

腹足类贝壳特征的测量及分析方法*

王忠明^{①②} 陈德牛^{②**} 吴小平^①

(①南昌大学生物科学工程系 南昌 330047; ②中国科学院动物研究所 北京 100080)

摘要:对腹足类贝壳形态特征的测量和分析方法做了小结,对国内外这方面的研究做了综述,详细介绍了周缘形状和螺层发育的测量方法。

关键词:腹足类;贝壳;形态测量

中图分类号: 文献标识码:A 文章编号:0250-3263(2003)04-62-04

Methods for Morphometry and Analysis of Gastropod Shells

WANG Zhong-Ming^{①②} CHEN De-Niu^② WU Xiao-Ping^①

(① Department of Biological Science and Technology, Nanchang University, Nanchang 330047;

② Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100080, China)

Abstract: This paper gives a brief review of methods for the morphometry and analysis of gastropod shells. Three of them are introduced in detail.

Key words: Gastropod; Shells; Morphometry

在贝类学研究的初期,贝壳的特征几乎是分类特征的惟一来源,在对腹足类进行分类时,涉及到的分类特征大部分来自贝壳。腹足类的贝壳包含着大量的分类信息。由于贝壳相对于软体部分而言非常坚硬,不易发生形变,特别适于形态测量和分析,可以对其进行精确的度量并能发掘出丰富的分类特征,至今在鉴定物种中贝壳的许多特征仍是重要的分类依据之一。在腹足类的分类工作中,通常使用一些简单的贝壳形态特征对物种进行描述。传统的贝壳特征包括下述内容^[1-3]。(1) 贝壳形状:圆球形、圆锥形、圆盘形、陀螺形、塔形、耳形、蛹形、烟管形;(2) 贝壳外表面:颜色,有无生长线、突起、纵(或螺旋)肋、棘、皱褶、毛、刺、花纹、色带;(3) 螺壳:左旋或右旋,螺层数,螺层增长快慢,有无脐孔;(4) 壳顶:形状(尖锐、乳头状、钝圆、扁平),是否被腐蚀磨损;(5) 缝合线:深或浅,是否明显;(6) 壳口:有无唇嵴、胼胝(长

度)、齿状突起和皱襞(形态及位置);(7) 厝:有无,形状,角质、石灰质或膜质,厝核的有无及其位置,生长纹环形或螺旋形;(8) 测量指标:壳高、壳宽、壳口高、壳口宽、体螺层高、体螺层宽等。

然而在对贝壳的形态特征做进一步的描述时,会涉及诸如螺壳周缘的形状、螺旋部的形状、螺层宽度增长的快慢和脐孔区的深浅等一些没有统一衡量标准的指标,不可避免地会掺杂有描述者的主观看法,很容易造成分类上的混乱。为了对这些特征做出准确的描述,需要找到与之相关的可测指标对其进行量化处理,这在贝壳特征进行数值分类时尤为重要。

* 国家自然科学基金资助项目(No. 39970115);

** 通讯作者, E-mail: chendn@panda. ioz. ac. cn;

第一作者介绍 王忠明,男,28岁,硕士研究生;研究方向:贝类学。

收稿日期:2003-04-25

1 贝壳几个形态特征的度量

1.1 周缘角 (peripheral angle) 贝壳周缘 (Periphery) 是指螺层上距离中心轴最远的部分,即由贝壳外表面上距螺旋轴最远的所有点组成的螺旋线。贝壳周缘的形状有的尖锐,有的钝圆,难以用语言准确地描述。

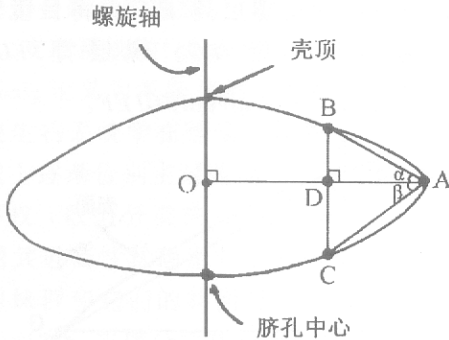


图 1 周缘角测量示意图

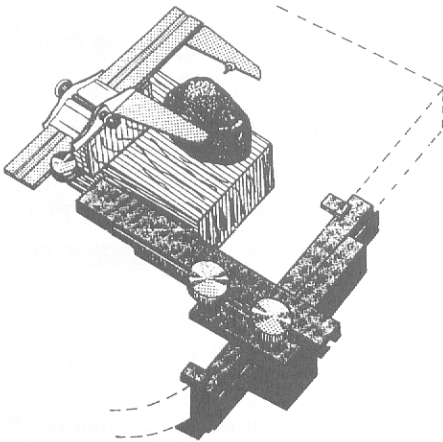


图 2 贝壳定位器(仿 Goodfriend)

Goodfriend^[4]提出用周缘角的大小来度量这

一特征。周缘角是指在贝壳的轴切面上,以贝壳周缘上的点为顶点,与壳面上分位于周缘上下两侧且到壳轴距离相等的两点构成的角(图 1, $\angle BAC$)。周缘角的值小表示周缘尖锐,周缘角的值大则周缘钝圆。

用目镜测微尺测量相关线段的长度,所得数据就可用来计算周缘角的大小。先将测微尺粘在一个十字标线上,刻度与其中的一根标线平行。实际测量时先要确定周缘的位置。如果贝壳的周缘尖锐,则周缘的位置很容易确定;如果贝壳的螺层钝圆,可借助于生长线、色带或外唇与体螺层的交点来确定。之后在贝壳的壳顶和脐孔区的中心用墨水打点作为标记,确定螺旋轴。

为了使贝壳精确定位,可在显微镜的推进器上固定一个装置^[4](图 2),它能托着贝壳沿载物台的 Y 轴纵向移动。该装置由两块用螺钉拧在一起的木块组成,紧贴载物台的木块作为基座,另一木块上固定着一个改装过的游标卡尺,其夹片可以自由移动。每个夹片上都粘着一个平头钉,当夹片关闭时两钉尖能会合,夹片打开时两钉尖能沿平行于 Y 轴的方向分开。待测样本被置于两夹片中间,调整贝壳的方向和夹片间的距离,使钉尖差不多触及墨水标记点。绕螺旋轴转动贝壳,直至周缘上待测角的顶点与螺旋轴处于距台面同一高度上。调整好贝壳的位置后,用橡皮泥将其粘在卡尺夹片下方的基座上,按下列步骤进行测量。(1) 调整测微尺的刻度平行于 X 轴(图 3a);(2) 平行于 Y 轴移动贝壳,使测微尺的轴与周缘相交(图 3b);(3) 平行于 X 轴移动贝壳,直至十字中心

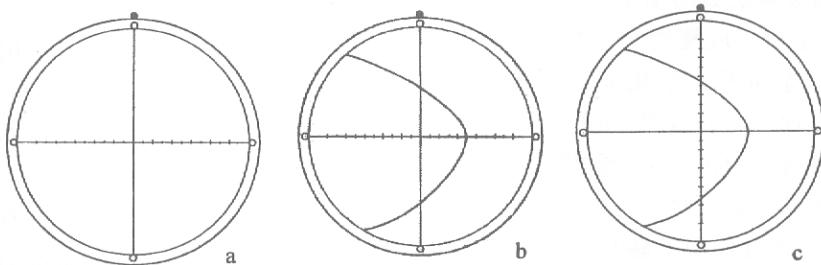


图 3 测量周缘角时的三个视野

位于周缘内部的预定距离处(图1中为螺壳直径上的D点,距周缘上A点的距离AD预先换算成测微尺单位);(4)将目镜转过90°,由十字中心D到测微尺的轴与上壳面的交点B及下壳面的交点C测量AB和AC距离(图3c)。

由这些测量值可分别计算 α 角($\arctan BD/AD$)和 β 角($\arctan CD/AD$),两角之和即为周缘角的大小。

对于贝壳周缘上的某一定点,还需要在壳表面上的两个点才能确定一个周缘角。由于大多数腹足类贝壳的体螺层周缘上下是有不同的角度,所以选点不同(AD的长度不同)所得到的周缘角也不一样。实际测量时AD的长一般定为壳径的某一百分比(如Goodfriend将其定为5%),这个比例的选择常因人而异。

1.2 螺层发育(whorl ontogeny) 许多腹足类的贝壳在生长过程中,所有的线性大小都以几何级数的形式增长,因而保持了原有的形状,D'Arcy Thompson^[5]称之为“日冕”式生长。这种贝壳的形状只需几个参数就可进行特征度量。很早就有人提出用解析的方法来对这种壳形进行特征描述,D'Arcy Thompson和Raup^[6]进一步发展了这种方法。Kohn和Riggs^[7]将该方法用于芋螺属(*Conus*)的形态度量分析。Harasewych^[8]对Raup模型做了改进,使之能对形成过程更复杂的曲线(生长边缘的形状)进行分析。

然而,很多腹足类贝壳的生长是不规则的,特征参数不像日冕式增长那样固定不变,不宜用上述模型进行壳形分析。描述非日冕式生长的螺壳时常用的两个量是壳径和螺层宽。壳径的生长率一般随着螺层数的增加而变化。对于不同的种群,可先按相应螺层的平均直径将其排序,再计算并比较壳径的变化率^[9,10],也可在同一坐标轴中标出对应螺层数的壳径,以图的形式表示这种变化。Hubendick提出可用螺层宽度表示单个螺层在壳径增长过程中所起的作用,Goodfriend^[4]对该方法做了修改,认为一个螺层对壳径的影响体现在两个螺层特征上,不仅有螺层宽度,还有螺层下倾角,并以牙买加的陆

生螺 *Pleurodonte acuta* 为例做了说明。

螺层宽度是指缝合线至一个螺层外缘的直线距离,螺层下倾角为螺层宽度所在的直线与螺旋轴之间的夹角,这两个特征的变化均与螺层数有关。参照图4,FG为螺层半径,EG为螺层宽, θ 为螺层下倾角。实际测量时可用上述装置给贝壳定位,使测量面平行于载物台,先沿螺旋轴的方向测定螺层高EF,再将目镜转过90°,测量螺层半径FG。螺层宽 $EG = \sqrt{EF^2 + FG^2}$, $\angle \theta = \arctan FG/EF$ 。

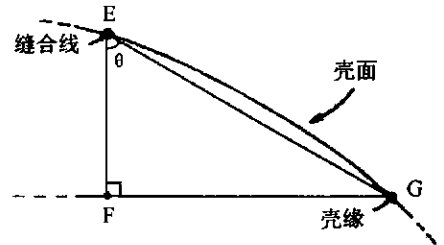


图4 螺层半径、宽度、下倾角示意图

1.3 螺旋部角度(spire angle) 螺旋部角度也是一个重要的壳形特征。它不仅能反映原始壳顶的角度和壳顶螺层的形态,也能大致体现螺层增长的快慢,是集螺壳形态和发育于一体的综合性指标。螺旋部角度小表明壳顶尖锐、缝合线的螺距大、螺层增长迅速,螺旋部角度大则相反。

2 贝壳形态特征的分析方法

2.1 数值分类学(numerical taxonomy)方法

传统的分类法主要依靠经验和直觉。为克服这一缺点,数值分类学尝试建立一个经验方法来进行分类,确定分类单元之间的亲缘关系。实际应用时先选取大量的分类性状予以数值化,再对这些性状进行总体估量,用全面相似性进行分类,并用性状的相似性系数表示亲缘关系。

在对形状复杂的贝壳进行特征分析时,Gould^[11,12]采用了一种更为客观的方法:先对大量的简单壳征进行测量,然后对测量数据及其比值进行变量统计分析,通过因子削减或原始变量的组合得到少数特征,归纳出变异的主要

格局。Davis^[13]对拟钉螺的37项指标50项特征进行多元变量分析,建立了拟钉螺亚属间的关系图。周晓农等^[14]依次运用多元变量分析中的主成分分析、逐步判别分析和聚类分析方法,对中国9省34个现场点的钉螺螺壳进行了数值分类研究,共涉及13项测量指标和3个计数特征,结果将钉螺分为光壳螺和肋壳螺两组,并分别得到其聚类图。

2.2 支序系统学(cladistics)方法 支序系统学(Hennig定义为系统发育系统学)的产生和完善使生物系统学在理论上得到进一步发展,在方法上逐渐告别主观臆断(传统分类法)和性状等权(数值分类法)。支序分类法的核心是运用共近裔性状确定源于共同祖先的姐妹群,用姐妹群和它们的共同祖先构成单系,由单系进行归类。支序分类法也需选取大量的分类性状,但将这些性状区分为近祖性状、共近裔性状和自近裔性状,主张只有共近裔性状才具有实际分类意义^[15]。张卫红和陈德牛^[16]对中国的瓦娄蜗牛属进行了支序分类研究,共用到19个特征(14个壳形特征和5个比率),对得到的支序图进行支序分析,初步将中国瓦娄蜗牛属的16个种分为两个类群。

3 评价与展望

本文介绍的三种壳形特征的度量方法都能得到为数较多的量化信息,结果比较客观,可重复性强。如果可用于分类研究的材料只有贝壳而无软体部分(如化石和某些馆藏干贝壳标本),这些方法显得尤为重要。但是在实际操作过程中,相关量的测量比较复杂费时。可喜的是,随着计算机技术的迅猛发展,应用软件的不断更新换代,这些操作已变得相对简单。现已可用数码相机拍照,用计算机控制在测量板测量照片,所得数据即可直接输入计算机,用相关的统计软件(SPSS)进行处理。另外,传统测量贝壳所得到的都是二维数据,现在可利用贝壳的照片和测量的二维数据来构建其立体的结构图,这样可得到更准确、更具有分类价值的三维

特征进行分类学研究,展望未来计算机的发展必将促进传统分类学的进步。

参 考 文 献

- [1] 陈德牛,高家祥. 中国经济动物志——陆生软体动物. 北京:科学出版社,1987. 7~8.
- [2] 陈德牛,张国庆. 中国动物志:软体动物门:腹足纲:柄眼目:烟管螺科. 北京:科学出版社,1999. 10~14.
- [3] 刘月英,张文珍等. 中国经济动物志——淡水软体动物. 北京:科学出版社,1979. 6~8.
- [4] Goodfriend G A. Some new methods for morphometric analysis of gastropod shells. *Malac Rev.* 1983, **16**:79~86.
- [5] Thompson D' A W. On growth and form. 2nd ed. Cambridge: Cambridge University Press, 1942. 1116.
- [6] Raup D. Geometric analysis of shell coiling: general problems. *J Paleontol.* 1966, **40**:1178~1190.
- [7] Kohn A J, Riggs A C. Morphometry of the *Conus* shell. *Syst Zool.* 1975, **24**: 346~359.
- [8] Harasewych M G. Mathematical modeling of the shells of higher prosobranchs. *Bull Am Malacol Union.* 1981, 6~10.
- [9] Brown A P. Variation in some Jamaican species of *Pleurodon*. *Proc Acad Nat Sci Phila.* 1911, **63**: 117~164, 5 pls.
- [10] Brown A P. Variation in two species of *Lucidella* from Jamaica. *Proc Acad Nat Sci Phila.* 1913, **65**: 3~21. 1 pl.
- [11] Gould S J. An evolutionary microcosm: pleistocene and recent history of the land snail *P.* (*Poecilozonites*) in Bermuda. *Bull Mus Comp Zool Harv.* 1969, **138**:407~532.
- [12] Gould S J, Woodruff D S. Natural history of *Ceron* VII: little bahama bank—a revision based on genetics, morphometrics, and geographical distribution. *Bull Mus Comp Zool Harv.* 1978, **184**: 371~415.
- [13] Davis G M. The origin and evolution of the Pomatiopsidae, with emphasis on the Mekong River Triculinae. *Mono Acad Nat Sci Phila.* 1979, **20**(8): 1~120.
- [14] 周晓农,洪青标等. 中国钉螺螺壳的聚类分析. 动物学杂志,1997,32(5):4~7.
- [15] 黄大卫. 支序系统学概论. 北京:中国农业出版社,1996. 8~10.
- [16] Zhang W H, Chen D N. A study of phylogenetic relationships and zoogeography of genus *Vallonia* from China. *Acta Zootaxonomica Sinica.* 2003, **28**(1): 30~36.
- [17] 周凤明,周艳. SPSS V 10.0 for windows 实用基础教程. 北京:希望电子出版社,2001.
- [18] 崔怡. Matlab 5.3 实例详解. 北京:航空工业出版社,2002. 1~361.