

小塔螺科系统分类学研究现状与展望

Status and prospects of the systematics of Pyramidellidae (Gastropoda, Heterostropha)

陈志云^{1,2}, 张素萍¹

(1. 中国科学院 海洋研究所, 山东 青岛 266071; 2. 中国科学院 研究生院, 北京 100049)

中图分类号: Q959.212

文献标识码: A

文章编号: 1000-3096(2011)10-0123-05

1 小塔螺科简介

小塔螺科 Pyramidellidae 属于软体动物门 Mollusca, 腹足纲 Gastropoda, 肠扭目 Heterostropha。其贝壳大小差异很大, 但小型者居多, 多数壳高 1~10 mm; 少数个体壳高可达 50 mm, 多为热带和亚热带种。壳质薄或较厚。贝壳螺层较多, 螺旋部高, 多成细锥形、尖塔形或卵圆形。胚壳光滑, 异旋, 与成年壳体呈一定角度, 有的或多或少陷入成年贝壳第一螺层中。贝壳表面光滑或具有纵肋和螺旋肋, 无色或具有色带、斑纹。壳口小, 无前后沟或缺刻, 轴唇 (columella) 常有 1~3 个褶皱, 褶皱发达的种类其外唇内缘常具有肋齿。厣 (operculum) 角质, 寡旋 (paucispiral), 具一个偏向侧方的核。轴唇具有褶皱的种类, 其厣在靠轴唇一侧的边缘上常具缺刻, 以与之相吻合。

该类动物口腔无齿舌和颚片, 具吻, 多营体外寄生生活, 寄生在多毛类、棘皮类、贝类或甲壳类等无脊椎动物体外^[1-2]。或生活于潮间带至浅海泥沙、石砾或珊瑚砂底质, 在数千米的深海中也有分布。该类动物通过口针 (buccal stylet) 刺进寄主身体组织中, 然后通过肌肉运动的口腔泵吸 (Buccal pumping) 吸食寄主体液以及软组织^[3-4]。一些小塔螺也以其他软体动物的排泄物为食^[5]。与此同时, 作为觅食动物, 小塔螺不断地在寄主与栖息底质之间游走, 而非终生寄生在寄主体外^[2]。也有研究发现, 个别小塔螺与部分附着在腹足类贝壳上的海葵种类共生^[6]。

小塔螺化石种最早出现在白垩纪, 在第三纪大量出现。相对于化石种类, 现生的小塔螺类群进化程度较高^[7]。该类动物种类很多, 大约包括 800~1 000

种或者更多, 广泛分布于世界各个大洋。此类动物在中国南北沿海均有分布, 目前, 中国沿海已报道的小塔螺约有 25 种^[8], 其分布范围为黄渤海至南沙群岛。其中如红泽螺属 *Turbonilla* 和齿口螺属 *Odostomia* 种数较多, 根据初步调查发现其在东海显示出更高的生物多样性。

2 小塔螺分类研究的现状和问题

有关小塔螺科分类研究已经有很久的历史, 早在 1840 年, 小塔螺科 Pyramidellidae 被正式确立为一个科的阶元^[9]。但是在长达一个多世纪的研究过程中, 该类动物的系统分类学地位一直存在争议。传统的分类系统将腹足纲分为 3 个亚纲, 即前鳃亚纲 Prosobranchia、后鳃亚纲 Opisthobranchia 和肺螺亚纲 Pulmonata。在该系统中, 小塔螺科是前鳃亚纲和后鳃亚纲的过度类型。因为小塔螺具有前鳃亚纲动物的特征, 如螺旋状的石灰质外壳, 足部具厣, 外套腔前位等, 因此早期的学者将这类动物归为前鳃亚纲^[5, 10-12]。同时, 它也具有后鳃类动物的部分特征, 如单肾, 眼位于触角中部位置, 雌雄同体, 具两性腺 (ovotestis), 具异旋胚壳, 侧脏神经连锁不扭成“8”字形, 神经节高度集中等, 后来的一些学者将该科放在后鳃亚纲中^[3, 13-17]。随着腹足纲系统发育研究的不断发展, 国外的一些学者将小塔螺科从后鳃亚纲中划分出来, 归为低等异鳃类“Lower Heterobran-

收稿日期: 2011-01-25; 修回日期: 2011-06-17

基金项目: 海洋公益性行业科研专项经费项目(200805069); 中国科学院海洋研究所知识创新前沿项目分类专项基金资助项目(2007-12)

作者简介: 陈志云(1982-), 女, 陕西安康人, 博士研究生, 主要从事海洋贝类分类学研究, 电话: 0532-82898773, E-mail: mollusca@163.com; 张素萍, 通信作者, 研究员, E-mail: museum@qdio.ac.cn

chia”，与后鳃类动物同属于异鳃类 Heterobranchia^[18-20]。异鳃类包括了直神经类的腹足类以及曾被归为前鳃亚纲的一些类群，如轮螺科(Architectonicidae Gray, 1850)等。虽然异鳃类所处的分类地位存在争议，但仍被大多数学者所接受。近期，不少分子系统发育研究结果显示，小塔螺科与肺螺亚纲基眼目动物有密切的进化关系，但是该结论缺乏形态学依据^[21-23]。

早期的小塔螺研究中，未见亚科的划分。Reeve^[24]在 1866 年描述了小塔螺属 45 种动物的贝壳形态并比较了近似种。Dall 等^[25]在前人研究的基础上，将小塔螺科分为 4 个属，*Pyramidella*、*Turbonilla*、*Odostomia* 和 *Murchisonella*，共包括 77 个亚属及组(section)，其中 *Odostomia* 的亚属及组数多达一半。Melvill^[26]记录了波斯湾、阿曼湾以及阿拉伯海北部分布的小塔螺动物 129 种，并对 39 个新种进行了描述。

在后来的分类系统中，小塔螺科被细分为不同的亚科。Ponder 等^[19]将小塔螺科分为 4 个亚科，*Pyramidellinae*、*Turbonillinae*、*Odostominae* 和 *Cyclostremellinae*；Ponder 等^[27]在对腹足纲系统发育进一步研究中又将小塔螺科中的 7 个属提升为亚科，从而确定了 11 个亚科。Schander 等^[28]将 *Odostominae*、*Syrnolinae*、*Turbonillinae* 这 3 个亚科提升至科的水平，与小塔螺科共同归属于小塔螺超科。Bouchet 等^[20]在对腹足纲分类学和命名法规的研究中，将小塔螺科分为 *Pyramidellinae*、*Turbonillinae*、*Odostominae* 和 *Syrnolinae* 4 个亚科。

在不同的分类系统中，小塔螺科分类地位以及科以下分类阶元的划分一直存在争议，这不仅是因为缺乏对该类动物系统的分类学研究，还与整个腹足纲系统发育和分类学研究结果的不断发展变化有关。

对于广分布于世界海域的小塔螺科、新物种以及新属的研究及报道一直不曾间断。Laserson^[29]描述了南澳大利亚小塔螺科 150 种，隶属于 3 个亚科、40 个属。其中包括 90 个新种和 15 个新属，但在后来的研究中，其中一些新种和新属被确认为同物异名。Linden 等^[30]报道了欧洲分布的小塔螺科 *Chrysallida* 属，共计 62 种动物，并描述了 1 个新种。Wilke 等^[31]记录了黑海小塔螺科 6 属 15 种。van Aarstsen 等^[32-33]报道了北大西洋东南部分布的小塔螺 134 种，隶属于 15 个亚属。Hori 详细描述了日本近海产软体动物，其中小塔螺科 65 属 173 种^[34]。Tagaro 等^[35]报道了菲

律宾小塔螺动物 19 属 96 种。

中国对小塔螺科分类研究起步较晚且研究甚少，仅有一些零散的记载，而且种类鉴定存在着一些错误和混乱现象，并无系统的分类研究。齐钟彦等^[36]在《中动物图谱》(第三册)中记录小塔螺科 12 种；齐钟彦等^[36]在《黄渤海的软体动物》一书中记录描述了 8 种；由齐钟彦^[37]主编的《Shells of China》一书中记录了小塔螺 15 种；尤仲杰^[38]报道了浙江近海的小塔螺科 15 种；李宝泉等^[39]报道了胶州湾小塔螺科 3 种；黄雅琴等^[40]鉴定并记录了福建海岛水域小塔螺科 13 种；张素萍^[8]记录了中国已发现小塔螺科动物 25 种。除上述零星的和地区性的报道外，对中国沿海的小塔螺科至今尚未进行完整的系统分类学研究 and 区系分析。目前中国沿海小塔螺科的物种数量尚未有一个确切的数字，有不少种类至今尚未进行研究定名，并存在一些同物异名和异物同名现象，对其分布状况、区系特点尚不清楚。国内已有的研究结果与国外较新的分类系统存在分歧。另外，小塔螺动物区系以及生物学等方面的研究也与国外存在较大的差距。

早期的小塔螺分类研究主要依靠传统的贝壳形态学等特征^[7, 19, 24, 27]，缺乏遗传基础，很容易受到生境变化、观察对象的个体差异等因素的干扰。已有报道显示，在相同的生境中腹足类的一些类群内部会出现贝壳形态种间趋同现象^[41-42]。另外，大多数小塔螺个体较小，缺乏齿舌结构，使得部分属、种的界定很困难，界限很模糊，仅仅依靠传统的形态分类学难以给出较为可信的结果，因此需要借助新的研究方法与技术手段，如分子生物学技术等，对于传统分类学所得到的结果予以佐证。

3 分子生物学技术在贝类系统发育学上的应用

随着分子生物学的飞速发展，科学家对物种分类的依据已从宏观上的形态发展到了微观上的分子，系统发育研究也随之进入分子层次。在 DNA 水平上研究动物的分类及进化，可以避免形态学分类研究中趋同进化以及观察者主观因素的干扰，因而现已被许多学者接受和采用。目前，核酸序列分析是进行分子进化及系统发生研究最有效、最可靠的方法，也是贝类相关研究中最常用的方法，要集中于核糖体和线粒体基因序列的研究^[43-48]。在核糖体

基因序列中, 编码 18S rRNA、28S rRNA 基因序列和 ITS (内转录间隔序列) 应用较多, 前两者已成为研究腹足纲不同类群系统发生与进化的重要分子标记^[21-23]。在线粒体基因中, 应用较多的是具有较强的中间解析和鉴别能力的 16S rDNA 和 CO I 基因序列^[44-45]。其中线粒体 16S rRNA 基因大小适中, 种间进化速率较快, 对于探索物种系统发育尤为重要^[46-47]。现已有很多学者同时采用细胞核、质两类变异序列相结合研究贝类不同类群的的系统发育, 从而提高结论的置信度^[23, 48]。而小塔螺科的相关研究较少且所涉及的基因序列仅见线粒体 16S rRNA 基因片段序列。有学者基于线粒体 16S rRNA 基因片段序列分析探讨了小塔螺科内部分亚科及其属之间的亲缘关系, 指出该基因能够很好的反映科以内种属间的进化关系, 但需要结合更多的分子生物学手段以及形态学和发育学等研究方法, 从而完善小塔螺科的系统发育研究^[49]。

传统的贝类系统发生研究以形态学性状, 即表型为基础。表型由基因型与发育过程共同决定, 一方面说明了目前所获得的分子系统学的研究成果多数与形态学研究结果基本一致的合理性, 同时也在一定程度上也揭示了两方面研究结果间矛盾的来源, 即分子系统发生研究的结果有时可能与传统的分类系统及形态支序分析的结果不一致^[50]。例如, Medina 等^[44]根据 mtDNA 中的 12S rRNA、16S rRNA 和 CO I 基因重建了后鳃亚纲无楯目的系统发生史, 证明 *Akera* 于无楯目, 而传统的形态分类学一直认为该属为头楯目动物。对于分子系统学在分类学以及系统发育研究中的应用是否合适的问题一直存在着争议。单一地依靠形态学证据或分子学数据, 都不能全面地反映动物系统进化关系, 所以将形态学与分子系统学相结合, 进一步联系环境因素, 将是贝类系统发育研究的必然趋势之一。因此, 形态学与分子生物学特征应是相辅相成的, 通过合理的分析研究方法将会对小塔螺科的系统发育作出更科学和可信的解释。

4 中国小塔螺科系统分类学研究展望

小塔螺科动物虽然个体很小, 但是种类多、分布广, 是海洋动物区系种重要的软体动物类群之一, 在系统分类学研究中占有相当重要的地

位。由于其特殊的生活方式, 使小塔螺在海洋底栖生态系统中扮演重要的角色, 探索和研究该类动物与其寄主之间相互关系, 摸清其分布状况和生物学特性具有十分重要的科学意义。与日本和菲律宾等周边国家已报道的研究相比, 中国对该类动物的分类学研究相对落后, 已记录的种类相对较少。而中国海岸线长, 动物区系复杂, 对该类动物的分类研究肯定会有新纪录中或新种被发现。

近年来, 中国对生物多样性给予了足够的重视, 包括分类学、动物地理学和保护生物学等相关学科都得到长足发展。因而摸清中国的小塔螺动物资源状况, 鉴定和描述未知物种, 丰富中国的海洋生物多样性就显得尤为重要。采用传统的形态分类学与分子生物学技术相结合的方法, 对中国海域分布的小塔螺科进行系统的分类学研究可为该类群动物的系统演化及中国海洋生物多样性研究提供基础资料和重要的科学依据。

参考文献:

- [1] Sneli J A. *Odostomia turrita* found on *Hommarus gammarus* [J]. Nautilus, 1972, 86 (1): 23-24.
- [2] Robertson R, Mau-Lastovicka T. The ectoparasitism of *Boonea* and *Fargoa* (Gastropoda: Pyramidellidae) [J]. Biological Bulletin, 1979, 157 (2): 320-333.
- [3] Maas D. Anatomische und histologische Untersuchungen am Mundapparat der Pyramidelliden [J]. Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere, 1965, 54: 566-642.
- [4] Wise J B. Anatomy and functional morphology of the feeding structures of the ectoparasitic gastropod *Boonea impressa* (Pyramidellidae) [J]. Malacologia, 1993, 35: 119-134.
- [5] Edward S. Shell life: An Introduction to the British Mollusca [M]. London and New York: Frederick Warne, 1901: 411-412.
- [6] Goodwill R H, Fautin D G, Furey J. A sea anemone symbiotic with gastropods of eight species in the Mariana Islands [J]. Micronesica, 2009, 41(1): 117-130.
- [7] Wise J B. Morphology and phylogenetic relationships of certain Pyramidellid taxa (Heterobranchia) [J]. Malacologia, 1996, 37(2): 443-511.

- [8] 张素萍. 软体动物门. 见刘瑞玉等. 中国海洋生物名录 [M]. 北京: 科学出版社, 2008: 525-527.
- [9] Gray J E. Synopsis of the contents of the British Museum. 42nd edition [M]. G. Woodfall and Son, London, 1840: 86-89, 106-156.
- [10] Thiele J. Handbush der systematischen Welchtierkunde [M]. Jena: Gustave Fischer, 1929-1935.
- [11] Risbec J. Considérations sur l'anatomie comparée et la classification des gastéropodes prosobranches [J]. Journal de Conchyliologie, 1955, 95: 45-82.
- [12] 张玺, 齐钟彦. 贝类学纲要[M]. 北京: 科学出版社, 1961:132-133.
- [13] Taylor D W, Sohl N F. An outline of gastropod classification [J]. Malacologia, 1962, 1: 7-32.
- [14] Thompson T. Biology of opisthobranch molluscs. Vol. I [M]. London: Ray Society, 1976: 206.
- [15] Salvinier-Plawen L. A reconsideration of systematics in the Mollusca (phylogeny and higher classification) [J]. Malacologia, 1980, 19: 249-278.
- [16] 林光宇. 中国动物志, 软体动物门, 腹足纲, 后鳃亚纲, 头楯目 [M]. 北京: 科学出版社, 1997: 1-33.
- [17] 齐钟彦, 林光宇, 张福绥等. 中国动物图谱-软体动物 第三册 [M]. 北京: 科学出版社, 1986:1-2.
- [18] Haszprunar G. The Heterobranchia – a new concept of the phylogeny of the higher Gastropoda [J]. Zeitschrift fur Zoologische Systematik und Evolutionsforschung, 1985, 23: 15-37.
- [19] Ponder W F, Warén A. Classification of the Caenogastropoda and Heterostropha – a list of the family – group names and higher taxa [J]. Malacological Review, Supplement, 1988, 4: 288-346.
- [20] Bouchet P, Rocroi J P. Classification and Nomenclator of Gastropod Families [J]. Malacologia, 2005, 47 (1-2): 1-397.
- [21] Grande C, Templado J, Cerbera J L, et al. Molecular phylogeny of Euthyneura (Mollusca: Gastropoda) [J]. Molecular Phylogenetics and Evolution, 2004, 33: 113-125.
- [22] Klussmann-kolb A, Dinapoli A, Kuhn K, et al. From sea to land and beyond – New insights into the evolution of euthyeuran Gastropoda (Mollusca) [J]. BMC Evolutionary Biology, 2008, 8: 1-16.
- [23] Dinapoli A, Klussmann-Kolb A. The long way to diversity – Phylogeny and evolution of the Heterobranchia (Mollusca: Gastropoda) [J]. Molecular Phylogenetics and Evolution, 2009, 55(1):60-76.
- [24] Reeve L. Conchologia Iconica [M]. Kent: Reeve L & CO. LTD., 1864-1866, Vol. 15 (*Pyramidella*).
- [25] Dall W H, Bartsch P. Synopsis of the genera, subgenera and sections of the family Pyramidellidae [J]. Proceedings of the Biological Society of Washington, 1904, 15: 1-16.
- [26] Melvill J C. A revision of the species of the family Pyramidellidae occurring in the Persian Gulf, Gulf of Oman, and North Arabian Sea, as exemplified mostly in the collections made by Mr. F. W. Townsend (1893-1900) with descriptions of new species [J]. Proceedings of the Malacological Society of London, 1910, 8: 171-207.
- [27] Ponder W F, Lindberg D R. Towards a phylogeny of gastropod molluscs: an analysis using morphological characters [J]. Zoological Journal of the Linnean Society, 1997, 119: 88-265.
- [28] Schander C, Aartsen J J V, Corgan J C. Families and genera of the Pyramidelloidea (Mollusca: Gastropoda) [J]. Bollettino Malacologico, 1999, 34 (9-12): 145-166.
- [29] Laseron C F. The family Pyramidellidae (Mollusca) from Northern Australia[J]. Marine and Freshwater Research, 1956, 10(2): 177-268.
- [30] Linden J V D, Eikenboom J C A. On the taxonomy of the recent species of the genus *Chrysallida* Carpenter from Europe, the Ganary Islands and the Azores (Gastropoda, Pyramidellidae) [J]. Basteria, 1992, 56: 3-63.
- [31] Wilke T, Aartsen J J V. The family Pyramidellidae (Heterotropha, Gastropoda) in the Black Sea [J]. Basteria, 1998, 62: 7-24.
- [32] Aartsen J J V, Gittenberger E, Goud J. Pyramidellidae (Mollusca, Gastropoda, Heterobranchia) collected dur-

- ing the Dutch Cancap and Mauritania expeditions in the south-eastern part of the North Atlantic Ocean (part 1) [J]. *Zoologische Verhandelingen Leiden*, 1998, 321: 1-57.
- [33] Aartsen J J V, Gittenberger E, Goud J. Pyramidellidae (Mollusca, Gastropoda, Heterobranchia) collected during the Dutch Cancap and Mauritania expeditions in the south-eastern part of the North Atlantic Ocean (part 2) [J]. *Zoologische Verhandelingen Leiden*, 2000, 74: 1-50.
- [34] Hori S. Superfamily pyramide lloidea. In: Okutani T M. *Marine Mollusks in Japan* [M]. Japan: Tokai University Press, 2000:702-731.
- [35] Tagora S P. Family pyramidellidae J E Gray, 1840, In: Poppe G T. *Philippine Marine Mollusks III* [C]. Germany: Conchbooks, 2000: 74-98.
- [36] 齐钟彦, 马绣同, 王祯瑞, 等. 黄渤海的软体动物 [M]. 北京: 农业出版社, 1989: 88-90.
- [37] Qi Zhongyan. *Seashells of China* [M]. Beijing: China Ocean Press, 2004: 134-137.
- [38] 尤仲杰. 浙江近海后鳃类软体动物的分布及其区系 [J]. *动物学杂志*, 2004, 39 (4) : 11-15.
- [39] 李宝泉, 李新正, 王洪法. 胶州湾大型底栖软体动物物种多样性研究[J]. *生物多样性*, 2006, 14 (2): 136-144.
- [40] 黄雅琴, 李荣冠, 江锦祥. 福建海岛水域软体动物多样性与分布[J]. *海洋科学*, 2009, 33 (10): 77-83.
- [41] Davis G M. The origin and evolution of the gastropod family Pomatiopsidae, with emphasis on the Mekong River Thculinae[J]. *Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Monograph*, 1979, 20: 1-120.
- [42] Kool S P. Phylogenetic analysis of the Rapaninae (Neogastropoda: Muricidae) [J]. *Malacologia*, 1993, 35: 155-259.
- [43] 张爱菊, 尤仲杰. 贝类分子系统发生的研究进展[J]. *水产科学*, 2006, 25 (12): 663-666.
- [44] Medina M, Walsh P J. Molecular systematics of the order Anaspidia based on mitochondrial DNA sequence (12S, 16S, and COI) [J]. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2000, 15(1): 41-58.
- [45] Pola M, Cervera J L, Gosliner T M. Phylogenetic relationship of Nembrothinae (Mollusca: Doridacea: Polyceridae) inferred from morphology and mitochondrial DNA [J]. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2007, 43: 726-742.
- [46] Simon C, Frati F, Beckenbanch A, et al. Evolution, weighting, and phylogenetic utility of mitochondrial gene sequences and a compilation of conserved polymerase chain reaction primers [J]. *Annals of the Entomological Society of America*, 1994, 87: 651-701.
- [47] Raghava G P S, Solanki R J, Soni V, et al. Fingerprinting method for phylogenetic classification and identification of microorganisms based on variation in 16S rRNA gene sequences [J]. *Bio Techniques*, 2000, 29(1): 108-116.
- [48] Colgan D J, Pounder W F, Beacham E, et al. Molecular phylogenetics of Ceanogastropoda (Gastropoda: Mollusca) [J]. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2007, 42: 717-737.
- [49] Schander C, Halanych K M, Dahlgren T. Test of the monophyly of Odostomiinae and Turbonillinae (Gastropoda, Heterobranchia, Pyramidellidae) based on 16S mtDNA sequences [J]. *Zoologica Scripta*, 2003, 32: 243-254.
- [50] 谢强, 卜文俊, 李新正, 等. 有关节肢动物系统发生若干问题的研究进展[J]. *动物分类学报*, 2002, 27 (3) : 417-427.

(本文编辑: 梁德海)