

# 从 12S rRNA 基因序列推测鹭科 13 种鸟类的系统发生关系\*

常 青 张保卫 金 宏 朱立峰 周开亚

(南京师范大学遗传资源研究所, 南京 210097)

**摘 要** 对鹭科 12 个种的线粒体 12S rRNA 基因全长约 975 bp 的序列进行了测定, 并从 GenBank 获得黄顶夜鹭 12S rRNA 基因全序列。比对后的序列长 993 bp, 含 363 变异位点, 288 个多态位点, 187 个简约信息位点。使用邻接法和最大简约法重建的分子系统树将 13 种鹭聚为 2 支: 第一支包括白鹭、中白鹭、大白鹭、池鹭、牛背鹭、苍鹭、草鹭、夜鹭、黄顶夜鹭, 第二支由黄苇鹡、黑苇鹡、栗苇鹡、大麻鹡组成。结果提示将鹭科分为鹭亚科和鹡亚科的传统观点是合理的, 不支持 Payne 将鹭科分为日鹭亚科 (Ardeinae)、夜鹭亚科 (Nycticracinae)、鹡亚科 (Botaurinae) 和虎鹭亚科 (Tigrisomatinae) 的观点。进一步的分析表明: 白鹭在系统演化中要早于大白鹭和中白鹭分支出来, 大白鹭和中白鹭与苍鹭、草鹭和牛背鹭间的亲缘关系较近, 而与白鹭较远, 支持 Sibley (1990) 将大白鹭和中白鹭作为独立的大白鹭属 (*Casmerodius*) 和中白鹭属 (*Mesophoyx*) 的建议: 黑苇鹡、栗苇鹡与黄苇鹡在系统发生中构成一单系群, 提示将黑苇鹡置于苇鹡属 (*Ixobrychus*) 是合适的 [动物学报 49 (2): 205~210, 2003]。

**关键词** 鹭科 12S rRNA 基因 系统发生关系

## Phylogenetic relationships among 13 species of herons inferred from mitochondrial 12S rRNA gene sequences\*

CHANG Qing ZHANG Bao-Wei JIN Hong ZHU Li-Feng ZHOU Kai-Ya

(Institute of Genetic Resources, College of Life Sciences, Nanjing Normal University, Nanjing 210097, China)

**Abstract** The phylogenetic relationships among 13 species of Ardeidae were assessed by mitochondrial 12S rRNA gene sequences. The alignment of the 12S rRNA gene totaled 993 nucleotide positions without gaps, including 363 variable sites, 288 polymorphic sites and 187 parsimony-informative sites. We reconstructed phylogenetic trees using MEGA and PAUP software, using the neighbor-joining and maximum parsimony method respectively. The 13 species of herons were grouped into two clades. The first clade contains 9 species, i. e. grey heron, purple heron, Chinese pond-heron, cattle egret, great egret, little egret, intermediate egret, black-crowned night-heron and yellow-crowned night-heron. The second clade contains 4 species, i. e. Eurasian bittern, Chinese little bittern, cinnamon bittern and black bittern. This supports the classification of the Ardeidae into two subfamilies, Ardeinae and Botaurinae, but does not support their classification into Ardeinae, Nycticracinae, Botaurinae and Tigrisomatinae. The little egret branched off prior to the divergence of great egret and intermediate egret. The great egret and intermediate egret are closer genetically to the grey heron, purple heron and cattle egret than to the little egret. The results support Sibley's (1990) classification of the large egret and intermediate egret in separate genera *Casmerodius* and *Mesophoyx* respectively. The black bittern has a closer relationship to the cinnamon bittern and Chinese little bittern, these three species forming a monophyletic group. This supports the placement of the black bittern in the genus *Ixobrychus* [Acta Zoologica Sinica 49 (2): 205 - 210, 2003].

**Key words** Ardeidae, 12S rRNA gene, Phylogenetic relationship

2002-06-20 收稿, 2002-11-10 修回

\* 中国人民解放军空军机场鸟机撞击防治研究项目和教育部“211工程”重点建设项目资助 [This research was funded by The Airport Bird Strike Control Project of PLA and the 211 Project of the Ministry of Education]

第一作者简介 常 青, 男, 36 岁, 博士, 副教授。研究方向: 生物多样性与动物分子系统学。E-mail: changq@njnu.edu.cn

© 2003 动物学报 Acta Zoologica Sinica

鹭科 (Ardeidae) 是鹤形目 (Ciconiforms) 中较为发达的一个科, 全球鹭科鸟类共有 20 属 65 种 (Sibley, 1990), 除了亚洲北部、美洲北部、南极洲及一些海岛外, 广布于世界各地。其中旧大陆分布有 13 属 44 种, 新大陆分布有 15 属 25 种。我国现有鹭科鸟类 20 种, 隶属两个亚科, 9 个属 (郑作新, 1994)。对鹭科鸟类的系统学, 长期以来主要基于生态学、形态特征和行为等方面的研究 (郑作新, 1997)。近年来, 亦有根据鹭类的骨骼特征, 利用数值分类法探讨其系统发生关系 (Payne, 1976; McCracken, 1998)。在分子水平上, Sheldon *et al.* (1987a, 1987b, 1995, 2000) 根据 scnDNA 杂交和 Cyt *b* 基因序列结果探讨了新大陆分布的鹭科 15 种鸟类的系统关系。目前对鹭科内一些种在属级分类单元上还存在争议 (郑作新等 1997; 张保卫等, 2002), 对旧大陆分布的鹭科鸟类尚未有分子系统学研究方面的报道。

线粒体 12S rRNA 基因因同时具有易变区与保守区, 可广泛应用于系统发生研究 (Kocher *et al.*, 1989; Mindell *et al.*, 1990; Simon *et al.*, 1994), 在鸟类已应用于麝雉 (*Opisthocomus hoazin*)、扁嘴鹈 (*Cascoroba cascoroba*)、海雀类及鹤类的系统发生和进化研究 (Hedges *et al.*, 1995; Houde *et al.*, 1997; Moum *et al.*, 1994; Zimmer *et al.*, 1994)。本文根据旧大陆分布的 12 种鹭科鸟类线粒体 12S rRNA 基因的全序列, 探讨它们的系统发生关系, 并为一些种的归属提供 DNA 分子证据。

## 1 材料和方法

### 1.1 实验材料

共采集鹭科鸟类 12 种, 共 28 个个体 (表 1)。

### 1.2 总 DNA 提取

取 -20 冻存的肌肉 0.05 g, 采用 SDS/蛋白酶 K 裂解, 酚氯仿抽提法提取总 DNA (常青等, 1999)。

### 1.3 引物设计

根据鸡 (*Gallus gallus*) 12S rRNA 基因及两端保守区基因序列 (Desjardins *et al.*, 1990), 设计了引物 L1246 (5'-ACA AAG CAT GGC ACT GAA GA TG-3'), H2296 (5'-CTT TCA GGT GTA AGC TGA ATG C-3'), L1742 (5'-GCT TCA AAC TGG GAT TAG ATA CCC CAC TAT-3'), H1800

(5'-AGC GTT TGT GCT CGT AGT TCT C-3'), 由上海生工 (Sangon) 公司合成。L 和 H 分别代表线粒体 DNA 的轻链和重链, 编号与鸡 mtDNA 序列位置相对应。

### 1.4 PCR 扩增及序列测定

用引物 L1246 与 H2296 扩增 12S rRNA 基因全序列, 扩增在 PTC-200 型 DNA 扩增仪 (MJ Research Inc.) 上进行。产物经 Wizard<sup>TM</sup> PCR Purification 试剂盒 (Promega) 纯化后分别用引物 L1246、L1742、H1800 和 H2296 进行序列测定。测序反应用 Prism<sup>TM</sup> BigDye Terminator Ready Reaction 试剂盒 (Applied Biosystem Inc.) 在 PE 2400 (Perkin Elmers) DNA 扩增仪和 ABI 310 型全自动遗传分析仪进行。

### 1.5 系统发生分析

序列用 Clustal X 软件 (Thompson *et al.*, 1997) 进行比对, 用邻接法 (Neighbor-joining method, NJ) 和最大简约法 (Maximum parsimony, MP) 重建系统发生树。邻接法分析用 MEGA 软件 (Kumar *et al.*, 2001) 进行, 构树时基于 Kimura 2-parameter 模型, 同时考虑颠换与颠换, 删除成对缺失数据。最大简约法分析用 PAUP 4.0 软件 (Swofford, 1998) 进行。系统树中分支的置信水平均用自引导检验 (Bootstrap test) 估计, 重复次数为 1 000 次。

## 2 结 果

### 2.1 12S rRNA 基因

获得了 12 种鹭类 12S rRNA 基因序列, 其中中白鹭的 2 个个体和大麻鸕的 2 个个体间各有 1 个碱基的差异, 池鹭、牛背鹭、白鹭、大白鹭、夜鹭和栗苇鸕的不同个体间未发现差异。合并黄顶夜鹭 (*Nyctanassa violacea*) 的序列 (GenBank 检索号为 U83713), 比对后除去缺失共有 993 个位点, 其中核苷酸变异位点 363 个, 多态位点 288 个, 简约信息位点 187 个。不同物种序列间碱基替代情况和基于 Kimura 2-parameter 模型校正后遗传距离见表 2。

从表 2 可以看出, 在鹭科 13 个物种中, 池鹭与大麻鸕间遗传距离最大, 为 0.150, 最小的为苍鹭和草鹭间, 只有 0.036。在鹭亚科中, 平均遗传距离为 0.086, 池鹭和黄顶夜鹭间最大, 为 0.121。在鸕亚科中, 平均遗传距离为 0.094, 黑鸕和大麻鸕间最大, 为 0.108。

表 1 本研究检测的物种  
Table 1 Species used in this study

种名 Species name	代码 Code	采集地点 Locality	标本号 Catalogue No.	GenBank 检索号 GenBank accession No.
苍鹭 ( <i>Ardea cinerea</i> )	Ac	江苏南京 (Nanjing, Jiangsu)	B001	AF407136
		江苏苏州 (Suzhou, Jiangsu)	B012	
草鹭 ( <i>Ardea purpurea</i> )	Ap	江苏南京 (Nanjing, Jiangsu)	B002	AF407137
池鹭 ( <i>Ardeola bacchus</i> )	Ab	江苏南京 (Nanjing, Jiangsu)	B008, B009, B011, B021	AF407138
牛背鹭 ( <i>Bubulcus ibis</i> )	Bi	江苏南京 (Nanjing, Jiangsu)	B004, B005, B006, B007	AF407144
白鹭 ( <i>Egretta garzetta</i> )	Eg	江苏南京 (Nanjing, Jiangsu)	B010, B015, B019, B022	AF407135
中白鹭 ( <i>Egretta intermedia</i> )	Ei1	江苏南京 (Nanjing, Jiangsu)	B003	AF407146
		江苏南京 (Nanjing, Jiangsu)	B013	AF407147
大白鹭 ( <i>Egretta alba</i> )	Ea	江苏海门 (Haimein, Jiangsu)	B045	AF407134
		浙江乐清 (Leqing, Zhejiang)	B063	
夜鹭 ( <i>Nycticorax nycticorax</i> )	Nn	安徽芜湖 (Wuhu, Anhui)	B014, B040	AF407145
栗苇鶉 ( <i>Ixobrychus cinnamomeus</i> )	Ic	江苏南京 (Nanjing, Jiangsu)	B021, B037	AF407143
黄苇鶉 ( <i>Ixobrychus sinensis</i> )	Is	江苏南京 (Nanjing, Jiangsu)	B027	AF407142
黑鶉 ( <i>Ixobrychus flavicollis</i> )	If	安徽宁国 (Ningguo, Anhui)	B043	AF407141
		江苏南京 (Nanjing, Jiangsu)	B018	
大麻鶉 ( <i>Botaurus stellaris</i> )	Bs1	江苏南京 (Nanjing, Jiangsu)	B024	AF407139
	Bs2	江苏苏州 (Nanjing, Jiangsu)	B036	AF407140

\* 属级分类单元依据郑作新等 (1994) [ Generic taxa follow Cheng Tso-Hsin. (1994) ]

表 2 鹭科 13 种鸟类 12S rRNA 基因碱基替代情况 (转换/颠换数, 上三角) 和  
模型校正后遗传距离 (Kimura 2-parameter 模型, 含转换与颠换, 下三角)

Table 2 Numbers of transitions/transversions (upper triangle) and genetic distance  
(Kimura 2-parameter model, transitions + transversions, lower triangle) for 12S rRNA gene  
of 13 species of Ardeidae with gaps deleted in each pairwise comparison of sequences

		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
1	Bs1		1/0	81/13	79/10	83/11	91/23	92/23	84/23	85/26	83/28	89/26	100/28	85/22	83/32	83/28
2	Bs2	0.001		82/13	78/10	82/11	90/23	91/23	83/23	84/26	82/28	88/26	101/28	86/22	84/32	84/28
3	If	0.106	0.108		54/9	62/8	77/22	78/22	76/20	75/23	78/25	76/23	87/24	72/23	76/27	85/21
4	Ic	0.101	0.099	0.069		62/7	83/21	84/21	81/19	76/22	74/24	81/22	98/25	71/18	77/27	78/23
5	Is	0.107	0.105	0.077	0.076		74/20	75/20	73/16	66/19	67/21	65/19	100/22	67/20	70/26	84/22
6	Ei1	0.131	0.130	0.112	0.119	0.106		1/0	36/6	40/7	39/9	44/7	80/13	78/14	73/21	83/14
7	Ei2	0.132	0.131	0.113	0.120	0.107	0.001		37/6	41/7	40/9	45/7	81/13	79/14	74/21	84/14
8	Ea	0.122	0.121	0.109	0.114	0.100	0.045	0.046		44/7	42/9	46/7	79/10	73/14	76/19	75/12
9	Ac	0.127	0.126	0.111	0.111	0.095	0.051	0.052	0.055		30/4	39/2	83/10	63/13	70/18	77/11
10	Ap	0.127	0.126	0.117	0.111	0.099	0.052	0.053	0.055	0.036		39/4	73/12	62/15	63/20	75/10
11	Bi	0.132	0.131	0.112	0.117	0.094	0.055	0.056	0.057	0.044	0.046		79/10	66/13	69/18	76/11
12	Ab	0.149	0.150	0.127	0.143	0.142	0.105	0.106	0.100	0.105	0.095	0.100		88/17	84/22	88/13
13	Nn	0.122	0.123	0.107	0.100	0.097	0.104	0.105	0.098	0.084	0.086	0.088	0.120		69/18	79/16
14	Nv	0.132	0.133	0.117	0.118	0.108	0.106	0.107	0.107	0.098	0.093	0.097	0.121	0.097		80/18
15	Eg	0.127	0.128	0.121	0.115	0.121	0.110	0.111	0.098	0.099	0.096	0.098	0.115	0.107	0.111	

\* Nv 为黄顶夜鹭 (Nv represents *Nyctanassa violacea*) 其它缩写的含义同表 1 (The meaning of the abbreviations is the same as those in Table 1)

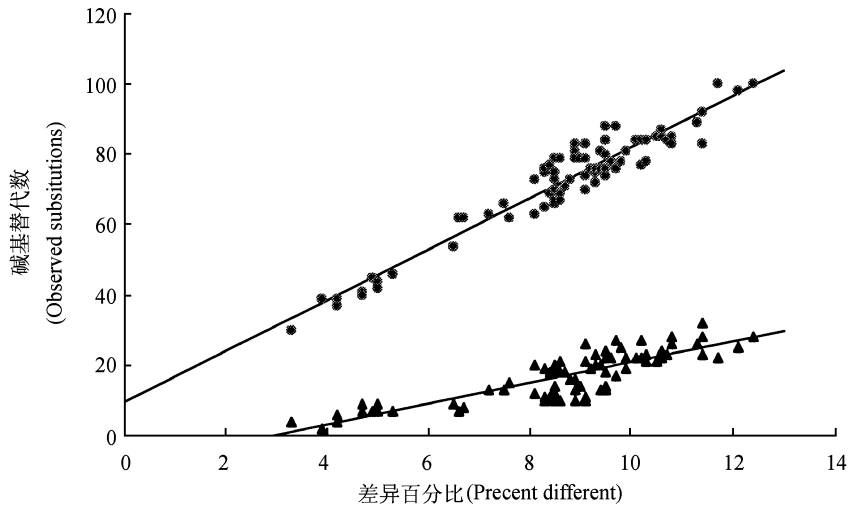


图1 鹭科鸟类 12S rRNA 碱基替代情况

Fig. 1 Patterns of substitutions among Ardeidae 12S rRNA gene

“○”为碱基转换数，“△”为碱基颠换数 [Transitions (○) or transversions (△) among pairwise comparisons of sequences from 13 species of Ardeidae plotted against percentage sequence difference] 直线分别为碱基替代数与差异百分比的回归线, 对转换  $r^2 = 0.92$ , 对颠换  $r^2 = 0.71$  [Regression line for both transitions (with a coefficient of determination,  $r^2$ , of 0.92) and transversions ( $r^2 = 0.71$ ) are shown].

图1显示了鹭科鸟类间碱基转换与颠换数随碱基差异变化的情况。从图中可以看出, 鹭科鸟类 12S rRNA 基因碱基变异是转换多于颠换, 且随着差异程度的增加, 碱基转换与颠换数均呈线性增加, 未出现饱和现象。

## 2.2 分子系统树的重建

重建的 13 种鹭科鸟类的系统发生树如图 2 所示。从图 2 可以看出, 鹭科 13 种鸟类分成 2 支, 第一支包括了 9 种鹭类, 第二支则由 4 种鵞类所组成。在 NJ 树中, 大白鹭和中白鹭构成一个单系群, 苍鹭、草鹭和牛背鹭构成另一个单系群, 两个单系群互为姐妹群。黄顶夜鹭、夜鹭、池鹭、白鹭先于它们分支出来, 但这 4 种鹭的系统发生关系不明。在 MP 树中, 夜鹭和黄顶夜鹭相聚, 是最早分出的一支, 然后分出的是白鹭和池鹭相聚的一支, 二支的自引导值都很低。大白鹭和中白鹭、苍鹭和草鹭则分别构成 2 个单系群, 互为姐妹群, 两者聚在一起后再与牛背鹭相聚, 为较晚分出的一支。NJ 树和 MP 树所示的 4 种鵞类系统发生关系很一致, 是单系的, 大麻鵞是在基部的一支。

## 3 讨论

传统分类将鹭科分为 2 个亚科: 鵞亚科 (Botaurinae) 和鹭亚科 (Ardeinae) (郑作新, 1964, 1994)。Payne (1976) 将鹭科分为 4 个亚科, 即日鹭亚科 (Ardeinae)、夜鹭亚科 (Nycticracinae)、鵞

亚科 (Botaurinae) 和虎鹭亚科 (Tigrisomatinae)。按 Payne 的分类体系, 本文研究的种类涉及其中的 3 个亚科: 日鹭亚科、夜鹭亚科和鵞亚科。从图 2 可以看出, 鹭科的 13 种鸟类在演化中较早分成鹭类和鵞类 2 支, 这与将鹭科分为鵞亚科 (Botaurinae) 和鹭亚科 (Ardeinae) 的传统观点是一致的。本研究结果不支持 Payne (1976) 将鹭科分为 4 个亚科的观点。

在 9 种鹭类中, 两种方法重建的系统发生树均反映出中白鹭、大白鹭、苍鹭、草鹭和牛背鹭拥有同一共同祖先, 为一单系群。其中大白鹭和中白鹭之间系统发生关系较近, 苍鹭与草鹭两者间关系也较近。牛背鹭在 NJ 树中与鹭属的苍鹭和草鹭互为姐妹群, 而在 MP 树中则表现与苍鹭、草鹭、大白鹭及中白鹭组成的单系群构成姐妹群。白鹭与池鹭的系统发生关系在不同的树中有所不同, 但均早于牛背鹭、苍鹭、草鹭、大白鹭及中白鹭分支出来。在 MP 树中, 白鹭与池鹭互为姐妹群, 分支晚于夜鹭和黄顶夜鹭的出现。而在 NJ 树中, 白鹭、池鹭、夜鹭和黄顶夜鹭彼此间的系统发生关系很难确定。因此, 有必要结合其它基因对池鹭、白鹭、夜鹭和黄顶夜鹭的系统发生关系进行分析。

长期以来, 国内学者将白鹭、大白鹭、中白鹭同置于白鹭属 (*Egretta*) (郑作新, 1964, 1994), 但本研究结果显示白鹭与大白鹭、中白鹭之间关系较远, 将这三者同置于白鹭属 (*Egretta*) 显然不

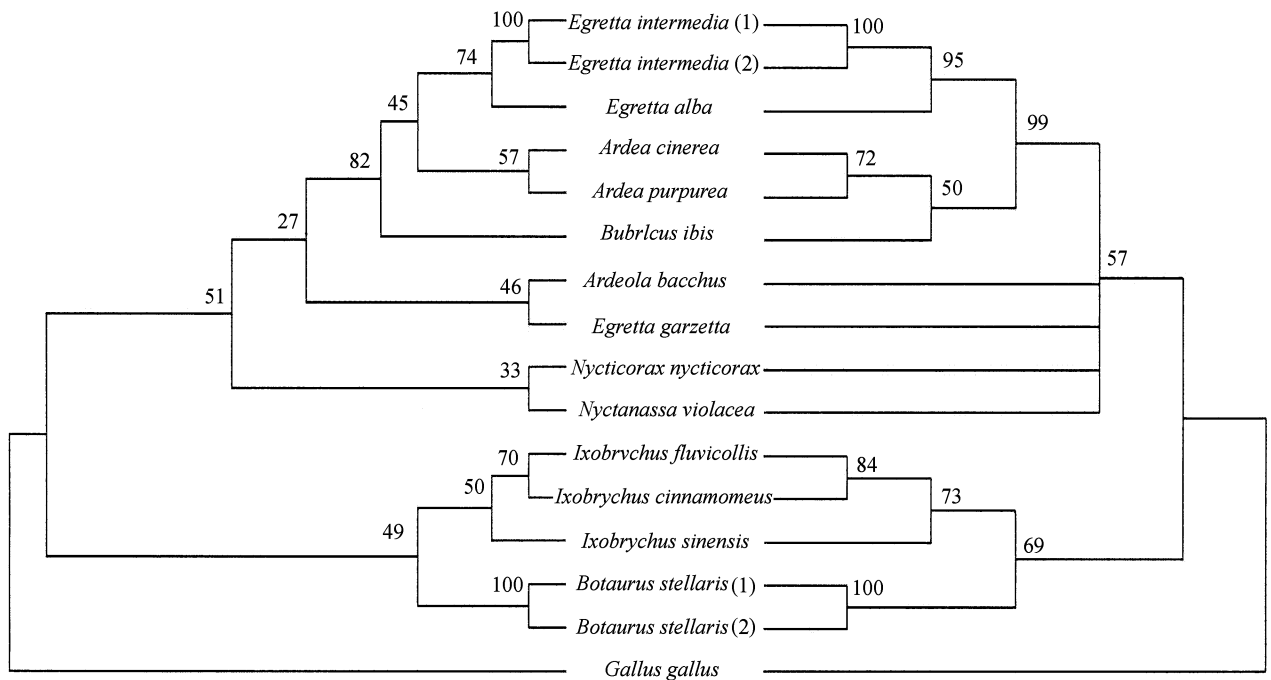


图 2 基于 12S rRNA 基因序列构建的鹭科 13 种鸟类的 MP 树 (左) 和 NJ 树 (右)

Fig. 2 The maximum parsimony tree (left) and neighbor-joining tree (right) resulting from analysis of the 12S rRNA gene sequences of Ardeidae

以鸡为外群, 支上数据为 1 000 个重复得到的自引导值 (*Gallus gallus* was the outgroup. Bootstrap values from 1 000 replications are indicated above branches)

合适。尽管 Hoyo *et al.* (1992) 的 DNA 实验结果维持大白鹭属于 *Egretta* 属的分类地位, 但我们的结果和 Sheldon (1987b, 2000)、MaCracken (1998) 等结果一致, 支持 Sibley (1990) 将大白鹭和中白鹭从 *Egretta* 属分出, 分别建立独立的大白鹭属 (*Casmerodius*) 和中白鹭属 (*Mesophoyx*)。

4 种鸕在系统树中构成了代表鸕类的一支, NJ 树和 MP 树均反映出鸕类在系统进化中形成了苇鸕和麻鸕两支, 这与将鸕类分成苇鸕属和麻鸕属相一致。黑鸕原隶属于 *Dupetor* 属, 近年有些学者将其并入 *Ixobrychus* 属 (Howard, 1980; 郑作新 1994)。本研究结果表明, 黑鸕在系统树中首先于栗苇鸕聚成一支, 然后与黄苇鸕聚在一起, 再与麻鸕类构成姐妹群, 提示将黑鸕置于 *Ixobrychus* 属是合适的。

## 参考文献 (References)

Chang, Q., K. Y. Zhou, Y. Q. Wang, Z. K. Zhang and X. Cao  
1999 RAPD analysis of genetic diversity and phylogenetic relationship of the Taihu pig. *Acta Genetica Sinica* 26 (5): 480 ~ 488. [常青, 周开亚, 王义权, 掌子凯, 曹霄 1999 太湖猪遗传多样性和系统发生的 RAPD 分析. 遗传学报 26 (5):

480 ~ 488.]  
Cheng, T. H. 1964 Systematic Index of Birds in China. Beijing: Science Press, 9 ~ 11. [郑作新 1964 中国鸟类系统检索. 北京: 科学出版社, 9 ~ 11.]  
Cheng, T. H. 1994 A Complete Checklist of Species and Subspecies of the Chinese Birds. Beijing: Science Press, 9 ~ 11. [郑作新 1994 中国鸟类种和亚种分类名录大全. 北京: 科学出版社 9 ~ 11.]  
Cheng, T. H., Y. G. Xu, Z. J. Zhao, H. Z. Zhou and F. L. Li  
1997 Fauna Sinica: Aves Vol. 1. Beijing: Science Press. 116 ~ 151. [郑作新, 徐延恭, 赵正阶, 周海忠, 李福来 1997 中国鸟类志 - 鸟纲, 第一卷. 北京: 科学出版社 116 ~ 151.]  
Desjardins, P. and R. Morais 1990 Sequence and gene organization of the chicken mitochondrial genome: a novel gene order in higher vertebrates. *J. Mol. Biol.* 212 (4): 599 ~ 634.  
Hedges, S. B., M. D. Simmons, M. A. M. van Dijk, G. Caspers, W. W. de Jong and C. G. Sibley 1995 Phylogenetic relationships of the hoatzin, an enigmatic South American bird. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 92: 11 662 ~ 11 665.  
Houde, P., A. Cooper, E. Leslie, A. E. Strand and G. A. Montano  
1997 Phylogeny and evolution of 12S rDNA in Gruiformes (Aves). In: Mindell, D. P. ed. Avian Molecular Evolution and Systematics. London: Academic Press, 121 ~ 158.  
Howard, R. and A. Moore 1980 A complete Checklist of the Birds of the World. London: Oxford University Press, 63 ~ 66.

- Kocher, T. D., W. K. Thomas, A. Meyer, S. V. Edwards, S. Paabo, F. X. Willabanca and A. C. Wilson 1989 Dynamics of mitochondrial DNA evolution in animals, amplification and sequencing with conserved primers. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **86**: 6 196 ~ 6 200.
- Kumar, S., K. Tamura, I. B. Jakobsen and M. Nei 2001 MEGA2: Molecular Evolutionary Genetics Analysis software. Tempe, Arizona, USA: Arizona State University.
- McCracken, K. G. and F. H. Sheldon 1998 Molecular and osteological heron phylogenies: sources of incongruence. *Auk* **115**: 127 ~ 141.
- Mindell, D. P. and R. L. Honeycutt 1990 Ribosomal RNA in vertebrates: evolution and phylogenetic applications. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **21**: 541 ~ 566.
- Moum, T., S. Johansen, K. E. Erikstad and J. F. Paitt 1994 Phylogeny and evolution of the auks (subfamily Alcinae) based on mitochondrial DNA sequence. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **91**: 7 912 ~ 7 916.
- Payne, R. B. and C. J. Risley 1976 Systematics and evolutionary relationships among the herons (Ardeidae). *Misc. Publ. Univ. Mus. Zool.* **150**: 1 ~ 115.
- Sheldon, F. H. 1987a Rates of single-cope DNA evolution in herons. *Mol. Boil. Evol.* **4**: 56 ~ 69.
- Sheldon, F. H. 1987b Phylogeny of herons estimated form DNA-DNA hybridization data. *Auk* **104**: 97 ~ 108.
- Sheldon, F. H., K. G. McCracken and K. D. Stuebing 1995 Phylogenetic relationships of the zigzag heron (*Zebrillus undulatus*) and white-crested bittern (*Tigriornis leucolophus*) estimated by DNA-DNA hybridization. *Auk* **112**: 672 ~ 679
- Sheldon, F. H., C. E. Jones and K. G. McCracken 2000 Relative patterns and rates of evolution in heron nuclear and mitochondrial DNA. *Mol. Boil. Evol.* **17** (3): 437 ~ 450.
- Sibley, C. G. and B. L. Monroe, Jr. 1990 Distribution and Taxonomy of Birds of the World. New Haven & London: Yale University Press, 302 ~ 310.
- Simon, C., F. Frati, A. Beckenbach, B. Crespi, H. Liu and P. Flook 1994 Evolution, weighting, and phylogenetic utility of mitochondrial gene sequences and compilation of conserved polymerase chain reaction primers. *Ann. Entomol. Soc. Am.* **87**: 651 ~ 701.
- Swofford, D. L. 1998 PAUP\*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (\* and other methods). Version 4. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates.
- Thompson, J. D., T. J. Gibson, F. Plewniak, F. Jeanmougin and D. G. Higgins 1997 The ClustalX windows interface: flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools. *Nucleic Acids Research* **24**: 4 876 ~ 4 882.
- Zhang, B. W., Q. Chang and F. W. Wei 2002 A review on taxonomic and systematic studies of Ardeidae. *Chinese Journal of Zoology* **37** (3): 84 ~ 88. [张保卫, 常青, 魏辅文 2002 鹭科鸟类分类及系统学研究进展. *动物学杂志* **37** (3): 84 ~ 88.]
- Zimmer, R., B. Erdtmann, W. K. Thomas and T. W. Quinn 1994 Phylogenetic analysis of the *Coscoroba coscoroba* using mitochondrial srRNA gene sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **3** (2): 85 ~ 91.