龟鳖目淡水龟科系统发生关系的研究进展

夏行权 聂刘旺*

安徽师范大学生命科学学院 生物资源保护和利用研究安徽省重点实验室 芜湖 241000

摘要：淡水龟科是龟鳖目中物种数目最多、形态变异最多样的一个类群。其早期的系统学研究主要依据形态学和细胞学的特征，近年来，随着分子数据的不断增多，结合形态学等方法，淡水龟科系统发生学研究取得了诸多进展，但至今尚未有一致的结论。本文主要对近年来有关淡水龟科起源的单系性问题；潮龟属、闭壳龟属和拟水龟属重划分问题；潮龟属、草龟属和小棱背龟属属间关系问题；齿缘龟属、果龟属和东方龟属属间关系问题；齿缘龟属和木纹龟属属内种间关系问题研究进行了文献综述，以期为淡水龟科的系统发生关系和物种保护等研究提供参考。

关键词：淡水龟科；系统学；形态学和分子证据

中图分类号：Q959 **文献标识码**：A **文章编号**：0250-3263(2012)06-144-12

A Review on the Phylogeny of Geoemydidae in Testudines

XIA Xing-Quan NIE Liu-Wang*

Life Science College, Anhui Normal University, The Anhui Provincial Key Lab of the Conservation and Exploitation Research of Biological Resources, Wuhu 241000, China

Abstract: Geoemydidae is the largest and most diverse family in the order Testudines. The early study on phylogeny of Geoemydidae was conducted based on morphological and cytological features. In recent years, with the increasing molecular data and advanced morphology methods, the studies on phylogeny of Geoemydidae have been developed in many aspects, but its phylogenetic relationship is still uncertain. This review describes the origin of monophyly of the Geoemydidae; the most recent reassignment of the genus *Batagur*, *Cuora* and *Mauremy*; the intergeneric relationships among the genus *Batagur*, *Pangshura*, and *Hardella*, as well as *Cyclemys*, *Heosemys*, and *Notochelys*; the interspecific relationships in the genus *Cyclemys* and *Rhinoclemmys*, in order to offer references in phylogeny and conservation biology research of Geoemydidae.

Key words: Geoemydidae; Phylogeny; Morphological and molecular evidence

淡水龟科（Geoemydidae），又称潮龟科（Bataguridae），隶属龟鳖目（Testudines）曲颈龟亚目（Cryptodira）龟总科（Testudinoidea），现存19属约69种，约占龟鳖目物种总数的25%，其中分布于我国的有9属23种，约占世界淡水龟科物种总数的32.8%[1-5]。淡水龟科是龟鳖目中物种数目最多、形态变异最多样的一个类群，具有典型的水生或半水生习性，主要分布于亚洲，部分分布于欧洲的西南部、北非和中南美洲。

本文回顾了淡水龟科名称的历史沿革，综述了近年来有关淡水龟科与其近缘类群的系统发生关系以及科内属间、种间系统发生关系的研究进展，以期为淡水龟科的系统发育研究提供基础资料。

基金项目 国家自然科学基金项目（No. 30970351）；

* 通讯作者，E-mail：lwnie@ mail. ahnu. edu. cn；

第一作者介绍 夏行权，男，博士研究生；研究方向：两栖爬行类动物分子生态学；E-mail：quanwei0429@ 126. com。

收稿日期：2012-05-15，修回日期：2012-09-09

1 淡水龟科名称的历史沿革及其与近缘类群的亲缘关系

根据 Williams 龟鳖目分类名录,早期的淡水龟科是以淡水龟类的形式被包含在“陆龟科(Testudinidae)”内[6]。1964 年,McDowell[2] 依据 7 个形态学特征把淡水龟类从“陆龟科”中划分出来,并成立“龟科(Emydidae,又译名为‘泽龟科’)”,科内包含“淡水龟亚科(Batagurinae)”和“龟亚科(Emydinae)”。“淡水龟亚科”不仅包含了几乎整个旧大陆(old world)的水龟类,也包含了新大陆(new world)的木纹龟属(*Rhinoclemmys*)。1988 年,Gaffney 等[1] 又把“淡水龟亚科”从“龟科”中分离出来,独立提升到科级水平,即淡水龟科。然而,他们并没有使用科名“Bataguridae”,而是采用从前使用过的科名“Geoemydidae Theobald 1868”来命名淡水龟科。因为科名“Geoemydidae”具有优先权,该观点得到大多学者的赞同[1,7]。然而,Joyce 等[8] 学者坚持继续使用科名“Bataguridae”。在我国,周婷等学者也习惯用“Bataguridae”命名它们[9]。

淡水龟科的近缘类群有陆龟科、泽龟科和平胸龟科(Platysternidae)[6-7]。淡水龟科的起源单源性一直倍受争议,现有两种不同观点。

第一种观点认为淡水龟科不是单系起源。1984 年,日本学者 Hirayama[10] 基于形态学和遗传学方面的研究认为淡水龟科不是单系群,它与陆龟科有密切的亲缘关系。我国学者吴平等[11] 从分子生物学(12S rRNA 基因)角度进一步研究发现,淡水龟科的沼龟属(*Morenia*)、地龟属(*Geoemyda*)、马来龟属(*Malayemys*)、马来巨龟属(*Orlitia*)4 个属聚为一支后,先与陆龟科的印支陆龟属(*Indotestudo*)、象龟属(*Geochelone*)和凹甲陆龟属(*Manouria*)聚合,再与淡水龟科内其他属聚合,即淡水龟科包含了陆龟科某些属。之后不久,Spinks 等[12] 从 Cyt *b* 基因和指纹蛋白 *R*35 基因内含子等分子数据分析中也获得了类似的结论(图 1 A,B)。

2004 和 2006 年,Sasaki 等[13-14] 采用一种新的遗传标记——短散在重复元件(short interspersed repetitive element,SINE)插入模式分析后认为,淡水龟科和陆龟科具有最近共同祖先——Testuguria [淡水龟科(Geoemydidae)和陆龟科(Testudinidae)的合称][8,15],该祖先几乎同时演化出平行的四支遗传谱系,其中一支为陆龟科祖先,三支为淡水龟科祖先,即淡水龟科与陆龟科可能是并系群(图 2)。

第二种观点认为淡水龟科是单系起源。近年来,针对淡水龟科的起源问题,一些学者基于不同证据已做出了诸多研究。Yasukawa 等[15] 采用了形态学特征,Shaffer 等[16] 采用了分子和形态学特征,Krenz 等[17] 采用了 1 个核基因和 2 个线粒体基因序列特征,Barley 等[18] 采用了 14 个核基因序列特征, Iverson 等[19] 和 Thomson 等[20] 分别引用了 GenBank 已公布的相关分子数据,众多证据分析后获得相同结论:淡水龟科是单系群,它的姐妹群是陆龟科而非泽龟科(图 1C、D)。

目前,淡水龟科与陆龟科亲缘关系比与泽龟科更近的推断已得到较多证据支持[19-20]。然而,淡水龟科与陆龟科某些属之间的亲缘关系尚需要进一步研究[11-12]。

2 淡水龟科内关于组和亚科的划分

在 McDowell[2] 提出设立“淡水龟亚科”之后,一些学者基于头骨、同工酶、核型、腹甲铰链结构等特征,又将早期的淡水龟科划为 6 个近缘组,即潮龟组(*Batagur* complex)、地龟组(*Geoemyda* complex)、草龟组(*Hardella* complex)、马来巨龟组(*Orlitia* complex)、东方龟组(*Hoesemys* complex)和马来龟组(*Malayemys* complex)[6,12]。然而,近年来的形态学和分子生物学研究成果并不支持一些组内成员的近缘关系,如在东方龟组内,东方龟属(*Hoesemys*)与闭壳龟属(*Cuora*)成员的亲缘关系就不十分密切,故现今淡水龟科内有关组的划分被放弃。

另外,淡水龟科内还出现过亚科的划分。Hirayama[10] 依据颌骨和地理分布等特征把淡水龟类群划分为宽腭类和窄腭类,之后,Gaffney 等[1] 把它们分为淡水龟亚科(Batagurinae)

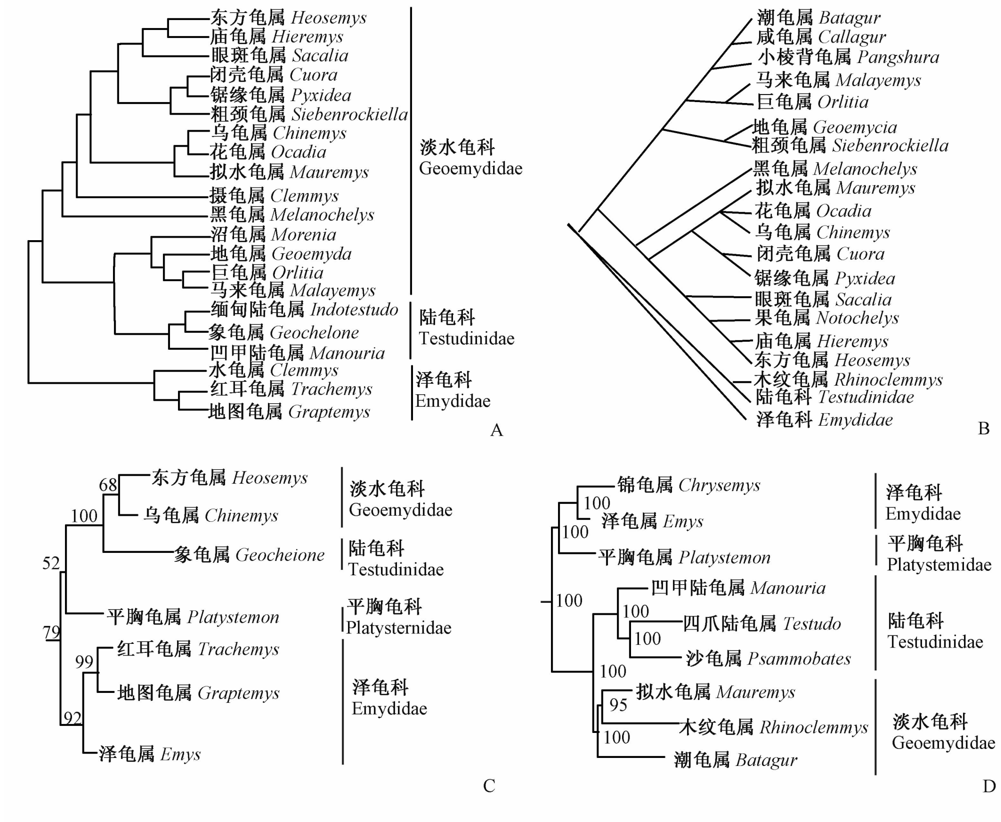

图 1　淡水龟科、陆龟科和泽龟科的系统发生关系

Fig. 1　Phylogenetic relationships among the families of Geoemydidae, Testudinidae and Emydidae

A. 吴平等[11]基于 12S rRNA 基因分析的邻接树；B. Spinks 等[12]基于 12S rRNA、Cyt *b* 和 *R*35 基因分析的支序图；C. Shaffer 等[16]基于 12S rRNA、Cyt *b* 基因和 115 个形态学特征分析的最大简约树，节点上数值表示置信值；D. Barley 等[18]基于 14 个核基因分析的贝叶斯树。节点内数值表示后验概率。

A. Neighbor-Joining tree by Wu *et al.* [11] based on 12S rRNA gene. B. Cladogram by Spinks *et al.* [12] based on 12S rRNA, Cyt *b* and *R*35 genes. C. Maximum parsimony tree by Shaffer *et al.* [16] based on 12S rRNA gene, Cyt *b* gene and 115 morphological characteristics. Numbers at the nodes are bootstrap proportions. D. Bayesian tree by Barley *et al.* [18] based on 14 nuclear genes. Numbers in the nodes are posterior probabilities.

和地龟亚科(Geoemydinae)(图 3)。然而，近年来的研究发现，以形态学，特别是头骨特征作为龟鳖类群某些阶元划分的主要依据可能不够充分。Claude 等[21]认为，摄食行为上的差异对龟类头骨的形态，特别是咀嚼面的影响是十分关键的(图 4)。众多证据已显示，具有宽腭的乌龟属(*Chinemys*)类群和花龟属(*Ocadia*)类群与同样具有宽腭的淡水龟亚科其他成员并没有较近的亲缘关系。因此，近年来更新的分类系统中，淡水龟科也不再有亚科阶元的出现[7,12,22－24]。

3　淡水龟科系统学研究进展

目前，淡水龟科属间和部分属内种间系统发生关系的争议主要聚焦于以下几个方面。

3.1　潮龟属及其与近缘类群的系统关系　早期的研究认为，潮龟属(*Batagur*)与咸水龟属(*Callagur*)，棱背龟属(*Kachuga*)和草龟属(*Hardella*)有更近的亲缘关系，但近年来不断增多的分子证据和形态学证据并不支持这种观点。

根据 Iverson[3]淡水龟科分类名录，棱背龟属包括 7 个种，体型有大小两种类型。大体型

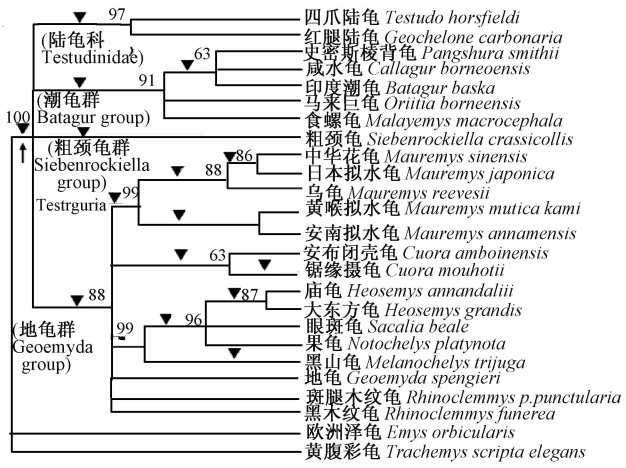

图 2　淡水龟科及近缘类群基于 SINE 插入模式推断的系统发生假说(引自 Sasaki 等[14])

Fig. 2　Phylogenetic hypothesis of the family Geoemydidae and related species inferred from SINE insertion patterns (From Sasaki *et al.*[14])

黑三角表示插入座位点,括号内容为分歧主干名称,节点处数值表示置信值。

Black triangles denote SINE insertions into loci. The contents in parentheses denote the names of divergence stem clades. Numbers at the nodes are bootstrap proportions calculated by maximum parsimony analysis.

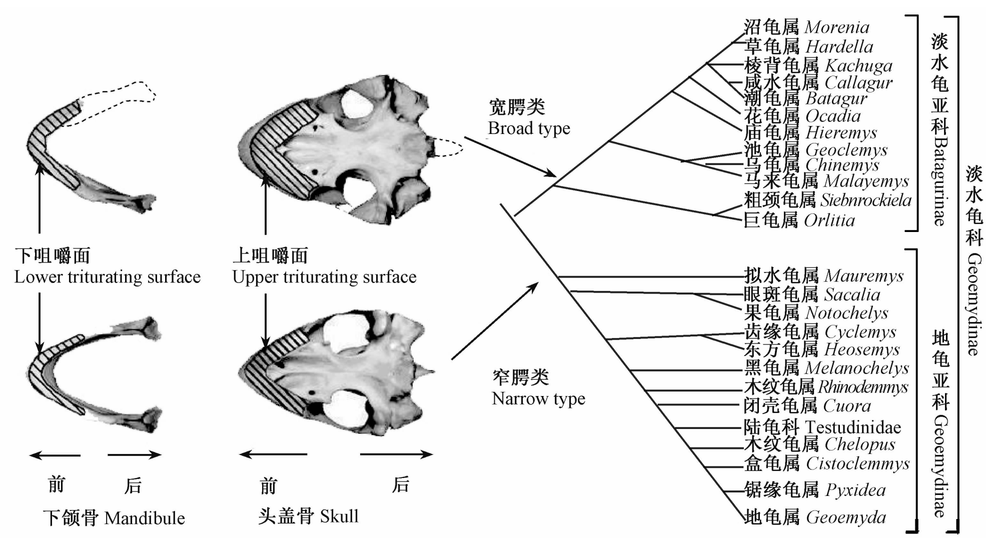

图 3　Hirayama 和 Gaffney 提出的淡水龟科系统发生假说(引自 Sasaki 等[14])

Fig. 3　Phylogenetic hypothesis of the family Geoemydidae by Hirayama and Gaffney(From Sasaki *et al.*[14])

系统发生重建依据 82 个形态学特征和 4 个染色体特征。图中淡水龟类的下颌骨和头盖骨显示的是背面观和腹面观。斜线显示腭骨咀嚼面,咀嚼面的宽窄类型是淡水龟科划分亚科的依据。

Phylogenetic reconstruction is based on 82 morphological and 4 chromosomal characters. The photographs of mandibles and skulls are dorsal and ventral views of geoemydid bones, respectively. Hatched lines indicate the triturating surfaces of each broad and narrow bone that support the split of the Geoemydidae into two subfamilies.

3 个种:三线棱背龟(*Batagur dhongoka*)、红冠棱背龟(*B. kachuga*)和缅甸棱背龟(*B. trivittata*)。分子数据揭示它们与潮龟属、咸水龟属有如下亲缘关系(图 5):红冠棱背龟与印

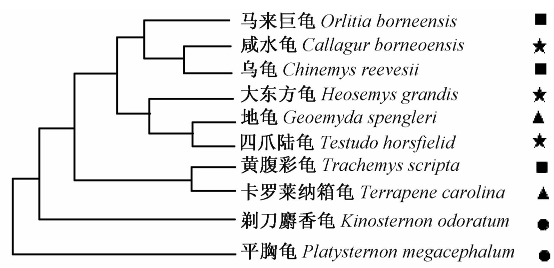

图 4 龟鳖类物种亲缘关系和饮食行为之间的相关性(引自 Claude 等[21])

Fig. 4 Correlation between Phylogenetic relationships and bite performancein turtles(from Claude *et al.*[21])

■杂食性;●肉食性;★草食性;▲食虫性。 ■Omnivores;●Biters;★Herbivores;▲Insectivores.

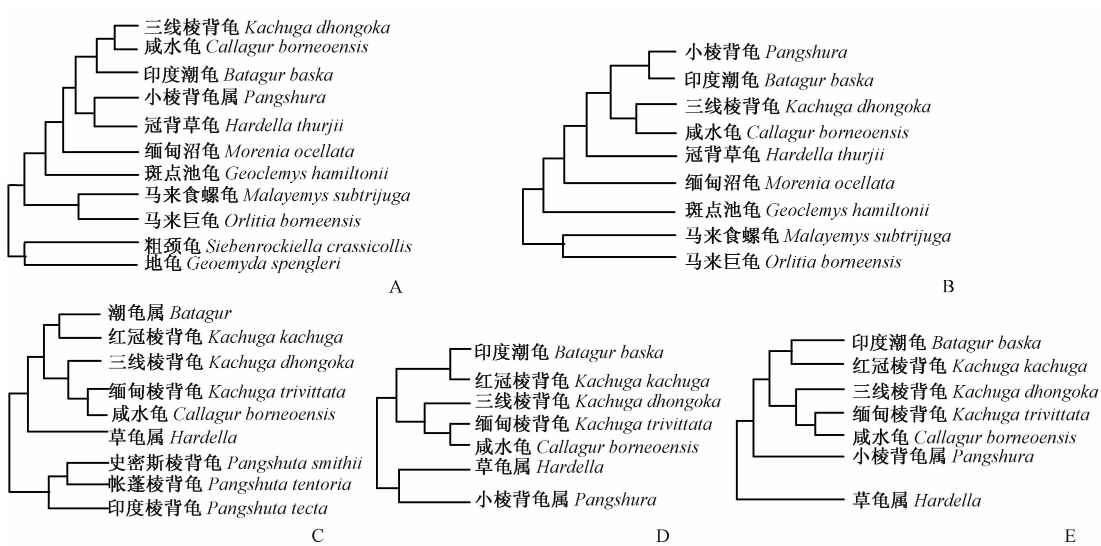

图 5 潮龟属及近缘类群系统发生关系假说

Fig. 5 Phylogenetic hypothesis of the genus *Batagur* and related genera

A. Spinks 等[12]基于 12S rRNA、Cyt *b* 和 *R*35 基因分析的最大似然树;B. Diesmos 等[31]基于 Cyt *b* 和 *R*35 基因分析的最大简约树;C. Le 等[43]基于 Cyt *b*、12S rRNA、*C-mos*、*Rag* 1、*Rag* 2 5 个基因分析的最大似然树和贝叶斯树合并树;D、E. Praschag 等[25]基于 Cyt *b* 基因分析的贝叶斯树和最大简约树。

A. Maximum likelihood tree by Spinks *et al.*[12] based on 12S rRNA, Cyt *b* and *R*35 genes; B. Maximum parsimony tree by Diesmos *et al.*[31] based on Cyt *b* and *R*35 genes; C. Phylogram generated from maximum likelihood and Bayesian analysis by Le *et al.*[43] based on Cyt *b*, 12S rRNA, *C-mos*, *Rag* 1, *Rag* 2 genes; D, E. Maximum likelihood tree and maximum parsimony tree by Praschag *et al.*[25] based on Cyt *b* genes respectively.

度潮龟(*Batagur baska*)、三线棱背龟或缅甸棱背龟与咸水龟(*Callagur borneoensis*)分别构成姐妹群关系,这表明三者是一个并系群。因此,Praschag 等[25-26]建议,3 个大体型物种与早期的潮龟属和咸水龟属可组合一个新属——以具有优先权的潮龟属(*Batagur*)命名。小体型 4 个种:史密斯棱背龟(*Pangshura smithii*)、阿萨姆棱背龟(*P. sylhetensis*)、印度棱背龟(*P. tecta*)、帐篷棱背龟(*P. tentoria*)。根据 Bickham 等[27]综述研究,起初由 Das 和 Schleich 等依据形态学建议该 4 个种独立成属,并以小棱背龟属(*Pangshura*)命名;后来 Spinks 等[12]和 Praschag 等[25]提供的分子数据也揭示它们能够聚类构成单系群。

目前,潮龟属与近缘类群小棱背龟属和草龟属的系统关系并未确定。现有 3 种假说:第

一种,小棱背龟属先与草龟属聚类,再与潮龟属聚类。第二种,小棱背龟属先与潮龟属聚类,再与草龟属聚类。第三种,潮龟属与草龟属聚类后,再与小棱背龟属聚类(图 5A、B、C)。另外,基于相同的遗传标记,重建不同的系统发生树,草龟属的遗传支系聚类方式也显示不同,在贝叶斯推断法(bayesian inference, BI)和最大似然法(maximum likelihood,ML)两棵树中,草龟属与小棱背龟属聚类;而在最大简约法(maximum parsimony,MP)树中,草龟属与潮龟属聚类(图 5 D、E)。因此,潮龟属、小棱背龟属和草龟属的系统关系尚需更多的研究揭示。

3.2　齿缘龟属及其与近缘类群的系统关系　齿缘龟属目前鉴定有 7 个种,其中有 5 个种是新命名的。该属内物种的鉴定若仅仅基于形态学,非常困难,因为在个体生长过程中,甲壳和头颈上的色彩图案会随着个体生长而发生变化;另外,杂交导致基因渗入和历史迁徙等因素也是给本属分类鉴别增加困难的原因所在[15,28]。

当前对齿缘龟属的系统学认识概括如下:依据腹甲颜色,齿缘龟属可分为黑腹类和黄腹类两大类群。Fritz 等[7,27]把带有头颈纹的黑腹龟类称为条颈龟(*Cyclemys tcheponensis*),把不带头颈纹的黑腹龟类称为欧式摄龟(*C. oldhamii*)(重新启用的旧物种名),并在黄腹类群中新描述 2 个种,黑桥摄龟(*C. atripons*)(白腹摄龟的同物异名)和美丽摄龟(*C. pulchristriata*)。2002 年,Guicking 等[28]发现,部分黑腹类有黄腹类线粒体 DNA 的渗入。2008 年,Stuart 等[29]认为黑腹类头颈纹的保留或丢失主要源于个体的成熟度,而不是地理变异。因此,Fritz 等[30]废弃了“条颈龟”物种名,保留了体色富于变化特征的“欧式摄龟”物种名;并在黑腹类群中新命名了 3 个种,即白舌摄龟(*C. enigmatica*)(有外源线粒体 DAN 渗入)、灰舌摄龟(*C. fusca*)(地理变异种)和印度摄龟(*C. gemeli*)(地理变异种)。

在分子数据研究中,关于黄腹类群是否单系起源,目前还不能确定(图 6)。因为 Guicking 等[28]基于 Cyt *b* 基因(982 bp)和 ISSR

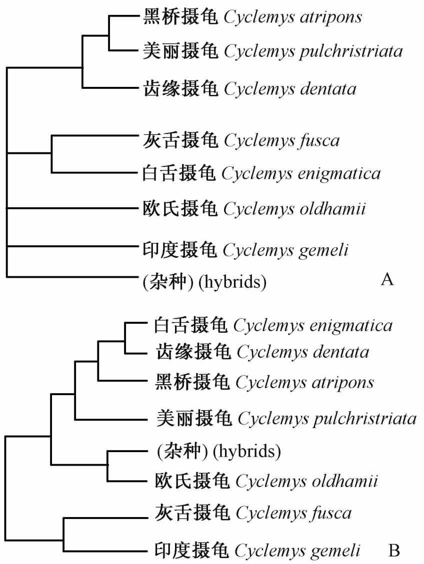

图 6　Praschag 等提出的齿缘龟属种间亲缘关系假说(引自 Praschag 等[26])

Fig. 6　Phylogenetic hypothesis of the genus *Cyclemys* by Praschag *et al.* (from Praschag *et al.*[26])

A. 基于 Cyt *b* 基因数据重建的贝叶斯树; B. 基于 3 个核基因(*C-mos*,*Rag*2,*R*35)数据重建的贝叶斯树。

A. Bayesian tree based on Cyt *b* gene; B. Bayesian tree based on three genes (*C-mos*, *Rag*2 and *R*35 genes).

特征发现:黄腹类群(包括黑桥摄龟和美丽摄龟)能够聚为一支,且清楚地显示与黑腹类群(欧式摄龟)分离。但 Spinks 等[12]基于线粒体(12S rRNA,Cyt *b*)和核基因(*R*35)却发现,齿缘摄龟(*C. dentata*)(黄腹种类)先与欧式摄龟(黑腹类)聚为一支,而不是其他黄腹种类(黑桥摄龟等)相聚,这表明黄腹类群不是单系群。

关于黑腹类群是否是单系起源,目前也不能确定(图 6)。Stuart 等[29]、Fritz 等[30]和 Praschag 等[26]基于相似的遗传标记分析发现,欧式摄龟、灰舌摄龟与印度摄龟能够聚为一支,并属于齿缘龟属中分歧较早的类群;而白舌摄龟则位置不定,在线粒体树中与灰舌摄龟靠近,在核基因树中则与齿缘摄龟聚到一起,这说明黑腹类群尽管形态上相似,但也不是单系群。

由此可见,齿缘龟属 7 个种,彼此之间的亲缘关系是十分复杂的,形态上明显不同的黄腹

类和黑腹类各自在分子证据上并未受到单系起源的有力支持。

东方龟属依据形态学的数据分析,曾被认为具有闭壳龟属和齿缘龟属的祖先特征,但是,分子数据研究发现,它仅与齿缘龟属亲缘关系较近,并且最近的类群是与它形态上差异明显的庙龟属(*Hieremys*)(图 1B,图 2)。2005 年,庙龟属下物种被并入东方龟属。然而,庙龟(*Heosemys annandalii*)在东方龟属内的种间关系迄今未确定[12, 31]。

当前的分子证据揭示,齿缘龟属的近缘类群包括东方龟属、果龟属、白头龟属(*Leucocephalon*)和眼斑龟属(*Sacalia*)。它们的聚类关系如下:齿缘龟属先与果龟属聚类,再与东方龟属聚类,最后与眼斑龟属聚类(图 1B)。白头龟属的系统发生关系目前尚存争议[12,19]。

3.3　拟水龟属的系统发生问题　迄今为止,乌龟属、花龟属和安南龟属(*Annamemys*)与传统拟水龟属(*Mauremys*)之间的系统发生关系并未取得统一认识,现有两种相反的观点。

第一种观点认为早期的乌龟属、花龟属和安南龟属与传统拟水龟属应该合并,成立新的扩充的拟水龟属。Barth 等[32]多数学者[22,33]基于分子证据研究发现,乌龟属、花龟属、安南龟属和传统拟水龟属在分子系统发生树中能够聚为一支;虽然,乌龟属、花龟属和安南龟属各自也能呈现单系群,但传统拟水龟属却不具备单源性(图 7)。为了保持属级阶元定义必须是单起源这一要求,建议以一个扩充的拟水龟属(Extended *Mauremys*)包容乌龟属、花龟属、安南龟属和传统拟水龟属内所有物种,这个观点现已被大多数学者所接受。

第二种观点认为乌龟属、花龟属和安南龟属与传统拟水龟属不应该合并。基于乌龟属和花龟属的头骨(宽腭型)等形态学证据与传统拟水龟属(窄腭型)明显不同,部分学者[5,9]至今仍保留 4 属的独立。2007 年,Hirayama 等[34]基于化石标本 *Ocadia nipponica* 的次生腭等形态特征再次提出,它们各自的典型形态学特征,特别是头骨特征,在研究分类学地位时不容忽视,建议保留乌龟属和花龟属,而传统拟水龟属的物种可以进一步拆分为拟水龟属(*Mauremys*)、*Cathaiemys* 和一未命名的新属。

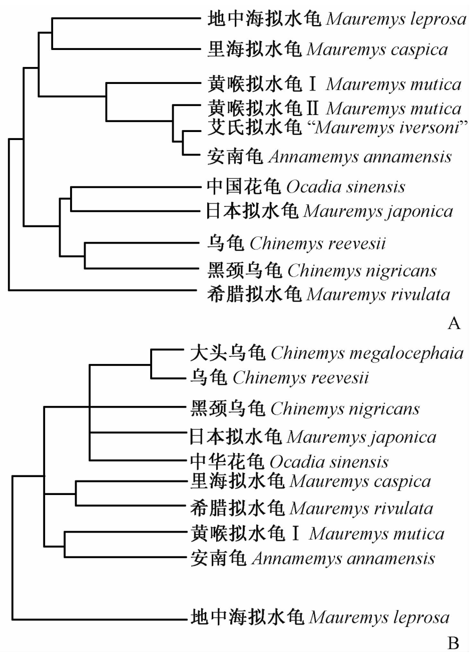

图 7　拟水龟属系统发生关系假说

Fig. 7　Phylogenetic hypothesis of the genus *Manuremy*

A. Feldman 等[22]基于 *CO* Ⅰ、*ND*4 和 3tRNA 基因分析的贝叶斯树; B. Barth 等[32]基于 Cyt *b* 基因分析的最大似然树。现有证据推断艾氏拟水龟为黄喉拟水龟与三线闭壳龟的杂交种。

A. Bayesian tree by Feldman *et al.*[22] based on *CO* Ⅰ, *ND*4 and 3tRNA genes; B. Maximum likelihood tree by Barth *et al.*[32] based on Cyt *b* gene. “*Mauremys iversoni*” is a hybrid of *M. mutica* and *Cuora trifasciata* based on the current evidences.

3.4　闭壳龟属的系统发生问题　在淡水龟科中,具闭壳结构的龟类包括传统的闭壳龟属(*Cuora* sensu stricto)[35]、盒龟属(*Cistoclemmys*)、锯缘龟属(*Pyxidea*)、齿缘摄龟属(*Cyclemys*)和果龟属(*Notochelys*),它们之间的亲缘关系基于形态学和分子数据分析结果是有分歧的[35－37]。早期的形态学研究认为:传统闭壳龟属和盒龟属的腹甲铰链结构缺乏本质差异,盒龟属应该纳入传统闭壳龟属,并将传统闭壳龟属、锯缘龟属、齿缘龟属归为齿缘摄龟组,该组可能从类似东方龟属祖先演化而来[7, 27, 38]。然而,近年来

形态学进一步研究的结果不支持传统闭壳龟属、盒龟属和锯缘龟属的合并,也不支持它的近缘类群是齿缘龟属或果龟属,因为它们共同具有的腹甲铰链结构并不完全相似。部分学者[17]认为,腹甲铰链结构至少发生了三次进化,一种类型出现于传统闭壳龟属,一种类型出现于锯缘龟属和盒龟属,第三种类型出现于果龟属和齿缘龟属(图 8A)。此外,盒龟属内黄缘闭壳龟(*C. flavomarginata*)和黄额闭壳龟(*C. galbinifrons*)幼体时具有肛间缝,至成体时,肛间缝因"磨损"消失[27,38],这一情况也应谨慎对待。

因此,部分学者[17]建议,对具腹甲铰链结构的龟类应采用 5 属划分,即闭壳龟属一支,盒龟属一支,锯缘龟属一支,齿缘龟属一支和果龟属一支。这个观点在周婷[5]主编的《龟鳖分类图鉴》和 Bonin 等[39]编著的《Turtles of the world》中被认同。

相反,分子证据支持传统闭壳龟属、盒龟属和锯缘龟属合并为一属,即广义的闭壳龟属(*Cuora* sensu lato),并支持它的近缘类群是扩充的拟水龟属,而不是齿缘龟属或果龟属[35-37]。2004 年,Stuart 等[37]基于 2 个线粒体编码基因 *ND*4 和 *CO* Ⅰ共 1 790 bp 序列的特征提出,广义的闭壳龟属内含 3 支明显的遗传谱系,一支是锯缘龟属和部分传统闭壳龟属及黄缘闭壳龟,另一支是黄额闭壳龟,第 3 支是亲缘关系较远的百色闭壳龟(*C. mccordi*)(图 8B)。之后,多位学者[12,15,40-42]又采用不同来源和类型的遗传标记分析,均获得类似结论;并推断百色闭壳龟和安布闭壳龟(*C. amboinensis*)可能代表闭壳龟属内古老的一支;金头闭壳龟(*C. aurocapitata*)、潘氏闭壳龟(*C. pani*)和三线闭壳龟(*C. trifasciata*)可能是较进化的一支;锯缘摄龟(*C. mouhotii*)可能位于古老和进化之间;盒龟属可能具有不同起源,黄额闭壳龟分歧较早,黄缘闭壳龟分歧较晚;齿缘龟属和果龟属与闭壳龟属因分歧较早而保持独立。

3.5　木纹龟属的系统发生关系研究　木纹龟属是淡水龟科中唯一分布于新大陆的属。在始新纪早期,该类群从亚洲跨过白令海峡来到美洲,然后在美洲中部和南部辐射演化[43]。该属包括

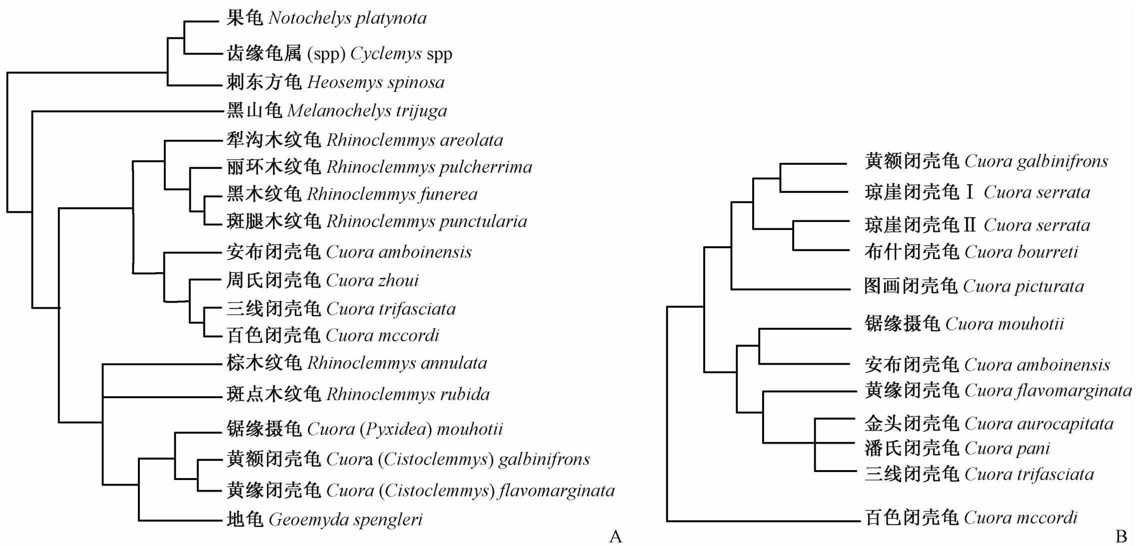

图 8　闭壳龟属系统发生关系假说

Fig. 8　Phylogenetic hypothesis of the genus *Cuora*

A. Yasukawa 等[15]基于 35 个形态学特征数据分析重建的邻接树; B. Stuart 等[37]基于 *CO* Ⅰ和 *ND*4 基因分析重建的最大似然树。

A. Neighbor-joining tree by Yasukawa *et al.*[15] based on 35 morphological characters; B. Maximum likelihood tree by Stuart *et al.*[37] based on *CO* Ⅰ and *ND*4 genes.

9 个种,从水生到陆生,虽然物种间形态有差异,但次生腭具有同一形态(窄腭型)[17]。该属是否单系起源的问题一直是争论的焦点。

一个观点认为木纹龟属不是单系群。1984 年,Hirayama[10] 基于形态学特征和染色体特征推断,木纹龟属内含 2 个分歧的遗传谱系——新热带木纹龟类(Neotropical Wood Turtles)和墨西哥斑点木纹龟(*Chelopus*)(图 3)。之后不久,Carr 等[44]从核型数据分析中也发现木纹龟属含有 2 种核型类型[斑腿木纹龟(*Rhinoclemmys punctularia*)2n = 56,其余 2n = 52]。2001 年,Yasukawa 等[15]指出,木纹龟属栖息环境多样,各物种间并不具有形态上的共有衍征(Synapomorphies),赞同将陆栖的墨西哥斑点木纹龟(*R. rubida*)和棕木纹龟(*R. annulata*)置入一个以前使用过的属(*Chelopus* Cope 1870),余下物种继续保留在木纹龟属内(图 9)。

然而,另一观点则认为木纹龟应该是一个单系群。首先,Claude 等[21]基于形态学和核型等数据,认为木纹龟起源于一个共同祖先;其次,Le 等[43]基于多种类型核苷酸序列和地理分布特征再次详细分析了所有木纹龟属物种的亲缘关系,结果支持上述观点,并建议该属分类学地位可以提升到亚科水平。然而,属内部分物种间的亲缘关系仍难断定。如属内梨沟木纹龟(*R. areolata*)遗传谱系基于线粒体基因和核基因结果存在冲突,斑腿木纹龟的核型与众不同的现象难以解决。

还有一个争议焦点是,木纹龟属与其他属的亲缘关系问题。木纹龟属若是并系群,则部分木纹龟属物种(如犁沟木纹龟等)可能包含在旧大陆龟类群中(图 3,8A)。木纹龟属若是单系群,所有物种与旧大陆龟类群是姐妹群关系。然而,有意思的是,Spinks 等[12]基于 Cyt *b* 基因分析,木纹龟属与旧大陆产地龟类群是姐妹关系,而基于 12S rRNA、Cyt *b* 和 *R*35 基因联合分析,木纹龟属则先与陆龟科某些类群聚合,再与淡水龟科其他类群聚合(图 1B)。

由此可见,木纹龟属是否单起源以及与旧大陆各属的亲缘关系,能否提升到亚科水平,我们认为尚需进一步研究。

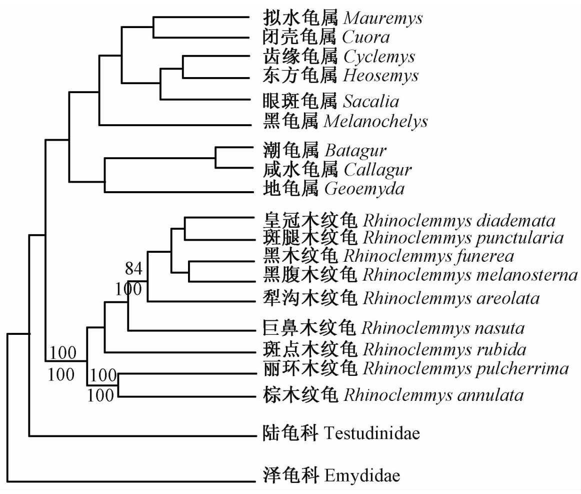

图 9 木纹龟属系统发生假说(引自 Le 等[43])

Fig. 9 Phylogenetic hypothesis of the genus *Rhinoclemmy*(From Le *et al.*[43])

基于 *Rag*1、*C-mos*、Cyt *b*、12S rRNA 和 16S rRNA 基因分析重建的最大似然树和贝叶斯树合并树,节点上下数值分别表示最大似然值和贝叶斯后验概率。

Phylogram generated from maximum likelihood and Bayesian analysis based on *Rag*1, *C-mos*, Cyt *b*, 12S rRNA and 16S rRNA genes. Numbers above and below the nodes are bootstrap values from the maximum likelihood analysis and the posterior probability of the Bayesian analysis, respectively.

3.6 淡水龟科内其他属的系统发生 马来龟属、巨龟属和粗颈龟属,因具有显著的形态学特征和特殊的核型(2n = 50),很早被认为亲缘关系较近[2, 44],然而,基于分子数据推断,马来龟属和巨龟属具有紧密的亲缘关系,它们的近缘类群是潮龟属和草龟属,而不是粗颈龟属(图1B)。粗颈龟属的系统发生,目前尚未确定,部分分子证据揭示,可能是淡水龟科的古老支系[14](图 2)。

黑龟属,早期基于多个形态学特征和染色体证据分析,是闭壳龟属和木纹龟属的姐妹群,它的分歧时间晚于东方龟属和果龟属(图8A);近年来分子证据则认为,黑龟属更接近整个窄腭类群(除木纹龟属外)的基础支系。因此,黑龟属的分类地位迄今未定 (图 1B)。

地龟属,早期包括 5 个种,日本地龟(*Geoemyda japonica*)、地龟(*G. spengler*),巴拉望龟(*G. leytensis*)、白头龟(*G. yuwonoi*)、蔗林龟(*G. silvatica*)。近年来依据 Cyt *b* 基因序列分析,它们并不能聚类在一起,取而代之的是日本地龟与地龟、巴拉望龟与粗颈龟、白头龟与果龟、蔗林龟与黑龟分别聚类,因此,部分学者建议,巴拉望龟(*Siebenrockiella leytensis*)应划入粗颈龟属,新成立 2 属——白头龟属(*Leucocephalon*)和蔗林龟属(*Vijayachelys*),分别接纳白头龟(*L. yuwonoi*)和蔗林龟(*V. silvatica*),余下 2 个种继续保留在地龟属中。部分分子证据揭示,地龟属的近缘类群可能是潮龟属及其近缘属,蔗林龟属的近缘类群可能是黑龟属,因此,它们可能属于淡水龟科中较早分离出来的遗传谱系[12,19, 27, 45]。

综上所述,淡水龟科的起源单源性问题,科内部分属的重划分问题,以及属间亲缘关系问题和属内种间亲缘关系问题等将是淡水龟科系统学下一步研究重点。

参 考 文 献

[1] Gaffney E S, Meylan P A. A phylogeny of turtles // Benton M J. The Phylogeny and Classifcation of Tetrapods. Oxford, England: Clarendon Press, 1988: 157 – 219.

[2] McDowell S B. Partition of the genus *Clemmys* and related problems in the taxonomy of aquatic Testudinidae. Proceedings of the Zoological Society of London, 1964, 143(2): 239 – 279.

[3] Iverson J B. A Revised Checklist with Distribution Maps of the Turtles of the World. Homestead, Florida, USA: Green Nature Books, 1992: 273 – 389.

[4] Van Dijk P P, Iverson J B, Shaffer H B, et al. Turtles of the world, 2011 update: Annotated checklist of taxonomy, synonymy, distribution, and conservation status // Turtle Taxonomy Working Group. Chelonian Research Monographs. Lunenburg, MA: Chelonian Research Foundation Press, 2011, (5): 165 – 242.

[5] 周婷. 龟鳖分类图鉴. 北京: 中国农业出版社, 2004: 90 – 153.

[6] Gaffney E S. Historical analysis of theories of chelonian relationship. Systematic Zoology, 1984, 33 (3): 283 – 301.

[7] Fritz U, Havaš P. Checklist of chelonians of the world. Vertebrate Zoology, 2007, 57(2): 149 – 368.

[8] Joyce W G, Parham J F, Gauthier B. Developing a protocol for the conversion of rank-based taxon names to phylogenetically defined clade names, as exemplified by turtles. Journal of Paleontology, 2004, 78(5): 989 – 1013.

[9] 周婷. 中国龟鳖动物的分布. 四川动物, 2006, 25 (2): 272 – 276.

[10] Hirayama R. Cladistic analysis of batagurine turtles (Batagurinae: Emydinae: Testudinoidea): A preliminary result. Stvdia Geologica Salmanticensia, vol Especial 1. Stvdia Palaeocheloniol, 1984, (1): 141 – 157.

[11] 吴平, 周开亚, 杨群. 亚洲淡水和陆生龟鳖类 12S rRNA 基因片段的序列分析和系统发生研究. 动物学报, 1999, 45(3): 260 – 267.

[12] Spinks P Q, Shaffer H B, Iverson J B, et al. Phylogenetic hypotheses for the turtle family Geoemydidae. Molecular Phylogenetics and Evolution, 2004, 32(1): 164 – 182.

[13] Sasaki T, Takahashi K, Nikaido M, et al. First application of the SINE (short interspersed repetitive element) method to infer phylogenetic relationships in reptiles: an example from the turtle superfamily Testudinoidea. Molecular Biology and Evolution, 2004, 21(4): 705 – 715.

[14] Sasaki T, Yasukawa Y, Miura S T, et al. Extensive morphological convergence and rapid radiation in the evolutionary history of the family geoemydidae (Old World Pond Turtles) revealed by SINE insertion analysis.

Systematic Biology, 2006, 55(6): 912 –927.

[15] Yasukawa Y, Hirayama R, Hikida T. Phylogenetic relationships of geoemydine turtles (Reptilia: Bataguridae). Current Herpetology, 2001, 20(2): 105 – 133.

[16] Shaffer H B, Meylan P, McKnight M L. Tests of turtle phylogeny: molecular, morphological, and paleontological approaches. Systematic Biology, 1997, 46 (2): 235 –268.

[17] Krenz J G, Naylor G J P, Shaffer H B, et al. Molecular phylogenetics and evolution of turtles. Molecular Phylogenetics and Evolution, 2005, 37(1): 178 –191.

[18] Barley A J, Spinks P Q, Thomsom R C, et al. Fourteen nuclear genes provide phylogenetic resolution for difficult nodes in the turtle tree of life. Molecular Phylogenetics and Evolution, 2010, 55(3): 1189 –1194.

[19] Iverson J B, Brown R M, Akre T M, et al. In search of the tree of life of turtles // Shaffer H B, Fitz-Simmons N N, Georges A, et al. Chelonian Research Monographs. Lunenburg, MA: Chelonian Research Foundation Press, 2007, (4): 85 –106.

[20] Thomson R C, Shaffer H B. Sparse supermatrices for phylogenetic inference: taxonomy, alignment, rogue taxa, and the phylogeny of living turtles. Systematic Biology, 2010, 59(1): 42 –58.

[21] Claude J L, Pritchard P C H, Tong H Y, et al. Ecological correlates and evolutionary divergence in the skull of turtles: a geometric morphometric assessment. Systematic Biology, 2004, 53(6): 933 –948.

[22] Feldman C R, Parham J F. Molecular systematics of the old world stripe-necked turtles (Testudines: *Mauremys*). Asiatic Herpetology Research, 2004, 10(6): 28 –37.

[23] Rhodin A G J, Van Dijk P P, Iverson J B, et al. Turtles of the world, 2009 update: Annotated checklist of taxonomy and synonymy, with conservation status summary // Turtle Taxonomy Working Group. Chelonian Research Monographs. Lunenburg, MA: Chelonian Research Foundation Press, 2009, (5): 39 –84.

[24] Rhodin A G J, Van Dijk P P, Iverson J B, et al. Turtles of the world, 2010 update: Annotated checklist of taxonomy, synonymy, distribution, and conservation status // Turtle Taxonomy Working Group. Chelonian Research Monographs. Lunenburg, MA: Chelonian Research Foundation Press, 2010, (5): 86 –163.

[25] Praschag P, Hundsdorfer A K, Fritz U. Phylogeny and taxonomy of endangered South and South-east Asian freshwater turtles elucidated by mtDNA sequence variation (Testudines: Geoemydidae: *Batagur*, *Callagur*, *Hardella*, *Kachuga*, *Pangshura*). Zoologica Scripta, 2007, 36(5): 429 –442.

[26] Praschag P, Hundsdorfer A K, Fritz U. Further specimens and phylogenetic position of the recently described leaf turtle species *Cyclemys gemeli* (Testudines: Geoemydidae). Zootaxa, 2009, 2008: 29 –37.

[27] Bickham J W, Iverson J B, Parham J F, et al. An annotated list of modern turtle terminal taxa with comments on areas of taxonomic instability and recent change // Turtle Taxonomy Working Group. Chelonian Research Monographs. Lunenburg, MA: Chelonian Research Foundation Press, 2007, (4): 173 –199.

[28] Guicking D, Fritz U, Wink M, et al. New data on the diversity of the Southeast Asian leaf turtle genus *Cyclemys* Bell, 1834. Part I. Molecular results (Reptilia: Testudines: Geoemydidae). Zoologische Abhandlungen / Staatliches Museum für Tierkunde in Dresden, 2002, 23 (4): 75 –86.

[29] Stuart B L, Fritz U. Historical DNA from museum type specimens clarifies diversity of Asian leaf turtles (*Cyclemys*). Biological Journal of the Linnean Society, 2008, 94(1): 131 –141.

[30] Fritz U, Guicking D, Auer M, et al. Diversity of the Southeast Asian leaf turtle genus *Cyclemys*. how many leaves on its tree of life? Zoologica Scripta, 2008, 37(4): 367 –390.

[31] Diesmos A C, Parham J F, Stuart B L. The phylogenetic position of the recently rediscovered Philippine Forest Turtle (Bataguridae: *Heosemys leytensis*). Proceedings of the California Academy of Sciences, 2005, 56(3): 31 –41.

[32] Barth D, Bernhard D, Fritzsch G, et al. The freshwater turtle genus *Mauremys* (Testudines, Geoemydidae) – a textbook example of an east-west disjunction or a taxonomic misconcept? Zoologica Scripta, 2004, 33(3): 213 –221.

[33] Jiang Y, Nie L W, Huang Z F, et al. Comparison of complete mitochondrial DNA control regions among five Asian freshwater turtle species and their phylogenetic relationships. Genetics and Molecular Research, 2011, 10 (3): 1545 –1557.

[34] Hirayama R, Kaneko N, Okazaki H. *Ocadia nipponica*, a new species of aquatic turtle (Testudines: Testudinoidea: Geoemydidae) from the Middle Pleistocene of Chiba Prefecture, central Japan. Paleontological Research, 2007, 11(1): 1 –19.

[35] Honda M, Yasukawa Y, Hirayama R, et al. Phylogenetic

relationships of the Asian box turtles of the genus *Cuora* sensu lato (Reptilia: Bataguridae) inferred from mitochondrial DNA sequences. Zoological Science, 2002, 19(11): 1305 - 1312.

[36] Zhang Y Y, Nie L W, Huang Y Q, et al. The mitochondrial DNA control region comparison studies of four hinged turtles and its phylogentic significance of the genus *Cuora* sensu lato (Testudinata: Geoemydidae). Genes and Genomics, 2009, 31(5): 349 - 359.

[37] Stuart B L, Parham J F. Molecular phylogeny of the critically endangered Indochinese box turtle (*Cuora galbinifrons*). Molecular Phylogenetics and Evolution, 2004, 31(1): 164 - 177.

[38] 毕亭亭, 聂刘旺, 张艳云,等. 淡水龟科具闭壳结构龟类分类及系统进化研究进展. 生物学杂志, 2011, 28(2): 80 - 82.

[39] Bonin F, Devaux B, Dupre A. Turtles of the World. Washington DC: Johns Hopkins University Press, 2006: 281 - 351.

[40] Spinks P Q, Shaffer H B. Conservation phylogenetics of the Aaian box turtles (Geoemydidae: *Cuora*): mitochondrial introgression, numts, and inferences from multiple nuclear loci. Conservation Genetics, 2007, 8(3): 641 - 657.

[41] Spinks P Q, Thomson R C, Zhang Y P, et al. Species boundaries and phylogenetic relationships in the critically endangered Asian box turtle genus *Cuora*. Molecular Phylogenetics and Evolution, 2012, 63(3): 656 - 667.

[42] Zhang L, Nie L W, Cao C H, et al. The complete mitochondrial genome of the keeled box turtle *Pyxidea mouhotii* and phylogenetic analysis of major turtle groups. Journal of Genetics Genomics, 2008, 35(1): 33 - 40.

[43] Le M, McCord W P. Phylogenetic relationships and biogeographical history of the genus *Rhinoclemmys* Fitzinger 1835, and the monophyly of the turtle family Geoemydidae (Testudines: Testudinoidea). Zoological Journal of the Linnean Society, 2008, 153(4): 751 - 767.

[44] Carr J L, Bickham J W. Phylogenetic implications of karyotypie variation in the Batagurinae (Testudines: Emydidae). Genetics, 1986, 70(2): 89 - 106.

[45] Praschag P C, Schmidt G, Fritzsch A, et al. *Geoemyda silvatica*, an enigmatic turtle of the Geoemydidae (Reptilia: Testudines), represents a distinct genus. Organisms Diversity & Evolution, 2006, 6(2): 151 - 162.