

恐龙羽毛颜色的复原研究

赵翠琳^{1,2}

¹沈阳师范大学古生物学院, 辽宁 沈阳

²辽宁省古生物演化与古环境变迁重点实验室, 辽宁 沈阳

Email: 2514501303@qq.com

收稿日期: 2020年11月9日; 录用日期: 2020年11月23日; 发布日期: 2020年11月30日

摘要

羽毛是鸟类的表皮衍生物, 不仅形态结构多样, 而且色彩图案丰富。羽毛颜色可分为色素色和结构色, 而最终表现出的颜色是这两种颜色产生机制的综合效应。中国辽宁西部地区中生代带羽毛恐龙化石的发现, 证实了羽毛在鸟类祖先恐龙身上已经出现, 那么恐龙羽毛是否也具有与鸟类一样的颜色及颜色产生机制也成为人们关注的热点问题。羽毛化石中色素体的发现为复原带羽毛恐龙的羽毛颜色打开了一扇窗口。本文介绍了辽西中生代带羽毛恐龙羽毛颜色复原研究的最新进展以及该研究在认识恐龙生理生态上的意义。

关键词

恐龙羽毛, 色素成色, 颜色复原

Researches about Reconstruction of Dinosaur Feather Colors

Cuilin Zhao^{1,2}

¹College of Paleontology, Shenyang Normal University, Shenyang Liaoning

²Key Laboratory of Evolution of Past Life & Paleoenvironmental Changes in Liaoning, Shenyang Liaoning

Email: 2514501303@qq.com

Received: Nov. 9th, 2020; accepted: Nov. 23rd, 2020; published: Nov. 30th, 2020

Abstract

Among living animals, feathers are unique integumentary derivatives of birds. The feathers of birds have evolved into diverse forms and colors. The colors can be divided into pigmentary colors and structural colors, and the final colors are a combined effect of the two ways. The discovery of Mesozoic feathered dinosaurs in western Liaoning of China has confirmed that feathers have ap-

文章引用: 赵翠琳. 恐龙羽毛颜色的复原研究[J]. 自然科学, 2020, 8(6): 640-647.

DOI: 10.12677/ojns.2020.86074

peared among bird ancestors, therefore, whether dinosaur feathers have the same color and color-generation mechanism as birds become a hotspot. The discovery of pigment bodies, called melanosomes, in feather fossils opens a window for restoring the feather colors of dinosaurs. Here we introduce the latest research progress in this study and the significance in understanding the physiology and ecology of dinosaurs.

Keywords

Dinosaur Feathers, Pigmentary Colors, Color Patterns Reconstruction

Copyright © 2020 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 引言

鸟类是体表被覆羽毛、前肢变成翼用于飞行、体温高而恒定、产卵繁殖的脊椎动物。高的新陈代谢水平和飞行能力，这使其成为陆生脊椎动物中分布最广、种类最多的一个类群。羽毛是鸟类表皮的一类角质衍生物，除羽毛外，还有角质喙、后肢上的鳞片和爪。在中国辽西中生代带羽毛恐龙化石发现之前，羽毛曾被认为是鸟类特有的，而新的研究表明羽毛出现于鸟类之前，如保存有“丝状羽毛”的中华龙鸟(*Sinosauropteryx*)、全身披羽的“四翼恐龙”小盗龙(*Microraptor*)、生存时代早于始祖鸟(*Archaeopteryx*)的赫氏近鸟龙(*Anchiornis huxleyi*)等[1] [2] [3]。对现生鸟类的研究表明，羽毛具有保持体温、飞行及减少飞行阻力、展示、警示和隐身等多种功能[4] [5]。其中，展示、警示和隐身功能，通过特定部位的羽毛形态结构的特化，如孔雀的尾羽，和将全身羽毛赋予色彩和图案来实现。

2. 鸟类羽毛的类型

鸟类的羽毛由 β -角蛋白组成，典型的羽毛主要由羽轴、羽枝和羽小枝构成。羽小枝上伸有许多微小的倒钩，相邻羽枝通过这些倒钩彼此互相钩接，形成一枚片状羽毛(图1) [4] [5]。



Figure 1. Classification of bird feathers based on structure and body location (The picture is from the website: Bird Acamedy, <https://academy.allaboutbirds.org/feathers-article/>)

图 1. 鸟类羽毛基于结构和位置的分类(图片引自网站 Bird Acamedy, <https://academy.allaboutbirds.org/feathers-article/>)

根据结构和在鸟类身体上的位置,羽毛可进一步分为:① 飞羽,专门用于飞行的大型片状羽毛,构成鸟翼,在结构上表现为羽轴两侧羽片不对称,前侧(或外侧)羽枝长度较短;② 尾羽,位于尾部的大型片状羽毛,结构上类似于飞羽,呈扇形排列,在飞行中提供精准的方向控制,但在一些鸟类中已经演化为无助于飞行的装饰羽;③ 覆羽,小型片状羽,羽轴两侧羽片通常相互对称,像瓦片一样重叠排列,覆盖在鸟类身体的最外面,使其呈流线型,翅膀上的覆羽可以使飞羽附着的骨骼区域表面平缓,进而有助于飞行;一些鸟类头部的覆羽也演化成装饰用冠羽;④ 半绒羽,大多隐藏在覆羽的下面,有发达的羽轴,但羽小枝无倒钩,形成蓬松的隔热层;⑤ 绒羽,类似于半绒羽,分枝结构更为松散,但很少或没有羽轴,羽毛也相对较短,所以位于与皮肤最接近的内层以保持体温;⑥ 纤羽,简单的短羽毛,很少有羽小枝,分布于覆羽之下、绒羽之间以感知覆羽的位置变化;⑦ 刚毛,最简单的羽毛,像哺乳动物的须,有一个坚硬的羽轴,通常无羽枝和羽小枝,一般分布于头部感觉器官周围以保护这些器官[4] [5]。

3. 鸟类羽毛的颜色

目前世界上生活着 1 万多种鸟类,它们各自展示着不同的羽毛颜色图案,有的色彩鲜艳,有的暗淡无光,帮助鸟类炫耀或伪装自己。从产生机理来说,羽毛颜色可分为色素成色和结构成色,或者称为化学成色和物理成色两种方式,鸟类的颜色图案通常是这两种成色方式产生的综合效果[4] [5]。

色素成色(pigmentary colors),简单讲是羽毛中沉积的色素物质吸收了我们可见光谱上的某些区域的光,如红色和蓝色,而没有被吸收的光反射回来,我们看到的就是绿色。鸟类的色素成色来自类胡萝卜素、卟啉和黑色素三类色素[4] [5]。

(1) 类胡萝卜素 carotenoids,由植物产生,鸟类通过直接食用含类胡萝卜素的植物或通过摄食其他食用了含类胡萝卜素植物的动物这两种途径获得这类色素。这类色素可产生黄、橙或橙红等颜色。

(2) 黑色素 melanins,由鸟类表皮色素细胞中一种特殊的细胞器(色素体)合成,随着羽毛生长,羽轴、羽枝、羽小枝的形成,形成的黑色素被转移到羽枝和羽小枝并沉积下来。黑色素主要分为两大类,即真黑色素和褐黑色素。真黑色素呈长椭圆至棒状体形,产生黑、灰色;褐黑色素呈现球形至椭圆形,产生褐、红褐、黄色。根据两类黑色素的浓度和位置排列的不同,可以形成最深的黑色到红棕色或淡黄色之间的颜色。此外,研究表明黑色素的存在不仅改变了羽毛的颜色,也增加了羽毛的强度,含有黑色素的羽毛比没有黑色素的羽毛更耐磨。

(3) 卟啉 porphyrins,也是由鸟类自身产生的色素。每种卟啉的化学结构不同,但都有一个共同的特点是在紫外线下会发出明亮的红色荧光,这与已知的一些岩石和矿物的发光方式很相似。卟啉可以产生包括粉色、棕色、红色和绿色等一系列颜色。

结构成色(structural colors)是由于羽毛表面的物理结构和凹凸纹理、羽小枝内微小颗粒或气泡的分布、叠加和排列等,导致入射光产生折射、衍射、散射以及光子晶体等光学效应而形成的,并没有组成颜色的色素物质,一旦这些结构被破坏,颜色就会发生改变或消失[4] [5]。

4. 恐龙羽毛颜色的复原研究

Vinther 等(2008)通过扫描电镜(SEM)观察一件发现于巴西早白垩系,且保存有花纹图案的羽毛化石时,发现在深色条带区域保存了一些棒状颗粒结构,而在浅色条带区域则没有发现这种颗粒,只有岩石基质结构(图 2) [6]。此前,也曾在羽毛化石中发现过类似的微颗粒,并将它们解释为参与羽毛降解的微生物化石[7]。如果这些棒状颗粒结构是微生物化石的话,不会仅存在于深色条带区域,而不存在于浅色条带区域,况且这些棒状颗粒结构与现生鸟类羽毛的黑色素颗粒十分相似,能量色散分析(EDS)显示这些颗粒结构与多数化石羽毛一样主要由碳素组成,由此推测这些颗粒就是化石化的色素体[6]。从此开始了化石

羽毛颜色复原的研究。

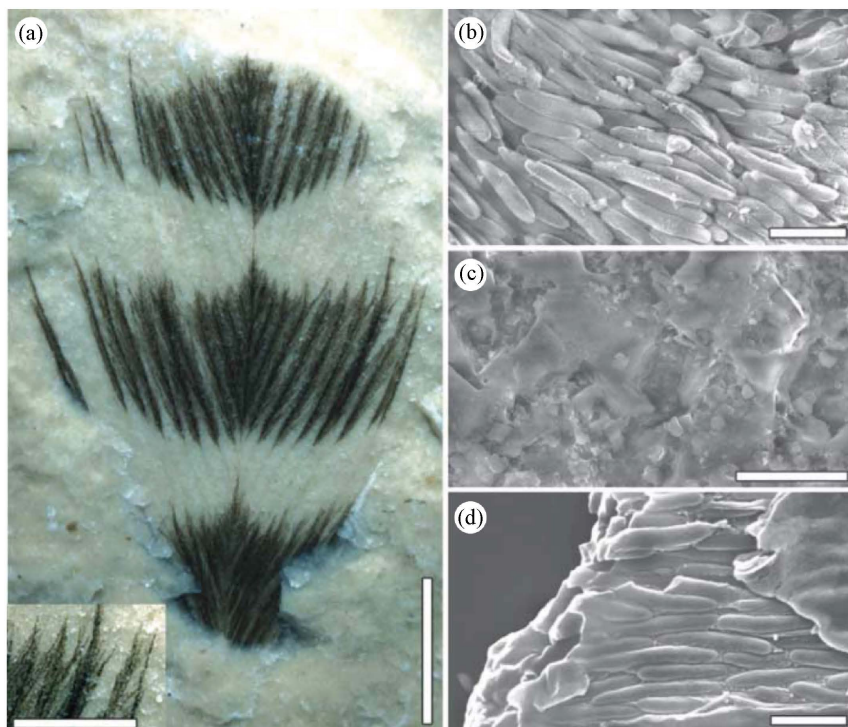


Figure 2. Fossil feathers (LEIUG 115562) with SEMs of samples from the feathers (Vinther *et al.*, 2008)

图 2. 羽毛化石(LEIUG 115562)及色素体(Vinther 等, 2008)

Zhang 等(2010)对产于辽西早白垩世热河生物群的基干鸟类孔子鸟 *Confuciusornis* (IVPP V13171)、兽脚类美颌龙科(Compsognathidae)的中华龙鸟 *Sinosauropteryx* (IVPP V14202)和驰龙科(Dromaeosauridae)的中国鸟龙 *Sinornithosaurus* (IVPP V12811)骨骼周围保存的片状和丝状(羽毛)印痕进行了取样和电镜观察[8]。尽管中华龙鸟的尾椎附近单根的纤维状结构保存情况并不十分理想,但在电镜下依然可以观察到椭圆形的褐黑色素体,直径约为 $0.3 \mu\text{m}$,表明其尾巴具有深色条纹,并推测中华龙鸟背侧的纤维状似羽毛可能为栗色至红褐色(图 3 左)。中国鸟龙的羽毛结构较为复杂,一种类似于现生鸟类的绒羽,另一种类似于覆羽[9]。在这些羽毛印痕中发现的主要为长形的真黑色素体,长度约为 $1 \mu\text{m}$,同时也发现了褐黑色素体,直径约为 $0.25 \mu\text{m}$,表示中国鸟龙羽毛颜色也更为丰富,推测中国鸟龙身体主要由黑色和红褐色组成,不同区域之间色调的差异较大,图 3 右。孔子鸟羽毛具有真黑色素体和褐黑色素体,并且存在二者分布同一个区域或独自分布相邻区域现象,表明可能存在不同颜色的图案[8]。

同年, Li 等对一件产自辽西建昌晚侏罗世早期的伤齿龙科(Troodontidae)赫氏近鸟龙(*Anchiornis huxleyi*)标本进行了全身羽毛的取样和黑色素体观察,发现黑色素体在不同区域其大小、形状、密度与排列方式存在明显差异(图 4)。身体羽毛样本中,多数为长形的真黑色素体,最长达到 $1.908 \mu\text{m}$;在头骨附近的样本中,则多数为椭圆形的褐黑色素体,直径约 $0.5 \mu\text{m}$,与一般的褐黑色素体相比较较大。为了更为准确地复原羽毛的颜色,选择了无结构色现生鸟类的黑、灰、棕色羽毛样本进行对比和统计学分析,重建了赫氏近鸟龙的羽毛颜色,即全身主要为黑灰色的羽毛,前肢、后肢羽翼具黑与白相间的条带状图案,头部羽毛为灰色与红褐色至黑色,并具有长的红褐色羽毛形成的羽冠[10]。

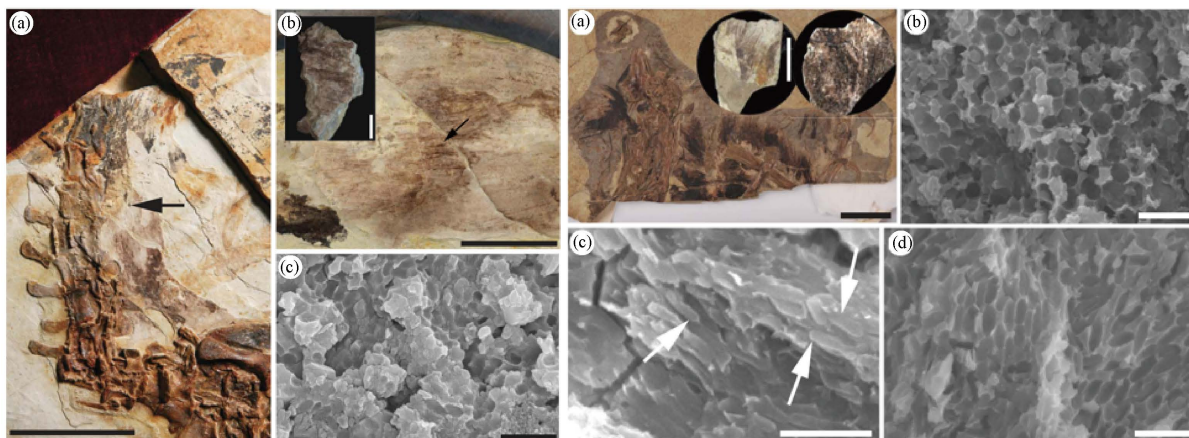


Figure 3. Melanosomes in the integumentary filaments of the dinosaur *Sinosauropteryx* (IVPP V14202) and *Sinornithosaurus* (IVPP V12811) (Zhang *et al.*, 2010)

图 3. 中华龙鸟(IVPP V14202)和中国鸟龙(IVPP V12811)化石中的色素体(Zhang 等, 2010)

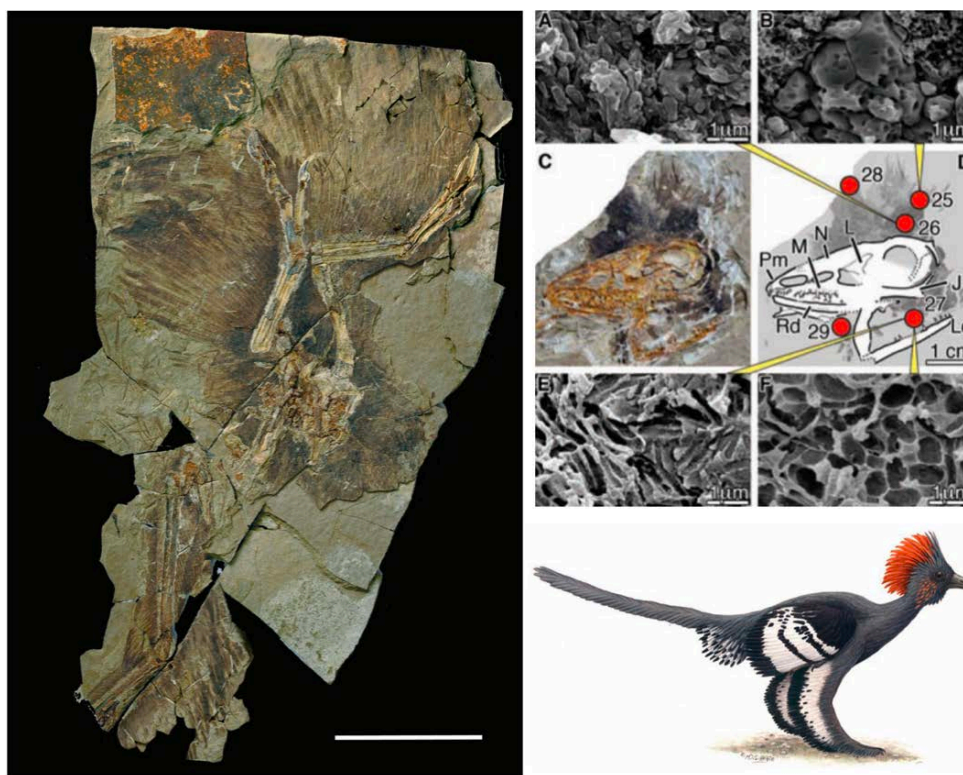


Figure 4. Reconstruction of the plumage color of *A. huxleyi* (BMNH PH828) and SEMs of samples from the feathers (Li *et al.*, 2010)

图 4. 赫氏近鸟龙(BMNH PH828)的颜色复原图及色素体(Li 等, 2010)

Li 等(2012)对一件产自辽西建昌早白垩系的驰龙科小盗龙(*Microaptor*)标本进行了全身羽毛的取样和黑色素体观察(图 5), 并与现生鸟类不同颜色羽毛的色素体进行对比后发现, 小盗龙的黑色素体为真黑色素体, 并且相对地长(长轴为 $1\sim 1.16\ \mu\text{m}$, 短轴为 $0.211\sim 0.279\ \mu\text{m}$), 在现生鸟类中具有这种形态真黑色素体的羽毛呈现黑色, 并带有光泽[11]。这种光泽为结构色, 在具有黑色羽毛的鸦科鸟类身上可见到。这一发现表明, 除了色素色以外, 化石羽毛的结构色也有可能复原, 这将使化石羽毛颜色的复原更接近真

实面貌。

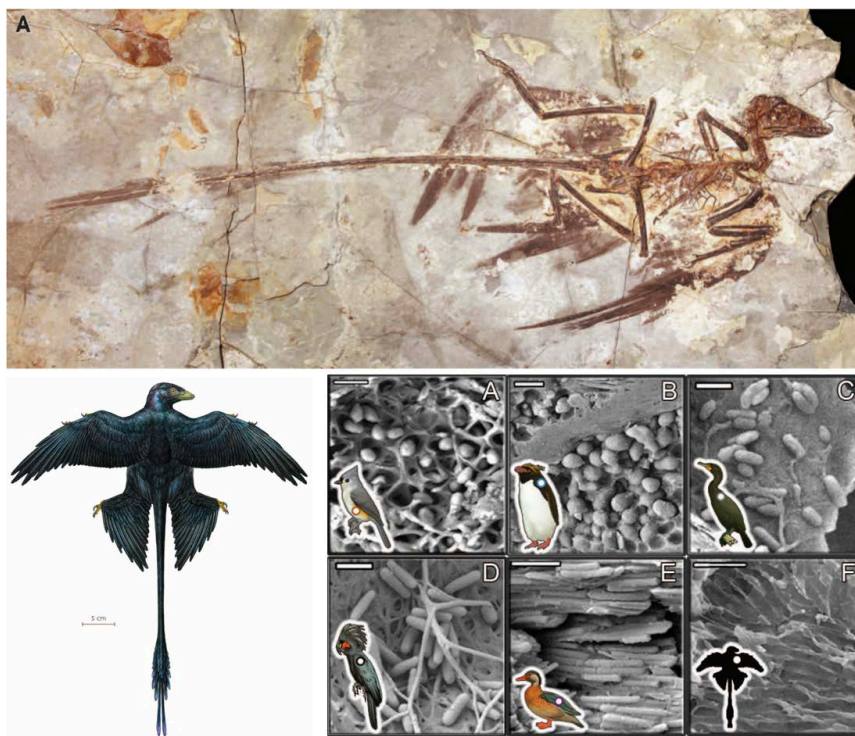


Figure 5. Reconstruction of the plumage color of *Microraptor* (BMNH PH881) and SEMs of samples from the feathers (Li *et al.*, 2012)

图 5. 小盗龙(BMNH PH881)的颜色复原图及色素体(Li 等, 2012)

Hu 等(2018)对一件产自河北青龙晚侏罗世早期地层的伤齿龙科(Troodontidae)近鸟龙类一新属种——巨嵛彩虹龙(*Caihong juji*)标本进行了全身羽毛的取样和黑色素体观察,发现除了其它标本中看到的棒状和球形色素体以外,在其颈部、胸部和尾部保存着一种椭圆形饼状色素体,而且可见叠加排列的三维结构(图 6)。这种形态的色素体之前在化石羽毛中并未发现,仅在少数现生鸟类、如蜂鸟的头胸部存在,能产生彩虹色光泽。与现生鸟类羽毛黑色素体数据库进行对比和统计学分析后,判断彩虹龙身体的主色调为灰黑色,在其头部、胸部以及尾羽基部具有彩虹色光泽[12]。这一研究表明在羽毛出现以后,羽毛色素体有一个快速地演化,在晚侏罗世早期已经接近现在水平。

5. 恐龙羽毛颜色的复原方法

由于羽毛色素成色中的类胡萝卜素和卟啉等不是以微体颗粒形式存在,并且在羽毛石化过程中通常被降解,因此目前对化石羽毛的颜色复原仅限于黑色素色和与黑色素体有关的结构色。

对化石羽毛的黑色素色复原是建立在现生羽毛黑色素成色研究基础上的,研究表明,现生羽毛黑色素体的密度、结构、排列方式与羽毛颜色之间存在着对应关系,这种对应关系是化石羽毛黑色素色复原的依据[13][14][15]。首先是在化石羽毛上进行多点取样,然后利用扫描电镜(SEM)进行观察,找到黑色素体后进行长宽度的测量。通过统计学判别分析,对测得的各点黑色素体数据与现生羽毛的各类型黑色素体数据集进行相似性检验,判断其与哪类现生羽毛的黑色素体更相似,那么那类现生羽毛黑色素体所表达的颜色就被作为化石羽毛这一点的复原色。随着采样点的增多,就可以判断整个羽毛或全身羽毛的基本色调。

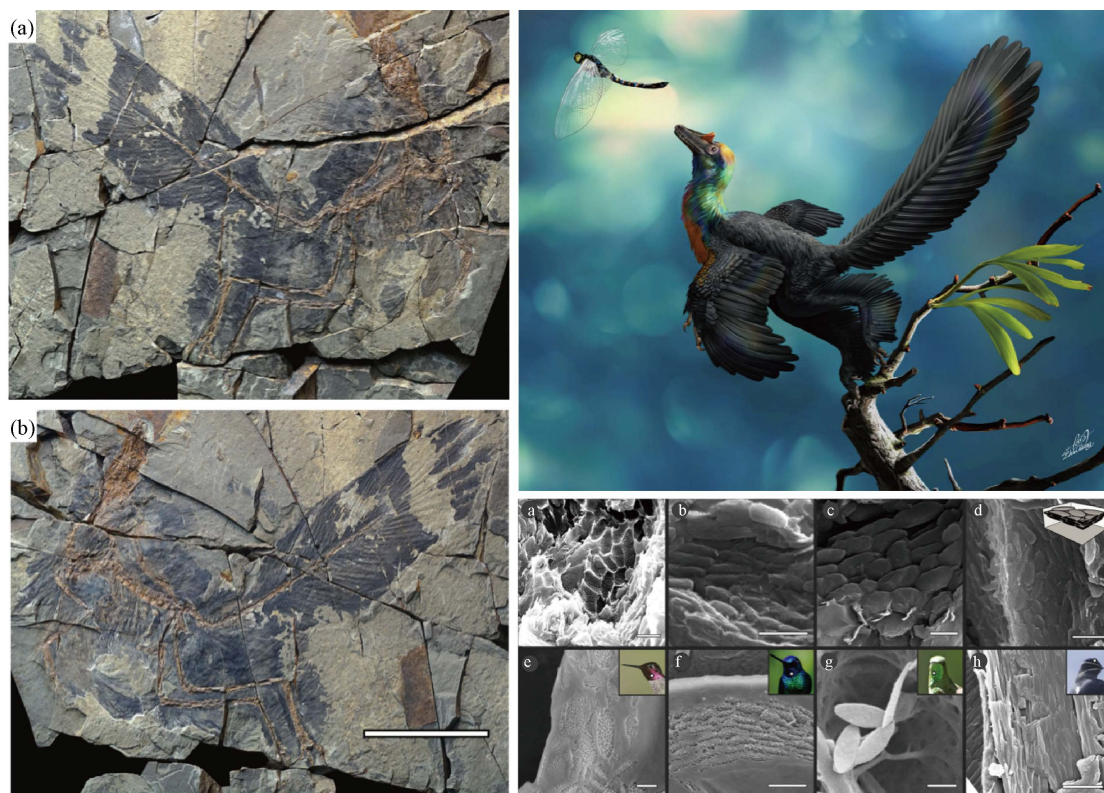


Figure 6. Reconstruction of the plumage color of *Caihong juji* (PMoL-B00175) (drawnd by Zhao C) and SEMs of samples from the feathers (Hu *et al.*, 2018)

图 6. 巨嵴彩虹龙(PMoL-B00175)的颜色复原图(赵闯绘)及色素体(Hu 等, 2018)

6. 讨论

羽毛化石中色素体的发现为我们了解鸟类羽毛及其颜色的发生演化提供了一个难得的、过去不可想象的窗口。虽然有学者仍然认为电镜下观察到这些颗粒结构不排除是石化细菌的可能，但已有的研究表明黑色素体和细菌可以通过形状、表面光滑度、分布规律及位置等差异明确区分开[16]。

鸟类羽毛颜色在鸟类生活中具有多重功能和意义，除展示、警示和隐身功能意义外，还有个体、性别以及个体生长阶段的表达和识别功能，也能反映其生活习性和所处的生态环境。因此，对化石羽毛颜色的复原及其包含的生物学、生态学信息的解读，会为恐龙研究开拓新的领域和方向，使我们更全面地了解羽毛的功能演化以及恐龙和原始鸟类的生活。当然，这一领域的研究才刚刚开始，目前的工作也仅限于色素成色中的黑色素成色。由于现生鸟类羽毛中的类胡萝卜素和卟啉等色素不能像黑色素一样，以一定形态保存下来，因此在恐龙羽毛中是否曾经存在并成色还不很清楚。即使是黑色素成色，由于保存有羽毛的标本都非常珍贵，而目前的研究取样又具有破坏性，所以取样数量受到限制，难以实现对整体羽毛黑色素色的百分之百的复原，但可以对整体羽毛的黑色素色基本色调进行判断。已有的研究表明，目前在化石羽毛中观察到的黑色素体形态类型在现生羽毛中都存在，并且也可以通过化学方法证明化石羽毛中的颗粒结构是黑色素体，所以这种对化石羽毛的黑色素色“复原”是科学可信的，随着研究的深入、方法手段的进步，相信对恐龙以及化石鸟类羽毛颜色的复原将会逐渐接近其原始颜色图案。

致 谢

感谢沈阳师范大学古生物学院、辽宁省古生物演化与古环境变迁重点实验室胡东宇教授对本论文的

指导。

基金项目

本研究得到辽宁省教育厅高等学校基本科研项目(LZD201701)经费支持。

参考文献

- [1] Zhang, F.C., Zhou, Z.H. and Dyke, G. (2006) Feathers and “Feather-Like” Integumentary Structures in Liaoning Birds and Dinosaurs. *Geological Journal*, **41**, 395-404. <https://doi.org/10.1002/gj.1057>
- [2] Xu, X., Zhou, Z.H. and Wang, X.L. (2000) The Smallest Known Non-Avian Theropod Dinosaur. *Nature*, **408**, 705-708. <https://doi.org/10.1038/35047056>
- [3] Hu, D.Y., Hou, L.H., Zhang, L.J., *et al.* (2009) A Pre-Archaeopteryx Troodontid Theropod from China with Long Feathers on the Metatarsus. *Nature*, **461**, 640-643. <https://doi.org/10.1038/nature08322>
- [4] 郑光美. 鸟类学[M]. 北京: 北京师范大学出版社, 2012.
- [5] Geoffrey, E.H. and McGraw, K.J. (2006) Bird Coloration: Function and Evolution (Volume 2). Harvard University Press, Cambridge.
- [6] Vinther, J., Briggs, D.E., Prum, R.O., *et al.* (2008) The Colour of Fossil Feathers. *Biology Letters*, **4**, 522-525. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2008.0302>
- [7] Davis, P.G. and Briggs, D.E. (1995) The Fossilization of Feathers. *Geology*, **23**, 783-786. [https://doi.org/10.1130/0091-7613\(1995\)023<0783:FOF>2.3.CO;2](https://doi.org/10.1130/0091-7613(1995)023<0783:FOF>2.3.CO;2)
- [8] Zhang, F.C., Kearns, S.L., Orr, P.J., *et al.* (2010) Fossilized Melanosomes and the Colour of Cretaceous Dinosaurs and Birds. *Nature*, **463**, 1075-1078. <https://doi.org/10.1038/nature08740>
- [9] Xu, X., Zhou, Z.H. and Prum, R.O. (2001) Branched Integumental Structures in Sinornithosaurus and the Origin of Feathers. *Nature*, **410**, 200-204. <https://doi.org/10.1038/35065589>
- [10] Li, Q.G., Gao, K.Q., Vinther, J., *et al.* (2010) Plumage Color Patterns of an Extinct Dinosaur. *Science*, **327**, 1369-1372. <https://doi.org/10.1126/science.1186290>
- [11] Li, Q.G., Gao, K.Q., Meng, Q.J., *et al.* (2012) Reconstruction of Microraptor and the Evolution of Iridescent Plumage. *Science*, **335**, 1215-1219. <https://doi.org/10.1126/science.1213780>
- [12] Hu, D.Y., Clarke, J.A., Eliason, C.M., *et al.* (2018) A Bony-Crested Jurassic Dinosaur with Evidence of Iridescent Plumage Highlights Complexity in Early Paravian Evolution. *Nature Communications*, **9**, Article No. 217. <https://doi.org/10.1038/s41467-017-02515-y>
- [13] 高广琦, 左永春, 白春玲, 等. 鸟类羽毛色素的合成机理与调控机制[J]. 动物学杂志, 2016(2): 323-335.
- [14] Galván, I., Jorge, A., Ito, K., *et al.* (2013) Raman Spectroscopy as a Non-Invasive Technique for the Quantification of Melanins in Feathers and Hairs. *Pigment Cell and Melanoma Research*, **26**, 917-923. <https://doi.org/10.1111/pcmr.12140>
- [15] Galván, I., Jorge, A., Solano, F., *et al.* (2013) Vibrational Characterization of Pheomelanin and Trichochrome F by Raman Spectroscopy. *Spectrochimica Acta Part A: Molecular and Biomolecular Spectroscopy*, **110**, 55-59. <https://doi.org/10.1016/j.saa.2013.03.027>
- [16] Westall, F. (1999) The Nature of Fossil Bacteria: A Guide to the Search for Extraterrestrial Life. *Journal of Geophysical Research*, **104**, 16,437-16,451. <https://doi.org/10.1029/1998JE900051>