

# 陆生贝类的系统分类与多样性格局分析

方一锋, 赵星星

浙江自然博物院, 浙江 杭州

收稿日期: 2025年8月5日; 录用日期: 2025年9月9日; 发布日期: 2025年9月17日

## 摘要

陆生贝类作为软体动物门中生活于陆地环境的腹足类群, 因其丰富的形态特征与生态适应性, 在系统分类与多样性研究中具有独特地位。本文在回顾陆生贝类生态特性的基础上, 系统梳理其分类体系的演进路径, 重点分析形态、解剖与分子层面的辨识依据, 揭示其多维度分类框架的构建逻辑。进而, 从全球与中国两个尺度解析陆生贝类多样性格局的区域特征, 指出其在热带岛屿、石灰岩山区等地的特有性分布及生态依赖性, 强调其作为生态指示物种与生物地理单元代表的研究价值。通过生态-系统-地理的整合视角, 本文旨在为陆生贝类多样性理解与分类研究提供理论支持与现实参照。

## 关键词

陆生贝类, 多样性, 系统分类

# Systematic Classification and Diversity Pattern Analysis of Terrestrial Shellfish

Yifeng Fang, Xingxing Zhao

Zhejiang Museum of Natural History, Hangzhou Zhejiang

Received: Aug. 5<sup>th</sup>, 2025; accepted: Sep. 9<sup>th</sup>, 2025; published: Sep. 17<sup>th</sup>, 2025

## Abstract

As a gastropod group of molluscs living in the terrestrial environment, terrestrial molluscs have a unique position in systematic classification and diversity research due to their rich morphological characteristics and ecological adaptability. Based on the review of the ecological characteristics of terrestrial shellfish, this paper systematically combs the evolution path of its classification system, focuses on the identification basis of morphology, anatomy and molecular level, and reveals the construction logic of its multi-dimensional classification framework. Furthermore, the regional characteristics of the diversity pattern of terrestrial shellfish were analyzed from the global and Chinese

scales, and its endemic distribution and ecological dependence in tropical islands, limestone mountains and other places were pointed out, emphasizing its research value as a representative of ecological indicator species and biogeographic units. From the perspective of ecology system geography, this paper aims to provide theoretical support and practical reference for the understanding and classification of terrestrial shellfish diversity.

## Keywords

Terrestrial Shellfish, Diversity, Taxonomy

Copyright © 2025 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

## 1. 引言

陆生贝类长期栖息于潮湿、温暖的陆地生态系统中, 作为软体动物门腹足纲的一部分, 其形态、生态与演化特征为研究生物多样性与系统分类提供了重要窗口。它们广泛分布于全球除极端荒漠与高寒地区外的多数陆地环境, 既是生态系统中重要的腐食者与矿物循环者, 也因对温度与湿度的高度敏感性而被视为环境变化的早期响应者。传统分类依赖贝壳形态与解剖特征构建基本框架, 近年来, 随着分子生物学技术的发展, 分类体系日益呈现出综合化、精细化的趋势[1]。

与此同时, 陆生贝类在空间上的分布也展现出鲜明的地理格局。热带岛屿、喀斯特山地与森林边缘成为其多样性聚集区, 部分地区呈现出极高的地方特有率, 成为研究谱系演化与地理隔离的重要对象。我国作为亚洲陆生贝类多样性最为集中的国家之一, 具有丰富的属种资源与复杂的生态格局, 是理解东亚区域生物地理变迁的重要节点。本文立足分类体系演进与多样性分布格局两个核心维度, 尝试在生态适应、谱系演化与空间异质性之间建立联系, 从而对陆生贝类这一“缓慢生命”构成的复杂网络作出整体性的学术描绘。

## 2. 陆生贝类的生态特性与人类关系

### 2.1. 陆生贝类的基本定义

陆生贝类是指生活在陆地环境中的软体动物, 分类上隶属软体动物门(Mollusca)腹足纲(Gastropoda), 以肺螺亚纲类群为主。软体动物门是动物界中物种数第二多的大门类, 仅次于节肢动物门(Arthropoda), 全球登记在案的种类已超过 13 万, 其中腹足纲约占 10 万种。陆生类群虽相对较少, 但也已知种类达约 2.4 万种, 尚有近 4 万种仍处于未命名状态, 分布几乎覆盖全球陆地, 除极端干旱或寒冷地带外无所不在。

“陆生贝类”并非严格的系统发育类群, 而是一个生态学意义上的统称, 囊括了多个演化支系中具备陆栖适应能力的物种。这些动物在演化过程中趋同地发展出肺囊结构, 用于空气中氧气的直接交换, 摆脱了水体对气体交换的依赖, 适应了陆地环境的干燥与温差。生态选择塑造出的类似生存策略, 使它们在栖息地类型、营养方式与活动周期上呈现出高度一致的模式。

陆生贝类所体现的生物学意义, 超越了分类学的范畴。作为栖息地结构变化的敏感响应者, 它们既是生态信息的捕捉者, 也是环境异动的放大器。在分类学上, 它们是腹足动物的一支; 在生态学上, 它们是微环境结构变化的记录者; 在生物地理学上, 它们是地形与气候共同塑造下的生物碎片。这一多重身份, 使得“陆生贝类”不仅是一个物种群体的名称, 更是一种生态与演化关系的叙述入口。

## 2.2. 陆生贝类的生态特性

陆生贝类的生态行为是“缓慢生命”对快速环境的回应。作为以肺部结构呼吸的动物，它们多在夜间或雨后活跃，白日则隐匿于落叶、岩石、土壤表层与腐殖质之间。高温与干燥是它们最警觉的敌人，不仅因其水分蒸发速度加快，也因天敌如鸟类和哺乳动物在白昼更为活跃。夜色或雨雾反而给予它们可贵的湿润与庇护。这一昼伏夜出的习性，使它们与人类的感知节奏错开，长时间被忽视，却始终在土地呼吸的缝隙中完成觅食、繁殖与迁移。

温度与湿度是陆生贝类生态分布中最基本的“两个变量”。陆生贝类体内含水量极高，黏液分泌的含水率超过 90%，部分种类如蛞蝓更因无壳保护而对微环境水分极为依赖。Staikou (2001) 等的研究指出，壳色深浅显著影响其对高温的耐受能力[2]。Abdel-rehim (1983) 通过实验观察发现，不同壳型的蜗牛在温度梯度下呈现出行为响应上的明显差异[3]。这些研究显示，即便在同一物种内部，生态适应也具有高度个体化特征。而湿度与温度之间并非孤立变量，它们在生态系统中构成交叉调节机制，雨林地区尽管高温，但因湿度充足，反而成为陆生贝类的多样性高地。

土壤结构与植被类型则进一步限定了陆生贝类的生存维度。它们几乎全部生活于土壤表层 5 cm 之内，对微环境极其敏感。腐殖质为其提供食物，石灰岩为其提供壳体所需的钙源，混交林与阔叶林则因具备更稳定的微气候与落叶覆盖，成为陆生贝类的密集聚集地。它们以齿舌进食，偏好嫩叶与绿色植物，但亦有种类专食地衣、苔藓或行肉食性。生态位的细致分化不仅反映在食性与栖息层级上，也刻印在其壳形、活动节律与生命周期中。陆生贝类并不只是生存于土地之上，它们是“与土共生”的物种，用肉体持续感知、适应乃至雕刻其所栖居的生态细节。

## 2.3. 陆生贝类与人类关系

### 2.3.1. 人类对陆生贝类的多元利用

陆生贝类在人类生活系统中的角色，既延续了传统经验，也回应了现代需求。在食用、药用、饲料开发、科研教学等多个领域，其功能正在从边缘化走向资源化。下表 1 归纳了人类对陆生贝类的典型利用形式及其功能要点。

Table 1. Overview of the main utilization fields and functional characteristics of terrestrial shellfish by human beings

表 1. 人类对陆生贝类的主要利用领域及其功能特征概览

利用领域	具体形式	功能特征与代表案例
食用价值	民间食用、特色餐饮、出口加工	欧洲旧石器考古遗址中有食用遗迹，法国大蜗牛为四大名菜之一；我国西南地区存在传统食用文化。褐云玛瑙螺蛋白含量高，脂肪低。
药用用途	中药入药、现代生物提取	《神农本草经》《本草纲目》均有记载，西方医学使用蜗牛黏液治疗创伤；现代研究提取蜗牛酶、凝集素等活性物质用于抗菌、免疫等。
饲料开发	畜禽饲料替代资源、养殖利用	陆生贝类养殖适应性强、生长快，蛋白质转化率高；为应对渔业资源紧张提供潜在蛋白来源，养殖技术逐步成熟。
科教功能	解剖教学、生物分类、环境监测	贝壳形态稳定、标本制作简便，广泛用于高校教学；在生态系统评估中作为湿度、酸碱度敏感指标种，用于监测环境扰动。

这类利用形式既根植于文化与生活，又逐渐与现代科技系统建立连接。在食品安全、医药技术、畜牧养殖乃至生态修复等广阔场域中，陆生贝类已不再只是自然界的“隐匿者”，而逐步演化为可操作、可转化、可持续的人类资源。

### 2.3.2. 陆生贝类对人类活动的潜在威胁

尽管陆生贝类在生态系统中多扮演缓慢、隐秘的角色, 但其对人类活动的干扰不容小觑。在农业领域, 它们以广谱性食性啃食作物、污染田地、诱发病害, 其分泌物亦常破坏农产品的商品属性。更深层的威胁则潜藏于公共健康系统之中, 多种陆生贝类已被确认是广州管圆线虫、枝睾阔盘吸虫等寄生虫的中间宿主, 参与构建了一个被忽视的“土壤-食物-人”传播链。而在生态维度上, 外来种如褐云玛瑙螺的入侵案例尤为代表性, 其在我国沿海地区迅速定殖, 不仅压迫本土种群, 还引发连锁生态失衡。正是这种低速但持续的生态侵蚀, 使陆生贝类成为兼具农业害物、病媒生物与生态入侵者三重身份的边缘风险群体。

## 3. 陆生贝类分类体系的演进

### 3.1. 基于形态特征的传统分类方法

陆生贝类的传统分类高度依赖于贝壳形态特征。壳形、螺旋方向、壳口结构等, 是识别属与种的基本依据(具体如下表 2 所示)。其中, 螺旋方向在某些类群中具有明确的系统发育指示意义。壳质厚薄与表面装饰则反映生态适应策略, 常用于细化种内分型。壳口齿褶结构尤其关键, 在区分近缘种时作用显著。尽管形态分类存在趋同演化与可塑性偏差, 其识别成本低、直观性强, 至今仍是田野调查和初步鉴定中不可替代的工具。例如, 浙江弯螺属一新种的确立, 依壳口齿褶组合、唇缘厚薄与表面肋脊差异, 排除近缘种重叠, 完成种级界定, 体现形态诊断的实操价值[4]。

**Table 2.** Common characteristics and taxonomic significance of traditional morphological classification of terrestrial shellfish  
**表 2.** 陆生贝类传统形态分类常用特征及其分类意义

分类特征	描述内容	分类意义与用途
贝壳形状	有形(螺塔状)、球形、扁形等	反映不同生态适应策略, 是属与科一级分类的重要依据
螺旋方向	左旋、右旋	属与种水平的重要分辨特征, 部分科特有旋向具区系指示作用
壳口形态	圆形、卵形、长椭圆形等	显示摄食及栖息策略的演化趋势, 有助于界定近缘种
壳质结构	厚壳、薄壳、透明壳	与生境湿度、掠食压力相关, 常用于亚属或种级分类
表面装饰	肋、脊、刻纹、颗粒等	多用于属下种的细分, 亦为生态适应的微型标志
壳口齿褶	存在与否、齿数、位置	为辨别同属近缘种提供精细结构差异, 常结合壳口唇缘形态综合使用

### 3.2. 基于解剖结构的系统分类依据

随着分类学研究的深入, 学者逐渐意识到单靠贝壳形态不足以准确界定陆生贝类的系统地位, 解剖结构由此成为关键补充路径。19 世纪中叶起, 研究者开始系统描述柄眼目与基眼目的解剖特征, 涵盖生殖系统、消化腺、排泄结构及神经系统等多个维度。这些内部器官在科属层级上呈现出高度稳定性, 较少受环境塑形干扰, 因而被视为更具系统发育价值的分类依据。

例如, 婺源森林鸟类自然保护区的调查显示: 壳形趋同使若干近缘单元野外难判; 依据国内分类规范, 强调以生殖系统与齿舌特征复核, 误判率显著下降, 名录更稳健[5]。西部艾纳螺科在分子树基础上复查解剖, 精囊开口与阴茎附器构型形成稳定组合, 配合齿舌齿式, 外形相近单元被拆分或合并; 属级边界回到器官层面, 与分子结果相互校正[6]。齿舌的显微结构, 尤其齿式与齿尖形态, 被广泛应用于亚属与种群辨识; 生殖系统中精囊、交配器的复杂性差异, 也常构成划分属间边界的核心标准。部分学者还尝试将排泄孔、外套膜形态纳入分类框架, 使分类更具解剖学层次感。解剖分类虽然操作繁琐, 对样本保鲜与显微技术要求较高, 但其在厘清形态趋同或分化模糊问题上发挥了不可替代的辨识效能, 尤其

在研究热带地区的微型贝类与洞穴类群时, 具有独特优势。

### 3.3. 基于分子证据的现代分类趋势

20 世纪 70 年代以来, 分子生物学技术的迅猛发展推动了陆生贝类分类学的深层转型。DNA 测序、PCR 扩增、分子系统发育树构建等技术的应用, 使研究者得以越过表型表层, 直接比对物种间的遗传差异, 揭示隐藏的谱系结构。Tautz 等人提出以分子序列为基础构建分类平台的理念, 在软体动物研究中迅速传播, 并成为解决形态同型种、隐存种识别难题的重要工具[7]。帕劳群岛调查显示, 特有率高、微地理替换强, 壳形趋同频见, 形态划界常失真; 作者据此强调引入分子证据以检验种界、服务保育单元[8]。

在陆生贝类研究中, 线粒体基因(如 COI、16S rRNA)和核基因(如 28S rRNA)被广泛用作条形码位点, 不仅提高了物种识别的准确性, 也促使对传统分类系统的重构。多属壳形同型与地域变异交织, 单靠外部形态难断; 书中强调解剖细节并指出近年分子数据作为后续补充的必要性[9]。例如, 桂黔交界的 *Camaena* 谱系分裂清晰, 壳形相近, 却在 COI/16S 上分途; 亚属边界被地貌撕开, 地图缩放到村落, 分支才露面。一些原先依据形态归属同属的类群, 在分子分析下被发现系统位置相去甚远, 反之亦然。张卫红、谢广龙、徐沁等国内学者的研究表明, 分子手段在厘清中国西南地区陆生贝类属际关系、检疫鉴定等方面已初见成效。

分子分类虽尚未取代传统形态与解剖方法, 但其在判定谱系亲缘、建立系统发育模型中的优势日益凸显。当前的趋势是构建多元融合的分类系统, 将形态、解剖与分子信息整合, 形成更为稳健与精细的谱系识别框架, 以适应日益复杂的生物多样性研究需求。

## 4. 陆生贝类多样性格局的区域特征

### 4.1. 全球陆生贝类的多样性分析

陆生贝类在全球尺度呈现出强烈的地域性分布格局, 其多样性热点主要集中于热带与亚热带湿润生态系统, 尤其以热带岛屿、石灰岩山区与高海拔密林地表现最为显著。帕劳、马达加斯加、夏威夷等地不仅物种丰富, 而且具有高度特有性, 常见单岛特有种密集分布的现象。Rundell、Stanisic 等人对岛屿及山地系统的研究显示, 地理隔离与微环境异质性是促成这一高度分化的关键动力。

从生态驱动机制来看, 降水量、土壤含钙量、地形结构与植被覆盖度构成了贝类多样性分布的核心影响因子。热带雨林由于气候湿润、食物丰富、钙质供给稳定, 为陆生贝类群落的稳定繁衍提供了理想生态基底。Liew 等学者在马来西亚 Kinabalu 山区的调查指出, 海拔升高虽限制了种群密度, 但却推动了特有种形成率的跃升, 表现出“种类减少—谱系拉长”的演化趋势。基纳巴卢山剖面显示: 物种数在中海拔达峰, 高海拔密度下降而特有率上扬; “岛屿化的山体几何”与微栖位拼贴, 共同推动沿海拔的谱系替换与辐射[10]。

需要警惕的是, 陆生贝类的高度特化与环境依赖性, 也使其极易受到人类活动的影响。太平洋岛屿陆生贝类灭绝事件已成为全球软体动物衰退的缩影。IUCN 红色名录数据显示, 在所有已确认灭绝的软体动物中, 陆生贝类物种占比超过三分之二, 远超其他无脊椎类群。这一现象反映的不仅是贝类本身的脆弱性, 更是对生物多样性保育体系迟滞响应的警示。

### 4.2. 我国陆生贝类多样性格局

中国拥有自高寒高原到热带雨林的多样生态梯度, 这为陆生贝类的繁衍与演化提供了丰富的地理背景。据统计, 我国目前已知陆生贝类约 4000 种, 分布范围广泛, 横跨东南沿海至西南腹地, 构成东亚地区贝类多样性的重要高地。

从区域格局来看, 西南山地带是我国陆生贝类分布最为集中的区域。以云南、贵州、广西为代表的石灰岩地貌区, 不仅气候湿润、温差适中, 且富含钙质, 为陆生贝类壳体形成提供了充足的资源支撑。这些地区的贝类种群常表现出高度的地方性与微型化特征, 部分属种甚至呈现“孤岛式分布”, 即特有种局限于某一山系、林缘或洞穴微域中。黔中湿润溶丘山原区记录陆生贝类 17 科 54 属 170 种, 显著高于周边亚区; 石灰岩供给钙源, 微地形破碎度叠加, 群落间“替换”成为主导过程。以荔波茂兰自然保护区为例, 茂兰弯螺(*Sinoennea maolanensis*)与茂兰腹皱螺(*Gastroptychia maolanensis*)皆为模式地物种, 正模采自区内, 折射“洞穴-孤峰-林缘”微域分化的强度。宏观呈现上, 可绘制省级尺度物种丰富度热图(五级分级): 底图据《中国生命年鉴》2024 与省域名录(如贵州), 叠加石灰岩分布层, 直观勾勒西南喀斯特的高值走廊与热点簇[11](图 1)。

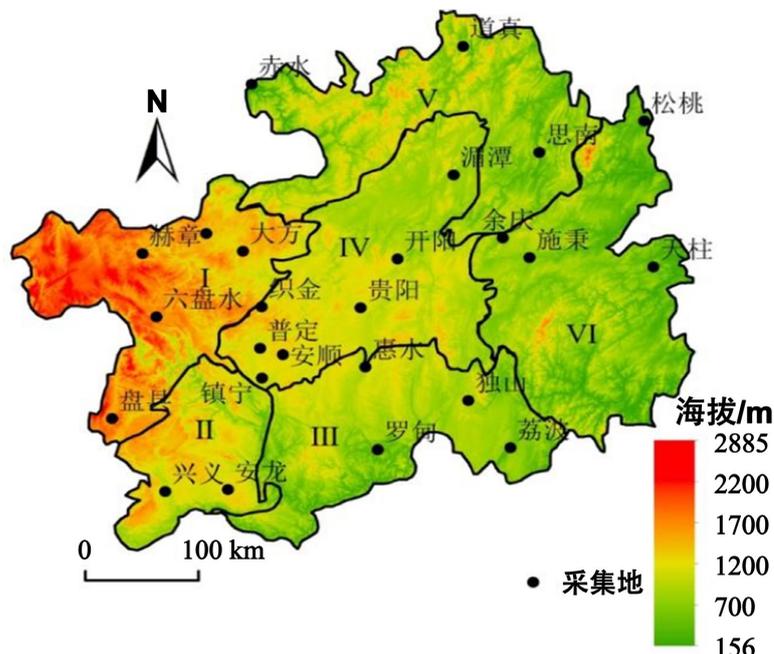


Figure 1. Distribution and geographical division of terrestrial mollusk sampling sites in Guizhou Province [11]

图 1. 贵州省陆生贝类采样点分布及地理区划[11]

相较之下, 中东部平原和北方干旱区则种类较少, 分布相对稀疏, 贝类组成也更趋稳定与单一。台湾岛和海南岛等岛屿区域则因其特殊的隔离地理与生态封闭性, 孕育出一批具演化独立性的类群, 在我国陆生贝类多样性结构中占有独特地位。

整体而言, 我国陆生贝类的多样性不仅体现在种类数量的丰富, 更体现在分布格局的复杂性与生态依赖性的显著性上。这种高度的区域异质性, 是理解中国生态系统复杂性的一个重要窗口, 也为未来的地理生态分析与保育规划提供了不可替代的生物基础。

## 5. 结语

本文以“形态-解剖-分子”合参为主轴, 串联岛弧、喀斯特、海拔梯度的异质性, 属级重排牵动名录与保育。仍存空白: 若干科的属际/亚属边界摇摆; 微型贝类在叶凋层与洞穴被低估; 名录-条形码-凭证不同步; 高海拔与狭域特有种对极端气候的阈值未量化。前瞻四点: 引入 UCEs/外显子与几何形态测量统一时标; 建立“采样-解剖-测序-划界-入馆-回填”流程; 开展“洞穴-孤峰-林缘”并行样

带, 配宏条形码与  $\beta$  分解筛敏感单元; 布设微气候与重复样线, 耦合 SDM 微调保护地与廊道。结论: 当谱系、解剖与空间数据同向对齐, 分类与保育更贴近地貌纹理。

## 致谢

感谢期刊编辑部和审稿专家对本文的审阅与宝贵建议, 您的专业指导使本文更加完善。感谢支持本研究的各单位, 尤其是为数据收集和研究资助提供支持的机构。感谢我的家人和朋友, 在整个研究过程中给予的理解、鼓励和帮助, 是你们的支持让我能够专注于学术探索并顺利完成此项工作。

## 参考文献

- [1] Triantis, K.A., Rigal, F., Parent, C.E., Cameron, R.A.D., Lenzner, B., Parmakelis, A., *et al.* (2016) Discordance between Morphological and Taxonomic Diversity: Land Snails of Oceanic Archipelagos. *Journal of Biogeography*, **43**, 2050-2061. <https://doi.org/10.1111/jbi.12757>
- [2] Staikou, A.E. (1999) Shell Temperature, Activity and Resistance to Desiccation in the Polymorphic Land Snail *Cepaea vindobonensis*. *Journal of Molluscan Studies*, **65**, 171-184. <https://doi.org/10.1093/mollus/65.2.171>
- [3] Abdel-Rehim, A.H. (1983) The Effects of Temperature and Humidity on the Nocturnal Activity of Different Shell Colour Morphs of the Land Snail *Arianta arbustorum*. *Biological Journal of the Linnean Society*, **20**, 385-395. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1983.tb01599.x>
- [4] 张卫红, 程樟峰, 陈德牛. 浙江弯螺属一新种记述(肺螺亚纲, 柄眼目, 扭轴蜗牛科)[J]. 四川动物, 2015, 34(1): 59-61.
- [5] 谢广龙, 周芳兵, 万远, 等. 江西婺源森林鸟类自然保护区陆生贝类物种多样性[J]. 四川动物, 2014, 33(2): 289-293.
- [6] 徐沁. 中国西部地区艾纳螺科分子系统发育研究[D]: [硕士学位论文]. 南京: 南京大学, 2013.
- [7] Tautz, D., Arctander, P., Minelli, A., Thomas, R.H. and Vogler, A.P. (2002) DNA Points the Way Ahead in Taxonomy. *Nature*, **418**, 479-479. <https://doi.org/10.1038/418479a>
- [8] Rundell, R.J. (2010) Diversity and Conservation of the Land Snail Fauna of the Western Pacific Islands of Belau (Republic of Palau, Oceania)\*. *American Malacological Bulletin*, **28**, 81-90. <https://doi.org/10.4003/006.028.0223>
- [9] Stanisic, J., Shea, M., Potter, D., *et al.* (2010) Australian Land Snails Volume I: A Field Guide to Eastern Australian Species. Bioculture Press.
- [10] Liew, T., Schilthuizen, M. and bin Lakim, M. (2010) The Determinants of Land Snail Diversity along a Tropical Elevational Gradient: Insularity, Geometry and Niches. *Journal of Biogeography*, **37**, 1071-1078. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2009.02243.x>
- [11] 李兆锋, 李柏株, 汤晓辛, 等. 贵州陆生贝类物种多样性及地理分布[J]. 热带地理, 2022, 42(4): 685-692.