

耳螺在中国海的北扩:三种耳螺在我国黄海的报道(腹足纲:耳螺科)*

张树乾 张素萍 张均龙

(中国科学院海洋研究所海洋生物分类与系统演化实验室 青岛市海洋生物多样性与保护重点实验室 山东青岛 266071)

摘要 2020~2023 年, 作者在我国黄海沿岸潮间带进行软体动物多样性调查时获取到多个耳螺科标本, 通过形态学比较和研究, 鉴定为 3 属 3 种, 分别为: 中国耳螺 *Ellobium chinense* (Pfeiffer, 1855)、赛氏女教士螺 *Pythia cecillii* (R. A. Philippi, 1847) 和教徒肋耳螺 *Laemodonta exaratoidea* Kawabe, 1992。中国耳螺和赛氏女教士螺采自江苏盐城, 教徒肋耳螺采自青岛和大连。作者对这 3 种耳螺进行了分类学描述和报道, 其中教徒肋耳螺在我国沿海系首次报道, 为中国新记录种。作者基于 CO I、16S rRNA 和 H3 基因对教徒肋耳螺进行了系统发育分析, 确定了该种在耳螺科中的分类地位。耳螺科是典型的暖水性类群, 在我国主要见于热带和亚热带海域, 之前仅有中国耳螺可向北扩散至黄海南部。该研究中 3 种耳螺在黄海的发现表明该海域内的耳螺种类在不断增多, 且出现了明显的北扩现象。这种现象很可能与全球变暖导致的黄海水温持续升高有关。研究结果不仅丰富了中国海软体动物多样性研究内容, 也为更好地理解气候变化背景下软体动物的扩布提供了新的数据和资料。

关键词 耳螺科; 肋耳螺属; 黄海; 印太交汇区; 新记录; 气候变化

中图分类号 Q959.212+.5 **doi:** 10.11693/hyh20240100012

耳螺科 Ellobiidae L. Pfeiffer, 1854 (1822) 是一类原始有肺类软体动物, 隶属于腹足纲 Gastropoda、异鳃亚纲 Heterobranchia、耳螺目 Ellobiida。该科动物呈世界性分布, 其中 Carychiinae Jeffreys, 1830 为陆生类群, 主要栖息于潮湿的地表或地下洞穴中, 其余种类为典型的暖水性类群, 主要生活在热带和亚热带的河口、红树林高潮带、含盐沼泽区和砾石海岸。在海洋中, 耳螺科种类丰富, 目前已报道的种类接近 300 种, 并在印太交汇区呈现出最高的物种多样性 (Morton, 1955; Martins, 1986)。目前, 耳螺在中国沿海已发现 11 属 59 种 (张素萍, 2008a; 刘毅等, 2011)。刘毅等 (2011) 通过调查红树林区的耳螺种类发现, 除中国耳螺、米氏耳螺 *Ellobium aurismidae* (Linnaeus, 1758) 和核冠耳螺 *Cassidula nucleus* (Gmelin, 1791) 等少数种为广布种且栖息密度和生物量较高外, 其他均为狭分

布种或高度狭分布种且栖息密度和生物量较低。在中国已发现的耳螺中, 绝大多数种类分布在福建以南的热带和亚热带海域, 据刘毅等 (2011) 统计, 耳螺种类在海南最多 (19 种), 其他依次为香港 (17 种)、广东 (15 种)、广西 (12 种) 和福建 (9 种), 仅有 1 种中国耳螺 *Ellobium chinense* (Pfeiffer, 1854) 可向北分布到浙江沿海; 台湾红树林区耳螺共 18 种, 其中 2/3 以上的耳螺种类分布于南部 (热带), 只有少数种类分布于中部和北部 (亚热带)。虞蔚岩等 (2009) 在江苏沿海进行生态学调查时发现, 中国耳螺在江苏盐城沿海也有分布, 使得本种分布范围从东海 (浙江) 北移到黄海南部 (江苏)。

近年来, 作者对我国黄海沿岸的贝类多样性资源进行了多次调查, 除中国耳螺外, 在江苏盐城发现了另外一种赛氏女教士螺 *Pythia cecillii* (Philippi,

* 国家自然科学基金项目, 42090044 号; 中国科学院战略性先导科技专项, XDB42000000 号; 泰山学者工程, tsqn202306280 号。
张树乾, 副研究员, E-mail: zsqtaxon@qdio.ac.cn

收稿日期: 2024-01-15, 收修改稿日期: 2024-03-12

1847), 以往的报道 (齐钟彦等, 1985; 张素萍, 2008a, 2008b) 该种在中国的分布区是广东以南沿海, 近期在黄海的发现, 使得本种的分布范围从南海 (广东) 北移至黄海 (江苏)。此外, 作者在黄海北部 (青岛和大连) 还发现了 1 种耳螺, 即: 教徒肋耳螺 *Laemodonta exaratoidea* Kawabe, 1992, 该种在中国沿海为首次被发现, 为中国新记录种。这 3 种耳螺在黄海的发现表明耳螺科分布范围在中国海出现了明显的北扩现象。耳螺是一类对环境变迁和人为干扰十分敏感的软体动物类群, 其分布范围的扩张对气候变化具有重要的指示意义。作者认为耳螺在黄海的出现以及持续向北扩布可能与该海域内海水温度的不断上升有着密切关系。本文结合近年来黄海的水温变化情况对耳螺科在中国海的分布和扩布进行了研究和探讨。

1 材料与方法

1.1 样品采集及保存

本实验所用的耳螺标本分别采自江苏盐城、青岛太平湾以及大连石槽村, 贝壳用游标卡尺进行测量并用数码相机进行拍照。根据原始描述及 Okutani (2000)、Min (2004) 和张素萍 (2008a) 进行种类鉴定。标本浸制在 99% 的酒精中, 保存于中国科学院海洋生物标本馆。

1.2 DNA 提取、PCR 扩增与测序

本研究中, 采集的中国耳螺和赛氏女教士螺标本均为空壳, 教徒肋耳螺除在青岛太平湾发现 1 个空壳外, 另在大连石槽村采集到 2 个活体, 作者选取教徒肋耳螺的 1 个活体标本进行分子生物学实验。切取其足部肌肉约 30 mg, 使用 TIANGEN 海洋生物基因组 DNA 抽提试剂盒 [天根生化科技(北京)有限公司]提

取基因组 DNA。用于扩增样品线粒体 CO I 基因的引物为 LCO1490 和 HCO2198 (Folmer *et al*, 1994); 用于扩增线粒体 16S rRNA 的引物为 16S arL (Palumbi *et al*, 2002) 和 16S R (Puslednik *et al*, 2008); 用于扩增核基因 H3 的引物为 HexAF 和 HexAR (Colgan *et al*, 1998)。引物稀释浓度为 10 $\mu\text{mol/L}$ 。

PCR 反应总体积为 25 μL , 其中包括 2 μL 模板 DNA, 12.5 μL Taq Mix, 引物各 0.5 μL , 双蒸水加至总体积。PCR 反应程序为: 95 $^{\circ}\text{C}$ 预变性 3 min, 95 $^{\circ}\text{C}$ 变性 30 s, 45 $^{\circ}\text{C}$ 退火 45 s, 72 $^{\circ}\text{C}$ 延伸 10 min。在进行 1% 琼脂糖凝胶电泳检测进行确认之后, 将所得 PCR 产物送至青岛擎科生物科技有限公司进行测序。

将测得的基因片段与从 GenBank 中下载的耳螺科 Ellobiidae 种类的同源序列进行分析 (见表 1), 利用 MEGA X 将 CO I 和 H3 基因片段翻译成氨基酸序列进行比对和人工校对, 利用 MAFFT 软件 (Katoh *et al*, 2013) 对 16S rRNA 进行聚类, 并用 Gblocks 软件敲除非信息位点。随后, 将这 3 个基因串联成用于建立系统发育树的多基因序列, 长度为 1 194 bp, 其中包括 CO I 536 bp、16S rRNA 342 bp 以及 H3 316 bp。利用 ModelFinder 基于贝叶斯信息准则计算最佳分区模型, 得到的 CO I 和 16S 的最佳模型均为 GTR+F+I+G4, H3 的最佳模型为 K2P+G4。以石磺科中的两个物种 [*Onchidella carpenteri* (Binney, 1860) 和 *Onchidella celtica* (Audouin & Milne-Edwards, 1832)] 作为外群, 基于贝叶斯法构建系统发育树。BI 分析运行两条独立的蒙特卡罗马尔可夫链, 运行 1 000 000 代并丢弃前 25% 的树, 每 100 代取样一次, 分裂频率的平均标准偏差低于 0.01 时停止运行。使用 MEGA X 计算肋耳螺属各物种种内和种间的遗传距离。

表 1 本研究所用的基因序列 (加粗代表本研究上传的序列)
Tab.1 Gene sequences used in the present study (New sequences are in bold)

种名	标本号	基因序列			参考文献
		CO I	16S rRNA	H3	
<i>Carychium exiguum</i>	AMW1322	HQ171504	KC206155	KC206211	Weigand <i>et al</i> , 2013
<i>Carychium floridanum</i>	AMW1446	KM281089	KC206144	KC206222	Weigand <i>et al</i> , 2013
<i>Carychium hachijoensis</i>	AMW2184	KM281090	KM281036	KM281047	Romero <i>et al</i> , 2016
<i>Zospeum alpestre</i>	AMW1373	HQ171580	KC206150	KC206216	Weigand <i>et al</i> , 2011, 2013
<i>Zospeum suarezi</i>	AMW1842	KM281091	KC206121	KC206245	Weigand <i>et al</i> , 2013
<i>Auriculastra duplicata</i>	SMF 346409	KM281093	KM281015	KM281119	Romero <i>et al</i> , 2016
<i>Auriculastra subula</i>	ZSM Mol 20033295	KM281094	KM281012	KM281120	Romero <i>et al</i> , 2016

续表

种名	标本号	基因序列			参考文献
		CO I	16S rRNA	H3	
	ZSM Mol				
<i>Auriculinella bidentata</i>	20000918/CASIZ 184730	NC016168	NC016168	KM281121	White <i>et al</i> , 2011
<i>Blauneria heteroclita</i>	SMF 346410	KM281095	KM281013	KM281122	Romero <i>et al</i> , 2016
<i>Blauneria quadrasi</i>	SMF 346411	KM281096	KM281014	KM281123	Romero <i>et al</i> , 2016
<i>Cylindrotis quadrasi</i>		KM281097	KM281016	KM281124	Romero <i>et al</i> , 2016
<i>Ellobium chinense</i>	SMF 346412	KM281098	KM281018	KM281125	Romero <i>et al</i> , 2016
<i>Ellobium aurisjudae</i>	SMF 346413	KM281099	KM281017	KM281126	Romero <i>et al</i> , 2016
<i>Ellobium scheepmakeri</i>	SMF 346414	KM281100	KM281019	KM281127	Romero <i>et al</i> , 2016
<i>Microtralia alba</i>	AMS 398688	HQ660008	HQ659876		Dayrat <i>et al</i> , 2011
<i>Microtralia occidentalis</i>	AW1760	KC206183	KM281040	KC206239	Weigand <i>et al</i> , 2013
<i>Pseudomelampus exiguus</i>	CASIZ 180473	HQ660009	KM281039	KM281134	Dayrat <i>et al</i> , 2011
<i>Marinula filholi</i>	CASIZ 180474	HQ660010	HQ659878		Dayrat <i>et al</i> , 2011
<i>Pedipes jouani</i>	SMF 346418	KM281105	KM281011	KM281135	Romero <i>et al</i> , 2016
<i>Pedipes pedipes</i>	CASIZ 180476	HQ660012	KM281010	KM281137	Dayrat <i>et al</i> , 2011
<i>Allochroa layardi</i>	NHM-BM 20080090	HQ660013	HQ659881		Dayrat <i>et al</i> , 2011
<i>Cassidula angulifera</i>	AMS 448736	KM281106	KM281025	KM281139	Romero <i>et al</i> , 2016
<i>Cassidula crassiuscula</i>		KM281107	KM281037	KM281141	Romero <i>et al</i> , 2016
<i>Cassidula nucleus</i>	SMF 346423	KM281108	KM281027	KM281142	Romero <i>et al</i> , 2016
<i>Laemodonta bella</i>	ZSM Mol 20061924	KM281111	KM281020	KM281145	Romero <i>et al</i> , 2016
<i>Laemodonta cubensis</i>	AW1750	KC206182	KC206128	KC206238	Weigand <i>et al</i> , 2013
<i>Laemodonta exaratoidea</i>	MBM287891	PP101325	PP093039	PP108064	This work
<i>Laemodonta monilifera</i>	NHM-BM 20080099	KM281112	KM281022	KM281146	Romero <i>et al</i> , 2016
<i>Laemodonta octanfracta</i>	SMF 346427	KM281113	KM281032	KM281147	Romero <i>et al</i> , 2016
<i>Laemodonta punctatostrata</i>		HQ660018	HQ659886		Dayrat <i>et al</i> , 2011
<i>Laemodonta typica</i>	SMF 346426	KM281114	KM281021	KM281148	Romero <i>et al</i> , 2016
<i>Ophicardelus ornatus</i>		DQ093530	DQ093486	DQ093512	Giribet <i>et al</i> , 2006
<i>Ophicardelus costellaris</i>	MNB 104.553	EF489387			
<i>Ophicardelus sulcatus</i>	AMS 405360	HQ660021	HQ659889		Dayrat <i>et al</i> , 2011
<i>Ovatella vulcani</i>	CASIZ 180486	NC016175	KM281028	KM281149	Dayrat <i>et al</i> , 2011
<i>Ovatella firminii</i>	CASIZ 180479	HQ660022	HQ659890		Dayrat <i>et al</i> , 2011
<i>Pleuroloba quoyi</i>	AMS 397375	HQ660024	HQ659892		Dayrat <i>et al</i> , 2011
<i>Pythia borneensis</i>	SMF 346428	KM281116	KM281031	KM281150	Romero <i>et al</i> , 2016
<i>Pythia cecillei</i>	UF 339082	HQ660025	HQ659893		Dayrat <i>et al</i> , 2011
<i>Smeagol phillipensis</i>	EED-Phy-878	FJ917283	FJ917263	KM281155	Dinapoli <i>et al</i> , 2010
<i>Trimusculus reticulatus</i>	CASIZ 177988	NC016193	NC016193		White <i>et al</i> , 2011
<i>Trimusculus afer</i>	JLU-SZBDF 2007.001	EF489388	EF489309		Klussmann-Kolb <i>et al</i> , 2008
<i>Onchidella borealis</i>		DQ991936	DQ991936	KM281153	Medina <i>et al</i> , 2011
<i>Onchidella carpenteri</i>		NC012376	NC012376	KM281154	Grande <i>et al</i> , 2008

2 结果

2.1 形态分类学

腹足纲 Class Gastropoda Cuvier, 1795

异鳃亚纲 Subclass Heterobranchia Burmeister, 1837

耳螺科 Family Ellobiidae L. Pfeiffer, 1854 (1822)

耳螺属 *Ellobium* Röding, 1798

Type species: *Ellobium aurismidae* (Linnaeus, 1758)

特征 贝壳较大, 壳长 25~100 mm, 壳质薄或厚, 壳面被有一层黄褐色的壳皮。螺旋部低或较高, 体螺层

大, 约占壳长的 4/5, 壳表雕刻有颗粒状的螺纹和不甚明显的纵纹。壳口约占体螺层高度的 4/5, 外唇薄或增厚, 轴唇上具斜的、呈扭曲状的齿。

2.1.1 中国耳螺 *Ellobium chinense* (Pfeiffer, 1855) (图 1a~1c)

Auricula chinensis L. Pfeiffer, 1854: 155. *Ellobium chinensis*: 马绣同, 1982: 39, text-fig. 40; 齐钟彦等, 1985: 1, text-fig; Okutani, 2000: 821, pl. 407, fig. 19; Min, 2004: 339, fig. 1068; 张素萍, 2008a: 257, lower figure; 张素萍, 2008b: 545.

模式标本产地 中国。

标本采集地 江苏(盐城)。

观察标本 9 个标本, MBM287888, 江苏盐城 (32°46'N 120°58'E), 潮间带盐沼地, 2020.5, 吕宜家采。

形态描述 贝壳大型, 长 36.5 mm, 宽 16.5 mm, 呈长卵圆形, 壳质坚厚。壳顶钝, 常被腐蚀。螺旋部低; 体螺层高大。缝合线浅。各螺层在缝合线下方有一不甚明显的收缩部。壳面雕刻有细密的螺纹和纵向生长线, 两者相交成布纹状, 此外, 壳面还被有一层黄褐色的壳皮。壳口呈长耳状, 上端较窄, 下端宽; 外唇中部和底部增厚, 轴唇上有两个较发达的齿。

生态习性 生活于高潮线附近的红树林或盐沼中。

地理分布 该种的模式标本产自中国。在中国分布于江苏、浙江、台湾、广东、海南岛、香港等地(马绣同, 1982; 张宽敏, 1984; 蔡立哲等, 1998; 刘毅等, 2011; 刘毅, 2013; 张素萍, 2018a, 2018b)。国外见于越南、日本(东京湾、三河湾、濑户内海、有明海)和韩国(全罗南道)。

注: 中国耳螺由于对环境变化极为敏感, 在日本和韩国的生境狭窄, 目前已被日本和韩国的红色名录列为濒危或易危物种(Kimura, 2012; Suh *et al*, 2014)。

女教士螺属 *Pythia* Röding, 1798

Type species: *Pythia scarabaeus* (Linnaeus, 1758)

特征 贝壳中等大小, 壳质薄而坚实。螺旋部呈锥形, 体螺层大。壳面无雕刻, 仅具细微的纵向生长纹。贝壳背腹侧扁。壳口较狭窄, 外唇和轴唇上均具发达的齿状突起。

2.1.2 赛氏女教士螺 *Pythia cecillii* (R. A. Philippi, 1847) (图 1d~1f) *Scarabus cecillii* R. A. Philippi, 1847: 122, 123.

Pythia cecillei [sic]: 齐钟彦等, 1985: 2, text-fig; Okutani, 2000: 817, pl. 406, fig. 3; 张素萍, 2008a:

258, lower figure; 张素萍, 2008b: 545.

模式标本产地 中国。

标本采集地 江苏(盐城)。

观察标本 2 个标本, MBM287889, 江苏盐城 (32°46'N, 120°58'E), 潮间带盐沼地, 2020.5, 吕宜家采。

形态描述 贝壳中等大小, 长 21.2 mm, 宽 13.0 mm, 呈卵圆形, 壳质薄。螺旋部呈锥形, 较低矮; 体螺层膨大, 基部紧缩不甚明显。螺层边缘较平直。缝合线浅。壳面光滑, 无雕刻, 仅具细微的纵向生长纹。壳面颜色有变化, 幼体标本壳面夹杂有白色的云斑, 成熟个体壳面隐约可见深褐色的螺带。壳口较狭窄, 外唇稍增厚, 内缘具一条纵脊, 其上有 5 枚大小不等的齿, 轴唇上有 3 枚发达的齿。

生态习性 生活于高潮线附近的海滩或盐沼中。

地理分布 该种以往在我国的广东、广西、香港、台湾有分布(蔡立哲等, 1998; 张素萍, 2008b; 刘毅等, 2012), 本研究所采用的标本采自江苏盐城, 其分布范围已明显北移扩展到黄海区域; 此外, 日本南部海域(濑户和九州)也有报道(Okutani, 2000)。

肋耳螺属 *Laemodonta* R. A. Philippi, 1846

Type species: *Laemodonta octanfracta* (Jonas, 1845)

特征 贝壳小型, 壳质厚而坚实。螺旋部呈锥形, 体螺层膨大。壳面雕刻有发达的低平螺肋, 无纵肋。壳口较宽, 呈耳状, 外唇增厚, 外唇内缘和轴唇上均具有发达的齿状突起。

2.1.3 教徒肋耳螺 *Laemodonta exaratooides* Kawabe, 1992(图 1g~1i) *Laemodonta* (Plecotrema) *exaratooides* Kawabe, 1992: 6, fig.1.

Laemodonta exaratooides: Okutani, 2000: 819, pl. 816, fig. 10; Min, 2004: 341, fig. 1071; Fukuda *et al*, 2010: 75, figs. 1~3.

模式标本产地 日本(神奈川县)。

标本采集地 山东(青岛)、大连(石槽村)。

观察标本 1 个标本, MBM287890, 青岛太平湾 (36°05'N, 120°36'E), 高潮带岩礁, 2023.7, 陈龙飞采; 2 个标本, MBM287891, 大连石槽村 (38°52'N, 121°41'E), 2023.07.06, 中潮带岩礁, 张树乾采。

形态描述 贝壳小型, 长 5.3 mm, 宽 3.3 mm, 呈卵形, 壳质坚厚。螺旋部呈锥形, 较低矮; 体螺层膨大。螺层边缘较平直。缝合线浅。壳面雕刻有低平的螺肋, 在缝合线下方的螺肋较为粗壮, 无纵肋。壳表颜色黄褐色, 被有一层薄的壳皮, 其上有毛发状突起。

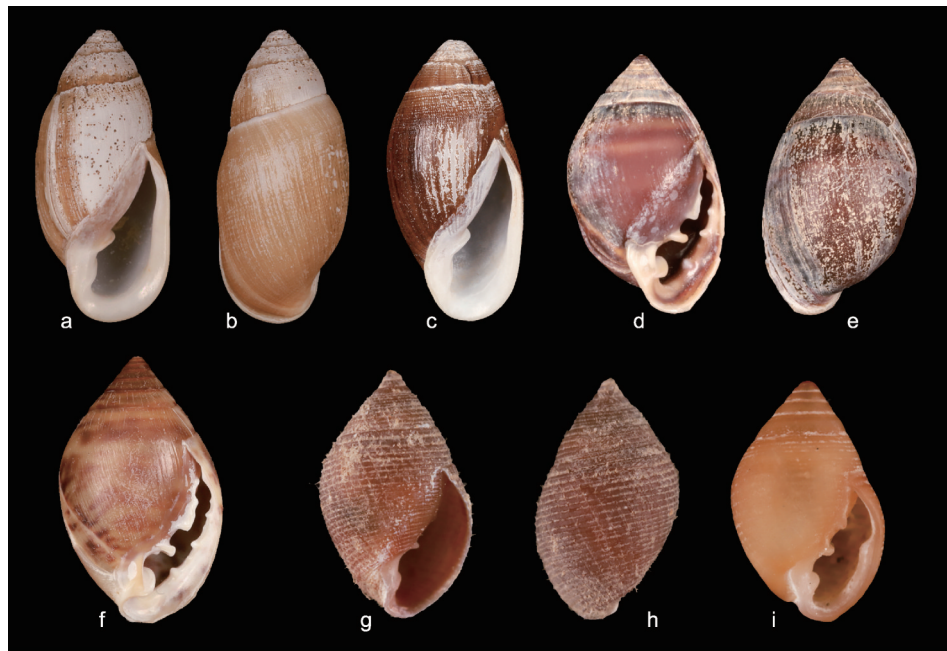


图 1 黄海 3 种耳螺的贝壳

Fig.1 Shells of three ellobiids from the Yellow Sea

注: a~c. 中国耳螺 *Ellobium chinense* (Pfeiffer, 1854); d~f. 赛氏女教士螺 *Pythia cecillii* (Philippi, 1847); g~i. 教徒肋耳螺 *Laemodonta exaratooides* Kawabe, 1992。比例尺: a, b: 35.5 mm; c: 28.4 mm; d, e: 21.2 mm; f: 15.8 mm; g, h: 5.2 mm; i: 5.3 mm

壳口较狭窄, 呈长卵圆形, 外唇稍增厚, 内缘上方具 1 枚发达的齿状突起, 轴唇上有 3 枚发达的齿, 滑层发达, 边缘增厚。脐孔闭合, 上有螺肋。

生态习性 生活于潮间带岩礁和石砾下。

地理分布 教徒肋耳螺之前仅见于韩国 (济州岛南济州郡) 和日本 (东北至九州), 在我国系首次发现和报道。

讨论 刘毅等 (2011) 对中国沿海的耳螺科种类进行整理时, 报道了 10 种肋耳螺。其中, 除点环肋耳螺 *L. exarata* 在福建沿海有分布外, 其余全部种类均分布

在南海, 从未在我国黄海有过报道。教徒肋耳螺之前仅见于贝壳, 无分子数据, 其分类地位一直存疑 (Fukuda *et al*, 2010)。本研究首次基于分子系统发育分析对其分类地位进行了确认。

2.2 CO I 基因分析和系统发育分析

本研究获得的教徒肋耳螺的基因序列已提交至 GenBank, 基因序列号见表 1。将测得的 CO I 基因序列与 GenBank 下载的同属其他种的 CO I 基因序列进行对比分析, 两端对齐, 获得一致序列 583 bp。基于 Kimura-2-parameter 模型计算各肋耳螺属种类的种内

表 2 基于 CO I 序列的肋耳螺属物种间 *p*-distance 遗传距离Tab 2 *p*-distance among *Laemodonta* species based on COI sequences

物种名	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1. <i>Laemodonta exaratooides</i>									
2. <i>Laemodonta bella</i>	0.227								
3. <i>Laemodonta cubensis</i>	0.203	0.222							
4. <i>Laemodonta monilifera</i>	0.210	0.207	0.199						
5. <i>Laemodonta monilifera</i>	0.210	0.207	0.199	0.000					
6. <i>Laemodonta octanfracta</i>	0.238	0.220	0.233	0.222	0.222				
7. <i>Laemodonta punctatostriata</i>	0.209	0.218	0.216	0.197	0.197	0.201			
8. <i>Laemodonta punctatostriata</i>	0.196	0.230	0.214	0.208	0.208	0.205	0.007		
9. <i>Laemodonta punctatostriata</i>	0.210	0.216	0.218	0.197	0.197	0.205	0.004	0.007	
10. <i>Laemodonta typica</i>	0.223	0.191	0.205	0.212	0.212	0.214	0.221	0.224	0.219

及种间遗传距离(表 2)。7 种肋耳螺属种类的种内遗传距离为 0%~0.7%, 种间遗传距离为 19.6%~23.8%。比较教徒肋耳螺与其余 6 种肋耳螺遗传距离可知, 教徒肋耳螺与 *Laemodonta punctatostriata* 的遗传距离最近(19.6%~20.9%), 与 *Laemodonta octanfracta* 的遗传距离最远(23.8%)。

基于 CO I、16S rRNA 和 H3 基因构建的耳螺科系统发育树显示, 教徒肋耳螺 *Laemodonta exaratoidea* Kawabe, 1992 与其他肋耳螺属种类聚在一起, 形成一个单系分支且置信度高(PP=0.99)。肋耳螺属随后与女教士亚科 Pythiinae 的其他种类聚在一起, 该结果与 Romero 等(2016)的研究结果相一致(图 2)。该结果确定了教徒肋耳螺在耳螺科中的分类地位。

3 讨论

本研究中, 作者对采自黄海的耳螺标本进行了分类学研究, 鉴定为 3 属 3 种, 即中国耳螺、赛氏女教士螺和教徒肋耳螺。除中国耳螺标本较多外, 其余两种仅分别发现 2 个和 3 个个体。作者认为这可能与耳螺科不同种类的分布特点和种群数量有关。除少数种类外, 大部分耳螺在空间分布上属于狭分布种, 甚至高度狭分布种(Morton, 1955; Okutani, 2000; De Frias Martins, 2001)。刘毅等(2011)通过调查中国沿海红树林区的耳螺种类发现, 除中国耳螺等少数种为广布种且栖息密度和生物量较高外, 绝大多数种类为狭分布种或高度狭分布种, 有些种类如奥克肋耳螺 *Laemodonta octanfracta* (Jonas, 1845)仅在 1 个地点被记录, 且个体数量稀少。需要指出的是, 由于目前对黄海耳螺科的调查尚处于起始阶段, 其真实的种群数量和定殖情况还有待于进一步调查和确认。

耳螺科是典型的暖水性类群, 主要生活在低纬度的热带和亚热带海域, 仅少数种类生活在温带海区的盐沼地中(Morton, 1955; Martins, 1986)。在我国沿海, 迄今已经报道的 59 种耳螺, 几乎全部分布在福建省以南的热带或亚热带(刘毅等, 2011)。毫无疑问, 高纬度的低海温是限制耳螺向北扩散的主要原因。前期学者通过分析不同的生物类群指出, 黄海底栖动物区系属暖温带和亚热带混合类型(刘瑞玉等, 1963; 张玺等, 1963)。南黄海尤其是东南隅处于黑潮支流黄海暖流的控制之下, 冬季水温较高, 因此, 这个区域内底栖动物的暖水性质非常突出(崔玉珩等, 1979)。一些耳螺

种类在黑潮暖流的影响下可由热带和亚热带海域扩散至韩国南部和日本中部(Inoue *et al.*, 2022)。与之相反, 黄海西岸和北黄海受黑潮暖流的影响较小, 加之黄海冷水团的影响, 常年海水温度较低, 限制了暖水种的向北扩布。

我国对于渤海湾软体动物的调查和研究起始于 20 世纪 20 年代(Grabau *et al.*, 1928), 自此之后的数十年间, 持续对渤海湾潮间带的软体动物开展了系统的调查和采样, 但并未发现有耳螺的分布。虞蔚岩等(2009)在江苏盐城潮间带进行生态学调查时, 发现了中国耳螺在黄海有分布。本文中记述的赛氏女教士螺和教徒肋耳螺在我国黄海均为首次被发现, 其中教徒肋耳螺甚至扩散至黄海北部的青岛和大连。作者认为, 耳螺种类在黄海的不断增多以及向北扩布很可能与全球变暖导致的黄海水温逐年升高有关。已有研究表明, 受人类活动和气候变化的双重影响, 中国近海的海水温度正在逐年上升。在黄海暖流的影响下, 黄海的表层水温自 1950~2021 年以每年(0.09±0.07) °C 的速度增长, 同时, 黄海冷水团的核心水温自 1958~2011 年也以每年 0.02 °C 的速度在增长, 且这一趋势在不断加剧(Wang *et al.*, 2023)。在此背景下, 当前黄海的水温显然已经达到了一些耳螺种类的生存阈值。在黑潮暖流和黄海海流的携带和输送下, 耳螺可由低纬度海域经黄海东南部扩布至黄海北部乃至黄海西部沿岸, 在中国海呈现出由南向北扩布的总体趋势。除耳螺外, 腹足纲中的多变织纹螺 *Nassarius multivocus* H. H. Kool, 2008 和齿纹蜑螺 *Nerita yoldii* Récluz, 1841 以及双壳纲中的熊本牡蛎 *Magallana sikamea* (Amemiya, 1928) 也出现类似的北扩现象, 它们之前仅分布于长江口以南海域, 近年来发现在黄海南部有分布(张均龙等, 2016; Wang *et al.*, 2022)。研究认为, 这些种类的北扩均与该气候变化背景下海水温度的上升有密切关系。

毫无疑问, 海水温度的变化显著影响着海洋生物多样性的格局。随着气候变化的不断加剧, 预测今后将会有更多的暖水种由低纬度海域向高纬度海域扩散。这些“暖水入侵种”在占据生态位的同时, 必然会与本地种类产生竞争, 从而对整个生态系统的结构造成影响, 改变生物多样性格局。然而, 今后的“入侵”规模如何以及对当地生态系统造成的影响程度如何, 目前还缺乏系统可靠的数据进行分析和预测。建议今

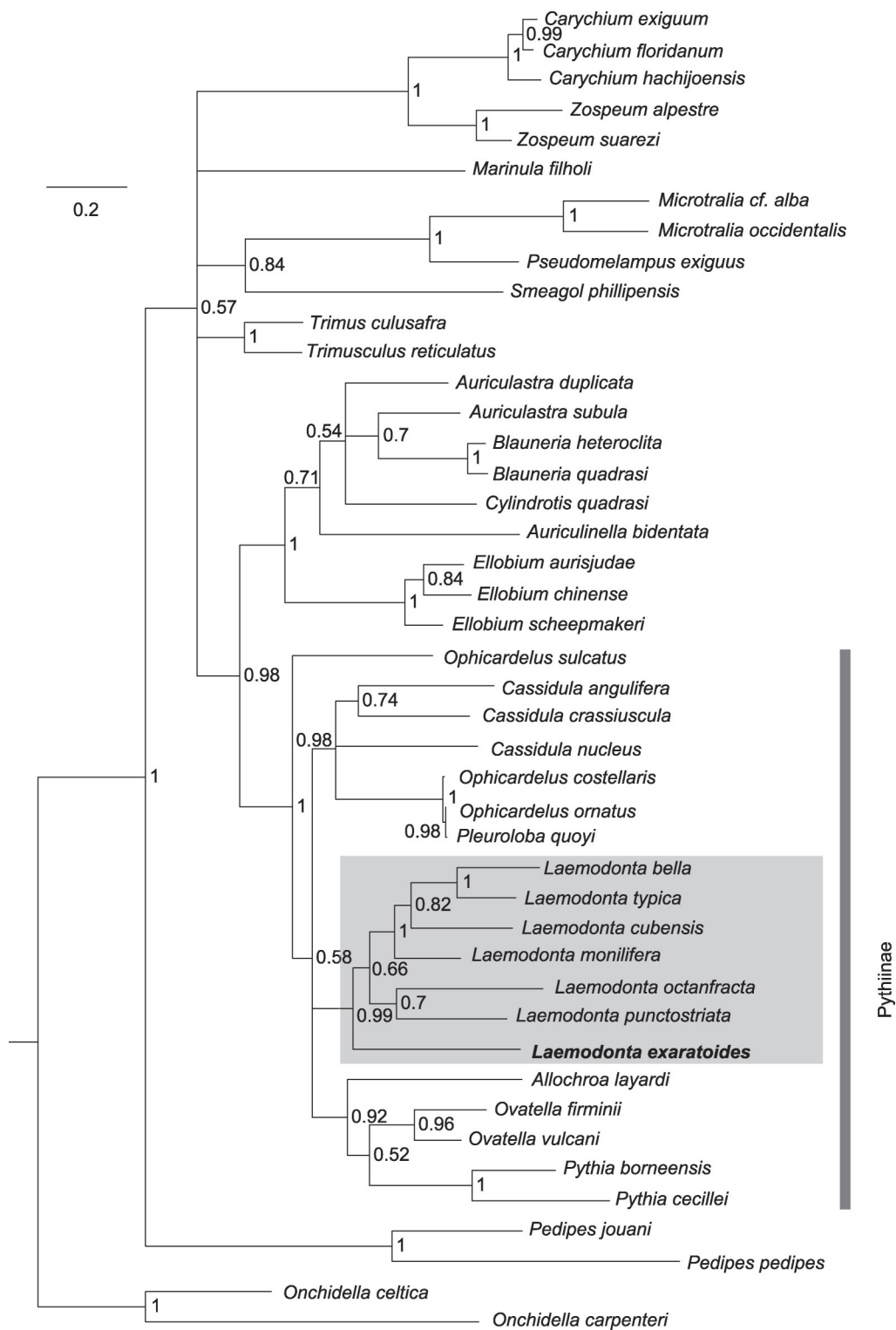


图 2 基于多基因序列(CO I, 16S rRNA, H3)构建的耳螺科系统发育树

Fig.2 Phylogenetic tree of Ellobiidae inferred by Bayesian analysis (BI) based on concatenated dataset of CO I, 16S rRNA, and H3 genes
注: 分支结节处的数字分别代表后验概率, 粗体表示本研究所用样品, 肋耳螺属种类以灰色表示

后持续加强中国近海海洋生物多样性调查和研究, 在此基础上, 进行多学科交叉研究, 广泛应用人工智能

手段, 更准确地预测气候变暖背景下中国近海生物多样性的演化趋势。

致谢 陈龙飞和吕宜家提供了研究标本, 郑舒恺提取扩增了分子序列, 在此一并表示感谢。

参 考 文 献

- 马绣同, 1982. 我国的海产贝类及其采集[M]. 北京: 科学出版社: 39-40.
- 刘瑞玉, 徐凤山, 1963. 黄、东海底栖动物区系的特点[J]. 海洋与湖沼, 5(4): 306-321.
- 刘毅, 2013. 中国红树林区的耳螺[J]. 贝壳与贝壳学, 1(2): 22-30.
- 刘毅, 王琨, 王文卿, 等, 2011. 中国红树林区的耳螺[J]. 生物多样性, 19(6): 723-728.
- 刘毅, 王琨, 王文卿, 等, 2012. 耳螺的研究现状与展望[J]. 动物学杂志, 47(1): 124-132.
- 齐钟彦, 马绣同, 刘月英, 1985. 中国动物图谱-第四册-软体动物[M]. 北京: 科学出版社: 1-115.
- 张均龙, 肖宁, 蒋维, 等, 2016. 近 50 年黄海大型底栖动物与鱼类优势类群的区系组成与变化趋势[C] // 中国生物多样性保护与研究进展 XI: 37-48.
- 张素萍, 2008a. 中国海洋贝类图鉴[M]. 北京: 海洋出版社: 1-383.
- 张素萍, 2008b. 软体动物门、腹足纲、耳螺科[M] // 刘瑞玉. 中国海洋生物名录. 北京: 科学出版社: 545.
- 张玺, 齐钟彦, 张福绥, 等, 1963. 中国海软体动物区系区划的初步研究[J]. 海洋与湖沼, 5(2): 124-138.
- 张宽敏, 1984. 台湾产陆栖贝类目录[J]. 贝友, 9: 2-41.
- 崔玉珩, 唐质灿, 徐凤山, 1979. 黄海的温度状况和底栖动物的某些特点[J]. 海洋湖沼通报(2): 56-58.
- 虞蔚岩, 李朝晖, 华春, 等, 2009. 江苏盐城东台互花米草滩涂底栖无脊椎动物的多样性分析[J]. 海洋湖沼通报, (1): 123-128.
- 蔡立哲, 谭凤仪, 黄玉山, 1998. 香港东部红树林区大型底栖动物种类组成与数量分布特点[J]. 厦门大学学报(自然科学版), 37(1): 115-121.
- COLGAN D J, MCLAUCHLAN A, WILSON G D F, *et al*, 1998. Histone H3 and U2 snRNA DNA sequences and arthropod molecular evolution [J]. Australian Journal of Zoology, 46 (5): 419-437.
- DAYRAT B, CONRAD M, BALAYAN S, *et al*, 2011. Phylogenetic relationships and evolution of pulmonate gastropods (Mollusca): new insights from increased taxon sampling [J]. Molecular Phylogenetics and Evolution, 59 (2): 425-437.
- MARTINS A M D F, 1986. Anatomy and systematics of the western Atlantic Ellobiidae (Gastropoda: Pulmonata) [J]. Malacologia, 37(2): 163-332.
- DE FRIAS MARTINS A M, 2001. Ellobiidae-lost between land and sea [J]. Journal of Shellfish Research, 20(1): 441-446.
- DINAPOLI A, KLUSSMANN-KOLB A, 2010. The long way to diversity—phylogeny and evolution of the Heterobranchia (Mollusca: Gastropoda) [J]. Molecular Phylogenetics and Evolution, 55(1): 60-76.
- FOLMER O, BLACK M, HOEH W, *et al*, 1994. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome *c* oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates [J]. Molecular Marine Biology and Biotechnology, 3(5): 294-299.
- FUKUDA H, KAWABE K, 2010. Lectotype designation and redescription of *Laemodonta exaratoidea* Kawabe, 1992 (Gastropoda: Pulmonata: Ellobiidae) [J]. Venus, 69(1/2): 75-79.
- GIRIBET G, OKUSU A, LINDGREN A R, *et al*, 2006. Evidence for a clade composed of molluscs with serially repeated structures: monoplacophorans are related to chitons [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 103(20): 7723-7728.
- GRABAU A W, KING S G, 1928. Shells of Peitaiho [M]. 2nd ed. Peking: Peking Laboratory of Natural History: 1-279.
- GRANDE C, TEMPLADO J, ZARDOYA R, 2008. Evolution of gastropod mitochondrial genome arrangements [J]. BMC Evolutionary Biology, 8(1): 61.
- INOUE K, YAHAGI T, KIMURA T, *et al*, 2022. Population differentiation of the endangered salt-marsh snail *Ellobium chinense* in Japan (Gastropoda: Ellobiidae) [J]. Plankton and Benthos Research, 17(1): 66-75.
- KATOH K, STANDLEY D M, 2013. MAFFT multiple sequence alignment software version 7: improvements in performance and usability [J]. Molecular Biology and Evolution, 30(4): 772-780.
- KAWABE K, 1992. On ellobiids of Japan—some species and their habitats and distribution ranges [J]. Kakitsubata, (18): 6-12.
- KIMURA S, 2012. *Ellobium chinense* (Pfeiffer, 1855) [M] // Threatened Animals of Japanese Tidal Flats: Red Data Book of Seashore Benthos. Tokyo: Tokai University Press: 285.
- KLUSSMANN-KOLB A, DINAPOLI A, KUHN K, *et al*, 2008. From sea to land and beyond—new insights into the evolution of euthyneuran Gastropoda (Mollusca) [J]. BMC Evolutionary Biology, 8: 57.
- MEDINA M, LAL S, VALLÈS Y, *et al*, 2011. Crawling through time: transition of snails to slugs dating back to the Paleozoic, based on mitochondrial phylogenomics [J]. Marine Genomics, 4(1): 51-59.
- MIN D H, 2004. Mollusks in Korea [M]. Seoul: Min Molluscan Research Institute: 1-566.
- MORTON J E, 1955. The functional morphology of the British Ellobiidae (Gastropoda, Pulmonata) with special reference to the digestive and reproductive systems [J]. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 239(661): 89-160.
- OKUTANI T, 2000. Marine Mollusks in Japan [M]. Tokyo: Tokai University Press: 452-499.
- PALUMBI S, MARTIN A, ROMANO S, *et al*, 2002. The Simple Fool's Guide to PCR [M]. Honolulu: Department of Zoology and Kewalo Marine Laboratory: 45.
- PFEIFFER L, 1854. Synopsis Auriculaceorum [J]. Malakozoologische Blätter. Cassel (Theodor Fischer), 1(5): 145-156.
- PHILIPPI R A, 1847. Testaceorum novorum centuria [J]. Zeitschrift für Malakozoologie, 4(8): 113-127.
- Puslednik L, Serb J M, 2008. Molecular phylogenetics of the Pectinidae583 (Mollusca: Bivalvia) and effect of increased

- taxon sampling and outgroup 584 selection on tree topology [J]. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 48: 1178-1188.
- ROMERO P E, PFENNINGER M, KANO Y, *et al*, 2016. Molecular phylogeny of the Ellobiidae (Gastropoda: Panpulmonata) supports independent terrestrial invasions [J]. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 97: 43-54.
- SUH M H, LEE B Y, KIM S T, *et al*, 2014. Korean Red List of Threatened Species [M]. 2nd ed. Incheon: National Institute of Biological Resources: 1-246.
- WANG F, LI X G, TANG X H, *et al*, 2023. The seas around China in a warming climate [J]. *Nature Reviews Earth & Environment*, 4(8): 535-551.
- WANG J, CHENG Z Y, DONG Y W, 2022. Demographic, physiological and genetic factors linked to the poleward range expansion of the snail *Nerita yoldii* along the shoreline of China [J]. *Molecular Ecology*, 31(17): 4510-4526.
- WEIGAND A M, JOCHUM A, PFENNINGER M, *et al*, 2011. A new approach to an old conundrum—DNA barcoding sheds new light on phenotypic plasticity and morphological stasis in microsnails (Gastropoda, Pulmonata, Carychiidae) [J]. *Molecular Ecology Resources*, 11(2): 255-265.
- WEIGAND A M, JOCHUM A, SLAPNIK R, *et al*, 2013. Evolution of microgastropods (Ellobioidea, Carychiidae): integrating taxonomic, phylogenetic and evolutionary hypotheses [J]. *BMC Evolutionary Biology*, 13: 18.
- WHITE T R, CONRAD M M, TSENG R, *et al*, 2011. Ten new complete mitochondrial genomes of pulmonates (Mollusca: Gastropoda) and their impact on phylogenetic relationships [J]. *BMC Evolutionary Biology*, 11: 295.

THE NORTHWARD SHIFT IN CHINA WATERS OF THREE ELLOBIID SPECIES FOUND IN THE YELLOW SEA (GASTROPODA, ELLOBIIDAE)

ZHANG Shu-Qian, ZHANG Su-Ping, ZHANG Jun-Long

(Laboratory of Marine Organism Taxonomy and Phylogeny, Qingdao Key Laboratory of Marine Biodiversity and Conservation, Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Qingdao 266071, China)

Abstract During investigations on the intertidal zone of the Yellow Sea (2020~2023), several ellobiid gastropods were sampled. Morphological observations of the specimens suggest that they represent three species, including *Ellobium chinense* (Pfeiffer, 1855) and *Pythia cecillii* (R. A. Philippi, 1847) from Yancheng in Jiangsu, and *Laemodonta exaratooides* Kawabe, 1992 from Qingdao in Shandong, and Dalian in Liaoning. Of them, *Laemodonta exaratooides* Kawabe, 1992 is a species new to China. In this study, the specimens were described and illustrated based on shell morphology. The systematic position of *Laemodonta exaratooides* Kawabe, 1992 was clarified by reconstructing the Bayesian phylogenetic tree based on two mitochondrial (COI, 16S rRNA) and nuclear (H3) genes. Ellobiidae is a group distributed mainly in the tropical and subtropical seas. In China, only *Ellobium chinense* was reported to spread northward to the southern Yellow Sea. The three ellobiid species recorded in this study shows that the number of ellobiids in the Yellow Sea is constantly increasing and their distribution range has significantly expanded northward. This phenomenon may be related to the continued increase in the seawater temperature of the Yellow Sea caused by global warming. The results expand diversity knowledge of molluscs from Chinese waters, and provide new information for better understanding of the distribution expansion of molluscs under the background of climate change.

Key words Ellobiidae; *Laemodonta*; Yellow Sea; Indo-Pacific Convergence Region; new record; warming climate