



•综述•

鸟类社会行为中的嗅觉通讯研究进展

曾晨, 刘阳^{ID*}

中山大学生态学院有害生物控制与资源利用国家重点实验室, 广州 510275

摘要: 长期以来, 学者普遍认为大多数鸟类的嗅觉能力较弱或丧失。早期实验未能得到统一而清晰的结果, 进一步扩大了这一认知误区。随着研究手段和技术的发展, 解剖学、电生理学、分子生物学和行为生态学等学科提供了鸟类嗅觉存在的证据。目前, 相关研究在鸟类14目33科中发现了嗅觉通讯的证据。与视觉和听觉一样, 这一感觉通路可能在鸟类的觅食、导航、防御、隐蔽、警戒和交流等社会行为中发挥着重要作用。本文着重于嗅觉通讯在鸟类社会行为中的功能, 通过回顾近十年的相关研究, 综述鸟类嗅觉在物种和个体识别、繁殖行为、亲缘识别、配偶选择与竞争等方面发挥的作用。我们也指出: 研究手段的创新将揭示更多鸟类物种在社会行为中对于嗅觉通讯的运用。此外, 当前研究多聚焦于少数物种和单一层面(如生理、生态和环境等), 使用分子生物学、解剖与生理学、行为学和神经生物学手段的整合研究较为缺乏; 而后者更有可能全面地揭示鸟类嗅觉通讯的复杂机理及其在社会行为中发挥的多种功能。

关键词: 嗅觉; 社会行为; 物种识别; 亲缘识别; 配偶选择

曾晨, 刘阳 (2022) 鸟类社会行为中的嗅觉通讯研究进展. 生物多样性, 30, 22219. doi: 10.17520/biods.2022219.

Zeng C, Liu Y (2022) Research progress on olfactory communication in the social behaviours of birds. Biodiversity Science, 30, 22219. doi: 10.17520/biods.2022219.

Research progress on olfactory communication in the social behaviours of birds

Chen Zeng, Yang Liu^{ID*}

State Key Laboratory of Biocontrol, School of Ecology, Sun Yat-sen University, Guangzhou 510275

ABSTRACT

Background: Historically, it was believed that birds had a weak sense of smell or a lack thereof. Currently, the evidence of avian olfaction has been confirmed in several fields, such as anatomy, electrophysiology, molecular biology, and behavioural ecology. In this paper, we conducted a review of recent research progress on olfactory communication in social behaviours of birds.

Results: Our literature review found evidence of olfactory communication in birds from 14 orders and 33 families. Olfaction may play an important role in functions such as foraging, navigation, defence, crypsis, vigilance, and social interactions. Focusing on the role of olfactory communication in the social behaviors of birds, we presented key results from relevant studies in the last decade and reviewed the potential roles played by avian olfaction in species and individual recognition, breeding behaviors, kin recognition, mate choice, and competition.

Conclusions: Innovations in research methods and integrative approaches are urgently needed. Combining molecular biology, anatomy, physiology, ethology, and neurobiology may comprehensively reveal the complex mechanisms and social functions of avian olfactory communication.

Key words: olfaction; social behaviours; species recognition; kin recognition; mate choice

在生物所处的环境中, 化学信号几乎无处不在。作为古老的感觉通路, 嗅觉对动物的生存和繁

衍具有关键作用(Patel & Pinto, 2014)。但一百年以来的主流观点是: 除了某些物种外, 鸟类主要依靠

收稿日期: 2022-04-24; 接受日期: 2022-07-06

基金项目: 国家自然科学基金(31572251)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: liuy353@mail.sysu.edu.cn

视觉和听觉进行交流,几乎已经丧失嗅觉(Stager, 1967)。多数早期研究缺乏合理的设计,且受到实验对象和手段的限制,因此得到相互矛盾的结果(Audubon, 1826; Hill, 1905; Walter, 1942)。20世纪下半叶,一些常见物种的嗅觉能力逐渐被揭示出来(Abankwah et al, 2020)。近年来,科学家通过新的技术手段获得了解剖学(Bang, 1971)、电生理学(Corfield et al, 2015)、分子生物学(Driver & Balakrishnan, 2021)、化学检测和分析(Nevitt & Prada, 2015)、行为学实验(Mäntylä et al, 2020)等方面的证据,进一步证明了鸟类嗅觉的存在。目前的

相关研究证实,嗅觉通讯存在于14目33科的鸟类中(图1),使科学界重新认识嗅觉在鸟类感官中的重要作用。而我国这一领域的研究长期被忽视,目前仅有对于笼养的白腰文鸟(*Lonchura striata*, Zhang et al, 2009)、虎皮鹦鹉(*Melopsittacus undulatus*; Zhang et al, 2010)、小太平鸟(*Bombycilla japonica*)与太平鸟(*B. garrulus*, Zhang et al, 2013)、信鸽(*Columba livia domestica*; Li et al, 2016; 于丛等, 2021)的研究报道。为此,我们结合近年来的研究进展,综述鸟类嗅觉在物种和个体识别、繁殖行为、亲缘识别、配偶选择与竞争等方面发挥的作用,同时提出当前

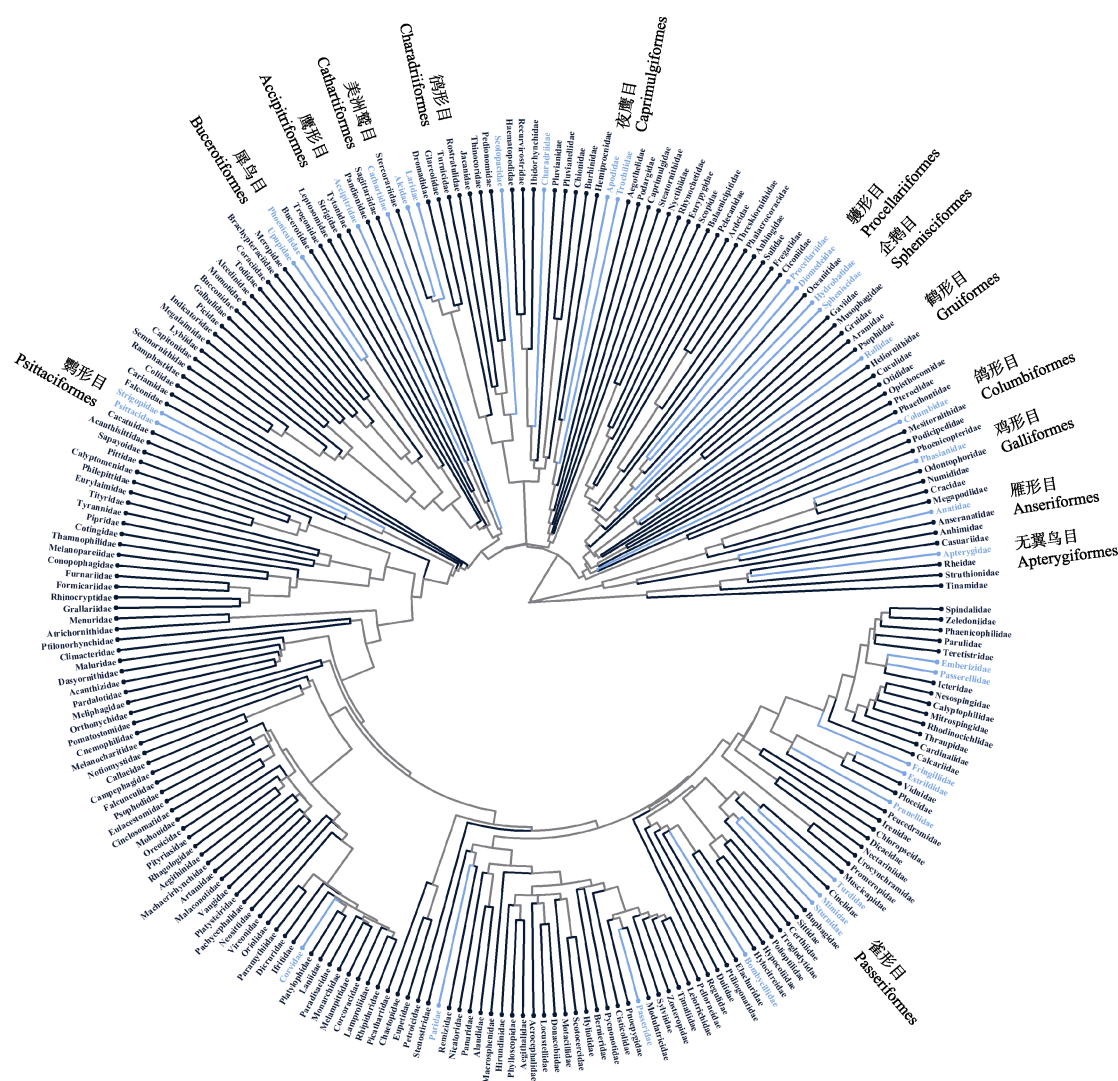


图1 鸟类科级别的系统进化树。标注为蓝色的部分为目前研究中存在嗅觉通讯相关证据的物种所在的14目33科。建树采用国际鸟盟(BirdLife International)的分类(11,009个物种, 243个科)作为骨架,绘图在R语言4.1.3中使用程序包ggplot2和ggtree完成。

Fig. 1 The phylogenetic tree for all bird families. Species in 14 orders and 33 families with evidence of olfactory communication in current studies are marked in blue. The tree was built under the taxonomy of BirdLife International (11,009 species in 243 families), and the mapping was done in R 4.1.3 using the packages ggplot2 and ggtree.

的研究局限性，并强调整合研究在该领域的重要意义。

1 嗅觉系统的生理依据及功能

许多鸟类的嗅上皮组织(olfactory epithelium)、嗅觉神经(olfactory nerve)和嗅球(olfactory bulb)都发育完好。鸟类嗅上皮组织中存在感知气味分子的嗅觉受体(olfactory receptor, OR)。编码OR的基因主要属于 γ -c亚家族的大型分支，而该基因家族的扩张是鸟类的共同特征(Steiger et al, 2008)。使用三代测序技术，研究人员在来自5个物种的10个基因组组装中发现了1,496个OR基因；其中， γ -c亚家族占65%以上，表明嗅觉受体基因在鸟类中具有高度多样性(Driver & Balakrishnan, 2021)。气味刺激可引发鸟类的嗅觉神经纤维、嗅球和大脑其他部位产生相应的动作电位(Caro et al, 2015)。而嗅球是大脑中负责处理嗅觉信息的第一个部位，可以将接收到的气味信息投射到多个大脑区域(Golüke et al, 2019)。嗅球的体积在不同鸟类中存在巨大差异(Bang, 1971)，反映了不同物种在异速生长、生态与系统发育方面的多样性(Corfield et al, 2015)。除嗅觉系统外，位于鸟类第四节尾椎到尾综骨之上的尾脂腺(preen gland或者uropygial gland)分泌出由不同酯质组成的复杂油性物质，是鸟类体味的主要来源(Campagna et al, 2011)。其成分受多种因素的影响，并具有许多潜在功能(详见综述：Moreno-Rueda, 2017)。另外，微生物群落的组成和结构可能也参与了特定气味的调节(Maraci et al, 2018)。对于嗅觉通讯生理和神经层面的机理，本文不做展开。

鸟类嗅觉的功能主要为觅食(Mäntylä et al, 2020)、导航(Gagliardo, 2013)、防御(Mennerat, 2008)、隐蔽(Grieves et al, 2022)、警戒(Griggio et al, 2016)、社会交流(Caro et al, 2015)等。不同的嗅觉功能均获得了一定的实证支持。本文将着重介绍鸟类嗅觉通讯在社会行为中的作用。

2 嗅觉通讯在社会行为中的作用

2.1 物种、亚种与种群识别

物种的起源和分化一直是演化生物学和生态学研究的热点。探究不同物种之间的生殖隔离机制是研究物种形成的关键(Miller et al, 2018)。在许多

动物类群中，化学交流都是一个重要的交配前生殖隔离机制(Chung & Carroll, 2015)。针对鸟类，过往研究主要集中于视觉信号(Barrera-Guzmán et al, 2018; Price-Waldman et al, 2020)和听觉信号(Kenyon et al, 2011; Cruz-Yepez et al, 2020)。

实验发现，鸟类气味可成为介导种间识别的线索。在灰蓝灯草鹀(*Junco hyemalis*)中，Whittaker等(2009)利用异种(非捕食者)和同种个体的气味对野外个体进行了对比实验；相较于同种气味，暴露于异种气味的雌鸟显著缩短了孵卵的时间。在异种(非捕食者)气味的对比下，红玫瑰鹦鹡(*Platycercus elegans*)表现出明显的同种气味偏好(Mihailova et al, 2014)。亲缘关系较近的两个物种——同域分布的太平鸟和小太平鸟(Zhang et al, 2013)、群居的斑胸草雀(*Taeniopygia guttata*)和独栖的斑胁火尾雀(*Stagonopleura guttata*) (Krause et al, 2014)、杂交带内的黑顶山雀(*Poecile atricapillus*)和卡罗山雀(*P. carolinensis*) (Van Huynh & Rice, 2019)——也在实验中表现出种间气味识别的现象。这些结果表明，鸟类的气味和嗅觉或许是被学者长期忽略的重要线索。基于嗅觉的种间交流可能会促进交配前的生殖隔离，进而影响种群分化与物种形成。有趣的是，尽管斑胸草雀展现出强烈的同种偏好，但斑胁火尾雀并未做出区分二者气味的行为。研究人员推测，嗅觉线索对物种识别的重要性受到生态、生理或进化方面的影响，因而在群居鸟类中更为突出(Krause et al, 2014)。

关于亚种和种群识别的研究还十分有限。迄今为止，仅有Mihailova等(2014)对红玫瑰鹦鹡的实验，表明鸟类存在对不同亚种的嗅觉区分。虽然灰蓝灯草鹀的尾脂腺分泌物成分在不同亚种和种群之间可能存在差异，但Whittaker等(2011)未能在实验中找到与此相关的行为反应。

2.2 个体与鸟巢识别

在关于鸟类嗅觉的各项社会活动中，个体识别可能是最困难的任务之一，涉及一系列复杂的挥发性化合物和高度发达的嗅觉器官(Abankwah et al, 2020)。在目前的研究中，鸟类利用嗅觉所进行的个体识别往往与对自己的卵、配偶和鸟巢的识别紧密联系在一起(Bonadonna & Nevitt, 2004; Gagliardo, 2013; Golüke et al, 2016)，而鸟巢识别又与嗅觉的

导航功能存在重叠。

信鸽归巢的研究已有数十年的历史,同时涉及鸟类嗅觉的社会交流(鸟巢识别)与导航功能。这种经过长期人工选择的鸟类可以长距离飞行,并能在被转移到其他地方后准确地返回鸟舍。Wallraff (1970)发现鸟舍所在地的某种大气因素似乎影响了它的嗅觉能力,并推断嗅觉与信鸽的归巢能力有关。通过切除信鸽的嗅觉神经,Papi等(1972)发现丧失嗅觉的个体无法归巢,从而提出了著名的嗅觉导航假说(Olfactory Navigation Hypothesis):信鸽在鸟舍中学习风向与风携带的气味,建立起鸟舍附近一定区域内的嗅觉地图;一旦改变位置,它们就会根据当地的环境气味来判断鸟舍的方向。这一假说震惊了该领域的学者,也是动物学界最激烈的争论之一(Gagliardo, 2013)。尽管越来越多的证据支持嗅觉线索在信鸽归巢中的作用(Gagliardo et al, 2011, 2018),但其合理性和真实性也一直备受争议(Mora et al, 2004; Jorge et al, 2010)。国内的研究表明,空气污染程度显著影响信鸽归巢的速度;这可能是由于归巢动机的增强或丰富的嗅觉环境促进了信鸽对鸟巢的识别(Li et al, 2016; 于丛等, 2021)。

除了信鸽之外,鸕形目海鸟由于穴居、集群繁殖和夜间归巢等特殊习性,也是个体与鸟巢识别的主要研究对象。在经历长时间、长距离的外出觅食后,多种鸕形目鸟类能利用气味重新定位到自己筑巢的洞穴(Belliure et al, 2003; Bonadonna et al, 2003; Bonadonna & Nevitt, 2004)。研究人员利用Y形迷宫装置对这些海鸟进行了各项双选实验。其中,暴风海燕(*Hydrobates pelagicus*)的雏鸟能够在其他同种雏鸟的对比下辨认出自己的气味(Belliure et al, 2003)。鸽锯鸕(*Pachyptila ata*)和蓝鸕(*Halobaena caerulea*)都会被配偶的气味所吸引;此外,当存在其他同种个体(包括自己的配偶)的气味时,这两种海鸟都会回避自身的气味(Bonadonna & Nevitt, 2004; Mardon & Bonadonna, 2009)。研究人员推测,这种体现在嗅觉上的自我回避超越了个体识别的范畴,可能与亲缘识别和避免近亲交配有关,也可能在该类群中普遍存在,需要进一步的讨论。

之后关于鸟巢识别的研究拓展到了具有社会性的梅花雀科鸟类当中。这些研究对象与鸕形目海鸟拥有一个共同的特点——集群繁殖。对于该类群

而言,雏鸟和亲鸟都有精准定位鸟巢的需要,以保障自身的存活率和繁殖成功率(Mariette & Griffith, 2012)。斑胸草雀和笼养鸟‘十姊妹’(*Lonchura striata domestica*, 是白腰文鸟与其他梅花雀科鸟类杂交而来的宠物鸟品种)都更喜欢自己鸟巢的气味(Caspers & Krause, 2011; Krause & Caspers, 2012)。不过,这种偏好只出现在雏鸟和雌性亲鸟身上;当雏鸟初飞后,雌鸟对任意鸟巢气味的行为反应都有所减少。这表明鸟巢识别具有某种程度的性别特异性,并受到后代发育阶段的影响(Krause & Caspers, 2012)。Caspers等(2013)通过对鸟卵的转移孵化进一步探究了嗅觉记忆的获得机制。结果表明,鸟巢识别是雏鸟在孵化前后的一个狭窄时间窗口内所产生的嗅觉印记,并非与生俱来。此外,斑胸草雀和蓝鸕的雌鸟也表现出识别卵气味的能力(Golüke et al, 2016; Leclaire et al, 2017a)。对于鸟巢、卵、配偶与自身的气味识别,或许这些相关现象背后具有统一的气味信号,但对于具体的机理仍然值得深入探究。

2.3 亲缘识别

为了避免近亲繁殖或加强群体内个体间的合作,家庭成员识别彼此的能力可能普遍存在于动物界中。例如,具有归家性(natal philopatry)的动物会回到熟悉的出生地,虽然避免了寻找新繁殖地带来的相关风险和成本,但也提高了近亲繁殖的概率(Cava et al, 2016)。而亲缘识别正是近交回避的主要机制之一(Bonadonna & Sanz-Aguilar, 2012)。此外,亲缘识别也是亲缘选择和利他行为的基础,对动物的适合度(fitness)具有非常重要的意义(Breed, 2014)。亲缘识别至少由两种机制介导:(1)通过社会互动,动物在早期发育过程中学习相关个体(如父母、兄弟姐妹)的表型,然后将熟悉与不熟悉的个体区分开来,即先验关联(prior association);(2)动物学习自己的表型和/或熟悉的亲属的表型,然后将未知个体的表型与学习到的模板进行比较或匹配,即表型匹配(phenotype matching)。虽然这两种机制都涉及到表型和模板之间的对比,但先验关联只能令个体识别之前遇到过的熟悉个体,而表型匹配可以通过模板的泛化来识别不熟悉的亲属(Schausberger, 2007)。

部分鸟类运用视觉和听觉线索进行亲缘识别(Caspers & Krause, 2013)。而老鼠为鸟类嗅觉在其

中的作用提供了最早的证据。Célérier等(2011)利用老鼠的敏锐嗅觉来识别蓝鹳个体的气味,发现雏鸟与其亲鸟之间存在高度的相似性,间接证实了亲缘气味标签的存在。此后,研究者开始对具有归家性或群居性的鸟类进行嗅觉亲缘识别的实验。秘鲁企鵝(*Spheniscus humboldti*)和暴风海燕都更喜欢非亲属个体的气味,符合近交回避的假设(Coffin et al, 2011; Bonadonna & Sanz-Aguilar, 2012)。家麻雀(*Passer domesticus*)雌鸟则强烈地避开非亲属的熟悉雄鸟的气味,支持先验关联的机制(Fracasso et al, 2018)。Caspers等(2015)为嗅觉丧失(实验组)和嗅觉完好(对照组)的斑胸草雀雌鸟同时提供了没有亲缘关系的雄鸟和同父同母的雄鸟,得到了令人意外的结果:对照组中的部分雌鸟(37.5%)对雄鸟表现出强烈的攻击行为,导致实验不得不提前终止;而实验组则没有出现类似的现象。最终,实验组的产卵数量和繁殖成功率(可独立生活的后代占比)明显高于对照组。亲属气味的存在对雌鸟的繁殖行为产生了重大的影响,再次表明气味信号可能具有阻止近亲交配的潜在功能。

在亲代与后代互动的背景下,一些关于鸟类嗅觉的实证研究也陆续出现。斑胸草雀的雏鸟可以识别亲鸟的气味,雄鸟也可以根据气味线索识别自己的后代(Krause et al, 2012; Caspers et al, 2017; Golüke et al, 2021)。Caspers等(2017)交换了来自不同鸟巢的卵,探究孵化后的雏鸟对其生物学父母和养父母的嗅觉反应。结果表明,即便在孵化后没有与亲本建立联系,雏鸟依然能在生物学母亲的气味刺激下表现出更强的乞食反应,体现了亲子冲突。另一方面,与熟悉的气味相比,闻到非亲缘关系的雏鸟气味的青山雀(*Cyanistes caeruleus*)雏鸟会表现出更强烈且持续时间更长的乞食行为(Rossi et al, 2017)。这一结果表明,巢中雏鸟的亲缘度同样会影响个体的乞食强度,符合亲缘选择对自私和利他行为的预测。然而,并非所有研究都得到了显著的结果。在Amo等(2014)的研究中,雌性纯色棕鸟(*Sturnus unicolor*)没有在自己的后代和其他雏鸟之间表现出明显的气味偏好。

2.4 求偶和繁殖行为

在同一物种内部,鸟类的尾脂腺分泌物成分会随着个体的性成熟度和繁殖阶段发生变化,并存在

性别差异(Shaw et al, 2011; Tuttle et al, 2014)。研究人员对这些成分变化与差异的兴趣由来已久,提出了相关的猜测:鸟类的气味和嗅觉可能也在性选择当中发挥了一定的作用,就如同视觉与听觉一样(Grieves et al, 2022)。若想阐明化学信号在鸟类性选择中可能扮演的角色,首先必须分析鸟类是否能利用这些化学信号来区分同种个体的性别(Amo et al, 2012a)。

目前,关于鸟类利用嗅觉进行性别区分的研究共有10余项,但结果并不一致。灰蓝灯草鹀(Whittaker et al, 2011)和纯色棕鸟(Amo et al, 2012a)的雌鸟和雄鸟都更偏向于雄性的气味。针对虎皮鹦鹉(Zhang et al, 2010)和红玫瑰鹦鹉(Mihailova et al, 2014)的研究只发现了雌鸟对雄性气味的选择偏好。而歌带鹀(*Melospiza melodia*; Grieves et al, 2019a)、黑顶山雀和卡罗山雀(Van Huynh & Rice, 2019)的雄鸟和雌鸟接近异性气味的时间都比同性更多。此外,关于鸽锯鸢(Bonadonna et al, 2009)和家朱雀(*Haemorhous mexicanus*; Amo et al, 2012b)的研究没能找到性别区分的证据。值得指出的是,上述实验都是在鸟类的繁殖状态下进行的。虽然多数结果都体现出明显的雌性选择导向,也无法区分雌性对雄性气味的偏好是来源于异性信息素的吸引力、对同性气味的回避还是单纯的习惯化,但它们确实在某种程度上证明了鸟类具有利用嗅觉区分性别的能力。

另一方面,鸟类嗅觉对交配行为的影响也仅有少量的证据。被切断嗅觉神经后,绿头鸭(*Anas platyrhynchos*)雄鸟的交配行为受到明显的抑制(Balthazart & Schoffeniels, 1979)。Hirao等(2009)分别对家鸡(*Gallus domesticus*)的雌鸟和雄鸟进行切除尾脂腺和切除嗅球的操作;结果发现,嗅觉完好的雄鸟更倾向于和尾脂腺完好的雌鸟交配,而失去嗅球的雄鸟没有表现出任何偏好。研究人员认为,这种交配行为的偏好与雄鸟的嗅觉有关;而雌鸟的尾脂腺正是社会气味线索的来源,具有唤起繁殖冲动的作用(Hirao et al, 2009)。

既然鸟类的气味普遍存在性别差异,也能为同种个体提供区分性别的线索和繁殖唤起的信号,那么在繁殖期中,气味的化学成分或许包含着配偶选择与竞争所需要的复杂信息。Grieves等(2022)提出了性化学信息素假说(Sex Semiochemical Hypothesis),

即尾脂腺分泌物的性别差异与鸟类在繁殖过程中的交流和配偶选择有关。通过系统发育比较分析,他们发现尾脂腺分泌物成分的性别差异更常见于繁殖季节(Grieves et al, 2022)。事实上,灰嘲鸫(*Dumetella carolinensis*; Shaw et al, 2011)和白喉带鸫(*Zonotrichia albicollis*; Tuttle et al, 2014)等雀形目鸟类的尾脂腺分泌物在繁殖期变得更具挥发性,与嗅觉隐蔽假说(Olfactory Crypsis Hypothesis)相悖(Grieves et al, 2022)。气味线索的增强可能有助于个体寻找配偶和/或与同性个体竞争,类似于哺乳动物的领地气味标记(Nie et al, 2012)。这些信号可能会强化其他与性别、繁殖状态或优势地位相关的性状,比如鸣唱、羽毛及其他受性选择作用的装饰(Bonadonna & Mardon, 2013; Grieves et al, 2022)。

与其他动物一样,鸟类也需要挑选合适的配偶,保障后代的质量,从而令自身的广义适合度(inclusive fitness)最大化;相反,错误的选择会带来高昂的代价。在这一过程中,选择者可能会倾向于基因优良(good genes)的求偶者,比如拥有某些等位基因(或组合)或基因杂合性(heterozygosity)较高的个体;它们也可能青睐具有遗传相容性(genetic compatibility)或拒绝基因相似的求偶者(Rosenthal & Rosenthal, 2017)。其中,动物体内的主要组织相容性复合体(major histocompatibility complex, MHC)基因通过编码细胞表面的蛋白质来识别和结合非自身抗原,在免疫系统中发挥重要的作用,且具有高度多态性。通过识别和选择具有不同MHC基因的配偶,或者直接选择MHC基因杂合性更高的配偶,特定个体可以增强后代的免疫能力和避免近亲繁殖,从而提高自己的适合度(Winternitz et al, 2017)。

基于基因的识别和评估系统需要动物将自己的基因构成与同种个体进行对比;根据目前的证据,这个复杂的任务主要通过化学通讯来实现(Caro et al, 2015),比如嗅觉(Overath et al, 2014)。学者已经在许多动物中找到了遗传距离、MHC遗传特征、嗅觉线索与择偶偏好之间的相关性(Winternitz et al, 2017; Rekdal et al, 2019)。种种证据表明,鸟类的气味,或者说尾脂腺分泌物的成分,或许也能作为指示“个体质量”的指标(Caro et al, 2015)。

近10年来,学者们逐渐获得了一些令人振奋的

成果。Whittaker等(2013)在灰蓝灯草鸫的尾脂腺中发现,一些与性别差异相关的气味化合物浓度(下文简称为“雄/雌性特征”)随着个体的繁殖成功率而变化:雄性特征更强的雄鸟和雌性特征更强的雌鸟都能产生更多的后代。此外,雄性特征较强的雄鸟拥有更高的后代存活率(包括婚外配所产生的雏鸟);而雌性特征较强的雄鸟更有可能面临配偶“出轨”的风险,导致集中的父权比例下降。这项研究首次将鸟类的嗅觉线索与个体的适合度联系在一起。随后,气味线索与个体的基因构成也出现了关联性证据。在三趾鸥(*Rissa tridactyla*; Leclaire et al, 2014)和歌带鸫(Slade et al, 2016)中,如果异性个体间的尾脂腺分泌物成分越相似,它们的MHC基因也就越相似;这表明尾脂腺分泌物可能提供了关于亲缘关系或选型交配的线索。行为双选实验表明,歌带鸫更喜欢MHC基因不相似或多样性更高的异性的气味(Grieves et al, 2019b)。蓝鹳也同样能通过嗅觉检测到异性个体的MHC基因相似性(Leclaire et al, 2017b)。求偶场的雄性尖尾娇鹀(*Chiroxiphia lanceolata*)不为后代提供任何亲代抚育,但它们的繁殖成功率和后代存活率都随着其微卫星分子标记的杂合度的增加而增加(Sardell et al, 2014)。此外,雄鸟分泌的挥发性成分特征反映了它们的基因杂合性,表明雌鸟可以利用气味线索来评价雄鸟的遗传质量(Whittaker et al, 2019)。

在配偶选择之外,繁殖背景下的同性竞争似乎还缺乏直接的证据。在上一节提到的性别区分实验中,家朱雀雄鸟似乎无法辨别两性的气味;但后验分析发现,如果实验个体的质量低于雄性气味供体,它们就会选择避开,反之则靠近(Amo et al, 2012a)。此外,7种繁殖状态下的雌鸟都选择了接近雄鸟的气味(Amo et al, 2012b; Mihailova et al, 2014; Grieves et al, 2019a; Van Huynh & Rice, 2019)。这究竟是因为对异性信号的偏好,还是对同性信号的排斥?目前的研究结果还无法具体地阐明这个问题,但鸟类嗅觉作为配偶选择的线索并与个体的遗传质量存在关联的证据已经初见端倪。

根据上文总结的研究,基于气味的性别区分和配偶选择实验大多将雄鸟散发的吸引和/或竞争信号视为性选择的焦点,因而表现出明显的雌性选择导向。这一现象与动物研究史上的性别偏倚

(sex-biased)高度重合——学者曾经聚焦于雄性动物的装饰、鸣声和求偶炫耀，后来才发现同样的信号在雌性中也相当普遍(Amundsen, 2000)。于是，Whittaker 和 Hagelin (2021)指出了化学性二型(chemical dimorphism)中的雌性偏重：在气味这一领域中，雌鸟才是更为“浓郁”的一方。根据目前发表的相关研究，基于雌性的化学交流模式通常体现在3个方面：(1)体积更大的尾脂腺；(2)更多的挥发性或半挥发性化合物(以相对或绝对丰度衡量)；(3)在尾脂腺分泌物中，更高的组分多样性或微生物多样性(Whittaker & Hagelin, 2021)。他们认为，这种模式或许是某些社会功能的基础，比如在两性间对雌鸟的性接受或质量进行宣告(包括对雄鸟的生理启动效应)、性别内部的竞争(包括气味标记和生殖抑制)、亲代行为(比如亲子识别和对卵、雏鸟的化学保护)等(Whittaker & Hagelin, 2021)。因此，研究人员应调整传统的研究范式，侧重从雌性化学信号的角度来探究鸟类的社会行为。

3 展望

对于鸟类的嗅觉，仍有许多亟待研究的问题和方向。目前的研究多集中在少数类群，比如海鸟和便于人工饲养的信鸽和斑胸草雀等。研究人员已在

鸟类的14目33科中得到关于嗅觉通讯的证据(图1)。不同物种的生态和生活史具有巨大差异，可能拥有不同的嗅觉能力、功能和机制。在发现更多类群的嗅觉通讯证据之后，系统发育比较研究将有望揭开影响鸟类嗅觉差异的进化原因(Grieves et al, 2022)。在更大的地理尺度上，嗅觉可能作为一种适应性的机制，在不同环境下与动物的食性、觅食方式、筑巢策略、求偶、亲代抚育方式和活动模式等方面存在关联。

根据气味信号的产生到其所引发的神经刺激，本文提出鸟类嗅觉通讯的研究框架，可归纳为5个层面，分别为环境、生理、微观、神经和生态(图2)。当前的研究多集中于一两个层面，主要为生理和生态层面。尽管尾脂腺是散发气味的重要器官，但目前仍缺乏与特定功能相关的活性成分的鉴定。此外，生理层面的相关工作也较少考虑激素的作用。在生态层面的各项行为实验中，对气味偏好的测试还停留在较为粗浅的识别阶段，未能将关于嗅觉的行为与特定个体或野外种群的适合度联系在一起，以证明嗅觉功能的生态学意义。关于环境、微观和神经层面的研究相对缺乏。体表微生物群落的作用和转移可能是鸟类气味的重要影响因素，但始终缺乏有力的证据；对鸟类尾脂腺或体表的微生物进行测

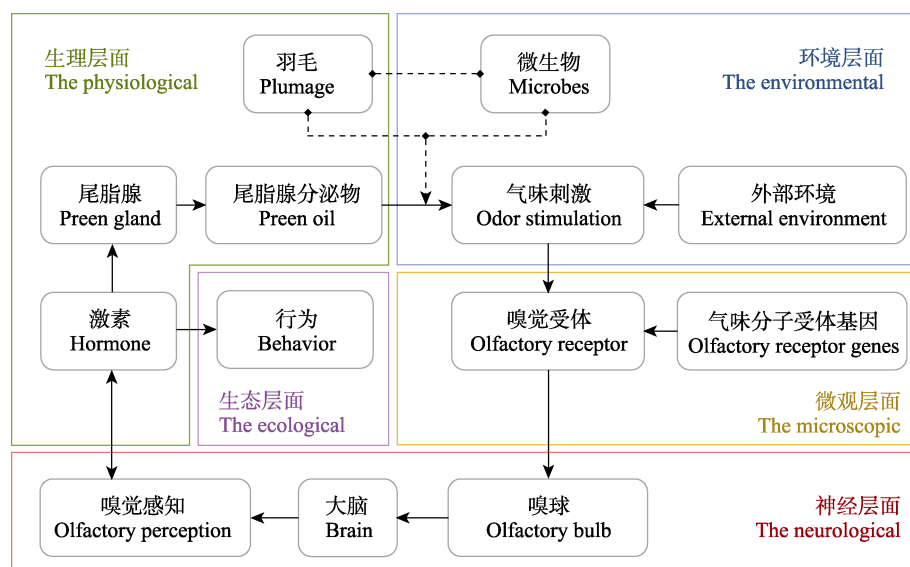


图2 鸟类嗅觉通讯的研究框架。通路中的文字和箭头代表嗅觉相关因子及其传递方向(虚线代表未有确切证据的潜在关联); 5个方框代表本文提出的5个层面划分。


Fig. 2 The research framework of olfactory communication in birds. The black text and arrows represent olfactory-related factors and their transmission directions (dashed lines represent potential associations for which there is no conclusive evidence); the five boxes represent the five levels of division proposed in this review.

序将帮助我们了解这一机制。针对不同类群的嗅觉基因、嗅觉受体和配体的研究依然缺乏; 相应的功能基因的测序、基因表达实验和功能实验或许能找出嗅觉信号的产生以及和特定功能相关的通路。最后, 大脑多个区域的神经活动将转化为激素水平波动, 引发相应的生理和行为变化——而我们对这些神经通路仍知之甚少。

随着研究手段的不断创新, 多层次、全链条的鸟类嗅觉通讯研究是解决一系列问题的关键。通过整合多组学技术、解剖与生理学、行为学和神经生物学等手段, 我们更有可能全方位、精确地了解鸟类嗅觉通讯的机制(图2)。多层面的整合型研究需要以大量的数据和实验作为基础, 具有较高的难度; 对模式物种的研究或许是揭示相关机制的优先选择。在相关技术手段成熟的前提下, 非模式物种将为我们提供更为开阔和全面的视角。

值得注意的是, 整合鸟类多种感官系统的通讯研究也具有非常可观的潜力。比如, 鸟类如何在不同的线索和不同的感官之间进行权衡? 羽色、鸣声和气味, 或者说视觉、听觉和嗅觉, 三者之间是否存在一定形式的交互作用, 比如抑制、增强或者互补? 作为一个功能整体, 鸟类如何协调自己发出的信号以及接收信号的感官, 并将其在交流当中的效果最大化? 这些问题的解决将有助于我们明晰鸟类如何运用不同感官来感知刺激(Caro et al, 2015)。

ORCID

刘阳  <https://orcid.org/0000-0003-4580-5518>

参考文献

- Abankwah V, Deeming DC, Pike TW (2020) Avian olfaction: A review of the recent literature. *Comparative Cognition & Behavior Reviews*, 15, 149–161.
- Amo L, Avilés JM, Parejo D, Peña A, Rodríguez J, Tomás G (2012a) Sex recognition by odour and variation in the uropygial gland secretion in starlings. *Journal of Animal Ecology*, 81, 605–613.
- Amo L, López-Rull I, Pagán I, Macías García C (2012b) Male quality and conspecific scent preferences in the house finch, *Carpodacus mexicanus*. *Animal Behaviour*, 84, 1483–1489.
- Amo L, Tomás G, Parejo D, Avilés JM (2014) Are female starlings able to recognize the scent of their offspring? *PLoS ONE*, 9, e109505.
- Amundsen T (2000) Why are female birds ornamented? *Trends in Ecology & Evolution*, 15, 149–155.
- Audubon JJ (1826) Account of the habits of the Turkey buzzard, *Vultur aura*, particularly with the view of exploding the opinion generally entertained of its extraordinary power of smelling. *Edinburgh New Philosophical Journal*, 2, e184.
- Balthazart J, Schoffeniels E (1979) Pheromones are involved in the control of sexual behaviour in birds. *Die Naturwissenschaften*, 66, 55–56.
- Bang BG (1971) Functional anatomy of the olfactory system in 23 orders of birds. *Acta Anatomica*, 79, 1–76.
- Barrera-Guzmán AO, Aleixo A, Shawkey MD, Weir JT (2018) Hybrid speciation leads to novel male secondary sexual ornamentation of an Amazonian bird. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 115, E218–E225.
- Belliure B, Mínguez E, de León A (2003) Self-odour recognition in European storm-petrel chicks. *Behaviour*, 140, 925–933.
- Bonadonna F, Caro SP, Brooke ML (2009) Olfactory sex recognition investigated in Antarctic prions. *PLoS ONE*, 4, e4148.
- Bonadonna F, Cunningham GB, Jouventin P, Hesters F, Nevitt GA (2003) Evidence for nest-odour recognition in two species of diving petrel. *Journal of Experimental Biology*, 206, 3719–3722.
- Bonadonna F, Mardon J (2013) Besides colours and songs, odour is the new black of avian communication. In: *Chemical Signals in Vertebrates 12* (eds East M, Dehnhard M), pp. 325–339. Springer, New York, NY.
- Bonadonna F, Nevitt GA (2004) Partner-specific odor recognition in an Antarctic seabird. *Science*, 306, 835.
- Bonadonna F, Sanz-Aguilar A (2012) Kin recognition and inbreeding avoidance in wild birds: The first evidence for individual kin-related odour recognition. *Animal Behaviour*, 84, 509–513.
- Breed MD (2014) Kin and nestmate recognition: The influence of W. D. Hamilton on 50 years of research. *Animal Behaviour*, 92, 271–279.
- Campagna S, Mardon J, Celerier A, Bonadonna F (2011) Potential semiochemical molecules from birds: A practical and comprehensive compilation of the last 20 years studies. *Chemical Senses*, 37, 3–25.
- Caro SP, Balthazart J, Bonadonna F (2015) The perfume of reproduction in birds: Chemosignaling in avian social life. *Hormones and Behavior*, 68, 25–42.
- Caspers BA, Gagliardo A, Krause ET (2015) Impact of kin odour on reproduction in zebra finches. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 69, 1827–1833.
- Caspers BA, Hagelin JC, Paul M, Bock S, Willeke S, Krause ET (2017) Zebra finch chicks recognise parental scent, and retain chemosensory knowledge of their genetic mother, even after egg cross-fostering. *Scientific Reports*, 7, 1–8.

- Caspers BA, Hoffman JI, Kohlmeier P, Krüger O, Krause ET (2013) Olfactory imprinting as a mechanism for nest odour recognition in zebra finches. *Animal Behaviour*, 86, 85–90.
- Caspers BA, Krause ET (2011) Odour-based natal nest recognition in the zebra finch (*Taeniopygia guttata*), a colony-breeding songbird. *Biology Letters*, 7, 184–186.
- Caspers BA, Krause ET (2013) Intraspecific olfactory communication in zebra finches (*Taeniopygia guttata*): Potential information apart from visual and acoustic cues. In: *Chemical Signals in Vertebrates 12* (eds East M, Dehnhard M), pp. 341–351. Springer, New York, NY.
- Cava JA, Perlut NG, Travis SE (2016) Why come back home? Investigating the proximate factors that influence natal philopatry in migratory passerines. *Animal Behaviour*, 118, 39–46.
- Célrier A, Bon C, Malapert A, Palmas P, Bonadonna F (2011) Chemical kin label in seabirds. *Biology Letters*, 7, 807–810.
- Chung H, Carroll SB (2015) Wax, sex and the origin of species: Dual roles of insect cuticular hydrocarbons in adaptation and mating. *BioEssays*, 37, 822–830.
- Coffin HR, Watters JV, Mateo JM (2011) Odor-based recognition of familiar and related conspecifics: A first test conducted on captive Humboldt penguins (*Spheniscus humboldti*). *PLoS ONE*, 6, e25002.
- Corfield JR, Price K, Iwaniuk AN, Gutierrez-Ibañez C, Birkhead T, Wylie DR (2015) Diversity in olfactory bulb size in birds reflects allometry, ecology, and phylogeny. *Frontiers in Neuroanatomy*, 9, 102.
- Cruz-Yepez N, González C, Ornelas JF (2020) Vocal recognition suggests premating isolation between lineages of a lekking hummingbird. *Behavioral Ecology*, 31, 1046–1053.
- Driver RJ, Balakrishnan CN (2021) Highly contiguous genomes improve the understanding of avian olfactory receptor repertoires. *Integrative and Comparative Biology*, 61, 1281–1290.
- Fracasso G, Tuliozi B, Hoi H, Griggio M (2018) Can house sparrows recognize familiar or kin-related individuals by scent? *Current Zoology*, 65, 53–59.
- Gagliardo A (2013) Forty years of olfactory navigation in birds. *Journal of Experimental Biology*, 216, 2165–2171.
- Gagliardo A, Ioalè P, Filannino C, Wikelski M (2011) Homing pigeons only navigate in air with intact environmental odours: A test of the olfactory activation hypothesis with GPS data loggers. *PLoS ONE*, 6, e22385.
- Gagliardo A, Pollonara E, Wikelski M (2018) Only natural local odours allow homeward orientation in homing pigeons released at unfamiliar sites. *Journal of Comparative Physiology*, 204, 761–771.
- Golüke S, Bischof HJ, Caspers BA (2021) Nestling odour modulates behavioural response in male, but not in female zebra finches. *Scientific Reports*, 11, 712.
- Golüke S, Bischof HJ, Engelmann J, Caspers BA, Mayer U (2019) Social odour activates the hippocampal formation in zebra finches (*Taeniopygia guttata*). *Behavioural Brain Research*, 364, 41–49.
- Golüke S, Dörrenberg S, Krause ET, Caspers BA (2016) Female zebra finches smell their eggs. *PLoS ONE*, 11, e0155513.
- Grievies LA, Bernards MA, MacDougall-Shackleton EA (2019a) Behavioural responses of songbirds to preen oil odour cues of sex and species. *Animal Behaviour*, 156, 57–65.
- Grievies LA, Gilles M, Cuthill IC, Székely T, MacDougall-Shackleton EA, Caspers BA (2022) Olfactory camouflage and communication in birds. *Biological Reviews*, 97, 1193–1209.
- Grievies LA, Gloor GB, Bernards MA, MacDougall-Shackleton EA (2019b) Songbirds show odour-based discrimination of similarity and diversity at the major histocompatibility complex. *Animal Behaviour*, 158, 131–138.
- Griggio M, Fracasso G, Mahr K, Hoi H (2016) Olfactory assessment of competitors to the nest site: An experiment on a passerine species. *PLoS ONE*, 11, e0167905.
- Hill A (1905) Can birds smell? *Nature*, 71, 318–319.
- Hirao A, Aoyama M, Sugita S (2009) The role of uropygial gland on sexual behavior in domestic chicken *Gallus gallus domesticus*. *Behavioural Processes*, 80, 115–120.
- Jorge PE, Marques PA, Phillips JB (2010) Activational effects of odours on avian navigation. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277, 45–49.
- Kenyon HL, Toews DPL, Irwin DE (2011) Can song discriminate between Macgillivray's and Mourning warblers in a narrow hybrid zone? *The Condor*, 113, 655–663.
- Krause ET, Brummel C, Kohlwey S, Baier MC, Müller C, Bonadonna F, Caspers BA (2014) Differences in olfactory species recognition in the females of two Australian songbird species. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 68, 1819–1827.
- Krause ET, Caspers BA (2012) Are olfactory cues involved in nest recognition in two social species of estrildid finches? *PLoS ONE*, 7, e36615.
- Krause ET, Krüger O, Kohlmeier P, Caspers BA (2012) Olfactory kin recognition in a songbird. *Biology Letters*, 8, 327–329.
- Leclaire S, Bourret V, Bonadonna F (2017a) Blue petrels recognize the odor of their egg. *Journal of Experimental Biology*, 220, 3022–3025.
- Leclaire S, Strandh M, Mardon J, Westerdahl H, Bonadonna F (2017b) Odour-based discrimination of similarity at the major histocompatibility complex in birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284, 20162466.
- Leclaire S, van Dongen WFD, Voccia S, Merklings T, Ducamp C, Hatch SA, Blanchard P, Danchin É, Wagner RH (2014) Preen secretions encode information on MHC similarity in certain sex-dyads in a monogamous seabird. *Scientific*

- Reports, 4, 6920.
- Li ZQ, Courchamp F, Blumstein DT (2016) Pigeons home faster through polluted air. *Scientific Reports*, 6, 18989.
- Mäntylä E, Kipper S, Hilker M (2020) Insectivorous birds can see and smell systemically herbivore-induced pines. *Ecology and Evolution*, 10, 9358–9370.
- Maraci Ö, Engel K, Caspers BA (2018) Olfactory communication via microbiota: What is known in birds? *Genes*, 9, 387.
- Mardon J, Bonadonna F (2009) Atypical homing or self-odour avoidance? Blue petrels (*Halobaena caerulea*) are attracted to their mate's odour but avoid their own. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63, 537–542.
- Mariette MM, Griffith SC (2012) Conspecific attraction and nest site selection in a nomadic species, the zebra finch. *Oikos*, 121, 823–834.
- Mennerat A (2008) Blue tits (*Cyanistes caeruleus*) respond to an experimental change in the aromatic plant odour composition of their nest. *Behavioural Processes*, 79, 189–191.
- Mihailova M, Berg ML, Buchanan KL, Bennett ATD (2014) Odour-based discrimination of subspecies, species and sexes in an avian species complex, the crimson rosella. *Animal Behaviour*, 95, 155–164.
- Miller SE, Legan AW, Flores ZA, Ng HY, Sheehan MJ (2018) Strong, but incomplete, mate choice discrimination between two closely related species of paper wasp. *Biological Journal of the Linnean Society*, 126, 614–622.
- Mora CV, Davison M, Martin WJ, Walker MM (2004) Magnetoreception and its trigeminal mediation in the homing pigeon. *Nature*, 432, 508–511.
- Moreno-Rueda G (2017) Preen oil and bird fitness: A critical review of the evidence. *Biological Reviews*, 92, 2131–2143.
- Nevitt GA, Prada PA (2015) The Chemistry of Avian Odors: An Introduction to Best Practices. In: *Handbook of Olfaction and Gustation* (ed. Doty RL), pp. 565–578. Wiley Blackwell, New Jersey.
- Nie YG, Swaisgood RR, Zhang ZJ, Hu YB, Ma YS, Wei FW (2012) Giant panda scent-marking strategies in the wild: Role of season, sex and marking surface. *Animal Behaviour*, 84, 39–44.
- Overath P, Sturm T, Rammensee HG (2014) Of volatiles and peptides: In search for MHC-dependent olfactory signals in social communication. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 71, 2429–2442.
- Papi F, Fiore L, Fiaschi V, Benvenuti S (1972) Olfaction and homing in pigeons. *Italian Journal of Zoology*, 6, 85–95.
- Patel RM, Pinto JM (2014) Olfaction: Anatomy, physiology, and disease. *Clinical Anatomy*, 27, 54–60.
- Price-Waldman RM, Shultz AJ, Burns KJ (2020) Speciation rates are correlated with changes in plumage color complexity in the largest family of songbirds. *Evolution*, 74, 1155–1169.
- Rekdal SL, Anmarkrud JA, Lifjeld JT, Johnsen A (2019) Extra-pair mating in a passerine bird with highly duplicated major histocompatibility complex class II: Preference for the golden mean. *Molecular Ecology*, 28, 5133–5144.
- Rosenthal GG, Rosenthal G (2017) *Mate Choice: The Evolution of Sexual Decision Making from Microbes to Humans*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Rossi M, Marfull R, Golüke S, Komdeur J, Korsten P, Caspers BA (2017) Begging blue tit nestlings discriminate between the odour of familiar and unfamiliar conspecifics. *Functional Ecology*, 31, 1761–1769.
- Sardell RJ, Kempnaers B, DuVal EH (2014) Female mating preferences and offspring survival: Testing hypotheses on the genetic basis of mate choice in a wild lekking bird. *Molecular Ecology*, 23, 933–946.
- Schausberger P (2007) Kin recognition by juvenile predatory mites: Prior association or phenotype matching? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62, 119–125.
- Shaw CL, Rutter JE, Austin AL, Garvin MC, Whelan RJ (2011) Volatile and semivolatile compounds in gray catbird uropygial secretions vary with age and between breeding and wintering grounds. *Journal of Chemical Ecology*, 37, 329–339.
- Slade JWG, Watson MJ, Kelly TR, Gloor GB, Bernards MA, MacDougall-Shackleton EA (2016) Chemical composition of preen wax reflects major histocompatibility complex similarity in songbirds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283, 20161966.
- Stager KE (1967) Avian olfaction. *American Zoologist*, 7, 415–420.
- Steiger SS, Fidler AE, Valcu M, Kempnaers B (2008) Avian olfactory receptor gene repertoires: Evidence for a well-developed sense of smell in birds? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275, 2309–2317.
- Tuttle EM, Sebastian PJ, Posto AL, Soini HA, Novotny MV, Gonser RA (2014) Variation in preen oil composition pertaining to season, sex, and genotype in the polymorphic white-throated sparrow. *Journal of Chemical Ecology*, 40, 1025–1038.
- Van Huynh A, Rice AM (2019) Conspecific olfactory preferences and interspecific divergence in odor cues in a chickadee hybrid zone. *Ecology and Evolution*, 9, 9671–9683.
- Wallraff HG (1970) Further aviary experiments with homing pigeons: Probable influence of dynamic factors of the atmosphere on their orientation. *Journal of Comparative Physiology*, 68, 182–201.
- Walter WG (1942) *Some Experiments on the Sense of Smell in Birds: Studied by the Method of Conditioned Reflexes*. PhD dissertation, University of Amsterdam, Amsterdam.
- Whittaker DJ, Gerlach NM, Soini HA, Novotny MV, Ketterson ED (2013) Bird odour predicts reproductive success. *Animal Behaviour*, 86, 697–703.

- Whittaker DJ, Hagelin JC (2021) Female-based patterns and social function in avian chemical communication. *Journal of Chemical Ecology*, 47, 43–62.
- Whittaker DJ, Kuzel M, Burrell MJ, Soini HA, Novotny MV, DuVal EH (2019) Chemical profiles reflect heterozygosity and seasonality in a tropical lekking passerine bird. *Animal Behaviour*, 151, 67–75.
- Whittaker DJ, Reichard DG, Dapper AL, Ketterson ED (2009) Behavioral responses of nesting female dark-eyed juncos *Junco hyemalis* to hetero- and conspecific passerine preen oils. *Journal of Avian Biology*, 40, 579–583.
- Whittaker DJ, Richmond KM, Miller AK, Kiley R, Bergeon BC, Atwell JW, Ketterson ED (2011) Intraspecific preen oil odor preferences in dark-eyed juncos (*Junco hyemalis*). *Behavioral Ecology*, 22, 1256–1263.
- Winternitz J, Abbate JL, Huchard E, Havlíček J, Garamszegi LZ (2017) Patterns of MHC-dependent mate selection in humans and nonhuman primates: A meta-analysis. *Molecular Ecology*, 26, 668–688.
- Yu C, You ZQ, Wan Y, Li ZQ (2021) Effects of air pollution on individual performance in homing pigeon. *Chinese Journal of Zoology*, 56, 8–15. (in Chinese with English abstract) [于丛, 游章强, 万月, 李忠秋 (2021) 空气污染对信鸽比赛个体归巢速度的影响. *动物学杂志*, 56, 8–15.]
- Zhang JX, Sun LX, Zuo MX (2009) Uropygial gland volatiles may code for olfactory information about sex, individual, and species in Bengalese finches *Lonchura striata*. *Current Zoology*, 55, 357–365.
- Zhang JX, Wei W, Zhang JH, Yang WH (2010) Uropygial gland-secreted alkanols contribute to olfactory sex signals in budgerigars. *Chemical Senses*, 35, 375–382.
- Zhang YH, Du YF, Zhang JX (2013) Uropygial gland volatiles facilitate species recognition between two sympatric sibling bird species. *Behavioral Ecology*, 24, 1271–1278.
- (责任编辑: 丁平 责任编辑: 闫文杰)