

基于 28S rRNA 基因片段的翼形亚纲(Bivalvia: Pteriomorphia)系统发育的初步研究*

薛东秀^{1,2} 王海艳¹ 张涛¹ 张素萍¹ 徐凤山¹

(1. 中国科学院海洋研究所 青岛 266071; 2. 中国科学院研究生院 北京 100049)

摘要 采用从 GenBank 下载的翼形亚纲 11 个总科 80 个种类的 28S 部分序列, 对翼形亚纲 11 个总科贝类进行系统发育关系研究。在获得的 1252 个序列位点中, 去除插入缺失位点, 变异位点共 359 个, 其中简约位点 300 个。翼形亚纲各总科内各种间的遗传距离为 0.01—0.14, 明显小于各总科间的遗传距离(除蚶总科与拟铰蛤总科, 双肌蛤总科与襞蛤总科以及两总科与贻贝总科外)。贝叶斯树和最大似然树均支持翼形亚纲为单系群, 并将 11 个总科分为 3 个聚类簇: 聚类簇 为珍珠贝总科(Pterioidea)、牡蛎总科(Ostreoidea)和江珧总科(Pinnoidea), 聚类簇 为贻贝总科(Mytiloidea)、蚶总科(Arcoidea)和拟铰蛤总科(Limopsioidea), 聚类簇 为襞蛤总科(Plicatuloidea)、不等蛤总科(Anomioidea)、双肌蛤总科(Dimyoidea)、扇贝总科(Pectinoidea)和铰蛤总科(Limoidea)。根据本研究的结果, 并结合其他学者提出的分类系统, 构建了包括 4 目 11 总科的翼形亚纲分类系统。

关键词 翼形亚纲, 28S rRNA 基因, 分子系统学

中图分类号 Q346

翼形亚纲(Pteriomorphia)是双壳纲中第二大亚纲, 全世界约有 2000 多种(Huber, 2010)。我国有 21 个科(徐凤山等, 2008)。翼形亚纲也是双壳纲中最具经济价值的一个亚纲, 包括许多重要的经济贝类[如牡蛎、扇贝(于宗赫等, 2010)、贻贝、江珧、泥蚶(孙长森等, 2010)、珍珠贝等]。然而, 由于翼形亚纲贝类种类繁多, 栖息环境各异, 系统分类研究相对困难。不同学者对翼形亚纲的系统发育认识不同, 有关翼形亚纲高级分类阶元(尤其是科以上高级分类阶元)的划分和分类系统一直存在较大的分歧(Newell, 1969; Cater, 1990; Campbell, 2000; Giribet *et al.*, 2002; Matsumoto, 2003; Bieler *et al.*, 2006; 徐凤山等, 2008)。

本研究中, 翼形亚纲的总科划分参考 Bieler 等(2006)的分类系统。翼形亚纲共包括 11 总科: 蚶总科(Arcoidea)、拟铰蛤总科(Limopsioidea)、贻贝总科(Mytiloidea)、江珧总科(Pinnoidea)、珍珠贝总科

(Pterioidea)、牡蛎总科(Ostreoidea)、不等蛤总科(Anomioidea)、襞蛤总科(Plicatuloidea)、双肌蛤总科(Dimyoidea)、扇贝总科(Pectinoidea)、铰蛤总科(Limoidea)。

近二十年, 国外许多学者提出几种有关翼形亚纲的总科单元划分和分类的体系(图 1)。Cater(1990)通过描述翼形亚纲现存种和化石样品的贝壳微结构以及韧带结构, 认为翼形亚纲不是单系群, 并认为牡蛎总科和襞蛤总科应划分在珍珠贝目(=珍珠贝总科+江珧总科)内。Campbell(2000)和 Matsumoto(2003)分别基于 18S rRNA 基因和 mtCOI 对翼形亚纲的分子系统学进行探讨, 构建了不同的分类系统(图 1)。Girbert(2002)也结合形态学和分子生物学方法构建了翼形亚纲的分类系统(图 1)。而国内对翼形亚纲的总科以上的分类阶元的系统发育研究报道较少, 许多著作基本上采用 Newell(1969)的分类系统。

* “十二五” 国家科技支撑计划课题资助, 2011BAD13B01 号; 国家海洋局公益性行业科研专项重点项目资助, 200805069 号; 国家自然科学基金项目资助, 40876084 号; 江苏省科技支撑计划(农业部分)资助, BE2008344 号。薛东秀, E-mail: xuedongxiu303@163.com

通讯作者: 张涛, 博士, 研究员, E-mail: tzhang@qdio.ac.cn

收稿日期: 2011-10-28, 收修改稿日期: 2011-11-18

28S rDNA 是编码细胞质核糖体大亚基中 28S rRNA 的基因, 由于其在进化过程中比较保守, 适用于科以上阶元的研究(Giribet *et al*, 2002, Tëmkin, 2010)。本研究利用 GenBank DNA 资源对翼形亚纲 11 个总科物种的 28S rRNA 基因序列进行了比较分析, 并结合一些学者最近提出的分类系统, 探讨翼形亚纲总科阶元及其总科间的系统发育关系, 以期解决不同分类体系之间的歧义, 为翼形亚纲的系统发生研究提供宏观资料。

1 材料与方法

1.1 28S 基因部分序列收集

分别以褶白蚶(*Acar plicata*)、紫贻贝(*Mytilus*

galloprovincialis)、栉江珧(*Atrina pectinata*)、企鹅珍珠贝(*Pteria penguin*)、海湾扇贝(*Argopecten irradians*)以及四角蛤蜊(*Mactra veneriformis*)等的 28S 部分序列为 Query Sequence, 在 GenBank 检索蚶总科、拟铰蛤总科、贻贝总科、江珧总科、珍珠贝总科、牡蛎总科、不等蛤总科、扇贝总科、铰蛤总科以及异齿亚纲贝类的 28S rRNA 基因片段序列, 总共得到翼形亚纲 11 个总科 18 个科 80 个种类以及异齿亚纲 3 个种类共 83 条 28S 部分序列, 序列所属总科、科和登录号等信息见表 1。

1.2 核苷酸序列分析与系统发生分析

用 Clustal X2 (Larkin *et al*, 2007)软件进行 DNA 序列的对位排列分析, 用 MEGA 5.05 (Tamura *et al*,

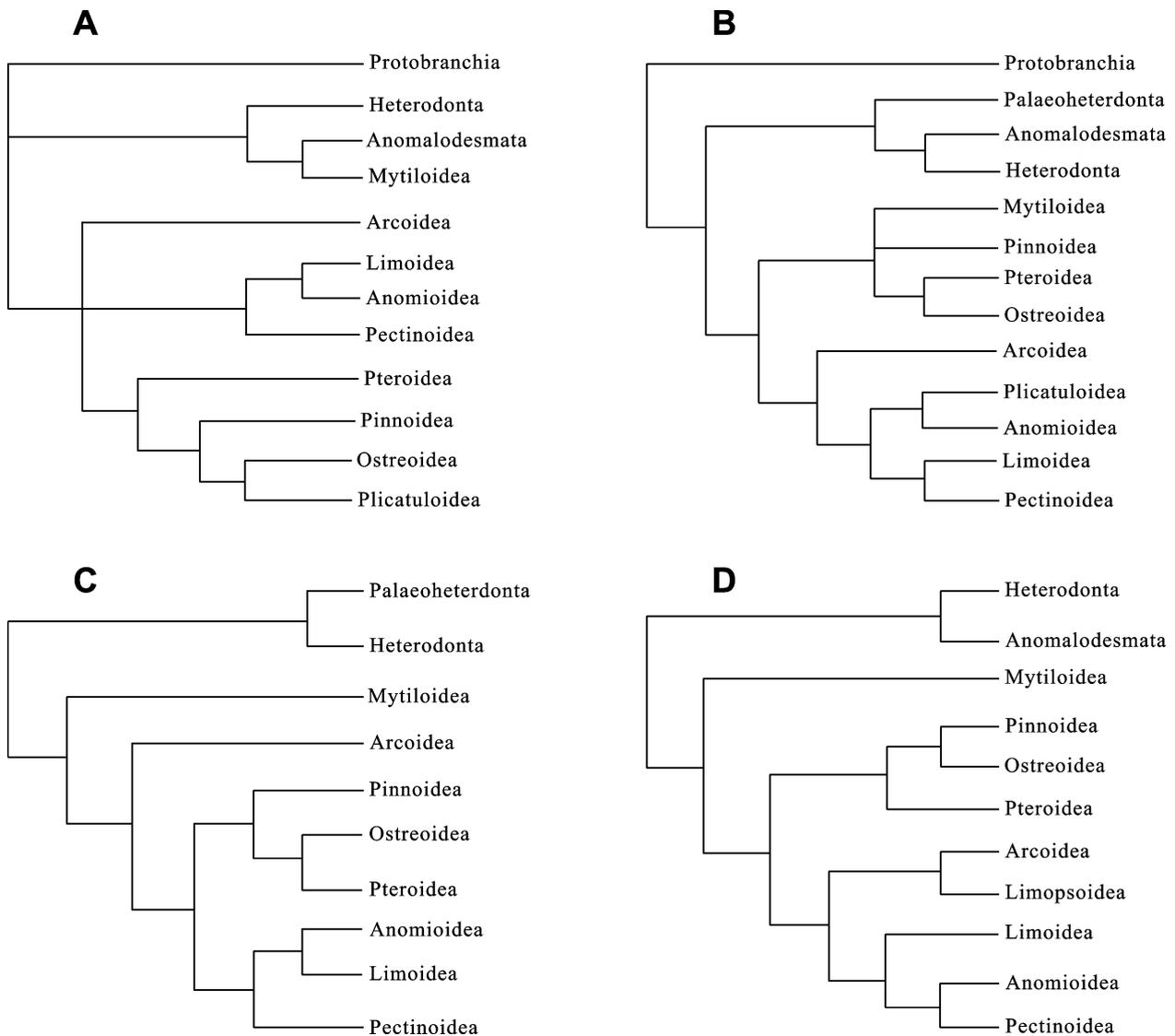


图 1 近期基于形态学和分子生物学方法构建的 4 类翼形亚纲分类系统比较

Fig.1 Comparison of 4 existing classification systems of Pteriomorpha based on morphological and molecular methods
注: A. Cater, 1990; B. Steiner *et al*, 2000; C. Giribet *et al*, 2002; D. Matsumoto, 2003

表 1 翼形亚纲 11 个总科贝类以及异齿亚纲 3 种贝类 28S rRNA 基因部分序列信息

Tab.1 The sequence information of 28S rRNA gene fragments from 11 superfamilies of Pteriomorpha and 3 species from Heterodonta

系统位置	种	登录号
翼形亚纲 Pteriomorpha (80)		
蚶总科 Arcoidea (8)		
蚶科 Arcidae (7)	<i>Acar plicata</i>	AJ307553
	<i>Scapharca broughtonii</i>	AB101599
	<i>Diluvarca ferruginea</i>	AB101600
	<i>Tegillarca nodifera</i>	AB101603
	<i>Bentharca tenuis</i>	AB101607
	<i>Barbatia fusca</i>	AB101606
	<i>Anadara antiquata</i>	AB101601
帽蚶科 Cucullaeidae (1)	<i>Cucullaea labiata</i>	AB101611
拟铰蛤总科 Limosoidea (6)		
拟铰蛤科 Limopsidae (4)	<i>Empleconia cumingii</i>	AB101610
	<i>Limopsis tenella</i>	AY321302
	<i>Limopsis enderbyensis</i>	AY321301
	<i>Limopsis lillei</i>	AY319808
蚶蜊科 Glycymerididae (2)	<i>Glycymeris reevei</i>	AB101609
	<i>Glycymeris rotunda</i>	AB101608
贻贝总科 Mytiloidea (11)		
贻贝科 Mytilidae (11)	<i>Mytilus galloprovincialis</i>	AB103129
	<i>Septifer virgatus</i>	AB103126
	<i>Septifer excisus</i>	AB103130
	<i>Hormomya mutabilis</i>	AB103124
	<i>Lithophaga nigra</i>	AB103127
	<i>Lithophaga curta</i>	AB103123
	<i>Geukensia demissa</i>	AY145405
	<i>Modiolus nipponicus</i>	AB103125
	<i>Urumella concava</i>	AB103121
	<i>Musculista senhousia</i>	AB103122
	<i>Botula silicula</i>	AB103128
江珧总科 Pinnoidea (5)		
江珧科 Pinnidae (5)	<i>Atrina pectinata*</i>	HM015782
	<i>Atrina vexillum*</i>	JN182780
	<i>Atrina rigida</i>	HQ329438
	<i>Pinna muricata</i>	AB102754
	<i>Streptopinna saccata</i>	AB102273
珍珠贝总科 Pterioidea (18)		
珍珠贝科 Pteriidae (7)	<i>Pteria lata</i>	HQ329492
	<i>Pteria howensis</i>	HQ329504
	<i>Pteria penguin</i>	HQ329501
	<i>Pinctada nigra</i>	HQ329486
	<i>Pinctada fucata</i>	AB214475
	<i>Pinctada margaritifera</i>	AB214466
	<i>Electroma alacorvi</i>	AJ307549
钳蛤科 Isognomonidae (7)	<i>Isognomon spathulata</i>	HQ329463
	<i>Isognomon ephippium</i>	HQ329449
	<i>Isognomon isognomum</i>	HQ329455
	<i>Isognomon californicum</i>	HQ329448
	<i>Isognomon perna</i>	AB102760

接表 1

系统位置	种	登录号
	<i>Crenatula modiolaris</i>	AB594444
	<i>Crenatula avicularis</i>	HQ329440
丁蛎科 Mallidae (4)	<i>Vulsella vulsella</i>	HQ329509
	<i>Malleus regula</i>	HQ329468
	<i>Malleus albus</i>	HQ329471
	<i>Malleus candeanus</i>	HQ329465
牡蛎总科 Ostreoidea (10)		
牡蛎科 Ostreidae (6)	<i>Ostrea angasi</i>	AF137046
	<i>Alectryonella plicatula</i>	AF137037
	<i>Striostrea margaritacea</i>	AF137048
	<i>Saccostrea kegaki</i>	AB102755
	<i>Crassostrea gigas</i>	AB102757
	<i>Crassostrea hongkongensis</i>	AY632552
缘曲牡蛎科 Gryphaeidae (4)	<i>Parahyotissa numisma</i>	AF137035
	<i>Hyotissa mcgintyi</i>	AY376596
	<i>Pycnodonte taniguchii</i>	AB102759
	<i>Neopycnodonte cochlear</i>	AF137034
不等蛤总科 Anomioidea (1)		
不等蛤科 Anomiidae (1)	<i>Monia umbonata</i>	AB102738
襞蛤总科 Plicatuloidea (2)		
襞蛤科 Plicatulidae (2)	<i>Plicatula australis</i>	AB102737
	<i>Plicatula muricata</i>	AB102736
双肌蛤总科 Dimyoidea (1)		
双肌蛤科 Dimyidae (1)	<i>Dimya japonica</i>	AB102752
扇贝总科 Pectinoidea (16)		
拟日月贝科 Propeamussiidae (3)	<i>Parvamussium crypticum</i>	AB102751
	<i>Parvamussium in uscostatum</i>	AB103134
	<i>Parvamussium undisonum</i>	AY557609
扇贝科 Pectinidae (11)	<i>Mizuhopecten yessoensis</i>	AB102748
	<i>Argopecten irradians</i>	AY145391
	<i>Mimachlamys varia</i>	DQ279962
	<i>Mimachlamys albolineata</i>	AB102745
	<i>Placopecten magellanicus</i>	AF342798
	<i>Excellich amys spectabilis</i>	AB102743
	<i>Amusium pleuronectes</i>	HM630499
	<i>Amusium balloti</i>	HMS40093
	<i>Chlamys islandica</i>	AB102747
	<i>Anguipecten superbus</i>	AB102746
	<i>Gloripallium speciosum</i>	AB102744
海菊蛤科 Spondylidae (2)	<i>Spondylus varius</i>	AB102749
	<i>Spondylus sinens</i>	AB102750
铰蛤总科 Limoidea (2)		
铰蛤科 Limidae (2)	<i>Lima fujitai</i>	AB102740
	<i>Limaria fragilis</i>	AB102742
异齿亚纲 Heterodonta (3)		
索足蛤科 Thyasiridae	<i>Thyasira perplicata</i>	AM392432
蛤蜊科 Mactriidae	<i>Mactra veneriformis</i>	DQ343853
心蛤科 Carditidae	<i>Cardita leana</i>	AM779655

注: *为作者测序的种; 表中括号内数字为贝类种数

2011)软件分析序列的碱基组成,计算两两序列间基于碱基替换+颠换率的遗传距离。然后应用 Modeltest 3.7 (Posada *et al*, 1998)对 28S 部分序列进行模型筛选,得到基于 Akaike Information Criterion (AIC)的核苷酸最佳替换模型,并估计相关参数。以异齿亚纲(Heterodonta)3 种贝类为外群,使用 PhyML 3.0 (Guindon *et al*, 2003)和 MrBayes3.0 (Ronquist *et al*, 2003)软件构建最大似然树(Maximum likelihood tree, ML)和贝叶斯树(Bayesian tree, BI)。ML 法根据由 Modeltest3.7 计算得到的结果设置参数,节点支持率使用 1000 次 bootstrap 检验。构建贝叶斯树时,采用 Modeltest 3.7 对序列进行相应模型比较分析,确认其最佳分析模型为 GTR+G 模型,替换模型参数设置为 $nst=6$, 位点间速率变异设置为 $rates=gamma$, 同时建立 4 条马尔可夫链,3 条热链和 1 条冷链,以随机树为起始树,共运行 1000 万代,每 1000 代抽样 1 次在舍弃老化样本后,根据剩余的样本构建一致树。

2 结果

2.1 序列组成与变异分析

将本研究所分析的翼形亚纲 11 个总科共 80 个种的 28S rDNA 基因片段序列,与作为外类群的异齿亚纲 4 种贝类的同一序列一起读入 Clustal X2 中排序,生成供系统发育分析的序列矩阵。在这 1252 个序列位点中,去除插入缺失位点,共有 359 个碱基位点存在变异,约占 28.67%;其中简约性信息位点 300 个,约占 23.96%。A、T、C、G 碱基平均含量为 21.6%、

20.0%、25.8%、32.5%。其中, A+T 含量(41.6%)要低于 G+C 含量(58.3%),表现出一定的碱基组成偏倚。

2.2 遗传距离分析

28S rDNA 基因片段序列遗传距离分析结果(表 2)表明:翼形亚纲各总科内不同种间的平均遗传距离在 0.01—0.14 之间变动,明显小于各总科之间(除蚶总科与拟铰蛤总科: 0.05; 贻贝总科与双肌蛤总科和襞蛤总科: 0.09, 0.09; 双肌蛤总科与襞蛤总科: 0.10)的遗传距离。蚶总科与拟铰蛤总科间的遗传距离最小(0.05), 襞蛤总科和铰蛤总科与扇贝总科间的遗传距离均最大(0.28)。

2.3 系统发育分析

基于所获得的 80 种翼形亚纲贝类 28S rDNA 基因片段序列,以异齿亚纲 3 种贝类的 28S rDNA 基因片段序列为外群构建的贝叶斯树(BI 树)以及最大似然树(ML 树)见图 2。2 种方法所构建的系统树的拓扑结构基本一致,所有翼形亚纲贝类都聚在一起,与外群明显分开,充分证明了翼形亚纲的单系性。根据所构建的系统发育树,将翼形亚纲分为三个聚类簇: 聚类簇 包括珍珠贝总科,牡蛎总科和江珧总科,贝叶斯树的后验概率较高(0.87),且珍珠贝总科先与牡蛎总科聚在一起,后验概率较高(0.96),然后再与江珧总科聚在一起; 聚类簇 包括贻贝总科、蚶总科以及拟铰蛤总科,支持率相对较低(后验概率/ML bootstrap 值: 0.78/51); 聚类簇 包括扇贝总科、不等蛤总科、襞蛤总科、双肌蛤总科和铰蛤总科,支持率最高(后验概率/ML bootstrap 值: 1.00/93)。

表 2 基于翼形亚纲 11 个总科的 28S rRNA 基因片段序列构建的距离矩阵
Tab.2 Genetic distance matrix for the 28S rRNA gene fragments of 11 superfamilies of Pteriomorpha

总科	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
蚶总科	<i>0.04</i>											
拟铰蛤总科	0.05	<i>0.03</i>										
贻贝总科	0.19	0.18	<i>0.09</i>									
江珧总科	0.14	0.14	0.19	<i>0.04</i>								
珍珠贝总科	0.16	0.16	0.20	0.16	<i>0.08</i>							
牡蛎总科	0.16	0.16	0.20	0.16	0.16	<i>0.10</i>						
不等蛤总科	0.17	0.18	0.17	0.18	0.19	0.20	—					
襞蛤总科	0.18	0.18	0.09	0.19	0.20	0.20	0.16	<i>0.01</i>				
双肌蛤总科	0.18	0.18	0.09	0.19	0.19	0.20	0.19	0.10	—			
扇贝总科	0.25	0.24	0.27	0.26	0.22	0.24	0.27	0.28	0.27	<i>0.09</i>		
铰蛤总科	0.19	0.20	0.17	0.19	0.21	0.22	0.18	0.19	0.17	0.28	<i>0.14</i>	
异齿亚纲	0.24	0.23	0.26	0.24	0.24	0.25	0.26	0.25	0.26	0.31	0.24	<i>0.21</i>

注: 对角线左下角为总科间的遗传距离, 对角线上(斜体)为总科内的遗传距离

贻贝总科、江珧总科、珍珠贝总科、牡蛎总科、扇贝总科、铓蛤总科、襞蛤总科内的各个体均以很高

的支持率(后验概率/Bootstrap 值: 1.00/90—100)形成单一一支系, 表明这 7 个总科均为单系发生。而 28S

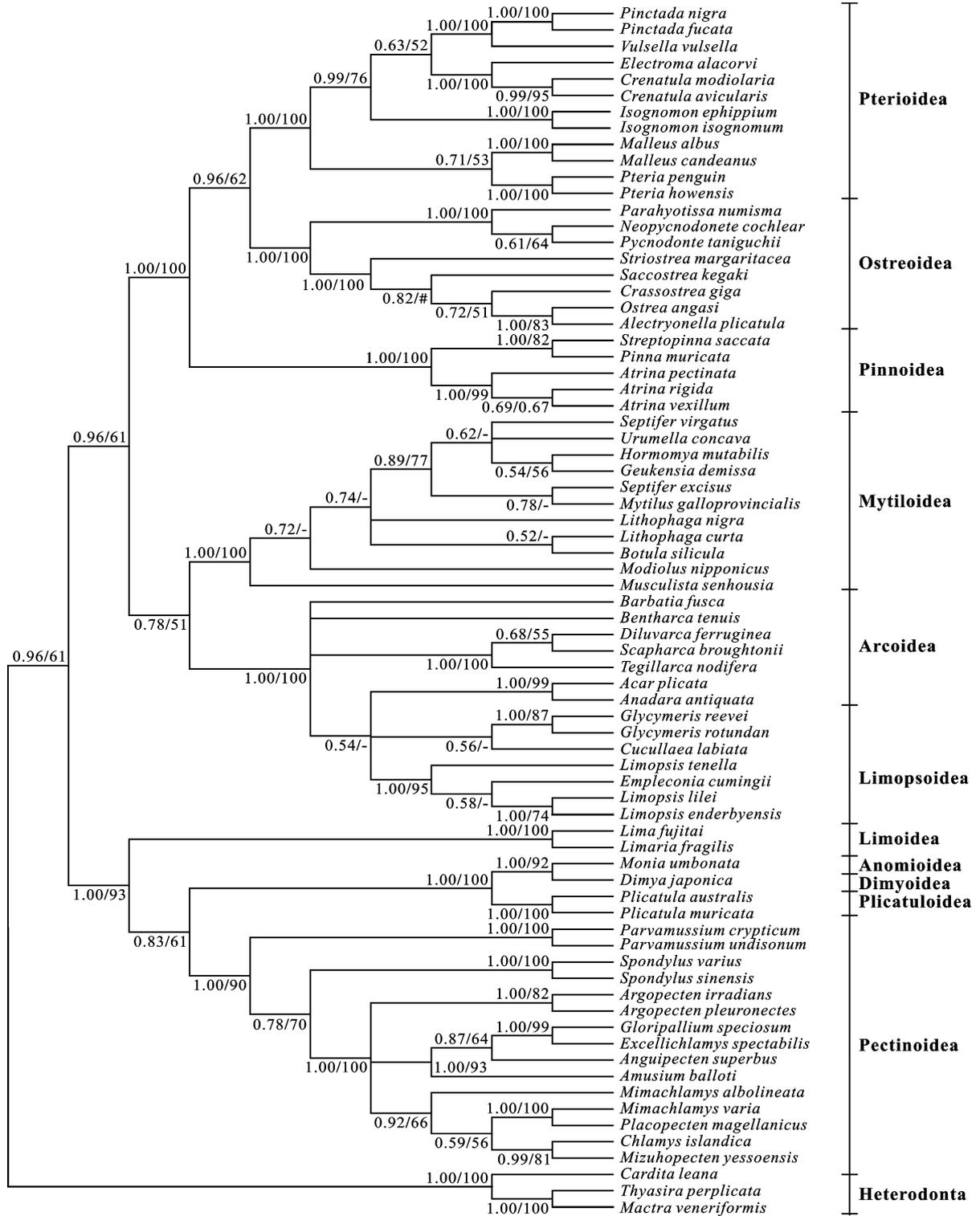


图 2 翼形亚纲 11 个总科的贝叶斯树(BI 树)和最大似然树(ML 树)

Fig.2 Bayes tree (BI) and maximum likelihood tree (ML) for 11 superfamilies of Pteriomorpha

注: 枝上数字代表后验概率/bootstrap 值, “-”代表 bootstrap 值小于 50%。“#”代表 ML 树不同于 BI 树的拓扑结构。BI 树和 ML 树均只列出 70 种翼形亚纲贝类

rRNA 分析结果并不支持蚶总科和拟铗蛤总科单系发生。不等蛤总科和双肌蛤总科由于仅有一个个体, 无法判定其是否为单系发生。

3 讨论

3.1 翼形亚纲单系发生

翼形亚纲单系发生首先是基于该亚纲贝类的解剖学特征(Purton, 1987)和韧带结构(Waller, 1998)提出的, 但是学者们并未达成共识(Cater, 1990; Morton, 1996)。Campbell(2000)和 Steiner 等(2000)使用全长的 18S 序列研究了双壳纲的系统发生关系, 结果证实了翼形亚纲单系发生, 虽然可信度较低。Matsumoto (2003)基于 mtCOI 基因探讨了翼形亚纲的系统发生和进化, 以相对较高的 bootstrap 值(64%)支持翼形亚纲的单系发生。Giribet 等(2002)使用 183 个形态特征以及 3 种基因序列对双壳纲的系统发生关系进行研究分析, 结果也证实了翼形亚纲的单系发生。由于分析中样品种类数偏少容易产生结果误差(Giribet *et al.*, 2002), 本研究尽可能多的搜索样本数据, 最终所搜集的 80 种翼形亚纲贝类的 28S rRNA 基因序列聚为一支, 与外群明显分开, 也证实了翼形亚纲的单系发生。

3.2 翼形亚纲各总科内/间的关系

异源同形现象在翼形亚纲形态学特征中普遍存在, 因此该亚纲内基于形态学的系统发生研究得到的结论并不一致, 亚纲内各目、科之间的关系存在多种不同的假说(Newell, 1969; Morton, 1996; Giribet *et al.*, 2002)。

3.2.1 蚶目 为单系发生, 并且以绞合部有较多的绞合齿为主要分类特征(蔡如星等, 1991)。本研究的系统分析结果显示, 蚶总科和拟铗蛤总科的种类没有能完全聚为独立支系, 彼此嵌套, 为并系发生; 且两总科间的遗传距离仅为 0.05, 尚低于总科内种间的遗传距离。此结果与 Steiner 等(2000)、Giribet 等(2002)以及 Matsumoto(2003)的形态学和分子系统学分析结果基本一致。

3.2.2 贻贝目

(1) 江珧总科 其分类地位一直存在较大的争议。Newell(1969)结合古生物及地质学的研究将江珧总科归结到贻贝目中, 国内学者王祯瑞(1997)、徐凤山等(2008)也赞同这一观点。然而 Okutani(2000)、Steiner 等(2000)、Giribet 等(2002)、Matsumoto(2003)、Bieler 等(2006)、Gofas(2011)等均基于形态学和分子生物学的研究将江珧总科归结到珍珠贝目。本研究的

结果支持后者, 江珧总科与贻贝目的贻贝总科的遗传距离为 0.19, 略高于其与珍珠贝目的牡蛎总科和珍珠贝总科的遗传距离(0.16, 0.16)。系统分析结果也表明江珧总科与珍珠贝总科和牡蛎总科组成聚类簇, 其支持率也较高(后验概率/ML bootstrap 值: 0.87/52)。

(2) 贻贝总科 贻贝总科是翼形亚纲的基部类群(Waller, 1998; Steiner *et al.*, 2000[结合分析]; Giribet *et al.*, 2002; Huber, 2010), 但是迄今大多分子系统学分析结果(Steiner *et al.*, 2000[DNA 序列分析]; Matsumoto, 2003)不支持此观点。本研究所得聚类分析结果也不支持贻贝总科为翼形亚纲的基部类群。这可能是由于贻贝总科种类分子序列存在较多的分化(Distel, 2000)。此外, Distel(2000)、孟学平等(2011)以及作者的研究结果均证实贻贝目中各亚科为多系群, 其亚科的分类地位有待进一步研究。

3.2.3 珍珠贝目 由于珍珠贝目的种类较多, 尤以化石的种类为最多, 它们在长期的演化过程中, 形态变异也较大, 故其分类系统比较混乱, 各学者的意见也不完全一致(王祯瑞, 2002)。Bieler 等(2006)结合其他学者基于形态学, 解剖学, 古生物学以及分子系统学所构建的分类系统中, 珍珠贝目包括 3 总科 7 科。而本研究所构建的系统发育树图也显示珍珠贝总科、牡蛎总科和江珧总科以较高的支持率聚为一支, 这与基于 18S rRNA (Giribet *et al.*, 2002)和 mtCOI (Matsumoto, 2003)序列的分析结果一致。

(1) 珍珠贝总科 Tëmkin(2010)采用 134 个形态指标和 4 个基因序列(18S, 28S, H3 和 mt16S)对珍珠贝总科四个科(珍珠贝科, 钳蛤科, 丁蛎科以及 Pulvinitidae) 42 个种类的系统关系进行分析, 结果显示除 Pulvinitidae 为单系发生外, 其它三个科为并系群或多系群。本研究样本仅有珍珠贝科、钳蛤科和丁蛎科, 研究种类仅有 18 种, 但聚类结果显示珍珠贝科的珍珠贝属的 3 个种类与丁蛎属 3 个种类聚在一起, 珍珠贝科的珠母贝属的三个种类则与丁蛎科的单韧穴蛤属的 *Vulsella vulsella* 聚为一支, 而珍珠贝科的电光贝属的 *Electroma alacorvi* 则与钳蛤科的锯齿蛤属的 2 个种类聚在一起。Steiner 等(2000)、Tëmkin(2010)以及本研究均证实珍珠贝总科的种类虽聚为支持率很高(后验概率/ML bootstrap 值: 1.00/100)的单系群, 但其内的各科为并系群或多系群。

(2) 牡蛎总科 系统分析结果显示牡蛎总科的种类分为两大类群: 缘曲牡蛎科和牡蛎科, 这与传统的形态分类学的结果一致(徐凤山等, 2008)。牡蛎

总科先与珍珠贝总科聚为姐妹群, 再与江珧总科聚在一起构成聚类簇 I。然而, Cater(1990)和 Matsumoto(2003)则认为与珍珠贝总科相比, 牡蛎总科与江珧总科的亲缘关系更近。珍珠贝总科也被认为是牡蛎总科和江珧总科的祖先。牡蛎总科和江珧总科分别起源于晚三叠纪(Stenzel, 1971)和早石炭纪(Newell 1969)。

3.2.4 扇贝目 Taylor 等(1969)通过研究贝壳的微观结构, 将不等蛤总科、扇贝总科与其它翼形亚纲贝类区分。Newell(1969)的研究结果显示, 不等蛤总科、铰蛤总科与扇贝总科之间的分化略晚于扇贝目的出现。本研究聚类分析结果显示, 不等蛤总科、双肌蛤总科、襞蛤总科以及铰蛤总科和扇贝总科聚为支持率很高的聚类簇 (后验概率/ML bootstrap 值: 1.00/93)。结合 Steiner 等(2000)、Matsumoto(2003)、Giribet 等(2002)以及 Bieler 等(2006)所构建的分类系统, 作者将不等蛤总科、双肌蛤总科、襞蛤总科、铰蛤总科以及扇贝总科这 5 个总科归结到扇贝目。

4 结语

根据本研究的结果, 并结合其他学者所构建的分类系统, 以 Bieler 等(2006)系统为参考, 作者构建了如下的分类系统(表 3)。由于研究所采用的手段以及研究种类数都会对构建的准确度产生影响, 因此今后应可能结合形态学、解剖学、分子生物学等多种手段研究翼形亚纲乃至双壳纲贝类的系统发生, 特别是各总科、各科、各属以及种间的系统发生与进化关系。

表 3 翼形亚纲分类系统

Tab.3 Classification system of the subclass Pteriomorphia

亚纲	目	总科
翼形亚纲 Pteriomorphia	蛞目 Arcoidea	蛞总科 Arcoidea
		拟铰蛤总科 Limopsoidea
	贻贝目 Mytiloidea	贻贝总科 Mytiloidea
	珍珠贝目 Pteriina	珍珠贝总科 Pterioidea
		牡蛎总科 Ostreoidea
		江珧总科 Pinnoidea
	扇贝目 Pectinoidea	扇贝总科 Pectinoidea
		不等蛤总科 Anomioidea
		双肌蛤总科 Dimyoidea
		襞蛤总科 Plicatuloidea
		铰蛤总科 Limoidea

参 考 文 献

于宗赫, 陈 康, 杨红生等, 2010. 海州湾前三岛海域栉孔扇

- 贝(*Chlamys farreri*)生长特征与养殖容量的评估. 海洋与湖沼, 41(4): 563—570
- 王祯瑞, 1997. 中国动物志 软体动物门 双壳纲 贻贝目. 北京: 科学出版社, 362
- 王祯瑞, 2002. 中国动物志 软体动物门 双壳纲 珍珠贝亚目. 北京: 科学出版社, 369
- 孙长森, 林志华, 董迎辉等, 2010. 泥蚶(*Tegillarca granosa*)主要经济性状遗传参数的估算. 海洋与湖沼, 41(6): 907—913
- 孟学平, 申 欣, 程汉良等, 2011. 双壳纲贝类 18S rRNA 基因序列变异及系统发生. 生态学报, 31(5): 1393—1403
- 徐凤山, 张素萍, 2008. 中国海产双壳类图志. 北京: 科学出版社, 27—114
- 蔡如星, 黄惟灏, 刘月英等, 1991. 浙江动物志. 软体动物. 杭州: 浙江科学技术出版社, 152—191
- Bieler R, Mikkelsen P, 2006. Bivalvia—a look at the Branches. Zoological Journal of the Linnean Society, 148: 223—235
- Campbell D C, 2000. Molecular evidence on the evolution of the Bivalvia. Geological Society, 177: 31—46
- Carter J G, 1990. Evolutionary Significance of Shell Microstructure in the Palaeotaxodonta, Pteriomorphia and Isofilibranchia (Bivalvia: Mollusca). In: Carter J G ed. Skeletal Biomineralization: Patterns, Process Skeletal Biomineralization, Vol.1. Van Nostrand Reinhold, New York, 135—296
- Distel D L, 2000. Phylogenetic relationships among Mytilidae (Bivalvia): 18S rRNA data suggest convergence in mytilid body plans. Molecular Phylogenetics and Evolution, 15: 25—33
- Giribet G, Wheeler W, 2002. On bivalve phylogeny: a high-level analysis of the Bivalvia (Mollusca) based on combined morphology and DNA sequence data. Invertebrate Biology, 12: 271—324
- Gofas S, 2011. Pteriomorphia. Accessed through: World Register of Marine Species at <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=206>
- Guindon S, Gascuel O, 2003. PhyML: A simple, fast, and accurate algorithm to estimate large phylogenies by maximum likelihood. Systematic Biology, 52(5): 696—704
- Huber M, 2010. Compendium of Bivalves. Hackenheim: ConchBooks, 106—237
- Larkin M A, Blackshields G, Brown N P *et al*, 2007. Clustal W and clustal X version 2.0. Bioinformatics, 23: 2947—2948
- Matsumoto M, 2003. Phylogenetic analysis of the subclass Pteriomorphia (Bivalvia) from mtDNA COI sequences. Molecular Phylogenetics and Evolution, 27: 429—440
- Morton B, 1996. Origin and Evolutionary Radiation of the Mollusca. The Evolution History of the Bivalvia. Oxford: Oxford University Press, 337—359
- Newell N D, 1969. Classification of Bivalvia. In: Moore R C ed. Treatise on Invertebrate Paleontology, Part N, Mollusca, Bivalvia, Vol.1. Geological Society of America and the University Press of Kansas, N205—N224

- Okutani T, 2000. Marine Mollusks in Japan. Tokyo: Tokai University Press, 845—927
- Posada D, Crandall K A, 1998. Modeltest: testing the model of DNA substitution. *Bioinformatics*, 14: 817—818
- Ronquist F, Huelsenbeck J P, 2003. Mrbayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics*, 19: 1572—1574
- Steiner G, Hammer S, 2000. Molecular phylogeny of the Bivalvia inferred from 18S rRNA sequences with particular reference to the Pteriomorpha. *Geological Society*, 177: 11—29
- Tëmkin L, 2010. Molecular phylogeny of pearl oysters and their relatives (Mollusca, Bivalvia, Pterioidea). *BMC Evolutionary Biology*, 10: 1471—2148
- Tamura K, Peterson D, Stecher G *et al*, 2011. MEGA 5: Molecular Evolutionary Genetics Analysis using Maximum Likelihood, Evolutionary Distance, and Maximum Parsimony Methods. *Molecular Biology and Evolution*, 28: 2731—2739
- Taylor J D, Kennedy W J, Hall A, 1969. The shell structure and mineralogy of the Bivalvia. *British Museum of Nature History: Zoology Supplement*, 3: 1—125

PHYLOGENETIC ANALYSIS OF THE SUBCLASS PTERIOMORPHIA (BIVAVIA) BASED ON PARTIAL 28S rRNA SEQUENCE

XUE Dong-Xiu^{1,2}, WANG Hai-Yan¹, ZHANG Tao¹, ZHANG Su-Ping¹, XU Feng-Shan¹
(1. *Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Qingdao, 266071*; 2. *Graduate School, Chinese Academy of Sciences, Beijing, 100049*)

Abstract The phylogenetic relationships among 11 superfamilies of the subclass Pteriomorpha (Bivavia) were reconstructed based on partial sequences of the nuclear 28S ribosomal DNA retrieved from GenBank. Unambiguously aligned sequences (1252bp) of 80 species were subjected to partitioned maximum likelihood and Bayesian analyses. Sequence analysis showed that there were 359 variable sites, occupying 28.67% of all sites, and 300 parsimony informative sites, occupying 23.96% of all sites. The average content of A+T was 41.6%, obviously lower than G+C, showing that the base compositions were biased in favor of G+C. The genetic distances among species within superfamilies ranged from 0.01 to 0.14, which were obviously smaller than those among superfamilies. The resultant molecular phylogeny was compared with previously published phylogenetic hypotheses inferred from morphological characteristics and other molecular analyses. The molecular phylogenetic analyses strongly supported the monophyly of Pteriomorpha, which were congruent with previous results of based on morphological characters. The resulting trees clearly indicated that the 11 superfamilies were divided into three clades: clade included Pterioidea, Ostreoidea, and Pinnoidea; clade included Arcoidea, Limopsoidea, and Mytiloidea; and clade included Pectinoidea, Anomioidea, Dimyoidea, Plicatuloidea, and Limoidea. Based on the results of the present study and information compiled from other's classification system, a revised classification of the extant superfamilies of Pteriomorpha is presented.

Key words Pteriomorpha, 28S rRNA genes, Molecular phylogeny