

# 扬子鳄的起源\*

陈壁辉

(安徽师范大学生命科学院 芜湖 241000)

**摘要:**介绍了现存鳄彼此间的亲缘关系、扬子鳄起源的时间和地点。主要结论可归纳如下:① 现存鳄类在科、属、种分类上都存在不同意见;② 扬子鳄与密河鳄被分在同一属内,但两者之间的亲缘关系存在争议,两者在形态、生化、细胞、分子生物学上差异很大;③ Stell 认为扬子鳄在中新世开始出现,作者认为它可能起源于渐新世或中新世早期;④ Stell 认为分布于北美的汤氏鳄(*A. thomsoni*)可能是扬子鳄的祖先类型,而另一些学者认为扬子鳄起源于亚洲的可能性更大些。

**关键词:** 扬子鳄;亲缘关系;起源;时间和地点

**中图分类号:** Q959 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263(2002)05-87-04

## The Origin of The Chinese Alligator(*Alligator sinensis*)

CHEN Bi-Hui

(College of Life Science, Anhui Normal University Wuhu 241000, China)

**Abstract:** This paper deals with the systematic relationships among living crocodiles and the time and place of origin of the Chinese alligator(*Alligator sinensis*). The main results may be summarized as follows: 1. There is considerable debate on the classification of living crocodiles at all taxonomic levels, i. e. family, genus and species. 2. The Chinese alligator and American alligator(*Alligator mississippiensis*) are grouped in same genus, but the relationship between them is also a matter of debate. Some morphological, biochemical, cytogenetic and molecular data show these species to be more distinct than the currently accepted classification suggests. 3. Stell(1973) held that the Chinese alligator first appeared during the Miocene. The present author suggests that the Chinese alligator may have originated in the Oligocene or early Miocene. 4. Stell(1973) held that *Alligator thomsoni* which occurred in North America, may have been antecedent to an unknown species which spread into Asia that became the progenitor of the Chinese alligator, but some authors suggest that the Chinese alligator may have originated in Asia.

**Key words:** Chinese alligator; Relationship; Origin; Time and place

扬子鳄何时起源?发生中心在何处?这个问题虽早有答案,但直至目前仍未得到科学家的共识。本文拟结合前人的研究,从现存鳄彼此间的亲缘关系、扬子鳄起源的时间和地点提出初步看法,供今后继续研究参考,有疏漏和不妥之处,敬请专家批评指正。

### 1 现存鳄彼此间的亲缘关系

现存于世界上的 23 种鳄,彼此间的亲缘关系意见纷纭。Buffetaut<sup>[1]</sup>认为现存鳄类的祖先真鳄类(Eusuchians)约于白垩纪(距今 140~100 百万年前)在地球上开

始出现,并在同一纪进化成鳄(Crocodylidae)和鼈(Alligatoridae)两大类,到上白垩纪(距今 100~65 百万年前)两类均分化成很多种类,并广泛分布于劳拉西亚大陆,约在上白垩纪末期,又从鳄类分化出一支食鱼鳄(Gavialidae),至此现存三大类鳄都在地球上出现了。Buffetaut 的观点有大量从世界各地发掘出来的化石作为根据,

\* 安徽省教育厅自然科学基金资助项目(No.99JL0084);

第一作者介绍 陈壁辉,男,61岁,教授;研究方向:脊椎动物和动物生态学。

收稿日期:2002-02-02,修回日期:2002-06-21

目前为科学家们认可。三大类如何分类,分类学家们意见尚未统一。较多学者主张分成三科或亚科<sup>[2-5]</sup>。主张分两科的有二种意见:一种分法<sup>[6-8]</sup>是分成鳄科和鼈科,鳄科下含鳄亚科(Crocodylinae)和食鱼鳄亚科(Gavialinae);另一种分法是分鳄科和食鱼鳄科<sup>[9,10]</sup>,鳄科下分鳄亚科和鼈亚科,张孟闻在食鱼鳄科下又分食鱼鳄亚科和假食鱼鳄亚科(Tomistominae);第三种分类法<sup>[11]</sup>主张分一个科下面不再分亚科,而包括现在所有属。属级的分类主要分歧有:(1)根据形态学特征,长期以来,食鱼鳄科或亚科仅包括一种,即印度食鱼鳄(*Gavialis gangeticus*),20世纪70~80年代,很多科学家利用染色体组成、生物化学、免疫学技术、分子生物学等新技术和方法。认为假食鱼鳄(*Tomistoma schlegelii*)与印度食鱼鳄亲缘关系最近,应从鳄科或亚科独立出来而归并于食鱼鳄科或亚科,这种看法得到较多学者承认;(2)原属于鳄属的非洲窄吻鳄(*Crocodylus cataphractus*),2001年青木良辅根据功能形态学等研究结果,认为应属于食鱼鳄科或亚科,并将其属名改为长吻鳄(*Mecistops cataphractus*)<sup>[8]</sup>,青木良辅的观点发表时间较短,尚未得到广泛支持;(3)扬子鳄的属名,19世纪Fauvel<sup>[12]</sup>从芜湖等地获得扬子鳄标本后曾和密河鳄*Alligator mississippiensis*(当时称*A. leucius*)、南美凯门鳄*Caiman crocodylus*(当时称*A. sclerops*)以及产于南美的侏古鳄*Paleosuchus palpebrosus*(当时称*A. palpebrosus*)进行详细比较,结论是扬子鳄为一新发现种,与上述3种亲缘关系都较近,同属鼈属*Alligator*,因此扬子鳄被确定为现存鳄三大支系的鼈支系。随着对鳄类的深入研究,原与扬子鳄同属的南美凯门鳄和侏古鳄被分别独立成新属,只剩下扬子鳄与密河鳄同属鼈属。1947年Deraniyagada<sup>[13]</sup>对这种分类法提出异议,他认为扬子鳄与凯门鳄有一系列特征相似,虽与密河鳄也有些相似,但同聚一属不妥。他首先提出扬子鳄的新属名*Caigator*即将鼈属前3个字母去掉,换上凯门鳄前3个字母,Deraniyagada观察标本太少,有些特征不够确切,未得到公认。现存3大鳄类,鼈类头较圆、吻较短、鳄类头较长,而食鱼鳄类的头则极为细长,日本学者将非洲窄吻鳄归并到食鱼鳄类在形态学上是有根据的,密河鳄吻较长与一般鼈类有区别。作者<sup>[14]</sup>1993年曾利用Mook测量的密河鳄、凯门鳄、骨喉鳄(*Osteoleomus tetraspis*,属鼈科)和湾鳄(*C. porosus*,属鳄科)等成鳄头骨的一些测量值平均数据,和作者实测扬子鳄6个头骨的平均数据,求出两种鳄之间的距离系数,结果扬子鳄与鳄科的湾鳄距离系数最大( $D = 5.23$ ),而与同属鼈科的其它鳄距离系数均较湾鳄小,在同科中扬子鳄与凯门鳄距离系数

最小( $D = 0.6$ )与密河鳄距离系数最大( $D = 3.49$ ),密河鳄却与湾鳄距离系数最小( $D = 1.85$ )。1991年莫鑫泉等<sup>[15]</sup>用重聚动力学方法,研究扬子鳄、密河鳄、泰国鳄(*C. siamensis*)和湾鳄的DNA-DNA杂交,主要结论是扬子鳄与密河鳄的亲缘关系最远,而与泰国鳄关系密切。Densmore<sup>[16]</sup>利用生物化学和免疫学技术研究现存鳄亲缘关系,扬子鳄与密河鳄被聚为一支,但他同时指出,这两种鳄间的蛋白质的相似性较其它同属种间蛋白质的相似性要大。

吴孝兵等<sup>[17]</sup>测试了扬子鳄与泰国鳄的mtDNA 12S rRNA基因片段的部分序列,并与另外6种鳄的12S rRNA基因相应片段相比较,得出扬子鳄与密河鳄的亲缘关系较近,但两者12S rRNA基因序列碱基差异达12.12%。而鳄属间的古巴鳄(*C. rhombifemur*)与美洲鳄(*C. acutus*)间的碱基差异为1.12%,与泰国鳄间的差异为4.12%,泰国鳄与美洲鳄间差异为5.22%,远低于12.12%。属间的差异如鳄属(*Crocodylus*)与假食鱼鳄属(*Tomistoma*)间的碱基差异也仅为12.26%,这与扬子鳄与密河鳄的碱基差异相当。考虑所有碱基替代(转换+颠换)利用NJ法,扬子鳄和密河鳄聚为一支,如果仅考虑碱基颠换,用NJ法,则出现扬子鳄与凯门鳄(*Caiman crocodylus*)聚为一支,他最后也指出分类学上将扬子鳄与密河鳄归并为同一属,还需更多研究。

从上面可以看出不同学者以不同方法的研究结果有异,所以出现这种现象,作者在下文将提出初步解释。种的分类争议,本文不赘述。

## 2 扬子鳄的起源时间

Stell认为扬子鳄起源于中新世<sup>[18]</sup>。徐钦琦等<sup>[19]</sup>报道,渐新世鼈属*Alligator*在北美开始出现了,Mook、Stell等认为它们可能起源于Allognathosuchus,但在东亚的渐新世地层中则未见鼈属的踪迹,并同意Stell扬子鳄可能起源于中新世的看法。曹克清<sup>[20]</sup>报道,我国未能定出种名的鼈属化石出现于始新世晚期到渐新世。因此徐钦琦等的初步意见有待于进一步深入研究。莫鑫泉用DNA-DNA杂交复性动力学方法研究了扬子鳄、密河鳄、泰国鳄和湾鳄的分子种系发生,得出了扬子鳄与密河鳄在6500万年前(约白垩纪晚期)有一个共同祖先。吴孝兵等(文章待发表)测定了扬子鳄线粒体DNA全序列并与密河鳄和凯门鳄进行比较,对12S rRNA和16S rRNA基因全序列合并数据,用ML法构建系统树,依据系统树枝长估算扬子鳄与密河鳄在5700万年前(约在古新世晚期)有一个共同祖先。作者接日本学者青木良辅来信告知2000年在日本、九州、大分

县、安心院盆地、上新世津房川层(Upper Pliocene)前后两次发现轭骨(jugals)、方骨(quadrates)、齿骨(dentary)、关节骨(articular)和隅骨(angular)等化石,经鉴定乃是扬子鳄的化石。安心院盆地、津房川层化石仍在研究中,文章待发表。日本发现扬子鳄化石对探讨扬子鳄起源的时间和地点大有裨益。许靖华<sup>[21]</sup>报道,渐新世时,亚洲大陆一直延伸到日本以东,这一部分广阔的大陆边缘在第三纪中期由于太平洋板块在日本海沟下面沿着活动板块边缘俯冲而被拖拽了下去。李亚美等<sup>[22]</sup>编《地学史》指出:有资料表明,老第三世至中新世早期,台湾地区可能是与大陆相连的边缘冒地槽……随着日本-台湾岛弧与亚洲的逐步分离,在东海、黄海、渤海等边缘海也逐渐形成。从上面二位作者的意见,可以理解日本与我国大陆在渐新世至中新世早期是相连或靠近,之后随地质的变迁,两者被广阔的海洋所隔开,后来虽然由于海平面的升降,而出现靠近或裂开,但当海平面上升时,两地为汪洋大海隔开,属淡水鳄的扬子鳄,不可能越过海洋而分布于两地,当海平面下降时,气候寒冷,两地仅靠冰桥相连,对异温动物的扬子鳄也是无法爬过冰桥的,惟一的解释,扬子鳄出现的时间应是日本与我国大陆相连时,也就是说最晚也应在渐新世至中新世早期。

### 3 扬子鳄起源于何处

Stell<sup>[18]</sup>研究北美出土的一些鼈类化石,他认为汤氏鳄(*Alligator thomsoni*)与扬子鳄很相似,而奥氏鳄(*A. olseni*)与密河鳄相似,因此汤氏鳄可能是扬子鳄的祖先类型,而奥氏鳄是密河鳄的祖先类型。徐钦琦等<sup>[19]</sup>发表试论晚白垩世以来气候、地理等因素的变化对鼈类的进化及地理分布等影响,提出中新世,全球气候再度转暖的时期,鼈属可能经白令陆桥,从北美迁移到东亚,并同意 Stell 提出的北美的汤氏鳄可能是扬子鳄的祖先类型。根据 Stell 和徐钦琦的意见扬子鳄的祖先起源北美。康尤可娃<sup>[23]</sup>曾在蒙古靠近我国东北地区发现 2 种副鼈 *Paralligator ancestralis* 和 *P. gradilifrons* 化石。其地质年代属上白垩纪。她认为副鼈很可能是由中鳄类 Mesosuchia 进化到鼈类的过渡类型。扬钟健<sup>[24]</sup>认为在我国广东南雄,古新世地层中发现的存义始鼈 *Eoalligator chunyi* 不但与北美同时代的鼈 *Allognathosuchus* 很相似,而且与扬子鳄也相近。根据他们俩人的意见,扬子鳄起源于亚洲的可能性更大些。莫鑫泉根据 DNA-DNA 杂交结果首次提出扬子鳄是亚洲起源的。汤氏鳄是中新世出现同时在中新世灭绝的一种鳄,Stell 根据汤氏鳄形态学上与扬子鳄较相似,认为可能是扬子鳄

的祖先类型,如果扬子鳄出现的时间是渐新世到中新世早期,那么扬子鳄可能比汤氏鳄早出现,起码是同时代的鳄。Stell 的意见就需要考虑了。Buffetaut 认为鳄目在过去亿万年中已大为分化,且扩散到世界各处,并适应了广泛的多种多样的生境。他认为在欧洲西部和北美的侏罗纪后期和白垩纪早期地层中发现了一些化石。这些小鳄已进化到具有现代的球形和凹槽的脊椎骨和生在靠后面的内鼻孔(真鳄类特点),但这些特点仍然常与原始特征结合在一起,很难据此做出满意的分类,很可能就是从这些血系之一成为真鳄类的祖先。当时北美和欧亚大陆是相连的,因此他认为现存鳄类的共同祖先是起源于欧亚大陆与北美相连时,某一尚难确定的地点。从日本发现扬子鳄化石这一事实作者认为:①扬子鳄起源于亚洲,证据更多些;②扬子鳄与密河鳄之所以相近,乃是因为鳄类进化较缓慢,同时两者分布纬度相似,前者靠近太平洋而后者靠近大西洋,气候相似,生活小生境也类似,长期生活于相对较类似的小生境,形成了较相似的适应性,同时分布于欧亚大陆北部与扬子鳄亲缘关系较近的亲缘种和分布于北美与密河鳄亲缘关系较近的亲缘种相继灭迹。于是缺少联系两者之间的过渡种,就形成两个种在地理上的分布各居地球的一侧;③不同作者从不同角度研究现存鳄之间的关系,之所以得出扬子鳄似密河鳄或凯门鳄乃是它们均属鼈类一支有很多基本特征是相似。多数学者指出扬子鳄虽与密河鳄亲缘关系较近,但它们之间不管是形态学、细胞学、生物化学和分子生物学都存在着较大的差异。这些都说明两者之间的亲缘关系还是较远的,之所以被分类学家置于同一种的二个种,一方面过去对扬子鳄研究不够,只能沿用命名者的分类意见;另一方面介于两者之间的过渡种全部灭绝,缺少现存种可资比较的结果。

### 参 考 文 献

- [1] Buffetaut E. The evolution of crocodylians. *Scientific American*, 1979, 241(4): 130 ~ 144.
- [2] Mook C C. Skull charaters of recent crocodylia, with notes on the affinities of the recent genera. *Bull Amer Mus Nat Hist*, 1921, XLN 123 ~ 628.
- [3] Romer A S. *Vertebrate Paleontology* (3rd). Chicago: The University of Chicago Press, 1966.
- [4] Brazaitis P. The identification of the living crocodylia. *Zoologica* (New York), 1973, 58: 59 ~ 101.
- [5] King F W, Burke R L. *Crocodylian, Tuatara and Turtle Species of the World*. Gainesville: University Press of Florida, 1989.
- [6] Kalin J A. *Crocodylia*. In: Piveteau T ed. *Traite de Paleontolo-*

- gie. Vol. 5, Paris: Masson Press, 1955. 695 ~ 784.
- [7] Sill W D. The zoogeography of the Crocodylia. *Copeia*, 1968, 2: 76 ~ 88.
- [8] 青木良輔. ワニと龍. 日本东京: 株式会社平凡社, 2001.
- [9] Spellerberg I P. Biology of Reptiles. London: Blackie Gladgow, 1982. 16 ~ 18.
- [10] 张孟闻等. 中国动物志·爬行纲(第一卷). 北京: 科学出版社, 1998.
- [11] Dowling H G, Duellman W E. Systematic Herpetology: A Synopsis of Families and Higher Categories. New York: Hiss Publications, 1975.
- [12] Fauvel A A. Alligator in China. *China Branch Royal Asiatic Society New Series*, 1879. 13: 1 ~ 36.
- [13] Deraniyagala P E P. A new genus for Chinese alligator. *Proceedings of the Third Annual Sessions of the Ceylon Association of Science*, 1947, 2: 12.
- [14] 陈壁辉. 扬子鳄属名研究现况. 见: 赵尔宓等主编. 黄山国际两爬学术会议论文集. 北京: 中国林业出版社, 1993. 18 ~ 22.
- [15] 莫鑫泉, 赵铁军, 秦鹏春. 扬子鳄的起源. *中国科学(B)*, 1991, 10: 1 147 ~ 1 153.
- [16] Densmore L D. Biochemical and immunological systematics of the order crocodylia. In: Hecht M K *et al.* eds. *Evolutionary Biology*. N. Y.: Hiss Publications, 1983, 16: 397 ~ 465.
- [17] 吴孝兵, 王义权, 周开亚等. 从 12S rRNA 基因序列探讨 8 种鳄的系统学关系. *动物学报*, 2001, 47(5): 522 ~ 527.
- [18] Stell R. Crocodylia. In: Kuhn ed. *Handbuch der Palaoherpetologie*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, Portland, 1973. 16: 55 ~ 116.
- [19] 徐钦琦, 黄祝坚. 试论晚白垩世以来气候、地理等因素的变化对鼈的进化及地理分布的影响. *古脊椎动物学报*, 1984, 22(1): 49 ~ 53.
- [20] 曹克清. 试论鼈在中国的地史渊源和衰落原因. *两栖爬行动物学报*, 1984, 3(3): 73 ~ 76.
- [21] 许靖华著(何起群等译). 大地构造与沉积作用. 北京: 地质出版社, 1985.
- [22] 李亚美, 夏德馨等编. 地学史. 北京: 地质出版社, 1985. 417.
- [23] Konjukova E D. Newly discovered crocodiles from Mongolia. *Trav Inst Paleozod Acad Sci*, 1954, 48: 171 ~ 194.
- [24] 扬钟健. 中国新发现的鳄类化石. *古脊椎动物与古人类*, 1964, 8(2): 189 ~ 208.