

# 中国铃蟾属的分类和系统发育

刘万兆 杨大同

(中国科学院昆明动物研究所 昆明 650223)

**摘要** 铃蟾属 *Bombina* 分布地跨欧亚二洲。近数十年来, 国外学者对这类原始无尾类的分类和进化进行过不少研究, 但亚洲产种类的种间亲缘关系仍不清楚, 有些种在分类上尚存在疑问。本文以形态为基础, 辅以核型资料, 试图对中国铃蟾属的分类和进化问题进行探讨。研究发现: 中国南部产 3 种(亚种)之间的亲缘关系较近, 是一个祖先的后裔。其中强婚刺铃蟾 *B. fortinuptialis* 和微蹼铃蟾 *B. microdeladigitora* 之间形态差异不明显, 故建议强婚刺铃蟾作为微蹼铃蟾的一个亚种。东方铃蟾 *B. orientalis* 为另一支系, 其形态和核型与欧洲产两种相似, 文中还进一步讨论了铃蟾属的亚属划分是正确的。最后综合有关资料, 探讨了铃蟾属的种间亲缘关系和该属的分类地位, 并结合地史资料进行了铃蟾属物种分化的初步探讨。

**关键词** 铃蟾属, 系统发育, 分类, 中国

盘舌蟾科(Discoglossidae)是介于原始无尾类和较高级的无尾类之间的一个过渡类群, 其分类与进化的研究对探索无尾两栖类的进化问题非常重要, 因此引起了两栖爬行动物学工作者的广泛注意, 进行了多方面的研究。然而, 就分类与进化而言, 存在着意见分歧。尤其是铃蟾属 *Bombina* 的归属问题和种间亲缘关系都有不同观点。

铃蟾属现已知 7 种, 其中欧洲铃蟾 *B. bombina* 和花铃蟾 *B. variegata* 分布于欧洲, 其余 5 种分布于亚洲, 我国均有分布。国外学者对该属分类与进化方面的研究比较多, 但涉及的主要是欧洲产的种类, 如: Mertens(1928)和 Stugren(1966)分别以形态学的方法研究了铃蟾属的起源和演化, 但得出的结论完全不同; Maxson(1979)利用免疫学方法——微量补体结合法(MC'F)研究了欧洲铃蟾、花铃蟾和东方铃蟾 3 种间的亲缘关系。Szymura 等(1978)所进行的生化遗传学研究, 与 Maxson 等得出了相似的结果, 即欧洲铃蟾与花铃蟾亲缘关系较近, 东方铃蟾与前二者较远。我国学者田婉淑等(1985)比较了背部瘰粒的分布情况、雄性第二性征等特征、以及地理分布的特点, 将铃蟾属划分为两个亚属: ① 腺铃蟾亚属 *Glandula*: 包括大蹼铃蟾 *B. maxima*、微蹼铃蟾 *B. microdeladigitora* 和强婚刺铃蟾 *B. fortinuptialis*; ② 铃蟾亚属 *Bombina*: 包括欧洲铃蟾 *B. bombina*、花铃蟾 *B. variegata* 和东方铃蟾 *B. orientalis*。

铃蟾属的分类地位向有争议, 种间亲缘关系也不清楚。在一定程度上是由于中国产种类的研究资料比较贫乏。本文通过形态和核型资料, 以及已有的文献资料, 对铃蟾属的分类和系统进化进行了探讨。

## 1 材料和方法

用于外形特征观察、测量的固定标本共 202 号(表 1), 分别保存于中国科学院昆明动物研究所和中国科学院成都生物研究所。进行了 11 个外形特征的测量。用于解剖观察的固定标本来自中国科学院昆明动物研究所(见表 1)。用于比较的外群特征及欧洲产两种铃蟾的特征来自文献。

表 1 用于形态观察测量和解剖的固定标本

Tab. 1 Specimens used in measurements and observation

物种	产地	个体数			
		测量标本		解剖标本	
<i>B. fortinuptialis</i>	广西金秀	25♂♂	15♀♀	3♂♂	1♀
<i>B. maxima</i>	I 云南巧家	10♂♂	6♀♀	2♂♂	
	II 云南大姚	22♂♂	12♀♀	2♂♂	2♀♀
	III 云南宁蒗	8♂♂	8♀♀	3♂♂	1♀
	IV 云南丽江	26♂♂	22♀♀	5♂♂	2♀♀
<i>B. microdeladigitata</i>	云南景东	11♂♂	6♀♀	4♂♂	1♀
<i>B. orientalis</i>	I 山东青岛	11♂♂	10♀♀	3♂♂	
	II 吉林	7♂♂	3♀♀		

将盘舌蟾科其他属作为外群, 根据以下的标准确定特征状态的演化方向(参照 Lynch, 1973):

(1) 性状的原始状态(0)容易在特定类群(内群)和关系相近的类群(外群)中广泛存在。存在于铃蟾属中的性状状态, 如果也存在于盘舌蟾科其它属中, 则可以认为是原始状态(0); 只存在于铃蟾属中的性状状态为派生状态(1)。

(2) 在类群内广泛存在的性状状态为原始状态, 相反则为派生状态。

(3) 一特定类群中某一性状若具有特殊适应意义时, 特化程度较低者为原始状态, 特化程度较高者为派生状态。

最近叶昌媛等(1993)发表的利川铃蟾 *B. lichuanensis* 由于作者未得到标本, 文献资料也不多, 故暂不讨论。

## 2 结果与讨论

### 2.1 系统发育分析

在形态方面主要进行了两个方面的比较研究, 一是外部形态, 包括一些特征的比较分析和 11 个量度的分析; 二是骨骼形态比较研究。

外部形态和骨骼特征的比较分作两部分叙述, 首先对一般情况进行简单叙述, 然后对所选择的 13 个特征进行详细描述。

2.1.1 外形特征 铃蟾类体粗壮, 四肢较短, 体背粗糙。瞳孔为三角形。鼓膜不显。外形上最引人注意的是, 动物体腹面(包括四肢腹面), 均有鲜艳的橘红或橘黄色云斑, 为警戒色, 受惊时四肢翻起, 从背面即可看到醒目的色斑。

外形特征的选择和分析如下:

(1) 体背皮肤腺瘤粒的分布状态(dorsal glandular tubercles, DGT): 有以下两种:

A: 皮肤腺瘰粒小且均匀分布, 无耳后腺、胫腺等。

B: 皮肤腺瘰粒大小不等, 有耳后腺、胫腺等。

在盘舌蟾科中, 皮肤极粗糙, 有耳后腺、胫腺者, 只有产于中国南部的 3 种铃蟾。所以极向为: A(0)→B(1)。

(2) 雄性胸部角质刺(horny hooks, HH): 有以下二种状态:

A: 雄性胸部光滑, 无角质刺。B: 雄性胸部有黑色角质刺。

雄性胸部的角质刺有增大磨擦的作用, 在繁殖过程中有利于牢固抱雌。因此, 状态 B 具有适应意义, 极向可能为: A(0)→B(1)。

(3) 婚刺形状(nuptial spines, NS):

A: 内侧三指背面的婚刺为小颗粒状, 密集分布。

B: 内侧三指背面的婚刺大, 呈锥状, 较稀疏。

在铃蟾中, 强婚刺铃蟾具有状态 B, 其他均为状态 A。故极向可能是: A(0)→B(1)。

(4) 趾蹼webs of digit, WD)铃蟾中有两种状态:

A: 趾间蹼发达, 为全蹼或满蹼。B: 趾间蹼不发达。

趾蹼的状态与生活习性相关。通过考察发现微蹼铃蟾和强婚刺铃蟾除繁殖期外, 其他时间以陆地生活为主。而东方铃蟾与大蹼铃蟾则以水栖生活为主(刘承钊等, 1961), 趾蹼的发达当与在水中游泳活动的习性相适应, 尤其在繁殖过程中, 雄性铃蟾趾蹼发达者有利于追逐抱雌, 具有竞争优势。趾蹼发达的 4 种铃蟾雄性趾蹼发达程度超过雌性也证明了这一点。而强婚刺铃蟾和微蹼铃蟾则不同, 他们的繁殖场所奇特, 为积水的树洞, 因为区域小, 无需快速游泳即能达到抱雌产卵的目的。由于它们的繁殖习性独特, 因而它们的趾蹼退化可能是派生状态, 故极向可能为: A(0)→B(1)。

(5) 腹部色斑 (ventral colouration, VC): 铃蟾类中身体腹面的橘红色斑的分布有两种类型:

A: 斑点较细, 分布均匀。

B: 斑点较大, 并有集中分布的趋势, 如在前胸部、体后部及股基部都有集结而成的大斑块。

状态 B 在铃蟾类的反捕食行为中具有适应意义, 因此极向可能为: A(0)→B(1)。

(6) 头长与头宽之比(head length / head width, HL / HW):

A:  $HL / HW > 1$  B:  $HL / HW < 1$

铃蟾类中, 大蹼铃蟾、微蹼铃蟾和强婚刺铃蟾的新成蟾具有状态 A, 而发育成熟时变为状态 B, 东方铃蟾的新成蟾和成体均具状态 A。根据个体发育重现系统发育的原理, 极向可能为: A(0)→B(1)。

2.1.2 骨骼特征 铃蟾类的骨骼有以下的基本特点:

头骨: 嗅囊具有发达的侧壁; 腭骨完全缺如; 左右额顶骨在前部互相分开, 呈叉状, 以结缔组织膜相连, 致使脑箱顶壁呈 1 个大的穿洞; 脑箱侧壁也有穿洞。中耳退化, 耳柱骨消失, 或仅有残余存留。舌器的 1 个显著特征是舌骨体后部两侧及后侧角常骨化, 构成对称的两个骨化团块。

脊柱: 铃蟾的脊柱由 9 块椎骨组成, 第 1 块为寰椎, 第 2、3、4 块椎骨的横突有短

肋；荐椎横突有不同程度的扩大；椎体后凹；尾杆骨髁1枚，尾杆骨前部有横突的残余，这是铃蟾类原始性的表现。

带骨和肢骨：铃蟾类的肩带为弧胸型，骨化程度低，肩胛骨宽短，锁骨和前喙骨弯斜；剑胸骨分叉，前胸骨退化，二者均为软骨。腰带各部分愈合程度低(图1)。

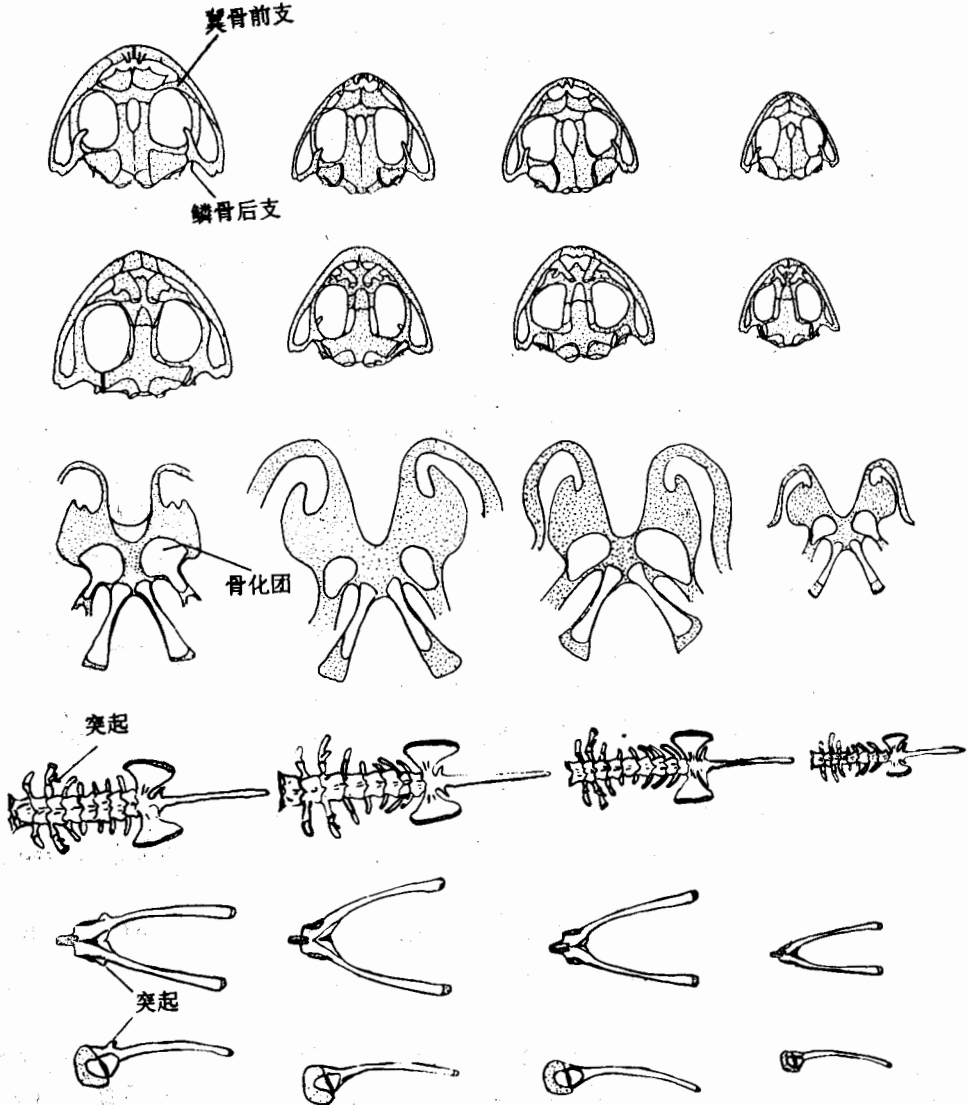


图1 中国产4种铃蟾的头骨，舌器，脊柱及肠骨

Fig. 1 Cramium, hyoid, vertebrae and ilium of four species of *Bombina*

自左至右：大蹠铃蟾，微蹠铃蟾，强婚刺铃蟾，东方铃蟾

from left to right: *maxima*, *microdeladigitora*, *fortinuptialis*, *orientalis*

经过比较，结合有关的资料，选择以下骨骼特征进行分支分析：

## (7) 翼骨形态 (pterygoideum, PT):

A: 翼骨前支不向内弯曲, 参与构成上腭。

B: 翼骨前支前部向内弯曲, 参与构成眼眶前壁。

状态 B 为铃蟾属所特有, 盘舌蟾科其它属均具有性状态 A。所以, 根据外群比较的原则, 极向为: A(0)→B(1)。

## (8) 鳞骨形态 (squamosum, SQ):

A: 鳞骨后支发达。B: 鳞骨后支极不发达。

鳞骨后支极不发达为铃蟾类的特有性状, 盘舌蟾科其它属均较发达, 故极向为: A(0)→B(1)。

## (9) 耳柱骨 (collumella, CO):

A: 耳柱骨存在。B: 耳柱骨消失或仅存残迹。

状态 A 在盘舌蟾科中普遍存在, 状态 B 为铃蟾类特有, 因此极向可能为: A(0)→B(1)。

## (10) 肠骨 (ilium, IL): 铃蟾中, 肠骨的形态有两种状态:

A: 肠骨基部无突起。B: 肠骨基部背侧有一小突起。

大蹠铃蟾的肠骨基部背侧有一个小突起, 个体间发达程度有差异, 但最不发达者也可明显看出这一突起。除大蹠铃蟾外, 其它属种无此结构。因此, 极向可能为: A(0)→B(1)。

## (11) 横突与肋骨的连接方式 (articulation between transverse processes and ribs, TR):

A: 横突与肋骨间以关节相连, 肋骨可活动。

B: 横突与肋骨间结合紧密, 肋骨不能活动。

状态 A 在盘舌蟾科中普遍存在, 状态 B 为铃蟾类特有, 因此极向可能为: A(0)→B(1)。

## (12) 第二肋骨形态 (second ribs, SR):

A: 第二肋骨无突起。B: 第二肋骨有一细而长的突起, 向背后方斜伸。

状态 B 为铃蟾类中发现的独特特征, 在其他所有具肋骨的蛙类中, 均为状态 A, 故极向为: A(0)→B(1)。

## (13) 核型 (karyotype, KA):

A:  $2n=28$ 。B:  $2n=24$ 。

在两栖类核型演化中, 微小染色体和端着丝粒染色体“丢失”是很普遍的, 可能是由于不平衡易位导致的。端着丝粒染色体的“丢失”可能是由于着丝粒融合, 其结果是  $2n$  数目减少, 而 NF 不变; 小型双臂染色体的丢失则可导致  $2n$  数目和 NF 都减少。在一特定的分类单元内, 核型演化的趋势是  $2n$  数目减少 (Morescalchi, 1973, 1977)。在盘舌蟾科中这种趋势很明显, 在铃蟾属中, 核型有两种类型, 一是腺铃蟾亚属  $2n=28$ , NF=56, 一是铃蟾亚属  $2n=24$ , NF=48。这两种类型的区别有二: ①小型染色体数目不同; ② No.7 的相对长度和臂比指数都不同。腺铃蟾亚属的核型  $2n$  数目多 (小染色体数多), 可能比较原始, 铃蟾亚属的核型相对较进化。因此极向可能为: A(0)→B(1)。

上述 13 个特征状态在铃蟾中的分布如表 2, 根据性状状态的分布, 由 Kluge-Farris

方法, 可以得出如图 2 所示的分支图解。

从图 2 可以看出:

(1) 铃蟾类各物种共同具有 4 个近裔共性特征: a)鳞骨后支极不发达; b)翼骨前支向内弯曲, 参与构成眼眶前壁; c)耳柱骨退化或消失; d)肋骨与横突连接紧密。与此相应的盘舌蟾科其它各属物种则为近祖性状: a)鳞骨后支正常; b)翼骨前支向前, 参与上颌构成; c)耳柱骨正常; d)自由肋骨与横突以关节相联。铃蟾类的这 4 个近裔特征为独特特征, 因此具有较高的性状估量, 说明铃蟾属是一个单系群, 同时也是一个特化类群。

表 2 铃蟾属中性状状态的分布

Tab. 2 Distribution of character states in genus *Bombina*

种名	性 状												
	DGT	HH	NS	WD	VC	HL/HW	PT	SQ	CO	IL	TR	SR	KA
<i>B. fortinuptialis</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0
<i>B. maxima</i>	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0
<i>B. microdeladigitora</i>	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0
<i>B. orientalis</i>	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	1

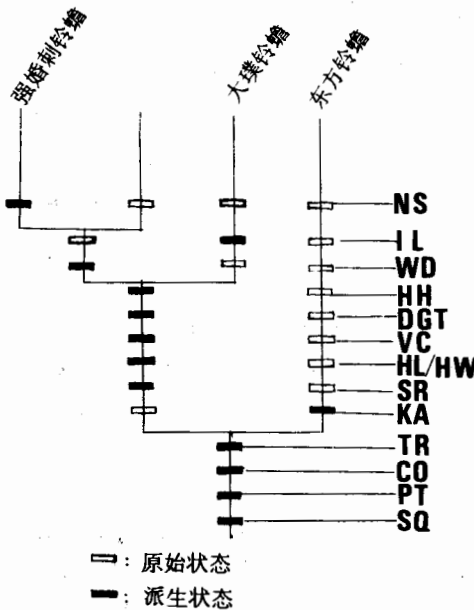


图 2 铃蟾属的系统发育关系

Fig. 2 Phylogenetic relationships within *Bombina*, cladogram based on character analysis

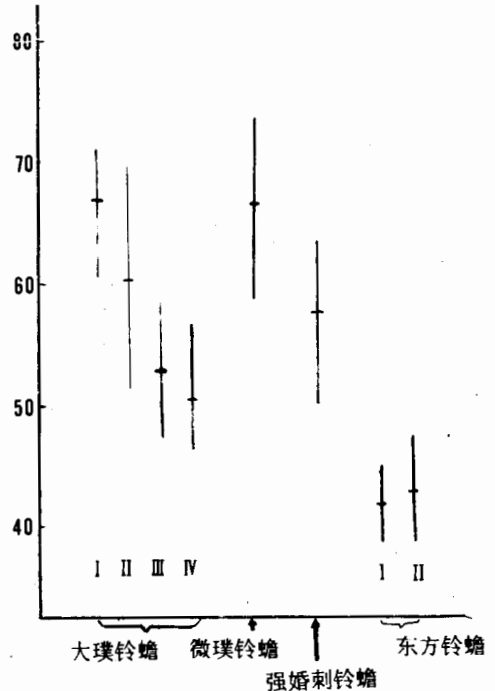


图 4 中国铃蟾属 4 种的头体长变化范围示意图

Fig. 4 Range of snout-vent length of 4 species of *Bombina* from China

(2) 强婚刺铃蟾与微璞铃蟾亲缘关系最近, 具有一个共同祖先, 这一共同祖先与大璞铃蟾又有一个更早的共同祖先, 它与铃蟾亚属的共同祖先可能是一种古老的无尾类的后

裔。

(3) 在所选的 13 个特征中, 腺铃蟾亚属的 3 种具有较多的派生状态, 这说明该亚属是较为特化的一群。

## 2.2 分类讨论

2.2.1 铃蟾属的分类地位问题 铃蟾属的分类地位争议很大。Lanza 等(1975, 1976)用定量血清学的方法研究了盘舌蟾属(*Discoglossus*)、铃蟾属和产婆蟾属(*Alytes*)三者间的亲缘关系, 其结果表明, 铃蟾属与产婆蟾属的亲缘关系较近, 盘舌蟾属与它们的亲缘关系较远。因此, 将铃蟾属与产婆蟾属从盘舌蟾科中分出, 归入了铃蟾科 Bombinidae; 铃蟾类皮肤中分离出的铃蟾肽(bombesin)与产婆蟾皮肤中分离出的产婆蟾肽(alytesin)极为相似(见下图), 都是 13 肽, 二者仅有 2 个氨基酸残基不同, 可以认为是同源分子, 反映出它们间的近缘关系, 类铃蟾肽在盘舌蟾科其他属中没有发现。

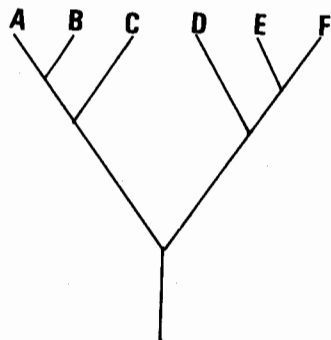
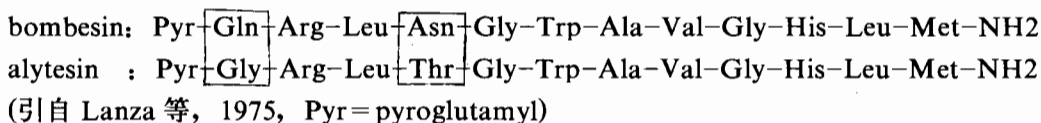


图 3 铃蟾属种间亲缘关系

Fig. 3 Relationships among species of *Bombina*

A: *bombina*; B: *variegata*; C: *orientalis*;  
 D: *maxima*; E: *microdeladigitora*

Maxson 等(1984)通过微量补体结合法得出的结果表明, 铃蟾属与盘舌蟾属亲缘关系较近, 而与产婆蟾属较远, 与 Lanza 的观点相抵触; Cannatella (1985)进行了比较详细的形态解剖研究, 认为盘舌蟾科是一个并系类群, 铃蟾属与巴蟾属(*Barbourulla*)亲缘最近, 将这二属从盘舌蟾科中分出, 建立了 Bombinatoridae。作者(Liu 等, 1993)的核型研究结果表明中国西南部 3 种铃蟾的核型与盘舌蟾属的核型都是  $2n=28$ , 有诸多相似之处, 由此提出二者间亲缘关系可能较近, 与 Maxson 等的结论一致。

综上所述, 铃蟾属究竟与盘舌蟾科中的哪个属亲缘关系最近尚无一致观点, 有的学者将其分出归隶不同的科。实际上, 从已有的资料来看, 铃蟾属与盘舌蟾科的各个类群有密不可分的联系, 因此我们认为, 将铃蟾属仍归入盘舌蟾科为宜。但是, 不管从哪一方面来说, 在盘舌蟾科这

这样一个原始无尾类中, 铃蟾属是最为特化的。

2.2.2 种间亲缘关系和亚属划分 Mertens(1928)认为东方铃蟾由欧洲铃蟾(*B. bombina*)演化而来, 大蹼铃蟾由花铃蟾(*B. variegata*)演化而来。Terent'ev(1949)认为东方铃蟾由大蹼铃蟾演化而来。Stugren(1966)则认为东方铃蟾与花铃蟾之间亲缘较近。以上都是形态研究的结果。Maxson 等(1979)的微量补体结合法研究的结果表明, 欧洲铃蟾和花铃蟾亲缘关系较近, 而东方铃蟾与前二者分化时间较长。Szymura 等(1978)的生化研究结果与 Maxson 的相一致。本工作从形态、核型及同功酶电泳研究(结果将另文发表)都表明, 中

国南部产3种铃蟾是一个共同祖先的后裔, 东方铃蟾的祖先与它们之间分化较早。结合前人的工作, 我们推论铃蟾属的种间亲缘关系如图3。

铃蟾属的亚属划分是由田婉淑等(1984)所提出的, 建立了腺铃蟾亚属 *Glandula*, 下辖中国西南部所产3个种; 铃蟾亚属 *Bombina* 则辖另外3种。我们的结果与之相一致。Dubois(1989)指出亚属名 *Glandula* 已被先占, 将其改为 *Gronbina* Dubois 1989。

2.2.3 铃蟾类的地理变异和亚种分化 欧洲铃蟾 *B. bombina* 是单型种; 花铃蟾 *B. variegata* 可分为4个亚种。Lang(1989)有较详论述。现对中国产4种铃蟾的地理变异和亚种分化问题探讨如下:

(1) 东方铃蟾 *B. orientalis*: 该种分布于中国东北、华北、朝鲜以及俄罗斯远东地区。Kopotkoë(1972)认为该种可以分为两个生态变种: 生活于平原地区的为 *B. o. var. praticola*, 生活于山区森林中的为 *B. o. var. silvatica*。我们对比了青岛平原地区和崂山的标本, 没有发现他所提出的情况。又在比较了中国境内吉林产的标本和山东的标本的外形特征和量度, 也未发现显著差异。

(2) 大蹼铃蟾 *B. maxima*: 刘承钊等(1961)曾指出, 四川昭觉的大蹼铃蟾与云南宾川、邓川、丽江的在体形大小上存在一定差异。后经过我们多年的采集积累, 发现该种分布于金沙江水系云南丽江与四川宜宾之间的大片地区。我们选取了云南境内金沙江不同地段的4个样本群体进行了比较: I 巧家(“下游”); II 大姚(“中游”); III 宁蒗(“中上游”); IV 丽江(“上游”), 从11个量度上, 发现它们显著的差异在于体形的大小, I和II与III和IV间差异系数颇大, 都达到或超过了亚种间的差异。头体长由小到大呈下列趋势:  $IV < III < II < I$ , 即越是上游者体形越小, 且这种差异有其连续性。在其它方面则未发现比较稳定的差别。因此, 大蹼铃蟾是否可分为不同的亚种, 还需进一步通过细胞学和生物化学手段进行深入研究后, 再作决定。关于大蹼铃蟾的模式标本产地, Boulenger(1905)在该种的原始描述中记载为“Tong Chuan Fu”, 国内学者过去都认为是云南邓川, Lang(1988)在文中分布图上标出的“Tong Chuan 附近”与云南东川市位置相吻合, 赵尔宓(1994)也考证应是东川。

(3) 微蹼铃蟾 *B. microdeladigitora* 和强婚刺铃蟾 *B. fortinuptialis*: 微蹼铃蟾的分布除模式标本产地云南景东外, 湖北利川有报道(四川生物所, 1976), 两地的标本腹部色斑有差异。强婚刺铃蟾只发现于广西大瑶山地区。刘承钊等(1961)曾将后者归入微蹼铃蟾, 并指出, 除雄性第二性征差异明显外, 在一般特征上基本相似。其后我们对之进行了形态与繁殖习性的观察比较, 认为将强婚刺铃蟾作为微蹼铃蟾的一个亚种是合适的。

最近叶昌媛等(1994)依据湖北利川的标本发表了利川铃蟾 *B. lichuanensis*, 由于我们未得到标本, 文献资料也不足, 暂不讨论。

2.2.4 铃蟾类的起源与演化 盘舌蟾科起源于欧亚大陆, 可能在新生代大部分时间内广泛分布于北半球, 在新生代晚期由于冰川南侵和中纬度地区干旱地带的分割而走向分化(Savage, 1973; Estes, 1982)。铃蟾类的物种分化可能与第三纪以后欧亚大陆气候和植被的强烈变化相关。

在第三纪初期, 整个欧亚大陆气候温和湿润, 大部分为热带雨林所覆盖, 南北气候分异不明显, 纬向变化小, 很适宜两栖类生长繁衍。但是在第三纪中晚期, 印度板块与欧亚板块相撞, 喜马拉雅山—青藏高原强烈隆起, 当时的气候也随着发生了强烈的变化, 对铃



蟾类的分化产生了很大影响。Stejneger(1907)认为铃蟾类起源于东南亚,而后向北扩散进入欧洲;而 Friant(1960)则认为铃蟾类起源于欧洲,而后向亚洲扩散。后者的观点得到了较为广泛的承认。其中一支,很可能就是那时分布于中国西南部的腺铃蟾类的祖先,后因陆地抬升,气候发生强烈变化,在强大的自然选择作用下开始特化,从而与欧亚北部的铃蟾出现分异。

铃蟾类物种的进一步分化可能与第四纪冰川运动有关。Mertens(1928)认为,欧洲铃蟾和花铃蟾分化是一次或多次更新世冰川分割的结果。东方铃蟾与前二者的分异也可能是冰川分割的结果,只是比前二者之间的分割更早。我们认为,腺铃蟾类的物种分化可能与青藏高原—横断山皱褶的抬升相关。在第四纪,高原上升,河流强烈下切,同时,火山和冰川活动频繁。在所经历 4—5 次冰期—间冰期交替活动中,气候条件变化激烈,各种生物都受到了严重的考验(杨大同等, 1983, 1991)。但是,经过河流切割的高原,高差悬殊,形成独特的立体气候,多样的小生境气候和地理环境,为动物群提供了继续生存、免于绝灭的条件。同时,在严酷的生态环境因素作用下,导致了生物群落向更加特化的方向发展。腺铃蟾类具有较多的特化性状也证明了这一点。大蹼铃蟾和微蹼铃蟾的分异很可能就是在当时的条件下,由于高山和冰川的阻隔作用下发生的。大蹼铃蟾可能是横断山峡谷中的一个种群,由于高山阻隔,与微蹼铃蟾分异,后来经金沙江扩散,形成了现在的分布状况。微蹼铃蟾与强婚刺铃蟾的亚种分化与地理分布的规律尚不清楚,有待进一步的资料积累。

## 参 考 文 献

- 四川生物所, 1976. 湖北西部两栖动物初步调查报告. 两栖爬行动物研究资料, 3: 18—19.
- 田婉淑, 胡其雄, 1985. 横断山地区原始无尾两栖类的分类, 兼记一新亚科及铃蟾属的亚属划分. 两栖爬行动物学报, 4(3): 219—224.
- 叶昌媛, 费梁, 1994. 我国铃蟾属(*Bombina*)—新种(两栖纲: 盘舌蟾科). 两栖爬行动物学研究, 第三辑. 22—25.
- 刘承钊, 胡淑琴, 1961. 中国无尾两栖类. 北京: 科学出版社. 1—364.
- 朱弘复, 1987. 动物分类学理论基础. 上海: 上海科学技术出版社, 1—185.
- 杨大同, 苏承业, 利思敏, 1983. 云南横断山两栖爬行动物研究. 两栖爬行动物学报, 2(3): 37—49.
- 杨大同(主编), 1991. 云南两栖类志, 北京: 中国林业出版社. 1—229.
- 周明镇, 张弥曼, 于小波等(编译), 1983. 分支系统学译文集. 北京: 科学出版社.
- 胡淑琴, 田婉淑, 吴贯夫, 1981. 广西蛙类三新种. 两栖爬行动物研究, 5(17): 111—120.
- 赵尔宓, 1994. 对当前两栖动物学著作的刍见. 四川动物, 13(2): 72—76.
- Duellman W E, Trueb L, 1985. Biology of amphibians. McGraw-HillBook Company. New York: St. Louis, San Frasisco.
- Estes R, Sanchiz B, 1982. New discoglossid and palaeobatrachid frogs from the late cretaceous of Wyoming and Montana, and a review of other frogs from the lanse and Hell Creek formations. *J. Veraebrate Paleontology*, 2(1): 9—20.
- Lang M, 1988. Notes on the genus *Bombina* Oken (Anura: Bombinatoridae) I. Recognized species, distribution, characteristics and use in laboratory. *British Herpetological Society Bulletin*. 26: 6—13.

- Lang M, 1989. Notes on the genus *Bombina* Oken (Anura: Bombinatoridae) III. Anatomy, systematics, hybridization, fossil record and biogeography. *British Herpetological Society Bulletin*, **28**: 43-49.
- Lanza B, Cei J M, Crespo E G, 1976. Further immunological evidence for the validity of the family Bombinidae (Amphibia: Salientia) *Monitore Zool. Ital.* (N. S.), **10**: 311-314.
- Lynch J D, 1973. The transition from archaic to advanced frogs. In: J. L. Vial (ed.), *Evolutionary biology of anurans, contemporary research on major problems*. Columbia: Univ. Missouri Press, 133-182.
- Maxson L R, Szymura J M, 1984. Relationships among discoglossid frogs: An albumin perspective. *Amphibia-Reptilia. J. Brill. Leiden.*, **5**: 245-252.
- Maxson L E R, 1979. Quantitative immunological studies of the albumins of several species of fire-bellied toad, genus *Bombina*. *Comp. Biochem. Physiol.*, **63B**: 517-519.
- Morescalchi A, 1977. Phylogenetic aspects of karyological evidence. In: Hecht, M. K., P. C. Goody and B. M. Hecht (ed.) *Major patterns in vertebrate evolution*. N. Y: Plenum Press. 149-167.
- Morescalchi A, Olmo E, Stingo V, 1977. Trends of karyological evolution in pelobatid frogs. *Experientia*, **33**: 1577-1578.
- Savage M J, 1973. The geographic distribution of frogs: Patterns and predictions. In: J. L. Vial (ed.) *Evolutionary biology of the anurans*. Columbia: University of Missouri Press. 351-445.
- Szymura J M, Farana I, 1978. Inheritance and linkage analysis of five enzyme loci in interepic hybrid of loadlets, genus *Bombina*. *Biochem. Genetics*, **16**: 307-319.
- Короткоё, Ю. М., 1972. К ВИОЛОГИИ ДАЛЬНЕВ ОСТОЧНОЙ ЖЕРЛЯНК, В ПРИМОРСКОМ КРАЕ. ЗООЛОГИЧЕСКИЕ ПРОБЛЕМЫ СИБИРИ, 302.

## ON SYSTEMATICS AND PHYLOGENY OF TOADS OF GENUS *Bombina* IN CHINA

Liu Wanzhao Yang Datong

(Kunming Institute of Zoology, the Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223)

### Abstract

The fire bellied toad genus, *Bombina*, with seven species, which spread throughout various Eurasiatic areas. There are five species of the genus distributed in China. The taxonomy and systematics of *Bombina* was quite confusing. The phylogenetic relationship within this genus had not been fully worked out, which, to some extent, should be due to the lack of data for the five species in China. This work takes out to investigate phylogenetic and classification of chinese members of the genus.

Thirteen osteological, external morphological and chromosomal characters were analyzed. A hypothesis of phylogenetic relationships of the four species is presented. Two groups (clades) are present within the genus: one contains the species *B. fortinuptialis*,

*B. maxima* and *B. microdeladigitora*; *B. orientalis* share the other clade. In the first clade, *B. fortinuptialis* and *B. microdeladigitora* are closely related. Subspecific status of *fortinuptialis* was suggested, because its specific status was weakly supported by morphological and karyological evidences. After comparing 11 external measurements, we found apparent varieties in different populations of *B. maxima*. No geographic varieties of other species were found.

Several authors studied relationships of *Bombina* with other discoglossid groups, and some separated it to erect different families. We summarized the former morphological, karyological, as well as molecular evidences, and considered it's still valid to retain *Bombina* under governing of Discoglossidae.

Finally, we interpreted speciation of *Bombina* by correlating it to paleo-geological evidence.

**Key words** Anura, Discoglossidae, *Bombina*, Systematics, Phylogeny, China