

台灣地區珠螺族群遺傳之研究

柏豪¹ 顏易君² 邱郁文³ 簡春潭⁴

¹高雄醫學大學生物醫學暨環境生物學系／大學部學生／emilebor@gmail.com

²高雄醫學大學生物醫學暨環境生物學系／大學部學生／eric_gyc@hotmail.com

³高雄醫學大學生物醫學暨環境生物學系／助理教授／chiuyw@kmu.edu.tw

⁴樹人醫護管理專科學校物理治療科／助理教授／ctjean@szmc.edu.tw

摘要

珠螺屬於蝾螺科 (Turinidae)，分布於溫熱帶淺海水域，是台灣岩礁海岸傳統撿拾漁業的經濟漁獲，然而目前沿岸潮間帶的自然棲地快速消失，加上無限制的採捕已造成珠螺資源量的銳減。傳統依形態特徵可將在台灣俗稱珠螺的物種分為珠螺 *Lunella coronata* (Gmelin, 1818)、瘤珠螺 *Lunella granulata* (Gmelin, 1791) 及美珠螺 *Lunella cinerea* (Born, 1778)。本研究為探討台灣各地珠螺族群的地理分佈與遺傳結構之關係，自台灣、澎湖、金門及馬祖的珠螺，增幅粒線體的細胞色素氧化酶次單元 (cytochrome c oxidase subunit I, COI)，再重建其親緣樹(phylogenetic tree)，結果發現，樣本共可分為四個支系，分別為以(1)澎湖地區、(2) 臺北石門、金門料羅及澎湖烏坎、(3) 臺北石門及屏東巷子、(4) 金門料羅及馬祖等族群。結果顯示瘤珠螺為台灣廣佈種，但各地族群在遺傳特徵上各有其優勢之基因型，而台灣東南部巷子附近的光滑型，形態上接近美珠螺，但以基因型來看為瘤珠螺的生態型。建立珠螺的遺傳結構資料，將來可以提供資源保護、管理及育種、種苗放流、放流效益評估等之依據。

關鍵字：珠螺、型態分類、基因型、親緣樹、細胞色素氧化酶次單元

Abstract

Moon turbans (Family Turinidae) distributed at the shallow waters along the coast in the tropics and the temperate zone. They were the important economic fishery in Taiwan. In recent years, the populations of turban snails were decreased evidently because of the disappearance of the natural habitats and overfishing. The related species called “moon turban” can be distinguished into *Lunella coronata* (Gmelin, 1818), *L. granulata* (Gmelin, 1791) and *L. cinerea* (Born, 1778). To study the morphologic and genetic variations of turban snails, the moon turban of Taiwan, Penghu, Kinmen and Matsu were examined. Cytochrome c oxidase subunit I (COI) in mtDNA were amplified to analyse the genetic variation. The haplotypes were grouped into four clades : (1) Penghu area; (2) Shihmen (Taipei), Liaolo (Kinmen) and Wukan (Penghu); (3) Shihmen (Taipei) and Gangzai (Pingtung); (4) Liaolo (Kinmen) and Matsu area. *Lunella granulata* were the widely distributed moon turbans around Taiwan. The dominant haplotypes were different among locations. The specimens from Gangzai, with smooth shell surface, were morphologically recognized as *L. cinerea* were an ecotype of *L. granulata*. The genetic information are importance for conservation and management of natural resources.

Keywords: Turban Snails, Morphological Taxonomy, Genotype, Phylogenetic Tree, Cytochrome c oxidase subunit I

一、前言

珠螺 *Lunella coronata* (Gmelin, 1818) 屬於蝾螺科 (Turinidae)，分布於溫熱帶淺海水域，台灣地區各岩礁海岸的潮間帶多有分布，而以台灣北部、東北部及澎湖群島為多 (Lee and Chao, 2003；巫和張, 1977；賴, 1979；王和譚, 1979；譚等, 1980、1986；巫等, 2000；藍, 1998；賴, 1999；黑田, 1941；鄭, 1994、1996、1997、1998；張等, 1982、1992；邵等, 1992；張和鄭, 1989、1990)。珠螺是台灣地區具重要經濟價值之貝類，肉的食用價值包括蒸煮及醃製，而外殼可以加工製成各種裝飾品，是漁村婦女貼補家計之重要來源，因此，珠螺的生產主要是以漁村婦女的撿拾漁業為主 (蔡等, 1997)。

珠螺的分類主要以殼的型態為主，本研究所選定的瘤珠螺，殼表黃褐色或灰褐色，螺塔低平約 4-5 層，殼表有許多細顆粒相連成的螺肋，或在縫合線下方的螺肋形成較大的結狀突起，在每個體層約有 10 個突起，此為本種的命名特徵，然而這個突瘤的發達與否，會受到環境的影響，Kurihara et al (2006) 發現珠螺的外殼會受到棲息地波浪大小的影響而產生環境塑性 (Phenotypic plasticity) 而產生突瘤長短的變異。環境波浪大者突瘤的也較發達。

珠螺雌雄異體，生殖時將配子排放到海水中，Kurihara et al (2006) 以石垣島上瘤珠螺族群進行研究，發現瘤珠螺在幼生在海水中會經歷 2.5 天的浮游期，因此瘤珠螺的浮游會隨海流散播其間的遺傳變異小，提供族群間基因交流的機會。而影響到這種游泳力弱的浮游個體，海流是其主要送的原因。以台灣而言，台灣鄰近海域海流主要受到來自南方的黑潮影響，依據國科會海洋科學研究中心線上資料庫資料顯示，台灣東部海岸黑潮主流的平均流速可達 1 米/秒以上，台灣西岸則有一支流流經此，海流主要來自南海與巴士海峽的海流所匯聚而成。台灣北域的海流大致往東北向，受黑潮主流的牽引及其後方海水的推動，使得其繞經台灣北部而向黑潮主流匯合。此外，台灣海峽亦有中國沿岸流及潮汐的影響，中國沿岸流在冬季時由於東北季風助長，海流流向中國南海，當抵達台灣海峽北部地形，因為瓶頸效應，部份北方下來之沿岸冷水在馬祖附近轉而東向流向台灣東北角海域。在台灣近岸海域，潮流的方向一般隨時間變化而逐漸轉換成週期性的迴轉運動，台灣海峽的潮流一般呈橢圓形迴轉，潮流漲潮時由台灣的南北兩端流向中間，退潮時流向相反，流速 20~40 公分/秒。因此，洋流的流向是否有與珠螺的遺傳結構有關？或者是單純的散播事件？

珠螺所棲息的潮間帶，是海洋生態系中最多變的環境，然而，潮間帶位於海陸交界，是人類最容易親近，也是最容易被人類破壞的海洋環境 (Nybakken, 2001)。台灣沿岸因興建漁港、海堤及投置消波塊，沿岸潮間帶的自然棲地已經快速消失，而且在沒有相關法令之管制下，多年來無限制的採捕已造成珠螺資源量的大量減少，依據簡和邱 (2006) 的調查，台灣本島除台北縣石門鄉沿岸仍棲息

少量珠螺外，其他地區珠螺幾已絕跡；而澎湖地區珠螺之資源量雖仍維持相當豐度，但其體型已明顯變小，因此，台灣地區之珠螺資源亟需加以保護、管理及培育。但無論是消極的資源保護、管理或積極的資源培育，均需先瞭解其族群結構，以作為資源保護、管理及育種、種苗放流、效益評估等之依據。有關台灣地區珠螺族群結構之研究至今仍闕如，而族群結構之研究已由傳統之形態學等方法進步到利用分子生物學之方法。

分子標誌的選擇，在種間及種內族群間，必須選擇演化速度快的片段。動物的粒線體分子量小，長度僅約為 16-18 kb 等特性，大小約為細胞核 DNA 之二萬五千分之一，而數量遠超過核 DNA，其基因組成相對核內 DNA 來說簡單穩定，包括 1 個核酸控制區 (control region, D-loop)、2 個核糖體核糖核酸 (12S rRNA 和 16S rRNA)、22 個轉移核糖核酸 (tRNA) 與 13 個蛋白質基因 (protein coding genes)，因此在 DNA 萃取及操作上相對容易。因動物的粒線體 DNA 為母系遺傳，具獨立的遺傳系統，為單倍體組成，不產生基因重組，減少基因重組所造成的影響；它的突變速率大，演化速率快，較核 DNA 快約 5-10 倍，使生物種間、種內或個體間的差異較為明顯。此外，在粒線體 DNA 中，譯碼基因片段較不容易發生核苷酸的插入 (insertions) 或缺失 (deletions)，在演化生物學中常被視為目標序列。因此粒線體成為研究動物族群結構、基因流動、親緣關係、生物地理等之有力工具，如 Cytochrome c oxidase subunit I 可以用來區別種內變異包括隱密種 (cryptic specie) 及姊妹種 (sibling species) (Hebert et al., 2003、2004 a、2004 b)。

本研究擬使用粒線體去氧核糖核酸核苷酸序列中細胞色素氧化酶次單元 (cytochrome c oxidase subunit I, COI) 基因，探討台灣地區珠螺之族群結構，以作為珠螺資源之保護、管理及育種、種苗放流、效益評估等之依據。

二、材料與方法

標本採集：至台北縣石門鄉、澎湖縣烏坎、西衛及連江縣南竿珠螺村沿岸及金門縣料羅及屏東縣港子村，共採集珠螺 45 隻標本(見表 1)，新鮮標本以冷凍方式攜回實驗室，進行粒線體去氧核糖核酸 COI 基因之定序之前置處理。

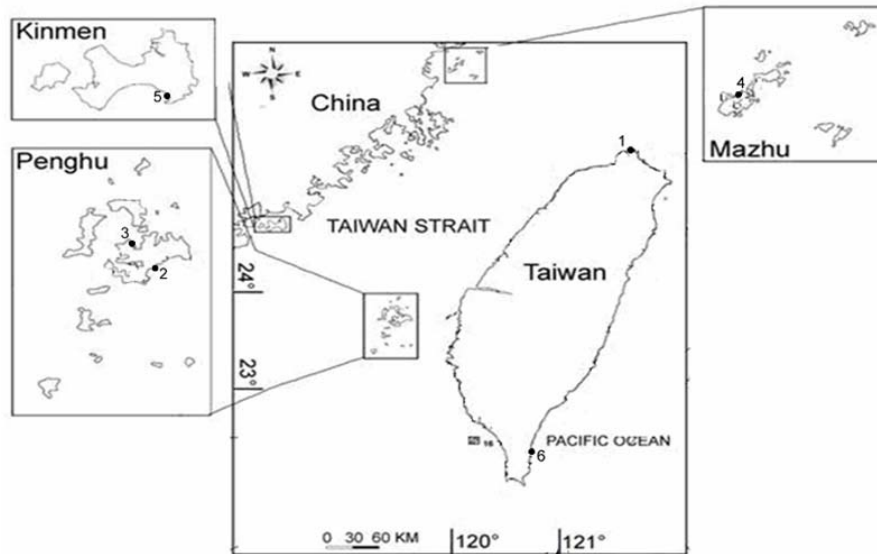


圖 1 標本採集地圖

(1-台北縣石門鄉；2-澎湖縣烏坎；3-西衛；4-連江縣南竿珠螺村沿岸；5-金門縣料羅；6-屏東縣港仔村)

表 1

地點	經緯度	採集區	N
台北石門	25°17'24.94"北 121°33'29.08"東	岩礁岸	10
澎湖烏坎	23°32'46.36"北 119°37'50.10"東	岩礁岸	10
澎湖西衛	23°34'54.59"北 119°34'58.40"東	礫石灘	5
馬祖南竿	26°9'32.73"北 119°55'50.04"東	岩礁岸	5
金門料羅	24°25'13.90"北 118°25'33.74"東	岩礁岸	10
屏東港仔	22°8'18.60"北 120°53'40.14"東	岩礁岸	5

2.1 genomic DNA 之萃取

將保存於-20℃冰箱之珠螺樣本，取腹足部份的肌肉剪碎並以 Tissue & Cell Genomic DNA Purification Kit (GeneMark-DP021)萃取 genomic DNA，存放在-20℃冰箱中備用。

2.2 粒線體 DNA 中的 COI 基因片段之增幅與定序

本研究選擇粒線體基因為核苷酸定序之對象，以聚合酶連鎖反應 (PCR) 技術配合核酸引子對 LCO-1490 5'-GGTCAACAAATCATAAAGATATGGG-3' 及 HCO-2198 5'-TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA-3' (COI)(Martin et al., 2007) 分別大量增幅粒線體 DNA 中 COI 基因片段，目標 COI 產物大小介於 400-600bp。反應條件為：94℃ 3 分鐘一個循環，使 DNA 雙股結構裂解；重覆 35 個循環包含 94℃ 30 秒使 DNA 雙股裂解，48℃ 40 秒使引子與單股 DNA 模版接合，72℃ 45 秒使引子延長；最後 72℃ 7 分鐘，PCR 產物將經由純化並將其進行核苷酸定序。

2.3 核苷酸序列之比對、整理與分析

以 MEGA 4.0 (Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 2.0)(Kumar et al., 2001)比較樣本間鹼基對替換(transition)及鹼基對易位(transversion)的發生頻率及比值計算彼此的序列變化。再以雙參數模式(two-parameter model)的方式(Kimura,1980)計算鹼基替代率及遺傳距離，利用本實驗兩段 mtDNA 序列(COI)中鹼基對替換與鹼基對易位比例計算樣本間遺傳距離，並利用聚類分析法(Neighbor-joining, NJ)而得一關係樹型圖。

此外，由基因資料庫 (NCBI) 取得的 Williams (2007)所發表的兩條美珠螺 (*Lunella coreensis*) 的 COI 序列 (序號 AM403860.1 及 AM403861.1) 為外群，並比較鄰近海域同類物種序列，包括瘤珠螺 (*Lunella granulata*) (序號 AM403863.1 及 AM403862.1) 以及 Kurihara, et al (2006)發表的珠螺 (*Turbo coronatus coronatus*) 序列 (序號 AB088067.1)，做為序列分析時比較參考依據。

三、結果

本研究共定序了 45 隻來自台北石門及澎湖、金門、馬祖及屏東港仔地區珠螺的粒線體 COI 片段，長度為 657bp，分析 657 個位點中有 23 個變異點，可依其變異分為 21 種單系(haplotype)，以澎湖的單系型數目最多為 6 種，次為台北石門 5 種，澎湖及金門為 4 種、屏東港仔 3 種、馬祖僅有一種單系型 (見表 2)。

以雙參數模式(two-parameter model)的方式(Kimura,1980)計算遺傳距離，得到各地區內的遺傳距離介於 0.002-0.004 間，已澎湖及石門之族群內遺傳距離皆為 (0.004±0.001)、馬祖最低為 0，金門為 (0.002±0.001)，港仔為 (0.003±0.001)。五個珠螺族群間遺傳距離介於 0.001-0.009 之間，平均 0.0075，遺傳距離最遠澎湖與港仔間的遺傳距離最遠為 0.01，馬祖及金門間遺傳距離最近僅有 0.001(見表 2)。

表 2 族群間遺傳距離

	澎湖	馬祖	金門	石門
馬祖	0.009	-	-	-
金門	0.009	0.001	-	-
石門	0.008	0.008	0.008	-
港仔	0.010	0.009	0.009	0.004

將 K2P 遺傳距離以 neighbor-joining 方法方法建立其親緣樹(phylogenetic tree)，結果如圖 2。圖 2 將所有序列在無外群之下，使用 neighbor-joining 方法將這 41 隻的珠螺分為 4 個支系(clade A, B, C, D)，其中 clade A 群的來源均來自澎湖地區包括西衛 (N=5) 及烏坎 (N=8)，經對 DNA 序列進行 1,000 次 replications 之 bootstrap test 可信度有 89%。而 clade B 群包括了來自臺北石門 (N=3) 及金門

料羅 (N=1) 及澎湖烏坎 (N=1)。clade C 包括了來自臺北石門 (N=7) 及屏東港子 (N=4)，經對 DNA 序列進行 1,000 次 replications 之 bootstrap test 可信度有 87%。clade D 包括了來自金門料羅 (N=9) 及馬祖 (N=5) 及澎湖烏坎 (N=1)，經對 DNA 序列進行 1,000 次 replications 之 bootstrap test 可信度有 87%。

由支序圖的形式看起來澎湖 A 群的成員都來自於澎湖，B 群的成員包括北台灣的石門族群為姊妹群，C 群的成員以北台灣及台灣東南部的港子海岸一群，後與 A+B 群為姊妹群，中國大陸沿海的物種包括了金門及馬祖的族群為一支序並且與台灣族群為平行系。

由基因資料庫 (NCBI) 取得的兩條美珠螺 (*Lunella coreensis*) 的 COI 序列 (序號 AM403860.1 及 AM403861.1) 為外群，並加入鄰近海域同類物種的序列包括瘤珠螺 (*Lunella granulata*) (序號 AM403863.1 及 AM403862.1) 以及珠螺 (*Turbo coronatus coronatus*) 序列 (序號 AB088067.1)，加入外群後支序順序與無外群時相近，bootstrap test 可信度變化不大。相同有效力的分為 clade ABCD 等四群，其中外群美珠螺與其他序列的遺傳差異相當遠 bootstrap test 達 100%，而瘤珠螺 (*Lunella granulata*) AM403863.1 及 AM403862.1 兩條序列分別與 B 群及 C 群共群。

表 2 COI 單系型的變異及地理分佈

	24	69	144	167	195	203	231	273	321	393	411	455	471	516	534	585	587	588	594	626	644	648	649	台北	澎湖	金門	馬祖	屏東
1	G	T	T	A	C	T	C	T	A	A	A	A	T	T	G	T	G	T	C	G	A	T	A	0	9	0	0	0
2																	A						0	1	0	0	0	
3		C	C		T						G					C		C					0	0	7	5	0	
4		C														C							2	0	0	0	0	
5		C	C	G												C			T				5	0	0	0	3	
6		C								G						C							2	0	0	0	0	
7		C							G							C							0	0	1	0	0	
8		C	C		T											C		C					0	0	1	0	0	
9	A	C	C		T						G					C		C					0	0	1	0	0	
10											G												0	1	0	0	0	
11		C														C				A	G		0	1	0	0	0	
12		C											C			C				A			0	1	0	0	0	
13		C	C		T	C					G				A	C		C					0	1	0	0	0	
14		C	C	G				C						C		C			T				2	0	0	0	1	
15		C														C							1	0	0	0	0	
16		C	C	G												C			T		A	G	0	0	0	0	1	

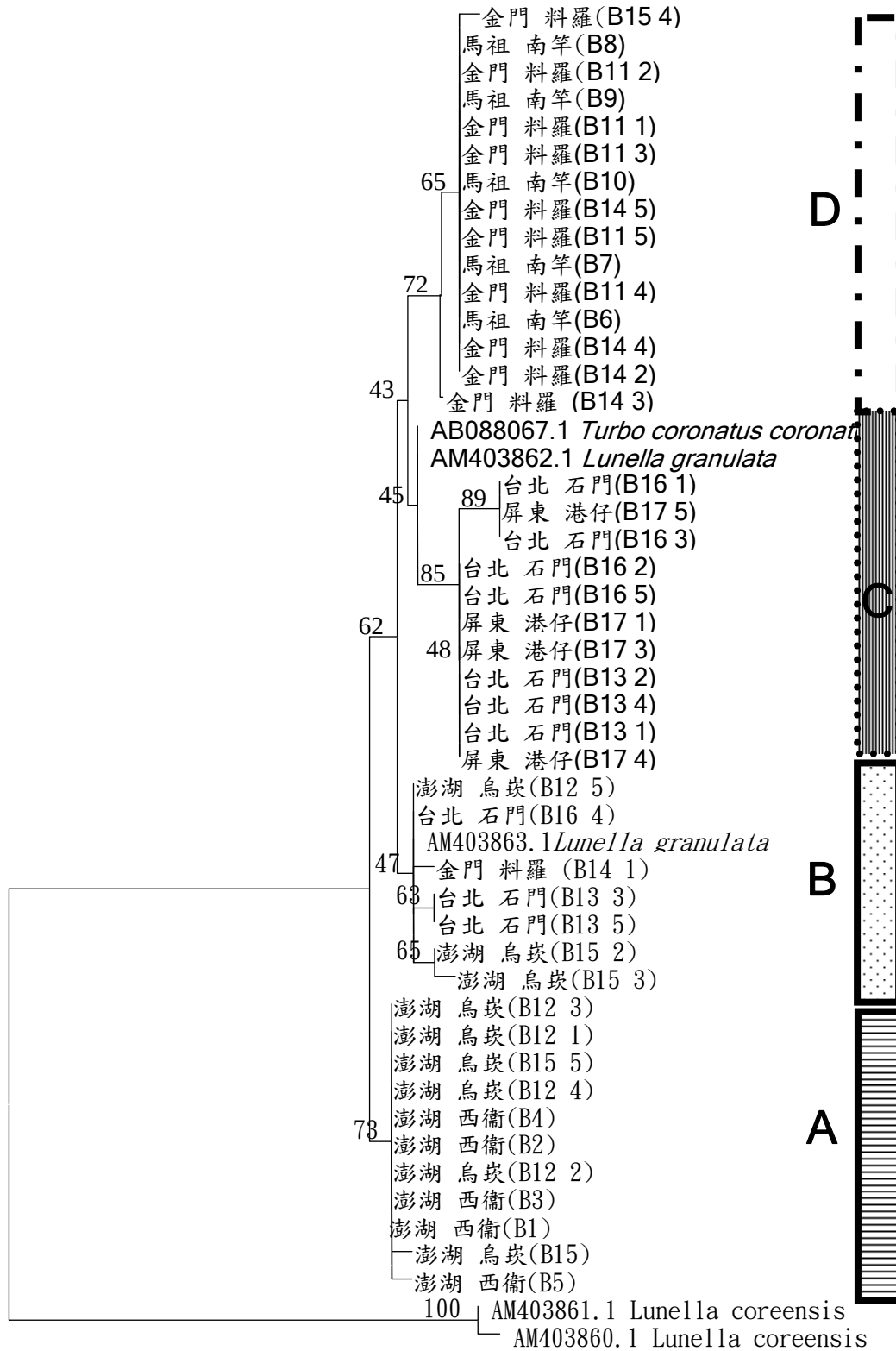


圖2 K2P遺傳距離以鄰近法建構之親緣關係樹

四、討論

粒線體 DNA 是胞器基因組中最常用於分子系統分類的遺傳標誌之一，其中以細胞色素氧化酶次單元 (cytochrome C oxidase subunit I, COI) 基因廣泛被用來探討生物親緣的關係，因為 COI 為粒線體呼吸鏈中末端之一個催化酶，因此比其他基因在生化功能的研究上較完備，且基因之大小及結構在許多生物體內均相似；COI 包含數個不同之功能性區塊 (functional domain)，如質子通道 (proton channel)、螺旋區 (helices) 及圈環 (loop)，其中參與生化反應之序列較為保守，其他片段則變異較大，此種變異段與保守段並存之基因特性。此外 COI 片段之長度為粒線體譯碼之細胞色素氧化酶次單元當中長度最長，因此 COI 片段之序列可提供較多的核苷酸特徵 (Lunt et al., 1996)。

本研究以 45 隻來自台灣北部及南部、澎湖、金門、馬祖地區珠螺，與基因資料庫 (NCBI) 取得的美珠螺 (*Lunella coreensis*) 的 COI 序列及瘤珠螺 (*Lunella granulata*) (序號 AM403863.1 及 AM403862.1) 以及珠螺 (*Turbo coronatus coronatus*) 序列 (序號 AB088067.1) 比較 COI 的序列，我們可以發現台灣的珠螺 B 群及 C 群瘤珠螺 (*Lunella granulata*) AM403863.1 及 AM403862.1，兩筆序列之標本為大英博物館之研究團隊鑑定典藏，與本研究中所的珠螺族群在分子資料證明及型太比對都屬瘤珠螺 (*Lunella granulata*)，然而，序號 AB088067.1 的珠螺 (*Turbo coronatus coronatus*) 序列與 AM403863.1 及 AM403862.1 兩者共群，所以推測 Kurihara, et al (2006) 發表的珠螺應該也是屬於瘤珠螺。

此外，由以基因型分佈可以發現 A 支序為澎湖特有的基因型群，B 支序廣泛分佈於大陸沿岸的金門馬祖以及台北石門及 C 支序為台灣北部及東側族群，而 D 支序僅出現在大陸沿海。由以地點區域來看北部石門擁有兩類的基因型群 (B 及 C)，台灣東南部港子為僅有單一 C 群，澎湖擁有 A 及 B 兩型，而金門有 BD 兩型，但馬祖僅有 D 型 (圖 3)，這個結果顯示瘤珠螺雖然是台灣的廣佈種但是各地擁有其特有之基因型。此外，雖然屏東港子的珠螺外型與美珠螺相似，但由遺傳資料判斷，他是屬於 C 支序的瘤珠螺，而造成型態變異的原因應該與環境因子影響有關。

以本研究結果顯示各地點間珠螺的族群間遺傳變異皆未達顯著差異，表示族群間變異相當小，螺類在浮游期間會隨海流散播，以台灣北部族群與屏東東岸的港子兩個族群瘤珠螺來看，這兩個族群雖然距離甚遠，然而地處東岸受到黑潮的影響，在夏天時若受精後的幼生浮游期可以受到黑潮海流以 1 m/sec (每日可以達到 86.4 公里) 速度散播往北傳播，以 2.5 天的浮游期而言共可散播達 432 公里，由此可推論兩族群間有機會發生基因交流 (gene flow)，也可台灣東部海域而言北部族群為何與屏東東岸的港子兩個族群間遺傳距離近，並且有共享的單系型。相同的外，其他的幾個族群雖然受黑潮影響小，但是中國沿岸流讓馬祖與金門間的族群發生基因交流的機會，因此大陸沿岸流的流向與對於大陸沿岸珠螺的遺傳結構有關。然而，整體而言，當進行族群

間遺傳變異與族群分佈的地理距離相關分析發現，遺傳距離與地理距離沒有顯著相關 ($p=0.4312>0.05$)，這可能與台灣近岸海域的潮流的方向隨時間變化會呈現週期性的迴轉呈橢圓形迴轉，因此造成了不一致的現象。

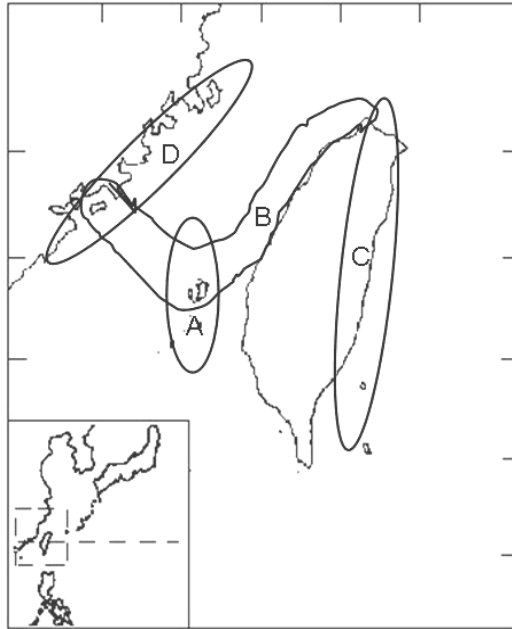


圖3 珠螺四群單系型的地理分佈

五、保育上的建議

本研究依結果提出下列保育上的建議，台灣潮間帶雖然曾經有豐富的生物多樣性，同時支持各地漁業特色，如珠螺是澎湖及北海岸潮間帶重要的撿拾漁業，本研究發現，北海岸的三芝及石門以及八里等地，大多數的紀錄中僅是空殼，而族群幾乎已經絕跡，然而擁有台灣地區最寬廣的潮間帶的澎湖群島，同其普遍的基因群 (B) 同時分佈到中國的金門及台北，可見澎湖對於珠螺是生物多樣性的熱點(hot spot)，不僅豐度高而生物量也高。加上珠螺是澎湖潮間帶重要的傳統經濟物種，但是它在澎湖潮間帶的資源面臨眾多的漁民和遊客的消耗，退潮時撿拾珠螺、蜆螺及鐘螺、挖蛤仔、損灘（以斧頭劈開團塊形珊瑚採捕黑石蜆）等活動大量消耗著漁獲量，同時該地也面臨著興築碼頭、海堤和開路等工程建設，而干擾珠螺生長繁殖的主要場所。再者由回顧文獻過程中，國內外鮮少有關珠螺繁殖的相關文獻，因此進一步對於珠螺的生長及繁殖相關研究是迫不及待需要進行的，在此提出幾點有關珠螺產業永續利用及保育的建議：

- (1) 進行澎湖海域珠螺族群生殖生物學基礎研究。
- (2) 加強北海岸潮間帶退化棲地的珠螺族群復育。
- (3) 馬祖及澎湖地區珠螺產業的規劃及管理。

謝辭

本研究得以順利完成感謝「樹人醫護管理專科學校 96 年度教育部整體發展獎補助款之經費補助(計畫編號: SZPT09603025)」, 高雄醫學大學生物醫學暨環境生物學系譚棉心老師提供實驗所需之儀器及詹祐忠同學在分生工作上的協助, 國立台灣大學演化生物所魏翠萍同學及國立高雄師範大學楊智安同學在軟體分析及討論協助, 在此一併致謝。

參考文獻

- Avice J C, 1989. Gene trees and organismal histories: a phylogenetic approach to population biology. *Evolution*, 43:1192—1208
- Avice, J. C. 1992. Molecular population structure and the biogeographic history of a regional fauna: a case history with lessons for conservation biology. *Oikos*, 63: 62-76.
- Avice, J. C. 1994. *Molecular Markers, Natural History and Evolution*. Chapman and Hall, New York.
- Avice, J. C. 1998. The history and preview of phylogeography: a personal reflection. *Molecular Ecology*, 7:371-379.
- Avice, J. C. 2000. *Phylogeography: the History and Formation of Species*, Harvard University Press.
- Ballard, J.W.O., and Whitlock, M.C. 2004. The incomplete natural history of mitochondria. *Mol. Ecol.* 13, 729-744
- Banks, M.A., Hedgecock, D., Waters, C., 1993. Discrimination between closely related Pacific oyster species (*Crassostrea*) via mitochondrial DNA sequences coding for large subunit rRNA. *Mol. Mar. Biol. Biotechnol.* 2, 129–136.
- Barrycox, C. and Moore, P. 1999. *Biogeography: an ecological and evolutionary approach*. Blackwell Science Ltd. London.
- Boore, J. L. 2001. Complete Mitochondrial Genome Sequence of the Polychaete Annelid *Platynereis dumerilii*. *Mol. Biol. Evol.* 18(7): 1413–14
- Demond, J. 1957. Micronesian reef-associated gastropods. *Pacific Science*. 11:275-341.
- DNASTAR(1994). *Lasergene*. DNASTAR, Madison, WI.
- Duarte, C. M. 2000 Marine biodiversity and ecosystem services: an elusive link. *J. Exp. Mari. Biol. Ecol.* 250: 117-131

- Folmer, O., Black, M., Hoeh, W., Lutz, R., Vrijenhoek, R., 1994. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome *c* oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. *Mol. Mar. Biol. Biotechnol.* 3, 294-299.
- Graham, A. 1985. Evolution within the Gastropoda: Prosobranchia. In: *The Mollusca* (Clarke, M. R. ed) vol. 10, pp. 151-186. Academic Press, New York
- Hadfield, M. G. 1976. Molluscs associated with living tropical corals. *Micronesica* 12: 133-148.
- Hare, M. P. 2001 Prospects for nuclear gene phylogeography. *Trends Ecol. Evol.*
- Hebert PDN, Ratnasingham S, deWaard JR. 2003b. Barcoding animal life: cytochrome *c* oxidase subunit 1 divergences among closely related species. *Proceedings of the Royal Society, London B (Suppl.)* 270: S96- 9.
- Knowlton N. 2000. Molecular genetic analyses of species boundaries in the sea. *Hydrobiologia.* 420: 73-90.
- Kocher, T. D., Thomas, W. K., Meyer, A., Edwards, S. V., Paado, S., Villablanca, F. X. and Wilson, A. C. 1989. Dynamics of mitochondrial DNA evolution in animals: amplification and sequencing with conserved primers. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 86: 6196-6200.
- Kumar, S., K. Tamura, and M. Nei. 2004. MEGA3: Integrated software for Molecular Evolutionary Genetics Analysis and sequence alignment. *Briefings in Bioinformatics* 5: 150-163.
- Kurihara, T., Shikatani, M., Nakayama, K. and Nishida, M. (2006) Proximate mechanisms causing morphological variation in a turban snail among different shores. *Zool. Sci.* 23 (11), 999-1008
- Lai, K.Y. 1986. Marine gastropods of Taiwan (1). Taiwan Museum Publ., Taipei, Taiwan.
- Lai, K.Y. 1987. Marine gastropods of Taiwan (II). Taiwan Museum Publ., Taipei, Taiwan.
- Lai, K.Y. 1990. Mollusks from Taiwan (1). Taiwan Museum Publ., Taipei, Taiwan.
- Lai, K.Y. 1998. Mollusks from Taiwan (II). Taiwan Museum Publ., Taipei, Taiwan.
- Lalli, C. M. and Parson, T. R. 1997. *Biological Oceanography: An Introduction* (2nd ed). Butterworth-Heinemann Oxford.
- Lavery, S., T. Y. Chan, Y. K. Tam, K.H. Chu. 2004. Phylogenetic relationships and evolutionary history of the shrimp genus *Penaeus* s. l. derived from mitochondrial DNA. *Mol Phylogenet Evol.* 31: 39-49.
- Lee, S. C., S. M. Chao 2003 Shallow-water Marine Shells from Northeastern Taiwan. *Collection and Research* 16:29-59.

- Lunt, D. H., Zhang, D. X and Szymura J. M. 1996. The insect cytochrome oxidase I gene: Evolutionary patterns and conserved primers for phylogenetic studies. *Insect Mol. Biol.* 5 (3): 153-165.
- Moritz, C., Dowling, T. E. and Brown, W. M. 1987. Evolution of animal mitochondrial DNA: relevance for population biology and systematics. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 18: 269-292.
- Munday, P. L., van Herwerden, L. and Dudgeon, C. L. 2004. Evidence for sympatric speciation by host shift in the sea. *Current Biology.* 14, 1498-1504.
- Okutani, T. 2000. Marine mollusks in Japan. Tokai Univ., Tokyo.
- Palumbi, S. R. 1996 What can molecular genetics contribute to marine biogeography? An urchin's tale. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 203: 75-92.
- Palumbi, S. R. 2001 Predicting nuclear gene coalescence from mitochondrial data: the three-times rule. *Evolution* 55: 859-868.
- Palumbi, S. R., Martin A., Romano, S., Mcmillan, W. O., Stice, L. & Grabowski, G. 1991. The simple fool's guide to PCR. A collection of PCR protocols, version 2. University of Hawaii, Honolulu.
- Posada & Crandall K. A., 1998. Modeltest: testing the model of DNA substitutions. *Bioinformatics* 14: 817-818.
- Sambrook, J., Fritsch, E. F. and Maniatis, T. (1989). *Molecular Cloning: A Laboratory Manual*, 2nd ed., Cold Spring Harbor, NY.
- Sanger, F., Nicklen, S. and Coulson, A. R. (1977). DNA sequencing with chain-terminating inhibitors. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 74: 5463-5467.
- Schander, C. and Willassen, E. 2005. What can biological barcoding do for marine biology? *Marine Biology Research*, 2005; 1: 79- 83.
- Simon, C., Frati, F., Beckenbach, A., Crespi, B., Liu H. and Flook, P. 1994. Evolution, weighting, and phylogenetic utility of mitochondrial gene sequences and a compilation of conserved polymerase chain reaction primers. *Ann Entomol. Soc. Am.* (Annals of the Entomological Society of America). 87(6): 651-701.
- Slatkin, M. 1985. Gene flow in nature populations. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 16: 393-430.
- Springsteen, F. J. and Leobrera, P. M. 1986. *Shells of the Philippines*. Carfel Seashell Museum, Manila, Philippines.
- Städler, T. and Jarne, P. 1997. Population biology, genetic structure, and mating system parameters in freshwater snails. In: *Evolutionary ecology of freshwater animals*. (Streit, B., Städler, T. and Lively, C. M. eds.) Birkhauser Verlag, Berlin

- Steneck, R. S. 1998. Human influences on coastal ecosystems: does overfishing create trophic cascades? *Trends Ecol Evol* 13:429-430
- Swofford, D. (2002). PAUP: Phylogenetic Analysis Using Parsimony. Version 4.0b10. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Takada Y. 1997a. Recruitment, growth and survival of *Nipponacmea* limpets on a Boulder shore in Amakusa. *Venus* 56(2):145-155.
- Takada Y. 1997b. Three-year monitoring of chiton populations on a low intertidal boulder Shore. *Venus* 56(4):281-291.
- Templeton A R,1998. Nested clade analyses of phylogeographic data: testing hypotheses about gene flow and population history. *Molecular Ecology*, 7:381-397
- Thompson JD, Gibson TJ, Plewniak F, Jeunouguin F, Higgins DG. 1997. The Clustal-window interface: flexible strategies for multiple sequences alignment aided by quality analysis tools. *Nucleic Acids Research* 24: 4876-4882.
- Tong J. G., Chan, T. Y. and Chu, K. H. 2000. A preliminary phylogenetic analysis of *Metapenaeopsis* (Decapoda: Penaeidae) based on mitochondrial DNA sequences of selected species form the Indo-West Pacific. *J. Crustac Biol* 20: 543-551.
- Turelli, M., Barton, N. H. and Coyne, J. A. 2001. Theory and speciation. *Trends Ecol. Evol.* 16, 330–343.
- Turner, S. J., Thrush, S. F., Hewitt, J. E., Cummings, V. J. and Funnell, G. 1999. Fishing impacts and the degradation or loss of habitat structure. *Fish Manag Ecol* 6:401-420.
- Utinomi, H. 1944. Studies on the animals inhabiting reef corals, III. A revision of the some remarks on their morphological peculiarities. *Palao Tropical Biological Station Studies*, 2(4): 687-731.
- Via, S. 2001. Sympatric speciation in animals: the ugly duckling grows up. *Trends Ecol. Evol.* 16, 381–390.
- Woolhouse, M. E. J. 1992. Population biology of the freshwater snail *Biomphalaria pfeifferi* in Zimbabwe highvel. *J. Appl. Ecol.* 29: 687-694.
- Williams, S.T. (2007) Origins and diversification of Indo-West Pacific marine fauna: evolutionary history and biogeography of turban shells (Gastropoda, Turbinidae) *Biol. J. Linn. Soc. Lond.* 92 (3), 573-592.
- Yamaguchi, M. 1993. Green Snail. In Wright, A. and L. Hill (eds), "Nearshore marine resources of the south Pacific" International Centre of Ocean Development, Canada.
- 巫文隆、張寶仁、李彥錚 (W. L. Wu, P. J. Chang, Y. C. Lee) 2000. 金門貝類目錄。貝類學報， 24:47-52。

- 邵廣昭等 1992. 澎湖東部海域海洋生物資源調查研究報告書。 78-79、84-86。
- 黑田德米 1941. A Catalogue of Molluscan Shells from Taiwan (Formosa), with Description of New Species. 台北帝國大學理農學部紀要, 22(4):65-216
- 張崑雄、鄭明修 1989. 墾丁國家公園海域軟體動物之生態研究。
- 張崑雄、鄭明修 1990. 東部海岸風景特定區海洋生態及景觀資源之調查分析。96-101。
- 張崑雄等 1982. 蘭嶼、綠島風景特定區海洋生態及景觀資源之調查分析。5-6、37-60。
- 張崑雄等 1992. 澎湖北部海域海洋生物資源調查報告書。 90-101、171-176。
- 張崑雄等 1993. 澎湖內海海域海洋生物資源調查研究。167-182。
- 鄭明修等 1994. 東北角海岸風景特定區自然生態資源調查與監測(一)。 100-112。
- 鄭明修等 1996. 東北角海岸風景特定區自然生態資源調查與監測(二)。 102-112。
- 鄭明修等 1997. 東北角海岸風景特定區自然生態資源調查與監測(三)。 120-129。
- 鄭明修等 1998. 東北角海岸風景特定區自然生態資源調查與監測(四)。 124-134。
- 賴浩然 1999 花蓮海岸的貝類寶藏。貝友 25:35-43。
- 藍子樵 1998. 歷史的見證—白沙灣與蚊子坑的貝類目錄。貝友, 24:31-37。
- 簡春潭、邱郁文 2006 台灣地區珠螺物種及分佈之研究。樹人醫護管理專科學校獎助教師專題研究計畫。
- 巫文隆、張崑雄 1977. 台灣北部海域軟體動物相的種歧性分析。貝類學報, 4:25-29。
- 賴景陽 1979 台灣的蝾螺和星螺。貝類學報, 6:21-32。
- 王繼忠、譚天錫 1979 台灣東北角岩岸潮間帶貝類相之數理分析。貝類學報, 6:47-65。
- 譚天錫、王繼忠、陳俊宏 1980 台灣東北角岩岸潮間帶腹足綱和雙殼綱貝類相。貝類學報, 7:33-71。
- 譚天錫、白振宇、夏國經 1986 台灣東北角海岸海貝(腹足綱與雙殼綱)之調查。貝類學報, 12:27-47。