

四种蜥蜴嗅器和犁鼻器结构的比较

韩佳乐 钟秋梅[#] 王建礼^{*}

北方民族大学生物科学与工程学院 银川 750021

摘要: 有鳞类(蛇和蜥蜴)具有较发达的嗅器和犁鼻器,对其不同种类嗅觉结构的认识有助于阐明爬行动物化学感觉的进化。本文采用组织学方法比较了草原沙蜥(*Phrynocephalus frontalis*)、荒漠沙蜥(*P. przewalskii*)、密点麻蜥(*Eremias multiocellata*)和秦岭滑蜥(*Scincella tsinlingensis*)的嗅器及犁鼻器。结果发现,草原沙蜥的鼻腔较为狭长,秦岭滑蜥呈梨形,其他两种蜥蜴的鼻腔略成圆形。秦岭滑蜥的嗅上皮最厚,其次是密点麻蜥和草原沙蜥,荒漠沙蜥最薄。犁鼻器主要由犁鼻腔、犁鼻感觉上皮、犁鼻神经及蘑菇体等组成,没有腺体。草原沙蜥和荒漠沙蜥的犁鼻腔较为宽阔,密点麻蜥和秦岭滑蜥的较窄。4种蜥蜴的犁鼻感觉上皮均较嗅上皮厚,蘑菇体向后逐渐缩小至消失,犁鼻感觉上皮成闭环状,包围犁鼻腔。密点麻蜥和秦岭滑蜥的犁鼻感觉上皮位于犁鼻器的背侧,蘑菇体位于腹侧;与此不同,两种沙蜥的犁鼻感觉上皮偏向于犁鼻器的腹内侧,蘑菇体位于背外侧。密点麻蜥的犁鼻感觉上皮最厚,其次为秦岭滑蜥,两种沙蜥最薄;秦岭滑蜥犁鼻感觉上皮的感觉细胞密度最高,其次是密点麻蜥,两种沙蜥最低。这些结果提示,密点麻蜥和秦岭滑蜥对嗅觉信号的依赖和投入较两种沙蜥多;4种蜥蜴犁鼻器的结构差异间接地佐证了有鳞类犁鼻器系统发生的特异性。

关键词: 蜥蜴; 嗅上皮; 犁鼻器; 蘑菇体; 系统发生

中图分类号: Q954 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2023) 03-451-10

Structural Comparison of Olfactory and Vomeronasal Organs in Four Species of Lizards

HAN Jia-Le ZHONG Qiu-Mei[#] WANG Jian-Li^{*}

College of Biological Sciences and Engineering, North Minzu University, Yinchuan 750021, China

Abstract: [Objectives] The olfactory and vomeronasal organs are present and well developed in squamates (lizards and snakes). To elucidate the evolution of chemoreception in reptiles, a detailed structural examination of the vomeronasal organs from a variety of squamate species is required. **[Methods]** The histological features of the nasal cavity and vomeronasal organ in *Phrynocephalus frontalis*, *P. przewalskii*, *Eremias multiocellata* and *Scincella tsinlingensis* were examined using hematoxylin-eosin staining. The data

基金项目 宁夏自然科学基金项目 (No. 2022AAC03259), 北方民族大学高层次人才培养项目 (No. 2019BGBZ01), 宁夏优秀人才项目 (No. 宁人社函〔2018〕656号);

*** 通讯作者,** E-mail: wang_jianli@163.com;

第一作者介绍 韩佳乐, 女, 本科生; 研究方向: 生物科学; E-mail: 2507781663@qq.com;

共同第一作者 钟秋梅, 女, 硕士研究生; 研究方向: 动物生理生态学; E-mail: 752201969@qq.com。

收稿日期: 2022-09-27, 修回日期: 2022-12-25 DOI: 10.13859/j.cjz.202303013

was analyzed using one-way Analysis of Variance with Duncan's method for multiple comparisons between species. **[Results]** The nasal cavity of *P. frontalis* is long and narrow, while the nasal cavity of *S. tsinlingensis* is pear-shaped; in contrast, the nasal cavity of other two lizards are slightly round (Fig. 1). The olfactory epithelium of *S. tsinlingensis* is the thickest, followed by *E. multiocellata* and *P. frontalis*, and the olfactory epithelium of *P. przewalskii* is the thinnest ($P < 0.05$) (Fig. 2 and 3). The vomeronasal organ is composed of the vomeronasal lumen, vomeronasal sensory epithelium, vomeronasal nerve and mushroom body. No glandular structures were found in the vomeronasal organ. The vomeronasal lumens of *P. frontalis* and *P. przewalskii* are broader than *E. multiocellata* and *S. tsinlingensis*. The vomeronasal sensory epithelium is thicker than the olfactory epithelium in four species of lizards. At the caudal portion of the vomeronasal organ, the mushroom body disappears and the vomeronasal sensory epithelium entirely lines the circular lumen of the vomeronasal organ. The vomeronasal sensory epithelium is situated dorsally to the vomeronasal organ in *E. multiocellata* and *S. tsinlingensis*, while the mushroom body occupies the ventri of the vomeronasal organ; in contrast, the vomeronasal sensory epithelium is situated ventrally to the vomeronasal organ in *P. frontalis* and *P. przewalskii*, while the mushroom body occupies the dorsum of the vomeronasal organ (Fig. 1 and 4). At the middle region of the vomeronasal organ, the vomeronasal sensory epithelium of *E. multiocellata* is the thickest, followed by *S. tsinlingensis*, and the vomeronasal sensory epithelium of two species of *Phrynocephalus* is thinner. The density of vomeronasal sensory cells of *S. tsinlingensis* is the highest, followed by *E. multiocellata*, and the two species of *Phrynocephalus* are the lowest (Fig. 3). **[Conclusion]** These results indicate that *E. multiocellata* and *S. tsinlingensis* use and invest more in chemical signal than two species of *Phrynocephalus*. The differential features of the vomeronasal organ from four species of lizards indirectly confirm the specificity of vomeronasal organ phylogeny in squamates.

Key words: Lizards; Olfactory epithelium; Vomeronasal organ; Mushroom body; Phylogeny

四足类具有主要嗅觉系统和犁鼻系统两种鼻化学感觉系统。主要嗅觉系统由嗅上皮发出嗅神经到嗅球，犁鼻系统由犁鼻器发出犁鼻神经到副嗅球。嗅上皮主要接受挥发性的小分子化学物质；犁鼻器特异性地接受非挥发性化学物质（如信息素）。主要嗅觉系统和犁鼻系统在功能上相互关联，在物种识别、摄食和繁殖等行为中发挥重要作用（Eisthen 2000, 王建礼等 2004, Rachele et al. 2009）。有鳞类（蛇和蜥蜴）的嗅器和犁鼻器发育良好且较发达，是研究这两种化学感受器的极好材料（Kratzing 1975, Kondoh et al. 2010）。在长期进化中形成的犁鼻器探测系统，尤其对有鳞类识别环境、寻找猎物、避开捕食者，与异种或同种进行通讯交流（Huang et al. 2006, Baeckens et al. 2017, Okuyama et al. 2021）非常重要。由于现存爬行动物不是起源于一个祖先物种，而是一个并系

群的集合，该特点影响了爬行动物嗅觉结构的系统发生（Taniguchi et al. 2011），使其在感受器形态上呈现出类群差异。有鳞类的犁鼻器形态在种以上分类阶元中差异较大，可反映其对化学感觉系统的利用程度（Baeckens et al. 2017）。目前对蛇类的研究较多，如秦岭蝮（*Gloydius qinlingensis*）（李小朋等 2009）、菜花原矛头蝮（*Protobothrops jerdonii*）（王宏元等 2011）、日本四线锦蛇（*Elaphe quatuorlineata*）（Kondoh et al. 2010）及蒙皮利游蛇（*Malpolon monspessulana*）（Omar et al. 2016）等。蜥蜴是爬行动物中物种数最多的一个类群，与蛇类相比，对蜥蜴犁鼻器的研究相对较少，如对蓝舌蜥（*Tiliqua scincoides*）（Kratzing 1975）、沙氏变色蜥（*Anolis sagrei*）（Kaczmarek et al. 2020）及日本草蜥（*Takydromus tachydromoides*）（Saito et al. 2010, Okuyama et al. 2021）等的研究，

而国内这方面的研究较为缺乏。

草原沙蜥 (*Phrynocephalus frontalis*) 和荒漠沙蜥 (*P. przewalskii*) 隶属于鬣蜥科 (Agamidae) 沙蜥属, 密点麻蜥 (*Eremias multiocellata*) 隶属于蜥蜴科 (Lacertian) 麻蜥属, 这 3 种蜥蜴生活于干旱或半干旱的荒漠地区; 秦岭滑蜥 (*Scincella tsinlingensis*) 隶属于石龙子科 (Scincidae) 滑蜥属, 生活在海拔较高的地方, 多栖息于灌丛或草丛间。考虑到对有鳞类嗅觉系统结构的详细了解, 对于阐明其化学感觉的进化是很有必要的 (Schwenk 1993, Saito et al. 2010), 本研究通过比较上述 4 种蜥蜴嗅器和犁鼻器的细微结构, 探讨其化学感觉器官, 特别是犁鼻器在种间及种以上分类阶元的可能变异, 以认识其系统发生的特异性。

1 材料与方法

1.1 研究对象

草原沙蜥和密点麻蜥采自于宁夏回族自治区灵武市白芨滩 (106°21'40" E, 37°59'36" N, 海拔 1 190 m), 荒漠沙蜥采自中卫市沙坡头 (104°44'09" E, 37°28'50" N, 海拔 1 620 m), 这 3 种蜥蜴的采集地都属于荒漠生态系统; 秦岭滑蜥采自宁夏泾源县六盘山 (106°22'23" E, 35°23'07" N, 海拔 1 920 m), 属于高海拔山地森林生态系统。

1.2 组织学染色及数据采集

取成体草原沙蜥、荒漠沙蜥、密点麻蜥和秦岭滑蜥各 4 例, 其平均体重分别为 (3.86 ± 0.31) g、(5.76 ± 0.28) g、(7.52 ± 0.89) g 和 (1.98 ± 0.15) g, 麻醉后处死, 置于 4% 的多聚甲醛溶液 (pH 7.4) 中固定一周。取其上颌, 清水冲洗, 用 10% EDTA 溶液脱钙一周。脱钙后用清水冲洗 10 min, 常规石蜡切片, 冠状切片, 切片厚 4 μm, H.E 染色。常规酒精脱水, 二甲苯透明, 中性树胶封片。使用 Panthera U 数码显微镜 (麦克奥迪实业集团有限公司, 中国) 对每种蜥蜴的嗅器和犁鼻器拍照, 用显微

测量系统 (Motic Images Plus 3.0, 麦克奥迪实业集团有限公司, 中国) 测量嗅器和犁鼻器中部的相关参数。每只蜥蜴各取 3 张连续切片, 在 260 倍下统计 45 μm × 45 μm 面积内相似部位的犁鼻感觉细胞数量, 计数时细胞的一半落在方格内即按一个完整细胞计数。由于有鳞类的犁鼻器与舌的联系紧密, 我们同时绘出了 4 种蜥蜴的舌形轮廓。

1.3 数据统计分析

所有测量数据用 SPSS 19.0 处理。用单因素方差分析比较了 4 种蜥蜴嗅上皮和犁鼻感觉上皮组织学参数, 并用 Duncan 法进行了多重比较。数据用平均值 ± 标准误 (Mean ± SE) 表示, $P < 0.05$ 为差异显著。

2 结果

2.1 嗅器的组织学特点

鼻腔黏膜由上皮组织和其下的固有层组成, 覆盖的上皮包括嗅上皮和非感觉上皮。草原沙蜥的鼻腔较为狭长, 呈倒“八”字形, 向后呈缩小之势。嗅上皮较薄, 平均厚约 (12.81 ± 0.76) μm, 位于鼻腔的背内侧和外侧, 没有纤毛 (图 1a ~ c, 图 2a)。荒漠沙蜥鼻孔内有能自主启闭的瓣膜, 鼻腔呈圆形, 向后变化不大, 嗅上皮处于鼻腔的背侧, 没有纤毛, 厚约 (6.08 ± 0.43) μm。在固有层可观察到鲍曼氏腺 (Bowmans' gland), 向后数量增加 (图 1d ~ f, 图 2b)。密点麻蜥的鼻腔呈卵圆形, 与草原沙蜥相似。嗅上皮位于鼻腔背内侧, 并向腹内侧扩展, 占据鼻黏膜总长度约三分之二, 厚约 (10.25 ± 1.20) μm。嗅上皮附近存在明显的鲍曼氏腺 (图 1g ~ i, 图 2c)。秦岭滑蜥鼻腔似梨形, 腔的背内侧较大, 腹外侧较小, 鼻腔向后逐渐变小, 但形状不变。嗅上皮位于鼻腔的背侧, 约占鼻腔的三分之二, 厚约 (55.40 ± 2.58) μm, 具有较明显的微绒毛 (图 1j ~ l, 图 2d)。两种沙蜥的非感觉上皮处于鼻腔的腹侧或腹内侧, 密点麻蜥和秦岭滑蜥的非感觉上皮位于鼻腔的腹外侧, 向鼻腔内突出成褶皱状, 游

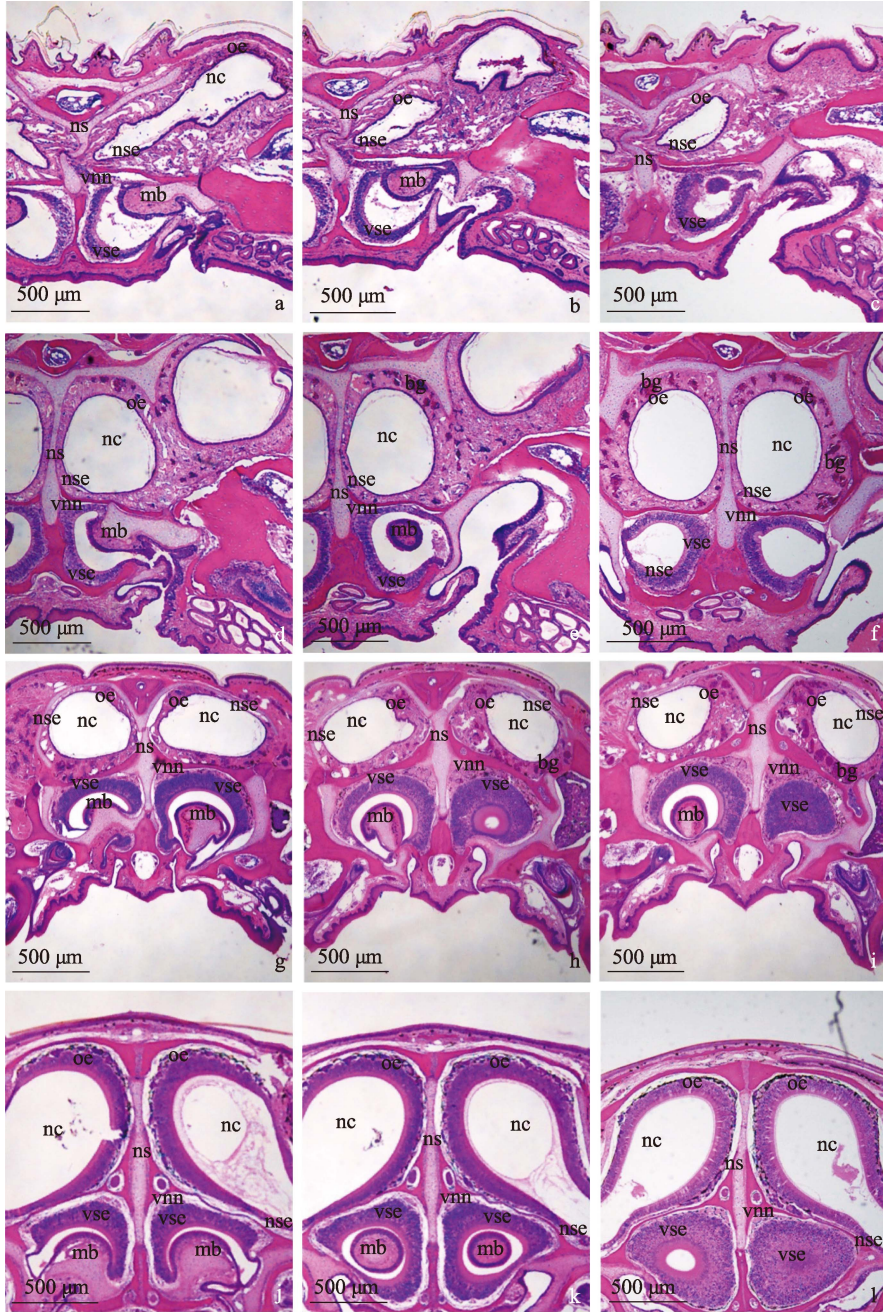


图 1 4 种蜥蜴的鼻腔和犁鼻器

Fig. 1 Topographical and histological features of the nasal cavity and vomeronasal organs in four species of lizards

a~c. 草原沙蜥; d~f. 荒漠沙蜥; g~i. 密点麻蜥; j~l. 秦岭滑蜥。a、d、g、j. 犁鼻器前部; b、e、h、k. 犁鼻器中部; c、f、i、l. 犁鼻器后部。bg. 鲍曼氏腺; mb. 蘑菇体; nc. 鼻腔; ns. 鼻中隔; nse. 非感觉上皮; oe. 嗅上皮; vnn. 犁鼻神经; vse. 犁鼻感觉上皮
a - c. *Phrynocephalus frontalis*; d - f. *P. przewalskii*; g - i. *Eremias multiocellata*; j - l. *Scincella tsinlingensis*. a, d, g, j. Frontal regions of vomeronasal organ; b, e, h, k. Middle regions of vomeronasal organ; c, f, i, l. Caudal regions of vomeronasal organ. bg. Bowman's gland; mb. Mushroom body; nc. Nasal cavity; ns. Nasal septum; nse. Non sensory epithelium; oe. Olfactory epithelium; vnn. Vomeronasal nerve; vse. Vomeronasal sensory epithelium

离端有纤毛存在(图 2e~h)。嗅上皮由三种类型的细胞组成:支持细胞位置靠近腔面,细胞核呈卵圆形,感觉细胞核为圆形,基细胞靠近上皮的基部(图 2a~d)。比较后发现,4 种蜥

蜥的嗅上皮厚度具有显著差异($F = 238.665$, $P < 0.001$),秦岭滑蜥的嗅上皮最厚,其次是草原沙蜥和密点麻蜥,最薄的是荒漠沙蜥($P < 0.05$)(图 3)。

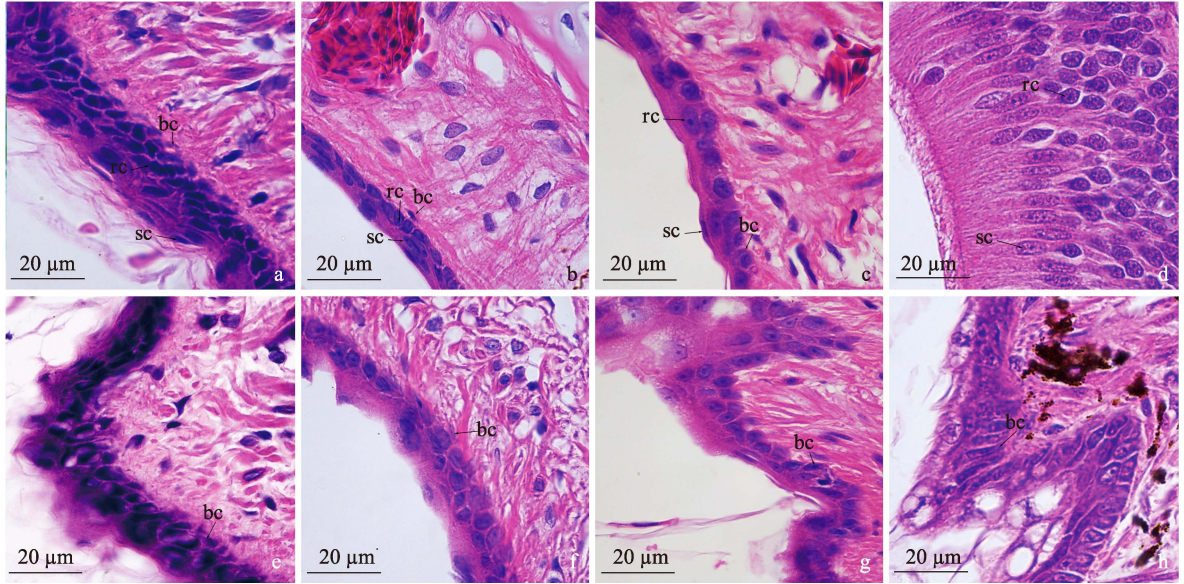


图 2 高倍下 4 种蜥蜴的嗅上皮和非感觉上皮

Fig. 2 Higher magnification of olfactory epithelium and non sensory epithelium in four species of lizards

a, e. 草原沙蜥; b, f. 荒漠沙蜥; c, g. 密点麻蜥; d, h. 秦岭滑蜥。a~d. 嗅上皮; e~h. 非感觉上皮。bc. 基细胞; rc. 感觉细胞; sc. 支持细胞

a, e. *Phrynocephalus frontalis*; b, f. *P. przewalskii*; c, g. *Eremias multiocellata*; d, h. *Scincella tsinlingensis*. a - d. Olfactory epithelium; e - h. Non sensory epithelium. bc. Basal cell; rc. Receptor cell; sc. Supporting cell

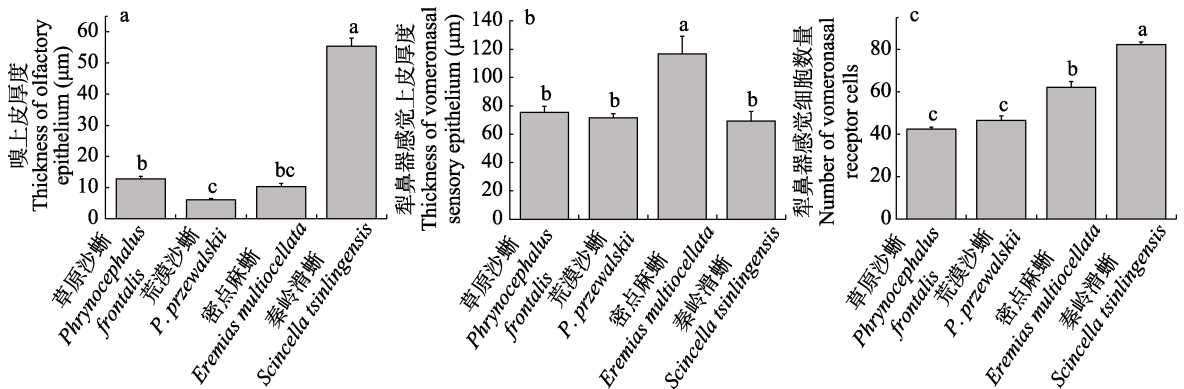


图 3 4 种蜥蜴嗅上皮及犁鼻上皮参数的比较

Fig. 3 Histological parameter of the olfactory and vomeronasal epithelium in four species of lizards

a. 嗅上皮厚度; b. 犁鼻器感觉上皮厚度; c. 犁鼻器感觉细胞数量(45 μm × 45 μm 面积内)。具有不同字母标记的存在显著性差异, $P < 0.05$ 。

a. Thickness of olfactory; b. Thickness of vomeronasal sensory epithelium; c. Number of vomeronasal receptor cells inside a 45 μm × 45 μm square. Groups not sharing same letters in each cluster are significantly different, $P < 0.05$.

2.2 犁鼻器的组织学特点

犁鼻器为管状结构,均成对位于鼻腔腹侧,由软骨和骨组织包围,主要由犁鼻管、犁鼻感

觉上皮、犁鼻神经和蘑菇体构成,未见腺体结构。蘑菇体通过腹侧短管与口腔相通(图1,图4a~d)。犁鼻管壁被覆犁鼻感觉上皮,4种

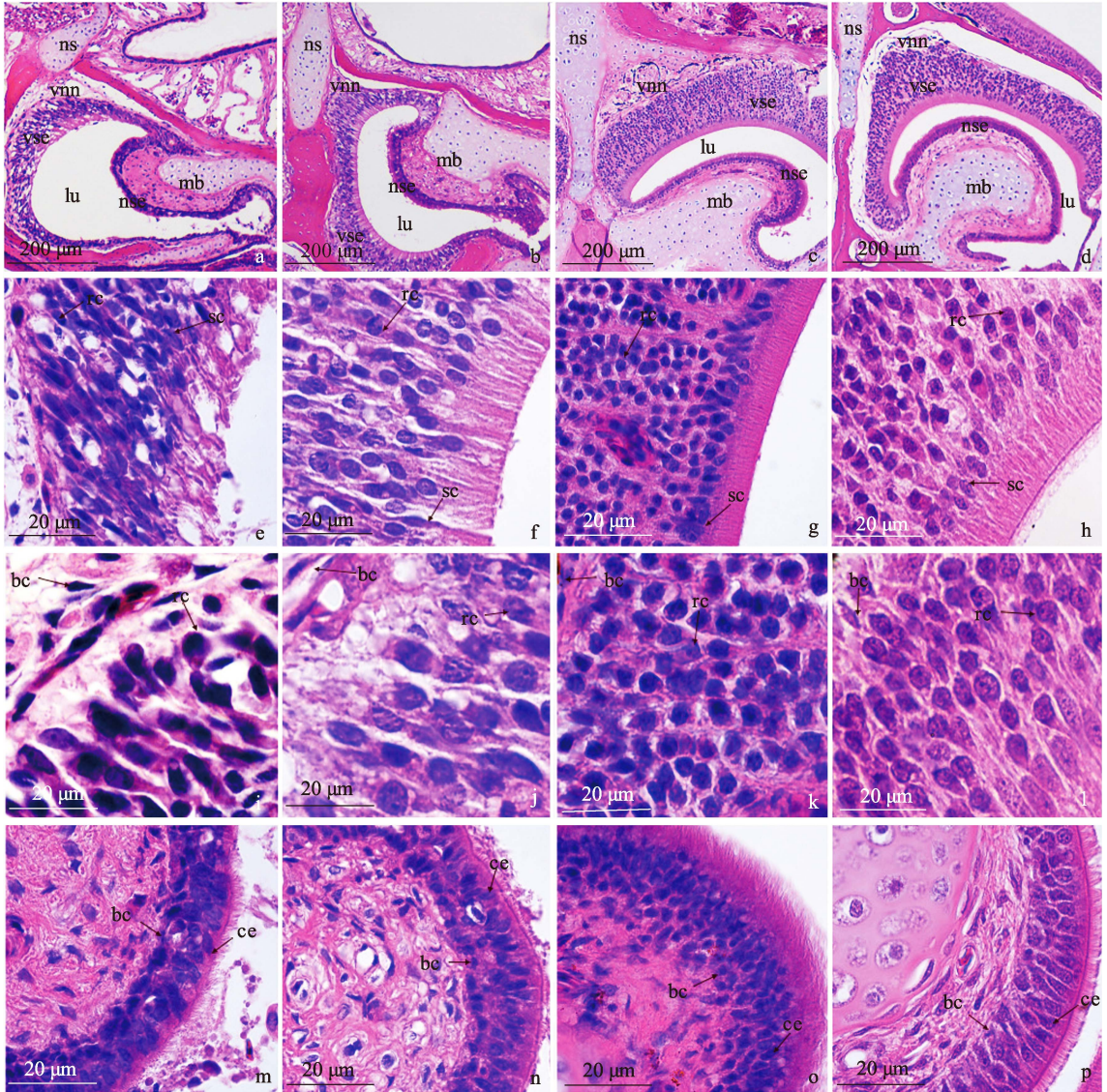


图4 高倍下4种蜥蜴的犁鼻器

Fig. 4 Higher magnification of the vomeronasal organs in four species of lizards

a, e, i, m. 草原沙蜥; b, f, j, n. 荒漠沙蜥; c, g, k, o. 密点麻蜥; d, h, l, p. 秦岭滑蜥。a~d. 犁鼻器; e~l. 犁鼻感觉上皮; m~p. 蘑菇体。bc. 基细胞; ce. 纤毛上皮细胞; lu. 犁鼻器管腔; mb. 蘑菇体; nc. 鼻腔; ns. 鼻中隔; nse. 非感觉上皮; rc. 感觉细胞; sc. 支持细胞; vnn. 犁鼻神经; vsc. 犁鼻感觉上皮

a, e, i and m. *Phrynocephalus frontalis*; b, f, j and n. *P. przewalskii*; c, g, k and o. *Eremias multiocellata*; d, h, l and p. *Scincella tsinlingensis*. a - d. Vomeronasal organ; e - l. Vomeronasal sensory epithelium; m - p. Mushroom body. bc. Basal cell; ce. Ciliated epithelial cell; lu. Lumen; mb. Mushroom body; nc. Nasal cavity; ns. Nasal septum; nse. Non sensory epithelium; rc. Receptor cell; sc. Supporting cell; vnn. Vomeronasal nerve; vsc. Vomeronasal sensory epithelium

蜥蜴的犁鼻感觉上皮明显较嗅上皮厚。草原沙蜥的犁鼻管腔最为宽阔，向后呈缩小之势，犁鼻感觉上皮位于犁鼻管腔的腹侧。犁鼻器背外侧的软骨延伸入腔形成蘑菇体的中心，其结果使蘑菇体位于犁鼻管腔的背外侧，呈半圆状，向后逐步缩小至消失（图 1a~c）。荒漠沙蜥犁鼻管腔也较宽，同草原沙蜥一样，犁鼻感觉上皮位于犁鼻器的腹侧，蘑菇体位于犁鼻腔的背外侧，向后逐渐变小，被犁鼻管腔包围于中央，最后消失（图 1d~f）。密点麻蜥犁鼻管腔近似马蹄铁形状，与两种沙蜥不同的是，犁鼻器腹侧的软骨延伸入腔形成蘑菇体的中心，蘑菇体位于犁鼻管腔的腹侧，向后缩小消失，犁鼻感觉上皮成闭环状，包围犁鼻管腔（图 1g~i）。秦岭滑蜥的犁鼻管腔较其他 3 种蜥蜴更窄，具有较厚的犁鼻感觉上皮，且蘑菇体较大，同密点麻蜥一样，犁鼻感觉上皮位于犁鼻管腔的背侧，蘑菇体位于腹侧，向后缩小消失，犁鼻感觉上皮成闭环状，包围犁鼻管腔（图 1j~l）。

犁鼻感觉上皮和嗅上皮一样由支持细胞、感觉细胞和基细胞组成，卵圆形的支持细胞核形成表层，犁鼻感觉细胞核呈圆形，占据了上皮厚度的大部分，支持细胞位于基膜处。与其他三种蜥蜴相比，秦岭滑蜥的犁鼻感觉上皮具有较明显的纤毛（图 4e~l）。蘑菇体的表面覆盖较薄的非感觉上皮，为假复层纤毛柱状上皮，

腔面可见纤毛，基底层有基细胞（图 4m~p）。取中部犁鼻器测量后发现，4 种蜥蜴的犁鼻感觉上皮厚度（ $F = 8.846, P < 0.01$ ）及感觉细胞密度（ $F = 84.009, P < 0.001$ ）存在显著差异。密点麻蜥的犁鼻感觉上皮最厚，其次为秦岭滑蜥，两种沙蜥最薄（ $P < 0.05$ ）；秦岭滑蜥的感觉细胞密度最高，其次为密点麻蜥，两种沙蜥较低（ $P < 0.05$ ）（图 3）。

2.3 4 种蜥蜴的舌形

我们观察到密点麻蜥的舌较长，舌尖有明显的分叉，其他 3 种蜥蜴的舌尖没有分叉。两种沙蜥的舌较宽，秦岭滑蜥的舌窄而短（图 5）。

3 讨论

嗅上皮主要感知环境中挥发性的小分子化学物质，这些化学颗粒先溶于鼻腔液，后被嗅上皮的感觉神经元探测，鼻腔液主要由鲍曼氏腺和支持细胞分泌（Kratzing 1975）。不同于其他 3 种蜥蜴，秦岭滑蜥鼻腔似梨形，两个鼻腔呈“八”字形分开，类似日本草蜥（Okuyama et al. 2021）和沙氏变色蜥（Kaczmarek et al. 2020）。秦岭滑蜥的体型及体重虽然是 4 种蜥蜴中最小的，其嗅上皮却远较其他 3 种蜥蜴的厚，暗示了秦岭滑蜥对挥发性化学分子的探测能力可能更强。除了种属差异外，这种特点可能与它们所处的生境有关。秦岭滑蜥所处环境较为

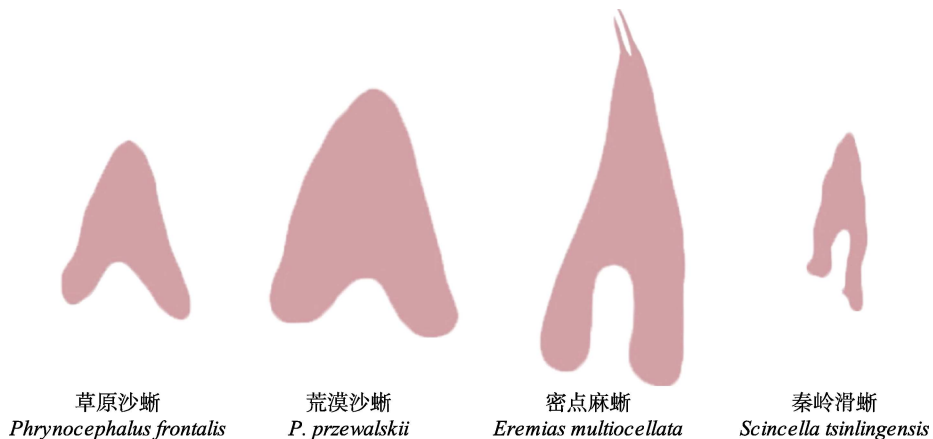


图 5 4 种蜥蜴的舌形

Fig. 5 Tongue forms of four species of lizards

湿润, 植被较好, 其他 3 种蜥蜴生活于干燥的荒漠区, 生境内植被单调, 气味刺激的丰富度不如秦岭滑蜥所处的环境。研究表明即使密点麻蜥与荒漠麻蜥都栖息于荒漠生态系统, 但占据的空间和营养生态位也不同 (刘迺发等 1995)。

得益于次生腭的形成, 爬行动物的犁鼻器在解剖上首次独立于鼻腔 (Kondoh et al. 2010, Taniguchi et al. 2011)。蛇和蜥蜴的犁鼻器已经完全失去了与主要嗅觉系统的解剖学联系, 犁鼻器与鼻腔分离, 并通过犁鼻管与口腔相通, 以舌将化学物质输送到犁鼻器开口附近 (Døving et al. 2006)。与蓝舌蜥 (Kratzing 1975) 及日本四线锦蛇 (Kondoh et al. 2010) 等相似, 4 种蜥蜴的蘑菇体通过腹侧短管与口腔相通, 与鼻腔没有交流。4 种蜥蜴犁鼻器均未见腺体结构, 不像两栖动物和哺乳动物具有犁鼻腺 (李小朋等 2009, Rehorek et al. 2009, 王恒等 2021)。研究认为, 犁鼻管腔内的液体由眼眶哈德尔氏腺 (Harderian gland) 分泌, 通过延伸的鼻泪管进入, 以补偿犁鼻腺的缺失 (Rehorek et al. 2009, Saito et al. 2010)。

从两栖类到爬行类再到哺乳类, 犁鼻器虽然都位于鼻腔的腹侧, 但其相对鼻隔的位置一直在发展变化 (Døving et al. 2006)。密点麻蜥和秦岭滑蜥的犁鼻感觉上皮偏向于犁鼻腔的背侧, 蘑菇体位于腹侧, 这种特点与已研究过的蜥蜴和蛇类的位置相似 (Rehorek et al. 2009), 如栉捷蜥 (*Liolaemus bellii*) (平咽蜥科) (Labra et al. 2005)、日本草蜥 (蜥蜴科) (Saito et al. 2010)、秦岭蝮 (何晓等 2010)、菜花原矛头蝮 (王宏元等 2011)、日本四线锦蛇 (Kondoh et al. 2010)、玉米锦蛇 (*Pantherophis guttatus*) (Brykczynska et al. 2013) 及蒙皮利游蛇 (Omar et al. 2016) 等。与密点麻蜥和秦岭滑蜥位置不同, 两种沙蜥的犁鼻感觉上皮偏向于犁鼻腔的腹内侧, 蘑菇体位于背外侧。鬣蜥类在进化上更为原始, 草原沙蜥和荒漠沙蜥同隶属鬣蜥科, 其犁鼻感觉上皮与蘑菇体的位置, 与更晚出现

的蛇类明显不同, 这个特征是两种沙蜥特有, 或意味着在有鳞类犁鼻器的进化过程中犁鼻感觉上皮和蘑菇体的位置发生了转移, 如果是后者是否还有过渡种类, 这些都有待更多物种的验证。考虑到蛇是由蜥蜴进化来的 (Taniguchi et al. 2011), 这能否成为研究哪个蜥蜴类群与蛇亲缘关系更近的一个解剖学证据, 值得探讨。

秦岭滑蜥犁鼻感觉上皮具有明显的纤毛, 纤毛的摆动有助于在狭小的腔隙里混合和传播气味分子 (Saito et al. 2010)。其他 3 种蜥蜴的犁鼻感觉上皮没有纤毛, 已发现包括蓝舌蜥在内的许多物种的犁鼻感觉上皮缺乏纤毛 (Loo et al. 1972, Kratzing 1975), 也有许多嗅觉细胞没有纤毛 (Kratzing 1975)。因此, 纤毛似乎对嗅觉接收不是必需的, 而与维持犁鼻感觉上皮和嗅上皮的潮湿环境有关。纤毛作为两种类型感觉细胞表面的修饰, 可能是功能的特化, 反映了所接触的物理环境, 它们的存在与否与细胞表面的物理条件如分泌物的流量和流速有关 (Kratzing 1975)。与蛇类 (Kondoh et al. 2010, Taniguchi et al. 2011) 及蓝舌蜥 (石龙子科) (Kratzing 1975) 的犁鼻感觉上皮不同, 4 种蜥蜴的犁鼻感觉上皮没有被结缔组织侵入分隔, 与日本草蜥相似 (蜥蜴科) (Saito et al. 2010)。以前有观点认为, 犁鼻感觉上皮是否有结缔组织侵入有助于区分石龙子科与蜥蜴科 (Saito et al. 2010), 据本实验结果推测, 这种结构特点似乎只是一种物种特异性, 无助于区分石龙子科与蜥蜴科。

密点麻蜥的犁鼻感觉上皮最厚, 其次为秦岭滑蜥, 两种沙蜥的犁鼻感觉上皮最薄, 暗示了犁鼻器探测能力的差异。Baeckens 等 (2017) 认为, 蜥蜴的犁鼻感觉上皮厚度和舌形之间有一定的相关性, 厚的犁鼻感觉上皮和分叉大的舌可增强对化学气味的采样和处理能力, 反之, 较薄的犁鼻感觉上皮, 对应的舌长而宽且分叉较浅。蛇类相较于蜥蜴具有更厚的犁鼻感觉上皮 (Rehorek et al. 2009, Taniguchi et al. 2011), 可能也与其深度分叉的舌有关。密点麻蜥的舌

尖具有明显的分叉, 具有较厚的犁鼻感觉上皮, 其他 3 种蜥蜴的舌尖没有分叉。因此, 本实验的结果支持犁鼻感觉上皮厚度与舌形具有相关性的论点。有观点认为, 鬣蜥类更加原始, 觅食行为不积极主动, 它们的舌肉质, 化学感受能力有限; 石龙子类源于硬舌蜥, 硬舌蜥一般会积极觅食, 并且有一个高度分叉的舌 (Baeckens et al. 2017), 觅食活跃的物种被认为在化学信号上投入更多 (Cooper 1994, 1997)。具有细长、高度分叉舌的类群一般具有较大的犁鼻器和蘑菇体, 且犁鼻感觉上皮富含感觉细胞 (Baeckens et al. 2017)。草原沙蜥和荒漠沙蜥同属鬣蜥类 (鬣蜥亚目), 密点麻蜥属于石龙子类 (石龙子亚目), 其犁鼻感觉上皮最厚, 其次为秦岭滑蜥, 而且这两种蜥蜴犁鼻感觉上皮的感觉细胞密度也较两种沙蜥高, 暗示了前者对化学信号的投入和依赖比沙蜥更多。

犁鼻器的形态可以反映动物的生态特征 (Halpern 1987, Kondoh et al. 2017), 包括行为生态特征。蛇和一些蜥蜴积极搜寻食物时的弹舌 (tongue flicking) 行为受到犁鼻系统和主要嗅觉系统的控制 (Døving et al. 2006, Kondoh et al. 2010), 一些蜥蜴具有蛇样的弹舌行为和舌形, 其犁鼻器具有蛇类犁鼻器的特点 (Schwenk 1993)。本研究发现 4 种蜥蜴的嗅上皮和犁鼻感觉上皮厚度、蘑菇体的位置及感觉细胞密度不同。犁鼻器形态的差异可能反映了这些物种觅食行为的不同及对化学感觉系统依赖程度的差异。研究不同物种的犁鼻系统, 有利于更好地理解其系统发生特异性 (Ortiz-Leal et al. 2020)。草原沙蜥和荒漠沙蜥同隶属鬣蜥科沙蜥属, 二者在嗅器和犁鼻器组织结构上较为相似。密点麻蜥和秦岭滑蜥的犁鼻器结构更加接近, 与两种沙蜥差异较大, 二者虽然隶属于不同的科, 但考虑到二者均具有“自截”断尾的现象, 暗示了其行为生态方面的相似性。我们的研究结果丰富了有鳞类嗅器和犁鼻器的形态学资料, 支持有鳞类犁鼻器形态在种以上的分类阶元中差异较大的观点 (Baeckens et al.

2017), 4 种蜥蜴犁鼻器的独特结构及差异间接地佐证了有鳞类犁鼻器系统发生的特异性。

参 考 文 献

- Baeckens S, Herrel A, Broeckhoven C, et al. 2017. Evolutionary morphology of the lizard chemosensory system. *Scientific Reports*, 7(1): 10141.
- Brykczynska U, Tzika A C, Rodriguez I, et al. 2013. Contrasted evolution of the vomeronasal receptor repertoires in mammals and squamate reptiles. *Genome Biology and Evolution*, 5(2): 389–401.
- Cooper W E. 1994. Chemical discrimination by tongue-flicking in lizards: A review with hypotheses on its origin and its ecological and phylogenetic relationships. *Journal of Chemical Ecology*, 20(2): 439–487.
- Cooper W E. 1997. Correlated evolution of prey chemical discrimination with foraging, lingual morphology and vomeronasal chemoreceptor abundance in lizards. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 41: 257–265.
- Døving K B, Trotier D. 2006. Structure and function of the vomeronasal organ. *Journal of Experimental Biology*, 201(21): 2913–2925.
- Eisthen H L. 2000. Presence of the vomeronasal system in aquatic salamanders. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 355(1401): 1209–1213.
- Halpern M. 1987. The organization and function of the vomeronasal system. *Annual Review of Neuroscience*, 10(1): 325–362.
- Huang G, Zhang J, Wang D, et al. 2006. Female snake sex pheromone induces membrane responses in vomeronasal sensory neurons of male snakes. *Chemical Senses*, 31(6): 521–529.
- Kaczmarek P, Janiszewska K, Metscher B D, et al. 2020. Development of the squamate naso-palatal complex: Detailed 3D analysis of the vomeronasal organ and nasal cavity in the Brown Anole *Anolis sagrei* (Squamata: Iguania). *Frontiers in Zoology*, 17(28): 1–34.
- Kondoh D, Nakamura K G, Ono Y S, et al. 2017. Histological features of the vomeronasal organ in the Giraffe, *Giraffa camelopardalis*. *Microscopy Research and Technique*, 80(6): 652–656.
- Kondoh D, Yamamoto Y, Nakamura N, et al. 2010. Lectin

- histochemical studies on the olfactory epithelium and vomeronasal organ in the Japanese Striped Snake, *Elaphe quadrivirgata*. *Journal of Morphology*, 271(10): 1197–1203.
- Kratzing J E. 1975. The fine structure of the olfactory and vomeronasal organs of a Lizard (*Tiliqua scincoides scincoides*). *Cell and Tissue Research*, 156(2): 239–252.
- Labra A, Brann J H, Fadool D A. 2005. Heterogeneity of voltage-and chemosignal-activated response profiles in vomeronasal sensory neurons. *Journal of Neurophysiology*, 94(4): 2535–2548.
- Loo S K, Kanagasuntheram R. 1972. The vomeronasal organ in Tree Shrew and Slow Loris. *Journal of Anatomy*, 112(2): 165–172.
- Okuyama K, Sasaki T. 2021. Morphological characteristics and embryogenesis of the vomeronasal organ and associated structures in the Japanese Grass Lizard, *Takydromus tachydromoides* (Squamata: Lacertoidea: Lacertidae). *Ichthyology & Herpetology*, 109(3): 691–704.
- Omar A R, Dakrory A I. 2016. The terminal and vomeronasal nerves of Montpellier Snake, *Malpolon monspessulana* (Colubridae, Ophidia, Squamata). *Vestnik Zoologii*, 50(2): 179–184.
- Ortiz-Leal I, Torres M V, Villamayor P R, et al. 2020. The vomeronasal organ of wild canids: The Fox (*Vulpes vulpes*) as a model. *Journal of Anatomy*, 237(5): 890–906.
- Rachelle M B, Lynda D C. 2009. Review of aquatic sex pheromones and chemical communication in Anurans. *Journal of Herpetology*, 43(2): 184–191.
- Rehorek S J, Firth B T, Hutchinson M N. 2000. The structure of the nasal chemosensory system in squamate reptiles. 2. Lubricatory capacity of the vomeronasal organ. *Journal of Biosciences*, 25(2): 181–190.
- Saito S, Oikawa T, Taniguchi K, et al. 2010. Fine structure of the vomeronasal organ in the Grass Lizard, *Takydromus tachydromoides*. *Tissue and Cell*, 42(5): 322–327.
- Schwenk K. 1993. The evolution of chemoreception in squamates reptiles: A phylogenetic approach. *Brain, Behaviour and Evolution*, 41(3/5): 124–137.
- Taniguchi K, Saito S, Taniguchi K. 2011. Phylogenic outline of the olfactory system in vertebrates. *Journal of Veterinary Medical Science*, 73(2): 139–147.
- 何晓, 梁刚. 2010. 秦岭蝮嗅觉系统和犁鼻系统的显微结构观察. *四川动物*, 29(4): 583–586.
- 李小鹏, 梁刚, 王宏元. 2009. 4 种两栖爬行动物嗅器和犁鼻器的显微结构比较. *动物学杂志*, 44(3): 108–112.
- 刘迺发, 李仁德. 1995. 三种荒漠蜥蜴空间和营养生态位研究. *生态学报*, 15(1): 48–53.
- 王恒, 王建礼, 杨晨希, 等. 2021. 达乌尔黄鼠犁鼻器和副嗅球的组织结构及嗅球 c-Fos 表达的季节变化. *兽类学报*, 41(6): 685–694.
- 王宏元, 柴丽红, 王晓雯, 等. 2011. 菜花原矛头蝮嗅觉系统和犁鼻系统的显微结构. *陕西师范大学学报: 自然科学版*, 39(1): 62–65.
- 王建礼, 郇发道, 安书成. 2004. 哺乳动物主要嗅觉系统和犁鼻系统信息识别的编码模式. *兽类学报*, 24(4): 339–345.