

17 种陆生贝类齿舌的扫描电镜观察及分类学意义探讨

吕田阳 万紫微 赵帅 黄晓晨 吴小平 欧阳珊*

南昌大学生命科学学院 南昌 330031

摘要: 采用扫描电镜观察了 3 目 10 科 12 属 17 种陆生贝类的齿舌形态。结果显示, 17 种陆生贝类齿舌的中央齿均为 1 列, 侧齿 12 ~ 218 列不等, 缘齿 0 ~ 204 列不等。中央齿依齿片上小齿数目分为单齿型、三齿型和多齿型; 侧齿与缘齿的形态多样, 侧齿齿片上小齿数 1 ~ 6 枚不等, 缘齿齿片上小齿数 1 ~ 10 枚不等。结合以往报道的 38 种陆生贝类齿舌, 对 3 目 20 科 41 属共 55 种齿舌形态进行了比较分析。结果显示, 陆生贝类齿舌的中央齿、侧齿和缘齿的形态以及小齿数目在不同科之间差异较大, 相同属则差异较小。同一科中不同种齿舌列数不尽相同且没有规律。齿舌形态特征在不同分类阶元上具有分类学意义。

关键词: 齿舌; 陆生贝类; 扫描电镜; 分类学意义

中图分类号: Q954 文献标识码: A 文章编号: 0250-3263 (2022) 01-081-15

Observation on Radulae of 17 Species of Terrestrial Mollusks by Scanning Electron Microscopy and Its Taxonomic Significance

LÜ Tian-Yang WAN Zi-Wei ZHAO Shuai HUANG Xiao-Chen
WU Xiao-Ping OUYANG Shan*

School of Life Sciences, Nanchang University, Nanchang 330031, China

Abstract: [Objectives] The radula of the terrestrial mollusk is generally composed of a central vertical tooth row, several vertical rows of lateral teeth on both sides, and several vertical rows of marginal teeth on both sides of the lateral teeth. The aim of the present study was to analyze the radulae characteristics of different families, genera, species of terrestrial mollusks, and to further explore the taxonomic significance of radula form classification hierarchies of terrestrial mollusks. **[Methods]** With the back of the terrestrial mollusk facing upwards, the mantles on both sides were separated, the buccal mass was taken, and the muscle tissue was removed to observe the radula sac. The radula sac was treated with 5% NaOH solution for 3 to 5 minutes, followed by peeling off the radula and removing the connective tissue, then the alkaline solution on the radula

基金项目 国家自然科学基金项目 (No. 31660619), 2020 年度江西省研究生创新专项资金项目 (No. YC2020-S018);

* 通讯作者, E-mail: ouys1963@qq.com;

第一作者介绍 吕田阳, 女, 硕士研究生; 研究方向: 陆生贝类分类与分子系统学; E-mail: LVtytyncu@163.com。

收稿日期: 2021-07-26, 修回日期: 2021-11-15 DOI: 10.13859/j.cjz.202201008

was wash off with distilled water, followed by ultrasonic cleaning. After dehydration with alcohol gradients, samples were stored in 70% alcohol. The radulae were transferred to the sample table for metal spraying after natural drying, and were observed and photographed under the FEI Quanta 200F scanning electron microscope (SEM). The radulae of 17 species of terrestrial mollusks belonging to 3 orders, 10 families, 12 genera were observed. **[Results]** The results showed that among the 17 species of terrestrial mollusks studied, the number of vertical rows of central teeth was all one. The numbers of vertical rows of lateral teeth ranged from 12 to 218, and the numbers of marginal teeth ranged from 0 to 204. The central teeth were divided into unicuspid, tricuspid, and multitooth types (Fig. 5). There were many types of lateral teeth and marginal teeth. The numbers of cusps of lateral teeth were from 1 to 6, and the numbers of cusps of the marginal teeth varied from 1 to 10. **[Conclusion]** Combined with the 38 species of terrestrial mollusks previously reported, there are 55 species in total in 3 orders, 20 families, and 41 genera, and the morphology and numbers of cusps of the central teeth, lateral teeth, and marginal teeth of terrestrial mollusks of different families are quite different. Radulae of the same genus have similarities in morphology, and the difference in morphology is small. The numbers of vertical rows of different species in the same family are quite different, and there is no regularity (Appendix 2). The morphological characteristics of radula have important taxonomic significance in different classification hierarchies.

Key words: Radula; Terrestrial mollusks; Scanning electron microscope; Taxonomic significance

齿舌 (radula) 是软体动物门腹足纲物种的重要摄食器官, 陆生贝类齿舌带一般由正中央的一列中央齿 (central teeth)、两侧若干列侧齿 (lateral teeth) 和缘齿 (marginal teeth) 组成, 其齿片依形态不同分为对称型和不对称型, 亦根据齿片上小齿数目不同分为单齿型、双齿型和多齿型 (周芳兵等 2009)。不同种类之间的齿舌形态、数目、大小和排列方式上均有所不同 (陈广文等 2000)。齿舌的形态结构特征作为腹足类重要的分类依据, 已有不少研究 (陈德牛等 1983, 欧阳珊等 2001, 周芳兵等 2009), 但多为发表新种时的简单描述 (陈德牛等 1979, 1980, 1982, 1989, 1990, 林晶等 2007, 张卫红等 2008, 罗太昌等 2009, Slapcinsky 2009, Sutcharit et al. 2020)。陆生贝类物种多样性极为丰富, 许多物种的齿舌形态特征缺乏资料, 且陆生贝类齿舌在各分类阶元间的特征变化及其分类学意义也缺乏比较研究。

作者对 17 种陆生贝类齿舌进行了扫描电镜观察, 并比较前人已研究的 38 种陆生贝类齿舌 (陈德牛等 1979, 1980, 1982, 1989, 1990,

林晶等 2007, 张卫红等 2008, 罗太昌等 2009, Slapcinsky 2009, 周芳兵等 2009, 周卫川等 2009, 姜娇 2013, 姜娇等 2014, 郭阳阳等 2015, 柴家炫 2019, Sutcharit et al. 2020, 杨吕娟等 2020), 分析不同科、属、种陆生贝类齿舌特点, 进一步探讨齿片形态在陆生贝类分类中的重要意义。

1 材料与方法

1.1 材料来源

17 种陆生贝类活体标本分别采自江西省井冈山国家级自然保护区、庐山国家级自然保护区 (徐阳等 2019)、新余市中国洞都、上饶市铅山县和贵州草海国家级自然保护区 (附录 1)。包括耳螺科 (Ellobiidae) 的丑陋果瓣螺 (*Carychium pessimum*), 皱足蜗牛科 (Veronicellidae) 的高突足襃蛞蝓 (*Laevicaulis alte*), 圈螺科 (Plectopylidae) 的毛缘圈螺 (*Sinicola fimbriosa*), 烟管螺科 (Clausiliidae) 的麦氏拟管螺 (*Hemiphaedusa moellendorffiana*), 高山蛞蝓科 (Anadenidae) 的扬子高山蛞蝓

(*Anadenus yangtzeensis*), 笠蜗牛科 (Trochomorphidae) 的河内轮状螺 (*Trochomorpha paviei*), Chronidae 科的穴恰里螺 (*Kaliella spelaea*)、小丘恰里螺 (*K. munipurensis*)、色金恰里螺 (*K. seckingeriana*) 和扁恰里螺 (*K. depressa*), 拟阿勇蛞蝓科 (Ariophantidae) 的猛巨楯蛞蝓 (*Macrochlamys rejecta*)、光滑巨楯蛞蝓 (*M. superlita*) 和领隐带螺 (*Megaustenia imperator*), 坚齿螺科 (Camaenidae) 的琉球球蜗牛 (*Acusta despecta*) 和格氏环肋螺 (*Plectotropis gerlachi*), 琥珀螺科 (Succineidae) 的芦苇琥珀螺 (*Succinea arundinetorum*) 和赤琥珀螺 (*S. erythrophana*)。

1.2 齿舌的制备

将陆生贝类软体背面向上, 沿头部正中顶端处剪开头部位壁暴露出口球, 解剖出口球, 去除肌肉组织即见齿舌囊。将齿舌囊置于 5% 的 NaOH 溶液中煮沸 3~5 min 后剥出齿舌带, 蒸馏水清洗后再用超声波清洗 (周芳兵等 2009)。后经酒精梯度脱水, 置于 70% 酒精中保存。齿舌转入样本台自然干燥后喷金, 于环境扫描电镜 (FEI Quanta 200F) 下观察并拍照。

2 结果

17 种陆生贝类齿舌形态特征见图 1~3, 陆生贝类的齿式以总列数 (缘齿列数-侧齿列数-中央齿-侧齿列数-缘齿列数) 表示 (Sutcharit et al. 2010), 壳形见图 4。

丑陋果瓣螺 *Carychium pessimum* (图 1a, 图 4a)

齿舌齿式为 31 (5-10-1-10-5)。中央齿对称, 为三齿型, 两侧小齿为中央小齿长度的 1/2 左右; 侧齿不对称, 多齿型, 具 4 枚小齿; 缘齿不对称, 多齿型, 具 6~10 枚小齿, 大多数具 10 枚小齿。

高突足襃蛞蝓 *Laevicaulis alte* (图 1b, c, 图 4b)

齿舌齿式为 111 (18-37-1-37-18)。中央齿对称, 单齿型; 侧齿对称, 单齿型; 缘齿不对

称, 单齿型。

毛缘圈螺 *Sinicola fimbriosa* (图 1d, e, 图 4c)

齿舌齿式为 55 (17-10-1-10-17)。中央齿对称, 单齿型; 侧齿不对称, 双齿型; 缘齿不对称, 三齿型。

麦氏拟管螺 *Hemiphaedusa moellendorffiana* (图 1f, h, 图 4d)

齿舌齿式为 63 (17-14-1-14-17)。中央齿对称, 三齿型, 两侧的小齿为中央小齿长度的 1/5~1/3; 侧齿不对称, 双齿型; 缘齿不对称, 多齿型, 具 3~6 枚小齿, 大多数具 3 枚小齿。

扬子高山蛞蝓 *Anadenus yangtzeensis* (图 1g, i, 图 4e)

齿舌齿式为 79 (20-19-1-19-20)。中央齿对称, 三齿型, 两侧的小齿为中央小齿长度的 1/5~1/3; 侧齿不对称, 双齿型; 缘齿不对称, 具 1 或 2 枚小齿, 大多数具 2 枚小齿。

河内轮状螺 *Trochomorpha paviei* (图 1j, k, 图 4f)

齿舌齿式为 93 (35-11-1-11-35)。中央齿对称, 单齿型; 侧齿对称, 单齿型; 缘齿不对称, 双齿型。

穴恰里螺 *Kaliella spelaea* (图 2a, b, 图 4g)

齿舌齿式为 219 (109-1-109)。中央齿对称, 三齿型, 两侧的小齿为中央小齿长度的 1/2 左右, 中央小齿顶端膨大; 侧齿不对称, 多齿型, 具 5 或 6 枚小齿, 大多数具 6 枚小齿; 无缘齿。

小丘恰里螺 *K. munipurensis* (图 2c, 图 4h)

齿舌齿式为 63 (24-7-1-7-24)。中央齿对称, 三齿型, 两侧小齿为中央小齿长度的 1/2 左右, 中央小齿顶端膨大; 侧齿不对称, 三齿型, 两侧小齿大小不一; 缘齿不对称, 多齿型, 具 2~4 枚小齿, 大多数具 2 枚小齿。

色金恰里螺 *K. seckingeriana* (图 2d, e, 图 4i)

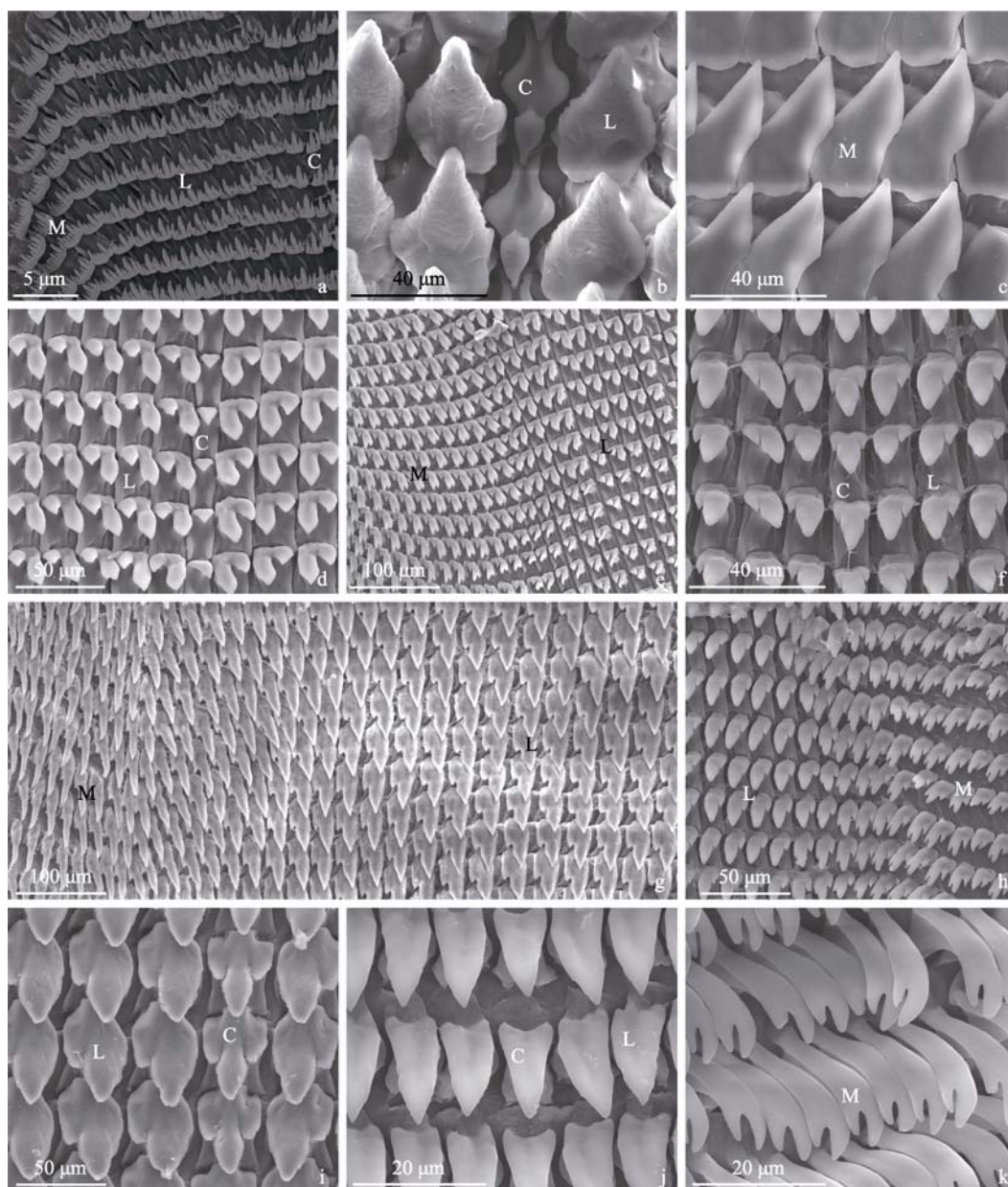


图 1 6 种陆生贝类齿舌扫描电镜观察

Fig. 1 Observation on radulae of 6 species of terrestrial mollusks by SEM

a. 丑陋果瓣螺中央齿、侧齿与缘齿; b. 高突足襃蛞蝓中央齿与侧齿; c. 高突足襃蛞蝓缘齿; d. 毛缘圈螺中央齿与侧齿; e. 毛缘圈螺侧齿与缘齿; f. 麦氏拟管螺中央齿与侧齿; g. 扬子高山蛞蝓侧齿与缘齿; h. 麦氏拟管螺侧齿与缘齿; i. 扬子高山蛞蝓中央齿与侧齿; j. 河内轮状螺中央齿与侧齿; k. 河内轮状螺缘齿。

a. Central teeth, lateral teeth and marginal teeth of *Carychium pessimum*; b. Central teeth and lateral teeth of *Eleutherocaulis alte*; c. Marginal teeth of *E. alte*; d. Central teeth and lateral teeth of *Sinicola fimbriosa*; e. Lateral teeth and marginal teeth of *S. fimbriosa*; f. Central teeth and Lateral teeth of *Hemiphaedusa moellendorffiana*; g. Lateral teeth and marginal teeth of *Anadenus yangtzeensis*; h. Lateral teeth and marginal teeth of *H. moellendorffiana*; i. Central teeth and lateral teeth of *A. yangtzeensis*; j. Central teeth and lateral teeth of *Trochomorpha paviei*; k. Marginal teeth of *T. paviei*.

C. 中央齿; L. 侧齿; M. 缘齿 C. Central teeth; L. Lateral teeth; M. Marginal teeth

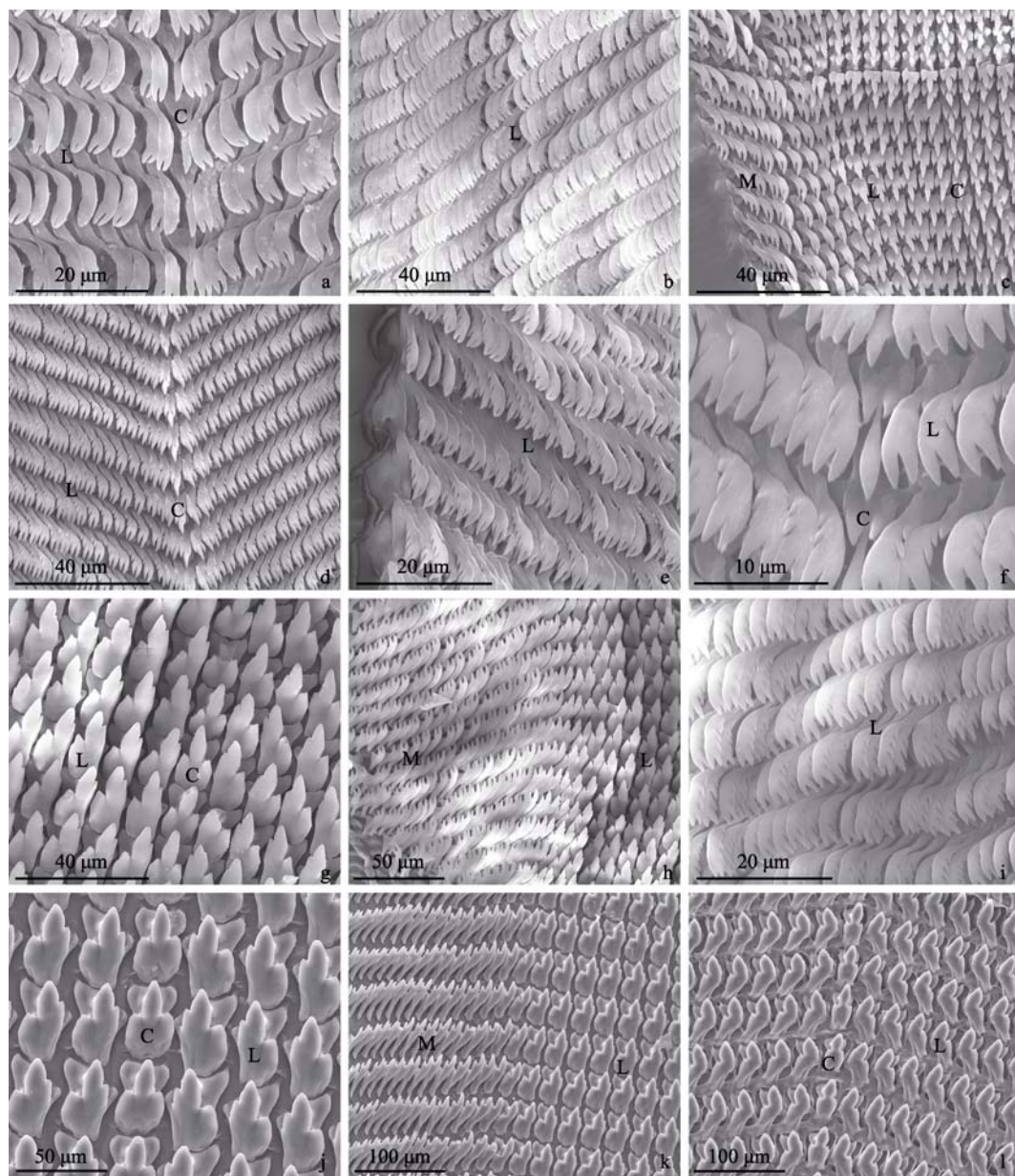


图 2 7 种陆生贝类齿舌扫描电镜观察

Fig. 2 Observation on radulae of 7 species of terrestrial mollusks by SEM

a. 穴恰里螺中央齿与侧齿; b. 穴恰里螺侧齿; c. 小丘恰里螺中央齿、侧齿与缘齿; d. 色金恰里螺中央齿与侧齿; e. 色金恰里螺侧齿; f. 扁恰里螺中央齿与侧齿; g. 猛巨楯蛞蝓中央齿与侧齿; h. 猛巨楯蛞蝓侧齿与缘齿; i. 扁恰里螺侧齿; j. 光滑巨楯蛞蝓中央齿与侧齿; k. 光滑巨楯蛞蝓侧齿与缘齿; l. 领隐带螺中央齿与侧齿。

a. Central teeth and lateral teeth of *Kaliella spelaea*; b. Lateral teeth of *K. spelaea*; c. Central teeth, lateral teeth and marginal teeth of *K. manipurensis*; d. Central teeth and lateral teeth of *K. seckingeriana*; e. Lateral teeth of *K. seckingeriana*; f. Central teeth and lateral teeth of *K. depressa*; g. Central teeth and lateral teeth of *Macrochlamys rejecta*; h. Lateral teeth and marginal teeth of *M. rejecta*; i. Lateral teeth of *K. depressa*; j. Central teeth and lateral teeth of *M. superlita*; k. Lateral teeth and marginal teeth of *M. superlita*; l. Central teeth and lateral teeth of *Megaustenia imperator*.

C. 中央齿; L. 侧齿; M. 缘齿 C. Central teeth; L. Lateral teeth; M. Marginal teeth

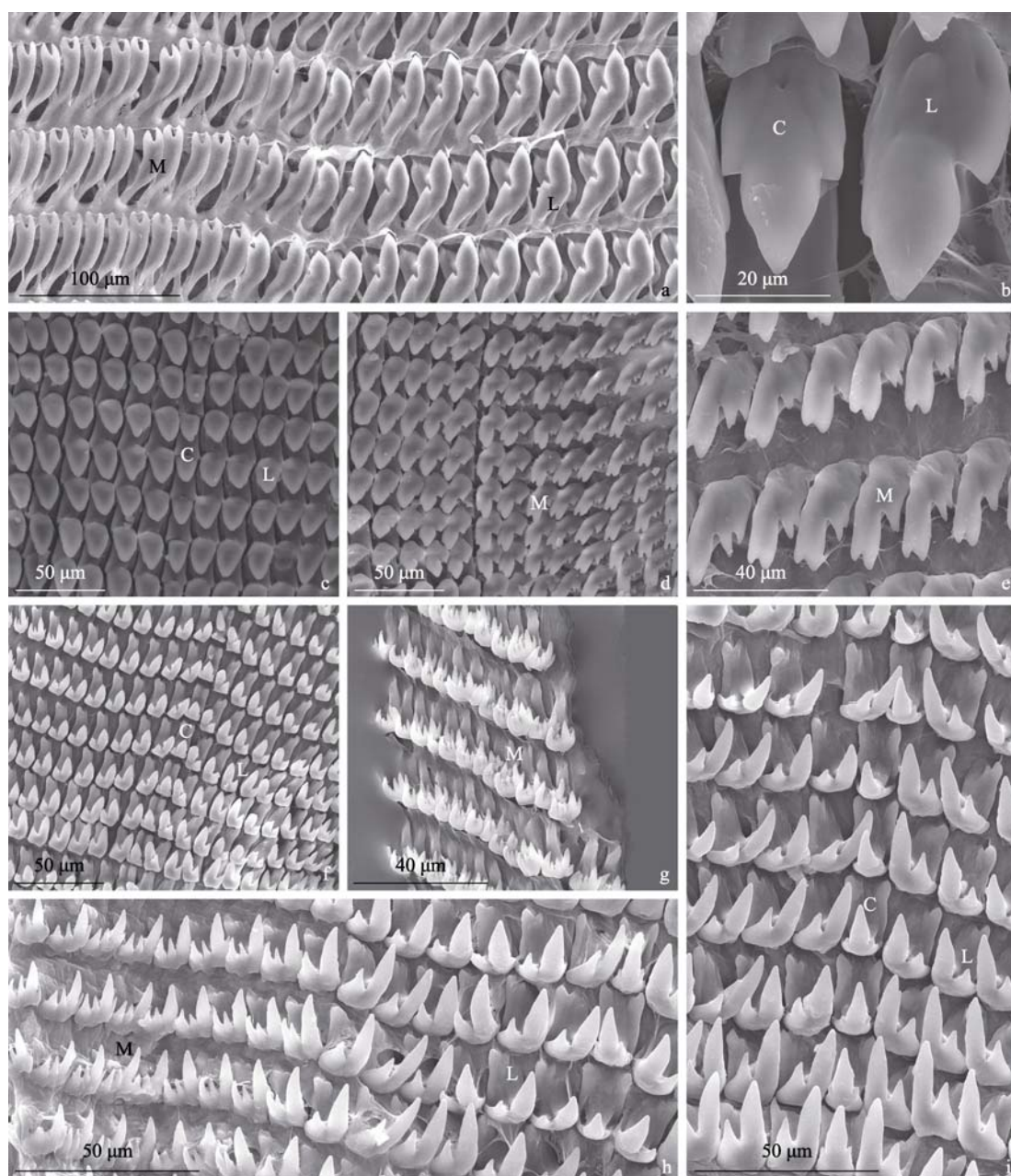


图3 5种陆生贝类齿舌扫描电镜观察

Fig. 3 Observation on radulae of 5 species of terrestrial mollusks by SEM

a. 领隐带螺侧齿与缘齿; b. 琉球球蜗牛中央齿与侧齿; c. 格氏环肋螺中央齿与侧齿; d. 格氏环肋螺侧齿与缘齿; e. 琉球球蜗牛缘齿;
f. 芦苇琥珀螺中央齿与侧齿; g. 芦苇琥珀螺缘齿; h. 赤琥珀螺侧齿与缘齿; i. 赤琥珀螺中央齿与侧齿。
a. Lateral teeth and marginal teeth of *Megaustenia imperator*; b. Central teeth and lateral teeth of *Acusta despecta*; c. Central teeth and lateral teeth of *Plectotropis gerlachi*; d. Lateral teeth and marginal teeth of *P. gerlachi*; e. Marginal teeth of *A. despecta*; f. Central teeth and lateral teeth of *Succinea arundinetorum*; g. Marginal teeth of *S. arundinetorum*; h. Lateral teeth and marginal teeth of *S. erythrophana*; i. Central teeth and lateral teeth of *S. erythrophana*.

C. 中央齿; L. 侧齿; M. 缘齿 C. Central teeth; L. Lateral teeth; M. Marginal teeth



图 4 17 种陆生贝类贝壳形态

Fig. 4 Morphology of shells in 17 species of terrestrial mollusks

a. 丑陋果瓣螺; b. 高突足襞蛞蝓; c. 毛缘圈螺; d. 麦氏拟管螺; e. 扬子高山蛞蝓; f. 河内轮状螺; g. 穴恰里螺; h. 小丘恰里螺; i. 色金恰里螺; j. 扁恰里螺; k. 猛巨楯蛞蝓; l. 光滑巨楯蛞蝓; m. 领隐带螺; n. 琉球球蜗牛; o. 格氏环肋螺; p. 芦苇琥珀螺; q. 赤琥珀螺。

a. *Carychium pessimum*; b. *Eleutherocaulis alte*; c. *Sinicola fimbriosa*; d. *Hemiphaedusa moellendorffiana*; e. *Anadenus yangtzeensis*; f. *Trochomorpha paviei*; g. *Kaliella spelaea*; h. *K. munipurensis*; i. *K. seckingeriana*; j. *K. depressa*; k. *Macrochlamys rejecta*; l. *M. superlita*; m. *Megaustenia imperator*; n. *Acusta despecta*; o. *Plectotropis gerlachi*; p. *Succinea arundinetorum*; q. *S. erythrophana*.

齿舌齿式为 145 (72-1-72)。中央齿对称, 多齿型, 具 5 枚小齿; 侧齿不对称, 多齿型, 具 6 枚小齿; 无缘齿。

扁恰里螺 *K. depressa* (图 2f, i, 图 4j)

齿舌齿式为 157 (78-1-78)。中央齿对称, 三齿型, 两侧小齿为中央小齿长度的 1/2 左右,

中央小齿顶端膨大;侧齿不对称,多齿型,具5或6枚小齿,大多数具6枚小齿;无缘齿。

猛巨楯蛞蝓 *Macrochlamys rejecta* (图 2g, h, 图 4k)

齿舌齿式为 75 (28-9-1-9-28)。中央齿对称,三齿型,两侧的小齿为中央小齿长度的 1/5 ~ 1/3;侧齿不对称,三齿型,两侧小齿大小一致,位置一高一低;缘齿不对称,双齿型。

光滑巨楯蛞蝓 *M. superlita* (图 2j, k, 图 4l)

齿舌齿式为 103 (35-16-1-16-35)。中央齿对称,三齿型,两侧的小齿为中央小齿长度的 1/5 ~ 1/3;侧齿不对称,三齿型,两侧小齿大小一致,位置一高一低;缘齿不对称,双齿型。

领隐带螺 *Megaustenia imperator* (图 2l, 图 3a, 图 4m)

齿舌齿式为 239 (102-17-1-17-102)。中央齿对称,三齿型,两侧小齿为中央小齿长度的 1/5 ~ 1/3;侧齿不对称,双齿型;缘齿不对称,双齿型。

琉球球蜗牛 *Acusta despecta* (图 3b, e, 图 4n)

齿舌齿式为 79 (17-22-1-22-17)。中央齿对称,三齿型,两侧小齿为中央小齿长度的 1/5 ~ 1/3;侧齿不对称,双齿型;缘齿不对称,多齿型,具 3 ~ 5 枚小齿,大多数具 5 枚小齿。

格氏环肋螺 *Plectotropis gerlachi* (图 3c, d, 图 4o)

齿舌齿式为 47 (14-9-1-9-14)。中央齿对称,单齿型;侧齿对称,单齿型;内缘齿不对称,双齿型;外缘齿不对称,多齿型,具 3 ~ 5 枚小齿,大多数具 5 枚小齿。

芦苇琥珀螺 *Succinea arundinetorum* (图 3f, g, 图 4p)

齿舌齿式为 53 (18-8-1-8-18)。中央齿对称,三齿型,两侧小齿为中央小齿长度的 1/5 ~ 1/3;侧齿不对称,双齿型;缘齿不对称,多齿型,具 4 或 5 枚小齿,大多数具 5 枚小齿。

赤琥珀螺 *S. erythrophana* (图 3h, i, 图

4q)

齿舌齿式为 43 (15-6-1-6-15)。中央齿对称,三齿型,两侧小齿为中央小齿长度的 1/5 ~ 1/3;侧齿不对称,双齿型;缘齿不对称,多齿型,具 4 或 5 枚小齿,大多数具 4 枚小齿。

3 讨论

文献表明,陆生贝类齿舌具有分类学意义的特征主要涉及齿舌列数、齿片形态和小齿数量(陈德牛等 1983,周芳兵等 2009,姜娇 2013),其不同分类阶元的作用也不一致。

3.1 陆生贝类齿舌列数

大多数陆生贝类具 1 列中央齿,多列侧齿和缘齿。齿舌列数在不同科、属中变化颇大,有些种类齿舌列数较少,如带管蜗牛科(Alycaeidae)的侧齿和缘齿列数为 2 ~ 4 列;有些种类齿舌列数多达 200 多列,如 Chronidae 科的穴恰里螺与拟阿勇蛞蝓科的领隐带螺(附录 2)。在同一科中齿舌列数也有差异,如 Chronidae 科中 4 种陆生贝类侧齿列数 14 ~ 218 列不等,坚齿螺科 15 种陆生贝类的侧齿列数 12 ~ 52 列不等,缘齿列数 8 ~ 76 列不等;琥珀螺科 4 种陆生贝类的侧齿列数 12 ~ 26 列不等,缘齿列数 30 ~ 76 列不等;烟管螺科 5 种陆生贝类的侧齿列数 10 ~ 28 列不等,缘齿列数 6 ~ 36 列不等;玛瑙螺科(Achatinidae)中 4 种陆生贝类的侧齿列数 16 ~ 48 列不等,缘齿列数 8 ~ 24 列不等;拟阿勇蛞蝓科中 4 种陆生贝类的侧齿列数 10 ~ 34 列不等,缘齿列数 40 ~ 204 列不等。从高阶元看,陆生贝类齿舌的列数在不同科并不一致,且不同种齿舌列数差异极大。齿舌列数和物种个体大小无关。

3.2 陆生贝类齿片形态

不同种类中央齿、侧齿和缘齿的形态变化多样,小齿位置也不尽相同。55 种陆生贝类齿舌的中央齿均为对称型,依小齿数目可分为三种类型,单齿型、三齿型和多齿型(图 5)。单齿型的中央齿具 1 枚小齿,但中央齿形态有变化,有楔形或腰鼓形(图 5 中的 C-1 和 C-2),

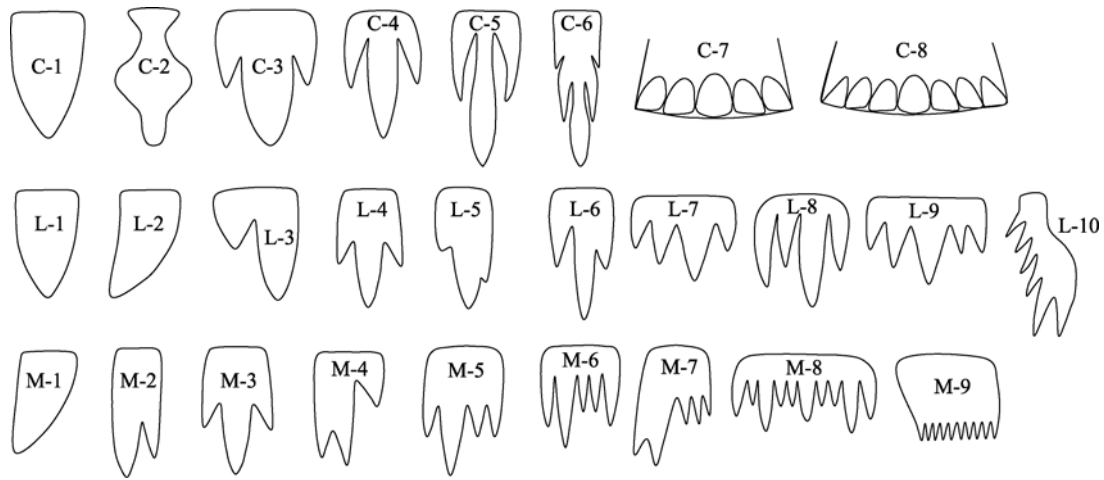


图 5 陆生贝类中央齿、侧齿和缘齿形态模式图

Fig. 5 Morphological patterns of central teeth, lateral teeth, and marginal teeth of terrestrial mollusks

中央齿形态模式图: 单齿型 (C-1 和 C-2), 三齿型 (C-3 至 C-5), 多齿形 (C-6 至 C-8)。侧齿形态模式图: 单齿型 (L-1 和 L-2); 双齿型 (L-3); 三齿型 (L-4 至 L-6); 多齿型 (L-7 至 L-10)。缘齿形态模式图: 单齿型 (M-1); 双齿型 (M-2); 三齿型 (M-3 和 M-4); 多齿型 (M-5 至 M-9)。

Morphological patterns of central teeth: unicuspid type (C-1 and C-2); tricuspid type (C-3 to C-5); multitooth type (C-6 to C-8). Morphological patterns of lateral teeth: unicuspid type (L-1 and L-2); bicuspid type (L-3); tricuspid type (L-4 to L-6); multitooth type (L-7 to L-10). Morphological patterns of marginal teeth: unicuspid type (M-1); bicuspid type (M-2); tricuspid type (M-3 and M-4); multitooth type (M-5 to M-9).

前者较普遍, 琥珀螺科、玛瑙螺科、坚齿螺科等 10 个科的种类为此种类型, 后者见皱足蜗牛科。三齿型 (图 5 中的 C-3 至 C-5) 的中央齿具 3 枚小齿, 较多见。有的中央小齿宽大, 两侧小齿短小, 占中央小齿长度的 1/5 到 1/3 (C-3), 琥珀螺科、烟管螺科、拟阿勇蛞蝓科等 10 个科的种类为此种类型; 有的小齿略大, 为中央小齿 1/2 左右 (C-4), 如耳螺科种类; *Chronidae* 科种类中央小齿顶端膨大, 小齿拉长 (C-5), 较为独特。多齿型中央齿 (图 5 中的 C-7 和 C-8) 小齿数为 5~7 枚不等, 中央小齿略大于两侧小齿, 排列在同一平面, 如环口螺超科 (*Cyclophoroidea*) 种类。 *Chronidae* 科独特, 中央齿窄长, 两侧小齿细小 (图 5 中的 C-6)。

侧齿依据小齿数目可分为单齿型、双齿型、三齿型和多齿型四类。单齿型侧齿具 1 枚小齿, 形状对称或不对称 (图 5 中的 L-1 和 L-2), 前者见于皱足蜗牛科、笠蜗牛科与坚齿螺科, 后

者见于坚齿螺科、*Diapheridae* 科和嗜粘液蛞蝓科 (*Philomycidae*)。双齿型的小齿大小相同或不同 (图 5 中的 L-3), 普遍多见, 琥珀螺科、烟管螺科、坚齿螺科等 13 个科的种类为此种类型。三齿型侧齿 (图 5 中的 L-4 至 L-6) 的小齿大小不一, 对称或不对称。侧齿形状对称且两侧小齿大小一致 (L-4), 见玛瑙螺科种类; 侧齿形状不对称、两侧小齿大小一致 (L-5), 见拟阿勇蛞蝓科与坚齿螺科; 侧齿形状不对称, 两侧小齿大小不一 (L-6), 见 *Chronidae* 科种类。多齿型 (图 5 中的 L-7 至 L-10) 的小齿多于 4 枚, 大小不一。小齿少见对称排列 (L-9), 如带管蜗牛科; 多不对称排列 (L-7, L-8, L-10), 见环口螺超科、耳螺科和 *Chronidae* 科的种类。缘齿依据小齿数目也可分为单齿型、双齿型、三齿型和多齿型。单齿型 (图 5 中的 M-1) 形状不对称、普遍, 皱足蜗牛科、烟管螺科、拟阿勇蛞蝓科和野蛞蝓科 (*Agriolimacidae*) 4 个

科的种类为此种类型。双齿型(图 5 中的 M-2)的两枚小齿一大一小,拟阿勇蛞蝓科、坚齿螺科、嗜粘液蛞蝓科等 9 个科的种类为此种类型。三齿型(图 5 中的 M-3 和 M-4)小齿排列方式和侧齿相似,对称或不对称。对称的缘齿齿型(M-3),中间小齿比两侧小齿长,如玛瑙螺科;不对称(M-4)普遍,豆蜗牛科(Pupinidae)、玛瑙螺科、艾纳螺科(Enidae)等 6 个科的种类为此种类型。多齿型(图 5 中的 M-5 至 M-9)小齿数目 4~10 枚不等,或更多,大小不一,排列方式不一,如带管蜗牛科、琥珀螺科、坚齿螺科、玛瑙螺科、球果螺科(Strobilopsidae)和 Thysanophoridae 科;有的齿型宽大,如耳螺科(M-8)。

不同分类阶元中,齿舌的中央齿、侧齿和缘齿的形态和小齿排列方式及数目表现出多样化。从高阶元看,中央齿、侧齿和缘齿的齿型明显不同。收眼目(Systellommatophora)的高突足襃蛞蝓齿片均为单齿型,和其他两个目的齿型相比差异明显;耳螺目(Ellobiida)的丑陋果瓣螺小齿数目多,中央齿、侧齿与缘齿齿型均独特;柄眼目(Stylommatophora)各科种类齿片形态和数目各有差异,中央齿以对称多齿型(C-3)居多,侧齿以不对称双齿型(L-3)居多,缘齿以不对称双齿型(M-2)居多。

一些齿片形态独特,在科的分类上有重要意义,如 Chronidae 科齿片形态独特,中央齿窄长,小齿顶端膨大;多齿型侧齿延长,小齿位于一侧。带管蜗牛科中央齿和侧齿也较为独特,中央齿极宽大,侧齿为少见的对称齿。玛瑙螺科侧齿、缘齿和其他科差异大。坚齿螺科多齿型缘齿一侧的小齿极长。总体看,不同科的种类中央齿、侧齿和缘齿的形态和小齿数目等特征组合各有特点,表现不一致(附录 2)。

同科不同属的中央齿、侧齿、缘齿形状有差异,但变异不大。如拟阿勇蛞蝓科同属的猛巨楯蛞蝓和光滑巨楯蛞蝓侧齿为三齿型,而领隐带螺的侧齿为双齿型,但三者中央齿和缘齿形态一致。坚齿螺科的琉球球蜗牛与格氏环肋

螺为不同属,前者中央齿和侧齿小齿数多,但两者缘齿形态一致。

同属物种齿片形态较为相似,但有些种类仍有差异。如小丘恰里螺、穴恰里螺、色金恰里螺和扁恰里螺,后三种均无缘齿,仅具中央齿和侧齿,小丘恰里螺则具有缘齿;小丘恰里螺、穴恰里螺、扁恰里螺中央齿相同,为三齿型,而色金恰里螺中央齿不同于前三者,为多齿型;穴恰里螺、扁恰里螺、色金恰里螺侧齿相同,而小丘恰里螺侧齿不同于前三者。猛巨楯蛞蝓与光滑巨楯蛞蝓中央齿、侧齿、缘齿的形态相似,芦苇琥珀螺与赤琥珀螺的中央齿和侧齿的形态相似。

总体上不同科齿片形态差异较大,而同属种类则相似。陆生贝类物种多样性丰富,许多物种的齿片形态资料仍需补充。一些科阶元或属阶元齿片形态的差异也可能提示其分类位置有待于进一步研究。

参 考 文 献

- Bernhard H, Oliver K, Mateo L V. 2012. The land snails of Malpelo Island, Colombia. *Journal of Molluscan Studies*, 78(2): 157–165.
- Slapcinsky J. 2009. A new species of *Paryphantopsis* (Gastropoda: Pulmonata:Charopidae) from Crater Mountain, Simbu (Chimbu) Province, Papua New Guinea. *The Nautilus*, 123(2): 53–58.
- Sutcharit C, Inkhavilay K, Panha S. 2020. Taxonomic note on *Trichelix horrida* (Pfeiffer, 1863) from Laos, with a type catalogue of *Moellendorffia*, *Trichelix*, and *Moellendorffiella* (Heterobranchia, Camaenidae). *ZooKeys*, 952: 65–93.
- Sutcharit C, Naggs F, Panha S. 2010. A first record of the family Cerastidae in thailand, with a description of a new species (Pulmonata: Orthurethra: Cerastidae). *The Raffles Bulletin of Zoology*, 58(2): 251–258.
- 柴家炫. 2019. 幼儿拇指螺(*Pollicaria gravida*)的分类学研究. 昆明: 昆明医科大学硕士学位论文.
- 陈德牛, 高家祥. 1979. 我国陆生贝类一新种. *动物分类学报*, 4(4): 359–361.
- 陈德牛, 高家祥. 1980. 四川陆生贝类一新种和一新亚种. *动物分类学报*, 5(3): 253–255.

- 陈德牛, 高家祥. 1982. 烟管螺科一新种——奇异扭颈螺. 动物分类学报, 7(1): 32–34.
- 陈德牛, 高家祥. 1983. 略谈软体动物的齿舌. 生物学通报, (6): 25–26.
- 陈德牛, 高家祥. 1989. 甘肃蛞蝓一新种(肺螺亚纲: 柄眼目). 动物分类学报, 14(4): 408–410.
- 陈德牛, 张迺光, 李碧华. 1990. 中国陆生贝类一新种(柄眼目: 坚螺科). 动物分类学报, 15(2): 158–160.
- 陈广文, 戴晓玲, 朱命炜, 等. 2000. 褐带环口螺齿舌的光镜和扫描电镜观察. 动物学杂志, 35(3): 7–9.
- 郭阳阳, 谢敏, 钟小婷, 等. 2015. 陆生贝类齿舌、颚片电镜样品的制备方法. 四川动物, 34(5): 725–728.
- 姜娇. 2013. 江西铜钹山和浙江天目山自然保护区陆生贝类研究及中国弯螺属整理. 南昌: 南昌大学硕士学位论文.
- 姜娇, 陈德牛, 吴小平, 等. 2014. 江西弯螺属一新种记述(肺螺亚纲, 柄眼目, 扭轴蜗牛科). 四川动物, 33(3): 381–383.
- 林晶, 周卫川, 陈德牛. 2007. 中国光螺属一新种记述(肺螺亚纲, 柄眼目, 拟阿勇蛞蝓科). 动物分类学报, 32(4): 903–905.
- 罗泰昌, 张卫红, 周卫川. 2009. 贵州沟螺属一新种记述(前鳃亚纲, 中腹足目, 环口螺科). 动物分类学报, 34(4): 862–864.
- 欧阳珊, 吴小平, 舒凤月. 2001. 小型腹足类齿舌的扫描电镜观察. 动物学杂志, 36(5): 2–3+1.
- 徐阳, 周芳兵, 谢广龙, 等. 2019. 江西省陆生贝类物种多样性. 南昌大学学报: 理科版, 43(6): 583–590.
- 杨吕娟, 张子俊, 张卫红. 2020. 新疆农牧区拟蛞蝓属 2 种蜗牛形态特征和分子数据的比较研究. 江苏农业科学, 48(4): 121–126.
- 张卫红, 陈德牛, 周卫川. 2008. 中国双边凹螺属一新种记述(前鳃亚纲, 中腹足目, 环口螺科). 动物分类学报, 33(4): 745–747.
- 周芳兵, 吴小平, 欧阳珊. 2009. 15 种陆生贝类齿舌形态的比较研究. 海洋科学, 33(10): 40–46.
- 周卫川, 张卫红, 陈德牛. 2009. 中国裂唇螺属一新种记述(前鳃亚纲, 中腹足目, 蛞蝓科). 动物分类学报, 34(1): 122–124.

附录 1 17 种陆生贝采集信息表

Appendix 1 Information of acquisition data of 17 species of terrestrial mollusks

采样点 Location	海拔 Elevation (m)	经纬度 Longitude and latitude	栖息环境 Habitat	物种 Species
井冈山国家级自然保护区 Jinggangshan National Nature Reserve	1 779	114°04' ~ 114°16' E 26°28'N ~ 26°40' N	阔叶林、竹林、灌木丛、农田 Broadleaved forest, Bamboo forest, Shrub community, Farmland	丑栖果瓣螺、高突足襞蛞蝓、毛缘圈螺、扬子高山蛞蝓、穴恰里螺、扁恰里螺、猛巨扁蛞蝓、领隐带螺、格氏环肋螺、芦苇琥珀螺、赤琥珀螺 <i>Carychium pessimum</i> , <i>Laevicaulis alte</i> , <i>Sinicola fimbriosa</i> , <i>Anadenus yangtzeensis</i> , <i>Kaliella spelaea</i> , <i>K. depressa</i> , <i>Macrochlamys rejecta</i> , <i>Megaustenia imperator</i> , <i>Plectotropis gerlachi</i> , <i>Succinea arundinetorum</i> , <i>S. erythropiana</i>
庐山国家级自然保护区 Lushan National Nature Reserve	1 474	115°51' ~ 116°07' E 29°30' N ~ 29°41' N	灌木丛 Shrub community	光滑巨扁蛞蝓 <i>M. superlita</i>
新余市中国洞都 Zhongguodongdu in Xinyu City	83	114°44' ~ 114°46' E 27°50' ~ 27°51' N	石灰岩 Limestone	河内轮状螺、小丘恰里螺 <i>Trochomorpha paviei</i> , <i>K. muniipurensis</i>
上饶市铅山县 Yanshan County, Shangrao City	78	117°26' ~ 118°00' E 27°48' N ~ 28°24' N	灌木丛、农田 Shrub community, Farmland	麦氏拟管螺、色金恰里螺 <i>Hemiphaedusa moellendorffiana</i> , <i>K. seckingeriana</i>
贵州草海国家级自然保护区 Guizhou Caohai National Nature Reserve	2 160	104°28' ~ 104°29' E 26°85' N ~ 26°87' N	农田 Farmland	琉球球蜗牛 <i>Acusta despecta</i>

附录 2 55 种陆生贝类齿舌比较

Appendix 2 Comparison of radula of terrestrial mollusks

科 Family	种 Species	中央齿 Central teeth			侧齿 Lateral teeth			缘齿 Marginal teeth			数据来源 Data sources		
		对称性 Symmetry	齿型 Patterns	小齿数 Number of cusps	对称性 Symmetry	齿型 Patterns	小齿数 Number of cusps	列数 Number of vertical rows	对称性 Symmetry	齿型 Patterns		小齿数 Number of cusps	列数 Number of vertical rows
耳螺科 Ellobiidae	丑陋果瓣螺 <i>Carychium pessimum</i>	T	C-4	3	F	L-8	4	20	F	M-8	6 - 10	10	本研究 This study
皱足蜗牛科 Veronicellidae	高突足襞蛞蝓 <i>Laevicaulis alte</i>	T	C-2	1	T	L-1	1	74	F	M-1	1	36	
环口螺科 Cyclophoridae	褐带环口螺 <i>Cyclophorus martensianus</i>	T	C-7	5	F	L-7	3 - 4	4	F	M-2	2	2	姜娇 2013
带管蜗牛科 Alycaeidae	矮小双边凹螺 <i>Dicharax diminutus</i>	T	C-7	5	F	L-7	4	2	F	M-5	4	2	周芳兵等 2009
	蔡隅双边凹螺 <i>Metalycaeus zayuensis</i>	T	C-7	5	F	L-7	3 - 4	2	F	M-5	4	2	张卫红等 2008
	茂兰沟螺 <i>Pincerna maolanensis</i>	T	C-8	7	T	L-9	5	4	F	M-5	4	4	罗泰昌等 2009

续附录 2

科 Family	种 Species	中央齿 Central teeth				侧齿 Lateral teeth				缘齿 Marginal teeth				数据来源 Data sources
		对称性 Symmetry	齿型 Patterns	小齿数 Number of cusps	对称性 Symmetry	齿型 Patterns	小齿数 Number of cusps	列数 Number of vertical rows	对称性 Symmetry	齿型 Patterns	小齿数 Number of cusps	列数 Number of vertical rows		
豆蝸牛科 Pupinidae	龙岩裂唇螺 <i>Coptocheilus longyanensis</i>	T	C-3	3	F	L-7	4 - 5	4	F	M-4	3	2	周卫川等 2009	
	幼儿抱指螺 <i>Pollicaria gravida</i>	T	C-3	3	F	L-3	2	未描述 Not described	F	M-2	2	未描述 Not described	柴家炫 2019	
	狭长琥珀螺 <i>Oxyloma elegans</i>	T	C-1	1	F	L-3	2	24 - 26	F	M-6	3 - 5	64 - 76	姜娇 2013	
	芦苇琥珀螺 <i>Succinea arundinetorum</i>	T	C-3	3	F	L-3	2	16	F	M-6	4 - 5	36	本研究 This study	
玛瑙螺科 Achatinidae	赤琥珀螺 <i>S. erythropurpura</i>	T	C-3	3	F	L-3	2	12	F	M-5	4 - 5	30	郭阳阳等 2015	
	伞形琥珀螺 <i>S. daucina</i>	T	C-3	3	F	L-3	2	20 - 26	F	M-6	2 - 3	32 - 42	周芳兵等 2009	
	索型钻螺 <i>Opeas funicularis</i>	T	C-1	1	T	L-4	3	16	F	M-4	3	10 - 14		
	棒型钻螺 <i>Allopeas clavulinum</i>	T	C-1	1	T	L-4	3	16	T	M-3	3	8 - 10		
艾纳螺科 Enidae	竖卷轴螺 <i>Tortaxis erectus</i>	T	C-1	1	F	L-3	2	48	F	M-4	3	18 - 20	Bernhard et al. 2012	
	钻拟蛞蝓螺 <i>Pseudonapaeus miser</i>	T	C-3	3	F	L-3	2	20 - 22	F	M-4	3 - 5	24 - 26	杨吕娟等 2020	
	内沟蜗牛未定种 <i>Strobilopsis</i> sp.	T	C-3	3	F	L-3	2	12	F	M-9	3 - 7	20	周芳兵等 2009	
	麦氏拟管螺 <i>Malpelia labiata</i>	T	C-3	3	F	L-3	2	16 - 18	F	M-9	4 - 6	28 - 30	Bernhard et al. 2012	
烟管螺科 Clausiliidae	麦氏拟管螺 <i>Hemiphaedusa moellendorffiana</i>	T	C-3	3	F	L-3	2	28	F	M-4	3 - 6	34	本研究 This study	
	江西丽管螺 <i>Formosana kiangshienensis</i>	T	C-1	1	F	L-3	2	10	F	M-2	2	6	周芳兵等 2009	

数据来源

科 Family	种 Species	中央齿 Central teeth				侧齿 Lateral teeth				缘齿 Marginal teeth				数据来源 Data sources
		对称性 Symmetry	齿型 Patterns	小齿数 Number of cusps	对称性 Symmetry	齿型 Patterns	小齿数 Number of cusps	列数 Number of vertical rows	对称性 Symmetry	齿型 Patterns	小齿数 Number of cusps	列数 Number of vertical rows		
圈螺科 Plectoyliidae 高山蛞蝓科 Anadenidae 笠蛞牛科 Trochomorphidae Chronidae	司氏丽管螺 <i>Formosana semprinii</i>	T	C-3	3	F	L-3	2	12	F	M-1	1	22 - 28	陈德生等 1982 本研究 This study	
	洛氏真管螺 <i>Euphaedusa loczyi</i>	T	C-3	3	F	L-3	2	12	F	M-4	3	22		
	奇异扭颈螺 <i>Grandinenia mirifica</i>	T	C-1	1	F	L-3	2	26	F	M-4	3	36		
	毛缘圈螺 <i>Sinicola fimbriosa</i>	T	C-1	1	F	L-3	2	20	F	M-4	3	34		
	扬子高山蛞蝓 <i>Anadenus yangtzeensis</i>	T	C-3	3	F	L-3	2	38	F	M-2	2	40		
	河内轮状螺 <i>Trochomorpha paviei</i>	T	C-1	1	T	L-1	1	22	F	M-2	2	70		
	穴恰里螺 <i>Kaliella spelaea</i>	T	C-5	3	F	L-10	5 - 6	218	—	—	—	—		
	小丘恰里螺 <i>K. munipurensis</i>	T	C-5	3	F	L-6	3	14	F	M-2	2 - 4	48		
	色金恰里螺 <i>K. seckingeriana</i>	T	C-6	5	F	L-10	6	144	—	—	—	—		
	扁恰里螺 <i>K. depressa</i>	T	C-5	3	F	L-10	5 - 6	156	—	—	—	—		
拟阿勇蛞蝓科 Atriophantidae	猛巨桶蛞蝓 <i>Macrochlamys rejecta</i>	T	C-3	3	F	L-5	3	18	F	M-2	2	56		
	光滑巨桶蛞蝓 <i>M. superlita</i>	T	C-3	3	F	L-5	3	32	F	M-2	2	70		
	领隐带螺 <i>Megaustenia imperator</i>	T	C-3	3	F	L-3	2	34	F	M-2	2	204		
	太白山光螺 <i>Xestia taibaishanensis</i>	T	C-1	1	F	L-3	2	10	F	M-1	1	40		
坚齿螺科 Camaenidae	琉球球蜗牛 <i>Acusta despecta</i>	T	C-3	3	F	L-3	2	44	F	M-7	3 - 5	34	林晶等 2007 本研究 This study	
	格氏环肋螺 <i>Plectotropis gerlachi</i>	T	C-1	1	T	L-1	1	18	F	M-7	3 - 5	28		
	短须小丽螺 <i>P. brevitarsis</i>	T	C-1	1	F	L-3	2	24 - 26	F	M-7	5 - 7	32 - 36		姜娇 2013
	刚毛环肋螺 <i>P. barbosella</i>	T	C-1	1	F	L-2	1	46 - 48	F	M-4	3 - 4	28 - 30		

续附录 2

科 Family	种 Species	中央齿 Central teeth			侧齿 Lateral teeth			缘齿 Marginal teeth			数据来源 Data sources		
		对称性 Symmetry	齿型 Patterns	小齿数 Number of cusps	对称性 Symmetry	齿型 Patterns	小齿数 Number of cusps	列数 Number of vertical rows	对称性 Symmetry	齿型 Patterns		小齿数 Number of cusps	列数 Number of vertical rows
	<i>Trichelix horrida</i>	T	C-1	1	F	L-2	1	36 - 40	F	M-2	2	74 - 76	Sutcharit et al. 2020
	金平坚螺	T	C-1	1	F	L-3	2	26	F	M-2	2	44	陈德牛等 1990
	<i>Camaena jinpingensis</i>	T	C-3	3	F	L-5	3	28	F	M-4	3	12	周芳兵等 2009
	三褶裂口螺	T	C-1	1	F	L-3	2	24	F	M-4	3	16	
	<i>Traumatophora triscalpta</i>	T	C-1	1	F	L-3	2	24	F	M-4	3	16	
	灰尖巴蜗牛	T	C-1	1	F	L-3	2	24	F	M-4	3	16	
	<i>Bradybaena ravida</i>	T	C-1	1	F	L-3	2	12	F	M-7	3 - 6	20	
	同型巴蜗牛	T	C-1	1	F	L-5	3	52	F	M-4	3	34	
	<i>B. similaris similaris</i>	T	C-3	3	F	L-3	2	32	F	M-4	3 - 4	34	陈德牛等 1980
	单带巴蜗牛 <i>B. halpozona</i>	T	C-1	1	F	L-3	2	32	F	M-4	3 - 4	34	
	丹巴反向巴蜗牛	T	C-1	1	F	L-5	3	32 - 36	F	M-4	3 - 4	40 - 48	姜娇 2013
	<i>B. controversa</i>	T	C-1	1	F	L-2	1	30 - 32	F	M-4	3 - 4	34 - 36	
	<i>danbaensis</i>	T	C-3	3	F	L-5	3	12	F	M-4	3	8	周芳兵等 2009
	弗氏巴蜗牛 <i>B. fortunei</i>	T	C-1	1	F	L-3	2	40	F	M-4	3	10 - 12	
	平浆巴蜗牛	T	C-1	1	F	L-3	2	26 - 28	—	—	—	—	姜娇等 2014
	<i>Satsuma uncopila</i>	T	C-1	1	F	L-3	2	26 - 28	—	—	—	—	
	扁平华蜗牛	T	C-3	3	F	L-3	2	26 - 28	—	—	—	—	
	<i>Cathaica placenta</i>	T	C-1	1	F	L-3	2	26 - 28	—	—	—	—	
	增大脐蜗牛	T	C-1	1	F	L-3	2	26 - 28	—	—	—	—	
	<i>Aegista accrescens</i>	T	C-1	1	F	L-3	2	26 - 28	—	—	—	—	
Diapheridae	石钟山弯螺	T	C-1	1	F	L-2	1	26 - 28	—	—	—	姜娇等 2014	
野蛞蝓科	<i>Sinoennea shizhongshanensis</i>	T	C-3	3	F	L-3	2	48	F	M-1	1	46	陈德牛等 1989
	斑纹野蛞蝓	T	C-1	1	F	L-3	2	26	F	M-1	1	50	陈德牛等 1979
	<i>Deroceras altaicum</i>	T	C-1	1	F	L-2	1	16	F	M-2	2	8	周芳兵等 2009
嗜粘液蛞蝓科	透明野蛞蝓	T	C-1	1	F	L-3	2	84 - 90	F	M-2	2 - 3	36 - 44	姜娇 2013
	<i>D. laeve</i>	T	C-1	1	F	L-3	2	84 - 90	F	M-2	2 - 3	36 - 44	
Philomycidae	双线嗜粘液蛞蝓	T	C-1	1	F	L-3	2	84 - 90	F	M-2	2 - 3	36 - 44	
	<i>Meghimatium bilineatum</i>	T	C-1	1	F	L-3	2	84 - 90	F	M-2	2 - 3	36 - 44	
	皱纹嗜粘液蛞蝓	T	C-1	1	F	L-3	2	84 - 90	F	M-2	2 - 3	36 - 44	
	<i>M. rugosum</i>	T	C-1	1	F	L-3	2	84 - 90	F	M-2	2 - 3	36 - 44	

对称性: T. 对称, F. 不对称。齿型见图 5。

Symmetry: T. Symmetry, F. Asymmetry. Patterns are shown in Fig. 5.