

# 四种翁戎螺的齿舌形态及功能

史令<sup>①③</sup> 李雯佳<sup>①</sup> 尉鹏<sup>①</sup> 赖思琦<sup>①</sup> 黄现朋<sup>①</sup> 田莹<sup>①②\*</sup>

① 大连海洋大学农业农村部北方海水增殖重点实验室 大连 116023; ② 大连贝壳博物馆贝类研究所

大连 116023; ③ 柏林自由大学地质科学研究所 德国柏林 12249

**摘要:** 翁戎螺 (Pleurotomariidae) 起源于寒武纪时期, 是介于软体动物祖先和现代腹足类之间的过渡类型。目前我国翁戎螺的分类、生态等方面研究不足, 为探究翁戎螺的形态分类及食性, 以寺町翁戎螺 (*Bayerotrochus teramachii*)、红翁戎螺 (*Mikadotrochus hirasei*)、高腰翁戎螺 (*M. salmianus*) 和龙宫翁戎螺 (*Entemnotrochus rumphii*) 为研究对象, 应用扫描电镜观察其齿舌结构。结果表明, (1) 翁戎螺齿舌结构与大多数腹足类具有 3 种类型的齿舌不同, 其齿舌带上具有中央齿、内侧齿、外侧齿、镰状齿、丝状齿和桨状齿 6 种不同类型的小齿。(2) 4 种翁戎螺的中央齿均为 1 枚, 内侧齿 2 或 3 枚, 外侧齿 20~25 枚, 镰状齿 16~32 枚, 丝状齿 35~62 枚, 桨状齿 10~26 枚。(3) 翁戎螺属 (*Mikadotrochus*) 内种类之间齿舌形态的差异较小, 进行种间区分需结合其小齿数量, 但属间差异较大, 中央齿、内侧齿、镰状齿的齿尖和齿基形态都可以进行属间区分。(4) 龙宫翁戎螺齿舌带每个横排具有 26 枚桨状齿, 与之前研究具有 10 枚不同。本研究对翁戎螺镰状齿和丝状齿之间、丝状齿和桨状齿之间的过渡形态进行深入地描述和划分。本研究结果可为我国翁戎螺的形态分类研究提供资料。

**关键词:** 翁戎螺科; 齿舌; 形态学; 分类学; 扫描电镜

**中图分类号:** Q954 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2022) 06-913-09

## The Form and Function of the Radula in Four Pleurotomariidae Species

SHI Ling<sup>①③</sup> LI Wen-Jia<sup>①</sup> WEI Peng<sup>①</sup> LAI Si-Qi<sup>①</sup> HUANG Xian-Peng<sup>①</sup> TIAN Ying<sup>①②\*</sup>

① Key Laboratory of Mariculture & Stock Enhancement in North China's Sea, Ministry of Agriculture and Rural Affairs,

Dalian Ocean University, Dalian 116023; ② Dalian Shell Museum, Dalian 116023, China;

③ Institute of Geological Sciences, Freie Universität Berlin, Berlin 12249, Germany

**Abstract: [Objectives]** The radular morphology of four Pleurotomariidae species, i.e., *Bayerotrochus teramachii*, *Mikadotrochus hirasei*, *M. salmianus*, and *Entemnotrochus rumphii* from the East China Sea were examined by scanning electron microscopy (SEM). We provide clear SEM images of the radula of Pleurotomariidae to further discuss the application of radula to Pleurotomariidae taxonomy. **[Methods]** The shells were broken into pieces using a hammer, and the visceral mass was removed with a dissecting needle to

**基金项目** 国家重点研发计划项目 (No. 2021YFB2600200), 国家自然科学基金项目 (No. 4207060201);

\* 通讯作者, E-mail: tianying@dlou.edu.cn;

**第一作者介绍** 史令, 男, 硕士; 研究方向: 贝类分类及生态; E-mail: ling.shi@fu-berlin.de.

收稿日期: 2021-07-09, 修回日期: 2022-08-21 DOI: 10.13859/j.cjz.202206011

obtain the internal tissue. The radula was removed using a knife and analyzed under an anatomical lens (CEWEI PXS9-T). Any remaining soft tissue was soaked in 10% NaOH for 4 h, until complete dissolution, following which they were cleaned using an ultrasonic cleaner (GT SONIC-D2) for 2 min, rinsed in distilled water, dried. Radula samples were mounted on sticky tabs, sputter-coated with gold, and imaged under low vacuum. The prepared samples were sputter-coated with gold, using a Cressington Sputter Coater 108auto, and analyzed using a scanning electron microscope (SEM; TESCAN Vega3). Cleaned radulae that haven't been used for SEM were mounted on a glass slide in water, covered with microscopic glass, and observed under a compound microscope (CEWEI PXS9-T). Radular teeth were photographed using a camera attached to the microscope. The portion of the radula that was not coated was observed using an optical microscope.

**[Results]** The radula of Pleurotomariidae species is different from that of most gastropods, with six different types of teeth: rachidian tooth, inner lateral teeth, outer lateral teeth, sickle teeth, filament-tipped teeth and paddle-shaped teeth (Fig. 2). The four Pleurotomariidae species in this study all have 1 rachidian tooth, 2 or 3 inner lateral teeth, 20 - 25 outer lateral teeth, 16 - 32 sickle teeth, 35 - 62 filament-tipped teeth and 10 - 26 paddle-shaped teeth (Table 2). **[Conclusion]** The morphological differences of the radula are less within genera and greater between genera, which is mainly reflected in rachidian tooth, inner lateral teeth, and the cusps and bases of sickle teeth. The radula of *E. rumphii* has 26 vertical rows of paddle-shaped teeth, unlike the previous study which had 10 vertical rows. The transition between sickle teeth and filament-tipped teeth and filament-tipped teeth and paddle-shaped teeth are described in-depth, two criteria were proposed to help to determine the number of these three types of teeth.

**Key words:** Pleurotomariidae; Radula; Morphology; Taxonomy; Scanning electron microscope

翁戎螺科 (Pleurotomariidae) 隶属于软体动物门 (Mollusca) 腹足纲 (Gastropoda), 包含 4 个现生属 (Bouchet et al. 2005, Williams et al. 2008), 至今发现 30 余个现生种 (Zhang et al. 2016)。翁戎螺多栖息于深海, 现生标本稀有 (Bayer 1965)。翁戎螺拥有近似软体动物祖先的对称的内脏器官, 但其贝壳与现代腹足类相似, 为不对称的螺旋状, 是介于软体动物祖先和现代腹足类之间的过渡类型 (Hickman 1984a, Graham 1985)。

齿舌是腹足类软体动物的摄食器官, 一些研究者认为, 齿舌形态可作为腹足类属及种间区分的依据 (Habe 1964, Adam et al. 1984)。腹足类齿舌通常由中央齿、侧齿和缘齿构成 (张玺等 1961), 而翁戎螺齿舌结构比较特殊, 侧齿与缘齿分化为多种形态, 通常将翁戎螺齿舌分为中央齿 (rachidian tooth)、内侧齿 (inner lateral teeth)、外侧齿 (outer lateral teeth)、镰

状齿 (sickle teeth)、丝状齿 (filament-tipped teeth) 和桨状齿 (paddle-shaped teeth) 6 个类型 (Hickman 1984b)。

Fretter (1966) 对可爱翁戎螺 (*Perotrochus amabilis*) 和米达斯翁戎螺 (*Bayerotrochus midas*) 的消化系统进行解剖, 对二者齿舌形态和小齿数量进行了简单记录。Hickman (1984b) 依据柯伊翁戎螺 (*P. quoyanus*) 和米达斯翁戎螺的扫描电镜观察结果, 根据功能将翁戎螺齿舌分成 6 种形态。Harasewych 等 (1993) 对莫热翁戎螺 (*P. maureri*) 进行了形态学研究, 比较莫热翁戎螺与可爱翁戎螺的齿舌形态, 提出莫热翁戎螺和可爱翁戎螺由同一个祖先种群演化而来。Kuramochi 等 (1996) 对产自日本近海的 6 种翁戎螺齿舌进行了扫描电镜观察, 介绍了观察方法, 记录了齿舌的形态与小齿数量, 提供了一定的形态学资料, 但照片清晰度不佳, 很难进行对比。Zhang 等 (2016) 发表精致翁

戎螺 (*B. delicatus*) 时, 描述了其齿舌形态与齿式, 以齿式的差异辅助区分了精致翁戎螺与寺町翁戎螺。对翁戎螺食性的研究显示, 翁戎螺主要摄食海绵, 也可能摄食海百合和八放珊瑚, 在人工饲养的条件下, 可摄食鱼类和蛤蜊的软体组织 (Woodward 1901, Arakawa et al. 1978, Harasewych et al. 1997)。

自 19 世纪 Dall (1881) 首次对柯伊翁戎螺和阿当森翁戎螺 (*Entemnotrochus adansonianus*) 进行解剖学研究以来, 尽管目前已对 12 种翁戎螺的齿舌进行了描述, 并推测了翁戎螺齿舌在摄食过程中的作用, 由于早期仪器的限制, 缺乏清晰的电镜资料, 且缺乏属种间的系统对比 (Woodward 1901, Fretter 1964, 1966, Hickman 1984a, b, Harasewych et al. 1993, Kuramochi et al. 1996, Zhang et al. 2016)。本研究利用扫描电镜 (scanning electron microscope, SEM) 观察我国东海海域 4 种翁戎螺的齿舌结构, 进行了属种间的分类学讨论, 为我国翁戎螺科的形态学分类及系统演化研究提供基础资料。

## 1 材料与方 法

### 1.1 标本的收集

4 种翁戎螺标本, 包括寺町翁戎螺 (*B. teramachii*)、红翁戎螺 (*Mikadotrochus hirasei*)、高腰翁戎螺 (*M. salmianus*) 和龙宫翁戎螺 (*E. rumphii*) (表 1, 图 1), 于 2018 年 11 月至 2019 年 6 月间拖网采集自我国东海海域 (表 1), 获得标本 6 个。标本保存在 95% 的乙醇溶液中,

实验室进行测量和齿舌解剖。

### 1.2 齿舌的准备

用剪刀取出齿舌囊及附近组织, 体视显微镜 (CEWEI PXS9-T, 上海测维光电技术有限公司) 下用尖头镊子解剖出齿舌, 随后将齿舌置于 10% 氢氧化钠 (NaOH) 溶液中浸泡 4 h, 至软体组织完全溶解。将齿舌用蒸馏水洗涤后, 用超声波清洗机 (GT SONIC-D2, 广东固特超声股份有限公司) 50 W 清洗 120 s, 随后用蒸馏水洗涤, 将齿舌置于干燥处自然晾干 24 h 至完全干燥。

### 1.3 光学显微镜观察

将经过超声清洗的齿舌置于培养皿中, 加入蒸馏水, 使用体视显微镜 (CEWEI PXS9-T, 上海测维光电技术有限公司) 整理齿舌并检查齿舌形态是否平整, 为扫描电镜观察做好准备。

### 1.4 扫描电镜观察

将经过超声清洗并晾干的齿舌粘附在扫描电镜的样品台上, 样品溅射喷金后在扫描电镜 (TESCAN Vega3, 捷克泰思肯公司) 观察并获取图像。

## 2 结果

### 2.1 4 种翁戎螺的齿舌特征

与腹足类一般的中央齿、侧齿和缘齿的划分方式不同, 本实验的 4 种翁戎螺齿舌都具有 6 种不同类型的齿, 包括中央齿、内侧齿、外侧齿、镰状齿、丝状齿和桨状齿, 不同类型齿之间存在平稳的过渡形态 (图 2)。

表 1 样品的采集信息

Table 1 Longitude and latitude and sizes of samples

种类 Species	采集地经纬度 Longitude and latitude of the locality	壳长 (mm) Shell length	壳宽 (mm) Shell breadth	数量 (ind) Quantity
寺町翁戎螺 <i>Bayerotrochus teramachii</i>	30°42'36" N 128°13'48" E	81.9 72.0	108.2 99.8	2
红翁戎螺 <i>Mikadotrochus hirasei</i>	30°12'00" N 128°01'12" E	65.5 62.1	76.5 71.0	2
高腰翁戎螺 <i>M. salmianus</i>	25°41'24" N 122°54'36" E	71.7	73.8	1
龙宫翁戎螺 <i>Entemnotrochus rumphii</i>	27°16'12" N 126°36'36" E	90.5	115.7	1

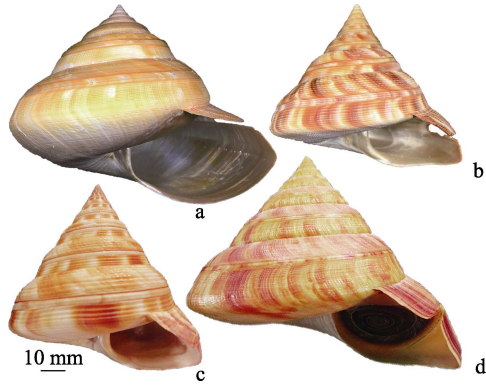


图 1 翁戎螺贝壳

Fig. 1 The shells of Pleurotomariidae

a. 寺町翁戎螺; b. 红翁戎螺; c. 高腰翁戎螺; d. 龙宫翁戎螺。  
a. *Bayerotrochus teramachii*; b. *Mikadotrochus hirasei*; c. *M. salmianus*; d. *Entemnotrochus rumphii*.

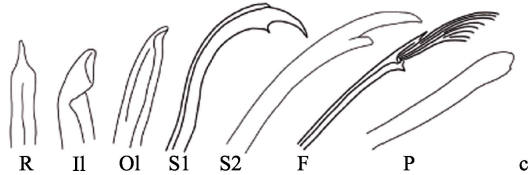
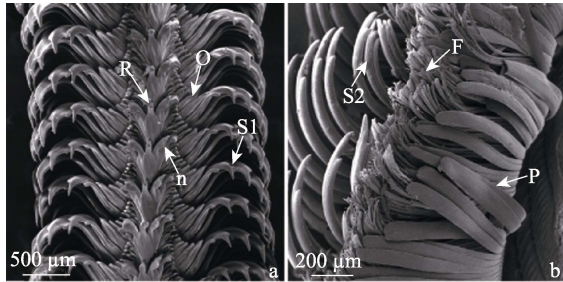


图 2 翁戎螺齿舌及示意图

Fig. 2 Figures of the radula of Pleurotomariidae

a. 齿舌前视图; b. 齿舌侧视图; c. 齿舌中不同类型小齿的模式图。

a. Front view of radula; b. Outer edge of radula; c. Different types of teeth in radula.

F. 丝状齿; II. 内侧齿; OI. 外侧齿; P. 桨状齿; R. 中央齿; S1. 镰状齿 (偏内侧); S2. 镰状齿 (偏外侧)

F. Filament-tipped teeth; II. Inner lateral teeth; OI. Outer lateral teeth; P. Paddle-shaped teeth; R. Rachidian tooth; S1. Sickle teeth near the center; S2. Sickle teeth near the edge.

**2.1.1 寺町翁戎螺** 寺町翁戎螺具有 1 列中央齿, 3 列内侧齿, 24 列外侧齿, 32 列镰状齿,

43 列丝状齿和 10 列桨状齿。中央齿和内侧齿较短小, 中央齿长约 800  $\mu\text{m}$ , 宽约 200  $\mu\text{m}$ , 左右两侧的内侧齿基部间距约 250  $\mu\text{m}$  (图 3a, b)。外侧齿较弯曲, 排成一列且长度从短到长过渡 (图 3b), 镰状齿细长, 镰刀状, 末端尖锐 (图 3c, d)。丝状齿齿柄较薄, 齿尖部分特化为刷状结构 (图 3e), 桨状齿薄且呈片状堆叠排列 (图 3f)。

**2.1.2 红翁戎螺** 红翁戎螺具有 1 列中央齿, 2 列内侧齿, 20 列外侧齿, 19 列镰状齿, 47 列丝状齿和 10 列桨状齿。中央齿和内侧齿较短小, 中央齿长约 600  $\mu\text{m}$ , 宽约 150  $\mu\text{m}$ , 左右两侧的内侧齿基部间距约 180  $\mu\text{m}$  (图 4a, b)。外侧齿稍有弯曲, 排成一列且长度从短到长过渡 (图 4b), 镰状齿尖锐而锋利 (图 4c, d)。丝状齿齿柄较薄, 齿尖部分特化为刷状结构 (图 4e), 桨状齿薄且为片状结构 (图 4f)。

**2.1.3 高腰翁戎螺** 高腰翁戎螺具有 1 列中央齿, 2 列内侧齿, 25 列外侧齿, 23 列镰状齿, 62 列丝状齿和 10 列桨状齿。中央齿和内侧齿较短小, 中央齿长约 500  $\mu\text{m}$ , 宽约 100  $\mu\text{m}$ , 左右两侧的内侧齿基部间距约 150  $\mu\text{m}$  (图 5a, b)。外侧齿稍有弯曲, 排成一列且长度从短到长过渡 (图 5b), 靠近内侧的镰状齿的齿尖十分尖锐锋利 (图 5c), 而靠近边缘的镰状齿齿尖较钝且分叉 (图 5d)。丝状齿齿柄较薄, 齿尖部分特化为刷状结构 (图 5e), 桨状齿薄且为片状结构 (图 5f)。

**2.1.4 龙宫翁戎螺** 龙宫翁戎螺中央齿 1 列, 内侧齿 2 列, 外侧齿 24 列, 镰状齿 16 列, 多于 35 列丝状齿和 26 列桨状齿。中央齿和内侧齿短小而纤细, 中央齿长约 650  $\mu\text{m}$ , 宽约 120  $\mu\text{m}$ , 左右两侧的内侧齿基部间距约 260  $\mu\text{m}$  (图 6a, b)。外侧齿稍有弯曲, 排成一列且长度从短到长过渡 (图 6b), 靠近内侧的镰状齿粗短且尖锐 (图 6c), 靠近边缘的镰状齿较短, 分叉且钝 (图 6d)。丝状齿齿柄较细, 齿尖部分特化为刷状结构 (图 6e), 桨状齿厚且窄 (图 6f)。龙宫翁戎螺的丝状齿齿基十分脆弱, 该齿舌样

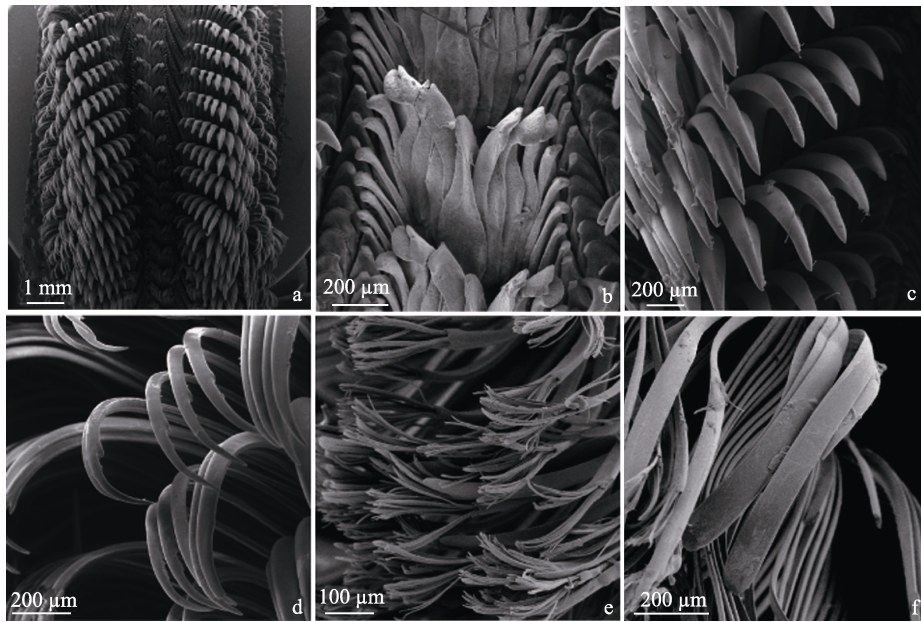


图 3 寺町翁戎螺的齿舌

Fig. 3 Radula of *Bayerotrochus teramachii*

a. 齿舌前视图; b. 中央齿和内、外侧齿; c. 镰状齿 (偏内侧); d. 镰状齿 (偏外侧); e. 丝状齿; f. 桨状齿。  
 a. Front view of radula; b. Rachidian tooth, inner lateral teeth, and outer lateral teeth; c. Sickle teeth near the center; d. Sickle teeth near the edge; e. Filament-tipped teeth; f. Paddle-shaped teeth.

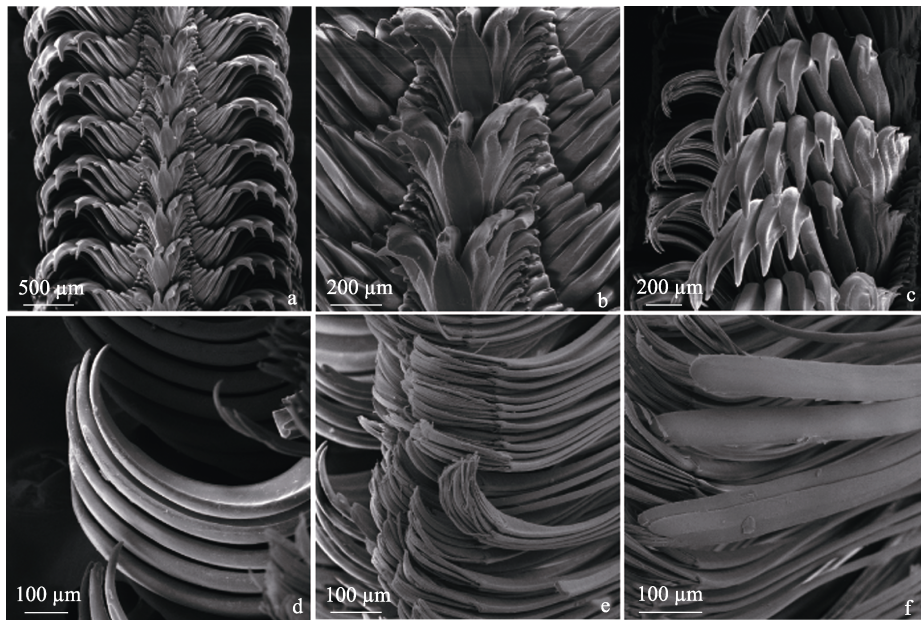


图 4 红翁戎螺的齿舌

Fig. 4 Radula of *Mikadotrochus hirasei*

a. 齿舌前视图; b. 中央齿和内、外侧齿; c. 镰状齿 (偏内侧); d. 镰状齿 (偏外侧); e. 丝状齿; f. 桨状齿。  
 a. Front view of radula; b. Rachidian tooth, inner lateral teeth, and outer lateral teeth; c. Sickle teeth near the center; d. Sickle teeth near the edge; e. Filament-tipped teeth; f. Paddle-shaped teeth.

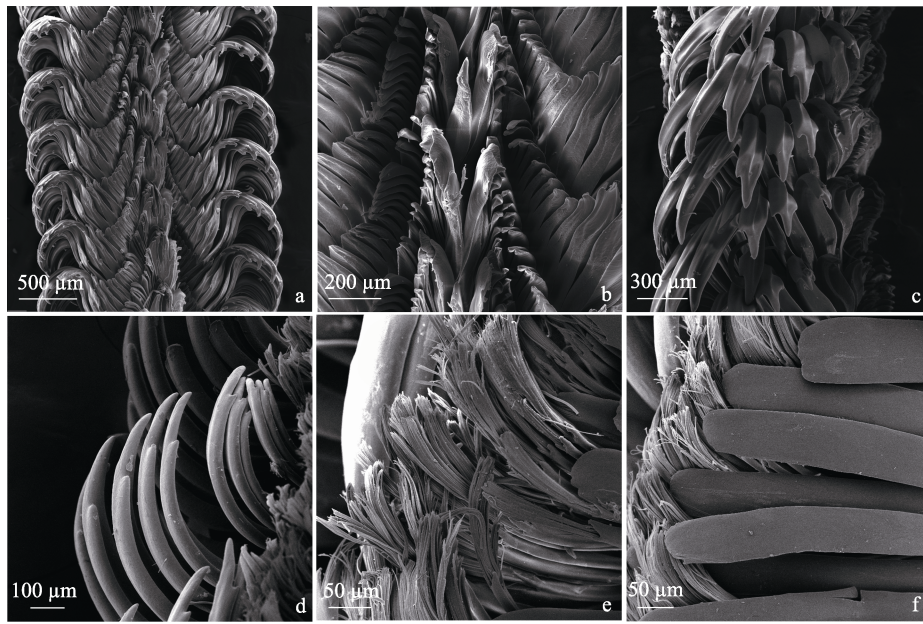


图5 高腰翁戎螺的齿舌

Fig. 5 Radula of *Mikadotrochus salmianus*

a. 齿舌前视图; b. 中央齿和内、外侧齿; c. 镰状齿 (偏内侧); d. 镰状齿 (偏外侧); e. 丝状齿; f. 桨状齿。

a. Front view of radula; b. Rachidian tooth, inner lateral teeth, and outer lateral teeth; c. Sickle teeth near the center; d. Sickle teeth near the edge; e. Filament-tipped teeth; f. Paddle-shaped teeth.

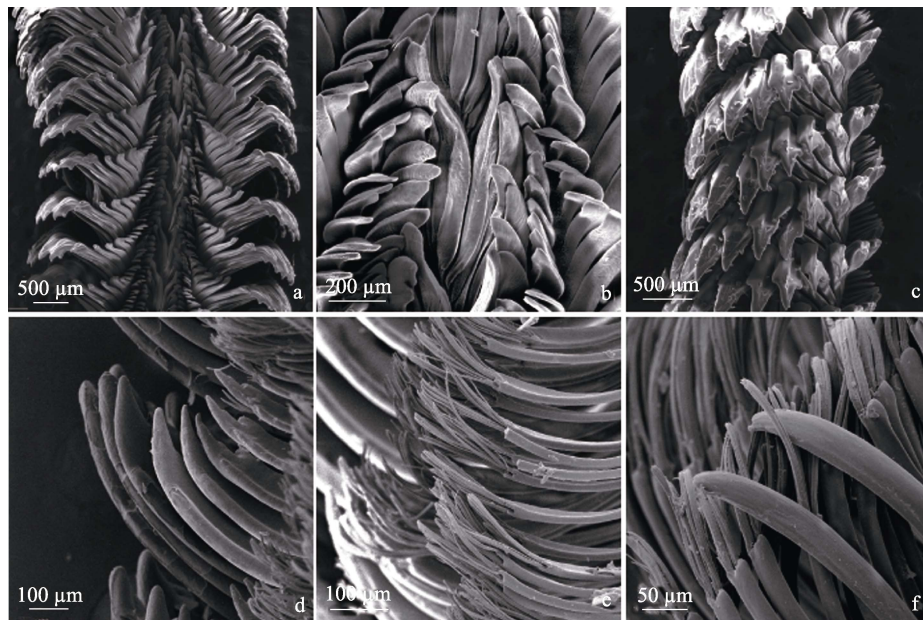


图6 龙宫翁戎螺的齿舌

Fig. 6 Radula of *Entemnotrochus rumphii*

a. 齿舌前视图; b. 中央齿和内、外侧齿; c. 镰状齿 (偏内侧); d. 镰状齿 (偏外侧); e. 丝状齿; f. 桨状齿。

a. Front view of radula; b. Rachidian tooth, inner lateral teeth, and outer lateral teeth; c. Sickle teeth near the center; d. Sickle teeth near the edge; e. Filament-tipped teeth; f. Paddle-shaped teeth.

品在运输、处理过程中被部分损坏, 未能观察到完整的丝状齿结构, 只统计到最多 35 枚丝状齿 (单排单侧), 因而未能精确统计其数量。

## 2.2 4 种翁戎螺的齿舌形态比较

寺町翁戎螺与其他 3 种螺有差异, 其内侧齿为 3 列, 其他 3 种均 2 列; 镰状齿数量 32 列, 且镰状齿齿尖更为尖锐, 其他 3 种不多于 23 列。龙宫翁戎螺的桨状齿数量较其他 3 种更多, 达 26 列, 且中央齿更为细长, 其余 3 种都为 10 列。红翁戎螺和高腰翁戎螺的齿舌形态整体较为近似, 但在齿数上存在区别, 高腰翁戎螺的外侧齿和镰状齿, 尤其是丝状齿数量都明显多于红翁戎螺 (表 2)。在 4 种翁戎螺的齿舌中均观察到镰状齿和丝状齿之间、丝状齿和桨状齿之间形成了过渡形态的齿舌 (图 7)。

## 3 讨论

腹足类的齿舌通常由中央齿、侧齿和缘齿 3 个部分构成, 但翁戎螺与其他腹足类不同, 具有特殊的齿舌形态 (Hickman 1984b), 齿舌大, 结构复杂, 齿舌中每排具有至少 5 种不同类型的齿和超过 100 枚小齿 (Anseeuw et al. 1996), 通常认为齿舌中每一排都具有大量小齿的现象为原始特征 (Hyman 1967), 这与翁戎螺原始起源有关。齿舌的中央区域 (central field) 包括中央齿、内侧齿和外侧齿 (Hickman 1984b), 中央区域的齿通常较短小且齿尖不尖

锐, 其作用是分隔齿舌两侧区域 (Hickman 1984b)。本研究观察到这 4 种翁戎螺齿舌中的中央齿和内侧齿都较短小且不具有尖锐的齿尖, 与外侧长而尖锐的外侧齿和镰状齿差异明显。从齿舌的功能分析, 中央齿和内、外侧齿仅起到分隔齿舌两侧的作用; 镰状齿起到对食物的切削、撕扯作用, 在摄食过程中承担主要功能; 丝状齿和桨状齿起到清理齿舌, 促进齿舌带在齿舌囊中运动的作用。

本文首次在我国东海海域 4 种翁戎螺的齿舌中观察到: 镰状齿和丝状齿之间、丝状齿和桨状齿之间形成了过渡形态的齿舌。过渡形态是翁戎螺齿舌重要的组成部分, 对各类型齿的数量统计及功能判断造成障碍, 本文统计镰状齿和丝状齿的数量时, 基于各类型齿的形态特征和功能共同判断, 将“是否具有尖锐的齿尖”作为镰状齿和丝状齿的判断依据, 因此有的齿舌类型即便具有丝状结构, 但具有尖锐的齿尖, 意味着具有直接切削食物的能力, 即判定为镰状齿, 从而确定镰状齿和丝状齿的数量; 对于丝状齿和桨状齿之间的过渡形态, 具有丝状结构即判定为丝状齿, 反之为桨状齿。

### 3.1 翁戎螺不同齿舌类型的形态与功能

Woodward (1901) 发现, 镰状齿在发育过程中存在相邻小齿黏连而未分离的现象, 并推测这是该类型齿结构功能弱化的表现, 意味着该类型的齿在翁戎螺摄食过程中可能未起到主要

表 2 翁戎螺齿舌中不同齿的齿数

Table 2 Number and size of different types of radular teeth

	寺町翁戎螺 <i>Bayerotrochus</i> <i>teramachii</i>	红翁戎螺 <i>Mikadotrochus</i> <i>hirasei</i>	高腰翁戎螺 <i>M. salmianus</i>	龙宫翁戎螺 <i>Entemnotrochus</i> <i>rumphii</i>
中央齿数量 (列) Number of rachidian tooth (vertical rows)	1	1	1	1
内侧齿数量 (列) Number of inner lateral teeth (vertical rows)	3	2	2	2
外侧齿数量 (列) Number of Outer lateral teeth (vertical rows)	24	20	25	24
镰状齿数量 (列) Number of Sickle teeth (vertical rows)	32	19	23	16
丝状齿数量 (列) Number of filament-tipped teeth (vertical rows)	43	47	62	35 +
桨状齿数量 (列) Number of paddle-shaped teeth (vertical rows)	10	10	10	26
中央齿大小 Size of rachidian tooth ( $\mu\text{m}$ )	200 × 800	150 × 600	100 × 500	120 × 650

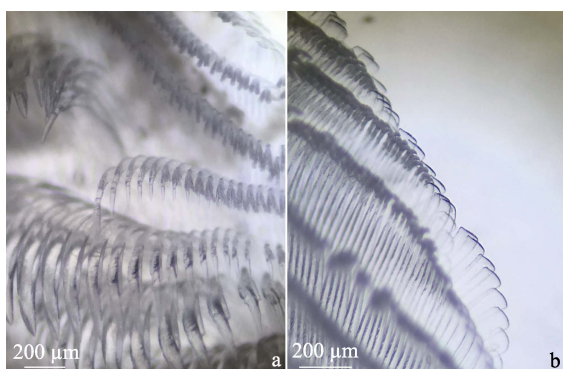


图 7 翁戎螺的齿舌中的过渡形态 (以红翁戎螺为例)

Fig. 7 Transition in the radula of Pleurotomariidae (*Mikadotrochus hirasei* for example)

a. 镰状齿和丝状齿间的过渡形态; b. 丝状齿和桨状齿间的过渡形态。

a. Transition from sickle teeth to filament-tipped teeth; b. Transition from filament-tipped teeth to paddle-shaped teeth.

作用。寺町翁戎螺和红翁戎螺的镰状齿齿尖非常尖锐, 与之前的研究结果一致 (Kuramochi et al. 1996)。龙宫翁戎螺的镰状齿较为特别, 外侧尖锐, 近内侧中心区域则较粗短, 与之前描述的翁戎螺镰状齿形态有差异。龙宫翁戎螺的齿舌带较宽大, 中央齿和侧齿较窄小, 仅凭借中央齿和侧齿不足以分隔齿舌两侧的镰状齿, 因此弱化靠近中央区域的一部分镰状齿用以更有效地分隔齿舌的两侧。

丝状齿对翁戎螺的摄食过程十分重要 (Woodward 1901)。根据粪便颗粒和摄食行为, 发现红翁戎螺是一种以海绵为主要食物的肉食性动物 (Arakawa et al. 1978)。在摄食过程中, 丝状齿柔软的丝状齿尖可作为缓冲和阻隔, 减少镰状齿与齿舌囊内壁和桨状齿之间的摩擦, 有利于齿舌带在齿舌囊中运动。

桨状齿具双重功能, 可促进齿舌带在齿舌囊中的运动, 也可清除卡在其他类型齿间食物颗粒 (Harasewych et al. 1993)。桨状齿位于齿舌每一横排的最外侧, 当齿舌蜷缩在齿舌囊中时能起到包覆齿舌上其余小齿的作用, 使齿舌带在齿舌囊中流畅滑动。但桨状齿较平直,

结构简单, 排列紧凑, 在间隔丝状齿的情况下很难触及承担切削食物功能的镰状齿, 因此桨状齿是否具备清除食物颗粒的功能有待商榷。有研究者认为桨状齿数量较少, 在翁戎螺齿舌中的每个横排仅有不超过 10 枚桨状齿 (Harasewych et al. 1993), 这与本文的观察结果不符。龙宫翁戎螺齿舌带每个横排具有多达 26 枚桨状齿, 这可能是由于龙宫翁戎螺齿舌带较大, 在齿舌囊中占据较大空间, 需要更多的桨状齿来包覆其他类型的小齿以保证齿舌带在齿舌囊中的滑动。

对翁戎螺齿舌中各类型的齿的命名遵循 Hickman (1984b), 但是 Hickman 将图 2 中标记为 II (内侧齿) 和 OI (外侧齿) 的两个部分都纳入内侧齿范畴; 将标记为 S (镰状齿) 的部分 (包含 S1、S2) 拆分为外侧齿和镰状齿两个部分。然而, 本研究观察到 II (内侧齿) 和 OI (外侧齿) 这两个部分之间存在明显的形态区别, OI (外侧齿) 部分具有由短至长过渡的特征, 而 II (内侧齿) 部分为 (每侧) 紧贴中央齿的 2 或 3 列小齿, 与 OI (外侧齿) 部分相比更为宽大。但是 II (内侧齿) 和 OI (外侧齿) 部分与外侧的齿相比长度更短, 齿尖更钝, 在功能上可能具有相似性——都起到分隔齿舌两侧的作用, 因此将其界定为内侧齿和外侧齿比较合适。

### 3.2 翁戎螺齿舌形态与分类学意义

齿舌形态经常在科和属的层级上表现出趋同现象 (Houbrick 1975)。寺町翁戎螺隶属 *Bayerotrochus* 属, 不同于本研究观察的另外 3 个物种, 具更多内侧齿和镰状齿, 且镰状齿更细长、尖锐。这些特征与其同属的米达斯翁戎螺 (Fretter 1966)、黎明翁戎螺 (*B. diluculum*) (Anseeuw et al. 1996) 和精致翁戎螺 (Zhang et al. 2016) 相似, 而与其他 3 个属 (*Entemnotrochus*、*Mikadotrochus*、*Perotrochus*) 的镰状齿形态完全不同。因此, 镰状齿对 *Bayerotrochus* 属翁戎螺分类有意义。

龙宫翁戎螺隶属于 *Entemnotrochus* 属, 具

有数量更多的桨状齿和更为细长的中央齿, 此外龙宫翁戎螺的中央齿与内侧齿形态相近, 并且贴合于一侧的内侧齿上; 而对阿当森翁戎螺的研究也展示了其中央齿与内侧齿相贴合 (Anseeuw et al. 1996), 难以对中央齿和内侧齿进行区分的特点。因此可根据翁戎螺具有中央齿与内侧齿相贴合这一形态特征对 *Entemnotrochus* 属进行鉴别。

红翁戎螺和高腰翁戎螺都属于 *Mikadotrochus* 属, 其齿舌仅存在小齿的局部差异。高腰翁戎螺具有数量更多的丝状齿, 并且其镰状齿相对更钝, 中央齿更短小, 齿舌形态相似, 都具有粗壮且易于辨认的中央齿和粗壮且尖锐的镰状齿, 能够与 *Bayerotrochus* 属和 *Entemnotrochus* 属翁戎螺有效区分。同属的贝利翁戎螺 (*M. beyrichii*) 齿舌也具有相似特征 (Kuramochi et al. 1996)。

*Perotrochus* 属翁戎螺在我国东海没有分布。其齿舌 (整体) 形态与 *Mikadotrochus* 属比较近似 (Fretter 1966, Hickman 1984b, Harasewych et al. 1993), 但中央齿齿尖更尖, 内侧齿齿尖更为扁平, 中央齿齿基粗短且不与内侧齿贴合, 镰状齿粗壮且尖锐。其中, 柯伊翁戎螺和可爱翁戎螺齿舌形态近似度高, 仅存在内、外侧齿数量和齿舌在体内卷曲方向的差异, 佐证了柯伊翁戎螺和可爱翁戎螺由同一个祖先种群经地理隔离演化而来 (Harasewych et al. 1993)。

## 参 考 文 献

- Adam W, Knudsen J. 1984. Révision des Nassariidae (Mollusca: Gastropoda, Prosobranchia) de l'Afrique occidentale. Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, 55(9): 1-95.
- Anseeuw P, Goto Y. 1996. The Living Pleurotomariidae. Osaka: Elle Scientific Publications.
- Arakawa K, Nakano D, Tsukada O, et al. 1978. On faecal pellets and food habits of emperor's slit shell, *Mikadotrochus hirasei* (Pilsbry). *Venus*, 37(3): 116-120.
- Bayer F M. 1965. New pleurotomariid gastropods from the western Atlantic, with a summary of recent species. *Bulletin of Marine Science*, 15(4): 737-796.
- Bouchet P, Rocroi J P. 2005. Classification and nomenclator of gastropod families. *Malacologia*, 47(1/2): 1-397.
- Dall W H. 1881. Preliminary Report on the Mollusca dredged in the Gulf of Mexico, etc., 1877-78, by the U.S. Coast Survey Steamer "Blake". *Bulletins of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College*, 9(1/5): 78-79.
- Fretter V. 1964. Observations on the anatomy of *Mikadotrochus amabilis* Bayer. *Bulletin of Marine Science of the Gulf and Caribbean*, 14(1): 172-184.
- Fretter V. 1966. Biological investigations of the deep sea. 16. Observations on the anatomy of *Perotrochus*. *Bulletin of Marine Science*, 16(3): 603-614.
- Graham A. 1985. Evolution within the Gastropoda: Prosobranchia. Orlando: Academic Press.
- Habe T. 1964. Advances in the knowledge of molluscan phylogeny after the war. *Venus*, 22(4): 396-401.
- Harasewych M G, Adamkevycz S L, Blake J A, et al. 1997. Phylogeny and relationships of pleurotomariid gastropods (Mollusca: Gastropoda): an assessment based on partial 18S rDNA and cytochrome c oxidase I sequences. *Molecular Marine Biology and Biotechnology*, 6(1): 1-20.
- Harasewych M G, Askew T M. 1993. *Perotrochus maureri*, a new species of Pleurotomariid from the Western Atlantic. *Nautilus - Greenville then Sanibe*, 106(4): 130-136.
- Hickman C S. 1984a. Pleurotomaria: Pedigreed Perseverance? *Living Fossils*. New York: Springer-Verlag.
- Hickman C S. 1984b. Form and function of the radulae of Pleurotomariid gastropods. *The Veliger*, 27(1): 29-36.
- Houbrick R S. 1975. Preliminary revision of the supraspecific taxa in the Cerithiinae Fleming, 1822 (Cerithiidae: Prosobranchia). *Bulletin of the American Malacological Union*, 1975: 14-18.
- Hyman L H. 1967. The Invertebrates: Mollusca I. Aplacophora, Polyplacophora, Monoplacophora, Gastropoda. New York: McGraw-Hill Book Co.
- Kuramochi T, Kanie Y, Hattori M, et al. 1996. Radula morphologies of the Pleurotomariidae Gastropoda from Japanese waters. *JAMSTEC Journal of Deep Sea Research*, 12: 197-215.
- Williams S T, Karube S, Ozawa T. 2008. Molecular systematics of Vetigastropoda: Trochidae, Turbinidae and Trochoidea redefined. *Zoologica Scripta*, 37(5): 483-506.
- Woodward M F. 1901. The anatomy of *Pleurotomaria beyrichii*. *Demonstrator of Zoology*, 44(174): 215-268.
- Zhang S, Zhang S, Wei P. 2016. *Bayerotrochus delicatus*, a new species of pleurotomariid from Yap Seamount, near Palau, Western Pacific (Gastropoda: Pleurotomariidae). *Zootaxa*, 4161(2): 252-260.
- 张玺, 齐钟彦. 1961. 贝类学纲要. 北京: 科学出版社, 10-14.