

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

(下册)



无脊椎动物学

第九章 环节动物门 (Annelida)

环节动物是身体最先出现了分节现象 (metamerism) 的三胚层、两侧对称、具真体腔的动物。例如常见的蚯蚓、蚂蟥、沙蚕等都属于环节动物，它们的身体都是分节的。所谓分节现象，是指身体沿前、后轴被分割成许多相似的部分，每个部分称为一个体节 (segment)。体节的数目因种而异，少的仅有几个，多的可达数百个。分节现象不仅是外部的形态特征，也包括某些内部器官的重复排列，例如神经系统、排泄系统、循环系统等也都是按节分布的。

在动物界中，三个比较高等的门类都出现了分节现象，它们是原口动物中的环节动物门及节肢动物门，还有后口动物中的脊索动物门。在原口动物一支中，环节动物的分节是比较原始的，大多数种类其身体除了头部外，其他体节基本上是相似的，这种分节称为同律分节 (homonomous metamerism)。而节肢动物门及后口动物的脊索动物的分节不再是完全相似的，而是在环节动物的同律分节的基础上发展形成了异律分节 (heteronomous metamerism)。也就是说不同部分的体节出现了形态的分化及机能的分工，形成了体区 (tagma)，例如头部、胸部及腹部。分节现象有利于运动能力的加强，不仅使整体运动灵活，而且局部的或每个体节都能独立地进行运动。分节现象无疑是有进化意义的一个特征。在动物界中，具分节现象的这三门动物的数量占了动物总数的 85%，仅这一点就说明了分节现象的进化意义。

关于分节现象的起源尚有不同的看法：有的动物学家认为动物在进化过程中由于生殖过程的不完全分裂而形成虫链，再由虫链发展形成体节；也有的动物学家认为是由假分节、即内部器官的重复排列而发展形成；目前比较普遍被接受的想法是由于身体的运动使体表及肌肉逐渐分节排列，以后再发展到内部器官也重复排列，最后出现了分节现象。

环节动物在出现分节的同时，也出现了原始的附肢形式，称为疣足 (parapodium)。每个体节一对。疣足是由体壁向外伸出的片状突起，分为背叶与腹叶，其中有刚毛及足刺伸入以支持，有的体腔也伸入其中，形成一种有效的运动器官。但在较进化及特化的环节动物中，由于生活方式的改变使疣足退化，而仅保留下刚毛，如蚯蚓。或者刚毛也消失，例如蛭类。

环节动物的另一个重要特征是具有发达的真体腔，体腔也由裂腔法形成。软体动物虽然已经出现了真体腔，但很不发达，仅限于围心腔及生殖腺腔。而环节动物的真体腔是在体壁与消化道之间形成了宽阔的体腔，而且在体腔形成时，体腔外壁的中胚层与外胚层共同构成了体壁，体腔内壁的中胚层与内胚层共同构成了肠壁，随着身体出现分节，体腔也被隔膜分割成按节排列的体腔囊，囊壁有中胚层来源的体腔膜 (peritoneum) 包围，其中充满体腔液。环节动物在体腔形成时，也同时形成了闭管式的循环系统，其中主要的血管包括背血管 (dorsal vessel) 与腹血管 (ventral vessel)、分别位于消化道的背、腹面，这些血管实际是真体腔形成时残留的囊胚腔的遗迹。闭管式循环系统有了动脉、静脉及毛细血管的分化，它比开放式循环能更迅速及有效地完成营养物质及代谢产物的输送。

环节动物出现了链状的神系统，即在头部有一对脑 (brain)，也称咽上神经节 (supra-pharyngeal ganglion)。由它向腹面发出一对围咽神经 (circumpharyngeal connective) 与咽腹面的一对咽下神经节 (sub-

pharyngeal ganglion) 相连, 以后每一个体节有一对神经节, 并由神经纤维相连, 形成腹神经索 (ventral nerve cord), 成为纵贯全身的链状神经。每对神经节还发出数对神经, 支配体壁肌肉及疣足的运动。

环节动物为雌雄异体, 或雌雄同体, 海产种类发育中经过担轮幼虫期。

环节动物约有 9000 多种, 海水、淡水及陆地均有分布, 可分为三个纲, 即

多毛纲 (Polychaeta)

寡毛纲 (Oligochaeta)

蛭纲 (Hirudinea)

第一节 多毛纲 (Polychaeta)

多毛纲是环节动物中最多的及比较原始的一类, 有 6000 多种, 除极少数为淡水生活外, 其他均为海洋生活。常见的种类如沙蚕 (Nereis), 沙蠋 (Arenicola)、巢沙蚕 (Diopatra) 等。多毛类一般有发达的头部及感觉器, 具疣足, 雌雄异体, 无生殖环带, 发育中经过担轮幼虫。从生态习性上, 多毛类可分为两种生活类型。一种是自由生活的, 包括在海底泥沙表面爬行的种类、钻穴的种类、自由游泳的以及远洋生活的种类, 通称为游走类 (Errantia)。另一种是不能自由活动的, 包括一些管居的或固定穴居的种类, 通称为隐居类 (Sedentaria)。

一、外部形态

多毛类动物身体一般呈长圆柱形, 背腹略扁, 绝大多数种类体长 10cm 左右, 直径 2—10mm, 但最小的种类体长不足 1mm, 最长的可达 2—3m。一些种类体表具美丽的色彩, 如红色、粉色、绿色等。许多种类由于体表角质层中有交叉成层排列的胶原纤维而呈现虹色。

绝大多数的多毛类身体由许多相似的体节组成, 例如沙蚕 (图 9 - 1A), 身体的最前端有发达的口前叶 (prostomium)、口前叶上有各种感觉结构, 通常包括眼、触手 (antennae), 腹侧的触须 (palps) 及纤毛穴或纤毛沟等 (图 9 - 1B), 口前叶之后为围口节 (peristomium), 围口节常与其后的一个或几个躯干节愈合。围口节上有感觉作用的围口触须 (peristomium cirri), 口位于围口节与口前叶之间体节的腹面。口前叶与围口节构成多毛类的头部。沙蚕及许多游走类动物的咽可以翻出, 咽上有一对颚及细齿用以捕食。躯干部体节相似, 身体末端的体节称为肛节 (pygidium), 肛节上有肛门。

多毛类动物躯干部每一个体节具有一对疣足, 疣足多呈双叉型 (图 9 - 2A), 它包括一个背叶 (notopodium) 和一个腹叶 (neuropodium), 由背叶与腹叶分别分出背须 (dorsal cirrus) 和腹须 (ventral cirrus)。背叶与腹叶中有一个或几个几丁质的棍状物, 称为足刺 (acicula), 起支持作用, 背叶与腹叶的末端常内陷形成刚毛囊, 刚毛囊中的单个细胞分泌形成刚毛 (setae), 背腹叶的刚毛排列成扇形。刚毛如有脱落, 刚毛囊中的细胞可重新分泌刚毛, 以取而代之。刚毛的形态因种而异 (图 9—2C), 有的种往往具几种刚毛。因此, 刚毛的形态常是分类的重要依据之一。刚毛担任着防卫、感觉及支持身体等多种生理功能。

原始的种类、背、腹、叶基本相似, 但由于生活方式的改变, 疣足可以

出现不同的变化，一般是背叶减少，甚至背叶消失。例如叶须虫（Phyllodoce），其背叶消失，仅留有宽大扁平的背须用以运动（图 9 - 2B）。毛翼虫（Chaetopterus）的背须变成翼状（图 9 - 17）。用以拨动水流以捕食。

多毛类随不同种及生活方式的不同，其头部、躯干部及疣足都会引起相应的形态改变。隐居的多毛类由于较少运动，头部及其感官常不发达，躯干部常出现分区现象，这将在以后的段落中叙述。

二、生活方式与运动

多毛类动物具有几种不同的生活方式，不同的生活方式使其在形态、运动、习性上都表现出不同，常见的生活方式有以下几种：

1. 表面爬行生活

多毛纲中的许多种类，可以自由生活在浅海海底表面、石块或贝壳下、珊瑚礁及海藻等植物表面，例如沙蚕科（Nereidae）、裂虫科（Syllidae）、叶须虫科（Phyllodoceidae）等。营表面生活的多毛类口前叶具触手、眼等感觉器官，疣足发达，躯干部体节相似，一般善于运动。运动是通过疣足、体壁肌肉及体腔液的联合作用而完成的。

多毛类的体壁由角质层、表皮细胞、环肌、纵肌及体腔膜组成（图 9 - 3）。表皮为单层柱状上皮细胞，它向外分泌形成一层很薄的角质层，表皮细胞中也夹有腺细胞，它可以产生荧光素使虫体发出荧光。表皮细胞下的环肌层很薄，纵肌层很厚并被分割成四块，背侧与腹侧各有两块。另外还有斜肌与疣足相连，所有的肌肉均属斜纹肌。纵肌之内为体腔膜，包围着体腔。每体节的体腔在前、后节之间被隔膜分开，在肠道的背、腹面也有肠系膜将体腔左右分割，使每节的体腔囊再区分成左右两半。但也有的种隔膜不完全或完全消失。

Gray（1939）观察并研究了沙蚕的运动模式，发现沙蚕的运动模式也适合于其他游走类动物。他发现沙蚕可做缓慢的步行、迅速的爬行及游泳三种类型的运动（图 9 - 4）。

沙蚕的步行运动是由疣足完成的。运动时身体部分体节（一般是 6—8 节）为一组，一侧的一组疣足有力地向后移动，并伸出刚毛与足刺与地面接触，支持身体，而另一侧的疣足向前做恢复性移动，同时缩回疣足中的足刺及刚毛，使身体离开地面。如此左右侧疣足一组组的交替移动，同时前、后组的疣足也交替运动，从而使沙蚕做步行前进（图 9 - 4A）。

当沙蚕做快速爬行时，除了疣足的运动之外，体壁的肌肉及体腔液也参与了运动。即当一侧疣足伸长向后移动时，该侧体壁的纵肌也最大限度地延伸（图 9 - 4B, D），相对一侧的疣足回收并向前移动，离开地面，该侧体壁纵肌最大限度地收缩，使身体呈波状运动。肌肉的收缩使体腔液作为一种静力骨骼也起着一定的作用，体壁肌肉的收缩波与疣足的成组交替是一致的，它们共同完成较快速的爬行运动。爬行时往往是十几个体节为一组交替地进行。

游泳运动相似于爬行运动，但肌肉的收缩波更少，往往是几十个体节为一组（图 9 - 4C），但收缩的幅度与频率更大，疣足像桨一样有力的向后划动，使水流产生反作用力，以推动身体更快速的向前游动。

2. 远洋生活

多毛纲中一些种是在大洋中营浮游生活，例如浮蚕科（Alciopidae）、

玻璃虫科 (Tomopteridae) 等, 它们像其他浮游动物一样, 身体往往是透明的, 其运动的方式也像沙蚕的爬行运动一样, 例如玻璃虫 (Tomopteris) (图 9 - 5), 其疣足特化成膜状羽枝, 刚毛已消失, 触手极长, 适合于浮游生活。

3. 钻穴生活

多毛纲中很多种类营钻穴生活, 例如游走亚纲的吻沙蚕科 (Glyceridae)、花索沙蚕科 (Arabellidae), 小头虫科 (Capitellidae) 等, 它们多在海底泥沙中钻穴移动, 同时分泌粘液, 形成一粘液环绕的走道, 并在其中生活。这些钻穴生活的种类似乎与寡毛纲的蚯蚓平行发展, 例如吻沙蚕 (Glycera) (图 9 - 6A), 它的口前叶相应变得小而尖, 眼、触角、触须等感官消失, 疣足不发达, 但体壁的肌肉及体腔间隔膜较发达, 使其在穴道中易于蠕动及收缩运动。

在隐居的多毛类中也有许多种是钻穴生活, 它们在海底做成固定的穴道, 营隐居生活。例如沙蠋科 (Arenicolidae), 丝鳃科 (Cirratulidae) 等。沙蠋 (Arenicola) (图 9 - 7A) 在沙质海底做成 U 形穴道 (图 9 - 7B), 身体也分化成体区, 由前端口前叶、围口节及几个失去疣足的体节组成头部, 头部感官消失, 头后 19 个具疣足及鳃的体节构成躯干部, 躯干部之后体节较小, 并缺乏疣足穴居生活的种类, 均通过身体的蠕动收缩而进行运动。在这些多毛类中, 体节之间的隔膜或是完全的, 或是不完全的, 隔膜之间有小孔相通。当部分体节的环肌收缩时, 如果隔膜完全, 收缩时产生的液体压力使该体节充分地延伸, 隔膜前、后体节充分地扩展 (图 9 - 8A)。如果隔膜不完全, 收缩时体腔液产生的液体压力迫使体腔液通过隔膜孔向其前、后体节自由流动, 使其前、后体节延伸膨胀 (图 9 - 8B), 而收缩体节自身并没有充分延伸。穴居的多毛类靠一部分体节的收缩及另一部分体节的膨胀产生收缩波, 使其在穴道中蠕动前进。

沙蠋的身体出现了分区, 体内隔膜不发达, 它在钻穴运动时, 头部的吻外翻、反复伸缩以弄松周围的泥沙, 前端的体节纵肌收缩使体节膨胀 (图 9-9A), 形成锚状, 将身体固定在沙中; 身体后端的体节纵肌收缩, 再拖动身体向沙中移动。随后吻再向前伸出, 前端的体节后缘向两侧扩展形成喙状 (图 9 - 9B) 以固着身体, 再通过环肌的收缩推动头及前端向沙中移动。当头与吻前进之后, 前端又膨胀形成锚状, 整个身体再缩短, 如此反复以运动。这类穴居动物既不能爬行、也不能游泳, 只能蠕动。

还有一些多毛类是在珊瑚礁上或贝壳的钙质中营钻孔生活。例如帚毛虫科 (Sabellaridae) 及蛭龙介科 (Terebellidae) 的一些种。钻孔是由幼虫附着后开始, 例如才女虫 (Polydora), 它分泌粘液到牡蛎的壳上, 溶解壳的有机质及碳酸钙, 以钻成孔穴, 在其中生活。

4. 管居生活

多毛类中相当多的种类是营管居生活的, 它们利用外界的有机物或无机物, 再由自身的分泌物粘着, 做成各种形状及质地的管道, 并用这种管作为保护自己的巢穴或捕食的隐蔽所。其管道垂直或平行于地面, 或形成一定角度, 或形成 U 形管。几乎所有的管居种类其管的一端或两端突出地表面。管居种类通常较少运动, 或做有限的蠕动收缩, 一般仅头部或身体前端伸出管外以捕食。

管居的矾沙蚕科 (Eunicidae) 可以做成一种半透明的羊皮纸状的管, 它是由身体腹面的腺体分泌的有机物质, 主要由多糖及蛋白质所构成。这种管

居生活的矾沙蚕在形态上与表面生活的沙蚕类没有很大的区别，头部具发达的感官，疣足亦发达，常常用疣足在管内爬行。

潮间带很丰富的巢沙蚕(*Diopatra*) (图9-10A)能形成很坚韧的蚕管，是由身体分泌一层很厚的有机质膜，再粘着外界的一些海藻、砂粒、贝壳碎片等其他杂物做成壳管，垂直地分布于沙滩上，管口部分略略弯曲，形成烟囱状，伸出于地面上(图9-10B)，壳口处常粘连有更多的海藻等杂物，以利于隐蔽与捕食。

欧威尼亚虫(*Owenia*)利用沙粒及砂质碎片做成虫管(图9-11A)，管内有一层有机质的膜，管外的碎片彼此重叠排列，可使身体弯曲自如。这种动物在取食的同时，收集适当大小及质地的砂石碎片，贮存在口下腹面的一个囊内。躯干的前端体节具有腺体，建管时，腺体的分泌物做成管的内壁，然后贮存砂石碎片的囊伸出，并将碎片一片片地粘着在内膜之外，重叠排列起来。虫体在管内按时旋转，以形成管(图9-11B)。通过虫体的生长，管壁不断地增高。

帚毛虫(*Sabellaria*)利用细小的砂粒做成虫管(图9-12A)，往往成千上万的个体聚集在一起，虫管彼此重叠，连成一片礁石状。虫体最前端的两个体节愈合形成一头冠(crown)，其顶端两侧各有一金色的刚毛环(setce circle)。当虫体缩回管内时，其刚毛环相当于一个厝板，堵住管口起保护作用。头部腹面各有一丛丝状触手(图9-12B)，其围口节向后折成一明显的领，在管的形成中起模板作用。筑管时帚毛虫通过具纤毛的触手，收集大小适当的砂粒及碎屑，贮存在口下腹面的一对囊中，囊壁分泌的粘液与砂粒混合形成砂粒粘液流(图9-12C)，流到腹褶的下面，领褶在腹中线处区分成两半，随着粘液索的流入以及虫体缓慢的旋转，使管壁不断增加高度。另外每两个虫体的腹面有一对大的粘液腺，当虫体旋转时，粘液腺的分泌物裹住管的内壁。

龙介科(*Serpulidae*)的一些种，例如螺旋虫(*Spirorbis*) (图9-13A, B)及盘管虫(*Hydroides*) (图9-13C)，它们形成石灰质管，盘旋在岩石、贝壳等硬质底部，虫体的形态相似于帚毛虫，在领褶下也有一对囊状腺。在形成虫管时，它先分泌一种有机质的髓部，再分泌碳酸钙结晶，附着在髓部之外。当分泌物变硬后，即成为石灰质骨管。虫体的头冠部也有两束羽状触手，其中背的一个或两个触手特化成长柄的球，即为其厝板，用以封闭管口。

5. 共生与寄生生活

一些多毛类动物与其他动物有共生或寄生关系，它们既可作为寄主，亦可作为寄生物。许多管居或穴居的多毛类，其管道内或穴道内共生或寄生有甲壳类、软体动物或其他别的多毛类，它们以刚毛或附肢等在管内附着，这时多毛类是作为一种寄主生活的。另一些多毛类则可作为寄生物存在，例如鱼沙蚕(*Ichthyotomus*) (图9-14A)是海鳝的体外寄生物，以其口刺(buccal stylet)附着在海鳝的皮肤或鳍上，吸食其血液。另外，吸口虫(*Myzostoma*) (图9-14B)也是一种著名的寄生多毛类，其身体呈圆形、扁平，体长仅几毫米，具五对疣足，主要寄生在棘皮动物的体表、体腔或消化道内。

三、取食与营养

多毛类动物的食性及取食方式也与生活方式密切相关，存在着不同类

型。游走类多为肉食性，隐居类多为腐食性。但这种区分也并不尽然，即使在同一属内，也会既有肉食性的种，也有杂食性或腐食性的种，沙蚕便是如此。在取食方式上主要有以下几种：

1. 捕食性取食

许多游走多毛类，如表面穴居的种类，远洋生活的种类，甚至一些管居的种类都是营捕食性取食的，它们以各种小型无脊椎动物为食，例如沙蚕、浮沙蚕 (*Alciop*e)、矾沙蚕 (*Eunice*)、裂虫 (*Syllis*) 等均为捕食性动物，甚至隐居类的巢沙蚕也是捕食的。具这种取食方式的动物一般头分化明显，头部有眼、触手等感官，口位于口前叶与围口节之间，口腔及咽为其前肠，内壁具几丁质层，咽常伸出形成吻，吻的前端常有强大的几丁质颚及细齿。突出的例子如吻沙蚕 (图 9 - 6)，前端的长吻缩回体内时占据了前 20 个体节，所以前端体节不具隔膜或隔板，吻可自由的伸出或缩回体腔内。这种吻沙蚕穴居在浅海底部泥沙中，当其他动物在表层活动时，可以改变穴道内的压力，吻沙蚕可根据压力的大小，判断出食物的大小和距离的远近。捕食时体壁的肌肉收缩，体腔内压力的增高迫使吻由口中翻出。吻后为一“S”形食道，当吻伸出后，食道伸直，外伸的吻可达体长的 1/5。吻顶端有 4 个等距排列的颚，每个颚有一管与基部的毒腺相连 (图 9 - 6B)，用以杀死捕获物。当体壁肌肉松弛时，体腔内液体压力减少，吻由肌肉牵引而缩回体内，由颚抓住的食物连同吻一起进入体内。

管居的巢沙蚕通过头部的化感器发现食物，捕食时身体的前端伸出管口、通过咽上的细齿捕捉食物，前端的疣足也帮助捕食。但巢沙蚕也可以取食沉积在管周围的微小生物。

2. 沉积取食

管居的或一些穴居的多毛类营沉积取食，例如沙蠋、小头虫 (*Capitella*)、沿穴虫 (*Ophelia*)、须头虫 (*Amphitrite*) 等。其中沙蠋直接吞食大量的泥沙，从中获得有机物。它生活在 U 形穴道中，通过身体的收缩，不断地有节奏地伸出和缩回其非肌肉质的吻。吻上无颚，靠吻铲掘泥沙进入口中，外界的含丰富有机物的泥沙不断地由穴道前端管口流入管内，被沙蠋取食后的泥沙再由后端管口排出管外，因此在后端穴孔处常堆积有大的粪丘。

须头虫 (图 9 - 15A)、蛭龙介 (*Terebella*) 等是以触手分泌粘液，粘着水中微小的沉积物碎屑，再通过纤毛作用将食物送入口中。头部具有成丛的可伸缩的触手，触手的背面有纤毛沟 (图 9 - 15B)，取食时触手伸长，触手的上皮细胞分泌粘液，粘着食物后沿纤毛沟集积在触手基部，再借助纤毛的作用将食物送入口中。较大的食物颗粒经身体及触手的蠕动而送入口中。

3. 过滤取食

一些管居或穴居种类为过滤取食，例如帚毛虫 (*Sabella*) 等。其头部的感官不发达，但装备有发达的羽枝触手，分布在头冠的顶端或两侧)。当羽枝伸出管口时呈漏斗形或两个半圆形排列 (图 9 - 16A)，羽枝纤毛的摆动可使外界水由羽枝触手间流入，经漏斗中央向外流出。每个羽枝的背面也形成一纤毛围绕的食物沟 (图 9 - 16B)。当水流经过羽枝触手时，水流中微小的食物颗粒经纤毛作用也送入食物沟，并顺食物沟到达触手基部，在这里进行过滤及筛选过程，大的不能被利用的颗粒被排出，中等大小的颗粒进入口腹面的粘液囊，用以建造虫管之用，只有其中最小的有机物颗粒被纤毛送入口

中。

毛翼虫 (*Chaetopterus*) 也是过滤取食, 但取食方式与帚毛虫十分不同。毛翼虫是浅海底栖的多毛类 (图 9 - 17), 具有一两端开口的 U 形羊皮纸状的管, 终生管居生活, 从不伸出管外, 这使它的形态发生了很大的变化。其第 14—16 体节的疣足每对彼此愈合, 形成三个半圆形的扇状物, 由这种特化疣足的煽动, 水可以不断地由管的前端流入, 再由后端流出。第 12 体节的疣足特别发达, 延长成翼状, 并围绕管壁延伸在背面形成一环状, 其上皮细胞具纤毛, 并有丰富的粘液腺, 粘液细胞不停的分泌粘液, 围绕着疣足向后环行形成一粘液袋, 像篮网一样悬挂在疣足环上, 袋的后端连到身体背中线的食物杯上 (图 9 - 17B)。粘液袋收集随水流进入管内的有机物颗粒, 并进入食物杯中, 在其中积累成食物球, 当食物球达到一定大小之后, 即脱离粘液袋, 沿背中食物沟送入口中。一个 20cm 左右长的毛翼, 虫可形成 3mm 直径的食物球。

多毛类的消化道为一纵贯全身的直管, 包括口、吻或咽 (如吻不存在时, 则形成口腔与咽)、食道、胃、肠、直肠及肛门。消化道具明显的肌肉层, 可以蠕动, 并推动食物在其中运行。不同种类的消化道可以有所改变, 例如沙蚕缺乏胃, 食道直接与肠相连 (图 9 - 18), 由肠道分泌消化酶, 肠成为消化及吸收的场所。但沙蚕与沙蠋都有发达的食道盲囊, 以扩大消化面积。食道盲囊可分泌消化酶, 如脂肪酶及蛋白酶等。还有的种类消化道的背中部内陷形成盲道, 这样也可以增大消化面积。须头虫的肠道极长并盘旋, 欧威尼亚虫的消化道没有明显的分化, 只形成一个简单的直管, 肠道内壁的上皮细胞具纤毛, 以推动食物的运行。

食物残渣的排出在游走多毛类是不成问题的, 但对一些穴居或管居的种类粪便的排出及排出方式与其食性相关。例如毛翼虫的管为两端开口, 取食微小食物, 其粪便可随水流带出管外。埋在泥沙中生活的沙蠋及节节虫 (*Clymenella*) 等, 它们直接取食泥沙, 生活时是以头部向下, 肛门接近后端管口, 排粪时身体退到管口, 因此它们周期性地在穴道内上下移动, 以排出不断吃进的泥沙。实验证明, 每 40 分钟左右, 它就要到管口排粪一次。帚毛虫的虫管仅有一个开口, 其食物残渣在直肠内与粘液一起做成小的粪球, 随身体腹中线的纤毛沟排出, 排出物为结实的粪球, 以减少对周围环境的污染。

四、呼吸

原始的多毛类没有专门的呼吸器官, 而是通过体表进行气体交换, 这种方式仍保留在一些小型的或丝状体型的多毛类中, 如小头虫科、索沙蚕科 (*Lumbrineridae*), 花索沙蚕科 (*Arabellidae*) 等。大多数多毛类, 特别是穴居及管居的种类具有鳃作为呼吸器官。鳃实际是由体壁的突起组成, 其中含有血管丛, 形状可以是叶状、羽状、丛状或树状等。许多种类的鳃是由疣足的背须或背叶改变形成的, 例如沙蚕的背叶宽阔扁平, 具有鳃的功能, 叶须虫的背须变成了扁平的鳃 (图 9 - 2B), 沙蠋中部体节的背须也变成分枝状的鳃 (图 9-7A), 而巢沙蚕的鳃是由背须形成螺旋分枝的棒状体 (图 9-10A)。

也有的种类鳃与疣足无关, 例如须头虫的鳃位于前三个体节的背面呈树枝状 (图 9 - 15A)。鳃的表面积达到了整个体表表面积的 25%—30%, 以扩大气体交换的场所。丝鳃虫 (*Cirratulus*) 在许多体节产生丝状的鳃。帚毛

虫头部的羽状触手也具呼吸作用。

穴居及管足的多毛类为了进行呼吸，必须有新鲜清洁的水流不断流过身体表面。为此，体表多具纤毛，通过纤毛作用造成水流。例如龙介虫科的螺旋虫、盘管虫等便是靠体表纤毛的摆动协助呼吸作用。体型较大的沙蚕、矾沙蚕、吻沙蚕等，体表不具纤毛，而是通过身体的波状运动或蠕动而引起水流，水流经穴道及鳃表面时完成其呼吸作用。

五、循环

大多数多毛类动物具发达的闭管式循环系统，其基本结构是由背血管（dorsal vessel）、腹血管（ventral vessel）及连接它们的环血管（ring vessel）所组成。背血管位于消化道的背面（图 9-19A），其中血液是由后向前流、腹血管位于消化道腹面，血液由前向后流，在消化道的前端背血管与腹血管通过一个或几个环血管或血管网直接相连。腹血管在每个体节发出一对血管分支到疣足，一对分支到体壁，一对到肾，一个到肠道。相应的背血管接受在疣足及体壁经过气体交换之后的疣足血管及体壁血管的血液，也接受携带营养物质的肠血管的血液以及排出了代谢产物的肾血管的血液，并在这些血管分支的末端形成了微小的毛细血管（少数形成了血窦），因此构成了闭管式循环，其中血液的流动主要是由背血管管壁的收缩而引起的。

多毛类的循环系统并不都是上述结构，而是存在着多样性。例如一些非常原始的种类，它们没有循环系统，而由体腔液进行物质的输送。沙蠋及须头虫具有部分开放循环的结构，在消化道前端、肠壁肌肉层与上皮细胞层之间，存在一大的血窦（图 9-19B）。许多穴居及管居种类具有发达的鳃，其循环系统也不十分发达。例如须头虫没有血管供应深层组织（图 9-19C），血液系统更重要的机能似乎是把氧和营养物质传递到体腔液，而体腔液在体内担负着介质输送的主要机能，它们的鳃可以周期性地收缩，以帮助体液的流通。

一些多毛类具有心脏。所谓心脏，在不同种类中并非同源结构。例如毛翼虫的心脏是背血管上呈球状膨胀，起着泵的作用，以促进血流；沙蠋形成一对与肠窦相联的侧心脏；蛭龙介的心脏位于鳃后，心脏的收缩可以防止血液的倒流。

多毛类的血液中含有较少的血细胞，血细胞很小，直径一般在 10—30 μm ，通常呈变形虫状，有核，不含呼吸色素，游离在血液中。相当多的种类其血细胞是固着在血管壁上而不能游动，例如矾沙蚕、毛翼虫、沙蠋等的血细胞。相反，多毛类的体腔液中却含有较多而发达的体腔细胞，体腔细胞在功能上起着血细胞的作用。最普遍存在的体腔细胞是变形细胞，它与血液中的变形细胞很难区分，但体积较大，约 50 μm 左右，有核，有吞噬与防卫的功能。体腔液中除了变形细胞之外，还有另外两种细胞。一种是油细胞（eleocytes），成熟时约 40 μm 左右，一般认为它是一种营养细胞，具贮存脂肪及营养物质的功能。多毛类的生殖细胞也在体腔内形成，当生殖细胞在体内发育时，油细胞可为之提供营养。叶须虫、沙蚕、蛭龙介、帚毛虫等都含有油细胞。另一种体腔细胞为红细胞（erythrocytes），细胞直径约 20 μm 左右，其中含有血红蛋白（haemoglobin），它能传递氧，吻沙蚕、管沙蚕即有这种细胞。所以体腔细胞在物质的传递及输送方面起着重要的作用。

多毛类中只有一些原始的种类，如叶须虫和裂虫（Syllid），它们的血液是无色的，其中含有很少的变形细胞，但一些大型种类及穴居种类血液中

都含有呼吸色素 (respiratory pigments)，使身体表现出一定的颜色，但其呼吸色素多数是溶解在血浆中，只有极少数是在血细胞中。血液中的呼吸色素能携带和贮存大量的氧，而其他成分对氧的亲合力是很低的。呼吸色素也能维持血液的胶体渗透压力，即使在低氧压的条件下也能如此。

呼吸色素是一种含有金属物质 (Fe, Cu) 的卟啉 (porphyrin) 与蛋白质的结合体。动物的血液中共有四种呼吸色素，而环节动物就有其中的三种，有的同一种动物就含有两种呼吸色素。这四种呼吸色素在无脊椎动物中的主要分布，以及与氧结合的能力可由下表给出。

四种呼吸色素的分布及与氧的亲合力

(在 0 及 1 个大气压下)

色素名称	颜色	在无脊椎动物中的分布	亲合力 (O ₂ ml/100ml 血)
血红蛋白 (hemoglobin)	红	环节动物血浆 软体动物的血浆	1—10 2—6
血绿蛋白 (chlorocruorin)	绿粉	环节动物血浆	5—9
血蓝蛋白 (hemocyanin)	蓝	软体动物血浆 甲壳类血浆	1—5 1—4
蚯蚓血红蛋白 (hemerythrin)	红	环节动物血浆与血细胞 星虫类血浆与血细胞	1—2

血红蛋白是分布最广泛、也是最有效的一种呼吸色素，它存在于沙蠅、长吻沙蚕、沙蚕等多毛类中。血绿蛋白是龙介 (Serpulid)、帚毛虫血液的特征，它是一种含 Fe 的卟啉蛋白，与血红蛋白十分相似，只是分子的侧链有所区别，它们的相似程度超过了与细胞内的血红蛋白的区别。蚯蚓血红蛋白存在于长手沙蚕 (Magelona) 中，它在结构上相似于血蓝蛋白。

溶解于多毛类及其他环节动物血浆中的血红蛋白与血绿蛋白的分子量远远大于脊椎动物的血红蛋白。哺乳动物每一分子的血红蛋白含有 4 个亚铁血红素单位 (heme) (带有一个铁原子的原卟啉)，每个亚铁血红素单位的分子量为 17000，所以哺乳动物血红蛋白分子量是 68000。而蚯蚓血浆中一个血红蛋白分子含有 180 个亚铁血红素单位，故分子量为 3,000,000。血浆中这种大分子的血红蛋白可能有利于阻止血液形成过高的胶体渗透压力，也防止血红蛋白由于排泄作用而丢失。但很特殊的是吻沙蚕，管沙蚕，小头虫等，它们的血红蛋白不在血浆中，而是存在于体腔液的红血细胞中。它的血红蛋白的分子量也很小，与脊椎动物相似。血浆中血红蛋白与体腔液红血细胞中血红蛋白的区别的意义目前尚不了解，但小分子的血红蛋白存在于红细胞中有利于防止丢失。有趣的是须头虫同时含有血浆血红蛋白及体腔液血红蛋白。已经知道其体腔液中的血红蛋白在低氧压时比血浆中血红蛋白具有更大的亲合力，因此体腔液是内部深层组织的氧的输送者。总之，呼吸色素的生理机能在于输送和贮存氧。一些潮间带穴居生活种类在低潮时，血色素贮存的氧可以使之渡过缺氧时期。如果再延长缺氧时间，它们甚至可以无氧呼吸一段时间，最长可达 20 天之久。

六、排泄

多毛类的排泄器官在不同种类之间有很大区别，或是每个体节有一对

肾，或是整个虫体仅有一对或几对肾。一些原始的种类，例如叶须虫、吻沙蚕、浮沙蚕 (*Alciop*e)、吻齿沙蚕 (*Nephtys*) 等，具有原肾，它的一端是管细胞 (一种焰细胞)，沐浴在体腔液中，管细胞中具有鞭毛 (图 9 - 20A)，管细胞后端为排泄管。叶须虫的原肾是多个管细胞开口在一个排泄管中，而排泄管也是多分支的 (图 9 - 20B)。排泄管亦由单层细胞组成，其内壁有纤毛，以推动排泄物在管内的流动。通过每个体节的原肾管穿过体节间的隔膜，末端以肾孔开口在后一体节，其代谢产物通过管细胞壁的渗透作用进入排泄管，再由肾孔排出体外。大多数多毛类，特别是隐居的多毛类具有后肾，其后肾也是两端开口的管道，肾口一般呈漏斗形，表面具纤毛 (图 9 - 20C)，肾管较长。沙蚕的肾管盘旋成团，外面围有一层体腔膜来源的薄膜，形成一囊状 (图 9 - 20D)，此囊也穿过体节间隔膜，以肾孔开口在后一体节疣足腹叶的基部，其排泄管也是由单层上皮细胞组成。不同的多毛类其肾口发达程度及肾管的长短也是不同的。鳞沙蚕 (*Aphrodita*) 的肾脏周围被血管网包围，其代谢产物可由血液移走。肾脏周围如果没有发达的血管网，则其体腔液也参与代谢物的移动。

多毛类的排泄器官不仅有原肾与后肾的区别，从来源上也有多种方式。一些原始的种类常有体腔管与原肾伴随存在，因此人们曾假定原始的多毛类由于体节的出现，使每个体节内有两对与外界相通的管道，一对是由外胚层起源、向心生长的原肾管，一对是由中胚层起源、离心生长的体腔管 (图 9 - 21A)，它们分别开口到外界，前者排出体内的代谢产物，后者排出生殖细胞。类似的情况在现存的小头虫 (*Capitellia*) 中也存在，即它的每个体节内同时存在着分离的后肾与体腔管 (图 9 - 21B)。而多数多毛类则是体腔管与肾管联合的形式，例如某些叶须虫是以原肾与体腔管联合，形成混合型原肾 (*protonephromixium*) (图 9 - 21C)，海女虫 (*Hesione*) 是以后肾管与体腔管联合，形成混合型后肾 (*metanephromixium*) (图 9 - 21D)。但也有许多种是后肾与体腔管完全混合成单一的管，形成混合肾 (*mixonephridium*) (图 9 - 21E)，例如沙蚕。总之，体腔管与排泄管独立开口到外界是一种原始的现象，而两者的混合，特别是两者完全的混合则是一种进化的表现。

另外体腔细胞与肠壁细胞对排泄也起辅助作用，特别是在肠壁及血管壁周围常有成堆的淡褐色或绿色的细胞团，称为黄色细胞 (*chloragogen*)，被认为是中间代谢及血红蛋白合成的地方，它们所表现出的颜色是由于细胞中存在着色素，而这些色素可能是其代谢产物。

一些多毛类能够忍耐环境中盐度极大的变化，例如一种生活在河口处的沙蚕 (*Nereis diversicolor*)，它可以在淡水、半咸水、海水、甚至高于海水盐度的水中生存，它的血液及组织液可随环境盐度的改变而调节，使之处于等渗的条件下。肾管在这种调节中起着重要的作用。

七、神经与感官

多毛类及其他环节动物有典型的链状神经系统，它包括脑、围咽神经环 (*circumpharyngeal connective*) 及腹神经索 (*ventral nerve cord*) 三部分。脑位于身体前端、口前叶背面，或前端几个体节背面的表皮之下 (图 9 - 22A)，由脑发出神经，支配触手、触须、眼等感官。围咽神经环环绕着咽或食道，联接着脑与腹神经索。在与腹神经索相连处也常膨大，并发出神经到围口节触手。对吻可外翻的种类，由围咽神经环可发出神经以支配吻或咽

的伸缩。在围咽神经环之后，腹神经索纵贯全身。原始的种类每个体节有一对并列的神经节，前后神经节之间有神经纤维相连，所以神经索成双链状，例如帚毛虫。大多数种类腹神经索由双链愈合成单链状，即原始的并列的一对神经节愈合成单个的神经节。它位于腹中线体壁肌肉之内，少数位于体腔内。每个体节的神经节发出 2—5 对侧神经，例如沙蚕的第一及第四对侧神经支配体壁，第二对侧神经支配疣足，第三对侧神经支配体节的肌肉及其感官。其神经传导或是以突触传导，或是由轴突到轴突的非突触传导方式进行。

许多多毛类的腹神经索中，除了一般的神经纤维之外，还存在着巨大神经纤维，其数目因种而不同（图 9 - 22B, C），例如胶管虫（*Myxicola*），具有单个的巨大神经纤维，它可以向各个方向传导冲动，其速度达 12m/s，而一般神经纤维的传导速度只有 0.5m/s，相差 24 倍之多。矾沙蚕也有单个巨大神经纤维，沙蚕具有中、侧三根巨大神经纤维。在神经冲动的一般传导中，巨大神经纤维一般不起作用，仅在快速传导中起作用。特别在隐居类中，巨大纤维更为发达，使其能迅速地伸出或缩回穴内，这对其捕食及防卫有重要意义。

感觉器官在游走多毛类中比较发达，包括眼、项器（*nuchalorgans*）和平衡囊。眼位于口前叶背面体表，1—4 对不等，形成简单的视觉杯形构造。也有极少数种类无眼。沙蚕的眼发达，是由角膜、晶体、光感受细胞及色素细胞组成（图 9 - 23A），光感受细胞末端与视神经相连，再由视神经与脑相连，这种眼能辨别光源及光强度。远洋捕食的浮沙蚕类，眼很发达（图 9 - 23B），有角膜、晶体及视网膜等可以调节（图 9 - 23C），甚至还有附属网膜，它可以感受不同波长的光。由于不同波长的光波透过水层的深度不同，所以浮沙蚕类可以利用它的眼作为深度探测仪。相似的附属网膜也在深水鱼类、头足类中发现。还有的种类在体壁上具有附属眼点，它能感受光强度的突然改变，而迅速退回穴内，例如帚毛虫类。

项器是一对具纤毛的感觉窝或感觉裂缝（图 9 - 23D），存在于许多多毛类的头区脑的附近，并受脑的支配。项器由具纤毛的柱状细胞及感觉细胞所组成，有时也有腺细胞，它是一种化学感受器，对食物的发现有重要作用。实验证明，破坏动物的项器，动物则不再取食。所以捕食性的多毛类项器发达，而滤食性的多毛类项器不发达或根本没有。

平衡囊也在许多多毛类中被发现，例如沙蠋科、蛭龙介科及帚毛虫科等。多发生在隐居或管居的种类。沙蠋的平衡囊位于头部的体壁内，呈球状，具有一短管，开口在头部两侧（图 9 - 23D），囊内含有硅质或石英颗粒，外有几丁质包围。如果破坏其平衡囊，沙蠋则失去方向感及平衡能力。

某些多毛类躯干体节的表面具有纤毛感受器，呈嵴状或带状排列。如果位于身体的背面，则称背器官。也有的在体侧疣足背、腹叶之间，称侧器官。也有的种类体表具分散的感觉细胞，多集中在头区或疣足，它们对环境的理化因素的改变具有敏感性。

八、生殖与发育

无性生殖在多毛类中是存在的，主要是行出芽生殖或分裂生殖，例如裂虫（*Syllis*）（图 9 - 24A, B）、自裂虫（*Autolytus*）（图 9 - 24C）、丝鳃虫（*Cirratulus*）及帚毛虫等。分裂时身体分成两段或多段。多毛类也有很强的再生能力，触手触须，甚至头部都可以再生。一般身体未分区的种类，头部及尾部均可再生；身体分区的种类，头部的再生很少见，但尾部再生容

易。再生的细胞来自相同的组织，例如新表皮细胞来自旧表皮细胞。神经系统在再生中起着重要作用，例如在身体前端单独切断神经，可以在切断处诱导一个新的头部的形成。一些种类还有自切现象（autotomy），例如矾沙蚕、鳞砂蚕及巢沙蚕等。当上述动物偶然遇到强烈刺激时，身体可自行切断，然后再生出失去的部分。

大多数的多毛类只有有性生殖。很少数种类是雌雄同体，例如帚毛虫类的一些种，身体前端的体节产生卵子，后端体节产生精子，极个别种类在同一体节内可同时形成精子与卵子。大多数种类是雌雄异体，没有固定的生殖腺，生殖细胞来自体腔膜。原始的种类大多数体节都可形成配子，例如沙蚕、矾沙蚕等。但在身体明显分区的种类，生殖细胞多来自腹部体节的体腔膜，例如沙蚕的生殖细胞仅限制在六个固定的体节上。

生殖细胞形成后进入体腔，并在体腔内发育成熟。成熟的个体体腔内充满了精子与卵子，甚至膨胀到使体壁变薄，并且常常由于精子与卵子的色泽不同而使雌雄成体表现出不同的颜色，成熟的精子或卵子通过不同的方式排到体外，因此也称为生殖导管。在一些体腔管与肾管联合的种类中，生殖细胞通过肾管排出体外。少数种类性成熟后，甚至可以通过体壁的破裂而释放出生殖细胞，例如沙蚕、矾沙蚕及裂虫等。生殖细胞释放之后成体死亡。有的雄性沙蚕还可通过肛门排出精子。一些多毛类的卵排到体外后即很快分散，另一些种如沙蚕等产生粘液状的卵块，并附着在泥沙表面或其他物体上。自裂虫可分泌粘液而形成卵囊，并附着在身体腹面。还有的种性成熟时，疣足也变成了携卵工具。一些管居的种类具有孵育其受精卵的特性，如蛭龙介等将卵附着在管内，并在其中孵化。一种淡水生活的沙蚕（*N. limnicola*）、卵在体腔中受精，并在体腔中发育成幼虫后才被排出体外。多毛类一般不发生交配行为，卵都在海水中受精。

一些多毛类在生殖时期会出现一些特征性的生殖现象，如异型化现象（epitoky）、群婚（swarming）现象等。例如沙蚕、矾沙蚕、裂虫等在生殖时期离开它们穴居的生活环境，开始在水中游泳，同时头部、体节、疣足、刚毛等会发生形态改变而出现异型化。一种微点沙蚕（*N.irrorata*）在生殖时眼变的很大，口前触手及触须减少，身体出现分区，即前15—20个体节之后变成生殖体节，体节膨大（图9-25A），疣足也相应地膨大，刚毛的末端成匙状（图9-25B,C），整个身体明显地区分成两段。另一个著名的异型化例子是一种矾沙蚕 *Palolaviridis*，生殖时身体的前端没有变化，但后端的体节变得细长，形成一长链状，而且每个体节的腹面中央有一眼点（图9-25D）。

异型的多毛类生殖时还常伴随有群婚现象，就是说性成熟的个体在环境的影响下，如光强度的改变，使异型虫体成群的离开海底，游到水面，雌雄个体相互环绕游动，进行群婚。实验证明，这时雌性个体释放性外激素，以吸引雄性个体，并刺激雄性个体释放精子；精子又反过来刺激雌性产卵，这样可以保证大量的个体同时释放精子与卵子，使卵易于受精。行群婚的沙蚕往往是能生物发光的个体，当群婚时，常使其周围的海面出现一片光环。群婚现象与季节、月光的周期变化相关。例如有的矾沙蚕在每年七月的下弦时出现群婚，有的种在每年10—11月下弦出现群婚，且多在黄昏之后、日出之前排卵与排精，并使卵受精。

许多实验已经证明，多毛类的生殖现象及生殖过程是受激素控制的。环

节动物尚未形成独立的内分泌腺体，其激素是由脑或身体前端的神经产生的一种神经分泌物。在一生仅繁殖一次的种类，如沙蚕、裂虫等，其激素调节着配子的形成及异型化特征。在不成熟的个体中，神经分泌物抑制着生殖发育，如果切除脑则诱导配子的早熟及异型化现象的出现。如果将不成熟个体的脑移入去脑的个体则阻止早熟及异型现象的出现。在一生中生殖多次但又不行群婚的种类中，激素的作用在于控制配子的发育。总之激素控制生殖及生殖现象的机制目前尚不十分清楚。

多毛类的卵属端黄卵，受精卵行决定型螺旋卵裂，通过内陷或外包，或两者的联合形成原肠胚。原肠胚之后，胚胎迅速发育成担轮幼虫（图 9-26A, B）。担轮幼虫在外形上可分为三个区：（1）口前纤毛区（prototrochal region），包括顶板、口前纤毛环及口；（2）尾区（pygidial region），包括口后纤毛环及肛门区；（3）生长带区（growth zone region），它包括口前纤毛环及口后纤毛环之间的区域。多数种类的担轮幼虫能自由游泳并取食，也有一些种类的担轮幼虫是底栖而不游动，例如一种沙蚕 *Areicolamarina*。此外，还有一些种类没有自由生活的担轮幼虫期，因为这一时期是在卵的孵化之前即已完成，成为直接发育，例如自裂虫。

担轮幼虫自由生活一段时间之后，即变态成成虫。变态时口前纤毛区形成了成体的口前叶及其触手，口区形成围口节，围口节周围没有刚毛，围咽神经环不形成食道下神经节（subesophageal ganglion）。然而更多的种类口区常和躯干的第一体节愈合形成围口节，这种情况下围咽神经节在咽下形成一咽下神经节。所以，不同的多毛类其围口节并不都是同源的。变态时生长带区在尾节之前不断地增生，形成成体区干部的所有体节（图 9 - 26C, D）。体节的发生由后向前推移。因此，多毛类越年老的体节越靠近头端，而越靠前端的体节越难于再生，肛区形成肛门。躯干部体节均形成后即完成了变态。

多毛类成虫的寿命很少超过二年，一般一年左右即性成熟，

图 9 - 26 多毛类的担轮幼虫

A.担轮幼虫的外形；B.担轮幼虫的结构；C, D.担轮幼虫的变态，体节逐渐形成。产卵后成虫死亡。螺旋虫（*Spirorbis*）变态成成虫后，30—45 天内

即性成熟，其寿命不超过一年。多毛类是构成沿海潮间带及大陆斜坡动物区系中的重要成员，其平均密度高达 13000 头/m² 以上，常构成该区海底动物的 40% 以上。

九、分类

多毛类包括了环节动物的大部分种类，可分为两个亚纲，很难确定统一的分目标标准，因此只能分成许多独立的科：

1. 游走亚纲（*Errantia*）体节数目较多且相似，疣足发达，具足刺及刚毛。头部感觉器官发达，咽具颚及齿，主要包括爬行、游泳的种类，以及少数管居及穴居的种类。

（1）鳞沙蚕科（*Aphroditidae*）：身体多椭圆形，背面盖有细长的刚毛或覆瓦状排列的鳞片，例如背鳞虫（*Lepidonotus*）（图 9 - 27A）、鳞沙蚕等。

（2）叶须虫科（*Phyllodoceidae*）：疣足单分枝，背须发达，呈扁平叶状（图 9 - 27B），为爬行生活的种类，例如巧言虫（*Eulalia*）（图 9 - 27B）。

（3）裂虫科（*Syllidae*）：身体较小而细弱，具单枝型疣足，疣足上有

背须及腹须，前端体节背须较长，出芽生殖普遍，亦为爬行生活的多毛类，例如锥裂虫的一种 *Trypanosyllis* (图 9 - 27C)、自裂虫等。

(4) 沙蚕科 (*Nereidae*)：具 2 对眼及 4 对围口触手，咽上有一对颚，为大型爬行生活的种类，如沙蚕 (图 9 - 1A)。

(5) 吻沙蚕科 (*Glyceridae*)：属于游走类中的穴居生活的种类，具长圆柱形的口前叶和长的具 4 个颚的吻，例如吻沙蚕 (图 9-6A)。

(6) 矾沙蚕科 (*Eunicea*)：多为大型管居或穴居种类，管为羊皮纸质，吻上具复杂的颚，疣足背须发达，由背须上分出分枝的鳃，体表具强烈的金属光泽，例如矾沙蚕、巢沙蚕 (图 9 - 10)。

(7) 吸口虫科 (*Myzostomidae*)：是一种共生或寄生于棘皮动物体内的小型多毛类动物，身体扁平圆形，直径仅几毫米，例如吸口虫 (图 9 - 14B)。

2. 隐居多毛亚纲 (*Sedentaria*) 身体多分区，疣足不发达，不具足刺及复杂的刚毛，口前叶不具感觉附器，但头部具有用以取食的触须等结构，无颚及齿，鳃常限制在身体的一定区域内。

(1) 毛翼虫科 (*Chaetopteridae*)：管居，身体分区，具一对长触须，疣足有很大改变，过滤取食，如毛翼虫 (图 9 - 17)。

(2) 丝鳃虫科 (*Cirratulidae*)：身体前端的体节具细长丝状的鳃，呈红色，疣足不发达，如丝鳃虫 (图 9 - 28A)。

(3) 泥沙蚕科 (*Opheliidae*)：穴居种类、具圆柱形的口前叶，体节数目较少，在同一种内体节数目是固定的，例如沿穴虫 (*Ophelia*)。(4) 沙蠋科 (*Arenicolidae*)：穴居种类，头部无触须等结构，疣足不发达，分支的鳃位于身体中部体节上，如沙蠋 (图 9 - 7)

(5) 帚毛虫科 (*Sabellariidae*)：管居的多毛类，身体前端有头冠及两个刚毛环，可形成厩板封闭管口，如帚毛虫 (图 9-12)。

(6) 蛭龙介科 (*Terebellidae*)：穴居或管居，口前叶上有成丛的丝状触手，兼具呼吸作用，有分支的鳃位于口后的几个体节上，疣足不发达，如蛭龙介 (图 9 - 28B)、须头虫 (图 9-15)。

(7) 纓鳃虫科 (*Sabellidae*)：生活在膜质管中，口前触须改变成半圆形的羽状触手，触手上因有血管分布，因此具鳃的功能，触手上常有微小的眼点。疣足不发达，例如纓鳃虫 (*Sabellid*)。

(8) 龙介科 (*Serpulidae*)：具钙质虫管，口前须也改变成半圆形的羽状触手，其中一个触手末端膨大，形成厩板，当虫体缩回管内时，封闭管口，例如龙介 (*Serpula*) (图 9-28C)、螺旋虫 (图 9-13A, B)。

在多毛类中还有一类原环虫类 (*Archannelida*)，过去将它列为环节动物门中的一个亚纲。这是一类小型的海产动物，体长数厘米，体表分节不明显 (图 9-29)，疣足及刚毛退化或极不发达，口前叶具一对触手，表皮细胞光滑而具纤毛，发育过程中有担轮幼虫。担轮幼虫期由肛门端向前延伸，并出现分节而形成成虫，代表动物如角虫 (*Polygordius*) (图 9-29)。

目前对原环虫类的分类地位尚有不同的看法。有人认为它是最原始的多毛类，是由祖先环节动物保留下来的一支。另一些学者认为它不是原始种类，它们在结构上的原始性是由于适应潮间带生活的结果。因此，还有待进一步地研究。但其发育中的担轮幼虫将它们与多毛类联系了起来。

第二节 寡毛纲 (Oligochaeta)

寡毛类包括常见的蚯蚓、颤蚓等一类动物，一般认为寡毛类是由海产穴居的原始环节动物侵入淡水及陆地而发展起来的一支，它们以明显的特征独立于多毛类：身体分节但不分区，疣足退化，体表具刚毛，但刚毛的数目远远少于多毛类，因此称寡毛类。雌雄同体，生殖腺 1—2 对，有体腔管起源的生殖导管，性成熟时体表出现环带 (clitellum)，交配时可相互授精，卵产于环带中，脱落后形成卵茧，直接发育。寡毛类约有 3000 种左右。

一、生态与分布

寡毛类从生态上可区分成陆生及水生的两种类型。大量的种是陆生的，体型也较大，在陆地上穴居。除了沙漠地区，任何土壤中都有分布，例如各种蚯蚓。有人报导每平方米草地的土壤中可有 8000 条线蚓 (Enchytraeid) 和 700 条正蚓 (Lumbricids)。它们主要在土壤的表层分布，那里有机质比较丰富。土壤的结构、酸碱度、含水量、通气性等都是限制其分布及数量的因素。例如土壤中的酸、碱度对寡毛类有很大的限制作用，酸性土壤不利于他们的生存，因土壤中缺乏游离的钙离子，而钙离子是维持其血液 pH 值的重要因素，所以酸性土壤中寡毛类较少。一些大型的种类在环境不利时，例如在干旱或寒冷时，可潜入土壤深层，有时达 1m 多。它们靠身体的头端不断地挖掘，吞噬土壤，并分泌粘液，做成穴道。

另一类寡毛类是水生的，主要分布在各种淡水水域，特别是有机质丰富的浅水。一般水生种类体型较小，结构简化，有些特征与原环虫相似，但一般认为可能是结构的简化而不是原始性状。水生种类多在水域中的植物表面爬行，取食沉渣，也有的种在水底软泥或沉积物中穴居，还有少数种类在河口处生活。许多种类是世界性分布的。水域中寡毛类数量的多少常标志着水质污染的程度。

二、外部形态

寡毛类体型大小差别很大。最小的个体不足 1mm，如原口虫科 (Aeolosomatidae)。最大的蚯蚓体长达 1—3m，身体通常圆柱形，有时略扁，体表分节明显。陆生的蚯蚓体节数较多 (图 9-30A)，最多的可达 600 节，一般在 100—200 节之间。水生的种类不仅体小，体节数也少，一般具 6—7 节或十几节不等。口前叶不发达，常成一小叶状或锥状盖在口上，口前叶也不具触手、触须等结构。如仙女虫 (Nais) (图 9-30B)，口均位于围口节上，咽不外翻，咽上无齿，肛门开口在身体末端。

寡毛类没有疣足，但体表有刚毛，刚毛的数目、排列方式在不同种有所不同。水生种类刚毛较长 (图 9-30B)，陆生种类较短。一般每个体节有一对侧刚毛束 (或背侧刚毛束) 及一对腹刚毛束，它们代表着多毛类疣足的背、腹叶遗迹。每束刚毛的数目为 1—25 不等。大多数陆生及水生种类刚毛的数目是 8 根，成 4 束，每束 2 根，这种排列称对生刚毛 (lumbricine seta)，例如正蚓。也有的种刚毛数很多，每节几十个环绕体节分布，这种排列称环生刚毛 (perichaetine seta)，例如环毛蚓 (Pheretima)。刚毛的形状因种而异，可形成毛状、钩状、叉状、S 状等多种。刚毛是由体壁中表皮细胞形成的刚毛囊分泌的。刚毛囊有伸肌及缩肌控制其运动 (图 9-31)，每个刚毛囊可分泌一根或一束刚毛，刚毛脱落后可重新分泌形成。

体表除了有口与肛门分列于身体两端之外，还有肾孔、生殖孔开口在固

定的体节上。陆生的种类在背中线上还有数目不等的背孔 (dorsal pores) , 它是体腔直接与外界相通的小孔。由小孔排出的体液可以滑润及潮湿皮肤, 有助于在土壤中钻行。性成熟时, 身体前端的几个体节体壁的腺体加厚, 膨胀而形成一环带 (Clitellum) , 这是寡毛类动物的第二性征, 即性成熟时才出现的特征。水生种类环带仅出现在 1—2 个体节内。环毛蚓是由 3 个体节组成, 位于第 14—16 节内, 其中含有许多细胞。细胞能分泌粘液, 交配后的粘液形成卵茧。另外细胞分泌的类蛋白质 (albuminoid material) 有滋养胚胎的作用。

三、体壁、运动及体腔

寡毛类, 特别是陆生种类, 体壁的结构与穴居的多毛类相似, 即由角质层、表皮细胞、环肌及纵肌组成, 肌肉层内为体腔膜。表皮细胞中有发达的腺细胞, 特别是陆生种类, 可以分泌粘液湿润皮肤, 以利于在土壤中运动。水生种类肌肉层较薄。

寡毛类的运动方式为蠕动收缩, 相似于钻穴的多毛类。几个体节成为一组, 一组内纵肌收缩, 环肌舒张, 体节则缩短, 同时体腔内压力增高, 刚毛伸出以附着 (图 9-32) 。而相邻的体节组环肌收缩, 纵肌舒张, 体节延长, 体腔内压力降低, 缩回刚毛。每个体节组与相邻的体节组交替收缩纵肌与环肌, 使身体呈波浪状蠕动前进。蚯蚓每收缩一次可前进 2—3cm, 收缩方向可以反转, 因此可做倒退运动。

寡毛类体腔发达, 同时还被发达的隔膜分割成按节排列的体腔室。隔膜上有小孔及括约肌, 以控制体腔液由一个体节流入另一个体节。特别是陆生种类, 隔膜肌比水生种类发达。体壁肌肉收缩时, 隔膜肌可以调节体腔内的压力, 协助体节的延伸。身体背中线节间沟处有背孔一个, 排出的体腔液可使体表湿润。体腔中还包含有体腔细胞、蛋白质及悬浮的其他颗粒。

四、取食与营养

寡毛类中一些小型的淡水种类可以取食沉淀物、藻类或原生动物。它们以身体前端的刚毛收集食物, 由刚毛送入口中, 例如仙女虫。绝大多数的种类是腐食性的, 它们以腐烂的植物或其他有机物为食。陆生的种类吞食土壤及砂粒, 以获取其中的有机物质, 例如蚯蚓。

寡毛类的消化道为一直管, 口位于围口节上, 口后为一很小的口腔, 口腔后为咽 (图 9-33A) 。水生种类咽可伸出或外翻, 陆生种类咽不能伸出。咽壁具发达的肌肉, 形成球状, 有泵的抽吸作用。蚯蚓及管盘虫 (Aulophorus) 等的咽壁上还有大量的肌肉纤维连接到体壁上, 以至形成一肌肉质盘, 包在咽的周围, 以增强其抽吸作用 (图 9-33B) 。咽壁内有发达的单细胞腺体, 它所分泌的粘液可使食物颗粒粘结, 其中含有蛋白酶可对食物进行初步消化。有的种类咽发生几度紧缩, 以致形成几个咽球。

咽后为窄长的管状食道。陆生种类的一个特征是食道上有一对或几对钙腺 (calci ferous glands) 位于食道两侧, 是由食道壁内陷形成的一种腺体, 它可分泌钙质, 以减少体内随食物进入的过多的钙, 并通过控制离子的浓度以维持体液与血液的酸碱平衡。水生种类不存在钙腺。食道之后形成嗉囊 (crop) 及砂囊 (gizzard) , 前者是一薄壁的囊, 用作食物的暂时贮存, 有的种类嗉囊不发达或缺乏。后者是一厚壁的囊, 内表面有一层厚的几丁质层, 用以研磨食物成为细粒。砂囊后为管状的胃, 胃上有丰富的血管及腺体。胃后为肠, 它纵贯其余体节, 是其消化及吸收的主要场所。肠的前端上皮细胞

能分泌蛋白酶和纤维素酶等进行食物的消化。消化后的营养物质由血液送到全身。蚯蚓等陆生寡毛类在肠的前端还形成一对发达的盲肠，环毛蚓盲肠在第 26 节处，盲肠内有发达的腺体，也是消化的重要场所。肠道中段背中线处内陷形成盲道 (typhlosole)，以扩大消化及吸收面积。肠壁的外周体腔膜细胞改变成黄色细胞，或称黄色组织 (chloragogen tissue)，它在物质的中间代谢中起重要作用，即它是脂肪及糖元合成及贮存的中心，同时也能使蛋白质脱氨基而分解成氨及尿，有一定的排泄作用。黄色组织是由于细胞内黄绿色脂类内含物的存在而成为黄色，这些细胞也可以转变成油细胞 (eleocytes) 而被释放到体腔液中。肠的后端少数体节为废物的贮存处，内含蚓粪，最后由肛门排出体外。

五、呼吸

寡毛类是通过体表的气体扩散而进行呼吸作用。一些小型的水生种类，例如尾盘虫 (Dero) 在身体的后端有一圈指状或丝状的突起，起着鳃的作用 (图 9-34A)。管盘虫 (Aulophorus) (图 9-34B)、仙女虫是以外界的水通过肛门不断地流入及流出直肠而进行呼吸，一般它们没有呼吸色素，气体直接进行扩散。陆生的寡毛类也没有呼吸器官，而是由于体表分布有大量的微血管网，在皮肤潮湿的情况下，很容易的进行气体的交换。蚯蚓的血浆中溶解有丰富的血红蛋白，血红蛋白很容易与氧结合及释放出氧。有人报导正蚓所利用氧的 40% 是由血浆中的血红蛋白进行传递的。

也有一些水生的寡毛类可以在低氧的条件下生存，例如颤蚓 (Tubifex)。这是一种血浆中溶有血红蛋白的小型寡毛类，身体呈红色，常在池塘底部淤泥中营管居生活，那里氧气含量极少，但血浆中的血红蛋白很容易与氧结合而进行氧的传递，甚至无氧的条件下也能使其生存一段时间。为了更易于获得氧，它们常将身体的后端伸出淤泥之外 (图 9-34C)，以利于更有效地进行呼吸作用。

六、循环

寡毛类的循环系统与多毛类相似。原始的种类仅有背血管、腹血管及连接两者的少数几对心脏，例如颤体虫。大多数较进化的种类，血管系统的结构也较复杂，例如环毛蚓在消化道的背面有一条背血管 (图 9-35)。由于血管管壁的肌肉较发达，管内尚有瓣膜，靠其波状收缩，迫使血液由后向前流。背血管及心脏决定着血液的流向，背血管中的血液流到身体前端后，一部分血液分布到食道、咽、脑等处，大部分血液经过 4 对心脏流入腹血管。心脏中也有瓣膜，可以有节奏地跳动，也起控制血液流向的作用。腹血管位于消化道腹面，不能搏动，腹血管中的血液由前向后流，腹血管在每个体节都有血管分支，分布到体壁、肠道及肾管等处，在那里形成微血管网。经过气体及物质的交换之后，前 14 节的血液流入消化道两侧食道侧血管 (lateral esophageal vessel)，14 节之后经交换后的血液流入腹神经之下的神经下血管 (subneural vessel)。食道侧血管与神经下血管是相连的，血液也是由前向后流。神经下血管中的血液再通过每节一对的壁血管 (parietal vessel) 流回背血管，背血管也接受肠血管 (intestinal vessel) 的血液。如此循环，完成物质的传递功能。

寡毛类的循环系统在不同的种可能有所改变，例如正蚓具有五对心脏，没有食道侧血管，而有神经侧血管。颤蚓仅有一对心脏。许多种类血液无色；少数种红血蛋白存在于血细胞中。

七、排泄

成年的寡毛类除了两端几个体节之外，其余每个体节都有一对后肾为其排泄器官。后肾的结构相似于多毛类，具漏斗状带纤毛的肾口（图 9-36）。肾管很长，每节的肾管穿过体节后端的隔膜后盘旋，在肾管周围有腹血管分出的血管网包围，肾管的后端变粗形成膀胱。后肾主要通过肾口在体腔中收集代谢产物，同时由于血管网的包围也能主动收集来自血液中的代谢产物，回收有用的盐离子及水分。水生的寡毛类其排泄物主要是氨，陆生种类是氨和尿素，最后形成比体腔液及血液低渗的尿，在每个体节腹侧面经肾孔排出体外。其排泄机制如图 9-37 所示。

从上图可看出后肾对水分及某些盐类有重吸收作用。但环毛蚓没有这种每节一对的典型后肾，而是在每个体节内有为数极多的小肾管，其数目可达数百个。每个小肾管的构造与大肾管相似，它们分布在体壁的内表面、隔膜的前后壁以及咽头食道。其中体壁小肾管开口于体外，隔膜及咽头小肾管开孔到肠道，因此其排泄物经肠道肛门而排出体外。排泄物经过肠道时，其中的水分被吸收，因此有利于它们在干燥条件下生存。有些蚯蚓在干燥条件下可钻入土下 3 米深处，停止活动，即使体内水分丧失 70% 也不致死亡。而一旦解除干燥，又能很快地恢复活动。

八、神经与感官

寡毛类具典型的链状神经系统。结构简单的种类如颤体虫 (*Aeolosoma*)，它的脑位于原口节，脑与腹神经索均位于上皮内，没有咽下神经节。而大多数的寡毛类神经结构脱离上皮，而位于体壁肌肉层之内，即体腔内。脑位于第三体节咽的背面（图 9-38A），由脑发出神经到口前叶及口腔等，在围咽神经环及腹神经索连接处形成咽下神经节，由它发出神经到前端体壁上。咽下神经节是其运动及反射的控制中心，并控制整个腹神经索，脑仅控制身体的协调。实验证明摘除脑，其运动不受影响，但不能协调改变了的环境。如破坏咽下神经节，则所有的运动都停止。咽下神经节之后为神经链，每体节的神经节分出三对神经到体壁、内脏肠道等处，其中包括感觉纤维及运动纤维。

蚯蚓具有简单的反射弧 (reflex arc)，它包括三种神经元：(1) 感觉神经元 (sensory neuron)，其细胞体位于体壁表皮细胞中（图 9-38B），它感受刺激后经神经纤维（也称传入纤维）到达中枢（神经节内）。(2) 联络神经元 (association neuron)，其整个细胞均在神经节内，它接受感觉神经传入的冲动，再传递到运动神经元。(3) 运动神经元 (motor neuron)，细胞体位于中枢内，其神经纤维（也称传出纤维）传出冲动到效应器，如肌肉、腺体等。各种神经元之间不直接接触，而是通过突触传递 (synapsis)，这种感觉细胞感受刺激使效应器产生反应，如肌肉收缩或腺体分泌就是一个反射。一个体节的收缩可通过反射作用引起相邻体节的收缩，以致形成部分体节的收缩波。

大多数的寡毛类在神经索中有巨大神经纤维，一般 5 条，其中 3 条显著，位于神经索的中背部（图 9-38C）。中间的一条巨大神经向尾端传导冲动，两侧的两个巨大神经纤维向头端传导冲动。另两条不显著，彼此分离，位于神经索的中腹部。巨大神经传导冲动的速度数倍或十几倍于普通神经，因此当身体的任何一点受到刺激，通过巨大神经纤维的传导都可引起所有体节同时收缩，以迅速逃避或隐藏于穴中。

有报导证明，正蚓的脑中发现有神经分泌细胞（neurosecretory cell），它所产生的分泌物具有激素（hormone）的性质，能调节身体水与盐分的平衡，也能调节生殖活动。

一些水生的寡毛类具有眼。眼呈色素杯状，结构简单，是它们的主要感觉器官。陆生种类由于在土壤中钻穴生活，感官不发达，无眼，其感觉功能主要是由分散于表皮中的感觉细胞来完成。例如一些感觉细胞聚集在一起，在皮肤表面形成小的突起（图 9-39A），或成堆的感觉细胞形成一结节（图 9-38B），并伸出长的突起到体表，这种感受器可能有触觉及化学感觉的功能。这些结构主要分布在身体的前、后端及腹面两侧。表皮内还有独立的光感受细胞，呈晶体状，具突起进入上皮下，并与脑神经分支相连，它对光的强弱有反应，主要分布在头、尾两端的背面，所以蚯蚓趋向弱光，回避强光的本领是与光感受细胞联系在一起的。此外，体壁上还分布有丰富的神经末梢，也具有触觉的功能。

九、生殖与发育

寡毛类主要行有性生殖，但一些水生种类无性生殖也相当普遍，例如管盘虫、仙女虫等。有实验报导管盘虫在三年内无性繁殖 150 代，而没出现过有性生殖。其无性生殖方式是以横分裂为主，即先在某个体节处出现了新细胞形成的分裂带，以后在分裂带处断裂。也有的种是以出芽方式进行的。水生寡毛类也具有较强的再生能力。

绝大多数种类为雌雄同体。少数水生种类缺乏明确的生殖腺，即许多体节均可形成生殖细胞，也没有生殖导管，而是由肾管排出精、卵，如颍体虫（*Aeolosoma*）。陆生种类有明确的生殖腺，且仅限于有限的几个体节之内。一般具有二对精巢，1—2 对卵巢，精巢在前，卵巢在后，具单独的生殖导管，它们的数目及位置是分类的依据之一。

生殖细胞来自体腔隔膜上的上皮细胞，例如环毛蚓具有二对精巢囊，分别位于第 10, 11 体节内，每对精巢囊的后方各有一对由体腔隔膜形成的贮精囊，位于第 11, 12 体节内（图 9-40），并与精巢囊有小孔相通。当精细胞在精巢囊中形成后，需在贮精囊中发育成熟，然后再回到精巢囊中，经其中的精漏斗进入输精管。每侧两条输精管紧密并行，穿过数个体节后至第 18 节与前列腺管汇合，并由雄性生殖孔开口腹面两侧。生殖孔的周围有前列腺，它的分泌物有滋养精子和帮助交配的作用。雌性生殖系统包括一对卵巢，位于第 13 节，经卵漏斗进入很短的输卵管，以共同的雌性生殖孔开口在第 14 节的腹中线上。与雌性生殖系统相关的还有 2—3 对受精囊（*spermatheca*），位于第 6—9 节内，每一囊在后一体节腹面节间沟处单独开孔，用以贮存交配后的精子。

寡毛类与生殖相关的结构还有环带，它与性成熟相关，仅在性成熟时出现。它是由相邻的几个体节体壁的上皮细胞膨大、并分布有大量的单细胞腺体所形成。例如环毛蚓包括三个体节（第 14—16 节），水生寡毛类由二个体节形成，正蚓有 6—7 个体节形成，最多的种可达 60 个体节。蚯蚓的环带中有粘液腺（*mucous gland*）、卵茧分泌腺（*cocoon secreting gland*）及白蛋白腺（*albumin gland*）（图 9-41），它们的分泌物分别具有协助交配、形成卵茧、分泌白蛋白使卵悬浮于卵茧中，并获得营养等功能。

寡毛类虽为雌雄同体，但仍需交配受精。交配时两个虫体的前端腹面以头、尾相反的方向相互吻合（图 9-42A），大多数是以一方个体的雄性生殖

孔对准另一方个体的受精囊孔，这时环带可分泌粘液使虫体连接在一起，体表的刚毛也使虫体相连。然后相互赠送精子，每个受精囊装满对方的精子约需 1.5 小时。正蚓的交配不同于上述的环毛蚓，因为它的环带是在雄性生殖孔之后而不是雄性生殖孔之前，所以交配时是以环带对准对方的受精囊孔(图 9-42B)，精子排出后，沿着环带分泌的粘液沟游动一定距离后再到达受精囊孔，经 2—3 小时后完成授精，随后两个个体各自分开。

交配数日后，卵开始成熟。这时环带向外分泌粘液，并包围环带，凝固后形成茧管，环带再分泌白蛋白，成熟的卵排入其中。这时环带与茧管彼此分离，随着虫体的蠕动，茧管逐渐前移(图 9-42C)，当移到受精囊孔所在体节时，精子由该孔注入其中。当茧管完全脱离虫体后，其外层的粘液物分解将两端封闭，形成卵茧，卵在其中受精。卵茧呈卵圆形，淡黄色，其中有卵粒 1—20 不等。在生殖季节内数日后即可产生一个卵茧，连续不断可形成多个。一般陆生种类的卵较水生种类的卵小，卵黄也少。受精卵在茧中发育，茧中的白蛋白为胚胎提供丰富的营养。

蚯蚓均直接发育，受精卵经不等的完全卵裂形成中空的囊胚(图 9-43)，经内陷法形成原肠胚，由端细胞形成中胚层带，裂腔法形成体腔，其发育过程可参考图 9-43。

发育进行的时间因种而异，由一周到数月不等。环毛蚓需 2—3 周，正蚓需 12—13 周。寡毛类动物的寿命由一年到数年，一般水生种类的寿命较短，陆生种类寿命较长。正蚓有的可生活长达 6 年，一般一年后性成熟。颤蚓每年仅繁殖一次，随后其生殖系统被吸收，来年再重新形成。

十、蚯蚓在改良土壤中的作用

如果说把单位体积内水生寡毛类的数量作为水质污染程度的一种指标，那么，单位体积内陆生寡毛类的数量也可作为土壤肥力的一种指标。蚯蚓对土壤的改良有着重要的作用，这表现在：

1. 粉碎及分解有机物 蚯蚓对落入土壤中的植物有机物的分解起着重要作用。由于它们的取食习性，大量的表面落叶层的植物被消化及分解，使表面形成一层肥沃的未被完全分解的有机物碎屑，形成土壤疏松的表层，为其他生物的进一步分解创造了条件。这对果园、森林等落叶层地带尤为重要。

2. 促进土壤微生物的作用 进入土壤中的有机物经蚯蚓的初步分解后，将由土壤中的微生物做进一步地分解。有人报导在正蚓的消化道中分离出 50 余种微生物，其种类与土壤中的群落是一致的。蚓粪也是土壤微生物传播的一种方式，土壤中的蚯蚓可增加土壤微生物数量的 5—10 倍，这加速了土壤中有有机物的进一步分解及土壤的腐植化过程。

3. 对土壤的翻动及团聚作用 由于蚯蚓的钻穴习性可以将表层含有机物丰富的土壤与底层有机物含量很少的土壤加以搓合，其搬动量随蚯蚓的数量及土质可达 2—250 吨/年，使翻到表层的土壤达 0.1—5cm 厚，这样也增加了土壤的通气性，使土壤中空气的含量由 8% 提高到 20—30%。土壤的毛细作用大大增加，提高了对降雨量的吸收及保持。另外，蚯蚓肠道中腐败的有机物与钙腺中的钙形成腐质酸钙，将土壤颗粒粘合成团聚体，土壤中的微生物也参与了这一过程，使土壤的团聚结构得到改善。

4. 增加土壤肥力 土壤中大量的蚯蚓不断地繁殖与更替，腐烂的尸体使土壤中氮的总含量得到增加。有实验证明，在 12 时蚯蚓尸体 2—3 周内完全解体并分解，其中氮的 25% 形成硝酸盐，45% 形成氨。如果按每条蚯蚓产

生 10mg 的硝酸盐计算,如每公顷有 300 万条蚯蚓,那么一公顷土壤即可自然增加 217 公斤的硝酸盐肥料。如果蚯蚓的寿命平均按一年计算,那么它所产生的氮量也是相当可观的。

十一、分类

寡毛类的分类方法过去一直是根据雄性生殖孔在精巢体节隔膜的前后而分为近孔目(Plesiopora)、前孔目(Prosopora)及后孔目(Opisthopora)三个目。近年来 Jamieson (1978) 根据生殖腺、环带及刚毛等结构将寡毛类分为以下三目:

1. 带丝蚓目(Lumbriculida) 每个体节具 4 对刚毛,精巢一对,雄性生殖孔就在精巢所在体节。卵巢 1—2 对,环带很薄,包括雄性生殖孔及雌性生殖孔,例如带丝蚓(Lumbriculus)(图 9-44A),淡水生活,仅有带丝蚓一个科(Lumbriculidae)。

2. 颤蚓目(Tubificida) 刚毛 4 束,每束多超过 2 根,常呈发状,精巢、卵巢各一对,位于相邻的两个体节内,雄性生殖孔位于精巢体节之前或之后的相邻体节上,环带薄,但略隆起,亦包括雄性生殖孔及雌性生殖孔,淡水、海水生活,个别的种陆地生活,可分为两个亚目。

(1) 颤蚓亚目(Tubificina):受精囊孔在雄性生殖孔之前或之后的相邻体节上,很少在相同的体节上,刚毛多样,例如颤蚓、水丝蚓(Limnodrilus)(图 9-44B),仙女虫(图 9-44C)、尾盘虫(图 9-44D)等。

(2) 线蚓亚目(Enchytraeina):受精囊在精巢之前,两者相距五个体节,刚毛简单,如白丝蚓(Fridericia)(图 9-44E, F)。

3. 单向蚓目(Haplotaxida) 通常是两对精巢位于两个体节,随后为二对卵巢体节。但也有的种仅一对精巢,或仅一对卵巢,或两者均一对,如仅一对精巢,其卵巢必相隔 1—2 个体节。雄性生殖孔在精巢之后一或几个体节上。分为四个亚目,其中 Alluroidina 亚目为南美及非洲产,故不多述。

(1) 单向蚓亚目(Haplotaxina):具 4 束简单的或分叉的刚毛,每束 2 根。精巢在第 10 和第 11 节上,卵巢在第 12 节和 13 节上,或只在第 12 节上,雄性生殖孔在精巢之后一节,环带薄,淡水或半陆生生活,仅单向蚓一科(Haplotaxidae),如单向蚓(Haplotaxis)。

(2) 链胃蚓亚目(Moniligastrina):每节 4 对简单的刚毛,精巢 1—2 对,位于精巢囊中,雄性生殖孔 1—2 对,在相关精巢囊之后一节的后缘处,卵巢一对,环带薄,有的是大型蚯蚓,例如链胃蚓(Moniligaster)、杜拉蚓(Drawida)等。

(3) 正蚓亚目(Lumbricina):刚毛简单,8 个,有时很多,排成环状,精巢 1—2 对,一般在 10—11 节,雄性生殖孔一对,位于后精巢之后 2 个或更多的体节上,即在 14 节之后。卵巢一对,位于第 13 节,环带较厚,卵黄较少,主要陆生,少数为水生或半水生,包括大量的常见的蚯蚓。例如雄性生殖孔开口在第 15 节环带之前的正蚓、爱胜蚓(Eisenia)、异唇蚓(Allolobophora);雄性生殖孔开口在第 17 节的寒蚓(Ocnerodrilus);雄性生殖孔开口在第 18 节的钜蚓(Megascolex)、环毛蚓(Pheretima)等。

关于颤体虫类(Aeolosomatidae),这是一种淡水常见的小型种类,过去认为它们是原始的寡毛类,属于近孔目。但它们大量的体节可以产生配子,没有明确的生殖腺,也没有生殖导管,这些特征反与多毛类相似,因此 Jamieson 主张这类动物与寡毛类无关。所以有关其分类地位,尚有待进一步

研究。

第三节 蛭纲 (Hirudinea)

蛭纲在形态结构上与寡毛类有着许多共同的特征,例如头部没有触手、触须等感官,没有疣足,雌雄同体,具明确的生殖腺及生殖导管,并限制在少数几个体节内。性成熟时出现环带,由环带形成卵茧,在茧中完成发育。这些相似性说明两类动物有着共同的起源,因此有的分类学家把这两纲合并成有环亚门(Cli-tellata)。但蛭类在结构上也有明确的特征,例如身体的体节数减少,并有固定的节数,体表完全缺乏刚毛,又次生性的出现了体环,身体两端出现了吸盘,体腔减小并充满间质。

一、生态与外形

蛭类约有 500 种,绝大多数生活在淡水,极少数种生活在海水,个别种类生活在陆地。多出现在有机质丰富的池塘、或水流缓慢的小溪等处,酸性水域或水流较急的江河很少发现。某些种在水域干涸的情况下可以潜入水底穴居,甚至在失去体重的 40%时也能生存。一些蛭类趋向水、陆两栖生活,还有极少数进入陆地,生活在潮湿的丛林中,例如山蛭科(Haemadipsidae)的一些种。此外还有相当多的蛭类营半寄生生活,少数种类为肉食性的。

蛭类与寡毛类相比体型较小,体长在 1—30cm 之间,多数种体长 3—6cm。体表呈黑褐色、蓝绿色、甚至棕红色,体表有条纹或斑点,身体呈柱形、或卵圆形,因种而异,但背腹略扁平。体形也常随收缩及体内食物贮存的多少而有所改变。体节数目固定,但常被体表的分环(annulation)所掩盖,如医蛭(Hirudomedicinalis)(图 9-45A, B)。医蛭体长约 10cm,可分出 100 多体环,身体的生长是通过体环的延伸而加长。身体前、后两端的体节改变成吸盘,前吸盘小于后吸盘,具环带。医蛭的环带位于 9—11 体节处。

蛭从外形上看可分为五个区(图 9-45B): (1)退化的口前叶及前 5 个体节构成的头区,头区背面有数对眼点,腹面构成腹吸盘,其中央为口。(2)环带前区,包括 3 个体节。(3)环带区,也包括 3 个体节,位于 9—11 节,其腹中线有单个的雄性生殖孔(第 9 节)及雌性生殖孔(在第 11 节),中间有一节相隔,非生殖期环带不明显。(4)体中区,包括 15 个体节(12—26 节)。(5)末端区,由 3 个体节构成肛门区,7 个体节组成后吸盘。肛门开口在后吸盘的前端背面。每个体节的体环数因种而异,在身体不同的部位体环数也不同,体节的界限在外形上很难区分,有时可从每个体节的第一体环上的感觉乳突或后肾孔的开口而判断体节,一般是通过发育中神经节及神经支配来区分。例如医蛭体中区每个体节有五个体环,扁蛭(Glossiphonia)中区每个体节有三个体环。

二、体壁与运动

蛭类的体壁也是由表皮细胞及肌肉层组成(图 9-46A)。表皮细胞向外分泌一薄层角质层,细胞中含有许多单细胞的腺体(图 9-46 B),并沉入到下面的结缔组织中,形成很薄一层真皮层(dermis),它们的分泌物可以湿润体表。在真皮中还有许多色素细胞,以使体表出现色泽。表皮之下为环肌、斜肌、纵肌以及背腹肌。蛭的肌肉层发达,纵肌两端直到吸盘。蛭类在水中靠纵肌的波状收缩可游泳前进。

在固体物质上靠前、后吸盘交替附着做蛭形前进(图 9-47)。即当后

吸盘附着后，环肌收缩，纵肌延伸，随后，前吸盘附着，后吸盘松弛，然后纵肌收缩，身体向前缩短，后吸盘再附着，如此身体向前移动一步。通过纵肌与环肌的拮抗性收缩，前、后吸盘的交替附着，以行蛭形运动。

三、体腔、循环及呼吸

蛭类与其他环节动物的一个重要区别是其体腔被结缔组织大量地侵入而逐渐缩小。在原始的棘蛭 (*Acanthobdella*) 中，身体的前端还保留有分室的体腔，背腹血管仍存在。有趣的是这类蛭没有前吸盘，具体腔的体节仍保留有刚毛，它提供了蛭类与寡毛类有亲缘关系的例证。除此之外，其他所有的蛭体节间的隔膜消失。一种葡萄状的组织 (*botryoidal tissue*) 逐渐侵入体腔，形成发达的血窦。在吻蛭类 (*Rhynchobdellida*)，形成了背血窦 (*dorsal sinus*)、腹血窦 (*ventral sinus*)、侧血窦 (*lateral sinus*)，中间窦 (*intermediate sinus*)，以及皮下窦 (*subepidermal sinus*) (图 9 - 48A)，同时背、腹血管存在，位于背、腹血窦中。血窦中仍充满体腔液，它们实际上起着循环系统的作用，其中背血管及身体的收缩推动体腔液的流动。在颚蛭目 (*Gnathobdellida*)，体腔中的间质更发达，使体腔进一步缩小成管状，中间窦也消失 (图 9 - 48B)，背、腹血管也完全消失，循环作用完全由血窦进行，其中以侧血窦的搏动推动体腔液的流动。

蛭类主要是通过体表进行气体交换，只有个别种具有鳃。例如鱼蛭科 (*Piscicolidae*) 的一些种，具有囊状鳃，末端分支，它实际上是体壁的一种延伸物，其中充满体腔液。另外吻蛭类与咽蛭类的体腔液中含有呼吸色素，以致产生红色，这些呼吸色素负责传递部分的气体。

四、取食与营养

蛭类中少数种类是捕食性的，它们取食小型的蠕虫、螺类及昆虫的幼虫等。有时是整个将捕获物吞嚥。蛭类中 3/4 的种类过着吸血的半寄生生活，其中原始的种类吸食各种无脊椎动物的血液或身体的软组织，如螺、多毛类、甲壳类及昆虫等。较高等的种类吸食脊椎动物的血液，而它们吸食的寄主往往是一类而不是一种脊椎动物，如鱼蛭类 (*Piscicolidae*) 吸食各种鱼类，盾蛭 (*Placobdella*) 吸食各种海龟，甚至鳄鱼，医蛭也可吸食各种脊椎动物。有的种幼年时以捕食为生，成年后吸血生活。

由于蛭类的取食习性，其消化道的结构与功能都产生了相应的适应。口位于前吸盘的中央，在吻蛭目的成员 (包括扁蛭及鱼蛭) 都有一个可外翻的吻 (图 9 - 49A)。吻是高度肌肉化的，吻内具有三角形的吻腔，并有大量的单细胞的唾液腺开口到吻腔内。取食时吻由吻腔内伸出，刺入寄主以吸食。颚蛭目无吻，在口腔内具有三个呈三角形排列的颚，旁边还有细齿，吸血后在寄主皮肤上可留下“Y”形切口。口腔后为肌肉质的咽，咽壁周围也有发达的肌肉，以利于抽吸血液。在咽壁周围还有单细胞的唾液腺，它可以分泌抗凝血素，也叫蛭素 (*hirudin*)，注入伤口防止血液凝固。咽后为一短食道。在捕食性的种类胃为一简单的直管，吸血的种胃变成了有 1—11 对侧盲囊的嗦囊，其中最后一对侧盲囊更长 (图 9 - 49B)，直达身体后端。其功能不是消化食物，而是用以贮存吸食的血液。每次吸血可吸食其体重的 2—10 倍。吸食后的初期，嗦囊中食物的水分被肾排出，留下去水的食物。胃或嗦囊之后为肠，肠是其食物消化的主要场所。蛭类的消化道中很少有淀粉酶、脂肪酶及肽链内切酶，发现的主要是肽链外切酶。这或许解释了蛭类吸食的血液消化缓慢的原因。蛭类一般取食后可以数月内不再取食，医蛭甚至可以生存

一年半而不取食。肠后为短的直肠，以肛门开口在后吸盘前背面。

五、排泄

蛭类的排泄器官亦为后肾，一般 10—17 对，位于身体的中部，每节一对。由于蛭类的体腔减少，隔膜消失，其后肾是埋于结缔组织中，所以结构上与多毛类略有不同。肾内端为具纤毛的肾口，并伸入体腔管中。肾口后是一非纤毛的肾囊（图 9 - 50），囊后为肾管，由单细胞依次排列组成。管中还有细胞内管，末端连接到起源于外胚层的肾孔。医蛭在肾孔之前还形成一膀胱，最后以肾孔开在身体中区腹面两侧。肾囊的功能是产生具吞噬能力的变形细胞（或称吞噬细胞），由体腔液带来的排泄颗粒进入肾囊后，被吞噬细胞所摄取，这些吞噬细胞可能将代谢产物送到表皮、肠上皮或葡萄状组织中。肾管中的尿液通过肾孔排出体外。

蛭的排泄系统对维持身体的水分及盐分平衡也有重要作用。

六、神经与感官

蛭类也具有链状神经系统。脑位于第六体节，是由六个神经节愈合形成，也有一对咽下神经节，躯干部共有 21 个神经节，其中腹吸盘处的神经节是由 7 个神经节愈合而成。由躯干部的每个神经节分出两对侧神经，前面的一对支配该体节背面部分，后一对支配该体节腹面部分。感官与寡毛类相似，包括三种类型：（1）上皮层中成丛的感觉细胞，具触觉及化学感觉功能；（2）光感受细胞，集中在身体前端背面 2—10 个眼中；（3）表皮中游离的神经末端，具温觉与触觉功能。医蛭就是通过这些感受器测出水温的微弱改变以及水中微量的化学分泌物，进而很快地找到寄主的。

七、生殖与发育

蛭类完全行有性生殖。与寡毛类相似，雌雄同体。生殖腺也是由残存的体腔形成，具有固定的位置。雄性生殖系统有 4—12 对球形精巢，每个精巢都包在精巢囊中（图 9 - 51），并通过一输精小管连到两侧的输精管上。输精管前行，至前端盘旋形成贮精囊，其后端形成肌肉质的射精管。两个射精管联合形成阴茎，其周围有前列腺包围，最后以雄性生殖孔开口在体表腹中线上。原始的吻蛭类不形成阴茎，而形成精包囊（spermatophore）。卵巢一对，位于精巢之前，也包在卵巢囊中。每个卵巢通出一条输卵管，两个输卵管很快联合形成阴道，以共同的生殖孔开口在雄性生殖孔之后。

蛭类也行交配，其交配方式相似于寡毛类，阴茎为其交配器官。没有阴茎的种类行皮下注射，即将精包囊排到对方环带处，然后穿过体壁进入体内，精子在体内经组织进入卵巢管受精。产卵时也形成卵茧，卵茧落入水底或潮湿土壤中。发育也相似于寡毛类，一年后成熟，在夏季开始繁殖，成体寿命 2—5 年。

八、分类

蛭纲可分为 4 个目：

1. 棘蛭目（Acanthobdellida）原始的一类，体表具刚毛，无前吸盘，前端体节具体腔，仅一属两种，寄生在鱼鳃上，如棘蛭（图 9 - 52A）。我国无报导。

2. 吻蛭目（Rhynchobdellida）具吻，循环系统与血窦系统相互独立，寄生于鱼类等冷血脊椎动物中，绝大部分海产蛭类均属此目。例如身体两侧具 11 对指状鳃的鳃蛭（Ozobranchus）（图 9 - 52B）、我国长江流域寄生于龟体上的扬子鳃蛭（O. jantseanus）、寄生于鲤鱼鳃盖下的中华颈蛭

(*Trachelobdella sinensis*) (图 9 - 52C) 以及生活在池塘水草上的扁蛭 (*Glossiphonia*) (图 9 - 52D) 等。

3. 颚蛭目 (*Gnathobdellida*) 口腔内具三个颚板, 水生或陆生, 例如医蛭 (图 9 - 45 A)、在我国池塘、稻田中分布很普遍的金线蛭 (*Whitmania*) (图 9—52E) 以及栖息在山林中的山蛭 (*Haemadipsa*) (图 9 - 52F) 等。

4. 咽蛭目 (*Pharyngobdellida*) 没有吻, 也无颚板, 缺乏细齿, 有的种具肉质伪颚, 水生或半陆生, 例如石蛭 (*Erpobdella*) (图 9—52G)。

第十章 若干原口类小门

这一章将要介绍属于原口类的七个小门，它们是须腕动物门、星虫动物门、蠕虫动物门、鳃曳动物门、有爪动物门、缓步动物门及舌形动物门。这七门动物种数均很少，在生态及经济上重要性不大。许多种具有形态及生理的特殊性，都有真体腔，它们彼此之间不具有亲缘关系，之所以把它们放在一起，纯属为了叙述的方便。

第一节 须腕动物门 (Pogonophora)

由于须腕动物均深海生活，加上其特殊的结构，在 20 世纪之前还没有被人发现，直到 1900 年才被法国动物学家 M. Caullery 在印度尼西亚深海区采到第一个须腕动物标本。从那以后，陆续被发现，1955 年被苏联学者 A. V. Ivanorv 建立起一个独立的门，到目前已报导了近百个种。其地理分布也逐渐扩大，从太平洋西北海岸到大西洋的西海岸均有发现，大多分布在大陆斜坡上 150—1500m 深处，最深的可达数千米。最近也发现少数种类生活在浅海 (22m 处)，我国东海也有发现。

须腕动物都营管居固着生活，体表分泌几丁质与蛋白质混合做成细管，垂直插于海底软泥中，部分管露出软泥之外。也有的种利用外界软泥中的碎屑做成细管，虫体居于管中，并常聚集分布。虫体长圆柱形，一般长 10—85cm，最长的可达 2m，但管的直径仅 0.1—2.8mm，体长是其体宽的 100—600 倍。身体由前体部 (forepart)、躯干部 (trunk) 及后体部 (opisthosoma) 三部分组成 (图 10 - 1)。前体部很短，包括头叶 (cephaliclobe) 和腺状区 (glandular region)。头叶很小，由其腹面伸出须状触手。触手的数目依种不同，一般在 1—268 之间。触手或是单个呈螺旋卷曲状，如西伯达虫 (Siboglinum) (图 10 - 2A)；或是许多触手排列成中空的筒状，位于头叶之腹面，如瓣形须腕虫 (Lamellisabella) (图 10 - 2B)，其中每个触手向心的一面有单个上皮细胞延伸形成的羽枝 (pinnule) 及纤毛 (图 10 - 2C)。有的种没有羽枝，在触手内部有体腔、血管及神经伸入，并伸入羽枝中，这种触手结构是须腕动物所特有的。腺体区亦很小，它的分泌物形成虫管。

前体部之后为躯干部，两者之间有隔板 (图 10 - 2A)。躯干部上有各种不同形态的乳突 (papillae) (图 10 - 1)，或单个排列，或成双排列，或成堆排列。另外还有两个刚毛状环行纤毛带 (girdles)，它们的作用是使虫体在管内粘着，以及支持身体在管内上下运动。

躯干部后为短小的后体部，是由 5—23 个具刚毛的体节组成，其结构及起源类似于环节动物。后体部可能用以附着身体，并通过管的下端开口用以在软泥中挖掘。须腕动物很脆弱，以前采到的标本大都缺乏后体部，以致将须腕动物列入后口动物。直到 1964 年才采到完整的标本，知道了后体部的存在，这才确定了须腕动物与环节动物更相近，而被列入原口类动物。

须腕动物的体壁由角质层、单层上皮细胞、环肌及纵肌组成，每个体区内均有体腔囊，前体部的体腔伸入触手中，后体部具分节的体腔囊。

须腕动物一个显著的特征是其完全缺乏消化系统。过去一直认为触手的羽枝是其过滤及摄食的结构，并由羽枝分泌消化酶，进行体外及胞外消化。但近年来的研究没有发现消化酶的存在，更多的倾向于须腕动物是靠直接吸

收溶于水中的有机物颗粒而获得营养。须腕动物没有专门的呼吸系统，由体表、触手及羽枝进行气体交换。具闭管式循环系统，由背血管及腹血管组成。腹血管的前端膨大成心脏，由它给出血管到触手及羽枝。身体后端有横行血管相连。可能通过前体部的体腔管进行排泄，躯干部的一些细胞也能贮存代谢物质。神经系统位于表皮内，前体头叶背面神经细胞聚集形成脑，由脑发出神经到触手及身体后端，也有巨大神经纤维。雌雄异体，在躯干部两侧的体腔中有两个长圆形生殖腺。雄性生殖孔位于躯干的前端，可在输精管的末端形成精英。雌性的有两个U形输卵管，实际是体腔管，呈漏斗状开口在躯干的中段。关于精子的传递、受精及产卵过程尚未被观察到，但在西伯达虫中曾看到精英通过触手送到管口，可能是通过漂浮作用到达雌性个体。卵产于管中，并在其中发育。卵圆形，属多黄卵，经螺旋卵裂或放射卵裂、外包法形成原肠胚，直接发育成成虫后离开母体。由管口收集的胚胎是蠕虫状，具卵黄，有纤毛带（图 10 - 3）。离开母体后沉入海底。

多数学者认为，须腕动物的分类地位与环节动物相近，但尚有争议，有待进一步研究确定。

第二节 螭虫动物门 (Echiura)

螭虫全部是海产底栖动物，分布在各海域，从潮间带到几千米的深海均可发现，但主要在浅海海底泥沙中、岩石缝隙及珊瑚礁中、或腹足类或海胆的空壳中穴居。目前已报导的种类约有 100 种左右。

螭虫体长在 15mm—500mm 之间，多数不超过 10cm，呈柱形或长囊形，身体由吻及躯干部组成，如螭 (Echiurus) (图 10 - 4)。吻是身体前端的扁平形突出物，实际是其头叶，与环节动物的口前叶同源。吻不能缩回躯干内，其边缘向腹面卷曲，中央形成一口道 (gutter)，表面具纤毛。吻的基部边缘愈合，围绕口形成一漏斗形 (图 10 - 4A)。吻的端部呈铲状，但有的种吻端部呈双叉型，如叉螭 (Bonellia)。吻的长度变化很大，一般短于躯干的 1/2，但有的种吻极长，如叉螭躯干长 8cm，而其吻可长达 1m，一种日本螭 (Ikeda) 体长 40cm，而其吻长 1.5m，吻用以取食。

身体一般呈淡灰色或褐色，某些种呈绿色、玫瑰色、或呈透明状。躯干部呈圆柱形，表面光滑，或散布有大量的乳突，或乳突成环状排列。乳突分泌的粘液可形成穴道。躯干部前端腹面具有二枚大的弯曲的刚毛，有的种尾端也有 1—2 圈小刚毛，这些刚毛也来自刚毛囊，并有肌肉控制其运动，用这些刚毛固着身体及清洁穴道。

螭虫的体壁结构相似于环节动物，体表有薄的角质层 (吻沟中没有)，上皮细胞基部有色素颗粒，肌肉排列成片状或束状，其纵肌纤维发达。

体腔发达，位于躯干部形成一宽阔的腔，周围有体腔膜，吻部有一些管或腔隙，与躯干部的体腔有隔板相分，但体腔液是相通的。从发生上看，吻部的腔隙来自胚胎期的囊胚腔，而躯干部的体腔来自中胚层形成的真体腔。体腔液中含有球形的体腔细胞，细胞中含有血红蛋白或色素颗粒。

大多数的螭虫是沉积取食者，其取食方式大致有两种：一种是取食时吻由穴道内伸出，腹面向上，其表面的粘液粘着食物颗粒，再进入口道内，沿纤毛沟送入口内 (图 10 - 5A)；另一种取食方式相似于多毛类的毛翼虫，如刺螭 (Urechis)，具有一 U 形穴道，它的吻很短，取食时躯干前端刚毛之后的

一圈粘液乳突与管壁接触，不断分泌粘液，身体不断向后移动，结果围绕身体前端形成一粘液漏斗网，躯干部的摆动引起水流不断通过穴道，水中的食物颗粒粘着在漏斗网上，当食物积累到一定数量之后，网脱离，用吻将之裹成食物球后再行吞嚥。消化道很长，口位于吻的基部，经食道、胃之后为肠，肠高度盘旋，经直肠以肛门开口在身体末端（图 10 - 4B）。

除了刺螭，螭类都有一密闭的循环系统（图 10 - 4B），在身体腹面中央有一条腹血管，前行到吻的基部开始双分叉，然后汇合成一背血管后行，再经过围肠血管后与腹血管相连。血液无色，其中含有少量变形细胞。体腔液含有许多体腔细胞，有的体腔细胞中含有血红蛋白，可能协助完成循环作用。

螭类用体表进行气体交换。排泄器官为后肾，呈囊状。肾的数目因种而异，叉螭一对，螭 2 对，日本螭可多到 100 对。如果仅 1—2 对，肾孔开口在腹面刚毛之后。螭类在直肠末端有一肛门囊（anal sac），其表面有许多成束的纤毛漏斗，一端开口到体腔，相似于肾口，一端进入直肠。一般认为它是改变了的后肾，具排泄机能，但其代谢产物的排出是经过肛门而非肾孔。

神经系统主要为腹神经索，进入吻后形成环状，无脑，由神经索沿途给出侧神经，侧神经向背行，形成一环状进入体壁，仅在上皮细胞中特别是吻处存在触觉及化学感觉细胞。

螭类均为雌雄异体，生殖细胞来自体腔膜，在体腔中成熟，配子通过肾囊排出体外，一般卵在海水中受精，但叉螭的卵在雌性肾囊中受精。叉螭为雌雄异形，例如绿叉螭（*Bonellia Viridis*）雌性躯干部长 8cm，雄性的仅 1—3mm（图 10 - 6），雄性生活在雌性的肾囊或体腔中。雄性体表披有纤毛，没有吻，没有消化及循环系统，仅留有生殖结构。其雌雄性别是由幼虫的生活环境所决定的。如果初孵幼虫接触到成年的雌性，受其雌性激素的影响则发育成雄虫。幼虫先接触雌虫的吻，数日后由口进入肾囊中，发育 1—2 周后发育成雄虫，每个肾囊中可含有 20 个左右。如果幼虫未与成年雌虫接触则发育成雌虫，一年后性成熟。

卵受精后经螺旋卵裂，发育成自由游泳的担轮幼虫，在发育过程中出现分节的胚层带以及 10 对按节排列的体腔囊，相应地神经、循环及后肾也都出现暂时的分节现象，也形成环节动物相似的体壁结构。这些都说明螭类与环节动物的亲缘关系，所以一般认为螭类是来自早期的祖先多毛类，或是在出现分节之后再分出螭类这一支。

第三节 星虫动物门（Sipunculida）

星虫类也是海洋底栖动物，其分布与生活环境及生活方式与螭类相似，已报导约 300 种左右。

身体一般呈圆柱形，体长 2mm—72cm，一般在 10cm 左右，亦可分为吻与躯干两部分（图 10 - 7A）。吻或长或短，可缩入躯干前端。吻的顶端为口，口的周围围有具纤毛的触手或体褶，触手或体褶内面有很深的纤毛沟。吻的后端表面上常有刺、钩、乳突等。躯干部表面光滑，但在岩缝中生活的一些种，躯干前端加厚形成一领状的楯，用以堵塞吻出入的开口，楯上或有乳突，但无刺或钩。躯干部近前端背中线上有肛门的开口。方格星虫（*Sipuncululus nudus*）的躯干部由于肌肉的交错排列而出现方格状（图 11—7A）。

星虫类的体壁也与环节动物相似，包括角质层、上皮细胞、环肌、纵肌

及体腔膜。体壁肌肉因种而不同，或全部呈片状排列（图 10 - 7B1）使体表光滑；或环肌呈片状、纵肌呈带状（或束状）（图 10 - 7B2）；或环肌、纵肌均呈带状（图 10 - 7B3），以致使体表出现方格状。此外，由躯干部背腹面纵肌成束延伸到吻的基部形成吻缩肌（retractor muscle），以控制吻的出入。

星虫类动物具有发达的体腔，里边充满体腔液。体腔液中包含许多血细胞，如含有蚯蚓血红蛋白的红血细胞，其数量达 $10 \text{ 万}/\text{mm}^3$ ，其功能在于贮存氧。当氧缺乏时，可释放出氧。因此，星虫类没有循环系统，而由体腔液担任循环功能。在体腔液中还含有具吞噬能力的变形细胞以及一种特殊的细胞丛，这些细胞丛排列成囊状或缸状（图 10 - 8），具纤毛，或固定在体腔膜上，或随体腔液的流动而流动，收集体腔中的代谢产物，最后通过肾脏排出体外。

星虫的体腔并不进入触手，虽然触手也是中空的。触手中的腔与 1—2 个盲管囊相通，盲管囊中也充满液体并含有细胞，有人认为它是体腔的一部分。盲管囊的收缩使液体出入触手，以引起触手的扩张与收缩。触手及体壁担任着气体交换的功能。

星虫类也是沉积取食，靠外伸的吻及触手收集沉积物，落入其上的沉积物依靠纤毛摆动引起的水流将食物颗粒送入口，吻再缩回躯干。消化道为一高度盘旋的 U 形管（图 10 - 7C），由口经食道进入肠，肠先下行再上行盘绕在一起，肠道内的纤毛上皮推动食物在肠道内移动，下行部分可能是其消化及吸收的场所，上行部分形成粪粒并贮存，很短的直肠以肛门开口在背中线上前端。

星虫类都有一对囊状后肾，由体腔中流动的或固定的细胞丛收集代谢产物，经后肾排出体外。肾孔开口在躯干部近前端腹面。

神经系统有一对脑神经节，位于食道背面，有围咽神经环及腹神经索，但无膨大的神经节。由脑给出神经到吻部、体壁及收缩肌。在体表、触手及吻上有丰富的感觉细胞，吻的末端背面有一对纤毛窝，称为项器（nuchal organ），可能是其化学感受器。

星虫类为雌雄异体，生殖细胞来自体腔膜，以肾管作为生殖导管。当雌虫接触精子后开始产卵，体外受精。经螺旋卵裂，或直接发育，或经过担轮幼虫期，在自由生活一段时期以后，发生变态并沉入海底。

星虫类虽无分节现象，但体壁、神经、后肾及胚胎发育过程都说明它们与环节动物很相似，所以一般认为星虫类是在环节动物出现分节之前就已分出的一支。

第四节 鳃曳动物门（Priapulida）

鳃曳动物也是一小类海洋底栖动物，多分布在靠近两极地区的冷海中，从浅海到深海都有，在泥沙中或管居生活。过去一直被列为假体腔动物，但自 1961 年 W.L. Shapeero 发现它有体腔膜之后，人们才把它列为真体腔动物，而且独立成一门，仅报导过 10 多种。

体呈长筒形；5mm—20cm 之间，可分为吻与躯干两部分（图 10 - 9）。吻可缩入躯干前端，吻上有成行的嵴，嵴上有突起，吻的顶端有成圈排列的刺，口也位于吻的顶端。有的种围绕口有分支的触手。吻后为躯干部，外表有许

多体环，从几十个到 100 多个，因种而异。躯干部上也有许多小突起使之呈瘤状，躯干末端有两个肾生殖孔及肛门的开口。躯干部之后为 1—2 个尾附器（caudal appendages），它是一中空的柄，表面附着大量的球形小囊，附器中的腔与体腔相通，有人推测它是气体交换的场所，或为化学感受器。

体壁结构与环节动物相似，但表皮层随生长而蜕皮。表皮细胞向外突起，形成体表的乳突或瘤。环肌成分离的环状排列，使体表出现体环。纵肌在吻区成束排列，出现嵴状。发达的肌肉，使它能在泥沙中钻穴运动。

体内有发达的体腔，具有一层很薄的体腔膜，并包围内脏器官形成系膜（mesenteries），其中包含有变形细胞及含蚯蚓血红蛋白的血细胞。鳃曳动物为肉食性的，主要取食多毛类、小的甲壳类。取食时咽翻出，用口及咽周围的刺撕裂捕获物。咽的外围有发达的肌肉以控制咽的伸缩（图 10 - 9B）。咽后为肠、直肠，最后以肛门开口在躯干末端。在咽的前端有一神经环，后连一神经索，紧靠表皮细胞。吻与躯干的乳突具感觉功能。其排泄器官与生殖器官紧密相联，形成一对肾生殖器官（urogenital organ），位于肠的两侧。它的中央是一原肾管，有成堆的管细胞（solenocytes）连接到原肾管的一侧，另一侧为生殖腺。原肾管可排出代谢产物及生殖细胞，其末端为肾生殖孔（urogenital pore）。

鳃曳动物都是雌雄异体，精子的释放刺激雌性产卵，卵体外受精，经放射卵裂、孵化后成一小的后原肠胚。发育成幼虫后躯干部被角质层包围形成一兜甲状，相似于轮虫。幼虫期蜕皮多次变态成成虫，成虫也行蜕皮。这些特征又相似于假体腔动物，故对其分类地位尚有争论。也许对其胚胎学有进一步的了解后，才能得出肯定的结论。

第五节 有爪动物门（Onychophora）

有爪类是一类陆生的小型动物，一些动物学家将它们列为节肢动物门的一个纲，也有一些动物学家将它们独立成门。它是一类很古老的动物，从寒武纪的化石到现存的种类很少变化。主要分布在热带及亚热带的雨林地区，隐蔽在石下、树桩下等潮湿土壤中。它们多孤立的分布在非洲、澳洲、南美、亚洲南部，我国西藏高原也曾发现，这说明它们曾是广泛分布的、而目前已近灭绝的动物，现存种类仅有 70 种左右。

有爪类身体呈蠕虫状，或长圆柱形，体长在 1.5—15cm 之间，例如栉蚕（Peripatus）（图 10 - 10A）。身体分头部与躯干部。头部不明显，头的前端有一对口前触手，触手上有许多环纹，有一对单眼，触手下有一对钝形的口乳突（oral papillae）。头的前端腹面有口腔，周围围有口膜，口内有一对大颚，每个大颚的末端具一对角质钩。躯干部腹面两侧有 14—43 对足，数目因种及性别而异。足圆柱形，是体壁的突起，不分节，具环纹，但末端有爪，故称有爪动物。爪的腹面有 3—6 个肉垫用以附着。身体表面有一些大或小的节结，节结的表面有纤毛，用以感觉。体表呈黑色、蓝色或绿色等，有时由于小骨片的存在而使体表表现出虹彩。

体壁表面具有一层很薄的角质层，可以在蜕皮时脱去。其内为单层上皮细胞，再内为结缔组织及三层肌肉层，即环肌、斜肌及纵肌。因此体壁成环节动物的皮肤囊状，靠体壁的伸缩及足的举起，离开地面行缓慢的爬行运动。真体腔减少到生殖腹腔及肾脏内的空腔，而体内器官之间的空腔为血腔

(hemocoel)。血腔被隔膜隔成背面的围心血窦(pericardial sinus)、中间的围内脏窦(periintestinal sinus)、腹面的围神经窦(perineural sinus)及两个腹侧血窦(ventrolateral sinus)，这种结构与下章将要介绍的节肢动物的血腔及血窦是相似的。

大多数的有爪类为肉食性的，取食各种小型的无脊椎动物。口位于口乳突后端的凹陷处，内有一对颚用以切碎食物。口后为咽及食道(图 10 - 10B)、肠、直肠，最后以肛门开口在身体末端腹面。有一对唾液腺开口在前肠的中背部。身体前端还有一对粘附腺(adhesive gland)，开口在口乳突上，当取食或受到干扰时，它可分泌粘液物质，粘液物变硬拉长以缠绕捕获物，具协助捕食及防卫的功能。

循环系统相似于节肢动物，在围心血窦中有一管状心脏，两端开口，每节(以每对足代表一节)也有一对心孔。血液在心脏中是由后向前流，血液无色，其中含有吞噬作用的变形细胞。

排泄器官为后肾管，其一端为端囊。端囊代表体腔的遗迹，纤毛漏斗开口于端囊中。肾管具端囊与节肢动物的绿腺或颚腺相似。肾管的后端膨大形成膀胱，最后以肾孔开口在每对足基部内侧。雌性后端的肾变成了生殖导管。

有爪类以气管(tracheae)进行呼吸，气管短小不分支，直接伸入组织中。成束的气管开口在一个共同的腔中，最后以气孔开口到体表(图 10 - 11)。气孔的数目很多，不按节排列。

神经系统包括咽背面的一对脑，由它发出神经到触手、眼、乳突及口区。脑后为一对腹神经索，每节有横的神经连接两个神经索，并有神经节状的膨大，而且给出许多神经到体壁及足，因此呈梯状。感官包括一对眼，体表的突起上也分布有感觉细胞。

有爪类均为雌雄异体。雄性常较雌性略小，具有较少的足。雌性有一对卵巢位于身体后部，后接输卵管、受精囊、子宫，两个子宫末端联合以一共同的生殖孔开口在身体近末端腹面。雄性包括一对精巢、一对相当复杂的输精管，末端联合以一雄性生殖孔开在近末端腹面。有的种有交配行为，雄性爬到雌性身上产下精英，通过体壁溶解精英，使精子释放并进入雌体内，在体内受精。有的种是卵生，产下多黄卵，卵外有几丁质卵壳，经表面卵裂。另外的种为卵胎生，卵为少黄卵，经完全卵裂或表面卵裂，由子宫壁提供营养。成虫寿命可达 6 年，成虫期蜕皮。

从上可以看到，有爪类的体壁结构、无关节的附肢以及后肾的按节排列，这些特征都与环节动物相似。但真体腔减少并出现血腔，体壁的角质层为几丁质，并随生长而蜕皮，具管状心脏，气管呼吸，足具爪，特别是受精卵行表面卵裂，这些特征又与节肢动物相似。因此，通过有爪类可将环节动物与节肢动物联系起来。

第六节 缓步动物门(Tardigrada)

缓步类是一类很特化的小型动物，也俗称熊虫(bear worm)，主要生活在淡水的沉渣、潮湿土壤以及苔藓植物的水膜中，少数种类生活在海水的潮间带，常与蛭形轮虫生活在相同的环境中，大约有 400 余种，其中许多种是世界性分布的。

缓步类体长一般在 0.3—0.5mm 之间，最大的仅 1.2mm。体呈桶形或柱形，

分为头部与躯干部，但分界不清，是由一个原口节与五个分界不清的体节组成（图 10 - 12A）。由身体的腹侧伸出 4 对短粗的足，足的末端顿圆，具 4—8 个爪，如端爪虫（*Echiniscoides*），其中最后一对位于身体末端。体表或光滑，或有几丁质板或刺等装饰，在其一生中体表蜕皮 4 次或更多次。构成身体的细胞数是固定的，相同的属有相同的常数。

体壁的角质层是由几丁质与粘多糖组成的，在超微结构上也是分层的，相似于腹毛类动物。表皮细胞的数目是固定的。肌肉构成许多分离的肌肉带，每一个肌肉带仅由单个的平滑肌组成，也可能是合胞体，附着在两端角质层下，缺乏环肌，靠肌肉带控制足与躯干的运动。由于运动缓慢，故名缓步类。爬行时用爪抓住底部。

体内器官之间充满血腔，真体腔仅残留于生殖腺腔内，没有呼吸及循环器官。

绝大多数的缓步类取食植物组织，也有一些种类取食水底沉渣，或水中、土壤中的线虫。口位于身体前端（图 10 - 12B），口周围围有角质环。由口向内有一细的口腔管，再向内是球状的肌肉质咽。在口腔管的两侧有一对针状的刺（*stylets*），可由口伸出体外，或由肌肉牵引缩回口腔中，是由口腔管两侧的一对刺针腺分泌形成的（图 10 - 13A）。取食时，由刺针穿破植物或动物细胞，再由咽球抽吸细胞内含物。咽腔为三放形，咽后经短的食道进入膨大的中肠，在此进行消化及吸收。中肠后为直肠，最后通过末端的肛门开口到体外。其排粪常与蜕皮相关，粪便常留在表皮中，当蜕皮时一同排出体外。在中肠与后肠的交界处具有三个大的腺体，被认为是其排泄器官，也称为马氏管。

神经系统表现出明显的分节性（图 10 - 13B），也呈链状。头端背面有发达的脑，有围咽神经环与咽下神经节相连，由咽下神经节向后伸出具有 4 个神经节的双条神经索，神经节给出数条侧神经，其中一对足神经到达足部。感官包括一对简单的眼点，由单个的色素细胞组成，体表及头区的刺也具感觉功能。

缓步类为雌雄异体，在一个种群中雌性个体常多于雄性个体，孤雌生殖也很常见，雌雄都具有单个的生殖腺，位于消化道的背面。雄性具有 2 条输精管，末端联合形成一个雄性生殖孔，开口在肛门之前。雌性个体仅有一个输卵管，或开口到直肠，或在肛门背面直接开口到体外，开口到直肠的种类还伴有一受精囊。交配与产卵多发生在蜕皮时，某些种交配时直接将精子产于雌性体内，受精发生在卵巢中。也有的种把精子产入包含有卵的脱落的旧表皮中，受精在旧皮中进行。每次产卵 1—30 粒，因种而异。某些水生种类像轮虫一样，在环境良好时产下薄壳卵，在环境不良时产下厚壳卵。在土壤中生活的种类，多产生厚壳卵以抵抗干燥等不良环境。

受精卵直接发育，一般在两周内完成，完全卵裂，中胚层起源于肠腔法，这一特征相似于后口动物。肠道形成时出现 5 对体腔囊（图 10 - 13C），以后前 4 对退化，其细胞形成体壁的肌肉，最后一对愈合形成生殖腺腔。发育成熟后幼体用刺针破壳外出，身体的生长是通过细胞体积的增长而非细胞数量的增加。一生蜕皮 12 次，寿命 1—3 年左右。

缓步类像生活在苔藓植物中的轮虫一样，对不良环境有很强的抵抗力。当环境干燥时，缓步类的身体也失水而萎缩，腿缩回而处于一种隐生状态（*cryptobiotic state*）这时它的代谢率几乎降到零，甚至在纯酒、液氮（-273

)中也能隐生。当环境变得有利生存时,它可以在几小时内吸水,使身体膨胀而复苏(anab-iosis)。据报导有的种可隐生7年之久,其寿命也因隐生而延长。

关于缓步类的系统地位尚难确定,它的体壁结构、表皮细胞数目固定、蜕皮、形成薄壳与厚壳卵等特征与腹毛类相似,因此有人主张将它们放在假体腔动物中。但真体腔的存在、血腔的出现、附肢的爪、马氏管及神经系统的特征又与节肢动物相似,因此它的地位有待进一步研究及澄清。

第七节 舌形动物门(Linguatulida)

舌形动物也称为五口动物(Pentastomida),是一类肉食性脊椎动物体内寄生的蠕虫状动物。其终寄主有蛇、鲟鱼及两栖类,甚至还有鸟类和哺乳类。多寄生在肺、鼻、咽等呼吸道内,要求中间寄主,如鱼、两栖及爬行类等,人也曾作为中间寄主被感染过。均吸血生活,已报导有90种。

成虫蠕虫状,如头走虫(Cephalobaena)(图10-14A),体长2—13cm,圆柱或略扁,体表具很厚的角质层,形成环状,因此使体表出现体环。身体前端有5个突起,其中4个呈腿状附肢,末端具爪,位于两侧;另一个在前端中央,末端有口,周围有钩。有的种4个附肢状突起退化,仅留有爪,用以附着在寄主组织上。如蛇舌形虫(Arimillifer)(图10-14B),成虫寄生在蛇体内,而人是其中间寄主。

体壁具厚的角质层,在幼虫发育过程中周期性地蜕皮。体壁肌肉为横纹肌,但排列成环状及纵行层。也具有血腔。消化道简单,呈一直管,前端有口,周围有钩,适于吸血。没有呼吸、循环及排泄器官,神经系统与环节动物及节肢动物相似,腹神经索上有三对神经节。

舌形动物为雌雄异体,生殖系统发达,生殖孔位于腹中线前端或后端(图10-14C),体内受精。发育中的卵通过寄主粪便,或寄主的口、鼻粘液排到体外。其中间寄主可能是鱼、或啮齿类等,幼虫在中间寄主体内发育需蜕皮数次。幼虫具4—6个腿状附肢(图10-14D)。当中间寄主被终寄主取食后,则进入终寄主的胃,再通过食道、气管或鼻、咽呼吸道进入肺或鼻道中生存。

舌形动物的分类地位尚难以确定,但它们的附肢、体腔、神经及幼虫的特征,说明它们与节肢动物有着某些联系。

第十一章 节肢动物门 (Arthropoda)

节肢动物是身体分节、附肢也分节的动物，是动物界中种类最多、数量最大、分布最广的一类，常见的蜚、蜘蛛、蝎子、水蚤、虾、蟹、蜈蚣、蝗虫、蝴蝶等都属于节肢动物。已知的节肢动物约有 100 多万种，占动物总数的 80% 以上。种内的个体数量也很大，例如一群白蚁可有几万到几十万头，迁飞的蝗群以百万头计数，海洋中的一些浮游甲壳类多到不可计数。另外，它们的分布也极广，海水、淡水、地面、土壤以及动、植物体内、外都是它们生存的场所。特别是昆虫还侵入空中生活，这在无脊椎动物中是仅有一类。一些昆虫甚至组成社会生活，群体中的个体有严格的劳动分工，这也是节肢动物高度进化的标志之一。

第一节 概述

一、身体分区与附肢分节

节肢动物的身体是分节的，但环节动物的同律分节已不复存在，而是由部分体节愈合，形成体区，组成异律分节。例如甲壳类身体前端的六个体节愈合形成头部，其附肢形成触角、口器，部分体节常与头部联合形成头胸部，其余的形成腹部。多足类前六节构成头部，其余的形成躯干部。昆虫类前六节亦为头部，其后三节为胸部，其余的体节为腹部。形态的这种分化伴随着机能的分工：头部一般具感觉及取食的功能，胸部主要为运动的机能，腹部是生殖及代谢的中心。节肢动物的异律分节显然比环节动物的同律分节能够使各种生理机能更加集中与分化，因此，也具有更大的进化意义。

节肢动物最初也是每个体节有一对附肢，但不是皮肤突起形成的疣足，多数种类附肢的最大特征是以关节与身体相连，附肢本身也是分节的。这一类动物就以这一特征命名为节肢动物。附肢的分节表现在表面的外骨骼及内部的肌肉均按节排列，节与节之间以关节膜相连。原始的附肢呈双叉型 (biramous)，它包括与体壁相连的原肢节 (protopodite)，由原肢节上同时分出内肢节 (endopodite) 与外肢节 (exopodite)。但在进化过程中，随着体区的形成，附肢也相应的发生了形态与机能的分化。例如头部的附肢用以感觉，并形成口器以取食。胸部的附肢用以运动与呼吸，而且多由双叉型附肢经外肢节的退化而形成单肢型 (uniramous)。腹部的附肢或仍保留双肢型，用以游泳；或成单肢型，用以爬行；或特化成生殖器，部分消失。

二、外骨骼

节肢动物的体壁仅包括一层上皮细胞，整齐地排列在基膜之上，由上皮细胞向外分泌坚实的表皮层，覆盖着整个身体，起着保护及支持作用，这就是它的外骨骼 (exoskeleton)。由于身体是分节的，外骨骼也是按节形成，在每个体节内，外骨骼分割成独立的骨板，以易于体节内的运动，包括一个背板 (tergum) 两个侧板 (pleura) 及一个腹板 (sternum) (图 10 - 1A)，分离的骨板可愈合而使界限消失。在节与节之间有节间膜 (articular membrane) 相连，关节膜处表皮层极薄，易于弯曲，不运动时折叠在前一体节内 (图 11 - 1B)。高等的种类，附肢的节与节之间形成关节突，与关节窝相连 (图 11 - 1C)。如果体壁的表皮细胞向体内折叠，并向内分泌角质层而形成内突，则称为“内骨骼” (图 11 - 1D)，它是肌肉的附着点。

节肢动物的外骨骼从切片中可以明显的分为三层(图 11 - 2)。最外面的一层为上表皮(epicuticle),极薄,仅有0.1—1 μ m厚,由蛋白质及脂类物质组成,在高等的种类还含有蜡质,有拒水性,可防止体外水分的进入及体内水分的蒸发,这对陆生的动物十分重要。上表皮之内为外表皮(exocuticle),是由几丁质与蛋白质结合在一起形成糖蛋白(glycoprotein)所组成。糖蛋白经过鞣化,也就是由于酚的参加而使分子结构更坚固,同时在外表皮中还沉积有碳酸钙与磷酸钙而使之骨化变硬。所以外表皮虽然很薄,但很坚硬,具有很好的保护作用。外表皮之内即为很厚的内表皮(endocuticle),主要是由几丁质及少量蛋白质组成。几丁质是一种柔软的物质,内表皮未经鞣化,也很少钙质沉积,因此本身柔软而富有弹性。另外有一些细的管道穿过整个表皮层,直接开口到外界,它是上皮细胞层中的腺细胞输送分泌物的通道。节肢动物的体壁中已不再包含肌肉层。

在节肢动物外骨骼的角质层中,常由于沉积有色素或代谢产物而使体表出现相应的颜色。例如许多甲虫含有黑色素(melanin)而使身体表现出黑褐色,许多节肢动物含有胡萝卜素(carotenoid)而表现出红色,白粉蝶的白色是由于尿酸盐的结果,这种由于色素及排泄物的沉积所形成的体色称为生物色(biochromes)。另外昆虫上表皮表面的条纹、凹刻等结构通过光线折射可表现出闪光的紫色或绿色,这种颜色称为结构色(schemochromes),但大多数昆虫的体色还是由于生物色与结构色联合的结果。

节肢动物的外骨骼起到了保护、支持、以及运动的作用,但另一方面外骨骼也限制了动物的生长,因此在进化中节肢动物出现了周期性的“蜕皮现象”,也就是在脱去旧表皮、换上新表皮的间隙时间内进行了体积的增长。节肢动物的蜕皮过程是这样的:在旧表皮脱离之前,上皮细胞先分泌新的上表皮,使原来的外骨骼与上皮细胞分离(图 11 - 3)。上皮细胞也同时分泌蜕皮液,其中含有几丁质酶及蛋白酶,这些酶通过新的上表皮而进入旧的内表皮,并进行消化、分解与吸收。同时上皮细胞也开始不断地分泌新的内表皮,这时节肢动物实际上体表有两层外骨骼。随后,沿身体的一定部位(一般是前端背中线)旧表皮裂开,并脱去旧的外骨骼。新的外骨骼仍然很柔软,身体靠吞入空气或水分增加体内压力以延伸体积,得以生长。新表皮再通过鞣化而变硬,形成新的外骨骼,并不断地增加表皮的厚度。

蜕皮是在激素的控制下进行。低等的节肢动物没有固定的蜕皮次数,终生都可进行。而高等的种类,如大多数蜘蛛及昆虫每个种都有各自固有的蜕皮次数,当达到性成熟之后则不再蜕皮。

三、肌肉与运动

环节动物的肌肉仍位于表皮细胞之下,构成皮肌囊。而节肢动物的肌肉已脱离表皮,形成独立的肌肉束(图 11 - 1A),并附着在外骨骼的内表面、或骨骼的内突上。它们均为横纹肌,并靠收缩牵引骨板弯曲或伸直,以产生运动。肌肉与骨骼以杠杆作用产生运动的原理与脊椎动物运动的原理是相同的,只是脊椎动物的肌肉附着在内骨骼的外表面,而节肢动物的肌肉却附着在外骨骼的内表面。

与脊椎动物的肌肉相比,节肢动物的每束肌肉包括相当少的肌纤维,只接受很少的神经元的支配,例如甲壳动物与昆虫每束肌肉仅有2—5个神经元支配(脊椎动物每束肌肉有成千个神经元支配)。另外节肢动物的运动神经元可分为三种类型:(1)快神经元(fast neurons),它引起肌肉迅速而短

暂的收缩，往往引起快速运动，（2）慢神经元（slow neurons），引起肌肉有力而持续的收缩，往往引起缓慢的运动，这种区分并不是指神经传导的快、慢，而是肌肉收缩的不同；（3）抑制神经元（inhibitory neurons），它抑制肌肉的收缩。由于神经元的分布不同，节肢动物的肌纤维可分为快型肌纤维及慢型肌纤维。前者接受快神经元及慢神经元的支配，后者只接受慢神经元的支配。还有的肌肉是由两种肌纤维组成。节肢动物对刺激反应的程度取决于肌纤维的类型、神经元类型及不同神经元之间的相互作用。

节肢动物的运动主要是利用其分节的附肢，附肢中的肌肉束也是按节分布的，而且构成拮抗作用，即伸肌与屈肌成对排列（图 11 - 1A）。水生种类的附肢多保留双叉型，起浆的作用；陆生种类运动的附肢多为单肢型，用作步足。运动时成对的步足交替作用，即一侧的足举起，另一侧的足与地面接触，牵引身体向前移动，然后两侧的步足交换进行。原始的种类步足多且短，位靠体侧，运动时后足重叠前足的跨度，如蜈蚣。进化的种类步足数目减少，例如昆虫 3 对，蜘蛛 4 对，足变细长，两足向腹中线靠拢，运动时足的跨度加长，重叠性减少。这样机械干扰降低，运动迅速，同时具有运动附肢的体节常常愈合成一整体以加强运动，例如蜘蛛、甲壳动物的头胸部的愈合，昆虫胸部体节的愈合等。

四、体腔与循环系统

节肢动物在胚胎发育的早期，曾出现过按节排列的体腔囊。但孵化后，真体腔大大地减少消失，仅残存于生殖腺腔及某些种类的排泄器官中。而体壁与消化道之间的空腔由部分真体腔及囊胚腔形成，因此常称为混合体腔。因其中充满血液，也称为血腔（hemocoel）。实际上它是一种血窦。这种体腔的形成可能与几丁质的外骨骼取代了作为一种液体静力骨骼作用的体腔液有关。节肢动物的血腔中一般具有背、腹隔膜，将其分成三个血窦。

节肢动物的循环系统都是开放式的，其主要结构是位于消化道背面的心脏（图 11-4），心脏的形状在不同类别的节肢动物变化很大，基本上成管状或块状。心脏壁由肌肉组成，具搏动能力，两侧具成对的心孔（ostia），原则上每节一对。心脏同源于环节动物的背血管，其血管发达的程度与呼吸系统密切相关。用体表呼吸的小型甲壳类，或仅有心脏没有血管，如水蚤与剑水蚤等；用鳃呼吸的种类其血管较发达，如虾、蟹等；而用气管呼吸的种类仅具有发达的管状心脏，血管基本消失，血液完全在血腔内循环。

节肢动物的血液中含有几种类型的血细胞，不同类别之间有较大变动。血浆中溶有的呼吸色素主要是血青蛋白，极少数种类具血红蛋白。

五、消化系统

节肢动物的消化道基本上为一两端开口的直管。从发生上看，消化道的两端是由外胚层内陷形成个体的前肠与后肠，其内壁裹有几丁质层，蜕皮时亦随体壁同时脱落，以后再分泌新的肠壁几丁质，其中肠来源于内胚层。随着食物类型及取食方式的不同，消化道可有各种改变，但前肠主要是取食、研磨、贮存或机械消化，中肠产生消化酶，进行食物的消化与吸收。如果消化酶进入前肠，亦可在前肠进行化学消化。中肠常形成盲囊、腺体等以增大消化吸收面积。后肠主要是有用离子及水分的重吸收、以及粪便的暂时贮存场所。

六、呼吸系统

小型的节肢动物没有专门的呼吸器官，是以体表直接进行呼吸的。绝大

多数的种类以外胚层形成的呼吸器官进行气体交换。水生的种类用鳃、或书鳃 (book gill) 进行呼吸, 书鳃是体壁表皮细胞向外的突起, 或是体壁整齐的折叠, 用以增大体表与水接触的表面积。陆生的种类用书肺 (book lung) 或气管 (tracheae) 进行呼吸, 它们实际上是体壁内陷, 或整齐折叠如书页状, 或连续分支成管状气管。气管内壁有较厚的角质层成螺旋排列, 支持管壁保持扩张状态, 气管有按节排列的气孔与外界相通。这种结构可以防止体内水分的蒸发与散失, 是节肢动物对陆生生活的一种适应性改变。

七、排泄系统

低等的或结构简单的节肢动物没有专门的排泄器官, 其代谢产物通过蜕皮时排出。其他种类都具有来源与结构不同的两种排泄器官, 或其中的一种。一种是与后肾同源的腺体状结构, 例如甲壳类的绿腺、颚腺, 蛛形纲的基节腺。这些腺体均呈囊状结构, 一端有管与外界相通, 相当于残留的体腔囊与体腔管。另一种结构称马氏管 (Malpighian tubules), 主要存在于蛛形类及昆虫类, 它位于中、后肠交界处, 是由内胚层或外胚层细胞形成的单层细胞的盲管, 游离在血腔中收集代谢产物。排泄物最后经肛门排出体外。马氏管的出现可能与真体腔的减少及后肾的消失相关。

八、神经与感官

神经系统的结构相似于环节动物, 也呈链状神经, 但随着体节愈合形成体区, 其神经节也往往出现愈合。例如, 前端体节愈合形成头部, 其触角、眼等感官发达, 头部各节的神经节愈合成发达的脑。大多数种类脑可以明显地区分成三个脑区, 即前脑 (pro-cerebrum)、中脑 (mesocerebrum) 及后脑 (metacerebrum) (图 11-5C)。形态的分化伴随着机能的分工, 从其神经分布可知前脑是其视觉及调节行为的神经中心, 中脑是触觉的神经中心。在缺乏触角的蜘蛛等有螯肢类中则缺乏中脑 (图 11-5B)。前脑与中脑同源于环节动物的脑 (图 11-5A)。由后脑给出神经到下唇、消化道等, 它是由几个神经节愈合而成的。

节肢动物由于外骨骼覆盖全身, 所以大量的感觉器官分布于整个体表, 或集中在触角、附肢及关节处的各种感觉毛、小裂缝、小凹陷等处, 用以感受各种刺激, 其结构将在后面叙述。

另一个重要的感官是眼。眼的复杂程度不同, 简单的眼仅有几个光感受细胞, 复杂的眼则由成千上万个视觉单位, 也称小眼 (ommatidium) 组成, 这种眼称为复眼 (compound eye)。复眼能感知物体的形状、距离、运动、一定的颜色、光的强度等。例如蜻蜓的复眼由 10000—28000 个小眼组成, 每个小眼的结构是一致的。

复眼中的每个小眼包括集光部分及感光部分, 小眼的最外面盖有一层透明的双凸或平凸的角膜 (corneum), 呈四方形或六角形 (图 11-6A、B), 由下面的角膜细胞分泌形成, 同时与周围的角质层相连, 因此是不能动的。角膜的机能相当于一个晶体 (lens)。角膜之下为圆柱形或圆锥形的晶锥 (crystal cone), 它由周围的晶锥细胞分泌形成, 相当于第二晶体。围绕晶锥是一组初级色素细胞 (pigment cell) (或称远端色素细胞), 以上这些结构构成集光部分。在晶锥的下面是一组 (通常是 6—12 个) 视网膜细胞 (retinular cell), 它是小眼的感光部分。视网膜细胞向心分泌许多小柱, 并有许多微小的神经纤维, 其树突的延伸物共同组成一感光结构, 称为视杆 (rhabdom)。视杆中也包括视觉色素, 当被光线照射时, 其分子结构发生变

化，结果形成能量状态的改变。每个视网膜细胞向后伸出轴突，穿过基膜，离开小眼，汇集成视神经，并与视神经节相连。甲壳类的视网膜细胞中含有黑色或褐色色素颗粒（图 11-6A），而昆虫在视网膜细胞周围另有色素细胞（图 11-6B），它们构成近端的色素。光线落在小眼上，首先被角膜及晶锥集光，然后到达视杆。在视杆处视觉色素改变成感觉信息直接传递到脑。因此，每个小眼是一个光感受单位。

某些节肢动物的复眼根据光线的强弱，色素细胞可以有不同程度的伸缩移动而形成像。在光线充足时，复眼产生的像称为并列像（*apposition image*）（图 11-6C）。其色素细胞延伸，晶锥与视杆靠近，晶锥长度接近焦聚，从外界进入的光线只有垂直于该小眼面的光可以到达视杆，而经晶体折射出的光线均为周围的色素所吸收，因此每个小眼只形成一个点像。这样形成的像如同电视屏幕一样，是由许多光点组成的像，也称为相嵌成像（*mosaic image*）。所以复眼中的小眼越多，它所形成的视觉颗粒越细，图像也就越清晰。当光线改变时，会引起不同的小眼感受刺激，这就是为什么许多节肢动物对物体的移动特别敏感的原因。加上整个复眼的角膜是一个凸面，例如对虾复眼的角膜弧度可达 180° ，其视野的范围就很宽。

在光线微弱时，复眼产生的像称重叠成像（*superposition image*）（图 11-6D）。其色素细胞不延伸，晶锥与视杆远离，焦聚的长度二倍于晶锥，它没有屏幕效应，经一个小眼面进入的光线经过折射也可以到达其他小眼，也就是说视杆可以对邻近几个小眼折射的光线产生反应，这样使复眼在微弱的光线下也能看到物体。

节肢动物中有的种类只能在光线充足时视觉，只形成并列像，这种眼称日行眼（*diurnal eye*），如蝶类。另一些种只在弱光时形成重叠像，这种眼称夜行眼（*nocturnal eye*），例如一些蛾类。但更多的种类复眼具有调节能力，光线强、弱时均能视觉。

九、生殖与发育

除了极少数例外，节肢动物为雌雄异体，生殖腺来自残存的体腔囊，生殖导管来自体腔管，某些附肢改变成外生殖器。水生种类多体外受精，陆生种类体内受精。节肢动物的卵为中黄卵，受精卵行表面卵裂，经内陷、移入或分层形成原肠胚，在卵的一侧形成胚盘及胚胎，直接发育或经不同的幼虫期。原始的种类体节及附肢随蜕皮而增加。

十、节肢动物门的分类

关于节肢动物门的分类目前尚有不同的看法，近年来相当多的分类学家将之分为三个亚门，即已灭绝的三叶虫亚门；没有触角、口后第一对附肢为螯肢的有螯肢亚门；以及有触角、口后第一对附肢为大颚的有颚亚门。最后一个亚门中包含甲壳类、多足类及昆虫类等。但目前又有人认为把甲壳类与昆虫类合为一个亚门是不适当的，因为前者的附肢是双肢型，后者均为单肢型，且没有来自双肢型的迹象。此外，两者的生活类型也不相同，因此，主张将它们分为四个亚门。本书将采用后一种分类方法。节肢动物的亚门及分纲如下：

1. 三叶虫亚门（*Trilobitomorpha*）（已灭绝）
三叶虫纲（*Trilobita*）
2. 螯肢亚门（*Chelicerata*）
（1）肢口纲（*Merostomata*）

- (2) 蛛形纲 (Arachnida)
- (3) 海蜘蛛纲 (Pantopoda) 或坚殖腺纲 (Pycnogonida)
- 3. 甲壳亚门 (Crustacea)
 - (1) 头虾纲 (Cephalocarida)
 - (2) 鳃足纲 (Branchiopoda)
 - (3) 介形纲 (Ostracoda)
 - (4) 桡足纲 (Copepoda)
 - (5) 须鳃纲 (Mystacocarida)
 - (6) 尾鳃纲 (Branchiura)
 - (7) 蔓足纲 (Cirripedia)
 - (8) 软甲纲 (Malacostraca)
- 4. 单肢亚门 (Uniramia)
 - (1) 唇足纲 (Chilopoda) (2) 倍足纲 (Diplopoda)
 - (3) 综合纲 (Symphyla)
 - (4) 烛 纲 (Pauropoda)
 - (5) 昆虫纲 (Insecta)

第二节 三叶虫亚门 (Trilobitomorpha)

三叶虫类是节肢动物中最原始的种类，现都已灭绝。从已发现的 4000 余种三叶虫化石中，知道它们均生活在古代的浅海里，从寒武纪到奥陶纪都很兴盛，志留纪开始衰退，到古生代末期（二叠纪）时已绝迹。

三叶虫一般呈卵圆形，背腹略扁平，体长从几 mm 到小于 1m，一般在 3—10cm 左右。体表覆盖有几丁质的外骨骼，背面较厚。身体可分为头、胸及尾三部分（图 11-7）。身体背面中央隆起，两侧扁平呈三叶状，故名三叶虫。头部由 5 节组成，背面外骨骼形成头甲（carapace），头甲上有横纹，表明这是分节的遗迹。头甲靠两侧有一对大的复眼，口位于头部腹面中央。头部具 5 对附肢，第一对为触角，是唯一的单肢型附肢，位于口前，其余 4 对位于口侧，附着在体壁外骨骼上，均为双肢型，即在原肢节上生出一分为 7 节的内肢及一具缝状鳃丝的外肢（图 11-8）。内肢用以爬行，外肢具呼吸作用。也有的种外肢不具鳃丝，而有刺，用以挖掘；或具齿，用以咀嚼。胸部及尾部体节数不定，每个体节也有一对双肢型附肢。但尾部常愈合，最后一节无附肢。

从已发现的化石标本中知道，绝大多数的三叶虫是底栖的，在海底泥沙中爬行生活，这可从扁平的身体及背侧的眼得以说明。有的种身体可卷曲成球状（图 11-9A、B），过底栖生活。有的种身体前端变成犁状（图 11-9C），它们主要是穴居的。有的种身体背面具有长的放射排列的刺（图 11-9D），这种可能是营浮游生活的，对它们的内部结构了解得很少。

通过研究石三叶虫（*Olenus*）的化石，了解了它的发育情况。其早期的幼虫具有一发达的背甲，包括一个原头节和口后的四个体节（图 11-10A、B），中期的幼虫在头甲后出现了尾部（图 11-10C、D），后期的幼虫连续蜕皮在尾部之前出现了胸节（图 11-10E、F），最后形成成虫，成虫后三叶虫也不断地蜕皮及生长。

第三节 螯肢亚门 (Chelicerata)

有螯肢亚门是节肢动物进化中的一支，身体分为头胸部与腹部，或称前体部 (prosoma) 与后体部 (opisthosoma)。无触角，头胸部的第一对附肢成螯状，故称螯肢 (chelicerae)，是其取食结构。第二对附肢称脚须 (pedipalps)，具有不同的机能。水生或陆生，可分为三个纲。

一、肢口纲 (Merostomata)

肢口纲是生活在海洋中的大型的节肢动物，绝大多数种类繁盛于寒武纪及奥陶纪，到古生代末期逐渐消失，现存的仅有三个属 (*Tachypleus*, *Limulus* 和 *Carcinoscorpius*) 共有五个种，统称鲎类 (Limulacea)。其中 *Limulus* 主要分布在北大西洋沿岸，其他两个属主要分布在东南亚沿海。产于我国福建、广东沿海的是一种三刺鲎 (*T. tridentatus*)，也称中国鲎。

鲎主要生活在浅海沙质海底，体长可达 60cm，体表覆盖有几丁质外骨骼，呈黑褐色。头胸部具发达的马蹄形背甲 (图 11-11)，通常也被称为马蹄蟹 (horseshoe crabs)。甲的背面隐约可见三条纵嵴，中嵴前端两侧有一对单眼，侧嵴外侧各有一复眼。头胸部腹面具有 6 对附肢围在口外。第一对为螯肢，短小，仅由 3 节组成，末端呈钳状。其余 5 对附肢均由 7 节组成，统称步足。其中第二对 (脚须) 的末端在雄性变为钩状，用以抱握雌体。步足中的前 4 对末端均呈钳状，近端基节的内侧有长刺用以咀嚼食物，故称颚肢。最后一对步足末端不呈钳状，但有几个突刺呈耙状，用以掘沙或清除附着物。最后一对步足之后有一对唇瓣 (chilaria)，其内侧也有刺，被认为是退化的第七体节附肢的基节。

腹部体节愈合，形成一六角形的腹甲，腹甲后端为尾剑 (telson)。腹甲背面靠中线处有 6 对小穴，是内部肌肉附着处。腹甲侧缘各有一列 (一般 6 个) 可动的短刺。腹部亦有 6 对附肢。其中第一对左右愈合成板状，其下方有生殖孔故称生殖瓣 (genital operculum)，盖在其他附肢之上。其余 5 对附肢改变成书鳃，每对附肢亦左右愈合呈薄板状，板的下表面体壁向外折叠成上百个薄片 (lamellae)，如书页状排列 (图 11-11D)，用以扩大表面积并进行气体交换，故称书鳃。由书鳃的运动可激起水流通过，以行呼吸。尾剑细长呈三棱形，与腹部有关节相连，用以支撑身体，特别是在背腹翻转时。

鲎类主要为肉食性动物，取食环节、软体动物等，有时也取食海底藻类。取食时用螯肢将食物送到口部，用颚肢的基节磨擦、咀嚼后再送入口内。口后为食道 (图 11-12A)，食道前行膨大成磨胃 (gizzard)，其中有角质齿可研磨食物，经瓣膜后进入中肠。其前端膨大处为胃，有 1—2 对发达的肝盲囊 (hepatic caecum)，其分支到达头胸部及腹部，并有肝管开口到胃的两侧。肝盲囊是食物化学消化及吸收的场所。中肠后为直肠，以肛门开口在腹部末端、尾剑之前的腹面。

循环系统为开放式。消化道背面有一管状心脏，位于围心囊中，具 8 对心孔，血管发达，向前有 3 个前动脉，两侧有 4 对侧动脉。动脉分支进入组织后，在腹面形成两个大的腹血窦。血液由腹血窦流入书鳃，经气体交换后再经围心囊、心孔流回心脏。血液中含有血青素及一种变形细胞，这种变形细胞具有很强的凝血功能。

排泄器官为四对基节腺 (图 11-12B)，位于磨胃的两侧，由腺体收集的

代谢废物送入一共同的囊中，再经排泄管、膀胱、排泄孔开口在最后一对步足的基部，基节腺也兼有水分调节作用。

鲎的神经系统呈链状，但愈合在一起。头胸部的神经节愈合成一团，围绕着食道，称为脑，可分为前脑与后脑。头胸部附肢均由脑支配。脑后为神经索及五个神经节，支配腹部附肢。鲎的单眼也具有角膜、晶体及视网膜细胞，复眼中的小眼数目少且排列稀松，色素存在但不形成可动屏幕，虽然可看到物体的移动，但由于小眼数目过少很难成像。因此，鲎的复眼常作为光刺激与轴突传导的神经生理研究的材料。头甲前端腹面还有化学感受器。

鲎为雌雄异体，生殖腺（图 11-12C）位于肠的两侧，直延伸到腹部，经一对短的生殖导管以生殖孔开口在生殖厩板下。每年夏季为繁殖季节，雌雄聚集在潮间带，雄性以脚须抱住雌性，雌性以附肢挖坑产卵时，雄性排精在卵上，行体外受精。每穴可产卵 200—300 粒，产卵后雌雄分开。

卵为中黄卵，但为完全卵裂，发育中经过一三叶幼虫阶段（tri-lobite larva）（图 11-11C）。此发育阶段因相似于三叶虫而得名。刚孵化的幼虫尾剑不突出，仅两对书鳃，经 13—14 龄连续蜕皮后发育成成体，性成熟在第三年。

肢口纲可分为两个亚纲：

1. 板足鲎亚纲（Eurypterida）全部是灭绝种类，最大的翼鲎（Pterygotus）可长达 3m，是节肢动物中最大的种类。头胸甲较小（图 11-13），腹部分节，前 7 节组成前腹部，具附肢，后 5 节组成后腹部，无附肢，具尾剑，因最后一对步足呈板状故名板足鲎，用以游泳。腹部有 6 对书鳃。化石种类表明它们已开始侵入淡水及陆地，例如板足鲎（Eurypterus）。

2. 剑尾亚纲（Xiphosura）包括现存的 5 个种。

二、蛛形纲（Arachnida）

蛛形纲在节肢动物门中仅次于昆虫纲，大约有 60000 多种，包括常见的蜘蛛、蝎子、蟧、螨等。蛛形纲也是很古老的一类，最早的化石可追溯到志留纪。到石炭纪时各种蛛形类均已出现。从化石的研究知道，早期的蛛形纲动物是水生的，志留纪发现的蝎化石就是在水中生活。陆生种类出现在泥盆纪，现存的蛛形类除了少数为次生性水生生活外均为陆生。蛛形纲与肢口纲还保持着许多相似之处，例如身体也分为头胸部与腹部，没有触角，头胸部也具有 6 对相同的附肢，在原始的种类中身体分节明显，甚至相似于板足鲎，腹部可分为前腹部与后腹部，但高等的种类体节愈合，前、后腹部亦愈合，甚至有的种类头胸部与腹部也完全愈合，相应的神经系统也随身体的分节与愈合情况而变动。但由于蛛形纲已由水中进入陆地生活，结果在形态及生理上产生了相应地有趣的改变。例如体壁的上表皮中出现了蜡质层以防体内水分的蒸发。出现了两套呼吸系统及排泄系统，即水生肢口类所具有的书鳃在蛛形纲内陷后变成了书肺，同时还出现了陆生节肢动物所特有的气管。排泄器官既有肢口纲一样的基节腺，又有陆生种类所特有的马氏管。另外还出现了一些陆生的防卫及攻击器官，如毒腺及丝腺。生殖系统中也出现了适应陆地生活的交配器官及精子传递的结构。

多数学者认为蛛形纲可分为 10 个目，即：

蝎目（Scorpiones）约 800 种

拟蝎目（Pseudoscorpiones）约 2000 种

避日目（Solifugae）约 800 种

鞭蝎目 (Palpigradi) 约 50 种

尾蝎目 (Uropygi) 约 80 种 无鞭目 (Amblypygi) 约 60 种

蜘蛛目 (Araneae) 约 32000 种

节腹目 (Ricinulei) 45 种

盲蛛目 (Opiliones) 约 3200 种

蜱螨目 (Acarina) 约 25000 种

1. 蝎目

蝎目是节肢动物中最古老的陆生种类。从志留纪到泥盆纪发现的蝎子都具有鳃,说明它们是水生的。到石炭纪才出现陆生的蝎类。现存种类主要分布在热带及亚热带地区,多在干燥的环境营隐居夜行生活。

石炭纪发现的蝎化石体长可达 86cm,但现存蝎类体长仅在 1—18cm 之间,多数为 3—9cm。身体可分为近方形的头胸部及细长分节的腹部(图 11-14)。头胸部背面有一坚硬的背甲,背甲中线两侧有一对中眼,为极简单的复眼。前侧缘有 2—5 对侧眼,均为单眼。腹面中央为一胸腹板,周围被附肢的基节围绕构成头胸部腹面。螯肢较小,突出于背甲的前端,末端钳状。脚须很大,末端为钳状,用以捕食。我国常见的钳蝎 (*Buthus*),因钳发达而得名。四对步足,细长,均 7 节,即基节 (*coxa*)、转节 (*trochanter*)、腿节 (*femur*)、膝节 (*patella*)、胫节 (*tibia*)、后跗节 (*metatarsus*)、和跗节 (*tarsus*),跗节末端具有 2 对爪。

蝎子的腹部较原始,它包括 7 个体节组成的与头胸部等宽的前腹部和 5 个体节组成的细长如尾的后腹部。后腹部的末端有一尾刺 (*stinger*),尾刺基部呈球形,端部尖针状,尾刺内有一对卵圆形毒腺,以共同的管开孔在尾刺的近末端。毒腺中的液体常是有毒的,有的甚至是剧毒的,6—7 分钟后即可致人、畜死亡。其毒液与眼镜蛇的毒液一样,也是一种神经毒液,可很快麻痹呼吸肌及心肌而致死。腹部附肢多退化,或仅留有遗迹。其第一对腹部附肢左右愈合生成殖板,盖在生殖孔之上。第二对附肢特化成栉状器 (*pectine*),沿其板轴有一列梳状齿,是蝎类所特有的。第 3—6 节腹面两侧各有一对书肺的开孔。

蝎类为肉食性,以各种小型无脊椎动物为食。呼吸器官仅有书肺。排泄器官有一对基节腺,开口在第三对步足的基节上。神经系统头胸部的神经节愈合,腹部未愈合而有 7 个独立的神经节(图 11-15)。感官包括眼、感觉毛及栉状器,在栉齿的两侧分布有感觉细胞。

蝎子的雌雄个体在外形上不易区别,雄性生殖板上常有一小钩。生殖时有交配行为,雌雄面对面的相互抱在一起,高举腹部,前后走动(图 11-16)。这样持续数小时,然后雄性产出精英到地面,雌性再压挤精英使之释放出精子团进入雌体,完成交配。卵在生殖管中发育。其卵为端黄卵,不完全卵裂。一种产于亚洲的链蝎 (*Hormurus*) 为少黄卵,行完全卵裂。卵的发育由母体的卵巢囊提供营养,属胎生,或卵胎生。经数月的发育后,幼体由母体内出来后立刻爬到母体背上,经一周左右,蜕皮一次后离开母体营独立生活,一年后成熟。

2. 拟蝎目

拟蝎目的命名来自它与蝎目的相似性,但它没有后腹部及尾刺(图 11-17)。拟蝎类均为小型动物,一般在 4—8mm 之间,生活在腐烂叶下、土壤、树皮及动物的巢穴等荫蔽处,个别的属生活在海洋的藻类上。大约有 2000

种。

头胸部由6节愈合形成，如螯蝎(Chelifer)。背面有背甲，其前侧缘或有1—2对眼，或眼缺乏。腹面被附肢的基节所占据。螯肢由2节组成钳状，其端节可动，末端有一群丝腺的开口，腺体位于头胸部。螯肢的内表面具一系列梳状锯齿(serrula)，用以取食后清洁口腔。脚须强大与蝎相似，末端钳状，有毒腺开口。四对步足相似，末端具2爪，爪间有一粘附垫(adhesive pad)。

拟蝎亦为捕食性。以气管进行呼吸。基节腺为排泄器官。心脏有2—3对心孔。神经系统集中在头胸部。生殖腺单个，雌性以丝腺做成卵囊，在其中产卵，并携带在雌体生殖孔处。初孵化出的幼体已进入三龄，越冬时也织丝囊包围身体，一年成熟，寿命2—5年。

3. 避日目

避日目主要生活在热带及亚热带的沙漠地区，多隐藏在石下或穴道内，昼伏夜出。体长1—7cm，头胸部6节，背甲可分为前后两部分，以关节相连(图11-18A)。前甲大，有一对眼(图11-18B)；后甲小，无眼。螯肢强大，向前伸出，呈钳状。脚须呈腿状，用以捕食。第一对步足较小，用作触觉器。腹部由10—11节组成，分节明显。

具发达的气管。气孔三对，开口在第2—3附肢基节及腹部第3、4体节。具一对基节腺及一对马氏管。心脏有8对心孔，头胸部与腹部各形成神经团。交配受精，雌性产卵50—200粒，并守护卵直到孵化。例如蛛毛蝎(Galeodes)。

4. 鞭蝎目

鞭蝎目为小型种类，体长不超过3mm，分布在热带及亚热带，生活在土壤、石下或洞穴内，仅一个科。

头胸部背甲可分为前、中、后三块，无眼。螯肢三节向前伸出，脚须无分化，用作步足。而第一步足用作触觉，其余三对为步足(图11-19)。腹部11节，最后3节很小，其末端有一分节的长鞭，其两侧有刚毛。一般无肺书。有一对基节腺。神经成团位于腹部第二节。产卵及生活习性很少了解。例如鞭蝎(Koenenia)。

5. 尾鞭目

尾鞭目也是一类分布在热带及亚热带的小型动物，体长2—65mm，生活在石下、落叶丛中，喜潮湿，昼伏夜出。

单个背甲，前端有一对中眼，或有三对侧眼。螯肢2节，末端钩状。脚须粗短强大，末端呈钳状。第一对步足细长，触角状(图11-20)，行动缓慢。腹部12节，末端具肛门及一细长分节的尾鞭。肛门两侧有肛腺开口，能分泌醋酸及己酸，用以防卫及捕杀。第二、三腹节各有一对书肺。具基节腺及马氏管。胸、腹部各有一神经团。求偶行为复杂。雌性产卵7—35粒，有携卵习性。例如鞭肛蝎(Mastigoproctus)。

6. 无鞭目

无鞭目的分布、生活环境均与尾鞭目相似。体长4—45mm，背甲上有一对中眼和三对侧眼。形态与尾鞭目也相似，但缺乏尾鞭。脚须强大。第一步足触角状，其他步足更细长。第二、三腹节各有一对书肺。雄性有求偶行为，雌性亦有携卵习性。幼体蜕皮后离开母体，如Charinus。

7. 蜘蛛目

蜘蛛目是蛛形纲中最大的一个目，种类多，分布广，但多为陆生。除原始种类外，体表分节不明显，腹部愈合成一整体，以一细柄（pedicel）与头胸部相连。

（1）外部形态

蛛形纲动物中小的种类体长不到 1mm，大的种类仅腹部就可达 9cm。身体分为头胸部与腹部（图 11-21A），之间有柄相连。头胸部背甲发达，靠前端有一颈沟（cervical），可将头部与胸部分开。头的前端有眼 2—12 个，一般为 8 个，多排成二行（图 11-21C），其数目及排列是分类的重要依据之一。腹面具有胸腹板（sternum）（图 11-21B），腹板之前有一唇瓣（labium），腹板周围围以附肢基节。螯肢较小，末端不呈钳状，螯肢基节有一中沟，其两侧有齿，基节端部有爪，不用时爪折回于沟中如折刀状。基节端部内有毒腺及毒腺的开孔。脚须足状，除去后附节由 6 节组成。雄性脚须最后一节膨大，凹成穴状，内有盘曲的管，是其交配器官（图 11-21D）。其余附肢为步足，细长，7 节，端部具爪，爪的数目及形态为分类依据之一。

腹部多呈球形，不分节，背、腹面常有斑纹及凹点，凹点是内部肌肉附着处。腹面前端有一横行沟，生殖孔位于此沟中央。雌性个体还有生殖板盖在生殖孔上，书肺孔开口在生殖孔两侧。腹面后端中线处有一小的气管孔，其后为其纺绩器。纺绩器是附肢的变形，原始的种类有 4 对，排列稀松，多数种类为三对，排列集中（图 11-22A）。一般中间一对较小，仅一节，前后纺绩突为 2 节，其顶面都有膜状纺区。纺区上有不同形状的纺管，分别与体内的丝腺相连（图 11-22B）。腹部末端为肛门的开口。（2）内部结构与生理

1) 织网习性与丝腺：蜘蛛抽丝结网的习性是众所周知的，但并非所有的蜘蛛均能结网，虽然它们都有纺绩器。例如一些游猎生活的蜘蛛，能抽出很长的拖丝（dragline）用以逃跑、迁移，也能抽丝标记路线和方向。雄性的交配前织成精网，雌性的做成卵囊等，但并不结网。另一类为结网蛛，它们织成精美的蛛网用以栖息及捕食。蛛丝从来源及功能都不同于某些昆虫所吐的丝。例如家蚕的丝是来自头胸部由唾液腺转变成的丝腺，并由口部下唇处吐出，家蚕幼虫吐丝结茧，用以保护并蜕皮化蛹。而蜘蛛的丝是由腹部基节腺转变成丝腺，由身体后端的纺绩器抽出，抽出的丝具防卫、攻击及运动等多种功能。

蜘蛛丝腺的数量、形状、位置等因种而异，但一般地说，游猎蛛丝腺较简单，结网蛛较发达。就形态来说，至少有 8 种不同的腺体，但多以物理性状来划分，它们是：

i) 壶形腺（ampullate gland）：存在于所有蜘蛛中，通常为 4 个大的腺体（最多可达 12 个），开口在前、中纺绩器，主要产生拖丝及框线（图 11-23B）。

ii) 葡萄状腺（aciniform gland）：存在于所有蜘蛛中，分为 4 丛，每丛有不同数目的腺体，通向中、后纺绩器，产生的丝用于束缚捕获物，以及做成辅助的框线（图 11-23A）。

iii) 梨形腺（pyriform gland）：也存在于所有蜘蛛中，分为两丛，每丛多时可达 100 个以上的腺体，通入前纺绩器，产生的丝用作附着盘及拖线框线等（图 11-23D）。

iv) 管状腺（cylindrical gland）：存在于大多数种类中，呈管状，6

个或更多，开口在后纺绩器，雄性常缺乏，产生的丝用作卵囊（图 11-23C）。

v) 集合腺 (aggregate gland)：存在于部分种类中，呈不规则的分支状，6 个，开口在后纺器，产生粘液滴，以增加粘丝的粘性（图 11-23E）。

vi) 叶状腺 (lobed gland)：仅存在于球腹蛛科 (Theridiidae) 中，呈不规则的叶状，开口在后纺绩器，来自葡萄腺扩大而成，产生束缚丝。

vii) 筛状腺 (cribellar gland)：仅存在于筛蛛类中，即这类蜘蛛纺绩器前端有一板状筛器，腺体开口在筛孔上，产生的丝做成筛带的纬线。

viii) 上雄腺 (epiandrous gland)：仅存在于某些雄蛛中，位于生殖沟内为小的上皮腺，开口在生殖沟前，产生的丝做成精网或其一部分。

不同的蜘蛛具有不同种类的腺体，例如圆蛛 (Aranea) 至少有以上前五种腺体。

各种腺体抽出的丝线在性质及功能上也不完全相同。以圆蛛为例，在功能上可分为牵引丝 (guy) (图 11-24A)、框丝 (frame)、弦丝 (chord)、放射丝 (radius) 及螺旋丝 (spiral)，其中只有螺旋丝为粘性丝 (viscid silk)，因为在丝线的外表分布有大量的粘液滴，使之成为念珠状 (图 11-24B)，其他的丝均为非粘性丝 (nonviscid silk)，总称框架丝。

粘性丝与非粘性丝在腺体内均为一种液体状的骨蛋白 (scleroprotein)，它们以液体状抽出后变成凝固的蛛丝，过去认为是其遇空气凝结的结果，现在证明是由于机械作用，即当蛛丝抽出时使分子拉长并平行排列而变硬。实验表明抽丝越快，丝纤维的分子方向越一致，强度也越大。在强度上非粘性丝大于粘性丝。有实验证明 0.01cm 直径的蛛丝须用 80g 的物体猛击才能将其弄断，所以它比相同直径的钢丝具有更大的强度。在弹性上粘性丝大于非粘性丝，前者可拉长原长度的三倍才发生断裂，而后者仅有原长度的 1.25 倍。因此用粘性丝组成的螺旋丝具有更大的承受力，适合于动力物体，例如落网后挣扎的昆虫。粘性丝抽出之后在一段时间内保持着粘着力，使捕网的昆虫很难逃脱。蛛网各部分的承受力也不相同，牵引丝承受力最大，框丝次之，经丝再次之。因为在织网时牵丝一般为 8—10 股丝，框丝有 6—8 股，经丝仅 2 股。所以，蜘蛛织网时很好的利用了力学的原理。

蛛网的形态有多种，例如筒形、漏斗形、无定形，圆墓性、圆网性等，因不同类别而不同 (图 11-25)。网的建造依赖于种及其生理特征，例如体重、腿的长度、丝腺类型以及本能等。以圆网为例，其建造过程是：蜘蛛选择好适当的结网位置后先放出长丝，随气流摆动，当游离端与另外物体接触并粘着后，则搭成一水平丝桥 (图 11-26)，蜘蛛在此丝桥上往返数次，再抽丝加固并拉紧。蜘蛛随后由丝桥上带着拖丝落下形成 T 形状丝，再沿 T 形做成 Y 形或矩形框架，由框架中心织成放射的经丝，然后由经丝的交叉点即网的中心处开始向网的边缘粗略地织出临时的螺旋丝，再以螺旋丝为支架及指导，由外周开始向中心织出具粘性的永久的螺旋丝。边织边用足测量，边拆除临时的螺旋丝，最后形成精致的蛛网。网的大小随蛛蛛的大小及年龄而改变，网眼的大小则与食物的大小相关。网织成后至少是螺旋丝要周期性地更换，甚至每日更换。更换时将原来的丝吃掉，再抽出新丝。

2) 取食与消化：蛛形纲动物均为捕食性动物，以各种生活的昆虫或其他无脊椎动物为食。在游猎型蜘蛛如狼蛛、跳蛛类一般有强大的附肢及发达的眼，通过视觉或触觉发现食物后，立刻放出拖丝粘着在地面，然后对准食物猛扑过去。一些八纺蛛类可做成管状穴，并有盖门关封管口，管口处伸出放

射丝，可以测知食物的出现，并由管口迅速出来捕食。结网的蜘蛛是用蛛网协助捕食，它们的附肢较细弱，眼也不够发达，但有敏锐的触觉，通过网丝的微弱震动而得知落网昆虫的大小及位置，然后用丝捆束落网昆虫使其失去运动能力，再用螯肢的毒腺刺伤捕获物。其毒液也是一种神经毒剂，南美的一些蜘蛛如隐居的斜蛛 (*Loxos-celes*) 毒液中有溶血毒素，可以引起局部组织的坏死或溃疡，对人也能引起剧烈疼痛。

蜘蛛类均以液体方式进食，捕到食物后先由中肠分泌消化酶注入昆虫体内，进行一定程度的体外消化，然后再吸食其汁液。蜘蛛的口位于螯肢之后、脚须之间，口后为肌肉发达的咽，再后为食道 (图 11-27)。食道在有的种膨大形成吸吮胃 (suckingstomach)，其四周有发达的肌束牵引，连到背甲或腹甲上，肌肉的收缩使咽及吸吮胃有很大的抽吸食物的能力。吸吮胃后为中肠，中肠有成对的分支伸入到头胸部及附肢内，中肠周围还有发达的消化腺，具有肝脏的机能。中肠末端膨大成一粪袋 (cloacalchamber)，用以聚集废物，其后为很短的后肠，经肛门开口在身体后端。

蜘蛛有很强的耐饥力，特别是结网蛛，这与其被动的坐网待食习性相关，一次获食后体重可增加一倍。一种狼蛛 (*Lycosa*) 在 305 天生活期内可以忍耐 208 天的饥饿，其代谢率降低 30%—40%。

3) 呼吸：蜘蛛类以书肺呼吸，或以气管呼吸，或两者兼有。原始的猛蛛类仅有 2 对书肺，分别位于腹部第二、三体节。但大多数种类仅有一对书肺，而后一对改变成气管。其书肺可能是由肢口类的书鳃随蜘蛛由水生到陆生而形成的，因为两者结构相似，只是书肺是由体壁内陷成一袋状，袋内空间为气室 (atrium)，气室有裂缝状的书肺孔开口腹部 (图 11-28)，袋内体壁折叠成许多薄片如书页状，叶片内有血管流过，气体通过扩散作用在薄片处进行交换，气室背面有肌肉，收缩时可以扩大气室及张开书肺孔，使气体由外界进入。

蜘蛛类有的兼用气管呼吸，其结构与昆虫的气管相似，在体外也有一对或合并成一个气孔。原始的种类由气孔进入后为一小的气室，气室内有气管，气管的长短及分支与否因种而异。小型的蜘蛛前一对书肺也转变成气管，完全用气管呼吸，以减少书肺宽大的表面积所引起的水分丢失。

4) 循环：具较发达的心脏，位于腹部前端、消化道背面的围心囊中。心脏的发达程度与心孔的对数与呼吸器官密切相关。原始的具 2 对书肺、没有气管的种类，心脏较长，具 5 对心孔，血管发达。而只有一对书肺、一对气管的种类，心孔减少到 3 对，血管也较发达，由心脏向前、后发出动脉，同时也分出 3 对腹动脉 (如圆蛛)、最后形成腹血窦沐浴着书肺。血液由腹血窦经一或几对腹静脉再流回围心囊，经心孔回心室。完全用气管呼吸的种类，其心孔减少到 2 对，血管也大大地减少。蜘蛛的血液中也含有血青素。心脏也有搏动功能，活动或蜕皮时的血压是静止时的一倍。

5) 排泄：蜘蛛的排泄器官有两种，即基节腺 (coxal gland) 与马氏管 (Malpighian tubules)。不同种类的蜘蛛或有其中的一种，或两种兼有。基节腺来自体腔囊，后端有一长管，原始的种类具有两对，开口于第一、三体节。大多数种类仅有一对基节腺，其主要的排泄机能由马氏管担任。马氏管是位于中、后肠交界处由内胚层形成的一对或二对单细胞长管，向前延伸常与消化盲囊接触，以收集其中的代谢产物，经肠道送入粪袋，再由肛门排出体外。此外，血腔内还有成堆的噬细胞，也称为肾细胞 (nephro-cytes)，

它们也能收集代谢产物，主要是鸟嘌呤。一些种类体壁的某些细胞也能收集鸟嘌呤，并形成白色结晶，致使体表呈现出白色斑纹。

6) 神经与感官：蛛形纲动物中除了蝎目还保留分节的神经节之外，蜘蛛目及其他各目的神经系统已不同程度地集中。蜘蛛目集中成一团围在食道四周，背面部分为其前脑与后脑（图 11-29），分别发出神经到眼及螯肢，腹面部分为胸腹部的神经节前移并与食道下神经节愈合形成，由它发出神经支配步足及腹部。

蜘蛛类有三种感觉器官，即：感觉毛，分布于体表，其基部有感觉神经的突起，对气流的微弱震动都很敏感。感觉裂缝，是出现在表皮上的缝状穴，穴上盖有一层薄膜，膜与穴下感觉细胞的突起相连，它对体壁外骨骼张力的改变及声响震动敏感。这两种感受器独立的或成群的分布于全身，特别是附肢处，对蜘蛛、特别是结网蛛极为重要，通过这些感受器可以测出蛛网传递的振动，从而能判断出捕获物的方向、大小与距离等。眼。蜘蛛的眼不同于一般的复眼，因为其视觉细胞数目太少，以致不能成像。眼的角膜与晶体联合，并与周围的体壁角质层相连（图 11-30）。晶体下为形成晶体的角膜形成细胞（corneagenous cells），再下为视网膜层。视网膜细胞的排列是有方向性的，如果它的细胞体向着光源则称为直接眼（direct eye）（图 11-30A）；如果它的细胞体向着网膜后膜（postretinal membrane），此膜仅作为一种反射器，称为非直接眼（indirect eye）（图 11-30B）。蜘蛛的 8 个眼中，二个前中眼为直接眼，其余为非直接眼。一般游猎蛛的视觉细胞数目大于结网蛛，视觉力也较强。

7) 生殖与发育：蜘蛛均为雌雄异体，而且异形。大多数游猎蛛雌雄大小相似，但雄性体色斑纹明显，足更细长。结网蛛常常雄性个体只有雌性个体大小的 1/4，甚至体积相差 20 倍。雄性脚须变成交配器官，长有更多的毛及装饰物等。

雌、雄性生殖系统均位于腹部腹面两侧。雌性的包括两个长管状卵巢，一对输卵管，一个子宫及一个阴道，以一雌性生殖孔开口在腹部前端生殖板之前（图 11-31A），还有 2 个与阴道有管相连的受精囊，用以贮存交配后的精子。受精囊单独开孔在生殖孔之两侧。卵细胞来自卵巢上皮，成熟后成葡萄状堆集，然后经输卵管到子宫，在此与精细胞相遇受精，经阴道排出体外。

雄性生殖系统包括一对管状精巢及一对输精管及一共同的贮精囊，以雄性生殖孔开口在生殖沟中（图 11-31B），一般无生殖厝板。其交配器官脚须与生殖系统不相连，但在脚须的跗节中有一精液贮存器（图 11-31C）。贮精器的末端为一囊，经不同长度并盘曲的管，最后以针状射精管伸向跗节之外。

蜘蛛具有求偶及交配行为。当雄性成熟后，它首先将精液送入交配器，其过程是先织一小网或一小的丝薄片，由生殖孔将精液洒在小网上，这一过程约需 3—4 小时。然后由脚须贮精器的射精管将精液吸入其囊中，将两个贮精器吸满之后弃网而去，这一过程约需 1—1.5 小时。这时雄蛛开始寻找雌蛛。游猎蛛眼发达，可靠视觉寻找雌性。同时自身常装饰有各种毛及明亮的颜色，以易于被异性发现，例如跳蛛类。结网蛛类视觉不发达，主要靠体表的感觉毛或通过拖线感知是不是同种雌性成熟个体。此外，雌性个体也常常靠释放化学引诱物质来吸引雄性。雄蛛发现成熟的雌蛛之后，雄性即开始准备交配。交配过程中雄蛛必须异常小心谨慎，否则即有被雌蛛捕食的危险。所以，交配前首先使异性相互识别是特别重要的。交配前的行为也是异常复

杂的，例如某些游猎蛛交配前雄性常围绕雌蛛舞蹈（图 11-32），即用前足上、下剧烈运动，然后用前肢触动雌体，直到雌性产生反应。结网蛛类的雄性扯动雌蛛的网线，用特有的次数、频率及强度，以产生被雌蛛感知的振动。同时雄蛛附着在一安全线上，以便进入雌蛛网后随时可以逃脱。为了安全，有的雄性先将雌蛛捆绑起来，然后再行交配，例如花蟹蛛（*Xysticus cristatus*）便有这种习性。又如平腹蛛科的掠蛛（*Drassodes*）在雌蛛还未完全成熟时，雄蛛先用丝将其包围起来，当雌蛛在丝网内完成最后一次蜕皮，新表皮尚未完全变硬之前则与之交配。还有的如猛蛛（*Pisaura*）在交配之前雄性先用丝将缠绕捕获的食物馈赠雌蛛以作进见礼，待雌蛛取食后再行婚配。雄蛛用脚须敲击雌蛛腹部，争得其同意之后，雌蛛昂头抬腹，雄蛛则迅速伸出脚须插入雌蛛的受精囊孔中，排出其贮精器中的精液。1—2 分钟后交换另一个脚须及受精囊，如此交换多次，待雄性送完精液后完成交配并立刻逃跑，否则将被雌性吞食。蜘蛛一生交配一次或数次，因种而异。有的种甚至将射精管留在雌体内，或形成一塞状物堵住受精囊孔，以防雌蛛再度交配。

交配之后雌蛛很快产卵。产卵时雌蛛先织一与腹部大小相似的网片，其网丝来自管状腺，无粘性，亦无弹性，然后产卵于网片上。卵的数目由数粒到 3000 粒不等，因种及卵粒大小而异。产完后在卵上另织一网片，并用丝封闭边缘，外面再胡乱地围些丝线做成球形的卵袋。一个雌蛛仅做一个卵袋，也有的种做数个卵袋。卵袋或携带在母体纺绩突上（如狼蛛），或隐藏在穴内（如管居的蜘蛛），或挂在母蜘蛛网上（如圆网蛛）。母蛛产卵后或立即死亡，或待幼虫独立生活后死去。

春、夏季节幼蛛由卵袋中孵化。一般孵化后仍在卵袋中生活 1—2 周，待第一次蜕皮之后，幼虫一个个由卵袋爬出，并爬到共同的草丛上，各自带有丝线、形成一气球状，然后靠风力将它们吹散，开始各自的独立生活。狼蛛由于母蛛携带卵袋，孵出的幼蛛全部爬到母体腹部背面，这时母蛛背面长出长刺以供幼蛛附着，生活一段时间之后幼蛛才离开母体，这种习性相似于蝎类。幼蛛的龄期因种不同，一些大型的蜘蛛蜕皮十几次之后才达到性成熟，小型的仅蜕皮数次。温带地区的蜘蛛多以幼蛛越冬，其他地区多以卵或成虫越冬。成虫寿命一般 1—2 年，穴居的可生存数年，大型的猎蛛最长可达 25 年。雄性寿命一般比雌性略短。

蜘蛛也具有一定的自切（*autotomy*）能力与再生能力，被捕时常断裂附肢以求生存，断裂部位多发生在基节与转节之间或附节与后附节之间。若在幼虫期附肢断裂尚可再生，新生的附肢短小，随蜕皮长大，4—5 次蜕皮后可达正常大小。成虫期丢失的附肢不能再生。蜘蛛体壁破裂后，可用丝腺堵住伤口以防大量失血。

（3）蜘蛛目的简要分类

蜘蛛的分类尚有不同意见，但一般认为分两个亚目，60 多科，现就部分重要的科简介如下：

1) 中突蛛亚目（*Mesothelae*）：最原始的蜘蛛，腹部仍保留有分节的背板，二对书肺，7—8 个纺绩器，第一对纺绩器接近后书肺，例如七纺器蛛（*Heptathela*）（图 11-33），其第七个纺绩器与最后一对愈合，故外表仍见 6 个纺绩器。

2) 背突蛛亚目（*Opisthothelae*）：腹部已完全愈合不见分节，也无分节背板，6 个或少于 6 个纺绩器，现存蜘蛛主要属于这一亚目。

i) 栉蛛科 (Ctenizidae) : 也叫陷门蛛 (trap-door spiders), 在地下穴居, 做管状穴, 穴道内壁有丝围绕, 穴口有活门盖, 由丝与粘土做成, 穴隐藏在草丛间, 螯肢适于挖掘 (图 11-34), 例如 *Bothriocyrtum*。

ii) 蛛科 (Uloboridae) : 在纺绩器前有一筛状板 (图 11-35), 板上有无数小孔, 由此孔也可以抽出丝腺, 故属于筛蛛类。后腿后跗节上有一列长毛组成栉器, 可以梳理筛器抽出的丝使之成带状, 也叫羽足蛛, 前足有羽状毛, 故名, 例如 蛛 (Uloborus)。

iii) 幽灵蛛科 (Pholcidae) : 体型较小, 具细而长的步足, 相似于盲蛛, 生活于隐蔽处, 结一小的疏松的不规则网 (图 11-25), 或片状网, 雄性常生活在雌性网中。一些种生活在室内, 结一网状网 (图 11-25), 受到刺激时会在网上猛烈地运动, 例如幽灵蛛 (Pholcus)。

iv) 球腹蛛科 (Theridiidae) : 小型蜘蛛, 结一不规则的网 (图 11-25), 常隐藏在植物间, 或室内黑暗处, 昼伏夜出。第 4 对足的跗节有一列齿状刺, 用以梳理丝带以缠绕捕获物, 故又称梳腿蛛 (comb-footed spiders), 包括著名的黑寡妇 (*Latrod-ectus*), 其螯肢的毒腺具有很强的神经毒素, 被螫的人、畜引起剧烈的疼痛, 并伴有神经毒素的症状出现。此外, 还包括普通的家蛛 (*Achaearanea*)。

v) 华盖蛛科 (Linyphiidae) : 小型至微型蜘蛛, 较大的个体在植物间、较小的个体在土表碎片中结一皿状或片状网 (图 11-25), 故名皿蛛 (sheet spiders)。螯肢强大具齿, 例如皿蛛 (*Linyphia*)。

vi) 圆蛛科 (Araneidae) : 本科成员均结一几何形圆网, 低等的种类多呈圆墓形如 *Allepiera* (图 11-25), 其蛛网均为非粘性线, 网的四周有许多障碍线。络新妇蛛 (*Nephila*) 除具有粘性螺旋线外, 仍有障碍线。圆蛛 (*Aranea*) 则为典型的圆形网, 具粘性螺旋线, 没有障碍线。网或垂直, 或水平。许多种身体具美丽的颜色。

vii) 漏斗网蛛科 (Agelenidae) : 因结漏斗形网而得名。体中型, 网上端为平面, 中央向下形成一漏斗形隐蔽处, 多建在草丛中或石块下, 均无粘性丝, 属游猎蛛类, 例如漏斗网蛛 *Agelenopsis* (图 11-36), *Agelena* 等, 也称草蜘蛛 (*grassspiders*)。

viii) 狼蛛科 (Lycosidae) : 属游猎蛛, 一般不结网, 小型到大型, 身体强壮。眼靠近, 4 个眼小, 排成一横排, 4 个眼较大, 排成 2 行。视觉发达, 夜出。体表多毛。卵囊很大, 携带在纺绩器上 (图 11-37), 孵化的幼蛛在母蛛背面生活一段时间, 蜕皮后离开母体, 生活在各种陆地环境, 如狼蛛 (*Lycosa*)。

ix) 猛蛛科 (Pisauridae) : 也称鱼蛛 (fisher spiders), 不结网, 追猎食物, 主要生活在岸边, 以水生昆虫为食。一些种可潜水生活。形态相似于狼蛛, 但腿更细长, 例如猛蛛 (*Pisaura*)。

x) 蟹蛛科 (Thomisidae) : 身体宽扁, 足向两侧延伸, 形态似蟹, 故名。为疾走蛛, 不结网, 在植物丛中或地面坐待捕食, 也有携卵习性, 如蟹蛛 (*Thomisus*)。

xi) 跳蛛科 (Salticidae) : 身体强壮, 善跳, 而得名。不织网, 前端二个中眼巨大, 为蜘蛛中视力最好的。跗节具 2 个爪, 颜色明亮, 如跳蛛 (*Salticid*) (图 11-38)。

8. 节腹目

为分布在非洲的一种蜘蛛，体长4—10mm，形态相似于蜱(ticks)。头胸部背甲分为两块(图11-39)，其前部较小，似帽状，可上、下移动，下降时盖住口与螯肢。后部较大，无眼，螯肢与脚须均有钳。雄性第三对足改变成交配器，腹部体节愈合。气孔一对，开口在第三对步足基部，无书肺，基节腺及马氏管各一对。生殖孔开口在第1—2腹节间，生殖习性很少了解，发育中有一六足幼虫期，相似于蜱螨，如节腹蛛(Ricinioides)。

9. 盲蛛目

分布在热带及温带的潮湿环境中，腐殖土、树干、洞穴中常可看到。体长一般5—10mm，热带的可达20mm，包括腿可达160mm。头胸部与腹部相连，之间没有横沟相区分(图11-40)。头胸部有背甲，中央有一突起的节结，其顶端长有一对眼。背甲的前侧缘有驱拒腺(repugnatorial gland)的开口，分泌物中含有苯醌及酚，具强烈的酸味，用以防卫。螯肢细小，三节，末端有钳。脚须腿状，步足极端细长，这是本目的重要特征。第二步足特长，有感觉功能。足能自切。

腹部10节，第1—2腹节腹板愈合成厩板，盖在生殖孔上。一对气孔开口在第二腹板上，完全用气管呼吸。一对基节腺开口在第3—4足的基节之间。雌性个体有一长的产卵管，产卵时伸出，不用时可缩回腹部体内的鞘中。雄性的具有很长的阴茎，交配时直接插入雌性生殖孔。没有明显的求偶行为。产卵于土壤或腐植质中，每次数百粒，以卵或成虫越冬。盲蛛类食性很广，除捕食种类外，还有腐食的或吸食汁液的。成虫寿命一般一年。例如长跨盲蛛(Phalangium)。

10. 蜱螨目

本目包括蜱类(ticks)与螨类(mites)，分布极为广泛，种内个体数也极多。自由生活的种类多在土壤、落叶层、朽木等处，少数种类为水生。一些种类在动物及人的体表及体内寄生，并成为病菌的携带者。相当多的种类在农作物、水果、蔬菜等植物上寄生，造成严重的危害。由于它们的经济重要性，人们将其独立成螨类学(Acarology)加以研究。已报导的有25000种，但实际数目远远超过此数。

蜱类是这一目中的大型种类，最大的个体可达3cm，大多数螨类只有1mm，或小于1mm。最主要的特征是头胸部与腹部愈合，体节消失，身体背面有单个的背甲(图11-41)。前端体壁与附肢向前突出形成假头(capitulum)，即体壁背面向前突出形成头盖(rostrum)(图11-41C)，腹面脚须基节前伸与顶部的上唇共同构成管状的口锥(buccal cone)，用以刺吸取食，有的种口锥还有伸缩。螯肢附着在口锥之上，末端具钳。某些螨螯肢变成针状，以利于刺吸；蜱类的螯肢钳上具有齿，以利于附着在寄主皮肤上。脚须腿状，4对步足均6节，末端一对爪。除去假头，身体呈卵圆形或球形。腹面有腹板，其形状、数目因种而异。生殖孔一般位于第3—4步足之间。体表有许多毛，其排列是种的分类特征。

蜱螨类用气管呼吸，少数用体表呼吸。排泄器官为基节腺，或马氏管，或两者兼用。仅有血窦或有简单的心室。雄性个体有一对精巢、一对输精管及一个阴茎，雌性个体仅有单个卵巢、输卵管及受精囊。卵生或卵胎生，孵化后为一六足若虫，取食蜕皮后变成八足若虫，再经取食及数次蜕皮(多数三次)后形成成虫。

蜱类身体背部有发达的背甲，通过口锥吸食爬行类、鸟类及哺乳类动物

的血液，例如牛蜱（*Boophilus*），革蜱（*Dermacentor*），其唾液中含有抗凝血物质。雌性每次吸血后体积可增大数倍，吸血后由寄主体表脱离，在草地上蜕皮及生活。若虫可长时间不取食（一年或更多）而不致死亡。若不取食，则不进行下次蜕皮。通过吸血，对人可传播出血热，对家畜可传播血孢子虫等多种疾病。

螨类身体柔软，生活环境极为广泛，约有 20000 多种，许多种为农作物害虫。如棉红蜘蛛（*Tetranychus bimaculatus*），以口锥吸吮棉株汁液，使棉株落叶、落铃以致枯红而死，一年可发生十几代，对棉花生产造成极大危害。此外，螨的寄生对果树及粮食贮存等都带来严重的经济损失。又如人疥螨（*Sarcoptes scabtes*）寄生于人手、脚指缝及腋下等皮肤中，在皮下挖成隧道，并在其中产卵，直深入真皮层，很难治愈。

三、海蜘蛛纲（Pantopoda）

海蜘蛛纲也称为坚殖腺纲（*Pycnogonida*），是一类海产小型动物，由于形态相似于蜘蛛而得名，大约有 500 种左右，分布在所有的海洋中，但在南、北极冷水中更普遍。生活在潮间带到几千米的深水，常与苔藓动物、水螅群体及海绵动物在一起。体长一般在 10mm 之内，深海的可达 60mm。体淡褐色，具有明显的体节，身体短小，由头及躯干组成（图 11-42）。头部前端向前伸出一圆柱形的吻，头后为一细窄的颈部，其背面有 4 个眼集合在一起。躯干部由 4—6 节组成，第一节常与头部合并，每个体节向两侧伸出一突起并与附肢构成关节。体节的末端常有一短小的腹部，肛门开口在其末端。

头部包括三对附肢，一对螯肢，一对须节及一对携卵肢（*ovigerous legs*）。螯肢短小，由 1—3 节组成，与蛛形纲的螯肢同源，附着在吻的两侧，其最后一节为可动的指，一些种螯肢不发达，甚至消失。须节由 8—10 节组成，具有许多感觉毛。携卵肢是海蜘蛛特有的，用以清洁体表，雄性个体用以抱卵，雌性个体常消失。每个躯干体节各有一对附肢，连接到侧突上，由 8 节组成，极为细长，末节具爪，腹部无附肢。

大多数海蜘蛛为海底底栖生活，以苔藓、水螅等小型动物为食，或以藻类及微生物为食。口后为咽、食道及肠，肠在每节形成侧盲囊伸入到足的全长，再经直肠、肛门开口在体末端。具循环系统，由心室及血窦组成。没有呼吸及排泄器官。神经系统为链状，眼及感觉毛为其感官。雌雄异体，雄性个体有发达的携卵肢可区别雌雄。生殖腺 U 形，位于消化道背面，也有分支进入步足内，生殖孔位于步足基节腹面，数目因种而异。雌性卵成熟后移到足内。产卵时雄性位于雌性腹面，体外受精。雄性收集产出的卵，并粘成团附在携卵肢上，由雄性孵化，有幼虫。幼虫头部具三对附肢，经多次蜕皮后变态成一幼小的成体。

第四节 甲壳亚门（Crustacea）

甲壳类动物由于用鳃呼吸，过去曾与三叶虫纲一起列为有鳃亚门（*Branchiata*），后来又被列为有颚亚门（*Mandibulata*），目前更多的学者主张应独立成甲壳亚门。

甲壳类动物约有 31000 多种，包括我们熟悉的水蚤（鱼虫）、剑水蚤、丰年虫、对虾、螯虾、龙虾、蟹等。它们在形态结构上表现出多样性，例如体形大小、体节数目、体躯划分及附肢的分化都有较大的差异。在生活方式

上绝大多数为海洋生活，为海洋浮游动物的重要成员，常被誉为海洋中的昆虫，少数侵入淡水。它们构成水生食物链中的重要环节。也有极少数进入陆地生活，但不能脱离潮湿环境。

甲壳纲动物都具有两对触角，这一点区别于其他节肢动物（有螯肢亚门无触角，三叶虫亚门及单肢亚门仅有一对触角，相当于甲壳类的小触角）。甲壳类动物的附肢基本上都是双肢型，但在不同的体区有不同的形态与机能的分化，其中至少有三对口后的附肢作为颚。甲壳类动物生活史中由卵孵出后为无节幼虫（nauplius），它仅有三个体节，三对附肢，相当于成体的前三对附肢，即两对触角及一对大颚。以后经多次蜕皮不断地在肛门之前增加体节数，原始的种类体节可多达数十节，高等的种类体节数减少并固定，体区划分清楚。

甲壳亚门分为 8 个纲，为了叙述方便常将小型甲壳动物（前 7 个纲）统称切甲类（Entomostracans），而将大型的（软甲纲）称为软甲类（Malacostracans），这种命名不具分类意义。

一、甲壳亚门的形态与生理

1. 外部形态

甲壳动物的形态有着较多的变化，随不同的种类其体节、分区都有很大的差异。在低等的甲壳类一般体型小，只有几 mm 到 2—3cm，体节数多且不固定，但分节明显，各节形态相似，体表外骨骼薄而透明。例如丰年虫（Chirocephalus）（图 11-43A），身体分为头部与躯干部，没有背甲。又如鲎虫（Apus）（图 11-43B），体节数可多达 50 多节，胸、腹部分界不明显，有背甲（carapace），其头部体节与胸部体节愈合成头胸部（cephalothorax）。还有的种类体表完全被石灰质骨板包围，并营固着生活，例如藤壶（Balanus）。低等甲壳类形态的多样性将在各纲中叙述。

高等的甲壳类动物，即软甲纲动物身体的节数固定，分区明显，一般是由 20—21 节组成。例如虾的头部 5 节，胸部 8 节，腹部 6 节及 1 尾节。部分胸部体节与头部合并，形成头胸部，之间分界消失。头胸部背面具有一发达的背甲，也称头胸甲，盖在身体的背部，或向两侧延伸也盖住体侧（图 11-44）的部分附肢及鳃，因此也称为鳃盖，其下的空腔称鳃腔。头胸甲是由头及胸部的体褶共同分泌的外骨骼所形成。

甲壳类动物有发达的附肢，除了触角与尾节之外，每个体节都有一对双肢型附肢。随着不同种及不同的着生部位，附肢有多种形态及功能的分化。原始的种类附肢数目随体节数也较多，但分化很少，多呈叶片状（foliaceous）（图 11-45A），它相似于环节动物的疣足，与体躯无关节而是直接相连，可分为内叶（内肢）（endopodite）与外叶（外肢）（exopodite），基部的突起形成了副叶（epipodite），具鳃的功能。丰年虫、鲎虫都是这种原始的叶片状附肢。

在高等的甲壳类动物附肢随体节数减少而减少，均与躯干部以关节相连，附肢本身亦分节。与躯干相关节的部分称原肢节（protopodite），由原肢节再生出内肢与外肢（图 11-45B），虾、蟹腹部的游泳足便是这样。多数附肢、特别是胸部附肢原肢节可分为两节，与体躯相关节的称为底节（coxopodite），其下一节为基节（basipodite）（图 11-45C）。由基节再分出内肢与外肢。内肢可再分成 5 节，由基部到端部依次为座节（ischiopodite）、长节（meropodite）、腕节（carpopodite），掌节

(propodite)及指节(dactylopodite)。在原肢节上可长出旁枝,称副肢。在原肢节的内外边缘还可长出突起,称外小叶(exite)及内小叶(endite),一些种类外小叶变成了鳃,靠近口部附肢的内小叶变成了颚。如果外肢节减小或退化,则变成单肢型附肢(图11-45D)。

如以沼虾(Macrobrachium)为例,共有19对附肢(图11-46),它们的分布是:头部5对,其中第一对为小触角(antennules),单肢型,同源与其他亚门的触角,第二对为大触角(antennae),均具感觉功能。第三对为大颚(mandibles),其原肢节大而坚硬,内面具齿,用以咀嚼。后二对为第一及第二小颚(maxillae),呈叶片状,用以把持食物,第二小颚的外肢扩大形成颚基叶(gnathobasic lobes),用以激动水在鳃腔中的流动。后三对附肢位于口后。口的前、后有体壁形成的突起,构成上唇(labrum)及下唇(labium)。胸部8对附肢,前三对形成颚足(maxillipeds),双肢型,具副肢及鳃,用以呼吸、感觉及把持食物。胸部的后5对为步行足(pereiopoda),外肢退化或消失,原肢2节,内肢5节,末端具螯或爪,具步行、取食、呼吸及防卫的功能。腹部6对附肢,原始的双肢型,原肢节及内肢节均不分节,用以游泳,称腹足(pleopoda)。雌性的可用以携卵,雄性的第1—2对附肢用以输送精子。第6对附肢与尾节合并成尾扇,具舵的功能。

2. 体壁与色素

体壁结构与其他节肢动物相似,只是某些甲壳类如虾、蟹的外骨骼有相当程度的钙化,主要是因为上表皮及外表皮均有相当多钙盐的沉积。另外在表皮细胞的下面有皮下腺(tegmentalgland)和色素细胞(ehromatophores)。皮下腺是一群具分泌能力的腺细胞,并有长管穿过外骨骼开口在上表皮表面,它的功能还不十分清楚。

色素细胞是位于表皮细胞下面的结缔组织中的一些呈放射状分支的细胞(图11-46),放射状的突起不能伸缩,但细胞中含有大量的色素颗粒,呈白、红、黄、蓝、褐、黑等色。根据生理状况的不同,颗粒或分散在整个细胞(图11-47A),或集中在细胞中心(图11-47B)。其中红、黄、蓝色是类胡萝卜素,来自于食物,在生活状态时,这些色素常与蛋白质呈结合状态而表现出不同的颜色。当虾、蟹加热煮熟时,体表出现美丽的红色,这是因为加热使蛋白质沉淀出来而留下红色化合物——虾青素(astaxanthin)的缘故。事实上,一个单独的色素细胞可以包括一种到几种不同颜色的色素,任何一种色素都可独立移动。多色素的色素细胞仅出现在虾中。

体色的改变有两种形式。一种是形态变色(morphological color change),它涉及色素细胞中色素的丢失或形成,或是由于动物长期在一固定的环境及光照条件下细胞数目的改变而形成。另一种形式是生理变色(physiological color change)它是指对环境的迅速的颜色适应,来自于色素细胞中色素颗粒的分散与集中。最普通的生理变色是体色深浅的改变,这在许多蟹中可以发现。而虾类常有更广泛的颜色变化,例如一种小长臂虾(Palaemonetes),色素细胞中含有红、黄、蓝三种色素颗粒,通过其中任一色素颗粒的独立移动使之可以适应任何颜色的背景。许多虾类都具有这种能力。

色素颗粒在色素细胞中的移动受眼柄中分泌的激素(hormones)控制。例如许多虾的色素细胞含有红、黄、蓝和白色素,移走眼柄,红、黄色素扩

散而使体色变暗。如注射眼柄的激素提取物，则白色素扩散而使体色迅速变浅。因此，对每种色素可能都存在着一对对抗性的促色素细胞素 (chromatophorotrophins)，其中一个处于分散状态，另一个处于集中状态。体色深浅的改变，取决于一对对抗性促色素细胞素中的哪一个处于扩散状态以及哪一个处于集中状态。

3. 运动

甲壳类动物的运动方式与生活方式密切相关，小型的甲壳类动物保留了祖先的水底表面悬浮取食的习性，因此它们以某些附肢的打动以推动身体前进。例如水蚤 (*Daphnia*)、剑水蚤 (*Cyclops*) 等以第二对触角像桨一样在水中划动，推动身体呈跳跃式的前进。在水中游泳生活的种类，其游泳肢具有刚毛缝，以增加抗水表面。大型的游泳生活的甲壳类腹部具有发达的肌肉，靠肌肉的收缩推动身体前进，例如各种虾。爬行生活的蟹类，虽然某些种还保留了游泳的能力，但更多的附肢已变得适合于爬行及挖掘。

4. 取食与营养

甲壳类动物的食物类型及取食习性也表现出多样性，有植食的、肉食的、腐食的以及寄生生活的，取食方式及相应的附肢因种而有很大不同。许多小型的甲壳类动物都是过滤取食，它们以浮游生物或沉渣为食，这种取食方式可能与运动相关。其头部及躯干前端的附肢布满细微的刚毛，不仅用以激动水流，同时也作为过滤器以收集水中的食物颗粒。刚毛间空间的大小决定了食物颗粒的大小。刚毛收集的食物颗粒经附肢腹面的食物沟送入口。大型的甲壳类多为捕食性取食，前端的步足适合于捕获及撕裂食物，大小颚及颚足用以咬切及把持食物。大小颚及上、下唇组成口器。十足目的第三对颚足排列在口外组成门状的保护器。

消化道呈直管状，口位于前端腹面，前肠包括口、食道、膨大的喷门胃 (cardiac stomach) 及幽门胃 (pyloric stomach) (图 11-48)。在喷门胃及幽门胃的胃壁上有几丁质硬化形成的嵴及独立的齿，用以研磨食物，并有肌肉控制胃壁及齿的运动。取食微小食物的种类嵴与齿不发达。幽门胃的胃壁多褶皱而使胃腔减小，褶皱上生有大量的刚毛而形成过滤系统，使小的食物颗粒进入消化盲囊，大的颗粒进入中肠。幽门胃后为中肠，中肠的前端有一对或数对消化盲囊。在十足目一对消化盲囊变成实体的消化腺，称为肝胰腺 (hepatopancreas)，它几乎充满了头胸部，它能产生消化酶并进行食物的消化，也是糖元、脂肪及钙的吸收与贮存的场所。中肠也是消化及吸收的场所。中肠后经后肠以肛门开口在尾节腹面。

5. 呼吸

小型甲壳类没有专门的呼吸器官，而是用体表进行气体交换。某些种虽有附肢特化成鳃，但仍以体表呼吸为主，例如鳃足类。软甲纲都以鳃作为呼吸器官。典型的鳃与胸部体节的侧壁及附肢相关，鳃的数目、结构、位置因种而不同。原始的胸部每个体节应有 4 对鳃，其中一对附着在体侧壁上，称侧鳃 (pleurobranch)，2 对固着在附肢底节与体壁相连的关节膜上，称关节鳃 (arthrobranch)，一对附着在附肢基节上，称足鳃 (podobranch)。但现存种类实际上都少于 32 对鳃，例如深对虾 (*Benchesicymus*) 只有 24 对，螯虾只有 17 对，海产蟹类一般只有 9 对，最少的豆蟹 (*Pinnotheres*) 只有 3 对。所有的鳃均位于鳃室中，并被头胸甲延伸形成的鳃盖 (branchiostegite) 所遮盖。

生活时靠附肢、特别是第2颚足的颚基叶的打动造成水流。水可由鳃盖的腹缘及后缘流入鳃室(图 11-49A),或由附肢基部及鳃盖后缘流入(图 11-49B)。在蟹类,仅由螯肢的基部流入(图 11-49C)。水都由头胸甲前端两侧流出。水在鳃腔中的循环时,使鳃得以进行气体交换。蟹类三对颚足副肢及部分步足的基节上具有大量的刚毛,用以清洁鳃及过滤水中的杂质,以防鳃被沉渣污染。

鳃的结构可分为三类:(1)支鳃(dendrobranch),由鳃轴向两侧伸出侧支,或侧支再分支(图 11-50A,B),例如对虾类。(2)毛鳃(trichobranch),围绕鳃轴具毛状或丝状排列(图 11-50C,D),例如大多数的长尾虾及螯虾等。(3)叶鳃(phyllobranch),沿鳃轴向两侧伸出叶片状鳃页(图 11-50E,F),例如长臂虾(palaemon)、寄居蟹类及蟹类,鳃轴中有入鳃血窦及出鳃血窦,流经鳃丝或鳃叶时进行气体的交换。

陆生及半陆生的种类仍然保留了较大的气体交换的表面积,例如海岸边生活的招潮蟹(Uca);它携带水分在鳃腔中,并在第3—4对足上有呼吸孔,以允许气体进入,气体的交换仍在鳃腔中进行。真正陆生的种类如椰子蟹(Birgus)、鼠妇(Porcellio)等,其鳃腔壁变成囊室而形成肺。

6. 循环

切甲类一般没有循环的结构,血液在血腔中通过身体的运动而循环。软甲类都有循环系统,也属开放式,包括心脏、血管及血窦。心室的形态因种而异,或呈囊状、管状,或呈实体状(图 11-51A—C),均位于胸部背面的围心窦中。心室上有心孔,血液由心孔进入心室。低等的种类,血液由心室出来,经短而不分支的动脉进入组织,再经静脉血窦进入鳃,行气体交换后再回到围心窦,最后回到心室(图 11-51D)。十足目的心室呈实体状,有三对心孔。虾的心孔在心室的前侧角、后侧角各一对,背面一对。由心室向前发出五条动脉(图 11-51E);一条眼动脉(ophthalmic artery);一对触角动脉(antennary arteries)及一对肝动脉(hepatic arteries)。由心脏向后发出一条腹动脉(abdominal artery),沿背中线后行。此外,还有一条胸直动脉(sternal artery),由心脏下面发出,沿消化道侧面直达腹面穿过神经索分成两支,称为神经下动脉(subneural artery),一支向前,一支向后。这些血管再分支,进入组织,然后流入胸窦,进入鳃后行气体交换,最后再流回围心窦,经心孔再流回心室。

甲壳类的血浆中溶解有血青蛋白,故血液多呈淡蓝色。血液中含有透明的及大的颗粒状的变形细胞,其数目因种、年龄及生理状态而不同,但一般在数百—数千/cm³血液中。血细胞不仅具吞噬能力,也参与血液的凝结。在刺激条件下,如断肢时某些变形细胞可以分解、破裂,并释放出某些物质将血浆中的纤维蛋白原(fibrinogen)转变成纤维蛋白(fibrin),结果出现凝结的血浆岛并被沉淀,形成血块。一些小型的甲壳类在血液及组织液中含有少量血红蛋白,它与氧的亲合力较大,适合于在低氧条件下呼吸。

7. 排泄与渗透调节

甲壳类的排泄器官是一对触角腺(antennal glands),或是一对小颚腺(maxillary glands),因位于第二触角或小颚基部而得名。幼虫期二种腺体常同时存在,成虫期往往只有其中的一种。也有两种同时存在的种类,如某些介形类。其结构相似于有螯类的基节腺(图 11-52A),也是由残留的按节排列的后肾形成。由基部的囊及排泄管组成。在软甲类,触角腺或小颚腺

有了高度的发展，端囊包括一个小囊（它从周围的血液中收集含废物的液体成分）及一个大的腺体部分，它是囊壁褶皱形成的海绵状组织，是重要的重吸收部位。由腺体部（图 11-52B）再通出排泄管，其后端膨大形成了膀胱，最后经一短管在第二触角的基部开口到体外。

甲壳类的代谢产物主要是氨及少量的尿酸。虽然触角腺称为排泄器官，但大量的含氮废物是通过鳃或体壁的扩散作用而排出体外。另外，在鳃轴处及足的基部有一些肾细胞（nephrocytes），这些细胞可以摄取及贮存尿酸形成颗粒，成为色素细胞的一部分，或沉淀在体壁中，随蜕皮时排出。而触角腺的主要机能在于维持及调节体内离子浓度及液体压力的平衡。当体内血液中水分含量增高时，触角腺的过滤作用也增强，并形成较多的尿而排出体外。例如一种蟹 *Carcinus*，如果生活在海水中（含盐量 34‰），每日产生相当于 3.6% 体重的尿，如果生活在咸水中（14‰），则每日产生相当于 1/3 体重的尿。这说明触角腺的机能在于维持稳定的体积常数，而不管外界环境中的盐度含量。大多数十足类所产生的尿与血液是等渗的，而且是能调节盐度的，因为它们的鳃可以由水流中摄取离子以补偿由尿中失去的离子。另外，排泄管也具有重吸收作用，以产生低渗的尿排出体外。

8. 神经与感官

甲壳类的神经系统也是链状神经。原始的种类脑后的神经索呈双链状（图 11 - 53A），例如某些鳃足类，即在每一个体节各有一对神经节，彼此分离，之间有成对的横神经相连，前后神经节各自成链，因此形成双链。但大多数甲壳类不存在这种原始的结构，而是双链愈合成单链（图 11 - 53B）。如各种虾、蟹类胸腹部神经节常与食道下神经节合并成团块状（图 11 - 53C），脑神经节也更集中。由脑发出神经到触角、眼，围咽神经环等。腹神经索中的每个神经节分出三对侧神经，其中前两对是运动与感觉神经，支配附肢与体节，最后一对是运动神经，支配体壁的肌肉。

许多甲壳类的神经索中也有巨大神经纤维，能快速传导冲动产生反应。其纤维的直径可达 200 μm 。一般在神经索的背中、背侧各有两个巨大纤维，前者是由脑神经细胞发出，其纤维达神经索的全长，后者是由神经节的细胞发出，所以刺激任何一种巨大纤维都可引起身体的快速运动。虾正是以这种机制完成快速跑动、取食、繁殖、自切等各种反射活动的。

甲壳类具两种类型的眼，即中眼（median eyes）与复眼（compound eyes）。中眼一个，是无节幼虫期所普遍有的，成体后或者存在，或者消失。在低等的种类成为成虫期仅有的眼，如桡足类。它由 3—4 个具色素杯的小眼组成，小眼由少量的视觉细胞组成，一般没有晶体状结构。中眼的机能可能仅在于测知光源，使动物趋向于水的表层或低层。大多数成体具一对复眼，分别位于头的两侧。多数种类眼位于眼柄（peduncle）上，眼柄由 2—3 节组成，一般可以活动。眼的表面角膜有很大的凸度，其弧面可达 180°，再加上眼柄的运动，因此具有很大的视觉范围。复眼中的小眼数少的仅有 20 多个，多的可达 15000 个，如螯龙虾（*Homarus*）。大多数甲壳类的复眼对强、弱光均有色素屏幕效应，也就是说，生活在光照条件下的种类（陆地、浅水）一般具并列眼，而一些洞穴及深水生活的种类由于色素屏幕不发达而具重叠眼。另外，从眼的结构研究表明，甲壳类的复眼能够识别物体的形状、大小及颜色变化。例如寄居的蟹类可以区别不同颜色的螺壳，一些虾可以在红、黄、褐色的背景中生存，而不适合深色环境。

十足目常有一对平衡囊，位于触角的基部，或足的基部或尾节，它由外胚层凹陷形成，内有平衡石，外有开口(图 11 - 54)。平衡石或由外界摄入，或由细胞分泌。平衡囊也随蜕皮而脱落，蜕皮后再形成。囊的底部内壁有感觉毛，或与平衡石直接接触，或通过囊内的液体而感受刺激。平衡囊是其重力感受器，并与运动相关，以调节身体平衡。

除了以上结构，甲壳动物外骨骼的表面分布有各种感觉毛，有多种机能。最常见的是分布于附肢上的触觉感受器，用以测知水流及其方向，它与外界环境直接接触。还有存在于触角及围绕口部附肢上的化学感受器，特别多地分布在小触角的外鞭上，由触角上的双极神经细胞所支配。分布于触角的还有温度感受器。在腹部肌肉两侧，还有一些由肌肉细胞改变形成的本体感受器(proprioceptors)，它们的机能还不十分清楚。

9. 生殖与发育

大多数的甲壳动物是雌雄异体，但也有一些种类为雌雄同体，例如蔓足类、寄生的等足类等。还有一些种类为孤雌生殖，例如鳃足类、介形类等。甲壳动物的生殖腺(精巢、卵巢)通常是一对长形器官，位于胸部或腹部背面，或同时存在于胸腹部。精巢一对，背部靠近或愈合成一整块。一对输精管。有的种类以精英进行传递精子，这时其输精管的末端部分变成腺状，以便于精英的形成。在十足类输精管末端形成肌肉质的射精管(ejaculatory duct)，最后以生殖孔开口在最后一对胸部附肢的基部，或最后胸节的腹板上。十足目雄性的第 1—2 对腹足特化，用以传导精子。大多数甲壳类的精子是无尾的，呈球形或星形等非典型精子形态。

卵巢的结构与位置相似于精巢。一对输卵管。十足目的输卵管末端联合，还形成受精囊及阴道，最后以雌性生殖孔开口在附肢基部。受精囊开口到外界，并在最后 1—2 对胸节腹板突起形成一盘状。

在十足目中出现某些种的性二型现象。例如招潮蟹，其雄性的一个附肢的爪特别发达，而雌性具二爪且相等大小。有的种雌雄个体大小相异。交配前也常有性引诱(sexual attraction)及追逐行为(courtship)。引诱行为或是视觉的，或是听觉的。例如，招潮蟹在交配之前雄性在雌性面前不断的摇动，其摇动的方式在同一种是固定的。另外，雄性的爪变成红色，以便于雌性识别。它还以爪敲打胸腹板，或敲打步足以产生声音信号，其敲打次数及间隔长短也因种而异。这种敲打声在水中可传到 50—100cm 之外，而被同种雌性个体足部本体感受器所接受，以吸引雌性到雄性的穴中进行交配，并在此产卵孵化，直到幼体出来。雄性也可以直接敲打雌性。交配时一般雄性以第一对腹足插入雌性阴道(图 11 - 55)，精子沿腹足中的沟进入雌体受精囊。如雌体是没有受精囊的种类，则雄性产生精英，精英附着在雌体最后两对胸足的基部，当雌性产卵时，由精英释放出精子以受精，并在交配后立刻产卵。

少数种类直接产卵于水中，例如对虾(Penaeus)。但大多数种类产卵于腹部附肢间，并有卵膜物质将卵粘附在一起。多数种类于产卵时受精，受精卵靠附肢的打动造成水流以提供充足的氧。低等的甲壳类可形成卵袋，位于附肢两侧或身体背部，受精卵常变成桔红色。

某些低等的甲壳类行完全卵裂，如鳃足类、桡足类表现出某些螺旋卵裂痕迹。高等的甲壳类均为中黄卵，行表面卵裂，具中空囊胚。发育中有自由游泳的幼虫，而且不同的种类有不同的幼虫类型。对虾最早出现的幼虫是无

节幼虫 (nauplius) (图 11 - 56A), 身体呈卵圆形, 不分节, 具三对附肢, 第一对为单肢型, 后两对为双肢型, 相当于成体时的第一、二触角及大颚, 具中眼一个。在发育中经连续蜕皮, 躯干体节及相应的附肢逐渐形成, 当前 8 对胸肢形成后称为蚤状幼虫 (zoea)。但大多数海产虾类初孵化的幼虫 (第一期幼虫) 为前蚤状幼虫 (protozoea) (图 11 - 56B) 或蚤状幼虫, 其无节幼虫期在卵中度过。当所有的附肢获得后称为后幼虫期 (postlarva) (图 11 - 56D)。后幼虫期在外形上可能与成体相同, 也可能不相同。例如蟹的后幼虫期腹部仍很长, 位于体后并未折回到胸部下面。后幼虫经蜕皮后完全具备成虫特征, 只是性器官未成熟。在此基础上, 不同种类的甲壳类可有不同程度的变化。例如对虾的发育主要经过无节幼虫、前蚤状幼虫、糠虾幼虫 (相当于蚤状幼虫) (图 11 - 56C) 及长眼柄幼虫 (后幼虫)。一些陆生或半陆生种类, 繁殖时常返回淡水或海水中以完成其发育。甲壳类的成虫仍然可以蜕皮, 但蜕皮的次数少于幼虫期。少数种类成虫后不再蜕皮, 例如蟹类。

10. 激素及其调节作用

在无脊椎动物中甲壳纲与昆虫纲的激素及其调节作用是研究得最清楚的。这里所说的激素是指内激素 (hormone)。外激素 (pheromone), 也称信息素, 将在昆虫纲中介绍。激素是由内分泌腺体 (endocrine gland) 或神经分泌细胞 (neurosecretory cells) 所分泌的微量物质, 直接送入血液或淋巴液, 起调节动物生长发育的作用。甲壳类的激素分泌腺体包括眼柄的视神经节内的几丛神经分泌细胞称为 X 器官, 它分泌蜕皮抑制激素 (moulting inhibiting hormone) (图 11 - 57)。X 器官的分泌物通过轴突直接运送并贮存在窦腺 (sinus gland) 内, 再由窦腺释放到血淋巴。另外, 在眼柄的腹面及两侧还有神经分泌细胞, 称 Y 器官, 它分泌蜕皮激素 (moult hormone), 引起甲壳类的蜕皮。完成蜕皮后, X 器官分泌的蜕皮抑制激素使之进入蜕皮间期。实验证明移走 Y 器官则阻止蜕皮, 移走 X 器官则引起提前蜕皮。引起激素分泌的原因是由于外界刺激作用于中枢的结果, 例如光照的长短、温度的变化等等。甲壳类的生殖及第二性征也受激素调节。例如, 在性成熟之前移走 Y 器官, 则生殖腺的发育严重减缓; 而在性成熟之后移走, 则不受影响。卵巢也与 X 器官-窦腺系统之间存在着激素调节关系, 非生殖期窦腺释放的激素抑制卵的发育。在生殖季节, 中枢神经分泌一种促生殖腺激素, 而血液中的生殖腺抑制激素水平下降, 卵开始发育。卵巢本身也能产生某种激素, 引起第二性征的出现, 例如腹足上携卵刚毛的出现, 卵袋的形成等。雄性精巢及第二性征的发育也被激素所控制, 位于输精管末端附近的促雄性素腺 (androgenic gland) (少数位于精巢内) 所产生的激素具有这种作用。移走这一腺体雄性特征消失, 且精巢转变成卵巢。如将这一腺体植入雌性, 则卵巢变精巢, 雄性性征又出现。另外激素也控制着体壁色素细胞的变化, 使体色适应外界环境, 这在前面已述及。

许多甲壳类表现出的某种生理节奏 (physiological rhythmic) 也是受激素控制的。例如一种绿泳蟹 (Carcinus) 及招潮蟹, 都生活在潮间带, 前者在高潮时活动, 后者在低潮时活动, 但两者都通过色素细胞的移动而使体色夜间变浅, 白昼时变深暗, 表现出色素细胞的节奏移动。甚至将它们饲养在连续光照或连续黑暗的条件下, 这一节奏也不改变。但移走眼柄, 这一节奏变化消失。相似的节奏如龙虾 (Palinurus) 的昼夜活动, 桡足类的昼夜垂直迁移都是由激素控制的。

11. 自切与再生

许多甲壳类，特别是蟹及寄居蟹等经常发生附肢的自切现象 (autotomy)。自切的断面发生在附肢的基节与座节之间的一个双层膜处，膜上有孔，允许血管、神经通过，并由胸部体壁发出自切肌，直插入到断裂面 (图 11 - 58)。由于外力的牵引或自身因素，自切肌 (autotomizer muscle) 被刺激而剧烈收缩，由断裂面处分开，收缩的膜可堵塞血管以防止血液的外流。这种自切现象甚至可由单体节的反射活动而引起。螯虾仅有螯肢能自切，寄居蟹前三对步足可自切，部分蟹五对步足均可自切。

甲壳类也具有一定的再生能力。例如，断肢后可再生出新肢。之间需经多次蜕皮才能完成，再生部分可以达到丢失部分的大小。

二、甲壳亚门的分纲及重要目

1. 头虾纲 (Cephalocarida)

头虾纲是最近才发现的甲壳动物中最原始的一类，到目前报导了仅十种，多在海底泥沙表面生活。体型小，不超过 4mm。头部具马蹄形甲 (图 11 - 59A)，触角 2 对，短小，眼消失，躯干部细长。身体共有 19 个体节，仅前 11 对具附肢。附肢同形，基部具片状突起，使附肢呈三叶状外表 (图 11 - 59B)。尾节具 2 个细长尾叉，雌雄同体，卵囊中具单个的卵，携带在第一躯干节上，孵化时为后无节幼虫。

2. 鳃足纲 (Branchiopoda)

鳃足纲为小型甲壳动物，从小于 1mm 到 10cm，绝大多数生活在淡水池塘或临时性水洼中。体节数不定，附肢多在躯干部的前端。大多数种类具背甲及复眼，小触角及第二小颚退化，其他附肢叶状，边缘有刚毛，用以滤食及运动。附肢基部的扁平副肢用作鳃，故名鳃足类。分四目 800 多种。

(1) 无背甲目 (Anostraca)：体长形，无背甲，一般 20 节，复眼具柄，前 11—19 节具附肢，附肢后的第一体节形成阴茎或卵囊，尾叉扁平状，常见的如丰年虫 (图 11 - 43A)，卤虫 (Artemia)，枝额虫 (Branchinella) 等。

(2) 背甲目 (Notostraca)：头部及躯干前部被一大的盾状背甲所覆盖，体长可达 2—9cm，复眼无柄，大触角缺乏，体节 22—44 节，前 11 节每节一对附肢，其后每节数对附肢，后端体节无附肢，尾叉分节，卵囊多在第 11 对附肢上，常穴居，例如鲎虫 (Apus) (图 11 - 43B)、Triops。

(3) 蚌甲目 (Conchostraca)：体侧扁，被蚌形背甲覆盖，也有一闭壳肌控制两壳，外形相似于蚌壳 (图 11 - 60A, B)，躯干部 10—32 节，每节一对附肢，第二对附肢发达，双肢型具刚毛，复眼无柄，尾叉爪状，例如蚌虫 (Cyzius) (图 11 - 60A, B)、锐眼蚌虫 (Lynceus)。

(4) 枝角目 (Cladocera)：身体略侧扁，也具二枚蚌形背甲，背甲末端延伸成刺状，仅包围躯干部。头部向腹面突出如鸟喙状，外表分节消失，附肢减少到 5—6 对，小触角发达用以运动，卵囊位于背部，躯干末端具爪，折向腹面。常统称为溞，是本纲最大的一目，有 500—600 种，例如水蚤 (Daphnia) (图 11 - 60C)、薄皮溞 (Leptodora) (图 11-60D)。

以上四目中仅枝角目具少数海产种，及生活于河流及大湖中外，其他各目仅在临时性水塘中出现。无甲目中的卤虫在我国东海及渤海盐田以及内地盐湖中有分布，常间断性发生，甚至可生活在饱和食盐水溶液中。由于它们可作为人工养殖对虾的饵料，因此越来越受到人们的重视。许多鳃足类具垂直移动及跳跃运动的习性，如枝角类、鲎虫及蚌虫多在水底爬行及挖掘泥沙

生活，均为过滤取食。鳃足类以体表及片状副肢进行气体交换。枝角类心脏为囊状，一对心孔，其他各目为管状，多对心孔。血浆中含有血红蛋白，并与生活环境含氧量的多少直接相关。例如水蚤在含氧量较高的水域中血红蛋白含量少，生活在污水中血红蛋白量增高。这种变化是可逆的。当血中含氧量再升高时，血红蛋白或转移到卵巢、肌肉等组织，或分解后由排泄器官颚腺排出。

大多数种类为雌雄同体，生殖孔是分离的或共同的，开口的位置因种而异。一般都经过交配受精，卵在卵囊中发育。枝角类常直接发育，其他各目经无节幼虫期。

孤雌生殖在鳃足类也很普遍。如枝角类，可以孤雌繁殖许多代，只有在外界环境发生改变，如温度、湿度、食物、种群密度等不利时而诱导雄性的出现，产生受精卵，并在孵育室内发育成一个卵鞍（ephippium），由下次蜕皮时离开母体，沉入水底，成为休眠卵（dormant eggs），也称厚壳卵，以抵抗各种不良环境。这种卵很易被其他动物及水流、风等因素进行传播。通常在环境条件有利时产生薄壳卵，这种卵数日后即可孵化。无论受精卵或孤雌生殖产生的卵在发育过程中如遇环境改变，也可出现滞育（diapause），即发育中途停顿，当限制发育的因素解除，经过一定的时间之后再继续发育。许多鳃足类还有种群周期现象（population cycles），即该种每年出现1到数次种群高峰。还有周期变形现象（cyclomorphosis），例如水蚤在夏天产生尖头形，而春、秋季产生圆头形。这些现象在轮虫中也曾被观察到，这种相似性可能是由于趋同进化的结果。

3. 介形纲（Ostracoda）

为淡水或海水小型甲壳类，具两枚壳瓣，壳中沉积有 CaCO_3 ，两对触角均发达，胸部最多只有两对单枝型附肢，约有2000多种，可分为4个目。

（1）壮肢目（Myodocopa）：海产，两壳前端有凹陷，触角由此伸出，大触角双肢型，胸部两对附肢，如海萤（Cypridina）（图11-61A）。

（2）分肢目（Cladocopa）：海产，大触角双肢型，不具胸部附肢，如多肢介虫（Polycope）。

（3）尾肢目（Podocopa）：海水及淡水生活，大触角单肢型，具二对胸足，为最大的一目，如腺介虫（Cypris）、尾腺介虫（Cypricercus）（图11-61B）、浪花介虫（Cythere）。

（4）平肢目（Platycopa）：海产，第二触角（大触角）双肢型，仅一对胸足，如泡沫介虫（Cytherella），仅此一属。

介形纲均为小型，最大不超过2cm，除少数浮游生活外，大多数接近底栖生活或附着在水生植物体表面。底栖种类小触角变短，用以挖掘。有的小触角具钩状毛，用以钩在植物体上。取食方式多样，如植食、捕食、腐食及过滤取食。体表呼吸。触角腺或颚腺为排泄器官。具中眼，复眼仅在壮肢目中出现。背甲上的刚毛等装饰物及附肢刚毛为其感觉器官。一些种类具生物发光现象。行交配生殖，雌体产卵于水底或附在植物上，孵化时也已经无节幼虫。淡水种孤雌生殖也很普遍，很少看到其雄性个体。

4. 桡足纲（Copepoda）

小型甲壳类，一般为几毫米，体圆柱形，无背甲，头部圆形，或具额剑，有中眼，小触角发达，单肢型，大触角短小，胸部前1—2个体节与头部愈合，第一对胸足变颚足，其余为双肢型用以运动，腹部3—5节无附肢，但有一对

尾叉。生活方式多样，有 7500 种，为低等甲壳类中最大的一纲。自由生活的种类分为三个目。

(1) 蜚水蚤目 (Calanoida)：多浮游生活，小触角长，至少有体长的 1/2，第 5 胸节与第 1 腹节之间有一可动关节。例如蜚水蚤 (Calanus) (图 11 - 62A)、蒙镖水蚤 (Mongolodiptomus) 等。

(2) 猛水蚤目 (Harpacticoida)：多底栖生活，小触角短，大触角双肢型，在第 4—5 胸节之间有可动关节，胸、腹部等宽，少数种寄生。例如猛水蚤 (Harpacticus) (图 11 - 62B)、棘猛水蚤 (Attheyella) 等。

(3) 剑水蚤目 (Cyclopoida)：浮游及底栖生活，小触角短，大触角单肢型，可动关节在第 4—5 胸节之间，许多种寄生。常见的如剑水蚤 (Cyclops) (图 11 - 62C)、真剑水蚤 (Eucyclops) 等。

桡足类大多数为海产种类，少数淡水生活或寄生生活，特别是寄生在鱼的体表及体内，寄生种体长可达 20—30cm。一般体无色透明，海洋生活的种群数量极大，是鱼及其他动物的饵料，因此在海洋能源循环中占有重要地位。

浮游生活的种类 (蜚水蚤及部分剑水蚤) 其主要运动器官为大触角，用以在水中划动成跳跃前进或滑行，细长的小触角用以迅速终止运动，胸部附肢具刚毛用以漂浮。许多种有昼夜垂直迁移习性，多在水域表层。底栖种类 (猛水蚤及部分剑水蚤) 主要用胸部附肢在水底表面爬行及蠕动。

浮游种类主要是过滤取食，其第二小颚密生刚毛变成滤食器官。底栖种类多为捕食，或杂食及沉积取食。许多蜚水蚤能在脂肪体或中肠内贮存营养物，因而使身体呈红色或蓝色。体表呼吸。除蜚水蚤外没有心脏。颚腺为排泄器官。许多种类体壁的上皮细胞中有发光的腺细胞。生殖腺单个或一对，输卵管及输精管一个或一对，开口在第一腹节，交配受精。交配后雌性输卵管的分泌物形成卵袋附着在生殖节的两侧，猛水蚤最后的胸足变成板状以保护卵袋。初孵时为无节幼虫，约经 5—6 次蜕皮后变成桡足幼虫 (copepodid larva)，具成虫形态，但胸足不完全，腹部未分节。再经数次蜕皮后变成成虫，并停止蜕皮。一般生活期数周至 1 年左右，每年 3 - 6 个世代。淡水种也形成厚壳卵越冬。

桡足类中除了猛水蚤目及剑水蚤目中有少数寄生种类之外，还有 1000 多种分属四个完全寄生的目，它们是背囊水蚤目 (Noto-delphyoida) (图 11 - 63A)、怪水蚤目 (Monstrilloida) (图 11 - 63B)、鱼虱目 (Caligoida) (图 11 - 63C) 及颚虱目 (Lernaeopodida) (图 11 - 63D)。前两目在多毛类、棘皮动物、双壳类及被囊动物的消化道内共生或寄生，后两目在海水及淡水鱼类体外如鳃、鳍及皮肤上寄生。由于寄生，其形态及生活史均发生较大改变，例如外部体节及附肢的减少或消失，身体趋于蠕虫形，触角、小颚及胸肢末端改变成钩状以附着在寄主上，上、下唇联合并变成管状及针状，以便于刺吸寄主。内寄生种类口器完全消失而靠体表直接吸收，但其幼虫大多数是典型的自由生活的，它们在进入桡足幼虫期后才开始附着在寄主上。只有少数怪蚤目，其幼虫也是寄生的，即在早期无节幼虫时就进入多毛类及前鳃类营寄生生活。

5. 须鳃纲 (Mystacocarida) 和鳃尾纲 (Branchiura)

须鳃纲与鳃尾纲是与桡足类相近的两个小纲。须鳃纲仅有一属 *Derocheilocaris* (图 11 - 64A) 几个种，生活在潮间带沙粒中，体长不超过

0.5mm，圆柱形，触角均发达，仅有中眼，头部附肢有刚毛适于收集食物，胸部6节，第1节具颚足，2—4节各有一对不发达的胸足，第6胸节无附肢，腹部5节亦无附肢。

鳃尾纲是鱼及两栖类鳃及皮肤上吸血的寄生种类，约有70余种。头胸部之外有发达的背甲（图11-64B），复眼一对无柄，两对触角短小，第一对上具爪，第一小颚变成吸盘用以附着，上下唇也变成刺吸口，口前有刺状腺体，其分泌物用以穿刺寄主皮肤，仅4对双肢型具刚毛的胸足，使之由一个寄主游到另一个寄主。腹部小，不分节，双叶状，卵孵出后为无节幼虫，开始寄生生活。如鳃（*Argulus*）。

6. 蔓足纲（*Cirripedia*）

蔓足纲全部海产，约有900种，其中2/3是自由生活或固着在岩石、贝壳、珊瑚等物体上，其余的或是在鲸、海龟、鱼等动物上共生或寄生。自由生活的种类具背甲形成的外套，外有石灰质骨板包围身体。触角退化，胸部具6对蔓状附肢，腹部亦退化，多数为小型，分四个目。

（1）围胸目（*Thoracica*）：固着生活，有柄或无柄，附着在其他物体上（岩石等），胸部具6对发达的蔓肢，外套被钙质板所遮盖，如茗荷儿（*Lepas*）（图11-65）、藤壶（*Balanus*）等。

（2）尖胸目（*Acrothoracica*）：在钙质物上钻穴生活，体表裸露，具几丁质附着盘，有4—6对蔓肢，如*Trypetesa*。

（3）囊胸目（*Ascothoracica*）：在珊瑚或棘皮动物体内寄生，小触角及腹部常保留。

（4）根头目（*Rhizocephala*）：裸露，寄生在十足目中，附肢及消化道均消失，身体呈团块状，以短柄附着在寄主腹部，如蟹奴（*Sacculina*）。

在蔓足纲中最有代表性及重要的种类是围胸目，均为附着生活，可分为有柄的（*stalked*）和无柄的（*sessile*）两大类。有柄的如茗荷儿（图11-65A），被认为是原始的种类，有一长的肌肉质柄（*peduncle*）附着在基底上，柄由身体的口前部（*preoral end*）延伸形成。体外有背甲特化形成的柔软的外套，外套表面至少有5块钙质板，顶端是一龙骨状的峰板（*carina*），其两侧靠柄的一对称为楯板（*scuta*）（前端），远离柄的一对为背板（*tergum*）（后端）。两楯板之间有大的闭壳肌相连（图11-65B）。背板相对的一边具有开口，允许附肢由此伸出，或关闭以行保护。最大体长达75cm。

无柄类如藤壶（图11-66A），口前部并不延长成柄，而是直接附着在基底上形成一宽阔的附着面，或钙质或膜质。顶端形成一圈骨板，或连接，或重叠排列，或完全愈合，因种而不同，其中包括峰板、喙板（*rostrum*）、侧板（*lateral*）及侧峰板（*lateral-carina*）。在这一圈骨板的中央顶端是成对的可动的背板与楯板（图11-66A, B），两侧的背板与楯板之间有裂缝状开口，蔓肢由此伸出。骨板与外套之内为仰卧状的身体，蔓肢向上，身体向腹面弯曲（图11-66C），可分为头部与胸部，腹部退化。头部小触角用以附着，或消失仅留有粘液腺，具很强粘着力。大触角成虫期消失。6对胸足为双肢型分节蔓肢，细长具刚毛，用以捕食。

蔓肢由顶端孔伸出，激动水流以滤食，口位于蔓肢之间，中肠膨大，有盲囊及肛门。没有心脏，但在闭壳肌之间有血窦，外套及蔓肢行气体交换，颚腺为排泄器官，食道周围有脑神经节，有中眼及复眼。围胸目为雌雄同体，其他目为雌雄异体，但都交配受精。卵巢或位于柄部（有柄类），或位于附

着面的外套壁中（无柄类），一对输卵管开口在第一对蔓枝的基部，输卵管末端为输卵管腺，由它分泌卵囊，装满卵后由生殖孔排出并附着在外套壁上。精巢位于头区，有时延伸到胸部，一对输精管，末端延长成阴茎。阴茎可由体内伸出，插入邻近个体中排出精子团，因为它们多聚集生活。精子穿过卵囊使卵受精，并在其中发育并孵化出无节幼虫，后逐个释出体外，可放出上万个。幼虫经5次蜕皮后变成腺介幼虫（cypris larva），具两枚贝甲及六对蔓足，以第一对触角的粘腺分泌物开始附着。附着后蔓枝延长，身体弯曲，旋转，壳板出现，完成变态。

几丁质外骨骼裹住外套壁及附肢，也周期性蜕皮，而外套壁向外分泌的钙质板不脱落并不断增长，一般成体寿命2—6年。

藤壶等附着在沿岸码头、船底、海底电缆等处，往往造成很大的危害，例如固着在船体的藤壶使航行速度大大降低。

7. 软甲纲（Malacostraca）

软甲纲是甲壳动物中最高等及最大的一纲，包括了3/4的种类，约21000种，对虾、沼虾等及各种蟹类均属此纲。

软甲类身体由21节组成，头部6节，胸部8节，腹部6节及1尾节。除头尾两节外每体节一对附肢，共19对，即头部2对触角，3对颚；胸部1—3对颚足，其余为步足；腹部6对。雌性生殖孔开口在第六胸节，雄性在第8胸节。可分为2个亚纲。

（1）叶虾亚纲（Phyllocarida）：这一纲仅包括20多种小型海产种类，最大特征是腹部具有7—8个体节而不是6个体节，被认为是最原始的软甲类。胸部及部分腹部包有2枚介形背甲，之间具闭壳肌。胸部附肢均叶状，腹部前4对附肢为游泳足，第5—6对附肢很小，第7对无附肢。卵携带在胸部附肢上，多数浅海生活，仅有薄甲目（Leptostraca）一目，例如叶虾（*Nebalia*）（图11-67）。

（2）真软甲亚纲（Eumalacostraca）：腹部均为6节，背甲之间无闭壳肌，胸部附肢有分化，可分为4个超目及13个目，这里只简要介绍其中几个目。

1) 山虾目（Anaspidacea）：一些小型淡水种类，生活在池塘、湖泊中，但化石记录是海产的，无背甲，胸部附肢双叉型，无分化，基节上具2个或1个片状鳃（图11-68），腹部附肢外肢发达，具长刚毛，内肢短小或缺乏，例如山虾（*Anaspides*）。

2) 口足目（Stomatopoda）：中等大小的海产种类，体长5—36cm，约有300余种。身体背腹扁平，背甲小，椭圆形，仅与第1—2胸节愈合（图11-69），第3—4胸节退化，第5—6胸节分节清楚。腹部及尾节均很发达，且分节清楚，整个背部具嵴或棘。第一对触角三叉型，第二对触角具宽大鳞片。前五对胸足具螯，其中第二对胸足特别发达，形如螳螂的前足，其活动指常折入前一节的槽中，故名螳螂虾。后三对胸足细长无螯，腹部发达，具鳃，这是很特殊的。体表一般有明亮的颜色。雌性亦有携卵习性，可将产出的卵粘成球状携带在附肢上或背甲上，孵化时幼虫具很大背甲，数月后变态成成虫。

大多数种类为穴居，或生活在岩石下、珊瑚礁中，穴深可达1m，通常在穴口，见食物后立即伸出第二对胸足以捕食，常见的如虾蛄（*Squilla*）（图11-69），指虾蛄（*Gonodactylus*）等。

3) 磷虾目（Euphausiacea）：磷虾目为远洋生活的小型虾类，构成鱼类

及鲸的重要食物源。在表层水中多时密度达 $63000 \text{ 头}/\text{m}^3$ ，少数种生活在深海中。体长一般 3—5cm，背甲向两侧延伸较少（图 11-70），以致使丝状的附着在胸足上的鳃裸露。胸部附肢双肢型，未分化成颚足，前 6 对胸足的内肢节一侧具长的刚毛缝，形成一滤食器。胸部附肢发达，也有刚毛，尾节有一对可动的刺，被认为是尾叉的遗迹。磷虾可以生物发光，光源不是来自体壁的分泌物，而是来自发光器。每个发光器是由一群发光细胞、一个反射器及一个晶体组成。生物发光器位于眼柄、第七胸足基部及前 4 个腹节腹板的中线上，约有 100 种左右。磷虾类作为人类潜在食物源的研究越来越受到注意，例如磷虾（*Euphausia*）、*Meganycitiphanes* 等。

4) 十足目（Decapoda）：包括各种大型、高度特化的虾、蟹类，大约有 8500 种左右，主要为海产，少数侵入淡水及两栖生活。十足目最主要的特征是胸部前三对附肢特化成颚足，后五对为步足，故称十足目。背甲向两侧延伸形成鳃盖。可以很明显地分为两个亚目。

i) 游行亚目（Natantia）：身体侧扁，外骨骼薄而透明，前端额剑侧扁具齿，腹部发达，腿细长。其中有的种前三对步足为螯肢，第一腹节有侧板，例如对虾、萤虾（*Lucifer*）（图 11-71A, B）；有的第二腹节有侧板，例如螯虾（*Stenopus*）、丽虾（*Spongicola*）；有的前两对步足为螯肢，如沼虾（*Macrobrachium*）（图 11-71C）、小长臂虾（*Palaemonetes*）（图 11-71D）、鼓虾（*Alpheus*）（图 11-71E）等。

ii) 爬行亚目（Reptantia）：身体背腹扁平近圆形，额剑背腹扁平或缺乏，腹部或发达或减小，步足发达。其中有的腹部长而发达，具尾扇，背甲亦长，具额剑，称为长尾派（*Macrura*），例如龙虾（*Panulirus*）、螯虾（*Cambarus*）；如果腹部不发达，向腹面弯曲，第三对步足不具钳，称为歪尾派（*Anomura*），例如美人虾（*Callinassa*）、寄居蟹（*Pagurus*）等；如果腹部减小，完全弯在胸下，背甲宽，不具尾扇，称为短尾派（*Brachyura*），例如各种蟹。

在游行亚目中，相当多的种类为远洋生活，例如樱虾类（*Sergestidae*）、刺虾类（*Ophrophoridae*）等等，成为远洋生活的重要成员。多集中在海洋的上层或中层（200—1000m），但每个种生活在限定的水层中，可在 100—800m 之间昼夜迁移。生活在 500m 之内的种身体多是透明或半透明的，500m 以下的种很多都有生物发光的能力。发光器可以分布在体表或体内的任何部位，例如樱虾类中有的种具有 150 个发光器，有的种内部的发光器是由消化腺细胞转变形成，刺虾类有的种甚至可以从口区喷射出发光分泌物。发光的意义也在于性别的识别、警戒、保护等反应。

产于我国黄、渤海海口的对虾（*Penaeus orientalis*）具有有规律的回游习性，它们多在黄海南部越冬，春天气温回升后，它们成群结队北上到达渤海海区，并在沿海分散、觅食，寻找产卵场所，4—5 月间开始产卵，孵化的幼体在浅海迅速生长，到秋末冬初（10—11 月）性已成熟，交尾后又重新聚集，成群沿北上路线南下，重新进入黄海区越冬场所，分散越冬，较少活动。人们利用这一习性，掌握汛期，进行适量捕捞，以保护资源。另外，生活在我国沿海的毛虾（*Acetes chinensis*）、沿海河口处的沼虾、长臂虾等都是我国沿海重要的虾类资源。

还有一些虾类是间歇性游泳的底栖种类，它们在藻类中、石下、珊瑚礁裂缝中、甚至软体动物的壳内、海绵动物的中央腔内生活。例如褐虾

(Crangon) 用腹足挖掘砂粒将身体埋在浅沙中, 夜间出来活动。鼓虾 (Alpheus) 是 3—6cm 长的一种小虾, 它的一个螯足特化成可动的钳, 它的敲打可以产生一种拍击声, 用以攻击及防卫, 并用以保持其种群的地理空间。

爬行亚目随着运动方式的改变, 体形与结构也发生了很大变化, 身体由侧扁变成背腹扁平, 头胸部更发达, 腹部更减小并向头胸腹面折曲, 体制由虾逐渐变成了蟹 (图 11-72)。

爬行亚目中的龙虾与螯虾属于长尾派, 它们仍有较发达的腹部, 完全的附肢, 背甲长大于宽、腹部可以迅速的弯曲向后运动, 它们居住在洞穴中, 以螯足捕食。

歪尾派腹部均已减小, 尾足存在, 其第五对步足很小, 伸向背甲的两侧或背侧。美人虾、蝼蛄虾 (Upogebia) 是沿海浅海沙中穴居种类, 其第 5 对步足尚发达。最显著的种类是寄居蟹, 它们利用腹足类的壳作为其隐蔽及居住场所, 其腹部包在一薄的柔软的角质层内, 适合于腹足类壳的螺旋, 结果腹部变的不对称, 一侧腹部附肢消失 (图 11-73), 腹部也随壳的右旋而右旋。寄居蟹所利用的腹足类的壳均为空壳, 它们从不杀死腹足类夺取新壳。当身体生长到原壳已不适用时, 则开始寻觅新壳。找到后用有螯步足伸入壳口测量, 如大小合适时则弃旧壳进入新壳。进入后左侧的尾足改变成钩状, 钩住壳轴, 步足与尾足表面有许多小刺以阻止身体由壳口滑出。身体缩入壳内后, 螯肢可以堵塞壳口。许多寄居蟹与海葵有共生关系, 它们将海葵搬到壳上以作为保护, 而寄居蟹可为海葵提供食物。

寄居蟹体制与习性的形成, 可能与其原始种类在洞穴、裂缝中生活有关。现存的一些种仍在洞穴中生活, 它们的身体仍是对称的, 例如 *Pylocheles*、铠甲虾 (*Galathea*)。

爬行亚目中另一大类是短尾派, 约有 4500 种之多, 它们的腹部大大地减小并折于头胸部之下, 尾足消失, 雄性仅保留交配用的腹足, 雌性腹足用以抱卵, 背甲很宽且坚硬。这些特征与其爬行生活相关, 其重心移到了步足处。运动时以一侧的步足弯曲拖动身体, 另一侧的步足伸展以推动身体横行前进。一种沙岸生活的沙蟹 (*Ocypode*), 其横行奔跑的速度可达 1.6m/s, 这时身体被举起离开地面, 仅用 2—3 对步足运动。运动中常骤然停止, 转动 180°, 两侧的足拖动及推行, 交换前进。

蟹类中只有梭子蟹类 (*Portunidae*) 可以游泳, 其第五对步足末端变成桨状 (图 11-74A), 靠桨的划动可以前行或横行游泳。

蟹的螯肢具保护功能, 有的种将海葵搬到螯上, 或利用其他外来物体如海绵、杂草等装饰自己, 蜕皮后还将这些装饰物移到新皮上, 例如走蟹 (*Dromia*) (图 11 - 74B) 可以将海绵切下放在背甲上形成一个软帽状。豆蟹科的许多种常与多毛类、双壳类、螺类及海绵动物等有共生关系, 共生时外骨骼变得柔软, 交配时离开共生体, 骨骼变硬。还有少数蟹类在海底深渊生活, 这时背甲软而透明, 足变细长。

分布于我国的蟹类约有 700 多种, 具有重要经济价值的种类如三疣梭子蟹 (*Neptunus trituberculatus*) (图 11 - 75A), 盛产于我国各地沿海, 其头胸甲呈梭状, 前侧缘有 9 个锐齿, 背面有三个疣状突起, 因而得名。每年春天到沿海河口处产卵, 冬季移居到数十米深海水处生活, 我国北方所售蟹类大都是这一种。其次如日本 (Charybdis japonica) (图 11 - 75B), 背甲呈横列的卵圆形, 前侧缘有 6 个锐齿, 螯足大, 不甚对称, 产于我国沿

海。又如我国南海产的青蟹 (*Scylla serrata*) (图 11-75C), 头胸甲长约为宽的 2/3, 呈青绿色, 故名。前侧缘有 9 个等大的齿, 螯足不对称, 也在河口产卵, 也是一种食用蟹类。另外盛产于我国江、湖、河流河口沿岸的中华绒螯蟹 (*Eriocheir sinensis*) (图 11-74D) 每到秋季到近海或河流出口处繁殖产卵, 翌春幼蟹再溯河而上, 在淡水中继续生长, 也是重要的食用蟹类。

5) 糠虾目 (Mysidacea): 主要为海产小型虾类, 绝大多数体长 1.5—3cm, 少数淡水生活。头胸部具背甲, 但不与后 4 个胸节相愈合, 有额剑, 第 1—2 对胸足为颚足, 其余 7—6 对为双股型步足, 其外肢细长具刚毛。有的种腹部游泳足发达, 例如额糠虾 (*Gnathophausia*) (图 11-76A); 也有的种腹足不发达, 如糠虾 (*Mysis*) (图 11-76B), 游泳时或用腹部附肢, 或仅用其外肢节。本目约有 450 种, 也是海产鱼类的重要饵料。

6) 涟虫目 (Cumacea): 全部是海产底栖的一种小型甲壳类, 体长 1—2cm, 生活在 500m 以下的泥沙中, 约有 700 多种。头胸部极度膨大, 腹部及尾窄而细长, 背甲由两侧向前延伸并汇合成一假额剑。雌性触角退化, 雄性触角极长。前三对胸足为颚足, 第 4 对细长为抱握足。胸足双肢型, 其外肢用以游泳, 后端胸部附肢用以挖掘泥沙, 生殖季节时聚集。例如针尾涟虫 (*Diastylis*) (图 11-77)。

7) 等足目 (Isopoda): 这一目有 4000 余种, 包含有海产、淡水生活、陆生、及少数寄生生活的种类。身体背腹扁平, 无背甲, 第 1—2 胸节与头愈合, 腹部短小, 分节或愈合, 但最后一腹节总是与尾节愈合。栉水虱 (*Aseillus*) 除第 1—2 腹节外均与尾节愈合形成一大的腹板 (图 11-78A, B), 胸腹部等宽, 分界不清。第一触角短小或退化, 第二触角发达, 均单肢型。第一胸足为颚足, 其余均单肢型, 适于爬行。腹足常具鳃的功能, 多数种体长 0.5—2cm。雌虫胸部附肢基节的突起与胸部腹板形成卵囊, 卵在其中孵化为后幼虫。

等足目多数为底栖生活, 适于爬行, 例如沿海岩石或码头能迅速奔跑的海蟑螂 (*Ligia*)。栉水虱在淡水水草上爬行, 有的种前端胸足侧扁如桨, 而腹足适于游泳。柱木水虱 (*Limnoria*) 在木质中挖掘生活, 潮虫 (*Oniscus*) (图 11-78C)、鼠妇 (*Porcellio*) 等为陆生, 但它们的外骨骼中没有蜡质层, 不能像蜘蛛、昆虫那样可防止水分的蒸发, 因此它们都隐居在朽木、石下等潮湿环境中, 昼伏夜出, 且身体常卷曲成球, 以减少水分的丢失及行保护作用。可能由于等足目无背甲, 故其呼吸鳃移到腹部, 腹足位于腹面, 其外肢节变成板状, 盖在体壁上, 体壁表面充血形成鳃或假气管鳃 (图 11-78D) 用以呼吸。有的种类鳃的表面包有一层膜以保持水分, 或体表长有小管以收集水分。寄生的种类以口针吸食鱼皮肤及鳃处的体液为食。

8) 端足目 (Amphipoda): 约有 5500 种之多, 这一目与等足目有许多相似之处, 如身体的大小、无背甲、眼无柄、第 1—2 胸节与头愈合、胸部附肢单肢型、胸腹等宽等。但端足目身体侧扁而非背腹扁平, 形如虾 (图 11-79), 腹部附肢分为两组, 前三对为腹足, 后三对为尾足, 鳃位于胸部而不在腹部, 两对触角均发达, 单肢型, 第一对胸足为颚足, 第 2—3 对胸足膨大形成持握膨足, 其余为步足, 雌性亦形成孵化囊, 例如钩虾 (*Gammarus*) 图 (11-79)。

端足目的生态类型也具多样性, 远洋生活的种类是自由游泳的, 或与水

母、管水母类共生，大多数种类是在海洋中底栖生活。如钩虾，它既可靠胸足在底部爬行，也可用腹足及尾足侧泳，快速运动时可以两种兼用。有的种完全爬行生活，如麦杆虾(*Caprella*)，它的步足末端形成爪，用以钩住水藻或其他动物。一种跳钩虾(*Orchestia*)，可以靠腹部及尾节的突然向后延伸而跳跃前进。还有的种为穴居，它们做成临时的或永久的穴道，甚至可以携带自己穴居的管自由移动。少数为淡水生活。一小类为陆地生活，属于击钩虾科(*Talitriidae*)，但这些陆生种只能限制在岸边高潮线附近。

第五节 单肢亚门(Uniramia)

单肢类都是陆生的节肢动物，从泥盆纪发现的最古老的化石种类也是陆生的。极少量的海洋生活的倍足类及昆虫，以及许多淡水生活的昆虫都是次生性的侵入水生环境。单肢动物胸、腹部的附肢都是单肢型的，它们的大颚都是不分节的，这两点与有螯肢亚门及甲壳亚门的双肢型附肢及分节的大颚不同。单肢类只有一对触角，是由第二体节形成，以气管进行呼吸，以马氏管进行排泄，中肠缺乏消化腺，这些共有的特征使动物学家认为单肢类可能是由有爪类在陆地上发展进化形成的。

单肢亚门包括唇足纲、倍足纲、综合纲、蛛纲及昆虫纲五个纲。其中前4个纲常被统称为多足类(*Myriapoda*)，因为它们的体躯均分为头部与躯干部两部分，并具有相似的附肢分布，总共约有10500种左右，都生活在潮湿的生活环境。而昆虫纲身体分为头、胸、及腹部，附肢的分布也不相同，包括了动物界的绝大多数种类。下面分纲介绍。

一、唇足纲(*Chilopoda*)

1. 生态与外形

蜈蚣及蚰蜒是日常最熟悉的唇足纲动物，主要分布在热带及亚热带地区，栖息在土壤、石块或木桩下等潮湿的地方。我国常见的巨蜈蚣(*Scolopendra subspinipes*)，体长达6—15cm，体表呈红褐色，其他种类一般都在2—30cm之间，体色呈红、绿、黄色或混合色。

身体细长，背腹扁平(图11-80)，可分为头部与躯干部。头部前端有一对触角、一对单眼(或单眼丛)，头的腹面具有口器(mouth parts)。口器包括一个上唇(upper lip)，构成口腔的顶板；由二对小颚(maxillae)构成下唇(lower lip)，其中第一对小颚有小颚须。上、下唇包围口腔，其中有一对大颚(mandibles)，其上有齿及刚毛。头部的触角、2对小颚及一对大颚是由附肢形成的。

躯干部体节数因种不同，可由十几节到100多节。除最后2节外，每个体节有一对附肢。躯干部第一体节的附肢变成颚足(maxillipeds)，盖在口器之外。颚足的前端两侧有毒爪，其端部有毒腺开口。颚足弯向腹中线，用以协助取食。巨蜈蚣有21个体节，其最后一节最长。身体两侧有9对气孔，气孔数也因种而异。腿较细长，善于疾走，特别是蚰蜒，足由前向后逐渐增加长度，以减少前后相邻足的运动干扰。躯干部的背板大小交替排列，其数目也因种而异。

2. 内部结构与生理

唇足纲为捕食性动物，以小型节肢动物、蚯蚓等为食。消化道为一直管(图11-81)，包括前、中、后肠，有一对大颚腺，具唾液腺性质，肛门开

口在末端。以气管呼吸，在体内形成一气管网，原则上每节一对气孔（spiracles），但实际上少于体节数。气孔没有关闭装置，内有一空腔，长满刚毛，以减少水分的散发及杂质的侵入。有一长管状的心脏，位于消化道背面。每个体节有一对心孔，为开放式循环。具一对长的马氏管（malpighiantubules），开口在后肠，排泄物主要为氨。体壁缺乏蜡质层，所以在潮湿环境下昼伏夜出，以减少体内水分的丧失。具链状神经，每节有一神经节。具单眼或小眼丛形成的聚合眼，其数目多时可达 200 个。眼只能辨别光线的强弱。最后一对足细长，具感觉功能。雌雄异体。雄性个体精巢 1—24 个，因种不同，位于消化道背面，有一对输精管，生殖孔一个开口在生殖节的腹中线。雌性个体仅有单个的卵巢及输卵管，生殖孔一个也开口在生殖节腹中线上。精子传递是非直接的，即雄性产生精英，雌性再将之放入生殖孔，在体内受精。多黄卵，一些种具孵育卵的习性。例如地蜈蚣，雌性在洞穴内守护卵（15—35 粒）直到幼体孵化及分散；而在石蜈蚣，蛭蜒，则单个的产卵于土壤中，或短时间内携带卵，但不孵育。孵化后的幼体与成体相似，体节数也相同，则称整形发育（epimorphic）；如幼体孵化后体节数只有成体的一部分，则称为异形发育（anamorphic）。幼体孵化后经几年才达到性成熟。

3. 唇足纲的分目

（1）整形亚纲（Epimorpha）：卵孵育，幼体与成体体节数相同。

1) 地蜈蚣目（Geophilomorpha）：体细长，具 30—170 对足，无眼，例如地蜈蚣（Geophilus）（图 11-82A）。

2) 蜈蚣目（Scolopendromorpha）：具 21—23 对足，眼或有或无，例如巨蜈蚣（图 11-80A）。

（2）异形亚纲（Anamorpha）：卵不孵育，幼体仅有成体的部分体节，成体均为 15 对足。

1) 石蜈蚣目（Lithobiomorpha）：气孔成对在体侧，例如石蜈蚣（Lithobius）（图 11 - 82B）。

2) 蛭蜒目（Scutigeraomorpha）：足及触角特长，气孔不成对，开口在背板的背中线上，例如蛭蜒（Scutigera）（图 11 - 82C）。

二、倍足纲（Diplopoda）

1. 生态与外形

倍足纲动物也是在石下、土壤或洞穴内隐居生活，不善运动，但也常在地面缓慢爬行，一般为负趋光性，受到刺激或干扰时，常卷曲成环状或球状，现存 8000 种左右，是多足类中最大的一纲。

倍足纲俗称千足虫，最主要的特征是绝大部分体节每节有两对足，体内神经链上每节也有两对神经节，心脏每节两对心孔，体表与体内这种结构的成倍排列，说明身体的每节是由两个体节愈合形成，胚胎发育也证明了这一点。

倍足纲身体多数呈圆柱形，例如马陆（Julus）、巨马陆（Prosopirobolus）等。少数细长背腹扁平。一般黑褐色或稍有红、桔色，有杂色斑点。体长 2mm—30cm 不等。身体由许多体节组成，由 11—100 多节不等，可区分成头部与躯干部（图 11 - 83）。

头部向前凸出，前缘有一对触角，约有 7 节，穴居时向后折回紧贴身体两侧。具聚合眼，或无眼。口器包括背面的上唇，具一对大颚、一对小颚，小颚联合形成颚唇。

躯干部的前4节与其他体节不同，其中第一节称颈节（coll - um），没有附肢，其他三对每节一对附肢，有时统称胸部。除此4节外，每节有2对附肢，由近中线处生出，有的种多达200多对附肢，统称腹部。最后1—5节没有附肢，肛门开口在尾节腹面。

许多种类体壁中沉积有CaCO₃，而略坚硬，无蜡质层。原始的种类断面上可看出背、腹板各一个、侧板2个，但多数种类已不同程度的愈合，或完全愈合成一环状，如马陆。大部分体节背板两侧缘有一对驱拒腺（repugnatorial glands）的开口，其分泌物或是醛、苯醌、酚，或是氰化物的前体。有时采到马陆时有特殊气味，即这些分泌物所致。当受刺激时，体壁肌肉收缩，将分泌物释出，有驱避及毒杀作用。

2. 内部结构与生理

大多数种类为植食性，以大颚切取植物。有的种大颚不发达，变成吸吮状口器，以吸食植物汁液。还有的种捕食小动物，或取食有机物碎屑，食性多样。消化道为一直管，有两对唾腺，开口在口腔内。中肠产生围食膜（peritrophic membrane）包围食物，使之不与肠壁细胞接触。以气管进行气体交换。每个足的基节前端有一气孔，所以每一体节有两对气孔，气孔与内部的气管囊相连，由气管囊发出气管分支，进入体腔内。心脏管状，后端为盲端，前端通出一短的动脉。除前4节外，每节2对心孔，一对马氏管，开口在中、后肠交界处。链状神经。由2—80个小眼组成集合眼。无眼的种类由体壁感光，触角上的毛具化学感受能力。

倍足类雌雄异体，雄性个体有一对管状精巢，一对输精管，一对或一个生殖孔开口在第三体节附肢基部，第七体节的第一对附肢（有的种两对附肢）变成生殖肢（gonopods），用以将精子传递到雌性个体阴门处。雌性个体包括单个管状卵巢，一个输卵管及一个子宫，但有一对阴门开口在第三体节。每个阴门内连有一个受精囊，接受雄性的精子。体内受精，产卵10—300粒之间，卵成丛产出或单个散布。雌体有孵育卵的习性，卵异形发育，即孵出的幼虫仅有三对足及很少的体节，以后不断蜕皮增加体节及附肢数，直到成虫为止。孤雌生殖也很常见。寿命一般1—10年，因种而异。

3. 分类

（1）触颚亚纲（Pselaphognatha）：小型千足虫，体壁柔软，具成束或成行的刚毛，躯干部具13—17对附肢，没有生殖肢，也没有驱拒腺，例如土（Polyxenus）。

（2）唇颚亚纲（Chilognatha）：体壁坚硬有钙质，有生殖肢及驱拒腺，包括大部分的倍足类，例如马陆、球马陆（Glomeris）、山蛩虫（Polydesmus）、带马陆（Polyzoniium）等。

三、综合纲（Symphyla）

主要生活在土壤及腐植质丰富的潮湿处，仅有120种左右。体小型，无色，长约2—10mm，一般为4—5mm，形态相似于蜈蚣纲。头部前端有一对触角（图11-84），口器由一对大颚及2对小颚组成，相似于昆虫的口器，其第二小颚左右愈合成下唇，无眼。

躯干部柔软、细长，有12个具附肢的体节。尾节（第13节）卵圆形，无附肢，但有一对纺绩突或尾须，肛门开口在尾节。背板超过体节数，可达15—22个，这无疑增强了背腹活动的灵活性，使身体卷曲自如，运动迅速。

综合纲动物取食植物或腐植质，一些种成为温室害虫。气管呼吸，分布

在躯干前三节，一对气孔开口在头的两侧。每对附肢基部的体壁内有一对基节囊 (coxal sac) 和一小的针形突 (stylus)，这种结构在原始昆虫中也出现。基节囊可能与保持湿度相关，针形突可能具感觉功能。

生殖孔开口在第 4 躯干节腹面，交配行为很有趣：生殖时雄性先产出 150—450 个具柄的精英，雌性将精英吃进，存于特殊的口囊中，然后产卵，将卵附着在基底上，再用口器逐个地将卵外涂抹上精子，使之受精。

卵成丛产下，每丛 8—12 粒，粘附在洞穴中或其四周。纺绩器在繁殖上的作用不清楚。异形发育，初孵幼虫仅 6—7 对附肢。孤雌生殖也常见。代表种如么蚰 (Scutigereilla)，么蚣 (Scoropendrella) 等。寿命一般 4 年。

四、 蛛 纲 (Paupoda)

蛛 纲也是小型多足类，生活在含腐植质的土壤中，分布在热带及亚热带的丛林中，大约有 380 种。

体长仅 0.5—2mm，呈圆柱形，相似于倍足类 (图 11-85)。头部具一对双分支的触角，头部两侧各有一圆盘状感觉器，由一对大颚及一对小颚组成口器，小颚愈合形成下唇，相似于倍足纲的颚唇。

躯干部由 11 节组成，其中除第一节颈节及最后一节没附肢外，其余 9 节各具一对附肢，另有一尾节。背板很大，其两侧各有一对长的刚毛。

以各种真菌、霉菌及腐植质为食，没有心脏及血管，生殖系统与倍足纲相似，通过精英进行精子传递，第三躯干节亦为生殖节，卵成丛或单个产于土壤中，异形发育，十几周后发育成性成熟的成体。

五、 昆 虫 纲 (Insecta)

昆虫纲是节肢动物门、也是整个动物界最大的一纲，占动物总数的 1/4 以上，将在下章专题论述，这里仅将昆虫纲与节肢动物门其他各主要类别作一简略比较。

节肢动物各主要类群的比较

	肢口纲	蛛形纲	软甲纲	唇足纲	倍足纲	昆虫纲
所属亚门	有螯肢亚门	有螯肢亚门	甲壳亚门	单肢亚门	单肢亚门	单肢亚门
主要生活环境	海水	陆地	海水、淡水	陆地	陆地	陆地
身体区分	头胸部、腹部及尾剑	头胸部、腹部	头胸部、腹部	头部、躯干部	头部、躯干部	头部、胸部及腹部
附肢	触角	无	无	2 对	1 对	1 对
	口器	螯肢 1 对 脚须 1 对	螯肢 1 对 脚须 1 对	大颚 1 对 小颚 1 对 颚足数对	大颚 1 对 小颚 2 对	大颚 1 对 小颚 1 对 下唇 (小颚) 1 对
	足	头胸部 4 对	头胸部 4 对	每体节 1 对	每体节 1 对	每体节 2 对
呼吸器官	书鳃	书肺、气管	鳃	气管	气管	气管
排泄器官	基节腺	马氏管 基节腺	颚腺 绿腺	马氏管	马氏管	马氏管
生殖孔部位	腹部前方	腹部前方	腹部后方	腹部末端	胸部第三节	腹部末端
发育	间接发育	多直接发育	间接发育	整形发育异形发育	异形发育	间接发育

第十二章 昆虫纲 (Insecta)

昆虫纲是我们最熟悉的动物门类之一，在日常生活中几乎随时随地都能看到它们，例如蜜蜂、蚂蚁、苍蝇、蚊子、蝴蝶、蝗虫、 蠓等都是常见的昆虫纲动物。昆虫纲主要是陆地生活的小形动物，从赤道到两极，从高山到谷地，从干旱的沙漠到湖泊江河，从 80 的火山温泉到零下 20 的北极苔原，从动、植物的体外到体内，几乎无处没有它们的存在，只有辽阔的海洋是地球上唯一未被昆虫侵入的领域。

怎样识别昆虫呢？作为节肢动物门的一类，其最主要的特征是身体区分成头 (head)、胸 (thorax) 及腹 (abdomen) 三部分 (图 12-1)：头部具有一对触角，一对复眼及三对附肢构成的口器，是其感觉与取食的中心；胸部三节，具三对足，通常中、后胸各有一对翅 (wing)，是其运动的中心；腹部一般具 11 节，没有足，但在 8—10 节常有附肢特化形成的交尾或产卵的结构，是其代谢及繁殖的中心。

昆虫纲也是动物界种类最多的一类，目前已经记载的昆虫超过 80 万种，占整个动物种类总数的 3/4—4/5 (图 12-2)，其中仅鞘翅目就有 33 万多种，超过昆虫纲以外所有动物种类的总和。此外，每年还不断有许多新种被发现。昆虫种内个体数量也往往是惊人的，一群蜜蜂的个体数可达 3—5 万头，一窝非洲蚂蚁可以多到 24 万头。非洲的沙漠蝗迁飞时其种群的个体数可达几亿到十几亿头，真是铺天盖地，所过之处寸草不留。在自然竞争中昆虫的适应能力达到了登峰造极的程度，是任何其他动物都无法比拟的。

昆虫在地球上所以取得如此巨大的成功，是与以下几个因素相关的：

(1) 昆虫的外骨骼都具有蜡质层，包裹整个身体，它可以防止体内水分的蒸发，使其能适应陆地生活。特别是对于昆虫这种小形动物尤为重要，外骨骼也对昆虫提供了很好的保护，它防止外界的伤害及异物的侵入。昆虫的外骨骼有许多内陷，形成所谓的“内骨骼”，为肌肉的附着提供了支点。

(2) 昆虫具有两对 (或一对) 能飞翔的翅，增加了它生存及扩散的机会，通过飞翔可以在更大的范围内寻找食物及栖息场所，能更有效地逃避敌害。昆虫的翅使其成为无脊椎动物中侵入空中的仅有的一类。

(3) 很小的体型。昆虫纲与其他大多数动物 (包括节肢动物) 相比属于小型动物，最大的个体不超过 30cm，一种巨型竹节虫 (Pharnacia serratipes) 可长达 26cm，一些大型鳞翅目展翅后超过 20cm。小型的身体对极少量的食物即可满足其生长发育的需要，也有利于隐藏、躲避侵害、被携带并进行传播扩散。

(4) 强大的繁殖能力与较短的生活周期。昆虫纲具有多种生殖方式，包括有性生殖、孤雌生殖、多胚生殖及幼体生殖等，且繁殖力较高，一头昆虫产卵数百粒是很普遍的，上千粒也不罕见，群居性昆虫甚至每天产卵上千粒，持续数年不衰。昆虫的生活周期很短，一些种在条件有利时每年繁殖数代到数十代，环境不利时，可以休眠或滞育，这些特性都有利于它的繁盛。

(5) 发育中经过变态。绝大多数昆虫在生活史中都经历了 3—4 个形态、生理、甚至生态完全不同的时期，即卵 (egg)、幼虫 (larva)、蛹 (pupa) 及成虫 (adult)。其中卵期主要是传播及对抗不良环境的时期，幼虫主要是取食、营养及生长的时期，蛹期是由幼虫到成虫的调整及转变时期，成虫是迁移及繁殖时期。变态使各虫态之间有效地利用和协调有利与不利的外界环

境而保证了自身的发展。

(6) 昆虫在结构与生理方面的多样性(将在以后各节中叙述)使它们能在各种环境条件下适应与生存,显示了昆虫在自然竞争中的优势,造成了昆虫的繁盛。

昆虫对人类的重要性是无法估量的。一些昆虫自身的产物,如蜂蜜、蚕丝、白蜡等是人类的食物及工业的原料;昆虫又是 2/3 有花植物的花粉传播者;一些昆虫能分解大量的废物,把它们送回土壤完成物质循环;一些昆虫在维持某些动植物之间的平衡起着重要作用。另一方面,在某种意义上说,昆虫是人类生存的主要竞争者,它们大量地毁掉人类的粮食及农产品(收获前与收获后),世界上每年至少有 20—30%的农产品被昆虫吃掉,它们破坏房屋建筑,传播多种人畜疾病,造成人畜死亡。总之,昆虫对人类的利害关系是十分密切的。

昆虫可分为两个亚纲,30 个目,即:

内颚亚纲(Entognatha)包括 3 个目

外颚亚纲(Ectognatha)包括 27 个目

第一节 昆虫的外部形态

如前所述,昆虫的身体分为头、胸、腹三部分。

一、头部

1. 头部的结构与类型

昆虫的头部是身体最前端的体区,形成一个完整的骨化的头壳(capsule),在外形上看不出分节的遗迹,但在胚胎发育中从其附肢、体腔囊及神经节的数目来看,它是由六节愈合形成,即由一个原头节(相当于环节动物的口前叶)及六个躯干节组成(图 12-3)。胚胎时每节有一对附肢,孵化后第一及第三体节的附肢退化,仅留有 4 对附肢,第二对附肢形成幼虫的触角,第 4—6 对附肢形成口器。头部还具有单眼、复眼及口。

头壳在形成及愈合过程中,外骨骼内陷形成骨缝及骨片,因此可将头部分成不同的区域(图 12-4)。多数昆虫在头的上面顶端有一人字形头盖缝(epicranial suture),它是昆虫幼虫蜕皮时头壳裂开的地方。此缝之上称头顶(vertex),其下为额(fr-ons)。但在完全变态的昆虫,人字缝不清楚或完全消失,而出现一条额缝(frontal suture),此缝之下为额,额的下缘有一条额唇基缝(frontoclypeal suture),其下为唇基(clypeus),唇基下为上唇(labrum),上唇盖住并保护下面的口器。额的两侧有一颊缝(genal suture),其外缘为颊(gena),构成头的侧面。头的后面有一后头缝(occipital suture)及一次后头缝(postoccipital suture),将头后面分为后头区(occiput)及次后头区(postocciput),并围绕后头孔(occipital foramen)。

昆虫的口器在头部的不同位置,因而头与口式分为三种类型(图 12-5):

口器在头的下部称下口式(hypognathous),如蝗虫,多见于植食性昆虫的头式;口器在头的前部,称前口式(prognathous),如步行虫、天牛幼虫,多为捕食性及蛀食性昆虫所有;口器在头的下后方,头的纵轴与体轴呈一锐角,称为后口式(opisthognathous),如蝉、蚜虫,多具刺吸式口器。

2. 头部的附肢

(1) 触角 (antennae) : 由头部第二体节的附肢形成, 着生在两复眼之间, 分节, 由基部到端部包括一节柄节 (scape), 一节梗节 (pedicel), 其余多节统称鞭节 (flagellum)。触角主要司触觉, 也兼有嗅觉及听觉作用。

不同类别的昆虫, 触角会有不同形态的特化, 其变化多发生在鞭节上。即使同种, 也会有雌雄之不同。因此, 触角的形态常用作分类及鉴别雌雄之依据。常见的类型有: 刚毛状 (setaceous) (图 12-6), 如蜻蜓、蝉; 丝状 (filiform), 如蝗虫; 念珠状 (moniliform), 如白蚁; 栉齿状 (pectinate), 如蛾类雌虫; 锯齿状 (serrate), 如叩头虫; 球杆状 (clavate), 如蝶类; 锤状 (capitate), 如郭公虫; 膝状 (geniculate), 如蜜蜂; 鳃叶状 (lamellate), 如金龟子; 羽状 (plumose), 如雄蚊; 芒状 (aristate), 如蝇类等。

(2) 口器 (mouthparts) : 昆虫的取食器官, 由头部的骨片及三对附肢组成。昆虫的口器有以下几种类型:

1) 咀嚼式口器 (chewing mouthparts) : 是昆虫中最原始、也是最基本的口器类型, 包括上唇、大颚、小颚、下唇及舌 (图 12-7), 蝗虫及许多食固体食物的昆虫具有这种口器。

上唇 (labrum) 一片, 是头部唇基下面的骨片, 内有肌肉牵引, 可以前后活动, 形成口器的上盖。

大颚 (mandible) 一对, 位于上唇之后, 是头部第四体节附肢形成的一对坚硬的几丁质结构, 前端相对面具粗齿, 用以切碎食物, 后端具细齿, 用以研磨、咀嚼食物。

小颚 (maxilla) 一对, 位于大颚之后, 由头部第五节附肢形成, 由轴节、茎节、内颚叶、外颚叶及小颚须组成, 具把持及刮取食物的功能, 小颚须有嗅觉与味觉作用。

下唇 (labium) 一片, 位于小颚之后, 形成口器的底盖, 由头部第六节附肢愈合形成, 形态与小颚相似, 包括颏节、亚颏节、侧唇叶、中唇叶及下唇须。下唇须具感觉作用。

舌 (hypopharynx) 是头壳腹面的一个肉质突起, 位于两小颚之间, 基部有唾液腺开口, 具搅拌及运送食物的作用。舌上具许多感觉毛, 有味觉功能。

2) 刺吸式口器 (piercing-sucking mouthparts) : 是吸食动植物体内液体物质的一种口器, 例如雌蚊、虱子、蝉、蚜虫等。口器变成针管状便于穿刺及吸食。以雌蚊为例, 它的上唇、大颚、小颚及舌变成了六条口针 (图 12-8A), 藏于下唇形成的喙状沟槽中。上唇内凹由双层壁围成食物道 (图 12-8B)。取食时由六条口针刺破皮肤深入其中, 由唾液膜分泌唾液, 再由消化道的抽吸作用, 血液沿食物道进入蚊的消化道, 下唇并不进入寄主体内。

蝉也是刺吸式口器, 但上唇短不成针状, 而是由两个小颚抱合形成食物道, 藏于大颚口针之内。

3) 虹吸式口器 (siphoning mouthparts) : 为蛾蝶类所具有的口器, 主要是由两个小颚的外颚叶极度延长并相互嵌合成管状, 中间形成食物道 (图 12-9)。除下唇须尚发达外, 口器的其他结构均已退化或消失。取食时此管状口器延伸进入花丛中, 虹吸植物体表的蜜液。用毕, 如同钟表的发条状卷曲于头下。

4) 舐吸式口器 (sponging mouthparts) : 为蝇类所具有的口器, 大、小颚退化, 但留有小颚须, 下唇延长形成喙, 喙的背面有槽, 槽上盖有舌及

上唇，由上唇及舌形成食物道（图 12-10）。喙的末端形成两个唇瓣，唇瓣上有许多环沟，环沟与槽相通，经过环沟舐吸物体表面的液体食物。

5) 嚼吸式口器 (chewing-lappingmouthparts)：为一些蜂类所具有的口器，兼有咀嚼及吸收两种功能。其上唇及大颚保持咀嚼式类型，适于咀嚼花粉。小颚及下唇延长成管状，适于吸食花蜜（图 12-11）。小颚的外颚叶发达，呈刀状，盖在下唇的中唇叶上形成食物道，中唇叶端部有舌瓣可刮取花蜜。不取食时，小颚及下唇的各部分可分开。

由于食性及取食方式的不同，昆虫的口器基本上可分为以上五类。口器是昆虫分目的重要依据之一。掌握口器的类型对害虫防治有重要意义，可根据口器的不同采用不同的杀虫剂。例如，咀嚼式口器应用胃毒剂，刺吸式口器应用内吸剂或触杀剂等。

二、胸部

昆虫头部之后、胸部之前有一膜区称为颈 (cervix)，通常缩入前胸内，其中有些小骨片作为头部与胸部肌肉的附着处，一般不将其视为独立的体区。

1. 胸部体节

昆虫胸部是由三节组成，即前胸 (prothorax)，中胸 (meso-thorax) 及后胸 (metathorax)。每个胸节具一对足，中、后胸各具一对翅，胸节发达的程度和翅发达程度相关。少数几目原始昆虫无翅。

在原始的无翅昆虫中，三个胸节形态结构相似，都是由一个背板 (tergum)、一个腹板 (sternum) 及两个膜质侧区 (pleural region) 组成，仅在与足相连的地方有小骨片 (图 12-12A)。在有翅类昆虫中，这三个胸节则不完全相同。前胸的背板虽可加固、联合、延长，但结构比较简单，不再分成骨片。中、后胸具翅胸节，侧区骨化成侧片，背、腹、侧片可再分化成小骨片，以供飞翔或步行的肌肉附着。

(1) 背板 (notum)：中、后胸背板上有横沟将之分为具翅背板 (alinothum) 和后背板 (postnotum) (图 12-12B)。前者两侧有突起与翅形成关节，背面有沟将之分成更小的骨片 (端背片、前盾片、盾片、小盾片)。后者直接与侧板相连。另外，背板的前后各有一表皮内陷形成的悬骨 (phragma)，飞行肌附着其上。图 12-12 胸节结构

(2) 侧板 (pleura)：其腹面具关节突与足构成关节，背面有翅突与翅构成关节，两关节突之间有纵缝将侧板分成前后两个侧片，侧板上也有表皮内突，中、后胸侧板上各有一对气孔 (spiracle)。

(3) 腹板 (sternum)：两侧中部具基节窝，足由此伸出 (图 12-12C)，腹板上有横沟，将之分成前腹板、基腹板及小腹板，腹板上有叉形内突。

现存昆虫胸节骨片的划分因种而不同，但都在此模式的基础上改变。

2. 足 (leg)

胸部三个体节各有一对足，分别称为前足 (foreleg)、中足 (median leg) 及后足 (hind leg)，着生在各节侧、腹板间的膜质基节窝内，以关节与体躯相连。典型的胸足可分为六节，即基节 (coxa)、转节 (trochanter)、腿节 (femur)、胫节 (tibia)、跗节 (tarsus) 及前跗节 (pretarsus) (图 12-13A)。基节与体壁构成关节；转节很小；腿节粗大、肌肉发达；胫节细长，后缘常有距、刺等附属物；跗节一般分为 2—5 小节，腹面有跗垫；前跗节在原始昆虫为一端爪，一般昆虫为一对爪，爪间有一中垫。

昆虫的足主要适于步行，但随着生活方式的不同，某些足在形态及功能上发生变化。常见的变化类型有：

(1) 步行足(walking leg)：各节细长均匀，适于步行及疾走(图 12-13A)。步行时一侧的前、后足与对侧的中足为一组，两组相互交替：移动与支撑身体，如 蠓。

(2) 跳跃足(jumping leg)：由后足特化形成，腿、胫节发达，特别是腿节粗壮，有强大的肌肉，适于跳跃(图 12-13B)，如蝗虫。

(3) 开掘足(digging leg)：由前足特化形成，足粗短(图 12-13C)，胫节扁宽，前缘有齿，适于在泥土中挖掘，如蝼蛄。

(4) 捕捉足(grasping leg)：前足特化，其腿节腹面有槽，胫节回折可嵌入其中如折刀状(图 12-13D)，基节延长，如螳螂。

(5) 游泳足(swimming leg)：后足特化，其胫节与跗节扁平，边缘有长毛，适于水中游泳(图 12-13E)，如龙虱、仰蝽等。

(6) 抱握足(clasping leg)：前足的前三个跗节膨大成吸盘状(图 12-13F)，交配时用以抱握雌体，如龙虱雄虫的前足。

(7) 携粉足(pollencarrying leg)：后足特化，其胫节扁宽，两边有长毛构成花粉篮，第一跗节长扁，其上有成排横列的硬毛用以采集花粉(图 12-13G)，如蜜蜂后足。

(8) 攀缘足(climbing leg)：跗节仅一节，跗节的爪向内弯时与胫节外缘的突起形成钳状(图 12-13H)，用以夹住毛发，如体虱等。

3. 翅

除了原始的弹尾目、原尾目、双尾目及缨尾目四个目无翅之外，昆虫中还有一些种类翅次生性退化。例如蚂蚁、白蚁等社会昆虫中的某种个体，或生活史的某个阶段无翅，还有一些外寄生的种类如体虱、鸡虱等翅亦退化。其他绝大多数的昆虫都具有二对翅(少数一对)，分别着生在中、后胸上。翅通常呈三角形，翅的分区及定位如图 12-14A 所示，翅的基部有骨片与背板构成关节，并为翅脉及肌肉提供附着处。

昆虫的翅不是附肢(鸟类及蝙蝠的翅是前肢)，是由背板两侧体壁的褶延伸形成。在延伸过程中，褶的上、下壁之间有气管、血管及神经伸入，以后当上、下壁愈合时，沿气管等周围体壁加厚，中间的管道包含气管等则形成了翅脉(vein)，以支持愈合成膜状的翅。

原始种类的翅不能折叠，翅脉极多呈网状，如蜻蜓、蜉蝣。较高等种类的翅静止时折叠在背部，翅脉数逐渐减少。翅中翅脉数目和分布称为脉序(venation)。昆虫的脉序有无数的变化，是昆虫分类的重要依据之一。根据对化石及生存种类不同脉序的分析比较，可以推论出一个原始的基本的脉序，称假想翅脉(图 12-14B)。

翅的质地也发生很大的变化，可作为分目的依据之一。如果翅呈膜质透明，翅脉清楚，则称为膜翅(membranous wing)，如蜜蜂、家蝇的翅；如果翅坚韧如革，用以保护，则称为复翅(tegmen)，如蝗虫的前翅；如果翅完全角质化，翅脉已看不到，完全用于保护，则称为鞘翅(elytron)，如金龟子的前翅；如果前翅基部为革质，端部为膜质，则称半鞘翅(hemelytron)，如蟋蟀的前翅；如果膜质翅上覆盖有大量的毛，则称为毛翅(piliferous)，如石蛾；如果覆盖有大量的鳞片，则称鳞翅(lepidotic)，如蛾、蝶；如翅缘具长毛，则称缨翅(fringed)，如蓟马。

三、腹部

一般包括 10—11 节，原尾目及某些昆虫的胚胎期可以有 12 节，但弹尾目腹部可以减少到 6 节。腹部各节的节间膜发达，末端数节后节可套入前节。除原始昆虫腹部尚有附肢遗迹外，成虫一般腹部无足。

腹部结构较胸部简单，每个体节包括一个背板、一个腹板。侧区为膜状（图 12-15A），前 8 节每侧有一气孔，少数成虫膜区上有小骨片，是原始附肢退化的遗迹。

腹部大部分体节的附肢完全退化，仅最后数节有附肢特化形成的外生殖器及尾须（cercus）。尾须位于最后一节（肛节），具有感觉毛，作为感官。外生殖器在雌性为产卵器，在雄性为交配器。

雌性的外生殖器主要包括三对产卵瓣（valvulae），第一对从第 8 节的载瓣片（valvifers）上发生（图 12-15B），第二、三对分别从第 9 节载瓣片的背、腹面发生，载瓣片相当于附肢的基肢节。生殖孔开口在第 8 或第 9 节上。产卵瓣在各种昆虫发育的程度不同，一些鳞翅目和双翅目昆虫产卵瓣甚至完全退化，最后几个体节延伸成管状，其机能如产卵瓣。

雄性外生殖器着生在第 9 节上，由一个阴茎（phallus）和一对抱握器（clasper）组成（图 12-15C）。阴茎为一管状构造，生殖孔开口在其端部，不用时常缩入体内。第 9 节腹板称生殖下板，抱握器由其两侧缘伸出，交配时用以抱住雌体。不同的昆虫交配器有不同变化，常作为区分属种的依据之一。

第二节昆虫的内部结构与生理

昆虫的外表包着由单层上皮细胞及其分泌的表皮所构成的体壁，它的详细结构已在上章叙述，这里不再重复。昆虫的表皮虽有蜡质层，但对水分及极性化合物仍有部分的通透性，对非极性和亲脂性化合物则更易通透。例如昆虫在 30% 以上水分散失的速率比 30% 以下要快的多。体壁之内为体腔，其中也充满血淋巴，故亦称血腔。

一、肌肉与运动

昆虫具有多种运动方式及强大的运动能力，特别是飞翔是其重要特征及繁盛的原因之一。此外昆虫还能步行、爬行、跳跃、游泳。例如，天蚕蛾和牛虻每小时可飞行 38km，蜻蜓每小时可飞行 50km 以上，跳蚤跳动的高度超过其自身长度的 100 倍，蚂蚁可以用口衔动超过其体重数倍的物体迅速返回巢穴，相当于人背负 100kg 的物体以 35km/h 的速度攀登峭壁。这些运动及所做的功都与昆虫有发达的肌肉相关。

昆虫的肌肉除了内脏肌明暗带排列不整齐之外，其余均为横纹肌（图 12-16A），肌肉呈条状按节自然分布。昆虫体内有上千条肌肉（人有 400 多条肌肉），每条肌肉没有肌腱，直接附着在体壁或其内突上。肌肉常成对或成组交替运动，有拮抗作用（counter-movement）。每条肌肉含有较少的肌细胞。支配肌肉收缩的神经元可分为快速神经元、慢速神经元及抑制神经元。例如蝗虫胫节的伸肌上分布有一根快轴突，一根慢轴突，并有抑制神经元的分支，当蝗虫站立或步行时，由慢速神经元及抑制神经元控制，而跳跃及反踢时则由快速神经元所控制。

昆虫的肌细胞中含有大量的线粒体，特别是飞行肌中，其含量可达肌肉

重量的 40%。线粒体中含有大量的氧化酶，促成糖元氧化释放出能量以飞行。昆虫的肌纤维按其肌原纤维及细胞核的排列可分为以下三种：

1. 管心肌 (tubular muscles) 细胞核排列在肌纤维的中心柱中，外围是以放射状排列的肌原纤维 (图 12-16B)，线粒体较少，昆虫的腿肌及一些低等昆虫的飞行肌属此类。

2. 束状肌 (packed muscles) 细胞核排列在肌纤维的周缘，肌原纤维分布在大型线粒体所形成的柱的外缘 (图 12-16B)，例如甲虫的腿肌，鳞翅目、直翅目的飞行肌。

3. 纤维肌 (fibrillar muscles) 肌原纤维粗大呈柱状，彼此很易分离，其间夹以粗大成行的线粒体，细胞核位于周缘 (图 12—16C)，膜翅目、双翅目等高等昆虫的飞行肌属此类。

从功能上说管心肌与束状肌称同步肌 (synchronous)，纤维肌称异步肌 (asynchronous)。前者指一次神经冲动引起肌肉一次收缩，这种肌肉的收缩频率较低，一般在 5—40 次/秒，并常与翅相连，所以也称直接飞行肌 (direct-flight muscles)，例如蝗虫、蜻蜓等大多数昆虫属于这一种。后者神经冲动与肌肉收缩的次数不一致，肌肉收缩次数多于神经冲动数，一般在 100—1000 次/秒，有的双翅目在高温时，翅震动频率可达 2000 次/秒。异步肌不与翅相连，也称间接飞行肌 (indirect-flight muscles)，双翅目、膜翅目、鞘翅目及半翅目属于这一类。

昆虫的飞行主要由胸部肌肉控制。在有直接飞行肌的昆虫中，控制飞行的肌肉由胸部侧区直接连到翅的基部 (图 12-17A, B)，一对肌肉收缩直接牵动翅的升起，而另一对肌肉收缩牵动翅向下移动。因此，翅上下推动，造成气流，使虫体飞行。间直接飞行肌的肌肉固着在背、腹板的内壁上，不与翅相连，是由背、腹肌与纵肌交替收缩而进行。当背腹肌收缩时，背板向下，胸廓变扁 (图 12-17C)，使翅上举。胸廓的改变牵动纵肌，引起纵肌收缩，又使背板隆起，引起翅下垂。由于翅与胸部侧区的骨片构成关节，并有肌肉牵引，在翅上下拍击的同时，翅的行为如同一个杠杆在侧壁突起上做“8”字形旋转运动，以完成飞行。所以，胸廓改变的速率也就是翅击动的频率。由于异步肌含有弹性成分，明带狭窄，收缩程度有限，又与胸廓相关，稍受牵动就引起收缩，所以震动频率大，因此也称为共振肌 (resonant muscles) 或纤颤肌 (fibrillar muscle)。

原始的昆虫飞行时两对翅各自独立运动。如豆娘，一对翅向上，另一对翅可能向下。而鳞翅目、膜翅目等高等种类，前后翅有钩、或褶、毛刷等相互联结在一起，飞行时两翅统一行动。昆虫没有控制飞行的神经中心，但眼、触角、翅及其他部位上的感受器对飞行的控制提供反馈信息。例如蚊、蝇的第二对翅变成平衡棍，它震动的频率与前翅一致，其基部的感受器感受偏航或旋转时，通过这种信息以调整翅的位置及振动频率。又如食蚜蝇可使身体停留在空中，这是由背部光线的刺激使小眼接受最大的照明面，以调整翅振动的频率与地心引力相平衡所致。

二、取食与消化

昆虫取食的范围非常广泛，包括动、植物及其汁液，腐烂的有机质，甚至其他动物不能利用的木材、毛发、羽毛、蜡质也能被昆虫取食、消化。一般视觉的、化学的及机械的刺激可引起昆虫的觅食反应。例如，植食性昆虫视觉刺激很重要，各种花的颜色能引起它们飞向食物源。植物中的糖分或其

他组分也能作为化学的或嗅觉的刺激。捕食性昆虫通过视觉发现被捕物及其所在距离，许多昆虫的幼虫靠化学及触觉发现食物。许多昆虫食性很窄，如蛛蟀科的昆虫只捕食蜘蛛，家蚕只取食桑叶。但也有很多昆虫食性很广，如鳞翅目的一些种类可取食上百种不同的植物。许多种类取食有昼夜节奏，也有的昆虫成虫期不取食。

昆虫的消化道为一纵贯全身的长管，前端有口，后端有肛门（图 12 - 18A）。一般肉食性种类消化道较短，消化迅速；植食性种类消化道较长，消化较缓慢；腐食性种类消化道最长。消化道也分为前、中、后肠，前、后肠的表皮也随蜕皮而脱落。

前肠包括口、咽、食道、嗉囊及前胃（proventriculus）（图 12 - 18B）。在吸食性昆虫中咽成唧筒状，外形明显。一般常不显著，但可通过内膜上附着的肌肉区别出来。食道为一长管，后端连接膨大的嗉囊，其中常有内壁凸出的刺或嵴，具碎裂食物的作用。有的种类借助于唾液中的消化酶进行部分的消化。蛾类的嗉囊发育成一球形室，蝇类形成的嗉囊室离开消化道主干，以一长管连到食道上（图 12-18C）。在取食固体食物的昆虫中前胃变成磨胃，其内壁具几丁质的齿，用以研磨食物。在吸食的种类中，其前胃中仅有简单的瓣膜。蜜蜂的瓣膜只允许液体、而不允许固体物质通过，这样只能使花蜜、而不使花粉进入中肠。

大多数昆虫在前肠两侧还有一对唾液腺或唇腺（labial gland），无翅的低等昆虫具有大颚腺（mandibular gland）。每种腺体具有共同的管开口到口腔，它们的分泌物可湿润口器及溶解食物。唾液中也含有消化酶，主要是淀粉酶，可进行部分的食物消化。鳞翅目与膜翅目的一些种类，唾液腺转变成丝腺，分泌丝做茧以保护蛹。蚜虫（Aphid）可以分泌果胶酶（pectinase），可水解植物细胞壁上的果胶，使口针易于穿透植物组织。蚊子的唾液中含有抗凝血剂，吸血时可使血液不会凝固。一些猎蝽唾液中含有毒素，可麻醉及杀死捕获物。蜜蜂蜂王的大颚腺可产生外激素物质，在种群中起调节作用。

中肠结构简单，是食物进行消化及吸收的主要场所，与前肠交界处有胃瓣（gastric valve）相隔。中肠可以产生围食膜（peritrophic membrane），它是一层很薄的几丁质膜，包在食物之外，以保护肠道上皮。围食膜或是由整个中肠细胞分泌（直翅目、鞘翅目及鳞翅目幼虫等），或是由中肠前端近瓣膜处的细胞分泌形成（双翅目、等翅目等），或是两种方式联合进行（膜翅目、脉翅目等）。围食膜允许消化酶及已消化的物质穿透，围食膜可随食物进入后肠，再由中肠重新分泌形成新的围食膜。吸食液体食物的昆虫不产生围食膜。

大多数昆虫中肠前端突出数目不定的胃盲囊（gastric cecum），其功能有人认为是增加中肠消化及吸收的面积，也有人认为是共生菌聚集的场所。

同翅目昆虫吸食汁液，大量的水分随食物进入体内。它的中肠的前端（或前肠后端）直接与中肠后端（或后肠前端）相接触，或相接触部分共同包在一囊内形成滤室（filter chamber）（图 12 - 19），以便于直接移走水分，仅使食物通过中肠。

除了取食固体食物的昆虫前肠有部分机械消化外，食物的消化在酶的参与下主要在中肠进行。酶的种类与食性相关，植食性昆虫多分泌淀粉酶，肉食性昆虫多分泌蛋白酶与脂肪酶。不取食虫期，如家蚕（Bombyx）成虫，消化道中测不到酶的活性。各种酶的特性与脊椎动物相似，所不同的是昆虫的

蛋白酶多属于胰蛋白酶，因为多数昆虫的肠道 pH 值在 6.5—9.5 之间，即在偏碱性条件下起作用（脊椎动物为胃蛋白酶，多在酸性条件下起作用）。一些昆虫能取食丝、毛、木材等物质是由于其消化道能分泌特殊的酶。例如，半胱氨酸还原酶，可将丝、毛等角蛋白水解；一些蠹虫的消化道能分泌纤维素酶及半纤维素酶，能将木材分解成葡萄糖；白蚁（*Termes*）本身不能分泌纤维素酶，但其消化道内共生的鞭毛虫或细菌能分泌纤维素酶，所以也能消化纤维素。消化后的营养物质通过浓度梯度由肠腔进入血淋巴（如糖及水），或是直接由中肠及肠盲囊细胞所吸收（如脂类及氨基酸）。

后肠包括肠、直肠及肛门。有的种类在后肠前端环肌特别发达，形成幽门（pylorus），以调节物质由中肠进入后肠。有的种类后肠的上皮细胞形成直肠垫（rectal pads）、或直肠腺。后肠的功能主要是将食物残渣中的水分及盐分进行重吸收，这对于生活在干燥条件下的昆虫尤为重要。其次是将食物残渣形成粪粒，排出体外。

三、气体交换

昆虫主要是陆生动物，绝大多数种类能高速飞行，因此它需要不断地吸进 O_2 ，经过物质的氧化产生能量，并排出代谢后的 CO_2 气。例如一只丽蝇（*Calliphora*）飞行时的耗氧量为 $5ml/min/g$ ，相当于人的心肌或腿肌最大活动时耗氧量的 30—50 倍，也是目前生物学所知的最激烈的呼吸作用。另外，昆虫的血液很少有输送气体的功能。那么，昆虫这样高的呼吸率，是通过什么途径实现的呢？

1. 呼吸系统的结构

昆虫的气体交换过程主要是由气管系统（tracheal system）来完成，它来源于外胚层，是由表皮内陷形成一系列分布于全身的充气的分支管道组成（图 12-20）。虽然节肢动物中蛛行纲、多足纲等也有气管系统，但都远不及昆虫纲的气管系统发达与完善。

气管系统开始于身体两侧表皮内陷形成的气门（spiracle）（或称气孔），胚胎时共有 12 对，胸部三对，腹部 9 对，到成虫后最多 10 对，中、后胸及腹部前 8 节各一对。这种气门称全气门式，如直翅目昆虫。但许多昆虫气门少于 10 对，称半气门式，如鳞翅目昆虫。一些水生昆虫气门完全退化、封闭，称无气门式。在无翅的昆虫中气门结构简单，仅在体表形成一开孔直接与气管相连（图 12-21A）。但大多数昆虫气门外陷在表皮下形成一个腔（图 12-21B-D），腔底为气管的开口，气门还有关闭装置（唇瓣）以减少体内水分的丢失，例如蝗虫、蠓等。鳞翅目幼虫气门腔内还有过滤装置（筛瓣）以防止外界物体的侵入。潮湿环境生活的昆虫气门较大且常开放，干燥环境下的昆虫气门小且常关闭。气门的开、闭是由体内 O_2 与 CO_2 比例的变化，再通过神经而控制。

由气门进入体内后即成为气管。由气门经一短管连到体侧两条纵贯全身的侧纵干（lateral tracheal trunk）（图 12-22A），一般由侧纵干发出三对分支，分别到达身体的背面、腹面及内脏，前后体节的分支相连就形成了背、腹及内脏气管干，由这些气管干再分支。在侧纵干上常有膨大的气囊，用以贮存气体。这样可以增大每次的呼吸量，减少气门开闭频率。在飞行时也能增大身体的浮力。

气管由于是表皮内陷形成，所以它的内壁也有角质层，但上表皮没有蜡质层。气管的内壁有外表皮与上表皮形成的螺旋丝或环（图 12-22B, C），

以支持及加固气管，防止气管扁缩。气囊中没有螺旋丝。

气管越分越细，最后到直径小于 $1\ \mu\text{m}$ 时称为微气管 (tracheoles) (图 12-22D)，它成丛的由小气管伸出，并穿过微气管细胞形成网状伸到肌肉等组织中。这种分布和脊椎动物的毛细血管一样，可直接将 O_2 输送到组织与细胞。微气管的末端充满液体，当肌肉活动时，末端的液体被吸进细胞，以减少 O_2 由液体传递的过程。蜕皮时微气管不脱落。

2. 气体的交换

气体由气门进入气管后，经扩散作用 (diffusion) 或通风作用 (ventilation) 或两者联合进行输送。小型昆虫 (体长 $> 1\text{mm}$) 不同气管内通过 O_2 的分压差进行扩散，以提供组织代谢所需的 O_2 。体型较大的昆虫或昆虫飞行时，其呼吸率几十倍到上百倍的增加，仅靠扩散作用不足以提供足够的 O_2 ，因此联合胸部的通风作用，即通过腹部肌肉的收缩并配合同步的气门关闭，产生吸泵作用，以造成气管内一定的气流，加速 O_2 的供给。如家蝇 (*Musca autumnalis*)、蜜蜂 (*Apis mellifera*) 飞行时即靠腹部的通风作用。蝗虫等较大体型的昆虫甚至代以胸部的通风作用，一次通风可交换胸部 5% 的气体，提供充足的 O_2 。细胞内呼吸产生的 CO_2 以重碳酸盐的形式保留在体液中，当其含量增高时，刺激气门开放，使 O_2 进入，随即关闭气门。当体液中 CO_2 浓度达到临界时则所有的气门完全开放，造成 CO_2 爆发式的释放过程，使体内水分的丧失仅限制在开放的那一瞬间，这对生活在干燥条件下的昆虫尤为重要。

3. 水生昆虫的呼吸

昆虫是陆生动物，水生生活是次生性的，所以它们经历了由空气呼吸到水中呼吸的适应过程。像蜻蜓 (*Aeschna*)、蜉蝣 (*Ephemera*) 的水生稚虫还保留有气管系统，即在体表一定部位向外突出，气管伸入其中形成气管鳃 (tracheal gill)，水中的 O_2 通过表皮扩散到气管中去，而气门已不起作用。双翅目的某些幼虫如孑孓与蛆身体后端形成一长的呼吸管伸出水面通过气门吸收空气，再潜入水中。一些生活在水中的成虫，它们仍呼吸空气中的 O_2 ，所以要定时的浮在水面上来进行气体的交换。例如龙虱 (*Dytiscus*)，它是一种水生甲虫，其腹部背面有气门，到水面呼吸时可在鞘翅之下携带大量气体，在水中生活一段时间待 O_2 用完之后，再浮到水面换气。又如半翅目的负子蝻 (*Aphelocheirus*)，腹部表面有一层密集的拒水性毛，它保存一层空气，这层气膜或气泡具有物理鳃的作用，可供昆虫体所需之 O_2 。有的昆虫没有贮气结构，它们只能在水面游泳生活，如仰泳蝻 (*Notonectid*) 便是。

了解呼吸系统的结构与生理功能，具有实践意义，如消灭孑孓时除了用药外，可在水面滴少许油剂，使呼吸管周围的拒水毛不能伸出水面，以引起孑孓窒息而死。在使用接触毒剂及熏蒸毒剂时更需要考虑其呼吸生理。

四、循环

昆虫的循环系统亦为开放式，结构简单，位于血腔中。血液也称为血淋巴，兼有脊椎动物血液及淋巴的机能，由血浆与血细胞组成。

1. 循环系统的结构

主要为背血囊中的一条背血管，它包括后端的心脏及前端的动脉 (图 12-23A)。心脏位于腹部背面，其末端为盲端，按节膨大形成 9 个心室 (

蠓有 11 个心室，家蝇只有 3 个心室)。每个心室的两侧各有一心孔(ostia)，心孔内有瓣膜，只允许血液流进心室，不允许倒流。心室的外侧有成对的翼状肌(alary)连接到背隔膜上，它的收缩使心室扩张与紧缩以推动血液的流动。心脏之前为动脉，由胸部直达头端，前端开口在血腔中。心脏是其动力器官，其搏动频率因种而不同(几次到 300 次不等)，即使同种昆虫也因不同虫期、活动与静止、外界温度等各种条件而不同。除了心脏，一些昆虫在头、胸、足、翅等部位还有附属的搏动器可加速血液的流动。血液的循环与其他节肢动物相似(图 12—23B—D)。

2. 血淋巴

昆虫的血淋巴具有某些特性，主要表现在：(1) 血淋巴中无机与有机组分及含量常因种而不同。例如，较低等的昆虫(蜻蜓目等)维持血淋巴渗透压的组分主要是无机离子，而在高等昆虫(鳞翅目、双翅目等)中无机离子逐渐被有机离子所代替。(2) 血淋巴中含有较高浓度的氨基酸，这些氨基酸构成渗透压组分，至于是阴离子或阳离子视血淋巴中 pH 值而不同。氨基酸也参与代谢作用。新蜕皮昆虫体表由无色逐渐变黑，伤口流出的血液很快变黑，都是由于血淋巴中的酪氨酸经氧化及鞣化的结果。(3) 昆虫血淋巴中含有较高浓度的蛋白质，其含量常随虫龄的增加而增加，化蛹后则下降。一般认为蛋白质具防卫功能，是卵形成及 N 源贮存的物质基础。(4) 血淋巴中所含的碳水化合物主要是一种双糖——海藻糖而非葡萄糖(单糖)，此外还有水、脂类、磷酸盐、尿盐、色素及激素等。总之，血淋巴的机能主要不是作为 O₂ 与 CO₂ 的传递者，而是作为营养物与代谢物、水、及激素等的递质，有时也作为贮存处。例如特别干燥时，血液中的水分可进入组织与细胞。有时也作为一种缓冲剂及传递压力变化的介质，特别是在蜕皮、展翅及阴茎伸出时。

3. 血细胞

昆虫的血细胞很难严格区分，因为许多血细胞在结构上是可变的，在性质上是多功能的。相当多种类昆虫血细胞不参与循环，而是疏松地附着在组织表面。再加上分类方法的不同，所以昆虫的血细胞尚没有固定的分类。但无论如何，有三种类型的血细胞对所有昆虫都是普遍的(图 12 - 24)。

(1) 原血细胞(prohemocytes)：较小，直径在 10 μm 以下，球形或椭圆形，核大，几乎占满整个细胞质，常可看到细胞分裂相，可以分化成其他类型的细胞。

(2) 浆血细胞(plasmatoeytes)：也称吞噬细胞(phagoc-ytes)，直径在 12—17 μm 之间，细胞的形状及大小变化很大，核球形，位于细胞中央，周围围有空泡状的细胞质，细胞质中有发达的内质网等细胞器，有伪足能做变形运动，有吞噬能力。

(3) 粒血细胞(granulocytes)：直径 10—20 μm，圆形或盘形，核小，细胞质中央有大量的颗粒，常表现出似浆细胞的中间类型，一般不循环。

除上述三种基本类型外，还有脂血细胞(adipohemocytes)，细胞质中含有脂肪滴；类绛色细胞(oenocytoids)，细胞为球形或卵圆形，缺乏溶酶体，内质网等细胞器，不具吞噬能力；珠血细胞(spherulocytes)，细胞核不明显，细胞质中有球形内含物，在双翅目及鳞翅目中非常普遍；囊血细胞(cystocytes)球形，由于染色质的排列核呈车轮状，细胞质中也有颗粒，可以引起周围血浆的凝固，在凝血中起重要作用。

综上所述，血细胞的功能有：1) 吞噬作用(phagocytosis)。主要是由

浆血细胞及粒血细胞进行，它们在昆虫的变态、对疾病的防卫、创伤的修复及免疫方面都有重要功能。2) 外包作用(en-capsulation)。对于侵入体内的较大的不适于吞噬的异物，例如线虫、原生动物等，血细胞采取包围方法进行防卫。3) 凝结作用(coagulation)。昆虫血液的凝结都有囊血细胞的参与，即使只有囊血细胞的碎片，也能引起血液的凝固。特别在创伤时，细胞本身聚集在伤口，凝结块由小到大堵住血流。4) 内环境的平衡作用(hemostatic function)。由电镜及细胞化学的研究知道血细胞中聚集有氨基酸及糖等各种物质，说明它具有维持环境的作用。另外也有人认为血细胞还有解毒作用。

五、排泄与水分调节

昆虫代谢产物的形成，是在水与盐离子的参与下进行的，所以昆虫的排泄与体内渗透压的调节密切相关。

1. 排泄器官

马氏管与直肠是昆虫的排泄器官(图 12-18)，马氏管是由中后肠交界处发生的，由单层细胞组成，远端为盲端，游离在血腔中。数目少的只有 2 条，如蚘亚科的昆虫；多的可达 250 条，如蝗虫。数目少的比较长，数目多的则较短，单位体重内马氏管的表面积相差并不悬殊。

马氏管的细胞结构与中肠的柱状上皮细胞相似，细胞的外缘为基膜(图 12-25)，基膜内细胞有大量的内褶，细胞的顶端(靠管腔的一端)形成大量的微绒毛(microvilli)。细胞内外缘的这种结构，扩大了细胞的表面积，有利于物质的传递，管的外壁有肌纤维，使管在血淋巴中蠕动。细胞内含有大量的线粒体，可为离子通过管壁提供能量。

马氏管在机能上可以看作是一个能主动分泌的管道(图 12-26)，它浸润在等渗的血淋巴中，但却能向管内分泌 Na^+ 、 K^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 等各种离子及小分子量的有机物。从分析发现尿液中的 K^+ 几倍或几十倍的高于血淋巴中的含量，而 Na^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 的含量比血淋巴低。这种不同离子的浓度差说明马氏管有主动吸收的机能，并成为尿液在管中流动的动力。由于渗透作用水也进入管中形成等渗的尿。随后，尿液流入后肠与直肠。直肠具有选择性吸收特性，水及有用的 Na^+ 、 K^+ 等离子被直肠重吸收，并进入血淋巴中，不能被重吸收的大分子物质形成尿酸沉淀，尿液中的 pH 值也由 6.8—7.5 降到 3.5—4.5，最后作为含氮废物被排出体外。一些低等的无翅昆虫及小型的蚜虫没有马氏管而是靠头部腺体如下唇腺等执行排泄机能。

昆虫排出的含氮物因种而不同。水生昆虫及食肉的蝇类等以排出氨(ammonia)为主，氨含有很高毒性，在水中含有很高的可溶性，排出时需伴随一定的水分。大多数陆生昆虫的排泄物是尿酸(uric acid)，尿酸含有较低的毒性，可溶性较低，排出时不需伴随水分，这对陆生昆虫减少水分的丢失是十分重要的。有的种类除尿酸外，还有少量的尿囊素(allantoin)及尿囊酸(allantoinic acid)，或少于 20% 的尿素(urea)。昆虫体内的脂肪体可作为尿酸的贮存场所，永不排出，这种排出废物的方式称贮存排泄(storage excretion)。某些昆虫的尿酸盐或钙盐可以积累在体壁中，随蜕皮排出，或由消化道排出。

2. 水及盐分的平衡

昆虫体内水及盐分的平衡是与其排泄过程密切相关的。例如，陆生昆虫除了体表具有外骨骼包裹、特别是有蜡质层可防止体内水分的散失、以及结

构合理的气门及通风过程可减少因呼吸作用而蒸发水分之外，其排泄过程中直肠对水及离子具回收作用，使之形成高渗的尿，甚至以尿酸作为排泄物以减少水分的丢失。这些昆虫直肠回收水分的速率大于尿的排泄速率。缺水时马氏管分泌液降至最小量，且其中大部分水分又被回收。生活在面粉中的黄粉（*Tenebrio molitor*）从食物中很难获得水分，其生命活动所需水分来自代谢水，而排出物则为粉状，它的六条马氏管的端部与直肠相连，并包在一膜内形成一间隙区（图 12 - 27），在此区内维持着很高的浓度梯度，可将直肠中的水及有用的盐类都回收到血淋巴中。许多鞘翅目及鳞翅目幼虫都有这种结构，称隐肾系统（cryptonephridial system）。但一些食物中含水量较多的昆虫能分泌利尿激素（diuretic hormone）以加速排水速率。

水生昆虫通过体表及进食会有一定量的水分进入体内，一些昆虫可以表皮突起作为主动吸收离子的部位。例如蚊幼虫、蜉蝣稚虫的肛乳突（anal papillae），其大小与环境中盐分的含量相关，在含盐量越少的环境中，其肛乳突越发达，肛乳突的细胞结构也相似于马氏管的细胞结构，以增大吸收的表面积，形成低渗于血淋巴的尿液，较快的移走进入体内的水分。这种调节能量往往在一定的盐度范围内进行。生活在咸水或半咸水中的昆虫其调节范围较宽。

六、神经与感官

1. 神经系统的结构

昆虫的神经系统也是典型的链状神经，从解剖学及生理学的角度可将它分为三部分。

（1）中枢神经系统（central nervous system）：包括脑、咽及胸、腹神经链。在胚胎期每体节一对神经节，随着发育，神经节出现不同的愈合。脑位于食道上方，来自胚胎期头部前三个体节。脑又可分为前脑（protocerebrum）、中脑（deutocerebrum）及后脑（tritocerebrum）（图 12 - 28），其中前脑最发达，向两侧膨大形成视叶，发出神经支配单眼与复眼；中脑发出神经支配触角；后脑发出神经构成围咽神经环并与咽下神经节相连。咽下神经节位于食道下方，是由胚胎期头部后三对神经节愈合而成，由它发出神经支配大颚、小颚及下唇，是口器运动的中心，由咽下神经节也发出神经与胸部神经节相联。

胸部与腹部有按节排列的神经节，神经节之间有纤维相联形成神经链。原始的种类神经纤维两条，呈分离状态，高等的种类两条纤维几乎愈合。神经节在胸部一般为三对，由它发出神经支配足与翅。腹部神经节最多 8 个，位于腹部前 8 节，一般出现不同程度的愈合，家蝇胸、腹部的神经节甚至愈合成了一团块状。腹部神经节发出神经支配腹部肌肉及外生殖器。

（2）交感神经系统（sympathetic nervous system）：主要是支配内脏器官的神经，包括由脑发出的支配前肠、唾液腺的口道神经（由它可形成脑前的额神经节）、脑后的头神经节以及由腹部末端神经节发出的支配后肠及生殖腺等的腹交感神经等。

（3）周边神经（peripheral nervous system）：在体壁下由感觉神经细胞及运动神经细胞及其纤维所形成的神经网络。将外来刺激所产生的冲动传给中枢神经系统。

2. 感受器（sensillum）

昆虫具有发达的感受器，它是一种特化的能感受刺激的神细胞，散布

在体表，或是由许多相似的感觉细胞聚集形成感觉器官，但一种感受器只感受一种类型的刺激。根据刺激的性质，昆虫的感受器可归纳成机械感受器(如触觉、听觉)、化学感受器(味觉、嗅觉)及光学感受器(视觉)三类。

(1) 机械感受器(mechanoreceptors)：分布最广泛、结构最简单的一种机械感受器是毛状感受器(trichoid sensilla)，分布在整个体表，特别是在口器、触角及附肢等处的表皮上，它向表皮之外伸出一角质毛，毛的下面连有感觉细胞(图 12-29A)，感觉毛与下面的感觉细胞及神经相连，感觉细胞的外围有一毛原细胞(trichogen cell)及一膜原细胞(tormogen cell)。当受到刺激，毛弯曲或伸直，或位置发生改变都会引起神经的兴奋及传导。它是一种触觉感受器，甚至微小的气流变动也能被察觉。因此，它构成了昆虫的一种最初的、也是很重要的警戒系统。

另一种是本体感受器(proprioceptors)，也称张力感受器(stress receptors)，主要感受体表的压力及张力的改变或部分结构位置的改变；包括多种形态。例如钟形器(campaniform sensilla)(图 12-29B)，分布于体表、附肢、翅等处，表面无毛而呈一下凹的圆顶形板，主要感受外界压力的变化。又如弦音感受器(chordotonal sensilla)(图 12-29C)，位于表皮之下，外表不易见，包含有顶端的附属细胞、感觉细胞及其树突外的外围细胞，这种感受器常聚集形成弦音器官或听觉器官，例如直翅目、半翅目、鳞翅目的胸部、腹部及附肢上用以感受声音的鼓膜器。许多昆虫触角梗节上分布有江氏器官(Johnston's organ)(图 12-29D)，也是一种听觉器官，也作为飞翔速度的控制器及重力感受器。此外，许多昆虫体表的凹陷及短毛可感受气流或水流的变化，可测知飞翔的方向及速度等。

(2) 化学感受器(chemoreceptors)：主要是嗅觉及味觉感受器，分布普遍，在触角、附肢、口器、尾须及产卵器上都有分布，具有高度的分辨能力，常具有种的特异性。例如，家蚕雄蛾对雌蛾释放的性激素浓度到 10-12 μg 时仍能分辨。这种感受器是由多个感觉细胞一起联到一个突出于表面的锥上，因此称为锥形感受器(Pegsensilla)(图 12-30)。此外，毛状感受器、板状感受器等也具有化学感受器的功能。

(3) 光学感受器(photoreceptors)：最原始的昆虫没有视觉器官，但体壁内含有少量的色素，也能吸收一定波长的光作为神经细胞的刺激，因此靠体壁感光。但绝大多数的昆虫是以单眼及复眼作为视觉器官，它能识别物体的形状、姿态、运动、距离、颜色、光强度、偏振光以及光周期长度。单眼与复眼的结构，在前一章已叙述，不再重复，需要补充的是昆虫的眼没有调节能力，其视力范围仅为人眼的 1/60—1/80，例如家蝇的视觉距离只有 50—70cm。但昆虫复眼对光波的敏感范围比人眼宽，在波长 2537—7000 \AA 范围内的光对昆虫都是可见光。特别是对紫外光，非常敏感。人们利用这一视觉特性制成黑光灯以诱捕农业害虫。另外昆虫对闪烁光的分辨能力也比人眼强，人眼对闪烁光的分辨能力一般在 20—30 次/秒，最高达 50 次/秒，超过这个数字则视为连续光，但丽蝇的复眼在 265 次/秒时仍视为闪烁光。昆虫对天空反射的偏振光也有很好的辨别能力，并利用它来测定方向，用以导航。

七、激素与行为

1. 激素

激素是昆虫的一些腺体或细胞分泌的微量化学物质，能引起昆虫的生理行为反应。一些激素由腺体或细胞分泌后，释放到血液(或体液)，调节昆

虫自身的生长发育，这种激素称内激素，产生这种激素的腺体称为内分泌腺（endocrine gland）。另一些激素是由细胞或腺体分泌后，释放到体外空气中，作为一种化学信息物质，引起同种或异种的其他个体的行为反应，这种激素称外激素（pheromone）或信息素，产生这种激素的腺体或细胞称外分泌腺（exocrine gland）。信息激素在昆虫、特别是社会昆虫得到了高度发展。信息素分两种，凡能引起同种内不同个体产生反应的称种内信息素（pheromone），而引起不同种的个体的行为反应的称为种间信息素（allelochemicals）。

按其作用方式信息素可分为直效型（releaser）和引发型（primer），前者直接作用于受体的神经系统，并立即引起其行为反应，例如性信息素与踪迹激素等；后者作用于受体的内分泌系统或生殖系统，引起一系列的生理反应，从而促进或抑制随后的行为。例如迁移蝗虫的雄性成虫能分泌一种挥发物质，它能促进生长发育速率，并引起幼虫的同步发育，结果同一种群同时变态，以至形成巨大数量的迁移蝗群。

重要的信息激素有以下几种，它们都具有个体间的通讯作用。

（1）性信息素（sex pheromones）：是一种引起性活动的激素，两性均可产生，但更普遍的是由成熟的雌虫产生，吸引雄虫前来交配。例如将几头雌性棉红铃虫腹部末端数节（分泌腺体所在部位）组织的粗提物放于田间，一夜之内即可诱捕到几十头甚至数百头成熟雄性个体。这种激素在自然界可保证同种雌雄个体便于寻找及交配。交配之后，不再分泌性信息素。到目前为止，已研究报导了 200 多种昆虫的性信息素。

（2）聚集信息素（aggregation pheromones）：是吸引同种的个体聚集并参加一系列活动的一种激素，如取食、交配、越冬等活动。除了社会性昆虫，这种聚集常是暂时的，如蚊子、蜉蝣的婚飞聚集，某些瓢虫的越冬聚集。在社会昆虫中，工蜂永远聚集在蜂王身旁。分泌这种激素的腺体的部位尚不清楚。

（3）踪迹信息素（trail pheromone）：是在社会性昆虫中标志踪迹的一种激素。例如工蜂或工蚁外出觅食时，在食物源及归途中释放这种激素，以便引导群体中其他工蜂沿同一途径飞往食物源。许多个体重复这一行为，即使新出巢的成员也很容易沿相同路线飞行。所以，踪迹信息素是社会昆虫中个体间的一种通讯工具。已知蜜蜂分泌踪迹素的腺体在腹部第七节背面。

（4）报警信息素（alarm pheromone）：主要存在于社会性昆虫中，当环境中出现危险时所产生的的一种信息素。不同的种产生不同的反应。例如蚂蚁的蚁巢受到攻击时，它所产生的报警信息素可以召回外出的兵蚁参加战斗及防卫，或是引起工蚁携带幼体逃离，或修复巢穴等。

种间信息素是引起异种个体产生反应的一种化学信息物质。如果释放出的激素对本种个体有好处则称为利己信息素，例如螞蟥可以释放出一种恶臭物质，使其他种动物不再靠近，起到防卫功能。有的甲虫可释放氰化物、有机酸及苯醌等，也具有这种功能。有的昆虫释放出的激素对其他种个体有好处，则称为利他信息素。如有的昆虫产生一种气味会召来寄生物产卵或寄生。

2. 视觉与听觉联系

昆虫除了应用化学信息物质作为一种通讯语言，还可以利用视觉及听觉作为通讯工具。

（1）视觉通讯（visual communication）：最著名的例子是鞘翅目的萤

萤火虫 (Lampyris)、叩头虫 (Elaterid)，在其腹部末端两侧具有生物发光器官，可以产生不同频率的光闪烁，作为性别间的通讯联系。当雌性发出闪烁时，雄性也发出闪烁以回答，然后相互飞向对方以求爱。不同种闪烁的模式不同，同种内可以相互识别。另外，一些昆虫具有艳丽的色彩，或是具有拟态 (mimicry) 现象，既有警戒或保护的作用，也常作为一种视觉的通讯方式。可能这些现象最初都是来自一种防卫功能。(2) 听觉通讯 (auditory communication)：许多昆虫可以以声音进行通讯联系，蝉、蟋蟀都是很熟悉的例子。不同昆虫的发声器及发声方式主要的有以下几种：

1) 翅的振动发声：蚊子是振翅发声的很熟悉的例子。夏日傍晚蚊子成群飞舞时发出的嗡嗡声以及夜间耳旁雌蚊尖锐的叫声都是由翅的上下振动造成气流而发声。雌蚊的发声引起雄蚊前来交配，所以雄蚊触角上的弦音器及江氏器均极发达。昆虫能听到的音频相对比人宽的多，人只能听到 60—1600Hz/s，而一种蚊其振翅频率可高达 2000Hz/s。

2) 撞击发声：是由身体的一部分和某种基质相撞击而发出的声音。例如蝗虫用后腿胫节撞击地面而发声，白蚁中的兵蚁以头及大颚敲打木头而发声。其音频可高达 1000Hz/s。

3) 摩擦发声：是昆虫中最常见的发声方式，特别是在直翅目、半翅目及鞘翅目中最常见。例如蟋蟀 (Gryllus)、螽螂 (Holochlora) 的雄虫以后翅的前缘摩擦前翅加厚的翅脉，引起前翅振动以发声，雄性蝗虫以后腿与翅相互摩擦以发声，鞘翅目以后腿与体表骨化部分、特别是鞘翅摩擦发声等。其音频可达 2000—10000Hz/s。

4) 鼓膜振动发声：同翅目的蝉 (Cicada) 雄虫腹部基部有一对表面凸出的鼓膜，膜下为一凹陷的腔，腔内有伸肌及缩肌，肌肉快速的伸缩以拖动膜凹陷或外凸，即膜的振动而发声。一般一个膜发声，另一膜作为声音反射器。许多同翅目、半翅目及鳞翅目都可用鼓膜振动而发声。

昆虫发声有多种功能，例如直翅目昆虫其声音用以招引、求爱、交配、聚集、警戒等，通过声波及频率的变化来表示不同的功能。视觉通讯与听觉通讯也可以交互使用。例如蜜蜂发现食物源后，回巢时除了携带花粉与花蜜之外，还以舞蹈告诉巢内其他工蜂蜜源的距离与方向。蜜源很近时，它就跳起圆舞，即在巢内做圆形爬行 (图 12 - 31A)；如果距离较远，则跳摇摆舞，即尾部左右摆动 (图 12 - 31B)；如更远则除了左右摇摆并配合直线爬行。在舞蹈的同时，还发出声音，以声波及摇摆的频率指示蜜源的距离与方向。一般摇摆直线与蜂箱垂直线的角度则指示蜜源与太阳的角度 (图 12 - 31C)，摇摆直线垂直向上则表示向着太阳，垂直向下则背离太阳。舞蹈动作再配合声音使巢内工蜂可以了解蜜源的大致方向与距离，出巢后再加上踪迹信息素的引导，可以准确无误地找到食物源。

3. 行为

昆虫的生命活动中有各种行为，其中一些行为是由遗传因素决定的，称先天的或本能的行为 (innate behavior)，另一些行为是由于环境因素导致先天行为的改变，称为学习行为 (learned behavior)。

(1) 先天行为：昆虫最简单的先天行为是反射 (reflexes)，也就是说能对某种刺激自发的产生反应。轻触蝗虫的尾须，立刻引起它的跳跃。蝇或蝶类的跗节接触到糖液，立刻会伸出口器。这就是一种反射。反射的通路构成一反射弧 (图 12 - 32)，即蝗虫尾须的感受器接受刺激，沿神经传导到中

枢（最后一腹部神经节），由它发出神经到胸部神经节，再由胸部神经节发出神经将冲动传到足部肌肉，引起跳跃。脑未参与这一过程。

反射一般可分为两种形式。一种是刺激引起迅速的、短暂的动作，如上面蝗虫的例子，这种反射称为相位反射（phase reflexes）。另一种是刺激引起缓慢的长时间的维持身体的某种姿态或位置，这种反射称为紧张反射（tonic reflexes）。

另一种先天行为是趋性（taxis），即对某种刺激产生一连串的反应，这些反射都是方向性动作，使虫体趋向（正趋性）或背离（负趋性）刺激。趋性有利于昆虫寻找食物及产卵场所，以及逃避不利的环境因素。根据刺激的性质不同，趋性可以区分出多种。例如：

1) 趋光性（phototaxis）：是昆虫对光产生的反射活动。蜜蜂总是向着光源运动，具正趋光性；蠊（Blatta）总是背光运动，具负趋光性。家蝇的幼虫（蛆）具负趋光性，成虫具正趋光性。

2) 趋化性（chemotaxis）：是昆虫对气味等某些化学物质产生的反射活动。例如，雌蚊对乳酸（汗味）有正趋性。菜粉蝶（Pieris）对许多十字花科植物有正趋性，取食并产卵于这些植物上，因其中含有芥子油。

3) 趋温性（thermotaxis）与趋湿性（Hygrotaxis）：昆虫都具有趋于最适温度及最适湿度的能力。例如，蚊子、臭虫趋向 36—38℃，这接近于哺乳动物的温度。地下昆虫趋于潮湿的土壤。

4) 趋触性（thigmotaxis）：生活在树皮、土壤或卷叶中的昆虫喜欢身体接触物体，接触感觉抑制它们的活动。而喜欢活动的昆虫接触物体时往往引起逃避反应。

5) 趋地性（geotaxis）：大量的昆虫具正趋地性，少数昆虫具负趋地性。如将叶蝉（Nephotettix），放在一竖立的管中，它总是停息在管的顶端，倒转管子，它又爬到顶端。

昆虫的活动常常涉及几种趋性同时起作用。

(2) 学习行为：是相当长时间内形成的行为改变过程，最简单的学习行为是习惯作用（habituation），即对某种重复性刺激逐渐减少反应，以致完全消失反应后则形成了习惯。许多昆虫对强光的刺激由负趋性变成习惯过程。另一种是联合学习（associative learning），例如蜜蜂原来靠嗅觉寻找食物，如果将食物与颜色联合训练，经过一段时间后它可以通过颜色而不通过嗅觉即可找到食物。更复杂的行为是社会昆虫表现出识别与记忆的行为。例如工蜂第一次出巢采蜜时，可以识别沿途的标记物，作为回巢时的指南。如果试验性地移走一个标记物，则工蜂会在周围探查飞行，直到发现下一个标记物时再沿归途飞行。但远距离出巢时，却是靠太阳或偏正光的指示回巢。

4. 社会昆虫及其行为

社会昆虫是指个体间有相互的通讯及协作，组成一个有组织的群体的那些昆虫。群体中的成员从几百到几十万不等。其中至少有两个重叠的世代，个体在形态上有分化，机能上相互依存，例如由子代协助亲代辅育下一代，整个群体的机能活动由不同的个体来执行。社会昆虫也具有最复杂的行为活动。在整个昆虫中，只有等翅目——例如白蚁（Termitid）及膜翅目——例如蜜蜂、蚂蚁等具有社会性昆虫。

社会昆虫都表现出某种程度的多态现象。群体中不同类型的个体分化称

之为“级”（castes），主要的级有雄性个体、雌性个体（称为“王”）以及为整个群体劳动的劳动个体。级的划分是一种发育现象，是由雌性个体产生的某种物质在幼虫期进行调节的结果。

白蚁是生活在木头或土壤中的一种等翅目昆虫。生活在非洲土壤中的某些白蚁其群体中有 20 几万个个体，筑成大的土堡状的巢穴，巢中筑有通气的管道，以保证巢中空气新鲜及温度稳定，甚至在巢中种植有真菌园以提供某些食物。在群体中只有一个蚁王（雌性）（图 12 - 33），它仅在交配时具翅。群体中有少量的雄性个体，是长期性成员。雄性与雌性都是由受精卵发育形成。群体中最多的是工蚁，它们是不孕的雄性及雌性个体，均为无翅个体。其中某些工蚁有大的头部及颞部，形成了兵蚁，对群体起保卫功能。

膜翅目的社会昆虫与等翅目的有某些不同，例如蜜蜂的蜂群由 20000—80000 个个体组成。群体中也分为三个级型的个体。一个蜂王，为性发育完全的雌性个体，仅在婚飞时有翅，受孕后翅脱落，它的机能是产卵及维持群体的稳定性。正常的蜂王在繁殖季节一天产卵 1500 粒，相当于自身的体重。蜂群中有数百头由未受精卵发育，但生殖系统发育完全的雄性个体，具翅，它们互相竞争，争夺雌性，一旦雌性被授精后，大部分的雄蜂被赶出巢外。秋、冬季节时蜂巢中没有雄蜂，这与白蚁不同。蜂群中的主要成员是工蜂，是由受精卵发育、但生殖系统发育不完全的雌性，有翅。蜂王的寿命长达数年。工蜂的寿命在采蜜季节仅有数周，它们担负着蜂群中的全部劳动：羽化早期的工蜂担任清洁巢房的任务；数日后其营养腺发育，担负起哺育幼虫的工作，经它消化的花粉、花蜜再吐出喂给幼虫；数日后营养腺退化，蜡腺发育，它们又担负起建造巢房，以及酿造花蜜的任务。经过上述劳动后，工蜂大约 20 日龄后则开始出巢，担负起外勤、采集花粉及花蜜的工作。一只蜂每日外出几次到几十次。劳碌数周后，老年的工蜂或返巢、担负起巡罗及门卫的工作，以贡献余热；或捐躯于战斗岗位上，完成工蜂的一生。

蜂群的分级及整个蜂群和协而有序的工作都由蜂王大颞腺分泌的信息物质（蜂王物质）所控制。一旦蜂王的信息物质分泌量下降，工蜂则建造新的大型蜂房，称王台，其中的卵孵化后，工蜂对王台内的幼虫喂以特殊的食物——蜂王浆。在新的蜂王将要羽化时，老的蜂王携带部分工蜂迁出蜂巢，另觅新的场所，重新建巢，这就是蜜蜂的分群（swarm）。王台内的幼虫化蛹羽化后，即形成新的蜂王。第一个羽化的蜂王在巢内搜索未羽化的蜂王并逐个咬死。新蜂王不久即飞出巢外，婚飞，与本巢或其他巢的雄蜂交配一次或数次。等具有足够的精子后，回巢，翅脱落，担负起产卵工作，不再出巢。

蚂蚁的分级中具有兵蚁，工蚁与兵蚁均为不孕的雌性个体及雄性个体，其他与蜜蜂相似。

第三节 昆虫的生殖与发育

一、生殖方式及生殖系统的结构

绝大多数的昆虫行两性生殖，极少数的昆虫可以行其他方式的生殖。如蚜虫在夏季气候适宜时行孤雌生殖，即卵不需受精即可发育成雌体，秋末才行两性生殖；瘿蚊科的一些种类其幼虫期即可孤雌生殖，称幼体生殖；膜翅目的一些寄生昆虫其受精卵可以分裂成许多胚胎，每个胚胎发育成一个新个体，称多胚生殖。

昆虫为雌雄异体，其生殖系统的结构如下。

1. 雌性生殖系统

位于身体腹部两侧有一对卵巢（图 12 - 34），卵巢后端连有一对侧输卵管，两个侧输卵管汇合后形成中输卵管，经阴道或生殖腔，以外生殖孔开口在腹部第 7—9 节腹面，多数在末端数节内还有一个受精囊及一对附性腺连接到阴道或生殖腔内。每个卵巢由数目不等的卵巢小管（ovarioles）集合而成，小管的顶端形成端丝（terminal filament），所有小管的端丝联合并附着在体壁上以固定卵巢的位置。端丝下为小管的卵原区（germarium）。生殖上皮在这里分化成卵原细胞、卵母细胞（oocytes）与营养细胞（nutritive cells）。卵原区之后即为生长区（vitellarium），（图 12 - 35），在这里卵母细胞积累营养物质并形成卵，最后经过一短柄开口到输卵管顶端，或该部顶端膨大形成萼部（calyx）。

在直翅目等一些低等的昆虫中，卵巢小管内没有特殊的营养细胞，卵的营养物质由滤泡细胞（follicle cells）及血淋巴提供，这种卵巢小管称为无滋式卵巢小管（panoistic ovarioles）（图 12-35A）。大多数昆虫的卵巢小管具有营养细胞，它将营养物质提供给卵母细胞，最后自身解体。如果每个卵母细胞的周围都围有一定数量的营养细胞，这种卵巢小管称多滋式卵巢小管（polytrophic ovarioles）（图 12-35B），如双翅目等。如果营养细胞集中在卵原区，通过营养索（nutritive cord）对卵母细胞提供营养，则称端滋式卵巢小管（telotrophic ovarioles）（图 12-35C），如半翅目等。

大多数昆虫新羽化的成虫生殖细胞尚未发育成熟，经过一段时间后交配授精，精子贮存于受精囊内，这以后卵细胞才发育成熟。滤泡细胞在成熟卵外形成卵壳，卵壳上有一个或多个小孔，卵由输卵管进入阴道时，精子由受精囊出来经卵孔进入卵，使卵受精。产卵时多用产卵瓣协助，或直接由末端产出。卵或单粒分散，或由附属腺分泌粘液粘成卵块附着在物体上。膜翅目一些种甚至把卵产在植物组织中，形成虫瘿，并在其中发育成幼虫或蛹。

2. 雄性生殖系统

包括一对精巢（图 12-36）和一对输精管，输精管后端膨大成贮精囊，两个管的末端汇合后形成射精管（ejaculatory duct），最后射精管末端形成阴茎，以雄性生殖孔开口在第 8—9 腹节上，输精管的末端具有一对附属腺并开口其中。

精巢也是由许多精巢小管（testis follicle）所组成，精子成熟后即行交配。雄性个体腹部末端多有抱握器，交配时用以把持雌性腹部。大多数昆虫是以精英（spermatophore）的形式直接送入雌体阴道内，或送入专门的交配囊内。精英进入交配囊之后破裂，精子释放出来游动到受精囊内贮藏。无翅昆虫及低等的有翅昆虫，精英不直接送入雌性体内，而是像蜘蛛网那样产于地面，然后由雌性自己送入体内。昆虫一生交配一次或多次，因种而不同。

二、发育与变态

卵受精后，条件合宜时开始发育。昆虫中除弹尾目为完全卵裂之外，其余均为表面卵裂。卵孵化后进入幼虫期，这是昆虫取食与生长的时期。幼虫期经过几次蜕皮，少的 3—4 次，多的 30 多次，一般 5—6 次。两次蜕皮之间称龄期（instar），以后每蜕一次皮增加一龄。例如新孵化的幼虫称一龄，第一次蜕皮后称二龄。较低等的昆虫由幼虫直接变成成虫。成虫是充分发育

的阶段，多数有翅，具生殖能力。较高等的昆虫最后一龄幼虫蜕皮后形成蛹期，蛹期是体内器官改组时期。最后由蛹再蜕皮形成成虫。低等的无翅昆虫成虫期仍能蜕皮，有翅昆虫成虫期后不再蜕皮。从卵到成虫这种形态与机能的改变称为变态 (metamorphosis)。昆虫的变态类型有无变态、不完全变态和完全变态三种。

1. 无变态 (Ametabola) 存在于原始的无翅昆虫，幼虫与成虫除了大小之外，外形上没有明显区别 (图 12-37A)。一般幼虫蜕皮次数较多，到成虫后仍蜕皮及生长，例如衣鱼 (Lepisma)。

2. 不完全变态 (heterometabola) 存在于低等的有翅昆虫，主要特征是不具蛹期。如果幼虫与成虫的形态与生活环境基本相似，只是幼虫具翅芽 (第三龄起)，生殖腺未成熟，成虫具翅，生殖腺成熟，这种变态称为渐变态 (gradualmetamorphosis) (图 12 - 37B)，其幼虫称为若虫 (nymphs)。例如蝗虫、 蠓等。如果幼虫与成虫在形态上不完全相似，幼虫水生，成虫陆生，口器也不相同，这种变态称为半变态 (hemimetabola)，其幼虫称为稚虫 (naiad)，例如蜻蜓，蜉蝣等。

3. 完全变态 (holometabola) 大约 88% 的昆虫为完全变态，生活史中具有蛹期 (图 12-37C)，幼虫与成虫不相似。例如家蚕，幼虫为咀嚼式口器，成虫具虹吸式口器。在蛹期形成成虫的结构，如翅，口器及足等。

昆虫由卵发育到成虫，成虫再产卵，这一过程称为一个世代 (generation)。一年中完成的世代数称为化性 (voltinism)，如一年一个世代称为一化性，二个世代称二化性，许多世代称多化性。

三、生长与变态的激素调节

昆虫个体的生长、发育与繁殖是受其自身内分泌腺产生的内激素所控制。内分泌腺为无管腺，其分泌的微量物质由血淋巴携带。现已知有三种激素参与这一过程。

1. 活化激素 (activation hormone) 简称 AH，也称脑激素，是由昆虫前脑的神经分泌细胞所分泌 (图 12 - 38)，随血淋巴到达并贮存于心侧体 (corpora cardiaca)，它具有活化咽侧体及前胸腺的功能，是内分泌系统的控制中心。另外，这种激素对卵巢的发育及昆虫的滞育 (diapause) 也有控制作用。

2. 蜕皮激素 (molting hormone) 简称 MH，是由昆虫的前胸腺 (prothoracic glands) 或相应的组织所分泌，它主要是对表皮细胞起作用，引起昆虫蜕皮。有翅昆虫成虫期后前胸腺退化，因此成虫期不再蜕皮。

3. 保幼激素 (juvenile hormone) 简称 JH，是由咽侧体 (corpora allata) 所分泌，它具有保持幼虫性状的作用，在成虫期后具有刺激卵巢发育及卵黄形成的作用。

昆虫的生长发育是在以上三种激素的协调作用下进行的，其中 AH 是控制中心，没有 AH 的活化，前胸腺及咽侧体就不分泌 MH 及 JH。幼虫期时，在 AH 的作用下，如果 JH 分泌量较多时，它与 MH 共同作用，使幼虫蜕皮后仍为幼虫 (图 12 - 39)。如果 JH 分泌量下降，蜕皮后形成蛹。如果没有 JH，仅有 MH，蜕皮后形成成虫。如果 JH 不存在，就会导致大多数昆虫前胸腺的退化，因此成虫期不再蜕皮。咽侧体在成虫期分泌的 JH 在生殖中起作用。

四、休眠及滞育

昆虫在生长发育过程中，在非致死的不利环境条件下，例如低温、干旱

等会直接引起活动停止、代谢降低，虫体处于暂时的静止状态。一旦不利因素被解除，昆虫立即恢复正常的活动与发育，这种现象称为休眠(dormancy)，例如冬眠、夏蛰。滞育虽然也表现出活动停止、代谢降低等静止现象，但它不是直接由外界条件所引起。在某些昆虫中，滞育甚至独立于环境。滞育出现在每个世代，而且具有一定的遗传特征。这是对重复出现的环境条件长期适应的结果。它主要由体内激素的作用而引起，而外界环境条件，如日照长度、温度等往往是在滞育虫态之前起作用。例如蛹期滞育是由幼虫期光照的长短所决定，甚至由胚胎期的光照所决定。滞育一旦开始，它必须持续该种所需要的时间长度，如几周，几个月、甚至一年，因种而定。滞育中即使满足其生长发育的条件也不能解除滞育，例如一种天蚕蛾(*Hyalophora cecropia*)，夏末幼虫化蛹进入滞育，即使给它生长发育所需的一切条件，它仍将滞育半年到一年时间。目前人们已经知道许多昆虫用人为的条件可以打破滞育。例如我国蚕农用浸种的方法打破滞育(即滞育的卵用酸处理)。又如上述的天蚕蛾将其进入滞育的蛹，立刻给以6周3—5℃的低温处理，再放回室温中则会逐渐发育而变成成虫。

昆虫的滞育是由激素所控制，例如卷叶蛾(*Cacoecia*)的幼虫及柞蚕(*Antheraea*)蛹期的滞育是由于AH的缺乏，随之引起MH的缺乏。如果将同种非滞育个体的脑移入，则会打破滞育。又如菱蝗(*Acrydium*)成虫的滞育是由于AH及JH的缺乏所引起，注入AH及JH则滞育被打破。二化性家蚕夏季产的卵不滞育，秋季的卵进入滞育。它是由第二代蛹期咽下神经节内神经分泌细胞释放出的一种滞育激素作用于发育中的卵，产卵后，由早期的胚胎进入滞育，直至来年春天。

第四节昆虫纲的分目

昆虫的分目，由于各家强调的特征不同，存在着不同的分类系统，采用较多的是根据翅的有无及变态类型将昆虫纲分为两个亚纲、34个目(Brues & Melander, 1932; 蔡拜华, 1955)。

1. 无翅亚纲

(1) 增节变态类：原尾目。

(2) 表变态类：弹尾目、双尾目、缨尾目。

2. 有翅亚纲

(3) 原变态类：蜉蝣目。

(4) 不完全变态类：蜻蜓目、蠊目、螳螂目、等翅目、缺翅目、襃翅目、竹节虫目、蛭蟻目、直翅目、纺足目、重舌目、革翅目、同翅目、半翅目、啮虫目、食毛目、虱目、缨翅目。

(5) 完全变态类：鞘翅目、捻翅目、广翅目、脉翅目、蛇蛉目、长翅目、毛翅目、鳞翅目、双翅目、蚤目、膜翅目。

近年来有的作者从口器及翅的发生，并结合变态将昆虫纲分为两个亚纲、30个目(Henning-Kristensen, 1975; Gillott, 1980; Ross 1982)，他们的分类系统(个别目做调整)，列于下页。

前一种分类系统在许多昆虫学教材中都有介绍，这里主要介绍后一种分类系统及其分类基础。

Henning 等认为原尾目、弹尾目及双尾目成虫无翅、无复眼，触角内有

肌肉，头部结构相似于蜈蚣、马陆，特别是下唇的两侧与口腔的侧缘愈合，结果口腔围绕着大颚及小颚，形成内口器，称为内颚亚纲（Entognatha）。

除了以上三目之外，其余的昆虫口器伸出头外，称外颚亚纲（Ectognatha）。其中仅有纓尾目为无翅昆虫，其胸部较腹部发达，身体重心前移，胸部附肢更强壮，提供了迅速奔跑及跳跃的能力，为翅的发生提供了基础。

在外颚亚纲中除纓尾目之外，其余均为有翅昆虫，具飞行能力。最早出现的翅具很深的褶皱，翅脉众多成网状，休息时翅不能折叠在背上，这就是古翅类（Paleoptera），现存昆虫中仅有蜉蝣目及蜻蜓目。在无翅昆虫中所出现的成虫期仍有蜕皮的现象已不复存在，但蜉蝣目是唯一的例外，它的最后一龄幼虫蜕皮后形成亚成虫（subimago），有翅，但没有生殖能力，经再一次蜕皮后才变成有翅、也有生殖能力的成虫。这是无翅昆虫的成虫期蜕皮到有翅昆虫成虫期不蜕皮的最后例证。

除了古翅类外，其余均为新翅类昆虫（Neoptera），即翅褶减少，翅脉也减少，休息时翅可折叠在背部。

新翅类中最原始的一类为直翅类（Orthopteroid），包括8个现存的目，翅是由幼虫的外生翅芽发生，翅脉较发达，多横脉，咀嚼式口器，成虫与若虫生活在相似的环境中，有相同的取食方式，渐变态，有尾须。

另一类为半翅类（Hemipteroid），包括6个目，翅亦由幼虫的外生翅芽发生，翅脉减少，翅有小的臀区，口器为刺吸式或成喙状，无尾须，亦为渐变态。

新翅类中最高等的一类为脉翅类（Neuropteroid），它的翅是在蛹期时由体内发生，称内生翅，完全变态。

现将各目的特征做一简要介绍。

一、内颚亚纲（Entognatha）

1. 原尾目（Protura）

微型昆虫，体长0.5—1.5mm。头圆锥形，无眼，无触角（图12-40），口器细长针状，内颚式。三对胸足相似，第一对常用做触角，腹部前三节腹面各具一对小的针突（styli），增节变态（Anametabola）。即初孵的幼虫腹部仅9节，前三次蜕皮时，每蜕一次皮增加一个体节，到成虫时腹部为12节。生活在落叶、石块下等腐植质丰富的土壤中。已报道200余种，代表种如无管脛（Acerentulus）、红华脛（Sinentomon）等。

2. 弹尾目（Collembola）

体长一般在1—3mm之间，最大的可达10mm无眼，或有几个独立的小眼，触角发达，4—6节，口器为咀嚼式或延长成针状，内颚式。胸足三对，发达。腹部最多6节（图12-41），第一腹节腹面有一粘管，第三腹节有一握钩，第4—5节有一分叉的弹器，猛力向后伸出使虫体跳跃，不用时夹在握钩内，无变态，生活环境相似于原尾目。已报道2000种，如长角跳虫（Tomoceurus）、异跳虫（Isotoma）。

3. 双尾目（Diplura）

小型昆虫，体长多数在8—10mm左右。无眼，触角多节，咀嚼式口器，隐藏在下唇与颊形成的口囊内，属内颚式。足发达，腹部11节，末端具一对细长分节的尾须，或尾须成尾铗状（图12-42），无变态，生活环境相似于原尾目。已报道400多种，如双尾虫（Campodea）、铗尾虫（Japyx）。

二、外颚亚纲 (Ectognatha)

4. 纓尾目 (Thysanura)

小型到中型昆虫，可达 30mm。无翅，体壁柔软具鳞片，触角丝状（图 12-43），30 节以上，有复眼或单眼，或兼有，咀嚼式口器，但伸出头外为外颚式。中后足基节常有针突，腹部 11 节，后端尖细，尾端具一对细长的尾须及一中尾丝。腹部 2—9 或 7—9 节，各具一对针突，无变态，生活于腐植质丰富的土壤或草丛中，以及室内衣物、书籍等处。已报道 500 余种，如石蛎 (Machilis)、衣鱼 (Lepisma)。

5. 蜉蝣目 (Ephemeroptera)

小型到中型，身体细弱，触角不显著，毛状，复眼发达，口器咀嚼式，成虫期退化。胸部具二对膜质翅（图 12-44），后翅极小，翅脉网状、多褶，腹部末端具一对长尾须，有的种还有一中尾丝。生殖孔成对。成虫寿命极短，常朝生暮死，或仅 1—2 天，不取食，仅交配产卵。稚虫水生，口器发达，寿命 1—3 年。属原变态 (prometabola)，即具有亚成虫期。已报道有 1500 余种。

蜉蝣目翅的脉相、中尾丝及尾须，生殖孔成对及变态等特征，都说明它是现存有翅昆虫中最原始的一类，属古翅类。例如蜉蝣 (Ephemera)。

6. 蜻蜓目 (Odonata)

中型到大型昆虫，体长一般在 30—90mm 之间。头发达，活动自如，触角刚毛状。复眼特大（图 12—45），由 10000—30000 个小眼组成。咀嚼式口器，捕食性。中、后胸愈合，具二对等长的膜质翅，网状翅脉，翅前外缘有翅痣，属古翅类。腹部细长 12 节。雄性第二腹板上有一泡囊，交配前腹部前弯，将精英贮于此泡囊中。交配时用尾部握器抓住雌性，雌性尾部前弯到雄性第二腹板处接受精子。半变态。稚虫永生，下唇发达、延伸，形成脸盖，可伸出捕食，不用时盖在脸外。稚虫寿命 1—5 年。已报道 5000 余种。例如蜻蜓 (Aeschna)，静止时两翅平伸。豆娘 (Archilestes)，静止时两翅竖起。

7. 网翅目 (Dictyoptera)

属直翅类，包括 蠊、螳螂等小型到大型昆虫。具丝状触角，咀嚼式口器。前胸背板或为盾圆形，盖住头的后缘，如 蠊（图 12-46A）；或前胸节极长，如螳螂（图 12-46B）。翅或发达，或呈翅芽状，或无翅。如有翅，则前翅窄，革质，后翅膜质，折叠于前翅之下，翅脉网状。足或大小相似，适于疾走；或前足发达为捕捉足。外生殖器常隐藏不露，具尾须。渐变态。已报道 7000 种左右。例如 蠊 (Periplaneta)，野生种类多栖息于落叶及烂木穴中，一些生活在厨房、仓库内，夜出活动，污染食物，传播消化道疾病。螳螂 (Paratenodera) 为捕食性昆虫，地鳖 (Polyphaga) 雌虫为无翅种类。

8. 等翅目 (Isoptera)

中等大小，社会性昆虫。触角念珠状，咀嚼式口器。胸、腹部无细腰（与膜翅目蚂蚁相区别），具两对大小、宽窄相似的翅，翅脉亦相似，故名等翅目，静止时平叠在腹部上。渐变态，是社会性昆虫中分级最多的一类（图 12—33），包括无翅不孕的工蚁（雌性、雄性）、兵蚁（雌性、雄性）以及有翅能育的雌性个体及雄性个体。工蚁头圆，无眼或眼不发达。兵蚁头延伸，大颚发达。有翅的雌、雄个体成熟后，成群出巢，婚飞扩散。配对的个体交配后，选择适合的地点翅脱落，产卵并筑巢建立群体。除了上述分级外，还

可有中间级别，如补充繁殖蚁、受孕的兵蚁、几种工蚁等。群体中雄性个体是永久成员，因雌白蚁需多次受精。但在原始的类群，群体中无兵蚁，其职能或由若蚁完成，或由工白蚁完成。级别的分化由激素控制。

等翅目以纤维素为食，取食木材，消化道中有共生的原生动植物，新羽化的若虫通过舐食其他个体或排出物而被感染。主要分布在热带及亚热带地区，已报道 2100 余种，其中一些种是重要的建筑害虫，例如堆砂白蚁 (*Oryptotermes*)。土白蚁 (*Odontotermes*) 是筑巢于地下的种类。

9. 竹节虫目 (Phasmatodea)

中型到大型具拟态的昆虫。一些种呈树枝状拟态，无翅，或具短小翅芽、触角、中、后胸及足均细长如棍 (图 12-47A)，并有保护色，匍匐在竹枝或树枝上很难辨认。不善活动，具假死习性，渐变态，分布在温带地区，如竹节虫 (*Diaperomera*)。另一些种呈叶片状拟态，具翅，腹部及足的各节均膨大，形如树叶状 (图 12-47B)。雌雄常异形，如叶 (*Phyllium*)。已报道 2200 余种。

10. 直翅目 (Orthoptera)

中型到大型昆虫。具丝状触角，咀嚼式口器。前胸背板发达向两侧延伸，在头后形成领状。前翅革质，后翅膜质，可折叠于前翅之下。少数种类翅短小或无翅。后腿、尤其是其腿节特别发达，适于跳跃。许多种雄性具发音器。渐变态。大多数为植食性昆虫，是具有重要经济意义的一个目。许多种为农业害虫，如蝗虫、蟋蟀 (*Gryllus*)、蝼蛄 (*Gryllotalpa*) (图 12-48) 等，已报道的约有 20000 余种。

11. 蛩蠊目 (Grylloblattodea)

中型昆虫。触角丝状，复眼很小，咀嚼式口器。胸部发达，无翅 (图 12-49)。足细长相等，尾须细长，8—9 节。渐变态。分布在北美高山雪线附近，仅一个科、十几个种，我国无报道，如蛩蠊虫 (*Grylloblattids*)。

12. 革翅目 (Dermaptera) 中型昆虫，体长而扁平，外骨骼骨化很重，呈黑褐色。丝状触角，咀嚼式口器。前胸近方形 (图 12-50)，多数具二对翅，前翅短小，末端平截，革质无翅脉；后翅膜质，折于前翅下。少数无翅。尾须骨化变成钳状，雄性大而弯，雌性短而直。渐变态。分布在热带及亚热带，夜出，杂食，常危害观赏植物。已报道约 1000 种左右，如蠃螋 (*Labidura*)。

13. 纺足目 (Embiopoda)

小型到中型，身体细长扁平。触角念珠状，咀嚼式口器。前胸窄小，雄虫具二对膜质翅，脉相简单，雌虫无翅 (图 12-51)。中足不发达，前、后足粗壮。前足第一跗节膨大形成纺丝器，在树皮或草丛中织成丝囊，虫体位于其中。尾须二节。渐变态。喜群居，腐食，主要分布在热带及亚热带地区，已报道有 1000 种左右，我国仅有几种。例如足丝蚁 (*Oligotoma*)。

14. 襁翅目 (Plecoptera)

中型至大型 (15—50mm)，身体扁平细长。丝状触角，咀嚼式口器。前胸方型，中、后胸等大，翅两对膜质，后翅大于前翅，横脉多，少数短翅或无翅，尾须细长 (图 12-52)。半变态。稚虫生活在急流中，寿命 1—4 年，成虫寿命很短，出现在溪流两岸，植食或肉食，一些种冬季产卵及孵化。已报道的有 1500 种。例如石蝇 (*Perla*)。

15. 缺翅目 (Zoraptera)

微型昆虫 (1.5—2.5mm)，触角念珠状，9 节，咀嚼式口器。有翅或无

翅，有翅者翅膜质，翅脉极少，成熟后可脱落。有复眼及单眼，无翅者无眼。尾须一节。渐变态。仅有一属 22 种。分布在热带及亚热带，我国西藏曾发现，如缺翅虫 (*Zorotypus*) (图 12-53)，属半翅类。

16. 啮虫目 (Psocoptera)

小型，触角丝状，咀嚼式口器。胸部隆起，或有翅，二对膜质，前翅大于后翅，静止时呈屋脊状，翅脉简单 (图 12-54A)，或无翅 (图 12-54B)。渐变态。生活在树叶、石块下，或生活在室内书籍衣物中。已报道 1700 种，例如啮虫 (*Psocid*) 有翅；书虱 (*Li-poscelis*)，无翅。

17. 虱毛目 (Phthiraptera)

有的作者将本目分为虱目 (*Anoplura*) 及食毛目 (*Mallophaga*) 两个目，这里将它们列为两个亚目。都是小型、扁平、无翅、温血动物的体外寄生虫。触角短小，眼不发达。口器或为咀嚼式，取食鸟类的羽毛及皮肤分泌物 (食毛亚目)；或为刺吸式，以哺乳动物及人的血液为食 (虱亚目)。胸部体节小，常愈合，足粗壮 (图 12-55)。渐变态，若虫仅三龄。由于外寄生，且都有寄主的专一性，能引起畜禽的减产，并传播多种疾病。已报道 4000 余种，例如鸡虱 (*Menopon*)、人体虱 (*Pediculus*) 等。

18. 同翅目 (Homoptera)

小型到大型。触角刚毛状或丝状，口器刺吸式，由头的后端伸出。翅二对，膜质，前翅略加厚，静止时呈屋脊状或平置于背部，(图 12-56)。少数种无翅或仅一对翅。雌虫通常有发达的产卵器。生殖方式多种，包括有性生殖、孤雌生殖或两者交替进行、卵胎生等。渐变态。已报道 30000 余种，是具重要经济意义的一目。许多种类是农业害虫，并传播植物疾病，如蚜虫、粉虱 (*Aleurocanthus*)、介壳虫 (*Coccus*)。一些种是益虫，如紫胶虫 (*Laccifer lacca*)，能分泌紫胶；白蜡虫 (*Ericerus pela*)，能产生白蜡。它们均为重要的工业原料。各种蝉也属于此目。

19. 半翅目 (Hemiptera)

小型到大型 (2—100mm)，如与同翅目合为一目时半翅目称异翅亚目 (*Heteroptera*)，触角 3—5 节，丝状，刺吸式口器，但由头的前端伸出。前胸背板发达，多六角形，中胸小盾片亦发达，呈三角形。翅两对，前翅基部革质、端部膜质，故称半 (鞘) 翅；后翅膜质，静止时翅平叠于背部，两前翅端部膜质部分重叠 (图 12-57)。少数无翅。多数种类成虫与若虫具臭腺。渐变态。有的水生，如水黽 (*Aquarius*)、也有的陆生，少数为温血动物的外寄生昆虫，如臭虫 (*Cimex*) 等。已报道的有 30000 余种。本目也具有重要的经济意义，大量为农业害虫，如危害稻类、豆类的各种缘蝽，危害甘蔗、高粱的各种长蝽等。

20. 缨翅目 (Thysanoptera)

微型昆虫 (2—3mm)，触角念珠状，6—9 节，锉吸式口器，复眼发达，翅或长或短，翅脉极少或无翅脉，翅缘具长毛 (图 12-58) 故名缨翅，少数无翅。渐变态到完全变态，有蛹期特征，若虫具外生翅芽或内生翅芽，常出现在花中。一些种危害稻麦农作物，例如蓟马 (*Thrips*)。已报道 3000 余种。

21. 蛇蛉目 (Rhaphidioptera)

属脉翅类，小型至中型。丝状触角，咀嚼式口器，复眼发达外凸，前胸细长如颈，具两对细长的膜质翅，前、后翅形状及翅膜均相似。翅脉原始，多横脉，具翅痣。腿细长，雌性具针状产卵器 (图 12-59)，雄性具抱握器。

全变态，捕食性昆虫。仅报道 100 余种，如蛇蛉（*Rhaphidia*）。

22. 广翅目（*Megaloptera*）

中型至大型。触角丝状或念珠状，头前口式，咀嚼式口器。前胸方形，翅两对，膜质均较大，后翅较短具臀区。翅脉原始，但末端近翅缘处均不分叉（图 12-60）、无翅痣。雌性无产卵器。幼虫水生，全变态。为一小目，种数不详，如鱼蛉（*Corydalus*）。

23. 脉翅目（*Neuroptera*）

小型至大型。触角多丝状，但也有念珠状、毛状、栉齿状的，咀嚼式口器，头下口式，复眼发达，相距远。前胸短，不呈方形，可与蛇蛉目及广翅目相区别。翅两对，膜质，大小与翅脉均相似。翅脉网状，但近翅缘处分叉（图 12-61）。全变态。已报导 4000 余种，成虫及幼虫均为捕食性益虫，如草蛉（*Chrysopa*），蚁蛉（*Myrmeleon*）等。

24. 鞘翅目（*Coleoptera*）

小型至大型，一般体表骨化较重。触角多种类型，其形状与着生部位用作分类特征。口器咀嚼式。两对翅，前翅平列（图 12-62），骨化坚硬成鞘翅，不见翅脉。后翅膜质，静止时折叠在鞘翅下。少数无翅。足一般适于步行，但形态变化多。完全变态。已记录的种类接近 30 万种，占昆虫总数的 40%，是动物界最大的一目。通常称甲虫或。水生、陆生、地下、寄生的都有，食性广泛，是农作物、森林、仓库等的重要害虫。少数是益虫。如天牛（*Nadezhdiella*）、金龟子（*Anomala*），瓢虫（*Coccinella*）等。

25. 膜翅目（*Hymenoptera*）

微型到中型。头发达，触角多种形态，但多呈膝状，口器咀嚼式或嚼吸式。具二对膜质翅，前翅大于后翅（图 12-63），翅脉减少。后翅前缘用钩、刺等钩住前翅同步运动。部分种或群体中不同级的个体无翅。腹部第一节常愈合到胸部，第二节形成细腰。雌性个体具长的针状或锯齿状产卵器，具产卵、刺螫及杀死小型动物等多种功能。生殖方式多种。一些种为社会性生活，也有寄生生活的。全变态。已报道的有 12 万种之多，是有经济重要性的一目。许多种类是益虫，少数是害虫。例如蜜蜂、胡蜂（*Vespa*）、花蜂（*Andrena*）、赤眼蜂（*Trichogramma*）、蚂蚁（*Monomorium*）、木工蚁（*Camponotus*）等。

26. 长翅目（*Mecoptera*）

中型，特征相似于蛇蛉目。丝状触角，咀嚼式口器，但延长成喙状，下口式。前胸背板较宽，翅两对，膜质。翅脉原始，无翅痣，但翅面具斑纹（图 12-64）。少数种翅退化。足较发达，雌性无产卵器，雄性腹部末端膨大成钳状，并向背面举起形似螯子。全变态。成虫及幼虫均肉食性。不足 100 种。如蠍蛉（*Pan-orpa*）。

27. 蚤目（*Siphonaptera*）

小型，体侧扁、具短棍状触角，不用时隐藏在沟内。眼不发达，或无眼，刺吸式口器。无翅，腿长适于跳跃（图 12-65）。全变态。吸食哺乳动物的血液，是体外寄生虫，有的终生栖息在动物身上，有的不取食时栖息在寄主巢穴中。可传播人、畜疾病。已报道的有 1400 余种。例如寄生在人、狗身上的人蚤（*Pulex irritans*）、老鼠身上的疫蚤（*Xenopsylla*）等。

28. 双翅目（*Diptera*）

小型至中型。头发达，复眼很大，许多种类触角 3 节，具大刚毛，称芒状触角。口器刺吸式或舐吸式。中胸特别发达，具一对透明的膜质前翅，翅

腺较少。后脉变成了平衡棍(图 12-66)。腹部一般可见 4—5 节,具产卵器。完全变态。已报道的有 85000 种,是重要的大目之一。许多种为重要的卫生害虫,传播人、畜疾病。例如按蚊(*Anopheles*)、牛虻(*Tabanus*)、家蝇、果蝇(*Drosophila*)、摇蚊(*Chironomus*)等。

29. 毛翅目(Trichoptera)

小型至中型,外形相似鳞翅目。但触角为丝状,(图 12-67)口器为咀嚼式,仅适合于舐吸液体食物。翅两对、膜质,翅面被粗细不等的毛所覆盖,翅脉接近原始翅脉。步行足。完全变态。幼虫水生,自行筑巢。已报道的有 7000 种,如石蚕(*Setodes*)。

30. 鳞翅目(Lepidoptera)

小型到大型,展翅后最大可达 300mm。头发达,具大的复眼,触角多羽状及棍棒状,成虫口器虹吸式,或口器退化。具两对膜质翅,翅面及体表披有彩色的鳞片(图 12-68)。幼虫体圆柱形,柔软,腹部具 5 对腹足,咀嚼式口器,是其取食的主要阶段。完全变态。已报道的种类有 14 万余种。这一目具有重要的经济意义。大量的种危害粮食、棉花、蔬菜、果树、仓库等各种作物及其产品。个别种为经济益虫,如家蚕、柞蚕等。鳞翅目中具羽状或丝状触角,静止时翅不竖立,多在夜间活动的为蛾类,如天蚕蛾(*Callosamia*)、尺蠖等。如球棒状触角,静止时翅竖立背上,多在白天活动的称蝶类,如菜粉蝶(*Pieris*)、凤蝶(*Papilio*)等。

第五节昆虫的经济意义

昆虫与人类的关系是十分密切的,这是由于昆虫的种类多、数量大、分布广、生活方式多种多样所形成。这种关系主要表现在有利与有害两个方面。实际上人们对昆虫的有益方面往往认识不足,而较多的看到它的有害方面。据美国 1976 年报道,全年被害虫造成的损失达 50 亿美元,而全年由昆虫带来的好处估计超过 70 亿美元。实际上直接或间接与人类相关的昆虫仅占昆虫总数的 0.5%,对大量的昆虫人们尚未认识到它们的重要性。

一、昆虫的有益方面

昆虫对人类的益处是多方面的,主要的概括以下几点:

1. 产生具商业价值的产物 众所周知,一些昆虫能产生有经济价值的产品。例如家蚕、柞蚕能吐丝结茧,它们所生产的生丝,每年以数十万 kg 计,其丝织品可用于航空工业及其他民用工业。蜜蜂能产生蜂蜜、蜂蜡、王浆等,除了食用,还可用于医药工业及其他工业。紫胶虫分泌的紫胶可制成高级的绝缘体,白蜡虫分泌的白蜡熔点高达 80—83℃,这些产品都是航空工业、无线电通讯业等的重要工业原料。

2. 昆虫的传粉作用 昆虫在进化过程中与植物的演化相辅相成,彼此建立了密切的相互关系。植物产生的花粉及花蜜为许多昆虫提供了新的食物源,而昆虫在采粉过程中帮助植物传粉授粉。虽然某些大田作物是风媒授粉,但也有相当多的大田作物,特别是蔬菜、果树及观赏植物是虫媒花,即靠蜜蜂等昆虫进行传粉与授粉,这样可以 3—4 倍地增加果实的产量。

3. 昆虫在自然界中作为一种生物调节因素 这一点具有很重要的作用,但常常不被人们所认识,一旦由于人们的自身活动造成失去昆虫的调节作用时,它的重要性才被认识到。如一种仙人掌(*Opuntia* sp.)曾作为一种

观赏植物被带到澳洲，由于失去了它的控制者（天敌昆虫）而迅速蔓延开，到 1925 年已扩展到整个澳洲。而无法控制。最后，人们想到到南美洲去寻找它的天敌昆虫。结果发现 50 多种天敌，并送到澳洲。其中有一种叫仙人掌螟（*Cactoblastis*），由阿根廷带回 2750 条幼虫，当年（1925 年）仅 1070 条幼虫化蛹并羽化成成虫。但 10 年后仙人掌的危害已被这种昆虫所抑制。又如 50 年代我国四川等西南地区的柑桔树上的吹绵介壳虫（*Icerya purchasi*）几乎造成了柑桔业的全面毁灭，后来引进了大红瓢虫（*Rodolia rufopilosa*），数年后吹绵介壳虫才得到了控制。

昆虫的生物控制作用，常常因为使用杀虫药剂而遭破坏，造成害虫的大发生。因为大量的益虫——捕食性昆虫如蜻蜓、螳螂、食虫虻、瓢虫以及寄生性昆虫，如寄生蜂、寄生蝇等常常同时也被杀虫剂杀死。因此应当尽量减少杀虫剂的使用，而多采取生物防治。

4. 清除腐物 许多地下生活的昆虫，如鞘翅目、直翅目及鳞翅目等的幼虫或成虫，过去只注意到它们危害作物的一面，实际上它们在土壤中的活动增加了土壤的通气性与排水性，也具有翻土作用，这都有利于作物的生长。另一方面还有清除土壤中腐烂有机物的作用。例如金龟科的昆虫能将动物新鲜粪便做成团粒，并产卵其中。澳洲有发达的畜牧业，牛羊的粪便造成了严重的问题，不仅为蝇类提供了大面积的滋生环境，而且干燥的粪便不能分解。在这种条件下长出的牧草牲畜不喜欢吃，结果大量的土地不能被利用。1967 年他们由南非引进几种粪蛆，很快这些粪蛆便担负起了清除工作，几年后牛羊粪便的污染问题得到了控制。

5. 昆虫作为食物 一些昆虫本身是可食的，如蝗虫、蚕蛹、牙虫等。特别是在非洲，人们甚至有食昆虫的习惯。大量的脊椎动物，如鸟兽、鱼等是以昆虫为食，最后这些鸟兽等再被人取食。

6. 作为科学研究的材料 昆虫由于食物简单、繁殖快、世代短等优点，常被作为科学研究的材料。例如果蝇用于遗传学的研究，许多昆虫用于营养代谢、神经内分泌及肌肉生理的研究，仓库昆虫用于种群生态的研究等。

二、有害方面

1. 昆虫直接危害人畜 许多昆虫是直接攻击人畜的，如蚊、虱、蚤等吸食人体血液；蚊、蝇、虻、蚋、虱、蚤等吸食畜禽血液，这些都属于外寄生种类。还有的是内寄生的，如马胃蝇寄生在马胃中，牛皮蝇等以幼虫生活在牛真皮之下。这些都直接损害人、畜健康。但更严重的是它们也是病原体的携带者，引起人畜严重的疾病。例如蚊子传播病毒性脑炎，蝇类传播消化道疾病等。

2. 危害各种农作物 这是昆虫给人类造成经济损失的最严重方面，无论大田作物、森林、草原、蔬菜、果园，等一切经济作物，都有直翅目、同翅目、半翅目、鞘翅目、鳞翅目等大量昆虫的危害，直接引起作物减产，甚至死亡。另外，昆虫也作为病原体的携带者，对植物传播几百种疾病，这对农业造成的破坏力是难以估量的。

3. 危害仓库 物 各种贮存物质，特别是来源于动、植物的谷类、果类、木材、皮毛、甚至衣服书籍等都可能被鳞翅目、鞘翅目等一些仓库害虫所危害，造成各种程度的经济损失。

第十三章 触手冠动物 (Lophophorates)

虫动物门 (Phoronida) 外肛动物门 (Ectoprocta) 腕足动物门 (Brachiopoda)

帚虫动物、外肛动物及腕足动物这三类动物都有一个体壁延伸形成的马蹄形或环形的触手冠 (lophophore) 作为它们的捕食及呼吸器官。其触手冠环绕着口而不环绕肛门。它们彼此之间的亲缘关系并不清楚,但都有许多特征与原口动物相似。例如,都有真体腔,有发达的后肾,并兼作生殖导管,发育中都有一个自由游泳的相似于担轮幼虫的幼虫期。所以,经典的分类把它们列为原口动物一支。但有趣的是这类动物也有一些后口动物的典型特征。例如,在棘皮动物、半索动物等后口动物中,成体——至少幼虫阶段身体被区分成前体 (protosome)、中体 (mesosome) 及后体 (metasome) 三部分,分别包括前体腔 (protocoel)、中体腔 (mesocoel) 及后体腔 (metacoel)。触手冠动物也表现出三分体区及体腔的体制结构。只是由于触手冠动物均为固着生活,前体部不发达,其中的前体腔也退化,而留下中体腔与后体腔,之间有明显的体腔膜相隔。中体腔进入身体前部及触手冠,后体腔进入躯干部。另外,触手冠动物的胚胎发育也表现出某些后口动物的特征。例如,外肛动物及腕足动物的卵裂是辐射卵裂而不再是螺旋卵裂,腕足动物的体腔形成肠腔法。触手冠动物的这些原口动物与后口动物的双重特征,使它们把原口动物与后口动物连系了起来,并被列为原口与后口动物之间的一类。

第一节 帚虫动物门 (Phoronida)

帚虫动物是仅有二个属,十几个种的一个小门,全部是海洋底栖动物,分布在热带及亚热带地区、潮间带及亚潮间带的沙粒或软质海底,管居,虫体各自分泌角质管,附着在岩石、贝壳或埋在沙粒中,常成群聚集,虫管相互附着缠绕在一起 (图 13 - 1A)。

管内虫体呈蠕虫状或圆柱形,很少超过 20cm 长,身体没有分区,前端有触手冠,后端略膨大成球形 (图 13 - 1B)。触手冠是身体前端形成的两个平行的嵴,呈马蹄形弯曲,马蹄形开口的一面为背面,而外凸的一面是身体的腹面。马蹄形的两个腕 (或肢) 常各自向内弯曲成卷曲状 (图 13 - 1C),口即位于腹面两嵴之间。每个嵴上都生有许多细长、中空的触手,其数目从十几个到 300 个以上。触手表面有纤毛密布,触手内有空腔,有体腔膜围绕,并与体腔相通。触手基部有一很厚的基膜用以支持,在口的上端有一新月形的体壁褶,称为口上片 (epistome) 可以遮盖口,肛门和肾孔开口在触手冠之背面。生活时触手冠常伸出管外,遇到刺激时缩回管内。

体壁包括体表的一层上皮细胞,下面为一层很薄的环肌层及一层很厚的纵肌,最内为体腔膜。具有发达的真体腔,前体腔退化,中体腔进入触手冠及每个触手,后体腔成为躯干部的体腔,消化道等内脏器官有体腔膜支持。

帚虫动物为过滤取食者,触手上纤毛的摆动在两嵴之间激起水流,嵴上的上皮细胞分泌粘液,粘住浮游生物或沉渣,再靠纤毛作用输送到两嵴末端

的口处。不取食时口被口上片所遮盖。消化道呈 U 形(图 13 - 2A)，包括口、口腔、食道、胃、肠及肛门。胃膨大，位于躯干近后端。肠折行向前，以肛门开口在前端腹面(图 13 - 2B)。胃与肠表面具纤毛上皮，消化可能是在细胞内进行。

帚虫类有发达的循环系统，包括一对纵行的血管，一条位于背面，携带血液前流进入触手冠及触手，另一条为腹血管，携带血液向后流到身体末端。两条血管之间在前端有一对半环形血管相连，后端在胃的周围也有一丛血管相连，没有心脏，靠血管壁肌肉的收缩而推动血液的流动。血液中含有血球，其中含有血红蛋白，故血液为红色。排泄器官为一对 U 形后肾，内有纤毛，肾口通体腔，外肾孔开口在肛门两侧，肾管也兼作配子的排出管。在触手冠外嵴的基部有一神经环，是其主要的神经结构，由它发出神经到触手及体壁纵肌。此外，在身体左侧的上皮内还有一单个的巨大运动纤维，称为侧神经。由侧神经发出分支到体壁肌肉，可引起肌肉的迅速收缩。没有感官，只有神经感觉细胞散布在触手及躯干的体表。

大多数种类为雌雄同体，少数为雌雄异体。少数聚集生活的种还可通过分裂或出芽行无性生殖，例如卵形帚虫(*Phoronis ov-alis*)。生殖细胞来自腹血管周围的体腔上皮，在雌雄同体的种中，卵巢位于腹血管的背面，精巢位于腹血管的腹面(图 13 - 2A)。生殖细胞形成后进入体腔，再经后肾排出体外，多数种类体外受精，也有的种触手冠的两腕之间形成孵育室，在此受精。受精卵被内嵴分泌的粘液粘着，并在此发育直到幼虫期。1977 年 Emig 报道大多数的帚虫动物受精卵经放射卵裂、肠腔法形成中胚层及体腔，原肠以后发育成一圆形具纤毛的辐轮幼虫(*actinotroch*) (图 13 - 2C)，它具有很大的口前盖，口后是一倾斜的颌及具纤毛的触手，在躯干的后端有一纤毛的尾环(*telotroch*)，可能是幼虫的主要运动器官。经数周的自由游泳生活之后，辐轮幼虫迅速变态，沉入水底，并分泌虫管发育成成体。

从帚虫的胚胎发育可以看出它具有后口动物的特征，因此对其分类地位引起了人们的兴趣与注意。

第二节 外肛动物门(*Ectoprocta*)

外肛动物过去常与内肛动物合称为苔藓动物(*Bryozoa*)，但目前所称的苔藓动物已专指外肛动物。外肛动物是一类小型、群体、营固着生活的具触手冠的动物。群体(*Zoarium*)中的个体(*Zooid*)体长一般小于 0.5mm，个体外有分泌角质的或钙质的保护壳，称为虫室(*Zooecium*)。触手冠呈环状，或马蹄状，U 形消化道，没有呼吸、循环及排泄器官。目前生存的种类有近 4000 种，约有 15000 个化石种。可分为两个纲，即被唇纲(*Phylactolaemata*)及裸唇纲(*Gymnolaemata*)，前者均为淡水生活，仅有 50 种左右，后者均为海产，包括绝大多数种类。

一、分布与群体结构

外肛动物在淡水及海水中均有较广泛的分布，淡水种分布在各种纬度的溪流及湖泊中，一般在石块下固着生活。海产种类更普遍，虽然少数种类可在 6000—8000m 的深海发现，但多数都分布在滨海地带，它们附着在各种硬质表面，例如岩石、贝壳、珊瑚、木质、海藻及其他动物体表，充分利用各种有效空间。许多种也是世界性分布的，但极少在咸水中发现它们。化石种

类也主要分布在滨海带，在古生代奥陶纪时已有大量的记录。

外肛动物都以群体生活，其群体的大小、形状、骨骼、及群体结构都因不同类别而有很大区别。依靠这些特征也可做某些分类，特别是海产种类。例如，某些种的群体小到只有在显微镜下才能观察到，但一些枝状群体其高度可达 20 多 cm，而另一些呈片状或块状的群体其直径可达 50cm。一般群体呈灰白色，少数种类呈深褐色。

原始的种类其群体结构多呈匍匐状分枝 (stoloniferous colonies)。例如被唇类及裸唇类的低等种类，其匍匐枝实际是改变了的个体，在竖立的或爬行的匍匐枝上长出所有的个体 (图 13 - 3)，个体间彼此分离，各以后端附着，匍匐枝上有隔板将之分成节状，这种群体没有钙质虫室或骨骼。在淡水生活的被唇类中基部常形成胶囊状，由胶囊处向外伸出个体，或呈平面分布，如小栉苔虫 (Pectinatea) (图 13 - 4A)；或呈树枝状，如羽苔虫 (Plumatella)。

绝大多数海产种类并非匍匐状群体，而是相邻个体相互连接，均以背面直接附着在基底或其他物体上，以腹面形成暴露面或称前面。由于个体生长的方式不同，而使群体呈片状、块状、网络状、层状、分枝状等不同形态。例如常见的草苔虫 (Bugula) (图 13 - 4B)，有轻微钙化的虫室，其个体彼此相连形成双列树枝状生长，群体呈海藻状。有的个体相连形成竖立的管状群体，如栉苔虫 (Crisia) (图 13 - 4C)。但更多的群体呈皮壳状生长，即群体呈片状，群体中的每个个体直接附着在基底上，腹面均游离，例如裂孔苔藓虫 (Schizoporella) (图 13 - 4D)、膜孔苔藓虫 (Membranipora) 等，其群体大到包含有 200 万个个体，通过不断的向四周扩展形成新个体。也有的群体其个体呈双层排列，相互以背面附着，形成叶片状群体，例如藻苔藓虫 (Flustra) (图 13 - 4E)。还有的种个体呈放射状生长排列，而使群体呈簇状。

群体中的个体通过横壁或侧壁上的小孔彼此相通。在原始的种类个体间的隔板不完全，也就是说个体间的小孔是开放的，允许个体间的体腔液相互沟通。而在裸唇类个体间的小孔常被有规则排列的有极化的细胞塞所关闭。电子显微镜的研究证明，在非匍匐状群体中存在有群体的神经系统，神经包围着虫壁，并进入小孔和相邻个体的神经相连，以控制触手冠的活动及其在群体中的位置。

大多数裸唇类是多态的，即群体中的一些个体能正常取食消化，这种个体称为独立个体 (autozoid)，是群体的主干。另一部分个体形状改变，失去独立的营养机能而具其他机能，这种个体称为异个体 (heterozoid)。例如在低等种类异个体变成了匍匐基、附着盘或根状结构，用以附着，它们只保留了正常个体的体壁及胃。又如鸟头体 (avicularia) (图 10—4B)，其体积较正常个体大量减少，内脏器官消失，但厩板部分高度发达形成可动的颚 (图 10 - 5A)，形似鸟喙，故名。鸟头体的基部或有柄，或无柄，有柄的种类使之可以弯曲转动。鸟头体担任防卫及清除体表附着物的功能。另外还有一种异个体称为鞭状体 (vibraculum)，即由厩板变成长鞭状，可以在一个平面上扫动，以清除落入体表的沉渣及微小生物。还有的个体因生殖目的而改变形态。

二、个体的形态与生理

群体中的个体除了异个体之外，形态均是相似的，每个个体外均有虫室

包围。在被唇类虫室可能是胶状的、膜状的、或几丁质的，是由下面的上皮细胞分泌形成的，在上皮下有环肌、纵肌及体腔膜。在裸唇类虫室的形状可以是盒状、瓶状、卵圆状、管状等形状，由蛋白质及几丁质组成的角质层构成，或是由角质层及下面的钙质层共同组成，形成群体外坚硬的外骨骼。有的种类钙质层很薄，如草苔虫，或是 CaCO_3 注入到角质层中而不形成独立的钙质层，例如匍匐生活的一些苔藓虫。裸唇类的虫室也是由体壁的上皮细胞分泌的。但裸唇类的体壁仅有上皮细胞及内部的体腔膜组成，体壁中不包含肌肉。

原始的裸唇类个体的游离端（或称腹面）常是膜质的（图 13 - 5A），这层膜称为前膜（frontal membrane），膜的下面有周缘肌（parietal muscles）控制，膜的一侧或中央有口孔（orifice），以允许触手冠由此伸出虫室之外，周缘肌的伸缩使触手冠可以随之缩入或伸出，以调节体腔的膨大或缩小，例如膜孔苔藓虫（mem-branipora）。有的种前膜下出现钙化，形成隐板（cryptoplata），在隐板上有小孔以允许触手冠的出入，也有肌肉可牵动隐板的升降（图 13 - 5B），例如微孔虫（Micropora）、分胞苔虫（Cellaria）等。如果前膜完全钙化，形成裸板（gymnoplata），（或称钙化前壁）失去调节作用，则会在前膜的裸板下出现一个补偿作用的囊（图 13 - 5C），囊也有小孔与外界相通，外界的水可以出入囊内，以此来调节体腔液及其压力，以引起触手冠的伸出或缩入，例如裂孔苔虫。口孔处常有瓣板（operculum），当触手缩回体内后，它可以完全关闭口孔。在环口类，虫室均呈管状，钙化的口孔处缺乏瓣板，并位于前端，体壁由口孔处向外延伸（图 13 - 5D），周围被扩张肌（dilator muscles）包围，中央形成一前庭（vestibule atrium），前庭底部有括约肌（sphincter muscles），体壁内陷形成触手冠鞘，当触手冠向外伸出时，鞘也随之外翻。当触手冠缩回，则进入触手冠鞘内。

体壁之内即为发达的体腔，进入触手冠及触手内的体腔来自于胚胎期的中体腔，围绕内脏器官的躯干部体腔来自胚胎期的后体腔囊，两部分体腔之间有小孔相通。

虫体的最前端（游离端）是触手冠，被唇类的触手冠呈马蹄形（图 13 - 6A），包括 16—108 个中空的触手，排列在两个隆起的嵴上。口位于两嵴之间，口上具有上唇盖（图 13—6B）。裸唇类的触手冠呈环状（图 13—6C），包括 8 - 34 个中空的触手，排列在一环状隆起的嵴上，包围中央的口（图 13—6D）。触手的内中线及两侧具有纤毛，纤毛上皮内有肌肉及神经纤维。触手中央为体腔，每个触手内的体腔均与触手冠基部的体腔环管相通，最终与躯干部体腔相通。

各类触手冠动物不论其前膜及游离端的结构如何，其触手冠出入口孔均由体腔液压力的升降引起。被唇类体腔液压力的升高是由于体壁肌肉的收缩所致，而裸唇类或是由于与前膜相连的周缘肌的伸缩，引起前膜或钙化板的上下移动，造成体腔液压力的升降。在环口类则由于扩张肌的收缩，扩大前庭以增高体腔液的压力，迫使触手伸出（图 13 - 7）。当触手冠伸出时，触手向外延伸成漏斗状，由触手上纤毛的摆动，造成水由触手之顶端流入，由触手间之缝隙流出。触手冠的缩回都是由体内一对发达的触手冠缩肌的收缩而引起，这对肌肉由触手冠基部延伸到后端的体壁上。

不论触手的数目与长短是多少，触手间的距离一般多为 100 多 μm 。当水流经过触手时，水流中的细菌、浮游生物及细小颗粒物质被纤毛送入口内，

同时咽部不断地扩张也使食物易于进入口内。外肛动物的消化道呈“V”形，口后为膨大的咽及胃（图 13 - 6A, C.），胃的前、后两端有收缩肌与瓣膜，肠折向前，最后以肛门开口在触手冠之外，因此得名外肛动物。从胃的中心部分向后突出成盲囊，盲囊的底部有间质细胞形成的索状物，称胃绪（funiculus），使胃固定在一定的位置上。食物经咽内壁的纤毛作用进入胃，在其中行胞外消化与胞内消化，而盲囊是胞内消化的主要场所。未消化的废物在胃的后区形成结实的粪粒，经肠及肛门排出体外。营养物质贮存在消化道上皮及胃绪上。

外肛动物没有专门的呼吸、循环及排泄器官，由体表及触手进行气体交换，体腔液担任体内的循环，其中的体腔细胞可吞噬代谢产物，随后体腔细胞被排出体外。群体间的物质交换由体腔液及胃绪完成。在咽的背面有一神经环及细胞聚集成一神经节，由神经节分出神经到触手冠、消化道及肌肉等处，在体壁上还有上皮下神经网络，没有特殊的感官，仅有少量的具刚毛的神经感觉细胞存在于体表。

三、生殖与发育

外肛动物在生殖上表现出多样性。淡水生活的种及大多数海产种类均为雌雄同体，而且精、卵同时成熟，少数种表现出雄性先熟（protandry）或雌性先熟（protogyny）。也有少数种为雌雄异体，一些种表现出无性出芽生殖。雌雄异体的种多发生在唇口目中，或整个群体为单性的，或整个群体两性同时存在，仅个体表现出雌雄区别。生殖细胞来自体腔膜上的细胞团，被唇类的精巢多在胃绪上发生，卵巢在体壁上发生。裸唇类卵巢在个体的上端发生，精巢在下端发生。没有生殖导管，精、卵成熟后落入体腔中，卵在体内受精。只有极少数种卵排到体外，精子通过触手上的孔排到海水中，再随水流被带到其他个体的触手上，送到触手间突出的体壁处受精，例如膜孔苔虫。

每个个体产生的卵的数目不多，卵为多黄卵，受精多发生在相同群体的不同个体之间，或两个群体间。受精卵需经孵育，孵育的方式有多种。一些种在体腔内孵育，该个体的消化道及触手冠常常退化，以提供卵孵育的空间。有的种在触手鞘或前庭中孵育，也有的种在体壁与体腔之间形成胚胎囊，在其中孵育。一些唇口类（包括草苔虫），身体远端体壁向外突出一囊形成孵育室，或称卵室（ovicell），卵就在其中孵育。卵发育中的营养来自卵本身，但大多数种是由母体直接提供，如草苔虫。卵室也被认为是改变了的个体。

淡水种类的受精卵在体腔内形成的胚胎囊内发育，形成一个囊状体，外有纤毛，内有一个或几个个体。然后被母体释放到外界，游泳一段时间后围着，脱去纤毛并经出芽方式形成群体。淡水种还可形成休眠芽（statoblast）（图 13 - 8A, B）以越冬及繁殖。例如羽苔虫在夏、秋季节胃绪上的体腔上皮细胞分裂成团，包含较多营养物质，外周围有两层几丁质、形成椭圆形或双盘形，每个胃绪上可形成几个休眠芽体。当秋末母体死亡后，休眠芽被释放出来，外有顶盘状钩保护，或沉入水底，或有气室以漂浮。休眠芽的形态及结构是淡水苔藓虫分类的重要依据之一。休眠芽可抵抗不良环境，并进行传播。当环境好转后，芽内的细胞开始分裂，外壳脱落，形成新个体，然后经出芽生殖形成群体。

海产种类受精卵经放射卵裂，幼虫孵出后形态相似于担轮幼虫（图 13 - 9），具有运动的纤毛冠，前端有顶纤毛束，后端有附着囊。受精卵不经孵育的种类其幼虫具消化道，经取食生活数月后变态成成虫。而卵经孵育的种类

其幼虫无消化道，不经取食，生活期很短，幼虫游泳一段时间后附着囊翻出，粘着在基底上，随后变态成成虫。变态后的虫体称第一虫体，它经出芽生殖形成一系列的第二个体。第二个体再经出芽生殖形成群体，（图 13 - 10），并不断地经无性生殖而增大体积。

群体出芽的方式（芽体的数目及位置）决定了群体生长的方式，例如草苔虫生长发生在双分枝的顶端，皮壳生长的种其生长发生在群体的周缘。

群体形成后，一些个体出现退化现象，即某些个体其消化道及触手冠被吞噬，而残留的一些坏死组织，成团的留在体腔内，称为褐体（brown body）。它们或永久地留在体腔内，或进入再生的新个体的消化道内，而后被排出群体。群体中个体的退化及个体的再生常交替进行，使群体出现再生区及退化区。

群体的寿命也因种而不同。一些种（特别是附着在藻类上的种）生活期为一年，每年春季随温度的升高而开始生长，秋末释放幼虫，意味着群体寿命的结束。也有一些种为二年生或多年生的，最长可达 12 年，其有性生殖发生在整个生长期內。

四、外肛动物的分类

1. 被唇纲（Phylactolaemata）淡水生活、个体圆柱形，触手冠马蹄形，口上具上唇盖，体壁具肌肉，虫室角质或胶质，无钙化，个体间的体腔是相通的，群体无多态现象，例如羽苔虫、小栉苔虫等。

2. 裸唇纲（Gymnolaemata）海水生活，虫体圆柱形、盒形、瓶形等，触手冠环状，无上唇盖，体壁无肌肉层，虫室角质或钙质，个体间不直接相通，群体常多态，分三个目。

（1）栉口目（Ctenostomata）：多为匍匐生长的群体，外骨骼膜质、角质或胶质，非钙质。口孔多在末端，缺唇板，没有孵育室，例如 Bowerbankia。

（2）唇口目（Cheilostomata）：个体盒状或管状，虫室全部或大部钙化，前膜膜质或钙化，相邻虫体被钙质板分隔，口孔具唇板（草苔虫例外），群体多态，具孵育室，例如草苔虫、膜孔苔虫、裂孔苔虫等。

（3）环口目（Cyclostomata）：虫体管状，虫室钙化，并与邻近虫室相愈合，口孔环状、位于远端，无唇板，包含许多化石种类，例如管孔虫（Tubulipora），栉苔虫（Crisia）等。近年来常将环口目提升为窄唇纲（Stenolaemata），由于其虫管全部钙化，触手冠伸出时体形不改变，而裸唇纲触手冠的伸出要依靠体形的改变。

第三节 腕足动物门（Brachiopoda）

腕足动物全部是海产、底栖、具双壳的触手冠动物，由于其身体表面具有两片外套膜及其分泌的两枚壳，与软体动物的双壳纲很相似，直到本世纪初叶之前，一直把它们列入软体动物门内。随后的研究发现它们的壳均背腹位置而非两侧生长，且腹壳略大于背壳，常以腹壳或肉质柄附着，特别是它们具有触手冠，胚胎发育也不相同，所以才由软体动物中独立出来。

腕足动物主要分布在海洋大陆架范围内，仅少数种可生活在 5000m 的深海处。多附着在岩石、珊瑚礁等硬质海底部，也有少数可在泥沙中附着或穴居。现存的种类多分布在高纬度的冷水区，不足 300 种。但化石种类却有 30000 余种，并具有广泛的分布。它们出现在奥陶纪，到泥盆纪达到繁盛的顶峰，

中生代的早期开始衰退，种类大量减少。这一类是很古老的动物，其中有的种很少变化，例如海豆芽（*Lingula*）从奥陶纪到现在几乎没有什么变化。

腕足动物可分为无绞纲（*Inarticulata*）与有绞纲（*Articulata*）两个纲。

一、腕足动物的形态结构与生理

1. 壳与柄

腕足动物具背、腹两枚壳，一般大小在 5—80mm 之间，但化石种类可达 375mm。一般呈灰黄色，但也有的种呈草绿色或明亮的红色、桔色。壳的形状因种有很大的变化。例如无绞类的代表种海豆芽的壳呈长圆形（图 13 - 11A），均较扁平，腹壳略大于背壳。而有绞类的代表种酸酱贝（*Terebratella*）（图 13 - 11B）壳呈卵圆形，背壳较小且平，腹壳较大且向外凸，前端较圆，后端较尖，壳顶多位于后端。许多种类腹壳壳顶向后延伸，并向背面弯曲以至形成喙状，其中央有孔（*foramen*），柄由此孔伸出，因此腹壳也称为柄壳。在以腹壳直接附着种类则无此孔。壳的表面或光滑，或有生长线、嵴、沟、刺等装饰。

背、腹壳后方接触线称绞合线。如果绞合线处两壳没有特殊的结构，两壳仅以肌肉连接在一起，壳的开闭主要由身体向后收缩，使体腔液压力增加以张开两壳，这种壳属于无绞类。如果腹壳后端有一对绞合齿（*hinge teeth*），而背壳相对的部位有一对绞合槽（*hinge sockets*），两者恰好吻合，使壳相连，它形成一个支点，使壳的前端仅能做有限的开闭（接近 10° ），这种壳属于有绞类。

壳的内面也有肌肉附着留下的肌痕（图 13 - 12A），它们的数目及排列因种而异，这将在后面叙及。壳的内面还保留有外套叶内体腔管留下的印痕。大多数有绞类背壳的内面还有凸起的嵴及谷，甚至延伸成环状（图 13 - 12B）以支持触手冠。这种支持结构的形态也因种而不同。

壳也是由下面的外套叶分泌形成的。外套叶的结构与软体动物相似，也是由两层上皮细胞、中间夹有一层结缔组织构成（图 13-13A）。壳的最表层为很薄的几丁质层。无绞类除了表层的几丁质层外，壳的主要成分是几丁质与磷酸钙的混合物，即几丁磷酸钙，它们或分层分布，或混合分布。而有绞类壳的主要成分是碳酸钙，并以方解石的形式存在（图 13-13B），可分为纤维钙质层及棱柱层。奥陶纪之后的化石才出现了碳酸钙质壳，而寒武纪的化石均为几丁磷酸钙质壳，因此几丁磷酸钙质壳是较原始的结构。壳的几丁质层及纤维钙质层由外套叶边缘分泌形成，而棱柱层则是由整个外套叶分泌形成。

许多化石的及生存的有绞类的壳为疹壳（*punctate shell*），如果将未磨损的壳对光观察，则贝壳内有无数亮点，这是由于外套叶细胞形成的无数垂直于壳面的小柱，穿过壳层直达壳表面之下，它的末端具有成丛的分泌细胞（图 13-13B），当动物死后，这些小柱在壳上留下的无数小点，因而形成了疹壳，它的作用机制尚不清楚。

壳的下面为外套叶，实为体壁的延伸物，它在身体前端游离。外套膜之间的空间亦称外套腔。外套叶上靠外套腔的一层上皮细胞具纤毛，可协助水在外套腔中流动。大多数种类外套叶边缘有刚毛，前端的较两侧的长（图 13-11A）。刚毛的基部有肌肉附着，因此是可动的，它的机能可能是感觉与保护。

除了少数腕足动物是以腹壳直接附着以外，绝大多数种类都有一圆柱形的柄 (Pedicle) 用以附着在基底上。柄的结构及来源在两个纲不同。无绞类一般具有一长的可弯曲的柄，由外套叶后端向外延伸形成，由两壳之间伸出，仅与腹壳相接触。柄的最外层为一很厚的几丁质层，内为柱状上皮细胞、很厚的肌肉层及最内一层很薄的体腔膜，其结构与体壁相同，只是厚薄不同而已，柄内的体腔与身体内的体腔相通。柄有很大的收缩力，生活时身体垂直埋在泥沙中，当遇干扰时，柄立即收缩，将身体拖入穴内。有绞类的柄很短，由腹壳喙部的柄孔伸出，它来自幼虫期的后叶（见胚胎发育部分），近端被腹面外套叶包围，所以柄附着后壳常呈水平位置，壳口向侧面，或绞合线向下，壳口向上。柄在结构上只有几丁质层和上皮细胞层，其内充满结缔组织，没有肌肉层及体腔的进入。另外肌肉插入柄的基部，以允许身体竖立、旋转等。柄的附着端常有根状突起。在两个纲中都有有一些种类柄完全丢失，而是以腹壳的后表面直接附着。

2. 肌肉

腕足动物外套腔的后部为身体所在部位，身体表面包有体壁，其前端游离部分即为外套叶。除体壁中有发达的肌肉层之外，体腔内也有独立的肌肉束，负责壳的开闭及柄的运动。有绞类由于壳后端绞合，肌肉收缩仅能使壳有限的开闭，因此肌肉比较简单。无绞类壳未绞合，完全靠肌肉开闭壳及使壳左右移动，因此肌肉较复杂。

有绞类一般有三套肌肉：（1）闭壳肌 (adductors)，它接近垂直于背腹壳之间（图 13-14B, 13-12A），在近背壳处分叉。其中后一对由横纹肌组成，称快肌；前面的一对由平滑肌组成，称慢肌，它有更持久的闭壳能力。闭壳肌的收缩用以闭壳。（2）分叉肌 (diductor)，也称开壳肌，由腹壳起源到达背壳的后端，收缩以开壳。有的种还有一对副开壳肌 (accessory diductor)，也用以开壳。有的种副开壳肌合并到开壳肌中。（3）柄肌 (peduncular muscles)，也称调整肌 (adjustor muscles)，背腹各一对，背调整肌由柄的腹侧面到达背壳，腹调整肌由柄的背侧面到达腹壳，它的收缩控制柄的运动。

无绞类具有复杂的肌肉系统，不仅用以开闭双壳，还用以使两壳在相同平面上左右移动。它的肌肉包括（1）前、后闭壳肌（图 13-14A），其中前闭壳肌一对，靠身体前端，后闭壳肌一个，位于后端中央，直接连接两壳，收缩以闭壳。（2）斜肌 (oblique muscles)，很发达，共有三对，即中斜肌、内斜肌及外斜肌各一对。其中中斜肌最发达、不对称，其中一个在腹壳的中部左侧倾斜向上延伸到背壳的右边，形成很宽扁的一个肌肉带，另一个由腹壳的右侧分两支倾斜到背壳的左侧，并彼此相遇，内斜肌从两前闭壳肌之间发出，是一对小而扁平的肌肉，向两侧斜后行到达中斜肌之外的背壳上；外斜肌由前闭壳肌之外侧发生，沿内闭壳肌并行。斜肌的收缩使壳在相同平面上转动。（3）侧肌 (lateral muscles)，由腹壳前闭壳肌之前发生，沿侧壁后行到达背壳的中部。此外，海豆芽外套叶的边缘以及刚毛基部也有比较发达的环肌，它调整刚毛的运动。

3. 触手冠与取食消化

腕足动物具有触手冠，它是由身体前端的体壁延伸形成，占据着外套腔的大部。触手冠具多样性，一些原始的种类触手冠呈盘形，或盘的前缘发生缺刻，以至成多叶状或马蹄形。无绞类的触手冠由两个腕组成，卷曲成环状，

以增加冠的表面积（图 13-15A）。有绞类的许多种触手冠向前伸出三个腕，一个在中央，其余的在两侧（图 13-15B）。每个腕都有 1—2 行触手着生在腕嵴上，腕嵴上有腕沟，延伸到口。有绞类背壳的内面形成突起及沟槽以支持卷曲的腕。

触手上布满纤毛，或在腕沟的两侧，生活时壳口向上，外套膜缘的刚毛运动以阻止水中沉渣进入，取食时由于触手冠纤毛的运动，激起水流经过两壳间裂缝处流入，水历经触手表面，随水流进入的食物颗粒及浮游生物等进入腕沟，再由纤毛作用进入口，水流再经触手冠之间由壳缝间流出。食物经口、食道进入膨大的胃。胃的周围围绕着发达的消化腺，也称肝，并有 1—3 对肝管通入胃。胃后为肠。无绞类的肠很长，通过直肠开口在右侧外套腔中（图 13-16A, B）。有绞类的肠为盲管，伸向身体后端（图 13-16C）。可能在肝脏内行胞内消化。

4. 体腔

体腔相似于其他触手冠动物。胚胎时期的中体腔进入触手冠及触手，食道背面常有结缔组织包围其中的体腔。在其他内脏器官周围很宽阔的体腔是来自胚胎期的后体腔，它与食道周围的体腔有隔膜相隔离。后体腔在无绞类也伸进柄中，进入外套叶中的体腔也来自后体腔，在外套叶中分成 2—4 个主管，然后再分支成小管，这些体腔管可在壳内面留下印痕。管的数目及分支情况可作为分类的依据，特别是在化石种类。体腔液中包含有球形、变形虫形及颗粒形等几种血细胞，其中一些细胞含有蚯蚓血红蛋白色素。

5. 循环、呼吸及排泄

腕足动物具开放式循环系统，包括一个可收缩的囊状心脏，位于胃的背面体腔的背系膜上。由心脏向前、后各分出一条血管，进入前肠及触手冠后成为血窦，向后进入外套及内脏后也成为血窦。血液无色，其中有体腔细胞，担任物质的输送功能。没有特殊的呼吸器官，触手冠及外套叶是其主要气体交换场所， O_2 与 CO_2 由体腔液传递。因此在外套囊中存在着体腔液的循环，至少部分 O_2 可被体腔细胞中的蚯蚓血红蛋白所携带。

排泄器官为 1—2 对后肾，位于消化道的两侧。后肾的一端为褶皱的肾口，开口到后体腔。肾管前行到口后端两侧以肾孔开口到外套腔，体内的代谢产物被体腔细胞摄取，到肾管后，再由纤毛作用运送到肾孔后排出。

6. 神经与感官

腕足类的神经系统主要位于上皮基部，在食道处形成一个环，在食道的背面环膨大成一神经节，腹面也形成一较大的神经节，由背面的节发出神经到触手冠及触手，由腹面的节发出神经到背、腹、外套叶、消化系统及柄部。一般没有专门的感觉器官，但在海豆芽靠近前闭壳肌两侧的体壁上有一对平衡囊，是其唯一的感官，外套膜边缘及其附近的刚毛可能是其感受刺激的部位。

7. 生殖与发育

除了极少数例外，腕足动物皆雌雄异体，生殖腺来源于后体腔的体腔上皮细胞。大多数无绞类有 4 个发达的生殖腺，位于体腔中结缔组织隔膜上。有绞类的生殖腺位于外套叶的体腔管中。性成熟时，生殖细胞有不同的颜色以区别雌雄。成熟的配子进入体腔，并通过肾脏排出体外。卵在海水中受精，极少数在外套腔中受精，并在肾管或外套叶特化成的囊中孵育。其受精卵经

放射卵裂、有腔囊胚，以内陷法形成原肠胚。特别是经肠腔法形成中胚层及真体腔，这是后口动物所具有的胚胎发育特征。胚胎最后形成自由游泳的幼虫期（图 13-17），无绞类的幼虫具成对的外套叶及其分泌的瓣壳和具纤毛的触手冠（图 13-17A），有绞类的幼虫分为前叶、外套叶及后叶（图 13-17B），前叶有纤毛，以后发育成触手冠及身体大部分结构，外套叶形成外套，后叶形成柄，经过 1—2 天游泳后附着在基底，经变态，即外套叶翻转位置，并分泌外壳包围触手冠及身体，最终成为成体。

二、分类

1. 无绞纲（Inarticulata）两壳仅被肌肉连接，触手冠内不具骨骼，有肛门，可分两个目。

（1）无孔目（Atremata）：具磷酸钙质壳，柄经过两壳之间的凹陷连到腹瓣上，例如海豆芽、Glottidia。

（2）新孔目（Neotremata）：壳为磷酸钙或碳酸钙，柄经过腹壳的凹陷附着，例如盘形腕足虫（Discina）、Gramia。

2. 有绞纲（Articulata）两壳有绞合齿相连，触手冠内有骨骼支持，柄由腹壳发出，无肛门，尚无统一的分目，仅有许多超科。例如酸酱贝（Terebratella），穿孔贝（Terebratula），近穿孔贝（Terebratulina）等。

第十四章 棘皮动物门 (Echinodermata)

棘皮动物是一类后口动物 (deuterostomes)，全部海洋底栖生活，从浅海到数千米的深海都有广泛分布。现存种类 6000 多种，但化石种类多达 20000 多种，从早寒武纪出现到整个古生代都很繁盛，其中有 5 个纲已完全灭绝。沿海常见的海星、海胆、海参、海蛇尾等都属于棘皮动物，它们在形态结构与发生上都有一些独特之处，与原口动物有很大不同。这表现在：

(1) 棘皮动物全部是五辐射对称 (pentamerous radial symmetry)，也就是说沿身体的中轴可以分成五个相等的部分。但它的幼虫期却是两侧对称的，再加上棘皮动物是真体腔动物，所以成体的五辐对称可能是次生性的，可能与原始种类的固着生活相关。这与腔肠动物的原始的辐射对称不同。

(2) 所有棘皮动物都具有中胚层起源的内骨骼，由钙化的小骨片 (ossicles) 组成。骨片或彼此成关节，如海星、海蛇尾、海百合等类；或骨片愈合成一整个的胆壳，如海胆类；或散布在体壁中，如海参类。这些小骨片还可以形成棘、刺，突出体表之外，使体表粗糙因而得名棘皮动物。

(3) 棘皮动物具有特殊的水管系统 (water vascular system)、血系统及围血系统 (perihemal system)，它们都来自体腔的一部分，在体内担任着重要的生理机能。其神经系统没有神经节，不形成中枢。所有这些系统都呈五辐排列。

(4) 棘皮动物从发生上属后口动物。棘皮动物的卵是均黄卵，卵裂经放射型而非决定型卵裂，以内陷法形成原肠胚，中胚层及体腔来源于肠腔法，原肠孔形成了成体的肛门，在原肠孔相对的一端形成口，因此是后口。发生上的这些特征相似于脊索动物，而不同于原口动物。

从发生上看，由原肠形成的两个体腔囊以后各自分成三个体腔囊，由前向后依次为轴体腔 (axocoel)、水系腔 (hydrocoel) 及躯体腔 (somatocoel) (图 14-1)，这些体腔囊相当于触手冠动物及其他后口动物的三分体腔，即前体腔、中体腔及后体腔。以后两个躯体腔在消化道上下愈合，形成肠系膜，左侧的轴腔通过一水孔开口到外界。这种原始的及假设的体腔模式在现存棘皮动物各纲中发生了不同的改变，但这个体腔模式对了解不同纲体腔囊的起源及排列提供了一个基础。

原肠以后迅速发育成自由游泳的幼虫，幼虫形态各纲不同，但都两侧对称 (图 14-2)，显著不同于成体的五辐对称。幼虫体表具不同数目的纤毛带或腕，体内有完整的具纤毛的消化道。例如海星类形成羽腕幼虫 (bipinnaria)，海蛇尾类及海胆类形成腕或长或短的长腕幼虫 (pluteus)，海参类形成耳状幼虫 (auricularia)，海百合类形成桶形幼虫 (doliolaria)。其中只有海百合类的幼虫早期即用前端附着，以后在附着处长出长柄，成为永久固着生活的种类。而在其他各类附着是暂时的，在以后的变态过程中最后一对体腔即躯体腔发育成成体的体腔，左侧的水腔发展成水管系统的环管，并长出辐管及管足，奠定了辐射对称的基础。左轴体腔及部分左躯体腔形成了围血系统，其他体腔逐渐退化。同时左侧环管中央形成口，右侧形成肛门，而幼虫的口及肛门都封闭消失。结果幼虫以左侧发展成成体的口面，以右侧发展成反口面，以口面与反口面为中轴向外辐射出 5 支，最初是水管系统，随后其他内部器官系统也相应的五辐排列，形成了成体的辐射对称。

这样，棘皮动物就由两侧对称转变成次生性的辐射对称。这种转变可能完全是由于适应固着生活的结果，所以幼虫期都有一短暂的附着阶段。

现存棘皮动物可分为两个亚门五个纲：

有柄亚门 (Pelmatozoa) 附着或固着生活

海百合纲 (Crinoidea)

游在亚门 (Eleutherozoa) 自由生活

海星纲 (Asteroidea)

海蛇尾纲 (Ophiuroidea)

海胆纲 (Echinoidea)

海参纲 (Holothuroidea)

第一节 海星纲 (Asteroidea)

海星纲是棘皮动物中结构生理最有代表性的一类，分布也很广泛，在砂质海底、软泥海底、珊瑚礁及各种深度的海中都有分布。

海星纲动物身体呈星形，由中央盘 (central disc) 及辐射出的 5 个或 5 的倍数的腕 (arm) 组成，两者分界不清。腕的口面有步带沟 (ambulacral groove)，内有 2—4 行管足。

一、形态与生理

1. 外形

海星纲动物身体的直径一般在 12—24cm 左右，但大小在不同种变化很大、直径的变化幅度在 1—80cm 之间。多数体表黄褐色，但也有有的种具明亮红、桔、蓝、紫等色，或几种颜色的混合色。身体呈五星形，例如海盘车 (Asterias) (图 14-3)，由中央盘向外伸出五个腕。太阳海星 (Heliaster) 的腕可多达 40 个。多数种类的腕靠近中央盘处较宽，末端渐细，少数相近。腕的长度一般为中央盘直径的 1—3 倍，但也有有的腕达 4—5 倍。有的种类腕很短，以致使身体呈五角形，如面包海星 (Culcita)。由腕到中央盘的中心区称步带区 (ambulacral area)，也称辐射区 (radii)。步带区之间的部位称间步带区 (interambulacral area)，也称间辐射区 (interradii)。

生活时，海盘车向下的一面，中央盘的中央有口，口的周围为膜质的围口部 (peristome)，这一面称为口面 (oral surface)。相对的一面，即上表面称为反口面 (aboral surface)。口面从口到各腕的末端伸出一条很宽的沟称为步带沟，沟内有 2—4 列管足 (podia)。步带沟的两侧边缘有可动的长棘，可随时关闭及保护步带沟。腕的末端具一小丛触手，末端的一个触手下具红色眼点。反口面中央盘的中央部位有肛门，但一般不易看到。在中央盘靠边缘某两腕之间有一圆形小板，称筛板 (madreporite)，它是水管系与外界相通的门户。由于由体表向外伸出许多刺和棘，所以整个身体的表面，特别是反口面通常是很粗糙的。也有有的种类体表的刺和棘呈扁平状，而使体表略光滑。口面与反口面的位置在棘皮动物各纲中并不完全相同。由于生活方式的改变，或使口面向上 (海百合类)，或使口面与反口面的区分不明显 (海参纲) (图 14-4)。

2. 体壁与骨骼

棘皮动物的体壁由表皮及真皮组成 (图 14-5A)。体壁的最表面是一层很薄的角质层，其内为一层单纤毛的柱状上皮细胞 (monociliated columnar

epidermis)。在上皮细胞中夹杂有神经感觉细胞及粘液腺细胞，腺细胞的分泌物可以粘着落于体表的沉渣，再由纤毛扫走。表皮之下是一层神经细胞及纤维层，构成棘皮动物的表皮下神经丛（图 14-5B）。随后是真皮层，包括一层很厚的结缔组织及肌肉层。肌肉可分为外层环肌和内层纵肌，反口面的纵肌发达，收缩可使腕弯曲。肌肉层之内即为一层体腔膜（periton-eum）。

棘皮动物的骨骼由中胚层形成，属内骨骼，位于体壁的内层结缔组织内。它是由许多分离的不同形状的小骨片在结缔组织的连接下形成的网格状骨骼（图 14-6A），由掺有 10% $MgCO_3$ 的钙盐（ $CaCO_3$ ）组成。小骨片上有穿孔，这样既可减轻重量，又可增加强度。每个小骨片是由真皮中一个细胞先分泌一个晶体，围绕晶体再由周围的细胞分泌及积累钙盐形成，因此骨片可随动物的生长而增大。骨片的大小、形状及网格的排列都决定于真皮细胞的结构与排列。除了骨片之外，还有一些刺（spine）（图 14-6B）、叉棘（pedicellaria）（图 14-6C, D）及棘突束（paxilla）（图 14-6E）等骨骼成分散布于体表，用以防卫及消除体表的沉积物。其中叉棘有的无柄，有的有柄。叉棘在海盘车及棘钳目是很普遍的，它们由小骨板组成，呈钳状或剪刀状，借助于基部的一对对抗肌牵引、控制开闭。有的叉棘在刺的四周成圈排列。显带目海星的反口面有分离的伞状骨片，伞面上有许多可动的刺，这就是棘突束，适用于沙面穴居生活。表皮上除刺、棘之外，还有大量的皮鳃（papulae），它的结构与功能将在呼吸部分叙述。

3. 水管系统（water vascular system）

水管系统是棘皮动物所特有的一个管状系统，它全部来自体腔，因此管内壁裹有体腔上皮，并充满液体，它的主要机能在于运动。

水管系统通过筛板与外界相通。筛板是一石灰质圆板，上面盖有一层具纤毛的上皮，表面具有许多沟道（图 14-7A），沟底部有许多小孔及管道，并进入下面的一个囊内，由囊再连到下面的石管（stone canal）（图 14-7B）。石管是由于管壁有钙质沉积而得名，壁管有突起伸入管腔（图 14-7C），而将管腔不完全地隔开，以允许管内液体向口面及向反口面同时流动。石管由反口面垂直向下，到达口面后与口周围的环水管（circular canal）相连（图 14-8A）。环水管位于口面骨板的内面，管壁也常褶皱，将管腔也分成许多小管道，其作用可能有利于液体在其中的流动。在间辐区的环管上有 4—5 对褶皱形成的囊状结称，称贴氏体（Tiede-mann's bodies）（图 14-8A），它的作用可能是产生体腔细胞。另外相当多的海星类环管上还有 1—5 个具管的囊，称波里氏囊（Polianvesicles），囊壁上有肌肉，用以贮存环管中的液体。海盘车没有波里氏囊。由环管向每个腕伸出一辐射管（radial canal）直达腕的末端，辐水管位于步带沟中腕骨板外面，辐管沿途向两侧伸出成对的侧管（lateral canal），左右交替排列。侧管末端膨大，穿过腕骨片向内进入体腔形成坛囊（ampulla）。坛囊的末端成为管足进入步带沟内。许多种类管足末端扁平形成吸盘。管足的结构与体壁相似，外有纤毛上皮，内有体腔上皮，中间有肌肉及结缔组织，肌肉的收缩控制管足弯曲或延伸。由辐水管向两侧伸出的侧水管如果等长，则管足在步带沟内表现出两行；如果侧水管长短交替，则管足在步带沟内表现出 4 列。海盘车则表现出 4 列状。

水管系统中充满液体，其体液与海水等渗，其中含有体腔细胞、少量蛋白质及很高的钾离子，在运动中相当于一个液压系统。当坛囊收缩时，它与侧管交界处的瓣膜关闭，囊内的液体进入管足，管足延伸，与地面接触，管

足末端的吸盘产生真空以附着地面。当管足的肌肉收缩时，管足缩短，液体又流回坛囊。棘皮动物就是这样靠管足的协调收缩以完成运动，而水管系统的其他部分可能仅用以维持管内的压力平衡。有实验证明管内的液体并不与外界交换。

海星运动时常以 1—2 个腕为领导腕，该腕内的管足同步向相同方向伸出及缩回。但实际上 5 个腕的管足并不总是向相同方向伸出或完全协调的，因此，海星的运动是很缓慢的。由于意外身体翻转时，它用 1—2 个腕扭转恢复到正常位置，并吸附在地面，然后身体由腕下面翻过，以恢复正常运动。显带目海星如槭海星 (*Astropecten*)、砂海星 (*Luidia*) 等生活在软质海底，其管足无吸盘，在步带沟中排成两列，这些特征有利于它们在泥沙穴居或爬行。

4. 营养

海星类都是肉食性动物，可以取食各种无脊椎动物，特别是贝类、甲壳类、多毛类、甚至鱼类等。其中有的是单食性的，例如许多种类通常仅食双壳类动物。也有多食或杂食性种类。其取食方式基本上有以下三种：(1) 大多数海星类具长可弯曲的腕，管足上具吸盘，多以双壳类为食，取食时身体位于贝壳上，以两腕在贝壳两侧吸着，由于管足末端吸盘的真空作用，其拉力足以拉开双壳类的壳口，海星立刻翻出喷门胃插入壳口内，并分泌消化酶，直到闭壳肌及内脏部分地被消化，贝壳完全张开，再用胃包围吞嚥食物一同进入口内。(2) 一些具短腕、管足上无吸盘的种类，是以较小的动物如小的甲壳类等为食，取食时是整个将食物吞嚥，消化在胃内而不在体外进行。(3) 深海生活的种类以纤毛过滤取食，靠纤毛作用将落入体表的沉渣有机物等扫入步带沟，形成食物索，再送入口内，例如槭海星。又如鸡爪海星 (*Henricia*)，胃盲囊内有纤毛，靠纤毛的运动帮助抽吸食物入胃。

海星类的消化道也呈五辐排列，口位于口面中央，周围有围口膜，膜上有环肌及括约肌，调节口的扩大与缩小。口后为食道，很短，随后进入膨大的胃 (图 14-9)。胃壁上有水平方向的紧缩，使胃被分隔成近口面的喷门胃 (*cardiac stomach*) 和近反口面的较小的幽门胃 (*pyloric stomach*)。取食时喷门胃常外翻，包裹食物后再一同缩回体内。胃壁上有 2—10 条体腔膜起源的胃带 (*gastric ligaments*)，将之连接到骨板上。由幽门胃向各腕伸出一幽门管，进入腕后立刻分为两支，直达腕的末端。幽门管沿途向两侧分出侧管，其周围有大量腺细胞包围形成幽门盲囊 (*pyloric cecum*)，它实际上是消化腺，也称肝脏，具分泌消化酶、吸收及贮藏营养物质的功能。幽门胃后为很短的肠，肠末端直肠周围有 5 个直肠盲囊 (*rectal cecum*)，最后以很小的肛门开口在反口面中央。有的种甚至没有肠，不能消化的食物通常仍由口吐出。

消化道的内壁均裹有纤毛上皮，在喷门胃壁上有发达的腺细胞以分泌消化酶，特别是幽门盲囊可以分泌蛋白酶、淀粉酶及脂肪酶。食物可进行部分的体外消化，在胃内主要进行胞外消化，在幽门盲囊中可进行胞内消化。

5. 循环、呼吸及排泄

棘皮动物没有专门的循环器官，可能由体腔液执行循环机能。中央盘及腕中都有发达的体腔，围绕在器官周围，其中充满体腔液，靠体腔膜细胞的纤毛摆动造成体腔液的流动，以完成营养物质的输送。体腔液中的体腔细胞可能是来自体腔膜，也有人说来自贴氏体，具吞噬机能。由于体腔液与海水

等渗，很少具调节能力，因此棘皮动物只能生存在海水中，很少侵入河口。仅有个别种可以在低盐水中（8—18‰）生活，其余均生活在标准海水中（盐度 35‰）。

棘皮动物具有一特殊的血系统（hemal system）及围血系统（perihemal system）。血系统包括一系列与水管系统相应的管道，其中充满液体，液体中也有体腔细胞。在口面环水管的下面有环血管，向各腕也伸出辐血管，也位于辐水管之下。由环血管向反口面伸出一深褐色海绵状组织的腺体与石管伴行，称轴腺（axial gland）（图 14-10），它可能具有一定的搏动能力。在接近反口面处伸出胃血环（gastric hemal ring），并分支到幽门盲囊，到达反口面时形成反口面血环，并分支到生殖腺。在靠近筛板处有一背囊，也有搏动能力，可推动液体的流动。血系统的功能尚不能确定，可能与物质的输送有关。

包围在血系统之外的并与之伴行的是围血系统，除了没有胃围血环之外，其余完全相伴而行。实际上它是体腔的一部分，包在血系统之外形成一套空隙。关于它的作用很少了解。

海星类的呼吸及排泄主要由皮鳃、管足及体表进行。皮鳃是体壁的内、外两层上皮细胞向外突出的瘤状物，体腔液也流入其中（图 14-11）。皮鳃内的体腔上皮的纤毛作用使体腔液在其中流动，皮鳃外层的纤毛上皮造成体表的水流动，这样不停地进行着气体交换。在显带类皮鳃顶端呈分支状，位于棘突束之间的缝隙内（图 14-6E）。管足在气体交换中也起着重要作用，特别是在皮鳃不发达的种类。有实验证明，在关闭步带沟、管足不能进行呼吸时，氧的消耗量减少 60%。

海星类的含氮废物为 NH_4 ，也是由皮鳃及管足排出，用活体染料注射体腔表明，代谢废物由体腔细胞摄取，满载后移到皮鳃，并聚集在其顶端，以后当皮鳃收缩时，这些体腔细胞被排出体外。也有的满载代谢物的体腔细胞进入管足末端的吸盘处，以后由吸盘处被排出。还有的代谢物来自幽门盲囊，以后随未被消化的食物残渣由口吐出。

6. 神经系统

海星类及所有棘皮动物的神经系统都是分散的，不形成神经节或神经中枢，且都与上皮细胞紧密相连。一般认为海星类包括三个互不相连的神经结构：（1）外神经系统（ectoneural nervous system），位于口面体壁的表皮细胞之下，在口面围口膜周围形成一口神经环（图 14-9），由它分出神经支配食道及口周围，并向各腕分出辐神经（radial nerve）。辐神经断面呈“V”字形，沿步带沟底部中央直达腕的末端，沿途发出神经到管足、坛囊。除了这些可见的神经索以外，它们与上皮下的神经纤维丛也相互连接。外神经系统是感觉神经，起源于外胚层，是最重要的神经结构。（2）内神经系统（entoneural nervous system），是由上皮神经丛在步带沟外边缘加厚形成的一对边缘神经索（marginal nerve cord）（图 14-8B），由它发出神经到对的步带骨板的肌肉上，并在体腔膜下面形成神经丛，支配体壁的肌肉层。（3）下神经系统（hyponeural nervous system），位于围血系统的管壁上（即体腔膜下），也称体腔神经，也是由一个围口神经环及 5 个间辐区神经加厚组成。内神经与下神经均是运动神经，由中胚层起源，这在动物界是唯一的例外。

神经系统对运动起着重要的作用。有实验证明，切断一个腕的辐神经，

则所有腕的管足协调运动消失。如在两腕之间切断环神经，则抑制了所有的运动，这说明在辐神经与环神经之间存在着一个神经中心，而这个中心一般是存在于起主导作用的腕上，由它控制着其他腕的协调一致。大多数种类五个腕都可临时性的作为主导腕，也有少数种只有一个腕是永久性的主导腕。

每个腕的末端、触手的下面有一红色的眼点，是其唯一的感官，由 80—200 个色素杯小眼组成（图 14-12）。每个小眼由上皮细胞组成杯状，其中有红色色素颗粒，盖在其外面的角质层加厚处作为晶体作用，即使把眼点都盖住，它也能对光产生反应。

表皮中含有大量的神经感觉细胞，这些细胞具有长的突起，最后加入到上皮神经丛（图 14-5B），它们构成感受器，对光、触觉及化学刺激均有反应。这些感觉细胞分布在整个体表，在管足、触手、步带沟边缘特别丰富。

二、生殖与发育

绝大多数的海星类为雌雄异体，共有 10 个生殖腺，每个生殖腺由一丛葡萄状管组成。在非成熟期腺体很小，位于五个腕的基部。在生殖期，腺体很大，几乎充满了整个的腕。生殖腺雄性常白色，雌性多橙色，每个生殖腺有一个生殖孔位于反口面腕基部中央盘上。槭海星类（*Astropectinidae*）每个腕有许多生殖腺，排列成行，生殖孔开口在口面。少数种类为雌雄同体，例如一种海燕（*Asterina gibbose*），但雄性先熟，即年幼时产生雄性生殖细胞，年龄较大后变成雌性个体，产生卵。

生殖细胞均来自体腔上皮，产卵及受精均在海水中进行。一般雌性生殖细胞的存在可以刺激其他个体也排卵或雄性排精，或是精子的存在刺激雌性排卵。实验证明卵的成熟与排放是由辐神经的神经分泌细胞的分泌物所刺激。大多数种类个体产卵量很大，可达 250 万粒，卵小，少黄卵，间接发育。少数种产卵数目较少，卵亦大，卵黄亦多，为直接发育，但卵经母体的孵育。孵育的方法因种而不同，例如翼海星类（*Pterasteridae*）的一些种，卵在口面孵育；还有的种卵产于反口面中央盘上，腕基部长出长刺以保护卵，并在其中孵育。大多数的种还要经过一自由游泳的幼虫期。由受精卵经辐射卵裂、形成囊胚，当发育到原肠胚期后，开始自由游泳。起初整个表面有纤毛，随着发育纤毛被限制在一定的纤毛带上，前端起自口，后端到肛门前（图 14-13A, B），幼体靠纤毛带游泳与取食。以后口前的纤毛带形成一环状，同时体内出现三分体腔，称为双羽幼虫。它是两侧对称的。大约经历数周时间才能发育到双羽幼虫阶段。

双羽幼虫经过取食、游泳一段时间之后，在前端出现三个附属的短腕，其顶端具粘着细胞，腕的基部也有粘细胞形成的吸盘，这时称短腕幼虫（*brachiolaria*）（图 14-13C, D）。随后它用粘细胞及吸盘固着在基底上（显带类不形成短腕幼虫），然后开始变态。幼虫的前端前口叶特化成一固着柄，由幼虫的后端部分发生成体结构（图 14-13E, F），幼虫的左侧变成了口面，右侧变成了反口面，成虫出现腕。幼虫的消化道退化，成虫的消化道按辐射对称发生。幼虫的后体腔变成了成体的躯体腔，后体腔的一部分也变成了围血系统。左侧的前、中体腔（即轴腔、水腔）发育成水管系统，右侧的前、中体腔退化，同时左侧的水腔发生 5 对突起，每对进入发育中的腕。这 5 对突起分别代表第一对管足。随着更多管足的形成，则用管足附着，原来固着的前端游离，并不断形成骨板。大约经历了二个月的时间发育成幼体海星，这时直径大约仅 1mm 左右，身体由两侧对称变成了辐射对称，完成了

变态。

幼体的生长速率及寿命因种而不同，一般 1—2 年后、少数 4—5 年后达到性成熟。生长可持续数年，寿命可达数年至 10 多年，个别种可达 30 多年。

一些海星可以行无性生殖，即通过中心盘的分裂，一个海星可以变成两个。一般地说海星类都有很强的再生能力，一个腕只要带有部分中央盘都可以再生成一个整体，特别是带有筛板时更易于再生。甚至一种指海星（*Linckia*），一个被切下的腕，也可以再生出中央盘及其他腕，但再生部分较正常的小。

三、海星纲的分目

现存种类 1600 种，化石种类 300 种，分目意见并不一致。

1. 显带目（*Phanerozonia*）腕具二行明显的边缘板，管足 2 列，没有皮鳃，例如槭海星、砂海星。

2. 有棘目（*Spinulosa*）边缘板很小，叉棘简单或缺乏，例如太阳海星（*Solaster*）、海燕（*Asterina*）。

3. 钳棘目（*Forcipulata*）边缘板不显著，叉棘复杂，具剪状，例如海盘车、翼海星、冠海星（*Stephanasterias*）。

第二节 海蛇尾纲（*Ophiuroidea*）

海蛇尾纲是现存棘皮动物中最大的一个纲，约有 2000 种及 200 化石种，浅海及深海均有分布，深海软质海底很丰富。

身体均呈扁平星形，分为中央盘及 5 个腕，两者分界十分明显。腕均细长，没有步带沟，但腕内具发达的骨板，管足没有坛囊及吸盘。

一、形态与生理

1. 外形

蛇尾类与海星类相比是小型的棘皮动物，大多数种类中央盘直径在 1—3cm 之间，最大的也仅 12cm。由于体壁的真皮细胞中含有各种色素，如胡萝卜素（*carotenoid*）、黑色素（*melanin*）、核黄素（*riboflavin*）及叶黄素（*xanthophyll*）等而使体表出现不同的颜色。

蛇尾的中央盘呈扁圆形或五角形（图 14-14），反口面光滑或具颗粒状，或盖有钙质骨板或小刺，没有皮鳃。口面中央盘是由一系列构成口区及间步带区的咀嚼板组成，中央盘的中央为口（图 14-14C），其两侧密生小齿向口内及反口方向延伸，由中央盘明显地向外伸出 5 个腕，腕细长。有的种每个腕都可以连续分支，如蔓蛇尾类。

腕由四列纵行骨板包围形成，呈关节状，一系列口板，一系列反口板，二列侧板（图 14-15）。由侧板上向外伸出 2—15 个刺，刺的大小、形状因种而异，有的种刺的末端具毒腺。腕的口面没有步带沟，腕内有极发达的脊骨（*vertebral ossicle*），实际上脊骨是由海星类的两个步带骨板沉入腕内愈合而形成。脊骨间有 4 束肌肉相连，使腕可以灵活自如地向各个方向运动。蛇尾类的辐水管也进入腕内（图 14-16）。管足很小，由每一口板与侧板之间伸出一对，均无吸盘。其中一个口板变成筛板，因此蛇尾类的筛板是位于口面而不是反口面。

2. 内部结构与生理

蛇尾类的体壁结构与海星相似，但角质层外一般都没有纤毛，表皮细胞

多为合胞体且与真皮相连，骨板也在结缔组织中。体壁中没有肌肉层，而是形成两对独立的脊骨间肌（intervertebralmuscles），以控制腕的运动，体壁的最内层为体腔膜。由于脊骨及肌肉的结构，使蛇尾类成为棘皮动物中运动最快的一类。但也有一些种类是穴居的，如阳遂足（Amphiura）。

蛇尾类的水管系统与海星纲基本相似，只是筛板位于口面。也有环水管与辐水管，环水管上有4个波里氏囊，无贴氏体。由辐水管沿腕的脊骨分出一对侧水管，再连到管足，没有坛囊，整个水管系内裹有纤毛体腔膜。

蛇尾类以底部沉积物或小型动物为食，较大的颗粒被腕有节奏的运动扫入口内，小的食物颗粒由腕刺或管足送入口。消化道结构简单，口后经一短食道进入膨大的胃，胃充满整个中央盘，边缘折成10个囊状（图14-17），也有系膜将胃固定在体壁上，没有幽门胃，也没有肠及肛门，所以没有消化结构进入腕内。不能消化的食物残渣仍由口吐出。

体腔与海星类相比已相当减小，中央盘内仅限于内脏间的空隙，腕几乎被脊骨充满，仅留有反口面的一点空腔为其腕体腔。体腔中亦有体腔细胞。其血系统与围血系统与海星纲基本相似。

蛇尾类由口面体壁内陷形成10个盲囊（bursae），与胃壁褶皱形成的胃盲囊相间排列（图14-17）构成它的呼吸器官。盲囊与外界有裂缝相通（图14-14C），囊的表面具纤毛上皮，通过纤毛的打动或反口面体壁的升降引起水的进出，以完成呼吸作用。它也可能是排泄的场所，因为在这里有携带代谢产物的体腔细胞被排出。

神经系统是由外神经（感觉与运动）与下神经（运动）平行组成，中间仅有一薄层结缔组织相分隔。它们也排成环神经与辐神经，由上皮中的感觉神经细胞担任化学与触觉功能。

二、生殖与发育

绝大多数为雌雄异体，外形没有区别，只有极个别种雄性很小，附着在雌性的中央盘上。生殖腺葡萄状，在体腔内附着在呼吸盲囊周围，其附着位置及数目因种而异。也有极少数为雌雄同体，雌、雄生殖腺相分离或是雄性先熟。生殖细胞形成后先进入呼吸囊中，在那里进一步地成熟，在囊内或海水中受精。受精卵的孵育是很普遍的，在呼吸囊中孵育，甚至在其中卵胎生。孵育的种多为直接发育，非孵育的种早期胚胎发育相似于海星类。蛇尾类幼虫为长腕幼虫（图14-2），具4对长腕，并有纤毛带，变态时幼虫不附着，变态后的个体经3—4年后性成熟，寿命约5年左右。

蛇尾类的无性生殖及再生现象也很普遍，自切现象也常发生。

三、蛇尾纲的分目

1. 真蛇尾目（Ophiurae）腕不分支，中央盘及腕常覆盖有骨板，例如孔蛇尾（Ophiotrema）、真蛇尾（Ophiura）、阳遂足等。

2. 蔓蛇尾目（Euryalae）腕分支，常缠绕成团，中央盘及腕上不具骨板，例如蔓蛇尾（Euryale）、筐蛇尾（Gorgono-cephalus）等。

第三节 海胆纲（Echinoidea）

海胆纲分布在从潮间带到几千米深的海底，多集中在滨海带的岩质海底或沙质海底，或有广泛的分布，或局限在特定的海域，因种而异。现存种类900种，化石有7000多种。

海胆纲身体均包在一钙质骨板形成的球形或盘形等胆壳中，胆壳实际由 5 个腕向反口面愈合而成，壳上具长的可动的刺，具叉棘。可分为规则形海胆 (*Endocyclica*) 和不规则海胆 (*Exocyclica*) 两个亚纲。

一、形态与生理

1. 外形

规则海胆身体多数呈球形，辐射对称，体表具长刺，如我国沿海常见的马粪海胆 (*Hemicentrotus pulcherrimus*)、细刻肋海胆 (*Temnopleurus toreumaticus*) 等。胆壳的直径多数在 6—12cm 之间，但有的种小于 1cm，也有的种大于 36cm。体表多呈灰褐色、黑色、深紫色、绿色和白色等不同颜色。

身体的口面向下、平坦，中央有口，反口面向上隆起，呈半球形，顶端中央有肛门及围肛区 (periproct region)。身体沿口与反口极轴呈放射状相间排列着 5 个步带区及 5 个间步带区 (图 14-18)，每个步带区及间步带区分别由两列步带板 (ambulacral plates) 及两列间步带板 (interambulacral plates) 组成，因此整个胆壳由 20 列骨板围成。在每个步带区靠边缘处分布有二列管足，在骨板上留有管足孔，间步带区没有管足孔。

口的周围有围口膜 (图 14-18A)，其内缘加厚形成唇。围口膜的步带区有 5 对突出的、很大的管足称口管足 (buccal podia)，其外围有 5 对葡萄状的鳃。在围口区还有许多小刺及叉棘。反口面中央为围肛区，它是由一圈大小不等的骨板围绕肛门组成，其外圈围有 10 个骨板，5 个大的为生殖板 (genital plates)，中央有生殖孔 (gonopore)，其中一个生殖板变成了筛板，另外 5 个小的成相间位置的是眼板 (ocular plates)，对准步带区。10 个骨板之内围有一块围肛板 (periproct plate)，其中央为肛门。

整个胆壳的表面伸出大量中空 of 长刺，赤道处的刺最长，两极处最短。刺的基端凹陷与胆壳的突起相嵌合，因此刺可以向各个方向转动。有的种刺上还生有成列的倒齿。热带的一种囊海胆 (*Asthenosoma*) 刺的顶端有一上皮细胞形成的毒囊，它的分泌物对人也有很高的毒性，引起剧烈的疼痛。石笔海胆 (*Heterocentrotus*) 属的一些种刺变成扁平的浆状。另外，整个胆壳及围口区均有叉棘，有柄。有的叉棘顶端有 3—6 个毒囊，对小型动物有很大的麻醉及毒杀作用。叉棘也有防卫及消除体表沉渣的作用。许多海胆在步带区还有一种球形小体，其中含有平衡囊，因此均有平衡作用。这种球形小体或分散于步带区全长，或仅限于口面。

不规则海胆包括心形海胆 (*Echinocardium cordatum*) (图 14-19A)、砂币海胆 (*Echinarachnius parma*) (图 14-19B) 及饼干海胆 (*Laganum*) 等，身体呈不规则形，如心形或圆盘形等，或趋于两侧对称。一般较规则海胆小，具更多的刺，多数适合于沙中穴居。例如心形海胆身体的长轴成为前、后轴，口面平坦，反口面略凸出，口与围口区迁到了前端，肛门及围肛区迁到了身体后端，反口面的中心仍在背面中央，管足仅限于口面与反口面，反口面的步带区形成花瓣状，管足仅用以气体交换，口面的步带区也呈花瓣状，管足用以获得食物颗粒，体表布满浓密的刺。有的种刺呈纤毛状，仅分布在花瓣状的步带区，用以造成水流维持穴居。叉棘也是存在的，口面也有感觉的球形小体。砂币海胆及饼干海胆身体扁平盘形，口面及反口面中心又都在身体的中央位置，但围肛区仍在身体后端，反口面步带区呈花瓣状，口面步

带区不呈花瓣状。

2. 内部结构与生理

大多数海胆喜欢生活在岩石、珊瑚礁及硬质海底，主要靠管足及刺运动，运动常与取食相关。周围食物丰富时，很少移动，每天仅移动几个厘米。当食物缺乏时，每天可移动 50cm。平时多潜伏在缝隙或凹陷处。不规则海胆由于多在沙中穴居，主要靠刺在穴中或沙面移动。

体壁结构相似于海星，但真皮中无肌肉层，因此骨板是不动的。体壁内具发达的真体腔。除了胆壳内宽阔的体腔之外，在口后咽的周围还有围咽体腔。体腔液与海水等渗，具传递营养物质及代谢产物的机能。体腔液中有大量的体腔细胞，有的体腔细胞具伪足，有吞噬功能。体腔细胞还有凝血作用，在受到损伤时起作用。

海胆类的食性相当广泛。可以是肉食的，以腹足类和其他棘皮动物等为食；也可以是植食的，以各种海藻为食。软质海底的种类及不规则海胆则主要取食有机物碎屑，通过管足或刺收集周围的有机物颗粒，再由纤毛作用送入口。

口位于口面围口膜中央（不规则海胆可能位于身体前端），口内为口腔，口腔内有结构复杂的取食结构，即由一系列骨板、齿及肌肉相连组成的方灯形结构，用以切割及咀嚼食物，称为亚里斯多德提灯（Aristotle lantern）。它可以部分地伸出口外，其形态及结构是海胆类分类的基础之一。一般心形海胆缺乏亚里斯多德提灯。亚里斯多德提灯内包围有咽，咽后为食道（图 14-20），再连到胃、肠，胃肠交界处常有一盲囊存在。肠道很长，在体内围绕胆壳环绕成口面与反口面两圈，再经短的直肠及围肛区的肛门开口到体外。许多海胆肠道的第一圈（口面圈）肠壁上有一平行的水管（siphon），它的机能可能是更快地移走食物中过多的水分。肠是食物消化及呼吸的场所，盲囊处可以分泌消化酶。糖元是其主要贮存物，由肠壁进入体腔及其他组织中。

水管系统相似于海星，反口面有一筛板（由生殖板形成），由石管连到口面的环水管，环管上有 5 个波里氏囊，由环管分出 5 个辐水管，在胆壳内沿步带区向反口面集中，由辐管沿途向两侧交替发出侧管，向内连到坛囊，向外伸出管足。管足穿过步带板，具吸盘、肌肉及支持骨片。不规则海胆的管足主要用于呼吸等其他机能。

血系统与海星纲相似，即与水管系统伴行，也有环血管、辐血管、轴腺等，同时也伴有围血系统，其在海胆纲中的循环作用目前了解的还不多。

海胆在围口区具有 5 对鳃。鳃是体壁向外凸出的分支状结构，是气体交换的主要场所，其内的腔与围咽部体腔相通，其中充满体腔液。亚里斯多德提灯的骨片及肌肉的收缩挤压体腔液进入鳃，以进行气体的交换。其抽吸运动是由体腔液中 O_2 与 CO_2 的改变刺激神经，再由神经支配骨片及肌肉的运动。不规则海胆没有鳃，由管足来完成呼吸机能。其管足短而扁平，管足外纤毛的运动造成水流，正好与管足内体腔液的流动方向相反，以促使气体进行交换。即使是规则海胆，其反口部位的管足也主要执行呼吸机能。

代谢产物主要是氨及尿素，由体腔细胞携带到鳃及管足处，然后排出体外。轴腺可能也是排泄器官，因为其中的体腔细胞也满载有代谢废物。

神经系统与水管系统伴行，最重要的为外神经系统，在提灯内环绕咽形成一围口的神经环，由它分出 5 条辐神经穿过提灯骨板到胆壳内面步带区的

中线处，位于辐水管的下面，再由辐神经分出分支穿过胆壳达到管足及体壁、刺及叉棘。每个管足神经在末端吸盘处形成网状，上皮下神经丛也以神经网络形式到达刺及叉棘处。下神经系统在围口环上分出神经到提灯的肌肉等处，内神经系统在围肛区形成环，并发出神经到生殖腺。

没有特殊的感官，感觉细胞主要分布在管足、刺及叉棘处的上皮细胞之间，具触觉及味觉功能。也有球形小体，有平衡作用。海胆对光也很敏感，多为负趋光性，在反口面的表皮细胞中有眼点或感光细胞。

二、生殖与发育

绝大多数种类为雌雄异体，外形无区别，生殖腺位于胆壳内间步带区，成熟时很长，悬垂在体腔内，由两层体腔上皮细胞、肌肉及结缔组织共同组成。每个生殖腺有一很短的生殖导管，穿过生殖板以生殖孔开口在体外，精、卵在海水中受精。发育中经过一个自由游泳的长腕幼虫（图 14-2）阶段，它具 4—6 对长腕，形态相似于蛇尾幼虫。经几周的游泳取食后沉入水底，并不附着，很快变态成成体，这时大约仅 1mm 左右。口面有 5 对管足，反口面顶板很大。以后不断地由口面形成新管足，顶板相对变小，逐渐发育成海胆。一些种受精卵可在口面或反口面刺间孵育卵及幼虫，而没有自由游泳的幼虫期，发育成小海胆后离开母体。

三、海胆纲的分类

海胆纲可分为两个亚纲、十几个目。

1. 规则海胆亚纲（*Endocyclica*）胆壳呈球形，五辐对称，每二列步带板与二列间步带板相间排列，具亚里斯多德提灯，例如头帕海胆（*Cidaris*）、马粪海胆、细刻肋海胆等。

2. 不规则海胆亚纲（*Exocyclica*）胆壳非球形，肛门移到反口面顶板中央，口位于口面中央或非中央，提灯存在或不存在，例如心形海胆、饼干海胆、砂币海胆、楯海胆（*Clypeaster*）等。

第四节 海参纲（*Holothuroidea*）

海参纲是潮间带很常见的棘皮动物，它们分布在不同深度的海底，多隐藏在石块下，常成堆聚集。它们的形态与其他棘皮动物有很大区别，身体沿口极与反口极拉长，又成为圆柱形，步带区及间步带区沿身体的长轴呈子午线排列，不以口面附着，而以部分步带及间步带区附着，因此称腹面。口与肛门位于身体的两端，又次生性的出现两侧对称状。骨板大量的减少及减小，成为极微小的骨片埋在体壁中。体表也没有棘与叉棘。口管足变成了触手，围绕口排成一圈。

现存种类约有 1100 种，化石种类较少。

一、形态与生理

1. 外形

海参类在体形大小上有很大变化，体长在 3cm—1.5m 之间，多数种类在 10—30cm 之间，热带种类体型较大。体表颜色深暗，多呈黑色、褐色或灰色等，偶有淡绿色、桔色或紫色等。我国渤海湾沿岸常见的刺参（*Stichopus japonicus*），南海常见的梅花参（*Thelenota ananas*）以及沿海常见的瓜参（*Cucumaria*）（图 14 - 21）都是很典型的代表种。

口与肛门沿身体的长轴位于身体的两端，或迁移到身体的背面或腹面。

口周围也有围口膜，其外围有一圈触手，一般 10—30 个，是由口管足改变形成的。触手在大小、形状上有很大变化，或分支，如瓜参；或呈指状，如芋参（*Molpadia*）。触手本身可伸缩，必要时由于体壁的收缩，口及触手可以完全缩入体内。肛门周围常有小的乳突或钙质骨板所环绕。

海参用身体的腹面附着在海底，一般较平坦，它包括三个步带区，背面较隆起，具两个步带区，背腹面逐渐有了分化。在原始的种类如瓜参，背、腹面的步带区都有管足，只是腹面的管足吸盘更发达（图 14-21）。而在海参属（*Holothuria*），其背面及侧面的管足减少成瘤状或乳突状。硬海参（*Psolus*）背、侧面的管足完全消失，仅留有腹面的管足以爬行。赛瓜参（*Thyone*）管足在整个体表散布，而锚海参（*Synapta*）所有管足均消失。

2. 内部结构与生理

海参类不善于运动，它们生活在岩石下或沙质海底，靠管足以爬行。在一些硬质海底的种类，管足往往多用于附着。沙质海底的种类主要靠体壁肌肉的收缩而运动，特别是在一些没有管足的种类，靠身体的收缩及触手的挖掘作用在泥沙中穴居。还有极少数种类可以游泳。

体壁由于骨骼的减少而使之柔软或似革状，最外层有一层角质膜，无纤毛，下为上皮细胞层。真皮位于上皮细胞之下，其结缔组织中有许多微小的骨片（图 14-22），需借助于显微镜才能看到，骨片的形态因种而异，常作为分类的依据之一。结缔组织下为一层环肌，沿身体的步带区有纵肌。体壁中含有丰富的蛋白质，根据体壁的厚薄及骨片的大小、多少可确定海参的食用价值及名贵程度。

水管系统与其他棘皮动物相似，但筛板不直接与外界相通，而是悬挂于体腔内，咽的下面（图 14-23）经一很短的石管与咽基部的环水管相连。有的种筛板及石管不止一个。由环管上长出波里氏囊，也悬于体腔中。囊的数目在瓜参只有一个，赛瓜参可能有 3—4 个，无足目的一些种可多至 10—50 个。它们的机能在于形成一个膨胀室，以维持水管系统内的压力。由环水管向前分出一些小管，进入触手；向后发出 5 条辐水管，它们穿过围咽的骨板到体壁内面沿步带区全身分布，并沿途分出侧管进入管足，具坛囊。如管足减少，坛囊也相应地减少。在无管足的种类，辐管及侧管也消失。

海参类主要是悬浮取食或沉积取食，许多穴居或石下静止生活的种类，如瓜参及赛瓜参等它们以分枝的触手向体外延伸，触手表面具有粘液，粘着落入表面的有机物颗粒或主动捕捉微小食物，然后随触手一起缩回到体内，再将食物送入口。触手从咽壁获得分泌的粘液后又伸出体外。另一些种类如刺参等为沉积取食，它们吞嚥底部的泥沙，消耗其中的有机物，然后再将不能消化的物质由肛门排出。

消化道的前端为口，在触手基部围口膜中央。口后为咽，咽的前部被一钙质环环绕，它由 10 个板（步带区及间步带区各 5 个）连结形成，或许相似于海胆的亚里斯多德提灯。钙质环不仅支持咽与环水管，也是体壁纵肌束及触手伸缩肌的附着处。咽后或有微小的食道，与肠直接相连，无胃。肠超过体长的 3—4 倍，在体内环绕排列，并有隔膜固定位置，最后变成泄殖腔，以肛门开口体外。

除了无管足类是以体表进行气体交换之外，大多数种类在消化道两侧有一对呼吸树（*respiratory trees*）作为呼吸器官，它是由泄殖腔的前端发出的一对主干，由主干分出大量的分支及再分支，最后末端形成成丛的小囊，

囊内充满体腔液，通过泄殖腔及呼吸树有节奏地收缩与扩张，使水流入与流出以进行气体的交换。仅一次收缩就可将呼吸树中的水分完全排光。

海参的体腔是很宽阔的，体腔具纤毛上皮，使体腔液在体内流动并完成物质的循环。体腔内含有几种体腔细胞，有的体腔细胞中含有血红素，使体腔液变成红色。例如瓜参、赛瓜参即是。

代谢产物主要为氨，常以结晶形式被体腔细胞携带到呼吸树、肠道等处，然后再排出体外。

海参类、特别是海参属及刺参属具有很发达的血系统，具有平行于水管系统的环血管和辐血管，伴随肠道有背、腹血窦（图 14 - 23）。由背血窦分出大量的血管进入肠壁，由肠壁的小血管再汇集成腹血窦。也有血管分布到呼吸树。血液相似于体腔液，体腔细胞也由血管壁产生。血液的循环途径尚不清楚，但背血窦的搏动可以推动血液的流动。海参的血系统对气体及食物的输送可能起着一定的作用。

神经系统也与水管系统相平行，在触手基部有神经环，由它提供神经到触手及咽。5 条辐神经穿过咽部的钙质板，到达 5 个步带区环水管之下靠近真皮层的地方（图 14 - 24）。神经的内面有下神经窦（体腔来源）及上神经窦（非体腔来源）包围，辐神经本身也可分为厚的外神经及薄的下神经。实验证明神经环并不起主要的控制作用。

具较发达的感觉细胞，分布在上皮层中，特别是在身体的两端。整个表面对光具反应。触手的基部有眼点。在钙质板附近有中空的平衡球，内有平衡石，司身体的平衡。穴居种类具向地性（geotropic）。

海参类具有很强的自切及再生能力。例如海参、刺参等在其呼吸树的基部有数目不等的粘液性盲管，称居维尔氏小管（Cuvier's tubules），呈白色、粉色及红色等，在海参受到剧烈刺激、损伤或过度拥挤等异常情况下，可引起体壁的剧烈收缩，并由肛门排出这些居维尔氏小管，或同时释放出粘液以缠绕入侵者，有的其中还含有毒素以用于防卫。有的种在排放同时，还伴随有内脏切除（evisceration），即同时排出其两侧的呼吸树，甚至消化道、生殖腺及全部内脏器官，有的种如瓜参等还可由身体前端断裂。这种自切在有的种是一种季节性的自然现象。自切以后都能再生，泄殖腔是再生的中心。如果身体自切成两段，两段都能再生成两个个体。如自切成多段，一般只有带有部分泄殖腔的片断能再生成一整体。但少数穴居的种类，只有前端部分才能再生。

二、生殖与发育

大多数海参为雌雄异体。极少数为雌雄同体，但雄性先熟。海参只有一个生殖腺，由简单的或分支的管丛组成，后端连接一生殖导管，形成一拖布状，悬在体腔的前端，最后以生殖孔开口于背、中部的两触手之间（图 14—21）。一般为体外受精，发育几天后形成耳状幼虫（图 14 - 2），也有纤毛带，很相似于海星的双羽幼虫。然后，又经过一桶形幼虫期。因此有人主张桶形幼虫是棘皮动物的最基本的幼虫形态。最后，经变态成为成体。一些种类具孵育幼虫的能力，特别是一些寒带海洋生活的种类，在其腹面及背面形成孵育袋，受精卵在其中发育。也有少数种可在体腔内受精并孵育幼体，通过肛门区体壁的破裂而释放出来。

三、海参纲的分目

1. 指手目（Dactylochirotida）属原始种类，触手简单，身体包在一可

变形的壳内，如 *Sphaerothuria*。

2. 枝手目 (*Dendrochirotida*) 触手 (或口管足) 树状分枝，不具坛囊，腹面步带沟中有管足，或管足在腹面及背面均有分布。有呼吸树，如瓜参、赛瓜参等。

3. 楯手目 (*Aspidochirotida*) 触手叶状或盾形，身体腹面有时具发达的管足，有呼吸树，如海参、刺参等。

4. 弹足目 (*Elasipodida*) 大多数为深海种，触手叶状，管足少，口在腹面，无呼吸树，如浮游海参 (*Pelagothuria*)。

5. 芋参目 (*Molpadiida*) 具 15 个指状触手，管足乳突状，仅存在肛门附近，有呼吸树，身体后端成尾状，如芋参 (*Mol-padia*)、*Caudina*。

6. 无管足目 (*Apodida*) 触手 10—20 个，指状或羽状，无管足，无呼吸树，如锚海参 (*Synapta*)、细锚参 (*Leptosynapta*) 等。

第五节 海百合纲 (*Crinoidea*)

海百合纲是现有棘皮动物中最古老与最原始的一纲，大多数种类已灭绝，略有 5000 多化石种，是古生代地层中很繁盛的一类。现存种类仅 630 多种，其中 80 多种具长柄，固着生活在深海软泥或沙质海底，这一类俗称海百合 (*sealilies*)；其余 550 种无柄，多自由生活在潮间带及浅海硬质海底或珊瑚礁中，俗称海羽星 (*feather stars*) 或海羊齿。海百合身体的主体部分呈杯形，5 个腕多从基部分枝，宛如 10 个，口与反口面在同一面，均向上。

一、形态与生理

1. 外形

海百合类的身体由顶端呈放射结构的冠部 (*crown*) 及下端细长的柄部 (*stalk*) 组成 (图 14 - 25)。柄部是有柄海百合类的特征 (图 14 - 25A)，柄的长度现存种类可达 1m，化石种类可长达 20m。柄内部是由一系列构成关节的骨片组成，许多有柄类在柄上有按一定间隔呈环状排列的卷枝 (*cirri*)，卷枝内也有小骨片组成关节状。柄的末端呈根状卷枝，固着在基底上。

在无柄海百合类柄消失，但在冠的基部下面有一到几圈卷枝 (图 14 - 25B)，不运动时用以附着在岩石、海藻等上。

冠部相当于海星或蛇尾类的中央盘部，它以反口面附着在柄或卷枝上，因此口面向上。反口面的骨板发达，由基板及放射板形成杯状的萼部 (*calyx*) (图 14 - 26A)。口面或形成膜状的覆盖物，或由骨片形成覆盖物，统称盖板 (*tegmen*)。口位于口面中央或近中央，由口向外伸出 5 个步带沟到达腕，因此盖板可分成 5 个步带区及 5 个间步带区 (图 14 - 26B)，肛门开口在口面一个间步带区的肛锥上 (*anal cone*)。

由冠部向外伸出腕，原始的种类仅有 5 个腕，但大多数种类腕在离开冠部后立刻分成 2 枝，因此共有 10 个腕。这 10 个腕也可再分枝，有柄类的腕最多可达 40 个，无柄类可达 80—200 个。腕长通常小于 10cm，由一系列小骨片组成，腕的两侧向外伸出羽枝 (*pinnules*)，在腕与羽枝上均有步带沟，在步带沟中有三个一丛的管足。

一般冷水种类身体多呈褐色，热带生活的种类、特别是无柄类多表现出颜色的变化。

2. 内部结构与生理

海百合类体壁的表皮细胞往往是无纤毛的合胞体，与下层的真皮细胞分界不清。真皮层的结缔组织中几乎全部被骨片所充满（图 14 - 27），柄、卷枝、步带区及羽枝也都由一系列骨片组成。前、后骨片之间被韧带相连，腕内还有肌肉。总之骨片间的关节、韧带及肌肉控制腕、卷枝及羽枝等的运动与弯曲。有柄类的运动仅限于腕、柄等的弯曲，而没有整体的位置移动。而在无柄类，靠两侧腕的交替打可游泳或做上下移动，另外用卷枝的交替固着可做缓慢地爬行。

水管系统相似于其他棘皮动物，在口的周围有环水管（图 14 - 28），由环水管分出辐水管到腕及羽枝的步带沟，再分支到管足。海百合类的管足无吸盘，也没有坛囊，而表面具纤毛，其机能在于呼吸及取食。没有筛板，但在盖板的间步带区有无数小的纤毛漏斗，通过众多的小石管，一端开口到外界，一端开口到体腔。小纤毛漏斗可多达 500—1500 个，它允许水进入体腔，以维持水管内的液体压力。

海百合为悬浮取食，生活时腕及羽枝常常对着水流方向伸展，同时伸出管足。管足上有大量的粘着颗粒，水中的微小生物及有机颗粒像粘着在触手上一样粘着在管足上，再由纤毛作用沿步带沟进入口内。所以管足及水管系统的最初机能可能是用以捕食，以后才变成运动器官。进入口内的食物经短食道再进入肠。肠在萼部环绕一圈后变成直肠，最后以肛门开口在肛锥上。肠的内侧还有一些突出的盲囊。消化的过程尚不清楚。

海百合的体腔主要位于萼部，并伸入到腕及柄内。萼部体腔由于结缔组织的侵入形成海绵状，血系统在体腔内也形成网状。在食道周围也呈海绵状并与轴腺相连，轴腺为一管状的腺体组织。血系统也进入腕内，但不进入柄。体腔与血腔中含有几种血细胞，可能完成循环功能。

呼吸主要由体表进行，特别是在腕及羽枝处。管足也完成一定的呼吸机能。代谢产物被体腔细胞携带到步带沟的两侧，形成一些球形小体，然后周期性地排出。

海百合类的神经系统包括三个相互联系的部分：（1）内神经系统（反口面神经），是最重要的部分，位于萼部，形成杯形鞘状，由它发出神经到柄及卷枝，也向腕及羽枝发出 5 个腕神经，支配腕内肌肉及骨片的运动。（2）外神经系统（口面神经），是上皮下神经系统，也包括盖板处的围口神经环及步带沟中的辐神经，同源与其他棘皮动物的主要神经，主要具感觉功能（3）下神经系统，在外神经系统内的深层处，也形成一中心环及腕神经，支配着羽枝及管足。没有特殊的感官，是由体表上皮中的感觉细胞及管足上的突起司感觉功能。

二、生殖与发育

海百合类均为雌雄异体，没有固定的生殖腺，生殖细胞来源于腕近端的羽枝或腕部体腔上皮细胞。无柄类的海羊齿（*Antedon*）通过羽枝的破裂排出生殖细胞，并粘着在羽枝表面进行孵育，直到幼虫阶段。有柄的海百合（*Metacrinus*）将精、卵释放到海水中，并在外界受精，以后发育成桶形幼虫（图 14 - 2），自由游泳一段时间后附着变态成一个具柄的海百合。海羊齿由桶形幼虫变态成一有柄的固着的五角海百合幼虫（*pentacrinoid larva*），它很相似于一个小百合，经数月生长后长出卷枝，离开柄而营自由生活。此外许多冷水生活的种都有孵育幼体的习性，它们在腕或羽枝外形成

外突的囊状物，受精卵进入其中，孵育成幼虫后离开母体。

海百合类也有很强的再生能力，失去部分腕或萼部都能再生。再生过程中，内神经系统起着主要的控制作用。体腔细胞将损伤组织移走，并带来营养物质，因此在再生中起着重要作用。

三、海百合的分类

大部分海百合类已灭绝，分属三个亚纲，即游离海百合亚纲（Inadunata）、可曲海百合亚纲（Flexibilia）及圆顶海百合亚纲（Camerata）。现存种类均属有关节亚纲（Articulata），这一纲也包括有灭绝种类，现存种类分属四个目。

1. 等节海百合目（Isocrinida）具卷枝的海百合，例如海百合（Metacrinus）、Cenocrinus。

2. 羽星目（Comatulida）无柄、自由生活的种类，如海羊齿（Antedon）、羽星（Comanthus）。

3. Millericrinida 目无卷枝的海百合，如深海海百合（Bathycrinus）。

4. 弓海百合目（Cyrtoocrinida）无卷枝但有萼骨的海百合。

第十五章 若干后口类小门

在后口类的无脊椎动物中，除了棘皮动物门之外，还有另外两个小门，即毛颚动物门及半索动物门。它们都包含很少的种，形态也很特化。但它们的三分体腔、特别是胚胎发育都说明它们是后口动物。它们之间以及与其他后口动物的亲缘关系也是不清楚的。

第一节 毛颚动物门 (Chaetognatha)

毛颚动物是后口动物中很小的一个分支，总共只有 50 种，都是海洋生活的小型动物。除了锄虫属 (*Spadella*) 为底栖生活之外，其余全部为浮游生活。它们在海洋中分布广、数量大，在海洋浮游生物中占有重要地位。其中有些种是表层浮游生物 (epiplankton)，一般在透光层 (200m 之内)；有些种属中层浮游生物 (mesoplankton)，约在 200—1000m 深度之内。也有的种为底栖浮游生物 (bathyp plankton)，约在 1000m 之下。不同的分布主要是受温度的制约，也有的种受纬度及盐度的制约。但有相当多的种是世界性分布，热带海洋中更为丰富。

一、外形

毛颚动物体呈鱼雷形，一般体长 2—3cm，大小范围在 0.5—10cm 之间。身体透明，可分为头、躯干及尾部 (图 15 - 1)。头部的前端下面有一很大的空腔称为前庭 (vestibule)，其后端为口。头部前庭两侧有 4—14 个刺，头的前端也有几行小的刺，称为前齿与后齿。刺与齿是非几丁质的，均用以捕食及切碎食物，因此得名毛颚动物。头的背面有一对眼点，在最普通的一种毛颚动物——箭虫 (*Sagitta*) 每个眼是由 5 个愈合的色素杯组成。头后端与躯干连接处，体壁产生一皱褶，它可以向前包围整个头部，或游泳时被刺与齿以行保护及减少阻力。

大多数种类在躯干部两侧有一对水平侧鳍，如锄虫；少数种类有 2 对，如箭虫。尾部都有一匙状尾鳍包裹着尾部，侧鳍与尾鳍都是由体壁的上皮细胞包含有放射排列的支持物组成。

二、内部结构与生理

体壁的表面覆盖有一层很薄的角质层，角质层下为多层上皮细胞。具多层表皮细胞这是无脊椎动物中仅有的一类。上皮细胞的基部具有基膜，鳍内基膜加厚，在两层上皮细胞之间形成放射状支持物，头部的基膜还可加厚成支持板。体壁的纵肌常排列成两个背侧带及两个腹侧带，头部还有另外的肌肉控制刺与齿的运动。

毛颚动物在海洋中行浮游及游泳的交替运动。靠肌肉的收缩使身体快速地游动，随后靠鳍的伸展以行漂浮及滑行。底栖的锄虫可用粘乳突粘着或做短距离的运动。

毛颚动物的体腔是三分室的，即头部一个，躯干部左右一对，尾部一个或一对，之间均有隔膜相分隔。它的体腔缺乏体腔膜，这一点是很特殊的，其性质还难以确定。

箭虫类均为肉食性，捕食甲壳类、多毛类、甚至小的鱼类，每头虫体每天可捕食相当于 40% 自身体重的食物。消化道结构简单，口后为肌肉质咽，进入躯干部后变成肠，肠的前端有一对侧盲囊，后端以肛门开口在尾前的腹

面。食物在肠内进行细胞外消化。在消化道的背、腹面，体壁基膜延伸形成隔膜以固着肠道。

毛颚动物由体表进行呼吸，由体腔液完成循环及排泄机能。神经系统围绕咽处形成一领状的环，它包括一个脑神经节及侧神经节，由它们发出神经到身体各部。感官包括眼、感觉毛及纤毛环。感觉毛沿身体纵行成行排列，用以感受水流的震动。纤毛环的机能尚不清楚。

三、生殖与发育

毛颚动物均为雌雄同体。在躯干部的体腔内有一对卵巢，尾部体腔内有一对精巢。每个卵巢通出一生殖管，以雌性生殖孔开口在躯干及尾隔膜之前。每个精巢通出一输精管，向后行进入体壁内形成贮精囊、精子在贮精囊内形成单个的精英，然后排出体外，仍为异体受精，卵多在输卵管内受精，或附着在亲本体表处受精。受精卵经均等放射卵裂、有腔囊胚、内陷法形成原肠胚，由肠腔法形成中胚层及体腔，然后直接发育成成体。

第二节 半索动物门 (Hemichordata)

半索动物也是后口动物的一支，全部海产，身体多呈蠕虫形。过去一直把它们的口索视为脊索，又由于身体前端两侧各有一列鳃裂，因此把它们列为脊索动物门的一个亚门。但近年来根据组织学与胚胎学的研究发现口索与脊索既非同功、又非同源器官，再加之半索动物有许多无脊椎动物的特征，因而将它们独立出来，列为无脊椎动物中的一个门。

半索动物可分为肠鳃纲 (Enteropneusta) 及羽鳃纲 (Pterobranchia) 两个纲。

一、肠鳃纲的形态结构与生理

1. 外形

肠鳃纲动物主要分布在浅海，特别在潮间带，在几百米深处也可发现。总共约有 70 余种。大多数种类为泥沙中穴居 (图 15 - 2A)，或在石块下生活。身体蠕虫形，大小范围在 2—250cm 之间，但多数种类在 9—40cm 之间。例如柱头虫 (Balanoglossus)，体呈圆柱形，非常脆弱，往往不易采到完整的标本。身体可分为吻、领及躯干三部分 (图 15 - 2B)，相当于后口动物的前体、中体与后体的划分。吻短、圆柱形，特别是在充满液体时，柱头虫之命名即来源于这一特征。吻后以一细柄与颈部相连。领也很短，它向前突出可以包被柄及吻的后部。领的前端腹面有口。躯干部细长，包括身体的大部分。躯干部前端背中线两侧各有一行鳃裂孔，是内部鳃裂 (gill clefts) 的开口，其数目及大小随种而异。躯干前半部两侧向外延伸形成翼状板，内有生殖腺，常称为生殖翼 (genital wing)。躯干部后端没有特殊的分化，其末端有肛门。

2. 内部结构与生理

半索动物的体表覆盖有一层上皮，其中含有许多腺细胞。特别是在领及躯干部分，体壁的上皮细胞基部包括有发达的神经层，这相似于棘皮动物。

半索动物的体腔亦为三分体腔，即单个的吻体腔、成对的领体腔及成对的躯干部体腔，三者之间均有隔膜分隔。吻体腔通过一中背孔开口到外界，领体腔也有一对管及孔开口在中背线，躯干部体腔与外界不相通。另外肠鳃类的体腔上皮是很特殊的，它不再是体腔膜，而是在体腔上皮处形成了结缔组织

及肌肉，并充满体腔的大部分，它在很大程度上已代替了体壁的肌肉层。

穴居的种类多吞食泥沙，从中获得有机食物。当它们以吻在泥沙中挖掘或以躯干蠕动时，周围的泥沙可以大量地被吞嚥，然后再由肛门排出到洞穴之外（图 15 - 2A）。而非穴居的种类为悬浮取食，由于吻、领部甚至躯干部体表均有纤毛，靠纤毛运动使水流经过体表，悬浮于水中的食物颗粒被吻及领部的粘液粘捕，然后随水流由吻基部腹面的口流入（图 15 - 3A），水再由咽部的鳃孔流出。当不取食时，口关闭，水历经体表流过（图 15 - 3B）。消化道为一直管。由口进入，在领内形成口管。由口管向前伸出一盲囊进入到吻中，形成一细而长的口盲囊（*buccal diverticulum*）（图 15 - 4）。口盲囊也被称为口索。由口管向后进入咽，咽占据着躯干部前端的鳃裂区，咽的背侧有鳃裂及鳃孔与外界相通（图 15 - 3C），咽的腹面一半作为消化道部分。咽后为食道，有的种食道上也有小孔可与外界相通。食道后为肠，肠的前端呈褐色或绿色，有大量腺细胞的部分称肝区（*hepatic division*），在此进行消化与吸收。肝区后的肠即为直肠，最后以肛门开口在身体末端。

半索动物有开放式循环系统，是由两条血管及一系列血窦组成。消化道背面有一背血管，血液由后向前流，流到领部进入一静脉窦（*venous sinus*），再前行进入吻基部形成一中心窦（*central sinus*）。中心窦的背面有一充满液体的心囊（*heart vesicle*），心囊壁上有肌肉，它的收缩使血液向前流，进入一血管球（*glomerulus*）（图 15 - 4），一般认为血管球有排出代谢产物的机能。血液由血管球经一开放的血窦再进入腹血管，它位于消化道腹面，血液由前向后流，直到肛门之前有丰富的血管网进入体壁与消化道，由腹血管最后再流回背血管，完成血液循环。血液无色，其中很少有细胞成分。

咽背面的一系列的鳃结构是其气体交换的主要场所，鳃的数目可由几个到 100 个以上。咽壁两背侧各有一列 U 形鳃裂，鳃裂之间有隔板及骨棒支持。鳃裂并不直接开口到外界，而是开口到鳃囊（图 15 - 5），鳃囊再以鳃孔开口到体外。鳃裂的隔板处以及两 U 形腕之间具有纤毛及由腹血管来源的血管丛。由于纤毛作用，水由口进入咽，经咽裂、鳃囊及鳃孔流出，在这一过程中完成气体的交换。鳃裂最初可能是起源于取食的机能。

半索动物的神经系统是很原始及特殊的，和棘皮动物一样，在身体表皮细胞的基部有一层神经纤维网，但在背、腹中线处神经层加厚而形成神经索（*nerve cord*），两个神经索在躯干的前端被一神经环相连，中腹神经索终止在领处，中背神经索在领内形成领索（*collar cord*）（图 15 - 4）。某些种的领索是中空的，这时神经已离开表皮而进入体腔内了。领索可能是其神经中枢，其中含有巨大的神经细胞，可能与脊索动物中空的神经索同源。切断神经索，其上皮神经丛仍可进行传导。

感觉功能主要是由散布在上皮中的感觉细胞完成。特别是在吻处，吻基部腹面的口前纤毛环具化学感觉功能。

3. 生殖与发育

半索动物的一些种有无性生殖的报道，再生能力也很强，至少可以再生失去的躯干部分。有性生殖为雌雄异体，生殖腺呈囊状，纵列在躯干部前端两侧的体腔中，约在鳃区处，生殖腺外躯干的体壁向外扩张形成生殖翼（*genital wing*）。每个生殖腺开口到外界，因此生殖孔也排成列。卵产出后往往粘成团块状。雄性个体在卵的刺激下排精，卵在体外受精。受精卵由潮汐作用而被分散。

发育相似于棘皮动物，受精卵经均等辐射卵裂、内陷法形成原肠胚，经肠腔法形成中胚层及体腔，体腔亦为三分体腔。幼虫自由生活，称柱头幼虫（tornaria），相似于海星的双羽幼虫（图 15 - 6），自由游泳数日或数周后沉入水底变态成成虫。也有的种没有柱头幼虫期，而是由具纤毛的原肠胚自由游泳，最后直接发育成成体。

二、羽鳃纲的形态与生理

羽鳃类大多数生活在较深的海水中，种类很少，仅有三个属，其中二个属是群体或聚集生活。体外有分泌的管，以柄附着在海底。个体一般在 1—5mm 之间，例如杆壁虫（*Rhabdopleura*）（图 15—7）。群体生活时，有匍匐管使个体相连（图 15—7A, B）。每个个体外均有虫管，身体亦分为吻、领及躯干三部分（图 15 - 7C），亦为三分体腔。吻成椭圆形，用以在管内吸着，向腹面倾斜，基部有口。领靠背面伸出两个腕，腕的两侧为密生纤毛的触手，腕与触手中空，内有体腔伸入。触手数目随年龄而增加，粘着在触手上的食物颗粒经过腕中间的沟而进入口。杆壁虫无鳃裂，但有的种有一对鳃裂，且腕的数目为 5—9 个，例如头盘虫（*Cephalo-discus*）。杆壁虫吻的基部亦有口索，消化道呈 U 形，肛门开口在领的背面。雌雄异体，有一纤毛幼虫，固着后以出芽方式形成群体。头盘虫及无管虫（*Atubaria*）为单体或聚集生活，有柄。

羽鳃类是更原始的种类，具有腕，消化道也相似于触手冠动物。

半索动物的胚胎发育与棘皮动物十分相似，这说明它们之间有着共同的起源。但半索动物又有鳃裂及中空的神经，这又相似于脊索动物。由此可见，半索动物与棘皮动物及脊椎动物均有某种亲缘关系。

