

小蚓类(环节动物门:寡毛纲)研究的历史与现状

王洪铸 梁彦龄

(中国科学院水生生物研究所,武汉 430072)

前 言

寡毛纲(Oligochaeta)是一大类无脊椎动物,属环节动物门(Annelida)。在实际工作中,目前国际上通常根据体形的大小将寡毛纲分为小型寡毛类(Microdrile oligochaetes)和大型寡毛类(Megadrile oligochaetes),简称小蚓类、大蚓类(即蚯蚓)。两者大致以体长40毫米为界。这种分类法虽然不能反映亲缘关系,也非基本分类单元,但因方便而被广泛使用。小蚓类的共同特点有:卵大且富卵黄;环带在生殖孔区域,仅一层细胞厚;咽背面增厚,并可外翻;具侧线;无盲道和砂囊,体前端无消化腺(隔膜腺除外);无神经下血管;肾管始于较后的体节。大蚓类的特征与小蚓类刚好相反,如卵小、环带有多层腺细胞、具盲道等(Brinkhurst,1982)。

根据Brinkhurst(1982)的划分,正蚓目(Lumbriculida)的绝大多数被归入大蚓类,另有少部分被视为大、小蚓之间的过渡类群,包括3个小科,即链胃蚓科(Moniligastridae)、异向蚓科(Alluroididae)和合殖蚓科(Syngenodrilidae);小蚓类包括8个科,即单向蚓科(Haplotaxidae)、带丝蚓科(Lumbriculidae)、黑蚓科(Dorydrilidae)、线蚓科(Enchytraeidae)、仙女虫科(Naididae)、颤蚓科(Tubificidae)、后囊虫科(Opisthocystidae)、玄蚓科(Phreodrilidae),其中带丝蚓科和黑蚓科主要分布在北半球,玄蚓科则偏向于南半球,其余的各科分布较广。小蚓类的种类繁多,主要栖息于淡水、海洋,真正生活于陆地的主要是线蚓科的部分种类。

本文的主要目的是回顾寡毛类尤其小蚓类的分类、系统发育和地理分布的研究历史,综述国际和国内的研究动态,探讨今后的研究方向。

1 研究简史

近代对于寡毛类的研究最早可追溯到林奈(Linnaeus)时代,《自然系统》(Systema Naturae)第12版即记载了仙女虫科的双凸杆吻虫(*Nereis lacustris* Linnaeus,1767)。

1884年Vejdovsky出版了世界上第一部寡毛类专著“System und Morphologie der Oligochaeten”,但该书记载的大部分是作者自己的研究结果,而不是真正全面的寡毛类专论。1895年,Beddard出版“Monograph of the order Oligochaeta”,这是一部关于寡毛类较全面的大型专著,侧重于分类学。1900年,Michaelsen发表纯分类著作“Oligochaeta”,专门描述科、属、种的特征。1930年,Stephenson根据以前的著作,再加上他多年的研究经验,编写成巨著“The Oligochaeta”,全书近1000页,广泛而周详地描述了寡毛类的解剖学、胚胎学、生态学等内容。该书至今仍是寡毛类结构等方面的权威参考书。但该书在分类学部分只描述到属,那是因为当时寡毛类总种数已知者达2400种,较1900年翻了一番,任何人似乎都难以单独完成全面的订正工作。自1900年以来近一个世纪过去了,再未出现一本有关寡毛类系统学的全面著作。

1948年, Sperber发表她的博士论文“A taxonomical study of the Naididae”,这是关于仙女虫科最全面的论著。该文深入地研究了全世界的种类,使得仙女虫科成为寡毛类中研究得最清楚的类群之一。至今, Sperber的分类系统、种属的定义及对系统发育的论断仍无多大改变。

关于水栖寡毛类的一本专著是1971年 Brinkhurst 和 Jamieson 主编的“Aquatic Oligochaeta of the World”,该书侧重于带丝蚓科、单向蚓科、仙女虫科、颤蚓科和玄蚓科等。

在小蚓类中线蚓科是最大的一科,其分类系统相当紊乱,且种类尚未按照《国际动物命名法规》进行过严格而全面的订正。1879年, Vejdovsky 发表“Monographie der Enchytraeiden”,这是早期线蚓科的著作。此后, Cernosvitov 于1937年进行了一次订正,发表“Systema der Enchytraeiden”一文。但是这些早期的研究者们对线蚓科内变异大的特点知之不多,同物异名现象普遍存在,加之有的模式标本遗失或较少查看,在同一种名下不同的作者赋予不同的特征,进而被混合起来,制造出许多“复合种”。1959-1963年, Nielsen 和 Christensen 对欧洲种类作了较全面的工作,发表“The Enchytraeidae, critical revision and taxonomy of European species”,这也是到目前为止关于线蚓科最大型的著作,但应用于深入的分类研究仍远远不够。近年来,随着土壤动物学等学科的发展,国际上对于线蚓科的研究日趋重视, Dozsa-Farkas 等(1985, 1988, 1992)和 Bauer 等(1994)先后编辑了4期“Newsletter on Enchytraeidae”,便是明证。

过去,水栖寡毛类似乎不言而喻是指淡水种类,很少有人想到海洋。虽然早在18世纪就在海滨发现了寡毛类如 *Lumbricillus lineatus* (O. F. Muller, 1774),但直到本世纪60-70年代以前还普遍认为海洋特别是深海的寡毛类甚少。80年代以来, Erseus 等人彻底地改变了这一看法,他们已经在海洋中发现了众多的寡毛类新种属,乃至新亚科。在组成上,颤蚓科是海洋寡毛类的主要类群,其次为线蚓科,另外还有少量仙女虫类和大蚓类等。有些海洋寡毛类十分奇特,如存在无肠的颤蚓,其中至少有两种(*Phallodrilus leukodermatus* 和 *P. albidus*)与细菌共生,并能吸收溶解于砂粒间隙水的有机质(Erseus, 1984b, Giere et al., 1984)。海洋中寡毛类的分布范围十分广泛,不仅浅海中甚多,在深海亦不少,如大西洋蚓(*Atlantidrilus*)可栖息于3338-3356米深的海底(Erseus, 1982b)。目前,关于海洋寡毛类的研究十分活跃。

近代对于寡毛类的研究在早期主要集中在欧洲,而对于其它地区的研究开展得较迟。1923年, Stephenson 发表了专著“Oligochaeta, the Fauna of British India, Including Ceylon and Burma”,对于东洋区寡毛类动物进行了全面详细的研究,记载7科约54属340种,其中小蚓类较少,计20属48种。此后又有 Aiyer(1925-1929, 见 Brinkhurst et al., 1971)、Prabhoo (1960, 1966)、Dash et al.(1978-1981, 见 Dozsa-Farkas et al., 1985)、Lal et al.(1981)等在印度开展了一些工作。

在中国古书中记载寡毛类最早的要算《礼记》和《尔雅》这两部书,小戴礼记月令篇即有“孟夏之月丘蚓出,仲冬之月丘蚓结”之句(见陈义, 1956)。近代对于中国寡毛类的研究可能始于1872年,这一年法国人 Perrier 从厦门采得标本并鉴定为参环毛蚓(*Pheretima aspergillum* E. Perrier)。1907年, Stewart 从我国西藏采得标本,经 Stephenson 研究,于1909年发表论文,其中有小蚓类5种,包括线蚓、颤蚓和仙女虫(见 Cernosvitov, 1941)。这是关于我国小蚓类最早报道。1917年, Stephenson 又报道了我国太湖的1种寡毛类,即苏氏尾鳃蚓(见 Chen, 1940)。对于东北的水栖寡毛类,山口英二(Yamaguchi, 1940)记载过10种。

我国小蚓类真正全面的研究是由陈义教授开始的。1940年,陈义发表“Taxonomy and

faunal relations of the limnetic Oligochaeta of China”,报道了南京等地的 40 种水栖寡毛类,记录新种 6 个。解放后,梁彦龄在陈义教授的指导下从事寡毛类的研究。1958 年以来,梁彦龄先后对长江、黑龙江、松花江、塔里木河等流域各类水体寡毛类的种类组成与生态特点进行了深入的研究,极大地丰富了我国内陆水体寡毛类知识。目前,我国内陆水体寡毛类已知种类共有 5 科 41 属 91 种。

1984 年,Erseus 报道了香港的海洋寡毛类 21 种,这是关于中国海洋寡毛类最早的研究。后来,Erseus(1990,1992a,1992b)又相继发表了有关香港海洋寡毛类的论文,使香港已知海洋寡毛类的总数达 22 属 64 种之多。1986 年,Erseus 和梁彦龄等合作开展胶州湾寡毛类的调查,记载 13 属 16 种(Ersus et al.,1990),远少于香港。到目前为止,我国的海洋寡毛类累计有 4 科 24 属 68 种.估计还有不少种类尚待发现。

我国小蚓类的研究多集中于水栖寡毛类,主要是仙女虫科和颤蚓科,而对陆栖小蚓类,尤其是线蚓科寡毛类的分类和生物学研究还很不充分。关于我国的陆栖线蚓,70 年代以前仅有 Stephenson(1909) 和陈义(1959)报道过 2 种。1979 年,梁彦龄等报道西藏冰川线蚓 1 新属新种,受到国际同行的关注。1992 年梁彦龄和谢志才记载了浙江天目山线蚓科 4 属 8 种和颤蚓科的 1 种。他们所发现的颤蚓科种类虽少,却有不小的意义,因为以前认为颤蚓科专营水栖生活。

到目前为止在我国已发现小蚓类 5 科 65 属约 179 种,其中单向蚓科 1 属 1 种,带丝蚓科 2 属 2 种,线蚓科 12 属 36 种,仙女虫科 21 属 58 种,颤蚓科 29 属 82 种。我国小蚓类的研究虽然有了长足的发展,但是研究的范围和深度仍然有限。就调查的地区来说,至今仍集中于长江流域,全国的家底急待摸清。从类群上讲,仙女虫科的研究较深入,颤蚓科次之,而线蚓科的研究还有要走相当长的路程。至于研究的内容,过去的研究停留在发现和描述种类的阶段,对于寡毛类的系统发育和地理分布的研究基本上没有涉及,今后应逐步开展一些这方面的工作。

2 寡毛类的系统发育

2.1 环节动物各类群的亲缘关系

环节动物门 (Annelida) 主要包括 3 大纲,即多毛纲 (Polychaeta)、寡毛纲 (Oligochaeta)、蛭纲 (Hirudinea)。其中原属寡毛纲的票页体虫类被分出另立为一小纲,即隐经纲 (Aphanoneura)(Brinkhurst,1982)。

寡毛类与多毛类相似,但又较进化,故较早的观点推测寡毛类是起源于类似多毛类的祖先 (Stephenson, 1930)。据认为,淡水寡毛类和复杂的多毛类均以原环虫类 (Archiannelida) 为共同祖先(见 Brinkhurst,1982)。原环虫类似于多毛类,有人主张是多毛类退化来的,亦有人主张比多毛类原始。原环虫的主要特征有:体节和刚毛有时退化;无疣足;刚毛简单;神经系统与表皮相连;血管系统简单;卵裂情况和原肠胚形成,与多毛类相似;有典型的担轮幼虫期(见陈义,1993)。

但是,Brinkhurst 于 1971 年根据 Clark 的多细胞动物进化理论认为,所有的寡毛类和多毛类均起源于蚯蚓状 (earthworm-like) 的共同祖先。该祖先具有多毛类的生殖系统,无独立的生殖腺;无特化的生殖管,只有体腔管;体壁简单,横肌层和纵肌层几乎完整;隔膜完全;循环系统富血管弧;刚毛简单。这个环节动物的祖先向两个方向发展,一类向爬行和洞穴生活进化,成为寡毛类,另一类向游泳生活发展,成为多毛类 (Brinkhurst et al.,1971)。这种观点似乎已为

不少环节动物学家所接受(Brinkhurst, 1982)。至于隐经类, Brinkhurst(1984b)亦认为它的祖先可能就是寡毛类和多毛类的共同祖先。

寡毛类与蛭类的系统关系较为明显, 一般认为蛭类派生于寡毛类(Brinkhurst, 1984b; Sawyer, 1986)。两者间存在过渡类群, 如原属寡毛类现归蛭类的蛭蚓科(Branchiobdellidae), 以及棘蛭目(Acanthobdellida)(有体腔、刚毛等构造)。在寡毛类中, 带丝蚓科被认为与蛭类的共同祖先相似(Sawyer, 1986)。蛭纲是寡毛纲后代的一支, 但未列入寡毛纲。根据分支系统学的观点(Wiley, 1981), 寡毛纲不是单系, 而是并系。

2.2 寡毛类的共同祖先

早期的研究认为寡毛类沿线性顺序进化, 即从原环虫类→票页体虫科→仙女虫科→颤蚓科→带丝蚓科→单向蚓科→蚯蚓(见 Brinkhurst, 1984b)。但后来的研究倾向于认为带丝蚓科是寡毛类的共同祖先, 如 Stephenson(1930)指出自带丝蚓科可分出 4 支进化途径, 包括单向蚓科、小蚓类、大蚓类和蛭类。Yamaguchi(1953)把票页体虫科当做最古老的类群, 把带丝蚓科当做次古老的。

将带丝蚓科定为祖先的理由有: ①带丝蚓科生殖腺的数目和位置变化甚大, 生殖腺可超过 4 对。人们推测寡毛类的祖先在许多节都有生殖腺, 现代的各种寡毛类是通过保留不同的原始生殖节演化而成的。②带丝蚓科的雄生殖管开口于精漏斗所在节(即前雄孔)。生殖管起源于体腔管, 当时尚无证据表明原始的体腔管可穿过节间隔膜。故此, Stephenson(1930)认为前雄孔是一种祖先的特征。

但是现代研究证实, 带丝蚓科作为祖先的证据不足。①多生殖腺是单性生殖的结果(Brinkhurst et al., 1971); ②原始的体腔管可以是近孔状态, 且已发现多种带丝蚓的输精管向后穿过隔膜(见 Brinkhurst, 1984a), Hrabe(1983)指出带丝蚓科雄生殖管的前雄孔可从近雄孔衍生过来; ③带丝蚓科具有精管膨部, 而精管膨部是体壁内陷, 属进化特征。

当代的寡毛类学家一般认为寡毛类起源于似单向蚓科的祖先。但这一观点并非新创, 早在 1930 年, Michaelsen 就提出了这种可能。在从事寡毛类系统学研究 30 多年后, Michaelsen 提出了寡毛类进化的两种假说。一是陆栖寡毛类和水栖寡毛类均发生于单向蚓科, 二是两者起源各异, 即蚯蚓起源于单向蚓科, 而水栖寡毛类起源于多毛类(见 Brinkhurst, 1984b)。对于这两种假说, Michaelsen 认为当时无证据判断孰是孰非。直到 70 年代, 第一种假说一直未引起研究者的关注。

1971 年, Brinkhurst 的研究认为所有寡毛类(此时他已将票页体虫科别出)起源于这样一个祖先: 在相邻的 4 节中具 8 个(4 对)生殖腺, 雌雄孔均处于前孔状态。自这个祖先分出 3 支, 其中的主支经单向蚓科进化成大多数现生寡毛类, 另有 2 旁支分别发育成带丝蚓科和链胃蚓科。至于受精囊, 其数目和位置即使在某些种内亦可发生变化, 故在进化上的意义不甚大(Brinkhurst et al., 1971)。1982 年, Brinkhurst 修改了他的观点, 认为所有的寡毛类起源于近雌雄孔的八生殖腺(octogonadal form)祖先。该祖先有 2 对精巢、2 对卵巢, 分布在相邻的 4 节中; 雄生殖管和雌生殖管各 2 对, 均向后开口于各自漏斗的毗邻节。八生殖腺祖先经过生殖腺减少、生殖孔位移等过程, 向不同的方向发展, 遂进化成当今的各种寡毛类。

寡毛类的共同祖先有 4 对生殖腺的主要证据是: ①虽然现存各种寡毛类生殖腺的位置不同, 但均限于连续的 4 节之内; ②生殖腺所在的位置是次生的, 位移的原因可能是损伤后再生、无性生殖、胚胎期前端节数减少等等。有研究证明, 现存种类生殖腺的位置可发生变化; ③胚

胎发育的证据表明,有几个种在早期有4对生殖腺,但后来被吸收了(Brinkhurst, 1982; Brinkhurst et al., 1971)。

现存的单向蚓科是八生殖腺祖先的直接后代,即保留了最多的祖征。主要如:①在现存的18种单向蚓中,有11种具8个生殖腺,而带丝蚓科只有2种如此;②雄生殖管与雌生殖管简单、相似,只有很短的外胚层内陷部分,而其它科的雄生殖管向大型和复杂化发展,有精管膨部或(和)前列腺,雌生殖管仍保持简单状态。③单向蚓科有过渡种类介于祖先与其它类群之间,如 *Haplotaxis brinkhursti* 是过渡到正蚓目(Lumbriculida)的种类, *Tiguassu* 属是祖先与颤蚓目(Tubificida)之间的桥梁;④除生殖系统外,单向蚓科其它结构亦极其简单,可视为祖征。如 Cekanovskaya(1962)根据肾管的研究建议单向蚓类作为寡毛类进化的主干类型(stem form, 见 Brinkhurst, 1984b);又如刚毛,单向蚓科为正蚓型,即刚毛对生,每节4束,每束2条,单尖,直棒状,这种刚毛形态和排列方式普遍存在于寡毛类中,应为祖征。

归纳起来,寡毛类的共同祖先有这样的特征:刚毛单尖,笔直,每节4束,每束2条;2对精巢,2对卵巢,依次分布在4个相邻节中;生殖管管状,穿过隔膜开口于紧邻节,无精管膨部或(和)前列腺;排泄等器官极其简单。

2.3 现代分类理论在寡毛类系统发育研究中的应用

1940年, Huxley 提出了新系统学(new systematics)的概念,开创了现代分类学。此后相继发展出三种分类理论,即进化系统学(evolutionary systematics)、分支系统学(cladistics)和数值系统学(phenetic systematics)。分类学理论不断发展对寡毛类的系统发育研究产生了深远的影响。

60-70年代, Sims, Easton 尝试用数值分类学的方法对巨蚓科、正蚓科和真蚓科进行分析,但因其结果自相矛盾等原因,用处不大(Nemec & Brinkhurst, 1987)。

1978年, Jamieson 用数值分类学和分支系统学的方法对后孔寡毛类进行了分析,以50个种代表19个科。这可能是分支系统学在寡毛类中的首次应用。在 Brinkhurst 和 Jamieson (1971)的研究基础上, Jamieson 修正了寡毛类的分类系统,取得了一定的成果。

1987年, Erseus 应用 PAUP 程序分析了水栖寡毛类的系统发育,得出如下重要结论:①大多数的水栖寡毛类归于一个单系,即颤蚓目,共同特征为具有精管膨部,通常有前列腺,但是颤蚓科是并系类群;②线蚓科, Randiellidae, Capilloventridae 三科组成另一单系,共同特征是受精囊前移;③单向蚓科为近祖类群。同时 Erseus 对简约性方法也开展了讨论,指出简约性是构建系统关系假设的一种理论概念,而不是客观存在的进化的特性。

1988年, Jamieson 用分支系统法对寡毛类的科级阶元进行了较全面的分析,但侧重点放在后孔寡毛类。

对于科级以下寡毛类系统关系的研究亦较多。在颤蚓科,特别是海洋类群方面, Erseus 利用分支系统学开展了不少的工作,如于1984年分析了海洋棒丝蚓亚科(Phallodrilinae)的无肠种类,1990年研究了颤蚓科亚科的系统关系(Erseus, 1990c),1991年研究了疣丝蚓属(*Tectidrilus*),等等。Brinkhurst (1991a)对颤蚓亚科(Tubificinae)做过分支分析。Nemec & Brinkhurst(1987)和 Brinkhurst & Nemec(1987)探讨了仙女虫科属级的亲缘关系,他们发现使用数值分类法和分支分类法得出的结论均与 Sperber(1948)研究结果的区别不大。线蚓科的研究基础薄弱,系统发育研究较少,由 Coates(1987, 1989a, 1989b)开展过一些工作。对于单向蚓科、带丝蚓科和玄蚓科, Brinkhurst(1988, 1989, 1991b)用分支分析等方法分别研究过。

在精子超微结构方面, Jamieson(1984)、Ferraguti(1984, 见 Nemeč et al., 1987) 和 Jamieson et al. (1987) 等用数值分类法和分支分类法对寡毛类的系统发育进行过研究, 但由于所用种类甚少, 获得的成果有限。

寡毛类的系统发育研究在本世纪初曾较为活跃, 此后沉寂了 40 余年, 分类工作又回到基础上来。80 年代, 随着分支系统学等的发展和寡毛类分类知识的积累, 寡毛类的系统发育研究十分兴旺。但进入 90 年代后, 这方面的研究又趋减少。在 1991 年召开的第 5 届国际水栖寡毛类学术讨论会上, 有关系统发育的研究寥寥无几, 而区系方面的研究又开始增多 (Reynoldson & Coates, 1994)。这似乎显示了系统发育研究的波动发展规律, 也说明分类基础研究是进化研究的基石。

总的来说, 寡毛类的系统发育研究还较为落后, 特别是相对于脊椎动物。其中主要的原因是基础分类学还没有完成, 表现在: 不少地区的区系研究尚属空白, 有些种类尤其是小蚓类的描述过于简单等等。近年来寡毛类系统发育的研究只是利用已知的方法, 在进化理论上无甚突破。有些作者既使用数值分类法, 又使用分支分析法, 似乎说明他们对于分类学理论的一知半解, 人云亦云。在当今寡毛类研究界, 对进化理论有一些自己思想的人似只有 Erseus 等少数人。若要在系统发育有所造诣, 就必须深谙进化和分类基本理论, 并熟知所研究的类群。

3 寡毛类的分类

Oligochaeta 由 Grube 于 1851 年建立, 以前为目, 现升为纲。1884 年, Vejdovsky 出版世界上第一本寡毛类专著时将寡毛目分成 10 个科, 即 Aphanoneura、Naidomorpha、Chaetogastridae、Discodrilidae、Enchytraeidae、Tubificidae、Phreoryctidae、Lumbriculidae、Criodrilidae、Lumbricidae。

1890 年, Benham 将寡毛目分为 2 个亚目, 即小蚓亚目 (Microdrili) 和大蚓亚目 (Megadrili)。随后 Beddard(1901) 采用了这种系统 (见 Yamaguchi, 1953)。小蚓亚目包括 9 个科, 即 Aeolosomatidae, Naididae, Tubificidae, Phreodrilidae, Enchytraeidae, Lumbriculidae, Branchiobdellidae, Haplotaxidae, Alluroididae, 大蚓亚目包括 Moniligastridae, Megascolecidae, Eudrilidae, Glossoscolecidae, Lumbricidae 5 个科 (Stephenson, 1930)。

大、小蚓的分类方法虽便于使用, 但不能正确表示亲缘关系。1921 年, Michaelsen 将寡毛目分成 2 个亚目 (见 Stephenson, 1930):

Suborder 1 Archiologochaeta (古寡毛亚目) 刚毛每束数目不定, 雄孔开口在雄漏斗后 1 节。

Suborder 2 Neologochaeta (新寡毛亚目) 刚毛通常每束数目固定, 雄孔通常不开口在雄漏斗后 1 节。

后来 Michaelsen 对上述分类方法又觉不妥, 于 1929 取消了分 2 个亚目, 而依精漏斗和雄孔的相对位置将寡毛类分成 3 个亚目 (见 Stephenson, 1930): Order Oligochaeta (寡毛目)

Suborder 1. Oligochaeta Plesiopora (近孔寡毛亚目) 雄孔 1 对, 开口于

Suborder 2. Oligochaeta Prosopora (前孔寡毛亚目) 有 1-2 (少数为 3, 4) 对雄孔, 最后对在漏斗隔膜之前。

Suborder 3. Oligochaeta Opishopora (后孔寡毛亚目) 雄孔 1 对 (极少 2 对), 开口于漏斗隔膜之后至少 1 节或数节。

1930 年 Michaelsen 又将近孔寡毛类分成 2 个亚目, 其中线蚓科单列为前囊近孔寡毛亚目

(Plesiopora Prosotheca), 余者列为近囊近孔寡毛亚目(Plesiopora Plesiotheca)(见 Yamaguchi, 1953)。1953年, Yamaguchi 在 Michaelsen 的分类系统上作了一些修正。但是, 在 30 年代后占主导地位的一直是 Michaelsen 1929 年的分类系统, 其它系统使用得甚少。

1971 年 Brinkhurst & Jamieson 在重新研究寡毛类系统发育的基础上, 拟定了新的分类系统, 寡毛类为环带纲(Clitellata)的亚纲, 含 3 个目, 即带丝蚓目(Lumbriculida), 链胃蚓目(Moniligastrida), 单向蚓目(Haplotaxida)(又分成 3 亚目: Haplotaxina, Tubificina, Lumbricina)。

后来 Jamieson(1978, 见 Barnes, 1987)在上述工作的基础上作了修正, 把寡毛类分成 3 个目, 即带丝蚓目、颤蚓目和单向蚓目。1982 年, Brinkhurst 结合自己和 Jamieson、Timm 的研究成果, 制定了现行的寡毛纲分类系统, 兹列示如下。隐经纲亦附列。

Class OLIGOCHAETA (寡毛纲)

Order 1. HAPLOTAXIDA (单向蚓目) 近雄孔小蚓类; 4 对生殖腺, 或缺第 3

Family Haplotaxidae (单向蚓科)

Order 2. LUMBRICULIDA (带丝蚓目) 前雄孔小蚓类; 4 对生殖腺, 或缺第 4

Family Lumbriculidae (带丝蚓科)

Order 3. TUBIFICIDA (颤蚓目) 近孔小蚓类; 具第 2 和 3 对生殖腺; 常有精管

Suborder 1. DORYDRILINA (黑蚓亚目)

Family Dorydrilidae (黑蚓科)

Suborder 2. ENCHYTRAEINA (线蚓亚目)

Family Enchytraeidae (线蚓科)

Suborder 3. TUBIFICINA (颤蚓亚目)

Family Naididae (仙女虫科)

Family Tubificidae (颤蚓科)

Family Opistocystidae (后囊虫科)

Family Phreodrilidae (玄蚓科)

Order 4. LUMBRICIDA (正蚓目) 后雄孔大蚓类, 少数种有小蚓类的特征; 常

Suborder 1. ALLUROIDINA (异向蚓亚目)

Family Alluroideidae (异向蚓科)

Family Syngenodrilidae (合殖蚓科)

Suborder 2. MONILIGASTRINA (链胃蚓亚目)

Family Moniligastridae (链胃蚓科)

Suborder 3. LUMBRICINA (正蚓亚目)

Family Glossoscolecidae (舌文蚓科)

Family Lumbricidae (正蚓科)

Family Ocnodrilidae (寒虫壳 蚓科)

Family Megascolecidae (巨蚓科)

Family Eudrilidae (真蚓科)

Family Biwadrilidae

Family Spargonophilidae

Family Almididae

Family Criodrilidae
Family Lutodrilidae
Family Komarekionidae
Family Kynotidae
Family Hormogastridae
Family Microchaetidae

Class APHANONEURA (隐经纲)

Order AEOLOSOMATIDA (票页体虫目)

1988年, Jamieson 应用分支系统学的研究结果建立了新的分类系统, 将寡毛纲分成4个亚纲, 即 *Randiellata*, *Lumbriculata*, *Tubificada*, *Displotesticulata*, 其中前两个是暂定的。亚纲下属许多阶元, 有超目、目、亚目、股(cohort)、超科、科。显然, 这样的分类系统过于繁琐, 应用起来十分不便。因此, 作者倾向于使用 Brinkhurst(1982)的系统。

4 内陆水体寡毛类的地理分布

对于大蚓类地理分布的研究较早较深入。早在1903年, Michaelsen 即出版专著“*Die geographische Verbreitung der Oligochaeten*”讨论了蚯蚓的地理分布问题, 但是对小蚓类地理分布的研究一直较少。

Stephenson(1930)认为水栖寡毛类(绝大多数为小蚓类)易散布, 在生物地理上的意义不大。但事实并非如此。1971年, Brinkhurst 对当时已知水栖寡毛类的资料作了部分归纳, 初步显示出水栖寡毛类的地域性(Brinkhurst et al., 1971)。1980年, Timm 对水栖寡毛类的地理分布进行了较全面的研究, 其重点放在内陆水体。据他的统计, 全世界已知的709种内陆水体寡毛类(含票页体虫科等)中只有4.5%是广布种, 而80%仅分布在某一区域, 且其中42%只限于某一特殊水体。

在水栖寡毛类的传播方式上, 被动传播较主动传播更重要。传播的障碍可分机械障碍和生态障碍两种。机械障碍主要是陆地或分水岭, 以及水流(寡毛类运动能力弱, 难以逆流), 生态障碍包括盐度、溶氧和温度等(Timm, 1980)。

颤蚓科起源于北温带, 虽然全球分布, 但多数种类仍限于北方。仙女虫科与颤蚓科相似, 但由于主要行无性繁殖, 分布范围更广一些。带丝蚓科的绝大多数种类在北方, 仅有夹杂带丝蚓(*Lumbriculus variegatus*)可分布全球。玄蚓科起源和分布于南温带。后囊虫科限于美洲, 亦起源于南半球。单向蚓科为最古老的类群, 每个洲都有特有种(Timm, 1980)。

基于内陆水体寡毛类(含票页体虫科、蛭蚓科等)的分布, Timm 将全球分成6个区和若干亚区, 即:

I. 全北区(Holarctic region)分为6个亚区: 欧洲-西伯利亚(Euro-Siberian)、西巴尔干(West Balkan)、黑海-里海(Ponto-Caspian)(半咸水)、东西伯利亚(East Siberian)、太平洋(Pacific)和大西洋(Atlantic)(后两亚区在北美洲)。本区是最大也是研究得最深入的区域, 已发现419种(占全世界内陆水体寡毛类的60%), 其中72%为特有种。该区是颤蚓科、带丝蚓科和蛭蚓科的主要分布地, 仙女虫科的一半和一些小科的许多种类均分布在此。

II. 贝加尔湖区(Baikal region)绝大多数种类是特有种, 以带丝蚓科为主, 另有颤蚓科、仙女虫科、线蚓科、单向蚓科和 *Lycorilidae*。

III. 中国 - 印度区(Sino-Indian region) 本区部分是温带,部分是热带,分成3个亚区:黑龙江 - 日本(Amur-Japanese)、中国(Chinese)和印度 - 马来亚(Indo-Malayan)。前一亚区接近全北区,后一亚区多仙女虫科(特别是尾盘虫)和舌文蚓科(Glyphidrilus)的种类,中国亚区是另外两个亚区之间的过渡地带。该区共发现170种,51%为特有种。

IV. 埃塞俄比亚区(Ethiopean region) 地处热带,种类贫乏,只有83个种,其中42%为特有种,主要有仙女虫科、舌文蚓科和异向蚓科。

V. 新热带区(Neotropical region) 分为3个亚区:中美洲(Middle American)、巴西(Brazilian)和安第斯山脉(Andian)。该区共133种,51%为特有种,有仙女虫科、颤蚓科、票页体虫科、巨蚓科和后囊虫科。

VI. 南极区(Antarctic region) 分4个亚区:巴塔哥尼亚(Patagonian)(阿根廷)、好望角(Cape)、澳大利亚(Australian)和新西兰(New Zealand)。该区共有85个种,41%为特有种,含玄蚓科、单向蚓科、仙女虫和颤蚓科。

Timm等的研究主要偏重于淡水小蚓类,至于其它类群,如线蚓科、海洋寡毛类等,由于研究的深度和广度都有待深入,故尚无有关它们地理分布的深入研究。