

## 演化觀點

### Evolutionary Perspective

本章所介紹的其中一個門的一些成員，比起任何其他動物群的成員都是你更為熟悉的，這種熟悉是有理由的，因為你自己也是這個門——脊索動物門的一個成員。然而，其他門的成員，我們就比較不熟悉了。在低潮時沿著海岸散步的時候，你可能觀察到在 U 形洞穴的開口處有捲繞成圈狀的排泄物（砂、泥和糞便）。若挖掘這些洞穴，我們會發現一隻像蟲一般的動物，牠是一個小門——半索動物門的成員。這個門的其他成員包括了同樣鮮為人知的濾食者，稱為翼鰓類。

當你在海邊時，你也可能看見在低潮時顯露出來、附著在岩石上的動物。在第一次看見牠們時，你可能描述牠們好像果膠塊；在牠們未附著的一端有二個開口。有些是單獨的個體，其他的則為群體型。如果你抓取這些動物，你可能得到從牠們開口所噴出的一道水柱做為報償。一些觀察提供了少許證據證明牠們是小型濾食者，稱為海鞘或被囊類，牠們是脊索動物。然而，詳細的研究證實這個結論是正確的。被囊類和一小群似魚般的頭索動物，由於牠們缺乏脊椎骨，所以常被稱為無脊椎的脊索動物。（圖 26.1）。

## 類緣關係

### Phylogenetic Relationships

半索動物門和脊索動物門的動物，與棘皮動物共有後口的特徵（圖 26.2）。因此，大多數的動物學家相信這些門的祖先象徵著起源於一個相同的、尚未被發現的三胚層動物祖先。脊索動物的特徵是背部的管狀神經索、脊索、鰓裂和位於肛門之後的尾部。牠們與半索動物共有的唯一特徵是鰓裂，以及在某些種類出現的背部管狀神經索。因此，大多數的動物學家同意脊索動物和半索動物之間的演化關係，比棘皮動物和其他的門更接近。然而，脊索動物和半索動物可能是後口動物的譜系中，兩個分隔很遠的分支。這些門中不同的體式和生活方式，支持這個通論。

## 半索動物門

### Phylum Hemichordata

半索動物門（Hemichordata：希臘文 *hemi*，一半 + 拉丁文 *chorda*，索）包括樸實蟲（腸鰓綱）和翼鰓類（翼



圖 26.1 脊索動物門。

這個被囊類或海鞘（*Ciona intestinalis*），是一無脊椎的脊索動物，附著於海洋環境的底質上。注意那二個循環水的管形口器為濾食器官。

鰓綱）（表 26.1）。這兩個綱的成員生活於海洋可積物之內或之上。

半索動物門的特徵包括：

1. 海生的後口動物，身體分為三個部分：吻部（proboscis）、領部（collar）和軀幹（trunk）；體腔分為三個腔。
2. 有纖毛的鰓裂
3. 開放式循環系統
4. 完整的消化道
5. 背部的神經索，有些種類為管狀。

## 腸鰓綱

### Class Enteropneusta

腸鰓綱（Enteropneusta：希臘文 *entero*，腸 + *pneustikos*，用於呼吸）的成員是海生的蟲狀動物，通常體長在 10 和 40 cm 之間，雖然有一些種類的體長能達 2 m 左右。動物學家已經描述大約 70 個種，而且大部分在高低潮線間的沙和泥的底質中佔有 U 形的洞穴。①腸鰓綱的俗名——樸實蟲——得自吻部的外表。吻部為短、錐形突起，位在蟲的前端。在吻部之後，有一環狀的領部，和一個延長的體幹，是身體的第三部分（圖 26.3）。具有纖毛的表皮和腺細胞覆蓋著樸實蟲的表面，口位於吻部和領部之間的腹面。鰓裂的數目有變異，從數個到數百個，位於體幹的側面；鰓裂的開口位於消化道的前端（咽頭）和身體的外部之間。

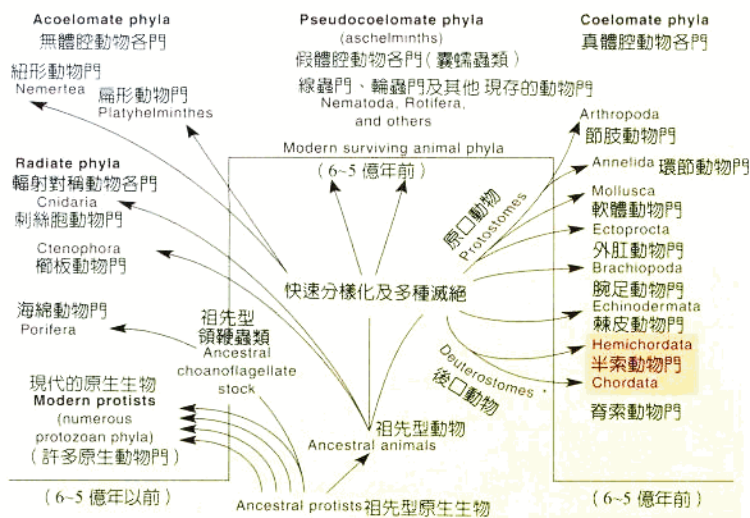


圖 26.2 半索動物門和脊索動物門之間的類緣關係。

半索動物和脊索動物（底色為橘色）是親緣關係甚遠的後口動物，由尚未發現的二胚層或三胚層的祖先演化而來。

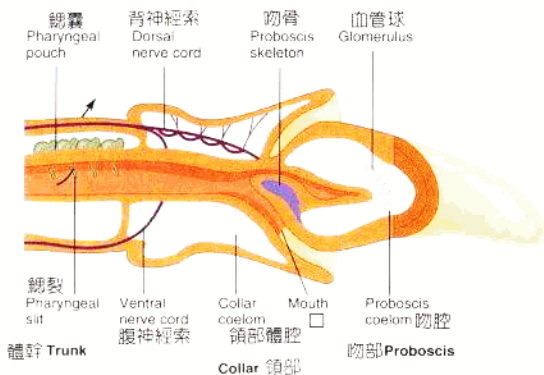


圖 26.3 海鞘綱。

縱切面表示吻部、頸部、鰓囊區和內部的構造。黑色的箭頭表示水流經鰓裂的路徑。

## 維持功能

### Maintenance Functions

纖毛和黏液可幫助櫟實蟲的攝食。食物碎屑和其他的食物顆粒附著在被黏液所覆蓋的吻部，纖毛管道負責向後方及腹面傳送食物和黏液，纖毛管道並在口的附近

會合，形成一串黏液線而進入口部。櫟實蟲可以藉由拉長吻部使纖毛反向，而拋棄一些被黏液線所捕捉到的物質。頸部和體幹的纖毛管道向後傳送被拒絕的物質，並在後端拋棄。

腸鰓類的消化道為簡單的管道，食物在膨大的腸道中（也就是肝囊）被消化，可釋放出酵素。櫟實蟲在排泄時，將牠的後端拉長到洞穴外，而在低潮時，盤繞成圈的排泄物質位於洞穴開口的底質上，就稱為排遺。

腸鰓類的神經系統起源於外胚層，並且位於纖毛表皮層的基部，它包含由背部和腹部神經管及表皮層的神經細胞網所組成的神經叢（nerve plexus）。某些種類的背部神經呈管狀，並且通常含有巨大的神經纖維，可快速地傳遞脈衝，牠們沒有主要的神經節；感覺接受器未特化，並且廣泛地分布於全身。

由於櫟實蟲很小，呼吸氣體及新陳代謝所產生的廢物（主要為氨）可能藉由體壁的擴散而交換。此外，呼吸作用的氣體交換也在鰓裂中進行。鰓裂上的纖毛，使水由口進入，並經由鰓裂流出體外而循環。當水通過鰓裂時，氣體藉著擴散，而在水和咽頭附近的血管竇之間進行交換。

櫟實蟲的循環系統由一背部和一腹部可收縮的血管組成，血液在背部的血管中向前移動，並在腹部的血管

表  
26.1半索動物門及脊索動物門的分類  
Classification of the Hemichordata and Chordata

半索動物門 (Phylum Hemichordata) (hem'i-kor-da'tah)  
廣泛地分佈於淺灘、海生、熱帶海域和深水、冷水；身體柔軟呈蟲狀；表皮神經系統；多數有鰓裂。

腸鰓綱 (Class Enteropneusta) (ent'er-op-nus'tah)

淺海、蟲狀動物；棲息於沙質海岸的洞穴；身體分成三部分：吻部、頭部和體幹。樸實蟲 (*Balanoglossus*, *Saccoglossus*)，大約有 70 種。

翼鰓綱 (Class Pterobranchia) (ter'o-brang'ke-ah)

鰓裂有或無；具有二或較多的鰓瓣，多為群體型，居住於由外部分泌形成的鞘之中。*Rhabdopleura*，大約 20 種。

球形綱 (Class Planctosphaeroidea) (plank'to-sfer-roi'de-ah)  
身體球狀，並有纖毛帶覆蓋在表面；U-形消化道；體腔發育不完全；浮游性。已知只有一種 (*Planctosphaera pelagica*)。

脊索動物門 (Phylum Chordata) (kor-da'tah) (拉丁文 *chorda*，索)  
廣泛地分布在各種的海洋、淡水及陸域的棲地。脊索、鰓裂、背部的管狀神經索和肛後尾部，在脊索動物生活史的某些時期會出現。大約有 45,000 種。

尾索動物亞門 (Subphylum Urochordata) (u'ro-kor-da'tah)

脊索、神經索和肛後尾部，僅出現在自由游泳的幼生；成體行固著生活，有些為浮游性，包在由一些纖維素構成的被囊中；海生，海鞘或被囊類。

海鞘綱 (Class Tunicata) (as-id'e-as'e-ah)

成體均為固著性；單體或群體型；群體的成員藉由節間枝互相連接。

尾海鞘綱 (Class Appendicularia) (a-pen'di-ku-lar'e-ah)

(幼形綱) (Larvacea) (lar-vas'e-ah)  
成體浮游性，保有尾部和脊索；缺乏纖維素被囊，上皮層分泌一種凝膠覆蓋在身體上。

梭尾綱 (Class Sorberacea) (sor'ber-as'e-ah)

像海鞘類一樣的尾索動物，成體具有背神經索；深海、底棲、肉食性。*Octacnemus*。

海樽綱 (Class Thaliacea) (tal'e-as'e-ah)

浮游性；成體無尾部，並且為桶形；入水口及出水口位在被

囊相對的兩端，藉體壁肌肉收縮產生水流以運動

頭索動物亞門 (Subphylum Cephalochordata) (sef'a-lo-kor-da'tah)

身體側扁，透明；似魚狀；所有四項脊索動物的特徵在其生命期間都出現。文昌魚 (*Branchiostoma*)，大約有 45 種。

脊椎動物亞門 (Subphylum Vertebrata) (ver'te-bra'tah)

脊索、神經索、肛門後的尾部和鰓裂，至少在胚胎時期出現；脊椎骨包圍神經索，並作為主要的支持軸；前方的骨骼修飾成頭骨，以保護腦部。

頭甲綱 (Class Cephalaspidomorphi) (sef'ah-las'pe-domor'fi)

似魚狀；無鰓；無成對附肢；軟骨的骨骼；利用牙齒及鐮刀狀的舌頭捲物入口。八目鱈。

盲鰓綱 (Class Myxini) (mik'si-ne)

似魚狀；無鰓；無成對附肢；口四周有四對鰓瓣；嗅囊開口於口腔；5 到 15 對鰓裂。盲鰓。

軟骨魚綱 (Class Chondrichthyes) (kon-drik'thi-es)

似魚狀；有鰓；成對附肢和軟骨的骨骼；沒有泳鰭、肛、鰭、鱗。

真骨魚綱 (Class Osteichthyes) (os'te-ik'the-es)

真骨的骨骼；泳鰭及鰓蓋出現。真骨魚。

兩生綱 (Class Amphibia) (am-fib'e-ah)

皮膚分泌黏蛋白；有肺及[或]鰓；潮濕的皮膚可作為呼吸器官；水生的發育期之後，通常經由變態而成為成體。青蛙、蟾蜍、蝾螈。

爬蟲綱 (Class Reptilia) (rep-til'e-ah)

乾的皮膚上有真皮性鱗片；具有羊膜卵；陸地的胚胎發育。蛇、蜥蜴、美洲鱉。

鳥綱 (Class Aves) (a'vez)

鱗片特化成飛行的羽毛；能有效率地調節體溫(內溫性)；具有羊膜卵。鳥。

哺乳綱 (Class Mammalia) (mah-ma'le-ah)

身體至少部分覆蓋毛髮；內溫性；用乳腺哺育；具有羊膜卵。哺乳動物。

向前後移動，由這些血管來的分支在大開放竇。所有向前流的血液通過在吻部基部的一連串血管，稱為血管球。排泄的廢物可能經由血管球過濾，進入吻部的體腔之內，並經由體腔裡的一或二個孔釋放於體外。樸實蟲的血液是無色的，缺乏細胞的成分，並運送營養及廢物。

## 生殖與發育

## Reproduction and Development

腸鰓類是雌雄異體的。二列的生殖腺位於體幹前部的體壁中，而且每個生殖腺有單獨的向外開口。受精在體外進行，一隻樸實蟲的排卵可以誘發其他同區域的樸

實蟲排卵，顯示可能有促進排卵的費洛蒙出現。具有纖毛的幼生，稱為柱狀幼蟲，*tornaria*，在浮游期中，可游泳數天至數個星期。幼生固著到底質，並逐漸轉變為成體的體形(圖 26.4)。

## 翼鰓綱

## Class Pterobranchia

翼鰓綱(Pterobranchia)希臘文 *pteron*，翼或羽毛，*branchia*，鰓，是半索動物中的一個小綱，大多被發現於南半球較深的水中，少數生活在歐洲的海岸和靠近百慕達群島的淺海中。動物學家描述了大約 20 種的翼

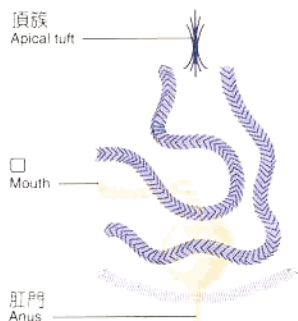


圖 26.4 柱頭幼蟲 (*Balanoglossus*)。

當幼蟲完全發育時，柱頭幼蟲會尋找一個適當的底質附著，並開始挖掘洞穴，且延長身體 (1 mm)。

鰓類。

翼鰓類很小，體長在 0.1 至 5 mm 之間。大多生活於無性生殖的群體所分泌的管狀構造中。如同腸鰓綱，翼鰓類的身體也可分為三部分。吻部擴大成類似盾牌的構造 (圖 26.5)，它分泌管狀構造，並協助在管狀構造中移動；領部有二至九隻腕足，上有許多纖毛的觸腕；體幹則是 U 形的。

## 維持功能

### Maintenance Functions

翼鰓類利用水流經過腕足及觸腕上的纖毛時進行濾食作用。纖毛可捕捉並將食物顆粒傳送至口。雖然一個鰓僅有一對鰓裂，但是呼吸和排泄的構造在小型動物 (如翼鰓類，是不必要的，因為氣體和廢物藉著擴散而交換。

## 生殖與發育

### Reproduction and Development

無性出芽生殖在翼鰓類中很常見，並與群體的形成有關。翼鰓類在體幹的前方有一或二個生殖腺。大多數的種類是雌雄異體的，體外受精後，形成了如實囊幼蟲的發育期，而在雌性的管狀構造中生活一段時間。這種不攝食的幼蟲，最後離開雌體的管狀構造，並附著於底質上，形成繭，然後變態至成體。

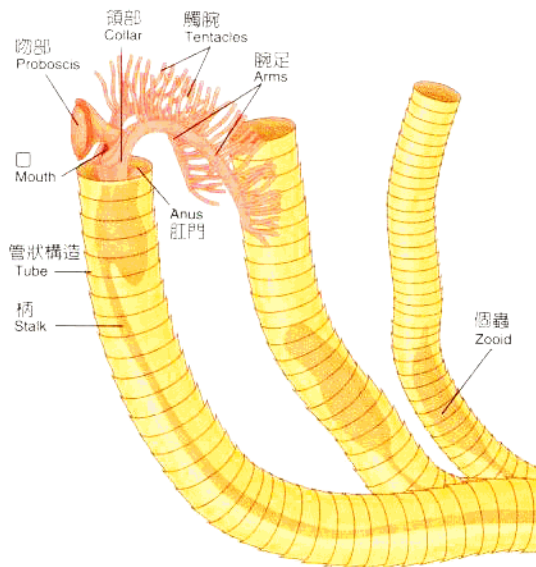


圖 26.5 翼鰓動物類的外部構造，*Rhabdopleura*。

觸腕和腕足上的纖毛管道直接將食物粒子朝口的方向傳送。

## 自我評量

1. 半索動物身體的三部分是什麼？櫟實蟲這些部分的功能是什麼？翼鰓類這些部分的功能又是什麼？
2. 櫟實蟲和翼鰓類的攝食機制有何相似之處？
3. 半索動物的呼吸和排泄作用如何進行？

## 脊索動物門

### Phylum Chordata

雖然脊索動物門 (chordata: 拉丁文 *chorda*, 索) 並無很多的種類 (大約 45,000 種)，但是它的成員卻非常成功地適應於全世界的水域和陸域環境。海鞘，這類尾索動物亞門的成員，曾在本章開頭的“演化觀點”中簡短地描述過。其他的脊索動物包括文昌魚 (頭索動物亞門) 和脊椎動物 (脊椎動物亞門) (表 26.1)。

脊索動物門的特徵包括：

1. 兩側對稱的後口動物
2. 在發育的某些時期會出現四個獨有的特徵：脊索、鰓裂、背部管狀神經索和尾部位於肛門之後



- 具有內生皮中胚囊
- 完整的消化道
- 腹面的、可收縮的血管（心臟）

②對於上述第三項的四個特徵是脊索動物獨有的，曾在下列的段落中進一步討論（見圖 10.7a, b）。

此門（脊索，*notochord*，而前者，希臘文 *noton*，後面的拉丁文 *chorda*）是，它是在支持作用的膠狀物，幾乎延伸於整個動物的體長，從首部，體幹至尾部。它由包括細胞的結締組織的鞘所組成，其內並含有許多充滿液體的液泡。這樣的排列讓脊索在一定的限度內，能抵抗自由後抽的壓力。同時，脊索是相當柔軟的，所以能做無節的彎曲，如魚在游動時側面的波動。在大多數脊索動物中的成體，軟骨或硬骨的部分或完全取代了脊索。

鰓裂（*pharyngeal slits*）是咽部直管道和體外空間的一系列開口。在一些脊索動物中，來自咽部的消化道分支並不中斷，以形成對外的開口；這些分支因而稱為咽囊（*pharyngeal pouches*）。最早的脊索動物用鰓裂進行濾食；一些現生的脊索動物仍是以此攝食。其他脊索動物在鰓囊和鰓發展出鰓，作為氣體交換之用。陸域脊椎動物的鰓囊主要是胚胎時期的特徵，而且可能是不完全的。

脊索動物的成功，主要是由於具有管狀的神經索（*tubular nerve cord*）及頭部結構。神經索沿著身體的縱軸延伸，位於脊索的背面，而且通常前端擴大為腦。中樞神經系統與感覺辨識、整合、及運動反應等複雜系統的發育有關。

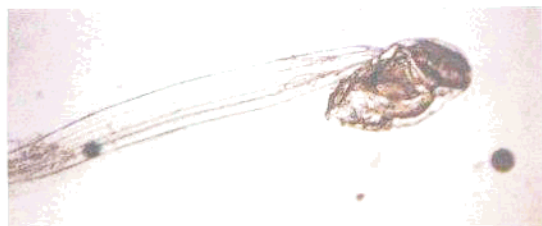
脊索動物的第四個特徵是肛後尾部（*postanal tail*），指尾部向後延伸超過肛門開口；尾部由脊索或脊椎構造支持。

## 尾索動物亞門

### Subphylum Urochordata

尾索動物亞門（*Urochordata*；希臘文 *uro*，尾部；拉丁文 *chorda*，索），成員是被囊類或海鞘。海鞘類構成被囊類最大的綱（表 26.1）。牠們的成體是固著的，而且是單體或群體型。尾海鞘綱和海樽綱的成體是浮游性的（圖 26.6；專欄 26.1）。在某些地方，被囊類的數量可能多到足以被視為優勢的生物。

著名的尾索動物以牠們吸盤狀的身體附著在岩石、礁、船殼和其他的堅硬基質上。尾索動物未附著的一端，含有兩個可以讓海水在身體中循環的水管。一個管子是入水管，它讓水進入身體之中循環，通常位於海鞘類附著端的另一端（圖 26.7），它也可被視為開口。第二水



(a)



(b)

圖 26.6 尾索動物亞門

(a) 尾海鞘綱的成員是吸盤性的，也有尾部和脊索持柄型存在於成體期。(b) 海樽綱是浮游、浮游性的尾索動物。許多體型小，僅有於身體相對的兩端，有肌肉質的體壁，收縮，產生機體的運動推進力。

管為出水管，是使水向體外流出的開口。

③大多數被囊類（*tunicates*；拉丁文 *tunicatus*，穿著被囊或長袍），的體壁是像結締組織一般的覆蓋物，稱為被囊（*tunic*），它看起來像膠狀體一樣，但是十分堅韌。它由表皮層所分泌，是由蛋白質、各種鹽類和纖維素所組成。一些海樽綱所發育的組織，包括血管和血球，被包裹在被囊中。被囊像很狀的延長物，稱為葡萄枝，它使被囊類在基質上固定著，而且可以連接群體上的個體。

## 專欄 26.1

### 浮游性的被囊類 Planktonic Tunicates

雖然本文所描述的尾索動物主要是固著的海鞘被囊類，但是浮游性的種類相當多，而且在海洋食物網中很重要。密集的被囊類群集，可達數百公里寬的和數公尺深，在開放性的海洋中相當常見。密集幼形綱（見圖 26.6a），在每一立方公尺的海水中，可能多達 25,000 隻！幼形綱濾食小型的生物體如細菌（直徑 0.1  $\mu\text{m}$ ），並且被其他浮游生物攝食者（如沙丁魚和鱈魚）捕食。

在開放性的海洋（見圖 26.6b）中，海樽綱的被囊類也會發生大而密集的群集。大多數是單一個體的聚集。然而，有些形成壯觀的發光性群體。磷海樽類的群體，如在圖 1 中所顯示的，可在許多海洋中發現。群體通常長達 10 m，直徑為 1 m。個體的入水管位置朝外，而出水管則朝向群體的中央。纖毛的擺動和體壁肌肉的收縮，使水往群體的中央體腔流動，並慢慢地使整個群體在水中移動。當化學性或機械性刺激，刺激群體一部分的時候，那部分就會發光，而且停止纖毛擺動。發光會傳遍全部的群體，而且群體停止移動。這種行為可能幫助群體避免不利的環境，或者可能混淆或驚嚇掠食者。

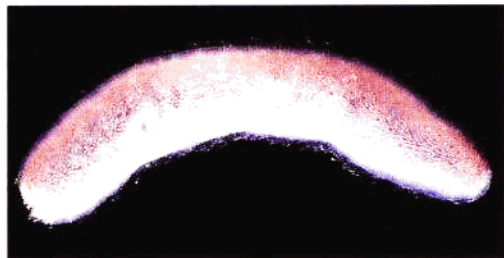


圖 1 浮游性被囊類。磷海樽 (*Pyrosoma spinosum*) 的群體。

## 維持功能

### Maintenance Functions

在體壁表皮下面的縱肌和環肌，有助於改變成體被囊類的外形。牠們靠著將海水限制在內部腔室中所產生的被囊彈力和液壓骨骼而行動。

被囊類的神經系統大多侷限於體壁，它在入水管和出水管開口之間的咽頭壁上，有由單一神經節形成的神經叢（圖 26.8a）。這個神經節對協調身體的功能來說，並不重要。被囊類對許多機械及化學的刺激是敏感的，而且這些感覺的受器分佈於整個體壁，尤其是在水管的周圍。牠們沒有複雜的感覺器官。

尾索動物最明顯的內在構造是一個非常大的咽部和一個體腔，稱為圍鰓腔（atrium），它包圍咽頭的側面與背面（圖 26.8b）。被囊類的咽部由入水管開始，並連接消化道的其餘部分。咽部的口部邊緣有觸腕，可防止大的物體進入咽頭。數個鰓裂稱為鰓孔（stigmata），在咽部形成開口。鰓孔上的纖毛使水流經由鰓孔進入咽部，並且進入周圍的圍鰓腔，再經由出水管排出體外。

被囊類成體的消化道，由咽頭開始，並在接近出水口的肛門結束。當攝食時，腹面纖毛溝的細胞，稱為內柱（endostyle），形成一個黏液鞘（圖 26.8b；專欄 26.2），纖毛移動黏液層由背面通過咽部。由入水管水流帶進的食物粒子，被黏液層捕捉，並且傳送至背部。食物被合併入黏液串中，然後，纖毛的作用將它送到腸道的下一

段。胃分泌消化酵素，而大部分的吸收則在通過腸壁時進行。由出水管流出的水，將消化的廢物從肛門移走。

除了攝食之外，咽部在氣體交換上也有功用。當水循環通過被囊時，進行氣體交換。

被囊類的心臟位於咽部的基底，來自心臟的一條血管在內柱之下向前流，另一條向後的血管則流向消化器官和生殖腺。血流通過心臟並不是單向的，心臟的蠕動收縮可能產生一些搏動，將血液往單方向推送；然後方向倒轉。倒轉的重要性目前仍未知。被囊類的血漿是無色的，並且含有各種類型的變形細胞。

氨經由咽部擴散至水中，而被排泄。除此之外，循環系統內變形蟲狀的細胞堆積尿酸，並在腸套中分解。幽門腺在腸道的外側，也被認為有排泄的功能。

## 生殖與發育

### Reproduction and Development

尾索動物是雌雄同體的，生殖腺位於靠近腸套附近，而生殖道則開口於出水口附近。配子可藉著出水管向外送出，而行體外受精，卵也可能被留在圍鰓腔中受精及進行早期的發育。雖然一些種類有自體受精的現象，但是異體受精是常規。④發育的結果形成了鰓狀幼生，具有四項脊索動物的特徵。在一簡短的，自由游泳的幼生期之後，開始變態，其間幼生並不攝食。幼生固著在堅固的底質上，並藉由口下方的黏著突起而附

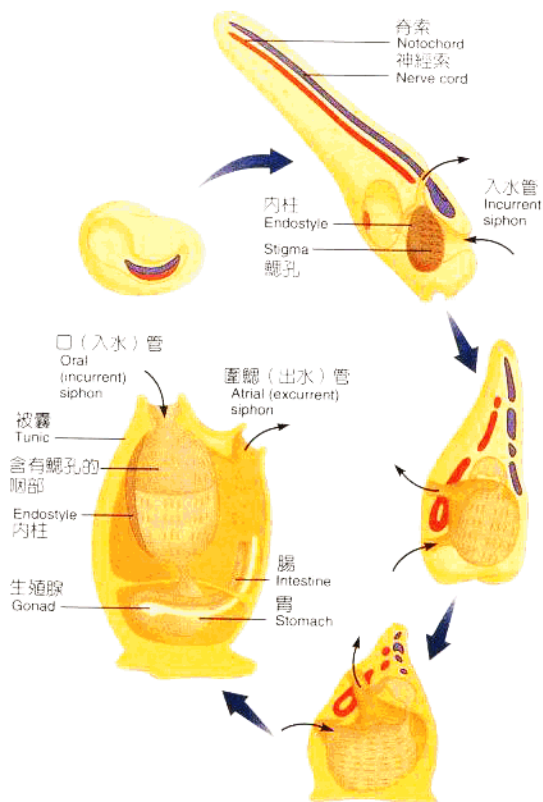


圖 26.7 被囊類的變態。  
小的黑色箭頭表示水流經過身體的路徑。

著。在變態的過程中，外部的表皮層收縮，並且將脊索和其他尾部構造向內收縮，而再組合為成體的組織。接著，內部的構造旋轉 180°，入水管的位置在黏著突起的對面，並且將消化道彎曲成 U 形（見圖 26.7）。

## 頭索動物亞門

Subphylum Cephalochordata

頭索動物亞門 (Cephalochordata: 希臘文 *kephalo*，頭 + 拉丁文 *chorda*，索) 的成員稱為文昌魚。文昌魚清楚地顯現出四個脊索動物的特徵，並且因為如此，而時常在普通動物學課程中被當做教材。

頭索動物含有二個屬，*Branchiostoma*（文昌魚）與 *Asymmetron*，大約有 45 種。牠們分布於全世界淺海及

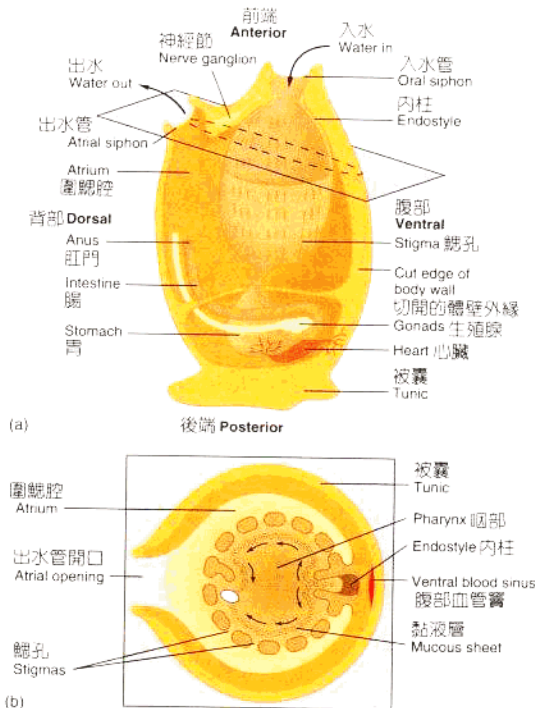


圖 26.8 被囊類的內在構造。

(a) 縱切面。黑色的箭頭表示水流的路徑。(b) 通過出水管位置的橫切面。小的黑色箭頭表示內柱所製造的黏液運送捕捉到的食物。

有乾淨沙底的海洋中。

頭索動物是很小（最多可達 5 cm 長）的蠕蟲狀動物。牠們的身體延長、側扁，而且幾乎是透明的。雖然牠們有流線型的身體，但相對而言，頭索動物是弱的游泳者，並且花費大部分的時間處在濾食的位置——大部分掩埋在沙中，只有前端伸出沙之外（圖 26.9）。

頭索動物的脊索從尾部延伸到頭，並以此而得名。與其他脊索動物的脊索不同的是，牠們大部分的細胞是肌肉細胞，因而使得脊索有收縮性，這兩個特徵可能是挖掘的適應。肌肉細胞的收縮可以藉由壓縮液體而使脊索變硬，當推入沙底時，則可增加支持力，放鬆這些肌肉細胞又可增加游泳的彈性。

頭索動物藉著脊索兩側肌肉細胞的波動而在水中推進。縱向、體壁腹側面的摺痕可幫助頭索動物在游泳時的穩定，中央背鰭和尾鰭也有助於游泳。

頭索動物的前端有口蓋突出。具纖毛的手指狀突起，稱為觸毛 (cirri)，懸掛於口蓋的腹面，用於攝食。



專欄  
26.2內柱和脊椎動物的甲狀腺  
The Endostyle and the Vertebrate Thyroid Gland

在尾索動物或頭索動物中的內柱，並沒有留下任何有關構造或功能的線索在脊椎動物中。同樣地，脊椎動物成體的檢驗中，從未發現有纖毛溝，這種濾食性祖先所擁有，具黏性的黏液陷阱。在一群脊椎動物的發育研究中，八目鰻提供了瞭解內柱演化命運的線索。

內柱出現在八目鰻的幼生中，是產生黏液濾食網的地方，正如那些無脊椎的脊索動物一樣。除此之外，它鍵結碘至酪氨酸。當八目鰻的幼生變態至成體，且變成掠食者時，第二個功能的重

要性就顯露出來了。內柱分泌黏液的功能成為次要的，而分泌碘鍵結的酪氨酸衍生物則成為內柱的主要功能。在幼生變態的時候，內柱轉變成一般脊椎動物的一個內分泌腺體，也就是甲狀腺。脊椎動物中含碘的甲狀腺分泌物，可調節變態和新陳代謝的速率。

八目鰻甲狀腺的發育，可能反映出形成脊椎動物甲狀腺的演化事件。脊椎動物的祖先的內柱，可能已經有分泌黏液及內分泌的功能，隨著領部及更佳活動力、掠食生活型態的演化，內分泌的功能可能是有利的。

口蓋的後方壁就是口，並通往大的咽部。咽部上有許多對鰓裂的孔，並由軟骨的鰓條支持。咽部周圍體壁上的大褶痕向腹部延伸，並在身體的腹部中央癒合，形成圍鰓腔。它是一個包圍身體咽部區域的空腔，它可以保護咽部的過濾表面，免於受到來自底部沉積物的傷害。從圍鰓腔到體外的開口稱為腹孔（atriopore）（圖 26.9）。

## 維持功能

## Maintenance Functions

頭索動物是濾食者；在攝食的時候，牠們有部分或大部分身體埋在砂底，而以牠們的口向上。鰓條側面的纖毛可將水帶入口內。水經由咽部穿過鰓裂，到達圍鰓腔，並經由腹孔排出體外。食物最初由觸毛分類，在觸毛上的纖毛捕捉較大的物質；當這些較大的粒子逐漸積聚的時候，觸毛會收縮，將它們移除。可食的較小粒子則與水一起被送入口內，並由鰓條上的纖毛和內柱分泌的黏液收集。在被囊腔中，內柱是沿著咽部腹部中央緣呈縱向延伸的纖毛溝。纖毛將食物和黏液往背側移動，形成食物索進入腸道，纖毛環旋轉食物索，移走食物。消化為胞外及胞內均有。一個腸道分支向外伸展的空室，稱為中盲腸，並向前方延伸，它沿著咽部的右側形成盲端，並分泌消化酵素；肛門位於腹鰓的左側。

頭索動物沒有一顆真正的心臟，主要由血管壁的收縮波推動血液，血液含有變形蟲狀的細胞，並在開放的空腔中浸潤組織。

排泄小管是特化的體腔細胞，它與血管緊密結合。這個安排顯示，在血液和排泄小管之間可能有物質的主動運輸。

與其他的脊索動物比較，頭索動物的體腔退化，它僅出現於鰓條附近、內柱和生殖腺的管道。

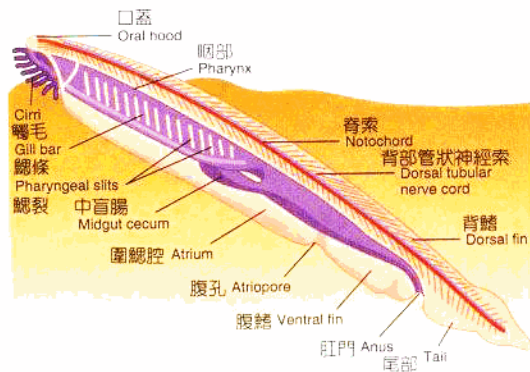


圖 26.9 頭索動物亞門。  
*Branchiostoma*（文昌魚）的內部構造顯示出牠的部分掩埋的攝食位置。

## 生殖與發育

## Reproduction and Development

頭索動物是雌雄異體的，生殖腺由側面的體壁凸出入圍鰓腔中，配子被排入圍鰓腔，並經由腹孔排出體外。體外受精之後，形成兩側對稱的幼生，幼生行自由游泳，但牠們在變態為成體之前，會固著於基底。

## 類緣關係的進一步探討

## Further Phylogenetic Considerations

半索動物和脊索動物之間的演化關係是很難確定証明的。半索動物的背部管狀神經索和鰓裂是連結這些門的演化證據（圖 26.10）。然而，關於這些構造的同源性仍然是有疑問的。區別脊索動物和半索動物的共同特徵包括蝌蚪狀幼生、脊索、肛後尾部和內柱。



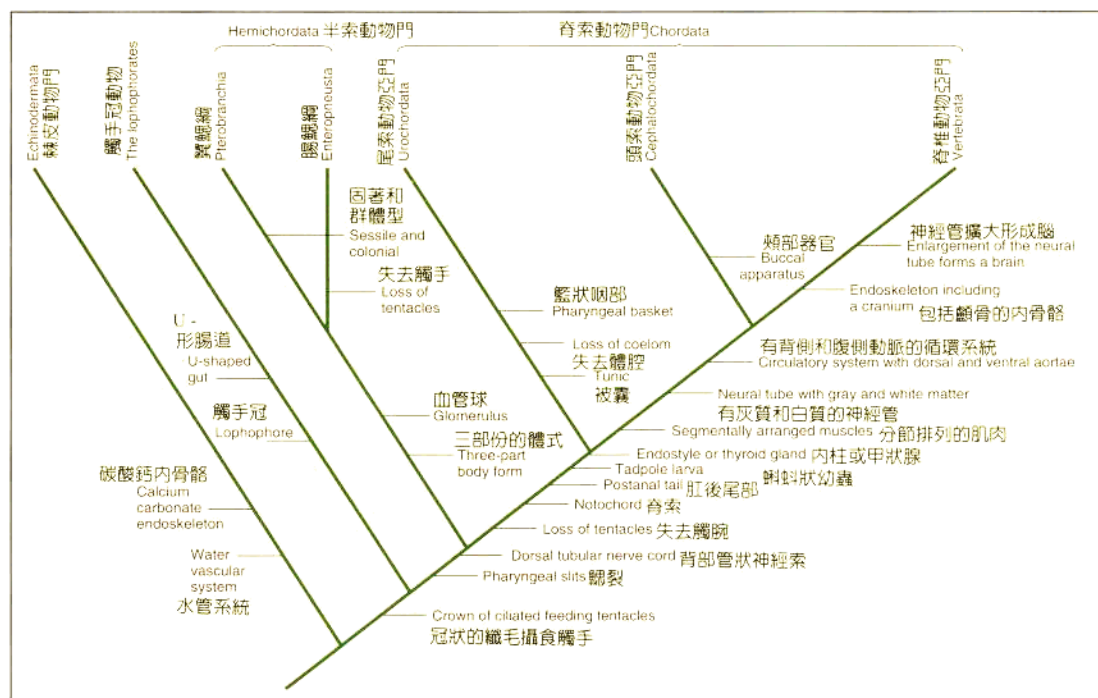


圖 26.10 後口動物類緣關係的一種解釋。

背部管狀神經索和鰓裂可能是連結半索動物門和脊索動物門的共同衍徵。脊索、肛後尾部和內柱或甲狀腺是區別半索動物門和脊索動物

門的重要特徵。一些可用來區別脊索動物亞門的共同衍徵也在此顯示。

圖 26.10 表示三個脊索動物亞門成員之間的演化關係。如第二十五章所討論的，最早的棘皮動物或許是固著生活的濾食者。

尾索動物成體的生活型態顯示，牠們和脊索動物可能有相似的祖先（也許與棘皮動物相同的祖先演化而來）。移動性脊索動物從固著性祖先演化而來的過程，可能包含蝌蚪狀幼生的發育。由於可以促進散布，增加幼生的移動能力對固著生活的成體種類而言，通常是有適應性的。⑥移動性成體的演化可能由於幼形遺留而產生，而幼形遺留則是指在幼生的體式就達到性成熟發育的現象。（幼形遺留在動物界中有許多的證據，尤其是在兩棲動物之中。）幼形遺留可能產生小體型、行有性生殖，似魚狀的脊索動物，而牠可能是較高等脊索動物的祖先。

最大且最成功的脊索動物為脊椎動物亞門。脊椎動

物的特徵為骨骼或軟骨的脊椎完全或部分取代了脊索，神經索的前端發育成腦，並在頭部發育特化的感覺器官，前端的骨骼被特化成頭骨或顱骨，這些都是高度頭化的證據。脊椎動物共有八個綱（表 26.1）。由於牠們具有軟骨和真骨的內骨骼，使得脊椎動物留下豐富的化石記錄。大約在五億年前的奧陶紀時期，原始的無頰魚類很普遍；此後大約一億年的期間，魚類成為佔優勢的脊椎動物。大約四億年前，接近泥盆紀的末期，陸生脊椎動物開始出現。從那時以後，脊椎動物擴展至大部分地球上的棲地中。第二十七到三十一章就是說明這些事件。

## 自我評量

4. 所有的脊索動物在牠們生活史的某段時間共有哪四個特徵？
5. 那一群的脊索動物在牠們的體壁堆積纖維素？
6. 什麼是內柱？它在尾索動物和頭索動物中的功能是什麼？
7. 頭索動物的中官腸有什麼功能？

鰓裂  
pharyngeal slits  
管狀神經索  
tubular nerve cord

肛後尾部  
postanal tail

## 思考性問題

1. 什麼證據把半索動物和脊索動物連結為相同的演化譜系？
2. 在成體的被囊類中，有那些證據支持牠們是脊索動物？在被囊類的幼生又有那些證據？
3. 什麼是幼形遺留？在脊索動物的演化過程中，幼形遺留的可能角色是什麼？
4. 討論濾食的生活型對早期脊索動物演化的可能影響。
5. 什麼樣的選擇壓力對晚近的脊索動物掠食或捕食的生活型有利？

## 網際網路上的參考資料

1. **BIOSIS: Protochordata.** This site provides links to information on the Hemichordata, Urochordata, and Cephalochordata.  
[http://www.vork.biosis.org/zrdocs/zoolinfo/grp\\_prch.htm](http://www.vork.biosis.org/zrdocs/zoolinfo/grp_prch.htm)
2. **Introduction to the Hemichordata.** This site provides photographs and information on the biology and classification of the hemichordata.  
<http://www.ucmp.berkeley.edu/chordata/>
3. **Ascidian News.** This site is an online newsletter concerning the biology of the urochordates. It provides links to other ascidian sites.  
<http://nsm.fullerton.edu/~lamberts/ascidian/>
4. **Chordata.** This site provides information on evolutionary relationships among the Chordata and Urochordata.  
<http://phylogeny.arizona.edu/tree/eukaryotes/animals/chordata/chord>

## 摘要

1. 棘皮動物、半索動物和脊索動物共有後口類的特徵，因而被認為自一共同的二胚層或三胚層的祖先演化而來。
2. 半索動物門的成員包括樽蟲和翼樽蟲。樽蟲為六居、海生的蟲，而翼樽蟲則是海生的半索動物，在頭部的腕足上有許多纖毛觸手。
3. 脊索動物有四個獨有的特徵：脊索是一支具有支持作用的桿狀物，幾乎延伸於整個動物的體長；鰓裂是在消化道和體外之間的一系列開口；管狀的神經索位於脊索上方，並向前延伸成為腦；尾部延伸至肛門後方，並由脊索或脊椎骨支持。
4. 尾索動物亞門的成員是被囊類或海鞘，尾索動物是固著的或浮游生物濾食者，牠們的發育過程包括一頭足期的幼生。
5. 頭索動物亞門為小型樽狀濾食者，生活於海洋中有乾淨砂底的淺水處。牠們的脊索由尾部延伸至頭部，並可稍微伸縮。
6. 鰓裂和管狀神經索把半索動物和脊索動物連結到相同的演化譜系。
7. 脊索動物可能由固著的濾食性祖先演化而來。固著性祖先的幼生階段可能經過幼形遺留而產生小型、行有性生殖、似魚般的脊索動物。

## 關鍵名詞

內柱  
endostyle

脊索  
notochord



# 第二十七章 魚類：脊椎動物在水中的成功者

## The Fishes: Vertebrate success in water

翻譯：沈康寧 審稿：曾萬年

### 大綱

演化觀點

類緣關係

魚類概述

無領首綱

有領首綱

演化的壓力

運動

營養與消化系統

循環與氣體交換

神經與感覺功能

排泄與滲透壓調節

生殖與發育

類緣關係的進一步探討

### 概念

1. 最早的脊椎動物化石為 5 億 1 千萬年前的介皮魚類 (ostracoderms)。
2. 無領首綱的成員包括已滅絕的介皮魚類、八目鰮及盲鰮。無領類缺少領與成對附肢。
3. 有領首綱包括軟骨魚綱 (class Chondrichthyes) 及硬骨魚綱 (class Osteichthyes)。
4. 魚類對於水生環境具有特殊的適應性。這些適應包括在稠密介質中的移動能力、與水或空氣交換氣體的能力、控制浮力的能力、偵測環境改變的能力、調節體內電解質 (離子) 與水份的能力、以及生殖的能力。
5. 輻射適應導致今日魚類的多樣性。某些魚類則演化為陸生脊椎動物。

### 你想瞭解……

- ❶ 那一群魚類可能是其他魚類的祖先？ p432
  - ❷ 鯊魚的牙齒如何更換？ p437
  - ❸ 哪些魚類有肺可呼吸空氣？ p438
  - ❹ 現存的魚類中，那一種與陸生脊椎動物關係最密切？ p438
  - ❺ 為什麼有些鯊魚必須不停地游動？ p442
  - ❻ 鯊魚如何找到一條躲藏在沙中的鰐魚？ p444
  - ❼ 魚類在什麼樣的選擇適應下最後會演變成陸生脊椎動物？ p448
- 本章解答上述問題與其他相關問題。

本章包含前面設定的演化概念。



## 演化觀點

### Evolutionary perspective

水是一種具有浮力的介質，能緩和外界溫度的急速變化，覆蓋地球表面積達 70% 以上。因為生命起源於水且生物體的組織大部分是由水所組成，因此沒有水，生命似乎無法維持下去。本章將說明為什麼這些敘述並非完全正確。

魚類適應水中生活的能力比其他動物強。因此你不需要穿著潛水設備潛到水中觀察，只要在休閒時去釣釣魚、參觀海洋主題公園或者是逛商場時順道看看寵物店，你就會發現到各式各樣美麗的鱼類。

魚類的多樣性是 5 億年前開始的適應輻射 (adaptive radiation) 的演化證據，至今演化仍進行中。魚類是水生環境中主要生物且也是其他脊椎動物亞門成員的祖先。

## 類緣關係

### Phylogenetic relationships

魚類是脊索動物脊椎動物亞門之一員；因此，牠們的脊索有脊椎包住，脊椎對身體提供一個基本的支撐。牠們也有頭骨來保護大腦 (表 26.1 圖 27.1)。

動物學家並不知道最早的脊椎動物是什麼樣子，但是根據脊椎動物進化的支序分析 (cladistic analysis)，顯示，盲鰻在現生種與已滅絕種當中可能是最早的脊椎動物。由化石的脊椎片顯示骨骼的出現至少是在 5 億 1 千萬年前。這些化石是從覆蓋於介皮類體表之骨質甲胃

所形成。介皮類是一種不太活躍的濾食性魚類，生活於史前時代之湖泊及海洋底部。牠們沒有頭，也沒有成對的附肢；然而，魚類卻演化為具有頭與成對附肢的結構。這些適應性輻射 (adaptive radiation) 演化的結果在本章中將有所說明。

魚類的祖先是生活於淡水還是海洋？這個問題的答案並不單純。最早的脊椎動物可能是來自海洋，因為其他後口類動物門 (deuterostome) 的古代祖先均為海洋種。然而，脊椎動物適應於淡水的時間非常早，而且魚類的演化就是發生在淡水。很明顯的，早期脊椎動物的演化是牽涉到淡水環境與海洋環境間的來回移動。某些魚類的主要演化更是發生在古代的海洋，有些則是發生在淡水。淡水對於魚類演化的重要性，可由淡水棲地比例小 (僅佔地球水體積的 0.0093%)，但卻有 41% 以上的魚種都是在淡水中發現而得到證實。

## 魚類概述

### Survey of fishes

魚類分類，多年來一直是個備受爭議的課題。現代支序分析結果使得脊椎動物的分類有了大規模的修正 (圖 27.1)。本文中所以使用之系統是依頭與成對附肢的有無，將魚類分為兩個首綱：無頭與成對附肢的無頭首綱 (superclass Agnatha) 及有頭與成對附肢的有頭首綱 (superclass Gnathostomata) (表 27.1)。

## 無頭首綱

### Superclass Agnatha

無頭首綱 (Agnatha；希臘文 *ag-*，沒有，*gnathos*，領) 的成員沒有頭與成對附肢，但是具有軟骨，而且在成魚階段會有脊索。①動物學家們相信古代的無頭類是其他所有魚類的祖先 (圖 27.2)。

介皮魚類是已經滅絕的無頭類，分屬於幾個綱。一種掠食性水蠃 (節肢動物門 phylum Arthropoda；圖 23.7) 的化石經常與介皮魚類的化石一起被發現。很明顯地介皮魚類並不活躍，骨質性的甲胃為其僅有的防禦構造。介皮魚類行底棲生活，長約 15 公分 (圖 27.3)。大部分可能為濾食性，適食水中懸浮之有機物或者從泥質沉積物中吸取環節動物與其他動物為食。而另外一些介皮魚類會利用口周圍似顎之骨板來敲碎硬足類動物的貝殼或節肢動物的外殼。



圖 27.1 魚類

五億年來的演化導致了無法形容的魚類多樣性。此種美麗的海水獅子魚 *Pterois* 的背鰭棘部分具有非常強的毒性。

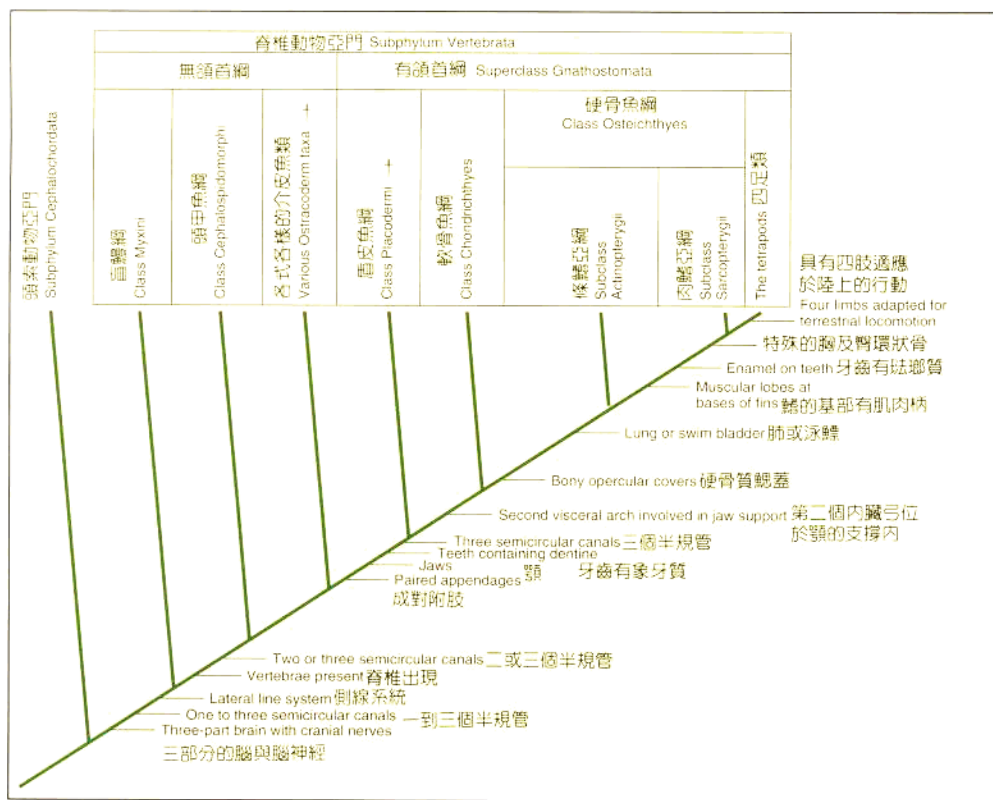


圖 27.2 魚類類緣關係之示意圖。

魚類的演化關係尚未定論，這個進化分枝圖只顯示部分祖先群及其特徵。每群之下的分類群則未揭示。八目鰻在魚類系統分類中仍有爭議。最近的證據顯示，八目鰻與介皮魚類兩者比盲鰻更接近有頰類。

## 盲鰻綱

Class Myxini

盲鰻屬於盲鰻綱 (Myxini；希臘文 *myxa*，黏液)，生活於海底的泥沙中，以泥沙中的軟體動物以及那些已死或瀕死的魚類為食 (圖 27.4)。當盲鰻發現了一條適合捕食的魚，就經由獵物的口部進入並吃掉其體內的組織，只留下獵物的外皮及骨骼。釣魚者非常討厭盲鰻，因為牠們會吞食裝了魚餌的釣鉤，而且會將釣鉤吞得很深，因此，釣鉤通常會鉤在肚門附近。再加上盲鰻身體非常的黏滑，使得所有釣上牠的漁夫們都氣憤地將其切斷並鉤在新的釣鉤上當釣餌。現在大部分的動物學家相信盲鰻是最原始的一群脊椎動物。

大部分動物學家認為介皮魚類是一個側系群 (有多重譜系)。為了單純起見，本書以單源類群的方式呈現，圖中的劍號 (†) 所指的類群，表示已經滅絕。

## 頭甲魚綱

Class Cephalospidomorphi

八目鰻 (lampreys) 屬於無頰類頭甲魚綱 (Cephalospidomorphi；希臘文 *kephale*，頭 + *aspidos*，盾 + *morphe*，外貌)。牠們是溫帶地區海水及淡水環境中常見的動物。大部分八目鰻的成魚以其他魚類為食，而仔魚為濾食性。成魚的口如同吸盤一般，口的周圍具有感覺與附著功能的唇。口中有無數的表皮齒排列與一個可移動的舌狀構造 (圖 27.5)。成魚用唇與齒附著於獵物，並用牠們的舌將魚鱗鏟掉。八目鰻的唾液腺能分泌抗凝固劑，因此可直接吸食獵物的血液 (專欄 27.1)。然而，有些八目鰻並非掠食性。*Lampetra* 屬的成員稱之為溪流

表  
27.1現生魚類的分類  
Classification of Living Fishes

脊椎動物亞門 Subphylum Vertebrata (ver'te-bra'tah)

無頷首綱 Superclass Agnatha (ag-nath'ah)

無頷與成對附肢；軟骨質骨骼；有脊索；兩個半規管。(盲鰻只有一個半規管，可能表示兩個管有結合。)

盲鰻綱 Class Myxini (mik'si-ne)

口部有四對觸鬚；嗅囊開口於口腔內；5 到 15 對的鰓裂。盲鰻。

頭甲魚綱 Class Cephalospidomorpha (sef'-ah-las'pe-do-morf'e)

口成吸盤狀，內有齒及鏟刀般的舌；有 7 對鰓裂；嗅囊無開口。八目鰻。

有頷首綱 Superclass Gnathostomata (na'tho-sto'ma-tah)

具有關節的頷及成對附肢；脊柱取代脊索；三個半規管。

軟骨魚綱 Class Chondrichthyes (kon-drik'thi-es)

尾鰭有很大的異形尾 (heterocercal tail)；軟骨質骨骼；無鰓蓋及泳鰓或肺。包括鯊魚、鰩、魷及銀魷。

板鰐魚類亞綱 Subclass Elasmobranchii (e-laz'mo-bran'ke-i)

部分軟骨質骨骼會骨化；有盾鱗或沒有鱗片。如鯊魚、鰩及魷。

全頭魚亞綱 Subclass Holocephali (hol'o-sef'a-li)

有鰓蓋覆蓋鰓裂；無鱗片；牙齒改變為盤狀；側線受器位於開放的溝槽中。如銀魷。

硬骨魚綱 Class Osteichthyes (os'te-ik'the-es)

大部分為硬骨質骨骼；有鰓蓋覆蓋著單一的鰓開口；氣囊的功能如肺或泳鰓。硬骨魚類。

肉鰭亞綱 Subclass Sarcopterygii (sar-kop-te-rij'e-i)

成對的鰭具肌肉質柄；氣囊功能如肺。如肺魚及腔棘魚 (肉鰭魚)。

條鰭亞綱 Subclass Actinopterygii (ak'tin-op'te-rij'e-i)

成對的鰭由皮質鰭條支撐；基部無特別肉；尾鰭的上下葉幾乎一樣大 (等尾)；嗅囊無開口。條鰭魚類。

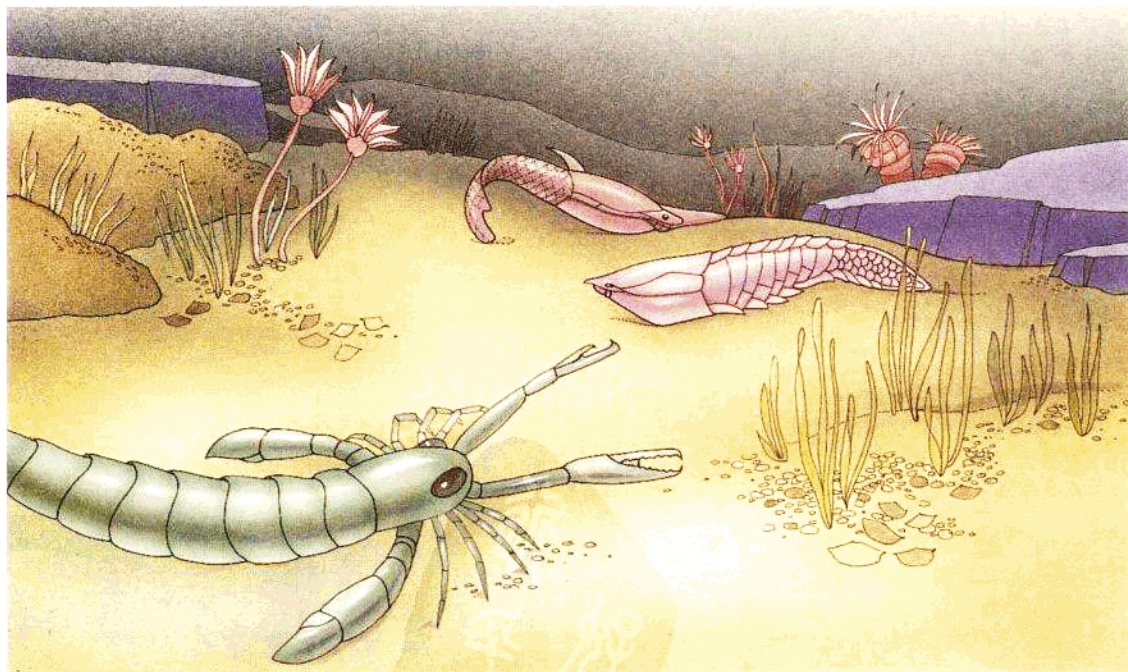


圖 27.3 藝術家所表現的古代志留紀海底。

背景為兩隻介魚類 *Pteraspis* 及 *Anglaspis*，前景則是一個捕食中的水蠷 (節肢動物門肢口綱)。



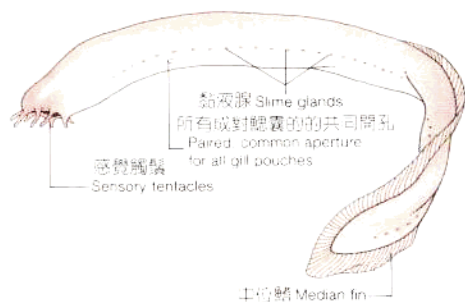


圖 27.4 盲鰻綱 (Class Myxini)。  
盲鰻的外部結構



圖 27.5 無頰綱 (Class Agnatha)。  
一種八目鰻 (*Petromyzon marinus*)。注意其用於攝食其他魚類的吸盤狀口及齒。

八目鰻 (brook lampreys)。溪流八目鰻的仔魚期長達三年，成魚不攝食也不離開牠們的溪流。牠們在變態之後很快就生殖，生殖過後隨即死亡。

海水八目鰻 (sea lampreys) 的成魚，生活於海洋或

## 專欄 27.1

### 八目鰻和大湖漁業 Lampreys and Great Lakes Fisheries

19 世紀很多北歐之斯堪的納維亞人隨著其他歐洲移民來到美國。這些斯堪的納維亞移民者之中很多是以捕魚維生。因此他們很自然地就集中到美國的五大湖區。20 世紀早期，捕魚情況非常良好，可捕提到棲居於大湖區淺灘與內灣的各式各樣的小魚，以及生活於深水區的冷水性湖鱒 (*Salvelinus namaycush*) 及白鮭 (*Corygonus clupeaformis*)。在 1930 年代湖鱒在各大湖的年捕獲量可達 2000 公噸以上。

然而，這些商業性魚類注定要滅亡，即使這些移民仍留在斯堪的納維亞家中。因為牠們的命運在許多移民移入之前就已經決定。1829 年，威蘭運河 (Welland Canal) 完成。在安大略湖 (Lake Ontario) 及伊利湖 (Lake Erie) 之間的尼加拉瀑布 (Niagara Falls) 附近提供了一個航運管道。尼加拉瀑布阻礙的不僅是航運，同樣地也阻礙了海水八目鰻的洄游。在威蘭運河完成之後，八目鰻慢慢地由安大略湖移動到其他的大湖。到了 1937 年，在密西根湖 (Lake Michigan) 發現了產卵中之八目鰻，到了 1940 年代早期，大湖區之漁民在一天辛苦地工作之後，除了捕到較小的魚種之外，很難捕得到一條湖鱒帶回家。八目鰻如同人類一般，為體型較大的冷水性魚種。在 1944 年，湖鱒在密西根湖的年捕獲量降到 100 公噸以下，到了 1953 年，更只剩下幾百公斤。

雖然八目鰻的入侵為大湖區許多漁民帶來嚴重的商業困境，但在漁業管理上卻造就了一個成功的故事。在 1950 年代，加拿大與美國為大湖區成立了一個八目鰻控制計劃。控制策略包括：設立人造堰來阻止產卵洄游中之八目鰻進入大湖之支流，利用電流裝置企圖在產卵溪流中將八目鰻殺死。最後，利用化學控制策略使得八目鰻的族群量開始下降。到了 1960 年中期，終於成功地控制八目鰻的數量。

後來，休閒漁業填補了湖鱒減產的空缺。在 1960 年後期，在大湖中放流銀鱒 (*Oncorhynchus kisutch*) 與大鱒 (*Otshaytscha*) 等鱒魚類。這些鱒魚的成長及存活相當良好，被抓的魚當中僅 5% 的魚有被八目鰻咬過的痕跡。漁民又再度可以捕捉到白鮭及湖鱒。為了保護此漁業，八目鰻控制策略會一直延續下去，以避免八目鰻族群大規模地成長。近年來，不孕之雌性八目鰻也被釋放到大湖中以降低八目鰻族群之生殖成功率。

大湖中。在牠們生命快結束前會洄游數百公里回到淡水溪流的產卵場。產卵場通常是選擇水較淺且有水流流經之處。一旦八目鰻到達牠們的產卵地，就開始在溪底製造一個低窪處並以之為巢。當巢準備好後，雌魚通常會吸附在石頭上。雄魚則吸附於雌魚的頭部並纏繞其身體 (圖 27.6)。經過數小時之後，卵會落入巢中行體外授精。隨後這些具黏性的卵會被沙所覆蓋。

卵大約在三週後孵化，形成八目鰻仔魚 (ammocete)。當這些順流而下的仔魚到達底質較柔軟處，便將自己埋藏在泥沙中，與文昌魚 (amphioxus) 一樣行濾食性生活 (圖 26.9)。

三年之後，八目鰻仔魚會由原本的 7 mm 長到約



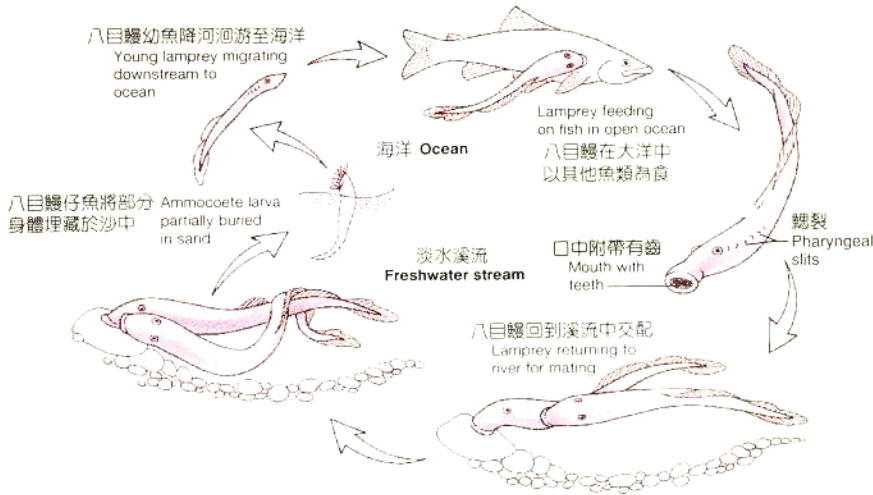


圖 27.6 海水八目鰻的外部結構及生活史。  
海水八目鰻在大洋中攝食，在生命快結束前洄游至淡水溪流中交配。

17cm。再經過數個月的發育之後會變態為成魚，口會變得像吸盤一般，牙齒、舌及攝食的肌肉組織都會發育完成。最後，八目鰻會永遠地離開泥地並展開海洋之旅，開始其掠食性的生活。成魚一生僅有一次機會會再次回到牠們出生的溪流，目的是到溪流的上游產卵，產卵之後隨即死亡。

### 自我評量

1. 脊椎動物的哪一個首綱，可能是其他所有脊椎動物的祖先？
2. 無領首綱成員的特徵為何？
3. 盲鰻綱有哪些種類？
4. 八目鰻的成魚和仔魚在生活方式上有何不同？

### 有領首綱

Superclass Gnathostomata

脊椎動物演化的兩個主要的進展是出現了顎與成對的附肢。這些結構最早發現在有領首綱(Gnathostomata；希臘文 *gnathos*，領 + *stoma*，口)的成員中。領的主要功能是用於攝食，部分功能則是使有領首綱魚類的攝食方式轉變為主動的掠食。魚類的胸鰭為位於頸後方的附

肢，臀鰭則通常位於魚體腹側後方(圖 27.7)。這兩套成對的鰭給予魚類一個更正確的掌舵機制並增加了魚的敏捷性。

有領類目前仍然存活的兩個綱為：軟骨魚綱與硬骨魚綱。另一個綱，為甲冑魚類或盾皮魚類(placoderms)。盾皮魚類為最早的有領魚類(圖 27.2)，但目前已絕種，而且很明顯地並無留下後裔。第四群稱之為棘魚類(acanthodians)，祖先種已滅絕，可能和硬骨魚類較相近。

軟骨魚綱(Class Chondrichthyes)的成員包括鯊魚(sharks)、鰐(skates)、魷(rays)及銀魷(ratfishes)(表 27.1)。大部分軟骨魚類為掠食性或腐食性，而且大部分生活於海洋。除了牠們銳利的口部與成對附肢外，軟骨魚類還具有表皮性的盾鱗(placoid scale)與軟骨性的內骨骼。

### 軟骨魚綱

Class Chondrichthyes

軟骨魚綱(Chondrichthyes；希臘文 *chondros*，軟骨 + *ichthys*，魚)的成員包括鯊魚(sharks)、鰐(skates)、魷(rays)及銀魷(ratfishes)(表 27.1)。大部分軟骨魚類為掠食性或腐食性，而且大部分生活於海洋。除了牠們銳利的口部與成對附肢外，軟骨魚類還具有表皮性的盾鱗(placoid scale)與軟骨性的內骨骼。

板鰐亞綱(Elasmobranchii；希臘文 *elamos*，板 + *branchia*，鰓)包括鯊魚、鰐及魷等，大約 700 種(圖 27.8)。鯊魚大約起源於 3 億 7 千 5 百萬年前泥盆紀中期