

多板纲软体动物系统分类学研究进展

Progress of the systematics of Polyplacophora (Mollusca)

张均龙, 徐凤山, 张素萍

(中国科学院 海洋研究所, 山东 青岛 266071)

中图分类号: Q959.21

文献标识码: A

文章编号: 1000-3096(2013)04-0111-07

1 多板纲软体动物简介

多板纲(Polyplacophora)软体动物又被称为石鳖, 大部分的种类生活在潮间带和潮下带浅水区的岩石上, 营底栖附着生活, 但也有一些种类生活在较深的海域, 是生态群落中的重要一员。多板纲软体动物现生种超过 940 种^[1], 化石种约 430 种^[2]。它们分布于从热带到极地的世界各大洋中, 其中北美西海岸和澳大利亚海域是多板纲软体动物分布最集中的区域, 已知种类中至少有一半分布于此。

多板纲软体动物身体一般呈椭圆形, 背腹扁平, 具有明显的两侧对称, 可以分为头、足和内脏囊三部分。头部位于腹面的前方, 呈圆柱状, 其上有一短而向下弯曲的吻, 吻中央为口。足部占腹面的绝大部分, 位于头部的后方, 与口分离。腹面后部有肛门。多板纲软体动物通过它们强壮而又宽大的足部附着在岩石或其他附着基上。背部有石灰质的贝壳, 一般由八块壳(片)板(shells 或 valves)组成, 也有极少的种类有六块、七块甚至九块壳板^[3], 这是它们与其他纲的软体动物在外形上的最大不同。通常这些壳板由前至后呈覆瓦状排列在一起, 但也有少数种类, 后面的几块壳板分开排列, 不与前面的壳板相连。壳板分为三类: 最前面一块板呈半月形, 为头板(head valve); 最后端一块板呈元宝形, 为尾板(tail valve); 中间的几块板大小略有差异, 形状和构造基本近似, 被称为中间板(intermediate valves)。壳板上层暴露在体外, 通常有雕刻和颜色, 为盖层(tegmentum), 壳板内层有一厚的连接层(articulamentum)。壳板的形状、大小、花纹雕刻、排列方式和嵌入片上齿裂数目等常随种类不同而各异, 因此成为多板纲形态分类的重要依据之一。在贝壳的周围有一圈外套膜, 称为环带(girdle)。环带上有角质层, 因种类的不同, 其上分别生有石灰质或角质的鳞片、小棘、小刺、针束等。

这些附属物的形状、大小、排列方式也是重要的分类特征。在足与外套膜之间有一窄沟, 为外套沟, 外套沟内有成对的本鳃(ctenidia), 呈羽状, 鳃的数目因种而异。多板纲软体动物通过分布在环带和贝壳表面众多的感觉器官——微眼(esthetes 或 aesthetes)感觉周围的环境。除微眼外, 尾裂石鳖科(Schizochitonidae)和石鳖科(Chitonidae)等种类还具有大的眼点(ocelli)。多板纲软体动物进食的齿舌(radula)上有很多横向排列的尖锐小齿, 每一横列有小齿 17 个, 齿式为: 4·3·3·3·4。与其他腹足类动物相比, 多板纲软体动物的齿舌形态相对稳定, 变异较小, 可用于物种的鉴定。

多板纲软体动物为开管式循环, 有一颗心脏; 一对肾脏开口于外套腔内; 神经系统简单, 由侧神经索和足神经索组成。除少数种为雌雄同体外, 大多数为雌雄异体, 主要为卵生, 少数卵胎生。受精卵在外界或在雌体外套沟中发育孵化, 经自由游泳的担轮幼虫阶段后, 幼虫下沉附着发育成幼体。同帽贝一样, 大多数多板纲软体动物通过齿舌刮取岩石表面的硅藻和其他的微藻生活, 还有一些进食大型藻类的叶片, 也有个别种类通过巨大的环带捕食小的端足类动物、放射虫、有孔虫、海绵、或甲壳动物和环节动物的幼虫等生活, 深海中的某些种类甚至是依靠热泉来维持自身的生存^[4]。

2 多板纲软体动物研究价值

多板纲软体动物的肉可食用, 我国福建和海南

收稿日期: 2012-10-26; 修回日期: 2012-12-01

基金项目: 山东省科技发展计划项目(2012GHY11537)

作者简介: 张均龙(1983-), 男, 山东潍坊人, 助理研究员, 博士, 从事软体动物分类学和底栖生态学研究, 电话: 0532-82898901, E-mail: zhangjunlong911@hotmail.com; 张素萍, 通信作者, 研究员, E-mail: museum@qdio.ac.cn

岛的居民常采捕琉球花棘石鳖(*Acanthopleura loochooana*)和日本花棘石鳖(*A. japonica*)为食,而北方沿海食用者较少;俄罗斯远东海和日本北部的人们常食用大型的史氏隐板石鳖(*Cryptochiton stelleri*);在印度、安的列斯群岛、百慕大群岛等地区也有以多板纲软体动物为食的习惯。多板纲软体动物还有一定的药用价值^[5],具有软坚散结、活血止痛、清热解毒之功效。有研究发现红条毛肤石鳖(*Acanthochiton rubrolineatus*)的提取物具有免疫活性,对肿瘤细胞^[6-7]、淋巴细胞^[7-8]、金黄色葡萄球菌^[9]等有高抑制性,具有筛选天然活性物质的潜力。由于齿舌中矿化了大量以纳米颗粒形式存在的磁铁矿,多板纲软体动物受到了生物学家、物理学家和材料学家们的关注,成为生物矿化、磁性物质及天然纳米材料最理想的研究对象^[10-13]。因此,无论是从石鳖的食用、药用价值还是从石鳖的齿舌作为磁性纳米材料来看,均具有较好的研究和开发前景。

多板纲软体动物是海滨岩石岸及较粗底质海区最为常见的种类,它们对环境能够起到很好的指示作用,在动物生态学、动物区系和动物地理学等方面的研究上具有特殊的意义。多板纲软体动物是软体动物中较为原始的一个门类,它们很早就从其他软体动物中分化出来^[14],但在进化过程中其外形和生活习性上相对保守^[3],有超过 5 亿年的化石显示,它们的外形和生活习性没有发生较大的改变^[4,15],多板纲软体动物因此被称为“活化石”。它们处在软体动物系统进化树的中心位置,在系统发育与演化中占有重要的地位,对于它们的了解更有助于对整个软体动物系统演化关系的研究,寻找软体动物共同祖先。此外,由于它们具有坚硬的石灰质外壳,在不同地质时期的地层中能以很好的化石状态保存下来,对地层的鉴定和古生态学方面也提供了有价值的资料^[16]。

综上所述,多板纲软体动物是一个非常重要的类群,但是相对于其他软体动物而言,人们对其知之甚少,因此需要给予足够的重视,应加强对它们的研究。

3 多板纲软体动物系统分类学研究历史

自从林奈^[17]1758 年首先描述了 4 种石鳖以来,随后的几十年间,多板纲软体动物逐渐引起了生物学家的注意,之后出现了大量的关于石鳖的报道。Sowerby II^[18]在《The Conchological Illustrations》中记

录了 102 种。Reeve^[19]在 1847 年出版的《Conchologia Iconica》中共描述了 201 种。但是他们都是根据外部形态进行分类研究,忽略了内部形态特征,并且描述不够详尽。

早在 1825 年 de Blainville^[20]就对多板纲软体动物进行了系统的分类研究,他将多板纲软体动物分成几个部分,并进行了整体描述,定义了属的鉴别特征,并对壳板各部分作了命名。1847 年 Gray^[21]在 de Blainville 研究的基础上,主要依据外部形态,尤其是嵌入片特征,进一步进行系统的分类学研究,并且指出了所有已知属的同物异名和模式种。随后,Gray^[22]在 1857 年又进行了修订和补充,并得到了 Adams 等^[23]的认可。他们将多板类作为科分成了石鳖(Chitoninae)和隐板石鳖(Cryptoplacinae)两个亚科。这一系统的最大缺点是过分夸大了环带孔的重要性,并且对嵌入片的特征理解不够全面。这一缺点导致他们对许多种的归类出现错误。Dall^[24]根据 Carpenter 的工作,对多板纲软体动物进行了更为细致的划分。1889 年,他进一步完善了这一系统,把多板类动物分为 Eochitonia 和 Opsichitonia 两个超科(分别为 Carpenter 的正型多板动物 Chitones regulares 和异型多板动物 Chitones irregulars),共 9 科^[25]。Fischer^[26]等一些早期的学者也曾对多板类分类系统进行研究。

早期最为经典的著作是 Pilsbry^[27]的《Manual of Conchology, Polyplacophora》。这部书主要根据壳板连接层表面的刻纹等特征给出了新的分类系统,包括 3 个超科、6 个科、38 个属。共计 500 多种,列有详细的同物异名和参考文献,大部分种都附有多个图片;此外,书中还给出了科和亚科的遗传图以及属的检索表。这部书被后来的多板纲研究者奉为经典之作。Thiele^[28]在 1893 年建立了 23 个新属,但是,除 *Rhyssoplax* 作为石鳖的一个亚属予以保留以外,其他一些属都基本被现在的分类系统所废弃。Thiele^[29]在 1909~1910 年又对世界范围内分布的多板纲软体动物进行较全面系统的分类和形态描述,构建了一个新的分类系统,依据形态特征等分类依据,建立了鳞侧石鳖亚目(Lepidopleurina)和石鳖亚目(Chitonina)两个亚目。根据对瑞典多板纲软体动物化石等的研究,Bergenhayn^[30-31]也提出了整个多板纲的分类系统。Smith 在 Moore 主编的《Treatise on Invertebrate Paleontology》^[32]著作中对现生和化石的多板纲分类系统进行了总结。

Van Belle^[33-34]主要根据 Bergenhayn^[30-31]的分类系统将现生的多板纲软体动物全部归为新有甲目(Neoloricata), 下分三个亚目。后来, Gowlett-Holmes^[35]将单型属 *Chorioplax* 放在 *Chorioplacina* 亚目下。经过 Kass 和 Van Belle^[36]修正后, 使得多板纲的分类系统更加完善和合理。这一分类系统将现生多板纲分为四个亚目: 鳞侧石鳖亚目(*Lepidopleurina*)、*Chorioplacina* 亚目、锉石鳖亚目(*Ischnochitonina*)和毛肤石鳖亚目(*Acanthochitonina*)。

Kaas 和 Van Belle^[37]在 1985 年出版了第一卷《Monograph of Living Chitons》, 这套书计划出版 10 卷, 截至 2006 年已出版前 6 卷^[38]。最近, Slieker^[39]编写的《Chitons of the World: An illustrated synopsis of Recent Polyplacophora》, 书中包含了 500 多种多板纲软体动物, 并带有彩图, 其中包括 61 个模式标本。这些著作作为多板纲的分类研究提供了重要的参考资料。

太平洋东岸对多板纲软体动物研究较多也较为透彻, 种类记录较多; 西太平洋的澳大利亚、新西兰、日本、俄罗斯研究也较多, 有较为完备的出版物和大量的关于形态、生态、生理等方面的文献报道。

4 多板纲软体动物系统分类学研究进展和目前存在的问题

目前, 有关多板纲的分类系统仍存在着很多争议。Bergenhayn 及其以后的分类学家主要依据壳板的特征进行分类, 但这在 20 世纪 80 年代后期至 20 世纪 90 年代初引起了很大质疑。如他们将嵌入片作为重要的分类特征, 并根据嵌入片的有无及其裂缝描述了许多新种。但 Sirenko^[40]认为嵌入片在不同的类群和不同的地质年代化石中都是不同的, 对相似环境的适用性进化导致了嵌入片形态的相似性, 这就导致了有些学者将许多全然不同的属和种放在了同一科中。最近有学者发现卵壳形态、鳃的位置和形态、精子的超微结构等也是重要的分类依据, 并用此对多板纲进行分类和系统发育分析^[41-44]。如, 根据鳃的位置和卵壳表面绒毛膜的突起, Sirenko^[42]对石鳖目(*Chitonida*)进行了修订, 将其分成了石鳖亚目(*Chitonina*)和毛肤石鳖亚目(*Acanthochitonina*)2 个亚目; Buckland-Nicks^[43]利用精子的超微结构研究了多板纲软体动物的发育关系。Kass 和 Van Belle 建立的分类系统也受到了极大的挑战。Sirenko^[44]将壳板的

连接层作为一个重要的分类特征将多板纲分为鳞侧石鳖(*Lepidopleurida*)和石鳖(*Chitonida*)两支, 这一观点也得到了 Okusu 等^[14]对 5 个基因位点的序列分析的支持。Sirenko^[40]将微眼、环带、齿舌、鳃、腺体、卵、精子等作为壳板的补充特征对整个多板纲的分类系统进行了全面的修订, 但在他的分类系统中, 仍有 4 个科的分类地位无法确定。最近, 支序分析也发现这一分类系统中存在一定的问题^[15]。因此, 多板纲的分类系统仍需进一步研究和完善。

多板纲在软体动物中的系统发育地位也一直存在争议。de Blainville^[45]在 1816 年将多板类动物从其他软体动物中分离出来, 作为单独的一个纲(*Polyplaxiphora*)。Gray^[46]在 1821 年提出的多板目(*Polyplacophora*)被其他的学者所接受^[47], 并在后来被提升为纲并一直沿用至今。Von Ihering^[48]在 1876 年将有板类动物(*Placophora*)和无板类动物(*Aplacophora*)一起作为双神经纲(*Amphineura*)。但是由于缺少形态上的共同点, 这一定义没有被普遍接受。直到 1891 年, Hatscheck^[49]根据形态学研究, 将有板类动物和无板类动物放在了双神经亚门(*Aculifera*)中, 将其他的软体动物放在了 *Conchifera* 亚门中。

双神经亚门曾一度被废弃, 最近, 经过一些分子系统发育和古生物的分析, 又开始恢复双神经亚门的分类地位^[50-54]。现在主流的两种软体动物系统发育模型都把较高级的软体动物(包括单板纲、双壳纲、掘足纲、腹足纲和头足纲)放在 *Conchifera* 亚门内, 这一点基本没有歧义, 主要的分歧发生在多板类动物的位置上: 一种模型认为新月贝纲(*Neomeniomorpha* = *Solenogastres*)和毛皮贝纲(*Chaetodermomorpha* = *Caudofoveata*)组成了无板类动物, 又与多板类动物一同组成了双神经亚门; 另一种模型认为多板纲与 *Conchifera* 是并列的, 同属于有壳亚门(*Testaria*), 而无板纲是并系的、位于软体动物发育树的基部, 由新月贝纲和毛皮贝纲组成(图 1)^[51]。由此可见, 多板纲软体动物就成了理解整个软体动物系统发育中的关键一环。

5 我国多板纲软体动物研究现状

有关我国沿海多板纲软体动物的调查研究十分欠缺, 著名的贝类学家 Pilsbry^[27]报道了采自香港的一种锉石鳖; 法国学者 Leloup^[55]记载了四种青岛沿

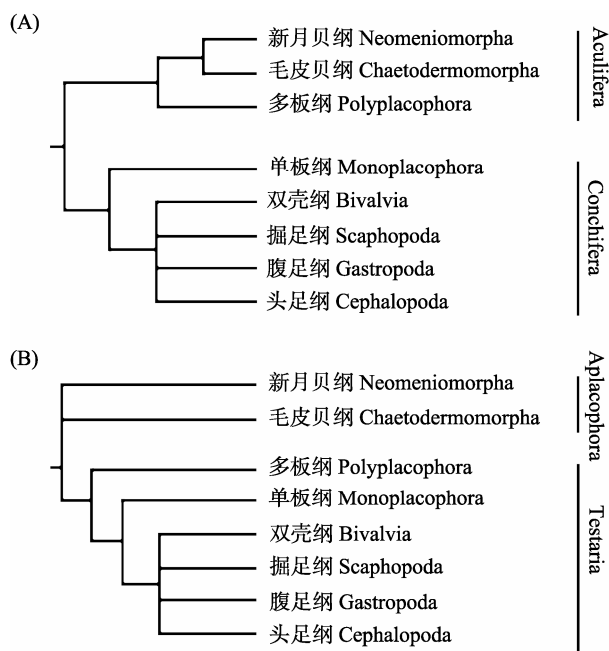


图 1 两种主要的软体动物系统发育模型的拓扑结构 (A) Aculiferan 模型(B) Testarian 模型(引自 Sigwart 和 Sutton^[51])

岸的锉石鳖; Van Belle^[56-57]报道了香港的多板纲软体动物; 另外一些外国学者也曾零星的报道了分布于中国海的石鳖。中国学者对多板纲软体动物的研究起步较晚, 并且不够深入和系统。全国解放后, 中国科学院海洋研究所成立以来, 在全国范围内开展了较系统的潮间带和浅海底栖生物调查, 搜集了大量标本, 在此基础上开展了多板纲软体动物的相关研究, 并描述了我们常见的一些物种。张玺等^[58]在《贝类学纲要》中记载了一些种类。张玺等^[59]在《中国动物图谱》(第一册)中, 记述了 3 个目 7 科 15 种。齐钟彦等^[60]在《黄渤海的软体动物》中报道了黄渤海多板纲的 4 科 9 种。Xu^[61]发表了采自我国东海的多板纲的 1 个新属 2 个新种。Qi^[62]报道了中国海的多板纲软体动物 6 科 17 种。张素萍^[63]在《中国海洋贝类图鉴》也描述了一些我国常见的种类。徐凤山^[64]在《中国海洋生物名录》中记录了中国海多板纲 1 个目 3 个亚目 9 科 47 种。邵广昭等^[65]报道了台湾的 1 目 5 科 20 种。上述记录多为零星的或区域性的报道, 同时也不够全面, 缺少系统研究和多板纲分类学研究的专著。而且对中国沿海多板纲的分布状况和区系特点尚不明确, 并存在着一些鉴定错误和分类混乱现象。

综上所述, 我国对多板纲软体动物的分类一直

处于落后状态, 缺乏全面系统的整理和分类, 并与国际同类研究存在着较大差距, 目前我们所掌握的标本信息还不能完全反映中国海的实际的物种数。而且, 对其分类研究的欠缺已严重限制了对其生理、生态等研究的发展。今后需加强对于我国多板纲软体动物多样性的调查和分类研究, 应注重以下几方面的工作: (1)加强对我国沿海, 尤其是潮间带硬底质区多板纲软体动物的调查采集; (2)世界上对于多板纲软体动物的研究大部分集中在 30 m 以内的浅水区, 而超过 30 m 的潮下带^[66]和深水区的虽已开始受到关注, 但仍然较少^[67], 其调查几乎为空白, 因此开展浅水区多板纲软体动物研究的同时, 应该注重对潮下带和深水区的调查; (3)在依靠传统形态特征的基础上, 借助分子生物学和解剖学等手段, 对多板纲进行分类学研究, 探讨其系统发育关系; (4)加强与国际同行的联系和合作, 通过系统的分类研究, 改变目前我国多板纲软体动物系统分类研究的落后局面。

对多板纲的分类研究, 将依据中国科学院海洋生物标本馆丰富的馆藏标本, 以及进一步的资源调查, 采用分子生物学技术与形态分类学相结合的方法, 对我国沿海分布的多板纲进行系统分类学研究, 探讨其系统演化关系。澄清混淆种、近似种、疑难种的分类地位, 为以后准确鉴定提供所需信息。摸清我国各海区种类的分布特点和资源状况, 通过研究相信一定能在中国沿海发现更多的新种和新记录种, 可为我国的海洋生物多样性研究、多板纲软体动物资源保护和开发利用提供重要的基础资料。

参考文献:

- [1] Schwabe E. A catalogue of Recent and fossil chitons (Mollusca: Polyplacophora). Addenda [J]. Novapex, 2005, 6 (4): 89-105.
- [2] Puchalski S S, Eernisse D J, Johnson C C. The effect of sampling bias on the fossil record of chitons (Mollusca, Polyplacophora) [J]. American Malacological Bulletin, 2008, 25 (1): 87-95.
- [3] Eernisse D J, Clark R N, Draeger A. Polyplacophora [C] // Carlton J T. Light and Smith Manual: Intertidal Invertebrates from Central California to Oregon, 4th Ed. Berkeley, California: University of California Press, 2007: 701-713.
- [4] Eernisse D J. Chitons [C] // Denny M W, Gaines S D. Encyclopedia of Tidepools and Rocky Shores. Berkeley,

- California: University of California Press, 2007: 127-133.
- [5] 姜凤梧, 邓明鲁, 高士贤, 等. 中国药用动物志 第二册 [M]. 天津: 天津科学技术出版社, 1983: 571.
- [6] 张立新, 范晓, 李宪瑾. 山东沿海 21 种海洋无脊椎动物抗肿瘤活性初步筛选 [J]. 海洋科学, 2003, 27 (7): 63-67.
- [7] Zhang L, Fan X, Han L. Antitumor and immune regulation activities of the extracts of some Chinese marine invertebrates [J]. Chinese Journal of Oceanology and Limnology, 2005, 23 (1): 110-117.
- [8] 张立新, 范晓, 牛荣丽. 海洋无脊椎动物提取物免疫调节活性的初步研究 [J]. 中国免疫学杂志, 2003, 19 (11): 739-743.
- [9] 范秋领, 黄才国, 缪辉南, 等. 浙江舟山群岛 12 种海洋动物中生物活性物质的初步筛选 [J]. 中国海洋药物, 2005, 24 (1): 37-39.
- [10] 刘传琳, 赵见高, 崔龙波, 等. 红条毛肤石鳖齿舌形态及矿物成分含量 [J]. 动物学报, 2001, 47 (5): 553-553.
- [11] 钱霞, 刘维, 赵见高. 红条毛肤石鳖齿舌牙齿内的纳米磁性矿物质 [J]. 科学通报, 2002, 47 (1): 10-13.
- [12] Kirschvink J, Lowenstam H. Mineralization and magnetization of chiton teeth: Paleomagnetic, sedimentologic, and biologic implications of organic magnetite [J]. Earth and Planetary Science Letters, 1979, 44 (2): 193-204.
- [13] Brooker L R, Shaw J A. The Chiton Radula: A Unique Model for Biomineralization Studies [C]. // Seto J. Advanced Topics in Biomineralization. InTech, 2012: 65-84.
- [14] Okusu A, Schwabe E, Eernisse D J, et al. Towards a phylogeny of chitons (Mollusca, Polyplacophora) based on combined analysis of five molecular loci [J]. Organisms Diversity & Evolution, 2003, 3 (4): 281-302.
- [15] Sigwart J D. Morphological cladistic analysis as a model for character evaluation in primitive living chitons (Polyplacophora, Lepidopleurina) [J]. American Malacological Bulletin, 2009, 27 (1-2): 95-104.
- [16] Garilli V. Mediterranean quaternary interglacial molluscan assemblages: Palaeobiogeographical and palaeoceanographical responses to climate change [J]. Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology, 2011, 312 (1-2): 98-114.
- [17] Linnaeus C. Systema Naturae, ed. 10 [M]. 1758: 823.
- [18] Sowerby G B. The Conchological Illustrations [M]. London: London Press, 1841.
- [19] Reeve L A. Monograph of the genus *Chiton*, Monograph of the genus *Chitonellus* [C] // Reeve L A. Conchologia Iconica, or illustrations of the shells of molluscos animals. Vol. 4. London: London Press, 1847.
- [20] de Blainville H M. Oscabrelle. Oscabrion. [J]. Dictionnaire des Sciences Naturelles, 1825, 36: 519, 556.
- [21] Gray J E. On the genera of the family Chitonidae [J]. Proceedings of the Zoological Society of London, 1847, 15: 63-70.
- [22] Gray J E. Guide to the systematic distribution of Mollusca in the British Museum—Part I [M]. London: Printed by the order of the Trustees, 1857: 230.
- [23] Adams H, Adams A. The genera of recent Mollusca: arranged according to their organization [M]. J Van Voorst, 1858: 484.
- [24] Dall W H. On the genera of chitons [J]. Proceedings of the United States National Museum, 1881, 4: 279-291.
- [25] Dall W H. Report on the Mollusca. Part II. Gastropoda and scaphopoda. [C] // Reports on the Results of Dredging, Under the Supervision of Alexander Agassiz, in the Gulf of Mexico (1877-1878) and in the Caribbean Sea (1879-1880), by the US Coast Survey Steamer “Blake”, Lieut-Commander C D Sigsbee, U S N, and Commander J R Bartlett, U S N, Commanding. Bulletin of the Museum of Comparative Zoölogy at Harvard College, 1889: 492.
- [26] Fischer P H. Manuel de conchyliologie et de paleontologie conchyliologique: ou, Histoire naturelle des mollusques vivants et fossiles [M]. Savy, Paris, 1885: 1369.
- [27] Pilsbry H A. Manual of conchology, structural and systematic, Polyplacophora [M]. Academy Natural Sciences, Philadelphia, 1892-1893: Vol. 14 (1892): 350; Vol. 15 (1893): 133.
- [28] Thiele J. Polyplacophora [C] // Troschel F H. Das Gebiss der Schnecken zur Begründung einer natürlichen Classification. Berlin Nicolaische Verlagsbuchhandlung, 1893: 355-401.

- [29] Thiele J. Revision des Systems der Chitonon. [J]. Zoologica, 1909-1910, 22 (1): 1-70 (1909); 71-132 (1910).
- [30] Bergenhayn J R M. Kurze bemerkungen zur kenntnis der schalenstruktur und systematik der Loricaten [J]. Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar, Ser 3, 1930, 9 (3): 1-54.
- [31] Bergenhayn J R M. Die fossilen Schwedischen Loricaten nebst einer vorläufigen Revision des Systems der ganzen Klasse Loricata [J]. Lunds Universitets Årsskrift, Nya Förhandlingar, Avdelning 2, 1955, 51 (8): 1-44.
- [32] Smith A G. Amphineura [C] // Moore R C, Pitrat C W. Treatise on Invertebrate Paleontology, Part I, Mollusca 1 Mollusca General Features, Scaphopoda, Amphineura, Monoplacophora, Gastropoda General Features, Archaeogastropoda and some (mainly Paleozoic) Caenogastropoda and Opisthobranchia. 1960: 141-176.
- [33] Van Belle R A. The systematic classification of the chitons (Polyplacophora) [J]. Informations de la Societe Belge de Malacologie, 1983, 11 (1-3): 1-164.
- [34] Van Belle R A. The systematic classification of the chitons (Polyplacophora). Addenda I (with the description of the genus *Incisiochiton* gen. n.). [J]. Informations de la Societe Belge de Malacologie, 1985, 13: 49-59.
- [35] Gowlett-Holmes K. The suborder Chorioplacina Starobogatov & Sirenko, 1975 with a redescription of *Chorioplax grayi* (H. Adams & Angas, 1864)(Mollusca: Polyplacophora) [J]. Transactions of the Royal Society of South Australia, 1987, 111: 105-110.
- [36] Kaas P, Van Belle R A. Catalogue of living chitons (Mollusca, Polyplacophora) [M]. Leiden, the Netherlands: Backhuys Publishers, 1998: 204.
- [37] Kaas P, Van Belle R A. Monograph of Living Chitons (Mollusca: Polyplacophora), Volume 1 Order Neoloricata: Lepidopleurina [M]. Leiden: E J Brill, 1985: 240.
- [38] Kaas P, Van Belle R A, Strack H L. Monograph of Living Chitons (Mollusca: Polyplacophora), Volume 6 Family Schizochitonidae [M]. Leiden: E J Brill, 2006.
- [39] Sliker F J A. Chitons of the world: an illustrated synopsis of recent Polyplacophora [M]. Cupra Marittima, Italy: Mostra mondiale malacologia, 2000: 154.
- [40] Sirenko B I. New outlook on the system of chitons (Mollusca: Polyplacophora) [J]. Venus, 2006, 65 (1-2): 27-49.
- [41] Eernisse D J. *Lepidochitona* Gray, 1821 (Mollusca: Polyplacophora), from the Pacific coast of the United States: systematics and reproduction [D]. Santa Cruz: University of California, 1984: 358.
- [42] Sirenko B I. Revision of the system of the order Chitonida (Mollusca: Polyplacophora) on the basis of correlation between the type of gills arrangement and the shape of the chorion processes [J]. Ruthenica, 1993, 3 (2): 93-117.
- [43] Buckland-Nicks J. Ultrastructure of sperm and sperm-egg interaction in Aculifera: implications for molluscan phylogeny [C] // Jamieson B G M, Ausio J, Justine J-L. Advances in Spermatozoal Phylogeny and Taxonomy. Paris: Museum National d'Histoire Naturelle, 1995: 129-153.
- [44] Sirenko B I. The importance of the development of articulamentum for taxonomy of chitons (Mollusca, Polyplacophora) [J]. Ruthenica, 1997, 7: 1-24.
- [45] de Blainville H M. Prodrome d'une nouvelle distribution systématique du règne animal [J]. Bulletin des sciences / par la Société philomathique de Paris, 1816: 113-124.
- [46] Gray J E. A natural arrangement of Mollusca, according to their internal structure [J]. London Medical Repository, 1821, 15: 229-239.
- [47] Cox L R. Question of the name to be used for the Class typified by the genus "Chiton" Linnaeus, 1758 [J]. The Bulletin of Zoological Nomenclature, 1958, 15A: 543-546.
- [48] Von Ihering H. Versuch eines natürlichen Systems der Mollusken [J]. Jahrbücher der deutschen Malakozoologischen Gesellschaft, 1876, 3: 97-147.
- [49] Blumrich J. Das Integument der Chitonon [J]. Zeitschrift für Wissenschaftliche Zoologie, 1891, 52: 404-476.
- [50] Scheltema A H. Aplacophora as progenetic aculiferans and the coelomate origin of mollusks as the sister taxon of Sipuncula [J]. Biological Bulletin, 1993, 184 (1): 57-78.
- [51] Sigwart J D, Sutton M D. Deep molluscan phylogeny:

- synthesis of palaeontological and neontological data [J]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2007, 274 (1624): 2413-2419.
- [52] Kocot K M, Cannon J T, Todt C, et al. Phylogenomics reveals deep molluscan relationships [J]. *Nature*, 2011, 477 (7365): 452-456.
- [53] Smith S A, Wilson N G, Goetz F E, et al. Resolving the evolutionary relationships of molluscs with phylogenomic tools [J]. *Nature*, 2011, 480 (7377): 364-367.
- [54] Vinther J, Sperling E A, Briggs D E G, et al. A molecular palaeobiological hypothesis for the origin of aplacophoran molluscs and their derivation from chiton-like ancestors [J]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2012, 279 (1732): 1259-1268.
- [55] Leloup E. Quatre Ischnochitons de Tsingtao (Chine) [J]. *Bulletin du Musée royal d'Histoire naturelle de Belgique*, 1941, 17 (18): 1-15.
- [56] Van Belle R A. On a small collection of chitons from Hong Kong (Mollusca: Polyplacophora) [C] // Morton B S. *Proceedings of the First International Workshop on the Malacofauna of Hong Kong and Southern China*. Hong Kong: Hong Kong University Press, 1980: 33-35.
- [57] Van Belle R A. Supplementary notes on Hong Kong chitons (Mollusca: Polyplacophora) [C] // Morton B S, Tseng C K. *Proceedings of the First International Marine Biological Workshop: the Marine Flora and Fauna of Hong Kong and Southern China*. Hong Kong: Hong Kong University Press, 1982: 469-483.
- [58] 张玺, 齐钟彦. 贝类学纲要 [M]. 北京: 科学出版社, 1961: 387.
- [59] 张玺, 齐钟彦, 马绣同, 等. 中国动物图谱 软体动物 第一册 [M]. 北京: 科学出版社, 1964: 84.
- [60] 齐钟彦, 马绣同, 王祯瑞, 等. 黄渤海的软体动物 [M]. 北京: 农业出版社, 1989: 309.
- [61] Xu F S. New genus and species of Polyplacophora (Mollusca) from the East China Sea [J]. *Chinese Journal of Oceanology and Limnology*, 1990, 8 (4): 374-377.
- [62] Qi Z Y. *Seashells of China* [M]. Beijing: China Ocean Press, 2004: 418.
- [63] 张素萍. 中国海洋贝类图鉴 [M]. 北京: 海洋出版社, 2008: 383.
- [64] 徐凤山. 多板纲 Class Polyplacophora Blainville, 1867 [C] // 刘瑞玉. *中国海洋生物名录*. 北京: 科学出版社, 2008: 456-459.
- [65] 邵广昭, 彭镜毅, 吴文哲. 台湾物种名录 2010 [M]. 中国台湾, 台北: 行政院农业委员会林务局出版社, 2010: 840.
- [66] Stebbins T D, Eernisse D J. Chitons (Mollusca: Polyplacophora) known from benthic monitoring programs in the Southern California Bight [J]. *The Festivus*, 2009, 41: 53-100.
- [67] Schwabe E. A summary of reports of abyssal and hadal Monoplacophora and Polyplacophora (Mollusca) [J]. *Zootaxa*, 2008, 1866: 205-222.

(本文编辑: 梁德海)