

鱼类信息素研究概况

杨纬和 张健旭

(中国科学院动物研究所 农业虫害鼠害综合治理研究国家重点实验室 北京 100101;
中国科学院研究生院 北京 100049)

摘要:信息素在鱼类的生活史中起重要的作用。根据其功能差异,可以将信息素分为报警、社会组织 and 繁殖三大类。焦虑信息素和报警信息素在鱼类中具有提醒同种个体逃离捕食的功能,其中骨鳔鱼类的报警信息素可能是一些嘌呤或蝶呤类的物质;胆汁酸可能在鱼类的个体识别、亲缘选择以及洄游等方面起主要的作用;性信息素则具有同步繁殖活动的重要功能,在硬骨鱼类中,现已发现的性信息素几乎都被释放到体外的性激素及其代谢产物,而雄性海七鳃鳗 (*Petromyzon marinus*)使用胆汁酸吸引异性。

关键词: 鱼类;信息素;报警;识别;洄游;繁殖

中图分类号: Q958.12 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2010) 01-169-08

Brief Review of Research on Fish Pheromones

YANG Wei-He ZHANG Jian-Xu

(*State Key Laboratory of Integrated Management of Pest Insects and Rodents in Agriculture,
Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101;
Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China*)

Abstract Pheromones play important roles in the life history of fishes. Their functions can be classified as alarm, social organization and reproduction. Disturbance pheromone and alarm pheromone reliably allow conspecifics to assess predation risk and escape from predators. The putative ostariophysan alarm pheromones are purine- or pterin-like substances. Bile acids may function as the primary pheromone components of individual recognition, kin selection and migration in fishes. Most teleost fishes employ discharged sex hormones and their metabolites as pheromone to synchronize reproduction between fish while male sea lampreys (*Petromyzon marinus*) use bile acids to attract females.

Key words: Fish; Pheromone; Alarm; Recognition; Migration; Reproduction

信息素 (pheromone)是由生物个体释放到其周围环境中的生物活性物质,被同种个体感受后,促使后者产生一系列特定的生理或行为反应^[1]。信息素在动物的行为、生长、繁殖等过程中起非常重要的作用,如传递报警信息,介导个体识别,促进同步生殖等。国内外学者对信息素的研究多集中在昆虫和哺乳动物,对鱼类信息素的研究相对较少。然而,因为化学通讯在水生动物通讯中的重要性,近 70 年来,对鱼类信息素的研究还是取得了一定进展。本文

根据信息素的功能将其分类,对它们在行为学、生理学以及化学领域的研究进展作了综述。

1 报 警

报警信号在动物界中是普遍存在的,在遭

基金项目 国家自然科学基金项目 (No. 30670268);

第一作者介绍 杨纬和,男,硕士研究生;研究方向:鱼类行为与化学通讯;E-mail: yangwh1900@gmail.com.

收稿日期:2009-08-20,修回日期:2009-10-22

遇捕食者时,发送报警信号有利于同种个体免受捕食,从而提高种群或家族的适合度。根据鱼类报警信号物质的释放条件不同,可以将其分为焦虑信息素 (disturbance pheromone) 和报警信息素 (alarm pheromone) 两种,两种信息素在功能上是相互促进的^[2]。

1.1 焦虑信息素 一些鱼类在发现天敌但尚未遭伤害,动物个体处于焦虑状态时,释放出的具有报警作用的信号物质被称为焦虑信息素,焦虑信息素可以提醒同种个体加强警戒,降低被捕食的风险^[3]。截止目前,已经在细镖鲈 (*Etheostoma exile*)、九间始丽鱼 (*Archocentrus nigrofasciatus*) 和虹鲟 (*Oncorhynchus mykiss*) 等 5 种鱼类中发现了焦虑信息素,但是其化学本质还未报道^[3-4]。

1.2 报警信息素 鱼类在遭受捕食后,受损的表皮会释放出大量的报警信息素,警告其他个体作出反捕食反应,这类反应往往受到报警物质浓度、环境、性别、年龄以及自身发育状况等诸多因素的影响。例如,在不同的报警物质浓度下,单个的胖头鲮 (*Pimephales promelas*) 会表现出猛冲、慢游、僵直、探索以及无反应等不同的行为反应,而当其附近有鱼群时,它们则会进入到鱼群中去^[5]。暴露于同种个体的报警物质时,包括真鲮 (*Phoxinus phoxinus*) 在内的许多集群性鱼类会快速游进隐蔽处,长须鲃属 (*Esomus*) 的一些种类会聚集成群并快速游动,频繁地跃出水面,而蓝镖鲈 (*Etheostoma caeruleum*) 则会明显降低活动性,这些差异是与不同种类的生境及生活史密切相关的^[6-7]。报警信息素还可以刺激黑鲫 (*Carassius carassius*) 的鱼体增厚,致使其天敌白斑狗鱼 (*Esox lucius*) 的捕食时间加长,而主动避开这种鱼体加厚的个体^[8]。

鱼类的报警信息素也可以作用于其他种类的个体,物种间的报警作用及强度往往与其亲缘关系、生境联系密切相关。如,溪刺鱼 (*Culaea inconstans*, 棘鳍总目) 与胖头鲮 (骨鲮总目) 是两种自然生境相互重叠的鱼类,遭遇相同的捕食者,当暴露于对方的皮肤提取物时,

它们都会表现出明显的回避反应,虽然两者属于不同的总目,且具有完全不同的报警信息素系统^[9]。

报警信息素还可以对捕食者进行标记。当白斑狗鱼捕食过胖头鲮之后,它的粪便、尿液、皮肤黏液或其他排泄物、分泌物中都可能带有胖头鲮的报警物质,导致其他胖头鲮主动回避这类白斑狗鱼^[10]。Chivers 等还发现,胖头鲮的报警物质会吸引来其他的白斑狗鱼,干扰第一只白斑狗鱼的捕食,胖头鲮可以趁机逃走^[11]。

1.3 鱼类报警信息素的化学本质

1.3.1 骨鲮鱼类的报警信息素 现已发现具有报警信息素的鱼类大多属于骨鲮总目,在骨鲮总目的 5 个目中,仅裸背电鳗目中没有发现报警信息素^[12]。骨鲮鱼类的报警物质存在于特化的表皮细胞——报警物质细胞 (alarm substance cells, ASCs) 中,报警物质的原始功能可能是抵御病菌、寄生虫以及紫外辐射等伤害,在细胞遭受机械损伤而被释放到水中后,被其他个体的嗅觉系统感受,进化出了报警功能^[13]。

对骨鲮鱼类皮肤提取物的比较研究表明,它们的报警信息素是一类复杂的混合物,其中起主要作用的是一些嘌呤或蝶呤类物质。嘌呤比例假说 (purine-ratio hypothesis) 认为,骨鲮鱼类报警信息素的物种特异性,主要是由嘌呤在报警物质中所占的比例决定的^[14]。行为实验发现,包括异黄蝶呤 (isoxanthopterin) 在内的数种蝶呤衍生物能够促使大鲃 (*Danio malabaricus*) 产生恐惧反应^[15]; 次黄嘌呤-3N 氧化物 (hypoxanthine-3N-oxide) 和吡啶-N 氧化物 (pyridine-N-oxide) 能够刺激胖头鲮等 3 种骨鲮鱼类产生反捕食行为,这种活性作用是依赖氮氧官能团的,其中次黄嘌呤-3N 氧化物促使胖头鲮产生恐惧反应的最小浓度低至 4×10^{-10} mol/L^[16-17]。

1.3.2 其他硬骨鱼类的报警信息素 除骨鲮鱼类外,Chivers 等还在棘鳍总目和原棘鳍总目的一些鱼类中发现了报警信息素,但是对它们

的研究仅停留在初级阶段,还有大量工作需做。棘鳍总目鱼类表皮中的信息素源细胞在进化上与 ASCs 并不同源,两者产生的报警物质的化学本质可能也不相同^[12]。例如,骨鳉鱼类的报警信息素——次黄嘌呤-3N 氧化物,对两种具有报警物质的非骨鳉鱼类九间始丽鱼和虹鳟都不起作用^[16]。

2 社会组织

信息素在动物的个体识别、亲缘选择、集群等方面也起重要的作用,在鱼类中还可以引导洄游。有关鱼类社会组织信息素的行为研究很多,而且多集中在海七鳃鳗和鲑形目鲑科的鱼类,但其中只有海七鳃鳗的洄游信息素的化学本质研究得较透彻。

2.1 个体识别与亲缘选择 Todd 等通过气味选择和去除嗅觉的实验,发现黄真鲷 (*Ictalurus natali*) 能够通过化学信号区分种内个体。同类相食的闪光鸭嘴鲂 (*Pseudoplatystoma conuscanis*) 能够通过气味判断同种个体的大小,从而决定接近还是避开附近的同种个体^[18]。尼罗口孵非鲫 (*Oreochromis niloticus*) 幼体能够通过化学通讯区分种群内个体,建立等级关系,减少个体间的攻击行为^[19]。生活在珊瑚礁上的两种天竺鲷 (*Cheilodipterus quinquelineatus* 和 *Apogon compressus*), 通过留在珊瑚礁上的同种个体的气味辨别自己的家域^[20]。

对鱼类个体气味识别的研究主要集中在鲑科鱼类。实验发现,通过先天的遗传或者后天的学习,鲑科鱼类可以利用化学信号辨别不同的物种、种群、家族或个体,甚至 MHC 基因型^[21]。除了遗传因素,鲑科鱼类的气味识别还受食物、气味浓度、熟悉程度等诸多环境因素的影响,例如,溪红点鲑 (*Salvelinus fontinalis*) 幼体优先选择气味物质浓度高的水体,只有在气味浓度相等时,才会选择亲缘关系近的个体,气味浓度可能代表了鱼群的大小^[22]。

2.2 洄游 对鱼类洄游的研究也是集中在鲑科鱼类。关于鲑科鱼类使用气味物质寻找产卵场的机制,主要有两种假说,一种是由 Hasler

等提出的印痕假说 (imprinting hypothesis)^[23], 另一种是由 Nordeng 提出的信息素假说 (pheromone hypothesis)^[24]。信息素假说认为,处在上游产卵场或正在降河洄游的幼体所释放的特异性信息素,引导了鲑科鱼类成体的生殖洄游。对鲑科、南乳鱼科 (鲑形目) 鱼类以及海七鳃鳗的洄游机制的研究,在一定程度上支持了 Nordeng 的信息素假说,但关于信息素在鲑科鱼类的洄游中所起的确切作用,仍然存在争议。

溯河产卵的鱼类中,包括银大麻哈鱼 (*Oncorhynchus kisutch*)、北极红点鲑 (*S. alpinus*) 在内的多种鲑科鱼类的成体,都能够识别并选择由同种群甚至同家族幼体释放的气味^[25]。降河产卵的鱼类中,带纹南乳鱼 (*Galaxias fasciatus*) 等数种南乳鱼的幼体,在洄游阶段都能够被同种成体释放的气味所吸引^[26]。以上发现说明信息素在鱼类迁移和生境选择中起重要的作用,但并不能确定信息素是否起主导作用。

海七鳃鳗是一种溯河产卵、无颌的远古鱼类,它们的幼体在淡水河流中营自由生活,经变态进入寄生阶段后,在海洋或大湖中营外寄生生活,性成熟后,回到淡水河流中产卵。与多数洄游鱼类不同,海七鳃鳗没有固定的产卵场,而是借助幼体释放的洄游信息素作为线索,寻找合适的产卵河流,这有力地支持了 Nordeng 的信息素假说^[27]。

2.3 鱼类社会组织信息素的化学本质

2.3.1 硬骨鱼类的社会组织信息素 胆汁酸类物质在许多硬骨鱼类中起信息素的作用。胆汁酸能引起北极红点鲑和茴鱼 (*Thymallus thymallus*) 等多种鲑科鱼类嗅觉系统的特异性反应^[28]。水体选择实验发现,相较于同种幼体的其他组织提取物,北极红点鲑成体和安大略鲑 (*Salmo salar*) 幼体对同种幼体的胆汁及肠道内容物表现出了显著的偏好^[29],而后者还对同种幼体的尿液具有明显偏爱^[30]。在湖红点鲑 (*Salvelinus namaycush*) 的粪便及其生活的水体中发现的胆汁酸浓度,多数达到了其嗅觉感受

的阈值 (10^{-9} mol/L)^[31]。而 Baker 等研究发现,胆汁酸对带纹南乳鱼的洄游可能不起作用^[32]。

除了胆汁酸类物质,硬骨鱼类中还发现了其他一些用于个体识别的物质。集群生活的线纹鳗鲡 (*Plotosus lineatus*),通过黏液中具有群体特异性的卵磷脂,识别自己的群体^[33]。雄性莫桑比克口孵非鲫 (*Oreochromis mossambicus*) 尿液中的一种类似氨基甾醇的物质 (分子式: $C_{29}H_{40}N_2O_{10}S$),能够传递个体的等级信息,维持群体的稳定^[34]。杨纬和等发现,鱼类皮肤中的小分子物质 (如脂肪酸、醛酮、甾、醇、酯等) 含量的差异能够反映不同鱼类的分类关系,以及同种鱼类中的个体差异,当这些小分子物质随黏液释放到体外后,可能在鱼类的物种识别或个体识别中起信息素的功能^[35]。

2.3.2 海七鳃鳗的洄游信息素 海七鳃鳗幼体的胆汁酸由肝分泌后,大部分经胆囊进入肠道,最终经粪便排出体外,其中 3 种硫酸化的甾类具有引导成体洄游的功能,它们分别是七鳃鳗胺重硫酸盐 (petromyzonamine disulfate, PADS)、七鳃鳗甾醇重硫酸盐 (petromyzosterol disulfate, PSDS) 和七鳃鳗醇硫酸盐 (petromyzonol sulfate, PS)^[36]。交叉适应和嗅电实验以及行为实验发现,这 3 种甾类在洄游成体的嗅觉上皮中均具有独立的感受位点,它们激发嗅电反应的阈值全都小于等于 10^{-12} mol/L,而行为吸引最高仅需 10^{-11} mol/L,其中 PADS 引发行行为吸引的阈值更是低至 10^{-13} mol/L^[36-37]。在自然水体中,PADS 和 PSDS 的浓度均远远超过海七鳃鳗的行为反应阈值,PS 的浓度接近行为反应阈值,有力证明了这 3 种胆汁酸在海七鳃鳗洄游中所起的作用^[36]。

3 繁殖

性信息素在鱼类的繁殖中起着吸引异性,诱导性腺发育,激发繁殖行为,实现生殖同步的重要作用。在硬骨鱼类中,性信息素几乎都是自身的性激素及其代谢产物 (荷尔蒙类信息素, hormonal pheromone)。

3.1 鱼类性信息素的功能 处于繁殖期的雌鲫 (*Carassius auratus*) 可以释放信息素吸引雄性^[38];临近繁殖的雌性相继释放到水中的一系列信息素可以有效提高同性个体的排卵率,引发异性对雌性持久的追逐和触碰,促进雄性血液中黄体生成素 (luteinizing hormone, LH) 浓度的提高,进而提高精液的产量和精子的活力,最终实现生殖同步^[38-39];成熟的雄鲫释放到水中的信息素则会引发雄性个体间强烈的攻击行为,还可能会降低雄性的精液产量^[40]。

雌性三刺鱼 (*Gasterosteus aculeatus*)^[41] 和雄性虹鳟 (*Poecilia reticulata*)^[42],能够通过气味判断并选择适合度高 (如:有无巢穴、营养状况或体型大小等) 的异性作为配偶,以期获得更高的繁殖成功率。雄性斑马鱼 (*Danio rerio*) 的信息素可以促进雌性卵巢的发育,增强卵的质量和活性,并刺激雌性交配,而雌性斑马鱼的信息素会抑制同性卵巢的发育^[43]。雄性蓝鳃太阳鱼 (*Lepomis macrochirus*)^[44] 和雌性食蚊鱼 (*Gambusia affinis*)^[45] 的成体通过向水中释放化学物质抑制同性幼体的性成熟,增加自己的繁殖机会。雄性海七鳃鳗个体洄游到达产卵场后,能够向水中释放信息素,吸引下游的成熟雌性游向自己所在的产卵场^[46]。

3.2 鱼类性信息素的化学本质

3.2.1 鲫的性信息素 繁殖期的雌鲫在适宜环境的刺激下,卵巢先后生成多种类固醇类物质,通过尿液或者鳃释放到水中,其中雄烯二酮 (androstenedione, AD)、17, 20 双羟孕酮 (17, 20 -dihydroxypregnosterone, 17, 20 -P) 及其硫酸盐 17, 20 P-S (17, 20 -dihydroxypregnosterone sulfate) 在其嗅觉系统中具有高度的感觉特异性和灵敏度^[38,47]。AD 能够引起雄性个体间攻击行为增加,高浓度的 AD 还可能抑制 LH 和精液的生成,雄性个体正是通过释放大量 AD 实现同性竞争^[39-40]。17, 20 -P 刺激雄性个体对雌性进行持久但低水平的追逐与轻触,促进雄性血液中 LH 浓度的提高,进而提高精液的产量和精子的活力,增强雄性个体的生殖力^[39,48]。17, 20 P-S 则可以进

一步提升雄性的 LH 水平和精液产量,促使其在短时间内激烈地追逐、触碰雌性^[39,47]。另外,17,20-P 还可以促进雌性同步排卵,暴露于 17,20-P 可以有效提高雌性个体的排卵率^[38]。

进入排卵状态后,雌性类固醇类物质的合成量急剧下降,卵巢开始合成大量的前列腺素 F₂ (prostaglandin F₂, PGF₂),诱导自身进入产卵状态^[49]。释放到水中的 PGF₂ 及其衍生物 15 酮前列腺素 F₂ (15-keto-prostaglandin F₂, 15kPGF₂),在鲫的嗅觉系统中同样具有高度的感受特异性和灵敏度^[49],它们被雄性个体感受后,可以进一步提升雄性个体 LH 水平和精液产量,诱导雄鱼产生更为强烈的求爱与追逐行为,直至排精,实现生殖同步^[50-51]。

3.2.2 其他硬骨鱼类的性信息素 因为硬骨鱼类内分泌系统的高度相似性,以及荷尔蒙类信息素在硬骨鱼类中的普遍性,所以在满足物种特异性的基础上,硬骨鱼类的性信息素也存在很多的相似之处,17,20-P 和 PGF₂ (或与其相关的一些类固醇、前列腺素类物质)在绝大多数鱼类的繁殖中起信息素的作用。例如,雄性黑鲫的嗅觉系统对 17,20-P 和 PGF₂ 具有与鲫相当的感受灵敏度,暴露在适当浓度的 17,20-P 下,能够显著提高黑鲫的精液产量^[52]。适量浓度的 17,20-P、17 羟基孕酮 (17-hydroxyprogesterone, 17-P) 和前列腺素 E₂ (prostaglandin E₂, PGE₂) 均能够吸引性成熟的中华乌塘鳢 (*Bostriachus sinensis*) 个体,其中以 PGE₂ 激发的嗅电反应最强,诱导雌性产卵的效果最好^[53]。白亚口鱼 (*Catostomus commersoni*) 和真亚口鱼 (*C. catostomus*) 的嗅觉系统对 F 型前列腺素都特别敏感,但是对类固醇类物质没有反应^[54];而黑口新鰕虎鱼 (*Neogobius melanostomus*) 的嗅觉系统能够感知 18 碳、19 碳和 21 碳的类固醇,对前列腺素类物质却没有反应^[55]。

最近研究发现,繁殖期的雌性马苏大麻哈鱼 (*Oncorhynchus masou*) 尿中含有大量的 L 犬尿氨酸 (L-kynurenine), 10^{-12} mol/L 的 L 犬尿

氨酸即可有效地吸引成熟雄性,这是在硬骨鱼类中发现的第一种非荷尔蒙类的性信息素^[56]。雄性孔雀拟凤鳉 (*Salaria pavo*) 臀鳍上的一对外泌腺可以释放信息素吸引繁殖状态的异性,其中的主要活性成分是一些分子量小于 500 的亲水性物质^[57]。

3.2.3 海七鳃鳗的性信息素 分类上不属于硬骨鱼类的海七鳃鳗,其性信息素是一些胆汁酸类物质。处于精子生成期的雄性个体,能够通过肝生成大量的 3 酮七鳃鳗醇硫酸盐 (3-keto-petromyzonol sulfate, 3kPZS),并通过鳃释放到水中吸引异性^[46],排卵期的雌性个体对 3kPZS 具有很高的嗅觉灵敏度 (阈值 10^{-14} mol/L),当 3kPZS 的浓度高于雄性个体的洗脱液时,雌性更加偏好单纯的 3kPZS 溶液^[58]。

4 结 语

对鱼类信息素的研究有助于深入理解其识别、集群、繁殖、洄游等生态和行为特征;也可以带动其他相关学科的发展,如鱼类分类学;还可以将鱼类信息素应用到实际的生产中,如入侵鱼类的控制,经济鱼类的人工繁殖等。国内对鱼类信息素的研究非常薄弱,建议更多化学研究者和生物研究者通力合作,把较多的研究投入到信息素的成分鉴定以及化学感受机制上,将信息素和其他信息化学物质结合,研究化学通讯在水生环境中的生态功能,并努力将生物的化学通讯应用到实际的生产中。

参 考 文 献

- [1] Karlson P, Luscher M. Pheromones: a new term for a class of biologically active substances Nature, 1959, 183 (4653): 55 - 56
- [2] Ferrari M C O, Vavrek M A, Elvidge C K, et al Sensory complementation and the acquisition of predator recognition by salmonid fishes Behavioral Ecology and Sociobiology, 2008, 63 (1): 113 - 121.
- [3] Vavrek M A, Elvidge C K, DeCaire R, et al Disturbance cues in freshwater prey fishes: do juvenile convict cichlids and rainbow trout respond to ammonium as an 'early warning' signal? Chemoecology, 2008, 18 (4): 255 - 261.
- [4] 伍汉霖, 邵广昭, 赖春福. 拉汉世界鱼类名典. 台北: 水

- 产出版社, 1999.
- [5] Wisenden B D, Pollock M S, Tremaine R J, et al Synergistic interactions between chemical alarm cues and the presence of conspecific and heterospecific fish shoals Behavioral Ecology and Sociobiology, 2003, 54 (5) : 485 - 490.
- [6] Pfeiffer W. Pheromones in fish and amphibia Birch M C. Pheromones Amsterdam: North-Holland Pub Co , 1974, 269 - 296.
- [7] Commens A M, Mathis A. Alarm pheromones of rainbow darters: responses to skin extracts of conspecifics and congeners Journal of Fish Biology, 1999, 55 (6) : 1359 - 1362.
- [8] Stabell O B, Lwin M S Predator-induced phenotypic changes in crucian carp are caused by chemical signals from conspecifics Environmental Biology of Fishes, 1997, 49 (1) : 145 - 149.
- [9] Friesen R G, Chivers D P. Underwater video reveals strong avoidance of chemical alarm cues by prey fishes Ethology, 2006, 112 (4) : 339 - 345.
- [10] Brown G E, Chivers D P, Smith R J F. Localized defecation by pike: a response to labelling by cyprinid alarm pheromone? Behavioral Ecology and Sociobiology, 1995, 36 (2) : 105 - 110.
- [11] Chivers D P, Brown G E, Smith R J F. The evolution of chemical alarm signals: attracting predators benefits alarm signal senders The American Naturalist, 1996, 148 (4) : 649 - 659.
- [12] Smith R J F. Alarm signals in fishes Reviews in Fish Biology and Fisheries, 1992, 2 (1) : 33 - 63.
- [13] Chivers D P, Wisenden B D, Hindman C J, et al Epidermal 'alarm substance' cells of fishes maintained by non-alarm functions: possible defence against pathogens, parasites and UVB radiation Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 2007, 274 (1625) : 2611 - 2619.
- [14] Kelly J M, Adrian J C, Brown G E. Can the ratio of aromatic skeletons explain cross-species responses within evolutionarily conserved Ostariophysan alarm cues? testing the purine-ratio hypothesis Chemoecology, 2006, 16 (2) : 93 - 96.
- [15] Pfeiffer W. Heterocyclic compounds as releasers of the fright reaction in the giant danio *Danio malabaricus* (Jerdon) (Cyprinidae, Ostariophysi, Pisces). Journal of Chemical Ecology, 1978, 4 (6) : 665 - 673.
- [16] Brown G E, Adrian J C, Naderi N T, et al Nitrogen oxides elicit antipredator responses in juvenile channel catfish, but not in convict cichlids or rainbow trout conservation of the Ostariophysan alarm pheromone Journal of Chemical Ecology, 2003, 29 (8) : 1781 - 1796.
- [17] Brown G E, Adrian J C, Shih M L. Behavioural responses of fathead minnows to hypoxanthine-3-N-oxide at varying concentrations Journal of Fish Biology, 2001, 58 (5) : 1465 - 1470.
- [18] Giaquinto P C, Volpato G L. Chemical cues related to conspecific size in pintado catfish, *Pseudoplatystoma conscans* Acta Ethologica, 2005, 8 (2) : 65 - 69.
- [19] Giaquinto P C, Volpato G L. Chemical communication, aggression, and conspecific recognition in the fish Nile tilapia Physiology & Behavior, 1997, 62 (6) : 1333 - 1338.
- [20] Døving K B, Stabell O B, Ostlund-Nilsson S, et al Site fidelity and homing in tropical coral reef cardinalfish: are they using olfactory cues? Chemical Senses, 2006, 31 (3) : 265 - 272.
- [21] Olsén K H, Grahn M, Lohm J. Influence of MHC on sibling discrimination in Arctic char, *Salvelinus alpinus* (L.). Journal of Chemical Ecology, 2002, 28 (4) : 783 - 795.
- [22] Hiscock M J, Brown J A. Kin discrimination in juvenile brook trout (*Salvelinus fontinalis*) and the effect of odor concentration on kin preferences Canadian Journal of Zoology, 2000, 78: 278 - 282.
- [23] Hasler A D, Wisby W J. Discrimination of stream odors by fishes and its relation to parent stream behavior The American Naturalist, 1951, 85 (823) : 223 - 238.
- [24] Nordeng H. Is the local orientation of anadromous fishes determined by pheromones? Nature, 1971, 233 (5319) : 411 - 413.
- [25] Quinn T P, Brannon E L, Whitman R P. Pheromones and the water source preferences of adult coho salmon *Oncorhynchus kisutch* Walbaum. Journal of Fish Biology, 1983, 22 (6) : 677 - 684.
- [26] Baker C F, Montgomery J C. Species-specific attraction of migratory banded kokopu juveniles to adult pheromones Journal of Fish Biology, 2001, 58 (5) : 1221 - 1229.
- [27] Bjerselius R, Li W, Teeter J H, et al Direct behavioral evidence that unique bile acids released by larval sea lamprey (*Petromyzon marinus*) function as a migratory pheromone Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 2000, 57: 557 - 569.
- [28] Døving K B, Selset R, Thommesen G. Olfactory sensitivity to bile acids in salmonid fishes Acta Physiologica Scandinavica, 1980, 108 (2) : 123 - 131.
- [29] Stabell O B. Intraspecific pheromone discrimination and substrate marking by Atlantic salmon parr Journal of

- Chemical Ecology, 1987, 13 (7): 1625 - 1643.
- [30] Moore A, Ives M J, Kell L T. The role of urine in sibling recognition in Atlantic salmon *Salmo salar* (L.) parr. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 1994, 255 (1343): 173 - 180.
- [31] Zhang C, Brown S, Hara T. Biochemical and physiological evidence that bile acids produced and released by lake char (*Salvelinus namaycush*) function as chemical signals. Journal of Comparative Physiology B: Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology, 2001, 171 (2): 161 - 171.
- [32] Baker C F, Carton A G, Fine J M, et al. Can bile acids function as a migratory pheromone in banded kokoiu, *Galaxias fasciatus* (Gray)? Ecology of Freshwater Fish, 2006, 15 (3): 275 - 283.
- [33] Matsumura K, Matsunaga S, Fusetani N. Phosphatidylcholine profile-mediated group recognition in catfish. Journal of Experimental Biology, 2007, 210 (11): 1992 - 1999.
- [34] Barata E N, Hubbard P C, Almeida O G, et al. Male urine signals social rank in the Mozambique tilapia (*Oreochromis mossambicus*). BMC Biology, 2007, 5 (1): 54.
- [35] 杨纬和. 鱼类体表潜在的小分子信息素研究. 北京: 中国科学院动物研究所硕士学位论文, 2009.
- [36] Sorensen P W, Fine J M, Dvornikovs V, et al. Mixture of new sulfated steroids functions as a migratory pheromone in the sea lamprey. Nature Chemical Biology, 2005, 1 (6): 324 - 328.
- [37] Fine J M, Sorensen P W. Isolation and biological activity of the multi-component sea lamprey migratory pheromone. Journal of Chemical Ecology, 2008, 34 (10): 1259 - 1267.
- [38] Kobayashi M, Sorensen P, Stacey N. Hormonal and pheromonal control of spawning behavior in the goldfish. Fish Physiology and Biochemistry, 2002, 26 (1): 71 - 84.
- [39] Poling K R, Fraser E J, Sorensen P W. The three steroidal components of the goldfish preovulatory pheromone signal evoke different behaviors in males. Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology, 2001, 129 (2/3): 645 - 651.
- [40] Sorensen P W, Pinillos M, Scott A P. Sexually mature male goldfish release large quantities of androstenedione into the water where it functions as a pheromone. General and Comparative Endocrinology, 2005, 140 (3): 164 - 175.
- [41] Haberli M A, Aeschlimann P B. Male traits influence odour based mate choice in the three spined stickleback. Journal of Fish Biology, 2004, 64 (3): 702 - 710.
- [42] Dosen L D, Montgomerie R. Female size influences mate preferences of male guppies. Ethology, 2004, 110 (3): 245 - 255.
- [43] Gerlach G. Pheromonal regulation of reproductive success in female zebrafish: female suppression and male enhancement. Animal Behaviour, 2006, 72 (5): 1119 - 1124.
- [44] Aday D D, Wahid H, Philipp D P. A mechanism for social inhibition of sexual maturation in bluegill. Journal of Fish Biology, 2003, 62 (2): 486 - 490.
- [45] Lutnesky M M F, Adkins J W. Putative chemical inhibition of development by conspecifics in mosquitofish, *Gambusia affinis*. Environmental Biology of Fishes, 2003, 66 (2): 181 - 186.
- [46] Li W, Scott A P, Siefkes M J, et al. Bile acid secreted by male sea lamprey that acts as a sex pheromone. Science, 2002, 296 (5565): 138 - 141.
- [47] Sorensen P W, Scott A P, Stacey N E, et al. Sulfated 17, 20-dihydroxy-4-pregnen-3-one functions as a potent and specific olfactory stimulant with pheromonal actions in the goldfish. General and Comparative Endocrinology, 1995, 100 (1): 128 - 142.
- [48] Stacey N E, Sorensen P W, Van Der Kraak G J, et al. Direct evidence that 17, 20-dihydroxy-4-pregnen-3-one functions as a goldfish primer pheromone: preovulatory release is closely associated with male endocrine responses. General and Comparative Endocrinology, 1989, 75 (1): 62 - 70.
- [49] Sorensen P W, Hara T J, Stacey N E, et al. Prostaglandins function as potent olfactory stimulants that comprise the postovulatory female sex pheromone in goldfish. Biology of Reproduction, 1988, 39 (5): 1039 - 1050.
- [50] Sorensen P W, Stacey N E, Chamberlain K J. Differing behavioral and endocrinological effects of two female sex pheromones on male goldfish. Hormones and Behavior, 1989, 23 (3): 317 - 332.
- [51] Sorensen P W, Goetz F W. Pheromonal and reproductive function of prostaglandins and their metabolites in teleost fish. Journal of Lipid Mediators, 1993, 6 (1/3): 385 - 393.
- [52] Bjerselius R, Olsen K H, Zheng W. Endocrine, gonadal and behavioral responses of male crucian carp to the hormonal pheromone 17, 20-dihydroxy-4-pregnen-3-one. Chemical Senses, 1995, 20 (2): 221 - 230.
- [53] 洪万树, 赵卫红, 马细兰, 等. 性外激素诱发中华乌塘鳢产卵的初步研究. 水产学报, 2004, 28 (3): 225 - 230.
- [54] Cardwell J R, Dulka J G, Stacey N E. Acute olfactory sensitivity to prostaglandins but not to gonadal steroids in two sympatric species of *Catostomus* (Pisces:

- Cypriniformes). *Canadian Journal of Zoology*, 1992, 70 (10): 1897 - 1903.
- [55] Murphy C A, Stacey N E, Corkum L D. Putative steroidal pheromones in the round goby, *Neogobius melanostomus*: olfactory and behavioral responses *Journal of Chemical Ecology*, 2001, 27 (3): 443 - 470.
- [56] Yambe H, Kitamura S, Kamio M, et al L-Kynurenine, an amino acid identified as a sex pheromone in the urine of ovulated female masu salmon *PNAS*, 2006, 103 (42): 15370 - 15374.
- [57] Serrano R M, Barata E N, Birkett M A, et al Behavioral and olfactory responses of female *Salaria pavo* (Pisces: Blenniidae) to a putative multi-component male pheromone *Journal of Chemical Ecology*, 2008, 34 (5): 647 - 658.
- [58] Johnson N S, Yun S S, Thompson H T, et al A synthesized pheromone induces upstream movement in female sea lamprey and summons them into traps *PNAS*, 2009, 106 (4): 1021 - 1026.