

啮齿动物的嗅觉通讯研究进展

张 立 孙儒泳 房继明

(北京师范大学生态研究所生物多样性与生态工程教育部重点实验室, 北京, 100875)

摘要: 通过对近 40 年来啮齿动物嗅觉通讯的研究综述, 主要介绍嗅觉信号的来源、组成及其对啮齿动物行为生理所产生的作用。啮齿动物嗅觉通讯的信号来源主要是粪便、尿液和特化皮肤腺等, 对这些化学信号的成分分析主要集中在各种信息素 (Pheromone) 的结构、来源及其引起的行为反应。目前, 在对啮齿动物嗅觉通讯神经通路的研究中, 对主嗅觉系统和犁鼻器系统在动物嗅觉通讯中的作用仍将是人们研究的重点; 而通过信息素作用所产生的各种行为反应的神经内分泌机制也是动物嗅觉通讯领域研究的热点之一。研究气味信号对动物行为和生理等方面所产生的作用, 将有助于揭示啮齿动物嗅觉通讯在其社会行为中的重要作用。

关键词: 啮齿动物; 嗅觉通讯; 信息素; 气味行为反应

中图分类号: Q958.1

文献标识码: A

文章编号: 1000-1050(2003)01-0074-09

Progress of Research on Olfactory Communication in Rodents

ZHANG Li SUN Ruyong FANG Jiming

(*Institute of Ecology, Beijing Normal University, Beijing, 1000875*)

Abstract: The paper is a review on research of olfactory communication in rodents for the past 40 years. It mainly introduced the sources and components of olfactory signals, and their mechanisms on physiological behavior of rodent. Faeces, urine, secretion of skin gland, etc. are main sources of odor in rodents. The component analyses on these chemical signals have been focused mainly on structures, components and behavioral effects of pheromones. Currently, among the research areas in neuro-pathway of olfactory communication in rodents, main olfactory system, vomeronasal system, and their olfactory communication functions are still the focal points. Research on pheromones and their impacts on behavioral responses in neuro-endocrine mechanism is also one of the hot studies in animals olfactory communication. Studying the impact of odor signals on animal behavior and physiology of animal will assist in revealing the important role of olfactory communication in social behavior of rodents.

Key words: Rodent; Olfactory communication; Pheromone; Odor preference

嗅觉通讯在大多数哺乳动物的通讯行为中占主导地位^[1], 而啮齿类则是主要依赖嗅觉进行通讯的动物类群^[2]。哺乳动物化学通讯的研究是新兴的课题, 自 20 世纪 60 年代以来, 为科学工作者所注意, 目前已经成为国际上生物学科内极为活跃的一个研究领域。

近 40 年来, 对于嗅觉通讯中化学信号在啮齿动物行为、生理等方面的作用, 以及由此影响到的动物社群结构、社会等级等的研究发展迅速^[3~6]。目前被研究过的大多数啮齿类动物几乎完全或是主

要依靠鼻内器官 (以感觉空气中挥发性化学物质的主嗅觉系统和感觉非挥发性化学物质的犁鼻器为主) 来感受化学信号, 进行种间识别、个体或群体辨别、性别辨别、领域标记、配偶选择、诱导交配行为或攻击行为等^[7~13]。人们在利用化学信号来控制、诱杀害鼠等方面也有大量研究^[14~17]。随着行为学、生物化学、神经生物学、内分泌学和生物学实验技术的发展, 以及各学科间的渗透与交叉, 对气味信号的产生、化学组成、感受通路、行为反应及其神经内分泌机制等有了更为深入的理解^[18~22]。

基金项目: 1999 年北京师范大学优秀青年教师基金资助

作者简介: 张立 (1971-), 男, 博士, 副教授, 主要从事动物行为学研究。

收稿日期: 2001-10-29; 修回日期: 2002-05-13

1 啮齿动物嗅觉通讯的气味信号

Kalmus^[23]将动物化学通讯中所使用的化学物质——外激素 (Pheromone) 或称信息素定义为动物释放到体外的物质, 这种物质是一种或几种化学物质的混合物, 同种的其他个体接收后, 产生一种或多种特定的反应。通常又称外激素为气味或气味物质^[24]。

啮齿动物的主要气味源有尿、粪便和特化腺体的分泌物^[2,25]。动物的个体气味是来源于身体不同部位的气味信号的混合, 而且是带有个体特征的物质^[7]。Barnett^[26]首先提出“群体气味”一词。对集群动物而言, 具有共同的气味信号有着重要的意义, 同群的成员彼此友好相处, 对陌生群体的个体则发起攻击。这种相互关系并不是建立在简单的个体识别上, 而是由群体气味决定的^[24]。群体气味的来源较为复杂, 其可能性有 3 种: 一是群体内优势个体的气味; 二是群体内各成员个体气味的混合; 三是群体内各成员的个体气味中, 包含有本群体成员共有的特殊气味成分^[7]。

不同来源的气味信号所携带的信息, 以及它们所产生的作用可能是不同的。Lai^[27]等发现: 雌性坎氏毛足鼠 (*Phodopus campbelli*) 用于传递其繁殖状况的气味信号有 4 种, 不同的气味在不同的繁殖时期对雄鼠有着特殊的吸引作用。其中尿液气味和来源于嘴中的气味仅在雌鼠产后的动情期间有吸引雄性的作用; 腹中腺气味在雌鼠分娩前的几天中能够吸引雄鼠; 而阴道分泌物对雄鼠的吸引力最强, 并在雌鼠产后动情期中最具吸引力。对草甸田鼠 (*Microtus pennsylvanicus*) 的研究也发现: 身体不同部位 (包括尿液、粪便、唾液、背部的、胸部的、下体等) 所产生的气味信号, 对异性的吸引作用不同; 其中来自尿液、粪便和下体的气味更具性吸引力^[20]。而携带有关动物性别、繁殖状况等信息的气味信号也随着季节而有所变化^[2,28]。在橙腹田鼠 (*Microtus ochrogaster*) 中发现有 8 种气味源带有性别特征^[29]。此外, Sandnabba^[30]发现: 血液也具有信号外激素的作用, 能够引起 Turku aggressive (TA) 实验室小鼠攻击行为的下降、嗅闻行为的增多。

在哺乳动物特别是啮齿类的许多种类中, 种内个体识别是通过尿的气味来完成的^[7,25]。动物尿液气味的个体差异性是由遗传、激素水平、体内微生物

和食物等因子综合作用的结果^[31]。包皮腺分泌物是鼠类尿液中起性吸引作用的主要成分^[8]。尿液气味对异性/同性吸引力的大小可能还受到性激素外的催乳素、促褪黑激素等其他激素的调控^[32]。

粪便的气味也有个体特征^[12,20,33]。粪便中的外激素成分能够引起异性的行为反应, 并且这种吸引异性的特性是由季节性变化的性激素水平决定的^[5,29]; 粪便的气味也会随着动物摄取食物的变化而改变; 同时, 消化道中的微生物也会对粪便的气味产生影响^[11,34]。

对金色中仓鼠 (*Mesocricetus auratus*) 和橙腹田鼠的研究发现: 阴道分泌物具有外激素的性质, 能够引起雄鼠的探究行为和性行为, 并可能受到雌鼠本身动情周期的影响^[9,20,35~38]。这类外激素的产生可能依赖于阴道细菌以及卵巢激素的作用^[9,39]。

对长爪沙鼠 (*Meriones unguiculatus*)、草甸田鼠、黑田鼠 (*Microtus agrestis*) 和金色中仓鼠研究表明: 异性的唾液气味可以引起动物的行为反应, 因此唾液可能在性别辨别中起着重要的作用^[20,40~42]。

对长爪沙鼠、金色中仓鼠的研究发现: 哈氏腺的分泌物具有外激素的性质, 可唤起修饰行为, 诱发生理和行为的同步性, 并在社群通讯中扮演着重要角色^[39,43]。对埃氏小鼯鼠 (*Spalax ehrenbergi*) 的研究也表明, 通常哈氏腺分泌物是通过自身修饰行为来释放的气味信号, 雌鼠哈氏腺的气味仅对雄鼠产生吸引作用, 而不能引起其他雌鼠的兴趣; 雄鼠哈氏腺分泌物的气味能够对同性和异性个体产生很强的吸引力^[44]。

皮肤腺被广泛地看作是外激素事实的和潜在的释放源泉^[11]。许多啮齿动物种类的腹中腺、侧腺、包皮腺等特化的皮肤腺都是重要的外激素来源^[15,28,45~47]。

2 气味信号的化学分析

应用层析、气相色谱、液相色谱、质谱等现代的化学分析技术使人们对外激素成分分离和鉴定成为可能。但动物间用于嗅觉通讯的物质较为复杂, 其中有多种化合物存在, 而且它们具有各种不同的功能团。例如有起防御作用的信号, 从非极性分子, 如烷烃、烯烃, 到极性强的化合物, 它们可能是酸性的 (酸、苯酚类), 或是碱性的 (胺类) 等^[48]。已鉴定出的哺乳动物外激素化合物的种类

为数不多, 已知的大部分外激素具多种复合的组分。

目前对啮齿动物外激素的鉴定工作已有很多。Vandenbergh 等^[49]对小鼠的包皮腺进行了分离, 发现其中的外激素成分是某些蛋白质, 而且在小鼠尿液中这些蛋白质的浓度较高, 约是人尿中蛋白浓度的 100 倍。Schwende 等^[50]利用气相色谱仪在小家鼠 (*Mus musculus*) 尿液中发现了多种依赖于性激素浓度的、具有性别特征的挥发性化学成分。在雌性小家鼠的尿液中, 至少含有两种外激素能够诱导雄鼠发出 70 kHz 超声的交配时的发声行为^[51]; 最近一些研究也证明: 小家鼠尿液中的蛋白质成分中的两种分子毕考明 (Brevicommin) 和噻唑 (Thiazole) 是其嗅觉通讯中的活性物质^[52~54]。而 Bronson 等^[24]发现小家鼠包皮腺分泌物中起性引诱作用的是某些脂类物质。豚鼠会阴腺中分离出来的某些 C₂ 到 C₅ 的酸类, 它们传递有关社群优势、个体识别的信号, 而从其尿中则分离出各种分子类型化合物, 用以辨别动物的种类和性别^[55,56]。

动情的金色中仓鼠阴道分泌物中的挥发性二甲基二硫化物 (DMDS) 可诱发雄鼠的嗅闻和挖掘行为, 而且可能与性引诱作用有关^[57~59]; Petrulis 和 Johnston^[60]对该物种的行为研究发现, DMDS 本身可能不是一种性吸引物。此外, 还有研究认为该种阴道分泌物中的一种蛋白质可以诱发交配行为^[9]。

动物嗅觉通讯中的化学成分组成是由遗传、激素水平、体内微生物和食物等因子的综合作用决定的^[31,34]。像食物这样的环境因素会由于动物所在的地区和所处季节的不同而改变, 但由于遗传而产生的成分则不受这些变化因素的影响。由于食物不同而产生的气味差异可能在亲缘识别中也有一定的作用, 因为动物会更熟悉那些与其食物相同的个体所产生的某些气味成分^[31]; 食物中蛋白质的含量也会影响橙腹田鼠的个体气味对种内其他个体的吸引力^[61]。同时, 动物对个体气味的识别也受到其他非遗传性因子的影响, 例如: 性激素的多寡会改变动物的个体气味^[62]。一些研究工作还发现某些染色体片断上碱基对 (基因) 的差异是造成小家鼠个体气味不同的根源^[63,64]; 而尿液中的一些外激素成分是由于某些胃肠细菌对代谢产物的作用而形成的^[65]。此外, 实验动物的饲养条件也会影响到 Long - Evans 大鼠的个体气味^[66]。

3 气味信号的释放和接收

3.1 气味的释放

啮齿动物气味信号的释放方式可以分为消极和积极两种。一般来说, 动物的非专门性排泄、排遗, 或行走、坐卧等活动过程中的气味释放^[8,34,67], 都可以被认为是消极的; 而动物嗅觉通讯中更多的则是通过积极的气味标记来传达信息^[24,68,69]。在小家鼠群体中, 优势个体利用气味信号对领域边界进行标记和识别, 群体成员都利用本群体优势个体的尿标记来确定它们的栖居地, 而避开其他优势个体标记过的区域; 优势鼠对于栖居地中留居者和入侵者的尿标记表现出强烈的反标记 (Counter-marking) 行为^[70,71]。Dasjardins 等^[72]发现当两只雄性家鼠间的社会等级关系形成后, 从属个体的尿标记行为便减少。在布氏田鼠中我们也发现, 优势个体对于气味源周围区域的尿标记行为为显著的高于从属个体, 而从属鼠几乎没有尿标记行为发生^[12]。

对金色中仓鼠的研究发现: 动物利用搔扒体侧和自身修饰行为将体侧腺 (身体两侧膨大的皮脂腺) 的分泌物释放到周围的环境中, 进行标记和反标记^[9,73]。侧腺标记行为在中仓鼠社会等级的建立和社群交往^[46,74], 以及对异性的吸引和配偶选择等社群行为中起着重要的作用^[75,76]。

3.2 气味信号接收的神经通路

脊椎动物对化学信号的接收基本上是由嗅觉通路感知的。化学感受器可能是最原始的远程感受器, 也是绝大多数啮齿类动物赖以搜寻食物、躲避天敌和寻觅配偶的信息接收器^[77~79]。

有关神经生物学的研究发现, 啮齿类的嗅觉通路主要有两条: 主嗅觉系统 (Main olfactory system) 又称基础嗅觉系统, 和犁鼻系统 (Vomer nasal system)。基础嗅觉系统包括嗅粘膜上的化学感受器、第一对脑神经、主嗅球及它们在高级中枢的投射区, 它是具挥发性的小分子化学信号的主要接收器。犁鼻系统由犁鼻器粘膜中的化学感受器、犁鼻神经、附嗅球, 及其在基础嗅觉系统以外的大脑皮层上的投射区, 它是不具挥发性的大分子化学信号的接收器^[77,80]。其他与嗅觉有关的器官和神经还有: 马赛若中隔器 (Septal organ of Masera)、零神经末梢 (Terminal endings of the nervous terminals)、三叉神经末梢 (Terminal ending of trigeminal nerve), 但它们作为化学感受器的功能和影响动物行为及生理

的机制仍需要作进一步的研究^[8]。

主嗅觉系统和犁鼻器系统是啮齿类嗅觉通讯中的两种相互独立且功能不同的通路^[74,81]。犁鼻器通路具有性别二型性。在雄鼠中，犁鼻器及其投射区域要更大一些。附嗅球接受犁鼻神经的轴突，直接投射到边缘皮层，并终止于杏仁核的皮质内侧核。从杏仁核开始，神经纤维束经过视交叉上核(BNST)到达下丘脑腹内侧核和视前核内侧区域^[82]。因为投射区，侧中隔的BNST区域中包含有与雄鼠气味识别有关的加压素(VP)，而BNST又是犁鼻器系统的组成部分，所以推测，犁鼻器可能是与雄鼠识别化学信号有关的神经通路的起点。Bluthe等^[83]对大鼠的研究证实，切除犁鼻器的雄鼠在对气味信号社会识别中的行为表现与阉割雄鼠相同。在豚鼠和小家鼠对尿液识别的实验中，也发现其他一些非挥发性气味信号可以进入犁鼻器^[84]。对大鼠的行为学研究表明，留居雄鼠对入侵者表现出一种重要的行为模式，即紧紧跟随并舔舐其下体^[19]；我们对布氏田鼠的研究也发现，在气味辨别过程中也表现出明显的对气味源的舔舐^[12]。这些行为特征和鼠类缺乏长距离的嗅闻能力的事实，进一步间接证明了犁鼻器在鼠类嗅觉通讯中的作用，即普遍认为犁鼻器是专司识别非挥发性气味信号如性别外激素的嗅觉器官^[19]。

一般认为，犁鼻器比较确定的功能是作为诱导外激素的感受器官，是气味信号生理诱导效应的关键通道；而诱导行为反应的气味信号主要是通过主嗅觉系统感知的^[85,86]。Johnston^[9]在对金色中仓鼠的研究中发现：对去除犁鼻器的雄鼠给予气味刺激(雌鼠阴道分泌物)，血浆中睾丸酮含量并不增加，而作为对照的正常雄鼠血浆中睾丸酮的含量显著上升；当对用硫酸锌($ZnSO_4$)损毁嗅粘膜后的雄鼠进行同样实验却发现血浆中睾丸酮的含量仍然上升。说明当给予异性气味信号时犁鼻器是引起性激素释放的中介通路，而并不需要基础嗅觉系统。Johnston^[9]在研究中还发现：损毁嗅粘膜后的动物接受气味刺激时，侧腺标记和阴部标记行为都明显地减少；而去除犁鼻器的动物气味标记行为并不受影响。说明主嗅觉通路对于中仓鼠的气味标记行为十分重要，主嗅觉系统的损伤直接影响种内识别机制，其结果是气味标记行为的减少；而犁鼻器系统并不是气味识别的必不可少的嗅觉通路。然而也有

一些学者发现，在不同的情况下犁鼻器系统也被动物的气味识别过程所利用^[87]。此外，Terranova等^[88]指出，啮齿类社会性气味的识别和记忆过程是高度依赖于海马的整合作用。现已证明侧中隔(Lateral septum)至少在鼠类的社会识别中，对相关气味信息的加工、存储方面起重要作用^[88]。

由于嗅觉在啮齿动物社会行为中的重要作用，所以了解个体如何感知、综合嗅觉信息，并如何使这些信息与社会行为保持协调是十分必要的。对啮齿类化学感受器结构的解剖学研究，帮助人们去研究犁鼻器和主嗅觉系统功能上的差异。从功能上说，基于生理和行为的线索，这两个系统在整合社会相关的化学信号的方式上已经被区分开来^[19]。目前，人们已经接受了这样的观点，即大分子优先输送到犁鼻器，引起激素变化的气味信号也优先通过犁鼻器系统；而且，犁鼻器系统对动物的繁殖尤为重要。但是，我们不能简单地认为每个系统只控制信息传递中的某一个或某一些方面。人们普遍接受Johnston^[9,10,74]的看法，即复杂的嗅觉信号识别过程，优先依赖于一种嗅觉功能系统。这一系统直接投射到海马旁回、海马、新大脑皮层等结构，并在此对气味信息进行整合，然后把整合后的信息与一些关键的变量，如个体以前的经历联系起来，以实现相应的功能。

4 气味信号对动物行为的影响

4.1 信号外激素的作用

关于气味信号影响啮齿类社会行为反应的研究已经有过许多报道，例如兔尾鼠(*Lagurus* sp.)哈德尔氏腺释放的外激素具有种的特异性，可引起同种个体的探究行为；包皮腺的分泌物能诱导性行为；肛腺的分泌物用以标记领域^[24]。此外，许多研究还表明嗅觉信号在田鼠属种类中可以影响其空间行为、交配行为和社会识别等^[7]。而不同种类的田鼠也由于环境条件、地理分布和捕食者等因素的影响，在对不同气味的辨别能力上产生差异^[89]。橙腹田鼠能够通过对尿液、粪便和异性下源区域气味的探究，来区分个体的性别；同时，唾液和嘴的气味可能在性别辨别中也扮演了重要的角色^[20]。布氏田鼠的社会探究行为有指向身体后部外阴区的趋势^[90]；并能够辨别个体和群体的气味信号^[11,12]。在小家鼠中，优势雄体利用尿标记来巩固其在栖息地内的支配地位，繁殖期的雌鼠也利用尿标记向同

性个体表明它的优势繁殖地位^[4,91]。此外,雌性个体可能还能够利用其他雌鼠的尿标记中的信息,来避免进入可能受到攻击的其他个体的巢址^[92]。

4.2 诱导外激素的作用

自上世纪 50 年代以来国际上已开展了许多有关化学信息在鼠类繁殖中作用的研究,并就诱导外激素对动物生理状况和机能变化的作用揭示了许多现象:如集群雌鼠气味使雌鼠性周期延长的 Lee - Boot 效应^[93],雄鼠气味可以解除集群雌鼠对性周期的抑制,并促使它们同期发情的 Whitten 效应^[94],以及陌生雄鼠气味能够使雌鼠中断妊娠的 Bruce 效应等等^[3]。此外,雄鼠气味也可以促进幼鼠性早熟,并使成年雌鼠性周期缩短^[95]。对加州田鼠 (*Microtus californicus*) 和橙腹田鼠的研究也发现,长期与同胞居住或暴露在同胞气味下的幼鼠,与暴露在无亲缘关系鼠气味下的幼鼠相比,其发育较缓慢,性成熟更缓慢^[96]。可见嗅觉通讯对于鼠类的生存和繁殖具有十分重要的作用。已有证据表明,气味信号有助于小家鼠野外种群的调节,因此更好地理解气味信号对动物生理作用的影响有其重要的意义^[8]。

4.3 气味信号对啮齿动物生长发育的影响

有研究表明,啮齿动物在胎儿时期,即还在子宫内浸浴在羊水里的时候,就具有辨别气味物质的能力^[21,97];初生幼仔的嗅觉神经通路已经基本发育完成,并能够分辨不同的气味^[98,99]。而嗅觉通讯中的学习过程已在动物的幼年期初步发育完全。在此期间,幼鼠表现出偏好亲鼠的气味、同窝幼鼠的气味和亲鼠所吃食物的气味^[67,100,101]。Brown^[102]指出,大鼠幼鼠嗅觉发育过程中偏好雌亲气味的行为反应,可能是以亲鼠基因型为基础的、嗅觉印记 (Olfactory imprinting) 的一种表现;同时可能也与幼鼠所生活的环境条件有关。但在幼鼠对陌生巢和自身巢群体气味的偏好上,还存在许多争论。Carr 等^[103]发现,与自身巢群体气味相比,16~21 日龄的大鼠幼鼠更偏好陌生群体气味;而 Brown^[102]则发现,断乳前 (16~20 日龄) 的幼鼠更偏好自身巢气味。我们对布氏田鼠的研究也发现 15 至 30 日龄的幼鼠能够辨别不同个体和群体的气味,而其对气味的辨别能力也是随日龄的变化而增强^[13,104]。

在青春期中,亚成体鼠通过自身的经历开始学习和辨别性活跃的和性不活跃的异性个体;有关熟

悉程度、社会等级、繁殖状况等个体信息的气味信号也开始被学习和使用^[10,105,106]。动物对种内不同个体气味的辨别,也与它们自身的社会经历有着密切的关系^[25,66]。对野生小家鼠的研究表明:动物对于优势雄鼠标记物的偏好或回避等行为,都与其在相临个体的领域内被攻击和被驱赶的经历有关;这种经历也正是它们为何要回避该气味标记物的原因^[71]。

田鼠属动物交配后的成年个体,可以利用气味信号来识别配偶和不同动情时期的个体^[107,108];携带有异性身体状况、社会等级、食物条件等信息的气味信号,在配偶选择过程中对动物的行为表现有直接的影响^[61,109,110]。同时,气味信号还影响着雌雄亲鼠的双亲行为。有研究表明:临产雌鼠的气味有助于抑制雄鼠对幼鼠的攻击行为。例如,暴露在配偶雌鼠气味中的雄性草甸田鼠,对陌生幼鼠并不表现出攻击行为;而暴露在陌生雌鼠气味中的雄鼠,则对幼鼠表现出明显的攻击行为;同时,来自熟悉幼鼠的气味信号也能够充分抑制雄鼠的攻击倾向^[111,112]。

脊椎动物对气味的嗅闻能力,在出生后也是不断地在发育^[113]。Pedersen 等^[114]指出:出生前,附嗅觉系统 (Accessory olfactory system) 可能是动物在母体内感知化学信号的通路;嗅球中的部分特定区域和嗅觉感受器神经元是动物出生后早期的化学感应通路;而成年后的动物个体,其主嗅觉系统 (Main olfactory system) 将主要接收传播于空气中的化学信号。Alberts 等^[115]在对一种因气味而引发的呼吸急促行为的研究中发现:1~17 日龄的大鼠,对戊基乙酸气味的敏感性是随日龄的增长而增加的。同时,有关研究也发现:进入“老年期”的大鼠对戊基乙酸气味的敏感性,则表现为随年龄增长而下降^[116]。但对鼠类中“老年”个体的嗅觉通讯行为较为系统的研究报道目前还不多见。

人们普遍认为,大多数啮齿动物主要是依靠嗅觉进行通讯的。因此,只有更好地理解气味信号在啮齿动物社会行为中所起的重要作用,才有可能进一步去研究啮齿类的生物学及其防治^[117]。在今后的研究中,对气味信号组成成分的分析仍将是啮齿动物嗅觉通讯领域的热点之一^[118]。此外,嗅觉通讯在啮齿动物社群关系中的作用及其影响一直是动物行为学工作者研究的重点^[119],而研究气味信号

对动物行为和生理等方面所产生的作用，则有助于帮助人们揭开啮齿动物嗅觉通讯的内在机制^[120,121]。

参考文献：

- [1] Müller - Schwarze D. Scent glands in mammals and their function [A]. In: Eisenberg J F, Kleiman D G eds. *Advances in the Study of Mammalian Behavior*. Special Publication No. 7 [C]. The American Society of Mammalogists, 1983. 150 - 197.
- [2] Brown R E. The rodents. II. Suborder myomorpha [A]. In: Brown R E, Macdonald D W eds. *Social Odours in Mammals*, Vol. 1 [C]. Oxford: Oxford University Press, 1985. 345 - 457.
- [3] Bruce H M. An exteroceptive block to pregnancy in the mouse [J]. *Nature* (London), 1959, 184: 105.
- [4] Hurst J L. The complex network of olfactory communication in population of wild house mice *Mus domesticus* Ratty: urine marking and investigation within family groups [J]. *Anim Behav*, 1989, 37: 705 - 725.
- [5] Ferkin M H, Sorokin E S, Renfro M W, Johnston R E. Attractiveness of male odors to females varies directly with plasma testosterone concentration in meadow voles [J]. *Physiol Behav*, 1994, 55: 347 - 353.
- [6] Fortier G M, Erskine M S, Tamarin R H. Female familiarity influences odor preferences and plasma estradiol levels in the meadow vole, *Microtus pennsylvanicus* [J]. *Physiol Behav*, 1996, 59 (1): 205 - 208.
- [7] Halpin Z T. Individual odors among mammals: Origins and function [J]. *Adv Study Behav*, 1986, 16: 40 - 70.
- [8] Vandenbergh J G. Pheromones and mammalian reproduction [A]. In: Kneib E, Neil J D eds. *The Physiology of Reproduction*, 2nd Edition [C]. New York: Raven Press, 1994. 343 - 359.
- [9] Johnston R E. Chemical communication in golden hamsters: from behavior to molecules and neural mechanisms [A]. In: Dewsby D A ed. *Contemporary Issues in Comparative Psychology* [C]. New York: Sinauer Press, 1990. 381 - 409.
- [10] Johnston R E. Memory for individual scent in hamsters (*Mesocricetus auratus*) as assessed by habituation methods [J]. *J Comp Psychol*, 1993, 107: 201 - 207.
- [11] 张立, 王煜全, 房继明. 布氏田鼠的嗅觉通讯 I - 非繁殖期的种内识别 [J]. 北京师范大学学报 (自然科学版), 1996, 32 (1): 116 - 119.
- [12] 张立, 房继明. 非繁殖期成年雄性布氏田鼠对群体气味的辨别 [J]. 兽类学报, 1996, 16 (4): 285 - 290.
- [13] 张立, 房继明, 孙儒泳. 布氏田鼠嗅觉通讯的行为发育——幼体对群体气味的辨别 [J]. 兽类学报, 2000, 20 (1): 30 - 36.
- [14] 中国科学院动物研究所动物生态室一组. 外激素在防治布氏田鼠中的应用 [J]. 动物学报, 1978, 24 (4): 366 - 372.
- [15] 廖崇惠. 在自然状态下黄毛鼠 (*Rattus rattoides*) 包皮腺的引诱力及季节变化 [J]. 兽类学报, 1983, 3 (1): 85 - 81.
- [16] Gorman M L. The responses of prey to Stoat (*Mustela erminea*) scent [J]. *J Zool Lond*, 1984, 202: 419 - 423.
- [17] Andrzejewski R, Owadowska E. Use of odour bait to catch bank voles [J]. *Acta Theriologica*, 1994, 39 (2): 221 - 225.
- [18] Whitman D C, Hennessey A C, Albers H E. Norepinephrine inhibits vasopressin-stimulated flank marking in the Syrian hamster by acting within the medial preoptic-anterior hypothalamus [J]. *J Neuro*, 1992, 4 (5): 541 - 546.
- [19] Cheusi G, Bluth R M, Goodall G, Dantzer R. Social and individual recognition in rodents: methodological aspects and neuro - biological bases [J]. *Behav Process*, 1994, 33: 59 - 88.
- [20] Ferkin M H, Johnston R E. Meadow voles, *Microtus pennsylvanicus*, use multiple source of scent for sex recognition [J]. *Anim Behav*, 1995, 49: 37 - 44.
- [21] Coppola D M, Millar L C. Olfaction in utero: Behavioral studies of the mouse fetus [J]. *Behav Process*, 1997, 39: 53 - 68.
- [22] Todrank J, Heth G, Johnston R. Kin recognition in golden hamsters: evidence for kinship odours [J]. *Anim Behav*, 1998, 55: 377 - 386.
- [23] Kalmus H. Some potentialities and constraints of chemical telecommunication [A]. Proc 2nd Int Congr Endocrin [C]. London, 1964.
- [24] 范志勤. 哺乳动物的化学通讯 [M]. 北京: 科学出版社, 1981.
- [25] Brown R E. Mammalian social odors: A critical review [J]. *Adv Study Behav*, 1979, 10: 103 - 162.
- [26] Barnett S A. The rat, a study in behavior [M]. Chicago: Aldine Press, 1963.
- [27] Lai S C, Vasilieva N Y, Johnston R E. Odors providing sexual information in Djungarian hamsters: evidence for an across-odor code [J]. *Horm Behav*, 1996, 30: 26 - 36.
- [28] Ferkin M H, Sorokin E S, Johnston R E. Seasonal changes in scents and responses to them in meadow voles: Evidence for the co-evolution of signals and response mechanisms [J]. *Ethology*, 1995, 100: 89 - 98.
- [29] Ferkin M H, Ferkin F H, Richmond M. Sources of scent used by prairie voles, *Microtus ochrogaster*, to convey sexual identity to conspecifics [J]. *Can J Zool*, 1994, 72: 2205 - 2209.
- [30] Sandnabha K N. The effect of blood signals on aggressive behaviour in mice [J]. *Behav Process*, 1997, 41: 51 - 56.
- [31] Schellinck H M, West A M, Brown R E. Rats can discriminate between the urine odors of genetically identical mice maintained on different diets [J]. *Physiol Behav*, 1992, 51: 1079 - 1082.
- [32] Ferkin M H, Johnston R E. Roles of gonadal hormones in control of five sexually attractive odors of meadow voles (*Microtus pennsylvanicus*) [J]. *Horm Behav*, 1993, 27: 523 - 538.
- [33] Rozenfeld F F, Rasmont R. Odour cue recognition by male bank voles, *Clethrionomys glareolus* [J]. *Anim Behav*, 1991, 41: 839 - 850.
- [34] Brown R E, Wisker L A. Diet and genetic differences influence mar-

- ternal odour preferences of infant mice [J]. *Can Psychol*, 1989, 30: 324.
- [35] Johnston R E. Sexual attraction function of golden hamster vaginal secretion [J]. *Behav Biol*, 1974, 12: 111 - 117.
- [36] Johnston R E. Sexual excitation function of hamster vaginal secretion [J]. *Anim Learn Behav*, 1975, 3: 161 - 166.
- [37] O Connell R J, Singer A G, Stern F L, Jesmajian S, Agosta W C. Cyclic variations in the concentration of sex attractant pheromone in hamster vaginal discharge [J]. *Behav Neural Biol*, 1981, 31: 457 - 464.
- [38] Ferkin M H, Johnston R E. Effects of pregnancy, lactation and postpartum oestrus on odour signals and the attraction to odours in female meadow voles, *Microtus pennsylvanicus* [J]. *Anim Behav*, 1995b, 49: 1211 - 1217.
- [39] Johnston R E. Sex pheromones in golden hamsters [A]. In: Miller - Schwarze D, Mozell M M eds. *Chemical Signals in Vertebrates* [C]. New York and London: Plenum Press, 1977. 225 - 250.
- [40] Wilson S. The development of social behavior in the vole (*Microtus agrestis*) [J]. *J Linn Soc*, 1973, 52: 45 - 62.
- [41] Gray B, Fischer R B, Meunier G F. Preferences for salivary odor cues by female hamsters [J]. *Hum Behav*, 1984, 18: 451 - 456.
- [42] Smith B A, Block M L. Preference of Mongolian gerbils for salivary cues: a developmental analysis [J]. *Anim Behav*, 1990, 39: 512 - 521.
- [43] Thissen D D, Clancy A, Godwin M. Harderian gland pheromones in the Mongolian gerbil, *Meriones unguiculatus* [J]. *J Chem Ecol*, 1976, 2: 231 - 238.
- [44] Shanas U, Terkel J. Mole-rat Harderian gland secretions inhibit aggression [J]. *Anim Behav*, 1997, 1255 - 1263.
- [45] Kumari P E, Cowan P E, Prakash I. The mid-ventral gland of the Indian desert gerbil [J]. *Acta Theriol*, 1981, 26 (6): 97 - 106.
- [46] Ferris C F, Axelson J F, Shinto L H, Albers H E. Scent marking and the maintenance of dominant/subordinate status in male golden hamsters [J]. *Physiol Behav*, 1987, 40: 661 - 664.
- [47] Lai S C, Johnston R E. Individual odors in Djungarian hamsters (*Phodopus campbelli*) [J]. *Ethology*, 1994, 96: 117 - 126.
- [48] Law J H, Regnier F E. Pheromones [J]. *Ann Rev Biochem*, 1971, 40: 533 - 548.
- [49] Vandenbergh J G, Wgitsset J M, Lombardi J R. Partial isolation of a pheromone accelerating puberty in female mice [J]. *J Reprod Fert*, 1975, 43: 515 - 523.
- [50] Schwende F J, Wiesler D, Jorgenson J W, Carmack M, Novotny M. Urinary volatile constituents of the house mouse, *Mus musculus*, and their endocrine dependency [J]. *J Chem Ecol*, 1986, 12 (1): 277 - 296.
- [51] Sipos M L, Alterman L, Perry B, Nyby J G, Vandenbergh J G. An ephemeral pheromone of female house mice: degradation by oxidation [J]. *Anim Behav*, 1995, 50: 113 - 120.
- [52] Bacchini A, Gaetani E, Cavaggioni A. Pheromone binding proteins of the house mouse *Mus musculus* [J]. *Experientia*, 1992, 48: 419 - 421.
- [53] Robertson D H L, Beynon R J, Evershed R P. Extraction, characterization, and binding analysis of two pheromonally active ligands associated with major urinary protein of house mouse (*Mus musculus*) [J]. *J Chem Ecol*, 1993, 19: 1405 - 1416.
- [54] Hurst J L, Robertson D H L, Tolladay U, Beynon R J. Proteins in urine scent marks of male house mice extend the longevity of olfactory signals [J]. *Anim Behav*, 1998, 55: 1289 - 1297.
- [55] Ber üer J, Beauchamp G K, Muetterties E L. Complexity of chemical communication in mammals: Urinary components mediating sex discrimination by male guinea pigs. *Biochem. Biophys [J]. Res Comm*, 1973, 53: 264 - 271.
- [56] Ber üer J, Beauchamp G K, Muetterties E L. Mammalian chemical communication: perineal gland secretion of the guinea pig [J]. *Physiol Zool*, 1974, 47: 130 - 136.
- [57] Singer A G, Agosta W C, O Connell R J, Pfaffmann C, Bowen D V, Field F H. Dimethyl disulfide: an attractant pheromone in hamster vaginal secretion [J]. *Science*, 1976, 191: 948 - 950.
- [58] O Connell R J, Singer A G, Macrides F, Pfaffmann C, Agosta W C. Responses of the male golden hamster to mixtures of odorants identified from vaginal discharge [J]. *Behav Biol*, 1978, 24: 244 - 255.
- [59] O Connell R J, Singer A G, Pfaffmann C, Agosta W C. Pheromones of hamster vaginal discharge: attraction of femtogram amounts of dimethyl disulfide and to mixtures of volatile components [J]. *J Chem Ecol*, 1979, 5: 575 - 585.
- [60] Petrulis A, Johnston R E. A reevaluation of dimethyl disulfide as a sex attractant in golden hamsters [J]. *Physiol Behav*, 1995, 57: 779 - 784.
- [61] Ferkin M H, Sorokin E S, Johnston R E, Lee C J. Attractiveness of scents varies with protein content of the diet in meadow voles [J]. *Anim Behav*, 1997, 53: 133 - 141.
- [62] Brown R E. Individual odors of rats are discriminable independently of changes in gonadal hormonal levels [J]. *Physiol Behav*, 1988, 43: 359 - 363.
- [63] Yamazaki K, Yamaguchi M, Baranowski B J, Boyse E A, Thomas L. Recognition among mice: Evidence from the use of a Y-maze differentially scented by congenic mice of different major histocompatibility types [J]. *J Exp Med*, 1979, 150: 755 - 760.
- [64] Boyse E A, Beauchamp G K, Yamazaki K. The sensory perception of genotypic polymorphism of the major histocompatibility complex and other genes: Some physiological and phylogenetic implications [J]. *Hum Immunol*, 1983, 6: 177 - 183.
- [65] Peppercorn M A, Goldman P. Caffeic acid metabolism by gnotobiotic rats and their intestinal bacteria [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1972, 69: 1413 - 1415.
- [66] Brown R E. Effects of rearing condition, gender, and sexual experience on odor preferences and urine marking in Long - Evans rats

- [J]. *Anim Learn Behav*, 1991, **19** (1): 18 - 28.
- [67] Leon M. Maternal pheromone [J]. *Physiol Behav*, 1974, **13**: 441 - 453.
- [68] Wilcox R M, Johnston R E. Scent counter-marks: specialized mechanism of perception and response to individual odors in golden hamsters (*Mesocricetus auratus*) [J]. *J Comp Psychol*, 1995, **109** (4): 349 - 356.
- [69] Zuri I, Gazit I, Terkel J. Effect of scent-marking in delaying territorial invasion in the blind mole-rat *Spalax ehrenbergi* [J]. *Behav*, 1997, **134**: 867 - 887.
- [70] Harrington J E. Recognition of territorial boundaries by olfactory cues in (*Mus musculus* L.) [J]. *Z Tierpsychol*, 1976, **41**: 295 - 306.
- [71] Hurst J L. Urine marking in populations of wild house mice *Mus domesticus* Ratty. I. Communication between males [J]. *Anim Behav*, 1990, **40**: 209 - 222.
- [72] Desjardins C, Maruniak J A, Bronson F H. Social rank in the house mouse: differentiation revealed by ultraviolet visualization of urinary marking patterns [J]. *Science*, 1973, **182**: 939 - 941.
- [73] Johnston R E, Chiang G, Tung C. The information in scent over-marks of golden hamster [J]. *Anim Behav*, 1994, **48**: 323 - 330.
- [74] Johnston R E. Communication [A]. In: Siegel H I ed. The hamster: reproduction and behavior [C]. New York: Plenum, 1985. 121 - 154.
- [75] Johnston R E. Olfactory preference, scent marking and proceptivity in female hamsters [J]. *Horm Behav*, 1979, **13**: 21 - 39.
- [76] Huck U M, Lisk R D, Gore A C. Scent marking and mate choice in the golden hamster [J]. *Physiol Psych*, 1985, **3**: 162 - 168.
- [77] Smith J C. Senses and communication [J]. *Symp Zool Soc Lond*, 1981, **47**: 367 - 393.
- [78] Nelson R J. An Introduction to behavioral endocrinology [M]. Sunderland: Sinauer, 1995. 302 - 327.
- [79] Eisthen H L. Evolution of vertebrate olfactory systems [J]. *Brain Behav Evol*, 1997, **50**: 222 - 233.
- [80] Wysoki C J, Wellington J L, Beauchamp G K. Access of urinary nonvolatiles to the mammalian vomeronasal organ [J]. *Science*, 1980, **207**: 781 - 783.
- [81] Scalia F, Winans S S. New perspectives on the morphology of the olfactory system: olfactory and vomeronasal pathways in mammals [A]. In: Doty R L ed. Mammalian olfaction, reproductive processes and behavior [C]. New York: Academic Press, 1976. 7 - 28.
- [82] Simerly R B. Hormonal control of neuropeptide gene expression in sexually dimorphic olfactory pathways [J]. *Trends Neurosci*, 1990, **13**: 104 - 110.
- [83] Bluthé R M, Dantzer R. Role of the vomeronasal system in vasopressinergic modulation of social recognition in rats [J]. *Brain Res*, 1993, **604**: 205 - 210.
- [84] Wysoki C J, Beauchamp G K, Reidinger R R, Wellington J L. Access of large and nonvolatile molecules to the vomeronasal organ of mammals during social and feeding behaviors [J]. *J Chem Ecol*, 1985, **11**: 1147 - 1159.
- [85] Doty R L. Odor-guilded behavior in mammals [J]. *Experientia*, 1986, **42**: 4 - 271.
- [86] Meredith M. Sensory physiology of pheromone communication [A]. In: Vandenbergh J G ed. Pheromones and reproduction in mammals [C]. New York: Academic Press, 1983. 199 - 252.
- [87] Steel E, Keverne E B. Effect of female odor on male hamster mediated by the vomeronasal organ [J]. *Physiol Behav*, 1985, **35**: 195 - 200.
- [88] Terranova J P, Perio A, Worms P, Le Fur G, Soubrie P. Social olfactory memory in rodents: deterioration with age, cerebral ischemia and septal lesion [J]. *Behav Pharmacol*, 1994, **5**: 90 - 98.
- [89] Ferkin M H. Odor selections of island beach vole during their non-breeding season [J]. *J Mammal*, 1990, **71**: 397 - 401.
- [90] 房继明. 观察箱内成年雄性布氏田鼠间的行为和行为序 [J]. 北京师范大学学报 (自然科学版), 1994, **30** (3): 420 - 426.
- [91] Hurst J L. Urine marking in populations of wild house mice *Mus domesticus* Ratty. II. communication between females [J]. *Anim Behav*, 1990b, **40**: 223 - 232.
- [92] Hurst J L, Fang J M, Barnard C J. The role of substrate odors in maintaining social tolerance between male house mice, *Mus musculus domesticus*: relatedness, incidental kinship effects and the establishment of social status [J]. *Anim Behav*, 1994, **48**: 157 - 167.
- [93] Lee C T, Ingersoll D W. Salivary cues in the mouse: a preliminary study [J]. *Horm Behav*, 1979, **12**: 20 - 29.
- [94] Whitten W K. Modification of the oestrus cycle of the mouse by external stimuli associated with the male [J]. *J Endocrin*, 1958, **17**: 307 - 313.
- [95] 范志勤, 盖寒焱. 幼小鼠对种内几种化学信息的识别和反应 [J]. 生态学报, 1989, **9** (4): 290 - 296.
- [96] Getz L L, Dluzen D, McDermott J. Suppression of reproductive maturation in male-stimulated virgin female *Microtus* by a female unitary chemosignal [J]. *Behav Process*, 1983, **8**: 189 - 194.
- [97] Smotherman W. Odor aversion learning by the rat fetus [J]. *Physiol Behav*, 1982, **29**: 769 - 771.
- [98] Brown R E, Willner J A. Establishing an affective scale for odor preferences of infant rats [J]. *Behav Neural Biol*, 1983, **38**: 251 - 260.
- [99] Sullivan R M, Wilson D A. Neural correlates of conditioned odor avoidance in infant rats [J]. *Behav Neuro*, 1991, **105** (2): 307 - 312.
- [100] Leon M. Dietary control of the maternal pheromone in the lactating rat [J]. *Physiol Behav*, 1975, **14**: 311 - 319.
- [101] Galef B G Jr. Development of olfactory control of feeding-site selection in rat pups [J]. *J Comp Physiol Psychol*, 1981, **95** (4): 615 - 622.
- [102] Brown R E. Preferences of pre- and post-weanling Long-Evans rats for

- nest odors [J]. *Physiol Behav*, 1982, 29: 865 - 874.
- [103] Carr WJ, Marasco E, Landauer M R. Responses by rat pups to their own nest versus a strange conspecific nest [J]. *Physiol Behav*, 1979, 23: 1149 - 1151.
- [104] Zhang L, Fang J, Sun R. The behavioral development of conspecific odor preferences in Brandt's vole (*Microtus brandti*) [J]. *Acta Theriol*, 2001, 46 (1): 23 - 32.
- [105] Hennessy D F. Early olfactory determinants of adult responsiveness to social status odors in *Mus musculus* [J]. *J Mamm*, 1980, 61: 520 - 524.
- [106] Holmes D J. Sternal odors as cues for social discrimination by female Virginia opossums, *Didelphis virginiana* [J]. *J Mamm*, 1992, 73 (2): 286 - 291.
- [107] Newman K S, Halpin Z T. Individual odors and mate recognition in the prairie vole, *Microtus ochrogaster* [J]. *Anim Behav*, 1986, 36: 1779 - 1787.
- [108] Kruzek M. Male rank and female choice in the bank vole, *Clethrionomys glareolus* [J]. *Behav, Process*, 1997, 40: 171 - 176.
- [109] Sawrey D K, Dewsbury D A. Conspecific odor preferences in montane voles (*Microtus montanus*): effects of sexual experience [J]. *Physiol Behav*, 1994, 56 (2): 339 - 344.
- [110] 张立, 房继明. 雌性布氏田鼠对雄鼠气味的辨别 [J]. *动物学报*, 1999, 45 (3): 294 - 301.
- [111] Storey A E, Bradbury C G, Joyce T M. Nest attendance in meadow voles: the role of the female in regulating male interactions with pups [J]. *Anim Behav*, 1994, 47: 1037 - 1046.
- [112] Storey A E, Walsh C J. Are chemical cues as effective as pup contact for inducing paternal behaviour in meadow voles [J]? *Behav*, 1994, 131 (3 - 4): 139 - 151.
- [113] Brunjes P C, Frazier L L. Maturation and plasticity in the olfactory system of vertebrates [J]. *Brain Res Bull*, 1986, 11: 1 - 45.
- [114] Pedersen P E, Stewart W B, Greer C A, Shepherd G M. Early development olfactory function [A]. In: Blass E M ed. *Handbook of behavioral neurology* [C]. New York: Plenum, 1985. 163 - 203.
- [115] Alberts J R, May B. Ontogeny of olfaction: development of the rat's sensitivity to urine and amyl acetate [J]. *Physiol Behav*, 1980, 24: 965 - 970.
- [116] Apfelbach R, Russ D, Slotnick B M. Ontogenetic changes in odor sensitivity, olfactory receptor area and olfactory receptor density in the rat [J]. *Chemical Senses*, 1991, 16: 209 - 218.
- [117] Brown R E. The olfactory world of the rodent [A]. Abstracts of International Conference on Rodent Biology and Management [C]. Beijing, 1998. 2.
- [118] Novotny M, Ma W, Sharrow S, Stone M, Wiesler D, Timm D. Biochemical aspects of pheromone release and perception in rodents [A]. In: Apfelbach R, Fendt M, Kramer S, Siemers B eds. *Advances in ethology* [C]. Berlin: Blackwell, 2001. 30 - 31.
- [119] König B. Social behaviour and the structuring of groups [A]. In: Apfelbach R, Fendt M, Kramer S, Siemers B eds. *Advances in ethology* [C]. Berlin: Blackwell, 2001. 7.
- [120] Koyama S, Kanimura S. Influence of social dominance and female odor on the sperm activity of male mice [J]. *Physiol Behav*, 2000, 71: 415 - 422.
- [121] 张立, 孙儒泳, 房继明. 光周期和气味信号对布氏田鼠血浆中睾丸酮含量的影响. *动物学报*, 2001, 47 (4): 468 - 472.