

龟鳖目系统学研究概况*

吴平 周开亚

(南京师范大学生物系 南京 210097)

摘要 本文对龟鳖目形态学水平、染色体水平及分子水平的系统学研究进行了综述,并讨论了亚洲龟鳖类的系统学和分类学问题。

关键词 龟鳖目 系统学

龟鳖目(Tesudines)的最早化石出现在约2亿年前。世界现存的龟鳖目动物可分为曲颈龟亚目(Cryptodira)和侧颈龟亚目(Pleurodira),共有12科86属约250余种^[1]。现有的关于龟鳖目的进化和系统学关系的学说主要是以形态学研究为基础的。

* 国家自然科学基金资助(39470098)和中国科学院南京地质古生物研究所现代古生物学与地层学开放实验室基金资助(963101);

第一作者介绍:吴平,男,31岁,副研究员,博士;现在地址:中国科学院南京地质古生物研究所现代古生物学与地层学开放实验室 南京 210008;

收稿日期:1997-10-13,修回日期:1998-01-05

1 形态学水平的系统学研究

应用分支系统学(cladistic systematics)方法对龟鳖目系统学关系的研究始于70年代中期, Gaffney^[2]首先用该方法根据颌肌、头骨、颅后骨骼等性状对龟鳖目动物进行了总科级的系统发生研究(见图1),并重新对龟鳖目进行分类(见表1),将侧颈龟亚目中现生的9个科分为3个单系的总科,即鳖总科(Trionychoidea)、海龟总科(Chelonioidae)、陆龟总科(Testudinoidea)。但是Gaffney重建的龟鳖目系统发生树尚不能反映出侧颈龟亚目3个总科间以及总科内科间的系统学关系。其后,一些研究者应用分支系统学方法研究龟鳖目中一些科的系统发生。这些研究使我们对龟鳖类的系统发生关系有了比较清楚的认识。

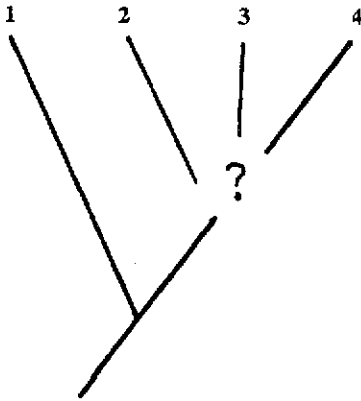


图1 Gaffney^[2]重建的龟鳖目系统发生关系
1、侧颈龟亚目;2、海龟总科;3、陆龟总科;4、鳖总科

Crumly^[3]根据26个性状对陆龟科土龟属(*Geochelone*)6个亚属共14个种进行了研究,得到3个分支图(cladogram)。其结果与根据Auffenberg^[4]对该属的分类推测的分支图有非常大的差异,只有3个节点(node)与之相同。Crumly^[5]根据60个性状对陆龟科进行了分支系统学研究,其结果表明凹甲陆龟属(*Manouria*)是陆龟科最原始的属;沙龟属(*Gopherus*)尽管具有许多衍生性状(derived characters),是从非常原始的陆龟分支出来的;土龟属(*Geochelone*)是一个大的不包括凹甲陆龟属

(*Manouria*)和缅甸陆龟属(*Indotestudo*)的并系集合(paraphyletic assemblage),而陆龟科的其它属可能是单系起源的。

表1 Gaffney^[2]对现生龟鳖类的分类

龟鳖目 Order Testudines Linnaeus, 1758
侧颈龟亚目 Pleurodira (Cope, 1868)
侧颈龟科 Family Pelomedusidae
长颈龟科 Family Chelidae
曲颈龟亚目 Cryptodira (Cope, 1868)
鳖总科 Superfamily Trionychoidea Gray, 1870
动胸龟科 Family Kinosternidae
泥龟科 Family Dermatemydidae
两爪鳖科 Family Carettochelyidae
鳖科 Family Trionychidae
海龟总科 Superfamily Chelonioidae Baur, 1893
棱皮龟科 Family Dermochelyidae
海龟科 Family Cheloniidae
陆龟总科 Superfamily Testudinoidea Baur, 1893
鳄龟科 Family Chelydridae
龟科 Family Emydidae
陆龟科 Family Testudinidae

Meylan^[6]对鳖科(Trionychidae)现生种进行了研究,根据鳖甲的16个性状,以两爪鳖科(Carettochelyidae)的两爪鳖属(*Carettochelys*)为外类群,重建了鳖科的系统发生树,其结果支持Loveridge和Williams^[7]提出的鳖科的系统图(dendrogram)。Meylan^[8]结合龟鳖目其它科的代表,根据113个骨学性状,再次对鳖科进行分支系统学研究,为鳖科与其它科以及鳖科种间的系统发生关系提供了充分的证据。其结果显示鳖科与泥龟科(Dermatemydidae)、动胸龟科(Kinosternidae)、两爪鳖科拥有同一个祖先,并支持将鳖科分为两个亚科。据此重新对鳖科进行了分类。

Gaffney^[9]根据头骨性性状用分支系统学方法对南美和澳洲产的蛇颈龟科(Chelidae)7个属进行了研究,重建了该科的系统发生,并对该科进行了基于系统发生关系的重新分类。

Hirayama^[10]根据86个性状对龟科(Emydidae)进行了研究,并构建了潮龟亚科(Batagurinae)的分支图(见图2)。其结果支持

McDowell^[11]将龟科分为龟亚科(Emydinae)和潮龟亚科(Batagurinae),但与 McDowell 对潮龟亚科的分组有不相符合之处,打乱了 McDowell 建议的草龟组(*Hardella* complex)和潮龟组(*Batagur* complex)。其研究表明潮龟亚科与陆龟科有着密切的亲缘关系。

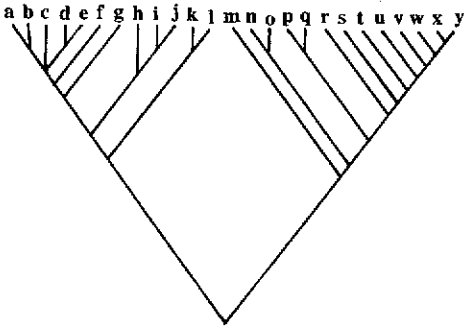


图2 Hirayama^[10]重建的潮龟亚科(Batagurinae)分支图。图中鼻龟属 A、B 分别表示该属的两个单系群。

a、沼龟属(*Morenia*)；b、草龟属(*Hardella*)；c、棱背龟属(*Kachuga*)；d、咸水龟属(*Callagur*)；e、潮龟属(*Batagur*)；f、花龟属(*Ocadia*)；g、庙龟属(*Hieremys*)；h、池龟属(*Geoclemys*)；i、乌龟属(*Chinemys*)；j、马来龟属(*Malayemys*)；k、粗颈龟属(*Siebenrockiella*)；l、马来巨龟属(*Orlitia*)；m、拟水龟属(*Mauremys*)；n、眼斑水龟属(*Sacalia*)；o、果龟属(*Notochelys*)；p、齿缘摄龟属(*Cyclemys*)；q、东方龟属(*Hoesemys*)；r、黑龟属(*Melanochelys*)；s、鼻龟属(*Rhinoclemmys*) A；t、闭壳龟属(*Cuora*)；u、陆龟科(*Testudinidae*)；v、鼻龟属(*Rhinoclemmys*) B；w、盒龟属(*Cistoclemys*)；x、锯缘摄龟属(*Pyxidea*)；y、地龟属(*Geoemyda*)

此外,对海龟总科(Chelonioidae)^[12]、动胸龟科(Kinosternidae)^[13]的分支系统学研究也有报道。

Gaffney 和 Meylan^[13]在 Gaffney^[2]的基础上,结合其它一些研究者的研究结果,对龟鳖目科级(见图3)和属级阶元的系统发生作了比较详细的研究,并对龟鳖目的分类等级作了一些修改,如将鳄龟科从陆龟总科中移出。为更好地反映出龟科的分类等级,将 McDowell^[11]的潮龟亚科(Batagurinae)和龟亚科(Emydinae)分别提升为潮龟科(Bataguridae)和龟科(Emydidae),并将龟科作为潮龟科和陆龟科的姐妹群。

Geffney 等^[15]根据龟鳖目动物之间的 39 个形态学性状的差异,用计算机构建了龟鳖目总科级系统发生树,其结果与 Gaffney 和 Mey-

lan^[14]的结果一致。

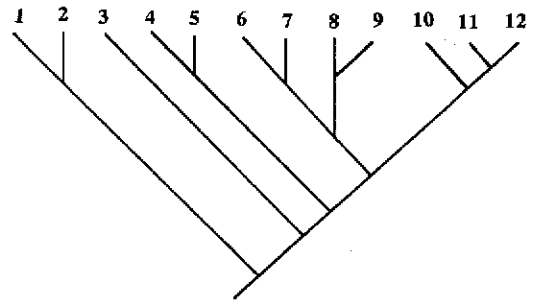


图3 Gaffney 和 Meylan^[14]重建的龟类科级分支图
1、长颈龟科 Chelidae；2、侧颈龟科 Pelomedusidae；3、鳄龟科 Chelydridae；4、棱皮龟科 Dermochelyidae；5、海龟科 Cheloniidae；6、鳖科 Trionychidae；7、两爪鳖科 Caretochelyidae；8、动胸龟科 Kinosternidae；9、泥龟科 Dermatemydidae；10、龟科 Emydidae；11、潮龟科 Bataguridae；12、陆龟科 Testudinidae

2 染色体水平的系统学研究

通过核型的比较对龟鳖目动物系统发生作了大量的研究。Gorman^[16]总结了对龟鳖目动物的核型研究,结果表明科内的 2n 数基本保持稳定,科间则有较小的差别。

Bickham^[17]、Bickham 和 Baker^[18]、Carr 和 Bickham^[19]对龟科进行了染色体研究。Bickham^[17]对水龟组(*Clemmys* complex)的研究结果支持形态学研究^[11]将水龟属(*Clemmys*)拆分为水龟属(*Clemmys*)、拟水龟属(*Mauremys*)、眼斑水龟属(*Sacalia*)等 3 属,前 1 属归在龟亚科,后 2 属则归在潮龟亚科。Bickham 和 Baker^[18]对龟亚科和潮龟亚科各 5 个种的研究表明拟水龟属(*Mauremys*)、眼斑水龟属(*Sacalia*)的核型代表了龟科的原始核型,龟亚科的核型是从潮龟亚科的原始核型进化而来的。Carr 和 Bickham^[19]对潮龟亚科进行了比较全面的研究,其结果显示该亚科中大多数属的染色体性状是完全一致的。

Bickham^[20]结合化石资料,对龟鳖目 48 个种的染色体带型进行了分支系统学研究,其结果表明有些染色体至少保持了 2 亿年没有发生变化,与中生代龟类相比,现代龟类的染色体性状进化速率明显减慢。

Bickham 等^[21]对鳖科 3 个种、两爪鳖科 1 个种进行了研究,它们的染色体性状的相似性支持形态学研究得到的这两个科有密切亲缘关系,而它们与龟鳖目其它科的关系较远的论点。

Bickham 和 Carr^[22]综合前人研究,根据染色体性状对龟鳖目曲颈龟亚目进行了科级分支系统学研究(见图 4),并对分类中有关科、总科的有争议问题进行了探讨。结果显示科内染色体性状同源性很高,科间则存在一些差异。染色体性状分支图与形态学研究结果没有显著的差别,平胸龟属 (*Platysternon*) 和麝香龟属 (*Staurotypus*) 均被认定应为科的水平。但是在分支图上只能识别 5 个类群,不能反应出全部的分类等级。与形态学性状相比,染色体数据对曲颈龟亚目系统学问题的解决能力较弱。

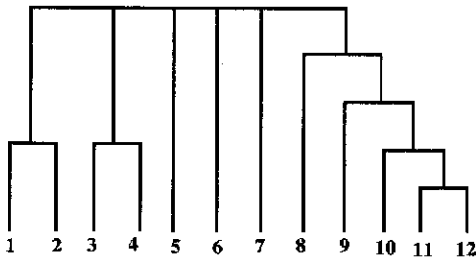


图 4 Bickham 和 Carr^[22]根据染色体性状构建的曲颈龟亚目科级的支序图

- 1、两爪鳖科 Carettochelyidae; 2、鳖科 Trionychidae;
- 3、棱皮龟科 Dermochelyidae; 4、海龟科 Cheloniidae;
- 5、泥龟科 Dermatemydidae; 6、动胸龟科 Kinosternidae;
- 7、鳄龟科 Chelydridae; 8、麝香龟科 Staurotypidae;
- 9、平胸龟科 Platysternidae; 10、陆龟科 Testudinidae;
- 11、潮龟亚科 Batagurinae; 12、龟亚科 Emydinae

综上所述,龟鳖目的染色体形状非常保守,大多数的变异发生在亚科或科的级别,对科(亚科)内的研究只能得到很少的系统学信息,而对高级分类单元的研究则可能反映出较多的系统学关系。

3 分子水平的系统学研究

3.1 蛋白质水平的系统学研究

Sites 等^[23]用等位酶技术根据 14 个基因位点对龟科潮龟亚科属间的系统学关系进行了研

究。结果显示用 3 种方法构建的分支图中只有部分分支与骨学和染色体研究的结果一致,且 3 种方法得到的结果之间也存在很大的差异。尽管如此,龟科中分两亚科的信息从作者的分支图中可以清楚地反映出来。

Seidel 和 Adkins^[24]用薄层等电聚焦电泳 (thin-layer isoelectric focusing) 技术研究了龟亚科 (Emydinae) 肌红蛋白 (myoglobin) 的多态,其结果支持 Gaffney 和 Meylan^[14]建议的将从龟亚科提升后的龟科再分成两亚科,即龟亚科 (Emydinae) 和鸡龟亚科 (Deirochelyinae)。

3.2 DNA 水平的系统学研究

3.2.1 mtDNA RFLP 研究 在 DNA 水平上的有关龟鳖目动物的系统学研究主要在 90 年代进行。用 mtDNA RFLP 技术证实了克氏丽龟 (*Lepidochelys kempi*) 是一个独立的种^[25],证明了北美的陆龟科沙龟类包括 *Xerobates* 和 *Gopherus* 两个属^[26],研究了北美龟科菱斑龟 (*Malaclemys terrapin*) 12 个种群间的遗传分化^[27],并通过对龟科、陆龟科和海龟科 6 个种的研究,得到龟类线粒体 DNA 的进化速率较其它高等脊椎动物线粒 DNA 每百万年进化 2% 的进化速率约慢 2~14 倍,平均为 8 倍的结论,并首次提出龟类线粒体 DNA 进化速率慢与世代长、代谢率低有关的理论^[28]。

3.2.2 DNA 序列研究 在 DNA 序列水平对龟鳖目的系统学研究也已有一些报道, Lahanas 等^[29]通过对 D 环的部分序列测定,研究了加勒比海的绿海龟 (*Chelonia mydas*) 的 4 个种群的种群遗传学。Bowen 等^[30]测定海龟类 2 科 8 个种的细胞色素 *b* 基因序列,对海龟类进行了系统发生研究,结合化石记录的分歧时间,证实了龟类线粒体 DNA 进化速率慢与世代长、代谢率低有关; Lamb 等^[31]对北美龟科图龟属 (*Graptemys*) 进行了 mtDNA RFLP 分析和细胞色素 *b* 和 D 环的部分序列研究,结果表明 mtDNA RFLP 分析只能提供很少的系统发生信息,细胞色素 *b* 序列能提供的信息更少,而 D 环序列能提供的信息则较大,该研究的结果再次提示了龟类 mtDNA 的慢速率进化,结合化

石资料,得到图龟属线粒体 DNA 的进化速率比高等脊椎动物的约慢 5~6 倍的结论。Bickham 等^[32]通过比较 16S rRNA 研究了龟科(Emydidae)、龟亚科(Emydinae)中的水龟属(*Clemmys*)种间以及水龟属、真龟属(*Emys*)、拟龟属(*Emydoidea*)和箱龟属(*Terrapene*)等 4 个属属间的系统学关系以及鸡龟亚科(Deirochelyinae)和龟亚科(Emydinae)的单系起源问题。

4 亚洲龟鳖类的系统发生研究

亚洲大陆只产潮龟科(Bataguridae)、陆龟科(Testudinidae)、鳄龟科(Chelydridae)及鳖科(Trionychidae)等 4 科,这 4 个科均属于曲颈龟亚目。鳄龟科的平胸龟属(*Platysternon*)为亚洲的特产,只有 1 种。陆龟科在亚洲分布有 4 属 7 种,鳖科在亚洲分布有 9 属 13 种。潮龟科即 McDowell^[11]的潮龟亚科, Gaffney 和 Meylan^[14]将它提升为科,共有 23 属 56 种左右,除鼻龟属(*Rhinoclemmys*)分布在美洲外,全部分布在欧洲南部、非洲北部至东南亚、印尼及日本,故该类龟被称为旧大陆水龟(Old World pond turtles)^[11]。国际上目前多采用 Gaffney 和 Meylan 的分类系统。

在 Gaffney 和 Meylan 未将龟科中的两亚科提升为科之前,由于龟科和陆龟科在起源、地史分布等方面比较相近,故有人主张把它们合为一科,称陆龟科,科下不设亚科。也有人把两者合并,提升为陆龟总科,总科之下仍保持龟科和陆龟科。Gaffney 和 Meylan 将龟科中的两亚科提升为龟科和潮龟科之后,仍建议将龟科、潮龟科和陆龟科合为陆龟总科。可见,龟科、潮龟科和陆龟科之间有着密切的亲缘关系。叶祥奎^[33]认为三者分别是从中生代的原始隐蛇龟类进化来的平行支系,前二者主要适应淡水生活,后者主要适合陆地生活。

对潮龟科、龟科、陆龟科的系统发生关系从形态学性状^[10, 11, 14]和染色体性状^[22]都有过一些研究。McDowell^[11]认为陆龟科起源于潮龟科祖先,而不是龟科祖先。Hirayama^[10]、

Gaffney 和 Meylan^[14]认为陆龟科是一类单系起源的高度适应陆地生活的类群,与潮龟科应具有很近的亲缘关系,特别是陆龟科与潮龟科的地龟亚科(Geoemydinae)的一些属有着密切的亲缘关系。Bickham 和 Carr^[22]根据染色体性状的研究也认为潮龟科与陆龟科都保持着原始的核型,两者应有着密切的亲缘关系。

亚洲特产的平胸龟(*Platysternon mega-cephalum*)是否为一个独立的科一直存在着争论。Agassiz^[34]将其描述为鳄龟科(Chelydridae)的一个属; Gray^[35]将其从鳄龟科中分出,另立一平胸龟科(Platysternidae); Williams^[36]将该科下降为龟科(Testudinidae)的一个亚科(Platysterninae); Bellairs^[37]又将它移入从 Testudinidae 中分出的龟科(Emydidae); Gaffney^[2]、Gaffney 和 Meylan^[14]则又将平胸龟重新归入鳄龟科;而 Haiduk 和 Bickham^[38]、Bickham 和 Carr^[22]根据染色体性状研究认为平胸龟科应为一有效科。

在潮龟科的分类学和系统学研究中, McDowell^[11]主要根据头骨性状进一步将潮龟科分为 4 个组(complex),即草龟组(*Hardella* complex)、潮龟组(*Batagur* complex)、马来巨龟组(*Orlitia* complex)和地龟组(*Geoemyda* complex)(见表 2)。Bramble^[39]将地龟组中具闭壳结构的齿缘摄龟属(*Cyclemys*)、锯缘摄龟属(*Pyxidea*)、闭壳龟属(*Cuora*)等 3 个属和东方龟属(*Hoesemys*)合并为东方龟组(*Hoesemys* complex)。Carr 和 Bickham^[19]根据潮龟科核型及带型数据重新提出了该科的系统发生关系,不支持将马来龟属放在潮龟组中,建议另立一马来龟组(*Malayemys* complex)。Hirayama^[10]根据 86 个性状对该科进行了分支系统学研究,其结果不完全支持 McDowell^[11]的分组。Sites 等^[23]在生化性状的基础上重建的该科的系统发生关系也不支持 McDowell^[11]的分组。Sites 等和 Hirayama 的结果显示潮龟科是并系起源的,某些种与陆龟科有很近的亲缘关系,故不宜分组。Gaffney 和 Meylan^[14]在对潮龟科进行属级的系统发生分析时沿用了 Hirayama 的分

支图,并将潮龟科分为潮龟亚科(Batagurinae)和地龟亚科(Geomydinae),潮龟亚科(Batagurinae)包括了McDowell的草龟组、潮龟组和马来巨龟组的所有属,而地龟亚科(Geomydinae)即为McDowell的地龟组。

表2 McDowell^[11]对潮龟科的分组

潮龟组(Batagur complex)	地龟组(Geomyda complex)
潮龟属(Batagur)	安南龟属(Annamemys)
咸水龟属(Callagur)	地龟属(Geomyda)
乌龟属(Chinemys)	拟水龟属(Mauremys)
庙龟属(Hieremys)	黑龟属(Melanochelys)
棱背龟属(Kachuga)	果龟属(Notochelys)
花龟属(Ocadia)	眼斑水龟属(Sacalia)
马来龟属(Malayemys)	鼻龟属(Rhinoclemmys)
草龟组(Hardella complex)	闭壳龟属(Cuora)
草龟属(Hardella)	锯缘摄龟属(Pyxidea)
沼龟属(Morenia)	齿缘摄龟属(Cyclemys)
池龟属(Geoclemys)	东方龟属(Hoesemys)
马来巨龟组(Orlitia complex)	
马来巨龟属(Orlitia)	
粗颈龟属(Siebenrockiella)	

潮龟科(Bataguridae)中具闭壳结构的闭壳龟类共有齿缘摄龟属(*Cyclemys*)、锯缘摄龟属(*Pyxidea*)、闭壳龟属(*Cuora*)及果龟属(*Notochelys*)等4个属,均属于McDowell^[11]的地龟组(*Geomyda* complex)。对潮龟科闭壳的龟类的系统学关系从形态学性状、染色体性状上都有过研究。Bramble^[39]对4个属的系统学关系进行了研究,将齿缘摄龟属、锯缘摄龟属、闭壳龟属归为齿缘摄龟组(*Cyclemys* complex),该组从类似东方龟属(*Hoesemys*)的祖先演化而来,并将齿缘摄龟组和东方龟属合并为东方龟组(*Hoesemys* complex),而果龟属则与它们没有密切的亲缘关系。在三者中最原始的应为齿缘摄龟属。Carr和Bickham^[19]对这4个属的染色体进行了比较研究,结果表明染色体性状不能反映出它们的系统学关系。Hirayama^[10]根据86个性状对潮龟科具闭壳结构的龟类的研究结果与Bramble^[39]的结果不同,认为潮龟科中具铰链结构的龟类(除果龟外)可能不是单系起源的,闭壳结构的发展可能与产大型的卵有关。

闭壳龟属的分类中也存在着一些争论。McDowell^[11]依据骨骼特征将*yunnanensis*、*trifasciata*、*amboiensis*仍归为*Cuora*属,而将*flavomarginata*、*galbinifrons*与锯缘摄龟(*Pyxidea mouhoti*)一起归入*Geomyda*属。Bour^[4]和Hirayama基于头部特征和缺乏肛间缝(*interanal seam*)将*flavomarginata*、*galbinifrons*、*hainanensis*等3种归为盒龟属于(*Cistoclemmys*)。而Ernst和Barbour^[1]认为所研究的*flavomarginata*和*galbinifrons*标本缺乏肛间缝是因为磨损的缘故,幼体具有肛间缝、随着龟甲增长逐渐消失,不支持把这2个种从*Cuora*属分出;Sites等^[23]对生化关系的研究也支持将*flavomarginata*归入闭壳龟属,故拆分闭壳龟属尚不成熟。

参 考 文 献

- Ernst, C. H., R. W. Barbour. *Turtles of the world*. Smithsonian Institution Press. Washington, D. C and London. 1989, 1~313
- Gaffney, E. S. A phylogeny and classification of the higher categories of turtles. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 1975, 155:391~436
- Crumly, C. R. A cladistic analysis of Geochelone using cranial osteology. *J. Herp.*, 1982, 16:215~234
- Auffenberg, W. A. Checklist of fossil land tortoises. *Bull. Florida State Mus.*, 1974, 18:121~251
- Crumly, C. R. A hypothesis for the relationship of land tortoise genera (Family Testudinidae). *Studios Geologica Salamanticensia.*, 1985, volumen especial. 1:115~124
- Meylan, P. A. Evolutionary relationships of Recent trionychid turtles: evidence from shell morphology. *Studios Geologica Salamanticensia.*, 1985, volumen especial. 1:169~188
- Loveridge, A., E. E. Williams. Revision of the African tortoises and turtles of the suborder Cryptodira. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, 1957, 115:163~557
- Meylan, P. A. The phylogenetic relationships of soft-shelled turtles (Family Trionychidae). *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 1987, 186:1~101
- Gaffney, E. S. The side-necked turtle family Chelidae: a theory of relationships using shared derived characters. *Am. Mus. Novitates.*, 1977, 2620:1~28
- Hirayama, R. Cladistic analysis of batagurine turtles (Batagurinae; Emydidae; Testudinoidea): preliminary result. *Studios Geologica Salamanticensia.*, 1985, volu-

- men especial. 1:141~158
- 11 McDowell, S. B. Partition of the genus *Clemmys* and related problems in the taxonomy of the aquatic Testudinidae. *Proc. Zool. Soc. London.*, 1964, **143**:239~279
 - 12 Gaffney, E. S. Cranial morphology of the European Jurassic turtles portlandemys and plesiochelys. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 1976, **157**:489~543
 - 13 Hutchison, J. H., D. M. Bramble. Homology of the plastral scales of Kinosternidae and related turtles. *Herpetologica.*, 1981, **37**:73~85
 - 14 Gaffney, E. S., P. A. Meylan. A phylogeny of turtles. In: M. J. Benton. (ed.). The phylogeny and classification of Tetrapods. Vol. 1. Amphibians, Reptiles, Birds. Systematics Association Special Volume Systematics Association Special Volume **35A**, 1988, 157~219
 - 15 Gaffney, E. S., P. A. Meylan, A. R. Wyss. A computer assisted analysis of the relationships of the higher categories of turtles. *Cladistics*, 1991, **7**:313~335
 - 16 Gorman, G. C. The Chromosome of the Retilia, a cytotoxic interpretation. In: Chiarelli, A. B., E. Capanna (eds), Cytotoxomy and vertebrate evolution. Academic Press, New York. 1973, 349~424
 - 17 Bickham, J. W. A cytosystematic study of turtles in the Genera *Clemmy*, *Mauremys* and *Sacalia*. *Herpetologica*, 1975, **31**:198~204
 - 18 Bickham, J. W., R. J. Baker. Chromosome homology and evolution of Emydid turtles. *Chromosoma*, 1976, **54**:201~219
 - 19 Carr, J. L., J. W. Bickham. Phylogenetic implications of karyotypic variation in the Batagurinae (Testudines: Emydidae). *Genetica*, 1986, **70**:89~106
 - 20 Bickham, J. W. 200 million year old chromosomes: deceleration of the rate of karyotypic evolution in turtles. *Science*, 1981, **212**:1 291~1 293
 - 21 Bickham, J. W., J. J. Bull, J. M. Legler. Karyotypes and evolutionary relationships of Trionychoid turtles. *Cytologia*, 1983, **48**:177~183
 - 22 Bickham, J. W., J. L. Carr. Taxonomy and phylogeny of the higher categories of Cryptodiran turtles based on a cladistic analysis of chromosomal data. *Copeia*, 1983, (4):918~932
 - 23 Sites, J. W., J. W. Bickham, B. A. Pytel, I. F. Greenbaum, B. A. Bates. Biochemical characters and the reconstruction of turtle phylogenies: Relationships among batagurine genera. *Syst. Zool.*, 1984, **33**:137~158
 - 24 Seidel, M. E., M. D. Adkins. Variation in turtle myoglobins (subfamily Emydinae: Testudines) examined by isoelectric focusing. *Comp. Biochem. Physio.*, 1989, **94B**: 569~573
 - 25 Bowen, B. W., A. B. Meylan, J. C. Avise. Evolutionary distinctiveness of the endangered Kemp's ridley sea turtle. *Nature*, 1991, **352**:709~711
 - 26 Lamb, T., A. C. Avise, J. W. Gibbons. Phylo-geographical patterns in mitochondrial DNA of the desert tortoise (*Xerobates agassizi*), and evolutionary relationships among the North American gopher tortoise. *Evolution*, 1989, **43**:76~87
 - 27 Lamb, T., J. C. Avise. Molecular and population aspects of mitochondrial DNA variability in the diamondback terrapin, *Malaclemys terrapin*. *J. Hered.*, 1992, **83**:262~269
 - 28 Avise, J. C., B. W. Bowen, T. Lamb, A. B. Meylan, E. Bermingham. Mitochondrial DNA evolution at a turtle's pace: evidence for low genetic variability and reduced microevolutionary rate in Testudines. *Mol. Biol. Evol.*, 1992, **9**:457~473
 - 29 Lahanas, P. L., M. M. Miyamoto, K. A. Bjorndal, A. B. Bolten. Molecular evolution and population genetics of Greater Caribbean green turtles (*Chelonia mydas*) as inferred from mitochondrial DNA control region sequences. *Genetica*, 1994, **94**:57~67
 - 30 Bowen, B. W., W. S. Nelson, J. C. Avise. A molecular phylogeny for marine turtles: trait mapping, rate assessment, and conservation relevance. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.*, 1993, **90**:5 574~5 577
 - 31 Lamb, T., C. Lydeard, R. B. Walker, J. W. Gibbons. Molecular systematics of the map turtles (*Graptemys*): A comparison of mitochondrial restriction site versus sequence data. *Syst. Biol.*, 1994, **43**:543~559
 - 32 Bickham, J. W., T. Lamb, P. Minx, J. C. Patton. Molecular systematics of the genus *Clemmys* and the intrgeneric relationships of Emydid turtles. *Herpetologica*, 1996, **52** (1):89~97
 - 33 叶祥奎. 论龟科与陆龟科. 古脊椎动物与古人类, 1982, **20**:10~17
 - 34 Agassiz, L. North American Testudinata. In: Contributions to the natural history of the United States. Lettles, Brown and Co. Boston. 1857, 1:233~452
 - 35 Gray, J. E. Supplement to the catalogue of shield reptiles in the collection of the British Museum. Part 1. Testudinata (tortoises). *Brit. Mus. (Nat. Hist.)*, London. 1870, 1~120
 - 36 Williams, E. E. Variation and selection in the cervical articulations of living turtles. *Amer. Mus. Nat. Hist. Bull.*, 1950, **94**:505~561

- 37 Bellaris, A. D' A. The life of the reptiles. Universe Natural History Series, New York, Universe Books. 1970
- 38 Haiduk, M. W., J. W. Bickman. Chromosomal homologies and evolution of Testudinoid turtles with emphasis on the systematic placement of *Platysternon*. *Copeia*, 1982 (1): 60~66
- 39 Bramble, D. M. Emydid shell kinesis: Biomechanics and evolution. *Copeia*, 1974 (3): 707~727
- 40 Bour, R. Position systematique de *Geoclemys palaeannamitica* Bourret, 1941 (Reptilia-Testudines-Emydidae). *Amphibia-Reptilia* ., 1980, 1: 149~159