的增加是因为空间学习而引起的，那么就可以断定，空间学习组大白鼠的树突棘数量一定比对照组多，事实也正如预想的一样。Moser 认为用田鼠做这样的实验也一定会得出相同的结果。

上述工作是说明神经可塑性（neural plasticity）的一个极好实例。所谓神经可塑性是指神经元随着动物的经历和经验而发生变化的能力。当前，神经可塑性是神经生物学一个极为活跃的研究领域，具有广阔的发展前景[7-8]。

2 绿头鸭的睡眠与防御

睡眠是动物十分重要的一种生理功能，也是动物行为的一种表现[9]，但睡眠给动物提出的一个难题是，在睡眠期间动物的警觉性会下降，因而更容易遭到捕食动物的猎杀，很多动物对这一难题所采取的行为对策是睡眠时睁一只眼闭一只眼。这种具有防御功能的睡眠方式首先是在雏鸡中被观察和记录到的[10]，在绿头鸭（*Anas platyrhynchos*）中却得到了最充分的研究[11-13]。

绿头鸭不仅能够睁着一只眼睡觉，而且有一侧的脑半球处于清醒状态，实际上，这些鸟是半个脑在睡觉，半个脑保持清醒[14-15]。这种睡觉被称为单半球睡眠（unihemispheric sleep）。Rattenberg 和 Lima 曾研究了绿头鸭的单半球睡眠，他们发现，绿头鸭不仅能睁着一只眼睡觉，而且位于群体边缘的个体（更易遭到猎杀）比位于群体中心的个体，其单半球睡眠表现得更为明显。这些处于群体外围的绿头鸭睁着的那只眼总是离群朝外，对着危险源的方向。

那么，绿头鸭到底是怎样进行单半球睡眠的呢？它们似乎能够使一个在睡眠时处于积极活动的脑半球进入所谓的慢波睡眠（slow-wave sleep）[11-12]。简单地说，“慢波”就是研究人员用脑电图仪（EEG）所记录下的脑波频率。鸟类的慢波睡眠在波频和波幅方面与其他的睡眠状况或清醒状态是完全不同的，这种慢波状态可使睡眠者对捕食者作出快速反应，但在危险真正到来之前它又不会干扰正处在睡眠状态的那个脑半球。脑电图记录显示：在单半球睡眠期间，控制睁眼的脑区显示出

© 1994-2012 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

慢波睡眠所特有的低频范围，而另一半脑区的脑电图与正常睡眠十分相似。

大多数单半球睡眠的实验工作都是在鸟类中进行的，但鸟类并不是唯一采取这种睡眠形式的动物。虽然大多数哺乳动物（包括人）都是两个脑半球同时睡眠，但水生哺乳动物是例外，在海豚、鲸、海狗和海狮中，单半球睡眠能够使这些动物在睡眠中游到海水表面进行呼吸换气[16-17]。在这些研究工作中，研究人员曾利用各种技术测定大脑两半球的活动，其中包括大脑两个半球的温度记录。由此发现，清醒脑半球的温度比睡眠脑半球的温度高[18-19]。

目前，动物行为学家利用脑电图和测脑温的技术已经能够研究动物在睡眠期间的脑动态，动物通常每天持续约8个小时的睡眠[9]。这些分析研究工作不仅为动物行为本身的研究工作开辟了新的前景，而且也揭示了前所未知的大脑活动，单半球睡眠就是这种脑部活动的一个方面，也是神经生物学家和动物行为学家都非常感兴趣的一个新的研究领域。

（2011年9月21日收到）

[1] GAULIN S J C, FITZGERALD R W. Sexual selection for spatial learning ability [J]. Animal Behaviour, 1989,37:322-331.
[2] EICHENBAUM H, STEWART C. Hippocampal representation in place learning [J]. Journal of Neuroscience, 1990,10:3531-3542.
[3] JACOBS G F, GAULIN S J C, SHERRY D F, et al. Evolution of spatial cognition:sex-specific patterns of spatial behavior predict hippocampal size [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, 1990,87:6349-6352.
[4] KOLB B, STEWART J. Sex-related differences in dendritic branching of cells in the prefrontal cortex of rats [J]. Behavioral Neuroscience,1996,110:1271-1281.
[5] KAVALIERS M, OSSENKOPP K P. Sex differences in spatial learning and prefrontal and parietal cortical dendritic morphology in the meadow vole [J]. Brain Research, 1998,810:41-47.
[6] MOSER M B, TROMMALD M. An increase in dendritic spine density on hippocampal CAI pyramidal cells following spatial learning in adult rats suggests the formation of new synapses [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, 1994,99:12673-12675.
[7] HUTTENLOCHER P R. Neural plasticity: The effects of environment on the development of the cerebral cortex [J]. Cambridge, MA: Harvard University Press, 2002.
[8] JENKINS W M, MERZENICH M M. Functional reorganization of primary somatosensory cortex in adult owl monkeys after behaviorally controlled tactile stimulation [J]. Journal of Neurophysiology, 1990,63:82-104.
[9] 尚玉昌. 动物的睡眠行为 [J]. 生物学通报,1987,5:1-3.
[10] SPOONER C. Observations on the use of the chick in pharmacological investigation of the cental nervous system [D]. Los Angeles:University of California, 1964.
[11] RATTENBORG N, LIMA S, AMLANER C. Facultative control of avian unihemispheric sleep under the risk of predation [J]. Behavioral Brain Research, 1999,105:163-172.
[12] RATTENBORG N, LIMA S, AMLANER C. Half-awake to the risk of predation [J]. Nature, 1999b,397:397-398.
[13] RATTENBORG N C, AMLANER C J, LIMA S L. Behavioral, neurophysiology and evolutionary perspective on unihemispheric sleep [J]. Neuroscienc and Biobehaviora Reviews, 2000,24:817-842.
[14] BALL G F. The neural integration of environment information by seasonally breeding birds [J]. American Zoologist, 1993,33:185-199.
[15] BALL N J, AMLANER C J, SHAFFERY J P, et al. Asynchronous eye-closure and unihemispheric quiet sleep of birds [J]. Sleep, 1988,86:151-153.
[16] LYAMIN O I, CHYTYRBOK I S. Unilateral EEG activation during sleep in the cape fur seal [J]. Neuroscience Letters, 1992,143:263-266.
[17] MUKHAMETOV L, SUPIN A. Interhemispheric asymmetrie of the EEG during sleep in marine mamals [M]//In ONIANI T (ed). Neurobiology of sleep-wakefulness cycle, 1988:147-159.
[18] BERGER R J, PHILLIPS N H. Energy conservation and sleep [J]. Behavioural Brain Research, 1995,69:65-73.
[19] KOVALZAN V, MUKHAMETOV L. Temperature variation in the brain corresponding to unihemispheric slow wave sleep in dolphins [J]. Journal of Evolution and Biochemical physiology, 1882,18:307-309.

New Advances in Study of Animal Behavior (Ⅲ): Neurobiological Underpinning of Behavior

SHANG Yu-chang

Professor, School of Life Sciences, Peking University, Beijing 100871, *China*

Abstract In this paper, we shall examine spatial learning in voles from a neurobiological perspective. Male meadow voles have very large home ranges and have better navigational skills than female. The males in polygamous species would have larger hippocampuses than females, but that no such sex difference in hippocampul size would be seen in monogamous species of voles. Researchers found that the parietal and prefrontal cortex areas of brain also played an important role in the spatial learning process, and in particular that the number of dendritic spines is correlated with learning.

Mallards have the ability to sleep with one eye open and the other eye close. In essence, these birds sleep with half of their brain awake and half of their brain asleep. This sleep state allows quick responses to predators, but it does not interfere with the sleep half the birds brain until danger in present. In aquatic mammals like dolphins, whales, fur seals and sea lions, unihemi-spheric sleep is thought to allow individuals to swim to the surface and breathe during sleep. Using electroencephalograms and brain temperature measurement, animal behaviorists are able to study brain dynamics during sleep. These analysis shed light not only on animal behavior *per se* (in itself), but they revealed completely new brain activities, one such activity being unihemispheric sleep.

Key words animal behavior, neurobiology, vole, mallard duck, spatial learning, unihemispheric sleep

（编辑：段艳芳）

© 1994-2012 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net