

西伯利亚蝮-中介蝮复合种在中国的分布及其种下分类（蛇亚目：蝮亚科）

史静聳^{①③} 杨登为^② 张武元^① 齐 硕^① 李丕鹏^{①*} 丁 利^{②*}

① 沈阳师范大学两栖爬行动物研究所 沈阳 110034; ② 中国科学院成都生物研究所 成都 610041;

③ 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所 北京 100044

摘要: 我国学者一度认为中国北方不同地区的“中介蝮” (*Gloydius intermedius*) 是一个单一物种, 但中国东北、西北、华北地区不同的“中介蝮”彼此的形态和生活习性都有明显差异。为了探究这种差异的内在原因, 本研究在中国境内进行了较大范围野外调查采样, 并检视了相关标本, 通过形态学和分子系统发育分析, 并结合地理分布资料, 对中国北方的体中段背鳞 23 行的一些亚洲蝮属蛇类进行了比较研究。结果表明, 中国不同地区的“中介蝮”彼此形态差异显著, 具分类鉴别意义, 达到亚种划分标准, 进而将这些蝮蛇与西伯利亚蝮不同亚种间的形态特征和模式产地信息进行了比对, 发现这些蝮蛇符合西伯利亚蝮 (*G. halys*) 种下几个亚种的鉴定标准: 主产区位于东北及内蒙古东部者应为 *G. h. halys* (西伯利亚蝮指名亚种); 主产区位于华北地区者应为 *G. h. stejnegeri*; 主产区位于西北地区者应为 *G. h. cognatus*。分子研究结果揭示, 我国西伯利亚蝮不同亚种在系统发育树中不构成单系群, 且彼此间线粒体基因遗传距离达到或高出该复合种中其他已知独立种间的距离。故建议将 *G. h. stejnegeri* 和 *G. h. cognatus* 从西伯利亚蝮种下独立分出, 称华北蝮 (*G. stejnegeri*) 和阿拉善蝮 (*G. cognatus*)。单倍型网络分析亦建议将 *G. h. caraganus* 提升为种级。本研究亦证实了蛇岛蝮 (*G. shedaoensis*) 在辽东半岛陆地山区的分布, 从而恢复蛇岛蝮千山亚种 (*G. sh. qianshanensis*) 的有效性, 主张在下一步工作中对其进行新模指订和再描述工作。在上述结果基础上, 对我国境内上述几种蝮蛇的地理分布资料进行了系统地整理和补充。

关键词: 西伯利亚蝮-中介蝮; 亚洲蝮; 分类学; 线粒体 DNA; 系统发育; 中国

中图分类号: Q959 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2016) 05-777-22

Distribution and Intraspecies Taxonomy of *Gloydius halys*-*Gloydius intermedius* Complex in China (Serpentes: Crotalinae)

SHI Jing-Song^{①③} YANG Deng-Wei^① ZHANG Wu-Yuan^① QI Shuo^① LI Pi-Peng^{①*} DING Li^{②*}

① Institute of Herpetology, Shenyang Normal University, Shenyang 110034; ② Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences,

基金项目 辽宁省优秀人才支持计划项目 (No. 2009044), 全国第二次陆生野生动物资源调查项目 (No. 2013-ZX-Gloydius);

* 通讯作者, E-mail: lipipeng@hotmail.com, dingli@cib.ac.cn;

第一作者介绍 史静聳, 男, 博士研究生; 研究方向: 两栖爬行动物生物学, 古脊椎动物及地层学; E-mail: shijingsong0827@sina.com。

收稿日期: 2016-02-19, 修回日期: 2016-06-08 DOI: 10.13859/j.cjz.201605008

注: 本文插图未经特殊署名者, 均为第一作者拍摄或绘制。

Chengdu 610041; ③ Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100044, China

Abstract: Over the past decades, the snakes of the genus *Gloydius* with 23 rows mid-back scales (except for *Gloydius saxatilis*, *G. shedaoensis* and *G. lijianlii*) have been identified as *G. intermedius* by most Chinese herpetologists consistently. However, different populations of so called “*G. intermedius*” in the north of China exhibit highly variable in morphological characters and behavioral traits (Fig. 2, Fig. 3 and Fig. 4). Therefore, it is necessary to investigate the systematic relationships between different populations of “*G. intermedius*”. In this study, we conducted a comparative study on different populations of “*G. intermedius*” in the north of China (Table 1 and Table 2) by combining several approaches such as field exploration (Fig. 1), morphological comparison and molecular phylogenetics. The results indicated that there are significant morphological difference between different populations of “*G. intermedius*” from the north of China (Table 3), which indeed belongs to three subspecies of *G. halys*, i.e. *G. h. halys*, *G. h. cognatus* and *G. h. stejnegeri*, respectively (morphological comparison in Table 4 and type locality comparison in Table 5). The mean genetic divergence (uncorrected p-distance) among these three subspecies of *G. halys* is higher than those among the recognized congeneric species, suggesting that *G. h. cognatus* and *G. h. stejnegeri* should be elevated as species status (Fig. 5 and Fig. 6). Accordingly, “*G. intermedius*” from the north of China should be regarded as three distinct species, i.e. “Siberian Pitviper (*G. h. halys*)”, “North China Pitviper” (*G. stejnegeri*) and “Alashan Pitviper” (*G. cognatus*), respectively. The haplotype network also suggested that *G. h. caraganus* should be elevated as species status (*G. caraganus*, Fig. 6). In addition, this study reveals that *G. shedaoensis*, which was considered as an insular endemic species, also occur in Liaodong Peninsular Mountains, thus we suggest to recover the validity of *G. sh. qianshanensis* Li, 1999. Finally, we provided a thorough review and supplement of the taxonomy, distribution and biology of the *Gloydius halys*-*G. intermedius* complex in China.

Key words: *Gloydius halys*-*G. intermedius*; Asian Pitviper; Systematics; mtDNA; Phylogeny; China

1 研究背景

1.1 中介蝮-西伯利亚蝮复合种分类简史

亚洲蝮属 (*Gloydius* Hoge and Romano Hoge, 1978) 隶属蝮科 (Viperidae) 蝮亚科 (Crotalinae), 它们体型短小, 种类繁多, 对环境的适应强, 广泛分布于亚洲各地, 个别种类分布可达欧洲。

对蝮蛇最早的研究报道由 Pallas (1776) 于俄罗斯叶尼塞河流域上游采集并命名为 “*Coluber halys*”。后被归入蝮属 (*Agkistrodon* Palisot de Beauvois, 1799)。Hoge 等 (1978/1979) 基于骨骼等形态学特征将亚洲的蝮蛇种类从蝮属中划分出, 独立成一新属, 即亚洲蝮属

(*Gloydius*)。总的来说, 该属可依据明显的形态特征大致分为 3 个类群 (种组): 一是眼后黑色眉纹上缘具白色条状纹 (即白眉), 腭骨齿 4 枚, 中段背鳞 21 行者为 “日本蝮” 类群, 包括日本蝮 (*G. blomhoffii*)、对马蝮 (*G. tsushimaensis*)、短尾蝮 (*G. brevicaudus*) 和乌苏里蝮 (*G. ussuriensis*); 二是眼后仅有黑色眉纹, 腭骨齿 3 枚, 中段背鳞 23 行者为 “中介蝮-西伯利亚蝮” 类群, 包括西伯利亚蝮 (*G. halys*)、中介蝮 (*G. intermedius*)、蛇岛蝮 (*G. shedaoensis*) 等; 三是腭骨齿 3 枚, 中段背鳞 21 行者为 “高原蝮” 类群, 包括高原蝮 (*G. trauchi*)、雪山蝮 (*G. monticola*)、喜山蝮 (*G. himalayanus*) 以及近年从高原蝮中独立分出的

秦岭蝮 (*G. qinlingensis*) 和六盘山蝮 (*G. liupanensis*) 等。该观点自五十川清 (1997) 提出后, 被广泛接受。

体中段背鳞 21 行的“日本蝮”类群分类状况相对明确, 其种间关系得到了分子证据的支持 (Ding et al. 2011, Xu et al. 2012)。而对于体中段背鳞多为 23 行的“中介蝮-西伯利亚蝮”类群的部分物种(以下简称“背鳞 23 行的蝮蛇”), 分类观点一直有较多的分歧, 故为本研究的讨论重点。

目前, 国际学者对亚洲蝮属的分类进行过几次较大规模的修订和整理。Gloyd 等 (1982) 依据该属现有种类的鳞片结构、斑纹、体中段背鳞等鉴别特征对 *G. halys*、*G. intermedius*、*G. blomhoffii* 及其亚种做了检索, 认为 *G. halys* 种下分为 3 亚种, 即 *G. h. halys*、*G. h. cognatus* 和 *G. h. caraganus*, 而 *G. intermedius* 种下分为 4 个亚种, 分别为 *G. i. intermedius*、*G. i. stejneri*、*G. i. caucasicus* 和 *G. i. boehmei*。该研究结果见蝮亚科蛇类著作“Snakes of the *Agkistrodon* Complex” (Gloyd et al. 1990)。

Orlov 等 (1999) 对亚洲蝮属一些物种进行了整理和修订, 在一定程度上厘清了亚洲蝮属分类问题。将 *G. intermedius* 种下的 *stejnegeri*、*caucasicus* 和 *boehmei* 归入 *G. halys* 种下; 认为 *G. halys* 种下有 6 个亚种, 分别为 *G. h. halys* (Pallas, 1776)、*G. h. caraganus* (Eichwald, 1831)、*G. h. caucasicus* (Nikolsky, 1916)、*G. h. cognatus* (Gloyd, 1977)、*G. h. stejneri* (Rendahl, 1933)、*G. h. boehmei* (Nilson, 1983), 并同意 Ananjeva 等 (1997) 的分类观点, 认为 *G. h. mogoi* (Bour, 1933) 是 *G. h. halys* (Pallas, 1776) 的次订同物异名。

Wagner 等 (2016) 根据产自吉尔吉斯斯坦境内帕米尔高原阿莱山脉的标本描述并发表阿莱山蝮 (*Gloydus rickmersi* Wagner et al. 2016)。在其对该属分类简史的回顾中, 基本支持 Orlov 等 (1999) 的分类观点。

李建立 (1999) 以外形形态、鳞片计数和

蛇毒电泳等方法比较了东北内陆、辽东半岛及胶东半岛的一些蝮蛇, 分别将辽东半岛分布的“蛇岛蝮”和胶东半岛分布的“岩栖蝮”命名为蛇岛蝮千山亚种 (*G. sh. qianshanensis* Li, 1999) 和岩栖蝮长岛亚种 (*G. sa. changdaoensis* Li, 1999); 江帆等 (2009) 再次对山东沿海一些岛屿所采的一些蝮蛇标本进行研究, 认为它们属一新种, 并以李建立之名将其命名为“庙岛蝮” (*G. lijianlii* Jiang and Zhao, 2009)。

1.2 主要争议

依据蔡波等 (2015) 对我国爬行纲动物分类的最新整合报道, 我国北方“背鳞 23 行的蝮蛇”包括蛇岛蝮 *G. shedaensis* (Zhao, 1979)、岩栖蝮 *G. saxatilis* (Emelianov, 1937)、庙岛蝮 *G. lijianlii* Jiang and Zhao, 2009 和中介蝮 *G. intermedius* (Strauch, 1868)。

相比之下, 国际学者的分类观点与上述观点并不完全一致, 争议分歧主要集中在以下几点。

1.2.1 西伯利亚蝮 (*G. halys*) 在中国境内的分布和种下分类

中国学者, 以 Zhao 等 (1993) 为代表, 多将中国北方所分布的“背鳞 23 行的蝮蛇” (岩栖蝮、蛇岛蝮、庙岛蝮除外) 归为“中介蝮”。不认同西伯利亚蝮 (*G. halys*) 在我国有分布, 认为 *G. h. stejneri* 是 *G. intermedius* 的同物异名, 不同意我国中介蝮 (*G. intermedius*) 存在亚种分化。这也是目前为我国大部分学者所支持并引用的主流观点 (David et al. 1999, 吴跃峰等 2009, 赵尔宓 2006, 杨章民 2007, Xu et al. 2012 等)。

而国外学者曾多次指出 *G. h. halys*、*G. h. cognatus* 和 *G. h. stejneri* 在中国有分布, 且 *G. h. cognatus* 和 *G. h. stejneri* 的模式产地位于中国境内 (Gloyd et al. 1990, Orlov et al. 1999, Wagner et al. 2016)。但该观点在中国学者的研究中引用甚少, 仅见熊晔等 (2012) 在对河北雾灵山的蝮蛇分布分类地位讨论中提及该观点, 但其根据国内通用的分类系统, 仍将河北雾灵山高海拔所分布蝮蛇归为“中介

蝮”，并将低海拔处分布蝮蛇归为短尾蝮。

1.2.2 蛇岛蝮在陆地上是否有分布 一些学者在考察中发现，辽东半岛千山山区分布“黑眉蝮”外部形态与蛇岛蝮较为相似，而与东北大陆分布者有一定差别。

该类群最早为季达明等（1987）发现并单独报道，通过外部形态比较和 DNA 复性动力学研究，证实“蛇岛蝮”与东北大陆“黑眉蝮”（*A. saxatilis*）的亲缘关系很近，二者之间系亚种关系，即“黑眉蝮模式亚种”（*A. sa. saxatilis*）和“黑眉蝮蛇岛亚种”（*A. sa. shedaomensis*）；后者又可分为两个地理居群：产自旅顺蛇岛者称“黑眉蝮蛇岛亚种-蛇岛群体”，分布于鞍山千山、新金（今普兰店市）、复州（今瓦房店市）者称“黑眉蝮蛇岛亚种-千山群体”。

李建立（1999）基于形态学和蛇毒电泳的分析比较，认为两个居群间形态的差异达到了亚种水平，将后者命名为蛇岛蝮千山亚种（*G. sh. qianshanensis*），但该观点此后鲜为我国学者引用。例如，《中国蛇类》（赵尔宓 2006）中就没有提及蛇岛蝮的种下分类问题，但将其地理分布记作“大连旅顺附近蛇岛、？鞍山市千山”，这表明其对蛇岛蝮在辽宁千山（属辽东半岛）的分布持不确定态度。此后，作者前往相关单位检视标本，但未见到蛇岛蝮千山亚种的标本，也没有查询到其他单位或个人公开发表有该亚种的采集记录。若要探明蛇岛蝮千山亚种的分类地位，须重新进行野外调查和标本采集工作。

1.2.3 胶东半岛和江苏北部“黑眉蝮”的分类地位 江苏连云港云台山区及沿海岛屿（竹岛）也有“黑眉蝮”的分布报道，曾被鉴定为“中介蝮黑眉亚种”（*G. i. saxatilis*）（沈曦等 1999）或“岩栖蝮”（冯照军等 2000，邹寿昌等 2001，赵尔宓 2006），而李建立（1999）将其归为“岩栖蝮长岛亚种”。除文献中的文字叙述外，关于该地区蝮蛇的图片资料很少，也没有查询到相关标本，其分类地位值得进一步探讨。

1.2.4 中国东北内陆“黑眉蝮”的合法拉丁学名 Orlov 等（1999）对岩栖蝮（*G. saxatilis*）的有效性进行了探讨，并提供了中介蝮（*G. intermedius*）的 1 号选模标本（编号 ZISP2221，Lectotype，采自乌苏里江流域）的照片，该标本从外观上看，确系国内学者所谓的岩栖蝮（黑眉蝮）。根据国际动物命名法规中的优先权原则，种本名“*intermedius*”的发表要早于“*saxatilis*”。据此提出“岩栖蝮（*G. saxatilis*）”不是有效种本名，而是“中介蝮（*G. intermedius*）”的次订同物异名。上述观点近年来得到了国外学者普遍的认同和采用（Orlov et al. 1999，Wagner et al. 2016）。本研究同意将岩栖蝮作为中介蝮的次订同物异名。据此，李建立（1999）命名的山东半岛及江苏北连云港（竹岛）分布的“岩栖蝮长岛亚种”拉丁学名应更正为“*Gloydus intermedius changdaoensis* Li, 1999”。

既然“*G. intermedius*”是我国东北大陆的“岩栖蝮”的学名，那么在一直以来我国蝮蛇的基础研究资料中（中国蛇类、中国动物志、各省动物地理区划报道和地方动物志等）提到的“中介蝮”又应该归为何种？

迄今，国内学者多认为“中介蝮”是我国北方广泛分布的单一物种。在国内学者的基础研究资料中，几乎没有对“中介蝮”是否存在亚种分化的讨论。徐焱（2012）对我国亚洲蝮属蛇类进行分子地理学研究，所建系统发育树中发现 2 个同为新疆产地的“中介蝮”样本在系统树中并没有聚为一支，将其原因归为：该种不同种群的线粒体基因存在“种下变异”。类似的结果也出现在 Liu 等（2015）中国蝮科蛇类（Viperidae）的 CO I 条形码研究所建系统发育树中。

纵观中国境内不同地区、不同生境下的“中介蝮”，无论是外部形态还是生活习性都不尽相同，而其分布区域与 Orlov 等（1999）所整理的西伯利亚蝮某些亚种的分布区域又有不同程度的重叠。据文献资料和作者的实地考

察, 在中国境内鲜见 1 种以上“背鳞 23 行”的蝮蛇混居的现象, 但在个别地区与“背鳞 21 行”的短尾蝮 (河北、山西、陕西)、乌苏里蝮 (黑龙江) 或高原蝮 (青海、甘肃) 同域分布。

对此现象, 有两种可能的解释: 其一, 中国境内“中介蝮”可能存在种下分化; 其二, 中国传统概念中的“中介蝮”中可能包含了未被报道的西伯利亚蝮 (*G. halys*) 种下某些亚种。为了证实上述推测, 本研究从形态特征、地理分布和分子层面, 对我国北方不同地区的“中介蝮”进行比较研究。

2 材料与方法

2.1 采集范围

本研究的采集路线主要集中在我国东北、西北、华北地区。东北地区主要以黑龙江的大兴安岭 (也包含内蒙古东部的一些地区) 和小兴安岭为主; 西北地区包括内蒙古、青海、甘肃、新疆、宁夏、陕西; 华北地区包括北京、

河北、山西及辽宁西部。采集经度 $101^{\circ}30' \sim 127^{\circ}42'$, 南北跨度约 1 950 km, 纬度 $34^{\circ}47' \sim 52^{\circ}21'$, 东西跨度约 2 400 km, 海拔 200 ~ 3 500 m (图 1)。

2.2 依据标本

用于形态学研究和数据统计的标本见表 1, 分子系统发育分析依据的分子样本见表 2。部分图片、计量数据及描述引用自杨章民 (2007)、Orlov 等 (1999)、Gloyd 等 (1990)。

2.3 研究方法

2.3.1 形态比较 通过体型、色斑、腹鳞和尾下鳞计数等特征, 进行定性和定量比较, 确定我国北方“中介蝮”种群间形态差异是否具有分类鉴别意义。鳞片计量数据的比较是根据 Mayr 等 (1965) 关于两个样本间平均数比较公式, 即 $M_C = \Delta M / d_{S.E.}$, 其中,

$d_{S.E.} = \sqrt{(n_1/n_2)D_{S_1}^2 + (n_2/n_1)D_{S_2}^2}$, 式中, ΔM 为两组数据平均数之差, D_S 为标准差, M_C 为平均

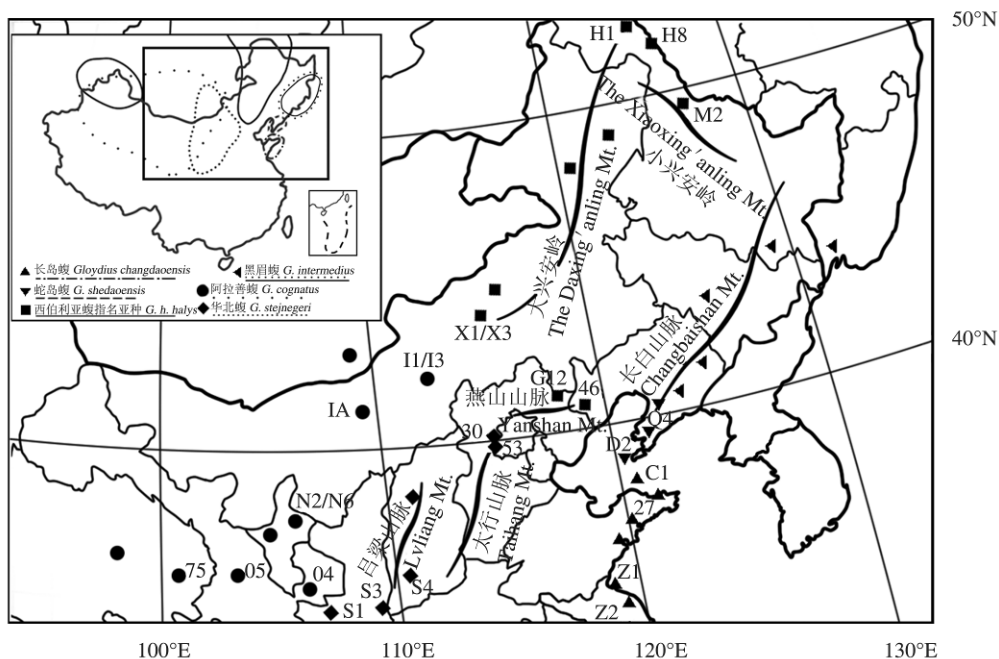


图 1 本研究的采集地点

Fig. 1 Sample localities in this study

图中数字和字母代码为标本代码。Numbers and letters stand for the samples used in this study.

表 1 部分检视标本信息

Table 1 Specimens inspected in this study

标本编号 Voucher	物种 Taxon	性别 Sex	采集地 Locality	标本来源 Source
CIB12717 ~ IB12724	<i>G. cognatus</i>	8♂♂	新疆 (尼勒克) Nilek, Xinjiang	中国科学院成都生物研究所 Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences (CIB)
CIB94197 ~ IB94204	<i>G. h. halys</i>	5♂♂, 3♀♀	河北 (兴隆) Xinglong, Hebei	
JSSD1230R1 ~ JSSD1230R6	<i>G. stejnegeri</i>	4♂♂, 2♀♀	北京 (门头沟) Mentougou, Beijing	
JS140I1 ~ JS140I15	<i>G. cognatus</i>	9♂♂, 6♀♀	内蒙古 (苏尼特右旗) Sonit Right Banner, Inner Mongolia	
JSSD14004 ~ JSSD14006	<i>G. cognatus</i>	2♂♂, 1♀	甘肃 (景泰、靖远) Jingtai and Jingyuan, Gansu	辽宁蛇岛老铁山国家级自然保护区 Liaoning Snake Island-Laotie Mountain National Nature Reserve
JSSD1508X1 ~ JSSD1508X6	<i>G. cognatus</i>	4♂♂, 2♀♀	内蒙古 (锡林浩特) Xilin Hot, Inner Mongolia	
JSSD140M1	<i>G. h. halys</i>	1♀	黑龙江 (孙吴) Sunwu, Heilongjiang	
SYNU13090008	<i>G. h. halys</i>	1♂	辽宁 (凌源) Lingyuan, Liaoning	沈阳师范大学两栖爬行动物研究所 Institute of Herpetology, Shenyang Normal University
SYNU1510151 ~ SYNU1510155	<i>G. h. halys</i>	3♂♂, 2♀♀	黑龙江 (塔河) Tahe, Heilongjiang	
IOZ00391 ~ IOZ 00393	<i>G. cognatus</i>	1♀, 2 不明	新疆 Xinjiang	中国科学院动物研究所 Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences (IOZ)
IOZ00385	<i>G. cognatus</i>	1♀	青海 (柴达木) Tsaidam, Qinghai	
IOZ02313	<i>G. halys</i>	1♂	塔吉克斯坦 Tajikistan	
BYEB1501	<i>G. cognatus</i>	1♂	内蒙古 (包头) Baotou, Inner Mongolia	赵伟 (兰州大学) 赠 From Zhao Wei, Lanzhou University
JSSD1505N1 ~ JSSD1505N6	<i>G. cognatus</i>	4♂♂, 2♀♀	宁夏 (吴忠) Wuzhong, Ningxia	黄鑫磊赠 From Huang Xin-Lei

表 2 本研究中所应用的分子样本信息

Table 2 Molecular samples used in this study

标本号 (标本代码) Voucher (Sample)	物种 Taxon	产地 Locality	单倍型 网络 Haplotype Network	分子系统树 Phylogenetic Tree	GenBank 序列号 GenBank No. (<i>ND4/Cyt b</i>)
SYNU1510151 (H2)	<i>G. h. halys</i>	黑龙江 (塔河) Tahe, Heilongjiang	√	√	KX063773/ KX063800
SYNU1510154 (H8)	<i>G. h. halys</i>	黑龙江 (呼玛) Huma, Heilongjiang	√	√	KX063774/ KX063801
SYNU1301908 (46)	<i>G. intermedius</i> (<i>G. h. halys</i>)	辽宁 (凌源) Lingyuan, Liaoning	√	√	KX063775/ KX063802
JSSD1508X3 (X3)	<i>G. h. halys</i>	内蒙古 (锡林浩特) Xilinhot, Inner Mongolia	√	√	KX063776/ KX063803
JSSD140M1 (M1)	<i>G. h. halys</i>	黑龙江 (孙吴) Sunwu, Heilongjiang	√	√	KX063777/ KX063804
DLG11 (G11)	<i>G. h. halys</i>	河北 (兴隆) Hinglong, Hebei		√	KX063778/ KX063805
DLG12 (G12)	<i>G. h. halys</i>	内蒙古 (赤峰) Chifeng, Inner Mongolia	√	√	KX063779/ KX063806
GP465 (GP465)	<i>G. intermedius</i> (<i>G. h. halys</i>)	新疆 Xinjiang	√	√	JQ687494/
JSSD1505N2 (N2)	<i>G. cognatus</i>	宁夏 (吴忠) Wuzhong, Ningxia	√	√	KX063781/ KX063808

续表 2

标本号 (标本代码) Voucher (Sample)	物种 Taxon	产地 Locality	单倍型 网络 Haplotype Network	分子系统树 Phylogenetic Tree	GenBank 序列号 GenBank No. (ND4/Cyt b)
JSSD1505N6 (N6)	<i>G. cognatus</i>	宁夏 (吴忠) Wuzhong, Ningxia	√	√	KX063782/ KX063809
JSSD13109I1 (I1)	<i>G. cognatus</i>	内蒙古 (苏尼特右旗) Sonit Right Banne, Inner Mongolia	√	√	KX063783/ KX063810
CIB93145 (G1)	<i>G. strauchi</i> (<i>G. cognatus</i>)	青海 (德令哈) Delingha, Qinghai	√	√	KX063784/ KX063811
DLG21 (G21)	<i>G. cognatus</i>	新疆 Xinjiang	√	√	KX063786/ KX063813
JS15100005 (05)	<i>G. cognatus</i>	甘肃 Gansu	√	√	KX063787/ KX063814
BYEB1501 (IA)	<i>G. cognatus</i>	内蒙古 (包头) Baotou, Inner Mongolia	√	√	KX063785/ KX063812
GP188 (GP188) *	<i>G. intermedius</i> (<i>G. cognatus</i>)	新疆 Xinjiang	√	√	JQ687488/ JQ687469
SYNU1510145 (53)	<i>G. stejnegeri</i>	北京 (门头沟) Mentougou, Beijing	√	√	KX063788/ KX063815
SYNU1510134 (S1)	<i>G. stejnegeri</i>	陕西 (宝鸡) Baoji, Shaanxi	√	√	KX063789/ KX063816
JSSD1409S3 (S3)	<i>G. stejnegeri</i>	陕西 (铜川) Tongchuan, Shaanxi	√	√	KX063790/ KX063817
JSSD1508S4 (S4)	<i>G. stejnegeri</i>	山西 (临汾) Linfen, Shanxi	√	√	KX063791/ KX063818
JSSD1110D2 (D2)	<i>G. sh. shedaensis</i>	辽宁 (大连旅顺) Lvshun, Liaoning	√	√	KX063792/ KX063819
JSSD1110Q8 (Q8)	<i>G. sh. qianshanensis</i>	辽宁 (大连普兰店) Pulandian, Liaoning	√	√	KX063793/ KX063820
—(SX1)	<i>G. saxatilis</i> (<i>G. i. intermedius</i>)	黑龙江 Heilongjiang	√	√	KM434236/ KM434236
JSSD1408Z1 (Z1)	<i>G. sa. changdaoensis</i> (<i>G. changdaoensis</i>)	江苏 (连云港竹岛) Lianyungang, Jiangsu	√	√	KX063794/ KX063821
JSSD1510Z2 (Z2)	<i>G. sa. changdaoensis</i> (<i>G. changdaoensis</i>)	江苏 (连云港云台乡) Lianyungang, Jiangsu	√	√	KX063795/ KX063822
JSSD1510C1 (C1)	<i>G. sa. changdaoensis</i> (<i>G. changdaoensis</i>)	山东 (长岛) Changdao, Shandong	√	√	KX063796/ KX063823
SYNU1510149 (27)	<i>G. sa. changdaoensis</i> (<i>G. changdaoensis</i>)	山东 (威海) Weihai, Shandong	√	√	KX063797/ KX063824
DLG5 (G5)	<i>G. liupanensis</i>	宁夏 Ningxia		√	KX063798/ KX063825
DL70 (B1)	<i>G. brevicaudus</i>	辽宁 Liaoning		√	HQ528303/ HQ528467
U1	<i>G. ussuriensis</i>	黑龙江 Heilongjiang		√	KP262412
GY001 (GY001)	<i>G. strauchi</i> (<i>G. monticola</i>)	云南 Yunnan	√	√	JX661243/ JX661200
ZISP TS2309 (2309)	<i>G. h. halys</i>	俄罗斯 Russia	√		KM078593/-
ISEA R397 (R397)	<i>G. h. halys</i>	俄罗斯 Russia	√		JQ356857.1/-
MHNG 2752.69 (R1) **	<i>G. rickmersi</i>	吉尔吉斯斯坦 Kyrgyzstan	√		KM078592/-
MHNG 2752.70 (R2) **	<i>G. rickmersi</i>	吉尔吉斯斯坦 Kyrgyzstan	√		KM096379/-
ISEA R290 (R290) **	<i>G. h. caraganus</i>	吉尔吉斯斯坦 Kazakhstan	√		KM078594/-
IOZ02313 (02313)	<i>G. intermedius</i> (<i>G. h. halys</i>)	塔吉克斯坦 Tajikistan	√	√	KX063799/ KX063826

物种一列, 括号中表示经鉴定对存放单位原鉴定标签的修订; “√”勾选项表示用于此项; * 表示数据来源于 Xu et al. 2012; ** 表示数据来源于 Wagner et al. 2016; 其余为作者自行测序。

Taxa which revised were in brackets. Samples which marked with “√” were applied for this item. Sequences came from: * Xu et al. 2012; ** Wagner et al. 2016; Otherwise sequenced by this study.

数比较值, n 为样本量。如果 M_C 值大于 3, 表明此 2 样本属于两个不同的总体。

除了上述形态比较之外, 本研究结合国内外的文献资料, 对所采集的标本进行鉴定, 以确定它们是属于西伯利亚蝮种下的某些亚种, 还是某些未知类群。

2.3.2 分子系统发育 对一些样品(表 2)的线粒体 *ND4* 和 *Cyt b* 基因片段进行 PCR 扩增。采用试剂盒(AxyGen 公司)提取基因组 DNA。*ND4* 基因扩增引物为 ND4/Leu (Arévalo et al. 1994), 退火温度 56°C; *Cyt b* 基因扩增引物为 L14910/H16064 (Burbrink et al. 2000), 退火温度 48°C。扩增产物经琼脂糖凝胶电泳检测合格后, 委托华大基因科技服务有限公司进行双向测序, 测序引物与扩增引物相同。

所得序列经 MEGA6.0 (Tamura et al. 2013) 进行多重序列比对。最终获得 *ND4* 序列片段长 680 bp, *Cyt b* 片段长 957 bp。首先, 基于本研究中测得的 *ND4* 基因与下载自 GenBank 的同源基因以 Network 4.6 软件 (Bandelt et al. 1999) 构建单倍型网络, 以确定这些样本间的分类关系。并用 MEGA 软件计算部分 *ND4* 序列间的 p-distance 遗传距离。

在前人研究 (Ding et al. 2011, Xu et al. 2012) 中, “背鳞 21 行的蝮蛇” 包括短尾蝮、乌苏里蝮、秦岭蝮、六盘山蝮等物种的系统分类关系相对明确, 且与 “背鳞 23 行的蝮蛇” 有较远的亲缘关系, 在本研究中以短尾蝮和乌苏里蝮作为外类群, 以 “背鳞为 23 行的蝮蛇” 作为内类群, 基于两段线粒体基因 (共计 1 637 bp) 以最大似然法 (maximum likelihood, ML) 和贝叶斯推算 (Bayesian inference, BI) 重建我国北方部分蝮蛇的系统关系, 以验证形态学研究所得的结论。

以 RAXML 7.0.4 软件 (Stamatakis et al. 2006) 构建最大似然树 (*ND4* 与 *Cyt b* 合并构建), 利用 jModelTest 2.1.4 软件 (Darriba et al. 2012) 选择最佳碱基替代模型 (TrN + I + G), 并进行 1 000 次非参数自展重抽样分析

(nonparametric bootstrap analysis)。另以 MrBayes 3.1.2 软件 (Ronquist et al. 2003) 进行贝叶斯推算, 根据两个不同的线粒体基因片段分为 2 个区, 利用 jModelTest 2.1.4 软件计算最佳碱基替代模型 (*ND4* 为 TrN + I + G; *Cyt b* 为 TIM1 + I + G); 在默认热值的条件下, 使用 4 个马尔可夫链进运算 5 000 000 代, 每隔 1 000 代抽样一次, 舍弃 50% 老化样本, 计算 50% 一致树。

3 结果

3.1 我国不同地区 “中介蝮” 之间的差异

3.1.1 分布和地理区系差异 “中介蝮” 广泛分布于我国东北区、华北区和蒙新区。这三大动物地理区彼此自然环境迥异, 为该地蝮蛇等动物的独立演化提供了可能 (图 2)。

3.1.2 外观差异 东北地区 and 内蒙古东部地区分布的 “中介蝮” 体型居中, 成体全长 55 ~ 60 cm。体背多褐色、橄榄灰色 (大、小兴安岭), 亦有个别个体黑白对比鲜明 (内蒙古东部); 体两侧各一列黑褐色块状斑或不规则圆斑 (图 3a ~ c, 4)。

西北地区所分布的 “中介蝮” 体型较为细小, 成体全长仅 40 ~ 50 cm, 体底色为乳白色至浅沙黄色 (图 3d ~ f)。

华北地区 (包括陕西北部) 分布的 “中介蝮” 体型粗大, 以陕西分布者为甚, 成体全长多超过 80 cm。体底色多为淡褐色或灰褐色, 体两侧有两行深褐色近圆形斑, 北京和河北西南部山区分布的个体多在背中线处相遇, 呈现横斑纹为主 (图 3g ~ i, 4)。

就蛇类而言, 不同种群间的体色存在差异的现象屡见不鲜。造成这种差异的原因, 有可能是单纯的个体变异, 也可能是为适应不同生境产生的表型分化, 如中国东北地区白条锦蛇 (*Elaphe dione*), 平原地带的个体多为浅黄色或黄褐色, 山区则多为青灰色, 而西北地区分布者则多偏灰白色。然而, 目前的研究, 并没有关于它们之间的亚种分化的报道; 玉斑丽



图 2 我国北方西伯利亚蝮-中介蝮复合种的不同生境

Fig. 2 Habitat of some *Gloydus halys-G intermedius* complex subspecies in the north of China

a. 小兴安岭, 海拔 170 m 低山丘陵, 样本 M1 的生境; b. 大兴安岭, 海拔约 300 m 低山丘陵, H2 和 H8 生境; c. 内蒙古锡林浩特, 海拔 990 m 森林草原, X1 生境; d. 青海都兰, 海拔 3 700 m 荒漠化草原 (董文晓摄); e. 内蒙古苏尼特右旗, 海拔约 1 150 m 荒漠化草原, I1 生境; f. 内蒙古中部, 海拔约 1 300 m 荒漠 (梁红斌摄); g. 陕西宝鸡, 海拔约 1 400 m 黄土高原, S1 生境; h. 山西临汾, 海拔 1 420 m 黄土高原, S4 生境; i. 北京, 海拔约 2 000 m 中山森林, 53 生境。

a. The Xiaoxing'anling Mountains, Heilongjiang, about 170 m a.s.l. (habitat of sample M1); b. The Daxing'anling Mountains, Heilongjiang, about 300 m a.s.l. (habitat of sample H2, H8); c. Xilinhot, Inner Mongolia, 990 m a.s.l. (habitat of sample X1); d. Dulan County, Qinghai, 3 700 m a.s.l. by Tong Wen-Xiu; e. Sonid Right Banner, Inner Mongolia, 1 150 m a.s.l. (habitat of sample I1); f. Middle of Inner Mongolia, about 1 300 m a.s.l. by Liang Hong-Bin; g. Baoji, Shaanxi, 1 400 m a.s.l. (habitat of sample S1); h. Linfen, Shanxi, about 1 420 m a.s.l. (habitat of sample S4). i. Beijing, about 2 000 m a.s.l. (habitat of sample 53).

蛇(旧称玉斑锦蛇 *Euprepipophis mandarinus*) 的体背斑块数量和疏密程度也因产地而异。然而, 截至目前还没有对于上述物种基于色斑的亚种分化报道。所以, 仅凭蛇类的体型和体色的差异, 是不足以说明它们的分类关系的。因此, 要对其体表鳞片计量数据进行比较分析。以探讨这种差异是否具备统计学意义, 达到亚种分化水平。

3.1.3 腹鳞和尾下鳞的差异 我国东北、西北、华北地区“中介蝮”雌雄的腹鳞(ventral

scales, V) 及尾下鳞(subcaudal scales, Sc) 数量比较见表 3。

不同地区的“中介蝮”之间腹鳞、尾下鳞数量及二者加和(V + Sc) 都有不同程度的差异, 根据表 3 的统计结果, 东北地区 and 西北地区分布的蝮蛇之间, 雌性腹鳞 + 尾下鳞、雄性腹鳞 + 尾下鳞、雄性腹鳞及雌性腹鳞 + 尾下鳞之间的差异相对显著; 西北地区和华北地区分布者之间, 除了雌性尾下鳞之外, 各项计量数据均差异显著; 而东北地区和华北地区所



图3 我国北方不同地区西伯利亚蝮-中介蝮复合体的外观差异

Fig. 3 Morphological variation of diverse *Gloydius halys*-*G intermedium* complex subspecies and populations in China

a. 样本 H2, 黑龙江; b. H8, 黑龙江; c. X3, 内蒙古; d. 05, 甘肃; e. I1, 内蒙古; f. 新疆塔城 (姜春燕摄); g. S1, 陕西; h. S4, 山西; i. 53 北京。根据本研究的鉴定结果, a、b、c 应为西伯利亚蝮指名亚种; d、e、f 应为阿拉善蝮; g、h、i 应为华北蝮。

a. H2, Heilongjiang; b. H8, Heilongjiang; c. X3, Inner Mongolia; d. Sample 05, Gansu; e. I1, Inner Mongolia; f. Tacheng Xinjiang by Jiang Chun-Yan; g. S1 Shaanxi; h. S4, Shanxi; i. 53, Beijing. According to this study, a, b and c should be identified as *G. h. halys*; d, e and f should be *G. cognatus* while g, h and i should be *G. stejnegeri*.

分布者, 仅雌性腹鳞差异较为显著。综上, 这三个主产区所分布的蝮蛇之间, 腹鳞、尾下鳞及其加和均有不同程度的差异, 部分计量数据之间的差异具统计学意义。结合外部形态的明显区别, 初步判定它们彼此间可能存在亚种分化。因此, 需要进一步结合国外资料, 对其形态和模式产地进行比对, 以确定这些“中介蝮”是某些已知种, 还是未知的新种或新亚种。

3.2 不同地区“中介蝮”与西伯利亚蝮几个亚种的比较

3.2.1 外观比较

Simonov (2010) 报道中提供了一张西伯利亚蝮指名亚种地模的照片, 该个体从外部形态上看, 与黑龙江大兴安岭等地

所见“中介蝮”高度一致, 可初步判断后者可能为“*G. h. halys*”, 内蒙古、甘肃等西北地区所见“中介蝮”与 *G. h. cognatus* 的形态特征基本吻合; 河北、山西和陕西等华北地区所见“中介蝮”与 *G. h. stejnegeri* 的形态特征及模式标本照片大体吻合 (表 4)。

3.2.2 模式产地与分布区域比较

根据本研究的采集地点, 可大致划定出我国东北、西北和华北地区“中介蝮”的三个主要采集区, 这三个采集区与 Gloyd 等 (1990) 及 Orlov 等 (1999) 所整理的 *G. halys* 不同亚种在我国的分布区域大体上吻合, 同时又有较大程度的扩展 (图 1)。这进一步提示, 我国不同产地的“中介蝮”可

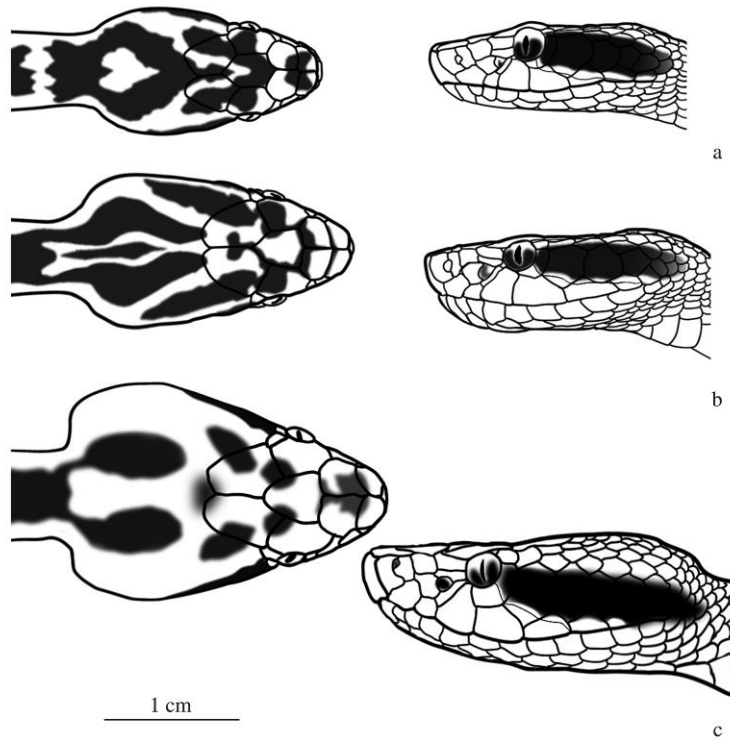


图 4 西伯利亚蝮 3 亚种（此前曾被统一鉴定为“中介蝮”）的头部俯视图（左）和侧视图（右）

Fig. 4 Dorsal view (left) and lateral view (right) of the 3 species of *Gloydius halys*-*G. intermedius* complex (used to be identified as “*G. intermedius*” before)

a. 阿拉善蝮（内蒙古）；b. 西伯利亚蝮指名亚种（黑龙江 H7）；c. 华北蝮（山西，S4）。

a. *G. cognatus* (Inner Mongolia); b. *G. h. halys* (Heilongjiang, H7); c. *G. stejnegeri* (Shanxi, S4).

能就是西伯利亚蝮的亚种。

G. h. halys 命名的历史相对久远，目前公认的模式产地位于俄罗斯远东地区叶尼塞河上游的盐湖。广泛分布于中亚诸国，从阿塞拜疆、伊朗横跨中亚多个国家直至西伯利亚、中国、蒙古（Gloyd et al. 1990, Wagner et al. 2016）。

G. h. cognatus 模式产地位于甘肃洮河流域的卓尼县（正模），分布于中国青海西部至甘肃南部（Gloyd 1977）。

G. h. stejnegeri 的模式产地信息并不十分完善。Rendahl（1933）初次描述和报道该亚种时所依据的 6 号标本仅有 2 号有较为详尽的采集地信息，甚至有些标本（包括正模）的产地信息仅知“中国”。其中，2 号标本原始记录产地为“蒙古”（今内蒙古）。

Gloyd 等（1990）检视和描述的其他华北地区的标本包括河北到“直隶”21 km 兴隆山东陵（AMNH21493-21494；FMNH7126，注：“直隶”系京津地区的旧称）；山西太原？钦州（AMNH28278 产地“Chintzu”的音译）；山西忻州岢岚县（BMNH 1908.11.28.11）；太原西部（USUM 49640）。兴隆山分布的标本后经本研究分子结果证实应属 *G. h. halys* 而非 *G. h. stejnegeri*。

据此，Gloyd 等（1990）归纳出 *G. i. stejnegeri* 分布范围为内蒙古“旧察哈尔”地区戈壁东南边缘至河北山西北部。“察哈尔”根据现今的行政区划应属山西、河北及内蒙古交界地带。然而，上述地区分布的“体中段背鳞 23 行”的蝮蛇在我国的资料中皆以“中介

表 3 我国不同地区“中介蝮”(西伯利亚蝮的某些亚种)的鳞片数量比较

Table 3 Scale comparison of "Gloydus intermedius" (3 subspecies of *G. halys*) between different populations across China

性别 Sex	鳞片 Scales	东北地区(西伯利亚蝮指名亚种) Northeast China (<i>G. h. halys</i>)				西北地区(阿拉善蝮) Northwest China (<i>G. cognatus</i>)				华北地区(华北蝮) North China (<i>G. stejnegeri</i>)			
		样本量 Sample size <i>n</i>	范围 Range	平均值 ± 标准差 Mean ± SD	平均值比较 (<i>M_C</i>) Comparison of means	样本量 Sample size <i>n</i>	范围 Range	平均值 ± 标准差 Mean ± SD	平均值比较 (<i>M_C</i>) Comparison of means	样本量 Sample size <i>n</i>	范围 Range	平均值 ± 标准差 Mean ± SD	平均值比较 (<i>M_C</i>) Comparison of means
雌性 Female	腹鳞 Ventral		152 ~ 170	163.4 ± 4.2	2.75		160 ~ 172	167.4 ± 3.7	6.83		149 ~ 162	155.3 ± 5.0	4.39
	尾下鳞 Subcaudal	20	28 ~ 46	38.5 ± 3.6	2.91	12	39 ~ 46	41.9 ± 2.3	0.97	8	37 ~ 46	40.9 ± 3.1	1.62
	合计 Total		189 ~ 207	202.0 ± 4.7	4.63		207 ~ 213	209.3 ± 3.7	6.62		193 ~ 203	196.1 ± 5.2	2.86
雄性 Male	腹鳞 Ventral		142 ~ 167	158.5 ± 5.9	3.08		157 ~ 168	162.7 ± 2.4	8.23		144 ~ 160	153.1 ± 4.6	2.89
	尾下鳞 Subcaudal	20	39 ~ 50	45.5 ± 2.9	2.74	22	45 ~ 55	48.0 ± 3.1	3.05	15	41 ~ 50	46.9 ± 2.8	2.50
	合计 Total		182 ~ 214	203.9 ± 7.4	3.72		201 ~ 219	210.6 ± 3.9	9.58		192 ~ 207	200.0 ± 5.0	1.55
雌雄 Female and male	腹鳞 + 尾下鳞 Ventral scales + subcaudal scales	40	182 ~ 214	202.9 ± 6.2	5.89	34	201 ~ 219	210.2 ± 3.8	10.69	23	192 ~ 207	198.7 ± 5.3	2.77

表 4 西伯利亚蝮 6 个亚种与我国不同产地“中介蝮”的形态特征比较

Table 4 Morphological comparisons of the 6 subspecies of *Gloydus halys* and the different populations of “*G. intermedius*” across China

物种/种群 Taxon/Population	最大体长 Max. length (mm)	腹鳞 Ventral scale	尾下鳞 Subcaudal scale	体色 Body color	背斑 Dorsal color pattern	头侧纹(眉纹) Band along side of head
<i>G. h. halys</i>	750	141 ~ 187	29 ~ 56	棕色, 橄榄色, 褐色 Olive, brown, or gray	深色交叉斑, 3 ~ 5 枚鳞宽 Dark crossbands, 3 - 5 scale wide	深色条纹上缘浅色细线纹 Bordered from above with a light narrow band
东北地区“中介蝮” “ <i>G. intermedius</i> ” from Northeast China	680	155 ~ 168	37 ~ 50	黄褐 (H1), 棕褐色 (M1), 橄榄灰色 (H8) Yellowish brown (H1), brown (M1) or Olive (H8)	深褐色至黑色块状斑 Dark blotches	深色条纹上下缘均有白色细线状纹 Bordered with a white narrow band from both above and below
<i>G. h. cognatus</i>	590	153 ~ 165	36 ~ 54	浅黄 Light yellow	深色交错条状或块状斑 Dark crossbands or blotches	深色条纹上下缘均有白色细线状纹 Bordered with a white wide band from both above and below
西北地区“中介蝮” “ <i>G. intermedius</i> ” from Northwest China	522	143 ~ 172	37 ~ 52	乳白 (I1), 沙黄 (IA) Cream white (I1) or sand yellow (IA)	淡黄褐色 Light brown or yellow blotches	上下缘均有较宽白色线状纹 Bordered with a white wide band from both above and below
<i>G. h. stejnegeri</i>	625	147 ~ 165	39 ~ 46	棕色或深灰色 Brown or dark gray	深色, 交错, 3 ~ 6 行背鳞宽, 窄而不规则 Dark crossbands, 3 - 6 scale wide, narrowly and irregularly	未见报道 No reports
华北地区“中介蝮” “ <i>G. intermedius</i> ” from North China	812	142 ~ 170	28 ~ 50	黄褐色 (S4) 或深棕色 (S3) Brown (S4) or dark brown (S3)	圆形斑 (S1, S3, S4), 或在背中线处形成横斑 subcircular blotches (S1, S3, S4), some of which appear crossbands near mid-back blotches (S3)	上下缘均有白色细线状纹 (S3) 仅下缘有白色细线状纹 (S1, S3, S4) Bordered with a white wide band from both above and below (S3) or only below (S1, S3, S4)
<i>G. h. boehmei</i>	487	155	35 (单行)	淡灰 Light gray	体侧具深色相对或交错圆形斑 dark lateral subcircular blotches, alternating or opposite	未见报道 No reports
<i>G. h. caraganus</i>	740	141 ~ 183	16 ~ 51	红色, 淡灰, 淡棕, 淡黄 Varying from light olive and yellowish gray to red, reddish brown and black	不规则窄斑, 多数斑块不完整 A series of narrow, irregular, often incomplete crossbands	未见报道 No reports
<i>G. h. caucasicus</i>	590	142 ~ 169	31 ~ 46	棕色, 灰色 light and dark gray to light brown	深色狭窄的条状或块状斑 Dark narrow crossbands and blotches	未见报道 No reports

蝮”记 (吴跃峰等 2009, 赵尔宓 2006)。

而 *G. h. caraganus*、*G. h. boehmei* 和 *G. h. caucasicus* 的分布区域距离我国边境较远, 国内外的文献中亦未见在我国分布的报道, 本文中未做详细讨论。

我国“中介蝮”的分布范围与西伯利亚蝮各亚种的分布范围比较见表 5。

3.3 分子系统发育

基于 680 bp 的 *ND4* 基因片段和 957 bp 的 *Cyt b* 基因片段联合构建了亚洲蝮属中介蝮-西

伯利亚蝮复合种系统发育的最大似然树 (ML) (图 5)。我国北方的“中介蝮”形成 3 个相对独立的分支, 表明它们彼此之间已经呈现了明显的分子水平的差异, 而不仅是单纯的表型分化。本研究中并没有发现未知的新亚种, 这些蝮蛇应归入中介蝮-西伯利亚蝮复合种中的 3 个已知种或亚种。

本研究中来自俄罗斯的样本 (R397) 可作为 *G. h. halys* 的地模标本, 但该样本仅有 1 段有效长度为 680 bp 的 *ND4* 片段的序列, 直接

表 5 西伯利亚蝮 6 个亚种模式产地与我国不同产地“中介蝮”的分布地比较

Table 5 Distribution comparison of the type locality of 6 subspecies of *G. halys* and the different populations of “*G. intermedius*” across China

物种/种群 Taxon/Population	命名者 Author	模式产地 Type locality	已知分布范围 Distribution	海拔 (m) Altitude	生境 Habitat
<i>G. h. halys</i>	Pallas 1776	叶尼塞河上游盐湖 (俄罗斯) Small salt lakes near Lugaskoi Zavod, Upper Yenisey River	西伯利亚南部至哈萨克斯坦东部 From Mamyn river over Mongolia, Southern Siberia, and Eastern Kazakhstan	150 ~ 3 000	山地 Mountains
东北地区“中介蝮” “ <i>G. intermedius</i> ” from Northeast China	—	—	黑龙江大、小兴安岭、内蒙古、 新疆 Hinggan Mountains, Heilongjiang Province, Inner Mongolia, Xinjiang	300 ~ 800	低山 Mountains
<i>G. h. cognatus</i>	Gloyd 1977	甘肃卓尼, 洮河流域 Choni, on the Tao River, Gansu Province	青海东至甘肃南 North central China from eastern Qinghai across southern Gansu	1 500 ~ 2 000	草原、荒漠 Prairie and desert
西北地区“中介蝮” “ <i>G. intermedius</i> ” from Northwest China	—	—	内蒙古、甘肃、青海、宁夏	1 000 ~ 1 500	草原及荒漠 Prairie and desert
<i>G. h. stejnegeri</i>	Rendahl 1933	中国, 具体不详 (正模) Known as “China” only	内蒙古东南部至河北及山西北部 From the edge of the Gobi in southeastern Inner Mongolia south in China to northern Shanxi and Hebei	不详 Not in detail	山地、林地 Mountains
华北地区“中介蝮” “ <i>G. intermedius</i> ” from North China	—	—	北京、河北、山西、陕西 Beijing, Hebei Province, Shanxi Province and Shaanxi Province	800 ~ 2 300	中山 Middle Mountains
<i>G. h. boehmei</i>	Nilson 1983	巴格兰 (阿富汗东) Baghlan, east Afghanistan	仅模式产地 (阿富汗) Afghanistan (Type locality only)	2 500	沙漠 Desert
<i>G. h. caraganus</i>	Eichwald 1831	哈萨克斯坦西部, 曼格什 拉克半岛 Mangyshlak Peninsula, eastern edge of the Caspian Sea, western Kazakhstan	伏尔加河口至哈萨克斯坦东、塔吉 克斯坦、乌兹别克斯坦、土库曼斯 坦、吉尔吉斯 Volga River mouth to and through of Kazakhstan, Tajikistan, Uzbekistan, Kirghizia and northern Turkmenistan	520 ~ 705	沙漠 Desert
<i>G. h. caucasicus</i>	Nikolsky 1916	兰凯兰 (阿塞拜疆东南) Lenkoransky Uezd	阿塞拜疆东南、土库曼斯坦南、 伊朗北、阿富汗西北 Southeastern Azerbaijan, southern Turkmenistan, northern Iran, and northwestern Afghanistan	Over 3 000	山区 Mountains

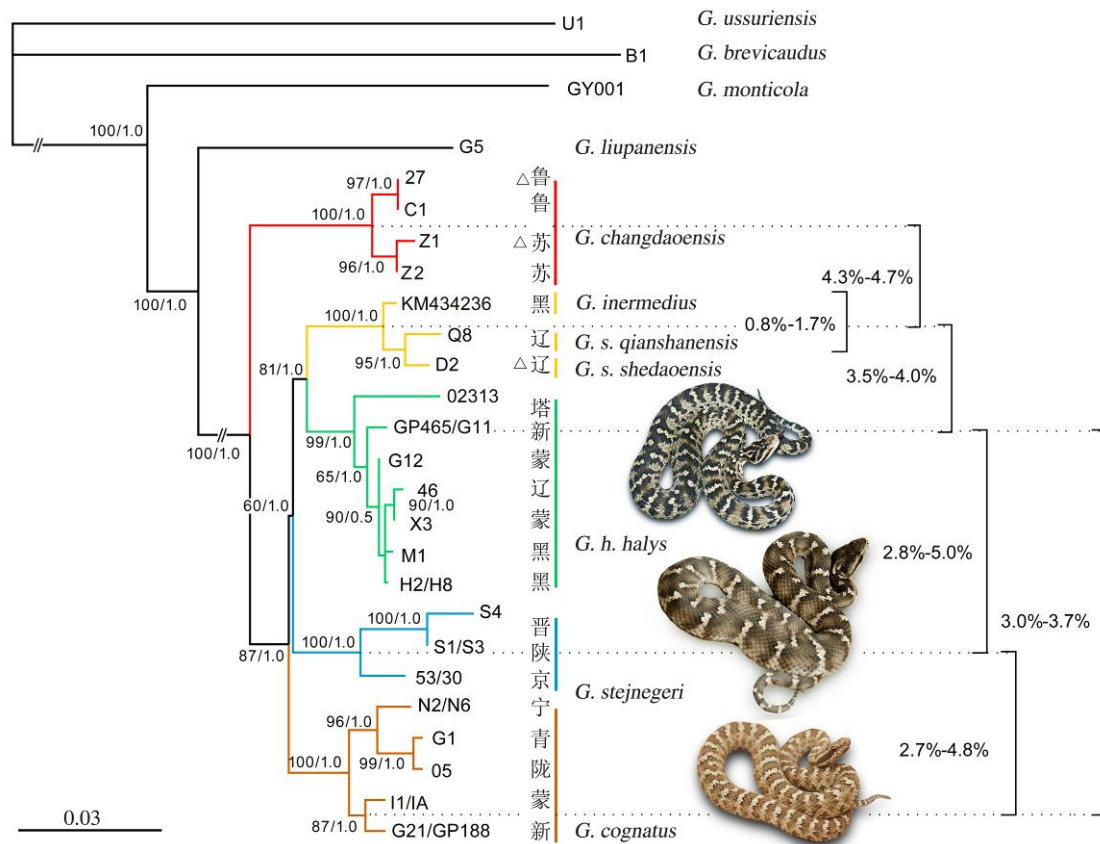


图 5 基于 *ND4*、*Cyt b* 1 657 bp 序列联合构建的亚洲蝮属中介蝮-西伯利亚蝮复合种的最大似然系统发育树

Fig. 5 Phylogenetic tree (maximum likelihood, ML) based on concatenated *ND4* and *Cyt b* gene sequences, 1 657 bp dataset

系统树节点处仅显示 50% 以上支持率的最大似然法自展检验值 (BP) / 贝叶斯后验概率 (PP)。姐妹群间的百分比数据表示类群间遗传距离的范围。“△”表示样本来自岛屿。地名缩写: 鲁. 山东; 苏. 江苏; 辽. 辽宁; 黑. 黑龙江; 新. 新疆; 蒙. 内蒙古; 陕. 陕西; 晋. 山西; 青. 青海; 陇. 甘肃; 京. 北京; 塔. 塔吉克斯坦。

Node labels on the tree show the Bootstrap support (BP) / Bayesian Posterior support (PP) which > 50%. Samples collected from insular inlands were marked with “△”. P-distances of the *ND4* marker, are marked as percentages between two pairs of sister taxa. Abbreviation of place name: 鲁. Shandong; 苏. Jiangsu; 辽. Liaoning; 黑. Heilongjiang; 新. Xinjiang; 蒙. Inner Mongolia; 陕. Shaanxi; 晋. Shanxi; 青. Qinghai; 陇. Gansu; 京. Beijing; 塔. Tajikistan.

用以建树缺乏说服力。然而, 在基于单个线粒体基因 *ND4* 片段所构建的单倍型网络中, 样本 R397 与来自黑龙江大兴安岭中俄边境 (H2)、小兴安岭 (M1)、凌源 (46)、赤峰 (G12)、锡林浩特 (X3)、新疆 (GP465) 的样本共聚在同一个分支, 即 *G. h. halys* 所在的分支, 且前 5 个样本位于同一个单倍型节点 (图 6)。这足以说明这些样本的在分类上应隶属同一种或亚

种, 这里即为 *G. h. halys*。

来自山西临汾的样本 (S4) 与 *G. s. stejnegeri* 的模式产地之一最为接近, 可视为地模标本。该样本与来自陕西的样本 S1 和 S3 最先聚为姐妹群, 且共享一个线粒体基因 *ND4* 单倍型, 二者又与北京门头沟地区的样本 (53) 聚为一支, 构成单系 (图 6), 结合前文的形态和分布区域的比较, 充分证实北京 (53)、陕西

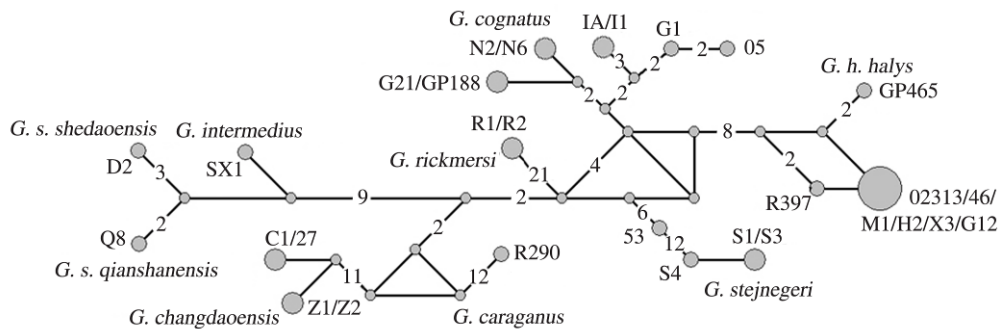


图 6 基于线粒体 *ND4* 基因的中介蝮-西伯利亚蝮复合种的单倍型网络图

Fig. 6 Haplotype network of *Gloydus halys*-*G. intermedius* complex based on mtDNA *ND4* gene sequences

每个枝端的字母和数字代码为标本编号；单倍型网络线条上的斜体数字示碱基变异的位点数，较大的单倍型节点的圆圈表明其包含 1 个以上样本共享该单倍型。

The number on the links of the network (Italic) corresponds to the number of mutated positions (the lines without number corresponds to single mutation). Larger circles represent haplotypes that are shared by more than one specimen.

(S1 和 S3) 样本均属此亚种。

本研究中样本 05 的采集地点（甘肃兰州）与 *G. h. cognatus* 的模式产地（甘肃卓尼）最为接近，形态特征也符合该亚种的鉴别特征。因此以样本 05 作 *G. h. cognatus* 的参照。在分子系统发育树中，青海（G1）、宁夏（N2 和 N6）、新疆（G21 和 GP 188）和内蒙古西部（I1 和 IA）样本均聚于 *G. h. cognatus* 所在的单系，其中，来自宁夏吴忠的样本 N2 和 N6 共享一个 *ND4* 单倍型，内蒙古包头的样本 IA 和苏尼特右旗的样本 I1 共享一个 *ND4* 单倍型（图 6）。

纵观本研究中重建的系统发育树，可见 *G. halys* 的各个亚种之间并没有构成单系群：*G. h. stejnegeri* 和 *G. h. cognatus* 所在支不但彼此没有相聚，而且也没有与指名亚种 *G. h. halys* 聚为姐妹群（图 5）。这与 Xu 等（2012）的研究结果一致。该结果再度揭示了，西伯利亚蝮不同亚种之间线粒体基因上的变异情况，同时也显示了不同分支之间较大的遗传距离。而基于单个线粒体基因 *ND4* 片段构建的单倍型网络中也得到了类似的结果。根据上述结果建议，将这 2 个亚种独立成种，即 *G. cognatus* 和 *G. stejnegeri*。*G. h. caraganus* 在单倍型网络图中也占据独立种的位置，这与 Wagner 等（2016）

的结果一致，故建议其也独立为种级。

在 Xu 等（2012）的分子系统学研究中，来自新疆的两个“中介蝮”样本（GP465 和 GP188，新疆）没有聚为姐妹群，提出“我国中介蝮不同种群间线粒体基因存在种下变异”。在本研究重新构建的系统发育树中，这两个样本仍没有相聚：GP188 聚在 *G. cognatus* 所在单系中，而 GP465 聚在 *G. h. halys* 所在单系中（图 5）。这说明 GP465 和 GP188 属于两个不同种，而非单纯的“种下变异”，目前分子证据尚不充分，可留待日后另作探讨。

产自江苏连云港的样本一直以来被鉴定为“岩栖蝮”（冯照军 2000，赵尔宓 2006）或“岩栖蝮长岛亚种”（李建立 1999），而在本研究中被订正为黑眉蝮长岛亚种（*G. i. changdaoensis*）。然而，在本研究中，采集于该地的蝮蛇样本 Z1 和 Z2 并没有与来自东北大陆的“黑眉蝮”聚为一支，也没有与西伯利亚蝮的任何亚种形成姐妹群。进而，本研究建议将黑眉蝮长岛亚种独立为种级，即长岛蝮“*G. changdaoensis* Li, 1999”。

产自辽宁大连瓦房店的样本（Q8）与来自蛇岛的样本（D2）聚为姐妹群，可见二者亲缘关系较近。

4 讨论

4.1 辽东半岛蝮蛇种下分类问题

本研究的分子系统学研究结果揭示, 东北大陆的“黑眉蝮”与蛇岛蝮所在支的关系甚近, 单纯地从线粒体基因层面判断, 它们的差异达不到种级。这与 Xu 等 (2012) 的研究结果一致。然而, 蛇岛作为一座海上孤岛, 具有独特的地理环境和生态环境, 岛上蝮蛇为了适应岛屿生活, 无论是外部形态、骨骼形态等分类特征, 还是生活习性上, 都与其他陆生类群产生了极大的分异。虽然蛇岛蝮与东北大陆的“黑眉蝮”在基因层面的差异未达种级标准, 但仍具有“生态种”(ecospecies) 的意义。据江帆 (2009) 的谱系地理学研究, 蛇岛蝮与东北大陆黑眉蝮分化的时间大约在 1.4 ma, 独立演化的时间大约在 0.48 ma; 胶东半岛庙岛蝮与其他亚洲蝮属蛇类分开的时间, 大约在距今 3.95 ma, 独立演化的时间大约在 0.63 ma。可见, 无论是蛇岛分布的“蛇岛蝮”, 还是庙岛群岛的“庙岛蝮”, 都经历了一个相对久远的独立演化历程, 或因候鸟迁徙的影响, 而产生了爬树、捕鸟的独特生活习性。“蛇岛蝮”和“庙岛蝮”作为渤海海峡的代表种, 不论是形态还是生活习性上都与本属其他物种有显著的区别, 保留其种级分类地位, 不论从生态学和进化学的角度出发, 还是从动物保护的角度出发, 其意义都远大于其分类学意义本身。

值得注意的是, 系统树中最先与蛇岛蝮样本 (D2) 聚为姐妹群的样本 (Q8) 并非采自大连旅顺蛇岛, 而是采自辽东半岛山区 (辽宁省瓦房店市), 该蛇为雌性成体, 体色青灰色, 体背两侧的黑斑在体中段交错为“X”形, 眉纹狭窄, 外部形态上与蛇岛蝮非常接近, 而与东北大陆习见的“黑眉蝮”(旧称岩栖蝮) 有明显区别。只是该蛇体型略小于蛇岛所产蝮蛇, 体色略深, 且吻端宽扁, 背面观其头部外形不及蛇岛分布者狭长, 且腹鳞和尾下鳞数略高于后者平均值 [Q8 肛吻距 578.2 mm, 全长 657.3 mm,

腹鳞 165, 尾下鳞 44; 蛇岛蝮指名亚种平均肛吻距 645.7 mm, 全长 733.2 mm, 腹鳞 157.7, 尾下鳞 41.6 (李建立 1999)]。作者曾多次在辽东 (包括鞍山、庄河、瓦房店、普兰店等, 多属千山山区) 发现类似的个体, 应属李建立 (1999) 报道的“蛇岛蝮千山亚种”(G. sh. qianshanensis)。

导致蛇岛蝮千山亚种分类状况不明确的现状可能原因有 2 点: 一是对蛇岛蝮千山亚种命名和发表工作中, 没有对其进行系统的描述, 图表中仅有一统计学分析所需的形态学特征和计量数据; 二是该工作发表后, 命名该亚种所依据的大部分标本 (包括正模标本 SB890563 和副模标本 SB89816) 在保护区扩建和搬迁中遗失, 无从参照。样本 Q8 (辽宁省瓦房店市, 辽东半岛山区) 是自蛇岛蝮千山亚种被报道和命名以来, 再次确切的采集记录, 再度证实该亚种的存在, 并从外部形态和分子系统学层面证实了其有效性。鉴于此种状况, 作者将在下一步工作中, 依据现有信息, 对该亚种进行再描述工作并指订新模标本, 为其正名, 也为下一步探究蛇岛蝮的起源和演化等工作打下基础。

4.2 地理分布和中文名建议

上述研究结果表明, 无论是形态的比较, 还是分子层面的研究结果, 均揭示了中国境内主产地位于东北、西北、华北地区的“背鳞 23 行的蝮蛇”系 3 个彼此独立的物种, 而非旧时所谓的“中介蝮”, 因此, 今后不宜再以“中介蝮”之名对其一概而论, 而应采信国外学者 (以 Orlov et al. 1999 为代表) 的分类观点, 并结合本研究的分子系统发育的结果, 将上述独立种分别称为 *G. cognatus*, *G. caraganus* 和 *G. stejnegeri*。而目前西伯利亚蝮 (*G. halys*) 种下尚有指名亚种 (*G. h. halys*)、高加索亚种 (*G. h. caucasicus*) 和波氏亚种 (*G. h. boehmei*)。

基于前人提供的资料以及本研究数年以来的野外考察工作, 对其分布进行整理和补充, 同时为便于今后研究和叙述, 本文根据上述种

(亚种)的英文名称或地理分布特性,对中国境内中介蝮-西伯利亚蝮复合种中的几个种(亚种)提出中文名称建议。

4.2.1 *Gloydius halys halys* (Palls 1776) 该种英文名称“Siberian Pitviper”可直译为中文“西伯利亚蝮指名亚种”。我国学者所谓黑龙江大兴安岭和小兴安岭分布“中介蝮”均属此亚种,内蒙古东部和新疆也有分布。本文第一作者曾报道辽宁凌源市青龙河自然保护区发现中介蝮(史静耸等 2014),该新纪录中的“中介蝮”也应该订正为“*G. h. halys*”,该蛇在辽宁西部的分布,可能系 *G. h. halys* 其分布带沿兴安岭向南扩散,而非 *G. stejnegeri* 分布带沿太行山脉的延伸。然而值得注意的是,在该蛇的栖息地,多见华北区动植物与之同域分布,如宁波滑蜥北方亚种(*Scincella modesta septentrionalis*)、山地麻蜥(*Eremias brenchleyi*)、玉斑锦蛇(*Euprepiophis mandarinus*)、还有大卫柱锹甲(*Prismognathus davidis*)、三裂绣线菊(*Spiraea trilobata*)等,总体上来说该地生物多样性更符合华北区的特征,该地可能系华北区、东北区两个生物地理区的交汇,彼此物种多样性有所融合。熊晔等(2012)报道的雾灵山高海拔的蝮蛇(样本 G11)经本研究证实,也属此亚种。鉴于辽宁及河北境内燕山山区特殊的地理环境和生物多样性,今后有必要从谱系地理学等更多角度对燕山地区生物的起源、演化和扩散等方面进行更加深入的探讨。

该亚种所分布的生境及对应动物地理区系如下。

森林草原环境:以内蒙古东部、东北部地区为代表,包括呼伦贝尔、锡林浩特和赤峰等,水源相对充足,草木茂盛,植被以草本植物和一些灌木为主,海拔一般为 1 000 m 左右。动物区系属东北区的大兴安岭亚区至蒙新区的东部草原亚区(赵肯堂 2002)。

低山丘陵环境:以东北地区大兴安岭和小兴安岭地区为主要代表,该地山势平缓,典型

的植被为寒温带针叶林和次生阔叶林。动物地理区系属东北区,大兴安岭亚区和部分长白山亚区,海拔多在 300 ~ 800 m(赵文阁 2002)。此外该亚种还分布于华北地区燕山山脉(河北兴隆和辽宁凌源),可能还分布于新疆的一些地区。

4.2.2 *Gloydius stejnegeri* (Rendahl 1933) 该种名词源来自美籍挪威爬虫学家史丹吉 Leonhard Hess Stejneger (1851 ~ 1943) 的姓氏。该种(亚种)名可按其词源可直译为“史氏蝮”。该亚种曾被称为“Gobi pitviper”(戈壁蝮)(Gloyd et al. 1982)。“戈壁”(Gobi)意为裸岩或砾质碎石荒漠。而 *G. stejnegeri* 在其主产地多见于太行山脉中山环境。根据本研究的野外调查,西北地区戈壁环境中主要分布的蝮蛇是 *G. cognatus*。若将 *G. stejnegeri* 冠以“Gobi”(戈壁)之名,不但不能代表其主要生境,更容易造成二者的认知混淆。*Gloydius stejnegeri* 主要分布于我国华北地区,已知主产区以华北地区的太行山脉和吕梁山脉为主,蒙古也有分布记录。与华北豹(*Panthera pardus japonensis*)等华北地区物种有较大面积的同域分布。因此,建议将其称作“华北蝮”(North China Pitviper)。值得注意的是,该种分布于山西、陕西和内蒙古分布个体与北京、河北分布个体外观及体型均有较为明显的差别,其种下分类值得进一步探讨。

Andrews (1932) 内蒙古科考途中遭遇的“Brown Pitviper”应为华北蝮(*G. stejnegeri*)。Gloyd 和 Conant (1990) 述其分布可能到达甘肃。本研究中,华北蝮样本 S1 采自陕西凤翔,距甘肃平凉地界仅数十千米,至于其在甘肃境内是否有分布,需要根据今后的采集情况来进一步确定。此外,观察 Ananjeva 等(1997)书中插图,依据明显的外部形态特征鉴定图 92 和 93 的标本属 *G. cognatus* (体细小、底色浅、头狭长,体背密集的不规则块状斑,于背中线处交错或大致对齐);而图 95 的标本属 *G. stejnegeri* (体粗壮,头宽扁,体背具稀疏的规

则块状斑或圆斑), 从而肯定了华北蝮在蒙古的分布。

华北蝮主要栖息环境和对应的地理区系如下。

中山环境: 以华北地区北京、河北地区的太行山脉为代表, 生境多为半山腰或山顶光照充足的乔木林缘和灌木丛及山顶的草甸, 地理区系上属于华北区, 山地丘陵亚区, 太行山、燕山山地, 海拔 950 ~ 2 300 m (吴跃峰等 2009)。

黄土高原: 以陕西、山西为主。海拔区间 1 000 ~ 2 000 m。动物地理区划上隶属于华北区, 黄土高原亚区, 晋中-晋东南温暖带林灌草原 (郭萃文等 2002)。

4.2.3 *Gloydius cognatus* (Gloyd 1977) 该种英文名称在原始文献 (Gloyd 1977) 中记为 “Alashan pit viper” (阿拉善蝮) 可直接作为其中文名称的参考。该种在中国主要分布于西北地区沙漠或荒漠化草原的环境: 内蒙古西部、宁夏、甘肃、青海、新疆等。植被稀少, 生境相对暴露。海拔多在 1 300 m 以上, 甘肃、青海靠近四川省海拔超过 3 000 m 处也曾发现该种。动物区系上隶属蒙新区 (张显理等 2002, 姚崇勇等 2012)。

4.2.4 沿用“黑眉蝮”作为 *G. intermedius* 中文名称的建议 根据 Orlov 等 (1999) 的模式标本比对结果, “岩栖蝮” (*G. saxatilis*), 确系 “中介蝮” (*G. intermedius*) 的次订同物异名。那么, 今后不宜再以 “岩栖” 或 “*saxatilis*” (*saxatile* 意为岩石间生长之意) 作为我国东北大陆的 “黑眉蝮蛇” 的名称; 根据国际命名法规的优先权原则, 应称其为 *G. intermedius*。鉴于 “中介蝮” 已被作为我国北方西伯利亚蝮的不同亚种的名称, 且沿用十余年之久, 今后为避免其与西伯利亚蝮的旧称谓相互混淆, 不妨参考国内早期资料, 据其 “眼后宽阔的黑褐色条纹” 的显著形态特征, 称其为 “黑眉蝮” (赵尔宓 1979, 季达明等 1987, 2000, 2002), 以示区分。

G. caraganus 直接据其拉丁名称为卡拉干达蝮即可。

经本研究的修订, 目前亚洲蝮属共计 18 种, 整理后的亚洲蝮属名录及其分布如下 (以 “☆” 标注者为我国特有种或亚种)。

- (1) 西伯利亚蝮 *Gloydius halys* (Pallas 1776) 指名亚种 *Gloydius halys halys* (Pallas 1776) 黑龙江 (大兴安岭和小兴安岭)、内蒙古 (赤峰、呼伦贝尔、锡林浩特)、辽宁 (凌源)、新疆; 俄罗斯、塔吉克斯坦、哈萨克斯坦、吉尔吉斯斯坦、伊朗、蒙古等。高加索亚种 *Gloydius halys caucasicus* (Nikolsky 1916) 阿塞拜疆、土库曼斯坦、阿富汗、伊朗。波氏亚种 *Gloydius halys boehmei* (Nilson 1983) 阿富汗。
- (2) 华北蝮 *Gloydius stejnegeri* (Rendahl 1933) 河北、北京、山西、陕西、内蒙古; 蒙古。
- (3) 阿拉善蝮 *Gloydius cognatus* (Gloyd 1977) 内蒙古、甘肃、青海、新疆、宁夏; 蒙古。
- (4) 卡拉干达蝮 *Gloydius caraganus* (Eichwald 1831) 哈萨克斯坦、塔吉克斯坦、乌兹别克斯坦、吉尔吉斯斯坦、土库曼斯坦。
- (5) 黑眉蝮 *Gloydius intermedius* (Strauch 1868) 辽宁、吉林、黑龙江、内蒙古; 朝鲜、韩国、俄罗斯。
- (6) ☆蛇岛蝮 *Gloydius shedaoensis* (Zhao 1979) ☆指名亚种 *Gloydius shedaoensis shedaoensis* (Zhao 1979) 辽宁 (大连旅顺蛇岛)。☆千山亚种 *Gloydius shedaoensis qianshanensis* Li, 1999 辽宁 (鞍山至普兰店)。
- (7) ☆长岛蝮 *Gloydius changdaoensis* Li, 1999 江苏 (连云港)、山东 (烟台、威海、青岛)。
- (8) ☆庙岛蝮 *Gloydius lijianlii* Jiang and Zhao, 2009 山东 (山东半岛沿岸岛屿)。
- (9) 短尾蝮 *Gloydius brevicaudus* (Stejneger 1907) 辽宁、北京、天津、河北、河南、

- 江西、江苏、山东、湖南、湖北、山西、陕西、上海、四川、台湾、云南、浙江；朝鲜。
- (10) 日本蝮 *Gloydius blomhoffii* (Boie 1826) 日本。
- (11) 对马蝮 *Gloydius tsushimaensis* (Isogawa, Moriya and Mitsui 1994) 日本。
- (12) 乌苏里蝮 *Gloydius ussuriensis* (Emelianov 1929) 辽宁、吉林、黑龙江、内蒙古；朝鲜、韩国、俄罗斯。
- (13) ☆秦岭蝮 *Gloydius qinlingensis* (Song and Chen 1985) 陕西。
- (14) ☆六盘山蝮 *Gloydius liupanensis* Liu, Song and Luo, 1989 宁夏、甘肃。
- (15) ☆高原蝮 *Gloydius strauchi* (Bedriaga 1912) 四川、西藏、青海。
- (16) ☆雪山蝮 *Gloydius monticola* (Werner 1922) 云南。
- (17) 喜山蝮 *Gloydius himalayanus* (Günther 1864) 印度、尼泊尔、巴基斯坦。
- (18) 阿莱山蝮 *Gloydius rickmersi* Wagner *et al.*, 2016 吉尔吉斯斯坦。

4.3 部分种(亚种)的鉴别特征和补充描述

4.3.1 西伯利亚蝮指名亚种 体型中等, 成体全长 55 ~ 60 cm。体底色变异较大, 常见的有棕色、橄榄色、褐色等(图 3a, b)。其中, 内蒙古东部所分布者体色黑白分明, 雌雄差异较大: 雌性体底色多白色或乳白色, 具黑褐色斑(图 3), 对比十分鲜明; 而雄性个体底色多土黄色, 具黄褐色斑, 曾被 Gloyd 和 Conant(1990) 鉴定为 *G. i. intermedius* (图 3c)。体背两侧各有一列较为规则近圆形或方形斑块, 边缘色深而中央色浅, 斑块前后宽度约占 3 ~ 4 枚背鳞, 靠近腹鳞一侧开放, 两列斑块左右交错排布(也有部分斑块在体中后段左右对称排布), 两列斑块多在背中线相遇, 每列相邻斑块间隔约 2 枚背鳞宽。头枕部有 1 “Y” 形斑, 前端分叉, 分叉处往往夹杂一细条状黑色纹。眼后有较宽黑褐色眉纹, 眉纹上缘个别有不明显白色条纹,

下缘多镶白色条纹(图 4b)。

4.3.2 华北蝮 体型较大, 成体全长 60 ~ 80 cm。体色多棕褐色, 体两侧各有一列大块圆形斑。斑块宽约占 3 ~ 4 枚背鳞, 边缘色深而中央色浅, 接近体底色, 斑块前后边缘镶嵌以黑色细纹, 两列斑交错排布(也有部分斑块在体中后段左右对称排布), 多在体中线处相遇; 从侧面观察, 呈现规则的方块状斑(河北和北京分布者, 图 3i) 或圆形斑(陕西和山西分布者, 图 3g, h); 每列斑块前后间隔约 1 ~ 1.5 枚背鳞宽。头枕部有 1 “Y” 形斑, 前端分叉, 分叉处末端膨大, 多数不相遇。眼后有较宽黑褐色条状眉纹, 该眉纹上缘无白色条纹, 下缘镶以白色条纹(陕西和山西分布者), 或上、下缘均有白色细条纹(北京和河北分布者)。华北蝮不论在体型还是斑纹上均与长岛蝮较为相似, 但二者分布区域没有重叠(图 1) 且分子上差异较远(图 5)。外观上主要区别在于长岛蝮吻部较为圆钝, 而华北蝮吻部较尖; 长岛蝮幼体眼部直径占整个头长的比例较大, 而华北蝮眼相对较小, 可能与长岛蝮夜间活动的习性有关。

4.3.3 阿拉善蝮 体型细小, 成体全长 40 ~ 50 cm。体底色多为乳白色至浅沙黄色, 有 2 列黄褐色圆形斑, 部分个体斑块形状不规则, 边缘呈锯齿状或细碎状斑, 斑块约占 4 ~ 5 枚背鳞宽, 边缘色深而中央接色浅, 接近体底色, 靠近腹鳞一侧开放, 左右交错(也有部分斑块在体中后段左右对称排布), 两列色斑多在体中线处相遇(个别个体不相遇), 每列斑块前后相隔约 1.5 ~ 2 枚背鳞宽(旭日干等 2000)(图 3d ~ f)。头枕部有 1 近似环形斑, 在枕部围成心形或其他不规则浅色斑纹; 极个别在顶鳞后不相遇。眼后有较宽黄褐色眉纹, 眉纹上、下缘有明显的乳白色细条纹(图 4a)。

4.4 展望

本研究虽然从一定程度上厘清西伯利亚蝮在中国的分布情况, 对其分类地位予以修订, 并初步讨论了我国北方尤其是环渤海区域的一些蝮蛇的种下分类情况, 但尚有一些问题需要

在接下来的工作中完善。

其一, 本研究证实, 新疆地区至少有两种蝮蛇(西伯利亚蝮和阿拉善蝮)分布。其中, 阿拉善蝮的标本已在多地发现并采集, 而西伯利亚蝮指名亚种目前只有分子数据, 后者的分布情况尚需今后的实地调查进一步确定。

其二, 对西伯利亚蝮在国外分布的其他亚种(*G. h. boehmei* 和 *G. h. caucasicus*) 分子层面的研究尚少, 应进一步增强国际交流合作, 加以完善, 以进一步探讨其系统分类地位。

其三, 目前蛇岛蝮千山亚种在辽东半岛的分布已在本研究中得到证实, 故对该亚种的再描述和新模标本指订就成了亟待完善的工作。

致谢 作者在采集、检视标本过程中得到中国科学院成都生物研究所、中国科学院动物研究所、蛇岛老铁山国家级自然保护区、陕西师范大学、西北师范大学、北京百花山国家级自然保护区、布尔根河狸保护站、中国猫科动物保护联盟、山水自然保护中心等单位的大力支持; 黄鑫磊、王小平、刁扬、初红军、赵伟、杨南、于大鹏、肖巧玲、石岳、董文晓、王瑞、梁红斌、姜春燕等为本研究提供重要样本、野外信息及珍贵图片; 计云、刘锦程、谭博、侯万成、宋大昭、武展昭、任强、崔士明、万绍平、周翀、韩永祥、顾晓军、王聿凡、熊书林、张旭、杨南、张云捷、孟翔舒、孙宝珺、汪洋等志同道合的好友不辞劳苦, 甘冒风险, 与作者共赴野外进行蝮蛇的调查采集工作(其中孟翔舒、任强、谭博在采集过程中遭蝮蛇不同程度咬伤); 陆宇燕、李建立、郭宪光、董丙君、蒋珂、周瑜、梁刚、龚大洁、杨章民、雷隼、丁玎、侯勉、甄文全、郭鹏等为本文提供重要参考建议及实验方面的帮助, 特此致谢。还有许多提供帮助者未能一一列出, 敬请谅解!

封面动物 蛇岛蝮指名亚种 *Gloydus shedaoensis shedaoensis*, 史静耸 2014 年 9 月 22 日 6: 11 时(日出)摄于辽宁大连旅顺蛇岛老铁山国家级自然保护区。

参 考 文 献

Ananjeva N B, Munkhbayar K, Orlov N L, et al. 1997. Amphibians and reptiles of Mongolia. Reptiles of Mongolia. Vertebrates of

Mongolia. Moscow, Russia: KMK Press, 328–330. [in Russian with English summary].

Andrews C. 1932. The New Conquest of Central Asia: a Narrative of the Explorations of the Central Asiatic Expeditions in Mongolia and China, 1921 - 1930. USA: Martino Publishing, 197–322.

Arèvalo E, Davis S K, Sites J W. 1994. Mitochondrial DNA sequence divergence and phylogenetic relationships among eight chromosome races of the *Sceloporus grammicus* complex (Phrynosomatidae) in central Mexico. *Systematic Biology*, 43(3): 387–418.

Bandelt H J, Forster P, Röhl A. 1999. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. *Molecular Biology and Evolution* 16(1): 37–48.

Burbrink F T, Lawson R, Slowinski J B. 2000. Mitochondrial DNA phylogeography of the polytypic North American rat snake (*Elaphe obsoleta*): A critique of the subspecies concept. *Evolution*, 54(6): 2107–2118.

Darriba D, Taboada G L, Doallo R, et al. 2012. jModeltest2: More models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods*, 9(8): 772.

David P, Ineich I. 1999. Les serpents venimeux du monde: systématique et répartition. *Dumerilia*, 3: 3–499.

Ding L, Gan X, He S, et al. 2011. A phylogeographic, demographic and historical analysis of the short tailed pit viper (*Gloydus brevicaudus*): evidence for early divergence and late expansion during the Pleistocene. *Molecular Ecology*, 20(9): 1905–1922.

Gloyd H K. 1977. Description of new taxa of Crotalid snakes from China and Ceylon (Sri Lanka). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 90(4): 1002–1005.

Gloyd H K, Conant R. 1982. The classification of the *Agkistrodon halys* complex. *Current Herpetology*, 9(3): 75–78.

Gloyd H K, Conant R. 1990. Snake of the *Agkistrodon* Complex. Oxford, Ohio, USA: Society for the Study of Amphibians and Reptiles, 319–367.

Hoge A R, Romno-Hoge S A R W L. 1978/1979. Poisonous Snakes of the World (Part I): Cheek list of the Pit Vipers, Viperidae, Crotalinae. *Butantan: Mem. Inst.*, 179–284.

Liu Q, Zhu F, Zhong G, et al. 2015. CO I -based barcoding of Chinese vipers (Reptilia: Squamata: Viperidae). *Amphibia-Reptilia*, 36(4): 267–372.

Orlov N L, Barabanov A V. 1999. Analysis of Nomenclature, Classification, and Distribution of the *Agkistrodon*

- halys-Agkistrodon intermedius* Complexes: a Critical Review. Russian Journal of Herpetology, 6(3): 167–192.
- Pallas P S. 1776. Reise durch verschiedene Provinzen des Russischen Reichs, Gedruckt bey der Kayserlichen. St. Petersburg: Imper. Acad. Sci, 457–760.
- Rendahl C H. 1933. Die Unterarten des *Ancistrodon halys* Pall. Nebst einigen Bemerkungen zur Herpetologie Zentralasiens. Arch. Zool. (Stockholm), 25A(8): 1–33.
- Ronquist F. and Huelsenbeck J. P. 2003. MRBAYES 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. Bioinformatics, 19(12): 1572–1574.
- Simonov E. 2010. Unusual colour form of Siberian pit viper (*Gloydius h. halys*) from the northern edge of its area. Acta Herpetologica, 5(1): 87–89.
- Stamatakis A. 2006. RAxML-VI-HPC: maximum likelihood-based phylogenetic analyses with thousands of taxa and mixed models. Bioinformatics, 22(21): 2688–2690.
- Tamura K, Stecher G, Peterson D, et al. 2013. MEGA6: Molecular evolutionary genetics analysis version 6.0. Molecular Biology and Evolution, 30(12): 2725–2729.
- Wagner P, Tiutenko A, Mazepa G, et al. 2016. Alai! Alai! – a new species of the *Gloydius halys* (Pallas, 1776) complex (Viperidae, Crotalinae), including a brief review of the complex. Amphibia-Reptilia, 37(1): 15–31.
- Xu Y, Liu Q, Myers E A, et al. 2012. Molecular phylogeny of the genus *Gloydius* (Serpentes: Crotalinae). Asian Herpetology Research, 3(2): 127–132.
- Zhao E M, Adler K K. 1993. Herpetology of China. Contributions to Herpetology, No. 10. Oxford, Ohio: Society for Study of Amphibians and Reptiles, 272–274.
- 蔡波, 王跃招, 陈跃英, 等. 2015. 中国爬行纲动物分类厘定. 生物多样性, 23(3): 365–382.
- 冯照军, 孙建梅. 2000. 江苏云台山地区两栖爬行动物多样性及地理区划. 四川动物, 19(2): 57–59.
- 郭萃文, 王琰, 连丽萍. 2002. 山西省爬行动物区系及地理区划. 四川动物, 21(3): 115–118.
- 季达明, 刘明玉, 刘增运, 等. 1987. 辽宁动物志: 两栖 爬行类. 沈阳: 辽宁科学技术出版社, 72–109.
- 季达明, 温世生. 2002. 中国爬行动物图鉴. 郑州: 河南科学技术出版社, 255–259.
- 江帆. 2009. 渤海海峡岛屿亚洲蝮属蛇类研究. 沈阳: 沈阳师范大学硕士学位论文.
- 江帆, 赵尔宓. 2009. 山东半岛北部沿岸岛屿蝮属一新种(爬行纲, 有鳞目, 蝮科). 动物分类学报, 34(3): 642–646.
- 李建立. 1999. 亚洲蝮属两种的种下分类研究(蛇亚目: 蝮亚科). 动物分类学报, 24(4): 454–460.
- Mayr E: 郑作新译. 1965. 动物分类学的方法和原理. 北京: 科学出版社, 197–202, 321–369.
- 沈曦, 周开亚, 王义权. 1999. 中国蝮属蛇类的 RAPD 分析. 动物学报, 45(1): 40–48.
- 史静耸, 陆宇燕, 李丕鹏. 2014. 辽宁省青龙河自然保护区发现中介蝮. 动物学杂志, 49(4): 605–608.
- 吴跃峰, 武明录, 曹玉萍. 2009. 河北动物志: 两栖、爬行、哺乳动物类. 石家庄: 河北科技出版社, 104–106.
- 雄峰, 丁利. 2012. 河北兴隆县雾灵山蝮蛇分类地位的探讨. 四川动物, 31(5): 769–771.
- 徐焱. 2012. 亚洲蝮属分子系统地理学研究. 成都: 成都理工大学硕士学位论文.
- 旭日干, 邢莲莲, 杨贵生, 等. 2000. 蒙古动物志: 第二卷 第二部 两栖纲 爬行纲. 呼和浩特: 内蒙古大学出版社, 231–234.
- 杨章民. 2007. 陕西延安中介蝮的初步研究. 陕西师范大学学报: 自然科学版, 35(1): 87–89.
- 姚崇勇, 龚大洁. 2012. 甘肃两栖爬行动物. 兰州: 甘肃科学技术出版社.
- 张显理, 于有志. 2002. 宁夏回族自治区爬行动物区系与地理区划. 四川动物, 21(3): 149–151.
- 赵尔宓. 1979. 蛇岛蝮属一新种. 两栖爬行动物研究, 1(1): 4–6.
- 赵尔宓. 2006. 中国蛇类: 上. 合肥: 安徽科学技术出版社, 121–124.
- 赵肯堂. 2002. 内蒙古自治区爬行动物区系与地理区划. 四川动物, 21(3): 118–122.
- 赵文阁. 2002. 黑龙江省爬行动物区系和地理区划. 四川动物, 21(3): 127–129.
- 赵文阁, 刘晓龙, 郭玉民. 2000. 中介蝮在黑龙江省的发现. 四川动物, 19(3): 157–158.
- 邹寿昌, 陈才法. 2001. 江苏省(含上海市)爬行动物区系及地理区划. 四川动物, 21(3): 130–135.
- 五十川清. 1997. 旧大陆に生息するマムシ蝮属 *Agkistrodon* (Viperidae: Crotalinae) の分类学诸问题の一つ. 哺乳类科学, 37(1): 47–53.