

捕食者气味成分研究及在放归中的应用

刘海彬¹, 黄炎^{1,2}, 刘洋², 李德生², 张和民²

(1. 四川农业大学林学院, 四川雅安 625000; 2. 中国保护大熊猫研究中心, 四川卧龙 623006)

摘要: 捕食者与被捕食者存在非常复杂的生态关系, 被捕食者可以通过嗅觉刺激来检测捕食者的存在。气味来源于肉食动物粪便、皮脂分泌物、尿液、肛腺分泌物及排泄物组件中的一些挥发物, 通常会引起同领域的啮齿动物产生先天的恐惧行为及生理反应。草食动物的尿液通常带有一股非常强烈的草本植物气味, 而大型猫科和犬科动物等肉食动物的尿液具有一股强烈的刺激性气味。一般同区捕食者在对啮齿动物行为的影响要大于其他分区捕食者, 而被捕食者对捕食者的反应通常认为是捕食者身上具有硫化物的缘故。捕食者的气味可以使被捕食者出现行为冻结、回避、防守等反应, 也会对生理上产生负面影响。本文综述了捕食者气味对被捕食者的行为及生理上的影响研究并讨论其在野外放归中的重要意义及应用价值。

关键词: 捕食者; 气味; 行为

中图分类号: Q95 文献标识码: A 文章编号: 1003-5508(2015)01-0023-05

A Study of the Composition of Odours of Predators and the Application of Research Results in Letting Animals Return to Nature

LIU Hai-bin¹ HUANG Yan^{1,2} LIU Yang² LI De-sheng² ZHANG He-min²

(1. The forestry college of Sichuan Agricultural University, Ya'an 625000, Sichuan, China;

2. China Conservation and Research Center for the Giant Panda, Wolong 623006, Sichuan, China)

Abstract: There is an ecological relation between predators and prey species, and prey species are often able to detect predators by using olfactory cues. Odours of predators can cause the prey to produce the responses of behaviour freezing, avoidance or defensiveness. This paper deals with the influence of predators odours on the behavior and physiology of the prey species and practical applications in programs of letting animals return to nature.

Key words: Predator, Odour, Behaviour

捕食者与被捕食者之间的动态关系长时间以来一直并将继续成为生态学中的主导性主题^[1]。捕食作用作为一种主要的选择性力量, 促使许多被捕食动物在它们的生命周期内进化出许多能有效降低被捕食风险的形态学特征和行为学特征^[2]。在自然环境中, 被捕食者可以通过听觉、视觉或嗅觉刺激来检测捕食者的存在。例如: 啮齿动物严重依赖嗅觉来执行他们的日常活动, 包括喂养、反捕食反应和社会交互^[3], 掠食者的气味作为引起猎物物种厌

恶、逃避和防御反应和引起恐惧、焦虑和压力的信号而被广泛记录。这些行为和心理反应对于在栖息地有大量捕食者处于低食物链的啮齿动物上表现得尤为突出^[4,5]。

1 捕食者气味的来源

1.1 气味的来源

从肉食动物粪便、皮脂分泌物、尿液、肛腺分泌

收稿日期: 2014-09-14

基金项目: 国家林业局国际合作项目(SD0628)

作者简介: 刘海彬(1991-), 男, 硕士研究生, 研究方向: 野生动植物保护与利用。

* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: pandayard@hotmail.com

物及排泄物组件中的一些挥发物通常会引引起同领域的啮齿动物产生先天性的恐惧行为及生理反应,但通常它们不是有效天然气味的完整来源^[3,6]。调查研究显示,猎物对雄性与雌性捕食者气味的反应有一些细微的差异,可能是由捕食者尿液挥发性物质的含量决定的^[6]。例如:雄性雪貂尿液挥发物含量是雌性雪貂尿液挥发物含量的10倍^[7]。这个显著差异将为我们提供利用啮齿动物行为的细微差异分辨雄性和雌性雪貂的来源^[8]。一般同区捕食者在对啮齿动物行为的影响要大于其他分区捕食者,而被捕食者对捕食者的反应通常认为是捕食者身上具有硫化物的缘故^[3]。基于这个原因寻找肉食动物有效气味作为啮齿动物驱虫剂的研究主要集中在寻找硫化物方面。草食动物的尿液通常带有一股非常强烈的草本植物气味,而大型猫科和犬科动物等肉食动物的尿液具有一股强烈的刺激性气味^[8]。大量研究证明,肉食动物通过消化肉类而产生大量含有硫元素的代谢物随着尿液、粪便以及其它腺体分泌物排出体外。对于被捕食者来说,这些高含硫的刺激性气味通常被作为一种具有震慑作用的高效气味源,被捕食动物常常会对捕食者的这些代谢物避而远之;而草食动物通过消化植物后排出的尿液,对被捕食动物的行为没有太大的影响^[9]。Schultz^[10]研究表明,狼(*Canis lupus*)的尿液挥发物中包括含硫化合物、醛类、酮类、烃类和一种醇。其中,二甲基二丁烯基硫醚可以减少老鼠(*Muroidea*)及海狸(*Castor fiber*)的摄食量,而且这种物质普遍存在于其它动物的尿液中,如红狐利用尿液标明领地。Burwash等研究表明,来自捕食者肛腺分泌物的化合物DMDIT可以引起夏威夷屋顶鼠明显的回避反应^[11]。研究显示,来自雪貂(*Mustela putorius furo*)、猫鼬(*Suricata suricatta*)的粪便和尿液中的化合物会使囊鼠(*Geomys bursarius*)产生逃避反应,而这几种物质中都共同含有硫化物DMDIT和3-甲基-3-丁烯基甲基硫醚^[12]。然而一些化学分析显示,在一些肉食动物的分泌物及排泄物中,硫化物只是居于次要甚至是没有硫化物的存在,但是他们同样能对啮齿动物的行为产生影响,这就表明啮齿动物对捕食者的反应,硫化物可能起到重要作用。例如,一种常见于鼬属(*Mustela weasels*)的肛腺分泌物邻氨基苯乙酮,人们用人工合成物就成功的击退了老鼠^[13]。作为红狐肛腺分泌物的一种合成物(TMT)

2,4,5-trimethylthiazoline也可以诱导被捕食者的恐惧反应,作为一种驱虫剂在使用。

1.2 物种对不同来源气味的应对差别

捕食者不同来源的气味对猎物影响的有效性不同。研究发现啮齿类动物在捕食者尿液存在时取食率降低^[14,15]。Blanchard^[16]等比较了白鼬(*Moutain weasel*)毛皮、粪便、尿液、肛腺气味对大鼠防御行为影响的有效性,发现毛皮能对大鼠内分泌和行为产生强烈的影响。Blanchard^[17]等研究了大鼠分别暴露于猫的毛皮气味、尿液、粪便和TMT(Trimethylthiazoline)(一种合成的粪便组成物)后的逃避行为,再次发现只有猫(*Felinae catus*)的皮毛能使大鼠产生强烈的焦虑反应。不同猎物对同一捕食者或同一猎物对不同的捕食者所采用的反捕食策略有明显的不同。Fendt和Endres^[18]认为TMT可作为研究气味对动物行为影响的捕食者气味来源。Staples^[19]等研究发现,猫的气味能够引起Wistar大鼠和Sprague-Dawley大鼠强烈的条件和非条件反应,且Wistar大鼠对猫气味的响应更强烈一些,同时结果显示来源于粪便的气味TMT不如直接来自皮肤等的气味作用强烈。同时认为猫气味能激活大鼠副嗅觉以及防御相关的大脑区域,但是TMT气味不能引起大鼠的明显响应。不同部位来源的气味对啮齿动物的影响时间有所差异,来自捕食者皮肤及毛发的气味,要比来自尿液和粪便的气味更具有持续性。

2 捕食者气味对被捕食者行为及生理的影响

猫(*Felis catus*)、黄鼬(*Mustela sibirica*)、狼(*Canis lupus*)和狐狸(*Vulpes vulpes*)等食肉动物是啮齿类动物的主要天敌动物,它们的气味对啮齿动物的行为生理有很明显的影响。

2.1 行为的影响

捕食者或捕食气味的存在会改变猎物的活动方式并且会抑制被捕食者的非防御性行为(如,觅食和喂养等)。Macdonald^[20]研究表明,野生褐家鼠(*Rattus norvegicus*)通常是在夜间活动,当遇到狐狸(*Vulpes vulpes*)气味之后,褐家鼠主要在白天进行活动和觅食,但是当捕食气味消失后褐家鼠恢复自然的夜行性活动。野生褐家鼠也能改变睡眠体系结构以适应捕食者的主要威胁^[21]。蒙古沙鼠(*Meiiones*)

Unguiculataus) 会避免在发现有黄鼠狼 (*Mustela sibirica*) 气味的区域里觅食。白尾鹿 (*Odocoileus virginianus*) 在冬季主要以啃食日本红豆杉 (*Taxus cuspidata*) 来获得食物来源,对日本红豆杉的破坏很大。Robert 等^[22] 研究表明,利用山猫 (*Felis lynx*) 和土狼 (*aardwolf*) 尿液气味可以有效地抑制白尾鹿对日本红豆杉的啃食,日本红豆杉破坏数量明显减少。山海狸破坏树木已经成为西北太平洋地区一个严重的生态问题因此当地一直在探寻一种新的驱虫剂。Nolte 等用貂和土狼的尿液涂洒在其主要啃食树木道格拉斯冷杉上,发现树木被破坏的数量明显减少^[23]。Koivisto 让田鼠暴露在黄鼠狼和白鼬的气味下,发现田鼠的进食量受到严重的影响并且体重明显的下降^[24]。Berdoy 用黄鼠狼、雪貂、红狐等捕食者作为研究对象发现,捕食者确实可以减少囊鼠的活动量和进食量^[25]。Borowsk 等检测了黄鼬及其气味对自由生活的根田鼠 (*Microtus oeconomus*) 空间利用的影响,结果表明,根田鼠对其活动区域内黄鼬的反应是通过减少活动和限制活动范围来降低与捕食者相遇的次数。Blanchard 等研究表明,在实验条件下,老鼠长期的暴露在捕食者的气味下会导致其整体活动的下降并逃到一个相对安全的位置^[26]。捕食者的气味同样可以引起被捕食者的战斗反应。有报道指出从未接触过捕食者的奇努克蛙 (*Onychomys tshawytscha*) 幼体在第一次暴露在捕食者北方叶唇鱼 (*Ptychocheilus oregonensis*) 的气味下,不论是与捕食者同域分布或者是异域分布的蛙鱼都表现出对捕食者先天性的战斗反应^[2]。

2.2 生理的影响

大多数捕食者的气味对于被捕食者的行为、生长、生理及繁殖方面起到负面影响。GISELA 曾研究,对进食的山海狸施加水貂 (*Mustela vison*) 和山狼 (*Canis lupus fuscus*) 肛腺分泌物及尿液挥发物发现山海狸的进食量明显减少^[27]。Dielenberg^[28] 测定了大鼠暴露于猫的气味后脑中激活的区域,发现中间杏仁核和终纹床核表现出活性,下丘脑中的一些神经环路被强烈激活,主要包括下丘脑内侧区、前乳头体核、下丘脑背内侧区、室旁核和导水管周围灰质。同样大鼠暴露于活体猫的条件下,其神经环路也被激活。Takahash^[29] 研究显示,猫的气味和 TMT,能引起老鼠如行为冻结和回避反应等反应,增加应激激素的水平。捕食者的气味通过改变啮齿动

物的神经核分泌系统来影响其生理及生长状况。因此,在长期捕食者气味的压力下会影响其生殖系统的发育并搅乱其生殖周期^[30]。例如,在捕食者气味的慢性影响下一种像老鼠的仓鼠的旁边腺表现为雄性成年鼠萎缩而雌性的肿大^[31]。HEIKOG^[32] 研究显示,欧洲兔在捕食者红狐气味的作用下,摄食量明显减少,同时有很明显的生理警惕行为,肾上腺皮质激素含量明显增加。Thomas^[33] 等以雄性成体 SD 大鼠为对象,用 TMT 气味作用后发现皮质酮水平提高,探究行为明显降低,同时认为皮质酮水平提高与神经组织的增殖降低无关。Raimund 等研究也表示,沙鼠在长期暴露在捕食者的气味下,会强烈的影响其内分泌系统,抑制睾丸酮的含量,提高应激素的水平(如,肾上腺素、ACTH 等),同时,也会影响胎儿的正常发展,剩下的幼体体积会更小,早起则会阻碍胎儿的正常发展,只是胎儿死亡或畸形^[34]。啮齿动物通常被认为是通过改变发情周期来应对环境的改变。Apfelbach 等使坎布尔雌性仓鼠暴露在雪貂 (*Mustela pulouirus furo*) 尿液的环境下,发现仓鼠的发情周期严重紊乱,表现出推迟或是完全消失^[35]。

3 捕食者气味研究在放归中的意义

对捕食者气味研究在许多方面有着重要的意义,特别是在圈养珍稀动物的保护中有着重要的应用。圈养繁殖的最终目的是放归野外,恢复壮大野生种群,然而现阶段放归圈养动物常常以失败告终。这是因为试图从根本上矫正对放归动物生存极其重要的行为,例如,觅食、躲避捕食者等的尝试往往以失败告终^[2]。展开对捕食者气味成分的研究,即研究捕食者气味中对被捕食者产生影响的有效成分是非常重要的。这项研究不仅可以提供捕食者气味有效成分的重要数据,而且对于野外放归也有着很重要的意义。明确了捕食者气味成分中的有效成分可以在放归野外之前人为的对需要放归的动物进行一些行为训练,如,躲避捕食者气味,觅食等。对于一些动物而言,潜在的行为上的可塑性,使得圈养动物在强化反捕食训练成为简易行为,例如: Griffin 等^[36] 报道,沙鼠可以通过训练分辨出训练中接触过的以及没有接触过的捕食者。

4 展望

目前捕食者与被捕食者的研究主要集中在行为

上,而对捕食者气味组成中有效成分的分析还很少,因此,了解捕食者气味成分的有效成分以及生理上决定因素将成为研究焦点。近年来随着野外放归工作的不断快速的开展,捕食者气味组成的研究也将为放归工作提供理论支持,不断地推动圈养动物野外放归项目的展开。

大熊猫人工繁殖的难度很大,其中由于圈养的原因导致大熊猫繁殖能力退化,这就导致大熊猫的繁殖更加困难,但经过不断的努力,至今为止我国圈养大熊猫种群数量在逐年增加,已初步的具备了自我维持能力,这一切也为野外放归提供了稳固的种源基础。我国大熊猫保护中心提出的大熊猫异地保护的目的在于将圈养的大熊猫放归到野外,来保护和恢复野外种群的数量^[45]。探明捕食者气味刺激中的有效成分,以及在接受刺激信号后的反应,可以在放归之前人为的对大熊猫的觅食、天敌的认知和躲避捕杀等方面进行专门的训练,从而提高大熊猫的野外成活几率。这类研究正在进行中,并且取得了一定的研究成果。

参考文献:

- [1] Berryman A. The origins and evolution of predator-prey theory [J]. *Ecology*, 1992, 73(5): 1530~1535.
- [2] 杜一平, 黄炎, 刘洋, 等. 被捕食动物对捕食动物的识别及在放归中的应用[J]. *四川动物*, 2012, 31(2): 332~335.
- [3] Herman CS, Valone TJ. The effect of mammalian predatorscent on the foraging behavior of *Dipodomys merriami* [J]. *Oikos*, 2000(1), 91: 139~145.
- [4] Mason J R, Epple G and Nolte D L. Behavioral Aspects of Feeding: Basic and Applied Research in Mammals [M]. Harwood Academic, Chur, Switzerland, 1994, 327~346.
- [5] Burwash M D, Tobin M E, Woolhouse A D et al. Laboratory evaluation of predator odors for eliciting an avoidance response in roof rats (*Rattus rattus*) [J]. *J Chem Ecol*, 1998, 24(1): 49~66.
- [6] Apfelbach R, Blanchard C D, Blanchard R J, et al. The effects of predator odors in mammalian prey species: A review of field and laboratory studies [J]. *Neurosci. Biobehav. Rev*, 2005, 29(8): 1123~1144.
- [7] Jian-Xu Zhang, Lixing Sun, Milos Novotny. Mice Respond Differently to Urine and Its Major Volatile Constituents from Male and Female Ferrets. [J]. *J Chem Eco*, 2007, 33(3): 603~612.
- [8] Van Damme R, Castilla A M. Chemosensory predator recognition in the lizard *Podarcis hispanica*: Effects of predation pressure relaxation [J]. *Journal of chemical ecology*, 1996, 22(1): 13~22.
- [9] Berton F, Vogel E, Belzung C. Modulation of mice anxiety in response to cat odor as a consequence of predators diet [J]. *Physiology&behavior*, 1998, 65(2): 247~254.
- [10] Schultz. Coyote estrous urine volatiles [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 1998, 14(2): 701~713.
- [11] Burwash M, Tobin M, Woolhouse A, et al. Field testing synthetic predator odors for roof rats (*Rattus rattus*) in Hawaiian macadamia nut orchards [J]. *J. Chem. Ecol*, 1998, 24(4): 603~630.
- [12] Sullivan T, Crump D, Sullivan D. Use of predator odors as repellents to reduce feeding damage by herbivores. 4. Northern pocket gophers (*Thomomys talipoides*) [J]. *J. Chem. Ecol*, 1988, 14(1): 379~390.
- [13] Zhang J, Soini H, Bruce K, et al. Putative chemical signals of the ferret (*Mustela furo*) associated with individual and gender recognition [J]. *Chem. Senses*, 2005, 30(9): 727~737.
- [14] Nolte D, Mason J, Epple G, Aronov E, Campbell D. Why are predator urines aversive to prey? [J]. *Chem. Ecol*, 1994, 20: 1505~1516.
- [15] Sullivan T, Crump D, Sullivan D. Use of predator odors as repellents to reduce feeding damage by herbivores. III. Montane and meadow voles, *Microtus montanus* and *Microtus pennsylvanicus* [J]. *Chem. Ecol*, 1988, 14(1): 363~378.
- [16] Blanchard D C, Blanchard R J, Carbonez Ade P, et al. MK-801 produces a reduction in anxiety-related anti predator defensiveness in male and female rats and a gender-dependent increase in locomotor behavior [J]. *Psychopharmacology*, 1992, 108(3): 352~362.
- [17] Blanchard D C, Griebel G, Blanchard R J. Conditioning and residual emotionality effects of predator stimuli: Some reflections on stress and emotion [J]. *Prog neuropsychopharmacology & biological psychiatry*, 2003, 27(8): 1177~1185.
- [18] Fendt M, Endres T. 2,3,5-Trimethyl-3-thiazoline (TMT), a component of fox odor - just repugnant or really fear-inducing? [J]. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 2008, 32(7): 1259~1266.
- [19] Staples L G, McGregor I S. Defensive responses of Wistar and Sprague-Dawley rats to cat odor and TMT [J]. *Behavioural Brain Research*, 2006, 172(2): 351~354.
- [20] Dielenberg R A, McGregor I S. Defensive behavior in rats towards predatory odors: a review [J]. *Neurosci. Biobehav*, 2001, 25(8): 597~609.
- [21] Lesku J A, Bark R J, Martinez-Gonzalez D, et al. Predator induced plasticity in sleep architecture in wild-caught Norway rats (*Rattus norvegicus*) [J]. *Behavioural Brain Research*, 2008, 189(2): 298~305.
- [22] Robert K, Joseph J. Aversive responses of white-tailed deer, *Odocoileus virginianus* to predator urine [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 1991, 17(4): 767~778.
- [23] Nolte D L, Farley J P, Campbell D L, et al. Potential repellents to prevent mountain beaver damage [J]. *Crop Protect*, 1993, 12(8): 624~626.
- [24] Koivisto E, Pusenius J. Effects of temporal variation in the risk of

- predation by least weasels (*Mustela nivalis*) on feeding behavior of field voles (*Microtus agrestis*) [J]. *Evol. Ecol.* 2003, 17(5): 477 ~ 489.
- [25] Berdoy M and Macdonald D W. Factors affecting feeding in wild rats [J]. *Acta Ecol.* 1991, 12(1): 261 ~ 279.
- [26] Blanchard R J, Blanchard D C. Antipredator defensive behaviors in a visible burrow system [J]. *J. Comp. Psychol.* 1989, 103(1): 70 ~ 82.
- [27] Epple, Gisela; Mason, J. Effects of predator odors on feeding in the mountain beaver [J]. *J. Mamm.* 1993, 74(3): 714 ~ 722.
- [28] Dielenberg R A, Carrive P, McGregor I S. The cardiovascular and behavioral response to cat odor in rats: unconditioned and conditioned effects [J]. *Brain Research* 2001, 897(2): 228 ~ 237.
- [29] Takahashi L K, Nakashima B R, Hong H et al. The smell of danger: a behavioral and neural analysis of predator odor-induced fear [J]. *Neurosci Biobehav Rev* 2005, 29(8): 1157 ~ 1167.
- [30] Bian J, Wu Y, Liu J. Breeding behavior under temporal risk of predation in male root voles (*Microtus oeconomus*) [J]. *J. Mammal* 2005, 86(5): 953 ~ 960.
- [31] Zhang J X, Cao C, Gao H et al. Effect of gender and age on the response of the ratlike hamster (*Cricetulus triton*) to predator odor (in Chinese) [J]. *Journal of Ethology* 2004, 22(2): 161 ~ 165.
- [32] Heikog. Behavioural and physiological responses of naive European rabbits to predator-odor [J]. *Animal Behaviour* 2005, 70(4): 753 ~ 761.
- [33] Takahashi L K, Hubbard D T, Lee I et al. Predator odor-induced conditioned fear involves the basolateral and medial amygdala [J]. *Behav. Neurosci* 2007, 121(1): 100 ~ 110.
- [34] Apfelbach R, Blanchard CD, Blanchard RJ. The effects of predator odors in mammalian prey species: A review of field and laboratory studies [J]. *Neurosci Biobehav Rev* 2005, 29(8): 1123 ~ 1144.
- [35] Apfelbach R, Wiest H, Vasilieva N A. Ferret (*Mustela putorius furo*) odor affects the estrous cycle in Campbell's hamster females (*Phodopus campbelli*) [J]. *Wiss. Mitt. Niederoesterr. Landesmu-seu* 2001, 14: 147 ~ 152.
- [36] Griffin A S, Evans C S. Social learning of antipredator behaviour in a marsupial [J]. *Animal Behaviour* 2003, 66(3): 485 ~ 492.
- [37] Rahbek C. Captive breeding—a useful tool in the preservation of biodiversity [J]. *Biodiversity and Conservation*, 1993, 2(4): 426 ~ 437.

(上接第 84 页)

第三 根据实际需要携带轻便、实用的工器具及必需的药品。

3.2.4 认真履行管护职责

森林管护人员应当认真履行森林管护协议书或责任书规定的职责,完成任务并达到质量要求。每个月巡山 22 天以上。

国有林业职工管护员应有巡山记录。集体林经济组织聘请的护林员要有巡山记录,质量要求可略低。林农自主管护的可暂不作要求。

依据森林管护人员职责,巡山记录应当清楚描述的主要信息和内容包括:管护人员姓名、巡山起止时间、巡山线路;对进入管护责任区范围内的车辆、行人进行安全防火知识宣传情况;有无发现和及时报告、制止乱砍滥伐林木、毁林开垦、侵占林地、乱捕滥猎野生动物和破坏野生植物的违法行为;有无发

现和及时报告、采取有效措施控制森林火情、病虫害、牲畜毁坏林木情况;有无发现并报告后,上级组织答复或处理情况等。巡山记录不能代写、后期补写、编造,也不能出现诸如“一切正常”等过于简单记录。有关巡山记录等森林管护资料应当及时整理,送交单位归档。

参考文献:

- [1] 国家林业局. 财政部国家级公益林管理办法[S]. 林资发[2013]71号.
- [2] 《四川森林》编辑委员会. 四川森林[M]. 北京: 中国林业出版社, 1992: 61.
- [3] 财政部. 国家林业局天然林资源保护工程财政专项资金管理办法[S]. 财农[2011]138号.
- [4] 国家林业局天然林资源保护工程森林管护管理办法[S]. 林天发[2012]33号.