

腔肠动物平衡感觉器官结构的研究进展

李海云^① 王学科^② 罗靖禹^② 孙京臣^{①*}

① 华南农业大学动物科学学院 广州 510642; ② 华南农业大学生命科学学院 广州 510642

摘要: 本文概述了腔肠动物的平衡感觉器官结构: 刺胞动物掌状伞形螅 (*Corymorpha palma*) 固着器末端的无纤毛平衡囊、软水母 (Leptomedusae) 钟形伞缘的开放型和封闭型平衡囊、筐水母 (Narcomedusae) 外伞表面外伞神经环上方边缘有感觉棍的间囊水母 (*Aegina*) 和有感觉乳突及感觉棍的嗜阳水母 (*Solmissus*) 的平衡囊、硬水母 (Trachymedusae) 外伞神经环上方边缘的平衡囊、钵水母 (Scyphozoa) 伞缘的感觉棍和立方水母 (Cubozoa) 伞缘稍上方的感觉棍, 栉水母 (Ctenophore) 反口面中央的平衡囊或顶器官。本文内容对理解其他水生无脊椎动物的平衡感觉器官的结构及功能有重要意义, 同时也可能作为对现行动物学相关教材内容的有益补充。

关键词: 腔肠动物; 平衡感觉器官; 结构; 研究进展

中图分类号: Q954.1 文献标识码: A 文章编号: 0250-3263 (2021) 06-949-10

Equilibrium Sensory Organ Structures in Coelenterate

LI Hai-Yun^① WANG Xue-Ke^② LUO Jing-Yu^② SUN Jing-Chen^{①*}

① College of Animal Science, South China Agricultural University, Guangzhou 510642;

② College of Life Science, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China

Abstract: This paper provides an overview of the equilibrium sensory organ structures in Coelenterate. Statocyst lacks cilia at the end of the holdfast in fairy palm *Corymorpha palma*. Open and closed statocysts lie on the bell margin of Leptomedusae. The statocysts of Narcomedusae lie on the exumbrellar surface just above the exumbrellar nerve ring, with a sensory club (*Aegina*) and a sensory papilla carrying a sensory club (*Solmissus*). The statocysts of Trachymedusae lie around the margin above the exumbrellar nerve ring. Rhopalia locate on the edge of the umbrella in Scyphozoa and slightly above umbrella edge in Cubomedusae. Statocysts or apical organs of Ctenophores locate at the aboral end of the bodies. This article has great significance for understanding the structures and functions of equilibrium sensory organs of aquatic invertebrates, and it might also be a useful supplement to the current zoological textbooks.

Key words: Coelenterate; Equilibrium sensory organ; Structure; Research progress

基金项目 国家自然科学基金项目 (No. 31872426), 广东省教学质量工程项目 (No. 220386), 华南农业大学教学质量工程项目 (No. zlgc19027);

* 通讯作者, E-mail: cyfz@scau.edu.cn;

第一作者介绍 李海云, 女, 教授; 研究方向: 无脊椎动物生物学; E-mail: hylis@scau.edu.cn。

收稿日期: 2021-06-17, 修回日期: 2021-10-06 DOI: 10.13859/j.cjz.202106018

动物学教材作为教学活动的“剧本”，其内容的精简与凝练，是教学改革的重要举措。近年来，我们一直进行着相应适用教材的编写与教改研究（李海云等 2018, 2019a, b, 李海云 2021）。现有教材在无脊椎动物的教学内容中，平衡感觉器官没有介绍或介绍很少（刘敬泽等 2013, 吴志新 2015, 宋憬愚 2017, 陈小麟等 2019, 许崇任等 2020）或有一些介绍但不够系统（刘凌云等 2009）。平衡感觉器官是一种以探测引力方向为主的感觉器官，不同类群动物的平衡感觉器官的数目、大小及结构均有差异，与动物体本身的构造、生活方式及其生存环境有关，而与动物演化水平关系不大。其基本结构要素相似，均含有凝结核团块（平衡石：其瞬时位置取决于所受重力）及感觉结构（细胞器、毛细胞、表皮感觉毛及感觉垫等），其中，感觉结构受到平衡石位置的机械影响，能将信息传到神经系统。在演化过程中，这两种结构要素产生了许多不同的表现形式，在水生无脊椎动物中最为明显，因为这些动物群不是演化的单系群（Budelmann 1988）。腔肠动物（Coelenterate）在演化地位上比较特殊，其体制为辐射、两辐射、四辐射、六辐射和八辐射对称为主，适应水生生活。本文仅就部分腔肠动物的平衡感觉器官结构进行较系统的概述，以此进一步理解其他水生无脊椎动物的平衡感觉器官，同时将可能补充现行动物学教材相关内容的欠缺。

腔肠动物传统上含刺胞动物（Cnidaria）和栉水母（Ctenophore）两个动物门。但近期有学者根据分子数据推导认为栉水母或是低等的后生动物，或与刺胞动物互为并系（Wallberg et al. 2004, Ryan et al. 2013, Whelan et al. 2015, 2017, Laumer et al. 2018, Li et al. 2021）。腔肠动物所含类群及其分类的确切地位有待于进一步证实。刺胞动物和栉水母在结构上有很多相似之处，两者均为具有两个胚层、有原始消化循环腔和出现简单组织分化的组织水平的多细胞动物。腔肠动物除少数种生活于淡水中，其

余均生活于海水中。

1 刺胞动物的平衡囊

刺胞动物因具有刺细胞而得名，其平衡囊主要发生于水母型世代，以有纤毛的平衡囊为主，极少数缺纤毛。

1.1 无纤毛的平衡囊

掌状伞形螅（*Corymorpha palma*）是一种生活在海洋泥滩上的独居式水螅型刺胞动物，它的水螅体由体壁匍匐延伸到泥中的丝状固着器锚定，其平衡囊存在于丝状固着器末端部，与常规的平衡囊不同，Campbell（1972）认为其缺乏纤毛细胞和神经，平衡石直接靠在囊壁上。

掌状伞形螅的丝状固着器末端由一层内胚层细胞、一层薄薄的中胶层和一层外胚层细胞组成。球形或卵形平衡囊是两个末端内胚层细胞之间的腔，仅被这两个末端细胞的质膜包围（图 1）。末端细胞的核和大部分细胞质位于平衡囊的远端，近端只有一层薄薄的细胞质直接延伸，将平衡囊与中胶层分离开来。囊中平衡石为压实的胞质凝结核，球状或略为不规则，以单位膜为界。

Campbell（1972）认为，掌状伞形螅信息从平衡囊到效应器（收缩部）系统的传递可能

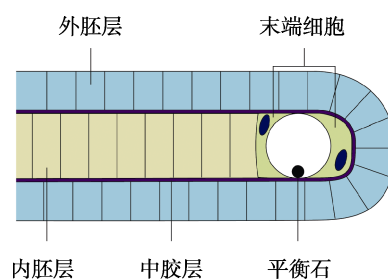


图 1 刺胞动物掌状伞形螅丝状固着器末端平衡囊结构示意图（基于 Campbell 1972 照片绘图）

Fig. 1 Diagram showing a statocyst in a filamentous holdfast end of Cnidaria polyp *Corymorpha palma* (drawing based on photos of Campbell 1972)

外胚层. Ectoderm; 末端细胞. Terminal cells; 内胚层. Endoderm; 中胶层. Mesoglea; 平衡石. Statolith

不是由神经介导的，其固着器末端没有神经细胞。而孤立的末端能显示出正常的重力响应和迁移，提示平衡囊不受远方神经细胞的支配。由于效应器活动发生在平衡囊的几微米范围内，似乎没有必要由神经细胞传导信息。神经传导系统的缺乏可能与缺乏纤毛有关，纤毛通常作为感觉细胞游离面感受刺激的初级结构。

1.2 有纤毛的平衡囊

1.2.1 软水母 (Leptomedusae) 的平衡囊 软水母的平衡囊位于钟型伞缘，数目 8 [帽形水母 (*Tiaropsis*)] 到 300 个以上 [多管水母 (*Aequorea*)]，为缘膜上的袋状结构。在帽形水母和多开囊水母 (*Mitrocomella*) 中近端是开放的，为开放型平衡囊 (图 2a)。而在哈里水母 (*Halistaura*)、杯水母 (*Phialidium*) 和多管水母中是封闭的，为封闭型平衡囊 (图 2b)。平衡囊的大小变化很大，结构却很相似：外部覆盖着单层上皮，内部远端衬有薄上皮，近端内衬有感觉细胞。平衡囊中含有石细胞，内有平衡石。平衡石由石细胞产生，一般为含有硫酸钙的凝结核，在有些种中还可能存在磷酸钙 (Singla 1975)。

1.2.2 筐水母 (Narcomedusae) 的平衡囊 筐水母的平衡囊位于外伞表面，正好在外伞神经环下方 (图 3)。间囊水母 (*Aegina*) 在每对触手间有 4 ~ 8 个平衡囊，成体中平衡囊的总数可能达 30 个以上。嗜阳水母 (*Solmissus*) 有 8 个平衡囊。每个平衡囊都有一层高上皮细胞组成的基底垫，即感觉垫或纤毛垫。基底垫中央出现一个自由悬挂的小体，在间囊水母称为感觉棍 (图 3a)，在嗜阳水母称为带有感觉乳突的感觉棍 (图 3b)，两种水母的平衡囊在基底垫细胞、平衡石细胞及平衡石大小及数目上均有区别 (图 3)。

软水母平衡囊的感觉纤毛，尤其是存在于毗邻石细胞的感觉细胞上的感觉纤毛，靠近并平行于石细胞膜。在筐水母中，基底垫和感觉乳突的感觉纤毛又长又粗。软水母感觉纤毛和筐水母感觉棍纤毛没有小根，但基底垫和感觉乳突的纤毛有发育良好的小根，纤毛为常规的“9+2”式结构 (Singla 1975)。

1.2.3 硬水母 (Trachymedusae) 的平衡囊 硬水母指状阿格兰莎 (*Aglantha digitale*) 成体有 8 个结节状平衡囊和 3 型纤毛感觉受体。各个

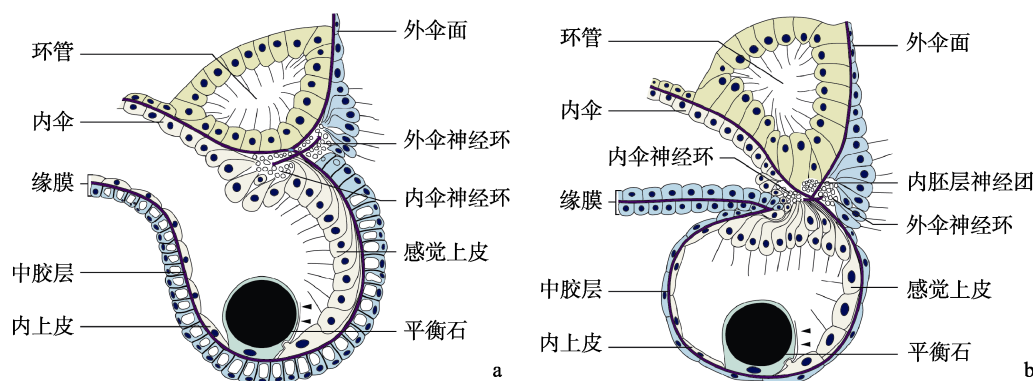


图 2 软水母的平衡囊径向切面结构示意图 (仿 Singla 1975)

Fig. 2 Diagrams showing radial sections of Leptomedusae (after Singla 1975)

a. 开放型平衡囊; b. 封闭型平衡囊。a. The open type statocyst; b. The closed type statocyst.

注意内上皮朝向缘膜、石细胞和感觉上皮。Note inner epithelium towards the velum, lithocyte and sensory epithelium.

环管. Circular canal; 内伞. Subumbrella; 缘膜. Velum; 中胶层. Mesoglea; 内上皮. Inner epithelium; 外伞面. Exumbrellar surface; 外伞神经环. Exumbrellar nerve ring; 内伞神经环. Subumbrellar nerve ring; 感觉上皮. Sensory epithelium; 平衡石. Statolith; 内胚层神经团. Endodermal nervous mass

平衡囊自由地悬挂在一对触手基部之间伞状边缘形成的凹槽中(图 4a)。每个平衡囊都由一个近端的柄与外伞表面相连。平衡囊的远端部

包含的凝结物为其平衡石。覆盖平衡囊的上皮细胞既有纤毛感觉细胞,也有上皮肌肉细胞(Singla 1983)(图 4b, c)。

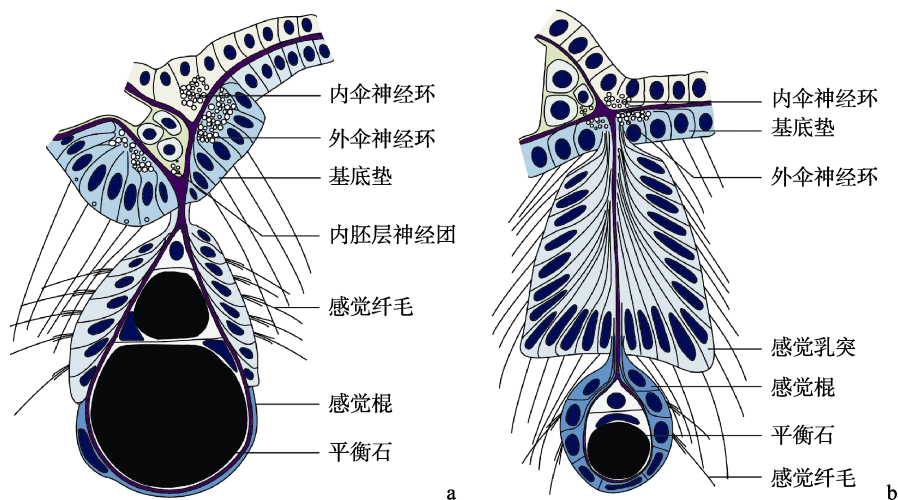


图 3 筐水母的平衡囊径向切面结构示意图(仿 Singla 1975)

Fig. 3 Diagrams showing the radial sections of the statocysts of Narcomedusae (after Singla 1975)

a. 四手间囊水母的平衡囊; b. 马氏嗜阳水母的平衡囊。a. The statocyst of *Aegina citrea*; b. The statocyst of *Solmissus marshalli*.

内伞神经环. Subumbrellar nerve ring; 外伞神经环. Exumbrellar nerve ring; 基底垫. Basal cushion; 内胚层神经团. Endodermal nervous mass; 感觉纤毛. Sensory cilium; 感觉棍. Sensory club; 平衡石. Statolith; 感觉乳突. Sensory papilla

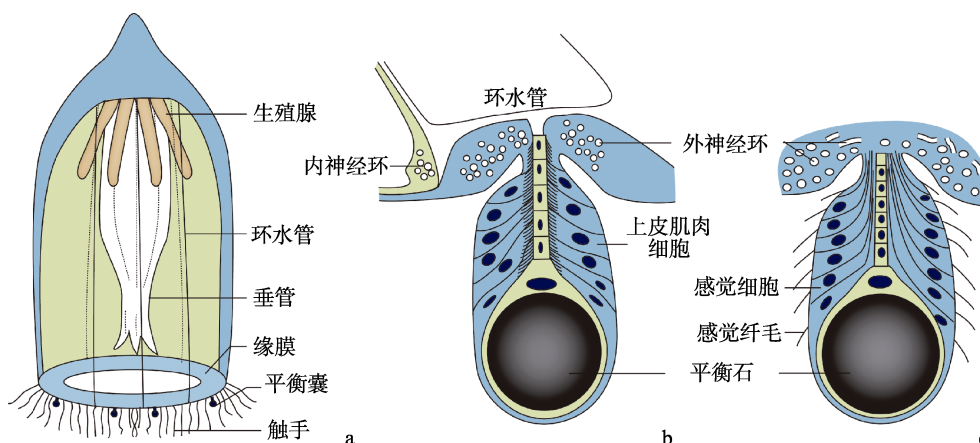


图 4 成体硬水母指状阿格兰莎平衡囊的位置及结构示意图(仿 Singla 1983)

Fig. 4 Diagrams showing the position and structure of statocysts in adult Trachymedusae (after Singla 1983)

a. 平衡囊位于伞状边缘; b. 平衡囊径向切面; c. 平衡囊切向切面。

a. Location of statocysts on the umbrellar margin; b. Radial section of a statocyst; c. Tangential section of a statocyst.

生殖腺. Gonad; 辐水管. Radial canal; 垂管. Manubrium; 缘膜. Velum; 平衡囊. Statocyst; 触手. Tentacle; 环水管. Ring canal; 内神经环. Inner nerve ring; 外神经环. Outer nerve ring; 上皮肌肉细胞. Epitheliomuscular cell; 感觉细胞. Sensory cell; 感觉纤毛. Sensory cilium; 平衡石. Statolith

3 型纤毛感觉受体分别为, 基底垫 (感觉垫或纤毛垫)、有微绒毛的纤毛感觉细胞和无微绒毛的纤毛感觉细胞 (图 5)。基底垫由一组有微绒毛的纤毛感觉细胞构成, 每个细胞都有一

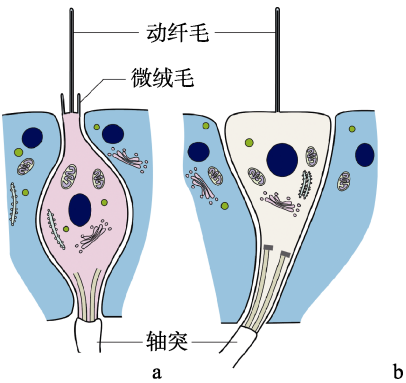


图 5 两型纤毛感觉细胞结构示意图
(改绘自 Singla 1983)

Fig. 5 Schematic diagram showing structures of two types of cilia sensory cells (redrawing after Singla 1983)

a. 有微绒毛的纤毛感觉细胞; b. 无微绒毛的纤毛感觉细胞。
a. Ciliary sensory cell with microvilli; b. Ciliary sensory cell without microvilli.
动纤毛. Kinocilium; 微绒毛. Microvilli; 轴突. Axon

条被一微绒毛环包围的顶端动纤毛 (kinocilium)。与基底垫细胞关联的轴突进入神经环 (Singla 1983, Holtmann et al. 2001)。

1.2.4 钵水母 (Scyphozoa) 的感觉棍 钵水母的代表动物海月水母 (*Aurelia aurita*) 伞缘有 8 个感觉棍 (rhopalia) (图 6a) (Chapman 2011)。每个感觉棍有一对特殊的感受垂片 (其可能是化学感受器), 1 个简单的眼点, 外部有保护帽进行保护, 眼点的下方为平衡囊, 感觉棍本身也有感觉棍垂片 (图 6b)。平衡囊的作用原理 (图 6c): 当动物处于水平位置时, 平衡石未触到感觉毛, 当动物向侧面倾斜时, 平衡石向感觉毛摆动, 刺激到感觉毛, 并向与感觉细胞相联系的肌肉发出神经信号, 这些肌肉收缩可使动物恢复正确的位置或方向 (Pechenik 2015, 李海云等 2019a)。

1.2.5 立方水母 (Cubomedusae) 的感觉棍 立方水母是演化地位最高等的刺胞动物, 已知近 50 种, 全为海生。水母型为主, 水螅型在已知立方水母中不明显或多数未知。水母体伞部高可达 25 cm, 多数种类约 2~3 cm, 伞部横切面方形, 俗称箱水母。伞缘方形的四角各有

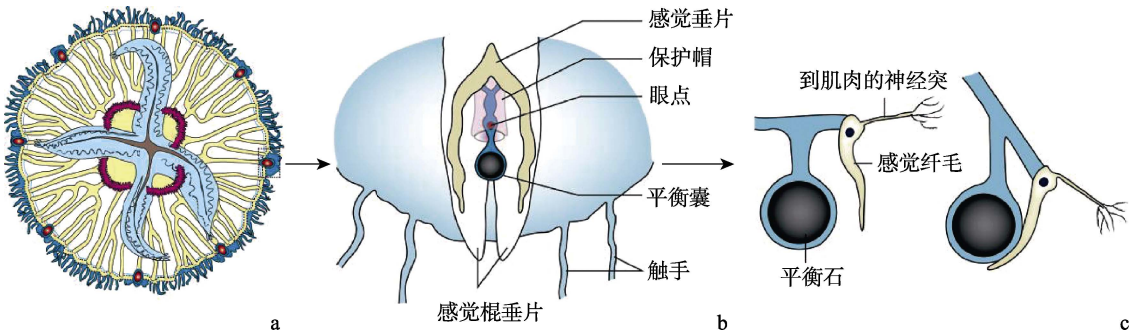


图 6 海月水母及其感觉棍、平衡囊局部放大结构示意图

Fig. 6 Diagrams showing the moon jelly of *Aurelia aurita* and amplified structure of its rhopalium and statocyst

a 引自李海云等 2019a, b~d 根据 Pechenik 2015 改绘。a cited from Li et al. 2019a, b - d redrawing according to Pechenik 2015.
a. 海月水母示 8 个感觉棍; b. 1 个感觉棍细节; c. 平衡囊作用原理。
a. *Aurelia aurita* shows 8 rhopalia; b. Detail of one rhopalium; c. The principle of statocyst operation.
感觉垂片. Sensory lappet; 保护帽. Protective hood; 眼点. Ocellus; 平衡囊. Statocyst; 触手. Tentacles; 感觉棍垂片. Rhopalial lappet; 到肌肉的神经突. Neurite to muscle; 感觉纤毛. Sensory cilium; 平衡石. Statolith

1 条或 1 组触手，触手基部分化为扁平、坚韧的叶片状结构，称叶状体 (pedalia) (图 7a)。4 个感觉棍位于叶状体对应伞缘稍上方的凹穴内。感觉棍结构较为复杂，其上有 6 个眼。6 个眼中，位于中央的 2 个眼有晶体结构，与脊椎动物眼的结构成分类似，上方的较小，下方的较大；侧面的 4 个眼较小且分成 2 对，上方的 1 对为小坑状，称为坑眼 (pit eye)，下方的 1 对呈新月状，称为裂缝眼 (slit eye)。感觉棍下方为平衡囊 (图 7b, c)，平衡囊内有平衡石，囊壁有纤毛感觉细胞 (Kozmik et al. 2008, O'Connor et al. 2009, Liegertová et al. 2015)。

刺胞动物的平衡囊主要发生于水母型世代，只有少数异常水螅体有平衡囊，如昏糊水母 (Narcomedusan) 中海沙螅 (*Halammohydra*) 和耳螅 (*Otohydra*) 的水螅体。螅形目 (Hydroida) 水螅体没有平衡囊。Salvini-Plawen (1966) 描

述过管水母 (*Siphonohydra adriatica*) 的生殖体样结构，可能为平衡囊；Swedmark 等 (1966) 研究过耳状囊水母 (*Euphysa aurata*) 的类似器官。在这两例中，可能的平衡囊似乎与伞形螅的相似，但位于触手轮近端的下方，有感觉纤毛。很可能伞形螅的所有种以及相关的枝葵螅属 (*Branchiocerianthus*) 的固着器末端部均有平衡囊。绝大多数平衡囊有感觉纤毛，且用于区分被胚亚目 (Calyptriblastea) 和裸胚亚目 (Gymnoblastea)。两个目代表种的水母体，前者有平衡囊，后者没有平衡囊 (Horridge 1969, Campbell 1972)。伞形螅属于裸胚亚目，却有无纤毛的平衡囊，较为特殊。

2 栉水母的平衡囊

栉水母以具有栉带和黏细胞等与刺胞动物和其他动物相区别 (Pang et al. 2008)。

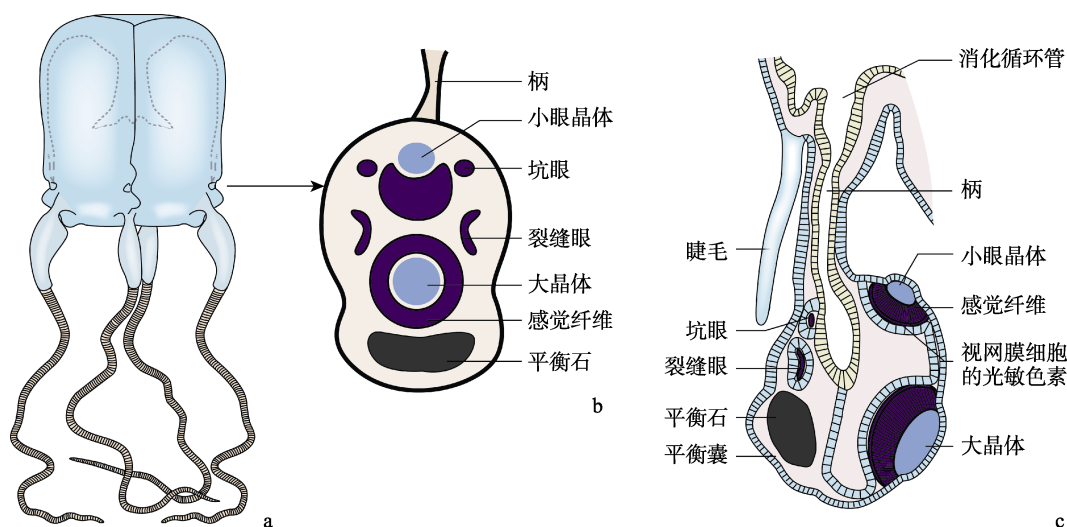


图 7 立方水母及其感觉棍、平衡囊局部放大结构示意图

Fig. 7 Diagrams showing the structure of cubomedusan and amplified structure of its rhopalium and statocyst

a 和 c 根据 Pechenik 2015 改绘，b 改绘自 Liegertová et al. 2015。

a and c redrawing according to Pechenik 2015, b redrawing from Liegertová et al. 2015.

a. 立方水母外观；b. 1 个放大的感觉棍；c. 感觉棍结构示意图。

a. Extrinsic feature of *Carybdea* sp.; b. One rhopalium enlarged; c. The structure of the rhopalium.

柄. Stalk; 小眼晶体. Lens of ocellus; 坑眼. Pit eye; 裂缝眼. Slit eye; 大晶体. Large lens; 感觉纤维. Sensory fibers; 平衡石. Statolith; 平衡囊. Statocyst; 睫毛. Cilium; 消化循环管. Gastrovascular canal; 视网膜细胞的光敏色素. Light-sensitive pigment of retinal cells

2.1 侧腕栉水母（*Pleurobrachia*）的平衡囊

侧腕栉水母反口面顶部中央有一顶器官（apical organ），即平衡囊，内有碳酸钙成分为主的平衡石，平衡石坐落在被称为平衡器（balancers）或弹簧（springs）的 4 簇融合的纤毛之上，平衡石上方有一个由纤毛上皮组成的盖帽（穹顶）罩住（图 8）（Krisch 1973，Aronova 1974，Brusca et al. 2016，Hickman et al. 2016，李海云等 2019a）。

2.2 兜水母（*Bolinopsis mikado*）的平衡囊

兜水母的平衡囊与侧腕栉水母的类似，位于反口面近端部中央。由穹顶罩住，平衡石坐落在平衡器上，囊壁上皮层四周有 4 簇硬毛、4 组层状体和 2 个上皮乳头（图 9）。

2.3 栉水母平衡囊的纤毛类型

对栉水母顶器官中的纤毛类型有过一些研究（Tamm et al. 2002，Tamm 2016，Norekian et al. 2019，Jokura et al. 2020）。兜水母顶器官含有 6 型具有不同轴丝的纤毛（表 1）：典型的“9 + 2”可动轴丝，此类又包括有动力蛋白外臂和内臂、仅有内臂和没有动力蛋白臂 3 种类

型；A 管中有的有电子密集的蛋白；“9 + 0”轴丝，缺乏中央成对的微管；具有薄片层分隔结构的轴丝。考虑到“9 + 2”轴丝结构被认为是祖先形式的纤毛，栉水母顶器官可看成是一个精心组装的改良纤毛囊腔，能够感觉和传递细胞外刺激，并产生各种方向的液体流动。当将栉水母翻转使其口面向上时，感觉细胞可感知平衡石的重量，接受信号，通过神经纤维传至栉带下面的肌纤维，引起栉板收缩，带动栉板上的纤毛迅速摆动，使身体恢复到原来的正常位置。

3 小结

腔肠动物中刺胞动物的平衡囊有或无纤毛，以有纤毛者为主，或是开放型，或是封闭型。软水母的平衡囊位于钟型伞缘；筐水母的平衡囊位于外伞表面，外伞神经环下方；硬水母的平衡囊悬挂在触手基部之间伞状边缘形成的凹槽中；钵水母的平衡囊位于伞缘眼点的下方；立方水母的平衡囊与 6 个眼同时位于感觉棍上。刺胞动物的平衡囊最少是 4 个，多可达

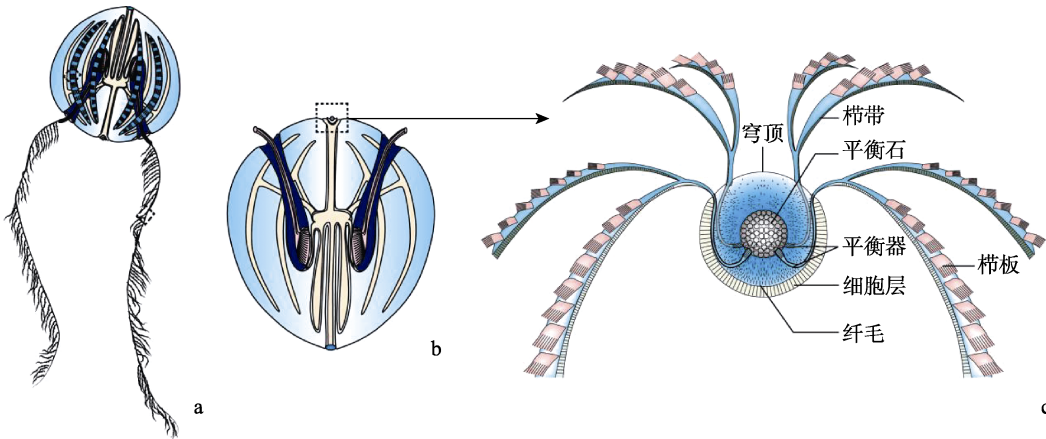


图 8 侧腕栉水母及其反口面平衡囊放大结构示意图

Fig. 8 Diagrams showing structure of *Pleurobrachia*, a ctenophore and its statocyst on aboral surface

a 和 b 引自李海云等 2019a，c 根据 Brusca et al. 2016 绘图。a and b cited from Li et al. 2019a，c drawing according to Brusca et al. 2016.

a. 外观；b. 反口面平衡囊在体位置；c. 平衡囊放大及其与 8 条栉带的关系。

a. External view；b. The position of statocyst on aboral surface；c. The statocyst and its relationship to the eight comb belts.

穹顶. Dome；栉带. Comb belt；平衡石. Statolith；平衡器. Balancers；细胞层. Cellular lining；纤毛. Cilia；栉板. Comb plate

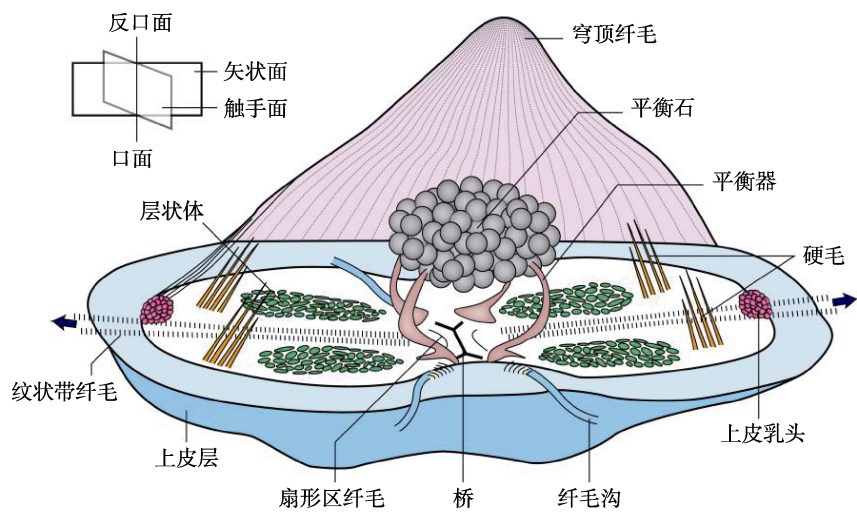


图 9 兜水母的平衡囊结构示意图（根据 Jokura et al. 2020 绘图）

Fig. 9 Diagram showing statocyst of the ctenophore *Bolinopsis mikado* (drawing after Jokura et al. 2020)

箭头表示极性场的方向。Arrows indicate the direction of the polar field.

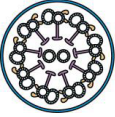
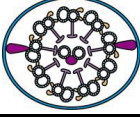
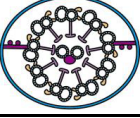
反口面. Aboral surface; 口面. Oral surface; 矢状面. Sagittal plane; 触手面. Tentacular plane; 纹状带纤毛. Striated tract cilia; 层状体. Lamellate bodies; 穹顶纤毛. Dome cilium; 平衡石. Statolith; 平衡器. Balancer; 硬毛. Bristles; 上皮乳头. Epithelial papilla; 纤毛沟. Ciliated groove; 桥. Bridge; 扇形区纤毛. Fan cilia 上皮层. Epithelial floor

表 1 兜水母的平衡囊中各类型纤毛及栉板纤毛的结构及长度比较（数据引自 Jokura et al. 2020）

Table 1 Structure and length comparison among different statocyst cilia and comb plate cilia of *Bolinopsis mikado* (Data is cited from Jokura et al. 2020)

纤毛名称 Name of cilia	纤毛类别 Type of cilia	纤毛结构示意图 Structure diagrams		纤毛特征 Characteristic	纤毛长度 (μm) Length of cilia
		近端 Proximal	远端 Distal		
穹顶纤毛 Dome cilium	多纤毛 Multicilia			有内动力蛋白臂，无外动力蛋白臂 Have inner dynein arms and no outer dynein arms	311.4 ± 8.2
平衡器纤毛 Balancer cilium	单纤毛 Monocilia			微管内蛋白 Microtubule inner proteins	96.9 ± 10.6
纤毛沟纤毛 Ciliated groove cilium	多纤毛 Multicilia			具有薄片层分隔结构 Compartmenting lemellae	22.2 ± 9.8
层状体纤毛 Lamellate body cilium	多纤毛 Multicilia			无动力蛋白臂 Dynein less	3.4 ± 1.3
硬毛纤毛 Bristle cilium	单纤毛 Monocilia			无动力蛋白臂 Dynein less	78.6 ± 12.3

续表 1

纤毛名称 Name of cilia	纤毛类别 Type of cilia	纤毛结构示意图 Structure diagrams		纤毛特征 Characteristic	纤毛长度 (μm) Length of cilia
		近端 Proximal	远端 Distal		
扇形区纤毛 Fan cilia	多纤毛 Multicilia			典型的“9+2”结构 Typical “9+2” structure	49.6 ± 5.8
纹状带纤毛 Striated tract cilia	多纤毛 Multicilia			典型的“9+2”结构 Typical “9+2” structure	11.1 ± 0.5
栉板纤毛 Comb plate cilia	多纤毛 Multicilia			具有薄片层分隔结构 Compartmenting lemellae	1 000.0 ± 0.2

300 个以上。刺胞动物的平衡囊有两种类型感觉细胞,即有微绒毛和无微绒毛纤毛感觉细胞。栉水母的平衡囊 1 个, 位于反口面中央, 平衡囊内均有平衡石结构, 其平衡石由平衡器附着固定。囊壁不同结构的毛细胞纤毛数目、纤毛结构和长度不同。当动物空间位置变动或运动时, 平衡石受重力作用, 发生移动而刺激到毛细胞, 毛细胞将冲动传入神经, 传出信息支配肌肉以调整动物的空间位置或运动方向。

参 考 文 献

Aronova M. 1974. Electron microscopic observation of the aboral organ of Ctenophora. I. The gravity receptor. Zeitschrift für mikroskopisch-anatomische Forschung, 88(2): 401–412.

Brusca R C, Moore W, Shuster S M. 2016. Invertebrates. 3th ed. Massachusetts: Sinauer Associates.

Budelmann B U. 1988. Morphological diversity of equilibrium receptor systems in aquatic invertebrates // Atema J, Fay R R, Popper A N, et al. Sensory Biology of Aquatic Animals. New York: Springer, 757–782.

Campbell R D. 1972. Statocyst lacking Cilia in the Coelenterate *Corymorpha palma*. Nature, 238(5358): 49–50.

Chapman D M. 2011. Microanatomy of the bell rim of *Aurelia aurita* (Cnidaria: Scyphozoa). Canadian Journal of Zoology, 77(1): 34–46.

Hickman C P, Roberts P, Larry S. 2016. Integrated Principles of

Zoology.17th ed. Boston: McGraw-Hill.

Holtmann M, Thurm U. 2001. Variations of concentric hair cells in a Cnidarian sensory epithelium (*Coryne tubulosa*). The Journal of Comparative Neurology, 432(4): 550–563.

Horridge G A. 1969. Statocysts of medusae and evolution of stereocilia. Tissue Cell, 1(2): 341–353.

Jokura K, Inaba K. 2020. Structural diversity and distribution of cilia in the apical sense organ of the ctenophore *Bolinopsis mikado*. Cytoskeleton, 77: 442–455.

Kozmik Z, Ruzickova J, Jonasova K, et al. 2008. Assembly of the cnidarian camera-type eye from vertebrate-like components. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 105(26): 8989–8993.

Krisch B. 1973. Über das Apikalorgan (Statocyste) der Ctenophore *Pleurobrachia pileus*. Zeitschrift Für Zellforschung Und Mikroskopische Anatomie, 142(2): 241–262.

Laumer C E, Gruber-Vodicka H, Hadfield M G, et al. 2018. Support for a clade of placozoa and cnidaria in genes with minimal compositional bias. eLife, 7: e36278. DOI: <https://doi.org/10.7554/eLife.36278>

Li Y, Shen X X, Evans B, et al. 2021. Rooting the animal tree of life. (The Author(s) 2021. Published by Oxford University Press on behalf of the Society for Molecular Biology and Evolution). DOI:10.1101/2020.10.27.357798.

Liebertová M, Pergner J, Kozmiková I, et al. 2015. Cubozoan genome illuminates functional diversification of opsins and

- photoreceptor evolution. *Scientific Reports*, 5: 11885–14396.
DOI: 10.1038/srep14396.
- Norekian T P, Moroz L L. 2019. Neural system and receptor diversity in the ctenophore *Beroë abyssicola*. *The Journal of Comparative Neurology*, 527: 1986–2008.
- O'Connor M, Garm A, Nilsson D E. 2009. Structure and optics of the eyes of the box jellyfish *Chiropsella bronzie*. *Journal of Comparative Physiology A*, 195: 557–569.
- Pang K, Martindale M Q. 2008. Ctenophores. *Current Biology*, 18(24): R1119–R1120.
- Pechevnik J A. 2015. *Biology of the Invertebrates*. 7th ed. New York: McGraw-Hill Education.
- Ryan J F, Pang K, Schnitzler C E, et al. 2013. The genome of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* and its implications for cell type evolution. *Science*, 342(6164): 1336.
- Salvini-Plawen L V. 1966. Zur Kenntniss der Cnidaria des Nordadriatischen Mesopsammon. *Verh. Inst. f. Meerforsch. Bremerhaven Sonderb*, II: 165–186.
- Singla C L. 1975. Statocysts of hydromedusae. *Cell and Tissue Research*, 158(3): 391–407.
- Singla C L. 1983. Fine structure of the sensory receptors of *Aglantha digitale* (Hydromedusae: Trachylina). *Cell and Tissue Research*, 231(2): 415–425.
- Swedmark B, Teissier G. 1966. The Actinulida and their evolutionary significance. *Symposium Zoology Society London*, 16: 119–133.
- Tamm S L. 2016. Novel structures associated with presumed photoreceptors in the aboral sense organ of ctenophores. *Biological Bulletin*, 231(2): 97–102.
- Tamm S L, Tamm S. 2002. Novel bridge of axon-like processes of epithelial cells in the aboral sense organ of ctenophores. *Journal of Morphology*, 254(2): 99–120.
- Wallberg A, Thollessen M, Farris J, et al. 2004. The phylogenetic position of the comb jellies (Ctenophora) and the importance of taxonomic sampling. *Cladistics*, 20: 558–578.
- Whelan N V, Kocot K M, Moroz L L, et al. 2015. Error, signal, and the placement of Ctenophora sister to all other animals. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112(18): 5773–5778.
- Whelan N V, Kocot K M, Moroz T P, et al. 2017. Author Correction: Ctenophore relationships and their placement as the sister group to all other animals. *Nature Ecology & Evolution*, 1(11): 1737–1746.
- 陈小麟, 方文珍. 2019. *动物生物学*. 5 版. 北京: 高等教育出版社.
- 李海云. 2021. 软体动物光感受器的多样性. *生物学通报*, 56(4): 8–12.
- 李海云, 时磊. 2018. 与时俱进, 更新拓展教学内容——以脊椎动物内耳平衡感觉器官为例. *高校生物学教学研究: 电子版*, 8(6): 54–60.
- 李海云, 时磊. 2019a. *动物学*. 2 版. 北京: 高等教育出版社.
- 李海云, 时磊. 2019b. 拨开迷雾——关于海绵动物骨针的“轴”与“放”. *高校生物学教学研究: 电子版*, 9(5): 57–60.
- 刘敬泽, 吴跃峰. 2013. *动物学*. 北京: 科学出版社.
- 刘凌云, 郑光美. 2009. *普通动物学*. 4 版. 北京: 高等教育出版社.
- 宋憬愚. 2017. *简明动物学*. 2 版. 北京: 科学出版社.
- 吴志新. 2015. *普通动物学*. 3 版. 北京: 中国农业出版社.
- 许崇任, 程红. 2020. *动物生物学*. 3 版. 北京: 高等教育出版社.