

# 软体动物的染色体和系统分类

关于软体动物的染色体,很早以前就在进行研究,但直到1930年报道仍然较少,由于固定方法不完备等,几乎没有可信赖的结果。又因软体动物的染色体比植物和昆虫的要小,所以直到压碎法普及的60年代仅报道了约有150种的染色体。其后稻叶明彦于1959年报道了直神经类(*Euthyneura*)54种;伯奇(Burch)于1960年报道了淡水肺螺类30种;西川于1962年报道了海产腹足类52种。此外,因火焰干燥法简化,1960年以后发表的软体动物染色体研究报告有80余篇,已弄清染色体数目的软体动物种类达760余种。

根据染色体进行软体动物分类探讨的首先是佩罗特(Perrot, M. 1938),他对腹足纲、肺螺亚纲、柄眼目巴蜗牛科(*Bradybaenidae*)20余种的染色体进行了研究,以后各类软体动物染色体数目相继弄清,逐渐形成主要以染色体探讨分类系统的细胞分类学。本文介绍软体动物染色体研究概况,不仅包括和系统分类学有关的染色体数目,而且也包括倍数体、性染色体、核型分析等细胞遗传学的研究结果。

## 一、染色体数目的概况

双壳类的染色体数目  $n = 7-24$ : 合计共研究了63种(包括未发表的11种),已知翼形亚纲的蚶科(*Arcidae*)5种  $n = 14, 18, 19$ ; 贻贝科(*Mytilidae*)8种  $n = 11, 13-15$ ; 海菊蛤科(*Spodylidae*)1种  $n = 16$ ; 珍珠贝科(*Pectinidae*)2种  $n = 14$ ; 扇贝科(*Pectinidae*)8种  $n = 13, 14, 19$ 等; 不等蛤科(*Anomiidae*)1种  $n = 7$ ; 牡蛎科(*Ostreidae*)16种  $n = 10$ ; 古异齿亚纲的蚌科(*Unionidae*)1种和珍珠蚌科(*Margaritanidae*)4种  $n = 19$ ; 异齿亚纲鸟蛤科(*Cardiidae*)1种  $n = 12$ ; 斧蛤科(*Donacidae*)2种  $n = 18$ ; 蛤蜊科(*Macridae*)1种  $n = 12$ ; 双带蛤科

(*Semelidae*)1种  $n = 19$ ; 蚬科(*Corbiculidae*)1种  $n = 24$ ; 豌豆蚬科(*Pisididae*)1种  $n = 18$ ; 住石蛤科(*Petricolidae*)4种  $n = 19$ ; 帘蛤科(*Veneridae*)2种  $n = 17, 23$ ; 海笋科(*Pholadidae*)3种  $n = 17, 19$ 。根据更详细的核型分析种间差异的研究也正在开展; 其它真瓣鳃目的2科5种  $n$  都为19, 不同科的染色体数虽然也观察到有一致的,但观察的数量较少,如同贻贝科(*Mytilidae*)、扇贝科(*Pectinidae*)随着观察数量的增加、染色体数的变异幅度也增加。现在101科的双壳类中,仅研究了18%的科,今后必须继续进一步研究。

在腹足类中,700余种的染色体有报道,涉及前鳃亚纲31科,后鳃亚纲31科,肺螺亚纲44科,共计106科。据泰勒和索尔(Taylor and Sohl, 1962)的报道,目前腹足类有295科,染色体数已知的科仅占总数的36%。

原始腹足类中,前鳃亚纲鲍科(*Haliotidae*)1种  $n = 17$ ; 钥孔螺科(*Fissurellidae*)3种  $n = 16, 17$ ; 笠贝科(*Acmaeidae*)、帽贝科(*Patelidae*)3种  $n = 9$ ; 马蹄螺科(*Trochidae*)9种  $n = 18, 21$ ; 蝾螺科(*Turbridae*)3种  $n = 18$ , 蜒螺科(*Neritidae*)15种  $n = 11, 12, 14$ , 拟蜒螺科(*Neritopsidae*)4种  $n = 18, 20$ 等合计8科23属44种的染色体数已搞清,其中马蹄螺科  $n = 21$ ; 丽口螺亚科的拟口螺,同亚科的另外二种和蝾螺亚科2种、马蹄螺亚科4种,共8种,染色体都是  $n = 18$ 。此外,笠贝科的笠贝属的2种  $n = 16$ ; 其它亚科(*Pectinodontinae*)  $n = 17$ , 蜒螺科的15种(包括小松未发表的2种),除(*Clithon*)  $n = 14$ 外,其余  $n = 11, 12$ , 其中大部分被确认为是XO型性染色体。

中腹足目已有97种报道了染色体数  $n = 7-60$ 。例如环口螺科(*Cyclophoridae*)7种  $n = 13, 14$ ; 蛹螺科(*Pupinidae*)1种  $n = 13$ ,

田螺科 (Viviparidae) 18 种  $n = 7-9, 11-14$ ; 瓶螺科 (Pilidae) 4 种  $n = 14$ ; 圆口螺科 (Potamiasidae) 2 种  $n = 13$ ; 滨螺科 (Littorinidae) 4 种  $n = 15, 17, 18$ ; 锥螺科 (Turritellidae) 7 种  $n = 12, 15, 17$ , 筒螺科 (Tornatinidae) 1 种  $n = 16$ ; 平轴螺科 (Planaxidae) 14 种  $n = 7, 12-14, 18, 20$ ; 汇螺科 (Potamididae) 5 种  $n = 18$ ; 独齿螺科 (Aplodoniidae) 2 种  $n = 18$ ; 马掌螺科 (Amaltheidae) 1 种  $n = 17$ ; 玉螺科 (Naticidae) 2 种  $n = 16, 17$  等。在汇螺科、平轴螺科中观察到许多异数性和倍数性。此外, 与这相同的田螺科等淡水螺类也发现同一科内染色体数的变化幅度较大, 认为田螺科、汇螺科等种类的性染色体是 XY 型或 XO 型。

新腹足目 (Neogastropoda) 有 6 科 18 属 27 种的染色体有报道。例如核螺科 (Pyrenidae) 6 种  $n = 28, 32, 34, 35$ ; 蛾螺科 (Buccinidae) 6 种  $n = 35, 36$ ; 织纹螺科 (Nassariidae) 2 种  $n = 34$ ; 细带螺科 (Fassiolariidae), 1 种  $n = 35$ ; 竖琴螺科 (Harpidae) 1 种  $n = 30$ 。由此可以看出新腹足目与上述两群相比染色体数目较多。这表明进化与染色体数的增加有关联性。

后鳃亚纲和肺螺亚纲, 在软体动物中, 染色体的研究是较先进的一个类群。已知小塔螺科 (Pyramidellidae) 1 种和 (Tethyidae) 5 种  $n$  都为 17; 捻螺科 (Acteonidae) 1 种, 壳蛞蝓科 (Philinidae) 2 种; 拟海牛科 (Aglajidae) 3 种; 阿地螺科 (Atyidae) 3 种, 其  $n$  均为 17, 而其它的枣螺科 (Bullidae) 1 种  $n = 15$ ; 无角螺科 (Akeratidae) 3 种  $n = 18$ ; 而 Polybranchidae 中只有 *Bosellia mimetica*  $n = 7$ , 染色体数目异常少。海天牛科 (Elysiidae) 3 种  $n = 17$ ; 侧鳃科 (Pleurobranchidae) 3 种  $n = 12, 13$ 。裸鳃目中的 16 科 31 属 45 种都是  $n = 13$ 。在收眼目中报道了石磺科 (Oncidiidae) 3 种  $n = 17, 18$ ; 足襞蛞蝓科 (Vaginulidae) 2 种  $n = 16, 17$ 。

肺螺亚纲基眼目中, 菊花螺科 (Siphonariidae) 7 种  $n = 16$ , 曲螺科 (Ancylidae) 11 种  $n =$

17-19; 网纹螺科 (Amphibolidae) 2 种, Chiliidae 1 种、Latidae 1 种, 斜顶螺科 (Acroloxidae) 1 种  $n$  均为 18; 耳螺科 (Ellobiidae) 11 种  $n = 15, 17, 18, 30, 60$ ; 椎实螺科 (Lymnaeidae) 46 种  $n = 16-19$ , 扁卷螺科 (Planorbidae) 55 种  $n = 18, 19; 18-21, 36, 54, 72$ ; 而 *Bulinus* 属是研究得最详细的一属, 在 24 种和亚种中, 有 16 种和亚种  $n = 18$ , 但 *Bulinus forskalli*  $n = 18, 19$ , *Bulinus natalensis*  $n = 18-21$ , 则显示异数性。在 *Bulinus truncatus* 种群中, 发现有 4 倍性 ( $n = 36$ )、6 倍性、8 倍性的种。在曲螺科 (Ancylidae) 中的曲螺属 (*Aucylus*) 发现有 4 倍性和 8 倍性两种。

在柄眼目的异尿道亚目中, 现有 3 科 29 属和亚属, 其中对 2 科 7 属 50 种染色体数已进行研究, 琥珀螺科 (Succineidae) 中, 碗形琥珀螺亚科 (Catinelinae) 14 种  $n = 5, 6, 25$ ; 具有软体动物中最少染色体数, 另一方面琥珀螺亚科 (Succineinae) 35 种  $n = 11, 12, 15, 17-19, 21, 24$ , 染色体数的变化幅度大, 尤其是琥珀螺属 (6 个亚属)  $n$  分别为 11, 12, 17-19, 21, 22, 24 等变化较大。无两栖螺科 (Athoracophoridae) 2 种  $n = 44$ , 这是软体动物中染色体数最多的种类 (除多倍体外)。

直尿道亚目有 7 科 25 种的染色体数已被确定。这个亚目的 58% 科已研究 Achatinellidae 4 种  $n = 20, 21, 23$ , 榭果螺科 (Cochlicopidae) 1 种; Partulidae 8 种  $n = 29$ , 瓦娄蜗牛科 (Valloniidae) 2 种  $n = 28$ , 艾纳螺科 (Enidae) 6 种  $n = 24$  等, 从以上结果来看, 大体上各科的染色体数是稳定的。但本亚目有 266 属, 仅从所知的 11 属种类染色体数作结论, 尚为时过早。

中尿道亚目中已知烟管螺科 (Clausiliidae) 30 种  $n = 24, 28, 30, 32$ 。此科变化幅度虽大, 包含有 203 属, 日本仅有 6 属 270 余种, 50 余亚种, 有待于今后研究。

曲尿道亚目是肺螺类中最大一群, 并且被详细地分为 3 目, 11 超科, 42 科 1,632 属和亚属, 有关染色体的报道, 涉及 23 科 88 属 192 种。以科而言接近 55% 的科; 以属而言只不过

5%多。例如拟全足目玛瑙螺科 (Achatinidae), 钻头螺科 (Subulinidae)、扁形蜗牛科 (Paryphantidae)、巴蜗牛科 (Bradybaenidae) 等 6 科 13 属 14 种  $n = 25, 29, 30-32$ ; 沟足目 10 科 20 属 40 种 (带螺科 Zonitidae) 2 种  $n = 24$ ; 阿勇蛞蝓科 (Arionidae) 6 种  $n = 25, 26, 28, 29$ ; 嗜粘液蛞蝓科 (Phiolomycidae) 5 种  $n = 20, 28-31$ ; 大蛞蝓科 (Milacidae) 3 种  $n = 33-34$ ; 蛞蝓科 (Limacidae) 8 种  $n = 24, 30, 31$ ; 拟阿勇蛞蝓科 (Ariophantidae) 8 种  $n = 25, 27, 28, 30, 32$  等, 同一科内染色体数的变化幅度很大, 包括其它科在内, 此类染色体数一般为 20, 24, 25-34。

全足目所观察的 137 种的染色体数从 21 到 32, 变化较大。变化最大的是大蜗牛科 (Helicidae) 66 种  $n$  为 21-31; *Hygromia* 属 1 种  $n = 21$ , *Pseudolachea* 属 1 种  $n = 22$ , *Cepaea* 属 4 种  $n = 22, 25$ ; *Monacha* 属 7 种、*Cochlicella* 属 2 种、*Euomphalia* 属 1 种、*Trichia* 属 7 种 *Monachoides* 属 1 种 *Zenobiella* 属 1 种  $n$  都为 23; *Perforatella* 属 1 种  $n = 24$ , *Iberus* 属 1 种  $n = 25$ , *Trochoidea* 属 1 种 *Helicella* 属 5 种、*Otala* 属 4 种  $n$  都为 26; *Candidula* 属 1 种 *Helicodonta* 属 1 种、*Eobania* 属 1 种、*Helix* 属 7 种等属  $n$  都为 27; *Theba* 属 1 种  $n = 28$ , *Helicigona* 属 5 种  $n = 29, 30$ ; *Isognomostoma* 属 2 种、*Caucasotachea* 属 1 种、*Murella* 属 2 种、*Cylindrus* 属 1 种 *Chilostoma* 属 4 种  $n$  均为 30; *Campylaea* 属 3 种  $n = 30, 31$ 。这样看来, 属内的染色体数是稳定的。此外, 对 *Polygyridae* 科的 36 种染色体数也进行了详细的研究, 其中 *Allogona* 属 2 种  $n = 26$ , *Polygyra* 属 1 种、*Stenotrema* 属 4 种、*Mesodon* 属 7 种、*Ashmunella* 属 15 种、*Triodopsis* 属 4 种  $n$  均为 29; *Vespericola* 属 1 种  $n = 30$ 。但 *Triodopsis flandulennsa* 和 *T. germana* 的染色体数为 29-31, 有差异性。虽然巴蜗牛科 19 种  $n = 28, 29$ ; *Oleacidae* 科 1 种  $n = 29$ ; *Helminthoglyptidae* 科 4 种  $n = 29, 30$ ; *Oreohelicidae* 科 1 种  $n = 32$ , 与其他科一样, 科属的染色体数有

一定的稳定性。但因观察的科属少。数值幅度的增加是有可能的。

多板类有 12 科 62 属, 仅日本近海就生活着近 100 种, 但关于染色体的研究报道只不过 4 科 8 属 10 种, 石鳖亚目 (Chitonida) 的石鳖科 2 种  $n = 12$ , 隐板石鳖亚目 (*Cryptoplaca*) 3 种  $n = 8, 9$ 。而鳞侧石鳖亚目 (*Lepidopleurida*) 还不知道。丰隐石鳖科 (*Katharinidae*) 的 *Katharina tunicata*  $2n = 12$ , 这个数值接近于软体动物染色体数的最少值。

头足类的染色体数, 只知道两种章鱼  $n = 28$ 。

如上所述, 软体动物的染色体数, 多板纲 8 属 10 种; 腹足纲 106 科, 297 属 693 种; 双壳纲 19 科 40 属 63 种; 头足纲 1 科 1 属 2 种, 总计 768 种。但多板纲和双壳纲的大部分还不知道, 无板纲、掘足纲, 腹足纲的异腹足目、有壳目、裸壳目和头足纲的十腕目等还完全不知道。

## 二、染色体数和系统分类

根据染色体数和核型进行系统分类学讨论时, 最值得注意的是染色体数的不同和核型的类似性, 同时必须从外部或内部形态进行讨论。为了确定在分支系统分类上的位置, 要尽可能从多方面的特征来综合判断。

图 1 是根据各目或亚目整理的软体动物染色体数。此图显示出染色体数和分类系统间有明显的关系。双壳类中的原始类型翼形亚纲比翼齿亚纲的染色体数少; 腹足类的各亚纲中, 分化最高的新腹足目、收眼目、曲尿道亚目等的染色体数多。古齿亚纲、肠纽目、无楯目等的染色体数都是一定的, 而裸鳃目 (45 种) ( $n = 13$ ), 此外所知甚少。根据以上各类软体动物染色体数的分类研究还无法详述, 这里仅就主要研究成果进行综述:

从中腹足目田螺超科的染色体数的变化来看, 田螺科的 *Bellamyinae* 亚科所观察的 4 种为最原始的田螺类, 染色体数少,  $n = 8, 9, 11$ ; 田螺亚科 (*Viviparinae*) 9 种  $n = 7-13$ , 变化较大。但分布在欧洲的种  $n = 7, 9, 10$  与

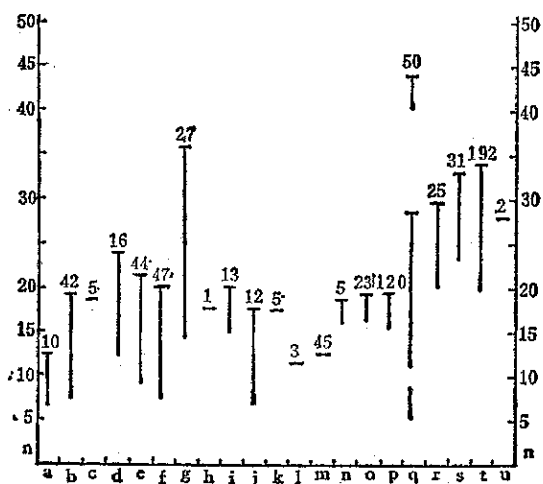


图1 软体动物各目(亚目)的染色体(n)的范围

a. 鳞侧石鳖目(多板纲) b. 翼形亚纲 c. 古异齿亚纲 d. 原齿亚纲 e. 原始肠足目 f. 中复足目 g. 新腹足目 h. 肠组目 i. 头楯目 j. 囊舌目 k. 无楯目 l. 背楯目 m. 裸鳃目 n. 收眼目 o. 原始有肺亚纲(基眼目) p. 鳃肺亚纲(基眼目) q. 异尿道亚目 r. 直尿道亚目 s. 中尿道亚目 t. 曲尿道亚目 u. 八腕目(头足纲)

b. d 为双壳纲 e. f. g 为前鳃亚纲 h. i. j. k. l. m. n 为后鳃亚纲 q. r. s. t 为柄眼目 o——t 为有肺亚纲 l——t 为腹足纲

各群上的数字为已观察的种数

的染色体的同时,对壳形、齿舌、颚片、肉体的颜色、形态、生殖系统等以及从前的分类标准进行了详细的研究,对这一类进行了重新分类,即将 *Catinellinae* 亚科的 *Catinella* 三个亚属整理为  $n = 5$  的 *Catinella* 亚属和  $n = 6$  的 *Quichella* 2 亚属。*Quichia* 属中分为印度产的 *Burcella* 亚属和 *Quichella* 亚属(两者  $n = 25$ )。原属于本亚科的印度琥珀螺亚科 *Indosuccinea* ( $n = 24$ ),从生殖器的形态、染色体的特征而移入琥珀螺亚科。此外,在琥珀螺亚科以染色体建立分类学标准的依据时,不仅理清了系统的关系,而且理清了以前很多的疑点。

一个科中调查的种最多的是以欧洲为中心分布的巴蜗牛科 *Bradybaenidae*,对其 66 种的染色体进行了研究。赖纳(Reiner, 1967)对 *Helicella* 属进行了分析;齐尔奇(Zilch, 1960)将 *Helicella* ( $n = 26$ ), *Trochoidea* ( $n = 26$ ), *Candidula* ( $n = 27$ ), *Cochlicella* ( $n = 23$ ) 作为 *Helicellinae* 亚科;而将 *Monacha* ( $n = 23$ ) 作为 *Monacheae* 亚科的情况下,从染色体数来看,应将  $n = 23$  的 *Monacha* 与 *Cochlicella* 加以归并;而 *Cepaea* ( $n = 22, 25$ ) 应分为二个亚属。总之,这一科细分是复杂的(有的学者将此科分为 8 个亚科 101 属 91 亚属),必须在积累更多的材料的同时,结合内、外形态进行综合研究。

烟管螺科只有 14 属 30 种的染色体有报告,然而却提供了有趣的资料;*Clausiliinae*(3 属 10 种)、*Cochlodininae*(1 种)、*Fusulinae*(1 种)三亚科  $n = 24$ ; *Alopininae*(4 属 4 种)亚科中, *Herilla* 属(1 种)  $n = 24$ , 其它 3 属 30, 32; *Phaedusinae* 亚科  $n = 24, 28, 30$ , 变化较大,从这些结果看来, *Herilla* 是否属于 *Alopininae* 亚科还值得商榷。*Phaedusinae* 亚科还需进行研究和讨论。

### 三、细胞遗传学和分类的研究

#### 1. 核型分析

染色体数相同的群进行分类研究时,各染色体的形态比较(核型分析)是必要的。染色体的报道虽多,而核型的详细记载只是近来的事。

*Bellamyinae* 亚科几乎相同,而分布于北美的种  $n = 12, 13$  比 *Bellamyinae* 类要多。此外,认为最进化的 *Liopracinae* 5 种  $n = 13, 14$ ,比田螺科更进化的 *Pilidae* 科 4 种  $n$  均为 14,染色体数是最多的。因此,从目前所知看来,至少在田螺科染色体数越多,则属于更进化的种群。

以日本为中心分布的平轴螺属 *Planaxis*,在详细分类时有种和亚种共 30,有的学者将之归并为 4 个种类,这是一个分类较困难的种群。染色体研究已判明  $n = 7, 12-14, 18, 20$  等范围较大的染色体数。

菊花螺科(*Siphonariidae*)是基眼目中染色体数最少的科( $n = 16$ );椎实螺科(*Lymnaeidae*) (大约研究了已知属的 30%)。土蜗螺(*Galba*)  $n = 16$ ;椎实螺属(*Lymnaea*)  $n = 17$ , 其他属  $n = 18$ ,与前述的田螺超科一样,越是原始的类型,染色体数越少。

帕特森(Patterson, 1971)在研究琥珀螺科

例如扁卷螺、椎实螺。曲螺科、琥珀螺、带螺、骨螺科 (Muricidae) 等均有报道。在扁卷螺类中,核型分析对于种和亚种(或型)的不明显区别方面是很有效的。在骨螺类都是  $n = 10$ , 所以难于区别,从各染色体的长短臂仔细进行比较,最近根据 G 带数目和排列的核型分析也进行了报道,在科或属的分支系统比较阶段没有那样被重视的核型,今后对分支系统的特征方面是不可缺少的。

### 2. 倍数性

黑螺科 (Melaniidae) 是行单性生殖的川螺螺类,而在印度同一地区有壳形差异的两种类型混生在一起,1 型  $2n = 32$ ; 另 1 型为 90—94 (Jacbo, 1959), 前者全部为雌性,后者约有 3% 的雄性,然而是不孕的。在这种情况下,后者相当于 6 倍体。在印度太平洋地区也有  $2n = 71—73$  (*Melanoides lineatus*) 和 76—78 等倍数性的种类。

西印度产的 *Melampus coffeus*  $n = 19$ , 其中在形态上差异很小的个体发现有  $n = 38$  的。

曲螺科可认为有明显的倍数性,埃塞俄比亚的 *Ancylus* sp. ( $n = 30$ ), 英国的 *Ancylus fluviatilis*, ( $n = 60$ ) 是美国曲螺类 *Rhodacmea cahawbensis* ( $n = 15$ ) 的 4 倍体和 8 倍体。此外,北美的曲螺科 Ancyliidae 的 *Ferissia tarda* 和 *F. parallela* 也是 4 倍体。

在扁卷螺亚科中,有染色体报告的 10 个种中, *Gyraulus parvus*  $n = 36$ , 其余的种都是  $n = 18$ , 前者也是 4 倍体,同科的 *サカマキガイモドキ* 亚科原种群  $n = 18$ , 而在埃及、中近东,利比亚等地分布着 4 倍种,埃塞俄比亚则生活着 6 倍和 8 倍种,这些多倍体的染色体与原种非常相似,可认为是异质 4 倍体。

### 3. 性染色体

田螺亚科的 *Tulotoma angulata* 的染色体有

13 对,其中有 12 对常染色体和一对比较大型的染色体。这对染色体对在卵母细胞中是次中部附着型的相同对,而精原细胞中,一个是与卵母细胞相同,另一个则与中部附着型不是相同对。因而这个种是 XY 型性染色体。此外,如黑螺科也报道为 XO 或 XY 型性染色体。性染色体的分化,在系统分类上已是一个有趣的问题。

### 4. 杂交研究

在 Bulimidae 类中有台湾、菲律宾等 4 个种 ( $n = 13$ ), 进行杂交试验,无论那个组合,  $F_2$  都能得到完全杂种,染色体也无异常,这 4 个种的内部形态和生物化学的相似性一起考虑时,这只不过是长期的地理隔离而产生的地方型 (Burch, 1964; Davis, 1967, 1973)。但是染色体数不同的种属是不能杂交的。与 *Bulinus* 相近的 *Pomatiopsis lapidaria* ( $n = 17$ ) 杂交不成功。另外,被认为是异质多倍体的 *Bulinus* 属 2 倍体 ( $n = 18$ ) 与 4 倍体、6 倍体、8 倍体各种的杂交,  $F_1$  都是不孕的。

这样一些研究给系统分类提供了重要的资料,今后这方面的知识还要继续增加。

## 四、今后的课题

现在已知软体动物约有 11 万 5 千余种,以上的综述只不过沧海一粟,必须进一步研究。从染色体研究结果来讨论分类,对系统分类学有很大的贡献。因此,染色体的研究是重要的,核型的分析对分支系统的探讨极为有效。今后染色体的研究不能仅停留在数目和组成上,应能进而包括多染色体的形态、G 带、C 带等分析在内的核型分析。

(中国科学院动物研究所 陈德午

摘译自日本动物分类学会会报 1979 年 52 号 1—7 页

作者稻叶明彦。)