مرور مختصر بر اناتومی اعضای بویایی در حیوانات خانگی

پوهنمل سیدشریف ابدالی[۱۰]

تقریظ دهنده: پوهنوال نسرین ستانکزی

مجلهی علمی-تحقیقی حوزهی علوم طبیعی پوهنتون کابل، ۳ (٤) ۱٤۰۰

چکیده

حس بویایی برای ادامه حیات و جفتگیری در پستاندران ضروری پنداشته میشود. این حس حیوانات پستاندار را قادر میسازند تا با محیط اطراف خود ارتباط برقرار نمایند، مواد غذایی خود را جستجو نمایند، ازحیوانات شکارچی خود را محافظت نمایند و جفت خود را برای نسلگیری جستجو نمایند. برای حس مواد بوزا اعضای مخصوص در سیستم اعصاب مرکزی پستاندران اختصاص یافته بهطور نمونه میتوان از اپیتلیوم بویایی واقع شده در قسمت پشتی-عقبی خالیگاه بینی، عضو تیوبولار- جورهیی واقع شده در قاعدهی پردهی بینی بهنام عضو و میرونازال، عضو میرسا و گرانبرگ گانگلیون نام برد. اعضای یادشده گیرندههای محیطی مواد بوزا بوده و معلومات گرفته شده را به قسمتهای مختلف مغز منتقل میسازد. در این مقاله کوشش گردیده تا آخرین جزئیات در بارهی اناتومی اعضای بویایی در حیوانات خانگی ارایه گردد.

اصطلاحات کلیدی: حیوانات خانگی؛ گرانبرگ گانگلیون؛ اپیتلیوم بویایی اصلی؛ اعضای بویایی؛ عضو میرسا؛ عضو ومیرونازال

Anatomical Review of the Olfactory Organs in Domestic Animals

Sr. Teaching Asstt. Sayed Sharif Abdali

Abstract

Olfaction is essential for survival and breeding in mammals. Using this sense mammal communicate with their habitat, locating their food, avoiding predators and navigating their partner for breeding. In mammals, the central nervous system allocates different peripheral receptor organs for detection of odorants including main olfactory epithelium which lines the dorso-caudal region of the nasal cavity known as olfactory region, vomeronasal organ a paired tubular organ resting at the base of nasal septum, septal organ and Grunberg ganglion which are present in rodents. The aforementioned organs detect chemical sense from the environment and transfer them to the different parts of the brain. The present review paper provides details on the anatomy of olfactory organs in mammals.

Keywords: Domestic Animals; Grunberg Ganglion; Main Olfactory Epithelium; Olfactory Organs; Septal Organ; Vomeronasal Organ

ارجاع

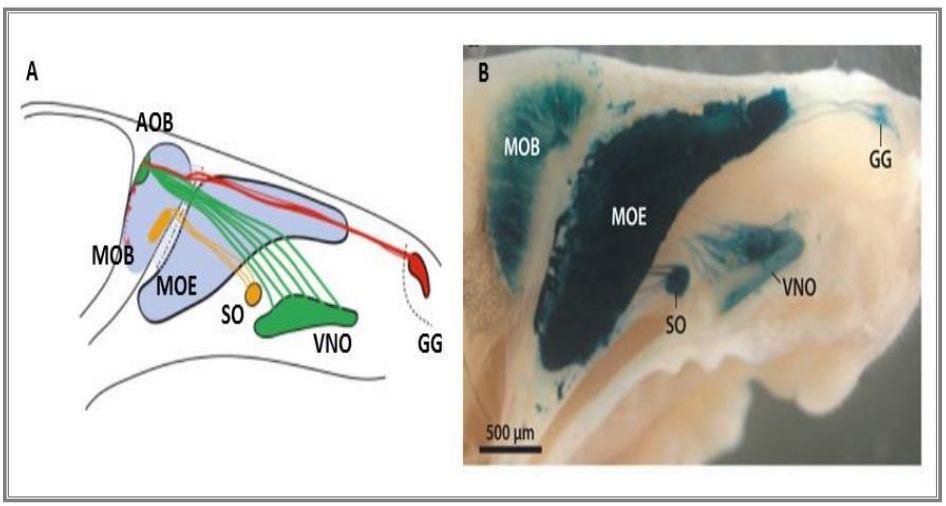
ابدالی، سیدشریف. (۱٤۰۰) .مرور مختصر بر اناتومی اعضای بویایی در حیوانات خانگی. مجلهی علمی- تحقیقی حوزهی علوم طبیعی پوهنتون کابل، شماره ۳ (٤)، صص ۱۲۹-۱۳۹.

---

[۱۰] استاد پوهنځی علوم وترنری، پوهنتون کابل

مقدمه

حس بویایی یک از جمله حواس پنجگانه بوده که در حیوانات فقاریه بهتر انکشـاف نموده اسـت. این حس از جمله حواس کیمیاوی (حس کیمیاوی شـامل بویایی و زایقه بوده که در آن پیام‌ها ذریعه‌ی مواد کیمیاوی منتقل می‌شود) است که موجودیت آن حیوانات را قادر ساخته تا با محیط و ماحول خود ارتباط برقرار نموده و مواد غذایی خود را جسـت‌جو نماید؛ همنوع خود را برای جفت‌گیری دریابند و خود را از حیوانات شـکارچی محافظت نمایند (۱، ۲). اکثر فقاریه‌ها دارای دو عضو بویایی می‌باشند؛ اپیتلیوم بویایی اصلی (Main olfactory epithelium / MOE) که ناحیه‌ی بویایی را در خالی‌گاه بینی فرش می‌نماید و عضـو ومیرونازال (Vomeronasal organ / VNO) که در قاعده‌ی جانبی خالی‌گاه بینی اخذ موقعیت نموده است. افزون بر اعضای یاد شده، در جوندگان (موش و رت) دو عضـو بویایی دیگر به‌نام‌های عضـو سـپتال (Septal organ/ SO) و گانگلیون گرانبرک (Grueneberg ganglion/ GG) نیز شناسایی گردیده است (شکل ۱) (۳، ۴). در این مقاله جزییات اناتومیکی اعضای یاد شده را به تفصیل مورد بحث قرار می‌دهیم.

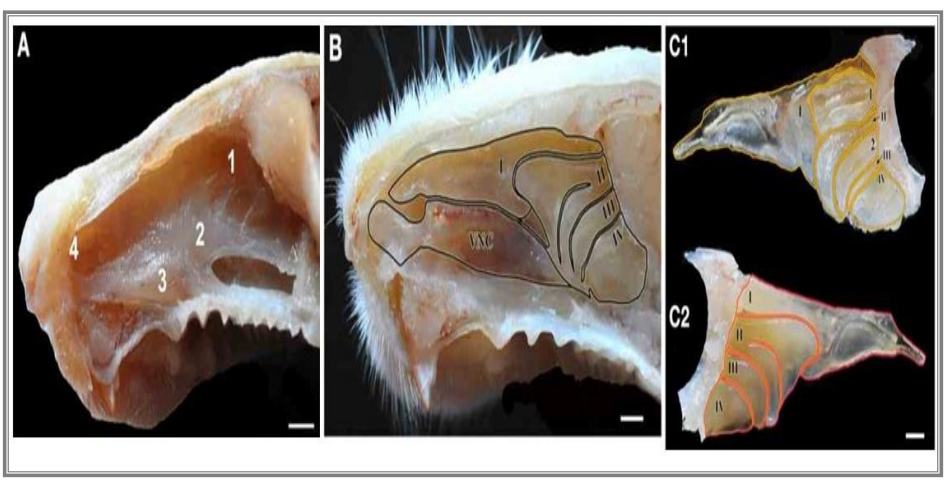


شکل ۱: موقعیت اناتومیکی اعضای بویایی در موش. A. ارایه شیماتیک موقعیت تقریبی اعضای بویایی در موش. B. مقطع هولمونت wholemount) خالی‌گاه بینی OMP: tau-Lacz در موش‌های ترانسجنیک رنگ‌آمیزی شده با Lacz. AOB. Accessory olfactory bulb؛ GG. Grueneber ganglion؛ MOB. Main olfactory bulb؛ MOE. Main olfactory epithelium؛ SO. Septal organ و VNO. Vomeronasal organ (۵).

اپیتلیوم بویایی اصلی

اپیتلیوم بویایی اصـلی ناحیه‌ی بویایی را در خالی‌گاه بینی فرش می‌نماید (۳، ٤، ٦). خالی‌گاه بینی توسط پرده بینی (Nasal septum) بدو بخش تقسیم می‌گردد. هر کدام از مجراهای بینی از قسمت

سوارخ بینی (Nares) آغاز شده و تا قسمت بینی- حلقوم (Nasopharynx) امتداد دارد. بینی-حلقوم یک مجرای هوایی بوده که از قسمت عقبی خالی‌گاه بینی شروع و در قسمت پیشروی کام نرم ختم می‌شود. در قسمت قدامی خالی‌گاه بینی بعداز سوراخ‌های بینی (Nares) دهلیز بینی (Nasal vestibule) قرار داشته که یک گذرگاه باریک را برای هوایی تنفس شده تشکیل می‌دهد. این ناحیه همانند جلد توسط اپیتلیوم خشت فرشی چندلایه‌یی بعضاً شاخی شده فرش می‌باشد. دهلیز بینی به خالی‌گاه اصلی بینی (Principle nasal chamber) ختم می‌شود. خالی‌گاه اصلی بینی توسط یک دیوار جانبی، دیوار پرده بینی، یک سقف و یک کف تعریف می‌شود. خالی‌گاه اصلی بینی دربرگیرنده‌ی دو ساختمان عمده می‌باشد؛ ۱. گونچیه بینی (Nasal conchae) که متشکل از استخوان‌های توربینات (Turbinate bones) و ۲. سوارخ بینی (Nasal meatus) (شکل ۲). توربینات‌ها ساختمان‌های استخوانی بوده که از جوانبی به‌سوی خالی‌گاه بینی امتداد می‌یابند و شامل سه سیت استخوان‌های جوره‌یی می‌شوند؛ توربینات‌های بینی (Nasoturbinals)، توربینات‌های الاشه (Maxilloturbinals) و توربینات‌های اتمویئید (Ethmoturbinals). قسمت قدامی خالی‌گاه بینی که در خود توربینات‌های بینی و الاشه را جاه داده است ناحیه‌ی تنفسی که ساختمان‌های موجود در این ناحیه به‌شمول قسمت قدامی پرده‌ی بینی توسط اپیتلیوم تنفسی فرش می‌باشد. ناحیه‌ی پشتی خالی‌گاه بینی را به‌نام ناحیه‌ی بویایی یاد می‌کند. در این ناحیه توربینات‌های اتمویئد قرار گرفته و ساختمان‌های موجود در این ناحیه به‌شمول قسمت پشتی پرده‌ی بینی توسط اپیتلیوم بویای فرش گردیده است (۲، ۳، ۴، ۷).



شکل ۲: نمای خالی‌گاه بینی در موش: A. برش طولانی موازی با خط وسطی خالی‌گاه بینی باموجودیت پرده بینی نشان‌دهنده موقعیت تقریبی اعضای بویای ۱. عضومیرسا، ۲. اپیتلیوم بویایی، ۳. عضوومیرونازال و ٤. گرانبرگ گانگلیون. B. نمای وسطی خالی‌گاه بینی بعد از برداشت پرده‌ی بینی نشان‌دهنده گونچیه بینی، ساختمان اتموتوربینانت و اندوتوربینانت که با حروف لاتین علامت‌گذاری گردیده است .VNC; Ventral nasal conchae نمای جانبی (C1) و وسطی (C2) گونچیه و اتموتوربینانت جدا شده از سایر استخوان‌های صورت. اعداد عربی نشان‌دهنده اکتوتوربینات و اعداد لاتین نشاندهنده اندوتوربینات. (Scale bars: A. 2mm; B, C.1mm) (۷).

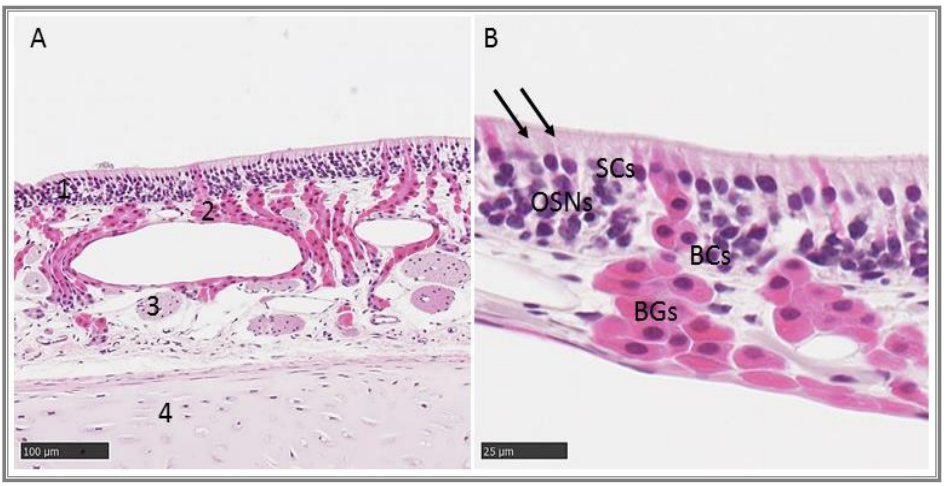
اپیتلیوم بویایی از نوع اپیتلیوم مطبق کاذب سیلیادار بوده و متشکل از سه نوع حجره اساسی است؛ نیورون‌های بویایی (Olfactory sensory neurons / OSNs)، حجرات تقویتی (Supporting cells/ SCs) و حجرات قاعدوی (Basal cells / BCs). نیورون‌های بویایی از نوع نیورون‌های دوقطبی است که حاوی دندرایت، جسم حجروی و یک اکسون می‌باشد (شکل ۳). نیورون‌های بویایی در بین حجرات تقویتی پراگنده بوده طوری‌که دندرایت‌های‌شان در قسمت رأس اپیتلیوم قرار داشته، جسم حجروی در بین لایه‌ی وسطی قرار دارد. اکسون‌های نیورن‌های یاد شده به‌سوی لمیناپراپریا امتداد یافته و تشکل بندل‌های رشته‌های عصب بویایی را می‌دهد. دندرایت‌های نیورون‌های بویایی در سطح خود ۱۰ تا ۱۵ سیلیا به طول تقریبی ۵۰ مایکرومتر را حمل می‌نماید. سلیا آخذه‌ی کیمیاوی مواد بوزا (Odorant receptors / ORs) را حمل می‌نماید. ORs از جمله آخذه‌های پیوست‌شونده با پروتین G بوده (مشخصاً ORs با پیوست Gαolf می‌گردد) که توانایی درک مواد بوزایی هوازی (Volatile odorants) و منحل در آب (Non-volatile odorants) را دارا می‌باشد. این آخذه‌ها توسط فامیلی بزرگ جین‌های بویایی کود می‌گردد که بزرگ‌ترین فامیل جین‌ها را در جینوم پستان‌داران تشکیل می‌دهد (۳، ۴، ۷، ۸، ۹، ۱۰).

حجرات تقویتی اپیتلیوم بویایی از نوع حجرات استوانه‌یی اپیتلی است که در طول ضخامت اپیتلیوم از قسمت رأس تا قاعده پراگنده می‌باشد. هسته‌ی این حجرات بیضوی‌شکل بوده و به‌صورت یک خط منظم در قسمت بالایی اپیتلیوم اخذ موقعیت می‌نماید. قسمت بالای هسته‌ی حجرات تقویتی پهن و در انجام خود مایکرویلی را حمل می‌کند. قسمت پایینی هسته‌ی این حجرات باریک بوده و به‌شکل یک زایده پاه‌مانند با غشای قاعده وصل می‌شود. حجرات تقویتی نیورون‌ها را احاطه نموده و با آن‌ها ارتباطات مختلف را می‌سازند (۳، ٦).

حجرات قاعدوی در نزدیک غشای قاعده اپیتلیوم بویایی قرار گرفته و این حجرات در حقیقت پیش‌ساز نیورون‌ها و حجرات تقویتی می‌باشد (۳، ٦).

برعلاوه حجرات مخصوص اپیتلیوم بویایی (OSNs, SCs, BCs) حداقل پنج نوع حجره‌ی دیگر نیز در اپیتلیوم بویایی شناسایی شده است. در مجموع این حجرات به‌نام حجرات مایکرویلی دار (Microvillous cells) یاد می‌گردد. چون این حجرات در سطح لومن اپیتلیوم بویایی دارای مایکرویلی‌ها هستند. این حجرات در ناحیه‌ی رأس اپیتلیوم بویایی قرار داشته و دارای خصوصیات مورفولوژیکی و ایمینوهیستوکیمیاوی مختص به‌خود بوده و بنا بر همین خصوصیات از حجرات تقویتی تفکیک می‌گردد (۳، ٦).

اپیتلیوم بویایی در قاعده خود (Lamina proparia) دربرگیرنده‌ی غدوات باومن (Bowman's glands) می‌باشد (شکل ۳). این غدوات در بین بندل‌های رشته‌های عصبی قرار داشته و معمولاً از نوع غدوات توبیولی ساده می‌باشد. افرازات این غدوات در برگیرنده‌ی موکوز خنثی و اسیدی بوده که در تشکیل لایه‌ی موکوزی اپیتلیوم بویایی نقش دارند (۳، ٦).



شکل ۳: مایکروگراف اپیتلیوم بویایی خرگوش با بزرگ‌نمای کوچک (A) و بزرگ (B). ۱. اپیتلیوم بویایی؛ ۲. غدوات باومن؛ ۳. بندل‌های اکسون عصب بویایی و ۴. پرده‌ی بینی. BCs. Basal cells، BGs, Bawoman's glands، OSNs, Olfactory sensory neurons و SCs, Supporting cells. تیرها نشان‌دهنده زواید سیلیا. (رنگ‌آمیزی هیموتوکسلین ایوزین).

عضو ومیرونازال

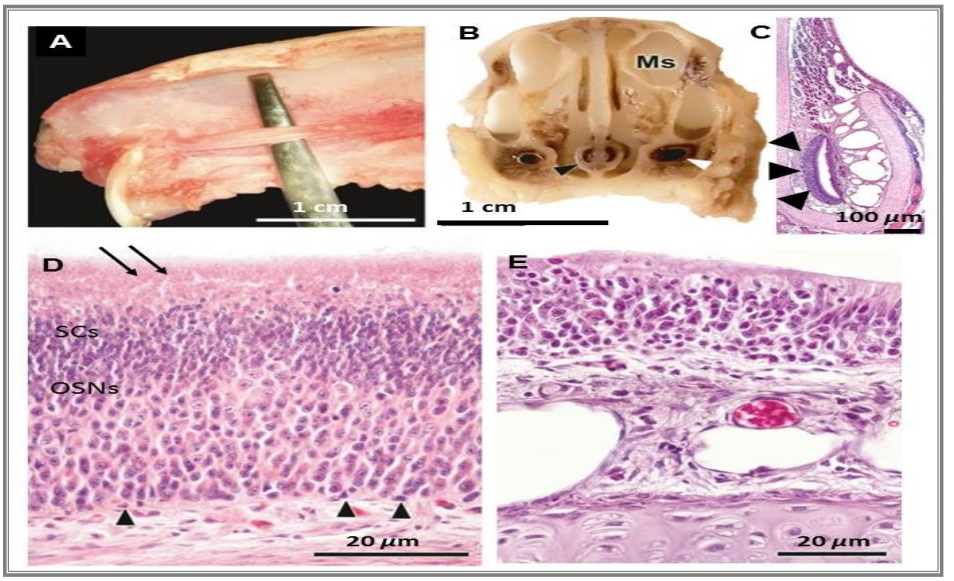
عضو ومیرونازال (Vomeronasal organ / VNO) بار اول در سال ۱۸۱۳ توسط اناتومیست دنمارکی به‌نام کیرویک جکباسون معرفی گردید، در آن زمان این عضو به‌نام عضو جکباسون (Jacbason organ) مسما شد. عالم نام‌برده عضو ومیرونازال را در انواع مختلف پستان‌دار شناسایی نمود. موقعیت این عضو در قسمت شکمی خالی‌گاه بینی در قاعده پرده‌ی بینی بوده که غنی از غدوات و رگ‌های خونی می‌باشد. در اویل جکباسون عقیده داشت که این عضو یک عضو افرازی است، هرچند وی شک برحسی‌بودن عضو ومیرونازال نیز کرده بود. امروز، مشخص گردیده‌است که این عضو حسی بوده و عقیده‌ی کل براین‌ست که این عضو برای درک فیرمون (مواد بوزایی که توسط حیوانات افراز شده و بالای رویه‌ی جنس مخالف تأثیر می‌گذارد) اختصاص یافته است (۱۱، ۱۲، ۱۳).

نزد اکثریت فقاریه‌ها VNO در یک توسعه‌یافتگی خالی‌گاه بینی قرار داشته که این توسعه‌یافته‌گی در زمان انکشاف جنین به‌کلی از خالی‌گاه بینی مجزا می‌گردد. VNO در پستان‌داران ساختمان سیگرت‌مانند داشته که در قاعده‌ی پرده‌ی بینی اخذه موقعیت نموده و توسط یک کپسول استخوانی

احاطه شده است (شکل ۴). قسمت انجام این عضو کور (بدون مجرا) بوده در حالی‌که قسمت آغازی آن با مجرای نازو-پلاتین در ارتباط می‌باشد. به این ترتیب این عضو تنها باخالی‌گاه دهن ارتباط یافته و هیچ ارتباط با خالی‌گاه بینی ندارد. بنابر شواهد ذکر شده، عقیده براین‌ست که این عضو وظیفه‌ی حس نمودن مواد بوزایی منحل درآب را به عهده دارد. در برش‌های عمودی این عضو به‌شکل هلال‌مانند ظاهر شده که دربرگیرنده‌ی لومن مقعرالطرفین می‌باشد. سطح محدب لومن آن توسط اپیتلیوم حسی فرش گردیده در حالی‌که سطح مقعر آن با اپیتلیوم غیر حسی فرش می‌باشد (۲، ۱۱، ۱۲) (شکل ۴).

موجودیت این عضو نزد اکثریت فقاریه‌های که در خشک زیست دارند، تأیید گردیده است. این عضو در خزنده‌گان خوب انکشاف یافته می‌باشد در حالی‌که در حیوانات آب‌زی مانند ماهیان این عضو یا موجود نمی‌باشند و یاهم کم‌تر انکشاف یافته اند. بااین حال، این عضو در پرنده‌گان و انسان‌ها موجود نمی‌باشد (۲).

اناتومی VNO نزد انواع مختلف پستان‌داران تقریباً مشابه است. اپیتلیوم حسی فرش‌کننده‌ی سطح محدب لومن VNO مشابه به MOE بوده و در برگیرنده‌ی حجرات تقویتی، نیورون‌های دوقطبی و حجرات قاعدوی می‌باشد. آزمایشات الکترون میکروسکوپی نشان می‌دهند که نیورون‌های VNO در قسمت رأس خود به‌عوض سیلیا، مایکرویلی را حمل می‌نمایند. حجرات تقویتی و قاعدوی در عضو ومیرونازال مشابه به MOE به‌ترتیب در بالا و قاعده‌ی اپیتلیوم اخذ موقعیت نموده در حالی‌که نیورون‌ها لایه وسطی را تشکیل می‌دهند. نزد موش و رت، نیورون‌ها به دو گروپ بالایی و تحتانی تقسیم می‌شوند. حجرات که در لایه‌ی بالایی قرار دارند، جن‌های کودکننده‌ی نوع اول آخذه‌های VNO (Type 1 vomeronasal receptors /V1Rs) را تبارز می‌دهند. در حالی‌که حجرات در لایه‌ی دوم نوع دوم، آخذه‌های نوع دوم VNO (Type 2 vomeronasal receptors /V2Rs) را تبارز می‌دهند. V1Rs و V2Rs از جمله آخذه‌های پیوست‌شونده با G-پروتین می‌باشند که به‌ترتیب با Gαi2 و Gαo پیوست می‌شوند. نیورن‌های عضو ومیرونازال اکسون‌های‌شان را به بلب فرعی بویایی (Accessory olfactory bulb/ AOB) واقع شده در قسمت عقبی-بالایی بلب اصلی می‌رسد (۸، ۹، ۱۱، ۱۲، ۱٤، ۱۵).



شکل ٤: اناتومی عینی و ذره بینی **VNO** در خرکوش. A. برش طولانی خالیگاه بینی در خرگوش نشاندهندهی موقعیت VNO. B و C. برش عرضـانی خالیگاه بینی. نوک تیر نشـاندهندهی موقعیت VNO در قاعده پردهی بینی. D و E. مایکروگرافهای اپیتلیوم حسی (D) و غیرحسی (E) VNO. تیرها نشاندهندهی زواید مایکرویلی و نوک تیر نشاندهندهی حجرات قاعده. Ms. Maxillary sinus؛ OSNs. Olfactory sensory neurons و SCs. Supporting cells (۲۴).

عضو سیپتال

بار نخسـت در سـال ۱۹٤۳ رودولف-ماسـیرا (Rodolfo-Masera) در بارهی عضـو سـیپتال (Septal organ/ SO) جزئیات ارایه نمود از اینرو این عضـو را بهنام عضـو ماسـیرا (Organ of Masera) نیز یاد مینمایند. SO عبارت از یک جزیرهی اپیتلیوم حسی بوده که در دوطرف قاعدهی بطنی پردهی بینی در عقب مجرای نازوپلاتین (Nasopalatine) و پیشـروی مجرای بینی-حلقوم (Nasopharynx) اخذ موقعیت نموده است (شکل ۵) (۳، ٤). اپیتلیوم حسی اورگان ماسیرا توسط اپیتلیوم تنفسی از اپیتلیوم بویای اصلی جداگردیده و در برگیرندهی ۱ تا ۳ لایهی نیورونهای سلیادار میباشد. نیورونهای یادشدهی اکسونهای خویش را در یک قسمت مشخص بلب بویایی اصلی میفرستد (۳، ۱٦، ۱۷) (شکل ۵). همانند اپیتلیوم بویایی اصلی اپتلیوم حسی SO در برگیرندهی حجرات قاعده و تقویتی میباشد. نیورونهای SO مشابه به نیورونهای اپیتلیوم بویایی اصلی جنهای OR را تبارز میدهد این در حالیست که هیچ یک از جنهای VR در این عضو متبارز نمیگردد. افزون برآن، تبارز پروتیینهای Gαolf و پروتین مارکر نیورونهای بویایی (Olfactory marker protein / OMP) نیز در نیورونهای این عضو تأیید گردیده است (۱۸، ۱۹). باگذشت دههها از کشف این عضو و تأیید

شـدن این عضـو در حیوانات مختلف مانند موش، رت، هامسـتر و انواع مختلف کیسـه‌دار، تاهنوز جزئیات بیشتر راجع به وظیفه‌ی آن قابل دست‌رس نمی‌باشد. مطالعات الکتروفیزیولوژیکی در عضو میرسـا حسـاسـیت آن‌را در برابر مواد بوزا تأیید نموده اسـت طوری‌که مواد بوزایی متعددی توسـط اخذه‌های موجود در این عضـوحس گردیده است و بنابر همین شواهد این عضـو به‌حیث یک عضـو حسی پیشنهاد شده است (۳، ۴).

گانگلیون گرانبرگ

برای باری نخسـت کانگلیون گرانبرک (Grueneberg ganglion/ GG) در سـال ۱۹۷۳ توسـط گرانبرک شـناسـایی گردید. اما در این اواخیر باری دیگر راجع به جزئیات سـاختمانی آن معلومات جدید ارایه گردیده اسـت. هرچند GG در یک تعداد حیوانات پستان‌دار به‌شـمول انسـان‌شـناسـایی گردیده است، اما اهمیت بیولوژیکی آن تا به الحال نامعلوم می‌باشد (۳، ۲۰).

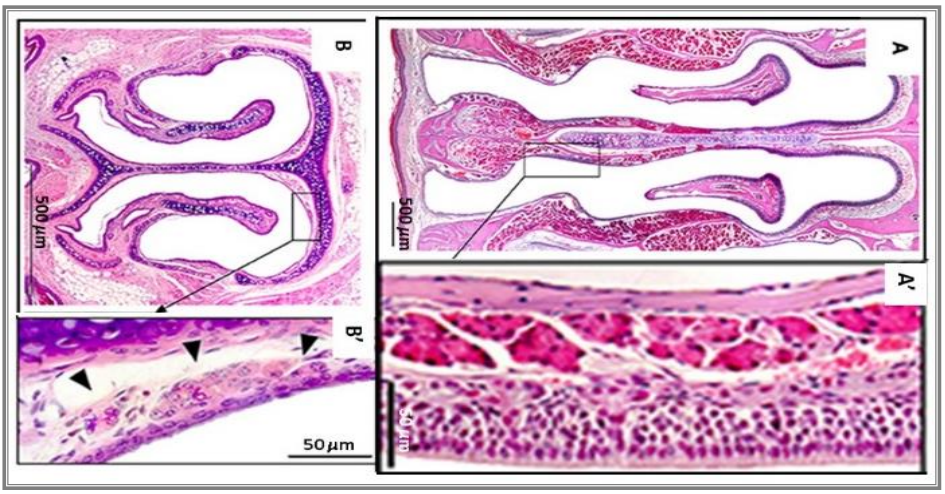
در موش‌ها، GG در ناحیه‌ی دهلیز بینی نزدیک به مجرای بینی به‌شکل دوجانبه اخذ موقعیت نموده اسـت (شـکل ۵). جسـامت GG در طول محور جلویی-عقبی به چند صـد مایکرومتر می‌رسـد و در مجاورت مدخل غدوات جانبی و وسطی بینی قرار دارد.

GG در این ناحیه توسـط سـقف بینی، پرده‌ی بینی و یک لایه‌ی نازک اپیتلی در سرحد با خالی‌گاه بینی، احاطه گردیده است. GG در بین نسج اتصالی غرص بوده و جز اپیتلیوم فرش‌کننده‌ی خالی‌گاه بینی نمی‌باشد. GG تشکل یک عضو مکمل را نداده بلکه به‌شکل گروه‌های کوچک حجرات عرض اندام نموده است (۳، ۲۰).

GG متشـکـل از دونوع حجره بوده و نیورون‌هـای گرانبرک و حجرات تقویتی (Glial cells). نیورن‌های GG در قسمت رأس خود مجهز با سیلیا بوده که سیلیای موجود در این حجرات متفاوت‌تر از سیلیا در سایر حجرات بویایی می‌باشد و هم‌چنان این سیلیا تا قسمت فوقانی اپیتلیوم امتداد ندارند که به این ترتیب با خالی‌گاه بین کدام ارتباط را تشکیل نمی‌دهند.

حجرات تقویتی به‌شکل یک صفحه‌ی نیورن‌ها را پوش می‌نماید. نیورون‌های GG اکسون‌های‌شان را به بلب اصلی بویایی در مغز می‌فرستد (۳، ۵ ۲۰، ۲۱). این نیورن‌ها در جنین موش‌ها آخذه‌های OR و

V2R پو پروتیین‌های Gαi2 و Gαo را تبارز می‌دهند، اما در موش‌های بالغ تبارز این آخذه ها و پروتیین‌ها دیده نشده است (۲۲). برعلاوه، این نیورون‌ها OMP را تبارز می‌دهند که این شواهد دلالت بر حسی بودن این عضو می‌نماید (۲۳).



شکل ۵: موقعیت اناتومیکی عضو میرسا (A) و گرانبرک کانگلیون (B) در موش. ´A و ´B مایکروگراف‌های با بزرگ‌نمایی بیشتر ساحات نشانی‌شده در A و B نشان‌دهنده‌ی اپیتلیوم حسی عضو میرسا و گرانبرک گانگلیون (۷).

نتیجه‌گیری

اعضای اطرافی بویایی در اکثریت پستانداران شامل MOE و VNO می‌شود. در جوندگان افزون بر اعضای یادشده دو عضو دیگر به‌نام‌های S0 و GG نیز شناسایی گردیده است. هرکدام از اعضای یادشده یک عضو مستقل بوده و در هماهنگی هم کار نموده که در نتیجه، آن حیوانات قادر به درک مواد بوزایی مختلف گردیده است. MOE ناحیه‌ی بویایی را در خالی‌گاه بینی فرش نموده و مجهز با نیورن‌های دوقطبی بوده که در خود آخذه OR و پروتیین Golf را حمل می‌نماید وتوانایی درک مواد بوزایی هوازی و غیر هوازی را دارا می‌باشد. در عین حال VNO عضو دیگری بویایی است که در قاعده‌ی خالی‌گاه بین اخذ موقعیت نموده و مجهز با نیورن‌های مایکرویلیادار بوده که در خود آخذه‌های V1Rs و V2Rs و پروتیین‌های Gαi2 و Gαo را حمل می‌نماید که به‌گمان اغلب وظیفه‌ی درک فیرمون‌ها را به عهده دارند. دو عضو دیگری بویایی که تا به الحال تنها در جوندگان شناسایی شده است در سایر حیوانات موجودیت آن‌ها بررسی نگردیده است و نیاز به تحقیقات بیشتر دارد. در عین حال، اهمیت بیولوژیکی این دو عضو به‌طور دقیق در جوندگان نیز معلوم نبوده و نیاز به تحقیقات بیشتر در زمینه می‌باشد.

منابع

(1) Liberles, S. D. Mammalian pheromones. *Annu. Rev. Physiol*, 2014;76, pp. 151-175.

(2) Eisthen, H. L. and Polese, G. Evolution of vertebrate olfactory subsystems. In: Kaas, J. H, [ed] Evolution of Nervous System, Non-mammalian Vertebrate,. *Academic Press, Oxford.* 2007; Vol 2, pp. 355-406.

(3) Munger, D. S.-Z. Subsystem organization of the mammaline sense of smell. *Annu. Rev. Physiol.* 2009; 71, pp. 115-140.

(4) Breer. H., Fleischer, J. and Strotmann, J. The sense of smell: multiple olfactory subsystems. *Cell. Mol. Life sci.*, 2006; 63, pp. 1465-1475.

(5) Storan, M. J. and Key, B. Septal organ Gruneberg is part of olfactory system . *J. C. Neurolog*. 2006; 494, pp. 834-844.

(6) Barrios, A. W., Munez, G., Quinterio, P. S. and Salazar, I. Anatomy, histochemestry, and immunohistochemistry of the olfactory subsystems in mice. *Frontiers in neuroanatomy*. 2014; 8, p. 63.

(7) Barrios, A. W., Quinteiro, P. S. and Salazae, I. The nasal cavity of the sheep and its olfactory sensory epithelium. *Microscopy research and Technique*. 2014; 77,pp. 1052-1059.

(8) Dulac, C. Sensory coding of pheromone signals in mammals. *Curr. Opin. Neurobiol.* 2000; 10, pp. 511-518.

(9) Dulac, C. and Axel, R. A novel family of genes encoding putative pheromone receptors in mammals. *Cell*. 1995; 83, pp. 195-206.

(10) Menco, B. P. M. and Morrison, E. E. Morphology of the mammalian olfctory epithelium: From, fine structure, function and pathology. *New york: Marcel Dekke. Inc*. 2003.

(11) Halpern, M. and Martínez-Marcos, A. Structure and function of the vomeronasal system: an update. *Prog. Neurobiol.* 2003; 70, pp. 245-318.

(12) Døving, K. B. and Trotier, D. Structure and function of vomeronasal organ. *J. Exp. Biol.* 1998; 201, pp. 2913-2925.

(13) Liberles, S. D. Mammalian pheromones. *Annu. Rev. Physiol*. 2014; 76, pp. 151-175.

(14) Matsunami, H. and Buck, L. B. A multigene family encoding a diverse array of putative pheromone receptors in mammals. *Cell*. 1997; 90, pp. 775-784.

(15) Fleischer, J., Breer, H. and Stortmann, J. Mammalian olfactory receptors. . *Front. Cell. Neurosci.* 2009; 3, pp. 1-9.

(16) Adams, D.R. and Mcforland, L.Z. Septal olfactory organ in Peromyscus. *Com. Biochem. Physiol.* 1971; 40, pp. 971-974.

(17) Levai, O. and Strotman, J. Projection pattern of nerve fibers from the septal organ: DiI-tracing studeis with transgeneic OMP mice. *Histochem. Cell Biol.* 2003; 120, pp. 483-492.

(18) Ma, M., Gromaitre, X., Iwema, C. L., Baker, H. Greer, G. A. and Shephard, G. M. Olfactory signal transduction in the mouse septal organ. *J. Neurosci*. 2003; 23(1), pp. 317-324.

(19) Kaluza, J. F., Gussing, F., Bohm, S., Breer, H. and Strotmann, J. Olfactory organ in the mouse septal organ. *J. Neurosci*. 2004; 76(4), pp. 442-452.

(20) Fleischer, J. and Breer, H. The gruenberg ganglion: a novel sesnsory system in the nose. *Histol Histopathol*. 2010. 25, pp. 909-915.

(21) Tachibana, T., Fujiwara, N. and Nawa, T. The ultrastructure of the ganglionated nerve plexus in the nasal vestibular mucosa of the musk shrew (Suncus murinus, Insectivora). *Arch Histol Cyto.* 1990; 53(2), pp. 147-156.

(22) Fleischer, J., Hass, N., Schwarzenbacher, K., Besser, S. and Breer, H. A novel population of the neuronal cells expressing the olfactory marker protein (OMP) in the anterior/dorsal region of the nasal cavity. *Histochem Cell Biol.* 2006; 125, pp. 337-349.

(23) Fleishcher, J., Schwarzenbacher, K., Besser, S., Has, N. and Breer, H. Olfactory receptor and signaling elements in the Gruenberg ganglion. *J. Neuroch*. 2006; 98, pp. 543-554.

(24) Villamayor PR, Cifuentes JM, Fdz-de-Troconiz P, Sanchez-Quinteiro P. Morphological and immunohistochemical study of the rabbit vomeronasal organ. *J. Anat.* 2018; 233(6), pp. 814-827.