

鸟类线粒体 DNA 研究概述 X

陈晓芳¹, 李爽¹, 王黎², 袁晓东³, 汤敏谦³, 李庆伟¹

(1. 辽宁师范大学生命科学学院, 大连 116029; 2. 蛇岛老铁山国家级自然保护区管理处, 大连 116041;
3 宝生物工程(大连)有限公司, 大连 116600)

摘要:线粒体 DNA 作为理想的分子标记已被广泛用于鸟类种群遗传学和进化遗传学的研究, 并取得了许多有意义的结果。本文介绍鸟类线粒体 DNA 的组成、结构特点及多态性的研究, 综述近年来有关鸟类分子进化研究的进展情况, 对今后的发展进行了初步的探讨。

关键词:鸟纲; 线粒体 DNA; 多态性; 分子进化

中图分类号: Q959.7

文献标识码: A

文章编号: 0253-9772(2002)03-0363-05

A Review on Mitochondrial DNA of Avian

CHEN Xiao-fang¹, LI Shuang¹, WANG Li², YUAN Xiao-dong³,

TANG Min-qian³, LI Qing-wei¹

(1. College of Life Sciences, Liaoning Normal University, Dalian, 116029, China;

2. The Administrative Office of the National Natural Protective Zone of Snake Island - Liao Tie Hill, Dalian, 116041, China;

3. TaKaRa Biotechnology(Dalian)Co., Ltd., Dalian, 116600, China)

Abstract: Mitochondrial DNA as a genetic marker has been successfully applied to the study of molecular evolution of birds. The apparently maternal inheritance of mitochondrial DNA and its fast evolution in primary sequence has made it attractive in population and evolutionary genetics. Mitochondrial DNA of birds displays two characteristics not seen in other vertebrates mtDNA, that is, a novel gene order and the absence of an equivalent to the light-strand replication origin. The research on polymorphism of mtDNA can resolve phylogenies of birds both at lower and higher taxonomic levels. Here we review progress on avian molecular evolution in recent years, and make preliminary studies of the development in this field.

Key words: Aves; mitochondrial DNA; polymorphism; molecular evolution

随着分子生物学技术的发展, 分子进化已成为近年来进化生物学研究中的一个重要方面。由于鸟类的形态进化或表型进化相对来说比较清晰, 在分子进化研究中就自然成为比较受重视的对象^[1]。另一方面, 在形态分类研究中, 由于存在趋同进化等因素的干扰, 使不同的分类学家对动物性状的看法不一致, 因而许多分类学问题长期得不到解决^[2], 这种问题也存在于鸟类学的研究中。虽然有关鸟类分类及进化的许多有意义的结果是从形态结构、生理特征及化石资料中得出的, 但由于许多客观条件的限制, 如形态特征信息量

的不足, 趋同进化的干扰以及连续性化石标本的缺乏, 使得传统的分类学方法有时并不足以解决分类和系统进化中的一些疑点。相对而言, 这些问题在分子系统学中可以得到解决^[3]。DNA 不仅是主要的遗传物质, 同时也是生物进化史的重要记录者, 在研究生物的进化历程, 确定物种间的进化关系等方面, DNA 序列具有易于分析, 含有丰富的进化信息和易于获取等优点^[4]。对于研究种间及种内进化关系和遗传多样性来说, 快速进化的线粒体 DNA 是有效的分子标记。因此, 从线粒体 DNA 角度为鸟类的分类及进化提供一些新

收稿日期: 2001-06-27; 修回日期: 2001-10-20

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(编号: 39970389)

作者简介: 陈晓芳(1975-), 女, 辽宁人, 硕士研究生, 专业方向: 鸟类分子进化

通讯作者: 李庆伟, 男, 教授, 理学博士; 专业方向: 动物遗传学。E-mail: liqw@Yahoo.com.cn

的资料是十分必要的。

脊椎动物线粒体 DNA (mitochondrial DNA, mtDNA) 是共价闭合的环状双链 DNA, 能进行自我复制, 是严格的母系遗传, 在世代传递过程中不发生重组。由于它是真核细胞中分子量较小而又易纯化的复制单位, 所以它是研究 DNA 结构及其基因表达的良好模型。mtDNA 虽然含有许多功能性的基因, 基因组长度及组织结构十分保守, 但一级结构的变化却十分活跃, 进化速率比典型的单拷贝核 DNA 序列要快 5~10 倍^[5]。由于 mtDNA 序列的高度歧异可以有效地用以建立种内及不同种群之间的进化关系, 使其在高等动物微进化过程中开拓一个崭新的领域, 特别是鸟类这样一个特化类群的进化及研究的特殊要求, 更显示出其独特的作用。mtDNA 已被广泛用于鸟类种群遗传学和进化遗传学的研究, 为从分子水平上解决鸟类的系统发育问题提供了理想的研究材料。

1 鸟类线粒体 DNA 的特点

1.1 鸟类线粒体 DNA 的序列组成

脊椎动物线粒体基因编码着大约 22 个 tRNA, 大小 2 个 rRNA, 和 13 个疏水性的蛋白质多肽^[6~8]。这些多肽包括与

线粒体内膜相结合的酶复合体的亚单位: 细胞色素 *b* (*Cytb*), 2 个 ATP 酶的亚单位 (*ATPase6*、*ATPase8*), 3 个细胞色素 *c* 氧化酶的亚单位 (*COI*、*COII*、*COIII*), 7 个 NADH 还原酶复合体的亚单位 (*ND-1*, *-2*, *-3*, *-4*, *-4L*, *-5* 和 *-6*)。1990 年 Desjardins 和 Morais^[9] 以家鸡为材料, 将 mtDNA 全长 16.775kb 个碱基全部列出, 像其它的脊椎动物 mtDNA 一样包含 13 个蛋白质基因、2 个 rRNA 基因和 22 个 tRNA 基因。其中 *ND6* 和 6 个 tRNA 基因 (*Glu*, *Gln*, *Ala*, *Asn*, *Cys* 和 *Tyr*) 是编码轻链的, 其他的蛋白质基因和 tRNA 基因是编码重链的。基因的排列紧密, 没有或很少有基因间隔序列, 所有基因都不含内含子。除了 1~2kb 的非编码区外, 整个基因组都有编码功能^[10]。

1.2 鸟类线粒体基因组的结构特点

与哺乳类和爪蟾 mtDNA 相比, 家鸡的 mtDNA 在基因组序列上有较大的不同。连接 *tRNA^{Glu}* 和 *ND6* 的序列是编码轻链的, 其位置紧接 D-loop 区。在哺乳动物中, *Cytb* 和 *ND5* 基因间由 *tRNA^{Glu}* 和 *ND6* 间隔开, 而家鸡 mtDNA 中的 *Cytb* 基因和 *ND5* 是连续的, 它们之间仅被少数几个核苷酸所分开, 见图 1。

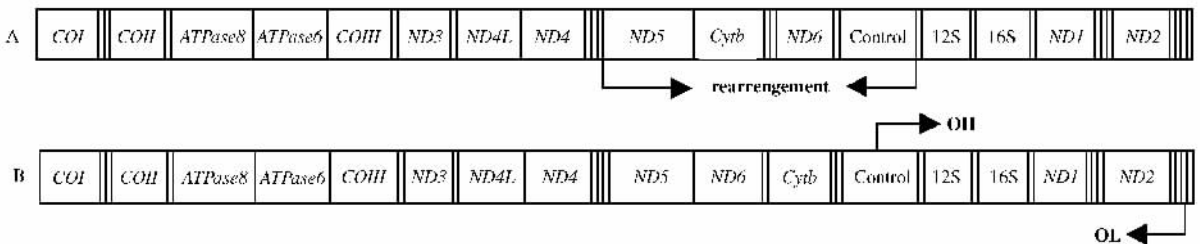


图 1 家鸡线粒体基因组(A)和哺乳动物和爪蟾线粒体基因组(B)

Fig. 1 The mitochondrial genome arrangement of Chicken(A) and the mitochondrial genome arrangement of Placental Mammal and Xenopus(B)

1991 年, Desjardins 和 Morais^[11] 对日本鹌鹑 mtDNA 的部分 tRNA 基因、蛋白质基因, 以及小的 rRNA 和部分大的 rRNA 以及调控区进行克隆和测序研究, 进一步证实了鸡形目鸟类中这一新的基因序列, 并且还发现在鸟类 mtDNA 中缺少一个像在其他脊椎动物线粒体基因组的 *tRNA^{Cys}* 以及 *tRNA^{Asn}* 基因之间相当于轻链复制起始的结构。Quinn 和 Wilson^[12] 克隆和测序了雪雁 mtDNA 3.4kb 大小的序列, 证实了这一新的基因序列也存在于雁鸭类。Ramirez 等^[13] 对北京鸭 mtDNA 的 6478bp 大小的片段进行测序, 结果表明: 鸭和鸡具有相同的基因序列, 调控区的 5' 端连接 *tRNA^{Glu}* 和 *ND6* 基因, 并缺少在 *tRNA^{Asn}* 和 *tRNA^{Cys}* 基因间的发夹结构。此外, Wenink^[14] 对两种鹌鹑调控区的研究, Marshall^[15] 对雀形目雀科 4 种鸟类调控区序列研究表明, 鸡类 mtDNA 中这一新的基因序列在鸟类中是一个普遍现象。这个新的基因序列可能是来源于 mtDNA 基因转座 (transposition) 携带了 *tRNA^{Glu}* 和 *ND6* 基因, 或者相反是 *tRNA^{Pro}*、*tRNA^{Thr}* 和

Cytb 基因。鸟类 mtDNA 基因转座的现象在高等脊椎动物谱系中是最先发现的, 鸟类是适应飞翔、代谢水平较高的恒温动物, 很可能这种新的基因重排在自然选择中被保留下来, 而成为这一类群的基因特征。

2 鸟类线粒体 DNA 的多态性

近年来, 随着遗传学、特别是分子生物学的迅猛发展, 基于遗传物质 DNA 的多态性检测技术不断涌现, 如限制性片段长度多态性 (RFLP) 技术、DNA 指纹技术、微卫星标记技术等。PCR 技术的诞生, 使得不必进行分子克隆就可通过扩增直接测定基因序列成为现实。为此, 鸟类学家们开始应用 PCR 技术扩增 mtDNA 的某一基因片段, 分析其序列的多态性, 来研究鸟类种群间及近缘种间的遗传差异, 重建鸟类的系统发育关系及分类。因此, mtDNA 多态分析技术为研究鸟类种群遗传结构与差异提供了一种灵敏的检测方法, 是进化生物学和分类学研究手段的革命。

2.1 鸟类 mtDNA 限制性片段长度多态的分析

限制性片段长度多态性(RFLP)是指限制性内切核酸酶消化不同基因型的 DNA 后产生的酶切片段在长度和数量上的差异。它的分子基础是核苷酸序列出现碱基代换、插入、缺失及倒位等分子重排事件而导致限制性切点的缺失或获得。一般认为这是检查 DNA 随机序列的方法,其优点是快速、经济,结果也比较可靠,因此,尤其适用于大群体的遗传、进化研究。

最早报道鸟类 mtDNA 的 RFLP 工作是美国俄亥俄州大学的 Glaus,在他的博士论文中首次报道了日本鹌鹑、珍珠鸟、环颈雉和火鸡 mtDNA 的 RFLP 工作,并从家鸡 mtDNA 中选用 16S rDNA、ND6、*Cytb*、*ATPase6*、CO I、D-Loop 基因的 DNA 片段作为探针,与上述几种鸡形目鸟类的 mtDNA 进行 Southern 杂交,以探讨不同种类间的同源性关系,这项开创性工作一直被后人的研究工作所引证。1987 年,Shields 和 Wilson^[16]关于美洲 5 种鹅的 mtDNA 的 RFLP 分析,并参照化石资料提出美洲鹅的 mtDNA 进化速率为每百万年 2%。此外,Dittmann^[17]关于鸽形目 10 种鸟类 mtDNA 的 RFLP 分析,认为鸽形目鸟类 mtDNA 大小为 18.2~19.3kb,遗传距离从 5.46% 到 20.02%,与以往的研究工作差别较大。Ball 等^[18]报道的美国中南部 5 种鸟类 145 个个体的 mtDNA 分析结果表明,mtDNA 不但在种内表现出克隆多样性,而且遗传关系相近的 mtDNA 克隆在地理上常常是连续的,因而 mtDNA 的 RFLP 分析为进行动物地理学研究提供了灵敏的方法。国内有关鸟类 mtDNA 的研究,最早由吴鹤龄、林建生关于北京鸭的 mtDNA 报道,张亚平^[1]对锦鸡属的两个种白腹锦鸡和红腹锦鸡的 RFLP 研究。李庆伟^[19~23]从 90 年代初开展鸟类 mtDNA 分子进化的研究工作,共完成隶属 9 目 14 科 72 种鸟类 mtDNA 的 RFLP 和序列分析,其主要成果有:首次发现鸟类存在基因组大小的多态性(增大型和减小型);鸟类 mtDNA 有较快的进化速率;mtDNA 的变化特点在进化研究中具有选择性等等。

2.2 鸟类 mtDNA 基因序列分析

DNA 不仅是主要的遗传物质,同时也是生物进化史的重要记录者,由于 DNA 序列具有相对易于获取、易于分析等优点,所以 DNA 序列分析已成为生物系统与演化研究中最重要与最热门的工具之一。以 DNA 序列研究物种的进化关系,大致分两大步骤^[4]:(1) 根据研究的对象与目的,选择适当的基因或其他 DNA 区域,测定目标 DNA 片段的序列。对于近缘物种的研究,应选用进化速度比较快的区域;对于远缘物种,则应选用相对保守的区域。(2) 通过 DNA 同源序列的比较,采用基本的加权规则以及一定的系统重建途径与方法,如简约法、距离法、似然法等综合分析 DNA 序列,提取进化信息,构建分子系统树。

2.2.1 鸟类 mtDNA 中的细胞色素 *b* 基因

在对鸟类的 mtDNA 序列分析中,细胞色素 *b* (Cyto-

chrome *b*, *Cytb*) 基因的结构和功能在 mtDNA 的 13 个蛋白质编码基因中是被了解得最为清楚,且能用一些通用引物扩增,因而被广泛地用来进行系统进化研究。*Cytb* 基因含有 1143 个碱基,不发生缺失和(或)插入,碱基置换多数是沉默的,且很大程度上倾向于转换(transition)或颠换(transversion),并且密码子第三位点进化最快,而密码子的第二位点最保守。所以 *Cytb* 基因在不同的科、属、种显示出良好的系统关系。Kornegay 等^[24]对鸡形目 9 种鸟类的 *Cytb* 基因片段的研究表明:新大陆鹑比鸡形目其他种类更接近凤冠雉,这一结论与 DNA-DNA 分子杂交的结果是一致的。Helm-Bychowski 和 Cracraft^[25]对鸣禽类 3 科鸟类 *Cytb* 序列比较结果显示凤鸟科与园丁鸟科相比更接近鴉科。Seibold 和 Helbig^[26]报道了隼形目 14 种鸟类的 *Cytb*(1026bp)序列的比较研究,其中鹰科、秃鹫亚科 11 种,美洲鸢科 3 种,该资料提供的观点认为新大陆鸢不属于猛禽类,但是,种系发生的信息没有充分表明它们是接近鹞科还是接近鹰形目。Harlid 等采用 mtDNA 细胞色素 *b* 全序列的分析对 6 个目鸟类的种系发生关系的研究结果表明,雀形目鸟类是现代鸟类中最早分化的一个类群。Sheldon 等^[27]报道了燕科 17 种鸟类的 *Cytb* 序列分析,并与 DNA-DNA 分子杂交的结果相比较,得到了一致的燕科鸟类的系统发育关系。向余劲攻等^[28]测定了白腹锦鸡和红腹锦鸡的细胞色素 *b* 基因序列,在 21 个位点上出现变异,两者的遗传距离为 2.5%。推断出两种锦鸡的分化时间至少为 1.7 百万年。从而在分子水平上支持两种锦鸡为两个独立种。所以,鸟类线粒体 DNA 细胞色素 *b* 序列在解决亲缘关系较近的分类阶元的系统关系方面很有用,被认为是解决系统发育问题最可信的分子标记之一。

2.2.2 调控区(D-Loop 区)

鸟类调控区的 5' 端和 3' 端旁侧为 *tRNA^{Glu}* 和 *tRNA^{Phe}*, 而其它脊椎动物 mtDNA 调控区的 5' 端与 *tRNA^{Pro}* 相接,这个特殊的差异反映了鸟类线粒体基因组出现的 *tRNA^{Glu}* - ND6 基因转座。鸟类调控区的大小范围是从 1072bp(黑腹滨鹑)到 1240bp(绿雀),平均值为 1168bp,与之相比人的为 1122bp,小鼠 879bp,牛 910bp,爪蟾 2134bp^[29]。鸟类调控区序列大小差异是由于 5' 和 3' 区域有较小片段(1~20bp)插入和缺失及 3' 区域串联重复序列的数量变化造成的,调控区序列的大小差异是引起鸟类线粒体基因组长度变化的主要原因,由于调控区是非编码区,所以大片的插入和缺失不会造成生理上的危害。调控区是 mtDNA 分子中进化最快的一个区域,比 mtDNA 中的其他区域快 3~5 倍^[14],从进化和分子生物学的观点来看,这个区域是最复杂最具有价值,但却又是了解最少的部分。Quinn 和 Wilson^[12]对家鸡和鹌鹑 mtDNA 的 D-Loop 区测序研究表明:在这一区域中,有几个短的序列(F、D、C、BOX 和 CSB-1)是保守的,与哺乳动物相同,并且 CSB-1 位于 H 链复制区的附近,与 DNA 的复制相关,在调控区内,5' 和 3' 端的碱基突变率是最高的,中间

的部分比较保守。Quinn^[12]通过对雪雁调控区 178bp 的研究,发现了雪雁的两个分支在历史上的混合,与对整个基因组的 RFLP 的分析结果是一致的。调控区的序列研究还表明了鹈类全球范围的系统地理分布,黑腹滨鹬及部分翻石鹬的随机交配^[14,30]。Edwards^[31]对北美三个隔离的灰冠弯嘴鹬种群 mtDNA 的部分调控区进行序列(400bp)分析,以探讨在没有基因流动和单一的历史背景前提下不同地理种群 mtDNA 谱系的变化。随着研究的深入,调控区序列分析将对鸟类系统的重建起到不可替代的作用。

2.2.3 鸟类 mtDNA 中的 12S rRNA

12S rRNA 是鸟类线粒体两种同类 rRNA 中较小的一种,约 1kb 左右,为非蛋白质编码基因。鸟类 12S rRNA 是一个高度保守的基因片段,与人类和爪蟾相应基因的一级结构相比拥有 60%~70% 的同源性^[11],通常被用于分子进化和系统发生的研究。李庆伟^[20]在对猛禽类 8 种鸟类 12S rRNA 基因片段(203bp)的研究中发现,隼科和鸱鹟科种类均存在小的插入和(或)缺失(1 个碱基),而在鹰科种类间未见有插入和(或)缺失。Houde^[32]通过对鹤形目 17 种鸟类 12Sr RNA 的研究,从而阐明了鹤形目鸟类中一些有争议的问题。姜海英等^[33]对鹬科 5 种鸟类 mtDNA 的 12S rRNA 基因片段的 DNA 序列进行测定,实验结果与传统形态学论述存在一定的差异,与同工酶研究结果相同。以上的研究结果都表明,鸟类 mtDNA 中的 12S rRNA 存在小片段的插入和(或)缺失(1bp)且频率较高,在其他哺乳动物中这种现象很少发生。这种机制在鸟类进化过程中究竟是怎样产生的,在鸟类的进化中发挥着怎样的作用,对其二级结构又会产生怎样的影响,都有待于进一步研究探讨。

3 展 望

我们所研究的鸟类进化过程都已成为历史,我们不可能重建出绝对完整的历史。但以 mtDNA 来研究鸟类的起源分化、种内及种间的系统发生关系、群体的遗传结构及分类,对鸟类的系统重建起到了重要作用。近十年来,国内外有关鸟类分子进化的研究多集中在 mtDNA 单一基因的分析或辅以核基因部分序列的讨论^[34~36],此种方法虽然解决一些系统的理论问题,但是在源头上探讨起源和演化问题方面显得说服力不足。近年来国外有关鸟类线粒体基因组的基因排列顺序的保守性用于种系发生的研究越来越引起重视^[37,38]。许多鸟类存在 *Cytb-tRNA^{Thr}-tRNA^{Pro}* 和 *ND6* 之间的基因座(locus loci)互换,近来以 5 个完整的 mtDNA 序列和部分种类相关序列为依据提出的鸟类分子进化模型,为该领域的研究开创了新的途径,在比较基因排列顺序的基础上,分析已知基因的结构和功能,这样能更深入揭示基因数目和排列顺序变化所产生的生物学效应,从而真正解决基因起源、进化以及发育中的一系列重大问题。tRNA 基因种属性状基因簇进化含有生命早期痕迹,特别是线粒体

tRNA 基因的二级结构带有剪切信号,可标记某些 mtDNA 的多顺反子。因而,系统地研究 tRNA 个性元件以及基因组重排是进化生物学研究的热点和方向。

参 考 文 献 (References):

- [1] 张亚平,施立明. 两种锦鸡和环颈雉 mtDNA 的比较研究[J]. 动物学研究,1991,12(4):387~392.
- [2] 张英培. 分子分类的若干问题[J]. 动物学研究,1994,15(1):1~10.
- [3] 孙庆鹏,罗 静,黄顺友,向余劲功,张亚平. 从线粒体细胞色素 *b* 探讨长臀鳾属三个种分类与进化的关系[J]. 遗传,2000,22(6):379~384.
- [4] 张亚平. 从 DNA 序列到物种树[J]. 动物学研究,1996,17(3):247~252.
- [5] Brown W M. Evolution of animal mitochondrial DNA[M]. Evolution of Gene and Protein, (ed M Nei and R Koehn), 1983, 62~88, Sunderland, Mass: sinauer Associates.
- [6] 廖顺尧,鲁 成. 动物线粒体基因组研究进展[J]. 生物化学与生物物理进展,2000,27(5):508~511.
- [7] Gares R. Drosophila melanogaster mitochondrial DNA gene organization and evolutionary consideration[J]. genetic,1998,118(4):649~663.
- [8] Lee W J, Kocher T D. Complete sequence of a sea lamey(Petro-myzon marinus) mitochondrial genome; early establishment of the vertebrate genome organization[J]. Genetics,1995,139(2):837~887.
- [9] Desjardins P, Morais R. Sequence and gene organization of the chicken mitochondrial genome[J]. J Mol Evol,1990,212,599~634.
- [10] Quinn M T W. Molecular evolution of the mitochondrial genome[M]. Avian Molecular Evolution and Systematics,1997,3~28.
- [11] Desjardins P, Morais R. Nucleotide sequence and evolution of coding and noncoding regions of a quail mitochondrial genome [J]. J Mol Evol,1991,32:153~161.
- [12] Quinn T W, Wilson A C. Sequence evolution in and around the mitochondrial control region in birds[J]. J Mol Evol,1993,39:417~425.
- [13] Ramirez V, Savoies P, Morais R. Molecular characterization and evolution of a duck mitochondrial genome [J]. J Mol Evol, 1993,37:296~310.
- [14] Wenink P W, Baker A J, Tilanus M G J. Mitochondrial control region sequences in two shorebird species: the turnstone and the dunlin, and their utility in population genetic studies[J]. Mol. Biol. Evol, 1994, 11: 22~31.
- [15] Marshall H D, Baker A J. Structural variation and conservation in the mitochondrial control region of fringilline finches (Fringilla spp) and the greenfinch (Carduelis chloris) [J]. J Mol Biol Evol, 1997.

- [16] Shields G F, Wilson A C. Calibration of mitochondrial DNA evolution in geese[J]. *J Mol Evol*, 1987, 24: 212~217.
- [17] Dittmann D L, Zink R M. Mitochondrial DNA variation among phalaropes and allies[J]. *The Auk*, 1991, 108: 771~779.
- [18] Ball M. Phylogeographic population structure of red - winged blackbirds assessed by mitochondrial DNA[J]. *Biology and Evolution*, 1992, 4: 514~525.
- [19] 李庆伟. 分子和细胞生物学进展[M]. 南京: 南京师范大学出版社, 1996, 55~76.
- [20] 李庆伟, 陈宜峰, 张恒庆. 隼形目鹰科 4 种鸟类线粒体 DNA 研究[J]. *动物学研究*, 1996, 17(4): 477~482.
- [21] 李庆伟, 陈宜峰. 一个增大的鸟类线粒体基因组[J]. *动物学研究*, 1996, 17(4): 376, 384, 392.
- [22] 李庆伟, 林 津, 文 伟等. 鸢形目 8 种鸟类线粒体 DNA 多态性研究[J]. *动物学报*, 1998, 44: 94~101.
- [23] Li Q W, J Lin, S Li. Studies on the evolution of mitochondrial DNA in 11 species of Accipitridae[J]. *动物学报*, 2000, 46(2): 209~220.
- [24] Kornegay J R. Pathways of lysozyme evolution inferred from the sequence of cytochrome *b* in birds[J]. *J Mol Evol*, 1993, 37: 367~379.
- [25] Helm - Bychowski K, Cracraft J. Recovering phylogenetic signal from DNA sequence: relationships within the Corvine assemblage(class Aves) as inferred from complete sequence of the mitochondrial DNA cytochrome *b* gene [J]. *Mol Biol Evol*, 1993, 6: 1196~1214.
- [26] Seibold I, Helbig A J. Evolutionary history of new and old world Vultures inferred nucleotide sequence of the mitochondrial cytochrome *b* gene[J]. *Philos Trans R Soc Lond*, 1996, 1332: 163~178.
- [27] Sheldon H A. Comparison of cytochrome *b* and DNA hybridization data bearing on the phylogeny of swallows(*Aves*; *Hirundinidae*) [J]. *Mol Phylo and Evol*, 1999, 11(2): 320~331.
- [28] 向余劲攻, 杨 岚, 张亚平. 白腹锦鸡和红腹锦鸡的遗传分化[J]. *遗传*, 2000, 22(4): 225~228.
- [29] Barker A J, Marshall H D. Mitochondrial control region sequence as tool for understanding evolution[M]. *Avian Molecular Evolution and Systematics*, 1997, 51~82.
- [30] Wenink P W. Hypervariable control - region sequences reveal global population structuring in a long - distance migrant shorebird, the dunlin[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1993, 90: 94~98.
- [31] Edwards S V. Long - distance gene flow in a cooperative breeder suggested by genealogies of mitochondrial DNA sequence [J]. *Proc R soc Lond B*, 1993, 252: 177~185.
- [32] Houde P. Phylogeny and evolution of 12SrDNA in Gruiformes (Aves)[M]. *Avian Molecular Evolution and Systematics*, 1997, 121~158.
- [33] 姜海英, 陆佩洪, 李悦民. 鹎科五种鸟类线粒体 DNA 序列变化与亲缘关系的研究[J]. *遗传*, 2000, 22(1): 21~24.
- [34] Johnson P H, Clayton. Nuclear and mitochondrial genes contain similar phylogenetic signal for Pigeons and Doves (Aves; Columbiformes) [J]. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2000, 14(1): 141~151.
- [35] Hughes J M, Baler A J. Phylogenetic relationships of the Enigmatic Hoatzin resolved using mitochondrial and nuclear gene sequence[J]. *Mol Biol Evol*, 1999, 16(9): 1300~1307.
- [36] 李庆伟, 田春宇, 李 爽. 鹰科四种鸟类线粒体 DNA 差异和分子进化关系的研究[J]. *遗传*, 2001, 23(6): 529~534.
- [37] Jeffrey J B. Survey and summary animal mitochondrial genome [J]. *Nucleic Acids Research*, 1999, 27(8): 1767~1780.
- [38] Bensch S, Harlid A. Mitochondrial genomic rearrangements in songbirds[J]. *Mol Biol Evol*, 2000, 17(1): 107~113.

欢迎订阅《生物技术通报》

《生物技术通报》创刊于 1985 年,是中国农业部主管的,由中国农业科学院科技文献信息中心主办、中国农业科学院生物研究所和中国农学会高新技术农业应用专业委员会合办的国家级综合性科技刊物。主要报道国内外农、牧、林、渔及医学、食品、化工、环保等领域中生物技术研究的新进展、动态与成果。设有专家论坛、综述与专论、国际交流、实用技术、国外动态、国内信息、最新专刊、实验室与公司、文摘等栏目,报道内容新,信息量大。主要读者对象是生物技术科研和教学人员、主管部门管理人员、产业策划人员、风险投资者和高校师生。

《生物技术通报》还刊登与生物技术有关的各类广告及会议。

《生物技术通报》为双月刊,大 16 开,64 页,逢双月 26 日出版,每期定价 8 元,全年定价 48 元。

统一刊号:CN11-2396/Q,国际标准刊号:ISSN 1002-5464。

订阅办法:在当地邮局订阅,邮发代号为 18-92,全年价 48 元,也可直接向编辑部订阅(免邮费)

欲刊登广告的客户,请与《生物技术通报》编辑部联系

电话:010-68919908-2425 传真:010-68975103 E-mail:biotech@mail.caas.net.cn

地址:北京海淀区中关村南大街 12 号 邮编:100081 中国农科院文献中心《生物技术通报》编辑部

联系人:孙国凤