

北方山溪鲵嗅觉感受器的组织结构^{*}

王小平,王宏元,张育辉,郑巧华

(陕西师范大学 生命科学院, 陕西 西安 710062)

[摘 要] 用光镜观察了北方山溪鲵 (*Batrachuperus tibetanus*) 幼体和成体鼻腔的组织结构。结果显示,北方山溪鲵幼体和成体的嗅上皮中均存在 Bowman's 腺,鼻腔外侧存在犁鼻器。山溪鲵属于有尾目中最原始的类群,为终生水栖型。说明在四足动物从水生到陆生的演化过程中,嗅黏膜中 Bowman's 腺的出现与陆生环境没有直接关系。山溪鲵具有犁鼻器,说明在水生型的原始有尾两栖动物已经具有犁鼻器,犁鼻器在种系发生上是从水生的四足动物出现的。

[关键词] 北方山溪鲵;嗅器;犁鼻器

[中图分类号] Q954

[文献标识码] A

[文章编号] 1671-9387(2007)05-0053-04

Histology of olfactory organ in stream salamander *Batrachuperus tibetanus*

WANG Xiao-Ping, WANG Hong-Yuan, ZHANG Yu-Hui, ZHENG Qiao-hua

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

Abstract: The nasal structures of larva and adult *Batrachuperus tibetanus*, the primitive salamander and stream dweller, were observed by light microscope. The results showed that Bowman's glands were found under the olfactory epithelium, and the vomeronasal organ was present in larvae and adult of *B. tibetanus*, besides it was concluded that the appearance of Bowman's glands had no relationship with the landing of tetrapod. Vomeronasal organ of *B. tibetanus* suggested that the vomeronasal organ appeared in the primitive tailed amphibian, and further confirmed that the phylogeny of vomeronasal organ began with aquatic tetrapod.

Key words: *Batrachuperus tibetanus*; olfactory organ; vomeronasal organ

在两栖动物中,嗅上皮和犁鼻上皮都位于鼻腔区域,但二者在结构和机能上的差异比较明显。其中嗅上皮中的嗅细胞受一些挥发性小分子化学物质的刺激,将神经冲动通过嗅神经传至嗅球;犁鼻上皮中的感受细胞受一些非挥发性大分子信息素的刺激,将神经冲动通过犁鼻神经传至副嗅球^[1-2]。不同种类脊椎动物犁鼻器结构也存在明显差异,但目前有关其演化还存在一定争议^[3]。早期的研究认为,

犁鼻器与鱼类的嗅觉器官同源,均是嗅系统的演化产物^[4]。犁鼻器的产生是四足动物对陆地上复杂多变环境适应的结果^[5]。Eisthen^[6]根据两栖纲水栖的鳗螈科(Sirenidae)、洞螈科(Proteidae)和两栖鲵科(Amphiumidae)均具有犁鼻器,推测犁鼻器应该起源于水生的四足动物,属四足动物的共征。北方山溪鲵(*Batrachuperus tibetanus*)隶属小鲵科(Hynobiidae),为终身水栖型。小鲵科具有两栖动

* [收稿日期] 2006-03-24

[基金项目] 陕西省自然科学基金项目(2001 SM26)

[作者简介] 王小平(1981-),陕西宝鸡人,男,在读硕士,主要从事动物发育细胞学研究。

[通讯作者] 张育辉(1956-),陕西兴平人,男,教授,硕士生导师,主要从事动物生殖内分泌研究。

E-mail: Yu-huizhang@163.com

物的一些原始性状,如体外受精、染色体数目较多且有小染色体等特点,因此被归入隐鳃鲵亚目(Cryptobranchioidea),是有尾目最原始的代表。

为了探讨四足动物犁鼻器在种系发生中的起源问题,本试验采用组织学方法观察北方山溪鲵幼体和成体的鼻腔结构,研究犁鼻器在水生两栖动物的存在及其与主嗅器之间在发生上的关系,以期为进一步研究犁鼻器的起源奠定理论基础。

1 材料与方

北方山溪鲵 (*B. tibetanus*) 采自秦岭北坡的高山溪流中,海拔 1 600 ~ 2 000 m,位于东经107°58'15",北纬 33°47'03"。

试验选用 5 例幼体和 6 例成体,且雌雄兼有。将动物麻醉后,取其上颌,Bouin's 液固定,清水冲洗,用体积分数 4 % HCl 溶液脱钙2 ~ 4周。

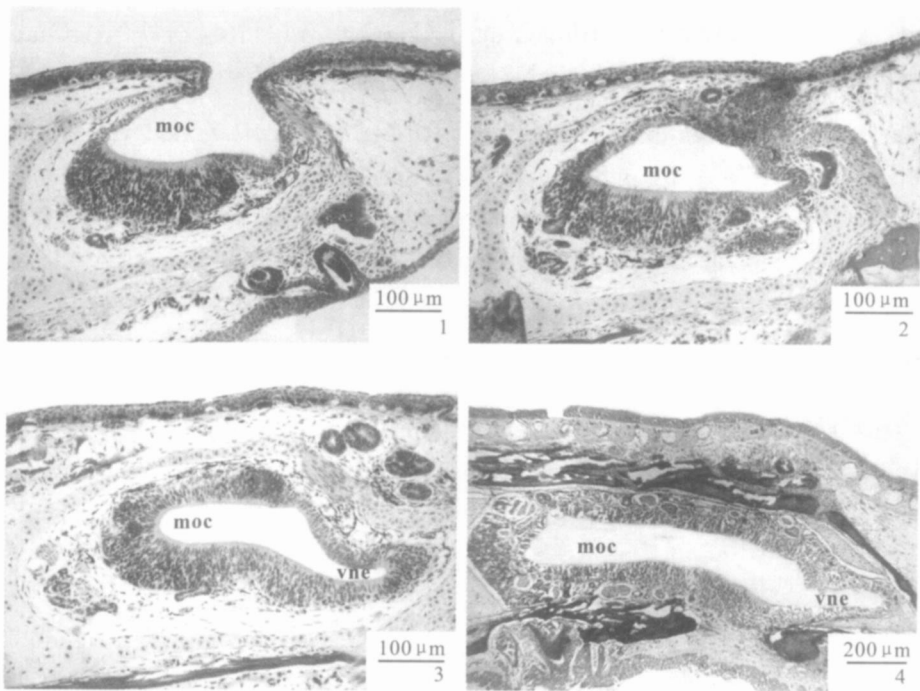
做常规石蜡切片,片厚 8 ~ 10 μm,H. E 染色。用 Leica 2 型光学显微镜观察,经 LeicaQwin V3 图

像系统摄相。

2 结果与分析

2.1 嗅器和犁鼻器的一般结构

由光学显微镜观察可知,北方山溪鲵幼体嗅腔的吻端以外鼻孔与外界相通,在嗅腔的腹面衬覆着嗅上皮,厚约 430 mm(图版 -1,2)。在嗅腔的中段和后段,嗅腔为一个完整的腔,嗅上皮衬覆于嗅腔的各个面上。与吻端相比,背面和侧面出现了嗅上皮,而腹面的嗅上皮变薄,整个嗅腔内面的嗅上皮厚度基本一致,约 260 mm。在嗅腔的后段,嗅腔向外侧延伸,形成另一个与嗅腔相通的盲囊,即犁鼻腔(图版 -3)。北方山溪鲵成体的鼻腔与幼体在形态和位置关系上均相似(图版 -4),即内侧为嗅腔,呈背腹扁平的卵形体,占整个鼻腔的大部分空间,嗅上皮的厚度约 220 mm,外侧是犁鼻腔,犁鼻上皮与嗅上皮相延续,其厚度约为 90 mm。



图版 北方山溪鲵的鼻腔结构

1. 幼体嗅腔吻端;2. 幼体嗅腔中段;3. 幼体嗅腔和犁鼻腔;4. 成体嗅腔和犁鼻腔;moc. 嗅腔;vne. 犁鼻上皮

Plate Histology of nasal cavity in stream salamander *Batrachuperus tibetanus*

1. Rostral in olfactory of larva *B. tibetanus* ;2. Middle in olfactory of larva *B. tibetanus* ;

3. Olfactory and vomeronasal cavity of larva *B. tibetanus* ;4. Olfactory and vomeronasal cavity of adult *B. tibetanus* ;

moc.olfactory cavity; vne. vomeronasal organ

2.2 嗅上皮和犁鼻上皮的显微结构

光学显微镜观察可知,北方山溪鲵嗅上皮属于假复层纤毛柱状上皮,由嗅细胞、支持细胞和基细胞

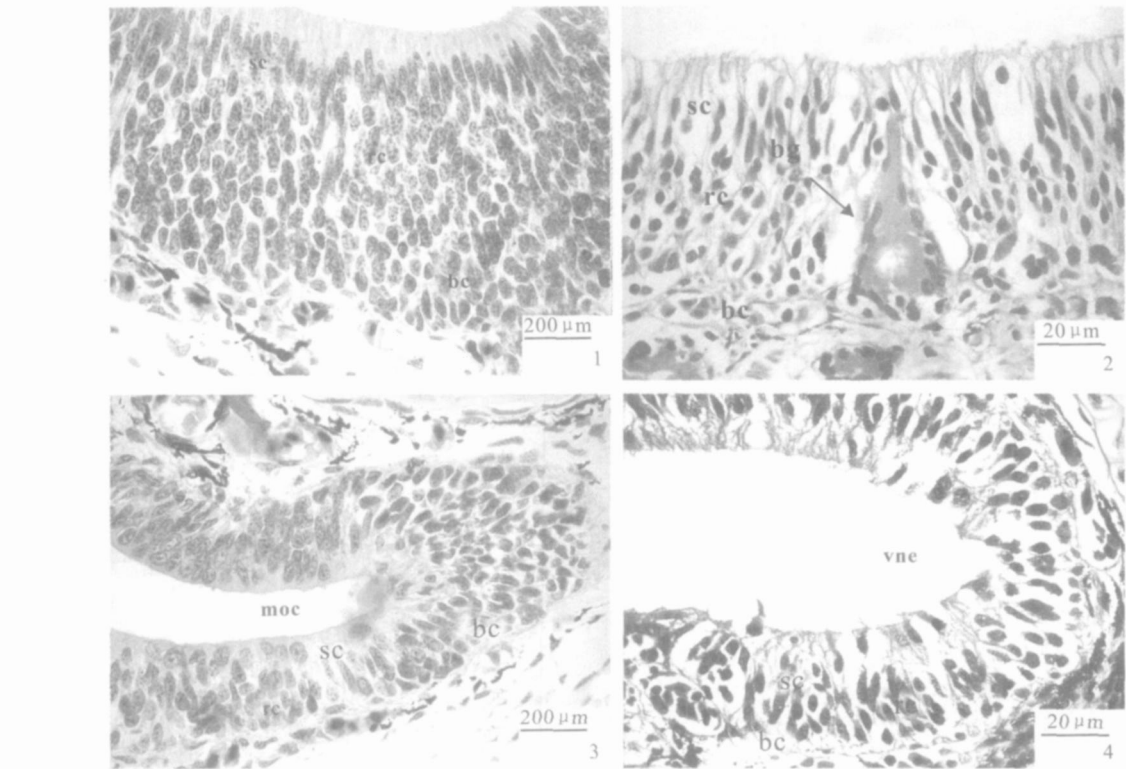
构成。幼体嗅腔吻端的支持细胞排列紧密,其胞核整齐地排列为一层,嗅细胞和基细胞的分化特征不明显(图版 -1)。嗅腔中段和后段上皮细胞有较明

显的分化,支持细胞排列比较松散,细胞核比吻端的支持细胞核更细,着色也较深。

北方山溪鲵成体的嗅上皮细胞排列松散,纤毛稀疏。且各种细胞特征分化明显。其中支持细胞的核分布多靠近腔面,呈椭圆型,着色较浅;嗅细胞的胞核呈圆形,位于嗅上皮的中层,着色较深;基细胞位于嗅觉上皮的基部,核较小,着色较嗅细胞浅。在基细胞层有 Bowman's 腺。在腺体周围有大量的色

素颗粒存在,腺体的导管部开口于嗅腔内(图版-2)。

光学显微镜观察可知,犁鼻器是一个扁平的空腔,腔壁上衬覆的犁鼻上皮是假复层纤毛柱状上皮。犁鼻上皮也是由嗅细胞、支持细胞和基细胞 3 种细胞构成。北方山溪鲵幼体的犁鼻上皮细胞排列紧密,细胞结构差异不明显(图版-3);成体的犁鼻上皮细胞排列比较松散,3 种细胞的结构有明显分化。与同期的嗅上皮相比,犁鼻上皮的纤毛不发达(图版-4)。



图版 北方山溪鲵嗅腔和犁鼻腔的显微结构

1. 幼体嗅上皮;2. 成体嗅上皮;3. 幼体犁鼻上皮;4. 成体犁鼻上皮;moc. 嗅腔;vne. 犁鼻上皮;
bg. Bowman's 腺;sc. 支持细胞;rc. 受体细胞;bc. 基底细胞

Plate Microstructure of olfactory and vomeronasal organ in *B. tibetanus*

1. Olfactory epithelium of larva *B. tibetanus* ;2. Olfactory epithelium of adult *B. tibetanus* ;3. Vomeronasal epithelium of larva *B. tibetanus* ;4. Vomeronasal epithelium of adult *B. tibetanus* ; moc. olfactory cavity; vne. vomeronasal epithelium;
bg. Bowman's gland; sc. supporting cell; rc. olfactory receptor cells; bc. basal cell

3 讨 论

3.1 Bowman's 腺与动物陆生环境的关系

在无尾两栖类动物的幼体阶段,嗅上皮中没有 Bowman's 腺,而在完全变态后,Bowman's 腺才出现。无尾类的幼体生活在水中,成体可以生活在陆地上。据此推测,Bowman's 腺的存在与否可能和动物适应陆地生活有关^[7-8]。在有尾目的虎纹钝口螈 (*Ambystoma tigrinum*)^[9-10]、墨西哥钝口螈 (*A. mexicanum*)^[11]和沿海陆巨蜥 (*Dicamptodon*

tenebrosus)^[12] 幼体的嗅上皮中分布着少量的、正在发育的 Bowman's 腺,而成体则分布着大量、发育成熟的 Bowman's 腺。这些有尾两栖类的幼体均生活在水中,成体均生活在陆地上,只有在繁殖期返回水中。这可以说明 Bowman's 腺的出现可能与两栖动物对陆地生活环境的适应有关。然而两栖鲵属 (*Amphiuma*) 的三趾两栖鲵 (*Amphiuma tridactylum*) 幼体生活在水中,成体绝大部分时间也生活在水中,偶尔到湿地上活动,其幼体和成体的嗅上皮中均分布着 Bowman's 腺^[6]。同样蚓螈目

(Gymnophiona)的双带鱼螈(*Ichthyophis glutinosus*)幼体生活在水中,成体营穴居,栖息在各种淡水域附近潮湿的洞穴内,其幼体的嗅上皮中没有 Bowman's 腺,在变态以后才出现了 Bowman's 腺^[13]。三趾两栖鲵在幼体和成体均存在 Bowman's 腺,双带鱼螈的成体存在 Bowman's 腺,但它们的成体又都不在干燥的陆地上生活,这些证据表明,Bowman's 腺的出现可能不仅是两栖动物对陆地生活环境的适应结果,而且其可能还有另外的功能。Jeremy 等^[12]通过对沿海陆巨螈(*Dicamptodon tenebrosus*)的研究认为,嗅上皮中 Bowman's 腺分泌的黏液物增多与动物对陆地生活的适应性相关,黏液不仅可以湿润嗅上皮,同时其中存在一些气味黏连蛋白,可以辅助易挥发气体分子传输至黏液层^[12]。本试验结果表明,北方山溪鲵幼体嗅上皮中存在少量的 Bowman's 腺,成体则分布大量的 Bowman's 腺。北方山溪鲵隶属小鲵科,为终生水栖型。这也说明 Bowman's 腺的出现不仅仅是动物对陆地生活环境适应的结果。小鲵科和隐鳃鲵科在进化地位上比较接近,形成了隐鳃鲵亚目,小鲵科为最原始的两栖动物^[14]。这意味着 Bowman's 腺的发生在两栖动物的系统演化中比较原始。由此推测,在四足动物从水生到陆生的演化过程中,Bowman's 腺的出现与陆生并无直接的关系。

3.2 犁鼻器的起源问题

在两栖类动物中,无尾目的犁鼻器是从嗅器的腹内侧发育而来,而有尾目的犁鼻器是从嗅器的腹外侧分支发育而来。北方山溪鲵的犁鼻器位于嗅器的腹外侧,犁鼻腔和嗅腔相通,共同开口于内鼻孔。这些特征与其他有尾类犁鼻器的特征一致。早期的研究认为,犁鼻器与鱼类的嗅觉器官同源,是嗅系统演化的产物^[4]。Bertmar^[5]曾推测,犁鼻器的产生是四足动物对陆地复杂多变环境适应的结果。Eisthen^[6]观察了两栖纲水栖的鳗螈科、洞螈科和两栖鲵科的动物发现,这些水栖的两栖类动物都具有犁鼻器,因此推断犁鼻器应该起源于水生的四足动物,属四足动物的共征。由本试验结果可知,北方山溪鲵幼体和成体均存在着犁鼻器。在两栖类动物中,山溪鲵属于有尾目的小鲵科,是一种比较原始的有尾两栖类,为终生水栖型。这表明犁鼻器的出现可能和两栖类动物适应陆地生活没有直接的关系。从原始的水生四足动物开始,一直到进化上更为高等的脊椎动物均应具有犁鼻器结构,只是在漫长的进化过程中,一些四足动物的犁鼻器在结构和机能上

已经退化了而已。

[参考文献]

- [1] Halpern M. The efferent connections of the olfactory bulb and accessory olfactory bulb in the snakes, *Thamnophis sirtalis* and *Thamnophis radix* [J]. *Morphol*, 1976, 150: 553-578.
- [2] Johnson R E. Olfactory and vomeronasal mechanisms of communication[M] Pfaff D W. 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 Z, Dorsey D A, Brown A L, et al. Development of the Nasal chemosensory organs in two terrestrial Anurans: The directly development frog, *Eleutherodactylus coqui* (Anura: Leptodactylidae), and the etamorphosing Toad, *Bufo americanus* (Anura: Bufonidae) [J]. *Morph*, 2004, 261: 225-248.
- [4] Broman I. Die Organon vomero-nasale Jacobsoni-ein was sergeruchsorgan[J]. *Anat Hefte*, 1920, 58: 143-191.
- [5] Bertmar G. Evolution of vomeronasal organs in vertebrates[J]. *Evolution*, 1981, 35: 359-366.
- [6] Eisthen H L. Presence of the vomeronasal system in aquatic salamanders[J]. *Philos Trans R Soc Lond B*, 2000, 355: 1209-1213.
- [7] Rowedder W. Die Entwicklung des Geruchsorgans bei *Alytes obstetricians* and *Bufo Vulgaris* [J]. *Z Anat Entwicklungsgesch*, 1937, 107: 91-123.
- [8] Hansen A, Reiss J O, Gentry C L, et al. Ultrastructure of the olfactory organ in the clawed frog, *Xenopus laevis*, during larval development and metamorphosis[J]. *Comp Neurol*, 1998, 398: 273-288.
- [9] Getchell M L, Rafols J A, Getchell T V. Histological and histochemical studies of the secretory components of the salamander olfactory mucosa: effect of isoproterenol and olfactory nerve section[J]. *Anat Rec*, 1984, 208: 553-565.
- [10] Getchell M L, Zielinski B S, Getchell T V. Ontogeny of the secretory elements in the vertebrate olfactory mucosa [M] Breipohl W. Ontogeny of olfaction. Berlin: Springer, 1986: 71-82.
- [11] Eisthen H L, Sengelaub D R, Schroeder D M, et al. Anatomy and forebrain projections of the olfactory and vomeronasal organs in axolotls (*Ambystoma mexicanum*) [J]. *Brain Behav Evol*, 1994, 44: 108-124.
- [12] Jeremy T, Stuelpnagel, John O. Olfactory Metamorphosis in the Coastal Giant salamander (*Dicamptodon tenebrosus*) [J]. *Morph*, 2005, 266: 24-45.
- [13] Badenhurst A. The development and the phylogeny of the organ of Jacobson and the tetacular apparatus of *Ichthyophis glutinosus* [J]. *Ann Univ Stellenbosch*, 1978, Ser A21: 1-26.
- [14] 赵尔宓, 胡其雄. 中国有尾两栖类动物的研究 [M]. 成都: 四川科学技术出版社. 1984: 33-50.