

# 鸟类形态特征的同质性比较

郑雪星<sup>①②</sup> Per G. P. Ericson<sup>③\*</sup> 屈延华<sup>②\*</sup>

① 中国科学技术大学生命科学与医学部 合肥 230026; ② 中国科学院动物研究所动物进化与系统学院重点实验室  
北京 100010; ③ 瑞典自然历史博物馆 瑞典斯德哥尔摩 50007

**摘要:** 鸟类作为脊椎动物中的主要类群之一, 其内部演化关系一直是动物学研究的重点。形态特征及分子特征在推断鸟类内部类群间的系统发育关系时被广泛应用, 但长久以来受制于同质性的影响, 不同形态特征难以得到一致的系统发育关系。随着基因组测序技术及分析方法的快速发展, 基于大量 DNA 序列数据所建的物种树成为领域内普遍认可的鸟类系统发育关系。在此基础之上, 重新挖掘形态特征的研究价值成为可能。本研究基于 Prum 发表于 2015 年的鸟类科级水平系统发育树, 比较了不同形态特征同质性水平的差异, 讨论了形态特征对于提高分子特征系统发育信号及分子树支持率的作用。研究发现, 不同种类形态特征的同质性水平存在显著的差异, 以一致性指数为标准, 杂项特征 (包括神经、肌腱及肠道的特征) 的得分显著高于骨学特征和肌学特征 ( $P < 0.01$ ), 颅骨特征的得分显著高于非颅骨、躯干及腿部特征的得分 ( $P < 0.05$ ); 加入形态特征能够显著提高分子特征的系统发育信号 ( $P < 0.05$ ), 也提高了分子树的支持率。综上所述, 不同的形态特征在同质性水平的得分上具有显著差异, 在分子特征上加入形态特征既能够提高分子特征的系统发育信号, 也能够提高分子树的支持率。

**关键词:** 形态特征; 同质性水平; 一致性指数; 系统发育信号; 支持率

**中图分类号:** Q959 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2024) 03-321-16

## Patterns of Variation in Levels of Homoplasy of the Avian Morphological Characters

ZHENG Xue-Xing<sup>①②</sup> Per G. P. Ericson<sup>③\*</sup> QU Yan-Hua<sup>②\*</sup>

① *University of Science and Technology of China, Hefei* 230026; ② *Key Laboratory of Zoological Systematics and Evolution, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing* 100101, China; ③ *Department of Bioinformatics and Genetics, Swedish Museum of Natural History, Stockholm* 50007, Sweden

**Abstract: [Objectives]** As one of the major groups of vertebrates, the evolutionary relationship of birds has been one of the main focuses of ornithological research. Morphological and molecular characters have been widely used to infer phylogenetic relationships in birds, but morphological characters have long been limited by homoplasy, making it difficult to draw consistent conclusions about phylogenetic relationships. However,

**基金项目** 国家自然科学基金重点国际 (地区) 合作项目 (No. 32020103005);

\* 通讯作者, E-mail: per.ericson@nrm.se, quyh@ioz.ac.cn;

**第一作者介绍** 郑雪星, 女, 硕士研究生; 研究方向: 动物学; E-mail: snowstarzheng@mail.ustc.edu.cn.

收稿日期: 2023-06-01, 修回日期: 2023-12-23 DOI: 10.13859/j.cjz.202423108

benefiting from the molecular data and sophisticated analysis methods, we have gradually reached a consensus on the phylogenetic relationships of birds in recent years. On this basis, it is necessary to re-explore the research value of the neglected morphological data. Therefore, we aim to investigate whether there is a significant difference in the level of homoplasy of different kinds of morphological characters. We proceed to exploring the role of morphological characters with a low level of homoplasy in improving the phylogenetic signals of the molecular data and the level of support on the molecular tree. **[Methods]** Based on a reliable molecular phylogenetic tree by Prum published in 2015 (Prum tree) and an avian morphological dataset by Livezey & Zusi published in 2006 (Livezey & Zusi morphological data), we mapped the Livezey & Zusi morphological data to the Prum tree using PAUP\* 4.0a and calculated the score for the level of homoplasy. We performed the Mann-Whitney  $U$  test to explore whether morphological characters are significantly different in their levels of homoplasy. Additionally, we performed a principal component analysis to determine if there was an interconnection between the morphological characters of homoplasy. Lastly, we added the filtered low homoplasy level morphological characters (specifically those with a  $CI \geq 0.5$  when mapped to the Prum tree) to Hackett's molecular data. Then we rebuilt the tree using the maximum parsimony method and mapped the character (molecular or morphological character) to the tree (molecular or combined tree). After we got homoplasy outcomes of the mapping above, we performed the Mann-Whitney  $U$  test to compare the homoplasy outcomes. Meanwhile, we compared the bootstrap scores for each branch of the two trees (molecular and combined tree) to determine whether the inclusion of morphological data would have an impact on the level of support. **[Results]** We found different levels of homoplasy in morphological characters, as indicated by the consistency index of the miscellaneous characters scored significantly larger than those of osteological and myological characters ( $P < 0.01$ , Table 2), and that of cranial characters was significantly larger than those of the postcranial, body and leg characters ( $P < 0.05$ , Table 2). Nevertheless, the principal component analysis indicated that morphological characters are not easily distinguishable from each other. Additionally, adding morphological characters with low levels of homoplasy significantly increased the phylogenetic signals of the molecular data ( $P < 0.05$ , Appendix 3) and increased the level of support on branch of the molecular tree. **[Conclusion]** In summary, morphological characters show different levels of homoplasy, and certain groups of morphological characters can increase the phylogenetic signal of the molecular characters.

**Key words:** Morphological character; Homoplasy; Consistency index; Phylogenetic signal; Support

鸟类 (Aves) 是适应陆地生态环境最广的脊椎动物类群, 解析鸟类分类与系统发育关系是鸟类学研究的重点 (李华兵 2009)。以 1953 年分子遗传学兴起为界线 (朱玉贤等 2019), 鸟类分类学的研究被分为两个阶段 (唐璇 2020)。其中, 第一阶段的研究主要根据不同物种间形态及生态特征的差异展开 (刘涛 2019)。在这一阶段早期, 对于分类学的研究主要依据鸟类外部特征的差异, 尤其是与鸟类摄食及运

动方式有关的特征展开, 直至 20 世纪中后期, 鸟类分类学研究才逐渐开始重视鸟类的内部结构, 骨学特征、肌学特征、肌腱和肠道等特征在分类学中被广泛应用 (Fjeldså et al. 2020)。所使用的研究方法也由对比不同鸟类之间形态特征差异的传统分类学阶段、定量检测鸟类形态特征差异的数值分类学阶段, 发展为依据鸟类形态演化的极向推断系统发育关系的支序分类学阶段 (张淑霞等 2004)。但无论是哪种方

法，鸟类分类学的研究都基于特征之间的差异展开。但一些趋同或者平行演化的特征，为分类学家识别正确的系统发育关系带来难度 (Fjeldså et al. 2020)。例如，鸟类在适应飞行能力的过程中演化出了类似的形态结构，如纺锤形的身体、特殊的羽毛结构、演变为翼的前肢、中空的坚固骨骼以及发达的气囊 (李华兵 2009)，即使是亲缘关系较远的物种，在适应类似生态环境的前提下也可能会演化出极为相似的形态结构。Beecher (1953) 曾对比了 600 多种雀形目鸟类的颅骨形态，并以其中结构较为简单的特征作为祖征，来推断这些鸟类的系统发育关系。但其在分析的过程中发现，这些鸟类的颅骨特征存在着大量的趋同进化，导致无法厘清这些鸟类之间的系统发育关系。

随着分子测序技术的逐步发展，鸟类分类与系统发育关系推断的研究模式也发生了极大的转变。Sibley 等 (1990) 最先将 DNA 杂交技术应用于鸟类分类学研究，获得了代表 1 700 多个现生鸟类类群的 26 554 个 DNA 杂交分子，并依据 DNA 分子杂交的情况对鸟类的系统发育关系提出了假设 (Sibley et al. 1990, 张淑霞等 2004)。此后，Tautz 等于 2002 年首次提出了 DNA 分类学 (DNA taxonomy)，认为可将 DNA 序列作为判断物种系统发育关系的关键特征，为鸟类分类与系统发育关系研究提供了新思路。2003 年，Hebert 等首次提出并强调了 DNA 条形码 (DNA barcoding) 对于物种鉴定和生物分类研究的重大意义。其后，PCR 技术被引入 DNA 测序过程中，限制性片段长度多态性 (restriction fragment length polymorphism, RFLP) 技术、随机扩增多态 DNA (random amplified polymorphic DNA, RAPD) 技术、微卫星 (microsatellite) 技术、DNA 序列多态性 (DNA sequence polymorphism) 技术等接连被应用于鸟类系统学研究中。高通量测序技术的高速发展，导致测序成本下降，使得对鸟类整个基因组测序成为可能，并由此衍生出新的系统发育基因组学 (国会艳等 2006)。

Jarvis 等 (2014) 对 48 种鸟类的全基因组序列数据进行了分析，重建了现代鸟类的系统发育关系，对现代鸟类的进化历史做出了假设，认为现代鸟类于 6 600 万年前的白垩纪-古近纪灭绝事件之后发生快速辐射，形成现今的鸟类多样性。Prum 等 (2015) 通过锚定杂交富集技术 (anchored hybrid enrichment, AHE) 收集了 198 种 (涵盖 122 个科) 现存鸟类的 259 个基因位点，并对这些鸟类的系统发育关系进行了推测，分析结果更新了已有的鸟类系统发育关系，并支持 Jarvis 等 (2014) 的结论。

如今，分子序列数据已经成为鸟类系统发育关系研究的主体，而传统分类学研究中获得的大量形态特征却没有得到有效利用 (Fjeldså et al. 2020)。因此，鸟类学家 Richard L. Zusi 和 Bradley C. Livezey 对现代鸟类 (Neornithes) 的形态特征进行了长期的系统学研究，他们认为通过使用一致的数据评估方法，并以支序分类学方法对数据进行分析，或许可以为现有的鸟类系统发育关系提出新见解。为此，他们整理了大量有关鸟类形态特征的研究记录，并按照时间和地域对这些出版文献进行了编排分类。他们整理的出版文献中包含 47 个鸟类大类群的形态特征，这些类群包含 12 个已灭绝鸟类大类群 (通过化石收集形态特征，如始祖鸟、渡渡鸟等)，以及 21 个目、12 个科、两个属的现存鸟类类群。他们对这些文章中大量具有系统发育研究前景的形态特征进行了详细阐述，共定义了 2 954 个形态特征，其中包括 2 451 个骨学特征、256 个肌学特征和 247 个杂项特征，其中 981 个 (约三分之一) 是多状态特征 (即由 3 个或大于 3 个状态组成的特征)，这些多态特征中还包含 537 个有序特征。他们还根据这些特征对鸟类的系统发育关系进行了推测 (Livezey et al. 2006, 2007)。该工作对系统性描述、比较鸟类物种的形态特征提供了巨大贡献，但对于鸟类系统发育关系的推断却与许多依据分子特征推断的结果不同 (Ericson et al. 2006, Hackett et al. 2008, McCormack et al.

2013, Jarvis et al. 2014)。尽管这些差异可能说明二人定义的共同衍征（具有相同起源的同源特征）中混杂着大量的非同源相似性状（homoplasious character），这一工作收集的大量形态数据也具有相当大的研究价值。

理论上，通过将形态特征比对到一棵高置信度的鸟类系统发育树上，计算系统发育树与形态特征的拟合度，可以筛选出能够反映真实鸟类系统发育关系的形态特征（即高拟合度特征）（Baum et al. 2012）。这一过程可通过计算每个特征的同质性水平实现，低同质性水平的特征能够反映鸟类真实的系统发育关系，这样的特征也被定义为共同衍征，具有共同衍征的两个物种可能由同一祖先演化而来（Baum et al. 2012）。高同质性水平的特征为容易发生趋同进化或平行进化的性状，这样的性状也称为非同源相似性状（Baum et al. 2012）。类似于鸟类与蝙蝠的翅膀，虽然形态相似，也同样具有飞行能力，但两物种的亲缘关系相去甚远，他们的翅膀及飞行能力由独立进化获得（Wang et al. 2019）。其次，在比较不同特征的同质性水平之后，可探讨不同特征在发生趋同进化或平行进化的可能性上是否存在差异。基于此，本研究使用 Livezey 等（2006）整理的 2 954 个形态特征，研究不同形态特征与鸟类分子系统发育树的拟合度，筛选出高度拟合的形态特征，并使用统计分析方法评估鸟类不同形态特征的同质性水平是否存在差异。

此外，尽管基于形态特征得到的系统发育关系往往与分子特征推测的结果不一致（Graur 1993, Springer et al. 2007），也有研究表明，在分子特征中加入形态特征可以提高后者的支持率。例如，Lee 等（2009）对于胎生哺乳动物的研究结果说明，在分子数据中加入形态数据能够增加分子树的支持率。因此，本研究尝试将与 Prum 树（Prum et al. 2015）拟合度最高的形态特征加入 Hackett 等（2008）使用的分子数据集中，重新建树分析，对比 Hackett 复合树与 Hackett 分子树的树统计值及树上各分支

自展值（bootstrap）得分，来判断加入形态特征对于分子数据系统发育信号以及分子树支持率的影响。

## 1 材料与方法

### 1.1 系统发育树与形态特征数据集的收集

为了判断 Livezey 等（2006）使用的形态数据集（命名为 Livezey & Zusi 形态数据集）能否反映鸟类真实的系统发育关系，本研究选用了 Prum 等（2015）发表的包含 198 种新鸟小纲鸟类的系统发育树，将其命名为 Prum 树，基于这一分子树对鸟类系统发育关系得出的推论与其他几项研究中得出的推论一致（Ericson et al. 2006, Hackett et al. 2008, McCormack et al. 2013, Jarvis et al. 2014），因此认为 Prum 树反映鸟类真实的系统发育关系。这一系统发育树基于 198 个类群总量超过  $7.8 \times 10^7$  bp 的序列数据使用贝叶斯方法（Bayesian inference）构建（Prum et al. 2015）。我们对 Prum 树进行了适当修剪，保留了 102 个鸟类类群（图 1，代表 99 个科的鸟类）。

为获得可与 Prum 树相比较的树形统计数据，对 Livezey & Zusi 形态数据集也进行了修剪。修剪后的形态树包括与 Prum 树相同的 102 个鸟类类群，将其命名为 Livezey & Zusi 形态树。本研究还对比了缩减数据集前后两棵树的拓扑结构，以评估缩减数据集对树拓扑结构的影响。

### 1.2 树统计值的计算与统计分析

将与 102 个鸟类类群对应的 2 954 个形态特征比对到 Prum 树上，使用 PAUP\* 4.0a 中的“Describetrees”命令计算每一个特征与分子树比对时的树统计值（tree statistics）。这一比对共获取了 4 组树统计值：树长（tree length, TL）、一致性指数（consistency index, CI）、保留指数（retention index, RI）及复定一致性指数（rescaled consistency index, RC）。其中，CI、RI 和 RC 可用于评判树与特征或者树与树的拟合度，即同质性水平，其取值范围均为[0 ~ 1]。

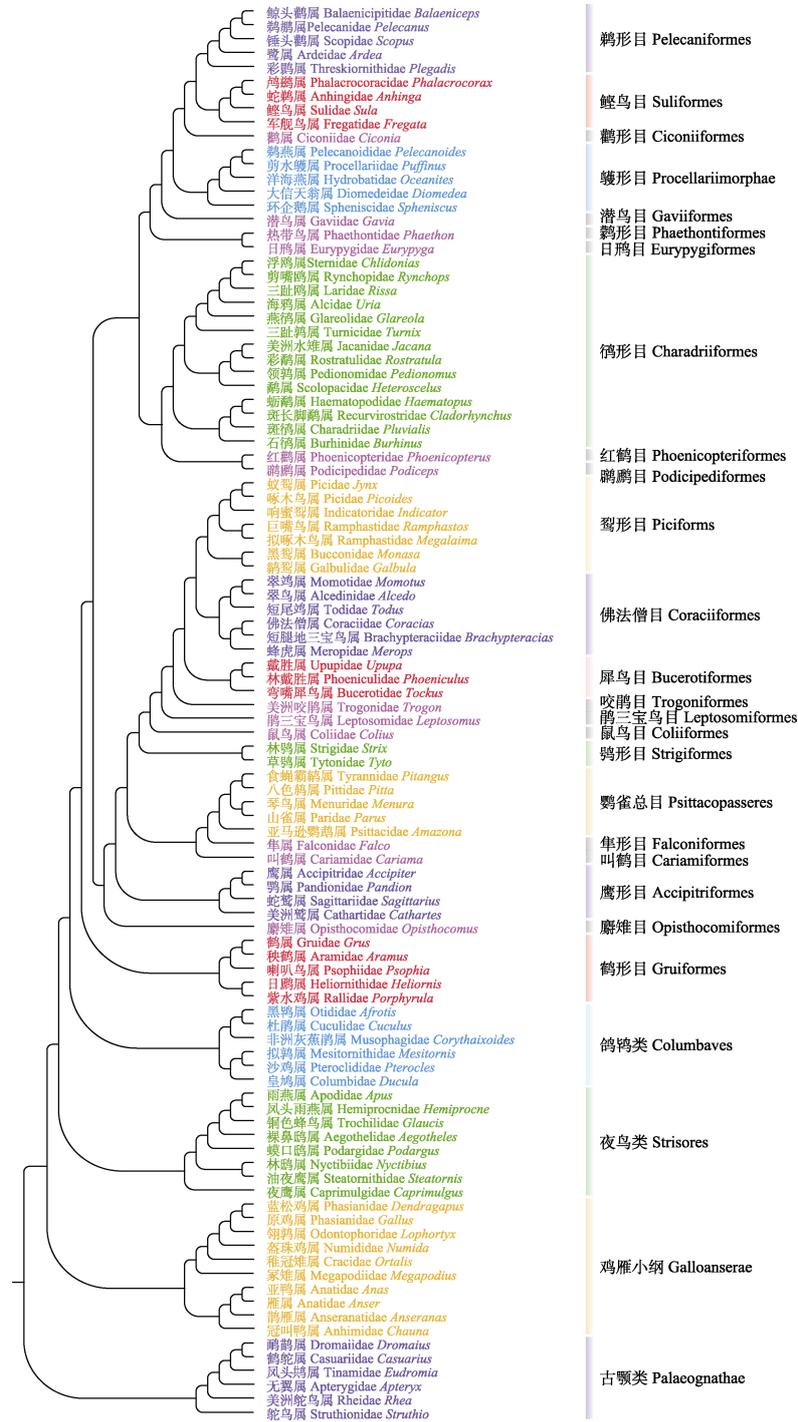


图 1 修剪后的 Prum 树

Fig. 1 Prum molecular tree after trimming

原始系统发育树由 Prum 于 2015 年发表，本研究通过对该树进行简单修剪保留了其中 102 个鸟类类群，生成了上图的系统发育树。这 102 个鸟类类群为共存于 Prum 所建的分子树以及 Livezey 等（2006）收集的形态数据集集中的鸟类类群。

Prum molecular tree from Prum et al. (2015) trimmed down to 102 taxa for which morphological data is available in Livezey et al. (2006).

具体来说, CI 是用于测量单个特征或整组特征与树形拟合度的标准测量方法, 是表示树与特征状态改变之间匹配程度的统计量。其计算公式  $I_{CI} = m/s$ , 式中,  $I_{CI}$  代表一致性指数 CI 值, 代表观察到的系统发育树上特征的变化次数,  $m$  代表特征集中的状态数量减去特征的数量 (单个特征对应的特征数量为 1), 即为特征集所能发生的最小变化次数 (Mickevich et al. 1991)。CI 值越小, 说明特征的分布与该树的拓扑结构越不一致, 指示该特征可能受到趋同进化或平行进化的影响, 即使用支序分类学的方法无法正确推断物种的系统发育关系。当 CI 值为 1 时, 说明特征演化过程与树形结构相吻合, 即具有相同特征状态的物种通过最近共同祖先获得该特征 (即共同衍征), 这样的特征可依据支序分类学方法正确推断物种的系统发育关系 (Klassen et al. 1991)。RI 用于测量树保留的潜在共同衍征的比例, 其计算公式  $I_{RI} = (g - s)/(g - m)$ , 式中,  $I_{RI}$  代表保留指数 RI 值,  $g$  表示  $s$  的最大可能值。当 RI 值为 1 时, 说明特征的分布方式与树形结构完全一致, 即这一特征为共同衍征。而当 RI 值为 0 时, 则说明该特征的演化过程与树形结构完全不同, 拟合度最低, 亦即该特征的同质性程度最高, 其所有状态都来源于不同祖先 (Farris 1989, Mickevich et al. 1991)。RC 为复定一致性指数 RC 值, 即 CI 值与 RI 值的乘积, 是将 CI 经过线性区间缩放处理后获得的分数, 它允许一个特征与树的匹配度非常低时, 计算出的 RC 等于零, 弥补了 CI 永远不会小于  $m/g$  这一现象 (Farris 1989)。

将 2 954 个形态特征分别与 Prum 树比对计算出树统计值后, 使用 PAUP\* 4.0a 中的 “exclude Uninf” 命令筛选出了其中的 1 860 个特征, 这一过程筛选除了 2 954 个特征中的自体独有特征 (autapomorphic characters), 即比对结果中树长 (TL) 值为 1 以及复定一致性指数 (RC) 为 0 的特征, 并将这 1 860 个具有解析信息的特征与 Livezey & Zusi 形态树进行比

对, 即再次使用 “Describetrees” 命令计算这 1 860 个形态特征与形态树比对的树统计值。此外, 我们还使用 PAUP\* 4.0a 生成了 1 000 棵随机树 (随机生成过程保证了古颚类、今颚类及新鸟类这三大类群为单系群), 将 1 860 个具有解析信息的特征分别与 1 000 棵随机树进行比对, 获得了 1 000 棵树与特征比对的树统计值。在获得上述几组树统计值之后, 通过统计分析方法中的差异分析对不同组别的树统计值进行比较, 以判断这 1 860 个形态学数据是否能够反映鸟类真实系统发育关系。为了进一步评估 Livezey 等 (2006) 对形态特征同源性的假设是否正确, 比较了 1 860 个形态特征分别与 Livezey & Zusi 形态树和 Prum 树比对生成的拟合度得分, 还比较了形态树与分子树之间拓扑结构的差异。形态树及分子树使用网站 ChiPlot 生成 (Xie et al. 2023)。最后, 选择拟合度得分明显不同的鸟类类群, 观察这些鸟类类群在形态树与分子树上的拓扑结构差异, 并讨论了造成差异的原因。

### 1.3 形态特征子集的定义和子集数据间的比较

为判断形态特征数据集中各类特征推断鸟类真实系统发育关系的能力, 即鸟类不同组织类型及不同部位的特征在发生趋同进化或平行进化的可能性上是否存在差异, 将这 1 860 个特征依据 3 种方式进行了分类 (表 1)。

其中, 数据集 A 依据不同的组织类型将形态特征分为了骨学特征 (编号 1 ~ 2451)、肌学特征 (编号 2452 ~ 2708) 以及杂项特征 (编号 2709 ~ 2954) (表 1)。数据集 B 依据不同的部位将骨学特征分为颅骨 (编号 6 ~ 764) 和非颅骨 (编号 1 ~ 5、765 ~ 2451) 两类 (表 1)。数据集 C 依据不同的部位将骨学特征分为颅骨 (编号 6 ~ 764)、躯干 (编号 765 ~ 1344 和 1757 ~ 1964)、翅膀 (编号 1345 ~ 1756) 及腿部 (编号 1965 ~ 2451) 4 类 (表 1)。基于这些分类, 计算了上文中的 1 860 个形态特征与 Prum 树比对后生成的树统计值 (TL、CI、RI、RC)

表 1 3 组数据集的具体分类方式

Table 1 Categorization of the three datasets

	特征编号范围 Range of character serial numbers (Livezey et al. 2006)	简约信息特 征数量 Number of parsimony- informative characters
所有特征 All characters		
所有类别 All categories	1 - 2954	1 860
数据集 A Dataset A		
骨学特征 Osteology	1 - 2451	1 449
肌学特征 Myology	2452 - 2708	233
杂项特征 Miscellaneous	2709 - 2954	178
数据集 B Dataset B		
骨学特征, 颅骨 Osteology, cranium	6 - 764	355
骨学特征, 非颅骨 Osteology, postcranial	1 - 5, 765 - 2451	1 094
数据集 C Dataset C		
骨学特征, 颅骨 Osteology, cranium	6 - 764	355
骨学特征, 躯干 Osteology, body	765 - 1344, 1757 - 1964	494
骨学特征, 翅膀 Osteology, wing	1345 - 1756	267
骨学特征, 腿部 Osteology, leg	1965 - 2451	330

的平均值及方差。为探讨不同组织类型以及不同部位形态特征与 Prum 树比对后的拟合度得分之间是否有显著性差异, 通过 Kolmogorov-Smirnov 检验确定这些参数是否符合正态分布, 对符合正态分布的两数据进行独立样本  $T$  检验, 对不符合正态分布的数据集使用 Mann-Whitney  $U$  检验, 以检验数据之间差异是否有统计学意义。  $P < 0.05$  为差异显著, 以上分析均使用 SPSS 29.0 完成。

此外, 为了探究上述拟合度得分 (CI、RI、RC) 之间是否具有明显的分组关系, 以 3 组分类方式为标准 (数据集 A、数据集 B 和数据集 C) 对形态特征进行了分类, 并对 3 组数据分别开展了主成分分析, 依据 3 组数据各自获得的第一主成分与第二主成分绘制了对应的二维 PCA 散点图。主成分分析使用 OriginPro 2018, PCA 散点图使用网站 Chiplot 绘制 (Xie et al. 2023)。

## 1.4 评估分子数据与形态学数据相结合对系统发育信号及支持率的影响

为了进一步研究形态特征对解析物种系统发育关系的贡献, 在分子数据中加入了与真实系统发育关系拟合度最高, 即同质性水平较低的形态特征。为此, 选取 Livezey & Zusi 形态数据集中与 Prum 树比对时 CI 值不低于 0.5 ( $I_{CI} \geq 0.5$ ) 的形态特征, 在假定 Prum 树反映真实系统发育关系的前提下, 这些特征即为与真实系统发育关系拟合度最高的形态特征。此后, 选用 Hackett 等 (2008) 在研究中使用的核 DNA 序列作为分子数据, 在其基础上加入了  $I_{CI} \geq 0.5$  的形态特征 (664 个), 使用最大简约法重新建树。对 Hackett 等 (2008) 分子数据中的物种进行了删减, 保留与形态数据交集的 95 个鸟类类群。此后, 计算了 Hackett 复合树与 Hackett 分子树的树统计值, 以评估复合数据集与分子数据集的系统发育信号。此处的树统计值即为反映特征与系统发育树拟合度的参数, 树统计值越大, 说明对应特征数据集与系统发育树的拟合度越高, 这一特征数据集的系统发育信号就越强。上述分析皆使用 PAUP\* 4.0a 完成。

为了对比加入形态特征对于分子数据系统发育信号的影响, 使用 Mann-Whitney  $U$  检验比较了上文获得的两组树统计值的差异。以上分析在 SPSS 29.0 中完成,  $P < 0.05$  为差异显著。

此外, 还使用 PAUP\* 4.0a 计算了加入形态数据前后生成的两棵树的支持率 (重复抽样 1 000 次后获得的自举值)。通过对比两棵树的拓扑结构及支持率, 评估加入形态数据对系统发育树支持率的影响。

## 2 结果

### 2.1 Livezey 等 (2006) 定义的形态数据拟合度分析

对比 Livezey 等 (2006) 所推断的原始形态树以及进行修剪后保留的 Livezey & Zusi 形态树的拓扑结构, 二者仅存在七点较小的差异:

1) 鸚鵡科 (Ramphastidae) 不再是单系群; 2) 蕉 鵡 科 (Musophagidae) 和 麝 雉 科 (Opisthocomidae) 聚为姐妹群; 3) 鸚鵡科 (Psittacidae) 被列为蕉鵡科、麝雉科及杜鹃科 (Cuculidae) 的姐妹群; 4) 鸻形目 (Charadriiformes) 中有部分类群的分布位置被重新排列; 5) 鸚科 (Threskiornithidae) 和 锤头鸚科 (Scopidae) 为姐妹群; 6) 海燕科 (Hydrobatidae) 和 鹱科 (Procellariidae) 聚为姐妹群; 7) 齿鸚科 (Odontophoridae) 和 雉科 (Phasianidae) 聚为姐妹群。基于此, 在研究中使用 Livezey & Zusi 形态树计算的树统计值进行后续的分析, 这一修剪后的形态树在全文统称为 Livezey & Zusi 形态树。

通过将 1 860 个具有解析意义的特征分别比对到 Prum 树、Livezey & Zusi 形态树以及 1 000 棵随机树上, 我们获得了 3 组比对的树统计值 (附录 1, 电子附录 1): Prum 树的统计值 CI 为 0.18, RI 为 0.53, RC 为 0.10 (附录 1); Livezey & Zusi 形态树的树统计值 CI 为 0.21, RI 为 0.60, RC 为 0.13 (附录 1); 1 000 棵随机树的平均树统计值 CI 为 0.12, RI 为 0.23, RC 为 0.03 (附录 2)。Livezey & Zusi 形态树的树统计值得分略高于 Prum 树的树统计值得分, 远高于 1 000 棵随机树的平均树统计值。

比较 1 860 个形态特征比对到 Livezey & Zusi 形态树和 Prum 树上的拟合度得分发现, 在 403 个与形态树完全吻合 (CI 为 1.0) 的特征中, 多达 173 个 (43%) 在比对到分子树时具有很高的同质性 (CI 范围在 0.25 和 0.86 之间)。

在比对两棵树的拓扑结构时也可看出二者主要存在如下差异 (电子附录 2): 鸻三宝鸟属 (*Leptosomus*) 在形态树中与佛法僧目 (Coraciiformes) 的其他类群为姐妹群, 而在分子树中为佛法僧目、鸻形目 (Piciformes) 及犀鸟目 (Bucerotiformes) 的并系群; 鼠鸟属 (*Colius*) 和美洲咬鹃属 (*Trogon*) 在形态树中为姐妹群, 在分子树中为并系群; 隼属 (*Falco*) 在形态树中被囊括在鹰形目 (Accipitriformes) 的单系群中, 在分子树中为鸚雀总目

(Psittacopasseres) 的并系群; 麝雉属 (*Opisthocomus*) 在形态树中为非洲灰蕉鵡属 (*Corythaixoides*) 及杜鹃属 (*Cuculus*) 的并系群, 在分子树中为佛法僧目、鸻形目、犀鸟目、鸻形目 (Strigiformes)、鸚雀总目及鹰形目的并系群; 剪水鹱属 (*Puffinus*) 和大信天翁属 (*Diomedea*) 在形态树中为姐妹群, 在分子树中为并系群; 原鸡属 (*Gallus*) 和盔珠鸡属 (*Numida*) 在形态树中为姐妹群, 在分子树中为并系群; 鸻鹱属 (*Podiceps*) 在分子树中与红鸻属 (*Phoenicopterus*) 聚为姐妹群, 在形态树中与潜鸟属 (*Gavia*) 聚为姐妹群; 鸻属 (*Ciconia*) 在形态树中与红鸻属为姐妹群, 在分子树中为鸻形目 (Pelecaniformes) 和鳾鸟目 (Suliformes) 的并系群; 鸻鹱类 (Columbaves) 中除了美洲咬鹃属之外的类群在分子树中都聚为了单系群, 而在形态树中只有沙鸡属 (*Pterocles*)、皇鸻属 (*Ducula*)、非洲灰蕉鵡属及杜鹃属聚为了单系群; 在分子树上, 夜鸟类 (Strisores) 中的雨燕属 (*Apus*) 和凤头雨燕属 (*Hemiprocne*) 为姐妹群, 林鸻属 (*Nyctibius*) 和油夜鹰属 (*Steatornis*) 为姐妹群, 而在形态树上, 夜鸟类中的铜色蜂鸟属 (*Glaucis*) 及雨燕属为姐妹群, 蟆口鸻属 (*Podargus*) 和油夜鹰属为姐妹群; 古颚类 (Palaeognathae) 中, 除了凤头鸻属 (*Eudromia*) 外的其他类群在形态树中聚为了单系群, 而在分子树中, 凤头鸻属被囊括在古颚类单系群之中, 此外, 古颚类中的美洲鸵鸟属 (*Rhea*) 和鸵鸟属 (*Struthio*) 在形态树中为姐妹群, 而在分子树中为并系群; 鸚雀总目、鸻形目、鸻形目及鸻形目 (Gruiformes) 只在分子树中聚为单系群。

## 2.2 不同类别形态特征树统计值得分

对 1 860 个形态特征比对到 Prum 树后生成的树统计值进行了 Kolmogorov-Smirnov 检验, 发现所有数据集的分布方式皆不符合正态分布 (电子附录 3,  $P < 0.001$ )。鉴于此, 我们使用 Mann-Whitney  $U$  检验比较了不同分类群树统计值之间的差异 (表 2)。

在数据集 A 中,骨学特征(CI 0.18, RI 0.52, RC 0.09, 附录 1) 的拟合度略高于肌学特征的拟合度 (CI 0.16, RI 0.53, RC 0.09, 附录 1), 但其中只有 CI 值差异显著 ( $P < 0.01$ , 表 2)。而杂项特征 (CI 0.24, RI 0.60, RC 0.14, 附录 1) 的拟合度高于骨学特征和肌学特征的拟合度, 且 3 种指数差异皆显著 ( $P < 0.01$ , 表 2)。在数据集 B 中, 颅骨特征的拟合度 (CI 0.20, RI 0.56, RC 0.11, 附录 1) 比非颅骨特征的拟合度高 (CI 0.18, RI 0.51, RC 0.09, 附录 1), 3 种指数差异皆显著 ( $P < 0.01$ , 表 2)。在数据集 C 中, 来自颅骨特征 (CI 0.20, RI 0.56, RC 0.11, 附录 1) 的拟合度高于来自躯干 (CI 0.15, RI 0.47, RC 0.07, 附录 1)、翅膀 (CI 0.21, RI 0.54, RC 0.11, 附录 1) 及腿部 (CI 0.20, RI 0.56, RC 0.11, 附录 1) 特征的拟合度。其中, 颅骨特征与躯干特征的拟合度差异显著 (3 种指数  $P < 0.01$ , 表 2); 颅骨特征与翅膀特征在 RI 值 ( $P = 0.01$ , 表 2) 及 RC 值 ( $P = 0.04$ , 表 2) 的得分中差异显著; 颅骨特征与腿部特征在 CI 值的得分中差异不显著 ( $P = 0.05$ , 表 2)。此外, 来自躯干的特征比

来自翅膀的特征拟合度更低, 并且二者 CI 值的得分差异显著 ( $P < 0.01$ , 表 2)。来自躯干的特征比来自腿部的特征拟合度更低, 且差异显著 (3 种指数  $P$  值皆小于 0.01, 表 2)。最后, 来自翅膀的特征在 CI 值的得分上比来自腿部的特征拟合度高, 差异不显著; 但来自翅膀的特征在 RI 值与 RC 值的得分上比来自腿部的特征拟合度低, 但 3 种指数差异皆不显著 ( $P \geq 0.05$ , 表 2)。

### 2.3 数据集 A、B、C 形态特征主成分分析

参照 3 组分组标准, 我们研究了形态学数据内部特征之间是否具有相互关系。结果表明, 3 组形态特征的第一主成分皆与 CI、RC 的相关系数最大, 第二主成分皆与 RI 呈负相关。此外, 第二主成分的累积贡献率皆达到了 90.00%, 说明第一主成分与第二主成分能够代表 3 组形态特征统计值的绝大部分信息 (表 3)。在 PCA 散点图中, 不同分组之间的特征混合在一起, 没有出现明显的分组情况 (图 2)。这些结果说明, 拟合度得分的高低与形态特征的分组之间没有相关关系, 每组特征分组中都包含高拟合度以及低拟合度的形态特征。

表 2 不同组形态特征 Mann-Whitney  $U$  检验结果

Table 2 Results of the Mann-Whitney  $U$  test for phenotypic characters of different groups

进行测试的第一组特征 The first group of characters tested	特征数量 Number of characters	进行测试的第二组特征 The second group of characters tested	特征数量 Number of characters	一致性指数 Consistency index, CI		保留指数 Retention index, RI		复定一致性指数 Rescaled consistency index, RC	
				Z	P	Z	P	Z	P
数据集 A Dataset A									
骨学特征 Osteology	1 449	肌学特征 Myology	233	3.01	< 0.01	1.46	0.15	1.76	0.08
骨学特征 Osteology	1 449	杂项特征 Miscellaneous	178	- 4.22	< 0.01	- 3.94	< 0.01	- 4.35	< 0.01
肌学特征 Myology	233	杂项特征 Miscellaneous	178	- 5.46	< 0.01	- 4.23	< 0.01	- 4.84	< 0.01
数据集 B Dataset B									
骨学特征, 颅骨 Osteology, cranium	355	骨学特征, 非颅骨 Osteology, post-cranial	1 094	3.77	< 0.01	3.93	< 0.01	3.47	< 0.01
数据集 C Dataset C									
骨学特征, 颅骨 Osteology, cranium	355	骨学特征, 躯干 Osteology, body	494	4.98	< 0.01	4.95	< 0.01	4.64	< 0.01
骨学特征, 颅骨 Osteology, cranium	355	骨学特征, 翅膀 Osteology, wing	267	1.52	0.13	2.46	0.01	2.05	0.04
骨学特征, 颅骨 Osteology, cranium	355	骨学特征, 腿部 Osteology, leg	330	1.97	0.05	1.61	0.11	1.17	0.24
骨学特征, 躯干 Osteology, body	494	骨学特征, 翅膀 Osteology, wing	267	- 3.57	< 0.01	- 2.18	0.03	- 2.26	0.02
骨学特征, 躯干 Osteology, body	494	骨学特征, 腿部 Osteology, leg	330	- 3.36	< 0.01	- 3.79	< 0.01	- 3.92	< 0.01
骨学特征, 翅膀 Osteology, wing	267	骨学特征, 腿部 Osteology, leg	330	0.46	0.65	- 0.88	0.38	- 0.77	0.44

$P < 0.05$  为差异显著。  $P < 0.05$  is considered as significant.

表 3 3 组数据集树统计值的主成分分析结果

Table 3 Principal component analysis of tree statistics obtained from three sets of data

项目 Items	第一主成分 The first principal component			第二主成分 The second principal component		
	数据集 A	数据集 B	数据集 C	数据集 A	数据集 B	数据集 C
	Dataset A	Dataset B	Dataset C	Dataset A	Dataset B	Dataset C
特征值 Eigenvalue	2.50	2.49	2.49	0.47	0.48	0.48
贡献率 Percentage of variance (%)	83.35	83.13	83.07	15.64	15.84	15.90
累积贡献率 Cumulative (%)	83.35	83.13	86.30	99.00	98.97	99.34
一致性指数 Consistency index, CI	0.57	0.57	0.57	0.63	0.64	0.64
保留指数 Retention index, RI	0.54	0.54	0.54	- 0.77	- 0.77	- 0.77
复定一致性指数 Rescaled consistency index, RC	0.63	0.63	0.63	0.09	0.08	0.08

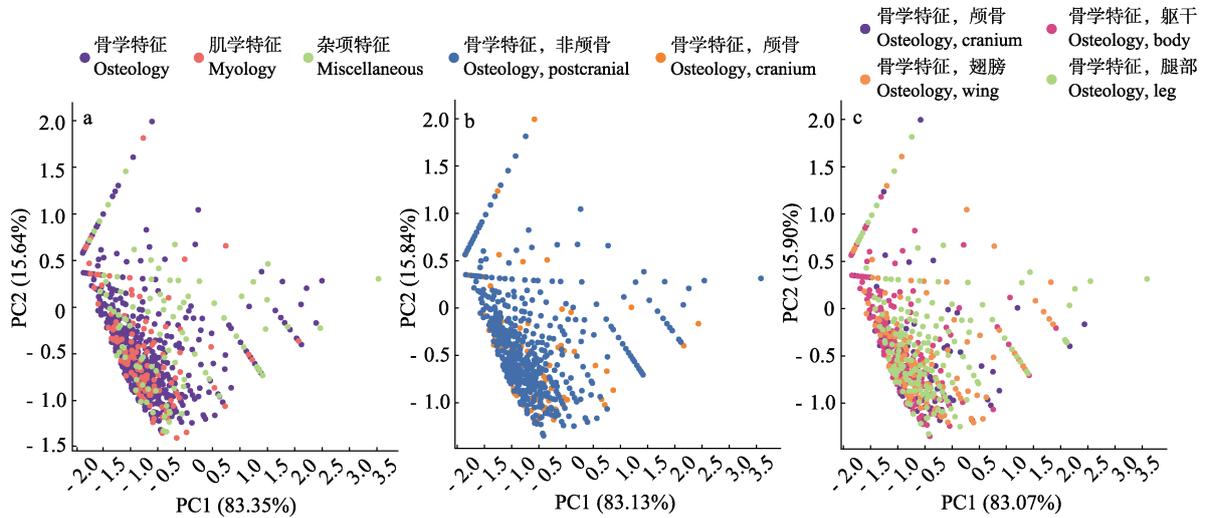


图 2 PCA 散点图

Fig. 2 PCA score plot

a、b 和 c 分别为数据集 A、B 和 C 的 PCA 散点图。a、b、c 三组图中不同颜色的特征之间难以互相区分，说明已有分组特征的树统计值之间并没有明确的相关关系。

Figures a, b and c show the PCA scatter plots of dataset A, B and C. The difficulty in distinguishing different colored characters in plots a, b and c indicates that there is no clear relevant relationship between the tree statistics of the already grouped characters.

### 2.4 在分子数据中加入形态数据提高了系统发育信号及支持率

为探讨形态特征对系统发育关系构建的影响，将同质性水平较低的形态特征 ( $I_{CI} \geq 0.5$ ) 加入分子数据中共同构建系统发育树，并与未加入形态数据构建的分子系统树进行比较，分别计算其树统计值及支持率。两组树统计值 Kolmogorov-Smirnov 检验结果都不符合正态分布 ( $P < 0.001$ , 电子附录 4)，因此我们选用了 Mann-Whitney *U* 检验分析两组树统计值之间是否具有显著差异。在分子数据中加入形态

数据后重建的系统发育树 (CI 0.36, RI 0.40, RC 0.15, 附录 3) 较单独由分子数据推断的系统发育树 (CI 0.36, RI 0.37, RC 0.14, 附录 3) 具有更高的树统计值，且二者差异显著 ( $P < 0.05$ , 附录 3)。此外，加入形态特征提高了分子树的支持率 (图 3, 附录 4)。

例如，油夜鹰属及蟆口鸱属姐妹群的支持率在加入形态数据重建的系统发育树中由 52 提高为 56。同样地，夜鹰属 (*Caprimulgus*) 与林鸱属姐妹群、隼属与亚马逊鸮属 (*Amazona*) 姐妹群、鹭属 (*Ardea*) 与彩鸮属

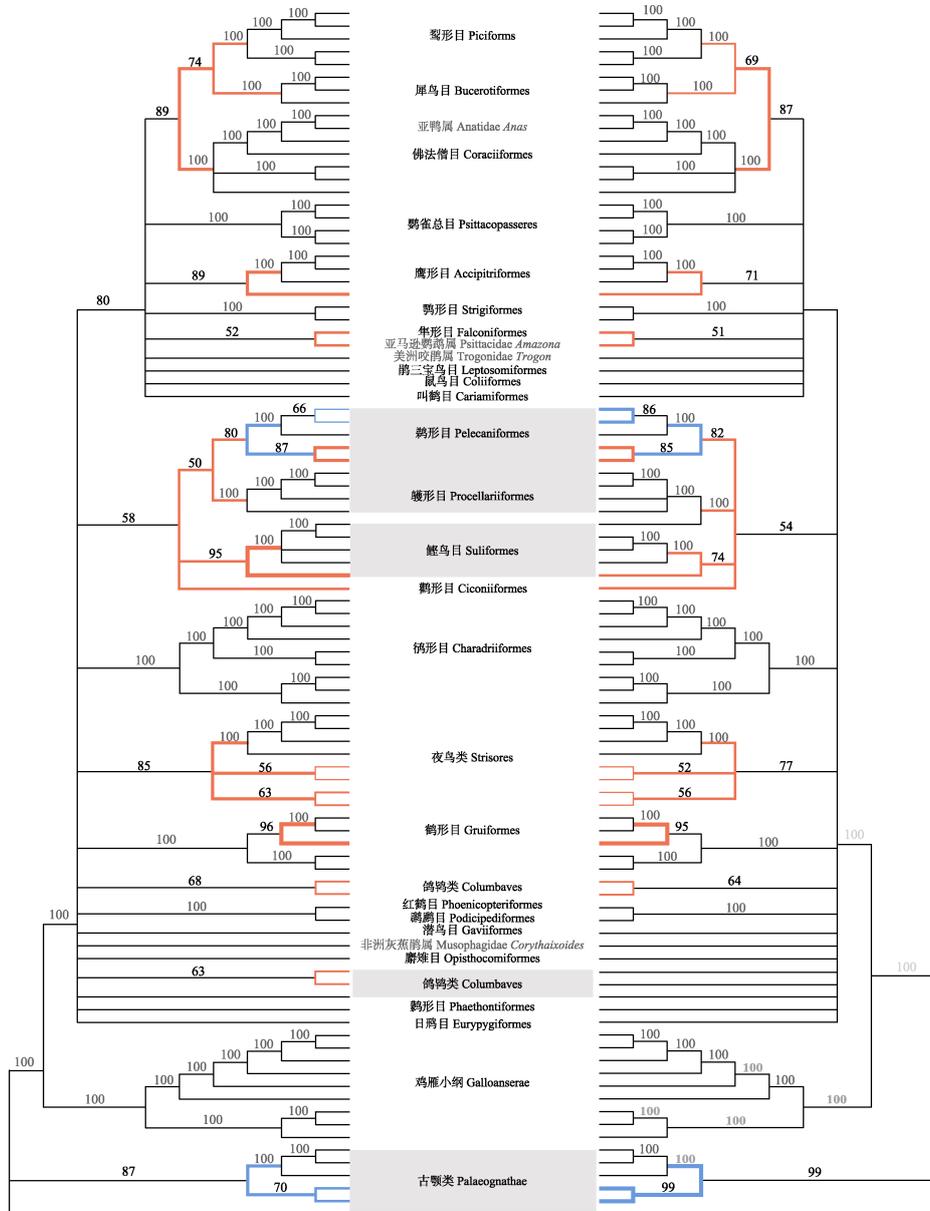


图 3 Hackett 复合树与 Hackett 分子树的比对图

Fig. 3 Comparison of Hackett combined tree and Hackett molecular tree

图中左侧为 Hackett 复合树（由 Hackett 分子数据与  $I_{CI} \geq 0.5$  的形态数据联合重建），右侧为 Hackett 分子树。两棵树中央注明了左右分支对应的鸟类类群，其中未能聚为大类群的散布物种以灰色物种名表示。灰色阴影覆盖类群为两树存在拓扑结构差异的类群。分支上的数字为 1 000 次重复抽样的自检值，其中两棵树上得分相同的自检值用灰色表示。橙色分支代表加上形态数据后支持率提高的节点，蓝色分支代表加上形态数据后支持率降低的节点，这些分支线粗细的磅值（pt）按照支持率得分大小递增。

The figure shows the Hackett combined tree on the left and the Hackett molecular tree on the right. The bird taxa corresponding to the left and right branches are indicated in the center, with dispersal species that fail to cluster into large taxa labelled by gray species name. Taxa shaded in gray represent topological differences between the two trees. Numbers at the nodes indicate bootstrap values with 1 000 replicates, which with the same score on both trees are shown in gray. The orange/blue branches represent nodes with increased/decreased support score after adding morphological data. The point values (pt) of these branches are increasing in size according to the support score.

(*Plegadis*) 姐妹群、杜鹃属与黑鸨属 (*Afrotis*) 姐妹群的支持率在增加形态数据后都得到了提高。而鹈鹕属 (*Pelecanus*) 及锤头鹳属 (*Scopus*) 姐妹群在增加形态数据的系统发育树中, 支持率由 86 降为 66。对比高阶元类群的支持率发现, 在加入形态数据后, 夜鸟类这一类群的支持率由 77 上升为 85; 鸚翠鸟类 (*Picocoraciae*)、佛法僧目与鸚形目 (*Piciforms*)、鹰形目、鸺形目、鸕形目 (*Procellariiformes*) 及鹤形目这些鸟类类群的支持率在加入形态数据后也得到了提高。而陆鸟类 (*Telluraves*)、鹈形目、古颚类三组鸟类类群的支持率在加入形态数据后则出现了下降。

比较两棵树的树形结构发现, 加入形态数据使 Hackett 分子树的分辨率也发生了改变。Hackett 复合树 (由  $I_{CI} \geq 0.5$  的形态特征联合 Hackett 分子数据重建) 中鸚鸟目的分辨率得到了提高, 还与鹈形目聚为了姐妹群。加入形态数据后, 鹈燕属 (*Pelecanoides*) 聚为了鸕形目的子类群, 但鸕形目中的洋海燕属 (*Oceanites*) 与其他子类群间的关系模糊。在分子树中没有聚成姐妹群的皇鸠属 (*Columbidae Ducula*) 和沙鸡属 (*Pteroclididae Pterocles*), 在加入形态数据后聚为姐妹群 (支持率较低, 为 63)。最后, 复合树中鸵鸟属 (*Struthio*) 和美洲鸵鸟属聚为了姐妹群, 凤头鹕属为古颚类的外群; 而分子树中, 美洲鸵鸟属与凤头鹕属为姐妹群, 鸵鸟属为古颚类的外群。

此外, 为了探讨 Livezey 和 Zusi 收集的形态特征反映鸟类真实系统发育关系的能力, 比较了筛选出的 1 860 个形态特征与 Prum 树、Livezey & Zusi 形态树以及 1 000 棵随机树对比生成的树统计值。Prum 树的树统计值得分较低 ( $CI 0.18, RI 0.53, RC 0.10$ , 附录 1), 即形态特征与 Prum 树的拟合度较低。该结果可从两个方面进行解释: 1) Prum 树没有反映鸟类真实的系统发育关系; 2) 形态数据集中混杂着大量的高同质性特征。而基于 Prum 树与其他几个研究中得出的推论一致 (Ericson et al. 2006, Hackett et al. 2008, McCormack et al.

2013, Jarvis et al. 2014), 我们认为 Prum 树能够反映真实的鸟类系统发育关系, 这就说明 Livezey 和 Zusi 对于特征同源性的假设存在问题, 而 Livezey & Zusi 形态树的树统计值得分 ( $CI 0.21, RI 0.60, RC 0.13$ , 附录 1) 仅比分子树略高也进一步说明了这一点。基于 1 000 棵随机树的树统计值得分 (平均值:  $CI 0.12, RI 0.23, RC 0.03$ , 附录 2) 远低于前二者的得分的事实, 可以得出 Livezey 和 Zusi 定义的 1 860 个形态数据中确实包含能够正确推断系统发育关系的信息。

### 3 讨论

本研究发现, 鸟类不同组织类型及不同部位的形态特征具有不同的同质性水平。在组织类型中, 神经、肌腱、肠道等杂项特征的拟合度显著高于骨学特征和肌学特征的拟合度。这一结果与 Sansom 等 (2017) 的结果相矛盾, 他们的研究表明, 在将形态特征比对到分子树上时, 骨学特征比杂项特征的拟合度更高。在不同部位的形态结构中, 颅骨显示出了较高的拟合度, 说明相对于非颅骨骨学特征、躯干、翅膀及腿部的骨学特征, 颅骨具有更低的同质性水平, 更能反映正确的系统发育关系。另外, 躯干较翅膀及腿部的骨学特征显示出更低的同质性水平, 能够更加准确地反映鸟类的系统发育关系。综上所述, 杂项特征、颅骨特征以及躯干特征在与 Prum 树比对时显示出了更高的拟合度, 更能够反映鸟类正确的系统发育关系。因此, 在应用形态特征展开鸟类系统发育关系研究时, 建议优先选择上述特征。主成分分析的结果表明, 不同组织类型及不同区域的形态特征数据集的拟合度得分之间没有明显的分组关系。

本研究也表明, 在分子数据的系统发育分析过程中加入形态数据既能提高分子数据的系统发育信号, 也能提高分子树的支持率, 这与 Lee 等 (2009) 的研究结果一致。同时, 我们也发现形态数据中包含大量的高同质性特征。例如, 拓扑结构以及拟合度得分的差异表明:

潜鸟属和鹈鹕属在 Livezey & Zusi 形态树 (Livezey et al. 2007) 中是姐妹群, 但在 Prum 树中关系较远 (Prum et al. 2015); 这两个类群在形态树及分子树上的拟合度得分差异也很大, 依据 Livezey 等 (2007) 的评估, 潜鸟属和鹈鹕属有 9 个共同衍征 (其中 6 个为腿部骨学特征), 而这些特征与 Prum 树比对后计算出的同质性水平都很高。此外, Livezey & Zusi 形态树 (2007) 将凤头鸱属排除在古颚类单系群之外, 而 Prum 树则将其囊括在古颚类单系群之中 (Prum et al. 2015); 53 个支持古颚类为单系群的形态特征在比对到 Prum 树上时都具有很高的同质性。形态数据在比对到两棵树的鹳形目、鹈形目以及鸢形目上时拟合度得分差异最大; 而这些鸟类类群在 Livezey & Zusi 形态树与 Prum 树的系统发育关系上也完全不同。最后, 在 Prum 树中, 昼行猛禽——鹰属 (*Accipiter*)、隼属及鸢属 (*Pandion*) 无法像形态树 (Livezey et al. 2007) 中一样聚成单系群 (Prum et al. 2015)。

上述差异主要涉及一些独立适应了相似演化压力的鸟类群体。例如: 以蹼为潜水动力的潜鸟和鹈鹕、以翼为潜水动力的鸭类和企鹅以及昼行猛禽 (鹰属、隼属及鸢属), 在长期以来基于形态学的研究中一直被认为是近缘种, 近几年的分子分析则揭示这些类群在 6 000 多万年前就属于不同支系 (Livezey et al. 2007, Prum et al. 2015)。这是由于鸟类作为一种具有飞行能力的脊椎动物, 在适应飞行能力的过程中极大地限制了形态结构的改变, 导致许多适应相似生活方式的鸟类常常演化出类似的形态结构, 从而增加了对鸟类形态结构同源性评估的难度。

**电子附录** 电子附录 1~4 已上传至 ScienceDB 数据库, 访问地址为: <https://doi.org/10.57760/sciencedb.09113>。

## 参 考 文 献

- Baum D A, Smith S D. 2012. Tree Thinking. An Introduction to Phylogenetic Biology. Greenwood Village: Roberts and Company Publishers, 20–100.
- Beecher W J. 1953. A phylogeny of the oscines. The Auk, 70(3): 270–333.
- Ericson P G P, Anderson C L, Britton T, et al. 2006. Diversification of Neoaves: integration of molecular sequence data and fossils. Biology Letters, 2(4): 543–547.
- Farris J S. 1989. The retention index and the rescaled consistency index. Cladistics, 5(4): 417–419.
- Fjeldså J, Ericson P G P. 2020. The Largest Avian Radiation. Barcelona: Lynx Edicions, 35–38.
- Graur D. 1993. Molecular phylogeny and the higher classification of eutherian mammals. Trends in Ecology & Evolution, 8(4): 141–147.
- Hackett S J, Kimball R T, Reddy S, et al. 2008. A phylogenomic study of birds reveals their evolutionary history. Science, 320(5884): 1763–1768.
- Hebert P D N, Cywinska A, Ball S L, et al. 2003. Biological identifications through DNA barcodes. Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences, 270(1512): 313–321.
- Jarvis E D, Mirarab S, Aberer A J, et al. 2014. Whole-genome analyses resolve early branches in the tree of life of modern birds. Science, 346(6215): 1320–1331.
- Klassen G J, Mooi R D, Locke A. 1991. Consistency indices and random data. Systematic Biology, 40(4): 446–457.
- Lee M S Y, Camens A B. 2009. Strong morphological support for the molecular evolutionary tree of placental mammals. Journal of Evolutionary Biology, 22(11): 2243–2257.
- Livezey B C, Zusi R L. 2006. Phylogeny of Neornithes. Bulletin of Carnegie Museum of Natural History, 37: 1–544.
- Livezey B C, Zusi R L. 2007. Higher-order phylogeny of modern birds (Theropoda, Aves: Neornithes) based on comparative anatomy. II. Analysis and discussion. Zoological Journal of the Linnean Society, 149(1): 1–95.
- McCormack J E, Harvey M G, Faircloth B C, et al. 2013. A phylogeny of birds based on over 1, 500 loci collected by target enrichment and high-throughput sequencing. PLoS ONE, 8(1): e54848.
- Mickevich M F, Lipscomb D. 1991. Parsimony and the choice between different transformations for the same character set.

Cladistics, 7(2): 111–139.

Prum R O, Berv J S, Dornburg A, et al. 2015. A comprehensive phylogeny of birds (Aves) using targeted next-generation DNA sequencing. *Nature*, 526(7574): 569–573.

Sansom R S, Wills M A, Williams T. 2017. Dental data perform relatively poorly in reconstructing mammal phylogenies: morphological partitions evaluated with molecular benchmarks. *Systematic Biology*, 66(5): 813–822.

Sibley C G, Monroe B L. 1990. *Distribution and Taxonomy of Birds of the World*. New Haven: Yale University Press, 1–1111.

Springer M S, Burk-Herrick A, Meredith R, et al. 2007. The adequacy of morphology for reconstructing the early history of placental mammals. *Systematic Biology*, 56(4): 673–684.

Tautz D, Arctander P, Minelli A, et al. 2002. DNA points the way ahead in taxonomy. *Nature*, 418(6897): 479.

Wang M, O'Connor J K, Xu X, et al. 2019. A new Jurassic scansoriopterygid and the loss of membranous wings in theropod dinosaurs. *Nature*, 569(7755): 256–259.

Xie J M, Chen Y R, Cai G J, et al. 2023. Tree Visualization By One Table (tvBOT): a web application for visualizing, modifying and annotating phylogenetic trees. *Nucleic Acids Research*, 51(W1): W587–W592.

国会艳. 2006. 雀形目 38 种鸟类分子系统发育关系的初步研究. 哈尔滨: 东北林业大学硕士学位论文, 1–4.

李华兵. 2009. 中国鸟类检索查询系统的构建. 长沙: 中南林业科技大学硕士学位论文, 1–5.

刘涛. 2019. 蓝冠噪鹛分类地位及其系统演化研究. 南昌: 江西农业大学硕士学位论文, 1–3.

唐璇. 2020. 基于鸣声、羽色和形态对灰眶雀鹛亚种分化的研究. 广州: 广州大学硕士学位论文, 2–3.

张淑霞, 杨岚, 杨君兴. 2004. 近代鸟类分类与系统发育研究进展. *动物分类学报*, 29(4): 675–682.

朱玉贤, 李毅, 郑晓峰. 2019. *现代分子生物学*. 5 版. 北京: 高等教育出版社, 1–20.

附录 1 Prum 树及 Livezey & Zusi 形态树与特征比对获得的树统计值

Appendix 1 Tree statistics obtained from the mapping of characters to the Prum molecular tree and to the Livezey & Zusi morphological tree

特征编号的范围 Range of character serial numbers (Livezey et al. 2006)	简约信息特征数量 Number of parsimony-informative characters	树长 Tree length, TL		一致性指数 Consistency index, CI		保留指数 Retention index, RI		复定一致性指数 Rescaled consistency index, RC		
		Prum 树 Prum tree	Livezey & Zusi 形态树 Livezey & Zusi tree	Prum 树 Prum tree	Livezey & Zusi 形态树 Livezey & Zusi tree	Prum 树 Prum tree	Livezey & Zusi 形态树 Livezey & Zusi tree	Prum 树 Prum tree	Livezey & Zusi 形态树 Livezey & Zusi tree	
所有特征 All characters										
所有类别 All categories	1 - 2954	1 860	15 864	13 868	0.18	0.21	0.53	0.60	0.10	0.13
数据集 A Dataset A										
骨学特征 Osteology	1 - 2451	1 449	12 669	11 068	0.18	0.21	0.52	0.60	0.09	0.12
肌学特征 Myology	2452 - 2708	233	2 023	1 792	0.16	0.18	0.53	0.59	0.09	0.11
杂项特征 Miscellaneous	2709 - 2954	178	1 172	1 008	0.24	0.27	0.60	0.68	0.14	0.18
数据集 B Dataset B										
骨学特征, 颅骨 Osteology, cranium	6 - 764	355	2 589	2 445	0.20	0.21	0.56	0.59	0.11	0.12
骨学特征, 非颅骨 Osteology, postcranial	1 - 5, 765 - 2451	1 094	10 080	8 623	0.18	0.21	0.51	0.60	0.09	0.12
数据集 C Dataset C										
骨学特征, 颅骨 Osteology, cranium	6 - 764	355	2 589	2 445	0.20	0.21	0.56	0.59	0.11	0.12
骨学特征, 躯干 Osteology, body	765 - 1344, 1757 - 1964	494	5 339	4 744	0.15	0.17	0.47	0.54	0.07	0.09
骨学特征, 翅膀 Osteology, wing	1345 - 1756	267	2 252	1 901	0.21	0.24	0.54	0.63	0.11	0.15
骨学特征, 腿部 Osteology, leg	1965 - 2451	330	2 481	1 973	0.20	0.25	0.56	0.67	0.11	0.17

## 附录 2 1 000 棵随机树统计值描述性统计结果

## Appendix 2 Results of descriptive statistics of tree statistics from 1 000 random trees

	树长 Tree length, TL	一致性指数 Consistency index, CI	保留指数 Retention index, RI	复定一致性指数 Rescaled consistency index, RC
平均值 Mean	24 264.703	0.12	0.23	0.03
标准差 SD	277.751	0.001	0.010	0.002
最小值 Min	23 319	0.12	0.20	0.02
最大值 Max	25 014	0.12	0.26	0.03
数量 N	1 000	1 000	1 000	1 000

描述性统计结果为 1 000 棵随机树的树统计值 (由 1 000 棵随机树分别与 Livezey 和 Zusi 收集的 1 860 个形态特征进行比对生成)。1 000 棵树的随机生成过程保证了古颚类、今颚类及新鸟类这三大类群为单系群。

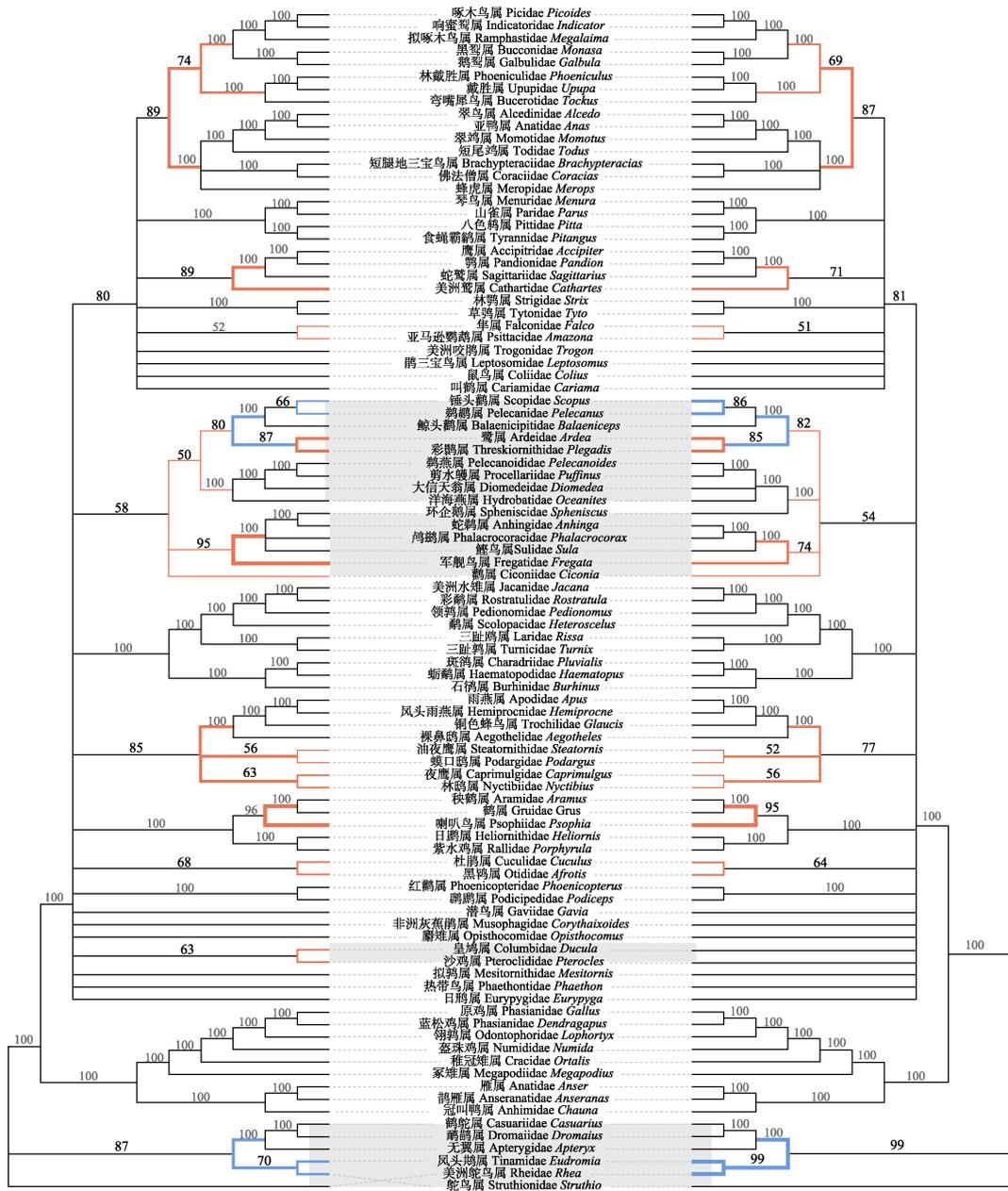
The descriptive statistics of tree statistics is obtained from 1 000 random trees (generated by 1 000 random trees mapping to 1 860 morphological characters collected by Livezey and Zusi, respectively) A thousand random trees constrained only to maintain paleognaths, neognaths, and Neoaves as monophyletic.

## 附录 3 Hackett 分子数据与 Hackett 复合数据的树统计值及 Mann-Whitney U 检验

## Appendix 3 Mann-Whitney U test for tree statistics of Hackett molecular data and Hackett combined data

	数量 N	步骤数 Number of steps in the tree, TL	一致性指数 Consistency index, CI	保留指数 Retention index, RI	复定一致性指数 Rescaled consistency index, RC
Hackett 分子树 Hackett molecular tree	52 376	124 918	0.36	0.37	0.14
Hackett 复合树 ( $I_{CI} \geq 0.5$ ) Hackett combined tree (with $I_{CI} \geq 0.5$ )	53 040	126 259	0.36	0.40	0.15
Z		- 1.38	- 3.03	- 3.19	- 3.23
P		0.169	0.002	0.001	0.001

$P < 0.05$  表明差异显著。P-value scores less than 0.05 indicate significant difference.



附录 4 Hackett 复合树与 Hackett 分子树的比对应图

Appendix 4 Hackett combined tree versus Hackett molecular tree

图中左侧为 Hackett 复合树，右侧为 Hackett 分子树。两棵树中央注明了左右分支对应的鸟类类群。灰色阴影覆盖类群为两树存在拓扑结构差异的类群。分支上的数字为 1 000 次重复抽样的自检值。橙色分支代表加上形态数据后支持率提高的节点，蓝色分支代表加上形态数据后支持率降低的节点，这些分支粗细的磅值 (pt) 按照支持率得分大小递增。

The figure shows the Hackett combined tree on the left and the Hackett molecular tree on the right. The bird taxa corresponding to the left and right branches are indicated in the center. Taxa shaded in grey represent topological differences between the two trees. Numbers at the nodes indicate bootstrap values with 1 000 replicates. The orange branches represent nodes with increased support score after adding morphological data, the blue branches represent nodes with decreased support score after then. The point values (pt) of these branches are increasing in size according to the support score.