

吴小平, 王洪铸, 梁彦龄. 淡水双壳类蚌超科的分类系统及分类特征 [C]. 物种  
中国生物系统学研究所回顾与展望. 北京: 中国林业出版社, 1998, 69-72.

## 淡水双壳类蚌超科的分类系统及分类特征

吴小平 王洪铸 梁彦龄

(中国科学院水生生物研究所, 武汉 430072)

蚌超科(Unionacea)是淡水双壳类的主要类群, 物种极为丰富, 广泛分布于世界各地。近百年以来有关该类群分类特征及分类系统的文献源源不断, 且观点各异, 众说纷纭, 难有共识。

对于淡水双壳类分类学的研究, 早期的研究者主要以贝壳的形态、齿式的结构、壳顶的壳饰、珍珠层的颜色等特征, 结合地理分布及生态环境来确定物种, 并以壳的性状作为主要依据来进行物种及高阶元的分类。由于蚌类分布广, 种间和种内个体差异大小不等, 壳的形态特征往往缺乏稳定性, 很难找到鉴别物种的有效办法, 贝壳特征作为高阶元的分类依据并不能真实反映各类群之间的亲缘关系。由于软体部分比较解剖学资料积累较少, 使得这一类群种上分类阶元的确立较为困难(Davis 1981)。

### 1 蚌超科的分类系统

本世纪初, Simpson(1900)出版了第一部包罗世界各大陆淡水蚌的分类巨著。在建立蚌的分类系统时, 除用贝壳特征外, 还把软体部分解剖学资料引入分类中。Simpson把珠蚌分为一个科, 二个亚科, 亚科以下根据育儿囊的类型分为许多族。Simpson系统的目的是为了应用, 其缺点是以单质性(monothetic)特征为基础。例如, 尽管他也认识到珍珠蚌(Margaritiferin)具有形态上的独特性, 但他仍把它和其它蚌都归在同生类(homogenae)。虽然在他的分类系统中软体部分的特征很少(仅用了育儿囊类型), 但 Simpson所做的大量工作为以后的研究打下了基础。他所观察到的材料很难再获得, 因为许多种类已成为濒危物种或已灭绝。可以说, Simpson的工作是淡水双壳类分类研究历史上的转折点。

Ortmann(1910)把 Simpson的工作进一步深入。他综合了当时可得到的贝壳形态、软体部分的特征、繁殖行为和地理分布资料, 把北美的珠蚌分为一个科, 三个亚科; Unionidae: Margaritiferinae, Unioninae, Lampsilinae。后来他把 Margaritiferinae 提升为科。Ortmann的贡献是正确解释了某些类群独特的形态学特征, 并应用于高阶元分类。

Modell(1942, 1949, 1964)提出一个单纯以贝壳壳饰为依据的分类系统, 它被认为是 20 世纪贝类分类学的“返祖现象”(Davis 1981)。Modell认为大多数软体部分的特征和壳的变化是相关联的, 但 Heard(1970)认为贝壳特征和软体部分解剖学特征不存在相关关系, Modell的分类系统完全是人为的分类系统。

Morrison(1955)的分类系统基本上是根据单质概念, 强调钩介幼虫及育儿囊的类型在科的分类上的作用。他把蚌超科分为五个科: 如蚌科 Unionidae, 为具有三角形的、有钩的钩介幼虫, 育儿囊为二个外鳃瓣; Amblemidae 为具有长形、铰合线短、无钩的钩介幼虫等。Davis(1981)认为 Morrison的系统实际上是将某些分类阶元的升级。Morrison发表的有关淡水双壳类分类的观点由于没有足够证据支持, 很少为大家所认可。

Heard & Guckert(1971)的分类强调与繁殖有关的两个特征: 育儿囊的数目和胚胎发育的

类型,即缓慢发育(*bradytictic*)和快速发育(*tachytictic*)。但繁殖特性往往与环境有关,很可能是平行进化或趋同的结果。

Hass(1969)、Clark(1973)所发表的蚌类的分类系统也基本上是 Morrison 分类系统的重新组合。

Davis(1981)应用免疫电泳方法分析北美蚌超科各类群的遗传关系,结合解剖学和动物地理学资料建立了北美蚌超科分类系统,包括一个科,三个亚科和若干族。这个系统和 Ortmann 的系统有最大的相似性,因为这两个系统都是基于所有可得到的资料。

近一个世纪来,蚌超科主要的分类系统按其分类依据可分为三类:一是单纯依赖贝壳的形态特征;二是依据若干选定的关键特征;三是综合各方面的资料并对特征状态的演化过程及特征状态与环境的关系进行分析。

从上述分类系统的演变过程来看,使得蚌超科分类系统难以达成一致观点的原因主要有以下几点:

- 1、不同的研究者所依据的分类特征不同。
- 2、一些研究者以单质概念作为分类基础。
- 3、某些用于分类的关键特征很可能是趋同或平行进化的结果。
- 4、能够用于阶元之间比较的独特的形态学特征太少或至少还没有发现。
- 5、软体部分的比较解剖学资料积累太少。
- 6、在分类时,往往考虑特征的鉴别意义,缺乏对特征进化趋势的分析。

虽然图中所列的分类系统大多是针对北美的蚌超科而言,但系统中争议较大的类群大多是世界性分布的,因而研究这些分类系统能为完善我国淡水蚌类分类系统提供有益的借鉴。

## 2 蚌超科的分类特征

蚌超科的分类特征主要包括几个方面,贝壳形态、软体部分的解剖、钩介幼虫的形态及某些繁殖习性等。这些特征在分类上的作用及进化趋势,适合于何种分类阶元等仍需作进一步的工作。

1、贝壳形态:贝壳特征是传统的分类特征。壳顶的刻饰、齿的结构被作为科和亚科的分类依据,而壳的形态、表面突起、肌痕、珍珠层的颜色等则为描述种的特征。但 Heard(1970)认为贝壳特征不如软体部分的特征稳定,不能作为高阶元的分类依据。

2、鳃的结构:鳃瓣之间是否有隔膜、鳃水管及完整的隔板,育儿囊基部是否有增生的结缔组织,这些特征也被一些贝类学家用于科及亚科的分类。

3、育儿囊的数目和位置:育儿囊的特征为大多数贝类学家所重视。育儿囊是二个鳃瓣还是四个鳃瓣,是外鳃还是内鳃,胚胎占据育儿囊的部位等(Simpson 1914)。这些特征大多用于高阶元的分类。

4、胚胎发育的快慢:如某些种类冬季产卵于育儿囊内,次年春末夏初钩介幼虫成熟排出体外,称为缓慢发育(*bradytictic*);而一些种类仅在春夏季产卵于育儿囊并很快发育为成熟钩介幼虫排出体外,称为快速发育(*tachytictic*)。Heard(1970)将这一特征用于亚科的分类。

5、钩介幼虫的形态:钩介幼虫有钩或无钩也作为科和亚科水平的分类依据。近年来,由于电镜技术的应用,钩介幼虫的许多形态特征及某些细微结构为种和种上阶元的分类提供了大量信息,如表面结构、幼虫丝的粗细、感觉毛的数目、边缘齿的有无等,引起许多学者的注意

(Clark 1985, Pakkarinen 1995, Rand 1982)。

6、幼虫发育过程中的非寄生变态:各大陆板块均发现蚌的极少数种类有非寄生变态的发育方式,这种现象对于解释某些特征是否为平行进化的结果是有意义的。

7、外套膜的愈合情况。

8、胃的解剖学特征:Paronon(1980, 1987),Dhanaraj(1987)等曾对双壳类21种的代表种类胃的结构做过细致的研究,认为胃的解剖学特征在确定科的亲缘关系上是有意义的。Kat(1983), Smith(1986)进一步发现蚌科无齿蚌属的种类胃的结构存在种间差异。

9、贝壳珍珠层的细微结构:Kat(1986), Son(1995)对多种珠蚌贝壳的珍珠层的细微结构作过观察,发现珍珠层的“块状结构”的排列方式及大小在种间有一些差异,其分类学意义有待进一步认识。

### 3 我国蚌超科分类现状及发展

我国淡水双壳类的分类早期主要有 Heude(1868-1886)所做的大量采集分类工作。1868至1880年,Heude在远东地区进行了13次考察,在他描述的600多种淡水和陆生贝类中,包括长江中下游蚌科种类140种。Heude的模式标本大都失散在国外,如美国国家博物馆,哈佛大学比较动物学博物馆,德国的 Senckenberg 博物馆,英国自然历史博物馆,部分标本被法国收藏家 Arthur Morelet 收购,以后失散。中科院动物所曾保存有 Heude 的许多模式标本,文革后,所剩无几。Heude 对物种的分类描述主要是依据贝壳的形态,且许多模式标本都是单个标本。

50年代以来,张玺、林振涛、刘月英等(1962, 1963, 1979)做了大量的区系调查及分类整理工作,但其分类的基础仍然是贝壳的形态特征。虽然合并了大量的同物异名,但一些种类的有效性仍有争议。由于贝壳的形态随环境的变化而有差异,往往使得物种的鉴定不易把握,某些类群的分类位置难以确定,因而存在分类上的混乱。

我国淡水双壳类蚌超科分类系统主要参考 Hass(1969)的系统。据刘月英(1979)整理的结果,我国仅有珍珠蚌科 Magaritiferae 和蚌科 Unionidae。蚌科包括二个亚科:珠蚌亚科 Unioninae 和无齿蚌亚科 Anodontinae。至于是否仅有这二个亚科,观点也不一致。(Hass 1969, Morrison 1973, 魏青山 1994)。

我国是亚洲大陆淡水双壳类起源中心(顾知微 1976),有许多特有种属。但已记载的种类数和北美的种类(225种和亚种)比较,相距甚远,科、属也较少。据报道,泰国等东南亚地区分布有 Amblemidae 科的许多种类,而在我国则未见报道。这些现象值得进一步研究。

要解决我国淡水双壳类蚌超科分类混乱问题并完善其分类系统,就必须对淡水蚌的形态学,软体部分的比较解剖学,繁殖行为及幼虫等各方面进行深入研究,寻找更多的分类特征并分析这些特征在分类学上的意义,结合分子生物学方法加以综合考虑。

### 参考文献

1. 刘月英, 1979. 中国经济动物志——淡水软体动物. 科学出版社。
2. 林振涛等, 1962. 鄱阳湖的双壳类. 动物学报. 14(2): 249-260.
3. 张玺等, 1963. 洞庭湖及其周围水域的双壳类. 动物学报. 17(2): 197-293.
4. 魏青山, 1994. 珠蚌科六种蚌的钩介幼虫形态比较研究. 水生生物学报. 18(4): 303-308.
5. Clark, H. A., 1985. The Tribe Alasmidontini (Unionidae: Anodontinae), part I, part II. Lasmigona and Simpsonaias. Smithsonian

6. Davis, G. ,1981. Genetic relationships among recent Unionacea (Bivalvia) of North America . Malacol. 20(2):217 - 253.
7. Dinamani, P. , 1967. Variation in the stomach structure of the Bivalvia. Malac, 5(2):225 - 268.
8. Heard, W. H. ,1970. A re-evaluation of the recent Unionacea (Pelecypoda) of north America. Malacol. 10(2):333 - 355.
9. Heude, R.P. , 1875-1886, Conchylogie fluviatile de la province de Nanking. Paris.
10. Kat, W. P. , 1983. Genetic and morphological divergence among nominal species of north American Anodonta Bivalvia: Unionidae). Malacol .23(2): 316 - 374.
11. Modell H. , 1964. Das naturliche system der najadern. Arch. f. Moll. 93:71 - 106.
12. Morrison J. P. E. ,1955. The families of the pearly freshwater mussels. Bulletin of the American Malacological Union, Inc. 45 - 46.
13. Pakkarinen ,1995. Description of the Unionacean glochidia in Finland. Archi. Hydrobiol. 134:379 - 391.
14. Purchen, R. D. , 1960. The stomach in the Eulamellibranchia, stomach type IV and V. Proc, Zool. Soc. Lond. 131:487.
15. Rand, T. ,1982. Species differentiation of the glochidia of Anodonta cataracta and A. implicata by scanning electron microscopy. Can. J. Zool. 60:(7)1722 - 1730.
16. Simpson, C. T. , 1914. A descriptive catalogue of the naiades or pearl freshwater mussels. Privately published by Bryant Walker, Detroit, Michigan.
17. Smith, D.G. ,1986. The stomach anatomy of some eastern north American Margaritiferidae. Amer. Malacol. Bull. 4(1):13 - 19.
18. Son, J. K. , 1995. A scanning electron microscopic study of the shells of Unionidae (Bivalvia) . Korea J. Malacol. 11(1):70 - 77.