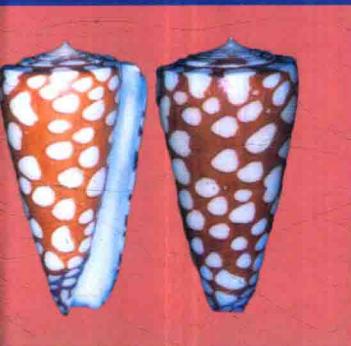


华大基因—国家基因库系列

## Collection of Global Cone Snails



# 海洋 芋螺资源图鉴

石琼 高炳森 彭超 ◎ 主 编

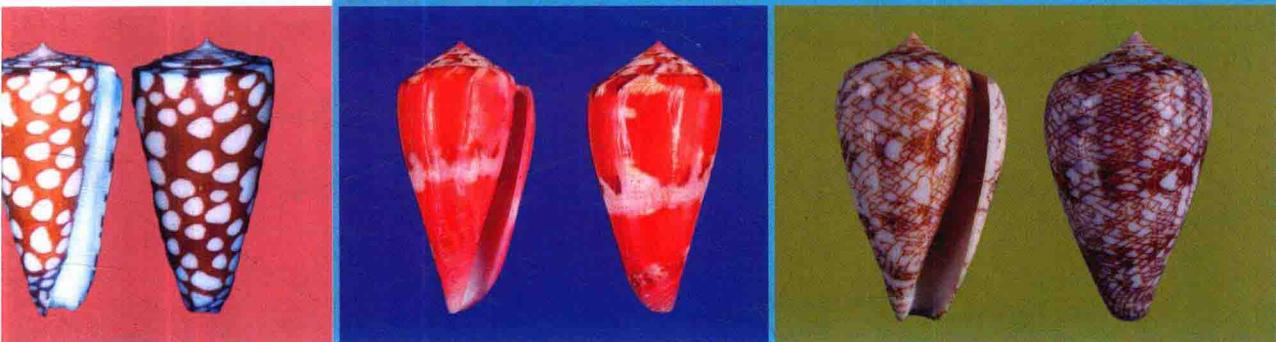
吴勇 朱晓鹏 陈琴 ◎ 副主编



中山大學出版社  
SUN YAT-SEN UNIVERSITY PRESS

华大基因—国家基因库系列

## Collection of Global Cone Snails



# 海洋 芋螺资源图鉴

石琼 高炳森 彭超 ◎ 主 编

吴勇 朱晓鹏 陈琴 ◎ 副主编

中山大學出版社  
SUN YAT-SEN UNIVERSITY PRESS

• 广州 •

版权所有 翻印必究

图书在版编目 (CIP) 数据

海洋芋螺资源图鉴/石琼, 高炳森, 彭超主编; 吴勇, 朱晓鹏, 陈琴副主编. —广州: 中山大学出版社, 2018. 3

(华大基因—国家基因库系列)

ISBN 978 - 7 - 306 - 06195 - 9

I. ①海… II. ①石… ②高… ③彭… ④吴… ⑤朱… ⑥陈… III. ①腹足纲—图集  
IV. ①Q959. 212 - 64

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2017) 第 238435 号

Haiyang Yuluo Ziyuan Tujian

---

出版人: 徐 劲

策划编辑: 李 文 曹丽云

责任编辑: 曹丽云

封面设计: 曾 斌

责任校对: 梁嘉璐

责任技编: 何雅涛

出版发行: 中山大学出版社

电 话: 编辑部 020 - 84111996, 84113349, 84111997, 84110779

发行部 020 - 84111998, 84111981, 84111160

地 址: 广州市新港西路 135 号

邮 编: 510275 传 真: 020 - 84036565

网 址: <http://www.zsup.com.cn> E-mail: zdcbs@mail.sysu.edu.cn

印 刷 者: 广州家联印刷有限公司

规 格: 889mm × 1194mm 1/16 19.25 印张 550 千字

版次印次: 2018 年 3 月第 1 版 2018 年 3 月第 1 次印刷

定 价: 100.00 元

---

如发现本书因印装质量影响阅读, 请与出版社发行部联系调换

## 本书编委会

主编 石琼 高炳森 彭超  
副主编 吴勇 朱晓鹏 陈琴  
编委 (排名不分先后)  
安婷婷 陈琴 高炳森 彭超  
石琼 唐天乐 林波 吴勇  
易博 朱晓鹏 任洁 张章  
姚戈 杨家安 黄海 林学强  
徐军民

# 序

自从 20 世纪五六十年代以来，芋螺及芋螺毒素一直是海洋药物研发领域的热点之一。我国从中央到地方政府对有关研究提供了大力支持，不少研究团队参与其中，如中国人民解放军军事科学院防化研究院我的团队、中国科学院上海生化研究所的戚正武院士团队、海南大学海洋学院罗素兰教授团队等。近年来，随着测序技术的快速发展，华大基因旗下的深圳市华大海洋研究院石琼院长团队逐步成长起来，正在开展基因组、转录组、多肽组学研究。

全球芋螺种类繁多，资源丰富。华大基因石琼教授与海南医学院高炳森副教授牵头编著的《海洋芋螺资源图鉴》，对全球芋螺资源进行系统总结。不仅详细介绍芋螺的形态与分类（提供了大量翔实的图片），更重要的是对芋螺毒素及其应用研究做了大篇幅的概括性综述。值得一提的是第三部分“芋螺索引”，提供了一个很好的芋螺种类拉丁文与中文对照信息，为相关分类研究提供强有力的支撑。

本图鉴由 10 家单位的 17 位合作者编撰而成，他们辛勤工作的结晶为有关领域的科技工作者提供了宝贵的参考资料，也是值得海洋科学爱好者珍藏的科普读物。

特此推荐。



中国工程院院士

中国人民解放军军事科学院防化研究院研究员

## 前　　言

芋螺是一类生活在热带海洋的肉食性软体动物。作为古老海洋生物之一，芋螺起源于5500万年前，分类学上隶属软体动物门（Mollusca）腹足纲（Gastropoda）新腹足目（Neogastropoda）芋螺科（Conidae）芋螺属（*Conus*），主要分布在太平洋、印度洋和大西洋等热带与亚热带海域。芋螺外壳多呈倒圆锥形或纺锤形，厚重坚硬，体螺层高大，螺塔因种类差异呈高低不同。壳面平滑或具螺脉、成长脉、螺沟、颗粒及肩部的结节等突起；外壳颜色和花纹斑斓多彩，并以各式各样的颜色呈现出多种形状。

5000多万年来，芋螺成功地进化出一套成熟的毒液系统，用于捕获猎物。一旦感知到猎物，芋螺就会伸长它的吻，发射中空的针状齿舌，刺入猎物体内，并注入高效的混合毒液。攻击过程平均持续仅数毫秒，猎物通常会在1~2秒内被毒液麻痹失去知觉。芋螺毒素（conotoxins, CTXs）是由芋螺分泌的用于麻醉猎物的神经性毒素小肽，具有种类多、结构新颖、生物活性强、选择性高等特点，能特异结合各种离子通道、转运体和受体等靶标，已成为当今药理学和神经科学研究的重要工具，在新药开发方面极具潜力。芋螺毒素疗效确切、不成瘾，在诸如中枢神经紊乱、癫痫症、帕金森病、神经肌肉阻滞、抑郁症、高血压、心率不齐、顽痛、哮喘、烟酒成瘾、毒瘾、肌肉松弛和中风等诸多神经疾病的治疗方面具有极好的前景；同时，食虫芋螺毒素在绿色多肽杀虫剂领域也极具开发利用前景。到目前为止，已有一种芋螺毒素产品（ $\omega$ -CTX M<sub>VII</sub>A，专利约8亿美元）获美国食品药品管理局（FDA）批准上市，还有约10种芋螺毒素正处于不同的临床验证阶段。

诸多研究表明，每种芋螺可能存在50~200种芋螺毒素转录本，最新研究更是发现，每种芋螺中可能含有1000~2000种特异的毒素肽。芋螺属种类繁多，全世界约有700种，据此估计全球总共有70万~1400万种芋螺毒素肽。而迄今为止，已发现和研究的芋螺多肽不足该数量的千分之一，这表明芋螺毒液是一个潜力无限的“天然海洋药物宝库”，尚待人类深入研究、开发利用与保护。

隶属华大基因的深圳市华大海洋研究院与合作伙伴一起，长期致力于从中国南海芋螺中开展新型芋螺毒素的基因资源挖掘、毒素多肽合成、动物实验和活性筛选试验等研究，并建立了一套完备的半自动芋螺人工室内循环水饲养系统。近年来，我们系统地完成了我国南海优势种——桶形芋螺（*Conus betulinus*）的不同大小个体及不同组织的转录组研究，从中发现了215条芋螺毒素转录本，与海南医学院联合

筛选获得 16 个具杀虫活性的多肽，确定具有显著杀虫活性的芋螺毒素肽 5 个；同时，还完成了其他多种芋螺毒液管组织的转录组和多肽组研究，共发掘到新型芋螺毒素序列 237 条；完成了桶形芋螺和菖蒲芋螺 (*C. vexillum*) 的基因组调查研究，获得了这两种芋螺基因组基本信息。目前，有关桶形芋螺全基因组的测序、组装和注释工作正在深入进行之中。

全球芋螺种类繁多。当前，国际上对芋螺分类的主要依据是贝壳的形状差异和颜色花纹的不同。本图鉴对全球芋螺种类及其图片进行系统而全面的梳理，主要分为总论和芋螺图鉴两部分。在总论部分，对芋螺的生物学特征，芋螺毒素的种类、功能、研究进展和应用前景等进行简要介绍；在图鉴部分，对搜集到的 343 种芋螺进行独立介绍，并配以丰富的图片和文字说明。为了便于读者快速查找相关信息，随后的芋螺索引部分按照种名的中文拼音与拉丁文首字母顺序分别标出了相应的页码。最后，提供了主要编者的简介。

本专著的出版得到国家高技术研究发展计划（“863”计划）课题（2014AA93501）、深圳市科技计划国际合作项目（GJHZ20160229173052805）和广东省海洋经济动物分子育种重点实验室的经费支持。深圳市华大海洋研究院、海南医学院、海南大学、海南广播电视台、海南省药物研究所、中国人民解放军军事科学院防化研究院、中国人民解放军第一八七中心医院、麦科罗医药科技（武汉）有限公司等单位的老师们，在过去的近一年时间里参与了本书的编写与校对工作，在此一并致以诚挚的谢意。

作为“华大基因—国家基因库系列”丛书中的一本，本图鉴可用作深圳华大基因学院等相关院校的研究生教材。本图鉴内容系统翔实，图片丰富美观，为芋螺及芋螺毒素科研工作者提供了芋螺种类鉴定等有关的参考信息；同时，对于螺类收藏者和海洋科学爱好者来说，也是一本值得阅读与收藏的科普典籍。

由于编者水平有限，仓促之中难免存在诸多错漏之处，还请大家批评指正。

# 目 录

第一部分 总论 .....	(1)
第一章 芋螺资源概述 .....	(3)
第一节 芋螺的形态结构特征 .....	(3)
第二节 芋螺生活史 .....	(7)
第三节 芋螺的价值 .....	(10)
本章参考文献 .....	(12)
第二章 芋螺毒素 .....	(14)
第一节 芋螺毒素概述 .....	(14)
第二节 芋螺毒素的命名与分类 .....	(16)
第三节 芋螺毒素的药理活性 .....	(21)
第四节 芋螺毒素基因资源研究 .....	(39)
第五节 芋螺毒素的分离鉴定与合成 .....	(46)
第六节 芋螺毒素的结构生物学研究 .....	(66)
第七节 芋螺毒素的生物信息学研究 .....	(73)
本章参考文献 .....	(82)
第三章 芋螺毒素的应用 .....	(102)
本章参考文献 .....	(106)
第二部分 芋螺图鉴 .....	(109)
第三部分 芋螺索引 .....	(283)
中文名索引(含别名) .....	(285)
拉丁名索引 .....	(289)
附：编者简介 .....	(295)

# 第一部分

Part ①

## 总论

ZONGLUN



# 第一章 芋螺资源概述

芋螺是最古老的海洋生物物种之一，最早出现在5500万年前，是很奇妙的软体动物，为热带习见的海洋腹足类。分类学上属于腹足纲（Gastropoda）前腮亚纲（Prosobranchia）新腹足目（Neogastropoda）芋螺科（Conidae）芋螺属（Conus），别称鸡心螺。芋螺属种类繁多，全世界有约700种，贝壳均呈圆锥形或纺锤形，花纹斑斓。芋螺最恰当的描述是“美丽、剧毒”。贝壳表面的花纹争奇斗艳，使得世界各地的贝壳爱好者们趋之若鹜。除此之外，每一种芋螺都有一套藏有上百种芋螺毒素的“库房”，它们像美食大厨一样随时改变食谱的配料，以防猎物对其毒素产生抵抗力。这种本领真是妙不可言！它们所产生的各式各样的毒素令人叹为观止。有人把每一只芋螺比作一个实验室，它们不停地生产、变更着配方，制造着新产品。因此，芋螺用来制服猎物的毒液及其复杂性令科学家们痴迷。

## 第一节 芋螺的形态结构特征

### 一、芋螺的形态与结构

芋螺为典型的热带种类，具有倒圆锥形外壳和水管沟。其神经系统集中，食道神经环位于唾液腺的后方，没有被唾液腺输送管穿过；胃肠神经节位于脑神经中枢附近。口吻发达，食道具有不成对的食道腺。外套膜的一部分包卷而形成水管。在芋螺的结构中，特化的捕食器官和特殊的毒液系统可分泌毒液，并将其从口吻射出杀伤其他动物；口腔内有鱼叉倒刺管状的齿舌<sup>[1]</sup>。

#### 1. 芋螺贝壳

芋螺贝壳最显著的形态是倒圆锥形或纺锤形，贝壳较厚重，形状像鸡的心脏或芋头，前方尖瘦而后端粗大，有的壳顶低矮，有的具有高耸的螺塔，螺旋部低平或稍高，体螺层高大（图1.1）；壳面平滑或具螺脉、成长脉、螺沟、颗粒及肩部的结节等突起；外壳颜色和花纹斑斓多彩，并以各种各样的颜色呈现出各种形状，如云状斑、圆点、轴线等。可根据贝壳的形状差异和颜色、花纹的不同来区分其种类<sup>[2]</sup>。

芋螺贝壳的主要成分为95%的碳酸钙和少量的壳质素。一般可分为三层。最外层为黄褐色的角质层（壳皮），薄而透明，有防止碳酸侵蚀的作用，由外套膜边缘分泌的壳质素构成。中层为棱柱层（壳层），较厚，由外套膜边缘分泌的棱柱状方解石构成。外层和中层可扩大贝壳的面积，但不增加厚度。内层为珍珠层（底层），由外套膜整个表面分泌的叶片状霰石（文石）叠成，具有美丽光泽，可随身体增长而加厚。

**顶点：**螺塔部的尖端



**基部：**螺壳的底部

(a) 芋螺螺壳示意



(b) 三种不同高低的螺塔

图 1.1 芋螺形态<sup>[3]</sup>

## 2. 芋螺水管沟

芋螺右侧裂了条长沟，是它的壳口。壳口狭长，前沟宽短，厣角质，小，许多芋螺都有一个小而窄的角质口盖。壳皮或者薄如丝，或者厚而粗。有些壳口狭窄的芋螺毒性较低，而壳口越宽广，毒性也就越强<sup>[1]</sup>。

## 3. 芋螺外套膜

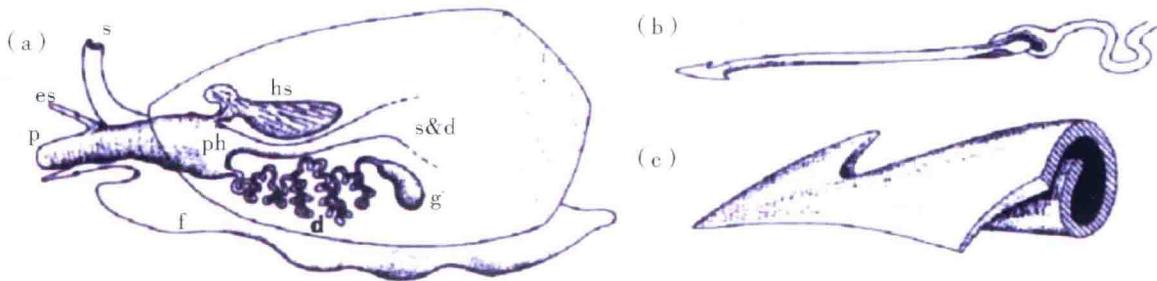
芋螺的外套膜具有一种特殊的腺细胞，其分泌物可形成保护身体柔软部分的钙化物，将内部的软体部完全包卷而形成水管。外套膜与内脏团之间形成的腔称为外套腔，腔内常有鳃、足以及肛门、肾孔、生殖孔等。头、内脏囊、外套膜、足部均可缩入壳内，无真正的内骨骼。外套膜的主要功能是分泌贝壳物质；此外，外套膜还具有感觉、呼吸功能，控制水流在体内的循环，以增强运动能力。

## 二、芋螺神经系统

芋螺的神经系统集中，食道神经环位于唾液腺的后方，没有被唾液腺输送管穿过；胃肠神经节位于脑神经中枢附近。侧神经节（peural ganglion）发出神经至外套膜及鳃等，脏神经节（visceral ganglion）发出神经至各内脏器官。这些神经节有趋于集中之势，神经感官发达，与其生活方式相适应。口吻发达，食道具有不成对的食道腺。芋螺毒液中除了神经毒素外，还发现大量特化型胰岛素，其结构类似鱼胰岛素。

## 三、芋螺毒液及消化系统

芋螺能够在自然界中生生不息，就是因为它们有特化的捕食器官和特殊的毒液系统<sup>[4, 5]</sup>。在探讨其消化系统前，先了解它的捕食构造。芋螺有一套特殊的毒液投递系统，主要包括毒管、毒囊和针状齿舌三部分，且不同种类的芋螺，其齿舌形状不同（图 1.2）。

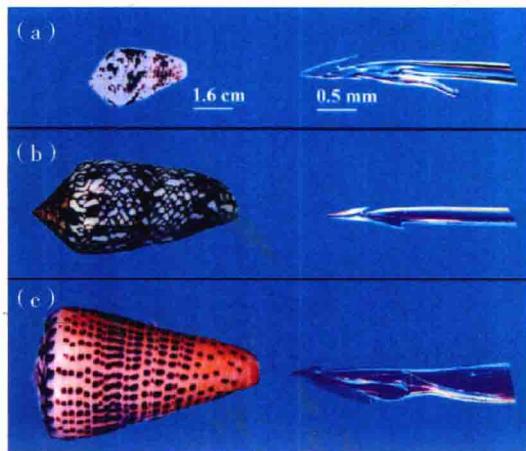
图 1.2 芋螺毒液投递系统示意<sup>[6]</sup>

(a) 毒液投递系统和消化器官; (b) 鱼叉状齿舌; (c) 鱼叉状齿舌横切面特写

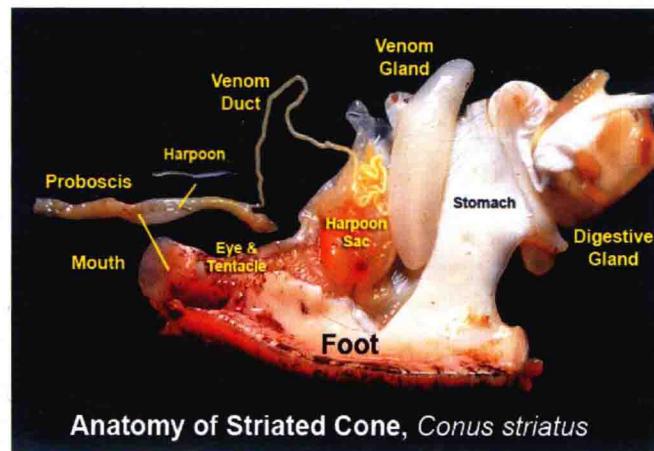
注: d: 毒液管 (venom duct); es: 眼柄 (eye stalks); f: 肌肉足 (foot); g: 毒腺 (venom gland); p: 吻 (proboscis); ph: 咽 (pharynx); hs: 齿舌囊 (harpoon sac); s: 虹吸管 (siphon); s&amp;d: 食道、胃和消化腺。

芋螺的齿舌位于齿舌囊内，呈中空鱼叉状，具有倒钩，其内充满毒液，是专门为了捕食特化而成的（图 1.3）。芋螺在捕食前，先在其毒液管壁细胞中分泌毒液，毒液进入毒液管之后，借由毒腺肌肉的挤压，被送到前端的口腔，装填在齿舌囊内的齿舌中，一次装填一根齿舌。装填好毒液的齿舌，借由口腔的肌肉挤送至吻部的前端待用，这时的齿舌就变成具有毒液的鱼叉。

当芋螺准备捕食时，会利用其特化的长吻伪装成虫饵，待猎物趋近后，把含毒液的鱼叉状齿舌射入猎物，使其麻痹丧失运动能力后，再以吻部食入。食物团通过食道被输送到胃，食道连接口和胃，食道腺可分泌消化酶和酸性黏液多糖，胃的周围布满消化腺且胃壁具有强有力的收缩肌，胃的开口与具有很多弯曲的小肠相连，最后是直肠和肛门（图 1.4）。

图 1.3 不同种类芋螺的齿舌结构<sup>[7]</sup>

(a) 食鱼类芋螺（猫芋螺, *Conus catus*）；(b) 食软体动物类芋螺（织锦芋螺, *C. textile*）；(c) 食虫类芋螺（密码芋螺, *C. leopardus*）。

图 1.4 芋螺软体部分实物示意<sup>[7]</sup>

注: venom gland: 毒腺; venom duct: 毒液管; harpoon: 齿舌; proboscis: 吻; mouth: 口; eye & tentacle: 眼和触角; harpoon sac: 齿舌囊; foot: 肌肉足; stomach: 胃; digestive gland: 消化腺。

#### 四、芋螺生殖系统

芋螺属于雌雄异体的种类，雄性个体是首先形成阴茎（penis），然后从阴茎的基部形成输精管并朝前列腺的方向发展，前列腺开口在阴茎内，其授精液帮助交配，且有交接器。雄性个体包

括精巢与输精管，输精管的后端有前列腺以产生授精液，输精管的末端形成交配器官阴茎。雌性个体有卵巢、输卵管，输卵管可膨大形成蛋白腺（albumin gland）、纳精腺（ingestion gland）、卵囊腺（capsule gland）、生殖乳突（genital papilla）和生殖孔口（vaginal opening）、受精囊（seminal receptacle）及黏液腺（mucous gland）。蛋白腺及黏液腺可分泌营养物及黏液，以形成卵膜及卵囊；输卵管的末端还伸出一交配囊以贮存交配后的精子。雌雄性须交配后方能使卵受精。

在一般情况下，其雌雄个体的性别终生不变，有些雌性个体受到环境的影响也会发生性畸变。虽然海产腹足类中有极少种类（如帆螺、坩埚螺）会发生雌雄性别的逆转，但性别逆转后其原先的性别自行消失，雌雄两性只得其一。但芋螺的性畸变现象则不同，它是在雌性生殖系统上叠加了雄性的某些生殖器官（如阴茎、输精管、前列腺），雌雄两性的第二性征同时存在，却不同于雌雄同体，因为迄今为止没有任何报道论及性畸变个体具有精巢，会行使雄性的生殖功能。因此，芋螺的性畸变与自然发生的性逆转和雌雄同体具有本质上的不同，是环境污染（有机锡）引起的一种非自然的现象。

## 第二节 芋螺生活史

### 一、繁殖和发育

与大多数新腹足目物种一样，芋螺是雌雄异体，卵生动物，体内受精，成年雌雄个体交配受精产生的受精卵集合在卵囊中共同发育。卵囊袋状，每个雌性芋螺一次产卵囊 10 ~ 100 个，每个卵囊含有卵 500 ~ 700 个。受精后的卵只有少数能成功孵化出壳，而一直生存到成年期的则更少。芋螺受精卵能像浮游生物一样漂浮在水中，形成自由游泳的面盘幼虫。面盘幼虫期已出现了足、触手、眼及壳，在面盘幼虫后期出现了扭转（torsion）。这一过程可能在数分钟内或数日内完成，身体扭转致使神经扭成了“8”字形，内脏器官也失去了对称性（图 1.5）。一些种类在发育中经过扭转之后又经过反扭转，神经不再呈“8”字形，但在扭转中失去的器官不再发生，身体的内脏仍然失去了对称性。

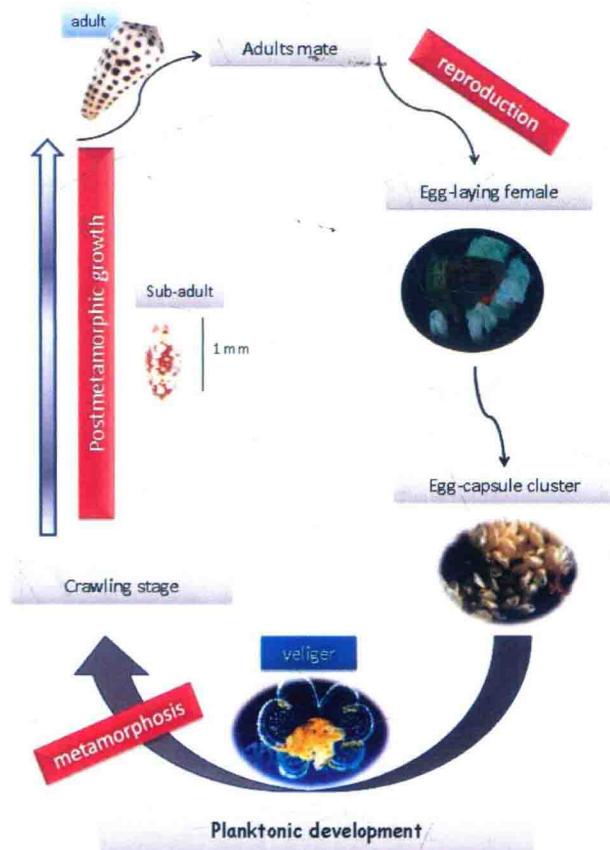


图 1.5 芋螺生活史<sup>[8-11]</sup>

注：adult；芋螺成体；adults mate；成体交配；reproduction；繁殖；egg-laying female；正在产卵的雌性；egg-capsule cluster；卵囊群；veliger；面盘幼虫；planktonic development；浮游发育；metamorphosis；蜕变，变形；crawling stage；爬行期；postmetamorphic growth；变态后生长；sub-adult；芋螺幼螺。

面盘幼虫从卵囊释放后，经2~3个月的浮游阶段，遇到礁石便附着上，在礁石缝隙待孵化，变态发育成幼螺，幼螺再经数月发育为成年个体。成年个体的活动性较小，成体性成熟后雌雄交配，繁殖后代。春夏季节为繁殖期，这段时期海域水温较高，适宜于海螺等生活、繁衍。

## 二、芋螺捕食过程

捕食时，芋螺具有两种捕猎方式，一种是将毒液释放到周围海水中；较为常见的第二种方法是迅速伸出形似鱼叉的牙齿，刺入猎物体内。芋螺行动相当缓慢，不得不使用有毒的“鱼叉”（一种毒性齿舌）来捕捉像小鱼这样的快速游泳的猎物。捕猎的时候，芋螺会把身体埋伏在水底的沙子里，仅将长长的鼻子暴露在外面，这样不但能够获取氧气，还可以监视猎物的动静。它的尖端部分隐藏着一个很小的开口，当发现有猎物靠近的时候，它就将长管状的吻伸向猎物，通过肌肉的收缩，将装满毒液的“鱼叉”从吻里像子弹一样射到猎物身上（图1.6）。

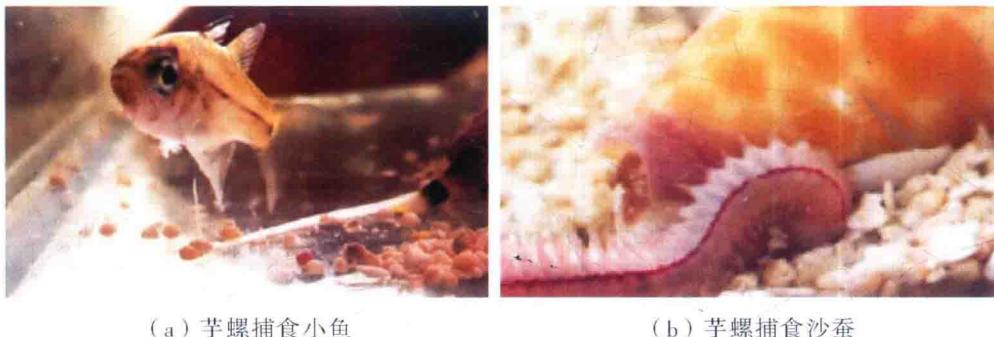


图1.6 芋螺捕食过程<sup>[12]</sup>

当其嘴尖的胡须感知到鱼的存在时，芋螺只需250毫秒就可将牙齿（即齿舌）迅速投射出来，深深刺入猎物身体，迅速将毒素注射到猎物体内。其牙齿与嘴里的基座之间通过一根细线相连，整个过程就像捕鲸船发射鱼叉。猎物在被芋螺攻击之前，依靠生物神经系统控制着自己的身体。芋螺将齿舌刺入猎物的身体后，只用不到1秒的时间就阻止了猎物挣扎，紧接着，毒素展开了第一轮攻击，迅速进入控制猎物神经信号的化学阀门，使阀门处于长时间的开放状态，毒素不断地侵入鱼体内。由于芋螺毒素的作用，猎物肌肉开始痉挛，就在其设法重新控制自己的行动之前，芋螺毒素的又一次攻击开始了，毒素攻击着鱼的神经和肌肉之间的接点，阻止了肌肉接受指令。当痉挛变得越来越微弱的时候，猎物彻底瘫痪了。然后芋螺收起它的鱼线，将已被制服的猎物拖入口中。其齿舌平时收在齿舌囊内，需要时带有毒液从吻部射出。

如果一击不中，芋螺会吐掉这颗齿舌，重新“装弹”。科学家发现，芋螺投射齿舌的动力来自于液压，投射动作只需几分之一毫秒就可完成，即使用每秒能拍摄1000幅图像的高速照相机也难以看清。液压动力可能来自其嘴部的收缩，但具体机制并不清楚。芋螺毒液是其捕食与防御的主要武器，毒液的毒性很强，人被刺伤时亦常导致严重伤害，甚至死亡。300年前，就有芋螺毒死采螺人的记录。像芋螺这样的一系列的海洋有毒生物，由于它们长期生存于一种特定的海洋生态环境里，长期的进化过程使它们形成了多种多样的生理功能，这些生理功能其中之一就体现在它们的毒素上。

### 三、生活习性

热带和亚热带海洋中生活的芋螺种类，遍布世界各暖海区，栖息于岩石、珊瑚礁、沙和泥沙质的海底。它们喜欢温暖的水域，热带珊瑚礁是它们栖息的最好环境；岩岸、沙滩、潮间带十几米至百米水深都有分布；平常昼伏夜出，行动缓慢。

芋螺食物种类很广，包括多毛环节动物蠕虫，头足类动物，其他腹足动物，双壳类、鱼和甲壳纲动物。芋螺根据其捕食习性分为食鱼芋螺、食螺芋螺、食虫芋螺。其中，食虫芋螺最为常见，而食鱼芋螺对脊椎动物包括人类的毒性最大。

芋螺体内的毒液经由输毒管的传送，被投递至化成箭状的齿舌。当猎物靠近时，它会将吻端伸出，将充满毒液的齿舌刺入猎物体中。芋螺的齿舌每使用一次就会断一次，下次攻击前会再次从齿舌囊中选择成熟的齿舌连接、使用。壳口狭窄的芋螺毒性较低，而壳口越宽广，毒性也就越强。芋螺的毒属蛋白质毒，与毒蛇的毒相似。被咬伤中毒的部位则会红肿刺痛，经常出现的症状是灼烧感及麻木，接着逐渐蔓延至全身，使得四肢无力，肌肉麻痹，意识涣散，渐渐昏厥，而最后的死亡导因是心肌无力。

### 四、地理分布

芋螺种类繁多，全世界有约 700 种，是海洋无脊椎动物最大的一个种属。其分布很广，从日本奄美岛以南、澳大利亚以北到东非以东的印度洋、太平洋海域皆有其踪迹（图 1.7）。中国有芋螺 80 余种，主要分布在西沙群岛、海南岛及台湾海域，仅少数分布在海南岛北部以北的广西和广东大陆沿岸，个别延伸到东海；福建、广东沿岸以及台湾省和南海诸岛的珊瑚礁中都有分布。1999 年，中国才真正开始研究分布在中国的芋螺的毒液。芋螺具有强大的自然进化能力，单一属中包括数百种物种的情况在各种生物中极为罕见，其适应新的栖息域的能力极强。快速进化的能力使芋螺成为海洋无脊椎动物中进化最成功的生物之一。

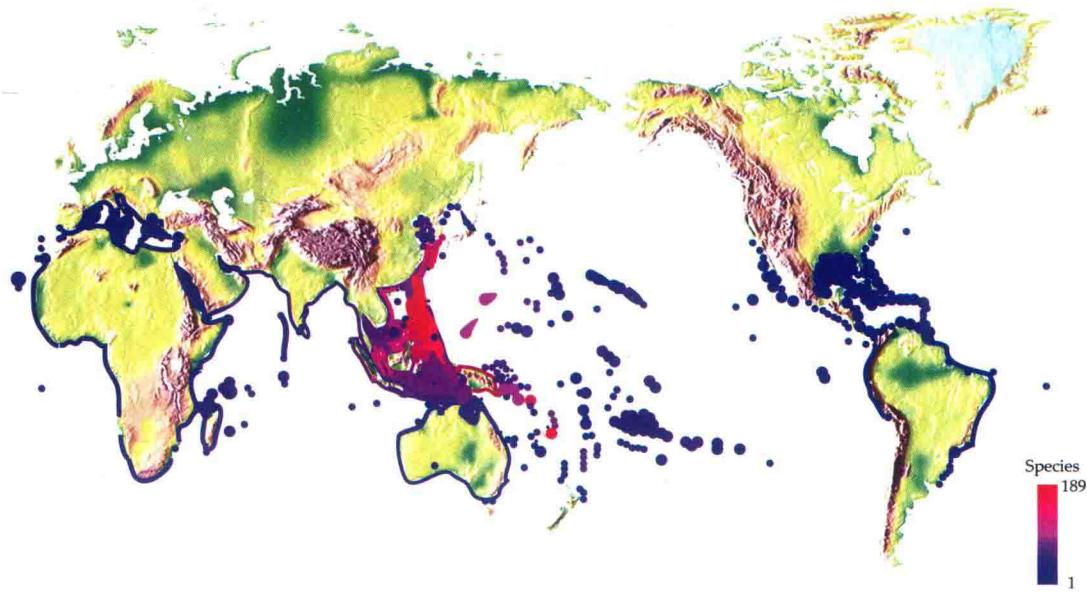


图 1.7 芋螺的全球地理分布示意<sup>[13]</sup>