

第二章 原索动物 (Protochordata)

脊索动物门中的前两个亚门——尾索动物亚门和头索动物亚门，属于低等脊索动物，又总称为原索动物。

第一节 尾索动物亚门 (Urochordata)

本亚门包括海鞘 (Ascidia)、柄海鞘 (Styela) 等约 2000 多种单体或群体生活的海产动物。体形由肉眼刚能看出到身体直径达 30cm，具有特殊的生活方式和体制结构。少数种类终生营自由游泳生活，大多数种类只在幼体期营自由游泳生活，尾部有脊索的结构 (故称为尾索动物)，经过变态发育为成体后，即营固着的生活方式，尾部连同其中的脊索随即消失。

尾索动物又称被囊动物 (Tunicata)，这是由于这类动物体外被有一层特殊的被囊 (tunic)。被囊是由一种化学性质近似于植物纤维素的被囊素 (tunicine) 所构成，这种结构在动物界几乎是唯一的情况，仅见于尾索动物和少数原生动物。

尾索动物一般为雌雄同体的，但同一个体的精子与卵子并不同时成熟，所以通常不能自体受精。生殖方式既有无性生殖以出芽的形式形成群体，也有有性生殖和世代交替现象。

早在 2000 多年前，亚里斯多德 (Aristotle，公元前 384—公元前 322 年) 就曾描述过海鞘，称之为“Tethyum” (希腊字，海鞘的意思)，其后很长时期一直把它归属于无脊椎动物。居维叶 (Cuvier) 给这一类命名为被囊动物门 (Tunicata)，列在放射动物门 (Radiata) 和蠕虫门 (Vermes) 之间，其后又有人将它列为软体动物。直至 1866 年俄国胚胎学家柯瓦列夫斯基研究了海鞘的胚胎发育，才正确地阐明了它的分类地位：海鞘不是无脊椎动物，而是和文昌鱼相近的低等脊索动物。

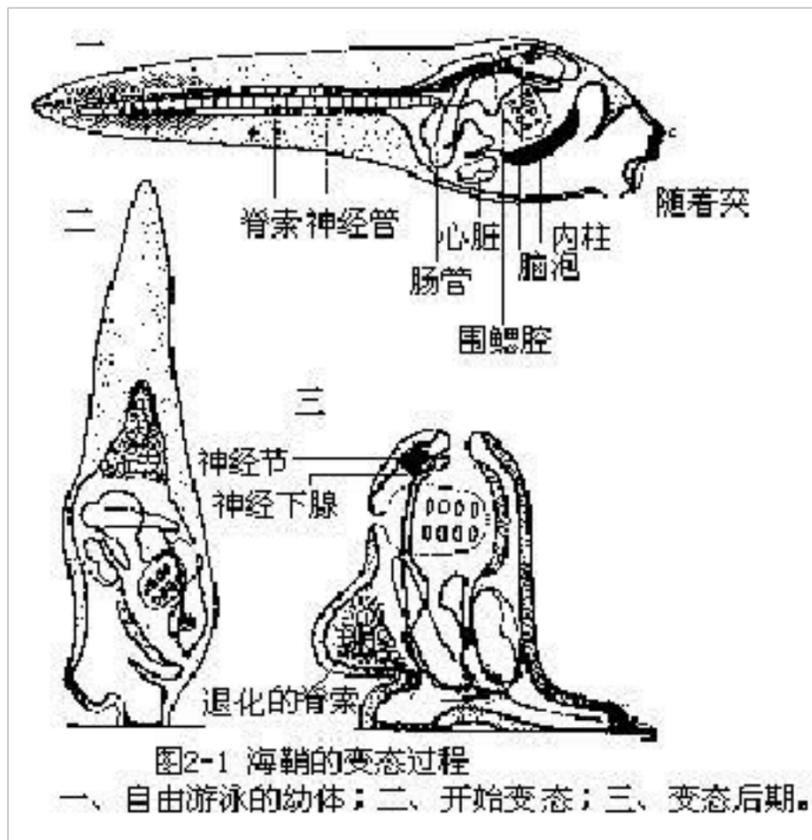
一、海鞘的幼体及变态过程

只有通过海鞘的幼体才能了解它的脊索动物的特点，因此，我们首先了解幼体和其变态过程，然后再介绍成体。

海鞘的受精卵经卵裂依次形成囊胚、原肠胚和神经胚，然后孵化成外形似蝌蚪、在水中自由游泳的幼体。幼体体长 1—5mm 具有肌肉质的侧扁长尾，在尾内有典型的脊索。脊索背侧有中空的背神经管，神经管前部膨大形成脑泡，并具有含色素的眼与平衡器。具有完全的消化道，有口、膨大的咽、内柱、肠和肛门，在咽壁上穿孔形成鳃裂。这样，海鞘的幼体就具备了脊索动物的三大主要特征：脊索、背神经管和鳃裂。此外，心脏的位置也和其他脊索动物一样，位于身体的腹侧。

幼体的这种自由生活状态只能持续几小时乃至一天，即以身体前部的附着突起吸附在水中物体上，并开始其逆行变态 (retrograde metamorphosis) (图 2-1)：尾部连同其内的脊索逐渐被吸收而消失；神经管逐渐缩小，仅残留成为一个神经节；感觉器官则完全消失；反之，咽部扩大，鳃裂数目大大增加，并形成了围绕咽部的围鳃腔；口孔与泄殖孔的位置由背侧转向和吸附端相对的顶端 (这是由于口孔和附着突起之间增长特别快，而背侧其他部位生长滞缓，其结果使身体各部位的相对位置起了变化)。随后，在体外分泌出了一层具有保护身体作用的厚被囊。于是，营固着生活的海鞘成体便这样成长起来。

二、海鞘成体的结构

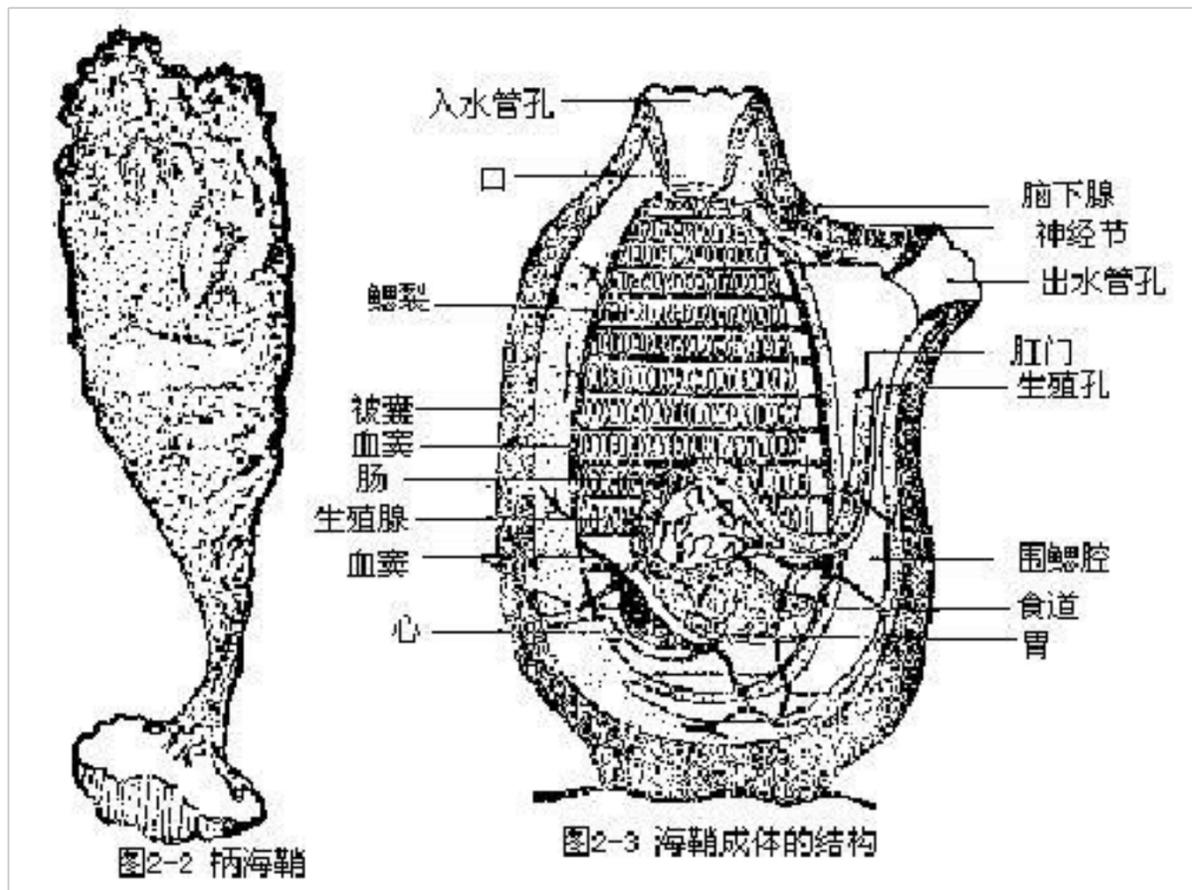


(一) 外形 成体海鞘的身体象一个椭圆形的囊袋，顶端的一孔是入水管孔（*incurrent siphon*），稍侧面较低处另有一孔名出水管孔（*excurrent siphon*）。水流带着食物和氧由入水管孔进入体内，废物和由鳃裂流出的水流由出水管孔排出。身体基部固着在海底岩石、贝壳、船底、船帮等物体上。我国沿海常见的柄海鞘（*Styela*）（图2-2），基部呈长柄状。从海鞘的发生来看，出水管孔位于背方，因此相反的一面便是腹侧。如果将不溶于水的带色颗粒饲喂海鞘，则可以看出这些颗粒随水流不断地进入入水管孔，同时水也不停地由出水管孔流出。如果用手触或用化学药品刺激海鞘，可见它猛然收缩，体内的水可从两孔猛力射出。除去刺激因素后，海鞘逐渐放松，水管孔重新开放。

(二) 被囊与外套膜 体壁的最外层为厚而粗糙的被囊，呈棕褐色。被囊是由半透明的基质构成，其间散布有零星的细胞。基质是外胚层上皮的分泌物，但基质内的细胞不仅有外胚层细胞，而且还有中胚层细胞，后者穿过外胚层而游离在基质中。

剥去被囊，即可见其内有一层软的外套膜（*mantle*）。外套膜是由外胚层和中胚层的肌肉纤维及结缔组织构成，仅在入水管孔与出水管孔边缘处与被囊相愈合。

再剥开外套膜，其内的腔并非体腔，而是围绕咽部的围鳃腔（*atrial cavity*）（图2-3），该腔以出水管孔通体外。围鳃腔在发生上，是由身体表面陷入内部的空腔，因此围鳃腔的衬里，来自外胚层（参见文昌鱼围鳃腔的形成，23页）。这样，在咽部的水流穿过鳃裂，汇集入围鳃腔，再经出水管孔排出体外。



(三) 消化与呼吸系统 入水管孔的底部有口，口向内为宽大的咽，咽壁为大量的鳃裂所贯穿。咽以下为短的食道，下接膨大的囊状胃，胃下接略呈弯曲的肠；胃和肠位于围鳃腔的外面。肠末端的肛门位于出水管孔的下方，开口于围鳃腔内。海鞘营固着生活，不能主动地去捕获食物，而是依靠水流带进食物。适应这种被动的营养方式，在消化器官内有特殊的构造——内柱（endostyle）。内柱为咽壁里面腹侧中央处的一条纵沟，具腺细胞和纤毛细胞。腺细胞分泌粘液，可以将进入咽中的食物小颗粒粘成食物团；纤毛细胞的纤毛可以摆动，使水流作定向流动。和内柱相对，即在咽的背面也有一条膜状纵褶，称背板（dorsal lamina），或称咽上沟（epipharyngeal groove）。内柱与背板在咽前端以围咽沟（peripharyngeal groove）相连。由于内柱纤毛的摆动，使食物团前行经围咽沟，沿背板后行而入食道，再进入胃、肠进行消化。不能消化的残渣即由肛门排至围鳃腔，随水流畅经出水管孔排出体外。

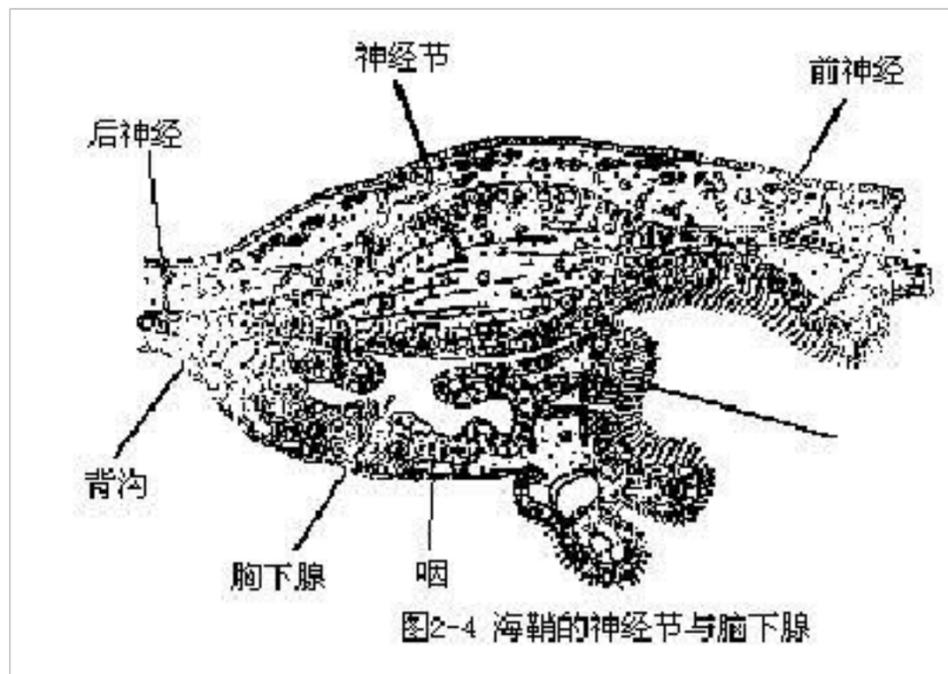
呼吸作用是依靠含有氧气的水流经鳃裂时完成。在鳃裂周围的咽壁上具有丰富的血管，当水流畅经鳃裂时，水中的氧即进入血管中血液内，而血液中的二氧化碳即排出到水中，最后水由围鳃腔经出水管孔排出体外。

(四) 循环系统 心脏位于身体腹面靠近胃的围心腔内（属于体腔的一部分）。由心脏前端发出一条粗血管，称鳃血管，分布于鳃裂间的咽壁上；由心脏后端发出另一条大血管，称肠血管（或内脏血管），分布到胃、肠等内脏器官。这些血管一再分支后即流入血窦，即各器官的组织间。血窦并没有真正的血管壁，因此，海鞘的血液循环属于开管式的。

海鞘循环系统的最大特点是血液不沿固定的方向流动，而是定期地改变方向。如将活的幼海鞘放在海水槽内，在实体显微镜下观看，则可见心脏由一端开始搏动，好象连续的波纹，逐渐由左端传到右端，经数秒钟的停息，再开始反方向的收缩。这样，同一条血管轮流充当动脉和静脉。这种独特的血液循环方式在动物界是很少见的。心脏缺少瓣膜。血液中的血浆无色，血细胞无色或带有红、绿、蓝等颜色的色素。

(五) 神经系统和感觉器官 海鞘成体由于营固着的生活方式，神经系统及感官都很退化，和典型脊索动物完全不同。神经中枢退化成为一个神经节，位于入水管孔与出水管孔之间的外套膜上。由神经节发出若干神经分支，分布到身体的其他部分。海鞘没有集中的感觉器官，仅在触手、外套膜、入水管孔及出水管孔等处有分散的感觉细胞。

在神经节的腹面有一腺体，称脑下腺（subneural gland），其输出管以一带纤毛的漏斗开口于咽内（图2-4），其作用尚不确定。从其位置和其发生上的双重来源（一部分来源于脑的底部，另一部分来源于咽部）来看，可以认作与脊椎动物的脑下垂体有同源关系。



（六）泄殖系统 海鞘无集中的排泄器官，只在肠的弯曲处堆积有一团小的尿泡，其中装满了结晶的尿酸颗粒，排泄物进入围鳃腔，借水流排出体外。

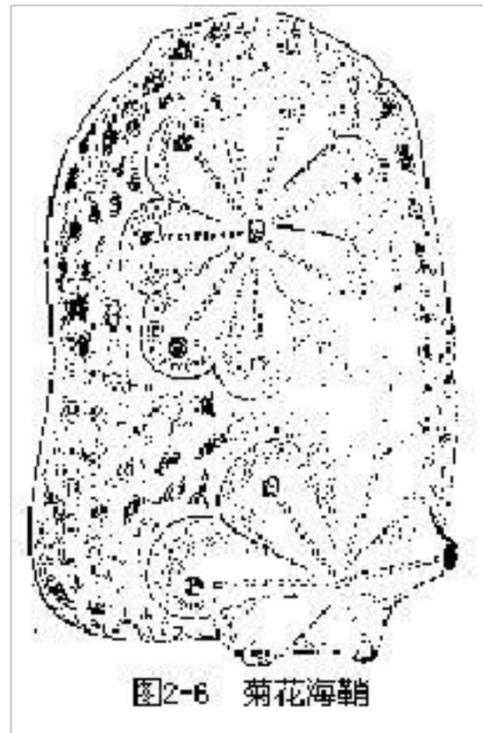
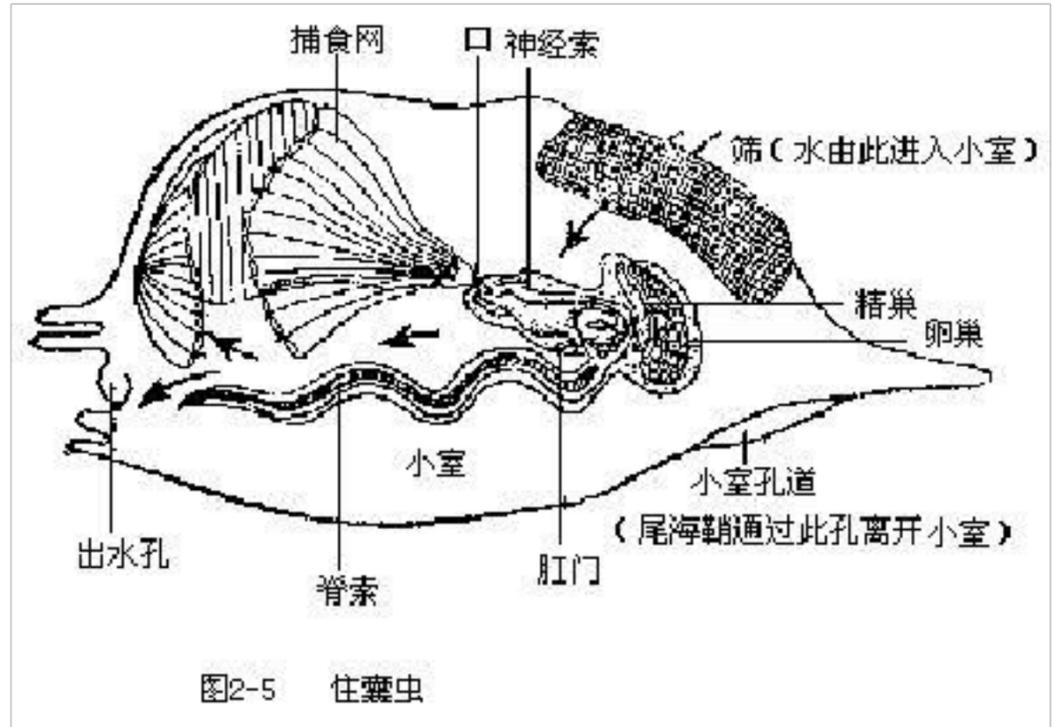
海鞘为雌雄同体，但卵子和精子不是同时成熟，故不能自体受精。海鞘（*Ascidia*）的精巢和卵巢紧合在一起，位于胃的附近，生殖管道和肠管后部并行，生殖孔紧挨着肛门，开口于围鳃腔内。柄海鞘生殖腺的形状和位置均有所不同。精巢大，呈分支状；卵巢小，呈圆球形，均位于外套膜的内层。成熟的卵子和随水流带入围鳃腔的另一个体的精子相遇，在围鳃腔内进行受精。受精卵再通过出水管孔排出体外，在海水中进行发育。

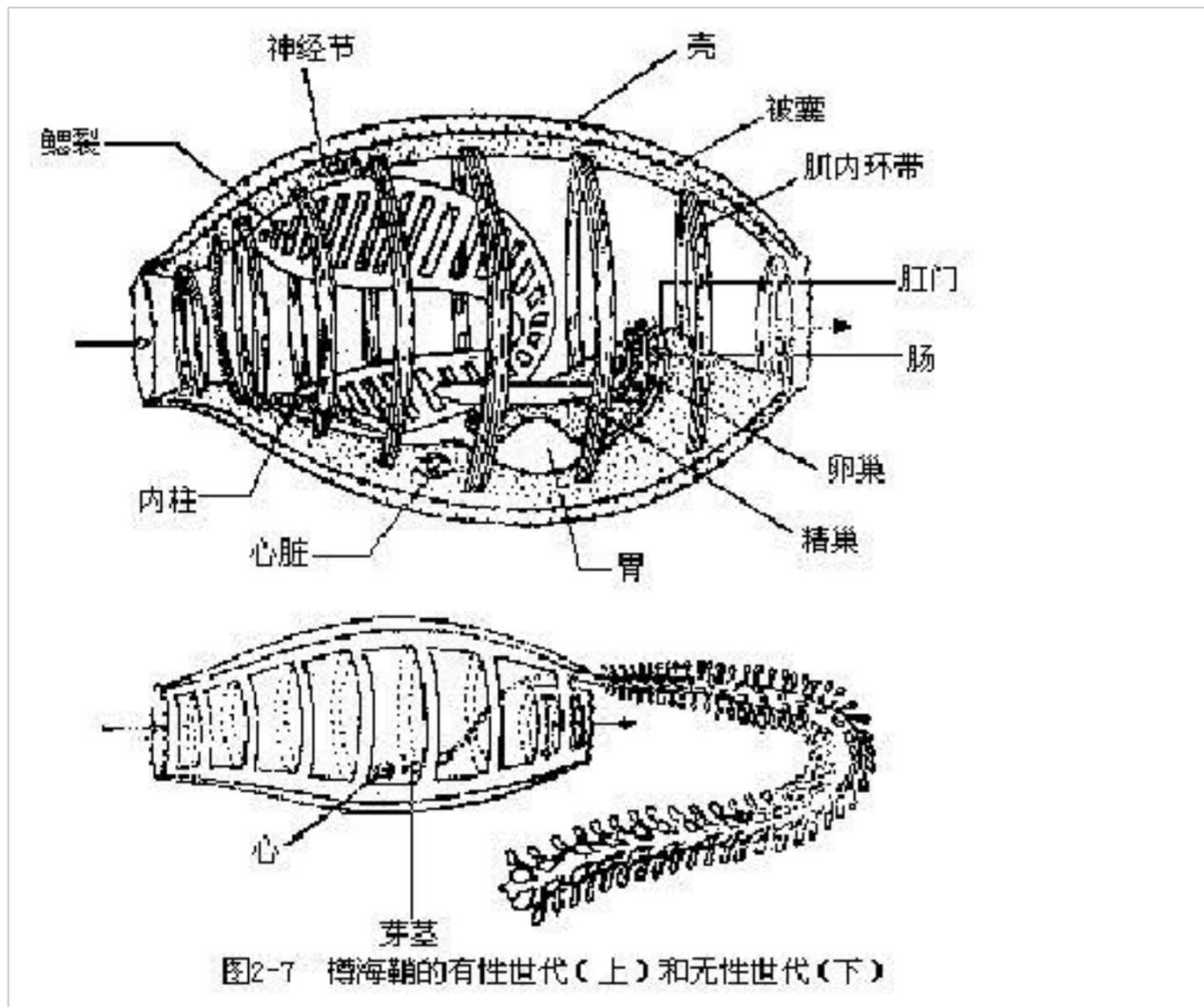
三、尾索动物亚门的分类

本亚门分为三个纲：

（一）尾海鞘纲（*Appendiculariae*）是本亚门中最原始的一纲。它们是一些飘浮在海面上营自由游泳生活的种类。体长不超过5mm，形如蝌蚪，终生保留着细长的尾和脊索，其结构与海鞘幼体大致相似，即一生都停留在幼体阶段（*neotonous*），不再经过变态向固着生活特化，故本纲又名幼态纲（*Larvacea*）。鳃裂只有一对，无围鳃腔和外套膜，故肛门和鳃裂直接开口体外。雌雄同体，全是有性生殖。每一个体由表皮分泌一种胶质透明的囊，包裹身体，形成特殊的“住室”。住室有入水孔和出水孔，相当于海鞘的被囊，但其住室很大，尾海鞘可以在其中自由活动，借尾的摆动造成水流，以网捕食物。住室是临时性的，一天数次由旧室迁出，出来后在一小时内即由表皮分泌胶状物再形成新居。例如：尾海鞘（*Appendicularia*）、住囊虫（*Oikopleura*）（图2-5）。

（二）海鞘纲（*Ascidacea*）大多数尾索动物均属本纲。单体或群体。成体多营固着生活，有厚的被囊，幼体有尾营自由生活，有变态。外套膜上肌肉纤维分散，不成环带状。咽壁上鳃裂数目多。本纲可分为单海鞘目和复海鞘目。



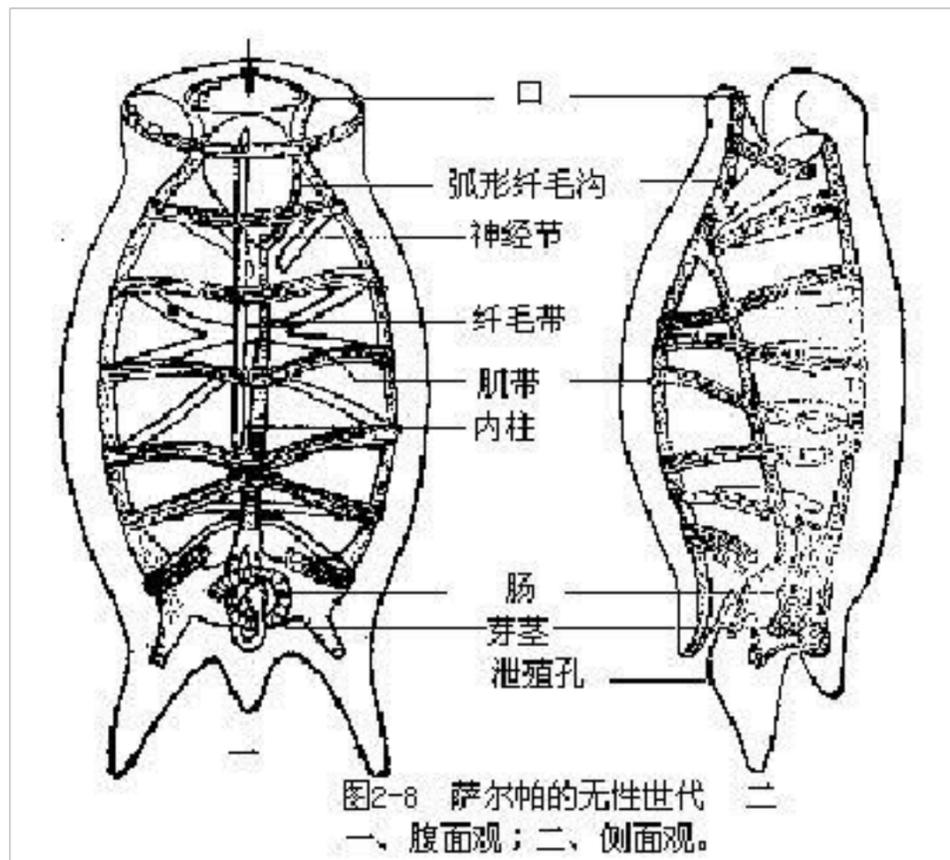


单海鞘目 (Monascidia) 多为单体, 如为群体, 则每一个个体有它自己的被囊。例如: 柄海鞘 (Styela)、玻璃海鞘 (Ciona)。

复海鞘目 (Synascidia) 多以无性的出芽法形成群体, 群体具公共被囊, 每一个体具单独的入水孔, 但出水孔则合在一起。例如: 菊花海鞘 (Botryllus) (图 2-6)。

(三) 樽海鞘纲 (Thaliacea) 在海洋中营漂浮自由生活。身体多呈桶形, 被囊透明, 肌肉呈环带状, 好象水桶上的铁箍一样, 入水孔和出水孔分别位于身体的前、后端。这些肌肉带从前到后依次收缩, 迫使水从出水孔冲出, 推动身体向前移动。单体或群体。生活史复杂, 有类似腔肠动物蕨枝虫的世代交替现象。例如: 樽海鞘 (Doliolum) (图 2-7)、萨尔帕 (Salpa) (图 2-8)。前者的肌肉环带完全, 属于环肌目 (Cyclomyaria); 后者的肌肉环带不完全, 属于半肌目 (Hemimyaria), 或称萨尔帕目 (Salpae)。

第二节 头索动物亚门 (Cephalochordata)



原索动物中比较进步的是头索动物。本亚门包括约 30 余种海栖的鱼形小动物，种类虽不多，但在动物学上却占有重要地位。它们的构造虽然简单原始，但是脊索动物的三大特征（脊索、背神经管、鳃裂）在它们的身上都以简单的形式终生保留着。可以说它是一个典型脊索动物简化了的缩影。通过对它的研究，可以看出最早的脊索动物是个什么模样。

这类动物的脊索纵贯身体的全长，且伸延到神经管的前面，故称头索动物，或称全索动物。又因它们没有真正的头和脑，因此这一亚门动物又称无头类（Acrania）。分布在全世界热带和亚热带的浅海里，尤其是北纬 48° 至南纬 40° 之间的环形地区内较多。

一、代表动物——文昌鱼

文昌鱼 (*Branchiostoma belcheri*) 最早是由德国动物学家 P. S. Pallas 在英国的 Cornwall 发现的，当时他认为是软体动物中蛞蝓的一种，在 1774 年命名为 *Limax lanceolatus*；1834 年意大利人 O. G. Costa 认为是低等脊椎动物，命名为 *Branchiostoma*（鳃口类，误认触须是鳃）；1836 年英国人 William Yarrell 命名为 *Amphioxus lanceolatus*。根据命名优先的原则，采用 *Branchiostoma* 作为属名，而以 *Amphioxus* 作为英文俗名。1923 年在厦门大学担任动物学教授的美国人莱德首次报道了中国厦门产的文昌鱼。

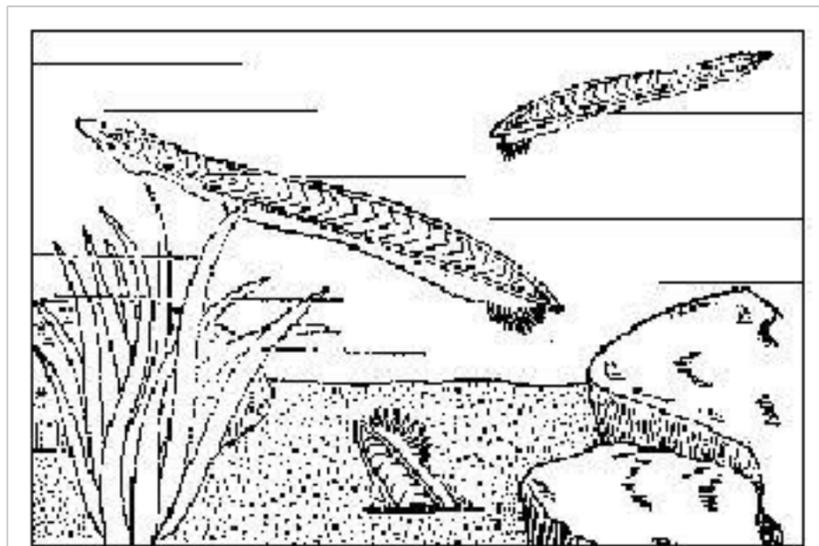


图2-9 文昌鱼钻泥沙的情况

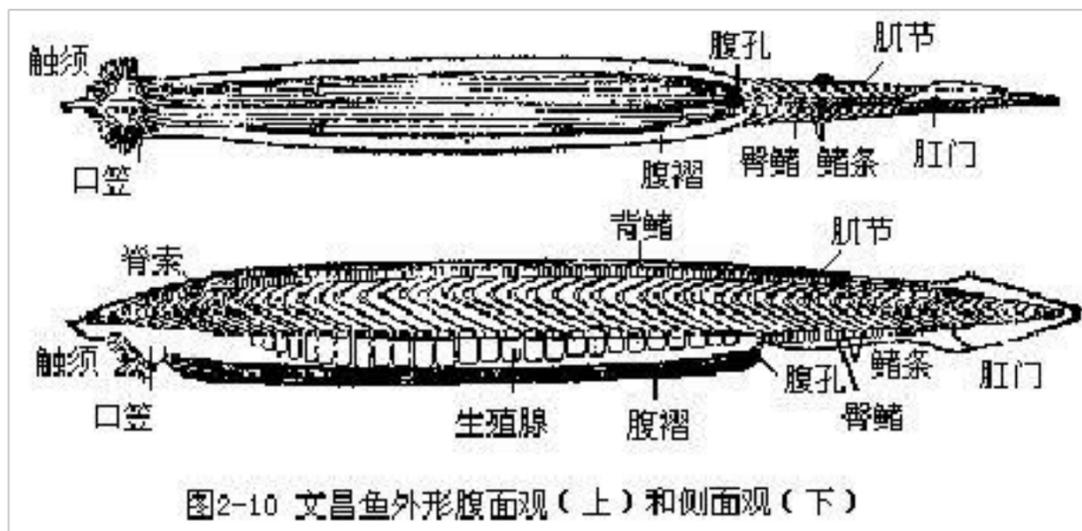


图2-10 文昌鱼外形腹面观(上)和侧面观(下)

在我国，文昌鱼产于厦门、青岛、烟台等地，尤以厦门的产量最为丰富，是世界上著名的文昌鱼产区。厦门刘五店为1965年以前的主要产

现在台湾海峡的南面和北面也有文昌鱼的栖息地。

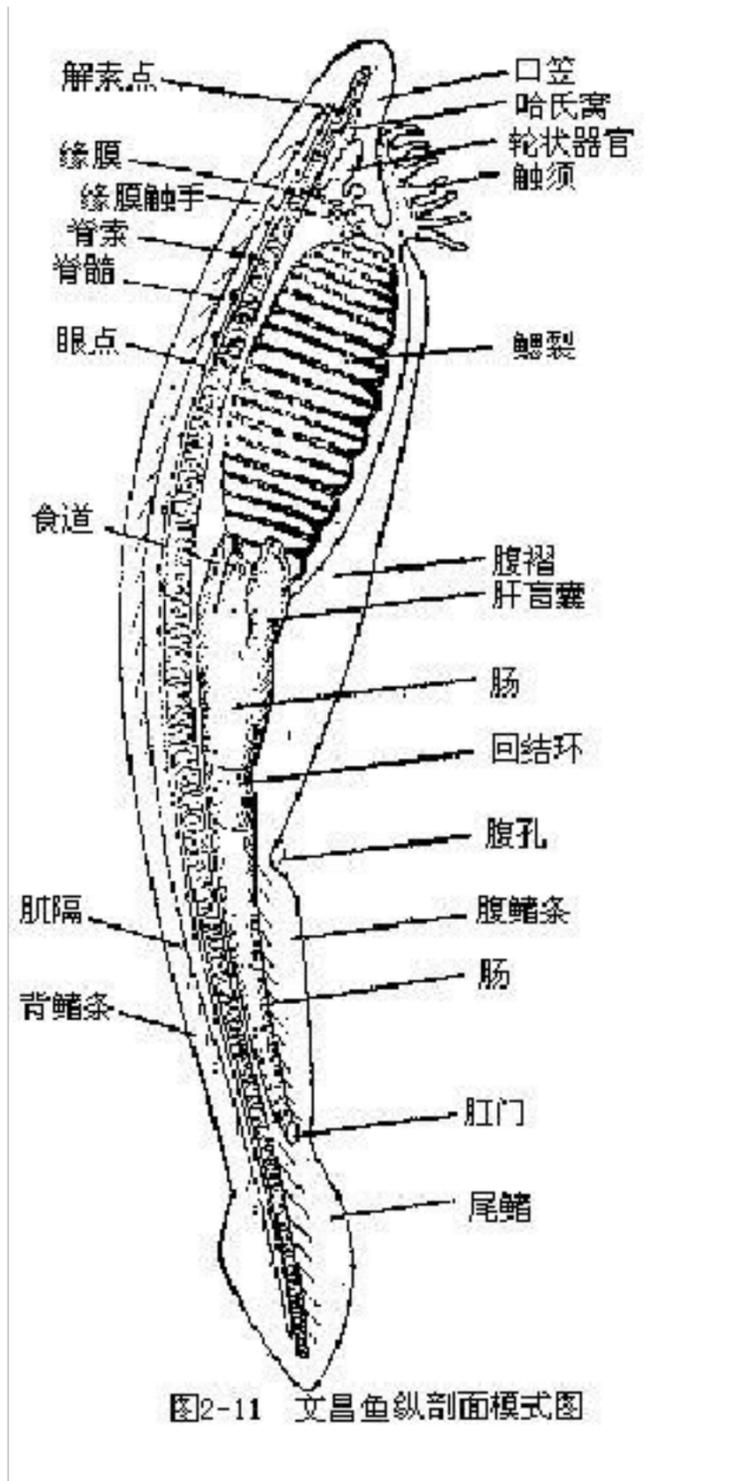
文昌鱼常栖息在海水透明度较高，底质粗细沙混掺，并带少量泥的环境中，要求一定的酸碱度和盐度。文昌鱼平时很少游泳，在游泳时，可以保持每秒钟60cm的速度，连续游50秒，然后突然停下来。大部时间将身体埋在浅海泥沙中（图2-9），只露出身体前端，借水流带食物进入口中，有时也以身体的一侧平卧在沙面上。夜间活跃，以硅藻为主要食物。当它钻出沙面后，游泳动作是靠身体的左右摆动而进行的。这种钻泥沙、少活动的生活方式，是和它们体制结构的原始性分不开的。

（一）外形 文昌鱼是一种半透明的鱼形动物（图2-10），但没有头与躯干之分。体左右侧扁，两端较尖，其英文名称 *Amphioxus* 即是两端尖的意思；又名 *Lancelet*，即形似尖矛的意思。生活时体色稍带肉红色，身体前部约三分之二段，背面较狭，腹面较宽而平，横断面略呈三角形；身体后部三分之一段，横断面为侧扁椭圆形。具有口须的一端为前端。成体体长约42—47mm产于北美圣地亚哥湾的加州文昌鱼(*Branchiostoma californiense*) 长达100mm 是已知的体形最大者。

文昌鱼无偶鳍作为游泳器官，只有奇鳍。沿背中线全长有一纵行皮肤褶皱，称背鳍 (*dorsal fin*)，向后和尾部边缘高起的尾鳍 (*caudal fin*) 相连接。尾鳍在腹面向前延伸至体后三分之一处为臀鳍 (*preanal fin*)。身体腹面两侧有由皮肤下垂形成的成对纵褶，称腹褶 (*metapleural fold*)。腹褶和臀鳍交界处为一孔，称腹孔 (*atriopore*)，或称围鳃腔孔。在腹孔的后面，即尾鳍与臀鳍交界处偏左侧为肛门 (*anus*)（图2-11）。

身体前端的腹面为一漏斗形的口笠(oral hood)，口笠的边缘约有 40 条触须(cirri)，触须向内弯曲，形成筛状器官，防止大形沙粒进入口内。口笠内的空腔称前庭(vestibule)，其深处引向口孔。

皮肤很薄，故可透见皮下的肌节，两个肌节之间有肌隔。在性成熟的标本，可见身体腹侧有很多淡黄色或白色方形小块，即生殖腺。



(二) 皮肤 文昌鱼的皮肤有表皮(epidermis)和真皮(dermis)的分化(图2-12)。表皮位于身体最外层，是上皮组织，来自外胚层；真皮位于里层，是结缔组织，来自中胚层。文昌鱼的表皮是由单层柱状上皮所构成，间有感觉细胞和单细胞腺体，和脊椎动物有所区别(脊椎动物的表皮全是由多层上皮细胞构成的)。幼体时，表皮外面生有纤毛，成体时纤毛消失，表面有一薄的带孔的角皮层(cuticle)。

真皮很不明显，仅为一薄层不定形的胶冻状结缔组织，纤维和细胞都很少，与脊椎动物胚胎初期的间充质有相似之处。

(三) 骨骼 文昌鱼尚没有骨质的骨骼，主要是脊索作为支持身体的结构。脊索是一条富于弹性的棒状物，纵贯全身，向前越过神经管直至身体最前端，这显然是和文昌鱼用前端掘泥沙相关的。脊索外面包有一层坚韧的结缔组织膜，称脊索鞘(notochordal sheath)，此鞘也包围着脊索上方的神经管，和肌隔也相连接。

近年来的研究表明：脊索的结构在各类脊索动物里不尽相同，也并不全是由泡细胞组成。文昌鱼的脊索就不是由泡细胞组成，而是由成层的扁盘状肌细胞组成，它的超微结构和双壳软体动物的肌细胞相似。这些肌细胞的收缩增加脊索的坚硬程度。

除脊索外，在口笠及触手内有类似软骨的支持物，背鳍和臀鳍内也有鳍条（fin rays）支持，咽壁有支持鳃间隔的鳃棒（gill bar），有背腹走向的，也有前后横行的，这些支持物皆是由结缔组织形成。

（四）肌肉 肌肉大部分集中在背部，不似无脊椎动物的皮肤肌肉囊那样均匀的分布。全身肌肉保持着原始的肌节（myomere）形态，从前到后排列整齐，没有任何分化。肌节呈<形，角顶朝前，肌节间以结缔组织的间隔——肌隔（myocomma）分开。肌节的数目因种而异，我国厦门所产的这一种，其肌节数每侧为63—66个。每一肌节的肌纤维皆按前后方向纵行，并被肌隔所间隔。两侧的肌节并不是对称的，而是交错排列，即一侧的一个肌节位于对侧的两个肌节之间。由于肌节的这样排列，文昌鱼才能在水平方向上作弯曲活动。此外，在围鳃腔的腹部还有横肌，属于平滑肌，收缩时可使围鳃腔缩小，压水排出。

（五）消化和呼吸系统 文昌鱼的摄食并不是靠身体运动去主动捕捉食物，而是被动的营养方式，即依靠由于纤毛摆动所形成的水流，将食物和氧带进口和咽部。凡是这类依靠水流过滤食物为食的动物，都需要有一个大的接触食物的面，以获取足够的食物。文昌鱼作为收集食物的咽部占据了动物身体全长的一半以上。咽壁被大量的（7—180对，随年龄而增加）鳃裂所洞穿（图2—16）。在幼体发生期，文昌鱼的鳃裂和脊椎动物的鳃裂一样，是直接开口于体外的，后来形成了围鳃腔，于是鳃裂就不直接通向体外，而是开口于围鳃腔内，围鳃腔以腹孔与外界相通。

以上内容仅为本文档的试下载部分，为可阅读页数的一半内容。如要下载或阅读全文，请访问：<https://d.book118.com/686024123204011002>