

文昌鱼分类学研究及展望

王义权^{1,*}, 方少华²

(1. 厦门大学 生命科学学院, 福建 厦门 361005; 2. 福建海洋研究所, 福建 厦门 361012)

摘要: 文昌鱼是最接近脊椎动物直接祖先的现生动物, 在脊椎动物起源与演化研究中占有极其重要的位置。近年来, 对文昌鱼的研究已引起越来越多的科学家的兴趣, 然而作为生命科学研究的重要基础, 这类动物的分类学研究相对滞后。依据已有的中国文昌鱼资源调查资料, 中国沿海文昌鱼的分布应当十分广泛, 即只要有适合文昌鱼栖息的沙滩, 均有文昌鱼分布的可能。根据目前的分类学研究成果和动物命名法中的优先权原则, 建议将产于青岛等地的文昌鱼种名 *Brachiostoma belcheri tsingtauense* 订正为 *B. japonicus*, 南方的文昌鱼保留其原种名 *B. belcheri*。由此, 目前分布在中国沿海的鳃口文昌鱼属 (*Branchiostoma*) 至少有 2 种, 侧殖文昌鱼属 (*Epigonichthys*) 有 1~3 种, 漂浮文昌鱼 (*Amphioxides pelagicus*) 1 种。DNA 分子标记技术在文昌鱼分类学研究中将会发挥更大的作用。

关键词: 文昌鱼; 动物资源; 分类学; 种名

中图分类号: Q959.287; Q959.287.09 文献标识码: A 文章编号: 0254 - 5853 (2005) 06 - 0666 - 07

Taxonomic and Molecular Phylogenetic Studies of Amphioxus : A Review and Prospective Evaluation

WANG Yi-quan^{1,*}, FANG Shao-hua²

(1. School of Life Sciences, Xiamen University, Xiamen 361005, China;

2. Fujian Institute of Oceanology, Xiamen 361012, China)

Abstract: Amphioxus, as the closest living animal of the last common ancestor of all vertebrates, occupies an extremely important phylogenetic position in the evolution of vertebrates and has attracted the interest of scientists from various research fields in recent years. However, despite their importance for the life sciences, taxonomic studies of amphioxus are relatively limited. In present review, we summarize current progress in both field investigations and taxonomic research of Chinese amphioxus. Based on the investigation data, we assume that amphioxus is distributed in all habitable sandy beaches along the Chinese coast from south to north. According to the rule of priority and recent taxonomic studies on amphioxus, we also propose that the original subspecies *Brachiostoma belcheri tsingtauense* together with the population in most Japanese waters is an independent species and its name should be revised to *B. japonicus*. Consequently, there are at least two species of genus *Brachiostoma* and 1 - 3 of *Epigonichthys* and one of *Amphioxides* in the China Sea. Finally, the application of DNA molecular markers in systematic studies of cephalochordate is evaluated.

Key words: Amphioxus; Animal resources; Taxonomy; Species name

头索动物亚门 (Cephalochordata) 的动物通常统称为文昌鱼 (Amphioxus 或 Lancelet)。早在前寒武纪地层中即已发现这类动物的化石 (Chen et al, 1999), 这一古老生物类群的现存种类已不多, 却广泛分布于世界各地的温带和热带海洋。虽然经历

了 5 亿多年的漫长历史, 但这类动物的形态特征却没有发生多大改变, 终生都具有脊索动物门 (Chordata) 的三大主要特征——背神经管、脊索和咽鳃裂。在分类学上, 文昌鱼与尾索动物亚门 (Urochordata)、脊椎动物亚门 (Vertebrata) 共同构

* 收稿日期: 2005 - 06 - 17; 接受日期: 2005 - 08 - 02

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30470938; 30570208); 福建省自然科学基金资助项目 (D0510002); 厦门市科技计划项目 (3502Z20042015)

* 通讯作者 (Corresponding author), E-mail: wangyq@xmu.edu.cn

成脊索动物门。此外,文昌鱼还有许多其他器官与脊椎动物同源,如可以搏动的腹大动脉、动脉弓以及肝盲囊等,呈现出脊椎动物器官发育的早期状态,是研究脊椎动物器官系统发育的理想模式生物(Holland et al, 2004)。在基因组水平上,文昌鱼基因组长度大约只有高等脊椎动物基因组的 17% (Holland, 2003)。在脊椎动物出现前不久,脊索动物中的一个分支曾出现过基因组加倍,后来这一分支进化发展为现今的脊椎动物。头索动物是这种加倍发生前分化出来的另一支,其基因组反映了脊椎动物祖先的基因组结构特征(Pebusque et al, 1998; Panopoulou et al, 2003),是研究脊椎动物起源与演化的关键类群(Gee, 1994; Lacalli, 2001, 2004)。

在过去几十年中,我国学者对文昌鱼的生物学、胚胎发育和生殖生理等进行过非常深入的研究。但目前人们较为熟知的只是厦门和青岛两地的文昌鱼,这对我国文昌鱼资源和物种分布状况的了解显然是不够的。近年来,在生命科学研究领域,越来越多的研究者把目光投向这一动物类群,文昌鱼在生命科学研究中作为实验动物正日益显现出其独特作用。本文从头索动物的发现和分类系统入手,对我国文昌鱼资源及近期的分类学研究进展作一综述。

1 文昌鱼研究的再度兴起

早在达尔文时期人们即已认识到文昌鱼在追溯脊椎动物起源方面占有极为重要的地位,但是,除了一般教科书在论述动物进化和发育时会提到文昌鱼外,直接关于文昌鱼研究的报道却逐渐减少。其主要原因是由于头索动物种类少,没有明显的经济价值;直接从事这类动物研究的科学家不多。随着近代生命科学的快速发展,包括人类基因组计划在内的多种模式动物(如果蝇、线虫、斑马鱼和小鼠等)基因组研究的深入,人们逐渐发现,在对生命本质的研究中,仅用现有这些常用的模式动物还远远不够,需要拓展一些躯体结构既相对简单,又在个体发育和系统发生上与人类及其他脊椎动物有较好同源性的物种作为模式动物,这种新型模式动物既要有与人等复杂高等生物有较强的可比性(同源性高),同时又要像线虫那样结构简单、便于研究的特点。文昌鱼在进化上的地位及其躯体结构特征正好符合这一要求。此外,它个体小,躯体半透明状,体外受精发育,这些都是作为实验动物的有

利条件。因此,文昌鱼是一种作为进化发育生物学和比较与功能基因组学等研究的非常理想的模式动物(Holland & Holland, 2001; Holland et al, 2004)。

最早引起人们从基因组角度再次关注文昌鱼的是 Garcia-Fernandez 等人(1994)的一项研究成果。他们在 *Nature* 上发表了一篇关于文昌鱼 *Hox* 基因簇组织结构(gene organization)的论文,有力地证明了关于脊椎动物起源时基因组发生重大变化的“2R 假说”(hypothesis on two-round duplication of genome, 即基因组曾发生过两次整体加倍)。从 PubMed 检索得知:1990 年以前,涉及到文昌鱼的论文年平均仅有 2~3 篇;1991~1997 年,年平均仅 7~8 篇;1998~2001 年,年平均 27~28 篇;近几年来平均每年达 40~50 篇。这些论文涉及的学科领域也越来越广泛,多数研究已深入到分子水平。2003 年, Gibson-Brown 等还向美国能源部提出以佛罗里达文昌鱼(*Branchiostoma floridae*)为材料的全基因组研究计划。同样,文昌鱼的研究也倍受国内学者的关注,发表的论文数逐年递增。此外,以文昌鱼为实验材料,在进化、发育、基因功能等领域的研究也正在国内逐步展开。但作为一个重要的动物类群,其分类学研究却显得十分不够。

2 头索动物亚门的发现与分类系统

2.1 文昌鱼的早期发现与命名

全世界现存头索动物亚门的种类并不多,迄今报道过的仅有数十种。1774 年,德国动物学家 Pallas 在英国南部海岸首次采获文昌鱼,当时误以为是软体动物门的一种肺螺类动物,故命名为 *Limax lanceolantum*;直至 1834 年,Costa 在意大利的那不勒斯海岸不远处,再次采到文昌鱼,他以为是一新物种,并误将其口须当作这种动物的鳃,故命名为 *Branchiostoma lubricum*;两年后 Yarrell 在地中海沿岸再次发现文昌鱼,由于 Yarrell 只知道 Pallas 关于文昌鱼的描述,不知道 Costa 的命名,同时他认为 Pallas 将其作为一种软体动物是错误的,这种动物有许多类似脊椎动物的特征,因此,重新将其命名为 *Amphioxus lanceolantum*,保留了 Pallas 定的种名(Tattersall, 1903)。但根据命名法的优先性原则,这一物种的有效种名应该为 *Branchiostoma lanceolantum*,主要分布在欧洲的大西洋和地中海沿岸,通常又称之为大西洋文昌鱼或欧洲文昌鱼。

2.2 分布于西太平洋的文昌鱼 *Branchiostoma*

belcheri 的分类学研究

另一种分布广泛、研究较多的文昌鱼是分布于西太平洋的白氏文昌鱼 (*Branchiostoma belcheri*)。1847年, Gray 描述了采自马来西亚 Borneo (婆罗洲, 现为马来西亚的沙捞越州) 的文昌鱼标本, 并将其定名为新种 *Branchiostoma belcheri*; 直到 1895年, Andrews 获得 6 尾采自日本福冈附近的文昌鱼, 经过鉴定认为可能也是 *B. belcheri*; 但后来 Willey 认为 Andrews 描述的日本产文昌鱼应作为 *B. belcheri* 的变种, 将其种名写成 *B. belcheri* var. *japonicus* (Willey, 1897)。实际上, 1897年 Nakagawa 也观察了 40 余尾采自日本鹿儿岛县御所浦 (Goshogawara) 和天草 (Amakusa) 的标本, 并发现这些标本与所有的已知文昌鱼不同, 由于缺少足够的资料, 当时并没有把它定为新种 (Nishikawa, 1981)。虽然后来 Jordan 和 Snyder (1901) 把采自日本小網代湾 (Koajiro Bay) 和御崎 (Misaki) 的标本以及 Andrews 和 Nakagawa 描述的标本定为新种 *B. nakagawae*, 但很快又被 Lönnberg (1901) 发现, 是 *B. belcheri japonicus* 的同物异名。然而, Tattersall (1903) 比较了日本文昌鱼与采自斯里兰卡的 *B. belcheri* 后认为两者无明显区别, 日本文昌鱼也应为 *B. belcheri*。此后日本文昌鱼种名在文献中的使用较混乱, 有人用 *B. belcheri*; 也有人用 *B. japonicum*。直到 1981年, Nishikawa 根据对日本文昌鱼多年的系统研究结果, 认为除了产于日本有明海 (Ariake Sea) 和天草群岛 (Amakusa Islands) 的文昌鱼, 在形态上介于 *B. belcheri tsingtauense* 和 *B. belcheri* (实际上是指指名亚种) 之间, 其他各地产的文昌鱼均与青岛文昌鱼十分相似, 前者是一中间类型 (intermediate form), 后者为 *B. belcheri tsingtauense*。此后, 研究者一般均把日本的文昌鱼当作 *B. belcheri tsingtauense* 对待。

2.3 头索动物的分类系统

文昌鱼的发现虽然很早, 多数种类命名于 19 世纪下半叶至 20 世纪 30 年代。此后有关文昌鱼的分类学研究论文逐渐减少, 从事文昌鱼采集分类研究的学者也逐渐减少。这表明文昌鱼分类学问题已不再吸引动物学研究者的兴趣。这类世界性分布的小型海洋动物在形态上缺乏易于区分的鉴别特征, 其分类系统不稳定, 给研究带来诸多不便, 也是研究兴趣减弱的一个原因。

关于头索动物的分类系统, Bigelow et al

(1948) 认为头索动物亚门只有 Amphioxiformes 一个目, 包括 3 个科: 鳃口文昌鱼科 (Brachiostomidae)、侧殖文昌鱼科 (Epigonichthyidae) 和浮游文昌鱼科 (Amphioxididae)。其中浮游文昌鱼科的种类不同于其他营底栖钻沙生活的文昌鱼成体, 而是在大洋中营浮游生活。这个类群的分类地位目前仍有很大争议, 一种观点认为这是文昌鱼的一个类群, 终生营浮游生活; 而另一种观点认为可能是某种文昌鱼的幼体, 因漂浮到大洋中找不到合适的沙质海床, 故保持幼体状态, 是一种“幼体持续”, 甚至能够性腺发育, 呈现“幼体成熟”现象, 不应作为独立的物种。Nelson (1984) 在 *Fishes of the World* 第 2 版中也采用 Bigelow 关于头索动物分为 Amphioxiformes 一个目的分类系统, 但仅保留了鳃口文昌鱼科和侧殖文昌鱼科两个科, 由于怀疑浮游文昌鱼的存在而没有采纳浮游文昌鱼科。1994年, Nelson 在 *Fishes of the World* 第 4 版中, 又将侧殖文昌鱼科撤消, 把原先隶属于该科的侧殖文昌鱼属 (*Epigonichth*) 并入鳃口文昌鱼科, 原鳃口文昌鱼科的种类则归并在鳃口文昌鱼属 (*Branchiostoma*), 这样头索动物亚门只有 1 目 1 科 2 属 22 种, 即鳃口文昌鱼属和侧殖文昌鱼属。1996年, Poss & Boschung 系统地整理了全世界已发表的文昌鱼分类学文献和各地馆藏的 1 724 件文昌鱼类标本后发现, 在全部已命名的 50 个文昌鱼种名中, 只有鳃口文昌鱼属 22 种和侧殖文昌鱼属 7 种为有效种, 其余 (42%) 为同物异名; 把曾经用过的长吻文昌鱼属 (*Dolichorhynchus*) 并入鳃口文昌鱼属, 偏殖文昌鱼属 (*Asymmetron*) 并入侧殖文昌鱼属, 而且也不承认浮游文昌鱼的存在。虽然 Andrews 于 1893 年定名鲁卡偏殖文昌鱼 (*Asymmetron lucayanum*) 时所建立的属名被 Nelson、Poss 等认为是无效属名, 但最近 Nishikawa (2004) 认为应恢复偏殖文昌鱼属, 并发表了采自鹿儿岛西南 200 多米深海中的一个新种 *Asymmetron inferum*, 随后还进一步提供了 mtDNA 序列分析数据支持这一结论 (Nohara et al, 2005a)。如果这一新种最终得到公认, 将是偏殖文昌鱼属的第二个种。

3 我国文昌鱼的早期记载与分类

3.1 我国文昌鱼的发现和定名

福建厦门沿海渔民自古就有捕捞文昌鱼的传统。早在 1936 年, 陈子英先生就在《厦大海产生

物研究场报告》中发表过“福建南部厦门文昌鱼的历史”。虽然我们无法获得该文的原文,但在金德祥(1988)《厦门文昌鱼的生物学》一文中曾详细转述过该文中许多关于文昌鱼的民间传说,其历史可以追溯到唐代。但是有关于我国沿海文昌鱼的正式科学报道,最早是美国学者 Light (1923) 在厦门大学生物系任教时于 Science 上发表的 1 篇论文,报道了当时厦门大学附近的海滨有大量文昌鱼资源,描述了当地渔民捕捞文昌鱼使用的工具和生产活动情况,估计了该地区文昌鱼的年产量,并认为这是全世界唯一的文昌鱼渔场。Light 的报道使世人了解到厦门海域有全世界最为丰富的文昌鱼资源,但他没有对厦门的文昌鱼作进一步的分类学研究。直到 1932 年, Boring 比较了厦门的文昌鱼与欧洲、美国的文昌鱼标本的形态学特征,认为厦门产的文昌鱼与 Gray 描述的马来西亚婆罗洲文昌鱼为同一种,即 *Branchiostoma belcheri*, 这一种名一直沿用至今。这是第一篇关于中国的文昌鱼分类学研究论文。

3.2 分布于我国的 *Branchiostoma belcheri* 的分类学研究

1936 年, Tchang & Koo 在青岛附近的胶州湾采得大量文昌鱼标本, 经过与产自厦门的文昌鱼标本比较, 发现这些标本在身体大小、口须数、缘膜触手数、生殖腺数和鳃杆数等方面均与厦门文昌鱼非常相似, 但在肌节数、鳍室数等方面有一定的差异, 认为产自胶州湾的文昌鱼为一新变种, 并将其定名为 *B. belcheri* var. *tsingtauense* (Tchang & Koo, 1936; 1937)。1941 年金德祥又再次报道了厦门产文昌鱼的生物学和分类学特征, 及金门文昌鱼渔场的发现 (Chin, 1941), 但未作更详细的分类学研究。1958 年 Zhou 比较了产自海南、厦门、青岛和烟台的文昌鱼标本后, 赞同 Tchang & Koo 先生的观点, 认为厦门、海南产的文昌鱼与青岛、烟台产的文昌鱼有较显著差异, 南方与北方的标本出现了明显的分化, 前两者应为白氏文昌鱼指名亚种, 后两者同属白氏文昌鱼青岛亚种。此后, 学术界将产自胶州湾及其邻近海域的北方文昌鱼作为青岛亚种 *B. belcheri tsingtauense*, 而其他产区的文昌鱼仍被称为 *B. belcheri*。后来 Cao et al (1997, 2001) 在河北秦皇岛也发现文昌鱼; 当比较了产自厦门、青岛和秦皇岛文昌鱼标本的形态特征后, 发现三地所产文昌鱼之间均有一定的差异, 但由于缺

乏足够的数据, 仍然同意 Tchang & Koo 关于青岛亚种的划分。而 Lin (2001) 比较研究了青岛、厦门、金门、马祖和台湾本岛附近的一些文昌鱼后发现, 青岛产文昌鱼与厦门、金门产文昌鱼没有区别, 认为青岛亚种实际上不存在, 这些文昌鱼都是同一种, 即 *B. belcheri*。

我们最近的研究说明, 在厦门海滨至少有两种鳃口文昌鱼属 (*Branchiostoma*) 的种类存在。这两种文昌鱼在形态上非常相似, 我们借助 DNA 分子标记技术, 将不同的文昌鱼分开后, 再进行细致的形态学观察、测量和统计分析, 最后在形态学特征上也可以清楚地将这两种原来混在一起的文昌鱼区别开来; 进一步比较两种厦门产的文昌鱼与青岛文昌鱼的形态学和 mtDNA 序列数据后, 认为原青岛亚种应提升为种, 即 *Branchiostoma tsingtauense* (Wang et al, 2004; Xu et al, 2005)。目前对这两种文昌鱼进行室内养殖观察发现, 4 月份 *B. tsingtauense* 的性腺已发育相当完好, 肉眼即可区分雌雄, 而同时养殖的 *B. belcheri* 的性腺此时刚开始发育, 即使在体视显微镜下也无法辨认雌雄, 估计两者的繁殖季节不同。最近, Yan et al (2005) 对产于秦皇岛、青岛和厦门欧厝的文昌鱼的形态学特征的统计分析结果表明, 厦门欧厝的文昌鱼与另两个产地的文昌鱼有较大的差异, 这一结果支持了将原来的 *B. belcheri tsingtauense* 作为不同的物种与 *B. belcheri* 分开的观点。

厦门产的文昌鱼中有一种为白氏文昌鱼 (*B. belcheri*)。按照我们最近的研究结果, 青岛的文昌鱼是不同于白氏文昌鱼的另一物种, 应将其原来的亚种名 *B. belcheri tsingtauense* 更正为 *B. tsingtauense* (Wang et al, 2004; Xu et al, 2005)。但 Nishikawa (1981) 的研究结果认为, 日本 (除 Ariake Sea 和 Amakusa Islands 外) 产的文昌鱼与青岛产的文昌鱼同属一个亚种。进一步考查这一亚种的命名时间发现, Willey 于 1897 年已将日本产的这一亚种命名为 *B. belcheri* var. *japonicus*, 而 Tchang & Koo 的命名时间是在 1936 年, 较 Willey 晚, 根据动物命名法规的优先性原则, 青岛的文昌鱼亚种名 *B. belcheri* var. *tsingtauense* 为无效亚种。考虑到将原青岛文昌鱼分类地位提升为种的建议, 那么原来白氏文昌鱼青岛亚种 *B. belcheri* var. *tsingtauense* 的种名应更正为 *B. japonicus*, 该种目前已知的分布区包括日本大部分海区 and 中国的青岛、秦

皇岛、烟台以及厦门。目前厦门海域产的两种鳃口文昌鱼属的种类应分别为白氏文昌鱼 (*B. belcheri*) 和日本文昌鱼 (*B. japonicus*)。

3.3 我国沿海的其他文昌鱼种类

除了鳃口文昌鱼属外, Tchang (1962) 首次在中国的南海发现了短刀偏文昌鱼 (*Asymmetron cultellus*), 后来在台湾海峡南端和汕头等地也发现了短刀偏文昌鱼 (Fang & Lü, 1990; Lü & Fang, 1997)。但 Nelson (1994)、Poss & Boschung (1996) 将偏文昌鱼属 (*Asymmetron*) 并入侧殖文昌鱼属 (*Epigonichthys*), 这样, 该物种的有效种名则成为短刀侧殖文昌鱼 [*Epigonichthys cultellus* (Lin, 2001)]。近来 Nishikawa (2004) 又提出恢复偏文昌鱼属名, 可见目前这一物种的有效种名仍然存在争议。此外, Lin (2001) 报道在台湾周边海域采到了鲁卡侧殖文昌鱼 (*Epigonichthys lucayanus*)、马尔代夫文昌鱼 (*Epigonichthys maldivensis*) 和漂浮文昌鱼 (*Amphioxides pelagicus*), 关于这些新的采集记录和种名鉴定, 除了 Andrews (1893) 在菲律宾采到过鲁卡侧殖文昌鱼, Nishikawa (1980) 描述过采自日本的鲁卡侧殖文昌鱼和马尔代夫文昌鱼外, 尚无来自其他方面报道的佐证。

4 我国文昌鱼资源及分子系统学研究展望

4.1 我国文昌鱼资源和分布状况

我国文昌鱼最早发现于厦门, 这里也是全世界文昌鱼资源最丰富的地方, 曾形成世界上唯一具有商业捕捞价值的文昌鱼渔场, 年产量高达几十吨, 甚至有过年产量几百吨的报道。近年来, 由于环境破坏和过度捕捞等原因, 虽已失去商业捕捞价值, 但该地区仍是我国文昌鱼资源最丰富的产地; 另外, 继厦门的文昌鱼首次报道 13 年之后, 在胶州湾又发现新的文昌鱼产地 (Tchang & Koo, 1936)。20 世纪 50 年代, 我国科学家对中国沿海海洋生物资源进行过多次调查, 先后在海南、北部湾、汕头、金门、烟台等地采到文昌鱼 (Chin & Guo, 1953; Zhou, 1958; Tchang, 1962); 20 世纪 80 年代, 厦门地区的文昌鱼产量急剧下降, 福建海洋研究所和福建水产研究所等单位对我国东南沿海的文昌鱼资源进行调查, 发现广西合浦、广东遂溪和南澳、福建沿海大部分地区都有文昌鱼的分布 (Cai et al, 1986; Wang et al, 1989a, b; Feng & Zhu, 1995; Lü & Fang, 1997); 1997 年, 又有河

北昌黎有文昌鱼的分布报道 (Cao et al, 1997); 近年又在莱州湾和威海发现了文昌鱼 (Gao et al, 2000; Zhu et al, 2003); 此外, 在台湾的金门、马祖、南湾和基隆附近的野柳、龙洞等地也有文昌鱼分布 (Lin, 2001)。由此可见, 我国文昌鱼资源非常丰富, 从南到北的广大海域中, 只要有合适的沙质海滩, 均有文昌鱼分布的可能。相信随着文昌鱼研究的深入, 还将有更多的文昌鱼产地被发现。

然而, 我国文昌鱼的分类学研究却很不够。除了 Tchang 先生把青岛产的文昌鱼定名为青岛亚种 (*B. belcheri stingtauensis*) 外 (Tchang & Koo, 1936), 多年来, 其他各地的文昌鱼一直被认为都是 *B. belcheri*。但这种分类是否正确? 目前这一种名下是否有隐种存在? 不同海区的文昌鱼间是否出现了种 (群) 的分化? 各种群的遗传多样性状况如何等均尚不得而知。

4.2 文昌鱼分类研究展望

分类学研究是生命科学各项研究的重要基础。随着越来越多的科学家对文昌鱼在动物进化史上重要地位的重新认识, 在生命科学研究的一些热点领域, 如基因组学、发育生物学、基因功能与调控等, 以文昌鱼为实验材料进行相关的研究也越来越多。然而, 作为科学研究的模式生物, 掌握可靠的分类学研究资料和正确的种名鉴定十分重要。不同的研究者或同一研究者先后使用不同的研究个体, 如没有正确的种名鉴定, 有时会得到令人费解或相互矛盾的结果, 如厦门海域产的文昌鱼, 其分类学没有足够深入的研究, 长期以来, 该地区文昌鱼一直沿用 Boring 定的种名, 致使多年来不同的研究人员在对厦门文昌鱼繁殖季节和产卵次数的研究中得出完全不同的结论, 这方面的争论已持续多年。最近发现该地区实际上存在两种不同的文昌鱼, 这种由于实验材料的鉴定问题或研究物种鉴定的不正确, 不仅会导致研究结果间没有可比性, 甚至可能得出错误结论。由于头索动物的分类学研究基础薄弱, 一些不是从事分类学研究的生物学家, 其研究目的不是文昌鱼的分类学问题, 对怎样正确鉴定一个文昌鱼标本更是无从下手, 导致他们在用文昌鱼作为实验材料时, 往往只能根据标本的来源地, 确定所用的是何种文昌鱼。因此, 对文昌鱼进行深入的分系统学研究十分必要, 这是一项紧密结合当今生命科学发展前沿的重要基础性研究, 应引起足够的重视。

目前文昌鱼种类的鉴定主要依据肌节数、鳍室数、口须、轮器等外部形态特征。然而, 绝大多数文昌鱼个体发育中都存在浮游幼体和钻沙生活成体的两个阶段: 幼体浮游生活; 成体潜入沙中, 口笠在外, 滤食生活。相似的生活方式和环境, 使得种间的形态差别非常模糊。常用的一些数量特征, 如肌节数、鳍室数、口须和一些体形量度数据等在种内个体间的变化较大, 但在不同种间又有很大的重叠 (Xu et al, 2005)。这给物种鉴定和文昌鱼的系统学研究带来了很大的困难 [被称之为“文昌鱼难题 (Amphioxides problem)” (Gans, 1996)], 这一难题长期以来一直困扰着文昌鱼分类学研究者。

随着分子生物学技术的引入, 动物分子系统学得到迅速发展, 这一技术的应用必将在文昌鱼分类学研究中发挥重要作用。研究者先后完成了产于法国的文昌鱼 *B. lanceolatum* (Spruyt et al, 1998; Nohara et al, 2005b)、产于佛罗里达的文昌鱼 *B. floridae* (Boore et al, 1999)、产于日本的文昌鱼 (GenBank Accession No.: NC. 004537) mtDNA 全序列的测序工作。最近又有侧殖文昌鱼属 (*Epigor-nichthys*) 两个种 (Nohara et al, 2005a) 和鳃口文

鱼属 (*Branchiostoma*) 的一个种的 mtDNA 全序列完成并提交 GenBank (Accession No.: AY932825)。这些前期性的工作, 为用分子标记辅助鉴定文昌鱼类动物和进行分子系统学研究打下了基础。但由于文昌鱼在脊椎动物起源研究中的重要性, 这些年来发表的论文主要是用文昌鱼的相关基因比较研究脊椎动物某些基因或基因家族的演化, 或讨论脊索动物门内的大类群间的系统学关系 (Naylor & Brown, 1998; Nohara et al, 2004), 而探讨头索动物亚门内各种文昌鱼的分类学与系统演化的问题并不多。而文昌鱼这种在各大洋中广泛分布的古老生物类群, 除了短暂的浮游期外, 扩散能力非常有限, 这样远距离且长期的地理隔离, 必然有不同程度的物种 (亚种) 分化, DNA 分子标记技术可以为解决“文昌鱼难题”提供有力的工具, 将在头索动物的物种鉴定和系统学研究中发挥重要作用。

致谢: 感谢日本名古屋大学西川辉昭 (Nishikawa T.) 教授和中国台湾大学林秀瑾女士提供部分文献资料。

参考文献:

- Andrews EA. 1893. An undescribed acriante: *Asymmetron lucayanum* [J]. *Stud Biol Lab, Johns Hopkins Univ*, 5 (4): 213 - 247.
- Andrews EA. 1895. An amphioxus from Japan [J]. *Zool Znc*, 18: 57 - 60.
- Bigelow HB, Farfante IP. 1948. Fishes of western north Atlantic: Part I. lancelets, cyclostomes, sharks [J]. *Mem Seas Foundn Mar Res*, 1 - 28.
- Boore JL, Daehler LL, Brown WM. 1999. Complete sequence, gene arrangement, and genetic code of mitochondrial DNA of the cephalochordate *Branchiostoma floridae* (Amphioxus) [J]. *Mol Biol Evol*, 16 (3): 410 - 418.
- Boring AM, Li HL. 1932. Is the Chinese amphioxus a separate species [J]. *Peking Nat Hist Bull*, 6: 9 - 18.
- Cai YY, Liu ZG, Zhang ZQ, Deng CM. 1986. Amphioxus in Beibu Bay [J]. *Trop Oceanol*, 5 (2): 42 - 50. [蔡英亚, 刘志刚, 张志强, 邓陈茂. 1986. 北部湾的文昌鱼. 热带海洋, 5 (2): 42 - 50.]
- Cao YP, Yan LN, Xie S, Liu Z. 2001. Preliminary investigation of Amphioxus in Changli [J]. *Chin J Zool*, 63 (3): 10 - 13. [曹玉萍, 闫路娜, 谢松, 刘震. 2001. 昌黎海区文昌鱼初步调查. 动物学杂志, 63 (3): 10 - 13.]
- Cao YP, Li FH, Liang H. 1997. Habitat environment and morphological characteristics of Amphioxus in the Eastern Sea Area of Hebei Province [J]. *J Hebei Univ*, 17 (3): 43 - 46. [曹玉萍, 李风华, 梁虹. 1997. 河北省东部海区文昌鱼的栖息环境及形态特征. 河北大学学报, 17 (3): 43 - 46.]
- Chen JY, Huang DY, Li CW. 1999. An early Cambrian craniate-like chordate [J]. *Nature*, 402: 518 - 522.
- Chin TG. 1941. Studies on the biology of Amoy amphioxus, *Branchiostoma belcheri* Gray [J]. *Phil J*, 75: 369 - 424.
- Chin TG. 1988. The biology of amphioxus at Xiamen [A]. In: Chin TG. Selected Papers of Chin [M]. Beijing: Ocean Publishing House, 1 - 55. [金德祥. 1988. 厦门文昌鱼的生物学. 见: 金德祥. 金德祥文集. 北京: 海洋出版社, 1 - 55.]
- Chin TG, Guo RQ. 1953. Amphioxus in Xiamen waters [J]. *Acta Zool Sin*, 5 (1): 65 - 78. [金德祥, 郭仁强. 1953. 厦门的文昌鱼. 动物学报, 5 (1): 65 - 78.]
- Fang SH, Lü XM. 1990. Discovery and distribution of *Asymmetron cultellum* in South Fujian Province [J]. *Fujian Fisheries*, (1): 1 - 2. [方少华, 吕小梅. 1990. 短刀偏文昌鱼在福建南部近海的发现及分布. 福建水产, (1): 1 - 2.]
- Feng JF, Zhu CS. 1995. Distribution of planktonic larvae of *Branchiostoma belcheri* at nearshore waters of Dongshan Island in Fujian [J]. *J Oceanography Taiwan Strait*, 14 (1): 62 - 66. [冯季芳, 朱长寿. 1995. 东山岛近岸水域厦门文昌鱼浮游幼体的分布. 台湾海峡, 14 (1): 62 - 66.]
- Gans C. 1996. Study of lancelets: The first 200 years [J]. *Israel J Zool*, 42: S3 - S11.
- Cao TX, Zhang HY, Zhang WW, Peng SL, Ji Y. 2000. Investigation of the young *Branchiostoma belcheri* found the East Area of Laizhou Bay [J]. *Tran Oceanol Limnol*, (3): 20 - 23. [高天翔, 张宏义, 张卫蔚, 彭松丽, 计英君. 2000. 莱州湾东部水域出现的文昌鱼幼体的初步调查. 海洋湖沼通报, (3): 20 - 23.]
- Garcia-Fernandez J, Holland PW. 1994. Archetypal organization of the amphioxus Hox gene cluster [J]. *Nature*, 370 (6490): 563 - 566.
- Gee H. 1994. Vertebrate morphology: Return of the amphioxus [J]. *Nature*, 370 (6490): 504 - 505.
- Gibson-Brown JJ, Osogawa K, McPherson JD, Waterston RH, De Jong PJ, Rokhsar DS, Holland LZ. 2003. A proposal to sequence the amphioxus genome submitted to the joint genome institute of the US department of energy [J]. *J Exp Zool B (Mol Dev Evol)*, 300: 5 - 22.

- Gray J.E. 1847. Description of a new species of amphioxus from Broneo [J]. *Proc Zool Lond*, **15**: 35 - 36.
- Günther AW. 1889. Report on the pelagic fishes [J]. *Challenger Rep*, **31** (2): 43 - 44.
- Holland LZ, Holland ND. 2001. Evolution of neural crest and placodes: Amphioxus as a model for the ancestral vertebrate [J]. *J Anat*, **199** (Pt 1 - 2): 85 - 98.
- Holland LZ, Laudet V, Schubert M. 2004. The chordate amphioxus: An emerging model organism for developmental biology [J]. *Cell Mol Life Sci*, **61** (18): 2290 - 2308.
- Holland PW. 2003. More genes in vertebrates [J]. *J Struct Funct Genomics*, **3** (1 - 4): 75 - 84.
- Jordan DS, Snyder JO. 1901. A review of the lancelets, hagfishes, and lampreys of Japan, with a description of two new species [J]. *Proc US Nat Mus*, **23**: 725 - 734.
- Lacalli TZ. 2001. New perspectives on the evolution of protochordate sensory and locomotory systems, and the origin of brains and heads [J]. *Phil Trans R Soc Lond B Biol Sci*, **356** (1414): 1565 - 1572.
- Lacalli TC. 2004. Sensory systems in amphioxus: A window on the ancestral chordate condition [J]. *Brain Behav Evol*, **64** (3): 148 - 162.
- Light SF. 1923. Amphioxus fisheries near the university of Amoy, China [J]. *Science*, **58**: 57 - 60.
- Lin XJ. 2001. Systematic and ecological studies of lancelets from the coastal area of Taiwan, Kinmen and Matsu [D]. Master's thesis. National Taiwan University. [林秀瑾. 2001. 台湾及金门、马祖沿海之文昌鱼系统分类及生态研究. 台湾大学硕士学位论文.]
- Lönnberg E. 1901. Leptocardii [A]. In: Bronn HG. Klassen und Ordnungen des Tierreichs [M]. **6** (1): 99 - 249.
- Lü XM, Fang SH. 1997. Distribution of amphioxus in Fujian offshore waters [J]. *Mar Sci Bull*, **16** (3): 88 - 91. [吕小梅, 方少华. 1997. 福建沿海文昌鱼的分布. 海洋通报, **16** (3): 88 - 91.]
- Naylor G, Brown WM. 1998. Amphioxus mitochondrial DNA, chordate phylogeny, and the limits of inference based on comparisons of sequences [J]. *Syst Biol*, **47** (1): 61 - 76.
- Nelson JS. 1984. Fishes of the World. 2nd ed. [M]. New York: John Wiley and Sons Inc. 523.
- Nelson JS. 1994. Fishes of the World. 4th ed. [M]. New York: John Wiley and Sons Inc. 600.
- Nishikawa T. 1980. Records of two lancelet species, *Asymmetron maldivense* and *A. lucayanum*, from the Western North Pacific [J]. *Publ Seto Mar Biol Lab*, **25**: 167 - 173.
- Nishikawa T. 1981. Consideration on the taxonomic status of the lancelets of the genus *Branchiostoma* from the Japanese waters [J]. *Publ Seto Mar Biol Lab*, **26**: 135 - 156.
- Nishikawa T. 2004. A new deep-water lancelet (Cephalochordata) from off Cape Nomamisaki, SW Japan, with a proposal of the revised system recovering the genus *Asymmetron* [J]. *Zool Sci*, **21** (11): 1131 - 1136.
- Nohara M, Nishida M, Manthacitra V, Nishikawa T. 2004. Ancient phylogenetic separation between Pacific and Atlantic cephalochordates as revealed by mitochondrial genome analysis [J]. *Zool Sci*, **21** (2): 203 - 210.
- Nohara M, Nishida M, Miya M, Nishikawa T. 2005a. Evolution of the mitochondrial genome in Cephalochordata as inferred from complete nucleotide sequences from two *Epigonichthys* species [J]. *J Mol Evol*, **60** (4): 526 - 537.
- Nohara M, Nishida M, Miya M, Nishikawa T. 2005b. New complete mitochondrial DNA sequence of the lancelet *Branchiostoma lanceolatum* (Cephalochordata) and the identity of this species' sequences [J]. *Zool Sci*, **22** (6): 671 - 674.
- Panopoulou G, Hennig S, Groth D, Krause A, Poustka AJ, Herwig R, Vingron M, Lehrach H. 2003. New evidence for genome-wide duplications at the origin of vertebrates using an amphioxus gene set and completed animal genomes [J]. *Genome Res*, **13** (6A): 1056 - 1066.
- Pebusque MJ, Coulier F, Birnbaum D, Pontarotti P. 1998. Ancient large-scale genome duplications: Phylogenetic and linkage analyses shed light on chordate genome evolution [J]. *Mol Biol Evol*, **15** (9): 1145 - 1159.
- Poss SG, Boschung HT. 1996. Lanceletes (Cephalochordata: Branchiostomataceae): How many species are valid [J]. *Israel J Zool*, **42**: S13 - S66.
- Spruyt N, Delarbre C, Gachelin G, Laudet V. 1998. Complete sequence of the amphioxus (*Branchiostoma lanceolatum*) mitochondrial genome: Relations to vertebrates [J]. *Nucleic Acids Res*, **26** (13): 3279 - 3285.
- Tattersall WM. 1903. Notes on the classification and geographical distribution of the Cephalochordata [J]. *Trans Liverpool Biol Soc*, **17**: 269 - 302.
- Tchang S. 1962. Discovery of genus *Asymmetron* and geographic distribution of *Branchiostoma belcheri* (Gray) in China Sea [J]. *Acta Zool Sin*, **14** (4): 525 - 528. [张玺. 1962. 偏文昌鱼属 (*Asymmetron*) 在中国海的发现和厦门文昌鱼的地理分布. 动物学报, **14** (4): 525 - 528.]
- Tchang S, Koo KC. 1936. Description of a new variety of *Branchiostoma belcheri* Gray from Kiaochow Bay, Shantung, China [J]. *Contr Inst Zool Nat Acad Peiping*, **3** (4): 77 - 114.
- Tchang S, Koo KC. 1937. A comparative study between amphioxus from Qingdao and Xiamen [A]. In: Editorial Committee. Selected works of Tchang Si [C]. Beijing: Academy Press, 621 - 648. [张玺, 顾光中. 1937. 青岛文昌鱼与厦门文昌鱼之比较研究. 见:《张玺文集》编委会. 1999. 张玺文集. 北京: 学苑出版社, 621 - 648.]
- Wang WY, Cheng BZ, Yao LT, Zhang HK, Zhang ZL, Qian XM, Wang XF, Lin LY, Yang GL, Wu ZP, Guo JH. 1989a. A survey on amphioxus distribution along the coast from the issue of Minjian River to Nanao [J]. *Fujian Fisheries*, (1): 14 - 16. [汪伟洋, 陈必哲, 姚联腾, 张汉科, 张壮丽, 钱小明, 王小奉, 林丽亚, 杨甘露, 吴振评, 郭金海. 1989. 闽江口至南澳海岸带文昌鱼分布调查. 福建水产, (1): 14 - 16.]
- Wang WY, Cheng BZ, Yao LT, Zhang HK, Zhang ZL, Qian XM, Wang XF, Lin LY, Yang GL, Wu ZP, Guo JH. 1989b. A investigation of amphioxus resources at Qianpu offshore in Xiamen [J]. *Fujian Fisheries*, (1): 17 - 22. [汪伟洋, 陈必哲, 姚联腾, 张汉科, 张壮丽, 钱小明, 王小奉, 林丽亚, 杨甘露, 吴振评, 郭金海. 1989. 厦门前埔浅海文昌鱼资源调查报告. 福建水产, (1): 17 - 22.]
- Wang YQ, Xu QS, Peng XX, Zhou HT. 2004. Taxonomic status of amphioxus *Branchiostoma belcheri* in Xiamen Beach estimated by homologous sequence of Cyt b gene [J]. *Acta Zool Sin*, **50** (2): 60 - 66. [王义权, 许群山, 彭宣宪, 周涵韬. 2004. 通过 Cyt b 基因同源序列比较评估厦门文昌鱼的分类学地位. 动物学报, **50** (2): 60 - 66.]
- Willey A. 1897. Zoological observations in the south Pacific: On a new amphioxus from the Louisiana Archipelago (*Asymmetron caudatum* n. sp.) [J]. *Quart J Microsc Sci* (NS), **39**: 219 - 222.
- Xu QS, Ma F, Wang YQ. 2005. Morphological and 12S rRNA gene comparison of two *Branchiostoma* species in Xiamen waters [J]. *J Exp Zool (Mol Dev Evol)*, **304B**: 259 - 267.
- Yan LN, Zuo HK, Cao YP. 2005. Divergence in Qinhuangdao, Qingdao and Xiamen geographical populations of amphioxus (*Branchiostoma belcheri* Gray) based on morphological character analysis [J]. *Zool Res*, **26** (3): 311 - 316. [闫路娜, 左惠凯, 曹玉萍. 2004. 文昌鱼秦皇岛、青岛和厦门地理种群形态特征的分化. 动物学研究, **26** (3): 311 - 316.]
- Zhou CW. 1958. Comparative study on Chinese amphioxus [J]. *J Shandong Univ*, (1): 162 - 204. [周才武. 1958. 中国文昌鱼的比较研究. 山东大学学报, (1): 162 - 204.]
- Zhu Q, Xia L, Song S, Yu XZ, Zhai K. 2003. *Branchiostoma belcheri* found in the coastal waters of Weihai [J]. *Mar Sci*, **27** (9): 6 - 7. [祝茜, 夏龙, 宋帅, 于希忠, 翟奎. 2003. 威海海域发现文昌鱼. 海洋科学, **27** (9): 6 - 7.]