

文章编号: 1007-7847(2000)03-0262-05

亚洲蝮亚科蛇属间系统发生支序分析(蛇亚目: 蝮科)^{*}

郭 鹏¹, 张服基²

(1. 宜宾师范高等专科学校, 中国四川 宜宾 644007; 2. 中国科学院成都生物研究所, 中国四川 成都 610041)

摘 要: 在大量比较形态研究的基础上, 选择了 5 个特征方面 28 个性状, 以支序分析方法探讨了分布于亚洲的蝮亚科蛇 5 属 14 种的系统发生关系. 结果表明: 该亚科蛇类可以划分为 3 个不同的类群, 第 1 个类群包括尖吻蝮属、瘤鼻蝮属、红口蝮属, 它们具有较多的祖征, 代表了该科中的原始类, 其中红口蝮属可能是最原始的类属; 亚洲蝮属单独形成 1 个类群; 第三个类群为原广义的烙铁头蛇属, 包括竹叶青蛇属、原矛头蝮属、烙铁头蛇属、黑绿烙铁头蛇属、莽山烙铁头蛇属, 在该支中, 莽山烙铁头蛇属和黑绿烙铁头蛇属形成姊妹群, 有较多的衍征, 应代表高级的属, 现竹叶青蛇属并不形成单系, 它们是 1 个复杂的类群, 其系统关系有待于进一步深入研究.

关键词: 蝮亚科; 系统发生; 支序; 亚洲

中图分类号: Q959.6 **文献标识码:** A

Cladistic Analysis of the Phylogenetic Relationships among the Crotalinae Genera in Asia (Serpentes : Viperidae)

GUO Peng¹, ZHANG Fu-ji²

(1. Yibin Teachers College, Yibin 644007, Sichuan, China; 2. Chengdu Institute of Biology, the Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, Sichuan, China)

Abstract: 28 characters of 5 aspects, such as external feature, skull, cranial muscles, hemipenis and reproduction, are selected for comparing the phylogenetic relationships among 9 genera, 14 species of Asia crotalinae by a cladistic approach. The results indicate that the crotalinae snakes can be divided into three groups. The first group includes *Deinagkistrodon*, *Hypnale*, *Calloselasma*, representing probably the primitive genera with much more plesiomorphic characters. In this group, *Calloselasma* is most primitive genus in the subfamily. The second group is only *Gloydius*. *Trimeresurus (sensu lato)*, including *Ermia*, *Trimeresurus (sensu stricto)*, *Ovophis*, *Protobothrops* and *Tropidolaemus*, constitute the third group. *Ermia* and *Tropidolaemus* are sister groups, exhibiting many derived

* 收稿日期: 2000-05-30

基金项目: 宜宾师范高等专科学校发展基金资助

作者简介: 郭鹏(1970-), 男, 四川通江人, 宜宾师专讲师, 硕士, 从事两栖爬行动物学研究; 张服基(1946-), 男, 陕西洋县人, 中国科学院研究员, 硕士, 从事两栖爬行动物学研究.

characters, so they are higher genera. The species currently included in *Trimeresurus* (*sensu stricto*) do not form a natural group. It is yet unclear whether they are monophyly or not, hence their taxonomic relationship needs further study.

Key words: crotalinae; cladistic; phylogenetic; Asia

蝮亚科蛇是一类具颊窝、有重要生物医学价值的毒蛇, 现约有 20 属 150 余种, 主要分布于热带、亚热带美洲和热带、亚热带亚洲, 欧洲也有极少量分布^[1]. 该类群在亚洲的分布有: 尖吻蝮属 *Deinagkistrodon*, 亚洲蝮属 *Gloydus*, 瘤鼻蝮属 *Hypnale*, 红口蝮属 *Calloselasma*, 莽山烙铁头蛇属 *Ermia*, 竹叶青蛇属 *Trimeresurus* (*sensu stricto*), 烙铁头蛇属 *Ovophis*, 原矛头蝮属 *Protobothrops*, 黑绿烙铁头蛇属 *Tropidolaemus*, 共计 9 属 50 余种, 集中分布于东南亚及南亚^[2].

作者曾对蝮亚科大部分属种进行了详细的比较形态学研究^[3-7]. 本文将以此为基础, 通过大量的形态特征, 并结合其它相关资料, 对该亚科亚洲种类的属间系统发生关系做支序分析.

1 材料和方法

选取分布于东南亚的蝮亚科 9 属共 14 种为代表, 进行支序分析. 各属及代表种目录如下: 红口蝮 *C. rhodostoma*; 尖吻蝮 *D. acutus*; 莽山烙铁头蛇 *E. mangshanensis*; 短尾蝮 *G. brevicaudus*, 高原蝮 *G. strauchii*, 中介蝮 *G. intermedius*; 瘤鼻蝮 *H. hypnale*; 山烙铁头蛇 *O. monticola*; 原矛头蝮 *P. mucrosquamatus*, 菜花原矛头蝮 *P. jerdonii*; 白唇竹叶青蛇 *T. albolabris*, 竹叶青蛇 *T. stejnegerii*, 乡城竹叶青蛇 *T. xiangchengensis*; 黑绿烙铁头蛇 *T. wagleri*.

本文数据处理采用 PAUP2.4 程序在计算机上完成, 建立支序图, 得出结果.

2 特征分析

据已有的研究^[8, 9], 选取该科中白头蝮亚科的白头蝮 *Azemiops feae* 作为外类群 (*Outgroup*), 并以蝮亚科其它种作为辅助外类群. 以外类群比较 (*Outgroup Comparison*)^[10] 和内群比较 (*Ingroup Comparison*) 方法对性状进行极化 (*Polarity*)^[11]. 最后从外部形态、头骨、头部肌肉、半阴茎和生殖等 5 个方面选取了 28 个稳定的性状, 对上述 14 个分类单元进行支序分析 [“0”代表祖征 (*Plesiomorphic Characters*); “1~3”代表衍征 (*Apomorphic Characters*), 且示同系列越来越高级的特征]. 文中绝大部分数据来自于作者已有的比较形态学研究^[3-7], 部分数据来自文献 (如物种 *C. rhodostoma*, *H. hypnale* 以及 *E. mangshanensis*, *T. Wagleri* 的外部形态性状)^[2, 12, 13].

1) 中段被鳞: 17 行(0), 21(1), 23(2), 25(3); 2) 最大的上唇鳞: 第三枚(0), 第一枚(1); 3) 上唇鳞是否入眶: 入(0), 不入(1); 4) 头部鳞被: 九枚大鳞(0), 5 枚大鳞(1), 全为小鳞(2); 5) 吻端形状: 平(0), 上翘(1); 6) 上唇鳞是否构成颊窝前缘: 不(0), 构成(1); 7) 背鳞: 平滑(0), 较弱(1), 一般(2), 强(3); 8) 半阴茎分叉: 分叉深(0), 浅(1); 9) 半阴茎表面结构: 远端萼, 近端刺, 萼边缘光滑(1), 萼边缘被刺(0); 10) 犁骨环: 完整(0), 不完整(1); 11) 隅骨与夹板骨: 分离(0), 愈合(1); 12) 颊窝边缘形状: 光滑(0), 突起(1); 13) 翼骨齿: 11 枚以上

(0), 8~10枚(1), 8枚以下(2); 14) 翼骨齿列: 超过与外翼骨关节处(0), 不超过(1); 15) 腭骨: 高而细长(0), 扁平(1); 16) 腭骨关节: 马鞍型(0), 不马鞍型(1). 17) 腭骨齿: 2~5枚(0), 0或仅1枚(1); 18) 下颌骨相对头长: < 1.40(0), > 1.45(1); 19) 头宽比头长: < 1.5(0), 1.6~2.0(1), > 2.0(2); 20) 鳞骨长: 不超过脑匣(0), 超过(1); 21) 顶骨骨嵴: 弱(0), 强, T型(1); 22) 后额骨: 与额骨接触(0), 不接触(1); 23) 生殖: 卵生(0), 卵胎生(1); 24) 翼骨毒腺肌: 无(0), 较弱(1), 一般(2), 发达(3); 25) 头部鳞被: 具棱(1), 光滑(0); 26) 鳞骨后端形状: "T"型(1), 其它(0); 27) 毒牙: 毒液管末端开口靠齿内侧(1), 其他(0); 28) 下颌骨突起: 下颌骨后方腹侧有一独特的片状突(1), 无(0).

3 结果与讨论

将14个分类单元的性状根据上述衍征制成性状矩阵, 如表1. PAUP 2.4程序的支序分析后, 通过比较^[11]得到步长为78, 一致性指数为0.538的一个支序图, 如图1.

表1 14种蝮蛇的性状状态分布

Table 1 Distribution of character states of fourteen crotalinae species

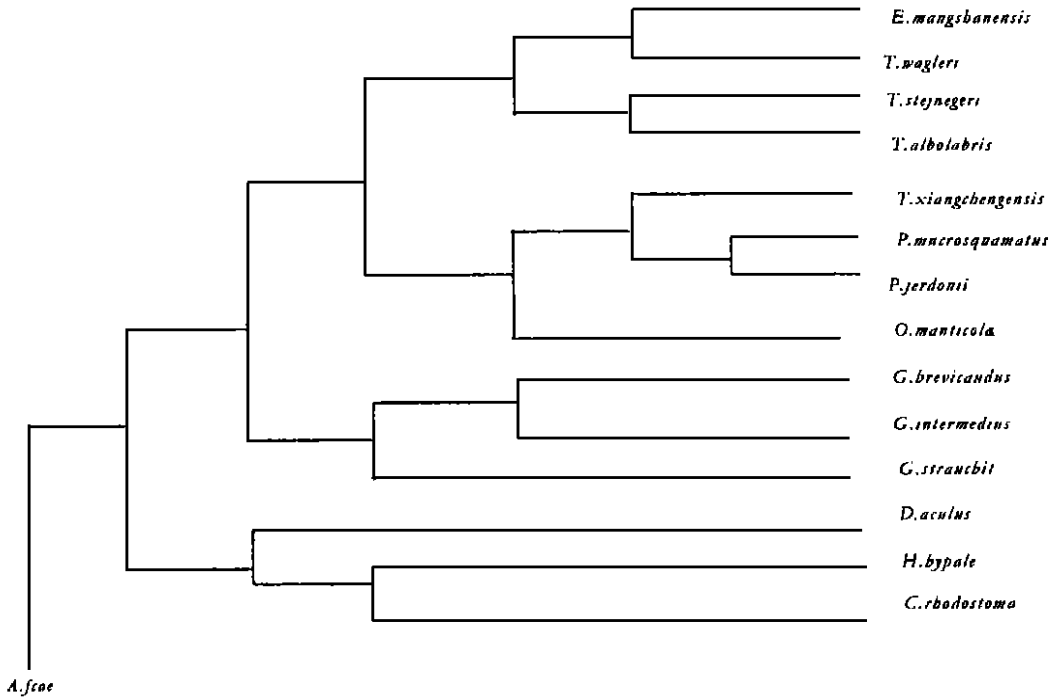
分类单元	1~5	6~10	11~15	16~20	21~25	26~28
红口蝮 <i>C. rhodostoma</i>	1 0 1 0 1	0 0 0 2 0	0 0 0 1 1	0 0 0 2 1	0 0 1 0 0	0 0 0
尖吻蝮 <i>D. acutus</i>	1 1 1 0 1	0 3 0 0 0	0 0 0 1 0	9 0 1 1 1	1 1 0 2 0	0 0 0
莽山烙铁头蛇 <i>E. mangshanensis</i>	3 0 1 2 0	0 1 9 9 0	0 1 1 1 1	1 1 1 0 1	1 0 0 1 0	1 0 0
短尾蝮 <i>G. brevicaudus</i>	1 0 0 0 0	0 1 0 1 0	0 0 1 1 1	0 0 0 2 1	0 0 1 0 0	0 0 0
高原蝮 <i>G. strauchii</i>	1 0 0 0 0	0 1 0 1 0	0 0 1 0 1	0 0 0 2 0	0 1 1 0 0	0 0 0
中介蝮 <i>G. intermedius</i>	2 0 0 0 0	0 1 0 1 0	0 0 1 1 1	0 0 0 2 1	0 0 1 0 0	0 0 0
瘤鼻蝮 <i>H. hypnale</i>	0 1 1 1 1	0 1 0 2 0	0 0 0 1 1	9 0 0 1 0	1 1 0 3 0	0 0 0
山烙铁头蛇 <i>O. monticola</i>	2 2 1 2 0	0 1 0 0 1	1 0 1 1 1	0 0 0 1 0	0 1 0 2 0	0 0 0
原矛头蝮 <i>P. mucrosquamatus</i>	3 0 1 2 0	1 2 0 0 1	0 0 2 0 1	1 1 1 2 1	0 0 1 2 1	0 0 0
菜花原矛头蝮 <i>P. jerdonii</i>	1 0 1 2 0	1 1 0 0 1	0 0 2 0 1	1 1 0 1 1	0 0 1 2 0	0 0 0
竹叶青蛇 <i>T. stejnegeri</i>	1 0 1 2 0	1 1 1 0 1	0 1 1 1 1	0 0 1 1 1	1 0 1 0 0	0 0 0
白唇竹叶青蛇 <i>T. albolabris</i>	1 0 1 2 0	1 1 0 2 1	0 1 1 1 1	0 0 1 1 1	1 0 1 1 0	0 0 0
乡城竹叶青蛇 <i>T. xiangchengensis</i>	1 0 1 2 0	1 2 0 0 1	0 1 2 0 1	1 1 0 1 1	1 0 1 1 0	0 0 0
黑绿烙铁头蛇 <i>T. wagleri</i>	3 0 1 2 0	0 1 9 9 1	0 1 1 1 1	0 0 1 1 1	1 0 1 2 1	1 1 1

注: "0"示祖征, "1~3"示同一特征中越来越高级的衍征状态, "9"示未知状态.

Notes: "0" = plesiomorphic state, "1~3" = higher and higher apomorphis states in transformation series, "9" = unknown states.

从支序图结果显示, 亚洲蝮亚科蛇类9属可以划分为3个大的类群, 尖吻蝮属、红口蝮属和瘤鼻蝮属3属形成一支, 最早从主干上分化出来, 与其他属相比, 他们具有较多的共同祖征, 如: 犁骨环完整, 颊窝边缘光滑, 牙齿数目多, 隅骨与夹板骨分离等, 他们应是该科中较原始的一类. 在该支中, 瘤鼻蝮属和红口蝮属形成姊妹群, 二者有17个共同的特征, 表明他们来自相近共同祖先, 这与先前的形态^[9]和分子生物学研究^[14, 15]结果是一致的. 红口蝮属背鳞平滑, 腭骨突高而尖, 这两个特征与蝮科中最原始的白头蝮^[16]一致, 因而在这一支中, 该属可能又是最早从主干上分出来的一属, 代表该亚科中最原始的属.

亚洲蝮属独立成一支. 该属种类原和前述的3属种类隶于广义的蝮属 *Agkistrodon* (*sensu lato*), 后被相继划分为独立的属. 从支序图看出, 亚洲蝮属与前3属既非姊妹群, 也不



Length= 78.00; Consistency index= 0.538; F-value= 14.10

图 1 14 种蝮蛇系统发生支序图

Fig. 1 Cladogram of the phylogenetic relationships of fourteen crotalinae snakes

形成单系,反映了他们之间的亲缘关系较远. Hoge 等曾将以上 4 属和分布于美洲的蝮属 *Agkistrodon* (*sensu stricto*) 统称为 *Agkistrodonii*^[17], Knight 基于分子生物学实验否定了这一观点^[14]. 本文以形态学性状为主的支序分析支持了 Knight^[12] 的观点, 认为 *Agkistrodonii* 是无效的.

第三支包括 *Ermia*, *Trimeresurus* (*sensu stricto*), *Ovophis*, *Protobothrops*, *Trapidolaemus* 5 属, 他们形成一自然类群, 是该亚科中最后分化出的一支. 现在的竹叶青蛇属 *Trimeresurus* (*sensu stricto*) 共有 20 余种^[2], 主要分布于我国的东南部、日本、菲律宾等地. 本文选择了 3 种进行支序分析, 但分析的结果显示, 三者并不形成单系, 而是竹叶青蛇和白唇竹叶青蛇亲缘关系较近, 形成一类, 而乡城竹叶青蛇却与原矛头蝮属形成一类. 张服基对该类群我国部分种类的头骨进行了比较研究, 认为该属是一个较为复杂的类群, 他进一步将其划分为两个种组^[5]. Kraus 等的分子生物学研究结果亦对这一属是否为自然类群提出了质疑^[15]. 作者曾对该属我国 4 种的半阴茎形态进行了详细的比较研究, 并与该属其他种类作了比较, 结果也表明了该属蛇在半阴茎特征上分化较大, 至少可以划分出 4 个不同的种组 (文章另发). 本文的支序分析和先前的形态和分子研究结果相吻合, 反映了该属可能并非单系. 因此对该属有进一步深入研究的必要.

莽山烙铁头蛇属和黑绿烙铁头蛇属均为单种属, 分布区较为狭窄, 在支序图中他们形成姊妹群, 二者具有较多的共同衍征, 如: 中段背鳞 25 行, 上唇鳞不构成颊窝前缘, 鳞骨后端膨大成“T”型等. Brattstrom 曾认为黑绿烙铁头蛇是烙铁头蛇类甚至蝮亚科中最为原始的^[9];

张服基通过对烙铁头蛇类属间系统发生关系的研究后,指出黑绿烙铁头蛇是从烙铁头蛇类原始主干上较早分化出的一属,而莽山烙铁头蛇是比黑绿烙铁头蛇保留了较多原始性状而又不同于其他属的独立分支^[5]. 本文的支序分析表明,两属具有较多的进步特征,应代表较进化的属,这与前两者的观点有所不同,因此上述两属的地位尚需进一步研究.

致谢:承蒙赵尔宓研究员对本文初稿提出了修改意见,在此致谢!

参考文献:

- [1] CAMPBELL J A, BRODIE E D Jr. Introduction [A]. CAMPBELL J A. Biology of the Pitvipers [C]. Selva, Tyler: The University of Texas at Arlington, 1992.
- [2] 赵尔宓, 黄美华, 宗愉, 等. 中国动物志, 爬行纲 (第三卷), 有鳞目, 蛇亚目 [M]. 北京: 科学出版社 (ZHAO E M, HUANG Mei-hua, ZONG Yu, et al. Fauna Sinica, Reptilia (Vol-III), Squamata, Serpentes [M]. Beijing: Science Press), 1998.
- [3] 张服基, 赵尔宓. 烙铁头属六种的头骨形态特征和种间关系研究 [A]. 赵尔宓. 从水到陆 [C]. 北京: 中国林业出版社 (ZHANG F J, ZHAO E M. Morphological characteristics of the skull of six species of genus *Trimeresurus* (Serpentes: Viperidae), with reference to interspecific relationships [A]. ZHAO E M. From water onto land [C]. Beijing: China Forestry Press), 1990. 79-86.
- [4] 张服基. 烙铁头属 *Trimeresurus* (*sensu lato*) (蛇亚目: 蝰科) 的形态分类学研究 [A]. 赵尔宓. 中国黄山国际两栖爬行动物学学术会议论文集 [C]. 北京: 中国林业出版社 (ZHANG F J. Division of the genus *Trimeresurus* (Serpentes: Viperidae), based on the morphology of their skulls [A]. ZHAO E M, Proceeding of the First Asian Herpetological Meeting [C]. Beijing: China Forestry Press), 1993. 48-57.
- [5] 张服基. 烙铁头蛇类的属间系统发育关系探讨 (蛇亚目: 蝰亚科) [J]. 两栖爬行动物学研究 (ZHANG F J. Study on the taxonomy and phylogeny between genera of *Trimeresurus*-group (Serpentes: Viperidae) [J]. Acta Herpetol Sinica), 1995, (4, 5): 105-111.
- [6] 郭鹏, 张服基, 陈跃英. 中国蝮蛇头骨形态比较及分类学讨论 (蛇亚目: 蝮亚科) [J]. 动物学研究 (GUO P, ZHANG F J, CHEN Y Y. Comparative studies on the skull morphology of Chinese species of *Agkistrodon* and *Deinagkistrodon*, with discussion on their classification (Serpentes: Crotalinae) [J]. Zool Res), 1999, 18(6): 415-420.
- [7] GUO P, ZHANG F J, CHEN Y Y. The hemipenes of Chinese species of *Deinagkistrodon* and *Gloydus* (Serpentes: Crotalinae) [J]. Asiatic Herpetol Res, 1999, 8(1): 38-42.
- [8] 张服基. 白头蝰亚科 Azemiopinae, 蝰亚科 Viperinae 和蝮亚科 Crotalinae 头骨形态特征及其系统发育关系 [A]. 江耀明. 两栖爬行动物学论文集 [C]. 成都: 四川科学出版社 (ZHANG F J. Comparisons of skull of three subfamilies in the family viperidae (Reptilia: Serpentes), and a discussion on their phylogenetic relationships [A]. JIANG Y M. Collected papers on herpetology [C]. Chengdu: Sichuan Publishing House of Science and Technology), 1992. 35-46.
- [9] BRATTSTROM S H. Evolution of the pit vipers [J]. Trans Diego Soc Nat Hist, 1964, 13(11): 185-268.
- [10] 黄大卫. 支序系统学概论 [M]. 北京: 中国农业出版社 (HUANG D W. An introduction to cladistics [M]. Beijing: China Agricultural Press), 1996.
- [11] 何继满. 分支系统学的外群分析方法中外群性状状态确定的方法 [J]. 动物学报 (HE J M. A discussion about the determination of character states of outgroups in outgroup analysis in cladistics [J]. Acta Zoologica Sinica), 1997, 43(1): 108-109.

足式为: 、 、 、 。腹部背面黄褐色, 斑纹灰黄色。心斑矢状, 肌痕 2 对, 前 1 对小, 位于心斑中外侧, 后 1 对大, 位于心斑稍后、外侧。山形纹 3 个, 两侧有不规则深色斑。腹部腹面淡赤褐色, 在亚轴位置上有黑褐圆斑 3 对, 菱斑 1 个, 八字纹 1 对。腹后半缘有 2~3 对灰黑色斜纹与背面相连。纺器黄褐色。外雌器横向椭圆形, 前半有宽大的月状交媾腔(图 , 3)。纳精囊长管状, 呈 U 型山形纹弯曲并紧靠成团(图 , 4)。

雄蛛尚未发现。

巨蟹蛛属种类的外雌器后半部呈球状隆起的种类不多, 如鳞片巨蟹蛛 *Heteropoda squamacea* Wang, 1990^[1], 樟木巨蟹蛛 *Heteropoda zhangmuensis* Hu et Li, 1987^[2], 双球巨蟹蛛 *Heteropoda bibulba* Xu et Yin, 2000^[3]。本新种虽稍有隆起, 不同于上述 3 种, 其内部结构则与双球巨蟹蛛 *Heteropoda bibulba* Xu et Yin, 2000^[3]相似。但有以下不同点: 1) 个体较小, 腹部背面斑纹不同; 2) 外雌器后半部稍有隆起但不呈双球状, 交媾腔呈半月形, 后者呈倒梯形; 3) 纳精囊 U 型, 后者呈长肾形。

参考文献:

- [1] 王家福. 我国南方巨蟹蛛属六新种(蜘蛛目: 巨蟹蛛科) [J]. 四川动物(WANG Jia-fu, Six new species of the genus *Heteropoda* from South China (Araneae, Heteropodidae) [J]. Sichuan Journal of Zoology), 1990, 9(3): 7-11.
- [2] 胡金林, 李爱华. 中国西藏自治区农林蜘蛛(1) [J]. 西藏农业昆虫. 蜘蛛, 植病及杂草 (HU Jing-lin, LI Ai-hua. The spiders collected from the fields and the forests of Xizang Autonomous Region, China. (1) [J]. Agricultural Insects, Spiders, Plant Diseases and Weeds of Xizang), 1987, 1(1): 372.
- [3] XU Xiang, YIN Chang-min. One new species of the genus *Heteropoda* from China (Araneae: Heteropodidae) [J]. Acta Laser Biol Sinica, 2000, 9(1): 37-39

(上接第 266 页)

- [12] GLOYD H K, CONANT R. Snakes of the *Agkistrodon* complex: a monographic review [M]. Oxford (Ohio): Soc Study Amphib Reptil, 1990. 614.
- [13] BOULENGER G A. Catalogue of the snakes in the British Museum (Nat Hist), Vol: [M]. London: British Museum (Nat His), 1896. xiv, 727.
- [14] KNIGHT A, DENSMORE L D, RAEL E D. Molecular systematic of the *Agkistrodon* complex [A]. CAMPBELL J A. Biology of the Pitvipers [C]. Selva, Tyler: The University of Texas at Arlington, 1992. 49-70
- [15] KRAUS F, MINK D G, BROWN W M. Crotaline intergeneric relationships based on mitochondrial DNA sequence data [J]. Copeia, 1996, (4): 763-773.
- [16] MARX H, GEORGE B R. Phylogenic analysis of fifty characters of advanced snakes [J]. Fieldiana Zool, 1972, 63(1): 1-321.
- [17] HOGE A R, ROMANO-HOGE. Poisonous Snakes of the World (part I), Check list of the Pitvipers, Viperioidea, Viperidae, Crotalinae [J]. Men Inst Butantan, 1978-1979, 42-43: 179-310.