

耳螺的研究现状与展望

刘毅^① 王瑁^{②*} 王文卿^{①②} 刘艳军^② 卢昌义^①

^① 厦门大学近海海洋环境科学国家重点实验室 厦门 361005;

^② 滨海湿地生态系统教育部重点实验室 厦门大学环境与生态学院 厦门 361005

摘要:耳螺(Ellobiid)是一类特殊的原始有肺类软体动物,大多嗜盐,主要分布于海陆过渡区的高潮带和潮上带。耳螺在软体动物进化史上具有特殊地位,并且因其对环境变迁和人为干扰十分敏感,可作为环境评估的重要指标种。过去2个多世纪,众多学者已经对耳螺的形态学、解剖学、分类学和生态学等开展了系统的研究。本文概述了耳螺研究的3个阶段:起步阶段(18世纪末至20世纪30年代初)、发展阶段(20世纪30年代初至70年代末)和成熟阶段(20世纪80年代至今),最后总结了耳螺研究中存在的不足,并对未来研究方向进行展望。

关键词:耳螺;软体动物;进化;研究进展

中图分类号:Q 959.212 文献标识码:A 文章编号:0250-3263(2012)01-124-09

Current Status and Expectation on Research for Ellobiid

LIU Yi^① WANG Mao^{②*} WANG Wen-Qing^{①②} LIU Yan-Jun^② LU Chang-Yi^①

^① State Key Laboratory of Marine Environmental Science, Xiamen University, Xiamen 361005; ^② Key Laboratory of the Ministry of Education for Coastal and Wetland Ecosystems, College of Environment and Ecology, Xiamen University, Xiamen 361005, China

Abstract: Ellobiid is a special group of mollusks with primitive lung. Most of them are halophilic and mainly found in high tidal and supratidal zone in the transitional zone between land and sea. Ellobiid has a unique position in the mollusk evolutionary history. They can be used as indicators in environmental assessments due to their sensitivity to environmental changes and to human disturbances. During the past two centuries, many scholars had carried out systematic research on Ellobiid, including morphology, anatomy, taxonomy and ecology. This article outlined the three study stages on the Ellobiid: initial stage (from late 18th century to early 1930s), development stage (from early 1930s to late 1970s) and mature stage (1980s to present). Finally, this paper points out the insufficiency of those studies and some prospects for future research on this group.

Key words: Ellobiid; Mollusks; Evolution; Research progress

1 耳螺简介

耳螺科(Ellobiidae)隶属于软体动物门(Mollusca)腹足纲(Gastropoda)肺螺亚纲(Pulmonata),共有Melampinae、Ellobiinae、Pythiinae、Pedipedinae、Carychiinae和Cassidulinae 6个亚科。耳螺科种类丰富,全世界约有33属240种,其中10%为内陆种,均属Carychiinae亚科。

耳螺是原始有肺类软体动物,贝壳小或中等大小,大部分种类不超过25 mm,右旋。外形呈卵圆形、圆柱形或近纺锤形等。壳质厚,坚

基金项目 国家自然科学基金项目(No. 40876046);

* 通讯作者, E-mail: wangmao72@hotmail.com;

第一作者介绍 刘毅,男,博士研究生;研究方向:红树林软体动物; E-mail: china_mangrove@126.com。

收稿日期:2011-08-08,修回日期:2011-11-14

固。螺层不膨胀。壳面光滑,或具花纹,外被有角质壳皮。壳口狭窄,近耳形,内缘常具齿,轴缘具 1 个或多个褶皱。成体壳内部无隔壁。触角圆柱状,末端稍尖。无厣。耳螺无鳃,以肺呼吸,对干燥环境没有耐受力,多数为暖水性种类且嗜盐,主要分布于热带和亚热带海岸潮间带的高潮带和浪花飞溅区,以及红树林或有淡水注入的河口区。食物来源主要为微型藻类、植物碎屑和腐殖质,与其栖息的生态系统之间有密切的联系。

2 耳螺在软体动物从海洋向陆地过渡中的地位

古生物学的研究和大量的化石证据都已证明陆生软体动物起源于海洋。作为分布于海陆过渡带的类群,耳螺在陆生软体动物的起源中具有举足轻重的地位^[1]。

软体动物从海洋向陆地变迁的过程中必须首先解决呼吸的问题。海洋软体动物以鳃(包括外套膜上密布的纤毛)呼吸;陆生有肺类软体动物(land pulmonates)以肺呼吸,并对干燥环境有一定的耐受力。耳螺介于两者之间,以肺呼吸,但对干燥环境没有耐受力。例如 Price 对美东尖耳螺(*Melampus bidentatus*)运动行为的研究发现,所有个体对于干燥条件都会做出运动响应^[2]。

不少研究都证实了耳螺在软体动物从海洋向陆地过渡中的重要地位。Price 讨论了美东尖耳螺在软体动物由海洋向陆地和淡水环境变迁过程中所处的重要位置^[3];Morton 在解剖学的基础上讨论了陆生有肺类软体动物的起源,认为若陆生有肺类软体动物起源于基眼目(Basommatophora)的传统假设成立的话,那么耳螺是惟一现存且足够原始的祖先^[1];Klussmann-Kolb 等应用遗传学方法对腹足纲直神经亚纲(Euthyneura)软体动物的发生史进行研究,推断直神经亚纲的软体动物从海洋环境入侵到淡水水域首先是由有肺目通过水域通道完成,这是独一无二的进化事件,而完成对陆地生境的入侵则首先发生在边缘区域(河口或者

半陆地生境,如红树林)^[4]。

3 耳螺的研究进展

耳螺的研究大致可分为 3 个阶段。第一阶段:起步阶段——18 世纪末至 20 世纪 30 年代初;第二阶段:发展阶段——20 世纪 30 年代初至 70 年代末;第三阶段:成熟阶段——20 世纪 80 年代至今。

3.1 起步阶段——18 世纪末至 20 世纪 30 年代初

众多学者对耳螺科的各级分类单元进行了讨论和订名^[5],并描述了大量的耳螺科种类,同时开展了一些基础性的研究。这个阶段主要围绕形态学开展订名和研究。

Lamarck 早在 1809 年就将耳螺提升到科的等级^[6],并命名为 Les Auriculacees;Gray 将其拉丁化为 Auriculidae^[7];Odhner^[8]在编写该科的分科学时,沿用了 Pfeiffer^[9]于 1854 订名的 Ellobiidae,并一直沿用至今。在亚科和属的分类阶元上,Pfeiffer 根据有无光泽的唇,把耳螺划分为 Melampinae 和 Ellobiinae 2 个亚科^[10];Fisher 等根据壳的形态又补充了 Pythiinae 和 Pedipedinae 2 个亚科^[11];Odhner 根据齿舌的特性又增加了 Carychiinae 和 Cassidulinae 2 个亚科^[8];Thiele 在 Odhner 的基础上,提出将耳螺科分为 Pedipedinae、Carychiinae 和 Ellobiinae 3 个亚科 19 个属,并分别进行了详细的描述^[12]。种一级的研究主要集中在点线图绘制和种类描述上^[13-17]。Pfeiffer 基于形态学对当时已知的耳螺进行了系统的分类^[18-19]。

这个阶段已有少数涉及解剖学的基础研究。例如 Moquin-Tandon^[20]和 Pelseneer^[21]分别对 *Carychium* 属的几种耳螺和小米耳螺(*Ovatella myosotis*)的生殖器进行简短的描述;Plate^[22]和 Pelseneer^[23]简单研究并绘制了耳螺科几个属的神经系统。

3.2 发展阶段——20 世纪 30 年代初至 70 年代末

经历了近一个半世纪的探索,学者们已经意识到仅靠形态学的研究不足以应对耳螺的各级分类,因此这个阶段除了形态学的深入研究外,大量的解剖学研究得以开展,这在本质上

推动了耳螺分类学的发展。与此同时,相关的生态学研究也大量开展。

形态学和解剖学是界定耳螺的亚科及属的主要依据。Starobogatov 认为解剖学上的差异足以将耳螺分类提升到亚科水平^[24];Morton 通过研究耳螺的解剖学,将 Cassidulinae 亚科与 Pythiinae 亚科合并,把耳螺科划为 11 个属,并描述了 *Pythia* 和 *Marinula* 2 个属的分类,但他同时也指出由于耳螺在进化上的不明确,各种器官进化速度不一致,先进和落后的性状并存,导致耳螺属一级的界定存在争议^[11];Berry 等讨论了 *Cassidula*、*Ellobium* 和 *Pythia* 3 个属的分类情况^[25]。

耳螺解剖学的研究主要集中在生殖系统、神经系统和消化系统,此时的解剖学已经不是简单的观察、描述和绘图,而是通过比较解剖学来研究种系的发生和进化,并为耳螺分类提供大量有价值的证据。例如,Koslowky 细致地描述了 *Melampus* 属一种耳螺 (*M. bohollensis*) 的消化系统、生殖系统和神经系统^[26];Morton 对 *Otina*、*Carychium*、*Pythia* 等属物种的胃进行对比和讨论^[27-28],并通过比较解剖学的研究认为,耳螺是陆生有肺类软体动物的原始祖先^[11];Knipper 等图解说明了 3 种耳螺的神经系统^[29];Duncan 系统研究了耳螺生殖系统的进化^[30];Sumikawa 等深入研究了 中国耳螺 (*E. chinense*) 的生殖系统^[31]。

无论是形态学、解剖学还是分类学,大多都是基于个体的研究或者相似类群间个体的比较研究。但更深入的生物学研究离不开个体或种群与栖息环境之间的联系。因此在这个阶段出现了大量与耳螺相关的生态学研究。

耳螺在其栖息的生态系统中对生态平衡的贡献已经有一些研究^[32-36],其中包括陆生的 *Carychium* 属^[37-38]。由于研究地域和优势种的限制,更多详细的研究集中在美东尖耳螺和咖啡尖耳螺 (*M. coffeus*) 这 2 个种^[39-44],揭示了这 2 种耳螺在生理和生态分布上的一些特征。例如 Kerwin 对维吉尼亚 Poropotank 河的美东尖耳螺分布进行研究,验证了其嗜盐性,并指出美

东尖耳螺的分布与显花植物有关,主要集中于 3 种海草植物周围,概率均超过 50%^[45];Hilbish 认为美国 3 个州的美东尖耳螺种群按抗寒性至少应分为 2 个生理种群^[46]。

3.3 成熟阶段——20 世纪 80 年代至今 随着解剖学的深入研究,基于形态学的传统分类学被打破,以 Martins 为代表的学者们做了大量的系统研究,耳螺的各级分类单元进一步明晰。同时大量的新纪录种及新种被报道和描述,相关的生态学研究也更加系统且深入。这个阶段耳螺研究的最大特点是运用先进科技,多学科结合。

这个阶段关于耳螺分类学的研究主要集中在 90 年代以后。Martins 开展了大量的工作:修正了 *Allochroa* 属的分类,增添了 *A. nana* 和 *A. tenuis* 这 2 个新种^[47],描述了巴布亚新几内亚 *Pythia* 属的一个新种 *P. colmani*^[48]。其他学者如 Hyman 等发现 *Ophicardelus* 属区别于 *Pleuroloba* 属的特征是有外套腺而缺少肌肉质的阴道,从而设立新属 *Pleuroloba*^[49];Ewa 报道了波兰中部 Belchatow 中新世 *Carychiinae* 亚科的 9 个化石种,包括 3 个新种^[50]。

与前 2 个阶段相比,形态学和解剖学的研究在这个阶段更为深入和系统。在消化系统方面, Martins、Shanmugam 和 Aydin 分别对 *Cassidula* 属的几种耳螺、*Ovatella* 属的一种耳螺 (*O. vulcani*) 和鳄牙女教士螺 (*Pythia plicata*) 的消化系统结构以及 *Pedipes* 属的一种耳螺 (*P. ovalis*) 的齿舌功能开展研究^[51-55];在生殖系统方面, Martins 将 19 属 35 种耳螺的生殖系统分为 5 种类型^[52,56];在神经系统方面, Martins 将耳螺的中央神经系统分为 3 种类型^[56],此外 Moffett 系统研究了耳螺的神经再生^[57]。

除了对世界各地河口、滨海湿地等生态系统中耳螺分布的报道^[58-63]外,此时耳螺的生态学研究还包括生活史、分布格局、外来入侵现象以及与植物群落之间的联系。例如 Shanmugam 系统研究了鳄牙女教士螺和 *Melampus* 属的一种耳螺 (*M. ceylonicus*) 的生活史^[64-67];Orensanz 等发现原产于大西洋东北部 *Myosotella* 属的一

种耳螺(*M. myosotis*)已在大西洋西南部的一些地方出现,并担忧其将扩散到欧洲^[68]。

伴随科技的发展,遗传学、细胞生物学、组织化学、分子生物学等方法和技术在耳螺研究中开始运用。例如 Ridgway 应用组织化学的方法对美东尖耳螺中枢神经系统的神经分泌细胞进行研究^[69];Bernhard 等利用透射电子显微镜从细胞生物学的角度对奥克肋耳螺(*Laemodonta octanfracta*)和小米耳螺面盘幼体的头部感觉器官进行研究^[70];Grande 等对 *Myosotella* 属的一种耳螺(*M. myosotis*)线粒体基因组序列进行研究^[71];Ruthensteiner 等应用三维立体成像技术对小米耳螺的生殖系统结构和发育进行研究^[72];Dayrat 等应用分子生物学技术对包括 26 种耳螺在内的 96 种有肺腹足类软体动物进行亲缘关系和演化研究^[73]。

4 中国耳螺研究概况

中国的耳螺资源比较丰富,但相关研究起步较晚,且基本停留于资源调查和形态学描述阶段,并未就其解剖学、生态、生活史甚至更深入的层面开展研究。

日本学者黑田德米于 1941 年最早报道了台湾的耳螺^[74],此后众多学者报道了台湾^[75-83]、香港^[36,84-85]和中国大陆^[86-92]的耳螺资源,其中仅少数研究涉及形态学。澳门的耳螺研究未见报道。

除了资源调查外,极少数的研究涉及解剖学和生态学,但仅限于香港的耳螺,且均由国外学者完成。例如 Martins 等开展了香港岩礁海岸耳螺垂直分布的研究^[93];Martins 研究了 Pedipedinae 亚科 2 种耳螺的生殖和神经系统^[94];Martins 通过对比耳螺的生殖系统和神经系统,重新把 *Auriculastra* 属归为耳螺科,并报道了 1 个新纪录种^[95]。

根据现有文献统计可知(表 1),中国沿海

共有耳螺 9 属 48 种(不包括陆生 *Carychium* 属的种类)。其中,香港共有 8 属 21 种,台湾共有 8 属 34 种,大陆仅有 6 属 14 种。

以往在大陆研究耳螺的地点集中于广东雷州半岛、广西山口和北仑河口,并不能反映大陆的耳螺资源。我们于 2007~2010 年对东南沿海主要的红树林区开展软体动物调查,共采集耳螺 9 属 26 种,其中 21 种大陆未见报道。

5 总结与展望

综上所述,经过众多学者 2 个多世纪的努力,耳螺的形态学、解剖学、分类学、行为学和生态学已经得到了较为系统且深入的研究,但仍存在以下几个问题:①耳螺分布广泛,资源丰富,现有的研究具有地域和种类的局限性;②耳螺的分类学已经成熟,但主要基于形态学和解剖学,仍有一些分类单元存在争议;③耳螺的生态学研究同样具有地域和种类的局限性,且缺乏深度;④大部分耳螺的生活史未被研究;⑤中国的耳螺研究尚处于初级阶段;⑥文献资料匮乏。

针对这些问题,未来亟待深入研究的几个方向是:①开展大范围的耳螺资源调查,特别是小型耳螺($<1\text{ cm}$)和高度狭窄分布的耳螺物种,摸清现生耳螺的资源和分布概况;②利用先进的科技,多学科结合,解决耳螺分类学上存在的争议;③在大范围资源调查的基础上,在研究空白地区逐步开展耳螺的生态学研究,特别是耳螺与植物群落的关系、耳螺对生态系统的贡献以及耳螺对环境变迁和人为干扰的响应;④利用稳定同位素等方法深入研究耳螺的生活史,了解耳螺的发育、行为、食性和繁殖;⑤深入开展中国的耳螺研究,因为耳螺主要分布于红树林高潮带,所以应重点开展红树林区的耳螺研究;⑥整合信息和资源,编写耳螺研究的专著和图鉴。

表 1 中国沿海已知耳螺科的种类及分布

Table 1 The recorded species of Ellobiidae and their distributions in coastal area of China

物种 Species	香港 Hongkong	台湾 Taiwan	大陆 Mainland	文献 Reference
强齿异耳螺 <i>Allochroa affinis</i>		*		[78,83]
环带异耳螺 <i>A. layardi</i>		*		[80,83]
双鸟金耳螺 <i>Auriculastra duplicate</i>			*	[85,96]
纳威金耳螺 <i>A. nevillei</i>	*			[95]
茶色金耳螺 <i>A. opportunatum</i>		*		[78]
细长金耳螺 <i>A. subula</i>	*	*	*	[90,93,97]
金耳螺属, 未定种 <i>A. sp.</i>	*		*	[84,98]
鼬冠耳螺 <i>Cassidula aurisfelis</i>	*			[52,84]
伶鼬冠耳螺 <i>C. musteline</i>	*	*		[56,77]
核冠耳螺 <i>C. nucleus</i>		*	*	[78,92]
小冠耳螺 <i>C. paludosa nigrobrunnea</i>		*		[77,78]
绞孔冠耳螺 <i>C. plecontrematoide</i>	*	*	*	[85,98]
粗毛冠耳螺 <i>C. schmackeriana</i>	*			[56,90]
索冠耳螺 <i>C. sowerbyana</i>	*	*		[78]
犹太耳螺 <i>Ellobium aurisjudae</i>		*		[78,81]
米氏耳螺 <i>E. aurismidae</i>		*	*	[77,87]
中国耳螺 <i>E. chinense</i>	*	*	*	[77,85,86]
平滑耳螺 <i>E. polita</i>	*		*	[84,90]
细致肋耳螺 <i>Laemodonta bella</i>		*		[83]
点环肋耳螺 <i>L. exarata</i>	*		*	[84,98]
细线肋耳螺 <i>L. minuta</i>	*	*	*	[78,93,96]
线条肋耳螺 <i>L. monilifera</i>		*		[78,80]
穿刺肋耳螺 <i>L. punctatostriata</i>	*			[84,90]
黑环肋耳螺 <i>L. punctigera</i>	*			[84,90]
有脐肋耳螺 <i>L. typical</i>	*	*		[78,93]
栗尖耳螺 <i>Melampus castaneus</i>		*	*	[78,97]
咖啡尖耳螺 <i>M. coffeus</i>		*		[77]
钝尖耳螺 <i>M. cristatus</i>		*		[78,83]
条纹尖耳螺 <i>M. fasciatus</i>		*		[77,78]
黄尖耳螺 <i>M. flavus</i>		*		[75,78]
颗粒尖耳螺 <i>M. granifer</i>		*		[77,78]
艳尖耳螺 <i>M. luteus</i>		*		[77]
栗滨尖耳螺 <i>M. nuxeastaneus</i>		*		[80,96]
短球尖耳螺 <i>M. phaestylus</i>			*	[96]
瘦尖耳螺 <i>M. taeniolatus</i>		*		[77,78]
医巫尖耳螺 <i>M. triticeus</i>	*			[84,90]
迷你微耳螺 <i>Microtralia alba</i>	*			[93]
茹氏趾螺 <i>Pedipes jouani</i>	*	*		[78,93]
栗色女教士螺 <i>Pythia castaneus</i>		*		[78]
赛氏女教士螺 <i>P. cecillei</i>	*	*	*	[78,90,99]
缨女教士螺 <i>P. fimbriosa</i>	*			[56,90]
矮女教士螺 <i>P. nana</i>		*		[75,96]
厚女教士螺 <i>P. pachyodon</i>		*		[77,78]
豹女教士螺 <i>P. pantherina</i>		*		[77,78]
拇指女教士螺 <i>P. pollex</i>		*		[78]
芮氏女教士螺 <i>P. reeveana</i>		*		[78]
甲虫女教士螺 <i>P. scarabaeus</i>		*		[77,80]
女教士螺属, 未定种 <i>P. sp.</i>			*	[100]
合计(种) Total (Species): 48	21	34	14	

* 表示文献记录。* Means recorded by reference.

参 考 文 献

[1] Morton J E. The evolution of the Ellobiidae with a

discussion on the origin of the Pulmonata. Proceedings of the Zoological Society of London, 1955, 125(1): 127-168.

[2] Price C H. Tidal migrations of the littoral salt marsh snail

- Melampus bidentatus* Say. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 1987, 78(1/2): 111 – 126.
- [3] Price C H. Water relations and physiological ecology of the salt marsh snail, *Melampus bidentatus* Say. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 1980, 45(1): 51 – 67.
- [4] Klussmann-Kolb A, Dinapoli A, Kuhn K, et al. From sea to land and beyond-new insights into the evolution of euthyneuran Gastropoda (Mollusca). BMC Evolutionary Biology, 2008, 8(1): 57.
- [5] Millard V. Classification of Mollusca (A Classification of Worldwide Mollusca): Volume I Gastropoda. South Africa: Sashells, 2003: 505 – 509.
- [6] Lamarck J B P A. Philosophie Zoologique; ou Exposition des Considérations Relatives à l'histoire Naturelle des Animaux. Paris: Dumilil Lesueur, 1809: 2.
- [7] Gray J E. The family Auriculidae // Turton W. A Manual of the Land and Fresh-Water Shells of the British Islands. London: Longman, Orme, Brown, Green and Longmans, Paternoster Row, 1840: 324.
- [8] Odhner N H J. *Marinula juanensis*, n. sp. nebst Bemerkungen über der Systematik der Ellobiiden. Stockholm: Arkiv för Zoologi, 1925: 1 – 15.
- [9] Pfeiffer L. Synopsis Auriculaceorum. Malakozoologische Blätter, 1854, 1: 145 – 156.
- [10] Pfeiffer L. Studien zur Geschichte der Auriculaceen. Zeitschrift für Malakozoologie, 1853, 10: 1 – 10.
- [11] Fischer P, Crosse H. études sur les mollusques terrestres et fluviatiles // Mission Scientifique au Mexique et dans l'Amérique Centrale. Recherches Zoologiques, 1880, 2(7): 1 – 30.
- [12] Thiele J. Handbuch der Systematischen Weichtierkunde. Jena: Gustav Fischer, 1931: 2.
- [13] Reeve L A. Conchologia Systematica. London: Longman, Brown, Green and Longmans, 1841: 1 – 195; 1842: 1 – 337.
- [14] Reeve L A. Monograph of the genus *Auricula* // Reeve L A. Conchologia Iconica. London: L. Reeve, 1877: 1 – 6.
- [15] Küster C H. Die Ohrschnecken (Auriculacea) // Martini F H W, Chemnitz J H. Systematisches Conchylien-Cabinet. Nürnberg: Verlag von Bauer & Raspe, Julius Merz, 1844: 1 – 77.
- [16] Morelet A. Notice sur l'Histoire Naturelle des Acores Suivie d'une Description des Mollusques Terrestres de cet Archipel. Paris: Bailliere et Fils, 1860: 216.
- [17] Kobelt W. Die familie Auriculacea // Martini F H W, Chemnitz J H. Systematisches Conchylien-Cabinet. Nürnberg: Verlag von Bauer & Raspe, Emil Küster, 1897: 1 – 76; 1898: 77 – 228; 1900: 229 – 268; 1901: 269 – 316.
- [18] Pfeiffer L. Monographia Auriculaceorum Viventium. Germany: T Fischer, 1856: 209.
- [19] Pfeiffer L. Monographia Pneumonoporum Viventium, Accedente Fossilium Enumeratione. Supplementum Tertium, Monographiae Auriculaceorum Parte Secunda Auctum. Germany: T Fischer, 1876: 241 – 479.
- [20] Moquin-Tandon A. Histoire Naturelle des Mollusques Terrestres et Fluviatiles de France. Paris: Chez J, Baillié B, 1855: 57.
- [21] Pelseneer P. Les organes genitaux de *Auricula*. Bulletin des Séances de la Société Royale de Malacologie de Belgique, 1893, 1: 28 – 62.
- [22] Plate L. Über primitive (*Pythia scarabaeus* (L.)) und hochgradig differenzierte (*Vaginula gayi* Fischer) Lungenschnecken. Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft, 1897, 7: 119-140.
- [23] Pelseneer P. Études sur des gastéropodes pulmonées. Mémoires de la Classe des Sciences de l'Académie Royale de Belgique, 1901, 2: 53 – 157.
- [24] Starobogatov Y I. On the composition and taxonomical position of marine pulmonate molluscs. Biologiya Morya, Vladivostok, 1976, (4): 7 – 16.
- [25] Berry A J, Loog S C, Thum H H. Genital systems of *Pythia*, *Cassidula* and *Auricula* (Ellobiidae, Pulmonata) from Malayan mangrove swamps. Proceedings of the Malacological Society of London, 1967, 37: 325 – 337.
- [26] Koslowsky F. Zur Anatomie der Auriculide *Melampus boholensis* Adams H & A. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft, 1933, 68: 117 – 192.
- [27] Morton J E. The functional morphology of *Otina otis*, a primitive marine pulmonate. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 1955, 34(1): 113 – 150.
- [28] Morton J E. The functional morphology of the British Ellobiidae (Gastropoda: Pulmonata) with special reference to the digestive and reproductive systems. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, 1955, 239(661): 89 – 160.
- [29] Knipper H, Meyer K O. Biologische und anatomische Betrachtungen an ostafrikanischen Ellobiiden (Moll. Gastrop. Basommatophora). Zoologische Jahrbücher, Systematik, 1956, 84: 99 – 112.
- [30] Duncan C J. The evolution of the pulmonate genital

- system. Proceedings of the Zoological Society of London, 1960, 134(4): 601–609.
- [31] Sumikawa S, Miura H. The reproduction and the reproductive system in the estuarine pulmonate snail *Ellobium chinense*. The functional morphology of the reproductive system. *Venus*, 1978, 37(3): 107–115.
- [32] Berry A J. Faunal zonation in mangrove swamps. Bulletin of the National Museum, Singapore, 1963, 32: 90–98.
- [33] Brown D S. Ecology of Gastropoda in a South African mangrove swamp. Proceedings of the Malacological Society of London, 1971, 39(4): 263–279.
- [34] Sasekumar A. Distribution of macrofauna on a Malayan mangrove shore. *Journal of Animal Ecology*, 1974, 43(1): 51–69.
- [35] Murty A S, Balaparameswara-Rao M. Studies on the ecology of Mollusca in a south India mangrove swamp. *Journal of Molluscan Studies*, 1977, 43(3): 223–229.
- [36] Li F X, Gao S H. The ground-dwelling molluscan faunas of mangrove swamps in Hong Kong and Xiamen // Morton B, Dudgeon D. The Malacofauna of Hong Kong and Southern China II. Hong Kong: Hong Kong University Press, 1985: 449–455.
- [37] Boycott A E. The habitats of land Mollusca in Britain. *Journal of Ecology*, 1934, 22(1): 1–388.
- [38] Watson H, Verdcourt B J. The two British species of *Carychium*. *Journal of Conchology*, 1953, 23(9): 306–324.
- [39] Hausman S A. A contribution to the ecology of the salt marsh snail *Melampus bidentatus* Say. *American Naturalist*, 1932, 66(707): 541–545.
- [40] Holle P A, Dineen C F. Life history of the salt-marsh snail *Melampus bidentatus* Say. *The Nautilus*, 1957, 70: 90–95.
- [41] Morrison J P E. Ellobiid and other ecology in Florida. *The Nautilus*, 1958, 71(4): 118–124.
- [42] Golley F B. Ecologic notes on Puerto Rican Mollusca. *The Nautilus*, 1960, 73: 152–155.
- [43] Grandy J W I V. Winter distribution of *Melampus bidentatus* Say on a Cape Cod salt marsh. *The Nautilus*, 1972, 85: 106–109.
- [44] Russell-Hunter W D, Apley M L, Hunter R D. Early life-history of *Melampus* and the significance of semilunar synchrony. *Biological Bulletin Woods Hole*, 1972, 143(3): 623–656.
- [45] Kerwin J A. Distribution of the salt marsh snail (*Melampus bidentatus* Say) in relation to marsh plants in the Poropotank River area, Virginia. *Chesapeake Science*, 1972, 13(2): 150–153.
- [46] Hilbish T J. Latitudinal variation in freezing tolerance of *Melampus bidentatus* (Say) (Gastropoda: Pulmonata). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 1981, 52(2/3): 283–297.
- [47] de Frias Martins A M. Systematic revision of *Allochroa* Ancey, 1887 (Pulmonata: Ellobiidae), with an account of the anatomy of *Allochroa layardi* (Adams H & A, 1855) and the description of two new species. *The Nautilus*, 1995, 109(1): 1–13.
- [48] de Frias Martins A M. A new species of *Pythia* Röding, 1798 (Pulmonata: Ellobiidae), from New Ireland, Papua New Guinea. *Molluscan Research*, 1995, 16: 59–67.
- [49] Hyman I T, Rouse G W, Ponder W F. Systematics of *Ophicardelus* (Gastropoda: Heterobranchia: Ellobiidae). *Molluscan Research*, 2005, 25(1): 14–26.
- [50] Ewa S. Miocene land snails from Belchatów (Central Poland), III: Carychiinae (Gastropoda: Pulmonata: Ellobiidae). *Paläontologische Zeitschrift*, 1999, 73: 261–276.
- [51] de Frias Martins A M. Anatomy and systematics of *Ovatella vulcani* (Morelet, 1860) (Pulmonata: Ellobiidae) from the Azores. *Acoreana*, Supplement, 1995, 1: 231–248.
- [52] de Frias Martins A M. The anatomy of *Cassidula* Férussac, 1821 and a case for the revival of the Cassidulinae Odhner, 1925 // Morton B. The Marine Biology of South China Sea. Hong Kong: Hong Kong University Press, 1998: 25–42.
- [53] Shanmugam A. Functional morphology of the digestive system of a saltmarsh snail *Pythia plicata* (Gray). *Indian Journal of Fisheries*, 1995, 42: 2–27.
- [54] Shanmugam A. Reproductive cycle of a saltmarsh snail *Pythia plicata* (Gray). *Journal of the Marine Biological Association of India*, 1995, 37: 22–26.
- [55] Örstan A. A possible function of the parietal tooth of *Pedipes* (Gastropoda: Pulmonata: Ellobiidae). *Basteria*, 2010, 74(4/6): 111–114.
- [56] de Frias Martins A M. Relationships within the Ellobiidae // Taylor J. Origin and Evolutionary Radiation of the Mollusca. London: Oxford University Press, 1999: 285–294.
- [57] Moffett S B. Neural regeneration in gastropod mollusks. *Progress in Neurobiology*, 1995, 46(2/3): 289–330.
- [58] de Frias Martins A M. Ellobiidae-lost between land and sea. *Journal of Shellfish Research*, 2001, 20(1): 441–446.

- [59] Bruyndoncx L, Jordaens K, Ysebaert T, et al. Molluscan diversity in tidal marshes along the Scheldt estuary (The Netherlands, Belgium). *Hydrobiologia*, 2002, 474 (1/3): 189–196.
- [60] Slapnik R, Ozimec R. Distribution of the genus *Zospaem* Bourguignat 1856 (Gastropoda: Pulmonata: Ellobiidae) in Croatia. *Natura Croatica*, 2004, 13(2): 115–135.
- [61] Shoichi K, Hirofumi K, Taeko K, et al. *Cassidula schmackeriana* Mollendroff 1885 (Gastropoda: Ellobiidae) from Ishigakijima Island, Okinawa, southwestern Japan. *Chiribotan*, 2006, 37(2): 57–61.
- [62] Harrison J R, Knott D M. Occurrence of *Microtralia ovula* and *Creedonia succinea* (Gastropoda: Pulmonata: Ellobiidae) in South Carolina. *Southeastern Naturalist*, 2007, 6(1): 173–178.
- [63] Maia R C, Tanaka M O. Evaluation of local effects of mangrove species on the distribution of *Melampus coffeus* (Gastropoda: Ellobiidae) in Ceara, northeastern Brazil. *Iheringia Serie Zoologia*, 2007, 97: 379–382.
- [64] Shanmugam A. Early life history of a salt marsh snail *Pythia plicata* (Gray). *Indian Journal of Fisheries*, 1991, 38(2): 251–253.
- [65] Shanmugam A. Age and growth of salt marsh snail *Melampus ceylonicus* Petit. *Indian Journal of Marine Sciences*, 1994, 23(3): 173–175.
- [66] Shanmugam A. Length-weight and allometric relationship in an ellobiid snail *Melampus ceylonicus* Petit. *Indian Journal of Fisheries*, 1995, 42: 42–46.
- [67] Shanmugam A. Length-weight and allometric relationships in pulmonate snail *Pythia plicata* (Gray) from Pitchavaram mangroves. *Advances in the Biosciences*, 1996, 15: 97–108.
- [68] Orensanz J M, Schwindt E, Pastorino G, et al. No longer the pristine confines of the world ocean; a survey of exotic marine species in the southwestern Atlantic. *Biological Invasions*, 2002, 4(1/2): 115–143.
- [69] Ridgway R L. Alcian blue-alcian yellow mapping of neurosecretory cells in the central nervous system of the salt marsh pulmonate snail *Melampus bidentatus*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 1987, 87(2): 295–303.
- [70] Ruthensteiner B, Schaefer K. The cephalic sensory organ in veliger larvae of pulmonates (Gastropoda: Mollusca). *Journal of Morphology*, 2002, 251(1): 93–102.
- [71] Grande C, Templado J, Zardoya R. Evolution of gastropod mitochondrial genome arrangements. *BMC Evolutionary Biology*, 2008, 8(1): 61.
- [72] Ruthensteiner B, Stocker B. Genital system anatomy and development of *Ovatella myosotis* by three-dimensional computer visualization. *Acta Zoologica*, 2009, 90(2): 166–178.
- [73] Dayrat B, Conrad M, Balayan S, et al. Phylogenetic relationships and evolution of pulmonate gastropods (Mollusca): new insights from increased taxon sampling. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2011, 59(2): 425–437.
- [74] 黑田德米. 台湾贝类目录及新种描述. 台北帝国大学理农学部纪要, 1941, 22(4): 65–216.
- [75] 林朝荣. 兰屿之贝类及其动物地理. 贝类学报, 1974, 1: 42–63.
- [76] 贝类订名组. 台湾贝类中文名称订名. 贝类学报, 1982, 9: 87–88.
- [77] 张宽敏. 台湾产陆栖贝类目录. 贝友, 1984, 9: 2–41.
- [78] 巫文隆. 台湾贝类目录IV、腹足纲——异腹足目、异足目、后鳃亚纲、有肺亚纲. 台湾: 行政院农业委员会林务局, 2004: 4–6.
- [79] 赖景阳. 台湾贝类图鉴. 台湾: 猫头鹰出版社, 2005: 252.
- [80] 谢伯娟, 黄重期, 吴书平. 台湾蜗牛图鉴. 台湾: 行政院农业委员会林务局, 2005: 100–112.
- [81] 巫文隆, 简士杰. 宜兰贝类研究图志. 台湾: 行政院农业委员会林务局, 2006: 126.
- [82] 巫文隆, 简士杰. 大台北地区贝类研究图志. 台湾: 行政院农业委员会林务局, 2007: 88.
- [83] 陈文德, 李彦铮. 恒春半岛的迷你贝及小型贝类. 台湾: 国立海洋生物博物馆, 2007: 261–265.
- [84] Walthew G. The distribution of mangrove-associated gastropod snails in Hong Kong. *Hydrobiologia*, 1995, 295 (1/3): 335–342.
- [85] 蔡立哲, 谭凤仪, 黄玉山. 香港东部红树林区大型底栖动物种类组成与数量分布特点. 厦门大学学报: 自然科学版, 1998, 37(1): 115–121.
- [86] 马绣同. 我国的海产贝类及其采集. 北京: 海洋出版社, 1982: 39–40.
- [87] 齐钟彦, 马绣同, 刘月英, 等. 中国动物图谱——软体动物 第四册. 北京: 科学出版社, 1985: 1–2.
- [88] 王如才. 中国水生贝类原色图鉴. 杭州: 浙江科学技术出版社, 1988: 130–131.
- [89] 韦受庆, 陈坚, 范航清. 广西山口红树林保护区大型底栖动物及其生态学的研究. 广西科学院学报, 1993, 9(2): 45–57.
- [90] 黄宗国. 中国海洋生物种类与分布. 北京: 海洋出版社, 1994: 476.

- [91] 范航清, 何斌源, 韦受庆. 海岸红树林地沙丘移动对林内大型底栖动物的影响. *生态学报*, 2000, 20(5): 722-727.
- [92] 韩维栋, 蔡英亚, 刘劲科, 等. 雷州半岛红树林海区的软体动物. *湛江海洋大学学报*, 2003, 23(1): 1-7.
- [93] de Frias Martins A M, Tristãoda Cunha R M T P. The Ellobiidae (gastropoda: pulmonata) communities from a boulder shore and a salt meadow in the Sai Kung peninsula, Hong Kong // Morton B. *The Marine Flora and Fauna of Hong Kong and Southern China III*. Hong Kong: Hong Kong University Press, 1992: 417-429.
- [94] de Frias Martins A M. Pedipedinae (Gastropoda: Ellobiidae) from Hong Kong // Morton B. *The Marine Flora and Fauna of Hong Kong and Southern China III*. Hong Kong: Hong Kong University Press, 1992: 693-704.
- [95] de Frias Martins A M. The anatomy of *Auriculastra subula* (Quoy and Gaimard, 1832) (Pulmonata: Ellobiidae) from Hong Kong, with a comment on the systematic position of *Auriculastra* Martens, 1880. *Asian Marine Biology*, 1994, 11: 79-88.
- [96] Okutani T. *Marine Mollusks in Japan*. Japan: Tokai University Press, 2000: 816-823.
- [97] 高世和, 李复雪. 九龙江口红树区底相大型底栖动物的群落生态. *台湾海峡*, 1985, 4(2): 179-191.
- [98] 周细平. 同安湾人工种植红树林对底栖动物生态效益的研究. 厦门: 厦门大学硕士学位论文, 2007: 155.
- [99] 张素萍. *中国海洋贝类图鉴*. 北京: 海洋出版社, 2008: 257-258.
- [100] 赖廷和, 何斌源. 广西红树林区大型底栖动物种类多样性研究. *广西科学*, 1998, 5(3): 166-172.

《动物学杂志》第十一届编辑委员会

名誉主编: 马 勇

主 编: 宋延龄

副 主 编: 赵 勇 彭景榭 孙悦华 梁 冰(常务)

编 委: (以姓氏笔画为序)

丁长青 马 勇 马志军 马建章 王德华 计 翔 石树群 孙青原 孙悦华
 刘迺发 许木启 李 明 李保国 李枢强 李新正 张正旺 张春光 张明海
 张树义 张海燕 宋延龄 宋林生 宋昭彬 杨增明 宛新荣 郑光美 赵 勇
 费 梁 钟文勤 桂建芳 夏国良 徐存拴 徐宏发 徐延恭 梁 冰 彭贤锦
 彭景榭 蒋志刚 戴家银 魏辅文

责任编辑: 顾亦农 梁 冰