

父本剥夺对子代棕色田鼠同性间行为及 相关脑区神经元活性的影响

于鹏 贾蕊 安小雷 邵发道*

(陕西师范大学生命科学学院 西安 710062)

摘要:为探究父本剥夺对子代棕色田鼠 (*Microtus mandarinus*) 同性间行为及相关脑区神经元活性的影响,本实验观察了父本缺失子代棕色田鼠成年后社会互作实验和相关脑区 Fos 蛋白的表达情况。社会互作实验结果显示,与雄性对照组相比,雄性父本剥夺组田鼠对另一雄性个体的探究和聚团行为显著减少 ($P < 0.01$);与雌性对照组相比,雌性父本剥夺组田鼠对另一雌性个体的探究行为有减少的趋势,对视和自饰行为显著减少 ($P < 0.05$);但父本剥夺组雌雄棕色田鼠静止时间均显著增加 ($P < 0.05$)。免疫组织化学结果显示,通过短暂社会互作后,与雄性对照组相比,父本剥夺组雄性在终纹床核 (bed nucleus of the stria terminalis, BST)、杏仁中央核 (central nucleus of the amygdale, Ce) 和室旁核 (paraventricular nucleus of the hypothalamus, PVN) Fos 阳性神经元数量显著增加 ($P < 0.01$);与雌性对照组相比,父本剥夺组雌性在终纹床核 (BST) 和室旁核 (PVN) 阳性神经元数量也极显著增加 ($P < 0.01$)。综上,父本剥夺可能导致幼仔成年后社会性和活动性下降,并可能增加成年后应激反应相关脑区的神经元活性。

关键词:棕色田鼠;父本剥夺;社会互作;Fos

中图分类号:Q955 文献标识码:A 文章编号:0250-3263(2010)03-37-10

The Influence of Paternal Deprivation on Offspring Social Interaction of the Same Sex and Relative Neural Activation in *Microtus mandarinus*

YU Peng JIA Rui AN Xiao-Lei TAI Fa-Dao*

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

Abstract:The purpose of this study is to explore the effects of paternal deprivation (PD) on offspring social interaction of the same sex and neuronal activation of relative nucleus in Mandarin Voles (*Microtus mandarinus*). The results of social interaction tests showed that male mandarin voles whose fathers were deprived had significantly less investigating behavior and body contact ($P < 0.01$), while female mandarin voles whose fathers were deprived showed less staring and self-grooming behaviors ($P < 0.05$); however, both male and female mandarin voles whose fathers were deprived displayed longer duration of inaction ($P < 0.05$) than their controls. The number of Fos immunoreactivity (Fos-IR) neurons in male mandarin voles whose fathers were deprived was significantly higher in the bed nucleus of the stria terminalis (BST) ($P < 0.01$), the paraventricular nucleus of the hypothalamus (PVN) ($P < 0.05$) and the central nucleus of the amygdale (Ce)

基金项目 国家自然科学基金项目 (No. 30970370, 30670273), 高等学校博士学科点专项科研基金项目 (No. 20060718);

* 通讯作者, E-mail: taifadao@snnu.edu.cn;

第一作者介绍 于鹏,男,硕士研究生;研究方向:行为生理学;E-mail: yupeng198208@stu.snnu.edu.cn。

收稿日期:2009-10-13,修回日期:2010-03-03

($P < 0.05$); the number of Fos-IR neurons in female mandarin voles whose fathers were deprived were also significantly higher in the BST and PVN ($P < 0.01$) compared to the control. The results reveal that social interactions and spontaneous activities of the offspring of mandarin voles may be reduced due to paternal deprivation, and that neural activation of brain regions associated with response to social stress might be significantly enhanced.

Key words: Mandarin Voles (*Microtus mandarinus*); Paternal deprivation; Social interaction; Fos

生命活动的早期是大脑发育的关键时期,不同的早期社会环境将会对个体发育产生深远影响。研究表明,接受母本的舔舐和理毛行为较多的子代大鼠(*Rattus norvegicus*),成年后显示出稳定的糖皮质激素负反馈^[1],对新环境的探究行为增加^[2]。与此相反,刚出生的雄性大鼠前两周每天隔离 3 ~ 4.5 h,成年后显示出焦虑样行为增加,并且表现出高水平的下丘脑-垂体-肾上腺(hypothalamic-pituitary-adrenocortical, HPA)轴应激活性^[3];但是与正常雌性大鼠相比,经过隔离的雌性大鼠在高架迷宫^[4-5]和旷场实验^[6-7]中没有表现出显著差异,可见早期社会环境中母本照顾对哺乳动物的行为及神经内分泌系统发育产生着重要的作用,且存在性别差异。然而在单配制物种中作为重要的双亲行为特征之一的父本照顾^[8-9],在个体发育过程中发挥着怎样的作用,还知之甚少。

在单配制物种中,父本直接或者间接参与育幼行为,并且对后代的生长发育同样发挥着重要的作用。例如雄性草原田鼠(*Microtus ochrogaster*)收集和储备筑巢材料,参与洞道的建设和食物的贮藏,直接参与蹲伏、理毛和携回幼仔等活动^[10-11]。在野外条件下,人为地剥夺加利福尼亚小鼠(*Californicus mouse*)父本,将明显减少幼仔成活率^[12];研究还表明,加利福尼亚小鼠父本的理毛和蹲伏有助于雄性幼体空间记忆能力的增强,而对雌性没有显著影响;接受较多双亲照顾的幼仔表现出高水平的攻击和领地防御行为^[13]。但是单配制物种中父本缺失对子代成年后同性间行为及相关脑区神经元活性产生的影响还未见报到。

棕色田鼠(*M. mandarinus*)是一种广泛分布在我国单配制小型啮齿类动物,具有复杂

的社会行为,是研究社会行为及其神经内分泌机制的重要动物模型。HPA轴作为神经内分泌网络的枢纽在应激反应中发挥着重要的作用,下丘脑室旁核(paraventricular nucleus of the hypothalamus, PVN)是HPA轴发挥作用的直接控制部位,而杏仁中央核(central nucleus of the amygdale, Ce)是应激行为和生理反应的执行者,终纹床核(bed nucleus of stria terminalis, BST)则参与多种社会行为的调控^[14],因此本实验通过观察棕色田鼠同性间的社会互作实验,并用免疫组织化学的方法分析这些核团Fos阳性神经元的数量变化,来探究父本缺失对子代个体发育产生的影响。

1 材料与方法

1.1 动物及饲养情况 F1代健康的成年无性经验的雌雄棕色田鼠各20只,随机分组,每2只个体大小和体重相似的异性田鼠为一对,共配20对,饲养于陕西师范大学生命科学学院动物饲养室。饮食充足,光周期为12D:12L,实验室温度为24~28℃。F2代出生后12h内,将父本从窝中取出单独饲养;幼仔由母本单独抚育至断奶(21d);分窝(与亲本分开)集体饲养至45d;然后雌雄分别饲养待其性发育成熟,作为父本剥夺组。对照组由雌雄正常饲养至21d,分窝后与父本剥夺组以同样的饲养条件处理。实验组均选取F1代中产仔数在2~4只的田鼠组,取70~90d的F2代处理组、对照组雌雄田鼠各20只,分别用10只进行行为学实验,另10只进行免疫组织化学实验。

1.2 社会互作实验 将成熟后的F2代田鼠分为对照雄性互作组、对照雌性互作组、对照雄性与单亲雄性互作组、对照雌性与单亲雌性互作

组共 4 组。对照组随机选取一只对照棕色田鼠饲养于观察箱作为实验鼠,另外一只同性别田鼠后放入,作为刺激鼠。对照鼠与单亲鼠组取单亲鼠作实验鼠,另一只鼠作刺激鼠。行为观察箱(80 cm × 40 cm × 40 cm)中间用隔板隔开,分成相等的两部分,观察箱内有干净消毒的锯末,每次实验结束后要清理底物并用 30% 的酒精和清水分别清洗观察箱,以防止气味对棕色田鼠行为的影响。实验鼠与刺激鼠大小差异尽可能小且实验鼠比刺激鼠体重稍重。所有测试均在 9:00 ~ 12:00 时弱光下进行,所有操作在相同的条件下进行。行为测试前,实验鼠和刺激鼠放入观察箱适应 30 min,小心取出隔板,尽量减少无关刺激,行为实验进行 10 min 并用摄像机记录,然后分析实验鼠在社会互动中的攻击行为(打斗、追赶)、亲密行为(聚团、互饰)、防御行为(对视、逃跑、服从、防御)探究行为(嗅体、接近)和非社会行为(自饰、探究环境、挖掘、静止)的持续总时间。

1.3 免疫组织化学实验 各组棕色田鼠分别进行 5 min 社会应激,30 min 后取出脑组织。将已麻醉的棕色田鼠打开胸腔暴露心,经左心室以 0.1 mol/L PBS (pH 7.2 ~ 7.4) 灌注 5 ~ 10 min,继以 4% 多聚甲醛磷酸盐缓冲液 (pH 7.2 ~ 7.4) 200 ml 灌注固定,解剖取出脑,浸在上述固定液中 4℃ 后固定 8 ~ 10 h,然后在含 30% 蔗糖溶液中 4℃ 直至材料沉底。用冰冻切片机沿脑矢状面连续切片,片厚 40 μm,0.01 mol/L PBS (pH 7.2 ~ 7.4) 接片,然后将切片转入反应槽,正常山羊血清封闭液 37℃ 封闭 60 min。用滤纸将山羊血清封闭液吸干,滴加 0.01 mol/L PBS (pH 7.2 ~ 7.4) 稀释的兔抗 c-Fos 多克隆抗体 (1:100, Santa Cruz Biotechnology, Inc) 4℃ 孵育 72 h。转入培养皿中用 0.01 mol/L PBS (pH 7.2 ~ 7.4) 冲洗,5 min × 3 次。再转入反应槽滴加二抗生物素化羊抗兔 IgG (武汉博士德公司),37℃ 孵育 90 min,转入培养皿 PBS 冲洗,5 min × 3 次,转入反应槽滴加 SABC (武汉博士德公司),37℃ 孵育 150 min,转入培养皿

PBS 冲洗,5 min × 4 次,显色剂 DAB (武汉博士德公司) 显色 10 ~ 15 min, PBS 终止反应。将玻片放置于阴凉干燥处晾干,酒精脱水,二甲苯透明,中性树胶封片。阴性对照组不加一抗,加 0.01 mol/L PBS 4℃ 72 h,其余步骤相同。

1.4 数据分析

1.4.1 行为数据分析 行为实验在 OBS5.0 系统下进行分析,并记录各种行为的持续时间和发生频次。

1.4.2 免疫组织化学结果分析 参考包新民等所著《大鼠脑立体定位图谱》^[15] 根据棕色田鼠脑空间结构进行定位,每只棕色田鼠选择同一脑区的 4 张切片,在 Leica 2 显微镜下用测微尺在面积为 25 μm × 25 μm 样方的范围内计量 BST、PVN 和 Ce 核团区域的阳性细胞数目。阳性细胞主要依据灰度值来判定,仅将低于所选用灰度值的阳性细胞进行计数,灰度值则利用 Leica Q win V3 图像分析系统来测定。图像的摄取采用 Leica Q win V3 图像分析系统来完成。所得行为和免疫组织化学数据均采用 SPSS 软件进行单样本 K-S 检验,均符合正态分布,然后进行独立样本 *t*-检验,显著水平为 $P < 0.05$, 所得数据以平均值 ± 标准误 (Mean ± SE) 表示。

2 结果

2.1 社会互动实验 雌雄棕色田鼠社会互动实验结果显示,与雄性对照组相比,父本剥夺组雄性相互间的探究和聚团行为减少,差异极显著 ($P < 0.01$); 静止持续时间显著增加 ($P < 0.05$) (图 1)。与雌性对照组相比,父本剥夺组雌性相互间探究行为有减少的趋势,出现聚团行为,对视和自饰行为显著减少 ($P < 0.05$), 静止时间显著增加 ($P < 0.05$) (图 2)。

2.2 神经元活性 Fos 蛋白在棕色田鼠脑区有着广泛的分布,是神经元活性的标志物。接受短暂社会应激后,父本剥夺组的雄性与对照组的雄性相比,在终纹床核 (BST) ($P < 0.01$) 阳性细胞数量增加,差异极显著 (图版 I:1,

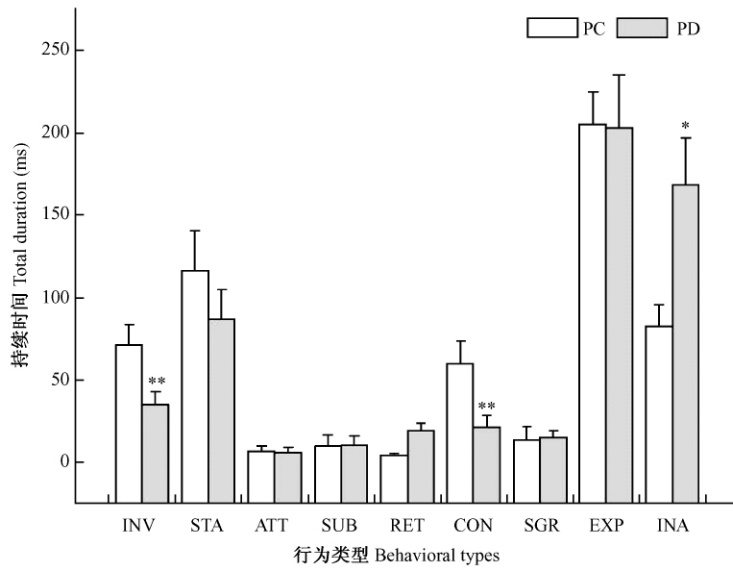


图1 雄性棕色田鼠间社会互动各行为持续时间

Fig.1 The total duration of different social interaction behaviors in male Mandarin Voles

PC: 双亲照顾组; PD: 父本剥夺组; INV: 探究个体; STA: 对视; ATT: 攻击; SUB: 服从; RET: 撤退; CON: 靠近; SGR: 自饰; EXP: 探究; INA: 静止; ** 差异极显著 ($P < 0.01$), * 差异显著 ($P < 0.05$).

PC: Mandarin Voles of parental care; PD: Mandarin Voles of paternal deprivation; INV: Investigation; STA: Stare; ATT: Attack; SUB: Submission; RET: Retreat; CON: Body contact; SGR: Self-groom; EXP: Exploration; INA: Inactive; ** Very significant difference ($P < 0.01$); * Significant difference ($P < 0.05$).

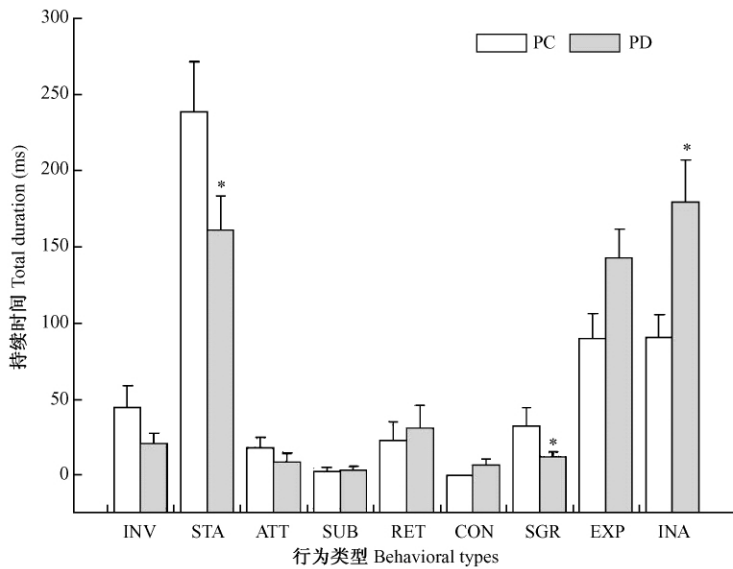


图2 雌性棕色田鼠间社会互动各行为持续时间

Fig.2 The total duration of different social interaction behaviors in female Mandarin Voles

PC: 双亲照顾组; PD: 父本剥夺组; INV: 探究个体; STA: 对视; ATT: 攻击; SUB: 服从; RET: 撤退; CON: 靠近; SGR: 自饰; EXP: 探究; INA: 静止; * 差异显著 ($P < 0.05$).

PC: Mandarin Voles of parental care; PD: Mandarin Voles of paternal deprivation; INV: Investigation; STA: Stare; ATT: Attack; SUB: Submission; RET: Retreat; CON: Body contact; SGR: Self-groom; EXP: Exploration; INA: Inactive; * Significant difference ($P < 0.05$).

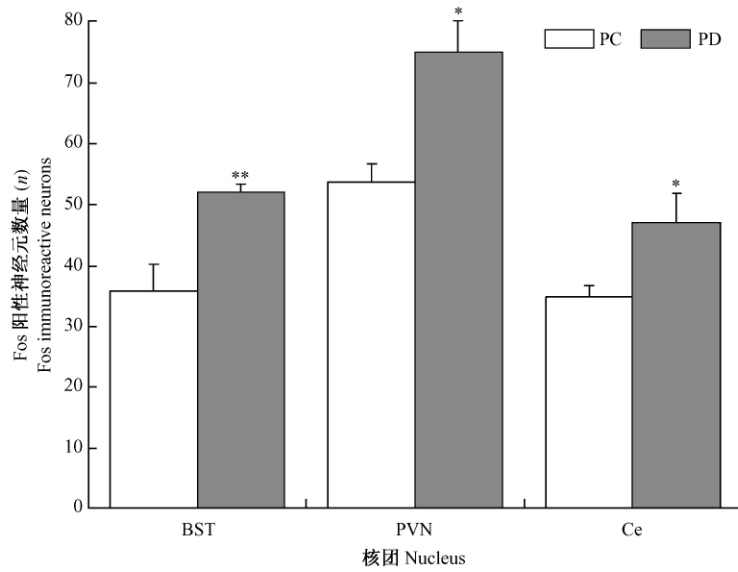


图 3 Fos 阳性神经元数量在雄性棕色田鼠脑内的分布

Fig. 3 The distribution of the number of Fos-IR neurons in the brains of male Mandarin Voles

PC: 双亲照顾组; PD: 父本剥夺组; BST: 终纹床核; PVN: 室旁核; Ce: 杏仁中央核;
**差异极显著 ($P < 0.01$), * 差异显著 ($P < 0.05$)。

PC: Mandarin Voles of parental care; PD: Mandarin Voles of paternal deprivation; BST: Bed nucleus of the stria terminalis;
PVN: Paraventricular nucleus of the hypothalamus; Ce: Central nucleus of the amygdale;
** Very significant difference ($P < 0.01$); * Significant difference ($P < 0.05$).

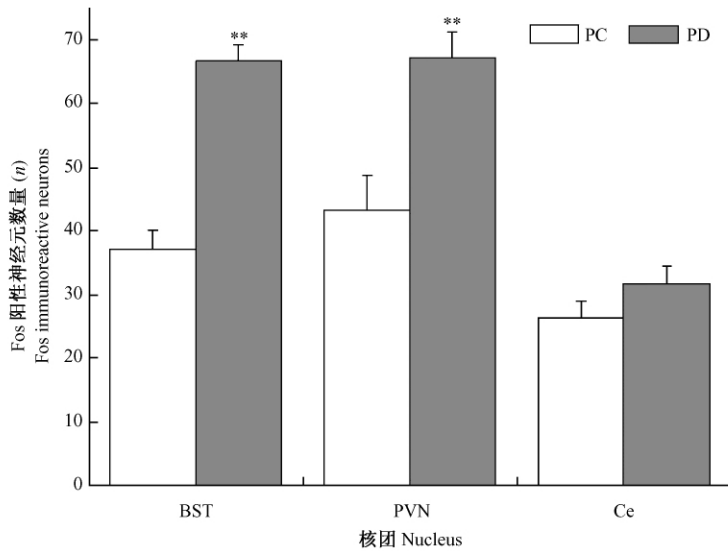


图 4 fos 蛋白在雌性棕色田鼠脑内的分布

Fig. 4 The distribution of the number of Fos-IR neurons in the brains of female Mandarin Voles

PC: 双亲照顾组; PD: 父本剥夺组; BST: 终纹床核; PVN: 室旁核;
Ce: 杏仁中央核; **差异极显著 ($P < 0.01$)。

PC: Mandarin Voles of parental care; PD: Mandarin Voles of paternal deprivation; BST: Bed nucleus of the stria terminalis;
PVN: Paraventricular nucleus of the hypothalamus; Ce: Central nucleus of the amygdale;
** Very significant difference ($P < 0.01$).

2);室旁核(PVN) ($P < 0.05$) (图版 I:3,4)和杏仁中央核(Ce) ($P < 0.05$) (图版 I:5,6)阳性细胞数量也增加,且差异显著(图3)。父本剥夺组雌性与对照组雌性相比,在终纹床核(BST) ($P < 0.01$) (图版 II:1,2)和室旁核(PVN) ($P < 0.01$) (图版 II:3,4)阳性细胞数量增加,且差异极显著;杏仁中央核(Ce)没有显著差异(图版 II:5,6)(图4)。

3 讨论

本研究构建了棕色田鼠父本剥夺模型,分析了父本缺失对子代成年后同性间社会互作实验中行为及相关脑区神经元活性的影响。

3.1 幼年父本剥夺减少了子代成年后的社会性和活动性 本实验研究结果表明,在社会互作实验中父本剥夺组雄性对刺激鼠的探究行为和聚团行为显著减少;父本剥夺组的雌性探究刺激鼠的行为也有减少的趋势,对视行为显著减少;雌雄攻击行为与正常组相比均没有显著变化。结果揭示,早期社会环境中的父本缺失对雌雄棕色田鼠均产生重要影响,使得成年雌雄棕色田鼠同性间社会互作行为均减少,而且这种影响存在性别差异。父本剥夺组中只有雌性照顾幼仔,幼仔的生活环境模拟了多配制的物种^[16-17]。只有母性照顾的多配制物种成年后显示出低水平的社会交往,例如多配制生活策略的草地田鼠(*M. pennsylvanicus*)与单配制的草原田鼠的遗传组成相似,但草地田鼠后代在早期生活中很少接受父本照顾,成年后与草原田鼠相比社会性显著减少^[18-19]。然而单配制的啮齿类动物中,雌性和雄性共同分享同一个巢穴、协同生活,雄性参与育幼活动,抵御同种入侵者^[20],成年后具有复杂的社会行为及稳定的配偶关系^[21-22]。在研究父本行为对加利福尼亚小鼠空间记忆影响的实验中证明,在水迷宫检测中出现性别差异:父本缺失组雄性显示出显著的空间记忆减弱,而雌性没有表现出显著性差异^[23]。原因可能是双亲对雌雄选择性投资的结果,但目前还没有直接的证据。

父本的携回行为可诱导子代增加攻击行

为^[24],然而在本实验中父本剥夺组的雌雄攻击行为与正常组相比均没有显著变化。接受高水平携回行为的加利福尼亚小鼠后代显示出高水平的攻击行为和领地防御行为;在交叉抚育实验中,由接受攻击行为较高的加利福尼亚小鼠抚育的白足鼠(*Peromyscus leucopus*)与由接受攻击行为弱的白足鼠抚育的加利福尼亚小鼠相比,白足鼠表现出了高水平的攻击行为,可见攻击行为与后天发育环境中双亲行为关系密切^[25]。而本实验中,父本缺失却没有使得攻击行为减弱,原因可能是母本携回行为的补偿作用;但这一假设还需要进一步实验验证。

在社会互作实验的非社会行为中,与对照组相比,父本剥夺组雄性田鼠自饰和探究环境行为没有显著差异,静止时间显著增加;父本剥夺组雌性田鼠自饰行为显著减少,探究环境和静止时间均增加,且静止行为有显著性差异。这与社会互作实验中探究和聚团等社会行为减少相吻合,从侧面反应了早期社会环境中父本缺失使得子代成年后社会性减弱,同时表明非社会性活动也减弱。

3.2 父本剥夺增加了相关脑区神经元的应激反应活性 下丘脑室旁核(PVN)是应激反应的枢纽,本实验中父本剥夺组子代雌雄棕色田鼠PVN中表达Fos蛋白的阳性神经元数量均有显著增加,这表明父本缺失使得雌雄棕色田鼠应激反应增强。BST和Ce均是应激反应的重要核团,父本剥夺组子代雌雄棕色田鼠BST中表达Fos蛋白的阳性神经元数量均显著增加,且均有极显著差异;父本剥夺组的雄性Ce中表达Fos蛋白的阳性神经元数量也有显著增加,雌性也有增加的趋势,这与雌雄的行为差异吻合,表明父本剥夺对雌雄产生不同的影响。早在1995年,Chen等已经证明,应激使得雄性大鼠PVN中表达Fos蛋白阳性神经元数量增加^[26]。Brian等在2007年也证明,重复的母性隔离使得雄性大鼠BST、PVN及Ce等核团表达Fos蛋白的阳性神经元数量均显著增加^[27],可见早期社会环境可以改变HPA轴及相关脑区的应激反应活性。本实验结果证明,早期社会

环境中父本缺失同样可以使得单配制棕色田鼠幼仔成年后的 PVN、BST 及 Ce 应激反应活性增强。

综上所述,早期社会环境中父本剥夺对棕色田鼠子代成年后同性间社会行为及 HPA 轴均有重要影响。父本缺失使得雄性探究行为和聚团行为显著减少;雌性对视行为同样显著减少,说明父本缺失会减弱子代成年后的社会互动;同时静止时间均显著增加,说明雌雄运动性均减弱。同时发现父本缺失可能是一种慢性社会应激,可以增强 HPA 轴的应激反应活性。

致谢 感谢常昱博士在实验过程中的大力帮助;感谢何凤琴博士对文章提出宝贵意见;感谢实验室翟培源、袁爱芳、宋珍珍、于承军等在实验过程中的鼎力协助。

参 考 文 献

- [1] Liu D , Caldji C , Sharma S , et al. Influence of neonatal rearing conditions on stress-induced adrenocorticotropin responses and norepinephrine release in the hypothalamic paraventricular nucleus. *J Neuroendocrinol* , 2000 , 12 : 5 - 12.
- [2] Caldji C , Tannenbaum B , Sharma S , et al. Maternal care during infancy regulates the development of neural systems mediating the expression of behavioral fearfulness in adulthood in the rat. *PNAS* , 1998 , 95 : 5335 - 5340.
- [3] Caldji C , Diorio J , Meaney M J. Variations in maternal care alter GABA (A) receptor subunit expression in brain regions associated with fear. *Neuropsychopharmacology* , 2003 , 28 : 1950 - 1959.
- [4] Johnston A L , File S E. Sex differences in animal tests of anxiety. *Physiol Behav* , 1991 , 49 : 245 - 250.
- [5] Lucion A B , Charchat H , Pereira G A , et al. Influence of early postnatal gonadal hormones on anxiety in adult male rats. *Physiol Behav* , 1996 , 60 : 1419 - 1423.
- [6] Weiss I C , Domesey A M , Heidbreder C A , et al. Early social isolation , but not maternal separation , affects behavioral sensitization to amphetamine in male and female adult rats. *Pharmacol Biochem Behav* , 2001 , 70 : 397 - 409.
- [7] Faraday M M , Blakeman K H , Grunberg N E , et al. Strain and sex alter effects of stress and nicotine on feeding , body weight , and HPA axis hormones. *Pharmacol Biochem Behav* , 2005 , 80 : 577 - 589.
- [8] Tai F D , Wang T Z. Social organization of mandarin voles in burrow system. *Acta Theriologica Sinica* , 2001 , 21 : 50 - 56.
- [9] Tai F D , Wang T Z , Zhao Y J. Mate choice and related characteristics of mandarin vole (*Microtus mandarinus*). *Acta Zoologica Sinica* , 2001 , 47 : 266 - 273.
- [10] Dewsbury D A. Parental behavior in rodents. *Am Zool* , 1985 , 25 : 841 - 852.
- [11] Wang Z , Insel T. Parental behavior in voles. *Adv Study Behav* , 1996 , 25 : 361 - 383.
- [12] Gubernick D J , Teferi T. Adaptive significance of male parental care in a monogamous mammal. *Proc Roy Soc B* , 2000 , 267 : 147 - 150.
- [13] Ribble D O , Salvioni M. Social organization and nest co-occupancy in *Peromyscus californicus* , a monogamous rodent. *Behav Ecol Sociobiol* , 1990 , 26 : 9 - 15.
- [14] 路翠艳 , 潘芳. 应激反应中 HPA 轴的中枢调控和免疫调节. *中国行为医学科学* 2003 , 3 : 353 - 355.
- [15] 包新民 , 舒斯云. 大鼠脑立体定位图谱. 北京 : 人民卫生出版社 , 1991 , 29 - 37.
- [16] Dewsbury D A. The comparative psychology of monogamy. *Nebr Symp Motivation* , 1987 , 35 : 1 - 50.
- [17] Jannett F J. Nesting patterns of adult vole , *Microtus montanus* , in field populations. *J Mammol* , 1982 , 63 : 495 - 498.
- [18] Getz L L , Carter C S , Gavish L , et al. The mating system of the prairie vole *Microtus ochrogaster*: field and laboratory evidence for pair-bonding. *Behav Ecol Sociobiol* , 1981 , 8 : 189 - 194.
- [19] Insel T R , Hulihan T J. A gender-specific mechanism for pair bonding: oxytocin and partner preference formation in monogamous voles. *Behav Neurosci* , 1995 , 109 : 782 - 789.
- [20] Young K A , Liu Y , Wang Z. The neurobiology of social attachment: A comparative approach to behavioral , neuroanatomical , and neurochemical studies. *Comparative Biochemistry and Physiology Part C* , 2008 , 148 : 401 - 410.
- [21] Young L J , Wang Z , Insel T R. Neuroendocrine bases of monogamy. *Trends Neurosci* , 1998 , 21 : 71 - 75.
- [22] Bredy T W , Lee A W , Meaney M J , et al. Effect of neonatal handling and paternal care on offspring cognitive development in the monogamous California mouse (*Peromyscus californicus*). *Horm Behav* , 2004 , 46 : 30 - 38.
- [23] Bester-Meredith J K , Marler C A. Vasopressin and the

- transmission of paternal behavior across generations in mated, cross-fostered *Peromyscus* mice. *Behav Neurosci*, 2003, 117(3):455–463.
- [24] Bester-Meredith J K, Young L J, Marler C A, et al. Species differences in paternal behavior and aggression in *Peromyscus* and their associations with vasopressin immunoreactivity and receptors. *Horm Behav*, 1999, 36: 25–38.
- [25] Bester-Meredith J K, Marler C A. Vasopressin and aggression in cross-fostered California mice (*Peromyscus californicus*) and white-footed mice (*Peromyscus leucopus*). *Horm Behav*, 2001, 40:51–64.
- [26] Chen X, Herbert J. Regional changes in c-fos expression in the basal forebrain and brainstem during adaptation to repeated stress: correlations with cardiovascular, hypothemic and endocrine responses. *Hormones and Behavior*, 2004, 46:30–38.
- [27] Brian J S, Alan A. Maternal separation enhances neuronal activation and cardiovascular responses to acute stress in border line hypertensive rats. *Behavioural Brain Research*, 2007, 183: 25–30.

图版 I 说明

Fos 免疫阳性神经元在雄性棕色田鼠终纹床核 (BST)、视旁核 (PVN) 及杏仁中央核 (Ce) 的分布。

1. 父本剥夺组雄性棕色田鼠 Fos 在终纹床核免疫反应;
2. 双亲抚育组雄性棕色田鼠 Fos 在终纹床核免疫反应;
3. 父本剥夺组雌性棕色田鼠 Fos 在视旁核免疫反应;
4. 双亲抚育组雄性棕色田鼠 Fos 在视旁核免疫反应;
5. 父本剥夺组雄性棕色田鼠 Fos 在杏仁中央核免疫反应;
6. 双亲抚育组雄性棕色田鼠 Fos 在杏仁中央核免疫反应。

Explanation of Plate I

Distribution of Fos immunoreactivity neurons in bed nucleus of the stria terminalis (BST), paraventricular nucleus of the hypothalamus (PVN), and central nucleus of the amygdale (Ce) of male Mandarin Vole.

1. Fos immunoreactivity in the bed nucleus of the stria terminalis of male Mandarin Vole raised only by mother;
2. Fos immunoreactivity in the bed nucleus of the stria terminalis of male Mandarin Vole raised by two parents;
3. Fos immunoreactivity in the paraventricular nucleus of the hypothalamus of male Mandarin Vole raised only by mother;
4. Fos immunoreactivity in the paraventricular nucleus of the hypothalamus of male Mandarin Vole raised by two parents;
5. Fos immunoreactivity in the central nucleus of the amygdale of male Mandarin Vole raised only by mother;
6. Fos immunoreactivity in the central nucleus of the amygdale of male Mandarin Vole raised by two parents.

图版 II 说明

Fos 免疫阳性神经元在雌性棕色田鼠终纹床核、视旁核及杏仁中央核的分布。

1. 父本剥夺组雌性棕色田鼠 Fos 在终纹床核免疫反应;
2. 双亲抚育组雌性棕色田鼠 Fos 在终纹床核免疫反应;
3. 父本剥夺组雌性棕色田鼠 Fos 在视旁核免疫反应;
4. 双亲抚育组雌性棕色田鼠 Fos 在视旁核免疫反应;
5. 父本剥夺组雌性棕色田鼠 Fos 在杏仁中央核免疫反应;
6. 双亲抚育组雌性棕色田鼠 Fos 在杏仁中央核免疫反应。

Explanation of Plate II

Distribution of Fos immunoreactivity neurons in bed nucleus of the stria terminalis (BST), paraventricular nucleus of the hypothalamus (PVN), and central nucleus of the amygdale (Ce) of female Mandarin Vole.

1. Fos immunoreactivity in the bed nucleus of the stria terminalis of female Mandarin Vole raised only by mother;
2. Fos immunoreactivity in the bed nucleus of the stria terminalis of female Mandarin Vole raised by two parents;
3. Fos immunoreactivity in the paraventricular nucleus of the hypothalamus of female Mandarin Vole raised only by mother;
4. Fos immunoreactivity in the paraventricular nucleus of the hypothalamus of female Mandarin Vole raised by two parents;
5. Fos immunoreactivity in the central nucleus of the amygdale of female Mandarin Vole raised only by mother;
6. Fos immunoreactivity in the central nucleus of the amygdale of female Mandarin Vole raised by two parents.

BST: 终纹床核; PVN: 视旁核; Ce: 杏仁中央核。标尺 = 200 μm 。

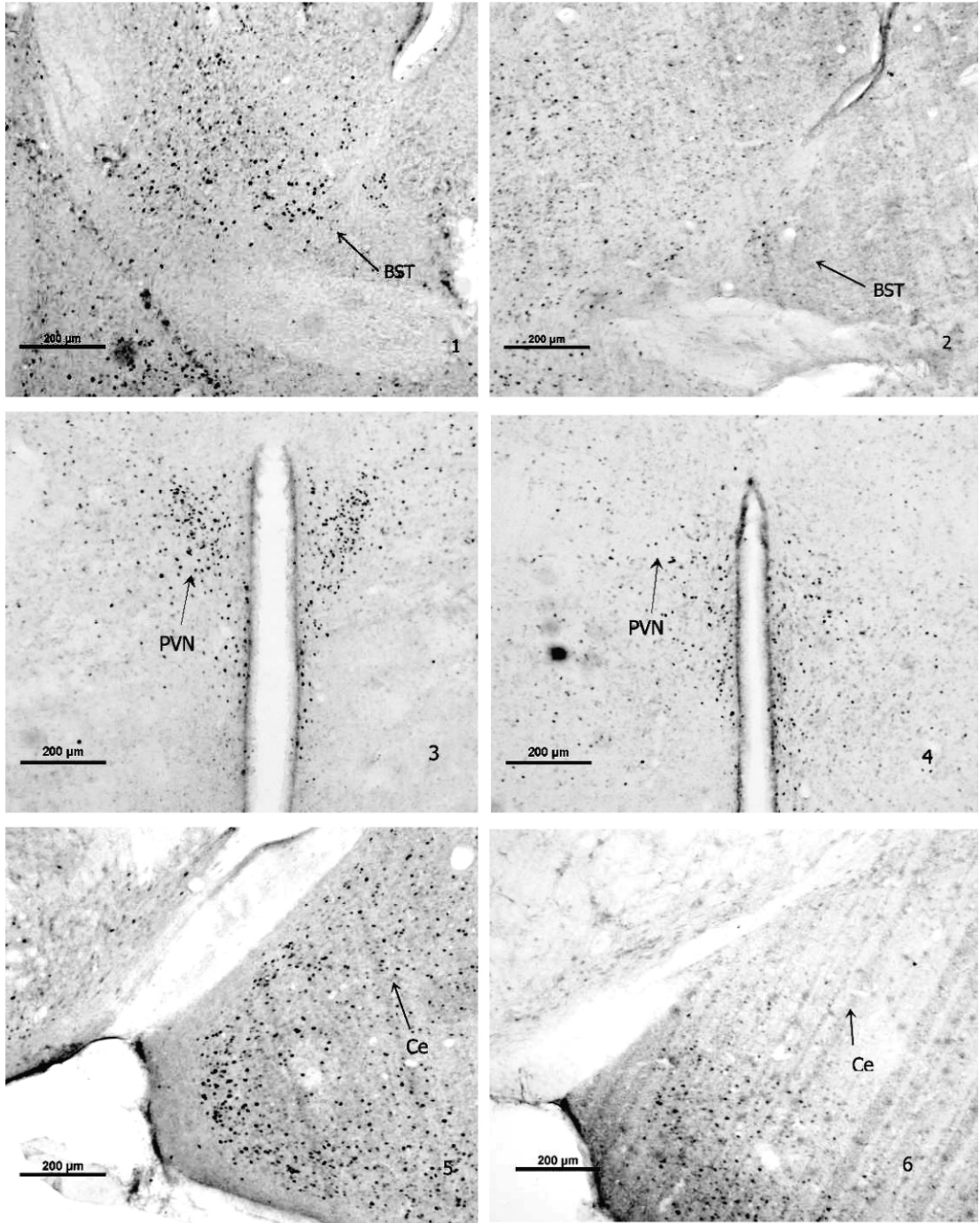
BST: Bed nucleus of the stria terminalis. PVN: Paraventricular nucleus of the hypothalamus; Ce: Central nucleus of the amygdale. Bar = 200 μm .

于 鹏等:父本剥夺对子代棕色田鼠同性间行为及相关脑区神经元活性的影响

图版 I

YU Peng *et al.* : The Influence of Paternal Deprivation on Offspring Social Interaction of the Same Sex and Relative Neural Activation in *Microtus mandarinus*

Plate I



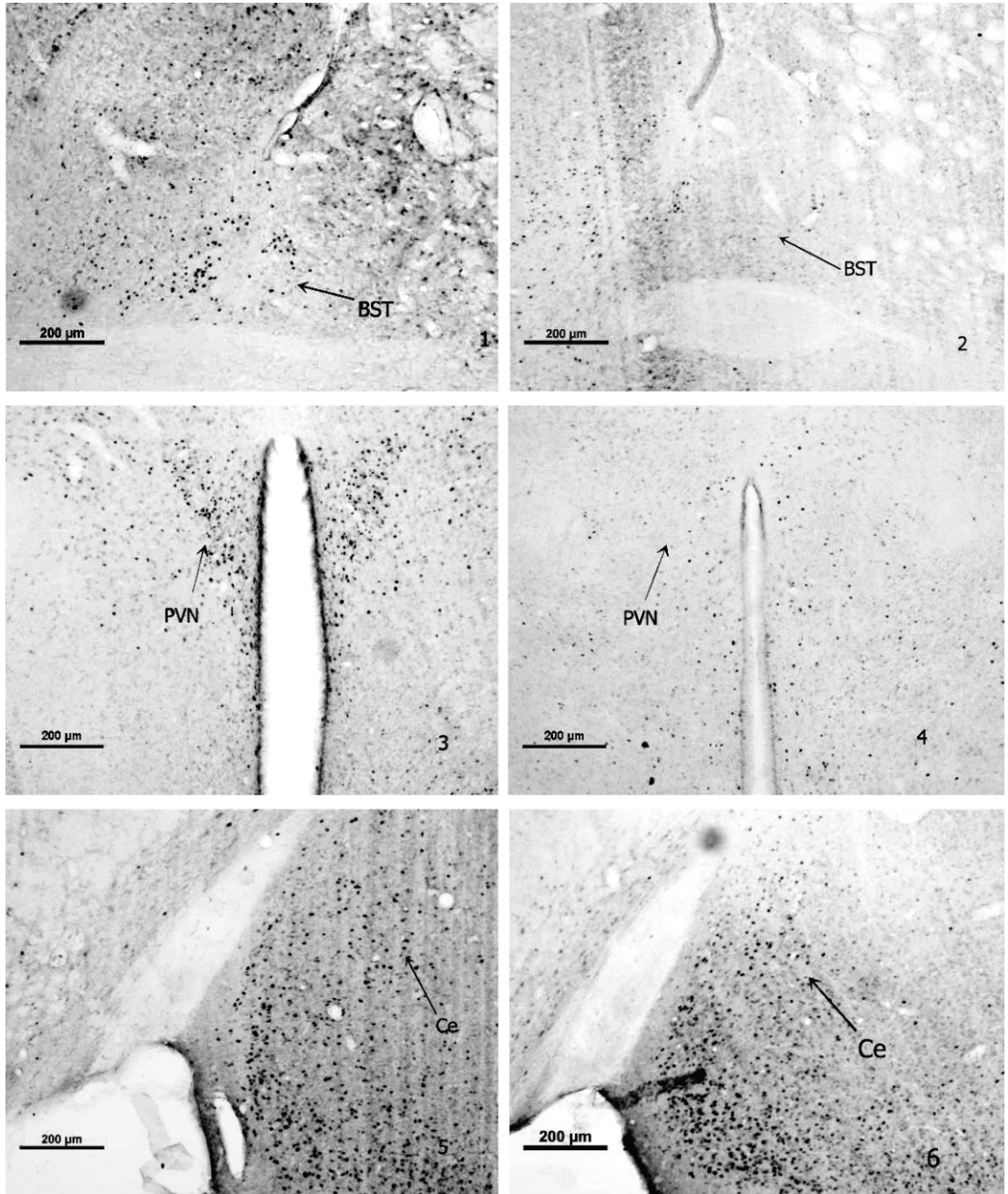
图版说明见文后

于 鹏等: 父本剥夺对子代棕色田鼠同性间行为及相关脑区神经元活性的影响

图版 II

YU Peng *et al.*: The Influence of Paternal Deprivation on Offspring Social Interaction of the Same Sex and Relative Neural Activation in *Microtus mandarinus*

Plate II



图版说明见文后