

王有祥,徐兴军,邵淑丽,等. 鸟类呼吸系统形态解剖学与生理学的研究进展[J]. 江苏农业科学,2016,44(12):58-60.

doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2016.12.014

鸟类呼吸系统形态解剖学与生理学的研究进展

王有祥,徐兴军,邵淑丽,吕建伟,王维禹,张伟伟,谢志刚,李旭艳

(齐齐哈尔大学生命科学与农林学院,黑龙江齐齐哈尔 161006)

摘要:鸟类的呼吸系统与食性、气候、季节变化、呼吸代谢、呼吸酶活性以及对外界环境条件变化的适应等因素密切相关。从呼吸系统形态结构与食性、气候、季节变化、呼吸代谢、生态类型等方面的关系,对国内外鸟类呼吸系统形态解剖学与生理学研究现状进行综述,并对鸟类呼吸系统的研究提出了几点建议,旨在为今后对鸟类呼吸系统的研究提供一些依据和方法。

关键词:鸟类;呼吸系统;形态解剖学;生理学;研究进展;方法

中图分类号: Q954.57 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2016)12-0058-03

鸟类的呼吸方式不同于其他动物,呼吸器官的形态结构与其他动物相比具有差异性,形成特有的“双重呼吸”系统,以适应鸟类体温高、新陈代谢迅速等要求,使其满足飞翔生活的需要^[1-3]。鸟类呼吸系统形态学用以描述呼吸器官(鼻、喉、气管、肺、气囊)的形态并研究其季节气候、生活环境等因素与器官变化的规律性,是研究鸟类呼吸系统最直接、最有效的研究方法。鸟类呼吸系统生理学则是研究鸟类呼吸器官的活动规律,以及其组成系统的各器官在正常情况下表现出来的各种生命现象。本研究从鸟类呼吸系统形态结构与气候、呼吸代谢、季节变化等方面,对国内外鸟类呼吸系统形态学与生理学研究进展进行阐述并提出建议,旨在为今后鸟类呼吸系统的研究提供一些依据。

1 鸟类呼吸系统研究的国内外现状

我国鸟类资源丰富,近些年很多学者在鸟类体温调节及耗氧量^[4-8]、鸟类静止代谢率^[9-12]、消化酶活性^[13-14]的研究等方面取得了较大进展,但对鸟类呼吸系统形态结构随气候及季节变化研究较少,主要集中在形态解剖单一方面的研究。在国内,葛荫榕在鸟类呼吸系统的微细结构与呼吸机制方面的研究取得了一定成果^[15];王学斌等对鸟类呼吸与发声的神经调控取得了一定的进展^[16]。在国外,Vicario 在研究斑胸草雀(*Poephila guttata*)肌肉呼吸和发声的关系中得出,鸟类的发声和鸣叫都产生于呼气的过程^[17-18];Wild 在研究鸟类听觉-发声-呼吸轴时得出,鸟类发声系统、呼吸系统以及听觉系统的中枢联系构成 1 个轴,通信行为围绕此轴展开^[19];Tickle 在研究鸟的呼吸与运动中发现,呼吸时间的长短与呼吸生理之间有如必然的联系,呼吸的时间越长,鸟类的静止代谢率就越高^[20];Mortola 等在研究水生鸟类呼吸与陆地物种的

比较中得出,在水生环境中,水生鸟类与哺乳动物之间的比例模式具有相似性^[21]。

2 呼吸器官

2.1 鼻

鸟类的鼻腔较窄小,呈前窄后宽的锥形腔隙,在整个面部的后半部,鼻孔内具有螺旋状的骨骼。鼻腔底壁前半部是以上颌骨与前颌骨的腭突为支架,后部以梨骨与腭骨为支架。两侧鼻腔之间被软骨性鼻隔从中间隔开,且之间互不相通。在鼻腔的侧壁上,附着前、中、后 3 个鼻甲,鼻甲表面附有嗅上皮,其上分布着嗅神经和嗅觉感觉细胞。前鼻甲位于鼻腔前部,呈圆锥形。中鼻甲较大,呈不规则形状,深入到整个鼻腔内部。后鼻甲呈空泡状,突向鼻中隔,位于鼻腔后部侧面。鼻腔内部又被前、中、后鼻甲分为上、中、下鼻道。鼻甲与鼻中隔之间的腔隙称为总鼻道,其形状呈裂缝状,较窄小。鼻孔较大,呈椭圆形,表面无羽毛覆盖,位于喙的中部。鼻后孔位于鼻腔后部底壁的两侧,内侧垂直,外侧弯向内侧,呈前窄后宽的细缝状。Geist 在研究鸟类鼻孔呼吸及鼻甲的功能中发现,相对较低的代谢率和相应减少肺通气率可以使鸟类更好地呼吸^[22]。Dimov 在调查俄罗斯列宁格勒省春、夏两季鸟类鼻螨寄生程度中发现,共有 23 种 18 属 13 科 5 目,大约 13% 的鸟类鼻腔中有螨虫的寄生^[23]。

2.2 喉

鸟类的喉分为前喉和后喉。前喉位于下颌间隙的后部,后喉位于气管与支气管的分叉处。

2.2.1 前喉 前喉位于下颌间隙的部位,咽与气管起始部位之间。喉以喉软骨作为支架,表面附有喉肌。喉腔呈扁状的腔隙,在喉腔的侧壁上无声带,不作为发声器官。喉软骨包括勺状软骨与环状软骨。勺状软骨为对骨,位于环状软骨的前侧,勺状软骨与环状软骨之间以韧带相连接,构成了喉口的支架。喉口呈前宽后窄的“U”形。环状软骨较勺状软骨发达,是构成喉的主要骨质基础。

2.2.2 后喉 后喉又被称为鸣管,它由半月膜、鸣膜及鸣肌组成,是发声器官,位于气管与支气管末端的分叉处,心茎的背侧,悬吊于左右锁骨间的气囊之间。鸣管软骨可分为前软

收稿日期:2015-11-14

基金项目:黑龙江省教育厅科学技术研究项目(编号:12541885);齐齐哈尔大学研究生创新科研项目(编号:YJSCX2014-020X)。

作者简介:王有祥(1990—),男,硕士研究生。E-mail:422645033@qq.com。

通信作者:徐兴军,教授。E-mail:xxj0605@163.com。

骨、中软骨、后软骨。前软骨呈环形,中软骨呈半圆形,位于鸣管的侧面,软骨两端都与弹性膜相连。鸣膜包括内侧鸣膜与外侧鸣膜,软骨的两端与内侧鸣膜相连。鸣肌可以控制鸣管的伸缩,从而调节进入鸣管的空气量和鸣膜的紧张度,改变其鸣叫声。不同种类的鸟,鸣肌数目及功能也不同。非鸣禽类,如非洲鸵鸟(*Struthio camelus*)、秃鹫(*Aegypius monachus*)的鸣管简单^[24];鹑鸡虽具有完整的鸣管,但缺少鸣肌,因而都不能调节啼鸣。鸣禽类,如画眉鸟(*Garrulax canorus*)、百灵(*Melanocorypha monolica*)、黑枕黄鹂(*Oriolus chinensis*)、银耳相思鸟(*Leiothrix argentauris*)、金丝鸟(*Canary*)等^[25-27]则有 4 对或 5 对鸣肌调节鸣膜的紧张度,因此能发出婉转悦耳的啼鸣声。鸟类的发声有鸣唱和鸣叫 2 方式,都产生于呼气的过程。呼气时,胸、腹部肌肉压缩气囊,使气流经过鸣管处,通过引起鸣膜振动而发声。有研究表明,发声器官的活动必须与呼吸器官密切协调,准确配合,发声的神经通路必然与呼吸的神经通路有某种联系^[28]。Wild 提出,发声系统、呼吸系统及听觉系统的中枢联系构成“听觉-发声-呼吸轴”^[19]。鸟类的呼吸系统与发声系统有许多共同的中枢结构,因此鸟类的通信行为围绕此轴展开。Sellas 等在研究斑喉鹀(*Modulatrix stictigula*)喉咙 10 个四核苷酸微卫星位点分离鉴定中得出,这些位点在一定程度上用来确定咽喉种群的隔离,以保护非洲这种特有的鸟类^[29]。

2.3 气管与支气管

2.3.1 气管

鸟类的气管很长,有完整的骨质环支撑,它贯穿于鸟类的整个颈部。从气管处发出 2 根支气管,支气管有半软骨环支持,一直深入到肺脏,与腹气囊相连,此段成为初级支气管。从初级支气管处再发出次级支气管,根据发出的部位不同又分为腹支气管和侧支气管。由于初级支气管向背方弯曲,所以背、腹支气管不在同一水平面上,背、腹支气管之间以三级小管相连,这种三级小管又称为平行支气管^[30]。平行支气管四周由许多微细的毛细气管包围,毛细气管之间互相联通形成网状结构。有研究发现,平行支气管作为鸟类进行气体交换的重要场所,它发出的毛细气管口径很小,一般只有 2~8 μm ,鸟类毛细气管口径较小的特征使得它们比其他动物具有更大的呼吸表面积。肺部毛细气管口径的大小与鸟类个体大小、活动性和代谢强度有关^[31]。个体越小、活动性越强的鸟类的毛细气管的口径越小,其相对呼吸表面积就越大,例如火鸡(*Meleagris gallopavo*)、欧鸽(*Columba oenas*)。气管前接喉,后连鸣管。气管起于喉,沿颈腹侧伴随食管向后方延伸,经胸前口进入胸腔,沿两侧锁骨间气囊的中间部分后行,后接鸣管。气管软骨环构成气管的支架。每个气管软骨环的腹侧略增厚,相邻软骨环之间以韧带相连接。气管肌沿气管的背侧纵行,以适应颈部的运动。Gaunson 等在研究鸡毒支原体感染鸡气管淋巴细胞中发现,CD8 和细胞特异性刺激参与表型淋巴细胞浸润呼吸道支原体感染^[32]。

2.3.2 支气管

支气管^[32]位于两侧肺门附近,分左、右支气管。肺外部支气管很短,前连鸣管,后经两侧肺的肺门进左、右肺,支气管软骨环呈椭圆形。三级支气管是由毛细血管构成的,当肺部没有残余的空气,空气中的含氧量高时,其功能是进行高效率的气体交换。鸟类支气管进入肺部,形成初级支气管、背支气管、腹支气管和三级支气管,它们是互相连通的

的支气管网,以三级支气管为中心部位,互相连通的毛细血管是鸟类呼吸进行气体交换的重要部位。

2.4 肺和气囊

鸟类肺脏的体积较小但十分发达,呈粉红色,分为左、右两叶,位于胸腔的背侧,向肋间内侧弯曲,呈海绵状,弹性较小,由很多小分支气管构成,被大量的毛细血管包围,气体交换在此进行,吸入的氧气由此进入血液,新陈代谢产生的二氧化碳由此排出体外,肺以支气管与气囊相通,气体交换面积大,具有较强的气体代谢功能^[33]。鸟类的肺部结构不同于其他哺乳动物肺部,它是独立于肺部之外,控制空气在肺部及全身进行单向循环的特殊结构,其功能是保障肺部在进行气体交换时,始终呼吸新鲜且含氧量较高的空气。吸气时前后气囊及肺部均被空气充满,呼气时储存在气囊中的气体会进入肺中,这样就形成了环状单向流动的循环系统。West 等在研究鸟类肺脏蜂巢状结构中发现,肺部的毛细血管形成的网状结构是支撑肺部气体交换的区域^[34]。Rouzet 等在研究不同鸟类粪便中发现免疫源性蛋白物种特异性^[35]。

鸟类具有发达的气囊,包括前气囊和后气囊。气囊是从初级支气管末端延伸突出于肺部外的膨大的薄壁囊,它没有血管,因此没有气体交换的功能。气囊的一端通过肺、气管和支气管与外界沟通,另一端延伸到内脏器官和肌肉组织之间,气囊包围着大多数的内脏器官,容纳气体的容量远远大于肺脏。与肺脏相连的有 9 个气囊,包括 1 对颈气囊、1 对胸前气囊、1 对胸后气囊、1 对腹气囊和 1 个锁骨气囊^[36]。肺和气囊的体积约占鸟类身体体积的 25%。后胸气囊与侧支气管相连,前胸气囊、颈气囊和锁骨间气囊与腹支气管相连,同时与平行支气管网相连。气囊的主要功能是储存气体参与肺的呼吸作用。吸气时,新鲜空气进入肺部的呼吸毛细血管和后气囊,经过气体交换的空气再由呼吸毛细血管进入前气囊;呼气时前气囊里的空气经支气管、气管排出体外,而后气囊里的新鲜空气被送入肺内的呼吸毛细血管。气囊除了有储存气体的功能外,还起到辅助呼吸,减少肌肉间、内脏间的摩擦,散发体内产生的过多热量,减轻体质量等作用,以保证鸟类在飞行过程中所需的大量氧气。鸟类呼吸系统的特殊结构是与飞翔生活所需的高氧耗能形式相对应的,有研究表明,飞行过程中的鸟类所消耗的氧气比休息时大 21 倍^[37],气囊是保证飞翔时供应足够氧气的装置。

3 鸟类呼吸系统研究的发展前景和建议

虽然鸟类呼吸系统形态结构的研究不断深入,但在研究过程中仍面临许多问题,这说明鸟类呼吸系统的研究仍有很大前景。在我国,对于鸟类呼吸系统研究的整体水平还有待提高,特别要结合食性分析、生态环境类型、呼吸代谢等综合研究。可通过电子内镜、光导纤维成像等手段来观察鸟类呼吸系统随季节性的形态变化。根据当前国内外鸟类呼吸系统研究的发展趋势,提出以下建议:(1)综合食性、能量代谢等多方面因素进行深入的研究,综合比较不同种类的鸟类种间区分及个体生态学的差异;(2)充分了解鸟类呼吸系统的形态结构与气候、季节变化等因素的关系,进而探索鸟类呼吸肌与鸣肌如何相互协调,鸣管与呼吸道其他器官,如喉、喙等如何配合,此外,呼吸节律和呼吸频率与发声响度的关系有待

进一步深入研究。

总之,随着对鸟类呼吸系统形态结构与食性、季节变化等诸因素之间关系研究的进一步深入,在能量代谢、产热基因以及呼吸酶基因表达等方面的研究也将取得新的进展。

参考文献:

- [1] 陶承希. 关于鸟类双重呼吸的定义[J]. 生物学杂志, 1994, 6(6): 36–37.
- [2] 吕尚志. 论双重呼吸[J]. 生物学杂志, 2000, 17(4): 封三.
- [3] 牛乐耕. 关于鸟类“双重呼吸”的重新思考[J]. 生物学教学, 1996(11): 47–48.
- [4] 林琳, 王丽华, 柳劲松. 八哥的代谢产热特征及体温调节[J]. 动物学杂志, 2010, 45(5): 47–53.
- [5] 李铭, 柳劲松, 韩宏磊, 等. 太平鸟和灰头的代谢产热特征及体温调节[J]. 动物学研究, 2005, 26(3): 287–293.
- [6] 赵磊, 郑立云, 张伟, 等. 丝光椋鸟的代谢产热特征及体温调节的日周期变化[J]. 动物学杂志, 2013, 48(2): 269–277.
- [7] 柳劲松, 李铭, 邵淑丽. 树麻雀肝脏和肌肉产热特征的季节性变化[J]. 动物学报, 2008, 54(5): 777–784.
- [8] 郑蔚虹, 方媛媛, 姜雪华, 等. 白头鹎肝脏和肌肉冬夏两季的代谢产热特征比较[J]. 动物学研究, 2010, 31(3): 319–327.
- [9] 倪小英, 林琳, 周菲菲, 等. 光周期对白头鹎体重、器官重量和能量代谢的影响[J]. 生态学报, 2011, 31(6): 1703–1713.
- [10] 周围, 王玉萍, 陈德汉, 等. 白头鹎体温、体重及能量代谢的昼夜节律[J]. 生态学杂志, 2010, 29(12): 2395–2400.
- [11] 林琳, 曹梦婷, 胡益林, 等. 环境温度对白头鹎代谢产热和蒸发失水的影响[J]. 生态学报, 2014, 34(3): 564–571.
- [12] 徐兴军, 王有祥, 邵淑丽. 鸟类能量代谢的研究进展[J]. 黑龙江畜牧兽医, 2014(23): 18–21.
- [13] 徐兴军, 邵淑丽, 张伟伟, 等. 春季树麻雀体内几种消化酶活性研究[J]. 四川动物, 2012, 31(5): 782–785.
- [14] 徐兴军, 邵淑丽, 张伟伟, 等. pH 值和温度对春季麻雀体内消化酶活力的影响[J]. 黑龙江畜牧兽医, 2012, 21: 56.
- [15] 葛荫榕. 鸟类呼吸系统的微细结构与呼吸机制[J]. 生物学通报, 1984, 19(2): 20–23.
- [16] 王学斌, 张立富, 李东风. 鸟类呼吸与发声的神经调控[J]. 动物学杂志, 1998, 33(2): 16–19.
- [17] Vicario D S. Contributions of syringeal muscles to respiration and vocalization in the zebra finch[J]. Journal of Neurobiology, 1991, 22(1): 63–73.
- [18] Vicario D S. Motor mechanisms relevant to auditory–vocal interactions in songbirds[J]. Brain Behavior and Evolution, 1994, 44(4/5): 265–278.
- [19] Wild J M. The auditory–vocal–respiratory axis in birds[J]. Brain Behavior and Evolution, 1994, 44(4/5): 192–209.
- [20] Tickle P G. Breathing and locomotion in birds[J]. University of Manchester, 2010.
- [21] Mortola J P, Seguin J. Resting breathing frequency in aquatic birds: a comparative analysis with terrestrial species[J]. Journal of Zoology, 2009, 279(2): 210–218.
- [22] Geist N R. Nasal respiratory turbinate function in birds[J]. Physiological and Biochemical Zoology, 2000, 73(5): 581–589.
- [23] Dimov I D. Study on the degree of parasitism of rhinonyssid nasal mites (parasitiformes: gamasina) on birds in the Leningrad province during the spring and summer seasons[J]. Trakia Journal of Sciences, 2011, 9(2): 92.
- [24] 肖传斌, 刘忠虎, 梁宏德, 等. 非洲鸵鸟食管组织学观察[J]. 河南农业大学学报, 2005, 39(1): 102–105.
- [25] 熊庆荣. 笛声悠扬说画眉[J]. 北京农业, 2013(1): 41.
- [26] 苏仁娜. 百灵科五种鸟类鸣叫行为的研究[D]. 呼和浩特: 内蒙古大学, 2011.
- [27] 廖文波, 李操, 陈守云, 等. 红嘴相思鸟鸣声的初步探讨[J]. 四川动物, 2006, 25(4): 710–712.
- [28] 耿慧, 李东风, 蒋锦昌. 鸟类的发声器官及其调控机制[J]. 生物物理学报, 2005, 21(6): 397–403.
- [29] Sellas A B, Feldheim K A, Bowie R C. Isolation and characterization of 10 tetranucleotide microsatellite loci in an enigmatic East African bird, the spot–throat (*Modulatrix stictigula*) [J]. Molecular Ecology Resources, 2008, 8(2): 342–344.
- [30] 路纪琪, 吕九全, 牛红星, 等. 白冠长尾雉部分系统和器官的形态学研究[J]. 河南师范大学学报: 自然科学版, 2002, 30(4): 89–91.
- [31] Holand H. The parasite syngamus trachea in a metapopulation of house sparrows[D]. Trondheim, Kongeriket Noreg: NTNU, 2014.
- [32] Gaunson J E, Philip C J, Whithear K G, et al. Lymphocytic infiltration in the chicken trachea in response to *Mycoplasma gallisepticum* infection[J]. Microbiology, 2000, 146(5): 1223–1229.
- [33] 王利民, 李绪刚, 赵云蛟, 等. 鸵鸟的呼吸系统[J]. 吉林畜牧兽医, 2002(3): 24–26.
- [34] West J B, Watson R R, Fu Z X. The honeycomb–like structure of the bird lung allows a uniquely thin blood–gas barrier[J]. Respiratory Physiology & Neurobiology, 2006, 152(1): 115–118.
- [35] Rouzet A, Reboux G, Rognon B, et al. Immunogenic proteins specific to different bird species in bird fancier's lung[J]. Journal of Toxicology and Environmental Health Part a: Current Issues, 2014, 77(12): 724–730.
- [36] 马鲜平, 王芝英, 孙裕光, 等. 花边鸭气囊的解剖学观察[J]. 养禽与禽病防治, 2013(4): 4–6.
- [37] 马志军, 王勇, 陈家宽. 迁徙鸟类中途停歇期的生理生态学研究[J]. 生态学报, 2005, 25(11): 3067–3075.