

满月蛤目(双壳纲: 异齿亚纲)软体动物分类与系统演化研究进展

焦英毅^{1,2,3}, 张均龙^{1,2}

(1. 中国科学院海洋研究所 海洋生物分类与系统演化实验室, 山东 青岛 266071; 2. 中国科学院海洋大科学研究中心, 山东 青岛 266071; 3. 中国科学院大学, 北京 100049)

摘要: 满月蛤目物种是海洋常见的双壳类软体动物, 通常生活在有机质含量较高或化能生态系统中, 是这两类生态环境中的主要类群。本文回顾了满月蛤目分类与系统演化的研究历史。随着受关注程度的增加以及技术手段的发展, 世界范围内出现大量的分类和系统演化研究, 但由于物种繁多、样品获取困难、贝壳形态多变, 该类群的分类系统仍存在大量尚未解决的问题, 且其物种多样性被严重低估。我国对该类群系统性的研究尚未开展。未来需加强标本采集, 结合新技术进行整合分类学研究以摸清我国满月蛤目物种组成和区系特点, 完善分类系统, 进而对其起源演化、扩布路径等问题进行探究。

关键词: 软体动物; 双壳纲; 满月蛤; 索足蛤; 多样性

中图分类号: Q959.21 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3096(2022)10-0167-10

DOI: 10.11759/hyxx20211030002

1 满月蛤目软体动物简介

满月蛤目 Lucinida Gray, 1854 隶属于软体动物门 Mollusca 双壳纲 Bivalva 异齿亚纲 Heterodonta, 其海洋的现生种类包含满月蛤科 Lucinidae Fleming, 1828 和索足蛤科 Thyasiridae Dall, 1900 两个科^[1-3]。它们在浅海通常生活在泥沙滩、红树林、海草场等有机质含量较高的生境中, 在深海常分布于低氧区、热液、冷泉、泥火山、鲸尸等化能合成生境, 是双壳纲在化能生态系统中的主要类群^[4-5]。满月蛤目的两个科因与化能合成细菌共生而备受关注, 其共生菌可降低环境中硫化物的含量, 在生态系统中发挥重要作用。

满月蛤科是目前为止在化能生态系统中物种多样性最高的软体动物^[6], 有超过 400 种现生种类, 目前已知广泛分布在北纬 70°到南纬 55°的范围内, 大部分物种生活在低纬度 200 m 以浅的水域中^[7], 但最近有许多研究认为深海也有较高的满月蛤的物种多样性^[8-11]。其化石种的记录可追溯到早古生代, 并在中生代多样性增高, 通常出现在碳氢化合物渗口和缺氧生境^[6, 12]。到始新世满月蛤科多样性水平基本与现在相当。满月蛤科的形态多变(图 1a, b, c, e), 现生的满月蛤大小从几毫米到 15 cm, 化石种可达 30 cm^[13]。其贝壳大多是白色的, 形状从盘状到近球

形不等, 壳表通常具有同心刻纹, 部分具有或深或浅的放射肋, 也有一些物种壳表是光滑的。一般每个壳有两个或更少的主齿, 部分物种有侧齿。有些满月蛤的铰合齿高度退化或完全消失。大多数满月蛤具有明显的狭长的前闭壳肌痕, 并且延伸到外套线内部, 这是其最独特的鉴定特征之一。在解剖学上, 满月蛤科的本鳃较大且两侧各只有一个鳃瓣, 即内鳃瓣(inner demibranch)。其足高度特化, 呈长蠕虫状, 许多物种足靠近内脏的部位还有呈铲形的脊(heel)以司移动^[7, 14], 这也是满月蛤科的鉴定特征。满月蛤科中许多种类可食用, 菲律宾、印度尼西亚、越南等东

收稿日期: 2021-10-30; 修回日期: 2022-01-29

基金项目: 中国科学院战略性先导科技专项(XDB42000000); 国家自然科学基金(31772422); 国家重点研发计划政府间国际科技创新合作专项(2021YFE0193700); 中国科学院国际合作局国际伙伴计划(133137KYSB20200002)

[Foundation: Strategic Priority Science and Technology Program of Chinese Academy of Sciences, No. XDB42000000; National Natural Science Foundation of China, No. 31772422; Intergovernmental International Cooperation in Science and Technology Innovation, No. 2021YFE0193700; International Science Partnership Program of the Chinese Academy of Sciences No. 133137KYSB20200002]

作者简介: 焦英毅(1998—), 回族, 男, 河北省邢台人, 硕士研究生, 主要从事软体动物分类及系统演化研究, E-mail: jiaoyingyi20@qdio.ac.cn; 张均龙(1983—), 通信作者, 研究员, 从事软体动物分类学和底栖生态学研究, E-mail: zhangjl@qdio.ac.cn

南亚国家以及巴西和墨西哥湾等地沿海居民会食用某些满月蛤种类。菲律宾莱特岛上的居民甚至还专门为食用满月蛤设立了节日^[7]。

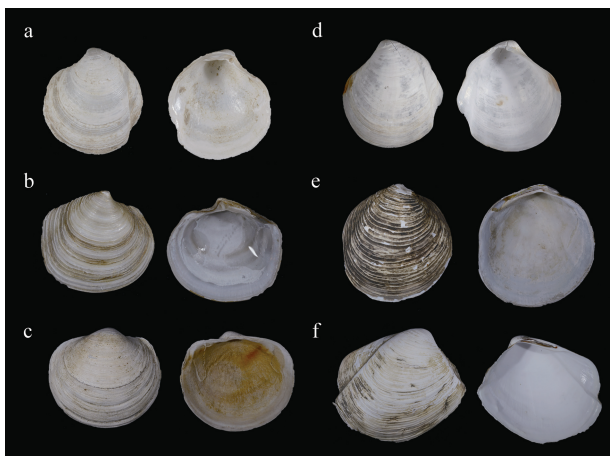


图1 中国海一些满月蛤目动物的外壳形态

Fig. 1 Shell morphology of species of Lucinida in the Chinese seas

注: a. 内湾小神女蛤 *Easmithia tonkingwanensis* Xu, 2012 (6.5 mm); b. 尖扁满月蛤 *Lucinoma acutilineata* Conrad, 1894 (13.5 mm); c. 满月无齿蛤 *Pegophysema bialata* Pilsbry, 1895 (47.0 mm); d. 薄壳索足蛤 *Thyasira tokunagai* Kuroda & Habe in Habe, 1951 (6.1 mm); e. 澳蛤 *Austriella corrugata* Deshayes, 1843 (59.0 mm); f. 大裂蛤 *Conchoclele bisecta* Conrad, 1849 (63.0 mm)

索足蛤科是双壳类在化能生态系统中继满月蛤之后多样性第二高的科^[4, 15], 迄今已被描述 100 余种。与满月蛤相比, 它更多存在于南北半球的温带和较冷的水域, 偏向于较深的海底, 很少有索足蛤生活在潮间带^[16]。已报道索足蛤最深生活在 7 424 m 的海底^[17], 而满月蛤最深的记录仅出现在 2 570 m^[10]。索足蛤科的化石可以追溯到早白垩世, 但也有人认为索足蛤可能更早出现^[15]。索足蛤科的物种大部分都比较小, 一般不超过 1 cm, 最小的不到 1 mm, 最大可达 11 cm(图 1d, f)。其贝壳呈三角形、多边形或斜卵圆形, 壳表面光滑或具有同心刻纹, 从壳顶到后缘常有明显的后脊, 形成后背区。它的前肌痕狭长且在许多种类中不脱离外套线。解剖学上也与满月蛤科有差异, 许多索足蛤有内外鳃瓣, 足同样呈蠕虫状, 但末端膨大具有黏液腺^[14]。索足蛤科的物种大多无经济价值, 但其鳃内共生的硫化细菌可有效降低沉积物中硫化物的含量^[18-19], 有重要的生态意义。索足蛤科的物种可作为环境指示种^[20]。黄海优势种薄壳索足蛤 *Thyasira tokunagai* 密度在近 50 年显著增加, 可能与沉积物中硫化物含量增高有关^[21-22]。

2 满月蛤目分类与系统演化国际研究历史

Linnaeus 于 1758 年^[23]记录了满月蛤第一个有效种 *Codakia orbicularis*。此后, Dall 在 1901 年^[24]最早对满月蛤总科 Lucinoidea 进行了综述, 认为该总科包含满月蛤科、索足蛤科、镶边蛤科 Fimbriidae、蹄蛤科 Ungulinidae 在内的 5 个科, 并将满月蛤科分为 6 个属, 索足蛤科分为 4 个属。后来, Lamy^[25]对现生的满月蛤科种类进行了描述。Chavan^[26]对满月蛤科现生种类和化石种类进行了全面的系统分类和演化关系研究, 并对属之间的系统演化关系进行了详尽的讨论。1969 年, Chavan^[27]又将这一分类系统进行了修订, 将满月蛤科、索足蛤科、镶边蛤科、蹄蛤科、一个化石科 Mactromyidae 和一个淡水科 Cyrenoididae 作为满月蛤总科, 并提出满月蛤科包含 4 个亚科, 索足蛤科包含 11 个属。期间, 也有学者甚至认为满月蛤总科是从单板纲 Aplacophora 中独立进化出来的^[28], 应该单独作为一个亚纲^[29]。Boss^[30-31]在 1969 和 1970 年否认了这种关系, 并认为其很多形态特征与异齿类双壳一样。Allen^[32]根据解剖学特征认为蹄蛤科是较为原始的类群, 但蹄蛤化石记录却出现在相对晚的白垩纪。McAlester^[28]和 Boss^[31]则根据化石证据认为蹄蛤是较新的类群, 并且 Boss 认为镶边蛤科与满月蛤科关系更近, 满月蛤科缺乏外鳃瓣, 而索足蛤科和蹄蛤科重新发育出了外鳃瓣。Bretsky^[33-34]于 1970 和 1976 年结合表型分析对北美的满月蛤进行了系统的分类研究, 将满月蛤科分为 7 个属和很多亚属。之前的这些研究基本依据贝类形态进行分类研究, 由于贝壳高度的相似性, 因此产生了很多争议。这些分类系统中的几个科在内部解剖结构上有很大的差异^[35]。20 世纪 80 年代后, 由于发现存在着特殊的化能共生, 满月蛤目受到了广泛的关注。满月蛤科的化能共生现象报道的最早^[36], 此后索足蛤和镶边蛤科也有一些种类被发现具有化能共生现象^[37-38], 但蹄蛤科始终没有化能共生物种被发现, 因此一些研究者认为化能共生现象是满月蛤总科的祖征, 只是在索足蛤科部分消失而在蹄蛤科完全消失^[35, 39-40]。

分子生物学技术的应用使满月蛤目的分类系统产生了较大变动和重新划分。Williams 在 2004 年^[41]使用 18S 和 28S rRNA 基因对满月蛤总科中的部分

物种进行了分子系统学分析, 研究结果显示满月蛤总科仅包含满月蛤科和镶边蛤科, 且后者位于满月蛤科内部, 索足蛤科与蹄蛤科为单系但与满月蛤科关系并不紧密, 并且证明满月蛤科应属于异齿亚纲。此后, 越来越多的分子分析被用以满月蛤总科及其内部阶元分类和亲缘关系的研究。Taylor 等在 2005 年^[42]基于 18S rRNA 基因的研究支持 Williams 的结果, 认为蹄蛤科为单系群但与满月蛤科亲缘关系较远, 不应该属于一个总科。早期依据形态学建立的系统发育关系认为厚壳蛤总科和满月蛤总科亲缘关系较近, 而 Taylor 等^[43]证明爱神蛤科 Astartidae、厚壳蛤科 Crassatellidae 和心蛤科 Carditidae 形成单系群, 与异韧带亚纲中包括满月蛤、索足蛤在内的其他异齿类为姐妹群, 并且为较原始的一支。之前也有分子证据显示爱神蛤科和心蛤科形成单系群, 与其他的异齿类为姐妹群, 但与满月蛤亲缘关系并不相近^[44-45]。在 2006 年 Taylor 和 Glover^[6]认为索足蛤与满月蛤科亲缘关系并不近, 这两个科中的化能共生是各种独立进化的结果。2009 年 Taylor 等^[46]又将 Cyrenoididae 从满月蛤总科中移除。2011 年 Taylor^[5]基于 18S、28S rRNA 基因片段和线粒体细胞色素 B 氧化酶基因对满月蛤科的研究提出了满月蛤科新的分类系统, 将其分为 7 个亚科, 其中 3 个为新亚科, 将镶边蛤也降为满月蛤科中的一个亚科。之后的双壳纲分类系统中^[2-3], 将原来的满月蛤总科提升到目的水平, 包含满月蛤和索足蛤两个总科, 蹄蛤科等几个亲缘关系较远的科被从该目中移除, 镶边蛤也降为满月蛤科内的一个亚科。此后基于更多地区和样本的分子系统学研究也一直在探讨满月蛤科的分类和其内部的系统演化关系。Kuhara 等^[47]和 Taylor 等^[48]梳理了满月蛤亚科之间的亲缘关系, 确定了其中主要的分支。Glover 等^[49]对新加坡的满月蛤进行了研究。Taylor 等^[50]提出了满月蛤的第 8 个亚科。Taylor 和 Glover^[51]还对一些以往关注较少且存在较多问题的小型满月蛤科的物种进行研究。Taylor 等在其 2021 年出版的专著^[7]中共记录并描述了满月蛤科 96 个现生属和 83 个化石属。这本书是近 20 年来对满月蛤科研究的总结, 包括对满月蛤科贝壳特征、解剖学、共生关系、生态学、生物地理学和系统演化关系等的阐述, 并列出了其中大多数物种的图像。

相较于满月蛤科, 索足蛤科的分类和系统演化的研究要少得多。最初根据其解剖结构^[52], 索足蛤科被分为两个亚科 Thyasirinae 和 Axinopsidinae^[53-54], 后者包含有很多单个鳃瓣的属。Chavan^[27]和 Oliver

等^[55]主要根据贝壳特征将索足蛤科分为 11 个属, 然而贝壳形态所包含的系统演化信息非常有限。Taylor 等在 2007 年^[15]通过索足蛤 13 个物种分子数据的研究发现, 没有共生菌且只有内鳃瓣的物种聚为一支, 而有共生菌或两个鳃瓣的物种至少分为 3 支, 并将索足蛤提升为总科, 但索足蛤科的双亚科系统没有得到分子证据的支持, 属内的种类也存在问题。2017 年 Fukasawa 等人^[56]通过索足蛤科 7 个属的部分分子数据对其深海适应机制进行研究时, 同样发现索足蛤属 *Thyasira* 和 *Maorithyas* 属是并系的。

3 满月蛤目分类与系统演化研究进展及尚存问题

目前满月蛤目软体动物分类系统与演化关系仍存在争议。首先, 满月蛤目是否应包含索足蛤科仍有较大争议^[57]。目前, 满月蛤总科只下设一个满月蛤科, 与同样只包含索足蛤科的索足蛤总科共同组成满月蛤目^[2], 但索足蛤科只是暂时性地被置于该目。满月蛤科和索足蛤科在贝壳形态和内部解剖结构上有很多相似之处, 例如, 许多种类有明显的后沟, 部分种类铰合部无齿; 在内部形态上, 索足蛤和满月蛤物种的足特别长呈蠕虫状, 唇瓣非常小, 都有由足形成的前部入水管^[55, 58]。尽管如此, 它们也有很多不同, 如许多索足蛤的内脏团有由消化腺和消化管形成的侧囊(lateral body pouch)^[52, 55, 59], 而满月蛤中没有这一特征。通过分子分析, 有学者认为满月蛤科和索足蛤科虽各自为单系群, 但它们亲缘关系较远, 相比于满月蛤, 索足蛤与缝栖蛤科 Hiatellidae、厚壳蛤科 Crassatellidae、爱神蛤科 Astartidae、心蛤科 Carditidae 亲缘关系更近, 位于异齿亚纲中更基础的位置^[6, 41]。也有研究通过综合多种形态特征和分子结果支持这两个科是亲缘关系较近的姐妹群^[1]。至今, 它们之间的亲缘关系仍悬而未决。

其次, 满月蛤和索足蛤科内部阶元的分类和系统演化仍存在非单系的问题。Taylor 等^[5]将满月蛤科划分为 7 个亚科, 颠覆了以往基于形态学的观点。在此之后的分子分析中该分类系统的主要分支基本保持稳定^[47-48, 60]。但满月蛤科内部仍存在混乱的关系。由于满月蛤科形态变异大, 以往依据形态学的分类系统存在大量隐存种或复合种^[61]。很多形态相似的种存在显著的遗传差异^[60], 之前被报道为世界广分布种的无齿蛤 *Anodontia edentula*, 实际包含了 7 个种^[42]; 南海毛满月蛤 *Pillucina vietnamica* 则包含

3 个分布范围截然不同的形态相似种^[51]。满月蛤科分布范围广、物种数多、许多类群至今未获得分子数据,大量分类阶元的分类地位和系统演化关系尚未取得置信度较高的结果支持,并且分子结果仍经常显示出并系或多系群。如 *Pillucina* 属是并系的,*P. vietnamica* 和 *P. pusilla* 与另外五种该属物种亲缘关系较远^[5, 48, 62]。同样的,索足蛤科缺少系统演化信息且内部解剖特征多变。Dufour^[63]认为索足蛤科很可能是多系的。

另外,分类系统的混乱也导致某些种、属甚至科等阶元鉴定性的形态特征仍模糊不清。基于形态的分类,满月蛤科的物种经常被错误鉴定或者被安置到错误的属甚至更高的阶元中^[61]。满月蛤科中的有些种如 *Scabrilucina victorialis*, 由于其贝壳表面有一条很深的沟,且贝壳呈三角形,曾被放到索足蛤科中^[64]。根据形态特征,*Lucina costata* 曾先后被放到 5 个不同的属中,最终从 *Codakiinae* 亚科转移到满月蛤亚科中并建立了新属 *Clathrolucina*^[60]。出现这些问题的原因归根结底还是形态学的鉴定特征不明朗,以往用于形态分类和鉴定的特征很多都被分子证据予以否定。之前根据绞合齿、韧带等特征将某些种类放在同一阶元内,而最近分子证据表明这些特征是独立进化的,这些阶元并非单系^[42, 65]。同时,分子证据也发现了一些可以用来区分类群的形态和解剖特征,如胚壳的特征被证明有很强的系统演化信息,壳的超微结构可以用作分类鉴定^[62],有些解剖结构,如外套膜在后端融合的类型和结构^[6]、外套鳃^[47]和本鳃^[6]的结构等对系统演化分析也有潜在的价值。这些可能反映分类信息或系统演化关系的形态或解剖特征仍需深入研究。索足蛤 11 个属内的种类也存在问题,很多种似乎是在找不到特别合适的属的情况下被暂时安排到某些属中,但其特征与模式种相差甚远。例如 Taylor 等人^[15]发现 Dell 对南极个体较小的索足蛤使用属名 *Genaxinus*, 但与其产自澳大利亚悉尼的模式种 *Genaxinus albigena* 几乎没有相似之处。索足蛤科外部形态虽然较为相似,但其内部解剖结构多变^[52, 55],如本鳃的数量、鳃丝的结构、足的结构、侧囊的形状、唇瓣的形状、后部开口的形状、共生菌的有无等。但这些结构没有被用来进行种上阶元的系统分类研究。另外索足蛤科不同属的胚壳通常有独特的结构,在物种鉴定和系统演化上有重要应用前景。

满月蛤目的调查和研究严重不足,导致这两个科

的物种多样性被严重低估,尤其是在其多样性中心的印度-西太平洋。过去二十几年,随着化能共生现象的发现,针对本不太受关注的满月蛤和索足蛤的研究大量增加,各地区的记录和分布情况也被相继报道。其中满月蛤科的报道包括澳大利亚 46 种^[64, 66-67], 韩国 13 种^[68], 新喀里多尼亚 34 种^[69], 越南 16 种^[70], 法属波利尼西亚 10 种^[71], 菲律宾近 80 种^[62, 72], 新加坡 18 种^[49], 日本 28 种^[73], 大西洋西岸 46 种^[61], 热带东太平洋潮间带到 1 800 m 34 种^[74], 热带西非 34 种^[75], 红海 24 种^[76-77]。印度-西太平洋被认为是满月蛤科的多样性中心,也是其研究的热点区域。值得注意的是,过去 20 年共有多达 28 个新属 93 个新种在印度-西太平洋被描述,其中菲律宾海域 3 新属 26 新种^[62], 新喀里多尼亚 9 新属 18 新种^[69], 澳大利亚 2 新属 5 新种^[64, 66], 在深海描述了 9 新属 32 新种^[10], 今年在印度西太平洋海区又建立了两个新属^[7]。相较而言,索足蛤科的报道较少,韩国报道 5 种^[68], 日本报道了 17 种^[73], 热带东太平洋报道 9 种^[74], 英国北海报道 12 种^[55], 大西洋深海报道 25 种^[52]。除此之外还有很多新种新属被报道^[78-95]。Allen^[96]在 2008 年发现在大西洋深海 79 种索足蛤中有近 70% 为未描述的新种。印度-西太平洋对索足蛤的研究更显不足,目前报道仅 20 余种。日本发现了 4 个新种^[17], 俄罗斯远东海和西北太平洋深渊发现 4 个新种^[90, 97], 另有 3 个新种分别报道于中国台湾岛、新几内亚和菲律宾^[79, 88, 98]。该区域已发现的种类里至少还有 20 个新种和 2 个新属尚未被描述^[16]。索足蛤研究的不足也制约了对其与满月蛤科关系的研究。

4 我国满月蛤目软体动物研究现状

同周边海域大量报道形成鲜明对比的是,中国对这两个科的研究非常欠缺,现有种类记述不全面,且与国际最新研究脱节较为严重。我国对满月蛤目的研究起步较晚, Bernard^[99]在 1993 年首次对之前报道分布于中国海的满月蛤科(实际包含满月蛤科和索足蛤科)物种进行了梳理,共涉及满月蛤科 11 属 20 种(含镶边蛤科 1 属 1 种),索足蛤科 3 种。在此之后,中国学者在一些专著中也对中国海域的满月蛤目种类进行过或多或少的报道。徐凤山^[100]在 1997 年报道了中国满月蛤 10 属 20 种(含镶边蛤科 1 属 2 种),索足蛤科 1 属 4 种;通过 10 年的积累,徐凤山等在 2008 年^[101-102]将中国海的数量增加到满月蛤科 11 属 22 种(含镶边蛤科 1 属 2 种),索足蛤科 2 种;在 2012 年出版的《中国

动物志》^[14]中,记述了13属25种,并描述了2个新种。但遗憾的是,该卷《动物志》未使用最新的分类系统,仍依据旧的分类系统将满月蛤总科分为满月蛤科、索足蛤科和镶边蛤科;也没有采纳最新的分类结果,仍使用一些无效种名,并存在一些错误鉴定;有些中国海域报道的新种也没有收录其中,如在台湾龟山岛的热液附近描述的柏生索足蛤 *Thyasira borshengi*^[98]、巨环月蛤 *Meganodontia acetabulum*^[103]和台湾满月蛤 *Lucinoma taiwanensis*^[10]等。其他一些学者也曾对分布于中国海的满月蛤目物种进行了报道^[42, 62, 64, 104-107]。总体来说,中国海目前的种类在一些图谱和名录中仅报道不到30种,其物种数被严重低估。相较而言,我国对满月蛤和索足蛤的研究仍十分不足,并且缺乏全面系统的分类学研究,与国际上存在很大差距。许多研究仍在使用一些无效和错误的种名,如我国的常见种无齿蛤和满月无齿蛤,其有效的拉丁学名应为 *Euanodontia ovum* 和 *Pegophysema bialata*,但我国学者在大量的多样性研究或生态报告中仍使用之前的错误种名 *Anodontia edentula* 和 *Anodontia stearnsiana*。

5 中国满月蛤目分类与系统演化研究展望

中国海位于满月蛤目多样性中心,是印度洋、西太平洋之间种类扩散的关键区域,也是世界软体动物分类和生物地理研究急切想要了解的区域,亟需对我国种类开展全面系统的分类研究。我国周边海域存在很多满月蛤目物种尚未被发现或报道,尤其是深海和微小型种类等均未经过细致调查研究。今后首先要加强我国周边海域满月蛤目软体动物的调查和采样,尤其是东海和南海,重点关注红树林、海草床、珊瑚礁、潟湖等有机质含量较高的环境,以及热液、冷泉等化能生态系统,以全面反映中国海满月蛤目的物种多样性水平。

由于仅依据形态进行物种分类研究可能产生分类混乱或误识,且不能提供足够的演化关系信息,需要与分子生物学技术结合开展满月蛤目分类学研究。而已有的满月蛤分子生物学研究使用的遗传信息较少,可能导致分类和系统演化结果不够准确,因此需要更多的遗传信息和方法进行分析(如多基因联合分析、线粒体基因组、简化基因组、多组学等)。在物种演化过程中非常重要的某些解剖结构,也需要充分运用到满月蛤和索足蛤的分类和系统演化研

究中。因此,对满月蛤目的系统分类学研究,需要将形态学、遗传学、解剖学、发育学以及生活史、行为、地理学等多种证据综合起来,进行整合分类学(integrative taxonomy)研究。这不仅能使系统分类学更加准确和全面,而且能够更加准确客观地反映其自然的演化关系^[108-110],被认为是解决分类问题、揭示生物多样性的有效方法。

当前,有关深海与浅海生物关系及它们之间的起源和演化,一直倍受科学界关注但又存在众多争议。针对这一问题,尤其是化能合成生态系统存在灭绝替代假说(extinction and replacement hypothesis)^[111]和深海遗留假说(antiquity hypothesis)^[112]等不同的解释。研究显示满月蛤科没有深海特有的亚科,每个亚科都包含浅水种,并且深海种类自新生代到中生代就与浅海种类发生分化,开始了长时间的独立演化^[9]。满月蛤有近40%的物种分布于深海^[64],索足蛤更是大多生活在深海,且深渊物种超过10%^[16]。这两个科既有浅海种类,又有深海物种,同时存在化能共生,是研究浅海和深海物种起源和演化的良好材料。应对浅海和深海环境中亲缘关系较近的物种着重关注,选取具有代表性的关键物种进行谱系地理和系统演化历程分析,从而揭示深海与浅海物种之间的起源演化关系、扩布路径和机制等。

参考文献:

- [1] BIELER R, MIKKELSEN P M, COLLINS T M, et al. Investigating the Bivalve Tree of Life – an exemplar-based approach combining molecular and novel morphological characters[J]. Invertebrate Systematics, 2014, 28(1): 32-115.
- [2] BOUCHET P, ROCROI J P, BIELER R, et al. Nomenclator of bivalve families with a classification of bivalve families[J]. Malacologia, 2010, 52(2): 4-172.
- [3] CARTER J G, ALTABA C R, ANDERSON L C, et al. A synoptical classification of the Bivalvia (Mollusca)[J]. Paleontological Contributions, 2011, 4: 1-47.
- [4] TAYLOR J D, GLOVER E A. Chemosymbiotic bivalves[C]//KIEL S. The vent and seep biota, Topics in Geobiology. London: The Natural History Museum, 2010: 107-135.
- [5] TAYLOR J D, GLOVER E A, SMITH L, et al. Molecular phylogeny and classification of the chemosymbiotic bivalve family Lucinidae (Mollusca: Bivalvia)[J]. Zoological Journal of the Linnean Society, 2011, 163(1): 15-49.
- [6] TAYLOR J D, GLOVER E A. Lucinidae (Bivalvia) – the most diverse group of chemosymbiotic molluscs[J]. Zoo-

- logical Journal of the Linnean Society, 2006, 148(3): 421-438.
- [7] TAYLOR J D, GLOVER E A. Biology, evolution and generic review of the chemosymbiotic bivalve family Lucinidae[M]. London: Ray Society, 2021.
- [8] OLIVE G, RODRIGUES C F, CUNHA M R. Chemosymbiotic bivalves from the mud volcanoes of the Gulf of Cadiz, NE Atlantic, with descriptions of new species of Solemyidae, Lucinidae and Vesicomidae[J]. Zookeys, 2011, 113: 1-38.
- [9] TAYLOR J D, GLOVER E A, WILLIAMS S T. Diversification of chemosymbiotic bivalves: origins and relationships of deeper water Lucinidae[J]. Biological Journal of the Linnean Society, 2014, 111(2): 401-420.
- [10] COSEL R V, BOUCHET P. Tropical deep-water lucinids (Mollusca: Bivalvia) from the Indo-Pacific: essentially unknown, but diverse and occasionally gigantic[C] // HÉROS V, COWIE R H, BOUCHET P. Tropical deep-sea benthos 25. Paris: Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, 2008: 115-213.
- [11] TAYLOR J D, GLOVER E A. New lucinid bivalves from hydrocarbon seeps of the Western Atlantic (Mollusca: Bivalvia: Lucinidae)[J]. Steenstrupia, 2009, 30(2): 127-140.
- [12] TAYLOR J D, GLOVER E A. Functional anatomy, chemosymbiosis and evolution of the Lucinidae[C]// HARPER E M, TAYLOR J D, CRAME J A. The evolutionary biology of the Bivalvia. London: Geological Society, Special Publications, 2000, 177: 207-225.
- [13] TAYLOR J D, GLOVER E A. A giant lucinid bivalve from the Eocene of Jamaica - Systematics, life habits and chemosymbiosis (Mollusca: Bivalvia: Lucinidae)[J]. Palaeontology, 2009, 52(1): 95-109.
- [14] 徐凤山. 中国动物志 无脊椎动物 第四十八卷 软体动物门 双壳纲 满月蛤总科 心蛤总科 厚壳蛤总科 鸟蛤总科[M]. 北京: 科学出版社, 2012.
- XU Fengshan. Fauna Sinica Invertebrata Vol. 48 Mollusca Bivalvia Lucinacea Carditacea Crassatellacea Cardiacea[M]. Beijing: Science Press, 2012.
- [15] TAYLOR J D, WILLIAMS S T, GLOVER E A. Evolutionary relationships of the bivalve family Thyasiridae (Mollusca: Bivalvia), monophyly and superfamily status[J]. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 2007, 87(2): 565-574.
- [16] HUBER M, LANGLEIT A, KREIPL K. Compendium of bivalves 2. A full-color guide to the remaining seven families. A systematic listing of 8500 bivalve species and 10500 synonyms[M]. Hackenheim, Germany: ConchBooks, 2015.
- [17] OKUTANI T, FUJIKURA K, KOJIMA S. Two new hadal bivalves of the family Thyasiridae from the plate convergent area of the Japan Trench[J]. Venus, 1999, 58(2): 49-54.
- [18] DANDO P R, SOUTHWARD A J, SOUTHWARD E C. Rates of sediment sulphide oxidation by the bivalve mollusc *Thyasira sarsi*[J]. Marine Ecology Progress Series, 2004, 280: 181-187.
- [19] DANDO P R, SPIRO B. Varying nutritional dependence of the thyasirid bivalves *Thyasira sarsi* and *T. equalis* on chemoautotrophic symbiotic bacteria, demonstrated by isotopic ratios of tissue carbon and shell carbonate[J]. Marine Ecology Progress Series, 1993, 92: 151-158.
- [20] KEUNING R, SCHANDER C, KONGSRUD J A, et al. Ecology of twelve species of Thyasiridae (Mollusca: Bivalvia)[J]. Marine Pollution Bulletin, 2011, 62(4): 786-791.
- [21] ZHANG J, ZHANG S, ZHANG S, et al. What has happened to the benthic mollusks of the Yellow Sea in the near half century? Comparison on molluscan biodiversity between 1959 and 2007[J]. Continental Shelf Research, 2016, 113: 21-29.
- [22] ZHANG J, XIAO N, ZHANG S, et al. A comparative study on the macrobenthic community over a half century in the Yellow Sea, China[J]. Journal of Oceanography, 2016, 72(2): 189-205.
- [23] LINNAEUS C, SALVIUS L. Systema Naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis[M]. Holmiae: Laurentius Salvius, 1758.
- [24] DALL W H. Synopsis of the Lucinacea and of the American species[J]. Proceedings of the United States National Museum, 1901, 23(1237): 779-833.
- [25] LAMY E. Révision des Lucinacea vivants du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris[J]. Journal de Conchyliologie, 1920/1921, 65: 71-122, 169-222, 233-318, 335-388.
- [26] CHAVAN A. Essai critique de classification des lucines[J]. Journal de Conchyliologie, 1937, 81(2): 133-153.
- [27] CHAVAN A. Superfamily Lucinacea Fleming, 1828[C]// MOORE R C. Treatise on Invertebrate Paleontology, Part N, Mollusca 6, Bivalvia. Boulder, Colorado: Geological Society of America and University of Kansas, 1969: N491-N518.
- [28] MCALESTER A L. Evolutionary and systematic implications of a transitional Ordovician lucinoid bivalve[J]. Malacologia, 1966, 3(3): 433-439.
- [29] POJETA J. The origin and early taxonomic diversification of Pelecypods[J]. Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B, 1978, 284(1001): 225-246.

- [30] BOSS K. Lucinacea and their heterodont affinities[J]. The Nautilus, 1969, 82(4): 128-131.
- [31] BOSS K. Fimbria and its lucinoid affinities (Mollusca, Bivalvia)[J]. Breviora, 1970, 350(1): 11-16.
- [32] ALLEN J A. On the basic form and adaptations to habitat in the Lucinacea (Eulamellibranchia)[J]. Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B, 1958, 241(684): 421-484.
- [33] BRETSKY S S. Phenetic and phylogenetic classifications of the Lucinidae (Mollusca, Bivalvia)[J]. Bulletin of the Geological Institute of the University of Uppsala New Series, 1970, 2: 5-23.
- [34] BRETSKY S S. Evolution and classification of the Lucinidae (Mollusca; Bivalvia)[J]. Palaeontographica Americana, 1976, 8: 220-337.
- [35] REID R G B, BRAND D G. Sulfide-oxidizing symbiosis in Lucinaceans - implications for bivalve evolution[J]. Veliger, 1986, 29(1): 3-24.
- [36] BERG C, ALATALO P. Potential of chemosymbiosis in molluscan mariculture[J]. Aquaculture, 1984, 39(1/4): 165-179.
- [37] DANDO P R, SOUTHWARD A J. Chemoautotrophy in bivalve molluscs of the genus *Thyasira*[J]. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 1986, 66(4): 915-929.
- [38] SOUTHWARD E C. Gill symbionts in thyasirids and other bivalve molluscs[J]. Journal of the Marine Biology Association of the United Kingdom, 1986, 66(4): 889-914.
- [39] REID R G B. Evolutionary implications of sulphide-oxidising symbioses in bivalves[C] // MORTON B. The bivalvia: proceedings of a memorial symposium in honour of Sir Charles Maurice Yonge, Edinburgh. Hong Kong: Hong Kong University Press, 1986: 127-140.
- [40] HICKMAN C S. The genus *Parvilucina* in the Eastern Pacific: making evolutionary sense of a chemosymbiotic species complex[J]. Veliger, 1994, 37(1): 43-61.
- [41] WILLIAMS S T, TAYLOR J D, GLOVER E A. Molecular Phylogeny of the Lucinoidea (Bivalvia): Non-monophyly and separate acquisition of bacterial chemosymbiosis[J]. Journal of Molluscan Studies, 2004, 70(2): 187-202.
- [42] TAYLOR J D, GLOVER E A. Cryptic diversity of chemosymbiotic bivalves: A systematic revision of worldwide *Anodontia* (Mollusca: Bivalvia: Lucinidae)[J]. Systematics and Biodiversity, 2005, 3(3): 281-338.
- [43] TAYLOR J D, GLOVER E A, WILLIAMS S T. Another bloody bivalve: anatomy and relationships of *Eucrasatella donacina* from south western Australia (Mollusca: Bivalvia: Crassatellidae)[C] // WELLS F E, WALKER D I, KENDRICK G A. The marine fauna and flora of Esperance, western Australia. Perth: Western Australian Museum, 2005: 261-288.
- [44] GIRIBET G, DISTEL D L. Bivalve phylogeny and molecular data[C] // DON C. Molecular systematics and phylogeography of mollusks. Washington: Smithsonian Institution Press, 2004: 45-90.
- [45] GIRIBET G, WHEELER W. On bivalve phylogeny: a high-level analysis of the Bivalvia (Mollusca) based on combined morphology and DNA sequence data[J]. Invertebrate Biology, 2002, 121(4): 271-324.
- [46] TAYLOR J D, GLOVER E A, WILLIAMS S T. Phylogenetic position of the bivalve family Cyrenoididae-removal from (and further dismantling of) the superfamily Lucinoidea[J]. Nautilus, 2009, 123(1): 9-13.
- [47] KUHARA T, KANO Y, YOSHIKOSHI K, et al. Shell morphology, anatomy and gill histology of the deep-sea bivalve *Elliptiolucina ingens* and molecular phylogenetic reconstruction of the chemosynthetic family Lucinidae[J]. Venus, 2014, 72(1/4): 13-27.
- [48] TAYLOR J D, GLOVER E A, SMITH L, et al. New molecular phylogeny of Lucinidae: increased taxon base with focus on tropical western Atlantic species (Mollusca: Bivalvia)[J]. Zootaxa, 2016, 4196(3): 381-398.
- [49] GLOVER E A, WILLIAMS S T, TAYLOR J D. Lucinid bivalves of Singapore and their relationships (Bivalvia: Lucinidae)[J]. Raffles Bulletin of Zoology, 2016, Supplement, 34(II): 539-565.
- [50] TAYLOR J D, GLOVER E A. Hanging on — lucinid bivalve survivors from the Paleocene and Eocene in the western Indian Ocean (Bivalvia: Lucinidae)[J]. Zootaxa, 2018, 40(2): 123-142.
- [51] TAYLOR J D, GLOVER E A. Unloved, paraphyletic or misplaced: new genera and species of small to minute lucinid bivalves and their relationships (Bivalvia, Lucinidae)[J]. Zookeys, 2019, 899: 109-140.
- [52] PAYNE C M, ALLEN J A. The morphology of deep-sea Thyasiridae (Mollusca: Bivalvia) from the Atlantic Ocean[J]. Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences, 1991, 334(1272): 481-562.
- [53] COAN E V, SCOTT P V, BERNARD F R. Bivalve seashells of western North America: Marine mollusks from Arctic Alaska to Baja California[M]. Santa Barbara: Santa Barbara Museum of Natural History, 2000.
- [54] BERNARD F. Catalogue of the living Bivalvia of the eastern Pacific Ocean: Bering Strait to Cape Horn[M]. Ottawa, Canada: Love Printing Services Ltd., 1983.
- [55] OLIVER P G, KILLEEN I J. The Thyasiridae (Mollusca: Bivalvia) of the British Continental Shelf and North Sea Oilfields: an identification manual[M]. Cardiff: National Museums & Galleries of Wales, 2002.

- [56] FUKASAWA Y, MATSUMOTO H, BEPPU S, et al. Molecular phylogenetic analysis of chemosymbiotic Solemyidae and Thyasiridae[J]. Open Journal of Marine Science, 2017, 7(1): 124-141.
- [57] LEMER S, BIELER R, GIRIBET G. Resolving the relationships of clams and cockles: dense transcriptome sampling drastically improves the bivalve tree of life[J]. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 2019, 286(1896): 1-9.
- [58] DUFOUR S, FELBECK H. Sulphide mining by the superextensible foot of symbiotic thyasirid bivalves[J]. Nature, 2003, 426(6962): 65-67.
- [59] OLIVER P G, SELLANES J. New species of Thyasiridae from a methane seepage area off Concepción, Chile[J]. Zootaxa, 2005, 1092(1): 1-20.
- [60] TAYLOR J D, GLOVER E A, WILLIAMS S T. Taxonomy and phylogeny of western Atlantic Lucinidae: new genus for *Lucina costata* d'Orbigny, 1846, a new species of *Ferrocina* and neotype designation for *Venus orbiculata*[J]. Nautilus, 2013, 127(4): 131-146.
- [61] TAYLOR J D, GLOVER E A. Lucinid bivalves of Guadeloupe: diversity and systematics in the context of the tropical western Atlantic (Mollusca: Bivalvia: Lucinidae)[J]. Zootaxa, 2016, 4196(3): 301-380.
- [62] GLOVER E A, TAYLOR J D. Lucinidae of the Philippines: highest known diversity and ubiquity of chemosymbiotic bivalves from intertidal to bathyal depths (Mollusca: Bivalvia)[C]// HÉROS V, STRONG E, BOUCHET P. Tropical Deep-Sea Benthos 29. Paris: Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, 2016: 65-234.
- [63] DUFOUR S C. Gill Anatomy and the evolution of symbiosis in the bivalve family Thyasiridae[J]. Biological Bulletin, 2005, 208(3): 200-212.
- [64] TAYLOR J D, GLOVER E A. New lucinid bivalves from shallow and deeper water of the Indian and West Pacific Oceans (Mollusca, Bivalvia, Lucinidae)[J]. Zookeys, 2013, 326: 69-90.
- [65] GLOVER E A, TAYLOR J D, WILLIAMS S T. Mangrove associated lucinid bivalves of the central Indo-West Pacific: review of the "*Austriella*" group with a new genus and species (Mollusca: Bivalvia: Lucinidae)[J]. Raffles Bulletin of Zoology, 2008, 18: 25-40.
- [66] GLOVER E A, TAYLOR J D. *Callucina* and *Pseudolucinisca* (Mollusca: Bivalvia: Lucinidae) from Australia: revision of genera and description of three new species[J]. Records of the Western Australian Museum, 2008, 24(4): 443-457.
- [67] GLOVER E A, TAYLOR J D, SLACK-SMITH S M. A new species and genus of lucinid bivalve from western Australia (Bivalvia: Lucinidae)[C]// WELLS F E, WALKER D I, JONES D S. The marine flora and fauna of Dampier, western Australia. Perth, Australia: Western Australian Museum, 2003: 419-423.
- [68] MIN D H. Mollusks in Korea[M]. Seoul, Korea: Min Molluscan Research Institute, 2004.
- [69] GLOVER E A, TAYLOR J D. Diversity of chemosymbiotic bivalves on coral reefs: Lucinidae (Mollusca, Bivalvia) of New Caledonia and Lifou[J]. Zoosystema, 2007, 29(1): 109-181.
- [70] THACH N N. Recently collected shells of Vietnam[M]. Ancona: L'Informatore Piceno, 2007.
- [71] TRÔNDLÉ J, BOUTET M. Inventory of marine molluscs of French Polynesia[M]. Washington: National Museum of Natural History Smithsonian Institution, 2009.
- [72] POPPE G T. Philippine marine mollusks, Vol. IV (Bivalvia Part II, Scaphopoda, Polyplacophora, Cephalopoda & Addenda)[M]. Hackenheim, Germany: ConchBooks, 2011.
- [73] OKUTANI T. Marine mollusks in Japan (the second edition)[M]. Tokyo: Tokai University Press, 2017.
- [74] COAN E V, VALENTICH-SCOTT P. Bivalve seashells of tropical West America: Marine bivalve mollusks from Baja California to Peru[M]. Santa Barbara: Santa Barbara Museum of Natural History, 2012.
- [75] COSEL R V. Taxonomy of tropical West African bivalves. VI. Remarks on Lucinidae (Mollusca, Bivalvia), with description of six new genera and eight new species[J]. Zoosystema, 2006, 28(4): 805-851.
- [76] ZUSCHIN M, OLIVER G. Bivalves and bivalve habitats in the northern Red Sea[M]. Vienna, Austria: Naturhistorisches Museum Wien, 2003.
- [77] OLIVER G. Bivalved seashells of the Red Sea[M]. Hemmen, Wiesbaden: National Museum of Wales, 1992.
- [78] OLIVER P G, FREY M A. *Ascetoaxinus quatsinoensis* sp. et gen. nov. (Bivalvia: Thyasiroidea) from Vancouver Island, with notes on *Conchocele* Gabb, 1866, and *Channelaxinus* Valentich-Scott & Coan, 2012[J]. Zootaxa, 2014, 3869(4): 452-468.
- [79] ALLEN J A. Bivalves collected from the bottom of the Philippine Trench, including a new species of *Axinulus* (Thyasiroidea)[J]. Journal of Conchology, 2015, 42(2): 175-182.
- [80] OLIVER G. Deep-water Thyasiridae (Mollusca: Bivalvia) from the Oman Margin, Arabian Sea, new species and examples of endemism and cosmopolitanism[J]. Zootaxa, 2015, 3995(1): 252-263.
- [81] ZELAYA D. The Genera *Thyasira* and *Parathyasira* in the Magellan Region and adjacent Antarctic waters (Bivalvia: Thyasiridae)[J]. Malacologia, 2009, 51(2): 271-290.

- [82] ÅSTRÖM E K L, OLIVER P G, CARROLL M L. A new genus and two new species of Thyasiridae associated with methane seeps off Svalbard, Arctic Ocean[J]. Marine Biology Research, 2017, 13(4): 402-416.
- [83] OLIVER P G, HOLMES A M. A new species of *Axinus* (Bivalvia: Thyasiroidea) from the Baby Bare Seamount, Cascadia Basin, NE Pacific with a description of the anatomy[J]. Journal of Conchology, 2007, 39(4): 363-376.
- [84] OLIVER P G, DREWERY J. New species of chemosymbiotic clams (Bivalvia: Vesicomyidae and Thyasiridae) from a putative 'seep' in the Hatton-Rockall Basin, north-east Atlantic[J]. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 2014, 94(2): 389-403.
- [85] OLIVER P G, LEVIN L. A new species of the family Thyasiridae (Mollusca: Bivalvia) from the oxygen minimum zone of the Pakistan margin[J]. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 2006, 86(2): 411-416.
- [86] ZELAYA D. New species of *Thyasira*, *Mendicula*, and *Axinulus* (Bivalvia, Thyasiroidea) from Sub-Antarctic and Antarctic waters[J]. Polar Biology, 2010, 33(5): 607-616.
- [87] OLIVER G, HOLMES A. New species of Thyasiridae (Bivalvia) from chemosynthetic communities in the Atlantic Ocean[J]. Journal of Conchology, 2006, 39(2): 175-183.
- [88] OKUTANI T. A new thyasirid *Conchocele novaeguineensis* n. sp. from a thanatocoenosis associated with a possible cold seep activity off New Guinea[J]. Venus, 2002, 61(3/4): 141-145.
- [89] GRAHAM OLIVER P, RODRIGUES C F, CARNEY R, et al. *Spinaxinus* (Bivalvia: Thyasiroidea) from sulfide biogenerators in the Gulf of Mexico and hydrothermal vents in the Fiji Back Arc: chemosymbiosis and taxonomy[J]. Scientia Marina, 2013, 77(4): 663-676.
- [90] KAMENEV G M. Three new deep-sea species of Thyasiridae (Mollusca: Bivalvia) from the abyssal plain of the northwestern Pacific Ocean and hadal depths of the Kuril-Kamchatka Trench[J]. PeerJ, 2020, 8: e10405.
- [91] SCHANDER C, KEUNING R. *Thyasira ockelmanni* (Mollusca: Bivalvia: Veneroidea), A new species of Thyasiridae from the Norwegian Sea[J]. Fauna Norvegica, 2010, 30: 21-24.
- [92] OLIVER P G, RODRIGUES C F. Thyasiridae (Mollusca: Bivalvia) from the Kemp Caldera hydrothermal site, South Sandwich Islands, Antarctica[J]. Journal of Conchology, 2017, 42(5): 267-282.
- [93] RODRIGUES C, OLIVER G, CUNHA M. Thyasiroidea (Mollusca: Bivalvia) from the mud volcanoes of the Gulf of Cadiz (NE Atlantic)[J]. Zootaxa, 2008, 1752(1): 41-56.
- [94] OLIVER G. "Tubular gills" extreme gill modification in the Thyasiroidea with the description of *Ochetoctena tomasi* gen. et sp. nov. (Bivalvia: Thyasiroidea)[J]. Zoosystematics and Evolution, 2014, 90(2): 121-132.
- [95] BARRY P J, McCormack G P. Two new species of *Adontorhina* Berry, 1947 (Bivalvia: Thyasiridae) from the Porcupine Bank, off the west coast of Ireland[J]. Zootaxa, 2007, 1526(1): 37-49.
- [96] ALLEN J. Bivalvia of the deep Atlantic[J]. Malacologia, 2008, 50(1): 57-173.
- [97] KAMENEV G, NADTOCHY V. *Mendicula ferruginosa* (Forbes, 1844)(Bivalvia, Thyasiridae) from the Far Eastern Seas of Russia[J]. Ruthenica, 2000, 10(2): 147-152.
- [98] OKUTANI T, LAN T C. Three new bathyal bivalves from Taiwan[J]. Venus, 1999, 58(1): 19-23.
- [99] BERNARD F R, CAI Y Y, MORTON B. Catalogue of the living marine bivalve molluscs of China[M]. Hong Kong: Hong Kong University Press, 1993.
- [100] 徐凤山. 中国海双壳类软体动物[M]. 北京: 科学出版社, 1997.
- XU Fengshan. Bivalve Mollusca of China Seas[M]. Beijing: Science Press, 1997.
- [101] 徐凤山, 张素萍. 中国海产双壳类图志[M]. 北京: 科学出版社, 2008.
- XU Fengshan, ZHANG Suping. An illustrated Bivalvia Mollusca fauna of China Seas[M]. Beijing: Science Press, 2008.
- [102] 徐凤山. 双壳纲[C]. //刘瑞玉. 中国海洋生物名录. 北京: 科学出版社, 2008.
- XU Fengshan. Bivalvia[C] // LIU Ruiyu. Checklist of Marine Biota of China Seas. Beijing: Science Press, 2008.
- [103] BOUCHET P, COSEL R V. The world's largest lucinid is an undescribed species from Taiwan (Mollusca: Bivalvia)[J]. Zoological Studies, 2004, 43(4): 704-711.
- [104] QI Z. Seashells of China[M]. Beijing: China Ocean Press, 2004.
- [105] 张均龙. 双壳纲[C]//沙忠利等. 西太平洋深海化能生态系统大型生物图谱. 北京: 科学出版社, 2019: 95-105.
- ZHANG Junlong. Bivalvia[C]//SHA Zhongli, et al. Illustration of specimens collection from deep-Sea hydrothermal vents and cold seeps in western Pacific. Beijing: Science Press, 2019: 95-105.
- [106] 李琪, 孔令锋, 郑小东. 中国近海软体动物图志[M]. 北京: 科学出版社, 2019.
- LI Qi, KONG Lingfeng, ZHENG Xiaodong. Mollusks of the Chinese coastal seas[M]. Beijing: Science Press, 2019.

- [107]郑小东, 曲学存, 曾晓起, 等. 中国水生贝类图谱[M]. 青岛: 青岛出版社, 2013.
ZHENG Xiaodong, QU Xuecun, Zeng Xiaoqi, et al. Atlas of aquatic molluscs in China[M]. Qingdao: Qingdao Press, 2013.
- [108]PADIAL J M, MIRALLES A, DE LA RIVA I, et al. The integrative future of taxonomy[J]. *Frontiers in Zoology*, 2010, 7(1): 16.
- [109]ZHANG S, ZHANG J, ZHANG S. Integrative taxonomy reveals new taxa of Trochidae (Gastropoda: Vetigastropoda) from seamounts in the tropical western Pacific[J]. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 2020, 159(2020): 103-234.
- [110]ZHANG J L, YURCHENKO O V, KALACHEV A V, et al. A tale of two soft-shell clams: An integrative taxonomic analysis confirms *Mya japonica* as a valid species distinct from *Mya arenaria* (Bivalvia: Myidae)[J]. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 2018, 184(3): 605-622.
- [111]MCCLAIN C, MINCKS S. The dynamics of biogeographic ranges in the deep sea[J]. *Proceedings Biological Sciences / The Royal Society*, 2010, 277(1700): 3533-3546.
- [112]VRIJENHOEK R. On the instability and evolutionary age of deep-sea chemosynthetic communities[J]. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 2013, 92: 189-200.

Progress in the taxonomy and phylogeny of Lucinida (Mollusca, Bivalva)

JIAO Ying-yi^{1, 2, 3}, ZHANG Jun-long^{1, 2}

(1. Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Qingdao 266071, China; 2. Center for Ocean Mega-Science, Chinese Academy of Sciences, Qingdao 266071, China; 3. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Received: Oct. 30, 2021

Key words: Mollusca; Bivalva; Lucinidae; Thyasiridae; biodiversity

Abstract: Marine bivalves of the order Lucinida that live primarily in habitats with high organic input or chemosynthesis have attracted interest by the discovery of their chemosymbiosis with sulfide-oxidizing bacteria. The unsolved problems in the taxonomy of Lucinida entangle its systematics. The phylogenetic relationship between the families Lucinidae and Thyasiridae within Lucinida remains controversial. Moreover, many taxa have not been well delimited. Continuing systematic studies of this group have demonstrated that their biodiversity has been grossly underestimated, with a plethora of new species and genera being described from shallow- and deep-water habitats in the past two decades. This group has not been thoroughly studied in the Chinese seas, which is a marine biodiversity center. The species richness of this group has never been adequately documented, with many unknown species yet to be discovered. Taxonomic studies in China have lagged behind the international level. A detailed sampling survey and systematic studies using an integrative taxonomic approach are needed for Lucinida in Chinese waters.

(本文编辑: 杨 悦)