



•研究报告•

棕背伯劳羽色多态与MC1R基因的相关性

任刚^{1,2} 李恩¹ 赵世焯³ 江燕琼³ 王莎莎² 唐思贤^{3*} 胡慧建^{2*}

1 (安徽师范大学生命科学学院, 安徽芜湖 241000)

2 (广东省生物资源应用研究所, 广东省动物保护与资源利用重点实验室,
广东省野生动物保护与利用公共实验室, 广州 510260)

3 (华东师范大学生命科学学院, 上海 200062)

摘要: 黑素皮质素受体1 (melanocortin-1 receptor, *MC1R*)基因是控制动物黑色素合成的重要基因, 鸟类羽色的变异与*MC1R*基因的变异有密切关系。棕背伯劳(*Lanius schach*)在我国东部沿海多地存在羽色多态现象, 有棕色型、黑色型和黑色白边型的分化。为了探究*MC1R*基因与棕背伯劳色型分化的关系, 本研究对分布于广东省的3种色型共计11只棕背伯劳的*MC1R*基因编码区进行单核苷酸多态性(SNPs)分析和氨基酸多态性分析。结果表明: (1) 11个实验个体的*MC1R*基因序列共有4种单倍型, 其中黑色型和黑色白边型共享单倍型H3。(2) 3种色型棕背伯劳*MC1R*基因编码区的第34–931位的899个碱基中共有47个碱基变异位点, 相对应的氨基酸序列共有18个变异位点, 这些变异位点与黑色表型无对应关系。(3) 黑色型与黑色白边型个体基因型在第268–303位编码区出现了36个碱基的缺失, 对应着12个氨基酸的缺失, 该缺失与黑色表型相对应。因此推测棕背伯劳的黑化与*MC1R*基因碱基片段的缺失密切相关。

关键词: 棕背伯劳; 羽色多态; *MC1R*基因

Correlation between color polymorphism and the *MC1R* gene of *Lanius schach*

Gang Ren^{1,2}, En Li¹, Shiye Zhao³, Yanqiong Jiang³, Shasha Wang², Sixian Tang^{3*}, Huijian Hu^{2*}

1 College of Life Sciences, Anhui Normal University, Wuhu, Anhui 241000

2 Guangdong Key Laboratory of Animal Conservation and Resource Utilization, Guangdong Public Laboratory of Wild Animal Conservation and Utilization, Guangdong Institute of Applied Biological Resources, Guangzhou 510260

3 School of Life Sciences, East China Normal University, Shanghai 200062

Abstract: *MC1R* (melanocortin-1 receptor) is an important gene that controls melanin synthesis in animals. The variation of plumage color in birds is closely related to variation in the *MC1R* gene. *Lanius schach* exhibits color polymorphism that differentiates into brown, black, and white-remiged black morphs in many provinces along the east coast of China. In order to explore the relationship between genetic variation in *MC1R* and color polymorphism in *Lanius schach* in Guangdong, single nucleotide polymorphisms (SNPs) and amino acid polymorphisms in the coding region of the *MC1R* gene were analyzed in 11 *Lanius schach* individuals of three different color types. The results showed: (1) A total of 4 haplotypes in the *MC1R* gene sequences of 11 individuals, among which the black morphs and the white-remiged black morphs shared haplotype H3; (2) There were 47 base mutations in 899 bases of the coding region (34–931), and the corresponding amino acid sequence had a total of 18 mutation sites. These mutation sites did not correspond to the black phenotype; (3) The deletion of 36 bases in the 268–303 coding region of the black morph and the white-remiged black morph individual genotypes, resulting in the deletion of 12 amino acids. This deletion corresponded to the black phenotype. Therefore, we speculate that the melanism of *Lanius schach* is closely related to the deletion of the base fragment of the *MC1R* gene.

Key words: *Lanius schach*; plumage polymorphism; *MC1R* gene

收稿日期: 2019-09-27; 接受日期: 2020-02-21

基金项目: 国家自然科学基金(31572257)、广东省科学院科技发展专项(2017GDASCX-0107; 2018GDASCX-0107)和广东省科学院发展专项资金(2019GDASYL-0105045)

* 共同通讯作者 Co-authors for correspondence. E-mail: sxtang@bio.ecnu.edu.cn; 13922339577@139.com

棕背伯劳(*Lanius schach*)隶属于雀形目伯劳科, 存在羽色多态的现象, 有棕色型、黑色型及过渡色型的分化(江燕琼等, 2008)。对于黑色型的分类地位曾有过较大的争议, 一种观点认为黑色型是一个独立的种, 即黑伯劳(*L. fuscatus*), 另一种观点则认为它是棕背伯劳的一种色型(赵正阶, 2001)。随着研究的深入, 不再将黑伯劳作为一个独立的物种(郑光美, 2017)。

Zhang等(2007)通过基于线粒体Cyt b和COI基因序列的系统发育分析, 研究了亚洲8种伯劳的分类地位, 发现黑伯劳是棕背伯劳的一个变异类群, 二者为同一个物种。江燕琼等(2008)研究表明棕背伯劳棕色型和黑色型各身体量度无显著差异, 黄进文等(2009)研究指出两种色型棕背伯劳的窝卵数、卵的度量值以及发育上皆无显著差异, 雏鸟15日龄前的生长曲线, 除尾长渐进值有显著差异外其他均无显著差异。赵世焯等(2010, 2015)发现两色型的平均家域面积、日平均活动时间区间和时间长度均无显著差异; 在对巢址选择的研究中发现, 巢的生态测量值无显著差异, 不同交配型(黑色型-黑色型, 黑色型-棕色型和棕色型-棕色型)巢址选择的主要影响因子皆无显著差异。以上研究均不支持把黑伯劳划分为一个独立的种。

鸟类的羽色性状由许多基因控制, 目前研究较多的主要有黑素皮质素受体1 (melanocortin-1 receptor, *MC1R*)基因、刺鼠信号蛋白基因(*ASIP*)、黑素亲和素(*MLPH*)、溶质载体家族(*SLC24A5*、*SLC45A2*)、酪氨酸酶家族(*TYR*、*TYRP1*、*TYRP2*)等, 各基因间相互作用形成了不同的羽毛颜色(张静等, 2015)。其中*MC1R*基因是研究皮毛色素沉积的常用候选基因(许华伟等, 2012), 也被认为是影响鸡羽色性状的主要基因(何艺平等, 2014)。因此本研究选取*MC1R*基因来探究棕背伯劳出现羽色多态现象的原因。

黑素皮质素受体1 (*MC1R*)是G蛋白耦合受体家族成员, 长度一般为310个氨基酸左右(人类317个, 鸡314个), 其基因序列只有一个外显子, *MC1R*蛋白有7个跨膜结合域, 为最小的G蛋白耦合受体(Chakraborty et al, 1999; Derelle, 2013)。*MC1R*对动物体色的形成起着重要的作用, *MC1R*基因的变异可引起动物黑色素形成的变化以及毛色/羽色的变异(董飙等, 2017)。Theron等(2001)对野生型蕉森莺(*Coereba flaveola*)的研究发现, 错义突变Glu92Lys

在全黑色个体的*MC1R*基因中至少有1个等位基因, 而在全黄羽色个体的*MC1R*基因中没有检测到此等位基因。Nadeau等(2006)对日本鹌鹑(*Coturnix japonica*)的研究发现, *MC1R*基因上Glu92Lys突变引起全黑色羽色的改变。

综上所述, 鸟类的黑化现象与*MC1R*基因的变异有密切关系。因此, 我们提出以下假设: 棕背伯劳黑化现象是*MC1R*基因变异的结果。为此, 本研究对不同色型棕背伯劳的*MC1R*基因进行测序, 对其变异位点和单倍型进行分析, 并将测得的*MC1R*基因序列翻译为氨基酸, 分析氨基酸的变异情况, 以此验证我们的假设。

1 材料和方法

1.1 实验动物

本研究中棕背伯劳样本采自广东省海丰县公平镇、联安镇、大湖镇, 共计20只, 3种色型(棕色型、黑色型、黑色白边型), 详细采样信息见表1。抽取血液加入抗凝剂肝素钠, -20℃低温保存备用。

1.2 基因组DNA提取及检测

基因组提取按TaKaRa公司Universal Genomic DNA Extraction Kit Ver3.0使用说明操作, 然后采用0.8%的琼脂糖电泳初步检测浓度和纯度。

1.3 引物设计

利用Primer Premier 5.0软件, 在GenBank中随机选择了蕉森莺、红原鸡(*Gallus gallus*)、侏儒鸟(*Lepidothrix coronata*)、柠檬腰柳莺(*Phylloscopus chloronotus*)等物种的*MC1R*基因序列(序列号见表2),

表1 棕背伯劳采样信息

Table 1 Sampling information of *Lanius schach*

地点 Site	色型 Morph	数量 No.	编号 ID
海丰县公平 Gongping, Haifeng County	棕色型 Brown	4	Z1, Z2, Z3, Z4
	黑色型 Black	2	HS1, HS2
	黑色白边型 White-remiged black	4	HB1, HB2, HB3, HB4
海丰县联安 Lian'an, Haifeng County	棕色型 Brown	2	Z5, Z6
	黑色型 Black	2	HS3, HS4
海丰县大湖 Dahu, Haifeng County	棕色型 Brown	3	Z7, Z8, Z9
	黑色型 Black	3	HS5, HS6, HS7

设计了1、2两对兼并引物,扩增棕背伯劳*MC1R*基因外显子部分序列片段,获得部分序列后将第2对引物改进为第3对(引物碱基序列及扩增片段长度见表3),引物由上海英骏生物技术有限公司合成。

1.4 PCR扩增反应体系与程序

PCR反应总体积为25.2 μL , TakaRa LA. *Taq* (5 U/ μL) 0.2 μL 、10 \times LA. *Taq* Buffer (Mg^{2+} plus) 2 μL 、dNTP Mixture (4 \times 2.5 mM) 4 μL 、上游引物 (10 pmol/ μL) 2 μL 、下游引物(10 pmol/ μL) 2 μL 、模板DNA (100 ng/ μL) 1 μL 、ddH₂O 14 μL 。

反应程序为: 95 $^{\circ}\text{C}$ 预变性5 min; 94 $^{\circ}\text{C}$ 1 min, 68–53 $^{\circ}\text{C}$ (每个循环降1 $^{\circ}\text{C}$) 1 min, 72 $^{\circ}\text{C}$ 1 min, 共16个循环; 94 $^{\circ}\text{C}$ 1 min, 54 $^{\circ}\text{C}$ 1 min, 72 $^{\circ}\text{C}$ 1 min, 共14个循环; 最后72 $^{\circ}\text{C}$ 延伸10 min。

1.5 PCR扩增产物的检测及测序分析

用琼脂糖凝胶对扩增产物进行初步检测,将符合预期结果的PCR产物经纯化、回收后送公司进行测序。将测序所得基因序列经DNASTAR (DNA-STAR Inc.)软件包编辑后,通过NCBI网站的Blast进行相似性检测,确定该实验得到了棕背伯劳的*MC1R*基因序列。用CLUSTALX软件统计出该序列的变异

位点和单倍型,利用MEGA X将测序得到的片段翻译为氨基酸序列。将唐纳雀(*Tangara cucullata*) *MC1R*基因序列作为参照与本实验结果一起分析,用于对比查看棕背伯劳*MC1R*基因变异情况和相对应的氨基酸变异情况。

2 结果

2.1 PCR扩增产物电泳图

PCR产物经0.8%琼脂糖凝胶电泳检测,结果见图1。Marker为DL2000, 1–5为棕背伯劳*MC1R*基因PCR扩增产物。

2.2 测序结果

将测序所得基因序列与NCBI中的蕉森莺、红原鸡、侏儒鸟的mRNA进行比对,有长度为899 bp的序列能够匹配,且相似性均在90%以上,认定该片段为基因外显子。实验成功扩增出的11个棕背伯劳的目的基因序列中确定共有4种单倍型,其中棕背伯劳棕色型的3个个体(Z3、Z4、Z6)享有同一单倍型(H1); 6个黑色型个体(HS1、HS2、HS3、HS5、HS6、HS7)具有3个单倍型(H2、H3、H4), 2个黑色白边型个体(HB1、HB2)与黑色型共享单倍型H3。

基因序列比较结果显示在3种色型棕背伯劳的*MC1R*基因编码区第34–931位899个碱基中,共有47个碱基变异位点。但这些突变位点与表型未显示出必然的联系。所有的黑色型与黑色白边型个体的*MC1R*基因序列在第268–303位出现碱基片段缺失现象(表4),该缺失与色型存在对应关系。棕背伯劳*MC1R*基因各单倍型的碱基组成见表5。

2.3 氨基酸变异情况

将测序得到的*MC1R*基因序列翻译为氨基酸,结果显示在4种单倍型中共有18个氨基酸位点的变

表2 引物设计所用的参考基因信息

Table 2 Reference genetic information used in primer design

物种名 Species	基因序列号 GenBank accession no.	分类地位 Taxonomic status
蕉森莺 <i>Coereba flaveola</i>	AF362605.1	雀形目 Passeriformes 裸鼻雀科 Thraupidae
红原鸡 <i>Gallus gallus</i>	NM_001031462.1	鸡形目 Galliformes 雉科 Phasianidae
侏儒鸟 <i>Lepidothrix coronata</i>	XM_017816335.1	雀形目 Passeriformes 侏儒鸟科 Pipridae
柠檬腰柳莺 <i>Phylloscopus chloronotus</i>	AY308751.1	雀形目 Passeriformes 莺科 Sylviidae

表3 扩增棕背伯劳*MC1R*基因的引物序列

Table 3 The primer for *MC1R* gene amplification of *Lanius schach*

引物 ID	引物序列 Primer sequence	扩增片段长度 Amplified fragment length (bp)
1	Upper 5'-AAYRCCAGYGAGGGCAACCA-3' Lower 5'-CTACCAGGAGCACRKCACCAC-3'	903
2	Upper 5'-GAGCCCTSGAAYRCCAGYGAG-3' Lower 5'-KCACCACCTCCCGCAGCGTC-3'	898
3	Upper 5'-GAGCCCTSGAAYGCCAGCGAG-3' Lower 5'-GCACCACCTCCCGCAGCGTC-3'	898

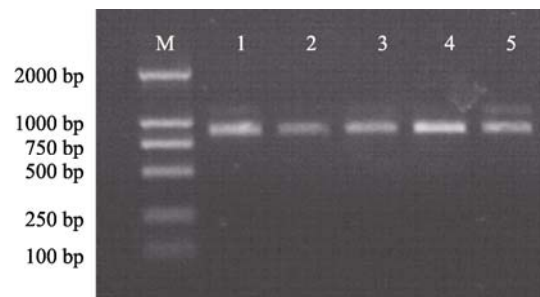


图1 棕背伯劳*MC1R*基因扩增片段电泳图(M: DL2000; 1–5: PCR产物)

Fig. 1 Electrophoresis of amplified fragment for *MC1R* gene of *Lanius schach* (M: DL2000; 1–5: PCR products)

表4 棕背伯劳MC1R基因变异位点
Table 4 Variable sites of MC1R gene haplotypes in the *Lanius schach*

单倍型 Halotype	变异位点 Variable sites									
	41	45	63	69	85	88	119	134	219	237
1	C	T	C	C	G	G	G	C	C	G
H1	.	T
H2	C	T
H4	C	T
H3	G	C	G	T	A	A	A	T	T	A
	243	268-303	321	333	359	362	375	378	379	381
	G	.	C	G	C	T	C	G	T	C
	T
	.	—	.	.	.	T
	.	—	.	.	.	T
	T	—	T	C	T	C	G	C	G	G
	384	408	411	414	438	465	468	474	496	504
	G	T	C	G	C	C	G	C	G	G

	T	C	T	T	T	G	C	G	A	A
	513	527	529	535	552	556	579	623	628	675
	C	T	C	G	T	G	C	T	G	G
	.	C	T	.	.
	T	.	.
	T	.	.
	T	T	T	A	C	A	T	C	A	A
	680	681	682	711	732	828	885	931		
	C	T	G	G	G	C	T	A		
		
		
	T	C	A	C	A	T	C	C		

* 1号单倍型为唐纳雀作为外群的MC1R基因的序列(GenBank登录号: AF362606.1)。与单倍型H3相同的碱基用“.”表示, 268-303的碱基序列均为: CTGGCGGAGATGCTCTTCATGCTGCTGCTGGAGCAC, 与之相同的用“.”表示, 缺失碱基片段用“-”表示。
Haplotype 1 is the sequence of MC1R gene of *Tangara cucullata* as an outgroup (GenBank accession no. : AF362606.1). The same base as haplotype H3 is denoted by “.”. The base sequence of 268-303 is CTGGCGGAGATGCTCTTCATGCTGCTGCTGGAGCAC, and the same is denoted by “.”, and the missing fragment is denoted by -.

表5 棕背伯劳MC1R基因各单倍型的碱基组成
Table 5 The nucleotide frequencies of the halotypes (%) from MC1R gene sequences of *Lanius schach*

	T(U)	C	A	G
H1	22.9	35.7	16.7	24.6
H2	23.1	35.7	16.7	24.5
H4	23.1	35.7	16.7	24.5
H3	22.7	36.2	16.8	24.2
均值 Average	22.9	35.9	16.7	24.5

异, 这些变异位点与黑色表型并无对应关系, 其中第121位和第208位的氨基酸变异仅出现在单倍型H3中。在H2、H3、H4三种单倍型的第90-101位有12个氨基酸缺失, 这一片段的缺失与黑色表型存在对应关系(表6)。

3 讨论

黑素皮质素受体1 (MC1R)基因是控制动物黑

表6 棕背伯劳MC1R氨基酸变异位点

Table 6 Variable sites of MC1R in the *Lanius schach*

单倍型 Haplotype	氨基酸变异位点 Amino acid variable sites									
	14	21	29	30	40	45	90-101	120	121	127
I	S	H	G	G	S	A	LAEMLFMLLLEH	T	L	F
H1	LAEMLFMLLLEH	.	L	.
H2	S	—	.	L	.
H4	S	—	.	L	.
H3	W	Q	S	S	N	V	—	M	P	V
	166	176	179	186	208	210	227	228	311	
	V	V	A	V	M	A	T	A	T	
	M	
	M	
	M	
	I	V	T	I	T	T	I	T	P	

* I号单倍型为唐纳雀。与单倍型H3相同用“.”表示, 缺失片段用“—”表示。

Haplotype I is the sequence of amino acid of *Tangara cucullata*. The same as haplotype H3 is denoted by “.”. The missing fragment is denoted by “—”.

色素合成的重要基因(Takeuchi et al, 1996)。MC1R基因在蕉森鸢、雪雁(*Anser caerulescens*)、短尾贼鸥(*Stercorarius parasiticus*)和红脚鲣鸟(*Sula sula*)中都显示出了点突变和表型黑化的对应关系, 并且当个体带有突变位点的等位基因数量多时, 其黑化程度更高(Theron et al, 2001; Mundy et al, 2004; Baião et al, 2007)。当然, 并不是所有物种中表型毛色变化都与MC1R基因显示相关性, 例如, 柳莺属(*Phylloscopus*)的部分鸟类以及蓝冠娇鹛(*Lepidothrix coronata*)等物种中表型的黑化未显示出与MC1R基因变化的相关性(MacDougall-Shackleton et al, 2003; Cheviron et al, 2006)。在本研究的结果中, 棕背伯劳MC1R基因编码区的47个碱基变异位点分散分布在4种单倍型之中, 其分布与3种色型并不存在明显对应关系。将碱基序列翻译为氨基酸序列, 共发现18个氨基酸变异位点, 这些位点与黑色表型也无明显的对应关系, 所以推测棕背伯劳的黑化与单个碱基位点变异并无直接联系。

有研究显示MC1R基因长度的改变会对物种的毛色表型产生影响。Eizirik等(2003)认为在美洲虎(*Panthera onca*)和细腰猫(*Herpailurus yaguarondi*)的MC1R基因第二跨膜区域出现的15 bp和24 bp的片段缺失是与其黑化表型相关的。在金头狮面狒(*Leontopithecus chrysomelas*)的黑化表型个体中同样检测到与细腰猫相同的24 bp (8个氨基酸)的缺失(Mundy & Kelly, 2003)。这些研究表明MC1R基因的

缺失在部分物种中与黑化表型相关。本研究在黑色及黑色白边型个体中都检测到了MC1R在第268–303位出现碱基片段缺失的等位基因, 缺失片段长度为36 bp, 对应12个氨基酸的缺失, 而在棕色型个体中并未发现这些碱基片段的缺失, 这些缺失与棕背伯劳黑化表型具有对应关系。根据该结果推测棕背伯劳的黑化与该碱基片段缺失密切相关。

此外, 由垂体分泌的促黑素细胞激素(α -MSH)作为信号分子与黑素细胞膜上的MC1R结合形成复合物, 是黑色素形成过程的重要一环(封竣淇等, 2017)。而黑色型棕背伯劳和黑色白边型的MC1R有12个氨基酸的缺失(缺失序列为LAEMLFMLLLEH), 这一缺失可能会影响 α -MSH与MC1R的结合。为此, 我们初步推断: 由于缺失的氨基酸片段位于MC1R的第二至第三跨膜区, 该跨膜区结构域在进化上相当保守, 此位置对于MC1R的功能有重要影响, 因此该氨基酸片段的缺失可能导致MC1R功能的改变, 促进了促黑素细胞激素(α -MSH)与MC1R的结合, 导致cAMP水平升高, 使酪氨酸酶合成增多, 催化酪氨酸转化为多巴, 导致真黑色素的释放, 最终形成黑色的羽色表型。

黑色型个体与黑色白边型个体有单倍型共享, 而与棕色型无共享, 这说明黑色型及黑色白边型与棕色型的羽色基因存在较为明显的差异, 也说明了黑色白边型可能是黑色型的一种突变。对氨基酸位点变异情况进行分析, 发现有两个氨基酸变异位点

仅出现在单倍型H3中, H3是黑色型和黑色白边型共享的单倍型, 因此推测这两个氨基酸位点的变异可能与黑色白边型的分化有关。

对于棕背伯劳出现色型分化的原因, 江燕琼等(2008)认为与海岸线的变化有关, 因为广东沿海部分地区有多种色型棕背伯劳并存的现象, 而在广东山地森林分布区域, 如岭南和连州等地均未观察到黑色型的分布, 且黑色白边型仅在沿海海丰县被发现。根据相关资料, 棕背伯劳黑色型多分布于中国浙江、福建、广东以及越南等沿海地区(图2)(赵正阶, 2001; 钟平华等, 2009), 是否是沿海的特殊环境导致了黑色型和黑色白边型的分化, 还有待后续进一步扩大地理覆盖范围来进行探讨。有研究者在云南发现白化的棕背伯劳(胡力生等, 2008), 棕背伯劳的黑化和白化是否存在联系, 也有待于进一步的探索。

致谢: 感谢广东省生物资源应用研究所丁志锋和张文穗在前期数据收集和论文修改方面提供的帮助。

参考文献

- Baião PC, Schreiber EA, Parker PG (2007) The genetic basis of the plumage polymorphism in red-footed boobies (*Sula sula*): A melanocortin-1 receptor (*MC1R*) analysis. *Journal of Heredity*, 98, 287–292.
- Chakraborty AK, Funasaka Y, Pawelek JM, Nagahama M, Ito A, Ichihashi M (1999) Enhanced expression of melanocortin-1 receptor (*MC1R*) in normal human keratinocytes during differentiation: Evidence for increased expression of POMC peptides near suprabasal layer of epidermis. *Journal of Investigative Dermatology*, 112, 853–860.
- Cheviron ZA, Hackett SJ, Brumfield RT (2006) Sequence variation in the coding region of the melanocortin-1 receptor gene (*MC1R*) is not associated with plumage variation in the blue-crowned manakin (*Lepidothrix coronata*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273, 1613–1618.
- Derelle R (2013) Color differences among feral pigeons (*Columba livia*) are not attributable to sequence variation in the coding region of the melanocortin-1 receptor gene (*MC1R*). *BMC Research Notes*, 6, 310–313.
- Dong B, Qin HR, Xu Q, Li XM, Ji RC, Wang J (2017) Correlation analysis of *MC1R* gene polymorphism and feather in muscovy duck. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 45(10), 24–27. (in Chinese) [董彪, 秦豪荣, 徐琪, 李晓鸣, 纪荣超, 王健 (2017) 番鸭*MC1R*基因多态性与羽毛相关性分析. *江苏农业科学*, 45(10), 24–27.]
- Eizirik E, Yuhki N, Johnson WE, Menotti-Raymond M, Han-nah SS, O'Brien SJ (2003) Molecular genetics and evolution of melanism in the cat family. *Current Biology*, 13, 448–453.
- Feng JQ, Xu W, Huang L, Luo WX, Cai HF (2017) Research advances on *MC1R* gene. *China Animal Husbandry & Veterinary Medicine*, 44, 1141–1148. (in Chinese with English abstract) [封竣淇, 徐伟, 黄兰, 罗卫星, 蔡惠芬 (2017) *MC1R*基因的研究进展. *中国畜牧兽医*, 44, 1141–1148.]
- He YP, Xu JG, Xie XJ, Zhan HN (2014) Research progress of feather color loci in *Gallus gallus domestica*. *Guangdong Agricultural Sciences*, 41(9), 129–134, 237. (in Chinese with English abstract) [何艺平, 许继国, 谢袖娟, 詹惠娜 (2014) 鸡羽色性状基因座研究进展. *广东农业科学*, 41(9), 129–134, 237.]
- Hu LS, Wu ZG, Hu JS (2008) Albino *Lanius schach* found in Yunnan Province, China. *Sichuan Journal of Zoology*, 27, 407. (in Chinese) [胡力生, 吴竹刚, 胡建生 (2008) 云南省发现白化棕背伯劳. *四川动物*, 27, 407.]
- Huang JW, Zhao SY, Lin YZ, Yang L, Chen YZ, Tang SX, Hu HJ (2009) Comparison of breeding ecology between two color morphs of *Lanius schach*. *Zoological Research*, 30, 288–294. (in Chinese with English abstract) [黄进文, 赵世焯, 林宜舟, 杨磊, 陈远忠, 唐思贤, 胡慧建 (2009) 棕背伯劳两种色型繁殖特征的比较. *动物学研究*, 30, 288–294.]
- Jiang YQ, Tang SX, Ding ZF, Hu HJ (2008) Analysis on color polymorphism of *Lanius schach*. *Zoological Research*, 29, 99–102. (in Chinese with English abstract) [江燕琼, 唐思贤, 丁志锋, 胡慧建 (2008) 棕背伯劳羽色多态现象探讨. *动物学研究*, 29, 99–102.]
- MacDougall-Shackleton EA, Blanchard L, Gibbs HL (2003) Unmelanized plumage patterns in Old World leaf warblers do not correspond to sequence variation at the melanocortin-1 receptor locus (*MC1R*). *Molecular Biology & Evolution*, 20, 1675–1681.
- Mundy NI, Badcock NS, Tom H, Kim S, Kirstin J, Nadeau NJ (2004) Conserved genetic basis of a quantitative plumage trait involved in mate choice. *Science*, 303, 1870–1873.
- Mundy NI, Kelly J (2003) Evolution of a pigmentation gene, the melanocortin-1 receptor, in primates. *American Journal of Physical Anthropology*, 121, 67–80.
- Nadeau NJ, Minvielle F, Mundy NI (2006) Association of a Glu92Lys substitution in *MC1R* with extended brown in Japanese quail (*Coturnix japonica*). *Animal Genetics*, 37, 287–289.
- Takeuchi S, Suzuki H, Yabuuchi M, Takahashi S (1996) A possible involvement of melanocortin-1 receptor in regulating feather color pigmentation in the chicken. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1308, 164–168.
- Theron E, Hawkins K, Bermingham E, Ricklefs RE, Mundy NI (2001) The molecular basis of an avian plumage polymorphism in the wild: A melanocortin-1 receptor point mutation is perfectly associated with the melanic plumage morph of the bananaquit, *Coereba flaveola*. *Current Biology*, 11, 550–557.

- Xu HW, Zhang XH, Pang YZ, Zhao SJ, Yang YB (2012) Relationship of *MC1R* mutations and feather color change in Korean quai. *China Poultry*, 34(8), 17–20. (in Chinese with English abstract) [许华伟, 张小辉, 庞有志, 赵淑娟, 杨又兵 (2012) *MC1R*基因与朝鲜鹌鹑羽色关系的研究. 中国家禽, 34(8), 17–20.]
- Zhang J, Liu Y, Liu AF (2015) Progress of candidate genes *ASIP* and *TYRP1* for plumage color in animal. *China Poultry*, 37(1), 55–58. (in Chinese with English abstract) [张静, 刘毅, 刘安芳 (2015) 畜禽羽色候选基因*ASIP*和*TYRP1*的研究进展. 中国家禽, 37(1), 55–58.]
- Zhang W, Lei FM, Liang G, Yin ZH, Zhao HF, Wang HJ, Krištín A (2007) Taxonomic status of eight Asian shrike species (*Lanius*): Phylogenetic analysis based on *Cyt b* and *Col* gene sequences. *Acta Ornithologica*, 42, 173–180.
- Zhao SY, Huang JW, Meng L, Tian Y, Tang SX, Hu HJ (2010) Comparison of home range between different color morphs of *Lanius schach* in winter. *Sichuan Journal of Zoology*, 29, 543–546. (in Chinese with English abstract) [赵世焯, 黄进文, 孟莉, 田园, 唐思贤, 胡慧建 (2010) 不同色型棕背伯劳的冬季家域对比研究. 四川动物, 29, 543–546.]
- Zhao SY, Tang SX, Ding ZF, Hu HJ (2015) A comparison of nest-site selection among different color morphs of *Lanius schach* in Haifeng, Guangdong, China. *Ecological Science*, 34(5), 154–158. (in Chinese with English abstract) [赵世焯, 唐思贤, 丁志锋, 胡慧建 (2015) 不同色型棕背伯劳 (*Lanius schach*) 的巢址选择比较. 生态科学, 34(5), 154–158.]
- Zhao ZJ (2001) *A Handbook of the Birds of China*. Jilin Science and Technology Press, Changchun. (in Chinese with English abstract) [赵正阶 (2001) 中国鸟类志. 吉林科学技术出版社, 长春.]
- Zheng GM (2017) *A Checklist on the Classification and Distribution of the Birds of China*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [郑光美 (2017) 中国鸟类分类与分布名录. 科学出版社, 北京.]
- Zhong PH, Liu SH, Shao MQ, Dai NH (2009) A newly recorded bird from Jiangxi Province: *Lanius fuscatus*. *Sichuan Journal of Zoology*, 28, 504. (in Chinese with English abstract) [钟平华, 刘双华, 邵明勤, 戴年华 (2009) 江西省鸟类新纪录——黑伯劳. 四川动物, 28, 504.]

(责任编辑: 吴永杰 责任编辑: 时意专)