

绵羊犁鼻器在繁殖中的作用

范志勤

(中国科学院动物所)

陈金山

(新疆木垒县人民政府)

摘 要

许多动物的尿液中含有重要的外激素信息,其生理意义多种多样。雌性尿液中多有表示本身性别及性状况的化学信息存在,行为学调查表明,犁鼻器的主要功能在于识别尿液气味。公羊正是依据这些化学信息识别并选择配偶的。通常公羊嗅到母羊,尤其是发情母羊尿液时,表现伸颈、抬头、卷缩上唇的特有行为型式,称之为卷唇行为或性嗅反射。这个行为是与犁鼻器的功能相联系的。它的作用在于关闭外鼻孔,堵闭会厌,使吸进的空气进入犁鼻器内,犁鼻器两侧的肌肉运动,腔内静脉窦的膨胀和收缩,又促进空气的流入和排出,如此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。

犁鼻器的作用可为公羊及早地、准确地选择发情的配偶提供信息;同时又能唤起公羊本身的性行为,刺激雌、雄发情及性活动的同步,对保证繁殖的成功具有一定的意义。说明绵羊犁鼻器作为化学感受器在化学通讯中特别是对繁殖行为具有重要作用。

动物对外激素的感觉问题是化学通讯中一个不可缺少的环节,但是有关的研究甚少。我们在进行外激素促进绵羊同期发情的研究中,就这个问题开展了一些实验,以为外激素的应用奠定基础。

一、化学感受及犁鼻器

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,但是,这些感受器的阈限很高;鼻腔中通至三叉神经的非专化的神经末梢亦感受化学物质;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,但是它们只有当化学物质溶解在溶液中,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,嗅觉通讯的感受只包含部分嗅觉上皮,它们一类位于鼻腔后部,系形成第一对脑神经(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。

动物一般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腹体相连接,气味分子同初级嗅觉感受器的细胞膜以某种方式相互作用,随后影响动物的行为。

关于鼻感受器的作用已经进行了一系列的研究,对于犁鼻感受器官在化学通讯中的作用,则注意较少。

犁鼻器与主要的呼吸、嗅觉器官比较是很微小的,并且似乎不直接接触外界环境的刺激,所以早期的研究者多忽视它的作用,并把其视作为一个退化了的附属嗅觉器官(Röse, 1893)。但最近对这个问题有了一些报道,初步确认犁鼻器是一原始的、专化的化学感受

器。我们就绵羊的犁鼻器进行了研究，特别注意它在绵羊化学通讯及繁殖中的作用。

绵羊的犁鼻器位于鼻中隔的基部，是一对细长的囊体，与上皮相连，犁鼻器外覆软骨组织，由它们支撑细管及其盲端。盲囊内侧很细，器管的横切面为半圆形。腔体前部两旁有呼吸上皮，后部两旁为感觉上皮，内壁的周围有许多腺体，其分泌物充满腔体，腔内的纤毛使其分泌物向着器官入口流动，而鼻粘液则是向相反方向，即向着咽部流动。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，所以副嗅球的感受细胞也少得多。自犁鼻感受器出来的轴突形成神经，它们穿过筛板到副嗅球。虽然副嗅球位于主嗅球的背面，但是这两个主体彼此并没有神经纤维交换。

绵羊的门齿孔穿透次生腭，犁鼻器官即与门齿孔相通。由于这种联系，使得口腔同鼻腔彼此能通讯交流。

在两个化学感受系统的发育程度上彼此不表现正相关的关系，例如，具有较大的嗅球的种类，可能其副嗅球很小，或者反之（Mann, 1961）。但是，其发育程度与在嗅区和犁鼻器的感觉上皮区域的面积大小，却有一定关系。

目前还没有找到犁鼻器方面化石的资料，但是从研究动物鼻解剖和胚胎发生的资料中可以看到，早在两栖动物就已经分化出两个不同的嗅区，一个在背面，另一个在腹面。所以附属系统和主要系统一样是古老的（Parason, 1967）。蝶螈的犁鼻区在鼻腔内系一简单的凹陷，两旁为犁鼻上皮。再高等一些的两栖动物的鼻腔相对复杂一些，有分化成隔离的小室的趋向（Negus, 1958）。

爬行动物则由硬腭将两个嗅区完全分开。犁鼻器官为一有圆盖的小室，它经由位于内鼻孔前面的一对腭管，在口腔开口。蛇和一些蜥蜴的叉形舌能通过这些管子，从外界环境中引进气味分子到感受器上。爬行动物的副嗅觉系统极为发达，是蛇类的主要化学感受器（Parrsons, 1976）。事实上，动物学家最开始是把犁鼻器作为爬行动物的器官而认识的。

哺乳动物发展了次生腭，它在原来的硬腭下方，将犁鼻器复原回嗅区。

一些报道中阐述了犁鼻器官的发育，指出在不同性别中似乎没有明显的两性异形现象（Dagg and Taub, 1970）。但是我们的资料表明，雌、雄绵羊的犁鼻器形态略有不同，公

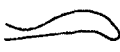
绵羊类别	犁鼻器形状	门齿孔位置
公羊		
羯羊		
母羊		

图 1 不同类别绵羊的犁鼻器形状
fig.1 the vomeronasale organ of sheep

羊的犁鼻器细长，呈流线形，母羊的犁鼻器较公羊为大，呈斜三角形，中间肥大。阉割后羯羊的犁鼻器虽与公羊的相仿，但已经发生了一些变异，其流线形状不如不阉割者明显。说明随着生理状况的改变，犁鼻器的功能也有变化，由于长时期内功能的差异，导致形态上的不同。这个结果说明，一方面，犁鼻器在雌、雄绵羊中发挥的作用各不相同，另一方面表明了犁鼻器的通讯机能占据有重要的地位。

犁鼻器通路到脑中鉴别性行为 and 刺激促性腺激素产生的地方。对兔子的嗅球和副嗅球的通路进行了研究，认为副嗅球发射至杏仁体，神经纤维自该处通向视前区和丘脑下部内侧。

而主要嗅觉通路则导向梨状叶皮质、视前区外侧和丘脑下侧旁侧。这两个系统一直到末尾都保持两条平行的、分离的化学感受路线。

二、犁鼻器在繁殖行为中的作用

Burghardt (1970), 认为犁鼻器的功能在于追踪猎物, 同样在异性识别和交配行为中也起作用。Mann (1961) 曾推测犁鼻器和副嗅球的作用可能与释放性行为有关。或许还参与摄食活动 (Winans and Scalia, 1970)。

我们对数群绵羊中公羊的犁鼻器进行了试验, 初步得出, 它们在分析尿液中的化学信息, 诱导卷唇行为方面有一定的作用。

1. 卷唇行为及其作用

实验期间, 连续观察了绵羊行为, 发现了一些既普通、又有趣的现象。譬如, 每当母羊, 尤其是发情母羊排尿时, 公羊总是跑至排尿羊近前, 嗅闻其阴户, 再嗅闻排在地上的尿液。有的公羊在母羊排尿时, 还迅速奔至近前伸舌舔取尿流。每当于嗅闻或舔取尿样后, 一些公羊多伸长脖颈、仰头、微微张口, 同时卷缩上唇、皱鼻、裸露出齿龈, 有的公羊此时头部还作左右、上下数次的轻轻摇摆运动。这种行为有时可持续一分多钟。该行为是比较固定的型式, 通常称之为卷唇行为, 或性嗅反射。

我们作了如下实验, 即取发情母羊尿液, 涂抹于公羊的鼻子上, 结果全部公羊都发生卷唇行为。用未发情母羊尿涂抹公羊鼻孔, 部分公羊也表现有卷唇行为。据此可知, 公羊在看不见母羊形象, 听不见母羊声音的情况下, 仅以尿液气味就能诱导出绵羊的卷唇行为, 说明卷唇行为的发生, 可以不需要视、听刺激。此外, 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的信息的一种行为型式 (或许包含其他作用在内)。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。关于卷唇行为我们将在另文详细报道, 此处不再赘述。

一些野外观察和实验研究均表明, 许多动物的尿液内含有重要的外激素 (Whitten, 1966; 范志勤, 1975、1981)。它们的作用从释放警报、标记领域、标志社群等级到表明性别及性状况等等, 信号含意十分丰富 (范志勤, 1981)。尿液内含有表明性状况的外激素信息, 似乎是一个很普遍的现象。

我们的实验得出, 绵羊的尿液中存在表明自身性别及性状况的化学信息。公羊借助尿液气味, 识别母畜的发情状况。反过来, 母畜的发情气味, 又能唤起公羊的性兴奋, 从而调整雌、雄性行为的同步化, 这是交配行为的前奏。因此绵羊感知化学信息的能力是生殖行为模型的一部分, 对绵羊的繁殖有一定的意义 (范志勤等, 1984)。

2. 犁鼻器与卷唇行为的联系

卷唇行为与犁鼻器的联系是近年来逐渐发现的。所有表现卷唇行为的物种都具有发育良好的犁鼻器官和副嗅球 (Knappe, 1964)。

要想了解犁鼻器与卷唇行为的联系, 首先需知含有化学信息的气味物质是如何被引进犁鼻器的。

我们用绵羊的离体犁鼻器作了多次试验,发现气味物质不会自动地进入犁鼻器官,只有积极地引进,才有可能通入。对18只绵羊的嗅觉系统进行了解剖研究,在这些材料的基础上,并吸收了前人的研究结果,分析了犁鼻器的工作方式。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了口腔至气管通路。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。犁鼻器的流线形状又使得空气易于进入其中。器官壁上那些大的静脉窦,膨胀时提高器官内的压力,收缩时又降低压力。两侧的肌肉运动也促进器官内的升压或降压。Broman (1920)曾指出,两侧肌肉的作用如同气泵一样,形成腔体内的压力变化,使空气或液体交替的从腔中吸进或排出。对于泵吸作用的原理至今尚未能进行实验验证。尽管如此,犁鼻器竖直肌的膨胀和收缩,无疑是客观存在的事实,它们的作用正象鼻粘膜的扩张和收缩一样。犁鼻器的扩张和收缩可能与卷唇时的吸气协同起作用,更便于空气的流动。对小型兽来说,它们的犁鼻

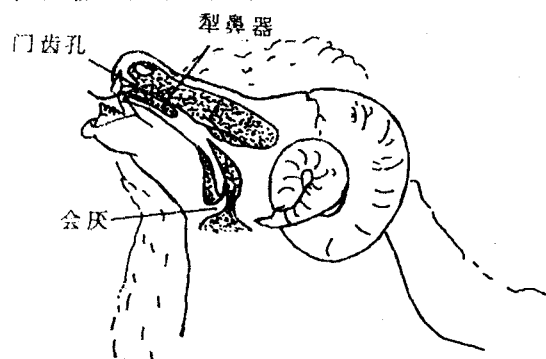


图2 犁鼻器作用方式示意图
fig.2 schema to illustrate the Operation of the vomeronasal Organ

器管道甚细,若没有扩张运动,空气是很难进入其中的。另一方面,经由门齿孔吸入或呼出的气流,不断地使犁鼻器充气 and 变空,汲出犁鼻器的内含物,形成真空,更利于空气在下次呼吸中流进器官内。经门齿孔进入的空气的流动速率,可以由改变口腔开启的大小程度来调节(图2)。

简单地说,卷唇行为是公羊采样的方式,它们借助这种行为经常地收集母羊释放于空气中的样品,或者直接舔取尿样,再陆续把样品送至犁鼻器感受,它如同送到化验

室进行分析一样。所以卷唇行为可比喻为采集样品,犁鼻器则执行化验室的任务。

关于犁鼻器的工作方式及卷唇行为的联系,初看起来颇为简单,但是要阐明其机制和作用系统却是十分复杂的课题。

对鼠类的实验证明,血液中促性腺激素对脑的刺激和化学感受器感受外激素后对脑的刺激作用是平行的,它们在脑中的同一区域内彼此互相联系起来。犁鼻器作用和性兴奋中枢的相互联系表明,犁鼻感受与副嗅系统可能是公羊感受母羊尿中诱导外激素的主要通道,然后到达下丘脑起作用。反过来,母羊的外激素又影响公羊自身的内分泌系统,引进公羊的发情,唤起性兴奋,使之与母羊的繁殖活动达到同步。

Burghardt (1970)认为,犁鼻器对挥发性不强的化合物更为敏感,而鼻感受器则对挥发性强的物质反应灵敏。我们的实验表明,绵羊对化学信息的反应是在近距离上起作用的(范志勤等,1984)。公羊在很短的距离内才嗅闻尿液,辨识母羊的性状况。有时,公羊舔取尿样进口中,或频频伸舌采取气味至口腔,随后行卷唇动作,感受母羊尿液中气味。如前所述,我们曾用发情母羊尿液涂抹在绵羊鼻及口腔内,几乎全部公羊呈卷唇行为。可见尿液中表示这些信息的物质挥发性不强。同时,气味被引进犁鼻器的方式也决定了它们宜于接收低挥发性的物质。

3. 犁鼻器的机能在绵羊生殖活动中的意义

卷唇行为是绵羊测试尿样的一种反应, 又行使把尿样送至犁鼻器, 供雄羊鉴定母羊性别和发情状况的机能。因此, 犁鼻器的机能在绵羊的繁殖行为中起到一定的作用。

绵羊为季节性生殖的动物, 通常, 于秋季开始发情期, 自此母羊开始了反复循环的动情周期, 一个周期延续16—20天, 其间只在排卵前的短暂时间内, 母羊才允许公畜接近, 不拒绝公畜的求爱行为。

公羊若能在母羊接受交配之前, 也就是动情前期, 就能预先识别即将要发情的母羊, 对于保证繁殖的成功是很重要的。犁鼻器的作用正是通过摄取尿样, 并对尿样频频进行测试, 鉴定尿液中外激素的变化, 得知母羊的性状况的。基于对各种性状况母羊尿样的不断分析, 公羊能及早挑选出即将发情的母羊, 保证了选择配偶的准确性, 以避免浪费不必要的精力在不发情的母羊身上。另一方面, 使公羊能准确、及时地选择合宜的配偶, 以便不错过最佳配种时机, 保证优产、高产, 利于本物种的繁衍。再者, 通过测试尿样, 随着母羊动情信息刺激的不断增强, 反过来, 又形成对公羊本身的刺激。这种刺激来自即将发情或已经发情的母羊, 它们的信息还间接地影响公羊的内分泌系统。唤起性行为, 进一步刺激性活动, 从而调整公、母羊性活动的同步化。从这个意义上说, 公羊通过犁鼻器测试尿样, 感受母羊的外激素信息, 识别并选择配偶, 又不断唤起本身的性活动。上述诸方面是绵羊繁殖不可缺少的重要环节。所以犁鼻器作为化学感受器诱导绵羊的行为和生理反应, 从行为、生理两个方面影响绵羊的繁殖, 体现了犁鼻器在绵羊繁殖中的重要作用, 也表明了犁鼻器作为化学感受器在绵羊化学通讯中的作用。

三、小 结

绵羊的犁鼻器位于鼻中隔的基部, 是一对细长的囊体, 外覆软骨组织, 以支撑细管及其盲端, 门齿孔穿透硬腭形成管状, 犁鼻器就开口于门齿孔管道处。

公母绵羊的犁鼻器略有差异, 公羊的犁鼻器呈流线形, 母羊的呈斜三角形, 阉割的羯羊犁鼻器虽与公羊的相仿, 但稍有变异。绵羊通过两个分离的化学感受器官感受化学信息。它们两者都通向下丘脑。与鼻感受器比较, 犁鼻器对挥发性较低的化合物的感受似乎更敏感一些。

在母羊尿液的刺激下, 公羊通常表现一种特有的面部姿态, 称之为卷唇行为。卷唇行为是与犁鼻器的功能有密切联系的。该行为型的作用在于摄取尿样, 以识别其中的外激素信息。它是通过卷缩上唇, 关闭外鼻孔, 抬头吸进空气, 又堵闭会厌, 使空气充满在口腔中, 随后被引进至犁鼻器入口, 从而使气味信息进入到犁鼻器内。卷唇行为正是协助采取尿样, 测试尿样的一种特有的固定行为型式。

犁鼻器的形态及构造在进化过程中逐步发展了感受化学信息的一些适应。例如, 犁鼻器的流线形状, 以及犁鼻器内的静脉窦的膨胀收缩, 两侧肌肉的运动都造成腔内压力的剧烈变化, 如此使犁鼻器内不断流进空气和排出空气。空气被排出后, 形成的真空状态又便于空气的流入。如此周期地重复充气和变空的过程, 使携带化学信息的样品不断进入犁鼻器官。成为绵羊感受化学信息的方式之一。

公羊依据犁鼻器所感受的化学信息, 得知母羊性状况的变化, 从而在母羊进入动情期前

就能预先获得哪些羊即将发情的信息,为公羊及早并准确的选择配偶,适时配种提供可靠的情报。以节约公羊的能量,避免不必要的消耗。这些对绵羊成功的繁殖有着一定的意义。

另一方面,公羊经犁鼻器获得母羊的信息后,又刺激公羊本身,使其内分泌系统发生相应的变化,唤起性兴奋,从而调整雌雄性行为的同步化,保证绵羊成功地、顺利地繁殖。可见犁鼻器作为化学感受器接收化学信息,诱导绵羊的行为和生理反应,从行为、生理两个方面影响绵羊的繁殖,体现了犁鼻器在绵羊繁殖中的重要作用,以及犁鼻器作为化学感受器在化学通讯中的作用。

参 考 文 献

- 范志勤 1981 哺乳动物的化学通讯。科学出版社。
- 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。
- 范志勤等 1984 外激素促绵羊同期发情作用的研究。生态学报 4(4):378—384。
- 中国科学院北京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。
- Broman, J. 1920 Das Organon vomeronasale Jacobsoni, ein Wassergeruchsorgan. *Anat. Hefte* 58:137—192.
- Burghardt, G.M. 1970 Chemical perception in reptiles. pp. 241—308, in: *Communication by Chemical Signals*, J.W. Johnston, D.G. Moulton and A. Turk, Eds., Appleton Century Crofts, New York, 421 pp.
- Dagg, A.I. and A. Taub 1970 Flehmen. *Mammalia* 34(4):686—695.
- Jacobson, L. 1811 Description anatomique d'un organe observe dans les mammiferes. *Ann. Mus. d' Hist. Nat. Paris* 18:412—424 (reported by Cuvier).
- Knappe, H. 1964 Zur Funktion des Jacobson'schen Organs. *Zool. Garten (N.F.)* 28:188—194.
- Mann, G. 1961 Bulbus olfactorius accessorius in Chiroptera. *J. Comp. Neurol.* 116(2):135—144.
- Negus, V. 1958 Comparative Anatomy of the Nose and paranasal Sinuses. E & S. Livingstone Ltd. Edinburgh and London, 402 pp.
- Parsons, T.S. 1967 Evolution of the nasal structure in the lower tetrapods. *Am. Zool.* 7(3):397—413.
- Röse C., 1893 Ueber das Jacobson-Organ von Wombat and Opossum. *Anat. Anz.* 8(16):766—768.
- Whitten, W.K. 1966 Pheromones and mammalian reproduction. pp.155—177, in: *Advances in Reproductive Physiology*, Vol.1, A. McLaren, Ed., Academic Press, New York.
- Winans, S.S. and F. Scalia 1970 Amygdaloid nucleus: new afferent input from the vomeronasal organ. *Science* 170(3955):330—332.

THE ROLE OF THE VOMERONASAL ORGAN IN SHEEP REPRODUCTION

Fan Zhiqin

(*Institute of Zoology, Academia Sinica*)

Chen Jinshan

(*Mulei County Government, Xinjiang Uygur Autonomus Region*)

Vomeronasal organ is present in a scroll of cartilage which protects and supports it from the narrow duct to the blind end. Situated at the base of the nasal septum is a pair of long narrow sacs lined with epithelium similar to that found in the olfactory region. The incisive ducts pierce the secondary palate and the vomeronasal organs open into these ducts.

The size of the organ in the females was measured a little larger than males. Vomeronasal organ of males has a streamlined appearance while female has a triangular form.

Sheep possess two separate chemoreceptor organs. Both systems provide pathways to the brain by the epiglottis, air would be sucked through the incisive ducts (fig. 2). Inspired air is the primary mechanism for introducing odorants to the vomeronasal receptors. The large, muscular venous sinuses in the organ wall operated like a pump, raising the pressure when dilated and reducing it. When constricted, thereby causing air or liquid to be alternately expelled from and sucked into the lumen. The role of flehmen is to facilitate this process, especially through closing the external nares.

Through urinalysis the approach of estrus can be detected well before the onset of "heat". The importance to reproductive success of males detecting potential mates as early as possible in the estrous cycle, i.e., in the stage of proestrus, is obvious. The vomeronasal organ is the primary receiver for urinary pheromones that would have an initial arousal effect of sexual behavior. Thus the vomeronasal organ is hypothalamus, but the vomeronasal pathway is via centers identified with the release of sexual behavior. Vomeronasal receptors appear to be more sensitive than nasal receptors to low-volatile compounds.

Ethological studies suggest that a major function on the vomeronasal organ is urinalysis. For many species urine is an important pheromone. Urinary pheromones function most universally as a means of signalling the reproductive status of females (Fan Zhiqin, 1984). Rams make a distinctive grimace, known as flehmen, in response to the urine of conspecific females. The mere odor of

urine appears to release this behavior, as can be demonstrated by pouring the urine of estrus females over the nose of males.

Flehmen is evidently involved in the functioning of the vomeronasal organ. If sheep inhales with the external nares blocked, lips parted but the oral passageway to the trachea closed a specialized chemoreceptor for reproductive pheromones and the vomeronasal organ may play a major integrative role in mammalian reproduction. The olfactory role of the mammalian vomeronasal organ has proved.