

斑马鱼雌性在繁殖期对雄性的视觉和嗅觉性偏好^{*}

符金凤, 汪春玲, 刘智皓

(重庆师范大学 生命科学学院 水生态健康与环境安全研究实验室, 重庆 401331)

摘要:探究斑马鱼(*Danio rerio*)雌性在繁殖期的性别偏好性以及这种性别偏好是由视觉还是嗅觉主导。设置对照组(视觉及嗅觉信号刺激)、嗅觉组(嗅觉信号刺激)和视觉组(视觉信号刺激),在斑马鱼繁殖期(8:00—10:00),将受试雌鱼放入实验装置中间启动区,而刺激鱼分别放入两侧雌、雄性刺激鱼区域,对受试雌鱼的行为进行 10 min 视频拍摄,分析并统计各项性别偏好指标。结果显示:1)在对照组、嗅觉组和视觉组中,受试雌鱼靠近雌、雄性刺激鱼区域的停留频次均无明显差异;2)在对照组、视觉组中,受试雌鱼靠近雄性刺激鱼区域的撞壁频次、停留时间与最长停留时间明显高于它们靠近雌性刺激鱼区域的这 3 个指标;3)嗅觉组受试雌鱼靠近雌、雄性刺激鱼区域的撞壁频次、停留时间与最长停留时间无明显差异。研究结果提示斑马鱼雌性在繁殖期时更偏好雄性,且该性别偏好主要是由视觉主导。

关键词:斑马鱼;性别偏好;视觉介导;嗅觉介导

中图分类号:Q492.5

文献标志码:A

文章编号:1672-6693(2024)06-0021-06

繁殖是动物得以延续的重要生命活动,其中包括发情、排卵、交配、受精、妊娠、分娩等过程。不同动物在长期的进化过程中形成了多样化的繁殖策略,而性选择(sexual selection)是繁殖行为中的重要步骤。性选择是指在择偶和择偶竞争中通过选择,因某些个体比其他同性个体更具有优势而获得更强竞争力的特征。性选择包括性内选择和性间选择,前者指同一性别不同个体之间的竞争,后者指不同性别不同个体之间的竞争^[1]。性选择的目的是通过对同性和异性的正确识别、有效选择和性别偏好来获得最大化的生存和生殖收益^[2]。

研究表明,两性动物在繁殖过程中,生殖行为需要雌雄个体之间保持良好的信息交流和有效的配合,且主要受视觉、嗅觉、听觉信号等的影响。除此之外,有关信号传递的方式还可能包括触觉、振动、电信号等^[3]。视觉是其中重要的信号传递方式之一。对于孔雀鱼(*Poecilia reticulata*)而言,雄性体色的差异更多取决于捕食方式而非光照环境。在捕食强度较低的种群中,雌性更偏好体表具有橙色斑点的雄性进行繁殖^[4]。鱼类的嗅觉器官也是感知外部环境的主要化学感受器之一。金鱼(*Carassius auratus*)雄性嗅觉系统具有非常高的类固醇敏感性,它的生殖行为受到雌性排卵时释放的生殖信息素的影响^[5]。将金鱼雄性的鼻孔堵塞或切断一对嗅束,雄鱼的繁殖行为将受到抑制^[6]。另外,豆娘鱼(*Abudefduf sordidus*)的发声与鸟类鸣叫相似,雌性还可通过倾听雄性的声音来确定雄性的求偶信息,从而进行繁殖活动^[7]。

斑马鱼(*Danio rerio*)作为一种小型热带淡水鲤科(Cyprinidae)鱼类,主要分布在孟加拉国、印度、巴基斯坦等地。因该鱼种具有体格小、繁殖周期短、产卵量大、胚胎透明、体外受精、容易饲养、与人类(*Homo sapien*)基因组有着高达 87%的同源性等优点,迅速成为生命科学研究中一种重要的模式生物^[8]。斑马鱼繁殖行为发生主要受到视觉和嗅觉(信息素)刺激的控制。有研究表明,斑马鱼雄性在繁殖过程中占据主导地位,而雌性更多处于被动地位^[9]。斑马鱼繁殖活动受光照(视觉刺激)影响较大,在清晨给予光照刺激后,雄性会通过一系列求偶行为引诱雌性进入产卵区进行繁殖。这些求偶行为包括:围绕雌鱼转圈、身体(头部或尾巴)触碰雌鱼、追逐雌鱼等。在雄鱼繁殖信号刺激下,雌鱼通过视觉系统观察并做出应答,例如并行游泳、多次在产卵区出入、配合雄鱼的追逐等^[10]。此外,性信息素在斑马鱼繁殖过程中也发挥着重要的作用。有研究发现,斑马鱼雌性对雄性饲养

^{*} 收稿日期:2024-04-16 修回日期:2024-06-04 网络出版时间:2024-12-25T16:01

资助项目:国家自然科学基金青年科学基金项目(No. 31901183);重庆市自然科学基金项目(No. cstc2020jcyj-msxmX0805);重庆市基础科学与前沿技术研究专项基金项目(No. cstc2016jcyjA1032);重庆市教育委员会科学技术研究计划项目(No. KJ1600308)

第一作者简介:符金凤,女,研究方向为鱼类生理学,E-mail:fujinfeng2020@163.com;通信作者:刘智皓,男,副教授,博士,E-mail:minenut@163.com

网络出版地址:https://link.cnki.net/urlid/50.1165.N.20241225.1015.016

水具有较明显的嗅觉电生理反应;斑马鱼雄性的饲养水可直接吸引雌性,促使后者产卵^[11]。因此,繁殖期斑马鱼雌鱼对雄性配偶鱼的偏好性主要取决于视觉刺激还是嗅觉刺激值得进一步研究。为此,本研究以处于繁殖期的斑马鱼雌性为研究对象,通过分析它们在繁殖过程中对雄性配偶的各项偏好指标,探讨斑马鱼雌性在繁殖期对雄性的视觉偏好和嗅觉性偏好,为深入研究不同信号因子对鱼类繁殖行为的影响及调节机制提供参考。

1 材料与方法

1.1 实验仪器

本研究的主要实验仪器有:日本索尼公司出品的 SONY DSC-RX100 M4 型摄像机、矩形挡板(宽×高为 25 cm×30 cm)、意大利 HANNA 公司出品的 HANNA-HI198193 型溶氧仪、袋式输液器、玻璃鱼缸(长×宽×高为 50 cm×25 cm×30 cm)及圆柱筒(直径、高分别为 10、30 cm)。

1.2 实验鱼来源及前期处理

实验所用 120 d 龄斑马鱼雌、雄性成鱼为购自国家斑马鱼资源中心 AB 系亲鱼繁殖的 F1 代,共计 174 尾,其中:雌鱼有 114 尾,平均体质量为 (0.42 ± 0.05) g;雄鱼有 60 尾,平均体质量为 (0.32 ± 0.08) g。将 54 尾受试雌鱼随机分到 3 个缸中,每缸 18 尾鱼,分别作为对照组、嗅觉组和视觉组。刺激鱼则养殖于另外 2 个缸中,且受试鱼缸与刺激鱼缸之间用不透明隔板隔开,避免视觉因素对后续实验造成干扰。上述斑马鱼在水温为 (28 ± 0.5) °C、光周期为 14 h 光照:10 h 黑暗条件下驯养 14 d,在此期间每日 9:00、15:00 和 21:00 各喂食 1 次,每日总喂食质量为斑马鱼平均体质量的 2%,每隔 2 d 用溶解氧质量浓度为 $6.0 \sim 7.3 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 、pH 为 7.1~7.8 的已曝气脱氯自来水更换 1 次驯养水体。

1.3 实验装置

3 个处理组的偏好测试实验装置如图 1 所示,主要由玻璃鱼缸、矩形挡板和透明圆柱筒组成。用矩形挡板将装置分成雄性刺激鱼区、受试鱼区、雌性刺激鱼区等 3 个区域;在受试鱼区底部划线将该区再均分为偏好雄鱼区、启动区、偏好雌鱼区等 3 个区域,在启动区正中放置透明圆柱筒。此外,实验装置底部及四周用白色不透明壁纸遮挡以防止外界环境对其中的斑马鱼造成视觉干扰。

对照组实验装置的矩形挡板为透明且有微孔(图 1a),偏好测试实验开始后受试雌鱼与刺激鱼之间既能通过视觉观察对方的运动状态,又能通过各区域之间的水体流动进行嗅觉信号交流。嗅觉组实验装置的矩形挡板也为透明有微孔,但附有白色不透明软板(图 1b);偏好测试实验开始时在雌、雄性刺激鱼区上方各固定 1 组袋式输液器,通过输液器向 2 个区域内分别放入含雌、雄性信息素的嗅觉刺激源,同时区域内不放入刺激鱼,受试雌鱼只能通过嗅觉系统识别嗅觉刺激源。视觉组实验装置的矩形挡板为透明无孔(图 1c),受试雌鱼与刺激鱼之间只能通过视觉信号交流。

摄像机位于实验装置正上方 50 cm 处。实验开始前,在上述鱼缸中加入同等高度(15 cm)的脱氯自来水。

1.4 偏好测试实验

在偏好测试实验开始前一日制备用于嗅觉组实验的嗅觉刺激源,即雌鱼或雄鱼活动 24 h 后的饲养水。此外,斑马鱼的繁殖行为需要在清晨予以光照刺激,因此在进行 10 h 的暗处理后,于次日清晨 8:00(即偏好测试实验开始)开灯以刺激斑马鱼进入繁殖期。斑马鱼繁殖期持续时间大约 2 h,因此实验视频拍摄时间段为 8:00—10:00。

随机挑选雌、雄性刺激鱼各 10 尾分别放入对照组或视觉组的刺激鱼区,同时在嗅觉组雌、雄性刺激鱼区上方固定分别装有含雌、雄性信息素饲养水的袋式输液器。随机挑选 1 尾受试雌鱼置于透明圆柱筒内,适应 5 min 后,将嗅觉组实验装置中附在矩形挡板上的白色不透明软板抽出,同时开启嗅觉组输液器的流速调节器并将出水流速设为 $50 \text{ mL} \cdot \text{min}^{-1}$ 。受试雌鱼适应 2 min 后撤去透明圆柱筒,拍摄行为视频 10 min。

拍摄结束后,将受试雌鱼放入其他鱼缸养殖但不再使用。刺激鱼则放回原缸中经驯养后继续试验。为防止受试雌鱼的繁殖偏好出现随机性,两侧刺激鱼的位置随机交换 3 次,受试雌鱼行为视频也重复拍摄 3 次。斑马鱼雌性在繁殖期的性别偏好指标的统计参照文献^[12]的方法进行。统计指标如下:停留在各偏好区的频次(后简称停留频次)、撞击各偏好区的缸壁频次(后简称撞壁频次)、停留在各偏好区的时间(后简称停留时间)和最长停留时间。

1.5 数据统计

数据用“平均值±标准误”的形式表示。所有数据使用 SPSS 27.0 软件进行独立样本 t 检验,当 $p < 0.05$ 时, t 检验结果具有统计学意义。使用 R 软件(v. 4. 2. 2)软件包“ggpubr”(v0. 4. 0)、“ggplot2”(v3. 4. 2)及 Hiplot Pro 分析数据后绘制图表。

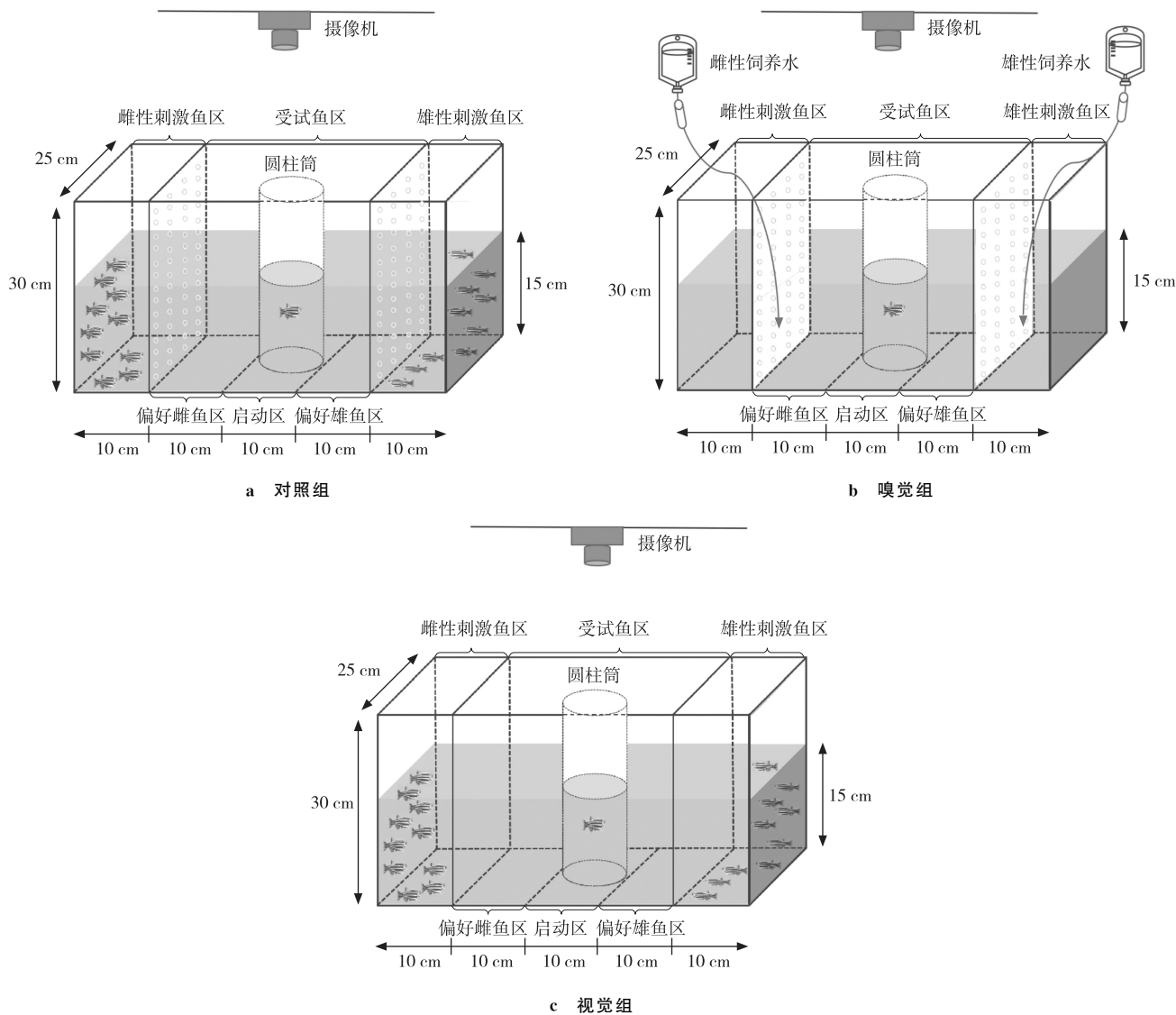


图1 斑马鱼雌性繁殖偏好测试实验示意图

Fig. 1 Experimental schematic diagram of reproductive preference test of female zebrafish

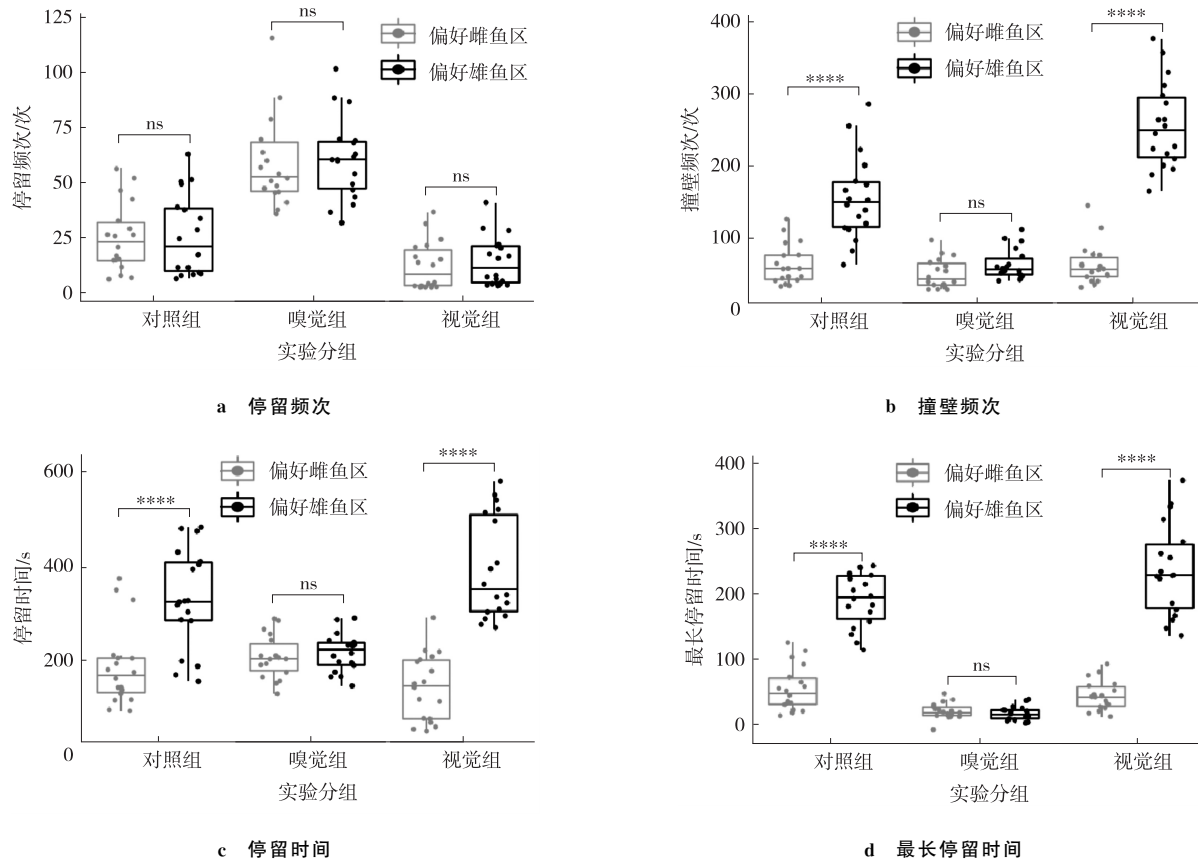
2 结果

图2a显示:在3个处理组中,受试雌鱼在偏好雌、雄鱼区即靠近雌、雄性刺激鱼区的停留频次均无统计学意义上的差异。在对照组、视觉组中,受试雌鱼在偏好雄鱼区的撞壁频次、停留时间及最长停留时间与在偏好雌鱼区的这3个指标相比均有统计学意义上的增加($p < 0.0001$);而嗅觉组受试雌鱼在偏好雌、雄鱼区的撞壁频次、停留时间及最长停留时间均无统计学意义上的差异(图2b~d)。

3 讨论与结论

动物的正常繁殖有赖于两性之间的正确识别和偏好。在性别识别信号中,视觉和嗅觉信号是最主要的识别信号。动物对异性的识别多以视觉或多以嗅觉为主。茉莉花鲈(*Poecilia latipinna*)雄性给予的化学或视觉信号均能促进雌性产卵,若2种信号同时存在时雌性的产卵量还将有所提高^[13]。伯氏朴丽鱼(*Astatotilapia*

burtoni)繁殖时雄性占据主导地位,通过发出低频声音,同时通过视觉(颤抖)引导雌性完成繁殖^[14]。莫桑比克罗非鱼(*Oreochromis mossambicus*)雄性通过雌性释放到水中的尿液、粪便等区分雌性的生殖状态^[15]。三刺鱼(*Gasterosteus aculeatus*)雄性繁殖时通过视觉观察且更偏好腹部更大的雌鱼^[16]。上述研究表明,鱼类繁殖时依赖于不同类别的信号。



注:“ns”表示数据差异无统计学意义,“****”表示数据差异在 $p < 0.0001$ 水平具有统计学意义。

图 2 斑马鱼雌性在各偏好区的停留频次、撞壁频次、停留时间及最长停留时间

Fig. 2 Frequency of stay, frequency of wall collision, stay time, and maximum stay time of female zebrafish in each preference area

本研究的结果显示,在对照组、嗅觉组和视觉组中,斑马鱼受试雌鱼靠近雌、雄性刺激鱼区域的停留频次均无统计学意义上的差异,表明停留频次这个指标可能并不适合作为判断斑马鱼雌性在繁殖期对雄性的视觉偏好和嗅觉偏好性的标准。

在本研究中,对照组受试雌鱼在靠近雄性刺激鱼区的其他所有偏好指标即撞壁频次、停留时间与最长停留时间均明显高于它们靠近雌性刺激鱼区的这 3 个指标。这表明斑马鱼雌性成鱼在繁殖期内偏好雄性个体。然而,由于本研究中对照组实验装置同时包含了视觉、嗅觉因素,因而对照组受试雌鱼对雄性刺激鱼发生的偏好行为反应中究竟是因雄性刺激鱼的视觉信号刺激还是嗅觉信号刺激产生,抑或是两者兼而有之需要进一步分析。

在对本研究嗅觉组数据进行分析后发现,受试雌鱼靠近雌、雄性刺激鱼区域的撞壁频次、停留时间与最长停留时间均无统计学意义上的差异。由此可见,雄性刺激鱼产生的嗅觉信号刺激并不能引起繁殖期受试雌鱼产生性别偏好性。有研究表明,在斑马鱼的繁殖过程中,嗅觉是一个极为重要的因素^[11]。但本研究的结果却并不与之吻合。推测可能的原因有:1) 本研究中制备的雌、雄性刺激鱼生殖信息素剂量较低,未能引起受试雌鱼产生偏好性;2) 雌性刺激鱼区中的雌性饲养水抑制了受试雌鱼繁殖,且嗅觉组中各区域水体相互融合,使受试雌鱼对雄性饲养水的敏感度下降。而且也有研究表明,斑马鱼雌性饲养水中的生殖信息素可以抑制其他雌性的繁殖^[17]。

有趣的是,在本研究的视觉组中,受试雌性靠近雄性刺激鱼区的撞壁频次、停留时间与最长停留时间均明显高于它们靠近雌性刺激鱼区的这 3 个指标。与对照组相比,视觉组中受试雌鱼靠近雄性刺激鱼区域的撞壁频次、停留时间与最长停留时间明显增加,表明雄性个体仅靠视觉信号刺激就能引起受试雌鱼产生性别偏好。研

究表明,视觉刺激在斑马鱼性别识别过程中起重要作用^[18]。在繁殖过程中,斑马鱼雄性偏好体型较大的雌性(腹部膨大),而雌性则容易被雄性的表型特征(体型修长、体色偏黄、条纹明显等)及泳姿吸引^[19]。总之,斑马鱼雌性在繁殖期时更偏好雄性,且该性别偏好很可能主要是由视觉因素主导。

一般认为,鱼类的生殖内分泌调控主要受到下丘脑-垂体-性腺轴(hypothalamic pituitary gonadal axis, HPG轴)影响:促性腺激素释放激素(gonadotropin-releasing hormone, GnRH)经下丘脑合成后到达垂体,刺激垂体生成促黄体生成素(luteinizing hormone, LH)和卵泡刺激素(follicular stimulating hormone),进一步调控生殖活动^[20]。而在鱼类的视觉性偏好过程中,视网膜可以通过感受光信号,随后刺激中枢神经系统合成并释放褪黑素(Melatonin, MT),随后作用于 HPG 轴调控相关激素分泌来调节动物的繁殖^[21]。有研究表明,性类固醇激素也在视觉偏好中发挥着神经调节作用,例如雌激素在维持哺乳动物眼的正常功能至关重要^[22],而且雌激素甚至可能在眼中产生^[23]。有研究发现,外源性雌激素影响西部食蚊鱼(*Gambusia affinis*)眼中视蛋白的表达^[24]。还有研究表明,促性腺激素系统(如 GnRH、LH)可以调节视网膜活性,且性类固醇受体和促性腺激素系统受体都能作为视网膜内激素作用的神经底物,促进生殖状态视觉依赖性^[25]。作为典型的昼行性鱼类,斑马鱼 MT 的分泌亦具有明显的昼夜节律。清晨给予光照刺激后,斑马鱼视觉功能得到恢复,可通过 MT 信号调节 HPG 轴进而调节繁殖活动。因此,在上述过程中,性类固醇激素和促性腺激素在视觉和生殖状态视觉依赖性调节中起到了重要作用,而这可能是本研究中斑马鱼雌性通过视觉介导繁殖性别偏好的重要原因之一。

综上所述,本研究结果提示斑马鱼雌性在繁殖期明显偏好雄性个体,且这种对雄性配偶鱼的性别偏好可能主要通过视觉刺激介导。

参考文献:

- [1] ANDERSSON M, SIMMONS L W. Sexual selection and mate choice[J]. Trends in Ecology and Evolution, 2006, 21(6): 296-302.
- [2] DARROW K O, HARRIS W A. Characterization and development of courtship in zebrafish, *Danio rerio*[J]. Zebrafish, 2004, 1(1): 40-45.
- [3] VIRANT-DOBERLET M, COKL A. Vibrational communication in insects[J]. Neotropical Entomology, 2004, 33(2): 121-134.
- [4] SARGENT R C, RUSH V N, WISENDEN B D, et al. Courtship and mate choice in fishes: integrating behavioral and sensory ecology[J]. American Zoologist, 1998, 38(1): 82-96.
- [5] SORENSEN P W, STACEY N E. Brief review of fish pheromones and discussion of their possible uses in the control of non-indigenous teleost fishes[J]. New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research, 2004, 38(3): 399-417.
- [6] 赵维信. 激素信息素与鱼类的性行为[J]. 水产科技情报, 1986(5): 10-12.
ZHAO W X. Hormone pheromones and sexual behavior of fish [J]. Fisheries Science and Technology Information, 1986(5): 10-12.
- [7] GOPAKUMAR G, SREERAJ T, AJITH KUMAR T T, et al. Breeding and larval rearing of three species of damselfishes (Family: Pomacentridae)[J]. Marine Fisheries Information Service, Technical and Extension Series, 2002, 171: 3-5.
- [8] HOWE K, CLARK M D, TORROJA C F, et al. The zebrafish reference genome sequence and its relationship to the human genome[J]. Nature, 2013, 496(7446): 498-503.
- [9] 谢承婷, 李英文, 刘智皓. 光周期亚急性暴露干扰雄性斑马鱼繁殖行为及对正常雌性的协同干扰[J]. 重庆师范大学学报(自然科学版), 2021, 38(2): 32-37.
XIE C T, LI Y W, LIU Z H. Disruptive effect of subacute photoperiod on reproductive behaviors of male zebrafish and the synergistic disruptions of unexposed females[J]. Journal of Chongqing Normal University (Natural Science), 2021, 38(2): 32-37.
- [10] CAVALLINO L, VALCHI P, MORANDINI L, et al. Modulation of behavior in zebrafish, *Danio rerio*, according to female reproductive status and visual and chemical cues[J]. Marine and Freshwater Behaviour and Physiology, 2019, 52(1): 53-66.
- [11] 李杰. 雄性斑马鱼的饲养水吸引雌性并引起雌性斑马鱼产卵行为的研究[D]. 上海: 上海海洋大学, 2017.
LI J. The research of male zebrafish holding water attracts females and induces spawning behavior[D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2017.
- [12] SUMNER I T, TRAVIS J, JOHNSON C D. Methods of female fertility advertisement and variation among males in responsiveness in the sailfin molly (*Poecilia latipinna*) [J]. Copeia, 1994: 27-34.
- [13] KING T, RAY E J, TRAMONTANA B, et al. Behavior and neural activation patterns of non-redundant visual and acoustic signaling during courtship in an African cichlid fish[J]. Journal of Experimental Biology, 2022, 225(18): jeb244548.

- [14] MIRAND A A, ALMEIDA O G, HUBBARD P C, et al. Olfactory discrimination of female reproductive status by male tilapia (*Oreochromis mossambicus*) [J]. Journal of Experimental Biology, 2005, 208(11): 2037-2043.
- [15] FITZGERALD G J, WHORISKEY F G. The effects of interspecific interactions upon male reproductive success in two sympatric sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus* and *G. wheatlandi* [J]. Behaviour, 1985: 112-126.
- [16] LIM H, SORENSEN P W. Polar metabolites synergize the activity of prostaglandin F 2 α in a species-specific hormonal sex pheromone released by ovulated common carp [J]. Journal of Chemical Ecology, 2011, 37: 695-704.
- [17] HUTTER S, ZALA S M, PENN D J. Sex recognition in zebrafish (*Danio rerio*) [J]. Journal of Ethology, 2011, 29: 55-61.
- [18] HUTTER S, PENN D J, MAGEE S, et al. Reproductive behaviour of wild zebrafish (*Danio rerio*) in large tanks [J]. Behaviour, 2010: 641-660.
- [19] GERLACH G. Pheromonal regulation of reproductive success in female zebrafish: female suppression and male enhancement [J]. Animal Behaviour, 2006, 72(5): 1119-1124.
- [20] BAATRUP E, HENRIKSEN P G. Disrupted reproductive behavior in unexposed female zebrafish (*Danio rerio*) paired with males exposed to low concentrations of 17 α -ethinylestradiol (EE2) [J]. Aquatic Toxicology, 2015, 160: 197-204.
- [21] MIGAUD H, COWAN M, TAYLOR J, et al. The effect of spectral composition and light intensity on melatonin, stress and retinal damage in post-smolt Atlantic salmon, *Salmo salar* [J]. Aquaculture, 2007, 270(1/2/3/4): 390-404.
- [22] AFFINITO P, Di SPIEZIO SARDO A, Di CARLO C, et al. Effects of hormone replacement therapy on ocular function in postmenopause [J]. Menopause, 2003, 10(5): 482-487.
- [23] MANEY D L, PINAUD R. Estradiol-dependent modulation of auditory processing and selectivity in songbirds [J]. Frontiers in Neuroendocrinology, 2011, 32(3): 287-302.
- [24] FRIESEN C N, RAMSEY M E, CUMMINGS M E. Differential sensitivity to estrogen-induced opsin expression in two poeciliid freshwater fish species [J]. General and Comparative Endocrinology, 2017, 246: 200-210.
- [25] BUTLER J M, WHITLOW S M, ROGERS L S, et al. Reproductive state-dependent plasticity in the visual system of an African cichlid fish [J]. Hormones and Behavior, 2019, 114: 104539.

Physiological Ecology and Ethology of Fishes

Visual and Olfactory Preference of Zebrafish Females to Males during the Breeding Period

FU Jinfeng, WANG Chunling, LIU Zhihao

(Laboratory of Water Ecological Health and Environmental Safety, College of Life Sciences,
Chongqing Normal University, Chongqing 401331, China)

Abstract: To explore the sex preference of zebrafish (*Danio rerio*) females to their mates during reproduction, the control (visual and olfactory signals stimuli), olfactory (olfactory signals stimuli) and optical (visual signals stimuli) groups were set. During reproduction (8:00—10:00), female fish were placed in the onset zone individually, and stimulus fish were placed in the male and female stimulation zone respectively. The sexual preference of zebrafish was determined for 10 minutes after light stimuli. The results showed that: 1) No significant difference of the frequency in the zone was found in females of each group. 2) In the control and optical groups, frequency of striking, duration in the zone and maximum of duration of the female were all significantly higher when stimulated by the males. 3) In olfactory group, no significant difference of the frequency of striking, duration in the zone and maximum of duration in the female was found between sexes. The results indicated that zebrafish female significantly preferred males during reproduction and likely through an optical-triggered pathway.

Keywords: zebrafish; sexual preference; optical-triggered; olfactory-triggered

(责任编辑 陈 乔)