

基于细胞色素 *b* 的鸫亚科部分鸟类的系统进化*

潘巧娃^{1,4} 雷富民^{1**} 杨淑娟¹ 尹祚华¹ 黄原² 郜发道² Anton KRISTIN³

1. 中国科学院动物研究所, 北京 100080

2. 陕西师范大学生命科学院, 西安 710062

3. Institute of Forest Ecology, Slovak Academy of Sciences, Štúrova 2, SK-96053 Zvolen, Slovakia

4. 中国科学院研究生院, 北京 100039

摘要 采用分子系统学方法对鸫亚科 (Turdinae) 16 属 35 种鸟类的线粒体细胞色素 *b* 基因进行系统发生分析。所测序列经对位排列后共 983 bp, 包含变异位点 399 个, 简约信息位点 349 个。以太平鸟 (*Bombycilla garrulus*) 和雪松太平鸟 (*Bombycilla cedrorum*) 为外群, 采用邻接法、最大简约法、最大似然法和贝叶斯法分别构建鸫亚科的系统发生树。研究结果表明: 构建的系统树将所研究鸫亚科鸟类分为 2 个支系。第 1 个支系包括鸫属 (*Turdus*)、地鸫属 (*Zoothera*) 和宽嘴鸫属 (*Cochoa*); 第 2 个支系包括歌鸫属 (*Luscinia*)、鸫属 (*Tarsiger*)、鹡鸰属 (*Copsychus*)、蓑鸫属 (*Cercotrichas*)、红尾鸫属 (*Phoenicurus*)、水鸫属 (*Rhyacornis*)、燕尾属 (*Enicurus*)、啸鸫属 (*Myiophonus*)、石 属 (*Saxicola*)、 属 (*Oenanthe*)、溪鸫属 (*Chaimarrornis*)、矾鸫属 (*Monticola*) 和欧亚鸫属 (*Erithacus*)。其中地鸫属并非单系类群; 红尾鸫属为并系发生, 水鸫属和溪鸫属归并到这一支系; 石 属与矾鸫属互为姐妹群, 再与 属聚合构成另一支系; 然后上述两个支系构成姐妹群; 歌鸫属和鸫属聚成姐妹群。对于鹡鸰属、蓑鸫属、啸鸫属、欧亚鸫属、宽嘴鸫属和燕尾属, 本研究结果并没有完全解决它们在大分支内与其它属间的亲缘关系 [动物学报 52 (1): 87-98, 2006]。

关键词 鸫亚科 细胞色素 *b* DNA 序列 系统发生

Phylogeny of some Turdinae birds based on mitochondrial cytochrome *b* gene sequences*

PAN Qiao-Wa^{1,4}, LEI Fu-Min^{1**}, YANG Shu-Juan¹, YIN Zuo-Hua¹, HUANG Yuan², TAI Fa-Dao², Anton KRISTIN³

1. Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100080, China

2. Department of Life Sciences, Shaanxi Normal University, Xi'an 710062, China

3. Institute of Forest Ecology, Slovak Academy of Sciences, Štúrova 2, SK-96053 Zvolen, Slovakia

4. Graduate School of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China

Abstract The phylogeny of Turdinae species (Passeriformes, Muscicapidae) remains controversial. In this study, we investigated phylogenetic relationships within this subfamily based on analysis of mitochondrial cytochrome *b* gene sequences. 35 species representing 16 of 20 putative Turdinae genera from Turdinae were analyzed, and *Bombycilla garrulus* and *Bombycilla cedrorum* were selected as outgroups. Altogether 983 bp gene fragments from these species were obtained, in which 399 variable sites and 349 parsimony informative sites were identified. Neighbor-joining (NJ), max-

2005-07-18 收稿, 2005-11-19 接受

* 国家自然科学基金资助项目 (No.30270182, No.30270203), 中国科学院-斯洛伐克科学院合作协议项目, 中科院动物所创新项目资助 [The research was funded by the grants from NSFC (No.30270182, No.30270203), International Cooperation between Chinese Academy of Sciences and Slovak Academy of Sciences, IOZ Innovation Program]

** 通讯作者 (Corresponding author) E-mail: leifm@ioz.ac.cn

© 2006 动物学报 Acta Zoologica Sinica

imum parsimony (MP), maximum-likelihood (ML) and Bayesian (BI) analyses generated nearly identical tree topologies. In the phylogenetic trees, the species examined in the study are clustered into two clades, which are almost consistent with morphological classification. The first clade included *Turdus*, *Zoothera* and *Cochoa*. The second clade included *Phoenicurus*, *Chaimarrornis*, *Oenanthe*, *Rhyacornis*, *Monticola*, *Saxicola*, *Erithacus*, *Tarsiger*, *Enivurus*, *Luscinia*, *Myiophoneus*, *Copsychus* and *Cercotrichas*. Genus *Zoothera* was not a monophyletic taxon and genus *Phoenicurus* was paraphyletic forming a well supported clade with the addition of two monotypic genera (*Rhyacornis* and *Chaimarrornis*). The genus *Monticola* was sister to *Saxicola* first, and then clustered with *Oenanthe*, which indicates that *Monticola* is more closely related to the chat than the thrush. With regard to some genera such as *Erithacus*, *Tarsiger*, *Enivurus*, *Luscinia*, *Myiophoneus*, *Copsychus* and *Cercotrichas* in the second clade, phylogenetic relationships are still uncertain [*Acta Zoologica Sinica* 52 (1): 87–98, 2006].

Key words Turdinae, Cyt *b*, DNA sequence, Phylogeny

鹑亚科 (Turdinae) 是世界上分布最广的鸟类之一。该亚科鸟类体形大小适中, 有些种类较小。依据郑作新 (2000) 对鹑类的分类地位, 鹑亚科隶属雀形目 科, 我国现已记录的鹑亚科鸟类有 20 属 87 种, 这与国外早期分类系统是一致的 (Vaurie, 1955a; Vaurie, 1955b; Mayr and Paynter, 1964)。随着分子系统学的兴起, Sibley and Ahlquist (1990) 的 DNA-DNA 杂交结果首次对鹑亚科分类地位做了较大的改动, 建议将歌鹑属 (*Luscinia*)、鹑属 (*Tarsiger*)、鹑属 (*Copsychus*)、鹑属 (*Cercotrichas*)、红尾鹑属 (*Phoenicurus*)、水鹑属 (*Rhyacornis*)、短翅鹑属 (*Hodgsonius*)、地鹑属 (*Cinclidium*)、大翅鹑属 (*Grandala*)、燕尾属 (*Enicurus*)、宽嘴鹑属 (*Cochoa*)、石 属 (*Saxicola*)、 属 (*Oenanthe*)、溪鹑属 (*Chaimarrornis*) 以及欧亚鹑属 (*Erithacus*) 这 15 个属从鹑亚科中移出, 置于亚科中且单立一个族—— 族, 并认为鹑亚科与亚科 (包括 族和 族) 亲缘关系最近。Sibley 系统是基于分子杂交结果, 其研究重点在于高级阶元的分类地位, 并没有过多涉及属或属以下物种间的亲缘关系。目前, 关于上述 15 个属的分类地位, 国外很多分类系统均遵循了 Sibley 分类方法 (Clements, 1991; Dickinson, 2003)。由于缺乏明确的传统分类学特征, 长期以来, 其各属间的亲缘关系一直存在疑问。随着分子技术的发展, Pasquet et al. (1999)、Voelker and Spellman (2004)、Klicka et al. (2005) 等在 Sibley 的分类工作基础上对其亚科或 族内的部分属级亲缘关系做了进一步探讨。然而就鹑亚科这一分支的系统分类地位, 其各属间的关系在很大程度上仍有疑问。我国目前的分类系统基本基于生态学、形态特征和行为等方面的研究结果 (郑作新等, 1995), 并采用郑作新 (2000) 的鹑亚科分类系统。目前国内尚缺乏对鹑亚科的分子系统学研究, 因此本文采用线粒体细胞

色素 *b* 基因, 在分子水平上重新构建鹑亚科鸟类的系统发育和系统分类树, 确定各属的分类地位并探讨属种间的亲缘关系。

细胞色素 *b* 基因既有足够的变异位点用于研究种群水平, 又足够保守。一个较小的基因片段可包含从种内到种间乃至到科间的进化遗传信息, 在系统进化和分类研究中具有很好的适用性 (Kocher et al., 1989; Irwin et al., 1991)。此外, 它易于被通用引物扩增, 因而被广泛用于系统进化研究。实验证明细胞色素 *b* 基因能够很好地构建高阶元鸟类的系统发育关系, 并探讨各类群的分类地位 (Klicka et al., 2001; Johnson, 2001; Thomassen et al., 2003; Sheldon et al., 2005)。

本文以郑作新 (2000) 鸟类分类系统为参照依据, 对鹑亚科 16 属 35 种鸟类的细胞色素 *b* 基因部分序列进行分析, 并使用邻接法、最大简约法、最大似然法以及贝叶斯法等四种方法建树, 从而探讨鹑亚科各属种间可能存在的系统发生关系。

1 材料和方法

1.1 样品采集

本研究采用样品 66 号, 代表鹑亚科鸟类的 35 个种, 其中 6 个种的序列来自 GenBank (表 1)。在样品齐全的条件下, 大部分种选取了两个个体。选取的样品中分别含肌肉、血液或羽毛样, 它们均采自野外。

1.2 方法

1.2.1 总 DNA 提取

试剂盒 BS424 购自上海生工生物技术有限公司, 参照试剂盒中说明步骤进行总 DNA 提取。

1.2.2 PCR 扩增及序列测定

本研究所选用的一对 PCR 扩增引物为 H4A (5'-GTAAGTCTTCAGTCTTTGGTTGACAAG-ACC-3') (Harshman, 1996) 和 L14838 (5'-GCT-TCCATCCAACATCTCAGCATGATG-3') (Kocher

表 1 本研究所选用的物种

Table 1 The species used in this study

科/属名 Family/Genus name	种名 Species name	样品类型 Type of samples	采集地点/序列来源 Locality/Source	Genbank 检索号 Accession number
红尾鸫属 <i>Phoenicurus</i>	红腹红尾鸫 <i>Phoenicurus erythrogaster</i>	全血 Blood	青海花石峡 Qinghai, Huashixia	DQ285429
	北红尾鸫 <i>Phoenicurus aureoreus</i>	肌肉 Muscle	陕西陕北 Shaanxi, Shanbei	DQ285430
	白喉红尾鸫 <i>Phoenicurus schisticeps</i>	肌肉 Muscle	青海祁连 Qinghai, Qilian	DQ285427
	蓝额红尾鸫 <i>Phoenicurus frontalis</i>	肌肉 Muscle	甘肃白龙江 Gansu, Bailongjiang	DQ285428
	赭红尾鸫 <i>Phoenicurus ochruros</i>	肌肉 Muscle	新疆和静 Xinjiang, Hejing	DQ285431
鸫属 <i>Oenanthe</i>	沙鸫 <i>Oenanthe isabellina</i>	肌肉 Muscle	新疆莎车 Xinjiang, Shache	DQ285433
	白顶鸫 <i>Oenanthe hispanica</i>	肌肉 Muscle	新疆疏勒 Xinjiang, Shule	DQ285434
石鸫属 <i>Saxicola</i>	灰林鸫 <i>Saxicola ferrea</i>	肌肉 Muscle	陕西佛平 Shaanxi, Foping	DQ285436
	黑喉石鸫 <i>Saxicola torquata</i>	肌肉 Muscle	陕西佛平 Shaanxi, Foping	DQ285437
鸫属 <i>Turdus</i>	榭鸫 <i>Turdus viscivorus</i>	肌肉 Muscle	新疆尼勒克 Xinjiang, Nileke	DQ263756
	灰头鸫 <i>Turdus rubrocanus</i>	肌肉 Muscle	甘肃文县 Gansu, Wenxian	DQ263752
	乌鸫 <i>Turdus merula</i>	肌肉 Muscle	湖南沅江 Hunan, Yuanjiang	DQ263757
	斑鸫 <i>Turdus naumanni</i>	肌肉 Muscle	湖北洪湖 Hubei, Honghu	DQ263753
	白眉鸫 <i>Turdus obscurus</i>	肌肉 Muscle	福建明溪 Fujian, Mingxi	DQ263754
	乌灰鸫 <i>Turdus cardis</i>	肌肉 Muscle	福建明溪 Fujian, Mingxi	DQ263755
	环颈鸫 <i>Turdus torquatus</i>	羽毛 Feather	欧洲斯洛伐克 Europe, Slovakia	DQ263751
	宝兴歌鸫 <i>Turdus mupinensis</i> [*]	肌肉 Muscle	四川攀枝花 Sichuan, Panzhihua	DQ263758
啸鸫属 <i>Myiophonus</i>	紫啸鸫 <i>Myiophonus caeruleus</i>	肌肉 Muscle	陕西佛平 Shaanxi, Foping	DQ263760
鸫属 <i>Tarsiger</i>	金色林鸫 <i>Tarsiger chrysaeus</i>	肌肉 Muscle	甘肃文县 Gansu, Wenxian	DQ285439
	红胁蓝尾鸫 <i>Tarsiger cyanurus</i>	全血 Blood	河北秦皇岛 Hebei, Qinhuangdao	DQ285440

续表 (Continued)

科/属名 Family/Genus name	种名 Species name	样品类型 Type of samples	采集地点/序列来源 Locality/Source	Genbank 检索号 Accession number
溪鸫属 <i>Chaimarrornis</i>	白顶溪鸫 <i>Chaimarrornis leucocephalus</i>	肌肉 Muscle	甘肃文县 Gansu, Wenxian	DQ285432
燕尾属 <i>Enivourus</i>	小燕尾 <i>Enivourus scouleri</i>	肌肉 Muscle	甘肃文县 Gansu, Wenxian	DQ285441
	黑背燕尾 <i>Enivourus teschenaulti</i>	肌肉 Muscle	陕西佛平 Shaanxi, Foping	DQ285442
欧亚鸫属 <i>Erithacus</i>	欧亚鸫 <i>Erithacus rubecula</i>	羽毛 Feather	欧洲斯洛伐克 Europe, Slovakia	DQ285438
歌鸫属 <i>Luscinia</i>	金胸歌鸫 <i>Luscinia pectardensis</i> *	肌肉 Muscle	陕西佛平 Shaanxi, Foping	DQ285444
	蓝歌鸫 <i>Luscinia cyane</i>	全血 Blood	河北秦皇岛 Hebei, Qinhuangdao	DQ285443
鹡鸰属 <i>Copsychus</i>	鹡鸰 <i>Copsychus saularis</i>	肌肉 Muscle	陕西佛平 Shaanxi, Foping	DQ285445
水鸫属 <i>Rhyacornis</i>	红尾水鸫 <i>Rhyacornis fuliginosus</i>	肌肉 Muscle	湖南彬州 Hunan, Binzhou	DQ285435
矶鸫属 <i>Monticola</i>	蓝头矶鸫 <i>Monticola cinclorhynchus</i>	不详 Not available	Goodman and Weigt, 2000, Unpublished	AF276777
地鸫属 <i>Zoothera</i>	白眉地鸫 <i>Zoothera sibirica</i>	肌肉 Muscle	湖南沅江 Hunan, Yuanjiang	DQ285426
	长嘴地鸫 <i>Zoothera marginata</i>	不详 Not available	Klicka et al., 2005	AY752367
	虎斑地鸫 <i>Zoothera dauma</i>	不详 Not available	Klicka et al., 2005	AY752368
	长尾地鸫 <i>Zoothera dixonii</i>	不详 Not available	Klicka et al., 2005	AY752362
鸫属 <i>Cercotrichas</i>	白翅鸫 <i>Cercotrichas leucophrys</i>	不详 Not available	Beresford, 2002, Unpublished	AY206915
宽嘴鸫属 <i>Cochoa</i>	绿宽嘴鸫 <i>Cochoa viridis</i>	不详 Not available	Klicka et al., 2005	AY752378
太平鸟科 Bombycillidae	太平鸟 <i>Bombycilla garrulus</i>	不详 Not available	Spellman and Winker, 2000, Unpublished	AF285796
	雪松太平鸟 <i>Bombycilla cedrorum</i>	不详 Not available	Voelker and Spellman, 2004	AY329448

* 特有种。* Endemic bird species.

et al., 1989)。L 和 H 分别代表轻链和重链。PCR 反应总体积为 50 μ l, 含 10 \times buffer 5 μ l, 25 mmol/L MgCl₂ 5 μ l, Taq DNA 聚合酶 0.5 U, 2 mmol/L dNTP 5 μ l, 引物 10 μ mol/L 各 2 μ l, DNA 模板约为 100 ng, 用试剂盒中自带的 sterilized ddH₂O 将反应总体积补至 50 μ l。PCR 扩增程序: 94 $^{\circ}$ C 预变性 4 min, 然后 94 $^{\circ}$ C 变性 30 s, 54 $^{\circ}$ C 退火 45 s, 72 $^{\circ}$ C 延伸 2 min, 36 个循环, 循环结束后 72 $^{\circ}$ C 延伸 10 min。用 1% 琼脂糖凝胶、120 V 电泳, 紫外检测扩增产物, 凝胶成像仪扫描。PCR 原液直接送交原上海博亚生物技术有限公司纯化并用 ABI3730 进行测序。本研究采用双向测序, 最终序列由正反向两条序列拼接而成。所有测定的序列均已上传 GenBank (表 1)。

1.2.3 系统发生分析

为确保得到的序列为目标序列, 数据分析前首先将测序结果在 NCBI 中用 BLAST 进行相似性搜索。由于同种个体之间序列差异很小, 进行比较后, 选用一个个体代表来建树。最后将这些序列用 Clustal X1.8 (Thompson et al., 1997) 软件进行比对, 并辅以人工校对。用 MEGA3.0 (Kumer et al., 2004) 软件分析序列的碱基组成及遗传差异。根据 Modeltest3.06 (Posada and Crandall, 1998) 估算出数据最优模型, 在 PAUP4.0 (Swofford, 2000) 里分别构建 NJ、MP 和 ML 树。其中 NJ (选用 Kimura 双参数模型) 和 MP 树中各分枝的置信度采用 1 000 次自引导法重复检测。以最大似然法建树时, 则采用 200 次自引导法重复检测。使用 MrBayesV3.1 (Huelsenbeck and Ronquist, 2003) 软件构建 Bayesian 树, 运行 4 个马尔可夫链, 500 000 代, 每 100 代储存一次树。其置信度通过后验概率来评价。

通常认为转换与颠换比小于 2.0 时该基因序列的突变已达到饱和状态, 在系统发生分析时需进行特别的加权 (Knight and Mindell, 1993)。本研究中 37 个类群 (包括 2 个外群) 的转换颠换比的平均值为 1.8, 小于临界值, 因此在简约法分析中根据 Kimura 双参数估计转换与颠换的比率即 R 值, 并对第三位点的替换赋以 $W = R$ 的加权 (吕宝忠等译, 2002)。

1.3 外群的选择

根据鸫亚科高级阶元的系统发育关系 (Sibley and Ahlquist, 1990; Voelker and Spellman (2004), 本文选择太平鸟 (*Bombycilla garrulus*)

和雪松太平鸟 (*Bombycilla cedrorum*) 作为鸫亚科的外群。

2 结果

2.1 序列结果分析

序列经比对后共 983 个位点, 其中核苷酸变异位点 399 个, 简约信息位点 349 个。A、T、C、G 碱基的平均含量为 27.7%、24%、34.6%、13.7%, 其中 C 的含量最高而 G 的含量最低。这种碱基偏倚现象在其它鸟类的研究中也有发现 (Kornegay et al., 1993; Lovette and Bermingham, 2000)。序列的差异数和碱基替换情况见表 2。碱基的替换主要发生在密码子第三位, 且转化明显多于颠换, 密码子各位点转、颠换的饱和度分析见图 1。从密码子各位点的饱和性分析图可看出, 密码子第三位转换的散点图在达到最大值后呈现一个平稳状态, 说明已经达到饱和。而其它均呈明显的上升趋势, 即未达到饱和。在外群和内群之间核苷酸变异 (未校正 p -距离) 从 13.54% 到 16.37%。内群 35 个种中, 属内种间为 0.73% 到 11.95%, 属间则从 6.93% 到 15.01%。

2.2 分子系统树

在对细胞色素 *b* 部分序列的系统发生分析中, 加权简约分析得到 2 棵最简约树, 树长 (L) 为 1 338, 一致性指数 (CI) 为 0.6253, 保留指数 (RI) 为 0.5214, 它们的 50% 一致树 (50% major-rule consensus tree) 见图 2 (B)。在 Modeltest 3.06 中产生最佳核苷酸替换模型为 TVM+I+G。NJ、MP、ML 和 Bayesian 四种不同方法构建的系统发生树如图 2。从所构建的系统树来看, 内群的 16 属 35 种明显分为 2 个支系, 第 1 个支系包括鸫属、地鸫属和宽嘴鸫属; 第 2 个支系包括歌鸫属、鹁属、鹊鸫属、薮鸫属、红尾鹁属、水鹁属、燕尾属、啸鸫属、石 属、 属、溪鹁属、矶鸫属和欧亚鹁属。上述 4 棵系统树均支持地鸫属并没有形成单系类群; 红尾鹁属、水鹁属和溪鹁属聚合成一个支系; 除 NJ 树外, 所有系统树支持石 属先与矶鸫属聚为姐妹群, 再与 属聚合, 这 3 个属构成另一个支系。然后上述两支系再聚为姐妹群。此外, 燕尾属、歌鸫属和鹁属这 3 个属内的 2 个种分别在其各自属内聚合。本研究中某些单个种的属 (鹊鸫属、薮鸫属、啸鸫属、欧亚鹁属) 在上述 4 棵系统树中的位置不稳定。在 NJ 树中, 啸鸫属和鹊鸫属聚为姐妹群; 薮鸫属与燕尾属聚为姐妹群; 在 MP

表 2 本文研究的鸫亚科 35 个种以及 2 个外群的细胞色素 *b* 基因的未校正遗传距离(上三角)和碱基替代情况(转换/颠换数,下三角)
 Table 2 Genetic distance(uncorrected P distance, upper triangle) and numbers of substitution(transitions/transversions, lower triangle) for cyt *b* gene of 35 species in Turdinae and two outgroups in the study

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
1		0.0409	0.0546	0.0546	0.0693	0.0881	0.0955	0.0986	0.1186	0.1154	0.1070	0.1123	0.1133	0.1270	0.1322	0.1238	0.1333	0.1385	0.1249
2	32/7		0.0588	0.0493	0.0619	0.0881	0.0976	0.0944	0.1102	0.1154	0.1060	0.1049	0.1102	0.1291	0.1301	0.1207	0.1375	0.1406	0.1238
3	41/11	50/6		0.0504	0.0619	0.0850	0.0997	0.1049	0.1228	0.1165	0.1133	0.1154	0.1196	0.1291	0.1270	0.1207	0.1333	0.1427	0.1249
4	39/13	41/6	44/4		0.0535	0.0766	0.0860	0.0892	0.1060	0.1039	0.1018	0.1060	0.1049	0.1270	0.1228	0.1154	0.1175	0.1249	0.1123
5	51/15	51/8	53/6	45/6		0.0787	0.0923	0.1039	0.1123	0.1154	0.1186	0.1186	0.1102	0.1301	0.1301	0.1228	0.1343	0.1364	0.1165
6	68/16	75/9	74/7	68/5	66/9		0.0965	0.1049	0.1238	0.1249	0.1186	0.1154	0.1186	0.1375	0.1322	0.1333	0.1385	0.1322	0.1396
7	64/27	73/20	75/20	62/20	66/22	69/23		0.0818	0.0955	0.1007	0.0934	0.1039	0.1123	0.1301	0.1175	0.1238	0.1280	0.1322	0.1175
8	62/32	63/27	73/27	58/27	70/29	74/26	49/29		0.0839	0.0934	0.0944	0.1039	0.1091	0.1133	0.1091	0.1196	0.1270	0.1291	0.1123
9	80/33	77/28	91/26	73/28	79/28	89/29	65/26	57/23		0.0923	0.0976	0.1039	0.1144	0.1312	0.1196	0.1238	0.1354	0.1354	0.1196
10	70/40	75/35	78/33	64/35	75/35	81/38	63/33	59/30	59/29		0.0850	0.1007	0.1144	0.1196	0.1259	0.1238	0.1291	0.1343	0.1301
11	68/34	70/31	77/31	66/31	75/35	81/32	58/31	60/30	64/29	61/20		0.0860	0.1154	0.1186	0.1249	0.1207	0.1228	0.1238	0.1186
12	61/36	67/33	75/35	66/35	76/37	72/38	60/39	61/38	62/37	68/28	58/24		0.1186	0.1280	0.1249	0.1207	0.1207	0.1333	0.1249
13	73/35	73/32	84/30	68/32	71/34	80/33	73/34	67/37	79/30	70/39	75/35	72/41		0.1343	0.1343	0.1333	0.1406	0.1249	0.1249
14	65/56	68/55	70/53	66/55	71/53	75/56	65/59	54/54	70/55	60/54	63/50	68/54	69/59		0.0808	0.0860	0.0965	0.0965	0.0808
15	69/57	68/56	69/52	63/54	68/56	71/55	56/56	51/53	62/52	61/59	64/55	66/53	70/58	60/17		0.0839	0.0881	0.0955	0.0808
16	64/54	60/55	64/51	57/53	64/53	71/56	65/53	62/52	71/47	68/50	64/46	65/50	70/57	54/28	55/25		0.0672	0.0714	0.0714
17	67/60	72/59	70/57	57/55	71/57	74/58	65/57	65/56	74/55	73/55	67/50	61/54	68/59	64/28	59/25	46/8		0.0619	0.0724
18	73/59	76/58	78/58	61/58	72/58	65/61	72/54	68/55	75/54	73/55	69/49	74/53	74/60	61/31	63/28	53/11	50/9		0.0693
19	64/55	64/54	67/52	55/52	57/54	78/55	58/54	56/51	62/52	65/59	62/51	60/59	63/56	48/29	51/26	51/13	52/17	48/18	
20	69/67	70/62	75/60	61/58	64/56	76/59	60/54	55/55	68/56	69/63	60/57	63/63	69/56	46/41	43/38	52/35	60/31	59/32	40/32
21	61/65	69/62	74/60	59/60	67/58	69/57	64/58	57/53	67/60	65/61	61/59	71/65	68/60	56/37	64/40	56/41	61/39	53/42	54/34
22	68/59	67/58	69/58	61/58	71/56	72/61	66/56	59/53	64/52	65/51	66/49	66/57	70/64	56/29	59/30	54/17	67/17	67/16	59/16
23	66/59	73/56	71/54	67/54	77/54	83/53	67/56	67/49	72/48	70/59	69/57	70/57	75/56	58/41	58/38	62/37	64/37	70/38	53/34
24	74/61	75/58	80/58	69/58	75/60	82/55	73/56	74/49	80/54	80/57	67/53	72/55	73/58	68/37	71/38	62/35	68/35	65/34	60/34
25	70/61	71/58	76/58	65/58	73/60	81/55	69/56	70/49	74/54	78/57	64/53	70/55	69/58	64/37	68/38	59/35	67/35	63/34	59/34
26	69/53	68/48	72/50	60/50	70/52	75/53	65/48	60/49	70/50	63/53	53/47	62/49	68/52	52/43	60/36	56/41	58/39	63/38	56/40
27	67/56	71/55	75/53	59/55	67/53	78/58	67/53	56/50	69/51	71/46	66/46	71/46	67/49	62/36	66/37	65/32	70/32	63/35	51/37
28	65/58	66/55	74/55	48/53	65/55	70/58	66/55	55/52	64/59	62/54	59/44	61/52	61/51	52/40	58/40	58/38	61/36	56/37	55/35
29	69/60	72/57	76/53	67/55	81/53	80/58	68/57	68/52	76/53	66/56	68/50	68/60	74/55	70/42	74/39	62/36	79/38	71/41	58/37
30	63/63	61/60	65/60	60/60	68/60	74/63	72/62	64/55	73/60	66/67	60/59	69/65	71/60	58/47	67/42	63/39	76/37	61/38	55/36
31	58/73	76/70	63/68	54/68	68/70	73/71	59/74	52/71	57/72	58/73	61/65	65/71	63/74	61/55	57/52	59/51	65/53	59/56	54/52
32	59/68	67/65	66/63	54/63	69/65	73/64	64/69	53/64	56/65	52/68	57/60	61/66	60/67	58/50	55/47	57/46	62/48	62/51	57/47
33	83/60	81/53	82/53	74/53	80/53	93/56	80/51	74/54	84/51	85/54	80/46	91/54	76/53	69/42	77/41	67/44	67/42	68/41	58/45
34	72/48	72/43	78/43	67/43	76/45	76/46	64/47	51/46	68/45	67/48	66/42	64/50	71/45	68/34	62/33	62/36	66/34	71/37	61/33
35	69/56	68/53	76/53	67/53	76/53	81/54	70/53	67/52	81/53	68/58	65/54	74/60	66/57	69/40	66/33	64/40	78/38	75/39	59/35
36	78/70	84/63	88/59	84/59	86/59	89/60	72/63	74/66	85/71	76/68	76/66	76/60	76/65	87/60	81/63	76/56	83/54	88/55	73/57
37	73/70	76/63	81/61	76/63	84/63	86/64	70/63	62/68	79/71	73/72	68/66	71/66	88/63	77/60	81/61	70/62	75/62	70/61	68/61

(持续 To be Continued)

续表 (Continued)

	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37
1	0.1427	0.1322	0.1333	0.1312	0.1417	0.1375	0.1280	0.1291	0.1291	0.1354	0.1322	0.1375	0.1333	0.1501	0.1259	0.1312	0.1553	0.1501
2	0.1385	0.1375	0.1312	0.1354	0.1396	0.1354	0.1217	0.1322	0.1270	0.1354	0.1270	0.1427	0.1385	0.1406	0.1207	0.1270	0.1542	0.1459
3	0.1417	0.1406	0.1333	0.1312	0.1448	0.1406	0.1280	0.1343	0.1354	0.1354	0.1312	0.1375	0.1354	0.1417	0.1270	0.1259	0.1542	0.1459
4	0.1249	0.1249	0.1249	0.1270	0.1333	0.1291	0.1154	0.1196	0.1060	0.1280	0.1259	0.1280	0.1259	0.1333	0.1154	0.1259	0.1501	0.1459
5	0.1259	0.1312	0.1333	0.1375	0.1417	0.1396	0.1280	0.1259	0.1259	0.1406	0.1343	0.1448	0.1406	0.1396	0.1270	0.1354	0.1501	0.1542
6	0.1417	0.1322	0.1396	0.1427	0.1438	0.1427	0.1343	0.1427	0.1343	0.1448	0.1438	0.1511	0.1438	0.1563	0.1280	0.1417	0.1563	0.1574
7	0.1196	0.1280	0.1280	0.1291	0.1354	0.1312	0.1186	0.1259	0.1270	0.1312	0.1406	0.1396	0.1396	0.1375	0.1165	0.1291	0.1417	0.1396
8	0.1154	0.1154	0.1175	0.1217	0.1291	0.1249	0.1144	0.1112	0.1123	0.1259	0.1249	0.1291	0.1228	0.1343	0.1081	0.1186	0.1469	0.1364
9	0.1301	0.1333	0.1217	0.1259	0.1406	0.1343	0.1259	0.1259	0.1291	0.1354	0.1396	0.1354	0.1270	0.1417	0.1186	0.1406	0.1637	0.1574
10	0.1385	0.1322	0.1217	0.1354	0.1438	0.1417	0.1217	0.1228	0.1217	0.1280	0.1396	0.1375	0.1259	0.1459	0.1207	0.1322	0.1511	0.1522
11	0.1228	0.1259	0.1207	0.1322	0.1259	0.1228	0.1049	0.1175	0.1081	0.1238	0.1249	0.1322	0.1228	0.1322	0.1133	0.1249	0.1490	0.1406
12	0.1322	0.1427	0.1291	0.1333	0.1333	0.1312	0.1165	0.1228	0.1186	0.1343	0.1406	0.1427	0.1333	0.1522	0.1196	0.1406	0.1427	0.1438
13	0.1312	0.1343	0.1406	0.1375	0.1375	0.1375	0.1259	0.1217	0.1175	0.1354	0.1375	0.1438	0.1333	0.1354	0.1217	0.1291	0.1480	0.1438
14	0.0913	0.0976	0.0892	0.1039	0.1102	0.1060	0.0997	0.1028	0.0965	0.1175	0.1102	0.1217	0.1133	0.1165	0.1070	0.1144	0.1542	0.1438
15	0.0850	0.1091	0.0934	0.1007	0.1144	0.1112	0.1007	0.1081	0.1039	0.1186	0.1144	0.1144	0.1070	0.1238	0.0997	0.1039	0.1511	0.1490
16	0.0913	0.1018	0.0745	0.1039	0.1018	0.0986	0.1018	0.1018	0.1007	0.1028	0.1070	0.1154	0.1081	0.1165	0.1028	0.1091	0.1385	0.1385
17	0.0955	0.1049	0.0881	0.1060	0.1081	0.1070	0.1018	0.1070	0.1018	0.1238	0.1186	0.1238	0.1154	0.1144	0.1049	0.1217	0.1438	0.1438
18	0.0955	0.0997	0.0871	0.1133	0.1039	0.1018	0.1060	0.1028	0.0976	0.1175	0.1039	0.1207	0.1186	0.1144	0.1133	0.1196	0.1501	0.1375
19	0.0756	0.0923	0.0787	0.0913	0.0986	0.0976	0.1007	0.0923	0.0944	0.0997	0.0955	0.1112	0.1091	0.1081	0.0986	0.0986	0.1364	0.1354
20		0.0766	0.0881	0.0986	0.1081	0.1060	0.0892	0.0997	0.0902	0.1112	0.1081	0.1070	0.1028	0.1133	0.1018	0.1444	0.1438	0.1385
21	55/18		0.0944	0.1123	0.1123	0.1091	0.0976	0.1007	0.1018	0.1133	0.1091	0.1186	0.1112	0.1207	0.1081	0.1144	0.1406	0.1448
22	50/34	56/34	60/38	67/34	67/34	63/34	66/38	66/38	66/38	66/33	66/33	66/33	66/33	66/33	66/33	66/33	66/33	66/33
23	60/34	67/40	60/38	67/34	67/34	63/34	66/38	66/38	66/38	66/33	66/33	66/33	66/33	66/33	66/33	66/33	66/33	66/33
24	71/32	71/36	66/38	67/34	67/34	63/34	66/38	66/38	66/38	66/33	66/33	66/33	66/33	66/33	66/33	66/33	66/33	66/33
25	69/32	68/36	65/38	67/34	67/34	63/34	66/38	66/38	66/38	66/33	66/33	66/33	66/33	66/33	66/33	66/33	66/33	66/33
26	51/34	55/38	55/42	57/42	63/34	62/34	60/33	60/33	60/33	66/33	66/33	66/33	66/33	66/33	66/33	66/33	66/33	66/33
27	62/33	61/35	66/35	62/33	62/33	60/33	60/33	60/33	60/33	66/33	66/33	66/33	66/33	66/33	66/33	66/33	66/33	66/33
28	53/33	60/37	58/37	70/41	66/37	63/37	67/39	66/39	66/39	66/39	66/39	66/39	66/39	66/39	66/39	66/39	66/39	66/39
29	69/37	73/35	68/39	66/39	73/39	67/39	62/39	62/39	62/39	62/39	62/39	62/39	62/39	62/39	62/39	62/39	62/39	62/39
30	61/42	56/48	65/42	70/44	65/46	62/46	65/40	63/37	62/39	65/40	65/40	65/40	65/40	65/40	65/40	65/40	65/40	65/40
31	50/52	59/54	55/52	64/54	69/56	65/56	64/52	52/45	51/45	55/47	55/47	55/47	55/47	55/47	55/47	55/47	55/47	55/47
32	53/45	59/47	59/47	62/47	67/49	61/49	63/47	52/40	44/40	56/42	56/42	56/42	56/42	56/42	56/42	56/42	56/42	56/42
33	69/39	70/45	70/47	76/45	80/47	77/47	73/31	82/36	74/34	74/40	68/39	67/49	71/44	71/44	71/44	71/44	71/44	71/44
34	62/35	66/37	63/39	61/37	71/35	67/35	60/29	76/32	56/30	72/28	68/35	63/49	62/44	81/24	81/24	81/24	81/24	81/24
35	66/43	66/43	65/35	68/41	71/39	69/39	60/41	74/32	72/36	65/32	57/37	74/49	74/44	78/44	73/24	78/44	78/44	78/44
36	86/51	79/55	80/59	81/63	81/61	79/61	79/67	80/60	79/60	80/66	70/71	74/73	75/66	84/66	85/58	84/66	85/58	85/58
37	77/55	77/61	68/67	72/65	78/65	74/65	76/65	76/60	73/56	74/62	60/69	72/67	75/60	82/58	80/54	82/58	80/54	80/54

1: 环颈鸫 (*Turdus torquatus*); 2: 斑鸫 (*Turdus naumanni*); 3: 白眉鸫 (*Turdus sibiricus*); 4: 灰头鸫 (*Turdus rubrocanus*); 5: 乌灰鸫 (*Turdus merula*); 6: 乌鸫 (*Turdus cardis*); 7: 柳鸫 (*Turdus viscivorus*); 8: 绿宽嘴鸫 (*Cochoa viridis*); 9: 白眉地鸫 (*Zoothera dauma*); 10: 虎趾地鸫 (*Zoothera dixoni*); 11: 长尾地鸫 (*Zoothera erythrogaster*); 12: 长嘴地鸫 (*Zoothera marginata*); 13: 宝兴歌鸫 (*Turdus mupinensis*); 14: 白喉红尾鸫 (*Phoenicurus schisticeps*); 15: 蓝额红尾鸫 (*Phoenicurus frontalis*); 16: 红腹红尾鸫 (*Phoenicurus erythrogaster*); 17: 北红尾鸫 (*Phoenicurus auroreus*); 18: 赭红尾鸫 (*Phoenicurus leucorhynchus*); 19: 白顶溪鸫 (*Chaimarrornis leucorhynchus*); 20: 沙鸫 (*Oenanthe isabellina*); 21: 白顶鸫 (*Oenanthe hispanica*); 22: 红尾水鸫 (*Rhyacornis fuliginosus*); 23: 蓝头矶鸫 (*Monticola cinclorhynchus*); 24: 灰林鸫 (*Saxicola ferrea*); 25: 黑喉石鸫 (*Saxicola torquata*); 26: 欧亚鸫 (*Erithacus rubecula*); 27: 金色林鸫 (*Tarsiger chrysaenus*); 28: 红跗蓝尾鸫 (*Tarsiger cyanurus*); 29: 小燕尾 (*Enturus scouleri*); 30: 黑背燕尾 (*Enturus leschenaulti*); 31: 蓝歌鸫 (*Luscinia cyane*); 32: 金胸歌鸫 (*Luscinia pectoralis*); 33: 紫嘴鸫 (*Myiophonus caeruleus*); 34: 鹳鸫 (*Copsychus saularis*); 35: 白翅薮鸫 (*Cercotrichas leucophrys*); 36: 太平鸟 (*Bombycilla garrulous*); 37: 雪松太平鸟 (*Bombycilla cedrorum*)。

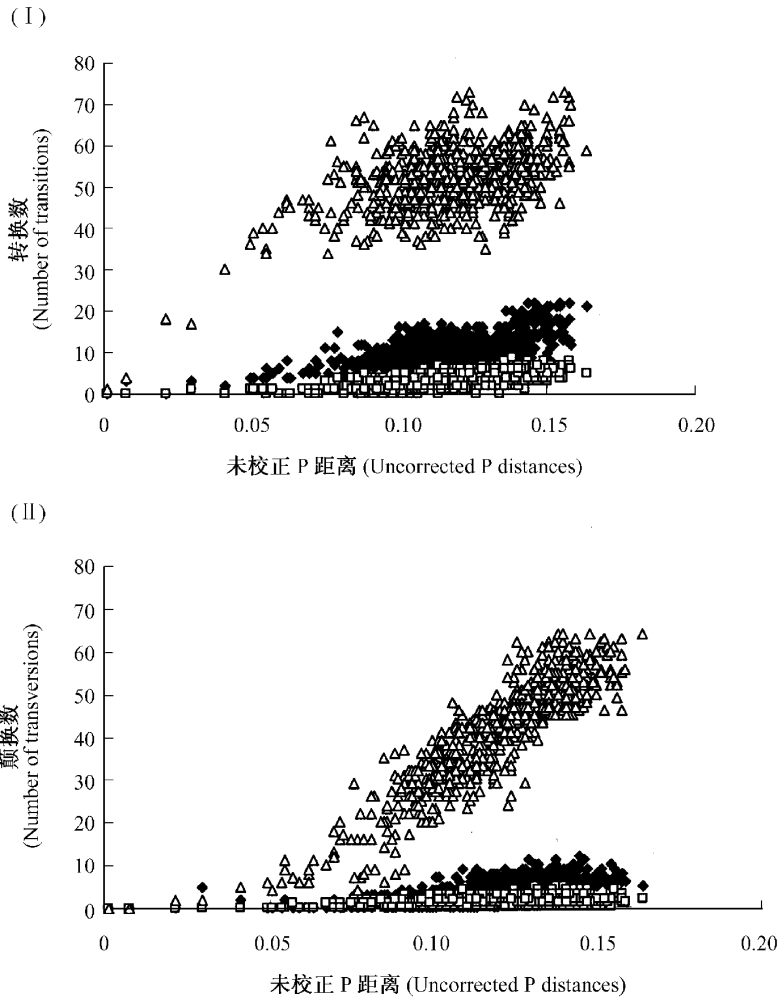


图 1 细胞色素 *b* 饱和度分析

密码子各位点的转换 (I) 和颠换 (II) 分别对总的序列差异做图。“◆”为密码子第一位点，“□”为密码子第二位点，“△”为密码子第三位点。

Fig.1 Saturation plot for the cytochrome *b* gene

Number of the transitions (I) and transversions (II) at the three codon positions against the pairwise uncorrected sequence divergence. Diamonds (◆), squares (□) and triangles (△) indicate first positions, second positions and third positions respectively.

树中，薺鹟属与鹊鹟属聚为姐妹群，然后再分别与啸鹟属和欧亚鹟属聚合；在 ML 树中，啸鹟属和鹊鹟属聚为姐妹群，然后再与欧亚鹟属聚合；而薺鹟属与燕尾属聚为姐妹群；在 Bayesian 树中，啸鹟属和鹊鹟属聚为姐妹群，然后再与欧亚鹟属聚合；而薺鹟属与由燕尾属和歌鹟属组成的姐妹群聚合。然而，上述这些不一致分支在各个系统树中的 BCL 值（或后验概率）均不高。在这些不同分析方法得到的拓朴结构基础上，构建了基本一致的 NJ、MP、ML 以及 Bayesian 树的合一树（50% 一致性）（图 3）。

3 讨论

一直以来，鹟亚科的姐妹群十分混乱。虽然先前大多数的分类方法认为鹟亚科与 族和 族关系很接近，但它同时与画眉亚科、河乌科比较接近 (Sibley and Ahlquist, 1990; Clement, 2000)。这些重要类群之间的亲缘关系本身就是一个值得探讨的焦点问题。Voelker and Spellman (2004) 基于核基因与线粒体基因的分析研究结果得出由河乌科与棕鸟科组成的支系与鹟亚科比较接近，而 族则与太平鸟科比较接近。鉴于目前国内外鹟亚科分类系统的差异迥然，结合国外各个分子研究结果以及国

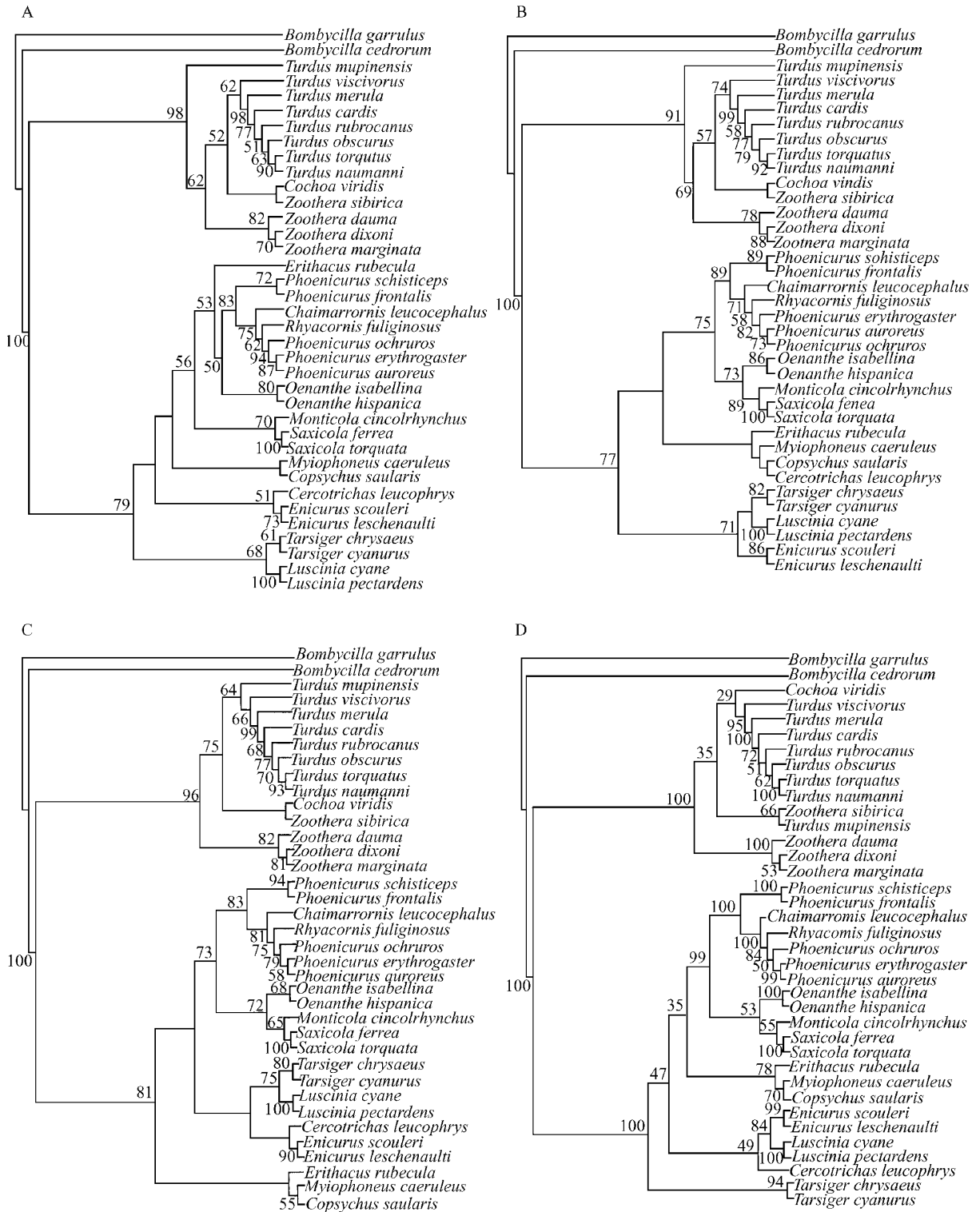


图 2 基于 *cyt b* 基因序列所构建的鸫亚科 16 属 35 种鸟类的系统发生树

A: NJ 树; B: MP 树; C: ML 树; D: Bayesian 树。

NJ、MP、ML 树节点上标为 bootstrap 值，仅显示 50% 或 50% 以上的 bootstrap 值，D 节点上标为后验概率。

Fig. 2 Phylogenetic trees of 16 genera 35 species in Turdinae resulting from analysis of the *cyt b* gene sequences.

A: NJ tree; B: MP tree; C: ML tree; D: Bayesian tree.

Bootstrap values are showed above nodes on trees of NJ, MP and ML, only show 50% or higher, nodes on Bayesian tree mean posterior probabilities.

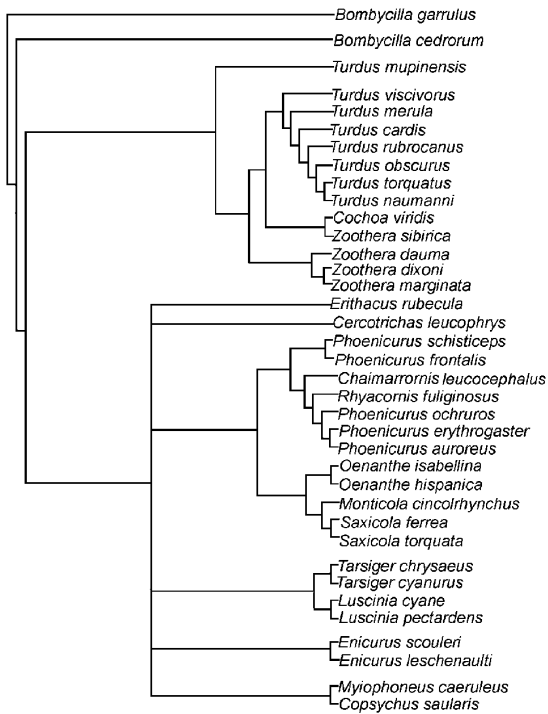


图 3 基于 NJ、MP、ML 和 Bayesian 树的 50% 一致树

Fig. 3 Fifty percent consensus tree based on NJ, MP, ML and Bayesian trees

内的形态分类特点，本文选取了太平鸟和雪松太平鸟作为鸫亚科的外群。

郑作新等（1995）依据形态特征分析对鸫亚科各属间的亲缘关系曾做了推测：鸫亚科由 3 个支系组成，第 1 个支系包括短翅鸫属和短翅鸫属；第 2 个支系包括石 属、 属、燕尾属、溪鸫属、水鸫属、红尾鸫属、大翅鸫属、鹊鸫属、歌鸫属和鸫属；第 3 个支系包括地鸫属、宽嘴鸫属、嗽鸫属、地鸫属、矶鸫属和鸫属，各属彼此亲缘关系详见图 4。

依据郑作新（2000）的分类系统，本研究涵盖了鸫亚科 40%（35/87）左右的种，并在属级水平上覆盖了 80%（16/20）的选样。本研究在属级水平上对其彼此间亲缘关系展开了探讨，给出的系统树解决了大多数属间的进化关系（图 3）。本研究因缺少短翅鸫属和短翅鸫属的材料，因此暂时无法讨论这一支系的地位。但对于另外两大支系，除了嗽鸫属和矶鸫属的分类位置有所改变外，在属级水平上我们的分子结果与形态结果基本一致。有关嗽鸫属和矶鸫属的分类地位与 Voelker and Spellman（2004）的结果相吻合。对于矶鸫属，大多数分类学者将其置于鸫这一支系中（Sibley and Monroe,

1993）。然而由于其与 类行为上的相似性，有些学者建议将其置于 类附近 Vaurie（1955b），我们的结果亦支持这一观点，并认为其与石 属具较近亲缘关系。

鸫属是鸫亚科中最大的一个属。本研究选取的鸫属 10 种鸟类中，宝兴歌鸫的分类地位疑问较多，所有的结果均支持它是所选取鸫属 10 种中最早分化出来的一支。宝兴歌鸫与鸫属内其余各种的序列遗传差异（ $P = 10.49\% - 11.96\%$ ）明显大于鸫属内其余各种间的序列遗传差异（ $P = 4.09\% - 9.97\%$ ）。它在 4 棵系统树中的位置存在较大差异。在 NJ 和 MP 树中，宝兴歌鸫的分歧时间要早于鸫属、宽嘴鸫属和地鸫属所组成的这一支系，是鸫这一大支系中分化时间最早的；在 ML 树中，宝兴歌鸫只是鸫属这一支中分歧时间最早的；而在 Bayesian 树中，宝兴歌鸫的分歧时间要早于鸫属、宽嘴鸫属所组成的这一支系。究竟宝兴歌鸫只是鸫属中最为原始的一支，还是它应该独立于鸫属另立一个新属，这一点还有待于进一步的证实。

相对于鸫属而言，地鸫属被认为是比较原始的。这在本研究给出的系统树中也有所体现。所有的地鸫属鸟类具有一相似的形态学特征，即次级飞羽和部分初级飞羽等基部形成一道白色或皮黄色带斑，飞行时特别明显。从所构建的系统树来看（图 2, 3），地鸫属并非单系类群。除白眉地鸫外，地鸫属的其余 3 种聚成一支，而白眉地鸫则独立分支出来，并与宽嘴鸫属聚成姐妹群。但是这些分支的支持率均不高，因而本文无法讨论其确切的分类地位。对于白眉地鸫远离地鸫属这一支系的现象，与 Klicka et al.（2005）的研究结果一致，当时同样没有确定白眉地鸫的分类地位。因此，深入的地鸫属鸟类系统分析，能够使我们确定其分类地位，并揭示它与其余各种间的进化关系。

4 棵系统树对于红尾鸫属、水鸫属和溪鸫属这 3 个属的分类问题是一致的。从系统树中可见，红尾鸫属是一个并系类群，这一分支中还并入了水鸫属和溪鸫属这两个单系属。由于这三个属在外形上很相似，Vaurie（1955b）将它们归并为一个属，即红尾鸫属。尽管它们在外形上比较相似，鉴于这 3 个属在羽色和生活习性上的区别，即溪鸫属种类习性近水，雌雄同色；红尾鸫属种类习性近陆，雌雄异色；水鸫属种类习性近水，雌雄异色，目前大多数分类系统坚持将它们作为 3 个独立的属（Clement, 2000；郑作新, 2000）。本研究分子结

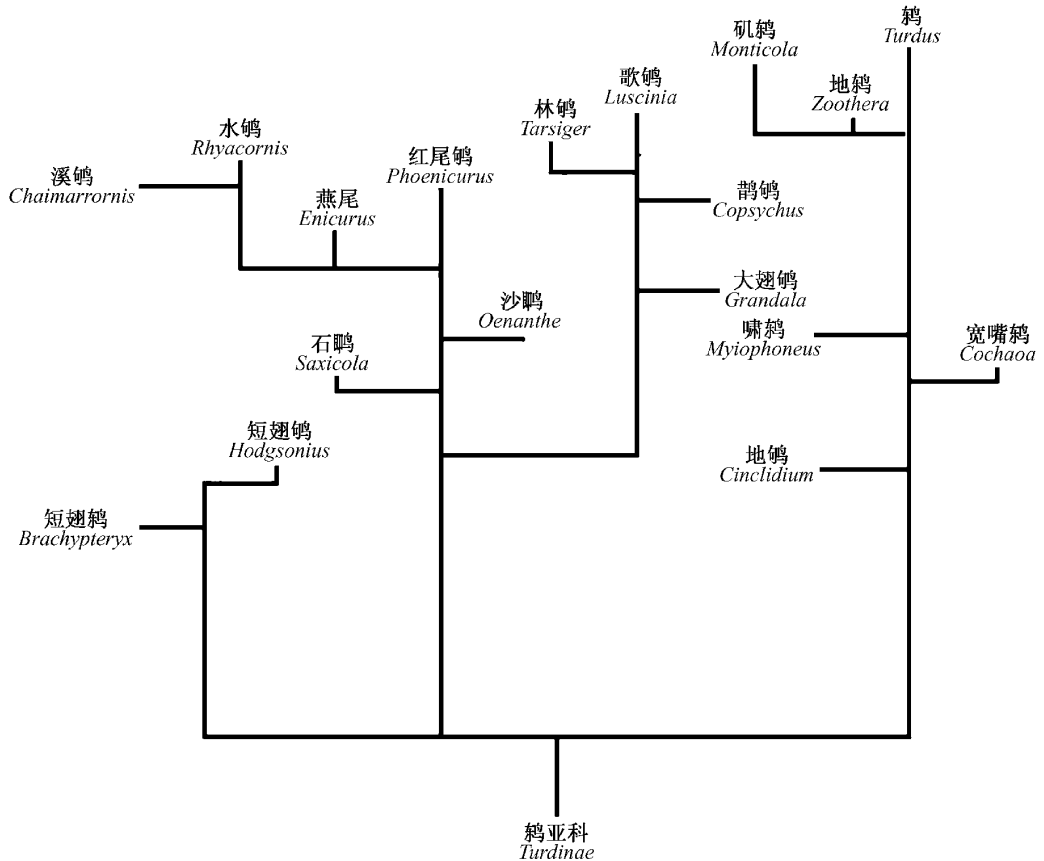


图 4 基于形态学分析的鸫亚科鸟类各属间亲缘关系 (引用郑作新等, 1995)

Fig.4 Traditional relationships of Turdinae birds based on morphological studies (cited Cheng Tso-Hsin et al., 1995)

果认同 Vaurie (1955b) 等的分类观点, 建议将水鸫属和溪鸫属合并到红尾鸫属中。

长期以来, 关于歌鸫属、鸫属和欧亚鸫属这 3 个属的系统分类关系争议颇多。郑作新等 (1995) 把中国的鸫类区别为两大属, 即歌鸫属和鸫属。Mayr and Paynter (1964), Howard and Moore (1980) 将鸫类都归并为一个大属, 即欧亚鸫属。Vaurie (1955b) 不同意这样扩大的合并, 仍保留欧亚鸫属、歌鸫属以及鸫属这三个不同的属。Sibley and Monroe (1993), 郑作新 (2000) 亦采用这种分类观点。在 NJ、MP 和 ML 树中, 歌鸫属和鸫属聚成姐妹群, 说明它们具有较近的亲缘关系, 与形态学分类结果有较高的一致性。但是本研究目前尚未解决欧亚鸫属的分类地位。

对于鹊鸫属、薮鸫属、啸鸫属、欧亚鸫属、宽嘴鸫属和燕尾属, 本研究结果只是在大支水平上确定其分类地位, 并没有完全解决它们与分支内其它属间的亲缘关系。这有待于以后选取更多的样品或采用更多的方法来进一步探讨它们在系统树中的位

置和内部组成物种间的系统发育关系。

致谢 分子实验得到陕西师范大学生命科学院的支持。屈延华、赵洪峰等对文章提供修改意见。野外样品采集得到 Peter KAÑUCH, Peter BENDA, 王洪建、高学斌、巩会生、王开峰、魏国安、杨晓菁等的帮助。Gary Voelker 提供部分文献资料和问题解答。作者在此一并致以衷心感谢!

参考文献 (References)

- Cheng TH, Long ZY, Lu TC, 1995. Fauna Sinica. Aves Vol. 10. Beijing: Science Press, 1-239 (In Chinese).
- Cheng TH, 2000. A Complete Checklist of Species and Subspecies of the Chinese Birds. Beijing: Science Press, 107-117 (In Chinese).
- Clements JF, 1991. Birds of the World: A Check List. 4th edn. Vista: Ibis Publishing.
- Clement P, 2000. Thrushes. Princeton: Princeton University Press.
- Dickinson EC, 2003. The Howard and Moore Complete Checklist of the Birds of the World. 3rd edn. Princeton: Princeton Univ. Press.
- Harshman J, 1996. Phylogeny, Evolutionary Rates, and Ducks. PhD Dissertation. Chicago: University of Chicago.
- Howard R, Moore A, 1980. A Complete Checklist of the Birds of the World. London: Academic Press.

- Huelsenbeck JP, Ronquist F, 2003. MrBayes: Bayesian inference of phylogenetic trees. *Bioinformatics* 17: 754–755.
- Irwin DM, Kocher TD, Wilson AC, 1991. Evolution of the cytochrome *b* gene of mammals. *J. Mol. Evol.* 32: 128–144.
- Johnson KP, 2001. Taxon sampling and the phylogenetic position of Passeriformes: evidence from 916 avian cytochrome sequences. *Syst. Biol.* 50 (1): 128–136.
- Klicka J, Voelker G, Spellman GM, 2005. A molecular phylogenetic analysis of the “true thrushes” (Aves: Turdinae). *Mol. Phylogenet. Evol.* 34: 486–500.
- Klicka J, Fry AJ, Zink RM, Thompson CW, 2001. A cytochrome-*b* perspective on Passerina bunting relationships. *The Auk* 118 (3): 610–623.
- Knight A, Mindell DP, 1993. Substitutions, weighting of DNA sequence evolution, and the phylogeny position of Fea’s viper. *Syst. Biol.* 42 (1): 18–31.
- Kocher TD, Thomas WK, Meyer A, Edwards SV, Paabo S, Villablanca FX, Wilson AC, 1989. Dynamics of mitochondrial DNA evolution in animals: amplification and sequencing with conserved primers. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 86: 6 196–6 200.
- Kornegay JR, Kocher TD, Williams LA, Wilson AC, 1993. Pathways of lysozyme evolution inferred from the sequences of cytochrome *b* in birds. *J. Mol. Evol.* 37: 367–379.
- Kumar S, Tamura K, Nei M, 2004. MEGA3: Integrated software for molecular evolutionary genetics analysis and sequence alignment. *Briefings in Bioinformatics* 5: 150–163.
- Lovette IJ, Bermingham E, 2000. C-mos variation in songbirds: molecular evolution, phylogenetic implications, and comparisons with mitochondrial differentiation. *Mol. Biol. Evol.* 17: 1 569–1 577.
- Nei M, Kumar S, *Molecular Evolution and Phylogenetics*. Lu BZ, Zhong Y, Gao LP (Translate), 2002. Beijing: Higher Education Press, 116–120 (In Chinese).
- Mayr E, Paynter RA, 1964. Checklist of Birds of the World (A continuation of the work of James L. Peters). Volume X. *Museum of Comparative Zoology* 133–177.
- Pasquet E, Cibois A, Baillon F, Erard C, 1999. Relationships between the ant-thrushes *Neocossyphus* and the flycatcher-thrushes *Stizorhina*, and their position relative to *Myadestes*, *Entomodestes* and some other Turdidae (Passeriformes). *J. Zool. Syst. Evol. Res.* 37: 177–183.
- Posada D, Crandall KA, 1998. MODELTEST: testing the model of DNA substitution. *Bioinformatics* 14: 817–818.
- Sheldon FH, Whittingham LA, Moyle RG, Slikas B, Winkler DW, 2005. Phylogeny of swallows (Aves: Hirundinidae) estimated from nuclear and mitochondrial DNA sequences. *Mol. Phylogenet. Evol.* 35: 254–270.
- Sibley CG, Ahlquist JE, 1990. *Phylogeny and Classification of Birds: A Study in Molecular Evolution*. New Haven: Yale University Press.
- Sibley CG, Monroe BL, 1993. *A World Checklist of Birds*. New Haven and London: Yale University Press.
- Swofford DL, 2000. PAUP*. *Phylogenetic Analysis Using Parsimony (* and other methods)*, Version 4.0b4a. Sunderland, MA: Sinauer Associates.
- Thomassen HA, Wiersema AT, de Bakker MA, de Knijff P, Heterbrij E, Povel GD, 2003. A new phylogeny of swiftlets (Aves: Apodidae) based on cytochrome-b DNA. *Mol. Phylogenet. Evol.* 29 (1): 86–93.
- Thompson JD, Gibson TJ, Plewniak F, Jeanmougin F, Higgins DG, 1997. The ClustalX windows interface: flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools. *Nucleic Acids Res.* 24: 4 876–4 882.
- Vaurie C, 1955a. Systematic Notes on Palearctic Birds. *American Museum Novitates* 1 733: 1–18.
- Vaurie C, 1955b. Systematic Notes on Palearctic Birds. *American Museum Novitates* 1 731: 1–30.
- Voelker G, Spellman GM, 2004. Nuclear and mitochondrial evidence of polyphyly in the avian superfamily Muscipoidea. *Mol. Phylogenet. Evol.* 30: 386–394.
- 吕宝忠, 钟 扬, 高莉萍等译, 2002. 分子进化和系统发育. 北京: 高等教育出版社, 116–120.
- 郑作新, 龙泽虞, 卢汰春编著, 1995. 中国动物志·鸟纲·第十卷. 北京: 科学出版社, 1–239.
- 郑作新, 2000. 中国鸟类种和亚种分类名录大全. 北京: 科学出版社, 107–117.