

# 龟类生态形态学研究进展

肖繁荣<sup>1</sup> 孔飞<sup>1</sup> 汪继超<sup>1</sup> 史海涛<sup>1,2\*</sup>

(<sup>1</sup>海南师范大学生命科学院,海口 571158; <sup>2</sup>中国科学院成都生物研究所,成都 610041)

**摘要** 龟类占据从水生到陆生的多样化生境,其形态迥异,是生态形态学研究的理想模型动物。研究表明,生态位分离(生境和食性的差异)是导致龟类形态变异的主要生态因素。本文从生态形态学的定义、龟类生态形态学特征与食性和生境之间的关联性以及其系统发育3个方面综述了龟类生态形态学的研究进展,并指出当前研究中存在诸如现实生态位研究缺乏、特化类群的生态学原因不明和生境分类主观而简单的问题,建议今后加强相关方面的研究,从而促进龟类形态变异的生态成因得到更加全面而深入的理解。

**关键词** 生态形态学; 生境; 生态位; 平行进化

**A review on the ecomorphology of turtles.** XIAO Fan-rong<sup>1</sup>, KONG Fei<sup>1</sup>, WANG Ji-chao<sup>1</sup>, SHI Hai-tao<sup>1,2\*</sup> (<sup>1</sup>College of Life Sciences, Hainan Normal University, Haikou 571158, China; <sup>2</sup>Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China).

**Abstract:** Turtles with different morphology occupy a wide range of habitats from aquatic to highly terrestrial, making them an ideal species group for ecomorphological study. Current studies indicate that niche divergence, including dietary and habitat shift, may be correlated with morphological differences of turtles. This review outlines the research progress on the ecomorphology of turtles, with the focus on the definitions, the relationships between ecomorphological characteristics (body size and morphology of shell, head, limbs and tail), feeding habits and habitat use. Meanwhile, the comparative analysis of phylogenetic systematics and ecomorphology of turtles was addressed in this paper. In addition, current issues in ecomorphological research were pointed out and some suggestions for the further work were made.

**Key words:** ecomorphology; habitat; niche; parallel evolution.

生物体的形态、结构与功能相适应是生物学的核心问题。生态形态学(ecomorphy)是研究该问题的重要分支学科,它可定义为研究环境因子与形态之间的相互作用(Motta *et al.*, 1992)。这种相互关系表现在,一种生物的形态(表型)和其现实生态位(realized niche)是该种生物所处的环境和内在因子(intrinsic factor)相互作用的产物。在这些内在因子(包括基因型、表观遗传的交互作用和母体效应)不受环境影响的情况下,将会产生一组确定的表型。但对大多数性状而言,环境的影响可以直接(如诱发基于遗传的表型可塑性)或间接(在特定环境条件下通过利用诱导改变表型)地改变内在因子的表

型表达。一个生物的现实生态位依赖于个体表型特征和环境中的生物及物理条件的相互作用。现实生态位一方面通过环境中的生源变化影响环境,另一方面通过利用诱导的变化影响表型,甚至通过自然选择影响内在因子(Norton *et al.*, 1995)。因此,生态位分离是影响生物形态变异的重要生态因素,这主要体现在生境(habitat)和食性(feeding habit)的差异两个方面。生态形态学的首要任务是寻求形态变量与生态变量之间的关联性,然后通过室内实验来模拟生态形态学的预测力,以期确定潜在生态位(potential niche),并通过野外现实生态位的研究以确定性能(performance)对资源利用(生境和食性)的实际格局的影响,最后进行系统发育(phylogenetic systematics)的比较分析,以揭示不同亲缘关系类群形态的趋异或趋同进化(divergent or convergent evo-

国家自然科学基金项目(31372228)和海南师范大学研究生创新科研项目(Hsyx2016-4)资助。

收稿日期: 2016-05-09 接受日期: 2016-11-08

\* 通讯作者 E-mail: haitao-shi@263.net

lution) (Motta *et al.*, 1995)。

生态形态学的核心是研究生物形态与其生态之间的相互作用,这些作用能在种内、种间和群落等不同层次上进行研究。从研究内容来看,动物形态特征、资源利用和性能之间是否存在相关性一直是生态形态学领域的争论焦点,因而这方面的研究广泛而深入。目前,大量研究表明动物形态与其资源利用相关,证实了动物形态是对特定生境长期适应的结果(Losos, 1990; Block *et al.*, 1991; Garland *et al.*, 1994; Motta *et al.*, 1995; 刘力华等, 2013), 并有不少研究显示,动物的形态、资源利用和性能三者之间存在关联性(Vanhooydonck *et al.*, 2000; 杜卫国等, 2005); 但也有证据表明,动物形态与其资源利用和生态功能无显著的关联性(Weins *et al.*, 1980; Van Damme *et al.*, 1997b; Vanhooydonck *et al.*, 1999)。从研究对象来看,大部分脊椎动物的生态形态学研究集中在鱼类(Motta *et al.*, 1992; Norton *et al.*, 1995)、爬行类(Garland *et al.*, 1994; 杜卫国等, 2005)和鸟类(Carrascal *et al.*, 1990; 刘力华等, 2013), 其中又以鱼类和爬行类的研究最为广泛。

爬行动物中的龟类占据从水生到陆生的多样化生境,其形态和行为迥异,是生态形态学研究的理想模型动物。龟类的形态变异主要体现在个体大小、背腹甲、头部、四肢和尾部特征的差异。龟类生态形态学研究主要关注不同生境中种内和种间的形态差异(Rivera, 2008; Jaffe *et al.*, 2011; Rivera *et al.*, 2014)。尽管这些研究表明龟类形态变异是生态位分离导致的,但还不能深入、有效地解释龟类形态变异的生态机制。此外,国内现存的33种龟类中(蔡波等, 2015),大部分野外生态学资料缺乏,仅研究了黄额闭壳龟(*Cuora galbinifrons*) (汪继超, 2007; 王雷, 2008)、平顶闭壳龟(*C. mouhotii*) (连云峰, 2009)、眼斑水龟(*Sacalia beali*) (胡庆如, 2016)和四眼斑水龟(*S. quadriocellata*) (龚世平等, 2005)的生境选择和中华条颈龟(*Mauremys sinensis*)的食性(Wang *et al.*, 2013),形态也仅在黄喉拟水龟(*M. mutica*) (朱新平等, 2003)、乌龟(*M. reevesii*) (杜卫国等, 2007)和四眼斑水龟(肖繁荣等, 2014)的两性异形研究中有所涉及,更无生态形态学的研究。因此,本文较为详细地综述龟类生态形态学特征与生境或食性的关系以及其系统发育比较分析的研究现状,指出研究中存在的问题,为今后的进一步研究提出建议,并期望有助于国内龟类生态形态学的研究

与发展。

## 1 龟类形态与生境或食性的相关性

### 1.1 个体大小

龟类个体大小(body size)跨度较大,从背甲长仅有10 cm、体重不足80 g的斑点陆龟(*Homopus signatus*) (Ernst *et al.*, 1989)到背甲长可达213 cm、体重超过900 kg的棱皮龟(*Dermochelys coriacea*) (Ernst *et al.*, 2009)。Jaffe等(2011)研究的226种现存龟类个体大小表明,海龟(Cheloniidae和Dermochelyidae)个体最大,岛屿性陆龟次之(如加拉帕戈斯象龟*Geochelone* spp.),大陆性陆龟和淡水龟个体最小。海龟与岛屿性陆龟都具有较大的个体,但其进化原因不完全相同。岛屿性陆龟较大的个体是一种加强扩散能力的预适应(preadaptation),有助于祖先种群在岛屿上的早期定殖,并使该特征稳定地遗传到后代个体中(Pritchard, 1996)。此外,缺乏捕食者和食草动物的特殊岛屿环境也导致岛屿性陆龟巨型化(Arnold, 1979)。而在干旱时期遭遇资源匮乏时,巨型化岛屿性陆龟较强的禁食能力(fasting ability)有利于它们在水源和取食场之间进行长距离的迁移(Arnold, 1979; Lomolino, 2005)。海龟个体进化的原因之一与岛屿性陆龟相同,较大的个体有利于海龟季节性的长距离迁徙,例如绿海龟(*Chelonia mydas*)能从大西洋的阿森松岛(Ascension Island)迁徙2300 km到达巴西海岸(Luschi *et al.*, 1998)。其次,绿海龟和红海龟(*Caretta caretta*)从赤道区域到南部或北部区域均有分布,不同区域的海水温差较大,较大的个体能降低表面积与体积比以减少热量散失,从而适应低温环境(Mrosovsky, 1980)。再者,较大的个体有利于防止其被海洋中大型捕食者捕食(Bernard *et al.*, 2010; Motani, 2010)。海龟和岛屿性陆龟为适应特殊、单一的生境而巨型化,导致它们的个体远大于大陆性陆龟和淡水龟(Jaffe *et al.*, 2011)。至于大陆性陆龟和淡水龟具有相似的个体大小, Jaffe等(2011)认为是陆地多种复杂的生态因子综合作用导致的。这些大陆性龟类占据了从干旱沙漠到温带森林、从水生到陆生的多样化复杂生境,由于Jaffe等(2011)没有细化这些物种的生境,结果较为笼统,也不能对结果做出合理的解释。假设其结论成立,一个可能的解释是陆地复杂的生境主要影响龟类的体形(body shape),而对个体大小的影响不大。若要深入探讨大陆性龟

类的个体大小与生境的关系,需要根据一定的标准细化生境分类,如栖息地的水域大小。鼋(*Pe-lochelmys cantorii*)生活在面积较大的深水江河中,其背甲长可达2 m(Ernst *et al.*, 1989),显著比其他大陆性龟类大。亦或根据水流情况划分生境,如 Bondi 等(2013)对成体石斑龟(*Actinemys marmorata*)个体大小的研究表明,其在水流四季不断的区域大于间歇性断流的区域。

最近,龟类贝格曼规律(Bergmann's rule)的研究则从栖息地气候条件变化的角度解释了大陆性龟类个体大小的变异。Bergmann(1847)认为,寒冷气候条件下的内温脊椎动物比温暖气候条件下的同种个体大,即个体大小随着纬度的升高而增大,因为内温动物在更低温的环境下表现更大个体有利于减少热量散失。就变温的爬行动物而言,蜥蜴类和蛇类不符合贝格曼规律(Ashton *et al.*, 2003),而龟类尚存争议。Ashton 等(2003)研究23种大陆性龟类种内个体大小随纬度变化的情况,结果表明有19种与贝格曼规律一致。此外,侧颈龟科(Chelidae)的种间比较表明,该科物种也遵循贝格曼规律,个体大小与纬度呈正相关(Angielczyk *et al.*, 2015)。但是,全球尺度245种龟类(不包括海龟和岛屿性陆龟)的研究表明,龟类的个体大小不符合贝格曼规律,而呈现反贝格曼规律趋势,即低纬度的个体大,高纬度的个体小(Angielczyk *et al.*, 2015)。在低纬度,温暖而无季节性变动的气候为龟类提供了充足的食物资源,使其整年都能不间断地生长,从而导致了个体较大(Lindsey, 1966; Adolph *et al.*, 1996; Ashton *et al.*, 2003; Head *et al.*, 2009)。此外,较大个体的热惯性(thermal inertia)大,不易受环境温度波动的影响(Vitek 2012)。然而,对于高纬度的龟类来说,高纬度的气候不稳定,日内波动和季节性波动大,限制了它们的活动和生长,导致其个体变小(Lindsey, 1966; Adolph *et al.*, 1996; Ashton *et al.*, 2003)。另外,这种气候选择较小的个体,是由于小个体的热惯性小,使其更有效地利用环境中较少的热量来维持活动和生长(Lindsey, 1966; Ashton *et al.*, 2003)。

综上,龟类个体大小的进化受到生境的气候条件、物理条件、食物资源、捕食压力、种间竞争压力和迁徙选择等生态因素的影响。因此,龟类的个体大小与生境存在一定的相关性:海龟个体最大,岛屿性陆龟次之,大陆性龟类最小,且大陆性龟类的个体随

纬度的升高而变小。

## 1.2 背腹甲形态

龟类背腹甲的形状与其栖息的生境存在相关性。一般认为,陆生龟类的背甲相对饱满而高耸,而水生的背甲比较扁平,呈流线型(Romer, 1967; Bonnet *et al.*, 2010; 史海涛等, 2011; Benson *et al.*, 2011)。这种差异主要与龟类的运动和防御有关。流线型背甲能减少水生龟类游泳时的阻力(Rivera, 2008),而高耸的背甲能承受较大的机械力,有利于陆龟抵御陆地大型捕食者(Greene, 1988; Stayton, 2011)。半水生龟类在水陆环境中存在权衡,其背甲形状介于高耸型和流线型之间(Benson *et al.*, 2011)。

对于水生龟类来说,背甲形状的变异主要是适应不同水流特征的结果。激流中的河伪龟(*Pseudemys concinna*)、镰斑图龟(*Graptemys pseudogeographica*)、黑瘤图龟(*G. nigrinoda*)的背甲比静水中的更呈流线型(Aresco *et al.*, 2000; Rivera, 2008; Rivera *et al.*, 2014)。水生龟类除适应不同水流速度外,同样面临被捕食的压力,因此其背甲形态是权衡水动力效率(hydrodynamic efficiency)与机械强度(mechanical strength)的结果。激流中河伪龟的背甲有利于其运动而能有效避敌,但由于其背甲所能承受的机械力弱于静水中的河伪龟,不利于其御敌(Rivera *et al.*, 2011)。同时,背甲形状还影响水生龟类的灵活度(agility)。Rivera 等(2006)研究锦龟(*Chrysemys picta*)在水中运动的灵活度表明,背面扁平和背侧面呈圆形的体形能减少水的阻力,从而增加转身速度(灵活度),有利于追捕猎物 and 逃避天敌。然而,背甲较高和脊棱突起的图龟(*Graptemys* spp.)在水下运动的灵活度低,但这种体形在直线游泳时稳定性较好。图龟的这种体形主要受生态位的限制,而与追捕猎物无关(Rivera *et al.*, 2006)。

背甲形状除影响不同生境中龟类的运动能力外,还决定了不同生境中龟类的翻身策略(righting strategy)。背甲高耸,即背甲高与背甲宽的比率( $R$ )大于0.8的龟类主要依靠其背甲的几何形状进行翻身。高耸背甲的几何形状符合单-单静平衡体(mono-monostatic body)的特征,即只有唯一的稳定平衡点和唯一的不稳定平衡点,具有这种特征的龟类翻身时几乎不需要花费能量(Domokos *et al.*, 2008)。背甲高耸、颈部短的陆龟属于此种类型,如印度星龟(*Geochelone elegans*)、豹纹陆龟(*Stigmo-*

*chelys pardalis*)、辐纹陆龟(*Asterochelys radiata*)、一些陆龟属(*Testudo*)和箱龟属(*Terrapene*)物种。背甲扁平( $R < 0.6$ )的龟类,其翻身策略是以头部为支点,然后通过颈部强大的垂直推力克服能垒(energy barrier)来翻身(Delmas *et al.*, 2007; Domokos *et al.*, 2008)。大多数水生龟类和半水生龟类属于此种类型,如侧颈龟类(*Pleurodira*)、鳄龟类(*Chelydridae*)和动胸龟类(*Kinosternidae*)。中间型( $0.6 < R < 0.8$ )龟类的翻身策略则是上述两种策略的结合:如果将龟的正背面置于平坦的泥地上,它将在头部和前肢的协助下,依靠背甲的几何形状旋转身体(与高耸龟类相似),直到身体侧立并能保持平衡。然后,在后肢向前的推力作用下,依靠颈部的垂直推力(与扁平龟类相似)成功翻身(Domokos *et al.*, 2008)。许多陆龟,如沙龟属(*Psammobates*)、大部分陆龟属(*Testudo*)和箱龟属(*Terrapene*)物种均采用此种翻身策略。龟类在遭遇天敌、求偶炫耀、雄雄斗争和在不平基质上运动的过程中常有侧翻的危险(Ana *et al.*, 2015),不同生境中龟类根据自身的背甲形状采用不同的翻身策略以最大程度地提高翻身成功率,从而提高自身的适合度(Burger *et al.*, 1998; Bonnet *et al.*, 2001; Freedberg *et al.*, 2004)。

除背甲形状外,背甲的不对称性(asymmetry)也受到生境的影响。Rivera等(2008)证实了在陆龟超科(*Testudinoidae*)的43种陆生龟类和44种水生龟类中,前者背甲的左右不对称性比后者更显著。由于不对称性与运动能力呈负相关,水生龟类更加对称的体形有利于其在水中运动(Rivera *et al.*, 2008)。与形状一样,不对称性也影响龟类对外界的机械力的承受能力。随着不对称性的增加,背甲所能承受的机械力就越小(Rivera *et al.*, 2013)。但与形状不同的是,不对称性对承受能力的影响小的多。如,高耸的卡罗莱纳箱龟(*Terrapene carolina*)由于其形状能承受的机械力比扁平的地图龟(*Graptemys geographica*)大2~4倍,而由于不对称性所能导致的机械力的最大变化仅有10%~20%(Rivera *et al.*, 2013)。此外,在承受机械力能力方面,不对称性对高耸龟类的影响远小于扁平龟类(Rivera *et al.*, 2013)。因此,尽管陆生龟类的不对称性比水生龟类显著,但由于高耸的体形消除了不对称性的影响,其所能承受的机械力仍远大于背甲扁平的水生龟类。

腹甲的形成远早于背甲(Li *et al.*, 2008; Nagash-

ima *et al.*, 2009),是形成龟类整体形状不可或缺的重要部分,主要起着保护腹部的作用,同时还决定了四肢的伸缩方向和活动范围(Pritchard, 2008)。典型的腹甲几乎覆盖了背甲的整个腹部,并且不能活动,但在不同生境和不同物种中有一定变异。龟亚科(*Emydinae*)中的陆生种类的腹甲较短而宽,有利于陆生龟类在陆地爬行;水生龟类的腹甲较长而窄,有利于抵御其腹部下方的捕食者(Angielczyk *et al.*, 2010)。水陆不同的腹甲与水陆不同的背甲匹配,即水生背甲呈流线型,其背甲的腹面轮廓为长椭圆形,与长而窄的腹甲匹配;陆生龟类的背甲为高耸型,其背甲腹面轮廓为近圆形,与短而宽的腹甲匹配(Pritchard, 2008)。但有些龟类腹甲特化,高度简化成“十”字形,如鳄龟类(*Chelydra*和*Macrochelys*)和一些动胸龟类(*Sternotherus*, *Staurotypus*和*Claudius*)物种(Pritchard, 2008)。由于这些物种捕食时需要较大的头部、下颌和强大的颈伸肌,高度简化的腹甲使它们头部和颈部在捕食时能快速的交替伸缩(Pritchard, 2008)。而Zhu(2011)认为,蛇鳄龟(*Chelydra serpentina*)高度简化的“十”字形腹甲为四肢的运动提供了足够大的空间,使其在陆地大跨步行走成为可能。

此外,有些龟类因腹甲的特殊结构而被称为闭壳龟类(box turtles),即腹甲的胸、腹盾之间以可动的铰链韧带(闭壳结构)相连,使背甲和腹甲可以全部或部分闭合,如箱龟属、闭壳龟属(*Cuora*)、非洲侧颈龟属(*Pelusios*)、泽龟属(*Emys*)、齿缘摄龟属(*Cyclemys*)、果龟属(*Notochelys*)的物种(Pritchard, 2008)。其中,箱龟属和闭壳龟属物种的腹甲前后两叶能向上完全与背甲闭合(Bramble, 1974)。由于这种闭合使得四肢和头部与外界隔离,腹甲的铰链结构普遍被认为是一种反捕食适应(Bramble, 1974; Pritchard, 2008)。而关于闭壳结构的进化是为了适应水生环境还是陆生环境,存在不同的观点。一种以陆生箱龟属物种为研究对象的理论认为,闭壳结构主要是为了抵御捕食者以适应陆生环境(Legler, 1960; Milstead, 1969)。但现存的闭壳龟类除箱龟属外,还有许多水生和半水生的物种(*Pelusios*, *Emys*, *Cyclemys*, *Notochelys*和*Cuora*),这些物种并不符合该理论。Zug(1971)认为,这些水生闭壳龟类的祖先起源于陆生环境而支持陆生适应理论,但他没有直接的证据证明这些物种的起源。另一种与陆生适应相反的水生适应理论认为,陆地爬行的龟类为保

证运动时带骨和四技能支撑体重和保持身体平衡,在肩胛骨与背甲结合处具有关节,而闭壳龟类由于需要闭壳而缺少这一特殊的关节,因此,闭壳龟类不可能起源于陆生龟类,其闭壳结构是在浮力支撑体重的基础上,对水生环境的一种适应(Bramble, 1974)。Bramble(1974)认为,闭壳结构是水生龟类对陆生生境的预适应,因为其闭壳特性比无枢轴的龟类在抵御捕食者等方面更具有竞争优势。但水生闭壳龟类若要完全适应陆生生境,肩带需要像箱龟属物种一样作一定调整以适应在陆地爬行(Bramble, 1974)。水生适应理论是Bramble(1974)在系统研究闭壳结构的5个属的解剖学时提出的,加之最近的研究表明龟类起源于水生环境(Li *et al.*, 2008),因此,闭壳结构的水生适应理论更加合理。

综上所述,龟类背腹甲形态的变异主要受水陆生境的不同介质和捕食压力影响。陆生龟类高耸的背甲主要是为了承受更大的机械力和提高翻身能力,从而有效抵御陆地大型捕食者的撕咬与攻击;水生龟类扁平的背甲形态主要是为提高在水中的运动能力,从而有效地追捕猎物或逃避捕食者。由于在水中的运动严重限制水生龟类的体形(Jolicoeur *et al.*, 1960),水生龟类背甲形态的种间变异显著小于陆生龟类(Claude *et al.*, 2003)。而无论在水生环境还是陆生环境,腹甲及其特殊结构的主要作用是保护腹部免受外界物理摩擦(主要是陆生龟类)和捕食者的伤害。

### 1.3 头部形态

龟类头部形态与生境和食性有关。Claude等(2004)采用几何形态测量法(geometric morphometrics)研究龟总科(Testudinoidea)两分支(泽龟科[Emydidae]的20种水生龟类和3种陆生龟类以及陆龟超科的31种水生和31种陆生龟类)的头盖骨的形态差异,结果表明两分支水生与陆生龟类的头盖骨形态变化主要体现在上颌骨区域与头盖骨后部的相对长度上。水生与陆生龟类头盖骨的这种形态变化主要与其取食模式有关。许多研究发现,生境对水生和陆生龟类的取食模式(feeding mode)有重要影响(Bels *et al.*, 1997; Summers *et al.*, 1998; Wocheslander *et al.*, 1999; Lemell *et al.*, 2000)。对于曲颈龟类,在陆地是用舌来摄入食物,即是基于舌的口内运输(intra-oral transport)(Bels *et al.*, 1997; Summers *et al.*, 1998; Wocheslander *et al.*, 1999)。然而,在水生生境中的龟类则是使用补偿性吸力(compen-

satory suction)进行取食(Van Damme *et al.*, 1997a; Aerts *et al.*, 2001),这涉及到舌骨的压缩。为有效地使用这种吸式取食,水生龟类具有较发达舌骨器和较短的舌(Wocheslander *et al.*, 1999)。相反,陆生龟类则需要简单的舌骨器和较长的舌进行舌式取食(Winokur, 1988)。水生龟类较大的头盖骨有利于水生龟类的吸式取食模式,因为发达的舌骨器和下颌降肌需要较长的头盖骨才能容纳。而能在水陆两种生境取食的龟类头盖骨大小为中间型,例如一些箱龟属、闭壳龟属和木纹龟属(*Rhinoclemmys*)物种(Claude *et al.*, 2004)。此外,生态位分离(生境差异)是导致头部的两性异形的原因之一。Lindeman(2000a)研究图龟属的3个物种的两性异形表明,雌性头宽大于雄性是由于雌性栖息在比雄性更深的水生生境的缘故。

除生境外,食性的不同是导致头部形态进化的重要因素。Lindeman(2000b)研究表明,以有壳类软体动物为食(壳食性 durophagous)的镰斑图龟的头宽大于食藻性的(algophagous)美国鳖(*Apalone mutica*)。而在图龟属12个物种的成体雌性中,以小型软体动物为食的头最小,以大型软体动物为食的头最大(Lindeman, 2000a)。Claude等(2004)系统研究了龟类不同食性物种的头盖骨形态,结果表明,壳食性物种具有高而大的头盖骨、较大的上颌骨和研磨面;植食性(herbivorous)物种的头盖骨较高,上颌骨变异大,研磨面比杂食性(omnivorous)和肉食性(carnivorous)物种大;肉食性物种具有较小的头盖骨和研磨面。龟类头部高度与咬合力呈正相关(Herrel *et al.*, 2002),壳食性物种需要较大的咬合力(bite force)取食硬度较大的有壳类软体动物,因此具有较高的头盖骨和较大的上颌骨。此外,壳食性物种的研磨面较大是与其取食较大的食物种类有关。植食性物种较大的研磨面,有利于切断、研磨植物,而其上颌骨形态变异大,与其取食植物的硬度有关。肉食性物种头盖骨较小意味着其较小的咬合力,能适应其取食昆虫等无脊椎动物和小鱼等小型脊椎动物(Claude *et al.*, 2004)。但Herrel等(2002)研究的肉食性龟类咬合力和头高都大于植食性、杂食性物种,这是因为该研究中的肉食特指取食较大型的脊椎动物。然而,一些陆生龟类物种的头盖骨形态与食性之间不存在显著的相关性,这说明在一既定生境中的取食模式决定了其头部的形态,而食物种类对头部形态的影响较小(Claude *et*

al. 2004)。因此, 头部形态受到不同生境(决定了取食模式)和食性的综合影响。

#### 1.4 四肢形态

不同生境中龟类的四肢长度和形状存在差异。Joyce等(2004)研究了71种现存龟类前肢的长度差异, 除棱皮龟外, 其余物种的肱骨长与尺骨长相关, 但手长与前两者均无相关性。陆生龟类的手长比水生的短, 较短的手长有利于指的翻转, 以适应在陆地行走。而水生龟类较长的手长有利于游泳。此外, 在水生龟类中, 较短的手长是适应缓流生境的结果, 而较长的手长则有利于适应激流生境(Joyce et al., 2004)。对于诸如动胸龟类和鳄龟类等底栖行走的物种来说, 其手长与行走时负载自身体重的陆龟不同, 而与水生龟类的手长接近(Joyce et al., 2004)。

然而, 后肢长度与生境相关性没有前肢明显。Zug(1971)研究后肢的形态表明, 后肢的相对长度种内变异较大, 不能确定其与生境之间的关系。此外, 他还发现股骨与胫骨的长度与生境的关联性不大。但该研究发现后肢的跖骨和趾骨长度与生境有一定相关性。陆龟跖骨最短, 底栖行走龟类、大部分半水生龟类和箱龟属物种次之, 再者是除鳖类外的大部分水生龟类和部分半水生龟类, 而鳖类的最长。从陆生到水生生境, 趾骨长度有增加的趋势, 以适应从陆地行走到水中游泳的转变。不同生境趾骨变异与跖骨相似, 陆龟最短, 水生龟类最长。Lindeman(2000b)研究同域分布的5种水生龟类的形态与资源利用的关系, 表明严格的河流型物种具有较长的四肢和指(趾), 如镰斑图龟、矩斑图龟(*Graptemys ouachitensis*)和滑鳖(*Apalone mutica*); 而同时栖息在流水和静水生境中的物种则较短, 如红耳龟(*Trachemys scripta*)和河伪龟。

龟类除四肢的长度外, 四肢的形状也与生境相关。陆生龟类四肢呈管状, 而水生龟类则为扁平状(Renous et al., 2008), 这与其在水陆环境中的负载(loading)方式不同有关。Young等(2015)为检验水中与陆地运动时负载的变化, 测量红耳龟在两种生境中运动时股骨的原位应变(*in vivo strain*), 结果表明游泳时的线性应变(longitudinal strain)比陆地行走时小2/3。此外, 扭转应变(切应变 shear strain)也是在陆地行走时较高, 而当其游泳时扭转大幅度减少。这表明由陆生到水生负载方式的改变, 有利于进化出适应水环境的扁平四肢。因此, 与背甲形态一样, 水中的运动也严重限制了水生龟类四肢的

形态。

#### 1.5 尾部形态

大多数变温四足类动物(蝶螈、蜥蜴和鳄鱼)具有较长的尾部, 有利于其在水中游泳(Fish, 1984; Frolich et al., 1992; Delvolvé et al., 1997; Ashley-Ross et al., 2004)或陆地行走(Snyder, 1962; Gatesy, 1990, 1997; Reilly, 1995; Nelson et al., 2001)。与爬行动物中其他的四足类不同, 大多数现存龟类的尾部非常短, 在运动中所起的作用不大(Zug, 1971; Walker, 1973; Pace et al., 2001)。但平胸龟(*Platysternon megacephalum*)、蛇鳄龟、南美拟鳄龟(*Chelydra acutirostris*)、中美拟鳄龟(*C. rossignonii*)和大鳄龟(*Macrochelys temminicki*)这5种现存水生龟类具有相对较长的尾部(Ernst et al., 1989), 如平胸龟的尾长与其背甲长相等或更长(张孟闻等, 1998), 蛇鳄龟的尾长为背甲长的1/2左右(Willy et al., 2004)。鳄龟属(*Chelydra*)物种可用尾部卷缠物体(Brode, 1958)和筑巢(Ewert, 1976)。Finkler等(1997)首次研究了蛇鳄龟幼体的尾部功能形态, 表明断尾幼体的爬坡和翻身能力均弱于正常幼体。上述5种龟类在陆生环境中运动是其行为方面的一部分, 但它们主要栖息于水生环境中(Froese, 1978; Ernst et al., 1989; Pritchard, 1989), 利用尾部在水中运动显得更为重要。Willy等(2004)研究了蛇鳄龟在水底行走时的尾部动力学, 结果表明, 在水底行走时, 尾部作为接触底质的运动支柱, 沿背中线左右 $11^{\circ} \sim 12^{\circ}$ 移动, 且尾部的运动受尾部肌肉控制, 而非后肢收缩引起。该研究还发现, 蛇鳄龟尾部运动的许多方面与蝶螈相似, 推测蛇鳄龟保留了原始四足动物尾部的动力学特征。龟类尾部的生态学形态研究较少, 仅有Munteanu(2014)研究底栖龟类形态进化时, 分析了底栖生、水生、陆生与海生生境之间的尾长差异, 表明各种生境之间的尾长不存在差异。

## 2 系统发育的比较分析

系统发育的比较分析是生态形态学研究的重要内容之一, 其目的是揭示不同亲缘关系类群的平行和趋异进化, 亦或是趋同进化。但龟类的这方面研究较少。Claude等(2003)研究龟总科两个分支中陆生与水生物种的甲壳形状变异, 结果表明, 系统发育与环境同时影响甲壳的形态变异, 两分支中水生或陆生环境中的龟都经历相似的形态变异, 这种辐射可解释为适应辐射。龟总科的头骨形态也同时受

到系统发育与资源利用的影响,但系统发育对头骨形态影响较小,而基于生境的取食模式是决定其形态进化和多样化的关键因素,食性(尤其是壳食性)则导致不同分支龟类形态的平行进化(Claude *et al.* 2004)。此外,McLaughlin等(2016)研究泽龟科和龟科(Geomydidae)中都存在的闭壳龟类和木龟类(wood turtles)的甲壳形状,结果表明,闭壳龟类中的泽龟科物种(箱龟属)与龟科物种(闭壳龟属)由于趋同进化而具有相似的甲壳形状,木龟类中的泽龟科物种(如木雕水龟 *Glyptemys insculpta*)与龟科物种(木纹龟属)也同样具有相似的甲壳形状。

### 3 存在的问题

#### 3.1 缺乏现实生态位和功能形态学的研究

目前,绝大多数龟类生态形态学仅研究了形态变量与生态变量之间的关联性(Claude *et al.* 2003, 2004; Joyce *et al.* 2004; Benson *et al.* 2011),但由于龟类的生境选择和食性观察等野外生态研究较其他动物困难,龟类生态形态学的研究缺乏野外现实生态位的验证。现实生态位的研究可以确定形态对资源利用的实际影响。野外验证能校正预测模型,提高模型的精确性。因此,将来研究龟类生态形态学时,应注重生境选择和食性等方面。此外,对不同生境条件下形态变异的功能探讨较少,动物形态特征变异的功能相关性及其生态学意义是理解形态与生境利用关系的关键,因此应结合功能形态学来研究龟类的生态形态学。

#### 3.2 尚不清楚体形特化类群的生态学原因

尽管绝大多数陆龟具有高耸的背甲,但扁平陆龟(*Malacochersus tornieri*)的背甲比水生龟类更扁平,而水生的马来闭壳龟(*Cuora ambionensis*)却具有如陆龟一样高耸的背甲(Joyce *et al.* 2004)。此外,还有许多背甲特化的物种,如高耸的黄额闭壳龟、扁平的平顶闭壳龟以及三条棱呈锯状凸起的大鳄龟等(Ernst *et al.*, 1989)。已有研究表明扁平陆龟特化的背甲与其适应穴居(石缝)生活有关(Ireland *et al.*, 1972; Malonza 2003)。除扁平陆龟外,上述其他物种特化体形的生态学原因尚不清楚,有待进一步研究。

#### 3.3 需客观细化生境分类

Claude等(2003, 2004)根据是否具有蹼状趾和肛囊(cloacal bursae)将龟类分为水生和陆生两类。然而,目前大多数龟类的生境分类是根据动物志进

行划分的。Benson等(2011)主要根据Ernst等(1989)和Bonin等(2006)的龟类志把生境分为水生、半水生和陆生3类。但同样是分为这3种类型,Benson等(2011)的分类却与Stephens等(2003)分类有所不同,在前者分类中属于水生的布氏拟龟(*Emydoidea blandingii*)在后者却是半水生,而在前者是半水生的石斑龟,在后者却是水生龟类。由于所参考动物志不同,这种分类方法存在一定的主观性,不同作者分类方法不同,对实验结果有一定影响。此外,动物志本身存在的缺陷也会导致分类错误。如《中国动物志爬行纲(第I卷)》(张孟闻等, 1998)记载黄额闭壳龟生活于山区溪流中,但汪继超(2007)与王雷(2008)连续2年利用无线电遥测跟踪研究9个个体的微生境选择表明,黄额闭壳龟属于山区林下的陆栖龟类,无水中活动现象。因此,划分生境类型时,应以参考该物种的生境选择研究文献为主。此外,以往的研究主要依据传统的外部形态特征把龟类生境简单划分为2类或3类,而未对微生境进行划分。Munteanu(2014)把龟类生境分为淡水生、底栖、海洋和陆生4种生境。而Joyce等(2004)则细化为6类:所有水域、流动的或大的水域、静止的或小的水域、完全陆生、陆生偶尔下水、陆生时常下水。这种细分更能反应龟类的微生境,从而确定其实际生态位。综上,龟类生境的划分应依据生境选择文献进行详细划分,从而才能减少龟类生态形态学研究的系统误差。

### 4 结 语

龟类的生态形态学特征受到多种生态因素影响,其中生态位分离是导致龟类形态变异的主要生态因素。生境的差异导致了龟类个体大小、背腹甲和四肢形态的差异,而生境差异和食性分化的综合作用导致了龟类头部形态的变异。龟类系统发育的比较分析表明,龟总科两分支中水生和陆生环境中的背腹甲都经历相似的形态变异(适应辐射);基于生境的取食模式是决定龟总科的头骨形态进化和多样化的关键因素,食性则导致不同分支龟类头部形态的平行进化。解释形态变异的成因是进化生物学研究的重要基础,龟类生态形态学的研究有助于揭示龟类形态变异的生态和系统发生成因,为动物形态进化适应研究奠定基础。尽管当前龟类生态形态学的研究尚存在诸如现实生态位研究缺乏、特化类群的生态学原因不明和生境分类主观而简单等问

题,但随着研究的不断深入、相关理论和形态量化方法的不断完善,龟类生态形态学的研究将会有所突破,从而促进龟类形态变异的生态成因得到更加全面而深入的解释,并促进龟类生态形态学在濒危物种的保护领域得到更加合理的运用和发展。

致谢 美国加州科学院两栖爬行动物研究中心 James R. Buskrik 博士对英文摘要进行修改,两名匿名审稿专家对论文提出中肯的修改意见,谨致诚挚谢意。

#### 参考文献

- 蔡波,王跃招,陈跃英,等. 2015. 中国爬行纲动物分类厘定. 生物多样性, **23**(3): 365-382.
- 杜卫国,林焯贤,寿鹿,等. 2005. 四种利用不同生境蜥蜴运动能力的形态特征相关性. 动物学研究, **26**(1): 41-46.
- 杜卫国,沈建伟. 2007. 乌龟生长及个体大小两性异形// 中国动物学会两栖爬行动物学分会,两栖爬行动物学研究: 2007年学术研讨会论文集. 南京: 东南大学出版社: 42-47.
- 龚世平,史海涛,谢才坚,等. 2005. 海南岛黎母山四眼斑水龟对春季生境的选择性. 动物学研究, **26**(2): 142-146.
- 胡庆如. 2016. 眼斑水龟(*Sacalia bealei*)野外生态学研究(硕士学位论文). 海口: 海南师范大学.
- 连云峰. 2009. 平顶闭壳龟(*Cuora mouhotii*)的活动家域和微生境利用(硕士学位论文). 海口: 海南师范大学.
- 刘力华,陈晓澄,褚晖,等. 2013. 高寒草甸常见雀形目鸟类共存机制的生态形态学解释. 动物学研究, **34**(3): 160-165.
- 史海涛,赵尔宓,王力军,等. 2011. 海南两栖爬行动物志. 北京: 科学出版社.
- 汪继超. 2007. 黄额闭壳龟(*Cuora galbinifrons*)的活动家域和微生境利用(硕士学位论文). 海口: 海南师范大学.
- 王雷. 2008. 黄额闭壳龟(*Cuora galbinifrons*)的活动节律和微生境利用(硕士学位论文). 海口: 海南师范大学.
- 肖繁荣,史海涛,孙亮. 2014. 四眼斑水龟个体大小和体形的两性异形. 动物学杂志, **49**(4): 528-535.
- 张孟闻,宗愉,马积藩. 1998. 中国动物志爬行纲(第I卷). 北京: 科学出版社.
- 朱新平,陈永乐,魏成清,等. 2003. 黄喉拟水龟雌、雄生长及形态差异. 中国水产科学, **10**(5): 434-436.
- Adolph SC, Porter WP. 1996. Growth, seasonality, and lizard life histories: Age and size at maturity. *Oikos*, **77**: 267-278.
- Aerts P, Van Damme J, Herrel A. 2001. Intrinsic mechanics and control of fast craniocervical movements in aquatic feeding turtles. *American Zoologist*, **41**: 1299-1310.
- Ana G, Ljiljana T, Ana I. 2015. Geometry of self-righting: The case of Hermann's tortoises. *Zoologischer Anzeiger*, **254**: 99-105.
- Angielczyk KD, Burroughs RW, Feldman CR. 2015. Do turtles

follow the rules? Latitudinal gradients in species richness, body size, and geographic range area of the world's turtles: Latitudinal gradients in turtles. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular & Developmental Evolution*, **324**: 270-294.

- Angielczyk KD, Feldman CR, Miller GR. 2010. Adaptive evolution of plastron shape in emydine turtles. *Evolution*, **65**: 1-18.
- Aresco J, Dobie L. 2000. Variation in shell arching and sexual size dimorphism of river cooters, *Pseudemys concinna*, from two river systems in Alabama. *Journal of Herpetology*, **34**: 313-317.
- Arnold EN. 1979. Indian ocean giant tortoises: Their systematics and island adaptations. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences*, **286**: 127-145.
- Ashley-Ross MA, Bechtel BF. 2004. Kinematics of the transition between aquatic and terrestrial locomotion in the newt *Taricha torosa*. *Journal of Experimental Biology*, **207**: 461-474.
- Ashton KG, Feldman CR. 2003. Bergmann's rule in non-avian reptiles: Turtles follow it, lizards and snakes reverse it. *Evolution*, **57**: 1151-1163.
- Bels VL, Davenport J, Delheusy V. 1997. Kinematic analysis of the feeding behavior in the turtle *Terrapene carolina* (L.), (Reptilia: Emydidae). *Journal of Experimental Zoology*, **277**: 198-212.
- Benson RBJ, Domokos G, Várkonyi, et al. 2011. Shell geometry and habitat determination in extinct and extant turtles (Reptilia: Testudinata). *Paleobiology*, **37**: 547-562.
- Bergmann C. 1847. On the relations of size and thermo-economy in animals. *Gottinger Studien*, **3**: 595-708.
- Bernard A, Lécuyer C, Vincent P, et al. 2010. Regulation of body temperature by some Mesozoic marine reptiles. *Science*, **328**: 1379-1382.
- Block WM, Brennan LA, Gutiérrez RJ. 1991. Ecomorphological relationships of a guild of ground-foraging birds in Northern California, USA. *Oecologia*, **87**: 449-458.
- Bondi CA, Marks SB. 2013. Differences in flow regime influence the seasonal migrations, body size, and body condition of western pond turtles (*Actinemys marmorata*) that inhabit perennial and intermittent riverine sites in northern California. *Copeia*, **2013**: 142-153.
- Bonin F, Devaux B, Dupre A. 2006. Turtles of the World. Baltimore: Johns Hopkins University Press.
- Bonnet X, Delmas V, El-Mouden H, et al. 2010. Is sexual body shape dimorphism consistent in aquatic and terrestrial chelonians? *Zoology*, **113**: 213-220.
- Bonnet X, Lagarde FB, Henen T, et al. 2001. Sexual dimorphism in steppe tortoises (*Testudo horsfieldii*): Influence of the environment and sexual selection on body shape and mobility. *Biological Journal of the Linnean Society*, **72**: 357-372.
- Bramble DM. 1974. Emydid shell kinesis: Biomechanics and



- evolution. *Copeia*, **1974**: 707–727.
- Brode WE. 1958. Prehensibility of the tails of two turtles (family Chelydridae). *Copeia*, **1958**: 48.
- Burger J, Carruth-Hinchey C, Ondroff J, et al. 1998. Effects of lead on behaviour, growth, and survival of hatchling slider turtles. *Journal of Toxicology & Environmental Health Part A*, **55**: 495–502.
- Carrascal LM, Moreno E, Tellería JL. 1990. Ecomorphological relationships in a group of insectivorous birds of temperate forests in winter. *Ecography*, **13**: 105–111.
- Claude J, Paradis E, Tong H, et al. 2003. A geometric morphometric assessment of the effects of environment and cladogenesis on the evolution of the turtle shell. *Biological Journal of the Linnean Society*, **79**: 485–501.
- Claude J, Prichard P, Tong H, et al. 2004. Ecological correlates and evolutionary divergence in the skull of turtles: A geometric morphometric assessment. *Systematic Biology*, **53**: 937–952.
- Delmas V, Baudry E, Girondot M, et al. 2007. The righting response as a fitness index in freshwater turtles. *Biological Journal of the Linnean Society*, **91**: 99–109.
- Delvolvé I, Bem T, Cabelguen JM. 1997. Epaxial and limb muscle activity during swimming and terrestrial stepping in the adult newt, *Pleurodeles waltl*. *Journal of Neurophysiology*, **78**: 638–650.
- Domokos G, Várkonyi PL. 2008. Geometry and selfrighting of turtles. *Proceedings of the Royal Society of London B*, **275**: 11–17.
- Ernst C, Barbour RW. 1989. *Turtles of the World*. Washington DC: Smithsonian Institution Press.
- Ernst CH, Lovich JE. 2009. *Turtles of the United States and Canada*. 2nd Edition. Baltimore: The Johns Hopkins University Press.
- Ewert MA. 1976. Nests, nesting, and aerial basking of Macrochelys under natural conditions, and comparisons with Chelydra (Testudines: Chelydridae). *Herpetologica*, **32**: 150–156.
- Finkler MS, Claussen DL. 1997. Use of the tail in terrestrial locomotor activities of juvenile *Chelydra serpentina*. *Copeia*, **1997**: 884–887.
- Fish F. 1984. Kinematics of undulatory swimming in the American alligator (*Alligator mississippiensis*). *Copeia*, **1984**: 839–843.
- Freedberg S, Stumpf AL, Ewert MA, et al. 2004. Developmental environment has long-lasting effects on behavioural performance in two turtles with environmental sex determination. *Evolutionary Ecology Research*, **6**: 739–747.
- Froese AD. 1978. Habitat preferences of the Common Snapping Turtle, *Chelydra s. serpentina* (Reptilia, Testudines, Chelydridae). *Journal of Herpetology*, **12**: 53–58.
- Frolich LM, Biewener AA. 1992. Kinematic and electromyographic analysis of the functional role of the body axis during terrestrial and aquatic locomotion in the salamander *Ambystoma tigrinum*. *Journal of Experimental Biology*, **162**: 107–130.
- Garland T, Losos JB. 1994. Ecological morphology of locomotor performance in squamate reptiles // Wainwright PC, Reilly SM, eds. *Ecological Morphology: Integrative Organismal Biology*. Chicago: University of Chicago Press: 240–302.
- Gatesy SM. 1990. Caudofemoral musculature and the evolution of theropod locomotion. *Paleobiology*, **16**: 170–186.
- Gatesy SM. 1997. An electromyographic analysis of hindlimb function in alligator during terrestrial locomotion. *Journal of Morphology*, **234**: 197–212.
- Greene HW. 1988. Antipredator mechanisms in reptiles // Gans C, Huey RB, eds. *Biology of the Reptilia*. New York: Alan R. Liss, **16**: 1–152.
- Head JJ, Bloch JJ, Hastings AK, et al. 2009. Giant boid snake from the *Palaeocene neotropics* reveals hotter past equatorial temperatures. *Nature*, **457**: 715–718.
- Herrel A, O'Reilly JC, Richmond AM. 2002. Evolution of bite performance in turtles. *Journal of Evolutionary Biology*, **15**: 1083–1094.
- Ireland LC, Gans C. 1972. The adaptive significance of the flexible shell of the tortoise, *Malacochersus tornieri*. *Animal Behaviour*, **20**: 778–781.
- Jaffe AL, Slater GJ, Alfaro ME. 2011. The evolution of island gigantism and body size variation in tortoises and turtles. *Biology Letters*, **7**: 558–561.
- Jolicœur P, Mosimann JE. 1960. Size and shape variation in the painted turtles: A principal component analysis. *Growth*, **24**: 339–354.
- Joyce WG, Gauthier JA. 2004. Palaeoecology of Triassic stem turtles sheds new light on turtle origins. *Proceedings of the Royal Society of London B*, **271**: 1–5.
- Legler JM. 1960. *Natural history of the ornate box turtle, Terrapene ornata ornata* Agassiz. Lawrence, KS: University of Kansas Publications.
- Lemell P, Beisser CJ, Weisgram J. 2000. Morphology and function of the feeding apparatus of *Pelusios castaneus* (Chelonia; Pleurodira). *Journal of Morphology*, **244**: 127–135.
- Li C, Wu X, Rieppel O, et al. 2008. An ancestral turtle from the Late Triassic of southwestern China. *Nature*, **456**: 497–501.
- Lindeman PV. 2000a. Evolution of the relative width of the head and alveolar surfaces in map turtles (Testudines: Emydidae: Graptemys). *Biological Journal of the Linnean Society*, **69**: 549–576.
- Lindeman PV. 2000b. Resource use of five sympatric turtle species: Effects of competition, phylogeny and morphology. *Canadian Journal of Zoology*, **78**: 992–1008.
- Lindsey C. 1966. Body sizes of poikilotherm vertebrates at different latitudes. *Evolution*, **20**: 456–465.
- Lomolino MV. 2005. Body size evolution in insular vertebrates: Generality of the island rule. *Journal of Biogeography*, **35**: 1683–1699.
- Losos JB. 1990. Ecomorphology, performance capability, and scaling of West-Indian Anolis lizards: An evolutionary

- analysis. *Ecological Monographs* , **60**: 369–388.
- Luschi P , Hays GC , Del Seppia C , et al. 1998. The navigational feats of green sea turtles migrating from Ascension Island investigated by satellite telemetry. *Proceedings of the Royal Society: Biological Sciences* , **265**: 2279–2284.
- Malonza PK. 2003. Ecology and distribution of the pancake tortoise , *Malacochersus tornieri* in Kenya. *Journal of East African Natural History* , **92**: 81–96.
- McLaughlin CJ , Stayton CT. 2016. Convergent evolution provides evidence of similar radiations in shell shape in the turtle families Emydidae and Geoemydidae. *Herpetologica* , **72**: 120–129.
- Milstead WW. 1969. Studies on the evolution of box turtles ( genus *Terrapene* ) . *Bulletin of the Florida State Museum Biological Sciences* , **14**: 1–108.
- Motani R. 2010. Warm-blooded ‘sea dragons’? *Science* , **328**: 1361–1362.
- Motta PJ , Clifton KB , Hernandez P , et al. 1995. Ecomorphological correlates in ten species of subtropical seagrass fishes: Diet and microhabitat utilization. *Environmental Biology of Fishes* , **44**: 37–60.
- Motta PJ , Kotrschal KM. 1992. Correlative , experimental , and comparative evolutionary approaches in ecomorphology. *Netherlands Journal of Zoology* , **42**: 400–415.
- Mrosovsky N. 1980. Thermal biology of sea turtles. *American Zoologist* , **20**: 531–547.
- Munteanu VD. 2014. Evolution of the morphology of bottom walking turtles ( Bachelor thesis ) . Lewisburg , PA: Bucknell University.
- Nagashima H , Sugahara F , Takechi M. et al. 2009. Evolution of the turtle body plan by the folding and creation of new muscle connections. *Science* , **325**: 193–196.
- Nelson FE , Jayne BC. 2001. The effects of speed on the in vivo activity and length of a limb muscle during the locomotion of the iguanian lizard *Dipsosaurus dorsalis*. *Journal of Experimental Biology* , **204**: 3507–3522.
- Norton S , Luczkovich JJ , Motta PJ. 1995. The role of ecomorphological studies in the comparative biology of fishes. *Environmental Biology of Fishes* , **44**: 287–304.
- Pace CM , Blob RW , Westneat MW. 2001. Comparative kinematics of the forelimb during swimming in Red-Eared Slider ( *Trachemys scripta* ) and spiny softshell ( *Apalone spinifer* ) turtles. *Journal of Experimental Biology* , **204**: 3261–3271.
- Pritchard PCH. 1989. The Alligator Snapping Turtle: Biology and Conservation. Milwaukee , WI: Milwaukee Public Museum.
- Pritchard PCH. 1996. The Galapagos tortoises: Nomenclatural and survival status. Lunenburg , MA: Chelonian Research Foundation in association with Conservation International and Chelonia Institute , **1**: 1–85.
- Pritchard PCH. 2008. Evolution and structure of the turtle shell// Wyneken J , Godfrey MH , Bels V , eds. Biology of Turtles. Boca Raton: CRC Press: 45–83.
- Reilly SM. 1995. Quantitative electromyography and muscle function of the hind-limb during quadrupedal running in the lizard *Sceloporus clarki*. *Zoology Analysis of Complex Systems* , **98**: 263–277.
- Renous S , de Lapparent de Broin F , Depecker M , et al. 2008. Evolution of locomotion in aquatic turtles// Wyneken J , Godfrey MH , Bels V , eds. Biology of Turtles. Boca Raton , FL: CRC Press: 97–133.
- Rivera G , Claude J. 2008. Environmental media and shape asymmetry: A case study on turtle shells. *Biological Journal of the Linnean Society* , **94**: 483–489.
- Rivera G , Davis JN , Godwin JC , et al. 2014. Repeatability of habitat-associated divergence in shell shape of turtles. *Evolutionary Biology* , **41**: 29–37.
- Rivera G , Rivera ARV , Dougherty EE , et al. 2006. Aquatic turning performance of painted turtles ( *Chrysemys picta* ) and functional consequences of a rigid body design. *Journal of Experimental Biology* , **209**: 4203–4213.
- Rivera G , Stayton CT. 2011. Finite element modeling of shell shape in the freshwater turtle *Pseudemys concinna* reveals a trade-off between mechanical strength and hydrodynamic efficiency. *Journal of Morphology* , **272**: 1192–1203.
- Rivera G. 2008. Ecomorphological variation in shell shape of the freshwater turtle *Pseudemys concinna* inhabiting different aquatic flow regimes. *Integrative and Comparative Biology* , **48**: 769–787.
- Rivera G , Stayton CT. 2013. Effects of asymmetry on the strength of the chelonian shell: A comparison of three species. *Computers & Structures* , **274**: 901–908.
- Romer AS. 1967. The Vertebrate Story. Chicago: University of Chicago.
- Snyder RC. 1962. Adaptations for bipedal and quadrupedal locomotion in lizards. *American Zoologist* , **2**: 191–203.
- Stayton CT. 2011. Biomechanics on the half shell: Functional performance influences patterns of morphological variation in the emydid turtle carapace. *Zoology* , **114**: 213–223.
- Stephens PR , Wiens JJ. 2003. Ecological diversification and phylogeny of emydid turtles. *Biological Journal of the Linnean Society* , **79**: 577–610.
- Summers AP , Darouian KF , Richmond AM , et al. 1998. Kinematics of aquatic and terrestrial prey capture in *Terrapene carolina* , with implications for the evolution of feeding in cryptodire turtles. *Journal of Experimental Zoology* , **281**: 280–287.
- Van Damme J , Aerts P. 1997a. Kinematics and functional morphology of aquatic feeding in Australian snake-necked turtles. *Journal of Morphology* , **233**: 113–125.
- Van Damme R , Aerts P , Vanhooydonck B. 1997b. No trade-off between sprinting and climbing in two populations of the lizard *Podarcis hispanica* ( Reptilia: Lacertidae ) . *Biological Journal of the Linnean Society* , **63**: 493–503.
- Vanhooydonck B , Van Damme R , Aerts P. 2000. Ecomorphological correlates of habitat partitioning in Corsican lacertid lizards. *Functional Ecology* , **14**: 358–368.
- Vanhooydonck B , Van Damme R. 1999. Evolutionary relation-

- ships between body shape and habitat use in lacertid lizards. *Evolutionary Ecology Research* , **1**: 785–805.
- Vitek NS. 2012. Giant fossil soft-shelled turtles of North America. *Palaeontologia Electronica* , **15**: 1–43.
- Walker WF. 1973. The locomotory apparatus of the testudines// Gans C , Parsons TS , eds. *Biology of the Reptilia*. London: Academic Press , **4**: 1–100.
- Wang J , Shi H , Hu S , et al. 2013. Interspecific differences in diet between introduced red-eared sliders and native turtles in China. *Asian Herpetological Research* , **4**: 190–196.
- Weins JA , Rotenberry JT. 1980. Patterns of morphology and ecology in grassland and shrubsteppe bird populations. *Ecological Monographs* , **50**: 287–308.
- Willy JS , Blob RW. 2004. Tail kinematics of juvenile common snapping turtles during aquatic walking. *Journal of Herpetology* , **38**: 360–369.
- Winokur RM. 1988. The buccopharyngeal mucosa of the turtles ( Testudines) . *Journal of Morphology* , **196**: 33–52.
- Wocheslander R , Hilgers H , Weisgram J. 1999. Feeding mechanism of *Testudo hermanni boettgeri* ( Chelonia , Cryptodira) . *Netherlands Journal of Zoology* , **49**: 1–13.
- Young VKH , Blob RW. 2015. Limb bone loading in swimming turtles: Changes in loading facilitate transitions from tubular to flipper-shaped limbs during aquatic invasions. *Biology Letters* , **11**: 1–5.
- Zhu H. 2011. Plastron Reduction and Associated Myology in Turtles , and its Implications for Functional Morphology and Natural History ( M.Sc. Thesis) . Huntington , WV: Marshall University.
- Zug GR. 1971. Buoyancy , locomotion , morphology of the pelvic girdle and hindlimb , and systematics of cryptodiran turtles. Ann Arbor: Miscellaneous Publications , Museum of Zoology , University of Michigan , **142**: 1–98.
- 
- 作者简介 肖繁荣 男 ,1986年生 博士研究生 主要从事动物生态学与保护生物学研究。E-mail: xiao71815@163.com  
责任编辑 张 敏
-