

马鸡属鸟类的系统发育关系*

吴爱平¹ 丁 炜¹ 张正旺^{1**} 詹祥江²

1. 北京师范大学生物多样性与生态工程教育部重点实验室, 生命科学学院, 北京 100875

2. 中国科学院动物研究所, 北京 100080

Phylogenetic relationships of the avian genus *Crossoptilon* *

WU Ai-Ping¹, DING Wei¹, ZHANG Zheng-Wang^{1**}, ZHAN Xiang-Jiang²

1. Ministry of Education Key Laboratory for Biodiversity Science and Ecological Engineering, College of Life Sciences, Beijing Normal University, Beijing 100875, China

2. Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 10008, China

Abstract The phylogenetic relationships of the avian genus *Crossoptilon* were studied by comparing mitochondrial control region (D-loop) and *cyt b* gene nucleotide sequences, with the *Lophophorus impejanus* and *Lophura swinhoii* as the outgroups. Using the synthesizing characters of morphology, ecology and biogeography to combine with Maximum parsimony (MP), Maximum Likelihood (ML) and Bayesian trees, we found that: ① *C. crossoptilon* and *C. harmani* were closely related and *C. harmani* was relatively primitive; ② *C. auritum* and *C. mantchuricum* had a close relationship and *C. auritum* was relatively primitive; ③ the genus *Crossoptilon* could originate in the boundary region of Sichuan, Yunnan and Tibet. One branch remained near the center of origin and diverged into *C. crossoptilon* and *C. harmani*; the other branch spread towards north China and diverged into *C. auritum* and *C. mantchuricum* [*Acta Zoologica Sinica* 51 (5): 898-902, 2005].

Key words *Crossoptilon*, Mitochondrial, Control region, *Cyt b*, Phylogenetic

关键词 马鸡属 线粒体 控制区 细胞色素 *b* 系统发育

马鸡属 (*Crossoptilon*) 为我国鸟类的特有属, 隶属于鸡形目 (Galliformes) 雉科 (Phasianidae) (郑作新等, 1978)。其中褐马鸡 (*C. mantchuricum*) 为我国 I 级重点保护动物和全球易危物种, 藏马鸡 (*C. harmani*)、白马鸡 (*C. crossoptilon*) 及蓝马鸡 (*C. auritum*) 为国家 II 级重点保护动物 (郑光美、王岐山, 1998; I-UCN, 2004)。就分布而言, 藏马鸡生活于喜马拉雅山东北麓和念青唐古拉山之间; 白马鸡见于云南西北部、四川西部、西藏东部以及青海南部; 蓝马鸡分布于青海东部、东北部、甘肃西北部及南部、四川西北部以及宁夏贺兰山地; 褐马鸡分布于山西西北部、陕西省黄龙山、河北西北部及北京门头沟地区 (郑作新等, 1978; 徐振武等, 1998)。

马鸡属内系统发育关系一直存在争议, 主要集

中于两个问题: (1) 藏马鸡的分类地位, 即认为它是独立的种 (郑作新, 1994; 卢欣等, 1998; 石兴娣等, 2001) 还是白马鸡的一个亚种 (Delacour, 1977; 郑作新等, 1978; Johnsgard, 1986; 仓决卓玛等, 2003); (2) 各种马鸡间的进化关系。一些学者认为褐马鸡是最原始的类群, 白马鸡与蓝马鸡的进化关系更为密切。这方面的证据来自于电泳分析 (刘如笋等, 1985)、生态生物学观察 (卢汰春等, 1989) 以及对卵壳超微结构的比较 (甘雅玲等, 1992); 另一些学者认为白马鸡是比较原始的物种, 而蓝马鸡和褐马鸡亲缘关系较近, 主要依据是形态特征 (Delacour, 1977; 郑作新等, 1978; Johnsgard, 1986; 郑光美等, 1991; 卢欣等, 1998)、染色体核型分析 (石兴娣等, 2001) 以及线粒体细胞色素 *b* 基因 (*cyt b*) 部分序列的分析

2004-11-30 收稿, 2005-06-10 接受

* 国家自然科学基金重点项目 (No.30330050) 及教育部科技重点项目 (No.03012) 资助 [This research was funded by the grants from the Key Program of National Natural Science Foundation of China (No.30330050) and the Key Scientific Program of Ministry of Education of China (No.03012)]

** 通讯作者 (Corresponding author). E-mail: zzw@bnu.edu.cn

© 2005 动物学报 *Acta Zoologica Sinica*

(仓决卓玛等, 2003)。

本研究通过测定马鸡属鸟类的线粒体控制区(Control Region, CR)和 *cyt b* 全序列进行系统发育分析, 以期为解决上述争议提供进一步的分子生物学证据。

1 材料和方法

1.1 样品来源

全血样品取自笼养个体。其中, 藏马鸡 7 只(北京动物园)、白马鸡 5 只(北京动物园和北京濒危动物驯养繁殖中心)、蓝马鸡 4 只(北京动物园)、褐马鸡 5 只(北京动物园和北京师范大学雉类养殖场)。全部个体均有良好的谱系记录, 其中北京师范大学雉类养殖场的 2 只褐马鸡来自北京小龙门林场。

1.2 DNA 提取

血液 DNA 的提取方法参考 Han et al. (1999) 的方法。

1.3 PCR 扩增、产物纯化及测序

扩增及测序引物: ①CR 扩增引物, PHDL 5'-AGG ACT ACG GCT TGA AAA GC-3', PHDH 5'-CAT CTT GGC ATC TTC AGT GCC-3' (Randi and Lucchini, 1998), 本研究设计的测序引物 5'-CGG CAT CTT CTT TCT TCA TT-3'; ②*cyt b* 扩增引物, L14731 5'-ATC GCC TCC CAC CT (AG) A T (CG) GA-3'; H16065 5'-TTC AGT TTT TGG TTT ACA AGA C-3' (Kimball et al., 1999), 本研究设计的测序引物 5'-AAC CTC CAG AAC CCT TCA TAC A-3'; 5'-GGG CTA CCG TCA TCA CAA-3'。

PCR 反应体系为 25 μ l。其中含 DNA 模板约 100 ng, 引物各 0.5 μ mol, *Taq* 酶 0.625 U (Takara, Japan), $MgCl_2$ 2 mmol/L (Takara), dNTP 各 0.2 mmol/L (Takara) 和 1 \times PCR Buffer (Takara)。PCR 反应条件为: 94 $^{\circ}C$ 预变性 5 min, 然后进行 40 个循环 (94 $^{\circ}C$ 变性 30 s, 55 $^{\circ}C$ 退火 20 s, 72 $^{\circ}C$ 延伸 30 s), 最后 72 $^{\circ}C$ 延伸 10 min。PCR 反应在 PTC-200 型热循环仪 (MJ Research, Inc. USA) 上进行, 操作过程设空白对照。PCR 产物经 1% 的琼脂糖 (PROMEGA, USA) 凝胶电泳检测后, 切割目的条带, 用 Gel Extraction Mini Kit (Watson Biotech, China) 纯化回收。应用 ABI Prism BigDyeTM Terminator Cycle Sequencing Ready

Reaction Kit (Applied Biosystems Inc., USA) 进行测序反应。DNA 测序在北京华大中生科技发展有限公司的自动测序仪 ABI PRISMTM 3730 上进行。

1.4 DNA 序列及系统发育分析

DNA 序列利用 Chromas (V1.45) 软件进行人工校正, 并采用 SeqEdit (Applied Biosystems Inc., USA) 软件进行对比拼接, 再使用 CLUSTAL X (Thompson et al., 1997) 软件进行 DNA 序列排列。研究中采用 MEGA 2.1 (Kumar et al., 2001) 计算碱基组成、转换/颠换比 (Transition/Transversion, Ti/Tv) 及遗传距离, 利用 PAUP4.0 (Swofford, 1998) 选择随机排列、1 000 次重复、启发式搜寻、进化树对分重接分枝交换 (TBR branch-swapping)、多重比对 (MULTIPARS)、构建最大简约树 (Maximum parsimony, MP) 和最大似然树 (Maximum likelihood, ML)。分子系统树的构建以棕尾虹雉 (*Lophophorus impejanus*) (*cyt b*: AF028796, CR: AF230309) 和蓝鹇 (*Lophura swinhoii*) (*cyt b*: AF314644, CR: AJ300155) 为外群, 各分枝的置信度由自举检验 (Bootstrap test) 1 000 次重复检测得到 (Bootstrap percentage, BP)。Bayes 树应用 MrBayes V3.0B4 (Huelsenbeck and Ronquist, 2001) 软件的模拟技术 Markov Chain Monte Carlo (马尔科夫链的蒙特卡洛方法, MCMC) 模拟演化树的较晚期可能性分布, 各分枝置信度由后验概率 (Posterior probability, PP) 进行评估。

2 结果

2.1 CR 和 *cyt b* 全序列的分子进化

测得的藏马鸡和白马鸡 *cyt b* 有共享单倍型, 褐马鸡和蓝马鸡则有完全相同的单一单倍型, 因而本研究将 CR 的 1 136 个碱基和 *cyt b* 全序列合并来进行分析。结果检测到单倍型序列在藏马鸡中有 3 个、白马鸡有 4 个、蓝马鸡和褐马鸡各 2 个。应用 MEGA 软件的 Kimura 双参数模型计算得到的各单倍型间的遗传距离见表 1。表 1 结果显示藏马鸡与白马鸡各单倍型之间的遗传距离仅为 0.13% - 0.80%, 而蓝马鸡和褐马鸡之间仅为 0.04% - 0.13%; 藏马鸡、白马鸡和蓝马鸡、褐马鸡之间为 2.42% - 3.16%。

表 1 各单倍型间的 Kimura 双参数遗传距离 (对角线上为标准误, 对角线下为遗传距离)

Table 1 Kimura 2-parameter pairwise genetic distance of the haplotypes (SE and distance are above and below the diagonal respectively)

Haplo type	CC1	CC2	CC3	CC4	CH1	CH2	CH3	CA1	CA2	CM1	CM2	LS	LI
CC1		0.0006	0.0004	0.0008	0.0010	0.0009	0.0018	0.0036	0.0037	0.0037	0.0037	0.0063	0.0080
CC2	0.0009		0.0008	0.0010	0.0012	0.0011	0.0019	0.0037	0.0037	0.0038	0.0011	0.0064	0.0080
CC3	0.0004	0.0013		0.0009	0.0011	0.0010	0.0018	0.0037	0.0037	0.0038	0.0037	0.0063	0.0080
CC4	0.0013	0.0022	0.0018		0.0009	0.0008	0.0017	0.0036	0.0036	0.0037	0.0037	0.0064	0.0079
CH1	0.0022	0.0031	0.0026	0.0018		0.0004	0.0016	0.0037	0.0038	0.0038	0.0038	0.0063	0.0080
CH2	0.0018	0.0026	0.0022	0.0013	0.0004		0.0015	0.0037	0.0037	0.0038	0.0038	0.0065	0.0080
CH3	0.0071	0.0080	0.0075	0.0066	0.0057	0.0053		0.0033	0.0034	0.0034	0.0034	0.0063	0.0080
CA1	0.0288	0.0297	0.0293	0.0284	0.0302	0.0298	0.0242		0.0004	0.0008	0.0006	0.0065	0.0081
CA2	0.0293	0.0302	0.0297	0.0288	0.0307	0.0302	0.0247	0.0004		0.0006	0.0004	0.0065	0.0080
CM1	0.0302	0.0311	0.0307	0.0298	0.0316	0.0312	0.0256	0.0013	0.0009		0.0004	0.0065	0.0080
CM2	0.0298	0.0307	0.0302	0.0293	0.0311	0.0307	0.0252	0.0009	0.0004	0.0004		0.0065	0.0081
LS	0.0807	0.0817	0.0812	0.0812	0.0812	0.0807	0.0812	0.0847	0.0852	0.0852	0.0847		0.0082
LI	0.1227	0.1238	0.1233	0.1222	0.1238	0.1233	0.1244	0.1249	0.1244	0.1244	0.1249	0.1285	

CH: *C. harmani*. CC: *C. crossoptilon*. CA: *C. auritum*. CM: *C. mantchuricum*. LI: *Lophophorus impejanus*. LS: *Lophura swinhoii*.

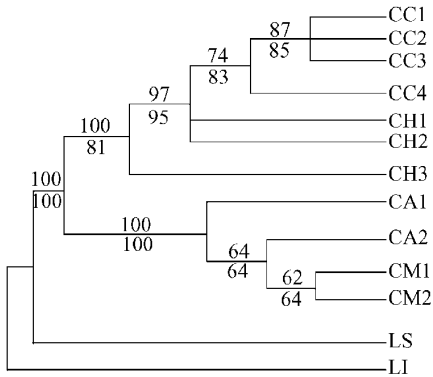


图 1 基于 CR 与 *cyt b* 全序列的最大简约及最大似然树
横线上下分别为最大简约和最大似然树的置信度。

Fig. 1 MP and ML tree constructed from CR and *cyt b* sequences in genus *Crossoptilon*

BPs of the MP and ML are marked above and below the branch respectively.

CH: *C. harmani*. CC: *C. crossoptilon*. CA: *C. auritum*. CM: *C. mantchuricum*. LI: *Lophophorus impejanus*. LS: *Lophura swinhoii*.

2.2 分子系统树

依据所测得的 DNA 序列, 我们以棕尾虹雉和蓝鹇为外群, 构建了马鸡属各物种间的 MP、ML (图 1) 及 Bayes 树 (图 2)。其中 MP、ML 及 Bayes 树具有相同的拓扑结构。

3 讨论

3.1 藏马鸡的分类地位

藏马鸡曾被认为是白马鸡的一个亚种 (Dela-

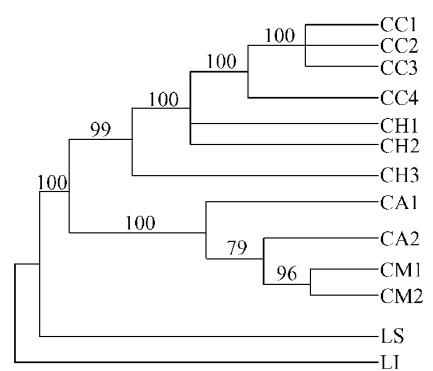


图 2 基于 CR 与 *cyt b* 全序列的贝叶斯树
横线上为 Bayes 树后验概率。

Fig. 2 Bayes tree constructed from CR and *cyt b* sequences in genus *Crossoptilon*

PPs of the Bayes are marked above the branch.

cour, 1977; 郑作新等, 1978; Johnsgard, 1986), 近年来许多学者将其作为独立物种 (Sibley and Monroe, 1990; 郑作新, 1994; 卢欣等, 1998; 石兴娣等, 2001)。仓决卓玛等 (2003) 根据对 *cyt b* 部分序列 (约 549 bp) 的分析, 支持将藏马鸡作为白马鸡的一个亚种的观点。但是通过对 CR 和 *cyt b* 总长度为 2 279 bp 的全序列分析, 我们所得到的 MP、ML 及 Bayes 树都显示所有藏马鸡的单倍型 (尤其是 CH3) 位于分子系统树白马鸡、藏

马鸡单系群的基部, 白马鸡的单倍型位于该单系群的分枝末端, 并且分枝的置信度都比较高 (> 70%)。本研究还发现, 藏马鸡与白马鸡的遗传差异明显大于褐马鸡与蓝马鸡。此外, 在形态上藏马鸡与白马鸡也有明显的区别。既然目前所有学者仍然将褐马鸡、蓝马鸡作为两个独立种 (Lu and Zheng, 2000; 仓决卓玛等, 2003), 那么在相同的衡量尺度下, 藏马鸡、白马鸡作为两个物种也是合适的。因此, 在目前情况下, 我们认为宜保持藏马鸡作为一个独立物种的分类地位。同时, 我们建议在扩大采样量的基础上, 开展更为深入的研究工作, 分析更多的基因序列, 结合形态学、行为学和生态学的数据资料, 对 4 种马鸡的分类地位做进一步的厘定。

3.2 马鸡属内的系统发育关系

以往对马鸡属系统发育关系的探讨曾得出不同的结论 (刘如筭等, 1985; 甘雅玲等, 1992; Delacour, 1977; 郑作新等, 1978; 郑光美等, 1991; 卢欣等, 1998; 石兴娣等, 2001)。我们的分子系统树显示藏马鸡和白马鸡构成一个单系群, 蓝马鸡和褐马鸡构成一个单系群, 且置信度较高 (> 80%)。从遗传距离上看, 白马鸡与藏马鸡、蓝马鸡与褐马鸡关系较近。此外, 在 *cyt b* 全序列中褐马鸡与蓝马鸡具有相同单倍型, 而藏马鸡和白马鸡亦有共享单倍型。上述结果都支持“藏马鸡和白马鸡的关系较近, 蓝马鸡和褐马鸡的关系较近”的观点 (Delacour, 1977; 郑作新等, 1978; 郑光美等, 1991; 卢欣等, 1998)。

郑作新等 (1978) 依据体色及尾羽数目等形态特征认为在马鸡属中藏马鸡是原始类型。我们发现相对于蓝马鸡、褐马鸡而言, 藏马鸡、白马鸡所在的进化枝与外群间的遗传距离更近。因而藏马鸡、白马鸡应更加原始。并且在藏马鸡、白马鸡之间, 藏马鸡位于分枝的基部, 所以藏马鸡在马鸡属中可能是最原始的类型。在蓝马鸡、褐马鸡之间, 蓝马鸡位于分枝的基部, 表明蓝马鸡可能比褐马鸡更为原始。

3.3 马鸡属演化模式推测

依据藏马鸡、白马鸡和蓝马鸡、褐马鸡之间的遗传距离为 2.42% - 3.16%, 如果采用通用分子钟即每百万年发生 2% 的碱基突变速率 (Shields and Wilson, 1987) 计算, 分化时间大约是在 120 - 160 万年左右。考虑现今马鸡属鸟类的分布模式, 依照起源中心物种多样性最大化原则 (Nelson

and Platnick, 1984), 我们推测应在川、滇、藏的交界地区产生了马鸡祖种, 之后自上新世以来随着青藏高原隆升, 伴随地形、气候及植被等方面的剧烈变化 (杨逸畴等, 1983; 李炳元、王富葆, 1986), 促进马鸡祖种的进一步分化。蓝、褐马鸡祖种向北扩散, 并产生适应; 而藏、白马鸡的祖种则留在了起源中心附近。我们基于分子标记所做出的马鸡属演化模式推测, 支持卢欣等 (1998) 和 Lu and Zheng (2000) 关于马鸡属物种形成的假说。值得提出的是, 从我们的研究结果来看, 4 种马鸡 (尤其是蓝马鸡和褐马鸡) 的物种形成时间较短, 有关其系统演化还需进一步研究。

致谢 北京动物园、北京濒危动物驯养繁殖中心对本研究给予了大力支持。刘斌、吴秀山、陶玉静等同志曾协助样品采集工作, 刘凌云教授在论文撰写方面曾给予指导, 在此一并致谢。

参考文献 (References)

- Delacour J, 1977. The Pheasant of the World 2nd edn. Hindhead: World Pheasant Association and Spur Publications.
- Gan YL, Lu TC, Liu RS, He FQ, Lu CL, 1992. Observation on scanning electron microscope of eggshell of *C. mantchuricumis*, *C. crossoptilon* and *C. auritum*-endemic pheasants in China. Acta Zool. Sinica 38 (2): 124 - 127 (In Chinese).
- Han Z, Li F, Liu B, 1999. Detection of intraspecific genetics relationships in crested ibises *Nipponia nippon* through randomly amplified polymorphic DNA analysis. Journal of the Yamashina Institute for Ornithology 31 (1): 39 - 44.
- Huelsenbeck JP, Ronquist FR, 2001. MRBAYES: Bayesian inference of phylogenetic trees. Bioinformatics 17: 754 - 755.
- IUCN, 2004. The Red List of Threatened Species. Gland, Switzerland.
- Johnsgard PA, 1986. The Pheasant of the World. Oxford: Oxford University Press.
- Kimball RT, Braun EL, Zwartjes PW, Crowe TM, Ligon JD, 1999. A molecular phylogeny of the pheasants and partridges suggests that these lineages are not monophyletic. Molecular Phylogenetics and Evolution 11 (1): 38 - 54.
- Kumar S, Tamura K, Jakobsen IB, Nei M, 2001. MEGA2: Molecular evolutionary genetics analysis software. Bioinformatics 17: 1 244 - 1 245.
- Li BY, Wang FB, 1986. Basic characteristics of landforms in the northwest Yunnan and southwest Sichuan area. In: Sun HL ed. Studies in Qinghai-Xizang (Tibet) Plateau, Special Issue of Hengduan Mountains Scientific Expedition (II). Beijing: Beijing Science and Technology Press, 174 - 183 (In Chinese).
- Liu RS, Guo YJ, Li FL, Hou LH, 1985. Study on the relationship among three species of the genus *Crossoptilon* by electrofocusing technique. Acta Zool. Sinica 31 (2): 206 - 213 (In Chinese).
- Lu TC, Liu RS, 1983. Brown eared pheasant: studies of its ecology and biology. Acta Zool. Sinica 29 (3): 278 - 290 (In Chinese).
- Lu TC, Liu RS, He FQ, Lu CL, Li GY, 1989. Ecology and systematic relationship of three species of the genus *Crossoptilon*. Sichuan J. Zool. 8: 21 - 23 (In Chinese).
- Lu X, Zheng GM, 2000. Why do eared-pheasants in eastern Qinghai-Tibet plateau show so much morphological variations? Bird Conser-

- vation International 10: 305–309 (In Chinese).
- Lu X, Zheng GM, Gu BY, 1998. A preliminary investigation on taxonomy, distribution and evolutionary relationship of the eared pheasants *Crossoptilon*. Acta Zool. Sinica 44 (2): 131–137 (In Chinese).
- Nelson G, Platnick NI, 1984. Biogeography. Carolina Biology Reader 119: 1–16.
- Randi E, Lucchini V, 1998. Organization and evolution of the mitochondrial DNA control-region in the avian genus *Alectoris*. J. Mol. Evol. 47: 449–462.
- Shi XD, Zhang ZW, Liu LY, 2001. Karyotypes and banding patterns of three eared-pheasant *Crossoptilon* species. Acta Zool. Sinica 47 (3): 280–284 (In Chinese).
- Shields GF, Wilson AC, 1987. Calibration of mitochondrial DNA evolution in geese. Journal of Molecular Evolution 24: 212–217.
- Sibley CG, Monroe BL, 1990. Distribution and Taxonomy of Birds of the World. New Haven: Yale University Press.
- Swofford DL, 1998. PAUP 3: Phylogenetic Analysis Using Parsimony (and other methods), Version 4 (CP). Sauerland, Massachusetts: Sinauer Associates.
- Thompson JD, Gibson TJ, Plewniak F, Jeanmougin F, Higgins DG, 1997. The CLUSTAL X windows interface: Flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools. Nucleic Acids Res. 24: 4 876–4 882.
- Tsam CDM, Rao G, Ji JG, Suo LCR, Wan QH, Fang SG, 2003. Taxonomic status of *Crossoptilon harmani* and phylogenetic study of the genus *Crossoptilon*. Acta Zootaxonomic Sinica 28 (2): 173–179 (In Chinese).
- Xu ZW, Lei YH, Jin XL, Yuan W, 1998. *Grossoptilon manchuricum* was found in mountain forest in Huanglong County of Shaanxi Province. Acta Univ. Agric. Oreali-Occidentalis 26 (4): 113–114 (In Chinese).
- Yang YC, Li BY, Yin ZS, Zhang QS, Wang FB, Jing K, Chen ZM, 1983. Geomorphology of Xizang (Tibet). Beijing: Science Press, 1–238 (In Chinese).
- Zheng GM, Wang QS, 1998. China Red Data Book of Endangered Animals: Aves. Beijing: Science Press (In Chinese).
- Zheng GM, Zhang W, Zhao XR, 1991. A comparative research on the hind limb muscles of eared pheasants, *Crossoptilon*. In: Gao W ed. The Study of Birds in China. Beijing: Science Press, 14–16 (In Chinese).
- Zheng ZX, 1994. A Complete Checklist of Species and Subspecies of the Chinese Birds. Beijing: Science Press, 31 (In Chinese).
- Zheng ZX, Tan YK, Lu TC, et al., 1978. Fauna of China. Aves. Vol. 4: Galliformes 1–203 (In Chinese).
- 甘雅玲, 卢汰春, 刘如筭, 何芬奇, 卢春雷, 1992. 中国特产雉类——褐马鸡、藏马鸡和蓝马鸡卵壳的电镜观察. 动物学报 38 (2): 124–127.
- 李炳元, 王富葆, 1986. 滇西北、川西南地区地貌的基本特征. 见: 孙鸿烈主编. 横断山考察专集 (2). 北京: 北京科学技术出版社, 174–83.
- 刘如筭, 郭尧君, 李福来, 侯连海, 1985. 用等电聚焦技术对三种马鸡亲缘关系的研究. 动物学报 31 (2): 206–213.
- 卢汰春, 刘如筭, 1983. 褐马鸡生态和生物学研究. 动物学报 9 (3): 278–290.
- 卢汰春, 刘如筭, 何芬奇, 卢春雷, 李桂垣, 1989. 我国马鸡属三种的生态调查暨亲缘关系的探讨. 四川动物 8: 21–23.
- 卢欣, 郑光美, 顾滨源, 1998. 马鸡的分类、分布及演化关系的初步探讨. 动物学报 44 (2): 131–137.
- 石兴娣, 张正旺, 刘凌云, 2001. 三种马鸡的核型及染色体 G-带带型. 动物学报 47 (3): 280–284.
- 仓决卓玛, 饶刚, 吉新刚, 索腊次仁, 万秋红, 方盛国, 2003. 藏马鸡分类地位和马鸡属系统进化问题的探讨. 动物分类学报 28 (2): 173–179.
- 徐振武, 雷颖虎, 金学林, 袁伟, 1998. 陕北黄龙山林区发现褐马鸡种群. 西北农业大学学报 26 (4): 113–114.
- 杨逸畴, 李炳元, 尹泽生, 张青松, 王富葆, 景可, 陈志明, 1983. 西藏地貌. 北京: 科学出版社, 1–238.
- 郑光美, 王岐山, 1998. 中国濒危动物红皮书——鸟类. 北京: 科学出版社.
- 郑光美, 张维, 赵欣如, 1991. 马鸡后肢肌肉的比较研究. 高玮主编: 中国鸟类研究. 北京: 科学出版社, 14–16.
- 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, 31.
- 郑作新, 谭耀匡, 卢汰春等, 1978. 中国动物志 鸟纲 第 4 卷, 鸡形目. 北京: 科学出版社, 1–203.