

哺乳动物化学通讯研究概况

范志勤

(中国科学院动物研究所)

哺乳动物化学通讯是一个新兴的课题,自70年代以来获得了蓬勃的发展。已经召开过四届专门性的国际学术会议。当今,在国际上,这一课题已成为生物科学极为活跃的研究领域之一。它不仅构成了行为生物学的重要内容,同时还是化学生态学的核心问题,近来又有发展成为生物信息学的趋势。

研究哺乳动物化学通讯的问题,有助于深入了解动物、揭示个体间的联系;阐明其调节、协调原理;定向地控制动物的行为和发展,使之更好地为人类服务。另一方面,化学通讯在诸如医学、农、林、牧、自然保护、渔业等的管理、养殖和有害动物的防治,以及仿生等方面的科学实践中,有着广泛的指导意义。所以,化学通讯的研究受到了各国科学界的重视。

无论群居或独居动物,彼此之间的通讯在维持其生命和种族繁衍过程中是非常重要的。许多动物以化学通讯方式进行信息交流。在绝大多数动物类群中,特别是哺乳动物,化学通讯是动物间交换情报的主要渠道。俗语说“鼠目寸光”,小鼠的视觉只能达到12厘米的距离,再加其晨昏活动的习性,视觉更受影响。小鼠的听觉声波范围70千赫左右,一张纸就足以造成听觉接收信号的屏障,它们栖居环境中的植物丛、土丘、洞穴等也能阻止声波传送。所以在小鼠的通讯系统中,化学通讯方式占据非常重要的地位。

70年代以来,从行为到生理、从神经作用机制到心理、从嗅觉感受器到信号在空间的传递等方面,全面铺开了化学通讯各个问题的研究与探讨,为动物的化学通讯这一新领域打下

了基础。

一、化学信使及其特性

(一) 化学信使 任何动物间消息的沟通,都有发出信号一方和接收信号的一方,两者交互相契,最后进行交流。动物化学通讯系统中的信号通常是由其身体上具特殊构造的腺体发射出来的,腺体分泌的化学物质通过周围环境的媒介物传给受纳动物,引起接收个体产生一系列的行为、生理反应^[17]。这个过程称为化学通讯。动物所释放的化学物质起信使的作用,Karlson^[18] 创用 Pheromone 一词称呼动物释放到体外的这些物质。我国通称这类物质为外激素或信息素、化学信使等。

在同一物种个体间起作用的化学信使称为同种外激素,在不同物种间起作用的化学信使则称为异种外激素。无论是在物种内,还是在物种间起信息作用的化学信使均属化学信息的范畴。

Wilson 将动物的外激素分为释放外激素和诱导外激素^[19]。对高等动物神经生理的研究表明,释放外激素对专门的化学感受器发生刺激,通过它们的感觉神经传导到中枢神经系统,信号由中枢神经系统或者通过垂体后叶由神经体液通道至专门的运动神经元,在此改变(增强或减弱)信号,唤起动物在某特定途径上的相应行为反应,这些反应是可逆的,即在刺激消失后,行为反应亦形消失。在哺乳动物中,称这类外激素为“信号外激素”。

“诱导外激素”经化学感受器接收,并将信号传送到中枢神经系统。能引起受纳动物相对

持久的生理状况和机能的变化。它们还作用于内分泌系统。例如,陌生雄鼠的诱导外激素能使雌鼠的妊娠终止,就属此类。

信号外激素的作用特点是:时间短,行为变化快,反应可逆;诱导外激素则表现为:时间长,反应进程慢,行为不可逆。无论是信号或是诱导外激素,都有兴奋或抑制的功能。

Müller-Schwarze 认为,哺乳动物间有些化学信息既非“信号”外激素,又不属“诱导”外激素,它们仅提供一些情报,动物将其存在记忆中。当动物对其它刺激产生反应时,由于该信息的作用,使得动物的反应会产生变异。该类信息似应归入潜势外激素的范畴^[24]。

Beauchamp 等^[9]指出,哺乳动物外激素应具有种的特异性和影响动物行为或内分泌的机能,这些特性可以遗传,不会被经验所左右。但是,并非所有生物学家都接受这些标准,许多人只承认物种的特异性和引起行为内分泌机能这两点。

需要指出,上述三种分类方法都是按照外激素的机能意义进行划分的,这些分类法都与外激素的化学本质无关。

另外,有些外激素往往兼具信号、诱导外激素的两种功能。因此上述分类方法不是绝对的。

(二) 信息化合物的特性 最初,由于香料工业的需要,对麝香、麝鼠包皮腺、灵猫的会阴腺等进行了较多的化学研究。不但分离出来其中的一些成分,还弄清了某些有经济意义的化合物的结构,并进行了人工合成,如麝香酮(C₁₅H₃₀O)、灵猫酮(C₁₇H₃₀O)、双氢灵猫酮和一些大环状化合物。它们在香料工业和医药工业中获得了广泛的应用。最近对灵长类、仓鼠、麝、猪等的外激素化合物作了研究,只鉴定出其中的某一种化合物的结构。总的看来,对哺乳动物外激素化学本质的研究,还是比较薄弱的。

外激素化合物有各种不同的功能团。从非极性化合物的烷烃、烯烃,到极性强的酸、苯酚、或碱性的胺等,都已从信息化合物中分离出来。

有些外激素系由一种化合物构成。然而,大部分外激素是几种化合物的复合物。在哺乳动物中,被鉴定出来的外激素化合物种类为数不多,就目前已确定的几例来看,也是复合组分。如公猪的一种外激素中含两种主要成分,一为5 α -16雄烯-3-酮;另一是3 α -羟-5 α -16雄烯^[22]。麝鼠雌、雄的香腺分泌物主要传递性引诱信息,构成性外激素的有四种化合物,即环十七烷醇,环十七烷酮、环十五烷醇和环十五烷酮,它们按严格的比例混合而成,组成了不同特异性的外激素。

发情雌性猕猴的阴道分泌物中有几种短链脂肪酸的混合物,即乙酸、丙酸、异丁酸、丁酸、异戊酸。把合成的这些酸的混合物,涂于非动情母猴的皮肤上,即能诱使雄猴前来交配^[23]。Goldfoot 等^[15]从阴道分泌物中同样分离出上述化合物,但经过生物测定,却未能重复上述试验。

赤狐、犬和北美小狼的肛囊分泌物中都分离出具活性的C₂-C₆的脂肪酸类,这些动物使用相似的化合物作为外激素的主要或副成分。可见,它们是以各种不同的配方比例,或者再与其它化合物按各种不同的比例互相混合,构成各组分不同特性,以保证各物种的外激素的特异性。

在外激素的多组分构成中,各组分的配方是严格按比例组成的,若改变各化合物的比例,它们就会失去活性。动物外激素的多组分构成,使化合物的编序极为复杂,传递的信号大大增加,赋予信息语言十分丰富的含意。多组分构成及不同配比,不但给予密码以多样化的特点,若再加上动物受体构形的不同,更增加了密码的准确性和对动物的专一性。随着外激素工作深入开展,研究信息组分配比的问题将愈来愈重要。

二、化学信号的释放

动物身体上释放化学信息的部位是非常多的,Westrum^[27]研究了短头袋鼯(*Petaurus breviceps papuanus*)的化学通讯,认为唾液有重要

的信号作用。

Dutt^[12] 报道,公猪包皮囊内的皮脂腺分泌物是信息气味源泉。还有的科学家报道外激素来自阴道,或者尿液,甚至盲肠的内含物也有通讯机能。Jones 和 Nowell^[16] 实验得出,生殖系统的副性腺,凝结腺等也具外激素源性质。然而,从诸多的气味信息来源中,皮肤腺却被广泛地看作是外激素释放的源泉。

皮肤腺在行使释放外激素机能前,一般都有其功能。如保护、排泄、分泌、体温调节和感觉等。它们的外激素机能属次生性质,或衍生而得的结果,具有适应意义。随着物种的进化,许多皮肤腺专化(特化)成为以释放外激素为主。

有时和皮肤腺相连的气味,并非来自腺体本身,而是皮肤腺的分泌物后来获得的某种气味^[25]。或者,经外部细菌分解或其它因子作用后才有外激素效应。

某些皮肤腺或区域作为外激素或气味发射源,在进化过程中逐渐发展并专化,专化的特性使皮肤腺或皮肤区有利于产生外激素信号。在密切相关的物种中间,常见皮肤腺的次生专化性在大小及程度上的差异。两相近物种间这种机能上的差别,不仅表现在量与质上的区别,而且在分泌物的化学成分、分泌的时间和模式方面,都可构成其差异。

三、化学信息在群体中的功能

外激素所携带的语言十分细腻、丰富。从动物觅食、识别、辨认、报警、进攻信号,到占据空间、标明等级序位,以至调节一系列生理活动等等,涉及动物群体生活的许多方面。

1959年, Bruce 发现了一个有趣的现象,这就是将已受孕的雌小鼠暴露给另外的陌生雄鼠,结果有 80% 的雌鼠妊娠中断了。若再令其与陌生雄鼠交配,所生出的仔鼠完全是第二次所配的陌生雄鼠的后代。此陌生雄鼠的品系与原种鼠的品系差异愈大,其中断妊娠的能力愈强^[10]。

雄鼠气味作用于雌鼠嗅觉感受器,通过神

经将刺激信息传递到下丘脑,从而阻止释放抑制激素,并进一步抑制垂体释放促乳素,血液中缺少这种激素,黄体分泌孕酮的功能减低,致使子宫蜕膜发育受阻,受精卵不能完成植入,导致受孕中断^[33]。

Lec & Boot 将与雄鼠隔离的雌小白鼠,于每一笼内放入 4 只鼠,观察到小鼠的性周期普遍延长。倘若摘除嗅球,这种现象就大为减少。当小鼠独居一笼时,未见性周期延长现象^{[20][30]}。

作者等^[2-3]给雌性布氏田鼠以雄性气味刺激,获得气味有促使雌小鼠同步发情的效应。还与新疆木垒县协作对绵羊进行了试验,结果表明,新疆细毛羊在外激素刺激下,不但性周期缩短,还能促进它们发情期的同步^[6-7]。于是应用这类外激素促进绵羊发情,结果有效地缩短了配种时间,提高了产羔率,保护了草场,获得显著的经济效益。

Vandenbergh^[29] 发现雄鼠或给予雄激素的雌鼠有促进幼雌鼠性成熟的作用。我们曾得出陌生雄鼠气味能促进幼雌鼠性成熟,并首次测定了父本气味对幼雌鼠性成熟的影响。随后又就多种诱导外激素刺激影响幼小鼠性成熟的问题,进行了一系列的实验^{[4][11]}。实验结果表明,父本雄鼠气味和陌生雄鼠气味能促进幼雌鼠性早熟,集群雌鼠气味则对幼鼠性成熟有一定的抑制作用。还阐明了影响性成熟的各种因素。各种气味刺激对幼雌鼠的影响,除表现在缩短或延缓性成熟的时间以外,还在体重的增长速度、卵巢、垂体、心脏、肝、脾、包皮腺、肾上腺的大小上有所表现^[11]。

通常,进行繁殖之前,动物需要获得一个在其中感觉稳定和安全的空间。所以,繁殖期时很多动物具有领域性,领域是动物奋力保卫、不许其它动物侵犯的小区。仅当动物在其感觉到自由、自信和不受伤害的地方,才能达到适宜的生理状况,为成功地繁殖作好准备。无疑,气味信号——外激素在使动物获得和维持繁殖空间方面有重要的作用^[33]。所有动物于繁殖季节时,均加强气味物质的分泌,频频以此标记领域边界,为自身和同伴提供领域的信息,警告其它动

物不要侵犯,提示该动物自己领域的所在。

雌蝙蝠不断分泌气味标记,表示该区已被占领,以减少种内竞争。猫科、狐猴科虽然没有专门标记领域的腺体,它们利用有强烈气味的尿,行使该机能。狐猴将尿滴于手掌,再擦到脚掌,行走时,在其领域内不断遗留下标志痕迹。动物的标记频次随年龄、性别、性状况等因素的不同而变化^[19]。当动物预感到要与其它成员发生冲突时,标记活动显著加强。此外,标记频率还与动物在种群中的等级地位有关,居优势地位的野兔的标记活动,要大大高于从属者。

家鼠具有区分不同性别及不同变种气味的能力^[4]。雌、雄鼠间的识别看来主要是依据所释放的气味不同^[5]。为了证明这点,令阉割雄大白鼠至于渴状况,再区分气味。一半的动物由于选择动情雌鼠的气味而奖励给水喝,另一半则于选择非动情雌鼠气味时给水作为奖赏,二种情况下,它们都能区别出这二种气味。放入T字形迷宫的 Wistar Albino 品系成年雄性大白鼠,经常进入有发情雌鼠气味的一端,而进入带间情雌鼠气味一端的较少。这个现象可以解释为:动情期的雌鼠和间情鼠的气味以不同程度吸引雄鼠;或二种气味以不同程度使雄鼠生厌;也有可能一种气味吸引雄鼠,另一种排斥之。经过实验,Le Magnen 指出二种雌鼠气味对雄鼠均有引诱作用,但程度不同。但是,另外一些学者的结论有些不同,他们得出,有性经验的 Sprague-Dawley 品系的雄鼠只被动情雌鼠气味吸引,对间情雌鼠的气味则不予理睬^[21]。

Signoret^[23] 在 T 字形迷宫中令公猪和母猪分别选择公猪、发情母猪和阉割公猪及间情母猪,结果发情母猪在其配偶处停留的时间最长,公猪在母猪旁的时间要短于前者。测定了母猪的视、听、嗅感觉能力,发现母猪寻觅公猪时,视觉的作用很小。将公猪麻醉,并不影响母猪对公猪的定向能力,保留视觉和听觉,但去除嗅球的母猪,于迷宫中几乎完全不能区分出公猪和母猪^[22]。所以公猪对发情母猪的刺激主要来自化学信号。

曾有人作过一个有趣的实验,即将雄小鼠

身上涂以雌鼠尿液。然后,使之与陌生雄鼠相遇,结果,这只雄鼠不象通常那样立刻受到陌生雄鼠的攻击。相反,若用陌生雄鼠尿液,涂上 2 只本来十分和谐的雄鼠中的 1 只,两者立时变得势不两立,猛烈的攻击行为油然而生。这些,都说明动物个体之间存在着“进攻——抑制”、“进攻——激发”的外激素。

四、化学信息的感受

一般来说,动物经由几种不同的感受器感受化学物质,鼻粘膜中的神经末梢对各种化学物质极为敏感,可是,这些感受器的阈限很高;鼻腔中的神经末梢也感受化学物质;和舌的味蕾在一起的味觉感受器也对几种化学物质起反应,但是只有当化学物质呈溶液状态,并直接与感受器接触时,才能感受。

嗅觉是化学感受的一种特殊形式,它的感受只通过部分嗅觉上皮,一类位于鼻腔后部,为形成嗅神经终止于嗅球的那些神经元;另一类为通至犁鼻器的嗅上皮。动物多具两个分离的化学感受器,一个为鼻感受器,嗅神经通至主嗅球。另一个为犁鼻感受器,犁鼻神经最后通至副嗅球。副嗅球与终脑的杏仁体相连接。

犁鼻器位于鼻中隔的基部,是一对细长的囊体,与上皮相连。它小于主要的嗅觉器官,以前认为它不直接接触外界环境刺激,被认为是一个退化了的附属嗅觉器官^[26]。进一步的研究表明,犁鼻器系一分离的嗅觉系统。对于它的功能有许多推测,诸如嗅闻食物、嗅闻液溶性气味、分泌润滑粘液、感受异性气味的器官等等^[32]。

我们曾对绵羊的犁鼻器进行了研究。绵羊的犁鼻器外复软骨组织,起支撑细管及其盲端的作用。器官的横切面为半圆形,腔体前部两旁有呼吸上皮,后部两旁为感觉上皮,内壁周围有许多腺体,分泌物充满腔内,内壁布有纤毛,使分泌物向着器官入口流动。绵羊犁鼻器的开口与管道相通,这个管子又进入鼻腭管。因为犁鼻器官上皮区域要比嗅觉上皮区域小得多,所以附属器官的感受细胞也少得多。绵羊

的门齿孔穿透次生腭，犁鼻器即与其相通。由于这种联结，口腔同鼻腔彼此能通讯交流。绵羊发展了卷唇行为，促使气味输入犁鼻器。绵羊犁鼻器的功能在于测试尿液中的化学信息，感知母羊的性状况^[8]。

近年来，化学通讯的研究取得了长足的进展。行为生物学及分析化学的发展，使得研究者能够了解动物化学通讯中的行为变化、感受及作用过程，并且对微量的外激素进行分离、提纯和特性鉴定。动物化学通信的研究，无疑对阐明行为机制、群体自我调节过程、揭示动物信号的形成及其进化，以及生物之间的化学关系等，将有着重要的意义。另一方面，依据化学通讯的作用原理，可望对益害动物进行科学地管理提供一条崭新的途径。同时，动物的化学通讯系统为人类提供了高效率的模型，所以仿效它们的通讯机理，会促进技术的发展，使之造福于人类。

化学通讯的研究给我们展现了一个崭新的领域，值得人们去研究、去探索，去揭示其中的许许多多的奥秘。

参 考 文 献

- [1] 中国科学院动物研究所生态室一组 1975 鼠尿气味的诱鼠作用及其在灭鼠中应用的可能性。动物学报 21(1): 46—50。
- [2] —— 1978 布氏田鼠动情周期的初步研究。动物学报 24(4): 359—360。
- [3] —— 1978 外激素在防治布氏田鼠中的应用。动物学报 24(4): 366—372。
- [4] 范志勤 1981 哺乳动物的化学通讯。科学出版社。1—236。
- [5] —— 1982 诱导外激素对小鼠动情周期的效应。生态学报 2(3): 285—290。
- [6] 范志勤等 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。
- [7] —— 1984 外激素促绵羊同期发情作用的研究。生态学报 4(4): 378—384。
- [8] —— 1986 犁鼻器在绵羊繁殖行为中的作用。生态学报 6(4)。
- [9] Beauchamp, G. K. et al. 1976 The pheromone concept in mammalian chemical communication: A critique. In "Mammalian Olfaction, Reproductive processes, and Behavior" Academic Press. 143—160。
- [10] Bruce, H. M. 1963 Olfactory block to pregnancy among grouped mice. J. Reprod. Fertility 6: 451—460。
- [11] Carr, M. J. et al. 1970 Responses of adult and immature rats to sex odors. J. Comp. Psychol. 72: 51—59。
- [12] Dutt, R. H. et al. 1959 Identification of preputial glands as the site of production of sexual odour in the boar. J. Anim. Sci. 18: 1557。
- [13] Fan Zhiqin 1983 The ecological importance of the anal gland secretion of yellow voles (*Lagurus luteus*). In "Chemical signals in vertebrates 3" Ed. Müller-Schwarze, D. and Silverstein, R. M. Plenum press. New York, London. 211—222。
- [14] —— 1985 Influence of Odour stimuli on sexual maturation of Mice. In "Contemporary mammalogy in China and Japan." Ed. T. Kawamichi. Mammalogical Society of Japan。
- [15] Goldfoot, D. A. et al. 1976 Lack of effect of vaginal lavages and aliphatic acids on ejaculatory response in rhesus monkeys: Behavioral and chemical analysis. Horm. Behav. 7: 1—27。
- [16] Jones, R. B. and N. W. Nowell 1973 The coagulating glands as a source of aversive and aggression-inhibiting pheromone(s) in the male albino mouse. Physiol. and Behavior 11: 455—462。
- [17] Kalmus, H. 1964 Some potentialities and constraints of chemical telecommunication. Proc. 2nd Int. Congr. Endocrin., London。
- [18] Karlson, P. and M. Luscher 1959 Pheromones: A new term for a class of biologically active substances. Nature (London) 183: 55—56。
- [19] Kleiman, D. and D. S. Mack. 1980 Effects of age, sex, and reproductive status on scent marking frequencies in the golden lion tamarin, *Leontopithecus rosalia*. Folia Primatol. 33: 1—14。
- [20] Lee, S. Vander & L. M. Boot 1956 Spontaneous Pseudopregnancy in mice. Acta Physiol. pharmacol. Neer. 5: 213—214。
- [21] Le Magnen, J. 1952 Les phenomenes olfacto-sexuels chez Le rat blanc. Arch. Sci. Physiol. 6: 295—332。
- [22] Melrose, D. R. et al. 1971 Androgen steroids associated with boar odour as an aid to the detection of oestrus in pig artificial insemination. British Veterinary Journal 127: 497—502。
- [23] Michal, R. P. et al. 1971 Pheromones. Isolation of male sex attractants from a female primate. Science 172: 964—966。
- [24] Müller-Schwarze, D. 1977 Complex mammalian behavior and pheromone bioassay in the field. In "Chemical signals in vertebrates" Ed. Müller-Schwarze and Hozell, H. H. Plenum Press. 413—433。
- [25] Porter, N. K., 1982 Responses of black-tailed deer (*Odocoileus hemionus columbianus*) to metatarsal secretion. Ms. thesis. SUNY, College of Environmental Science and Forestry Syracuse, New York, 57。
- [26] Rose, C., 1893 Ueber das Jacobson—Organ von Wombat and Opossum. Anat. Anz. 8(15): 766—768。
- [27] Schultze-Westrum, T. 1965 Inerartliche verständigung durch dufte beim gleitleutler, *Pezaurus breviceps papuanus* Thomas (*Marsupialia, phalangeridae*). Z. Vergl. Physiol. 59: 151—220。

- [28] Signoret, J. P. 1967 Attraction de la femelle en oestrus par le male chez les porgins. *Revue du Comportement animal*. 4: 10—22.
- [29] Vandenberg, J. G. 1967 Effect of the presence of a male on the sexual maturation of female mice. *Endocrin*. 81: 345—348.
- [30] Whitten, W. K. 1958 Modification of the oestrus cycle of the mouse by external stimuli associated with the male. *J. Endocrin*. 17: 307—313.
- [31] Wilson, E. O. 1970 Chemical communication within animal species. In "Chemical Ecology" Eds. Sondheimer, E. and Simeone, J. B., *Academic press*. New York. 133—155.
- [32] Winans, S. S., and F. Scalia, 1970 Amygdaloid nucleus: new afferent input from the vomeronasal organ. *Science*, 170 (3955): 330—332.
- [33] Киршенблат, Я. 1972 Экологическая эндокринология. *Природа* 2:9—19.