

Q959.841

江豚鼻道及其附属结构的解剖研究*

高国富** 周开亚

(南京师范大学生物系)

摘 要

江豚大多有9个鼻道囊,少数有10个。即前庭囊、鼻额囊、前颌囊和犁鼻囊各1对,副囊大多单个,少数1对。各鼻道囊的大小和形状与海豚科差别很大,如江豚右侧的鼻道囊明显大于左侧,鼻道后部下段每侧有两个唇状结构——鼻道后唇和犁鼻囊与鼻额囊后部之间的隔,对角膜不明显且无角膜肌。鼻道底部每侧存在1对脂肪状的“背脂囊”,未见有鼻瓣。

关键词 (Key words): 江豚 (*Neophocaena phocaenoides*), 鼻道及其附属结构 (Nasal passage and associated structures), 解剖 (Anatomy)。

齿鲸类的鼻道远比陆生哺乳动物复杂,有一系列附属结构与鼻道相连。目前较为流行的观点认为,齿鲸的发声,尤其是高频发声,其声源位于上鼻道。鼻栓是主要的发声器,鼻道囊对发声时气体的循环、贮存以及声波的反射起重要作用,额隆很可能是声波传导的通道(Diercks等,1971; Mead, 1975; Dormer, 1979; Mackay等, 1981; Norris, 1986)。关于齿鲸类鼻道系统的解剖已有不少报道。Lawrence等(1956)对宽吻海豚(*Tursiops truncatus*)鼻道系统做了详细的描述,其它作者描述了白鲸(*Delphinapternus leucas*)、亚豨豚(*Inia geoffrensis*)、海豨豚(*Pontoporia blainvillei*)、白豨豚(*Lipotes vexillifer*)、鼠海豚(*Phocoena phocaena*)、及海豚科(Delphinidae)、喙鲸科(Ziphiidae)和抹香鲸科(Physeteridae)中不少种的鼻道及其附属结构的特征(陈佩薰等,1980; Hosokawa等,1965; Huber, 1934; Mead, 1975; Morris, 1969; Purves, 1973; Schenckan, 1971, 1972, 1973, 1977; Schenckan等, 1973)。Howell(1927)曾在江豚(*Neophocaena phocaenoides*)的解剖中提到过鼻道囊,廖承义(1978)和宋光泽等(1986)简单描述了江豚的鼻道及其附属结构。本文进行了较详细的解剖观察,可为深入研究海豚的呼吸及发声机理提供一些资料。

材料与方 法

材料取自黄海沿岸江豚种群中的13头成体(标本号: NJNU 0182, 0185, 0187-0190, 0193, 0198-0203)。自颈外动脉注射20%甲醛预固定,然后取下头部固定于10%甲醛中。其中2头标本在固定前用石蜡灌注鼻道及鼻道囊。

* 国家自然科学基金资助课题

** 现在通讯处: 南京农业大学畜牧系

本文于1988年7月26日收到。

结 果

鼻道 (图1) 包括单个软组织的上鼻道和下方的1对骨鼻道。鼻道的开口称为呼吸孔, 位于头顶部, 呈凹面向前的新月形 (图2), 长8—11毫米, 宽26—30毫米。大多数个体的呼吸孔稍偏向右侧, 孔中心到左眼中心之距较到右眼中心大5—10%。呼吸孔后唇向前突, 位于上方, 呼吸孔前唇向后突, 位于下方。前唇末端鼻道膨大为前庭, 宽40—50毫米。上鼻道底部略膨大, 前壁向后突形成1对鼻栓压在骨鼻孔上。上鼻道的不同部位向外延伸形成9—10个鼻道囊, 即: 前庭囊、鼻额囊、前颌囊、犁鼻囊各1对, 多数标本仅1个副囊, 少数有1对。

前庭囊 位于鼻道前外侧, 为所有鼻道囊中最大的1对。未充气时, 囊大致呈菱形, 后端凸入到呼吸孔前唇, 左右两囊内侧前段与结缔组织相连, 内侧后段则相通。囊腹面后侧横裂, 开口于鼻道前壁, 开口的前缘低于后缘, 被压在后缘之下。前庭囊的背壁及腹壁远段薄而柔软, 有很多细小的皱褶。腹壁近段厚, 在囊的开口附近形成10—15个长2—4厘米、宽1.5—2.5毫米、高3—10毫米的横向的嵴 (图版I—4)。嵴坚实而富有弹性, 系由腹壁结缔组织向上褶起并特别加厚形成, 血管、神经及肌纤维从腹面伸入其中。每个嵴的顶面常有3—5个小孔, 为表皮局部下陷所形成, 可能有增强嵴强度的作用。右前庭囊明显大于左侧, 其充蜡后的容积约为左侧的1.4倍。

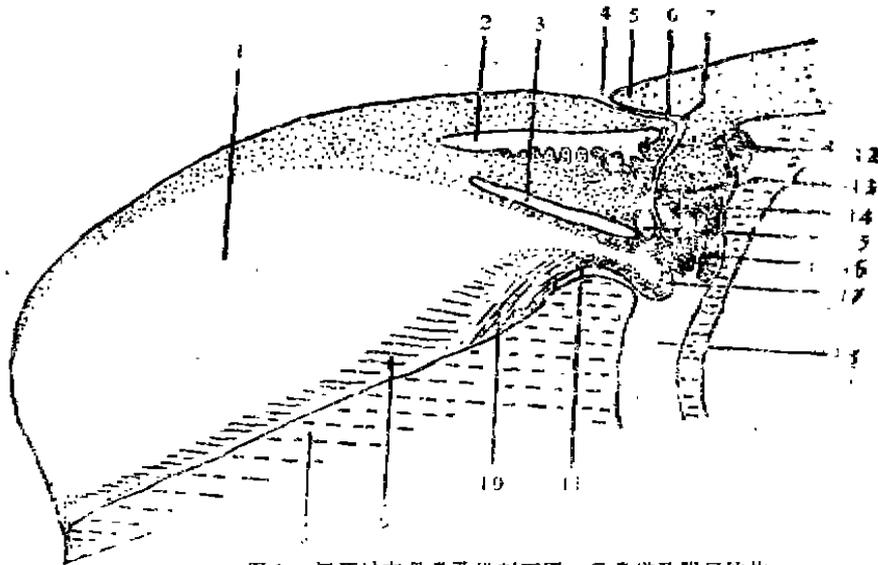


图1 江豚过左骨鼻孔纵剖面图, 示鼻道及附属结构

Fig.1 Diagram of sagittal section through the left bony naris in *N. phocaenoides* showing nasal passage and associated structures.

1. 额隆melon; 2. 前庭囊vestibular sac; 3. 鼻额囊前部anterior portion of nasofrontal sac;
4. 呼吸孔blowhole; 5. 呼吸孔后唇posterior lip of blowhole; 6. 呼吸孔前唇anterior lip of blowhole;
7. 前庭vestibule; 8. 前颌骨premaxilla; 9. 吻肌rostral muscle; 10. 鼻栓肌nasal plug muscle;
11. 前颌囊premaxillary sac; 12. 犁鼻囊vomeronasal sac; 13. 鼻额囊后部posterior portion of nasofrontal sac;
14. 后背囊posterior dorsal bursa; 15. 前背囊anterior dorsal bursa; 16. 鼻道后唇posterior lip of nasal passage;
17. 鼻栓nasal plug; 18. 骨鼻道bony naris.

鼻额囊 两侧的鼻额囊都包括前部和后部, 两者在侧面呈管状相连 (图2, 图版I—3)。鼻额囊前部位于鼻道前方前庭囊之下, 沿水平向扩大, 长3—3.5厘米, 宽

3—4厘米，包在腱膜内，伸缩性小。囊的前内侧水平位置较高，向后外侧逐渐下倾。囊壁较薄，大部分呈乳白色，只在近开口周围呈黑灰色。腹壁光滑无褶，背壁有许多长5—10毫米、宽1—2毫米的小褶。右侧囊的长与宽约为左侧的1.3倍。鼻额囊后部位于鼻道之后，沿垂直向扩大，高约3厘米，宽约2厘米。囊底通向下前庭，靠近骨鼻孔的后外缘。每侧鼻额囊后部和鼻道之间的组织在下段呈一唇瓣状结构，为叙述方便，我们称为“鼻道后唇”。鼻道后唇表面光滑，坚实而富弹性，近鼻中隔处特别坚韧，组织切片可见此处有较少的软骨成份。右侧的囊稍大于左侧。

副囊 管状小囊，宽5—7毫米，长13—20毫米，位于鼻额囊侧管的外下方，呈前后向（图版I—3）。副囊中部向内开口直到骨鼻孔外侧缘的上鼻道底部，和鼻额囊侧管的开口相邻。在解剖的13个标本中，有11个只在右侧具副囊，仅2个左侧也有，但很小，长约为右侧的1/3。

犁鼻囊 位于鼻额囊后部之后，近垂直状，高约3.5厘米，宽约2.5厘米，底部在骨鼻孔后上缘通向下前庭。囊的后壁很薄，紧贴犁骨和鼻骨。囊上段稍偏离骨骼而前倾，顶端位于额骨隆起的前下缘。囊壁大部分光滑无褶，仅在顶端有几个较大的褶。囊和鼻额囊后部之间为厚约4—5厘米的结缔组织隔。右囊较左囊稍大。

从Schenkkan (1973) 的图示来看，鼠海豚似乎也存在1对与江豚犁鼻囊位置相当的囊，但他未做进一步描述。他认为此囊与鼻额囊后部同属鼻额囊部分，图示上的囊与鼻额囊后部在外侧相通。而江豚的犁鼻囊不与鼻额囊系统相通，为1对独立的囊，不是鼻额囊的一部分。我们拟称为“犁鼻囊” (vomeronasal sac)。

前颌囊 位于鼻额囊前部之下，骨鼻孔前颌骨隆起之上（图1），在骨鼻孔前沿通入上鼻道底部。前颌囊小，长约2厘米，宽2—2.5厘米。

对角膜 (diagonal membranes) 在海豚科种类，对角膜宽约1—1.5厘米，起自上鼻道底部外侧壁，紧贴骨鼻孔上缘骨骼向背后方延伸，着于鼻中隔后端，整个对角膜垫于鼻栓的侧腹面 (Mead, 1975)。江豚的对角膜极小而不明显，长约6—8毫米，宽仅约1—2毫米。起自鼻骨孔后上缘，起始处薄而窄，向背后方延伸止于鼻中隔后缘，约和鼻中隔成40度。未发现肌纤维伸入到对角膜内。

鼻栓 位于骨鼻孔之上。前庭囊开口之下的鼻道前壁向后下方延伸为鼻栓的背部，前颌囊前方的鼻道前壁向后突为鼻栓的腹部。左右鼻栓的内侧和鼻中隔相连，外侧和后侧游离。鼻栓腹部柔软，由肌纤维和结缔组织组成，呈半球状向下塞入骨鼻孔。鼻栓背部光滑而坚实，表皮下为一层排列紧密的结缔组织。背部外侧和后侧游离端呈唇状，为鼻栓侧唇 (lateral lips of nasal plugs)。江豚的侧唇明显存在

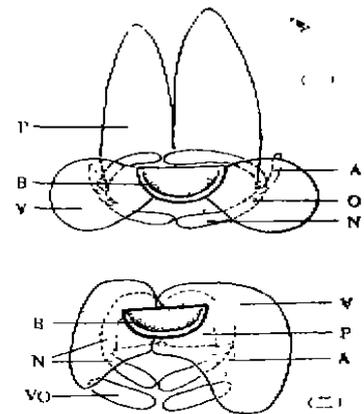


图2 江豚 (二) 和宽吻海豚 (一) 鼻道囊背面观
Fig.2 Diagrams of the dorsal view of nasal sacs in *N. phocaenoides* (二) and *T. truncatus* (一).

A: 副囊 accessory sac, B: 呼吸孔 blowhole, N: 鼻额囊 nasofrontal sac, O: 鼻额囊开口 opening of nasofrontal sac, P: 前颌囊 premaxillary sac, V: 前庭囊 vestibular sac, VO: 犁鼻囊 vomeronasal sac.

有鼻栓的整个游离端，而宽吻海豚、真海豚 (*Delphinus delphis*) 及太平洋驼海豚 (*Sousa chinensis*) 等仅在鼻栓的外侧存在。鼻栓侧唇的外侧部较薄，厚约 1.5—2 毫米，伸入到鼻道后唇底部与骨鼻孔上缘之间，刚好位于副囊和鼻额囊前部的开口处；侧唇的后侧部较厚，约 3—3.5 毫米，向后伸入到鼻道后唇和鼻中隔之间。

额隆 额隆为鼻道前方的脂肪组织，呈扁瓜状。江豚的额隆很大，使额部明显隆起 (图 1)。额隆底部附着吻肌，两侧及顶部为结缔组织层。额隆后部达到左右鼻栓内，但达到右鼻栓的量明显比左侧多。额隆最前端的脂组织与表皮之间的结缔组织层很薄，很难将吻端的皮肤与额隆组织剥离，而后侧的结缔组织层则明显增厚。

背脂囊 (dorsal bursa) 为长椭圆形的脂肪组织实体，位于鼻道底部周围的组织内，左右侧各 1 对，每对包括前背脂囊和后背脂囊，前后背脂囊均紧位于鼻道壁之下 (图 1)。

前背脂囊的长宽高大约 $4.5 \times 8.0 \times 3.5$ 毫米，位于前庭囊开口之下的鼻栓背部组织内，偏于外侧，囊的外端接近鼻栓侧唇，内端下方和鼻栓内的脂肪物相连。后背脂囊大约 $2.5 \times 9.0 \times 4.0$ 毫米，偏于鼻道后壁的外侧，位于鼻道后唇之上，与前背脂囊相对，但位置稍高。

讨 论

江豚的鼻道囊与鼠海豚相似而与宽吻海豚差别很大。Schenkkan (1973) 和 Mead (1975) 曾描述过鼠海豚鼻道囊的特征，但很简单。廖承义 (1978) 初步观察了江豚的鼻道系统，主要描述了鼻道肌和几对鼻道囊。宋光泽等 (1986) 对廖的工作做了一些纠正。但他们均漏掉了副囊、对角膜和额隆等结构的描述，并误把鼻额囊的前后部分看成了 2 对囊。此外他们所使用的鼻道囊名称也未与 50 年代以来国际上通用的名称相一致，现作纠正如下：“表呼吸囊”应称为前庭囊；“深呼吸囊”应称为鼻额囊前部，“前辅助囊”应称为鼻额囊后部，“深呼吸囊”和“前辅助囊”一起组成鼻额囊；“后辅助囊”应称为犁鼻囊。

齿鲸类的头骨及上方软组织均不对称，一般右侧大于左侧，这种不对称性很可能与发声有关 (Mead, 1975)。江豚的右侧鼻道囊也较左侧的大，其中副囊大多仅存在于右侧。宋光泽等 (1986) 所述的“每对气囊左右侧对称”似为不妥。

前庭囊被认为是发声时气体的接纳器 (Evans 等, 1973) 和声波的反射器 (Dorner, 1979)。江豚的前庭囊未在鼻道内形成“前褶” (anterior lip of nasal passage) 和“后褶” (posterior lip of nasal passage)。囊开口在鼻道前壁且与近开口处的左右囊相通，可能囊内气体在一定程度上相互流通。前庭囊很大且伸缩性强，灌入填充剂后呈碟状，将鼻道底部的背面及两侧封闭 (图版 I—1, 2)，可能有利于声波反射。腹壁上发达的嵴可对囊的开口起支撑作用，有助于控制气流进出。从前庭囊和鼻道的结构来看，江豚在水下时，经骨鼻道往上流的气体可较容易地进入前庭囊而不致于经呼吸孔前唇和后唇之间逸出鼻道。

江豚的鼻额囊和多数其它种海豚的管状鼻额囊一样，充气时可在鼻道周围起气封作用。由于江豚的鼻额囊大而复杂，气封作用更为有效。犁鼻囊充气时可使鼻道后方组织前倾，也有助于关闭鼻道。在海豚科的齿鲸中未发现此囊。

Evans等(1973)认为前颌囊有助于鼻栓的前后活动, Mead(1975)则认为前颌囊很可能是发声时的气源。而主张喉部发声的Purves和Pilleri(1983)等人认为前颌囊是发声时气体的接纳器。江豚的前颌囊很小, 与宽吻海豚等的大形前颌囊形成明显对比(图2), 而且囊下的前颌骨向上凸起。推测江豚的前颌囊贮气能力很小, 主要是有助于鼻栓的活动。

Mead(1975)发现宽吻海豚的肌纤维伸入到对角膜的游离端, 据此他认为对角膜很可能在发声时有辅助控制气流的作用或者本身是发声器。江豚的对角膜极小, 呈痕迹状, 而且未发现对角膜肌存在, 因此江豚对角膜不可能不存在上述功能。

Lawrence等(1956)描述了宽吻海豚的“呼吸孔韧带”, 认为它可以限制鼻栓上移。江豚无呼吸孔韧带, 其鼻道后唇可能有限制鼻栓上移的作用。

Pouchet等(1885)把在抹香鲸右鼻道内所见的一个由结缔组织嵴形成的构造称为“鼻瓣”(museau de singe), Schenckan等(1973)发现弓海豚(*Cephalorhynchus hectori*)鼻道内也有此结构, 而且左右侧均存在。Cranford等(1987)不仅观察到瘤颌中喙鲸(*Mesoplodon densirostris*)、鼠海豚、长吻原海豚(*Stenella longirostris*)、青背原海豚(*S.coeruleoalba*)、真海豚、宽吻海豚等均有鼻瓣, 而且还用解剖和X-线计算断层术等方法发现除瘤颌中喙鲸外, 其他几种齿鲸的鼻道区左右侧各有一对与鼻瓣相靠近的脂肪体, 称之为“背脂囊”(dorsal bursae), 背脂囊与额隆脂状物相连。Cranford(1986)提出齿鲸类的高频发声与鼻瓣和背脂囊有关, 背脂囊起着将声源产生的声波传给额隆的传导器作用。我们对江豚观察也有背脂囊, 但在所有的标本中均未见有鼻瓣。

参 考 文 献

- 宋光泽、王广洁、董金海 1988 江豚呼吸系统形态解剖和组织学的初步研究。海洋与湖沼17(3):228—234。
 陈佩薰、林克杰、刘仁俊 1980 白暨豚上呼吸道的解剖和组织学研究。水生生物学集刊7(2):131—140。
 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(1):120—127。
 Cranford, T.W. 1988 The anatomy of acoustic structures in the spinner dolphin forehead, as shown by X-ray computed tomography and computed graphics. Master dissertation, University of California, Santa Cruz.
 Cranford, T.W., M.Amundin, D.E.Bain 1987 Abstracts of The seventh biennial conference on the biology of marine mammals. Hosted by the University of Miami, Florida, USA.
 Diercks, J.J., R.T.Trochta, R.L.Greenlaw and W.E.Evans.1971 Recording and analysis of dolphin echolocation signals. J.Acoust. Soc.Amer.49:1729—1733.
 Dormer, K.J.1979 Mechanism of sound production and air recycling in delphiuids:Cineradiographic evidence. J. Acoust.Soc.Amer.65(1):229—239.
 Evans, W.E.1973 A discussion of echolocation by cetaceans based on experiments with marine delphinids and one species of freshwater dolphin. J.Acoust. Soc. Amer.54:191—199.
 Hosokawa, H.and T.Kamiya, 1966 Section of the dolphin's head (*Stenella coeruleoalba*). Sci. Repts. Whales Res.Inst.19:105—133.
 Howell, A.B.1927 Contribution to the anatomy of the Chinese finless porpoise *Neomeris phocaenoides*. Proc. U.S.Natl Mus.70(13):1—43.
 Huber, E.1934 Anatomical notes on Pinnipedia and Cetacea. Carn Inst. Washington. Publ. 447:105—136.
 Lawrence, B. and W.E. Schevill. 1956 The functional anatomy of the delphinid nose. Bull. Mus. Comp. Zool.114(4):103—151.
 Mackay, R.S.and H.M. Liaw 1981 Dolphin vocalization mechanisms. Science.212:676.
 Mead, J.G.1975 Anatomy of the external nasal passages and facial complex in the Delphinidae (Mammalia:Cetacea).Smithsonian, Contr.Zool.207:1—72.
 Norris, K.S.1986 Sound production in Dolphins. Marine Mammal Science.2(3):233—235.

- Purves, P.E. and G.E. Pilleri 1973 Observations on the ear, nose, throat and eye of *Platanista indi*. In: "Investigation on Cetacea" (ed. G. Pilleri), V: 13—57. Brain Anatomy Institute, Berne.
- 1983 Echolocation in whales and dolphins. Academic Press, New York, N.Y.
- Schenkkan, E.J. 1971 The occurrence and position of the "connecting sac" in the nasal tract complex of small odontocetes (Mammalia, Cetacea). *Beaufortia*, 19(246): 37—43.
- 1972 On the nasal tract complex of *Pontoporia blainvillei* (Gervais & d'Orbigny, 1844) (Mammalia, Odontoceti). *Investigation on Cetacea*, 4: 83—90, pls. I—II.
- 1973 On the comparative anatomy and function of the nasal tract in odontocetes (Mammalia, Cetacea). *Bijdr. Dierk.*, 43(2): 127—159.
- 1977 Notes on the nasal tract complex of the bottu, *India geoffrensis* (de Blainville, 1817) (Cetacea, Platanistidae). *Bijdr. Dierk.*, 48(2): 275—283.
- Schenkkan, E.J. and P.E. Purves 1973 The comparative anatomy of the nasal tract and the function of the spermaceti organ in the Physeteridae (Mammalia, Odontoceti). *Bijdr. Dierk.*, 43(1): 93—112.
- Moris, J. 1969 Etude anatomique de la region cephalique du Marsouin, *Phocaena phocaena* L. (Cetace Odontocet). *Mammalia*, 33(4): 666—705. Figs. 1—27, pls. XXX—XXXIV.
- Pouchet, G. and H. Beaugard 1885 Note sur "l'organe des Spermaceti". *C.r. Seanc. Soc. Biol.*, 2(8): 342—344.

外文摘要(Abstract)

ANATOMY OF THE NASAL PASSAGE AND ASSOCIATED STRUCTURES OF *NEOPHOCAENA* *PHOCAENOIDES*

GAO Guofu ZHOU Kaiya

(Department of Biology, Nanjing Normal University)

The nasal passage and associated structures of thirteen specimens of *Neophocaena phocaenoides* taken from the Yellow Sea were studied. 9—10 nasal sacs were recognized. They are the paired vestibular, nasofrontal, premaxillary, vomeronasal sacs and the accessory sac, the last was single in most specimens, but paired in some specimens. The vestibular sac was very large, its transversal slitlike orifice opened in the anterior wall of nasal passage. The orifices of left and right sacs were connected. The ventral wall of the vestibular sac was thick and throw into 10—15 transversal ridges. No anterior or posterior fold of vestibular sac was found. The anterior portion of the nasofrontal sac was well distended. The posterior portion was vertical and opened into inferior vestibule. The premaxillary sac was small, situated on the bulbous convexity of the premaxilla. It seems that much air could hardly be stored in the sac. Accessory sac was very small and generally only the right one present. *Neophocaena* has also a pair of vomeronasal sacs which are vertical and behind the posterior portions of nasofrontal sacs. The right nasal sacs were obviously large than the left ones. There were two lip-like structures on each side of the deep part the caudal to the nasal passage—the posterior lip of the nasal passage and the septum between the vomeronasal sac and the posterior portion of the nasofrontal sac. The diagonal membrane was vestigial and no associated muscle fibers were found. So for *Neophocaena* at least, diagonal membrane may not play an important role in sound production. Two pairs of fatty structures, which Cranford (1986) named dorsal bursae, were found around the nasal passage of *Neophocaena*. No "museau de singe" was recognized.