

文章编号:1004-4116(2014)03-0026-0005

简述羽毛化石颜色研究

赵海钧,王天姿,刘松

(兰州大学地质科学与矿产资源学院,甘肃 兰州 730000)

摘要:化石羽毛颜色特征对探讨带毛恐龙和早期鸟类的起源及其生活习性有着重要的意义。本文论述了现生羽毛成色机制和化石羽毛颜色复原的相关研究进展,认为化石羽毛结构色的恢复是羽毛化石研究工作的一大难点。结构色在现生羽毛中具有重要地位,并且与羽毛结构演化有着密切的关系,因此在无法确定化石羽毛精细结构的情况下,对处于演化早期阶段的羽毛化石,仅通过化学色素来复原其颜色具有较高的合理性。

关键词:羽毛化石;羽毛颜色;恐龙;鸟类

中图分类号:Q915.4

文献标识码:A

1 引言

现生鸟类的羽毛是角质化的皮肤衍生物,主要由羽轴、羽枝和羽小枝等构成。羽毛的研究涉及到多个学科,关系到鸟类的起源和演化等^[1]。近年来,针对羽毛特别是化石羽毛的研究取得了许多重要的成果,但由于现生羽毛在形态和功能方面的多样性,加之羽毛在石化过程中结构易遭破坏和化石的不连续性,导致对早期羽毛的形态、功能和起源的理解还不是很全面。近来的研究表明,早期羽毛功能可能与飞行、保暖无关,各种其它功能假说皆有可能,其中包括展示假说^[1]。

羽毛最初的展示或者炫耀功能,在现生鸟类色彩斑斓的羽毛上可找到相应答案。达尔文关于鸟类择偶标准受到羽毛颜色影响的断言已经得到证实^[2]。恢复早期鸟类甚至带毛恐龙的羽毛颜色^[3],有助于我们深入的了解它们的隐蔽、炫耀、求偶等非飞行功能的起源和演化过程^[2]。将羽毛结构与其相应羽毛颜色关联,在进化序列上,还可探讨羽毛颜色随结构的变化特征^[4]。近年来,在我国辽西热河发现了大量带毛恐龙和早期鸟类的化石,其中一些化石保存了羽毛的结构,结合现生鸟类羽毛成色机制,使得

重建早期鸟类和带毛恐龙的羽毛颜色成为可能,这有助于开展相关的习性研究。

1 现生羽毛成色研究

颜色,是眼睛对进入其中的不同频率光波的一种直观感应。因羽毛对自然白光特定频率波长的反射或吸收,造成进入眼睛的特定光波的增强或减弱从而形成不同的视觉颜色。现生羽毛的成色机制通常可以分为色素色和结构色两种。现生鸟类普遍依靠化学色素、结构或者两者同时使用来形成羽毛颜色。

色素色由羽毛的化学色素决定,不同分子结构的色素对可见光波的吸收和反射不同。黑色素是形成鸟类羽毛颜色的重要色素,分为真黑素和褐黑素两种常见类型。真黑素主要形成黑、灰色,褐黑素主要构建红褐到黄的色带。黑色素体是含有黑色素的亚细胞结构,黑色素体的形状直接决定着羽毛颜色,通常杆状黑色素体与羽毛黑、灰色关联,而球状的黑色素体则与红色、橘色等颜色有关联^[3,7,8],图1展示了现生斑胸草雀羽毛上不同形状的真黑素和褐黑素形成的不同颜色^[8,9]。如果鸟类羽毛含有两种黑色素体,那么这种羽毛就可能形成多种颜色,若没有黑

收稿日期:2014-05-05

项目资助:国家自然科学基金项目(41272026)和兰州大学中央高校基本科研业务费专项资金(lzujbky-2013-112)共同资助

作者简介:赵海钧(1984~),女,硕士研究生,古生物与地层学专业。E-mail:zhaohj12@lzu.edu.cn

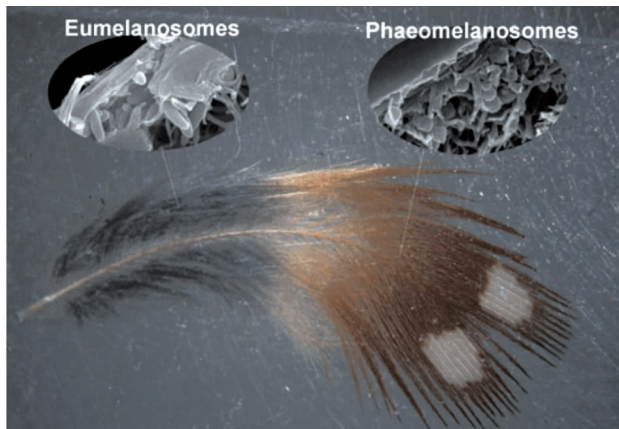


图1 现生斑胸草雀羽毛上杆状真黑素和球状褐黑素形成的不同颜色^[8,9]

Fig.1 Different colors in feather of zebra finch related to rod-like eumelanosomes and spherical phaeomelanosomes, respectively^[8,9]

色素体,羽毛就可能呈白色。除了黑色素,有些鸟类也可通过食物获得脂色素来形成羽毛颜色。

研究表明,羽毛颜色不仅源于色素,羽毛结构和光的相互作用也可产生同样的结果^[10]。光波与羽毛的微细结构相互作用,可造成不同光波频率的折射、干涉和散射等,从而形成不同的颜色,这就是结构色。在进化过程中,许多鸟类选择了结构色,如人们最熟悉的孔雀羽毛的颜色就来源于结构色。孔雀羽小枝表皮下的二维光子晶体结构是形成其羽毛颜色的主要因素^[11]。光子晶体呈周期性排列,如图2^[11]。实验和理论模拟显示光子晶体周期结构对某一波段的光有很强的反射,通过控制晶格常数和周期数目就能形成不同颜色^[11]。

除孔雀外,结构色还普遍存在于其他鸟类中,分布于它们的羽枝、羽小枝、皮肤和眼睛上。它们的形成机制不尽相同,主要通过折射率不同的物质结构与光相互作用形成。通过对现生鸟类的广泛研究,羽

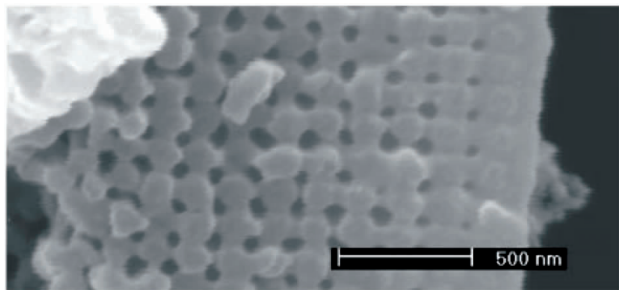


图2 扫描电镜下孔雀绿色羽小枝表皮下的周期结构^[11]

Fig.2 The scanning electron microscope images of 2D photonic crystal-like structure in green barbule^[11]

毛结构色的产生通常可以分为3种主要类型^[5]:未染色羽毛的白色、羽小枝的结构色和羽枝的结构色。没有色素的羽毛呈现白色,通常也被认为是一种结构色,其来源于羽毛无规则任意分布的气泡的非相干散射;对于鸟类羽小枝的结构颜色,主要通过羽小枝上阵列排布的黑色素颗粒或黑色素与分布在羽小枝上的气泡对光的散射来形成;而羽枝的结构色,通常源于羽枝毛髓层的特别的四方形或者多空的小单元对光的作用。如果形成结构色的微小结构一旦破坏,结构色也就消失了,展现出羽毛原本的色素色,如冠蓝鸦羽毛结构被破坏后,蓝色结构色将变成褐色的色素色。现生鸟类羽毛样本具有完备性,在羽毛成色机制和羽毛颜色功能方面的研究取得了许多重要成果^[5,12,13],这对我们认识和重建带毛恐龙和早期鸟类羽毛颜色有重要的借鉴意义。

3 化石羽毛颜色重建研究

带毛恐龙和早期鸟类身上的羽毛,经过复杂的过程形成化石,并多以碳残留遗迹的形式存在^[14]。由于羽毛本身的脆弱性以及结构的复杂性,很难在化石中完好的保存。在羽毛石化过程中有多少与羽毛本身相关的信息能被直接或者间接的记录在化石里,这些信息又是以一种什么样的方式展现?是一个非常复杂而又值得研究的课题。

基于现生羽毛的研究,发现相对于白色羽毛,带色羽毛更能抵抗细菌的降解^[15]。也许正是羽毛的这个特性,为重建带毛恐龙和早期鸟类的颜色带来了希望。最近,对拥有色带特征羽毛化石的研究获取了化石中保存的羽毛的色彩信息。如图3所示,在化石的浅色区域没有碳残留,而深色区域含有大量的碳遗迹,在扫描电镜下观察到存在着1~2 μm 长的杆状体。这些杆状体的大小、形状、排列方向等特征与现生鸟类羽毛上的真黑素极其相似。早期研究认为这些痕迹来自羽毛降解细菌^[16],然而细菌不可能只存在于深色区域而不出现在羽毛化石的浅色区域。深色区域的碳残留与真黑素的不易分解性相一致^[15,17],同时其结构特征与现生鸟类羽毛的真黑素结构极其相似,Vinther等认为,这些化石中保留的杆状体是形成羽毛颜色黑色素中的真黑素。除了直接鉴别黑色素外,利用金属元素如Ca、Cu和Zn等与黑色素的关系^[18],通过化石中的金属元素就能鉴别出相应的黑色素体的存在与分布^[19],研究表明Cu元素的分布就直接与真黑素对应,并且Cu元素既能宏观

上显示羽毛的轮廓，又能在微观上表现出真黑素的结构。

这些研究成果可以说明，结合现生鸟类羽毛成色机制，为重建带毛恐龙和早期鸟类的羽毛颜色提供了主要参考依据。

4 讨论

对鸟类羽毛颜色的研究，不仅关注羽毛颜色的形成机制，而且还致力于分析这些多彩羽毛的功能。羽毛颜色在同类交流，特别是性选择方面，起着重要的作用，同时还有保护自我，避免被捕食的功能^[20]。另外羽毛的颜色也与飞行功能有关，如增强羽毛结构强度^[21]，黑色的羽毛比白色的更加耐磨，有利于鸟类防止飞行给羽毛带来的磨损。不过，现生鸟类形成色彩丰富的羽毛也会给其带来不利^[22]，通常鲜艳的色彩利于吸引配偶但会增加暴露的几率。相对于化学色素色，现生鸟类羽毛的结构色有一些重要的特点，如彩虹色的方向性，视角方位改变时，羽毛颜色的色泽、色调和强度等将发生变化，甚至彩虹色将消失而展现出羽毛原本的色素色^[20]。这一重要的特征既可以使鸟类拥有色彩带来的在性选择方面的优势，同时又可以减少暴露的几率，然而形成结构色的精细结构通常又会导致羽毛的疏水性变差^[23]。这些表明现生羽毛颜色是鸟类长期自然选择的结果^[24]。

在化石羽毛颜色重建中，由于不同物种之间黑色素形态具有差异^[25]，以及在石化过程中受高温、高压等影响，羽毛黑色素体的几何空间分布容易改变^[26]，这给利用黑色素体的形状与分布来推断恢复羽毛化石颜色带来一定的影响。目前，虽然在化石羽毛的结构色研究中取得了一些进展，如发现羽小枝上黑色素体的排列与现生鸟类羽毛产生彩虹色的纳米薄膜结构十分相似^[27]，但在现今技术和实验方法下，还不能完全重建出羽毛化石中形成结构色的精细结构，这可能导致颜色的错误重建。只考虑色素色的恢复，只是恢复了羽毛色素细胞的颜色，而不能说是恢复了眼睛所看到的颜色。这样的恢复就可能把

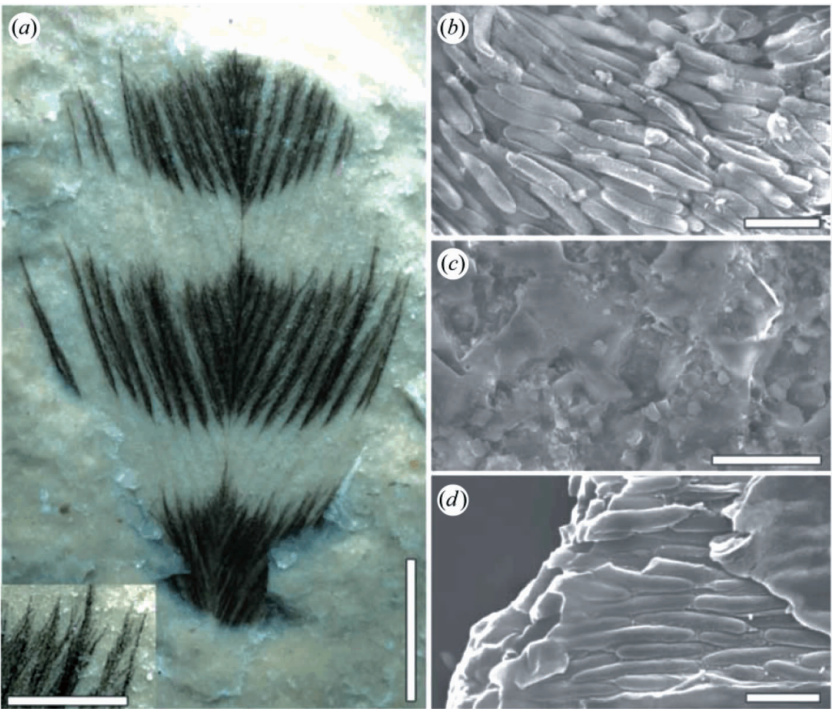


图3 白垩纪羽毛化石中的浅色区域无碳残留，结构上为岩石纹理，化石深色区域含有碳残留^[3]
Fig.3 The structure of Cretaceous feather compared with that in a living bird. Light areas revealing only the rock matrix, dark bands consist of eumelanosomes^[3]

冠蓝鸦变成“棕褐鸦”^[28]。

现生鸟类形成羽毛结构色的精细结构部位通常位于羽枝和羽小枝。羽枝和羽小枝等羽毛结构是不断演化出来的，羽毛结构的演化经历了几个重要的事件。Prum, Harris等提出的模型^[29,30]认为羽毛由简单到复杂主要经历、完成了以下5个典型结构形态的演化序列^[1,31]：1)单根毛状羽毛的产生；2)毛状羽毛出现了分枝现象，演化出绒羽；3)带有羽轴、羽枝的羽平面的形成；4) 开阔羽片最后演化出羽小枝以及羽小钩最终形成严密的羽片，如图 4^[31]。中华龙鸟的毛状物比较短而且没有分叉的结构，对应于羽毛演化序列的第1阶段。在中国乌龙中观察到的两种分叉

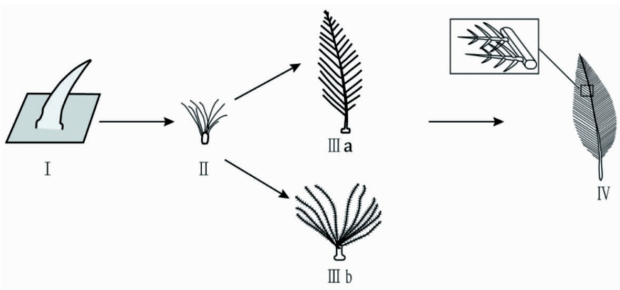


图4 羽毛演化模型^[29,31]
Fig.4 The model of feather evolution^[29,31]

羽毛,但尚未发育出羽小枝,应为模式的第2阶段。而始祖鸟化石羽毛的结构与现生鸟类的羽毛结构就已经几乎相同^[31]。

结构色与羽毛宏观结构的演化有怎样的联系?没有羽轴等刚性体的支撑,毛状结构容易扰动,较难实现彩虹色等的方向性特征。如果可以确定结构色是在羽毛演化出羽枝或羽小枝后,鸟类为了形成最佳展示色彩而做出的自然选择。那么在带毛恐龙和早期鸟类的羽毛颜色复原中,通过化石判断羽枝以及羽小枝的出现与否,可以大体得出是否需要在颜色复原中考虑结构对颜色的影响。羽毛的早期形态很简单,通过色素细胞来推断羽毛颜色的可靠性较高,随着羽毛的演化,特别是羽小枝等细小结构的出现,只考虑色素色就容易出现错误,应慎重考虑。

致谢:本文写作过程中,沈阳师范大学古生物学院孙革教授和胡东宇教授提出了宝贵的修改建议,在此表示诚挚的谢意。

参 考 文 献

- [1] Xu X. and Guo Y. The Origin and early evolution of feathers: insights from recent paleontological and neoneological data. *Vertebrata Palasiatica*, 2009, 47: 311–329.
- [2] Surmacki A. Natural soiling has a small effect on structurally-based plumage coloration. *Animal Biology*, 2011, 61: 441–455.
- [3] Vinther J., Briggs D., Prum R. O., et al. The colour of fossil feathers. *Biology Letters*, 2008, 4: 522–525.
- [4] Meadows M. G., Butler M. W., Morehouse N. I., et al. Iridescence: views from many angles. *Journal of the Royal Society Interface*, 2009, 6: S107–S113.
- [5] Prum R. O. The Anatomy and physics of avian structural colours. *Proceedings of the 22nd International Ornithological Congress*, 1999.
- [6] McGraw K. J., Sarfran R. J. and Wakamatsu K. How feather colour reflects its melanin content. *Functional Ecology*, 2005, 19: 816–821.
- [7] Wogelius R. A., Manning P. L., Barden H. E., et al. Trace Metals as Biomarkers for Eumelanin Pigment in the Fossil Record. *Science*, 2011, 333: 1622–1626.
- [8] Zhang F. C., Kearns S. L., Orr P. J., et al. Fossilized melanosomes and the colour of Cretaceous dinosaurs and birds. *Nature*, 2010, 463: 1075–1078.
- [9] McGraw K. J. and Wakamatsu K. Melanin basis of ornamental feather colors in male zebra finches. *The Condor*, 2004, 106: 686–690.
- [10] Newton I. *Opticks*. 4th Ed., reprinted by Dover Publications, NY, 1730.
- [11] Zi J., Yu X., Li Y., et al. Coloration strategies in peacock feathers. *PNAS*, 2003, 100: 12576–12578.
- [12] Alba L. D., Saranathan V., Clarke J. A., et al. Colour-producing b-keratin nanofibres in blue penguin (*Eudyptula minor*) feathers, *Biology Letters*, 2011, 7: 543–546.
- [13] Prum R. O. *The anatomy, physics and evolution of avian structural color*. Cambridge, MA: Harvard University Press, 2006, 295–353.
- [14] Davis P. G. and Briggs D. E. The fossilization of feathers. *Geology*, 1995, 23: 783–786.
- [15] Burt Jr. E. H., Schroeder M. R., Smith L. A., et al. Colourful parrot feathers resist bacterial degradation. *Biology Letters*, 2011, 7: 214–216.
- [16] Wuttke M. “Weichteil-Erhaltung” durch lithifizierte Mikroorganismen bei mittel-eozanen Vertebraten aus den Olschiefern der “Grube Messel” bei Darmstadt. *Senckenbergiana Lethaea*, 1983, 64: 509–527.
- [17] Liu Y. and Simon J. D. Isolation and biophysical studies of natural eumelanins: applications of imaging technologies and ultrafast spectroscopy. *Pigment Cell Research*, 2003, 16: 606–618.
- [18] McGraw K. J. Melanins, metals, and mate quality. *Oikos*, 2003, 102: 402–406.
- [19] Niecke M., Heid M. and Kruger A. Correlations between melanin pigmentation and element concentration in feathers of White-tailed Eagles (*Haliaeetus albicilla*). *Journal of Ornithology*, 1999, 140: 355–362.
- [20] Doucet S. M. and Meadoes M. G. Iridescence: a functional perspective. *Journal of the Royal Society Interface*, 2009, 6: S115–S132.
- [21] Bonser R. H. C. Melanin and the abrasion resistance of feathers. *Condor*, 1995, 97: 590–591.
- [22] Galvan I. and Møller A. P. Brain size and the expression of pheomelanin-based colour in birds. *Journal of Evolutionary Biology*, 2011, 24: 999–1006.
- [23] Eliason C. M. and Shawkey M. D. Decreased hydrophobicity of iridescent feathers: a potential cost of shiny plumage. *The Journal of Experimental Biology*, 2011, 214: 2157–2163.
- [24] Shawkey M. D., Balenger S. L., Hill G. E., et al. Mechanisms of evolutionary change in structural plumage coloration among bluebirds (*Sialia* spp.). *Journal of the Royal Society Interface*, 2006, 3: 527–532.
- [25] Ralph C. L. The Control of Color in Birds, *American Zoologist*, 1969, 9(2): 521–530.
- [26] McNamara M. E., Briggs D. E. G., Orr P. J., et al. Experimental maturation of feathers: implications for reconstructions of fossil feather colour. *Biology Letters*, 2013, 184: 1744–957X.
- [27] Vinther J., Briggs D., Clarke J., et al. Structural coloration in a fossil feather. *Biology Letters*, 2010, 6: 128–131.
- [28] Gower C. The Cause of Blue Color as Found in the Bluebird (*Sialia sialis*) and the Blue Jay (*Cyanocitta cristata*), *The Auk*, 1936, 53: 178–185.
- [29] Prum R. O. Development and evolutionary origin of feathers, *Journal of Experimental Zoology*, 1999, 285: 291–306.
- [30] Harris M. P., Fallon J. F., Prum R. O. Shh-bmp2 signaling module and the evolutionary origin and diversification of feathers. *Journal of Experimental Zoology*, 2002, 294: 160–176.
- [31] 王敏, 周忠和. 简述羽毛化石的研究[J]. 自然杂志, 2011, 33: 112–116.

A REVIEW ABOUT THE STUDY OF FOSSIL FEATHER COLOUR

ZHAO Hai-jun, WANG Tian-zi, LIU Song

(School of earth Sciences, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China)

Abstract: The study of feather is related to avian origin. Feather color and their evolution can be used to understand behavior of dinosaurs with feather and early birds. Production mechanisms of feather color in living birds and predicting of fossil feather color have been reviewed in this paper. Reconstructions of fossil feather structural color still are not resolved. According to position of structural color about living bird feathers and evolution of feather structure, it should be reasonable to predict fossil feather color only with pigment color for feather in early evolution structure.

Key words: fossil feather; feather color; dinosaur; bird