

·生物分类·

DOI:10.16605/j.cnki.1007-7847.2023.07.0177

湖南省爬行动物新纪录——华西腹链蛇及其系统发育分析

黄杰¹, 张自亮², 李辉³, 杨鑫宇¹, 胡小龙¹, 唐依萍¹, 刘昕¹, 刘慧¹,
张佑祥^{1*}, 吴涛^{1*}

(1. 吉首大学 生物资源与环境科学学院, 中国湖南 吉首 416000; 2. 湖南高望界国家级自然保护区管理局, 中国湖南 湘西自治州 416308; 3. 湖南师范大学 生命科学学院 脊椎动物学实验室, 中国湖南 长沙 410081)

摘要: 2023年5月24日于湖南省高望界国家级自然保护区(28°41'36"N, 110°09'30"E; 212 m)采集到东亚腹链蛇属(*Hebius*)一雌性物种标本, 经形态特征比较, 符合华西腹链蛇(*Hebius maximus*)形态描述; 基于线粒体 *cytb* 基因构建的东亚腹链蛇属部分物种的贝叶斯系统发育树显示, 该标本与华西腹链蛇 (*H. maximus*) 聚为一支, 其遗传距离为 1.7%~2.2%。综合形态数据与系统发育分析, 确定此次采集到的标本为华西腹链蛇。同时, 根据已有研究对华西腹链蛇在中国分布情况的报道, 确定该标本系湖南省分布新纪录。本研究将湖南省东亚腹链蛇属种类提升至 8 种。

关键词: 湖南省; 高望界国家级自然保护区; 华西腹链蛇; *cytb* 基因

中图分类号: Q959.6

文献标志码: A

文章编号: 1007-7847(2024)02-0165-06

A New Reptile Record from Hunan Province -- *Hebius maximus* and Its Phylogenetic Analysis

HUANG Jie¹, ZHANG Ziliang², LI Hui³, YANG Xinyu¹, HU Xiaolong¹,
TANG Yiping¹, LIU Xin¹, LIU Hui¹, ZHANG Youxiang^{1*}, WU Tao^{1*}

(1. College of Biology and Environmental Sciences, Jishou University, Jishou 416000, Hunan, China; 2. Gaowangjie National Nature Reserve Administration, Xiangxi Tujiazuo and Miaozu Autonomous Prefecture 416308, Hunan, China; 3. Vertebrate Zoology Laboratory, College of Life Sciences, Hunan Normal University, Changsha 410081, Hunan, China)

Abstract: A specimen of genus *Hebius* was collected from Gaowangjie National Nature Reserve (28°41'36"N, 110°09'30"E; 212 m) in Hunan Province on May 24, 2023. Through comparison of morphological characteristics, it was found that the reptile species was in accord with the morphological description of *Hebius maximus*. The Bayesian phylogenetic tree of *Hebius* based on mitochondrial *cytb* genes showed that the specimen was clustered into a branch with *H. maximus*, with a genetic distance of 1.7%~2.2%. Based on these analyses, the specimen can be identified as *H. maximus*. At the same time, according to the reported distribution of *H. maximus* in China, it proved to be a new record in Hunan. Therefore, up to now there are eight species of genus *Hebius* recorded in Hunan Province.

Key words: Hunan Province; Gaowangjie National Nature Reserve; *Hebius maximus*; *cytb* gene

(*Life Science Research*, 2024, 28(2): 165–170)

1909年, Boulenger^[1]发现棕黑腹链蛇(*Amphiesma sauteri*)。1962年, Malnate^[2]厘定了棕黑腹

收稿日期: 2023-07-21; 修回日期: 2023-10-01; 网络首发日期: 2024-01-22

基金项目: 湖南高望界国家级自然保护区陆生脊椎动物调查与小灵猫种群监测与研究(GWJ202301); 湖南省古丈县生物多样性调查与研究(GZ202201)

作者简介: 黄杰(2001—), 男, 湖南邵阳人, 学生, E-mail: 2993171853@qq.com; *通信作者: 吴涛(1992—), 男, 苗族, 湖南湘西土家族苗族自治州人, 讲师, 主要从事动物分类及行为生态研究, E-mail: 623725242@qq.com; 张佑祥(1966—), 男, 苗族, 湖南湘西土家族苗族自治州人, 副教授, 主要从事动物学研究, E-mail: yxzhang12@126.com。

链蛇的 3 个亚种, 即棕黑腹链蛇指名亚种(*A. s. sauteri*)、棕黑腹链蛇华西亚种(*A. s. maximus*)和棕黑腹链蛇越北亚种(*A. s. bourreti*)。2014 年, Wal-lach 等^[3]撤销了棕黑腹链蛇亚种的有效性; 同年, Guo 等^[4]将东亚腹链蛇属(*Hebius*)从腹链蛇属(*Am-phiesma*)分出, 并将棕黑腹链蛇分入东亚腹链蛇属。2022 年, Li 等^[5]恢复了棕黑腹链蛇 3 个亚种的有效性并将棕黑腹链蛇华西亚种正式升级为华西腹链蛇(*H. maximus*), 模式产地为四川省乐山市马边彝族自治县。

东亚腹链蛇属成员广泛分布于南亚、东亚以及东南亚。该属全球共有 50 种, 中国已报道 25 种, 其中湖南省分布有 7 种, 分别为白眉腹链蛇(*H. boulengeri*)、丽纹腹链蛇(*H. optatus*)、坡普腹链蛇(*H. popei*)、桑植腹链蛇(*H. sangzhiensis*)、黑带腹链蛇(*H. bitaeniatus*)、锈链腹链蛇(*H. craspedogaster*)和棕黑腹链蛇(*H. sauteri*)^[6]。

2023 年 5 月 24 日, 在湖南省高望界国家级自然保护区采集到一物种标本, 经形态特征比较和系统发育分析, 鉴定属于东亚腹链蛇属物种, 为湖南省爬行动物分布新纪录种, 其形态特征与模式产地标本存在一定差异。本文对华西腹链蛇形态特征进行了补充描述, 初步探讨了其形态特征的地理变异, 并补充了武陵山脉南坡中段此物种的分子生物学数据, 为东亚腹链蛇属物种的系统学和谱系地理学研究提供了新信息。

1 材料与方法

1.1 材料

标本采集于湖南省高望界国家级自然保护区(28°41'36"N, 110°09'30"E; 212 m), 并拍摄生态照(图 1)。麻醉处死后, 取肝脏适量保存于 95%乙醇中用于 DNA 提取, 标本于 80%乙醇中固定, 两天后转置 70%乙醇。标本保存于吉首大学动物标本室。

1.2 形态鉴定与测量

麻醉处死后依照《中国蛇类》^[7]对标本进行形态测量, 测量指标见表 1。使用铁尺测量 TL、SVL、TaL、HL 和 HW, 测量时精确到 1 mm; 使用游标卡尺测量标本头部左侧的 LeL、HiL、LSBP 和 LS-BI, 测量时精确到 0.01 mm。

1.3 分子鉴定

取所获标本(JSUWT006)肝脏组织 25 mg 于液氮预冷的研钵中磨成粉末。使用 Ezup 柱式动物基因组 DNA 抽提试剂盒(上海生工生物工程股份有



图 1 华西腹链蛇的生态照

Fig.1 An ecological photo of *H. maximus*

限公司)进行 DNA 提取。用于 *cytb* 基因序列扩增的上、下游引物分别为 L14919 (5'-AACCACCG-TTGTTATTCAACT-3')和 H16064 (5'-CTTTGGTT-TACAAGAACAATGCTTTA-3')^[8]。PCR 反应体系为 25 μ L, 其中 PCR Master-Mix (北京康为世纪生物科技股份有限公司) 12.5 μ L, 上、下游引物各 1 μ L, 模板 DNA 1 μ L, ddH₂O 9.5 μ L。反应程序为: 94 $^{\circ}$ C 7 min; 94 $^{\circ}$ C 40 s, 46 $^{\circ}$ C 30 s, 72 $^{\circ}$ C 1 min, 40 个循环; 72 $^{\circ}$ C 10 min。PCR 产物经 1%琼脂糖凝胶电泳检测长度符合目的条带大小后, 交由上海生工生物工程股份有限公司进行单向测序。

从 NCBI 数据库的 GenBank 下载东亚腹链蛇属 38 条 *cytb* 基因部分序列和墨脱腹链蛇(*Herpetoreas tpser*)的 *cytb* 基因部分序列(表 2), 将其与本研究获序列通过 MAFFT 软件进行比对和 trimAl 软件编辑后, 确定用于分析的序列长度为 1 073 bp。使用 MEGA 11.0 软件计算未校正距离(uncorrected pairwise distance, *p*-distance), 随后通过贝叶斯法构建系统发育树, 进行分子系统分析。使用 Model-Finder^[9]基于贝叶斯信息标准(Bayesian information criterion, BIC)确定最合适模型为 HKY+F+G4。在 MrBayes 3.2.1^[10]中构建贝叶斯系统发育树, 进行 10 000 000 代分析, 每 1 000 代取样一次, 舍弃最初的 25%, 节点值为贝叶斯后验概率(Bayesian posterior probability)。

2 结果与分析

2.1 形态描述

高望界国家级自然保护区所获华西腹链蛇标本为雌性。全长 433 mm。头略大, 与颈区分较为明显; 瞳孔圆形; 头背黑褐色, 顶鳞沟两侧有成对浅色小点斑; 头腹面灰白色; 上唇鳞 8 (3-2-3 式),

表 1 蛇类形态学数据缩写表
Table 1 Abbreviations for snake morphological data

Abbreviation	Chinese name	English name
TL	总长度	Total length
SVL	从鼻尖到泄殖腔孔长度	Snout-vent length from tip of snout to anterior margin of the cloaca
TaL	从泄殖孔后缘到尾尖的尾长	Tail length from posterior margin of cloaca to tip of tail
HL	头长	Head length
HW	头宽	Head width
LeL	颊鳞长度	Length of loreal
HiL	颊鳞高度	Height of loreal
LSBP	前额鳞缝长度	Length of suture between the prefrontals
LSBI	鼻间鳞缝长度	Length of suture between internasals
PrO	眶前鳞	Preocular
PtO	眶后鳞	Postocular
SpO	眶上鳞	Supraocular
SPL	上唇鳞	Supralabial
IFL	下唇鳞	Infralabial
aTMP	前颞鳞	Anterior temporal
CP	肛鳞	Cloacal plate
VS	腹鳞	Ventral scale
SC	尾下鳞	Subcaudal
DSR	背鳞行	Dorsal scale row
MT	上颌牙齿计数	Maxillary teeth count

注: 背鳞行分别在头后部、体中部和泄殖腔前处计数; 上颌牙齿通过显微镜观察的上颌骨齿数确定。
Notes: Dorsal scale rows are counted at the posterior part of the head, middle part of the body, and anterior part of the cloaca. The number of maxillary teeth is determined under a microscope.

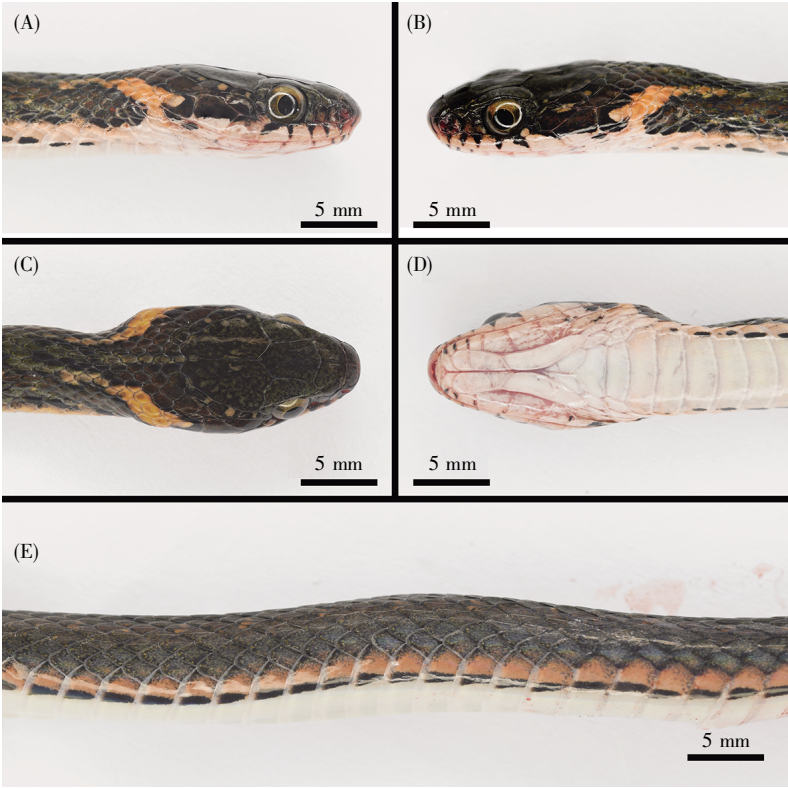


图 2 华西腹链蛇的形态特征
(A) 头右侧面; (B) 头左侧面; (C) 头背面; (D) 头腹面; (E) 体中侧。
Fig.2 The morphological characteristics of *H. maximus*
(A) Right side of the head; (B) Left side of the head; (C) Dorsal side of the head; (D) Ventral side of the head; (E) Middle side of the body.

表 2 用于构建系统发育树的 *cytb* 序列信息
Table 2 Summary of *cytb* sequences used for constructing the phylogenetic tree

No.	Species	Distribution	Voucher number	GenBank accession number	Reference
1	<i>H. maximus</i>	Xiangxi, Hunan, China	JSUWT006	OR334596	This study
2	<i>H. maximus</i>	Mianyang, Sichuan, China	HS11157	MK201302	Li <i>et al.</i> 2020 ^[11]
3	<i>H. maximus</i>	Sichuan, China	GP864	KJ685706	Guo <i>et al.</i> 2014 ^[4]
4	<i>H. maximus</i>	Sichuan, China	GP2382	KJ685696	Guo <i>et al.</i> 2014 ^[4]
5	<i>H. maximus</i>	Dayi, Sichuan, China	CIB118518	OP937186	Li <i>et al.</i> 2020 ^[11]
6	<i>H. maximus</i>	Yibin, Guizhou, China	CIB118635	OP937185	Li <i>et al.</i> 2020 ^[11]
7	<i>H. maximus</i>	Bijie, Guizhou, China	SYSr002041	OP937184	Li <i>et al.</i> 2020 ^[11]
8	<i>H. maximus</i>	Bijie, Guizhou, China	CIB118072	OP937188	Li <i>et al.</i> 2020 ^[11]
9	<i>H. maximus</i>	Bijie, Guizhou, China	CIB118074	OP937187	Li <i>et al.</i> 2020 ^[11]
10	<i>H. andreae</i>	Khammouane, Laos	VNUFR.2017.25	MK253674	Ziegler <i>et al.</i> 2019 ^[12]
11	<i>H. annamensis</i>	Laos	FMNH258637	OK315812	Deepak <i>et al.</i> 2021 ^[13]
12	<i>H. atemporalis</i>	Vietnam	ZMMUNAP-07877	OK315813	Deepak <i>et al.</i> 2021 ^[13]
13	<i>H. bitaeniatus</i>	Thailand	AUP-00062	OK315816	Deepak <i>et al.</i> 2021 ^[13]
14	<i>H. boulengeri</i>	Guangdong, China	GP1789	KJ685684	Guo <i>et al.</i> 2014 ^[4]
15	<i>H. clerki</i>	Lushui, Yunnan, China	CAS215036	KJ685666	Guo <i>et al.</i> 2014 ^[4]
16	<i>H. concolorus</i>	Miyakojimashi, Ryuky, Japan	KUZR18555	AB989258	Takuma <i>et al.</i> 2016 ^[14]
17	<i>H. craspedogaster</i>	Sichuan, China	GP139	JQ687429	Guo <i>et al.</i> 2012 ^[15]
18	<i>H. deschauenseei</i>	Thailand	AUP-00182	OK315827	Deepak <i>et al.</i> 2021 ^[13]
19	<i>H. igneus</i>	Ha Giang, Vietnam	AMNH148575	KJ685665	Guo <i>et al.</i> 2014 ^[4]
20	<i>H. ishigakiensis</i>	Ishigakishi, Ryuky, Japan	KUZR19251	AB989282	Takuma <i>et al.</i> 2016 ^[14]
21	<i>H. jingdongensis</i>	Jingdong, Yunnan, China	CIB119044	OR285310	Ma <i>et al.</i> 2023 ^[16]
22	<i>H. johannis</i>	Yunnan, China	KIZ014484	MZ570479	Hou <i>et al.</i> 2021 ^[17]
23	<i>H. khasiensis</i>	Kachin, Myanmar	CAS221525	KJ685669	Guo <i>et al.</i> 2014 ^[4]
24	<i>H. leucomystax</i>	Vietnam	ZMMUR-14807	OK315821	Deepak <i>et al.</i> 2021 ^[13]
25	<i>H. metusius</i>	Shimian, Sichuan, China	KIZ05178	MZ570480	Hou <i>et al.</i> 2021 ^[17]
26	<i>H. modestus</i>	Tengchong, Yunnan, China	KIZ037715	MZ570481	Hou <i>et al.</i> 2021 ^[17]
27	<i>H. octolineatus</i>	Kunming, Yunnan, China	KIZ026445	MZ570484	Hou <i>et al.</i> 2021 ^[17]
28	<i>H. optatus</i>	Guizhou, China	GP1885	KJ685687	Guo <i>et al.</i> 2014 ^[4]
29	<i>H. popei</i>	Guizhou, China	GP2386	KJ685697	Guo <i>et al.</i> 2014 ^[4]
30	<i>H. pryri</i>	Tokunoshimacho, Ryuky, Japan	KUZR34044	AB989124	Takuma <i>et al.</i> 2016 ^[14]
31	<i>H. sangzhiensis</i>	Hunan, China	SYNU08070350	MK340763	Zhou <i>et al.</i> 2019 ^[18]
32	<i>H. sauteri</i>	Taiwan, China	GP2549	KJ685701	Guo <i>et al.</i> 2014 ^[4]
33	<i>H. septemlineatus</i>	Tengchong, Yunnan, China	KIZ037706	MZ570485	Hou <i>et al.</i> 2021 ^[17]
34	<i>H. taronensis</i>	Myanmar	CAS224426	OK315828	Deepak <i>et al.</i> 2021 ^[13]
35	<i>H. venningi</i>	Kachin, Myanmar	CAS233206	KJ685670	Guo <i>et al.</i> 2014 ^[4]
36	<i>H. vibakari</i>	Heilongjiang, China	GP1352	KJ685677	Guo <i>et al.</i> 2014 ^[4]
37	<i>H. vibakari</i>	Japan	HT0274	LC325309	Takeuchi <i>et al.</i> 2018 ^[19]
38	<i>H. weixiensis</i>	Weixi, Yunnan, China	KIZ035741	MZ570489	Hou <i>et al.</i> 2021 ^[17]
39	<i>H. yanbianensis</i>	Yanbian, Sichuan, China	GP4006	MH532291	Liu <i>et al.</i> 2018 ^[20]
40	<i>Her. tpser</i>	Mêdog, Xizang, China	JK201710	MK201567	Li <i>et al.</i> 2020 ^[11]

前 4 枚上唇鳞白色, 后缘黑褐色; 下唇鳞左侧 8 枚, 右侧 7 枚, 第 1 对鳞在颊鳞后相接, 前 3 对鳞的鳞沟黑褐色, 左侧前 5 枚、右侧前 4 枚鳞接前颌片; 颌片两对; 颊鳞 1; 眶前鳞 1, 眶后鳞 3; 颞鳞 2+1+3 (图 2)。背鳞通身 17 行, 均起棱; 腹鳞 145; 肛鳞二分; 尾下鳞 62 对。上颌齿 24 枚, 最后 2 枚骤然增大(表 3)。躯干及尾背面黑褐色, 隐约可见碎黑斑; 体侧各有 1 条不明显的散布着黑色斑点的暗橄榄色条纹从颈部延伸至身体末端。

2.2 系统发育关系及遗传距离

通过 MEGA 11.0 软件计算未校正距离, 得到高望界国家级自然保护区所获标本与四川所产华

西腹链蛇的遗传距离为 1.7%~2.2%。

系统发育树显示, 本研究所获标本与华西腹链蛇聚为一支(图 3), 呈单系群(贝叶斯后验概率为 1)。来自中国和日本的东亚腹链蛇(*H. vibakari*)有较大分化(贝叶斯后验概率为 1), 与桑植腹链蛇呈姊妹群, 二者所在支系与华西腹链蛇呈姊妹群。

3 讨论

在形态学方面, 本研究所获华西腹链蛇与模式产地华西腹链蛇相比, 腹鳞数量略多, 尾下鳞数量略少; 在系统发育学分析中, 本研究所获华西腹链蛇与模式产地华西腹链蛇之间的遗传距离

表 3 华西腹链蛇的外部形态量度
Table 3 Measurements of external morphology of *H. maximus*

Morphological characteristics	Sample in this study	<i>H. maximus</i> in Li <i>et al.</i> 2022 ^[5]	
		♂	♀
Sex	♀		
TL	433	282~370	145~455
SVL	320	—	—
TaL	113	66~141	70~162
TaL/TL	0.26	0.25~0.33	0.25~0.31
HL	16	—	—
HW	7	—	—
LeL	0.65	—	—
HiL	0.94	—	—
LSBP	1.63	—	—
LSBI	1.07	—	—
PrO	1/1		1~2
PtO	3/3		2~3
SpO	1/1		1
SPL	8/8		7~8
IFL	8/7		7~9
aTMP	2/2		1~2
CP	Divided	Divided	Divided
VS	145	132~138	135~143
SC	62	72~92	64~82
DSR	17~17~17	17~17~17	17~17~17
MT	24	24	—

注：“—”代表数据无法获取。
Note: “—” represents data cannot be obtained.

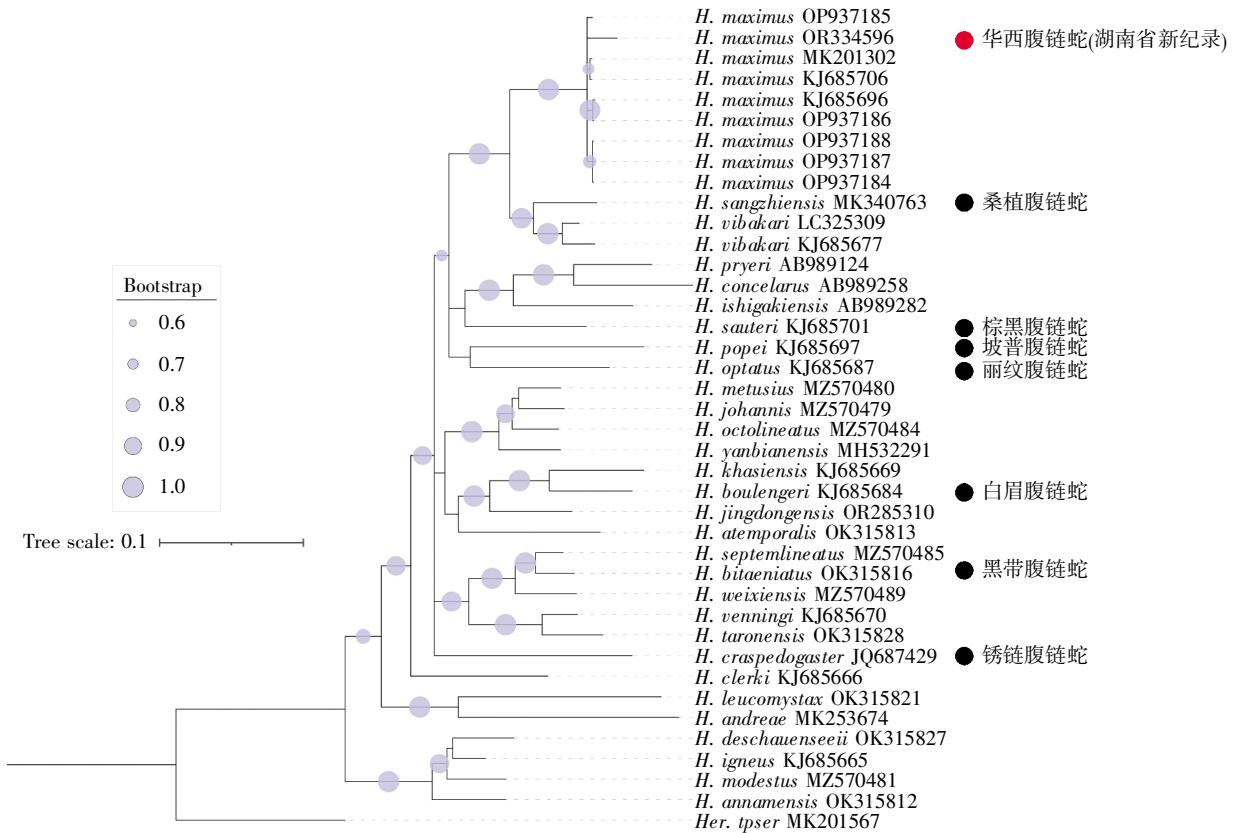


图 3 基于线粒体 *cytb* 序列构建的系统发育树
已知湖南省境内分布的东亚腹链蛇属物种用点标出并给出正式中文名。
Fig.3 Phylogenetic tree constructed based on mitochondrial *cytb* gene sequences
The species of the *Hebius* distributed within Hunan Province are marked with dots and their Chinese names.

达 2.2%, 但二者仍聚为一支, 可见湖南高望界国家级自然保护区的华西腹链蛇与四川、贵州等地的华西腹链蛇种群有明显分化。基于此, 我们推测, 该种以四川或者贵州作为扩散中心, 向东扩散至武陵山脉所在地区, 而后武陵山脉的抬升^[21]促进了物种的分化。有研究表明, 武陵山脉的抬升对周围物种的不同地理种群起着隔离作用^[22-23], 这或许也是湖南高望界国家级自然保护区的华西腹链蛇与四川、贵州等地种群出现较大遗传差异的原因。总的来讲, 高望界国家级自然保护区华西腹链蛇与模式产地华西腹链蛇形成该形态与遗传差异的原因有待进一步考究。

另外, 由于棕黑腹链蛇分类历史复杂, 而且《湖南动物志·爬行纲》中采自炎陵县的棕黑腹链蛇^[24]与《中国动物志·爬行纲·第三卷·有鳞目: 蛇亚目》中采自莽山的棕黑腹链蛇^[25]均因未提供确切分子数据而无法依据其形态描述定种, 因此华西腹链蛇在湖南省的具体分布情况有待进一步考究。

参考文献(References):

- [1] BOULENGER G A. Descriptions of four new frogs and a new snake discovered by Mr. H. Sauter in Formosa[J]. Annals and Magazine of Natural History, 1909, 4(24): 492-495.
- [2] MALNATE E V. The relationships of five species of the Asiatic natricine snake genus *Amphiesma*[J]. Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia, 1962, 114(8): 251-299.
- [3] WALLACH V, WILLIAMS K L, BOUNDY J. Snakes of the World: a Catalogue of Living and Extinct Species[M]. Boca Raton: CRC Press, 2014: 1237.
- [4] GUO P, ZHU F, LIU Q, *et al.* A taxonomic revision of the Asian keelback snakes, genus *Amphiesma* (Serpentes: Colubridae: Natricinae), with description of a new species[J]. Zootaxa, 2014, 3873(4): 425-440.
- [5] LI M L, REN J L, HUANG J J, *et al.* On the validity of *Hebius sauteri maximus* (Malnate, 1962) (Squamata, Natricidae), with the redescription of *H. maximus* comb. nov. and *H. sauteri* (Boulenger, 1909)[J]. Herpetozoa, 2022, 35(8): 265-282.
- [6] 高志伟, 钱天宇, 江建平, 等. 湖南省两栖、爬行动物物种多样性及其地理分布[J]. 生物多样性(GAO Zhiwei, QIAN Tianyu, JIANG Jianping, *et al.* Species diversity and distribution of amphibians and reptiles in Hunan Province, China[J]. Biodiversity Science), 2022, 30(2): 21290.
- [7] 赵尔宓. 中国蛇类[M]. 合肥: 安徽科学技术出版社(ZHAO Ermi. Snakes of China[M]. Hefei: Anhui Science and Technology Publishing House), 2006: 63-70.
- [8] BURBRINK F T, LAWSON R, SLOWINSKI J B. Mitochondrial DNA phylogeography of the polytypic North American rat snake (*Elaphe obsoleta*): a critique of the subspecies concept[J]. Evolution, 2000, 54(6): 2107-2118.
- [9] KALYANAMOORTHY S, MINH B Q, WONG T K F, *et al.* ModelFinder: fast model selection for accurate phylogenetic estimates[J]. Nature Methods, 2017, 14(6): 587-589.
- [10] RONQUIST F, TESLENKO M, VAN DER MARK P, *et al.* Mr-Bayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space[J]. Systematic Biology, 2012, 61(3): 539-542.
- [11] LI J N, LIANG D, WANG Y Y, *et al.* A large-scale systematic framework of Chinese snakes based on a unified multilocus marker system[J]. Molecular Phylogenetics and Evolution, 2020, 148: 106807.
- [12] ZIEGLER T, LUU V Q, NGUYEN T T, *et al.* Rediscovery of Andrea's keelback, *Hebius andreae* (Ziegler & Le, 2006): first country record for Laos and phylogenetic placement[J]. Revue Suisse de Zoologie, 2019, 126(1): 61-71.
- [13] DEEPAK V, COOPER N, POYARKOV N A, *et al.* Multilocus phylogeny, natural history traits and classification of natricine snakes (Serpentes: Natricinae)[J]. Zoological Journal of the Linnean Society, 2022, 195(1): 279-298.
- [14] KAITO T, TODA M. The biogeographical history of Asian keelback snakes of the genus *Hebius* (Squamata: Colubridae: Natricinae) in the Ryukyu Archipelago, Japan[J]. Biological Journal of the Linnean Society, 2016, 118(2): 187-199.
- [15] GUO P, LIU Q, XU Y, *et al.* Out of Asia: natricine snakes support the Cenozoic Beringian Dispersal Hypothesis[J]. Molecular Phylogenetics and Evolution, 2012, 63(3): 825-833.
- [16] MA S, SHI S C, AYI B D, *et al.* A new species of the genus *Hebius* Thompson, 1913 (Serpentes: Natricidae) from Yunnan, China[J]. Asian Herpetological Research, 2023, 14(3): 212-226.
- [17] HOU S B, YUAN Z Y, WEI P F, *et al.* Molecular phylogeny and morphological comparisons of the genus *Hebius* Thompson, 1913 (Reptilia: Squamata: Colubridae) uncover a new taxon from Yunnan Province, China, and support revalidation of *Hebius septemlineatus* (Schmidt, 1925)[J]. Zoological Research, 2021, 42(5): 620-625.
- [18] ZHOU Z Y, SUN Z Y, QI S, *et al.* A new species of the genus *Hebius* (Squamata: Colubridae: Natricinae) from Hunan Province, China[J]. Zootaxa, 2019, 4674(1): 68-82.
- [19] TAKEUCHI H, SAVITZKY A H, DING L, *et al.* Evolution of nuchal glands, unusual defensive organs of Asian natricine snakes (Serpentes: Colubridae), inferred from a molecular phylogeny[J]. Ecology and Evolution, 2018, 8(20): 10219-10232.
- [20] LIU Q, ZHONG G H, WANG P, *et al.* A new species of the genus *Hebius* (Squamata: Colubridae) from Sichuan, China[J]. Zootaxa, 2018, 4483(2): 385-394.
- [21] 周启永, 陈佩英. 贵州及邻区晚新生代岩相古地理演化[J]. 贵州地质(ZHOU Qiyong, CHEN Peiying. Lithofacies change and palaeogeographical evolution during Late Cenozoic in Guizhou and its vicinity[J]. Guizhou Geology), 1993, 10(3): 201-207.
- [22] 韩玲, 肖宁, 罗涛, 等. 贵州省蛇类新记录——赵氏后棱蛇[J]. 四川动物(HAN Ling, XIAO Ning, LUO Tao, *et al.* A new record of snake (*Opisthotropis zhaormii*) in Guizhou Province[J]. Sichuan Journal of Zoology), 2019, 38(4): 368-378.
- [23] GUO P, LIU Q, ZHU F, *et al.* Complex longitudinal diversification across South China and Vietnam in Stejneger's pit viper, *Viridovipera stejnegeri* (Schmidt, 1925) (Reptilia: Serpentes: Viperidae)[J]. Molecular Ecology, 2016, 25 (12): 2920-2936.
- [24] 沈猷慧, 叶贻云, 邓学建. 湖南动物志: 爬行纲[M]. 长沙: 湖南科学技术出版社(SHEN Youhui, YE Yiyun, DENG Xuejian. Fauna of Hunan: Reptiles[M]. Changsha: Hunan Science and Technology Press), 2014: 83-84.
- [25] 赵尔宓, 黄美华, 宗愉. 中国动物志 爬行纲: 第三卷(有鳞目: 蛇亚目)[M]. 北京: 科学出版社(ZHAO Ermi, HUANG Meihua, ZONG Yu. Fauna Sinica (Reptilia 3): Squamata (Serpentes)[M]. Beijing: Science Press), 1998: 80-83.