

基于线粒体基因 *cyt b* 的 亚科部分鸟类系统发育 *

雷 忻^{1,2,3} 廉振民^{1,3} 雷富民^{2**} 尹祚华² 赵洪峰^{1,2}

1. 陕西师范大学生命科学学院, 西安 710062

2. 中国科学院动物研究所, 北京 100080

3. 延安大学生命科学学院, 延安 716000

摘要 采用分子系统学方法对 亚科 (Muscicapinae) 6 属 31 种鸟类的 *cyt b* 基因序列 992 bp 进行系统发生分析。以荒漠伯劳 (*Lanius isabellinus*) 和发冠卷尾 (*Dicrurus hottentottus*) 为外群, 采用贝叶斯法 (Bayesian, BI)、最大似然法 (Maximum-likelihood, ML) 和最大简约法 (Maximum parsimony, MP) 分别构建 亚科的系统发育树。结果支持: 寿带属 (*Terpsiphone*)、扇尾属 (*Rhipidura*) 与方尾属 (*Culicicapa*) 可从 亚科中移出, 其中寿带属归入王 科 (Monarchidae), 扇尾属与方尾属归入扇尾科 (Rhipiduridae); 属 (*Muscicapa*)、仙属 (*Niltava*) 为单系发生, 并聚为姐妹群, 亲缘关系较近; 姬属 (*Ficedula*) 并非单系发生, 白眉姬 (*Ficedula zanthopygia*) 在 3 种系统发生树中的位置差别较大, 研究结果未能确定其分类地位; 铜蓝 (*Muscicapa thalassina*) 与白腹蓝 (*Cyanoptila cyanomelana*) 亲缘关系较近, 前者应从 属中移出, 后者应从姬属移出, 共同归入仙属或列为仙属的姐妹属。上述结论解决了 亚科部分有争议属、种间的进化关系, 为 亚科分类系统提供了 DNA 水平证据 [动物学报 53 (1): 95 – 105, 2007]。

关键词 亚科 *cyt b* 基因 DNA 序列 系统发生

Phylogeny of some Muscicapinae species based on *cyt b* mitochondrial gene sequences *

LEI Xin^{1,2,3}, LIAN Zhen-Min^{1,3}, LEI Fu-Min^{2**}, YIN Zuo-Hua², ZHAO Hong-Feng^{1,2}

1. College of Life Sciences, Shaanxi Normal University, Xi'an 710062, China

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

3. College of Life Sciences, Yanan University, Yan'an 716000, China

Abstract This paper investigated phylogenetic relationships within the Muscicapinae based on analysis of cytochrome *b* mitochondrial gene sequences involving 992 bp of 31 species representing 6 putative Muscicapinae genera. *Lanius isabellinus* and *Dicrurus hottentottus* were selected as outgroups. Phylogenetic trees were reconstructed using methods of Bayesian (BI), maximum-likelihood (ML) and maximum parsimony (MP). The results suggest to move *Terpsiphone* from Muscicapinae to Monarchidae. *Rhipidura* and *Culicicapa* should be placed into the Rhipiduridae from Muscicapinae. Both *Muscicapa* and *Niltava* are monophyletic taxa, and *Muscicapa* is the sister-group and a close relative of the *Niltava* clade. *Ficedula* is not monophyletic, and the status of *Ficedula zanthopygia* is different in the three putative phylogenetic trees, so that the analysis did not confidently resolve the status of this species. The results also indicate that *Muscicapa thalassina* is closely related to *Cyanoptila cyanomelana*,

2006-07-31 收稿, 2006-10-07 接受

* 国家自然科学基金资助项目 (No.30670276; 30270203), 中国科学院 - 斯洛伐克科学院合作协议项目, 中国科学院动物研究所创新项目 (KSCX3-IOZ-0614), 陕西省教育厅专项基金资助项目 (No.05JK314) [The research was funded by the grants from NSFC (No.30670276, No.30270203), International Cooperation between Chinese Academy of Sciences and Slovak Academy of Sciences, CAS Innovation Program (KSCX3-IOZ-0614), the Department of Education of Shaanxi Province (No.05JK314)]

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

© 2007 动物学报 Acta Zoologica Sinica

and they should be placed in *Niltava* or be the sister genus to *Niltava*. These results resolve the phylogenetic relationships among some controversial genera and species of Muscicapinae, and provide a molecular phylogenetic evidence for taxonomic research of Muscicapinae [*Acta Zoologica Sinica* 53 (1): 95–105, 2007].

Key words Muscicapinae, Cyt *b* gene, DNA sequence, Phylogeny

亚科 (Muscicapinae) 隶属于雀形目 (Passeriformes) 科 (Muscicapidae) (郑作新, 2000)。该亚科鸟类为小型鸣禽, 个别种类体形较大, 体羽一般为灰色或褐色, 但也有些种类表现出蓝、红色, 或紫黄色杂斑的鲜艳羽色。依据 Mayr and Cottrell (1986) 的分类系统, 全世界亚科有 65 属、398 种, 遍布于旧大陆。

上世纪 90 年代之前, 国外对亚科鸟类的分类大多沿用 Peters (1931–1987) 分类系统。随着分子系统学的兴起, Sibley and Monroe (1993) 首次利用 DNA 分子杂交结果对亚科原分类系统 (Peters et al., 1931–1987) 做了较大修订, 将原来的科分为科和鸫科 (Sylviidae) 两个科, 科又分为亚科和鹀亚科 (Turdinae), 亚科包含族 (Muscicapini) 和族 (Saxicolini); 并将扇尾属 (*Rhipidura*)、寿带属 (*Terpsiphona*)、王属 (*Hypothymis*) 从亚科中移出, 归入鸦科 (Corvidae) 卷尾亚科 (Dicrini)。尽管该分类系统与一些亚科鸟类的的生活习性、生态学特征等尚不能得到很好的统一, 但目前国外对亚科的研究仍多以 Sibley and Monroe (1993) 的分类系统为依据。国内学者郑作新 (1994, 2000) 共记录我国分布的亚科鸟类 40 种, 隶属于 8 属: 林属 (*Rhinomyias*)、姬属 (*Ficedula*)、仙属 (*Niltava*)、属 (*Muscicapa*)、方尾属 (*Culicicapa*)、王属 (*Hypothymis*)、寿带属 (*Terpsiphona*)、扇尾属 (*Rhipidura*)。颜重威等 (1996) 记录亚科鸟类在中国有 34 种, 将王属、寿带属和扇尾属归为王亚科 (Monarchinae)。郑光美 (2005) 将王属与寿带属合并为王科 (Monarchidae), 并将扇尾属升为扇尾科 (Rhipiduridae)。近期, Pasquet et al. (2002)、Voelker and Spellman (2004) 等在 Sibley and Monroe 的分类工作基础上使用分子系统学方法对总科 (Muscicapoidea) 下的科、亚科、族做了进一步研究。尽管国内外学者对亚科分类地位已有上述报道, 但这些研究多是针对高级阶元的划分与探讨, 而对亚科这一支系内各属的分类地位及属间、属下的亲缘关系仍存在很大争议 (Howard and Moore, 1991; 郑作新, 1976, 1994), 尚需进一

步明确的问题有: (1) 寿带属、扇尾属、王属等有争议属的分类地位; (2) 属、种间可能的亲缘关系; (3) 一些种类的分类地位。

目前国内对这一类群的研究多沿用郑作新 (1994, 2000) 传统分类方法, 并仅见个别亚科鸟类物种的分子分类地位研究 (李伟、张雁云, 2004), 尚缺乏对亚科鸟类整体上的分子系统学研究。Cyt *b* (Cytochrome *b*) 是线粒体 13 个蛋白质编码基因中研究较为清楚的一个基因。它进化速度适中, 适用于种间、科间的系统发育研究, 目前已成为鸟类分子系统学研究中运用最多、最可信的分子标记 (Voelker and Spellman, 2004; Sheldon et al., 2005; 潘巧娃等, 2006)。本研究以郑作新 (1994, 2000) 鸟类分类系统为依据, 选取亚科 6 属 31 种鸟类, 对其 *cyt b* 基因序列进行系统发生分析。研究中采用最大简约法 (MP)、最大似然法 (ML) 和贝叶斯法 (BI) 等三种方法重建亚科 31 种鸟类的系统发育, 以探讨: (1) 寿带属、扇尾属、方尾属的分类地位; (2) 明确姬属、仙属和属等属间及属内种间的系统发育关系; (3) 对铜蓝、白腹蓝的分类地位进行初步探讨。

1 材料和方法

1.1 样品

本文采用样品 32 号, 分别代表 31 种亚科鸟类和 1 种王科鸟类, 其中 16 个种的序列来自 GenBank (表 1)。实验室选取的样品为鸟类的肌肉或血液, 它们均采自野外, 并保藏于中国科学院动物研究所鸟类标本馆组织血样库。

1.2 方法

1.2.1 基因组 DNA 提取 对样品采用 DNA 抽提试剂盒 (SK1205, 购于上海生工生物技术有限公司) 进行基因组 DNA 的提取。电泳检测, -20°C 保存备用。

1.2.2 PCR 扩增及 DNA 序列测序 Cyt *b* 基因扩增及测序中, 寿带和黄腹扇尾的引物选用 H16065 (5'-GGA GTC TTC AGT CTC TGG TTT ACA AGA C-3') 和 L14827 (5'-CCA CAC TCC ACA CAG GCC TAA TTA A-3') (Pasquet et al., 2002), 其余种类的引物均选用 H16067 (5'-AGC CTT CAA TCT TTG GCT TAC

表 1 本研究所选样品

Table 1 The species used in this study

科/属名 Family/Genus	种名 Species	样品类型 Type of sample	采集地/序列来源 Locality/Source	GenBank 检索号 Accession number
姬 属 <i>Ficedula</i>	白眉姬 <i>F. zanthopygia</i>	全血 Blood	黑龙江绥芬河 Heilongjiang, Suifenhe	EF081342
	灰蓝姬 <i>F. leucomelanura</i>	肌肉 Muscle	陕西周至 Shaanxi, Zhouzhi	EF081345
	锈胸蓝姬 <i>F. hodgsonii</i>	肌肉 Muscle	陕西周至 Shaanxi, Zhouzhi	EF081346
	棕胸蓝姬 <i>F. hyperythra</i>	肌肉 Muscle	四川盐边 Sichuan, Yanbian	EF081347
	橙胸姬 <i>F. strophiatea</i>	肌肉 Muscle	四川盐边 Sichuan, Yanbian	EF081343
	红喉姬 <i>F. albicilla</i>	肌肉 Muscle	陕西佛平 Shaanxi, Foping	EF081344
	白领姬 <i>F. albicollis</i>	不详 Not available	Outlaw et al., 2006	DQ674496
	白眉蓝姬 <i>F. superciliaris</i>	不详 Not available	Outlaw et al., 2006	DQ674503
	白肛姬 <i>F. rufigula</i>	不详 Not available	Outlaw et al., 2006	DQ674501
	斑姬 <i>F. hypoleuca</i>	不详 Not available	Outlaw et al., 2006	DQ674494
	小斑姬 <i>F. westermanni</i>	不详 Not available	Outlaw et al., 2006	DQ674479
	鸺姬 <i>F. mugimaki</i>	不详 Not available	Ma et al., 2006, unpublished	DQ365017
	帝汶姬 <i>F. timorensis</i>	不详 Not available	Outlaw et al., 2006	DQ674487
	<i>F. speculigera</i>	不详 Not available	Saetre et al., 2001	AJ299688
	半领姬 <i>F. semitorquata</i>	不详 Not available	Saetre et al., 2001	AJ299687
	红胸姬 <i>F. albicilla parva</i>	不详 Not available	Voelker et al., 2004	AY329460
	白腹蓝 <i>Cyanoptila cyanomelana</i>	不详 Not available	Ma et al., 2006, unpublished	DQ365019
属 <i>Muscicapa</i>	乌 <i>M. sibirica</i>	肌肉 Muscle	西藏樟木镇 Xizang, Zhangmuzhen	EF081350
	棕尾 <i>M. ferruginea</i>	肌肉 Muscle	甘肃文县 Gansu, Wenxian	EF081351
	斑 <i>M. striata</i>	全血 Blood	欧洲斯洛伐克 Europe, Slovakia	EF081348
	铜蓝 <i>M. thalassina</i>	肌肉 Muscle	四川盐边 Sichuan, Yanbian	EF081349
	灰 <i>M. caerulescens</i>	不详 Not available	Beresford, 2003, unpublished	AY206913
	非洲乌 <i>M. infuscata</i>	不详 Not available	Beresford, 2003, unpublished	AY206912
	幽暗 <i>M. adusta</i>	不详 Not available	Voelker et al., 2004	AY329465
仙 属 <i>Niltava</i>	山蓝仙 <i>N. banyumas</i>	肌肉 Muscle	四川盐边 Sichuan, Yanbian	EF081352
	棕腹大仙 <i>N. davidi</i>	肌肉 Muscle	陕西周至 Shaanxi, Zhouzhi	EF081353
	棕腹仙 <i>N. sundara</i>	肌肉 Muscle	四川美姑 Sichuan, Meigu	EF081354
方尾 属 <i>Culicicapa</i>	方尾 <i>C. ceylonensis</i>	肌肉 Muscle	陕西周至 Shaanxi, Zhouzhi	EF081355
扇尾 属 <i>Rhipidura</i>	黄腹扇尾 <i>R. hypoxantha</i>	肌肉 Muscle	四川米易 Sichuan, Miyi	EF081357
寿带属 <i>Terpsiphone</i>	寿带鸟 <i>T. paradisi</i>	肌肉 Muscle	陕西陕北 Shaanxi, Shanbei	EF081356
	棕寿带 <i>T. cinnamomea</i>	不详 Not available	Barhoum et al., 2002	AY124538
王 科 Monarchidae	黑黄王 <i>Monarcha chrysomela</i>	不详 Not available	Barker et al., 2004	AY443254
卷尾科 Dicruridae	发冠卷尾 <i>Dicrurus hottentottus</i>	肌肉 Muscle	陕西佛坪 Shaanxi, Foping	EF113121
伯劳科 Laniidae	荒漠伯劳 <i>Lanius isabellinus</i>	肌肉 Muscle	新疆 Xinjiang	EF113120

AAG-3') 和 L14731 (5'-AAT TGC ATC CCA CTT AAT CGA-3') (Saetre et al., 2001); 其中 L 为轻链, H 为重链; 序号为 5'端位置。

PCR 反应总体积为 50 μ l, 含 10 \times buffer 5 μ l,

25 mmol/L MgCl₂ 5 μ l, 2.5 u *Taq* DNA 聚合酶 0.5 μ l, 2 mmol/L dNTP 5 μ l, 10 μ mol/L 引物各 5 μ l, DNA 模板约为 100 ng, 用灭菌 ddH₂O 将反应总体积补足至 50 μ l。PCR 扩增程序为: 94 $^{\circ}$ C 预变性 8 min, 94 $^{\circ}$ C

变性 1 min, 50℃退火 1 min, 72℃延伸 1 min, 36 个循环, 72℃延伸 8 min。

PCR 产物电泳切胶回收, 用凝胶回收试剂盒 II (购于安徽优品生物工程有限公司) 进行纯化, 纯化产物送交上海生工生物技术有限公司, 使用 ABI3730 测序仪进行双向测序。

1.2.3 系统发生分析 将试验所得序列与从 GenBank 下载的同源区序列用 ClustalX1.8 (Thompson et al., 1997) 软件进行序列比对, 校对排齐后得到 992 bp 序列, 用 MEGA3.0 (Kumar et al., 2004) 软件分析序列的碱基组成和遗传变异。

使用 PAUP4.0 (Swofford, 2000) 软件中的启发式搜索构建最大简约树 (MP), 建树方法采用 TBR (Tree bisection reconnection)。通常认为转换/颠换比值小于 2.0 时, 基因突变达到饱和, 需要加权处理 (Knight and Mindell, 1993), 由于本研究转换/颠换的平均值为 1.6 (< 2.0), 因此在构建 MP 树时, 对密码子第三位点赋权值 1.6, 并采用 1 000 次自引导法检验。

构建最大似然树 (ML) 时, 先由 Modeltest3.06 (Posada and Crandall, 1998) 估算出数据集最优模型为 GTR + I + G 模型, 用此模型在 PAUP4.0 (Swofford, 2000) 软件中建树, 并采用 100 次自引

导法检验。

Bayesian 树需要采用 MrBayesV3.1 (Huelsenbeck and Ronquist, 2003) 软件来构建, 运行 4 个马尔可夫链, 500 000 代, 每 100 代储存一次树。置信度通过后验概率来检验。

2 结 果

2.1 序列特征分析

Cyt *b* 的核苷酸序列分析见表 2。Cyt *b* 全基因序列经过比对后共有位点 992 个, 其中核苷酸变异位点 433 个, 简约信息位点 346 个, A、C、G、T 碱基的平均含量为 28.0%、34.1%、13.8%、24.1%。从碱基组成偏向性来看, A + T 含量 (52.1%) 略高于 G + C 含量 (47.9%); 在碱基组成中, C 的含量最高, G 的含量最低。第一位点四种碱基含量较为接近, 第二位点 T 的含量达到 40.8%, 其余三种碱基均减少; 第三位点 C 含量增加到 46.1%, G 则只有 3.5%。因此, 上述碱基偏倚现象在密码子第三位点最为突出, 而在第一位点偏斜程度最小。类似的碱基偏倚现象在其它鸟类研究中也发现 (Lovette and Bermingham, 2000; Webb and Moore, 2005)。

表 2 32 个内群 cyt *b* 基因的特殊位点及碱基含量

Table 2 Overall and codon position-specific dynamics of the cyt *b* genes for 32 ingroup taxa

位 置 Position	位点数 Number of sites	可变位点 Variable sites	简约信息位点 Informative sites	A%	C%	G%	T%
全序列 All	992	433	346	28.0	34.1	13.8	24.1
第 1 位点 1st	331	95	58	23.2	30.0	25.1	21.7
第 2 位点 2nd	331	31	19	20.1	26.2	12.8	40.8
第 3 位点 3rd	330	307	269	40.5	46.1	3.5	9.8

Cyt *b* 的密码子三位点的碱基饱和性分析示于图 1。可见, 碱基替换频率在密码子第三位点最多, 且转换明显多于颠换, 第二位点最保守。由图 1 还可看出, 密码子第三位点的转换达到一定值后基本趋于平稳, 而颠换为一直线; 第一、二位点的转换、颠换均呈上升趋势。说明第三位点转换已达饱和, 第一、二位点还未饱和。

内群与外群之间核苷酸变异 (未矫正 P 距离) 为 0.14–0.198, 内群 32 个种中, 属内种间核苷酸变异 (未矫正 P 距离) 为 0.003–0.165, 属间核苷酸变异 (未矫正 P 距离) 为 0.073–0.168 (表 3)。

2.2 分子系统树

2.2.1 Bayes 树 在 MrBayesV3.1 中所构建的 Bayes 树如图 2a 所示。其拓扑结构支持寿带、棕寿带与黑黄王 聚为一支系, 黄腹扇尾 和方尾 从其他类群中分离出来聚为一支系, 其它几属明显分为 2 个支系: 第 1 个支系由 属、仙 属、铜蓝 、白腹蓝 组成; 第 2 支系由姬 属组成。 属与仙 属为单系类群, 聚为姐妹群; 铜蓝 与白腹蓝 在仙 属内聚合在一起。姬 属中, 白眉姬 独立于其它种成为一支, 锈胸蓝姬 与鸫姬 聚合后也分为一支系, 其它种类分为 3 个并系类群, 即红喉姬

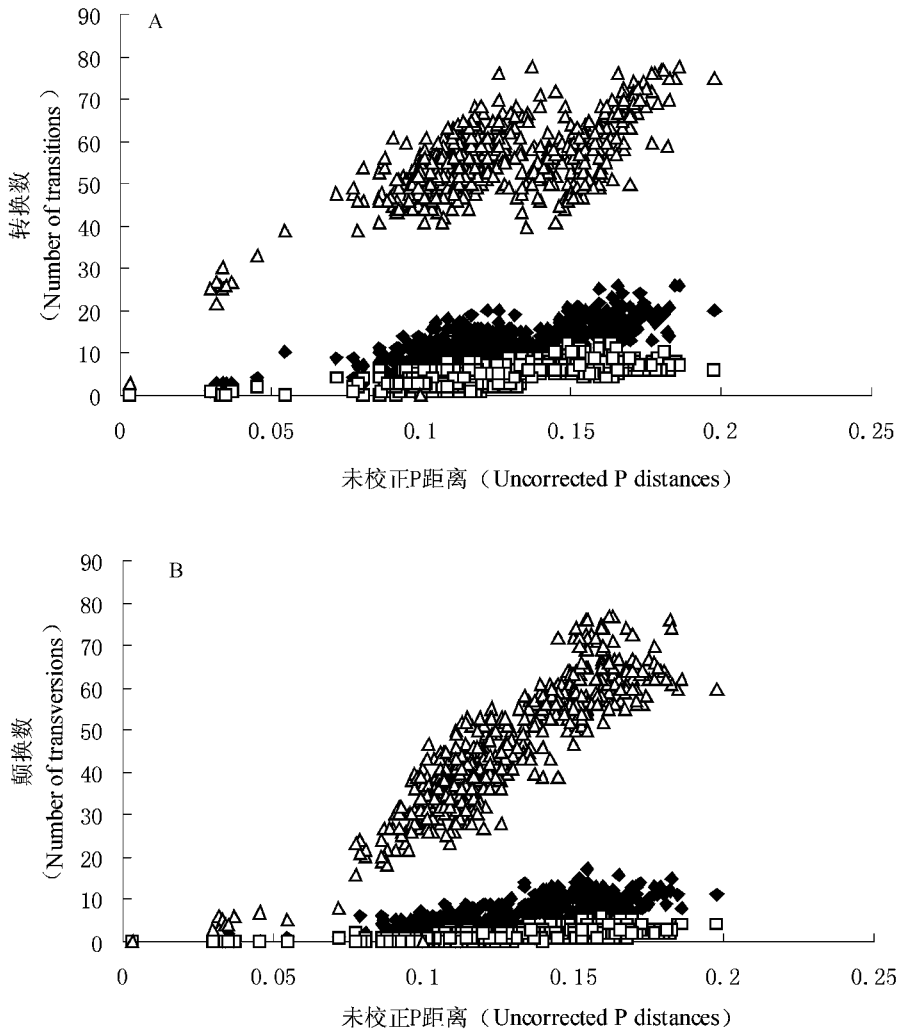


图 1 *Cyt b* 碱基替换饱和度分析

◆ 代表密码子第 1 位点, □ 代表密码子第 2 位点, △ 代表密码子第 3 位点。

Fig.1 Saturation plot for the *cyt b* transition and transversion substitutions

◆, □ and △ indicate first positions, second positions and third positions respectively.

、红胸姬、斑姬、半领姬、白领姬及 *Ficedula speculigera* 为一支, 帝汶姬、灰蓝姬、棕胸蓝姬形成一支, 橙胸姬、白眉蓝姬、白肛姬和小斑姬聚为一单系群。以上分支的后验概率都较高。

2.2.2 ML 树 选用 GTR+I+G 模型构建的 ML 树见图 2b。拓扑结构与 Bayes 树基本相同。除寿带等 3 种、黄腹扇尾与方尾各自聚为一支系, 其余同样分为 2 个支系, 其组成与 Bayes 树基本一致, 并有较高的自举值。

2.2.3 MP 树 本研究类群的转换/颠换的平均值为 1.6 (<2.0), 在构建 MP 树时, 需要给密码子第三位点加权值 1.6。加权简约分析得到 2 棵最简约树, 树长 (L) 为 4 959, 一致性指数 (CI) 为

0.358, 保留指数 (RI) 为 0.414, 同质指数 (HI) 为 0.642, 选择两棵树的 50% 一致树作为 MP 树 (图 2c)。MP 树拓扑结构同样支持寿带等一支系、黄腹扇尾和方尾一支系。其它几属也分为同样 2 个支系。白眉姬独立于姬属、仙属及属形成一支系, 姬属虽也分为 3 个并系群, 但其组成与 ML、Bayes 树有所不同, 且自举值不高。铜蓝与白腹蓝以较高的自举值 (83%) 聚在一起后与仙属聚为姐妹群。

3 讨论

根据国内外亚科高阶元的系统发育关系 (郑作新, 1994; Sibley and Monroe, 1993; Voelker and Spellman, 2004), 本研究选择发冠卷尾 (*Dicrurus*

表 3 亚科 31 种、王 科 1 种及 2 个外群的 *cyt b* 基因的未校正遗传距离 (上三角) 和转换/颠换 (下三角)Table 3 Genetic distances (uncorrected P distance, above diagonal) and numbers of transitions/transversions (below the diagonal) for *cyt b* gene of 31 species in the Muscicapinae, one species in the Monarchidae and two outgroups

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
1		0.072	0.11	0.148	0.163	0.15	0.146	0.161	0.142	0.139	0.152	0.161	0.162	0.16	0.16	0.155	0.157
2	61/10		0.115	0.145	0.158	0.154	0.15	0.164	0.151	0.149	0.155	0.159	0.152	0.16	0.159	0.148	0.159
3	77/32	80/34		0.138	0.163	0.134	0.143	0.153	0.139	0.127	0.134	0.151	0.14	0.142	0.155	0.147	0.15
4	83/64	76/68	71/66		0.136	0.15	0.151	0.155	0.134	0.137	0.14	0.154	0.147	0.144	0.155	0.143	0.141
5	80/82	73/84	72/90	72/70		0.154	0.155	0.153	0.159	0.154	0.15	0.168	0.156	0.155	0.165	0.152	0.14
6	84/65	86/67	74/59	76/73	72/81		0.091	0.112	0.1	0.108	0.1	0.112	0.116	0.118	0.126	0.124	0.12
7	79/66	79/70	76/66	78/72	74/80	67/23		0.123	0.102	0.106	0.116	0.126	0.119	0.119	0.123	0.12	0.123
8	84/76	85/78	84/68	88/66	76/76	70/41	76/46		0.101	0.13	0.121	0.122	0.126	0.122	0.133	0.129	0.131
9	74/67	77/73	73/65	66/67	75/83	61/38	62/43	64/37		0.092	0.105	0.107	0.114	0.099	0.115	0.109	0.116
10	70/68	74/74	66/60	66/70	67/86	64/43	65/40	79/50	54/37		0.108	0.12	0.115	0.111	0.117	0.123	0.111
11	78/73	79/75	72/61	66/73	64/85	57/42	72/43	71/49	66/38	62/45		0.078	0.086	0.081	0.099	0.11	0.108
12	87/73	83/75	85/65	86/67	80/87	67/44	82/43	76/45	70/36	72/47	59/18		0.094	0.088	0.109	0.11	0.117
13	89/72	79/72	73/66	78/68	71/84	72/43	74/44	79/46	72/41	66/48	64/21	68/25		0.055	0.109	0.105	0.114
14	87/72	85/74	73/68	75/68	70/84	74/43	74/44	77/44	63/35	60/50	57/23	62/25	49/6		0.108	0.1	0.108
15	89/70	82/76	86/68	76/78	78/86	78/47	72/50	76/56	67/47	64/52	63/35	75/33	74/34	75/32		0.114	0.116
16	87/67	74/73	75/71	67/75	66/85	71/52	64/55	75/53	64/44	67/55	67/42	67/42	69/35	66/33	72/41		0.111
17	83/73	81/77	80/69	72/67	65/73	71/48	79/43	81/49	73/42	67/43	69/38	76/40	78/35	74/33	74/41	66/44	
18	81/72	76/76	73/72	73/74	60/92	71/57	63/56	63/48	59/49	58/50	67/47	70/49	67/42	61/40	63/56	71/51	74/37
19	76/70	71/74	68/70	70/70	58/86	67/53	61/52	59/44	55/45	55/48	63/43	70/43	67/36	61/34	61/52	67/49	73/31
20	71/66	64/70	65/62	59/74	65/86	67/49	64/50	67/48	56/43	52/48	63/45	76/45	66/40	67/38	56/50	63/49	61/39
21	76/64	76/72	67/64	80/72	70/86	71/47	58/48	72/48	67/39	55/42	73/41	82/43	77/38	75/36	69/50	68/47	82/35
22	77/64	77/72	70/64	80/72	70/86	71/47	58/48	73/48	66/39	56/42	74/41	81/43	78/38	76/36	70/50	67/47	82/35
23	78/66	76/72	69/64	78/72	75/84	70/49	55/50	70/46	61/41	59/42	73/43	79/45	72/40	72/38	74/50	64/47	80/35
24	71/73	76/77	73/69	84/67	72/87	64/58	60/55	81/49	62/46	58/47	67/40	77/40	69/39	72/39	67/51	69/54	74/30
25	68/73	74/77	75/69	79/67	64/89	65/56	57/57	74/49	61/44	60/45	65/40	74/42	65/39	64/39	62/53	68/50	68/34
26	69/72	71/76	71/66	75/66	70/88	57/55	57/56	71/48	52/43	52/44	62/39	70/41	70/38	64/38	64/50	62/51	67/31
27	72/69	72/73	76/65	82/69	71/87	66/56	61/57	84/51	64/46	61/47	66/42	80/44	71/41	76/41	73/53	66/50	70/34
28	86/61	81/67	76/61	75/69	72/89	71/48	57/53	82/49	67/46	70/51	67/48	76/50	63/47	67/45	67/49	58/52	76/40
29	78/64	75/68	76/60	66/62	66/88	65/45	51/50	80/42	63/43	65/46	69/39	78/39	71/40	74/38	67/46	65/47	76/31
30	93/68	88/74	91/70	88/70	81/100	72/55	78/54	81/48	83/43	84/50	77/45	90/49	85/44	94/42	83/52	81/49	82/41
31	86/64	84/68	79/60	81/68	71/98	68/55	61/56	79/48	65/49	59/50	62/45	83/49	72/42	67/42	67/54	74/51	77/39
32	89/72	86/78	71/70	75/68	64/86	70/55	70/56	85/48	67/41	67/48	68/39	76/45	69/44	68/46	71/56	68/49	71/41
33	92/52	85/56	89/50	89/82	90/92	94/73	88/72	98/80	81/77	83/78	92/75	93/77	84/78	83/78	98/72	83/75	95/79
34	88/69	92/73	98/67	92/77	101/95	97/74	87/67	109/75	89/78	92/77	104/68	111/74	99/67	101/79	103/79	96/74	96/70

续表 (Continued)

	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34
1	0.157	0.154	0.147	0.138	0.141	0.142	0.145	0.145	0.142	0.142	0.142	0.148	0.143	0.162	0.151	0.162	0.145	0.158
2	0.159	0.153	0.146	0.135	0.149	0.15	0.149	0.154	0.152	0.148	0.146	0.149	0.144	0.163	0.153	0.165	0.142	0.166
3	0.15	0.146	0.139	0.128	0.132	0.135	0.134	0.143	0.145	0.138	0.142	0.138	0.137	0.162	0.14	0.142	0.14	0.166
4	0.14	0.148	0.141	0.134	0.153	0.153	0.151	0.152	0.147	0.142	0.152	0.145	0.129	0.159	0.15	0.144	0.172	0.17
5	0.139	0.153	0.145	0.152	0.157	0.157	0.16	0.16	0.154	0.159	0.159	0.162	0.155	0.182	0.17	0.151	0.183	0.198
6	0.12	0.129	0.121	0.117	0.119	0.119	0.12	0.123	0.122	0.113	0.123	0.12	0.111	0.128	0.124	0.126	0.168	0.172
7	0.123	0.12	0.114	0.115	0.107	0.107	0.106	0.116	0.115	0.114	0.119	0.111	0.102	0.133	0.118	0.127	0.161	0.157
8	0.131	0.112	0.104	0.116	0.121	0.122	0.117	0.131	0.124	0.12	0.136	0.132	0.123	0.13	0.128	0.134	0.179	0.185
9	0.116	0.109	0.101	0.1	0.107	0.106	0.103	0.109	0.106	0.096	0.111	0.114	0.107	0.127	0.115	0.109	0.159	0.168
10	0.111	0.109	0.104	0.101	0.098	0.099	0.102	0.106	0.106	0.097	0.109	0.122	0.112	0.135	0.11	0.116	0.162	0.17
11	0.108	0.115	0.107	0.109	0.115	0.116	0.117	0.108	0.106	0.102	0.109	0.116	0.109	0.123	0.108	0.108	0.168	0.173
12	0.117	0.12	0.114	0.122	0.126	0.125	0.125	0.118	0.117	0.112	0.125	0.127	0.118	0.14	0.133	0.122	0.171	0.186
13	0.114	0.11	0.104	0.107	0.116	0.117	0.113	0.109	0.105	0.109	0.113	0.111	0.112	0.13	0.115	0.114	0.163	0.167
14	0.108	0.102	0.096	0.106	0.112	0.113	0.111	0.112	0.104	0.103	0.118	0.113	0.113	0.137	0.11	0.115	0.162	0.171
15	0.116	0.12	0.114	0.107	0.12	0.121	0.125	0.119	0.116	0.115	0.127	0.117	0.114	0.136	0.122	0.128	0.171	0.183
16	0.111	0.123	0.117	0.113	0.116	0.115	0.112	0.124	0.119	0.114	0.117	0.111	0.113	0.131	0.126	0.118	0.159	0.171
17		0.112	0.105	0.101	0.118	0.118	0.116	0.105	0.103	0.099	0.105	0.117	0.108	0.124	0.117	0.113	0.175	0.167
18	74/37		0.009	0.086	0.102	0.103	0.093	0.096	0.089	0.088	0.103	0.116	0.1	0.128	0.112	0.113	0.163	0.17
19	73/31	6/3		0.079	0.094	0.095	0.086	0.088	0.081	0.079	0.095	0.112	0.095	0.121	0.105	0.106	0.158	0.165
20	61/39	51/34	48/30		0.086	0.087	0.086	0.093	0.091	0.087	0.097	0.1	0.097	0.108	0.109	0.113	0.157	0.165
21	82/35	67/34	63/30	61/24		0.003	0.034	0.092	0.097	0.09	0.098	0.097	0.092	0.117	0.102	0.106	0.167	0.167
22	82/35	68/34	64/30	62/24	3/0		0.035	0.093	0.098	0.089	0.097	0.1	0.093	0.118	0.103	0.107	0.168	0.168
23	80/35	58/34	55/30	61/24	28/6	29/6		0.096	0.098	0.093	0.096	0.099	0.096	0.116	0.101	0.109	0.158	0.17
24	74/30	70/25	68/19	61/31	58/33	59/33	62/33		0.032	0.033	0.037	0.103	0.098	0.126	0.112	0.106	0.18	0.174
25	68/34	59/29	57/23	55/35	63/33	64/33	64/33	26/6		0.032	0.034	0.105	0.092	0.12	0.105	0.105	0.177	0.175
26	67/31	59/28	56/22	54/32	59/30	58/30	62/30	28/5	29/3		0.03	0.1	0.092	0.113	0.102	0.108	0.178	0.173
27	70/34	73/29	71/23	63/33	66/31	65/31	64/31	31/6	30/4	27/3		0.111	0.099	0.122	0.112	0.107	0.177	0.167
28	76/40	76/39	74/37	62/37	63/33	66/33	63/35	70/32	70/34	68/31	78/32		0.078	0.117	0.104	0.111	0.164	0.172
29	76/31	63/36	62/32	56/40	57/34	58/34	61/34	68/29	60/31	63/28	67/31	54/23		0.109	0.101	0.099	0.171	0.156
30	82/41	89/38	84/36	69/38	82/34	83/34	81/34	86/39	80/39	76/36	82/39	75/41	72/36		0.12	0.126	0.181	0.173
31	77/39	73/38	70/34	68/40	67/34	68/34	66/34	78/33	69/35	69/32	78/33	66/37	68/32	87/32		0.114	0.153	0.162
32	71/41	72/40	67/38	72/40	71/34	72/34	72/36	68/37	67/37	71/36	67/39	67/43	64/34	87/38	79/34		0.17	0.166
33	95/79	82/80	81/76	80/76	94/72	95/72	85/72	102/77	97/79	99/78	101/75	90/73	92/78	106/74	86/66	93/76		0.153
34	96/70	94/75	91/73	89/75	91/75	92/75	96/73	103/70	100/74	97/75	90/76	97/74	88/67	95/77	92/69	94/71	85/67	

1 寿带 *Terpsiphone paradisi*; 2 棕寿带 *Terpsiphone cinnamomea*; 3 黑黄王 *Monarcha chrysomela*; 4 方尾 *Culicicapa ceylonensis*; 5 黄腹扇尾 *Rhipidura hypoxantha*; 6 铜蓝 *Muscicapa thalassina*; 7 白腹蓝 *Cyanoptila cyanomelana*; 8 山蓝仙 *Niltava banyumas*; 9 棕腹大仙 *Niltava davidi*; 10 棕腹仙 *Niltava sundara*; 11 斑 *Muscicapa striata*; 12 幽暗 *Muscicapa adusta*; 13 乌 *Muscicapa sibirica*; 14 棕尾 *Muscicapa ferruginea*; 15 非洲乌 *Muscicapa infusata*; 16 灰 *Muscicapa caerulescens*; 17 白眉姬 *Ficedula zanthopygia*; 18 红喉姬 *Ficedula albicilla*; 19 红胸姬 *Ficedula parva*; 20 橙胸姬 *Ficedula strophilata*; 21 白肛姬 *Ficedula rufifigula*; 22 小斑姬 *Ficedula westermanni*; 23 白眉蓝姬 *Ficedula superciliaris*; 24 斑姬 *Ficedula hypoleuca*; 25 *Ficedula speculigera*; 26 半领姬 *Ficedula semitorquata*; 27 白领姬 *Ficedula albicollis*; 28 锈胸蓝姬 *Ficedula hodgsonii*; 29 鹑姬 *Ficedula mugimaki*; 30 帝汶姬 *Ficedula timorensis*; 31 灰蓝姬 *Ficedula leucomelanura*; 32 棕胸蓝姬 *Ficedula hyperythra*; 33 荒漠伯劳 *Lanius isabellinus*; 34 发冠卷尾 *Dicrurus hottentottus*。

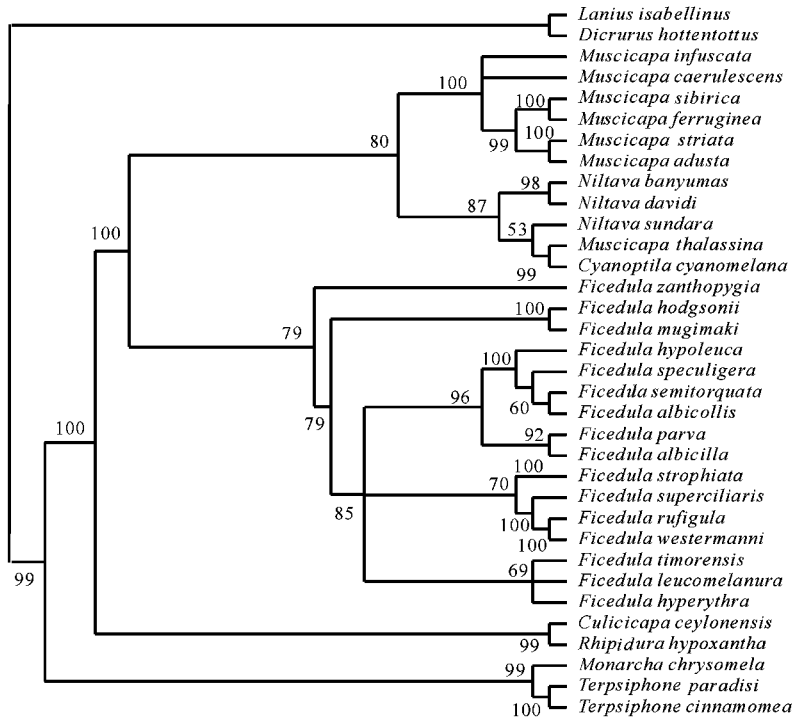
hottentottus) 和荒漠伯劳 (*Lanius isabellinus*) 作为亚科系统发生分析的外群。

3.1 寿带属、扇尾属及方尾属的系统分类地位

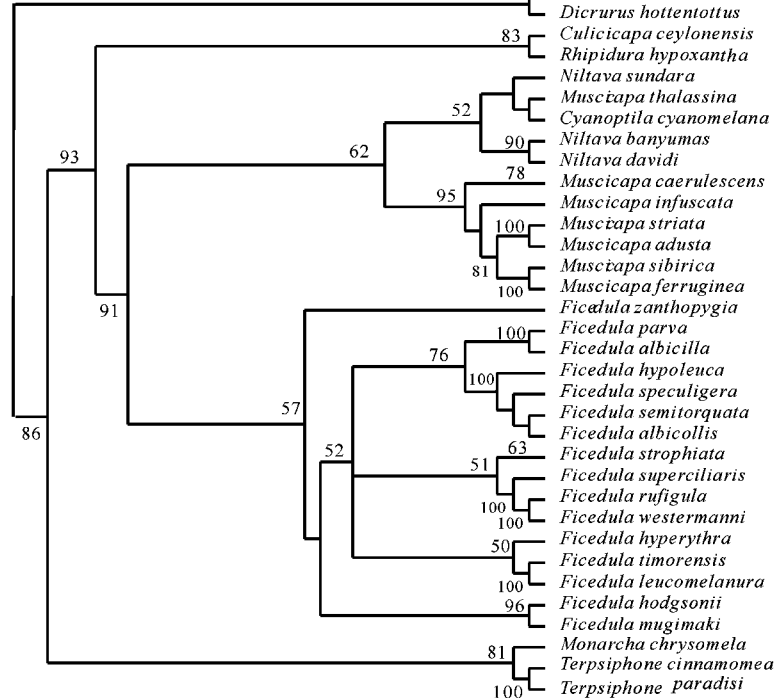
寿带属的分类地位在国内外的分类系统中差异很大。郑作新 (1994) 将寿带列为亚科的一个

属; Sibley and Monroe (1993)、Pasquet (2002) 等将寿带归入鸦科、卷尾亚科下的王族; 颜重威等 (1996) 将寿带属归入王亚科; 郑光美 (2005) 将寿带属与王属合并为王科。从本文所构建的 Bayes、ML、MP 树来看 (图 2: a、b、c), 寿带、棕寿带远离其它属而与王科黑黄王聚为一支,

A. Bayes 树 (Bayes tree)



B. ML 树 (ML tree)



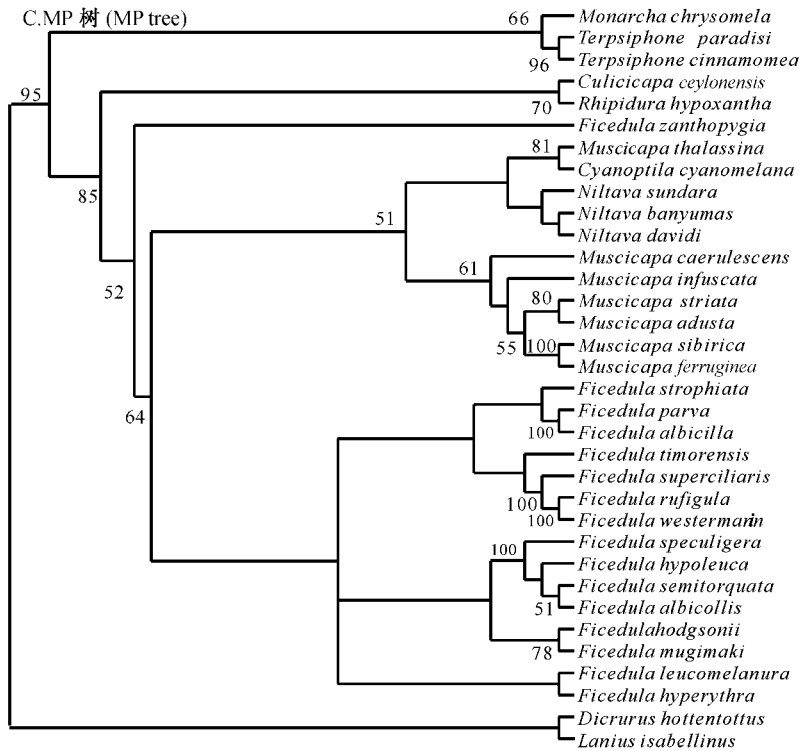


图 2 基于 *cyt b* 基因序列所构建的 亚科 6 属 31 种鸟类的系统发育树

Bayes 树节点上标为后验概率，ML、MP 树节点上标为 bootstrap 值，仅显示 ≥ 50 的 bootstrap 值。

Fig.2 Phylogenetic trees of 6 genera 31 species in Muscicapinae resulting from analysis of the *cyt b* gene sequences

Numbers on Bayesian tree mean posterior probabilities. Bootstrap values are showed above nodes on trees of ML and MP. Only these bootstrap results which is equal to or bigger than 50 are shown in above trees.

并有很高的自举置信水平 (Bootstrap confidence level, BCL) 值; 从序列的遗传差异来看, 它们与黑黄王 的遗传距离很近, 分别为 0.11 和 0.115, 而与其他 5 个属的遗传距离较远, 为 0.135 - 0.166; 它们的形态特征也与 亚科其它鸟类差别较大, 而与王 科鸟类较为相似, 如体形较大、尾较翅长、幼鸟无斑点、鸣叫似笛声等。鉴于以上分子系统学与传统分类学的分析, 本研究认为寿带属与王 科的亲缘关系较 亚科近, 因而支持郑光美 (2005) 的观点, 同意将寿带属从 亚科中移出, 归入王 科。

扇尾 属和方尾 属的分类地位在 亚科 8 属中也争议颇多。郑作新 (1994) 将两属均归入 亚科。Sibley and Monroe (1993) 将扇尾 列为鸦科、卷尾亚科下的扇尾 族, 将方尾 仍列为 亚科 族下的属。Pasquet et al. (2002) 认为扇尾 与寿带、黑枕王 等王 族鸟类并没有很近的亲缘关系, 不能将它归入王 族; 同时认为方尾 不属于 科, 但并未确定其具体分类地位。Dowsett and Dowsett-Lemaire (1980)、Erard et al. (1997) 等认为

扇尾 在外部形态、生殖习性、筑巢特征等方面与王 族鸟类很相似, 它们的亲缘关系较近。颜重威等 (1996) 也将扇尾 属归入王 亚科。郑光美 (2005) 则将扇尾 提升为独立的科 (Rhipiduridae), 将方尾 归入 科。而 Parker (1964) 认为方尾 与扇尾 有很近的亲缘关系。本研究使用三种方法所构建的系统发育树均支持黄腹扇尾 独立于寿带和其它 亚科鸟类, 与方尾 聚为一支系, 并有很高的 BCL 值 (99%、83%、70%); 从序列的遗传差异来看, 黄腹扇尾 与方尾 的序列遗传差异最小, 遗传距离只有 0.136, 而与寿带、棕寿带及黑黄王 的遗传距离为 0.158 - 0.163, 与 亚科其它属鸟类的遗传距离为 0.14 - 0.168; 此外, 方尾 也具有幼鸟无斑点等形态特征。上述证据均提示扇尾 属与王 族、亚科亲缘关系较远, 而与方尾 属亲缘关系较近, 这与 Parker 的观点相一致。因此本文结果更倾向于支持郑光美的观点, 将扇尾 属升为扇尾 科, 并将方尾 属也归入其中。

3.2 属、仙属及姬属的系统发育关系

属、仙属、姬属是亚科种类最多的三个属，它们的分类地位和亲缘关系的研究报道多基于形态学、生态学以及行为学等方面的研究。Ali and Ripley (1973) 将仙属归入属，De Schauensee (1984)，Lekagul and Round (1991) 将仙属分列为 *Niltava* 和 *Cyornis* 两个属；Delacour and Mayr (1946)，Deignan (1947) 曾将姬属归入属；郑作新 (1994)、Sibley and Monroe (1993)、Mayr and Cottrell (1986)、Howard and Moore (1980) 将属、仙属、姬属各列为一个属。本文通过分子系统发育树对这三个属的亲缘关系进行重新分析发现，3种系统发育树均支持属与仙属为单系发生，并聚为一个支系的姐妹群，再与姬属这一支系聚合，并且在 Bayes 和 ML 树中有较高的后验概率和自举值。因此，我们认为属、仙属和姬属仍应为亚科下不同的三个属，这与郑作新等国内外学者的形态分类结果基本一致，而属与仙属则有着更近的亲缘关系。此外，属的乌、棕尾、斑、幽暗以较高的自举值和后验概率在三棵树中聚为一支，其中乌与棕尾聚在一起，斑与幽暗聚在一起，说明它们彼此有着很近的亲缘关系。

Outlaw and Voelker (2006) 对一部分姬属鸟类进行分子系统学研究，认为该属及属下的关系较为复杂，不是单系发生。本研究仅在大支水平上确定姬属的分类地位，没有完全解决它们与分支内其它属间的进化关系及属下种间的亲缘关系。由图 2 可知姬属种类在属内可大致分为 3 个支系：在 Bayes、ML 树中，第 1 个支系包括红喉姬、红胸姬、斑姬、半领姬、白领姬及 *Ficedula speculigera*；第 2 个支系包括帝汶姬、灰蓝姬、棕胸蓝姬；第 3 个支系包括橙胸姬、白眉蓝姬、白肛姬和小斑姬。而在 MP 树中 3 个支系的组成有所不同，第 1 个支系包括橙胸姬、红喉姬、红胸姬、帝汶姬、白眉蓝姬、白肛姬；第 2 个支系包括斑姬、半领姬、白领姬、锈胸蓝姬、鸲姬、*Ficedula speculigera*；第 3 个支系包括灰蓝姬与橙胸蓝姬。Bayes 和 ML 树的 3 个支系的后验概率和置信度都较高，MP 树置信度则很低。因此本研究基本认同 Bayes 树和 ML 树的解析结果。在这些支系内，锈胸蓝姬与鸲姬在一起，红喉姬与红胸姬聚在一起，斑姬、半领姬、白领姬及 *Ficedula speculigera*

聚在一起，白眉蓝姬、白肛姬和小斑姬也聚在一起，并且都有很高的置信度和后验概率，说明它们之间有很近的亲缘关系。此外，白眉姬的分类地位存在很大疑问，它在 3 棵系统发育树中的位置很不稳定。在 ML 和 Bayes 树中，白眉姬是姬属 16 个种较早分化的一种，并且有较高的自举值和后验概率。在 MP 树中，白眉姬的分歧时间则早于仙属、属及姬属的其它种，是这三属中最早分化出来的，但也达到一定的自举值。基于上述结果，白眉姬是独立于姬属单列出来，还只是姬属中较为原始的一支，有待于选取更多种类和采用更多的方法进一步证实。

3.3 铜蓝、白腹蓝的系统分类地位

铜蓝和白腹蓝的分类地位是非常值得探讨的问题。郑作新 (1994) 传统分类系统将铜蓝归入属，白腹蓝归列入姬属，称为白腹蓝姬 (*Ficedula cyanomelana*)。Sibley and Monroe (1993) 依据分子杂交研究结果，将铜蓝归入亚科下的 *Eumyias* 属，将白腹蓝单列为亚科下一属。Mayr and Cottrell (1986)、Lekagul and Round (1991) 也将白腹蓝单列为一属。在本研究中，铜蓝与白腹蓝的分类地位与上述分类地位有较大差异。从序列的遗传差异来看，铜蓝与仙属各种的遗传距离 ($P = 0.10 - 0.112$, 表 3) 小于它与属各种的遗传距离 ($P = 0.10 - 0.126$, 表 3)，白腹蓝与仙属各种的遗传距离 ($P = 0.102 - 0.123$, 表 3) 也小于它与姬属各种的遗传距离 ($P = 0.102 - 0.133$, 表 3)，而铜蓝与白腹蓝的遗传距离最小 ($P = 0.091$, 表 3)。从本研究构建的 Bayes 树、ML 树来看，铜蓝与白腹蓝的位置非常一致，都以较高的自举值和后验概率聚在一起，归入仙属内；而在 MP 树中二者则与其它仙属鸟类聚为姐妹群。这些结果说明铜蓝与白腹蓝亲缘关系很近，并且二者与仙属鸟类也有很近的亲缘关系，因此，应该将铜蓝、白腹蓝分别从属、姬属中移出，共同归入仙属或者将它们列为仙属的姐妹属。上述研究结果也提示，为了确定铜蓝、白腹蓝的分类地位，可能仍需进一步的分子系统学研究。

致谢 野外样品采集得到 Peter KANUCH, Peter BENDA, 王洪建、王开峰、高学斌、巩会生等的帮助，室内数据分析得到黄原教授、许升全教授的支持。在此谨致谢忱！

参考文献 (References)

- Ali S, Ripley SD, 1973. Handbook of the Birds of India and Pakistan, Vol. 8. London: Oxford Univ. Press, 1-5, 37-76, 180-195.
- Barhoum DN, Burns KJ, 2002. Phylogenetic relationships of the wrenit based on mitochondrial cytochrome *b* sequences. *Condor* 104 (4): 740-749.
- Barker FK, Cibois A, Schikler P, Feinstein J, Cracraft J, 2004. Phylogeny and diversification of the largest avian radiation. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 101 (30): 11 040-11 045.
- Cheng Tso-Hsin, 1976. A Synopsis of the Avifauna of China, 2nd edn. Beijing: Science Press, 710-818 (In Chinese).
- Cheng Tso-Hsin, 1994. A Complete Checklist of Species and Subspecies of the Chinese Birds. Beijing: Science Press, 137-154 (In Chinese).
- Cheng Tso-Hsin, 2000. A Complete Checklist of Species and Subspecies of the Chinese Birds. Beijing: Science Press, 137-154 (In Chinese).
- De Schauensee RM, 1984. The Birds of China. Washington: Smithsonian Institution Press, 1-602.
- Deignan HG, 1947. Some untenable names in the Old World flycatchers. *Proc. Biol. Soc. Washington* 60: 165-168.
- Delacour J, Mayr E, 1946. Notes on the taxonomy of the birds of the Philippines. *Zoologica* 30: 113-114.
- Dowsett RJ, Dowsett-Lemaire F, 1980. The systematic status of some Zambian bird. *Gerfaut*. 70: 151-199.
- Erard C, Keith S, Naurois RD, 1997. Monarchidae, paradise-flycatchers and monarchs. In: Urban EK, Fry CH, Keith S ed. *The Birds of Africa*, Vol. 5. London: Academic Press, 508-547.
- Howard R, Moore A, 1980. A Complete Checklist of the Birds of the World. London: Academic Press.
- Howard R, Moore A, 1991. A Complete Checklist of the Birds of the World, 2nd Edition. London: Academic Press.
- Huelsenbeck JP, Ronquist F, 2003. MrBayes: Bayesian inference of phylogenetic trees. *Bioinformatics* 17: 754-755.
- Knight A, Mindell DP, 1993. Substitutions bias, weighting of DNA sequence evolution, and the phylogenetic positions of *Fea's* viper. *Syst. Biol.* 42 (1): 18-31.
- Kumar S, Tamura K, Nei M, 2004. MEGA3: Integrated software for molecular evolutionary genetics analysis and sequence alignment. *Briefings in Bioinformatics* 5: 150-163.
- Lekagul B, Round PD, 1991. A Guide to the Birds of Thailand. Bangkok Thailand: Darnsutha Press, 304-322.
- Li Wei, Zhang YY, 2004. Subspecific taxonomy of *Ficedula parva* based on sequences of mitochondrial cytochrome *b* gene. *Zool. Res.* 25 (2): 127-131 (In Chinese).
- 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.
- Mayr E, Cottrell GW, 1986. Check-list of Birds of the World. Vol. XI. Cambridge. Massachusetts Museum of Comparative Zoology, 5-6, 128-152, 173-185, 256-267.
- Outlaw DC, Voelker G, 2006. Systematics of *Ficedula* flycatchers (Muscicapidae): a molecular reassessment of a taxonomic enigma. *Mol. Phylogenet. Evol.* 41 (1): 118-126.
- Pan QW, Lei FM, Yang SJ, Yin ZH, Huang Y, Tai FD, Kristin A, 2006. Phylogeny of some Turdinae birds based on mitochondrial cytochrome *b* gene sequences. *Acta Zool. Sinica* 52 (1): 87-98 (In Chinese).
- Parker SA, 1964. Taxonomic position of the genus *Culicicapa* Swinhoe (Muscicapidae). *Bull. Brit. Orn. Cl.* 84: 45-46.
- Pasquet E, Cibois A, Baillon F, Erard C, 2002. What are African monarchs (Aves, Passeriformes)? A phylogenetic analysis of mitochondrial genes. *C. R. Biologies* 325: 107-118.
- Peters JL, Mayr E, Paynter RA, 1931-1987. Check-list of Birds of the World. Cambridge: Massachusetts Museum of Comparative Zoology, Vol. I: xvii, 1-547; Vol. II: xvii, 1-400; Vol. III: xiii, 1-311; Vol. IV: xii, 1-290; Vol. V: xi, 1-306; Vol. VI: xi, 1-259; Vol. VII: x, 1-314; Vol. VIII: xv, 1-365; Vol. IX: xii, 1-506; Vol. X: ix, 1-502; Vol. XI: xi, 1-638; Vol. XII: ix, 1-495; Vol. XIII: xiv, 1-443; Vol. XIV: x, 1-433; Vol. XV: x, 1-315; Vol. XVI: xi, 1-550.
- Posada D, Crandall KA, 1998. MODELTEST: testing the model of DNA substitution. *Bioinformatics* 14: 817-818.
- Saetre GP, Borge T, Lindell J, Moum T, Primmer CR, Sheldon BC, Haavie J, Johnsen A, Ellegren H, 2001. Speciation, introgressive hybridization and nonlinear rate of molecular evolution in flycatchers. *Mol. Ecol.* 10 (3): 737-749.
- 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, 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.
- 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.
- Voelker G, Spellman GM, 2004. Nuclear and mitochondrial evidence of polyphyly in the avian superfamily Muscipoidea. *Mol. Phylogenet. Evol.* 30: 386-394.
- Webb DM, Moore WS, 2005. A phylogenetic analysis of woodpeckers and their allies using 12S, Cyt *b*, and COI nucleotide sequences (Class Aves: Order Piciformes). *Mol. Phylogenet. Evol.* 36: 233-248.
- Yan CW, Zhao ZJ, Zheng GM, Xu WS, Tan YK, 1996. A Field Guide to the Birds of China. Taipei: Kingfisher Publishing Company, 368-414 (In Chinese).
- Zheng GM, 2005. A Checklist on the Classification and Distribution of the Birds of China. Beijing: Science Press, 235-246 (In Chinese).
- 李 伟, 张雁云, 2004. 基于线粒体细胞色素 *b* 基因序列探讨红喉姬 两亚种的分类地位. *动物学研究* 25 (1): 127-131.
- 潘巧娃, 雷富民, 杨淑娟, 尹祚华, 黄 原, 郜发道, Kristin A, 2006. 基于细胞色素 *b* 的鸫亚科部分鸟类的系统进化. *动物学报* 52 (1): 87-98.
- 颜重威, 赵正阶, 郑光美, 许维枢, 谭耀匡, 1996. 中国野鸟图鉴. 台北: 台湾翠鸟文化事业有限公司出版, 368-414.
- 郑光美主编, 2005. 中国鸟类分类与分布名录. 北京: 科学出版社, 235-246.
- 郑作新, 1976. 中国鸟类分布名录 (第二版). 北京: 科学出版社, 710-818.
- 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, 1-318.
- 郑作新, 2000. 中国鸟类种和亚种分类名录大全 (修订本). 北京: 科学出版社, 137-154.