

白颌大角蟾三个种群分化的研究*

杨大同 刘万兆 饶定齐 何远辉

(中国科学院昆明动物研究所 昆明 650223)

摘要 白颌大角蟾(*Megophrys lateralis*)广布东南亚一些国家和地区。现选择分布在中国云南境内的白颌大角蟾的3个彼此隔离种群,选用它们稳定而可量的性状进行了聚类分析,以检查3个种群的相似和趋异程度,借以评估是否达到亚种或种级水平。结果表明:3个种群分化尚未达到种级水平。估计这3个种群实现隔离和性状趋异的时间可能在横断山抬升的中期以后,即第四纪的上新世末至更新世初,山脉抬升至某一高度后,环境分异渐趋显著,种群适应环境变化,性状从微小变异的积累,分化才趋于明显。研究中发现,这些种群性状变异仍然是小的和连续的,甚至是不稳定的,没有出现间断性的鉴别性状,故尚未达到种级水平。3个种群中,以云南西北贡山县独龙江河谷的种群分异更明显,即使如此,如要作为一个亚种对待,亦感性状分异之不足。相似率表示出,腾冲、景东2种群相似程度最大,可相聚一起,只能作白颌大角蟾的不同地理隔离种群。费梁等(1990, 1992)将景东种群描述为“腺角蟾 *Megophrys glandulosa*”。作者所运用前耳骨(protoica)入眶、额顶骨(fronto-parietal)与鳞骨(squamosal)分开或彼此相接两种状态作为种的主要划分依据。事实上,白颌大角蟾的3个种群的任何一个都存在这两种状态,可见是不稳定的;加之,把体侧疣粒和颞褶后端膨大状态、趾侧缘膜宽或窄等皮肤附属性状也当作鉴别性状运用,那么在运用之前,如果缺少恰如其分的定量处理,不用相对值的平均值比较其大小,仅用肉眼来判定,其结果,难以避免因先入为主而导致误定,故腺角蟾不能作为一个有效种。

关键词 物种形成, 种群分化, 白颌大角蟾, 端始种, 隔离

物种形成,应始于地理隔离种群或端始种(incipient species)在环境变化的影响之下,逐渐适应环境→产生新的需求→产生生理上的反应→产生新的行为→形成不同习性→产生新的结构→形成新的物种。这个过程完全在自然选择过程中逐步实现(迈尔, 1982)。因此,研究具有地理隔离种群形态上的趋异现象,将是研究物种形成最为重要的手段之一。当然,最好是选择广布种或多型种或多型属为研究对象。白颌大角蟾是1个分布较为广泛的物种,有众多的彼此地理隔离的种群。其间,性状上也必定表现出差异,这种差异能否达到亚种或种级水平,对物种形成研究确有学术价值。

1 白颌大角蟾的研究背景和方法

1.1 白颌大角蟾的研究历史

Anderson (1871)以印度加尔各答博物馆的标本,定为白颌大角蟾 *Ixalus lateralis*

* 国家自然科学基金资助项目

(*Mergophrys lateralis*), 没给出模式标本产地。之后, 1879年又把八莫以下30英里, 伊洛瓦底江左岸所采获的标本与模式标本比较, 仅提及八莫标本与模式标本基本一致, 但略有差异。Anderson当年在中国滇西考察的路线最远达到腾越, 即现今的腾冲; 刘承钊(1961)所列白颌大角蟾的模式产地为大吉岭; Frost(1985)把该种的模式产地泛指为“云南西部”, 显然腾冲也应属模式产地, 依此理推腾冲的标本也应属地模标本。百多年来, 经众多学者调查, 这个物种广泛地分布在 20° — 30° N, 90° — 115° E范围内, 如孟加拉, 印度东北部, 缅甸东北部, 中国云南、广东、湖南, 越南北部和老挝(?)等地。这样广泛分布的物种, 可以估计, 它应该有相当多的彼此相互隔离的种群分布在区内。在这样大的一个空间里, 也绝没有两个完全一样的生境, 适应不同生境的种群, 在性状上也必定会存在较多的趋异现象。何况同一个种群中的不同个体也都不一样, 这也是生物多样性客观存在的一种现象。费梁等(1990, 1992)把分布在云南景东的种群与非地模标本的勐养标本进行比较, 定为腺角蟾 *Megophrys lateralis*。至于这个种群和其它种群性状趋异的程度, 是否能达到亚种乃至种级, 尚待研究。

1.2 3个种群的生态环境

1.2.1 贡山独龙江种群 分布在 28° N, 98° E高黎贡山西坡, 伊洛瓦底江发源支流之一, 恩梅开江的一支, 独龙江河谷两岸海拔1300—2000 m的小山溪中, 该地属于横断山区西缘。河谷中, 1年分旱、雨两季, 10月至次年1月为旱季, 但仍有少量降水, 其它月份为雨季, 这里因受阿萨姆多雨气候影响而多雨, 河谷海拔1300—2000 m, 季雨林因耕作而被破坏, 全改变成为农作区。低海拔地区主要种植水稻, 1800 m以上都种植玉米。由于纬度较之其它两地更加偏北, 河谷的植被显然也不相同。

1.2.2 腾冲大蒿坪种群 分布于 25° N, 98.5° E高黎贡山西坡, 该地每年5月至10月为雨季, 雨量充沛, 其余月份为旱季; 种群分布在海拔1800—2200 m的农作区山溪中, 全为旱生作物, 如玉米等。主要为常绿阔叶林和云南松林植被。由于所踞纬度大致与景东相同, 主要植被类型大同小异。旱、雨到来的季节大致相同, 降水量略高于景东。

1.2.3 景东种群 景东无量山西邻澜沧江(湄公河上游), 东与哀牢山平行南延, 种群分布在 23° N, 101° E无量山东西两坡面, 海拔2000—2200 m的山溪中; 四周为农作环境, 以常绿阔叶林和次生的云南松林为主要植被。全年分旱季和雨季, 雨季雨量充沛。

2 研究方法和原则

由于不可能得到更多的隔离种群的随机抽样标本, 故只能以云南产的3个彼此隔离的种群抽样标本为研究对象。研究中强调地模种群抽样; 尽可能去掉不稳定性状; 强调随机。3个种群中, 腾冲种群为地模标本, 以该种群的性状为标准, 作为比较的基础, 是最为恰当的。运用3个种群的稳定而且属可数的性状, 每个种群所用的标本均为成年的雄性, 解剖的标本数都在4个以上(全为雄性), 尽量使研究的条件一致, 可望得到可靠的研究结果。我们用聚类方法(杨大同等, 1990)对3个种群共有的14个性状进行计算处理, 得到种群之间的相似率, 再依此推导出3种群间的亲缘关系。同时借以判定3个种群的性状趋异, 是否达到亚种或种的水平。

3 种群性状分析与取舍

3.1 可量性状与体长之比的平均值(取小数点后4位数; C1=性状1、C2=性状2……; I代表贡山独龙江种群; II腾冲种群(地模); III景东种群。数字符号用于表中)。

- C1. 头长/体长(head length / SVL)
- C2. 头宽/体长(head width / SVL)
- C3. 吻长/体长(snout length / SVL)
- C4. 鼻间距/体长(distance between nostrils / SVL)
- C5. 眼间距/体长(distance between eyes / SVL)
- C6. 眼睑宽/体长(eyelid width / SVL)
- C7. 眼径/体长(diameter of eye / SVL)
- C8. 鼓膜/体长(diameter of tympanum / SVL)
- C9. 前臂和手长/体长(length of forearm and hand / SVL)
- C10. 手长/体长(hand length / SVL)
- C11. 后肢长/体长(leg length / SVL)
- C12. 胫长/体长(tibia length / SVL)
- C13. 跗足长/体长(tarsalia and foot length / SVL)
- C14. 足长/体长(foot length / SVL)

3.2 头骨性状分析

3.2.1 鳞骨、额顶骨和前耳骨 在3个种群的采集标本中随机抽样并解剖了14个白领大角蟾标本(景东6♂♂, 腾冲4♂♂, 贡山4♂♂), 发现前耳骨本就是眼眶后壁的组成部分, 鳞骨和额顶骨在眶后缘彼此相向沿眼眶延伸, 彼此相接, 并覆盖(贴)于前耳骨之上, 从头骨背面观之, 正所谓“前耳骨不入眶”; 另一种情况是前耳骨与鳞骨彼此相向延伸, 但不相接, 从头背面观之, 则表现出“前耳骨入眶”的状态。这二种状态在3个种群中都存在。如此变化的性状无疑不能当作稳定性状使用。更不能用作物种鉴别性状(参看图1)。只能作为描述物种形态的内容之一。

3.2.2 关于表皮附属物作为分类性状运用。这些性状变异颇大, 也难于用文字进行描述。但如在进行性状比较时, 首先就应该把这些特征定量化, 把这些量与个体自身的某一部分的稳定易测性状的长度比的平均值, 再与之比较, 正所谓“同等条件”, 这才具有可比较性, 才能衡量种群间、亚种间和种间的差异大小。其结果才有说服力。否则, 将无法避免主观臆断的弊病。使结果与客观存在大相径庭, 造成混乱。

4 可数性状的处理及其种群间的亲缘关系

4.1 种群14个可量性状矩阵(与体长的相对值)

表1 3种群的14个性状相对值的原始数据矩阵

Tab. 1 Original numeral matrix X

种群	性别	C1	C2	C3	C4	C5	C6	C7	C8	C9	C10	C11	C12	C13	C14
I	15♂♂	0.4009	0.4046	0.1414	0.1288	0.1058	0.1072	0.1341	0.0566	0.4949	0.2913	1.8828	0.6038	0.8125	0.5542
II	11♂♂	0.3884	0.3850	0.1324	0.1181	0.0939	0.0974	0.1311	0.0584	0.4672	0.2708	1.8207	0.5787	0.7787	0.5284
III	14♂♂	0.3695	0.3902	0.1199	0.1139	0.0971	0.0935	0.1205	0.0595	0.4648	0.2675	1.7865	0.5681	0.7596	0.5225

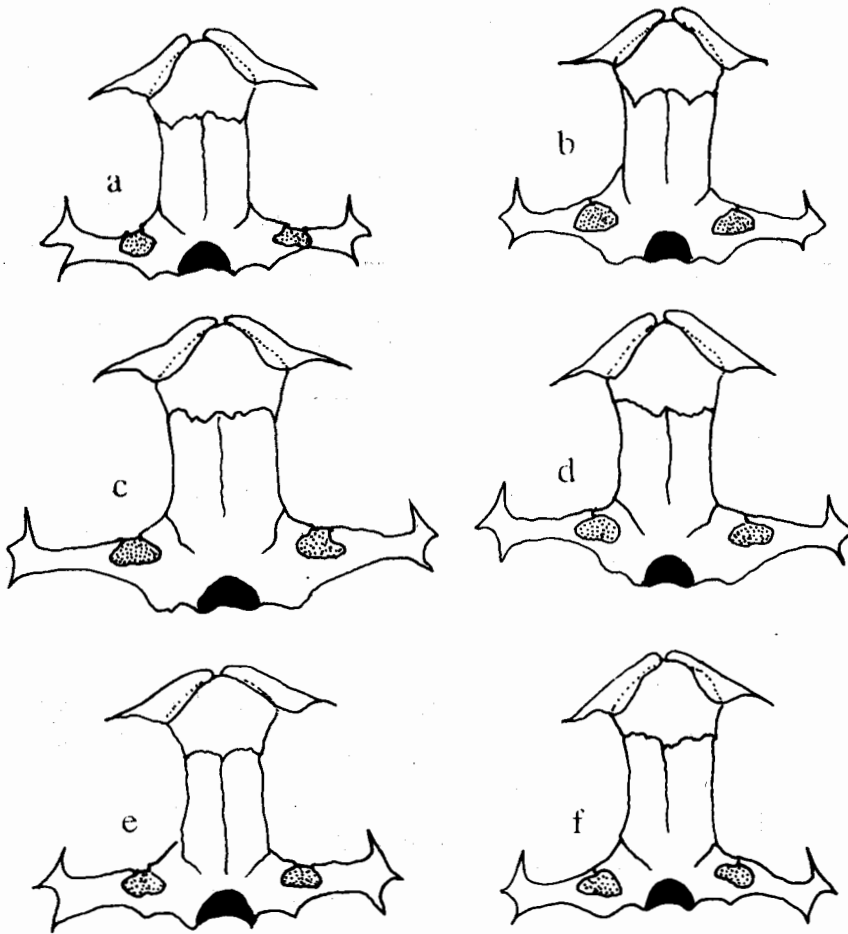


图1 白颌大角螯头骨背面观

Fig. 1 The skulls of *M. lateralis* from above

额顶骨与鳞骨相向延伸不相接: a. 贡山 730354, ♂ × 2; c. 景东 75Ⅱ0149, ♂ × 2; e. 腾冲 82065, ♂ × 2. 额顶骨与鳞骨相向延伸并相接: b. 贡山巴坡 730332, ♂ × 2; d. 景东 75Ⅱ0224, ♂ × 2; f. 腾冲 820678 ♂ × 2.

fronto-parietal contact with squamosal: a. Gongshan 750354 ♂ × 2; c. Jingdong 75Ⅱ0149 ♂ × 2; e. Tengchong 82065, ♂ × 2. fronto-parietal no contact with squamosal: b. Gongshan 730332, ♂ × 2; d. Jingdong 75Ⅱ0224, ♂ × 2; f. Tengchong 820678, ♂ × 2.

4.2 欧氏距离矩阵

按欧几里德距离公式:

$$d_{ij} = \sqrt{\sum_{k=1}^{14} (X_{ik} - X_{jk})^2} \quad (1)$$

$i = \text{I, II, III (种群)}$ $j = \text{C1, C2, C3 (性状代码的相对值)}$, $n = 14$ (样品 samples)

$$r_{ij} = 1 - \frac{d_{ij}}{d_{\max}} \tag{2}$$

$$S_{ij} = \bigvee_{k=1}^n \{r_{ik} \wedge r_{jk}\} \tag{3}$$

按公式得欧氏距离矩阵(表 2)。

表 2 欧氏距离矩阵

Tab. 2 Euclid's distance matrix

	I	II	III
I	0	0.092	0.1347
II	0.092	0	0.0480
III	0.1347	0.048	0

表 3 模糊等价关系距离矩阵

Tab. 3 Dim matrix of equal values R

	I	II	III
I	1	0.3171	0.3171
II	0.3171	1	0.6367
III	0.3710	0.6367	1

把表 2 转换成模糊等价关系距离矩阵(见表 3)。

表 4 3 种群间相似率

Tab. 4 The similar ratio between three populations

序号	种群	相似率
1	II, III	0.6367
2	(II, III) I	0.3171

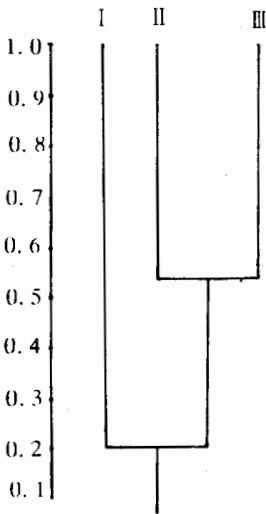


图 2 白颌大角蟾 3 个种群的亲缘关系
Fig. 2 Proposed phylogenetic relations between three populations of *M. lateralis*

按模糊等价关系可排出 3 种群间相似率。

4.3 按种群间相似率作图表示 3 个种群间的亲缘关系(图 2)

5 结果和讨论

5.1 关于种群分化问题。通过 14 个可量性状相似率的运算，结果发现腾冲种群与景东无量山种群最为相似，亲缘关系较之与贡山独龙江种群更为密切，可见 2 种群的分化或趋异不甚明显；贡山独龙江种群的分化则较前二者明显些，从宏观环境的差异，便可预计 3 个种群有出现性状分异的可能性，其结果是大体形态所表现出的性状变异是连续的，没有出现明显的间断，在分类学上还没有表现种级水平区别的性状。上面的讨论

仅仅是形态学方面的，有待于作进一步地参合细胞生物学，以及分子生物学等多学科手段研究，并进行综合分析，方能使结论更趋于正确。

5.2 对广布种白颌大角蟾产于云南的 3 个彼此隔离种群的性状进行了分析，其结果如下：前耳骨本是眼眶后壁的组成部分，从头之背面观，额顶骨与鳞骨彼此都沿眶后缘相向延伸，于是出现了相接或不相接两种状态：一是延伸长部分彼此相接，且覆盖(或贴)在前耳骨的眶缘之上，从背面观之，“前耳骨不入眶”，但前耳骨除覆盖部分之外的眶内壁部分仍然是构成眼眶后壁的主要成分；另一种是延长部分彼此不相接，眶后缘上方的前耳骨完

全裸露, 于是出现了“前耳骨入眶”。在我们研究的 3 个种群中, 每个种群都有上述两种现象存在, 可见这延长部分之长短是问题的关键所在, 又是极不稳定的。不能用作种间、亚种间或种群间的鉴别性状。此一性状的变化特别提醒我们: 研究自然界物种必须持种群概念, 强调研究(解剖)对象的数量, 尤其在对一个种的考察范围越来越宽、种群数也大量增加的情况下, 定一个种有必要研究各个种群的全貌, 这样可以杜绝因标本太少而造成误定, 更可避免给分类系统造成混乱。

5.3 对于一些易变的, 非可量性状的运用, 如颞褶后端膨大、背部或体侧疣粒大小、趾间蹼或缘膜宽窄等性状使用时, 尤其在用作鉴别性状时, 我们建议必须定量化, 并用相对值的平均值(群体概念)进行比较。否则, 就难免因先入为主而失真。我们尝试测定 3 个种群的颞褶后端膨大的最宽度和体侧疣粒最长径, 以此作为指标, 分别与自身之吻长或眼径或手长等之比的总平均值进行比较, 结果发现该性状在景东种群中, 颞褶膨大程度反不如腾冲者。这样进行比较的优点在于, 不仅注意到了性状本身大小(绝对值), 而且也因为用的是平均值, 故就注意到了样本的全貌。其实这性状是有可能随着个体的增大而增大, 或者伴随着个体变小它也小, 或者完全相反, 总之, 不管测量的结果如何, 运用相对值, 足以把一些人为主观所引起的弊病减小到最小限度。

5.4 产于景东的白颌大角蟾种群之所以被定为腺角蟾 *Megophrys glandulosa* 则有 3 个原因而不能成为有效种: 其 1 是这个种群与腾冲的地模种群的性状分化不明显; 其 2 是定新种时, 作者所运用的最为主要的鉴别特征如前耳骨入眶与否、额顶骨与鳞骨相接与否等, 在每个种群中都存在, 是不稳定性状; 其 3 是新种的对照标本产自云南勐养, 虽然是白颌大角蟾, 显然也存在变异, 这样比较当然不恰当, 岂不是模式标本就失去了学术价值。这样的比较也就失去了一个客观的标准, 以致用变量去比变量得到的结果是混乱的, 不可信的。而且又运用了没有进行过定量处理的性状作鉴别特征, 无疑难以避免有先入为主的成分。

参 考 文 献

- 刘承钊, 胡淑琴, 1961. 中国无尾两栖类. 北京: 科学出版社, 1—364.
- 费 梁, 叶昌媛, 黄永昭, 1990. 中国两栖动物检索. 重庆: 科学技术文献出版社重庆分社, 1—364.
- 费 梁, 叶昌媛, 黄永昭, 1992. 中国锄足蟾科角蟾属二新种的描述(两栖纲: 无尾目). 动物学研究, 13(1): 5—12.
- 杨大同, 何远辉, 1990. 中国西南齿蟾亚属无耳蟾群内亲缘及乡城齿蟾的一新亚种(从水到陆——刘承钊教授诞辰九十周年纪念文集), 蛇蛙研究丛书, 1: 204—209.
- E. 迈尔, 1982. 生物学思想发展的历史. 涂长晟译. 成都: 四川教育出版社, 1—1144.
- Anderson John, 1871a. A report on the expedition to western Yunan [sic] via Bhamo Superintendent Govt. Print., Calcutta, (1) 3 xii, errata, 458.
- Anderson John, 1871b. A list of the reptilian accession to the India Museum, from 1865 to 1870, with a description of some new species. *Jour Asiatic Soc. Bengal*, Calcutta, 40(part 2, no. 1): 12—39.
- Anderson John, 1879. Anatomical zoological researches: Comprising an account of the two expeditions to western Yunnan in 1868 and 1875. In: *Reptilia and Amphibia*. London. 2: 705—860.
- Frost D R, 1985. *Amphibian species of the World*. Lawrence, 1—732.

Maslam G, 1971. The anatomy of the frog. Amsterdam, 1-441.

Zhao Ermi, Kraig Adler, 1993. Herpetology of China. Soc. Stud. Amphi. Rept. with Chin. Soc. Stud. Amphi. Rept., 1-522.

STUDIES ON THE DIVERSITY OF THREE POPULATIONS OF *Megophrys lateralis*

Yang Datong Liu Wanzhao Rao Dingqi He Yuanhui

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

Abstract

A population of one same species could adapt changing environmental facts of its own, including food sources, breeding sites, microclimate of habitat, which will undoubtedly cause transformation of behavior, habits, external and internal characteristics, until form diversified population. Some of these populations would arise to a subdivision into subspecies or even independent species.

Megophrys lateralis was widely distributed in many countries in southeastern Asia. Certainly, there are a lot of the isolates of this species in Indo-Malaya region. In the course of the origin, of course, must relate to the similarity between populations. As indicated by the dim clustering analysis, we found the transformation of characters are continuous, in three populations of *M. lateralis*, none of the characteristic reached subspecies level. However, *M. glandulosa* which is not a valid species. Because of using unstable characters, such as fronto-parietal separated from squamosal by prootica, unmeasurable characteristics, for example, swelling of posterior of temporal fold and tubercles in size etc. We propose that all of utilize unmeasured characters should determine in size and to calculate ratio with a length of part of body, In such case, one can avoid the fault result.

The similarity between populations of *M. lateralis* show that the population of Jingdong is similar to that of Tengchun, both are a little different from that of Gongshan. Even though there are some little transformations, yet these disparities are not a sign for a level of species, such as the tubercles and posterior of temporal fold in size, which increase accompanying with body size.

Key words Origin, Diversity of population, *Megophrys lateralis*, Incipient species, Reproduction isolation