

4种两栖爬行动物嗅器和犁鼻器的显微结构比较

李小朋 梁刚* 王宏元

(陕西师范大学生命科学院 西安 710062)

摘要:用光镜观察了4种两栖爬行动物嗅器和犁鼻器的组织结构。结果显示,北方山溪鲵(*Batrachuperus tibetanus*)鼻囊内开始分化出犁鼻器,犁鼻器位于嗅器的腹外侧,但犁鼻器还不发达;隆肛蛙(*Feirana quadranus*)犁鼻器与嗅器虽然共同位于鼻囊内,但犁鼻器较为发达且其周围有发达的犁鼻腺,犁鼻器通过一细小管道与嗅器相通;秦岭蝮(*Gloydus qinlingensis*)和菜花烙铁头(*Trimeresurus jerdonii*)犁鼻腔与鼻腔已经完全分离形成两个独立的囊,而且鼻腔又进一步分化为嗅部与呼吸部。说明犁鼻器从有尾两栖动物开始出现,至无尾两栖类开始分化,到蛇类高度发达且成为一个独立器官。犁鼻器的形成是脊椎动物适应陆地生活的直接结果,是四足动物的特征之一。

关键词:两栖动物;爬行动物;嗅器;犁鼻器;显微结构

中图分类号:Q954 **文献标识码:**A **文章编号:**0250-3263(2009)03-108-05

Microstructure Comparison of Olfactory and Vomeronasal Organs in Four Amphibians and Reptiles

LI Xiao-Peng LIANG Gang* WANG Hong-Yuan

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

Abstract: The microstructure of olfactory and vomeronasal organs in four amphibians and reptiles were examined by light microscopy. The results showed that vomeronasal organ began to differentiate from nasal sac and was located in the lateral side of the olfactory organ in *Batrachuperus tibetanus*, but it was still underdeveloped. Although olfactory and vomeronasal organs were co-localized in the nasal sac in *Feirana quadranus*, vomeronasal organ was more developed. There were developed vomeronasal gland around vomeronasal organ and vomeronasal organ was connected with olfactory organ through a fine pipeline. Vomeronasal organ and nasal cavity were separated completely and formed two independent sacs in *Gloydus qinlingensis* and *Trimeresurus jerdonii*, and nasal cavity further differentiated into olfactory epithelium and respiration epithelium. These results suggest that the vomeronasal organ first appears in Caudata, further differentiates in Anura, and becomes an independent organ in snake. The vertebrate adaption of land living directly results in the formation of vomeronasal organ which is the feature of tetrapod.

Key words: Amphibian; Reptile; Olfactory organ; Vomeronasal organ; Microstructure

嗅器(olfactory organ)和犁鼻器(vomeronasal organ)是脊椎动物发生较早的化学感受器,它们在物种识别、摄食和繁殖等行为中发挥着重要作用^[1,2]。虽然嗅器与犁鼻器均位于鼻腔及其附近区域,但二者在机能上具有明显的差异:嗅上皮中的嗅细胞主要接受一些挥发性小分子化学物质的刺激,通过嗅神经传至嗅球;犁鼻上皮

中的感受细胞则主要接受信息素等大分子物质

基金项目 陕西省自然科学基金项目(No. 2007C114), 陕西师范大学校级重点科研项目;

*通讯作者, E-mail: lianggang@snnu.edu.cn;

第一作者介绍 李小朋,男,硕士研究生;研究方向:动物发育细胞生物学; E-mail: lixiaopeng420@stu.snnu.edu.cn.

收稿日期:2008-08-04, 修回日期:2009-03-19

的刺激,通过犁鼻神经传至副嗅球^[3,4]。几乎所有的脊椎动物均具有嗅系统,但犁鼻系统在脊椎动物不同类群之间差异明显,其中,硬骨鱼类、龟鳖类、鳄类、鸟类、大多数翼手类及海洋哺乳类等水栖或空中飞翔种类一般没有犁鼻器,两栖类犁鼻器不发达,而陆生的有鳞类和啮齿类等动物犁鼻器高度发达,且犁鼻器与嗅器是完全分开的^[5-7]。北方山溪鲵(*Batrachus tibetanus*)属于水栖型,隆肛蛙(*Feirana quadranus*)属于水陆两栖型,秦岭蝮(*Gloydius qinlingensis*)和菜花烙铁头(*Trimersurus jerdonii*)均属于陆栖型,本文拟通过对其嗅器和犁鼻器进行组织观察,旨在为进一步探讨嗅器和犁鼻器的起源与分化提供基础资料。

1 材料与方法

北方山溪鲵和隆肛蛙均采自陕西省周至县厚畛子乡花耳坪村(107°58'E, 33°47'N, 海拔约 1 600 m)。秦岭蝮和菜花烙铁头采自陕西省太白县咀头镇七里川村(107°17'01"E, 34°05'39"N, 海拔 1 680 m)。选择活跃健康的以上 4 种动物各 3 例,立即毁髓或断头处死,并将整个头部置于 4%的多聚甲醛溶液(pH 7.4)中固定 48 h 以上。取其上颌,清水冲洗,用 4%的 HCl 溶液脱钙 15~30 d。脱钙后的上颌用清水冲洗 10 min,常规石蜡切片,切片厚 8 μm,HE 染色。用 Leica 2 型光学显微镜观察、测量,Leica Qwin V₃ 图像系统拍照。

2 结果

北方山溪鲵鼻囊的横切面呈背腹扁平的卵圆形,嗅器与犁鼻器共同位于鼻囊内,其内侧为嗅器,约占整个鼻囊内表面积的 4/5,外侧为犁鼻器,约占 1/5。北方山溪鲵的鼻囊黏膜由黏膜上皮与固有层组成。嗅器表面的黏膜上皮是嗅上皮(olfactory epithelium),最厚处约 120 μm,犁鼻器表面的黏膜上皮是犁鼻上皮(vomeranasepithelium),最厚处约 80 μm,嗅上皮与犁鼻上皮相连续,均为假复层纤毛柱状上皮,但犁鼻上皮的纤毛不如嗅上皮的发达。嗅上皮周围的固

有层为疏松结缔组织,内有较多的 Bowman s 腺,在腺体周围有大量的黑色素颗粒及微血管,Bowman s 腺的导管开口在嗅上皮表面;犁鼻上皮周围的固有层也为疏松结缔组织,其内微血管较少,未见有腺体、黑色素颗粒(图版 :1, 2)。

隆肛蛙鼻囊的横切面呈背腹扁平的椭圆形,嗅器与犁鼻器虽然共同位于鼻囊内,但犁鼻器已经从嗅器分离出来,位于嗅器的腹内侧,且通过一细小管道与嗅器相通。嗅器的黏膜上皮只有嗅上皮,最厚处约 80 μm;犁鼻器黏膜上皮是犁鼻上皮,最厚处约 120 μm;嗅上皮与犁鼻上皮相连续,均是假复层纤毛柱状上皮。嗅上皮的固有层内有发达的 Bowman s 腺,腺体的导管也开口在嗅上皮的表面;犁鼻上皮背侧和内侧的固有层内有大量的犁鼻腺(vomeranasepithelium),腺体的导管开口在犁鼻上皮的表面;与犁鼻上皮的固有层内黑色素颗粒相比较,嗅上皮固有层内的黑色素颗粒非常丰富(图版 :3, 4)。

秦岭蝮的鼻腔与犁鼻器分离形成两个独立的囊,犁鼻器位于鼻腔的腹内侧。鼻腔的横切面呈不规则的长椭圆形;鼻腔背侧的黏膜上皮是嗅上皮,属假复层纤毛柱状上皮,约占整个鼻腔表面积的 2/3,最厚处约 70 μm;鼻腔腹侧的黏膜上皮是呼吸上皮,属单层纤毛柱状上皮,约占整个鼻腔表面积的 1/3,该区域上皮的 structural 特点是杯形细胞丰富,而且上皮向鼻腔内明显凸出,形成了许多似绒毛样的结构,绒毛样突起长约 50 μm。嗅上皮的固有层内 Bowman s 腺丰富,而呼吸上皮的固有层内未见 Bowman s 腺。秦岭蝮犁鼻器的横切面几乎呈圆形,表面被覆犁鼻上皮;犁鼻上皮极厚,约由 10~30 层细胞组成,最厚处约达 200 μm;犁鼻上皮的表层细胞呈柱状、游离面有纤毛、排列整齐而紧密,属于复层纤毛柱状上皮。犁鼻上皮的固有层内有比较粗大的犁鼻神经(vomeranasepithelium)及丰富的微血管,但未见有犁鼻腺(图版 :5~7)。

菜花烙铁头的鼻腔与犁鼻器也分离形成两个独立的囊,犁鼻器也位于鼻腔的腹内侧。鼻

腔的横切面呈月牙形。依据结构的不同,鼻腔内表面黏膜上皮可以明显地区分为 3 个部分:位于鼻腔背侧的黏膜上皮是嗅上皮,属假复层纤毛柱状上皮,最厚处约 80 μm ,约占整个鼻腔表面积的 2/4;位于腹内侧的黏膜上皮则是呼吸上皮,约占整个鼻腔表面积的 1/4,其结构特点与秦岭蝮一致,但绒毛样突起长约 60 μm ;位于腹外侧的黏膜上皮是非嗅上皮(non-olfactory epithelium)^[6,7],也属于假复层纤毛柱状上皮,最厚处约达 120 μm ,约占整个鼻腔表面积的 1/4。嗅上皮的固有层内可见 Bowman s 腺、丰富且粗大的嗅神经;呼吸上皮与非嗅上皮的固有层内未见有 Bowman s 腺及神经,但呼吸上皮固有层内的微血管较为丰富。此外,菜花烙铁头呼吸上皮外侧一部分、全部非嗅上皮与二者的深层结构共同向鼻腔内凸出形成半球形结构,学者们称其为菌状体^[6,7]。菜花烙铁头犁鼻器的组织结构与秦岭蝮相同,犁鼻上皮也属于复层纤毛柱状上皮,最薄处厚约 70 μm ,最厚处约为 190 μm ;固有层内有犁鼻神经,未见有犁鼻腺(图版 :8,9)。

3 讨 论

3.1 犁鼻器的起源 一般认为,犁鼻器主要是识别一些大分子的化学信息素,这些信息素与动物的繁殖和社会行为密切相关。Bertmar 依据硬骨鱼类、龟鳖类、鳄类、鸟类、大多数翼手类及海洋哺乳类等水栖或空中飞翔种类一般没有犁鼻器,两栖类犁鼻器不发达,而陆生的有鳞类和啮齿类等动物犁鼻器高度发达的事实,推测犁鼻器起源于四足动物,主要是适应陆生生活的结果^[8]。Yasuyki 指出,现代鱼类还没有形成真正的犁鼻器^[9]。Eisthen 观察到水栖型的鳗螈科(Sirenidae)和两栖鲛科(Amphiumidae)等有尾两栖动物都具有犁鼻器^[5]。本文观察到营水生生活的北方山溪鲵虽然还没有完全形成独立的犁鼻器,但鼻囊内的上皮已经明显地分化成为嗅上皮与犁鼻上皮两个部分;营水陆两栖生活的隆肛蛙,其嗅器和犁鼻器虽然都位于鼻囊内,但鼻囊内的上皮不仅分化为嗅上皮与犁鼻

上皮两个部分,而且犁鼻器已经从嗅器分离出来,位于嗅器的腹内侧,且通过一细小管道与嗅器相通;终生营陆栖生活的秦岭蝮与菜花烙铁头鼻腔与犁鼻器已经分离形成两个独立的囊,而且犁鼻器单独开口于口腔内。基于以上事实进行分析,表明犁鼻器从有尾两栖动物开始出现,至无尾两栖类开始分化,到蛇类已经高度发达且成为一个独立器官。看来犁鼻器的形成确是脊椎动物适应陆地生活的直接结果,是四足动物的主要特征之一。

3.2 嗅觉器官的分化 脊椎动物的嗅觉器官(olfactory organ)主要位于鼻腔(鼻囊),绝大多数哺乳动物的嗅觉器官包括位于鼻腔内的嗅器和位于鼻腔附近的犁鼻器。嗅器主要接受一些挥发性小分子化学物质的刺激,而犁鼻器作为嗅觉的辅助结构,主要作用是识别一些大分子的化学信息素,用于感知异性气味^[3,4,10]。

依据已有的资料记载及本文的观察结果,不同类群脊椎动物嗅觉器官的分化程度不尽相同,主要表现在以下 3 个方面:就形态位置而言,鱼类只有鼻囊,无内鼻孔,仅有嗅觉功能,还没有形成真正的犁鼻器^[8,9]。营水栖生活的有尾两栖动物北方山溪鲵鼻囊已经出现了内鼻孔,鼻囊虽然有嗅器与犁鼻器的分化,但二者共同位于鼻囊内而且是直接相通的,犁鼻器位于嗅器的腹外侧。营水陆两栖生活的无尾两栖动物隆肛蛙鼻囊也有内鼻孔,嗅器与犁鼻器虽然共同位于鼻囊内,但犁鼻器已经从嗅器分离出来,位于嗅器的腹内侧,且通过一细小管道与嗅器相通。在蛇类,营陆栖生活的秦岭蝮和菜花烙铁头不仅有鼻腔而且还分化出犁鼻腔,即犁鼻器与鼻腔已经完全分离形成两个独立的囊且二者互不交通,犁鼻器也位于鼻腔的腹内侧。

就黏膜上皮的分化而言,Bertmar 认为,鱼类鼻囊内的黏膜上皮是假复层纤毛柱状上皮,只有嗅觉功能^[8]。北方山溪鲵与隆肛蛙鼻囊内的黏膜上皮虽然均是假复层纤毛柱状上皮,但有犁鼻上皮和嗅上皮的分化,而且北方山溪鲵的犁鼻上皮不如隆肛蛙的发达。秦岭蝮与菜花烙铁头鼻腔内的黏膜上皮有嗅上皮、非嗅上皮与

呼吸上皮的分化,嗅上皮位于鼻腔黏膜的背侧,属假复层纤毛柱状上皮,呼吸上皮位于鼻腔的腹侧,属单层纤毛柱状上皮;秦岭蝮与菜花烙铁头犁鼻器的表面被覆犁鼻上皮,属于复层纤毛柱状上皮。就嗅觉器官周围的腺体而言,北方山溪鲵犁鼻上皮周围未见有犁鼻腺,而嗅上皮周围有较多的 Bowman s 腺。隆肛蛙犁鼻上皮周围有大量的犁鼻腺,嗅上皮周围也有发达的 Bowman s 腺。秦岭蝮和菜花烙铁头的犁鼻上皮周围未见有犁鼻腺,而嗅上皮的周围 Bowman s 腺丰富,且呼吸上皮内还具有丰富的杯形细胞。

综上所述,脊椎动物嗅觉器官的分化趋势可能是:鱼类只有嗅器,还未形成真正的犁鼻器;有尾两栖类在鼻囊内开始分化出犁鼻器,但犁鼻器还不发达;无尾两栖类犁鼻器与嗅器虽然共同位于鼻囊内,但犁鼻器较为发达且犁鼻器通过一细小管道与嗅器相通;蛇类犁鼻腔与鼻腔已经完全分离形成两个独立的囊,而且鼻腔又有嗅部与呼吸部的进一步分化。

参 考 文 献

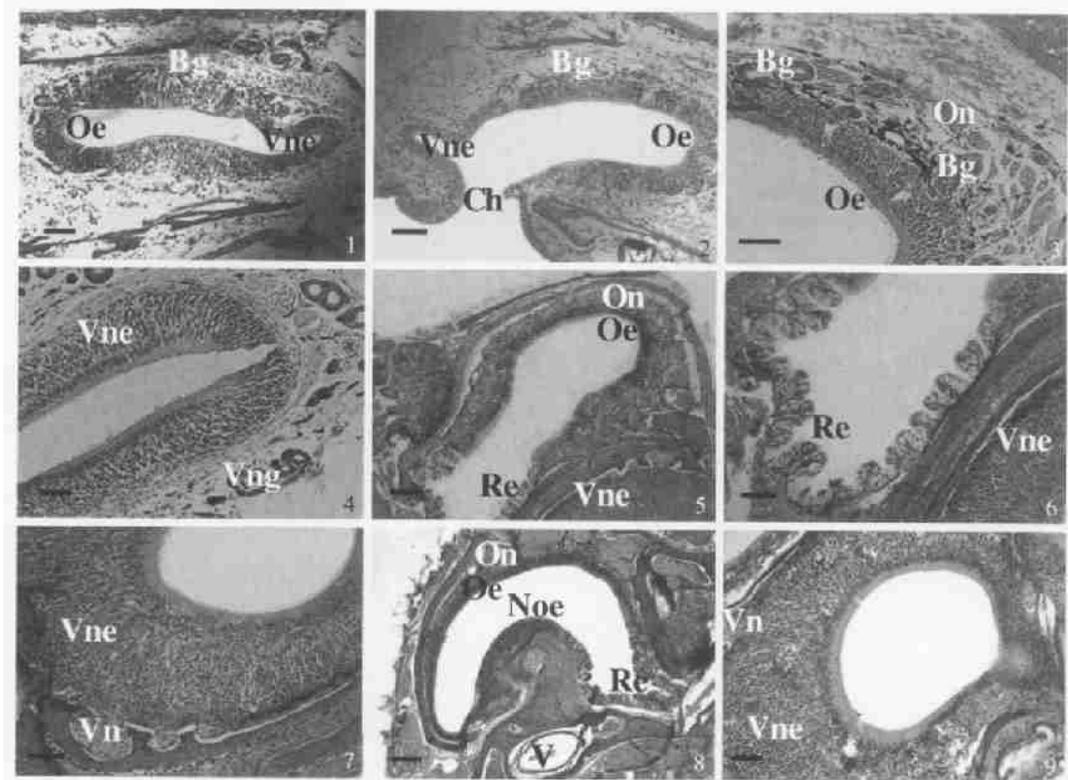
- [1] Wang H Y, Zhao H F, Tai F D, *et al.* Postembryonic development of the olfactory and vomeronasal organs in the frog *Rana chensinensis*. *Zoological Sci*, 2008, **25**(5): 503 ~ 508.
- [2] Johnson R E. Olfactory and vomeronasal mechanisms of communication. In: Pfaff D W ed. Taste, Olfaction, and the Central Nervous System: a Festschrift in Honor of Carl Pfaffmann. New York: Rockefeller University Press, 1985, 322 ~ 346.
- [3] Jermakowicz W J III, Dorsey D A, Brown A L, *et al.* Development of the nasal chemosensory organs in two terrestrial anurans: the directly developing frog, *Eleutherodactylus coqui* (Anura: Leptodactylidae), and the metamorphosing toad, *Bufo americanus* (Anura: Bufonidae). *J Morphol*, 2004, **261**(2): 225 ~ 248.
- [4] Stuelpnagel J T, Reiss J O. Olfactory metamorphosis in the coastal giant salamander (*Dicamptodon tenebrosus*). *J Morphol*, 2005, **266**(1): 22 ~ 45.
- [5] Eisthen H L. Presence of the vomeronasal system in aquatic salamanders. *Phil Trans R Soc Lond B*, 2000, **355**(1 401): 1 209 ~ 1 213.
- [6] Susan J R, Bruce T F, Mark N H. The structure of the nasal chemosensory system in squamate reptiles. 1. The olfactory organ, with special reference to olfaction in geckos. *Indian Academy of Science*, 2000, **25**(2): 173 ~ 179.
- [7] Susan J R, Bruce T F, Mark N H. The structure of the nasal chemosensory system in squamate reptiles. 2. Lubricatory capacity of the vomeronasal organ. *Indian Academy of Science*, 2000, **25**(2): 181 ~ 190.
- [8] Bertmar G. Evolution of vomeronasal organs in vertebrates. *Evolution*, 1981, **35**(2): 359 ~ 366.
- [9] Yasuyuki H, Mutsumi N. Evolution and origin of vomeronasal-type odorant receptor gene repertoire in fishes. *BMC Evolutionary Biology*, 2006, (6): 76 ~ 89.
- [10] 杨安峰,程红编著. 脊椎动物比较解剖学. 北京:北京大学出版社, 1999, 281 ~ 286.

李小朋等 :4 种两栖爬行动物嗅器和犁鼻器的显微结构比较

图版

LI Xiao-Peng *et al.* :Microstructure Comparison of Olfactory and Vomeronasal Organs
in Four Amphibians and Reptiles

Plate



1. 北方山溪鲵鼻囊,标尺 = 100 μm; 2. 北方山溪鲵近内鼻孔处的鼻囊,标尺 = 100 μm; 3. 隆肛蛙嗅器,标尺 = 50 μm; 4. 隆肛蛙犁鼻器,标尺 = 100 μm; 5. 秦岭蝾鼻腔,标尺 = 30 μm; 6. 秦岭蝾呼吸上皮,标尺 = 100 μm; 7. 秦岭蝾犁鼻器,标尺 = 30 μm; 8. 菜花烙铁头鼻腔,标尺 = 100 μm; 9. 菜花烙铁头犁鼻器,标尺 = 30 μm。

1. Nasal sac of *Batrachuperus tibetanus*, Bar = 100 μm; 2. Nasal sac of *B. tibetanus* adjacent to the choana, Bar = 100 μm; 3. Olfactory organ of *Feirana quadrans*, Bar = 50 μm; 4. Vomeronasal organ of *F. quadrans*, Bar = 100 μm; 5. Nasal cavity of *Gloydius qinlingensis*, Bar = 30 μm; 6. Respiration epithelium of *G. qinlingensis*, Bar = 100 μm; 7. Vomeronasal organ of *G. qinlingensis*, Bar = 30 μm; 8. Nasal cavity of *Trimeresurus jerdonii*, Bar = 100 μm; 9. Vomeronasal organ of *T. jerdonii*, Bar = 30 μm.

Bg. Bowman s 腺; Ch. 内鼻孔; Noe. 非嗅上皮; Oe. 嗅上皮; On. 嗅神经; Re. 呼吸上皮; Vn. 犁鼻神经; Vne. 犁鼻上皮; Vng. 犁鼻腺; V. 静脉。

Bg. Bowman s gland; Ch. Choana; Noe. Nonolfactory epithelium; Oe. Olfactory epithelium; On. Olfactory nerve; Re. Respiration epithelium; Vn. Vomeronasal nerve; Vne. Vomeronasal epithelium; Vng. Vomeronasal glands; V. Vein.