

蟹守螺总科软体动物的系统分类学研究进展

孙启梦¹, 张素萍^{1,2}

(1. 中国科学院海洋研究所, 山东 青岛 266071; 2. 中国科学院海洋大科学研究中心, 山东 青岛 266071)

摘要: 蟹守螺总科 (Cerithioidea) 是一群古老、极度多样化的腹足类, 广泛分布于全球热带至温带的水域中, 是腹足类生态和进化研究中重要的关键群体。目前蟹守螺总科动物整体上属于了解较少的类群, 其定义也一直在修订中。随着贝类学研究理念的进步与技术手段的发展, 蟹守螺总科的系统学与系统发育学研究等有了较大进展, 但仍然有许多问题亟待解决。文中对该总科的国内外研究现状和存在的问题进行了研究综述。

关键词: 蟹守螺总科; 系统分类学; 生物多样性; 进化

中图分类号: Q959.212 文献标识码: A 文章编号: 1000-3096(2021)01-0139-07

DOI: 10.11759/hyxx20200603001

1 蟹守螺总科动物简介

蟹守螺总科 Cerithioidea 动物为全世界分布, 但绝大部分种类分布于热带、亚热带和暖温带区域, 栖息于海洋、咸淡水和淡水生境中。目前海洋贝类信息库 (WoRMS, World Register of Marine Species, <http://www.marinespecies.org>) 记录超过 20 个现生科, 200 多个现存属和大约 1 100 个有效的现生种类^[1]。蟹守螺总科动物的贝壳形态、大小、习性、摄食方式和繁殖生物学等具有显著的多样化^[2]。

蟹守螺总科动物的贝壳一般多螺层、纵长、呈圆锥形, 有或没有水管沟。厣角质, 少旋至多旋。大多数种类雌雄异体, 有性生殖, 卵生。动物体有开放的外套生殖管, 雄性缺失交接器 (aphallate)^[3], 生殖通过精囊传送精子, 雌性具有纳精囊。雌性一般将它们的卵产在团状或带状胶质物质里, 附着在底质上。

贝类发育方式为浮游幼虫型或卵黄营养型^[4]。浮游幼虫型有一个自由游泳的面盘幼虫期, 所形成的胚壳一般多螺层, 具雕刻, 它们的卵一般数量多且小, 扩布能力强, 有较广的地理分布; 卵黄营养型即直接发育, 所形成的胚壳大多光滑, 它们的卵一般数量较少, 扩布能力较弱^[5-7]。但也有一些种类的生殖和生活史策略不同, 比如壳螺科 Siliquariidae 和锥螺科 Turritellidae 中有种类为卵胎生; 跑螺科 Thiaridae 种类有孤雌生殖行为; 平轴螺科 Planaxidae 种类不仅为卵胎生, 还是雌雄同体且雄性先成熟^[1-2, 8-9]。

蟹守螺总科种类主要有 3 种摄食方式: 草食性

(herbivorous grazers)、碎屑食性(detritus feeders) 和滤食性(otenidial suspension feeders)^[10]。这些摄食方式通常限定于特定的科, 比如滤食性为锥螺科 Turritellidae 和壳螺科 Siliquariidae 这两科动物。齿舌为扭舌型 (taenioglossate), 齿式为: 2·1·1·1·2。胃部结构复杂, 内有晶杆囊和胃楯, 有一定分选食物功能。神经系统中脑神经节和侧神经节由神经索相连接 (epiathroid/dialyneurous), 而锥螺科和 2 个淡水科黑螺科 Melanopsidae 与肋蜷螺科 Pleuroceridae 中脑神经节和侧神经节则直接相连 (zygoneurous)^[2]。

蟹守螺总科贝类有丰富的化石记录, 是一个历史悠久的腹足类群体。晚泥盆纪(Late Devonian) 时, 高塔形贝壳的锥螺科 Turritellidae 可能就已起源^[11]; 大约白垩纪时, 总科种类广泛辐射^[2, 12]; 新生代 (Cenozoic Era) 时, 总科在全球范围内都留下了化石记录^[13]。但化石分类鉴定仅能依据贝壳形态, 不能像现生种类可依据内部结构、齿舌、精子超微结构和分子序列等研究资料。虽然一些化石形态与现生种类非常相似, 但部分化石形态难以与现生种类进行关联。尤其因为蟹守螺总科种内变异大、贝壳形态的强烈趋同性与样品鉴定特征的缺损, 经常导致难以准确分类化石样本^[13-14]。这些与现生种类贝壳形态相似的化石,

收稿日期: 2020-06-03; 修回日期: 2020-07-06

基金项目: 国家自然科学基金项目 (No. 31750002)

[Foundation: National Natural Science Foundation of China, No. 31750002]

作者简介: 孙启梦 (1988-), 女, 江苏淮安人, 工程师, 硕士, 主要从事海洋贝类分类学研究, Email: sqm198848@163.com; 张素萍, 通信作者, 研究员, E-mail: museum@qdio.ac.cn

是否真的是其祖先类群无法确定,这表明仅依靠古生物学解释蟹守螺总科的起源和进化是不全面的。蟹守螺总科的起源并不能准确推定,每个科的起源也不确定。但大多数新生代(Cenozoic)的化石,有非常大的可信度与正确的现生科进行关联。现在只能推测大多数科似乎起源于晚白垩纪-早第三纪^[2]。

蟹守螺总科的生态习性多样化,其种类的表型变化范围大^[15]。许多种类大数量出现在热带,一些类群进入特殊的生境后适应进化形成辐射,特别是红树林、河口和古老的湖泊这些特殊生境^[2]。比如汇螺科 Potamididae 为特殊的红树林生境的适应辐射^[16];滩栖螺科 Batillariidae 经常大数量出现在河口生境中,且可分布至亚热带和温带区域^[14];蟹守螺科 Cerithiidae 主要出现在热带和亚热带海洋高潮带至深海的软底质生境中,有几个属在海草床或潮间带岩石海岸高度适应辐射^[5, 17];独齿螺科 Modulidae 则专门在潮下带摄食海藻或硬底质上生长的微藻^[18-19];锥螺科 Turritellidae 是适应于潮下带软底质上的滤食性动物^[20];壳螺科 Siliquariidae 有不规则的非螺旋贝壳,常嵌入进海绵里生活^[21];滑螺科 Litiopidae 高度适应生长有海藻的生境,一般生活在浅海海藻丛或漂浮的海藻垫中^[22];淡水肋蜷螺科 Pleuroceridae 和黑螺科 Melanopsidae 倾向于生活在流速快的小溪和河流中,而跑螺科 Thiaridae 生境广泛,可生活在岩石,流速快的小溪,宽广且流速缓慢的河流和平静的湖泊中^[2, 8]。

2 蟹守螺总科动物研究价值

蟹守螺总科在海洋、咸淡水和淡水生境中均有分布,在它们的分布范围内为当地生物群落的重要组成部分,在生物量和营养循环上经常起到重要作用^[23]。蟹守螺总科很多种类可以食用,比如汇螺科中的拟蟹守螺属 *Cerithidea* 种类在我国和东南亚国家的水产品市场上均有出售,有重要的地方经济作用^[24]。有的地区因为人为采集,一些个体大的种类密度可能远低于正常自然状态下的密度。一些种类的数量非常丰富,但因争夺饵料等原因可能危害当地养殖业^[25],其大量的贝壳可以被收集用来制作石灰等^[26]。许多种类为重要的医学贝类,是一系列寄生虫的中间宿主,是人类疾病病原体的宿主,比如吸虫病、皮炎和眼睛感染等^[27-29]。

腹足类的进化研究中一直有一个主题,就是入侵淡水。而海洋软体动物与淡水软体动物是被分开

研究的,淡水类群相对了解较少^[15]。淡水生境中的蟹守螺总科是一个非常多样化的群体组合,分布于除南极洲以外的所有大陆水体中。早期的分类学研究中,蟹守螺总科中所有的淡水类群都归属于跑螺科 Thiaridae 中(或现已无效名‘Melaniidae’),直到最近几十年才被分开^[9, 15]。蟹守螺总科淡水成员中现已有 Amphimelaniidae, Melanopsidae, Pachychilidae, Paludomidae, Pleuroceridae, Semisulcospiridae 和 Thiaridae, 共 7 个科(WoRMS)。但现有的研究并不能支持这些淡水科为单系,且至今没有深入的系统发育研究,淡水科之间的亲缘关系仍然未知。这些淡水科的独立性、组成和种类命名有效性上有相当大的混乱^[30-31]。

腹足类软体动物历史上曾经入侵淡水生境许多次,推测最少有 33~38 个现代腹足类的祖先类群入侵了淡水生境^[8-9]。蟹守螺总科中有 2~3 个不同的祖先类群,可能自中生代(Mesozoic)各自独立入侵并适应了淡水生境^[1-2, 9, 32]。蟹守螺总科动物入侵淡水生境,推测是因为淡水生境中竞争压力和捕食压力比绝大多数海洋生境低。淡水种类与它们的海洋近亲相比,没有进化出或丢失了许多应对捕食者的形态和行为上的特征^[32-33]。比如淡水种类贝壳上因抵抗捕食而产生的破坏(伤痕),比它们的海洋近亲少。而且海洋种类的贝壳壳口大多更狭窄,爬动快速或有挖穴行为。一些淡水类群,贝壳上缺失水管沟、个体小型化和行动缓慢等都是对非海洋生境的适应^[32, 34]。Houbrick^[5]认为蟹守螺总科在了解腹足类更高阶元的分类系统和进化上是一个重要的关键群体。

海洋生境中汇螺科 Potamididae, 独齿螺科 Modulidae 和梯形螺科 Scaliolidae 这 3 个科较特别,它们入侵淡水生境成功后,又重返至咸淡水和海洋生境^[1]。而淡水生境中黑螺科 Melanopsidae 以前是广盐性群体,分布在海洋或咸淡水生境中的群体灭绝,现在只残存有淡水生境中分布的群体;跑螺科 Thiaridae 中一些种类有洄游习性,自由生活的面盘幼虫期在海洋环境中发育^[8]。蟹守螺总科种类入侵淡水或重返海洋生境的宗旨都是为了扩大分布,在自然选择压力下生存下来。

近年来,时有报道非洲淡水水系遭到亚洲蟹守螺总科种类入侵^[23]。人类行为客观或主观上帮助蟹守螺总科克服了地理隔离或扩散障碍,使得入侵发生的频次增加,甚至形成生态灾害,破坏当地生态平衡。在许多淡水生态系统中,蟹守螺总科动物的生态重要性被低估,多样性危机没有引起重视。甚至世

界范围的淡水腹足类都面临空前的威胁,如生境丧失和退化、引进鱼类和其他捕食者。尽管淡水腹足类仅占世界腹足类的5%,但在已记录的灭绝软体动物中占20%^[8]。需重视蟹守螺总科动物多样性危机,加快物种分布、生物量、生活史和摄食等方面研究,制定相应的自然资源管理与保护政策,以实现贝类资源的可持续性利用。

3 蟹守螺总科动物系统分类学研究历史与存在问题

Thiele 在 1929 年^[3]对蟹守螺总科的定义主要基于一系列贝壳特征:大多数贝壳纵长、圆锥形、多螺层,有或没有一个小水管沟;厣角质,少旋至多旋;雄性没有交接器。种类的定义经常基于差异非常小的特征,而许多广分布种类形态极度变异,导致一些种类之间的鉴别特征重叠。更高一些的分类阶元比如科和属中,形态上的趋同很常见^[8, 13, 16, 35]。历史上,蟹守螺总科内主要流行大科(broad family)的概念^[1, 5]。比如蟹守螺科 Cerithiidae 曾经被用来包含许多多样化的分类单元,有 *Ataxocerithium*(Triphoroidea), *Campanile* 与 *Plesiotrochus*(Campaniloidea), *Diala*(Dialidae)和 *Litiopa*(Litiopidae)^[2, 36-39]。因此蟹守螺总科的系统分类充满问题。现在一般认为 Thiele 定义的蟹守螺总科实际上包括了几个总科的类群^[1-2, 9]。

1984 年, Bändel^[40]主要依据齿舌结构进行了蟹守螺群体的分类。随后嗅检器超微结构逐渐成为鉴别特征之一^[41]。1985 年, Koike^[42]使用精子的超微结构作为定义蟹守螺总科的主要分类依据。2002 年, Lydeard 等^[9]应用 DNA 序列分析蟹守螺总科内各个科的亲缘关系。扫描电镜的应用和分子测序技术的发展,让蟹守螺总科的系统分类学研究从贝壳形态深入至内部结构特征和基因层面,其系统发育结构有了革命性的变化^[43-45]。现在被大家广泛接受的科级分类阶元最开始由 Ponder 和 Warén 在 1988 年提出^[46],而最新的定义概念是由 Bouchet 等于 2017 年^[47]提出。

精子超微结构研究对蟹守螺总科分类系统的完善起了重要作用^[48-50]。蟹守螺总科动物精子经常出现 2 种类型,有生育能力的 euspermatozoa 与无生育能力的 paraspermatozoa 同时相伴出现,形态多样,可作为分类特征^[51-52]。例如原汇螺科中的滩栖螺属, Healy^[51]基于精子结构的不同,建议将滩栖螺属提升为科级,随后滩栖螺科由 Houbriek^[2]正式确立。一些原来属于蟹守螺总科中的 *Abyssochrysidae*,

Campanilidae, *Cerithiopsidae*, *Plesiotrochidae*, *Triphoridae*, *Provannidae* 和 *Vermetidae* 科,很大部分是因为精子超微结构的比较学研究从蟹守螺总科中剔除^[53-56]。因独特的齿舌和外套交接器(后来解释为外套触手)等解剖特征, Houbriek^[36]建议将 *Abyssochrysidae* 科移出蟹守螺总科。其后 Healy^[55]基于其精子超微结构和独特的精囊结构,确定 *Abyssochrysidae* 科不属于蟹守螺总科。*Campanilidae* 科仅有一个现生种类,分布于澳大利亚西部。基于其内部特征^[37, 39]、精子超微结构^[53]和嗅检器超微结构^[57], *Campanilidae* 科被认为代表了一个不同的类群,被移出蟹守螺总科。1990 年 Houbriek^[58]建立 *Plesiotrochidae* 科,因后来的研究显示其精子超微结构与 *Campanilidae* 科相似,也被移出蟹守螺总科。

早期分类学中,蟹守螺总科的研究很多是碎片化的。基于这些碎片化的数据形成的系统发育分析时有矛盾,其中包含的科也没有全部形成单系^[2, 9, 27]。所以蟹守螺总科现行的分类系统是传统分类和经验主义实践下的一个复杂混合体^[59]。这种情况下,一些分布广、形态变异大的种类,可能有非常多的同物异名、亚种和表型。随着分子测序分析方法的应用,可以从新特征或新角度解决以往形态学方法难以解决的问题。许多流行、已承认种类并不是单系^[60],可能是未发现的复合种^[61]。蟹守螺总科的情况,一般而言是分布于热带地区的属更加古老,属名概念下包含的范围更宽,其多系的可能性更大,可能包含隐存种;而分布于温带区域的属情况相反,属名概念经常定义的更窄,可能有不同表型的种被错误分类为多个种类^[8]。

4 我国蟹守螺总科动物研究现状

由于蟹守螺总科动物中很多种类其种间差异较小,而种内变异较大等因素,其形态分类存在着较大难度。因此,目前中国对该类群的形态分类学研究较薄弱,缺乏系统性研究。2008 年出版的《中国海洋生物名录》^[62]中报道了蟹守螺总科中共 9 个科,分别是:天螺科 *Dialidae*, 1 属 6 种;锥螺科 *Turritellidae*, 1 属 7 种;壳螺科 *Siliquariidae*, 1 属 5 种;平轴螺科 *Planaxidae*, 1 属 1 种;独齿螺科 *Modulidae*, 1 属 1 种;汇螺科 *Potamididae*, 3 属 9 种;滩栖螺科 *Batillariidae*, 1 属 4 种;蟹守螺科 *Cerithiidae*, 4 属 42 种;滑螺科 *Litiopidae*, 1 属 1 种。除了蟹守螺科已有较系统的分类学研究外^[63],其他科大部分是零星或地区性的报道研究。比如嵌入进海绵中营固着

生活的壳螺科 Siliquariidae, 或自由生活在海藻中的滑螺科 Litiopidae 等壳长 5 mm 以下的类群, 实际上研究的非常少。

建国以前的软体动物研究基础较为薄弱, 记录也较少。如 Kuroda^[64]在 1941 年发表了台湾产软体动物名录, Yen(闫敦建)^[65]在 1942 年发表了收藏于大英博物馆中采集自中国沿海的腹足类的研究成果。新中国建立后, 全国范围内开展了大规模的综合性潮间带和近海底栖生物调查^[66], 采集和积累了大量贝类标本与生态数据, 为以后的贝类学研究打下了坚实的基础。张玺等^[67]1964 年出版的《中国动物图谱》中描述了 6 科 23 种, 包括 1 个淡水科(当时滩栖螺科包含在汇螺科中)。赖景阳等^[68]于 1994 年发表了有关台湾的蟹守螺科研究。1998 年出版的《中国经济软体动物》^[69]中记述 6 科 8 种, 包括两个淡水科。2004 年, 齐钟彦^[70]在《Seashells of China》中描述了 7 科 29 种。张素萍^[71]在 2008 年出版的《中国海洋贝类图鉴》中记述了 7 科 25 种。2016 年, 张素萍等^[72]在《黄渤海软体动物图志》描述了 4 科 10 种。2017 年, 杨文等^[73]在第二版《中国南海经济贝类原色图谱》中描述了 6 科 27 种。2019 年, 李琪^[74]在《中国近海软体动物图志》中描述了 7 科 29 种。

蟹守螺总科的分类学研究一直难度较大。20 世纪的老一辈贝类专家在研究蟹守螺总科时普遍采取扩大种概念的方法, 很多常见的南方种类可能是复合种。比如 2016 年国外发表了一个印度-西太平洋区的汇螺研究^[35], 共包含 16 个种类, 其中 9 个是新种。以往我国鉴定的珠带拟蟹守螺 *Cerithidea cingulata* (Gmelin, 1791) 这个种, 根据最新研究^[35]仅分布于印度至东南亚和印度尼西亚西部沿海, 可能在中国并没有分布。需运用最新的研究方法, 摸清我国蟹守螺总科的种类组成和分布情况, 完善其系统分类学和动物地理学研究, 为中国海洋生物多样性等领域研究提供重要的基础资料。

参考文献:

- [1] Strong E E, Colgan D, Healy J, et al. Phylogeny of the gastropod superfamily Cerithioidea using morphology and molecules[J]. Zoological Journal of the Linnean Society, 2011, 162(1): 43-89.
- [2] Houbrick R S. Cerithioidean Phylogeny[C]//Ponder W F. Prosobranch phylogeny: proceedings of a symposium held at the 9th International Malacological Congress. Edinburgh: Malacological Review Supplement, 1988, 4: 88-128.
- [3] Thiele J. Handbuch der Systematischen Weichtierkunde, Vol. 1, part 1[M]. Gustav Fischer Verlag, Jena, 1929: 376.
- [4] Bandel K. Families of the Cerithioidea and related superfamilies (Palaeo-Caenogastropoda; Mollusca) from the Triassic to the Recent characterized by protoconch morphology, including the description of new taxa[J]. Freiburger Forschungshefte, 2006, C511: 59-138.
- [5] Houbrick R S. Monograph of the Genus *Cerithium* Bruguière in the Indo-Pacific (Cerithiidae: Prosobranchia)[M]. Smithsonian Institution Press, Washington DC., 1992, 1-211.
- [6] Jablonski D, Lutz R A. Molluscan larval shell morphology. Ecological and paleontological applications[M]//Rhoads D C, Lutz R A. Skeletal growth of aquatic organisms. New York: Plenum Press, 1980: 323-377.
- [7] Shuto T. Larval ecology of prosobranch gastropods and its bearing on biogeography and paleontology[J]. Lethaia, 1974, 7(3): 239-256.
- [8] Strong E E, Gargominy O, Ponder W F, et al. Global diversity of gastropods (Gastropoda: Mollusca) in freshwater[J]. Hydrobiologia, 2008, 595(1): 149-166.
- [9] Lydeard C, Holznagel W E, Glaubrecht M, et al. Molecular phylogeny of a circum-global, diverse gastropod superfamily (Cerithioidea: Mollusca: Caenogastropoda): Pushing the deepest phylogenetic limits of mitochondrial LSU rDNA sequences[J]. Molecular Phylogenetics and Evolution, 2002, 22(3): 399-406.
- [10] Strong E E. More than a gut feeling: utility of midgut anatomy in phylogeny of the Cerithioidea (Mollusca: Caenogastropoda)[J]. Zoological Journal of the Linnean Society, 2011, 162: 585-630.
- [11] Knight J B, Batten R L, Yochelson E L, et al. Paleozoic and some Mesozoic Caenogastropoda and Opisthobranchia[C]//Moore R C. Treatise on invertebrate Paleontology. Kansas: Geological Society of America and University of Kansas Press, 1960: 1310-1331.
- [12] Healy J M, Wells F E. Superfamily Cerithioidea[C]//Beesley P L, Ross G J B, Wells A. Mollusca: The Southern Synthesis. Fauna of Australia Volume 5. Melbourne: Crop and Pasture Science, 1998: 707-733.
- [13] Halder K, Sinha P. Some Eocene Cerithioids (Gastropoda, Mollusca) from Kutch, Western India, and Their Bearing on Palaeobiogeography of the Indian Subcontinent[J]. Paleontology Journal, 2014, 2014: 673469.
- [14] Ozawa T, Khler F, Reid D G, et al. Tethyan relicts on continental coastlines of the northwestern Pacific Ocean and Australasia: molecular phylogeny and fossil record of batillariid gastropods (Caenogastropoda, Cerithioidea)[J]. Zoologica Scripta, 2009, 38(5): 503-525.
- [15] Glaubrecht M. Toward solving Darwin's "mystery":

- speciation and radiation in freshwater gastropods[J]. American Malacological Bulletin, 2011, 29: 187-216.
- [16] Reid D G, Dyal P, Lozouet P, et al. Mudwhelks and mangroves: The evolutionary history of an ecological association (Gastropoda: Potamididae)[J]. Molecular Phylogenetics and Evolution, 2008, 47(2): 680-699.
- [17] Houbbrick R S. The family Cerithiidae in the Indo-Pacific. Part 1: the genera *Rhinoclavis*, *Pseudovertagus* and *Clavocerithium*[M]. Greenville: American Malacologists, Inc.1978: 130.
- [18] Houbbrick R S. Observations on the anatomy and life history of *Modulus modulus* (Prosobranchia: Modulidae)[J]. Malacologia, 1980, 20: 117-142.
- [19] Landau B, Vermeij G J, Reich S. Classification of the Modulidae (Caenogastropoda, Cerithioidea), with new genera and new fossil species from the Neogene of tropical America and Indonesia[J]. Basteria, 2014, 78(1-3): 1-29.
- [20] Bieler Rüdiger, Hadfield M G. Reproductive biology of the sessile gastropod *Vermicularia spirata* (Cerithioidea: Turritellidae)[J]. Journal of Molluscan Studies, 1990, 56: 205-219.
- [21] Bieler Rüdiger. Sanitation with sponge and plunger: western Atlantic slit-wormsnails (Mollusca: Caenogastropoda: Siliquariidae)[J]. Zoological Journal of the Linnean Society, 2004, 140(3): 307-333.
- [22] Houbbrick R S. Anatomy of *Alaba* and *Litiopa* (Prosobranchia: Litiopidae): systematic implications[J]. The Nautilus, 1987, 101: 9-18.
- [23] Van Bocxlaer B, Clewing C, Mongindo Etimosundja J-P, et al. Recurrent camouflaged invasions and dispersal of an Asian freshwater gastropod in tropical Africa[J]. BMC Evolutionary Biology, 2015, 15(33): 1-18.
- [24] Reid D G. The genus *Cerithidea* Swainson, 1840 (Gastropoda: Potamididae) in the Indo-West Pacific region[J]. Zootaxa, 2014, 3775(1): 1-65.
- [25] Fujioka Y, Shimoda T, Srithong C. Diversity and community structure of macrobenthic fauna in shrimp aquaculture ponds of the Gulf of Thailand[J]. Japan Agricultural Research Quarterly, 2007, 41(2): 163-172.
- [26] Poutiers J M. Gastropods[C]//Carpenter K E, Niem V H. The Living Marine Resources of the Western Central Pacific. Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations, 1998: 363-648.
- [27] Simone L R L. Phylogenetic analyses of Cerithioidea (Mollusca, Caenogastropoda) based on comparative morphology[J]. Arquivos De Zoologia, 2001, 36(2): 147-263.
- [28] Al-Kandari W Y, Al-Bustan S A, Isaac A M, et al. Molecular identification of *Austrobilharzia* species parasitizing *Cerithidea cingulata* (Gastropoda: Potamididae) from Kuwait Bay[J]. Journal of Helminthology, 2012, 86(4): 470-478.
- [29] Tang C T. Philophthalmid larval trematodes from Hong Kong and the coast of south China[C]//Morton B. The Marine Flora and Fauna of Hong Kong and Southern China II. (Volume I). Hong Kong: Hong Kong University Press, 1986: 213-232.
- [30] Glaubrecht M. Systematics and the evolution of viviparity in tropical freshwater gastropods (Cerithioidea: Thiaridae sensu lato) – an overview[J]. Courier Forschungs Institute Senckenberg, 1999, 203: 91-96.
- [31] Glaubrecht M. Independent evolution of reproductive modes in viviparous freshwater Cerithioidea (Gastropoda, Sorbeoconcha): a brief review[J]. Basteria 69 (Suppl. 3), 2006: 28-32.
- [32] Vermeij G J, Dudley R. Why are there so few evolutionary transitions between aquatic and terrestrial ecosystems?[J]. Biological Journal of the Linnean Society, 2000, 70(4): 541-554.
- [33] Neiber M T, Glaubrecht M. Unparalleled disjunction or unexpected relationships? Molecular phylogeny and biogeography of Melanopsidae (Caenogastropoda: Cerithioidea), with the description of a new family and a new genus from the ancient continent Zealandia[J]. Cladistics, 2019, 35(4): 401-425.
- [34] Vermeij G J. The ecology of invasion: acquisition and loss of the siphonal canal in gastropods[J]. Paleobiology, 2007, 33(3): 469-493.
- [35] Reid D G, Ozawa T. The genus *Pirenella* Gray, 1847 (= *Cerithideopsis* Thiele, 1929) (Gastropoda: Potamididae) in the Indo-West Pacific region and Mediterranean Sea[J]. Zootaxa, 2016, 4076(1): 1-91.
- [36] Houbbrick R S. Classification and systematic relationships of the Aabysochrysiidae, a relict family of bathyal snails (Prosobranchia: Gastropoda)[J]. Smithsonian Contributions to Zoology, 1979, 290: 1-21.
- [37] Houbbrick R S. Anatomy, biology and systematics of *Campanile symbolicum* with reference to adaptive radiation of the *Cerithiacea* (Gastropoda: Prosobranchia)[J]. Malacologia, 1981, 21: 263-289.
- [38] Houbbrick R S. Anatomy of *Diastoma melanioides* (Reeve, 1849) with remarks on the systematic position of the family Diastomatidae (Prosobranchia: Gastropoda)[J]. Proceedings of the Biological Society of Washington, 1981, 94: 598-621.
- [39] Houbbrick R S. *Campanile* revisited: implications for cerithioidean phylogeny[J]. American Malacological Bulletin, 1989, 7: 1-6.
- [40] Bändel K. The radula of Caribbean and other Mesogastropoda and Neogastropoda[J]. Zoologische Verhandlungen, 1984, 214: 1-188.

- [41] Maeda T. Interrelationships of types of osphradium, habitat and food habit of the Cerithioidea and its near superfamilies (Mesogastropoda)[J]. *Venus*, 1986, 45: 31-41.
- [42] Koike K. Comparative ultrastructural studies on the spermatozoa of the Prosobranchia (Mollusca: Gastropoda)[J]. *Science Reports of the Faculty of Education, Gunma University*, 1985, 34: 33-153.
- [43] 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: 83-265.
- [44] Colgan D J, Ponder W F, Beacham E, et al. Molecular phylogenetic studies of Gastropoda based on six gene segments representing coding or non-coding and mitochondrial or nuclear DNA[J]. *Molluscan Research*, 2003, 23: 123-148.
- [45] Strong E E. Refining molluscan characters: morphology, character coding and a phylogeny of the Caenogastropoda[J]. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 2003, 137: 447-554.
- [46] Ponder W F, Warén A. A systematic list of the family-group names and higher taxa in the Caenogastropoda and Heterostropha[C]//Ponder W F. *Prosobranch phylogeny: Proceedings of a Symposium held at the 9th International Malacological Congress*. Edinburgh: Malacological Review Supplement, 1988, 4: 288-328.
- [47] Bouchet P, Rocroi J P, Hausdorf B, et al. Revised classification, nomenclator and typification of gastropod and monoplacophoran families[J]. *Malacologia*, 2017, 61(1-2): 1-526.
- [48] Healy J M. Sperm morphology and its systematic importance in the Gastropoda[J]. *Malacological Review, Supplement*, 1988, 4: 251-266.
- [49] Healy J M. Systematic importance of spermatozeugmata in triphorid and cerithiopsid gastropods (Caenogastropoda: Triphoroidea)[J]. *Journal of Molluscan Studies*, 1990, 56: 115-118.
- [50] Healy J M. Sperm morphology in the marine gastropod *Architectonica* perspectiva (Mollusca): unique features and systematic relevance[J]. *Marine Biology*, 1991, 109: 59-65.
- [51] Healy J M. Ultrastructure of euspermatozoa of cerithiacean gastropods (Prosobranchia: Mesogastropoda)[J]. *Journal of Morphology*, 1983, 178: 57-75.
- [52] Healy J M. Ultrastructure of paraspermatozoa of cerithiacean gastropods (Prosobranchia: Mesogastropoda)[J]. *Helgoländer Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen*, 1986, 40: 177-199.
- [53] Healy J M. Euspermatozoa and paraspermatozoa of the relict cerithiacean gastropod *Campanile symbolicum* (Prosobranchia, Mesogastropoda)[J]. *Helgoländer Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen*, 1986, 40: 201-218.
- [54] Healy J M. Sperm morphology in *Serpulorbis* and *Dendropoma* and its relevance to the systematic position of the Vermetidae (Gastropoda)[J]. *Journal of Molluscan Studies*, 1988, 54: 295-308.
- [55] Healy J M. Spermatozeugmata of *Abyssochryssos*: ultrastructure, development and relevance to the systematic position of the Abyssochrysidae (Prosobranchia, Caenogastropoda)[J]. *Bulletin Du Museum National d'Histoire Naturelle A*, 1989, 11: 509-533.
- [56] Healy J M. Transfer of the gastropod family Plesiotrochidae to the Campaniloidea based on sperm ultrastructural evidence[J]. *Journal of Molluscan Studies*, 1993, 59: 135-146.
- [57] Haszprunar G. Ultrastructure of the osphradium of the Tertiary relict snail, *Campanile symbolicum* Iredale (Mollusca, Streptoneura)[J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, 1992, 337: 457-469.
- [58] Houbrick R S. Aspect of the anatomy of *Plesiotrochus* (Plesiotrochidae, fam. n.) and its systematic position in Cerithioidea (Prosobranchia Caenogastropoda)[C]//Wells F E, Walker D I, Kirkman H, et al. *The marine fauna and flora of Albany*. Perth: Western Australia Museum, 1990: 237-249.
- [59] Bouchet P. Valid until synonymized, or invalid until proven valid? A response to Davis (2004) on species check-lists[J]. *Malacologia*, 2006, 48: 311-320.
- [60] Minton R L, Lydeard C. Phylogeny, taxonomy, genetics and global heritage ranks of an imperiled, freshwater snail genus *Lithasia* (Pleuroceridae)[J]. *Molecular Ecology*, 2003, 12: 75-87.
- [61] Strong E E, Bouchet P. Cryptic yet colorful: anatomy and relationships of a new genus of Cerithiidae (Caenogastropoda, Cerithioidea) from coral reef drop-offs[J]. *Invertebrate Biology*, 2013, 132(4): 326-351.
- [62] 张素萍. 腹足纲[C]//刘瑞玉. *中国海洋生物名录*. 北京: 科学出版社, 2008: 474-477.
- Zhang Suping. *Gastropoda*[C]//Liu Ruiyu. *Checklist of marine biota of China Seas*. Beijing: Science Press, 2008: 474-477.
- [63] 孙启梦. *中国海蟹守螺科 Cerithiidae 的系统分类和动物地理学研究*[D]. 山东青岛: 中国科学院海洋研究所, 2014.
- Sun Qimeng. *Study on the Taxonomy and Zoogeography of Cerithiidae of China Seas*[D]. Qingdao, Shandong Province: Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, 2014.
- [64] 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.
- [65] Yen, T C. A review of Chinese Gastropoda in the British Museum[J]. Proceedings of the Malacological, Soc, London, 1942, 24: 202-208.
- [66] 张素萍, 张树乾. 软体动物腹足纲分类学研究进展——从近海到深海[M]. 海洋科学集刊, 北京: 科学出版社, 2017, 52: 1-10.
- Zhang Suping, Zhang Shuqian. Status of Gastropod Taxonomy Study in China—from Shallow Water to Deep Sea[M]. Studia marine sinica, Beijing: Science Press, 2017, 52: 1-10.
- [67] 张玺, 齐钟彦, 马绣同, 等. 中国动物图谱 软体动物 第一册[M]. 北京: 科学出版社, 1964: 73-84.
- Tchang Si, Qi Zhongyan, Ma Xiutong, et al. Atlas of Animals of China—Mollusca Volume 1[M]. Beijing: Science Press, 1964: 73-84.
- [68] 赖景阳, 钟柏生. 台湾的蟹守螺[J]. 贝友, 1998, 24: 21-28.
- Lai Jingyang, Zhong Baisheng. Cerithiidae of Taiwan[J]. The Pei-yo, 1998, 24: 21-28.
- [69] 齐钟彦. 中国经济软体动物[M]. 北京: 中国农业出版社, 1998: 58-65.
- Qi Zhongyan. Economic Mollusca of China[M]. Beijing: China Agriculture Press, 1998: 58-65.
- [70] Qi Z Y. Seashells of China[M]. Beijing: China Ocean Press, 2004: 34-42.
- [71] 张素萍. 中国海洋贝类图鉴[M]. 北京: 海洋出版社, 2008: 53-64.
- Zhang Suping. Atlas of Marine Mollusks of China[M]. Beijing: China Ocean Press, 2008: 53-64.
- [72] 张素萍, 张均龙, 陈志云, 等. 黄渤海软体动物图志[M]. 北京: 科学出版社, 2016: 34-43.
- Zhang Suping, Zhang Junlong, Chen Zhiyun, et al. Mollusks of the Yellow Sea and Bohai Sea[M]. Beijing: Science Press, 2016: 34-43.
- [73] 杨文, 蔡英亚, 邝雪梅, 等. 中国南海经济贝类原色图谱 第2版[M]. 北京: 中国农业出版社, 2017: 34-40.
- Yang Wen, Cai Yingya, Kuang Xuemei, et al. Color Atlas of Molluscs of the South China Sea—Edition 2[M]. Beijing: China Agriculture Press, 2017: 34-40.
- [74] 李琪. 中国近海软体动物图志[M]. 北京: 科学出版社, 2019: 56-69.
- Li Qi. Atlas of molluscs in China seas[M]. Beijing: Science Press, 2019: 56-69.

Progress of systematic studies on Cerithioidea (Mollusca, Gastropoda, Caenogastropoda)

SUN Qi-meng¹, ZHANG Su-ping^{1, 2}

(1. Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Qingdao 266071, China; 2. Center for Ocean Mega-Science, Chinese Academy of Sciences, Qingdao 266071, China)

Received: Jun. 3, 2020

Key words: Cerithioidea; systematics; biodiversity; evolution

Abstract: Cerithioids are an ancient and extremely diverse group of gastropods with a wide geographical distribution in almost all aquatic habitats from tropical to warm temperate regions worldwide. The Cerithioidea is considered to be a key group for understanding the ecology and evolution of gastropods. However, cerithioideans are less understood, and their definitions are constantly being modified. With the development of the concept of malacology and its related techniques, remarkable progress has been achieved in taxonomy and in the phylogenetic analysis of cerithioids. The status and problems of cerithioidean research are reviewed in this paper.

(本文编辑: 赵卫红)