

节肢动物生物学

[英] K. U. 克拉克 著



22

科学出版社

内 容 简 介

在现代动物区系中,节肢动物无论在种数上,还是个体数量上都占绝对优势。它们与人类生活有着十分密切的关系。本书涉及这类动物生物学的各个方面,包括一些近代的观点与研究手法。并且在内容的编排上作了一些新的尝试,强调了生命的一致性及变异性,并注意使读者在本书的基础上,向广度及深度扩展。

本书可供医、农、高等院校有关人员参考,特别适于作为大学生物系一、二年级学生的参考书。

Kenneth U. Clarke

THE BIOLOGY OF THE ARTHROPODA

Edward Arnold, 1973

节肢动物生物学

[英] K. U. 克拉克 著

杨思谅 孙秀敏 刘恩孔 王世彰 译

邓国藩 校

责任编辑 吴爱珍

科学出版社出版

北京朝阳门内大街137号

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

1985年2月第一版 开本:787×1092 1/32

1985年2月第一次印刷 印张:9 1/2

印数:0001—3,100 字数:213,000

统一书号:13031·2812

本社书号:3871·13—7

定价: 2.25 元

序 言

动物学的目的是寻找支配地球上动物生命表达方式的规律与原理，以及应用这些规律与原理去理解组成地球动物区系的生命有机体的可能性、限制性及变异性。这本书就是试图在动物界的一个大类群，节肢动物门中，从事这项工作。

这需要使用与大多数教科书十分不同的方法。所选择的基本素材有些不同，并取自广泛的生物学研究领域。由于包括了大量的理论性资料，需要设计出一条有条理的表达方式以及推断个体动物及直至门水平的各阶元的许多不同特性的方法。这些方法对于比本书所列的更广泛、更详尽实例的适用性，一直在探讨，并发现是令人满意的。因此，可以以这些方法为基础，进一步进行研究，并可应用于其他类型的动物有机体。

本书适于大学一、二年级学生用，给他们以节肢动物的基本实例与概念。这些实例与概念，在进一步的研究中，可以向广度及深度发展。这本书大概不十分易读，然而，动物学本身就不是一门容易的学科。不过，学习这本书除了应用一、二年级所学的一般物理、化学或数学知识外，没有更多的要求。也不需比中学生物课程作更多的准备。

我感谢所有允许我引用他们文章中图例的作者。单独的致谢，见每一图例下的说明。我尤其感谢我的妻子，她打印了手稿，并在本书的筹备工作中，给我很有价值的帮助，大大地促进了本书的写作。

1972年于诺丁汉

目 录

第一章 绪论	1
第二章 节肢动物的细胞	4
引言.....	4
一般特征.....	4
细胞类型	9
上皮细胞与它的衍生物.....	9
肌细胞.....	13
分泌、吸收、代谢与排泄细胞.....	17
内分泌细胞.....	18
神经细胞.....	20
微气管细胞.....	21
血细胞.....	22
第三章 节肢动物的组织	24
上皮组织.....	24
立体排列组织.....	30
神经组织.....	31
疏松组织.....	34
肌组织.....	34
血组织.....	35
第四章 节肢动物的器官	36
引言.....	36
附肢.....	37
节肢动物中的主要附肢类型.....	42

节肢动物附肢的适应性·····	44
外骨骼·····	54
呼吸器官·····	56
表皮腺·····	59
挥发囊·····	61
感觉器官·····	62
机械感受器·····	62
化学感受器·····	68
节肢动物的眼·····	69
管状器官·····	74
连续加工器官·····	75
消化道·····	75
体腔器官·····	82
循环器官·····	86
神经器官·····	88
第五章 节肢动物的解剖系统·····	97
引言·····	97
肌肉系统·····	98
体节肌·····	98
骨骼系统·····	101
运动器效率的变化·····	103
神经系统·····	107
消化系统·····	111
呼吸系统·····	111
血管系统·····	114
体腔系统·····	115
生殖系统·····	116
第六章 节肢动物身体的组织结构·····	119

引言.....	119
系统之间的关系.....	120
体型.....	123
综述.....	128
第七章 节肢动物的生活型式.....	134
引言.....	134
胚胎的发育.....	135
囊胚的发育.....	135
原肠胚的形成.....	138
口与肛门的形成.....	139
分节的发育.....	140
附肢的发育.....	140
血腔的发育.....	140
头的发育.....	141
胚后发育.....	141
生长.....	141
变态.....	150
成虫.....	151
节肢动物的生活型式.....	154
单态生活史.....	154
双态生活史.....	155
三态生活史.....	158
多态生活史.....	158
生活型式与环境.....	160
第八章 节肢动物组织结构的动力学.....	165
引言.....	165
节肢动物身体的操纵.....	168
化学调节.....	169
神经调节.....	179

整合作用	185
第九章 节肢动物的演化	189
引言	189
遗传程序的本质	189
细胞与生化 (C. B. C) 亚程序	191
整体节肢动物“模式” (G. A. D) 亚程序	191
功能、幅度与体内平衡 (F. R. H) 亚程序	192
选择信息与多余信息 (A. R. I) 亚程序	192
节肢动物的演化史	193
有爪纲—多足纲—昆虫纲	193
肢口纲—蛛形纲—三叶虫纲	200
甲壳纲	205
海蛛类	208
缓步类	208
节肢动物的起源	209
节肢动物的分类	210
第十章 生活方式的调整	219
引言	219
C. B. C 亚程序中的变化	220
G. A. D 亚程序中的变化	224
体型的变化	225
附肢的变化	229
感觉器官	234
体壁	235
消化道中的变化	239
F. R. H. 亚程序中的变化	240
A. R. I. 亚程序中的变化	244
单个个体程序中的选择	244
行为模式的选择	245

昆虫的飞行.....	249
第十一章 节肢动物机体的本质、特征与表达	260
引言.....	260
动物与它的特性.....	261
结构、功能与动力学的关系.....	262
节肢动物特征的表达.....	264
主矩阵.....	265
矩阵的内容.....	280
矩阵的特征与使用.....	282
节肢动物有机体的本质.....	284
参考文献.....	288

第一章 绪 论

节肢动物是替一个动物类群所取的一个名称，用以表示所有这类动物具有一个共同的结构模式，而与所有其他动物相区别。就个体及种的数量而言，节肢动物的结构模式已经被证明是非常成功的一种模式；世界上的大多数动物都属于这种结构模式。这种结构模式是什么？其主要的变异在哪里？这种结构模式在它所支配的个体中如何呈现？它的前景与限制因素是什么？它的基本特征是什么？这些是本书准备予以回答的问题。

节肢动物的结构模式是动物许多结构模式中的一种，在动物分类系统上，它属于“门”这一等级。演化出这些结构模式的那些动物区系早已从世界上消失，只在化石中留下它们生存过的相当少量的痕迹，但产生了一系列十分不同的动物门类，这些门类所包括的动物，组成了所有相继的动物区系。这些动物门类在结构模式上，不是同等复杂。某些结构模式，如腔肠动物门，具有一种简单的基本图式，这种图式应该是从演化早期遗留下来的，另外一些结构图式，如节肢动物与脊索动物，就复杂得多，并且经历了更长的演化历史。

节肢动物结构模式的各个特征，是在演化过程中，一个阶段、一个阶段地积累，逐步导致这一结构模式的出现，即形成了最先展示这一模式的种。有证据表明，在演化的进程中，节肢动物结构模式，可能不止演变一次。展示这种结构模式的那些动物，是起源于它们的祖先。在这些祖先中，节肢动物结构模式的各个特征，是以不同的顺序，并在不同的条件下积累

的。如果是这样的话，那么，这种结构模式一经出现，它便支配了具有这种结构模式的动物，以致使它们可以完全地被看作一个单一的类型。模式特征的各个起源，仅仅用以加强结构模式作为生存型式的效力。

节肢动物门动物所呈现的形态与功能的巨大多样性，在每一个体中，可以从系统(肌肉系统、呼吸系统等)，器官(心脏、生殖腺等)，组织(上皮组织、结缔组织等)与细胞(神经细胞、血细胞等)不同结构水平来分析；有机体的不同结构水平，都有着各自的特性。与上述这种分析的方向相反，我们先了解细胞的特性，然后了解组织、器官、系统的特性，最后了解动物的整体。通过对上述了解的综合(这种综合可以大大地扩展到，包括本书所没有述及的那些材料)，就有可能描述及理解广泛的节肢动物类型的结构与功能。

最终产生了在一相当短暂的时期内可以辨认的组织结构模式；在这样的时期内，任何一个生物体能够展示它的各种功能，但并不过大地改变它的结构模式。但是，节肢动物在胚后发育期间，具有相当大的改变本身形态的能力，如果需要，甚至改变几次。节肢动物组织结构的这一方面特征，通过对它们所具有的生活型式的研究来解决。

节肢动物类群中的演化，是一个非常复杂的历史，这里只能描述出一个最简单的轮廓(实际上也缺少证据)。然而，在我们对这一类群动物的了解中，这个演化史却起着重要的作用，这不仅是由于显而易见的原因，而且，也由于不同的演化线当遇到相似的环境时，一再显示出相同的解决方法。正是这种相对有限的，由可识别的结构，通过不同组合产生差异的演化史，使得对节肢动物组织结构的研究变得较为简单。

到这阶段，已经提出了大量的、各种各样的资料，因此应该找出某种方法，以一种简明的方式，把它们联在一起。在最

后的一章中，就要介绍一种矩阵 (matrix) 系统，使用这种系统就有可能对节肢动物个体、种或更高阶元的特征进行简要的陈述。最后，考虑与节肢动物的结构、功能以及动力学相关联的基本要点，以便提出节肢动物结构图式的前景及限制性。

这本书是作为一个整体编写的，各章节要按书中的顺序阅读。尽管如此，但是如果愿意的话，略去细胞、组织、器官这几章节，或者以相反的顺序阅读也是可以的，然而，这样做要失去一定内容。应该说明，细胞与（或）组织结构的一般知识不能代替这些章节。在这些水平上，节肢动物与其他门类的动物有某些不同。这些细节——当单独考虑时，是细小的——合在一起是重要的，因为正是这些细节的总体，一起构成更高水平的结构图式，从而使构成的节肢动物成为一种独特的生物学结构。

(杨思谅 译)

第二章 节肢动物的细胞

引 言

本章所涉及的最低分析水平是细胞，包括各种不同类型的细胞。其中某些类型的细胞，非常广泛地分布于整个动物界；少数的类型，如微气管细胞，似乎只出现在节肢动物中，而另外一些在其他动物类群中广泛分布的细胞，如粘液细胞与纤毛细胞，在节肢动物中，却相当稀少，甚至全无。没有任何一种节肢动物的细胞，例如神经元，能够与另一门类动物的神经元完全相同。因为，在节肢动物的神经元中，含有节肢动物所独具的信息。然而，它的功能却使它具有共同的模式的印象，在这方面，节肢动物的神经元与其他门类动物的神经元只有细微的差别。如果要理解有机体的特征，就应该记住上述的这种极端的相似性，并且，在细胞及所有的水平上，把所有动物共有的特征，与节肢动物所特有的性状，放在一起考虑。

一 般 特 征

在节肢动物中，细胞的基本结构与功能，与其他动物类群的细胞非常相似。主要的生化途径，依照一个共同的模式。所存在的某种差异，是发生在分子水平上，无论如何都不是由于组成节肢动物细胞的构造差异所引起的。

由于细胞是由先前存在的细胞，通过几乎均等的分裂产生的，所以子细胞将接受其结构的整个信息。然而，细胞核中

的染色体上所含有的信息，在决定节肢动物的结构图式与构造中，将起支配作用。因此，我们将专注意这方面。

正如在其他动物中一样，遗传信息被编码在脱氧核糖核酸 (DNA) 的结构中。已经有几种测定方法，能够比较不同门类动物的单倍体细胞核的 DNA 含量。节肢动物细胞中 DNA 的含量处在其他无脊椎动物的门与脊索动物门之间，这可能暗示：产生一个节肢动物，比产生一个其他门类的无脊椎动物，需要更多的信息，而为数更多的信息，被编码于染色体中。

染色体上含有的信息，按以下程序译码：信使核糖核酸 (mRNA) 在 DNA 分子上形成。它与 DNA 分离，并从细胞核中转移到细胞质内，在那里与核糖体联合。在细胞质内，氨基酸分子与转移核糖核酸 (tRNA) 相联接。每一种氨基酸都有一特定的 tRNA。tRNA-氨基酸复合物转移到核糖体，在 mRNA 的影响下，氨基酸被组成一特定的酶或蛋白质。尽管有例外，但观察与实验都证明，合子细胞核中存在的整个遗传信息量，被复制在身体所有每一细胞的细胞核中。在某些双翅目昆虫中，体细胞含有非常大的染色体，在那里可以看到，基因沿着染色体的长度，呈许多横带 (图 2.1)。当某一个位置活动时，横带就膨大，而当活动停止时，就恢复正常状态。处于不同时期，或参予不同活动的细胞核，这些 Balbiani 染色体的疏松图式，可以相互比较。这些图式表明，对于每一类型的细胞，或细胞的每一种活动状态，这些疏松都有着—一个明确而恒定的排列 (图 2.2 和 2.3)。这暗示，在每一个细胞中，整个遗传信息只有一部分被利用。可以设想，同样的事件也发生在所有其他节肢动物的细胞中。

在某种程度上，构成多细胞有机体的所有细胞，都是特化的，因为没有任何一种细胞，能够完成它们信息中所含有的全

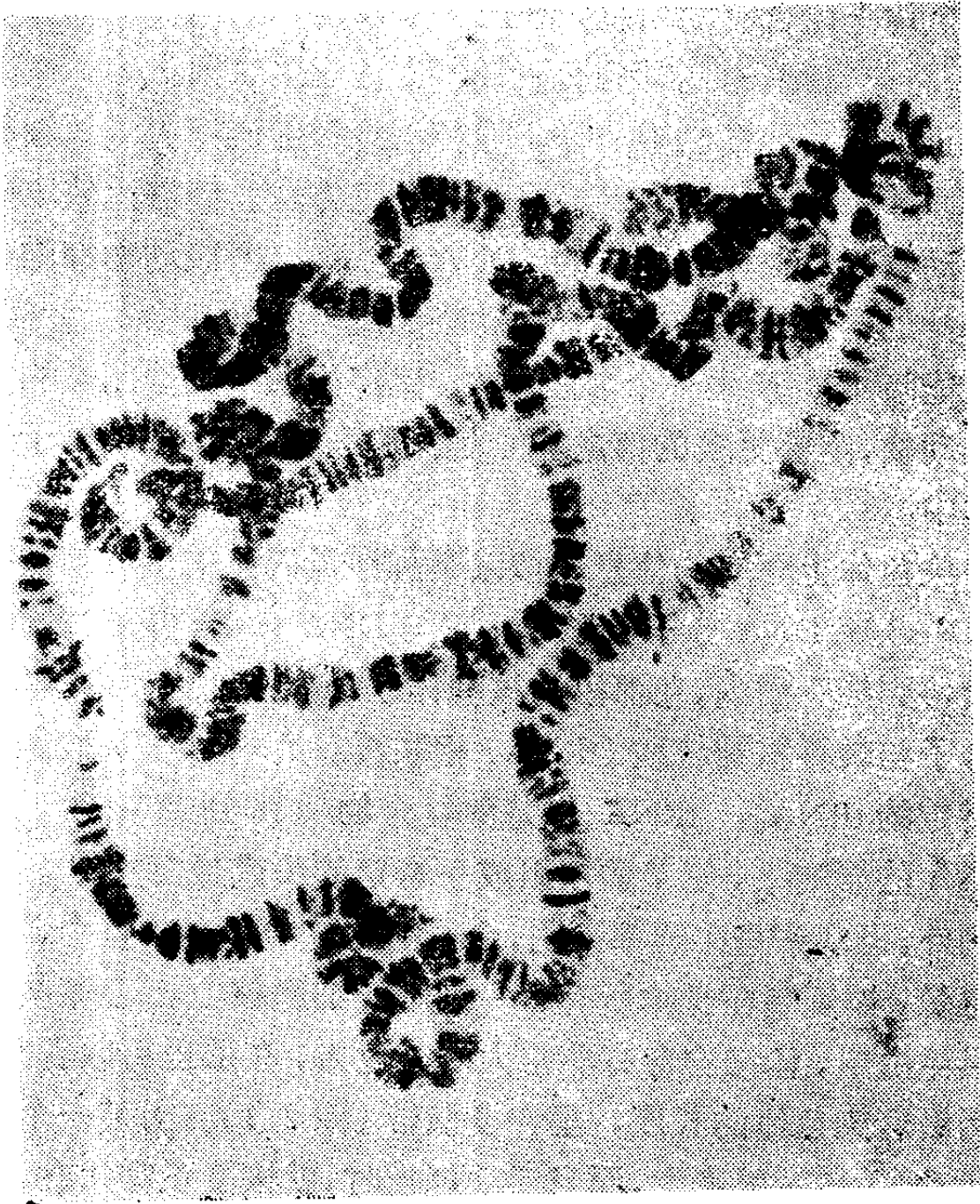


图 2.1 果蝇 (*Drosophila*) 唾液腺的巨染色体。(仿 Berendes, 1965, 染色体, 17, 50)

部不同的功能。泛化与特化是相对的概念。泛化细胞执行多种功能,众所周知,其中每一种功能,都是别处一种特化细胞的主要功能。泛化细胞包括动物体中,还未投入工作的,无功能细胞。例如栉蚕 (*Peripatus*) 的中肠细胞,就是泛化细胞。因为它们产生消化酶,吸收消化产物,合成并贮存养份,以备

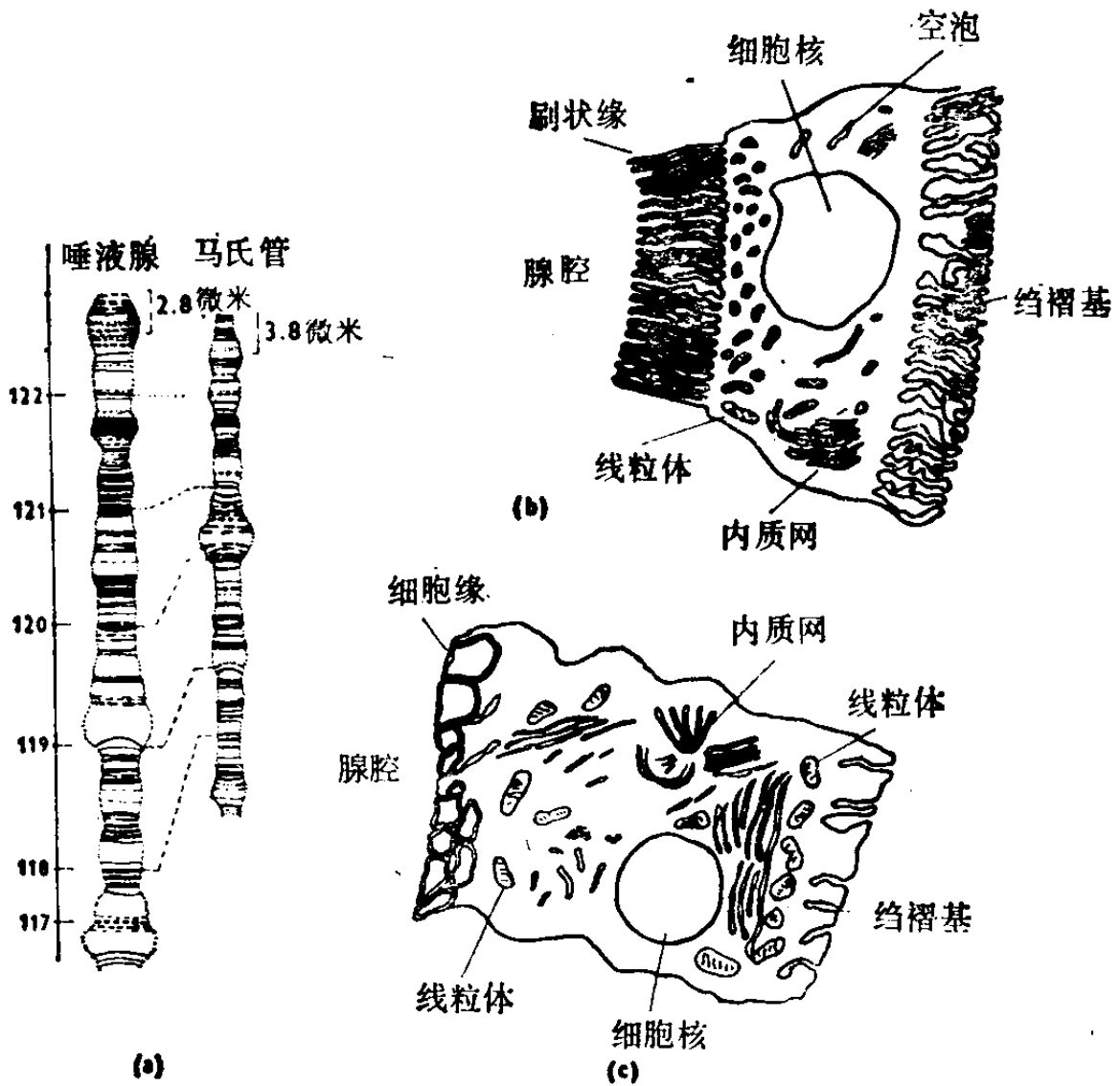


图 2.2 疏松的图式与细胞分化

(a) 2 个染色体片断的疏松图式的差异, 一个来自果蝇 (*Drosophila melanogaster*) 的唾液腺, 一种来自同种动物的马氏管 (Berendes 1966); (b) 取自马氏管的细胞的草图与 (c) 唾液腺细胞草图, 表明一般细胞学的差异。

生物体的需要。在较高等的节肢动物中, 出现特化的细胞, 分别执行上述的每一功能。特化细胞是这样一类细胞, 例如传导电冲动的神经细胞, 接收光的感杆束细胞 (rhabdome cell), 或者构成呼吸系统终端细管的微气管细胞 (tracheolar cell)。除了这个显著的单一功能外, 它们也完成大多数细胞所共有的, 正常的保养与产生能量的反应。

许多分子、原子与亚原子颗粒通过细胞膜时, 没有对细胞

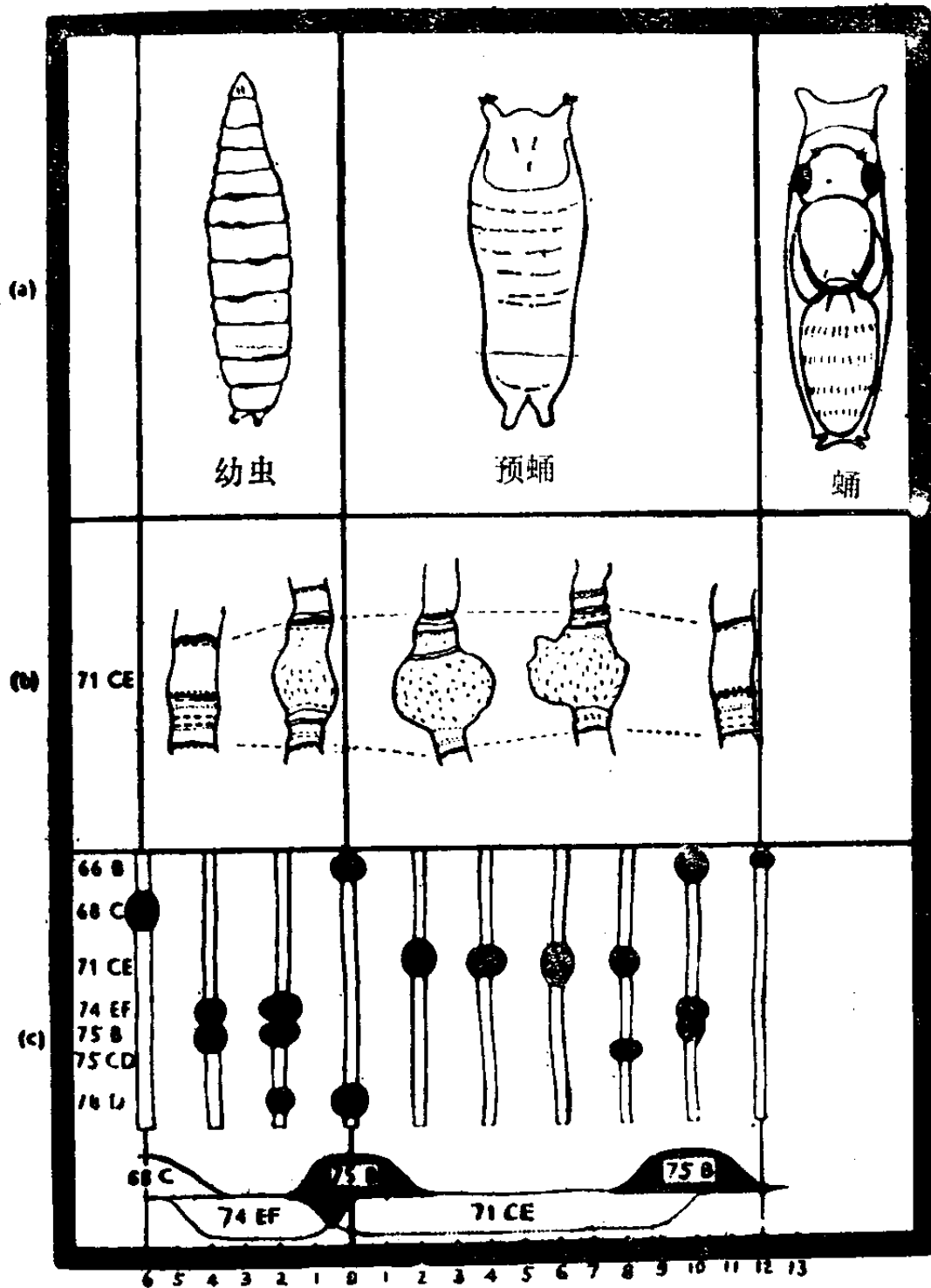


图 2.3 果蝇发育期间疏松图式的变化

(a) 晚期幼虫、预蛹、早期蛹外形的变化；(b) 在实际的标本中，当上述的这些时期出现时，71CE 位点上疏松区的变化；(c) 说明染色体之一的一短片断中的变化的图解：数字表明位点，时间的天数，0 是从幼虫变成预蛹的时间；曲线图解表明某些疏松的持续期。（b 与 c 根据 Becker 1959，重新绘制）

膜造成任何损伤。细胞膜对这些物质的通透性，大体上与一般动物细胞的通透性相似，并被相同的控制因素所支配。由

于颗粒太大而不能通过完整的细胞膜的物质，被包在由细胞膜所形成的小囊中；小囊从膜上脱落，然后，在囊的后面，细胞膜重新愈合；最后囊壁消失，释放出它的内含物。现在，这内含物是位于它们当初被吞食时，相对细胞膜位置的反面。物质可以通过内吞作用（endocytosis）进入细胞，或外吐作用（exocytosis）离开细胞。

细胞类型

节肢动物的主要细胞类型，可以按下列种类进行叙述：上皮细胞与它的衍生物；肌肉细胞；分泌、吸收、新陈代谢及排泄细胞；神经细胞与生殖细胞。

上皮细胞与它的衍生物

这些是分泌产生角质层的细胞，位于体表，以及外胚层向内生长所形成的消化道的内壁部分。它们产生表面分泌物，以及构成动物的初级感觉细胞。

当处于静止状态时，上皮细胞薄且扁平，与其邻接的细胞的界限难以区分。它的外表面紧贴着角质层，并且产生许多纤细的原生质细丝。这些细丝伸入角质层，恰恰终止于其薄的外层之下。在内表面上，它分泌一层基膜，使之与血腔隔离。细胞核含有一个小的核仁；具有一些分散的丝状线粒体和少量的RNA。当处于活动状态时，这种细胞呈圆柱形或立方形；具有清楚的细胞界限；核仁大，并且线粒体的数量与RNA的含量大大地增加。（图2.4）。

在所有节肢动物中，某些上皮细胞被特化，用以产生分泌物，这些分泌物，经导管输送到动物体表。这些细胞即是皮腺（图2.5）。它们不参与原始角质层的组成，而是陷在其他上皮