

棕色田鼠雄性幼体不同发育期犁鼻器和副嗅球的组织结构

丁小丽 郜发道 *

(陕西师范大学生命科学学院, 西安, 710062)

摘要: 通过对出生后不同发育时期雄性棕色田鼠犁鼻器和副嗅球进行组织学观察, 探讨棕色田鼠出生后犁鼻器和副嗅球的发育规律。实验以出生后当天 (0 日龄), 5 日龄, 15 日龄, 25 日龄以及成年棕色田鼠为研究对象, 副嗅球采用 Pischinger 氏染色法染色, 犁鼻器用 H. E. 染色法染色后进行组织学观察。结果显示, 棕色田鼠出生时, 犁鼻器和副嗅球就已具有成体的基本结构, 随着动物个体的发育, 犁鼻上皮逐渐增厚, 犁鼻管变长, 犁鼻上皮中神经元密度增加; 腺体逐渐增大, 犁鼻管腔填充物增多, 犁鼻管背外侧的静脉血管逐日增大, 管腔周围出现越来越多的血管; 副嗅球长宽都增加, 僧帽细胞层和颗粒细胞层逐渐增长, 各层细胞密度变化稍有不同; 出生后 15 日内, 僧帽细胞层细胞密度增加, 15 日龄以后又开始降低, 25 日龄及成体的僧帽细胞层细胞密度与 5 日龄的相似; 颗粒细胞层细胞密度持续增高。实验结果提示, 棕色田鼠 5 日龄时, 犁鼻器和副嗅球已具有了完整的结构, 到 25 日龄时可能达到了功能上的成熟。

关键词: 棕色田鼠; 犁鼻器; 副嗅球; 出生后发育

中图分类号: Q954.53

文献标识码: A

文章编号: 1000 - 1050 (2005) 01 - 0057 - 06

Histological Structure of the Vomeronasal Organs and Accessory Olfactory Bulbs of Male Mandarin Voles (*Microtus mandarinus*) at Different Postnatal Ages

DING Xiaoli TAI Fadao *

(College of Life Science, Shaanxi Normal University, Xi'an, 710062)

Abstract: We investigated the vomeronasal organ (VNO) and accessory olfactory bulbs (AOB) of male mandarin voles (*Microtus mandarinus*) at postnatal 0, 5, 15, 25 days of ages using histological method. The VNO was stained using Pischinger method while AOB was stained using hematoxylin-eosin method. In the mandarin vole, which continues to grow during most of its adult life, VNO and AOB were well developed before birth. However, full development of VNO and AOB did not occur until postnatal 25 days. At birth, mandarin vole had the basic structure of VNO and AOB of the adults. From age 0 to age 25 days, the thickness of vomeronasal epithelium, the length of the vomeronasal duct, and the size of the gland increased with age. The dorsolateral vessel became larger and numbers of other vessels increased. The size of AOB, the length of the granule cell and the mitral cell zones, and the density of granule cells increased with age also, while the density of mitral cells increased from age 0 to age 15 days, then declined. Voles of age 25 days and the adults had the similar densities of mitral cells as those of age 5 days. These results suggest that possibly at postnatal age 5 days, the structure development of VNO and AOB was complete, and possibly at postnatal 25 days, VNO and AOB were fully functional.

Key words: Mandarin voles (*Microtus mandarinus*); Vomeronasal organ; Accessory olfactory bulb; Postnatal development

犁鼻器 (Vomeronasal organ) 是与鼠类繁殖行为 (Kumar 等, 1999; 郜发道等, 2002)。两个多世纪以来, 虽然与社会行为紧密联系的化学感受器 (Kumar 等, 1999) 对各种哺乳类动物的犁鼻器进行了研究, 但多局限

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30200026), 教育部科学技术重点项目

作者简介: 丁小丽 (1978 -), 女, 硕士, 主要从事动物生理生态学研究。

收稿日期: 2004 - 05 - 06; 修回日期: 2004 - 08 - 02

* 通讯作者, correspondence author, E-mail: taifadao@snnu.edu.cn

于实验动物和家养动物 (Vaccarezza *et al.*, 1981; Wysocki and Meredith, 1987), 随着人们发现性信息素在哺乳类繁殖活动中的重要作用, 作为性信息素感受器的犁鼻器重新引起人们的研究兴趣。近年来, 对实验动物及人类的犁鼻器从基因 (Lisa *et al.*, 2002)、电生理 (Keverne, 1999)、发育 (Changping *et al.*, 1997; Garrosa *et al.*, 1986; Halpern and Martinez-Marcos, 2003; Rodriguez *et al.*, 1999; Rosselli-Austin *et al.*, 1987) 等方面进行了深入研究。副嗅球是犁鼻器感觉输出的第一个靶器官 (Keverne, 1999), 通过神经微环路 (Breer and Shepherd, 1993), 接收从犁鼻器传来的感觉信息, 在鼠类的社会行为及繁殖活动中起重要作用。发生上, 犁鼻器起源于嗅觉板, 随着个体的发育, 逐渐与副嗅球建立起神经联系 (Rodriguez *et al.*, 1999)。有关实验动物的犁鼻器和副嗅球的胚胎及出生后发育已经得到很好的研究 (Garrosa *et al.*, 1986; Halpern and Martinez-Marcos, 2003; Rosselli-Austin *et al.*, 1987)。但是这种发育规律存在明显的种属差异性。研究发现, 大鼠 (*Rattus norvegicus*) 与负鼠 (*Monodelphis domestica*) 的犁鼻器和副嗅球的发育存在很大的差异 (Changping *et al.*, 1997; Meredith, 1991; Segovia *et al.*, 1986), 大鼠和小鼠 (*Mus musculus*) 的犁鼻器、副嗅球出生时已完成早期形态发育 (Garrosa *et al.*, 1986, 1992; Rodriguez *et al.*, 1999), 而负鼠出生后第 10 天犁鼻器具备成体的基本结构, 到第 21 天副嗅球完成形态发育 (Changping *et al.*, 1997)。

田鼠具有复杂的社会行为, 而犁鼻器和副嗅球又在鼠类社会行为中起着重要作用。Wekesa 和 Lepri (1994) 认为雄性犁鼻器有较大可能和父本行为的减少以及攻击行为的增加有关, 但 Smith 等 (2001) 的研究结果却不支持以上假说, 他们认为野生田鼠犁鼻粘膜的大小可能还受行为和生活环境等因素的影响。棕色田鼠 (*Microtus mandarinus*) 为单配制种类, 沼泽田鼠 (*M. fustus*) 根据其繁殖特征推测为多配制 (武正军等, 1996)。已有报道表明, 单配制棕色田鼠和多配制沼泽田鼠的犁鼻器和副嗅球的结构不同: 棕色田鼠的犁鼻器和副嗅球不存在性别差异, 而沼泽田鼠的则具有明显性别差异 (Tai *et al.*, 2004; 邵发道等, 2003)。但是田鼠犁鼻器和副嗅球的发育却没有相关研究报道。棕色田

鼠作为一种社会行为复杂的单配制野生田鼠, 其犁鼻器和副嗅球经历了怎样的发育过程, 目前还不清楚。本文利用组织学方法研究出生后不同发育期棕色田鼠结构变化, 为探讨犁鼻器和副嗅球的机能和棕色田鼠繁殖及社会行为的发育奠定基础。

1 材料和方法

实验用棕色田鼠为实验室繁殖的 F3 和 F4 代, 动物于 1997 年从河南省灵宝市捕获, 饲养和繁殖于陕西师范大学生命科学学院鼠类研究室, 并且每年加以补充。田鼠分组饲养在透光干净的塑料箱内 (40 cm × 28 cm × 50 cm), 以锯末为铺垫, 用棉花作巢材, 供应充足的水和食物, 室温控制在 20 ~ 23, 光周期为 12L 12D (08 00 ~ 20 00)。因为, 邵发道等 (2003) 研究发现, 棕色田鼠犁鼻系统不存在明显的性二型现象, 所以实验选择 0 日龄 (出生后当天), 5 日龄, 15 日龄, 25 日龄以及成年雄性棕色田鼠各 5 只用于实验。实验前, 将幼鼠称重, 然后注射麻醉剂戊巴比妥钠 (40 mg/kg) 后, 经左心室输入冲洗液 (0.1 mol/L 磷酸缓冲液) 100 ~ 150 ml, 剪破右心房以使血液流出, 接着输入固定液 (0.1 mol/L 磷酸缓冲液配制的 4% 多聚甲醛, pH 7.2 ~ 7.4) 300 ml, 随即取出嗅球 (副嗅球位于嗅球尾部的背侧) 和犁鼻器, 置于 Bouin 氏固定液中 24 ~ 48 h。经石蜡切片处理后 (副嗅球切片厚 10 μm, 犁鼻器切片厚 8 μm), 犁鼻器用 H. E. 染色, 副嗅球用 Pischinger 氏缓冲美蓝法染色 (染液配方: 1 N 冰醋酸 1.0 ml, 1 N 醋酸钠 1.0 ml, 美蓝 0.064 g, 蒸馏水 100 ml, pH 4.6)。副嗅球取最大矢状面进行切片, 犁鼻器取横断面进行切片。取每个个体犁鼻器中间相同部位切片 5 张, 在光镜下用测微尺测量犁鼻上皮厚度, 犁鼻管长度, 犁鼻上皮中神经元细胞密度; 取副嗅球最大矢状面切片 5 张, 测量副嗅球宽和高, 僧帽细胞带长和带宽, 僧帽层细胞密度, 颗粒细胞带长、带宽, 颗粒细胞层细胞密度等指标。用 SPSS10.0 统计软件对数据进行统计, 并进行一种数据的多重检验, 即 ANOVA 检验。

2 结果

棕色田鼠出生当天, 犁鼻器和副嗅球就已经完成了早期形态发育, 已具备了成体犁鼻器和副嗅球的基本结构 (图 1)。随着个体的发育, 犁鼻器和

副嗅球的形态结构变化表现为犁鼻上皮逐渐增厚，犁鼻管加长，犁鼻上皮中神经元密度增大；副嗅球体积增加，僧帽细胞层和颗粒细胞层逐渐增长，各层细胞密度变化稍有不同：出生后 15 日内僧帽细胞层细胞密度持续增加，15 日龄后又开始降低，25 日龄后趋于稳定；颗粒细胞层细胞密度持续增加（表 1）。

2.1 犁鼻器

棕色田鼠出生当天，犁鼻器已清晰可见（图 1）。幼体时，棕色田鼠的犁鼻管弯曲弧度较大，呈半圆形，具假复层钩；犁鼻上皮较薄，假复层上皮较厚，犁鼻管背外侧可见一静脉血管，犁鼻腺体已经具备，但腺体内颗粒较少。棕色田鼠出生后的 25 日内，犁鼻管长度增加，犁鼻上皮厚度随着日龄的增加而增加，0 日龄、5 日龄、15 日龄之间差异显著，15 日龄、25 日龄及成体之间无显著差异；犁鼻上皮中神经元细胞密度增加，0 日龄、5 日龄、15 日龄、25 日龄之间均达到显著性差异（表 1）。随着个体发育，犁鼻管弯曲的幅度逐渐变小，由幼体的半圆形逐渐到成体的弓形。出生当天，假复层钩很明显，随着日龄的增加逐渐退化，至 25 日龄时消失。犁鼻管背外侧面的静脉血管逐渐增大，犁

鼻管周围出现更多的血管。腺体体积逐日增加，腺体内颗粒增多，犁鼻腔的填充物增多。但是，假复层上皮却未增厚，有萎缩的倾向（图 1）。

2.2 副嗅球

与犁鼻器的形态发育规律相似，出生当天，副嗅球已分化为 5 层结构（图 1）。随着个体日龄的增加，副嗅球的体积逐渐增大，0 日龄、5 日龄、15 日龄、25 日龄之间均达到显著性差异（表 1）。僧帽细胞带长随着日龄的增加而增加，年龄间的差异显著，僧帽细胞带宽也逐渐增加，各年龄段差异显著，至 25 日龄时与成体无显著差异。颗粒细胞与僧帽细胞发育规律相同，颗粒细胞与僧帽细胞带长随着日龄的增加一直增加，带宽增加到 25 日龄时趋于稳定（表 1）。副嗅球细胞密度变化各层规律不同：僧帽细胞层细胞密度增加到 15 日龄后又有所降低（0 日龄、5 日龄、15 日龄之间差异显著），25 日龄和成体的细胞密度与 5 日龄没有显著差异（表 1），25 日龄以后细胞密度趋于稳定。颗粒细胞层的细胞密度随着日龄的增加一直呈增加趋势，0 日龄、5 日龄、15 日龄、25 日龄各年龄段之间均有显著性差异。

表 1 不同日龄棕色田鼠犁鼻器和副嗅球的比较

Table 1 Comparison of vomeronasal organ and accessory olfactory bulb of mandarin vole pups of different ages

变量 Variables	0 日龄 Postnatal 0 day	5 日龄 Postnatal 5 days	15 日龄 Postnatal 15 days	25 日龄 Postnatal 25 days	成体 Adult
KVE	55.125 ±7.590 ^a	68.250 ±7.000 ^b	89.944 ±12.311 ^c	90.750 ±8.419 ^c	91.150 ±18.051 ^c
LVE	332.325 ±7.590 ^a	341.700 ±16.620 ^b	454.222 ±43.253 ^c	458.875 ±73.554 ^c	453.850 ±75.725 ^c
NDVE	281.850 ±13.806 ^a	307.684 ±7.889 ^b	343.186 ±7.889 ^c	420.103 ±9.745 ^d	452.156 ±11.126 ^e
LAOB	380.625 ±3.854 ^a	752.500 ±88.162 ^b	785.400 ±45.406 ^c	885.150 ±65.861 ^d	889.325 ±32.556 ^d
WAOB	241.500 ±6.548 ^a	450.333 ±17.761 ^b	483.000 ±43.925 ^c	516.600 ±19.675 ^d	633.324 ±21.301 ^e
LMCZ	347.550 ±2.186 ^a	543.833 ±35.000 ^b	565.900 ±42.909 ^c	802.200 ±59.644 ^d	827.125 ±59.629 ^e
WMCZ	58.800 ±2.214 ^a	129.667 ±27.503 ^b	150.300 ±21.773 ^c	168.600 ±14.683 ^d	168.500 ±37.370 ^d
DMC	66.378 ±9.745 ^a	88.755 ±0.000 ^b	109.466 ±4.519 ^c	88.755 ±7.889 ^b	89.258 ±6.259 ^b
LGCZ	369.600 ±6.416 ^a	752.500 ±17.761 ^b	769.400 ±45.406 ^c	885.150 ±65.861 ^d	950.750 ±124.090 ^e
WGCZ	61.425 ±0.802 ^a	156.333 ±8.208 ^b	165.900 ±13.690 ^c	185.400 ±14.683 ^d	189.000 ±37.370 ^d
DGC	133.612 ±9.826 ^a	186.384 ±4.518 ^b	213.612 ±8.208 ^c	235.233 ±4.519 ^d	259.428 ±6.892 ^e

每组样本量为 15，长度单位为微米（ μm ），密度单位为个细胞/100 $\mu\text{m} \times 100 \mu\text{m}$ ，每行中具有不同上标的数据间存在显著性差异；TVE：犁鼻上皮厚度；LVE：犁鼻粘膜长；DVE：犁鼻上皮中神经元细胞密度；LAOB：副嗅球长；WAOB：副嗅球宽；LMCZ：副嗅球僧帽细胞带长；WMCZ：副嗅球僧帽细胞带宽；DMC：副嗅球僧帽细胞密度；WGCZ：副嗅球颗粒细胞带宽；LGCZ：副嗅球颗粒细胞带长；DGC：副嗅球颗粒细胞密度

Sample size for each group is 15, Length is measured in μm ; Density is measured in the No. of cells/ 100 $\mu\text{m} \times 100 \mu\text{m}$; Numbers with different superscripts show significant difference through ANOVA $P < 0.05$. TVE: Thickness of vomeronasal epithelium; LVE: Length of VE; NDVE: Neuron density of VE; LAOB: Length of accessory olfactory bulb; WAOB: Width of AOB; LMCZ: Length of mitral cell zone; WMCZ: Width of mitral cell zone; DMC: Density of mitral cell; WGCZ: Width of granule cell zone; LGCZ: Length of granule cell zone; DGC: Density of granule cell

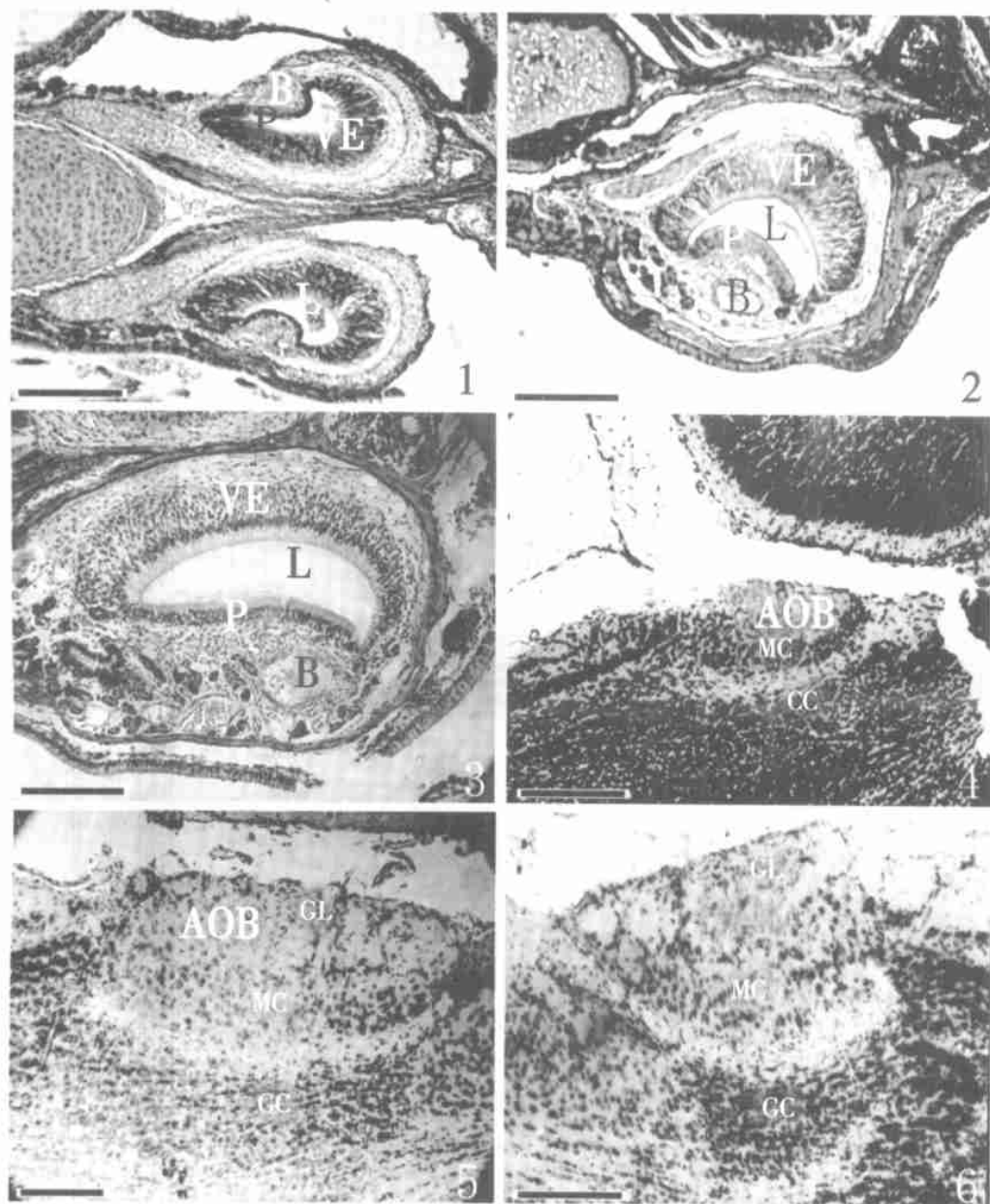


图1 不同日龄棕色田鼠犁鼻器和副嗅球的组织结构

1: 0 日龄棕色田鼠犁鼻器中部的横切面; 2: 15 日龄棕色田鼠犁鼻器中部的横切面; 3: 成体棕色田鼠犁鼻器中部的横切面; 4: 0 日龄棕色田鼠副嗅球的最大矢状切面; 5: 15 日龄棕色田鼠副嗅球的最大矢状切面; 6: 成体棕色田鼠副嗅球的最大矢状切面; B: 血管; P: 假复层纤毛上皮; VE: 犁鼻上皮; L: 犁鼻管; CC: 颗粒细胞; CL: 肾丝球细胞; MC: 僧帽细胞; 标尺表示 100 μm

Fig. 1 Histological structure of the vomeronasal organ and accessory olfactory bulb of mandarin voles in different ages

1: Cross section of the vomeronasal organ at the middle segment at age 0 day; 2: Cross section of the vomeronasal organ at the middle segment at age 15 days; 3: Cross section of the vomeronasal organ at the middle segment of adult mandarin vole; 4: The longest sagittal section of AOB of mandarin vole at age 0 day; 5: The longest sagittal section of AOB of mandarin vole at age 15 days; 6: The longest sagittal section of AOB of adult mandarin vole; B: Blood vessel; P: Pseudostratified epithelium; VE: Vomeronasal epithelium; L: Vomeronasal lumen; CC: Granule cell; CL: Glomeruli; MC: Mitral cell; Scale bar = 100 μm

3 讨论

棕色田鼠出生当天, 已具备犁鼻器的基本结构, 说明其在胚胎期就完成了早期形态发育, 这与人对大鼠和小鼠的研究结果一致 (Carrosa *et al.*, 1986; Rodriguez *et al.*, 1999; Rosselli-Austin *et al.*, 1987)。Carrosa 等 (1986) 发现, 大鼠在 13 胚龄时, 一些从嗅板 (Olfactory placode) 扩散增殖的细胞组成犁鼻器原基。到大鼠出生时, 犁鼻器已具有成体犁鼻器的结构。棕色田鼠出生后, 犁鼻器进一步发育, 主要表现在: 随着日龄的增加犁鼻器体积增大, 犁鼻上皮增厚, 犁鼻上皮中神经元细胞密度增大, 犁鼻管背外侧面的主要静脉血管变大, 而且犁鼻管周围出现更多的血管; 腹面的腺体变大, 腺体内颗粒增多, 犁鼻管腔分泌物逐渐增多。大鼠出生后 3 周内, 犁鼻器完成晚期形态发育, 犁鼻器体积增大, 犁鼻上皮发育完善。大鼠出生 10 日内, 犁鼻上皮的神经元细胞基本发育成熟 (Carrosa and Coca, 1991)。大鼠犁鼻器的腺体在出生时也已经存在, 但没有分泌活性, 直到出生后第 17 天才具备腺体的功能 (Carrosa *et al.*, 1986)。棕色田鼠犁鼻器的腺体何时开始具备分泌功能还有待深入研究。负鼠的犁鼻器发育较晚, 出生后第 1 天, 负鼠的犁鼻器仅仅为由细胞丛组成的直管状结构, 到出生后第 10 天, 犁鼻器各部分结构才发育完整 (Changping *et al.*, 1997)。不同物种不同的繁殖行为、不同的性成熟时间、不同的生活环境及其不同的生活方式可能是导致犁鼻器发育存在差异的主要原因。

棕色田鼠的犁鼻器具有发达的血管区, 因其开口于鼻腔内部, 需要有血管组成的缩张机制将外界信息素吸入犁鼻管内。棕色田鼠出生时, 犁鼻管背外侧面的主要静脉血管面积很小, 犁鼻管周围也没有其他血管。随着个体的发育, 主要静脉血管面积增大, 犁鼻管周围出现了更多的血管。有关其它动物犁鼻管背外侧面静脉血管及其它血管的形态发育未见报道。棕色田鼠出生当天, 犁鼻管腔腹面的腺体虽已具备, 但腺体内细胞较少, 以后腺体逐渐增大, 腺体内细胞增多。由此可见, 棕色田鼠出生后发育早期, 犁鼻上皮较薄, 犁鼻腔的填充物少, 腺体小, 分泌物很少, 主要静脉血管不发达, 表明此时的犁鼻器功能尚未完善。但 5 日龄时, 幼体嗅闻

其他雌性个体 (非幼体母亲) 后, 在副嗅球也有明显的 *c-fos* 表达 (郇发道等, 2003)。据此推测, 幼体犁鼻器可能具有感觉功能, 但又由于腺体不发达, 粘液物质太少, 犁鼻上皮太薄, 大静脉血管尚小, 这种感觉功能可能起到促进犁鼻系统发育的作用, 而不会像成体性激素刺激能引起相应的性行为反应 (Klintsova *et al.*, 1995)。

棕色田鼠副嗅球与犁鼻器的发育规律相似。个体发育过程中, 副嗅球体积逐渐增大, 僧帽细胞、颗粒细胞带长和带宽都增加, 细胞密度也增加。但到 15 日龄以后, 僧帽细胞密度反而变小, 颗粒层细胞密度持续增加。大鼠出生时, 也具备成体副嗅球的结构。出生后, 僧帽细胞层的输出神经元先增多, 18 日龄后又开始减少。棕色田鼠僧帽细胞密度增加到 15 日龄后也开始减少, 25 日龄与 5 日龄无显著性差异。两种鼠的颗粒细胞层细胞密度均持续增加 (Rosselli-Austin *et al.*, 1987)。但大鼠出生后 18 日内, 副嗅球的体积增加了 600%, 随后又下降, 到 60 日龄时, 副嗅球的体积只有 18 日龄时的 66% (Rosselli-Austin *et al.*, 1987), 而棕色田鼠副嗅球的体积则是与日俱增, 各年龄段之间均存在显著差异。

负鼠的副嗅球发育与其犁鼻器相应, 出生后第 10 天副嗅球逐渐显现, 到第 21 天形态结构才发育完全 (Changping *et al.*, 1997), 说明副嗅球与犁鼻器的发育存在对应关系。许多实验 (郇发道等, 2003; Belluscio *et al.*, 1999; Rodriguez *et al.*, 1999) 证明副嗅球是犁鼻器信号输出的第一个靶器官, 二者之间存在密切的对应关系, 它们之间存在着复杂的神经联系。犁鼻器由设想的信息素受体 (包含 G 蛋白亚单位成分) 区分为两类犁鼻感受神经元: 位于犁鼻粘膜顶部的感受神经元表达 I型 受体, 连接 G 蛋白型 G, 投射到副嗅球前部的几个肾丝球; 位于底部的犁鼻感觉神经元表达犁鼻器型受体, 连接另一个蛋白亚型 G_b (G, G_b 是 G 蛋白的两个亚型, 与受体偶联产生不同的生物学效应), 投射到副嗅球的后部 (Belluscio *et al.*, 1999; Rodriguez *et al.*, 1999; Changping *et al.*, 1997)。Changping 等 (1997) 研究发现, 出生后 10 天的负鼠可观察到副嗅球, 同时期, 两类犁鼻感受神经元分别开始在副嗅球前后部投射。至于棕色田鼠犁鼻器与副嗅球之间神经联系、神经元投射的发育有待

于更深入的研究。虽然对神经投射模式和犁鼻神经元的信号传导成分进行了比较详细的研究,但犁鼻系统在细胞构架二型性的生理学特征还不清楚 (Kumar *et al.*, 1999)。不同类型的犁鼻感觉神经元感知不同的信息素,引起不同的生理活动 (Kumar *et al.*, 1999)。

大鼠在出生后第 21 天左右完成犁鼻器和副嗅球的形态发育,但其真正功能的完善却是在青春前期 (Roos *et al.*, 1989)。欧鼠 (*Clethrionomys glareolu*) 也是出生后 6 至 8 周,即青春前期明显地选择陌生异性的气味 (Magorzata and Aniela, 2003)。棕色田鼠 25 日龄时基本具备了成体犁鼻器和副嗅球的结构特征,说明此时的形态发育已经完成。但犁鼻系统的功能成熟,即具备处理性信息素的能力是在什么时候尚需进一步探讨。

参考文献:

- Belluscio L, Koentges G, Axel R, Dulac C. 1999. A map of pheromone receptor activation in the mammalian brain. *Cell*, **97**: 209 - 220.
- Breer H, Shepherd G. 1993. Implications of the NO/ cGMP system for olfaction. *Trends Neurol Sci*, **16**: 5 - 9.
- Changping J, Goldman G, Halpern M. 1997. Development of vomeronasal receptor neuron subclasses and establishment of topographic projections to the accessory olfactory bulb. *Dev Brain Res*, **102**: 209 - 216.
- Carroza M, Coca S, Mora O A. 1986. Histological development of the vomeronasal complex in the pre- and postnatal rat. *Acta Otolaryngol*, **102**: 291 - 301.
- Carroza M, Coca S. 1991. Postnatal development of the vomeronasal epithelium in the rat: an ultrastructural study. *J Morphol*, **208**: 257 - 269.
- Carroza M, Iniguez C, Hernandez J M F, Gayoso M J. 1992. Developmental stages of the vomeronasal organ in the rat: a light and electron microscopic study. *J Histochem*, **33**: 123 - 132.
- Halpern M, Martínez-Marcos Alino. 2003. Structure and function of the vomeronasal system: an update. *Progress in Neurobiology*, **70**: 245 - 318.
- Keverne E B. 1999. The vomeronasal organ. *Science*, **286**: 716 - 720.
- Klintsova A Y, Philpot B D, Brunjes P C. 1995. Fos protein immunoreactivity in the developing olfactory bulbs of normal and narisclosed rats. *Dev Brain Res*, **86**: 114 - 122.
- Kumar A, Dudley C A, Moss R L. 1999. Functional dichotomy within the vomeronasal system: distinct zones of neuronal activity in the accessory olfactory bulb correlate with sex-specific behaviors. *Journal of Neuroscience*, **32**: 1 - 6.
- Lisa S, Timothy E H, Markus M, Catherine D, Georgy K. 2002. Loss of sex discrimination and male-male aggression in mice deficient for TRP2. *Science*, **295** (5559): 1493 - 1500.
- Magorzata K, Aniela G. 2003. Behavioural development of conspecific odour preferences in bank voles, *Clethrionomys glareolu*. *Behavioural processes*, **64**: 31 - 39.
- Meredith M. 1991. Sensory processing in the main and accessory olfactory systems: comparisons and contrasts. *J Steroid Biochem Mol Biol*, **39**: 601 - 614.
- Rodriguez I, Feinstein P, Mombaerts P. 1999. Variable patterns of axonal projections of sensory neurons in the mouse vomeronasal system. *Cell*, **97**: 199 - 208.
- Roos J, Roos M, Schaeffer C, Aron C. 1989. Prepubescent hormonal control of the development of accessory olfactory bulbs in the male rat. *Brain Res*, **47**: 309 - 312.
- Rosselli-Austin L, Hamilton K H, Williams J. 1987. Early postnatal development of the rat accessory olfactory bulb. *Brain Res*, **433**: 304 - 308.
- Segovia S, Valencia A, Cales J M, Guillemon A. 1986. Effects of sex steroids on the development of two granule cell Subpopulations in the rat accessory olfactory bulb. *Brain Res*, **395**: 283 - 286.
- Smith T D, Roslinski D L, Burrows A M, Bhatnagar K P, Siegel M I. 2001. Size of the vomeronasal neuroepithelium in two species of *Microtus* with differing levels of paternal behavior. *J Mammal*, **82**: 209 - 217.
- Tai F D, Wang T Z, Zhang Y H, Sun R Y. 2004. Sexual dimorphism of the vomeronasal organ and the accessory olfactory bulb of the mandarin vole *Microtus mandarinus* and the reed vole *M. forti*. *Acta Theriologica*, **49**: 33 - 42.
- Vaccarezza O L, Sepich L N, Tramezzani J H. 1981. The vomeronasal organ of the rat. *J Anat*, **132** (2): 167 - 185.
- Wekesa K S, Lepri J. 1994. Removal of the vomeronasal organ reduces reproductive performance and aggression in male prairievoles. *Chemical Senses*, **19**: 35 - 45.
- Wysocki C J, Meredith M. 1987. The vomeronasal system. In: Finger T E ed. *Neurobiology of Taste and Smell*. New York: John Wiley & Sons, Inc., 125 - 149.
- 邵发道, 王廷正, 孙儒泳. 2002. 犁鼻器在鼠类繁殖行为中的功能. *陕西师范大学学报*, **30** (2): 97 - 103.
- 邵发道, 王廷正, 张育辉, 郝琳, 孙儒泳. 2003. 棕色田鼠与沼泽田鼠犁鼻器和副嗅球的组织结构. *动物学报*, **49**: 248 - 255.
- 武正军, 陈安国, 李波, 郭聪, 王勇, 张美文. 1996. 洞庭湖区东方田鼠繁殖特征研究. *兽类学报*, **16** (2): 142 - 150.