

# 中国林蛙与中华蟾蜍蝌蚪颅骨形态的系统进化比较

王晓雯 李忻怡 吴民耀 王宏元\*

(陕西师范大学生命科学学院 西安 710062)

**摘要:**对无尾两栖动物系统进化的研究,主要是基于经典的形态学、现代分子生物学等技术。无尾两栖动物蝌蚪的进化与成体的进化可能是两个独立的过程,所以无尾两栖类蝌蚪形态及发育特征也可以作为研究系统进化的重要指征。本文对中国林蛙(*Rana chensinensis*)及中华蟾蜍(*Bufo gargarizans*)变态前蝌蚪的软骨性颅骨及鳃部骨骼进行形态学描述,基于幼体形态特征,进行系统建树。建树结果支持Orton将无尾两栖类蝌蚪划分为4种类型,认为最原始的类群为Ⅲ型蝌蚪,与Tihen的观点一致。新蛙亚目的中国林蛙和中华蟾蜍蝌蚪属Ⅳ型,是最进化的类群。

**关键词:**系统进化;中国林蛙;中华蟾蜍;软骨性颅骨

中图分类号:Q951+.3 文献标识码:A 文章编号:0250-3263(2010)04-129-10

## Phylogenetic Comparison of *Rana chensinensis* and *Bufo gargarizans* Based on the Morphology of Larval Chondrocranium

WANG Xiao-Wen LI Xin-Yi WU Min-Yao WANG Hong-Yuan\*

(College of Life Sciences, Shaanxi Normal University, Xi'an 710062, China)

**Abstract:**The phylogenetic relationships among anuran amphibians are revealed mainly by classical morphology and modern molecular biology. The characters of larval morphology and development are also important indicators for the phylogenetic relationships, because frogs and tadpoles have evolved independently. Herein, the morphology of larval chondrocranium and hyobranchial apparatus are described in the Chinese forest frog *Rana chensinensis* and the big toad *Bufo gargarizans*, and the phylogenetic tree is constructed from the larval characters. The results of our work support Orton's opinion that anuran larvae can be divided into four types, and are identical with Tihen's view that anurans with Type-III larvae were the most basal. The Type-IV larvae of *R. chensinensis* and *B. gargarizans*, which belong to the Neobatrachia, are the most advanced.

**Key words:**Phylogenetic evolution; *Rana chensinensis*; *Bufo gargarizans*; Chondrocranium

近年来,经典的形态学、现代分子生物学等技术都被引入到无尾目系统进化的研究中,但是其主要类群间的进化关系仍存在着较大的分歧<sup>[1]</sup>。20世纪 Noble 对无尾目系统进化的研究,主要是基于成体椎骨、胸肩带及齿等结构特征<sup>[2-3]</sup>。变态是无尾两栖动物生活史的一个重要环节。水中生活的蝌蚪经变态后,成为适应陆生环境的成体。Duellman 认为<sup>[4]</sup>,无尾两栖

动物蝌蚪的进化与成体的进化可能是两个独立的过程。无尾目蝌蚪的软骨性颅骨特征可以作为系统进化的形态学指征<sup>[5]</sup>。蝌蚪软骨性颅

基金项目 陕西省自然科学基金项目(No. SJ08C101);

\* 通讯作者, E-mail: hongyuanwang@snnu.edu.cn;

第一作者介绍 王晓雯,女,硕士研究生;研究方向:骨骼发育; E-mail: wenziaowang001@163.com。

收稿日期:2009-12-28, 修回日期:2010-05-25

骨特征是研究无尾类系统进化必不可少的一个环节。本研究对中国林蛙 (*Rana chensinensis*) 及中华蟾蜍 (*Bufo gargarizans*) 变态前蝌蚪的软骨性颅骨及鳃部骨骼进行形态学描述, 基于蝌蚪的 40 处形态特征, 进行系统进化建树, 旨在依据其蝌蚪的形态特征来研究无尾两栖类的系统进化。

## 1 材料与方法

中国林蛙和中华蟾蜍蝌蚪采集自秦岭北坡, 西安市长安区大峪水库附近。标本采用 Gosner<sup>[6]</sup> 的无尾目动物发育分期对样本进行时期划分。取变态前每个发育时期 (G31-G38) 的中国林蛙和中华蟾蜍蝌蚪标本各 5 尾进行实验观察及特征统计。

标本采用 Taylor 等<sup>[7]</sup> 的方法改良后进行骨骼双染色, 经茜素红和阿利新蓝染色后, 双染色骨骼标本的硬骨染色呈红紫色, 软骨染色呈蓝色。用 Zeiss Discovery V12 型体式显微镜观察并采集图像。

本文软骨性颅骨骨骼名称均采用 Gaupp<sup>[8]</sup> 及 Duellman 和 Trueb<sup>[9-10]</sup> 等人的骨骼术语进行描述。以无尾两栖类蝌蚪骨骼发育特征为依据, 参照 Maglia 等<sup>[11]</sup> 和 Pugener 等人<sup>[12]</sup> 的分析方法, 将形态特征归纳整理为特征数据后采用最大简约法, 应用支序系统发育分析软件 phylop-3.69, 对已有相关研究的部分两栖类及中国林蛙和中华蟾蜍在进化史上的地位进行分析。选择使用随机数产生器来选择分类单元的加入顺序, 设定随机数产生器的种子数为 5。基于有尾目与无尾目的关系, 在进行系统进化分析时, 我们确立钝口螈属 (*Ambystoma*) 的鼈钝口螈 (*A. talpoideum*) 为外群<sup>[11]</sup>。在进行了 1 000 次的运算之后获得系统进化树。

## 2 结果与分析

依据 Maglia 等<sup>[11]</sup> 和 Pugener 等<sup>[12]</sup> 的分析方法对中国林蛙和中华蟾蜍蝌蚪软骨性颅骨、鳃部骨骼及外形的 40 处特征进行描述。

上颌软骨 (upper jaw cartilages):

中国林蛙蝌蚪的上颌软骨 (图版 I:1) 由一对片状喙上骨 (suprarostrals) 构成。正面观, 两片软骨均呈上边缘略窄、下边缘稍宽的四边形。喙上骨与腹面垂直。两片软骨靠近中间的边缘于中部开始向中间伸展, 于腹部相连。骨体 (suprarostrals corpus) 中央偏下部有小的穿孔。骨体外侧缘向身体后方弯曲。腹面观, 喙上骨呈弧形。

中华蟾蜍蝌蚪的上颌软骨 (图版 I:2) 正面观呈“M”型, 喙上骨中央骨体为一块独立的骨, 呈“V”字型。骨翼 (suprarostrals alae) 分居两侧。

1. 喙上骨 (suprarostrals): 位于两栖类软骨性颅骨背面最前端, 是支撑幼体口器上边缘结构的软骨。在两栖类幼体中, 若无喙上骨存在, 记为状态 0; 若有喙上骨存在, 记为状态 1。在中国林蛙与中华蟾蜍蝌蚪体中均可见喙上骨存在, 位于软骨性颅骨最前端。

2. 喙上骨位置 (position of suprarostrals): 在大多数无尾目中, 蝌蚪喙上骨与腹面垂直, 记为状态 0; 极个别种类喙上骨呈前后朝向, 记为状态 1。中国林蛙蝌蚪喙上骨呈明显的垂直状态, 中华蟾蜍蝌蚪喙上骨与腹面呈近似垂直的状态, 均记为状态 0。

3. 喙上骨骨翼 (suprarostrals alae): 位于喙上骨骨体外侧。将呈四边形的骨翼结构记为状态 0, 呈三角形的骨翼结构记为状态 1, 无骨翼结构的记为状态 2。中国林蛙蝌蚪的喙上骨骨翼类似梯形, 中华蟾蜍蝌蚪喙上骨骨翼则近平行四边形, 均记为状态 0。

4. 喙上骨背侧缘 (dorsal margin of suprarostrals): 在一些两栖类中, 由于外侧骨翼与中部骨体上部分离, 造成喙上骨背侧缘不完整, 记为状态 0。在中国林蛙与中华蟾蜍蝌蚪标本中, 喙上骨外侧骨翼与中间骨体相连, 背侧缘完整, 记为状态 1。

5. 喙上骨腹侧缘 (ventral margin of suprarostrals): 中华蟾蜍蝌蚪喙上骨的骨翼与骨体在腹部分开, 记为状态 0; 中国林蛙蝌蚪喙上骨腹部边缘完整, 骨翼与骨体没有分离, 记为状态 1。

6. 喙上骨骨体与骨翼间的连接 (connection between suprarostrals corpus and alae): 喙上骨骨体与骨翼之间若连接不完全, 记为状态 0。中华蟾蜍蝌蚪喙上骨骨体与骨翼在背部有连接, 但在腹部没有连接, 记为状态 0。中国林蛙蝌蚪的喙上骨骨体与骨翼间完全连接为一体, 记为状态 1。

7. 喙上骨骨体 (corpora of suprarostrals): 中国林蛙蝌蚪的喙上骨骨体由两片骨于腹部连接形成, 不是单独一块骨, 记为状态 0。中华蟾蜍蝌蚪的喙上骨骨体呈“V”字型, 为独立的一块骨, 记为状态 1。

8. 触须 (barbels): 部分两栖类幼体口角外, 有一对丝状触须。在中国林蛙和中华蟾蜍的蝌蚪标本中, 均没有触须结构, 记为状态 0; 有触须结构的, 记为状态 1。

9. 近喙骨 (adrostrals): 近喙骨位于喙上骨骨翼后部边缘处, 为软骨质或未软骨化的结缔组织, 成对出现。在中华蟾蜍蝌蚪骨骼标本中, 未发现有此结构, 记为状态 0。在中国林蛙的蝌蚪骨骼标本中存在这一结构, 记为状态 1。

下颌软骨 (lower jaw cartilages):

中国林蛙蝌蚪的下颌软骨 (图版 I:3) 由一对较长的喙下骨及梅氏软骨构成, 两片喙下骨呈“V”字型, 腹部有软骨将其连接。

中华蟾蜍蝌蚪的下颌软骨 (图版 I:4) 由一对四边形喙下骨及梅氏软骨构成, 两片喙下骨间夹角接近  $180^\circ$ , 中央由韧带连接。两片喙下骨分界明显。

喙下骨外侧通过梅氏软骨与软骨性颅骨相连。

10. 喙下骨 (infrarostrals): 位于两栖类蝌蚪软骨性颅骨腹面最前端, 是支撑蝌蚪口器下缘结构的软骨。若无喙下骨存在, 记为状态 0。中国林蛙与中华蟾蜍的蝌蚪骨骼标本中, 均有喙下骨存在, 记为状态 1。

11. 喙下软骨在中线位置的连接 (midline articulation of infrarostral cartilages): 在中华蟾蜍蝌蚪骨骼标本中可见, 喙下骨成对出现, 为独立的两片骨, 记为状态 0。中国林蛙蝌蚪中, 两

片喙下骨于中线位置有软骨质的连接存在, 记为状态 1。

12. 喙下骨与梅氏软骨的连接 (connection of infrarostral and Meckel's cartilages): 梅氏软骨与喙下骨之间若以韧带或结缔组织相连, 记为状态 0; 若以软骨相连, 记为状态 1。中国林蛙与中华蟾蜍蝌蚪骨骼标本中此处连接未见软骨, 记为状态 0。

13. 附腭骨 (admandibular cartilages): 附腭骨是位于梅氏软骨腹侧前部边缘前的一对软骨结构。中国林蛙和中华蟾蜍蝌蚪在内的所有无尾目蝌蚪中均无此结构, 记为状态 0。若存在附腭骨结构, 记为状态 1。

小梁骨 (cornua trabeculum):

小梁骨是颅腔前壁延伸出的软骨性杆状结构 (图版 I:5 6)。其前端与喙上骨通过软骨或韧带连接。在中国林蛙和中华蟾蜍蝌蚪中, 一对小梁骨呈“V”字型, 其与喙上软骨连接端较宽, 后端较窄。

14. 小梁骨与喙上软骨的连接 (attachment of cornua trabeculum and suprarostrals cartilages): 在两栖类幼体骨骼中, 小梁骨与喙上软骨间为软骨质连接的, 记为状态 0; 小梁骨与喙上软骨间为韧带连接的, 分两种情况: 韧带连接处无关节形成的, 记为状态 1; 有关节形成的, 记为状态 2。中华蟾蜍及中国林蛙蝌蚪中, 此连接为无关节形成的韧带连接, 记为状态 1。

15. 小梁骨与喙上软骨连接的位置 (position of attachment of cornua trabeculae to suprarostrals): 在一些两栖类幼体中, 小梁骨与喙上软骨的骨体相连接, 记为状态 0。在中华蟾蜍与中国林蛙蝌蚪中, 小梁骨是与喙上软骨的骨翼相连接的, 记为状态 1。

16. 小梁骨间的筛骨盘 (ethmoid plate between cornua trabeculum): 筛骨盘垂直于颅腔前壁。由眶前骨向前延伸形成软骨性的筛骨盘前突。在中国林蛙与中华蟾蜍蝌蚪中, 未发现此结构, 记为状态 0。在其他一些两栖类中, 可见此前突结构, 并明显区别于小梁骨, 记为状态 1。另有一些种类中, 筛骨盘前突与小梁骨相

连,成为一个整体,记为状态 2。

17. 小梁骨间的夹角 (divergence of cornua trabeculum): 在钝口螈属、尾蟾属 (*Ascaphus*) 及盘舌蟾科 (*Discoglossidae*) 中,一对小梁骨平行,记为状态 0。中国林蛙、中华蟾蜍及一些其他种类两栖类动物幼体中,一对小梁骨向前外侧分开,呈“V”字型,小梁骨间有夹角,记为状态 1。

18. 小梁骨的背部轮廓 (dorsal configuration of cornua trabeculum): 一些两栖类幼体中,小梁骨前后宽度一致,记为状态 0; 在中国林蛙及中华蟾蜍蝌蚪中,小梁骨前端较宽,后端较窄,记为状态 1。

**腭方软骨 (palatoquadrate cartilage):**

腭方软骨是位于颅腔侧壁外的一对“C”字型软骨 (图版 I:5, 6)。在中国林蛙和中华蟾蜍的蝌蚪中呈薄板状。

19. 腭方软骨 (palatoquadrate cartilage): 在包括中国林蛙与中华蟾蜍蝌蚪在内的大多数无尾目种类中,腭方软骨是一独立、完整的骨,记为状态 0; 在爪蟾等种类中,腭方软骨由前、后两部分构成,记为状态 1。

20. 腭方软骨关节部与喙上软骨的后边缘 (pars articularis quadrati and posterior margin of suprarostril cartilage): 腭方软骨与颅骨连接的关节部至喙上软骨后边缘间的距离取决于小梁骨的长度。这两部分间的距离若占到整个软骨性颅骨长度的 20% 以上,记为状态 0。在中国林蛙和中华蟾蜍蝌蚪中,此距离与软骨性颅骨全长之比在 10% 左右,记为状态 1。若腭方软骨关节部与喙上软骨的骨翼相连,记为状态 2。

21. 眶下软骨与听囊骨所成角度 (angle of suborbital cartilage relative to otic capsule): 眶下软骨是介于腭方软骨前部颅骨与方骨的上连合部与腭方软骨后部的上突 (the ascending process) 间平行于颅腔的部分。眶下软骨与听囊骨所成角度若为直角或锐角,记为状态 0; 若呈钝角,记为状态 1。在中国林蛙和中华蟾蜍蝌蚪中,眶下软骨与听囊骨所成角度为锐角,记为状态 0。

22. 腭方-筛骨韧带 (quadrato-ethmoidalis ligament): 在大多数无尾目种类蝌蚪中,小梁骨上的小外侧突与腭方软骨同颅骨连接的上连合部通过腭方-筛骨韧带连接,中国林蛙和中华蟾蜍蝌蚪均属此类,记为状态 0。在一些其他种类幼体,如:负子蟾科 (*Pipidae*) 蝌蚪等中,此结构软骨化,记为状态 1。

23. 腭方骨肌突 (processus muscularis quadrati): 位于腭方软骨前部外侧边缘,由腭方软骨前部向背方或背方侧面延伸形成。在钝口螈属的幼体中,肌突结构不存在,记为状态 0; 在负子蟾及尾蟾蝌蚪中,有肌突结构,但肌突很小,记为状态 1; 在中国林蛙及中华蟾蜍蝌蚪中,可观察到发达的肌突结构,记为状态 2。

24. 腭方骨下突 (hyoquadrate process): 腭方骨下突位于眶下软骨的腹面。腭方骨下突形成了一个与舌鳃骨上舌骨角软骨 (the ceratohyal cartilage of the hyobranchial skeleton) 相连接的髁臼结构。钝口螈属的幼体中无此结构,记为状态 0。大部分无尾目动物蝌蚪中可见较大的腭方骨下突,记为状态 1; 在个别无尾目蝌蚪中,腭方骨下突存在,但不发达,记为状态 2。中国林蛙和中华蟾蜍蝌蚪中有腭方骨下突存在,但尚不能确定其状态。

25. 腭方软骨腹部外侧突 (ventrolateral process of palatoquadrate): 在钝口螈属动物幼体及包括中国林蛙和中华蟾蜍蝌蚪在内的大多数无尾目动物蝌蚪中,腭方软骨后缘呈弧型,无突起,记为状态 0; 有些种类 (如,负子蟾,爪蟾等) 蝌蚪中,腭方软骨后部上突 (the ascending process) 位置上有向腹部外侧伸出的突起,即腭方软骨腹部外侧突,记为状态 1。

26. 腭方软骨后部的上突与颅腔的连接位置 (position of attachment of ascending process to braincase): 腭方软骨后部的上突与颅腔侧壁的连接部位位于颅腔侧壁动眼神经孔 (the oculomotor foramen) 之后、耳前孔 (the prootic foramen) 之前。此连接处若位于动眼神经孔上方,记为状态 0; 若位于动眼神经孔水平及下方位置,记为状态 1。本实验中两种标本均未能

观测到明显的相对位置。

27. 腭方软骨听突 (otic process of palatoquadrate): 在腭方软骨的后外侧角上存在听突结构。听突有两种形式: 一种呈扁平、盘状, 记为状态 0, 中国林蛙蝌蚪听突为此类型; 另一种听突向背方竖直卷曲, 结构较厚, 记为状态 1, 中华蟾蜍蝌蚪的听突为此类型。

28. 听韧带与幼体听突 (otic ligament and larval otic process): 在中华蟾蜍蝌蚪中, 腭方软骨上的听突通过听韧带与听囊骨前壁相连, 记为状态 0; 在中国林蛙蝌蚪中, 此韧带结构呈现软骨化, 记为状态 1。

颅腔顶盖 (tectum of braincase):

在中国林蛙及中华蟾蜍蝌蚪发育早期, 颅腔背面呈开放状态 (图版 I: 5, 6)。变态前较早发育时期的中国林蛙蝌蚪标本中可见顶盖横突及顶盖中线, 这两个结构在中华蟾蜍较晚发育时期的蝌蚪标本中可见。

29. 顶盖横突 (taenia tecti transversalis): 此软骨出现于腭方软骨后部上突与颅腔侧壁连接处, 横跨额顶, 将额顶分为前部和后部。在大多数无尾目动物蝌蚪中无此结构存在, 记为状态 0; 在中国林蛙和中华蟾蜍蝌蚪中, 均可以明显观察到此结构, 记为状态 1。

30. 顶盖中线 (taenia tecti medialis): 这一细长软骨出现在软骨性颅骨中线位置, 将额顶孔后部分为左半部分和右半部分。在大多数无尾目动物蝌蚪中, 无此结构, 记为状态 0。中国林蛙和中华蟾蜍蝌蚪软骨性颅骨中可见这一结构, 记为状态 1。

31. 额顶孔长度与软骨性颅骨全长的比例 (length of frontoparietal fontanelle relative to total length of chondrocranium): 颅腔在幼体早期呈背部开放状态, 前端以筛骨区 (the ethmoid region) 为界, 两侧以顶盖边缘 (taenia tecti marginalis) 为界, 后部以顶盖连接 (tectum synoticum) 为界。在包括中国林蛙和中华蟾蜍在内的大多数无尾目动物蝌蚪中, 额顶孔长度不到软骨性颅骨全长的 70%, 记为状态 0; 个别种类中, 此比例可超过 70%, 记为状态 1。

听囊 (otic capsules):

听囊位于软骨性颅骨后端外侧, 成对出现。在中国林蛙与中华蟾蜍蝌蚪中均呈立方体状。一对听囊间以软骨质的顶盖连接 (tectum synoticum) 相连 (图版 I: 5, 6)。

32. 听囊大小 (size of otic capsules): 包括中国林蛙和中华蟾蜍在内的大多数无尾目种类蝌蚪中, 听囊占软骨性颅骨全长的 25% 左右, 记为状态 0; 个别种类中, 听囊可达软骨性颅骨全长的 40% 以上, 记为状态 1。

33. 听囊的肌突 (processus muscularis of otic capsule): 包括中国林蛙及中华蟾蜍在内的所有无尾目蝌蚪中, 均无此结构存在, 记为状态 0; 在负子蟾科和爪蟾属蝌蚪中存在听囊的肌突结构, 记为状态 1。

副蝶骨 (parasphenoid):

副蝶骨位于颅腔腹面, 参与构成颅底。副蝶骨是最早发生骨化的三块骨 (副蝶骨、额顶骨、外枕骨) 之一。典型的副蝶骨呈“T”型, 骨化中心向前延伸形成剪刀突 (the cultriform process), 向后形成听囊骨下突 (the subotic alae)。剪刀突由耳前区域向前伸展。一对听囊骨下突位于听囊下方。中国林蛙 (图版 I: 5) 与中华蟾蜍蝌蚪中, 副蝶骨都具有这样的典型结构。

34. 前端形态 (anterior end): 在中国林蛙、中华蟾蜍等种类蝌蚪发育早期, 剪刀突前端呈钝状, 记为状态 0; 在有些种类中, 此区域呈锐状, 记为状态 1; 也有部分种类蝌蚪呈圆弧状, 记为状态 2。

舌鳃骨 (hyobranchial skeleton):

舌鳃骨 (图版 I: 7, 8) 支撑无尾两栖类蝌蚪的鳃。在中国林蛙和中华蟾蜍蝌蚪中, 舌鳃骨中心最前端可见点状关联骨 I。

35. 关联骨 (copula I): 关联骨 I 位于成对的鳃连接部 (reuniens) 前方中央, 为单独的一块软骨。Sokol<sup>[13]</sup> 认为这是无尾目蝌蚪中特有的结构。若无此软骨出现, 记为状态 0; 中国林蛙和中华蟾蜍蝌蚪中都有此软骨出现, 记为状态 1。

36. 鳃下突 (urobranchial): 此软骨系关联骨 II (copula II) 腹面上中线位置上的一个突起结构。这个结构若伸长,呈把手状,记为状态 0;在中国林蛙和中华蟾蜍蝌蚪中,此软骨呈脊样突起,记为状态 1;在尾蟾蝌蚪中,此结构有分岔,记为状态 2。

37. 鳃骨针 (hyobranchial spiculae): 鳃骨针是角鳃骨前部的近侧交通支 (the commissurae proximales) 向背部后方延伸形成的细小的针状软骨。在尾蟾及钝口螈属等的幼体中无此结构,记为状态 0;中国林蛙及中华蟾蜍蝌蚪中有此软骨存在,记为状态 1。

38. 角鳃骨 (ceratobranchials): 通常,四块角鳃骨会构成一个篮样结构以支撑蝌蚪的一侧鳃。其中,每一块角鳃骨都是呈耙样的软骨。其前部与舌鳃骨盘相连。彼此间通过前部的近侧交通支及后部的远侧交通支 (the commissurae terminales) 相连。中国林蛙及中华蟾蜍在内的大多数无尾目蝌蚪,角鳃骨无交叠,结构简单,记为状态 0;在个别种类中,角鳃骨结构复杂,有交叠,记为状态 1。

非骨特征 (non-skeletal characters):

39. 眼 (Eyes): 在钝口螈属的幼体及大多数无尾目的蝌蚪中,眼位于腭方软骨背上方,记为状态 0,中国林蛙及中华蟾蜍蝌蚪属此类型;在一些其他两栖类种类中,眼位于腭方软骨外侧,记为状态 1。

40. 口角质化结构 (oral keratinous structures): 参照 Altig 等<sup>[14]</sup>的术语定义,“口器”一词通常指口盘及与之相连的角质化及软组织结构。口角质化结构若不存在,记为状态 0;在大多数无尾目蝌蚪中,均可见与口器相连的角质化结构,记为状态 1,中国林蛙和中华蟾蜍均属此列;钝口螈属幼体中可见角质化结构,但此结构明显有别于无尾目蝌蚪中的状态,记为状态 2。

本研究中应用支序系统发育分析软件 phylip-3.69,以幼体外观及软骨性颅骨发育特征为依据,采用最大简约法对已有相关研究<sup>[12]</sup>的黾钝口螈 (*Ambystoma talpoideum*)、热带爪蟾 (*Xenopus tropicalis*)、光滑爪蟾 (*X. laevis*)、尾蟾 (*Ascaphus truei*)、产婆蟾 (*Alytes obstetricans*)、非洲牛箱头蛙 (*Pyxicephalus adspersus*) 及本实验中研究的中国林蛙及中华蟾蜍在进化史上的地位进行分析,40 处幼体特征见附录。基于无尾目和有尾目物种间的关系,我们确立黾钝口螈为外群,运行 phylip-3.69 软件,获得系统进化树 (图 1)。建树结果表明,在无尾目进化中,尾蟾和产婆蟾等 III 型蝌蚪较早出现。之后,由此向两个方向进化,分别产生负子蟾科等及新蛙亚目 (Neobatrachia) 的蛙科、蟾蜍科等的种类。在本研究中,根据 Orton<sup>[5,15]</sup>的蝌蚪类型划分标准可见,最早出现的无尾目蝌蚪为 III 型,之后分别衍生出 I 型和 IV 型的种类。

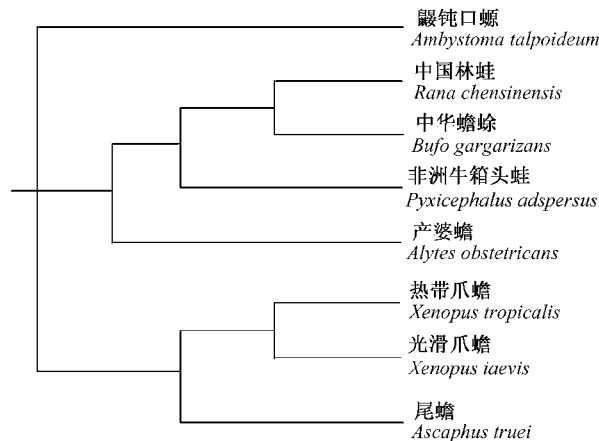


图 1 基于幼体颅骨形态的两栖类系统进化树

Fig. 1 Phylogenetic tree of the amphibians based on the morphology of larval chondrocranium

### 3 讨 论

Orton<sup>[5,15]</sup>依据无尾目蝌蚪特征,将无尾目蝌蚪分为 4 种类型: I 型蝌蚪 (Type-I larvae) 有一对出水孔,左右各一个,口器结构简单,无角质化的颌和唇齿。I 型包括负子蟾科和异舌蟾科 (Rhinophrynidae) 的蝌蚪。爪蟾属于负子蟾科。II 型蝌蚪 (Type-II larvae) 在腹部中央有一个出水孔,口器结构简单,无唇齿和角质颌。II 型仅包括姬蛙科 (Microhylidae)。姬蛙科有 65 个属,超过 300 个种,多为小型蛙类。尾蟾科 (Ascaphidae) 和盘舌蟾科的蝌蚪则归于 III 型 (Type-III larvae)。III 型蝌蚪腹部中央有一个出水孔,口器有唇齿和角质颌。III 型的蝌蚪还包括滑蹠蟾科 (Leiopelmatidae) 和铃蟾科 (Bombinatoridae)。Orton 将其余种类归为 IV 型蝌蚪 (Type-IV larvae)。IV 型蝌蚪的典型特征是身体左侧有一个出水孔,口器有唇齿及角质颌<sup>[16]</sup>。Orton 认为,这 4 种类型的无尾目蝌蚪划分符合系统进化的顺序。Hecht<sup>[17]</sup>提出 Orton 分类中 I 型(包括负子蟾和异舌蟾)是最基础、最原始的类型,与锄足蟾科 (Pelobatoidae) 及新蛙亚目的亲缘关系相接近,并且认为 Orton 的蝌蚪类型划分与系统进化是一致的,具有进化学意义。Starrett<sup>[18]</sup>在其研究中重申 Orton 的蝌蚪类型划分具有其合理性。他认为所有无尾两栖类均可被归为这 4 种蝌蚪类型中,并提出 I 型是最为原始的,II 型稍为进化,III 型、IV 型为最进化的类型。然而, Tihen<sup>[19]</sup>认为,Orton 的蝌蚪划分类型并不遵从系统进化的顺序。Tihen 指出,Orton 蝌蚪分类中,III 型应该是最原始的类型,其他类型都起源于此。结合现代分子系统学的研究,Frost 等人<sup>[20]</sup>认为 Orton 提出的 III 型应为最原始类型,属始蛙亚目 (Archaeobatrachia) 的物种。此外,I 型的负子蟾科和异舌蟾科物种被归为中蛙亚目 (Mesobatrachia)。

本研究的建树结果支持 Orton 蝌蚪类型划分标准,但认为其蝌蚪划分类型不符合系统进化顺序。建树结果显示:产婆蟾和尾蟾为其中

最原始的类型,其他类型的种类较之更进化,中华蟾蜍与中国林蛙是高度进化的类群。本建树结果支持 Tihen 及 Frost 等人<sup>[19-20]</sup>的结论,认为 III 型是最原始的类型。此外,本研究结果支持 Tihen 的观点<sup>[19]</sup>,认为 I 型及 IV 型均是由 III 型衍生而来的。中国林蛙及中华蟾蜍的蝌蚪在内的 IV 型是最进化的类型。本文认为,幼体形态及早期个体发育特征可以作为进化的指标,幼体骨骼形态及发育信息可以为不同种系间进化关系的确立及进化史研究提供确实可信的参考。

### 参 考 文 献

- [1] Haas A. Phylogeny of frogs as inferred from primarily larval characters (Amphibia: Anura). *Cladistics*, 2003, 19: 23-89.
- [2] Noble G K. The phylogeny of the Salientia. I. The osteology and the thigh musculature; their bearing on classification and phylogeny. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 1922, 46: 1-87.
- [3] Noble G K. *The Biology of the Amphibia*. New York: McGraw-Hill, 1931.
- [4] Duellman W E. On the classification of frogs. *Occasional Papers of the Museum of Natural History, University of Kansas*, 1975, 42: 1-14.
- [5] Orton G. The bearing of larval evolution on some problems in frog classification. *Systematic Zoology*, 1957, 6: 79-86.
- [6] Gosner K L. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica*, 1960, 16: 183-190.
- [7] Taylor W R, van Dyke G C. Revised procedure for staining and clearing small fishes and other vertebrates for bone and cartilage study. *Cybiurn*, 1985, 9: 107-111.
- [8] Gaupp E, Anatomie des F, Erste A. *Lehre vom Skelet und vom Muskelsystem*. Braunschweig: Friedrich Vieweg and Sohn, 1896.
- [9] Duellman W E, Trueb L. *Biology of the Amphibians*. New York: Mc-Graw-Hill, 1986.
- [10] Duellman W E, Trueb L. *Biology of the Amphibians* (2nd ed). Baltimore: Johns Hopkins University Press, 1994.
- [11] Maglia A M, Pügener L A, Trueb L. Comparative development of Anurans: Using phylogeny to understand ontogeny. *American Zoologist*, 2001, 41: 538-551.
- [12] Pügener L A, Maglia A M, Trueb L. Revisiting the

- contribution of larval characters to an analysis of phylogenetic relationships of basal anurans. *Zoological Journal of the Linnean Society* 2003, 139: 129 – 155.
- [13] Sokol O M. The phylogeny of anuran larvae: a new look. *Copeia*, 1975, 1975: 1 – 23.
- [14] Altig R, McDiarmid R W. Body plan. Development and morphology // McDiarmid R W, Altig R. Tadpoles. The Biology of Anuran Larvae. Chicago: University of Chicago Press, 1999, 24 – 51.
- [15] Orton G. The systematics of vertebrate larvae. *Systematic Zoology*, 1953, 2: 63 – 75.
- [16] 费梁, 胡淑琴, 叶昌媛, 等. 中国动物志: 两栖纲: 上卷: 总论 蛙蟾目 有尾目. 北京: 科学出版社, 2006, 37 – 39.
- [17] Hecht M K. A reevaluation of the early history of the frogs. Part II. *Systematic Zoology*, 1963, 12: 20 – 35.
- [18] Starrett P H. Evolutionary patterns in larval morphology // Vial J L. *Evolutionary Biology of the Anurans. Contemporary Research on Major Problems*. Columbia, Missouri: University of Missouri Press, 1973, 251 – 297.
- [19] Tihen J A. Evolutionary trends in frogs. *American Zoologist*, 1965, 5: 309 – 318.
- [20] Forst D R, Grant T, Faivovich J, et al. The amphibian tree of life. *Bulletin American Museum of Nature History*, 2006, 297: 1 – 370.

## 图 版 说 明

1、3、5、7 为 36 期中国林蛙蝌蚪骨骼: 1. 喙上骨正面观; 3. 喙下骨腹面观; 5. 软骨性颅骨(除下颌)背面观; 7. 腮部骨骼腹面观。  
2、4、6、8 为 36 期中华蟾蜍蝌蚪骨骼: 2. 喙上骨正面观; 4. 喙下骨腹面观; 6. 软骨性颅骨(除下颌)背面观; 8. 腮部骨骼腹面观。

## Explanation of Plate

1, 3, 5, 7 are larval skeletons of the Chinese forest frog *Rana chensinensis*. 1. Front view of the suprarostrals; 3. Ventral view of the infrarostral; 5. Dorsal view of the chondrocranium (without lower jaw); 7. Ventral view of the hyobranchial apparatus. 2, 4, 6, 8 are larval skeletons of the big toad *Bufo gargarizans*. 2. Front view of the suprarostrals; 4. Ventral view of the infrarostral; 6. Dorsal view of the chondrocranium (without lower jaw); 8. Ventral view of the hyobranchial apparatus.

adr. 近喙骨; asc p. (腭方骨)上突; cerhy. 角舌骨; cor trab. 小梁骨; Cb. 角鳃骨; Copu I. 关联骨 I; inf. 喙下骨; mus p. 肌突; Meck. 梅氏软骨; oti cap. 听囊; pa ala. 成对(喙上骨)骨翼; pa corp. 成对(喙上骨)骨体; pal quad. 腭方软骨; para. 副蝶骨; sup. 喙上骨; t synot. 顶盖连接。

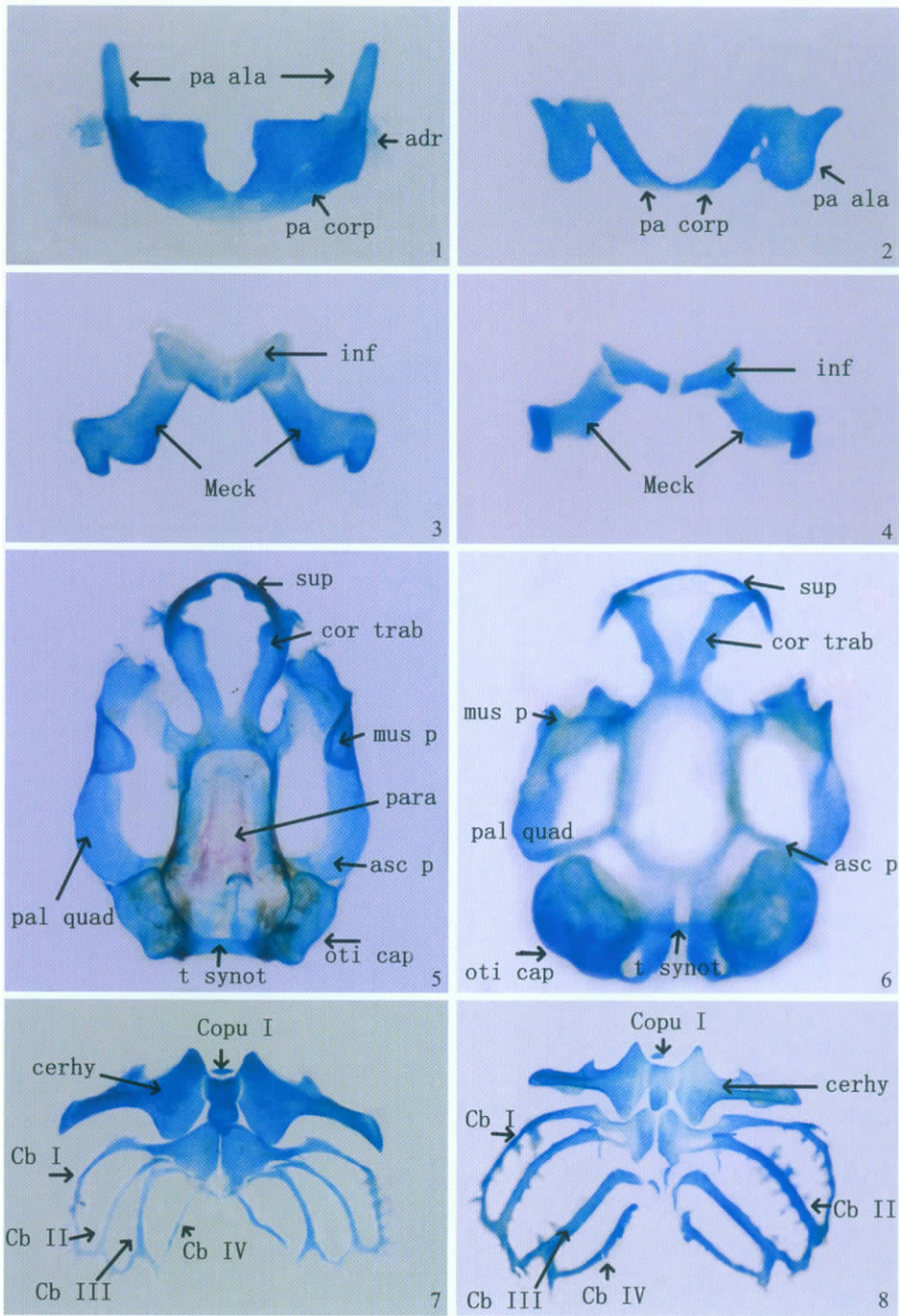
adr. Adrostrals; asc p. Ascending process; cerhy. Ceratohyal; cor trab. Cornua trabeculum; Cb. Ceratobranchials; Copu I. Copula I; inf. Infrarostrals; mus p. Muscular process; Meck. Meckel's cartilage; oti cap. Otic capsules; pa ala. Pars alae; pa corp. Pars corpus; pal quad. Palatoquadrate; para. Parasphenoid; sup. Suprarostrals, t synot. Tectum synoticum.



王晓雯等:中国林蛙与中华蟾蜍蝌蚪颅骨形态的系统进化比较

图版 I

WANG Xiao-Wen *et al.*: Phylogenetic Comparison of *Rana chensinensis* and *Bufo gargarizans* based on the Morphology of Larval Chondrocranium Plate I



图版说明见文后

附录 幼体特征  
Appendix The characters of the larvae

特征 Characters	中国林蛙 <i>Rana chensinensis</i>	中华蟾蜍 <i>Bufo gargarizans</i>	黾钝口螈 <i>Ambystoma talpoideum</i>	产婆蟾 <i>Alytes obstetricans</i>	尾蟾 <i>Ascaphus truei</i>	非洲牛箱头蛙 <i>Pyxicephalus adspersus</i>	热带爪蟾 <i>Xenopus tropicalis</i>	光滑爪蟾 <i>Xenopus laevis</i>
1	1	1	0	1	1	1	1	1
2	0	0	?	0	0	0	1	1
3	0	0	?	0	0	0	1	1
4	1	1	?	0	0	1	1	1
5	1	0	?	1	0	1	1	1
6	1	0	?	0	0	0	1	1
7	0	1	?	1	1	1	1	1
8	0	0	?	0	0	0	1	1
9	1	0	0	0	0	0	0	0
10	1	1	0	1	1	1	1	1
11	1	0	?	0	0	0	1	1
12	0	0	?	0	0	0	0	0
13	0	0	0	1	0	0	0	0
14	1	1	?	1	0	1	0	0
15	1	1	?	0	0	1	0	0
16	0	0	0	0	0	0	2	2
17	1	1	0	0	0	1	?	?
18	1	1	0	0	0	0	?	?
19	0	0	0	0	0	0	1	1
20	1	1	?	0	0	0	2	1
21	0	0	0	0	0	0	1	1
22	0	0	?	0	0	0	0	0
23	2	2	0	2	1	2	1	1
24	?	?	0	1	1	1	2	2
25	0	0	0	0	0	0	1	1
26	?	?	0	0	0	1	0	0
27	0	1	0	1	0	1	0	0
28	1	0	1	0	1	0	1	1
29	1	1	0	1	0	1	0	0
30	1	1	0	0	0	1	0	0
31	0	0	0	0	0	0	0	0
32	0	0	0	0	0	0	0	0
33	0	0	0	0	0	0	1	1
34	0	0	0	0	1	0	1	1
35	1	1	0	1	0	0	0	0
36	1	1	0	0	2	0	1	1
37	1	1	0	1	0	1	0	0
38	0	0	0	0	0	0	1	1
39	0	0	0	0	0	0	1	1
40	1	1	2	1	1	1	0	0

“0”、“1”、“2”及“?”表示特征类型: 0 为状态 0; 1 为状态 1; 2 为状态 2; ? 表示状态不明(即性状不存在或特征不明显,无法界定)。

State “0”, “1”, “2” and “?” are the characters types. 0 means State 0; 1 means State 1; 2 means State 2; ? means that the state of this character can not be determined (the state does not exist, or is unclear).