

# 芋螺科系统分类学研究进展

陈志云<sup>1</sup>, 连喜平<sup>1</sup>, 谭焯辉<sup>1,2</sup>

(1. 中国科学院 南海海洋研究所, 中国科学院 热带海洋生物资源与生态重点实验室, 南海海洋生物标本馆, 广东 广州 510301; 2. 中国科学院大学, 北京 100049)

**摘要:** 芋螺科(Conidae)是一类多样性较高的暖水性海洋贝类, 肉食性, 体内有毒素可射杀猎物。芋螺毒素具有重要的研究价值和意义, 因此该类动物备受关注。我国南海蕴藏着丰富的芋螺动物资源, 芋螺资源的开发及相关研究需要分类学提供支撑。本文简述了芋螺科的系统分类研究历史, 回顾了这一类群的国内外系统分类学研究进展, 分析了中国海域芋螺科分类学目前存在的问题和不足。文终指出通过经典分类学和分子系统学研究的交叉综合, 结合中国海域的研究材料, 将会补充和完善国际上较新的芋螺科分类系统, 缩小与国外同类研究间的差距。

**关键词:** 软体动物门; 腹足纲; 芋螺科; 系统分类学; 研究进展

中图分类号: Q959.212 文献标识码: A 文章编号: 1000-3096(2019)03-0090-08

DOI: 10.11759/hyxx20181018001

## 1 芋螺科动物简介及研究价值

芋螺科 Conidae 隶属于软体动物门 Mollusca, 腹足纲 Gastropoda, 新腹足目 Neogastropoda。贝壳多呈倒圆锥形或纺锤形, 螺旋部底平或稍高, 体螺层较大, 壳面光滑或雕刻有螺肋、螺沟或颗粒状突起。本科动物物种多样性较高, 超过 760 个现生种<sup>[1]</sup>, 从潮间带、浅海至近千米水深的珊瑚礁、岩石或砂质海底均可见其踪迹; 大多数栖息于低潮线附近至浅海, 深海种为数不多<sup>[1-6]</sup>。芋螺具有强暖水性, 主要分布于热带和温带海域, 且有超过一半分布在印度-太平洋区系, 其中仅在澳大利亚分布的特有种占全球种类的 4%<sup>[2]</sup>。目前, 我国已报道芋螺科 150 余种, 主要分布于我国台湾及广东以南沿海, 绝大多数见于海南岛南部至西沙群岛和南沙群岛海域<sup>[5-8]</sup>。

芋螺科动物体内有毒腺以及高度特化的齿舌, 利用鱼叉状的齿舌将毒液注入如蠕虫、其他软体动物甚至小型鱼类等猎物体内进行捕食, 并能伤害捕猎者<sup>[3, 5-6]</sup>; 芋螺毒素 (conotoxin) 是一类来源于芋螺毒液的生物活性很强的多肽化合物, 是近年来国际上药物化学领域的一个研究热点, 可作为新药的先导化合物或直接开发成新药, 具有镇痛、抗癫痫、抗肿瘤等作用<sup>[9]</sup>; 芋螺贝壳可入药, 具有软坚化痰、滋阴清热、制酸止痛、平肝熄风的功效, 主治痉挛、淋巴结结核、甲状腺肿大、胃痛、胃酸过多、胃及

十二指肠溃疡<sup>[10]</sup>。有机锡污染作为一种典型的海洋污染事件, 可导致芋螺科的一些种类出现雌性不育个体和不育卵囊团, 海产腹足类性畸变的易认性、不可逆转性和对有机锡反应的特殊性使之成为海洋有机锡污染的潜在有效指标之一<sup>[11]</sup>。芋螺贝壳造型美观奇特, 具有较高的观赏性和收藏价值, 深受广大贝类爱好者的青睐<sup>[6]</sup>; 又因为其特殊的猎食习性, 芋螺也成为海洋生物多样性科普宣讲工作中的亮点海洋生物。

## 2 芋螺科动物分类学研究进展

早期的经典分类学研究将芋螺科视为单型科, 即该科中仅包含芋螺属 *Conus* 一个属, 目前该属已报道超过 830 种<sup>[3]</sup>, 因此芋螺属 *Conus* 曾被认为是腹足纲乃至海洋无脊椎动物中最大的一个属<sup>[2]</sup>。芋螺科系统分类研究一直是国际腹足类分类学研究的热点之一。早在 1758 年 Linnaeus<sup>[12]</sup>的《自然系统》首先定义了芋螺属的鉴别特征, 并描述了 35 个种; 与

收稿日期: 2018-10-18; 修回日期: 2019-03-04

基金项目: 中国科学院生物标本馆经典分类学青年人才项目(ZSBR-010); 国家科技基础性工作专项重点项目(2013FY111200)

[Foundation: Supported by the Special Fund for Youth Scholars on Taxonomy, the Chinese Academy of Sciences, No. ZSBR-010; the Special Program for Basic Research of the Ministry of Science and Technology, China (No. 2013FY111200)]

作者简介: 陈志云 (1982-), 陕西安康人, 副研究员, 博士, 从事海洋贝类分类学研究, 电话: 020-89023198, E-mail: chenzyun@scsio.ac.cn

此同时, Linnaeus 将芋螺属划分为 4 个属下类群, 但未对这 4 个类群进行命名, 因此被认为无效亚属 (ICZN, 1936, Opinion 124)<sup>[13]</sup>。该研究结果是对芋螺属细分的首次尝试, 且为之后芋螺的分类鉴定和基于贝壳形态的芋螺属的划分和归并提供了重要依据。后来有学者<sup>[14-15]</sup>将这 4 个类群的贝壳形态特征分别总结如下: 1、螺旋部低平; 2、体螺层 1.5 倍于螺旋部长; 3、体螺层 2 倍于螺旋部长; 4、贝壳一侧膨胀, 壳口较大。但是个体差异或壳顶受腐蚀等外力的影响很可能会导致这些分类特征不可靠性。与 1758 年第 1 版相比, 1767 年出版的《自然系统》第 12 版<sup>[16]</sup>和 1791 年出版的第 13 版<sup>[17]</sup>中对芋螺属亚属的细分并没有做出更进一步的讨论, 但在第 13 版中所描述的芋螺属种类已达到 157 种。Dillwyn<sup>[14]</sup>1817 年对 Gmelin 的研究成果进行了补充, 参考 Linnaeus 1758 年的分类系统尝试对 160 种芋螺进行了分类。

Matini<sup>[18]</sup>和 Chemnitz<sup>[19-21]</sup>在 1773 年至 1795 年间共描述芋螺 180 种, 并将其细分为 5 个属下类群, 但是这五个类群没有给予定名, 且这些芋螺的种名因没有使用双命名法而被视为无效种<sup>[22]</sup> (ICZN 1958)。

Bruguère<sup>[23]</sup> (1792 年) 共描述了芋螺属 147 种现生种和化石种, 并根据螺层肩部是否具有冠状雕刻或颗粒突起, 将芋螺属细分为 3 个属下分类阶元: 1、贝壳具冠状 (38 种); 2、贝壳呈圆锥形, 螺旋部光滑 (73 种); 3、贝壳呈圆柱形, 螺旋部光滑 (36 种)。

Lamarck<sup>[24-25]</sup>(1810 年, 1822 年) 根据肩部是否具有雕刻将 181 种现生芋螺属动物细分为两个属下类群。Bruguère 和 Lamarck 这两位学者均未定名各自所细分的这些属下分类阶元, 但为后来的研究提供了参考。

1810 年, Montfort<sup>[26]</sup>首次将芋螺属细分并予以有效拉丁名, 根据贝壳外部形态 (圆柱形或圆锥形) 以及螺旋部有无冠状突起等新建了另外 4 个属: *Cylinder*、*Rollus*、*Hermes* 和 *Rhombus*, 并分别指定了模式种; 但其中 *Rhombus* 是鱼类 *Rhombus Walbaum*, 1792 年的异物同名而被认为是为无效属名<sup>[27]</sup>, 其余三个属后来也都被认为是芋螺属的同物异名。随后, Fleming<sup>[28]</sup>于 1822 年确立芋螺科 Conidae。

Swainson<sup>[29]</sup>(1840 年) 借鉴了此前 Lamarck 利用肩部特征将芋螺属细分为两大类的方案, 将芋螺科划分为 *Conus* 和 *Coronaxis* 两个属, 每个属被细分为 5 个亚属, 除了指名亚属 *Conus s. str.*, 其他的 9 个亚

属均为 Swainson 新建。

Reeve<sup>[30]</sup>(1843 年-1849 年)及 Kiener<sup>[31]</sup>(1846 年)在他们各自的专著中, 均采用单型科的分类系统, 将所有物种都放在芋螺属内。直到 1852 年, Mörch<sup>[32]</sup>在以往其他学者的芋螺属系统划分方案的基础上, 将芋螺科细分为 11 个属, 其中 *Conus s. str.* 和 *Chelyconus* 分别包括 2 个亚属。他分别引用了前文所述的 Montfort (1810 年)命名的 2 个属名, Swainson (1840 年)命名的 4 个类群, 并将亚属 *Cylindrella*、*Dendroconus* 和 *Leptoconus* 提升至属的阶元。Adams 等<sup>[33]</sup>(1858 年)依据贝壳形态、螺旋部高低、冠状突起有无、壳面雕刻、壳口形状等特征, 将芋螺分为 7 个属, 其中 *Conus*、*Dendroconus* 和 *Leptoconus* 共包含 7 个亚属。即使此前已有一些学者尝试了简单的科下以及属的细分, 但他们各自的研究种类有限, 并未包括当时全部已知芋螺种。

虽然 19 世纪 50 年代分类学家记录了大量的芋螺科种类, 但多采用单型属的分类学系统, 如 Sowerby<sup>[34]</sup>(1857 年-1858 年)、Crosse<sup>[35]</sup>(1858 年); 19 世纪后半叶, 也有一些学者试图将芋螺属细分为不同的类群, 如 Sowerby<sup>[36]</sup>(1866 年)虽然认为芋螺一些渐变特征在形态分类上很难将其划分为界定明确的类群, 仍然依据前人利用的贝壳形态将其陈述的 400 余种芋螺分为 14 个属下类群, 但没有给予名称; Tryon<sup>[37]</sup> (1884 年) 依据贝壳外部形态将芋螺属分为 17 个组 (section), 都给予了定名。

相比之下, 20 世纪的芋螺科分类研究有了较大的进展。Schepman<sup>[38]</sup>1913 年采用了 Tryon 1884 年的分类系统, 并将这些组提升至亚属的阶元。Cotton<sup>[39]</sup> (1945 年)将芋螺科划分为 29 个属, 分别隶属于 14 个类群, 并认为这 14 个类群可以理解为亚科阶元; Marsh<sup>[40]</sup> (1964 年)定名了芋螺属 31 个亚属; da Motta<sup>[41-42]</sup>(1991 年)将芋螺属细分为 8 属 60 亚属。

与此同时, 单型科分类系统被很多学者沿用至 20 世纪。除了不少地区性的分类研究之外, 一些世界性的论著记录了大量的芋螺科动物种类。其中 Walls<sup>[43]</sup>1978 年编写出版的《Cone Shells: A Synopsis of the Living Conidae》记载了世界各海域分布的芋螺科动物 309 种, 并给予每个种详细的形态特征描述; Röckel 等<sup>[2]</sup> (1995 年) 编著的《Manual of the Living Conidae》第一卷中收录了分布于印度-太平洋海域的现生芋螺科芋螺属 318 种, 专著中通过系统观察, 提供了每个种的种内差异、个体标本的原色图片, 同时

对近似种进行了详细比较。这些著作都为此后的芋螺科分类学以及系统发育等相关研究提供了可靠的种类鉴定依据。

进入 21 世纪,一些学者的研究增加了腹足类的形态分类依据之一——齿舌形态的观察。Tucker 和 Tenoria<sup>[44-45]</sup>(2009 年,2013 年)综合了贝壳和齿舌形态特征,对芋螺进行了系统分类研究,将芋螺作为总科划分为 5 个科,共 89 个属。同时将狭义芋螺科划分为 4 个亚科。但 Tucker 和 Tenoria 定名的新属有 42 个属在后来的研究中被归为芋螺属 *Conus* 的同物异名,只有 2 个属名保留了其有效性。

在经历了两个多世纪的形态分类学研究后,芋螺科分类系统仍存在较大争议,广义芋螺属的拆分和归并尚无定论。迄今,对于分类系统学上存在的问题和分歧,除了采用经典分类学中的形态特征分类方法外,应用分子生物学方法研究芋螺科的系统发育和进化规律已成为可靠的技术方法和必然趋势。

Puillandre 等<sup>[1]</sup>(2014 年)首次利用线粒体基因(COI, 16S rRNA 和 12S rRNA)分析了芋螺科的系统发育关系,研究对象包括了 320 种现生芋螺。基于贝叶斯分析法构建的系统发育树将芋螺科分为 4 个分支,并推测芋螺科动物的祖先很可能起源于印度-太平洋区系,很少能扩散到其他的生物地理省;Puillandre 等<sup>[3]</sup>(2015 年)基于同年的研究结果,将现生芋螺科细分为 4 个属:*Conus*、*Conasprella*、*Californiconus* 和 *Profundiconus*,均为前人所定名,并将 803 种现生芋螺科动物全部划归到这 4 个属和 71 个亚属中,其中 *Conus* 和 *Conasprella* 分别包括了 57 和 11 个亚属,结果显示芋螺属 *Conus* 包括了超过 80% 的芋螺科种类。Uribe 等<sup>[4]</sup>(2017 年)的研究首次将小型芋螺(壳长小于 8 mm)也包含在基于线粒体全序列的分子系统发育树内,结果显示它们与之前发现的 4 个分支有相同的分类地位,并与 *Californiconus* 为姐妹类群;研究中的小型芋螺此前分别隶属于两个亚属 *Lilliconus* 和 *Pseudolilliconus*。同年,Puillandre 等<sup>[46]</sup>利用形态特征(贝壳和齿舌)和分子信息(线粒体基因 COI)对一些小型芋螺进行了分析,认为之前被放在 *Pseudolilliconus* 亚属中的物种应该被放置在一个新属 *Pyamaeconus* 中;通过对 *Californiconus* 属、*Lilliconus* 亚属和新属 *Pyamaeconus* 的物种属间 COI 基因的遗传距离与其他不同属、亚属芋螺物种的遗传进行比较、并估算后两个类群的分化时间与新腹足目其他属分化时间进行比较,倾向于将亚属

*Lilliconus* 提升至属。在系统分类学研究的同时,不断有芋螺科新种、新属,以及地方新记录种的报道。有研究统计<sup>[2]</sup>,1940 年至 1970 年间,平均每年都有 6 至 7 个芋螺新种被报道;在 20 世纪 70 年代,这个数字增长到了平均每年 13 个新种;80 年代平均每年 17 个新种;90 年代每年 23 个新种。但对于其中一些种,很难确定其为自然界中真正存在的生物学上的种,还是仅仅为其他已描述种的形态变异的个体,这就需要将遗传信息与形态性状和解剖形状相结合,对选取的分类特征进行评估,区分这些特征的种间差异或种内变异,从而对物种进行准确鉴定,揭示隐存种。Puillandre 等<sup>[47]</sup>(2014 年)基于贝壳形态、线粒体基因 COI 和核糖体基因 28 rRNA 以及该种芋螺毒素的 mRNA 表达和蛋白组成,对产自印度-太平洋区系的疣缟芋螺 *Conus lividus* Hwass in Bruguière, 1792 进行了表型分类研究以及系统发生关系分析,揭示了其中存在的一个隐存种 *Conus conco*。皮氏芋螺 *Conus peasei* Brazier, 1877 年曾被认为是黄芋螺 *Conus flavidus* Lamarck, 1810 年的同物异名<sup>[2]</sup>,Lawler 等<sup>[48]</sup>(2017 年)根据形态学和分子生物学(线粒体基因 COI、conotoxin locus FTX 和 ITS2)数据分析证明皮氏芋螺作为独立种的有效性;此外,研究结果显示皮氏芋螺可能是起源于其祖先的杂交,并催生了黄芋螺。

中国邻近海域如菲律宾和日本等国家对芋螺科也进行了较系统的研究,如:Hori<sup>[49-50]</sup>(2000 年,2017 年)共记录了日本海域分布的芋螺科动物 164 种,在采用单型科的分类系统的同时并将芋螺属细分为 15 个亚属;Springstreen 等<sup>[51]</sup>(1986 年)以 *Conus* 报道了菲律宾海域分布的芋螺科动物 185 种;Massillia<sup>[52]</sup>(2008 年)记录了菲律宾沿海的芋螺科动物 234 种,另外还有 52 个变种和型(forma)等种下水平的类群。

### 3 我国芋螺科研究现状

我国芋螺科分类研究,早期见于国外学者的一些零星记载<sup>[23, 29, 53-55]</sup>,其中 Kuroda<sup>[56]</sup>1941 年报道了我国台湾 55 种芋螺科动物,其中一些种在后来的研究中被归为同物异名。中国学者对芋螺科的研究相对较晚,最早见于金叔初和秉志<sup>[57]</sup>对香港织锦芋螺 *Conus textile* Linnaeus, 1758 年的记录,以及闫敦建<sup>[58]</sup>1942 年描述的存放在美国自然史博物馆的产自我国的 12 种芋螺,后来有学者指出还有两种可能记录有误,在我国没有分布<sup>[6]</sup>。自建国以来,通过在

南海范围内开展科学考察,收集了大量标本,在此基础上芋螺科分类学工作得到了发展。张玺等<sup>[59]</sup>1959年分析了中国南海经济软体动物区系特点,指出绝大多数芋螺种类热带性很强,仅分布于南海区域,不想北部各海延伸,并记录了2种常见芋螺。1961年,张玺<sup>[60]</sup>在《贝类学纲要》中对芋螺科的贝壳和软体部作了简要介绍,描述了2种南海常见芋螺,其中“白斑芋螺 *Conus marmoreus* Linnaeus, 1758”的中文名现已修订为“黑芋螺”<sup>[5, 61]</sup>。张玺等<sup>[62]</sup>(1962年)在《中国经济动物志-海产软体动物》中记载了3种芋螺。张玺等<sup>[63]</sup>1975年记录了西沙群岛分布的芋螺科动物35种,通过记录每一种芋螺在我国沿海发现的分布点,指出西沙群岛芋螺种类区系与我国台湾和海南岛有极为密切的关系。1983年齐钟彦等<sup>[64]</sup>详细描述了34种中国海域芋螺科动物的形态特征、生态习性和分布特征,为后来的芋螺科系统分类研究提供了重要的基础资料。周近明<sup>[65]</sup>(1983年)描述了西沙群岛分布的芋螺种类组成,共38种,其中包括此前张玺等在1975年报道的35种芋螺,文中总结和分析了这些种类的地理分布和区系特征,另外补充记录了7种我国西沙群岛此前历次调查报道的芋螺属动物,对该海域的芋螺科动物资源有了进一步了解。齐钟彦等<sup>[66]</sup>(1984年)年记录了海南岛沿海芋螺科24种。1988年至1999年<sup>[67-69]</sup>中国近海芋螺科的系列研究报道我国海域芋螺科种类共81种,其中11种为我国首次记录。李凤兰等<sup>[70]</sup>(1991年)对南沙群岛海区的芋螺科进行了研究和报道,共记录25种芋螺,填补了这一海区芋螺科动物的研究空白;在此之后,陈清潮<sup>[71]</sup>(2003年)又补充了黑芋螺在这一海域的分布记录。齐钟彦等<sup>[72]</sup>(2000)在《Seashells of China》中描述了中国海芋螺科65种芋螺,并提供了原色标本图片。张素萍<sup>[5]</sup>(2008年)在《中国海洋贝类图鉴》中总结了芋螺科的主要鉴别特征、生活习性和地理分布特征,并描述了常见芋螺14种;同年的《中国海洋生物名录》<sup>[61]</sup>中记录了中国海芋螺科112种。此外,中国芋螺科区域性的报道也不曾间断<sup>[73-76]</sup>;台湾地区有记录的现生芋螺科动物多达151种<sup>[7-8]</sup>。

2017年《中国动物志—芋螺科》的出版是对中国海域分布的芋螺科动物展开的较为系统的分类学研究<sup>[6]</sup>,共计有128种,其中包括1个新种和1个新记录种;采用单型科的分类系统,即单个的芋螺属,从而避免在未摸清中国海域种类组成之前再增加混乱。该专著在Sowerby 1866年的研究基础上,参考

Cotton 1945年的分类系统,依据贝壳的形状和花纹将它们为7个类群,这为以后的中国海芋螺科属的细分提供了重要参考;书中指出“资料收集截止日期为2005年,不涉及之后新种分类的变化”。在此之后,中国科学院南海海洋生物标本馆也连续报道过芋螺新记录种<sup>[76]</sup>;其中塔伽芋螺 *Conus tagaroae* (Limpalaër et Monnier, 2013)的定名年代为2013年<sup>[77]</sup>,然而报道的查视标本采自20世纪80年代,这很可能是因为早年间文献交流不便以及该类群的系统分类学研究相对薄弱,从而使我们失去报道新种的机会。在这些基础上,相关工作将继续开展,中国科学院南海海洋生物标本馆存放着自建国以来各种野外考察活动采集的芋螺科标本,充分挖掘这些丰富的馆藏历史标本资源可能会有更多新的发现。

长期以来,国内已有的芋螺科分类学研究均采用单型科的分类系统,同时作为分类依据之一的齿舌结构在我国芋螺相关研究中未见报道,且该类群的系统发育研究几乎为空白,这与国际同类研究差距较大。因此,对芋螺科的进一步系统分类研究,需要基于形态学和解剖学特征的相似性和差异性的总和,完善经典分类学方面研究,在此基础上,结合对遗传分子基础等特征的研究,探讨各类群间的系统演化关系,验证不同的经典分类系统中科以下分类阶元的有效性,最终完善中国海芋螺科内属的细分;结合中国海域的研究材料,对国际上较新的芋螺科分类系统进行补充和完善,缩小与国外同类研究间的差距;进一步明确我国各海域芋螺种类组成和分布特点,这对于芋螺科动物资源开发和保护利用、国家岛礁、海岸生态修复过程中的生物种质资源储备都具有重要的意义。

#### 参考文献:

- [1] Puillandre N, Bouchet P, Duda Jr T F, et al. Molecular phylogeny and evolution of the cone snails (Gastropoda, Conoidea)[J]. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2014, 78: 290-303.
- [2] Röckel D, Korn W, Kohn A J. *Manual of the Living Conidae Vol. 1: Indo-Pacific Region* [M]. Viesbaden: Verlag Christa Hemmen, 1995: 1-517.
- [3] Puillandre N, Duda T F, Meyer C, et al. One, four or 100 genera? A new classification of the cone snails[J]. *Journal of Molluscan Studies*, 2015, 81(1): 1-23.
- [4] Uribe J E, Puillandre N, Zardoya R. Beyond *Conus*: Phylogenetic relationships of Conidae based on complete mitochondrial genomes[J]. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2017, 107: 142-151.

- [5] 张素萍. 中国海洋贝类图鉴[M]. 北京: 海洋出版社, 2008: 233-239.  
Zhang Suping. Atlas of Marine Mollusks of China[M]. Beijing: China Ocean Press, 2008: 233-239.
- [6] 李凤兰, 林民玉. 中国动物志 无脊椎动物 第五十五卷 软体动物门 腹足纲芋螺科[M]. 北京: 科学出版社, 2017: 1-286.  
Li Fenglan, Lin Minyu. Fauna Sinica Invertebrata Vol. 55 Mollusca Gastropoda Conidae[M]. Beijing: Science Press, 2017: 1-286.
- [7] 邵广昭, 彭镜毅, 吴文哲. 2008 台湾物种多样性 II. 物种名录[M]. 中国台湾: 行政院农业委员会林务局, 2008: 705-707.  
Shao Kwang-Tsao, Peng Ching-I, Wu Wen-Jer. 2008 Taiwan Species Diversity II. Species Checklist[M]. Taiwan, China: Forestry Bureau, Council of Agriculture, Executive Yuan, 2008: 705-707.
- [8] 邵广昭, 彭镜毅, 吴文哲. 2010 台湾物种名录[M]. 中国台湾: 行政院农业委员会林务局, 2010: 743-745.  
Shao Kwang-Tsao, Peng Ching-I, Wu Wen-Jer. Taiwan Species Checklist 2010[M]. Taiwan, China: Forestry Bureau, Council of Agriculture, Executive Yuan, 2010: 743-745.
- [9] 王承忠, 蒋辉, 戚正武. 芋螺毒素研究进展[J]. 生物化学与生物物理进展, 2003, 30(4): 537-545.  
Wang Chengzhong, Jiang Hui, Qi Zhengwu. Progress on Conotoxins[J]. Progress in Biochemistry and Biophysics, 2003, 30(4): 537-545.
- [10] 管华诗, 王曙光. 中华海洋本草图鉴 第 2 卷[M]. 上海: 上海科学技术出版社, 2016: 1-433.  
Guan Huashi, Wang Shuguang. Atlas of Marine Materia Medica of China Vol. 2[M]. Shanghai: Shanghai Science and Technology Press, 2016: 1-433.
- [11] 施华宏. 中国沿海腹足类性畸变及有机锡污染的生态监测[D]. 广州: 暨南大学, 2003: 1-162.  
Shi Huahong. Imposex in Gastropods from the Coastal Waters of China and the Biomonitoring of Organotin Compound Contamination[D]. Guangzhou: Jinan University, 2003: 1-162.
- [12] Linnaeus C. Caroli a Linné. Systemanaturae per regna trianaturae: secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis Tome 1[M]. Editio Decima.Reformata.Holmiae, Impensis Direct. Stockholm: Laurentii Salvii, 1758: 1-834.
- [13] ICZN. Opinion 124. Linnaeus, 1758 Subdivisions of Genera. Opinions and Declarations rendered by the International Commission on Zoological Nomenclature, Opinions 124-133[J]. Smithsonian Miscellaneous Collections, 1936, 73(8): 465-466.
- [14] Dillwyn L W. A Descriptive Catalogue of Recent Shells: Arranged According to the Linnæan Method; With Particular Attention to the Synonymy Vol. 1[M]. London: Printed for John and Arthur Arch, Cornhill, 1817: 1-580.
- [15] Dodge H A. A historical review of the mollusks of Linnaeus, pt. 2[J]. Bulletin of the American Museum of Natural History, 1953, 111: 152-312.
- [16] Linnaeus C. Caroli a Linné. Systemanaturae Per Regna Trianaturae: Secundum Classes, Ordines, Genera, Species, Cum Characteribus, Differentiis, Synonymis, Locis. Tome 1. Editio Duodecima. Reformata. Holmiae, Impensis Direct Tom. 1, Pars 2[M]. Stockholm: Laurentii Salvii, 1767: 533-1328.
- [17] Gmelin J F. Caroli a Linné. Systemanaturae Per Regna Trianaturae ed. 13, Tom. 1, Pars 6[M]. Lipsiae: Georg. Emanuel Deer, 1791: 3021-3910.
- [18] Martini F H W. Neues Systematisches Conchylien-Cabinet, 2[M]. Nürnberg: Raspe, 1773.
- [19] Chemnitz J H. Neues Systematisches Conchylien-Cabinet, 4[M]. Nürnberg: Raspe, 1780.
- [20] Chemnitz J H. Neues Systematisches Conchylien-Cabinet, 10[M]. Nürnberg: Raspe, 1788.
- [21] Chemnitz J H. Neues Systematisches Conchylien-Cabinet, 11[M]. Nürnberg: Raspe, 1795.
- [22] Hemming F. Official Index of Rejected and Invalid Family-Group Names in Zoology[M]. London: International Commission on Zoological Nomenclature, 1958.
- [23] Bruguière J G. Encyclopedie méthodique ou par ordre de matières[M]. Paris: Pancoucke, 1792: 1-797.
- [24] Lamarck J B P A de. Descriptions des coquilles fossiles des environs de Paris[J]. Annales du Muse'um' Histoire Naturelle, 1810, 15: 422-442.
- [25] Lamarck J B P A de Histoire Naturelle des Animaux sans Vertèbres[M]. Paris: Guiraudet, 1822.
- [26] Montfort P D de. Conchyliologie Systématique, Et Classification Méthodique Des Coquilles, etc[M]. Paris: Schoell, 1810.
- [27] MolluscaBase (2018). Rhombus Montfort, 1810. Accessed through: World Register of Marine Species at: <http://marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=578819> on 2018-07-09
- [28] Fleming J. The philosophy of zoology or a general view of the structure, functions, and classification of animals[M]. Edinburgh: Archibald Constable, 1822.
- [29] Swainson W. A Treatise on Malacology, or the Natural Classification of Shells and Shell-fish[M]. London: Longman, Orme, Brown, Green, and Longmans and John Taylor, 1840: 1-419.
- [30] Reeve L A. Monograph of the genus *Conus*[M]// Reeve L A. Chonchologia Inconica. London: Reeve Brothers, 1843-1849.
- [31] Kiener L C. Spéciés général et iconographie des co-

- quilles vivantes, 2[M]. Paries: Rousseau, 1845-1850.
- [32] Mörch O A L. Catalogus Conchyliorum quae reliquit D. Alphonso D' Aguirra & Gadea Comes de Yoldi Vol. 1[M]. Copenhagen: L. Klein, 1852.
- [33] Adams H, Adams A. The genera of recent Mollusca arranged according to their organization Vol. 1[M]. London: J. van Voorst, 1858: 1-256.
- [34] Sowerby G B Jr. Thesaurus Conchyliorum or Monographs of the Genera of Shells III[M]. London: Sowerby, 1857-1858.
- [35] Crosse H. Observations sur le genre Cone et description de trois espèces nouvelles, avec un catalogue alphabétique des Cônes actuellement connus[M]. Revue et Magasin de Zoologie, 1858, 10 (2): 113-209.
- [36] Sowerby II G B. Monograph of the genus *Conus*[M]// Sowerby G B. Thesaurus conchyliorum, or monographs of genera of shells Vol. 3. London: Sowerby, 1866, 1-56.
- [37] Tryon G W. Manual of conchology, structural and systematic: with illustrations of the species Ser. 1 Vol. 6[M]. Philadelphia: published by the author, 1884: 1-150.
- [38] Schepman M M. The Prosobranchia of the Siboga Expedition part V Toxoglossa, with a supplement[M]. Leiden: E. J. Brill, 1913: 365-452.
- [39] Cotton H. A catalogue of the cone shells (Conidae) in the South Australian Museum[J]. Records of the South Australian Museum, 1945, 8: 229-280.
- [40] Marsh J A. Cone Shells of the World[M]. Brisbane: Jacaranda Press Pty Ltd., 1964: 1-185.
- [41] da Motta A J. A Systematic Classification of the Gastropod Family Conidae at the Generic Level[M]. Rome: La Conchiglia, 1991: 1-48.
- [42] da Motta A J. Congratulations, it's a turrid or cone[J]. Hawaiian Shell News, 1991, 41(2): 6.
- [43] Walls J G. Cone Shells: A Synopsis of the Living Conidae[M]. Neptune city: T F H publication, 1978: 1-1011.
- [44] Tucker J K, Tenorio M J. Systematic Classification of Recent and Fossil Conoidean Gastropods[M]. Hackenheim: Conchbooks, 2009: 295.
- [45] Tucker J K, Tenorio M J. Illustrated Catalog of the Living Cone Shells[M]. Wellington: MDM Publishing, 2013: 1-517.
- [46] Puillandre N, Tenorio M J. A question of rank: DNA sequences and radula characters reveal a new genus of cone snails (Gastropoda: Conidae)[J]. Journal of Molluscan Studies, 2017, 83: 200-210.
- [47] Puillandre N, Stöcklin R, Favreau P, et al. When everything converges: Integrative taxonomy with shell, DNA and venom data reveals *Conus conco*, a new species of cone snails (Gastropoda: Conoidea)[J]. Molecular Phylogenetics and Evolution, 2014, 80: 186-192.
- [48] Lawler A J, Duda Jr T F. Molecular and morphometric data suggest the presence of a neglected species in the marine gastropod family Conidae[J]. Molecular Phylogenetics and Evolution, 2017, 109: 421-429.
- [49] Hori S. Conidae[M]//Okutani T. Marine Mollusks in Japan. Tokyo: Tokai University Press, 2000: 608-609.
- [50] Hori S. Conidae[M]//Okutani T. Marine Mollusks in Japan 2nd. edition. Tokyo: Tokai University Press, 2017: 1000-1013.
- [51] Springsteen F J, Leobrera F M. Shells of the Philippines[M]. Manila: Carfel Seashells Museum, 1986: 219-256.
- [52] Massillia G R. Fimaly Conidae[M]//Peppo G T. Philippine Marine Mollusks Vol. II. University of California: ConchBooks, 2008: 504-731.
- [53] Sowerby II G B. Descriptions of forty-eight new species of shells[J]. Proceedings of the Scientific Meetings of the Zoological Society of London, 1870: 249-259.
- [54] Adams A. Descriptions of new species of the genus *Conus*, from the collection of Hugh Cuming[J]. Proceedings of the Zoological Society of London, 1853, 19: 116-119.
- [55] Adams A. Descriptions of thirty-nine new species of shells, from the collection of Hugh Cuming[J]. Proceedings of the Zoological Society of London, 1854, 20: 130-138.
- [56] Kuroda T. A catalogue of molluscan shells from Taiwan (Formosa), with descriptions of new species[J]. Memoirs of the Faculty of Science and Agriculture, Taihoku Imperial University, 1941, 22: 1-216.
- [57] King S G, Ping C. The molluscan shells of Hongkong Part 1[J]. Hongkong Naturalist, 1931, 2(1): 9-29.
- [58] Yen T C. A review of Chinese Gastropods in the British Museum[J]. Proceedings of the Malacological Society of London, 1942, 24: 170-289.
- [59] 张玺, 齐钟彦. 中国南海经济软体动物区系[J]. 海洋与湖沼, 1959, 2(4): 268-275.  
Zhang Xi, Qi Zhongyan. Faune des mollosques utiles et nuisibles de la mer sud de la Chine[J]. Oceanologia et Limnologia Sinica, 1959, 2(4): 268-275.
- [60] 张玺, 齐钟彦. 贝类学纲要[M]. 北京: 科学出版社, 1961: 151-152.  
Zhang Xi, Qi Zhongyan. Outlines of Malacology[M]. Beijing: Science Press, 1961: 151-152.
- [61] 张素萍. 芋螺科[M]//刘瑞玉. 中国海洋生物名录. 北京: 科学出版社, 2008: 521-524.  
Zhang Suping. Family Conidae Rafinesque, 1815[M]// Liu Ruiyu. Checklist of marine biota of China Seas. Beijing: Science Press, 2008: 521-524.
- [62] 张玺, 齐钟彦, 李洁民, 等. 中国经济动物志 海产软体动物[M]. 北京: 科学出版社, 1962: 1-246.  
Zhang Xi, Qi Zhongyan, Li Jiemin, et al. Economic

- Animals of China Marine Mollusca[M]. Beijing: Science Press, 1962: 1-246.
- [63] 张玺, 齐钟彦, 马绣同, 等. 西沙群岛软体动物前鳃类名录[J]. 海洋科学集刊, 1975, 10: 126-128.  
Zhang Xi, Qi Zhongyan, Ma Xiutong, et al. A checklist of Prosobranchiate gastropods from the Xisha Islands, Hainan Province, China[J]. Studia Marine Sinica, 1975, 10: 126-128.
- [64] 齐钟彦, 马绣同, 楼子康, 等. 中国动物志 软体动物 第二册[M]. 北京: 科学出版社, 1983: 121-137.  
Qi Zhongyan, Ma Xiutong, Lou Zikang, et al. Illustrated Encyclopedia of the Fauna of China Mollusca vol. 2[M]. Beijing: Science Press, 1983: 121-137.
- [65] 周近明. 西沙群岛的芋螺属[J]. 南海海洋科学集刊, 1983, 4: 97-107.  
Zhou Jinming. Notes on the *Conus* from the Xisha Islands, Hainan Province, China[J]. Nanhai Studia Marine Sinica, 1983, 4: 97-107.
- [66] 齐钟彦, 马绣同, 谢玉坎, 等. 海南岛沿海软体动物名录[M]//中国科学院南海海洋研究所海南试验站. 热带海洋研究. 北京: 海洋出版社, 1984: 1-21.  
Qi Zhongyan, Ma Xiutong, Xie Yukan, et al. Preliminary survey of the benthic molluscs of Sanya Port, Hainan Island[M]//Hainan experimental station, South China Sea Institute of Oceanology Chinese Academy of Sciences. Tropical Ocean Research. Beijing: China Ocean Press, 1984: 1-21.
- [67] 齐钟彦, 马绣同, 李凤兰. 中国近海芋螺科的研究 I [M]//中国科学院南海海洋研究所海南试验站. 热带海洋研究 (三). 北京: 海洋出版社, 1988: 61-91.  
Qi Zhongyan, Ma Xiutong, Li Fenglan. Studies on Chinese species of the family Conidae I[M]//Hainan experimental station, South China Sea Institute of Oceanology Chinese Academy of Sciences. Tropical Ocean Research (III). Beijing: China Ocean Press, 1988: 61-91.
- [68] 李凤兰. 中国近海芋螺科的研究 II[J]. 海洋科学集刊, 1995, 36: 245-266.  
Li Fenglan. Studies on family Conidae of the China Sea II[J]. Studia Marine Sinica, 1995, 36: 245-266.
- [69] 李凤兰. 中国近海芋螺科研究增补[J]. 海洋科学集刊, 1999, 41: 221-237.  
Li Fenglan. Supplementary studies on the species of Conidae of the China Sea[J]. Studia Marine Sinica, 1999, 41: 221-237.
- [70] 李凤兰 陈瑞球. 南沙群岛海区芋螺科的研究[M]//中国科学院南沙综合科学考察队. 南沙群岛及其邻近海域海洋生物研究论文集. 北京: 海洋出版社, 1991: 137-145.  
Li Fenglan, Chen Ruiqiu. Studies on the Conidae of the Nansha Islands, Hainan Province, China[M]//Nansha Comprehensive Scientific Investigation Team, Chinese Academy of Sciences. Studies on Marine Fauna and Flora of the Nansha Islands and neighbouring Waters. Beijing: China Ocean Press, 1991: 137-145.
- [71] 陈清潮. 南沙群岛海区生物多样性名典[M]. 北京: 科学出版社, 2003: 83-84.  
Chen Qingchao. Checklist of marine biota of Nansha Islands, China[M]. Beijing: Science Press, 2003: 83-84.
- [72] Qi Zhongyan. Seashells of China[M]. Beijing: China Ocean Press, 2000: 113-126.
- [73] 蔡英亚, 谢绍河. 广东的海贝(修订版)[M]. 汕头: 汕头大学出版社, 2006: 75-78.  
Cai Yingya, Xie Shaohu. Seashells of Guangdong (Revised Edition)[M]. Shantou: Shantou University Press, 2006: 75-78.
- [74] 长孙东亭, 罗素兰, 张本, 等. 海南产芋螺的形态特征[J]. 海洋科学, 2007, 31(8): 42-47.  
Zhangsun Dongting, Luo Sulan, Zhang Ben, et al. The morphological characteristics of *Conus* species native to Hainan[J]. Marine Sciences, 2007, 31(8): 42-47.
- [75] 邴晖, 于海鹏, 胡远艳, 等. 基于数量分类学的海南产芋螺多样性研究[J]. 热带生物学报, 2010, 1(4): 331-336.  
Bing Hui, Yu Haipeng, Hu Yuanyan, et al. Diversity of *Conus* Species Native to Hainan Based on Numerical Taxonomy[J]. Journal of Tropical Organisms, 2010, 1(4): 331-336.
- [76] 陈志云, 谭焯辉, 连喜平. 中国海芋螺属一新记录(腹足纲, 芋螺科)[J]. 热带海洋学报, 2016, 35(3): 99-100.  
Chen Zhiyun, Tan Yehui, Lian Xiping. A new record of *Conus* (Gastropoda, Conidae) from China seas[J]. Journal of Tropical Oceanography, 2016, 35(3): 99-100.
- [77] Limpalaer L, Monnier E. *Cylinder tagaroeae* (Gastropoda: Conidae), a valid name for a long time known species from the Philippines[J]. Visaya, 2013, 4(1): 17-24.

## Progress on the systematics of Conidae

CHEN Zhi-yun<sup>1</sup>, LIAN Xi-ping<sup>1</sup>, TAN Ye-hui<sup>1, 2</sup>

(1. Marine Biodiversity Collections of South China Sea, Key Laboratory of Tropical Marine Bio-Resources and Ecology, South China Sea Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510301, China; 2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

**Received:** Oct. 18, 2018

**Key words:** Mollusca; Gastropoda; Conidae; systematics; research progress

**Abstract:** The family Conidae is a group of predatory marine gastropods that are present in tropical and temperate seas. Due to the diversity of their toxins, the Conidae has been the focus of many pharmaceutical studies. The South China Sea is a rich source of Conids. For this group, the development of resources and its related research require a robust phylogeny and taxonomy. This paper reviews the progress of taxonomic research on Conidae and discusses the problems and shortcomings prevalent in the taxonomy of this group in China. To improve and modify the existing systematics of this family, we will study the materials of the family Conidae in Chinese waters, using an integrative taxonomic approach incorporating both morphology and molecular data. It will narrow the gap between us and similar studies abroad and increase our understanding on the composition and distribution of these species.

(本文编辑: 康亦兼)