

齿蟾属的系统学研究进展

魏刚^{①②} 李子忠^① 徐宁^② 江建平^{③*}

(^①贵州大学昆虫研究所 贵阳 550025; ^②贵阳学院 贵阳 550005;

^③中国科学院成都生物研究所 成都 610041)

摘要:齿蟾属 (*Oreolalax*) 为中国特有属, 主要分布在我国西南地区。本文对该属的系统学研究进行了综述, 包括属的建立与物种组成、地理分布特征、细胞分类学、系统发育研究历史, 以及尚需研究或进一步研究的问题。

关键词: 齿蟾属; 系统学; 研究进展

中图分类号: Q959 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263(2007)05-169-05

Review on the Systematics of the Genus *Oreolalax*

WEI Gang^{①②} LI Zi-Zhong^① XU Ning^② JIANG Jian-Ping^{③*}

(^①Institute of Entomology, Guizhou University, Guiyang 550025;

^②Guiyang University, Guiyang 550005;

^③Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China)

Abstract: The genus *Oreolalax* is endemic to China. It distributes mainly in the southwestern China. This paper introduced the progress of the systematics research on the genus *Oreolalax*, including affirmance of the genus and its species, distribution characteristics, chromosome characteristics, and the debate about its phylogenetic relationship between species based on morphology within the genus. The paper also emphasizes that molecular systematics study on phylogenesis of species within the genus and the process of species distribution pattern formation.

Key words: *Oreolalax*; Systematics; Review

1 齿蟾属 *Oreolalax* 的建立与系统地位

齿蟾属 (*Oreolalax* Myers et Leviton, 1962) 隶于角蟾科 (Megophryidae) 拟髭蟾亚科 (Leptobrachiinae), 为中国特有属, 主要分布于中国西南部, 现有 17 种^[1,2]。关于齿蟾属的有效性及其归属问题, 不同学者曾有不同的见解。

1.1 齿蟾属的建立与确认 Myers 等以秉志齿蟾 (*O. pingii*) 为模式种建立齿蟾属^[3], 包括当时的 4 种齿蟾, 即秉志齿蟾、宝兴齿蟾 (*O. popei*)、疣刺齿蟾 (*O. rugosus*) 和无蹼齿蟾 (*O. schmidti*)。该属物种原归隶于齿突蟾属 (*Scutigera*) 或猫眼蟾属 (*Aelurophryne*)^[4-8]。

四川生物研究所^[9] 采纳了 Myers 等的观

点^[3]。Dubois^[10] 根据上颌齿和鼓膜之有无, 在齿突蟾属和齿蟾属两属间有中间类型存在, 而将齿蟾属作为齿突蟾属的一个亚属。Frost 在世界两栖动物物种一书^[11] 中采用了 Dubois^[10] 的观点。田婉淑等^[12,13] 认为齿蟾属为一有效属。费梁等^[14-16] 对齿蟾属和齿突蟾属 25 种的骨骼系统、29 种的外形特征、生态习性、地理分布及部分种的染色体、蛋白电泳等 30 个特征进

基金项目 黔教科(2006217), 贵阳学院(200508)及黔科合 J 字 007[20072031] 号项目资助;

* 通讯作者, E-mail: jiangjp@cib.ac.cn;

第一作者介绍 魏刚, 男, 博士研究生, 教授; 从事动物学教学及两栖爬行动物区系分类研究; E-mail: wg198553@126.com。

收稿日期: 2007-01-15, 修回日期: 2007-07-10

行了详细的比较研究,指出齿蟾属与齿突蟾属有明显的区别,齿蟾属应为有效属,不宜作为齿突蟾属的亚属,从而进一步确立了齿蟾属的分类地位。黄永昭等^[17]对锄足蟾科(现为角蟾科^[1])蝌蚪口内部结构的研究结果也支持这一观点,该观点也得到了 Delorme 等^[18] 的承认。现在齿蟾属的有效性已经达成广泛共识,即该属为有效属^[1,2,16]。

1.2 齿蟾属 *Oreolalax* 的系统地位 Dubois 根

据形态信息将原角蟾科中的齿蟾类群归并为拟髭蟾族 (*Leptobrachiine*)^[19] 或拟髭蟾亚科 (*Leptobrachiinae*)^[20], 包含当时的拟髭蟾属 (*Leptobrachium*)、掌突蟾属 (*Leptolalax*)、齿突蟾属和齿蟾属。田婉淑等^[12,13] 根据形态特征又将原角蟾科中的上述齿蟾类群分出另建新亚科,即齿蟾亚科 (*Oreolalaxinae*)。根据优先律,齿蟾亚科是拟髭蟾亚科的次级同物异名^[21],并得到广泛采用^[1,2,19,22-24],齿蟾属隶于其中。

表 1 齿蟾属物种地理分布

Table 1 Geographic distribution of the species in the genus *Oreolalax*

物种 Species	分布 Distribution	海拔 Altitude (m)
疣刺齿蟾种组 <i>O. rugosus</i> group		
棘疣齿蟾 <i>O. granulatus</i>	云南(景东)	2 300 ~ 2 450
景东齿蟾 <i>O. jingdongensis</i>	云南(景东、双柏、新平)	2 300 ~ 2 450
疣刺齿蟾 <i>O. rugosus</i>	四川(昭觉、西昌、喜德、冕宁、石棉、会理)、云南(宾川、丽江)	2 100 ~ 3 300
乡城齿蟾 <i>O. xiangchengensis</i>	四川(乡城、稻城、木里)、云南(中甸、德钦)	2 140 ~ 3 550
魏氏齿蟾种组 <i>O. weigoldi</i> group		
川北齿蟾 <i>O. chuanbeiensis</i>	四川(平武)	2 000 ~ 2 020
凉北齿蟾 <i>O. liangbeiensis</i>	四川(越西、普雄)	2 900 ~ 3 000
大齿蟾 <i>O. major</i>	四川(峨眉、洪雅、都江堰、汶川、泸定、屏山)	1 600 ~ 2 150
魏氏齿蟾 <i>O. weigoldi</i>	四川(瓦山?)	
秉志齿蟾种组 <i>O. pingii</i> group		
秉志齿蟾 <i>O. pingii</i>	四川(大凉山、昭觉、越西)	2 700 ~ 3 300
普雄齿蟾 <i>O. puxiongensis</i>	四川(越西)	2 600 ~ 2 900
无蹼齿蟾 <i>O. schmidti</i>	四川(峨眉、洪雅、宝兴、都江堰、汶川、冕宁、石棉)	1 700 ~ 2 400
峨眉齿蟾种组 <i>O. omeimontis</i> group		
利川齿蟾 <i>O. lichuanensi</i>	四川(古蔺)、重庆(南川、奉节)、湖北(利川)、湖南(西北部)、贵州(威宁)	1 790 ~ 1 840
点斑齿蟾 <i>O. multipunctatus</i>	四川(峨眉、洪雅)	1 800 ~ 1 920
峨眉齿蟾 <i>O. omeimontis</i>	四川(峨眉山、洪雅)	1 050 ~ 1 800
南江齿蟾 <i>O. nanjiangensis</i>	四川(南江)、陕西(洋县?)	1 600 ~ 1 856
宝兴齿蟾 <i>O. popei</i>	四川(茂县、汶川、都江堰、天全、峨眉)、陕西(洋县)、甘肃(文县)	1 000 ~ 2 000
红点齿蟾 <i>O. rhodostigmatus</i>	湖北(利川)、四川(兴文)、重庆(南川、万盛、武隆、丰都、万县、奉节)、贵州(毕节、遵义、务川、清镇、威宁、正安)、湖南(桑植)	1 100 ~ 1 790

*“?”表示该分布地存有疑问。“?”means that the locality needs to be determined.

2 地理分布特征分析

齿蟾属为中国特有属,共 17 种。根据费梁^[1,20]的资料,各种具体地理分布与海拔整理入表 1。主要分布在横断山中段及四川盆地西缘地区,以及甘肃、陕西、湖北、贵州与四川毗邻地区。垂直分布在海拔 1 300 ~ 3 000 m,最高可

达 3 300 m,最低为 700 m,多数种分布在 1 500 ~ 3 300 m 的高山区,向西受阻于青藏高原。地理分布随着纬度的增加,其垂直分布有逐渐下降的趋势。在齿蟾属的分布地区内,多数种集中分布于横断山区东侧的四川盆地西缘山区,而在四川盆地东缘大巴山、巫山、武陵山等地区物种甚少,特别是在盆地内的大部分地区未见

齿蟾属的物种分布^[15,16]。

3 细胞分类学

关于齿蟾属的细胞分类学研究,李树深等^[25]已作了较详细的总结。本属已报道核型 12 种:即宝兴齿蟾、峨眉齿蟾、大齿蟾、凉北齿蟾、秉志齿蟾、无蹼齿蟾、利川齿蟾、川北齿蟾、疣刺齿蟾、乡城齿蟾、景东齿蟾和棘疣齿蟾。各物种的次缢痕和 Ag-NORs 均位于 6q,并为 C-带正染,与已报道齿突蟾属物种不同。后者的次缢痕和 Ag-NORs 均位于 2p,并显示弱 C-带。这从细胞分类学方面印证了齿蟾属的有效性。齿蟾属中仅无蹼齿蟾有 1 对端部着丝粒染色体(T),为 No.13, NF=50,其他 11 种 NF=52。因此无蹼齿蟾的 Au 核型(核型中无微小染色体,但有单臂染色体)是一种次生的特化性质。多数种有着丝粒区 C-带,但无蹼齿蟾和凉北齿蟾基本不显示,秉志齿蟾的 Nos.9~11 不显示。根据形态特征得出的系统发育树^[26],秉志齿蟾位于无蹼齿蟾和凉北齿蟾之间,即着丝粒区 C-带特征的同与根据形态特征得出的系统发育树不吻合。但 C-带带型特征随实验药品浓度、处理时间、处理温度的不同而存在差异。这有待于运用分子生物学方法寻找更多的证据。齿蟾属物种多为 2n=26,但有染色体数目的多态现象,2n 有 26、27、28 等。凉北齿蟾和宝兴齿蟾多余的 1~2 个染色体为中部着丝粒染色体(M);而疣刺齿蟾种组的疣刺齿蟾、棘疣齿蟾、景东齿蟾和乡城齿蟾等 4 个种也出现染色体数目的多态,但多余的染色体是 T。因此,染色体数目出现多态时,多余的染色体为 T 可能是疣刺齿蟾种组的特征。

4 齿蟾属的系统发育

费梁等^[14-16]研究了齿蟾属起源与演化,及其与青藏高原形成的关系,齿蟾属较为原始,齿突蟾属较特化,齿蟾属的起源和演化与青藏高原隆升有密切关系。

徐宁等^[26]对当时已知的 14 种齿蟾 1 205 号成体标本,50 号成体骨骼标本,以及蝌蚪形

态、卵的颜色等 29 个性状进行了比较分析。运用祖征、新征镶嵌分布原则和简约性原则进行分支分析,研究了齿蟾属内种间系统发育关系。根据种间亲缘关系的远近及进化等级的大小将齿蟾属分为无蹼齿蟾、峨眉齿蟾、凉北齿蟾和疣刺齿蟾 4 个种组。该文认为四川西部山区和横断山中、南段是齿蟾属物种的分布中心,横断山中、南段的东侧可能是齿蟾属的起源中心。齿蟾属的演化与喜马拉雅造山运动有关。

Fu 等^[27]利用徐宁等^[26]的性状数据矩阵进行了重新分析和评价,其构建的系统发育关系与徐宁等^[26]的不同,同时他们认为徐宁等^[26]的性状数据中有些性状是自近裔性状,在系统发育关系上无意义;有些性状是平行性状;有些性状的特征极性分析错误。谢锋等^[28]认为其差异原因主要是采用的性状特征极性分析方法有所不同,即前者主要采用内群分析法,后者完全采用外群分析法所致。作者认为外群分析法比较合理。同时,在此需要说明的是,前者的性状矩阵数据因出现排版印刷错误而与原作者的研究结果不同。

自徐宁等^[26]研究齿蟾属种间系统发育关系以来,到现在为止,该属增加了 3 种,其中 2 种为新种,即点斑齿蟾^[29]和南江齿蟾^[30],1 种为从原角蟾属订正为本属的魏氏齿蟾^[24]。费梁等^[24]将点斑齿蟾和南江齿蟾归入峨眉齿蟾种组,将魏氏齿蟾归入原凉北齿蟾种组并改名为大齿蟾种组。费梁等^[1]后将大齿蟾种组改名为魏氏齿蟾种组,将无蹼齿蟾种组改名为秉志齿蟾种组。基本上综合采纳了徐宁等^[26]与 Fu 等^[27]的研究结果。

江建平^[31]的分子系统研究仅涉及 1 种齿蟾。郑渝池等^[32,33]关于角蟾科部分属种的分子系统关系研究中也只有 3 种齿蟾,其结果均表明宝兴齿蟾与利川齿蟾的亲缘关系比其与红点齿蟾的亲缘关系近。这些研究很难为该属的种间系统关系提供更多的信息。

5 尚待研究的问题

5.1 齿蟾属的物种间系统发育关系 从以上

的讨论可知,关于该属的分支系统学,目前涉及三个层次的研究。一是根据形态特征进行的分支系统学研究。徐宁等^[26]的研究报道之后,该属增加了3种^[24,29,30],尽管费梁等^[1,24]将它们归入了相应的种组,但它们在齿蟾属种间系统发育树上的位置尚未确定。另外,依据形态信息,不同学者对齿蟾属的种间系统发育关系尚存分歧意见。因此,亟待根据分子系统学原理和方法对该属全部物种开展分子系统学研究。这样的研究不仅可以更加明确各物种间的系统关系,还可以为性状评价提供依据,包括自近裔性状和平行性状,以及在分类上意义突出的性状。二是细胞遗传学的研究,如上所述,目前已经报道17种中的12种,尚有5种亟待研究。同时,如何将细胞遗传研究的结果应用于系统关系的分析上也有待研究。三是分子系统学的研究,随着现代分子生物学和计算机技术的发展,分子系统学应运而生,而且发展迅速,目前已经形成比较完善的体系^[34]。它主要依据DNA序列信息,应用一系列分析软件重建所研究类群的系统发育关系,从而达到自然分类的目的。目前涉及该属的报道有江建平^[31]、郑渝池等^[32,33],但他们的研究中仅涉及1~3种齿蟾,对于该属各物种的分子系统关系研究还远远不足,亟待对全部物种的研究。

5.2 齿蟾属现代分布格局形成的时空过程

关于齿蟾属的现代分布格局分析,费梁等^[14-16]、徐宁等^[26]的研究均有涉及,并结合当时已有地质及环境方面的研究结果对其形成的原因有所分析。但总体说,格局确认偏重、过程识别较少,描述偏多、解释较少。地质信息和生物信息均能从本身反映出生物类群现代分布格局形成的时空过程,前者是地质学研究的主题^[35-38],后者是生物地理学特别是历史生物地理学的研究主题^[39-41]。因此,亟待根据历史生物地理学的原理和方法,应用分子系统学的研究结果,并参考地质及环境方面的研究结果,论证齿蟾属现代分布格局形成的时空过程。

参 考 文 献

[1] 费梁,叶昌媛,黄永昭等.中国两栖动物检索及图解.成

都:四川科学技术出版社,2005,1~332.

[2] Frost D R. Amphibian Species of the World: an Online Reference. New York: American Museum of Natural History, 2007. [Electronic database available at <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>]

[3] Myers G S, Leviton A E. Generic classification of the high altitude pelobatid toads of Asia. (*Scutiger*, *Aelurophrye*, and *Oreolatax*). *Copeia*, 1962, (2): 287~291.

[4] Liu C C. Two new scutigers from Chao-chiao-hsien [= Zhaojue], Sikang [now Sichuan]. *Journal of West China Border Research Society*, 1943, 14 (B): 35~38.

[5] Liu C C. Two new frogs of the genus *Scutiger* from west China. *Copeia*, 1947, (2): 123~126.

[6] Liu C C. Amphibians of Western China. *Fieldiana Zool Mem*, Chicago, 1950, 2: 1~400.

[7] Liu C C, Hu S Q. New scutigers from China with a discussion about the genus. *Scientia Sinica (Zool.)*, 1960, 9(6): 760~780.

[8] 刘承钊,胡淑琴.中国无尾两栖类.北京:科学出版社, 1961, 1~364.

[9] 四川省生物研究所 两栖爬行动物研究室(胡淑琴,叶昌媛,费梁).中国两栖动物系统检索.北京:科学出版社, 1977, 1~93.

[10] Dubois A. Notes sur la systematique et la repartition des amphibiens anoures de Chine et des regions avoisinates. IV. Classification generique et subgenerique des Pelobatidae Megophryinae. *Bull Mens Soc Linn*, 1980, 49(8): 469~482.

[11] Frost D R ed. Amphibian Species of the World. Lawrence. Kansa: Allen Press & Assoc Syst Col, 1985, 1~732.

[12] 田婉淑,胡其雄.横断山地区原始无尾两栖类动物的分类兼记一新亚科及铃蟾属的亚属划分.两栖爬行动物学报, 1985, 4(3): 219~224.

[13] 田婉淑,江耀明.中国两栖爬行动物鉴定手册.北京:科学出版社, 1986, 1~164.

[14] 费梁,叶昌媛,李树深.亚洲高海拔锄足蟾科属间的分类研究.动物学报, 1989, 35(4): 381~389.

[15] 费梁,叶昌媛.亚洲高海拔锄足蟾的地理分布特点、起源与演化、分化中心的探讨.动物学研究, 1989, 10(4): 295~302.

[16] 费梁,叶昌媛.亚洲高海拔锄足蟾属间亲缘关系及分化及其与高原形成的关系.动物学报, 1990, 36(4): 420~428

[17] 黄永昭,费梁,叶昌媛.中国锄足蟾科(Pelobatidae)蝌蚪口内部结构的研究.高原生物学集刊, 1991, 10: 71~99.

[18] Delorme M, Dubois A. Une nouvelle espèce de *Scutiger* du Bhutan, et quelques remarques sur la classification subgénérique du genre *Scutiger* (Megophryidae).

- Leptobrachiinae). *Alytes*, 2001, **19**: 141 ~ 153.
- [19] Zhao E M, Adler K. *Herpetology of China*. Oxford, Ohio, USA: SSAR & CSSAR, 1993. 1 ~ 522.
- [20] Dubois A. Classification et nomenclature supragénérique des amphibiens anoures. *Bull. Mens Soc Linn*, 1983, **52**: 270 ~ 276.
- [21] Dubois A. *Miscellanea nomenclatoica batrachologica* (XII). *Alytes*, 1986, **5**(4): 173 ~ 174.
- [22] 费梁, 叶昌媛, 黄永昭. 中国两栖动物检索. 重庆: 科学技术文献出版社重庆分社, 1990. 1 ~ 364.
- [23] Dubois A, Ohler A. A new species of *Leptobrachium* (*Vibrissaphora*) from northern Vietnam, with a review of the taxonomy of the genus *Leptobrachium* (Pelobatidae, Megophryinae). *Dumerilalia*, 1998, **4**: 1 ~ 32.
- [24] 费梁. 中国两栖动物图鉴. 郑州: 河南科学技术出版社, 1999. 1 ~ 432.
- [25] 李树深, 江建平. 中国两栖动物细胞分类学. 见: 费梁, 胡淑琴, 叶昌媛等编. 中国动物志 两栖纲(上卷). 北京: 科学出版社, 2006. 64 ~ 92, 405 ~ 438.
- [26] 徐宁, 魏刚, 李德俊等. 锄足蟾科齿蟾属的种间系统发育的研究. *两栖爬行动物学研究*, 1992, **1-2**: 40 ~ 49.
- [27] Fu J Z, Murphy R. Phylogeny of Chinese *Oreolalax* and the use of functional outgroup to select among multiple equally parsimonious trees. *Asiat Herp Res*, 1997, **7**: 38 ~ 43.
- [28] 谢锋, 王祖望. 锄足蟾科系统学研究评述. *两栖爬行动物学研究*, 2000, **8**: 356 ~ 370.
- [29] Wu C F, Zhao E M, Inger R F, et al. A new frog of the genus *Oreolalax* (Pelobatidae) from Sichuan, China. *J Herpetology*, 1993, **27**(4): 410 ~ 413.
- [30] 费梁, 叶昌媛, 李成. 大巴山区锄足蟾科齿蟾属一新种——南江齿蟾的描述(两栖纲, 无尾目). *动物分类学报*, 1999, **24**(1): 107 ~ 113.
- [31] 江建平, 袁富蓉, 谢锋等. 基于 12S 和 16S rRNA 基因部分序列的角蟾亚科部分种的系统发育关系. *动物学研究*, 2003, **24**(4): 241 ~ 248.
- [32] 郑渝池, 曾晓茂, 范宇哲等. *Ophryophryne* 属在角蟾科系统发育中所处位置及拟髭蟾族四属间系统关系. *四川动物*, 2004, **23**(3): 290 ~ 295.
- [33] 郑渝池, 莫邦辉, 刘志君等. 基于 16S RNA 序列的角蟾科部分属间系统关系. *动物学研究*, 2004, **25**(3): 205 ~ 213.
- [34] Hillis D M, Moritz C, Mable B K. *Molecular Systematics* (second edition). Massachusetts: Sinauer Assoc, 1996. 1 ~ 635.
- [35] 李吉均, 文世荣, 张青松. 青藏高原隆起的时代、幅度和形式的探讨. *中国科学*, 1979, (6): 608 ~ 616.
- [36] 马宗晋, 张家声, 汪一鹏. 青藏高原三维变形运动学的时段划分和新构造分区. *地质学报*, 1998, **72**(3): 211 ~ 227.
- [37] 杨振宇, Besse J, 孔志明. 印度支那地块第三纪构造滑移与青藏高原岩石圈构造演化. *地质学报*, 1998, **72**(2): 112 ~ 125.
- [38] 王二七, Burchfiel B C, 季建清. 东喜马拉雅构造结新生代地壳缩短量的估算及其地质依据. *中国科学(D)*, 2001, **31**(1): 1 ~ 9.
- [39] 陈宜瑜, 刘焕章. 生物地理学的新进展. *生物学通报*, 1995, **30**(6): 1 ~ 4.
- [40] 周明镇, 张弥曼, 陈宜瑜译. 隔离分化生物地理学译文. 北京: 中国大百科全书出版社, 1996. 1 ~ 326.
- [41] 张荣祖. 生物地理学的新生. *生物学通报*, 2002, **37**(3): 1 ~ 3.