

长爪沙鼠肠道生长抑素和 P 物质细胞密度的年龄变化

张志强^{1, 2} 刘全生^{1△} 王德华^{1*}

(1中国科学院动物研究所, 农业虫害鼠害综合治理研究国家重点实验室, 北京 100101)

(2安徽农业大学动物科技学院, 合肥 230036)

摘要: 胃肠激素对调节小哺乳动物的消化功能具有重要作用。本文应用卵白素-生物素-过氧化物酶复合物 (Avidin-biotin-peroxidase complex, ABC) 免疫组织化学法, 对冬季幼年、成年和老年长爪沙鼠肠道生长抑素 (Somatostatin, SS) 和 P 物质 (Substance P, SP) 细胞进行了定位和比较。结果显示: 不同年龄组两种内分泌细胞的形态学特征相似, 呈圆形、椭圆形、梭形、锥形或不规则形。SS 细胞随年龄增加而分布范围缩小, 主要分布于小肠和十二指肠, 老年鼠的结肠和直肠无分布; 盲肠段老年鼠高于幼年鼠和成年鼠, 其余各段均无年龄差异。幼年鼠、成年鼠和老年鼠 SP 细胞分别以结肠、盲肠和直肠密度为最高, 成年鼠结肠和直肠无分布; 肠道各段的密度均有年龄差异。这些结果表明, 长爪沙鼠肠道 SS 和 SP 细胞的分布模式和发育特点有年龄差异, 这可能与其生存环境的食物质量和两种内分泌细胞相互拮抗的消化生理功能有关。

关键词: 肠道; 生长抑素; P 物质; 年龄; 长爪沙鼠

中图分类号: Q494

文献标识码: A

文章编号: 1000-1050 (2009) 02-0172-06

Age-dependent variation in densities of somatostatin and substance P-immunoreactive cells along the gut in the Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*)

ZHANG Zhiqiang^{1, 2}, LU Quansheng^{1△}, WANG Dehua^{1*}

(1 State Key Laboratory of Integrated Management of Pest Insects and Rodents, Institute of Zoology, the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China) (2 College of Animal Science and Technology, Anhui Agriculture University, Hefei 230036, China)

Abstract Gastrointestinal hormones play important roles in regulating the digestive processes of small mammals and change with age. Substance P (SP) and somatostatin (SS) immunoreactive (IR) cells have opposite functions: the former promotes motility of the small intestine, and the latter acts as an inhibitor. To clarify age-dependent variation in distribution, as well as interactive features of SS and SP-IR cells along the gut in the Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*), localization and comparison of both endocrine cells in the five portions (duodenum, small intestine, caecum, colon and rectum) of the gut in young, adult and old gerbils were studied in winter using avidin-biotin-peroxidase complex immunohistochemical method. Both endocrine cells showed similar morphological features at different ages, being round, oval, shuttle, cone or irregular in shape. The distribution of SS-IR cells tended to be narrower with increased age. SS-IR cells were found mainly in the duodenum and small intestine for all ages, and no immunoreactivity was found in the colon and the rectum in old gerbils. In the caecum, old gerbils showed higher densities of SS-IR cells than did young and adult gerbils, but no significant differences were found in any other portion of the gut. SP-IR cells displayed the highest densities in the colon, caecum, and rectum for young, adult and old gerbils, respectively, and no immunoreactivity was found in the colon and the rectum for adult gerbils. Different from SS-IR cells, SP-IR cells displayed significant differences for the each portion of gut for different ages. In conclusion, SS and SP-IR cells showed different distributions and age-dependent developmental features along the gut of Mongolian gerbils, which may be related to food quality and the opposing physiological functions of the two endocrine cells.

Key words Age; Gut; Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*); Somatostatin (SS); Substance P (SP)

基金项目: 科技部 973 资助项目 (2007BC109103); 中国科学院知识创新工程资助项目 (KSCX2-YW-N-06)

作者简介: 张志强 (1973-), 男, 博士, 副教授, 主要从事脊椎动物生理生态学研究。

收稿日期: 2008-09-08 修回日期: 2008-12-29

* 通讯作者, corresponding author; E-mail: wangdh@ibz.ac.cn

△ 现在工作单位: 华南濒危动物研究所

胃肠道是哺乳动物体内最大、最复杂的内分泌器官,能分泌多种激素,对调节消化功能具有重要作用。P 物质 (Substance P, SP) 和生长抑素 (Somatostatin, SS) 是两种具有拮抗作用的激素,前者能促进小肠运动,后者则抑制小肠运动 (曹曙光等, 2005)。目前,对裸鼠 (*Gymnura mys roberti*)、豚鼠 (*Cavia porcellus*)、实验大鼠和不同品系的实验小鼠 (Lee *et al.*, 1997, 1998, 2000; Ku *et al.*, 2002, 2003, 2004a, 2004b), 以及臭鼩 (*Suncus murinus*, Kanamori *et al.*, 1989)、西伯利亚花鼠 (*Tamias sibiricus*, Lee *et al.*, 1991)、松鼠 (*Sciurus vulgaris*, Lee *et al.*, 1997) 和中华竹鼠 (*Rhizomys sinensis*, 杨贵波和王平, 1996) 等小哺乳动物肠道的 SS 细胞有过定位研究,但结论不同。SS 细胞的分布范围和分布型具有物种特异性和多样性,且出现顺序和表达时间随胎后发育的不同阶段而不同 (杨贵波等, 1995; Lucini *et al.*, 1999; Sandström and El-Salhy, 1999)。关于 SP 细胞的定位研究较少,在小鼠 (El-Salhy and Spangue, 1998)、鹿豚 (*Babirusa babirusa*, Agungpriyono *et al.*, 2000) 和树鼩 (*Tupaia belangeri*, Yanada *et al.*, 1999) 的胃肠道中有分布,人类和牛肠道 SP 细胞的分布范围随年龄而变化 (Kitamura *et al.*, 1985; 洪艳和梁文妹, 2003)。然而,在野生鼠中,关于 SS 和 SP 细胞在肠道中的分布模式的报道很少,与胎后发育有关的比较研究则更为少见 (Ohara *et al.*, 1986; Lee *et al.*, 1991)。

长爪沙鼠 (*Meriones unguiculatus*) 是内蒙古草原农牧交错地带的优势鼠种 (王梦军等, 1998)。野外条件下,冬季面临食物可利用性下降和寒冷等多种环境因素的胁迫,是制约其生存的关键生活史阶段,死亡率较高。研究表明,成年长爪沙鼠消化器官的形态学特征和小肠的消化酶活力受食物质量的影响,具有可塑性 (Liu and Wang, 2007)。但在细胞水平,尚乏消化道调节方面的研究。分析不同年龄阶段功能相反的 SS 和 SP 细胞的形态学特征和密度分布模式的年龄差异,对了解长爪沙鼠的消化生理生态学特征,加深对其消化适应策略和生活史特征的理解具有重要意义。结合长爪沙鼠的生境,我们预测:与两种内分泌细胞的功能相适应,成年长爪沙鼠肠道 SS 和 SP 细胞会表现出截然不同的分布型;肠道各段两种内分泌细胞的分布范围和密度高低受年龄阶段的影响,并与食物质量有关。

1 材料和方法

1.1 实验动物

实验用长爪沙鼠于 2003 年 11 月下旬捕于内蒙古太仆寺旗秦家营子,该地区为撂荒地与农作物并存的农牧交错区。以体重和体长为标准,随机选择雄性幼年鼠、成年鼠和老年鼠各 5 只,平均体重和体长分别为 28.9 ± 1.4 g 和 8.7 ± 0.1 cm, 47.6 ± 0.3 g 和 10.7 ± 0.4 cm, 55.9 ± 1.5 g 和 11.3 ± 0.1 cm, 饥饿 24 h 后,断头处死,迅速取出消化道,浸于 PBS 缓冲液 (pH = 7.4, 浓度为 0.01 mol/L) 中,按十二指肠、小肠、盲肠、结肠和直肠各段分别取材,每段长约 1 cm。在 PBS 中洗净后,投入无冰醋酸的 Bouin's 液中固定 18~24 h,常规脱水、透明、石蜡包埋。切片 (厚 5~7 μ m),用甲醛明胶液处理载玻片后,贴片。

1.2 主要试剂

兔抗人多克隆 SS 和 SP 抗血清,以及 ABC 免疫组织化学试剂盒购于北京中杉金桥生物技术有限公司。SS 抗血清产品代号为 ZA-0232, SP 抗血清产品代号为 ZA-0235,均稀释 100 倍,产品由美国 ZYMED 公司生产。

1.3 免疫组织化学方法

以 ABC 免疫组织化学法分别定位 SS 和 SP 细胞。一抗 (激素抗血清) 孵育条件为 4 $^{\circ}$ C, 16 h, 生物素化二抗 (均为羊抗兔 IgG 抗血清) 和 ABC 的孵育均为室温 1 h。DAB-H₂O₂ 显色后,苏木精复染,常规脱水透明,封片。对照实验采用正常血清和 PBS 代替一抗,其余步骤同上。用 GSM 显微图像分析管理系统 (版本号: 3.13, 产品编号: HM 306) 拍照。

1.4 统计分析

在 Olympus BH-2 型显微镜下观察,每只动物肠道的每个部位随机取 50 个 400 倍视野进行计数 (每间隔 10 张切片计数 1 张切片上的阳性细胞数,共计数 5 张,每张计数 10 个视野),取其平均值作为 1 只动物含有的阳性细胞的数量,共计数 5 只动物,以 5 只动物的平均值 (Mean \pm SE) 表示该部位内分泌细胞的密度。对同一年龄组 (幼年组、成年组和老年组) 十二指肠、小肠、盲肠、结肠和直肠 SS 和 SP 细胞的密度差异,以及不同年龄组 (幼年鼠、成年鼠和老年鼠) 同一部位 (如十二指肠) 的密度差异均用单因素方差分析 (One Way ANOVA) 进行统计学处理, $P < 0.05$ 视为差异显著。

2 结果

经染色处理的切片背景均呈淡蓝色，免疫反应阳性细胞呈深棕色，细胞核无色，容易区分。对照组均为阴性反应。

2.1 两种内分泌细胞的形态学特点

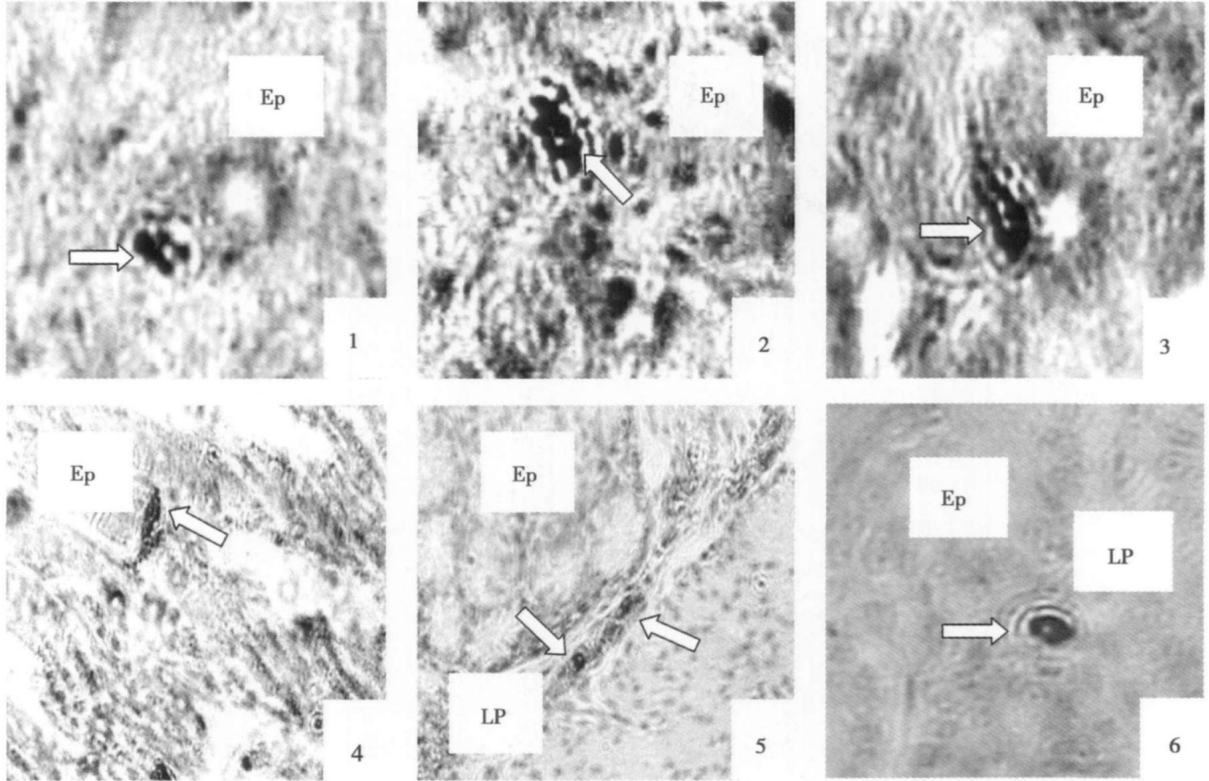


图 1 两种内分泌细胞的形态学特征. 1: 肠道棒状 SS 细胞; 2: 肠道长梭形 SP 细胞; 3: 肠上皮具有伸向肠腔的细胞质突起的 SS 细胞; 4: 肠上皮具有伸向邻近细胞的细胞质突起的 SS 细胞; 5: 肠上皮基底部的圆形 SS 细胞; 6: 肠上皮基底部的椭圆形 SP 细胞. 注: SS 生长抑素; SP: P 物质; Ep 上皮层; LP: 固有膜; 白箭头所示为 SS 或 SP 细胞; 放大倍数均为 ×200.

Fig. 1 Morphological character of two kinds of endocrine cell 1: Bar-shaped SS cells in the gut; 2: Long shuttle-shaped SP cells in the gut; 3: SS cells with cytoplasmic processes which extended to the intestine lumen in the epithelium of gut; 4: SS cells with cytoplasmic processes which extended to the adjacent cells in the epithelium of gut; 5: Round SS cells in the basic regions of the epithelium of the gut; 6: Oval SP cells in the basic regions of the epithelium of the gut. Note: SS: Somatostatin, SP: Substance P, Ep: Epithelium, LP: Lamina propria. White arrows refer to SS or SP cells. Magnification: ×200.

2.2 不同年龄组肠道两种内分泌细胞的密度

幼年鼠 SS 细胞集中分布于十二指肠和小肠，结肠其次，盲肠和直肠数量最少 ($F_{(4,20)} = 7.056, P < 0.001$); 成年鼠十二指肠、小肠和结肠密度接近，盲肠和直肠密度最低 ($F_{(4,20)} = 2.012, P < 0.05$); 老年鼠在十二指肠、小肠和盲肠均匀分布，结肠和直肠中无分布 ($F_{(4,20)} = 9.181, P < 0.05$) (表 1)。

SP 细胞在幼年鼠的结肠密度最高，十二指肠和小肠其次，盲肠数量较少，直肠偶见 ($F_{(4,20)} =$

SS 和 SP 细胞均可分为开放型和封闭型两种类型，形态相似。开放型细胞呈棒状 (图 1-1)、长梭形 (图 1-2) 或三角形，少数细胞具有突起伸向肠腔 (图 1-3) 或邻近细胞 (图 1-4); 封闭型细胞主要呈圆形 (图 1-5) 或椭圆形 (图 1-6)，少量呈不规则形。

26.939, $P < 0.05$); 成年鼠盲肠密度最高，十二指肠和小肠其次，结肠和直肠无分布 ($F_{(4,20)} = 38.817, P < 0.05$); 老年鼠主要分布于直肠和结肠，十二指肠和小肠其次，盲肠偶见 ($F_{(4,20)} = 8.995, P < 0.05$) (表 1)。

2.3 同一部位内分泌细胞密度的年龄差异

SS 细胞在十二指肠 ($F_{(2,12)} = 1.125, P > 0.05$) 和小肠 ($F_{(2,12)} = 2.194, P > 0.05$)、结肠 ($F_{(2,12)} = 1.508, P > 0.05$) 和直肠 ($F_{(2,12)} = 0.569, P > 0.05$) 的密度相似，无年龄差异。盲肠

段, 老年鼠的密度高于幼年鼠和成年鼠 ($F_{(2, 12)} = 4.465$, $P < 0.05$) (表 1)。

SP 细胞在肠道各段均有年龄差异。十二指肠 ($F_{(2, 12)} = 15.618$, $P < 0.05$) 和结肠 ($F_{(2, 12)} = 72.029$, $P < 0.05$) 段, 幼年鼠最高, 老年鼠其次, 成

年鼠最低或无分布; 小肠段, 幼年鼠和老年鼠最高, 成年鼠偶见 ($F_{(2, 12)} = 8.668$, $P < 0.05$); 盲肠 ($F_{(2, 12)} = 20.465$, $P < 0.05$) 段, 幼年鼠和成年鼠都高于老年鼠; 直肠 ($F_{(2, 12)} = 19.538$, $P < 0.05$) 段, 老年鼠高于幼年鼠, 但成年鼠未见分布 (表 1)。

表 1 不同年龄组长爪沙鼠肠道生长抑素和 P 物质细胞的分布位置和密度差异 (细胞数/400 倍视野)

Table 1 Age-dependent localization and density differences of somatostatin and substance P-immunoreactive cells in the gut of Mongolian gerbils (*M. erio-ne-unguiaculatus*) (cells/400 times field)

	年龄段 Ages	十二指肠 Duodenum	小肠 Small intestine	盲肠 Caecum	结肠 Colon	直肠 Rectum
生长抑素 Somatostatin	幼年 Young	0.8 ± 0.1 ^a	0.6 ± 0.1 ^a	0.1 ± 0 ^{b 2}	0.5 ± 0.2 ^{ab}	0.1 ± 0.1 ^b
	成年 Adult	0.8 ± 0.1 ^a	0.8 ± 0.3 ^a	0.1 ± 0 ^{b 2}	0.8 ± 0.5 ^a	0.1 ± 0.1 ^b
	老年 Old	1.1 ± 0.3 ^a	1.1 ± 0.1 ^a	0.7 ± 0.3 ^{a 1}	-	-
P 物质 Substance P	幼年 Young	2.9 ± 0.4 ^{b 1}	2.5 ± 0.1 ^{b 1}	1.8 ± 0.4 ^{c 1}	5.7 ± 0.5 ^{a 1}	0.6 ± 0.3 ^{d 2}
	成年 Adult	1.0 ± 0.1 ^{b 3}	0.6 ± 0.3 ^{b 2}	2.2 ± 0 ^{a 1}	-	-
	老年 Old	1.8 ± 0.2 ^{b 2}	1.8 ± 0.5 ^{b 1}	0.1 ± 0.1 ^{c 2}	2.5 ± 0.3 ^{b 2}	3.3 ± 0.6 ^{a 1}

同一行中不同的上标字母表示肠道各段密度差异显著, 同一列中不同的数字表示不同年龄组同一肠道部位密度差异显著 ($a > b > c > d$ $1 > 2 > 3$, $P < 0.05$)

The different letters in the same line represent significant differences of density for different portions of gut for the same age group, and different numbers in the same row represent significant differences of density for the same portion of gut for different age groups ($a > b > c > d$ $1 > 2 > 3$, $P < 0.05$).

3 讨论

成年长爪沙鼠肠道 SS 细胞在整个肠道中均有分布, 但数量较少, 这与北美水貂 (*Mustela vison*, Kawano *et al.*, 1983)、袋貂 (*Tarsipes rostratus*, Yamada *et al.*, 1989) 和西伯利亚花鼠 (Lee *et al.*, 1998), 以及臭鼩 (*Suncus murinus*, Kanamori *et al.*, 1989) 的分布范围一致, 但在 BALB/C 小鼠的肠道中则未见分布 (Ku *et al.*, 2004a)。研究发现, 松鼠的肠道中也只分布有极少量的 SS 细胞 (Lee *et al.*, 1991), 而 C57BL/6 小鼠只分布于小肠 (Ku *et al.*, 2003), 但 ddY 小鼠除盲肠和直肠外 (Ku *et al.*, 2004b), 裸鼠除直肠外 (Ku *et al.*, 2002), 其余各部分均有分布。我们的研究结果表明, 成年长爪沙鼠的 SS 细胞主要分布于十二指肠、小肠和结肠, 盲肠和直肠数量很少, 这与在室内驯养繁殖的长爪沙鼠的肠道中 SS 细胞的分布情况不同, 后者的肠道中未检出 SS 细胞 (Lee *et al.*, 2000)。这些结果说明, 哺乳动物肠道 SS 细胞的分布模式具有物种特异性和多样性, 同一物种分布范围的差异可能与其食性和生活环境有关。

处于不同年龄阶段的长爪沙鼠, 均在十二指肠和小肠有较高密度的 SS 细胞, 但老年鼠在结肠和直肠无分布, 盲肠段的密度显著高于幼年鼠和成年鼠, 而后两者在结肠的密度与十二指肠和小肠接

近。Koshimizu (1983) 对 Wistar 大鼠的研究发现, 在出生前一天, 十二指肠和空肠中 SS 免疫反应性物质的浓度比胃幽门区高 4.9~6.3 倍, 并在出生后 3~7 d 仍明显高于前者。这说明, SS 细胞在胚胎发育过程中即已出现。1 月龄的中华竹鼠肠道 SS 细胞的数量在十二指肠处最多, 结肠起始端其次, 半龄以上的个体以十二指肠处密度为最高, 但盲肠、结肠和直肠均缺少分布 (杨贵波和王平, 1996)。而关于松鼠和日本田鼠 (*Microtus montebelli*) 的研究发现, SS 细胞具有广泛的分布区 (Ohara *et al.*, 1986; Lee *et al.*, 1991), 但随着年龄增长, 未发现分布范围有差异。对大型哺乳动物和人类的研究表明, 在胎后发育过程中, SS 细胞的数量或随年龄增长而增加 (杨贵波等, 1995; Sandström and El-Sahy, 1999), 或不发生变化 (Lucin *et al.*, 1999)。SS 可影响消化道的外分泌和吸收功能, 同时还具有保护细胞的作用, 对机体的生长、发育起着重要的调节作用 (周明华和吴玺印, 1989)。幼年鼠和成年鼠十二指肠、小肠和结肠处 SS 细胞数量较多, 可能与处于生长发育阶段, 需要从食物中摄取大量营养有关, 对其它激素的分泌可起到平衡和调控的作用, 也可能起到保护肠道的作用。随着年龄的增加, SS 细胞的分布范围缩小, 在结肠和直肠缺少分布, 这说明老年鼠调节肠道激素平衡的能力减弱, 保护肠道的功能下

降,进而可能导致处理和消化食物的能力下降。

成年长爪沙鼠的肠道 SP 细胞在盲肠密度最高,十二指肠和小肠其次,结肠和直肠中无分布,这与 SS 细胞的分布模式不同;同时,SP 细胞具有明显的年龄差异。在哺乳动物中,对 SP 细胞的定位研究很少 (Yamada *et al.*, 1999; Agungpriyono *et al.*, 2000)。对人类胚胎发育过程的研究表明,直肠和结肠内的 SP 细胞分别于第 11 周和第 14 周开始出现,且同一胎龄的个体,直肠内的 SP 细胞数量高于结肠 (洪艳和梁文妹, 2003); Kitamura 等 (1985) 发现,母牛 (1 龄以上) 和小牛 (小于 3 个月) 的 SP 细胞在十二指肠和直肠处密度较高。我们在幼年长爪沙鼠的结肠和直肠中也检出了 SP 细胞,但结肠的分布密度显著高于直肠,老年鼠直肠和结肠的分布密度相似,而成年鼠在结肠和直肠缺少分布,但在盲肠处密度最高。在胃肠运动调节过程中,SP 是主要的兴奋性神经递质,可使纵行和环形平滑肌兴奋,加强结肠的集团性推进运动,刺激结肠粘膜分泌水和电解质,导致人类患者排便次数增加 (杨名友等, 2005)。处于不同年龄阶段的长爪沙鼠肠道各段 SP 细胞表现出不同的分布模式,这提示 SP 对肠道运动的调节具有时段性。幼年鼠 SP 细胞的分布模式可能与其代谢率高、营养需求旺盛有关。有研究表明,胎期结肠和直肠内 SP 的表达与肠道消化功能的建立密切相关,SP 可能作为肠道免疫细胞的营养因子起作用,与肠道免疫系统的完善有关 (洪艳和梁文妹, 2003)。幼年鼠的 SP 细胞也可能具有上述作用。老年鼠的消化功能相对减弱,直肠和结肠高密度的 SP 细胞有利于促进粪粒的形成和排出,也有利于肠道对食物残渣中营养物质的重吸收;十二指肠和小肠处的 SP 细胞可能主要起促进化学消化的作用,能促进肠道的蠕动,加强对食物的消化和吸收,盲肠处的 SP 细胞数量显著下降,可能与老年鼠对食物中的纤维素的处理和消化能力降低有关。然而,成年长爪沙鼠肠道 SP 细胞在盲肠密度最高,这可能与冬季摄食量增加,肠道功能进一步完善,对食物中不易消化的纤维素的处理能力增强有关。SP 数量的增加,使盲肠的蠕动能力加强,能促进食物的发酵过程,提高对营养物质的吸收能力。而在老年鼠的盲肠中,SP 细胞仅偶见分布,提示老年鼠盲肠的蠕动能力显著下降,对食物中纤维素的处理能力减弱,这可能会影响肠道的消化能力,进而可能影响其生存和繁殖活动。

在冬季,面对相同的食物条件,不同年龄组长爪沙鼠的十二指肠和小肠中都有 SS 和 SP 细胞分布。然而,老年鼠肠道后段无 SS 细胞分布,SP 细胞在幼年鼠和老年鼠肠道后段的密度显著升高,而成年鼠则无 SP 细胞分布,这些特点可能是长爪沙鼠幼年鼠和老年鼠不易存活,继而导致越冬存活率较低的消化生理学基础之一。

致谢:感谢中国科学院动物研究所钟文勤研究员,太仆寺旗植保站刘文东站长对野外工作和生活的支持和帮助。感谢中国科学院动物研究所动物生理生态学研究组全体成员对论文初稿所提出的修改建议。感谢安徽农业大学动物科技学院陶勇博士为拍摄组织切片照片提供的方便条件。

参考文献:

- Agungpriyono S, Macdonald A A, Leus K Y G, Kitamura N, Aduyane I K M, Goodall G P, Hondo E, Yamada J. 2000. Immunohistochemical study on the distribution of endocrine cells in the gastrointestinal tract of the Babirusa *Babirusa babirusa* (Suilae). *Anat Histol Embryol* **29**: 173-178.
- Cao S G, Xia Y P, Wang W X, Zheng J J, Xue Z X. 2005. Effects of psychological stress on small intestinal motility, somatostatin and substance P levels in plasma and small intestine in mice. *World Chinese Journal of Digestology*, **13**: 967-970. (in Chinese)
- E+Salhy M, Spangeus A. 1998. Substance P in the gastrointestinal tract of non-obese diabetic mice. *Scand J Gastroenterol* **33**: 394-400.
- Hong Y, Liang W M. 2003. Ontogeny of SP, 5HT-immunoreactive cells in the colon and rectum of human fetus. *Prog Anat Sci* **9**: 232-235. (in Chinese)
- Kanamori Y, Nakazawa S, Kitoh J, Hoshino M. 1989. The distribution of endocrine cells in the mucosa of the gastrointestinal tract of the house musk shrew, *Suncus murinus* (Insectivora). *Cell Tissue Res* **258** (2): 365-371.
- Kawano H, Yamashita T, Yamada J, Kitamura N. 1983. A light microscopic study of the gastro-entero-pancreatic endocrine cells of the mink (*Mustela vison*). *Arch Histol Jpn*, **46**: 559-573.
- Kitamura N, Yamada J, Calingasan N Y, Yamashita T. 1985. Histologic and immunohistochemical study of endocrine cells in the gastrointestinal tract of the cow and calf. *Am J Vet Res* **46**: 1381-1386.
- Koshinizu T. 1983. The development of pancreatic and gastrointestinal somatostatin-like immunoreactivity and its relationship to feeding in neonatal rats. *Endocrinol*, **112**: 911-916.
- Ku S K, Lee H S, Lee J H, Park K D. 2002. The regional distribution and relative frequency of gastrointestinal endocrine cells in SKL-1 hairless mice: an immunohistochemical study. *Anat Histol Embryol* **31**: 78-84.
- Ku S K, Lee H S, Lee J H. 2003. An immunohistochemical study of the gastrointestinal endocrine cells in the C57BL/6 mice. *Anat Histol*

- embryol **32**: 21–28.
- Ku SK, Lee H S, Lee JH. 2004a. An immunohistochemical study of gastrointestinal endocrine cells in the BALB/c mouse. *Anat Histol Embryol* **33**: 42–48.
- Ku SK, Lee H S, Lee JH. 2004b. An immunohistochemical study of the gastrointestinal endocrine cells in the ddY mice. *J Vet Sci* **5**: 87–95.
- Lee H S, Hasegawa Y, Kon Y, Sugimura M. 1991. An immunohistochemical study of the gastroenteropancreatic endocrine cells in the alimentary tract of the Korean tree squirrel *Sciurus vulgaris corea*. *Jpn J Vet Res* **39**: 117–131.
- Lee H S, Ku SK, Lee JH. 1997. An immunohistochemical study on the endocrine cells in the intestines of the Korean tree squirrel *Sciurus vulgaris corea*. *Korean J Lab Anim Sci* **13**: 173–178.
- Lee H S, Ku SK, Lee JH. 1998. Localization of endocrine cells in the gastrointestinal tract of the Manchurian chipmunk *Tamias sibiricus barberi*. *Korean J Bio Sci* **2**: 395–401.
- Lee JH, Lee H S, Ku SK, Park K D, Kim K S. 2000. Immunohistochemical study of the gastrointestinal endocrine cells in the Mongolian gerbils *Meriones unguiculatus*. *Korean J Vet Sci* **40**: 653–660.
- Liu Q S, Wang D H. 2007. Effects of diet quality on phenotypic flexibility of organ size and digestive function in Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*). *J Comp Physiol B* **177**: 509–518.
- Lucini C, Girolamo P D, Coppola L, Paino G, Castaldo L. 1999. Postnatal development of intestinal endocrine cell populations in the water buffalo. *J Anat* **195**: 439–446.
- Ohara N, Kitamura N, Yamada J, Yamashita T. 1986. Immunohistochemical study of the gastroenteropancreatic endocrine cells of the herbivorous Japanese field vole *Microtus montebelli*. *Res Vet Sci* **41**: 21–27.
- Sandstedt M O, El-Sahly M. 1999. Ageing and endocrine cells of human duodenum. *Mech Ageing Dev* **108**: 39–48.
- Wang M J, Zhong W Q, Wan X R. 1998. Ecology and management of Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*). In: Zhang Z B, Wang Z W eds. *Ecology and Management of Rodent Pests in Agriculture*. Beijing: China Ocean Press, 209–238. (in Chinese)
- Yamada J, Richardson K C, Wooller R D. 1989. An immunocytochemical study of gastrointestinal endocrine cells in a nectarivorous marsupial the honey possum (*Tarsipes rostratus*). *J Anat* **162**: 157–168.
- Yamada J, Tauchi M, Rekanunaychoke W, Endo H, Chungsamyart N, Kimura J, Kurohmaru M, Hondo E, Kitamura N, Nishida T, Hayashi Y. 1999. Immunocytochemical survey of the gut endocrine cells in the common tree shrew (*Tupaia belangeri*). *J Vet Med Sci* **61**: 761–767.
- Yang G B, Chen M S, Deng Z P, Wang P. 1995. The distribution of endocrine cells in the gut mucosa of the giant panda. *Acta Theriol Sin* **15** (1): 4–10. (in Chinese)
- Yang G B, Wang P. 1996. Distribution of endocrine cells in the gastrointestinal mucosa of the Chinese bamboo rat (*Rhizomys sinensis*). *Acta Theriol Sin* **16** (4): 303–308. (in Chinese)
- Yang M Y, Chen Y X, Xie Y, Wei C E. 2005. Research progress on the relationship between gut dynamics and gut hormone. *Prac Clin Med* **6**: 140–142. (in Chinese)
- Zhou M H, Wu X Y. 1989. Somatostatin cell and its functions. *Chin J Neurol Anat* **5**: 117–123. (in Chinese)
- 王梦军, 钟文勤, 宛新荣. 1998. 长爪沙鼠的生态学及控制对策. 见: 张知彬, 王祖望主编. *农业重要害鼠的生态学和控制对策*. 北京: 海洋出版社, 209–238.
- 杨名友, 陈幼祥, 谢勇, 魏彩娥. 2005. 胃肠动力学与胃肠激素关系的研究进展. *实用临床医学*, **6**: 140–142.
- 杨贵波, 陈茂生, 邓泽沛, 王平. 1995. 大熊猫胃肠道内分泌细胞分布型的研究. *兽类学报*, **15** (1): 4–10.
- 杨贵波, 王平. 1996. 中华竹鼠胃肠道内分泌细胞分布型的研究. *兽类学报*, **16** (4): 303–308.
- 周明华, 吴玺印. 1989. 关于生长抑素细胞与其功能. *神经解剖学杂志*, **5**: 117–123.
- 洪艳, 梁文妹. 2003. 人胎结肠及直肠内 SP-及 5-HT 免疫反应细胞的个体发生. *解剖科学进展*, **9**: 232–235.
- 曹曙光, 夏宜平, 王文星, 郑君杰, 薛战雄. 2005. 心理应激对小鼠小肠运动及血浆、小肠组织中生长抑素和 P 物质的影响. *世界华人消化杂志*, **13**: 967–970.