

กลิ่นตัวของนก : ส่วนประกอบทางเคมีและประโยชน์ต่อนก

Bird Body Odor: Chemical Compositions and Benefits for Birds

สุปาณี เลียงพรพรรณ*

สาขาวิชาชีววิทยา คณะวิทยาศาสตร์ มหาวิทยาลัยทักษิณ

ตำบลบ้านพร้าว อำเภอบางแพะ จังหวัดพัทลุง 93110

Supanee Liengpornpan*

Division of Biology, Faculty of Science, Thaksin University,

Baan Prao, Papayom, Phatthalung 93110

บทคัดย่อ

ต่อมไขมันของนกสร้างของผสมเรียกว่า preen oil ที่ประกอบด้วยสารอินทรีย์ที่ระเหยง่ายหลายชนิดทำให้นกมีกลิ่นตัว กลิ่นตัวของนกจะแปรผันตามรายตัว เพศ ประชากร และชนิด กลิ่นตัวจัดเป็นสัญญาณเคมีที่ใช้ในการสื่อสารของนกบางชนิด จากรายงานการศึกษาทำให้สามารถอธิบายประโยชน์ที่นกได้รับจากกลิ่นตัว 4 ประการ คือ (1) ระบุตัวตน (2) ดึงดูดเพศตรงข้าม (3) ป้องกันตัว และ (4) ประเมินคุณภาพของนกตัวอื่น การรับรู้กลิ่นตัวเป็นกลไกการปรับตัวที่สำคัญของนกบางชนิดเพื่อเพิ่มความอยู่รอดและความเหมาะสมในการขยายพันธุ์

คำสำคัญ : กลิ่นตัวของนก; ส่วนประกอบทางเคมี; ประโยชน์ต่อนก; สัญญาณเคมี

Abstract

Avian uropygial gland produces mixtures, preen oil, that contains volatile organic compounds (VOCs) which is the body odor source. Bird body odor is variable among individuals, sexes populations and species. Body odor is the chemical cue for communication in some birds. Form the published data, four broad explanations have been described for the possible benefits of body odor to the bird: (1) to distinguish among individuals, (2) to attract the opposite sex, (3) to defend itself, and (4) to assess the quality of the other birds. Having body odor is the important adaptive strategy for some birds to increase their survival and reproductive fitness.

Keywords: bird body odor; chemical composition; benefit for bird; chemical cue

1. บทนำ

ปัญหาอย่างหนึ่งของการเลี้ยงนกหรือสัตว์ปีกชนิดอื่น คือ การมีกลิ่นเหม็นในบริเวณที่เลี้ยง ซึ่งเป็นกลิ่นของสิ่งขับถ่ายรวมกับกลิ่นตัวของนก มีการศึกษาจำนวนหนึ่งรายงานว่ากลิ่นตัวที่เหม็นสาบนี้มีความสำคัญอย่างมากในการดำรงชีวิตของนกบางชนิด กลิ่นตัวมีส่วนประกอบทางเคมีอะไรบ้าง และมีประโยชน์ต่อกอย่างไร สามารถหาคำตอบได้จากบทความนี้

2. ส่วนประกอบทางเคมีของกลิ่นตัวของนก

กลิ่นตัวของนกเป็นกลิ่นของของผสมที่สร้างจากต่อมมีท่อขนาดใหญ่ที่อยู่บริเวณโคนหางเรียกว่าต่อมไชรันชน (uropygial gland หรือ preen gland) โดยสารนี้มีสมบัติเป็นไขมันเรียกว่า preen oil ประกอบด้วยสารอินทรีย์ที่ระเหยง่ายหลายชนิด (volatile organic compound, VOCs) [1] จากการศึกษาส่วนประกอบของ VOCs ของนกหงส์หยก (budgerigar, *Melopsittacus undulatus*) พบว่าประกอบด้วยแอลกอฮอล์ 3 ชนิด (3-alkanol blend) คือ octadecanol, nonadecanol และ eicosanol [2] ในขณะที่ VOCs ของนกในเขตร้อน 5 อันดับ มีส่วนประกอบดังนี้ (1) อันดับ *Thamnophilidae* ประกอบด้วยกรดสายยาว แอลกอฮอล์ เอสเทอร์ ไฮโดรคาร์บอนไม่อิ่มตัว และไอโซพรีนอยด์ (2) อันดับ *Pipridae* ประกอบด้วยเอสเทอร์สายยาวเชิงซ้อนหลายชนิด (3) อันดับ *Dendrocolaptidae* ประกอบด้วยเอสเทอร์สายยาวทั้งกรดอิ่มตัวและกรดไม่อิ่มตัวที่รวมกับแอลกอฮอล์ (4) อันดับ *Tyrannidae* ประกอบด้วยเอสเทอร์สายยาวของกรดอิ่มตัวและกรดไม่อิ่มตัว และ (5) อันดับ *Formicaridae* ประกอบด้วยสควาเลนและอนุพันธ์ ซึ่งส่วนประกอบของ VOCs ของนกทั้ง 5 อันดับ มีความสัมพันธ์กับอุณหภูมิของแหล่งที่อยู่ของนกด้วย และคาดว่าอาจมีปัจจัยอื่นเฉพาะที่ทำให้นกใน

ลำดับ *Formicaridae* เท่านั้นที่สามารถสร้างสารสควาเลนที่เป็นสารตั้งต้นในการสร้างสเตอรอยด์ได้ [3]

นอกจากนี้เมื่อศึกษาส่วนประกอบของ VOCs ของนกในอันดับ Passeriformes 16 ชนิดที่จับได้ในป่าในช่วงฤดูร้อนของประเทศสหรัฐอเมริกาโดยใช้เทคนิค stir bar sorptive extraction (SBSE) ร่วมกับเทคนิค gas chromatography-mass spectrometry (GC-MS) พบว่า VOCs ของนกทุกชนิดเป็นเอสเทอร์ที่มีน้ำหนักโมเลกุลใกล้เคียงกัน แต่ต่างกันที่ชนิดและปริมาณของส่วนประกอบ เช่น แอลกอฮอล์ แอลดีไฮด์ กรดคาร์บอกซิลิก เมธิลคีโตน เอสเทอร์ เบนโซเอต เทอร์พีน แลคโตน ฟีนอล หรือไฮโดรคาร์บอน โดยส่วนประกอบของ VOCs ของนกทั้ง 16 ชนิด ไม่มีความสัมพันธ์กับสายวิวัฒนาการของนกแต่อย่างใด [4] คาดว่าการสร้างกลิ่นตัวที่เกิดขึ้นอย่างอิสระและมีลักษณะเฉพาะในแต่ละชนิดนี้น่าจะเพื่อใช้ป้องกันการผสมพันธุ์ข้ามชนิด และใช้กำจัดปรสิตภายนอกที่เกาะอยู่ตามขนนก เช่น หมัด เห็บ ไร โลน เป็นต้น ทำให้สร้าง VOCs ที่มีส่วนประกอบแตกต่างกันตามชนิดของปรสิต [5] และชนิดของอาหารที่นกกิน [6]

3. ประโยชน์ของกลิ่นตัวต่อนก

การที่นกแต่ละตัวมีส่วนประกอบของ VOCs แตกต่างกัน ทำให้นกมีกลิ่นตัวเฉพาะที่สามารถระบุชนิด เพศ รายตัว และความพร้อมในการสืบพันธุ์ได้ โดยนกบางชนิดสามารถใช้กลิ่นตัวนี้ให้เกิดประโยชน์ในการดำรงชีวิตดังนี้

3.1 ใช้กลิ่นตัวระบุตัวตน

เนื่องจากนกต่างชนิดกันมีกลิ่นตัวต่างกันจึงทำให้นกจำพวกเดียวกันได้ เช่น นกจิ้งโกล์ตาดำหรือนกจาบปีกอ่อนตาดำ (*Junco hyemalis*) สามารถแยกกลิ่นตัวของนกชนิดเดียวกันออกจากนกชนิดอื่นได้ [7] แม้ว่านกชนิดเดียวกันจะสร้าง VOCs ที่มีส่วนประกอบ

เหมือนกัน [3,5] แต่หากนกดังกล่าวอาศัยอยู่ต่างสถานที่กันการสร้าง VOCs ก็มีส่วนประกอบที่แตกต่างกัน เช่น เมื่อสู่มัจฉาจากงัดตัวดำตัวผู้และตัวเมียที่อาศัยอยู่ในเมืองและในป่าทางตอนใต้ของรัฐแคลิฟอร์เนียมาวิเคราะห์หาส่วนประกอบของ VOCs โดยใช้เทคนิค capillary gas chromatography-mass spectrometry พบว่าประกอบด้วยสาร 19 ชนิด ที่มีรายละเอียดแตกต่างกันตามประชากร เพศ และรายตัว และเมื่อนำนกทั้งหมดมาเลี้ยงในกรง และให้กินอาหารเหมือนกันเป็นเวลา 10 เดือน พบว่าส่วนประกอบของ VOCs ของนกทุกตัวเหมือนเดิม [1] แสดงว่าการสร้าง VOCs ของนกแต่ละตัวถูกปรับเปลี่ยนไปแล้วอย่างถาวร ไม่สามารถเปลี่ยนแปลงส่วนประกอบได้ภายในระยะเวลาอันสั้น

นอกจากนี้นกบางชนิดสามารถใช้กลิ่นตัวแยกเพศได้ ได้แก่ นกจิ้งโง่ดำ [7] นกหงส์หยก เป็นต้น โดยนกหงส์หยกตัวผู้จะมีปริมาณของ VOCs มากกว่าตัวเมียถึง 4 เท่า ทำให้นกตัวผู้มีกลิ่นตัวแรงกว่าตัวเมียมาก [2] ซึ่งนกชนิดนี้อาจใช้กลิ่นเป็นเกณฑ์อย่างหนึ่งในการแยกเพศ ต่างจากนกฟินช์บ้าน (*Carpodacus mexicanus*) ตัวผู้ที่ไม่สามารถแยกกลิ่นของตัวเมีย ทำให้ตอบสนองต่อกลิ่นของตัวผู้และตัวเมียไม่แตกต่างกัน [8] แสดงว่านกฟินช์บ้านอาจไม่ได้ใช้กลิ่นเป็นเกณฑ์ในการแยกเพศ แต่ใช้ลักษณะอย่างอื่นแทน

นกส่วนใหญ่จะจำสมาชิกที่อยู่ด้วยกันได้จากรูปร่างลักษณะหรือเสียงร้อง แต่มีนกบางชนิดสามารถใช้กลิ่นตัวร่วมด้วย [6] เช่น นก European storm petrels (*Hydrobates pelagicus*) ที่อยู่รวมกันเป็นฝูงในทะเลจะจำกลิ่นของนกที่เป็นญาติกันได้ และหลีกเลี่ยงที่จะผสมพันธุ์ด้วย [9] นอกจากนี้นกจิ้งโง่ดำตัวผู้ที่เลี้ยงลูกตามลำพังจะใช้ปากป้าย VOCs จากต่อมไครซ์เข้าไปเช็ดถูตามไข่และตัวลูกนกเพื่อให้จำลูก

ของมันได้ และ VOCs ของลูกนกก็จะมีส่วนประกอบที่คล้ายกับของแม่ [10] และจากการศึกษาในห้องปฏิบัติการพบว่าแม่นกจิ้งโง่ดำจะใช้เวลาฟักไข่ที่มีกลิ่นของตัวเองติดอยู่มากกว่าไข่ที่มีกลิ่นของนกตัวอื่นชนิดเดียวกัน และจะไม่ฟักไข่ของนกชนิดอื่น แสดงว่ากลิ่นของ VOCs ที่ติดตามไข่และตัวลูกเป็นปัจจัยอย่างหนึ่งที่ทำให้แม่นกจำและเลี้ยงลูกได้ ช่วยให้ลูกนกมีโอกาสรอดชีวิตมากขึ้น แต่กลิ่นตัวนี้จะมีผลชั่วคราวเฉพาะในช่วงที่ต้องเลี้ยงลูกเท่านั้น อย่างไรก็ตาม ในสภาพธรรมชาตินั้นในรังของนกจิ้งโง่ดำมักมีไข่นกปรสิตของนก brown-headed cowbird (*Molothrus ater*) ปนอยู่ด้วย พบว่าแม่นกจิ้งโง่ดำจะฟักทั้งไข่ของมันและไข่ปรสิต โดยมีได้ทั้งรังหรือไข่ปรสิตทั้งแต่อย่างใด [11] แสดงว่าในสภาพธรรมชาติอาจมีปัจจัยอื่นที่ทำให้แม่นกจิ้งโง่ดำยอมรับไข่นกปรสิตได้นอกจากนี้กลิ่นตัวของนกที่ติดอยู่ที่รังอาจมีส่วนช่วยให้นกบินกลับรังได้ถูกต้อง [6]

3.2 ใช้กลิ่นตัวดึงดูดเพศตรงข้าม

การสื่อสารโดยใช้กลิ่นตัวของนกบางชนิดมีผลอย่างมากต่อความสำเร็จในการสืบพันธุ์ เช่น ทำให้นกจำกลิ่นตัวของพวกเดียวกันได้และไม่เกิดการผสมพันธุ์ข้ามชนิด ใช้กลิ่นตัวปกป้องอาณาเขตที่ใช้สำหรับการผสมพันธุ์และการเลี้ยงลูก และที่สำคัญสามารถใช้กลิ่นตัวร่วมกับลักษณะอย่างอื่นในการพิจารณาเลือกคู่ [12] กลิ่นตัวจัดเป็นฟีโรโมนที่นักใช้ดึงดูดเพศตรงข้าม [13] ซึ่งนกจะใช้ปากป้าย VOCs แล้วเช็ดถูไปตามขนทั่วร่างกาย โดยนกตัวผู้จะแสดงพฤติกรรมนี้ถี่มากในขณะเกี้ยวพาราสี เพื่อประโยชน์ในการหาคู่และปกป้องคุ้มครองมากกว่าเพื่อรักษาอาณาเขตของตน [6] การปล่อยกลิ่นนี้มักจะเกิดขึ้นพร้อมกับการกางปีกหางและการส่งเสียงร้อง โดยไม่แสดงพฤติกรรมก้าวร้าวร่วมด้วยแต่อย่างใด [14]

โดยปกติแล้วนกหงส์หยกตัวผู้จะปล่อยกลิ่น

เพื่อดึงดูดตัวเมีย ดังนั้นเมื่อจับนกตัวเมียวางในช่องทางเดินรูปตัววายที่มองไม่เห็นตัวผู้ พบว่าตัวเมียสามารถเดินตามกลิ่นไปหาตัวผู้ได้ถูกต้อง และตัวเมียชอบกลิ่นตัวที่แรงของตัวผู้มาก หากสกัดเอาสารตัวใดตัวหนึ่งออกไปจาก VOCs พบว่ากลิ่นนี้จะไม่สามารดึงดูดตัวเมียได้ [2] ต่างจากนกจิ้งจอกดำตัวเมียใช้เวลาอยู่กับกลิ่นตัวที่อ่อนซึ่งเป็นของนกตัวผู้ขนาดเล็กมากกว่ากลิ่นตัวแรง โดยไม่สนใจว่าเป็นของนกในอาศัยอยู่ในบริเวณเดียวกันหรือไม่ [7] แสดงว่ากลิ่นตัวที่อ่อนของนกจิ้งจอกดำตัวผู้อาจให้ประโยชน์กับตัวเมียมากกว่ากลิ่นตัวที่แรง หรือกลิ่นตัวของนกตัวผู้ชนิดนี้ไม่มีผลต่อการเลือกคู่ของนกตัวเมีย

ในทางกลับกันในกรณีของไก่บ้าน (*Gallus gallus domesticus*) พบว่าไก่ตัวเมียจะปล่อยกลิ่นเพื่อดึงดูดตัวผู้ จากการผ่าตัดไก่ตัวเมียทั้งหมดและแบ่งไก่ออกเป็น 2 กลุ่ม คือ กลุ่มที่ตัดและไม่ตัดต่อมไทรัน พบว่าไก่ตัวผู้จะแสดงการเกี้ยวพาราสีตัวเมียทั้งสองกลุ่มไม่แตกต่างกัน แต่เลือกขึ้นผสมพันธุ์กับตัวเมียที่มีต่อมไทรันมากกว่าตัวที่ไม่มีต่อมนี้อย่างชัดเจน แสดงว่ากลิ่นตัวของตัวเมียมีส่วนช่วยกระตุ้นให้ตัวผู้สนใจตัวเมียมากขึ้น นอกจากนี้เมื่อตัดอวัยวะรับกลิ่นของไก่ตัวผู้ออกไปทำให้ไม่สามารถรับกลิ่นได้ พบว่าไก่ตัวผู้จะขึ้นผสมพันธุ์กับตัวเมียทั้งสองกลุ่มไม่แตกต่างกัน เป็นการยืนยันว่ากลิ่นตัวของไก่ตัวเมียมีช่วยเพิ่มความสำเร็จในการสืบพันธุ์ของมันได้ [15] เช่นเดียวกับนกกระทาตัวผู้ที่สูญเสียการได้กลิ่นจะมีพฤติกรรมทางเพศกับนกตัวเมียลดลง [16]

3.3 ใช้กลิ่นตัวป้องกันตัว

ในช่วงฤดูผสมพันธุ์ VOCs ของนกบางชนิดจะมีส่วนประกอบเปลี่ยนแปลงไปจากปกติ [15] เช่นเมื่อสุมนานกจิ้งจอกดำจากประชากรเดียวกันมาแยกเลี้ยงเป็น 2 กลุ่ม โดยให้แต่ละกลุ่มมีทั้งนกตัวผู้และตัวเมีย จากนั้นจัดให้นกกลุ่มแรกมีช่วงกลางวันยาว

เลียนแบบฤดูผสมพันธุ์ และนกกลุ่มหลังมีช่วงกลางวันสั้นเลียนแบบนอกฤดูผสมพันธุ์ เมื่อวิเคราะห์ส่วนประกอบของ VOCs ของนกแต่ละกลุ่มด้วย stir bar sorptive extraction (SBSE) ตามด้วยเทคนิค gas chromatography-mass spectrometry (GC-MS) และเทคนิค element-specific atomic emission detection (AED) พบว่า VOCs ของนกกลุ่มแรกทั้งตัวผู้และตัวเมียมีปริมาณของแอลกอฮอล์ (C_{10} - C_{18}) ซึ่งเป็นองค์ประกอบหลักสูงกว่าของนกกลุ่มหลัง ในขณะที่ส่วนประกอบอื่น คือ 2-tridecanone, 2-tetradecanone, 2-pentadecanone และสารประกอบของกำมะถันมีปริมาณมากขึ้นเฉพาะในนกตัวผู้ของกลุ่มแรกเท่านั้น โดยกลิ่นตัวของนกชนิดนี้เป็นกลิ่นของแอลกอฮอล์ผสมกับกลิ่นของพืชอาหารที่นกกินเข้าไปทำให้นกกลุ่มแรกมีกลิ่นตัวแรงกว่านกกลุ่มหลังและนกตัวผู้มีกลิ่นตัวแรงกว่าตัวเมีย กลิ่นนี้นอกจากเกิดจากสารคัดหลั่งที่สร้างจากต่อมไทรันแล้วสามารถพบได้ที่ขนปีกด้วย ซึ่งอาจเกิดจากปฏิกิริยาเคมีภายในตัวนกหรือจากสิ่งแวดล้อม การที่นกจิ้งจอกดำทั้งตัวผู้และตัวเมียมีกลิ่นตัวแรงขึ้นกว่าปกติในฤดูผสมพันธุ์นี้อาจเป็นกลไกการปรับตัวทางสรีรวิทยาที่สำคัญเพื่อป้องกันตัวรวมทั้งป้องกันไข่และลูกนกด้วย ทำให้ผู้ล่าไม่พอใจกลิ่นและหลีกเลี่ยงที่จะเข้าใกล้ [17] ต่างจากนกพิโทฮุย (*Pitohui* spp.) [18,19] และนกอื่น ๆ อีก 80 สปีชีส์ที่มีกลิ่นตัวเหม็นเปรี้ยวตลอดเวลา [20] ทำให้ปลอดภัยจากผู้ล่า โดยต่อมไทรันของนกพิโทฮุยสามารถสร้างสารพิษชื่อโฮโมบาทราคโททอกซิน (homobatrachotoxin) มาสะสมที่ผิวหนังและขน [18,19]

3.4 ใช้กลิ่นตัวประเมินคุณภาพของนกตัวอื่น

นอกจากนกจะประเมินความแข็งแรงของคู่ต่อสู้จากลักษณะภายนอกที่สังเกตได้อย่างชัดเจน เช่น ขนาดตัว ความดังของเสียงร้อง ความเข้มของสีขน หรือ

ความยาวของขนหางแล้ว นักบางชนิดอาจประเมินศักยภาพของคู่ต่อสู้จากกลิ่นตัวร่วมด้วย เนื่องจากกลิ่นตัวสามารถบ่งบอกลักษณะของเจ้าของกลิ่นได้ ดังนั้นนกจึงใช้กลิ่นตัวเป็นสัญญาณอย่างหนึ่งในการจัดลำดับทางสังคมภายในฝูง เพื่อลดโอกาสที่จะได้รับบาดเจ็บหรือตายจากการต่อสู้ [13] เช่น นกฟินช์บ้านจะประเมินความแข็งแรงของคู่ต่อสู้จากกลิ่นตัว โดยนกตัวผู้ที่มีกลิ่นตัวอ่อนกว่าจะไม่เข้าไปในอาณาเขตของตัวผู้ที่มีกลิ่นตัวแรงกว่า ในขณะที่นกตัวผู้ที่มีกลิ่นตัวแรงที่สุดจะสามารถเข้าไปได้ในทุกที่ [8] ทำให้นกฟินช์บ้านสามารถใช้กลิ่นตัวเพื่อปกป้องอาณาเขตที่ครอบครองได้ด้วย [6]

ในกรณีของนกจิ้งโก๋ดำคาดว่าพ่อและแม่นกที่มีกลืนตัวแรงจะมีลูกที่แข็งแรงและสามารถรอดชีวิตได้มากกว่าลูกของพ่อและแม่นกที่มีกลืนตัวอ่อนกว่า อาจเป็นเพราะนกที่มีกลืนตัวแรงมีสุขภาพแข็งแรงหรือมีความสามารถในการเลี้ยงดูลูกได้ดีกว่า แต่เป็นที่น่าประหลาดใจที่นกจิ้งโก๋ดำตัวผู้ชอบอยู่กับกลืนของนกตัวผู้มากกว่ากลืนของตัวเมีย [21] คาดว่าอาจเพื่อต้องการประเมินศักยภาพของนกตัวผู้ตัวนั้น

นอกจากนี้ในปัจจุบันเริ่มมีการศึกษาเพื่อหาข้อมูลทางพันธุกรรมบางอย่างในระดับโมเลกุลจาก VOCs ของนก เช่น เมื่อนำ VOCs ของนกจิ้งโก้นาคาต้า ทั้งตัวผู้และตัวเมียมาวิเคราะห์ด้วยวิธี gas chromatography ร่วมกับการวิเคราะห์ทางพันธุกรรมที่ตำแหน่ง microsatellite loci ทำให้สามารถทราบข้อมูลเกี่ยวกับ genetic heterozygosity และข้อมูลอื่น ๆ ที่เกี่ยวข้อง เช่น เป็นนกตัวผู้พันธุ์แท้หรือนกตัวผู้ที่มีลักษณะไม่ตี เช่น นกที่มีปีกหางสั้นจะมีส่วนประกอบของ VOCs คล้ายกับของตัวเมีย หรือนกตัวเมียพันธุ์บางจะมีส่วนประกอบของ VOCs คล้ายกับของตัวผู้ [22]

4. สรุป

จากที่กล่าวมาแล้วจะเห็นว่ากลืนตัวของนกเกิดจากสารเคมีที่มีองค์ประกอบซับซ้อนหลายชนิด ทำให้นกมีกลืนตัวที่แตกต่างกันตั้งแต่ระดับชนิด ระดับประชากร ระดับเพศ และระดับรายตัว แต่การศึกษายังอยู่ในวงจำกัดในนกเพียงบางกลุ่มเท่านั้น และสามารถสรุปการใช้ประโยชน์จากกลืนตัวของนกได้เพียง 4 ประการ คือ ระบุตัวตน ติ่งดูดเพศตรงข้าม ป้องกันตัว และประเมินคุณภาพของนกตัวอื่น การสร้างกลืนตัวเป็นการปรับตัวของนกบางชนิดเพื่อความอยู่รอดและเพื่อการขยายพันธุ์ ซึ่งคาดว่าจะนำจะใช้ประโยชน์ในด้านอื่น ๆ ด้วย ดังนั้นจึงเป็นงานที่ท้าทายที่จะศึกษาเพิ่มเติมเพื่อค้นหาส่วนประกอบของกลืนตัวของนกกลุ่มอื่น ๆ รวมทั้งศึกษาการใช้ประโยชน์จากกลืนตัวของนกให้กว้างขวางและครอบคลุมมากขึ้น เพื่อให้ได้ข้อมูลที่ใกล้เคียงกับที่เกิดขึ้นจริงในธรรมชาติมากที่สุด

5. รายการอ้างอิง

- [1] Whittaker, D.J., Soini, H.A., Atwell, J.W., Hollers, C., Novotny, M.V. and Ketterson, E.D., 2010, Songbird chemosignals: Volatile compounds in preen gland secretions vary among individuals, sexes, and populations, *Behav. Ecol.* 21: 608-614.
- [2] Zhang, J.X., Wei, W., Zhang, J.H. and Yang, W.H., 2010, Uropygial gland-secreted alkanols contribute to olfactory sex signals in budgerigars, *Chem. Senses.* 35: 375-382.
- [3] Haribal, M., Dhondt, A. and Rodriguez, E., 2009, Diversity in chemical compositions of preen gland secretions of tropical birds, *Biochem. Syst. Ecol.* 37: 80-90.

- [4] Soini, H.A., Whittaker, D.J., Wiesler, D., Ketterson, E.D. and Novotny, M.V., 2013, Chemosignaling diversity in songbirds: chromatographic profiling of preen oil volatiles in different species, J. Chromatogr. A. 1317: 186-192.
- [5] Haribal, M., Dhondt, A.A., Rosane, D. and Rodriguez, E., 2005, Chemistry of preen gland secretions of passerines: different pathways to same goal? why?, Chemoe-cology 15: 251-260.
- [6] Hagelin, J.C. and Jones, I.L., 2007, Bird odors and other chemical substances: a defense mechanism or overlooked mode of intraspecific communication?, The Auk. 124: 741-761.
- [7] Whittaker, D.J., Richmond, K.M., Miller, A.K., Kiley, R., Burns, C.B., Atwell, J.W. and Ketterson, E.D., 2011, Intraspecific preen oil odor preferences in dark-eyed juncos (*Junco hyemalis*), Behav. Ecol. 22: 1256-1263.
- [8] Amo, L., Lopez-Rull, I., Pagan, I., Garcia, C.M., 2012, Male quality and conspecific scent preferences in the house finch, *Carpodacus mexicanus*, Anim. Behav. 84: 1483-1489.
- [9] Bonadonna, F. and Sanz-Aguilar, A., 2012, Kin recognition and inbreeding avoidance in wild birds: the first evidence for individual kin-related odour recognition, Anim. Behav. 84: 509-513.
- [10] Slowinski, S.P., Whittaker, D.J. and Ketterson, E.D., 2013, Odor sharing among kin in birds: assessing whether female songbirds transfer preen oil to their nestlings during brooding, Integr. Comp. Biol. 53: E371-E371.
- [11] Whittaker D.J., Reichard D.G., Dapper A.L. and Ketterson E.D., 2009, Behavioral responses of nesting female dark-eyed juncos *Junco hyemalis* hetero- and conspecific passerine preen oils, J. Avian Biol. 40: 579-583.
- [12] Caro, S.P., Balthazart, J. and Bonadonna, F., 2015, The perfume of reproduction in birds: chemosignaling in avian social life, Horm. Behav. 68: 25-42.
- [13] Johansson, B.G. and Jones, T.M., 2007, The role of chemical communication in mate choice, Bio. Rev. Camb. Philos. Soc. 82: 265-289.
- [14] Whittaker, D.J., Reichard, D.G., Drouilly, M. and Ziegenfus, C., 2015, Avian olfactory displays: a hypothesis for the function of bill-wiping in a social context, Behav. Ecol. Sociobiol. 69: 159-167.
- [15] Hirao, A., Aoyama, M. and Sugita, S., 2009, The role of uropygial gland on sexual behavior in domestic chicken *Gallus gallus domesticus*, Behav. Process. 80: 115-120.
- [16] Caro, S.P. and Balthazart, J., 2010, Pheromones in birds: myth or reality?, J. Comp. Physiol. A. 196: 751-766.
- [17] Soini, H.A., Schrock, S.E., Bruce, K.E.,

- Wiesler, D., Ketterson, E.D. and Novotny, M.V., 2007, Seasonal variation in volatile compound profiles of preen gland secretions of the dark-eyed junco (*Junco hyemalis*), J. Chem. Ecol. 33: 183-198.
- [18] Dumbacher, J.P., Beehler, B.M., Spande, T.F., Garraffo, H.M. and Daly, J.W., 1992, Homobatrachotoxin in the genus *Pitohui* : chemical defense in birds?, Science 258: 799-801.
- [19] Ligabue-Braun, R. and Carlini, C.R., 2015, Poisonous birds: A timely review, Toxicon 99: 102-108.
- [20] Weldon, P.J. and Rappole, J.H., 1997, A survey of birds odorous or unpalatable to humans: possible indications of chemical defense, J. Chem. Ecol. 23: 2609-2633.
- [21] Whittaker, D.J., Gerlach, N.M., Soini, H.A., Novotny, M.V. and Ketterson, E.D., 2013, Bird odour predicts reproductive success, Anim. Behav. 86: 697-703.
- [22] Leclaire, S., Merklings, T., Raynaud, C., Mulard, H., Bessiere, J.M., Lhuillier, E., Hatch, S.A. and Danchin, E., 2012, Semiochemical compounds of preen secretion reflect genetic make-up in a seabird species, Proc. R. Soc. B. 279: 1185-1193.