

## 星虫动物门系统发生研究进展\*

### Advance in Phyletic Studies of the Phylum Sipuncula

兰国宝<sup>1,2</sup>, 杨素芳<sup>2</sup>, 谢体三<sup>2</sup>, 石德顺<sup>2\*\*</sup>

LAN Guo-bao<sup>1,2</sup>, YANG Su-fang<sup>2</sup>, XIE Ti-san<sup>2</sup>, SHI De-shun<sup>2\*\*</sup>

(1. 广西红树林研究中心, 广西北海 536000; 2. 广西大学动物繁殖研究所, 广西亚热带生物资源保护利用重点实验室, 广西南宁 530005)

(1. Guangxi Mangrove Research Center, Beihai, Guangxi, 536000, China; 2. Key Laboratory of Subtropical Bioresource Conservation and Utilization Department of Animal Reproduction Biotechnology, Animal Reproduction Institute of Guangxi University, Nanning, Guangxi, 530005, China)

**摘要:** 根据已经发表的研究资料, 总结星虫的一般生物学特点, 回顾星虫动物门形成的过程及星虫动物门系统进化研究的历史和现状。星虫以其独有的特点被提升到门的位置, 已经广泛为人们所接受, 但是对于星虫的分类和系统进化上的亲缘关系一直没有形成一致的意见。在星虫的分类学上, 大多数学者认同 Cutler 和 Gibbs 的分类系统, 即将星虫分成 2 个纲、4 个目、6 个科和 17 个属, 但是星虫在系统进化上的亲缘关系的研究结果不一致。原因可能在于分析方法上的不同, 建议进行各种数据的联合分析, 并以较为合理的方式解决分析中的和谐性问题, 统一地确定出星虫的亲缘关系。

**关键词:** 星虫动物门 系统分类 进化 亲缘关系

**中图法分类号:** Q959 **文献标识码:** A **文章编号:** 1005-9164(2007)02-0186-07

**Abstract:** Based on the information published recently, we give a summary to the common biological features of the phylum Sipuncula, and a review to the process in its phylum construction, phyletic classification and evolution studies here. For its specifically standing-out characteristics, the suggestion of ranging sipunculans as an independent phylum has been universally accepted. But the issues on its classification and its phylogenetic relationship have not come to a consistency. In the classification, proposal from Cutler and Gibbs has held the most recognition that the phylum Sipuncula be classified into 2 classes, 4 orders, 6 families and 17 genera. But the issue on its phylogenetic relationship have not given a consistent result, possibly due to the different methodology hence suggesting that to be uniform in determining the phylogenetic relationship for sipunculans, combined analyses with different data sets should be attempted and methods and approaches used for these analyses should find their optimum ways to resolve the problems of resolution and congruity.

**Key words:** the phylum Sipuncula, species classification, evolution, phylogenetic relationships

星虫(Sipuncula)是一类海洋性虫类, 自从林奈发现和描述分类方格星虫以来, 人们对星虫的研究已经有两个多世纪, 目前全世界已经发现有约 238 种以上<sup>[1]</sup>, 我国有 39 种<sup>[2]</sup>。目前对于星虫的分类和系统进化上的亲缘关系一直没有形成一致的意见。本文根据已经发表的研究资料, 总结星虫的一般生物学特点,

回顾星虫动物门形成的过程及星虫动物门系统进化研究的历史和现状。

#### 1 星虫动物的生物学特点

星虫广泛分布于世界各大洋中, 从极地海域到热带海区、从潮间带浅滩到深海平原都有它们的分布<sup>[3]</sup>。星虫为底内栖系(Infaunal)动物, 穴居于沙或泥质底、石砾丛或石缝、以及热带珊瑚礁碎石形成的洞穴和其他钙质岩石洞中, 有些种类甚至栖息于腹足类和掘足类的空贝壳中<sup>[4]</sup>。

星虫最显著的特点是, 体呈蠕虫状, 体长一般为几厘米至十几厘米, 但有的种类只有 2mm, 有的则超

收稿日期: 2006-11-29

作者简介: 兰国宝(1957-), 男, 副研究员, 主要从事海洋生物基础生物学及养殖技术工作。

\* 国家自然科学基金(30260085)和广西科学基金(桂科基 000915)资助项目。

\*\* 通讯作者。

过半米<sup>[1]</sup>。体色为褐色、灰色、黄色、白色、桃红色或黑色等,并且常具有彩虹色光芒<sup>[5~13]</sup>。体壁薄,体腔很大,被认为是真体腔动物<sup>[3]</sup>。身体分化为前部的翻吻和后部的躯干。翻吻部细小,可通过收缩肌的收缩作用全部缩进体腔中,翻吻的顶端为开口端,口周围环生带有纤毛的凹状触手或圆浅裂片,呈星状,故此而称为“星虫”。触手用于摄取食物,并且可能行使“鳃”的呼吸功能。翻吻表面常布有特化的感受细胞,可充当化学感受器的功能。躯干部粗大,是虫体体腔的主要部位所在,躯干部的尾端常为盘状凹入形成尾器,其在幼体发育阶段具有附着和固定身体在基质上的作用。肠呈U字形,螺旋状环绕,肛门移至身体前端、翻吻基部的背侧。体腔宽大,不分节,由1~4束翻吻收缩肌沿翻吻颈内插入体腔中。体壁由最外的真皮层、表皮层、纵环肌层和内层的腹膜层组成,纵肌层有时分成束。有1~2个管状的肾,每个肾管通过腹侧的肾孔而开孔通到体外。触手沟在触手的基部,与环沟连接。有1~2条盲管,通常分枝或具有绒毛,自食管表面的环沟延伸出来。神经系统由不成对的中部腹神经索、绕食管神经连接和超食管神经节(脑)组成。关于星虫的生殖腺和配子发生过程还存在很多问题搞不清楚。据猜测,生殖腺位于腹收缩肌的基部,形态很不明显,为极小的带状组织<sup>[1]</sup>。

星虫一般为有性生殖动物,但已经发现有两种进行无性生殖<sup>[14]</sup>。有性生殖的种类为雌雄异体,配子从性腺中释放出来,在体腔的体液中发育,成熟的配子由肾管收集,再排放到体外的海水中进行受精。星虫的早期发育与环节动物和软体动物相似。卵裂为螺旋状,通常经过担轮幼虫期。有一些种类,发育完全不经过幼体阶段,胚胎直接发育成稚虫。无性生殖的种类则以出芽的方式,从尾部长出虫芽,最后虫芽通过缢缩作用与母体分离,形成新的个体。

星虫无血管系统,体腔就是体液运输系统。血液红色,呼吸色素为蚯蚓血红蛋白<sup>[15]</sup>。蚯蚓血红蛋白存在于血细胞内,而不是在血细胞表面,这与大多数脊椎动物的情形相反。

大多数星虫为碎屑摄食者,硅藻、原生动物、动物幼体和有机碎屑构成它们的主要营养来源。潜沙的种类如方格星虫属 *Sipunculus*, 吞食沙粒,消化沙粒上的有机物质。栖息于钙质岩洞穴中的种类,在岩石表面觅食,利用其较长的翻吻和翻吻沟的运动来松动碎屑颗粒,并收缩翻吻摄食消化碎屑<sup>[3]</sup>。具有可拉长触手的种类和多少有固定洞穴栖息的种类,可能摄食悬浮物,通过触手的纤毛作用和分泌粘液作用,摄食和消化悬浮物。

星虫不喜欢运动,通常运动只是打洞,通过翻吻的穿刺运动和钩耙完成打洞,同时通过躯干部的蠕动而使身体往前移动。更多营定居生活的种类(如栖息于罅隙和岩洞中的种类),运动只限于翻吻的伸展和收缩。打洞通常是通过机械摩擦和通过化学分泌软化岩石的联合作用来实现。

## 2 星虫动物门形成的历史回顾

海洋是生物多样性的巨大宝库,目前还有很多种类没有被人们发现和认识。*Golfingia* 星虫是两个生物学家到海边打高尔夫球、在寻找丢失的球时偶然发现的,为了纪念这一发现,他们将之命名为“高尔夫虫”,即 *Golfingia*。另外,由于寒武纪大暴发时期没有星虫的化石记录<sup>[1]</sup>,因此,星虫在系统发生和分类学上一直很混乱。

自从人们发现星虫以来,对于星虫的分类和系统进化上的亲缘关系一直被搞得极为复杂和不稳定。1767年 Linnaeus<sup>[16]</sup>第一次描述方格星虫 *Sipunculus nudus*, 并把它放到肠虫(The Vermes Intestina)类中,即一组包括真正的“体内虫”(Internal worms)和其他缺少侧肢的两侧对称无脊椎动物。在 Lamarck<sup>[17]</sup>的研究之后,才搞清楚肠虫动物的问题,并把星虫动物放在放射状的棘皮动物中,作为海参动物的姐妹分类单元。Delle Chiaje<sup>[18]</sup>把星虫作为环节动物的一个亚组。De Quatrefages<sup>[19]</sup>把星虫、缢虫和曳鳃类统称为桥虫(Gephyrea),认为它们在环节动物和棘皮动物之间起着“桥”的连接作用。Sedgwick<sup>[20]</sup>首先提出将星虫提升到门的地位,此后,星虫被认为是腕螺动物类(Spiralian),要么是根据生化的相似性而认为它们与环节动物同源<sup>[21,22]</sup>,要么是根据发育的相似性(螺旋卵裂)<sup>[23~27]</sup>而认为它们是软体动物的姐妹组,并假设星虫幼体与软体动物幼体和成体之间有同源结构:腹侧的口器官与软体动物的齿舌同源,海球幼虫口下带有纤毛的唇与软体动物D型幼体的足同源,唇腺与幼体几丁质足腺和成体的新膜属(Meomeniods)同源<sup>[27]</sup>。我国较早的教科书仍将星虫附于环节动物门之后,似乎是默认它们是环节动物类。事实上,星虫类从胚胎到成体的整个发育过程中,从来就没有出现过体节,因此,它们是属于无体节真体腔动物<sup>[3]</sup>。Hyman<sup>[28]</sup>建议把星虫提升到门的位置,并以“Sipunculida”为其名称,而把桥虫(Gephyrea)放到其系统分类亲缘关系尚不确定的分类组中。这一想法实际上 Sedgwick<sup>[20]</sup>早就提出过。继 Hyman<sup>[28]</sup>之后,Stephen<sup>[29]</sup>建议用 *Sipuncula* 表示这个门,并得到广泛接受,星虫动物门由此而真正得到建立。

由于星虫类分类上的混乱不清,其中间分类(即纲和目)也就没有得到发展。Pickford<sup>[30]</sup>认为,星虫的几个属应分为4个组。但 Akesson<sup>[31]</sup>则主张分为3个组,他所采用的分类特征与 Pickford 不同,即主要是根据神经系统和表皮器官的特征为依据。然而这两位学者却没有一个提出过分类单元的具体名称或这些分类组合的次目,只有 Stephen 和 Edmonds<sup>[32]</sup>建立了目前被普遍采用的4个科和科名以后,这个空白才部分地被填补,他们给这4个科的定义分别是:(1)Aspidosiphonidae 科,有一厚的角质盾或躯干前端有一钙质帽,通常在身体的后部末端有一很厚的盾。(2)Golfingiidae 科,个体小型至中等,体壁肌肉系统连续,不分带;触手通常为线丝状环绕于口周围,或触手退化或消失。(3)Phascolosomatidae 科,纵肌有分带现象,或纵肌连续,无分带;触手位于口的背侧,新月状,环绕项器;有乳头状突起,通常集中分布于躯干的前端和后端。(4)Sipunculidae 科,通常个体较大,可伸长,为潜沙种类;体壁上的纵肌成带状,体腔管状或膨胀呈盲囊管状,口周围有很多触手或触手褶,管状和膨胀型的体腔可能具有呼吸功能。

Gibbs 和 Cutler<sup>[33]</sup>第一次以形态学方法,对星虫动物门作了系统发生分析,并将这门动物重新调整,分成两个纲,即 Sipunculidea 纲和 Phascolosomatidea 纲、4个目、6个科和17个属(见下图1)。对纲的定义是,Sipunculidea 纲:触手环绕于口周围,翻吻钩(有钩时)简单,浅沟构造,通常分布不规则;Phascolosomatidea 纲:触手分布只限于环绕背部项器的弧状结构里,翻吻钩下弯、实心、紧密,有环状的空间规则。目的特点是,Golfingiiformes 目:纵肌连续,从没有加厚形成带;Sipunculiformes 目:纵肌带状,体腔通常形成管道延伸进表皮;Phascolosomatiformes

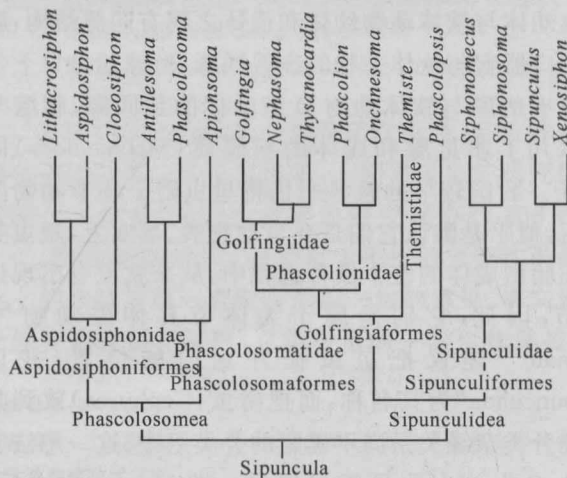


图1 Cutler 和 Gibbs 的星虫系统发生图<sup>[33]</sup>

Fig. 1 Ingroup phylogenetic tree of Sipuncula by Cutler & Gibbs<sup>[33]</sup>

目:有4个翻吻收缩肌;Aspidosiphoniformes 目:在躯干的前部有钙质或角质肛门盾,有两个背收缩肌。这个分类结果被较多的人所接受,星虫作为一个动物门不但因此而得到加强,而且对于后来人们用各种方法进行星虫的系统发育和进化分析,都有着十分重要的参考价值。

### 3 星虫动物门系统发生研究进展

系统发生(Phylogeny)是指生物形成或进化的历史。系统发生学(Phylogenetics)是研究物种之间的进化关系,其基本思想是比较物种的特征,并认为特征相似的物种在遗传学上接近。系统发生研究的结果往往以系统发生树表示,用以描述物种之间的进化关系。因此,系统发生学是进化生物学的一个重要研究领域,早在达尔文时代就已经开始<sup>[34]</sup>。从那时起,科学家们就开始寻找物种的源头,分析物种之间的进化关系,给各个物种分门别类。经典的系统发生学研究所涉及的特征主要是表型特征,即形态学的结构特征,通过表型比较来推断生物体的基因型,研究物种之间的进化关系。

Murina<sup>[35]</sup>最早开始星虫组内系统发生研究。从系统发生研究所涉及的内容来看,可分为组内系统发生分析和组外系统发生分析。组内系统发生研究的主要内容是星虫动物门内的纲、目、科、属和种间的亲缘关系。组外系统发生研究的主要内容是星虫动物门在动物界中的系统进化地位。

#### 3.1 星虫动物门(组)内系统发生研究进展

继 Murina<sup>[35]</sup>之后,较早开展星虫组内系统发生研究工作的是 Cutler 和 Gibbs<sup>[33]</sup>,他们主要以星虫的形态学进行系统发生分析,在分析中,选择了星虫的12个形态特征,即:(1)翻吻钩的形态结构,(2)肾管的数目,(3)体腔囊状或袋状延伸状况,(4)翻吻与躯干的连接角度,(5)后食管环的形态,(6)肛门的位置,(7)肛门盾的有无和衍化程度,(8)纵肌带是否分离,(9)触手的排列状况,(10)翻吻收缩肌数量和起始点,(11)后部附着的纺锤肌状态,(12)收缩管绒毛结构状况等。并基于以上性状关系,假设原始的星虫有一体壁,体壁具有连续的纵肌层,表皮没有体腔延伸突出;躯干部的前端有肛门孔,没有角质盾,沿着同一轴心朝翻吻方向逐渐变细;翻吻带有分散的壳针状钩(可能是暂时的,非永久的),触手冠简单,由一些很小、周生叶片状的颈触须组成;收缩管没有绒毛;有2对翻吻收缩肌,两个肾管和一个后端不连接的纺锤肌。星虫动物虽然没有化石记录,但其原始群可能在寒武纪

(the Cambrian)时已经存在<sup>[36]</sup>;这个种群很可能居栖在富有生产力的温带区域的软底,如当时的大陆坡。研究使用了最大简约法和相似性系数进行组群分析,由形态学的分析结果打破了 Stephen 和 Edmonds<sup>[32]</sup>建立的 4 个科的分法,第一次将星虫动物门系统地分成 2 个纲、4 个目、6 个科和 17 个属。

在形态学分析中,某些种类的亲缘关系很难确定。例如,依照 Cutler 和 Gibbs<sup>[37,38]</sup>的分法,根据触手在翻吻端口的周围的排列情形而将星虫分成两个纲, Sipunculidea 纲的触手环绕于中央口的边缘,而 Phascolosomatidea 纲则形成一个背弧,而不是环绕口,但位于口盘背缘的项器——化学感受器则相反地环绕口<sup>[39]</sup>。正如所有以前林奈对蠕形动物分类的情形一样,星虫已对系统分类学家提出了挑战。

随着科学技术的发展和分子生物学的崛起,人们对生物的认识也从宏观发展到微观,系统发生分析也因此进入现代分子层次。在现代分子进化研究中,根据现有生物基因或物种多样性来重建生物的进化史是一个非常重要的问题。一个可靠的系统发生的推断,将揭示出有关生物进化过程的顺序,有助于我们了解生物进化的历史和进化机制。

近年来, ParaHox 基因在星虫 *Phascolion strombus* 和 *Nephasoma minuta* 中的发现<sup>[40]</sup>,在星虫发育遗传学中起着关键性作用,因为这是首次在原口动物中鉴定到的基因群。此后分子生物学得以深入到星虫的系统发生研究中。

Maxmen 等<sup>[41]</sup>通过 3 个核酸标记物、2 个核蛋白基因(即 18S rRNA 和 28S rRNA 的 D3 扩展片段)和一个编码组蛋白 H3 基因 DNA 序列进行联合分析,研究星虫动物门各成员的系统发生演化关系,并使用简约法作为优化标准,直接优化 DNA 序列数据,对 12 套联合参数进行系统发生分析。这 12 套联合参数在敏感性分析框架中代表不同的插入—删除代价和颠换/转换代价,还进行了组外代替分析,以验证它们是否对星虫拓扑根产生影响,用 Jackknife 估计值和 Bremer 支持值度量对节点的支持情况。从不同的分配所得到的结果都高度一致,并已全面把非共有参数减少到最小限度。联合分析表明,星虫类为单系进化,但以往对这个门所进行的几个较高级的分类却是非单系进化,并把星虫科分成 3 条主线,把 *Sipunculus* 属当作其余星虫的姐妹组,把 *Phascolopsis* 属放在 *Golfingiiformes* 目中,把 *Siphonosoma* 属与 *Phascolosomatidea* 纲合在一起<sup>[21]</sup>。另外还有一些有趣的结果是,把 *Phascolion* 属放到 *Golfingiidae* 科,把 *Antillesoma* 属放到 *Aspidosiphonidae* 科。这些结果既

不受所选择的座位的影响,也不受所选择的组外种类的影响。Maxmen 等的研究结果支持具有多个代表种的几个属(*Themiste*, *Aspidosiphon* 和 *Phascolosoma* 属)的单系演化,但不支持 *Nephasoma* 或 *Golfingia* 属的单系演化。

Staton<sup>[42]</sup>以 13 个属星虫的线粒体 DNA (CO1) 进行星虫动物门内与门外之间的系统关系研究,首次建立星虫门内系统发生的假设,对已有描述的 17 个属中的 13 个代表进行了分析,结果表明,在星虫门内,3 个拓扑结构与文献<sup>[33]</sup>形态学分析大抵一致,除了 *Golfingiaformes* 目中的单型属 *Phascolopsis* 作为 *Themistidae* 科的姐妹组或被套在此科中以外。此外,包括来自于另外其它无脊椎动物分类单元的 30 个序列在内的系统发生分析表明,星虫与环节动物的关系最密切(包括缢虫在内),并且不支持以前所提出的星虫—软体动物的关系。这个结果虽然没有得到普遍接受,但这种假设与最近和过去其他门水平关系的研究资料一致<sup>[21,22]</sup>。

最近 Schulze 等<sup>[43]</sup>更系统地研究了星虫系统发生的重建问题。他们的研究采用了 3 种不同的分析方法,第一种方法是,以 Sipunculidea 纲的 35 个代表种作为组外组,以形态学为参数,分析了它们与 *Phascolosomatidea* 纲中的 45 个种的关系。这种分析结果所产生的共有树清晰度低,而且大多数分支得到的支持低。第二种分析是,以核糖体基因(18S rRNA 和 28S rRNA)和核蛋白基因 H3 的 DNA 序列为分析数据,从腕螺类中选择代表种作为组外组。第三种分析是,将分子数据与形态学数据结合起来,以简约法作为优化标准进行数据分析,以 jackknife 和 Bremer 支持值来衡量支序所得到的支持。这些分析结果表明,星虫与组外关系的支序支持很低,但却对星虫的形态予以有力地支持。在星虫组内, *Phascolosomatidea* 纲和 *Sipunculidea* 纲这两个主要组的形态没有得到确证, *Themistidae* 科似乎为单系发生,如果作一些定义上的调整,则 *Aspidosiphonidae*、*Phascolosomatidae* 和 *Golfingiidae* 这 3 个科可能是单系的; *Sipunculidae* 科为明显的单系。此外,他们赞同先前的一些研究者所提出的建议,即把 *Sipunculus nudus* 这个种作为星虫其余属的姐妹组,把 *Siphonosoma cumanense* 种作为含有 *Siphonosoma vastum* 种和 *Phascolosomatidea* 纲在内的一个分支的姐妹组,而把 *Phascolopsis gouldi* 种放到 *Golfingiiformes* 目中。如果按照目前的定义<sup>[33]</sup>,在具有多个代表种的几个属中,只有 *Phascolosoma* 和 *Themistide* 属为单系属。

### 3.2 星虫动物门(组)外系统发生研究进展

关于星虫动物门与组外动物各门的系统发生和进化关系,到目前为止,已经有许多研究报告,几乎所有与海洋无脊椎动物系统发生和系统进化有关的研究<sup>[43~48]</sup>,都把星虫动物引入其中进行分析。但总的来看,目前对星虫在动物界中的系统地位和亲缘关系有两种观点。一种观点认为,星虫与软体动物有亲缘关系<sup>[27,48]</sup>;另一种观点则认为,它们与环节动物有亲缘关系<sup>[49]</sup>。这两种观点可以说是一直争论不休。

认为星虫和软体动物有亲缘关系、是软体动物系统进化的姐妹单元的作者,有 Heath<sup>[24]</sup>, Gerould<sup>[23]</sup>, Baba<sup>[50]</sup>, van Dongen & Geilenkirchen<sup>[51]</sup>, Rice<sup>[25,26]</sup> 和 Scheltema<sup>[27,48]</sup>。这些作者是根据早、晚期胚胎发育的同源性(如螺旋卵裂和担轮幼体等)、成体形态(不分体节)和分子数据分析结果而加以推断的,分子证据也支持星虫和软体动物之间的胚胎学和形态学的关系,软体动物被假定为真体腔、真担轮动物,它们的共同祖先可能具有一系列重复的器官。

Boore 等<sup>[49]</sup>通过分析研究星虫线粒体基因组的结构和排列,结果表明星虫的线粒体基因组的结构和排列与环节动物的寡毛类极为相似,因此认为与星虫有亲缘关系的应该是环节动物,而非软体动物。Staton<sup>[52]</sup>也坚持这一观点。历史上把星虫当作环节动物的一个姐妹组的人还有 Florin<sup>[21]</sup>和 Henry<sup>[22]</sup>,他们也是根据生化的相似性而得出结论的。

### 4 结束语

从目前人们进行系统发生研究资料来看,所使用的数据来源于古生物学(如化石记录)、现代生物学(包括胚胎发育、解剖学及形态学等)、分子生物学(如核糖体基因 18S rRNA、28S rRNA,组蛋白基因 H3、线粒体基因组等),研究所存在的问题一是分辨率,二是共同性(一致性)。以上星虫动物门系统发生综述表明,目前还没有对有关星虫的系统发生的争论形成一致的意见,但星虫以其圆筒状的体形、可收缩的翻吻、巨大的体腔、无体节结构、特殊的体壁系统和肾管、消化道、血液等这些独有特点而被提升到门的位置,已广泛为人们所接受。在系统发生分析中,以胚胎学为依据的研究分析,应该说是很有道理的。因为从受精卵开始,经过卵裂和细胞分化,形成特定的胚胎组织和器官,最后这些特定的组织器官再形成特定的生物体,如果这个过程变化很大,异质因素过多,则最后的成体就有可能完全走样。而以生化和遗传的相似性为途径的研究,应该说更有洞察力。但所得到的结果之所以不一致,原因可能在于分析方法上的不一致,如

对性状的选择、性状的编码、计分、权重、本底类型的重建和分支单元的选择等,而这些方法上的差异,目前还很少得到阐明,这阻碍了对不同研究结果的比较。最有可能避免的方法应该是进行各种数据的联合分析,并以较为合理的方式解决分析中的和谐性问题。

### 参考文献:

- [1] MEGLITSCH P A, SCHRAM F R. Invertebrate zoology [M]. Oxford: Oxford University Press, 1991: 283-288.
- [2] 李凤鲁, 周红, 王玮. 中国沿海星虫动物门名录[J]. 青岛海洋大学学报, 1992, 22(2): 72-87.
- [3] MARY E RICE. Sipuncula [M]//SYBIL P PARKE. Synopsis and classification of living organisms. New York: McGraw-Hill Book Company, 1982: 67-69.
- [4] MARY E RICE, JULIANNE PIRANO, HUGH F REICHARDT. Observations on the ecology and reproduction of the sipunculan *Phascolion cryptus* in the Indian River Lagoon [J]. Florida Scientist, 1983, 46 (3/4): 382-396.
- [5] 陈义. 海南岛桥虫类动物调查初步报告[J]. 海洋科学集刊, 1963, 4: 1-20.
- [6] 李凤鲁. 西沙群岛星虫类研究 I [J]. 山东海洋学院学报, 1982, 12(2): 57-71.
- [7] 李凤鲁. 海南岛星虫类枝触属的两种新记录[J]. 山东海洋学院学报, 1983, 13(2): 61-65.
- [8] 李凤鲁. 西沙群岛星虫类研究 II, 管体星虫属一新种 [J]. 山东海洋学院学报, 1985, 15(1): 56-59.
- [9] 李凤鲁. 广东大鹏湾星虫类的初步研究[J]. 山东海洋学院学报, 1985, 15(3): 59-66.
- [10] 李凤鲁. 西沙群岛星虫类研究 III, 石管星虫属 *Lithacrosiphon* [J]. 山东海洋学院学报, 1987, 17(2): 78-80.
- [11] 李凤鲁. 中国沿海革囊星虫属(星虫动物门)的研究 [J]. 青岛海洋大学学报, 1989, 19(3): 78-90.
- [12] 李凤鲁, 孔庆兰, 史贵田, 等. 中国沿海方格星虫属(星虫动物门)的研究 [J]. 青岛海洋大学学报, 1990, 20(1): 93-99.
- [13] 周红, 王玮, 李凤鲁. 中国沿海戈芬星虫属(星虫动物门)的研究 [J]. 黄渤海海洋, 1993, 11(2): 47-53.
- [14] MARY E RICE. Asexual reproduction in a sipunculan worm [J]. Science, 1970, 167: 1618-1620.
- [15] NORA B TERWILLIGER, ROBERT C, TERWILLIGER, ERIC SCHABTACH. Intracellular respiratory proteins of Sipuncula, Echiura, and Annelida [M]//WILLIAN D COHEN. Blood cells of Marine Invertebrates: experimental systems in cell biology and comparative physiology. New York: Alan R Liss Inc, 1985: 194-225.

- [16] LINNAEUS C. *Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis* [M]. Laurentii Salvii, Holmiaw, 1767.
- [17] LAMARCK J B P A D. *Histoire naturelle des animaux sans vertèbres, présentant les caractères généraux et particuliers de ces animaux, leur distribution, leurs classes, leurs familles, leurs genres, et la citation des principales espèces qui s'y rapportent* [M]. Paris: Baillière, 1816.
- [18] DELLE CHIAJE S. *Memorie sulla storia e notomia degli animali senza vertebre del Regno di Napoli* [M]. Naples: Fratelli Fernandes, 1823: 184.
- [19] DE QUATREFAGES A. *Etudes sur les types intérieurs de l'embranchement des annelés. Mémoire sur l'échurie de Gaertner (Echiurus gaertnerii NOB)* [J]. *Ann Sci Nat Zool*, 1847, 7: 307-343.
- [20] SEDGWICK A. *A student's textbook of zoology* [M]. London: Swan Sonnenschein, 1898.
- [21] FLORKIN M. *Biochemical evidence for the phylogenetic relationships of the Sipuncula: Proceedings of the International Symposium on the Biology of the Sipuncula and Echiura* [C]. Rice M E & Todorovic M, 1976: 95-108.
- [22] HENRY R P. *Invertebrates red blood cell carbonic anhydrase* [J]. *J Exp Zool*, 1987, 242: 113-116.
- [23] GEROULD J H. *The development of Phascolosoma studies on the embryology of the Sipunculidae I* [J]. *Zool Jahrb Anat*, 1903, 23: 77-162.
- [24] HEATH H. *The development of Ischnochiton*. *Zool* [J]. *Jahrb Anat*, 1899, 12: 567-656.
- [25] GIESE A, PEARSE J. *Reproduction of Marine Invertebrates, Entoprocts and lesser coelomates* [M]. New York: Academic Press, 1975, 67-127.
- [26] MORRIS S C, GEORGE J D, GIBSON R. *The origins and relationships of lower invertebrates* [M]. Oxford: Oxford University Press, 1985: 274-296.
- [27] TAYLOR J D. *Origin and evolutionary radiation of the mollusca* [M]. Oxford: Oxford University Press, 1996: 53-58.
- [28] HYMAN L H. *The invertebrates* [M]. New York: McGraw-Hill, 1959: 610-696.
- [29] STEPHEN A C. *A revision of the phylum Sipuncula* [J]. *Ann Mag Nat Hist Ser* 1965, 137: 457-462.
- [30] PICKFORD G E. *Echiurida and Sipunculida* [M]. [S. l.]: *Encyclopaedia Britannica*, 1947: 717-718.
- [31] AKESSON B. *A study of the nervous system of the sipunculoidea, with some remarks on the development of the two species Phascolion strombi Montagu and Golfingia minuta Keferstein* [J]. *Undersokningar Over Oresund (Lund)*, 1958, 39: 1-249.
- [32] STEPHEN A C, EDMONDS S J. *The Phyla Sipuncula and Echiura* [M]. London: Trustees of the British Museum (Natural History), 1972: 528.
- [33] CUTLER E B, GIBBS P E. *A phylogenetic analysis of higher taxa in the phylum Sipuncula* [J]. *Systematic Zoology*, 1985, 34(2): 162-173.
- [34] KANDALL S PERRY, VERA M KOLB. *On the applicability of Darwinian principles to chemical evolution that led to life* [J]. *International Journal of Astrobiology*, 2004, 3(1): 45-53.
- [35] MURINA V V. *Ways of evolution and phylogeny of the phylum Sipuncula* [J]. *Zool Zhur*, 1975, 54: 1747-1758.
- [36] RICE M, TODOROVIC M. *Proceedings of the International Symposium on Biology of the Sipuncula and Echiura* [M]. Belgrade: Naučno Delo Press, 1976, 2: 79-90.
- [37] CUTLER E B. *The family Sipunculidae (Sipuncula): body wall structure and phylogenetic relationships* [J]. *Bull Mar Sci*, 1986, 38: 488-497.
- [38] CUTLER E B, CUTLER N J. *Revision of the Genus Golfingia (Sipuncula: Golfingiidae)* [J]. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 1987, 100: 735-761.
- [39] MARY E RICE. *Two New Species of Phascolion (Sipuncula: Phascolionidae) from tropical and subtropical waters of the central western atlantic* [J]. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 1993, 106(3): 591-601.
- [40] FERRIER D E, HOLLAND P W. *Sipunculan Parahoxenes* [J]. *Evol Dev*, 2001, 3: 263-270.
- [41] MAXMENA A B, KING B F, CUTLER E B, et al. *Evolutionary relationships within the protostome phylum Sipuncula: a molecular analysis of ribosomal genes and histone H3 sequence data* [J]. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2003, 27(3): 489-503.
- [42] STATON J L. *Phylogenetic analysis of the mitochondrial cytochrome c oxidase subunit 1 gene from 13 sipunculan genera: intra- and interphylum relationships* [J]. *Invertebrate Zoology*, 2003, 122(3): 252-264.
- [43] SCHULZE ANJA, CUTLER EDWARD B, GIRIBET GONZALO. *Reconstructing the phylogeny of the Sipuncula* [J]. *Hydrobiologia*, 2005, 535/536: 277-296.
- [44] GIRIBET GONZALO. *Current advances in the phylogenetic reconstruction of metazoan evolution: a new paradigm for the cambrian explosion* [J]. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2002, 24: 345-357.
- [45] GIRIBET GONZALO, DANIEL L DISTEL, MARTIN

- POLZ, et al. Triploblastic relationship with emphasis on the acoelomates and the position of Gnathostomulida, Cyclophora, Plathelminthes, and Chaetognatha: a combined approach of 18S rDNA sequences and morphology[J]. Syst Biol, 2000, 49(3): 539-562.
- [46] RONALD A JENNER, FREDERICK R SCHRAM. The grand game of metazoan phylogeny: rules and strategies[J]. Biol Rev, 1999, 74: 121-142.
- [47] KEVIN J PETERSON, DOUGLAS J EERNISSE. Animal phylogeny and the ancestry of bilaterians: inferences from morphology and 18S rDNA gene sequences[J]. Evolution & Development, 2001(3): 170-205.
- [48] SCHELTEMA A H. Aplacophora as progenetic aculiferans and the coelomate origin of mollusks as the sister taxon of sipuncula[J]. Biol Bull, 1993, 184: 57-78.
- [49] BOORE JEFFER L, STATON JOSEPH L. The mitochondrial genome of the sipunculid *Phascolopsis gouldii* supports its association with Annelida rather than Mollusca[J]. Mol Biol Evol, 2002, 19: 127-137.
- [50] BABA K. General sketch of the development of a Solenogastre, *Epimania verrucosa* (Nierstrasz)[J]. Misc Repts Res Inst Nat Res, 1951, 19-21: 38-46.
- [51] VAN DONGEN C A M, GEILENKIRCHEN W L M. The development of *Dentalium* with special reference to the significance of the polar lobe I, II and III. Division chronology and development of the cell pattern in *Dentalium dentale* (Scaphopoda) [J]. Proc K Nederl Akad Wetens Ser C, 1974, 77: 57-100.
- [52] STATON JOSEPH L. Phylogenetic analysis of the mitochondrial cytochrome c oxidase subunit 1 gene from 13 sipunculan genera: intra- and interphylum relationships [J]. Invertebrate Biology, 2003, 122(3): 252-264.

(责任编辑: 韦廷宗)

(上接第 185 页 Continue from page 185)

- [38] MILLHOUSE J, STROTHER S. The effect of pH on the inorganic carbon source for photosynthesis in the seagrass *Zoster mulleri* Imisch ex Aschers [J]. Aquatic Botany, 1986, 24: 199-209.
- [39] BEER S, BJORK M, HELLBLOM F, et al. Inorganic carbon utilization in marine angiosperms (seagrass) [J]. Function Plant Biology, 2002, 29: 349-354.
- [40] HELLBLOM F, BEER S, BJORK M, et al. A buffer sensitive inorganic utilization system in *Zostera marina* [J]. Aquatic Botany, 2002, 69: 55-62.
- [41] DURAKO M J. Photosynthetic utilization of CO<sub>2</sub> and HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> in *Thalassia testudinum* (Hydrocharitaceae) [J]. Marine Biology, 1993, 115: 378-380.
- [42] ABEL K. Inorganic carbon source for photosynthesis in seagrass *Thalassia hemprichii* (Ehrenb.) Aschers [J]. Plant Physiology, 1984, 76: 776-781.
- [43] REISKIND J B, MADAEN T V, VAN GINKEL L C, et al. Evidence that inducible C<sub>4</sub>-type photosynthesis is a chloroplastic CO<sub>2</sub>-concentrating mechanism in *Hydrilla*, a submersed monocot [J]. Plant Cell and Environment, 1997, 20: 211-220.
- [44] BIEBEL R, MCROY C P. Plasmatic resitance and rate of respiration and photosynthesis of *Zostera marina* at different salinities and temperatures [J]. Mar Biol, 1971, 8: 48-56.
- [45] PETER H DOERING, ROBERT H. Experimental Studies on the Salinity Tolerance of Turtle Grass, *Thalassia testudinum* [J]. Chamberlain, 2000, 5: 68-75.
- [46] SIMMONS E G. An ecological survey of the upper Laguna Madre of Texas [J]. Publ Inst Mar Sci Univ, 1957, Texas 4: 156-200.
- [47] MCMAHAN C A. Biomass and salinity tolerance of shoalgrass and manatee grass in Lower Laguna Madre, Texas [J]. Wildlife Manag, 1968, 32: 501-506.
- [48] R J REINOLD AND W H QUEEN. Ecology of Halophytes [M]. MCMILLAN C. Salt tolerance of mangroves and submerged aquatic plants. New York: Academic Press, 1974: 379-390.
- [49] FUKUHARA T, PAK J Y, OHWAKI Y, et al. Tissue-specific expression of gene for a putative plasma membrane H<sup>+</sup>-ATPase in a seagrass [J]. Plant physiol, 1996, 110: 35-42.
- [50] 叶春江, 赵可夫. 高等植物大叶藻研究进展及其对海洋沉水生活的适应 [J]. 植物学通报, 2002, 19(2): 184-193.
- [51] 邓超冰. 北部湾儒艮及海洋多样性 [M]. 南宁: 广西科学技术出版社, 2002: 45-52.
- [52] 邹定辉, 高坤山. 高 CO<sub>2</sub> 浓度对大型海藻光合作用及有关过程的影响 [J]. 生态学报, 2002, 22(10): 1750-1757.

(责任编辑: 邓大玉)