

学校的理想装备

电子图书·学校专集

校园网上的最佳资源

无脊推动物学

(上册)



无脊椎动物

第一章 绪论

第一节 动物学及其发展

动物学是研究动物的生命现象及其发生发展规律的科学。具体地说它既包括形态、解剖的内容，也包括动物的新陈代谢、生长发育、衰老死亡、遗传进化、与环境的相互关系等内容。动物学是人类在自然界生存斗争中对动物不断认识、利用与改造的知识总结，所以它是来自人类的生产实践及科学实验。

动物学是生物科学的一个分支、也是一个基础学科。因为动物的种类繁多，约有 150 万种左右，生命现象复杂，由它必然派生出许多学科，涉及生物学的各个领域。例如专门研究动物的形态结构的有形态学(morphology)、解剖学(anatomy)、组织学(histology)、细胞学(cytology)、分类学(taxonomy)；研究其动态变化的有生物化学(biochemistry)、生理学(physiology)、胚胎学(embryology)、遗传学(genetics)、进化论(evolution)；研究动物与环境相互关系的生态学(ecology)；研究已灭绝动物的古动物学(paleontology)；由低等到高等分门别类研究整个动物界的系统动物学(systematic zoology)；如果是以不同的动物类群作为研究对象，动物学又可分为原生动物学(protozoology)、蠕虫学(helminthology)、寄生虫学(parasitology)、贝类学(malacology)、昆虫学(entomology)、鱼类学(ichthyology)、鸟类学(ornithology)、哺乳动物学(mammalogy)等；如果所研究的动物身体的背部都有一根起支持作用的脊柱，则是脊椎动物学(vertebrate zoology)，身体的背部没有脊柱的则是无脊椎动物学(invertebrate zoology)。无脊椎动物包括了由简单到复杂、由低等到高等的许多门类的动物，占动物种类总数的 95%，本书就是系统的讲述无脊椎动物。

人类对动物的认识很早就有了记载，积累了动物学的基本内容。我国早在公元前 21—11 世纪、我国最古老的文字甲骨文中就记述了家畜及家禽的内容，公元前 11 世纪我国的《尔雅》一书中就有了虫、鱼、鸟、兽、畜等分类知识的描述。在公元前 8—2 世纪时，我国的农牧业已相当的发展，在植物栽培技术、动物饲养技术方面已培育及筛选了许多优良品种、对人类做过很大贡献。到公元 6 世纪时，我国的《齐民要术》一书对当时的栽培技术及饲养技术做了系统的总结。到明朝的李时珍发表了《本草纲目》一书(1596)，书中记述了 2000 多种动、植物，全书共分 52 卷、有 1100 多幅插图，其中记述的动物有 400 多种。这本驰名中外的巨著是我国分类学上的一部伟大著作，为当时生物学水平的总结。长期以来，我国封建制度的束缚，特别是近百多年以来，我国处于半殖民地的统治之下，极大地阻碍了科学技术的发展，使我们的科学技术，也包括生物学处于落后状态。

西方的生物科学奠基于希腊的亚里斯多德(Aristotle)(公元前 384—322 年)。他被誉为动物学之父。早在公元前 3 世纪时，他就对动物进行了分类，描写了 454 个种。在 15 世纪之后，西方进入了文艺复兴时期，西方的生物科学也随着工业、农业及科学技术的发展而发展起来，并逐渐在世界上处于领先地位。从这以后对动物学的发展做出过伟大贡献的西方生物学家列于下表。

自从 19 世纪末叶到 20 世纪初叶、生物学的发展相当迅速，在各个领域中积累了大量新的资料，随之，生物学的分科也越分越细，研究的领域也逐

渐深化。特别是近 30 多年来，电子显微镜的发明、现代数学、化学、物理学、电子学及计算机等学科与技术的大量渗入，使生物学的发展异常迅速，生物学由宏观或微观的研究进入到亚微观的研究、以致进入到分子水平的研究，在此基础上建立了分子生物学、分子遗传学、量子生物学、仿生学等一

约翰·雷 J.Ray	11627 — 1705	英国	确立了“物种”的概念，划分了“种”、“属”及其他分类等级的范畴。
列文虎克 A.V.Leeuwenhook	1632 — 1723	荷兰	发明了显微镜，被誉为原生动物的之父。
林奈 C.Linne	1707 — 1829	瑞典	建立了物种的双名命名法，奠定了现代分类学的基础。
拉马克 J.B.Lamarck	1744 — 1829	法国	提出了物种进化思想，对无脊椎动物分类学做了贡献。
施莱登 M.Schleiden	1804 — 1881	德国	发现细胞是动、植物的基本结构单位，奠定了细胞学说。
施旺	T.Schwann	1810 — 1882	
达尔文 C.R.Darwin	1809 — 1882	英国	从自然选择观点，确立了进化论，发表了《物种起源》一书。
赫克尔 E.Haeckel	1834 — 1919	德国	澄清了许多无脊椎动物的亲缘关系。
海曼 L.Hyman	1888 — 1969	美国	对无脊椎动物及其亲缘关系做了系统的叙述及总结。

批新学科。另一方面新学科的建立又推动了基础学科的发展。以经典的分类学为例，过去是以形态学作为分类的基础，从宏观上判断物种间的亲缘关系，而当前将生物化学、遗传学、免疫学等引入分类学，即对某些物种在分子或接近分子水平上进行分类。例如利用染色体在不同基因位点上具有相同催化功能的一种酶，称为同工酶 (isozyme)，表现出不同的生化表型，根据同工酶谱的差异和酶活性的高低，来作为种属鉴定的重要手段；近年来更利用分子生物学的方法来研究物种的分类地位及生物的演化，例如比较遗传物质 DNA 的物理图谱、DNA 分子的核苷酸序列的异同以及通过分子杂交技术来分析种属的亲缘关系；还有研究血红蛋白的合成和调控，即根据血红蛋白链上氨基酸数量的变异来推算出不同物质在进化上分歧的年代，从而确定物种的分类地位及物种间的亲缘关系；利用细胞色素 c 的多肽链中氨基酸排列顺序的

不同来判断物种间的亲缘关系，其相似程度越大、其亲缘关系越相近；利用免疫学的方法，即抗原与抗体的特异性血清反应，来分析免疫交叉物的结构和特性来比较物种间的亲疏；用细胞分化和细胞分裂过程中，其染色体带型的异同来确定物种的异同或亲缘关系。总之，近代生物学的发展使经典的分类学同时建立在形态生态、生理生化及分子学水平上，使分类学更客观真实、细微准确地反映出动物界自然进化的历程。

当然，分类学研究方法的改变，仅仅是现代生物学推动经典学科的一个例证，现代生物学的发展必然会冲击、渗透到各领域，给人类的生产实践开创新的局面，它将更迅速的推动人类改造自然的进程。

第二节生物的界级分类

生物的分界是随着科学发展的水平在不断地改变及深化的。在林奈的时代，对生物的观察仅限于肉眼所能看到的特征及区别，那时生物界仅分为植物界(Plantae)与动物界(Animalia)两大界。到19世纪中叶，霍洛(Hogg, 1860)及赫克尔(1866)提出了生物的三界系统，即原生生物界(Protista)、植物界与动物界，其中原生生物界包括单细胞动物、藻类及真菌，他们的三界系统反映了单细胞生物与多细胞生物的区别。直到1959年魏泰克(Whittaker)提出了四界系统，即原生生物界、真菌界(Fungi)、植物界与动物界。其中原生生物界包括了细菌、蓝藻及原生动物，将真菌独立成一界。1974年李代尔(Leedale)又提出了原核界(Monera)，其中包含细菌及蓝藻，仍为四界系统，即原核界、植物界、真菌界及动物界。以后魏泰克又在李代尔的基础上提出了五界系统，即原核界、原生生物界、植物界、真菌界及动物界。以后又有人主张病毒也应独立成界，例如我国的植物学家胡先骕(1965)提出在界级之上应设总界(Superastatus)，他将病毒列为始生总界(Protobiota)，其他生物为胞生总界(Cytobiota)。1979年我国昆虫学家陈世骧将生物分为3个总界，即非细胞总界，包括病毒界；原核总界，包括细菌界及蓝藻界；还有真核总界，包括植物界、真菌界及动物界，共为六界。目前生物学家较多地接受五界系统或六界系统，但其内容各家略有出入。总之，不同的生物独立成界，都应有其客观的分界特征，这些基本特征是：

关于病毒是否独立成界，目前生物学家还有不同的看法。有人认为病毒不能独立生存、不能独立的进行新陈代谢、而必须寄生于其他生物的细胞内才能生存，所以不能认为是生物，而仅是核酸的片段，所以不能独立成界。也有人认为病毒内含有核酸物质DNA或RNA(在一种病毒中仅有其中的一种核酸)，他们使用着与其他生物共同的遗传密码，能在寄主细胞内复制自己，进行繁殖，所以是有生命的物质，是代表着生命进化到非细胞结构的阶段，所以应该独立成界。

原核生物界 包括细菌及蓝藻，原核生物的细胞是细胞结构的初级阶段。细胞内没有核膜，DNA分子结构成环状位于细胞质中，细胞内也没有膜细胞器，如线粒体、内质网、高尔基体等，细胞壁含有粘多肽复合物，细胞行无丝分裂，这种细胞称原核细胞，由这种细胞构成的生物称原核生物。

原生生物界 包括单细胞动物及藻类，是具有真核的单细胞生物，或单细胞群体。它已进入细胞结构的高级阶段，因为它具有染色体、DNA分子成线状排列、形成细胞核、核的外层有双层结构的核膜包围，细胞内具有细胞器，细胞行有丝分裂。藻类如具细胞壁，则由纤维素及果胶组成。

真菌界 包括真菌，是真核生物，大多数像植物一样营固着生活，细胞壁由纤维素及甲壳素组成，没有叶绿体，不能行光合作用，营腐生或寄生生活。

植物界 是多细胞的真核生物，具叶绿体、行光合作用，营固着生活。细胞壁为纤维素组成，细胞质内常具大的中心液泡，具繁殖组织或器官，有明显的世代交替或发育阶段。

动物界 行摄食营养的多细胞真核生物，无细胞壁，由肌肉收缩引起运动，具有神经系统，能对刺激产生反应，以协调与环境的平衡。

如果生物界按上述六界系统划分（图 1-1），那么六界系统反映了生物进化的几个阶段：即由病毒界所代表的非细胞阶段，也是最原始的生命阶段，进化到由原核生物所代表的初级细胞阶段，再进化到原生生物界代表的真核的单细胞阶段，即细胞结构的高级阶段，最后再进化到真核多细胞阶段，由植物界、真菌界及动物界所代表。六界系统还反映了 3 种营养类型的进化：即吸收式的腐食性营养类型（病毒界、绝大部分的原核界、真菌界、部分的原生生物界）；行光合作用的自养类型（藻类、植物界、部分原生生物界）；行摄食性营养类型（大部分的原生生物界、动物界）。这种划分似乎既反映了生物进化过程的历史阶段，又反映了生物的营养方向，是有其优点的，所以被多数动物学家所接受。

无论划分为五界系统或六界系统、将原生生物独立成界也会带来一些概念上的混乱，这样，动物界就不再包括原生动物，植物界就不再包括单细胞藻类。而事实上单细胞动物（或原生动物）与动物界的所有动物有着共同的生命现象，例如取食营养、呼吸、排泄、繁殖等生理功能。而单细胞藻类与其他植物也有着共同的生命现象，例如光合作用、繁殖方式与阶段等，它们之间是难以截然划分的，如果将原生生物不独立成界，将其中单细胞动物归入动物界，其中的藻类归入植物界，这样可以使每个界更完整，而将生物划分为五界，即病毒界、原核界、植物界、真菌界及动物界五界系统。至于像眼虫这类动物，它具有叶绿体、能行自养营养；它又像真菌能行腐生性营养；又具有鞭毛能够运动。所以它既有植物界、真菌界的特征，又有动物界的特征。说明了低等真核生物的原始性，也说明了生物发展进化的连续性。所以植物学家将眼虫这类动物看作是植物；而动物学家将它看作是动物，都各有道理。本书是按病毒界、原核生物界、植物界真菌界及动物界五界系统的观点来叙述的。

第三节生物的地层记录及地质年代

从生物的分界中我们已经看到生物是随着时间的推移在不断地发展变化着，这可以由生物死亡后其遗体在地层中的保存或被矿物质浸润而形成的化石得到证明。从对化石的研究可以看到不同类群的生物会出现在不同的地层中，越原始、低等的生物出现在越古老的地层中，越高等的生物出现在越年轻的地层中；也可以看到一些生物化石出现在漫长的地质年代的地层中，另一些生物化石出现在很短促的地质年代的地层中，这些生物化石都记录了各种生物在地球上出现、繁盛及灭绝的时间，记录了它们的演化，从而使我们能够由生物的发展进化中了解生物。

从所发现的化石可以看到，凡是那些具有骨骼或外壳的动物，越易于被保存成化石，例如原生动物的有孔虫及放射虫类，腔肠动物的珊瑚类，软体动物，节肢动物，棘皮动物及脊椎动物等；而身体柔软、没有外壳或骨骼的动物不易于形成化石，例如一些原生动物，腔肠动物的大多数水螅类及水母类，以及蠕形动物等。这说明地层中保存的化石不是动物发展历史的全部记录，它只能从总体上提供生物演化的进程，而不能具体地说明每一类动物的演化过程。

表 1-1 说明地质年代的划分及化石记录的生物发展演化的概况。

表 1-1 代地质年表及生物发展概况

代 (Era)	纪 (Period)	距今年数(百万年)	植物	无脊椎动物	脊椎动物
新生代 (Caenozoic)	第四纪 (Quaternary) 第三纪 (Tertiary)	1.5 — 265	被子植物繁殖	接近现代动物类群节肢动物与软体动物繁盛	出现人类哺乳动物繁盛, 鸟类兴起
中生代 (Mesozoic)	白垩纪 (Cretaceous) 侏罗纪 (Jurassic) 三叠纪 (Triassic)	138180230	被子植物兴起 裸子植物繁盛	菊石类灭绝, 昆虫类扩展 菊石类繁盛, 昆虫兴起海洋动物减少, 腕足类衰老, 六珊瑚出现	哺乳类鸟类初现 爬行类繁盛
古生代 (Palaeozoic)	二叠纪 (Permian) 石炭纪 (Carboniferous) 泥盆纪 (Devonian) 志留纪 (Silurian) 奥陶纪 (Ordovician) 寒武纪 (Cambrian)	28034540544050600	蕨类植物繁盛 蕨类植物兴起 裸子植物初现 蕨类植物初现 藻类植物繁盛	三叶虫、板足鲎灭绝, 菊石类兴起, 裸时合衰退海百合繁盛, 昆虫及肺螺初现 板足鲎繁盛, 淡水蚌、蜘蛛初现, 三叶虫衰退珊瑚、腕足类繁盛, 陆生无脊椎动物初现 鹦鹉螺、三叶虫繁盛、珊瑚、海百合、腕足类初现主要门类出现 海绵动物、三叶虫、腕足类较多	爬行类兴起 两栖类繁盛, 爬行类初现, 两栖类初现, 说喘笔* 鱼类初现 甲胄鱼初现
元古代 (Proterozoic)	前寒武纪 (Precambrian)	2000	细菌、蓝藻		
		4600 — 6000	32 亿年前出现古代蓝藻及细菌		

第二章原生动物门 (Protozoa)

原生动物是动物界中最原始、最低等的一类动物，它们大多是单细胞的有机体。从细胞结构上看，原生动物的单细胞相似于多细胞动物身体中的一个细胞，它也可以区分成细胞质 (cytoplasm) 及细胞核 (nucleus)，细胞质的表面还有细胞膜 (cell membrane) 包围。从机能上看，原生动物的这个细胞又是一个完整的有机体，它能完成多细胞动物所具有的生命机能，例如营养、呼吸、排泄、生殖及对外界刺激产生反应，这些机能由细胞或由细胞特化而成的细胞器 (organelles) 来执行。所以不同的细胞器在机能上相当于多细胞动物体内的器官及系统。它们是在不同的结构水平上执行着相同的生理机能。构成原生动物的这个细胞在结构与机能上分化的多样性及复杂性是多细胞动物中任何一个细胞无法比拟的，所以从细胞水平上说，构成原生动物的细胞是分化最复杂的细胞。

极少数原生动物是由几个或许多个细胞组成，细胞之间可能没有形态与机能的分化，也可能出现了初步的形态机能的分化，但每个细胞仍然保持着一定的独立性，我们把这类原生动物称为群体 (colony)，例如盘藻 (Gonium)、杂球藻 (Pleodorina) 等。

第一节原生动物的一般形态、生理及分纲

一、一般形态及生理

绝大多数的原生动物是显微镜下的小型动物，最小的种类体长仅有 2—3 μm ，例如寄生于人及脊椎动物网状内皮系统细胞内的利什曼原虫 (*Leishmania*)，大型的种类体长可达 7cm，例如海产的某些有孔虫类 (*Foraminifera*)，淡水生活的旋口虫 (*Spiro-stomum*) 可达 3mm，新生代化石有孔虫例如钱币虫 (*Nummulites*) 竟达 19cm，这是原生动物在个体大小上曾经达到过的最大记录。但是大多数的原生动物体长在 300 μm 以下，例如草履虫 (*Paramoecium*)，在 150—300 μm 之间。

原生动物的体形随种及生活方式表现出多样性，一些种类身体没有固定的形态，身体的表面只有一层很薄的原生质膜 (*Plasmalemma*)，因而能使细胞的原生质流动而不断地改变体形，例如变形虫 (*Amoeba*)。多数的种类有固定的体形。眼虫 (*Euglena*) 由于体表的细胞膜内蛋白质增加了厚度及弹性形成了皮膜 (*pellicle*)，使身体保持了一定的形状。皮膜的弹性使身体可以适当的改变形状。衣滴虫 (*Chlamydomonas*) 的细胞外表是由纤维素及果胶组成，因而形成了和植物一样的细胞壁，体形不能改变。原生动物的体形与生活方式相关，例如固着生活的种类，身体多呈锥形、球形，有柄，柄内有肌丝纤维，可使虫体收缩运动，钟形虫 (*Vorticella*)，足吸管虫 (*Podophrya*) 就是这种体形。漂浮生活的种类，身体多呈球形，并伸出细长的伪足，以增加虫体的表面积，例如辐射虫 (*Actinosphaerium*) 及某些有孔虫。营游泳生活的种类，身体呈棱形，例如草履虫 (*Paramecium*)。适合于底栖爬行的种类，身体多呈扁形，腹面纤毛联合形成棘毛用以爬行，例如棘尾虫 (*Stylonychia*)。营寄生生活的种类或者失去了鞭毛，如利什曼原虫，或者鞭毛借原生质膜与身体相连形成波动膜 (*undulating membrane*)，以增加鞭毛在血液或体液中运动的能力，例如锥虫 (*Trypanosoma*)。

一些种原生动物能分泌一些物质形成外壳或骨骼以加固体形，例如薄甲藻 (*Glenodinium*) 能分泌有机质，在体表形成纤维素板；壳虫 (*Arcella*) 能分泌几丁质形成褐色外壳；砂壳虫 (*Diffugia*) 能在体表分泌蛋白质胶，再粘着外界的砂粒形成一砂质壳；有孔虫可以分泌碳酸钙形成壳室；而放射虫类 (*Radiolaria*) 可在细胞质内分泌形成几丁质的中心囊，并有硅质或锆质骨针伸出体外以支持身体，例如等棘骨虫 (*Acanthometra*)。

原生动物的细胞质可以分为外质 (*ectoplasm*) 和内质 (*endoplasm*)。外质透明清晰、较致密，内质不透明，其中含有颗粒。在变形虫中这种区分很明显，并能看到外质与内质可以互相转化。由外质还可以分化出一些细微结构，例如腰鞭毛虫类可分化出刺丝囊 (*nematocyst*)；丝孢子虫类可分化出极囊 (*polar capsule*)；纤毛虫类可分化出刺丝泡 (*trichocyst*)、毒泡 (*toxicyst*)；这些结构在受到刺激时，可放出长丝以麻醉或刺杀敌人，或用以固着，具有攻击和防卫的功能。一些纤毛虫类外质还可分化成肌丝 (*myoneme*)，肌丝是由许多可收缩的纤维组成，例如钟形虫的柄部，外质也参与构成运动细胞器，例如鞭毛、纤毛及伪足等。

内质中包含有细胞质特化形成的执行一定机能的细胞器，例如色素体 (*chromatophore*)、眼点 (*stigma*)、食物泡 (*food vacuole*)、伸缩泡 (*contractile vacuole*) 等以及细胞结构、线粒体、高尔基体等。

原生动物的细胞核位于内质中，除了纤毛虫类之外，均有一种类型的核。在一个虫体内，核的数目可以是一个或多个。在电子显微镜下观察证明核的外层是一双层膜结构，其上有小孔，可使核基质与细胞质相沟通。核膜内包含有核基质、染色质及核仁。如果核内染色质丰富、均匀而又致密的散布在核内，这种细胞核称为致密核 (massive nucleus)，如果核质较少，不均匀的散布在核膜内，这种核称为泡状核 (vesicular nucleus)。纤毛虫具有两种类型的核，大核 (macronucleus) 与小核 (micronucleus) 其大核是致密核，含有 RNA，有表达的功能；小核通常是泡状核，含有 DNA，无表达功能，与纤毛虫的表型无关，而与生殖有关，也称生殖核。

原生动物的运动是由运动细胞器进行，运动细胞器有两种类型，一种是鞭毛 (flagellum) 及纤毛 (cilium)；一种是伪足 (ps-eudopodium)，它们运动的方式不同。

鞭毛与纤毛从结构与机能上两者没有明显的区别，用电子显微镜的观察证明它们的结构是相同的，只是鞭毛更长 (5—200 μm)、数目较少 (多鞭毛虫类除外)，多数鞭毛虫具有 1—2 根鞭毛。纤毛较短 (3—20 μm)、数目很多。鞭毛与纤毛的直径是固定的，两者直径的差别在 0.1—0.3 μm 之间。鞭毛的摆动是对称的，包括几个左右摆动的运动波；纤毛的运动是不对称的，仅包括一个运动波。

鞭毛与纤毛的外表是一层外膜，它与细胞的原生质膜相连 (图 2-1A)，膜内共有 11 条纵行的轴丝，其中 9 条轴丝从横断面上排成一圈，称为外围纤维 (peripheral fibrils)。每条外围纤维是由两个亚纤维 (subfibrils) 组成双联体 (图 2-1B)，其中一个亚纤维不成管状，断面看具有两个腕，腕的方向均为顺时针排列。在 9 条外围纤维的中间有两条中心纤维 (central fibrils)，中心纤维是单管状，外面有中心鞘包围。这就是鞭毛及纤毛轴丝排列的“9+2”模式。9 个外围纤维在进入细胞质内形成一筒状结构，称为毛基体 (kinetosome)，或称生毛体 (blephroplast)。每根外围纤维变成 3 个亚纤维，成车轮状排列 (图 2-1C)。而中心纤维在进入细胞质之前终止。毛基体向细胞内伸出纤维称为根丝体 (rhizoplast) 终止在细胞核或其附近。毛基体的结构与中心粒相似，在细胞分裂时，毛基体也可起中心粒的作用。纤毛由于数量很多，在毛基体之间都有动纤丝 (kinetodesma) 相联，构成一个下纤列系统 (infraciliature) (详见纤毛虫纲) 进行纤毛间的协调动作。

不仅原生动物的鞭毛与纤毛有相似的结构，所有后生动物精子的鞭毛、海绵动物领鞭毛细胞的鞭毛、扁形动物原肾细胞中的鞭毛都有相似的结构，这可作为各类动物之间有亲缘关系的一个例证。鞭毛与纤毛除了运动功能之外，它们的摆动，可以引起水流、利于取食、推动物质在体内的流动，另外它们也具有某些感觉的功能。

伪足也是一种运动细胞器，它是由原生质的流动而形成，所以伪足及体形都可改变形状，伪足可用来在物体表面上爬行运动。伪足的形成与运动是由细胞质内微丝的排列而决定。伪足的形状可以是叶状、针状、网状等。

原生动物的营养方式 (nutrition)。原生动物包含了生物界的全部营养类型：在植鞭毛虫类，内质中含有色素体，色素体中含有叶绿素 (chlorophyll)、叶黄素 (xanthophyll) 等，它们的色素体像植物的色素体一样，利用日光能将二氧化碳和水合成碳水化合物，即进行光合作用，自己制造食物，这种营养方式称植物性营养 (holophytic nutrition)。孢子

虫类及其他一些寄生或自由生活的种类，能通过体表的渗透作用从周围环境中摄取溶于水中的有机物质而获得营养，这种营养方式称为腐生性营养（saprophytic nutrition）。绝大多数的原生动物还是通过取食活动而获得营养。例如，变形虫类通过伪足的包裹作用（engulfment）吞噬食物；纤毛虫类通过胞口、胞咽等细胞器摄取食物，食物进入体内后被细胞质形成的膜包围成为食物泡（food vacuole），食物泡随原生质而流动，经消化酶作用使食物消化，消化后的营养物经食物泡膜进入内质中，不能消化吸收的食物残渣再通过体表或固定的肛门点（cytopyge）排出体外，这种营养方式称为动物性营养（holozoic nutrition）

绝大多数原生动物的呼吸作用（respiration）是通过气体的扩散（diffusion），从周围的水中获得氧气。线粒体是原生动物的呼吸细胞器，其中含有三羧酸循环的酶系统，它能把有机物完全氧化分解成二氧化碳和水，并能释放出各种代谢活动所需要的能量，所产生的二氧化碳还可通过扩散作用排到水中。少数腐生性或寄生的种类，它们生活在低氧或完全缺氧的环境下，有机物不能完全氧化分解，而是利用大量的糖的发酵作用产生很少的能量来完成代谢活动。

原生动物的水份调节（water regulation）及排泄（excretion）。淡水生活的原生动物以及某些海产或寄生的种类，随着取食及细胞膜的渗透作用，相当多的水分也随之不断的进入体内，因此需要不断的将过多的水分排出体外，否则原生动物将会膨胀致死。原生动物的伸缩泡（contractile vacuole）担任这一功能。在身体的一定部位，细胞质内过多的水分聚集，形成小泡，它由小变大，最后形成一个被膜包围的伸缩泡，当其中充满水分后，就自行收缩将水分通过体表排出体外。细胞代谢过程中所产生的含氮废物，也溶于水进入伸缩泡排出体外，所以伸缩泡维持着体内水分的平衡并兼有排泄作用。伸缩泡的数目、位置、结构在不同类的原生动物中不同。

原生动物的生殖（reproduction）和生活史（life cycle）。原生动物的生殖有无性生殖（asexual reproduction）及有性生殖（sexual reproduction）两种方式。无性生殖存在于所有的原生动物，在一些种类中它是唯一的生殖方式，例如锥虫。无性生殖有以下几种形式：（1）二分裂（binary fission）是原生动物最普遍的一种无性生殖，一般是有丝分裂（mitotic），分裂时细胞核先由一个分为二个，染色体均等的分布在两个子核中，随后细胞质也分别包围两个细胞核，形成两个大小、形状相等的子体，二分裂可以是纵裂，如眼虫；也可以是横裂，如草履虫；或者是斜分裂，如角藻（Ceratomyxa）。（2）出芽生殖（budding reproduction），实际也是一种二分裂，只是形成的两个子体大小不等，大的子细胞称母体，小的子细胞称芽体。（3）多分裂（multiple fission），分裂时细胞核先分裂多次，形成许多核之后细胞质再分裂，最后形成许多单核的子体，多分裂也称裂殖生殖（schizogony），多见于孢子虫纲。（4）质裂（plasmotomy），这是一些多核的原生动物，如多核变形虫、蛙片虫所进行的一种无性生殖，即核先不分裂，而是由细胞质在分裂时直接包围部分细胞核形成几个多核的子体，子体再恢复成多核的新虫体。

有性生殖有两种方式：（1）配子生殖（gamogenesis），大多数原生动物的有性生殖行配子生殖，即经过两个配子的融合（syngamy）或受精（fertilization）形成一个新个体。如果融合的两个配子在大小、形状上相

似，仅生理机能上不同，则称为同形配子 (isogamete)，同形配子的生殖称同配生殖 (isogamy)。如果融合的两个配子在大小、形状及机能上均不相同，则称异形配子 (heterogamete)，根据其大小不同、分别称为大配子 (macrogamete) 及小配子 (microgamete)，大、小配子从仅略有大小的区别，分化到形态与机能完全不同的精子 (sperm) 和卵 (ovum)。卵受精后形成受精卵，亦称合子 (zygote)。异形配子所进行的生殖称为异配生殖 (heterogamy)。(2) 接合生殖 (conjugation)，原生动物另一种有性生殖方式是纤毛虫所具有的接合生殖。两个二倍体虫体腹面相贴，每个虫体的小核减数分裂，形成单倍体的配子核，相互交换部分小核，交换后的单倍体小核与对方的单倍体小核融合，形成一个新的二倍体的结合核，然后两个虫体分开，各自再行有丝分裂，形成数个二倍体的新个体。

原生动物的生活史也有多种类型 (图 2-2)。有的种类生活史中仅有分裂生殖，从未出现过有性生殖，那么子体与母体都是单倍体 (haploid)，用“N”表示，例如锥虫。一些鞭毛虫及孢子虫，生活史中出现了无性生殖与有性生殖，但生活史的大部分时期为单倍体时期 (N)，即细胞核内染色体的数目为受精后染色体数目的 1/2，受精后染色体数目比配子的多一倍，形成二倍体 (diploid)，用“2N”表示。其二倍体时期很短，当孢子形成时又进行减数分裂 (meiosis)，所以减数分裂是出现在受精作用之后 (图 2-2B)。如果二倍体时期延长，减数分裂仍在受精作用之后，结果单倍体与二倍体交替出现，单倍体时期为无性世代 (asexual generation)。二倍体时期为有性世代 (sexual generation) (图 2-2C)，例如有孔虫就是这样。原生动物的纤毛虫类及多细胞动物生活史的绝大部分时期为二倍体，减数分裂发生在受精作用之前 (图 2-2D)，减数分裂之后才产生单倍体的配子，配子在受精作用之后个体又立刻进入二倍体时期。

二、原生动物的生态

原生动物的分布是十分广泛的，淡水、海水、潮湿的土壤、污水沟、甚至雨后积水中都会有大量的原生动物分布，以致从两极的寒冷地区到 60℃ 温泉中都可以发现它们。另外往往相同的种可以在差别很大的温度、盐度等条件下发现，说明原生动物可以逐渐适应改变了的环境，具有很强的应变能力。许多原生动物在不利的条件下可以形成包囊 (cyst)，即体内积累了营养物质、失去部分水分、身体变圆、外表分泌厚壁、不再活动。包囊具有抵抗干旱、极端温度、盐度等各种不良环境的能力，并且可藉助于水流、风力、动、植物等进行传播，在恶劣环境下甚至可存活数年不死，而一旦条件适合时，虫体还可破囊而出，甚至在包囊内还可以进行分裂、出芽及形成配子等生殖活动。所以许多种原生动物在分布上是世界性的。

但是原生动物的分布也受各种物理、化学及生物等因素的限制，在不同的环境中各有它的优势种，也就是说不同的原生动物对环境条件的要求也是不同的。水及潮湿的环境对所有原生动物的生存及繁殖都是必要的，原生动物最适宜的温度范围是 20—25℃，过高或过低温度的骤然变化会引起虫体的大量死亡，但如果缓慢地升高或降低，很多原生动物会逐渐适应正常情况下致死的温度。淡水及海水中的原生动物都有它自己最适宜的盐度范围。一些纤毛虫可以在很高盐度的环境中生存，甚至在盐度高达 20—27% 的盐水湖中也曾发现原生动物。中性或偏碱性的环境常具有更多的原生动物。此外，食物、含氧量等都可构成限制性因素，但这些环境因素往往只决定了原生动物

在不同环境中的数量及优势种，而并不决定它们的存活与否。

原生动物与其他动物存在着各种相互关系；例如共栖现象（commensalism），即一方受益、一方无益也无害，纤毛虫纲的车轮虫（Trichodina）与腔肠动物门的水螅（Hydra）就是共栖关系；共生现象（symbiosis），即双方受益，例如多鞭毛虫与白蚁的共生；还有寄生现象（parasitism），即一方受益，一方受害，例如寄生于人体的痢疾变形虫等；原生动物的各纲中都有寄生种类，而孢子虫纲全部是寄生生活的。

三、原生动物门的分纲

已经记录的原生动物约有 50000 种，其中约有 20000 种为化石种。对于原生动物的分纲动物学家是有争论的，目前正在进行着讨论，很多原生动物学家主张将原生动物上升为“界”或“超门”，鞭毛虫类、纤毛虫类等列为“门”或“亚门”，本书采用为多数动物学家所接受的看法，将原生动物仍列为“门”，鞭毛虫类等仍列为“纲”，关于纲的划分也存在着分歧，为简便起见，本书将原生动物分为以下 5 个纲：

1. 鞭毛虫纲（Mastigophora），
2. 肉足虫纲（Sarcodina），
3. 孢子虫纲（Sporozoa），
4. 丝孢子虫纲（Cnidospora），
5. 纤毛虫纲（Ciliata）。

第二节鞭毛虫纲 (Mastigophora)

本纲动物在其成年阶段都有一根、几根或许多根鞭毛作为其运动细胞器，由于它们营养方式及生殖方式的原始性和多样性，一般认为鞭毛虫纲是最原始的原生动物，通过它可以动物界与植物界联系起来。

鞭毛虫纲可以分为两个亚纲：植鞭毛亚纲 (Phytomastigina) 及动鞭毛亚纲 (Zoomastigina)，前者都具有色素体，可行光合作用即进行植物性营养。淀粉及副淀粉是其主要的食物贮存物，有无性生殖和有性生殖，虫体通常具有 2 根鞭毛，体表为皮膜或纤维素细胞壁，自由生活。后者没有色素体，行动物性营养或腐生性营养，糖元是其食物贮存物，不行有性生殖，有一到数根鞭毛，虫体表面只有细胞膜，除少数种类自由生活外，多数种类在多细胞动物体内营共生或寄生生活。

一、基本形态

鞭毛虫类身体呈卵圆形、球形、长圆形等，通常能分出前后端，都以鞭毛作为运动器官，体表具细胞膜、或皮膜或细胞壁。例如眼虫 (Euglena) (图 2-3)，体表具有皮膜，是由一层蛋白质组成螺旋形排列的条纹，在条纹上有嵴和沟，使皮膜呈现斜纹，眼虫的皮膜很薄、富有弹性，使身体可以收缩改变形状，做眼虫式运动 (euglenoid movement)。鞭毛虫缺乏明显的内质与外质的分化。

眼虫身体的前端有一凹陷的沟，称储蓄泡 (reservoir) 或称胞咽，但它不是取食的器官，是水的贮存处及鞭毛着生部位，基体位于它的基部，由基体伸出两根鞭毛，一根很长伸向体外，一根很短不伸出储蓄泡。

眼虫和其他一些植鞭毛虫类在身体的前端含有类胡萝卜素 (carotinoid) 的脂类球集合而成的红色眼点，这种色素球只有在基质中含有很少的氮及磷时才出现，否则将消失，它可以吸收光线。在鞭毛的基部具有副鞭毛体 (paraflagellar body)，是一种光敏感结构，当一侧的光被眼点吸收后，可使它产生一个定向的光反应，所以副鞭毛体与眼点构成了某些植鞭毛虫类的感光细胞器。

眼虫和许多淡水鞭毛虫有一个或多个伸缩泡。眼虫的伸缩泡位于身体前端，它是由几个小泡收集了细胞质内过多的水分愈合而成，当伸缩泡充满水分之后，排到储蓄泡中，再通过其开口排到体外。某些鞭毛虫没有储蓄泡，则伸缩泡内的水分通过体表排到体外。海洋或寄生的种类伸缩泡不发达或完全不存在。

眼虫及其他植鞭毛虫类，细胞内散布有形状、数目不等的色素体，眼虫的色素体中含有叶绿素 a 和 b，胡萝卜素 (carotin) 和叶黄素，使虫体也表现出绿色。有些植鞭毛虫的叶绿素被其他色素所隐蔽，而使鞭毛虫表现出黄绿色或黄褐色等，与色素体常伴随出现的是淀粉核 (pyrenoid)，它对副淀粉体的形成起作用。

大多数鞭毛虫具有一个大的细胞核，位于身体的近后端，少数种类具有 2 个核，核内有核内质 (endosome)。眼虫的细胞核在分裂间期时染色质浓缩，分裂过程中不行成纺锤体，核膜不消失，这是很原始的现象。

二、鞭毛与运动

鞭毛虫纲是以鞭毛作为运动器官，当鞭毛虫有两根或许多根鞭毛时，它们等长或不等长，如果不等长，其中一根起主导作用，另一根是附属的，例

如囊杆虫 (Peranema) (图 2-4)。眼虫在运动时也是一根鞭毛起作用。

许多植鞭毛虫的鞭毛可向一侧或两侧伸出许多平行排列的细丝,称茸鞭茸毛 (mastigonemes) (图 2-5),具有两根不等长鞭毛的种类,一般主鞭毛是茸鞭茸毛,它的作用可能是逆转水的推动力。

一些寄生的鞭毛虫其鞭毛不是游离的,它由基体发生之后,与身体表面的细胞质膜之间有一原生质相连,在电子显微镜下观察,是成行密集排列的丝状结构连接在鞭毛与细胞之间,鞭毛的末端,离开身体之后是游离的,例如锥虫 (图 2-6),这样的结构有利于鞭毛虫在粘滞性很高的血液或体液中运动。

鞭毛运动的机制尚不十分清楚,不同的种类其鞭毛使用的方法并不完全相同。早期的理论认为鞭毛在运动时是螺旋旋转,像推进器一样推动身体前进。现在知道鞭毛运动更多的是划动 (rowing) 及波动 (undulating)。划动是鞭毛与附着点成直角方向在水中甩动 (图 2-7A),随之是鞭毛的恢复打动 (图 2-7B)。借助于鞭毛甩动时水流的反作用力推动身体前进,并沿身体的纵轴向前旋转前进,或左右摆动前进。波动运动是鞭毛在一个平面上呈波状摆动 (图 2-7C、D)。如果波状摆动是由鞭毛的基部向端部发生,则驱使身体向相反的方向运动,即推动身体向后运动。如果波动是由鞭毛的端部向基部进行,则推动身体向前运动,在有两个鞭毛的种类,运动的方向及路线是由主鞭毛决定的。

关于鞭毛的结构与运动机制、人们普遍认为不是由于鞭毛中微管纤维的收缩,因为它们在运动中并不改变长度,而是由成双联体的两个亚纤维彼此滑动,引起鞭毛的弯曲,而亚纤维的滑动也像肌纤维的微丝滑动一样,并且也是利用三磷酸腺苷 (ATP) 为能源。

三、营养

鞭毛虫类除了没有化学合成营养物之外,可以行各种营养方式。植鞭毛虫类均行植物性营养,也称自养 (autotrophs); 动鞭毛虫类行动物性或腐生性营养,或两者兼行; 统称为异养 (heterotrophs)。实际上对许多植鞭毛虫并不能严格地区分自养与异养。例如眼虫在光照条件下,它能自行合成有机物,如把眼虫放在黑暗中饲养一段时间之后,眼虫的叶绿素会逐渐消失,而改行腐生性营养,如果把眼虫再放回光照条件下,它又可重新出现叶绿素,又恢复自养。一些腰鞭毛虫类及金滴虫类可以兼行自养与异养。有一种棕鞭毛虫 (Ochromonas) 甚至可以兼行自养、动物性营养及腐生性营养三种营养方式。严格的异养仅出现在动鞭毛亚纲,它们或进行吞噬,或在鞭毛的基部形成胞咽取食。

营养实验研究表明,鞭毛虫类比其他的原生动物的营养需求更简单。植鞭毛虫类生活的环境中只要有适当伪氮源及碳源,它就可以合成所需要的蛋白质; 腐生性的鞭毛虫要求环境中有氨盐,就可以合成蛋白质; 在营动物性营养的鞭毛虫则要求环境中有氨基酸及蛋白胨以合成所需要的蛋白质。其他纲原生动物则需要现成的食物 (蛋白质), 其自行合成食物的生理机能已经消失。

植鞭毛虫类食物的贮存形式是植物淀粉,副淀粉体、脂肪及麦清蛋白 (leucosin), 动鞭毛虫类食物的贮存形式是糖元。

四、生殖

鞭毛虫类的无性生殖主要是二分裂,其中多数又是纵二分裂,例如眼虫

(图 2-8)，细胞分裂由中心粒 (centrioles) 或基体的分裂开始，由每个中心粒产生一个新的基体及一根鞭毛，然后每一个新鞭毛与一个老鞭毛根部愈合，同时核也进行有丝分裂，但核膜不消失、不行成纺锤体，随后细胞质由前向后分裂，并复制新的细胞器，最后形成两个相似的子细胞。除了纵分裂，有些种类生殖时可以是：斜分裂或横裂，例如角藻；或多分裂，例如某些腰鞭毛虫类及锥虫等；也可以出现出芽生殖，例如夜光虫 (*Noctiluca*)，即由母体上可以长出许多小的芽体。

眼虫分裂时一个子细胞保留旧鞭毛，一个子细胞再复制一个新鞭毛，但也有的种原来的鞭毛完全消失，两个子细胞均产生新的鞭毛；如果虫体有几根鞭毛，分裂前部分鞭毛已经复制，分裂时再均等的分配在两个子细胞中。在多鞭毛的种，分裂时鞭毛均等的分配在两个子细胞中，然后每个子细胞再复制一定数量的鞭毛使之恢复到应有的鞭毛数。腰鞭毛虫类体表常具有甲板 (armored)，分裂时甲板或消失，或均等或不均等的分配到子细胞中。角藻常进行不完全的分裂，结果使多次分裂的子体连成一个长链。群体生活的种类如团藻 (*Volvox*) 分裂的结果在群体中形成子群体。总之，无性生殖的方式因种而不同。

有性生殖主要出现在植鞭毛虫类及复杂的多鞭毛虫类。它们或是同配生殖或异配生殖，例如衣滴虫 (*Chlamydomonas*) 生殖时两个虫体彼此融合 (图 2-9)，所以虫体本身又是配子，减数分裂发生在配子融合之后，衣滴虫是同配生殖的典型例子。实球虫 (*Pandorina*) (图 2-11B) 是异配生殖，融合的两个配子仅略有大小的区别，大配子仍有鞭毛。团藻是以典型的异配生殖形成精子与卵子，其精子与卵子可能来自同一个群体 (雌雄同群体)，也可能来自不同的群体 (雌雄异群体)，卵直接来自群体的生殖细胞其体积增大、没有鞭毛、不会运动。精子是由生殖细胞经多次分裂形成，精子成束、具鞭毛、能游动。卵受精之后，外面可分泌厚壁形成卵囊以越冬。

鞭毛虫类的包囊形成是很普遍的，特别是营动物性营养的种类、具叶绿素的种类较少发现包囊。

五、鞭毛虫纲的分目

1. 植鞭毛亚纲 (*Phytomastigina*) 绝大多数种类具色素体，自养。鞭毛 1—2 根，体表具皮膜或细胞壁。行无性生殖与有性生殖，大多数营自由生活。

(1) 金滴虫目 (*Chrysoomonadida*)：单体或群体、个体呈瓶形、杯形、管形，甚至个别种呈变形虫状。每个个体有 1—2 根鞭毛，色素体 1—2 个、为黄色或褐色，个体外有胶质囊包围、或形成外壳。淡水及海水生活，大量存在时可使水呈鱼腥味，如钟罩虫 (*Dinobryon*) (图 2-10A)。

(2) 隐滴虫目 (*Cryptomonadida*)：具二根鞭毛，前端有储蓄泡，多数种有二个色素体、呈黄色或褐色，少数种无色素体，细胞质泡状，海水或淡水生活，例如唇滴虫 (*Chilomonas*) (图 2-10B) 是生活于污水中无色素体的代表种。

(3) 腰鞭毛目 (*Dinoflagellida*)，具两根鞭毛，分别位于身体中部的横沟及后部的纵沟内，横沟内的鞭毛使身体旋转、纵沟内鞭毛推动身体前进。色素体黄色或褐色，少数种无色素体。一些种类体表裸露，如 *Gymnodinium* (图 2-10C)，多数种类体表有纤维素形成的薄膜、或甲板，如薄甲藻 (*Glenodinium*) (图 2-10D)、膝沟藻 (*Gonyaulax*) (图 2-10E) 等。眼点通常是存在的。无性生殖有的种可行横裂及斜裂，如角藻 (*Ceratium*) (图

2-10F)。许多种类具有生物发光现象，如夜光虫(*Noctiluca*) (图 2-10G)。海水与淡水生活，少数种可寄生。一些腰鞭毛虫在海洋沿岸大量繁殖每立方米海水可多达 20—40 百万个个体，致使海水呈现红色或褐色，称为赤潮，由于它们排出大量代谢产物以及腐败海水，造成沿海鱼类及养殖贝类的大量死亡。

(4) 眼虫目(*Euglenida*)：身体多长圆形，鞭毛 1—2 根，具色素体或不具色素体，多数种有眼点，主要淡水生活，如眼虫(图 2-3)、扁眼虫(*Phacus*) (图 2-10H)、囊杆虫(图 2-4)，囊杆虫无色素体。

(5) 绿滴虫目(*Chloromonadida*)：体长圆形，背腹略扁，鞭毛两根，一根向后伸出，有许多小的绿色色素体。如空腔虫(*Coelomonas*) (图 2-10I)。

(6) 团藻目(*Volvocida*)：也称植滴虫目(*Phytomonadida*)，单体或群体，淡水生活。绝大多数具绿色色素体，个体呈卵圆形，如衣滴虫(图 2-9)，身体前端具有 2 根鞭毛(少数种 1 或 4 根)，色素体杯形，有眼点，两个伸缩泡，体表具纤维素膜(*cellulose membrane*)。群体种类大多由 4-128 个细胞组成，最多时可达上万个细胞。群体中的每个细胞均相似于衣滴虫，被纤维素膜或胶状液包围在一起，形成球形或其他形状的群体。简单的群体包含的细胞数较少，细胞间没有形态与机能的分化，每个细胞均能行无性生殖及有性生殖，例如盘藻(*Gonium*) (图 2-11A)，它由 4—16 个细胞组成，个体呈盘状分布；实球虫(*Pandorina*) (图 2-11B)，群体呈球形，实心，由 16 个细胞组成；空球虫(*Eudorina*) (图 2-11C)，由 16—32 个细胞组成，排列成一空球状。较复杂的群体，其细胞数目继续增加，细胞间出现了形态与机能的分化，即具有了营养细胞与生殖细胞的分工，如杂球虫(*Pleodorina*) (图 2-11D)，由 32—128 个细胞组成，位于群体前端的小型细胞只有营养的功能，后端的大型细胞具有生殖功能，群体出现了极性。团藻(*Volvoc*) (图 2-11E) 是更复杂的群体，它是由数千个到数万个细胞组成的大形中空的群体，群体中的个体之间有原生质桥彼此相连(图 2-11F)，细胞间也有营养细胞与生殖细胞的分化，群体也具有极性。

团藻目中由衣滴虫到团藻可以看到由单细胞动物到多细胞群体，其细胞数目逐渐增加的过程，群体中的细胞由彼此间没有分化到分化成营养细胞及生殖细胞，彼此间由没有联系到出现了细胞间的原生质桥，再联系到它们的生殖由同形配子到异配生殖、再到精子与卵的变化过程，使动物学家利用这些变化推测并旁证了由单细胞动物到多细胞动物的进化过程。

2. 动鞭毛亚纲(*Zoomastigina*) 不具色素体，异养。鞭毛 1—多根，细胞表面只有细胞膜，除个别种外不行有性生殖，许多种类营共生或寄生，少数种类自由生活。

(1) 领鞭毛目(*Choanoflagellida*)：单体或群体，每个细胞具有一根鞭毛，鞭毛基部周围有一圈透明的原生质领，群体以柄固着在其他物体上，淡水生活，如静钟虫(*Codosiga*) (图 2-12A)。有的群体成一胶质团，领鞭毛细胞埋在其中，如原绵虫(*Proterospongia*) (图 2-12B)，由 6—60 个细胞组成。在动物界中只有领鞭毛虫及海绵动物具有领鞭毛细胞，一般认为它们之间有进化上的联系。

(2) 根足鞭毛虫目(*Rhizomastigida*)：身体呈变形虫状，但有一到多根鞭毛，以伪足取食，如变形鞭毛虫(*Mastigamoeba*) (图 2-12C)。

(3) 动质体目(*Kinetoplastida*)：具 1—2 根鞭毛，所有的成员都有

一动质体 (Kinetoplast)，常与根丝体相连，其中含有 DNA，位于大的延伸的线粒体内，身体一侧有波动膜。少数种类自由生活 (如波豆虫 (Bodo) (图 2-12D))。大多数种类寄生生活，例如锥虫 (图 2-6)。在非洲有两种锥虫 (T.gambiense 和 T.rho-desiense)，寄生于人脑脊髓液中，是由一种吸血的采采蝇 (Tsetse fly) 进行传播，感染后引起患者嗜睡，昏迷直至死亡，这种病称睡眠病。

利什曼原虫 (Leishmania) 也是动质体目的重要代表种，寄生于人体的利什曼原虫有三个种，其中以杜氏利什曼原虫 (L.do-novani) 为害最大，它寄生于人体肝、脾等内皮系统的细胞之内。这时细胞呈圆形，鞭毛不伸出 (图 2-12F)，虫体极小，在等主的一个细胞之内可多达上百个利什曼原虫。寄主被它们大量寄生时，出现发烧、肝脾肿大、毛发脱落等症状，严重时造成寄主死亡。利什曼原虫是由吸血的白蛉子 (Phlebotomus) 进行传播，利什曼原虫在白蛉子体内繁殖时，身体细长形 (图 2-12E)，鞭毛伸出，没有波动膜。由利什曼原虫造成的疾病称黑热病，解放前是我国五大寄生虫病之一，解放后积极治疗病人；消灭中间寄主，现在我国已消灭了这种疾病。

(4) 曲滴虫目 (Retortamonadida)：是昆虫及脊椎动物肠道内的寄生虫，鞭毛 1—4 根，其中一根与腹面的胞口相连，如唇鞭毛虫 (Chilomastix) (图 2-12G)。

(5) 双滴虫目 (Diplomonadida)：虫体明显的两侧对称，具有 2 个核、二组鞭毛 (8 根)，寄生于昆虫及脊椎动物的肠道内，也可以在人体肠道内寄生，如贾第虫 (Giardia) (图 2-12H)。

(6) 毛滴虫目 (Trichomonadida)：主要寄生于昆虫或脊椎动物的消化道等部位，鞭毛 4—6 根，其中一根向后并与体表相连，形成波动膜，具有轴杆，如毛滴虫 (Trichomonas) (图 2-12I)，阴道滴虫 (T.vaginalis) 是寄生于女性阴道或尿道里的一种毛滴虫，可引起阴道炎或尿道炎。

(7) 超鞭毛目 (Hypermastigida)：是动鞭毛虫亚纲中结构最复杂的一类。鞭毛数目极多，成束排列或散布在整个体表，是白蚁、 蟻及一些以木质为食的昆虫消化道内共生的鞭毛虫。寄主为超鞭毛虫提供了食物及居住场所，超鞭毛虫可把寄主肠道内的纤维素分解成可溶性的糖，以供寄主吸收。杀死寄主肠内共生的超鞭毛虫，寄主则不能利用木质，以致被饿死。昆虫如果由于脱皮而失去共生的鞭毛虫，可以通过取食鞭毛虫的包囊，或者通过舐食同类昆虫的粪便而重新获得它们。所以超鞭毛虫的生活史常与寄主脱皮激素产生的周期相关。另外，超鞭毛虫是动鞭毛亚纲中唯一被证明具有有性生殖的种类。例如寄生在白蚁肠道中的披发虫 (Trichonympha) (图 2-12J)、寄生于 蟻肠道内的纓滴虫 (Lophomonas) (图 2-12K)。

附蛙片虫纲 (Opalinata)

蛙片虫类是蛙及蝌蚪、蝾螈等动物肠道内共生的原生动物，只有一个目、一个科、四个属 (图 2-13)。过去一直认为蛙片虫是最原始的纤毛虫，将它列为纤毛虫纲中的一个亚纲。但最近的研究结果认为它更接近于鞭毛虫纲，因为：

1. 所有的蛙片虫都是以捕食昆虫为食的冷血脊椎动物肠道内的共生物，例如蛙片虫 (Opalina) (图 2-13D)，在蛙直肠内共生。

2. 体表覆盖有一层纤毛、排列成斜的纵行。细胞核 2 个到许多个，有的种有丝分裂时出现两种染色体 (图 2-13E)，大的染色体位于纺锤丝的表面，

小的染色体呈颗粒状，排列成行，位于纺锤丝的中央，有人认为它代表纤毛虫的大核与小核。

3. 没有胞口，通过体表吸收营养物质。

4. 无性生殖为纵分裂，有性生殖为配子生殖，没有结合生殖。

5. 通过包囊进行传递，生活史及发育受寄主激素的影响，这与超鞭毛虫的情况相似。

综上所述，蛙片虫既有纤毛虫特征，又有鞭毛虫特征，似乎介于二者之间，它可能与纤毛虫起源于共同的祖先，不过很早就独立发展形成了更接近于鞭毛虫类的一支。

第三节肉足虫纲 (Sarcodina)

肉足虫纲最主要的特征是虫体的细胞质可以延伸形成伪足，伪足是其运动及取食的细胞器。体表具有一层很薄的细胞膜，使虫体有很大的弹性，可以改变虫体的形状，并做变形运动 (amoeboid movement)。多数种类营单体自由生活，少数种类群体生活，淡水、海水均有分布，极少数种类营寄生。

肉足虫纲结构简单，有较少的细胞器，似乎是最原始的原生动物，但许多种类有复杂的“骨骼”结构，均为异养，生活史中出现带鞭毛的配子时期，所以肉足虫纲可能比鞭毛虫纲更进化。

一、一般形态

肉足虫纲许多动物体形是不固定的，体表有一层很薄的细胞膜，例如生活在池塘、小溪、淤泥表面的裸露的变形虫——大变形虫 (*Amoeba proteus*) (图 2-14)，虫体可以不停的变换形状，虫体的任何部位可以延伸形成伪足，伪足伸出的方向代表身体临时的前端，由于可以不断地伸出新伪足，所以体形是不固定的，大变形虫的伪足粗短，末端较顿，其中包含有流动的细胞质，这种伪足称为叶型伪足 (lobopodium) (图 2-15A)。在光学显微镜下，虫体可以明显的分成无色透明的外质 (ectoplasm) 和具有颗粒不透明的内质 (endoplasm)，内质中含有伸缩泡、食物泡及大小不等的颗粒物质。大变形虫的细胞核呈圆盘形，通常在身体中央的内质中。

肉足虫纲许多种类的结构，均较裸露的变形虫复杂，虫体的表面可以由不同物质形成不同形状的外壳或内壳，有的种类细胞表面可分泌粘液，并粘着细砂粒，构成一砂质壳，如沙壳虫 (*Diffugia*) (图 2-20D)；或由细胞质分泌几丁质，构成一几丁质外壳，如壳虫 (*Arcella*) (图 2-20A、B) 等；或由细胞质分泌碳酸钙，形成一单室或多室的钙质壳，如有孔虫类 (*Foram-iniferida*) (图 2-21)；这种钙质壳排列成各种形态。还有的种类可形成硅质的壳，或者是硅质外壳，如鳞壳虫 (*Euglypha*) (图 2-20C)；或者是硅质内壳，位于细胞质内，称为中心囊，如太阳虫类 (*Haliozoa*) (图 2-22)；还有的种类可以向体外伸出长的骨针，如放射虫类 (*Radiolaria*) (图 2-23)。

伪足的形态也有不同，大变形虫成叶型伪足，是由外质与内质共同形成。一些有壳变形虫类 (*Testacea*) 伪足细长，末端尖，仅由外质构成，这种伪足称丝型伪足 (filopodium) (图 2-15B)。有孔虫类的伪足也细长如丝，但随后伪足又分枝，分枝再相互连接形成网状或根状，这种伪足称根型伪足 (rhizopodium) (图 2-15D)。太阳虫类及放射虫类伪足也细长如丝，伪足内有一束微管构成轴杆，起支持作用，伪足的表面是一薄层原生质，常粘着些颗粒，必要时伪足可缩短，或撤回，所以轴杆不是骨骼结构，这种伪足称轴型伪足 (axopodium)。(图 2-15C)

二、运动

肉足虫纲的运动细胞器是伪足，由于伪足的结构有不同，其运动的方式也有区别。通常所说的“变形运动”是指叶型伪足的运动方式。这种运动方式在大变形虫表现的很清楚。大变形虫体表有一层极薄的细胞膜，细胞质区分成外质与内质，内质又可分为固态的凝胶质 (Plasmagel) 和液态的溶胶质 (plasmasol)。运动时虫体后端的凝胶质由于蛋白质的收缩而产生液体压力，迫使溶胶质向前流动，同时伸出伪足 (图 2-16A)。伪足的顶端形成一

透明层 (hyaline layer)。流到前端后压力减少，凝胶质变薄，透明层区的溶胶质又由前向后回流，溶胶质又变成了凝胶质，身体后端的凝胶质也部分液化形成了溶胶质，如此反复形成了变形运动。关于变形运动的机制，目前仍存在着不同的看法。一种看法认为运动时的动力来自身体的后端凝胶质的收缩；另一种看法认为动力是来自前端溶胶质的收缩以拖动细胞质向伪足方向流动，因为凝胶质中具有更小的粘滞性。最近有人用电子显微镜观察变形虫的切片，发现其中包含有粗、细两种微丝，其长度分别为 16nm 和 7nm，它类似于脊椎动物横纹肌的粗肌球蛋白丝和细的肌动蛋白丝，肌肉的收缩是由 ATP 提供能量靠肌动蛋白丝在肌球蛋白丝上的滑动而进行运动，变形虫的运动可能也是靠伪足内肌丝的滑动而进行运动。丝型、根型及轴型的伪足，由于仅由外质组成，或伪足中具轴杆，其运动方式不同于叶型伪足。在光学显微镜下借助于伪足内颗粒的流动，可以看到原生质在伪足内沿两个相反的方向流动 (图 2-16B)，在伪足的一侧由基部向端部流动；另一侧相反，由端部向基部流动。

底栖生活的种类，靠伪足拖曳身体向前爬行。完全漂浮的种类其在水中的垂直运动是通过增加或减少外质的泡化，内质中油滴的改变而进行调节。水平方向的运动借助于水流或风力，其伪足主要的不是为了运动，而是作为取食的细胞器，轴型伪足的延伸及收缩在运动中仅起辅助的作用。

三、营养

肉足虫纲除了寄生生活的种类营腐生性营养之外，其他种类都营动物性营养。食物包括细菌、藻类、其他原生动物，甚至小型的多细胞动物。具叶型伪足的种类取食时，靠伪足在食物周围呈杯形包围，伪足逐渐向食物四周延伸靠拢，直至把食物完全包围在原生质内形成食物泡，食物泡内含有一定量的水分，使食物悬浮在水中；具丝型伪足的种类取食时，伪足紧贴食物进行包围，食物泡中不含水分；在根型及轴型伪足的种类，当伪足接触到食物时，立刻被伪足表面的颗粒粘着，并迅速被表面的粘液膜包围，粘液膜中含有溶酶体，溶酶体能麻醉及消化捕获物，形成食物泡后再进入虫体的细胞质中，食物泡是肉足虫纲临时的消化细胞器，内质分泌的酸及各种消化酶注入其中进行食物的分解与消化；具中心囊的种类，食物泡是在囊外的原生质中进行消化，不能消化的食物残渣随原生质的流动被留在身体后端，最后通过细胞膜排出体外，食物残渣被排出的过程称为排遗。

四、生殖与生活史

无性生殖是肉足虫纲的主要生殖方式，主要行二分裂或多分裂。不同种类分裂的方式有所不同。裸露变形虫的无性生殖就是细胞的有丝分裂 (图 2-17A)。有壳变形虫分裂时先由壳口流出部分的细胞质，在壳外形成一个新壳 (图 2-17B)，新壳初步形成后，细胞质与细胞核再进行有丝分裂 (图 2-17C)，再生出各自失去的部分，最后形成两个新个体，其中一个新个体具原来的壳，另一个新个体的壳是新形成的，如鳞壳虫。放射虫的无性生殖相似于有壳变形虫，一个新个体接受原来的中心囊，另一个新个体重新形成中心囊，而其骨针部分或者是分配到两个子细胞，或一个子细胞重新形成骨针。一些多核太阳虫及多核变形虫行多分裂，分裂时每个细胞核周围围有一部分细胞质，最后母细胞破裂形成许多新个体。

肉足虫纲的有性生殖，除了对裸露的变形虫尚不清楚之外，其他各个目的动物都是存在的。例如太阳虫 (Actinophrys) 行有性生殖时，轴足缩回，

虫体形成包囊，在包囊内进行细胞分裂，形成两个子细胞，以后两个子细胞各自进行成熟分裂(meiotic)(减数分裂)，分裂时仅涉及细胞核，染色体的数目由44减少到22，随着成熟分裂，一个子细胞核的内含物作为极体被抛出，每个子细胞只有一个核发育成配子核，然后两个子细胞的配子核融合形成合子核，染色体的数目又回到44个，最后形成一个新个体。

有孔虫类的有性生殖相当复杂和相当一致。在大多数多壳室的有孔虫具有二态现象(dimorphism)，即有两种形态的个体。一种形态为小球型(图2-18)，即具有小的胚室(proloculum)，小球型体内含有多核，它以无性生殖方式产生许多个体，这种个体具有大的胚室，因此称大球型，大球型成熟后可以产生许多具双鞭毛的游动配子，当不同个体的配子结合时形成了结合子，由结合子再发育成小球型个体完成生活史，所以小球型称无性世代，大球型称为有性世代，无性世代与有性世代交替进行，称为世代交替现象(metagenesis)、单壳室的有孔虫其生活史及生殖方式与多壳室种类相同，只是大球型与小球型在胚室形态上没有区别。

五、水分调节

肉足虫纲淡水生活的种类都有伸缩泡，在海洋生活及寄生生活的种类一般没有。数目可能一个到许多个，伸缩泡水分的排出可以发生在体表的任何部位，变形虫仅有一个或1—2个伸缩泡，可随原生质的流动而收集体内过多的水分并排出体外，以维持体内水分的平衡。

六、行为

肉足虫纲对外界环境中的刺激能产生一定的行为反应，刺激包括接触、热、光、温度、化学等多方面的。变形虫身体的任何一点接触到固体物质的刺激，立刻会改变运动的方向，悬浮生活的种类遇到固体物质又立刻伸出伪足，直到爬上固体物；适当的温度促使变形虫加快运动，过高或过低的温度又会抑制它的运动。适当的光线刺激引起被刺激部位的溶胶质凝胶化，并增加局部凝胶质的弹性；任何微量的化学物质的刺激会使它们产生逃避运动，如果把变形虫由培养液中移入清水，它会很快变成放射状，当清水中加入适量的氯化钠后，体形又恢复正常。总之，变形虫对刺激产生的反应是逃避时，称为负趋性(negatively taxis)，产生的反应是趋向性的称正趋性(positively taxis)。肉足虫纲没有感觉细胞器，它所产生的行为反应，说明原生质对环境刺激具有激应性。

七、肉足虫纲的分目

根据伪足的不同可将肉足虫纲分为两个亚纲。

1. 根足亚纲(Rhizopoda)伪足为叶型、丝型、根型，但无轴型，淡水或海水生活，极少数寄生于昆虫、脊椎动物及人体消化道内。

(1) 变形虫目(Amoebina)：身体裸露、体形随原生质流动而改变，同时形成伪足。伪足叶型，包囊形成普遍。多数种类淡水生活，少数海洋生活，例如常见的大变形虫(图2-14)，棘变形虫(Acanthamoeba)(图2-19A)，哈氏变形虫(Hartmannella)(图2-19B)。极少数变形虫寄生于无脊椎动物及脊椎动物体内，例如寄生于白蚁及蟻体内的内变形虫(Endamoeba)、寄生于人体肠道内的痢疾内变形虫(Entamoeba histolytic)(图2-19C)。痢疾内变形虫生活史中有滋养体(trophozoite)及包囊(cyst)阶段。包囊是传播阶段，其中有四个核，当人误食了包囊之后，在人小肠内包囊破裂，四个细胞核释出，并形成小滋养体，小滋养体在肠腔中以细菌为食，行无性

繁殖形成更多的小滋养体或大滋养体。大滋养体侵入肠壁，溶解肠组织，吞噬组织和红血细胞，造成肠壁脓肿，大便脓血。所以也称为阿米巴痢疾，或赤痢。大滋养体还可侵入肝、肺等器官，并造成该器官的脓肿，在肠内只有小滋养体可以形成包囊，随寄主粪便排出体外，进行传播。

(2) 有壳目 (Testacea)：体外具几丁质或拟壳质构成的单室壳，或体外有粘液粘着砂粒等外来物形成砂质壳。壳的一端具有大孔，伪足由此孔伸出，伪足叶型或丝形。无性生殖是纵二分裂或横二分裂。有性生殖是异配生殖，但配子也呈变形虫状。包囊现象也很普遍，主要分布在淡水、海水、潮湿土壤的表面，常见的代表种有表壳虫 (*Arcella vulgaris*) (图 2 - 20A、B)，壳半圆形、黄褐色，虫体伸出原生质丝以固着在壳内。鳞壳虫 (*Euglyphastrigosa*) (图 2 - 20C)。壳由硅质板组成，壳上伸出长刺。砂壳虫 (*Diffflugiaoblonga*) (图 2 - 20D) 是由外来砂粒被胶质粘合形成的壳，壳内虫体结构与变形虫相似。

(3) 有孔虫目 (Foraminiferida)：具有碳酸钙或拟壳质构成的单室壳或多室壳，壳的形状多种，有节房虫型、圆线型、球型、瓶型、螺旋型等等 (图 2 - 21)。多室壳是由胚壳室按一定方向及排列连续分泌形成。壳内各室之间有钙质板相隔，但板上有小孔，使壳室内的原生质彼此相连。壳内的细胞质中含有一个到多个细胞核，壳室的外表面包有一层极薄的外质，通过壳口及壳外的原生质伸出伪足，伪足根型。极少数为淡水生活，例如异网足虫 (*Allogromia*)，具单壳。绝大多数为海洋生活，如球房虫 (*Globigerina*) (图 2 - 21J) 等。有人估计有孔虫约有 20000 种之多。大多数有孔虫在海洋中底栖或漂浮生活，它们的壳及尸体在海底形成有孔虫软泥，覆盖了世界海洋的 1/3 海底，深度约在 4000m 之内。超过此限度由于水的更大压力及更高浓度的 CO_2 ，容易将钙质壳溶解掉。

2. 辐足亚纲 (Actinopoda) 具轴型伪足，淡水和海水生活，多数营漂浮生活。

(1) 太阳虫目 (Heliozoa)：体呈球型，主要在淡水中营漂浮生活，具轴型伪足，伪足上有成排的颗粒，伪足主要是作为捕食细胞器。细胞质可以明显的分为高度泡化的外层和具颗粒的致密的内层。外层中含有一到几个伸缩泡，内层中具有食物泡及细胞核以及共生的藻类等。一些种类还有拟壳质的囊包围在虫体之外，常见的种类如辐球虫 (*Actinosphaerium*) (图 2 - 22)，太阳虫 (*Actinophrys sol*) 等。

(2) 放射虫目 (Radiolaria)：虫体亦呈球型，最大的虫体直径可达 5mm。全部为海洋漂浮生活，体内具有几丁质或拟壳质构成的中心囊 (图 2 - 23A)，中心囊将细胞质分为内、外两部分，囊外部分具有粘着物质包围形成的许多大的粘泡，其中充满粘液。囊外部分具有营养功能，囊内部分有生殖功能，实际上中心囊上有小孔，使内、外的原生质可以相沟通。伪足亦为轴型，个别种亦有丝型。有的种亦有硅质或硫酸锶构成的网格状外壳包围在体表。有放射状的长骨针由虫体的中央向四周伸出，与外表的网格壳共同构成骨骼。单核或多核，核位于囊内，放射虫在海底亦可形成放射虫软泥，它可以比有孔虫软泥分布在更深海底，因为它的壳不是碳酸钙而是有机质，能承受更大的海水压力，代表种如棘虫 (*Acanthometra elasticum*) (图 2 - 23A)、锯六锥星虫 (*Hexaconus serratus*) (图 2 - 23B)。

第四节孢子虫纲 (Sporozoa)

孢子虫纲全部是营寄生生活的动物，它广泛的寄生于从低等的多细胞动物到脊椎动物各类动物体内。一些种类表现出很强的寄主专一性，即一种孢子虫只能在一种寄主体内生活。生殖方式及生活史相当复杂，都有一个孢子形成期，孢子是其传播阶段。孢子虫类具有很强的繁殖能力。

孢子虫纲一直被认为是亲缘关系很不清楚的一类，但生活史某个阶段的特征对了解其亲缘关系可能提供一些线索，例如一些孢子虫的小配子具有鞭毛，说明它们与鞭毛虫纲有某种亲缘关系；另一些孢子虫能进行变形运动，说明它们与肉足虫纲有亲缘关系。孢子虫纲所具有的孢子也曾在某些鞭毛虫及肉足纲中出现，因此孢子虫纲可能是异源性起源的一类，对孢子虫纲的分类也带来了困难，后来用电子显微镜的研究发现孢子虫纲中的孢子虫结构并不相同。一些种类的孢子虫及裂殖子具有一个顶复合器 (apical complex)；而另一些种类的孢子虫具有极囊 (polar capsule)，极囊内有极丝 (polar filament)。因此 1970 年 Levine 提出了将孢子虫分为两类；一类为具有顶复合器的，称顶复合器纲 (Apical complexa)，也就是我们现在讲的孢子虫纲 (Sporozoa)；另一类为具极囊的孢子虫，称为丝孢子虫纲 (Cnidospora)，待本章第五节中叙述。

一、基本形态及生活史孢子虫纲的动物细胞结构很简单，细胞一般呈圆形或长圆形，细胞质也可分为外质与内质，具有一个细胞核，细胞器不发达，没有伸缩泡、运动细胞器等，或仅在生活史的某个很短时期内出现鞭毛或伪足（例如，疟原虫仅在裂殖子阶段可做有限的变形运动）。孢子虫也没有取食及消化的细胞器，它是通过体表的微孔 (micropore) 或细胞膜表面的吞噬作用吸收寄主的营养，属腐生性营养。呼吸及排泄作用通过细胞膜而行扩散或渗透。其孢子虫及裂殖子时期具有顶复合器 (图 2-24)。顶复合器包括顶环 (apical ring)、类锥体 (conoid) (疟原虫及泰韧虫例外)、棒状体 (rhoptry) 及微丝 (micromeres)，这些结构的作用尚不十分清楚，可能与穿刺寄主细胞有关。

孢子虫类具有 1—2 个寄主，其中间寄主可能是蚊、蝇、蛭类及其他动物。终寄主多数是脊椎动物。在寄主体内的寄生部位可能是血细胞、肌肉细胞、体腔、肠道、膀胱及其他体内空间。孢子虫类的生殖方式及生活史相当复杂，大多数孢子虫的生活史中具有裂殖生殖时期 (merogony)、配子生殖时期 (gametogony) 及孢子生殖时期 (sporogony)，称为三段周期 (triphasic cycle)。少数种类生活史中仅有配子生殖及孢子生殖时期，称为二段周期 (diphasic cycle)。个别种生活史中仅有裂殖生殖，称为一段周期 (aphasic cycle) (图 2-25)。

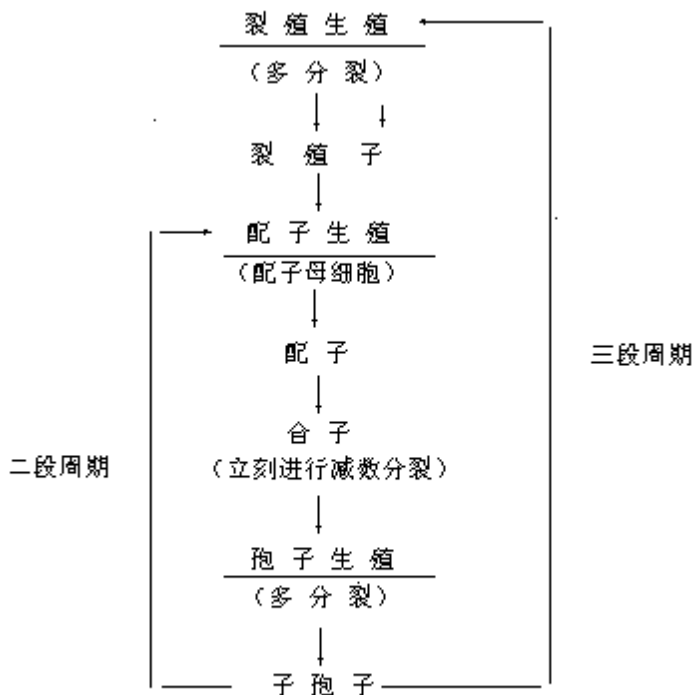


图2-25 孢子虫生活史类型图解

裂殖生殖是指侵入寄主体内的子孢子 (sporozoite) 所进行的生长之后的多分裂, 分裂所形成的许多子体称为裂殖子 (merozoite), 或称营养子 (trophozoite)。裂殖子是其营养取食阶段, 裂殖子先增大体积, 再侵入新的寄主细胞, 继续进行裂殖生殖, 直到寄主体内达到相当多的殖裂子, 所以裂殖生殖是孢子虫类的大量繁殖时期。

裂殖子经过多次生殖之后, 部分的裂殖子分别分化成大配子母细胞 (macrogametocyte) 及小配子母细胞 (microgametocyte), 由大、小配子母细胞再分化形成大、小配子, 大配子不善于活动, 也称雌配子 (female gamete), 小配子具鞭毛, 可以游动, 也称雄配子 (male gamete), 然后大、小配子融合形成结合子。所以配子生殖是其有性生殖阶段, 结合子是孢子虫生活史中唯一具双倍体 (2N) 阶段, 合子形成后立刻又进行减数分裂, 又进入单倍体时期。

孢子生殖是结合子在进行减数分裂之后所进行的分裂生殖, 也是单倍体时期。合子形成后能分泌一个很厚的外壁, 成为卵囊 (oocyst), 在卵囊内经过多分裂又形成许多孢子 (spore), 每个孢子或者不分裂, 或者再分裂成 2、4 或 8 个子孢子, 以后卵囊破裂, 子孢子逸出成为传播阶段。所以孢子生殖是在有性生殖之后的无性生殖。

二、孢子虫纲的分目

根据顶复合器及生活史的不同, 孢子虫纲分为二个亚纲。

1. 晚孢子亚纲 (Telosporia) 顶复合器发达, 大多数为细胞内寄生, 但某些种具细胞外的可动的营养子。生活史为二段周期或三段周期, 具孢子, 1—2 个寄主。

(1) 簇虫目 (Gregarinida): 寄生于无脊椎动物体内。类锥体改变成适合于附着及取食的结构。营养子大型可动, 细胞外寄生, 具一个寄主, 生活史为二段周期。例如簇虫 (Gregarina), 寄生于 蠕、蚱蜢等昆虫消化道

或体腔内，其营养体可长达 10mm，身体分前、后两部分（图 2 - 26），前端有钩或吸着器等结构，用以固着在寄主的细胞上。

又如单房簇虫（*Monocystis*），是寄生于蚯蚓等环节动物贮精囊内的一种簇虫。它的孢子被蚯蚓吞食之后，在寄主肠液的作用下孢子破裂，释放出子孢子，子孢子侵入寄主精子母细胞后变成营养子（图 2 - 27），并以精子母细胞为食，成熟后的营养子形成配子母细胞（gametocyst），以后两个配子母细胞联合在一起，外面被一厚壁包围形成孢囊，孢囊内每个配子母细胞进行多次分裂产生许多配子（gametes），两个细胞的配子形态相同，故为同配。不同细胞来源的两个配子融合形成合子，合子的外面也形成一层厚壁变成孢子母细胞（sporoblast），孢子母细胞内进行三次分裂形成 8 个子孢子，子孢子是传播阶段，由寄主出来后又可感染新寄主。（2）球虫目（*Coccidia*）：寄生于无脊椎动物及脊椎动物的肠壁细胞、血细胞及肝细胞等。为细胞内寄生动物。类椎体适合于附着，无性生殖为多分裂生殖，有性生殖为异配生殖。结合子形成卵囊，具 1—2 个寄主，生活史三段周期。现介绍两种重要的球虫。间日疟原虫（*Plasmodium vivax*）是我们很熟悉的寄生于人体的原生动，在人体内引起疟疾病，即引起人周期性的恶寒与高烧，是由一种吸血的雌性按蚊（*Anopheles*）进行传播，具两个寄主，生活史三段周期（图 2 - 28）裂殖生殖期：疟原虫以子孢子为其传播阶段，它大量的存在于雌性按蚊的唾液腺内，当雌蚊吸人血时，子孢子进入人体内，随血液循环，很快进入人体肝脏的内皮细胞内，每个子孢子随即变成营养子取食寄主细胞。当营养子充分生长后即开始裂殖生殖，形成许多的裂殖子，裂殖子又重新侵入肝脏内皮细胞重复裂殖生殖，以增加裂殖子的数量。这一时期称为血红细胞外期（*exoerythrocytic cycle*）。裂殖子在人体肝脏内皮细胞内经过一周或更长的增殖期之后，部分裂殖子留在肝内皮细胞内，部分裂殖子离开肝脏，进入未成熟的血红细胞，开始血红细胞内期（*erythrocytic cycle*）。进入血红细胞的裂殖子首先发育成一指环状营养体，称环状体（*ring form*）。其细胞质呈环状，核位于环上，环状体很小，随着取食血红细胞的原生质逐渐增大体积，伸出伪足，变成变形虫状，这时称为滋养体（*trophozoite*）。血红细胞由于滋养体的刺激也体积变大。滋养体以血红细胞内血红蛋白为食，其中血红素由于不能被滋养体消化吸收而残留细胞内呈棕色颗粒称疟色素粒（*pigmental granules*）。滋养体充分生长之后也进行裂殖生殖，形成 16—24 个裂殖子（*merozoites*）。随后血红细胞破裂，裂殖子释放到血液中，又开始侵入新的血红细胞，再进行裂殖生殖。间日疟原虫的每一个裂殖繁殖周期是 48 小时，故名间日疟。它们在血红细胞内的发育都是同步的，裂殖子由红细胞同时释放，疟色素粒及其他代谢产物也同时释放到血液中，引起症状出现，先是恶寒 1—2 小时，继而高烧 2—3 小时，最后大汗 2—3 小时。随后症状消失。患者在感染疟原虫 14—18 天之后，当体内裂殖子达到相当数量时才出现症状。症状出现之前称潜伏期。

配子生殖期：疟原虫在人体内进行了一定时期的裂殖生殖之后，裂殖子进入血红细胞后开始配子发育，即经过生长之后分别形成了雌、雄配子母细胞，雌配子母细胞核小而致密，核位于细胞的一侧，细胞质染色较深，雄配子母细胞核大而疏松，核位于细胞的中央，配子母细胞经过一周的成熟之后，在人体内停止发育。它必须重新进入蚊体后才能继续发育，否则在人体内存活 30—60 天之后死去。如果配子母细胞又随蚊子吸血时进入蚊胃，则立刻发

育；小配子母细胞经三次分裂形成 8 个具鞭毛的小配子；大配子母细胞发育成一个大配子，于是大小配子结合形成合子，因此疟原虫的有性生殖是在人体内开始，在蚊体内完成。

孢子生殖期；疟原虫的合子能蠕动，称动合子 (ookinete)，它进入胃壁变圆形成卵囊，囊内细胞核不停的分裂，卵囊也由小变大，细胞质也相应地分裂，经过 2—3 周的发育，最后形成数百到数千个核形的子孢子。一个雌蚊可以有数百个卵囊。当子孢子成熟后卵囊壁破裂，子孢子释放出来，所以它的数量是很多的。子孢子经蚊子的血腔进入唾液腺管内，俟雌蚊再度吸血时，又进入新的寄主，开始人体内的寄生时期。

寄生于人体的疟原虫共有四种。除了间日疟原虫之外，还有三日疟原虫 (*P.malariae*)，在人体内需 72 小时完成一个裂殖周期，患者每三日出现一次症状。还有恶性疟原虫 (*P.falciparum*)，在人体内 36—48 小时完成一次裂殖周期，这种疟原虫与间日疟原虫较为常见，为害也最剧烈，恶性疟原虫会引起人体昏迷直至死亡。此外还有卵形疟原虫 (*P.ovale*)，我国偶有发现。作为终寄主的按蚊在我国主要有中华按蚊 (*A.hyrceanus sinensis*)，巴拉巴按蚊 (*A.balabacensis*) 及微小按蚊 (*A.minimus*) 等少数几种。

由疟原虫引起的疟疾病一度曾在世界范围内蔓延，特别是在热带及亚热带地区，我国云贵及长江以南地区解放前也广为流行，每年发病人数约 3000 万人以上，该病被列为我国五大寄生虫病之一。但由于特效药奎宁 (Quinine) 的问世，人们才能控制它的蔓延，至今在世界范围内，疟原虫仍是某些地区的重要寄生虫病之一。

艾美球虫 (*Eimeridia*) 是寄生于牛、羊、猪、兔、鸡等家畜及家禽的另一种重要的球虫。它造成很大的经济损失。自然界中许多野生动物，如鸟类等是艾美球虫的保存宿主。

艾美球虫只有一个宿主，生活史的裂殖生殖及配子生殖在寄主的细胞内进行，孢子生殖在体外卵囊中进行。例如家兔的艾美球虫 (*Eimeria stiedae*) 是世界范围内造成幼兔大量死亡的一种球虫。发育成熟的卵囊是其传播阶段。当这种卵囊被家兔吞食后，在家兔的肠道内释放出子孢子，子孢子侵入到肝管及胆道上皮细胞内发育成营养体 (图 2 - 29)。经两次裂殖生殖形成许多裂殖子，兔裂殖子再进入新的细胞内进行配子生殖，小配子母细胞经多次分裂形成许多具二个鞭毛的小配子，大配子母细胞不分裂，直接变成大配子，大、小配子融合成合子。合子的外壁形成卵囊壁，内有一团原生质，这时卵囊由寄主上皮细胞脱落，随粪便排出体外。卵囊在外界继续发育，即经分裂形成 4 个孢子，每个孢子内有两个子孢子，成为成熟的卵囊，具有感染活性。

卵囊对各种不良环境具有很强的抵抗力。但部分家兔对卵囊具有免疫力，感染后的兔子不引起死亡，而成为球虫的保存宿主，这种家兔对球虫的传播及延续起了重要作用，特别是在群养的情况下。

2. 焦虫亚纲 (*Piroplasmia*) 顶复合器不发达，寄生于脊椎动物及无脊椎动物的细胞内，生活史为一段周期，即仅有分裂生殖，没有配子生殖及孢子生殖，具 2 个寄主。

焦虫亚纲仅有一个目，即焦虫目 (*Piroplasmida*)。脊椎动物和蜱是它的两个寄主。主要寄生在牛、羊、马等的血红细胞、白细胞及肝细胞内。例如巴贝斯虫 (*Babesia*)、泰勒氏虫 (*Theileria*) 等。

巴贝斯虫寄生于牛等家畜动物的血红细胞内、呈变形虫状，称营养体(图 2 - 30A)，伪足用以取食，虫体在血红细胞内行双分裂(图 2 - 30B)之后每个营养体又侵入新的血红细胞，如此重复以增加虫体数量。当牛蜱(Boophilus)(一种蛛形纲节肢动物)吸牛血时，营养体随血液进入蜱的消化道中，侵入肠上皮细胞并开始多分裂，形成许多蠕虫状小体，小体又随蜱的体腔液进入蜱的卵巢、马氏管等组织，最后进入蜱卵中，使蜱的卵期即感染巴贝斯虫，以后由卵孵化出来的若蜱也已寄生了巴贝斯虫。巴贝斯虫在若蜱的消化道中进行了裂殖生殖，形成新的蠕虫小体，再进入若蜱的唾腺中，当若蜱吸血时，又可传入牛等脊椎动物体内。

泰勒氏虫的生活史与巴贝斯虫相似，但其蠕虫状小体(营养体)先进入家畜淋巴节及淋巴细胞内，进行多分裂，然后再进入血红细胞，当若蜱吸血时，又进入蜱体内发育。

受巴贝斯虫及泰勒氏虫感染的脊椎动物由于其血红细胞大量的被破坏，并释放出游离的血红蛋白，以致排出的尿液为红色或赤褐色，即“血尿”，同时由于肾脏的损伤及毒素的积累而引起动物的死亡，造成家畜生产中很大的威胁。焦虫病在我国牧区是重要的寄生虫病之一。

第五节 丝孢子虫纲 (Cnidospora)

丝孢子虫类是无脊椎动物及低等脊椎动物体内的寄生原虫，仅具有一个寄主，生活史简单。生活史中也具有孢子阶段，但孢子具极囊 (polar capsule) (图 2 - 31A)，每个极囊内有盘卷的极丝 (polar filament)，或孢子仅有极丝而无极囊 (图 2 - 31B)。极丝可由孢子内翻出，以附着在寄主组织上营寄生生活。丝孢子虫纲可分为两个亚纲。

1. 粘孢子亚纲 (Myxospora) 粘孢子虫主要是鱼类体表或体内寄生的原虫，也可在其他冷血脊椎动物中寄生。生活史中有孢子阶段，其孢子由 2—3 个瓣组成，中间连接处有缝线 (sutura)。孢子内有 1—6 个极囊 (多数为 2 个)，及一团含有 2 个核的孢质 (sporoplasm)。当孢子被鱼吞食后，极丝翻出，孢子附着到消化道上皮处，孢质逸出 (图 2 - 32)，经寄主循环系统或其他途径带到肌肉、肾、胆囊等寄生部位，形成一个单核变形虫状的营养体，所以孢质的双核在到达寄生部位之前已经愈合。营养体经生长后形成一个多核体，在其中发育成多个母孢子，每个母孢子包含两个孢子，孢子中有 6 个核，其中 2 个为极囊核 (如有 2 个极囊)，2 个为孢壳核及 2 个为孢质核。由于不同的种其孢子中的极囊数有所不同，所以孢子中核的数目也随极囊数而变动。孢子形成后又具有感染力。常见的代表种有碘孢虫 (Myxobolus)、粘体虫 (Myxosoma)。鱼被粘孢虫寄生后，在寄生部位出现囊肿、引起病鱼旋转，最后大量死亡，特别是对鱼苗阶段，为害更甚。

2. 微孢子亚纲 (Microspora) 微孢子虫主要寄生在节肢动物，特别是昆虫的肠上皮细胞，肌肉及其他器官，也是细胞内寄生的种类，对其他无脊椎动物及低等脊椎动物也可寄生。微孢子虫的孢子极小，很少超过 5 μm ，故名微孢子虫。无极囊，但具有盘旋的极丝。孢质单核，孢质由孢子中出来后进入寄主细胞内，进行双分裂或多分裂，形成裂殖子，裂殖子或重复感染其他细胞，或形成母孢子 (图 2-33)，每个母孢子或直接发育成孢子，或进行核的多分裂，再形成多个孢子。例如蚕微粒子 (Nosema bombycis)，蜂微粒子 (N. apis) 对家蚕及蜜蜂的养殖业有较大威胁的种类，造成幼蚕及幼蜂大量死亡。由于微粒子可在寄主的卵巢中寄生，形成中的卵已受到感染，故新孵化的寄主幼虫已被微孢子虫寄生。

第六节 纤毛虫纲 (Ciliata)

纤毛虫纲的原生动物成体或生活周期的某个时期具有纤毛，以纤毛为其运动及取食的细胞器。纤毛虫都具有两种类型的细胞核，即大核与小核。大核与细胞的 RNA 合成有关，也称营养核 (vegetative nucleus)，小核与细胞的 DNA 合成有关，也称生殖核 (reproduction nucleus)。无性生殖行横分裂，有性生殖为接合生殖 (conjugation)。纤毛虫纲是原生动物中种类最多，结构最复杂的一个纲。

一、形态与结构

纤毛虫类是分布极广泛的原生动物，任何水域，甚至污水沟也有分布。大多数为单体自由生活，少数群体营固着生活。也有少数营共生或寄生生活。体长一般在 $10\ \mu\text{m}$ — 3mm 之间。体形变化很大，一般游动的种类呈长圆形或卵圆形，爬行生活的种类多呈扁平形。固着生活的种类具有长柄，还有极少数种类可以分泌粘液或用外来物质粘合成兜甲。体表均有表膜，表膜外全身或部分披有纤毛或纤毛的衍生物，内质与外质分化明显，外质中还含有复杂的结构，内质中有较多的颗粒，含有食物泡、伸缩泡、细胞核等结构。最熟悉的纤毛虫纲代表种有草履虫 (*Paramecium caudatum*) (图 2-34) 及四膜虫 (*Tetrahymena*) (图 2-35)。

纤毛虫类的最外表有一层表膜，有的种类是一层很薄的薄膜，草履虫及许多高等的种类表膜呈现整齐排列的突起及凹陷 (图 2-36A)，在光学显微镜下表膜表现成无数整齐排列的六角形小区。小区的中央即为凹陷部分，称纤毛囊 (ciliary capsule)，由此伸出 1—2 根纤毛。纤毛也整齐排列。突出部分是由于纤毛基部附近形成的表膜小泡 (alveolus) (图 2-37)，以致成突起状，它的存在增加了表膜的硬度，固定了纤毛及刺丝泡的位置，有利于体形的维持。

纤毛与鞭毛的结构相似，也是由典型的“9+2”微管纤维组成，基体位于外质中纤毛的基部，但纤毛的基体在其一侧发出 1—2 条很细小的纤维，称细动纤丝 (kinetodesmal fibril) (图 2-36B, 2-37)，它前行一段距离之后，与同行其他基体发出的细动纤丝联合，形成一较粗的纵行的动纤丝 (kinetodesmata)，构成了纤毛虫的下纤列系统 (infraciliature)。由基体还向深层发出纵行丝，其中含有肌球蛋白及肌动蛋白，这说明纤毛运动的性质与肌肉一样，也是由肌动蛋白丝在肌球蛋白丝上滑动所引起。也有人认为下纤列系统具有神经传导及协调纤毛运动的作用，因为他们发现纤毛虫类也具有乙酰胆碱及乙酰胆碱酯酶。也有人认为纤毛的协调运动是由于细胞膜的去极化作用，与神经冲动的传递作用相似。下纤列系统为纤毛虫类所特有，在一些成虫期纤毛消失的种类如吸管虫 (Suctorida) 却仍保留有下纤列系统。

在外质的深部与纤毛相间排列的是一些棒状或卵圆形小体，垂直于体表，成行排列，称为刺丝泡 (trichocyst) (图 2-37)。它们或散布整个体表，或限制在体表的一定区域。刺丝泡未排放时呈管状，或囊状，当遇到各种理化刺激时，囊中的物质排出，由于吸水聚合而成为刺丝，刺丝通常有毒，用以捕获及麻醉其他动物，或用于自身防卫。

纤毛虫类的纤毛由于着生部位及功用的不同，可以分为体纤毛及口纤毛。体纤毛着生在身体表面，在原始的纤毛虫，纤毛是均匀的覆盖在整个身

体表面，较高等的种类纤毛仅分布在身体的一定区域，或纤毛愈合成棘毛（cirrus）（图 2-40A）。体纤毛的作用是运动。口纤毛着生在口区，常成排的纤毛粘着成板状，或再由许多纤毛板联合成带状，称为小膜带（membranella）（图 2-35），或是更多的纤毛单行排列成波动膜（undulating membrane），由于小膜带或波动膜上纤毛的协调摆动，用以收集或传送食物。

二、运动

原生动物的纤毛虫类的运动是最迅速的，其运动方式也向鞭毛一样主要是进行划动（图 2-38A、B），每个纤毛在运动时像桨一样先产生一次推动运动，然后是恢复运动。前者是纤毛伸长，从前向后尽快移动，以产生较大的水的阻力，后者是纤毛弯曲，由后向前恢复到原来的位置并尽量减少水的阻力，如此以推动身体前进。由于纤毛排列紧密，周围水层的干扰，一个纤毛的划动可诱导其邻近的纤毛相随之进行划动，所以纤毛的运动是呈波状依次进行（图 2-38C），使身体表面的纤毛群呈波浪运动。

由于纤毛运动的方向是倾斜于身体的纵轴，当所有的体表纤毛运动时，会引起虫体旋转前进（图 2-39A），草履虫就是这样。前进中如遇到障碍物时，纤毛会产生相反方向的运动，引起身体的倒退。随后纤毛又恢复正常运动，身体又前进（图 2-39B）。这种现象在草履虫的回避运动或试探性前进中常可看到。

纤毛除了用以游泳，还可以用以爬行及跳跃。例如游扑虫（Euplotes）（图 2-40A）其身体腹面的纤毛愈合成许多棘状毛，可以用它爬行或步行。一种弹跳虫（Halteria）（图 2-40B）纤毛联合成毛刷状，可以联合产生爆发式运动，使身体在水中呈跳跃状前进。纤毛除了运动功能之外，它也是一种感受器，运动时具有感觉作用。还有一些纤毛虫，身体的运动不是靠纤毛，而是由肌丝（myoneme），特别是固着生活的种类，如钟形虫（Vorticella）（图 2-40C），身体的基部有长柄，以柄固着生活，柄的外质中包含有肌丝，肌丝的收缩使柄部缩短。喇叭虫（Stentor）（图 2-50）整个虫体的外质中都含有肌丝，围绕口区旋转分布，所以喇叭虫可以全身收缩，或部分收缩而使虫体旋转。

三、营养

自由生活的纤毛虫类都是动物性营养，可以捕食其他原生动物的腹毛虫、轮虫等小型动物，也可以取食悬浮于水中的细菌、有机物颗粒，少数种类甚至以绿藻及硅藻为食。绝大多数纤毛虫都有取食的细胞器，例如胞口、胞咽、纤毛等，只有极少数种类取食的细胞器又次生性的退化。

纤毛虫类的取食结构在不同的种类有很大的变化，其复杂的程度与其在纤毛虫纲中进化的水平密切相关。在原始的裸口目纤毛虫（Gymnostomata）胞口位于虫体的顶端或前端（图 2-41A、B），胞咽很不发达，其中有支持作用的毛状体。庭口目（Vestibulifera）口区的表膜下陷，形成一个前庭（Vestibulum）（图 2-41C），前庭内只有来自表膜的简单纤毛，胞口位于前庭的底部，其后为胞咽。膜口目（Hymenostomata）纤毛虫，前庭底部延伸又形成了口前腔（buccal cavity），前庭及口前腔中不再是简单的纤毛，而是由纤毛联合形成小膜带或被动膜（图 2-41D），例如四膜虫口前腔的右侧有一波动膜，左侧有三个小膜带（图 2-35）。而草履虫由前庭向后延伸经口前腔再经胞口进入胞咽，共同形成一漏斗形结构。前庭及口前腔中也有波动膜。

缘毛目(Peritrich)的纤毛虫,其体纤毛相当退化或完全消失,口纤毛却相当发达,并在虫体的顶端形成大的围口盘。由两圈纤毛带组成,由纤毛带的起始处进入一细长漏斗形的口前腔,再经胞口到胞咽(图 2-41E),例如钟形虫,其内层的纤毛带旋转产生水流,外层的纤毛带做为一个滤食器,悬浮在水中的微小食物由两纤毛带之间进入口前腔中。旋毛目(Spirotricha)的纤毛虫具有高度发达的口旁纤毛列(adoral zone membranelle),它是由许多小膜带联合组成。例如喇叭虫在身体的顶端形成一个盘状纤毛列,游扑虫在围绕着口前腔形成一个三角形口旁纤毛列。

以上各种不同结构的纤毛虫在取食时,都是由口区纤毛的摆动将食物颗粒送入前庭、口前腔,胞口再进入胞咽。食物在胞咽的末端形成食物泡,然后离开胞咽进入内质中。食物泡随内质的环流而流动,并同时进行食物的消化,食物泡先经过酸性再经过碱性的消化过程以后被吸收。并以糖元及脂肪的形式在内质中贮存,不能被消化的食物残渣由固定的肛点(cytopyge)(图 2-35)排出体外。

少数纤毛虫可以捕食,例如栉毛虫(Didinium)(图 2-45A),虫体的顶端突出形成吻,口位于吻的前端,当吻接触到草履虫或其他食物时,立刻用吻吸附着捕获物,再用口进行取食。又如自由生活的足吸管虫(Podophrya)(图 2-48A),成虫时体纤毛及口纤毛均消失,也没有胞口及胞咽,而形成了多个触手(tentacles),触手末端呈球形,内有粘液囊,当触手接触到食物时,粘液囊被排出附着在捕获物体表,再用触手吸食捕获物的体液,在吸食草履虫时,仅仅留下它的表膜,原生质全部被吸收。

纤毛虫中也有极少数营共生的种类,例如车轮虫(Trichodina)(图 2-49D),它们在水螅(Hydra)或某些淡水鱼类的体表营共生,也有一些种类营寄生生活,例如可以在人体或猪结肠内寄生的肠袋虫(Balantidium)(图 2-46B),寄生于鱼鳃、皮肤、鳍等处的斜管虫(Chilodonella)等。

四、水分调节及排泄

淡水生活及部分海洋生活的纤毛虫也具有伸缩泡做为身体水分调节及排泄的细胞器,伸缩泡的位置在纤毛虫类是固定的,具有一个伸缩泡的种类它常位于身体的近后端,具有两个伸缩泡的种类伸缩泡则分别位于身体的近前端与近后端,例如草履虫。少数种类具有多个伸缩泡。伸缩泡的结构也比变形虫复杂。每个伸缩泡的周围有 6—10 个收集管(collecting canals),收集管的近端膨大并与伸缩泡相连,伸缩泡也有小孔与外界相通。在电子显微镜下观察、收集管周围的内质中充满网状小管,当这些网状小管在收集内质中过多的水分及部分代谢产物时,可与收集管相连,经收集管再送入伸缩泡(图 2-42B)。当伸缩泡中充满水分时,收集管停止收集,内质中的网状小管与收集管分离(图 2-42A),伸缩泡排出其中的液体。排空之后,收集管又重新开始,如此重复以进行体内水分的调节作用及代谢物的排出。纤毛虫中也有一些种类没有收集管,而是由内质直接收集水分形成小泡,由小泡再愈合成大的泡,最后将水分再送入伸缩泡。

伸缩泡收缩的频率与纤毛虫的生理状况相关。运动时停止取食,只有很少的水分进入虫体,伸缩泡收缩的间隔时间较长,例如草履虫可长达 8 分钟之久,而当静止并取食时,两个伸缩泡交替进行收缩,其中间隔的时间仅数秒钟。靠近口部的伸缩泡一般也较远离口端的收缩更快。

五、生殖

纤毛虫类的生殖与细胞核密切相关，纤毛虫类都具有两种类型的细胞核：一个大核，一个到许多个小核。大核的形状随种而不同，例如草履虫的大核呈肾形（图 2-34）；喇叭虫的大核呈念珠形（图 2-50A）；游扑虫的呈“C”形；钟形虫的呈马蹄形（图 2-40C）；吸管虫的呈球形（图 2-48）；总之，大核中包括有许多核仁及 RNA，大核负责细胞的正常代谢、细胞的有丝分裂、细胞的分化控制、及通过蛋白质合成而进行的表现型基因控制，因此大核又称为营养核，大核可以通过 DNA 的复制而成为多倍体核。小核一般呈球形，数目不定，含极少的 RNA，小核是基因的贮存地，它负责基因的交流、基因的重组，并由它产生大核，因此小核又称为生殖核，小核均为二倍体。

纤毛虫类具有无性生殖及接合生殖两种生殖方式。

无性生殖 纤毛虫类的无性生殖主要是二分裂 除了缘毛目为纵二分裂之外，其余的均为横二分裂（图 2-43），生殖时，小核行有丝分裂（mitosis），每个小核分裂时都出现纺锤丝（spindle），大核行无丝分裂（amitosis），不形成纺锤丝。大核先延长膨大，然后再浓缩集中，最后进行分裂。由于大核是多倍体的，其中包含有许多由内质有丝分裂产生的基因组（genomes），但核本身的分裂不涉及染色体的改变。极少数纤毛虫还行出芽生殖。例如吸管虫，是由身体表面分裂出一些子细胞，子细胞再形成芽体，因此这种是外出芽生殖。也可以行内出芽，即由母体表面凹陷形成一空腔，再由空腔内长出芽体，以后芽体由母体上脱落，幼体上长有几圈纤毛，可以自由游泳一段时间，以后长出柄，用以固着生活，幼体纤毛也消失，形成成体，这种是吸管虫的内出芽生殖。

有性生殖 纤毛虫类的有性生殖是接合生殖，即两个进入生殖时期的虫体，临时以口面相贴，各自进行核染色体的重组与核的分裂，并交换部分小核，然后分开，各自再进行分裂的过程。例如大草履虫的接合生殖是这样的：进入生殖期的虫体成群聚集，然后适合于交配的两个个体各以口面分泌粘液，使两个虫体以口面紧贴（图 2-44），相贴处细胞膜愈合，细胞之间有原生质桥联结，每个接合体（conjugants）各有一个小核，小核为二倍体，这时每个小核分裂两次，其中一次是减数分裂（meiosis），细胞核内的染色体数目减半，结果各形成 4 个单倍体的小核。随后其中的 3 个小核退化，留下的一个小核进行有丝分裂，形成两个单倍体的配子核。两个配子核中一个不活动，可以认为是雌性核；另一个是游动的，可以认为是雄性核。这时两个接合体相互交换雄性核，并与对方的雌性核融合，形成一个二倍体的合子核之后两个接合体分开。原来接合体的大核逐渐退化消失，到接合体分开之后，各自的合子核再分裂三次形成 8 个核，原来的大核已完全消失，分裂后的 8 个核其中 4 个变成新的大核，4 个变成小核，4 个小核中 3 个小核又消失，留下的一个小核与细胞质又同时分裂两次，各自带一个已形成的大核，最后形成 4 个各有一个大核，一个小核的新个体、完成了接合生殖。

草履虫的接合生殖不是在任何两个个体之间都可以进行，而是必须在不同的交配型（mating type）之间进行。每种纤毛虫都可以分为不同的遗传上独立的变种，每个变种都包含有两个或更多的交配型。交配只发生在相同的变种但不同的交配型之间。实验证明这是由于只有不同的交配型体表的纤毛才能相互粘着，引起接合。在实验条件下相同交配型的成员可以通过引入不同交配型个体的纤毛而使之接合，这也证明了接合需要在不同的交配型中进行。

在纤毛虫类接合生殖是否出现，是受该物种内在因素及外部环境所决定。有的种可以无限的进行无性生殖而不需要接合生殖，而有的种在进行一定代数无性生殖之后必须要有接合生殖，否则该群落会衰退直至死亡。外部条件的改变，例如温度、光照、盐度、食物等条件变化都会诱发接合生殖。总起来说，接合生殖对一个物种是有利的，它融合了两个个体的遗传性，特别是使大核得到了重组与更新，这对虫体进行连续的无性生殖是必要的。所以多数纤毛虫都是行接合生殖的。另外所有纤毛虫的接合生殖方式是相当一致的，只是每个种小核的数目略有不同，因此合子核分裂的次数可能不完全相同。有的种由合子核直接分裂成新个体的大核与小核，在具有 2 个小核的种，最后在细胞质分裂时合子核多分裂一次形成新个体具有一个大核 2 个小核。在具多小核的种，是由于合子核分裂多次之后才进行细胞质的分裂而形成多小核的个体。

固着生活的种类接合生殖是在相邻的个体间发生。也有的情况是出现小型的个体脱离柄部游向正常个体进行接合，但最后只有正常个体才形成合子核，例如钟形虫。

纤毛虫类中还有另一种形式的核的重组与更新，称为自配 (autogamy)。自配所进行的过程及效果与接合生殖相似，但这是在同一虫体内进行的核的融合，其过程也包括大核的退化消失，小核分裂数次并形成配子核，也形成合子核，再由合子核形成新的大核及小核。草履虫就有这种自配生殖现象。

包囊形成在纤毛虫中也出现。当环境中虫口过度拥挤、食物缺乏，代谢产物积累过多等因素都可诱发包囊形成，在包囊壁形成之前，细胞内贮存了大量的淀粉及糖元，细胞的周围出现胶状物质的积累，细胞质浓缩、食物泡被排出，运动细胞器被吸收，包囊逐渐形成。包囊的形态随种而异，它是由多糖、几丁质，或角蛋白组成。当环境条件改善后，包囊内的细胞器重新再生，细胞质环流开始，外壁也由于吸水而破裂，新个体由包囊中出来。

六、行为

纤毛虫类的行为反应也很明显，例如它的趋避反应很易于观察。将含有草履虫的培养液滴在载片上，在水滴的中央加入微量弱酸，草履虫很快游向中心进入弱酸区，这是它的正趋性。如果酸度增加，草履虫立刻会逃避，这是它的负趋性。又如草履虫对可见光没有反应，但回避紫外光，在紫外光下很快引起死亡。草履虫喜欢在流水中逆流而上，当游到水面后，纤毛不再反转。弱电流时，虫体一般趋向负极，较强的电流趋向正极。纤毛虫最适宜的生长温度是 20 - 28℃，过高或过低的温度会引起它们生长繁殖的延缓或死亡。纤毛虫类许多种都表现出明显的试探行为，前进中遇到障碍物时，它们会前进，后退，再前进，试探多次，直到成功地越过障碍物。

七、纤毛虫纲的分目

J.O. Corliss (1975) 对纤毛虫的分类系统进行了研究，他根据纤毛的模式及胞口的性质将纤毛虫类分为三个纲 (本书列为亚纲) 七个亚纲 (本书列为目)，目前他所提出的分类系统已为大多数原生动物学家所接受。

1. 动片亚纲 (Kinetofragminophora) 体表纤毛一致，没有复合纤毛器官，口区有独立的基体列。

(1) 裸口目 (Gymnostomata)：纤毛一致，分布于整个体表，沿口区成规则的平行线旋转排列。胞口直接开口于体表，位于身体的前端、侧面或腹

面。口区无纤毛，但咽壁具支持棍。一些种类成虫期体纤毛消失。裸口目是纤毛纲中最原始的一目。淡水及海水生活，潮间带的砂土中也有分布，植食或肉食。代表种有栉毛虫(*Didinium*) (图 2-45A)，榴弹虫(*Coleps*) (图 2-45B)，棒槌虫(*Dileptus*) (图 2-45C)，长吻虫(*Lacrymaria*) (图 2-45D) 等。

(2) 庭口目(*Vestibulifera*)：口区具前庭，前庭中只有简单的纤毛，胞口位于前庭底部，口前腔(口沟)或无或有，但其中无纤毛。体表纤毛一致，绝大多数自由生活，如肾形虫(*Colpoda steini*) (图 2-46A)，生活在含有腐烂植物的水中。少数种类为脊椎动物消化道内共生或寄生的动物，例如结肠袋虫(*Balantidium coli*) (图 2-46B)，是唯一寄生于人体的纤毛虫。它通过包囊感染，引起寄主肠道溃疡及痢疾。肠纤毛菌虫(*Iso-tricha intestinalis*) (图 2-46C) 是牛胃中共生的纤毛虫，还有一些是植食性家畜体内共生的，例如内毛虫(*Entodinium*) 等。

(3) 下毛目(*Hypostomata*)：身体呈瓶形或卵圆形，或背腹扁平，体纤毛常减少。身体前端有一对外质漏斗，漏斗内有纤毛伸入胞口与胞咽，胞口位于腹面。常以外出芽方式行无性生殖，自由生活，或外共生于海洋甲壳动物的体表，如旋漏斗虫(*Spirochona*) (图 2-47A)，蓝管虫(*Nassula aurea*) (图 2-47B)，枪尾纤毛虫(*Trochilia Palustris*) (图 2-47C) 等。

(4) 吸管虫目(*Suctorina*)：幼虫具纤毛，自由生活。成虫期纤毛消失，具柄，营固着生活。体表具表膜或甲，无口，具触手，有的种具有两种类型的触手；一种用以穿刺；一种用以吸食。所以触手既是捕食又是吸食器官。无性生殖为外出芽生殖或内出芽生殖、以及二裂法生殖；有性生殖为接合生殖。常附着在水生植物上生活。另一些种在无脊椎动物体表或体内共生或寄生，如足吸管虫(*Podophrya*) (图 2-48A)、壳吸管虫(*Acineta*) (图 2-48B)，*Enhelota* (图 2-48C) 等，*Ephelota* 具两种触手。

2. 寡毛亚纲(*Oligohymenophora*) 口区结构较发达，包含有复合的纤毛器官。

(1) 膜口目(*Hymenostomata*)：体纤毛一致，覆盖全身，腹面具前庭及口前腔，口前腔中有纤毛构成的小膜带或波动膜，口前腔末端为胞口及胞咽。大多数淡水自由生活，少数寄生生活。包括有草履虫、四膜虫(图 2-35)，前者常作为研究有性生殖、交配型及遗传学的实验材料；后者由于可以在纯无机饲养液中饲养，因此是作为营养学、细胞学、遗传学等的研究材料，又如口帆纤毛虫(*Pleuronema*) (图 2-49A)、豆形虫(*Colpidium*) 等。

(2) 缘毛目(*Peritricha*)：体纤毛退化或消失，口纤毛带显著，虫体顶端具口盘，口盘周围有两行平行排列的波动膜组成口旁纤毛带。由口盘进入口前腔，胞口位于其基部，很多种类反口端具有一可伸缩的柄，柄内有肌丝，营固着生活。固着的种类有一端毛轮幼虫(*Telotrocha*)，它可以自由游泳，对固着生活种类的传播有重要作用。单体或群体，淡水或海水生活。例如钟形虫(图 2-40C)，独缩虫(*Carchesium*) (图 2-49B)，累枝虫(*Epistylis*) (图 2-49C)，少数种类可以自由游动，例如车轮虫(*Trichodina Pediculus*) (图 2-49D)，它的反口端也有一个盘状的纤毛附着器，可在水螅、淡水鱼及两栖类体表营共生或外寄生生活。

3. 多膜亚纲 (Polyhymenophora) 口区具显著的口旁小膜带, 体表纤毛一致, 或构成复合的纤毛结构, 如棘毛。

旋毛目 (Spirotricha) : 口旁小膜带发达, 身体呈卵圆形、长圆形等。体表纤毛一致或形成棘毛、淡水或海水生活, 少数营共生或寄生。分为两个亚目。

异毛亚目 (Heterotrichida) 体纤毛一致, 成平行线覆盖全身, 身体具发达的肌丝, 可以灵活收缩。例如喇叭虫 (Stentor) (图 2-50A), 是一种喇叭形大型个体, 体长可达 3mm, 肉眼可见。口旁纤毛带在虫体顶端旋转排列, 大核长念珠状, 喇叭虫可以再生, 但必须要大核参予。喇叭虫常被用做研究细胞水平形态发生的重要材料。另外赭纤虫 (Blepharisma) (图 2-50B), 旋口虫 (Spirostomum) (图 2-50C) 也是常见代表。

腹毛亚目 (Hypotrichida) 通常身体背腹扁平, 体表纤毛不一致, 背面仅留有少数的触觉毛, 大多数的体纤毛愈合成棘毛, 棘毛位于腹面用以爬行。棘毛的数目及位置是进行分类的依据。口旁纤毛带发达, 常呈三角形, 位于腹面, 本亚目是原生动物中高度进化的种类, 常见的代表种如游扑虫 (图 2-40A)、尾棘虫 (Stylonychia) (图 2-50D) 等。

第三章后生动物的起源与进化

后动物 (Metazoa) 是相对于原生动物而言, 原生动物是单细胞动物, 后动物则是多细胞动物。构成多细胞动物身体中的每一个细胞在自然条件下已失去了独立生存的能力, 通过细胞形态的分化、机能的分工、细胞之间的相互联系而共同完成生命机能。

后动物包括动物界中除原生动物之外的所有动物, 在这样庞大的类群中, 如何客观的、分门别类的区分这些后动物、而又能相对真实地反映它们之间的亲缘关系, 这一直是动物学家力图解决的课题。在这里阐明后动物组织的分化、区分后动物的发生学特征、以及后动物中起源与进化关系是本章将要讨论的问题。

第一节后生动物的组织分化

后动物随着身体细胞数目的增加，细胞间的形态与机能产生了分化，结果使形态相似、功能相关的一群细胞及细胞间质构成了组织（tissue），以担任机体中某种生理机能。构成后动物身体的基本组织有上皮组织、结缔组织、肌肉组织及神经组织 4 种类型。

一、上皮组织（epithelial tissue）

上皮组织覆盖于身体表面、内部器官的表面和腔隙及管道的腔面。上皮组织的细胞排列紧密、细胞间质极少、细胞具极性、分基底面与游离面、以基底面附着在基膜（basement membrane）上，但许多无脊椎动物的上皮组织常没有基膜。上皮组织具脱落及更换的特征，在机体中担任保护、吸收、分泌、排泄及感受等多种机能。上皮组织可分为 3 种类型。

1. 被覆上皮（lining epithelium）覆盖在身体表面、器官表面及腔隙的腔面，无脊椎动物的上皮组织细胞都是单层排列，称单层上皮（simple epithelium），脊椎动物除了单层上皮之外，细胞可多层排列、称复层上皮（stratified epithelium）。

在单层上皮中，如果构成上皮组织的每个细胞均呈扁平形、排成扁平的一层，称为扁平上皮（squamous epithelium）（图 3-1A），例如血管及体腔的腔面皆是；如果细胞均呈立方形、则称为立方上皮（cuboid epithelium）（图 3-1B），例如有些腺体的腺泡细胞；如果细胞均呈柱形，则称为柱状上皮（columnar epithelium）（图 3-1C），例如动物的胃、肠道的腔面，许多无脊椎动物的体表上皮等。

无脊椎动物体表的单层上皮常出现一些特化现象，例如有的上皮细胞的表面布满纤毛、称为纤毛上皮（ciliated epithelium）（图 3-1D），涡虫身体腹面的体表上皮，软体动物外套膜上皮等都是纤毛上皮。纤毛上皮在脊椎动物中存在于呼吸管道的腔面。有的上皮细胞游离面具一根鞭毛，称鞭毛上皮（flagellated epithelium）（图 3-1E），例如一些假体腔动物的体表上皮、顎胃动物、棘皮动物的体表上皮等。腔肠动物体表的表皮细胞中含有肌原纤维，使细胞能够收缩，称为肌肉上皮（muscular epithelium）（图 3-1F）。吸虫及绦虫的表皮称为下沉上皮（submerged epithelium）（图 3-1G），这是由于上皮细胞的细胞体下沉到基膜之下的组织中，而且上皮细胞之间的界限常消失，而形成合胞下沉上皮（图 3-1H）。蛔虫、蚯蚓及昆虫的体表上皮细胞具有很强的分泌角质层的能力，形成角质上皮（cuticle epithelium）（图 3-1I）。棘头动物的上皮细胞中具有间隙，构成腔隙上皮（lacunar epithelium）（图 3-1J）。棘皮动物的上皮细胞基部具有许多脊椎动物还存在着复层上皮（stratified epithelium）（图 3-1K），例如皮肤、口腔的上皮均是。脊椎动物还具有假复层上皮（pseudostratified epithelium）（图 3-1L），这种上皮实为单层上皮细胞，细胞的基部均与基膜相联，只是细胞的高矮不同，核也排列在不同的水平上，形似复层上皮，故名假复层上皮，例如脊椎动物呼吸管道的腔面。

2. 腺上皮（gland epithelium）（图 3-1M）这种上皮具有很强的分泌能力，它们或是独立的单个细胞存在于上皮中，或由许多细胞构成腺体。不同部位的腺上皮分别能分泌粘液、唾液、乳汁、汗液、激素等多种物质。

3. 感觉上皮（sensory epithelium）是能感受各种理化刺激的上皮细胞，

细胞为柱形，外端有感觉突起，如鞭毛或纤毛等，内端也有突起与神经细胞相连。无脊椎动物的感觉上皮多暴露于体外，例如昆虫的各种感觉毛等。

二、结缔组织 (connective tissue)

结缔组织是由少量的细胞及大量的细胞间质所组成，间质中又包含无定形的基质及纤维。结缔组织广泛的分布于体内不同组织及器管之间，在体内担任着联结、支持、贮存、输送等多种机能，特别是脊椎动物的结缔组织尤为发达，根据形态与机能的不同，可将结缔组织分为以下几种：

1. 联结组织 (connected tissue) 最广泛分布在体内组织与器管之间的一种起连结作用的组织。例如海绵动物及腔肠动物的中胶层 (mesoglea)，是由粘多糖组成的基质、类胶原纤维及少量的细胞组成，细胞多呈变形虫状，起着连结内外两层细胞的作用。扁形动物体内的实质也是一种联结组织。

脊椎动物的联结组织包括 (1) 疏松结缔组织 (loose connective tissue)，其中含有多种散在的细胞 (图 3-2A)，如成纤维细胞 (fibroblast)、巨噬细胞 (macrophage)、浆细胞 (plasma cell)、脂肪细胞 (fat cell) 及肥大细胞 (mast cell) 等；间质发达，其中含有丰富的胶原纤维 (collagen fiber)、弹性纤维 (elastic fiber) 及网状纤维 (reticular fiber)；具连结与防御功能。(2) 致密结缔组织 (dense connective tissue)，其细胞及基质均不发达，而纤维发达，密集并平行排列，例如肌腱 (图 3-2B)，它将肌肉连接到骨骼上。

2. 脂肪组织 (adipose tissue) 是由大量含有丰富脂肪滴的脂肪细胞聚集形成，其脂肪滴充塞整个细胞，常将细胞核挤在一旁。聚集的脂肪细胞常被少量疏松结缔组织分隔成小叶。脂肪组织在体内担任贮存、隔离及保护的机能。多数无脊椎动物的脂肪细胞在体内游离存在，只有昆虫形成发达的脂肪组织、形成脂肪小叶 (图 3-2C) 分布于血腔中。其脂肪小叶中除了脂肪细胞之外，还常有含共生菌的含菌细胞 (mycetocyte) 及含有尿酸的尿酸细胞 (urate cell)。脊椎动物的脂肪组织 (图 3-2D) 广泛分布、特别集积在皮下及内脏周围。

3. 骨组织 (osseous tissue) 是一种起支撑身体作用的结缔组织。在无脊椎动物中这种起支撑作用的结缔组织有多种形式，它们主要是由外胚层分泌形成，如果形成骨骼主要是外骨骼，例如海绵动物的钙质、硅质或有机质的骨针 (spicule) 及中胶层；腔肠动物的有机质围鞘 (perisarc) 及钙质骨杯 (skeletal cup) 都具有骨骼作用。软体动物的贝壳是由外套膜分泌碳酸钙形成外骨骼；节肢动物的外胚层向外分泌有机质的外骨骼 (chitinous exoskeleton)，这是一种含粘多糖的蛋白质，它所形成的外骨骼可以随着动物的生长周期性的脱落，在无脊椎动物中只有头足类及棘皮动物具有中胚层形成的“内骨骼” (endoskeleton)。头足类的中胚层形成了软骨，其骨细胞具有很多的长突起 (图 3-2E)，突起彼此相连。

脊椎动物的骨组织有软骨 (cartilagenous tissue) 及硬骨 (osseous tissue) 两种，它们都是由中胚层形成。软骨大量存在于胚胎时期，成年后局部保留。软骨组织的骨细胞常 1—4 个、包围在一个骨小腔中 (图 3-2F)，基质发达，呈凝胶状，其中沉积有碳酸钙，基质中如纤维很少这种软骨称透明软骨，例如关节软骨；如基质中有大量弹性纤维称弹性软骨，例如耳廓软骨；如有成束的胶原纤维则称纤维软骨，例如椎间盘软骨。硬骨是脊椎动物特有的骨组织，骨细胞具长突起 (图 3-2G)，围绕着哈佛氏管 (Haversian

canal) 呈同心圆排列, 骨细胞周围的基质中沉淀有碳酸钙及磷酸钙, 形成骨板, 也呈同心圆排列。骨细胞、骨板及哈佛氏管构成哈佛氏系统 (Haversian system), 哈佛氏管中有血管及神经, 许多哈佛氏系统构成硬骨组织, 骨组织供肌肉附着, 以支持身体。

4. 血液及淋巴液 (blood and lymph) 是呈液体状、起物质输送作用的结缔组织。细胞游离分散, 间质发达呈液体状。无脊椎动物没有淋巴组织, 只有出现了真体腔的无脊椎动物才出现了血液, 一些种类只有较大的血管, 而无毛血管, 以致使血液与体腔液混淆。只有极少数种类含有蚯蚓血红蛋白 (haemerythrin) 的红细胞 (erythrocytes)。血液中的白细胞 (leucocytes) 没有统一的分类类型, 而是因不同类别的动物而形态各异。呼吸色素多数种类是血蓝素 (haemocyanin), 多溶于血浆 (间质) 中。

脊椎动物的血液均在血管中流动, 所以血液与体液分离, 血浆中含有大量的纤维蛋白原, 血细胞有 3 类: (1) 血红细胞, 其中含有血红素, 它是气体的传递者。哺乳动物的红细胞成熟后无核; (2) 白细胞, 在人体中有 5 种不同形态的白细胞, 构成人的防卫系统; (3) 血小板 (platelet) 是一种不完整的细胞, 可释放凝血酶, 在凝血过程中起作用。

淋巴系统为脊椎动物所特有, 淋巴液中含有淋巴细胞, 是血液与组织液的沟通者, 淋巴细胞具免疫机能。

三、肌肉组织 (muscular tissue)

肌肉组织是由肌细胞及间质组成, 间质不发达, 细胞呈纤维状, 因此称肌纤维 (muscle fiber), 细胞内含有平行排行的肌原纤维 (myofibril), 肌原纤维由两种肌丝组成, 一种粗肌丝, 又叫肌球蛋白丝 (myosin filament); 一种细肌丝, 主要为肌动蛋白丝 (actin filament), 肌肉具有收缩及运动的功能。

无脊椎动物的肌肉成分具有多种形态; 变形虫的原生质中含有粗、细微丝, 使身体可做变形运动; 钟形虫的柄部细胞质中含有肌线 (myonemes) (肌丝), 肌线也是一种蛋白质, 它的收缩不需要能源物质 (ATP) 的参加, 而是在钙离子的参与下进行收缩; 腔肠动物的表皮细胞中含有肌原纤维, 也具有收缩的特性; 无脊椎动物最先出现的肌细胞是斜纹肌 (obliquely striated muscle) (图 3-3A), 它存在于扁形动物、线虫、环节动物及软体动物中, 构成其肌肉的主要形式。这种肌细胞呈柱形或梭形, 细胞外层是肌膜, 细胞核一个位于中央, 细胞内含有平行排列的肌原纤维, 肌原纤维中肌球蛋白与肌动蛋白的规则排列, 使肌原纤维形成暗带与明带 (图 3-3B), 暗带与明带在肌原纤维中呈螺旋状排列, 因此在纵切面上表现出斜纹, 故各斜纹肌。

软体动物还出现了横纹肌 (striated muscle) 与平滑肌 (smooth muscle), 其闭壳肌中就有这两种肌细胞。节肢动物及脊椎动物其横纹肌尤为发达。横纹肌的肌细胞为柱形, 多核、位于肌膜之下 (图 3-3C), 由肌丝形成暗带与明带呈平行排列, 肌丝均都在同一平面上起止, 因此使肌细胞表现出横纹, 故名横纹肌 (图 3-3D), 其收缩是靠细肌丝 (肌动蛋白) 在粗肌丝 (肌球蛋白) 上的滑动, 并使肌段 (sarcomere) (图 3-3D) 由两端向中央靠拢, 使肌段及整个肌原纤维缩短, 最后形成肌肉的收缩运动。横纹肌的收缩迅速, 但不持久、易于疲劳, 收缩力也不及斜纹肌。

节肢动物特别是昆虫具有发达的横纹肌, 其肌细胞的直径比脊椎动物横纹肌肌细胞的直径更大, 肌段的长度变化也大, 肌细胞收缩的频率变化也很

大，例如一些低等的昆虫，如直翅目、蜻蜓目，其飞行肌（横纹肌）收缩频率是 5—40 次/秒，其肌原纤维中是由 7—12 个肌动蛋白丝与一个肌球蛋白丝相配，而一些高等的昆虫，如双翅目及膜翅目其飞行肌收缩频率可达 100—1000 次/秒，个别种类甚至达到 2000 次/秒，其肌肉结构与脊椎动物相似，都是由 6 个肌动蛋白丝与一个肌球蛋白丝相配，但由于昆虫的肌纤维中明带短，肌球蛋白丝两端有弹性纤维终止在 Z 线上，收缩有限，况且一次神经冲动可引起多次收缩，只要肌肉受到牵张时就能引起收缩，因此造成昆虫肌肉高频率的收缩运动。

平滑肌的肌细胞呈梭形（图 3-3E），细胞核一个位于中央，肌原纤维也由粗、细肌丝组成，只是它们不呈规则排列，所以不表现出纹理，其粗肌丝中除肌球蛋白之外，还有副肌球蛋白（Par-amyosin），平滑肌的收缩缓慢但持久，不易疲劳。收缩时耗氧量也低，因此软体动物的闭壳肌能长时间的维持收缩状态。

脊椎动物的横纹肌多附着在骨骼上，也称骨骼肌（skeletal muscle），由于受意志控制，又称随意肌（voluntary muscle），其平滑肌主要分布在内脏，不受意志控制，又称不随意肌（involuntary muscle）。脊椎动物不具有斜纹肌。此外脊椎动物还具有一种心肌（cardiac muscle），仅分布于心脏，是脊椎动物所特有。肌细胞呈分枝状（图 3-3F），分枝通过闰盘相互联结，具一个核，位于中央，肌细胞亦有横纹，也是不随意肌。

四、神经组织（nervous tissue）

神经组织是由神经细胞及神经胶质细胞组成。神经细胞也称神经元（neuron）。神经元胞体内有细胞核及细胞器，由细胞体向外伸出数目不等的突起（图 3-4A—D），根据突起的数目可将神经元分为单极神经元、双极神经元及多极神经元。凡是传导冲动离开胞体的突起称为轴突（axon），每个神经元只有一个轴突。凡是传导冲动到达胞体的突起称树突（dendrite），每个神经元有一个或多个树突或没有树突。突起的末端均分枝。一个神经元与另一个神经元或与肌肉细胞、腺细胞构成突触（synapse），以保证冲动定向传导。突触或为化学突触，彼此之间有间隙，靠神经递质传导；或为电突触，彼此直接接触，进行电传导。神经细胞能接受刺激、传导神经冲动到达效应器官产生收缩运动或分泌等反应。

神经胶质细胞形态有数种，在中枢内的胶质细胞也有突起，但不分树突与轴突。在中枢之外的胶质细胞构成神经膜细胞，包围在轴突之外。其具有支持、保护、营养及修复的功能。许多无脊椎动物的神经轴突之外没有神经胶质细胞包围，形成裸露的或许多轴突外而共包一层薄膜状胶质细胞，这种神经称无髓神经纤维（nonmyelinated nerve fiber）（图 3-4E），如腔肠动物及棘皮动物的神经。高等的种类，如节肢动物每个神经元的轴突之外有膜状胶质细胞分段环绕，构成有髓神经纤维（myelinated nerve fiber）。脊椎动物的神经大量的的是有髓神经（图 3-4F）。

许多无脊椎动物及少数脊椎动物也具有巨大纤维，如环节动物、软体动物及鱼类的巨大纤维，它是由一个或几个神经元的轴突融合而成，纤维的直径可粗到 1.5mm，它具有快速传导冲动的功能。

无脊椎动物中神经细胞体集中的部位形成神经节，位于身体前端的神经节称为脑，由脑及其之后的神经节及神经纤维构成的神经链称为中枢神经，联接脑及神经节之间的纤维称神经索。低等种类神经索中也有少量细胞体。

脊椎动物的神经细胞体集中在脑及脊髓的灰质和神经核中，纤维形成白质，共同构成中枢。中枢神经之外属于周边神经系统，其神经细胞体集中在感觉神经节或自主神经节内，纤维形成脊神经及自主神经。

上述 4 种基本组织在多数后生动物中联合形成器官（organ），例如胃、心脏、肾等。再由机能相近的器官联合起来形成系统（System），例如口、口腔、食道、胃、肠、肛门及各种消化腺联合成消化系统，共同完成取食、消化、吸收及排造等功能，再由不同的系统构成整个机体，完成生命机能。

第二节后生动物的发生学及形态学特征

后动物也就是多细胞动物不仅有共同的组织分化，也有着相似的发生学特征。具有有性生殖的后动物的一生，可以人为的划分成胚前发育、胚胎发育及胚后发育 3 个阶段。胚前发育是指在亲本体内进行的生殖细胞形成的阶段；胚胎发育是从精子与卵子的融合形成受精卵开始，直到新个体的孵化或出生；胚后发育是新个体的生长、变态、衰老及死亡的过程。由于动物类群的多样性，在发生上不同类群之间也存在着某些差异，这种差异构成形态学区分的基础。下面将动物的发生学及形态学特征做一简要的叙述。

一、胚前发育——生殖细胞的形成

在行有性生殖的后动物中，生殖细胞的形成也就是精子 (sperm) 及卵子 (ovum) 的形成，这一过程是在亲本的生殖腺中进行。由生殖腺上皮形成精 (卵) 原细胞，它们又经过多次有丝分裂不断的增加数量，形成增殖期。其中部分精 (卵) 原细胞开始生长、增大体积形成初级精 (卵) 母细胞，在初级卵母细胞内大量积累卵黄物质，合成并贮存 RNA、核糖体及蛋白质等，形成生长期。初级精 (卵) 母细胞须经过两次成熟分裂。第一次成熟分裂通常是减数分裂，即分裂后的子细胞染色体减少了一半。第二次成熟分裂为普通的有丝分裂。精母细胞经两次成熟分裂后形成 4 个相等的精细胞，精细胞经过分化形成 4 个能游动的精子。卵母细胞经过两次成熟分裂后只形成一个成熟的卵和 3 个将要退化的极体，这就是成熟期。精子与卵的形成完成了胚前发育。

二、动物的早期胚胎发育

精子与卵子成熟以后，当两者相遇质膜互相融合，随之核也融合，并形成合子，这就是卵子的受精作用 (fertilization)。所形成的受精卵染色体又恢复原来的数目。受精卵是新生命的开始，并进入胚胎发育。

1. 卵裂 (cleavage) 卵受精后很快即开始细胞分裂，这就是卵裂，卵裂后形成的细胞叫分裂球 (blastomeres)，分裂球本身不生长，分裂次数越多，分裂球体积越小。后动物由于卵的类型不同，其卵裂的方式也不同。如果卵黄少且分布均匀，分裂时整个细胞进行分裂，称为完全卵裂 (holoblastic cleavage)，如果卵黄多而集中，分裂时仅卵的一部分进行分裂，则称为不完全卵裂 (inholoblastic cleavage)。卵裂时，第一、二次均为经裂 (meridional cleavage)，即彼此呈直角平行于卵的极轴 (pol-ar axis) (动物极与植物极之间的轴)、垂直于卵的赤道面 (equ-ator plane)。第三次为纬裂 (latitudinal cleavage)，是与赤道面平行的分裂。以后的分裂因卵的类型不同而不同。

某些动物如腔肠动物、棘皮动物、文昌鱼、哺乳动物等为完全卵裂，其分裂球在动物极与植物极之间均呈直线排列，且分裂球大小相似，这种卵裂称辐射卵裂 (radial cleavage) (图 3-5)。另外，棘皮动物及行辐射卵裂的脊椎动物在卵裂的早期，其分裂球的命运是未决定的，也就是说分裂球之间可以相互替补。例如海星的受精卵在分裂成 4 个分裂球以后，将其每个分裂球分离单独培养，如果条件适宜，每个分裂球都能发育成一个完整的囊胚，甚至完整的幼体，这种分裂称为不决定型卵裂 (indeterminate cleavage)。

在完全卵裂中，相当多的无脊椎动物如扁形动物、软体动物、环节动物等行螺旋卵裂 (spiral cleavage) (图 3-6)，即从第三次分裂开始其分裂

轴与赤道面呈 45° 倾斜,使分裂球在两极之间不排列在一直线上,下排分裂球介于上排两个分裂球之间,彼此交错呈螺旋状,且动物极分裂球小于植物极分裂球。另外,螺旋卵裂的分裂球其命运常是已决定的,就是说相互之间不能替补。例如环节动物的受精卵在分裂成 4 个分裂球时,移走其中某个分裂球,则发育后的个体缺乏该细胞应分化的组织或器官,这说明每个分裂球早已决定了未来的分化,这种卵裂称为决定型卵裂 (determinate cleavage)。

螺旋型 (决定型) 卵裂的过程在扁形动物、软体动物及环节动物等都是相似的,人们可以用不同的颜色标记早期分裂球以追踪分裂球的发展。例如当受精卵经两次分裂形成 4 个相等的分裂球时,标记为大写的 A、B、C、D。第三次纬裂时,分裂轴靠近动物极,结果动物极的 4 个分裂球较小,成为第一个四集体 (first quartet),分别定名为 1^a 、 1^b 、 1^c 和 1^d ,植物极的 4 个分裂球较大,定名为 1^A 、 1^B 、 1^C 和 1^D (图 3-6A、B)。在随后的几次分裂中,每个四集体的小分裂球均来自于大分裂球。第二个四集体定名为 2^a 、 2^b 、 2^c 和 2^d ,大分裂球定名为 2^A 、 2^B 、 2^C 和 2^D ,如此类推 (图 3-6C、D)。总之小写的字母代表小分裂球,大写的字母代表大分裂球。

当第一个四集体开始分裂以后,它们的分裂顺序是以指数标记,例如 1^a 分裂的两个子细胞分别定为 1^{a^1} 和 1^{a^2} ,当这两个细胞也分裂时则增加更多的指数,例如 1^{a^1} 分裂成 $1^{a^{11}}$ 和 $1^{a^{12}}$ 、 1^{a^2} 分裂成 $1^{a^{21}}$ 和 $1^{a^{22}}$,如此类推。指数 1 的细胞是靠近动物极的细胞,大分裂球位于植物极 (图 3-6E、F)。所有命名为 a 的细胞均来自 4 个细胞时期的 A 细胞,同样命名为 b 的细胞来自 B 细胞,如此类推。每套同一来源的细胞占据胚胎的 $1/4$ 。由于细胞分裂时,分裂面呈顺时针及逆时针交替倾斜。因此表现为螺旋卵裂。

在动物界中,有一些种类为不完全卵裂。例如软体动物的头足类、鸟类、爬行类等,它们的卵含有大量的卵黄并集中在植物极,受精卵分裂时仅发生在动物极的原生质部位,植物极的卵黄不分裂,结果胚盘位于动物极形成盘状卵裂 (discoidal cleavage)。昆虫的卵为中黄卵;卵黄位于卵的中央,外周是原生质,卵裂仅发生在外周的原生质部位,这种称为表面卵裂 (superficial cleavage)。

2. 囊胚形成 (blastulation) 在卵裂形成一定数量的分裂球之后,例如螺旋卵裂在形成 4 个四集体之后,分裂球呈单层球形分布,进入囊胚期 (blastula),这层细胞称囊胚层 (blastoderm),一般中央为一空腔,称囊胚腔 (blastocoel)。也有少数动物的囊胚无囊胚腔,称为实囊胚 (stereoblastula),例如某些腔肠动物。

3. 原肠形成 (gastrulation) 在形成囊胚之后,胚体继续分化发育,结果形成一双层细胞的时期,这就是原肠胚 (gastrula)。外层细胞称外胚层 (ectoderm),内层细胞称内胚层 (endoderm),原来的囊胚腔逐渐消失,而在内胚层中又重新出现了一个空腔,称为原肠腔 (archenteric cavity),它与外界相通的开口称为胚孔 (blastopore)。例如在螺旋卵裂的类群,由前 3 个四集体及其分裂的细胞形成了外胚层,第 4 个四集体的 4^a 、 4^b 和 4^c 与 4^A 、 4^B 、 4^C 和 4^D 形成了内胚层。由 4^d 细胞产生的两个子细胞称端细胞 (teloblast),以后在三胚层形成时形成中胚层 (mesoderm)。

原肠胚形成的方式有多种。例如,某些腔肠动物的囊胚后期,部分细胞

移入囊胚腔，最后排列成内胚层，以后再出现原肠腔及胚孔，这种原肠形成方式称移入法 (implantation)；另外，某些腔肠动物囊胚形成后，囊胚细胞同时分裂，形成内、外两层，分别发育成内胚层与外胚层，这种形成方式称分层法 (delamination)；在软体动物的囊胚期，动物极细胞分裂迅速，将植物极的细胞完全包围而形成了原肠胚，这种方式称为外包法 (epiboly)；又如海星等棘皮动物的囊胚期，植物极细胞向囊胚腔内陷而形成原肠胚，这种方式称为内陷法 (invagination)。不同类群的动物以其中某一种方式或两种方式联合而形成原肠胚。

在后生动物中，低等的多细胞动物是属于两层细胞或两胚层动物，身体是由两层细胞组成，例如中生动物 (Mesozoa) 及海绵动物。中生动物是最原始的多细胞动物，并且营寄生生活，胚层分化不明显。海绵动物在个体发育的后期胚层发生了逆转现象 (详见第四章) 致使两层细胞的来源不同于所有其他后生动物的胚层起源，因此海绵动物又被称为侧生动物 (Parazoa)。腔肠动物及栉水母动物的两层细胞分别来源于胚胎时期的外胚层与内胚层，并围绕中央一个消化腔，有口与外界相通，其消化腔来自原肠腔，口来自胚孔，腔肠动物与栉水母动物以及其他更复杂的多细胞动物称为真后生动物 (Eumetazoa)。以上这 4 类动物在体制上均为辐射对称 (radial symmetry)，即通过身体的中轴做任何纵切面，均可将身体分成相等的两半。少数种类为两辐射对称 (biradial symmetry)。这种体制只适合于固着及漂浮生活。后生动物中除了以上 4 类动物之外，其他均为三胚层的动物。

4. 中胚层与体腔的形成 (mesoderm and coelom formation) 在三胚层动物中，胚胎经过原肠期之后，继续发育则出现了中胚层。大多数后生动物，在中胚层出现的同时还出现了体腔 (coelom)。中胚层及体腔形成的方式也有不同类型，例如在行螺旋卵裂的扁形动物、软体动物及环节动物等，其中胚层来源于囊胚期的 4d 细胞，由 4d 细胞分裂成两个端细胞位于胚孔的两侧，以后每个端细胞繁殖成一团细胞 (图 3-7A、B)。在有体腔的动物，中胚层的中央出现了空腔，形成体腔囊，其中的空腔就是体腔的雏形 (图 3-7C、D)。在身体分节的一些无脊椎动物，例如环节动物及节肢动物，在发育过程中体腔囊按节排列，体腔囊中的裂缝继续扩大，最后使囊壁外侧的中胚层细胞与外胚层联合形成了体壁，囊壁内侧的中胚层细胞与内胚层 (肠壁) 联合形成脏壁中胚层，中央出现的空腔也发育成成体的体腔 (图 3-7E)，这种体腔也叫真体腔。凡是由端细胞形成中胚层团，再由中胚层团发育出体腔，这种真体腔形成的方法称裂腔法 (schizocoely)，由裂腔法形成中胚层及体腔的动物称为裂腔动物 (Schizocoelomate)，例如软体动物、环节动物及节肢动物都属于裂腔动物。

中胚层及体腔形成的另一种方式是出现在棘皮动物、脊索动物及其他一些小的门类，其中胚层来源于原肠胚的肠体腔囊 (enterocoelic pouch) (图 3-8)，即由原肠壁的两侧向外突出一对囊，如发育中经过分节的脊椎动物，则形成一系列的肠体腔囊，以后肠体腔囊由肠壁分离形成了中胚层，其中的空腔即为真体腔，这种中胚层及体腔形成的方法称为肠腔法 (enterocoely)，以肠腔法形成体腔的动物称为腔肠动物 (enterocoelomate)。

中胚层出现以后，胚胎的继续发育就形成了组织、器官结构及功能上的分化。其中外胚层分化成了皮肤、及皮肤的衍生物 (毛、发、鳞、甲等)、

神经组织、感官及消化道的前、后肠。内胚层分化成消化道的中肠、消化道的腺体（肝、胰等），以及呼吸道及尿道的上皮等。中胚层分化成内骨骼、肌肉、结缔组织及循环、排泄及生殖系统等。总之，中胚层的出现，使动物具备了器官、系统，动物的体制由两胚层的辐射对称，进化成三胚层动物所具有的两侧对称（bilateral symmetry），即通过身体的中轴只有一个纵切面可以将身体分成左右相等的两半。在三胚层动物中，如果出现辐射对称，那也是次生性的，例如棘皮动物，成体是辐射对称，但其幼虫时却是两侧对称的。两侧对称的体制使动物适合于爬行及游泳生活。在出现了三胚层两侧对称的动物中，根据胚孔的形成发展，可以人为地将动物分为两大类：即胚孔如果形成了成体的口，这类动物称为原口动物（Protostomes），如果胚孔形成了成体的肛门，并在胚孔相当距离之外重新形成口，这类动物则称为后口动物（Deuterostomes）。

在多细胞动物中，只有扁形动物、纽形动物、及顎胃动物是三胚层、两侧对称，而不具体腔的动物。无体腔动物的体壁及消化道之间充满了中胚层起源的细胞及细胞间质构成实质（parenchyma）（图3-9A）。实质在体内完成物质的贮存及缓慢的物质传递，因此这几类动物身体多是小型或是细长扁平的，这样可以增加身体的表面积，以加强细胞与外界的联系与交换。

在三胚层、两侧对称的多细胞动物中，除了以上3类动物没有体腔之外，其他的均为有体腔的动物。动物界中最先出现的体腔，是一种假体腔（pseudocoel），它不是由中胚层裂开的腔，而是来自胚胎时期的囊胚腔（blastocoel），也就是说胚胎的囊胚腔持续到成体形成了体腔，这种体腔是中胚层只构成了体壁的肌肉层（图3-9B），没有脏壁肌肉层，肠壁仍为单层细胞，也没有体腔膜、器官系统在体腔内游离。具有这种体腔的动物称为假体腔动物（Pseudocoelomates）。虽然假体腔是一种初级的原始的体腔形式，但体腔的出现为动物体内器官系统的发展提供了场所；为营养物质的贮存与积累、生殖细胞大量的形成提供了空间；体腔内的体腔液成了远较实质更为有效的物质输送及循环的途径，在许多动物，特别是蠕虫形的动物中，体腔及体腔液作为一种流体静力骨骼起着维持体形的作用。

在多细胞动物中，腹毛动物、轮形动物、动物动物、线虫动物、线形动物、棘头动物及内肛动物均为假体腔动物。

除了假体腔动物之外，其他有体腔的动物皆为真体腔动物（eucoelomates）。它们的体腔是由裂腔法或肠腔法形成，为中胚层所包围，具有体壁肌肉层及肠壁肌肉层，使肠道可以蠕动。真体腔动物具有中胚层形成的一层单细胞的体腔膜（peritoneum）包围在体腔之外及器官系统的表面形成系膜，以固定器官系统在体内的位置（图3-9C）。

在真体腔动物中、软体动物、鳃曳动物、星虫动物、蠕虫动物、环节动物、须腕动物、有爪动物、缓步动物、舌形动物、节肢动物，是属于裂腔动物，也均属于原口动物。毛颚动物、棘皮动物、半索动物及脊索动物属于肠腔动物，亦为后口动物。另外还有外肛动物、帚虫动物及腕足动物，它们的卵裂、体腔形成有的相似于后口动物，即辐射卵裂，肠腔法形成体腔，但它们的幼虫又与软体动物及环节动物相同，即属于原口动物，因此这三类动物在动物界中的地位应介于原口动物与后口动物之间。

5. 分节（metamerism）分节现象是指胚胎及成体出现的一系列成线形排列的体节（somites），身体是由许多前后相似的体节所组成。这种现象仅出

现在较高的种类，即出现在原口动物的环节动物及节肢动物，后口动物中的脊索动物。

分节现象是后生动物在中胚层出现后发展起来的形态分化。在真体腔动物，中胚层出现的同时，也形成了一系列体腔囊，体壁的肌肉出现分节排列的现象、内部器官如血管、神经、排泄器官等也出现重复排列，这样身体就出现了分节。唯一不受分节影响的是内胚层形成的消化道。分节现象的出现无疑是有利于身体的运动。在蠕虫形的环节动物，重复排列的体腔囊及体腔液形成了一种流体静力骨骼 (hydrostatic skeleton)。使柔软的身体得以保持体形，同时不同体节内膨压的改变，增加了局部形状改变的能力，这对蠕虫形动物更有效地运动是十分重要的。在具有外骨骼的节肢动物，体壁肌肉的重复排列也促成了动物的快速运动。

关于分节现象的起源，目前尚不十分清楚。有人认为是由于虫体链 (chain of zooid) 的不完全分离所造成。也有人认为分节现象首先出现在肌肉组织，以促进运动，以后逐渐扩展到内部器官的重复排列而出现分节。关于分节现象的起源问题还有待进一步的研究。动物在进化过程中出现分节之后，不同的体节还可以再联合形成一定的体区，这种现象叫分区 (tagmata)。例如在节肢动物中，不同的体节可以联合形成头部、胸部及腹部。

动物的进化过程中，出现三胚层、两侧对称之后，就可把动物划分成原口动物 (包括无体腔动物、假体腔动物及裂腔动物) 及后口动物 (包括肠腔动物)。原口动物与后口动物的区别不仅表现在胚胎发生方面，也反应在形态及生物化学方面。例如光感受器 (photoreceptor) 的起源在后口动物是来自一根纤毛，其上的微绒毛 (microvilli) 是由纤毛膜外翻形成，而原口动物光感受器不是来自纤毛，而是来自杆状光感器，其微绒毛垂直于光感器轴上，又如几丁质 (一种多糖蛋白质) 是原口动物中是很普遍的骨骼成分，而在后口动物中则很少见，后口动物的骨骼成分主要是钙盐。又如原口动物的肌肉蛋白质贮存有精氨酸磷酸盐，而绝大多数后口动物的肌肉蛋白质中则贮存有肌酸磷酸盐。

第三节后生动物的起源

所有的动物学家一致认为后生动物(即多细胞动物)起源于单细胞动物。但是由哪类单细胞动物进化以及通过什么形式进化,各家的意见并不一致。主要的看法有以下两种:(1)祖先后生动物来自一个多核的纤毛虫,以后每个核被一团原生质包围并分隔,形成多细胞动物。(2)后生动物来自群体的鞭毛虫,通过细胞的特化形成多细胞动物。

一、多核理论(syncytial theory)

该理论由 Hadzi (1953) 提出,并为 Hanson (1977) 所支持。他们认为多细胞动物的祖先是来源于多核的原纤毛虫,即后生动物的祖先在结构上是多核的,以后每个核获得一部分原生质及核膜而形成了多细胞的结构。由于许多纤毛虫的身体趋向于两侧对称,所以他们认为祖先后生动物是两侧对称的,由这种祖先再发展成无肠的扁虫,所以无肠的扁虫是现在生存的最原始的后生动物。事实上无肠类扁虫是与纤毛虫大小相似、两侧对称、具有纤毛、趋向于合胞状(即细胞间界限不清楚,细胞质中具有多核),这些特征似乎支持无肠扁虫是原始的多细胞动物的学说。但无肠扁虫缺乏纤毛虫所特有的大核与小核的分化,所以他们也假定在多核的原纤毛虫类也是缺乏大核的,只是以后在进化过程中才发展起来大、小核的区别,并导致高等纤毛虫的出现。

关于多核理论,存在着许多反对意见,因为在任何动物类群的个体发育中,都没有出现过多核体分化成多细胞的现象。事实上无肠类的合胞化现象是在典型的胚胎细胞分裂之后出现的次生现象。况且,并不能用来解释纤毛虫祖先在后生动物中精子普遍具有鞭毛的现象。最重要的反对意见是不同意无肠目作为最原始的现存的后生动物,否则扁形动物的两侧对称变成了最原始的对称方式,而低等的后生动物如腔肠动物的辐射对称却是比两侧对称更进化的特征,这显然是不能解释腔肠动物的两胚层及其他原始性特征的。

二、群体理论(colonial theory)

该理论由德国科学家 Haeckel (1874) 最早提出,以后又被俄国的 Metschnikoff (1887) 所修正,是最经典及最流行的多细胞动物起源的学说。他们认为后生动物是来自群体鞭毛虫,最初的祖先鞭毛虫动物可能像团藻一样是一个球形中空的具鞭毛的群体结构,它有了前、后轴,运动时前极向前。群体已有了体细胞与生殖细胞的分化,他们把这种祖先鞭毛虫称为囊胚虫(blastaea)。现存的后生动物个体发育中的囊胚期是囊胚虫在发育中的重现。按 Haeckel 的理论囊胚虫经过内陷法产生一个双层细胞的有机体,称原肠虫(gastrea)。现存的后生动物个体发育中的原肠胚期即原肠虫在发育中的重现。另外, Haeckel 还注意到原肠虫与某些低等的后生动物如腔肠动物是有相似性的,如双层细胞结构,具有一囊状的消化腔,只有一个出、入口与外界相通等。Metschnikoff 首先注意到腔肠动物中原始的种类原肠的形成不是经过内陷法,而是由移入法即囊胚期的细胞分裂后不断地移入囊胚腔,最后形成一实心的原肠胚。他修正了 Haeckel 的理论,认为囊胚虫可能经过细胞移入形成原肠虫。按照他的修正,近代群体理论的支持者们认为后生动物祖先曾经是卵圆形和放射对称的(图 3-10),动物的外表细胞具鞭毛,鞭毛具有感觉与运动的功能。囊胚虫经过细胞分裂及移入囊胚腔,从而形成了内层细胞,内层的细胞团具有营养与繁殖的机能。动物没有口,食物

可由外表的任何细胞吞入，并运送到内层细胞，这个假想的祖先动物非常类似于现存腔肠动物的浮浪幼虫（planula），因此将它称为浮浪幼虫祖先（planuloid ancestor）。

现存的某些植鞭毛虫对后生动物祖先来自团藻样的鞭毛虫是最好的佐证，现存后生动物的精子普遍的具有鞭毛，也有利于鞭毛虫起源的学说。总之，一个可能的假设是：后生动物是由某些现已灭绝的、具有群体结构、自由游泳、辐射对称的浮浪幼虫状的祖先动物进化而来。从这个观点出发，原始的辐射对称的腔肠动物可能是直接由浮浪幼虫祖先进化而来，而两侧对称的扁形动物是以后经过了对称方式的改变，并形成了三胚层发展起来的。

第四节动物界的简要分类

一、分类的等级及命名法

地球上的生物形形色色、种类繁多，仅已描写过的动物就有 120—150 万种之多，动物学家根据它们的形态、生理、生态、发育学特征分门别类的区分它们，并反映它们之间的亲缘关系，这就是分类学。“种”或“物种”是分类学的基本单位，它是一个客观存在的实体，因为种内个体不仅有相似的形态、生理及生态学特征，而且种内个体间可以交配繁殖，而种间是生殖隔离的，即种间个体不能交配，或虽能交配但不能产生有繁殖力的后代。动物学家根据种间相似程度的差异，划分成不同的分类等级，即界(kingdom)、门(phylum)、纲(class)、目(order)、科(family)、属(genus)及种(species)。其中相似程度越大，亲缘关系越近的种类，其分类的等级越小，例如把相近的种合并成属，相近的属合并成科，相近的科合并成目，余此类推。种以上的分类等级没有绝对的划分标准，它可以随着人对动物的认识不断深化而有所变动，因此是人为的分类范畴。有时在原有的分类等级之上、下又增设了总(super-)及亚(sub-)等级，以代表原分类等级以上或以下的分类范畴，现以变形虫为例说明它的分类地位：

动物界(Animalia)

原生动物门(Protozoa)

肉足虫纲(Sarcodina)

变形虫目(Amoebina)

变形虫科(Amoebidae)

变形虫属(Amoeba)

大变形虫(Amoeba proteus)

为了统一物种的命名，林奈创立了双名法(binomial nomenclature)，以给每一个物种一学名。学名采用拉丁文或拉丁化的文字书写，以属名和种名联合构成。属名在前，多为单数主格名词，第一个字母大写，种名在后，多为形容词，第一个字母不大写。定名人还应附在种名之后第一个字母也大写，如大变形虫正规的书写应为 *Amoeba proteus* Pallas。种内个体如果由于地理的隔离而产生了形态差异及生殖隔离，则形成了亚种，亚种则用三名法命名，即在属名、种名之后再写上亚种名，第一个字母也不大写。

二、动物界的分门

近年来根据许多动物学家的意见，将动物界分为 32 门，为了反映各门动物发展的水平及相互关系，又可将某些门联合成更大的形态类群。现将此 32 门及其分类地位列出如下：

1₁ 原生动物(Protozoa) 单细胞动物

1. 原生动物门(Phylum Protozoa)

1₂ 后生动物(Metazoa) 多细胞动物

2₁ 中生动物(Mesozoa)

2. 中生动物门(Phylum Mesozoa)

2₂ 侧生动物(Parazoa)

3. 海绵动物门(Phylum Spongia)

2₃ 真后生动物(Eumetazoa)

- 3₁ 二胚层、辐射对称动物 (Two germ layers & Radiata)
 - 4. 腔肠动物门 (Phylum Coelenterata)
 - 5. 栉水母动物门 (Phylum Ctenophora)
- 3₂ 三胚层、两侧对称动物 (Three germ layers & Bilateria)
 - 4₁ 无体腔动物 (Acoelomata)
 - 6. 扁形动物门 (Phylum Platyhelminthes)
 - 7. 纽形动物门 (Phylum Nemertinea)
 - 8. 颚胃动物 (Phylum Gnathostomulida)
 - 4₂ 有体腔动物 (Coelomate)
 - 5¹ 假体腔动物 (Pseudocoelomate)
 - 9. 腹毛动物门 (Phylum Gastrotricha)
 - 10. 轮形动物门 (Phylum Rotifera)
 - 11. 动物动物门 (Phylum Kinorhyncha)
 - 12. 线虫动物门 (Phylum Nematoda)
 - 13. 线形虫动物门 (Phylum Nematomorpha)
 - 14. 棘头动物门 (Phylum Acanthocephala)
 - 15. 内肛动物门 (Phylum Entoprocta)
- 5₂ 真体腔动物 (Eumetazoa)
 - 6₁ 裂腔动物 (Schizocoely)
 - 16. 软体动物门 (Phylum Mollusca)
 - 17. 鳃曳动物门 (Phylum Priapulida)
 - 18. 星虫动物门 (Phylum Sipunculida)
 - 19. 螠虫动物门 (Phylum Echiurida)
 - 20. 环节动物门 (Phylum Annelida)
 - 21. 须腕动物门 (Phylum Pogonophora)
 - 22. 有爪动物门 (Phylum Onychophora)
 - 23. 缓步动物门 (Phylum Tardigrada)
 - 24. 舌形动物门 (Phylum Pentastomida)
 - 25. 节肢动物门 (Phylum Arthropoda)
 - 26. 外肛动物门 (Phylum Ectoprocta)
 - 27. 帚虫动物门 (Phylum Phoronida)
 - 28. 腕足动物门 (Phylum Brachiopoda)
 - 6₂ 肠腔动物 (Enterocoely)
 - 29. 毛颚动物门 (Phylum Chaetognatha)
 - 30. 棘皮动物门 (Phylum Echinodermeata)
 - 31. 半索动物门 (Phylum Hemichordata)
 - 32. 脊索动物门 (Phylum Chordata)

第四章海绵动物门 (Spongia) 或多孔动物门 (Porifera)

海绵动物主要是在海洋中营固着生活的一类单体或群体动物，是最原始的一类后生动物。身体是由多细胞组成，但细胞间保持着相对的独立性，还没有形成组织 (tissue) 或器官 (organ)。身体由两层细胞构成体壁，体壁围绕一中央腔，中央腔以出水口与外界相通。体壁上也有许多小孔或管道，并与外界或中央腔相通。所以海绵动物也被称为多孔动物。海绵动物从通过体壁及中央腔的水流中摄取食物、完成呼吸、排泄等生理机能，其生理代谢机能都是处于细胞水平的，也就是说，细胞各自从水流中摄取食物及氧气，向水流中排出代谢废物及二氧化碳。一些海绵动物胚胎发育过程中动物极及植物极细胞的后期分化不同于所有的其他后生动物 (参阅 128 页)，另外海绵动物体内的领鞭毛细胞 (choanocyte) 除了与原生动物的领鞭毛虫类相似之外，在绝大多数其他后生动物中不曾发现，因此一般动物学家认为在动物进化中海绵动物很早就分离出来，并进化成区别于其他后生动物的一个侧枝，因此也常被称为侧生动物 (Parazoa)。

一、形态与结构

海绵动物都是固着生活的，它们的形状、大小、色泽在不同的种类差别很大。少数种类单体生活，例如毛壶 (Grantia) (图 4 - 14A)，身体呈放射对称、呈柱状或瓶状，体长仅数毫米到一厘米。又如佛子介 (Hyalonema) 等，身体呈杯状或筒状，它们以身体的基部固着，或以基部伸出的骨针束固着在海底。绝大多数海绵动物为群体生活，群体中的个体有的界线明显，例如群体白枝海绵 (Leucosolenia) (图 4 - 1A)，有的种群中的个体界线不明显，如淡水海绵 (Spongilla) (图 4 - 14E)，它们往往没有固定的形状，整个的群体常受附着的基底、空间、水流等环境的因素所影响，例如附着在岩石表面的常呈片状，附着在柱上的群体呈筒状，附着在岩缝中的群体常成簇状，即使相同的种也常因附着的基底不同而形成不同形状的群体。群体的体积一般较大，最大的群体直径可达 1m、高 2m。许多种海绵身体呈明亮的颜色，如桔红色、黄色、绿色、紫色、褐色等。少数种类呈灰色、白色。其中绿色的种类往往是由于体内共生的藻类所致，其他色彩均由体内的色素所形成，其体色出现的意义尚不清楚，可能具有警戒及保护的作用。

海绵动物身体的基本结构是由两层细胞围绕中央的一个空腔所组成。游离的一端有一个大的出水口 (osculum) 使中央腔 (central cavity) 与外界相通。构成海绵动物体壁的两层细胞在不同的种类组成复杂程度不同的沟系，根据沟系可以将海绵动物的身体结构分为三种类型。1. 单沟型 (ascon type) 单沟型是最原始，也是最简单的体壁结构，种类很少，前述的白枝海绵就属于这一类。单沟型海绵呈单体或群体 (图 4 - 1A)，长度一般不超过 10cm，群体中的个体轮廓明显，每个个体均呈小管状，出水口周围有骨针包围，中央腔宽阔 (图 4 - 1B)，体壁由两层细胞中间夹有中胶质 (mesoglea) 所组成，外层细胞称皮层 (dermal epithelium)，主要是由一层扁平细胞 (pinacocytes) 组成，它不同于其他动物的表皮层细胞，因为它们的来源和其他多细胞动物的表皮层不同 (见后)，并且这种扁平细胞没有基膜，细胞的边缘可以收缩。许多扁平细胞同时收缩可以使身体变小。某些扁平细胞特化形成管状，称为孔细胞 (porocyte)，穿插在扁平细胞之间。孔细胞的外端与外界相通，内端与中央腔相通，孔细胞外端的小孔就是单沟型海绵动物

体表的进水小孔 (ostia) 或称流入孔 (incurrent pore), 所以它是细胞内孔, 水由流入孔进入中央腔。孔细胞的收缩及舒张可以控制水的流入量。

体壁的内层也称胃层 (gastral epithelium), 是由领鞭毛细胞 (也称领细胞) 组成, 单沟型海绵的领细胞围绕着整个中央腔。领细胞呈卵圆形 (图 4 - 2A), 其基部疏松的座落在中胶层中, 游离端伸出一根鞭毛, 围绕鞭毛的基部有一可伸缩的原生质领, 是由许多分离的微绒毛 (microvilli) 所组成 (图 4 - 2B)。单沟型海绵通过领细胞鞭毛的摆动使水由孔细胞 (或称入水小孔) 流入, 经中央腔再由出水口流出 (图 4 - 4A)。领细胞在形态上非常相似于原生动物门的领鞭毛虫, 因此有人认为海绵动物是由领鞭毛虫进化而来。

体壁的皮肤与胃层之间是中胶层, 它是一种含有蛋白质的胶状透明基质, 其中包括有游离的变形细胞 (amoebocyte) 及分散的骨针 (spicule)。变形细胞可以分化成不同的形态, 例如有的变形细胞伪足细长分枝, 彼此相连形成网状, 称为星芒细胞 (collencyte) (图 4 - 3), 有人认为它是一种最原始的具有神经机能的细胞。另一种细胞较大, 其细胞核也较大, 有叶状伪足, 称原细胞 (archeocyte), 这是一种未分化的细胞, 除了本身具有吞噬及消化食物的机能外, 它还可以转化成具生殖功能的生殖细胞 (generative cell)、能分泌骨骼的造骨细胞 (scleroblast)、贮藏营养物质的贮存细胞 (thesocyte)、能分泌粘液的腺细胞 (gland cell) 等。从上述可以看出单沟型海绵动物最大特征是体壁结构简单, 其两层细胞平直的包围中央腔。由于中央腔宽阔, 靠领细胞的鞭毛打动使流过身体的水流速度是缓慢的, 代谢较低, 所以单沟型海绵动物一般都是小型的。

海绵动物在进化过程中通过体壁的褶皱增加了领细胞的数量及分布的面积, 同时减少了中央腔的体积, 其结果是形成了双沟型或复沟型的体壁, 这样就加速了水流过身体的速度, 提高了代谢的能力, 使动物也增大了体积。

2. 双沟型 (sycon type) 是体壁褶皱的一种初步形式 (图 4-4B), 例如樽海绵 (Scypha)、毛壶 (Grantia) 等。双沟型海绵皮层的扁平细胞褶向中胶层, 形成多个平行排列的盲管, 称为流入管 (incurrent canal), 流入管外端的开孔名为流入孔 (incurrent pore)。胃层的领细胞由中央腔向外端突出也形成多个穿插于流入管之间的盲管, 称为鞭毛管 (flagellated canal) 或鞭毛室, 也称为放射管 (radial canal), 其内端的开孔称为后幽门孔 (apopyle), 结果流入管与鞭毛管相间排列形成了双沟型的体壁。相邻的流入管与鞭毛管之间也有小孔使两管相通, 这种小孔称前幽门孔 (prosoopyle)。由于管道的出现, 双沟型的体壁加厚了, 也由于领细胞褶入到鞭毛管中, 中央腔壁上不再有领细胞, 而是由扁平细胞包围。双沟型海绵的水流途径是: 水 流入孔 流入管 前幽门孔 鞭毛管 后幽门孔 中央腔 出水口 体外。双沟型海绵增加了领细胞层的面积, 管道的增加及中央腔的缩小也加速了水流通过身体的速度。

双沟型海绵中, 有些种类其皮层细胞及中胶层更发达, 以致遮盖了整个体表, 形成了一层或薄厚不一的外皮 (cortex) (图 4-4C), 结果出现了更多的流入孔, 这样可以增加体壁内的水压, 加速水在体内的流动。

3. 复沟型 (leucon type) 体壁进一步的褶皱复杂化就形成了复沟型, 大多数的海绵动物属于这种类型, 例如淡水海绵。复沟型结构的变化表现在 (1) 鞭毛管继续向中胶层内褶入, 以致形成了多个圆形的鞭毛室 (图 4 - 4D),

例如细芽海绵(*Microciona*)每平方毫米的体壁,鞭毛室可多达 1000 个;(2)中胶层更发达,并与表皮细胞一起构成了众多的皮层孔(dermal pore)或皮下腔(subdermal space)(图 4-4E);(3)流入管分成许多小枝,然后再进入鞭毛室;(4)中央腔进一步地缩小,最后被分枝的出水管(excurrent canal)所代替。复沟型海绵的水流途径是:水 皮层孔 皮下腔 流入管 前幽门孔 鞭毛室 后幽门孔 流出管 出水口 体外。在有些复沟型海绵,其前、后幽门孔延伸形成了前、后幽门管(prosodus, aphodus)(图 4-4F),结构更复杂。因此复沟型海绵动物具有更大的领细胞表面积,体内有纵横相通的管道,中央腔也进一步缩小变成了管状,因此流经体内的水流量增多,水流速度加快。复沟型海绵的体积也都是较大型的,特别是在群体大型海绵中,我们仅能从许多出水口判断出海绵个体的形态及大小,例如矾海绵(*Reniera*)。淡水海绵的群体成团状,已很难判断出个体的形态了。

二、骨骼

海绵动物除了个别的科没有骨骼之外,其他所有的种类都是具有骨骼的,骨骼是海绵动物的一个典型特征,是用以分类的重要依据之一。海绵动物的骨骼有骨针(spicule)及海绵丝(spongin fiber)两种类型,它们或散布在中胶层内,或突出到体表,或构成网架状。骨骼具有支持及保护身体的功能。

骨针的成分或是由碳酸钙组成钙质骨针,或是由 $\text{SiO}_2 \cdot \text{NH}_2\text{O}$ 组成硅质骨针,其中还都可能包括微量的铜、镁、锌等离子。骨针按其大小又可分为大骨针(megasclere),构成支持身体的骨架;及小骨针(microsclere),它散布在中胶层内,以支持体壁中的管道部分。小骨针仅存在于硅质海绵中。

从形态上骨针可以分为多种(图 4-5),其中常见的有(1)单轴骨针(monaxons),即沿一个轴生长形成的骨针,轴或直或弯,轴的两端或相似或不相似,末端或尖或具有其他改变;(2)四轴骨针(tetraxons),也称四放骨针(quadriaxial),这种骨针在一个平面上有四个放射端,但常因丢失一些放射端而变成三放、二放或一放型,三放骨针是钙质海绵纲动物中最普通的一种骨骼;(3)三轴骨针(triaxons),它的三个轴相互以直角愈合,因而呈六放型(hexactinal),这种也常减少末端而改变放数,其末端可以弯曲、分枝、或具钩、具结等变化而形成了多种形态;(4)多轴骨针(polyaxons),由中心向外伸出多射,形成星状,这种类型多见于小骨针。不同种的海绵,各种骨针或彼此分离,或按一定结构形成疏松的或坚实的网架以支持身体,因此可根据骨针的类型、数量及排列而作为海绵动物分类的依据。

海绵丝是一种纤维状骨骼(图 4-6C),它是由硬蛋白(sclero-protein)组成,它们或单独的存在于海绵动物体壁内,或与硅质骨针同时存在。许多小的硅质骨针埋在海绵丝中,形成有效地支持物。许多大型群体海绵常同时存在着这两种骨骼。

海绵动物的骨针及海绵丝都是由中胶层中的变形细胞特化形成的造骨细胞(图 4-6A)所形成。单轴的钙质骨针是由一个造骨细胞分泌形成(图 4-6A),骨针形成时,造骨细胞核先分裂,并在双核细胞的中心出现一个有机质的细丝,然后围绕这一细丝沉积碳酸钙,随着骨针的逐渐增长,双核细胞也分成两个细胞,并分别加长骨针的两端,最后形成一个单轴骨针。同样,三轴骨针是由三个造骨细胞聚集在一起,每个细胞也随着有机质细丝的形成而分裂

一次，形成六个细胞（图 4 - 6B），碳酸钙围绕有机质细丝沉积愈合的结果形成了一个三轴型骨针。海绵丝是由许多造骨细胞联合形成，先是由少数细胞形成分离的小段，然后再愈合成长的海绵丝。在寻常海绵纲动物中，这些海绵丝再相互联结形成网状骨架。

三、生理

海绵动物是固着生活的，没有移位的运动，仅能通过体表扁平细胞和孔细胞的收缩而略微改变身体的体积。许多双沟型及复沟型海绵，在进水小孔及出水口的四周扁平细胞特化形成类肌细胞（myocyte），类肌细胞的形状及收缩性能有些类似平滑肌，它的收缩可以调节水流出入的速度，当在恶劣环境时，例如污水、暴露于空气中等，类肌细胞可以关闭小孔或出水口，环境改善后，类肌细胞松弛，小孔又重新开放，这种反应是极为缓慢的，有时数分钟后才能看到微小的变化。

海绵动物的生理活动是依靠于通过身体的水流而进行，水流可以带进食物及氧气、带走代谢废物、生殖细胞，总之靠水流完成生长、发育及繁殖。有人观察过一种白海绵（Leucandra），这是一种复沟系小型的钙质海绵，流经出水口的水流速度是 8.5cm/s，据估计直径 1cm、高 10cm 的白海绵大约有 225 万个鞭毛室，每天有 22.5L 的海水流过身体。出水口狭窄，水流速度很快，而鞭毛室数量极多，其内水流缓慢，这样便于领细胞有更多的时间从水中摄取食物及气体交换。水在体内的流动是由领细胞的鞭毛打动所引起，鞭毛由基部向端部旋转运动，使水流进入鞭毛室。同一鞭毛室的鞭毛运动既不同步，也不互相协调，但鞭毛的方向都是指向后幽门孔。许多复沟型海绵在鞭毛室的出口处有一中央细胞（图 4-7），它的收缩可变动位置以调节水流的流量，甚至可以完全关闭后幽门孔而阻止水由鞭毛室流出。

海绵动物取食各种有机物颗粒，食物的选择主要是看有机物颗粒是否能进入入水孔。有人用几种海绵动物做实验，结果发现食物中 80% 是细小的有机质颗粒，20% 为细菌、鞭毛虫类及其他极小的浮游生物。食物随水流进入鞭毛室，水流速度在此减慢，有利于领细胞的捕食，领细胞领部的微绒毛可以粘着微小的食物颗粒，然后吞噬，较大的食物颗粒也可以被入水小管的扁平细胞所吞噬。食物进入领细胞后它可进行部分的细胞内消化，部分食物转移到中胶层的变形细胞，在变形细胞中进行食物的消化（图 4 - 8）。消化后的营养物或贮存在变形细胞内，或转移到其他细胞，不能消化的食物残渣仍由变形细胞运出。

海绵动物没有专营呼吸与排泄的细胞，而是当水流过身体时，大多数细胞均可与水接触，各自独立完成呼吸与排泄的机能。许多淡水海绵，大多数细胞内具有一到几个伸缩泡，这些伸缩泡像原生动物一样，担任着调节水与盐份的平衡。

海绵动物没有神经结构，对刺激的反应常是局部的、缓慢的，对刺激反应的大小是依赖于刺激的强弱。信息物质的传递是通过中胶质中的扩散作用、游离变形细胞及固定细胞彼此的接触而进行。尚未发现海绵动物具有电传导。

四、生殖与发育

海绵动物的生殖为无性生殖与有性生殖两种方式。无性生殖是以出芽生殖为主，多发生在海产种类中。出芽时亲本的变形细胞，特别是一些原细胞由中胶层迁移到母体的顶端表面聚集成团，然后发育成小的芽体，随后脱落

到底部发育成新海绵，或与母体相连形成群体。淡水海绵及少数海产种类在一定条件下可以形成芽球 (gemmule)，也被认为是一种无性生殖，个体中的原细胞摄食了大量的物质之后聚集成团，外面包围一层造骨细胞 (图 4-9)。在原细胞团之外自行分泌一层保护膜，其成分类似于海绵丝，以保护内部的芽球细胞，之后造骨细胞分泌一层双盘状或针状的骨针，使芽球具有很强的抵抗恶劣环境的能力。一个海绵动物可以形成许多的芽球。以后当外界条件适当时，芽球内的细胞通过微孔 (micropyle) 释放出来，再形成一个新个体。海产种类的芽球外面包有海绵丝，具有或不具有骨针。少数种类的芽球不具有海绵丝。

海绵动物的再生也被认为是一种无性生殖，许多种类的海绵都有很强的再生能力，例如白枝海绵，它的身体碎片只要大于 0.4mm，并带有一些领细胞，就能再生成一个新个体，这是由于海绵动物的细胞具有较强的聚合能力与识别能力。也有人将海绵动物的身体用机械方法压碎，将细胞分离，再用纱布过滤，其滤液中的分散细胞再放入海水中培养，结果分离的细胞又重新聚合，并分别迁移到正确的位置上，最后形成一个或几个新的个体。还有一个经典的实验是由 Galtsoff (1925) 所进行的，他用两种不同属的海绵做实验，即一种是细芽海绵 (Microciona)，其细胞具红色素；另一种是 Haliclona，其细胞内具黄色素，他将两种预先分离成悬液的海绵细胞混合在一起，起初两种细胞随机聚合，但很快两种细胞按种彼此分开，分别形成红色细胞群及黄色细胞群，以后两种不同的细胞群各自分化，最后形成细芽海绵 (红色素细胞) 和 Haliclona (黄色素细胞) 两种新个体。以后也发现许多淡水海绵及海产的海绵都有此特性。后来有人用实验证实了海绵细胞表面的一种大分子量的糖蛋白是海绵细胞的识别分子，它具有种的特异性，所以同种的细胞能聚合，不同种的细胞相分离。同种细胞的聚合能力使它能再生及组成新的个体。

除了四射海绵 (Tetractinellida) 之外，海绵动物均能行有性生殖。大多数种类为雌雄同体 (hermaphrodite)，但精子与卵常不在同一时期成熟。少数种类为雌雄异体 (dioecism)。生殖细胞由中胶层中的原细胞形成，有时领细胞也可以失去鞭毛及原生质领而变成精原细胞 (spermatogonia)，再分裂形成精子。精子成熟后随水流排出体外，并随水流进入其他个体的鞭毛室。有人观察到某些热带地区的海绵能突发性的释放精子于海水中，形成一条乳白色的云雾状的精子带，其长度可达 2—3m。一个海绵释放了精子常可诱导周围海绵也释放精子。释放出的精子随水流进入其他个体的鞭毛室之后，再进入领细胞。这时领细胞失去领及鞭毛，携带着精子到中胶层与卵融合而成受精卵 (图 4-10)。大多数海绵动物的受精卵是在体内发育。一些海绵动物的胚胎发育由于胚层的逆转而有很大的特殊性，不同纲的海绵胚胎发育过程也不尽相同，这主要表现在海绵动物可以形成两种不同类型的幼虫。在钙质海绵中，形成中空的两囊幼虫 (amphiblastula) (图 4-11A)，在寻常海绵纲中形成实心的实胚幼虫 (parenchymula) (图 4-11B.C)。

钙质海绵，例如白枝海绵或毛壶的受精卵在母体的中胶层中发育，当受精卵经细胞分裂形成 16 个细胞时，构成动物极的为 8 个小细胞，构成植物极的为 8 个大细胞 (图 4-12)。动物极的小细胞分裂较迅速，分裂到一定数目的细胞之后，形成了一个具有囊胚腔的囊胚，小细胞面向囊胚腔的一端都长出一根鞭毛，以后小细胞经大细胞间的开口向外翻出，结果小细胞的鞭毛

移到表面，形成了一个一端有鞭毛、一端无鞭毛的两囊幼虫。两囊幼虫随水流离开母体，在水中游泳一段时间之后经过小细胞的内陷、或大细胞的外包，或两种方法的联合而形成了两层细胞的原肠胚状，并固着在底部。原来动物极的具鞭毛的小细胞形成了成体的胃层（领细胞层），原来植物极的大细胞形成了成体的皮层（扁平细胞层），再由两层细胞共同形成中胶层及变形细胞。海绵动物的这种细胞分化与分层，与所有其他多细胞动物的胚层分化不同。在除海绵动物之外的其他后生动物中，动物极的小细胞发育成成体的外层（即外胚层），植物极大细胞发育成内层（即内胚层）。钙质海绵动物的这种动物极与植物极细胞相反的分化现象称为逆转现象（inversion），因此它的两层细胞不称为外胚层与内胚层，而分别称为皮层与胃层。发育中的逆转现象是将海绵动物列为侧生动物的原因之一。

钙质海绵中特别是复沟型海绵在发育中也经过一个原始阶段的重演，即发育中经过一个单沟型的原海绵（Olynthus）（图 4 - 13）阶段，再经过一个双沟型的发育阶段之后，最后才形成一复沟型的成体。

大多数六放海绵及寻常海绵发育中经过一个实胚幼虫（图 4 - 11B.C），实胚幼虫的外表面除后端外均为具鞭毛的小细胞，以后具鞭毛的外层细胞移入内部，形成胃层，内部的变形细胞移到外面形成皮层。寻常海绵纲中，许多复沟型种类，发育时直接来自一个复沟型幼虫（rhagon）（图 4 - 11E），这种幼虫具有宽阔的基部、狭小的顶端、很大的海绵腔、很小的鞭毛室，经过体壁褶叠后发育成复沟型成体。

五、海绵动物的分类

海绵动物约有 5000 种，其中一半种类为化石，现存种类中仅有一个科，150 种左右为淡水种，其他的均为海洋生活，从潮间带到 9000m 的深海均有分布，靠近河口处的海域往往更丰富，常有其优势种。许多海底泥沙环境生活的种类常与水流呈一定的角度附着。海绵动物由于其骨针及恶劣的腥臭味，很少被其他动物捕食。海绵动物与许多其他动物具有共生或寄生关系，例如在其宽阔的中央腔中可以为环节动物、节肢动物、线虫等提供居住场所，海绵动物也可附着在软体动物、甲壳动物体外，为它们提供保护。例如有的寄居蟹的螺壳除了壳口之外，完全被硅质的皮海绵（Suberites）所包围，一些穿贝海绵（Cliona）甚至在瓣鳃纲软体动物的壳上钻穴，使壳的内面充满穴道。许多种海绵动物与海葵等腔肠动物有共生关系，即海绵为海葵提供保护，海葵携带海绵移动，并易于从海葵的食物碎屑中获得食物。淡水海绵体内也共生有大量的藻类，可以为海绵动物提供部分补充营养，所以海绵动物常与其他动物组成一复杂的群落。

现存的海绵动物可分为以下三个纲

1. 钙质海绵纲（Calcarea）骨针全部由碳酸钙组成，单轴型，三轴或四轴型，分散在中胶层中。三种沟系均存在，体色多灰暗，体小型，一般在 10cm 之下，浅海产，分两个目。

（1）同腔目（Homocoela）：体呈单沟型，体壁薄，无褶叠，领细胞连续分布于中央腔，例如白枝海绵（图 4 - 1A）。

（2）异腔目（Heterocoela）：体双沟型或复向型，体壁较厚、褶叠，领细胞分布于放射管或鞭毛室内，例如毛壶（图 4 - 14A）。

2. 六放海绵纲（Hexactinellida）骨针硅质，呈六放型，或呈长的硅质丝联合成网格状骨骼，因此也称为玻璃海绵。体较大型，单体，常对称，呈

杯状或瓶状，可达 10—90cm，一般体灰白色，中央腔发达，鞭毛室呈放射状排列（即双沟型排列）。大多数生活在 450—900m 深处，或更深的海底，直至 5000m，后端常以硅质丝插于软质海底，可分为两个目。

（1）六放星目（Hexasterophora）：小骨针为六放型，代表种为偕老同穴（*Euplectella*）（图 4 - 14B），体呈花瓶形或柱形，后端有硅质丝插于深海软泥底，其中央腔内常寄居一对俪虾（*Spon-gicola*），终生不再外出，因而得名偕老同穴。海绵与俪虾均靠流经体内的水流而获得食物。

（2）双盘目（*Amphidiscophora*）；小骨针双盘形，两端具钩，如佛子介（*Hyalonema*）（图 4 - 14C）。

3. 寻常海绵纲（*Demospongiae*）具硅质骨针或海绵丝，或两者联合。硅质骨针绝非六放型，而为单轴骨针或四射骨针，如两种骨针同时存在，骨针多埋在海绵丝中形成网状。体大、不规则，均为复构型。由于色素在变形细胞中沉积，使身体呈明亮的颜色，不同的种具有固定的色彩，95%的海绵动物均属于本纲，分布于浅海到深海，分为 3 个亚纲。

（1）四射海绵亚纲（*Tetractinellida*）：骨针四射型，没有海绵丝，个体常呈圆形或扁平形，浅海生活，如 *Thenea*（图 4 - 14D）。

（2）单轴海绵亚纲（*Monaxonida*）：骨针为单轴型，具海绵丝或不具海绵丝，体型多种形态，主要在浅海生活，少数深海产。大多数普通海绵属本亚纲，淡水海绵（图 4 - 14E）是本亚纲的代表种，它广泛的分布在世界各地的湖泊、溪流中，附着在树枝、石块、管壁上等处，它们大量的繁殖，往往造成水下管道工程或发电站的堵塞，对生产造成一定威胁。又如穿贝海绵（*Cliona*）（图 4 - 14F）其变形细胞能分泌酸性物质，在珊瑚礁中或贝壳上钻成穴道。

（3）角质海绵亚纲（*Keratosa*）：由海绵丝构成网状骨骼，没有骨针，群体体积较大，多呈圆形，表面皮革状，色暗，如沐浴海绵（*Euspongia*）（图 4-14G）。

还有一些复沟型硬海绵，具硅质骨针及海绵丝形成网状，外面再沉积有碳酸钙形成硬质骨骼，分布在珊瑚礁的穴洞内，种类很少，有人将它们独立成硬质海绵纲（*Sclerospongiae*）。

关于海绵动物的分类地位目前尚有不同的看法。海绵动物没有消化腔及口，没有神经结构，也没有组织器官的分化，而细胞具有相当的原始性及独立性，这些特征说明了它的原始性。同时海绵动物的身体结构形成沟系，具有其他多细胞动物没有的领细胞，特别在一些海绵的发育中胚层的分化有逆转现象，按传统的观点认为海绵动物是很早与其他多细胞分离出来而独立进化的一支，因此是进化中的一个侧枝，由于海绵动物也不再进化成其他多细胞动物，所以也是进化中的一个盲枝。持这种观点的动物学家认为海绵动物是由原生动物中的领鞭毛虫类（*Choanoflagellate*）进化而来，主要依据是领细胞与领鞭毛虫在形态结构上的相似性。

1963 年 Tuzet 提出了不同的看法，他认为海绵动物不应被看做是进化中的侧枝，而是像其他多细胞动物一样，也是动物进化主流中的一枝，并且由海绵动物进化到腔肠动物。因为他观察到领细胞并不局限于海绵动物及领鞭毛虫，而是在棘皮动物的幼虫中也存在。并且具有单个鞭毛的细胞在腔肠动物及其他后生动物的精子中普遍存在，扁平细胞及变形细胞也同样普遍存在，况且海绵动物与其他后生动物结缔组织中的胶原物质在化学与物理性质

上相似。现存的硬海绵与腔肠动物的层孔虫类 (Stromatoporidae)、刺珊瑚类 (Chaetetida) 也相似。另外, 海绵动物幼虫的多样性意味着它的多重起源, 这些特征说明海绵动物并不是一个侧枝, 其身体的沟系结构是其固着生活方式所形成。总之, 有关海绵动物在进化中的地位, 是进化中的侧枝, 抑或主支, 尚待进一步的研究确定。

附中生动物门 (Mesozoa)

中生动物是一类小型的内寄生动物, 目前已报导过的只有 50 种左右。它的结构很简单, 身体呈蠕虫形, 体长不超过 9mm, 具有复杂的生活史。中生动物可分为二胚虫目 (Dicyemida) 及直泳目 (Orthonectida) 两个目。

二胚虫目的中生动物均寄生在软体动物头足类的肾脏内, 身体呈线虫形 (nematogen) 长约 0.5—7mm, 是由 20—30 个细胞组成。相同的种细胞数目是固定的。细胞也分两层, 外层是单层的具纤毛的体细胞 (somatic cell), 包围着中央的一个或几个延长的轴细胞 (axial cells), 身体前端的 8—9 个体细胞排列成两圈, 用以附着寄主, 其余的体细胞或多或少呈螺旋形排列 (图 4 - 15A)。体细胞具有营养的功能, 轴细胞具繁殖功能。由轴细胞可以产生线虫形幼体, 也称蠕虫形幼体 (vermiform larvae), 幼体形成后离开母体, 进入感染期, 特别是在年幼或未成熟的寄主体内, 通过这种无性生殖方式以增加群体的数量与密度。

当寄主成熟之后, 或寄主体内种群数量极大时, 轴细胞变成了两性腺, 它同时可以产生精子与卵子, 并在体内受精, 受精卵发育成滴毛形幼虫 (infusoriform larvae) (图 4 - 15B), 幼虫也具纤毛指向后端, 前端有两个细胞不具纤毛。幼虫随寄主排泄物排到海水中, 以后的生活史不详, 可能又重新进入头足类体内而没有中间寄主。

直泳目中的动物寄生在许多无脊椎动物体内, 例如扁形动物、线形动物、软体动物、环节动物及棘皮动物等。成虫多数雌雄异体 (图 4 - 16A、B), 身体呈蠕虫形, 雌性个体较大, 外层为单层的具纤毛的体细胞, 呈环状整齐排列, 致使体表宛如分节状, 前端体细胞的纤毛指向前方, 其余的纤毛指向后方, 体细胞中央围绕着许多生殖细胞, (卵或精子)。在少数种类, 成虫雌雄同体, 这时精细胞位于卵细胞的前方。

雌性个体与雄性个体形成后, 由寄主同时排到海水中, 精子通过体壁进入雌体, 在雌体内受精, 受精卵在雌体内发育成具纤毛的幼虫 (图 4 - 16C)。幼虫离开母体又感染新寄主。幼虫进入新寄主之后变成多核的变形虫状的合胞体 (图 4 - 16D)。合胞体由无性的碎裂方法产生雌性个体或雄性个体, 例如直尾虫 (Rhopalum)。

中生动物的分类地位也是一个有争议的问题, 一部分学者基于它的生活方式及复杂的生活史认为它是退化的扁形动物, 甚至认为可以列入扁形动物门, 成为一个纲。另一种意见是基于它的身体结构有体细胞与生殖细胞之分化, 体表普遍具有纤毛, 并且有很长的寄生历史, 故认为中生动物是原始的种类, 是由最原始的多细胞动物进化形成。近来经生物化学的研究指明: 中生动物的细胞核中脱氧核糖核酸 (DNA) 包含了 23% 的鸟嘌呤与胞嘧啶, 与原生动物的纤毛虫类所含的量相近, 但低于其他多细胞动物, 例如扁形动物的 DNA 含有 35—50% 的鸟嘌呤与胞嘧啶, 因此中生动物更可能是原始的多细胞动物。

第五章腔肠动物门 (Coelenterata) 及栉水母动物门 (Ctenophora)

腔肠动物与栉水母动物身体也是由两层细胞构成的多细胞动物，但在结构、生理及进化水平上超过了海绵动物。腔肠动物出现了一些海绵动物还没有发生，而为其他多细胞动物所共有的基本特征，这些结构特征是：(1) 在动物的进化历程中，腔肠动物第一次出现了胚层的分化。构成腔肠动物体壁的两层细胞，分别来源于胚胎时期的外胚层与内胚层。外胚层发育成成体的表皮层 (epidermis)，具有保护、运动及感光等机能；内胚层发育成成体的胃层 (gastrodermis)，具有消化、生殖等功能。腔肠动物两个胚层的机能分化，与高等的多细胞动物的外胚层与内胚层的机能分化是相同的，而与海绵动物的两层细胞从来源上及机能分化上是截然不同的。(2) 腔肠动物出现了组织的分化，例如上皮组织，这是一种上表皮细胞内含有肌原纤维所构成的组织，具有一定的收缩能力。又如神经组织是由单极神经细胞、双极神经细胞及多极神经细胞构成的一种神经网络，它们的神经传导总体上说是不定向的，因为没有神经中枢；又呈网状分布，神经细胞也与感觉细胞及效应细胞相联，构成了对外界刺激的传导与反应。(3) 腔肠动物开始出现了消化腔，称为胃循环腔 (gastrovascular cavity)，并有一开孔与外界相通，这个孔兼有口 (mouth) 与肛门 (anus) 的双重作用。胃循环腔被内胚层起源的胃层细胞包围，是食物进行初步消化的场所，所以腔肠动物最先出现了细胞外的消化过程，同时也进行着细胞内的消化过程，这是动物向高等发展的重要步骤。对动物的更有效地取食与消化，提高新陈代谢的能力具有重要的意义。所以腔肠动物体壁包围的消化腔具有重要的生理机能，而海绵动物体壁包围的中央腔仅是水流经过身体的通道。(4) 腔肠动物身体都有了固定的对称体制，即辐射对称 (radial symmetry)，身体或为水螅型 (hydroidtype)，或为水母型 (medusatype)，或两者兼有，或交替出现，这种体制是与其在水中营固着生活或漂浮生活的生活方式相关。而海绵动物相当多的种类是没有固定形态的。综上所述，如果我们把海绵动物看做是侧生动物，那么腔肠动物则是最原始的真后生动物 (Eu-metazoa)。是其他高等多细胞动物的一个起点。

腔肠动物除了上述具进化意义的特征之外，它们还具有用以攻击与防卫的刺细胞 (cnidoblast)，群体种类具有二态 (dimorphism) 或多态 (polymorphism) 现象，生活史中常有世代交替 (metagenesis) 现象。

第一节腔肠动物的一般形态、生理及分纲

一、一般形态——水螅型与水母型

腔肠动物的体型具有两种基本形态，即营固着生活的水螅型（图 5-1A）及营漂浮生活的水母型（图 5-1B）。这两种体型均为辐射对称或两辐射对称（biradial symmetry）。两辐射对称是指通过身体的中轴只有相互垂直的两个纵切面可以将身体分成相等的两半。

腔肠动物的两种体型随不同的类群而有不同的存在方式。在水螅虫纲，原始的种类水螅型与水母型交替出现在生活史中，无性生殖阶段表现为水螅型，有性生殖阶段表现为水母型，大多数水螅虫纲其水螅型比较发达，特别是群体生活的种类。在钵水母类水母型发达，水螅型不发达或完全消失。珊瑚虫类只有水螅型体型、水母型已不复存在了。水螅型呈单体或群体，例如水螅（Hydra）（图 5-2），这是一种池塘中常见的单体生活的动物，身体呈筒形或管形，长约 5mm 左右，从口到基盘的体轴名为口—反口轴（oral-aboral axis）口端游离、顶端有口，口的周围有一圈触手（tentacles），触手的数目水螅为 5—10 个，其他种类因种而异。水螅的反口端形成了粘着的基盘（basal disk），用以附着在水草或其他物体上。

群体生活的种类例如薏枝螅（Obelia）（图 5-11）、反口端形成了匍匐茎（stolon）。水螅型的体壁是由两层上皮肌肉细胞（epitheliomuscular cells）中间夹有一层很薄的中胶层（mesoglea）所组成，包围中央的一个胃循环腔（gastrovascular cavity）。水螅类的胃循环腔为一简单的空腔，也呈管状，而珊瑚类的胃循环腔复杂，被体壁向心伸出的许多隔膜分隔成许多间隔（图 5-31），以增大消化及吸收的面积。

水母型通常是单体、营漂浮或游泳生活，极少数种是群体，有的群体可营固着生活。钩手水母（Gonionemus）（图 5-3）是属图 5-3 钩手水母（Gonionemus）于水螅虫纲的一类水母，生活在浅海，身体的直径在 1—2cm 之间，是一种小型的水母。水母型身体呈铃形或倒置的碗形，或伞形，向外凸出的一面称外伞面（exumbrella）或上伞面，凹入的一面称下伞面（subumbrella），下伞面的中央有一下垂的管称垂唇（manubrium），垂唇的游离端为口，伞的边缘有一圈触手，钩手水母下伞的边缘向内伸出一圈窄的膜状结构，称为缘膜（velum），缘膜是水螅纲水母的特征。在钵水母类的水母均无缘膜。水母型的体壁结构与水螅型基本相似，也是由两层上皮肌肉细胞中间夹有中胶层构成，但水母型的中胶层远较水螅型发达。体壁围绕的胃循环腔也较发达，它或是一个简单的囊，或是被膜分隔成 4 个胃囊（stomach pouches），由胃囊向伞缘伸出 4 条（水螅纲水母）或更多的（钵水母）辐射管（radial canals），并与伞缘平行的环管（circular canals）相连，由环管也可伸出离心的小管进入触手，直达触手末端。在伞缘或触手基部有感觉器官，例如眼点（eyespot）或平衡囊（statocyst）。大多数水母的辐管、触手及感官均呈四辐射对称。

触手是腔肠动物重要的结构之一，虽然某些水螅型与水母型完全缺乏触手。触手基本上可分为两种形态，一种是头状的，短小，刺细胞集中在触手端部，组成帽状结构，一种是丝状的，细长，刺细胞沿触手全长呈环状或瘤状分布，这两种触手或单独存在于不同的种，或同时存在。触手的数目、结构、排列方式在不同的种不同，触手或由于胃腔的伸入而中空，或由胃腔细

胞充满而呈实心结构。触手的数目也常随动物年龄的增加而增加，触手的基部也常膨大，是感觉细胞或刺细胞集中的结果。

二、细胞组织的分化

如上所述，水螅型与水母型体壁的结构基本上是相同的，其表皮层与胃层的细胞分化也是相似的。以水螅为例，其体壁可以分化成以下几种不同形态与机能的细胞。

1. 上皮肌肉细胞 (epitheliomuscular cell) 是构成表皮层与胃层上皮组织的最主要的一种细胞。一般呈柱形，基部固着在中胶层上(图 5-4A、B)。外胚层的上皮肌肉细胞基部延伸(图 5-6D)，其延伸部分平行于身体的主轴，在延伸物中包含有肌原纤维 (myoneme)，许多细胞的延伸物彼此相连，依次排列形成纵行于身体的可伸缩的肌肉层，肌肉的收缩可以使身体缩短，因此腔肠动物的上皮细胞具有肌肉细胞的特性，这是一种原始分化的现象。在一些珊瑚虫类，其肌原纤维不是独立于上皮细胞，而是埋于中胶层中，形成独立的肌肉束。水母型的水螅细胞多为立方形或扁平形。

胃层的水螅细胞在水螅类也呈柱型，其游离端具有伪足与鞭毛，它具有吞噬和消化食物的机能，细胞中含有许多食物泡，所以胃层的水螅细胞也称为营养肌肉细胞 (nutritive-muscular cell)。这种细胞基部延伸物不发达，肌原纤维垂直于体轴，形成一层环肌层。

2. 腺细胞 (gland cell) 是一种具分泌能力的上皮细胞。在水螅的基盘处及触手的表皮层中腺细胞特别发达，它的分泌物可以帮助水螅体附着及捕食等。在具有骨骼的种类，例如水螅型群体及珊瑚类，其腺细胞可以分泌大量的角质或钙质以形成几丁质的围鞘或钙质外骨骼。胃层中也含有大量的腺细胞，细胞内含有大量的分泌颗粒，它可以转化成消化酶，进行食物的细胞外消化。3. 间细胞 (interstitial cell) 位于上皮细胞之间，靠近中胶层处，是一些小型、圆形的细胞，单独或成堆分布，具大的细胞核，它是体内一种未分化的细胞，由它可以转化成生殖细胞、刺细胞、腺细胞等其他类型的细胞。

4. 刺细胞 (cnidoblast) 是腔肠动物特有的一种攻击及防卫性细胞。在水螅类分布于表皮层中，特别是在口区、触手等部位，在水母及珊瑚类除了分布于体表及触手外，消化腔的胃丝、隔膜丝上也有大量的分布以帮助捕食。刺细胞是一种特化了的水螅细胞，核位于基部(图 5-5A)，细胞顶端具一个刺针 (cnidocil)，伸出体表，其超微结构相似于鞭毛；刺的基部也有基粒(图 5-5B)。刺细胞内有一刺丝囊 (nematocyst)，囊的顶端为一盖板 (lid)，囊内为细长盘卷的刺丝。当刺针或刺细胞受到刺激时，刺丝囊由刺细胞中被排出，同时刺丝也由刺丝囊外翻出来，形成不同长度的刺丝，用以捕食及防卫。

实验证明刺丝囊的排放机制是由机械刺激及化学刺激的联合作用所引起，单独地使用其中任何一种刺激并不引起排放。外界刺激作用于刺细胞，引起刺丝囊由周围细胞质中吸收水分，改变囊壁渗透性，刺细胞随之收缩，增加了刺丝囊内的压力，刺丝冲破盖板外翻出来而引起了排放。所以其排放是由于外界刺激直接作用于刺丝囊，而不是通过神经细胞。神经的传导作用可能仅在大量的刺细胞的排放中起调节作用。已排放的刺丝囊其尖端不断地渗出液体，这种液体对被捕物具有麻醉及毒杀作用。有人用一种海葵 *Aiptasia*，从其消化道内胃丝上收集大量的刺丝囊毒液进行分析，结果发现

其中有四种蛋白质成分。再用这四种蛋白质成分对招潮蟹（*Uca*）及喇咕虾（*Procambarus*）做毒性实验，结果发现其中有的蛋白质成分有毒杀作用，有的蛋白质有破坏细胞膜及神经索传递动作电位的能力，有的蛋白质成分引起实验动物的强烈痉挛，这说明是通过神经系统的作用所引起。实验结果说明由胃丝上收集的这些蛋白质具有神经毒素、肌肉毒素、溶血性及坏死性的特征。有的腔肠动物其刺丝囊的毒素甚至对人也造成麻痺作用，例如大海蜇、霞水母等。

每个刺细胞仅能排放一次，但可以由间细胞不断地补充及更新，根据其排放出的刺丝囊及刺丝的形态、腔肠动物的刺丝囊有 30 多种，但每种动物一般有 1—7 种不等。例如水螅有四种，一种是穿刺刺丝囊（penetrant）（图 5-5A、B、C），用以穿刺并释放毒液；一种是缠绕刺丝囊（volvent）（图 5-5D），这种不释放毒液、但能缠绕捕获物；还有两种是粘着刺丝囊（glutinant）（图 5-5E、F），它们所排出的刺丝具有粘着及捕食功能。前两种刺丝囊对化学刺激，特别是对食物刺激比较敏感，后两种对机械刺激敏感。有人观察水螅在一次捕食时可以排放出触手上 25% 的刺丝囊，并在 48 小时内更新。

5. 神经细胞（nerve cell）腔肠动物的神经细胞主要为多极神经细胞（图 5-6A、C、D），也还有双极神经细胞等。细胞体位于上皮肌肉细胞基部，靠近中胶层，平行于体表排列。神经细胞相互分离分布，靠神经纤维相联，形成网状，故名网状神经

6. 感觉细胞（sensory cell）细胞体长形（图 5-6B），垂直于体表，在口区及触手处很丰富，细胞基部具有很多神经突起，端部具感觉毛，感受各种刺激，然后经神经突起作用于效应器或细胞。

腔肠动物的表皮层与胃层之间为中胶层（mesoglea），水螅型体内的中胶层不发达，一般为很薄的一层，其中很少有细胞分布。水母型体内中胶层十分发达，占据了身体的几乎整个厚度，其中含有纤维及少量来源于外胚层的细胞。中胶层中的主要成分是水，其中含有极少量的蛋白质及多糖，其浓度一般低于 1%，其渗透浓度比海水还低，但由于其中含有少量的硫酸盐和其他离子（硫酸钙溶液比等渗的氯化钙溶液更浓），所以它的总渗透浓度和海水相近。一般情况下中胶层中含有机物为 5%，也有人用细指海葵（*Metridium*）做实验，发现其中胶层中含有 8% 的蛋白质和 1% 的多糖，并以胶原蛋白质的形式存在，这种物质具有很强的弹性和粘合力。脊椎动物肌腱中的胶原纤维只能延伸到自身长度的 10—20%，腔肠动物中胶层中的胶原纤维却能伸长自身长度的三倍（橡胶是四倍）。所以中胶层不仅使腔肠动物可以伸缩及保持体形，在一定意义上也是腔肠动物的一种骨骼类型。

三、生理

1. 肌肉与运动 腔肠动物很少能做主动的移位运动，运动的能力是很有限的，特别是水螅型。运动是由表皮肌肉细胞中肌原纤维的收缩所引起。例如水螅的身体可做伸缩运动，伸展时体长可达 15—20mm，收缩时体长仅 0.5mm，这种伸缩是爆发式的，每 5—10 分钟左右爆发一次，主要是由外皮肌细胞的纵行肌原纤维的收缩所引起。身体一侧的肌原纤维的收缩可引起身体的弯曲。有时靠弯曲身体及触手并与基盘的交替附着而做翻斛斗式的运动。基盘处粘细胞可分泌大量的气泡，可使水螅在水面上做短暂的漂浮。

钵水母类和珊瑚类的肌原纤维已与表皮细胞分离形成独立的一层肌纤

维，例如水母的肌原纤维在下伞面及伞缘形成薄薄的一层肌肉环，有的被辐管分离成片状，其纤维有横纹，它们做有规律的收缩，使伞面有节奏的收缩运动。当伞缘收缩时，伞缘内的水被喷出，由于反作用力而推动水母体向上运动，当伞及伞缘肌肉舒张，被压缩的中胶层的弹性，使伞又恢复了原形，水又重新进入伞缘内，身体下沉，但由于收缩比舒张要快，所以水母还是可以向上垂直运动。水母类的垂直运动在有缘膜的水母可以看的更为清楚。一旦肌肉停止收缩，水母就会自然下沉。其水平方向的运动多是被动的，多是由于水流及风力所推动。又例如在珊瑚类，海葵的肌原纤维在隔膜上形成发达的牵缩肌，它的收缩非常有力，所以当海葵固着在岩石上是很难将它取下的。

2. 取食与消化 腔肠动物都是肉食性的，以浮游生物，小的甲壳类、多毛类甚至小的鱼类为食。由于食物的机械刺激和化学刺激，引起水螅类动物伸长触手，并放出刺丝囊以缠绕、麻痹、毒杀捕获物，再将食物送入口中。口区腺细胞分泌的粘液有利于食物的吞咽，食物进入胃腔后，胃层的腺细胞开始分泌蛋白酶，分解、消化食物使之形成许多多肽，同时在胃腔中由于营养肌肉细胞的鞭毛运动，食物得以混合与推动。经这种细胞外消化之后，开始细胞内的消化过程，营养肌肉细胞的伪足吞噬食物颗粒，在细胞内形成大量的食物泡，经过酸性及碱性的化学过程之后，营养物质由细胞的扩散作用输送到全身。钵水母类及珊瑚类胃腔结构比较复杂。钵水母的胃腔中有各种辐管及环管，胃囊中有内胚层起源的胃丝；珊瑚类的胃腔被许多隔膜分隔成许多小室，隔膜上有隔膜丝。胃丝及隔膜丝中含有大量的刺细胞及腺细胞，它们是将食物吞入胃腔之后才杀死及消化。消化后的营养物通过各种管道输送到全身，未消化的食物残渣仍由口排出。糖元及脂肪是腔肠动物的主要贮存物。

腔肠动物中许多种类，特别是海洋中的造礁珊瑚类，体内均有共生的藻类，如动物黄藻、腰鞭毛藻之类。藻类能进行光合作用，产生甘油、脂肪、糖及脯氨酸等，并提供给腔肠动物作为其补充营养。这将在珊瑚纲中做进一步的叙述。

3. 呼吸与排泄 腔肠动物没有专门的呼吸及排泄器官，由于身体是由两层细胞围绕胃循环腔所组成，并通过口使胃腔与外界相通，实际上体壁的两层细胞均与外界环境接触，所以呼吸与排泄作用可以由体壁细胞直接独立进行。出、入口及胃腔的水流可以携带入新鲜的氧气，并带走代谢产物。腔肠动物的主要含氮废物是氨。

4. 神经传导及感官 腔肠动物是最早出现神经结构的多细胞动物。神经结构原始，是由双极神经元、多极神经元及神经纤维联合成神经丛或神经网络，一般位于外表皮细胞基部肌肉层之外，呈网状分布，故称网状神经系统 (nervous system) (图 5-7)。由于神经细胞可向各个方向传导，也称为漫散神经系统 (diffuse nervous system)。水螅就只有一个神经网络，但大多数腔肠动物除了表皮神经网络之外，在胃层的基部也有一个神经网络，这两个神经网络或是完全独立的，或有纤维相联。1971 年 Westfall 等首先证明了水螅及其他腔肠动物在神经元之间、神经元与效应器 (表皮肌肉细胞、刺细胞、腺细胞等) 之间也存在着突触传递 (synaptic transmission)。即神经冲动的传导是由一个神经元的轴突，传递给另一个神经元的树突。轴突的末端具有突触小泡 (synaptic vesicle)，树突的末端没有。传导时，突触小泡释

放乙酰胆碱引起后一个神经元的兴奋，冲动传出以后，乙酰胆碱被神经末梢表面的胆碱酯酶水解成胆碱及乙酸而解除了激活作用。以后又发现腔肠动物的突触传导分为两种类型。一类突触是对称性的传导 (symmetrical)，即两个或多个神经末端有突触小泡，因此冲动可以同时向两个或几个方向传递，这种传导也叫非极性的传导 (nonpolarized transmission)；另一类突触是不对称的 (asymmetrical)，即神经细胞只有一个末端具突触小泡，神经冲动只能向一个方向传导，因此也称为有极性的传导 (polarized transmission)。最近的研究证明腔肠动物的非极性传导是很普遍的。也有人认为腔肠动物的两个神经网络一个是由多极神经元形成的非极性传导，也就是慢传导系统；另一个是由双极神经元形成的极性传导，也就是快传导系统。

腔肠动物的神经元可以有 2 个、3 个或多个长的神经突起，这些突起或与感官相联、或与效应器相联、或与其他神经元相联、或者是同一个神经元同时与感官与效应器相联，这种多样性说明了神经细胞传导的原始性。在生理意义上代表了高等动物所具有的感觉神经、运动神经及中枢神经的起始阶段。此外，腔肠动物的非神经传导，即上皮传导也是很常见的，例如刺细胞、表皮肌肉细胞可以完全独立于神经元而被自身所控制。

水母型的神经结构比水螅型复杂，例如水螅水母，除了伞部的神经网络之外，伞缘的上皮神经细胞分别在伞缘的上、下面集中形成两个神经环 (图 5-8)。下面 (或称外面) 的一个神经环更发达。钵水母类的水母型多数没有这种神经环，而是在伞缘集中形成 4—8 个神经节。

水母型个体均能表现出一种有节奏的收缩运动，这是由于水母的神经结构每隔一定时间能自发地产生动作电位，并经过神经传导引起整个身体的收缩。研究已经证明这种自发的动作电位是由起搏点的神经元所引起。起搏点神经元在水螅水母存在于外神经环中，在钵水母类存在于感官神经节中。而且每一个神经节 (一般 4—8 个) 都有起搏神经元，它是水母类有节奏博动的中心。一个水母体似乎有一个起搏点就足以引起身体有节奏的收缩运动，但实验证明多个起搏点比仅有一个起搏点能使收缩的节奏更有规律、更有保障、使间隔的时间也较短。

腔肠动物的水螅型体没有明显的感官，其感觉细胞可分布全身，但触手、口区较为丰富。水母型个体，在伞缘具有丰富的感觉细胞或感觉器官。感觉细胞的细胞体都是具纤毛的。感觉器官包括眼点及平衡囊。眼点是由感觉细胞构成的杯状物，内有色素颗粒分布，它对光线或有正趋性，即有光时游向水面。或对光有负趋性，即有光时下沉水底，无光或弱光时浮向水面。平衡囊在水螅水母结构简单，在缘膜基部或下伞面神经环 (即外神经环) 处形成一个小囊，囊的内壁有感觉细胞，细胞上也有纤毛。囊的底部有一钙质结石 (图 5-9A)。它是一种重力感受器。当伞缘倾斜时 (图 5-9B)，结石与感觉细胞的纤毛接触，并刺激纤毛细胞以产生动作电位，抑制了该侧肌肉纤维的收缩，通过肌肉收缩再调整身体使恢复平衡位置。钵水母类的平衡囊结构更复杂，将在有关节中叙述。

5. 生殖与生活史 无性生殖及有性生殖在腔肠动物中都是很普遍的。无性生殖的主要形式是出芽生殖，特别是在水螅型更为常见。例如水螅出芽时从身体的靠基部通过体壁及胃腔的向外突出，再长出触手与口即形成芽体 (图 5-2)，以后芽体与母体分离即形成新的个体。但在藪枝螅 (*Obelia*) (图 5-11) 所形成的芽体与母体不分离则形成了群体。其次，也可以通过分裂方

式进行无性生殖，主要发生在水螅型，例如海葵可以纵分裂，钵水母的幼体以横分裂进行无性生殖。此外水螅型一般具有很强的再生能力，例如，将水螅切成数段，条件合宜时每段都可以再生成一个新的个体，再生时口与反口端的极性不变，但口端的再生速度比反口端迅速。所以水螅型的再生现象也被认为是无性生殖的一种方式。

有些生殖出现在多数水螅型及所有的水母型，除少数种类例如水螅为雌雄同体之外，绝大多数种类为雌雄异体（或异群体）。生殖细胞来源于间细胞，然后迁移到固定的位置上形成生殖腺。水螅虫纲的动物生殖腺来源于表皮层，例如水螅，水螅水母的生殖腺位于放射管下或垂唇周围，但都是来源于表皮层细胞。钵水母纲的生殖细胞起源于胃层位于胃囊低部。珊瑚纲的生殖细胞是由胃腔中的隔膜上发生，也是内胚层来源。腔肠动物只有生殖腺，没有出现生殖导管及生殖附属腺，生殖细胞成熟之后由口排出，或由体壁破裂而释放。

受精作用依不同的种而异，或在体外海水中进行，或在垂管的表面，或在胃腔内生殖腺的部位进行。卵裂是完全的，形成中空的囊胚，经移入法或内陷法形成原肠胚，结果形成两层细胞，即两个胚层，内部成团的细胞为内胚层，将来形成成体的胃层，外表的一层为外胚层，将来形成成体的表皮层。实心的原肠胚迅速延长，体表出现纤毛，形成了自由游泳的浮浪幼虫（planula）（图 5 - 10）。浮浪幼虫早期没有口及胃腔，游泳一段时间之后，固着在水草、岩石或其他物体上发育成水螅型体，或再经过出芽生殖形成群体。淡水生活的水螅没有幼虫期，其受精卵直接发育。

四、腔肠动物门的分纲

腔肠动物除极少数种类为淡水生活外，绝大多数种均为海洋生活，多数在浅海，少数为深海种，现存种类约有 11000 种，分为 3 个纲：

1. 水螅纲（Hydrozoa），
2. 钵水母纲（Scyphozoa），
3. 珊瑚纲（Anthozoa）。

第二节水螅纲 (Hydrozoa)

水螅纲是腔肠动物中唯一包含有极少数淡水种类的一个纲，多数种在沿海生活。多数是附着在岩石、海草、贝壳上的小型水螅型动物，常被误认为是海藻。单体或群体生活，身体呈水螅型或少数种呈水母型，或水螅型与水母型同时存在于群体中，形成二态或多态现象，或是水螅型与水母型在生活周期中不同时期出现，形成世代交替。水螅纲的水螅型结构简单，没有口道，胃循环腔中也没有隔膜。水母型绝大多数具有缘膜，胃腔中没有刺细胞。水螅型及水母型的中胶层中均无细胞结构，生殖细胞均来源于表皮层（外胚层），个别种即使来源于内胚层，但最后仍在外胚层中发育成熟。

一、水螅型群体结构及其形成

水螅纲动物中除水螅，某些筒螅等极少数种为单体生活之外，其余绝大多数种类为群体生活。沿海常见的藪枝螅 (*Obelia*) (图 5-11) 就是群体生活的代表，其群体呈树状，从几厘米到十几厘米，固着在岩石及海藻上。群体基部固着的部分呈水平方向生长，形成匍匐茎，也称螅根 (*hydrorhiza*)，由螅根上长出的直立茎称为螅茎 (*hydrocaulus*)，螅茎再分枝，分枝的末端长出螅体 (*hydranth*)。藪枝螅的螅体有两种形态：种螅体有口有触手，具有取食与消化的机能称营养体 (*gastrozoid*)；另一种是无口无触手的棒形个体，个体的中央茎（也称子茎 (*blastostyle*)）可以用出芽方式形成许多水母芽，这种个体称生殖体 (*gonozoid*)。生殖体产生的水母芽离开母体后独立生活，即水母型体。水母体雌雄异体，行有性生殖，卵在水中受精后，形成浮浪幼虫，至此以后虫体营固着生活，以出芽方式形成新的群体。

群体中营养体的口位于垂唇的顶端，不同的种类其触手的形态、数目及着生方式等均可不同。多数种类的触手是实心的，或呈棒状，端部具大量刺细胞聚集成球，原始种类均为棒状触手，且在营养体上散布，例如遍枝螅 (*Syncoryne*) (图 12-5A) 就是这种类型的触手。触手或为丝状的，刺细胞沿触手全长散布或规则排列。笔螅 (*Pennaria*) 具有这两种形态的触手 (图 5-12B)；棒状触手在垂唇上散布，丝状触手在垂唇基部排成一圈。筒螅 (*Tubularia*) 全部为丝状触手，但排成两圈，分别位于垂唇的端部及基部 (图 5-12C)。最进化的种类还是藪枝螅，触手全部为丝状，在垂唇基部排成一圈 (图 5-12D)。

群体的体壁也是由表皮层、胃层中间夹有中胶层所组成。个体之间以及基部相联的体壁称为共肉 (*coenosarc*)，胃循环腔在个体之间也是相互沟通的。营养体将消化后的营养物质经共肉及胃腔输送到整个群体。群体体壁的外表有一薄层表皮细胞分泌的支持物称为围鞘 (*perisarc*)，它是由几丁质及苯醌鞣化的蛋白质所组成，它对逐渐增大体积的群体起支持作用，对个体有保护的功能，所以可以看做是一种外骨骼。围鞘常在分枝处或个体基部形成一些环，起着加固作用。围鞘如果一直延伸到螅体周围，这种群体称为有围鞘的 (*thecate*) 群体，共围鞘随螅体而命名，如营养鞘 (*hydrotheca*) 及生殖鞘 (*gonotheca*)，藪枝螅便是有围鞘的群体。群体的围鞘如果仅包围螅根、螅茎及共肉部分，而不包围螅体，这种群体称无围鞘 (*athecate*) 的群体。例如笔螅、筒螅便是这种 (图 5-12B、C)。

水螅型群体的形成是以出芽方式进行，绝大多数种类芽体是由螅根或螅茎产生，很少种由营养体产生。群体形成的方式有以下 4 种：(1) 螅根型

(hydrorhizal type)，芽体单个的由螅根处产生，产生后垂直生长，每个芽体形成一个直立的螅体，这是一种原始的群体形成方式，多见于原始种类，例如贝螅 (Hydractinia) (图 5-13)；(2) 单轴型 (monopodial type)，群体的生长带在第一个螅体的基部，所以第一个螅体的茎可以不断地生长延伸 (图 5-14A)，螅茎延伸时，它的侧芽长出新的螅体，新螅体的基部也有生长带，它也不断地向前延伸，在延伸过程中再形成新的侧芽，如此重复形成群体，结果群体的主轴是由第一个螅体所形成，最老的螅体是在主轴的最顶端，例如真枝螅 (Eudendrium) (图 5-14B)，这种群体形成方式在无围鞘的裸芽类 (Gymnoblasic hydroids) 中流行；(3) 假单轴型 (sympodial type)，第一个螅体的基部没有生长带，所以它不能向前延伸，而是通过出芽方式产生一个或多个侧芽，同样侧芽也不继续延伸，而是又产生新侧芽，新侧芽越过亲本芽体，因此群体的主轴是由许多螅体的茎联合组成 (图 5-14C)，最年轻的个体在分枝的顶端，越老的个体越靠近群体的基部，这种生长类型在低等的有围鞘的被芽类 (Calyptoblastic hydroids) 中流行，例如 Halecium (图 5-14D)；(4) 复合型 (compound type)，这是在假单轴型的基础上又恢复到单轴型生长，螅茎及侧枝的末端不是螅体，而是生长点，因此它们可以不断地延伸，其芽枝及螅体均由侧面发生，每个侧枝来自一侧的生长点，这种生长方式似乎是最成功的。最大的水螅群体都是以这种方式形成，例如海樞 (Plumularia) (图 5-15)。这种类型出现在较高等的有围鞘的被芽类群体中。

二、水母型的退化

水螅纲中的一些种类具有自由游泳的水母体，薺枝螅就是这样，它的水螅型体以出芽方式形成独立的水母体，水母体又以有性生殖产生水螅型体，即具有世代交替现象 (图 5-11)。但多数种类并不产生自由游泳的水母体，其水母体世代是永远附着在亲本水螅群体上形成水母芽形式，也就是说它的水母型世代表现出不同程度的退化。例如贝螅的水母芽是永远附着在独立的螅茎上 (图 5-13)，薺枝螅及筒螅永远散布在营养体的垂唇上 (图 5-12 图 5-15 海樞 (Plumularia))

示群体的复合型形成方式。A、C)，在真枝螅是发生在营养体的基部，总之这些水母芽表现出退化，它们没有口及胃腔、触手减少或消失、身体失去伞形。结果水母芽变成了囊状体 (图 5-16A)，囊状体实际就是由外胚层形成一囊形的膜状结构，其中包含有大量的生殖细胞及内胚层形成的实心轴，水母形态已完全消失。在一种直杯螅 (Orthopyrix)，其生殖体也不形成水母芽，而形成一种端囊 (acrocyst) (图 5-16B)，其中也含有大量的生殖细胞，生殖细胞可以在端囊中受精并发育，直到形成浮浪幼虫之后，端囊才由生殖体中释放出去。尽管如此，附着的水母芽、囊状体、孢子囊都仍然代表了有性生殖的个体，只是它们的水母型形态表现出了退化而已。

三、多态现象

水螅纲中许多营群体生活的种类都含有营养体与生殖体两种形态与机能完全不同的个体，这种现象称为二态现象。群体中如果包括两种以上不同形态与机能的个体，则称为多态现象。例如贝螅 (图 5-13)，群体中包含有四种不同形态的个体，即正常的具有触手，能捕食的营养体；没有口与触手，个体顶端具有大量刺细胞的指状体，个体或直立或弯曲，具有保护功能；还有刺状体 (spinezooid)，它的表皮内包有几丁质骨刺，具有支持及保护的

功能；最后还有一种生殖体，它具有水母芽，但从不由群体中释放出能自由游泳的水母体，而是由水母芽产生精子或卵，并在海水中受精。而且有趣的是贝螈也具有很强的再生能力，再生时不同形态与机能的个体碎片只能再生出它原来类型的个体，这说明了群体中不同类型的个体在最初形成时，已经在发生学上被决定。所以贝螈的多态现象引起了发生学家极大的兴趣。

多态现象在管水母类 (Siphonophora) 达到了最高发展程度，群体中的个体分化达到了七种之多，并且分属水螅型或水母型两种类型的个体。例如 *Agalma* (图 5 - 17)，群体中呈水螅型的个体有：(1) 营养体，具触手，但触手细长，并缠绕有刺丝带，是群体中唯一可以取食、消化的一类个体；(2) 指状体，没有口，但有大量的刺细胞分布在触手上，与营养体触手相似，这是一种保护性个体；(3) 生殖体，无口、无触手、呈子囊状，可以通过出芽方式产生水母芽。群体中呈水母型的个体有(4) 浮囊体 (pneumatophore)，这是一种变形的水母体，位于群体的顶端，中胶层不发达，在内、外胚层细胞之间形成一个大的气囊或气室，胃层细胞特化成腺细胞，由它产生 CO_2 气或空气充满气室中，用以漂浮；(5) 游泳体 (nectophore)，呈水母型，具缘膜，放射管及环管等结构，肌纤维也发达，但无口、无触手及垂唇，它的功能是使群体运动；(6) 叶状体 (phyllzooid)，呈叶状或盔状，体型很小，与水母型相似，有很厚的胶质，在群体中担任保护与漂浮的机能；(7) 水母型生殖体，个体呈退化的水母型结构，无口、无触手及感官，具有大量的生殖细胞，雌雄异体，但群体可以是雌雄同体，生殖细胞在释放之后个体死去。

腔肠动物中多态现象的生物学意义可以认为是群体中个体之间的劳动分工，因为腔肠动物尚未出现器官系统来担任不同的生理机能，而是通过群体中个体的形态分化来担任不同的生理机能，这种分化是一种很原始的形式，这与腔肠动物的生活史及发展水平是密切相关的。

在单态的种类，例如水螅、海葵等，身体呈水螅型，生活史很简单，即由水螅型体产生精、卵，并形成受精卵 浮浪幼虫 水螅型单体。生活史中没有水母型，有的种甚至没有浮浪幼虫期。在二态及多态生活的种类，生活史中有水螅型及水母型阶段，其水螅型行无性生殖，水母型或水母芽行有性生殖，其受精卵仍发育成水螅型体，其生活史成为水螅型体 水母型体或水母芽 受精卵 浮浪幼虫 水螅型体。结果形成无性世代与有性世代的交替现象。世代交替现象究竟是二态或多态现象的产物？还是由于腔肠动物生活史的改变造成了多态？按照前一种观点，原始的腔肠动物应是水螅型，它通过有性生殖，次生性的产生水母型体，因此形成了二态或多态。按照后一种观点认为，祖先腔肠动物是柔软的水母型，而水螅型是幼虫期的持续。这后一种观点在水螅纲硬水母目中得到了证实。因为硬水母类的受精卵在发育中通过浮浪幼虫及辐射幼虫 (actinula) 直接发育成水母型，其生活史是水母型体 受精卵 浮浪幼虫 辐射幼虫 水母体。一种小型的水螅 *Microhydra* 的个体发育正是如此，这说明辐射幼虫首先发展了固着习性，随着延伸固着期，停止发育成水母型，而最终发育成水螅型群体，所以生活史的改变形成了多态。这种现象与管水母类的发育也相符合，它的浮浪幼虫也是首先形成水母型体，即浮囊体、游泳体。因此世代交替的观点应该让位于水母体是成熟的腔肠动物，而水螅体是幼虫期的持续阶段的观点。当然这个论点是建筑在硬水母目是最原始的腔肠动物的基础之上的。

四、水螅纲的分目

1. 硬水母目 (Trachylina) 这一目的成员, 身体均呈水母型, 完全缺乏水螅型, 生活史中经过了浮浪幼虫及辐射幼虫, 再发育成水母型体 (图 5-18)。这是一种原始的种类及原始的生活史类型。水母体的生殖腺位于放射管下的表皮细胞内, 具有或不具有垂管, 环管还向伞缘伸出许多小盲管, 触手的数目常随年龄的增加而增加, 常见的代表种有 (Aglaura) (图 5-18), 三身翼水母 (Geryonia) (图 5-19)。2. 水螅目 (Hydroida) 水螅型世代发达, 水母型世代存在, 但不发达、或不存在。水螅纲中绝大多数种类属于本目, 许多种是沿海常见种, 包括以下四个亚目。

(1) 淡水水母亚目 (Limnomedusae): 具有单体的小型的水螅型体和自由游泳的水母型体。例如桃花水母 (Craspedacusta) (图 5-20), 是仅有的一种淡水生活的小型水母, 生活在清洁的江河、湖泊之中, 我国的嘉陵江上游有分布。水母体直径 1.5—2cm, 具有很多触手, 缘膜很厚, 其水螅型阶段仅有数毫米大小。属于本亚目的也还有一些海产种类, 例如钩手水母 (图 5-3) 即是。

(2) 花水母亚目 (Anthomedusae): 也被称为裸芽亚目 (Gymnoblasteria), 围鞘不包围水螅体, 例如筒螅 (Tubularia) (图 5-21), 螅茎直立不分枝, 营养体触手的数目随年龄增长而增加, 生殖芽成丛地附着在垂管上、两圈触手之间, 不离开亲本水螅体。受精卵在亲本体上发育, 经浮浪幼虫、辐射幼虫之后才离开亲本营附着的生活, 再形成水螅型群体。伞形螅 (Corymorpha) 是呈单体水螅型 (图 5-22A), 生殖芽分枝, 附着在两圈触手之间, 具自由的水母体阶段, 水母体呈高杯状, 仅有单个触手 (图 5-22B), 行有性生殖。此外, 贝螅、笔螅及淡水水螅均属此亚目。(3) 瘦水母亚目 (Leptomedusa): 也被称为被芽亚目 (Calyptoblasteria), 围鞘包围水螅体, 例如蕈枝螅 (图 5-11), 营养体触手数目不随年龄增加, 大多数种类不具自由生活的水母体, 例如海槿 (图 5-15), 钟形螅 (Campanularia) 等。

(4) 漂浮水母亚目 (Chondrophora): 是远洋的、多态的漂浮型群体, 例如帆水母 (Velella), 银币水母 (Porpita) 等。

3. 水螅珊瑚目 (Hydrocorallina) 也称多孔螅目 (Milleporina), 此目的动物为群体、水螅型, 这是一类能分泌碳酸钙外骨骼的水螅纲动物, 常与造礁珊瑚一起, 生活在热带浅海中。其外骨骼是由共肉部分分泌形成, 骨骼外有一薄层活组织, 由活组织中伸出两种水螅型个体 (图 5-23)。一种是具口及触手的营养体; 另一种是无口, 但具球状触手的指状体。水螅型基部形成水平交错的共肉管, 由共肉芽还可形成生殖芽, 呈水母型, 但并不离开群体, 当它排出生殖细胞之后自行解体。在群体骨骼上由于水螅体及水母体的死去而留下无数小孔, 故名多孔螅 (Millepora), 它是热带浅海中常见的种类。

4. 管水母目 (Siphonophora) 均为较大型的营漂浮生活的水母型群体。身体是由几种变态了的水螅型及水母型个体被共肉茎联结在一起, 个体间紧密聚集, 彼此分工组成一大型群体。一般根据浮囊体及游泳体的有无, 可将管水母目分为三个亚目。图 5-24 管水母目的代表种

A. 钟泳亚目; B. 胞泳亚目; C. 囊泳亚目 (僧帽水母)。(1) 钟泳亚目 (Calyctophora): 没有浮囊体, 仅有游泳体 (图 5-24A), 例如五角水母

(Muggiaea)。

(2) 胞泳亚目 (Physonectae)：具浮囊体及游泳体，(图 5 - 24B)，例如 Agalma (图 5 - 17)。(3) 囊泳亚目 (Cystonectae)：有浮囊体、无游泳体，例如僧帽水母 (Physalia) (图 5 - 24C)，它的顶端气囊直径可达 30cm，在气囊下仅留有茎的残基，有气腺可分泌气体进入气囊，靠气囊僧帽水母可以在海面随风逐流。它没有游泳体及叶状体，在大多数个体中发现有刺细胞，它所射出的蛋白质有很高毒性。一般认为管水母类是来自硬水母，是由自由游泳的辐射幼虫阶段及成体水母型阶段合并，并逐渐分化而形成的多态群体。

第三节钵水母纲 (Scyphozoa)

钵水母纲动物生活史的主要阶段是单体、水母型，其水螅型阶段不发达、或完全消失。钵水母纲的水母体不同于水螅纲的水母体，这种区别主要表现在：(1) 钵水母纲的水母体一般体型较大，没有缘膜；(2) 胃循环腔复杂，辐射管发达，有内胚层起源的胃丝，胃丝上有刺细胞；(3) 中胶层中有外胚层起源的细胞及纤维；(4) 生殖细胞起源于内胚层，水螅纲水母均来源于外胚层；(5) 神经感官较发达，集中形成 4—8 个感觉器官。本纲动物已有记载的约 200 余种，全部海洋生活。

一、水母体及生活史的一般特征

钵水母纲的水母体体型较大，伞缘直径一般在 2—40cm 之间，个别大的种直径可达 1—2m，例如一种霞水母 *Cyanea capillata*。伞呈圆盘形，如海月水母 (*Aurelia*) (图 5 - 25)，或呈锥形、半圆形、蝶形等因种而异。由于体内的生殖腺或其他胃囊等结构具有色泽，而使身体在透明中出现局部的粉红色、桔红色等。身体也区分成上伞面及下伞面，无缘膜、伞缘具有一圈触手，不同的种触手的数目不同，触手或实心或空心，或长或短，也有少数种没有触手，例如根口水母类 (*Rhizostomae*)。伞缘具有感觉器官，也称为触手囊 (*rhopalium*)，数目为 4 或 4 的倍数，海月水母有 8 个，呈缺刻状，因此将伞缘分成了 8 片。下伞中央的垂唇末端向外延伸，形成 4 个或 8 个口腕 (*oral arms*)，口腕向中心的一侧有沟。口腕具捕食的功能，取食时微小的食物可沿口腕沟进入口图 5 - 25 海月水母 (*Aurelia*) 中，根口水母类口腕愈合，垂唇末端的口封闭，而形成许多新的细小的吸口，用以吸食。一般在触手、垂唇、口腕及伞的外表面分布有刺细胞。一些种类的下伞面生殖腺区向内凹陷形成生殖下窝 (*subgenital pit*)，其功能不详，可能与动物的呼吸有关。钵水母类的中胶层很发达，也是由蛋白质及粘多糖形成的凝胶，其中含有胶原纤维。不同于水螅水母的是中胶层中游离着外胚层起源的变形细胞，这些变形细胞对动物的再生、组织修复起重要作用。中胶层也有很大的弹性，由于它能维持及调节离子的成分及浓度，而使身体在海水中保持一定的浮力。钵水母类的肌肉及运动相似于水螅水母，围绕着下伞缘有由外胚层形成的环行肌肉，触手上有纵行的肌纤维，它们的收缩造成水母的运动。

钵水母类的胃循环腔比水螅水母复杂，原始的种类由口经垂唇进入中央的胃腔，胃腔向外延伸形成 4 个胃囊 (图 5 - 26)，胃囊之间有隔板 (*septum*)，隔板上有小孔，可使胃囊之间互相沟通以帮助液体的循环流动。隔板上有隔板肌，内缘有内胚层起源的胃丝 (*gastric filaments*)，其上含有许多刺细胞及腺细胞，可以固定及杀死进入胃腔的食物。例如十字水母类 (*Stauromedusae*) 就具有这种胃腔。图 5-26 十字水母胃囊的横切

较进化的钵水母类，例如海月水母，这种胃囊及隔板的结构仅在幼年阶段出现，成年阶段时形成了发达的胃腔及环流管系统。海月水母的胃环流管包括由口腕方向伸向伞缘的 4 条分枝的正辐管 (*perradial canals*)，由胃囊方向伸向伞缘的 4 条分枝的间辐管 (*interradial canals*)，及位于正辐管与间辐管之间的 8 条不分枝的从辐管 (*adradial canals*)。(图 5 - 25)，这些放射管在伞缘处均与环管相连。

钵水母类均为肉食性动物，以小的甲壳类、浮游生物等为食，实际上也是一类悬浮取食者，它们以触手过滤水中的微小的浮游生物，经口腕沟靠纤

毛作用送入口及胃腔，胃丝上的刺细胞杀死捕获物，再由胃丝上的腺细胞分泌消化酶消化食物，消化后的营养物靠环流管壁的纤毛摆动以推动营养物由胃腔经从辐管进入环管，再经正辐管、间辐管、胃腔及口将未消化吸收的食物残渣排出体外。

钵水母类的神经结构也是由外胚层形成的神经网络，也具有突触传导。原始的种类例如立方水母类 (Cubomedusae)，也像水螅水母一样，在伞缘具有两个神经环。但多数的钵水母类已不存在这种伞缘神经环，而是神经细胞集中，形成 4 个或 8 个神经节分布在伞缘的触手囊中。显然，其中含有起搏点神经元，因为如果切去全部的神经节，水母则失去博动的能力，如果切去部分神经节，甚至只留一个神经节，水母仍能做有节奏的收缩运动。所以神经节中含有起搏点神经元，它控制着水母类的肌肉收缩运动。

钵水母类伞缘的 4 个或 8 个触手囊也是它的神经感觉中心，它具有感光、重力感受及化学感受的功能。触手囊是由环管向外延伸形成一个中空的小盲管，其末端具有内胚层分泌的钙质颗粒，称平衡石 (statolith) (图 5 - 27A)。外伞缘在平衡囊上端延伸形成笠 (hood)，用以保护及遮盖下面的平衡囊，其两侧有感觉瓣 (sensory lappets) (图 5 - 27B)，其上有感觉细胞及纤毛。当身体倾斜时，端部的结石与感觉纤毛受到刺激而引起运动以调节身体的平衡。

另外，在触手囊上还有外胚层形成的小眼 (ocellus)，原始的小眼仅是表皮细胞内陷形成的一个小窝，其中分布有色素及感觉细胞，复杂的小眼有网膜状的感觉细胞及晶体，如立方水母类，对光线表现出正趋性。此外，在触手囊上、下伞面有一个表皮内陷形成的外，内感觉窝 (sensory pit)，是其化学感受器。

钵水母类的触手囊具有敏锐的感觉能力，例如它能感受到比声波还微弱得多的次声波。有时风平浪静的海面会见到水母类的聚集或成群游动，有经验的渔民及海员会意识到几小时之后，海面将会有风暴的来临，这是由于空气中的气流及海浪的磨擦所产生的一种人不能查觉的次声波，而水母类能感受，并提前开始了迎战风暴的准备。因此人们把某些钵水母类看做是一种有效地预测风暴的指示生物了。仿生学家也利用了它的触手囊结构，成功的制成了风暴预测器，能提前十几个小时成功的预报风暴的来临、方向、级别等。为航海者提供了可贵的资料。

钵水母类为雌雄异体，生殖腺位于胃囊内，由内胚层产生。原始的种类在隔板两侧共有 8 个生殖腺。无隔板的种类具有 4 个，海月水母就有 4 个马蹄形的生殖腺体在胃囊的底部，性成熟时常有色泽，易于识别。生殖细胞排到海水中或口腕处受精，受精卵经囊胚期发育成浮浪幼虫 (图 5 - 28)，经过一段自由游泳之后，用其前端固着在物体上发育成水螅型幼虫，称为钵口幼虫 (scyphistoma)，钵口幼虫以后由顶端到基部进行横裂生殖 (strobilation)，这时称为横裂体 (strobila)，以后横裂体由顶端开始依次脱离母体形成幼年的水母型体，称蝶状幼体 (ephyra)，横裂体可以生活一到数年，全部横裂体脱落之后，它又可以重新形成钵口幼虫，所以横裂体是无性生殖阶段。蝶状幼体很小，边缘有很深的缺刻。它经过大量的取食后发育成水母型成体。远洋漂浮的钵水母类没有固着生活的阶段，它们或是直接发育，例如游水母 (Pelagia)，棕色水母 (Atolla)，或是幼虫保持在亲本的胃腔内或其他部位，例如霞水母。

二、钵水母纲的分目

1. 十字水母目 (Stauromedusae) 是营固着生活的钵水母类, 身体由水螅型及水母型联合形成, 形如倒置的喇叭 (图 5 - 29A)。其上伞面延长成柄状, 末端具基盘, 用以固着, 下伞面向上, 伞呈杯状, 伞缘有 8 个边, 有 8 簇短的触手, 没有触手囊, 仅在触手丛内各有一感觉小体, 口四边形, 位于下伞的中央, 口周围有 4 个小的口叶, 胃腔内有胃囊及隔板。浮浪幼虫没有纤毛, 经爬行后, 固着发育成成体。常分布在较冷的海水中, 附着在海藻上生活, 例如喇叭水母 (*Haliclystus*) (图 5 - 29A) 及高杯水母 (*Luc - renaria*) 等。

2. 立方水母目 (Cubomedusae) 整个伞部呈立方形, 伞缘也呈四边形, 在间辐区由伞缘伸出一条或多条触手, 触手在基部形成足叶, 具有 8 个触手囊, 位于间辐及正辐区伞缘上。下伞面向内延伸形成假缘膜 (Velarium)。具有边缘神经环, 并与触手囊相联, 这与水螅水母有些相似。发育中钵口幼虫可以直接形成成体, 主要分布在热带及亚热带浅海, 少数在开阔的海洋中营漂浮生活。触手上的刺细胞具有很高的毒性, 对浅海游泳者构成威胁, 常见的代表种如手曳水母 (*Chiropsalmus*) (图 5 - 29B), *Cary-bdea* (图 5 - 29C) 等。

3. 冠水母目 (Coronatae) 水母体呈圆屋顶形、锥形、或扁平行, 但外伞中部有一紧缩沟, 将伞分成上、下两部分, 相应的胃囊也被分成上、下两部分。沟下有一圈厚的足叶 (pedalia), 其下端是触手, 伞缘具触手囊, 主要为深海产, 例如缘叶水母 (*Peri-phylla*) (图 5 - 29D)。

4. 旗口水母目 (Semaestomae) 海月水母即属此目, 是本纲中最常见的一个目。伞呈碗形、蝶形, 伞缘有 8 个到许多个缺刻, 缺刻中有触手囊。触手的数目、分布、形状随种而异。具口腕, 口腕中有纤毛沟, 由胃囊伸出复杂的辐射管, 环管或有或无。典型的生活史是水母体 浮浪幼虫 钵口幼虫 横裂体 碟状幼虫 水母体。绝大多数在沿海生活。常见的种有海月水母、游水母、霞水母等。

5. 根口水母目 (Rhizostomae) 接近于旗口水母, 但伞缘无触手, 口腕愈合, 口封闭, 又形成了许多小的吸口。早期发育中具有正常的口, 并有 4 个口叶, 以后发育中 4 个口叶分枝成 8 个口腕, 口腕再分枝愈合, 原来口腕中的纤毛沟愈合成小管及吸口 (suctorial mouth)。吸口、小管与胃腔相连, 胃腔中也有辐射管, 环管或有或无, 具触手囊, 代表种如海蜇 (*Rhopilema*) (图 5-29E)、硝水母 (*Mastigias*) 等。海蜇含有丰富的维生素 B, 为名贵食品, 我国东海、南海等沿海产量较丰富。

第四节珊瑚纲 (Anthozoa)

珊瑚纲全部是水螅型的单体或群体动物，生活史中没有水母型世代。珊瑚纲的水螅型结构较水螅纲复杂，身体呈八分或六分的两辐射对称，口部体壁内陷形成了口道 (stomodaeum)，胃腔内体壁的内胚层向心延伸形成了隔膜 (mesenterium)。肌肉发达，中胶层中有细胞存在，生殖细胞来源于内胚层，许多种可形成骨骼。

珊瑚纲是腔肠动物门中最大的一个纲，约有 7000 多种，全部海产，包含有八放珊瑚 (Octocorallia) 及六放珊瑚 (Hexacorallia) 两个亚纲。

一、一般结构

珊瑚纲动物绝大多数为群体生活，例如八放珊瑚中的红珊瑚 (Corallium)，柳珊瑚 (Gorgonia)，六放珊瑚中的各种石珊瑚 (Scleractinia) 等。仅在六放珊瑚纲中有个别的种为单体生活，例如细指海葵 (Metridium) (图 5-30A)，石芝 (Fungia fungites) (图 5-36C)。

珊瑚纲中单体生活的种类及群体生活的珊瑚个体。多数体呈柱形，柱的长短因种及生活环境而不同，身体以基盘固着在岩石、沙底、贝壳或其他物体上。游离端为口端，口端向外扩展形成口盘，口盘周围有一圈或许多圈触手，触手中空。八放珊瑚触手均为 8 个，成羽状，即每个触手向两侧伸出成行的小突起。六放珊瑚类触手是 6 或 6 的倍数，有的种触手可多达数百个。触手呈指状。口盘中央为裂缝状的口，体壁由口向胃腔延伸，形成一个扁平的口道，或称咽 (pharynx)，内陷直达体长的 $1/2$ — $2/3$ 处 (图 5-30B)。口道的结构与体壁相同，只是由于内陷，所以外胚层在口道的内壁，内胚层在口道的外围。八放珊瑚，扁平口道的一端具有口道沟 (siphonoglyph)，内有纤毛分布，具有口道沟的一面为腹面。六放珊瑚中口道的两端均有口道沟，在口关闭时，口道沟仍开放，靠纤毛作用，使水流可以不停地流入或流出胃腔，以维持体内水的静压，从而完成呼吸作用。由于口道沟的存在，使珊瑚纲动物的体制成为两辐射对称。

珊瑚纲动物的胃腔结构也较水螅纲复杂，即由体壁的内胚层有顺序的向胃腔延伸形成了许多隔膜，将胃腔分隔成许多小室，以增加胃腔的表面积，如八放珊瑚具有 8 个隔膜，上端均与口道相连 (图 5-31A)，六放珊瑚的隔膜的数目为 6 个或 6 的倍数，常成对并列发生。根据隔膜发生的顺序、宽窄及位置、六放珊瑚的隔膜可分为初级隔膜 (primary mesenteries)、次级隔膜 (secondary mesenteries) 及三级隔膜 (tertiary mesenteries) (图 5-31B、C) 等。初级隔膜最先形成，也最宽，上端均与口道相连，一般仅 6 对，其中两对位于口道沟方向，称为指向隔膜 (directivemesenteries)。次级隔膜较窄，成对的发生在初级隔膜之间，亦为 6 对，与口道不相连。三级隔膜在初级与次级隔膜之间，共 12 对。有的种甚至可以有四级、五级隔膜等。隔膜的组织学结构是由两层内胚层细胞、中间夹有中胶层所组成 (图 5-32A)，初级隔膜的内端部分与口道的内胚层相连，其他等级的隔膜内端均游离，游离端隔膜膨大形成三叶状，称为隔膜丝 (mesenterial filament)。隔膜丝的两个侧叶上细胞的表面分布有大量的纤毛 (图 5-32B)，纤毛的摇动有利于胃腔中液体的循环，中叶上分布有大量的刺细胞及腺细胞，所以珊瑚纲胃腔中的刺细胞是内胚层起源。腺细胞可以分泌消化酶进行食物的消化。八放珊瑚的隔膜丝仅有中叶而无侧叶。隔膜丝一般比隔膜更长，末端在胃腔中游

离、或缠绕在胃腔底部，称为枪丝（*acontium*），有时可由体壁上的小孔或从口伸出体外以协助捕食。珊瑚纲动物体内的肌肉比水螅纲发达。水螅所具有的皮肤细胞中的肌原纤维已不存在，而是由内胚层产生了独立的肌肉束，分布在隔膜上或中胶层中（图 5 - 32A, 5 - 31）。发达的肌肉束使身体可以伸长或缩短，以及将触手缩回胃腔中。八放珊瑚隔膜上的纵肌束均为腹向排列，六放珊瑚纵肌束在指向隔膜上为背向排列，其他每对隔膜上均为面向排列（图 5 - 31A、B）。其体壁的环行肌也由内胚层发生，在口盘处特别发达。

珊瑚纲的神经结构也是形成上皮神经丛和胃层的神经丛，只是具有更多的双极神经元，也有突触传导，所以反应较水螅纲动物迅速。没有特殊的感官。

珊瑚纲动物多数为雌雄异体，少数种类为雌雄同体。其生殖腺位于隔膜上，在纵肌束及隔膜丝之间形成长带状（图 5 - 32A），生殖细胞来源于内胚层的间细胞，但一般情况指向隔膜是不孕的。如果是雌雄同体的种，一般是雄性先熟（*protandry*），以避免自体受精。生殖细胞排到体外，在海水中受精，或在胃腔中受精，发育中经过浮浪幼虫，再发育成成体。

二、珊瑚的骨骼及造礁珊瑚

珊瑚纲中大多数的种类都能形成骨骼，骨骼的形态、部位、成分、形成方式在不同的类群有所不同。一般八放珊瑚骨骼多发生于体内，许多种类是形成分散的骨针，骨骼成分有角质也有钙质，常将八放珊瑚称为软珊瑚。六放珊瑚的骨骼都是由体表分泌形成，骨骼成分为碳酸钙，骨质坚硬，因此常称为硬珊瑚。例如石珊瑚类，它们生活在热带浅海中，它们所形成的石灰质骨骼不断在浅海区堆积，并与其它形成钙质骨骼的动植物，例如软体动物、腕足动物、棘皮动物、石灰藻等一起经过地质年代的堆积作用，在海洋中形成了礁石、岛屿，这种六放珊瑚也称为造礁珊瑚（*reef corals*）。

八放珊瑚均为群体，群体中的个体彼此独立，个体间通过共肉（*coenosarcus*）彼此相连（图 5 - 33），共肉表面为外胚层细胞，与个体的表面的外胚层细胞相连。共肉的中胶层中有来源于外胚层的变形细胞，它们单独存在或成堆分布，个体之间的中胶层中也有网状的共管（*solenia*），共管与个体的胃腔相连，这是最简单的八放珊瑚的群体结构，例如海鸡冠（*Alcyonium*）。

低等的八放珊瑚其中胶层中的变形细胞像海绵动物的造骨细胞一样，能分泌形成钙质骨针，所以这种变形细胞也称为造骨细胞。低等的种类形成分散的骨针，或成行的排列在隔膜之间，如海鸡头（*Nephthya*）（图 5 - 34A）。有的种类例如 *Gersemia*、骨针还可伸到体外（图 5 - 34B）。八放珊瑚中比较进化的种类例如柳珊瑚（*Gorgonia*）（图 5 - 34C）所形成的骨针或骨片互相愈合形成了中轴骨，但柳珊瑚中轴骨的成分不单是钙质，而主要是一种有机质，称为珊瑚硬蛋白（*gorgonin*），是由蛋白质及粘多糖组成。围绕着中轴骨是一圈共肉，共肉中包含有内胚层来源的胃层管，也含有少量分散的不同颜色的钙质骨针。所以柳珊瑚既有有机质的中轴骨，又有钙质的分散的骨针。构成柳珊瑚中轴骨的珊瑚硬蛋白比脊椎动物的角质（*keratin*）含有更少的硫，因此具有更大的弹性。柳珊瑚群体呈平面树状，它以很短小的柄部固着在海底，甚至可以迎着海流而生长是与其骨骼的弹性相关的。

八放珊瑚中的红珊瑚（*Corallium*）（也属于柳珊瑚目），它的中轴骨不是珊瑚硬蛋白，而是由红色的钙质骨针愈合形成实心的轴所代替，所以八放珊

瑚中轴骨的成分既可是珊瑚硬蛋白，也可以是钙质组成。红珊瑚的中轴骨由于美丽的红色、桔色，粉色而成为名贵的室内装饰品，柳珊瑚类常与造礁珊瑚生活在一起，由于它们美丽的颜色及形状，构成海底珊瑚花园。六放珊瑚有单体也有群体，但绝大多数仍为群体生活，群体中的每个个体很小，一般直径在 1—3mm 之间，其结构相似于海葵，但没有口道沟。六放珊瑚的骨骼成分均为碳酸钙。由个体的基盘部及体柱的下端表皮细胞向体外分泌钙质，共同构成一个杯状骨骼（图 5-35A）而不形成骨针，身体位于骨骼杯槽内。杯状骨骼形成时，个体的基盘部分分泌钙质形成基板（basal plate），体柱下端分泌的钙质形成杯槽的四周称外壁（theca），基盘的体壁在成对隔膜之间内陷，而其所分泌的钙质形成许多辐射隔板（图 5-35B），隔板（septaplate）也随隔膜相应的分为一级隔板，二级隔板等。群体中个体之间也有共肉相连，共肉部分的外胚层分泌的钙质形成共骨（coenenchyme）。不同种类的珊瑚，群体中个体的形状、分布、共骨特征及个体的分裂方式各不相同，因而形成不同形态的群体珊瑚骨骼，而且常以群体骨骼的形态而命名，仅在我国沿岸的水域中就有 100 多种不同种类的造礁珊瑚。常见的种类例如单体大型珊瑚石芝（*Fungia fungites*）（图 5-36C）、其骨骼呈圆盘型，直径可达 25cm，隔板排列紧密，刺石芝（*F. echinata*）（图 5-36D），骨骼呈长履形，长度可超过 30cm。群体珊瑚中如鹿角珊瑚（*Acropora*），群体骨骼呈鹿角状分枝，其分枝或长或短，或粗壮或细弱，个体珊瑚杯细小而清楚（图 5-36A）。又如扁脑珊瑚（*Platygyra*）（图 5-36F）、骨骼呈凸形块状，表面呈脑迴状，这是由于珊瑚杯之间的个体界限消失，鞘壁相连，形似沟谷，山隔板排列其中所致。又如盔形珊瑚（*Calaxea*）（图 5-36E）、骨骼呈块状凸出，每个珊瑚杯也突出，界限清楚，杯鞘分离。又如陀螺珊瑚（*Turbinaria*）（图 5-36I）、群体中的个体相距较远，共肉发达，且表面凹突不平。总之，珊瑚的形状多种多样，一般地说，凡是迎风浪生长的种类，群体骨骼多呈块状，粗壮，分枝较短，而背风浪生长的种类多分枝状，且枝体细长脆弱。

珊瑚群体的形成与扩大是通过出芽方式进行，石珊瑚类的出芽有两种方式：一种是外触手芽（extratentacular budding），即芽体由珊瑚体的基部发生，新个体在原珊瑚体之外形成（图 5-37A），鹿角珊瑚及陀螺珊瑚是由这种出芽方式形成；另一种方式是内触手芽（intratentacular budding），即芽体由珊瑚体口盘处发生，原来亲本口盘向一个方向延伸，随后口盘与体柱纵裂形成两个个体（图 5-37B）。脑珊瑚即为这种出芽方式，出芽后口盘与体柱均未分离，因而形成长的沟迴状，叶状珊瑚，真叶珊瑚都是内触手芽形成的群体。

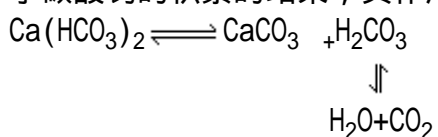
珊瑚群体及骨骼增长的速度由种及环境而决定。在相同的条件下，块状珊瑚增长缓慢，每年仅增加 0.5—2mm 厚度；枝状珊瑚增长较快，每年群体可增高 10—20cm。温暖的夏、秋季节较寒冷的冬、春季节生长快，因此在珊瑚骨上留下类似树木的年轮样的生长环。

三、造礁珊瑚的生态

八放珊瑚的生活环境比较广泛，热带、亚热带，甚至寒带均可生存，在浅海、深海，以及各种基质的海底，如沙质、岩石底部都可以发现它们。八放珊瑚不形成巨大的骨骼堆积，许多种类是单体式的群体，例如海鳃（*Pennatula*）（图 5-40F）；一些种类还具有营养体与生殖体的分化形成二态；它们体内不是都有藻类的共生，对生活环境的选择不严。

造礁珊瑚则不同，由于它们在海洋中大面积的生长繁殖，骨骼的堆积以致形成了海洋中的珊瑚礁、珊瑚岛，但珊瑚的生长发育要求很严格的生态条件，并不是所有的海域都能形成珊瑚岛的。首先，温度是影响造礁珊瑚生长的限制性因素，只有海水的年平均温度不低于 20℃，珊瑚虫才能造礁，其最宜的温度范围是 22—28℃，所以珊瑚礁与珊瑚岛都分布在热带及亚热带海域，集中在地球的南北回归线（23.5°）以内，很少超过 2—3°，即分布在印度洋和太平洋海域内。我国南海的西沙群岛、南沙群岛、中沙群岛等均为珊瑚所形成的岛屿。海南岛的南海岸也分布有大面积的造礁珊瑚；其次造礁珊瑚要求一定的海域深度，主要生活在浅海区，大陆架及海岛的四周，其垂直分布限制在 60m 之内，在 30m 左右深度处生长最好。因为浅海区是日光的穿透层，有利于珊瑚体内共生藻类的光合作用，浅海区由于潮汐作用及风浪、海水的震 为珊瑚提供了丰富的食物源及充足的氧气，并易于移走代谢产物；另外，造礁珊瑚要求生活在较清洁的海水中，如果过多的陆源物质污染海水，便会抑制珊瑚取食、呼吸等正常生理作用的进行，就是说它们要求生活在标准盐度范围的海水中，即每升海水含 35g 的盐，而受污染的海水内的陆源物质也会降低海水的盐度，所以靠近河口的海域是不会有造礁珊瑚分布的；再者一些具有钙质骨骼的动植物的存在，也是形成珊瑚礁的重要生态条件。造礁珊瑚为这些动植物，例如软体动物、棘皮动物、仙掌藻、珊瑚藻等石灰藻类提供了生存的环境，而这些动植物所形成的钙质骨骼又与珊瑚骨骼礁结在一起共同构成了珊瑚礁或珊瑚岛，其中特别是藻类起着重要的联结粘合作用。

另一个重要的生态因素，就是几乎所有的造礁珊瑚胃层的细胞内都共生有藻类，例如动物黄藻（Zooxanthellae）、动物绿藻（Zoochlorellae）等。其密度之大使造礁珊瑚体内蛋白氮含量的 50% 来自这些藻类，以致使珊瑚虫表现出共生藻类的黄褐色、绿色等。这种共生关系对双方都是重要的，珊瑚虫为共生藻类提供了良好的生活环境及安全保护，并由珊瑚体内获得藻类生长发育所需要的碳、氮、硫等物质；而共生藻类对珊瑚也是不可缺少的。从下面的实验中可以看出：将共生有藻类的珊瑚虫饲养在光照条件下，即使食物不充足，或甚至不喂食，珊瑚虫也能生存很长时间，但如杀死体内共生的藻类，不喂食物珊瑚虫则很快死去。又如将含有共生藻类的珊瑚虫饲养在完全黑暗的条件下，同样喂食，但由于共生的藻类在黑暗中不能进行光合作用，珊瑚虫虽能生存，但生长缓慢，其组织表现出萎缩状态。有人还用 ¹⁴C 标记共生的藻类，结果发现光合作用的产物进入到珊瑚的组织细胞内，总之这些实验说明共生藻类为珊瑚虫提供了营养。藻类在珊瑚体内固定了大量的碳、氮、并合成甘油、葡萄糖及丙氨酸等，再输送给珊瑚。其次动物黄藻等也移走了珊瑚虫代谢的产物。实验证明有共生藻类的珊瑚虫，比没有共生藻类的珊瑚虫，或虽有共生藻类但饲养在黑暗条件下的珊瑚虫其骨骼的积累要快 10 倍以上，这是由于藻类的光合作用可以移走珊瑚体内过多的 CO₂，从而加速了碳酸钙的积累的结果，其作用方式是：



由此可见共生的藻类是珊瑚造礁所不可缺少的生态条件之一。

珊瑚礁或珊瑚岛是珊瑚虫遗骸经过地质年代的作用积累形成的。地球上的珊瑚礁根据它们的形态及形成可以分成三种类型(图 5-38)。(1) 裙礁 (fringing reef) 是离岸最近的礁, 直接由海岸向海内延伸, 围绕海滨或岛屿, 退潮时可以露出海面, 形成一个礁平台, 或称为礁坪。我国海南岛南海岸, 西沙群岛中岛屿的沿岸都有这种裙礁; (2) 堡礁 (Barrier reef) 靠岸较远, 礁坪与大陆海岸或海岛已被礁湖 (lagoon) 所隔离, 著名的澳大利亚大堡礁, 沿其东北海岸延伸出 2000 多公里、宽约 50 公里, 构成了地球上最大的大堡礁; (3) 环礁 (atoll) 孤立于开阔的海洋中, 在沉没于海水中的火山顶周围, 它环绕着中央的礁湖, 呈环形或马蹄形生长延伸, 部分礁坪可以露出水面形成一个或几个小岛, 称为补钉礁。在印度洋和太平洋海域就有 300 多个这种环礁。

以上的三种珊瑚礁在剖面上观察, 表现了相似的分区即向海的一面形成了礁前斜坡(图 5-39)。在斜坡上形成了垂直于陆地沿岸的许多沟谷, 这些沟谷可以有效地接受与分散海浪与潮汐所释放出的能量。斜坡的顶端, 或刚刚露出水面的部分称为礁顶, 礁顶之后即为礁坪, 岸礁的礁坪连接着海岸大陆, 堡礁及环礁的礁顶则靠近泻湖。

四、珊瑚纲的分目

珊瑚虫纲分为两个亚纲:

1. 八放珊瑚亚纲 (Octocorallia) 本亚纲珊瑚全部营群体生活。每个个体有触手 8 个, 呈羽枝状。隔膜亦为 8 个, 隔膜上的肌肉向腹生长。仅有一个口道沟, 位于腹面。如有骨骼, 则多在体内发生, 或由体内形成后伸向体表。本亚纲分为以下六目。

(1) 匍匐珊瑚目 (Stolonifera): 所有个体均由一匍匐茎上独立发生, 螅体顶端可以缩回螅体茎内, 具有钙质骨针, 例如棒状珊瑚 (Clavularia) (图 5-40A)。在珊瑚礁中很常见的一种笙珊瑚 (Tubipora) (图 5-40B), 其群体如笙状, 是由许多个体平行紧密排列, 共肉中的骨针愈合, 形成平行排列的骨管。在横行茎上骨针还联合形成骨板, 由骨板上再长出骨管, 层层排列, 形成笙状。骨骼亦为红色, 生活在热带海洋中。

(2) 全腔目 (Telestacea): 个体中茎简单、呈直立或分枝, 向两侧长出珊瑚体。它们也具有分散的钙质骨针。例如全腔珊瑚 (Telesto) (图 5-40C)。

(3) 海鸡冠目 (Alcyonacea): 个体是肉质软珊瑚, 群体呈蘑菇形或树形。珊瑚个体均集中在远端, 可埋在胶状共肉中, 具有分散的骨针。少数种是二态的, 即个体分为具有触手, 能取食的独立个体 (autozoid); 及没有触手, 或触手极不发达的管状体 (Siphonozoid), 它不能取食, 但有助于水在群体中流过。常见的种类如海鸡冠 (Aleyonium) (图 5-40D), 产于热带浅海。

(4) 共鞘目 (Coenothecalia): 群体骨骼呈巨大的块状, 分枝粗短, 是由钙质 (霰石) 愈合成片状, 再堆积成块状形式。每个个体具宽阔的圆柱形胃腔, 其肉扁平。著名的苍珊瑚 (Helio-pora) (图 5-40E) 即属本目, 它们的巨大骨骼呈美丽的天蓝色。在我国西沙群岛有大面积的分布。

(5) 柳珊瑚目 (Gorgonacea): 多数种类具有珊瑚硬蛋白组成的中轴骨, 骨骼常呈黑色。为平面树状分枝的小型群体珊瑚。如柳珊瑚 (Corgonia) (图 5-34C)。少数种类具有钙质中轴骨, 也呈树状分枝, 但不在一个平面上, 骨

骼常为红色。例如红珊瑚(Corallium)，除中轴骨外，均有钙质骨针分布在中胶层中，常与造礁珊瑚生活在一起。

(6) 海鳃目(Pennatulacea)：是单体状肉质群体珊瑚，由一柱状的初级轴螅体及分布在上面的许多次级个体所组成。初级轴螅体的下端形成柄，用以固着在泥沙中。次级体呈放射状排列在初级体上，或向两侧平行排列，使群体呈羽状，所有的种均为二态的。有的种有钙质的中轴骨，存在于初级轴螅体内，共肉中有分散的骨针，分布广泛。例如海鳃(Pennatula)(图 5-40F)，海仙人掌(Cavernularia)等。

2. 六放珊瑚亚纲(Hexacorallia) 本亚纲珊瑚为单体或群体生活，触手及隔膜为 6 或 6 的倍数。隔膜成对发生，肌肉多相对而生，口道沟两个。有的种类如有骨骼，其骨骼均在体外，由表皮层分泌形成。

(1) 海葵目(Actiniaria)：海葵类为大型单体，是不具骨骼的珊瑚纲动物。它们具两个口道沟，是分布最广泛的珊瑚虫。例如细指海葵(Metridium)(图 5-30)、绿海葵(Sagartia)等。

(2) 石珊瑚目(Scleractinia, 或 Madreporaria)：除个别种类为大型的单体石珊瑚，其余的均为群体生活的珊瑚，二者都有发达的钙质外骨骼，隔板呈六放射排列，它们是暖海中造礁珊瑚。例如石芝(Fungia)(图 5-36C、D)、鹿角珊瑚(Acropora)(图 5-36A)、脑珊瑚(Meandrina)等。(3) 六放珊瑚目(Zoanthidea)：本目珊瑚大多数为群体，是无骨骼的珊瑚虫。每个个体似海葵，但没有基盘，成对的隔膜中除指向隔膜外，均是一个与口道相连，另一个与口道不相连，例如六放虫(Zoanthid)(图 5-41A)。

(4) 角珊瑚目(Antipatharia)：本目珊瑚为细长群体，呈羽状分枝状。像柳珊瑚一样，骨骼为黑色，它们的角质轴状骨骼，为一层薄的共肉包围。单体具六个不可收缩的触手，生活在热带及亚热带深海中，如角珊瑚(Antipathes)(图 5-41B)。

(5) 角海葵目(Cerianthria)：本目珊瑚的体形与海葵相似。体细长，表面光滑具粘液，粘液与细小沙粒构成骨管状包围身体，直达口盘下端。没有基盘，只是一个口道沟，隔膜单个不成对，排列成一圈，且都与口道相连(图 5-41C)。个体常附着在沙质海滩上生活，例如角海葵(Cerianthus)(图 5-41D)。

(6) 四射珊瑚目(Tetracorallia)：为已灭绝的一类单体珊瑚，出现在寒武纪到二叠纪。此目珊瑚具有四个主要隔板，故名四射珊瑚。在珊瑚纲中还有一大类已灭绝的种类称为床板珊瑚(Tabulata)，此类珊瑚常被列为一个亚纲。个体也呈骨管状，体内无隔板，由水平骨板将不同的个体相连。现今世界上已绝灭的珊瑚包括此亚纲珊瑚与四射珊瑚总共有 5000 种左右。尚存活的珊瑚类仅有 2500 种左右。所以珊瑚虫类在古生物学中占有重要地位。

第五节 栉水母动物门 (Ctenophora)

栉水母动物是相似于钵水母的一类动物，身体透明，呈球形、卵圆形、扁平形等。由内胚层与外胚层组成，中胶层很发达。栉水母类是两辐射对称，体表具栉带、不具刺细胞只有粘细胞是近海或远洋生活的一类动物。目前已报导的不到 100 种。

栉水母动物中为人们较熟悉的种类，如侧腕栉水母 (Pleurobranchia) (图 5-42A) 其身体呈卵圆形，下端有口称口极 (oral pole)，相对的一端有顶器 (apical organ)，称反口极 (aboral pole)。身体表面具有 8 行栉带 (comb bands)，从反口极直延伸到口极，栉带是由成行的栉板 (comb plates) 组成。栉板又是由横行排列、基部愈合的纤毛组成 (图 5-42B)。栉水母动物借助于栉板上纤毛的摆动及栉板下肌纤维的收缩推动身体以反口端向前运动。靠近反口极的两侧表皮内陷形成一对触手鞘 (tentacular sheath)，由触手鞘中伸出一对细长触手，触手上分布有大量的粘细胞 (colloblast) (图 5-42C) (仅个别种例外如 *Euchlora rubra*，具刺细胞)。粘细胞半圆形，下端有长丝，可伸入中胶层中，细胞表面有许多粘着颗粒，与捕获物接触时可释放出粘液以捕获食物。触手内也有发达的肌纤维，收缩时触手可全部缩回鞘内。由于触手鞘从而使栉水母动物身体成为两辐射对称。

栉水母的体壁结构相似于钵水母，但其中胶层中包含有外胚层来源的变形细胞及肌纤维，肌纤维为平滑肌，排列成网状。

栉水母的胃环流腔较钵水母类更复杂，由口经过细长的咽进入中央的胃 (图 5-43)。胃向反口极伸出一个反口极水管 (aboral canal)，向口极伸出两个咽管 (pharyngeal canal) 及二个触手管 (tentacular canal)，向两侧伸出两个主辐管。由两个主辐管再分出 8 个子午线方向排列的子午管 (meridional canal) 位于栉带之下。栉水母动物取食各种浮游生物，用触手捕食，食物进入胃腔后，在各种管内行胞外消化，再由管道内壁的细胞行胞内消化及吸收，不能消化的食物仍经管道及口排出。

栉水母的神经系统也是存在于上皮下的神经网，由于栉带的运动作用，神经网已向栉带处集中，形成 8 条不发达的神经索。这些神经索支配着栉带上纤毛的协调运动。唯一的感官是反口极的顶器，它是由表皮内陷形成的一个凹穴 (图 5-44)，穴内有表皮细胞分泌形成的平衡石 (statolith)，石下有 4 束纤毛起平衡调节作用，纤毛束向外延伸形成分叉的纤毛沟 (ciliated furrow)，再通向栉带。当动物倾斜时，平衡石改变了一侧纤毛束的压力，再通过纤毛沟将刺激传向栉带，以调整栉板上纤毛摆动的速度，使身体恢复平衡。

栉水母动物均为雌雄同体，生殖腺呈带状，位于子午管的内壁。精子、卵经口排出体外，在海水中受精，受精卵在发育中经过一个自由游泳的球形的球栉水母幼虫 (cydippid larva) 再发育成成虫。

一、栉水母动物的分目

可以分为 2 个亚纲 5 个目：

1. 触手亚纲 (Tentaculata) 本亚纲栉水母类具触手。

(1) 球栉水母目 (Cydippida)：身体球形或卵圆形，具触手鞘，触手可完全缩入其中。例如侧腕栉水母 (*Pleurobranchia*) (图 5-42A)。

(2) 兜水母目 (Lobata)：本目水母的身体在触手面适当侧扁，具 2

个大的口叶及 4 个耳形突，触手不发达，无触手鞘。例如 Mnemiopsis (图 5-45)。(3) 带栉水母目 (Cestida)：水母的身体沿触手面进一步侧扁，以致使身体呈带形，最大的个体长达一米，矢状栉带延伸到整个反口面。两行丝状触手由口向两侧延伸。例如带栉水母 (Cestum) (图 5-46)。

(4) 扁栉水母目 (Platyctenea)：口与反口轴缩短以致身体呈扁平形。适于爬行生活。成虫栉带减少或不存在。例如扁栉水母 (Ctenoplana) (图 5-47)。

2. 无触手亚纲 (Nuda) 本亚纲栉水母类无触手。

瓜水母目 (Beroda)：口与反口轴延长，使身体呈圆柱形。口与咽均很宽阔，子午管分枝成网状。触手及触手鞘消失。例如瓜水母 (Beroe) (图 5-48)。综上所述，栉水母动物多数营漂浮生活，身体两辐射对称，呈水母型。中胶层发达，内有肌纤维，具胃环流腔。个别种类还有刺细胞。基于这些特征说明栉水母类与钵水母类的亲缘关系是很近的，故有人认为栉水母是由硬水母类发展而来。但又因栉水母类具有栉带、顶器、粘细胞以及特殊的幼虫期等都不同于钵水母类，特别是中胶层中的肌纤维可能是来自原始的中胚层，因此有人主张它们是独立发展起来的一枝。这些不同的看法还有待进一步地去证实。

第六章扁形动物门 (Platyhelminthes)、纽形动物门 (Nemertinea) 及颚胃动物门 (Gnathostomulida)

扁形动物与纽形动物均是两侧对称、三胚层、出现了器官系统、尚未出现体腔的动物。与辐射对称、两胚层、仅有组织分化的腔肠动物相比，无疑是很大的进步。

动物界由扁形动物起开始了两侧对称的体制 (bilateral symmetry)。扁形动物以后的门类即使再出现了辐射对称，那也是次生性的。即幼体仍为两侧对称、而成体变成了辐射对称，例如棘皮动物。两侧对称是指通过身体的中轴只有一个切面可以将身体分成对称的两半。这种体制有很大的进化意义。身体区别出了前、后端与背、腹面。身体的前端集中了神经与感官，形成了明显或不明显的头部。相对的一端为后端。动物的运动方式出现了爬行运动，运动时总是头端向前，因此由不定向的运动变成了定向运动。用于爬行的一面是身体的腹面，口也出现在腹面，而相对的一面为背面，背面用于身体的保护。这种体制提高了动物对不断变化的环境的应变能力，使身体更迅速而有效地趋向有利，逃避不利的局部环境。

两侧对称出现的同时，扁形动物也伴随出现了中胚层 (mesoderm)。如果说两胚层已使动物进化到细胞与组织分化的阶段，那么三胚层的出现使动物进化到了出现器官与系统的水平。中胚层的出现为动物的形态分化及生理功能进一步的复杂化提供了必要的物质基础。中胚层形成了肌肉，增强了运动功能。运动的增强又促使了动物更迅速的取食、消化、吸收及排泄。所以扁形动物出现中胚层之后，才全面的出现了消化、排泄、生殖、神经等器官系统，以分别担任相应的生理功能。

其次，扁形动物的中胚层还形成了实质 (parenchyma)，填充在体壁内器官系统之间而没有出现体腔。实质是由分枝成网状的合胞体及充塞其间的细胞间质所组成。实质中贮存有大量的水分及营养物质，可以提高动物抵抗干旱及饥饿的能力，这对动物的生存及开辟新的生活领域是十分重要的。如果说腔肠动物还只能生活在水域中，那么扁形动物由于运动、新陈代谢的增强及实质的存在，使它能够侵入了新的生活领域，成为最先出现的适合于潮湿土壤表面生活的陆生种类。

第一节扁形动物的一般形态、生理及分纲

扁形动物的形态及生理与其生活方式密切相关。一些种类的生活方式主要是自由生活（包括涡虫类），营自由生活的扁形动物其形态与生理特征代表了扁形动物的进化发展水平。另一类的生活方式为寄生生活（包括吸虫类及绦虫类），营寄生生活的扁形动物在形态与生理方面发生了许多改变，以适应寄生生活方式。本节的叙述是以自由生活的类群为基础，寄生种类的形态与生理，将在有关节内叙述。

一、一般形态与生理

自由生活的扁形动物，大多数种类在浅海石块、海藻下隐居生活，潮间带较为丰富。例如蛭态涡虫（*Bdelloura*）、平角涡虫（*Planocera*）等。淡水种类多在溪流、湖泊等清洁的流水石块下生活，例如真涡虫（*Dugesia*）、多目涡虫（*Polycelis*）（图 6-1）等。极少数种类生活在热带、亚热带的丛林或潮湿遮阴的地面，例如笄蛭涡虫（*Bipalium*）。

1. 外形

扁形动物身体均背腹扁平，因此特征名为扁形动物。自由生活的种类身体呈卵圆形、长圆形等。多数种类体长 10mm 左右，例如三角真涡虫（*Dugesia*）（图 6-1A），体长 10—15mm。最长的涡虫体长可达 60cm 呈带状，例如陆生的笄蛭涡虫（*Bipalium*）（图 6-1C）。多数扁形动物体表呈暗褐色、黑色、或灰色，少数种类呈明亮的颜色。头部通常明显。例如真涡虫，头部两侧向外突出形成耳突（auricles）。头部前端具一对或许多对眼。如多目涡虫（*Polycelis*）（图 6-1B）即有许多对眼。有的种类头部前端向前突出形成短小的触手。另一些扁形动物头部不明显，与身体的界限不易区分。例如多肠目的 *Prostheceraeus*（图 6-1D）及平角涡虫。扁形动物的口与生殖孔均开口在腹中线上，其身体前端或后端常有粘着腺体的开口，一般用肉眼不易看到。

2. 体壁

扁形动物的体壁是由外胚层起源的上皮细胞与中胚层起源的肌肉构成皮肌囊（dermomuscular sac）（图 6-2）。上皮细胞是由扁平形或柱形细胞排列成紧密的层，细胞间界限清楚，少数种类细胞间界限消失，形成合胞体。也有的种类细胞核沉入到间质中，上皮细胞在体壁表面构成完整的一层，称为表皮层（epidermis）。上皮细胞的基部附着在基膜上而细胞的表面或有一层纤毛或微绒毛（microvilli）或覆盖全身、或仅限于身体腹面（图 6-2B）。穴居或共生的种类其纤毛趋于退化。纤毛在运动中起重要作用。

上皮细胞内散布有一些垂直于体表的杆状体（rhabdoid），它是由实质中的成杆状体细胞所形成，而后贮存于表皮细胞之内的。当涡虫类遇到敌害或强烈刺激时，大量的杆状体由细胞内排出，杆状体到外界遇水后形成粘液。涡虫用粘液包围起身体或用粘液攻击敌人，所以杆状体有防卫及攻击能力。有人认为杆状体与腔肠动物的刺细胞有某种进化联系。

扁形动物的上皮细胞之间有腺细胞或腺细胞的细胞体深陷于实质中，而以腺管穿过上皮细胞层开口到体外。腺细胞中含有大量的颗粒，颗粒如被排到体外遇水可形成粘液，这种粘液具有两种机能：一种是作为运动的滑润剂，它覆盖于物体的表面形成一个粘液膜，纤毛在粘液膜上摆动产生纤毛波，由后向前推动身体前进；另一种机能是粘着性质，用以缠绕被捕物或用以保护

自己，或用以形成卵袋并粘附在其他物体上。用电子显微镜的研究发现：大多数扁形动物的体表有一些小型乳突，其中包含有两种腺：一种是粘液腺（viscid gland）可产生粘液用以固着；另一种是释放腺（releasing gland）产生的分泌物可破坏粘着腺的粘液，使身体能从粘着中游离，这样身体就可随时附着、随时游离，这对潮间带生活的扁形动物是很重要的。

除了表皮细胞中散布有大量的腺细胞之外，在一些原始的涡虫，如无肠目（Acoela）的一些种有成群的腺细胞聚集在脑神经周围，它们或分别开口或联合开口在身体的前端，形成头腺（frontal gland）（图 6-6A、B），这些腺体可能在捕食中起作用。一些淡水涡虫在身体的两侧有成堆的腺细胞分布，形成边缘粘液腺（图 6-3A、B）。外共生的蛭态涡虫（Bdelloura）身体后端有大量的粘液腺聚集，突出体表形成粘着盘（图 6-3C）。身体背部的上皮细胞基部或体壁肌肉层中还存在着颗粒状或溶解的色素粒（pigmental granules）（图 6-2B）。还有的存在于实质合胞细胞中。上皮细胞的色素及实质细胞中的色素共同构成动物的体色。有趣的是一些涡虫，如微口涡虫（Microstomum）在上皮细胞中还存在着腔肠动物的刺细胞及海绵动物的骨针，涡虫并利用它们作为自身的防护，这可能是由于取食所获得。

腔肠动物的表皮细胞中包括有肌纤维，因而构成表皮肌肉细胞。而扁形动物的肌纤维位于上皮细胞之下形成独立的肌肉层，其肌细胞为平滑肌，根据肌细胞排列方向的不同，肌肉层由外向内可分为三层，即环肌层（circular muscle）、斜肌层（diagonal muscle）及纵肌层（longitudinal muscle）。此外还有背腹肌，连接背腹体壁。这些肌肉的收缩对扁形动物的运动也是十分重要的。

体壁之内为实质，它是一种合胞体（syncytium）结构，由实质细胞的分支相互联结成疏松的网，网间充满液体及游离的变形细胞，实质填充在皮肌囊内器官系统之间，担任着体内营养物质及代谢产物的输送、动物的再生、组织损伤的修复，以及生殖方面均起着重要的作用。

3. 营养

扁形动物的消化系统（digestive system）包括口、咽（pharynx）及肠等部分，没有肛门。口位于腹中线上，可前可后、随不同的种而不同。口的周围有环肌及放射状的肌肉。除了某些无肠目之外，其他自由生活的涡虫都有咽，咽是体壁内陷形成的一种管道，用以吞食或抽吸食物、并输送食物入肠。根据咽的复杂程度可以分为 3 种类型的咽：（1）管状咽，是最简单的一种，出现在某些原始无肠目及大口目（Macrostomida），它是体壁由口内陷形成的一个短管（图 6-4A），咽道内具纤毛，咽道的外周是实质，实质中的单细胞腺可穿过咽上皮而开口于咽道，以协助输送食物；（2）褶皱咽，多肠目（Polycladida）及三肠目（Tricladida）的咽是褶皱咽（图 6-4B）。是由简单的管状咽进一步褶皱而成，因此咽位于咽鞘之内而不再是埋于实质之中。咽鞘内的空腔为咽腔，咽位于咽腔中，这种咽是一种可伸缩的咽，取食时由口伸出（图 6-5B），取食后缩回咽腔内（图 6-5A）。食物通过咽孔进入肠道；（3）球形咽，新单肠目（Neorhabdocoela）具有球形咽，其来源于褶皱咽，因它缩小了咽腔、肌肉层更发达而形成了球状（图 6-4C）。咽壁上具环肌，纵肌及发达的放射肌，并分布有更多的腺细胞，取食时咽伸长，并由口伸出体外（图 6-5D）。取食后肌肉收缩，咽缩回体内又成球状（图 6-5C）。

咽后为肠，无肠目没有明显的肠道。咽后为一堆吞噬细胞，也呈合胞体

状，但具有消化功能（图 6-6A）。其他种类具有明显的肠道。简单的肠道为一囊状或盲管状（图 6-6B），例如大口目的肠就是这样。多肠目具有一个中央肠道，由中央肠道向两侧伸出许多侧枝，侧枝再分枝，最后形成许多盲枝分布全身（图 6-6C），这种肠道可以扩大消化吸收的表面积，并有利于物质的输送。以前的分类仅根据肠道的分枝确定多肠目是最进化的涡虫类。但目前更多的动物学家并不同意这种分类方法。三肠目的肠道分为三支（图 6-6D），一支向前、两支向后，每支又分出许多小的盲支。各种类型的肠道均由单层上皮细胞组成，其中包含有两种形态的细胞，一种是正常的柱状细胞，也称为吞噬细胞（phagocytic cells），动物在取食后该细胞中出现大量的食物泡及脂肪球。另一种是较小的颗粒细胞（granular cells），被认为是一种腺细胞，其中的颗粒是消化酶的前身（precursor），由它形成肽链内切酶。

自由生活的扁虫绝大多数为肉食性的，取食各类小动物，如小型甲壳类、线虫、环节动物等。取食时先分泌粘液，缠绕并固定捕获物并伸出咽，由咽腺分泌溶蛋白酶先将捕获物进行部分的体外消化；随后，或是将食物全部吞食（管状咽）、或是用咽的抽吸作用吸食食物中的汁液（褶皱咽及球形状）。食物进入肠道后先行胞外消化，由肠壁的腺细胞产生肽链内切酶，将食物分解成碎片，再由吞噬细胞吞噬，进行细胞内消化，消化后的营养物质以脂肪滴的形式贮存在吞噬细胞内。涡虫类没有肛门，不能消化的食物残渣仍由口排出体外。

自由生活的扁虫具有很强的耐饥能力，有的种可以数月甚至一年不取食而不致饿死，但虫体的体积可减少到原来体积的 1/300。在饥饿过程中，间质、生殖系统、消化系统等相继逐渐减小，以致消失。而神经系统却很少受到影响，当动物重新获得食物之后，失去的器官又很快地相继得到恢复，虫体也逐渐恢复正常体积。

4. 呼吸

扁形动物没有特殊的呼吸器官，自由生活的扁虫是通过体表进行气体的交换。扁形动物的身体均成扁平形，是有利于增加体表面积从而便于气体在体内的扩散。有人用淡水涡虫做实验，氧的消化每小时每克体重是 0.2—0.3ml。体积越小，在单位体重内氧的消耗越高。用多肠目做实验也说明体积增加，二氧化碳的产量反而下降，说明体积、表面积与氧的消耗相关，扁形动物一般在活动、再生、胞内消化及饥饿的后期阶段，氧的消耗量均有增加。

5. 排泄与渗透调节

扁形动物中只有无肠目没有专门的排泄器官，而是由实质细胞及消化细胞完成排泄机能。其他种类的排泄器官为原肾型（protonephridium type）结构。即沿身体的两侧有外胚层起源的一对或数对（某些三肠目可多达四对）排泄管（excretory canal），它沿途分支再分支，许多分支互相连结构成网状（图 6-7A、B），每个小分支的末端，由帽状细胞（cap cell）及管细胞（tubule cell）组成盲管。帽状细胞位于分支的顶端，盖在管细胞之上（图 6-7C）。由帽状细胞顶端伸出 2 根或多根鞭毛悬垂在管细胞中央。鞭毛不停的摆动犹如火焰，因此也称焰细胞（flame cell）。在电子显微镜下观察，管细胞上具有无数小孔，以使实质中的水分可以自由出入（图 6-7D）。管细胞后端连到原肾管的分支上。原肾管的沿途有成对的肾孔（nephridiopores）在身体背面两侧开口体外（图 6-7A）。

许多实验证明，原肾在扁形动物中主要的功能是体内水分的调节，其次

才是作为排泄器官。用活体染料做实验，结果在无肠目及三肠目中染料颗粒均被间质细胞吸收，然后通过吞噬细胞（无肠目）或肠道内的细胞（三肠目）吸收，再经过口排出体外。虽然在一些单肠类动物中染料颗粒可进入原肾管，但从未进入焰细胞，因此代谢产物不通过焰细胞排出，而是以不溶性颗粒的状态长久的留在实质或表皮的色素颗粒中。另一个事实是原肾管在淡水种很发达，海产种不发达或完全缺乏。一种旋口涡虫 *Gyratrix hermaphroditus*，是生活在淡水、半咸水及咸水中的个体，原肾管的分枝随盐度的增加而减少，这很好的说明了原肾，特别是焰细胞的主要功能在于维持体内的水盐平衡。

原肾管的作用方式可能是靠焰细胞纤毛的打动，在管的末端产生负压，引起实质中的液体经过管细胞上细胞膜的过滤作用， Cl^- 及 K^+ 等离子在管细胞处被重吸收，产生低渗液体，经管细胞小孔进入管细胞、原肾管分枝，经肾管排泄孔而排出体外。而液体中的代谢产物或永久的留在体内或经体表排出。

6. 神经与感官

少数无肠目的神经结构和腔肠动物相似，仍为上皮神经网络，而其他的扁形动物神经细胞已逐渐集中，形成了脑（brain）及纵神经索（longitudinal nerve cord）。在脑与神经索中散布有神经细胞及神经纤维，缺乏神经节。在原始的种类具有脑及3—4对神经索及一个上皮神经网络，神经索之间也有横行纤维相联，例如无肠目的 *Amphiscolops*（图6-8A，图6-9A）。多肠目的神经系统也与无肠目相似，由脑分出神经索，并有横行神经相联也成网状（图6-8B），腹神经索较发达，同时上皮神经网络也是存在的。高等的种类，神经索数目减少，而腹神经索的显著性增加。三肠目及其他较高等的种类，由脑发出背、腹、侧三对神经索也有横行神经相联。淡水生活的三肠目，例如真涡虫只有腹神经索发达，背、侧神经索极不发达或完全消失，由于也有横行神经，因而形成典型的梯状神经（图6-8C，图6-9B）。最复杂的神经是陆生的涡虫，它具有发达的腹神经索，而且在腹面还形成了发达的神经板（图6-9C），但陆生的种类没有明显的脑，只形成头部的腹神经板。另外陆生涡虫上皮神经网络丛也很发达。例如笄蛭涡虫。

自由生活的扁虫感官比较发达。感官包括眼、平衡囊及触觉感受器等。眼（eye）是很普遍存在的感官。在无肠目，眼仅是由感光细胞及色素细胞在体表的上皮细胞中聚集，形成一些小点，分布在头或身体两侧，其他种类眼呈杯形。它是由色素细胞（pigment cells）排列而成的（图6-10A），许多对光敏感的感觉细胞（sensory cells）伸入到色素杯中，感觉细胞的末端与神经细胞相联。这种杯形眼位于表皮之下，它只能感光不能成像，光线只有通过杯口直接射到感觉细胞上，才能辨别光源。眼通常一对，位于头部近脑处（真涡虫），也有的种2—3对或更多对，位于身体前端两侧（多目涡虫）。

一些原始的种类具有平衡囊（statocyst），包埋在脑中或靠近脑，其结构与腔肠动物的平衡囊相似，可能是由腔肠动物的祖先遗留下来的。在大多数的涡虫类动物中，已不存在平衡囊。

自由生活的扁虫体表特别是耳突、触角等处分布有丰富的触觉感受器（tangoreceptor）、化学感受器（chemoreceptor）及趋流感受器（rheoreceptor）（图6-10B），它们是由单个的或成群的感觉细胞特化形成。这些感觉细胞的近端与神经相联，远端具有感觉毛或毛刷穿过上皮细胞

伸向体表，它们分别感受触觉刺激、化学刺激及水流刺激。

7. 生殖与发育

绝大多数的扁形动物是雌雄同体的。原始的种类没有明显的生殖腺，生殖细胞直接来源于实质中的细胞，生殖时，间质细胞排列成行即形成精巢或卵巢，没有生殖导管，例如无肠目（图 6-6A），但雌、雄生殖孔单独开口于体外。大多数种类生殖系统的结构相当复杂。雄性生殖系统包括精巢一对，如大口目（图 6-6B），或精巢许多对，如真涡虫（图 6-11A），其精巢散布在身体的两侧。每个精巢通出一条输精小管（vas efferens），输精小管再汇合形成一对输精管（vas deferens），纵行于身体的两侧。每个输精管的末端膨大形成贮精囊（seminal vesicle），两个贮精囊再汇合形成富有肌肉质的阴茎球（penis bulb）。有的种类阴茎球中还有交接刺（stylet），其功能更多的是用以防卫而不是生殖。真涡虫没有交接刺。阴茎球的周围常有单细胞或多细胞的前列腺（prostatic gland），其分泌物有利于虫体的交配，最后阴茎开口在生殖腔（atrium genitale）中，生殖腔再以生殖孔（gonopore）开口在身体的腹中线上，真涡虫的生殖孔距身体后端 1/3 处。

大多数涡虫类产生双鞭毛的精子，精子的鞭毛具 9+0 或 9+1 的纤维排列形式，而不是一般鞭毛的 9+2 排列方式，这在动物界的鞭毛结构上是很特殊的现象。

涡虫类的雌性生殖系统多数包括一对卵巢，位于身体前端两侧（图 6-11A），每个卵巢通出一条长的输卵管（oviduct），两条输卵管后端合并形成阴道（vagina）进入生殖腔，由阴道前端伸出一交配囊（copulatory bursa），交配时贮存对方的精子。在真涡虫及一些较高等的种类，输卵管的两侧沿途有许多卵黄腺（vitelline glands），它以小的卵黄管（vitelline duct）通入输卵管，卵黄腺的分泌物即卵黄包围卵，所以真涡虫的生殖腺（germarium）与卵黄腺（vitellarium）是分离的，它的卵外有卵黄包围是属于外卵黄卵。也有一些涡虫生殖腺与卵黄腺联合，即卵巢的一部分特化成卵黄腺，它也形成外卵黄卵。还有些原始的种类，如无肠目，大口目等雌性没有卵黄腺，卵黄是作为卵的一部分而由卵巢产生，这种卵即为内卵黄卵，因此可根据卵黄腺的有无对涡虫进行分类。还有的种输卵管可以膨大形成子宫（uterus），用以贮存成熟的卵子，如新单肠目的中口涡虫（*Mesostoma*）。

涡虫类虽为雌、雄同体，但仍需异体交配受精，其交配（copulation）常是相互的。原始种类的交配常是皮下授孕，即用阴茎或交配刺插入对方皮下，将精子直接注入对方的实质中，精子随即迁到卵巢附近，而与卵受精。但大多数较高等的种类，还是相互将阴茎送入对方的生殖腔中或受精囊中（图 6-11B），卵在输卵管的顶端受精，受精后下行时，沿途接受卵黄细胞的包围并被粘液包围形成卵荚，以卵柄粘着在水底石块或其他物体上（图 6-12A）。真涡虫可以产生多个卵荚，每个卵荚中有几个至几十个受精卵或胚胎。不具卵黄腺的种类，如旋涡虫（*Convoluta*）产生较少的卵，约 1—30 粒左右，卵在生殖腔中被粘液粘着，形成卵块，附着在其他物体上（图 6-12B）。有些淡水涡虫常可产生两种类型的卵，即夏卵（summer eggs）及休眠卵（resting eggs）。前者卵荚很薄，产卵后、卵数日内即可孵化；后者卵荚较厚，一般在秋季时出现，翌春孵化。个别种类还可行孤雌生殖。淡水涡虫的生殖受温度及光照的控制，在高温长光照的夏季可行无性生殖，低温短光照的秋季则行有性生殖。

淡水及陆生的涡虫其无性生殖常以分裂方式进行，例如真涡虫，分裂时是以身体的后端粘着在基底上，而身体前端继续向前移动，直到身体横断为两半。其分裂面常发生在咽后，然后各自再生出失去的一半形成两个新个体。适当的提高温度或去头易于诱导分裂。有些小型涡虫，如微口涡虫、直口涡虫（*Stenostomum*）等，经数次分裂后的个体并不立刻分离，彼此相连，形成一个个体串图 6-13（A），当幼体生长到一定程度之后，再彼此分离营独立生活。

涡虫类具有很发达的再生能力，再生也常被认为是无性生殖的一种形式。一个个体如被切成两半图 6-13（B）A，这两半均可再生失去的一半形成两个完整的个体（图 6-13BB、CC），如果仅有身体的中段（图 6-13D）或头端（图 6-13E），则可以再生出头、尾（D¹—D⁴）或再生出身体后端（E¹—E³），分别形成一完整的个体。如果在身体的一侧斜切，可以生长出几个头部图 6-13（C）。甚至从一个个体上取出一小块组织，嫁接到另一个个体上，则会出现畸形个体。新组织的形成是受身体不同区域细胞的分化所制约。

涡虫的再生表现出明显的极性，再生的速率由前向后呈梯度递减，即前端生长最快，后端最慢。生理学试验也证明氧的消耗及 CO₂ 的产生也由前向后呈梯度下降，说明身体新陈代谢的速率前端大于后端。

淡水及陆地生活的涡虫为直接发育，海产种类为螺旋卵裂，但很少决定型卵裂，经外包法形成实心的原肠胚。经过牟勒幼虫期（Müller's larva）（图 6-14），幼虫有 8 个纤毛叶（ciliated lobes）；幼虫经一段时间的自由生活后，变态成成虫。

二、扁形动物门的分纲

已记录的扁形动物约有 15000 种，可分为 3 个纲：

1. 涡虫纲（*Turbellaria*），
2. 吸虫纲（*Trematoda*），
3. 绦虫纲（*Cestoda*）。

第二节 涡虫纲 (Turbellaria)

涡虫纲是扁形动物中主要营自由生活的一类，绝大多数的种类生活在海洋中，多栖息在潮间带石块下或海藻间，水质清洁的海域，很多种类能忍耐温度及盐度很大范围的变化。少数种类进入淡水生活，多生活在清洁的溪流、湖泊以及清泉等流水中，水质中要求较高的含氧量及矿物质，许多种类也是广温性的，甚至 40—47 的温泉中也能生存。我国西藏地区 5 000m 高原的池塘中也可找到微口涡虫，但水质污秽的湖泊、池塘中却很难发现涡虫。极少数的种类进入陆地，但只限于热带及亚热带地区的丛林、草地上、那里有较高的年降雨量，气候潮湿，白天隐藏在石块或落叶下，夜间外出觅食、气温干燥时，还可以分泌粘液将身体包围起来。

涡虫纲除了自由生活的种类外，还有极少数共生及寄生的种类。许多无肠目、单肠目体内实质中有动物黄藻及绿藻共生，这些藻类可以合成糖、脂肪及其他磷脂，为涡虫提供一些营养物质，藻类则利用涡虫的代谢产物。一些单肠类在软体动物及棘皮动物体外营偏利共生 (commensalism)，这些单肠目失去了体表的纤毛及色素，增加了体表的粘着区或形成粘着器。一些营内共生 (endocommensalism) 的种类失去了杆状体及眼，还有极少数种类完全营寄生生活，例如切头虫目中的一些种。

涡虫纲的分目，过去一直是以消化道结构复杂的程度作为涡虫纲分目的依据，据此，涡虫纲分为无肠目、单肠目、三肠目及多肠目，多肠目是最进化的种类。但多肠目的神经系统及生殖系统的原始性说明它们不是涡虫纲中最进化的种类，因此近年来更多的人主张以生殖系统为主要依据并结合消化道的结构进行分类，按照这种方式三肠目应是最进化的涡虫，这种分类方式似乎更确切。

1. 原卵巢涡虫亚纲 (Archoophoran Turbellarians) 生殖系统没有卵黄腺、为内卵黄卵，具典型的螺旋卵裂，包括结构较原始的一些目。

(1) 无肠目 (Acoela) 是涡虫纲中最原始的一个目，海产。体小型、体长 1—12mm，通常为 2mm。卵圆形或长圆形，无色，或由于体内共生的藻类而表现出绿色或黄褐色。身体前端具头腺，口位于近中央的腹中线上，无咽或具简单的管状咽，不形成消化道，仅有一团内胚层起源的吞噬细胞进行取食与消化。无原肾，神经系统很不发达，包括脑及多条纵行神经索并联成网状。具有平衡囊。没有生殖腺及导管，生殖细胞直接来自实质细胞，行皮下受精，螺旋卵裂，直接发育。具有外共生及内共生的种类。代表种如旋涡虫 (Convoluta) (图 6-6A)，Childia spinosa (图 6-15A)。

(2) 链涡虫目 (Catenuvida)：淡水生活的小型涡虫，体长 0.2—3mm 之间，长圆形。缺乏头腺及平衡囊，具管状咽，肠盲囊状、不分枝，仅有单个原肾，位于身体中部 (图 6-15B)。主要行无性横分裂生殖，常形成虫链，故名链虫目。其有性生殖很少发现，曾有报导仅在直口涡虫 (Stenostomum) 中发现有性生殖。它们在早秋时行有性生殖，雄性生殖系统仅有一个精巢，雌性生殖系统有一个或几个卵巢。受精卵通过体壁的破裂排到体外，并滞育到翌春孵化。在实验室条件下，无性生殖可连续进行数百世代而不诱发有性生殖，代表种如直口涡虫 (图 6-15B)，链涡虫 (Catenula) 等。

(3) 大口涡虫目 (Macrostomida)：淡水及海产小型涡虫，具管状咽，肠盲囊状不分枝，具成对的原肾，纵行侧神经索一对，生殖系统结构完全，

常行无性生殖，也形成虫链。过去的分类是将大口虫目、链虫目及新单肠目合为一目，称单肠目（Rh-abdoceola），但其中前两目是无卵黄腺的而新单肠目是有卵黄腺的种类。代表种如大口虫（*Macrostomum*）（图 6-15C），微口虫（*Microstomum*）（图 6-13A）。

（4）多肠目（*Polycladida*）：海产，身体扁圆形或叶形，体长 2—15mm，主要潮间带底栖生活，少数种类远洋生活，极少数种在软体动物及甲壳动物中共生，通常具触手及许多对眼，分布在身体前端或前端边缘，无头腺及平衡囊。口位于腹中线近后部（图 6-15D），具褶皱咽，肠由身体中部向四周分出许多分支盲囊，故名多肠目。神经系统也包括脑及成网状的神经索。生殖系统完全，精巢及卵巢数量多分散，皮下授精或正常交配。有牟勒幼虫。常见种如平角涡虫（*Planocera*）、背平涡虫（*Noto-plana*）等。

2. 新卵巢涡虫亚纲（*Neophoran Turbellarians*）具卵黄腺、为外卵黄卵，螺旋卵裂不典型，包括结构较发达的一些目。

（1）卵黄上皮目（*Lecithoepithellata*）：淡水及海水生活，身体呈长圆形，尾端具粘液乳突，前端具纤毛窝。具 4 对神经索，一对原肾末端分支，咽及肠结构简单。具单个或成对的胚卵黄腺（*germovitellarium*），它是成丛的卵细胞被一圈滤泡细胞（*follicle cell*）状的卵黄细胞包围，具阴茎刺。例如很普遍的一种淡水生活的前吻涡虫（*Prorhynchus*）（图 6-16A）。

（2）原卵黄卵巢目（*Proleciophora*）：具 4 对神经索，一对原肾、末端分支，褶皱咽或球状咽，肠道简单。卵黄腺与卵巢分离或卵细胞仍被卵黄细胞包围。阴茎无刺，口位于前端，海产或淡水生活，例如斜口虫（*Plagiostomum*）（图 6-16B）。

（3）新单肠目（*Neorhabdoceola*）：淡水或海洋生活，咽球形，肠囊状不分枝，神经索一对，行有性生殖，具分离的卵黄腺，例如淡水生活的中口涡虫（*Mesostoma*）（图 6-16C），一些种在软体动物或棘皮动物上共生或寄生。

（4）切头虫目（*Temnocephalida*）：外共生或寄生在淡水甲壳类及软体动物身上，体小、无色、扁平。前端或两侧有许多对指状突起。身体后端具粘着盘。体表一般无纤毛，具 3 对神经索，一对原肾，有卵黄腺，例如切头虫（*Temnocephala*）（图 6-16D）。

（5）三肠目（*Tricladida*）：身体由小型到大型，体长 2mm—50cm、扁平、腹面具纤毛，具褶皱咽或球状咽，肠三支。原肾一对，分支成网状。卵巢一对，具分支的卵黄腺。个别种营体外共生，如蛭态涡虫（*Bdelloura*），也称蜚涡虫，因在蜚（*Lim-ulus*）体外共生，代表种有真涡虫（图 6-1A，图 6-11A），还有一些陆生种，如笄蛭涡虫（图 6-1C）等。

在涡虫纲的众多类群中，哪一类是最原始的。最接近于祖先形式，目前在动物学家中还存在着不同的看法；关于原卵巢涡虫类是低等的种类，新卵巢涡虫类是较进化的种类，这是大家公认的；一种意见认为在原卵巢类中大口目是最接近祖先的类群，它们具简单的咽、盲囊状不分支的肠、放射排列的神经索、具头腺及平衡囊、为内卵黄卵、行螺旋卵裂，这些特征均为原始性状（图 6-17A）。无肠目及链虫目是由大口目祖先分出的分支。

另一种观点认为无肠目是最原始时涡虫类，因为它们没有肠道（图 6-17B），由简单的咽直接与内胚层起源的吞噬细胞相联，无原肾，仅仅雄性生殖系统具有生殖管。另外它也有头腺及平衡囊、神经也呈放射状。但近年来

Karling (1974) 又提出涡虫的祖先是介于无肠目及大口目之间的一种动物(图 6-17C)。按照他的观点这种祖先的消化道是囊状的、如大口目,但它无原肾,也没有雌性生殖管道,因此又像无肠目,另外神经系统为上皮神经网络,精子是通过皮下注射方式传递。总之关于涡虫类的起源还仅是推测,有待进一步的研究。

第三节吸虫纲 (Trematoda)

吸虫纲都是营寄生生活的扁形动物，原始的种类主要寄生在软体动物、变温脊椎动物等的体表或腔隙。也就是主要为外寄生种类，例如单殖吸虫类 (Monogenea)、盾腹吸虫类 (Aspidogastrea)。进化的种类主要寄生在脊椎动物体内，为内寄生种类，例如复殖吸虫类 (Digenea)。由于寄生生活方式，吸虫类在形态及生理上产生了相应的适应性特征；例如体表的纤毛及腺细胞退化或消失，出现了附着寄主组织的吸钩及吸盘；消化系统趋于退化，出现了兼有保护及吸收营养物质的皮膜；内寄生种类行无氧呼吸；神经感官的不发达；强大的繁殖能力及复杂的生活史等都与其寄生生活相关。但吸虫类的幼虫体表仍具有纤毛、并营自由生活，这一点与寄生的绦虫类不同。

一、形态与生理

1. 外形

吸虫类的身体一般为或长或短的卵圆形、背腹均扁平、前端稍尖、后端稍钝。体长由 1mm—7cm 之间，身体无色或灰色或由于生殖腺及肠道中的食物而使身体呈现黄色、褐色或红色等。

吸虫类显著的体表特征是具有附着器官，在不同的种类其附着器的结构是不同的。原始的单殖吸虫亚纲，主要是用发达的粘着器官附着 (图 6-18)，这种粘着器多由腺体构成，或由腺体及肌肉构成的盘，或是体壁凹陷或外突，其上有粘腺，而且附着器多出现在身体的一端或两端。如为两端则分别被称为前吸器 (prohaptor) 和后吸器 (opisthaptor)。一些种在后吸器的中央还形成 2—4 个角质化的钩 (hooks) 或锚 (anchors)，边缘还有许多小钩，它们用粘液或吸钩附着在寄主体表，例如三代虫 (Gyrodactylus) (图 6-18A)，还有的种粘着盘上出现一些凹陷，形成小的吸附器官，例如似多盘吸虫 (Polystomoides) (图 6-18B)。凹陷之间也有放射棘相分隔，总之单殖吸虫的吸器上总是伴有钩、刺及角质化的网以起支持作用。在复殖吸虫类，粘着器官不发达，即使有粘着器也没有钩或锚伴随。它们的附着器官是与体壁分离由肌肉环绕的碗状吸盘，是靠吸盘的真空原理吸着在寄主体内，而不是粘着或钩着。一般具有两个，前端的称口吸盘 (oral sucker)，环绕在口的周围；另一个称腹吸盘 (ventral sucker)，在身体的腹面，例如中华枝睾吸虫 (Clonorchis sinensis) (图 6-19)。如果两个吸盘均存在时也可称双盘吸虫 (Distome)，如果后吸盘次生性的消失则称为单盘吸虫 (monostome)。

吸虫的口通常位于身体的前端，生殖孔位于身体的腹中线上。

2. 体壁

吸虫的体壁曾一度吸引着许多研究者的兴趣。过去一直认为体壁的最表层是一层角质层 (cuticle)，由深层的间质细胞分泌形成，是非生活物质。自 1963 年 L.T. Threadgold 用电子显微镜对肝片吸虫 (Fasciola hepatica) 的研究，从而否定了用光学显微镜研究所得出的结论，证明它是生活物质，并与深层的细胞有原生质相联，以后他又用电子显微镜对许多吸虫及其不同发育阶段的幼虫进行研究，结果还证实了它们的体壁中有线粒体 (mitochondria) 存在，这就更确定了吸虫的体壁表层是具有代谢活性的生活物质。

吸虫体壁最外表的这层原生质层，没有细胞核及细胞膜，而是一层合胞

体 (syncytium) (图 6-20), 其中包含有线粒体及内质网 (endoplasmic reticulum)、结晶蛋白所形成的刺以及胞饮小泡等, 故称这层原生质层为皮层 (tegument)。皮层基部为基膜 (basement membrane), 只是它的细胞体及细胞核均下沉到实质中, 由这些细胞伸出细长的管道 (trabeculae) 穿过肌肉层而与表面的原生质层相联。皮层的这种特殊结构及形态, 不仅可以对抗寄主体内消化酶的作用, 而且对吸虫通过体表吸收寄主的营养物质及进行气体交换都有重要的作用。

吸虫由于寄生生活, 皮层没有纤毛、杆状体等结构。皮层之下为肌肉层, 外层为环肌、内层为纵肌; 有的种还有斜肌, 皮层与肌肉层也构成皮肌囊。肌肉层之内即为实质, 身体两侧的实质中也有背、腹肌穿行。肌细胞亦为平滑肌, 吸盘及咽处的肌肉特别发达。

3. 营养

吸虫类还保留有消化道, 消化系统的结构很简单, 包括口、咽、食道及肠, 没有肛门。口周围常有吸盘围绕 (图 6-19)。咽壁具有肌肉便于抽吸食物、食道很短、肠为单枝或双分枝, 其末端为盲端, 也称为肠盲囊 (intestinal caecum)。

吸虫类均生活在有机质丰富的环境中, 特别是内寄生的种类。随着寄生部位的不同, 可以取食寄主的上皮细胞、血液、粘液等各种组织及组织的排出物, 甚至可取食由寄主直接而来的食物颗粒。寄生在人体肝门静脉中的血吸虫 (Schistosoma), 直接以寄主的红血细胞为食。用体外培养实验证明: 雄性血吸虫每小时取食 30000 个红血细胞; 而雌性成虫是雄虫取食量的 10 倍, 特别是在产卵阶段, 一头雌虫每日产卵 1000 粒, 要消耗掉其自身体重的 10%, 所以必须要从食物中获取大量的蛋白质及氨基酸。血吸虫取食后先行胞外消化, 再行胞内消化。其胃层的上皮细胞形状可由柱形到扁平形, 胃层细胞的基部含有非特异性酯酶, 在血吸虫取食过程中, 酶逐渐由基部移到细胞端部, 当酶达到相当数量之后, 细胞顶端破裂, 酶被释放到肠腔与食物混合进行胞外消化过程; 部分的血红蛋白的分解是在细胞内完成。代谢产物及不能被吸收的铁离子经过实质细胞再由排泄器官排出体外。在血吸虫的消化道中也发现了蛋白水解酶, 它可以分解球蛋白成为肽的片段。

吸虫类不仅可用消化道取食营养, 其体壁的皮肤对营养物质的吸收也具有重要的作用。许多溶解于虫体周围环境中的小分子物质可以通过吸虫类的皮肤原生质膜的扩散作用 (diffusion) 从环境中吸收; 环境中一些较大的颗粒吸虫类可以通过皮肤的主动吸收 (吞噬或胞饮) 而获得营养。由于皮层内含有来自于自身的内源性酶 (intrinsic enzymes) 或来源于寄主的外源性酶 (extrinsic enzymes), 它可以从周围环境中通过其体壁而吸收营养物质。

4. 呼吸与排泄

吸虫类与涡虫相似, 没有专门的呼吸器官。外寄生的吸虫类以及内寄生种类的营自由生活的幼虫阶段都是行有氧呼吸 (aerobic respiration), 即通过体表进行气体交换。而内寄生的种类, 由于周围环境中, 特别是寄主的消化道内很少有游离的氧, 故它们都是行无氧呼吸 (anaerobic respiration)。无氧呼吸就是利用贮存在体内的营养物质——糖元 (glycogen) 在无氧条件下进行发酵作用以产生能量的过程。这个过程也称为糖酵解作用 (glycolysis)。在酵解过程中一分子的葡萄糖借助于酶的作用氧化成两分子的丙酮酸盐, 同时释放出两个高能磷酸键, 然后再被还原成

二分子的乳酸盐。在有氧条件下，一分子的葡萄糖也被氧化成二分子的丙酮酸盐，但不被还原成乳酸盐，而是经过三羧酸循环将丙酮酸盐进一步氧化成二氧化碳和水，在整个过程中释放出 38 个高能磷酸键。对比这两种异化过程，无氧呼吸是一种不完全的异化过程，它所释放出的能量仅为有氧呼吸的 1/19，其代谢的终产物是乳酸盐 (lactate)、醋酸盐 (acetate) 及丙酸盐 (propionate) 等中间产物，这是一种低效能的呼吸；而有氧呼吸是葡萄糖的完全氧化，其终产物为二氧化碳及水，并同时释放出更多的能量，比起无氧呼吸有氧呼吸则是高效能的呼吸。

某些内寄生的吸虫，在有氧情况下也可以进行部分的三羧酸循环，但不能完成全过程。也曾有文献报导在一些吸虫的呼吸过程中，有着起重要作用的细胞色素系统，但在无氧呼吸中的意义还是不清楚的。

吸虫类的排泄器官也是原肾，具两条排泄管及大量的焰细胞，单殖吸虫的排泄管分别开口在身体的前端，其代谢产物主要是氨，少数种类也可以产生尿素或尿酸，这些代谢产物在单殖吸虫类也可以通过体表排出，甚至是排泄的主要形式。另外其体内还含有较高浓度的氨基酸，如甘氨酸及脯氨酸等。可能原肾在体内主要是维持渗透平衡作用。在复殖吸虫类的一对排泄管在身体后端中央联合形成一个 Y 形膀胱 (bladder)，以单个肾孔开口在身体后端中央。在其原肾管液体中曾发现有氨、尿素等，因此具有排泄作用。内寄生种类由于体内、外环境中离子的浓度相对稳定，所以它的原肾对渗透调节作用是有限的。这在许多内寄生的吸虫中得到证明。

5. 淋巴系统

一些复殖吸虫，如同口科 (Paramphistomidae) 及环肠科 (Cyclocoelidae) 的一些种，它们的实质中有管系统，由身体两侧的 2—8 个独立的管所组成，这些管分出盲枝分布到肠、生殖器官及吸盘等处，被认为是一种淋巴系统。这些管是由扁平的间质细胞组成，管内有液体，其中也漂浮着游离的细胞，整个淋巴系统似乎担任着食物、排泄物及气体的分散功能。

6. 神经与感官

吸虫类的神经结构与涡虫纲相似，包括一对脑神经节 (图 6-21A、B)，脑神经节之间有横的神经纤维相联。由脑神经节向前、后分别通出 3 对纵神经索，其中腹神经索更为发达。一般在吸盘及咽处有更多的神经分布。

吸虫类由于寄生环境的稳定性，特别是内寄生的种类，其感官很不发达。感官多存在于生活史中自由生活的幼虫阶段或存在于一些外寄生的成虫。眼点结构也很原始，仅有色素杯，此外在体表散布有感觉毛或感觉乳突，一般在头区较为丰富。感觉器或是由一个神经细胞末端具一根纤毛组成，或是由几个神经末端联合形成。它们担任着触觉、化学感觉及触流感觉等功能，复殖吸虫的感觉毛并不外露，因有体壁的皮肤膜所包围。

7. 生殖与发育

吸虫类绝大多数种类为雌雄同体，极少数为雌雄异体 (如血吸虫)。生殖结构较复杂。雄性系统包括精巢 (睾丸)、输精管、贮精囊及生殖孔等 (图 6-19)。精巢的数目、形状及位置因种而异，常作为分类的依据。例如单殖吸虫亚纲精巢常多个，只有一个输精管；复殖吸虫亚纲精巢多为 2 个、输精管两个，后端联合形成贮精囊，贮精囊常包在阴茎囊 (cirrus sac) 之中 (图 6-22A)，贮精囊的后端形成射精管 (ejaculatory duct) 及阴茎 (cirrus)，

射精管的周围还有前列腺包围，阴茎的末端以雄性生殖孔开口在生殖腔中或单独开口在体外或由生殖腔中外伸出来。

雌性生殖系统包括一个卵巢（图 6-19、图 6-22B），由卵巢通出一条输卵管，输卵管后端接受受精囊管、卵黄腺管，三个管汇合后膨大形成卵膜腔（ootype），卵在卵膜腔中受精。卵膜腔周围围有梅氏腺（Mehli's gland），离开卵膜腔后为一盘旋的管状子宫，子宫末端或开口在生殖腔或直接开口体外，生殖腔有肌肉包围，肌肉的收缩使卵易于排出。许多吸虫输卵管在进入卵膜腔之前，具有一短管，称为劳氏管（Laurer's canal），其机能不清楚，可能是退化的阴道，为贮存过多的精子之用。

吸虫在通常情况下行异体受精，有时也发生自体受精。交配时，雄性的前列腺分泌粘液，以保护精子的存活，交配后精子经雌性子宫上游，最后进入受精囊并贮存在其中。卵由卵巢排出后，经输卵管到卵膜腔或在进入卵膜腔之前与从受精囊出来的精子相遇而使卵受精。吸虫的卵也是外卵黄卵，受精卵周围接受卵黄物质，梅氏腺的功能是对卵壳的形成起模板作用或刺激卵黄细胞释放卵黄物质以及活化精子，也有人认为它的分泌物有滑润作用，以利于卵通过子宫。卵经过子宫、生殖孔之后排出体外。与寄生生活相关，吸虫具有巨大的产卵量，与自由生活的涡虫相比，有人估计吸虫的产卵数是涡虫的 10000—100000 倍之多。

吸虫的生活史在不同的种类其复杂程度不同。单殖吸虫亚纲生活史简单，只有一个寄主，由成虫产卵后发育成钩毛蚴虫（onchomiracidium）（图 6-23），钩毛蚴体表披有纤毛，在水中自由游泳生活一段时间。一般通过化学引诱寻找寄主——鱼，找到寄主后，在附着处如鱼的体表、鳃、鳃腔等部位脱去纤毛，然后变态成成虫。

复殖吸虫生活史复杂，均有寄主更换现象。一般有 2—4 个寄主；两个自由生活的阶段，即寄主转移时期；生活史中有有性生殖及无性生殖时期。在 2—4 个寄主中只有一个寄主称终寄主（definitive host），吸虫在终寄主通常是脊椎动物体内行有性生殖。其他的寄主均称中间寄主（intermediate host），吸虫在中间寄主体内均行无性生殖，通过无性生殖完成一个或几个世代。中间寄主通常是软体动物的螺类或其他无脊椎动物及植物。换句话说凡行有性生殖的寄主称终寄主，行无性生殖的寄主称中间寄主。

不同种类的复殖吸虫发育过程中所经历的虫态期大致可分为卵（egg）、毛蚴（miracidium）、胞蚴（sporocyst）、雷蚴（redia）、尾蚴（cercaria）、后尾蚴（metacercaria）及成虫（adult）。但每种吸虫所经历的幼虫期并不相同，每种幼虫无性繁殖的代数也有区别（图 6-25），这将在复殖亚纲中结合具体虫类来了解。

现将各虫态的一般特征分述于下：

卵吸虫卵大多呈卵圆形（图 6-24A），多数具卵孔，有卵壳包围，由母体产出的卵，多数种在其卵壳内已发育成胚胎或小的毛蚴。卵的大小、形态及卵壳有种类的特异性，常用来做鉴别及诊断成体类别的根据。

卵的孵化受外界不同因素影响如水、温度、气压、酸碱度及光照都是影响孵化的因素。例如卵在 10—37℃、pH 4.2—9 之外则停止发育，也有的种，卵是被寄主吞食之后才孵化，这时寄主体内的酶及 CO₂ 的分压是其孵化的重要因素。

毛蚴毛蚴是生活史中第一个自由游泳的时期，也是感染中间寄主的阶段。身体呈梨形、全身披有纤毛（图 6-24B）。例如日本血吸虫的毛蚴体长仅 80—120 μm 。身体前端具有顶腺（apical gland）和头腺（frontal gland），还具有神经节、眼点、化感器和触觉感受器等，身体两侧有一对原肾，中央有成团的生殖细胞。毛蚴很活跃，在水中自由游泳，以寻找中间寄主。有人认为寄主螺分泌的粘液对毛蚴有化学吸引力，使毛蚴易于找到寄主。也有人认为是由于毛蚴自身的运动使它寻找寄主，毛蚴的年龄决定了它寻找寄主的成功与否，因孵化后 2—5 小时的毛蚴生命力最强，运动范围大易于寻找寄主，超过一定年龄后毛蚴则失去活力，很难找到中间寄主。其他的理化因素，特别是光也有利于吸引它们寻找中间寄主。当毛蚴发现寄主螺之后，靠头部腺体分泌粘液帮助它穿透表皮组织进入螺体内，并同时脱去纤毛，进入胞蚴期。

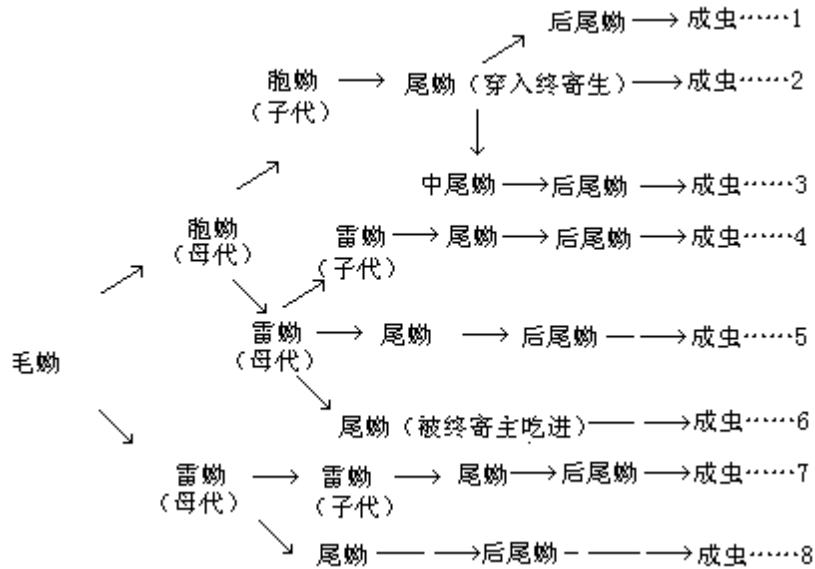
胞蚴毛蚴进入螺体后，脱去纤毛成一囊状物，这就是胞蚴（图 6-24C）。除了毛蚴期的体壁、原肾保留之外，其他结构消失。胞蚴多寄生在螺体的足、鳃、触角、淋巴等处，靠体表吸收寄主的营养以供体内胚细胞的生长发育，一个胞蚴经过无性生殖方式可以产生许多雷蚴或子胞蚴。胞蚴期是吸虫行无性生殖阶段。

雷蚴由胞蚴体内经繁殖出来的小个体即为雷蚴，体长圆形，后端较钝（图 6-24D）。具有口、咽及不分枝的肠。雷蚴很活跃，在螺体内爬行，常迁移到螺的肝区及生殖腺处，它们通过肠道或体表吸收寄主的营养。雷蚴也是吸虫类进行无性生殖、扩大种群数量的阶段。由雷蚴经过无性生殖可形成许多尾蚴或子雷蚴。一般雷蚴在螺体内繁殖多代，在螺体内达到相当数量之后才出现尾蚴。一些种类的雷蚴期也可进行寄主的转移。

尾蚴是吸虫生活史中第二个自由生活的阶段，绝大多数吸虫的尾蚴有一长形尾（图 6-24E），有口、口吸盘，肌肉质咽及分枝的肠道。身体前端有穿透腺，其分泌物帮助尾蚴穿透寄主皮肤，也有原肾，其焰细胞的数目及排列是分类及鉴定种属的重要依据之一。尾蚴成熟后，自雷蚴体内出来，并离开中间寄主在水中自由游泳，寻找新的寄主（第二、三中间寄主或终寄主）。故尾蚴是吸虫的第二个寄主转移阶段。尾蚴对光有正趋性，游泳时多漂浮到水面，静止时沉入水中，它在水中的感染力也有一定的时间限制，超过最佳活力阶段，则很难进入新寄主体内。许多实验证明寄主体内的脂肪酸对尾蚴具吸引力。

后尾蚴尾蚴在水中接触到新寄主之后，脱去尾部靠头部的穿透腺进入寄主表皮内、分泌外壁形成胞囊状，称为后尾蚴（或囊蚴）（图 6-24F）。有的吸虫尾蚴进入第三中间寄主（啮齿类），在其体内发育成后尾蚴，例如重翼吸虫（*Alaria*）。一旦尾蚴或后尾蚴进入终寄主之后或在寄主皮肤上脱去尾部（尾蚴），或在寄主消化道内脱去囊壁（后尾蚴），再经过体腔或肝门静脉移行到寄生部位，如肝、肺、及血液等处变态成成虫。

不是所有的吸虫都经过上述各发育阶段，不同的种有不同的改变，最常见的改变是（1）没有胞蚴或没有雷蚴；（2）多于一代胞蚴或雷蚴；（3）没有后尾蚴，由尾蚴直接感染终寄主，可能的变化举例如下（图 6-25）。



二、吸虫纲的分类

吸虫纲可分为 3 个亚纲：

1. 单殖亚纲 (Monogenea) 绝大多数为外寄生种类，主要寄生在鱼、两栖类及软体动物等的体表、鳃及与体外相通的腔隙中，如口、膀胱、子宫等处。身体的前后端各有一个粘附器，用以粘附在寄主体表。仅有一个寄主，具钩毛蚴虫。常见的代表种有：

(1) 三代虫 (Gyrodactylus) (图 6-18A)：寄生在鱼及两栖类的鳃及皮肤上，卵胎生 (ovoviviparity)。由于成体的子宫内已有子代胚胎，子代胚胎中又有孙代胚胎，故名三代虫。三代虫是淡水养鱼业中的重要寄生虫之一。感染的病鱼皮肤无光泽、出现粘液膜或出现溃疡、病鱼浮头或头下沉，每年 4—5 月间发病较重。

(2) 指环虫 (Dactylogyrus) (图 6-26A)：为造成鱼病的另一种重要吸虫，主要寄生在鱼鳃上，破坏鳃丝表面的细胞，造成鳃表面分泌过多的粘液，妨碍了鱼的正常呼吸，每年 7—8 月时发病，严重时造成病鱼死亡，对鱼苗为害更大。

(3) 合体吸虫 (Diplozoon paradoxum) (图 6-26B)：也是淡水鱼鳃部的寄生虫。是由两个虫体永远呈抱合状，故名合体虫。幼虫期一个个体的腹吸器吸着另一个个体的腹部突起，使两个虫体形成 X 形抱合。

(4) 似多盘吸虫 (Polystomoides) (图 6-18B)：其后吸器发达，其上有 6 个小的凹陷呈吸盘状，具一对钩。

2. 盾腹亚纲 (Aspidogastrea) 是吸虫纲中很小的一类，主要寄生在软体动物体表，与寄主的寄生关系很疏松，少数种寄生在鱼、海龟等脊椎动物的体表、消化系统及排泄系统。例如盾腹虫 (Aspidogaster) (图 6-26C) 身体腹面具有一个极大的腹吸盘，几乎占整个身体的腹面，吸盘上有纵行及横行肌肉将吸盘分成成行成排的许多小室 (alveoli)。具口、咽、囊状肠。一个排泄孔开口在身体后端中央，生殖系统相似于复殖吸虫，大多数种类直接发育，少数种有幼虫期。寄生于脊椎动物的种类要求有一中间寄主。许多种类没有寄主的专一性，在软体动物及鱼体上均可生活及产卵。这一类似乎说明由自由生活到寄生生活的过渡类型。

3. 复殖亚纲(Digenea) 是吸虫纲中最大的一类, 已报导的种超过了 6000 种, 其中许多是人体及家畜等体内寄生虫, 有很大的经济重要性。成虫期具口吸盘及腹吸盘, 个别种只有一个吸盘或没有吸盘。生活史复杂有 2—4 个寄主, 终寄主为脊椎动物。其中间寄主为软体动物螺类、甲壳类、鱼类及水生植物等, 具几个幼虫期。

下面介绍四种重要的人体寄生吸虫:

(1) 日本血吸虫(*Schistosoma japonica*): 是寄生在人体及哺乳动物静脉血管中的一种吸虫。寄生于人体的血吸虫共有 3 种, 在我国流行的只有一种, 即日本血吸虫(*Schistosoma japonicum*), 是我国人体最重要的寄生虫之一。在我国主要分布于长江流域以南, 包括台湾省共 13 个省市、347 个县, 有数亿人口受到威胁, 另外日本、印度尼西亚、菲律宾等东南亚地区也是日本血吸虫病的重要流行区。另外两种是埃及血吸虫(*S. haematobium*), 分布于非洲, 亚洲西部, 欧洲南部。曼氏血吸虫(*S. mansoni*), 主要分布于非洲及拉丁美洲。

日本血吸虫成虫雌雄异体, 雄虫体长约 10—20mm, 宽约 0.5mm, 口吸盘及腹吸盘均位于身体前端, 腹面体壁内褶形成一沟称抱雌沟(图 6-27), 雌虫即位于此沟内呈雌雄抱合状。精巢(睾丸) 7 个排成一行, 位于身体前端, 肠分两支, 后端汇合。

雌性成虫较雄虫细长, 体长 12—26mm, 宽约 0.3mm, 卵巢长圆形位于身体中部, 卵黄腺位于卵巢之后, 卵膜腔及子宫位于卵巢之前。子宫中常充满卵粒, 每头雌虫每日可产卵 1000—3 000 粒之间。

雌雄成虫寄生在人肠系膜的小静脉中, 在抱合中进行交配, 在小静脉或肠壁的小血管里产卵, 产出的卵部分随血流到达肝脏, 部分卵沉积在肠壁, 经十多天的发育, 卵内已发育成毛蚴, 它分泌溶组织酶, 穿破肠壁落入肠腔, 随寄主粪便排出体外。在水中毛蚴自卵壳出来(图 6-28), 自由游泳。如遇到中间寄主钉螺(*Oncomelania hupensis*) 则进入螺体内继续发育。在螺体内先形成母胞蚴, 经无性生殖产生许多子胞蚴, 子胞蚴再经无性生殖形成大量的尾蚴, 在螺体内完成二代胞蚴, 其发育时间在夏季约需 2 个月左右, 冬季则时间更长, 每头螺体内可多至数万条尾蚴。尾蚴成熟后由螺体内逸出, 在水中自由生活, 多浮于水面, 1—2 天内具有感染力。尾蚴甚至在潮湿的土壤, 植物上的露水中亦能逸出, 人如与含有尾蚴的水接触, 则尾蚴靠头部的穿刺腺分泌溶组织酶及机械性作用, 从皮肤或粘膜处侵入人体, 侵入时尾部脱落, 其尾蚴尾部分叉, 是分类的重要特征。

尾蚴进入人体后称为童虫, 童虫先侵入小静脉或淋巴管, 随血液循环经右心而到肺, 经肺部毛细血管进入肺静脉入左心, 进而经大循环流至全身各部, 但只有到达肠系膜静脉的童虫才能发育成熟, 也可以到肝门静脉内发育到一定程度后, 最后仍回肠系膜静脉寄生。人体感染 25 天后雌虫开始产卵, 35 天后患者粪便中出现虫卵。虫卵也部分沉积在肝脏及结肠等处。成虫寿命数年, 有的可达 10—20 年, 个别病例最长的有 30—40 年的记载。人体受尾蚴感染后, 几天内会出现皮肤的荨麻疹, 也可出现速发型或迟发型皮炎。几周后由于大量童虫在体内移行会引起患者食欲不振、阵咳、呼吸受阻, 甚至胸腹疼痛。如大量感染、2—3 个月后患者发热、消瘦、粪便中有浓血; 6—7 个月后肝脾开始肿大、发热及便血症状消失, 转入慢性期, 这时大量的虫卵在肝脏及肠壁沉积形成囊肿, 随后组织纤维化、肝脏开始硬化以致肿大。晚

期病人肝脾进一步地肿大硬化，以致出现腹水，腹部突出，并伴随黄疸症状，病人极端消瘦虚弱，晚期儿童患者可造成生长发育受到障碍，出现侏儒症、智力消退。晚期成年患者会出现生殖机能减退、严重病人最后死亡。

日本血吸虫病在我国长江流域及其以南地区的流行是受多方面的因素所影响，江南一带土壤肥沃、水草丰富、湖泊滩洲众多，为钉螺的繁殖提供了良好的孳生地。钉螺长约 1cm，壳塔形，6—8 个螺层，有厣、壳口外缘有一条凸起唇嵴，水陆两栖生活，钉螺的地理分布决定了血吸虫病的流行区域。另外目前的生产方式及生活方式也造成了它的流行，我国南方种植水稻、农田沟渠纵横，农民多用未加处理的生粪施肥。人们的生活用水也多来自河流、湖泊等未加处理的自然水。这样造成了钉螺的扩散，有利于虫卵的传播与孵化，也有利于毛蚴及尾蚴寻找寄主。各种家畜如牛、羊、猪、狗及一些野生脊椎动物也是日本血吸虫病的保存宿主。以上这些因素导致了日本血吸虫病的流行。

1955 年以后，在党与政府的重视之下，成立了“防治血吸虫病领导小组”及“全国血吸虫病研究委员会”领导血吸虫病的防治与研究。由于科技人员及广大人民群众的努力，经过积极地治疗病人及病畜、全面消灭钉螺、加强粪便管理、个人防护等多种措施，到 1981 年已有 70% 的流行县市基本上消灭了血吸虫病。但就全部流行区内消灭血吸虫病尚待今后的努力。

(2) 布氏姜片虫 (*Fasciolopsis buski*)：成虫寄生在人及猪的小肠内。主要分布在亚洲温带及亚热带地区，我国多发生在长江以南、呈点状分布。

成虫长圆形 (图 6 - 29A)、肥厚多肉、长 20—70mm、宽 10—20mm，是寄生于人体的最大的一种吸虫。口吸盘及腹吸盘均位于身体的前半部，雌雄生殖孔分别开口在腹吸盘之前。肠分两支，在体侧呈波浪状弯曲。精巢一对，呈多分枝状，前后排列。卵巢一个呈三分枝状，位于身体中部精巢之前。卵黄腺位于体侧。

成虫在人或猪的肠腔中异体或同体授精，每头雌虫日产卵 15000—25000 粒，卵随寄主粪便排出体外，在水中经 3—7 周发育成毛蚴 (图 6 - 29B)，毛蚴存活 1—2 天，遇中间寄主扁卷螺即进入其体内发育成胞蚴。姜片虫的中间寄主螺有十多种，在我国主要的中间寄主是尖口扁卷螺 (*Hippeutis cantori*)，半球多脉扁卷螺 (*Polypylis hemisphaerula*) 及凸旋螺 (*Gyraulus convexius-culus*)。在螺体内发育一代胞蚴及二代雷蚴，最后形成尾蚴，尾蚴在水中从螺体逸出，遇适合的媒介植物如红菱，荸荠及茭白等水生寄主则附着其上，脱去尾部形成后尾蚴 (囊蚴)。当人生食菱角及荸荠时即进入人体、发育成成虫。

病人感染姜片虫后，轻型者仅腹痛、消化不良等症状。中度患者，腹痛腹泻、恶心呕吐、失眠症等。重度时四肢及面部均浮肿、贫血乏力，特别是对儿童患者还会造成生长发育的障碍。防治原则与日本血吸虫相似。

(3) 卫氏并殖吸虫 (*Paragonimus westermani*)：又称肺吸虫，成虫寄生在人及虎、狼、狗等动物的肺部。我国主要分布在南方及东北地区。全世界已报道的肺吸虫有 39 种之多，我国有 10 多种，但致病性的主要是卫氏并殖吸虫。

成虫卵圆形 (图 6 - 30A) 肥厚，长 8—16mm、宽 4—8mm、厚 3—5mm。生活时呈红棕色。体表披棘，腹吸盘靠近身体中部、肠道两支也呈波浪状弯曲，精巢两个、亦分枝，但左右并列于身体后端，卵巢分瓣、与子宫也并列

于身体中部，故名并殖吸虫。雌雄以共同的生殖孔开口在腹吸盘偏后侧。

肺吸虫寄生在寄主肺内，在肺内形成囊肿，感染 2—3 个月后，童虫发育成熟。成虫寿命 5—6 年，每头雌虫日产量为 10000—20000 粒，产卵后囊肿破裂，卵随咳嗽及痰排出体外。卵在水中发育成毛蚴（图 6 - 30B），遇第一中间寄主淡水螺则进入其体内，可被肺吸虫感染的淡水螺有许多种，多属黑螺科（*Melaniidae*），如孵囊螺（*Brotia*）、短钩螺（*Semisulcospira*）、黑螺（*Melanoides*）等。在螺体内经过一代胞蚴、二代雷蚴，发育成尾蚴。从感染螺体到尾蚴逸出约需 2—3 个月左右。尾蚴逸出后在水中自由生活，很快找到第二中间寄主淡水虾或蟹类，例如在我国南方多为溪蟹（*Potamon*）、华溪蟹（*Sinopotamon*）等，在我国东北地区主要是螯蛄虾类（*Astacidae*）。尾蚴脱去球形尾部进入第二中间寄主后形成后尾蚴，后尾蚴是其感染阶段，人若生食感染尾蚴的虾蟹后，后尾蚴则脱去囊壁穿过寄主肠壁进入腹腔，再穿过横膈膜进入胸腔，在肺内寄生。童虫及成虫均有移行特性，并随时可停下来在寄主皮下、肝、肌肉、胸腔等处异位寄生。

肺吸虫在人体引起的症状主要是咳嗽、痰中带血，由于后尾蚴、童虫及成虫有由囊中钻出、并在组织中移行的特性，所以症状常表现随寄生部位而不同，例如肠壁感染出现腹痛腹泻，如侵入脑，出现癫痫，寄生在淋巴组织可引起淋巴节肿大，寄生于皮下引起皮下结节等。

（4）中华枝睾吸虫（*Clonorchis sinensis*）：成虫寄生在人、狗、猫等的肝脏及胆管内，过去曾在广东、福建一带及台湾地区流行，现南方诸省虽仍有报导，但多呈点状分布。

成虫扁平、细长如叶状（图 6 - 1a），长 10—25mm，宽 3—5mm。腹吸盘较小在虫体前 1/3 处，肠为两支，由前向后直到身体后端，精巢（睾丸）两个、前后排列在虫体后 2/3 处。卵巢一个、细小分叶、位于身体中部与后 1/3 交界处。子宫管状细长，由卵膜腔开始盘旋而上，开口于腹吸盘前方。卵随寄主粪便排出体外发育为毛蚴（图 6 - 31），第一中间寄主为淡水螺。在我国有 3 个科 7 个种均可作为中间寄主，例如纹沼螺（*Parafossarulus striatulus*）、赤豆螺（*Bithynia fuchsianus*）等。在螺体内约需 3 个月完成胞蚴、雷蚴及尾蚴的发育。第二中间寄主为鲤科鱼类，如白鲢鱼（*Ctenopharyngodon idellus*），黑鲢鱼（*Mylopharyngodon aethiops*）等，在其中形成后尾蚴，人取食未经煮熟的鱼而被感染。

患者感染中华枝睾吸虫之后出现慢性腹泻、胆囊炎、黄疸、水肿、肝疼等症状，病情严重时常并发肝硬化、肝癌造成死亡。

第四节 绦虫纲 (Cestoda)

如果说吸虫纲还有外寄生及内寄生两种寄生方式，生活史中还有自由生活的幼虫期，那么绦虫纲则只有内寄生而无外寄生种类，所有的绦虫都是寄生在脊椎动物的肠道内，生活史中没有自由生活的阶段，幼虫期也营寄生生活，这可能说明绦虫纲比吸虫纲有着更长久的寄生历史，因此在形态结构与生理上产生了更多的寄生适应。例如体壁表面具有微毛 (microtriches)，通过体壁及微毛吸收营养，消化道完全退化消失。附着器官全部集中在身体前端，感官进一步退化，具有更发达的生殖系统及强大的繁殖力。

一、形态与生理

1. 外形

绦虫纲动物除了极个别的种体形似吸虫之外，其他绝大多数的种类体呈长带状，例如牛绦虫 (*Taenia saginata*) (图 6 - 32)、猪绦虫 (*T. solium*) 等。绦虫身体的长度范围在 1mm—12m 之间，身体一般呈乳白色或淡黄色。身体前端细小呈球形，具附着器称头节 (scolex)，其后一小段称颈区 (neck) 或不分成节片或节片不清楚。颈区之后为长链状的分界明显的无数节片 (proglottides)，称节裂体 (strobila)。节片在颈区之后向后逐渐加宽，宽度大于长度，身体的后端逐渐增加节片的长度，结果每个节片长度大于宽度。绦虫的节片数因种而异，除了不分节片的旋缘绦虫 (*Gyrocotyle*) 之外，节片最少的如细粒棘球绦虫 (*Echinococcus granulosus*) (图 6 - 41A)，包括头、颈在内仅有 4 个节片，节片多的可达 4000 多个，例如阔节裂头绦虫 (*Diphyllobothrium latum*)。绦虫的头节一般较小，内有肌肉、间质、神经及排泄器官等结构，外表有附着器官。头节的结构与复杂程度有多种形态 (图 6 - 33)，是分类的重要依据之一。简单的头节仅有一对浅的凹陷，形成吸沟 (bothria，或称吸槽)，内部肌肉不发达，吸着能力也较差，例如裂头绦虫 (图 6 - 33A)，有的种头部体壁向外延伸形成 4 个裂片 (bothridia) (图 6 - 33B)，裂片边缘游离，头的前端还有小吸盘。例如吸盘叶槽绦虫 (*Myzophyllobothrium*)，它具有较多的肌肉，对寄主的吸着力强于吸沟。牛绦虫在头的四周形成圆形凹陷，其内有放射肌，与体内成束的肌肉相连，形成有很强吸着力的吸盘 (图 6 - 33C)。猪绦虫的头节除有吸盘外，顶端突出形成顶突 (rostellum)，顶突周围生有成圈排列的钩 (hooks) 或刺 (spines) (图 6 - 33D)，以插入寄主组织，还有的种类头节沿伸，顶端着生四个带鞘的吻 (图 6 - 33E)，如 *Gilquenia*。头节还可以有其他变化。

颈区是绦虫的无性生殖区，多数绦虫在颈区的前端靠近头节处能不断的横裂形成新的节片，新形成的节片分界不清。

颈区之后的节裂体是由许多节片构成，越靠近颈区的越是年轻的节片，越远离颈区的节片是越老熟的节片。颈区不断的分生产生新节片，虫体成熟后，后端节片不断的脱落。每一个节片实际是一个独立的生殖单位，其中的生殖系统随着时间的推移经历从发生到成熟脱落的过程。接近颈区的节片，其中生长的雌雄生殖系统尚未成熟，称未成熟节片 (immature proglottid)，身体中段的节片，雌雄生殖系统在同一节片内已发育成熟，称成熟节片 (mature proglottid)。靠近身体后端的节片、雌雄生殖系统已逐渐退化消失，仅留有发达分枝的子宫，子宫内充满了受精卵或胚胎，这种节片称为妊娠节片 (gravid proglottid)。

2. 体壁与营养

绦虫的体壁结构与吸虫相似，也是由表面的原生质层与下面的肌肉层组成，细胞核沉入间质中。但绦虫的原生质层向外表伸出无数细小的微毛，布满全身甚至包括吸盘处，微毛在机能上与肠粘膜细胞上的微绒毛（microvilli）相似，用这些微毛在寄主肠腔中直接吸收营养物质。而绦虫的消化系统已完全退化消失。

食物的消化可能是借助于寄主的消化酶，酶被吸附在虫体表的微毛上也吸附在寄主肠壁细胞的微绒毛上起着消化作用。消化后的营养物质由寄主肠腔直接通过体壁微毛向虫体扩散，另外绦虫头节插入寄主细胞内也能吸收营养物质。体表的大量微毛也有助于虫体在寄主肠道内的附着。另外绦虫在肠腔中所以不被寄主的消化酶所消化，可能与其皮层细胞的分泌物有关。

3. 呼吸与排泄

绦虫主要行无氧呼吸，即通过糖原酵解产生能量。寄主肠道中被血液带入微量的氧，也能被绦虫利用。

绦虫的排泄器官亦为原肾。大量的焰细胞埋在实质中，有两对排泄管，一对位于背面，一对位于腹面，纵贯全身，腹面的一对较发达。在每个节片的后缘腹面有一横管将两侧的排泄管连接起来。背、腹排泄管在头部联合，分枝成丛状（图 6-34）。排泄管在身体的后端膨大并联合，以单个的排泄孔开口在体外。当妊娠节开始脱落之后，排泄管则分别开口体外。其排泄物主要是氨及尿素。有实验证明其排泄管也有渗透调节作用。

4. 神经与感官

绦虫有一对神经索，位于身体的腹侧与排泄管伴行。由头节开始直达身体的后端。在每个节片的后缘有一神经环与侧神经相联，相联处略膨大（图 6-35）。头节的神经环在腹面膨大成脑丛，脑丛中并没有很多的神经细胞。除了侧神经之外，还有附属的两条侧干也与环神经相联。有的种脑丛之前还有顶环，绦虫没有感官，仅在体表及头节处有游离的神经末端，它具有触觉及化学感觉的功能。

5. 生殖与发育

除了个别种为雌雄异体之外，绦虫均为雌雄同体。生殖系统极为发达。占据了身体的主要部分，每个成熟节片都有 1—2 套完整的雌雄生殖器官，妊娠节片则完全被子宫所填塞。绦虫生殖系统的结构、排列与分布常作为分类的依据。

雄性生殖系统包括许多圆形泡状的精巢，其数目因种而有很大的区别，从一个或数百个不等，散布在每个节片的实质中。例如牛绦虫每个成熟节片中有 300—400 粒精巢小泡（图 6-36），由每个精巢小泡通出一条输精小管，然后联合成输精管、输精管末端膨大成贮精囊，最后形成肌肉质的阴茎囊，开口在生殖腔中，以生殖孔开口在体外。生殖孔的位置因种而异，多数种所有节片均开口在身体一侧，但也有开口在两侧或背中线上或腹中线上。有的种还具前列腺，开口在阴茎囊中。

雌性生殖系统包括一个卵巢，其大小、形状、位置因种而异。牛绦虫的卵巢分两叶状（图 6-36），卵黄腺位于卵巢之后成一实心腺体，也有的种卵黄腺成小泡状，散布在实质中。为外黄卵，输卵管的末端与阴道后端汇合形成卵模腔，卵在其中受精，受精卵接受卵黄细胞包围及梅氏腺分泌物，由卵黄物质形成卵壳，在假叶目的一些种，卵壳之外还有厚的卵荚包围，圆叶目及四叶

目卵荚很薄。卵壳形成后进入子宫，牛绦虫子宫早期仅为囊状，随着卵的增多，子宫也成分枝状，子宫向两侧分出许多分枝，子宫的形态、分枝的数目也是分类特征之一。有的种子宫完全消失，卵散布在实质中。受精卵通常在进入子宫之后立即开始胚胎发育过程。

绦虫随寄主体内寄生的虫体数不同，可进行异体受精（体内二条以上寄生虫）或自体受精（仅一条寄生虫），甚至自体同节片受精。这种情况下，大多数是雄性先熟（protandry），也有少数种为雌性先熟（protogyny），以避免同节片或自体受精。极少数种类还可进行皮下授精，精子进入间质后，如何进入雌性生殖系统尚不清楚。

绦虫除个别种为直接发育外，均有幼虫期，甲壳类、昆虫、软体动物、环节动物及脊椎动物均可做绦虫的中间寄主。成虫如寄生在水生终寄主时，一般幼虫的中间寄主也是水生动物。绦虫的生活史复杂程度不同，但有以下共同的特点：（1）胚胎发育在卵中进行，如为多节片绦虫，卵孵化成六钩蚴（oncosphere），如为单节片绦虫，则孵化成十钩蚴（decacanth）；（2）卵被中间寄主吃进之前或之后孵化，并穿行到肠外部分；（3）幼虫在肠外变态成后绦虫期（metacestode），它已具有头节，在相同寄主或另一寄主内发育成成虫。

原始的绦虫生活史与吸虫相似，具有1—2个中间寄主，例如阔节裂头绦虫（图6-37）。由卵孵化出的六钩蚴仍具有纤毛，能自由游泳，当被第一中间寄主——甲壳类吃进之后，脱去纤毛，用尾部的钩穿破寄主消化道，进入体腔内，经变态后形成原尾蚴（procercoïd），相当于后绦虫期，这时原尾蚴仍有尾部，但吸盘尚未形成。如果第一中间寄主被第二中间寄主——鱼取食之后，幼虫穿过鱼的肠壁，进入骨骼肌中发育，并形成裂头蚴（plerocercoid），它已具有了头节，节裂体也在形成之中。如未经煮熟的鱼被终寄主——人、狗、猫等取食之后，裂头蚴则进入终寄主肠道内，并经发育变态成成虫。

在较进化的种类，只有一个中间寄主，也没有自由生活的阶段，生活史中没有原尾蚴及裂头蚴阶段，卵是由中间寄主取之食后才孵化成六钩蚴，且中间寄主也是脊椎动物，例如牛绦虫（图6-36），六钩蚴穿过中间寄主——牛的肠壁进入肌肉中发育成囊尾蚴（cysticercoid），即后绦虫期。整个蚴虫包被在一个囊中，具囊腔，头节已发生并内陷到囊腔中。当囊尾蚴被终寄主吃进之后，在终寄主肠内翻出头节，附着在肠壁上，发育成成虫。

二、绦虫纲分类

绦虫纲可分为二个亚纲，分目标标准各家看法不一，可分为7—11目，其中仅假叶目及圆叶目具有人体寄生绦虫，这里仅介绍几个重要的目。

1. 单节绦虫亚纲（Cestodaria）主要是低等的鱼类及海龟的体内寄生绦虫。身体形如虫状，不具节片，前端也无头节，但有突出的吻，后端具附着盘，在肠道或体壁内寄生，具十钩蚴虫。例如旋缘绦虫（*Gyrocotyle*）（图6-38A），身体边缘及后端有许多褶皱，生殖孔、子宫孔均开口在身体前部腹中线上，没有消化道。又如两线绦虫（*Amphilina*）（图6-38B），生殖孔开口在身体后端，子宫开口在身体前端。

2. 多节绦虫亚纲（Eucestoda）成虫寄生在各种脊椎动物肠道内。成虫具头节，身体分成节片，中间寄主1—2个，幼虫为六钩蚴，仅介绍以下5个重要的目。

(1) 假叶目(Pseudophyllidea) :头节具有两个浅的吸沟(图 6 - 33A), 成熟节片中雌、雄生殖孔及子宫孔均单独开口在腹中线或背中线上(图 6 - 37B), 卵黄腺为小囊状, 散布在节片内, 终寄主为犬、猫、鼬及人等, 缺乏寄主的专一性, 具两个中间寄主, 即剑水蚤(Cyclops)等甲壳类、大麻哈鱼(Salmons)等鱼类。常见的代表种如阔节裂头绦虫, 它分布很广。在北美北欧等地人的感染率也很高。严重感染时绦虫可摄食了人食物中 80% 的维生素 B₁₂, 并损伤人对 B₁₂ 吸收的机制, 从而造成人体恶性贫血症。

(2) 四叶目(Tetraphyllidea) :头节具四个叶状或喇叭状裂片, 裂片有柄, 或无柄, 光滑或褶皱, 成虫寄生在软骨鱼的消化道内, 为小型绦虫, 体长通常 20—30cm 长, 仅有几百个节片, 性未成熟的节片常脱落, 在寄主肠道内移动的过程中逐渐成熟, 每个节片有一套生殖系统, 生殖孔开口在体侧, 其生活史尚不完全清楚, 但其裂头蚴在甲壳类、软体动物及鱼类中是很普遍的; 例如叶槽绦虫(Phyllobothrium) 是被广泛研究过的一个属(图 6 - 39)。

(3) 锥吻目(Trypanorhyncha) :头节长形, 具 2—4 个浅裂片, 裂片上有小刺, 由头节顶端伸出 4 个可外翻的吻(图 6-33E), 吻上也有小刺。头节内有 4 个发达的吻球, 其中有肌肉控制吻的伸缩。成虫以吻插入寄主肠道中, 成虫一般 20—30cm 长, 主要寄生在鲨鱼肠道中, 生活史不完全清楚, 但其裂头蚴曾在海产甲壳类及软体动物等体内发现, 如耳槽绦虫(Otobothrium)。

(4) 变头绦虫目(Proteocephaloidea) :头节具 4 个吸盘或具顶突, 周围亦有钩, 节片相似于四叶目。成虫寄生在淡水鱼、两栖类、爬行类及海产软骨鱼等动物的肠道中身体短小。一些种生活史清楚, 中间寄主为剑水蚤等甲壳类, 在其体腔中发育成原尾蚴及裂头蚴, 最后感染终寄主, 对鱼类养殖为害不大, 如变头绦虫(Proteocephalus)。

(5) 圆叶目(Cyclophyllidea) :头节具 4 个吸盘和一肉质顶突, 顶突上有一圈钩。另一特征是卵黄腺为单个的实体状结构(图 6 - 36)。主要是温血动物及人肠内的寄生虫。多数体长 10—

牛绦虫与猪绦虫的比较

特征 \ 种类	牛绦虫 (<i>Taeniasa ginata</i>)	(<i>Taeniaso lium</i>)
中间寄主	牛	猪或人
头节形状	方形	圆球形
顶突	无	突出, 具 2 圈小钩
成虫体长 (m)	4—12	2—4
节片数	1000—2000	700—1000
精巢数(个)	300—400 (每节片)	150—200
卵巢形状	二叶状	三叶状
妊节子宫侧 支数	15—30	7—12
生殖孔	不规则	多数左、右 交替排列
妊节脱落	单节脱落	数节一起脱 落
囊尾蚴	头节无小钩	头节具小钩

20cm, 个别种可长达 30m。每个成熟节片有 1—2 套生殖系统, 生殖孔开口在体侧, 子宫没有开孔。仅有一个中间寄主, 可以是无脊椎动物, 也可以是脊椎动物。生活史中经过六钩蚴及囊尾蚴。一些种是人、畜体内重要的寄生虫。

牛绦虫(图 6 - 36)与猪绦虫(图 6 - 40)是寄生于人小肠内的两种重要的绦虫, 前者主要分布在西藏、新疆、内蒙等牧区; 后者分布较广, 东北、西北、华北及云贵高原等地。这两种绦虫的主要区别见上表。

牛绦虫囊尾蚴主要寄生在牛腿部及肩部肌肉中, 人吃未煮熟的牛肉, 3 个月后囊尾蚴在人小肠内发育成成虫。猪绦虫囊尾蚴主要寄生在猪头颈部, 形成“米粒肉”, 感染人后 2 个月发育成成虫, 成虫寿命 10—20 年, 每头成虫每日脱落十几个妊节, 每个妊节内有卵 3—8 万粒。绦虫寄生后在人体内引起的症状主要是营养障碍。腹疼腹泻等, 严重时出现中毒症状, 如头晕、失眠、恶心等。治疗病人、消灭病牛病猪、管理粪便、加强肉类检疫、保证个人卫生习惯是防治绦虫病及预防感染的手段。细粒棘球绦虫(*Echinococcus granulosus*) (图 6 - 41) 是一种寄生于犬、狼等动物体内的小型绦虫, 其中间寄主为牛、羊、猪及人。多在牧区流行。成体体长仅数毫米, 由 4 个节片组成, 包括头、颈、成熟节及妊娠节各一节片。成虫的妊娠节或虫卵被中间寄主吞食后, 发育成六钩蚴, 六钩蚴随血流或淋巴液到寄主肝、肺等组织内发育成棘球蚴(hydatid), 棘球蚴生长发育缓慢, 成囊状, 囊壁很厚, 内层为生发层(germinal layer), 生发层可长出许多小囊, 小囊内又由内壁长出头节状结构(图 6 - 41B) 随后落入囊腔。头节状结构又以其生发层长出

新的小囊，最后棘球蚴的直径可达十余厘米。严重的是棘球蚴一旦破裂，大量的抗原物质进入寄主体内，可引起寄主过敏性休克而骤死或随其寄生部位而引起寄主的病症，小囊内每个头节状结构均可发育成一个成体，有时在寄主体内可达数万头，破裂的碎片又可产生新的棘球蚴。

犬复孔绦虫 (*Dipylidium caninum*) 成虫寄生在猫、狗偶有侵入人体，中间寄虫为犬蚤、猫蚤或人蚤。成虫长可达 50cm，约有 200 个节片，成熟节片内有两套生殖系统，分别向身体两侧开口 (图 6 - 42)，欧洲较常见，国内曾有过报导。

第五节 寄生物与寄主的相互关系

自然界中不同的生物之间不是孤立的，而是相互依存，又相互制约。在具体的某两个物种的动物之间，其相互关系可以表现出不同的形式。例如，两种动物之间相互依存、共同得利，这种关系我们称之为共生(symbiosis)，如果是一方得利、一方既无利又无害；这种关系我们称之为共栖(commensalism)（或偏利共生），如果是一方得利、一方受害，这就是寄生(parasitism)，也就是说一方依赖于另一方而存在，这种依赖不是以杀死、捕食或毁灭寄主而告终，是寄生物与寄主共同进化，相互协调，从而建立起寄生的关系，事实上动物中的这种寄生关系是较共生与共栖更广泛存在的一种形式，例如原生动物、扁形动物、线虫、节肢动物中都有相当多的类群是营寄生生活，这就足以说明寄生是生物生存的有效形式之一。特别是吸虫纲及绦虫纲是动物界中最广泛的营寄生生活的类群。

至于寄生现象的起源，目前无据可考，它是否来自共栖或共生，这也仅是一种推测。但寄生物由外寄生进化到内寄生，由兼性寄生进化到专性寄生是可以肯定的，这从吸虫纲及绦虫纲的一些种中得到很好的说明。

寄生物对寄生环境、寄生生活方式在形态、生理及生活史许多方面都产生了寄生适应。例如它们产生了吸附器官，体表改变成原生质膜及微毛等结构，使体壁的外表面形成了一种营养界面，以直接吸收营养，而相应的消化系统在吸虫纲及绦虫纲中逐渐退化以致完全消失。消化的酶系也产生了改变。另外体表的色素、纤毛、杆状体退化消失、神经感官的不发达、低氧或无氧呼吸、发达的生殖系统以及强大的繁殖能力，生活史中出现一个到几个幼虫期，进行寄主转移，所有这些适应性特征都使寄生物能够有效的发展、保存了这样的生存形式。

一般的说，一个寄生物仅有一个寄主，相比于具有二个或更多的寄主是原始的情况，因为寄生物的全部危害仅作用于一个寄主身上。事实上在吸虫及绦虫的进化中多数种都不是一个寄主，而是由一个寄主转移到另一个寄主。如果最初原寄主（一个寄主）体内的寄生物又感染了其他的动物，那么原寄主就变成了中间寄主，在其体内生活的阶段变成了幼虫阶段。而最后被寄生的动物变成了成虫行有性生殖的终寄主，这样寄生物对寄主的危害就分散到两个或更多的寄主上。随着寄生历史的延长、寄生物的适应能力越强，这样相互之间可能建立起一种生理平衡，寄生虫对寄主产生的致病作用也就越不明显；另外，消化道内寄生虫所造成的致病作用比血液或组织中的致病作用要弱。总之，由于寄生的部位、虫态、危害方式及种等各不相同，它们所造成的致病现象大致可归纳成以下几种：(1)取食寄主的组织或营养物质，造成寄主的贫血或营养不良，例如阔节裂头绦虫所造成的人体严重缺乏维生素 B₁₂，以致出现恶性贫血症状。

(2)在组织或器官内的寄生或移行所造成的损伤，例如姜片虫所引起的小肠粘膜充血，华枝睾引起的肝脏机械损伤，造成器官的溃疡、硬变等。(3)寄生虫的分泌物、排泄物及毒素具有抗原的性质和溶组织作用，如血吸虫尾蚴的透明质酸酶(hyaluronidase)和胶原纤维酶(collagenase)引起的组织溶解，使尾蚴穿透皮肤，进入体内。寄主皮肤出现的丘疹或过敏性皮炎，就是抗原与抗体反应。

在进化过程中寄主对寄生物的寄生及其抗原物质形成了免疫反应，这种

反应表现为免疫系统的识别及清除寄生虫的反应，包括非特异性免疫与特异性免疫，前者表现为吞噬、炎症等反应，它具有种的特异性及遗传性，后者是寄主的免疫系统对寄生虫特异性抗原的识别，结果使寄主产生体液免疫、细胞免疫，这种免疫又称为获得性免疫。寄主对寄生虫的免疫常常是两种免疫协同作用的结果。

第六节 纽形动物门 (Nemertinea)

纽形动物是一类具吻的长带形动物,绝大多数为海洋底栖生活,仅有 700 余种。它与扁形动物同属两侧对称、三胚层、无体腔的动物,因此它们在形态及生理上具有很多的相似性:例如体表具纤毛,适于爬行运动;体壁内充满了实质;原肾排泄;神经及感官的结构等,这些相似性说明了两类间有密切的亲缘关系。但纽形动物不同于扁形动物的是它出现了完整的消化道,即有口和肛门;出现了无心脏的循环系统;多数种类为雌雄异体,这些特征说明纽形动物较扁形动物更为进化,再加上纽形动物具有一个捕食及防卫的可伸缩的长吻,因此现行分类系统中均将纽形动物独立成一个门。

一、形态与生理

1. 外形

纽形动物体长从几毫米到几米,大多数种类少于 20cm,多数种类身体扁平呈带形,少数呈圆柱形,也有的种前端柱形,后端扁平,细长具弹性,生活时常扭曲成团故名纽形动物。体色多灰暗,少数种类色泽鲜艳。前端略宽,但未形成头部(图 6-43),前端的开孔为吻孔,近前端腹面为口或吻孔与口合并,尾端有肛门。

大多数种类为浅海潮间带底栖生活、多在石块、贝壳下或海藻间隐居或是在泥沙中分泌粘液形成管营管居生活,仅有小体纽虫(Prostoma)这一个属为淡水生活。也有极少数种类在潮湿的土壤中生活或在软体动物及虾蟹的体表共生或寄生。

2. 体壁与运动 纽形动物身体的最外层为一层具纤毛的上皮细胞层,上皮细胞间也含有大量的腺细胞,腺细胞或分散存在或成堆聚集,并有单独的管开口到体外,表皮细胞中也沉积有色素,使身体呈现出颜色。表皮细胞下为一层结缔组织层称为真皮(dermis)(图 6-44)。真皮下为发达的肌肉层。肌肉的结构及排列在不同的类群不同,有的种类肌肉分为外环肌及内纵肌,有的种类两层环肌中间夹有一层纵肌,也有的种类两层纵肌中间夹有一层环肌,常以此作为分目的标准。体壁与肠道之间也充满间质而无体腔,间质中也有连接背、腹体壁的背腹肌,其间质不发达,而往往被肌肉所代替。

纽形动物的运动可以像扁形动物一样,由体壁的腺细胞分泌粘液,然后靠纤毛在粘液膜上滑行或爬行。完全靠纤毛进行运动只适合于小型的种类,多数种类还是靠体壁中发达的环肌与纵肌拮抗性收缩运动及间质的支持作用,使身体不断地改变长度或扭曲以完成运动。纽形动物的肌肉纵贯或围绕整个身体,有的种其肌肉甚至充塞实质,在运动与觅食中起着重要作用。

3. 捕食与营养

纽形动物均为肉食性动物,它捕食各种小型动物,如环节动物、软体动物、甲壳动物等。它用以捕食及防卫的器官是吻(proboscis)。无脊椎动物中许多种类有吻,如涡虫类、腹足类、多毛类等,它们的吻与消化道相关,但纽形动物的吻与消化道不相关(图 6-45A、B),只有某些种仅与吻次生性的相关(图 6-45C、D)。因为纽虫的吻是由身体背部体壁内陷所形成的一个盲管,管壁为吻鞘(proboscis sheath),吻鞘内腔称吻腔(rhynchocoel),其中充满液体,所以纽形动物也称为吻腔动物(Rhynchocoela),整个吻鞘位于消化道背面,前端单独以吻孔(proboscis pore)开口体外,吻即位于吻腔中。吻的后端有长的缩肌连接到吻鞘上,在低等的纽虫,吻仅是一个直

管(图 6 - 45A、B)，较高等的种类，吻近后端膨大形成球状，球上长有数目不等的刺(图 6 - 45C)

哺食时靠吻鞘内肌肉的收缩，产生压力作用于吻腔内的液体，则迫使吻由吻孔翻出(图 6 - 46)，并将吻刺翻到了身体的最前端，吻壁上有腺体，其分泌物可以固着被捕物，由吻刺戳伤并注入毒液杀死捕获物。靠吻的伸出可以捕到远离口部的食物。吻的回收是靠基部缩肌的收缩。另外许多种吻的前端背面也有头腺，其来源及功能与扁形动物的头腺相同。

纽虫的消化道位于吻的腹面，吻捕食后送入消化道。口位于腹面近前端或次生性的与吻相通(图 6 - 46C)。口后为前肠，包括食道及胃，前肠壁细胞具有丰富的腺体。中肠是由单层柱状纤毛上皮细胞组成，食物在消化道中的移动主要是靠其中的纤毛作用。中肠向两侧伸出许多侧盲囊(图 6 - 47A、B)，以扩大消化及吸收的场所。中肠后为后肠，包括直肠及肛门，这是动物进化中第一次出现了肛门，这样纽形动物的消化道使食物的进入与食物残渣的排出得以分道进行，这无疑是很大的进化，所以纽形动物以后出现的动物都是具完整的消化道，即有口有肛门。纽形动物行胞外消化与胞内消化联合进行。纽形动物也有很强的耐饥力，由于饥饿，身体可以减少到原来体积的 1/12 而不致死亡。

4. 循环与排泄

动物的演化中纽形动物最先出现了循环系统，而且是封闭式的循环系统，它担任着营养物质及代谢废物的输送功能。原始的种类其循环系统仅包括一对侧血管(lateral vessel)，侧血管的前、后端由横血管相连，所谓横血管是由实质中的空隙外面围以薄膜而构成，例如管居纽虫(图 6 - 48A)，血液限制在血管及封闭的实质间隙中。但大多数的纽虫有 3 条纵血管，除了两条侧血管之外，在吻鞘与消化道之间还有一条中背血管(mid-dorsal vessel)(图 6 - 48B)，在身体的后端借助于一些横行的间隙管与侧管相连。血液的流动是靠体壁的肌肉及血管肌肉收缩的推动，没有固定的流向，血液无色，其中包含有变形细胞，这种血细胞中含有黄、绿颜色，其功能不详。

纽形动物的排泄系统是一对典型的原肾，原肾管上有许多焰球，多限制在身体的前端，并伸向侧血管壁上(图 6 - 48A)。许多种侧血管与原肾管相接触处，侧血管壁消失，焰球直接沐浴在血液中，这种结构说明了纽形动物原肾真正的排泄机能，即代谢物由血液带到焰球，再经过位于前肠区的两个肾孔而排出。焰球由一个细胞或一丛细胞组成，在焰球与排泄管周围有大的实质细胞，可能亦有排泄机能。另外，有的种焰球可能变成腺体，伸入到侧血管中。

纽虫没有呼吸器官，通过体表进行气体交换。

5. 神经与感官

纽形动物的神经系统包括脑及侧神经索(图 6 - 47A)，脑呈四叶状，即在前端吻的周围有两个腹神经节、两个背神经节，彼此间有神经相联。由脑向后发出一对侧神经索，原始的种类有的还具有背中、腹中神经索及食道神经索，反映出原始的放射状排列的形式。低等的纽虫目神经索位于体壁表皮细胞的基部(图 6-44A、B)，较高等的目，侧神经索位于体壁肌肉层(图 6 - 44C)或实质中(图 6 - 44D)。由侧神经还可以分出小神经分枝到体壁。

感官不发达，在身体前端脑的背面有两个到几百个小眼，眼或有色素呈

杯状，或仅有色素细胞形成的小点，惧怕强光，白天隐居，夜间外出活动。在头区有两个脑器（cerebral organs），是表皮内陷形成的两个小盲管，内有丰富的腺细胞及神经细胞，向外开口于头沟，可能是化学感受器，此外具有触觉机能的感觉毛及感觉细胞散布在整个体表，特别是在身体的前端。

6. 生殖与发育

绝大多数的纽形动物为雌雄异体，生殖系统的结构简单。生殖腺来源于实质细胞，成堆的实质细胞聚集，外面包有一层薄膜而成，许多这样形成的生殖腺规则的排列在两侧的间质中，如果肠道具侧囊，则生殖腺与侧囊相间排列（图 6 - 47A）。生殖腺成熟以后，每个生殖腺发生一个小管开口到外界，因此生殖孔常在身体背面两侧成行排列。每个生殖腺中包含有 1 - 50 粒卵。成虫不经交配，行体外受精，产卵时，常数条纽虫聚集在一起。多在秋季进行。

纽形动物具有很强的再生能力及身体的自发断裂现象。当高温的夏季或受其他强烈刺激时，身体可自行断裂成许多碎片，以后每个碎片可再生成一个完整的个体，这种现象被认为是纽形动物的一种无性生殖方式。纽形动物经典型的螺旋卵裂，大部分为直接发育，异纽虫目为间接发育，经过一个自由游泳并取食的幼虫期，称为帽状幼虫（pilidium）（图 6 - 49），呈头盔形，顶端具纤毛束、体表披有纤毛，体内有消化道，与多肠目的牟蛞幼虫相似，在水中游泳一段时间后，变态成成虫

二、纽形动物门的分类

可分为两个亚纲 4 个目。

1. 无刺纲（Anopla）吻无刺、口位于脑后。

（1）古纽目（Paleonemertea）：是纽虫中最原始的一类，体壁肌肉分两层或三层（环肌——纵肌——环肌），神经索通常在表皮细胞下、外环肌之外。只有侧血管、无中背血管，缺乏眼与脑，例如管居纽虫（图 6 - 46）。

（2）异纽目（Heteronemertea）：体壁具三层肌肉层（纵肌——环肌——纵肌），神经索位于肌肉之间，具三条血管，且其间存在联系，具脑器，如脑纹纽虫（Cerebratulus）（图 6 - 50A）及线纽虫（Lineus）。

2. 有刺纲（Enopla）吻具刺，口位于脑前。

（3）针纽目（Hoploneurtea）：所有吻具刺的纽虫均属本目，体壁肌肉两层，分别为外环肌、内纵肌、神经位于间质中（即体壁肌肉层之内），具中背血管、海水、淡水、陆地生活，也有的种共生，例如海产的端纽虫（Amphiporus）、淡水的小体纽虫（图 6 - 47B），陆生的陆生组虫（Geonemertes）等。（4）蛭纽目（Bdelloneurtea）：为软体动物外套腔内共生的纽虫，吻无刺，但可能是来自有刺的种类，吻与食道共同开口在一个腔内（图 6 - 45D），神经索位于间质中，缺乏眼及脑，有的种身体后端具粘附着器。只有一个属，即蛭纽虫属（Malaco-bdella）（图 6 - 50B），包括有 4 个种。

第七节 颚胃动物门 (Gnathostomulida)

颚胃动物也是一类无体腔的动物，体型很小，生活在浅海细砂间，到目前是动物界中最后被发现的一个门。由于身体极小，又有很强的粘着能力，仅在 150—250 μm 的细砂间生存，所以长期以来一直未被发现。最初在波罗的海沿岸发现它们，以后又在北美沿岸及其他地方陆续报导，直到 1956 年才被确立为一个独立的门。到目前为止，已记录了 18 个属，100 种左右。

颚胃动物体长 0.5—1mm，个别种可达 3.5mm，体呈长柱形、半透明、可分为头、躯干及尖细的尾部（图 6 - 51A）。体表为一层上皮细胞，每个上皮细胞具有一根纤毛，利用纤毛进行滑行或游泳运动，其纤毛还可反转运动。上皮细胞内有 3—4 对纵行的肌肉束，使身体可以自由收缩及扭曲，颚胃动物没有体腔，体内也有实质，但不发达。

消化系统有口无肛门，口位于身体前端腹面，口腔内有一梳状的板和一对具齿的侧颚（图 7 - 50B），颚被肌肉所控制。口腔后为囊状的肠，颚胃动物利用颚刮取细菌、真菌等微小生物为食。

颚胃动物可能行无氧呼吸，因为它们生活在海底数尺深的细砂中，那里不可能有气体透过。神经组织在上皮细胞基部成层状分布，在身体前端略有集中，感官为纤毛窝或感觉纤毛，在头端较发达。

雌雄同体，少数为雌雄异体。雌性生殖系统包括单个的卵巢及一个交配囊，用以贮存交配后的精子，有的种类还有阴道。雄性生殖系统包括一个或二个精巢，位于身体的后半部，具交配器及交配刺，交配时雄性交配器将精子送到阴道或雌生殖孔中。也有的种行皮下授精，每次产一粒卵，卵通过体壁破裂排出体外，然后卵附着海底砂粒上直接发育。有的种行取食的无性阶段和不取食的有性阶段交替出现的现象，其生殖系统随交替过程而退化或再生，代表种如颚胃虫 (Gnathostomula)。

颚胃动物的分类地位尚难于最后确定。它无体腔，有口无肛门，多数种为雌雄同体，这些特征与扁形动物相似，似乎两者间亲缘关系较近。但颚胃动物缺乏扁形动物精子所特有的 9+1 鞭毛结构，上皮细胞是单纤毛的，这些特征又与假体腔动物中的腹毛动物相似，而头、颚及毛状感受器又与轮形动物及腹毛动物相似，因此颚胃动物可能是介于扁形动物与假体腔的腹毛动物及轮形动物之间的一类，与两者均有某种亲缘关系。

第七章假体腔动物 (Pseudocoelomata)

假体腔动物包括了形态并不很相似、亲缘关系也不十分清楚的一些类群，一般认为包括7个独立的门，即腹毛动物门、轮形动物门、动吻动物门、线虫动物门、线形动物门、棘头动物门及内肛动物门，它们联合成复杂的一类。所以把这些门集成一类，就是因为它们在体壁与消化道之间都有一个空腔，称假体腔 (pseud - ocoel)。

所谓假体腔，是动物体腔的一种形式，也是动物进化中最早出现的一种原始的体腔类型，它是由胚胎发育期的囊胚腔持续到成体而形成的体腔，其中充满体腔液，没有体腔膜。假体腔的出现比之于扁形动物的元体腔或实质有着明显的进化意义。首先，它对体内器官系统的自由运动与发展提供了空间；其次，体腔液较之间质能更有效地输送营养物质及代谢产物，以完成循环的机能，体腔液也能调节及维持体内水分的平衡，以维持体内稳定的内环境。此外，体腔液作为一种流体静力骨骼 (hydrostatic ske-leton)，能使身体更迅速的运动，从而使假体腔动物大多数类群摆脱了以纤毛作为主要的运动器官的状态。总之假体腔的出现使假体腔动物成为比无体腔动物更为进化的类群。

假体腔动物都具有完整的消化道，即有口及肛门，肠道的前端有肌肉质咽，以完成食物的机械消化。大多数假体腔动物均为雌雄异体，甚至雌雄异形，这样从结构上避免了动物的自体受精。具有原肾型排泄系统，没有呼吸及循环器官。

假体腔动物除寄生种类外，多为小型动物，体长一般由几毫米到几厘米之间。体表覆盖一层角质层，纤毛减少或完全消失。一些小型的种类构成身体或器官的细胞或细胞核的数目是种内固定的，这是因为虫体的细胞分裂在卵孵化之前已经停止，孵化后个体的生长仅由每个细胞体积的增长所形成。

第一节腹毛动物门 (Gastrotricha)

腹毛动物是海洋或淡水生活的一种小型动物，多发现在沿岸底部沉积物周围。大约有 400 种，一般认为是假体腔动物中最原始的一类，因身体腹面披有纤毛而得名。一、一般形态腹毛动物体小型，体长仅 0.1—3mm，宽通常 0.5mm 左右。身体呈瓶形或长圆形，例如鼯虫 (Chaetonotus) (图 7-1)。背面略突，腹面扁平，前端分化出一个不明显的头部，后端尖细常分叉，分叉的末端具有粘附腺的开口，身体或无色透明或呈淡绿色、浅红褐色等。

腹毛动物还保留有比较发达的纤毛，但仅分布在身体的腹面及头区，它仍用纤毛在粘液上滑行，其纤毛的形态、分布与功能与涡虫腹面的纤毛相似，说明两者之间似有亲缘关系。但也有的种类其纤毛排列在身体的两侧或排列成纵行、或横排，或成刚毛束分布 (图 7-2)。少数种类纤毛仅存在于头部腹面两侧，其功能不再是运动而变成了感觉器官，纤毛的变化及排列是种的特征之一。

原始的腹毛动物其上皮细胞为单纤毛上皮细胞，即每个上皮细胞仅有一根纤毛，这个特征还见于颚胃动物，除了这两类之外，绝大多数的后生动物都是多纤毛上皮细胞。所以腹毛动物比原来认为的更接近于两侧对称的祖先。

体表的角质层或薄而光滑或很厚呈鳞状、板状或呈刺状覆盖全身 (图 7-2)。海产的种类多在身体的两侧有一些粘液管：它是一种角质管，内有腺细胞，有肌肉控制，可以活动。淡水种类身体尾部分叉处有粘附腺 (图 7-1)，它们都可分泌粘液，使动物可以随时粘着在物体上。角质层内为上皮细胞，用电子显微镜的研究证明细胞界限清楚，不是以前所说的那样是合胞体。上皮细胞内为环肌与纵肌，通常有 6 对纵肌束，收缩时可使身体缩短或弯曲。借肌肉与纤毛的配合进行游泳或滑行运动。肌肉层之内即为假体腔，腹毛动物的假体腔不发达，呈小的间隙状，围绕在器官之间，假体腔中没有变形细胞。

口位于身体前端，通入口腔，口腔内有突出的齿与钩，咽发达其周围被肌肉包围呈球状，咽球内也有腺体。咽后即中肠为单层上皮细胞组织；经短的直肠以肛门开口在身体近后端腹面。腹毛动物靠咽的抽吸作用取食原生动动物，细菌，硅藻等。淡水生活的种，在腐烂植物较多的地方比较丰富。海产种类咽部有一对咽孔，用以排出随取食而入咽的过多水分。

排泄器官为一对原肾，具长而盘旋的原肾管，以排泄孔 (原肾孔) 开口在身体中部腹侧面。淡水种类原肾发达，兼有排泄与水分调节的功能。一些海产种没有原肾。

腹毛动物有较发达的脑呈马鞍形位于咽的背面，由脑分出两条侧神经索纵贯全身，没有特殊的感官，主要由头部感觉毛及身体腹面的纤毛行感觉功能。淡水种类脑细胞中有成堆的色素粒，可能起作眼的功能。

二、生殖与发育

腹毛动物不同于大多数假体腔动物，它仍保留着原始的雌雄同体。如海产的种类有一对精巢，位于身体的近前端，一对输精管分别以雄性生殖孔开口在身体腹面后 1/3 处，有的种类还有退化的交配囊。一个或一对卵巢，位于精巢后面，消化道的两侧，有一对短小的输卵管，以一个雌性生殖孔开口在肛门前端。许多种还有受精囊。需交配、体内受精，受精卵通过体壁破裂

而释放外界，一般产卵 1—5 粒。

淡水的腹毛动物雄性生殖系统完全退化，生殖腺仅有雌性机能，因此行孤雌生殖。雌性可产两种类型的卵，一种卵在产后 3—4 天即孵化；另一种卵是滞育卵，即产出的卵不立即孵化，它可抵抗低温、干旱等恶劣条件，待条件好转后再孵化，淡水种产卵较多，为决定型卵裂，直接发育。

三、腹毛动物的分目

1. 大鬍目 (Macrodasyida) 海水或河口等咸水生活，身体多呈带形、粘附腺可位于身体的前端、后端或两侧。有咽孔，雌雄同体、交配生殖。例如侧鬍虫 (Pleurodasys) (图 7-2A)、大鬍虫 (Macrodasys)、指足鬍虫 (Dactylopodala) 等。

2. 鬍虫目 (Chaetonotida) 主要淡水生活，极少数为海产，身体多呈瓶形，粘附腺多位于身体后端，无咽孔。淡水种多行孤雌生殖，例如鬍虫 (图 7-1, 2D)、鳞皮鬍虫 (Lepidoderme-11a) (图 7-2C) 等。

腹毛动物体表有纤毛、典型的原肾、海产种类雌雄同体及生殖等结构均与涡虫纲相似；可是腹毛动物有假体腔、完全的消化道、咽球结构、肛门的位置等又均与自由生活的线虫相似，这些相似的特征说明了它们之间的亲缘关系，因此可认为腹毛动物把扁形动物与假体腔动物在进化上联系起来。

第二节 轮形动物门 (Rotifera)

轮形动物主要是淡水生活、身体前端有一个轮盘的小型动物，约有 1800 种左右。这类动物在生态、形态方面有多样性，例如有自由生活的、也有共生与寄生的；有淡水、海水中自由游泳的、也有在潮湿土壤中附着生活的、有底栖的、也有管居或固着的；有单体的、也有群体的。许多种是世界性分布的。在形态方面也是多种多样的，轮形动物在假体腔动物中是相当繁盛的一类。

一、形态与生理

1. 外形

轮形动物都是在显微镜下才能看见的动物，一般体长在 0.5mm 以下，最大的体长达 3mm 左右，通常无色透明，由于消化道内所具有的不同食物的原因使身体呈现绿色、桔色或褐色等。身体呈长圆形或囊形，可区分成不明显的头部、躯干部及尾部，例如臂尾轮虫 (Brachinus) (图 7-3)。不同的生活方式可使身体的形态发生很大的变化，例如固着生活或管居生活的种类，尾部延长成柄状，海洋中漂浮的种类、尾部缩短或消失，其形态的变化因种而异 (图 7-4)。

轮虫的头部或宽、或窄，都有一个纤毛器官，称为轮盘 (trochal disc)，其构成轮形动物的主要特征。原始的轮盘呈环顶纤毛带 (circumapical band) (图 7-5) 状，它是由身体前端腹面口周围的纤毛区及环绕头区的纤毛环组成。口区的纤毛代表了祖先动物腹面纤毛的遗迹。纤毛带顶端不具纤毛的区域称顶区 (apical field)。轮盘是头区的主要结构，不同种的轮虫，其轮盘在原始结构上发生不同的变化，形成种的特征。例如须足轮虫 (Euchlanis) 口区与环绕头的纤毛环仍然保留 (图 7-6)，但口后的纤毛已消失，口区边缘纤毛已转化成坚硬的毛须 (stiff cirri)，在头区两侧的纤毛变成了长毛束，称为耳毛束 (auricle)。胶鞘轮虫 (Coelotheca) (图 7-4A)，口区边缘延伸成分叶的漏斗形，纤毛减少而代之刷状毛，以便于收集食物，这对其固着生活方式是很好的适应性改变。镜轮虫 (Testudinella) (图 7-4N)，口区纤毛不明显，轮盘主要来自头周围的纤毛环，由它分成两圈，分别位于口的上下方。旋轮虫 (Philodina) (图 7-4K)，环顶纤毛带也分成两圈，前端的一圈纤毛分成左右两个纤毛盘，纤毛的转动形同车轮，因此得名轮虫，后端的一圈纤毛在口后环行，或纤毛密生成小膜状。轮盘有运动及取食的功能，除轮盘外，体表无纤毛。顶区具有脑后腺的开口，脑后腺能分泌粘液，但其功能不详，顶区还有眼点 (图 7-5)，其数目、位置因种而定，有的种还有触须 (palps) 具感觉功能。

躯干部呈囊状，包括了内脏器官，体表的角质层在躯干部加厚形成兜甲 (lorica)，龟甲轮虫 (Keratella) (图 7-4G) 的兜甲成板状或环状，体表常装饰有刺、棘等结构，例如多棘轮虫 (Macrochaetus) (图 7-4O)。在躯干部还常有一对触角或触须，位于背面或两侧或腹面。它是体表一对或长或短的突起，顶端具感觉毛，具感觉功能。

尾部在躯干之后，或长或短，与躯干的分界明显或不明显，尾部的角质层常成环状，可像望远镜筒般的套叠起来，使尾部变短，尾部末端有 1—4 个趾 (toe)，尾部内具足腺 (pedal gland)，它是由 2—30 个腺细胞组成 (图 7-7)，它的分泌物通过足腺管开口到趾或尾端部，用以粘着在其他物

体上，漂浮生活的种类，尾端常退化或完全消失。

一些远洋生活的种类，常会出现周期性变形现象（*cyclomorphosis*），即随一定的季节、身体的形状或身体各部分的比例或体表的刺等装饰发生改变。例如臂尾轮虫（*Brachinuis calyciflorus*）在低温、饥饿或天敌存在时，体表的刺减少。这种变形现象都是通过环境的改变所引起，它的生物学意义尚不了解。

2. 体壁与运动

轮形动物的体壁最表面一层为角质层，是由下面的上皮细胞分泌形成，上皮细胞的数目在同一个种是固定的。上皮细胞之内为独立成束的肌肉（图 7-8）。环肌形成一定数目的环肌带；纵肌束较发达，特别是在头、尾区，肌肉的收缩可使头、尾伸出或缩回躯干部。由体壁也伸出肌肉到消化道等器官，以固定器官的位置。肌肉的组成是平滑肌与横纹肌。肌肉之内即为假体腔，其中充满体腔液，体腔液中含有分枝成网状的变形细胞。

轮虫的运动方式主要是游泳或爬行或是两种方式结合进行。它们靠纤毛轮盘的旋转以推动身体游泳前进。在水底沉积物上附着生活的种类，靠尾部粘附腺产生分泌物，可在物体上做蛭形爬行运动。远洋漂浮生活的种类，尾部退化，躯干成球状，体表长出长刺以增加表面积或体内出现油滴以增强漂浮机能，运动的方式常随生活方式而有所不同。

3. 取食与消化

轮虫是肉食性种类，以各种原生动物，小型的淡水动物为食。口位于身体前端腹面，常被轮盘环绕，由口直接通入咽（捕食种类）或借助于一个小管开口到咽（悬浮取食的种类），咽壁具很厚的肌肉呈球状，咽来源于外胚层，故其内壁有角质层，并有角质层特化成几个大的突起，构成轮虫特有的咀嚼器（*trophi*）（图 7-9），因此轮虫的咽又称咀嚼囊（*mastax*），不同的轮虫咀嚼器的形态与结构不同，并常作为轮虫分类的特征之一。它的功能主要是机械消化用以研磨食物。在捕食性的轮虫，取食时咽中的咀嚼器可由口中伸出，用以捕食或把持食物，然后与食物一起缩回咽中进行食物的研磨。在悬浮取食的种类，靠口前或口后纤毛带上纤毛的打动，造成水流，再将水流中微小的食物颗粒扫入咽中。也可以靠咽壁肌肉的抽吸作用、吸食捕获物体内的汁液，一些寄生的种类轮盘减小，咽完全退化。咽壁四周还有 2—7 个唾液腺，直接开口到咽，它的分泌物可帮助消化食物。咽后为膨大的胃，胃的两侧各有一胃腺（*gastric gland*），可以分泌消化酶，食物在胃中被消化和吸收。轮虫主要是胞外消化。胃后为短的肠，肠末端汇合排泄管及生殖腺管形成泄殖腔（*cloaca*），从泄殖腔孔开口到身体背面躯干的末端。

轮虫没有呼吸及循环系统，以体表进行气体交换，靠体腔液完成物质的输送。

4. 排泄与水分调节

轮虫的排泄器官为一对原肾，位于假体腔的两侧，但轮虫的原肾在结构上不完全相同于扁形动物的原肾。每个原肾包括几个到 20 个焰茎球（*flame bulb*）及一个排泄管，它们是由一个多核细胞组成。细胞核位于排泄管管壁中，焰茎球也呈倒杯形（图 7-10A），由杯顶向管腔伸出许多鞭毛，焰球内壁周围还有大小不等的原生质柱，焰球的两侧有原生质管与排泄管相通，原生质柱代表涡虫焰细胞的小孔，通过它液体可进入焰球腔内，再进入排泄管。左右排泄管在后端联合形成膀胱（*bladder*）（图 7-3），开口到泄殖腔，原

肾的功能主要是水分的调节。因为随环境中离子浓度变化，焰茎球内鞭毛的打动及液体的排出可以加速或减慢，其排出的液体比之体腔液也是低渗的。随水分的排出，可以带走一些代谢产物。

一些轮虫对干旱具有很强的抵抗能力，例如生活在土壤或苔藓植物中的轮虫，可借助于土壤颗粒之间或植物茎叶表面的水膜而生存，当完全干燥时，轮虫可处于假死的休眠状态以渡过干旱，其时间可达数月至一年之久。

5. 神经及感官

咽的背面有一分叶状的脑神经节，由它分出两条神经索直达身体后端，由脑向前发出神经到感官。轮虫的感官包括小眼、触须及轮盘处的感觉毛。有人认为头部的脑后器也是感觉器官，尚有待证实。

6. 生殖与发育

轮虫是雌雄异体并异形的动物，没有发现一些轮虫有过雄虫，即使有雄性个体的种，其雄性个体仅在年周期的一定时间内出现，因此轮虫的生殖方式主要是孤雌生殖，或配合以有性生殖。

轮虫的雄性个体很小，最小的仅为雌体体积的 1/10，雄性个体的一些结构如泄殖腔、消化系统及神经系统均退化消失。一般具有一个囊状的精巢及一具纤毛的输精管，以生殖孔直接开口在身体后端（图 7-11）。在输精管的两侧有一对前列腺，输精管的末端形成阴茎。

在某些轮虫雌性生殖系统包括有两个生殖腺（双巢类），它是由单层合胞上皮细胞包围的一个囊，内有卵巢及卵黄腺，卵黄腺产生的卵黄可直接供给卵。每个生殖腺有一短的输卵管，分别开口到泄殖腔。还有一些种类只有一个生殖腺（单巢类）及一个生殖管，每个雌虫可产卵 8—20 粒。有雄虫的种，雄虫出现后需交配授精（图 7-11），如晶囊轮虫（*Asplanchna*）。也有一些种是皮下授精（hypodermic impregnation）。

双巢类的一些种轮虫，没有雄虫，因此完全行孤雌生殖。单巢类的轮虫，具有雄性个体，行孤雌生殖及有性生殖。通常在外界环境适宜时，雌虫行孤雌生殖，由雌性个体产生大而卵壳较薄的卵，这种卵成熟过程中不发生减数分裂，称为非需精卵（amictic egg），它可以很快地发育成雌性个体，这种雌体又行孤雌生殖，称非混交雌体（amictic female）（图 7-12）。如此重复可行许多代孤雌生殖。当外界环境发生改变或有其他刺激时，轮虫种群中会出现混交雌体（mictic female），它产生小型的卵，卵壳亦薄，这种卵在成熟过程中经过了减数分裂，称需精卵（mictic egg），需精卵如果不受精，则孵化成雄性，雄虫的寿命很短。卵如果受精，则发育成一个具厚卵壳的休眠卵（resting egg）。休眠卵可以对抗各种不良环境长达数月之久，待环境转好时，再孵化成非混交雌虫，它又开始孤雌生殖。

单巢类这种生殖与生活史方式，无疑是对淡水生活的一种适应，是调节其种群数量的一种方式。在环境有利时，轮虫行孤雌生殖，以迅速增加种群数量；当环境不利时，出现雄虫，行交配生殖，形成休眠卵以对抗恶劣环境。其混交个体的出现可以受温度、光照、水质、食物及种群内的密度等各种因素所诱导。有性生殖在一年中可以出现一次到多次，同一水域中同种轮虫可以出现一次到多次数量高峰。

二、轮形动物的分类

1. 双巢纲（Digononta）雌虫有两个卵巢。

（1）摇轮虫目（*Seisonidea*）：是与海产甲壳类共生的一种轮虫，只有

摇轮虫 (Seison) 一属。

(2) 蛭态轮虫目 (Bdelloidea) : 身体前端有两个轮盘, 尾部有环状结构, 可套叠, 未曾发现过雄虫, 如旋轮虫 (Philonida) (图 7-7)。

2. 单巢纲 (Monogonta) 仅有一个卵巢。

(1) 簇轮虫目 (Flosculariacea) : 固着、管居或自由生活, 轮盘上具两圈纤毛, 如簇轮虫 (Floscularia) (图 7-4B), 镜轮虫 (Testudinella) (图 7-4N)。

(2) 胶鞘轮虫目 (Collothecacea) : 大多数固着生活, 身体的前端被腕或刚毛包围, 例如胶鞘轮虫 (Collotheca) (图 7-4A), 花环轮虫 (Stephanoceros) 等。

(3) 游泳轮虫目 (Ploima) : 自由游泳生活, 身体较短, 兜甲或有或无, 这目包括大多数的轮虫, 例如龟甲轮虫 (Keratella) (图 7-4G)、疣毛轮虫 (Synchaeta) (图 7-4M), 须足轮虫 (Euchlanis) 等。

第三节动吻动物门 (Kinorhyncha)

动吻动物是一类体表分节带 (zonites)、无纤毛的假体腔动物, 仅有 100 种左右, 生活在沿海底部泥沙中。

体长一般不超过 1mm, 体表可分为 13 个节带, 例如动吻虫 (Echinoderes) (图 7-13), 第一节带为头节, 其顶端有口, 头节上有几圈长刺; 第二节带为颈节, 周围有一层角质板, 头节可缩入其中。其余的体节带构成躯干, 在躯干节背面角质层形成一背板, 腹面有两个腹板。节带间质膜很薄, 身体可以弯曲自如。每个躯干节带有一中背刺及 2 个侧刺。尾节的侧刺很长, 可以自由运动。刺中空, 内充满上皮组织, 通常在第 3—4 节带之间有一对粘液管, 有的种有多对侧粘液管。

体壁是由角质层、合胞上皮细胞及肌肉层组成。合胞上皮细胞在中背及两侧加厚, 肌肉成束, 按节带排列。此外, 还有一对背侧肌及一对腹侧肌纵贯全身, 负责头及身体的收缩。运动时以头插入泥底, 收缩头部牵引身体移动, 如此重复前进。体壁内为假体腔, 充满体腔液及变形细胞。

动吻动物的消化道包括口、口腔, 口腔后为肌肉质的筒状的咽及短的食道, 食道后为中肠, 后肠很短, 最后以肛门开口在躯干末端, 还有唾液腺及消化腺开口到食道内。动吻动物以硅藻或海底沉积的有机颗粒为食。

具一对原肾, 位于身体近后端, 焰球内具一条鞭毛, 肾孔开口在第 11 节带两侧。脑成环状, 围绕咽的前端, 由此伸出一条复神经索, 在每个节带内腹面、背面及两侧都有成丛的神经细胞, 神经与上皮紧密相联。

雌雄异体, 雌性个体身体中部有一对囊状卵巢, 有短的输卵管, 生殖孔开口在最后一节带上。雄性个体有一对精巢。经输精管及末节的一对生殖孔开口到外界。尾端有 2—3 个刺, 对其交配情况及发育很少了解, 幼年个体体表的节带分界不清, 经多次脱皮之后, 节带明显。成年之后不再脱皮。

第四节线虫动物门 (Nematoda)

线虫类是假体腔动物中最大的一门，已记录的种约有 15000 种，尚有大量种未被定名。绝大多数体小呈圆柱形，因此又称为圆虫 (roundworm)。线虫分布广泛，种内数量很多，生活方式多样。自由生活的种类广泛的分布在海洋、淡水及土壤中，甚至海底深渊、沙漠及温泉都可发现线虫，有人报导在一平方米的海底泥沙中含有 442 万条线虫，土壤中的线虫数量也是巨大的。许多线虫是在动、植物体内营寄生生活，造成人畜重要疾病及农作物的减产。

一、形态与生理

1. 外形

绝大多数自由生活的线虫是小型动物，体长一般不超过 2.5mm，多数在 1mm 左右，陆生的大型个体可长达 7mm，海产的可达 5cm。但寄生种类最长的可达 1m，例如寄生于猪体内的膨结线虫 (*Diectophyma*)。

身体多圆柱形、两端略尖细，身体没有分区，例如小杆线虫 (*Rhabditis*) (图 7-14)。身体前端有口、口周围有唇 (lip)，原始的种类具有 6 个唇片，如 *Plectus* (图 7-15)，其他种常有 3 个唇片，唇上及其周围有感觉乳突 (papillae) 或感觉毛 (bristles) 等感觉器官。唇及感觉器的数目、排列及形态是线虫分类的重要依据之一，它们多呈放射状排列，有人认为这种对称形式说明线虫的祖先是固着生活的，是以尾端粘液腺分泌粘液附着在底部，以后垂直延长身体，脱离围着生活，而进化成现代线虫。

线虫体表光滑或由角质层特化形成环、嵴、瘤及纵线等。使体表呈现出各种装饰，身体近后端腹面有肛门，在身体中段、腹中线上雌性个体有生殖孔。

2. 体壁及运动

线虫的体壁亦由角质层、上皮细胞及肌肉组成。线虫的角质层结构较复杂，可分为三层，其最外层为一层鞣化蛋白质 (图 7-16)，表现出环纹；中层为均质的，内层为胶原蛋白构成的支持柱层 (图 7-16A)。寄生的蛔虫类等，其内层由于纤维排列的方向不同，又可分为三层 (图 7-16B)，因此使角质层表现出一定的弹性。

角质层是上皮细胞的分泌物，它限制了身体的生长，因此线虫在生长过程中经过数次到多次的脱皮现象。在脱皮前，角质层中有用的物质被虫体吸收，然后上皮细胞重新分泌新的表皮，使旧表皮与上皮细胞分离，并最终完全脱落，使虫体得以生长。研究指明，线虫的脱皮是由神经环上的神经细胞分泌出激素 (horm-one)，激素促使排泄细胞分泌脱皮液，脱皮液可溶解旧表皮而造成脱皮，脱皮现象仅出现在幼虫期，成虫仅能增加角质层的厚度而不再脱皮。角质层内为上皮细胞，上皮细胞或界线清楚或为合胞体。在身体背、腹中线及两侧、上皮细胞向内凸出形成 4 条纵行的上皮索 (图 7-17)。上皮细胞核仅局限在索中，并排列成行。这 4 条上皮索在体表明显可见，分别称为背线、腹线及侧线。

上皮之内为肌肉层，线虫缺乏环肌，只有纵肌，分布在上皮索之间，肌肉为斜纹肌。肌细胞的基础部为可收缩的肌纤维，端部为不能收缩的细胞体部 (图 7-18A)，它的功能可能是贮存糖元，核位于细胞体部。细胞体部的原生质延伸形成线状，分别连接到背索与腹索内的神经上，在那里接受神经支

配(图 7-18B)。其他动物是由神经发出分支分布到肌肉上进行支配,而不是像线虫由肌肉延伸到神经处,去接受支配。

体壁之内为假体腔,其中充满体腔液,体腔液内没有游离的细胞,但有体腔细胞固着在肠壁及体壁上,体腔液除了担任输送营养物及代谢物之外,还有抗衡肌肉收缩所产生的压力,起着骨骼的作用。

线虫的运动是由纵肌的收缩及角质层的弹性改变而共同完成。当背纵肌收缩时,腹面角质层中的纤维拉长,当背纵肌松弛时,腹面角质层中的纤维恢复,因此表现出身体背腹方向的蛇行运动。一些种类体表具刺、环等,可做短距离的爬行或游泳运动。

3. 取食与消化

线虫的食性很广泛,许多自由生活的线虫是肉食性的,以小形的动物为食,也有许多种为植食性的,以藻类及植物根部细胞及其内含物为食,还有的种类是细菌及沉积物的取食者,是以溶解的动、植物尸体或有机颗粒为食,它们构成了数量最大、分布最广的细菌及真菌的取食者,在生物链中起着重要作用。

线虫的消化系统结构简单,为一直形管(图 7-14),前端口后为一管状或囊状的口囊(buccal capsule)(图 7-19),口囊内壁角质层加厚,形成不同形状或不同数目的嵴、板、齿等结构,用以切割食物。特别在肉食性的种类较发达。有的种类在口囊中形成一中空或实心的刺(图 7-19),用以穿刺食物或抽吸食物汁液。

口囊之后为咽,咽常形成一个或几个咽球,由于肌肉细胞的加厚,咽腔在断面上呈三放形(图 7-20),三放中的一放总是指向腹中线,构成线虫咽的一个特征。咽的周围有成对的咽腺,可分泌消化液,咽腺可开口在咽前端。咽由于很厚的肌肉层,具有泵的作用,可由口抽吸食物进入咽及肠。咽后紧接为中肠,是由单层上皮细胞组成,中肠的两端均有瓣膜,以阻止肠内食物逆流。中肠后为短的直肠,最后以肛门开口在近末端的腹中线上。线虫的咽腺及中肠的腺细胞产生消化酶,在中肠内进行食物的消化,并在肠壁细胞内完成细胞内的消化。

线虫类或通过体表进行气体交换或行低氧呼吸,它没有专门的呼吸及循环结构。

4. 排泄及水分调节

线虫的排泄器官属于原肾型,而结构不典型,是由腺型细胞或由细胞形成的管完成排泄功能。原始的种类只有 1—2 个大型的腺细胞进行排泄及水分调节,这种腺细胞具有长颈,位于咽的周围(图 7-21A),也称肾细胞(renette cell),联合开口在神经环附近的腹中线上,如小杆线虫。另一些种,腺型肾细胞延伸成管型排泄器,多呈 H 型管(图 7-21B),两个侧管在前端以一横管相连分别位于侧上皮索内,最后经过共同的小管以排泄孔开口在前端腹中线上,例如驼形线虫(Camallanus)。蛔虫(Ascaris)的排泄管也呈 H 形,只是横行管成网状,侧管前端不发达(图 7-21C),而且是由一个腺细胞特化形成。线虫的腺细胞及排泄管中没有鞭毛或纤毛,不呈焰细胞状。线虫的代谢产物主要是氨,可以通过体壁及消化道而排出。

线虫的排泄器官对维持其体腔液的压力是十分重要的,水可以通过口及体壁进入体内,过多的水分可通过排泄器官排出。实验证明:海产的种类可以在氯化钠的低渗液中进行调节,而不能在高渗液中调节;淡水及陆生的种

类相反，维持体腔液低渗于周围环境；陆生线虫还可以在高度干燥条件下，像轮虫一样通过失水，降低代谢速率，处于隐生状态，来渡过干燥可长达数年之久。

5. 神经与感官

线虫的神经结构与其他假体腔动物大致相似，在咽的周围有一环状的脑，环的两侧膨大成神经节（图 7-22），由脑环向前后各分出六条神经，前端的神经分布到唇、乳突及化感器等。向后的六条神经中，一条为背神经，一条为腹神经，二对侧神经，两对侧神经离开脑环后很快合并成一对，最后的这四条神经分别位于相应的纵行上皮索内，其中腹神经最发达，由腹神经发出分支到肠及肛门。腹神经索中包括运动神经纤维及感觉神经纤维，背神经索中主要为运动神经纤维，侧神经索中主要为感觉神经纤维。另外在脑环周围，神经细胞集中，形成神经节状。

线虫的感觉器官主要分布在头部及尾部两端。头部包括唇、乳突、感觉毛，统称为头感器；还有一个特殊的化感器（amphid）。唇及乳突是头部的角质突起，有脑环发出的神经进行支配。感觉毛在头部较发达是一种触觉感受器，实际上是一种改变了的纤毛，有的种感觉毛周围还有腺细胞围绕。化感器是线虫特有的一种感觉器（图 7-19A），位于身体前端一侧，它是体表的一个内陷物，呈囊状、管状、螺旋状等各种形态，成为线虫分目的依据之一，其内端为盲端，外端开口，它是一种化学感受器，也常有腺细胞伴随。电子显微镜的研究已经证明化感器的感觉突实际上也是改变了的纤毛，过去一直认为线虫类不存在任何纤毛，而化感器是改变了的纤毛，这种特征便将线虫和其他有纤毛的动物在进化上联系起来。在水生种类特别是海产种类化感器发达，而陆生及寄生种类则退化了。水生种类在咽的两侧还有一对眼点，是视觉器官其中色素细胞分散或排列成杯状。

线虫的尾端也有一对单细胞腺体称尾感器（phasmid），分别开口在尾端两侧，它也是一种腺状感受器，这种感受器在寄生的种类发达。雄性个体尾端交配器周围也有感觉乳突及感觉毛。

6. 生殖与发育

线虫主要为雌雄异体及异形，雄性个体较小，后端弯曲成钩状。生殖腺均为管状，生殖细胞是由生殖腺中一个大的末端细胞（terminal cell）发生（图 7-23），在其通过生殖腺的过程中，生长成熟。少数线虫生殖细胞来自整个生殖腺的管壁细胞。

雄性生殖系统通常具有一个精巢（图 7-14A），少数种是两个。后端连接输精管及其膨大的贮精囊，向后为肌肉发达的射精管（ejaculatory duct），开口到直肠或泄殖腔。射精管周围有数目不等的前列腺（prostatic gland）。大多数线虫雄性泄殖腔向外伸出两个囊，每个囊中有一角质的交合刺（spicule），有肌肉牵引可自由的由泄殖孔伸出体外（图 7-24）交配时用以撑开阴门。交合刺的长短、形态因种而异，也是分类标准之一。还有的线虫交合刺的背壁有角质小骨片，愈合成副刺（gubernaculum），以控制交合刺的运动。

线虫的精子具鞭毛或不具鞭毛而呈囊状、球状等。

雌性个体通常有两个卵巢（图 7-14B），少数个体仅一个卵巢，卵巢管长短不等，相对排列（图 7-25A、B）或平行排列（图 7-25C），卵巢后端为输卵管、子宫。子宫的上端为受精囊，用以贮存交配后的精子，两个子宫后

端联合，经肌肉质阴道，以雌性生殖孔开孔在身体近中部腹中线上。

线虫需交配受精，交配时雄虫以尾端对准雌性生殖孔，再以交合刺撑开阴门，由交合囊及射精管肌肉的收缩送精子入雌体，精子经鞭毛运动或变形运动到达子宫上端，在此与卵融合，卵受精后形成厚的受精膜，变硬后形成卵的内壳，卵沿子宫下行时，子宫的分泌物形成卵的外壳，卵壳外层的形状常作为寄生线虫分类的依据。卵常在子宫内时已开始发育。

极少数的线虫是雌雄同体的，如小杆线虫目的一些种，并行自体受精。也有极少数陆生线虫可行孤雌生殖。

自由生活的线虫产卵量较少，海产种类一般仅产数十粒卵，陆生种产卵较多，可达数百粒。寄生种类产卵量极大，每日可产卵数千到数十万粒。线虫的卵是决定型卵，分裂球排列不对称，许多种细胞分裂在胚胎期已经完成，除了生殖系统之外，其他的器官细胞数已固定，孵化后幼虫的生长是通过细胞体积的增加而实现。幼虫期一般脱皮4次，前两次脱皮常在卵壳中进行，成年后不再脱皮。

二、寄生线虫

线虫类相当多的种类是在动、植物体内营寄生生活，寄生的方式也多样。例如小麦线虫 (*Anguina tritica*)，从幼虫到成虫寄生在小麦植株上，并在麦穗上形成虫瘿，在其中产卵孵化，每个虫瘿中可有数千至数万条幼虫，虫瘿随麦粒播入土中，幼虫出来再感染新的小麦。又如钩吻球颈线虫 (*Globoderarostchiensis*)，根结线虫 (*Moloidogyne*) 分别为害马铃薯及烟草根部。许多种线虫是动物体内的寄生虫，但尚未发现体外寄生种类。其成虫与幼虫均寄生在动物体内，或幼虫寄生在动物体内，成虫寄生在植物体内；或成虫寄生在动物体内，幼虫寄生在植物体内；或幼虫期自由生活；或成虫期自由生活；或直接发育无幼虫期；具有一个或二个中间寄主；甚至有的种成虫期寄生生活与自由生活交替出现。所有的这些寄生类型的多样性说明线虫类既有较长的寄生历史，又有较近期的寄生辐射，因此有人提出线虫寄生现象的发展是与有花植物、昆虫及脊椎动物的进化相伴随而发展。

现就几种重要的人体寄生线虫做一简介：

1. 人蛔虫 (*Ascaris lumbricoides*) 是人体感染最普遍的一种寄生线虫，寄生于人体小肠内，属于大型的人体寄生线虫。雌虫长达20—35cm，雄虫15—30cm，由卵进行传播，成虫与幼虫均在人体内寄生。成虫 (图7-26) 在人体小肠内交配并产卵，每头雌虫日产卵量可高达20万粒，卵随寄主粪便排到体外。卵到外界在20—30、阳光充足、潮湿松软的土壤中经二周后在310卵内发育成幼虫，一周后幼虫在卵内脱皮一次成为具感染能力的卵。新排出的卵没有感染力。人如吞食了感染卵，卵到小肠后则幼虫孵化，幼虫穿过肠粘膜进入静脉，并随血液在体内循环，经过肝、心脏，最后到达肺部，幼虫在肺泡内寄生，在肺泡内脱皮两次，随咳嗽等动作沿气管逆行又回到咽部，再经吞咽动作又进入消化道中，进入小肠后再脱皮一次，数周后发育成成虫，人体自虫卵感染到雌虫产卵，约需60—70天，成虫在人体内存活一年左右。

人如少量感染蛔虫，并不引起明显症状，如果严重感染则对人体造成很大危害。幼虫在人体内移行时，释放出免疫原性物质，引起寄主局部或全身的变态反应，如肺部炎症、痉挛性咳嗽、体温上升等。成虫在小肠内寄生，引起小肠粘膜机械性损伤，以致消化不良，病人腹疼、食欲不振，严重时儿童会出现贫血、发育障碍等症状。体内大量成虫寄生，会出现成虫扭曲

表 7-1 两种钩虫成虫的鉴别特征

种类	十二指肠钩虫	美洲钩虫
特征		
大小 (mm)	10 — 13 × 0.6 8 — 11 × 0.5	7 — 9 × 0.3
体形	“ C ” 形	“ ” 形
口囊	腹侧前缘有 两对钩齿	有一对齿状 板
交合囊	略圆	略扁
交合刺	两刺末端分 离	两刺末端联 合，具倒钩
阴门	在身体中部 之后	在体中部之 前
尾刺	有	无

成团造成肠梗阻或成虫侵入胆囊，造成胆囊炎、胆道穿孔、胰腺炎、腹膜炎等。

蛔虫是世界性分布的人体寄生虫，在我国感染很普遍，特别是在农村。蛔虫成虫产卵量大、虫卵有很强的理化抗性，直接感染不需要中间寄主，人们生食蔬菜及不卫生的生活习惯等都造成了蛔虫的广泛传播。因此积极治疗病人、管理粪便、改善环境条件及注意个人卫生是控制蛔虫流行的重要手段。

2. 钩虫 成虫寄生于人体小肠的上段，人体寄生的钩虫主要有两种，即十二指肠钩虫 (*Ancylostoma duodenale*) (图 7-27) 及美洲钩虫 (*Necator americanus*)，我国北方以前者为重，南方多感染美洲钩虫。

成虫前端具口囊、唇片退化，口囊内具有成对的钩齿，具切割作用，雄虫尾端具交合囊 (Copulatory bursa) 及刺，(图 7-27B)，两种钩虫的成虫鉴别特征如表 7-1。

成虫在小肠内交配并产卵，每头雌虫日产卵数万粒，卵随寄主粪便排到体外，当温度适宜时，卵在松软的土壤中 1—2 天即可孵化为一期杆状幼虫，幼虫具细长口腔，虫体 300 μm 左右。经 2—3 天后脱皮成二期杆状幼虫，在土壤中发育 5—8 天后再脱皮成丝状幼虫，即感染期幼虫。感染期幼虫具有群集习性，在土壤中可存活三个月左右。当人赤足在土壤上行走，或用手接触土壤时，感染期幼虫会从手指之间或足趾间薄嫩皮肤处进入皮内，再随血液或淋巴液移行，经右心、肺，然后再逆行至咽，经吞咽进入小肠。在小肠内再脱皮二次，发育成成虫。感染期幼虫从皮肤进入人体到雌虫产卵，约需 5—7 周，十二指肠钩虫在人体内可存活 1—7 年，美洲钩虫存活更长。

幼虫在侵入寄主皮肤后，可刺激皮肤出现丘疹、皮炎等，但数日后即可消失。幼虫在人体内移行时，引起寄主咳嗽、发烧、咳痰、哮喘等症状，症状的轻重与侵入体内虫体的数量相关。成虫在小肠内寄生时，咬破肠粘膜，吸食血液。同时虫体可分泌抗凝血酶，使伤口处不停的渗血。造成肠壁严重机

械损伤。成虫有不断更换咬吸部位的习性，因此造成新老伤口同时流血不止，寄主大量新鲜血液由肠壁伤口处流失，使病人严重贫血，病人出现头晕眼花、心跳气短、苍白无力，甚至浮肿、贫血性心脏病，严重丧失劳动能力。一些病人还出现“异嗜症”，即喜食生米、泥土、纸张等非正常食品，据研究这是由于严重贫血引起的缺铁症，如单独补充铁剂，异嗜症状可缓解。我国黄河以南地区农村的感染率可达人口的 20% 左右，个别地区可高达 35%。

3. 丝虫是寄生于人体淋巴系统中的一种线虫，寄生于人体的丝虫共有 8 种，我国只有两种，即班氏丝虫 (*Wuchereria bancrofti*) 及马来丝虫 (*Brugia malayi*)。前者多寄生于人体深部淋巴系统中，如下肢、阴囊、腹股沟等部位，后者多寄生于下肢浅部淋巴管中，两者均由中间寄主蚊子进行传播。

班氏丝虫成虫体长雌虫 75—100 × 0.2—0.3mm；雄虫 30—45 × 0.1—0.15mm，马来丝虫略小，雌虫体长约 55mm，雄虫约 25mm 左右。雌雄成虫需交配生殖，卵胎生，没有自由生活的幼虫阶段。在人体内丝虫的雌虫可直接产出微丝蚴 (图 7-29)，微丝蚴进入血液，白天停留在肺血管中，夜间人睡眠后，微丝蚴出现于外周末梢微血管中。微丝蚴在人体内可存活 2—3 个月。夜间当蚊子叮咬患者时，微丝蚴进入蚊胃中，随后进入蚊的肌肉中发育，在蚊体内脱皮两次。班氏丝虫的幼虫在蚊体内经过二周，马来丝虫的幼虫在蚊体内经一周左右可发育成感染期幼虫，这时感染期幼虫离开蚊的肌肉进入蚊体腔，再到唾腺中，当蚊虫再度吸血时，将感染期幼虫传入人体，最后在淋巴管或淋巴结内发育为成虫，一般人感染 3 个月之后，在血液中即可查到微丝蚴。成虫在人体内可存活十几年。

人被丝虫感染后，初期出现皮肤过敏及炎症反应，主要危害由成虫引起，由于成虫在淋巴管及淋巴结内的机械刺激作用及虫体代谢或分解的毒素，引起局部的淋巴系统发炎，由肿疼处离心方向出现红线，俗称“流火”。这时病人寒慄高烧、头疼等症状，病程持续一周左右自行消失。由于反复感染及淋巴管炎症周期性发作，每年发作数次，致使淋巴管壁组织不断增生，以致慢性堵塞，使阻塞的淋巴管下端的淋巴液不能回流，刺激皮肤及皮下组织增生，使之变粗变厚，皮脂腺及汗腺萎缩而出现“橡皮肿”，通常还伴有皮肤溃疡。班氏丝虫患者出现睾丸急性炎症及阴囊橡皮肿，个别病人阴囊可达 10—20 公斤。马来丝虫患者多出现下肢橡皮肿，病人丧失劳动力，但患者病程较长，最长者可达 45 年之久。我国江南流行区感染率可高达 20% 左右。治疗病人、消灭蚊子及其孳生地、防止被蚊虫叮咬是控制丝虫流行的有效途径。

4. 蛲虫 (*Enterobius vermicularis*) 是寄生于人的盲肠、小肠下段的一种小型线虫，又名蠕形住肠线虫，雌性成虫体长 8—13mm，雄虫 2—5mm。雌、雄头端均有角质膨大形成的翼 (图 7-30)。成虫在寄生部位交配，交配后雄虫死去，雌虫子宫内充满卵粒后向下移行。夜间寄主入睡后，雌虫到寄主肛门处产卵，产卵后雌虫多数死亡。偶有雌虫仍爬回直肠。

虫卵在外界温度适宜，氧气充足的条件下，经数小时后即变成具感染能力的卵。当患者由于雌虫及卵的刺激用手搔抓肛门时，虫卵可经污染的手指进行自体感染，亦可经衣被、患者用具，甚至空气进行传播，也偶有虫卵在肛门外孵化，然后幼虫再爬回直肠。具感染力的虫卵进入人体后在小肠内孵化为幼虫，幼虫沿小肠下行时脱皮两层，至结肠再脱皮一次发育为成虫。自感染到雌虫产卵约需一个半月左右，成虫寿命 2—4 周。

蛲虫患者多为儿童，特别是在儿童集体生活的条件下易于传播流行。蛲虫也是世界性分布的寄生虫。患者轻度感染时症状不明显，严重感染会影响睡眠、食欲不振、烦躁、消瘦等症状出现。治疗病人、注意个人卫生、加强家庭及托儿机构的卫生是控制其流行的手段。

5. 鞭虫 (*Trichuris trichura*) 又称毛首鞭形线虫。成虫寄生于人体盲肠内，严重感染时也寄生于阑尾、结肠及直肠等处。虫体呈鞭状 (图 7-31)，雌虫体长 35—50mm，雄虫 30—45mm，虫体前 3/5 细如鞭状。成虫在寄生部位交配产卵后，卵随寄主粪便排出体外，在土壤中经过三周左右的时间发育成感染卵，感染卵被人误食后在小肠内孵化，幼虫移行到盲肠处发育为成虫。自感染到成虫产卵约需一个月左右。日产卵数千粒，成虫寿命 3—5 年。

轻度感染时无明显症状，重度感染出现阵发性腹痛，慢性腹泻及便血等症状，传播途径及防治与蛔虫相似。

三、线虫的分类

关于线虫的分类，尚有分歧，分目标准也各不相同，本书根据 Maggenti (1981) 的分类将线虫分为 2 个纲、20 目，现摘其重要的目简述如下。

1. 无尾感器纲 (Aphasmida) 或有腺纲 (Adenophorea) 身体尾端无尾感器，有尾腺，排泄器官腺状，由单细胞或多细胞腺体组成，海水、淡水、土壤及动植物体内均有分布，海产线虫仅限于本纲。

(1) 刺嘴亚纲 (Enoplia) 咽柱形或圆锥形，前端细长，后端膨大腺状，咽腺 5 个或更多，有各种生态类群。

1) 刺嘴目 (Enoplida)：体小型或中型，头感器排列成 3 圈 (图 7-32)，第一圈为 6 个唇乳突，第二圈为 6 个感觉毛，第三圈为 4 个感觉毛。咽长圆锥形，基部膨大，咽腺 5 个，1 个在背面，4 个在腹面。雄性具 2 个精巢，排泄器官为单细胞的腺状体。尾腺 3 个，多数海产，少数咸水或淡水，如刺嘴虫 (Enoplus)。

2) 单齿目 (Monochida)：头感器排列成 2 圈，第一圈为 6 个锥形突起，第二圈 10 个锥形突起，口部角质化，具一块状齿，咽腺 5 个，排泄器退化，仅生活在土壤及淡水，如单齿虫 (Monochus) (图 7-33)。

3) 矛线目 (Dorylaimida)：口腔中具有一长的可伸缩的矛刺 (图 7-34)，咽前端细长肉质，后端膨大腺状。头部 16 个突起排成 2 圈，第一圈 6 个，第二圈 10 个，生活在土壤及淡水，如矛线虫 (Dorylaimus)。

4) 毛首目 (Trichocephalida)：幼虫期口腔中有可伸缩的毛刺，成虫期消失。身体前端细长如鞭，内有一细长非肌肉的咽，是由 2 个大细胞组成，口结构简单、没有唇片。寄生于鸟及哺乳动物体内，直接发育，或以节肢动物为中间寄主，如鞭虫 (图 7-31)。

(5) 索目 (Mermithida)：身体细长如索，可达 50cm，幼虫也细长。成虫无口囊，具 16 个头感器，由口直接连接咽，咽细长，肠特化成两行大的营养细胞。幼虫寄生于昆虫及无脊椎动物体内，成虫在土壤或淡水中自由生活，如无尾大雨虫 (Agamermisdecaudata) (图 7-35)、索虫 (Mermis)。

(2) 色矛亚纲 (Chromadoria) 咽圆柱形，其前后端为球形中间细窄如峡状，咽腺 3 个，为单细胞腺体。

1) 色矛目 (Chromadorida)：具螺旋形化感器 (图 7-36)，头感器在极前端，排列成一圈或二圈，口囊内具齿，咽前后端具球形膨大，体表角质层具环状或刻点状装饰。海水、淡水及土壤生活，如色矛虫 (Chromadora)。

2) 疏毛目 (Araeolaimida) : 头感器排列成 3 圈, 第三圈特化成 4 个细长头毛 (图 7-37), 口前端漏斗形, 口囊内通常无齿, 体表具环纹, 但无刻点, 主要海产如 *Plectus*。

3) 带线虫目 (Desmocolocida) : 身体粗短, 具明显的环状, 体表装饰有鳞毛、刺、瘤等, 身体前端有色素小点或小眼, 缺乏明显的口囊, 主要海产, 淡水及土壤也偶有发现, 如链头线虫 (*Desmoscolex*) (图 7-38)。

(4) 单宫目 (Monohysterida) : 头端具分散的刚毛, 化感器呈环状 (图 7-39), 体表光滑或具环纹, 有时体表刚毛排列成 4 或 8 个纵列。单个卵巢, 海水、淡水及土壤均有分布, 例如咽管线虫 (*Siphonolaimus*)

2. 尾感器纲 (Phasmida) 或胞管肾纲 (Secernentea) 身体尾端具一对尾感器, 无尾腺, 化感器不发达, 排泄器官为胞管状, 位于身体两侧上皮索内。咽腺通常 3 个, 绝大多数为陆生, 偶然在淡水中发现, 无海产种, 分为 3 个亚纲。

(1) 小杆亚纲 (Rhabditida) 咽多分为 3 部分, 但末端球内常具有瓣膜。雄性个体具发达的交合囊。

1) 小杆目 (Rhabditia) : 小型到中型线虫, 头感器均为乳突状 (图 7-40), 其数目 6—12 个不等。口囊为长管状, 咽可分为 3—5 部分。卵巢 1—2 个, 在土壤中营自由生活或在脊椎动物体内寄生, 例如小杆线虫 (*Rhabditis*)。

2) 圆线虫目 (Strongylida) : 口囊为柱形但无区分, 雄性具交合囊, 是由两个发达的侧叶及一中叶组成, 侧叶中有 6 条放射肋支持 (图 7-28C、F), 成虫寄生于脊椎动物小肠内, 生活史中幼虫期有自由生活的阶段, 例如钩虫 (图 7-27)。

3) 蛔虫目 (Ascaridia) : 唇片 3 个或 6 个, 无口囊, 咽呈柱形, 缺乏肌肉质咽球 (蛔虫例外) 雄虫有 2 个等长的交合刺, 如蛔虫 (图 7-26)。

(2) 旋尾亚纲 (Spiruria) 口囊呈球状或圆柱状或不明显, 咽前端窄、后端膨大, 其中绝无瓣膜。雄虫的交合刺不等长。

旋尾目 (Spiruria) : 身体细长, 中等大小, 尾部盘曲, 故名旋尾虫, 头部具两个侧唇 (或 4 个或更多的唇), 口囊角质化, 或具齿, 交合刺不等长。成虫寄生于脊椎动物的消化道及呼吸道中, 中间寄主为节肢动物, 如棘颚口线虫 (*Gnathostoma*), 寄生于猫、犬体内。

(3) 双胃线虫亚纲 (Diplogasteria) 多数为小型线虫, 体长 3—4mm, 体表具环纹, 有刻点, 唇不发达, 咽可分为 4 部分, 有瓣膜, 但一定在峡之前, 此点不同于其他两亚纲。

1) 双胃线虫目 (Diplogasterida) : 口囊变化很大, 多数具齿, 咽的特征如亚纲所述, 多在昆虫体内寄生, 如双胃线虫 (*Diplogaster*) (图 7-41)。

2) 垫刃线虫目 (Tylenchida) : 唇区光滑发达, 化感器位于唇上, 口囊内具长刺, 咽内瓣膜位于峡之前 (图 7-42), 排泄器官仅有一条纵管, 分布于一侧。雌虫具 1—2 个卵巢, 雄虫有一对尾感器, 寄生于昆虫及高等植物体内, 如垫刃线虫 (*Tylenchulus*)。

第五节线形动物门 (Nematomorpha)

线形动物是一类与线虫很相似，但成虫没有排泄器官、消化道退化的假体腔动物，仅有 250 种左右。身体细长如丝，俗称马尾毛虫 (horsehair)。成虫自由生活，幼虫寄生于节肢动物体内。分为两个目，即铁线虫目 (Gordioidea) 及游线虫目 (Nect-onematoidea)，前者生活在淡水及潮湿土壤，后者为远洋浮游生活，只有游线虫 (Nectonema) 一属。

成虫体长一般 30—40cm 左右，直径 0.5mm，最长的可达 1.5m；直径 3mm。雌性一般比雄性更长，体表呈暗褐色或黑色。身体没有明显的头部 (图 7-43A)，前端有口，后端尖细，或分叉成二叶或三叶状 (图 7-43B、C)。成虫体壁结构与蛔虫相似，外表具有厚的角质层，上皮细胞分界清楚，上皮在腹面突出形成上皮索，或有背上皮索，但没有侧索，肌肉层只有纵肌、无环肌，除了游线虫体腔发达之外，其他种类体腔缩小，其中含有较多间质及细胞 (图 7-43D)。消化道退化，只留有遗迹，成虫期不再取食。没有呼吸、排泄及循环器官。神经系统包括头端的神经环及腹面的神经索，也位于上皮索之内。雌雄异体，生殖腺两个，延伸到身体全长。雄性生殖管末端通入直肠或泄殖腔，没有交合刺。卵巢结构特殊，还包括两个侧盲囊，卵在其中发育成熟 (图 7-43D)。卵成熟后经输卵管开口在泄殖腔中，也有一受精囊开口在泄殖腔。交配时雄虫环绕雌虫，在雌性生殖孔周围产出精子，精子主动游入雌性受精囊中。交配季节常多条虫体缠绕在一起，雌虫不善运动，交配后即产卵水中。

卵在水中孵化，刚孵化的幼虫前端有一可伸缩的吻，吻上有刺 (图 7-44)。幼虫可分泌粘液形成包囊，幼虫或被寄主吞食，或通过寄主体表侵入体内，其寄主多为水生甲虫或生活在水边的蝗虫、蟋蟀、甚至水蛭等。海产的游线虫的幼虫用吻穿过十足目甲壳类的体壁，进入血腔。幼虫的体壁分泌消化酶可溶解寄主组织，并通过体壁直接吸收。幼虫在寄主体内经数次脱皮，当寄主再度到水边时，由寄主体内钻出形成成虫，营自由生活。成虫很快即性成熟，又开始交配产卵。

最常见的代表种有铁线虫 (Gordius) 及拟铁线虫 (Paragordius)。前者体长约 90cm，直径约 1mm，雌虫尾端不分叉，雄虫分两叶。后者体长约 30cm，雌虫尾端分三叶，雄虫也分两叶 (图 7-43B、C)。

第六节 棘头动物门 (Acanthocephala)

棘头动物是身体前端具吻，吻上有钩刺的假体腔动物。大约只有 500 种。成虫与幼虫均为内寄生生活，有两个寄主。幼虫寄生在昆虫或甲壳纲动物，成虫寄生于脊椎动物的消化道内。

棘头动物体长柱形（图 7-45A），体长一般八厘米到十几厘米，直径不超过 1cm，个别种可长达 1m，体无色或白色，分成吻、颈、躯干三部分。吻位于身体前端，呈球形或长圆形，吻上具锐利的钩或棘或两者均有，用以附着在寄主组织上。钩、刺的数目、排列是重要的分类依据。吻形似头状，具棘，故名棘头动物。吻位于吻鞘内，吻鞘基部有肌肉及结缔组织形成韧带囊以附着在体壁上。吻后为短的颈部。吻与颈均可缩入吻鞘内（proboscis receptacle）（图 7-45B）。躯干部表面或光滑或有褶皱或形成环纹或披有许多小刺。常见的代表种如寄生在猪肠道内的大型的巨吻棘头虫（*Macracanthorhynchus*）（图 7-45A）。

棘头动物的体壁也包括角质层、上皮细胞及肌肉。上皮细胞为合胞体，核很大，核的特征及位置是分类的依据。上皮层较厚，其中有一特殊的腔隙系统（lacunar system）（图 7-45B）。它在背、腹中线及两侧位置上形成纵行管，由纵行管分枝互相联结成网，这些腔隙与外界及体内均不相通，其中充满液体及由体壁吸收的营养物质。体壁的肌肉包括外层的环肌及内层纵肌。颈区两侧体壁向内延伸，形成两个吻腺（lemnisci）伸入假体腔中，其中也充满腔隙及液体，它的功能可能是当吻伸出时，作为一种液体静压控制系统。

体壁内为假体腔，它也进入吻、吻鞘及韧带囊中。棘头动物没有消化系统，食物直接由体壁从寄主内吸收。排泄器官为一对原肾，但只存在于棘头目中，以共同的排泄孔开口在输精管或子宫内。棘头动物没有呼吸及循环器官，神经系统有脑，位于吻鞘内后端，由它发出神经支配吻及感觉突起。由脑向后发出一对侧神经，支配躯干部。感觉器官均为触觉感受器，分布在吻与尾部。

棘头动物为雌雄异体。雄性个体包括一对精巢（图 7-46A），前、后排列在韧带囊中。每个精巢通出一条输精管，穿过韧带囊后端联合形成一共同的生殖管，其前端扩大形成贮精囊。精巢之后有一丛粘液腺，并有粘液管开口在共同的输精管中，输精管、粘液管还有肾管共同进入生殖鞘。生殖鞘实际是韧带囊的延续部分。生殖鞘后端为铃形交配囊（copulatory bursa），交配时可外翻，以把持雌虫后端，精子及粘液腺分泌物通过阴茎排出。

雌性生殖系统包括 1—2 个卵巢，也位于韧带囊中。以后卵巢瓦解成许多卵球游离在韧带囊中（图 7-46B）。由卵球中可释放出卵，以后韧带囊破裂，卵球及卵散布在假体腔中。韧带囊后端变成漏斗形的子宫钟（uterine bell），子宫钟上端有小孔，受精后，发育的卵可由子宫钟直接进入子宫（图 7-46C），不成熟的卵经子宫钟上另外的小孔又回到假体腔中，这样子宫钟不同大小的小孔可将未成熟卵送回假体腔，而将成熟卵经阴道、雌性生殖孔而排出体外。

受精卵在假体腔内发育成小胚胎，其外有 3 层膜包围，随寄主粪便排到体外，在外界可存活数日，直到被适当的中间寄主如蛴螬、蟑螂等昆虫或甲壳类吞食。幼虫在中间寄主内孵出，顶端为顶突、有钩，用以穿过寄主肠壁

进入血腔中，在其中生存 2—3 个月发育了成虫的结构，这时停止发育，成为具感染力的幼虫。当中间寄主被鱼或哺乳动物吃进，幼虫利用吻及钩附着在终寄主肠壁上，开始了成虫的生长及发育。棘头动物也是决定型、螺旋卵裂，身体的细胞数或细胞核数是固定的。

棘头动物可在寄主体内大量寄生，有人报导在一头鸭子肠壁内有 1000 多条，一头海豹的肠内有 1154 条。

棘头动物可分为 3 个目：

1. 原棘头虫目 (Archiacanthocephala) 吻上的钩棘集中排列，具中腔隙系统，一对原肾，寄主陆生，例如巨吻棘头虫，幼虫寄生于甲虫，成虫寄生于猪，世界性分布。又如唢珠棘头虫 (Moniliformis) 等。

2. 古棘头虫目 (Palaeacanthocephala) 吻棘成交替的放射排列，侧腔隙系统，无排泄器官，韧带囊在雌性个体中生殖时才出现。雄性个体具 6 个粘液腺，寄主水生，例如寄生于鱼体的鱼棘头虫 (Echinorhynchus)、鳞棘头虫 (Leptorhynchus) 等。

3. 始棘头虫目 (Eocanthocephala) 吻棘放射排列，中腔隙系统，雌性韧带囊持续，雄性个体的粘液腺合胞体状，无排泄系统，寄主水生，如新棘头虫 (Neoechinorhynchus)。

第七节内肛动物门 (Entoprocta)

内肛动物是单体或群体营固着生活的假体腔动物，过去曾把它与外肛动物 (Entoprocta) 合称为苔藓动物门 (Bryozoa)。但内肛动物为假体腔动物；外肛动物为真体腔动物，现行分类已将这两类动物独立成门。

内肛动物大约仅有 90 余种，绝大多数为小型动物，大小不超过 5mm，主要为海产，固着在浅海底部岩石或动物外壳上，只有 1—2 种生活在淡水。

单体的内肛动物身体分为萼部 (calyx)、柄部 (stalk) 及基部的附着盘 (attachment disk)。群体的种类可以由 2—3 个柄共有—个附着盘，柄端具萼 (图 7-47A)，如 *Urnatella*，但多数种类群体附着盘变成了匍匐茎 (stolon)，许多柄着生在匍匐茎上，如 *Barentsia* (图 7-47B)。

萼部一般为球形，其顶端边缘有一圈触手，数目在 8—36 个之间，形成触手冠 (tentacular crown)，(图 7-48) 触手的内面具纤毛。触手是由顶端的体壁向外延伸形成，触手基部围绕一个凹陷部分称为前庭 (vestibule)。在前庭处有口、肛门、排泄管及生殖管开孔。触手环绕前庭。前庭边缘为具纤毛的前庭沟 (vestibule groove)，由它与口相连。萼部内包含有全部内脏器官。柄是萼部背面的延伸物，两者之间常有不完全的隔膜隔开。柄外表常有唢珠状膨大，是由于肌肉膨胀而形成节状。

内肛动物的体壁亦由角质层、上皮细胞及肌肉层组成，上皮细胞界限清楚，肌肉呈纵行排列，为平滑肌，触手及柄部肌肉发达，可以伸缩及弯曲柄部及触手。假体腔发达，亦伸入到触手、柄及茎内，其中包含有游离的及固定的变形细胞。大多数种类萼部与柄部之间的假体腔被一隔膜分开。

消化道为“U”形管，口与肛门分别开口在前庭的两端，肛门位于肛锥上，由于肛门位于触手冠之内，故名内肛动物。胃具腺体，可分泌消化酶进行细胞外消化。内肛动物为滤食性动物，靠触手纤毛的摆动造成水流，携带食物颗粒进入前庭沟，再送入口内，消化后的残渣仍经前庭及肛门排出。排泄器官为一对原肾，位于食道周围，以一共同的排泄孔开口在前庭中。胃的上方具有一个分叶的脑神经节，它放射状的发出神经到触手、萼及柄部等处。触手上及萼的边缘具有感觉毛，触手冠对触觉刺激敏感，遇刺激后可缩回到前庭中。

内肛动物可行有性生殖及无性生殖。群体生活的种类以有性生殖产生新个体，以无性生殖形成或增加群体。绝大多数的种为雌雄异体，且常整个群体是单性的。生殖腺一对，有短的生殖管，以一共同的生殖孔开口在前庭近肾孔处。体内受精，生殖时雌虫在生殖孔及肛门之间的前庭内分泌一层薄膜，形成孵育室，受精卵在此进行发育并孵化形成一个具纤毛的幼虫，其形态相似于担轮幼虫，幼虫在孵育囊中发育一段时间之后，离开母体，经短期游泳之后，固着变态成成体，以后再经萼部及柄部的出芽生殖形成群体。浅海常见的斜体节虫 (*Loxosoma*) 是单体的内肛动物 (图 7-49A)，这是因为出芽生殖时，芽体形成后很快离开母体，自行附着所致。这是最原始的种类。膝足虫 (*Gonypodaria*) 柄上具肌肉膨大，形成节状 (图 7-49B)。内肛动物被分为 3 个科：

1. 斜体节虫科 (*Loxosomatidae*) 萼部与柄部之间无体腔膜，芽体由萼部产生。如斜体节虫 (图 7-49A)。

2. 海花柄科 (*Pedicellinidae*) 萼与柄部之间有体腔膜，芽体由匍匐茎

部产生，如 *Barentsia* (图 7-47B)。

3. *Urnatellidae* 科淡水生活，群体很小，萼部可脱落，只有一属二个种。
如 *Urnatella* (图 7-47A)

第八章软体动物门 (Mollusca)

软体动物是三胚层、两侧对称，具有了真体腔的动物。软体动物的真体腔是由裂腔法形成，也就是中胚层所形成的体腔。但软体动物的真体腔不发达，仅存在于围心腔及生殖腺腔中，所以真体腔出现的意义将留待环节动物门中论述。

软体动物在形态上变化很大，但在结构上都可以分为头、足、内脏囊及外套膜 4 部分。头位于身体的前端，足位于头后、身体腹面，是由体壁伸出的一个多肌肉质的运动器官，内脏囊位于身体背面，是由柔软的体壁包围着的内脏器官，外套膜是由身体背部的体壁延伸下垂形成的一个或一对膜，外套膜与内脏囊之间的空腔即为外套腔。由外套膜向体表分泌碳酸钙，形成一个或两个外壳包围整个身体，少数种类壳被体壁包围或壳完全消失。这些基本结构在不同的纲中有很大的变化与区别。

软体动物具有完整的消化道，出现了呼吸与循环系统，也出现了比原肾更进化的后肾 (metanephridium)。

软体动物种类繁多，分布广泛。现存的有 11 万种以上，还有 35000 化石种，是动物界中仅次于节肢动物的第二大门类。特别是一些软体动物利用“肺”进行呼吸，身体具有调节水分的能力，使软体动物与节肢动物构成了仅有的适合于地面上生活的陆生动物。

第一节软体动物的一般形态、生理及分纲

软体动物包括在生活中为人们所熟悉的腹足类如蜗牛、田螺蛞蝓；双壳类的河蚌、毛蚶等；头足类的乌贼（墨鱼）、章鱼等；以及沿海潮间带岩石上附着的多板类的石鳖等。它们在形态上存在着很大的差异，例如它们的体制或者对称，或者不对称；体表或者有壳，或者无壳；壳或者是一枚或二枚或多枚。但根据现存种类的比较形态学的研究、胚胎学的研究，以及早在寒武纪就已出现的化石的古生物学研究发现：所有的软体动物是建筑在一个基本的模式结构上，这个模式就是人们设想的原软体动物，也就是软体动物的祖先模式，由原软体动物再发展进化成各个不同的纲。所以原软体动物代表了所有软体动物的基本特征。

人们推测原软体动物出现在前寒武纪，生活在浅海，身体呈卵圆形（图 8-1），体长不超过 1cm，两侧对称，头位于前端、具一对触角，触角基部有眼。身体腹面扁平，富有肌肉质，形成适合于爬行的足。身体背面覆盖有一盾形外凸的贝壳（shell），保护着整个身体。贝壳最初可能仅由角蛋白形成，称为贝壳素（conchiolin），以后在贝壳素上沉积碳酸钙，增加了它的硬度。贝壳下面是由体壁向腹面延伸形成的双层细胞结构的膜，称外套膜（mantle）（或 pallium），它具有很强的分泌能力，贝壳即由外套膜所形成。外套膜下遮盖着内脏囊。身体后端、足的上方与内脏囊之间出现了一个空腔，即为外套腔（mantle cavity），它与外界相通。外套腔中有许多对行呼吸作用的鳃，以及后肾、肛门、生殖孔的开口。

原软体动物鳃的结构可能相似于现存腹足类的鳃，它是由一个长的鳃轴向两侧交替伸出三角形的鳃丝所组成（图 8-2A），这种鳃称为栉鳃（ctenidium）。鳃轴是由外套膜或体壁向外伸出，其中包含有血管、肌肉和神经，鳃丝的前缘（即腹缘）具有几丁质的骨棒支持（图 8-2B），以增加鳃的硬度。鳃在外套腔的两侧分别由背、腹膜固定了位置，因此鳃将外套腔分成了上、下室。水由外套腔后端的下室流入，经鳃丝表面及上室流出外套腔，鳃丝前缘及表面布满纤毛，由纤毛的摆动造成水在外套腔中的流动。鳃轴上具有两个血管，背面的为入鳃血管（afferent blood vessel），腹缘的为出鳃血管（efferent blood vessel），血液由入鳃血管流向出鳃血管，也由鳃丝表面的微血管直接由背缘流向腹缘（图 8-2C），这样血流的方向正好与鳃表面的水流方向相反，可以更有效地进行气体交换。

原软体动物像许多现存种类一样，不仅鳃的表面布满纤毛，其外套膜及皮肤（包括足部皮肤）部分布有纤毛，这些纤毛的摆动造成水流不断的经过，以有利于气体的交换及捕食，所以在原软体动物中皮肤的呼吸作用是很重要的。足部的纤毛运动与肌肉的收缩还联合构成身体的运动。

原软体动物可能是植食性的，取食浅海岩石上生长的藻类。具有与现存软体动物相同的取食结构。口位于头的前端（图 8-1），口后为口腔（buccal cavity），口腔后端有一袋形齿舌囊（radulasac）（图 8-3A）。齿舌囊的底部是一条可前后活动的膜带，膜带上分布有成行成排、整齐排列的几丁质细齿，齿尖向后，膜带及齿构成齿舌（radula），齿舌囊的底部有齿舌软骨（odontophora），齿舌和软骨上附着有伸肌（protractor muscle）和缩肌（retractor muscle），靠肌肉的伸缩、软骨和膜带可伸出口外，以刮取食物，由于取食的磨损，前端的细齿逐渐老化丢失，膜带后端可以不断分泌补充新

齿，其替补的速度在许多软体动物是每日数排。这种齿舌的结构在大多数现存软体动物中是存在的。

口腔的背面有一对唾液腺的开口，其分泌物可以滑润齿舌，并将进入口中的食物颗粒粘着在一起，形成食物索，食物索经食道进入胃（图 8-3B）。胃的前端呈半球形，胃内壁的一侧具有几丁质板，称胃楯（gastric shield），相对的一侧形成许多细小的嵴与沟，沟中具有纤毛，称为筛选区（sorting region）。胃的后半部分成囊状，称晶杆囊（style sac），因其中有一胶质棒状结构，称晶杆（crystalline），晶杆囊的内壁也有褶皱及纤毛，也形成纤毛沟。食物在口腔中被粘液粘着形成食物索后，不断地进入胃内，依靠胃酸作用（现存种类胃液的 pH 值一般是 5—6）除去食物索的粘滞性，使索中的食物颗粒游离，同时靠胃筛选区内的纤毛作用对食物进行筛选，将细小的食物颗粒经胃上端的消化腺管送入消化腺中，消化腺是食物进行胞内消化及吸收的场所；较大的食物颗粒在胃内被进行胞外消化；未能消化的食物经胃壁的褶皱而进入肠道，由肠道再进行部分的消化作用，最后在肠道中形成粪粒。肛门开口在外套腔后端，粪粒的形成减少了对外套腔的污染，粪粒可由水流排出体外。

原软体动物的体腔位于身体的中背部，它包围着心脏及部分肠道，所以实际上代表着围心腔与围脏腔。心脏包括前端的一个心室及后端的一对心耳，由心室通出的动脉经过分枝形成小血管，最后在进入组织间隙形成血窦，再经血窦汇集成静脉，经过肾、鳃等血液流回心耳及心室，此为开放式循环。血液中含有变形细胞及呼吸色素，其呼吸色素主要是血蓝素（hemocyanin）。

排泄器官为后肾，位于围心腔两侧，后肾的一端与围心腔相通称为内肾口（nephrostome），一端与外界相通，称为外肾孔（nephridiopore）。围心腔接受由心脏及围心腔腺体释放出的代谢产物，随围心腔液由肾口进入到肾脏，肾脏具有一定重吸收的能力，它将有用的盐类回收，无用的废物变成尿，经外肾孔、外套腔再排出体外。

原软体动物的神经结构很简单，围绕着食道形成一神经环，由神经环分出两对神经索，腹面的一对称足神经索（pedal cord），支配足部的肌肉收缩；背面的一对称内脏神经索（visceral cord），支配内脏及外套的运动。根据对现存软体动物的推测，其感官可能也包括一对眼，一对位于足内的平衡囊（statocyst），及一对嗅检器（osphradia），它位于下鳃膜上，是一种化学感受器。

生殖系统包括一对生殖腺，位于围心腔前端中背部，雌雄异体，没有生殖导管，精子或卵成熟后释放到围心腔，因为生殖腺腔也是体腔的一部分，所以生殖细胞经围心腔，再经过肾脏排到体外。受精作用发生在海水中，原软体动物的胚胎发育可能十分相似于现存软体动物，也进行典型的螺旋卵裂，囊胚孔形成口，经原肠胚后便形成了担轮幼虫（trochophore）（图 8-4A）。担轮幼虫呈梨形，具有典型的口前纤毛轮（prototroch），在口的上部环绕身体，卵裂时的第一个四集体都位于顶端，顶端还有成束的纤毛。担轮幼虫不仅出现在软体动物，也出现在环节动物。

原始的种类发育中仅经过担轮幼虫，大多数现存的软体动物担轮幼虫时期很短，其后进入面盘幼虫期（veliger larva）（图 8-4B）。面盘幼虫时出现了足、壳、内脏等结构。推测原软体动物没有面盘幼虫期，它由担轮幼

虫失去口前纤毛轮、变态为成体，并开始在海底营底栖生活。

根据对现存动物的研究，人们设想由原软体动物，经过身体的前后轴与背腹轴的改变，足、内脏囊及外套腔的移位，而形成了现存各个纲的动物结构特征（图 8-5）。

软体动物可分为 7 个纲：单板纲（Monoplacophora）、多板纲（Polyplacophora）、无板纲（Aplacophora）、腹足纲（Gastropoda）、双壳纲（Bivalvia）、掘足纲（Scaphopoda）、头足纲（Cephalopoda）。其中仅腹足纲及双壳纲有淡水生活的种类，腹足纲还有陆生种类，这两纲包含了软体动物中 95% 以上的种类，其他各纲均为海洋生活。

第二节单板纲 (Monoplacophora)

长期以来，人们一直认为单板类是已灭绝的一类软体动物，因为只有在寒武纪及泥盆纪的地层中发现过它们的化石种类，而从未发现过生存的标本。但 1952 年，由丹麦《海神号》调查船 (Galathea Expedition) 在哥斯达黎加 (Costa Rica) 海岸 3350m 深处的海底发现了 10 个生活的单板类动物——新蝶贝 (Neopilinagalathea) 标本。从而使人们重新对单板类引起了极大的兴趣。在此之后，人们又在太平洋及南大西洋等许多地区 2000—7000m 深的海底先后又发现了 7 个不同的种，使这种原始的软体动物又具有了新的研究价值。

新蝶贝体长 0.3—3cm，具有一两侧对称的、扁平的椭圆形壳，或矮圆锥形壳 (图 8 - 6A、B)，壳顶指向前端。因此称单板类。新蝶贝的外部形态相似于多板纲的石鳖 (Chiton)。头部很不发达，身体腹面具有扁平宽大的足 (图 8 - 6C)，外套膜与足之间有外套沟 (pallial groove) 相隔离。口位于腹面、足的前端，肛门位于身体后端外套沟内。口前方两侧有一对大的具纤毛的须状结构，称缘膜 (velum)。口后是一对褶状物，称为口后触手 (postoral tentacles)。外套沟中有 5—6 对单栉鳃 (鳃轴的一侧具鳃丝)。

体内靠两侧有 8 对足缩肌 (pedal retractor muscles) (图 8-6D)，口腔内有齿舌，也有发达的消化腺，胃内也有晶杆和晶杆囊，胃的内含物中包含有硅藻、有孔虫及海绵骨针等碎屑，所以新蝶贝也是沉积取食者 (detritus feeder)。肠高度盘旋。身体后端直肠两侧有一对心室、两对心耳，分别包围在一对围心腔中。由两个心室发出的血管联合成前大动脉，也是开放式循环。新蝶贝具有 6 对后肾，除第一对外，其他各对一端开口在体腔，一端开口到外套沟。神经系统也相似于石鳖，口周围有神经环，并有两对神经索，即足神经索及侧神经索，之间都有横的神经相联。雌雄异体，具两对生殖腺及生殖导管，生殖导管与中部的两对后肾相连，因此生殖细胞仍然是通过肾孔排到体外，行体外受精。

由于新蝶贝均为深海生活，所以对其生态及发育很少了解，但其椭圆形壳、爬行足、头化不明显，具齿舌、鳃、肾及肌肉的重复排列，都说明它们的原始性。现在许多动物学家都认为很可能单板类就是现存腹足类、双壳类及头足类的祖先动物。

第三节多板纲 (Polyplacophora)

多板纲包括各种石鳖，我国沿海常见的有毛肤石鳖 (*Acanthochiton*)、锉石鳖 (*Ishnochiton*)、鳞侧石鳖 (*Lepidopleurus*) 等。身体呈卵圆形、背腹扁平 (图 8-7A)，大多数种类体长 2—12cm，个别的种可长达 20—30cm，身体背面有 8 个覆瓦状排列的横板，构成其外壳，因此称多板类。8 个壳板中除第一个与最后一个背板之外，其他背板形状相似，壳面有各种刻纹与花饰，每个壳板的边缘均埋入外套膜中，有的种甚至有嵌入片，以插入外套膜中，固定壳的位置。也有的种壳几乎整个埋在外套中，壳板两侧的身体边缘均为外套部分，有的种外套部分是光滑的，有的种在背面具有毛、棘或鳞片等装饰。

多板类的头不明显 (图 8-7B)，口位于前端腹面，口后为宽阔扁平的足，足几乎占据了身体的整个腹面，宽阔的足适合于动物在岩石表面附着。当动物遇到刺激时，身体边缘的外套膜部分也参加附着，以增加附着的牢度。当足脱离附着物，由于壳板重叠排列，所以允许身体卷曲形成球状，以便防卫。多板类很少活动，只有夜间或潮汐平静时，才进行觅食活动。

足与外套之间形成外套沟，位于身体两侧，其中有许多对成线形排列的栉状鳃，一般从十几对到几十对不等，常因种而异。由于外套的边缘也可以附着在基底上，可使外套沟形成一个完全密闭的室，鳃由沟的顶端悬垂下来，使外套沟被分成腹侧及背中两个水流通道，前端外套边缘稍稍抬起形成入水孔，身体后端同样形成出水孔。水由前端入水孔流入外套沟，沿腹侧缘的入水流向后，每流过一个鳃时，水又向背流入背中部分的出水流，背中部外套沟的水也是由前向后流，最后经过身体后端出水口流出体外，在水流过程中，鳃进行气体的交换。

多板类动物也以齿舌刮取岩石表面的藻类为食，口腔后端具有齿舌囊，在齿舌的腹面还形成了一个亚齿舌 (*subradula*)，实际上亚齿舌是一个感觉器官。取食时，先伸出亚齿舌，发现食物后再伸出齿舌取食，所以亚齿舌可以不断地伸出进行觅食活动。取食时口腔中的唾液腺分泌物亦可将食物粘着缠绕成食物索，食道中有咽腺 (也称糖腺) 可分泌淀粉酶与食物混合，食物经食道进入胃之后，又进一步地与肝脏分泌物混合，进行细胞外消化过程。肠高度盘旋，肠的前端也有部分消化功能，肠道后端有一对括约肌，肠道分泌的粘液亦可将食物残渣粘连在一起，经括约肌的收缩作用形成粪粒，经后端的肛门排出体外。

石鳖的围心腔位于身体后端中背部 (图 8-7C)，具一个心室二个心耳，心室向前伸出动脉，亦为开放式循环。具有一对后肾，前端开口在围心腔，后端开口在外套沟中。

多板类的神经结构比较原始，没有神经节。围绕食道形成一神经环，由神经环向前发出神经支配口腔等器官；向后伸出二对神经索：一对是足神经索，支配足的运动；另一对是外侧的侧脏神经索，支配外套及内脏器官 (图 8-7D)，成对的神经索之间也有横的神经联系，构成梯状神经。感官不发达，触手及平衡囊均不存在，仅在壳板下有许多壳板感觉器 (*aesthetes*)，甚至可多到上千个或者由许多这种感觉器变成小眼集中在前端的壳板上，实际上它们都是些感觉细胞，有时感觉细胞也出现在外套膜的边缘，总之它们具有视觉、触觉及嗅觉的功能。

多板类动物均为雌雄异体，生殖腺位于围心腔前端中背部。生殖细胞成熟后，由生殖导管开口在外套沟肾孔的前端，生殖管也是由体腔管形成。不发生交配，受精作用发生在外界或雌性外套沟中。卵单个产出或粘成束状，经螺旋卵裂、担轮幼虫发育成成体，没有面盘幼虫期。

多板类约有 600 多种，另有 350 左右化石种，全部海产，根据背部壳板可以分为两个目。

1. 鳞侧石鳖目 (Lepidopleurida) 贝壳缺乏嵌入片，不插入外套膜中，体长 1cm 左右，鳃的数目较少，主要生活在深海中，例如鳞侧石鳖 (Lepidopleurus)。

2. 石鳖目 (Chitonida) 背壳上具有嵌入片，其上还具有锯齿，以利于附着在外套膜中。鳃的数目较多十几对到几十对不等，包括多板纲中绝大多数的种类。多在沿岸生活，例如毛肤石鳖，鬃毛石鳖 (Mopalia) 等。

第四节无板纲 (Aplacophora)

这是一类身体呈蠕虫状的软体动物，分布在低潮线以下直至深海海底，多数在软泥中穴居，少数可在珊瑚礁中爬行生活，仅有 250 种左右。

无板纲动物体长一般在 5cm 左右，细长或肥厚，头不发达 (图 8-8A)。一般软体动物的典型结构如头、足、内脏囊、外套膜在无板类中均不明显或缺乏。体表无贝壳、体壁中包含有角质或石灰质骨刺。蠕虫形身体的腹面中央有一纵行中沟，它是由外套两侧向腹面卷曲形成。在腹沟中有一脊状物，实为其小形的足，足上亦有纤毛。少数种类如龙女簪 (*Proneomenia*) (图 8-8B) 及毛皮贝 (*Chaetoderma*) (图 8-8C) 没有足。还有某些柱形穴居种属甚至缺乏腹沟。身体后端具有一个腔，其中包括有肛门及肾孔，因此，这个腔被认为是外套腔。穴居的种类外套腔中有一对鳃。

口腔中有齿舌，胃中有晶杆囊，肠道直而不盘曲。底栖种类多腐食性，穴居种类多肉食性。多数种类为雌雄同体 (毛皮贝例外)，生活于我国南海的种类有龙女簪。

第五节腹足纲 (Gastropoda)

腹足纲是软体动物中最大的一纲，包括有 75 000 生存种及 15 000 化石种。腹足纲动物的分布也很广泛，在海洋中从远洋漂浮生活的种类到不同深度及不同性质的海底，各种淡水水域都有它们的分布。特别是腹足纲的肺螺类是真正征服陆地环境的种类，可以在地面上生活，腹足纲是软体动物中最繁盛的一类。

腹足纲动物具有明显的头部，体外有一枚螺旋卷曲的贝壳。头、足、内脏囊、外套膜均可缩入壳内。发育过程中，身体经过扭转 (torsion)，致使神经扭成了“8”字形，内脏器官也失去了对称性。一些种类在发育中经过扭转之后又经过反扭转，神经不再成“8”形，但在扭转中失去的器官不再发生，身体的内脏仍然失去了对称性。

腹足纲包括前鳃亚纲 (Prosobranchia)、后鳃亚纲 (Opisthobranchia) 及肺螺正纲 (Pulmonata) 3 个亚纲。

一、腹足类的起源与进化

腹足纲动物包括我们熟悉的前鳃类的圆田螺 (Cipangopaludina)、鲍 (Haliotis)；后鳃类的壳蛞蝓 (Philine)、海牛 (Doris)；肺螺类的蜗牛 (Fruticicola)、蛞蝓 (Limax) 等。这些动物的身体结构与原软体动物相比有很大不同。因为绝大多数的腹足类动物体外有一个螺旋卷曲的外壳，内脏器官失去了对称性 (图 8-9)，虽然它们的头与足还保持着对称。那么，腹足类动物的这种体制是如何形成的呢？这曾经是动物学家、古动物学家很感兴趣的问题之一。

人们从软体动物比较解剖学的研究知道除了腹足类动物外，其他各纲动物体制都是对称的，古动物学家从化石的研究也发现，从寒武纪早期的地层中的某些腹足类动物其贝壳也是对称的，例如一种化石腹足类 *Strepsodiscus* (图 8-10A、B) 壳对称呈平面盘旋。以后人们在研究了腹足类的胚胎发育后也发现，腹足类的担轮幼虫也是对称的，而到了面盘幼虫后，身体突然出现扭转，随后是一个不对称的生长过程 (图 8-10C)，最后成体变成了不对称的体制。因此，从比较形态学、古动物学及发生学的研究都证明了腹足类动物早期的体制还是两侧对称的，而以后大多数种类的不对称是在进化过程中形成的。

那么在进化过程中腹足类是怎样形成了不对称的体制呢？人们推测腹足类动物也是由原软体动物一样的祖先进化而来，首先这种祖先动物由于体积的增加及头、足经常缩入壳下，使内脏囊得到了充分的发展并不断地在身体背部隆起，结果由内脏囊顶端悬垂下来的外套膜及由外套膜分泌的贝壳都随内脏囊的隆起而增加高度，使身体背部及贝壳成为长圆锥形，这种体形不利于动物在水中的运动及生存，于是逐渐地出现了由内脏囊的顶端开始做平面盘旋 (coiling) (图 8-11A—C)，后形成的外壳包围了先形成的外壳，这时壳与内脏囊仍是对称的，正如在早期地层中发现的化石种类壳是平面盘旋的那样 (图 8-10A)。但这种平面盘旋使壳的直径很大，壳内的空间却很小，壳也不牢固，所以后期出现的壳不再是平面盘旋，而是沿一中心轴由上向下螺旋盘旋 (图 8-11D、E)。这样的螺旋壳的直径减少，壳内容积不变，但壳的牢度增加，壳又成为矮圆锥形，同时壳轴不再是垂直于身体的长轴，而是倾斜于身体长轴，使增大的内脏囊的重心移到了近前端以有利于运动。壳的

螺旋盘旋或许说明了腹足类所以只有一对鳃、一对肾及一对收缩肌的原因。

壳的螺旋与倾斜虽然解决了内脏囊隆起所带来的问题，但结果外套腔被压在了壳下，水流的通畅、鳃的呼吸作用及排泄物、生殖细胞等的排出都受到了障碍，于是腹足类在进化中又出现了扭转现象（torsion）（图 8-12），也就是说使身体扭转 180°。当然这种扭转仅发生在外套膜及内脏囊部分，头、足不受影响，这种扭转或是顺时针方向或逆时针方向，扭转的结果使位于身体后端的外套腔移到了身体的前端；原来平行连接的侧脏神经索也因扭转而形成了 8 字形；左右侧的器官也交换了位置。外套腔移到前端之后，水流、鳃、肛门、排泄孔及生殖孔都通畅了。但螺旋及扭转的结果，在以后的进化中，还是使一侧的器官发育受到阻碍，例如如果顺时针方向扭转，其壳口位于右侧，也称右旋，则其左侧的器官，鳃、心耳、肾得到发展，右侧的鳃、心耳及肾长期受阻以致最后退化消失，使身体只留下了一个鳃、一个心耳及一个肾，内脏囊由对称变成了不对称。如果逆时针方向扭转，其左侧的鳃、心耳及肾消失。总之腹足类的体制变成了不对称，螺旋与扭转是两个过程，许多化石证据说明螺旋是先于扭转。在腹足类的进化中扭转过程是从寒武纪到奥陶纪内完成的，这一进化过程在海产腹足类的胚胎发育过程中得到了重演（图 8-10 C）。

还有一些腹足类动物在进化中经过了扭转之后，又发生了反扭转（detorsion），这就是后鳃类。反扭转的结果外套腔又回到了身体的后方，而且大部分种类外套腔消失，鳃也消失，而出现了次生性的皮肤鳃，贝壳也逐渐退化。侧脏神经索不再成 8 字形，但由于扭转而消失的一侧器官（鳃、心耳、肾）不再因反扭转而恢复。随着不同程度的反扭转，外套腔与壳也出现不同程度的退化，到裸鳃目时，外套腔及壳、本鳃都已消失，身体又变成了蠕虫状，外表又出现了两侧对称。

至于肺螺类它们在进化中经过了扭转而没经过反扭转。由于陆地生活，它们的本鳃消失了，而由外套腔充血变成了“肺”进行呼吸，只有一个心耳及一个肾。由于侧脏神经节都移到前端食道周围，所以虽经扭转，侧脏神经索也不成 8 字形。

扭转较之螺旋对腹足类动物有着更深刻的影响。关于扭转的生物学意义有各种不同的看法，1972 年 Stasek 提出扭转使外套腔移到身体前端，对头、足的缩入提供了空间，对动物起到了很好的保护作用。其次，鳃、嗅检器也随外套腔移到前端，这样不仅有利于气体的交换也使前端首先接触水流、感受水的性质。但肾及肛门移到前端易于造成对自身的污染，所以在平面盘旋的种，外套膜及壳的前缘背中线发生了裂缝或缺刻（图 8-15A），以利于废物的排出及减少污染。在螺旋卷曲的种类，外套缘在前端形成了出、入水管，以便于分清清洁的与污秽的水流，并可废物更远的送出体外。

二、形态与生理

1. 外形与运动

腹足纲动物身体也分为头、足、内脏囊及外套膜 4 部分。头部发达，具 1—2 对触手，触手的顶端或基部有眼。绝大多数种类体外有一发达的贝壳，头、足、内脏囊均可缩入壳内。

腹足类的壳为典型的螺旋圆锥形壳（图 8-13），壳尖细的一端称壳顶（apex），是壳最先形成的部分，由壳顶围绕中心壳轴（columella）连续放大形成直径逐渐增大的螺形环，称为螺层（whorls），最后形成的一个螺层

体积最大，称为体螺层 (bodywhorl)，其向外的开口即为壳口 (aperture)，头、足可由壳口缩入壳中。除体螺层之外，其他螺层称螺旋部 (spire)。许多海产螺由壳口外翻，形成外唇 (out lip) 与内唇 (inner lip)。壳表面有许多与壳口平行的细线称生长线 (grow lines)。各螺层之间的交界线称缝合线 (suture)。也有的种类壳口的前缘具水管凹陷 (siphonal notch)，或壳轴基部内陷形成脐 (umbilicus)。如果以壳顶向前，壳口面向观察者，壳口在壳轴的右侧，则称为右旋壳 (dextral shell)，壳口在壳轴的左侧，称左旋壳 (sinistral shell)。大多数腹足类动物为右旋壳。少数种为左旋壳，也还有少数种同时具有右旋壳个体与左旋壳的个体。

腹足类的壳因种不同，在形状、颜色、花纹及壳面装饰上表现出多样性。例如有的壳螺旋部不显著，成年的壳仅有体螺层极度膨大，如鲍 (Haliotis)，或壳形又表现出两侧对称，如帽贝 (Limpet)，或壳面长出骨刺，如骨螺 (Murex)，或壳完全埋在外套膜中，如壳蛞蝓 (Philine)，或壳完全消失，如海牛 (Doris) 等。壳的多样性不胜枚举。

腹足类具有扁平、宽阔、适于爬行的足，类似于原软体动物。大多数前鳃类足的后端背面，有一圆形角质板，或石灰质板，它的大小、形状与壳口完全一致，当头、足缩回壳内之后，这个板十分严密的完全封闭壳口，此壳板称为板 (operculum)，具有保护作用。例如圆田螺的板是角质的，玉螺 (Natica)、蝾螺 (Turbo) 是石灰质的，这是由于角质板上大量沉积的碳酸钙所致。

腹足类的足富有肌肉质，适合于在各种条件下运动，但常与生活环境及生活方式相关。大多数地面或水底爬行的种类，是以足部肌肉的收缩来推动身体前进。例如大蜗牛 (Helix) 运动时是先由足部的纵肌收缩，收缩到最高峰时，足底局部抬起离开地面，随后纵肌松弛，抬起的部分落回地面 (图 8-14A)，这样便前进一步，如此的收缩波可以在足的局部范围内进行，也可在足的全长内发生，也可以左右交替收缩前进。纵肌的收缩由后向前推动身体前进，所以伸缩波与运动波方向一致。也有的种类靠足部伸肌伸长，然后横肌收缩从而拖曳身体前进，这样的伸缩波与运动方向相反。一些小型生活在软质沙底的种类，可以靠足部纤毛运动推动身体前进，例如蜗牛、椎实螺 (Lymnaea) 等，其足部有丰富的腺体或腺细胞，它的分泌物在地面或植物上形成一层薄膜，再靠纤毛的摆动在薄膜上滑行 (图 8-14B)，像扁形动物一样。还有一些在沙中穴居的种类，运动时靠足部充血形成犁或锚，然后拖动身体前进 (图 8-14C)，如笋螺 (Terebra)。还有一些水生后鳃类靠身体侧缘的波状收缩 (图 8-14D)，或足部特化成翼 (图 8-14E) 在水中游泳运动。

一般壳的螺旋部低平，在岩石上附着生活的种类不善于运动；具有高螺旋部平行或倾斜于背部的壳，多为沙底生活的种类，一般较善于运动。许多海产种类，壳面上还有棘、刺等装饰物，以利于固着身体在泥沙中的位置。原始的种类还有一对壳轴肌 (columella muscle)，由足部伸到壳轴上，控制着足的伸出与缩回，但绝大多数的腹足类也由于身体扭转只保留一侧的壳轴肌。

2. 水流与气体交换

在腹足纲动物中，绝大多数种类是水中生活，很少数为陆地生活。水和气体可以不断的进入体内，腹足类就靠这种水流 (也包括陆生种类的气流)

完成身体的某些代谢作用。因为它们携带进新鲜的氧气，带走 CO_2 及含氮废物。各种腹足类动物由于外套膜、外套腔及鳃的结构不同，水流（或气流）经过身体的途径以及气体交换的方式也各不相同，这区种别在一定程度上反映了腹足类进化水平。

腹足纲的前鳃类是比较原始的，是最先出现身体扭转的一类。其中原始的种类，例如原始腹足目（*Archaeogastropoda*）还具有一对鳃，鳃均为双栉状（即鳃轴的两侧均有鳃丝），由于身体的扭转，外套腔移到了身体的前端，水由前端流入经过外套腔时，鳃在此进行气体交换，并将代谢产物等排出物随水流带出体外，为了避免排出物对鳃及外套腔的污染一些种类在外套膜及壳的前缘中背处出现裂缝，例如小裂螺（*Scissurella*）（图 8-15^A，图 8-16），其肛门及肾孔开口在裂缝处，以避免污染。又如潮间带生活的鲍（图 8-15^{B-D}），它是以外套膜及宽阔的形壳上形成一系列小孔，以代替小裂螺的裂缝，其外套腔位于身体的左侧，鳃位于小孔之下，肛门及肾孔紧贴小孔，水流经过鳃之后再由排出物带走（图 8-15^C）。

眼孔（*Diodora*）（图 8-15^E）具有一个次生性对称的圆锥形壳，壳顶上一小孔，外套膜由小孔处突出形成一水管，做为水流的出口。蝶螺及蜒螺（*Nerita*）具螺旋形外壳，但只保留了左侧的双栉鳃，水流由左侧流入外套腔，经鳃后再由右侧流出，肛门及肾孔开口在右侧外套膜边缘，排出物直接由出水流带走。这种由一侧流入、一侧流出倾斜于身体的水流方式能很好地解决了代谢产物的污染问题，因此大多数的前鳃类动物具有这种水流方式。以上列举的这几种动物的不同水流方式，都属原始腹足目，它们主要限制在岩石表面生活，这与其鳃的结构相关。它们的鳃与原软体动物相似，鳃的背、腹面均有悬浮的膜以固定鳃在外套腔中的位置，鳃也都有较大的表面积，在水流通过时易于造成水流中颗粒物质的沉积而有碍鳃的呼吸，因此原始腹足目仅能生活在水流清洁、通畅的潮间带岩石的表面，而沉积物较多的软泥海底是找不到它们的分布的。

在前鳃亚纲中，原始腹足目仅是少数种类，绝大多数的种还是属于中腹足目（*Mesogastropoda*），例如圆田螺（图 8-19^B）、及新腹足目（*Neogastropoda*），例如骨螺（图 8-17^A），在这两目中原有的双栉鳃已大部分消失（中腹足目中还有少数种保留），而代之以单栉鳃（*unipectinate*）（图 8-16），（仅鳃轴的一侧具有鳃丝），另外外套膜前端延伸并卷拢形成水管（*siphon*），特别是在新腹足目，更为普遍，它们可以通过出水管将代谢物带走，水流在体内仍保持着与蝶螺等相似的倾斜水流，这种鳃的结构、水管及水流方式适合于沙质水底表面生活或穴居，大量的海产前鳃类都是这种生活方式。极少数的种类侵入淡水甚至陆地，总之凡是淡水生的皆为单栉鳃，倾斜水流，如果侵入陆地则鳃消失而由外套膜进行皮肤呼吸，并有板减少水分的丧失。

后鳃类来自于前鳃类，在进化过程中，由于它们又经过了反扭转，其外套腔又移到了身体的右侧或靠近身体的后端（图 8-16），这样由于外套腔移到身体前端所带来的污染问题也就不存在了。虽然反扭转的原因尚不清楚，但由反扭转而出现的一种趋势是明显的，即壳逐渐减少及丢失，外套腔及鳃也退化及消失，身体由不对称又重新出现了两侧对称。在最原始的后鳃类，例如捻螺（*Acteon*）（图 8-17^B）仍具有圆锥形壳，仍有一单栉鳃，它的水流及呼吸方式仍相似于前鳃类。在较高等的海兔（*Aplysia*）（图 8-17^C），

其壳减小被包在外套膜中，外套腔及鳃仍然存在，但大大减小。而裸鳃目动物中，例如蓑海牛 (Aeolis) (图 8-17D) 的壳、外套腔、鳃均已消失，而代之以身体的皮肤形成许多突起形成一种次生性的皮肤鳃也称为裸鳃 (cerata)，以进行呼吸。这种皮肤鳃有的像蓑海牛一样是分布在身体整个背面，有的分布身体的某一定部位，如舌尾海牛 (Glossodoris) (图 8-17E) 的这种鳃是在身体背面后端围绕肛门分布，总之裸鳃目动物的本鳃消失，代以皮肤鳃进行呼吸。

肺螺类许多种胚胎期中有板而成年期无板，由此可知此类是来自前鳃亚纲，并包括相当多成功的陆生及淡水生活的种类。它们大多数为右旋壳，除了身体右侧有外套膜形成的一个气孔 (pneumostome) 之外，外套腔已完全封闭 (图 8-16)，本鳃消失，而是由外套膜壁高度充血形成血管网，所谓“肺”，其实是靠外套膜底部的煽动以造成气体在外套膜腔中的流通，肺螺类即用这种方式进行气体交换，吸收空气中的氧，即使水生种类也是如此。

肺螺类中仅有很少的种是海产的，且多生活在潮间带或河口处，多数种类分布在亚热带及温带地区的陆地及淡水中。低等的肺螺类，如基眼目的椎实螺 (图 8-17F)，为水生的种类，但它们不能吸收溶于水中的氧，而必须周期性的到水面上进行气体交换，用外套膜形成的水管伸到水面，交换气体后关闭气孔再沉入到水下，在水下停留几分钟到十几分钟因种而不同，然后再浮到水面上。还有的水生种类可以在气孔处由外套膜褶维形成次生性的鳃进行呼吸，例如扁卷螺 (Planorbids) 就是这样。在较高等的柄眼目，例如大蜗牛 (Helix) (图 8-14A) 及蛞蝓 (Limax) 等，它们是陆生种类，壳很薄，其外表有较完整的角质层，具有很好的拒水性，壳均为小型，直径小于 1cm，但也有些种的壳完全包埋在外套膜中或完全消失，而仍有气孔，例如蛤蚶的壳已退化成一极薄的石灰质板。甚至有些种外套腔、贝壳完全退化消失，例如石蠟 (Oncidium) (石蠟为海滨生活)。总之陆生的肺螺类多生活在石块、树皮皮下，或潮湿的地面，气孔也经常关闭，以避免由于呼吸作用而使体内水分散失。当气候干燥或炎热的季节，它们甚至躲在阴湿的环境下分泌粘液封闭壳口，以度过恶劣环境。除了肺螺之外，前鳃亚纲的个别种，也能形成类似的“肺”进行气体交换，例如钉螺 (Oncomelania)，这是一种水陆两栖的螺，陆生时即用肺呼吸。

3. 营养

腹足类动物所以种类繁多，分布广泛，是与其具有多种食性及取食方式相关的。腹足类动物包括有植食、肉食、腐食、悬浮取食，以及寄生等多种不同的食性。其中相当多的种类是植食性 (herbivorous) 的，包括前鳃类中许多海产及淡水生活的种类、绝大多数的后鳃类及肺螺类。植食性是腹足类中最重要的取食习性。

植食性的腹足类是以各种海藻，水生或陆生植物为食，根据不同的生活环境而取食不同的植物，有些种甚至造成农业上的危害。腹足类是以齿舌做为刮取食物的器官，齿舌的取食方式也因种不同，具有锉、刷、刀及运输器官等多种机能。齿舌上有成排的细齿，每个横排细齿的数目可由几个到几百个，分为中央齿 (central tooth)，通常一枚、其两侧为侧齿 (lateral teeth) 一对到许多对，再两侧为一对到许多对边缘齿 (marginal teeth) (图 8-18)。每种细齿的形状、数目及排列等特征为分种属的依据之一。一般植食的种类较肉食的齿舌上细齿的数目更多，在植食性种类中，原始的种类齿的数

目多，结构简单一致呈扇形排列，肺螺类的大蛞蝓的齿数可多达 26 800 个。高等的种类齿的数目减少，齿的顶端还有锯齿。齿舌回收时，边缘齿可以收集食物，再经齿舌带送入食道。

在一些后鳃类及肺螺类口腔内除了齿舌之外，还有颚 (jaw)，它是一种角质结构，以帮助齿舌切割食物。它们的食道或胃的前端变成了嗉囊 (crop) 及砂囊 (gizzard) (图 8 - 19^A B)，例如海兔嗉囊是食物暂时贮存部位，而砂囊内常裹有几丁质 (海兔) 或含有许多砂粒 (淡水螺) 以帮助研磨食物。陆生的种类没有砂囊。其消化作用由嗉囊进行，在一定程度上代替了胃的作用，例如蜗牛 (图 8-19^B)。

食道之后即为胃，是食物消化的主要场所。在前鳃亚纲中，由于扭转，胃的位置也倒转，即食道在胃的后端进入，肠由胃的前端通出 (图 8 - 20A)。在原始的种类，例如原始腹足目的许多种，胃与原软体动物相似，胃内仍保持有晶杆囊、晶柱、胃楯、筛选区等结构，消化道也较长，仍行胞外消化与胞内消化。在较高等的种类，如中腹足目及新腹足目，胃已失去了原始结构，而或多或少的变成了一个简单的囊，已完全行胞外消化，如田螺 (图 8-20B)，并具有发达的肝脏。胃接受肝脏及各种消化腺所分泌的酶进行食物的消化，其消化酶主要是淀粉酶及纤维素酶。

胃后即为肠，在植食性的种类，肠道一般很长，而且盘曲，肠壁向内突起形成嵴与沟。腹足类其食物在消化道中的运行，特别是在胃与肠中的运行是由纤毛作用的推动而不是靠肌肉的收缩。在原始的种类，胃壁内有筛选区等结构，肠壁内也有一系列的嵴与沟，但这些嵴与沟结构简单 (图 8 - 21A)。在较高等的种类，胃壁及肠壁内的嵴与沟也较复杂 (图 8 - 21B)。沟与嵴的表面布满了纤毛。由唾液腺分泌物粘成的食物索进入胃内后，由消化酶将粘液除去，又形成食物颗粒，这些食物颗粒在经过胃、肠的嵴与沟时，按颗粒的大小进行了分类，微小的颗粒落入沟内，再由沟内的纤毛摆动将颗粒向后运行，胃壁筛选出的微小颗粒还可进入消化盲囊中进行胞内消化及吸收。消化道内较大的颗粒只能在嵴上向后运行或在胃内进行胞外消化或进入肠道，不能消化的食物颗粒形成粪便经肛门开口在外套腔排出体外。在进化的种类由于沟与嵴的复杂化，可以同时筛选分离出 4 种或更多种大小不同的颗粒，分别在不同的沟与嵴中运行。食物在消化道中的这种运行方式可见于所有的软体动物中。

前鳃亚纲中也有相当多的种类为肉食性腹足类，后鳃亚纲及肺螺亚纲极少数为肉食性的。其消化道的前端常形成吻 (图 8 - 22)，周围包有吻鞘，吻中含有口腔、齿舌。取食时是由于头部充血而将吻伸出，缩回时是受肌肉控制，由缩吻肌将吻鞘拉回。肉食性种类的齿舌上细齿的数目减少，但硬度增加，齿舌末端有倒勾、棘等，适合于切割及撕裂食物，有时齿上还有毒腺。一种肉食性的芋螺 (Conus)，齿变成了单针状 (图 8 - 18)，中央具沟，末端具倒刺、基部有毒腺，其分泌物可以麻醉及杀死捕获物。肉食性种类口腔中常有颚，消化道一般较植食性的短，消化腺分泌的酶主要是蛋白酶。

还有一些肉食性腹足类具有钻孔取食的习性。例如中腹足目的玉螺 (Natica)、乳玉螺 (Polinices)，新腹足类的骨螺、红螺 (Rapana) 等，其足的前端有一个可外翻的腺体，它可以分泌酸性物质，以溶解壳的有机质及钙质成分。这些动物取食其他软体动物时，先用齿舌研磨捕获物的外壳，再由腺体分泌酸性物，如此反复多次，直到壳被穿透之后再吻取食或用颚

取食。

在肉食的裸鳃目中一些种具有很有趣的生物学现象，它们在取食腔肠动物之后，能将腔肠动物的刺细胞通过胃、盲囊最后贮存在背部的皮肤中，用来做自己的防卫工具。当这些腹足类遇到敌人时，可以将刺细胞放出，其排放的机制是肌肉收缩产生的压力而放出，刺细胞被排放之后可再从食物中得到补充。不同种的裸鳃类，有固定的刺细胞，可能是由于裸鳃类取食不同的腔肠动物所致。

腹足类中还有一些是腐食性或沉积取食者，例如织纹螺 (*Nassarius*)、觿螺 (*Hydrobia*) 等，它们大量的出现在潮间带，数量多时每平方米达到三万头觿螺。它们以潮汐带来的沉积物碎屑或腐烂的有机物颗粒为食。一些生活在淤泥较多的地方也多有这种取食方式。

还有一些腹足类为悬浮取食者，例如履螺 (*Crepidula*) 它们的鳃丝高度延伸以增加鳃的表面积，以便于捕捉各种浮游生物或微小的食物颗粒，其外套腔很小，仅在身体前端留有小缝，水由左侧流入再由右侧流出，随水流带入外套腔的浮游生物被鳃丝上的粘液捕获，然后送入口内。一些管居的蠕虫状的螺类，例如小蛇螺 (*Serpulorbis*) 可以利用足腺分泌粘液，粘液排出壳外被波浪作用分散成许多细粘液丝，分布在壳口周围，藉以诱捕浮游生物。相邻的个体之间所分泌的粘液丝互相连接，形成诱捕网联合诱捕。有趣的是悬浮取食的与沉积取食的后鳃类胃又重新出现了晶杆囊与晶杆等结构，它们的形态与双壳纲的晶杆十分相似，这可能是由于它们的取食习性及其取食方式相似所造成的次生现象。

腹足纲中还有极少数种类为寄生生活，并经过外寄生发展到某些种的内寄生。外寄生的种类仅涉及口区与消化道的改变，例如短口螺 (*Brachystomia*) (图 8-23_A)，小塔螺 (*Pyramidella*)，它们具有几丁质的颚，具有泵状咽及晶杆胃，以适合于吸食多毛类及双壳类动物的体液，*Stylifer* (图 8-23_B) 是寄生于棘皮动物体壁上的一种小型螺，其壳仍存在，足已高度退化，它的吻特别发达，以利于吸食寄主的体液及组织。改变最大的还是内壳螺 (*Entoconcha*) (图 8 - 23C)，它寄生于海参体内，身体已改变成蠕虫状，贝壳仅在幼虫期出现，以寄主的体液为食。*Enderoxenos* 的消化道已完全退化消失，靠体表吸收寄主的组织为食。

4. 排泄

腹足纲动物的排泄器官是后肾，肾的数目与鳃及心耳是一致的，只有在原始腹足目还保留有一对肾（也有一对鳃），并且具有一对体腔管（围心腔管）(*renopericardial canal*)，做为排泄管，其一端与围心腔相通，一端开口到外套腔 (图 8 - 24_B)，生殖腺也开口在排泄管中，所以它兼有生殖导管的作用。随着原始腹足目水流方向与鳃部位的改变，它们的后肾，体腔管及生殖腺发生着改变，即后肾由二个变为一个，生殖腺通过体腔管到独立开口于外套腔 (图 8 - 24_{E、F、G})。在中腹足目及新腹足目及后鳃类等，由于身体扭转，使一侧的肾消失，只保留了一个肾，且肾囊的内壁向内发生许多褶皱以增大排泄的表面积，肾管直接开口外套腔，体腔管消失。生殖腺也独立开口在外套腔中 (图 8 - 24_H)。

腹足类的排泄是由后肾及体腔的过滤作用及后肾的重吸作用而完成。后肾除了从血液中收集代谢产物也由围心脏收集废物，由于各种腹足类生活环境的不同，其排出的废物也不同。水生种类特别是淡水种类，其排出物主要

是氨 (ammonia)，氨对组织有较高的毒性、溶于水，因此在氨形成及排出时都需要伴随一定的水分；后肾对排出物中的盐及有用物质回收后，将它们变成低渗的含氨的尿经肾孔开口到外套腔排出体外。陆生种类其排泄物是尿酸 (uric acid)，尿酸不溶于水，它对组织的毒性较低，且不需要伴随水分排出，因此可减少体内水分的丢失；特别在一些陆生种类其运动方式为纤毛滑行 (如蜗牛)，其足必须先分泌大量的粘液；这样便会丧失大量的水分，所以由陆生种类的排泄物中减少水分的丢失这是十分重要的，是它们对陆地生活的一种适应。另外陆生螺类生活在潮湿环境，昼伏夜出，当恶劣环境时便进入夏眠 (estivation) 或冬眠 (hibernation) 也都是为了减少体内水分的丧失。

此外大多数腹足类的消化腺也有一定的排泄作用，因为消化腺中的某些细胞具收集代谢产物的功能，其收集物最后通过肠道排出体外。

5. 循环

腹足类的循环系统为开放式。前鳃亚纲由于体制扭转，围心腔及心脏位于内脏囊的前端，在原始腹足目中一些种类仍然具有二个心耳。它们的循环系统的结构及途径相似于原软体动物。其他的腹足类动物心脏或在内脏囊的前端或在其后端，但只有一个心耳。在循环过程中形成发达的血窦 (图 8-25)。由心脏向前端分出动脉到头与足，向后分出动脉到内脏。在前端血液由小血窦汇合成发达的头足窦 (cephalopedal sinus)，身体后端的血液汇合成肾窦 (subrenal sinus)，以后这两个血窦联合，经肾脏再进入鳃中进行气体交换，血液出鳃后再流回心耳及心室，心室的收缩是靠其中肌浆蛋白质的收缩。肺螺类由于鳃的消失，气体在肺的血管网处交换后直接流回心耳及心室。

前鳃类及肺螺类动物的血浆中，一般都含有呼吸色素即血蓝素 (hemocyanin)，这是一种含铜的蛋白质。淡水生活的扁卷螺类 (Planorbidae) (肺螺类) 含有血红素 (hemoglobin)，它是一种含铁的蛋白质，这些呼吸色素易于与氧结合及释放氧，有利于呼吸。对后鳃类的呼吸色素知道的很少，但对广泛研究过的海兔知道它是没有呼吸色素的。

6. 神经与感官

腹足类的神经系统包括脑、足、侧、脏 4 对基本的神经节 (图 8-26A)。脑神经节 (cerebral ganglion) 位于食道背面，由它发出神经支配触手、眼等；又分出一对口球神经节 (buccal ganglion)，支配口腔及齿舌的运动。足神经节 (pedal ganglion) 位于足中部肌肉中，支配足的运动，且有神经索与脑神经节相连。侧神经节 (pleural ganglion) 位于脑后食道两侧，主要支配外套膜及闭壳肌的收缩，也有神经索与脑相连。脏神经节 (visceral ganglion) 位于内脏囊内，侧脏神经节之间有神经索相连，侧脏神经索上还有周缘神经节 (parietal ganglion)，它支配着肠的运动。但在前鳃类，侧脏神经索由于扭转而形成 8 字形 (图 8-26B)。后鳃类由于反扭转，侧脏神经索又平行排列失去 8 字形 (图 8-26C)。肺螺类的 4 对基本神经节均集中在头部，侧脏神经索消失，不表现出扭转的影响 (图 8-26D)。

感官包括触手、眼、嗅检器及平衡囊。前鳃类具有一对触手位于头的前端，大多数后鳃类及肺螺类具有两对触手。触手上分布有化学感觉细胞及触觉感觉细胞。在一些原始的前鳃类成员，足及外套膜的边缘可以分布有许多小触手，其功能也是与头端的触手相似。眼是其重要的感官，位于触手的基

部（一对触手）或位于后触手的顶端（二对触手）。原始的眼仅包括色素细胞及光感觉细胞，排成一杯状，在高等的种类眼呈球形，眼的表面还有角膜（cornea），内有晶体（lens），这种眼也只能感光而不能成像。嗅检器与鳃密切相关，其数目与鳃的数目是一致的，位于外套膜表面靠近鳃的部位，鳃消失的种类，其嗅检器也消失。嗅检器是一种化学感受器，它对水中的沉积物及水质的变化很敏感，所以肉食性及腐食性种类嗅检器比较发达。腹足类具有一对平衡囊，位于足内靠近足神经节的地方，有感受平衡的作用，固着生活的种类，平衡囊不存在。

7. 生殖与发育

腹足类为雌雄异体或雌雄同体，其生殖腺（精巢、卵巢或精卵巢、也称两性腺）位于内脏囊靠顶端，在原始腹足目中许多种类的生殖细胞由肾管排到外套腔（图 8 - 24），再随水流到外界，受精作用在海水中进行。其他腹足类的生殖导管独立于肾管，但从发生上也是来自于体腔管。前鳃类多为雌雄异体（图 8-20B），雄性个体包括精巢与输精管，输精管的后端有前列腺以产生授精液，输精管的末端形成交配器官阴茎（penis），前列腺开口在阴茎内，其授精液帮助交配。雌性个体有卵巢、输卵管，输卵管可膨大形成蛋白腺（albumin gland）、受精囊（seminal receptacle）及粘液腺（mucous gland）（图 8 - 27A）。蛋白腺及粘液腺可分泌营养物及粘液，以形成卵膜及卵囊，输卵管的末端还伸出一交配囊以贮存交配后的精子。雌雄性需交配后方能使卵受精。少数种类为卵胎生，（ovoviviparity），例如圆田螺，为雌雄异体，其雌性输卵管的末端膨大形成子宫，卵在此发育成小田螺后才经生殖孔排出体外。

后鳃类、肺螺类及极少数的前鳃类为雌雄同体（图 8 - 27B）。其两性腺或同时形成精子与卵子或雄性先熟先形成精子。生殖细胞成熟后经过一段两性管，然后雌、雄生殖管分开并行。两性管的末端有一受精囊，为卵受精的部位。受精囊的一侧有蛋白腺，它分泌蛋白质及粘液包围受精卵。雄性生殖管末端膨大形成阴茎，用以交配，雌性生殖管分出具长柄的交配囊，粘腺及射囊（dart sac），交配囊贮存交配后的精子，粘腺用以包围卵，射囊的分泌物形成射针，用作性刺激物，输卵管的末端形成阴道。它们也需要交配受精，水生的种类交配时常只有一种生殖腺先成熟，它们或作为雌体，或作为雄体进行交配。陆生种类交配时，常是互赠精囊到对方，交配后，精囊到对方的交配囊中释放出游离的精子，然后精子游到受精囊中使卵受精。产卵时卵的形状、数目、卵囊形态等随种而异，卵多形成卵囊。水生种类产卵在水草或其他物体上，陆生种类产卵在潮湿土壤、洞穴等阴湿地方。

腹足类均为螺旋卵裂，经内陷法与外包法形成原肠胚，仅在原始腹足目中存在独立的担轮幼虫期，经一段时间的游泳后变为面盘幼虫。其他种类的腹足类没有独立生活的担轮幼虫期，在卵内已渡过担轮幼虫期。海产的种类绝大多数都有自由游泳的面盘幼虫期（图 8 - 4B），它具有两个大的纤毛叶，是来自担轮幼虫期的口纤毛环，具有运动与取食的作用。面盘幼虫期已出现了足、触手、眼及壳，在面盘幼虫后期出现了扭转，这一过程可能在数分钟内或数日内完成，因种而不同。足生长迅速，用以爬行，以后用足附着在底部变态成成体。后鳃类的发育中还经过了反扭转。肺螺类没有自由生活的幼虫期，孵化时已为幼年成体。

三、腹足纲的分目

1. 前鳃亚纲 (Prosobranchia) 是腹足纲中最大的一个亚纲, 生存种超过 50 000 种。外套腔位于身体前端, 鳃 1—2 个位于心耳之前, 壳通常有板、侧脏神经索扭成 8 字形, 大多数雌雄异体, 海水、淡水生活, 极少数种可以陆地生活, 包括 3 个目。

(1) 原始腹足目 (Archeogastropoda) : 具 2 个或 1 个双栉状鳃, 心耳与肾的数目与鳃一致。生殖腺通过肾管排出体外, 例如小裂螺 (图 8 - 15^A)、鲍 (图 8 - 15^{B, C})、翁戎螺 (Pleurotomaria) 等具有 2 个双栉鳃。帽贝 (Patella)、笠贝 (Acmaea) 仅有一个双栉鳃, 它们的壳为笠状, 无板, 马蹄螺与蜒螺也只有一个双栉鳃, 壳具板。

(2) 中腹足目 (Mesogastropoda) : 具一个单栉鳃, 一个心耳、一个肾。多数种类的齿舌每一横排有 7 个细齿, 生殖腺与肾管独立开口在外套腔。种类很多, 主要海产, 少数种类淡水及陆地生活。代表种如圆田螺 (图 8 - 20^B)、滨螺 (Littorina) (图 8 - 28^A)、钉螺 (Oncomelania) (图 8 - 28^B)、蛇螺 (Vermetus) (图 8 - 28^C)、凤螺 (Strombus) (图 8 - 28^D)、法螺 (Charonia) (图 8 - 28^E)、宝贝 (Cypraea) (图 8 - 28^F) 等。

(3) 新腹足目 (Neogastropoda) : 具一个单栉鳃, 一个心耳、一个肾, 生殖腺也独立开口在外套腔, 结构与中腹足目相似, 但齿舌上每横排有 3 个细齿, 全部海产。重要的代表种有骨螺 (图 8 - 17^A)、尾喇叭螺 (Urosalpinx) (图 8 - 29^A), 壳上有各种装饰, 并有长的出水管, 蛾螺 (Busycon) (图 8 - 29^B)、芋螺 (Conus) (图 8 - 29^C) 及榧螺 (Oliva) (图 8 - 29^D) 等。

2. 后鳃亚纲 (Opisthobranchia) 具一个单栉鳃, 一个心耳、一个肾。鳃位于心耳之后, 壳与外套腔逐渐减少或完全退化消失。许多种本鳃消失, 而出现次生性的皮肤鳃, 身体又出现两侧对称。大多数种头部具 2 对触手, 雌雄同体, 全部海产。包括 4 个目。

(1) 侧腔目 (Pleurocoela) : 具壳, 外套腔开口在身体的右侧, 具有一单栉鳃且常被足及外套膜遮盖, 例如葡萄螺 (Haminoea) (图 8 - 30^A)、泥螺 (Bullacta) (图 8 - 30^B)、壳蛞蝓 (Philina) (图 8 - 30^C) 等。

(2) 翼足目 (Pteropoda) : 又称海蝴蝶, 营远洋浮游生活, 足之侧部特化成翼, 适合于游泳, 如螺 (Limacina) (图 8 - 14^E)、鳃螺 (Cavolinia) 等。

(3) 囊舌目 (Sacoglossa) : 壳、外套腔及本鳃均已消失。具一对触手, 齿舌上仅有一列纵齿, 部分的藏在一个囊内, 故名囊舌目, 例如海天牛 (Elysia) (图 8 - 30^D), 棍螺 (Hermaea) 等。

(4) 裸鳃目 (Nudibranchia) : 壳、外套腔及本鳃消失, 但有次生性皮肤鳃, 身体次生性的两侧对称。许多种类身体具有鲜明的颜色, 如红色、桔色、蓝色、绿色等, 或几种颜色同时存在, 可能是一种警戒色, 一些种皮肤腺能分泌酸性物质, 具有防卫能力。例如蓑海牛 (Aeolis) (图 8 - 17^D), 枝背海牛 (Dendronotus) 等。

3. 肺螺亚纲 (Pulmonata) 本鳃消失, 代之以右侧外套腔内壁充血形成“肺”进行气体交换, 具一个心耳, 一个肾。神经系统集中在前端食道周围。壳存在或成遗迹, 成年后无板。雌雄同体, 陆生或水生。包括两个目。

(1) 基眼目 (Basommatophora) : 具一对触手, 眼位于触手基部, 故名。具壳, 水生种类具有嗅检器。大多数淡水生活, 极少数海产。淡水中常见的种如椎实螺 (Lymnaea) (图 8 - 17^F)、膀胱螺 (Physa) (图 8 - 31^A)、扁

卷螺 (Planorbis) (图 8 - 31^B) 等。

(2) 柄眼目 (Stylommatophora) : 具两对触手, 眼位于后触手顶端, 故名。壳发达或退化, 陆生生活。如玛瑙螺 (Achatina) (图 8 - 31^C), 蛞蝓 (Limax) (图 8 - 31^D)、大蜗牛 (图 8 - 19^B) 等。

第六节双壳纲 (Bivalvia)

双壳纲绝大多数为海洋底栖动物，在水底的泥沙中营穴居生活，少数侵入咸水或淡水，没有陆生的种类。双壳纲动物一般不善于运动，现存种类约有 30 000 种左右。

双壳纲动物两侧对称，身体侧扁，都具有两枚发达的贝壳包围整个身体，故名双壳纲。壳具有很好的保护作用。头部不明显，只保留有口，口内亦无口腔及齿舌。身体腹面有一侧扁形如斧状的足，因此双壳纲也称为斧足纲 (Pelecypoda)。外套膜发达呈两片状，由身体背部悬垂下来，并与内脏囊之间构成宽阔的外套腔，外套腔内有一对或两对鳃，原始的种类仍为栉鳃，高等的种类鳃成瓣状，所以双壳纲又称为瓣鳃纲 (Lamellibranchia)。瓣鳃的主要功能是收集食物及气体交换。

现存的双壳纲可分为原鳃亚纲 (Protobranchia)、瓣鳃亚纲 (Lamellibranchia) 及隔鳃亚纲 (Septibranchia) 3 个亚纲。

一、形态与生理

1. 壳与外套膜

大多数双壳类有两枚相似的壳，身体可以完全缩入壳内。壳的大小、形状、颜色等随种而异。最小的壳仅有 2mm 长，如珠蚶类 (Sphaeriidae) 的一些种，最大的壳长可超过 1m，壳重达 1100kg，如砗磲 (Tridacna)。两壳背面有一突出部分称为壳顶 (umbo) (图 8 - 32B)，壳顶所在的一端为前端。根据壳顶位于身体的前端背面，可以将壳定位。围绕壳顶形成许多细密的同心线，称为生长线，随着年龄的增加，生长线也增多。两壳的前、后端及腹缘游离，背面有韧带 (ligament) (图 8 - 32A) 及绞合齿 (hingeteeth) (图 8 - 32B) 将两壳紧密的联结在一起。韧带是由胚胎期的外套膜形成。双壳类幼虫阶段的外套膜也像原软体动物一样呈圆顶形，以后随着幼虫的生长，外套膜向前、后延伸，不沉积钙质而是增多鞣化的蛋白质，最后这些鞣化蛋白质形成了韧带。韧带具有很强的弹性，当两壳紧闭时，韧带表面被拉直，当壳内的肌肉松弛时，韧带的弹性使两壳张开。大多数种类在韧带之下还有绞合齿，是由齿突与齿槽组成，分别位于两壳上或交叉分布在两壳上。齿突与齿槽相互嵌合，使壳能紧密的联结，绞合齿的数目、形态及排列方式是作为分类的重要依据之一。

两壳之间，有联结双壳的发达的肌肉，称为闭壳肌 (adductor) (图 8 - 32A、B)，控制着壳的开闭。原始的种类有前、后两个闭壳肌，其大小相等，许多进化的种类前闭壳肌退化或完全消失，闭壳肌在壳的内表面附着处留下同名的肌痕 (muscular scar)。闭壳肌与韧带具有拮抗作用 (antagonism)。闭壳肌是由横纹肌及平滑肌组成，前者的伸缩使壳开闭迅速而有力，后者的收缩使壳持续关闭而不易疲劳，所以双壳纲的壳可以长时间的紧闭而很难撬开。此外，在壳的内面还有缩足肌痕 (retractor muscular scar) 及伸足肌痕 (protractor muscular scar)，其数目、位置因种而异。在壳的外缘有外套线痕。

壳在断面上可以分为三层；最外层为薄而透明的角质层 (periostracum) (图 8 - 32C)，中层最厚是由碳酸钙组成的柱状结构称棱柱层 (prismatic layer)，内层为碳酸钙的片状结构，称珍珠层 (pearl layer)。

壳是由下面的外套膜分泌形成，外套膜由壳顶处向腹缘延伸，它是两层

上皮细胞，中间夹有结缔组织所形成的膜，膜内有肌纤维使它附着在壳内面，外套膜的边缘加厚形成三个褶皱，内褶上有放射肌及环肌使边缘紧贴壳上。中褶上有大量的感觉细胞或感觉器，具有触觉、视觉等功能。外褶有很强的分泌功能，它是壳形成的重要部位。在壳的形成中涉及三个方面：（1）壳质的成分；（2）外套膜的分泌活动；（3）分泌物的晶体排列。从对双壳纲壳形成的广泛研究中知道，壳形成时首先是由外套膜外褶的内面分泌角质及有机质网架，它们是一种有机的贝壳硬蛋白（conchiolin），表面的一层形成了贝壳的最外层即角质层。然后由外褶的外面在网架间分泌及沉积碳酸钙，碳酸钙晶体呈方解石（calcite）结构，这就是棱柱层。这两层随着身体的生长而生长，所以不断的增大壳的表面积。珍珠层是由整个外套膜的外层细胞分泌形成，它也分泌碳酸钙，但晶体呈文石（aragonite）结构，它具有折光性，表现出珍珠光泽，随着身体的增长，它不断的增加厚度。

价格昂贵的天然珍珠就是由某些双壳纲动物所形成。这是由于外界的砂粒或其他异物进入到外套膜与贝壳之间，砂粒被外套膜包围，并围绕它不断的分泌珍珠层，达到一定厚度之后，砂粒具有了珍珠光泽，因而逐渐形成了珍珠。人们利用外套膜的这一特性，选择了一些易于形成珍珠的母贝来人工生产珍珠，例如利用马氏珍珠贝（*Pteriamartensii*）、珍珠贝（*P.margaritifera*），将事先磨成数毫米大小不等的珠核，连同切成数毫米大小的外套膜，用手术的方法送入母贝的体内接珠，经过数年精心的饲养，则可由母贝中取出人工珍珠，这时珠核外亦有一层珍珠层包围，宛如天然珍珠。现在不仅利用海产的珍珠贝作为母贝，人们也利用淡水种类例如珍珠蚌（*Margaritana*）等作为母贝生产人工珍珠。我国在人工养珠业方面也有很大的发展，只是人工生产的珍珠在珠形、光泽度上远不及天然珍珠。

身体左右两侧的两片外套膜在不同的种类可以出现不同的愈合情况。原始的种类除背缘之外，左右两外套膜是完全游离的，之间没有愈合点（图 8 - 33A、B），例如湾锦蛤（*Nucula*）（图 8-35）、蚶（*Area*）、扇贝（*Pecten*）等。在一些低等的种类，在身体的后端两片外套膜出现了一个愈合点，结果使外套膜背缘形成了出水孔（*exhalant aperture*）（图 8 - 33C）与其腹缘的一个大的入水口（*inhalant opening*），足由此入水口出入，这样进入与排出外套腔的水流分开，例如珍珠贝、牡蛎（*Ostrea*）、河蚌（*Anodonta*）等。还有的种出现了第二个愈合点位于入水口的前端，结果形成一明显的入水孔（*inhalant aperture*），并与足的出入口相分离（图 8 - 33D），例如饰贝（*Dreissena*）、满月蛤（*Lucina*）等。在一些更高等种类或穴居较深的种类，外套膜腹缘的大部分都愈合了，只有前端未愈合形成了足孔（*pedal aperture*），而出水孔与入水孔处也由于外套膜边缘的延伸而形成了管状（图 8 - 32E），例如樱蛤（*Tellina*）、剑蛭（*Ensis*）等。生活时仅出入水管露出沙面，水管靠血压及肌肉的收缩而伸出或缩回壳内。在一些固着生活的种类，外套膜腹缘还可再愈合形成一个足丝孔（*byssal aperture*）（图 8 - 33F），结果整个外套膜有三点愈合而形成 4 个孔，如猿头蛤（*Chamostrea*）。

2. 足与生态适应

双壳纲动物的足也是高度肌肉化的。由于生活方式的不同，足的形态也有相应的改变。原始的种类如湾锦蛤、足具有宽阔的蹠面，与腹足纲动物的足相似适合于爬行。但大多数种类在泥沙中生活，足侧扁成楔状或斧状，适合于掘穴（图 8 - 34）例如河蚌（图 34 - A）、鸟蛤（*Cardium*）（图 8 - 34B），

固着生活的种类，足大大的减小，并同时具有足丝 (byssally glue) 以帮助固着，例如蚶 (图 8 - 34C)、偏顶蛤 (Modiolus) (图 8 - 34D)。在一些凿穴生活的种类，足更退化，例如船蛆 (Teredo) (图 8 - 39)。383

足的运动方式也是与生活方式密切相关的：

(1) 泥沙中穴居种类的运动：双壳纲中较原始的种类多在浅层泥沙中穴居，例如原始的湾锦蛤、云母蛤 (Yoldia) (图 8-35)，它们的壳对称，没有水管，即使有也很短，前、后闭壳肌接近相等，足部多肌肉、足底部扁平，它们在泥沙中运动时是用足的两侧边缘向中央褶在一起，形成刀状 (图 8-36^A) 插入泥沙中，然后褶在一起的边缘分开像锚状附着在沙中 (图 8 - 36^B)，拖动身体向沙中潜入 (图 8 - 36^C)，然后再伸足、褶起，开始新的运动。

但大多数双壳纲类生活在较深层的水中，它们的足变成斧状。有的种类甚至变成半永久或永久穴居，其穴道内有粘液围绕，以减少沉积物的污染，一般具有水管，壳及足都延长成长圆形。它们的运动是由足部肌肉的收缩以及体内血压的改变而进行。首先由足部的伸足肌伸缩而使足延伸、并伸出壳外 (图 8 - 36^D)，同时闭壳肌收缩使两壳紧闭，存在于外套腔中的水随闭壳动作而排出，闭壳后体内压力增加，使内脏中血液流入到足血囊中引起足的膨胀而使足像锚状插入泥沙中，然后成对的前、后缩足肌收缩，拖动壳及身体向下移动，从而潜入更深层的泥沙中，有的种类壳面具有嵴、刺及刻痕等，它们能增加牵引作用，通过这种方式大多数的穴居双壳类在泥沙中移动，有的种甚至可潜入泥沙中深达一米多。

(2) 固着生活：许多双壳类动物在进化过程中离开软质泥沙环境而到岩石、珊瑚礁、码头、木桩，甚至其他软体动物的贝壳上营固着生活。根据其固着的方式或者可做有限的运动或者完全失去运动的能力。大多数营固着生活的双壳类是用足丝固着，足丝是由足部的腺体分泌蛋白质，沿着足部的沟道流到外界基质上，蛋白质经鞣化而变成角质的足丝 (图 8 - 37)，例如贻贝 (Mytilus) (图 8 - 35)，足上已形成的足丝在必要时可以放弃，而由足部的腺体重新分泌新的足丝，贻贝的足虽存在但相当的退化，故它仍能做一定范围的运动。其他如蚶，珍珠贝也是用足丝固着，甚至海洋中的大砗磲幼年时也是用足丝固着，成长后有的种足丝仍然保留，或足丝消失而用笨重的壳以固着。双壳纲这种用足丝固着生活被认为是幼虫特征的一种持续，因为许多营穴居生活的种类幼虫期也可以形成足丝以临时营固着生活，以后在进化过程中如果成体也保留了足丝，则形成了以足丝固着生活的种类。实际上古生代的双壳类动物 40% 的种是靠内足丝营穴居生活的，以后才进化到现代的固着在硬质海底或岩石表面的外足丝种类。

另一种固着方式是以壳粘着在其他物体上而行固着，例如牡蛎 (Ostrea) (图 8 - 35) 是以左壳固着在岩石或海底木桩上，拟猿头蛤 (Pseudochama) 是以右壳固着在岩石表面。一般是在面盘幼虫变态的后期，由足丝分泌粘液，将外套膜缘固着在基质上，然后由外套膜分泌的贝壳则直接粘着在基质上了。固着面的壳一般较大 (少数例外)、足高度的退化或完全消失、前闭壳肌也退化消失、后闭壳肌移到身体的中部，已完全失去了运动的能力。由于永久的固着生活，外套膜缘出现了发达的小触手或感官，外套膜从不出现愈合点或形成水管，因为它们生活在硬质表面，那里很少有大量沉积物的存在，因潮汐运动已起到了清除作用。

(3) 表面自由生活：双壳纲中少数种类为水底表面自由生活，它们可以

在水中自由运动。例如扇贝 (*Pecten*) (图 8 - 35)、海月贝 (*Placuna*)、铃贝 (*Enigmonia*) 等它们的足减小,前闭壳肌也消失,但后闭壳肌发达,并移到身体中央,通过后闭壳肌中横纹肌不停的收缩,而使两壳相互拍打,造成外套腔中水流迅速喷出而使身体在水中游动。有时利用喷水而使海扇等可潜入泥沙中。

(4) 凿穴生活:双壳纲中有几个科是在岩石、贝壳、珊瑚骨骼、木质上营凿穴生活。这种生活方式认为是由在泥沙中穴居的祖先类群发展了钻穴习性而形成。所有的钻穴动物都是由幼虫开始附着在物体上,随着生长不断地扩大加深其洞穴,并终生穴居其中,足一般也相当退化很少能运动。生活时仅水管露出穴外,如将其从穴中拉出,它们不能再挖凿新穴。

凿穴生活的种类多数情况下壳的前端表面具锯状切齿,形成一个磨擦面,利用机械运动钻穴,足仅用以在穴中附着(图 8 - 38)。根据不同的种或是由后缩足肌的收缩、壳的前端向上运动而凿穴,例如住石蛤 (*Petricola*)、钻岩蛤 (*Saxicava*),或是由前缩足肌收缩、壳前端向下运动而凿穴,例如开腹蛤 (*Gastrochaena*)。海笋 (*Pholas*) (图 8—38)是靠后闭壳肌的收缩以推动壳的移动。还有的种类是利用前、后闭壳肌的交替收缩,使壳前、后移动以凿穴,凿穴时如果动物在穴内旋转,则穴道的断面是圆形的,如果动物仅在同一位置上附着而不旋转,则穴道的形状与壳形是一致的。穴道或一端开口或两端开口,因种而异。

有的种类是化学凿穴者,例如石蛭 (*Lithophaga*),它的外套膜可以分泌一种酸性粘液软化珊瑚骨骼或其他钙质贝壳而形成穴道,而其自身的钙质壳由于表面有角质层的保护而不受影响。

还有一些种是在木质结构中凿穴生活,海水中的码头、木桩、船泊等木质结构等都可以被船蛆 (*Teredo*)、嗜木贝 (*Xylophaga*) 等凿成朽木。例如船蛆身体呈长管状(图 8 - 39),两壳大大的减小形成头状位于身体的最前端,足也很小位于壳下,生活时,以壳向前凿穴,足用以附着。外套膜在身体后端分泌一石灰质骨管包围整个身体,仅身体后端的出入水管可露在木质之外,身体的后端还形成一钙质垫板,当出入水管缩回钙质管时,垫板可以封闭管口。船蛆以木质为食,消化道内有专门的消化腺可以分泌纤维素酶,以消化木质,还有的种类体内有共生的细菌也可帮助消化木质。船蛆的寿命可 1—7 年之久,许多的船舶由于船蛆的为害被蛀成空架而报废。

3. 鳃与取食方式

双壳纲动物的取食方式有两种:一种是沉积取食 (*depositfeeding*);另一种是过滤取食 (*filter feeding*),这两种取食方式都与鳃的结构与功能有着密切的联系,特别是在过滤取食的种类。原始的种类如湾锦蛤、云母蛤、乌雷蛤 (*Malletia*) 等,它们生活在软质海底,是沉积取食的动物,在其身体后端具有一对很小的双栉鳃(图 8 - 40)。鳃的两侧各有一行三角形鳃丝,鳃丝上布满纤毛,靠鳃及垂唇表面纤毛的摆动造成水由身体的前端流入体内,经过鳃之后再由身体的后端流出体外(湾锦蛤),或水由身体的腹缘流入,从后端流出(其他原鳃类)。在进化过程中由于穴居、身机侧扁、背腹轴加长、相应的口向中、背部移动、出现发达的唇须及唇瓣位于口的两侧。取食时唇须延伸,伸出壳外到达底部沉积物上,由唇须上的粘液粘着食物颗粒,再由唇须上的纤毛作用将食物颗粒送到口及唇瓣,唇瓣的内侧也具有嵴及纤毛沟,可以进行食物的筛选,小的食物被纤毛沟送入口,大的颗粒

被排到外套腔中，再被水流带到体外，如此完成取食作用。

少数原鳃类开始出现了过滤取食，现存的瓣鳃类也都是这种取食方式。水是由身体的后端腹缘流入，经过鳃由身体后端背缘流出，鳃发生了巨大的改变，成为滤食器官，鳃丝上的纤毛成了传递食物的结构。

鳃做为滤食结构的主要变化是鳃丝的延长，褶皱及鳃丝数量的极大增加从而扩大了鳃的面积，便于滤食食物。在这一变化过程中，鳃丝由原始的三角形（图 8 - 41A）向两侧延伸，继续延伸的结果，鳃丝由中部向上折回（图 8 - 41B），回折处的下缘表面出现凹陷，由于许多鳃丝排列成一直线，所以整个鳃腹缘的回折凹陷前后相联形成子食物沟。随着鳃丝的进一步伸长曲折，致使鳃丝成 W 形（图 8 - 41C、D）。其中与鳃轴相连的两支为下行支（descending limb），游离向上回折的两支为上行支（ascending limb）。结果身体两侧的两个双栉鳃由于鳃丝的延长及回折变成了两个瓣鳃。这样就构成了 4 个宽大的过滤表面。

在鳃丝延伸与回折的同时，前后鳃丝之间出现了纤毛结构，称为丝间联结（interfilamental junctions）（图 8 - 41E），以后又在上行支与下行支之间出现了瓣间联结（interlamellar junctions），鳃丝的表面也伸出长短不等的纤毛。这种鳃统称为丝鳃，牡蛎、贻贝的鳃即为这种结构，蚌的鳃丝仅延伸并未回折也称为丝鳃。在更复杂的种类两个上行支末端不再游离而与外套膜相连接，同时丝间联结与瓣间联结均以血管代替，鳃的表面成网格状，这种结构的鳃称瓣鳃，河蚌、心蛤（*Cardita*）等均为这种鳃。

取食是由于外套膜及鳃表面纤毛的打动，引起水由入水管或后端腹缘流入外套腔，再由鳃丝表面的纤毛打动引起水再由鳃丝间进入上行支与下行支之间的鳃腔内，然后再经出水管流出。水流经过鳃时，不仅完成了呼吸作用，同时水流中携带的浮游生物、悬浮的颗粒等有机物由于纤毛作用而积累在鳃的表面，鳃丝上侧前纤毛的打动对食物进行初步的筛选过滤，较小的食物颗粒由前纤毛的摆动传送到鳃丝腹缘的食物沟中，继之由食物沟内再送入到口及垂唇；垂唇上也有沟与嵴，因此也有筛选功能，较大的食物颗粒由垂唇或鳃腹缘排到外套腔中，再通过闭壳肌周期性的自发收缩使壳张开时而排出体外。鳃腔表面没有纤毛，食物颗粒并不进入其中。所以瓣鳃类的鳃具有 4 个宽大的纤毛面以过滤及筛选食物，实际上只要有 1/5 鳃丝表面就够满足呼吸功能的需要，这点足以说明瓣鳃类的鳃主要的功能还是做为滤食器官，其次才是呼吸器官。

从原鳃类发展起来的另一支为隔鳃类（*Septibranchia*），它的鳃已经退化，在鳃的部位形成了一对穿孔的肌肉质隔板（muscular septa）（图 8 - 42）。由于肌肉的收缩使隔板上下运动使水由入水孔进入外套腔经隔板孔进入鳃上腔最后经出水孔流出。小型的甲壳类、多毛类等动物随水流进入外套腔，再经过垂唇将食物送入口中，隔鳃类属于肉食性或腐食种类，例如海螂（*Poromya*）。

4. 消化

在原始的沉积取食的种类，食物的消化及消化道的结构仍保持原软体动物的形态与机能。例如原鳃类的胃壁很薄，其中仍保留胃楯、晶杆等结构，食物在胃内行胞外消化，在消化盲囊中行胞内消化及吸收。

在高等的过滤取食的种类，消化道口周围没有触手（图 8 - 43A）。胃楯上胃楯及筛选区均不发达，而晶杆囊发达、突出胃壁之外（图 8 - 44）。囊

中有粘液分泌物经固化形成晶杆，晶杆上吸附有消化酶（淀粉酶、脂肪酶），囊壁内的纤毛作用使晶杆不停的旋转，晶杆顶端被溶解释放出消化酶，进行胞外消化，晶杆的旋转也起了混合食物与酶的作用。晶杆顶端被食物不断的磨损，后端可不断地被补充，晶杆的旋转也使微小的食物颗粒进入胃盲囊进行胞内消化及吸收。不能消化的食物残渣经过肠、肛门、出水孔排到体外。食物在消化道内进行一个缓慢的但连续不断的食物流是瓣鳃类过滤取食者所特有。

隔鳃类为肉食性动物，其肌肉质的胃壁被几丁质包围，形成一个磨胃，其晶杆不发达，成小棍状伸向胃内，具有较发达的消化酶。

5. 循环与气体交换

双壳类动物均为开放式循环，围心腔位于身体的背面，围心腔中有一个心室、两个心耳（图 8 - 45A、B），心室与心耳之间有瓣膜，防止血液逆流。在原鳃类及丝鳃类由心室仅向前通出前大动脉，如贻贝（图 8 - 45A），在瓣鳃类除前大动脉之外，由心室还向后通出后大动脉，如河蚌。血液由动脉流出后，经分支到身体前端、足及内脏等，到组织中形成血窦，经血窦后汇集成血管经过肾脏、鳃之后再流回心耳与心室。鳃是其主要的交换场所，当水流经过时，被鳃所摄取的氧量比其他软体动物少，这可能与鳃的表面积较其他软体动物大有关。

此外，所有的双壳纲动物都有或多或少发达的外套循环，血液由动脉流出后，直接到外套膜中形成血窦，由血窦汇集成血管后或直接流回心耳（图 8 - 45B），或经过肾脏排出代谢产物后再流回心耳（图 8 - 45A）。外套循环也是气体交换的辅助场所。大多数双壳纲动物的血液中不存在呼吸色素，只有极少数种类如蚶、铄蛤（Lima）等具有血红素，它使外套膜等组织表现出红色。

隔鳃类鳃已消失，气体的交换完全由外套膜进行。

6. 排泄

双壳类的排泄系统为一对后肾，位于围心腔腹面（图 8 - 43A）。肾脏成一长管状，但内肾口开口在围心腔前端，外肾孔开口在出水流内肾口的下方，所以肾的后端折回，肾的前半部分内有腺体称腺体部，在此进行废物的过滤作用，其后为膀胱部分，为代谢物的贮存处，原鳃类的肾脏没有腺体部与膀胱部之区分。淡水种类的肾脏具盐分的重吸收作用，因此排出的尿液是低渗的。

7. 神经与感官

双壳纲动物的神经系统比较简单，原始的种类具有脑、侧、足、脏 4 对神经节，较进化的种类、脑、侧神经节合并，所以只有 3 对神经节（图 8 - 43A），脑侧神经节位于食道两侧，它控制着前闭壳肌及协调足、壳的运动。脏神经节位于后闭壳肌肌柱上，它控制内脏及后闭壳肌的收缩，足神经节位于足前端肌肉内，控制足的运动，此外在脑侧神经节与脏神经节之间，脑侧神经节与脑足神经节之间还有两对神经索将神经节联结起来。

感官不发达，在一些活动能力较大的种类，例如扇贝，在外套膜缘的中褶皱上有成对的小触手（图 8 - 46），其中含有触觉及化学感觉细胞，还有许多小眼，小眼的结构较发达，甚至包含了晶体与网膜，可以感受光强度的改变。此外在足神经节周围有一对平衡囊，控制身体的平衡。许多种类在后闭壳肌下或出水口周围有一些感觉上皮，称嗅检器，能感受水质与水流的改

变。

8. 生殖与发育

绝大多数的双壳类动物为雌雄异体，生殖系统结构简单，仅有一对生殖腺，围绕在肠道周围（图 8 - 43A），原鳃类及丝鳃类没有生殖导管，生殖细胞通过围心腔及肾脏排到体外。瓣鳃类具有独立的、很短的生殖管，在靠近外肾孔处开口到出水腔中。也有的种生殖孔与肾孔开口在共同的乳突上。

少数种类为雌雄同体，例如扇贝（图 8 - 46）、船蛆、淡水球蚬（*Sphaerium*）等，其生殖腺位于身体中部、闭壳肌的周围。

双壳纲动物不行交配，海产种类卵在海水中受精。水温的改变，潮汐运动及异性生殖细胞的被排放都可以诱导排卵。受精卵经螺旋卵裂，发育成自由生活的担轮幼虫及面盘幼虫。面盘幼虫两侧对称。壳与壳腺最初都是单个的背板，以后外套膜的生长由两侧向腹缘延伸，才形成两枚壳。壳中央外套膜褶皱形成韧带及绞合齿，面盘幼虫经过一定时期的游泳取食之后，或经过很短时间突然脱去面盘，固着在适当的基底上变态成成体。

一些淡水种类及极少数海产种类卵在鳃腔中受精与发育。例如河蚌、球蚬等，卵在外鳃瓣的鳃腔中发育。它没有担轮幼虫及面盘幼虫，而有一钩介幼虫（*glochidium*）（图 8 - 43^B）所代替。河蚌的钩介幼虫长 0.5—5mm 长，具有双壳，壳的游离端具有钩与齿，壳内有足的原基，末端有粘着的足丝，当它在鳃腔中发育成熟后，由鳃水管排出，沉入水底，当遇到适当的寄主鱼，如鳊鱼（*Rhodeus sinensis*）等，利用壳上的钩与齿或附着足附着在鱼鳃或皮肤上，寄主的被附着部位因受刺激而迅速分泌粘液形成包囊，幼虫在其中营寄生生活，发育 10—30 天之后，幼虫特征消失，成体特征形成，破囊而出，沉入水底，开始成体生活。钩介幼虫对寄主的选择或有专一性，也有的种并不严格，因种而异。约需 5 年左右，幼体性成熟。

二、双壳纲的分目

1. 原鳃亚纲（*Protobranchia*）具双栉鳃，足位于腹面扁平，前、后两闭壳肌相等、沉积取食、全部海产。仅一目。

湾锦蛤目（*Nuculacea*）：两壳大小相等、卵圆形成三角形、绞合部具许多细齿、无水管，用垂唇触手行沉积取食，例如湾锦蛤（图 8 - 35）、云母蛤（图 8 - 36）等。

2. 瓣鳃亚纲（*Lamellibranchia*）鳃扩大、呈丝状或呈瓣鳃状、鳃丝间及瓣间均有纤毛、结缔组织或血管相连，全部为过滤取食。海水或淡水生活。

（1）列齿目（*Taxodonta*）：绞合部直，具许多相似的细齿，鳃丝状、没有丝间联结。例如泥蚶（*Arca granosa*）（图 8 - 47A）、蚶蜊（*Glycymeris*）等。

（2）异柱目（*Anisomyaria*）：前闭壳肌很小或缺乏，后闭壳肌发达，无水管。鳃丝状、鳃丝间具纤毛或结缔组织联结、绞合齿呈小结节状，或退化消失。例如贻贝（图 8 - 35），马氏珍珠贝（图 8 - 47B）、江瑶（*Pinna*）、扇贝（图 8 - 47C）、牡蛎（*Ostraea*）（图 8 - 47D）等。

（3）裂齿目（*Schizodonta*）：具很少的，分裂的绞合齿，如有侧齿与主齿不分离。瓣状鳃，例如河蚌（图 8 - 43）、蛛蚌（*Unio*），珍珠蚌（*Margaritana*）（图 8 - 47E）等。（4）异齿目（*Heterodonta*）：绞合齿形态多样，前、后闭壳肌相等或接近相等，瓣状鳃，具水管，例如镜蛤（*Dosinia*）（图 8 - 47F）、鸟蛤（*Cardium*）（图 8 - 34B）、砗磲（图 8 -

47G) 等。

(5) 贫齿目 (Adapedonta) : 绞合部不发达, 主齿或有或无, 常无侧齿, 韧带细弱或缺乏, 水管发达或很长。例如海螂 (Mya) (图 8 - 35), 船蛆 (Teredo) (图 8-39)、海笋 (图 8 - 38)、竹蛭 (Solen) 等。

3. 隔鳃亚纲 (Septibranchia) 鳃退化, 鳃的剖位出现肌隔板, 板上有小孔。由外套膜进行呼吸、外套缘三点愈合、全部深海生活。例如孔螂 (Poromya) (图 8 - 47H)、中国杓蛤 (Cuspidaria chinensis) (图 8 - 47I) 等。

第七节掘足纲 (Scaphopoda)

掘足纲动物全部是海产泥沙中穴居的一类小型软体动物，仅有 350 种左右。身体具一个管状壳，两端开口，壳的直径由后向前逐渐加大，并向腹面弯曲，因此成象牙形或喇叭形，壳长 4mm—15cm，多数在 3—6cm 之间。例如角贝 (Dentalium) (图 8-48A)。它的壳呈黄白色，个别种呈明亮的绿色。壳面光滑或具刻纹。前端壳口较大，头与足由此孔伸出壳外，并倾斜埋于泥沙中。后端的壳口较小，一般露出沙面之外，是其出、入水流的通道。

身体的形状与壳一致 (图 8-48B)，借背面 (凸面) 的一柱形肌肉附着在壳上，外套腔位于腹面全长，外套膜在原始的种类仍为两叶状，但多数种类已愈合成一管状，两端开口，靠外套膜表面的纤毛作用以及体内肌肉的收缩以造成水由前端壳口流入，由后端壳口流出。

身体前端具圆锥形头，头的周围有一圈细长的触手，或称头丝 (captacula)，其末端具粘着盘，头的顶端为口。足为圆柱形，适合于在泥沙中钻穴活动。足的上端有一圈叶褶，以增加附着，运动时靠足的收缩与附着，以拖引身体向下潜入泥沙。有的种类足末端延伸形成盘状，起锚的作用，使动物附着。

掘足类动物取食微小的浮游生物，取食时，用头丝粘着食物，再借纤毛作用将食物送入口中，或头丝中肌肉的收缩，将食物直接送入口中。口腔内有一颚及一个发达的齿舌。胃及消化腺位于身体的中部。肠呈“U”形，末端以肛门开口在身体中部的外套腔中。行细胞外消化。

掘足类没有鳃，由外套膜进行气体交换。循环系统有血管及血窦而没有心脏，是靠足有节奏的伸出与缩回以推动血液的流动。具一对后肾，外肾孔开口在肛门两侧。神经系统包括脑、足、侧、脏 4 对神经节。头丝也作为感官，足中也有平衡囊。

雌雄异体，生殖腺一个，位于身体后端，生殖细胞经过肾脏排到外套腔中，再由出水孔单个的排到体外。卵在海水中受精，其发育相似于海产的双壳类动物，具担轮幼虫与面盘幼虫 (图 8-49)。其面盘幼虫的壳及外套是双叶的 (图 8-49B)。生长过程中随着外套叶的延伸及腹缘愈合 (图 8-49C、D)，结果形成两端开口的管状外套膜及壳。经变态后形成成体。

掘足纲动物的头不发达，穴居，以及胚胎发育中早期具双叶状的外套膜及壳，说明它们与双壳纲的原鳃亚纲可能是同源的。

第八节头足纲 (Cephalopoda)

头足类全部为海产软体动物，现存种类仅 650 种左右，但化石种类超过 9000 种。多数种类善于运动、具捕食习性。它们在结构与机能方面较其他各纲发达：头部明显，并集中了中枢神经与感官；有中胚层起源的软骨包围及保护中枢神经；外套膜有发达的肌肉；足特化成腕与漏斗；具闭管式循环系统；生殖时行交配，体内受精；这些特征表现出头足类是最进化的软体动物，头足类中某些成员成为无脊椎动物中体型最大的种，例如大王乌贼 (Architeuthis) 体长可达 10m，如果包括腕共长达 16m。

现存头足类分为鹦鹉螺亚纲 (Nautiloidea) 及蛸亚纲 (Coleoidea) 二个亚纲。

一、形态与生理

1. 体制与壳

头足类动物身体也是由头、足、内脏囊、外套膜 4 部分组成，但在体制结构上可分为头、躯干 (trunk) 及漏斗 (funnel) 3 部分。原始的种类体外有一发达的盘旋外壳，如鹦鹉螺 (Nautilus)，现存的仅此一属。其他生存种类身体两侧对称、壳不发达形成内壳，如乌贼 (Sepia)，或壳完全退化消失，如章鱼 (Octopus)。头足类动物的身体结构与原软体动物相比，可能随着运动方式由爬行改变成游泳而使身体的背腹轴延长 (图 8-50) 变成了身体的前后轴。结果，头位于身体的前端，内脏囊位于身体后端，原来位于原软体动物背侧的外套膜出现了肌肉层，并延伸包围内脏囊组成躯干部，外套腔由原来位于后部移到了身体的腹面。原来位于原软体动物身体腹面的宽阔的足，也随体轴的改变向前移动，足的一部分构成了头部的腕 (或称触手)，一部分构成了躯干前端腹面的漏斗，其后端与外套膜游离的腹缘连接后成为外套腔的出水口。

纤毛作用在软体动物其他各纲中是重要的，外套膜及栉鳃上的纤毛摆动引起水流过身体，以完成取食、呼吸、排泄、生殖等功能。但头足类的纤毛作用在机能上已被外套膜上发达的肌肉所代替。肌肉的收缩引起水由外套腔口流入，再由漏斗口喷射排出。消化道中的纤毛作用也被肌肉所代替，这与头足类的游泳式运动及掠食习性密切相关。

现存的头足类中仅有鹦鹉螺具有外壳，壳两侧对称，平面盘旋 (图 8-51A)，壳内有许多横隔板 (transverse septa) 将壳分隔成许多小室，最后一个室最大，是身体所在的室也称住室 (图 8-51B)。这一系列的小室是随着动物不断地生长、身体后端不断分泌隔板而形成，以致壳也不断的增大。隔板均呈半月形、前凹后突，板的两端与壳相连处称为缝合线 (suture)，隔板中央有小的向后伸出的突起，其中央有孔。生活时前后突起之间有活体组织相连，形成一个纵贯所有壳室的体管 (siphuncle)，体管内充气或液体以控制身体在海洋中的垂直运动。

已灭绝的化石鹦鹉螺类，壳的形态变化很大，壳或为直管状，或直管的后端卷曲、或盘旋，其壳板的缝合线或简单或复杂，例如寒武纪地层中出现的鹦鹉螺化石，其缝合线简单，多呈直线形 (图 8-52A)，志留纪地层中出现的菊石类 (Ammonoidea) 壳板的缝合线复杂 (图 8-52B、C)，这反映了它们进化的水平。

现存头足类中除了鹦鹉螺具外壳之外，其他种类均为内壳或壳消失，内

壳的形态也并不完全相同。一般认为这是由已灭绝的箭石类 (Belemnites) 向不同的方向发展, 以致形成现存种类不同的内壳或壳的消失 (图 8-53)。箭石类的壳呈锥形, 其中一支经过壳的旋转形成现存深海生活的旋尾乌贼 (Spirula); 一支壳的隔板消失, 仅留下角质层的背壁做为肌肉的附着点及身体的支持物, 即形成现存的枪乌贼 (Loligo) 的壳; 一支保留了壳的隔板, 但壳退化成扁平的舟形, 仅做为身体的支持物, 如乌贼的壳; 还有一支壳完全退化消失, 如章鱼这种变化的趋势在于减轻壳的重量, 以利于身体的运动。在壳逐渐退化的同时, 体内出现了中胚层形成的软骨, 以增加身体的支持及保护。

2. 外套膜、漏斗与运动

头足类的外套膜是多肌肉质的, 其中包括放射肌与环肌。外套膜在身体的背面与体壁相连、腹面游离, 与内脏之间的空间形成外套腔。由足特化形成的漏斗位于身体腹面躯干的前端, 它也是肌肉质结构, 漏斗的前端细长, 其开口指向前端, 漏斗后端宽大, 可伸入外套腔中, 漏斗后端两侧有一软骨凹陷与外套膜腹缘前端的软骨突形成一闭锁器 (socket and knob) (图 8-54) 以封闭外套腔的开口。

头足类的运动是以外套膜的肌肉收缩为动力。当外套膜环肌松弛、放射肌收缩时, 外套腔体积扩大, 水由外套腔开口处进入外套腔中, 外套腔充水后, 放射肌松弛、环肌收缩、闭锁器扣合关闭了外套腔的开口, 外套腔中增加了压力, 迫使水由漏斗前端开口处喷射出去。其反作用力推动身体迅速倒退, 漏斗中有一前端游离的舌状活瓣, 使水只能由漏斗口喷出, 不能由外界流入。如果漏斗前端向后弯曲喷水时, 则其反作用力推动身体向前运动。乌贼等动物在正常情况下漏斗向前喷水比向后喷水力量更大, 因此头足类向后倒退运动较向前运动更迅速而常见。特别是在长距离游动时更常用倒退式运动。外套膜在躯干的边缘形成鳍, 运动时起着舵的作用, 加之许多种类身体又形成流线形, 使它们的运动速度达到了水生无脊椎动物中最快的一类。

头足类中除了可做游泳运动之外, 也可做垂直升降运动, 例如小头乌贼 (Cranchia), 体内有发达的体腔液, 体内的许多离子可被代谢产物氨所代替, 使与海水等渗, 以减轻重力, 形成漂浮机制。又如乌贼隔板中的气室也可充满氮气, 通过调节体内气体与液体的体积而做垂直运动。而鹦鹉螺通过壳内体管组织中盐度的改变, 引起吸水与排水, 再通过气室中气体与液体的交换或气体与液体体积比例的改变而进行升降运动。鹦鹉螺可利用这种方式在水深 500m 深处生活, 并做有节奏的昼夜垂直运动, 即白昼潜伏水下, 夜间到表层来觅食。

八腕类章鱼 (Octopus) 等一般不善于运动, 躯干部变成了圆球形 (图 8-55A、B), 没有鳍, 外套膜前侧边缘与体壁愈合, 使外套腔孔大大减小, 它们也利用漏斗的喷水及触手的划动进行游泳运动, 也可利用腕在水底爬行, 因其腕的内面有许多吸盘 (sucker) 吸附在岩石上拖动身体前进。一些深水底栖的八腕类, 有的种八个腕之间有薄膜相连, 以致形成倒置的伞状, 借助于腕伞的开闭运动及漏斗的喷水在海底做水母状运动, 例如水母蛸 (Amphitretus) (图 8-53C)。另外, 远洋生活的船蛸 (Argonauta) (图 8-53D) 又次生性的出现了极薄的石灰质外壳, 又靠体内充气行漂浮运动。

3. 气体交换

许多头足类动物善于运动, 且能做长距离的回游, 加速气体的交换对它

们是十分重要的。外套膜、漏斗的肌肉收缩所引起的水流，比纤毛作用引起的水流极大的增加了水经过身体的流量及流速。另一方面鳃的结构也发生了相应的改变。头足类仍然是双栉鳃，鸚鵡螺具有4个，其他头足类2个栉鳃。鳃的表面增加了褶皱以扩大表面积，鳃表面的纤毛已消失，鳃中几丁质的支持棍移到了鳃的后缘(图8-56)；水流经鳃表面的方向也发生了相应的改变，鳃丝中血液也是在毛细血管中流动。鳃的基部有一对鳃心(branchial heart)，它的收缩可增加鳃血管中的血压以加速流动，所有的这些改变有利于血液在鳃中流通的速度，加快了气体的交换，以适应其运动的需要。

在深海生活的具腕间膜的头足类，鳃退化成遗迹，气体的交换通过体表进行。

4. 取食与营养

头足类都是肉食性动物，鸚鵡螺及具腕间膜的蛸类均为较深海底的底栖动物，它们以微小的动物为食。乌贼、章鱼类浅海底栖生活，它们以捕食水底生活的鱼、蟹、多毛类等为食。远洋生活的枪乌贼、柔鱼(Ommatostrephes)等常追捕鱼群或虾群，为掠食习性。

头足类以口腕捕食，鸚鵡螺有38个口腕，在口周围排成两圈(图8-51B)。腕等长，没有吸盘，不取食时可缩回壳内。乌贼及枪乌贼等具10个腕(属10腕目)(图8-54)，对称排列，由头部背中线向腹缘数起，第4对腕特别长称为触腕，头的两侧有一对触腕囊，不用时，触腕后端缩入囊内，与其他各腕等长，腕的内面有吸盘2—4行。吸盘成杯状，内有肌纤维，基部有柄，杯内有角质环及细小的钩齿。章鱼、船蛸等具8个腕(属8腕目)等长，没有触腕，腕上亦有吸盘、杯状，但没有柄及角质环。取食用触腕或腕迅速伸出，捕到食物后，再由其他腕协助将食物共同送入口中。

口腕的中央是口，口周围表皮褶皱形成唇，口后为一肌肉质发达的口球(buccal mass)(图8-57)，口球内有一对强大的几丁质颚，形似鸚鵡喙，用以撕裂食物，口腔中还有一齿舌带。深海生活的八腕类，由于已变成沉积取食，其齿舌带不发达或完全消失。一般有2对唾腺开口到口腔中(图8-57B、C)。前面的一对分泌双肽酶(dipeptidase)，后一对分泌溶蛋白酶(proteolytic enzymes)及神经毒素，其消化酶用以消化食物，神经毒素有麻痹及毒杀捕获物的功能。

口球后为食道，靠肌肉的收缩将食物送入胃。鸚鵡螺及八腕类食道上可形成一嗉囊(crop)(图8-57B)，食物经嗉囊然后再送入胃，胃接受胰脏(pancreas)及肝(liver)的分泌物，进行初步的消化，然后再到盲囊中进行进一步的胞外消化，盲囊的前端亦有一纤毛褶，可将较大的食物颗粒送回胃中再消化，食物的吸收主要在胃、盲囊或肠中进行，食物的残渣由肠、肛门开口到外套腔中。头足类发达的消化道及消化腺与其捕食习性密切相关。

5. 循环

头足类与其运动迅速、捕食等生活习性相关，具有闭管式循环系统，为软体动物中唯一具闭管循环的一类。围心腔中有一个心室及2—4个心耳，心耳的数目与鳃，肾数目相一致，因此鸚鵡螺有4个心耳，其他种有2个心耳(图8-58)。由心室向前、后分别通出前大动脉(anterior aorta)及后大动脉(posterior aorta)。它们分别向前、后运行、分支，以毛细血管进入组织细胞之间，然后头部及身体前端的血液汇集成前大静脉(anterior vena)，末端分为两支，穿过肾囊后行，身体后端、外套膜及内脏的血管汇

集形成后大静脉 (posterior vena)，末端也分为两支，并分别与前大动脉的两支汇合进入鳃心，鳃心也是肌肉质的，其收缩可增加入鳃血管的血压，鳃丝中也有毛细血管，血液完成气体交换后便经出鳃血管再流入心耳与心室；如此完成血液循环。头足类的血液中含有血蓝素。

6. 排泄

头足类的排泄器官亦为后肾，但呈囊状，鸚鵡螺具 4 个肾囊，其他动物 2 个，其外肾孔开口在外套腔中肾乳突上 (图 8-54)，另一端以肾围心腔管与围心腔相通 (图 8-58)。当前后大静脉分枝后进入肾囊内之后，静脉的管壁周围形成大量的褶皱，称肾附属物 (renal appendage)，它的搏动与鳃心的搏动是一致的，血液中的代谢产物渗出肾附属物进入肾囊，经肾囊的重吸收后，代谢物由外肾孔排到外套腔，经漏斗喷水时，排出体外。鸚鵡螺的肾围心血管开口在外套腔中。

另外，乌贼的鳃心之下是一对附鳃心 (branchial heart appendage)，它相当于其他软体动物的围心腔腺 (pericardial gland)，可以收集围心腔中的代谢产物。其排泄物主要是鸟粪素 (guanine)。

7. 神经与感官

头足类具有非常发达的神经与感官系统。它们的脑、足、脏、侧 4 对神经节均集中在头部食道的周围形成神经中枢 (图 8-59A)，并且在中枢神经之外有中胚层形成的软骨包围，这在无脊椎动物中是唯一的。每对神经节都有高度的分化，可以由实验测知它们的机能及控制范围。脑神经节位于食道上方，特别的发达，由脑发出神经到口球，并在口球的背腹面形成口球上神经节 (superior buccal ganglia) 及口球下神经节 (inferior buccal ganglia)，控制口球肌肉的收缩。由脑向两侧发出一对视神经，在眼球基部形成一对巨大的视神经节 (optic ganglia)。足神经节在脑后食道的腹面，有神经索与脑相连，由足神经节发出神经到腕及漏斗，所以从神经支配也说明腕与漏斗是同源于其他软体动物的足，脏神经节与侧神经愈合，位于食道腹面足神经节之后。由侧脏神经节发出 3 对神经：一对到内脏形成交感神经 (sympathetic nerves)，并在胃与盲囊之间形成胃神经节 (gastric ganglia)，控制胃与盲囊的运动；一对是到鳃的神经，并在鳃的基部形成鳃神经节 (branchial ganglia)；还有一对神经到躯干前端两侧的外套膜上，形成巨大的星芒神经节 (stellate ganglia) 控制外套肌肉的收缩。星芒神经节中包含有巨大的神经纤维 (giant fibers)，它是由侧脏神经节内的巨大神经细胞 (图 8-59B) 发出的神经纤维，并穿过外套膜到达星芒神经节，由星芒神经节也发出巨大神经纤维到达外套膜的肌肉上。

巨大神经是由多个神经细胞愈合形成，乌贼的巨大神经纤维直径可达 1000 μm ，而一般动物神经纤维的直径仅在 50 μm 以下，它使神经冲动传递十分迅速。头足类在缓慢游动时，是由星芒神经节发出的小运动神经纤维支配，而快速运动是由巨大神经细胞及巨大神经纤维所支配。它引起所有的外套肌肉强有力的同步收缩，以形成迅速的运动，特别在追捕食物、逃避敌害时，都由巨大神经支配。由星芒神经节到肌肉的距离越远，其巨大神经纤维的直径就越大。

头足类具有发达的感官，特别是眼的结构。鸚鵡螺的眼结构比较简单，形成一个球形的囊，内有杆状体层、色素层及视网膜细胞层，没有晶体。乌贼等蛸亚纲动物的眼结构复杂，与脊椎动物的眼相似，眼的基部有软骨支持，

形成眼窝。眼包括角膜(cornea)、晶体(lens)、晶体的两侧有睫状肌(ciliary muscle)牵引，其前缘两侧还有虹彩光阑(iris diaphragm)、以调节瞳孔(pupil)的大小、控制进光量(图 8-60)。晶体的焦距是固定的。瞳孔常为裂缝状，常保持水平，晶体后为胶状液体所充满，眼球的底部为网膜(retina)，网膜是一层含有色素的杆状细胞，是一种光感受细胞，视网膜外为视神经。视神经与巨大的视神经节相连。在眼球外面的皮肤也可以形成眼皮，在八腕目眼皮很发达，它的收缩可以完全被覆眼球。从结构上看，这种眼无疑是可以成像的，特别是对物体的水平与垂直投影的辨别能力应该是很强的。但头足类眼的视力范围与脊椎动物的眼相比，还是很有限的。

头足类也有发达的平衡囊，位于中枢神经外的软骨中，足神经节与侧神经节之间，完全被软骨包围。另外还有嗅检器。乌贼的嗅检器官在眼后，为一皮肤凹陷，内有许多嗅觉细胞。

8. 色素细胞、墨腺及生物发光

头足类的体表常表现出紫色、褐色、黄色、墨色等，因种不同。相同的种也常因环境的改变、或求偶交配、或受到刺激与干扰，而使身体改变颜色。这主要是由于它的表皮中含有许多色素细胞(chromatophore)。色素细胞中含有色素颗粒，色素细胞的周围有微小的肌纤维向四周辐射并附着在其他细胞上。当肌纤维收缩时，色素细胞向四周扩展，细胞变成扁平状，色素颗粒展露，身体的颜色表现出来。当肌肉松弛时，细胞变小，色素颗粒在细胞内集中并隐蔽，体色变浅。因而使体表的颜色产生深浅的变化。还有的种类同时存在着几种色素细胞，或成群、或成层的分布在体壁内。有时由于光线的强度不同，使不同的色素细胞扩展而引起体色的改变。颜色的改变是受神经及激素的控制，视觉反应是其最主要的刺激之一。

头足类除了鹦鹉螺及深海生活的一些种类之外，都具有一个墨腺(ink gland) (图 8-57^B)，作为它的防卫及攻击器官。墨腺成一长囊状，后端为墨囊，内有分泌墨汁的腺体部分，此外，囊内也为贮存分泌物的场所，墨囊的前端为一长管，与肠伴行，其末端开口在肛门附近的直肠内，当头足类遇到强大的敌人或惊恐逃遁时，它会将贮存的墨汁通过肛门、漏斗口喷射出来，使周围海水一片黑色，头足类乘机逃脱，特别是在与一些捕食头足类的鱼类相遇或搏斗时，常采用这种手段进行防卫。头足类有时在追捕鱼群时也会潜入鱼群中，释放墨汁乘机捕食。其墨中含有很高的碱性，对一些鱼类等有麻作用。

一些中层或深层海水中生活的头足类，具有生物发光现象(bioluminescence)。像许多具有生物发光能力的动物一样(例如某些原生动物、腔肠动物、环节动物及节肢动物等)，它们都能产生一种蓝绿色的冷光。因为它们发光的机制基本上是相同的，即在某些无机离子及高能键三磷酸腺苷(ATP)的协调作用下，荧光素(luciferin)在荧光素酶(luciferase)的参予下被氧化的化学过程。荧光素是一种蛋白质，在有 ATP 加入时，形成荧光素-ATP 复合体，当水、氧及镁离子存在时，加入荧光素酶则产生生物光，而 ATP 失去一个高能键变成了二磷酸腺苷(ADP)。其作用方式如图：

生物发光时并不产生热量，因此这种光称为冷光，而且大多数情况下所产生的不是连续光，而是闪烁光。这是由于发光器是通过特殊细胞的神经刺激而引起。头足类的发光或是由于固定的发光器发光，或是由体内共生的细菌而发光。不同种所发出的光可能有不同的光强度或不同波长的光，但多数

情况下生物光都是蓝色光或绿色光。

生物发光的生物学意义尚不十分清楚，但可能与引诱异性、诱捕食物及对抗敌害有关。特别是对无光层生活的种类更为重要。

9. 生殖与发育

头足类均为雌雄异体，少数种类雌雄大小有区别，例如船蛸的雌体较雄体大，但多数种类雌雄区别根据腕的不同来判断。雄性个体有一个或一对腕变成茎化腕用以交配，雌性的腕没有变化。在十腕目中多数种类左侧（少数为右侧）的第五腕变成了茎化腕（hectocotylus）（或称交接腕），八腕目多数右侧的第三腕变成了茎化腕。还有的种是在第一腕茎化，常因种而异。腕的变化表现在长度不同、末端膨大、或出现精液沟，甚至吸盘的改变等。

雄性生殖系统包括单个的精巢（图 8-62A）位于身体后端中央的生殖腔（体腔的一部分）中，生殖细胞来自体腔上皮细胞。输精管高度盘旋，由生殖腺的一侧通出，后端膨大形成贮精囊及前列腺（prostate gland），精细胞到贮精囊后形成精英（图 8-62B），精英成棒状，外表有几丁质鞘，内有大量的精子。精英顶端有射器（ejaculatory organ）。输精管后端形成精英囊（spermatophoresac），精英形成后贮存在精英囊中，其末端即为雄性生殖孔，开口在左侧外套腔中。

雌性生殖系统包括单个的卵巢，位于身体后端中央，生殖细胞亦来源于体腔上皮细胞，卵成熟后成批的进入身体左侧盘旋的输卵管中，输卵管后端具输卵管腺（oviducal gland），它的分泌物形成卵膜，输卵管的末端以雌性生殖孔开口在左侧外套腔中。在卵巢的顶端有一对很发达的白色腺体，称缠卵腺（nidamental gland），它分泌的粘性物质将卵粘着在一起。缠卵腺的顶端还有一对小的副缠卵腺（accessory nidamental gland），其功用不详。头足类的卵体积很大，最大的直径可达 15mm，因为它由体腔上皮形成之后，并接受来自体腔上皮的滤泡细胞（follicle cells）所提供的营养，因此卵内含有大量的卵黄。

头足类行交配受精，交配时节雌雄有追尾现象，然后雌雄个体头部相接触，以腕相互紧抱（图 8-63A），雄性以交接腕在其生殖孔处取出精英，再送入雌体的外套腔中，精英到雌体后，射器伸出，精子溢出在外套腔中使卵受精，受精卵仍由漏斗口一个个排出（图 8-63B），并被缠卵腺粘液粘着成葡萄状或条状等粘附在物体上（图 8-63C）。乌贼常 50—100 粒左右的卵粘成一丛，也有的种交配时是以雄性的茎化腕脱落到雌体外套腔中。产卵时雌性常群集，在相同的海区产卵，也有的种卵单个产出以卵柄附着在海藻上。卵产出后吸水，膨胀成数倍。产卵后母体或随即死亡，有的种母体携带卵丛至孵化后死亡或不死亡。有实验证明产卵是受视神经周围的一对视腺分泌的激素所控制。除去视腺、头足类则停止产卵及孵化，而取食活动又开始。

头足类为直接发育，端黄卵、盘状卵裂（图 8-62，D-F），这不同于其他软体动物。形成胚盘后，逐渐将卵黄包围，形成卵黄囊，随着发育卵黄逐渐被吸收。当胚胎形成眼与口之后，腕在眼后形成，以后逐渐向前移动并包围口，外套膜的生长将漏斗的基部包围在外套腔中。新孵化的幼体与成体相似，游泳生活，达到一定大小后才营底栖生活。

头足类蛸亚纲中，一些种具有回游习性，例如一种台湾枪乌贼（*Loligo formosana*）、一种曼氏无针乌贼（*Sepiella maindroni*）等。前者每年夏季自台湾海峡的南方成群结队游到福建厦门一带，在早春又游到北部湾一带产

卵。产卵后又游回深水区。成体寿命一般是1—3年。

二、头足纲的分目

1. 鹦鹉螺亚纲 (Nautiloidea) 除了鹦鹉螺 (Nautilus) 一属为生存种类之外, 其他都为化石种类。成体具一钙质外壳, 壳或盘旋, 或呈锥形等。腕的数目超过 10 个、无吸盘。鳃、心耳、肾均为 4 个, 又称四鳃亚纲 (Tetrabranchia)。无墨囊、漏斗两叶状。鹦鹉螺从寒武纪直生存到现在。其他灭绝种类很多, 例如菊石类 (Ammonoidea) 存在于志留纪到白垩纪。

2. 蛸亚纲 (Coleoidea) 具内壳或无壳, 壳为钙质或角质。腕数 8 个或 10 个, 具吸盘。鳃、心耳、肾均为 2 个, 也称为二鳃亚纲 (Dibranchia), 具墨囊。从石炭纪直到现在, 分两个目。

(1) 十腕目 (Decapoda): 内壳, 壳减小成舟形, 为钙质或几丁质。腕 10 个, 其中两个成触腕。吸盘具角质环, 例如旋乌贼 (Spirula) (图 8-53), 乌贼 (图 8-54)、枪乌贼、大王乌贼等。

(2) 八腕目 (Octopoda): 无壳, 体常呈球形, 具 8 个腕, 吸盘无角质环, 也无鳍。例如章鱼 (图 8-55A)、船蛸 (Argonauta) (图 8-55D), 其雌性个体又次生性的出现外壳, 但壳绝无隔板, 又如幽灵水母 (Vampyroteuthis), 具腕间膜, 水母蛸 (图 8-55C) 等。

第九节软体动物的起源及经济价值

一、软体动物的起源

软体动物与下章将要讲到的环节动物有着相似的胚胎发育过程，即都是螺旋卵裂，都有相似的担轮幼虫，所以长期以来人们认为这种相似性是它们起源于共同祖先的证据。

但自从生活的单板类新蝶贝被发现以后，有人对软体动物与环节动物的进化关系提出了不同的看法。某些动物学家认为新蝶贝的内部结构表现出器官的直线性重复排列，例如有 8 对收缩肌、5 对鳃、6 对肾、2 对心耳，这种重复排列是原始的软体动物出现的分节现象（segmentation）。从而导致软体动物起源于环节动物的结论，特别是胚胎发育过程中的相似性，似乎更有利于这一结论。

大多数动物学家并不同意这种看法，他们认为把新蝶贝的某些器官的重复排列看做是分节现象的根据是不充分的。首先新蝶贝只有一个壳，不表现任何分节的遗迹，其次器官的重复排列在数目上相差甚大，彼此各不相同，其他各纲鳃、心耳与肾在数目上都是一致的。所以新蝶贝的器官的重复出现不可能被认为是软体动物的原始分节特征，否则将无法解释其他各纲器官数目的一致性。认为软体动物起源于环节动物的结论是不能成立的。由于软体动物与环节动物胚胎发育的相似性，说明它们有着共同的起源，共同起源于相似于扁形动物的祖先，然后各自向不同方向发展，软体动物不善于运动，出现了背壳，发展了保护性的结构与机能，形成了软体动物的特征。而环节动物通过身体的延长，内外结构上出现了分节现象以适应穴居生活，形成了环节动物的特征。

软体动物中，腹足纲、双壳纲、掘足纲与头足纲最初都具有一个壳，可能是来自原始的单板类，而无板类与多板类可能在形成单板类之前就已经分道发展了，而无板类的无壳现象可能是原始的特征，而不是次生性的特征。

二、经济价值

软体动物不仅种类多、分布广，而且与人类的关系也很密切，是动物界中很有经济价值的一类。

软体动物中很多种类都有很高的食用价值，我国沿海盛产的墨鱼（乌贼）是我国四大渔产之一（即大黄鱼、小黄鱼、带鱼及墨鱼）。腹足类的鲍、玉螺、红螺，陆生的大蜗牛；双壳纲的牡蛎、扇贝、贻贝、江瑶、蛏、蚶等，头足类的各种乌贼、柔鱼、章鱼等都是人们喜食的上等佳肴，它们不仅肉质鲜美，而且含有丰富的蛋白质、维生素等。可做食用的种类远不止上面所列举的代表。大量的贝类除了鲜食还可做成各种加工食品，例如牡蛎可做成罐头（蚝肉及蚝油），淡菜、贻贝、江瑶等制成干制品，我国生产的上述制品行销许多国家。我国沿海历来有人工养殖贝类的历史，但目前还远远不能满足人民的需要，对我国宽阔的沿海海域的充分利用，更广泛的开发贝类养殖这一自然资源还有相当的距离。

另外大量的软体动物可做为装饰品。首先，天然生产或人工养殖的珍珠是名贵的装饰品，可做成项链、指环、耳环等。我国从 60 年代之后采用人工方法培育珍珠取得了很大成绩。目前不仅用海产贝类养珠，也利用淡水的珍珠蚌，三角蚌等培育珍珠，制成装饰品。另外在珍珠生产中的劣等产品，或天然贝类的珍珠层可做为化妆品的原材料，如各种珍珠霜等。我国历史悠久

的贝雕艺术，近年来也发展迅速，成为我国工艺品中的一枝新秀，人们利用各种形状、色泽的贝壳，雕刻镶嵌成各种彩画、制成家俱上的装饰品，深受国内外的欢迎，成为我国特有的一种工艺品。此外许多形状奇特、色彩艳丽的各种名贵贝类，例如宝贝、玉螺、榧螺、梯螺等等从 18 世纪以来就是人们喜爱的蒐集品及收藏品。

许多软体动物可做中药材在我国已有悠久历史，利用珍珠、珍珠粉、石决明（鲍壳）可治疗高烧、惊风、高血压、疮疖等疾病；利用海螺蛸、牡蛎壳等治疗胃溃疡、胃出血、痢疾等消化道疾病；贝类的肉质可滋补气血，增强体质更是众所周知。

大量的贝类可做家禽的饲料，大型贝壳可烧制石灰或作成工业原料，在经济上也有一定的价值。

一些软体动物作为人畜寄生虫病的中间寄主，对人类有较大的危害，例如钉螺、扁卷螺、锥实螺类，它们在传播及保存疾病方面起了重要作用；又如船蛆、凿石蛤等对港湾、码头、船舶等造成经济损失；固着生活的牡蛎、贻贝等固着在船底，海底电缆，管道，造成航海及通讯的故障；蜗牛、蛞蝓取食蔬菜水果；锈凹螺等危害人工养殖的海带；骨螺、玉螺等取食养殖贝类等；给种植业及养殖业都带来危害，造成相当的经济损失，这些都是软体动物对人类有害的方面。

