

中国海蟹守螺科的研究现状与展望

Status and prospects of the systematics of Cerithiidae (Gastropoda, Mesogastropoda) in China coasts

孙启梦^{1,2}, 张素萍¹

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

中图分类号: Q959.212 文献标识码: A 文章编号: 1000-3096(2013)08-0125-05

1 蟹守螺科简介

蟹守螺科(Cerithiidae)属于软体动物门(Mollusca), 腹足纲(Gastropoda), 前鳃亚纲(Prosobranchia), 中腹足目(Mesogastropoda), 蟹守螺超科(Cerithioidea)。因蟹守螺的贝壳常被甲壳动物寄居蟹占用, 故名蟹守螺。贝壳小至中等大, 一般为纵长的纺锤形或尖锥形, 螺层多, 螺旋部高。贝壳大多厚且坚实。壳面通常有纵横螺肋和结节等突起, 并常出现纵肋。有些种类的胚壳可作为一个分类特征, 其早期螺层雕刻也很明显。但一般情况下, 蟹守螺贝壳基本上缺失胚壳或被严重侵蚀, 甚至幼体中也是这样。成体贝壳壳口卵形, 有加厚的外唇, 向外扩张, 轴唇上一般有滑层。前水管沟明显, 突出或短, 曲而斜; 后水管沟小。厣角质, 通常呈卵圆形, 少旋, 大多数种类有一个偏心核。齿舌为扭舌型, 齿式: 2+1+1+1+2。中央齿的基板为四边形, 基板上端的切割面上有中央小齿, 基板下端有长短不一的突出。侧齿呈铲状, 一般有数个齿尖, 缘齿长勺状。

蟹守螺的头部有两个触角, 吻短且宽。外套膜边缘在横截面上为二裂片状(bilobed), 嗅检器为双栉形, 鳃下腺发达。一般具有棒状且复杂的胃, 胃有晶杆囊, 具有高度分选分化功能。雌雄异体, 外套膜生殖管开放, 雄性无阴茎, 产生的精子包裹在精囊里。一般疑难种的分类研究上更依赖齿舌和内部解剖特征的应用。

蟹守螺的幼虫发育一般可分为浮游幼虫型和卵黄营养(或直接发育)型。可从胚壳的形态特征推测蟹守螺的幼虫生活方式: 有浮游幼虫阶段的种类胚壳螺层多, 雕刻强, 幼贝壳口的位置有一个因生活方

式改变而留下的痕迹, 扩散能力较强; 卵黄营养的种类胚壳螺层少, 雕刻弱, 缺少上述的痕迹, 扩散能力较弱^[1-3]。蟹守螺卵群的每个卵都封闭在一个透明的卵囊内, 固定于厚的胶质物质中, 没有发现蟹守螺有照顾卵群的行为。大多数蟹守螺在一年内达到性成熟, 其生命周期稍长于一年, 但个体大一些的种类生命周期更长一些^[4-7]。有些蟹守螺有群居习性, 特别是楯桑甚螺属(*Clypeomorus*)种类。蟹守螺是许多海洋动物的猎物, 如海鸟, 鱼类, 其他软体动物和甲壳动物^[8]。经常发现被钻孔的蟹守螺空壳, 大部分由玉螺和骨螺的捕食造成。

蟹守螺科是一个古老、进化缓慢的前鳃类, 许多现生种都有白垩纪化石^[1,9,10]。蟹守螺为热带与亚热带世界性暖水种类, 是潮间带至浅海水深 100 m 范围内一个重要类群, 栖息于沙质、泥质、泥沙质海底或岩礁间, 一般在晚上更活跃。蟹守螺在中国从浙江以南沿海才有分布, 而且其数量和种类向南逐渐增多。为草食性和碎食性动物, 食藻类或碎屑, 肠内物质正常有碎屑、微藻、沙粒或摄食时吞没的有孔虫类^[1,9,10]。蟹守螺的研究中最有效的鉴别特征衍生于生殖系统, 但生殖系统在个体发育期间常变化。蟹守螺易感染寄生虫, 会导致寄生阉割。一旦感染, 贝壳停止生长。许多潮间带蟹守螺是鸟类寄生吸虫的中间寄主, 一些群体在一年的特定时间几乎 100%感染。寄生贝类的内脏团变得充满寄生虫, 经常改变贝

收稿日期: 2013-06-06; 修回日期: 2013-06-12

基金项目: 山东省科技发展计划项目基金资助项目(No.2012GHY11537)

作者简介: 孙启梦(1988-), 女, 江苏淮安人, 硕士研究生, 主要从事海洋贝类分类学研究, 电话: 0532-82898903, Email: sqm198848@163.com; 张素萍, 通信作者, 研究员, E-mail: museum@qdio.ac.cn

类的第二性征^[1,11]。

2 蟹守螺分类研究现状和问题

印度-太平洋热带和亚热带地区有着地球上最丰富,最多变的蟹守螺,占蟹守螺科所有种类的70%以上^[1]。菲律宾是蟹守螺科的种类多样性中心,而且琉球群岛、马来西亚、印度尼西亚群岛、澳大利亚东北部和马绍尔群岛种类数量也很丰富。一直以来人们对蟹守螺的研究常无能为力,尤其是生态、系统发育和繁殖生物学方面的资料更是贫乏。已描述的蟹守螺种类很多,包括化石种和现生种,依据化石而提议的名字就有数百个,虽然这些学名有效但对它们的描述模糊,造成无数的同物异名或异物同名,许多种类被错误鉴定或混淆。因此,有研究者不同意单纯依靠贝壳的形态分类,蟹守螺的有效名字和分类系统难以得到公认;另一方面,因为资料贫乏及处理样本困难,有时候又只能依靠贝壳形态分类。

1822年,蟹守螺科由Fleming正式建立一个独立的科^[12]。国外对蟹守螺科的研究较为系统和深入,已建立了基本的分类系统,公认有2个亚科,Cerithiinae(12个属)和Bittiinae(11个属)。Houbrick^[1,9,10,13-18]等20余年的研究为印度-太平洋的常见种鉴定提供了较为可靠的依据。Houbrick在传统分类学方法的基础上,利用对齿舌和胚壳进行扫描电镜观察以及内部结构的解剖,尤其是对生殖系统结构的观察和数值分类学等现代分类手段,使得蟹守螺科的分类系统得到了极大的改善。1865年,Sowerby^[19]在他的专著中记录了蟹守螺属(*Cerithium*),共计149种。1902年,Locard^[20]描述了7属73种,但年代久远,仅有文字描述,没有对应的图片。1974年,Abbott^[21]在《American Seashells》第二版中记录多达10属148种,有很多的少见种,但其中的分类系统已有些落后,包含了其他科的种类,但仍是蟹守螺分类研究的重要参考资料。1993年,Wilson^[22]在其《Australian Marine Shells》中对澳大利亚海域的蟹守螺做了较系统的整理,共10属56种,附有彩色照片,可作为蟹守螺科研究的鉴定指导手册。2000年出版的《Marine mollusks in Japan》介绍了日本海域10属56个种^[23],基本上囊括了日本海域的常见种,对周边海域蟹守螺的研究有很高参考价值。2008年出版

的《Philippine Marine Mollusks》较全面地记录了菲律宾海域的7属54种蟹守螺^[24]。之前研究者在整理分类蟹守螺科种类时,都会发现新种,但由于蟹守螺的种内变异性大,有相当多的同物异名存在。蟹守螺科中个体较大、易采集的种类,发现和报道的较多。现已知蟹守螺科锉棒螺属(*Rhinochloa*)中几个有重叠分布区的种类可能相互杂交^[9],有研究发现,在蟹守螺中有一现象,即相似种类间存在过度的类型。但这种过度类型不知是环境造成的变异,还是杂交种类,对这种现象有待进一步研究。对蟹守螺的分类研究将是一个不断有新发现并艰巨的过程。

国内对蟹守螺的研究近代才开始,且基础薄弱,多为区域性或零星记录,缺乏系统的分类研究。Yen^[25]对大英博物馆中采自中国沿海的标本做了一个详尽研究后,于1941年发表了有关中国海域较完整的腹足类系统综述,其中包含了蟹守螺科5属9种,但其中有两个属,被后来的研究者转移到其他的科。据Yen^[25]的记录,大英博物馆中的中国标本在采集时大多未标明详细的产地,如只有一个模糊的东海或中国海,或与现在的地名对不上。Kuroda^[26]在1941年记录台湾34种蟹守螺,但其同物异名甚多,其分类系统也有些落后。张玺^[27]等在《中国动物图谱》软体动物第一册描记了9种中国海域常见的蟹守螺,附有手绘图片。1982年,马绣同^[28]对蟹守螺科的特征进行了概括。1993年,许志坚等^[29]研究了海南岛附近3属10种蟹守螺,并有彩色照片。齐钟彦^[30]在《中国经济软体动物》中对蟹守螺做了了一个简要综述,并描记了蟹守螺科中最大的一个种。赖景阳等^[31]整理了台湾的蟹守螺报道,有4属22种,有很好的参考价值。2004年,齐钟彦^[32]描述了3属15种蟹守螺,有贝壳形态描述、生境和分布范围等记录,并附有彩色照片。蔡英亚^[33]等描述了广东4种蟹守螺,附有手绘图。2008年,张素萍^[34]也详细描记了8种蟹守螺。张素萍^[35]在《中国海洋生物名录》中,收录中国海域的蟹守螺4属41种。除上述报道外,对中国沿海蟹守螺科的系统分类学和动物地理学研究至今尚未开展,中国沿海蟹守螺科的种类组成和分布状况尚不明确,因此,需进行深入细致的分类学研究。

3 分子生物学技术在蟹守螺科系统发育学上的应用

许多蟹守螺有相当大的种内变异,而且相似种间经常有着渐变或中间等级的群体,形成难以解决的种的复合体。一些种类可能有隐存种或亚种,在种的分布范围边缘地区还可能存在初始物种形成。蟹守螺种类鉴定困难,同一物种其未成熟个体与成熟个体形态常有差异,使得更加难以鉴定。主要依据形态学的分类方法简便、直观、节约时间和资金。但广分布的蟹守螺,它的完整多样性范围及遗传变异范围难以获得。因此蟹守螺科种类的纯形态分类一般很有难度,外部形态、内部解剖特征及分子手段在种类鉴定上的应用是必要的。借助分子生物学技术,把蟹守螺形态分类与分子手段相结合的方法,对蟹守螺进行系统分类学研究,是目前国际上研究蟹守螺的一个发展趋势。

20世纪70年代,分子生物学及其技术作为一种崭新的手段应用到各个领域。通过揭示DNA分子中核苷酸的变异来研究动物的系统发生、遗传多样性等已成为一种趋势。目前用于贝类系统发育学研究的主要分子学方法有核酸序列分析,限制性片段长度多态性分析,随机扩增多态性DNA分析等方法。但蟹守螺分子方面研究基本上处于测序阶段,现有的系统发育学研究还是主要依据形态特征、数值分类和支序分类学方法。蟹守螺科属蟹守螺超科,蟹守螺超科种类非常丰富,占据且经常主导了海洋和河口等生境。2011年,Strong^[36]在其蟹守螺超科的系统发育研究中,应用分子生物学方法测定物种线粒体大亚基rRNA(16S, 28SrRNA)和tRNA基因序列,形态分析使用51个性状:贝壳,厣,齿舌,消化系统,肾,神经系统,生殖解剖和精子的超微结构等建立最新的系统发育关系。但其中只包含12种蟹守螺,不能很好地代表蟹守螺科的遗传多样性。完善的蟹守螺系统发育关系需要更多的物种信息。

1986年,Lavie^[37]等通过比较以色列的北部地中海的*Cerithium rupestre* Risso与*C. scabridum*的遗传多样性,发现它们的遗传多样性与生境的范围成正比。这两个种的遗传多样性不仅与生境有关,还与生活史有关,在解决物种变异时很有启示作用。分布于地中海的*Cerithium scabridum* Philippi,通过测试6

个基因位点异形酶频率,评定非离子物质去污剂与原油表面活性剂混合物对生物的影响。结果显示非离子物质去污剂与原油表面活性剂混合物的异形酶基因型都有不同的存活率,可用作海洋中有机污染物的探测器^[38]。蟹守螺在生态、生物多样性研究上有很大的潜在价值。

生物的表型由基因型与发育过程共同决定,即性状的形成是由其基因和其生长环境共同决定。解释了有时分子数据与形态学数据结果不一致的原因,在现有水平下很难说哪种方法得出的结果更可靠^[39,40]。分类学除了使用形态特征,还可利用动物的生理行为,生态关系,地理分布,化石记录,血清反应,细胞学特征和交叉时的遗传特征等资料辅助分类学研究。单纯依靠形态学证据或分子学资料,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,是研究贝类系统学和系统发育学的必然趋势之一。

4 中国蟹守螺科系统分类学展望

蟹守螺科是海洋贝类分类研究中的冷门,至今中国尚无系统性的研究。与周边日本及菲律宾等国相比,中国对蟹守螺的研究相对落后。现有的记录较混乱,缺乏全面系统的整理和分类,不能反映目前中国蟹守螺科的物种数量,而且中国沿海蟹守螺科的分布状况和区系特点尚不明确,并与国际同类研究存在着较大差距。中国临近生物多样性三角区域,蟹守螺资源丰富,种类较多,数次的全国大型生物调查就积累了大量的蟹守螺标本,但由于缺乏系统的分类学研究,目前馆藏的蟹守螺科标本中,有很多标本无法准确订名,且存在着种名鉴定错误、混淆和同物异名现象。

对蟹守螺科的研究将依托中国科学院海洋生物标本馆自建国以来收集的丰富标本资源和中国科学院海洋研究所的传统形态分类学的优势,采用传统形态分类学与现代分子手段相结合的方法,并结合动物的地理分布和生物学特性,对中国海域分布的蟹守螺科进行系统分类学和动物地理学研究,以期填补中国蟹守螺系统性研究上的空白。通过系统的分类学研究,明确各种属的鉴别特征,解决疑难种的准确鉴定,澄清混淆种及同物异名,并找出其亲缘关系,完善其分类系统,摸清中国沿海蟹守螺的种类组成和分布状况。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] Houbriek R S. Monograph of the Genus *Cerithium* Bruguiere in the Indo-Pacific (Cerithiidae: Prosobranchia) [M]. Washington, DC: Smithsonian Institution Press, 1992. 1-211.
- [2] Jablonski D, Lutz R A. Molluscan larval shell morphology. Ecological and paleontological applications[M]. New York: Skeletal Growth of Aquatic Organisms, 1980, 323-377.
- [3] Shuto T. Larval ecology of prosobranch gastropods and its bearing on biogeography and paleontology[J]. Lethaia, 1974, 7(3): 239-256.
- [4] Houbriek J R. Some aspects of the anatomy, reproduction, and early development of *Cerithium nodulosum* (Bruguiere) (Gastropoda, Prosobranchia)[J]. Pacific Science, 1971, 25(4): 560-565.
- [5] Cannon L. On the reproductive biology of *Cerithium moniliferum* Kiener (Gastropoda, Cerithiidae) at Heron Island, Great Barrier Reef [J]. Pacific Science, 1975, 29(4): 353-359.
- [6] Houbriek J. Growth studies on the genus *Cerithium* (Gastropoda: Prosobranchia) with notes on ecology and microhabitats [J]. Nautilus, 1974, 88: 14-27.
- [7] Houbriek J R. Studies on the reproductive biology of the genus *Cerithium* (Gastropoda: Prosobranchia) in the Western Atlantic[J]. Bulletin of Marine Science, 1973, 23(4): 875-904.
- [8] Ayal Y, Safriel U. Role of competition and predation in determining habitat occupancy of Cerithiidae (Gastropoda: Prosobranchia) on the rocky, intertidal, Red Sea coasts of Sinai [J]. Marine Biology, 1982, 70(3): 305-316.
- [9] Houbriek R S. Monographs of Marine Mollusca, 1. The family Cerithiidae in the Indo-Pacific. Part 1: the genera *Rhinoclavis*, *Pseudovertagus* and *Clavocerithium*[M]. Greenville: American Malacologists, 1978. 1-130.
- [10] Houbriek R S. Genus *Clypeomorus* Jousseaume (Cerithiidae: Prosobranchia)[M]. Washington: Smithsonian Institution Press, 1985. 1-131.
- [11] Cannon L. Ecological observations on *Cerithium moniliferum* Kiener (Gastropoda: Cerithiidae) and its trematode parasites at Heron Island, Great Barrier Reef [J]. Marine and Freshwater Research, 1979, 30(3): 365-374.
- [12] Bouchet P, Rocroi J P. Classification and Nomenclator of Gastropod Families[J]. Malacologia, 2005, 47(1-2): 1-397.
- [13] Houbriek R. Reevaluation and new description of the genus *Bittium* (Cerithiidae)[J]. Veliger, 1977, 20(2): 101-106.
- [14] Houbriek R S. Redescription of *Bittium proteum* (Jousseaume, 1930) with comments on its generic placement [J]. The Nautilus, 1978, 92: 9-11.
- [15] Houbriek R S. Review of the Deep-sea Genus *Argyropeza* (Gastropoda, Prosobranchia, Cerithiidae) [M]. Washington, DC: Smithsonian Institution Press, 1980. 1-30.
- [16] Houbriek R S. Phylogenetic relationships and generic review of the Bittiinae (Prosobranchia: Cerithioidea) [J]. Malacologia, 1993, 35(2): 261-313.
- [17] Tisselli M, Giunchi L. *Bittium*, *Cassiella* e *Cerithidium*: chiave di determinazione e tavole [J]. Pubblicazione quadrimestrale della Società Italiana di Malacologia-c/o Acquario Civico, Viale Gadio 2-20121 Milano, 2005(23): 14-21.
- [18] Wilson B. A new large species of *Pseudovertagus* (Gastropoda, Cerithiidae) from Western Australia[J]. Records of the Western Australian Museum, 1974, 3(4): 327.
- [19] Sowerby G B. Monograph of the genus *Cerithium*[M]. London: L. Reeve & Company, 1865. Conchotogia Iconica: Or Illustrations of Molluscous Animals, 15 [atlas], 20 unpaginated plates + index.
- [20] Locard A. Les *Cerithium* et les Cerithidae des mers d'Europe [J]. Annales, Société d'Agriculture, Sciences et Industrie de Lyon, 1902, 10: 95-128.
- [21] Abbott R. American seashells; the marine molluska of the Atlantic and Pacific coasts of North America[M]. New York: Van Nostrand Reinhold, 1974. 104-111.
- [22] Wilson B. Australian marine shells, 1. Prosobranch gastropods, part one[M]. Kallaroo: Odyssey Publishing, 1993. 113-124.
- [23] Okutani T. Marine mollusks in Japan [M]. Tokyo: Tokai University Press, 2000. 113-126.

- [24] Poppe G T. Philippine marine mollusks: I. (Gastropoda-Part I) [M]. Hackenheim: ConchBooks, 2008. 288-297.
- [25] Yen, T C. A review of Chinese Gastropoda in the British Museum [J]. Proceedings of the Malacological, Soc, London, 1942, 24: 207-208.
- [26] Kuroda T. A catalogue of molluscan shells from Taiwan (Formosa), with descriptions of new species [M]. Taipei: Imperial University Faculty of Agriculture Minutes, 1941, 22(4): 89-91.
- [27] 张玺, 齐钟彦. 中国动物图谱: 软体动物[M]. 北京: 科学出版社, 1964: 80-84.
- [28] 马绣同. 我国的海产贝类及其采集[M]. 北京: 海洋出版社, 1982: 64.
- [29] 许志坚, 陈忠文, 冯永勤. 海南岛贝类原色图鉴[M]. 北京: 科学普及出版社, 1993. 18-20.
- [30] 齐钟彦. 中国经济软体动物[M]. 北京: 中国农业出版社, 1998: 64-65.
- [31] 赖景阳, 钟柏生. 台湾的蟹守螺[J]. 贝友, 1998, 24: 21-28.
- [32] Qi Z Y. Seashells of China[M]. Beijing: China Ocean Press, 2004. 39-42.
- [33] 蔡英亚, 谢绍河. 广东的海贝[M]. 汕头: 汕头大学出版社, 2006: 87-88.
- [34] 张素萍. 中国海洋贝类图鉴[M]. 北京: 海洋出版社, 2008: 56-59.
- [35] 张素萍. 软体动物门、腹足纲. 见刘瑞玉主编. 中国海洋生物名录[M]. 北京: 科学出版社, 2008: 476-477.
- [36] Strong E E, Colgan D J, Healy J M, et al. Phylogeny of the gastropod superfamily Cerithioidea using morphology and molecules[J]. Zoological Journal of the Linnean Society, 2011, 162(1): 43-89.
- [37] Lavie B, Nevo E. Genetic diversity of marine gastropods: contrasting strategies of *Cerithium rupestre* and *C. scabridum* in the Mediterranean Sea[J]. Marine Ecology Progress Series, 1986, 28: 99-103.
- [38] Nevo E, Lavie B. Differential viability of allelic isozymes in the marine gastropod *Cerithium scabridum* exposed to the environmental stress of nonionic detergent and crude oil-surfactant mixtures [J]. Genetica, 1988, 78(3): 205-213.
- [39] 张爱菊, 尤仲杰. 分子生物技术在贝类鉴定和分类上的应用[J]. 宁波大学学报(理工版), 2005, 18(3): 404-409.
- [40] 张爱菊, 尤仲杰. 贝类分子系统发生的研究进展[J]. 水产科学, 2007, 25(12): 663-666.

(本文编辑: 谭雪静)