

中国有尾两栖类地理分布格局与扩散路线

姚明灿 魏美才 聂海燕*

中南林业科技大学昆虫进化与系统生物学重点实验室 长沙 410004

摘要: 通过绘制我国有尾两栖类的地理分布图, 分析该类群的地理分布格局与可能的起源和扩散路线。研究表明, 有尾两栖类在我国的地理分布格局, 有三个关键区域: 1. 位于长江上游的、有尾两栖类物种丰富度最高的横断山区, 是有尾两栖类的分布中心, 该区域很可能亦为有尾两栖类的起源中心及主要特化中心; 2. 三个次级分布与特化中心, 大别山-淮河流域区、南岭-珠江流域区、浙闽山地-江南水乡区; 3. 四个小型的三级分布与特化中心, 台琼海岛区、东北长白山-三江流域区、秦巴山地-汉江渭河流域区、天山-伊犁河流域区。另外, 该类群可能的迁移和扩散路线可归纳为: 沿着各水系, 从分布中心分别向东西南北四个方向迁移和扩散, 其中以向北和向东为主, 向南和向西扩散的种类较少。向北扩散的主要是小鲵科 (*Hynobiidae*) 的一些种类, 向东扩散的种类则以蝾螈科 (*Salamandridae*) 物种为主。广布于我国东部的隐鳃鲵科 (*Cryptobranchidae*) 种类, 极可能是该类群向北和向东这两个方向扩散的结果。研究表明, 东亚两栖动物区系具有明显的整体性, 即东亚两栖动物区系是单源的、本地起源的。本研究结果支持中国日本界假说。

关键词: 有尾两栖类; 中国日本界; 东亚; 地理分布格局; 扩散路线

中图分类号: Q959 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2018) 01-01-16

Geographic Distribution Pattern and Dispersal Route of Urodela in China

YAO Ming-Can WEI Mei-Cai NIE Hai-Yan *

Lab of Insect Systematics and Evolutionary Biology, Central South University of Forestry and Technology, Changsha 410004, China

Abstract: Biogeographic maps of Urodela in China was drawn with DIVA-GIS7.5.0 software, and based on which, the distribution pattern and dispersal routes of Urodela were analyzed. The distribution pattern of Urodela in China can be concluded as the following (Fig. 3): 1. Hengduan Mountains, with the highest Urodela abundances, is the most probable center of origin; 2. Three secondary distribution centers, i.e. the areas between Dabie Mountains and Huaihe River, the areas between Nanling mountains and Pearl River, the areas between Wuyi mountains and Yangtze River; 3. Four third-class, small distribution centers: (1) Hainan island and Taiwan island, (2) areas between Changbai Mountains and Sanjiang Rivers, (3) areas between Qinling, Bashan mountainous region and Hanjiang, Weihe River watershed, and (4) the areas between Tianshan Mountains and Ili River valley. In detail, nine distribution pattern types were concluded from

基金项目 国家自然科学基金项目 (No. 39870609);

* 通讯作者, E-mail: nichaiyan@126.com;

第一作者介绍 姚明灿, 男, 硕士研究生; 研究方向: 动物地理; E-mail: yaomingcan555@163.com.

收稿日期: 2017-03-05, 修回日期: 2017-09-07 DOI: 10.13859/j.ejz.201801001

biogeographic maps: ① North Palaearctic distribution pattern (Fig. 2); ② Core distribution pattern (Fig. 3); ③ Northeast-Southwest distribution pattern (Fig. 4); ④ Between Yangtze-Pearl River watershed distribution pattern (Fig. 5); ⑤ South-East adjacent-sea distribution pattern (Fig. 6); ⑥ Hengduanshan mountainous area distribution pattern (Fig. 7); ⑦ Indo-East-Himalaya distribution pattern (Fig. 8); ⑧ Tianshan-Altai distribution pattern (Fig. 9); ⑨ East China-widespread distribution pattern (Fig. 10). The dispersal routes of Urodela in East Asia were the following: the species dispersed towards four directions respectively, i.e. dispersed northward, eastward, and southward and westward from the origin center along the rivers, and most of the Urodela species dispersed northward and eastward, though there were a few species migrated southward and westward. More specifically, the majority of the species dispersed northward were Hynobiidae, and the majority moved eastward were Salamandridae species. However, Cryptobranchidae, the widespread family of Urodela in eastern China, is probably the result of northward and eastward dispersal. The results also support the Sino-Japanese Realm hypothesis.

Key words: Urodela; Sino-Japanese realm; East Asia; Geographic distribution pattern; Dispersal route

Sclater (1858) 依据世界鸟类的分布状况, 将全球的鸟类分布区划分为古北区、新北区、古热带区 (埃塞俄比亚区)、新热带区、东洋区以及澳新区六大鸟类分布区; 其后, Wallace (1876) 依据多年积累的动物地理分布数据, 将 Sclater (1858) 的六大鸟类分布区理论推广到所有的脊椎动物, 形成了六大动物地理区学说 (图 1), 得到了同时代达尔文的高度评价, 从此, 六大动物地理区理论成为近代世界动物地理学研究的基石。其中, 古北区与新北区之间, 存在着天然的白令海峡阻限; 古北区与埃塞俄比亚区之间隔着广袤的撒哈拉沙漠; 新热带区与新北区之间, 直至第三纪末期, 才由中美地峡相连; 澳洲区更是长期与所有的大陆隔离, 因此, 关于这五个动物地理分布区之间的界限, 在 Sclater 动物地理分区理论提出之后的一个半世纪间, 几乎毫无争议。然而, 关于古北区与东洋区之间的分界线问题, 却一直处于争论中, 研究结果亦莫衷一是。所提出的东洋区和古北区分界线, 已超过十条, 最北可至长城一线, 最南则在北回归线附近 (陈领 2004)。

然而, 近期, 随着野外物种调查越来越深入, 所掌握的物种地理分布数据越来越充分。Mitsui 等 (2008) 和 Holt 等 (2013) 依据世界两栖类、鸟类以及陆生哺乳类的分布数据以及

系统发育数据, 将世界动物地理分布区域划分为 11 界, 其中新增的 5 个动物地理分布界分别为: 大洋界、巴拿马界、撒哈拉-阿拉伯界、马达加斯加界和中国-日本界。Holt 等 (2013) 将东亚地区的中国南岭以北部分与日本、韩国、朝鲜划归为一个独立的动物地理界, 称为“中国-日本界”, 而将中国南部沿海区域、印度次大陆以及中南半岛、印度尼西亚、马来西亚、菲律宾等则划归东洋界, 提出了中国-日本界 (Sino-Japanese Realm) 假说。Procheş 和 Ramdhani (2012) 对两栖爬行类、鸟类以及哺乳类的地理分布数据进行了聚类分析, 又将以上所有四足类脊椎动物的地理分布数据合并起来进行了聚类分析, 提出了 14 界学说, 即分为新北区、加勒比海地区、新热带区、安第斯山区、古北区、旧热带区 (非洲区)、马达加斯加区、东洋区 (印度-马来西亚区)、华莱士区 [亚洲与澳洲之间的过渡区, 介于华莱士线 (Wallace's Line) 与莱德克 (Lydekker) 线之间, 为纪念动物地理学之父华莱士而命名]、新几内亚区、澳洲区这 11 个脊椎动物种类丰富的地区, 以及北极区、南极区以及波利尼西亚区这 3 个贫脊椎动物区。其中, 古北区中的中国-喜马拉雅亚区相当于本文中的东亚动物地理区。

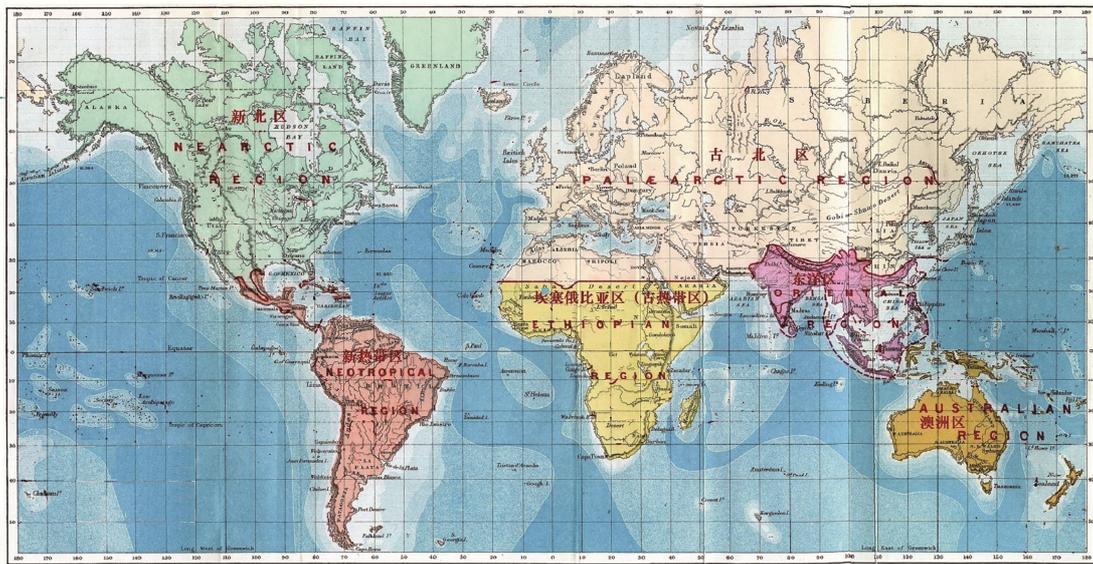


图 1 华莱士六大动物地理区 (引自 Wallace 1876)

Fig. 1 Six Zoogeographical Regions from Wallace (1876)

本文试图通过分析和归纳中国有尾两栖类的地理分布格局, 检验 Holt 等 (2013) 关于东亚动物地理分布的中国-日本界假说, 以及 Procheş 和 Ramdhani (2012) 的中国-喜马拉雅亚区理论, 并探讨中国有尾两栖类动物区系可能的起源和迁移路径。

1 材料与方法

1.1 材料来源

本项研究中的中国有尾两栖类种类名录及其地理分布数据, 均取自《中国两栖动物彩色图鉴》(费梁等 2010) 和 *Amphibians of China* (Fei et al. 2016), 并参阅了《西藏两栖爬行动物多样性》(李丕鹏等 2010)、《西藏两栖爬行动物》(中国科学院青藏高原综合科学考察队 1987)、《浙江动物志·两栖类 爬行类》(黄美华 1990)、《青海经济动物志》(中国科学院西北高原生物研究所 1989)、《云南两栖爬行动物》(杨大同 2008) 等地方志, 对分布数据进行了核实。另外, 依据最新文献增补了近期新发现的种类, 更新了以下种类的分布地资料。

1. 增加巴鲵属 (*Liua*), 将《中国两栖动物彩色图鉴》(费梁等 2010) 和 *Amphibians of China*

(Fei et al. 2016) 所录巫山北鲵 (*Ranodon shihi*) 和秦巴拟小鲵 (*Pseudohynobius tsinpaensis*) 分别更名为施氏巴鲵 (*L. shihi*) 和秦巴巴鲵 (*L. tsinpaensis*) 而归入巴鲵属 (张服基 1985, 赵尔宓等 1985, 徐剑 2002, 王一虎等 2005, 张鹏 2005, Zeng et al. 2006, Xiong et al. 2010); 2. 增补 17 个种 (含 2 个亚种) 的新记录, 贵州拟小鲵 (*P. guizhouensis*) (李松等 2010)、金佛拟小鲵 (*P. jinpo*) (Wei et al. 2009, 罗键等 2012)、文县疣螈大别亚种 (*Tylototriton wenxianensis dabienicus*) (陈晓虹等 2010)、宽脊疣螈 (*T. broadoridgus*) (Shen et al. 2012)、莽山疣螈 (*T. lizhanchangii*)、川南疣螈 (*T. pseudoverrucosus*)、滇南疣螈 (*T. yangi*) 与红瘰疣螈丽色亚种 (*T. verrucosus pulcherrima*) (侯勉等 2012)、大围山疣螈 (*T. daweishanensis*) (赵桃艳等 2012)、富钟瘰螈 (*Paramesotriton fuzhongensis*) (袁志刚等 2000, 叶英等 2009, 马军等 2012)、茂兰瘰螈 (*P. maolanensis*) (Gu et al. 2012)、云雾山瘰螈 (*P. yunwuensis*) (Wu et al. 2010a)、福鼎蝾螈 (*Cynops fudingensis*) (Wu et al. 2010b), 以及肥螈属 (*Pachytriton*) 4 新种 *P. inexpectatus*

(Nishikawa et al. 2011a)、*P. feii* 与 *P. moi* (Nishikawa et al. 2011b)、*P. changi* (Nishikawa et al. 2012)。据 Fei 等 (2016) 统计, 2012 年中国有尾目已发现有 74 种, 隶属于 3 科 15 属。而经本文最新统计, 中国有尾两栖类已记录有 67 种 (含 4 亚种), 隶属 3 科 16 属, 其中小鲵科 9 属 27 种, 隐鳃鲵科 1 属 1 种, 蝾螈科 6 属 39 种 (含 4 亚种)。除肥螈属一种 *P. changi* 的确切分布地尚不明确外 (Nishikawa et al. 2012), 本文对其余 66 种 (包括 4 亚种) 的地理分布及扩散规律进行了统计分析。

1.2 数据处理方法

根据地理分布点, 对照《中国地名录——中华人民共和国地图集地名索引》(国家测绘局地名研究所 1997) 查询出每个分布地点的经纬度, 制成 Excel 格式的地点-经纬度表格, 建立中国有尾两栖类地理分布数据库。再应用 GIS 叠加分析功能, 通过地理坐标转换, 将各分布点数据叠加至底图上。接着将分布点数据及底图均按同一标准进行投影, 通过进一步编辑整理, 绘制出中国有尾两栖类的东亚地区分布图。最后结合分布图对我国有尾两栖类地理分布格局进行分析归纳。

使用 DIVA-GIS7.5.0 软件 (<http://www.diva-gis.org/>), 中国 1:400 万数字地理底图来自于国家基础地理信息系统 (National Foundation Geography Information System, NFGIS)。亚洲及全球数字地理底图来自于 DIVA-GIS 官方网站 (<http://www.diva-gis.org/>)。投影方式是兰勃特正形投影, 具体参数来源于 <http://spatialreference.org> (ESRI: 102012 - asia lambert conformal conic)。

2 结果

2.1 地理分布式样

根据 GIS 软件绘制的地理分布图, 可将我国两栖类各种级类群的分布格局特征归纳为 9 大类 20 种分布式样。

I 古北界北部广布型 仅极北鲵 (*Salamandrella keyserlingii*) 属该分布型。本类型表现出相当明显的古北界特征, 分布区基本位于亚洲北部 (图 2)。

II 核心区分布型 共包括 21 种, 可分为 2 个亚型 (图 3)。

a. 川滇藏缅印特有分布亚型: 该类型包括 7 种, 这些种类分布区基本局限在四川省西部、

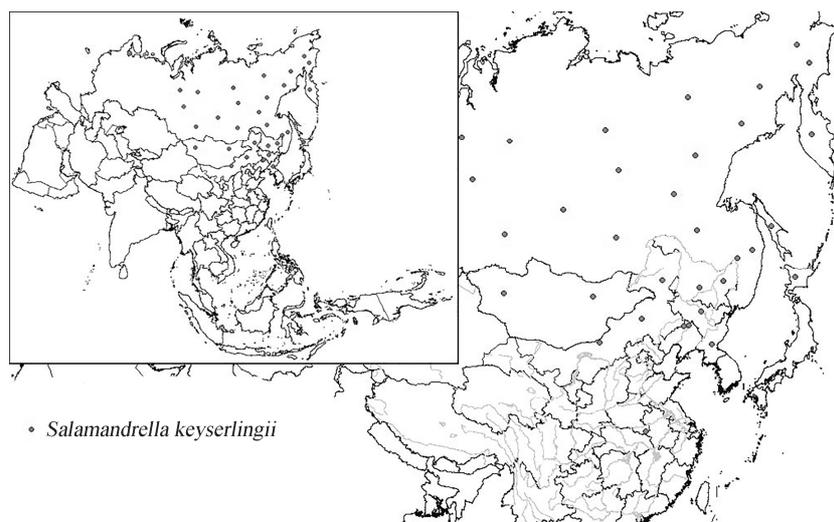


图 2 古北界北部广布型

Fig. 2 North Palaearctic distribution pattern

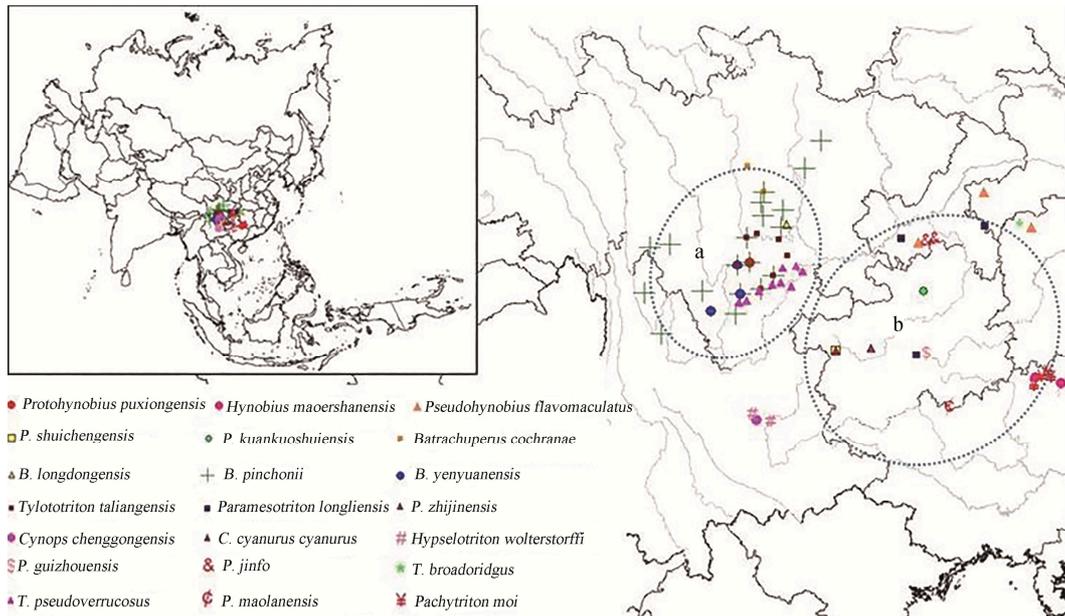


图3 中国有尾两栖类核心区分布型

Fig. 3 Core distribution pattern of Chinese Urodela

云南省中北部、西藏东部至国外的缅甸北部和印度东北部地区。这 7 种为：普雄原鲵 (*Protohynobius puxiongensis*)、弱唇褶山溪鲵 (*Batrachuperus cochranae*)、龙洞山溪鲵 (*B. longdongensis*)、山溪鲵 (*B. pinchonii*)、盐源山溪鲵 (*B. yenyuanensis*)、大凉疣螈 (*Tylotriton taliangensis*)、川南疣螈 (*T. pseudoverrucosus*)。

b. 云贵高原特有分布亚型：分布区基本位于云贵高原及其周边外延部分。包括 15 种，分别为猫儿山小鲵 (*Hynobius maoershanensis*)、黄斑拟小鲵 (*Pseudohynobius flavomaculatus*)、水城拟小鲵 (*P. shuichengensis*)、宽阔水拟小鲵 (*P. kuankuoshuiensis*)、贵州拟小鲵 (*P. guizhouensis*)、金佛拟小鲵 (*P. jinfo*)、贵州疣螈 (*T. kweichowensis*)、宽脊疣螈 (*T. broadoridgus*)、龙里瘰螈 (*Paramesotriton longliensis*)、织金瘰螈 (*P. zhijinensis*)、茂兰瘰螈 (*P. maolanensis*)、呈贡蝶螈 (*Cynops chenggongensis*)、蓝尾蝶螈指名亚种 (*C. cyanurus cyanurus*)、滇池蝶螈 (*Hypselotriton wolterstorffi*)、无斑肥螈 (*Pachytriton moi*)。

III 西南-东北走向分布型 该分布型包括 10 种，其分布整体呈现西南-东北的走势 (图 4)。其分布式样又可具体划分为 5 种。

a. 喜马拉雅-秦岭-太行山型：包括西藏山溪鲵 (*B. tibetanus*) 1 种。

b. 滇西南-云贵高原-江南丘陵-秦岭-大别山型：包括文县疣螈 (*T. wenxianensis*) 1 种。

c. 秦巴山脉及周边区域分布型：包括秦巴巴鲵 (*Liua tsinpaensis*) 和施氏巴鲵 (*L. shihi*) 2 种。

d. 大别山区域特有分布型：包括中国小鲵 (*Hynobius chinensis*)、豫南小鲵 (*H. yunanicus*)、商城肥鲵 (*Pachyhynobius shangchengensis*)、文县疣螈大别亚种 (*T. wenxianensis dabiensis*) 4 种。

e. 东北亚分布型：包括东北小鲵 (*H. leechii*)、爪鲵 (*Onychodactylus fischeri*) 2 种。

IV 长江-珠江流域分布型 该分布型整体呈现出由西向东发展的走势。其发展可分为上、中、下三条路线及其混合路线，可分为 3 类路线 4 种分布式样 (图 5)，共包括 7 种。

IV.1 下线

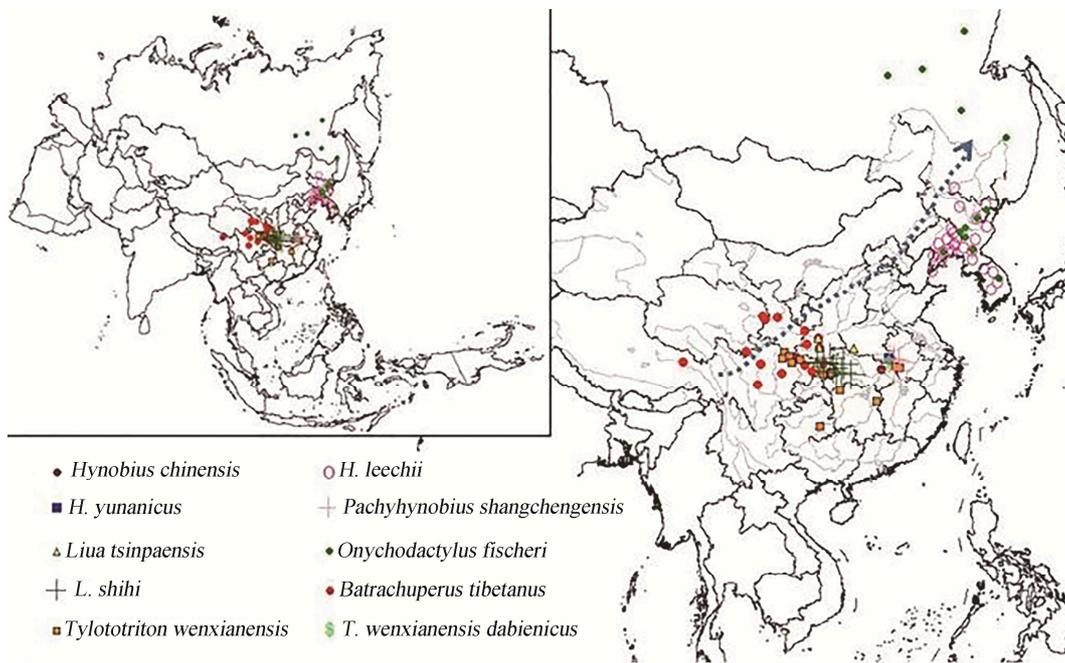


图 4 中国有尾两栖类西南-东北走向分布型

Fig. 4 Northeast-Southwest distribution pattern of Chinese Urodeles

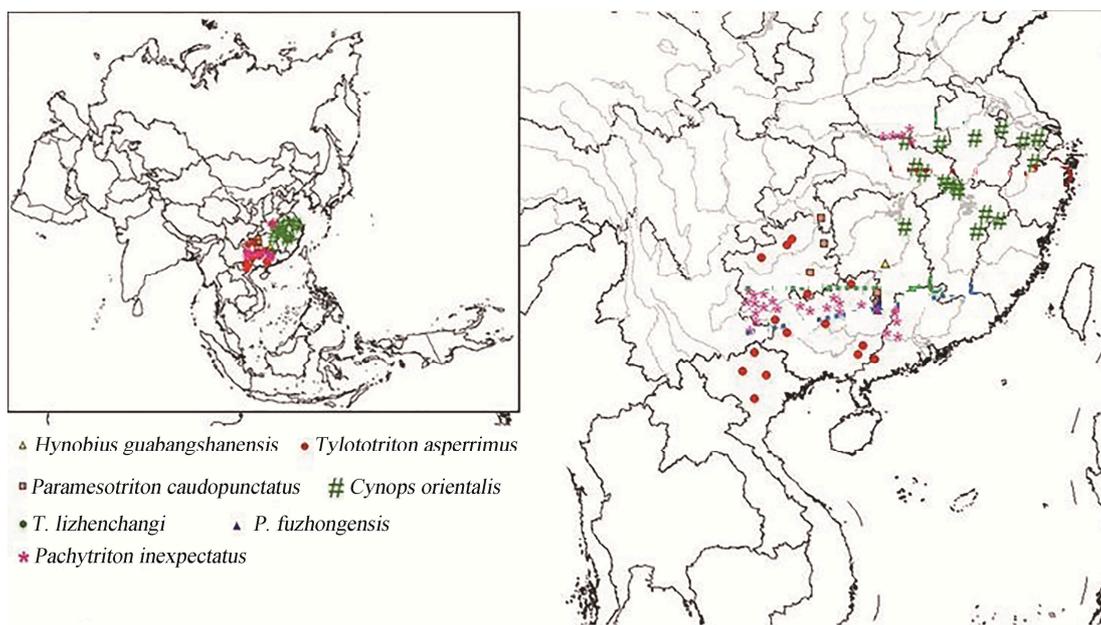


图 5 长江-珠江流域分布型

Fig. 5 Between Yangtze-Pearl River watershed distribution pattern

a. 滇西南-云贵高原-南岭-东南沿海型：包括细痣疣螈 (*T. asperrimus*)、瘤背蝾螈 (*Paramesotriton caudopunctatus*) 2 种。

b. 南岭地区特有分布型：包括挂榜山小鲵

(*H. guabangshanensis*)、莽山疣螈 (*T. lizhenchangi*)、富钟瘰螈 (*P. fuzhongensis*) 3 种。

IV.2 上线

c. 秦岭-大别山-东部山地型：包括东方蝾螈 (*C. orientalis*) 1 种。

IV.3 间断分布型

d. 包括瑶山肥螈 (*P. inexpectatus*) 1 种。

V 东-南近海分布型 该分布型沿东喜马拉雅-川滇西部-南部沿海-东南沿海-华北-东北的路线伸展，大致由东喜马拉雅向南再沿海岸线经中国南部、东部向东北方向伸展。途中经过老挝、越南北部，并可伸展至海南岛、台湾岛 (图 6)。可分为 5 类，共包括 20 种。

a. 滇南-粤桂南部沿海特有分布型：此特有区域大致位于北回归线以南，赤道以北，为一狭长的弧形地段。我国两栖类有较多种仅在此区域分布，其分布区呈狭长的弧形，可到达老挝、越南北部的中南半岛北部山地区域，但不伸达其腹地。此分布式样包括香港瘰螈 (*Paramesotriton hongkongensis*)、广西瘰螈 (*P. guangxiensis*)、大围山疣螈 (*T. daweishanensis*)、滇南疣螈 (*T. yangi*)、红瘰疣螈丽色亚种 (*T. verrucosus pulcherrima*)、云雾瘰螈 (*P. yunwuensis*) 共计 6 种。

b. 老挝、越南北部-南岭-东部山地：此分

布式样经过中南半岛北部，并可经南部沿海地区到达海南岛，但不伸达中南半岛腹地。包括中国瘰螈 (*P. chinensis*)、弓斑肥螈 (*Pachytriton archospotus*) 2 种。

c. 海南岛特有分布型：包括海南疣螈 (*T. hainanensis*) 1 种。

d. 浙闽皖赣特有型：包括安吉小鲵 (*H. amjiensis*)、义乌小鲵 (*H. yiwuensis*)、镇海棘螈 (*Echinotriton chinhaiensis*)、黑斑肥螈 (*P. brevipes*)、潮汕蝾螈 (*C. orphicus*)、费氏肥螈 (*P. feii*)、福鼎蝾螈 (*C. fudingensis*) 7 种。

e. 台湾及附近岛屿特有型：本类型有阿里山小鲵 (*H. arisanensis*)、台湾小鲵 (*H. formosanus*)、能高山小鲵 (*H. sonani*)、琉球棘螈 (*E. andersoni*) 4 种，其中，琉球棘螈 1 种同时分布至琉球群岛。

VI 横断山区域分布型 分布区沿横断山脉及周遭的澜沧江、怒江、元江 (红河) 几条南北走向河流伸展，分布式样呈南北走向 (图 7)，并可扩展至我国东部、南部。呈现此分布型的包括 *Tylostotriton shanjing* 和 *Cynops cyanurus chuxiongensis* 2 种 (亚种)。

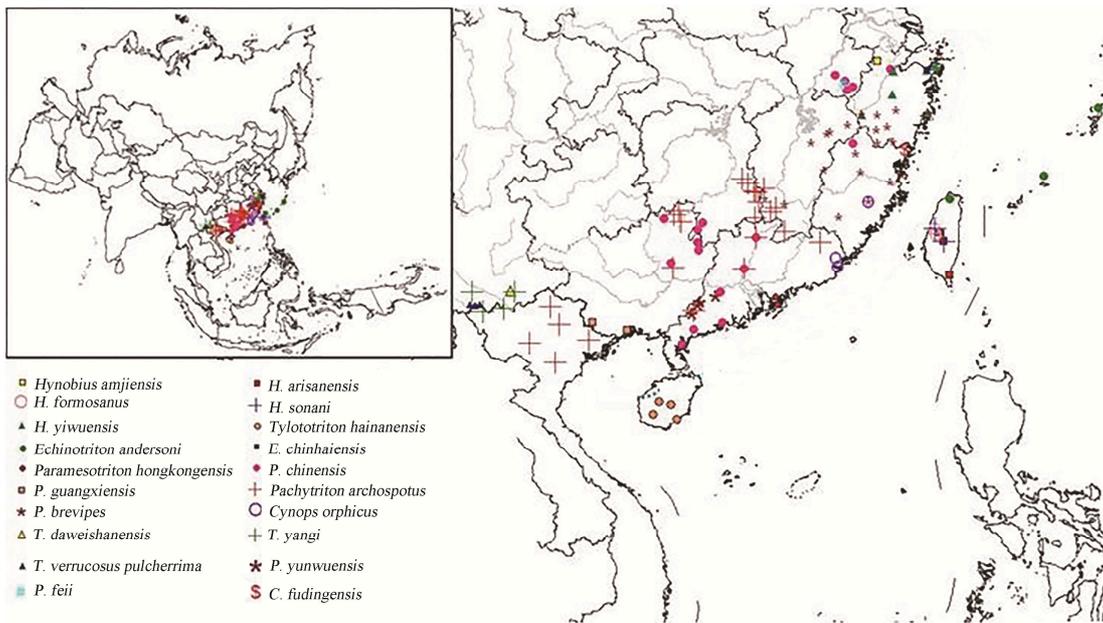


图 6 东-南近海分布型

Fig. 6 South-east adjacent-sea distribution pattern

VII 东喜马拉雅-中南半岛分布型 此分布型由东喜马拉雅地区向中南半岛延伸，但不经过四川和云南省中北部，而主要经印度东北部-缅甸北部进入中南半岛，可分布至邻近的云南

南部和广西南部，整体呈现“7”型折线分布。包括 *Tylotriton verrucosus* 1种（图8）。

VIII 天山-阿尔泰山分布型 包括 *Ranodon sibiricus* 1种。这1种主要分布于中亚区段，属

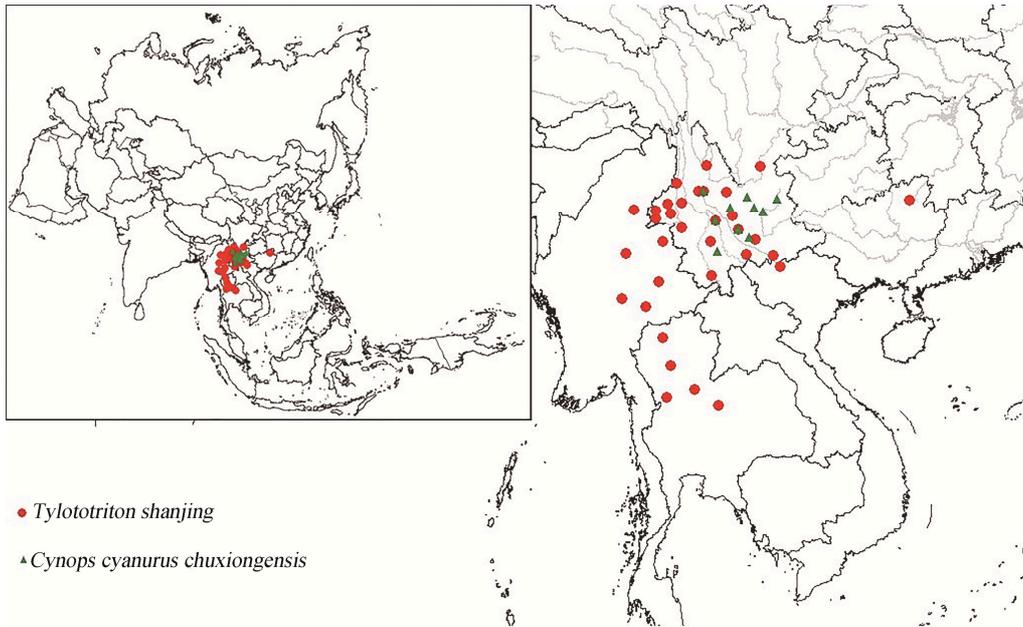


图7 横断山脉区域分布型

Fig. 7 Hengduanshan mountainous area distribution pattern

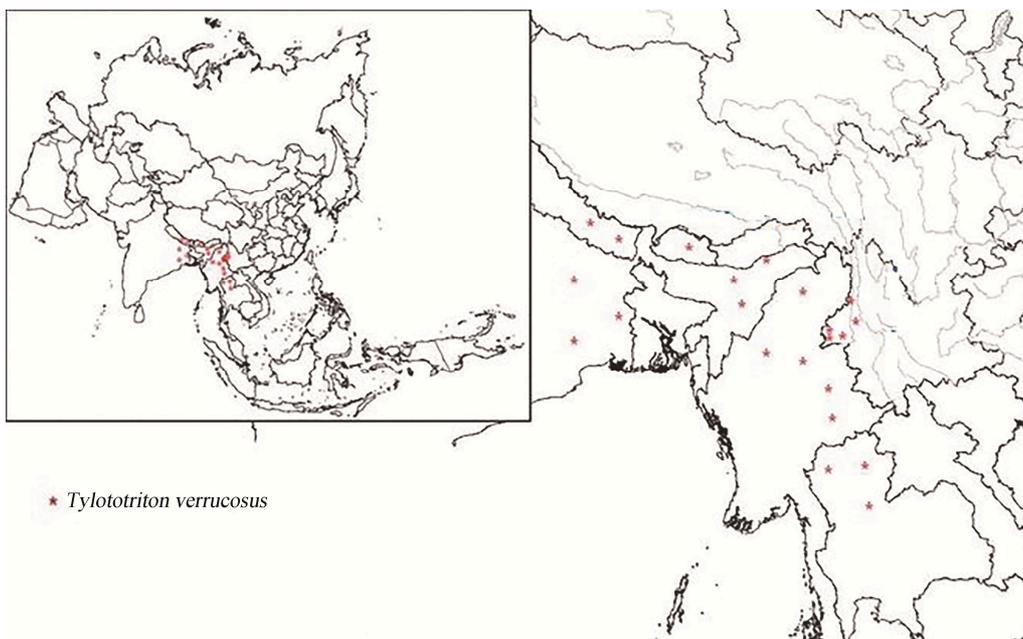


图8 东喜马拉雅-中南半岛分布型

Fig. 8 Indo-East-Himalaya distribution pattern

于古北界主体分布种，同时又显现出西南-西北走向的分布式样（图 9）。

IX 中国东部广布型 该分布型种类在中国第二阶梯、第三阶梯水域广泛分布，其中一部分种类可分布至海南岛和越南北部（图 10）。包括 *Andrias davidianus* 和 *Pachytriton labiatus* 2 种。

2.2 地理分布及特化中心

经统计分析，中国有尾类集中分布现象比较明显，其中位于云贵川三省及附近的长江上游至珠江上游区域（图 11），分布有 34 种 11 属 3 科，即此区分布有全部种类的 50.7%，全部属的 68.8%，以及全部 3 科。而其中特有种为 21 种，占此区分布种类的 61.8%，占全部种类的 31.3%。因此，可以判断这一区域是中国有尾类的分布中心与最主要的特化中心。除此区域外，还有 4 个次级分布中心及 5 个小型分布中心，它们同时也是中国有尾类的次级或小型特化中心（图 11）。

3 讨论

中国现代动物区系是否分别起源于东洋界和古北界区系，换言之，中国动物区系是否包括古北成分和东洋成分两大组分，一直是一个极具争议的问题（陈学新 1997，聂海燕等 1997，魏美才等 1997a, b，杨星科等 1997，陈领 2004，杨星科 2005，Ebach et al. 2007，聂海燕等 2008，魏美才等 2008，Holt et al. 2013）。与传统的中国动物区系双源论不同，本研究的结果与聂海燕等（2008）、魏美才等（2008）的研究结果一致，均支持中国动物区系的单源性与其整体性。

3.1 关于可能的起源中心

3.1.1 小鲵科 小鲵科仅分布于亚洲东部和中部，是现生有尾两栖动物的第三大科和代表性类群之一。我国是小鲵科物种的分布中心，近半的物种分布于我国且多为特有种，已知 8 属 30 种。长期以来，该科分类系统存在较大分歧，

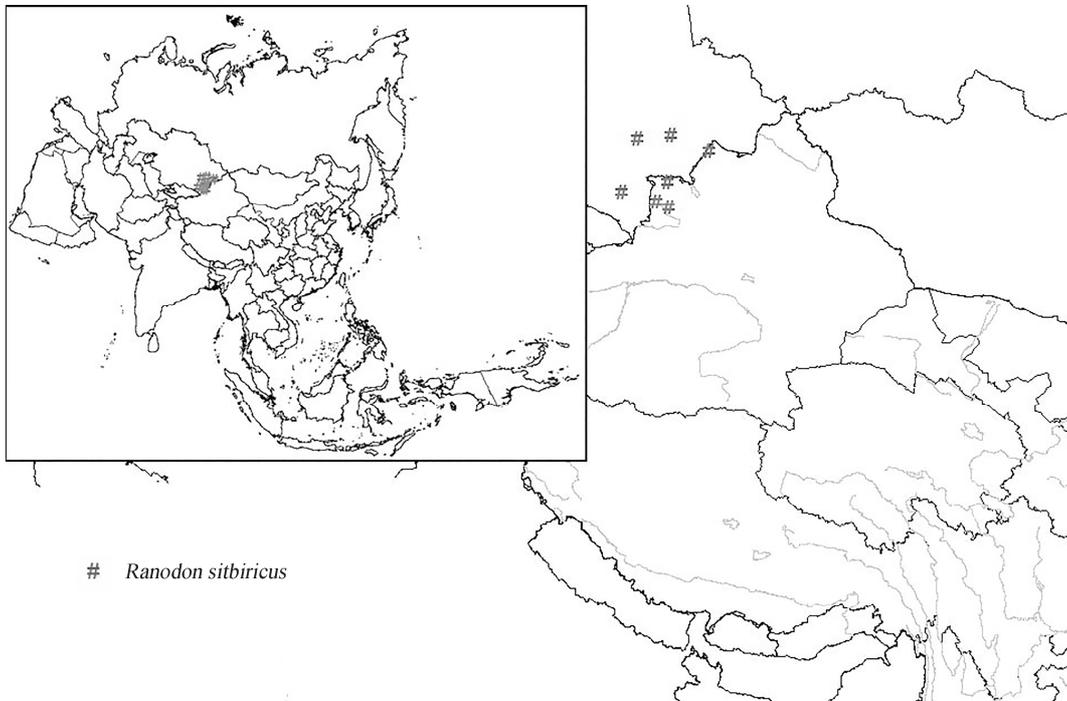


图 9 天山-阿尔泰山分布型

Fig. 9 Tianshan-Altai distribution pattern

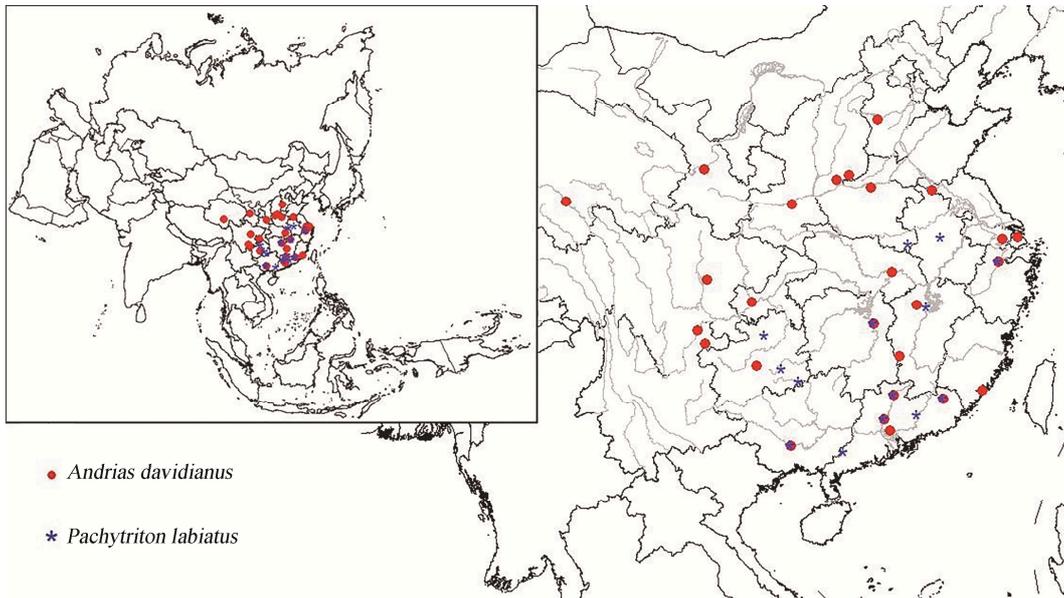


图 10 中国东部广布型

Fig. 10 East China-widespread distribution pattern

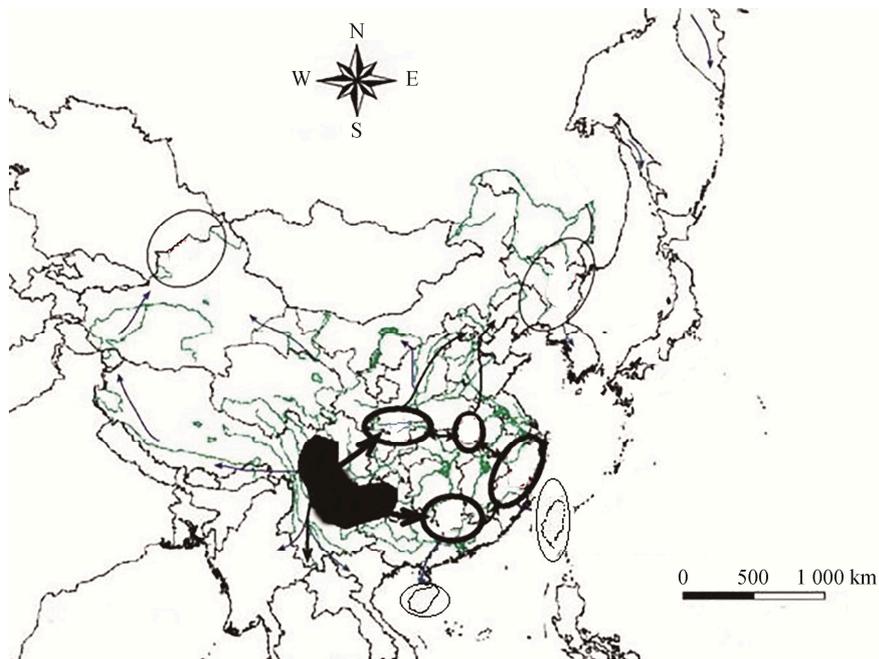


图 11 中国有尾两栖类东亚地区基本分布格局和迁移路线

Fig. 11 Distribution pattern and migration routes of the Chinese Urodeles in East Asia

图中涂黑部分代表中国有尾类集中分布区域；粗黑圆圈为有尾类的 4 个次级分布中心，细线圆圈代表有尾类的 4 小型分布中心，它们同时也是中国有尾类的次级或小型特化中心。箭头代表中国有尾类在东亚地区的迁移路线，即从长江上游横断山区域向长江中下游方向迁移扩散。

The solid black area presents Urodeles distribution center in China, bold black circles stand for secondary distribution centers, hatched-line circles stand for the third-grade distribution center and arrows indicates the migration routes of Urodeles.

对部分属、种的有效性学术界有不同的观点(罗键等 2013)。据本文作者统计,就小鲵科而言,我国小鲵科属种分布最集中的区域是大别山区域,其次是横断山区域,在秦巴-武当区域和东北则形成两个小型分布中心。

费梁等(1984)根据小鲵科属种分布特点,指出北纬 30° 左右(27° ~ 34°)的我国中部山区可能是小鲵科的起源地和分布中心。此后,张鹏(2005)根据我国北部原始两栖类化石及小鲵科系统发育分析,提出小鲵科可能起源于我国北部(大致位于东北地区)。

分析现今分布于东北及附近区域的 3 种小鲵科类群分布情形,可以发现其存在较大向北和向东分布的趋势,而缺少向南分布的迹象(图 2, 图 4)。

Pope 等(1940)在讨论中国小鲵和其他小鲵科动物地理分布时认为,在中国西部山区必定还存在某种小鲵类(Hynobiid)的祖先。费梁等(2000)根据 1965 年采自四川越西县普雄大凉山的小鲵科生物标本,建立原鲵属(*Protohynobius*),并根据形态学研究认为其成体存在鼻间骨的特征与总鳍鱼、原始有尾类类似,因而是小鲵科最原始的类群。然而由于标本采集困难等原因,在各学者关于有尾目的历次分子系统研究中,均未能涉及原鲵属(李悦等 2004, 王一虎等 2005, 张鹏 2005, Zeng et al. 2006, Xiong et al. 2010)。在世界自然基金会(World Wide Fund for Nature, WWF)和中华环境保护基金会(China Environmental Protection Foundation, CEPF)的资助下,中国科学院成都生物研究所于 2007 年发现普雄原鲵(*P. puxiongensis*)幼体(Peng et al. 2010, Xiong et al. 2011, 艾永斌等 2015),根据这一发现,可以确定原鲵属普雄原鲵在西南地区的存在。

在没有分子及系统发育资料证明原鲵属分类地位有误的情况下,结合现生小鲵科分布特征,我们采信费梁等(2000)的形态学研究结果,认为原鲵属为当今小鲵科最原始的类群。

如此,我们推断我国西南横断山区域为现生小鲵科可能的起源中心。则大别山区域可被认为是小鲵科最主要的次级分化中心,与费梁等(1984)的结论一致。

3.1.2 隐鳃鲵科 本科在中国虽只有中国大鲵(*Andrias davidianus*)一种,但其分布范围较广,达 18 个省(自治区),主要分布于长江、黄河和珠江中下游的支流内。从动物地理上看,其分布区域以华中区域为主,西南区次之(费梁等 2012)。据此,其分布中心及可能的起源中心,也应在我国中部或者西南。

3.1.3 蝾螈科 我国蝾螈科分布区基本位于秦岭以南,且其集中分布现象明显,云贵高原区域无论属、种,丰富度都比其他地区有相当显著的优势,特有种也较多(费梁等 2012)。因此云贵高原地区既是我国蝾螈科分布中心,也是其最主要特化中心和最有可能的起源中心。除此区域以外,主要集中分布于粤闽桂沿海及浙皖闽赣地区(浙闽山地及周边区域),即东南低山丘陵、沿海低地区域,有些属种发展至台湾岛、海南岛。在大别山、南岭、横断山区及其附近,也有一定数量。

综合以上分析,从我国有尾类整体上看,其分布以云贵高原、横断山区属种最为丰富。其中,云贵高原和横断山区地域相接,相当于长江流域至珠江流域的上游区段,极有可能是我国有尾类部分属的起源、分化中心,这一区段也恰是我国第一级阶梯向第二级阶梯过渡的地段。

3.2 中国有尾两栖类的分布路线及其与水系的关系

由上文分析,我们认为我国有尾类在东亚地区的基本分布格局如下:我国有尾类的特化和起源中心,可能位于横断山脉至四川盆地、云贵高原的我国第一级阶梯向第二级阶梯过渡地段,即相当于长江流域的上游地段(图 11)。除此外,大别山区域、浙闽山地分别成为小鲵科和蝾螈科两个主要次级特化中心,南岭区域为两科(还可能包括隐鳃鲵科)共同的次级特

化中心；台湾岛和海南岛、东北长白山及附近区域、秦巴山地区、天山-阿尔泰山区域则形成小型特化中心，且这几个区域主要是小鲵科的小型特化中心。

若结合我国水系分布，可以发现，上述各特化中心均在我国近海或者各大水系附近。如前述，起源中心相当于长江上游地区；3个主要次级特化中心中，大别山和南岭分别接近淮河流域和珠江上游，而浙闽山地区有密集的沿海水网，且有闽江、钱塘江等较大水系；小型特化中心中，台湾岛、海南岛作为海岛，水网相当密集，东北长白山及附近区域分布有鸭绿江、松花江、乌苏里江、黑龙江等水量丰富的水系，秦巴山地区临近汉江、渭河，天山-阿拉套山湿润山地区有伊犁河流经，且靠近巴尔喀什湖等湖泊。这可能反映了有尾两栖类一个基本特征，即作为水生向陆生过渡的类群，其生存和繁殖不能远离水或潮湿环境。而由于有尾类移动能力较差，难以逾越高山等地理阻限，故有尾类沿各水系分布到某一地区后，一旦脱离水系而“定居”，就往往被邻近的山脉等阻隔而逐渐分歧演化成各特有类群。据此分析，有尾类的实际迁移路线可能与水系分布密切相关，迁移到某地“定居”后，受邻近山脉等阻隔而分歧演化形成各特化中心。

如此可以将我国有尾类各特化中心修订为：一个起源和主要特化中心，位于横断山区至四川盆地、云贵高原的长江上游区；3个主要次级特化中心，大别山-淮河流域区、南岭-珠江流域区、浙闽山地-江南水乡区；4个小型特化中心，台琼海岛区、东北长白山-三江流域区、秦巴山地-汉江渭河流域区、天山-伊犁河流域区。

从此中心向北，在秦巴山脉-汉江渭河地区形成小型特化中心，此后一支沿渭河-黄河-汾河-海河方向进入东北长白山-三江流域区，形成小型特化中心，并向邻近国家和地区发展；一支可能沿黄河向上游发展，经祁连山疏勒河等水系、再经孔雀河流域等继续伸向西北进入

天山；最后一支沿汉江水系发展，它可能沿秦岭走向向东经伏牛山及各小型水系到达桐柏山淮河流域，在大别山-淮河流域形成主要次级特化中心，再从此处扩散到鄂、皖、苏、浙等地，也可能沿汉江发展进入长江干流水系，沿长江中下游密布水网区域进入浙闽，并可能进入台湾及邻近岛屿。

从此中心向西，沿喜马拉雅山-雅鲁藏布江流域向西发展，并进入周边国家和地区，沿途经恒河流域等向南扩散，此方向可能继续向西发展，经喀喇昆仑山-塔里木河流域延伸而进入天山-伊犁河地区。

从此中心向南，沿横断山走向及怒江、澜沧江、元江（红河）等向南发展，至云南省大部并伸展至缅甸、泰国及越南北部等。

从此中心向东，一支向东偏北沿乌江、清水江等长江支流水系发展，进入黔东南、渝东南、鄂西南和湘西北山地，分布在长江南岸巫山南段附近，一般不到达长江以北，部分种类可顺水系发展进入到湘东地区；此方向的另一支偏向东南，可沿湘江水系向东北发展再进入长江流域，或沿珠江及其各附属水系向南或东南伸展，可至南岭区域、两广大部以及海南岛；此支到达南岭-珠江流域区域后可能继续向东发展，或经武夷山-闽江、钱塘江等向东北扩散到浙闽沿海大部，到达浙江后可能沿长江、淮河溯流而上进入苏皖并伸展至大别山-淮河流域地区，或出珠江水系后经赣江水系向北回返长江，再或沿粤闽向沿海伸展而进入台湾岛并可通过琉球群岛向日本延伸。

这四个方向的发展路线，以向北和向东为主，向南和向西的势头较弱，向北发展的主要是小鲵科的一些种类，向东发展的种类则以蝾螈科为主。隐鳃鲵科在我国东部的广布，则可能主要是由向北和向东这两个发展方向泛化而来。

3.3 关于东亚动物地理分区问题

自 Wulff (1943) 以来，不少生物地理学者已经注意到东亚这一特殊的动物地理区，并

从各自的领域对东亚型及东亚型成分的问题进行了研究阐释。马世骏(1959)提出,中国昆虫的区系成分中,中国-喜马拉雅是分布最广的区系成分,并在地理区划中,考虑到要把这一成分作为一个独立的整体予以安排。这个观点得到不少学者的认同(陈学新 1997,魏美才等 1997b,杨星科等 1997,杨星科 2005,申效诚 2008)。魏美才等(2008)基于膜翅目叶蜂类昆虫的生物地理格局研究,参考部分其他动物类群的生物地理研究结果,就东亚动物区系的整体性和单源性做了较详细和深入的阐述,认为东亚动物区系具有显著的整体性,其主体成分是单源的。而植物学界则早已注意到东亚地区植物区系的独特性,并认为东亚型成分是此区的主体成分(塔赫他间 1988),当代植物学界也基本接受了这种观点,甚至东亚植物区系被认为是世界种子植物区系的主要发源地(吴征镒 1980,张宏达 1980,吴征镒等 1983,王文采 1992a, b)。而在这些研究中,各学者所研究的“东亚区”的主体部分,与中国-日本界的主体部分大致相同。

在东亚动物地理学研究方面,魏美才等(2008)还归纳了东亚昆虫和动物区系成分的 8 种主要类型:中心成分型、东喜马拉雅-南岭成分型、东喜马拉雅-东北亚成分型、天山-喜马拉雅-东北亚成分型、环青藏高原外缘型、东喜马拉雅-中南半岛成分型、青藏高原成分型、东亚东部广布型。根据本研究,我国有尾两栖类在东亚地区的分布类型基本包括在这 8 种类型之内。如其中的向东和向北两条主要发展路线,即分别属于东喜马拉雅-南岭成分型,东喜马拉雅-东北亚成分型。

然而,以往关于中国两栖动物地理分布规律的研究,均基于古北界与东洋界在东亚区域内南北分异存在的观点而进行(梁刚 1998,路纪琪等 1999,徐剑等 2000,陈领 2004,段海生等 2010),即认为古北界与东洋界在中国区域内一定存在一条明显的分界线或分界带。其中,陈领(2004)依据我国两栖动物的分布资

料,将古北界与东洋界在我国东部的分界划定为北起秦岭,南至通扬运河的一条地域较为广阔的过渡带。笔者认为,研究者们主观上预定存在的南北分界线,是否确实存在,尚有待商榷,需要通过分析各类群分布资料才能得出结论。况且,若换个角度来看,对于地理分布区域较为狭窄的两栖类而言,存在地域相当广阔的“过渡带”,其实,正好表明了“界线”两侧的两栖类群具有密切的联系,在某种程度上是统一的整体。

另一方面,自从华莱士线(Wallace 1876)提出以后,动物地理学界的学者们一直致力于寻找东洋界与澳洲界之间的分界线——华莱士线的准确位置。然而,Simpson(1977)、Cox(2001)等均认为,虽然,毋庸置疑,华莱士是一位杰出的动物地理学家,但他的华莱士线提法,对后来的动物地理学者有误导作用,使他们在认识东印度群岛(East Indies)的动物地理分布规律时产生了误区。与之类似,我们认为,东洋界、古北界在东亚(中国大陆)上存在分界线的观点,亦很可能同样是一种容易误导学者的观点。

此外,本项研究结果,与魏美才等(1997b, 2008)对膜翅目叶蜂科昆虫东亚分布格局、王文采(1992a, b)对东亚植物区系分布格局的研究结果一致,亦与鲤科鳅鲃亚科的地理迁移路线接近(何舜平 1998),均指示出东亚地区生物区系在迁移和演化上的整体性与一致性。据此,我们认为,东亚地区的动物区系并不是由分别起源于古北界和东洋界的两个区系成分组成,其主体成分是单源的且很可能为本地起源。

根据本项研究的结果,我们认为,包括我国大部分地区在内的东亚主体区域,构成了一个整体的动物地理分布区,这与 Procheş 和 Ramdhani(2012)的中国-喜马拉雅亚区假说一致;或者,将其单独设立为一个新的动物地理界——中国日本界(Mitsui et al. 2008, Holt et al. 2013)亦为合理。并且,我们认为,中国日本

界内的动物区系, 其起源地可能位于东亚南部的横断山区及其附近区域(相当于长江上游区域), 从此起源中心出发分多个方向向东亚地区发展, 并在一些气候或地形独特的地段形成多个次级或小型的特化中心。当然, 由于种类和数量的限制, 仅以中国有尾两栖类的分布为依据尚不足以判断出较为准确的中国日本界边界, 相关问题有待后续工作中结合更多类群的研究结果进行探讨。

致谢 感谢中国科学院成都生物研究所两栖爬行动物研究室的江建平研究员, 就东北小鲵的分布地等问题进行的回信和指导。感谢中南林业科技大学生命科学与技术学院动物学教研室的杨道德教授及杨教授的研究生, 在两栖动物专业知识方面给予的悉心指导。感谢中南林业科技大学昆虫系统与进化生物学实验室李泽建博士提出修改意见。本文是在中南林业科技大学昆虫系统与进化生物学实验室撰写完成, 本文成稿离不开实验室所提供的条件, 撰写过程中更得到实验室各位老师和同学的诸多指导、帮助和支持, 在此一并致以诚挚的谢意!

参 考 文 献

- Cox B. 2001. The biogeographic regions reconsidered. *Journal of Biogeography*, 28(4): 511–523.
- Ebach M C, Tangney R S. 2007. *Biogeography in a Changing World. The Systematics Association Special Volumes Series 70*. CRC Press: Taylor & Francis Group.
- Fei L, Ye C Y, Dubois A, et al. 2016. *Amphibians of China. Volume 1*. Beijing: Science Press, Springer.
- Gu X M, Chen R R, Tian Y Z, et al. 2012. A new species of *Paramesotriton* (Caudata: Salamandridae) from Guizhou Province, China. *Zootaxa*, 3510: 41–52.
- Holt B G, Lessard J P, Borregaard M K, et al. 2013. An update of Wallace's zoogeographic regions of the world. *Science*, 339(6115): 74–78.
- Mitsui Y, Chen S T, Zhou Z K, et al. 2008. Phylogeny and biogeography of the genus *Ainsliaea* (Asteraceae) in the Sino-Japanese Region based on nuclear rDNA and plastid DNA sequence data. *Annals of Botany*, 101(1): 111–124.
- Nishikawa K, Jiang J P, Matsui M, et al. 2011a. Unmasking *Pachytriton labiatus* (Amphibia: Urodela: Salamandridae), with description of a new species of *Pachytriton* from Guangxi, China. *Zoological Science*, 28(6): 453–461.
- Nishikawa K, Jiang J P, Matsui M, et al. 2011b. Two new species of *Pachytriton* from Anhui and Guangxi, China (Amphibia: Urodela: Salamandridae). *Current Herpetology*, 30(1): 15–31.
- Nishikawa K, Matsui M, Jiang J P. 2012. A new species of *Pachytriton* from China (Amphibia: Urodela: Salamandridae). *Current Herpetology*, 31(1): 21–27.
- Peng R, Zhang P, Xiong J L, et al. 2010. Rediscovery of *Protohynobius puxiongensis* (Caudata: Hynobiidae) and its phylogenetic position based on complete mitochondrial genomes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 56(1): 252–258.
- Pope C H, Boring A M. 1940. A survey of Chinese Amphibia. *Peking Natural History Bulletin*, 15(1): 13–86.
- Procheş S, Ramdhani S. 2012. The world's zoogeographical regions confirmed by cross-taxon analysis. *BioScience*, 62(3): 260–270.
- Sclater P L. 1858. On the general geographical distribution of the members of the class Aves. *Zoological Journal of the Linnaean Society*, 2(2): 130–145.
- Shen Y H, Jiang J P, Mo X Y. 2012. A new species of the genus *Tylotriton* (Amphibia, Salamandridae) from Hunan, China. *Asian Herpetological Research*, 3(1): 21–30.
- Simpson G G. 1977. Too many lines; the limits of the Oriental and Australian zoogeographic regions. *Proceedings of the American Philosophical Society*, 121(2): 107–120.
- Wallace A R. 1876. *The Geographical Distribution of Animals*. London: MacMillan.
- Wei G, Xiong J L, Hou M, et al. 2009. A new species of Hynobiid Salamander (Urodela: Hynobiidae: *Pseudohynobius*) from Southwestern China. *Zootaxa*, 2149: 62–68.
- Wu Y K, Jiang K, Hanken J. 2010a. A new species of newt of the genus *Paramesotriton* (Salamandridae) from southwestern Guangdong, China, with a new northern record of *P. longliensis* from western Hubei. *Zootaxa*, 2494: 45–58.
- Wu Y K, Wang Y Z, Jiang K, et al. 2010b. A new newt of the genus

- Cynops* (Caudata: Salamandridae) from Fujian Province, southeastern China. *Zootaxa*, 2346: 42–52.
- Wulff E B. 1943. An Introduction to Historical Plant Geography (English transl. of the 1932 Russian ed.). Waltham, Mass.: Chronica Botanica Co, 223.
- Xiong J L, Gu H J, Gong T J, et al. 2011. Redescription of an enigmatic salamander, *Pseudohynobius puxiongensis* (Fei et Ye, 2000) (Urodela: Hynobiidae). *Zootaxa*, 2919: 51–59.
- Xiong J L, Zhu W W, Sun P. 2010. The systematic taxonomy of Chinese endemic genera in Hynobiidae. *Agricultural Science & Technology*, 11(1): 55–58.
- Zeng X M, Fu J Z, Chen L Q, et al. 2006. Cryptic species and systematics of the hynobiid salamanders of the *Liua-Pseudohynobius* complex: Molecular and phylogenetic perspectives. *Biochemical Systematics and Ecology*, 34(6): 467–477.
- 艾永斌, 袁思棋, 陈云梅, 等. 2015. 普雄原鲵初步调查. *四川动物*, 34(4): 565–569.
- 陈领. 2004. 古北和东洋界在我国东部的精确划界——据两栖动物. *动物学研究*, 25(5): 369–377.
- 陈晓虹, 王新卫, 陶娟. 2010. 中国疣螈属一新亚种. *动物分类学报*, 35(3): 666–670.
- 陈学新. 1997. 昆虫生物地理学. 北京: 中国林业出版社, 1–102.
- 段海生, 杨振琼, 许国权, 等. 2010. 湖北地区两栖动物分布与地理区划研究. *湖北农业科学*, 49(12): 3149–3152.
- 费梁, 叶昌媛. 2000. 中国西部小鲵科——新亚科、新属、新种的记述(两栖纲: 有尾目). *两栖爬行动物学研究* (8辑): 亚洲两栖爬行动物学第四届国际学术会议专辑, 64–70.
- 费梁, 叶昌媛. 1984. 小鲵科的地理分布特点、分化中心及亲缘关系的探讨. *动物学报*, 30(4): 385–392.
- 费梁, 叶昌媛, 江建平. 2010. 中国两栖动物彩色图鉴. 成都: 四川科学技术出版社.
- 国家测绘局地名研究所. 1997. 中国地名录——中华人民共和国地图集地名索引. 北京: 中国地图出版社, 1–318.
- 何舜平. 1998. 鲵蛇鱼类(鲤形目: 鲤科: 鲵蛇亚科)系统发育和生物地理学分析. *动物分类学报*, 23(增刊): 41–48.
- 侯勉, 李丕鹏, 吕顺清. 2012. 疣螈属形态学研究进展及四隐存居群地位的初步确定. *黄山学院学报*, 14(3): 81–85.
- 黄美华. 1990. 浙江动物志: 两栖类、爬行类. 杭州: 浙江科学技术出版社.
- 李丕鹏, 赵尔宓, 董丙君. 2010. 西藏两栖爬行动物多样性. 北京: 科学出版社.
- 李松, 田应洲, 谷晓明. 2010. 拟小鲵属(有尾目, 小鲵科)一新种. *动物分类学报*, 35(2): 407–412.
- 李悦, 吴敏, 王秀玲. 2004. 小鲵科线粒体 16S rRNA 基因序列分析及其系统发育. *动物学报*, 50(3): 464–469.
- 梁刚. 1998. 秦岭地区两栖爬行动物区系组成特点及持续发展对策. *西北大学学报: 自然科学版*, 28(6): 545–549.
- 路纪琪, 吕九全, 瞿文元. 1999. 河南省两栖动物地理分布的聚类研究. *四川动物*, 18(3): 137–138.
- 罗键, 刘颖梅, 高红英, 等. 2012. 重庆市两栖爬行动物分类分布名录. *西南师范大学学报: 自然科学版*, 37(4): 130–139.
- 罗键, 李越, 黄仕友, 等. 2013. 我国小鲵科物种的分类和分布现状 // 陕西省动物学会, 陕西省野生动植物保护协会, 四川省动物学会, 等. 第二届中国西部动物学学术研讨会论文摘要集. 西安.
- 马军, 胡启平, 方玲, 等. 2012. 富钟瘰螈和广西瘰螈泄殖系统研究. *四川动物*, 31(4): 601–604.
- 马世骏. 1959. 中国昆虫生态地理概述. 北京: 科技出版社.
- 聂海燕, 魏美才. 1997. 叶蜂总科昆虫生物地理研究 II. 叶蜂总科广布属的地理分布特性(膜翅目). *昆虫分类学报*, 19(增刊): 133–137.
- 聂海燕, 魏美才. 2008. 中国广义花蝽科东亚型成分地理分布格局研究 // 申效诚, 张润志, 任应党. *昆虫分类与分布*. 北京: 中国农业科学技术出版社, 301–309.
- 申效诚. 2008. 学习昆虫地理学的点滴感悟 // 申效诚, 张润志, 任应党. *昆虫分类与分布*. 北京: 中国农业科学技术出版社, 576–583.
- 塔赫他间: 黄观程译. 1988. 世界植物区系区划. 北京: 科学出版社.
- 王文采. 1992a. 东亚植物区系的一些分布式样和迁移路线. *植物分类学报*, 30(1): 1–24.
- 王文采. 1992b. 东亚植物区系的一些分布式样和迁移路线(续). *植物分类学报*, 30(2): 97–117.
- 王一虎, 王秀玲, 方盛国, 等. 2005. 两栖类小鲵科不同属多个体 DNA 指纹图谱分析及其分类问题探讨. *浙江大学学报: 理学版*, 32(1): 79–83.
- 魏美才, 聂海燕. 1997a. 叶蜂总科生物地理研究 I. 叶蜂总科科

- 级阶元的地理分布分析(膜翅目). 昆虫分类学报, 19(增刊): 127-132.
- 魏美才, 聂海燕. 1997b. 叶蜂总科生物地理研究IV. 东亚区特有属的分布式样及迁移路线(膜翅目). 昆虫分类学报, 19(增刊): 145-157.
- 魏美才, 聂海燕. 2008. 试论东亚昆虫和动物区系及其区系成分// 申效诚, 张润志, 任应党. 昆虫分类与分布. 北京: 中国农业科学技术出版社, 563-575.
- 吴征镒. 1980. 中国植被. 北京: 科学出版社.
- 吴征镒, 王荷生. 1983. 中国自然地理: 植物地理(上). 北京: 科学出版社.
- 徐剑, 邹佩贞, 温彩燕, 等. 2000. 南岭地区两栖动物区系的研究. 中山大学学报: 自然科学版, 39(增刊 2): 78-81.
- 徐剑. 2002. 我国小鲵科几个属分类问题的探讨. 中山大学学报: 自然科学版, 41(1): 79-81.
- 杨大同. 2008. 云南两栖爬行动物. 昆明: 云南科技出版社.
- 杨星科. 2005. 秦岭西段及甘南地区昆虫. 北京: 科学出版社.
- 杨星科, 王树永, 姚建. 1997. 长江三峡库区昆虫区系及其起源与演化研究// 杨星科. 长江三峡库区昆虫. 重庆: 重庆出版社.
- 叶英, 庞启平, 刘晓泉, 等. 2009. 富钟瘰螈和广西瘰螈骨骼系统的比较研究. 四川动物, 28(3): 407-411.
- 袁志刚, 田春林, 胡启平. 2000. 富钟瘰螈和广西瘰螈六种组织乳酸脱氢酶(LDH)同工酶的比较研究. 两栖爬行动物学研究(8辑): 亚洲两栖爬行动物学第四届国际学术会议专辑, 269-272.
- 张服基. 1985. 巴鲵 *Liua shihi* (两栖纲: 小鲵科) 骨骼的解剖. 两栖爬行动物学报, 4(1): 17-24.
- 张宏达. 1980. 华夏植物区系的起源与发展. 中山大学学报: 自然科学版, (1): 89-97.
- 张鹏. 2005. 现生两栖动物线粒体基因组进化生物学研究. 广州: 中山大学博士学位论文.
- 赵尔宓, 张服基. 1985. 北鲵属 *Randon*、山溪鲵属 *Batrachuperus*、巴鲵属 *Liua* 和异鲵属 *Xenobius* 骨骼的比较研究及其系统发育探讨. 两栖爬行动物学报, 4(3): 209-218.
- 赵桃艳, 饶定齐, 刘宁, 等. 2012. 棕黑疣螈种组分子系统发育分析及大围山疣螈新种描述. 西部林业科学, 41(5): 85-89.
- 中国科学院青藏高原综合科学考察队. 1987. 西藏两栖爬行动物: 青藏高原科学考察丛书. 北京: 科学出版社.
- 中国科学院西北高原生物研究所. 1989. 青海经济动物志. 西宁: 青海人民出版社.