

## 绵羊对化学信息的识别及其 在繁殖行为中的作用

范志勤

(中国科学院动物研究所)

赵 勇 杨得信

(新疆木垒治蝗办公室)

### 摘 要

在动物生殖的各个阶段,都包含有嗅觉的作用。家畜经历了长期驯养过程之后,某些化学通讯行为有时会逐渐消失,但是它们仍然保持着野生祖先释放和感知气味的能力。

本项实验的目的在于测定绵羊产生和感知气味的能力及其在生殖中的作用。

取新疆细毛羊和哈萨克羊尿液和阴道分泌物作为外激素源,实验测定公、母羊对异性外激素的反应,记录嗅闻时间和行为表现。

结果表明,细毛公羊仅仅通过嗅觉,就有选择发情母畜的能力。它们对发情母羊化学信息的趋近频次和嗅闻时间均高于对未发情者的频次和时间。

未曾交配过的一龄畜也能区分发情和未发情母畜的气味,但识别能力不如成畜。一定的性经验及随后的学习过程影响这种能力的发展。

实验表明,公羊在发情母畜阴道分泌物处停留时间较长,嗅闻频次却并不高于对未发情畜阴道分泌物的次数。试畜对尿液的反应较阴道分泌物强。可见两处都含有表明性及性状况的化学信息存在。公畜对母畜化学信息表现蹭唇、舐、嗅、拱刺激源等行为。阴道分泌物所引起的行为类型则较尿液贫乏。

母羊亦表现出选择公畜化学信息的特性,它们在公羊气味处舐、排尿等。一龄畜反应亦弱于成畜。

新疆细毛羊和哈萨克公羊两个品种都表现了选择异品种信息的倾向。

绵羊是在近距离感受化学信息的,这就在一定程度上限制了它们之间化学通讯的作用。

关于动物以化学信息进行通讯联系,即化学通讯问题,日益引起人们的重视。愈来愈多的事实说明,在哺乳动物的生命活动中,尤其对于繁殖特征来说,嗅觉联系是很重要的。新近的资料表明,动物生殖的各个阶段,从占有繁殖空间、形成社群组合、引诱、交配前行为、交配,到母幼之间的联系等各项行为中,都包含有化学信息的作用(Bronson, 1970)。家畜化学通讯还是一个新的问题,近年才开展了一些研究(Brooks等, 1970; Fletcher等, 1971; Morgan等, 1972)。关于外激素促绵羊同期发情及绵羊感知信息能力等问题尚未见报道。

本文的目的在于阐明绵羊对外激素的识别以及化学信息在繁殖行为中的作用,以便利用这些特性,管理动物,促进繁殖,提高产量。

\* 本项工作得到新疆维吾尔自治区畜牧厅、木垒县领导的大力支持和阿赫买提、金书永、那克什拜、曲哈依等同志的帮助,参加工作的还有桑福、李国梁同志,特此致谢。

## 一、材料和方法

以新疆细毛改良羊、哈萨克羊为材料，其中细毛公羊60只、母羊191只，另有羯羊65只，哈萨克公羊90只、母羊16只。试畜的等级、膘情相近，将其分为两群放牧，一群为细毛公羊、哈萨克公羊、部分羯羊；另一群为两品种的母羊。两群羊保持足够的距离，以使彼此嗅不到气味，两群羊的放牧制度和牧草条件相同。

从母畜中抽取一龄羊5头，二龄以上母羊15头，按顺序编号，每日检查其发情状况，先观察外阴，然后用子宫扩张器检查阴道及子宫颈口开张情况，据此鉴定试畜发情与否。

分别自发情的细毛母羊、不发情的细毛母羊处取尿液及阴道分泌物；自哈萨克母羊、细毛公羊及哈萨克公羊处取尿液作为外激素源。令细毛公、母羊、哈萨克公、母羊列队经过上述刺激源，观察试畜选择上述刺激物的特点和嗅闻时间，同时记录试畜的行为表现。每次观察重复3—6次。实验数据中除去未经过刺激源的羊只。

实验时间自1982年9月起至11月配种结束为止。

## 二、结果及分析

### 1. 公羊依据化学信息对母羊性状况的识别

1) 成年公畜选择发情母畜化学信息的能力 令细毛公羊同时对发情母畜尿液、阴道分泌物和未发情母畜尿液、阴道分泌物进行选择，结果见图1。

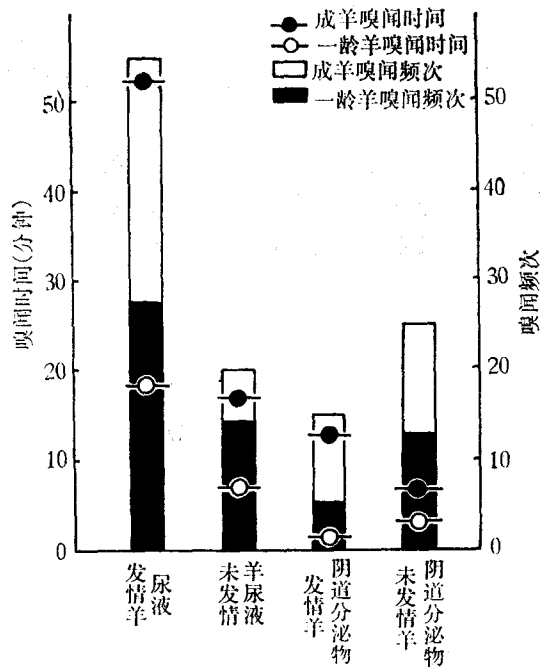


图1 细毛公羊对母羊化学信息反应的频次和时间

由图1可见,细毛公羊趋向发情母畜尿液者频次最多,计55次,约占实验羊只次总数的22%,公羊嗅闻发情尿液的时间总和为53.75分钟;另一方面,前去嗅闻未发情母畜尿液者仅有20只次,嗅闻时间总计16.5分钟,分别较前者少35只次,时间短37.25分钟。若按每只次平均嗅闻时间来计算,则一只次羊平均嗅闻发情尿液时间为58.64秒,即它停留在刺激源处的时间将近1分钟;而每只次羊嗅闻未发情母畜的尿液时间平均为49.5秒,较前者为短。试畜趋近发情尿液时,表现舐、嗅、拱刺激源,并在其侧停留较久。

另外,只有两只次羯羊嗅闻发情羊尿液,可知阉割以后,试畜大大降低了对化学信息的选择能力。

2) 选择能力与性经验的关系 图1中列出了一龄的细毛公羊对化学信息的趋近频次和嗅闻时间。如图所示,它们也能依据化学信息鉴别母畜的发情状况,其中趋近发情母畜尿液27只次,占一龄羊实验总只次的13.8%,逗留于发情者信息处的时间为18.15分钟,分别较对未发情者多14次,时间长11.1分。与成年公羊一样,一龄羊也表现对发情母畜信息的敏感,但低于成年公畜。例如,在一龄羊中有14%选择发情的信息,而成畜则有22%选择发情者。就每只羊在母畜信息处嗅闻时间看,一龄畜嗅闻发情信息时间平均每只次计40.3秒;在未发情信息处平均每只次停留32.5秒,分别比成畜少18.34秒和7秒。此时一龄羊虽已趋近性成熟,但未曾进行过交配,故选择配偶外激素的趋向不如交配过、并具性经验的成畜明显。

3) 母羊化学信息的源出 我们测试了发情与未发情母畜尿液及阴道分泌物对公羊的引诱力,结果公畜趋近发情阴道分泌物的频次,略低于未发情阴道分泌物处的频次,但嗅闻时间前者显然高于后者。如成公畜嗅闻发情者阴道分泌物的总时间为12.5分钟,后者仅有6.2分钟(图1)。

实验表明,公羊对母畜尿液中所含化学信息的反应,远比对阴道分泌物强烈,无论就趋近频次,还是就嗅闻时间而论都是如此。成年及一龄公畜依据尿液中化学信息能区分母畜的发情状况,它们嗅闻发情尿液时间很长,表现了浓厚的兴趣和明显的选择性。

4) 感受化学信息后的行为反应 公羊对阴道及尿液中所含化学信息的反应,除嗅闻外,还表现有蜷唇、拱、舐、嗅其他羊的生殖区、排尿、爬跨其他羊只、在刺激源处站立不动等行为。试畜感受尿液及阴道分泌物中所携带的化学信息后,产生的行为反应列于表1。

表1 公畜对不同类型母畜外激素的行为反应

| 细毛羊类别 | 例数  | 母 细 毛 羊 尿 液 |       |           |         |       |           | 母 细 毛 羊 阴 道 分 泌 物 |       |           |         |       |           |
|-------|-----|-------------|-------|-----------|---------|-------|-----------|-------------------|-------|-----------|---------|-------|-----------|
|       |     | 发 情 畜       |       |           | 未 发 情 畜 |       |           | 发 情 畜             |       |           | 未 发 情 畜 |       |           |
|       |     | 行为种类        | 行为总频次 | 占种类发生的百分数 | 行为种类    | 行为总频次 | 占种类发生的百分数 | 行为种类              | 行为总频次 | 占种类发生的百分数 | 行为种类    | 行为总频次 | 占种类发生的百分数 |
| 成 畜   | 250 | 8           | 17    | 80        | 4       | 7     | 40        | 2                 | 2     | 20        | 1       | 1     | 10        |
| 一 龄 畜 | 196 | 5*          | 6     | 50        | 1       | 1     | 10        | 2                 | 2     | 20        | 0       | 0     | 0         |

\* 有二种反常行为,两次。

成年公畜对尿液中所含外激素的反应计有 8 种行为类型, 共 24 频次, 其中以发情母畜尿液释放的行为反应最为丰富, 表现 8 种行为类型, 发生 17 次。未发情母畜尿液释放 4 种行为, 发生 7 次。一龄畜对上述化学信息也以类似行为作为应答, 只是行为类型贫乏, 频次极低。例如一龄畜闻嗅发情尿液后仅表现 3 种行为、4 频次 (另有惊逃和摇头行为各 1 次), 低于成畜对同类信息的反应。一龄畜对未发情羊尿液则只表现站立反应。总之, 无论成年公畜, 还是一龄幼畜都对发情母畜尿液反应强烈, 就行为种类和表现频次都是如此。当然一龄畜对化学信息的行为反应仍少于成畜, 有时还出现一些反常行为。这就再次证明一龄畜对母畜化学信息的识别不如成畜准确。

成年公畜对于阴道粘液中的化学信息所释放的行为类型更为贫乏, 仅表现 2 种行为 2 频次。在这里明显缺少尿液所释放的蜷唇行为, 关于这点将另文报道, 此处不再赘述。

## 2. 母羊对公羊化学信息的识别

令 548 只次母羊列队经过摆有公畜及母畜尿液的地方, 观察它们对气味的反应。结果选择公畜尿液的有 135 只次, 前去对母畜尿液作短暂嗅闻的只有 9 只次, 仅占嗅闻总数的 6.3%。母羊在公羊尿液处舐、排尿、长时间嗅闻等, 它们在公畜尿液处停留总时间达 52 分钟。可见母羊在看不见公羊、听不到其声音的条件下, 象公畜一样, 也仅根据公羊释放的化学信息, 就有选择和识别公畜的能力。

我们选取不同年龄的母羊 20 头, 每天鉴定其发情状况, 记录处于各发情阶段的母羊对公畜尿液的反应, 结果绘于图 2。

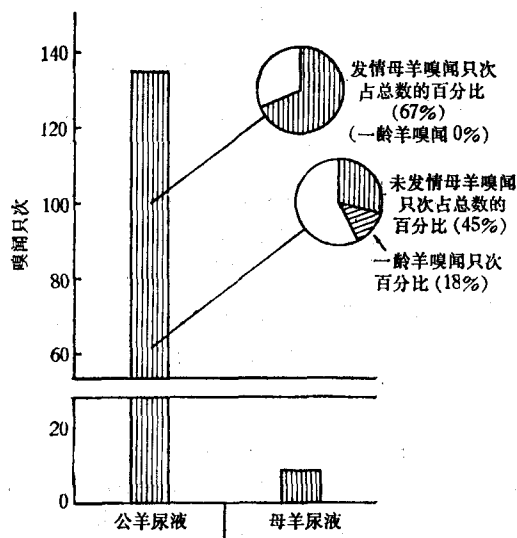


图 2 不同年龄及性状况的母羊对公羊尿液的反应

图 2 表明, 发情的细毛母羊选择公羊化学信息的趋向明显, 如趋近嗅闻公羊尿液者占发情母羊总数的 67%, 未发情的母羊仅有 45% 前去嗅闻公畜化学信息, 可见母畜对公畜化学信息的选择力与性状况有关。

从试验母羊的年龄来看, 选择公畜信息的发情母羊全部为成畜; 另一方面, 在未发情母羊中, 嗅闻公羊尿液者一龄畜却占 18%。看来, 没有发情的一龄畜对化学信息的识别能力

较成畜为低。

### 3. 异品种间化学信息的相互识别

我们测试了绵羊对异品种化学信息的反应,以尿液作为化学信息源,结果示于图3。

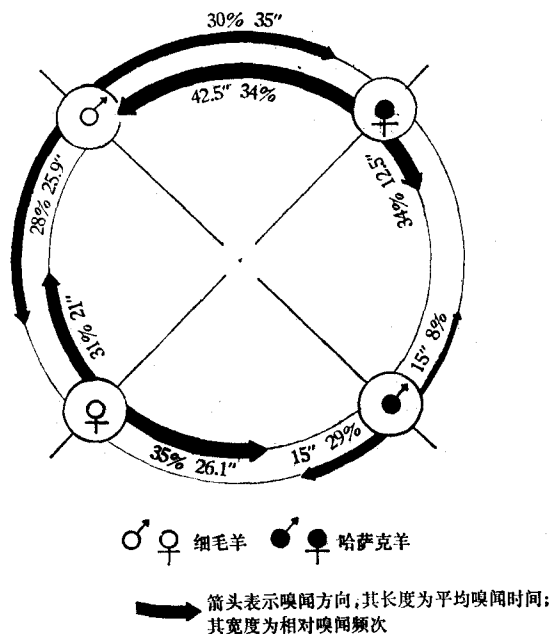


图3 细毛羊、哈萨克羊对异性品种化学信息的选择

图中,以箭头方向表示绵羊选择的化学信息所属品种,箭头长为平均每只羊嗅闻该品种信息的时间,而箭身的宽则代表对信息有反应的试畜占本品种实验总数的百分数。由图3可见,无论是细毛羊,还是哈萨克羊选择异品种化学信息的只数和嗅闻时间,都多于同品种的相应频次和时间,雌、雄皆表现了这种趋向。实验中看到,一龄的绵羊就已经表现了这种选择异品种气味的能力。例如,50只一龄细毛母羊嗅闻本品种公羊气味9次,总计嗅闻时间为2.25分钟,而嗅闻哈萨克羊气味10次,嗅闻时间为4.5分钟。但是一龄羊的选择性不如二龄以上母羊明显,表明选择异品种气味的特性也被日后的学习过程所加强,成为有利于本物种繁衍的适应能力之一。

绵羊不但表现对异品种气味的兴趣,还显然有区分异品种是否发情的能力。以哈萨克公羊的另一次实验为例,45只公羊趋近发情细毛母羊尿液9次,嗅闻未发情细毛母羊尿液4次,可见仅根据气味信号,哈萨克羊即能识别细毛羊的发情状况,并更多地选择接近发情母羊。

### 4. 公、母羊对化学信息识别、定向能力的比较

公、母绵羊都有感受异性气味的能力,我们在绵羊配种季节,即公、母羊都值发情盛期,对两性感受能力进行了比较,在对400只公羊的试验中,18.8%趋近母羊尿液气味;而在测试548只次的母羊实验中,有24.6%的个体对公羊尿液感兴趣。

图3中,细毛母羊对公羊尿液产生反应者为31%,而公羊对母羊产生反应者为28%。同样,34%哈萨克母羊对公羊尿液感兴趣,而仅有8%哈萨克公羊对母羊气味有反应。至于在异品种间母羊与公羊相互感知气味的个体的百分数相差更大,如细毛公羊与哈萨克母羊彼此

嗅闻的个体相差 4%，后者多于前者；哈萨克公羊与细毛母羊间相差 6%，亦是母羊多于公羊。总之，母羊嗅闻公羊气味的个体（百分数）高于公羊趋近母羊气味者，细毛羊、哈萨克羊皆表现这种趋势，这种趋势在不同品种间表现的更为明显。

### 5. 化学信息的传播距离

绵羊对化学信息能予以识别，但是这种信息传播距离如何呢？令羊成排走过信息源，当把外激素置于羊群路径 5 米外侧时，试羊并不离群去刺激物处。将气味源移近至距羊群路径 3 米时，有为数不多的羊只离队走近气味源嗅闻。但若将气味源放在离路径 2 米或更近时。绵羊表现嗅闻、拱、舐等明显的行为反应。说明绵羊是在近距离感知气味的，据此推测，绵羊外激素的挥发性较低，传播距离不远。

对羊群的行为观察表明，公羊进入母羊群时，立即嗅闻母羊阴户，寻找配偶，其实许多被嗅闻的母羊并未发情，直到找到发情者，才表现爬跨等性行为。这个现象说明，羊在发情时释放的外激素虽然与平时有别，但公羊在一定距离上并不能嗅出，直到很近时才能用嗅觉区分。母羊，尤其在发情过程中，积极地跟随公羊，频频在其近旁排尿。公羊则舐尿、呈现蜷唇行为。

## 三、讨 论

家畜经受多年的驯养，有时会消除某些人们所不需要的化学通讯行为。然而，作为动物，它们仍然保持着野生祖先释放和感知气味的能力，从而显示通过嗅觉起作用的行为。实验表明，在母羊释放的化学信息中，有显示本身性别和性状况双重含意的信息，公羊看不见母羊形象、听不见声音，仅通过嗅觉，就能对该信息加以识别。另一方面，公羊也有表示自己性别的化学信息，母羊也能经嗅觉予以分辨，它们感知气味的能力较强。

绵羊对异性气味的敏感性随试畜性状况的改变而变化。发情时，对异性气味最为敏感，不发情时，或阉割后对异性化学信息的兴趣减低。

母羊不断依据化学信息对公羊定向，靠近它，公羊借助气味识别母畜的发情状况，这是交配行为的前奏。母畜的发情气味又能唤起公羊性兴奋，从而调整雌、雄性行为的同步化，随后完成交配行为。因此，绵羊感知化学信息的能力是生殖行为模型的一部分，对绵羊繁殖有一定的意义。

前人报道了公羊能鉴别出妊娠和发情母羊的阴道分泌物，并得出，发情母羊阴道粘液有引诱公羊的作用(Kelly, 1937; Whitten, 1975)。这里表明，在不同性状况下，母羊释放不同化学信息于阴道分泌物中，它为公羊提供识别性状况的外激素。我们的资料表明试畜对尿液中的气味信息反应较强，尿液内显然有信息化合物存在。试畜对阴道分泌物虽也有反应，但不如对尿液强烈。

我们在褐家鼠的实验中得出，褐家鼠的动情鼠尿液对雄鼠的引诱力较雌鼠阴蒂腺分泌物为高(范志勤, 1981)。这点与对绵羊实验的结果是一致的。近来一些实验表明，外分泌腺所释放的化合物往往需经细菌或微生物的作用，使其成为活性较强的外激素化合物(Albone等, 1977)。尿液作为传播外激素的载体，其中不乏细菌等，可能正是经它们分解后增强了活性的。

绵羊对气味的感知能力,似乎是局限在较小的范围内的,也就是说绵羊外激素的挥发性较差。这就在一定程度上限制了化学通讯在绵羊繁殖中的作用。1979年我们曾就气味对猪发情的影响进行了实验,结果得出,试猪能奔向相距200米左右的气味源(范志勤等,1979)。因此与之比较,绵羊的化学信息所引起受纳动物的反应远不如猪强烈,应用外激素通讯的方面似不如猪广泛。

我们曾报道了褐家鼠与大白鼠交叉选择的现象(范志勤,1981)。Bruce(1959)在陌生雄鼠气味能阻遏雌鼠的妊娠实验中,也间接证实了某种交叉选择的现象。在本次实验中,细毛羊和哈萨克羊的雌、雄两性个体都显示了选择异品种气味的倾向,再次呈现交叉选择的现象。上述几种哺乳动物所表现的交叉选择趋向,也就是说选择配偶时,愿意选择那些所属品系、品种或种群与本身相异的个体,无疑有利于丰富本物种的基因库,提高变异性,增强对环境的适应能力,有益于本物种的繁衍。另一方面可能也是为避免近亲繁殖,提高物种生活力的一种适应。

绵羊感知和选择气味的能力与性经验有一定的关系,如对未曾交配过的一龄羊和成羊进行比较,前者虽已趋近性成熟,但未曾交配,选择信息能力显然弱于成畜。因此,识别并选择化学信息的能力,经随后的学习过程而不断加强。

化学通讯在绵羊的繁殖行为中具有一定的作用,阐明这些规律,以调节绵羊的繁殖,使之为人民提供更多的毛皮、肉类产品,是应该引起注意的一个新方向。

### 参 考 文 献

- 范志勤、郝守身 1979 化学通讯在动物性行为中作用的探讨。动物学报25(3):277—284。
- 范志勤 1981 哺乳动物的化学通讯。科学出版社。
- Albone, E.S., P.E.Gosden and G.C.Ware 1977 Bacteria as a source of chemical signals in mammals. In "Chemical signals in vertebrates.", Ed.Müller-Schwarze, D.and Mozeli, M.M., Plenum Press, New York, pp.35—44.
- Bronson, F.H. 1970 Pheromonal influences on mammalian reproduction. In "Reproduction and Sexual behavior" Ed. Diamond, M., Bloomington: Indiana University Press, pp.341—361.
- Brooks, P.H. and D.J.A.Cole 1970 The effect of presence of a boar on the attainment of puberty in gilts. *Journal of Reproduction and Fertility* 23:435—440.
- Bruce, H.M. 1959 An exteroceptive block to pregnancy in the mouse. *Nature(London)* 184:105.
- Fletcher, I.C. and D.R.Lindsay 1971 Effect of rams on the duration of oestrous behavior in ewes. *Journal of Reproduction and Fertility* 25:253—259.
- Kelley, R.B. 1937 Studies in fertility of sheep. Bulletin of the Council of Scientific and Industrial Research of Australia. No. 112.
- Morgan, P.D., G.W.Arnold and D.R.Lindsay 1972 A note on the mating behaviour of ewes with various senses imparied. *Journal of Reproduction and Fertility* 30:151—152.
- Whitten, W.K. 1975 Responses to pheromones by mammals. In "Olfaction and taste." Proc. Vth Int. Symp., Ed. Denton, D.A. and Coghlan, J.P., Melbourne, Academic Press. pp. 389—395.

## RECOGNITION OF CHEMICAL SIGNALS AND ITS ROLE IN REPRODUCTIVE BEHAVIOUR OF SHEEP

Fan Zhiqin

(Institute of Zoology, Academia Sinica)

Zhao Yong Yang Dexin

(Office of Locust Control, Mulei, Xinjiang)

Despite all of the selection pressures, domestic animals can retain their ability to produce and perceive odours.

These experiments were designed to examine the ability of sheep to produce and perceive odours and their role in reproduction of sheep. Urine from both sexes of two different strains of sheep and vaginal excretions from their females were taken as pheromone sources. Male and female sheep were assayed for their behavioural responses and spending time at the odour stimuli.

It has been shown that the male sheep prefer urine from estrus females. The frequency for males to urine odours is about 55, about 22% of all experimental animals. The investigation time for males to urine odours from estrus females is 53.75 minutes. Both the frequency and the investigating time of the adult male sheep are higher and longer to the odours of estrus females than to those of non-oestrus ones.

The ability of yearling male sheep to discriminate between oestrus and non-oestrus urine also has been demonstrated in our experiment, but it is weaker than that of adult ones (Fig.1). It shows that the reception of odours may be determined genetically. Sexual experience and learning process influence the ability of discrimination of yearling sheep.

Experiments have shown that vaginal excretions attract males. The time the rams spend is more on the vaginal excretions of oestrus ewes than those of non-oestrus ones. The behavioural responses of the rams to chemical signals of the ewes are shown as flehman, licking, sniffing, pushing with snout, urinating and mounting.

135 of 548 females demonstrate the preference toward urine of males. The preference of the yearling female sheep is weaker than that of adult ones. After being exposed to ram odours, ewes show urinating, sniffing and licking, etc.

It is interesting that both sexes show the preference toward odours of different strains over those of same strains. The cross preference is found in our experiments with rats.

The distance of reception of odours from urine and vaginal excretions maybe limit the chemical communication between sheep.