

绵羊的卷唇行为及其生物学意义

范志勤 盖寒焱

(中国科学院动物研究所)

杨得信

(新疆西吉兽医院)

摘 要

本文研究了绵羊对不同品种公母羊的尿液、母羊粪便、阴道分泌物、身体的气味等刺激物诱导卷唇行为的发生,持续约60—120秒。实验得出:母羊尿液是诱导公羊释放卷唇行为最强的刺激物,尤以发情母羊尿液更甚,公羊、幼羊以及其它的尿液诱导卷唇行为发生的频次低。卷唇行为发生的频次有季节变化,10月最高。卷唇行为与犁鼻器的功能紧密联系,是绵羊繁殖行为的一个构成部分,通常只有公羊发生卷唇行为,但个别母羊亦有表现。

关键词 (Key words): 行为 (Behavior), 绵羊 (Sheep), 尿液 (Urine), 卷唇行为 (Flehmen), 气味 (Odor), 嗅觉器官 (Olfactory organ), 犁鼻器官 (Vomerinal organ), 繁殖 (Reproduction)。

在动物的生命活动中发展了一系列有效的行为,以保证自身的生长发育及顺利的繁殖。许多雄性哺乳动物对雌兽或它的分泌物表现出一定的兴趣,有的积极嗅闻雌兽的许多部位,有的舔触它的毛被和分泌物,表现出种种特定的行为。卷唇行为就是其中的一种。研究卷唇行为的生物机能和意义,对于管理这类动物,并在实践中加以利用是很有益的。

材 料 和 方 法

1982—1986年,作者对新疆细毛羊进行了实验,用哈萨克羊40余只作为对比,计用细毛公羊586只,细毛母羊684只。

从5—11月采用随群放牧及个别观察法分别观察公羊群、母羊群的行为,记录绵羊发情日期、公羊卷唇行为发生的频次等。

接取成、幼细毛公羊、母羊和成、幼粗毛公羊、母羊的尿液,共计8种,分别进行提取。将提取物保存于低温条件下,以此作为刺激物,逐月观察公羊对这些刺激物的反应。以两种方式给予刺激物,一种将刺激物盛放于敞口的盘子中,试畜不仅可嗅到刺激物,还能舔触到它;第二种在盛放刺激物的盘上加网,试畜仅能嗅到刺激物,除非用力伸舌舔压,才能触到刺激物。用此方法分别了解嗅感受和嗅及味感受对发生卷唇行为的影响。

解剖18只公羊、羯羊头骨,作为分析犁鼻器的结构及其通路的材料。

为了彼此能进行比较,并对卷唇及嗅、舔等各种行为发生的频率进行处理,把统计的实际频次除以试验羊的只数,所得频率为每只羊平均发生的频次,标以“频次/只”。

本文于1987年5月3日收到。

卷唇行为及其刺激因素

卷唇行为是许多有蹄类动物的一种行为模型。绵羊行卷唇行为时,头部略抬,向着前方,脖颈与头的方向平行,向前伸直、口微微张开,眼睛眯起,上唇向上翻转并卷缩,露出齿龈,时而吸气,时而呼气。头部作上下小幅度的摆动,有的还表现舔舌动作,绵羊不变地维持这种姿态1—2分钟,个别绵羊保持这个姿势长达3分钟。由于这种行为表现为卷缩上唇,故我们称该行为为卷唇行为。

在繁殖季节中,公羊在母羊体侧,尤其在发情母羊近旁,频频表现卷唇行为。试验表明,诱导卷唇行为的发生,并非必需母羊在旁。我们曾多次用浸有化合物的小泡沫塑料块,放在草丛中或地上,同样能诱导绵羊的卷唇行为。若用刺激物涂抹在公羊鼻孔上,也能诱导卷唇行为,说明卷唇行为并不需要视觉刺激。

实验得出,能诱导绵羊卷唇行为的刺激因素有:母羊尿液、公羊尿液,不同品种的公母羊尿液、母羊的阴道分泌物、粪便,母羊体表的分泌物等都能诱导公羊产生卷唇行为,以尿液刺激卷唇行为发生的频次最高。常见公羊尾随母羊,嗅闻母羊阴户及身体其它部位,母羊排尿时,公羊趋至近前嗅闻。有时还不断地伸出舌头,舔取少许母羊尿液进入口中,再频频舔舌,似在体察其味道。可见,卷唇行为的发生是由绵羊嗅觉和味觉感受刺激的结果。

公羊对来自母羊尿液的刺激多以卷唇行为作为应答,尤其是对发情母羊尿液更甚。我们曾用母羊尿液及发情母羊尿液涂于公羊鼻孔上,共进行20只次试验,其中涂以发情母羊尿液的公羊100%发生卷唇行为,涂以未发情母羊尿液呈现卷唇行为者占50%,可见,尿液诱导卷唇行为发生的频次是较高的。故我们在本次试验中,选用了尿液作为刺激源。

经观察,卷唇行为中每个个体的动作方式均颇相似。此外,每个动作先后发生的次序亦比较固定,行为发生的程序大致是:抬头—伸颈—张口—卷缩上唇—呼气、吸气—伸舌—头部作上下摆动。实验中共记录到1954余次的卷唇行为,每个个体都严格按照这个程序从事。

从小就隔离饲养的公羊,没有经历学习过程,但它们的表现与成年公羊的卷唇行为型毫无不同之处。

观察表明,无论是细毛公羊,还是哈萨克公羊,它们的卷唇行为动作、姿势及进行程序也相同,在两个品种间没有发现差异。

前人的研究认为只有公羊才表现卷唇行为。我们却在母羊中亦见到这个行为。1982年9月25日观察到1号母羊接受刺激后,头向上抬起,向前伸颈,上唇卷缩,呈现20秒的卷唇动作。1号母羊所表现的卷唇行为虽与公羊相仿,但在强度及持续时间上均较公羊为弱,每个动作亦不如公羊明显。卷唇行为在母羊中甚为鲜见,但是,尽管如此,我们仍见到一例表现卷唇行为的母羊。

卷唇行为发生的频率

实验资料表明,绵羊卷唇行为的发生频率与环境中的刺激因素有关,随着环境条件的改变,卷唇行为的频率也发生变化。同时,卷唇行为的发生还受内部生理状况所制约。繁殖期,公羊作卷唇行为的频次颇高。

1. 卷唇行为发生频率随时间的变化 根据对244只细毛公羊的观察结果,将不

同月份中各种刺激物诱导它们发生卷唇行为的频次绘于图 1。

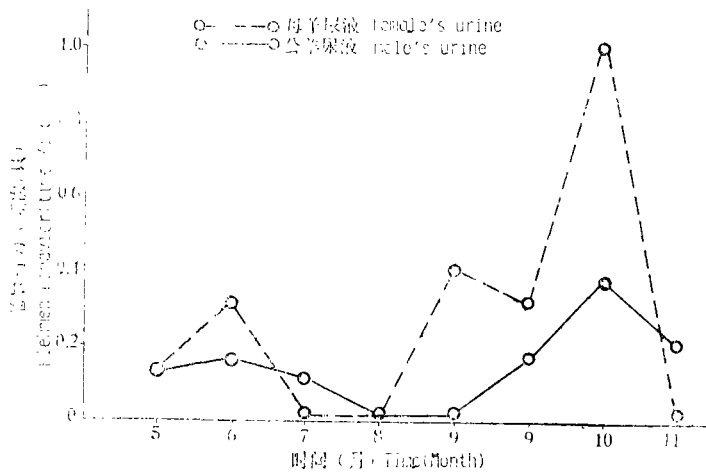


图 1 公羊卷唇行为随季节的变化
Fig.1 Seasonal variation of flehmen behavior of male sheep

图 1 表明,公羊对同类刺激物发生的卷唇行为频次随时间的不同而变化。公、母羊尿液都能诱导公羊发生卷唇行为,但母羊尿液诱导公羊表现卷唇行为的频次大于公羊尿液的刺激作用,如图 1 中虚线的高度在 6—10 月期间均高于实线。

母羊尿液诱导公羊卷唇行为的频次在 7—8 月份很低,10 月份最高,于 11 月配种结束后,卷唇行为骤然减少。为了测定诱导卷唇行为发生频次最高时间,我们于绵羊进入繁殖期时增加了一次测定,分别在 9 月初和 9 月底对公羊进行试验,结果两次测定的数据相差不大,表明卷唇行为是 10 月份才频频发生的。

需要指出,公羊尿液和母羊尿液在诱导公羊发生卷唇行为的频次随时间的变化趋势上相同,都是 8 月份频次最少,10 月份最多,只是前者频次普遍低于后者而已。

10 月份是新疆细毛羊的繁殖盛期,此时绵羊卷唇行为发生频次最高,两者的吻合不是偶然的。实验表明,绵羊用卷唇行为来分析测试尿液,以其中信息作为选择配偶的依据,故于繁殖期间公羊经常表现该行为型,可能系择偶交配的前奏。公羊在择偶期间对雄性尿液的刺激亦表现较多的卷唇行为,一方面因繁殖期需要测试各种信息,对性信息尤其表现敏感;另一方面或许为驱逐其它竞争对手,及早识别竞争对象作准备。

2. 不同品种羊的刺激物诱导卷唇行为发生的频次 将两种不同品种的雌雄绵羊尿液诱导公羊发生卷唇行为的频次列于图 2。每种刺激物各用 122 只公羊进行测试。

实验得出,公细毛羊对细毛羊和哈萨克羊的刺激物均有反应,它们都随时间而变化,以 9、10 月份诱导公羊卷唇行为发生的频次最高。

就来自不同性别的刺激物进行分析,发现母羊尿液诱导公羊卷唇行为发生的次数明显多于公羊尿液所诱导的次数,无论是细毛羊品种还是粗毛羊品种都是如此。

若分别就两种品种而论,哈萨克母粗毛羊的尿液诱导细毛公羊发生卷唇行为的频次高于母细毛羊的刺激。

公细毛羊与公粗毛羊的尿液诱导卷唇行为发生的频次,彼此没有显著差异。

我们还测试了试畜对幼畜尿液的反应。成年细毛公羊对幼畜刺激物的反应较成畜弱。取自不同品种幼畜的刺激物,也表现了这种趋向,即细毛公羊对异品种的母幼畜刺激敏

感，表现较高的卷唇行为频率。

总之，公羊表现出对异品种气味的特殊兴趣，总是趋向于选择异品种的气味刺激。

3. 嗅、味感觉对卷唇行为发生的影响 实验证明，嗅觉和味觉所感受到的刺激都有促使动物行卷唇行为的作用。分别令试畜只能嗅闻刺激物或嗅闻与舔触刺激物同时进行，将二组试畜对刺激物的嗅闻频次、舔触频次以及所表现卷唇行为的次数分别绘于图 3、图 4。

试畜对敞口的刺激物，既能嗅，又易于舔到，卷唇行为发生的次数较多，尤其是在 7—11 月份期间三条曲线的变化趋势一致，即嗅闻次数增多，舔触也增多，卷唇行为频次亦高；反之，三者都低（图 3）。经计算，刺激物敞口时卷唇与嗅、卷唇与舔的相关系数分别为 0.365 和 0.733，说明卷唇与舔触行为间存在着明显的相关关系。

当在刺激物上罩以网罩，绵羊卷唇行为的发生则与图 3 中的趋势有所不同。如

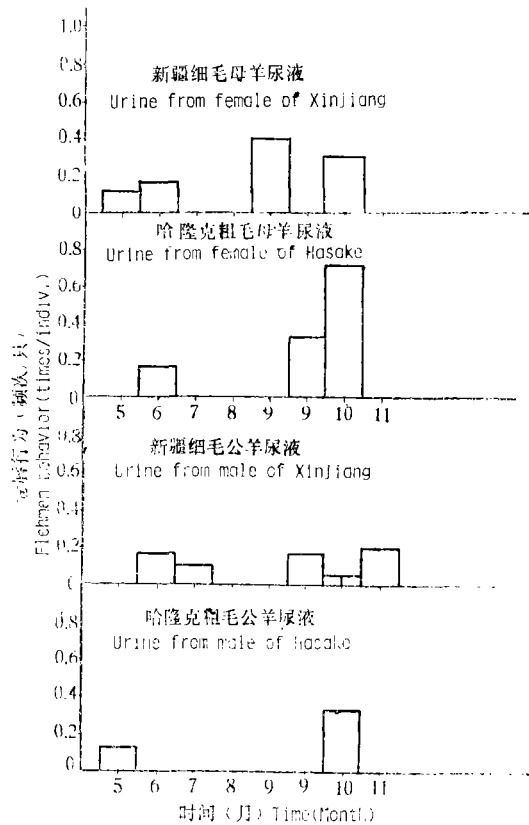


图 2 不同品种公母羊尿液诱导卷唇行为发生的频次
Fig.2 Frequency of flehmen behavior produced by urine of sheep of different strains

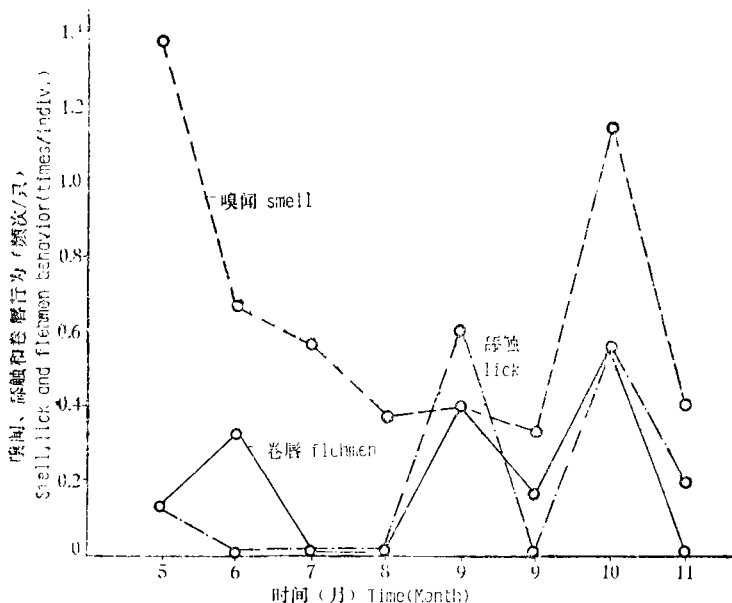


图 3 试畜嗅、舔刺激物及行卷唇动作频次变化（给予敞口刺激物）
Fig.3 Frequency of smell, lick and flehmen (Stimuli without cover)

图 4 所示，9 月份试畜嗅闻次数较多，但卷唇行为频次却未增加。刺激物上加了网罩，给绵羊接触尿液增加了困难，但绵羊仍竭力压触，以使用味觉鉴别。7—11 月，卷唇与嗅

闻的相关系数为0.168, 而卷唇与舔的相关系数为0.926, 卷唇行为的多少与试畜舔触刺激物的次数多少呈现明显的相关关系。

实验表明, 嗅觉和味觉的共同作用, 使得信息刺激卷唇行为发生的频次较单一感觉时增多; 另外, 在两种感觉的作用下, 绵羊卷唇行为的发生出现了两个高峰, 即6月和10月, 而只令公羊嗅闻刺激物的一组, 仅有10月份一个高峰。从这里可以看出试畜卷唇行为不仅与它们嗅闻感受刺激物, 还与味感受刺激的作用有关, 若两种感受共同作用会更强烈地刺激绵羊表现卷唇行为。

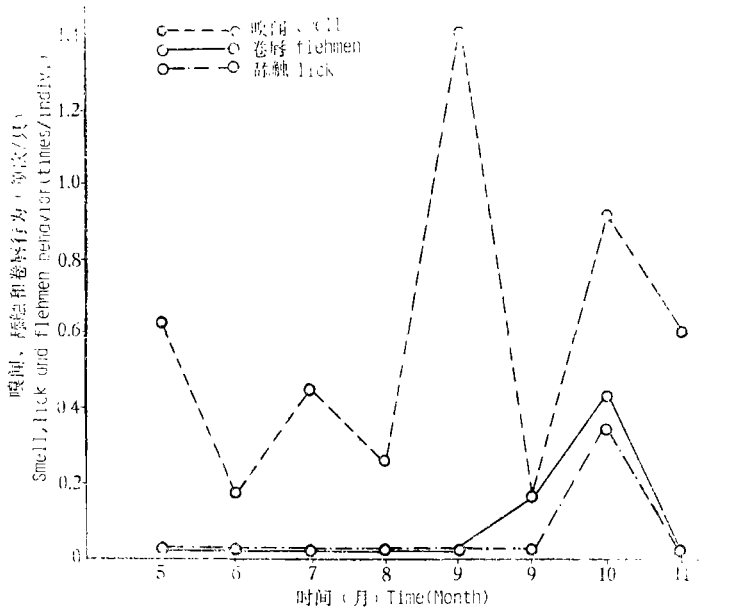


图4 试畜嗅、舔刺激物及行卷唇动作频次变化 (给予覆网罩的刺激物)
Fig.4 Frequency of smell, lick and flehmen (Stimuli with cover)

4. 公羊对刺激物的敏感性 卷唇行为的发生与公羊本身的感受性有关。曾用低温保存的1只发情母羊的尿液为刺激源, 分别在繁殖和非繁殖季节测试公羊的反应。发现在非繁殖季节中, 卷唇行为发生的次数显然比繁殖季节少得多。可能是因为繁殖期间, 公羊的生理发生变化, 对气味的敏感性增强, 因而频频发生卷唇行为。

卷唇行为的生物学意义

实验表明, 卷唇行为的发生, 不需要视听刺激, 是经由嗅觉和味觉感受后所产生的一种行为。

近年来逐渐发现了卷唇行为与犁鼻器结构上的联系。作者对犁鼻器进行了解剖学及其功能的研究(范志勤等, 1986)。当发生卷唇行为时, 由于上唇卷缩, 鼻孔皱起, 外鼻孔被堵上, 气味随空气吸进张开的口腔, 然后气味充满于口腔中。抬头伸颈运动, 又促使会厌软骨关闭口腔至气管通路。使得进入口腔的空气不能向下流进气管。这样呼吸吸气时, 绵羊把保留在口腔中的空气吸入门齿孔的管道, 进而至犁鼻器。犁鼻器把送来的样品加以分析, 送至脑中供动物感受这些信息。犁鼻器的扩张和收缩可能与卷唇时的吸气协同作用, 更便于空气的流动。犁鼻器两侧的肌肉运动, 腔内静脉窦的膨胀与收缩, 又促进空气的流入和排出, 使携带化学信息的载体不断进入犁鼻器官, 成为绵羊感受化学信息

的方式之一。

发情羊尿液与未发情羊尿液所诱导出的卷唇行为发生频次不同,表明公羊仅依据尿液气味,就能区分母羊的性状况,识别母羊发情与否。可见,卷唇行为是识别尿液特性与其中所含信息的一种行为形式(或许包含其它作用在内)。母羊尿液中含有表示性别及发情状况的信息,公羊以卷唇行为经常地收集母羊释放于空气中的样品,对母羊的尿液进行分析和鉴别,这是公羊感受化学信息、鉴定性状况的一个基本方法。公羊通过频频测试尿样,鉴定其中化学信息的变化,获取有关母羊性状况的信息,使公羊准确、及时地选择配偶,以免贻误最佳配种时机。所以卷唇行为是绵羊在繁殖过程中的一个具有适应意义的行为。

讨 论

绵羊卷唇行为极少表现个体差异、隔离饲养长大的羔羊,不经学习仍能表现卷唇行为,不同品种(新疆细毛羊和哈萨克羊)绵羊的卷唇动作也很相近,故卷唇行为是一种定型的行为,是在某些气味物质刺激下产生的一种反应。

虽然许多刺激物都能诱导卷唇行为,但我们的实验发现,以尿液诱导刺激的效力最强。其中又以发情母羊尿液诱导卷唇行为发生的效果最佳,这可能与公羊对此时母羊尿液中的化学信息敏感有关。

当然,除刺激物因素外,公羊本身感受的敏感程度也决定了卷唇行为发生的频次。

绵羊行卷唇动作前,除由嗅闻经鼻粘膜、嗅上皮感受气味分子外,还直接舔取尿样,使液样和气样一起进入口腔,随后再流入门齿孔的管道,送至犁鼻器内进行分析,所及在卷唇动作中,如同时有味觉和嗅觉的感受参加,则刺激卷唇行为发生的频率增高,卷唇行为保证样品进入口腔和在口腔中的停留时间,故而有利于犁鼻器对样品进行化验和分析。

图1—图4可见,10月份,绵羊繁殖盛期时卷唇行为最为频繁。此时各图中皆出现一个明显的高峰。此外,在6月份绵羊亦表现一些卷唇行为,在气味物质的刺激下,卷唇活动略微增加。就是幼畜的刺激物在6月份也能诱导出较多的卷唇行为。诸图中于6月份均有一个小高峰。如前所述,卷唇行为的一个功能是帮助鉴别送至鼻感受器和犁鼻感受器的化学信息。绵羊进入繁殖期时,对各种气味信息的敏感性增加,频频行卷唇活动,以增强对各种气味的分析。当寻找到即将发情的母羊气味信息时,公羊往往紧紧追随该羊,连续地嗅闻该羊尿液、阴户或其它部位,有时伸舌舔取尿液,然后又多次作卷唇活动。用这种方式持续地把采到的气味样品送至鼻或犁鼻感受器,供其进行分析,以便尽早了解绵羊的发情状况准确地判断哪只羊正在发情,使得公羊能及时地选择配偶,不错过最佳时机。由于这些信息的提供,避免了公羊在未发情羊面前浪费时间和精力,保证繁殖的成功。

绵羊属季节性发情动物,畜牧工作者发现它们一年能繁殖2次,6月份卷唇行为发生频次有一个小高峰,据此也说明绵羊此时有一个性活动期。

不仅母细毛羊的刺激物能诱导细毛公羊的卷唇行为,母哈萨克羊的刺激物也能诱导细毛公羊的卷唇行为,而且刺激力大于同品种的刺激物。细毛公羊对于异品种的气味,表现出一定程度的偏爱,它们选择具有异品种气息的物质,对其表现特别的敏感性,可能系一种避免近亲繁殖的倾向。可见不同品种间的绵羊能了解彼此的信息,它们的含意能为

对方所理解，所以彼此的信息是相通的。

参 考 文 献

- 范志勤、赵勇、杨得信 1984 绵羊对化学信息的识别及其在繁殖行为中的作用。生态学报4(1):80—87。
范志勤、桑福 李国梁 1984 外激素促绵羊同期发情作用的研究。生态学报4(4):378—384。
范志勤、陈金山 1986 绵羊犁鼻器在繁殖中的作用。生态学报6(4):371—378。
Dagg, A.I. and A. Taub 1970 Flehmen, Mammalia, 34(4):686—695.
Evertt, N.B. 1965 Functional neuroanatomy. Phila., Lea and Febiger.
Geist, V. 1964 On the rutting behavior of the mountain goat. J. Mammal., 45(4):551—568.
Knappe, H. 1964 Zur Funktion des Jacobson'schen Organs. Zool. Garten (N.F.), 28:188—194.
Winans, S. S. and F. Scalia 1970 Amygdaloid nucleus: new afferent input from the vomeronasal organ. Science, 170(3955): 330—332.

外文摘要 (Abstract)

FLEHMEN AND ITS BIOLOGICAL FUNCTION OF SHEEP

FAN Zhiqin GAI Hanyan
(Institute of Zoology, Academia Sinica)

YANG Dexin
(Veterinary Station of Xijier, Xinjiang)

Flehmen behavior as a response to olfactory stimuli was studied in sheep.

Males respond to odor stimuli by opening the mouth, and lifting the upper lip, with the head moving up and down, inhaling and exhaling. The duration of flehmen averages 60—120 seconds.

The flehmen response typically occurs after detecting an interesting smell — urine, feces, a female's vulva or odor from other body parts of the females.

The typical stimulus causing the flehmen response is female urine. Rams show more flehmen in response to urine of estrus ones than of those not in heat, and preferable to urine of another breed of sheep (Fig. 2).