

# 成年布氏田鼠对个体气味信号的识别与记忆

林琳 张立\*

(北京师范大学生命科学学院生态研究所, 教育部生物多样性与生态工程重点实验室, 北京, 100875)

**摘要:** 将配对饲养的成年雌雄布氏田鼠分离, 通过分开单独饲养 12 h, 1 d、2 d、3 d、5 d 和 7 d 后雌、雄鼠对原配偶异性和陌生异性气味信号的选择实验, 探讨布氏田鼠对气味信号的识别和记忆。实验表明: 在分离 12 h 和 1 d 后, 雄鼠对陌生雌性气味的选择和探究行为显著多于对熟悉雌鼠气味, 而雌鼠对两种气味并未表现显著的探究差异; 布氏田鼠对气味信号的记忆维持的强度和随个体不同而产生差异, 雄鼠在分离后 12 h、1d、2 d 中对陌生雌鼠气味均表现出差异明显的探究行为, 而后, 各项探究行为的差异均不明显。雌鼠探究行为变化比较缓慢。据此推测雄鼠对气味的记忆维持在 2 d 左右。

**关键词:** 布氏田鼠; 气味信号; 个体识别; 气味记忆

中图分类号: Q958.1

文献标识码: A

文章编号: 1000 - 1050 (2005) 01 - 0052 - 05

## Memory and Recognition of Conspecific Odors in Brandt's Vole

LIN Lin ZHANG Li\*

(Ministry of Education Key Laboratory for Biodiversity Science and Ecological Engineering, Institute of Ecology, Beijing Normal University, Beijing, 100875, China)

**Abstract:** To investigate odor recognition and memory among Brandt's voles (*Microtus brandti*), We tested reactions to odors of their mates and to those of novel individuals of the opposite gender after the mating pair had been separated for 12 hours, 1 day, 2 days, 3 days, 5 days, and 7 days. Males showed significantly more interest in novel female odors than in familiar odors after being separated for 12 hours, 1 day and 2 days. Females showed no significant differences in odor choice preferences. There were no significant differences in odor preference among either males and females after separation of 2, 3, 5 and 7 days. These results suggested that males can retain odors in memory for about 2 days. Olfactory signals play an important role in individual communication and the social structure of Brandt's voles.

**Key words:** Brandt's vole (*Microtus brandti*); Olfactory signal; Individual discrimination; Olfactory memory

利用气味进行化学通讯的小型哺乳动物主要是通过对其它个体的气味差异进行嗅觉辨别来完成个体识别的, 在识别过程中, 尿液、粪便、肛窝的腺体及阴道的分泌物等起到了气味源的作用 (Halpin, 1986; 张立等, 2003); 动物个体的整体气味是这些气味的综合, 而且具有个体差异 (Halpin, 1980); 在社会性的小型哺乳动物中, 标志个体身份可能是动物气味的一个重要功能 (Wilson, 1973)。在实验中取动物的底物作为气味源, 实验动物在气味识别过程中主要完成对对方性别、社会地位和年龄等差别的区别。完成个体识别之

后, 实验动物会采取进一步的行动, 诸如攻击、亲近等社会性的探究行为 (Hurst, 1990a, 1990b, 1990c)。气味作为个体识别的一个个体特征已经在诸如长爪沙鼠 (*Meriones unguiculatus*)、金色中仓鼠 (*Mesocricetus auratus*)、布氏田鼠 (*Microtus brandti*) 等啮齿类动物中得到证实 (Dagg and Windsor, 1971; Johnston, 1993; 张立和房继明, 1996)。

布氏田鼠是广泛分布于内蒙古草原的主要鼠种 (钟文勤等, 1985), 关于其行为学研究已经开展了很多 (尹峰和房继明, 1998; 刘伟和房继明, 2001; 张立和房继明, 1996), 但就其对气味信号的

基金项目: 北京师范大学优秀青年教师基金资助

作者简介: 林琳 (1980 - ), 硕士研究生, 主要从事生理生态学研究。

收稿日期: 2004 - 02 - 03; 修回日期: 2004 - 07 - 07

\* 通讯作者, correspondence author, E-mail: asterzhang@vip.sina.com

的识别与记忆方面的研究报道还不多见。本实验从行为学角度,探讨了布氏田鼠的气味识别和记忆的能力。

## 1 材料与方法

本实验进行于 1998 年 11 月至 1999 年 2 月。实验所用的布氏田鼠采用北京师范大学生命科学学院行为生态实验室饲养的 F5 代成体鼠,供以充足的饲料和水,室温  $20 \pm 2$ , 冬季自然光照。取同一笼中配对饲养的雌雄鼠分别单独饲养在  $25 \text{ cm} \times 15 \text{ cm} \times 15 \text{ cm}$  的笼中,以锯末(约 1 cm 厚)作为垫料,实验时取巢垫物(包括鼠粪)作为实验气味源,将染有鼠味的巢垫物置于直径 6 cm 的培养皿中(体积约  $5 \text{ cm}^3$ ),然后置于品字形气味选择箱中(张立和房继明, 1996)。

每次实验时,先将实验鼠置于实验箱中的中立箱,分别将实验气味源置于两侧的气味源箱中,5 min 后,开始实验。利用录音口述记录实验鼠 20 min 内在气味源箱内的行为活动。每次实验结束后用自来水冲洗实验箱、连接桶和培养皿,去除前次实验的气味。

每只鼠须接受的实验气味是陌生异性鼠气味 + 熟悉异性鼠气味。取原配对饲养的雌雄鼠各 10 只,分别饲养,在分开后 12 h、1 d、2 d、3 d、5 d 和 7 d 进行实验。实验期间每天更换巢垫物。其中陌生气味来自被试动物没有接触过的异性个体巢垫物,熟悉气味来自原配对饲养的异性个体巢垫物。实验前通过阴道涂片检查确定被试雌鼠处于非动情状态。

实验中主要记录的行为及其定义:

行走 (Walk): 实验鼠在实验箱内来回走动。

嗅闻 (Sniff): 实验鼠用鼻子触碰培养皿中的巢垫物。

舔舐 (Lick): 实验鼠以舌头碰触巢垫物,同时下颌动。

挖掘 (Dig): 以前爪将气味源的锯末拨出来。

自我修饰 (Self-groom): 用前爪整理全身各处的毛,一般从头部开始。

搔扒 (Flank-scratch): 用后爪来整理身体各处的毛。

站立探究 (Upward investigation): 前爪抬起,后腿伸直。

跳跃 (Jump): 四条腿同时离开实验箱底。

采用 Wilcoxon test 检验布氏田鼠对熟悉异性鼠气味和陌生异性鼠气味的行为差别;采用 Kruskal - Wallis test 检验实验中不同时间段的行为差异, Mann - Whitney 用于检验实验中雌雄鼠不同的表现差别。

## 2 结果与分析

### 2.1 雄鼠对雌鼠气味选择的时间变化

分离 12 h 的雄鼠对陌生雌鼠气味的探究行为,如嗅闻的时间和频次,舔舐的时间和频次都明显高于熟悉雌鼠气味,分离 1 d 的实验雄鼠对陌生雌鼠气味的嗅闻频次仍然明显高于对熟悉雌鼠的;分离 2 d,实验雄鼠气味表现的这种差异就不明显。随着时间的变化,气味选择行为中有显著差异的行为指标减少,到分离后 3 d、5 d、7 d,所有的行为指标都不表现明显的差异(表 1)。

雄鼠选择在熟悉异性鼠气味源箱内的停留时间与在陌生鼠气味源箱中的停留时间随天数的增加而变化(图 1)。

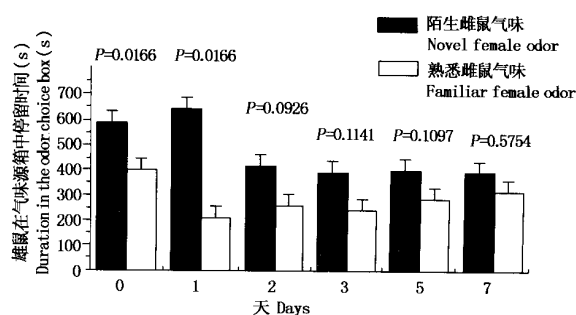


图 1 雄性布氏田鼠对气味源选择时间的比较

Fig. 1 Duration male voles remained in boxes containing novel and familiar female odors

### 2.2 雌鼠对雄鼠气味选择的时间变化

被试雌鼠对熟悉雄鼠的气味选择行为随时间变化而减少。7 d 中,嗅闻,舔舐的时间和频次都发生明显变化,但显著程度不同(表 2)。分离 7 d 中,雌鼠在熟悉雄鼠和陌生雄鼠气味间选择行为变化显著程度不同,但随时间变化不明显。

表 1 被试雄鼠对熟悉和陌生雌性气味选择行为的比较 (Wilcoxon 检验, N = 10)

Table 1 Preferences of male Brandt's voles for familiar and novel female odors

天数 day		0	1	2	3	5	7
嗅闻频次 Sniff F	nov	77.3 ±3.6	24.1 ±4.7	12.7 ±2.0	12.8 ±2.3	12.4 ±2.1	9.1 ±1.7
	fam	38.4 ±1.8 * *	9.9 ±2.4 * *	9.7 ±1.9 ns	9.8 ±2.4 ns	10.9 ±2.1 ns	12.5 ±2.8 ns
嗅闻时间 Sniff D	nov	47.5 ±4.0	81.5 ±12.2	40.9 ±6.6	43.3 ±9.5	47.4 ±10.2	53.2 ±11.5
	fam	12.5 ±1.0 * *	46.8 ±12.6 ns	36.9 ±9.7 ns	46.1 ±18.1 ns	36.9 ±7.7 ns	64.6 ±12.5 ns
舔舐频次 Lick F	nov	12.5 ±1.2	2.9 ±1.3	0.6 ±0.3	0.9 ±0.4	1.6 ±0.6	0.3 ±0.3
	fam	4.7 ±0.7 * *	1.3 ±0.7 ns	0.9 ±0.6 ns	0.8 ±0.5 ns	1.1 ±0.4 ns	0.6 ±0.3 ns
舔舐时间 Lick D	nov	7.9 ±1.2	8.8 ±3.8	1.7 ±1.2	0.8 ±0.4	5.2 ±2.5	0.3 ±0.3
	fam	1.3 ±0.2 * *	3.4 ±2.0 ns	2.2 ±1.5 ns	2.4 ±1.5 ns	8.7 ±7.3 ns	2.5 ±2.0 ns

\*  $P < 0.05$ ; \* \*  $P < 0.01$ ;

ns: Not significant; F: 频次; D: 时间 (s); nov: 陌生雌鼠气味; fam: 熟悉雌鼠气味

F: Frequency (N); D: Duration (s); nov: Novel female odor; fam: Familiar female odor

表 2 被试雌鼠对熟悉和陌生雄性气味选择行为的比较 (Wilcoxon 检验, N = 10)

Table 2 Preferences of female Brandt's voles for females to familiar and novel male odors

天数 day		0	1	2	3	5	7
嗅闻频次 Sniff F	fam	24.7 ±2.4	13.0 ±1.9	9.5 ±1.9	11.9 ±1.8	10.5 ±1.1	11.1 ±1.1
	nov	24.5 ±4.5 ns	16.4 ±2.9 ns	14.3 ±3.2 ns	13.8 ±2.7 ns	11.2 ±1.0 ns	9.7 ±1.8 ns
嗅闻时间 Sniff D	fam	43.3 ±6.8	47.9 ±8.7	61.7 ±28.1	63.2 ±15.5	38.3 ±9.0	41.5 ±10.6
	nov	25.4 ±7.3 *	58.7 ±11.3 ns	53.0 ±12.6 ns	47.4 ±10.3 ns	49.1 ±16.1 ns	42.8 ±21.1 ns
舔舐频次 Lick F	fam	3.3 ±0.8	1.6 ±0.7	1.7 ±0.8	0.6 ±0.3	0.5 ±0.3	0.2 ±0.2
	nov	2.9 ±1.3 ns	2.3 ±0.6 ns	0.5 ±0.2 ns	0.7 ±0.5 ns	0.6 ±0.2 ns	0.1 ±0.1 ns
舔舐时间 Lick D	fam	4.8 ±1.7	4.2 ±2.3	5.9 ±4.2	2.0 ±1.1	0.9 ±0.6	0.2 ±0.2
	nov	2.4 ±1.4 ns	14.0 ±6.1 ns	1.8 ±1.1 ns	1.5 ±1.3 ns	0.7 ±0.3 ns	0.2 ±0.1 ns

\*  $P < 0.05$ , ns: Not significant;

F: 频次; D: 时间 (s); nov: 陌生雄鼠气味; fam: 熟悉雄鼠气味

F: Frequency (N); D: Duration (s); nov: Novel male odor; fam: Familiar male odor

3 讨论

化学信号通过直接作用于性行为、双亲行为等方面,同时影响动物体内激素分泌,在许多脊椎动物的社群行为中起到重要作用 (Johnston, 1990; Vandenbergh, 1994)。本实验利用习惯化和非习惯化 (Habituation - nonhabituation) 辨别模式研究动物 (尤其是啮齿类) 对熟悉和陌生个体气味的辨别及对气味信号的记忆 (Halpin, 1986; Johnston, 1993)。在实验中,刚分离饲养 12 h 的雄性布氏田鼠对陌生雌鼠气味源的嗅闻和舔舐的频次和时间都显著高于对熟悉雌鼠的气味,而且雄鼠在只有气味

信号存在的情况下,更倾向于选择陌生雌鼠 (如有陌生雌鼠的观察箱里的停留时间,自我修饰的频次和时间都显著多于熟悉雌鼠)。雄鼠在个体识别中通过气味能完成对熟悉异性和陌生异性的辨别,并在辨别之后进行一定的气味选择行为。实验中的雌鼠对分离后的熟悉雄鼠更感兴趣,反映在气味选择行为中,表现为对熟悉雄鼠气味的嗅闻时间有明显的增多。在长期适应环境的过程中,田鼠类形成了特有的婚配制度,并因此影响了社会行为中雌雄鼠的不同表现。而布氏田鼠是以一雄多雌为主的婚配制度,雄鼠对配偶的性忠诚度要低于雌鼠 (尹峰和房继明, 1998),雄鼠更容易对陌生异性鼠产生

兴趣，雌鼠则在识别过程中偏好已经接触过的雄鼠（张立和房继明，1999；张立等，2002），本实验结果也支持了这一观点。

气味信号通过刺激嗅觉系统作用于动物，产生记忆：即当同类刺激再次发生时，能够从同种的不同个体中区别出熟悉个体（Johnston，1993）。动物在识别气味的过程中，可能是通过比较识别对象和记忆气味是否吻合以确定熟悉和陌生，并以此为基础进行探究行为。根据上面的讨论，雌雄布氏田鼠对两种气味的选择行为有比较明显的差异，通过这些选择行为的变化，可以判断实验动物的记忆程度及维持时间。分离后 12 h 和 1 d，布氏田鼠在熟悉和陌生鼠的气味中间能表现出明显的偏好，各项实验指标均有明显差异。这说明与同窝熟悉个体分离 1 d 后，布氏田鼠仍能够明确区分熟悉和陌生两种气味。随后几天中，实验鼠在两种气味之间的选择差异不显著，尤其是雄鼠，对熟悉雌鼠气味逐渐产生兴趣。从第 3 天起，雄鼠对两种气味的反应就无明显的差异；而雌性布氏田鼠对两种气味的选择差异随分离时间变化而产生变化，只是不明显。实验结果显示了布氏田鼠对气味的记忆程度随时间而减退，这可能是由于熟悉鼠气味对实验鼠的刺激作用逐渐减弱并接近于陌生鼠气味，从而影响到布氏田鼠的气味选择行为。实验选择分离 0、1、2、3、5、7 d 来进行，检验布氏田鼠在 7 d 内对异性气味的记忆维持情况。雄鼠比较明显的维持在 2 d 以内（表 2），而根据前面的讨论结果雌鼠对熟悉和陌生气味的选择行为差异没有雄鼠那么明显，所以从气味行为反应上推断，雌鼠记忆的变化可能比雄鼠缓慢。根据实验结果，我们认为雌性布氏田鼠对异性气味的记忆可能要比雄鼠稳定。由于在社群生活中地位及婚配关系的差异，同性个体之间及异性之间对气味的记忆规律是有差别的。在洞群内雌性多于雄性的情况下，雄鼠尽可能多地和雌鼠交配，以确保留下更多的后代（尹峰和房继明，1998），熟悉雌性个体留下的记忆可能很快被新记忆覆盖，而雌鼠强烈的性忠诚性决定了雌鼠在社群中对熟悉雄鼠的记忆比较稳定，不易接受陌生雄鼠。布氏田鼠的这些气味行为反应特性可能直接与其婚配制度和它们的社群行为对策有关。气味信号在布氏田鼠的社群生活中起到了重要作用。利用气味信号，布氏田鼠能够识别出熟悉和陌生的异性个体，对熟悉气味

信号的识别通过记忆保存下来，并维持一段时间，影响着这段时间内布氏田鼠的个体识别和选择行为。因此，我们认为布氏田鼠对气味信号等个体信息的识别与记忆直接影响其行为反应、社群结构和婚配制度。

脊椎动物对气味的嗅闻识别能力，出生后也不断地发育（Brunjes and Frazier，1986）。Pedersen 等（1985）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。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（Alberts and May，1980）。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（Apfelbach *et al.*，1991）。可见动物对气味信号的记忆是与其个体发育、社群行为和社群结构等紧密相关的，但是目前在动物对个体嗅觉信号记忆研究方面较为系统的报道还不多见，仍然需要较为深入的研究（张立等，2003）。

## 参考文献：

- Alberts J R, May B. 1980. Ontogeny of olfaction: development of the rat's sensitivity to urine and amyl acetate. *Physiol Behav*, **24**: 965 - 970.
- Apfelbach R, Russ D, Slotnick B M. 1991. Ontogenetic changes in odor sensitivity, olfactory receptor area and olfactory receptor density in the rat. *Chemical Senses*, **16**: 209 - 218.
- Brunjes P C, Frazier L L. 1986. Maturation and plasticity in the olfactory system of vertebrates. *Brain Research Bulletin*, **11**: 1 - 45.
- Dagg A I, Windsor D E. 1971. Olfactory discrimination limits in gerbils. *Can J Zool*, **49**, 283 - 285.
- Halpin Z T. 1980. Individual odors and individual recognition: Review and commentary. *Biology and Behaviour*, **5**: 233 - 248.
- Halpin Z T. 1986. Individual odors among mammals: Origins and functions. *Advances in The Study of Behavior*, **16**: 39 - 70.
- Hurst J L. 1990a. Urine marking in populations of wild house mice *Mus domesticus* Ratty. I. Communication between males. *Anim Behav*, **40**: 209 - 222.
- Hurst J L. 1990b. Urine marking in populations of wild house mice *Mus domesticus* Ratty. II. Communication between females. *Anim Behav*, **40**: 223 - 232.

- Hurst J L. 1990c. Urine marking in populations of wild house mice *Mus domesticus* Ratty. . *Communication between the sexes*. *Anim Behav*, **40**: 233 - 243.
- Johnston R E. 1993. Memory for individual scent in hamsters (*Mesocricetus auratus*) as assessed by habituation methods. *J Comp Psychol*, **107**: 201 - 207.
- Johnston R E. 1990. Chemical communication in golden hamsters: from behavior to molecules and neural mechanisms. In: Dewsbury D A ed. *Contemporary Issues in Comparative Psychology*. New York: Sinauer Press, 381 - 409.
- Pedersen P E, Stewart W B, Greer C A, Shepherd G M. 1985. Early development olfactory function. In: Blass E M ed. *Handbook of behavioral neurology*. New York: Plenum, 163 - 203.
- Vandenbergh J G. 1994. Pheromones and mammalian reproduction. In: Knobil E, Neil J D eds. *The Physiology of Reproduction*, 2nd Edition. New York: Raven Press, 343 - 359.
- Wilson S. 1973. The development of social behavior in the vole (*Microtus agrestis*). *J Linn Soc*, **52**: 45 - 62.
- 尹峰, 房继明. 1998. 布氏田鼠的择偶行为. *动物学报*, **44** (2): 162 - 169.
- 刘伟, 房继明. 2001. 布氏田鼠社会行为对光周期的适应格局. *兽类学报*, **21** (3): 199 - 205.
- 张立, 房继明. 1996. 非繁殖期成年雄性布氏田鼠对群体气味的辨别. *兽类学报*, **6** (4): 285 - 290.
- 张立, 房继明. 1999. 雌性布氏田鼠对雄鼠气味的辨别. *动物学报*, **45** (3): 294 - 301.
- 张立, 孙儒泳, 房继明. 2002. 雄性布氏田鼠对不同熟悉程度和动情状态下雌鼠气味的辨别. *动物学报*, **48** (1): 27 - 34.
- 张立, 孙儒泳, 房继明. 2003. 啮齿动物的嗅觉通讯研究进展. *兽类学报*, **23** (1): 74 - 82.
- 钟文勤, 周庆强, 孙崇璐. 1985. 内蒙古草场鼠害的基本特征及其生态对策. *兽类学报*, **5** (4), 241 - 249.