

# 鲟鱼类系统进化的研究现状

陈金平<sup>1,2</sup>, 孙大江<sup>1</sup>, 张树义<sup>2\*</sup>, 吴文化<sup>1</sup>

(1. 中国水产科学研究院黑龙江水产研究所, 哈尔滨 150070; 2. 中国科学院动物研究所)

**摘要:** 本文回顾了鲟鱼的分类、起源、骨骼系统发育、细胞遗传学的研究、线粒体部分基因的研究, 阐述近年来鲟鱼系统进化的研究现状, 从鲟鱼系统进化关系可以推测出尚未有核型报道的 *S. albus*、*S. suttkusi* 和 *P. hermanni* 3 种鲟鱼可能为四倍体, 讨论了当前鲟鱼类系统进化研究中存在的问题。

**关键词:** 鲟鱼; 系统进化

中图分类号: Q959.4 文献标识码: A 文章编号: 1000-7083(2004)04-0374-06

## Current Status on Phylogenesis Evolution Study of Sturgeons

CHEN Jin-ping<sup>1,2</sup>, SUN Da-jiang<sup>1</sup>, ZHANG Shu-yi<sup>2</sup>, WU Wen-hua<sup>1</sup>

(1. Heilongjiang River Fishery Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Harbin, Heilongjiang 150070; 2. Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences)

**Abstract:** The paper reviews the research on phylogenesis evolution of sturgeon, including taxonomy, origin, skeletal phylogenesis, cell genetics and partial mtDNA gene. The ploidy of *S. albus*, *S. suttkusi* and *P. hermanni* may be 4n according to phylogenesis of the family of Acipenseridae (sturgeon). Besides, some questions in this field are also discussed in the paper.

**Key words:** sturgeon; phylogenesis evolution

鲟鱼起源于泥盆纪(距今约 4.5~3.5 亿年前), 为软骨硬鳞下纲(CHONDROSTEI)中现仅存的唯一的目, 具有“活化石”之称, 对研究脊椎动物的起源和进化具有重要的理论意义。它们目前主要分布于欧亚和北美地区, 但近年来由于栖息环境的水污染、大型水利工程的兴建、以及过度捕捞等因素的影响, 野生鲟鱼资源数量急剧下降, 分布区逐渐减少。1998 年, 世界所有的鲟鱼种类均被列入濒危物种国际贸易公约附录 II。为恢复和保护鲟鱼资源, 中外学者对鲟鱼进行了大量科学研究<sup>[1-7]</sup>。在对鲟鱼系统进化的研究方面, 开展较多的工作主要是对鲟鱼形态学、生态学、细胞遗传学、线粒体的细胞色素 b 基因、D-loop 部分序列及其它一些基因的研究<sup>[8-12]</sup>。

鲟鱼包括鲟科和匙吻白鲟科, 其中鲟科(Acipenseridae)有 4 属约 24 种, 匙吻白鲟科(Polyodontidae)有 2 属 2 种。鲟科的属间关系和

种间关系均因生态习性和形态相似而不甚清楚, 除了匙吻白鲟科的匙吻鲟和白鲟与鲟科鱼类形态差别较大外, 有关鲟科鱼类种的划分问题一直存在争议<sup>[11-15]</sup>。这主要是由于鲟科鱼类分布范围较广, 导致有些种类的生态习性出现差异, 但它们的分类性状相似, 致使鲟鱼类命名时出现同物异名现象<sup>[16-18]</sup>。

## 1 鲟鱼类的分类现状

目前, 人们普遍认为世界现存的鲟形目鱼类有 26 种。Birstein 等<sup>[11]</sup>认为鲟属有 17 个现存种, 只有西伯利亚鲟 *A. baerii* 和尖吻鲟 *A. oxyrinchus* 两种鱼存在亚种。西伯利亚鲟是典型的河川洄游性种类, 在西伯利亚水系广泛分布。由于水域的互相隔离, 西伯利亚鲟出现一些生态、形态等方面的差异。最初, 西伯利亚鲟被分为两个亚种<sup>[15]</sup>, 但 Ruban 等<sup>[16]</sup>认为有 3 个亚种。Doukakis 等<sup>[17]</sup>用线粒体部分基因的序列分析西伯利亚鲟的 3 个亚种(*A. baerii baerii*,

收稿日期: 2004-03-15 基金项目: 国家基金委杰出青年基金资助项目(30025007); 中国科学院创新工程及其重要创新方向资助项目(KSCX 2-1-03) \* 通讯作者 Zhangsy@ioz.ac.cn

作者简介: 陈金平(1974~), 男, 博士研究生; 研究方向: 鱼类遗传学和分子生态学

*A. b. stenorrhynchus*, *A. b. baicalensis*) 和闪光鲟的 3 个亚种 (*A. stellatus stullatu*, *A. s. ponticus*, *A. s. donensis*) 时, 发现两种鲟鱼的 3 个亚种间均没有固定的遗传分化, 从遗传水平上不能支持它们划分为亚种。Keyvanfar 等<sup>[19]</sup>运用可溶性的鲟鱼籽酱蛋白区分俄罗斯鲟和波斯湾鲟, 但俄罗斯鲟 (*A. guldenstadti*) 与亚得里亚海鲟 (*A. naccarii*) 和波斯湾鲟 (*A. persicus*) 的形态非常相似, Birstein<sup>[11]</sup>认为亚得里亚海鲟和波斯湾鲟是俄罗斯鲟的不同亚种, 因为线粒体 D-loop 和细胞色素 b 基因分析表明三者的分化时间不长<sup>[6]</sup>。库页岛鲟 *A. medirostris mikadoi* 和北美洲中吻鲟 *A. medirostris* 在形态上几乎无法区分, 一直被认为是生活在不同地域的同一物种。Birstein<sup>[20]</sup>在研究两者的染色体时, 发现库页岛鲟的染色体数目是北美洲中吻鲟的两倍, 这样才认为两者是不同的物种。长期以来, 因为形态相似, 尖吻鲟 *A. oxyrinchus* 被认为是欧洲产的长吻鲟 *A. sturio* 的一个亚种<sup>[11]</sup>。但 Arnc<sup>[6]</sup>对其线粒体部分基因的研究后, 认为两者在鲟属内形成独立的进化枝, 构成姊妹群。Smith<sup>[22]</sup>报道美洲尖吻鲟 (*A. oxyrinchus*) 存在北部亚种 (*A. oxyrinchus oxyrinchus*) 和南部亚种 (*A. oxyrinchus desotoi*)。Ong 等<sup>[23]</sup>通过线粒体 DNA 的分析进一步支持了两者为尖吻鲟两个亚种的观点。

## 2 鲟鱼类的系统进化关系

### 2.1 关于鲟鱼类的起源

鲟鱼类是属于硬骨鱼还是软骨鱼类? 不同的学者曾有不同的观点<sup>[24,25]</sup>。由于鲟鱼类具有与鲨鱼相似的软骨化内骨骼、下腭悬骨、歪型尾以及神经解剖学上的独特特征, 很容易将鲟鱼类归入软骨鱼类。Müller 等<sup>[26]</sup>根据内骨骼的骨化程度将鱼类分为软骨硬鳞类、全骨类和硬骨鱼类三级的同时, 认为鲟鱼类应属于硬骨鱼类。随着研究的不断深入, Traquari<sup>[27]</sup>提出了鲟鱼类起源于古鲟类部分种类的观点, 尽管这一观点还没有找到直接的证据, 但这一有关鲟鱼类单起源的学说已被广泛认可。

### 2.2 骨骼系统发育的研究

William 等<sup>[18,28-30]</sup>从鲟形目鱼类各属所具有的骨骼特征中归纳出 33 个不同的形态, 并基于这些数量化的特征, 按照鲟科和匙吻白鲟科所具有的共同衍征, 建立起这两科鲟鱼类不同属之间的进化关系 (包括现存和化石种类)。(图 1)

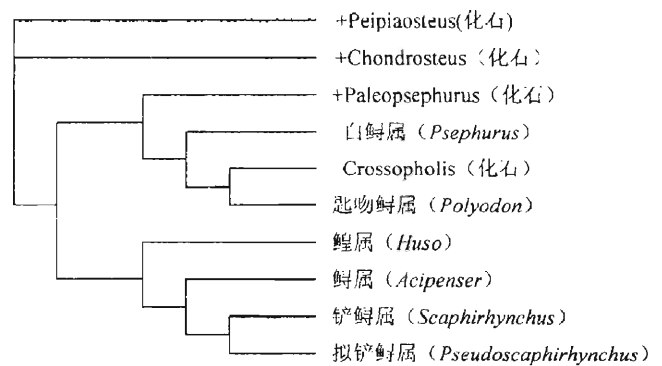


图 1 鲟鱼类各属之间的进化关系

Fig. 1 Evolutionary relationships among different genera of sturgeon

### 2.3 细胞遗传学的研究

现存的 26 种鲟鱼中, 22 种有染色体数目或 DNA 含量的数据。根据已有的数据可知, 鲟形目中匙吻白鲟科的白鲟属、匙吻鲟属和鲟科的鳊属、铲鲟属、拟铲鲟属的种类均为四倍体, 染色体数约为  $4n \approx 120$ , DNA 含量约为 4.00pg; 而鲟属鱼类的核型变化较大, 不同种类之间染色体数和 DNA 含量主要存在 4 种不同的类型<sup>[31-34]</sup>。Birstein 等<sup>[9]</sup>根据鲟形目鱼类的细胞遗传学提出鲟形目鱼类染色体倍性进化的示意图, 说明现存鲟鱼类主要为四、八、十六倍体。这些现存的多倍体鲟鱼类均起源于四倍体的化石祖先, 鲟形目鱼类先后经历了 4 次倍性的加倍过程, 逐渐演变成现在的倍性多样化格局。(图 2)

### 2.4 线粒体的研究

以鲟鱼类线粒体为材料研究鲟鱼类进化关系的报道相对较多<sup>[35-40]</sup>, 且主要集中在对鲟鱼类线粒体的 D-loop 部分序列 (441bp)、细胞色素 b、12s rRNA、16s rRNA 等基因的研究。图 3、4 是分别用包括亚洲、欧洲、北美的几乎全部的鲟鱼类的线粒体 D-loop 部分序列 (均为从 GenBank 数据库中下载), 以与鲟形目鱼类亲缘关系相对较近且更原始的多鳍鱼 (*Polypterus ornatipinnis*) 为外群, 利用 PAUP 软件建立的系统进化树 (MP 和 NJ)。从图 3、4 中可以看出, 现存鲟鱼类可以划分为 5 个单系群, 分别为铲鲟属、匙吻白鲟科的匙吻鲟属和白鲟属、以及鲟属和鳊属分化的 3 个类群, 这与传统的分类有一些差异<sup>[18]</sup>。鲟属鱼类亲缘关系较复杂, 形成 3 个不同的进化类群。结合鲟鱼染色体倍性, 可以看出: 鲟属鱼类中四倍体的种类, 除 *A. sturio* 和 *A. oxyrinchus* 构成单系群外, 其它四

倍体鲟鱼与部分八倍体鲟鱼(如 *A. naccarii*) 构成姊妹群后形成单系群, 而另一部分八倍体鲟鱼(如 *A. transmontanus*) 单独构成单系群, 而十二倍体的短吻鲟 *A. brevirostrum* 和十六倍体的库页岛鲟 *A. mikadoi* 分别与不同单系群的八倍体鲟鱼构成姊妹群。这说明八倍体鲟鱼的染色体倍性进化时间可能存在差异或倍性有不同的形成机理, 十二和十六倍体的鲟鱼起源于八倍体鲟鱼种类。从 D-

loop 所构建的鲟鱼系统进化树中还可以看出, 尚未有核型分析报道的 *S. albus*、*S. suttkusi* 和 *P. hermanni* 3 种鲟鱼均与四倍体鲟鱼聚在一起, 初步可以推测这 3 种鲟鱼可能为四倍体。鳇属鱼类不能形成独立的进化枝, 而是介于鲟属鱼类之间。其中铲鲟属、匙吻白鲟科的白鲟属和匙吻鲟属均形成独立的进化类群, 拟铲鲟属构成鲟属内部的进化分枝。

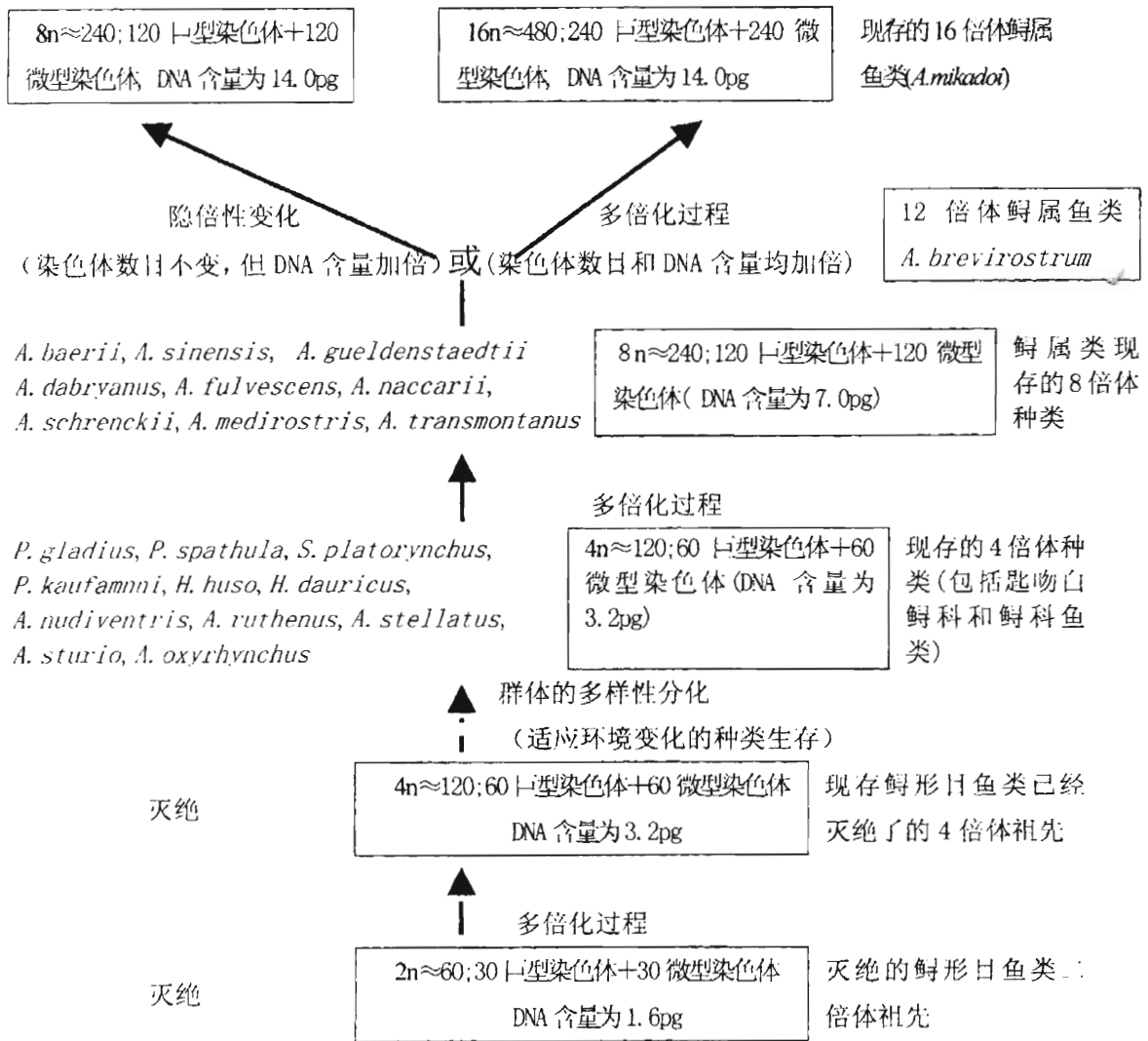


图 2 鲟鱼类染色体倍性的进化过程  
Fig.2 Chromosomes ploidy evolution of sturgeon fishes

图 3、4 的分子系统树均经过了 1000 次的 bootstrap 检测, 其中 25 种鲟鱼 D-loop 部分基因序列均来自 Genbank: *Polyodon spathula*: AF402865; *Acipenser mikadoi*: AF402866; *A. mediros*:

AF402843; *A. breviro*: AF402848; *A. gueldenstaedti*: AF402857; *A. sturio*: AF402849; *A. naccarii*: AF402852; *A. baerii*: AF402844; *A. ruthenus*: AF402846; *A. stellatus*: AF402845; *Huso*

*huso*: AF402859; *A. oxyrhynchus*: AJ249670;  
*A. persicu*: AF402842; *A. fulvescens*: AF402847;  
*A. sinensis*: AF402854; *A. dabryanus*: AF362129;  
*A. schrenckii*: AF402850; *H. dauricus*: AF402858;  
*Pseudoscaphirhynchus kaufmanni*: AF402861;

*P. hermanni*: AF402860; *Psephurus gladius*:  
 AF402866; *A. nudiventris*: AF402853;  
*A. transmontanus*: AF402855; *Scaphirhynchus pla-*  
*torhynchus*: AF402863; *S. albus*: AF402864;  
*Polypterus ornatipinnis*: AP004351

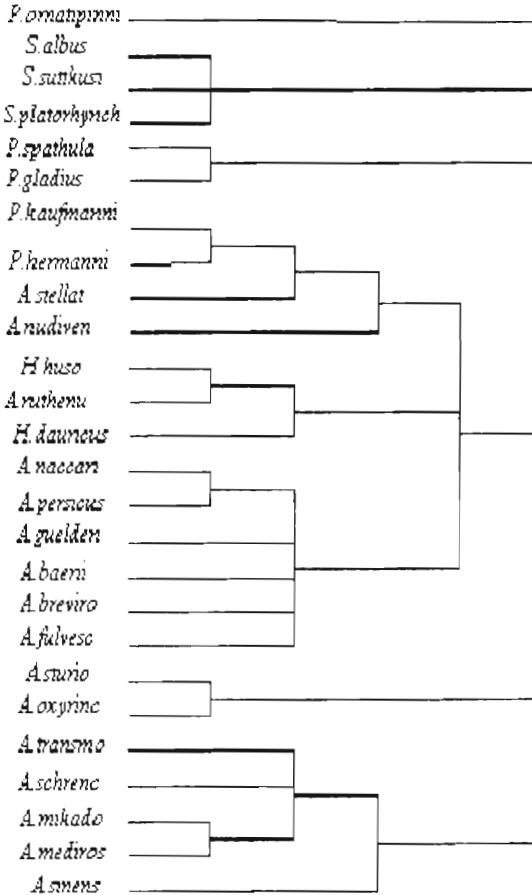


图 3 D-loop 构建的鲟鱼类 MP 系统进化树  
 Fig.3 MP parsimony tree based on partial  
 sequence of mtDNA D-loop regions  
 from 25 species of sturgeon

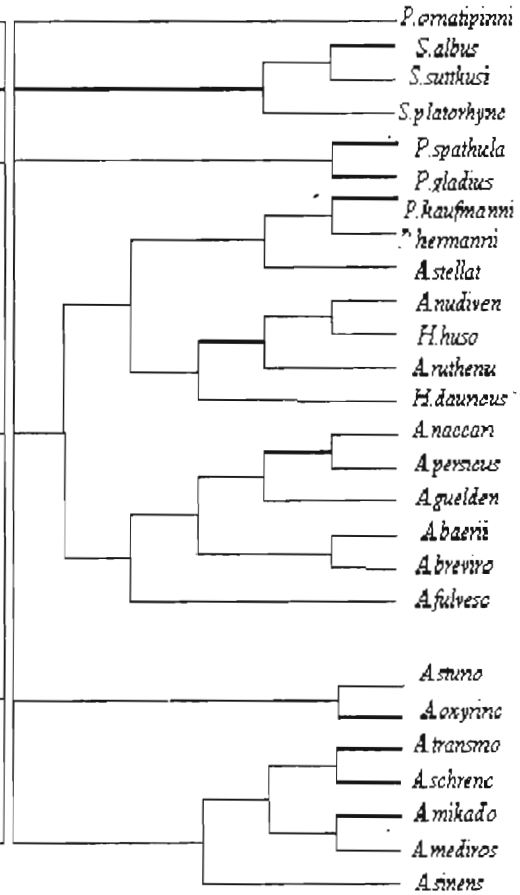


图 4 D-loop 构建的鲟鱼类 NJ 系统进化树  
 Fig.4 NJ parsimony tree based on partial  
 sequences of mtDNA D-loop regions  
 from 25 species of sturgeon

### 3 讨论

由线粒体 D-loop 部分序列 (441bp) 给出的鲟鱼系统进化树与传统的分类观点有差异, 尤其是鲟属鱼类分歧较明显。但这恰好与鲟属鱼类染色体倍性多样性相一致, 四倍体鲟属鱼类之间亲缘关系较近, 八倍体种类形成两大类群; 其中一部分八倍体种类与四倍体种类构成姊妹群, 而另一部分八倍体鲟鱼种类单独构成单系群, 这可能说明了八倍体鲟鱼类核型多倍性的进化时间不同或倍性的不同形成机理, 此外, 从图 3 和图 4 中鲟鱼进化关系图中可以初步推测出尚未有染色体报道的鲟鱼 *S. albus*、

*S. suttkusi* 和 *P. hermanni* 应为四倍体, 这还有待于进一步验证。鲟属鱼类出现遗传多样性的原因可能主要与鲟属鱼类的广布性及其在生态习性上有较大的变异相关, 例如, 鲟属鱼类种类多, 分布范围很广, 遗传多样性丰富, 不同种群之间的变异显著。

鲟鱼是一群古老的软骨硬鳞鱼, 生存适应范围广, 进化历史悠久, 是研究脊椎动物进化过程的重要试验材料。但在研究鲟鱼系统遗传进化时, 当前的许多研究由于取材不能包括所有的鲟鱼种类, 大多数研究仅局限于生存在同一生态环境的鲟鱼和传统分类上存在分歧的种类, 因此对研究鲟鱼类系统

进化有一定的局限性。另外,由于现存的鲟鱼均为多倍体起源,同一环境中生存的不同种类互配生育的可能性很大,同一水域常同时存在有不同鲟鱼的杂交种,这无疑增加了试验取材的难度,也给鲟鱼类的系统进化研究带来不确定因素。

当前,研究鲟鱼的分子进化主要集中于线粒体的部分基因。我们认为,鲟鱼具有许多软骨鱼类和硬骨鱼类的特征,研究这些软骨硬鳞鱼类的系统进化对了解软骨鱼类和硬骨鱼类的分化以及鱼类的亲缘关系有重要作用。因此,在研究鲟鱼类的进化时,应运用包括分子标记在内的不同方法,集中研究鲟鱼类一些原始特征的系统进化,这对探讨脊椎动物的起源和器官系统的演化均具有重要的意义。

#### 4 参考文献

- [1] James RB, Karen B, Andrew TB, *et al.* Length variation, heteroplasmy and sequence divergence in the mitochondrial DNA of four species of sturgeon (*Acipenser*) [J]. *Genetics*, 1996, 142: 525~535.
- [2] Fontana F, Lanfredi M, Chicca M, *et al.* Fluorescent in situ hybridization with rDNA probes on chromosomes of *Acipenser ruthenus* and *Acipenser naccarii* (Osteichthyes, Acipenseriformes) [J]. *Genome*, 1999, 42: 1008~1012.
- [3] Lin C S, Sun Y L, Liu C Y, *et al.* Complete nucleotide sequence of pig (*Sus scrofa*) mitochondrial genome and dating evolutionary divergence within Artiodactyla [J]. *Gene*, 1999, 236: 107~114.
- [4] Jeannette K, Paul A F, Cavender T M. Phylogenetic relationships of the north American sturgeons (Order Acipenseriformes) based on mitochondrial DNA sequences [J]. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2000, 16 (1): 64~72.
- [5] Arne L, Bernie M, Lutz D, *et al.* Heteroplasmy in the mtDNA control region of sturgeon (*Acipenser*, *Huso* and *Scaphirhynchus*) [J]. *Genetics*, 2000, 156: 1933~1947.
- [6] Congiu L, Dupanloup I, Patarnello T, *et al.* Identification of interspecific hybrids by amplified fragment length polymorphism: the case of sturgeon [J]. *Molecular Ecology*, 2001, 10: 2355~2359.
- [7] Zhang SM, Wu Q J, Zhang Y P. On the taxonomic status of Yangtze sturgeon, Asian and American green sturgeon based on mitochondrial control region sequences [J]. *Acta Zoologica Sinica*, 2001, 47 (6): 632~639.
- [8] Birstein V J, Hanner R, Desalle R. Phylogeny of the Acipenseriformes: cytogenetic and molecular approaches [J]. *Environment Biology of Fish*, 1997, 48: 127~155.
- [9] Birstein VJ, Desalle R. Molecular phylogeny of Acipenserinae [J]. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 1998, 9 (1): 141~155.
- [10] Birstein VJ, Poukakis P, Desalle R. Molecular phylogeny of Acipenseridae: Nonmonophyly of Scaphirhynchinae [J]. *Copeia*, 2002, (2): 287~301.
- [11] Birstein VJ, William EB. How many species are there within the genus *Acipenser*? [J]. *Environmental Biology of Fishes*, 1997, 48: 157~163.
- [12] Birstein VJ. Sturgeon and paddlefishes: threatened fishes in need of conservation [J]. *Conservation Biology*, 1993, 7 (4): 773~787.
- [13] Doukakis P, Birstein VJ, Desalle R, *et al.* Failure to confirm previous identification of two putative museum specimens of the Atlantic sturgeon, *Acipenser sturio*, as the Asiatic sturgeon, *A. naccarii* [J]. *Marine Biology*, 2000, 136: 373~377.
- [14] Birstein VJ, Phaedra D, Rob D. Polyphyly of mtDNA lineages in the Russian sturgeon, *Acipenser gueldenstaedtii*: forensic and evolutionary implications [J]. *Conservation Genetics*, 2000, 1: 81~88.
- [15] Sokolov LI, Vasil'ev VP. *Acipenser baerii* Brandt, 1869 [J]. *Freshwater Fishes of Europe*, 1989, 1 (2): 263~284.
- [16] Ruban GI. Species structure, contemporary distribution and status of the Siberian sturgeon *Acipenser baerii* [J]. *Environmental Biology of Fishes*, 1997, 48: 221~230.
- [17] Doukakis P, Birstein VJ, Ruban GI, *et al.* Molecular genetic analysis among subspecies of two Eurasian sturgeon species, *Acipenser baerii* and *A. stellatus* [J]. *Molecular Ecology*, 1999, 8: S117~S127.
- [18] William EB, Eric KF, Lance G. An overview of Acipenseriformes [J]. *Environmental Biology of Fishes*, 1997, 48: 25~71.
- [19] Keyvanfar AD, Rochu J, Fine M. Comparative study of sturgeon oocyte soluble proteins by isoelectric focusing [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 1988, 90B (2): 393~396.
- [20] Birstein VJ. Is *Acipenser medirostris* one or two species? [J]. *Sturgeon Quart.* 1993b, 1 (2): 8.
- [21] Magnin E, Beaulieu G. Etude morphométrique comparée de 1' *Acipenser oxyrhynchus* Mitchill du Saint Laurent et de 1' *Acipenser sturio* Linne de al Gironde [J].

- Nature Canada, 1963, 90: 5~38.
- [22] Smith T I J. The fishery, biology, and management of Atlantic sturgeon, *Acipenser oxyrinchus* in North America[J]. Environmental Biology of Fishes, 1985, 14: 61~72.
- [23] Ong T L, Staile J, Wirgin I, *et al.* Genetic divergence *Acipenser oxyrinchus oxyrinchus* and *A. o. desotoi* as assessed by mitochondrial DNA sequencing analysis[J]. Copeia, 1996, 2: 464~469.
- [24] Norris H W. Observations upon the peripheral distribution of the cranial nerves of certain ganoid fish (*Amia*, *Lepidosteus*, *Polyodon*, *Scaphirhynchus* and *Acipenser*) [J]. Journal of Comparative Neurology, 1925, 39: 345~416.
- [25] Sewertzoff A N. The place of the cartilaginous ganoids in the system and the evolution of the Osteichthyes[J]. Journal of Morphology, 1925, 38: 105~155.
- [26] Müller J. On the structure and characters of the Ganoidei and on the natural classification of fish[J]. Scient Mem (English translation of Müller 1844), 1846, 4: 499~542.
- [27] Traquair RH. Notes on chondrosteus acipenseroides [J]. Geology Magazine, 1887, 4: 248~257.
- [28] Wills PS, Robert JS, Roy H, *et al.* Differentiation of pallid sturgeon and shovelnose sturgeon using an index based on meristics and morphometrics[A]. American Fisheries Society Symposium[C], 2001: 249~258.
- [29] Grande L, Bemis WE. Osteology and phylogenetic relationships of fossil and recent paddlefishes (Polyodontida) with comments on the interrelationships of Acipenseriforms[J]. The Journal of Vertebrate Paleontology, 1991, 11 (Supplement1): 1~121.
- [30] Findeis EK. Osteology and phylogenetic interrelationships of recent sturgeons[M]. Sturgeon Biodiversity and Conservation, Kluwer Academic Publishers, The Netherlands, 1997: 73~126.
- [31] Birstein V J, Andrei I P, Boris F G. DNA content in Eurasian sturgeon species determined by flow cytometry [J]. Cytometry, 1993, 14: 377~383.
- [32] Song S Q, Liu H B, Sun D J, *et al.* The karyotype and cell DNA contents of Amur sturgeon (*Acipenser schrenckii*) [J]. Genetics, 1997, 19 (3): 5~8. [宋苏祥, 刘红柏, 孙大江, 等. 施氏鲟的核型及 DNA 含量的研究 [J]. 遗传, 1997, 19 (3): 5~8.]
- [33] Zhang SM, Yan Y, Dun H, *et al.* Genome size, ploidy characters of several species of sturgeons and paddlefishes with comment on cellular evolution of Acipenseriformes [J]. Acta Zoologica Sinica, 1999, 45 (2): 200~206. [张四明, 晏勇, 邓怀, 等. 几种鲟鱼基因组大小、倍性的特征及鲟形目细胞进化的探讨 [J]. 动物学报, 1999, 45 (2): 200~206.]
- [34] Fontana F. Chromosomal nucleolar organizer regions in four sturgeon species as markers of karyotype evolution in Acipenseriformes (Pisces) [J]. Genome, 1994, 37: 888~892.
- [35] Zhang SM, Zhang YP, Zheng XZ, *et al.* Molecular phylogeny of twelve species of Acipenseriformes inferred from mtDNA ND4L and ND4 genes sequences analysis [J]. Sciences in China (Series C), 1999, 29 (6): 608~614. [张四明, 张亚平, 郑向忠, 等. 12 种鲟形目鱼类 mtDNA ND4L-ND4 基因的序列变异及其分子系统学 [J]. 中国科学 (C 辑), 1999, 29 (6): 607~614.]
- [36] Joseph S, John R W, Frank P, *et al.* Stock structure and homing fidelity in Gulf of Mexico sturgeon (*Acipenser oxyrinchus desotoi*) based on restriction fragment length polymorphism and sequence analysis of mitochondrial DNA [J]. Genetics, 1996, 144: 767~775.
- [37] Miracle AL, Campton DE. Tandem repeat sequence variation and length heteroplasmy in the mitochondrial DNA D-Loop of the threatened Gulf of Mexico sturgeon, *Acipenser oxyrinchus desotoi*[J]. Journal of Heredity, 1995, 86: 22~27.
- [38] Buroker NE, Brown JR, Gilbert TA, *et al.* Length heteroplasmy of sturgeon mitochondrial DNA: An illegitimate elongation model[J]. Genetics, 1990, 124: 157~163.
- [39] Brown J R, Beckenbach A T, Smith M J. Mitochondrial DNA length variation and heteroplasmy in populations of white sturgeon (*Acipenser transmontanus*) [J]. Genetics, 1992, 132: 221~228.
- [40] Liu FR, Michael MM, Nicole PF, *et al.* Molecular and morphological supertrees for eutherian (Placental) mammals[J]. Science, 2001, 291: 1786~1789.