

DOI: 10.12264/JFSC2021-0431

鱼类嗅觉印记研究进展

杜浩, 雷琪

农业农村部淡水生物多样性保护重点实验室, 中国水产科学研究院长江水产研究所, 湖北 武汉 430223

摘要: 嗅觉印记是动物在早期生活史阶段对嗅觉信息形成的无条件学习记忆形式, 并在以后生活中某些特定情境中展现出来的典型行为特征。嗅觉印记在一些鱼类的生殖洄游、归巢产卵中表现尤其明显。本文对鱼类嗅觉印记的行为特征、生理基础、发生机制及其保护应用等方面研究进展进行综述, 旨在引导在鱼类原位栖息地保护、科学增殖放流以及养殖生产中更加关注嗅觉印记现象, 为渔业保护和产业发展的科学管理决策提供参考。

关键词: 嗅觉; 印记; 洄游; 行为

中图分类号: S931

文献标志码: A

文章编号: 1005-8737-(2022)09-1388-08

印记是动物对早期特定时期生活经历的一种终身难忘的记忆形式^[1]。印记研究起始于鸟类。1930 年, 奥地利动物行为学家 Lorenz^[1]发现经人工孵化并由他养大的灰鹅会将他认为母亲, 首次将这种生命早期经历的无条件习得记忆且对未来行为产生显著影响的过程定义为“印记”。Svåsand 等^[2]也论证了在哺乳动物中同样存在印记现象。随着印记的广泛研究, 国内外学者相继在鸡、孔雀、小鼠等动物中均证实有印记现象, 并发现印记具有不同的类型^[3-5]。如崔勇华等^[6]和耿慧等^[7]研究发现仅雏鸡的印记就有嗅觉印记、视觉印记及听觉印记 3 种类型。

嗅觉印记是指通过嗅觉感知而产生的印记, 是一种在早期生活史特殊阶段对特定嗅觉信息的学习记忆形式, 且在以后生活中的某些特定情境中展现出的典型行为特征。嗅觉印记在一些鱼类的生殖洄游、归巢产卵中表现尤其明显。1978 年 Hasler 等^[8]通过对鲑科鱼类归巢(homing)行为的实验研究, 首次提出鱼类嗅觉印记假说。随后在更多的鱼类中证实了嗅觉印记的存在^[9-10]。国际上对嗅觉印记的生理基础、发生机制等方面的研

究已逐渐系统深入, 而国内相关研究仍十分有限。嗅觉印记与鱼类特定的生殖洄游、敌害预警、繁殖求偶等活动密切相关, 对于珍稀濒危鱼类保护、资源养护及养殖生产均有重要的指导作用。因此, 本文对鱼类嗅觉印记的相关研究进展进行简要综述, 以期引起国内学者的关注, 特别是在新时期渔业资源增殖养护及濒危水生动物保护中应注重嗅觉印记的潜在影响, 为渔业资源保护与产业发展的科学管理决策提供参考。

1 鱼类嗅觉印记现象

1.1 生殖洄游中的归巢行为

鱼类嗅觉印记最早在解释鲑科鱼类生殖洄游的归巢问题中提出。鲑科鱼类如太平洋鲑(*Oncorhynchus* spp.)^[11]、大西洋鲑(*Salmo salar*)^[12]普遍具有在繁殖时期准确地洄游至出生地溪流进行产卵的生殖洄游现象。Hasler 等^[8]针对这种鲑生殖洄游精准回归出生地的归巢(homing)行为提出嗅觉印记假说, 即鲑在敏感时期对出生溪流中的氨基酸等嗅觉信息通过嗅觉产生印记(嗅觉印记), 这种印记一直保留并伴随鲑成长, 待鲑成年

收稿日期: 2021-09-22; 修订日期: 2022-04-17.

基金项目: 国家自然科学基金面上项目(31774852); 青海省自然科学基金面上项目(2018-ZJ-908); 国家重点研发计划项目(2021YFD1200304).

作者简介: 杜浩(1981-), 男, 研究员, 从事濒危水生动物保护生物学研究. E-mail: duhao@yfi.ac.cn

后, 这种印记会引导成年鲑探寻记忆中的氨基酸味道, 从而准确地回归到自己的出生地。随后, 相似的嗅觉印记行为现象在白亚口鱼(*Cutostomus commersoni*)^[13]、虹鳟(*Oncorhynchus mykiss*)^[14]等鱼类中得到验证。

1.2 回归定居行为

和洄游性鱼类回归产卵场的行为类似, 研究发现非洄游性的珊瑚礁鱼类中也存在嗅觉印记介导的回归定居行为^[15-17]。珊瑚礁鱼类的幼鱼在进入成年栖息地之前, 有一段浮游生活时期。浮游时期结束之后, 大多数珊瑚礁鱼类选择定居于幼鱼时期生活的珊瑚礁, 如对红小丑鱼(*Amphiprion melanopus*)研究发现, 幼鱼浮游期结束后会选择孵化时期的同一个奶嘴海葵(*Entacmaea quadricolor*)作为栖息地^[18-21]。这种行为表现为明显的回归定居行为。Arvedlund 等^[21]和 Paris 等^[22-23]首次通过原位气味选择实验发现, 雀鲷科(Pomacentridae)和天竺鲷科(Apogonidae)幼鱼能够在离海岸几公里的地方, 从众多不同的珊瑚礁中识别出自己曾经栖息的珊瑚礁的气味, 以气味作为导航信息改变自身的游泳速度和方向, 实现回归定居。以上研究表明了嗅觉在珊瑚礁幼鱼选择栖息珊瑚礁的重要性, 证明珊瑚礁幼鱼在出生时或者出生后不久形成了嗅觉印记, 这种嗅觉印记控制珊瑚礁鱼类的回归定居行为。

1.3 亲缘识别

鱼类能够对亲缘关系的特定信息产生印记。遇到其他鱼类时, 将印记信息与其他鱼类的表达信息对比, 可以在庞大的种群中识别具有血缘关系的亲属, 从而实现与同种个体捕食协作或在繁殖中避免近亲繁殖^[24-26]。鱼类亲缘识别的研究始于20世纪末, 首先在鲑科鱼类的种群研究中发现。鲑科鱼类能够识别自身种群释放的化学信号, 且研究证明幼鱼对本种群的气味信息表现出明显偏好, 显示出对自身种群的特异性亲近行为^[27]。随后, 又有研究表明鱼类种群内个体的血缘关系也影响亲近行为。随后, 研究表明鱼类种群内个体具有血缘关系, 并非随机组成。鲑科鱼类^[28]、三刺鱼^[29](*Gasterosteus aculeatus*)以及其他鱼类都有排斥种内非亲属关系的行为表现, 表明鱼类

中存在亲缘识别行为。斑马鱼^[30-31]能够在发育早期将亲属关系信息通过嗅觉进行印记, 形成长期记忆, 这属于亲属识别中的嗅觉印记行为。

2 嗅觉印记行为的发生时期

鱼类嗅觉印记发生于鱼类早期生活阶段特定的短暂时期, 以保证嗅觉印记的准确性。鲑科鱼类在胚胎期和幼鱼期的转化期间(parr-smolt transformation, PST)这两个时期是印记发生的主要时期, 但不同鱼类嗅觉印记发生的具体时期不同。Havey 等^[32], Nevitt 等^[33]和 Bett 等^[34]通过对实验鲑成鱼在两种气味选择的迷宫中进行测试, 发现与对照组的鱼相比, 在幼鱼期经历有氨基酸气味暴露6周后的成年鲑鱼在同种氨基酸的迷宫格中停留的时间比在幼鱼期经历只暴露1周或1天的成年鲑停留的时间明显更多。表明随着气味印记时间的增加, 印记保真度越好。Quinn 等^[35]最近发现红鲑(*Oncorhynchus gorbuscha*)嗅觉印记发生在胚胎期的卵黄囊完全吸收至孵化前。对斑马鱼亲属印记机制研究发现, 斑马鱼的嗅觉印记时间为胚胎受精6d后的24h内, 过早或过晚的给予信息物质暴露, 都不能形成嗅觉印记。

3 鱼类嗅觉印记的信号物质

3.1 氨基酸

氨基酸是引发归巢行为嗅觉印记的主要信号物质。Hasler 等^[8]1978年提出的嗅觉印记假说认为鲑幼鱼将原出生溪流中的氨基酸作为嗅觉印记的信号分子, 鲑成鱼则依赖于这种氨基酸信号分子进行长距离生殖洄游的归巢行为。Yamamoto 等^[36-37]通过测定日本北海道大马哈鱼(*Oncorhynchus keta*)生长河流中的氨基酸浓度随季节和年份的变化验证了这一猜想。研究发现河流中丙氨酸、天冬氨酸、谷氨酸、甘氨酸、亮氨酸、丝氨酸和缬氨酸等7种氨基酸浓度比较稳定, 因此推测溪流中游离氨基酸组成的长期稳定性可能对鲑的嗅觉印记行为至关重要。嗅觉系统对氨基酸敏感性的研究从生理基础上加深了氨基酸可以作为嗅觉印记信号物质的可能性。Cole 等^[38]和 Schmachtenberg 等^[39]研究发现大多数鱼类均能通过嗅

觉系统检测到所有类型氨基酸;通过嗅觉电生理技术已证实嗅觉神经元对氨基酸十分敏感^[40-41]。在分子层面已经发现鱼类嗅觉上皮中含有 L-氨基酸结合蛋白^[42]和基因受体,直接证实这一猜想。在大马哈鱼鱼脑中的鉴定发现了构成 N-甲基-D-天门冬氨酸受体(N-methyl-D-aspartate recepto)必需亚基 NR1 的基因。Hinz 等^[43]通过实验证明, N-甲基-D-天门冬氨酸受体作为谷氨酸受体的一种亚型,能够影响嗅觉印记的功能开关。

3.2 MHC 多肽

MHC 多肽是气味的一种成分,在鱼类体内由 MHC 基因表达。MHC II 基因已经在斑马鱼中鉴定得到^[44]。研究斑马鱼亲缘识别行为中的嗅觉印记时期和机制时,幼鱼在与其拥有 MHC II 类等位基因的兄弟姐妹身上留下印记,对兄弟姐妹的嗅觉偏好斑马鱼还处于性发育未成熟阶段,已表现出亲近行为^[45]。但成鱼阶段,雌性会避开亲缘雄性的气味,用人工合成的 MHC II 类肽作为印记敏感期的信息物质,不仅证明斑马鱼对 MHC II 类肽有行为偏好,也可以引发亲缘识别现象的发生,表明 MHC II 类肽是亲缘识别中的信息物质^[46]。除了 MHC II 类肽,在鱼类和其他水生物种的亲缘识别中发现,尿液、黏液和鳃释放的信息物质在亲缘识别嗅觉印记中也发挥着重要作用^[47]。

3.3 其他可能引发嗅觉印记的信号分子

水环境中存在的鱼类性信息素,如类固醇,前列腺素等,均是由性腺分泌的脂质物质,能够引起同种鱼类产生繁殖反应。1988 年 Sorensen 等^[48]首次描述了排卵雌性金鱼释放前列腺素 F2 α 及其代谢物 15-酮-前列腺素 F2 α ,并激活雄性金鱼的嗅觉感觉神经元诱导吸引和求偶行为。研究发现前列腺素 F2 α 特异性地激活斑马鱼体内的两种不同敏感度的嗅觉受体,并在不同群体的纤毛嗅觉神经元中表达^[49-50]。Sato 等^[51]发现雄性金鱼成鱼的嗅觉神经元对性激素敏感。嗅上皮嗅觉神经元中存在性信息素受体,能与水中的性信息素物质结合,利用 GPCRs,使 cAMP 增加,激活环核苷酸门控通道(cyclic nucleotide gated, CNG)的开启,产生动作电位,将信息传至大脑,通过下丘脑-脑垂体-

性腺轴的反馈调控作用于鱼的生殖生理过程。能够引起鱼类嗅觉反应的性信息素是否可以作为嗅觉印记的信息物质,仍然需要进一步研究。另外,更广泛的嗅觉行为,如在鱼类摄食偏好、防御敌害等表现出的典型行为是否被归类为嗅觉印记行为仍需要进一步研究验证;能够引起鱼类嗅觉反应的警报信息素,是否可以作为嗅觉印记的信息物质,也需要进一步研究。

4 鱼类嗅觉印记的发生与调控

4.1 嗅觉印记的发生

嗅觉印记的发生与嗅觉器官发生密切相关,嗅觉上皮中嗅觉感受神经元是一种具有高度灵敏性的双极神经元细胞。迄今为止,已经发现了 5 种类型的嗅觉感受神经元(olfactory receptor neurons, OSNs): 纤毛 OSNs、微绒毛 OSNs、梨形 OSNs、隐窝 OSNs 和 Kappe OSNs^[52]。不同的嗅觉感受神经元中存在不同的嗅觉受体蛋白。研究发现,气味分子,如氨基酸、胆汁酸盐、核苷、多胺和信息素等水溶性分子均能与嗅觉感受神经元上的嗅觉受体蛋白结合。嗅觉受体蛋白多为 G 蛋白耦连受体(G protein-coupled receptors, GPCRs),与溶于水中的信号分子,如氨基酸结合后,引起细胞内 cAMP 浓度增加,促使环核苷酸门控通道(cyclic nucleotide gated, CNG)开启,引起 Na⁺、Ca²⁺向细胞内流动,Cl⁻向细胞外流动,使细胞膜产生去极化^[53-55]。通过嗅觉感受神经元将感官知觉转化为电信号,转导至紧连于嗅囊后方呈橄榄状的嗅球,再经过嗅束将信息传递至端脑进行处理^[56-57]。Gerlach 等^[58]通过荧光染色的方式发现气味分子 MHC 多肽相关的钙调蛋白激酶在鱼脑的背侧嗅球高表达,证实斑马鱼嗅觉印记形成可能由此途径发生。同时也提出 MHC 多肽气味分子会与 OSN 中隐窝细胞嗅觉受体进行结合。Biechl 等^[59]在研究斑马鱼亲缘识别行为中的嗅觉印记机制时发现,嗅觉印记形成后的斑马鱼幼鱼和对照组相比,隐窝细胞的总数虽然没有差异,但印记形成后的斑马鱼幼鱼在气味刺激后激活的隐窝细胞数量明显高于对照组,说明在产生嗅觉印记幼鱼的特定嗅觉感受神经元 OSN 中观察到的较高的神经元活

动与这些 OSN 数量的增加无关, 因此嗅觉印记可能与气味感受器本身的结合敏感性有关。

4.2 嗅觉印记的调控

鱼类嗅觉印记发生于幼年时期, 成鱼需要对嗅觉印记回忆(retrieval)才能准确地进行洄游归巢、回归定居地以及种内和种间识别等行为。Hasler 等^[8]首先提出鱼类嗅觉印记的敏感发育时期与甲状腺激素的调控有关。在红鲢^[60-61]等鱼类的研究中发现胚胎期至幼鱼期转化时期, 血浆甲状腺激素水平会增加。随着研究的深入, 鱼类 PST 时期甲状腺激素水平升高这一结果已经得到广泛认可。Lema 等^[62]通过测定鲑 PST 时期甲状腺激素水平和嗅觉上皮细胞的细胞密度变化, 证实在 PST 时期, 甲状腺激素可以诱导鲑嗅觉神经元细胞增殖, 甚至微小的甲状腺素浓度变化都与嗅觉细胞增殖有关, 从而证明了鱼类嗅觉印记的发生与甲状腺激素的调节有关。

嗅觉印记和洄游归巢行为的激素调控过程在大马哈鱼中得到了较清晰的解答。Ueda 等^[42]于 2015 年在大马哈鱼脑中克隆并鉴定出表达 N-甲基-D-天门冬氨酸受体(N-methyl-D-aspartate recepto)必需亚基 NR1 基因。研究发现在大马哈鱼嗅觉印记发生时期, 幼鱼脑中 NR1 和促甲状腺素释放激素(thyrotropin-releasing hormone, TRH)的基因表达上调, 而 NR1 和促性腺激素释放激素(gonadotropin-releasing hormone, GnRH)基因在成鱼归巢到洄游过程中的表达上调。并且用甲状腺激素处理幼鱼能够提高了 NR1 基因的活性, 用 GnRH 处理成鱼处理提高了大马哈鱼对溪流气味的辨别能力。这表明 NR1 基因在嗅觉印记行为发生过程中有着关键作用, 这种作用在幼鱼时期受到促甲状腺素释放激素 TRH 调节, 在成鱼时期受到促性腺激素释放激素 GnRH 的调节。但是 NR1 基因的具体作用以及调节机制尚待进一步解答^[63-64]。

5 环境变化对鱼类嗅觉印记的影响

人类活动污染, 例如, 农业面源污染、城市污水、工业废水、医疗化学物质导致的环境污染是对鱼类嗅觉及嗅觉印记产生影响的主要因素。研究发现, 广泛应用于渔业生产中的有机磷杀虫剂

二嗪磷能造成波斯鲟(*Acipenser persicus*)嗅上皮细胞损伤以及降低其全身甲状腺素和三碘甲状腺原氨酸, 进而影响波斯鲟嗅觉印记的发生^[65]。一种用于防治海鳗的农药杀鳗酚(3-trifluoromethyl-4-nitrophenol, TFM)也被发现对湖鲟(*Acipenser fulvescens*)幼鱼嗅觉神经元有抑制作用, 导致湖鲟的嗅觉敏感度降低^[66], 影响湖鲟嗅觉印记行为中的信号转导过程。

全球变暖导致的二氧化碳水平升高和海洋酸化(H^+ 升高, pH 降低)同样影响鱼类嗅觉印记。研究表明, 海洋环境酸化会影响珊瑚鱼的回归定居行为^[67]。Porteus 等^[68]研究发现, 溶解有高浓度二氧化碳的海水会降低欧洲鲈(*Dicentrarchus labrax*)嗅觉系统敏感性, 嗅觉上皮和嗅球中细胞组织的转录水平差异表明造成敏感性降低的原因是海洋酸化导致嗅觉神经的信号传导受到影响。

6 鱼类嗅觉印记行为研究展望与应用前景

鱼类的嗅觉印记在国际上已有较多深入研究, 特别是嗅觉电生理技术的发展与应用提高了嗅觉感应能力和灵敏度的测量精度, 从而提高了嗅觉印记的测试验证水平; 目前已开展细胞水平神经元的信号转导过程研究, 并试图从分子层面揭示嗅觉印记产生的机制, 相关内容已成为研究热点。如在大马哈鱼中鉴定得到的鱼类嗅觉印记关键基因 NR1 基因, 其表达产物 NR1 亚基是 N-甲基-D-天冬氨酸受体(NMDAR)的必需亚基。而在脊椎动物中, NMDAR 是谷氨酸受体通道的一种亚型, 可以介导中枢神经系统的大部分快速兴奋性突触传递^[69]。因此, 谷氨酸是否是大马哈鱼和其他鱼类嗅觉印记发生过程中神经传导的神经递质, 需要进一步验证。NR1 基因是嗅觉印记发生的开关, 而 TRH 和 GnRH 是打开开关的关键激素, 激素如何调节 NR1 基因的表达仍未清晰解答^[42]。

国内关于鱼类嗅觉印记的研究还很少, 关注度不够, 尚属起步阶段, 有关研究聚焦在嗅觉器官对于信号分子氨基酸的敏感性筛选等基础研究阶段^[70]。例如, 我国在刀鲚(*Coilia nasus*)嗅觉基因表达方面获得新的进展^[71], 研究发现刀鲚性腺和嗅囊中主嗅觉受体基因 MORs 基因表达量明显

高于其他组织,且洄游型刀鲚比定居型刀鲚嗅囊的 *MOR-4K13* 和 *MOR-51I2* 表达量高,基因层面揭示了主嗅觉受体基因 *MORs* 在嗅觉印记中有重要作用;刀鲚性腺中 *MORs* 基因高表达是否与刀鲚洄游归巢行为密切关联尚无明确答案。

嗅觉印记的研究可以为鱼类保护和渔业生产提供新思路。近年来增殖放流的鲑在洄游过程中会出现迷途问题,致使其不能回到产卵场产卵,严重影响了增殖放流效果^[72]。我国增殖放流效果也存在同样问题。基于嗅觉印记的研究, Dittman 等^[73]提出促进放流鲑形成嗅觉印记的方法。他们通过将胚胎期鲑移到产卵场附近的繁育初孵场,建立不同的实验组,发现经过胚胎期的环境改善,促进了印记的形成,从而提高了人工繁育放流鲑的归巢精度,显著提升了增殖放流效果。这一成功案例提示针对洄游性鱼类的保护中注重嗅觉印记的重要性。针对目前内陆流域渔业资源衰退的现状以及增殖放流效果不佳的问题,在开展鱼类保护研究中不仅要考虑洄游通道、栖息地的物理环境要素变迁问题,还要考虑水质污染等环境变化对河流化学环境因素的影响。对于江海洄游性鱼类,如中华鲟(*Acipenser sinensis*),不仅关注产卵场本身的栖息环境状况,还要考虑水体污染等可能对鱼类回归产卵场本能的影响。以资源养护为目标的增殖放流应该充分评估苗种繁育基地的水源、放流位点和放流时间,以提高放流回归率。随着对嗅觉印记的深入理解,一些名贵经济鱼类的开口饵料、摄食驯化、食性转换等问题的解决对于产业技术突破有重要的借鉴意义,其在渔业中的应用研究值得重视。

参考文献:

- [1] Lorenz K. Der kumpan in der umwelt des vogels[J]. Journal für Ornithologie, 1935, 83(3): 289-413.
- [2] Svåsand T, Skilbrei O T, van der Meeren G I, et al. Review of morphological and behavioural differences between reared and wild individuals: Implications for sea-ranching of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., Atlantic cod, *Gadus morhua* L., and European lobster, *Homarus gammarus* L.[J]. Fisheries Management and Ecology, 1998, 5(6): 473-490.
- [3] McCabe B J. Visual imprinting in birds: Behavior, models, and neural mechanisms[J]. Frontiers in Physiology, 2019, 10: 658.
- [4] Liu B X. An analysis of the imprint behavior of several birds[J]. Shangdong Poultry, 1995(4): 34-35 [刘冰许. 试析几种鸟类的印记行为[J]. 山东家禽, 1995(4): 34-35.]
- [5] SanMiguel J M, Bartolomei M S. DNA methylation dynamics of genomic imprinting in mouse development[J]. Biology of Reproduction, 2018, 99(1): 252-262.
- [6] Cui Y H, Zhu Y H. The filial imprinting of young chick as A model system for memory studies[J]. Laboratory Animal Science and Administration, 2004, 21(4): 40-42. [崔勇华, 朱玉华. 利用小鸡印记行为建立学习记忆模型[J]. 实验动物科学与管理, 2004, 21(4): 40-42.]
- [7] Geng H, Li D F. Neural mechanism of the early memory formation in chicks[J]. Life Science Research, 2005, 9(3): 196-201. [耿慧, 李东风. 小鸡早期记忆形成的神经机制[J]. 生命科学研究, 2005, 9(3): 196-201.]
- [8] Hasler A D, Scholz A T. Olfactory Imprinting and Homing in Salmon: Investigations into the Mechanism of the Imprinting Process[M]. Berlin: Springer-Verlag, 1983.
- [9] Dixson D L, Jones G P, Munday P L, et al. Experimental evaluation of imprinting and the role innate preference plays in habitat selection in a coral reef fish[J]. Oecologia, 2014, 174(1): 99-107.
- [10] Gerlach G, Hodgins-Davis A, Avolio C, et al. Kin recognition in zebrafish: A 24-hour window for olfactory imprinting[J]. Proceedings Biological Sciences, 2008, 275(1647): 2165-2170.
- [11] Ueda H. Physiological mechanisms of imprinting and homing migration in Pacific salmon *Oncorhynchus* spp.[J]. Journal of Fish Biology, 2012, 81(2): 543-558.
- [12] Svåsand T, Skilbrei O T, van der Meeren G I, et al. Review of morphological and behavioural differences between reared and wild individuals: Implications for sea-ranching of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., Atlantic cod, *Gadus morhua* L., and European lobster, *Homarus gammarus* L.[J]. Fisheries Management and Ecology, 1998, 5(6): 473-490.
- [13] Werner R G, Lannoo M J. Development of the olfactory system of the white sucker, *Catostomus commersoni*, in relation to imprinting and homing: A comparison to the salmonid model[J]. Environmental Biology of Fishes, 1994, 40(2): 125-140.
- [14] Keefer M L, Peery C A, High B. Behavioral thermoregulation and associated mortality trade-offs in migrating adult steelhead (*Oncorhynchus mykiss*): Variability among sympatric populations[J]. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 2009, 66(10): 1734-1747.

- [15] Swearer S E, Caselle J E, Lea D W, et al. Larval retention and recruitment in an island population of a coral-reef fish[J]. *Nature*, 1999, 402(6763): 799-802.
- [16] Dixon D L, Jones G P, Munday P L, et al. Experimental evaluation of imprinting and the role innate preference plays in habitat selection in a coral reef fish[J]. *Oecologia*, 2014, 174(1): 99-107.
- [17] Coppock A G, Gardiner N M, Jones G P. Olfactory discrimination in juvenile coral reef fishes: Response to conspecifics and corals[J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2013, 443: 21-26.
- [18] Swearer S E, Caselle J E, Lea D W, et al. Larval retention and recruitment in an island population of a coral-reef fish[J]. *Nature*, 1999, 402(6763): 799-802.
- [19] Dixon D L, Jones G P, Munday P L, et al. Experimental evaluation of imprinting and the role innate preference plays in habitat selection in a coral reef fish[J]. *Oecologia*, 2014, 174(1): 99-107.
- [20] Coppock A G, Gardiner N M, Jones G P. Olfactory discrimination in juvenile coral reef fishes: Response to conspecifics and corals[J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2013, 443: 21-26.
- [21] Arvedlund M, McCormick M I, Fautin D G, et al. Host recognition and possible imprinting in the anemonefish *Amphiprion melanopus* (Pisces: Pomacentridae)[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 1999, 188: 207-218.
- [22] Paris C B, Cowen R K. Direct evidence of a biophysical retention mechanism for coral reef fish larvae[J]. *Limnology and Oceanography*, 2004, 49(6): 1964-1979.
- [23] Paris C B, Atema J, Irisson J O, et al. Reef odor: A wake up call for navigation in reef fish larvae[J]. *PLoS ONE*, 2013, 8(8): e72808.
- [24] Hepper P G. Kin recognition: Functions and mechanisms. A review[J]. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 1986, 61(1): 63-93.
- [25] Tang-Martinez Z. The mechanisms of kin discrimination and the evolution of kin recognition in vertebrates: A critical re-evaluation[J]. *Behavioural Processes*, 2001, 53(1-2): 21-40.
- [26] Groot C, Quinn T P, Hara T J. Responses of migrating adult sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) to population-specific odours[J]. *Canadian Journal of Zoology*, 1986, 64(4): 926-932.
- [27] Courtenay S C, Quinn T P, Dupuis H M C, et al. Factors affecting the recognition of population-specific odours by juvenile coho salmon[J]. *Journal of Fish Biology*, 1997, 50(5): 1042-1060.
- [28] Folke C, Olsén H, Winberg S, et al. Differences in rheotactic response and attraction to population-specific odours in Baltic salmon (*Salmo salar* L.) parr[J]. *Nordic Journal of Freshwater Research*, 1997, 67: 45-51.
- [29] Van Havre N, Fitzgerald G J. Shoaling and kin recognition in the threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus* L.)[J]. *Biology of Behaviour*, 1988, 13: 190-201.
- [30] Bakker T, Frommen J. Adult three-spined sticklebacks prefer to shoal with familiar kin[J]. *Behaviour*, 2004, 141(11-12): 1401-1409.
- [31] Khodaei L, Long T A F. Kin recognition and co-operative foraging in *Drosophila melanogaster* larvae[J]. *Journal of Evolutionary Biology*, 2019, 32(12): 1352-1361.
- [32] Havey M A, Dittman A H, Quinn T P, et al. Experimental evidence for olfactory imprinting by sockeye salmon at embryonic and smolt stages[J]. *Transactions of the American Fisheries Society*, 2017, 146(1): 74-83.
- [33] Nevitt G A, Dittman A H, Quinn T P, et al. Evidence for a peripheral olfactory memory in imprinted salmon[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1994, 91(10): 4288-4292.
- [34] Bett N N, Hinch S G, Dittman A H, et al. Evidence of olfactory imprinting at an early life stage in pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*)[J]. *Scientific Reports*, 2016, 6: 36393.
- [35] Quinn T P, Stewart I J, Boatright C P. Experimental evidence of homing to site of incubation by mature sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*[J]. *Animal Behaviour*, 2006, 72(4): 941-949.
- [36] Yamamoto Y, Ueda H. Behavioral responses by migratory chum salmon to amino acids in natal stream water[J]. *Zoological Science*, 2009, 26(11): 778-782.
- [37] Yamamoto Y, Shibata H, Ueda H. Olfactory homing of chum salmon to stable compositions of amino acids in natal stream water[J]. *Zoological Science*, 2013, 30(8): 607-612.
- [38] Cole T B, Stacey N E. Olfactory responses to steroids in an African mouth-brooding cichlid, *Haplochromis burtoni* (Günther)[J]. *Journal of Fish Biology*, 2006, 68(3): 661-680.
- [39] Schmachtenberg O, Bacigalupo J. Olfactory transduction in ciliated receptor neurons of the Cabinza grunt, *Isacia conceptionis* (Teleostei: Haemulidae)[J]. *European Journal of Neuroscience*, 2004, 20(12): 3378-3386.
- [40] Hassenklöver T, Pallesen L P, Schild D, et al. Amino acid- vs. peptide-odorants: Responses of individual olfactory receptor neurons in an aquatic species[J]. *PLoS One*, 2012, 7(12): e53097.
- [41] Awonfor F, Yajun W, Na Y, et al. Transcriptome analysis reveals L-amino acids as olfactory stimulant in the large yellow croaker (*Larimichthys crocea*)[J]. *Journal of Aquaculture Research & Development*, 2017, 8(3): 25-29.

- [42] Ueda H, Nakamura S, Nakamura T, et al. Involvement of hormones in olfactory imprinting and homing in chum salmon[J]. Scientific Reports, 2016, 6: 21102.
- [43] Hinz C, Namekawa I, Behrmann-Godel J, et al. Olfactory imprinting is triggered by MHC peptide ligands[J]. Scientific Reports, 2013, 3: 2800.
- [44] Gerlach G, Lysiak N. Kin recognition and inbreeding avoidance in zebrafish, *Danio rerio*, is based on phenotype matching[J]. Animal Behaviour, 2006, 71(6): 1371-1377.
- [45] Gerlach G, Hodgins-Davis A, Avolio C, et al. Kin recognition in zebrafish: A 24-hour window for olfactory imprinting[J]. Proceedings Biological Sciences, 2008, 275(1647): 2165-2170.
- [46] Brönmark C, Hansson L A. Chemical Ecology In Aquatic Systems[M]. Oxford: Oxford University Press, 2012.
- [47] Ono R D. Structure of tendon organs in fishes of the genus *Polymixia*[J]. Zoomorphology, 1982, 99(2): 131-144.
- [48] Sorensen P W, Hara T J, Stacey N E, et al. F prostaglandins function as potent olfactory stimulants that comprise the postovulatory female sex pheromone in goldfish[J]. Biology of Reproduction, 1988, 39(5): 1039-1050.
- [49] Cong X J, Zheng Q, Ren W W, et al. Zebrafish olfactory receptors ORAs differentially detect bile acids and bile salts[J]. Journal of Biological Chemistry, 2019, 294(17): 6762-6771.
- [50] Won Y J, Ono F, Ikeda S R. Identification and modulation of voltage-gated Ca^{2+} currents in zebrafish Rohon-Beard neurons[J]. Journal of Neurophysiology, 2011, 105(1): 442-453.
- [51] Sato K, Sorensen P W. The chemical sensitivity and electrical activity of individual olfactory sensory neurons to a range of sex pheromones and food odors in the goldfish[J]. Chemical Senses, 2018, 43(4): 249-260.
- [52] Yoshihara Y. Molecular genetic dissection of the zebrafish olfactory system[M]//Results and Problems in Cell Differentiation. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 2008: 1-19.
- [53] Johnstone K A, Lubieniecki K P, Koop B F, et al. Identification of olfactory receptor genes in Atlantic salmon *Salmo salar*[J]. Journal of Fish Biology, 2012, 81(2): 559-575.
- [54] Oka Y, Saraiva L R, Korsching S I. Crypt neurons express a single V1R-related ora gene[J]. Chemical Senses, 2011, 37(3): 219-227.
- [55] Reed R R, Bakalyar H A, Cunningham A M, et al. The molecular basis of signal transduction in olfactory sensory neurons[J]. Society of General Physiologists Series, 1992, 47: 53-60.
- [56] Thommesen G. The spatial distribution of odour induced potentials in the olfactory bulb of char and trout (*Salmonidae*)[J]. Acta Physiologica Scandinavica, 1978, 102(2): 205-217.
- [57] Elham F, Pouya D B. Fish Behaviors in Electromagnetic Fields[J]. Molecular Biomarkers & Diagnosis, 2018, 9(1): 12.
- [58] Gerlach G, Tietje K, Biechl D, et al. Behavioural and neuronal basis of olfactory imprinting and kin recognition in larval fish[J]. Journal of Experimental Biology, 2019, 222 (suppl 1): jeb189746.
- [59] Biechl D, Tietje K, Gerlach G, et al. Crypt cells are involved in kin recognition in larval zebrafish[J]. Scientific Reports, 2016, 6: 24590.
- [60] Dittman A, Quinn T. Homing in Pacific salmon: Mechanisms and ecological basis[J]. Journal of Experimental Biology, 1996, 199(Pt 1): 83-91.
- [61] Ojima D, Iwata M. The relationship between thyroxine surge and onset of downstream migration in chum salmon *Oncorhynchus keta* fry[J]. Aquaculture, 2007, 273(2-3): 185-193.
- [62] Lema S C, Nevitt G A. Evidence that thyroid hormone induces olfactory cellular proliferation in salmon during a sensitive period for imprinting[J]. The Journal of Experimental Biology, 2004, 207(Pt 19): 3317-3327.
- [63] Martin S J, Grimwood P D, Morris R G. Synaptic plasticity and memory: An evaluation of the hypothesis[J]. Annual Review of Neuroscience, 2000, 23: 649-711.
- [64] Hosseinzadeh M, Amiri B M, Poorbagher H, et al. The effects of diazinon on the cell types and gene expression of the olfactory epithelium and whole-body hormone concentrations in the Persian sturgeon (*Acipenser persicus*)[J]. Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology, 2020, 250: 110809.
- [65] Sakamoto K, Dew W A, Hecnar S J, et al. Effects of lampricide on olfaction and behavior in young-of-the-year lake sturgeon (*Acipenser fulvescens*)[J]. Environmental Science & Technology, 2016, 50(7): 3462-3468.
- [66] Dixon D L, Jennings A R, Atema J, et al. Odor tracking in sharks is reduced under future ocean acidification conditions[J]. Global Change Biology, 2015, 21(4): 1454-1462.
- [67] Green L, Jutfelt F. Elevated carbon dioxide alters the plasma composition and behaviour of a shark[J]. Biology Letters, 2014, 10(9): 20140538.
- [68] Porteus C S, Hubbard P C, Uren Webster T M, et al. Near-future CO_2 levels impair the olfactory system of a marine fish[J]. Nature Climate Change, 2018, 8(8): 737-743.
- [69] Martin S J, Grimwood P D, Morris R G. Synaptic plasticity and memory: An evaluation of the hypothesis[J]. Annual Review of Neuroscience, 2000, 23: 649-711.
- [70] Wei K, Cai H Y, Chen C S, et al. Olfactory response to

- amino acids in *Brachymystax lenok*[J]. Marine Fisheries, 2018, 40(6): 728-733. [魏凯, 蔡红英, 陈春山, 等. 细鳞鲑对水溶性氨基酸的嗅觉行为反应[J]. 海洋渔业, 2018, 40(6): 728-733.]
- [71] Wang X M, Zhu G L, Tang W Q. Cloning, sequence analysis and tissues expression of *Coilia nasus* olfactory receptor gene mor-51i2[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2017, 41(1): 33-42. [王晓梅, 朱国利, 唐文乔. 刀鲚嗅觉受体基因 MOR-51i2 克隆、序列分析及组织表达[J]. 水生生物学报, 2017, 41(1): 33-42.]
- [72] Rand P S, Berejikian B A, Bidlack A, et al. Ecological interactions between wild and hatchery salmonids and key recommendations for research and management actions in selected regions of the North Pacific[J]. Environmental Biology of Fishes, 2012, 94(1): 343-358.
- [73] Dittman A H, Pearsons T N, May D, et al. Imprinting of hatchery-reared salmon to targeted spawning locations: A new embryonic imprinting paradigm for hatchery programs[J]. Fisheries, 2015, 40(3): 114-123.

Recent research progress in olfactory imprinting in fishes

DU Hao, LEI Qi

Key Laboratory of Freshwater Biodiversity Conservation, Ministry of Agriculture and Rural Affairs; Yangtze River Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Wuhan 430223, China

Abstract: Olfactory imprinting is a specialized form of unconditioned learning in which olfactory information is acquired and used in specific behavioral contexts later in life. Olfactory imprinting behaviors were particularly evident in reproductive migration, homing, and spawning of some fishes, such as salmon. This brief review outlines the research progress on olfactory imprinting in fishes, including the physiological and molecular mechanisms, and its application in fishery conservation, with the goal of attracting attention to olfactory imprinting in fish habitat protection, stocking enhancement, and aquaculture, and providing guidelines for making decisions regarding fisheries conservation.

Key words: olfactory; imprinting; migration; behavior

Corresponding author: DU Hao. E-mail: duhao@yfi.ac.cn