

# 软体动物系统发育研究进展

赵华斌, 王莹, 郝家胜

(安徽师范大学 生命科学学院, 中国安徽 芜湖 241000)

**摘要:** 软体动物是动物界仅次于节肢动物的第二大门类。长期以来, 其系统位置及其系统发育关系一直争议颇多。简述了软体动物的分类及系统学研究概况, 重点介绍了近年来 18S rRNA 和 28S rRNA 基因的分子系统学研究进展。同时就软体动物系统学研究中存在的问题和前景作了分析和展望。

**关键词:** 软体动物; 系统发育; 分子系统树; 18S rRNA; 28S rRNA。

中图分类号: Q951

文献标识码: A

文章编号: 1007-7847(2004)S1-0097-05

## Progresses in Phylogeny of Mollusca

ZHAO Hua-bin, WANG Ying, HAO Jia-sheng

(College of Life Sciences, Anhui Normal University, Wuhu 241000, Anhui, China)

**Abstract:** Mollusca is the second biggest phylum in animal kingdom. Its systematic position and the phylogenetic relationships among their major groups have been a disputed issue for a long time. This paper reviews the research advances in their classic taxonomies and phylogenies, especially those based on 18S rRNA and 28S rRNA gene sequences. Meanwhile, this paper also gives a brief discuss about the problems existed in recent studies and a prospective on the future studies.

**Key words:** mollosca; phylogeny; molecular phylogenetic tree; 18S rRNA; 28S rRNA

(Life Science Research, 2004, 8(4): 097 ~ 101)

软体动物种类繁多, 分布广泛, 与人类关系密切。现存的软体动物有11万种以上, 已知的化石类群有6万种以上, 是动物界中仅次于节肢动物的第二大门类<sup>[1]</sup>。软体动物具有如此丰富的多样性, 使该门类的系统发育关系的研究增加了难度。长期以来, 软体动物的系统演化关系一直存在很多争议的问题。本文将对软体动物的分子系统发育研究的主要进展及存在的问题作一简要评述。

### 1 软体动物的系统位置

以形态学、胚胎学、解剖学为基础的传统分类学将软体动物列为两侧对称、真体腔、身体分节的原口动物<sup>[1-3]</sup>。而基于 18S rRNA(ribosome RNA) 基因的分子系统树虽然基本支持后口动物(Deuterostome)组合, 但将原口动物(Protostome)界限扩大, 并且一分为二: 一类由节肢动物等有蜕皮现象的类群组成的“蜕皮动物(Ecdysozoan)”,

收稿日期: 2004-10-15; 修回日期: 2004-11-18

基金项目: 安徽省“生物资源与利用重点实验室”基金资助项目; 安徽省高校“十五”规划优秀人才基金资助课题

作者简介: 赵华斌(1980-)男, 安徽肥西县人, 安徽师范大学硕士研究生, 主要从事无脊椎动物形态学和系统学方面的研究, E-mail: huabin@ha@sina.com

郝家胜(1967-)男, 安徽霍邱县人, 博士, 副教授, 主要从事动物分子系统学研究, E-mail: jshao@nigpas@sina.com

另一类则有软体动物等有担轮幼虫 (trochophore) 或成体具有触手冠 (lophophore) 的动物组成的“触手冠担轮动物 (Lophotrochozoa)”。其中, 软体动物被归为触手冠担轮动物家族<sup>[4]</sup>。

## 2 软体动物的系统发育关系

### 2.1 软体动物的分类

软体动物具有一个非常漫长和曲折的分类历史。Aristotle 可能是正式认识软体动物的首位科学家, 他把软体动物分为两类: 头足类 (the cephalopods) 和有壳类 (the shelled forms), 后者又分为单壳类 (univalves) 和双壳类 (bivalves)。1650 年, Jonston 创造了“软体动物”这一名词。但是, 该名词一直未被接受, 直到 Linnaeus 重新界定后才恢复使用。Linnaeus 所说的软体动物是有着柔软身体的动物的集合, 不但包括头足类、鼻涕虫 (slugs)、多毛类 (polychaetes), 还包括被囊动物 (unicates)、水母 (medusa)、棘皮动物 (echinoderms) 等。1795 年, Cuvier 发表了修正后的软体动物的分类纲要, 这是第一个最符合现代观点的研究<sup>[1]</sup>。

本门在清除其它非本门类群时, 19 世纪已过半。1866 年, Kowalevsky 把被囊动物 (unicates) 分离出来。分离腕足动物 (brachiopods) 是一个漫长和充满争议的痛苦的过程, 直到 19 世纪末才最终解决。无板类是瑞典博物学家 Lovén 于 1841 年首次发现的, 他把它归为棘皮动物门的海参纲。1875 年, Graff 鉴定无板类为软体动物, 此后不久人们普遍把石鳖类 (chitons) 和无板类归为双神经纲 (Amphimeura), 这种归类一直坚持到 20 世纪 50 年代, 这两个类群才再次分离。腹足纲高级分类阶元的划分一直是不稳定的, 从 Cuvier 时代以来一直经历着持续的变化。大多数现代软体动物学家都或多或少的承袭了 Mitine-Edwards (1848) 和 Spengel (1881) 的基本框架。软体动物在种和属水平上的分类更是令人难以置信地混乱, 许多腹足纲和双壳纲的种同时拥有几个名字, 一些物种还有几百个同物异名。但无论如何, 现生软体动物可分为以下八个类群已经被普遍地接受: 尾窝纲 (Class Caudofoveata)、无板纲 (Class Aplacophora)、单板纲 (Class Monoplacophora)、多板纲 (Class Polyplacophora)、腹足纲 (Class Gastropoda)、双壳纲 (Class Bivalvia)、掘足纲 (Class Scaphopoda) 和头足纲

(Class Cephalopoda)<sup>[11]</sup>。

### 2.2 软体动物的起源与系统发育

完好的软体动物化石记录要追溯到寒武纪早期, 大约距今 540 ~ 550 Ma (百万年前)<sup>[5]</sup>。过去的 100 年有许多软体动物的起源假说, 可以简单地归纳为 4 个基本理论: “涡虫假说”主张软体动物是从一个无体腔扁形动物涡虫 (turbellarian) 进化而来, 和环节动物以及其它有体腔的螺旋卵裂类群 (spiralian groups) 独立进化而来。这个理论是基于软体动物和扁形动物都利用腹部粘滑的表面运动, 具有同源性和相似性。“修正的涡虫假说”主张软体动物和环节动物都是从涡虫纲或涡虫祖先生而来。“体腔假说”认为软体动物和环节动物 (或环节 - 节肢动物) 是一个姐妹群, 它们的共同祖先有一个体腔和一些原始分节现象或分节潜能。“环节动物假说”主张软体动物由环节动物进化而来, 在出现真正的体节之后, 这个理论是对分节体制的去进化, 很少人支持它<sup>[1, 6, 7]</sup>。

软体动物外壳的进化也可部分地解释起源问题。关于软体动物壳的进化有 3 种假说: 1) 多板类的外壳是原始的, 单板类的单壳是由多壳合并或丢失而得来的。2) 单壳是原始的, 多壳是由单壳再划分引起的。3) 单壳类和多壳类都是从一个无壳祖先独立进化而来的, 也许都是利用外套膜壳腺和体壁的石灰质骨针共同进化而来<sup>[1]</sup>。

迄今, 软体动物最早分化的谱系至今仍无定论。新月贝类 (Neomeniomorpha) (= 管腹亚纲 (Solenogastres)) 和毛皮贝类 (Chaetodermomorpha) (= 尾窝亚纲 (Caudofoveata)) (常常合称为无板纲) 以及多板纲通常被认为是软体动物中最早分化的谱系<sup>[7, 8]</sup>。基于形态学特征, 有人认为毛皮贝类是最早起源的谱系<sup>[9]</sup>; 而一些学者以形态学资料构建的支序图表明, 新月贝类是最早分化的谱系<sup>[8, 10]</sup>。

现有的软体动物分类系统的建立主要依据形态学、解剖学、发育生物学、古生物学证据, 工作既不完整且意见分歧大。较常用的系统主要有 4 个, 即 Götting (1980a, 1980b)<sup>[11, 12]</sup>, von Salvini-Plawen (1990a, 1990b)<sup>[13, 14]</sup>, Brusca and Brusca (1990)<sup>[1]</sup> (图 1) 和 Scheltema (1993, 1996)<sup>[10, 15]</sup> (图 2)。4 个系统都将软体动物分为 7 个纲: 无板纲、多板纲、掘足纲、双壳纲、腹足纲和头足纲, 前 2 纲合称为有刺亚门 (Aculifera)<sup>[9]</sup>, 其中无板纲也可分为尾窝亚纲和管腹亚纲, 后 5 纲合称为有壳亚

门(Conchifera). 基于古生物学资料, 有壳亚门可分为弓体类(Cyrtosoma)和直体类(Diasoma). 我们通常认为有壳亚门和多板纲是姐妹群<sup>[7, 11-13]</sup>. 另外, 尾窝亚纲和管腹亚纲常被认为是单系群<sup>[11, 12, 15]</sup>或并系群<sup>[13, 14]</sup> (图1); 而 Scheltema(1993, 1996) (图2)和 Ivanov(1996)主张无板纲和多板纲是姐妹群<sup>[9, 15, 16]</sup>.

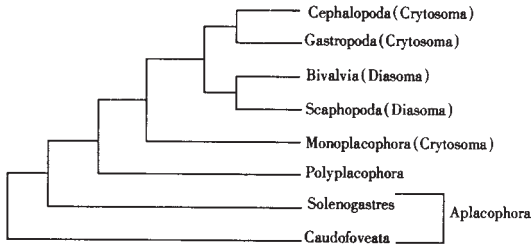


图 1 基于形态学和幼虫特征的软体动物系统发育关系 (依据 Brusca 和 Brusca(1990))

Fig. 1 Molluscan phylogeny based on morphological and larval features (From Brusca and Brusca(1990))

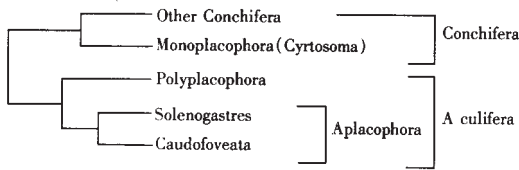


图 2 基于形态学和幼虫特征的软体动物系统发育关系 (依据 Scheltema(1993, 1996))

Fig. 2 Molluscan phylogeny based on morphological and larval features (From Scheltema(1993, 1996))

### 2.3 软体动物的分子系统学研究

随着分子生物技术的不断发展, 为分析软体动物高级分类阶元的关系提供了可能. 1996年, Winnepeninckx 等研究了 12 种软体动物, 包括腹足纲、双壳纲、多板纲、掘足纲和尾窝纲, 测出了它们的 18S rRNA 基因序列, 并以环节动物多毛纲琴蛭虫 (*Lanice conchilega*) 为外类群, 用 MP 法得出的分子系统树 (图 3) 显示, 多板纲、腹足纲、尾窝纲和掘足纲是单系发生的, 并且, 尾窝纲和掘足纲是姐妹群; 同时认为双壳纲是多系发生的, 双壳纲的翼形亚纲 (Pteriomorphs) 也是多系发生的<sup>[17]</sup>. 因而推断出软体动物是多系发生的, 这个结论也得到其它分子数据的支持<sup>[18-20]</sup>. 另外, 也得到了古生物学证据的初步证实<sup>[21]</sup>.

事实上, 仅仅应用 18S rRNA 序列数据分析软体动物高级分类单元的关系还较有限. 近来研究表明, 28S rRNA 序列, 特别是和 18S rRNA 序列联合起来分析后生动物的高级分类阶元的关系是

非常有用的. 近年来的研究也发现, 利用 LSU (large subunit), 特别是联合 SSU (small subunit) 都能说明后生动物分歧的主要事件, 而且 LSU + SSU 证据符合 SSU 证据, 同时也有很高的自展支持率<sup>[22-24]</sup>. Passamaneck 等 (2000) 收集了软体动物主要谱系的 33 个分类群, 应用核编码的 rRNA 大亚基 (LSU) (主要是 28S rRNA) 和小亚基 (SSU) (主要是 18S rRNA) 序列分析门内关系<sup>[25]</sup>. 结果发现, SSU 树 (图 4) 和 LSU (图 5)、LSU + SSU 树 (图 6) 显著不同. 尽管系统重建差异很大, 但是软体动物主要分类群的几个关系得到了普遍的认可. SSU、LSU 和 SSU + LSU 树均显示, 掘足纲和头足纲关系很近. Steiner 和 Dreyer (2003) 利用 SSU 分析也得到同样的结果<sup>[26]</sup>. Waller (1998) 也认为掘足纲和头足纲关系很近, 且双壳纲和腹足纲、掘足纲和头足纲有共同祖先受到怀疑<sup>[27]</sup>; Haszprunar (2000) 支序分析也得出类似的结果: 腹足纲 + 掘足纲 + 头足纲是单系发生的, 掘足纲为腹足纲 + 头足纲组合的姐妹群<sup>[10]</sup>. Passamaneck 等重建的所有树都表明双壳纲不是单系发生, 强烈反对广泛接受的有刺类 (Diasoma) 假说, 建议重新评价“掘足纲和双壳纲关系近”的观点. 这个结论也得到近来软体动物形态学研究的支持<sup>[11]</sup>. 同时, 研究结果还表明, 只有 SSU 和 LSU 数据的 MP 法分析中多板纲才在原始的位置, 其它方法重建的系统树中多板纲和双壳纲靠得很近. 这与多板纲和无板纲被普遍认为是最古老的软体动物谱系<sup>[9]</sup>的传统观点不同. 另外, LSU 数据分析表明无板纲是单系发生的, 但得不到 SSU 和 SSU + LSU 数据的支持. LSU + SSU 树表明掘足纲、头足纲、腹足纲和多板纲都是单系发生的, 然而, LSU 树只能支持掘足纲、头足纲和多板纲是单系群, 却无法证实腹足纲是单系发生的.

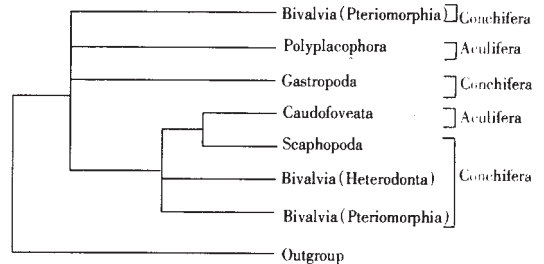


图 3 基于 18S rRNA 序列的软体动物的系统发育关系 (依据 Winnepeninckx 等(1996))

Fig. 3 Phylogenetic relationships within the Mollusca based on 18S rRNA sequences (From Winnepeninckx et al. (1996))

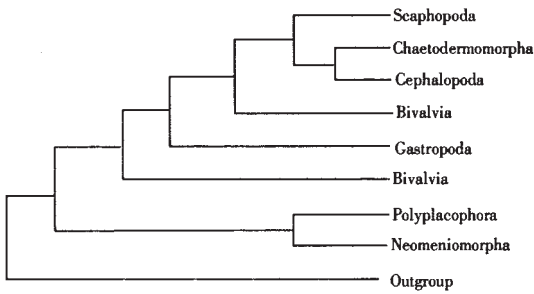


图4 基于SSU序列的软体动物系统发育树(依据Passamaneck等(2000))

Fig. 4 The phylogenetic tree of the Mollusca based on SSU sequences(From Passamaneck *et al.* (2000))

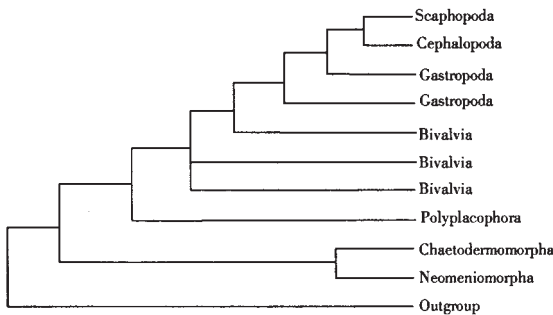


图5 基于LSU序列的软体动物系统发育树(依据Passamaneck等(2000))

Fig. 5 The phylogenetic tree of the Mollusca based on LSU sequences(From Passamaneck *et al.* (2000))

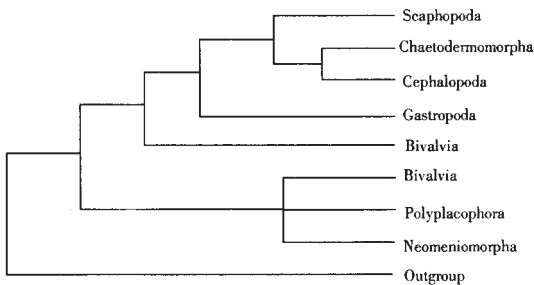


图6 基于SSU + LSU序列的软体动物系统发育树(依据Passamaneck等(2000))

Fig. 6 The phylogenetic tree of the Mollusca based on SSU + LSU sequences (From Passamaneck *et al.* (2000))

### 3 问题和展望

分子生物学打破了经典分类学的樊篱,在软体动物的系统位置及其分类系统上实现了前所未有的突破,然而,影响研究结果的因素仍然很多,主要有: 1) 人们在软体动物文献中描述软体动物新种普遍地常常只是仅仅基于外壳,而无视动物的肉体。世界上主要的软体动物收藏馆大多也只

有外壳标本,尤其是单板纲的标本更加难得<sup>[1, 17]</sup>。 2) 处理软体动物系统发育问题的一个盛行的方法就是“假想祖先”法(HAM),就是重建一个假定的祖先形式,然后从这个假想祖先推知衍生的每个已知的谱系。这种方法作为研究设计有时是有用的,但容易导致循环推理和非自然类群(unatural group)的产生。如今, HAM 在软体动物系统发育分析上的应用已被大多数研究者怀疑<sup>[1]</sup>。 3) 软体动物系统发育还不能在分子生物学研究中得到充分的诠释,大多数分子数据或者基因信息含量少<sup>[18]</sup>或者分类群数目少<sup>[28]</sup>。另外,用同样数据不同分析方法可能得到互相矛盾的结论。例如,基于部分18S rRNA序列可以得到软体动物是单系发生<sup>[29]</sup>或多系发生<sup>[19]</sup>或并系发生<sup>[30]</sup>,这完全依赖于构树方法的不同。研究的大分子不同导致的结果也不同。例如,18S rRNA全序列的初步研究表明软体动物可能是单系发生的<sup>[28]</sup>,但是线粒体基因的数据却对此表示怀疑<sup>[20]</sup>。 4) 某些类群的样本难得。迄今为止,尚未找到能用于基因序列测定的单板纲标本<sup>[17]</sup>。 5) 软体动物的各谱系进化速率的不同也能导致分析结果的不稳定。例如,软体动物18S rRNA基因研究双壳纲和腹足纲是单系还是多系发生以及软体动物各纲间的关系就很不稳定<sup>[17]</sup>。基因中的快速进化位点能遮盖住其它的替代位点,导致信息量的有限而不能重建可信赖的系统树。SSU、LSU和SSU + LSU分析软体动物得到的拓扑结构差异很大,假设参数模型是准确的,那么原因可能就在于此<sup>[25]</sup>。众所周知,这种情况容易导致人为现象,尤其是长枝吸引<sup>[31]</sup>。因此,在未来的研究中,必须仔细考虑碱基替代率的不均一性<sup>[32]</sup>。

总之,为顾及基因特异效应以及基因信息位点的有限性,今后的分子系统学研究中应尽量使用大量独立的基因作为证据,并且要尽量和其它多方面的证据,如形态学、进化发育生物学、古生物学等相结合,尽可能地运用多种分析手段综合分析。

### 参考文献(References):

[1] BRUSCA R C, BRUSCA G J. Invertebrates[M]. Sunderland: Simauer Associates, 1990. 695-770.  
 [2] HYMAN L H. The Invertebrates[M]. New York: McGraw-Hill, 1940. 22-43.  
 [3] MEGLITSCH P A, SCHRAM F R. Invertebrate Zoology[M]. Oxford and New York: Oxford University Press, 1991.

- [4] ADOUTTE A, BALAVOINE G, LARTILLOT N, *et al.* The new animal phylogeny: reliability and implications [J]. PNAS, 2000, 97: 4453-4456.
- [5] 余汶. 带壳软体动物的演化趋势 [A]. 穆西南. 古生物学研究的新理论新假说 [C]. 北京: 科学出版社, 1993. 225-254.
- [6] VAGVOLGYI J. On the origin of molluscs, the coelom, and coelomic segmentation [J]. Syst Zool, 1967, 16: 153-168.
- [7] WINGSTRAND K G. On the anatomy and relationships of recent Monoplacophora [J]. Galathea Rpt, 1985, 16: 7-94.
- [8] von SALVINI-PLAWEN L, STEINER G. Synapomorphies and plesiomorphies in higher classification of Mollusca [A]. TAYLOR J D. Origin and Evolutionary Radiation of the Mollusca [C]. London: Oxford Science Publications, 1996. 29-51.
- [9] SCHELTEMA A H. Aplacophorans as progenetic Aculiferans and the coelomate origin of mollusks as the sister taxon of the Sipuncula [J]. Biol Bull, 1993, 184: 57-58.
- [10] HASZPRUNAR G. In the Aplacophora monophyletic? A cladistic point of view [J]. Am Malac Bull, 2000, 15: 115-130.
- [11] GÖTTING K J. Origin and relationships of the Mollusca [J]. Zool Sys Evol Forsch, 1980a, 18: 24-27.
- [12] GÖTTING K J. Argumente für die Deszendenz der Mollusken von metameren [J]. Zool Jb Anat, 1980b, 130: 211-218.
- [13] von SALVINI-PLAWEN L. Origin, phylogeny and classification of the phylum Mollusca [J]. Iberus, 1990a, 9: 1-33.
- [14] von SALVINI-PLAWEN L. The statues of the Caudofoveata and the Solenogastres in the Mediterranean Sea [J]. Lovori S I M, 1990b, 23: 5-30.
- [15] SCHELTEMA A H. Phylogenetic position of Sipuncula, Mollusca and the progenetic Aplacophora [A]. Taylor J D. Origin and evolutionary radiation of the Mollusca [C]. London: Oxford Science Publications, 1996. 53-58.
- [16] IVANOV D L. Origin of Aculifera and problems of monophyly of higher taxa in molluscs [A]. Taylor J D. Origin and evolutionary radiation of the Mollusca [C]. London: Oxford Science Publications, 1996. 59-65.
- [17] WINNEPENINCKX B, BACKELJAU T, de WACHTER R. Investigation of Molluscan Phylogeny on the Basis of 18S rRNA Sequences [J]. Mol Biol Evol, 1996, 13(10): 1306-1317.
- [18] HENDRIKS L, HUYAMANS E, VANDENBERGE A, *et al.* Primary structure of the 5S ribosomal RNAs of 11 arthropods and applicability of 5S RNA to the study of metazoan evolution [J]. J Mol Evol, 1986, 24: 103-109.
- [19] FIELD K G, OLSEN G J, LANE D J, *et al.* Molecular phylogeny of the animal kingdom [J]. Science, 1988, 239: 748-753.
- [20] WÄGELE J W, STANJEK G. Arthropod phylogeny inferred from partial 12S rRNA revisited: monophyly of the Tracheata depends on sequence alignment [J]. J Zool Syst Ecol Res, 1995, 33: 75-80.
- [21] RUNNEGARK B, POJETA JR J. Early evolution of the Mollusca: the fossil record [A]. TAYLOR J D. Origin and evolutionary radiation of the Mollusca [C]. London: Oxford Science Publications, 1996. 77-87.
- [22] MALLATT J, WINCHELL C J. Testing the new animal phylogeny: first use of combined large-subunit and small-subunit rRNA gene sequences to classify the protostomes [J]. Mol Biol Evol, 2002, 19: 289-301.
- [23] MEDINA M, COLLINS A G, SILBERMAN J D, *et al.* Evaluating hypotheses of basal animal phylogeny using complete sequences of large and small subunit rRNA [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 2001, 98: 9707-9712.
- [24] WINCHELL C J, SULLIVAN J, CAMERON C B, *et al.* Evaluating hypotheses of deuterostome phylogeny and chordate evolution with Mew LSU and SSU ribosomal DNA data [J]. Mol Biol Evol, 2002, 19: 762-776.
- [25] PASSAMANECK Y J, SCHANDER C, HALANYCH K M. Investigation of molluscan phylogeny using large-subunit and small-subunit nuclear rRNA sequences [J]. Molecular Phylogenetics and Evolution, 2000, 32: 25-38.
- [26] STEINER G, DREYER H. Molecular phylogeny of Scaphopoda (Mollusca inferred from 18S rDNA sequences-support for a Scaphopoda-Cephalopoda clade) [J]. Zool Scripta, 2003, 32: 343-356.
- [27] WALLER T R. Origin of the molluscan class Bivalvia and the phylogeny of major groups [A]. Johnston P A, HAGGART J W. Bivalves: An eon of Evolution-Paleobiological Studies Honoring Norman D Newell [C]. Calgary: University of Calgary Press, 1998. 1-45.
- [28] WINNEPENINCKX B, BACKELJAU T, de WACHTER R. Small ribosomal subunit RNA and the phylogeny of Mollusca [J]. Nautilus 2(Suppl), 1994, 98-110.
- [29] GHISELIN M T. The origin of molluscs in the light of molecular evidence [A]. HARVEY P H, PARTRIDGE L. Oxford surveys in evolutionary biology (Vol 5) [M]. New York: Oxford University Press, 1988. 66-95.
- [30] LAKE J A. Origin of the multicellular animals [A]. FERNHOLM B, JORNVAL H. The hierarchy of life [C]. Amsterdam: Elsevier, 1989. 273-278.
- [31] FEISENSTEIN J. Cases in which parsimony or compatibility methods will be positively misleading [J]. Sys Zool, 1978, 27: 401-410.
- [32] KURABAYASHI A, UESHIMA R. Complete sequence of the mitochondrial DNA of the primitive opisthobranch gastropod *Pupa strigosa*: systematic implication of the genome organization [J]. Mol Biol Evol, 2000, 17: 266-277.