

白暨豚上呼吸道的解剖和组织学的研究

陈佩薰 林克杰 刘仁俊

(中国科学院水生生物研究所)

提 要

白暨豚上呼吸道具有前庭囊、鼻额囊及前颌囊三对气囊,没有副囊和连接囊。三对囊均右大于左,其中又以前庭囊最为显著。喉由甲状软骨、环状软骨、会厌软骨及一对杓状软骨组成,从喉腔壁的组织学观察发现有室皱襞(假声带)的存在。

早在17世纪, Ray (1671) 最先开展了关于鲸类上呼吸道的研究^[13], 他简单地描述了鼻的结构, 并试图解释某些构造的作用。接着有许多学者从事于这方面的研究, 但真正明确地提出鲸类鼻结构中气囊的数量及位置, 并给以命名, 还是近数十年的事 (Huber, 1934; Lawrence and Schevill, 1956)^[8,9]。本世纪以来, 有关鲸类上呼吸道解剖学的研究, 进入了一个新的阶段, 大量的工作是探讨上呼吸道的特殊结构与发声功能的关系, 提出了不同的观点。七十年代初, Schenckan (1971, 1972, 1973) 和 Mead (1972, 1975) 比较深入地进行了上呼吸道的比较解剖学的研究^[10,11,14-16]。Грачева (1971) 专门探讨了海豚的咽喉结构^[23]。Клейненберг (1958) 和 Мангер 等 (1975) 对黑海海豚的上呼吸道进行了功能解剖学的工作^[20,21]。

至于对现存的淡水豚上呼吸道的研究, 虽是一个世纪就开始了, 但主要的工作是在本世纪内进行的。Anderson (1878), Purves 和 Pilleri (1973) 等对恒河豚 (*Platanista*), Busmeister (1867), Schenckan (1972), Mead (1972, 1975) 等对拉河豚 (*Pontoporia*) 以及 Mead (1975), Schenckan (1976) 等对亚河豚的鼻囊分布位置及特征作了详细描述^[4,5,9-11,14,17]。国内只有廖承义 (1978) 对江豚的鼻道解剖作了初步观察^[3]。而对白暨豚 (*Lipotes*), 虽然 Hinton 和 Pycraft (1922), Hinton (1936) 等曾对鼻结构中的一对“浮骨” (floating bones) 作了描述, 并简单提到有表层和深层气囊, 表层气囊右边非常发达, 且受“浮骨”控制等情况^[6,7]; 陈宜瑜和陈炜 (1975) 也对“浮骨”作了一些描述^[1]。但是, 对于气囊尚没有明确的概念, 也未把它们进行详细的区分。由于豚类上呼吸道构造特殊, 除了具有呼吸的功能外, 并与发声有着密切的联系, 为此, 我们对白暨豚的上呼吸道 (鼻孔、气囊、喉) 作了较仔细的解剖, 并进行了一些组织学的工作。

研究工作所使用的标本2头, 系于1979年分别在长江中游的鄂城和洪湖江段获得的。标本编号、性别和体长是: 79-I-01, 雄, 191厘米; 79-I-02, 雌, 245厘米。新鲜标本进行了外形测定后, 将头部取下浸泡在10%福尔马林溶液中备用。文中测量数据均取自79-I-01号标本。

组织材料均取自 10% 福尔马林浸泡的标本,采用铁矾苏木精和伊红染色,切片厚度为 6—9 微米。

观 察 结 果

(一) 鼻孔(又名喷水孔)

鼻孔位于额隆后面的头顶部,为一纵向的长圆形孔,孔的中点在头中轴偏左约 3 厘米的地方,孔径纵长 1.8 厘米,横宽 1.2 厘米;鼻孔前部的唇突比后部的为长,大约达纵轴的 2/3 处,后部的唇突仅为 1/3。当鼻孔行将封闭时,前后唇突互相紧靠,闭合严密,水就无法进入鼻孔(图版 I:1)。

在四种淡水豚类中,鼻孔的形状各不相同。拉河豚和亚河豚为横裂,似新月形,位于头顶部略为偏左。恒河豚则为纵裂,位置几乎接近头的纵中轴。白暨豚鼻孔的位置似前两种,而形状似乎介于两种类型之间。

(二) 颅 上 鼻 道

1. “浮骨” 揭去头部皮肤及皮下脂肪,在颅上鼻道的左右两侧各有一块悬浮的“骨”块。Hinton (1922, 1936) 称其为“浮骨”(floating bones),并认为这对“浮骨”没有真正骨化,而由致密的纤维组织组成。这种“浮骨”,他不仅在白暨豚中看到,同时也在拉河豚中发现。周开亚(1979)亦证实这对“浮骨”为致密结缔组织^[2]。

白暨豚“浮骨”的形状略呈等腰三角形。经测量,左侧的一块为 $4.5 \times 5.0 \times 7.3$ 厘米,右侧的一块为 $5.9 \times 6.5 \times 8.3$ 厘米;计算其面积,左块为 15 平方厘米,右块为 22 平方厘米,右块比左块显然要大一些(图版 II:5)。“浮骨”的背面中部凸出,腹面中部内凹,形成一深穴;这种情况右块比左块更为显著。左右两块“浮骨”在鼻道前面有肌腱相连,同时肌腱又紧紧附着于额隆后部。

进行了“浮骨”的边缘和中间部分的组织学切片,观察到其外面有一层含丰富动静脉血管的外膜,并有微血管和毛细血管分布在组织内部。“浮骨”的主质是由大量的胶原纤维所组成。这种粗大的纤维束,排列不规则,未见到软骨细胞或任何骨化的构造。因此,“浮骨”是属于胶原性不规则型的致密结缔组织。在“浮骨”的切片里可见到胶原纤维中嵌有许多网状结构,这种结构看来可能是脂肪组织(图版 III:11)。

2. 气囊 白暨豚共有三对气囊:前庭囊、鼻额囊和前颌囊(图 1)。没有副囊和连结囊。

(1) 前庭囊:是一对较大的表层囊,呈棕黑色,左右两囊极不对称。左前庭囊开口于鼻道左下侧约 1.2 厘米处,囊小壁薄,位于左“浮骨”之下方,前端稍凸,往后展平,它的前端将抵右前庭囊的前部左角后端。右前庭囊极为发达,由主囊、侧部和前部三部分组成。主囊开口于鼻道右下侧与左囊开口相对应的地方,它斜插入右“浮骨”下面,在“浮骨”腹面深穴处形成一个凸的小圆囊,其周围渐向外平展,囊壁薄而光滑。右前庭囊侧部是主囊侧

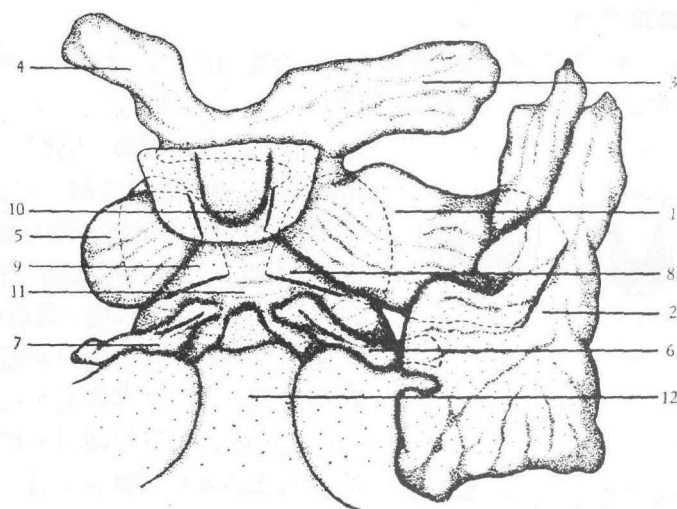


图 1 白暨豚鼻道和气囊(背面观)

1. 右前庭囊主囊; 2. 右前庭囊侧部; 3. 右前庭囊前部右角; 4. 右前庭囊前部左角; 5. 左前庭囊; 6. 右鼻额囊; 7. 左鼻额囊; 8. 右前颌囊; 9. 左前颌囊; 10. 喷水孔; 11. 上鼻道后壁; 12. 额骨隆起。

壁通过“浮骨”下边缝隙伸延出来并扩展而成的一个膨大部分。它是气囊系统中最大的一个,其前端尖狭,呈一小突伸至眼眶,后端较宽阔,达额骨边缘。囊的腹面中部有一约 3 厘米长的开口与主囊相通,背面多纵向皱褶。边缘似不规则的瓣形(图版 I:3; II:5)。前庭囊侧部除腹面上部部分附着于右“浮骨”外,其余部分几乎覆盖着整个右边上颌肌。主囊前壁向前方左右两侧延伸,形成两角,夹在额隆与左右“浮骨”之间。前部左角绕过鼻道,呈一与体纵轴成 45° 角度的稍拉长的“Z”形。前部右角为长圆形,明显的比左角大,其侧缘达前庭囊侧部前端(图 1; 图版 I:2—3)。侧部和前部两角形状不同,大小不一,但均具有囊壁厚且多皱褶的特点,这可能是较之“浮骨”下的主囊易于收缩扩张的原因。

前庭囊侧部上皮为典型的复层扁平(鳞状)上皮,很厚,细胞层数较多,仅靠近游离面几层细胞为扁平状,没有见到角化层,中层为多角细胞。上皮基底面与深层结缔组织连接处凸凹不平,这是由于上皮基底面的许多小突和结缔组织的固有膜乳突互相交错,紧密嵌合,从而使它们之间的连结紧密而形成的。结缔组织中含有丰富的毛细血管(图版 III:1, 2)。

前庭囊的主囊侧部与前左、右角等部位的上皮结构基本相同,所不同处是侧部的壁最厚,前左、右角次之,主囊最薄。前左、右角上皮形成许多小褶,上皮基底的小突比主囊和侧部显得粗大(图版 III:1, 2)。

(2) 鼻额囊: 位于前庭囊的后下方、额骨隆起中软骨脊突的两侧、软骨板的后面,埋藏在结缔组织中间。鼻额囊和前颌囊处于鼻道前后相对称的位置,左、右鼻额囊前侧缘与左、右前颌囊的后侧缘相接。鼻额囊的左、右两囊大小不等,右囊比左囊约大 $1/3$ 。它们沿额骨隆起前缘向左右下侧伸展,囊后端稍尖,右囊前端的 $3/4$ 处有一凹缺,然后向前伸出一囊突。左、右鼻额囊分别开口于颅上鼻道后壁的下方,在通鼻道的入口处,囊的背壁上各有一小鼻塞,它们可能起着控制鼻额囊中空气储放的作用。鼻额囊的壁甚厚,呈棕灰

色(图1;图版I:2)。

(3) 前颌囊: 为一对半圆形囊, 前端稍尖, 为灰白色。这对囊大于鼻额囊, 而小于右前庭囊。右前颌囊比左囊为大, 右囊最宽处约3厘米, 而左囊只有2.4厘米。囊壁内外都

较光滑, 而且无褶皱。它们开口于颅上鼻道的前壁下方, 囊的腹壁紧贴于前颌骨上, 背壁与鼻塞肌相贴。囊的后缘外侧与鼻额囊相通(图1;图版II:4)。左右前颌囊的后上方颅上鼻道处各有一个指头状大鼻塞, 其边缘厚钝。它们被一块相当大的由结缔组织和短红肌肉纤维组成的鼻塞肌所牵制。鼻塞坚实地阻塞于骨质鼻孔上, 它的张合可以控制颅上鼻道与骨质鼻道间的启闭及其与前颌囊的联通。

气囊的形状、大小和位置, 随种类不同而异。在几种淡水豚, 三对囊都各不相同(图2)。据 Schenckan (1972, 1976) 的描述^[15,18], 拉河豚和亚河豚的右前庭囊几乎盖住了整个额隆, 而在白暨豚并非如此, 仅是其前部紧靠额隆后缘(图版I:1)。同时, 在白暨豚整个前庭囊的面积比它们都要小些。鼻额囊的形状, 拉河豚为圆形, 亚河豚为近似三角形, 而在白暨豚则呈管状。前颌囊也极不相同, 拉河豚似梨形, 亚河豚为前端圆后端尖, 白暨豚则呈半圆形, 囊的面积也比前两种为大。

(三) 骨质鼻道

骨质鼻道的开口略偏左, 头骨的中线位于右鼻孔的正中, 骨质外鼻孔似心脏形, 中间有一薄的骨质片将其分成左右鼻孔, 骨质鼻道呈 45° 角度向前下斜, 在整个骨质鼻道的中点处折曲, 近乎垂直地通至咽喉。整个骨质鼻道表层覆盖着一层薄膜。

(四) 喉

整个喉的外观酷似鹅头。喉的支架, 与一般齿鲸类相同, 也是由五块软骨所组成。甲状软骨在腹面中部, 如扁菱形, 前端与会厌软骨下端相连, 后端尖翘, 两侧角很长, 呈弧形地向后上方延伸, 其末端与环状软骨侧面相连。环状软骨位于后背面, 似蝶形, 两侧向下包抄, 但在腹面不闭合, 其间相距约1厘米。背面正中前1/3处有一凸起的小嵴, 上抵食道腹壁, 四周着生肌肉, 赖以将喉固着。环状软骨前缘侧边与杓状软骨相关节, 后缘连接

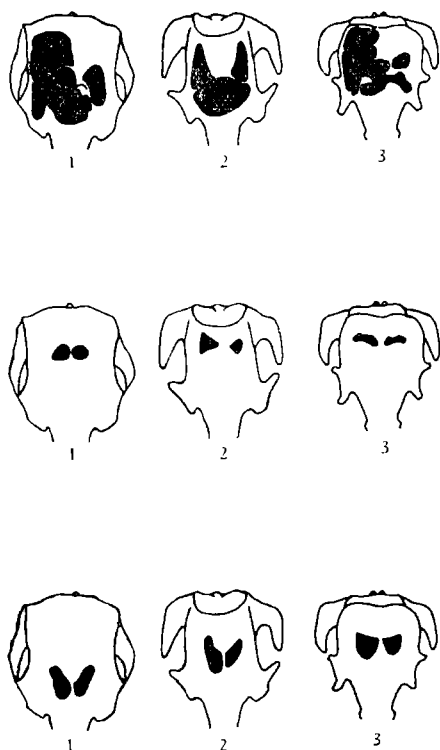


图2 三种淡水豚气囊的形状、大小和位置
上: 前庭囊; 中: 鼻额囊; 下: 前颌囊。

1. 拉河豚 *Pontoporia blainvillei*; 2. 亚河豚 *Inia geoffrensis* (以上自 E. J. Schenckan, 1973); 3. 白暨豚 *Lipotes vexillifer*。

气管环。杓状软骨为一对扁平的长条形软骨，前端约有 1 厘米是左、右愈合的，往后则分离，其间以横韧带相连。会厌软骨厚而大，呈长三角形，以韧带与后面的一对杓状软骨联合成一长管道，管口通骨质内鼻孔(图 3, 5)。

杓状软骨和会厌软骨的形状，及其形成的管道，在各种豚类是不相同的，这可以从它的横切面进行比较。如图 4 所示，恒河豚较宽圆，而白暨豚则显得纵长。

喉头的管道口端，有一个包在会厌软骨前端并向外翻卷的膜质唇，它与杓状软骨联合形成一喇叭状的口(图 5)。喉头通向咽部的位置，在豚类中也有所差异，白暨豚的喉头紧接内鼻孔下端，位于两个内鼻孔的中间。

喉腔壁在会厌软骨和杓状软骨联合成的管道中较薄，仅 1 毫米厚，但到环状软骨所包围的喉腔时，其内壁达 5 毫米厚。据 Грачева (1971) 报道^[22]，在某些齿鲸类喉部发现有原始状态的声带。我们对白暨豚的喉腔壁进行了初步的组织学观察，发现有室皱襞(假声带)，但没有见到声皱襞(真声带)。室皱襞的粘膜上皮为假复层纤毛柱状上皮，未见杯状细胞。其主质为细密结缔组织，有大量胶原纤维和动静脉血管，局部地区可见有淋巴细胞群(图版 III:8, 9)。

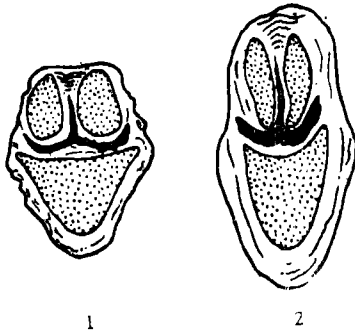


图 4 会厌软骨和杓状软骨横断面

1. 印河豚 *Platanista indi* (自 P. E. Purves 和 G. Pilleri, 1975); 2. 白暨豚 *Lipotes vexillifer*。

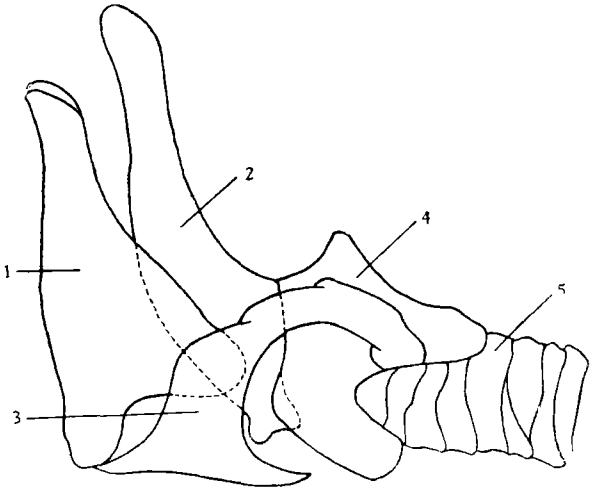


图 3 白暨豚的喉(侧面观)

1. 会厌软骨; 2. 杓状软骨; 3. 甲状软骨;
4. 环状软骨; 5. 气管。

结 论

白暨豚的上呼吸道，是一种适应于水生生活的结构。它的鼻孔有两块唇突，这是启闭鼻道的第一关口。颅上鼻道中的三对气囊，在组织结构上，它们的上皮和结缔组织嵌合得相当紧密，并有许多褶皱，因此非常坚实且具有弹性；气囊通向鼻道口的地方，还有二对鼻塞，以及控制鼻塞的鼻塞肌，这些对调节鼻孔的启闭和阻止水进入气管都起着关键性的作用。继而下到咽喉，它的特殊结构，是阻止水进入气管的最后一道关口。它具有严密的构造，由杓状软骨和会厌软骨组成的喉头管，口端具有喇叭状的唇凸，可以防止喉头在咽喉部内滑动；细窄的管壁，由粘膜皱褶组成，伸缩性强，也就是说能够比较严密地封闭，以防止水的进入。因此，这一套构造在呼吸机能上是较为完善的结构。

当前对于豚类上呼吸道的研究，除了从呼吸机能来研究其形态结构外，更为重要的是

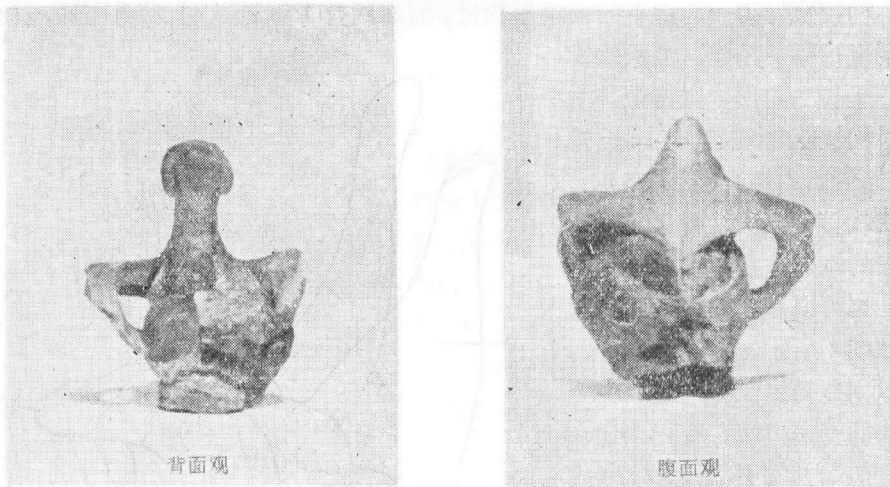


图5 白鲸豚的喉

探讨豚类产生声音的器官和机制。而关于这个问题,在各学者中间至今仍有争论,存在着两种论点:一是认为气囊起主要作用,另一种则认为是喉的功能。本文中我们尚未涉及这方面的问题,但在喉的组织学观察上,可以见到室皱襞(假声带),还未看到有声皱襞(真声带)的存在。因此,在今后的工作中,我们将进一步研究气囊和喉的结构,并将着重探讨它们的形态功能。

参 考 文 献

- [1] 陈宜瑜,陈炜,1975。关于白鲸豚的一些形态解剖资料。水生生物学集刊,5(3):360—370。
- [2] 周开亚等,1979。白鲸豚的骨骼和分类位置。动物学报,25(1):58—74。
- [3] 廖承义,1978。江豚(*Neophocaena phocaenoides*)鼻道解剖的初步观察。山东海洋学院学报,1978(1): 1—8。
- [4] Anderson, J., 1878. Anatomical and zoological researches; comprising an account of the zoological results of the two expeditions to Western Yunnan in 1868 and 1875; and a monograph of the two cetacean genera, *Platanista* and *Orcella* (B. Quaritch. London.)
- [5] Burmeister, G., 1867. Descripción de cuatro especies de delphinidos de la costa Argentina en el Océano Atlántico. *An. Mus. Publ. B. Aires*, 1(9): 367—445.
- [6] Hinton, M. A. C. and W. P. Pyerall, 1922. Preliminary note on the affinities of the genus *Lipotes*. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 9(10): 232—234.
- [7] Hinton, M. A. C., 1936. Some interesting points in the anatomy of the freshwater dolphin *Lipotes* and its allies. *Proc. Linn. Soc. London*, 148(3): 183—185.
- [8] Huber, E., 1934. Anatomical notes on Pinnipedia and Cetacea. *Carneg. Inst. Wash. Pub.*, No. 447.
- [9] Lawrence, B. and W. E. Schevill, 1956. The functional anatomy of the delphinid nose. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harv.*, 114(4): 101—151.
- [10] Mead, J. G., 1972. Anatomy of the external nasal passages and facial complex in the delphinidae (Mammalia: Cetacea) pp. 1—208.
- [11] Mead, J. G., 1975. Anatomy of the external nasal passages and facial complex in the Delphinidae (Mammalia: Cetacea). *Smithson. Contr. Zool.*, 207: 1—72.
- [12] Purves, P. E. and G. Pilleri, 1973. Observations on the ear, nose, throat and eye of *Platanista indi*. *Invest. Cetacea*, 5: 13—57.
- [13] Ray, J., 1671. An account of the dissection of a porpoise. *Phil. Trans. R. Soc.*, 6(76): 2274—2279.
- [14] Schenkkan, E. J., 1971. The occurrence and position of the “connecting sac” in the nasal

- tract complex of small odontocetes. *Beaufortia*, **19**(246): 37—43.
- [15] Schenckan, E. J., 1972. On the nasal tract complex of *Pontoporia blainvillei* (Gervais and d'Orbigny, 1844) (Cetacea, Platanistidae). *Invest. Cetacea*, **4**: 83—90.
- [16] Schenckan, E. J., 1973. On the comparative anatomy and function of the nasal tract in odontocetes (Mammalia, Cetacea). *Bijl. Dierk*, **43**(2): 127—159.
- [17] Schenckan, E. J. and P. E. Parves, 1973. The comparative anatomy of the nasal tract and the function of the spermaceti organ in the physeteridae (Mammalia, Odontoceti). *Bijl. Dierk*, **43**(1): 93—112.
- [18] Schenckan, E. J., 1976. Notes on the nasal tract complex of the bottu. *Inia geoffrensis*. *Bijl. Dierk*, **46**(2): 275—283.
- [19] Slijper, E. J., 1962. Whales. pp. 117—153. London.
- [20] Клейнберг, С. Е. и А. В. Яблоков, 1958. К морфологии верхних дыхательных путей китообразных. *Зоологический журнал*, **37**(7):1091—1099.
- [21] Мангер, А. П. и Б. Г. Хоменко, 1975. Функциональной анатомии и звукообразовательных способностях верхних дыхательных путей черноморских дельфинов. «наукова думка» киев.
- [22] Грачева, М. С., 1971. Некоторые особенности строения гортани афалины (*Tursiops reolus*). *Зоологический журнал*, **50**(10):1539—1545.

STUDY ON THE ANATOMY AND HISTOLOGY OF UPPER RESPIRATORY TRACT OF *LIPOTES* *VEXILLIFER* MILLER

Chen Peixun, Lin Kejie and Liu Renjun

(Institute of Hydrobiology, Academia Sinica, Wuhan)

Abstract

The present paper deals with the anatomy and some histology of the upper respiratory tract of *Lipotes*. The observation shows that *Lipotes* possesses vestibular sacs, nasofrontal sacs and premaxillary sacs. The three pairs of air sacs are all larger in the right side than those in the left, and right vestibular sac is the largest. Accessory sac and connecting sacs are lacking.

Under subcutaneous fat tissue of the head, a pair of "floating bones" are situated in both sides of the nasal passage. They are compact connective tissue composed of irregular collagenous fibers. Capillaries and many fatty vacuoles are distributed in the surrounding tissue.

The larynx of *Lipotes* which consists of thyroid, epiglottis and cricoid cartilages, and a pair of arytenoid cartilages, and which does not differ from that of other Platanistidae. Plicae (false vocal cords) are present in the tissue of larynx.

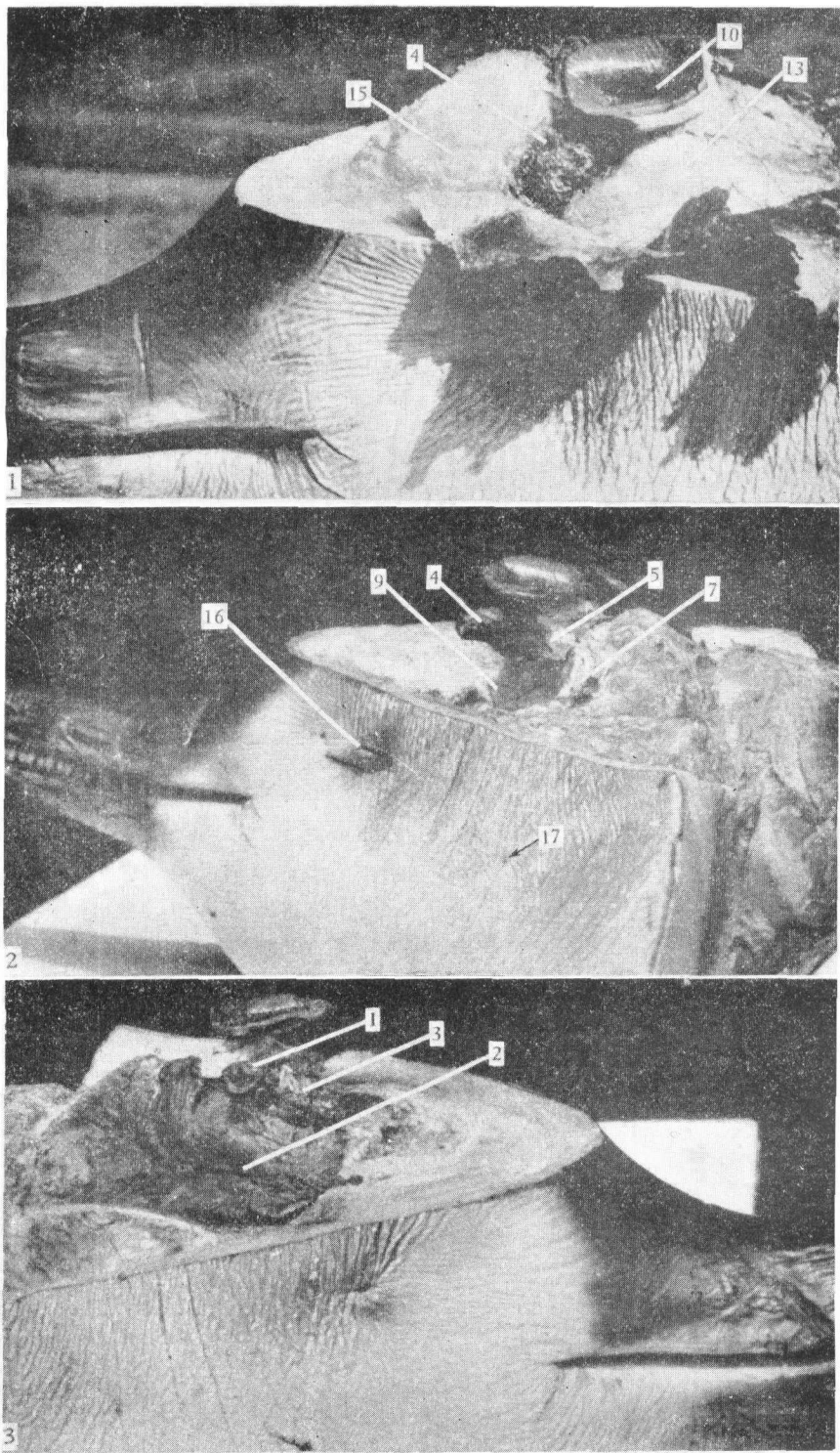


图 1 鼻道表层左侧观

图 2 鼻道深层左侧观

图 3 鼻道深层右侧观

图中 1—10 同图 1 的注； 13. 左“浮骨”； 15. 额隆； 16. 眼； 17. 耳孔。

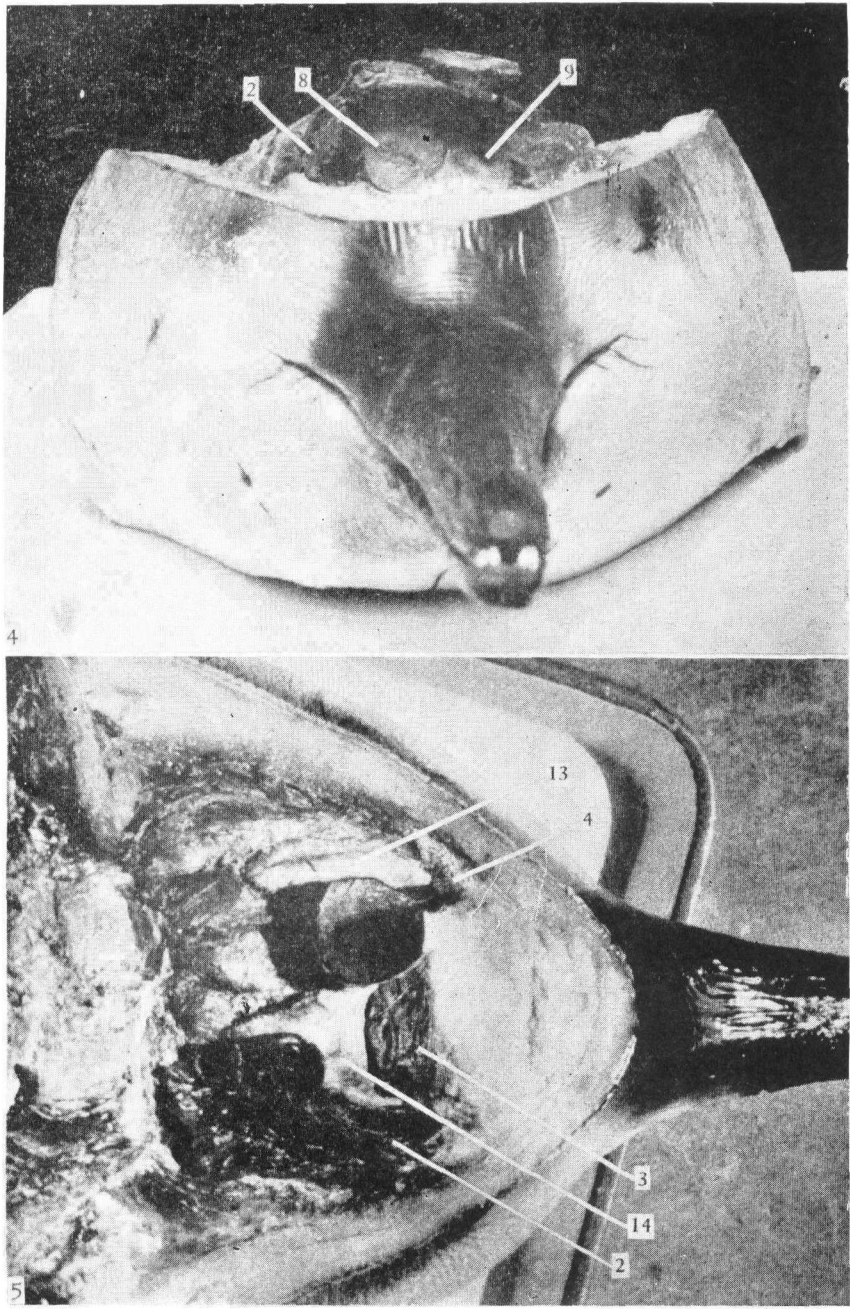


图4 鼻道正面观

图5 鼻道表层俯视

图中 2—9 同图 1 的注； 13. 左“浮骨”； 14. 右“浮骨”。

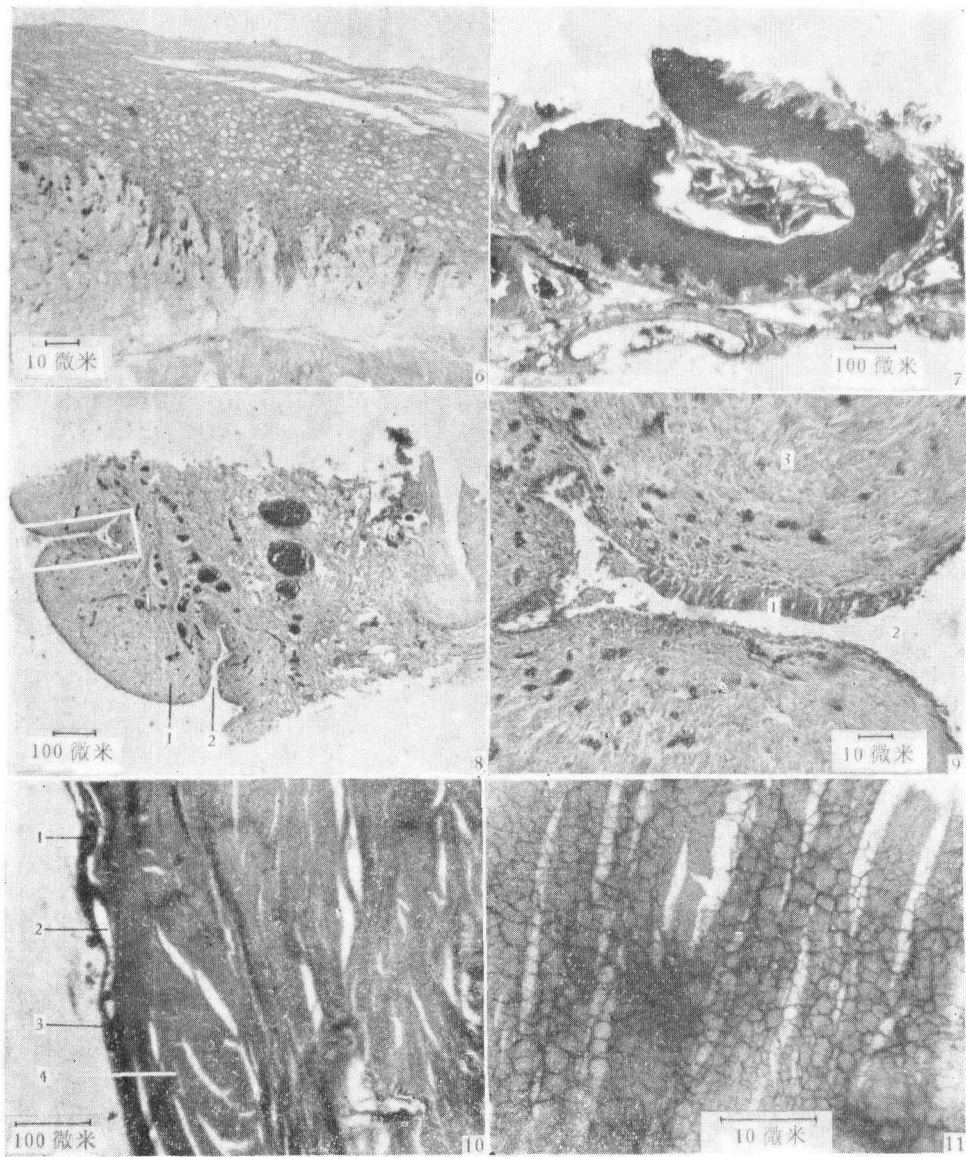


图 6 示前庭囊侧部囊壁的结构

图 7 示前庭囊前部囊壁的结构

图 8 示白豕豚喉部的室皱襞 1——室皱襞；2——喉室。

图 9 图 8 标出部份的放大 1——假复层纤毛柱状上皮；2——喉室；3——胶原纤维。

图 10 示“浮骨”显微结构 1——动脉；2——静脉；3——外膜；4——胶原纤维。

图 11 示“浮骨”的胶原纤维和脂肪组织