

重庆彭水发现务川臭蛙

马琦^{①②} 黄静^② 万里鹏^② 侯明^③ 袁智勇^{②*} 王志坚^{②*}

① 重庆自然博物馆 重庆 400715; ② 西南大学生命科学学院, 三峡库区生态环境与生物资源省部共建国家重点实验室培育基地 重庆 400715; ③ 川渝共建古生物与古环境协同演化重庆市重点实验室 重庆 400700

摘要: 2022年7月,在重庆市彭水苗族土家族自治县新田镇调查到2只臭蛙,经比较形态特征确认为臭蛙属(*Odorrana*)物种。基于线粒体16S rRNA基因片段构建的臭蛙属部分物种的贝叶斯和最大似然系统发育树显示,这2只臭蛙和模式产地贵州省务川仡佬族苗族自治县的务川臭蛙(*O. wuchuanensis*)聚为一支,具有较高的支持率,贝叶斯后验概率为0.99、最大似然超快速引导支持(2000次重复)自展值为95%。综合形态特征和系统发育分析,确认此2只臭蛙为务川臭蛙,系重庆市首次记录。务川臭蛙分布范围较为狭窄,此前仅记录于贵州省务川县、沿河土家族自治县、荔波县以及湖北省建始县和广西壮族自治区环江毛南族自治县。务川臭蛙在重庆彭水的发现,确认了该物种在武陵山和大娄山脉重庆段的分布。彭水发现的务川臭蛙1雄1雌,雄性体长81.3 mm,大于模式标本的最大体长,大于湖北建始县种群雄蛙体长;雌性体长87.1 mm,在模式标本的体长范围内,小于建始县种群雌蛙体长。线粒体16S rRNA基因的遗传分化分析显示,重庆市彭水苗族土家族自治县的务川臭蛙样本和模式产地的样本没有遗传分化,遗传距离为0。务川臭蛙在重庆市的发现扩展了对该种分布区的认知,并可为物种保护研究提供基础信息。

关键词: 两栖动物; 臭蛙属; 彭水苗族土家族自治县; 物种保护

中图分类号: Q959 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2023) 04-622-08

Odorrana wuchuanensis Found in Pengshui, Chongqing

MA Qi^{①②} HUANG Jing^② WAN Li-Peng^② HOU Ming^③
YUAN Zhi-Yong^{②*} WANG Zhi-Jian^{②*}

① Chongqing Museum of Natural History, Chongqing 400715; ② State Key Laboratory Breeding Base of Eco-Environment and Bio-Resource of the Three Gorges Area, School of Life Sciences, Southwest University, Chongqing 400715; ③ Chongqing Key Laboratory of Paleontology and Paleoenvironment Co-evolution (Sichuan-Chongqing Joint Construction), Chongqing 400700, China

Abstract: During a field investigation in Xintian Town, Pengshui Miao, and Tujia Autonomous County, Chongqing in July 2022, two *Odorrana* specimens were found (Fig. 1). The purpose of this study is to identify the species using morphological and phylogenetic methods, as well as to ascertain its distribution in Chongqing. A comparative analysis of the morphological characteristics of the species discovered from

基金项目 重庆市国家重点保护陆生野生动物补充调查项目 (No. sxxycq-2021-086);

* 通讯作者, E-mail: wangzj1969@126.com, yuanzhiyongkiz@126.com;

第一作者简介 马琦, 男, 副研究馆员; 研究方向: 动物学; E-mail: maqiswu@126.com.

收稿日期: 2022-11-26, 修回日期: 2023-04-06 DOI: 10.13859/j.cjz.202304015

Chongqing and *O. wuchuanensis* from Guizhou and Hubei was conducted. For phylogenetic analyses, mitochondrial 16S rRNA fragments were amplified, and the 16S rRNA gene information of 11 *Odorrana* species from China and abroad was obtained from the GenBank database (Table 1). Corresponding sequences of one *Pseudorana weiningensis* and one *Nidirana daunchina* were also downloaded and used as outgroups. The maximum likelihood phylogenetic tree was constructed in IQ-TREE, the Bayesian tree construction was carried out in MrBayes 3.2.1, and the best-fit model was selected according to the Bayesian inference criteria (BIC) computed with JModelTest 0.1.1. Morphological characteristics appear to differ little between those specimens of Chongqing, Guizhou, and Hubei (Fig. 2). The snout vent length of the male species discovered in Pengshui was 81.3 mm, which was longer than the maximum snout vent length of the type specimen and *O. wuchuanensis* from Jianshi County, Hubei Province. The female of the species had a snout vent length of 87.1 mm, which was within the range of the type specimen's body snout vent length but smaller than the female *O. wuchuanensis* from the Jianshi County (Table 2). Genetic analysis based on the mitochondrial 16S rRNA gene revealed that the specimens found in Pengshui County of Chongqing clustered with *O. wuchuanensis* from Wuchuan County of Guizhou Province with a high support (Fig. 3). The genetic distance between *O. wuchuanensis* in Wuchuan County, Guizhou Province, and the specimens found in Pengshui County is 0 (Table 3). According to a thorough comparison with morphological analysis and phylogenetic analysis, the specimens discovered in Pengshui were identified as *O. wuchuanensis*, which is a new record of amphibian distribution in Chongqing.

Key words: Amphibians; *Odorrana*; Pengshui Miao and Tujia Autonomous County; Species protection

臭蛙属(*Odorrana*)隶属于蛙科(Ranidae), 目前已知有 65 种, 分布于中国秦岭以南、日本、东南亚和南亚地区(费梁等 2012)。中国已知分布臭蛙属 40 种(AmphibiaWeb 2023, Frost 2023, 中国两栖类 2023), 重庆市共记录 8 种(罗键等 2012, 易建华等 2013, 朱艳军等 2015, Shen et al. 2020, 中国两栖类 2023), 包括花臭蛙(*O. schmackeri*)、大绿臭蛙(*O. graminea*)、绿臭蛙(*O. margaretae*)、光雾臭蛙(*O. kuangwuensis*)、合江臭蛙(*O. hejiangensis*)、宜章臭蛙(*O. yizhangensis*)、南江臭蛙(*O. nanjiangensis*)和宜昌臭蛙(*O. ichangensis*)。臭蛙属分布广泛, 具有许多衍生或特化的形态特征。除了务川臭蛙(*O. wuchuanensis*)和荔浦臭蛙(*O. lipuensis*)生活于喀斯特洞穴外, 臭蛙属的大部分物种都生活在峡谷溪流中。

务川臭蛙为我国特有物种, 其模式产地为贵州省务川仡佬族苗族自治县(以下简称务川

县), 目前仅在贵州省(伍律等 1983, 刘健昕等 2009, Huang et al. 2019)、湖北省(刘祖尧等 2014)与广西壮族自治区(费梁 2020)记载有分布, 属喀斯特洞穴栖息型蛙类, 数量稀少, 世界自然保护联盟(IUCN)将其定为易危级, 为国家二级重点保护野生动物。虽然务川臭蛙地理分布跨域重庆市, 但至今尚未有重庆分布的相关报道。

2022 年 7 月, 在重庆市彭水苗族土家族自治县(以下简称彭水县)新田镇(29°14' N, 108°18' E, 海拔 711 m)(图 1), 发现一种臭蛙, 经形态学和分子系统学比较分析, 鉴定为务川臭蛙, 为重庆市分布新记录种。

1 材料与方法

1.1 形态测量与鉴定

使用测量精度精确到 0.1 mm 的电子数显游标卡尺(量程 0~200 mm)测量形态指标。依据《中国动物志 两栖纲 中卷 无尾目》(费

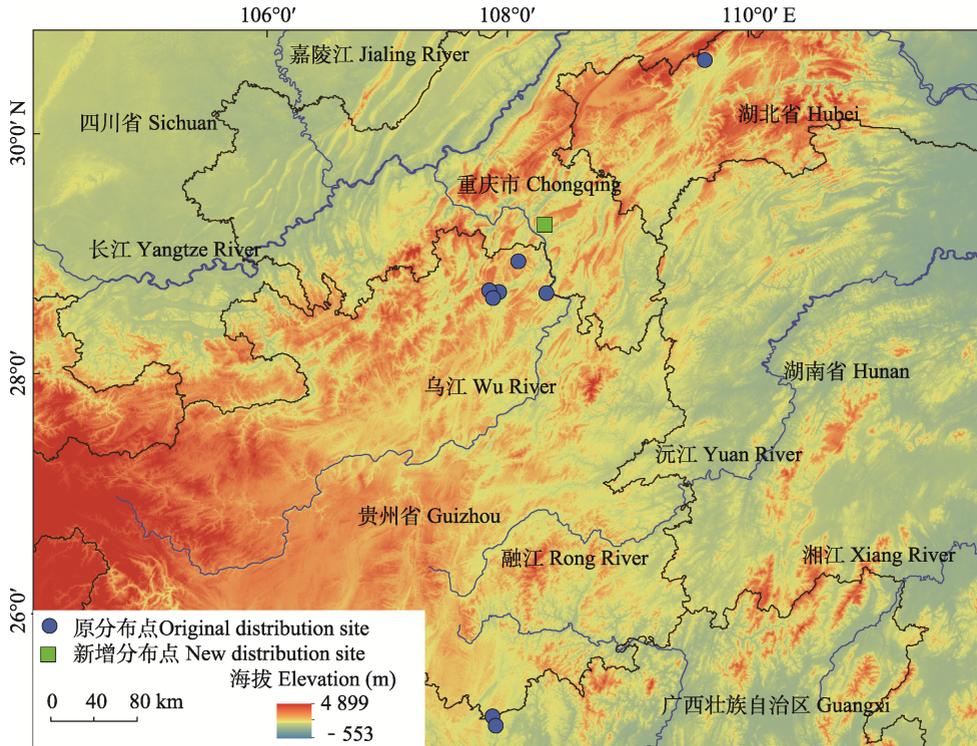


图 1 务川臭蛙分布图

Fig. 1 The distribution localities of *Odorrana wuchuanensis*

梁等 2009) 测量方法, 测量务川臭蛙成体 (雌性、雄性各 1 只) 的 18 个形态特征, 包括体长、头长、头宽、吻长、鼻间距、眼间距、上眼睑宽、眼径、鼓膜径、前臂及手长、手长、前臂宽、后肢长、股长、胫长、跗足长、足长和指吸盘宽。

1.2 线粒体 16S rRNA 基因扩增

采用口腔拭子非损害性 DNA 取样方法野外取样 (SWU 0001476 ♀, SWU 0001480 ♂), 将棉签样品保存于 95%乙醇溶液中, 取样、测量之后个体放归原栖息地。使用天根 DNA 提取试剂盒 DP304 (天根生化科技有限公司) 提取总 DNA。然后使用分光光度计 (Thermo Scientific NanoDrop 2000) 检测 DNA 的量和浓度, -20 °C 保存。

基于引物 16Sar 和 16Sbr (Simon et al. 1994), 通过聚合酶链式反应 (polymerase chain reaction, PCR) 扩增样本的线粒体 16S rRNA 基因片段, 20 μl 的反应体系。PCR 的扩增条件:

95 °C 4 min; 95 °C 1 min, 52 °C 40 s, 72 °C 1 min, 35 个循环; 72 °C 10 min。通过琼脂糖凝胶电泳检测 PCR 产物, 产物片段带型清晰, 符合预期。送到生工生物工程 (上海) 股份有限公司进行双向测序。所有新获得的序列都已提交至 GenBank (表 1)。

1.3 分子系统发育关系重建

基于 Chen 等 (2013) 对臭蛙属的系统发育研究, 从 GenBank 下载了已发表务川臭蛙的 16S rRNA 序列及亲缘关系较近的臭蛙属 11 个物种的序列进行系统发育分析, 外群选取威宁趾沟蛙 (*Pseudorana weiningensis*) 和仙琴蛙 (*Nidirana daunchina*) (表 1)。新扩增的序列在 DNASTAR LASERGENE v6 软件包中使用 SeqMan 手动校对, 将双向测序的序列进行合并, 合并后的序列和下载的序列导入到 MEGA 5.0 (Tamura et al. 2011) 中进行比对, 删除冗余序列。采用贝叶斯法 (Bayesian inference, BI) 和最大似然法 (maximum likelihood, ML)

表 1 样品信息和 GenBank 登录号

Table 1 Samples and GenBank accession numbers for sequences used in this study

物种 Species	地点 Locality	凭证编号 Voucher number	GenBank 登录号 GenBank number
本研究样本 Samples of this study	中国重庆彭水 Pengshui, Chongqing, China	SWU0001476 SWU0001480	OQ073763 OQ073766
安龙臭蛙 <i>Odorrana anlungensis</i> *	中国贵州安龙 Anlong, Guizhou, China	HNNU1008II09	KF185049
独龙江臭蛙 <i>O. dulongensis</i> *	中国云南独龙江 Dulongjiang, Yunnan, China	KIZ035027	MW128102
无指盘臭蛙 <i>O. grahmi</i> *	中国云南昆明 Kunming, Yunnan, China	HNNU1008II016	KF185051
景东臭蛙 <i>O. hmongorum</i>	越南老街 Lao Cai, Vietnam	ROM 38605	EU861556
筠连臭蛙 <i>O. junlianensis</i> *	中国四川筠连 Junlian, Sichuan, China	HNNU002JL	KF185058
光雾臭蛙 <i>O. kuangwuensis</i> *	中国四川南江 Nanjiang, Sichuan, China	HNNU0908II185	KF185034
龙胜臭蛙 <i>O. lungshengensis</i> *	中国广西龙胜 Longsheng, Guangxi, China	HNNU70028	KF185054
绿臭蛙 <i>O. margaretae</i>	中国四川峨眉山 Mt. Emei, Sichuan, China	HNNU20050032	KF185035
务川臭蛙 <i>O. wuchuanensis</i> *	中国贵州务川 Wuchuan, Guizhou, China	HNNU019L	KF185043
宜章臭蛙 <i>O. yizhangensis</i>	中国广东乳源 Ruyuan, Guangdong, China	HNNU1008I075	KF185048
云南臭蛙 <i>O. yunnanensis</i> *	中国云南陇川 Longchuan, Yunnan, China	HNNU001YN	KF185057
仙琴蛙 <i>Nidirana daunchina</i> *	中国四川峨眉山 Mt. Emei, Sichuan, China	HNNU20060103	KF185065
威宁趾沟蛙 <i>Pseudorana weiningensis</i> *	中国贵州威宁 Weining, Guizhou, China	SCUM0405171	KX269217

标*号的为物种模式产地样本。The asterisk (*) denotes the type locality sample of the species.

构建系统发育树。采用 IQ-TREE (Guindon et al. 2010, Nguyen et al. 2015) 和 2 000 超快速自举 (Bui et al. 2013, Hoang et al. 2018) 构建最大似然分子系统进化树, 直到最小相关系数达到 0.99。使用 MrBayes 3.2.1 (Ronquist et al. 2012) 构建贝叶斯树, 并用 JModelTest 0.1.1 (Posada 2008) 计算最佳替换模型, 本文中计算的最佳模型是 GTR + G。在贝叶斯分析中, 使用了 4 个马尔可夫链, 运算 1 000 万代, 每 500 代采样一次, 舍弃样本比例为 25%。通过软件 Tracer v1.5 (Drummond et al. 2007) 来判断所得结果是否收敛 (有效样本量大于 200)。最后, 利用 MEGA 5.0 中的 Kimura 双参数模型 (Tamura et al. 2011) 计算采集于重庆彭水的臭蛙标本与已发表的臭蛙属物种之间的遗传距离。

2 结果

2.1 形态描述

在重庆市彭水县新田镇调查到的 2 只臭蛙, 为成年雌性和成年雄性。鼓膜大而明显。

手指和脚趾的吸盘较大; 腹部布满深灰色斑点。体型较大, 雄蛙体长 81.3 mm, 雌蛙体长 87.1 mm, 详细量度见表 2。

所采集的雄性和雌性个体头部扁平, 头长大于头宽, 头长和头宽的比值分别为 1.17 和 1.21; 吻端钝圆, 略突出于下唇; 眼径小于吻长, 眼径和吻长的比值为 1.32 和 1.61; 吻棱分明, 颊部略向外倾斜; 颞褶明显; 鼻孔近吻端; 鼻间距大于眼间距, 鼻间距和眼间距的比值分别为 1.51 和 1.58; 眼间距较窄, 约与鼓膜等宽, 眼间距和鼓膜径的比值分别为 1.05 和 1.09; 鼓膜清晰可见, 小于眼径; 鼓膜径和上眼睑的宽度几相等。前臂较粗, 前臂及手长约为体长之半; 指吸盘腹面具两条纵沟, 指端背面吸盘交界处有横沟; 指关节下瘤较显著; 掌突 3 个。后肢较长, 贴体前伸时胫跗关节达吻端, 与体轴垂直时左、右跟部重叠; 胫长约为体长的 1/2, 胫长和体长的比值分别为 0.52 和 0.56; 趾吸盘略小于指吸盘, 趾吸盘腹面具纵沟; 趾间蹼缺刻较深; 内蹼突较明显, 长椭圆形, 无外

表 2 重庆彭水务川臭蛙成体量度

Table 2 Measurements of specimens of *Odorrana wuchuanensis* from Pengshui, Chongqing

测量指标 Measurement item	SWU 0001476 (♀)		SWU 0001480 (♂)	
	测量值 Value (mm)	比例 Ratio (%)	测量值 Value (mm)	比例 Ratio (%)
体长 Snout vent length	87.1		81.3	
头长 Head length	34.2	39.3	34.8	42.8
头宽 Head width	28.2	32.4	29.7	36.5
吻长 Snout length	12.7	14.6	14.7	18.1
鼻间距 Internasal distance	10.5	12.1	10.7	13.2
眼间距 Interorbital distance	7.0	8.0	6.7	8.2
上眼睑宽 Upper eyelid width	6.9	7.9	6.6	8.1
眼径 Horizontal diameter of eye	9.6	11.0	9.1	11.2
鼓膜径 Diameter of tympanum	6.4	7.3	6.4	7.9
前臂及手长 Forearm and hand length	40.6	46.6	45.2	55.6
手长 Hand length	27.3	31.3	26.8	33.0
前臂宽 Maximum width of forearm	7.5	8.6	6.5	8.0
后肢长 Hind limb length	149.9	172.1	156.4	192.4
股长 Thigh length	42.8	49.1	42.9	52.8
胫长 Tibia length	45.5	52.2	45.7	56.2
跗足长 Length of tarsus and foot	61.6	70.7	67.9	83.5
足长 Foot length	46.7	53.6	48.3	59.4
指吸盘宽 Finger disc width	3.9	4.5	4.1	5.0

比例是每一个测量值占体长的百分比。The ratio is the percentage of each measurement to snout vent length.

蹠突。背前部较光滑，背后部、体侧具的疣粒；两眼间前部位置有一颗浅黄色的痣粒；体腹面较光滑。生活时背部呈绿色，背部和体侧散布黑斑；唇缘具浅黄和黑色相间的条纹；腹面满

布棕黑色大斑；四肢的背面具棕黑色横纹（图 2）。

2.2 分子系统发育关系与遗传距离

PCR 扩增获得了所采集务川臭蛙 2 个体样

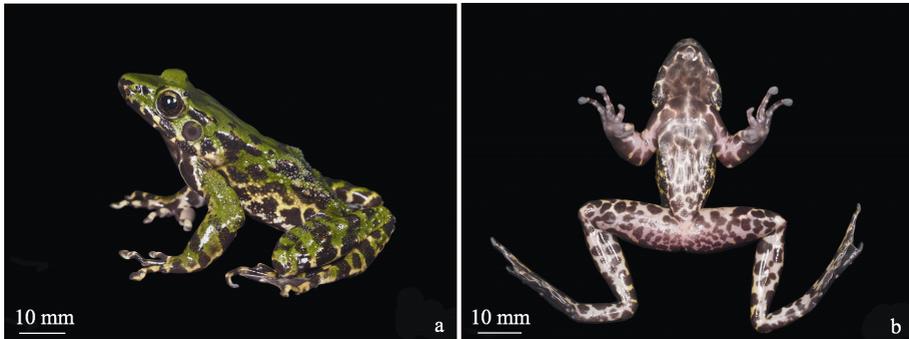


图 2 重庆彭水雄性务川臭蛙活体照

Fig. 2 Views of male *Odorrana wuchuanensis* in life from Pengshui County, Chongqing

a. 侧面； b. 腹面。 a. Lateral view; b. Ventral view.

本的线粒体 16S rRNA 序列 2 条, 长度为 562 bp 和 563 bp。通过与已发表务川臭蛙及亲缘关系较近的臭蛙属 11 个物种的 16S rRNA 序列比较, 共 78 个碱基变异位点, 46 个简约信息位点, 采用贝叶斯法和最大似然法得到的系统发育树拓扑结构相似, 仅展示贝叶斯树 (图 3)。重庆彭水务川臭蛙种群和模式产地贵州务川种群聚为一支, 支持率较高 (贝叶斯后验概率为 0.99、最大似然自展值支持率为 95%)。重庆彭水和贵州务川的务川臭蛙样本间无遗传分化, 遗传距离为 0 (表 3)。

2.3 生境描述

本研究务川臭蛙发现于重庆市彭水县新田镇溶洞中 (图 4), 海拔 710 m 左右。洞口高约 6~8 m, 宽约 15~20 m, 溶洞内水流较慢, 部

分地方为静水, 水深 1~3 m, 最浅处 10 cm 左右。在洞口外围和洞内 3 m 处的崖壁上均见有务川臭蛙, 该蛙反应敏捷, 一有响动或受到惊吓后, 便跳入洞内的积水内, 并快速向水深处游进去。同域分布的两栖动物还有红点齿蟾 (*Oreolalax rhodostigmatus*)。

3 讨论

务川臭蛙目前已知的记录地点有贵州省务川县、沿河土家族自治县、荔波县, 湖北省建始县和广西壮族自治区环江毛南族自治县 (刘祖尧等 2014, Huang et al. 2019)。和贵州务川模式产地的务川臭蛙相比, 此次在重庆发现的务川臭蛙雄性体型略大, 体长达到了 81.3 mm, 略大于模式产地务川臭蛙雄性的最

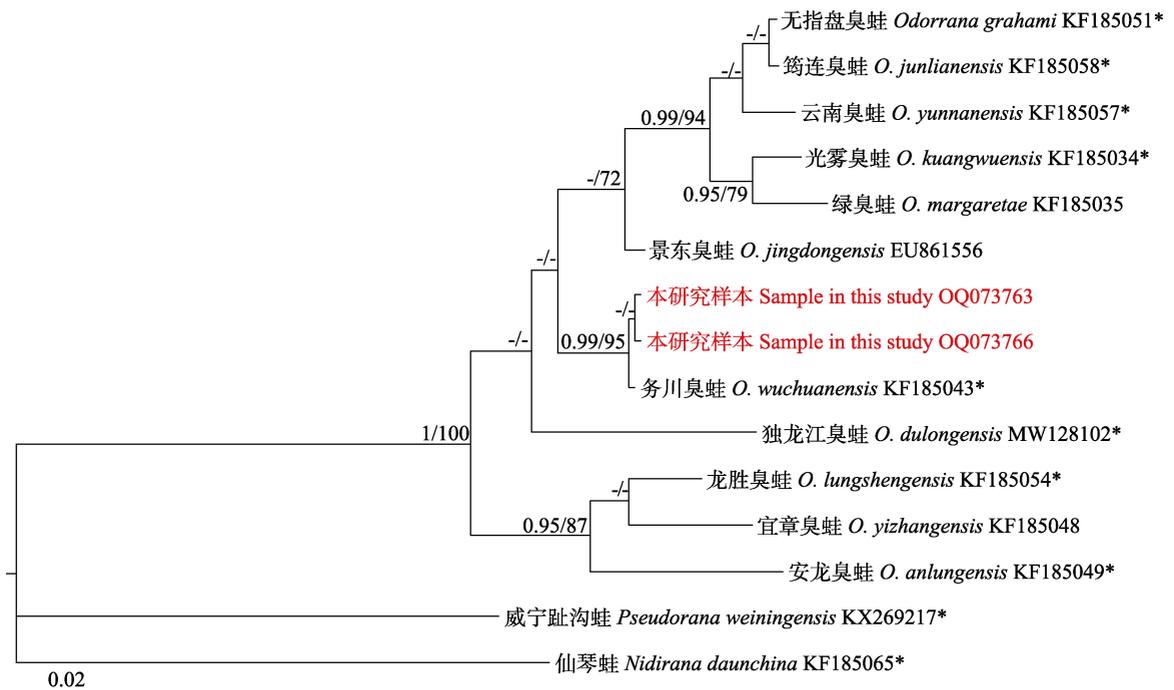


图 3 基于线粒体 16S rRNA 基因的部分序列构建的臭蛙属的贝叶斯树

Fig. 3 Bayesian inference tree of *Odorrana* derived from partial 16S rRNA gene sequences

图中“/”前后的数字分别为贝叶斯后验概率和最大似然超快速引导支持 (2 000 次重复) 自展值, 低于 0.95/70 的用符号“-”表示。比例尺表示每个位点的 0.02 个核苷酸替换。* 为物种模式产地标本。

Numbers before slashes indicate Bayesian posterior probabilities (displayed > 0.95 values), and numbers after slashes are ultrafast bootstrap support for maximum likelihood (2 000 replicates) analyses (> 70 retained). The scale bar represents 0.02 nucleotide substitutions per site. The asterisk (*) denotes the type locality sample of the species.

表 3 基于 16S rRNA 部分序列的臭蛙属部分物种间的遗传距离

Table 3 Genetic distance among species of *Odorrana* based on partial 16S rRNA gene sequences

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1 务川臭蛙 <i>Odorrana wuchuanensis</i>												
2 务川臭蛙 <i>O. wuchuanensis</i>	0.000											
3 务川臭蛙 <i>O. wuchuanensis</i> *	0.000	0.000										
4 光雾臭蛙 <i>O. kuangwuensis</i> *	0.049	0.049	0.049									
5 安龙臭蛙 <i>O. anlungensis</i> *	0.044	0.044	0.044	0.054								
6 独龙江臭蛙 <i>O. dulongensis</i> *	0.074	0.074	0.074	0.069	0.089							
7 无指盘臭蛙 <i>O. graham</i> *	0.034	0.034	0.034	0.020	0.039	0.064						
8 景东臭蛙 <i>O. hmongorum</i>	0.025	0.025	0.025	0.025	0.030	0.069	0.010					
9 筠连臭蛙 <i>O. junlianensis</i> *	0.034	0.034	0.034	0.020	0.039	0.064	0.000	0.010				
10 龙胜臭蛙 <i>O. lungshengensis</i> *	0.034	0.034	0.034	0.054	0.020	0.079	0.039	0.030	0.039			
11 绿臭蛙 <i>O. margaretae</i>	0.049	0.049	0.049	0.010	0.049	0.069	0.020	0.025	0.020	0.054		
12 宜章臭蛙 <i>O. yizhangensis</i>	0.030	0.030	0.030	0.049	0.015	0.084	0.034	0.025	0.034	0.015	0.049	
13 云南臭蛙 <i>O. yunnanensis</i> *	0.039	0.039	0.039	0.010	0.044	0.069	0.010	0.015	0.010	0.044	0.010	0.039

1, 2. 重庆彭水的务川臭蛙; 3. 贵州务川的务川臭蛙。标*号的为物种模式产地标本。

1, 2. *Odorrana wuchuanensis* from Pengshui, Chongqing; 3. *O. wuchuanensis* from Wuchuan, Guizhou. The asterisk (*) denotes the type locality sample of the species.



图 4 重庆彭水务川臭蛙生境

Fig. 4 Habitats of *Odorrana wuchuanensis* in Pengshui County, Chongqing

大体长 76.5 mm (伍律等 1983), 重庆发现的雌性体长 87.1 mm, 在模式产地务川臭蛙雌性体长的范围 75.8 ~ 90.0 mm 内 (伍律等 1983), 头部背面散布的黑斑数明显少于务川县的务川臭蛙。遗传距离分析显示, 两地的样本之间遗传距离为 0, 表明这两个种群可能

未出现遗传分化。与湖北省建始县发现的务川臭蛙 (刘祖尧等 2014) 相比, 重庆的务川臭蛙雌性个体体长要小于湖北种群的雌性个体 (99.6 mm), 雄性个体体长要大于湖北种群 (62.8 mm), 相似处在于头部背面散布的黑斑很少或没有。

本次务川臭蛙发现地彭水县位于重庆东南部、武陵山系与大娄山系相交的褶皱带内, 务川臭蛙重庆分布点和广西壮族自治区环江毛南族自治县分布点的直线距离最远 (约 466 km), 和贵州省务川县茅天镇分布点的直线距离最近 (约 40 km)。务川臭蛙的分布点湖北省建始县、贵州沿河县、贵州务川县分别属于武陵山脉余脉、大娄山脉与武陵山脉交错地带、大娄山脉东南麓。刘祖尧等 (2014) 根据地形、气候、地质地貌、务川臭蛙生活的石灰岩溶洞生境等特征推断, 务川臭蛙在重庆市彭水县、秀山土家族苗族自治县和酉阳土家族苗族自治县具有潜在的分布区, 此次调查确认了务川臭蛙在武陵山和大娄山脉重庆段的分布。

致谢 感谢中国科学院成都生物研究所江建平研究员、谢锋研究员和王斌副研究员给予的帮助。感谢彭水苗族土家族自治县林业局丁一玲对野外调查的帮助。

参 考 文 献

- AmphibiaWeb, 2023. Information on Amphibian Biology and Conservation. AmphibiaWeb, Berkeley, California. [EB/OL]. [2023-04-02]. <https://amphibiaweb.org/index.html>.
- Bui Q M, Nguyen M A T, von Haeseler A, 2013. Ultrafast approximation for phylogenetic bootstrap. *Molecular Biology and Evolution*, 30(5): 1188–1195.
- Chen X H, Chen Z, Jiang J P, et al. 2013. Molecular phylogeny and diversification of the genus *Odorrana* (Amphibia, Anura, Ranidae) inferred from two mitochondrial genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 69(3): 1196–1202.
- Drummond A J, Rambaut A. 2007. BEAST: Bayesian evolutionary analysis by sampling trees. *BMC Evolutionary Biology*, 7(8): 214.
- Frost D R. 2023. Amphibian Species of the World: An Online Reference. Version 6.1. New York, USA: American Museum of Natural History. [EB/OL]. [2023-03-30]. <https://amphibiansoftheworld.amnh.org/>.
- Guindon S, Dufayard J F, Lefort V, et al. 2010. New algorithms and methods to estimate maximum-likelihood phylogenies: Assessing the performance of PhyML 3.0. *Systematic Biology*, 59(3): 307–321.
- Hoang D T, Chernomor O, von Haeseler A, et al. 2018. UFBoot2: Improving the ultrafast bootstrap approximation. *Molecular Biology and Evolution*, 35(2): 518–522.
- Huang Y J, Zhao W, Ding L, et al. 2019. Habitat selection and genetic structure of the endangered frog species *Odorrana wuchuanensis* (Anura: Ranidae). *Zoological Science*, 36(5): 402–409.
- Nguyen L T, Schmidt H A, von Haeseler A, et al. 2015. IQ-TREE: A fast and effective stochastic algorithm for estimating maximum-likelihood phylogenies. *Molecular Biology and Evolution*, 32(1): 268–274.
- Posada D. 2008. jModelTest: Phylogenetic model averaging. *Molecular Biology and Evolution*, 25(7): 1253–1256.
- Ronquist F, Teslenko M, van der Mark P, et al. 2012. MrBayes 3.2: Efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Systematic Biology*, 61(3): 539–542.
- Shen H J, Zhu Y J, Li Z, et al. 2020. Reevaluation of the holotype of *Odorrana schmackeri* Boettger, 1892 (Amphibia: Anura: Ranidae) and characterization of one cryptic species in *O. schmackeri sensu lato* through integrative approaches. *Asian Herpetological Research*, 11(4): 297–311.
- Simon C, Frati F, Beckenbach A, et al. 1994. Evolution, weighting and phylogenetic utility of mitochondrial gene sequences and a compilation of conserved polymerase chain reaction primers. *Annals of the Entomological Society of America*, 87(6): 651–701.
- Tamura K, Peterson D, Peterson N, et al. 2011. MEGA5: Molecular evolutionary genetics analysis using maximum likelihood, evolutionary distance, and maximum parsimony methods. *Molecular Biology and Evolution*, 28(10): 2731–2739.
- 费梁. 2020. 中国两栖动物图鉴（野外版）. 郑州: 河南科学技术出版社, 1–837.
- 费梁, 胡淑琴, 叶昌媛, 等. 2009. 中国动物志: 两栖纲（中卷）无尾目. 北京: 科学出版社, 1–957.
- 费梁, 叶昌媛, 江建平. 2012. 中国两栖动物及其分布彩色图鉴. 成都: 四川科学技术出版社, 1–619.
- 刘健听, 张志勇, 张著平, 等. 2009. 极度濒危的洞栖蛙类——务川臭蛙的生境和现状初报. *生物学通报*, 44(5): 14–16.
- 刘祖尧, 王英永. 2014. 务川臭蛙分布区域扩大及其濒危等级再评估. *动物学杂志*, 49(5): 766–771.
- 罗键, 刘颖梅, 高红英. 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.
- 伍律, 溷润华, 董谦, 等. 1983. 贵州两栖类新纪录及蛙属一新种. *动物学报*, 29(1): 66–70.
- 易建华, 甘小平, 黄自豪, 等. 2013. 重庆市发现光雾臭蛙和南江臭蛙. *动物学杂志*, 48(1): 125–128.
- 中国两栖类. 2023. “中国两栖类”信息系统. 中国, 云南省, 昆明: 中国科学院昆明动物研究所. [EB/OL]. [2023-03-30]. <http://www.amphibiachina.org/>.
- 朱艳军, 陈卓, 常利明, 等. 2015. 重庆市发现宜章臭蛙. *动物学杂志*, 50(6): 969–973.