

钝头蛇属 *Pareas* (蛇亚目: 钝头蛇科) 系统分类研究进展

郭玉红*

乐山师范学院生命科学学院 乐山 614000

摘要: 钝头蛇属 (*Pareas*) 蛇类形态高度保守, 种间形态差异微弱。以分子系统学方法为中心的整合分类方法的应用, 为本类群分类难题的解决作出了重要贡献, 近 8 年有 9 个新种得以描述, 其中, 仅在近 3 年就增加了 7 个新种, 并有 6 个同物异名被恢复。本文依据最新研究成果, 对近期钝头蛇属蛇类系统分类研究成果进行了综述, 并斟酌中文种名, 整理了物种名录, 并编制了分类检索表。截止目前, 钝头蛇属共有 26 种, 其中在我国有分布的 18 种, 中国特有种 9 种。同时, 对研究中存在的问题进行了探讨, 并对下一步工作提出了建议: 本属物种多样性估计过低、标本采集覆盖范围不足、证据使用不甚全面, 大范围密集采样以及系统发育基因组学方法的应用有助于本类群系统关系的最终解决。

关键词: 钝头蛇科; 分类学; 系统学; 分类检索表

中图分类号: Q959 文献标识码: A 文章编号: 0250-3263 (2023) 02-307-11

Research Progress on the Systematics of the Genus *Pareas* (Serpentes: Pareidae)

GUO Yu-Hong

College of Life Science, Leshan Normal University, Leshan 614000, China

Abstract: The morphology of the genus *Pareas* is highly conservative, and the morphological differences between different species are subtle. The application of the integrative taxonomic approach centered on molecular systematics has made important contributions to the solution of the classification problems of this group. In the past eight years, 9 new species have been described (7 of them have been added in the last three years), and 6 synonyms have been resurrected. Based on the latest literature achievements and the investigation data over the years, this paper describes the progress of the classification of the genus *Pareas*, sorts out its species checklist, compiles the identification key, and clarifies the current species of the genus *Pareas* in China. Up to now, there are 26 species in the genus *Pareas*, including 18 species in China, which are distributed in the vast areas of the south. The paper also discusses the existing problems in the study and puts forward suggestions for the future work: the species diversity of the genus is highly underestimated, the

基金项目 国家自然科学基金项目 (No. 31460558), 遗传资源与进化国家重点实验室开放课题 (No. GREKF17-08);

第一作者介绍 郭玉红, 男, 博士; 研究方向: 动物学; E-mail: gyhharry@126.com。

收稿日期: 2022-10-07, 修回日期: 2023-01-09 DOI: 10.13859/j.cjz.202302015

sampling coverage is still insufficient, and the research method is still simple. The large-scale intensive sampling and the application of phylogenomic methods are helpful to the final solution of the phylogenetic relationship of this group.

Key words: Pareidae; Taxonomy; Systematics; Taxonomic key

钝头蛇属 (*Pareas*) 蛇类隶属钝头蛇科 (Pareidae), 广泛分布于我国南方、东南亚及喜马拉雅山脉东段南坡。钝头蛇科蛇类是新蛇类中较为古老的类群, 目前划为 4 个属, 分别为钝头蛇属、弱钝头蛇属 (*Asthenodipsas*)、单盾蛇属 (*Aplopeltura*) 与山地蛇属 (*Xylophis*) (Loredo et al. 2013, Deepak et al. 2019, Uetz et al. 2022), 共计有 41 种。其中, 钝头蛇属包含的物种最多, 其与钝头蛇科其他类群相比有如下特征: 背鳞通身 15 行, 尾下鳞双行, 颊鳞 1 枚 (少数 2 枚), 上唇鳞通常不入眶, 无前颌片, 颌片 3 对。截止 2014 年, 钝头蛇属将近 80 年没有任何新种描述, 当时确定的本属物种为 11 种 (赵尔宓 2006, Guo et al. 2009, 2011, 郭玉红等 2015)。从 2015 年开始, 随着整合分类方法在本类群的广泛应用, 分子生物学数据对钝头蛇类分类学争议的解决发挥了重要作用 (You et al. 2015, Bhosale et al. 2020, Ding et al. 2020, Wang et al. 2020, Liu et al. 2021, Vogel et al. 2021, Yang et al. 2021), 目前认可的钝头蛇属物种数增为 26 种 (Uetz et al. 2022), 比 8 年前增加了 15 个种, 其中 9 个为新命名物种, 另有 6 个为同物异名的恢复。

不少研究者认为, 钝头蛇属 (*Pareas*) 单系属不成立 (Guo et al. 2011, Pyron et al. 2011, You et al. 2015, Figueroa et al. 2016, Deepak et al. 2019, Zaher et al. 2019, Wang et al. 2020, Le et al. 2021, Liu et al. 2021), 也有部分研究支持其为单系属 (Pyron et al. 2013, Ding et al. 2020, Poyarkov et al. 2022), 但无论从分子生物学还是形态学角度, 皆支持钝头蛇属分为两个大的类群。较早的综合分类研究中, Guo 等 (2011) 注意到, 棱鳞钝头蛇 (*P. carinatus*) 与颈斑钝头蛇 (*P. nuchalis*) 在分子系统树上相

聚为一类 (*Pareas* I) (现已扩充为 6 种), 其他钝头蛇属蛇类为另一类 (*Pareas* II)。为叙述方便, 根据 Guo 等 (2011) 构建的分子系统树 (见原文 Fig. 1), Poyarkov 等 (2022) 构建的分子系统树 (见原文 Fig. 3), 将钝头蛇属分为 6 个种组, 其中, *Pareas* I 分为 2 个种组, 即棱鳞钝头蛇种组 (*P. carinatus* species group) 与颈斑钝头蛇种组 (*P. nuchalis* species group); *Pareas* II 分为 4 个种组, 中国钝头蛇种组 (*P. chinensis* species group)、喜山钝头蛇种组 (*P. monticola* species group)、横纹钝头蛇种组 (*P. margaritophorus* species group) 与缅甸钝头蛇种组 (*P. hamptoni* species group)。

1 钝头蛇属系统分类

1.1 棱鳞钝头蛇种组 (*P. carinatus* species group)

棱鳞钝头蛇 (*P. carinatus*) 最早由 Boie 于 1828 年描述, 模式产地在爪哇; Theobald 于 1868 年依据缅甸孟邦标本描述了孟邦钝头蛇 (*P. berdmorei*); 较早由 Bourret 于 1934 年将后者归为前者的同物异名 (赵尔宓 2006, Poyarkov et al. 2022)。本种组此后一直以单一物种即棱鳞钝头蛇存在, 其分布范围较广, 从云南南部、缅甸南部、中南半岛开始, 向南到马来半岛, 再向南及婆罗洲、苏门答腊、爪哇和巴厘岛 (Wallach et al. 2014)。直到 Wang 等 (2020) 基于 4 个基因片段 (*Cyt b*、*ND4*、*c-mos*、*Rag1*) 和相关形态特征, 依据中国云南及马来西亚标本, 描述了新种勐腊钝头蛇 (*P. menglaensis*), 才改变了其单一种情况。Wang 等 (2020) 认为, 勐腊钝头蛇与棱鳞钝头蛇的主要形态区别在于前者更多的背鳞起棱行数。

Poyarkov 等 (2022) 在广泛采样基础上, 同样基于上述 4 个基因片段, 结合形态学特征, 恢复了孟邦钝头蛇 (*P. berdmorei*) 的有效性, 并认为勐腊钝头蛇 (*P. menglaensis*) 应为孟邦钝头蛇的次定同物异名。作者根据形态及分子系统特征, 将孟邦钝头蛇划为 3 个亚种, 分别是孟邦钝头蛇指名亚种 (*P. b. berdmorei*)、孟邦钝头蛇纯色亚种 (*P. b. unicolor*) 与孟邦钝头蛇长山亚种 (*P. b. truongsanicus*), 勐腊钝头蛇被归入孟邦钝头蛇指名亚种。狭义棱鳞钝头蛇 (*P. carinatus sensu stricto*), 也可分为两个亚种, 棱鳞钝头蛇指名亚种 (*P. c. carinatus*) 与棱鳞钝头蛇丹那沙林亚种 (*P. c. tenasserimicus*)。棱鳞钝头蛇与孟邦钝头蛇相比, 体型通常较小, 背鳞起棱行数略低, 眶后上部条纹较粗, 颈背部有明显的深色斑纹。同时, Poyarkov 等 (2022) 描述了 1 号来自越南富安省的标本, 其与孟邦钝头蛇构成姐妹群, 但与后者遗传距离甚远, 且在形态特征上有明显的不同, 从而设立新种库氏钝头蛇 (*P. kuznetsovorum*), 其与本种组其他两种蛇类最大的不同是背鳞全部平滑, 且尾下鳞数目较多, 颈部存在黑色“Ψ”形图案。

综上, 棱鳞钝头蛇种组现有 3 种: 棱鳞钝头蛇 (*P. carinatus*)、孟邦钝头蛇 (*P. berdmorei*) 和库氏钝头蛇 (*P. kuznetsovorum*)。本种组分布信息如下 (Poyarkov et al. 2022, 王凯等 2022): 棱鳞钝头蛇分布于大巽他群岛、马来半岛, 向北至丹那沙林山脉南段; 孟邦钝头蛇广泛分布于克拉地峡以北的中南半岛, 我国现只分布于云南西双版纳州与普洱市东南; 库氏钝头蛇目前仅见于越南中南部富安省。

Poyarkov 等 (2022) 订立了 2 个棱鳞钝头蛇亚种, 3 个孟邦钝头蛇亚种, 亚种之间的形态差异较为明显, 有各自的分布范围, 在分子系统树上也各自形成独立的分支, 亚种间遗传距离大于部分本属物种间的遗传距离。所以, 这些亚种之间的分类关系还需进一步考察, 通过了解它们有无生殖隔离、有无基因交流, 从而确定其是同种还是异种关系。另外, 上述研

究仅仅考察了处于中南半岛东缘的越南标本, 就有了重要的分类发现, 而在广阔的中南半岛中部、西部, 以及大巽他群岛广大地区, 考察并不充分, 对上述地区进行较为全面的实地调查, 无疑会进一步丰富对本类群多样性的认知。

1.2 颈斑钝头蛇种组 (*P. nuchalis* species group)

在 *Pareas* I 中, 颈斑钝头蛇 (*P. nuchalis*) 以在颈侧具有大的黑色环形斑纹为特征, 由 Boulenger 于 1900 年依据马来沙捞越州的标本命名 (Poyarkov et al. 2022)。直到近期, 颈斑钝头蛇还被认为是婆罗洲 (加里曼丹岛) 的特有物种 (Stuebing et al. 2014), Poyarkov 等 (2022) 首次在苏门答腊岛中部记录到本种。同时, 长期以来, 颈斑钝头蛇也是本种组的唯一种类。最近, Le 等 (2021) 在越南长山山脉最南端的夷灵高原的野外工作中, 发现了 1 号标本, 依据 *Cyt b* 和 *ND4* 两个线粒体基因片段及形态特征 (前颞鳞数目多、背鳞皆起棱、具深色的脊线), 将该物种描述为新物种夷灵钝头蛇 (*P. temporalis*)。Poyarkov 等 (2022) 基于 4 个基因片段 *Cyt b*、*ND4*、*c-mos* 和 *Rag1*, 认可了 Le 等 (2021) 的划分, 并且补充描述了 6 号标本, 弥补了原描述只有 1 号标本的缺憾, 还对一些形态特征进行了修订, 如被作为重要特征强调的前颞鳞“4 到 5 个”被修订为“一般为 3 个”。同时, Poyarkov 等 (2022) 描述了本种组一个新种昆嘉钝头蛇 (*P. abros*), 其产自越南中部的昆嵩-嘉莱高原, 与产自越南南部的夷灵钝头蛇构成姐妹群, 昆嘉钝头蛇与夷灵钝头蛇相比, 在形态上不同之处如下: 稍低的腹鳞数目 (180-184 对 185-198), 背鳞 9-11 行起弱棱 (对所有背鳞强烈起棱), 脊鳞扩大的行数较少 (1 对 3), 以及有 44-56 对微弱的深色横纹 (对体部缺乏横纹)。

所以, 颈斑钝头蛇种组现有 3 种, 颈斑钝头蛇 (*P. nuchalis*)、夷灵钝头蛇 (*P. temporalis*) 和昆嘉钝头蛇 (*P. abros*)。其分布信息如下 (Poyarkov et al. 2022): 颈斑钝头蛇分布于加

里曼丹岛及苏门答腊岛中部, 昆嘉钝头蛇见于越南中部, 而夷灵钝头蛇目前仅知分布于越南南部的林同省。

本种组是我国目前唯一没有记录到的钝头蛇属种组, 其一直作为东南亚海岛类型, Le 等 (2021) 与 Poyarkov 等 (2022) 的研究成果使本种组的记录延伸到中南半岛, 具有重要的意义。

1.3 中国钝头蛇种组 (*P. chinensis* species group)

自 Guo 等 (2011) 依据分子系统学数据恢复中国钝头蛇有效性以来, 本种组没有变动, 目前共有 3 种, 中国钝头蛇 (*P. chinensis*)、平鳞钝头蛇 (*P. boulengeri*) 以及福建钝头蛇 (*P. stanleyi*)。

关于中国钝头蛇的内涵和外延还需要进一步验证。广东钝头蛇 (*P. kuangtungensis*)、云南钝头蛇 (*P. yunnanensis*) 与黑钝头蛇 (*P. niger*) 曾长期作为中国钝头蛇的同物异名 (四川生物研究所 1977, 赵尔宓等 1998)。Wang 等 (2020) 及 Ding 等 (2020) 的研究结果支持将广东钝头蛇归为台湾钝头蛇 (*P. formosensis*) 的同物异名, Guo 等 (2020) 基于鳞片超微结构的研究支持云南钝头蛇有效性的恢复, 而 Liu 等 (2021) 基于形态学及分子系统学的研究成果支持黑钝头蛇有效性的恢复。因此, 严格意义上的中国钝头蛇分布区域会大大缩小。以下为本种组分布信息 (赵尔宓 2006, 郭玉红 2011, 高志伟等 2022): 中国钝头蛇目前较为明确的分布应限于四川盆地西部、南部边缘山区; 平鳞钝头蛇分布于我国西南 (贵州和四川)、中南和华东; 福建钝头蛇分布于华东 (福建、浙江和江西)、西南 (贵州雷山和四川洪雅)、湖南 (湘西和湘南山区) 及广西猫儿山, 本种分布虽较为广泛, 但在各地理区域似乎呈隔离分布态势。

1.4 喜山钝头蛇种组 (*P. monticola* species group)

喜山钝头蛇 (*P. monticola*) 有具眶前鳞、

颊鳞入眶、背鳞平滑、上唇鳞入眶等特征, 分类学上长期无争议, 并长期保持本种组唯一种类之记录, 直到近期的研究成果出现。Vogel 等 (2021) 在检查加州科学院 (美国) 的两栖爬行动物标本时, 发现了 2 号来自缅甸 (分别采自钦邦和克钦邦) 的钝头蛇属 (*Pareas*) 标本, 其最初被鉴定为喜山钝头蛇 (Wogan et al. 2008, Vogel et al. 2015), 然而, 通过对这两号标本进行细致的形态学检查, 并与正模进行比对, Vogel 等 (2021) 发现它们与喜山钝头蛇存在明显的形态差异, 并对其中 1 号采自缅甸钦邦的标本依据 3 个基因片段 *Cyt b*、*ND4* 和 *c-mos* 进行了分子系统学研究, 系统树上, 这号标本与喜山钝头蛇有明显分歧, 从而结合其无眶前鳞、上唇鳞不入眶、背鳞 7 行起棱等形态特征, 命名了新种钦山钝头蛇 (*P. victorianus*)。另 1 号标本因未进行分子生物学比对, 只作为新种提出而未予实际命名。

所以, 喜山钝头蛇种组目前有 2 种, 喜山钝头蛇 (*P. monticola*) 和钦山钝头蛇 (*P. victorianus*)。其分布信息如下 (赵尔宓 2006, 车静等 2020, Vogel et al. 2021): 喜山钝头蛇主要分布于印度东北部、不丹、缅甸北部 (实皆和克钦) 及我国藏南与滇西, 越南北部也有报道。钦山钝头蛇目前仅知分布于缅甸钦邦。

新种钦山钝头蛇仅依据 1 号早期采集的标本设立, 且缺乏生活状态的图片资料, 所以需要进一步实地调查, 补充相关标本, 以获得本种更为详尽的分类信息。

1.5 横纹钝头蛇种组 (*P. margaritophorus* species group)

横纹钝头蛇 (*P. margaritophorus*) 是 Jan 于 1866 年依据“暹罗” (泰国曼谷) 标本命名的本种组第一个物种, Theobald 于 1868 年依据缅甸丹那沙林 (德林达依省) 标本描述了横斑钝头蛇 (*P. macularius*) (赵尔宓 2006, Vogel et al. 2020)。这两个物种都以体部存在黑白双色斑点为特征。接着, 又有 3 个物种被描述, 缅甸仰光省的仰光钝头蛇 (*P. modestus*)

Theobald, 1868), 中国广东省的默氏钝头蛇 (*P. moellendorffi* Böttger, 1885) 以及缅北克钦邦的克钦钝头蛇 (*P. andersonii* Boulenger, 1888) (Pope 1935, Vogel et al. 2020)。Bourret 于 1935 年依据越南北部永福省的三岛山标本描述了一个新种三岛钝头蛇 (*Amblycephalus tamdaoensis*) (Vogel et al. 2020), 其体部也存在黑白双色斑点。Wall 于 1922 年将仰光钝头蛇和克钦钝头蛇归为横斑钝头蛇的同物异名 (Vogel et al. 2020), Smith (1943) 将默氏钝头蛇归为横纹钝头蛇的同物异名, 并将三岛钝头蛇归为横斑钝头蛇的同物异名, 本种组由 6 种缩减为 2 种, 即横纹钝头蛇与横斑钝头蛇。随后, 本种组长期以两个物种存在, 两者主要的区别在于背鳞起棱与否, 黄庆云 (2004) 认为, 背鳞平滑或起棱与否的鉴别意义不大, 将横斑钝头蛇归为横纹钝头蛇的同物异名。这样, 本种组就只剩下一个有效种横纹钝头蛇。

Hauser (2017) 对泰国北部的钝头蛇属种群进行了研究, 根据形态、色斑等特征, 认为横斑钝头蛇 (*P. macularius*) 是有效种, 其与横纹钝头蛇 (*P. margaritophorus*) 的区别在于体中部 7-13 行起弱棱, 以及颈部斑纹的形状和颜色。Suntrarachun 等 (2020) 的分子系统学研究认为, 横斑钝头蛇与横纹钝头蛇之间存在物种级分化。Wang 等 (2020) 的系统发育研究结果也表明, 横纹钝头蛇 (背部鳞片平滑) 和横斑钝头蛇 (背鳞起棱) 归于两个不同的支系, 两者的遗传距离较大, 为 15.5% (基于 Cyt *b*) 和 18.3% (基于 ND4), 表明两者分化较大。

Vogel 等 (2020) 结合形态特征与分子系统学研究 (基于 Cyt *b* 基因片段) 发现, 在分子系统树上, 本种组可分为 4 个支持率很高的分支, 分别对应于横斑钝头蛇 (*P. macularius*)、克钦钝头蛇 (*P. andersonii*)、仰光钝头蛇 (*P. modestus*) 与横纹钝头蛇 (*P. margaritophorus*)。4 个分支在形态学上的差异也较为明显, 横纹钝头蛇背部鳞片均平滑, 种组其他 3 种被鳞均起棱。仰光钝头蛇体背部为均匀的灰黑色至黑

色, 无黑白双色的背鳞。克钦钝头蛇与横斑钝头蛇都存在黑白双色的背鳞, 但前者体色灰色至深灰色, 后者棕灰色, 前者没有明显的颈部斑纹, 后者具有明显的颈部斑纹。其研究结果支持三岛钝头蛇 (*A. tamdaoensis*) 为横斑钝头蛇的次定同物异名, 默氏钝头蛇 (*P. moellendorffi*) 为横纹钝头蛇的同物异名。所以, 恢复了横斑钝头蛇的有效性, 同时支持恢复克钦钝头蛇与仰光钝头蛇的有效性。

综上, 横纹钝头蛇种组现有 4 种: 横纹钝头蛇 (*P. margaritophorus*)、横斑钝头蛇 (*P. macularius*)、克钦钝头蛇 (*P. andersonii*) 和仰光钝头蛇 (*P. modestus*)。其分布信息如下 (赵尔宓等 1998, Vogel et al. 2020): 横纹钝头蛇分布于苏门答腊北部、克拉地峡以南的马来半岛、除缅甸外的中南半岛大部以及我国华南。横斑钝头蛇主要分布于缅甸、除缅甸外的中南半岛北部, 以及我国云南南部与东南部、广西中部 (大瑶山)、海南西南部 (尖峰岭); 克钦钝头蛇分布于缅甸 (克钦邦、钦邦、掸邦、实皆省和曼德勒省)、印度东北部 (米佐拉姆邦和那加兰邦), 以及我国云南西部 (陇川); 仰光钝头蛇已知分布于缅甸南部 (仰光省) 与印度东北部 (米佐拉姆邦)。

上述形态和分子系统研究恢复了本种组 3 种蛇类的有效性, 但克钦钝头蛇 (*P. andersonii*) 和横斑钝头蛇 (*P. macularius*) 的种内遗传差异很大 (Cyt *b* 的 *p*-distance 为 7.6% ~ 9.0%) (Vogel et al. 2020), 达到了种间差异水平。所以, 进一步的考察和补充标本是必要的, 作为本属较早分化出来的类型, 本种组的多样性可能还是被低估了。

1.6 缅甸钝头蛇种组 (*P. hamptoni* species group)

缅甸钝头蛇 (*P. hamptoni*) 由 Boulenger 于 1905 年命名, 模式产地在缅甸抹谷; 越北钝头蛇 (*P. tonkinensis*) 为 Angel 在 1920 年命名, 模式产地在越南老街 (Pope 1935); Smith (1943) 经查证后, 将后者归为前者的同物异

名。台湾钝头蛇 (*P. formosensis*) 由 van Denburgh 命名于 1909 年, 广东钝头蛇 (*P. kuangtungensis*) 由 Vogt 命名于 1922 年, 云南钝头蛇 (*P. yunnanensis*) 由 Vogt 命名于 1922 年, 黑钝头蛇 (*P. niger*) 由 Pope 命名于 1928 年, 阿里山钝头蛇 (*P. komaii*) 由 Maki 命名于 1931 年 (赵尔宓等 1998)。

从 20 世纪 70 年代末开始, 上述类群经历了较大的分合变化。运用经典分类方法, 主要依据腹鳞数目、尾下鳞数目、上颌齿数目、有无起棱、色斑等特征, 把阿里山钝头蛇 (*P. komaii*) 作为台湾钝头蛇 (*P. formosensis*) 的同物异名 (Ota et al. 1997), 将广东钝头蛇 (*P. kuangtungensis*)、黑钝头蛇 (*P. niger*)、云南钝头蛇 (*P. yunnanensis*) 归为中国钝头蛇 (*P. chinensis*) 的同物异名 (四川生物研究所 1977, 赵尔宓等 1998), 后又将中国钝头蛇订为台湾钝头蛇的次定同物异名 (江耀明 2004)。这样, 上面提到的 6 个种归为一个种, 即台湾钝头蛇。此后, 使用经典分类学方法, Guo 等 (2009) 依据云南龙陵标本命名了新种黑顶钝头蛇 (*P. nigriceps*), Vogel 等 (2015) 依据缅北克钦邦标本命名了新种贡山钝头蛇 (*P. vindumi*)。Guo 等 (2011) 应用分子系统学数据发现, 台湾钝头蛇与中国钝头蛇不构成单系, 恢复了后者的有效性。现已明确, 台湾钝头蛇属于缅甸钝头蛇种组, 中国钝头蛇则属中国钝头蛇种组。You 等 (2015) 的研究指出, 在分子系统树上, 我国台湾的钝头蛇属种群明显分为三支, 结合形态学特征, 恢复了阿里山钝头蛇的有效性, 并描述了新种泰雅钝头蛇 (*P. atayal*)。

最近, 关于缅甸钝头蛇种组的研究成果较多: Wang 等 (2020) 基于形态特征及 4 个基因片段, 依据云南蒙自标本, 命名了新种蒙自钝头蛇 (*P. mengziensis*), 其构建的分子系统树将严格意义上的缅甸钝头蛇 (*P. hamptoni*) 限于缅甸本土, 而将我国华东 (江西、浙江)、广西、海南、贵州部分种群归入台湾钝头蛇 (*P. formosensis*)。Ding 等 (2020) 基于形态特征

和 3 个基因片段, 依据云南江城标本, 命名了新种伯仲钝头蛇 (*P. geminatus*), 并主要依据分子系统学研究结果, 推断产于越南的越北钝头蛇 (*P. tonkinensis*) 是台湾钝头蛇的同物异名, 并将广东部分种群归入台湾钝头蛇。Bhosale 等 (2020) 基于形态特征与 2 个线粒体基因片段, 命名了新种藏南钝头蛇 (*P. kaduri*)。Liu 等 (2021) 基于形态特征和 1 个基因片段, 依据云南澜沧拉祜族自治县标本, 命名了新种雪林钝头蛇 (*P. xuelinensis*), 并且通过比对分析, 认为黑钝头蛇 (*P. niger*) 是有效种, 而蒙自钝头蛇应是黑钝头蛇的同物异名。Guo 等 (2020) 基于鳞片超微结构的研究支持恢复云南钝头蛇 (*P. yunnanensis*) 的有效性, 但因暂时缺少分子系统学数据, 先存疑容后进一步研究解决。

这样, 前述研究涉及到的, 在分子系统树上与缅甸钝头蛇聚为一大支的, 是构成缅甸钝头蛇种组较为明确的类群, 目前主张有 11 种。其中, 种名一直保持的有 3 种: 缅甸钝头蛇 (*P. hamptoni*)、台湾钝头蛇 (*P. formosensis*) 及琉球钝头蛇 (*P. iwasakii*); 合并后又恢复的 (有的屡次合分) 有 2 种: 阿里山钝头蛇 (*P. komaii*) 与黑钝头蛇 (*P. niger*); 较晚近命名的有 6 种: 黑顶钝头蛇 (*P. nigriceps*)、泰雅钝头蛇 (*P. atayal*)、贡山钝头蛇 (*P. vindumi*)、藏南钝头蛇 (*P. kaduri*)、伯仲钝头蛇 (*P. geminatus*) 和雪林钝头蛇 (*P. xuelinensis*)。本种组分布信息如下 (Vogel 2015, You et al. 2015, Bhosale et al. 2020, Ding et al. 2020, Liu et al. 2021, Yang et al. 2021): 台湾钝头蛇分布于我国台湾、华东、华南与贵州黔东南, 以及越南北部; 阿里山钝头蛇分布于我国台湾中南部及花东地区 (即花莲与台东); 泰雅钝头蛇主要分布于我国台湾北部; 琉球钝头蛇分布于琉球群岛南端的石垣岛和西表岛; 黑钝头蛇分布于我国云南昆明、红河; 黑顶钝头蛇分布于我国云南省西部 (龙陵、腾冲); 贡山钝头蛇分布于缅北克钦邦其培镇及我国云南腾冲; 伯仲钝头蛇已知分

布于我国云南省南部(江城)、泰国西北部和老挝北部的“金三角”地区; 雪林钝头蛇分布于我国云南省西南部(澜沧); 藏南钝头蛇分布于我国西藏藏南地区东南部。由于缺乏晚近的模式产地标本信息, 缅甸钝头蛇的分布范围除模式产地缅甸抹谷外仍然不明, 我国可能分布于云南西部和南部、广西南部及海南。

缅甸钝头蛇 (*P. hamptoni*) 虽然早在 1905 年就被命名, 但该种分类地位至今尚不清楚。除原始描述外 (Boulenger 1905), 笔者未检索到关于模式产地标本研究的相关文献, 近期有几篇文献涉及到了缅甸本土的标本, 并提供了分子数据 (Ding et al. 2020, Wang et al. 2020), 但这些标本产地在缅甸克钦邦北部, 而缅甸钝头蛇的模式产地在曼德勒省抹谷, 两地距离甚远, 相隔千里, 所以严格意义上的缅甸钝头蛇仍有待进一步确认。且只要缅甸钝头蛇地位不

明, 本种组其他物种的分类地位也相应地不能最终明确。所以, 由于存在上述问题, 且作为钝头蛇属最大的种组, 分类历史错综复杂, 缅甸钝头蛇种组的分类厘定任务最为迫切。

2 钝头蛇属分种检索

检索表主要依据宏观形态学特征编制, 根据原始记录、最新资料、笔者对本属种间形态特征相似度高, 本表尽力发掘最具鉴别意义的形态特征。缅甸钝头蛇 (*P. hamptoni*) 因为缺乏新的模式产地资料, 鉴别特征主要依据原始描述给出; 贡山钝头蛇 (*P. vindumi*) 的形态学鉴别考虑了中国的新记录。变异较大的形态特征尽量不用作主要检索依据, 如颞鳞 1 或 2, 上唇鳞数、下唇鳞数、起棱具体行数等。

- | | |
|----------------------------------------------------------------------------------------|---------------------------------|
| 1a. 额鳞侧边约与体轴平行 | 2 |
| 1b. 额鳞侧边不与体轴平行 | 7 |
| 2a. 前额鳞入眶 | 颈斑钝头蛇 <i>Pareas nuchalis</i> |
| 2b. 前额鳞不入眶 | 3 |
| 3a. 颈部有大的黑斑或环形斑 | 4 |
| 3b. 颈部无大的黑斑或环形斑 | 6 |
| 4a. 背鳞皆平滑, 颈部有黑斑但不形成环形 | 库氏钝头蛇 <i>P. kuznetsovorum</i> |
| 4b. 至少部分背鳞强烈或轻微起棱, 颈部有黑色斑且形成环状 | 5 |
| 5a. 全部背鳞强烈起棱, 体部无暗横纹 | 夷灵钝头蛇 <i>P. temporalis</i> |
| 5b. 体中部 9-11 行背鳞起棱, 体部有微弱的暗横纹 | 昆嘉钝头蛇 <i>P. abros</i> |
| 6a. 体型中等; 通常体中部 3-11 行背鳞起棱; 眶后上部条纹较粗, 在颈背上相互接触, 通常形成一个 X 形或(形图案; 栖息地在丹那沙林山脉、马来半岛与大巽他群岛 | 棱鳞钝头蛇 <i>P. carinatus</i> |
| 6b. 体型较大; 体中部背鳞 3-13 行起棱; 眶后上部条纹较细, 通常在颈背部形成 Y 形图案或无; 分布于克拉地峡以北的中南半岛 | 孟邦钝头蛇 <i>P. berdmorei</i> |
| 7a. 背部主色为各种层次的灰色, 有或无大量双色黑白斑点 (色斑 I 型) | 8 |
| 7b. 背部主色为各种层次的棕色, 有或无暗横纹 (色斑 II 型) | 11 |
| 8a. 背鳞平滑 | 横纹钝头蛇 <i>P. margaritophorus</i> |
| 8b. 部分背鳞起棱 | 9 |
| 9a. 背部均匀的灰黑色至黑色, 腹部颜色均匀 | 仰光钝头蛇 <i>P. modestus</i> |
| 9b. 背部灰色, 有明显的双色斑点, 腹部有略呈方形黑色斑块或斑点 | 10 |
| 10a. 体色灰色至深灰色, 无明显颈斑, 腹部有近方形黑色斑块 | 克钦钝头蛇 <i>P. andersonii</i> |

10b. 体色棕灰色, 具明显颈斑, 腹部有密集的小斑点 横斑钝头蛇 *P. macularius*

11a. 颊鳞入眶, 多不具眶前鳞 12

11b. 颊鳞不入眶, 具眶前鳞 16

12a. 眶后不具有明显线纹 贡山钝头蛇 *P. vindumi*

12b. 眶后具明显线纹 13

13a. 4^h 或 4^h-5^h 上唇鳞入眶 喜山钝头蛇 *P. monticola*

13b. 上唇鳞不入眶 14

14a. 背鳞平滑, 虹膜土黄色 平鳞钝头蛇 *P. boulengeri*

14b. 背鳞起棱 15

15a. 背鳞除两侧最外 1 行外均起棱, 脊鳞不扩大 福建钝头蛇 *P. stanleyi*

15b. 背鳞 7 行起棱, 脊鳞扩大 钦山钝头蛇 *P. victorianus*

16a. 背鳞平滑, 虹膜红棕色 台湾钝头蛇 *P. formosensis*

16b. 被鳞起棱 17

17a. 头背具大块致密深色斑 (不呈点状) 18

17b. 头背具点状斑 20

18a. 体背部黑色覆盖甚多, 脊部几无浅色鳞片 黑钝头蛇 *P. niger*

18b. 体背部浅色出露较多, 脊部浅色鳞片甚多 19

19a. 体色浅棕, 体部深色横纹较细 (约 1 鳞片宽) 且呈断续状, 前颞鳞 2, 头侧近口角处各有 1 个黑斑 藏南钝头蛇 *P. kaduri*

..... 黑顶钝头蛇 *P. nigriceps*

19b. 体色灰棕, 体部深色横纹较粗 (宽度多超过 2 个鳞片), 前颞鳞 1, 头侧各具 2 个近圆形黑斑 黑顶钝头蛇 *P. nigriceps*

..... 缅甸钝头蛇 *P. hamptoni*

20a. 腹鳞数目较多 (197-202), 尾下鳞数目较多 (96-98), 前颞鳞 1 枚 缅甸钝头蛇 *P. hamptoni*

20b. 腹鳞数目 (< 195)、尾下鳞数目 (< 93) 相对较少, 前颞鳞一般 2 枚 21

21a. 头侧不具明显的细线纹 22

21b. 头侧具 2 条明显的细线纹 23

22a. 体色红棕, 前颞鳞 1-2 枚, 下唇鳞未与颌片愈合, 腹鳞 170-188, 尾下鳞 75-91, 头侧各具 1 个短棒状斑, 多数近口角处另有一较大黑斑, 头背部斑点在部分个体有愈合成大黑斑的趋势 伯仲钝头蛇 *P. geminatus*

22b. 体色浅棕, 前颞鳞 2 枚, 第 4 或 5 枚下唇鳞与第 2 对颌片愈合, 腹鳞 182-188, 尾下鳞 87-93, 头侧不具大的黑斑 雪林钝头蛇 *P. xuelinensis*

23a. 体部横纹多不甚明显, 前颞鳞 2 枚, 腹鳞 169-188, 尾下鳞 61-82, 分布于中国大陆 中国钝头蛇 *P. chinensis*

23b. 体部横纹明显, 前颞鳞 2 枚, 分布于东亚岛屿 (我国台湾、琉球群岛) 24

24a. 体色暗棕, 体中部背鳞起棱行数一般 ≥ 9 (7-13 行起棱), 腹鳞 162-182, 尾下鳞 60-76 阿里山钝头蛇 *P. komaii*

..... 阿里山钝头蛇 *P. komaii*

24b. 体色浅褐, 体中部背鳞起棱行数一般 ≤ 9 25

25a. 头部相对较短, 下唇鳞 7-9, 体中部背鳞 5-9 行起棱, 腹鳞 174-188, 尾下鳞 71-79, 分布于我国台湾 泰雅钝头蛇 *P. atayal*

..... 泰雅钝头蛇 *P. atayal*

25b. 头部相对较长, 下唇鳞 9-11, 体中部背鳞 5-7 行起棱, 腹鳞 189-194, 尾下鳞 76-84, 分布于琉球 琉球钝头蛇 *P. iwaskii*

..... 琉球钝头蛇 *P. iwaskii*

3 研究存在的问题及下一步工作建议

虽然近年钝头蛇属分类研究取得很大进展, 但仍然存在如下问题。第一、物种多样性被低估: 本属有些物种内部遗传差异很大, 缅甸钝头蛇种组则可能存在多个隐存种; 第二、标本采集覆盖范围不足, 关键地区标本获取不足: 由于人类活动对动物影响的增加, 或地区稳定性等原因, 一些重要标本的取得不足, 如广东钝头蛇、云南钝头蛇、缅甸钝头蛇等地模式标本的取得皆有欠缺; 第三、钝头蛇属拆分问题: 钝头蛇属两支系间的遗传距离大于单柄蛇属与弱钝头蛇属之间的遗传距离 (Wang et al. 2020), 在背鳞超微结构上, 两支系也差异悬殊, 属 *Pareas* I 的棱鳞钝头蛇背鳞超微结构为沟壑状, 而属 *Pareas* II 的中国钝头蛇、平鳞钝头蛇、福建钝头蛇、横纹钝头蛇等的背鳞超微结构为“弧 + 孔”状 (Guo et al. 2020), 所以其单系属是否成立需要进一步探讨; 第四、钝头蛇属各分类单元系统关系尚未完全解决: 如前所述, 钝头蛇属按照分子系统树可划为 6 个种组, 各种组的单系性得到良好的解决, 但种组之间系统关系并不明确, 缅甸钝头蛇种组内部各物种系统发育关系也不明确; 第五、分类证据仍不全面: 本属系统分类研究成果除依据形态学资料外, 多同时依据 1 个或少量基因片段 (最多用到 4 个片段), 后者为许多悬而未决的分类问题提供了较好的解决方案, 但对种间关系及种以上阶元间的关系解决仍不甚理想。

钝头蛇属蛇类起源古老, 迁徙能力较弱, 大范围密集采样, 有助于发现隐存种, 尤其对可能是两个类群分界处的山岭应加以注意。对一些分布广泛且内部关系不明的类型, 如缅甸钝头蛇种组, 应特别加大采样力度。目前, 在生物分类、系统发育及隐存种识别研究上, 系统发育基因组学方法 (phylogenomic methods) 越来越受到重视 (李佳璇等 2019, 徐伟等 2019), 此方法构建的系统发育树, 各分支节

点支持率较高, 更有助于判断种间、种以上分类阶元之间的系统发育关系。但系统发育基因组学方法应用在蛇类系统学研究上的文章并不多见。Li 等 (2020) 基于 96 个蛇类通用基因标记集, 用扩增子测序方法构建了一个中国蛇类目前最全面的系统分类架构, 但涉及钝头蛇属的样本不多。系统发育基因组学方法还涉及到转录组测序、简化基因组测序、目标序列捕获技术及全基因组测序等技术。所以, 除应用形态学方法外, 可酌情加入上述系统发育基因组学方法, 深入考察本类群的分类与系统发育关系。

致谢 感谢中国科学院成都生物研究所丁利副研究员、中国科学院昆明动物研究所饶定齐副研究员、安徽师范大学黄松教授以及宜宾学院郭鹏教授在研究中提供的宝贵帮助。

参 考 文 献

- Bhosale H, Phansalkar P, Sawant M, et al. 2020. A new species of snail-eating snakes of the genus *Pareas* Wagler, 1830 (Reptilia: Serpentes) from eastern Himalayas, India. *European Journal of Taxonomy*, 729(1): 54–73.
- Boulenger G A. 1905. Descriptions of two new snakes from Upper Burma. *The Journal of the Bombay Natural History Society*, 16: 235–236.
- Deepak V, Ruane S, Gower D J. 2019. A new subfamily of fossorial colubroid snakes from the Western Ghats of Peninsular India. *Journal of Natural History*, 52(45/46): 2919–2934.
- Ding L, Chen Z, Suwannapoom C, et al. 2020. A new species of the *Pareas hamptoni* complex (Squamata: Serpentes: Pareidae) from the Golden Triangle. *Taprobanica: The Journal of Asian Biodiversity*, 9(2): 174–193.
- Figuerola A, Mckelvy A D, Grismer L L, et al. 2016. A species-level phylogeny of extant snakes with description of a new colubrid subfamily and genus. *PLoS ONE*, 11(9): 1–31.
- Guo K J, Deng X J. 2009. A new species of *Pareas* (Serpentes: Colubridae: Pareatinae) from the Gaoligong Mountains, southwestern China. *Zootaxa*, 2008: 53–60.
- Guo Y H, Wu Y K, He S P, et al. 2011. Systematics and molecular

- phylogenetics of Asian snail-eating snakes (Pareatidae). *Zootaxa*, 3001: 57–64.
- Guo Y H, Wang G L, Rao D Q. 2020. Scale microornamentation of five species of *Pareas* (Serpentes, Pareidae) from China. *Zootaxa*, 4742(3): 565–572.
- Hauser S. 2017. On the validity of *Pareas macularius* Theobald, 1868 (Squamata: Pareidae) as a species distinct from *Pareas margaritophorus* (Jan in Bocourt, 1866). *Tropical Natural History*, 17(1): 25–52.
- Le D T T, Tran T G, Hoang H D, et al. 2021. A new species of *Pareas* (Squamata, Pareidae) from southern Vietnam. *Vertebrate Zoology*, 71(4): 439–451.
- Li J N, Liang D, Wang Y Y, et al. 2020. A large-scale systematic framework of Chinese snakes based on a unified multilocus marker system. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 148(2020): 106807.
- Liu S, Rao D. 2021. A new species of the genus *Pareas* (Squamata, Pareidae) from Yunnan, China. *ZooKeys*, 1011: 121–138.
- Loredo A I, Wood Jr P L, Quah E S H, et al. 2013. Cryptic speciation within *Asthenodipsas vertebralis* (Boulenger, 1900) (Squamata: Pareatidae), the description of a new species from Peninsular Malaysia, and the resurrection of *A. tropidonotus* (Lidth de Jude, 1923) from Sumatra: An integrative taxonomic analysis. *Zootaxa*, 3664(4): 505–524.
- Ota H, Lin J T, Hirata T, et al. 1997. Systematic review of colubrid snakes of the genus *Pareas* in the East Asian Islands. *Journal of Herpetology*, 31(1): 79–87.
- Pope C H. 1935. The reptiles of China: Turtles, crocodilians, snakes, lizards // Reeds C A. *Natural History of Central Asia Vol. X*. New York: The American Museum of Natural History, 366–382.
- Poyarkov N A, Nguyen T V, Pawangkhanant P, et al. 2022. An integrative taxonomic revision of slug-eating snakes (Squamata: Pareidae: Pareinae) reveals unprecedented diversity in Indochina. *PeerJ*, 10: e12713.
- Pyron R A, Burbrink F T, Colli G R, et al. 2011. The phylogeny of advanced snakes (Colubroidea), with discovery of a new subfamily and comparison of support methods for likelihood trees. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 58(2): 329–342.
- Pyron R A, Burbrink F T, Wiens J J. 2013. A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4 161 species of lizards and snakes. *BMC Evolutionary Biology*, 13(1): 93.
- Smith M A. 1943. *The Fauna of British India Ceylon and Burma, Including the Whole of the Indo-Chinese Sub-region. Reptilia and Amphibia. Vol. III. Serpentes*. London: Taylor and Francis.
- Stuebing R B, Inger R F, Lardner B. 2014. *A Field Guide to the Snakes of Borneo*. 2nd ed. Kota Kinabalu, Borneo: Natural History Publications.
- Suntrarachun S, Chanhom L, Hauser S, et al. 2020. Molecular phylogenetic support to the resurrection of *Pareas macularius* from the synonymy of *Pareas margaritophorus* (Squamata: Pareidae). *Tropical Natural History*, 20(2): 182–190.
- Uetz P, Freed P, Aguilar R, et al. 2022. The Reptile Database. [DB/OL]. [2022-07-28]. <http://www.reptile-database.org>.
- Vogel G. 2015. A new montane species of the genus *Pareas* Wagler, 1830 (Squamata: Pareatidae) from northern Myanmar. *Taprobanica*, 7(1): 1–7.
- Vogel G, Nguyen T V, Lalremsanga H T, et al. 2020. Taxonomic reassessment of the *Pareas margaritophorus-macularius* species complex (Squamata, Pareidae). *Vertebrate Zoology*, 70(4): 547–569.
- Vogel G, Nguyen T, Zaw T, et al. 2021. A new species of the *Pareas monticola* complex (Squamata: Serpentes: Pareidae) from Chin Mountains with additions to the *Pareas* fauna of Myanmar. *Journal of Natural History*, 54(39/40): 2577–2612.
- Wallach V, Williams K L, Boundy J. 2014. *Snakes of the World: A Catalogue of Living and Extinct Species*. Boca Raton: CRC Press.
- Wang P, Che J, Liu Q, et al. 2020. A revised taxonomy of Asia snail-eating snakes *Pareas* (Squamata, Pareidae): Evidence from morphological comparison and molecular phylogeny. *ZooKeys*, 939(3): 45–64.
- Wogan G O U, Vindum J V, Wilkinson J A, et al. 2008. New country records and range extensions for Myanmar amphibians and reptiles. *Hamadryad*, 33(1): 83–96.
- Yang J H, Yeung H Y, Huang X Y, et al. 2021. First record of *Pareas vindumi* Vogel, 2015 (Reptilia: Pareidae) from China with a revision to morphology. *Taprobanica*, 10(1): 39–46.
- You C W, Poyarkov J N A, Lin S M. 2015. Diversity of the

- snail-eating snakes *Pareas* (Serpentes, Pareatidae) from Taiwan. *Zoologica Scripta*, 44(4): 349–361.
- Zaher H, Murphy R W, Arredondo J C, et al. 2019. Large-scale molecular phylogeny, morphology, divergence-time estimation, and the fossil record of advanced caenophidian snakes (Squamata: Serpentes). *PLoS ONE*, 14(5): e0216148.
- 车静, 蒋珂, 颜芳, 等. 2020. 西藏两栖爬行动物: 多样性与进化. 北京: 科学出版社.
- 高志伟, 钱天宇, 江建平, 等. 2022. 湖南省两栖、爬行动物物种多样性及其地理分布. *生物多样性*, 30(2): 21290.
- 郭玉红. 2011. 钝头蛇科系统学与生物地理学研究. 成都: 中国科学院成都生物研究所博士学位论文.
- 郭玉红, 张庆林. 2015. 钝头蛇类系统学研究进展. *动物学杂志*, 50(1): 153–158.
- 黄庆云. 2004. 论横斑钝头蛇是横纹钝头蛇的次定同物异名. *四川动物*, 23(3): 207–208.
- 江耀明. 2004. 论中国钝头蛇是台湾钝头蛇的次定同物异名. *四川动物*, 23(3): 209–210.
- 李佳璇, 梁丹, 张鹏. 2019. 系统发育基因组学方法研究进展. *中国科学: 生命科学*, 49(4): 456–471.
- 四川生物研究所. 1977. 中国爬行动物系统检索. 北京: 科学出版社.
- 王凯, 吕植桐, 王健, 等. 2022. 云南省爬行动物名录和地理区划更新. *生物多样性*, 30(4): 21326.
- 徐伟, 车静. 2019. 从隐存种到我国生物多样性保护研究: 现状与展望. *中国科学: 生命科学*, 49(4): 519–530.
- 赵尔宓. 2006. 中国蛇类. 合肥: 安徽科学技术出版社.
- 赵尔宓, 黄美华, 宗愉, 等. 1998. 中国动物志: 爬行纲(第三卷): 有鳞目 蛇亚目. 北京: 科学出版社.