

鸟类羽毛色素的合成机理与调控机制

高广琦 左永春 白春玲 魏著英 扈廷茂 李光鹏*

内蒙古大学实验动物研究中心 呼和浩特 010070

摘要: 鸟类作为色彩最丰富的陆生脊椎动物, 其体表覆盖着颜色多样的羽毛, 在伪装、择偶、信号识别等多方面具有重要功能, 因此羽毛颜色引起了研究者的极大兴趣。羽毛颜色总体分为由化学物质产生的色素色和由物理结构产生的结构色, 其中常见色素有两大类。根据近年来对羽毛色素的研究进展, 本文总结了黑色素和类胡萝卜素的类型、合成途径、获取途径以及相关基因, 为深入研究羽毛色素合成、代谢的分子调控机制提供科学依据。

关键词: 羽毛; 黑色素; 类胡萝卜素

中图分类号: Q953 文献标识码: A 文章编号: 0250-3263 (2016) 02-323-13

The Synthesis and Regulatory Mechanisms of Avian Plumage Pigmentation

GAO Guang-Qi ZUO Yong-Chun BAI Chun-Ling WEI Zhu-Ying
HU Ting-Mao LI Guang-Peng*

Research Center for Laboratory Animal Science, Inner Mongolia University, Hohhot 010070, China

Abstract: As the most colorful terrestrial vertebrates, birds are covered under varieties of feathers with multiple functions, such as camouflage, mate choice, and signal recognition. These brilliant colors attract scientists to put their sights on the subject of bird coloration. Birds use a series of chemical pigments and physical structures to produce a diverse color palette. Melanins and carotenoids are two major classes of common compounds in plumage colors. Melanins are synthesized *in vivo* while carotenoids are derived from diet. It would be helpful to further investigate the molecular regulation mechanisms by reviewing the pigmentations, identifications and genetics of melanins and carotenoids.

Key words: Plumage; Melanin; Carotenoid

鸟类的羽毛复杂多样, 既有绚丽多彩的颜色, 又有形态各异的斑纹, 使鸟类成为色彩最丰富的陆生脊椎动物。鸟类羽毛的颜色具有多种功能, 包括保护、伪装、择偶以及种内和种

基金项目 内蒙古自治区重大基础研究开放课题 (No. 20130902);

* 通讯作者, E-mail: gpengli@imu.edu.cn;

第一作者介绍 高广琦, 男, 博士研究生; 研究方向: 生物技术; E-mail: guangqigao@163.com。

收稿日期: 2015-10-20, 修回日期: 2016-01-08 DOI: 10.13859/j.cjz.201602019

间信号识别等 (Paxton 2009)。人们对羽毛颜色的研究已有很长的历史, 从视觉感知、物种识别, 到性选择以及生物代谢 (Andersson 1994, Hill et al. 2006a, b, Gill 2007), 已逐渐渗入到生理、生态、生化、遗传、进化等各个领域。研究鸟类羽毛颜色具有重要意义。一方面, 羽色多态现象的研究有助于了解物种的遗传、变异和进化 (江燕琼等 2008), 如全黑色的小嘴乌鸦 (*Corvus corone*) 和灰黑色的冠小嘴乌鸦 (*C. cornix*) 基因组的差异不到 1%, 而这个差异区域包含色素合成的调控基因和影响视觉信号的基因, 这些基因的差异足以驱动它们分化为两个物种 (Poelstra et al. 2014); 又如有些巢寄生性的大杜鹃 (*Cuculus canorus*) 通过模拟鹰类外形接近宿主大苇莺 (*Acrocephalus scirpaceus*) 的巢穴, 这些杜鹃具有更明显的外形多态性, 模拟行为很可能促进了杜鹃外形多态性的进化 (Thorogood et al. 2013)。另一方面, 鸟类羽毛结构复杂、颜色多变, 是研究生物色素的理想模式动物, 本文对羽毛色素的合成机理和调控机制进行综述。

鸟类的羽毛颜色根据其形成机制可分为以下四种类型 (Hill et al. 2006a): (1) 黑色素 (melanin); (2) 类胡萝卜素 (carotenoid); (3) 非可见色素; (4) 结构色。其中非可见的色素通常为某些物种所特有, 如鸚鵡羽毛中名为 psittacofulvins 的红、橙、黄色色素 (Stradi et al. 2001, McGraw et al. 2005a), 王企鵝 (*Aptenodytes patagonicus*) 和马克罗尼企鵝 (*Eudyptes chrysolophus*) 羽毛中名为 spheniscins 的荧光黄色 β -防御素 (McGraw et al. 2007, Thomas et al. 2013), 蕉鵝 (*Tauraco bannermani*) 羽毛中分别名为 turacin 和 turacoverdin 的铜尿卟啉红色、绿色色素 (Dyck 1992), 以及其他一些鸟类羽毛中红、橙、黄、棕色的卟啉类、蝶呤类色素 (Hill et al. 2006a)。羽毛的分子结构对光线的折射反射等物理反应会产生结构色, 如原鸽 (*Columba livia*) 颈部羽毛的彩虹色 (McGraw 2004a)、虎皮鸚鵡 (*Melopsittacus*

undulatus) 的黄、蓝、宝石绿等颜色 (D'Alba et al. 2012)。除此之外, 常见的色素为黑色素和类胡萝卜素, 这两类色素广泛分布在鸟类的羽毛中。

1 黑色素

黑色素是一类几乎存在于所有生物体的天然色素, 包括真黑色素 (eumelanin)、褐黑色素 (pheomelanin) 和神经黑色素 (neuromelanin) 三种类型。其中神经黑色素发现于人类及其他灵长类动物的脑组织中, 功能目前不详, 也许与细胞的程序性死亡和帕金森综合症有关 (Fedorow et al. 2005)。真黑色素和褐黑色素是常见的光吸收色素, 二者可分别呈现由棕到黑和由黄到红的颜色。

1.1 黑色素的合成

黑色素在生物体内合成的生化途径如图 1 所示。酪氨酸 (tyrosine) 在酪氨酸酶 (tyrosinase, TYR) 的作用下被氧化生成多巴醌 (dopaquinone, DQ), 这种高活性的中间产物是真黑色素和褐黑色素共同的前体分子, 在特定的条件下进入不同的黑色素合成途径: (1) 不存在巯基化合物 (如半胱氨酸) 时, 多巴醌 (DQ) 发生分子内环化形成环多巴 (cyclodopa) (Land et al. 2003), 后者会被瞬间氧化成相对稳定的多巴色素 (dopachrome)。此时如果有多巴色素互变异构酶 (dopachrome tautomerase, DCT, 或称为 tyrosinase-related protein 2, TYRP2) 存在, 会经异构化形成 5,6-二羟基吲哚-2-羧酸 (5,6-dihydroxyindole-2-carboxylic acid, DHICA), 而如果没有受到其他因子的作用时, 多巴色素则发生脱羧重排反应产生 5,6-二羟基吲哚 (5,6-dihydroxyindole, DHI) (Ito et al. 2011a)。5,6-二羟基吲哚-2-羧酸 (DHICA) 和 5,6-二羟基吲哚 (DHI) 经过需要或不需酶 (tyrosinase-related protein 1, TYRP1) 的生化反应, 最终形成真黑色素聚合物。(2) 只要环境中存在半胱氨酸, 多巴醌 (DQ) 就会自发反应产生半胱氨酰多巴 (cysteinyldopa) 异构体

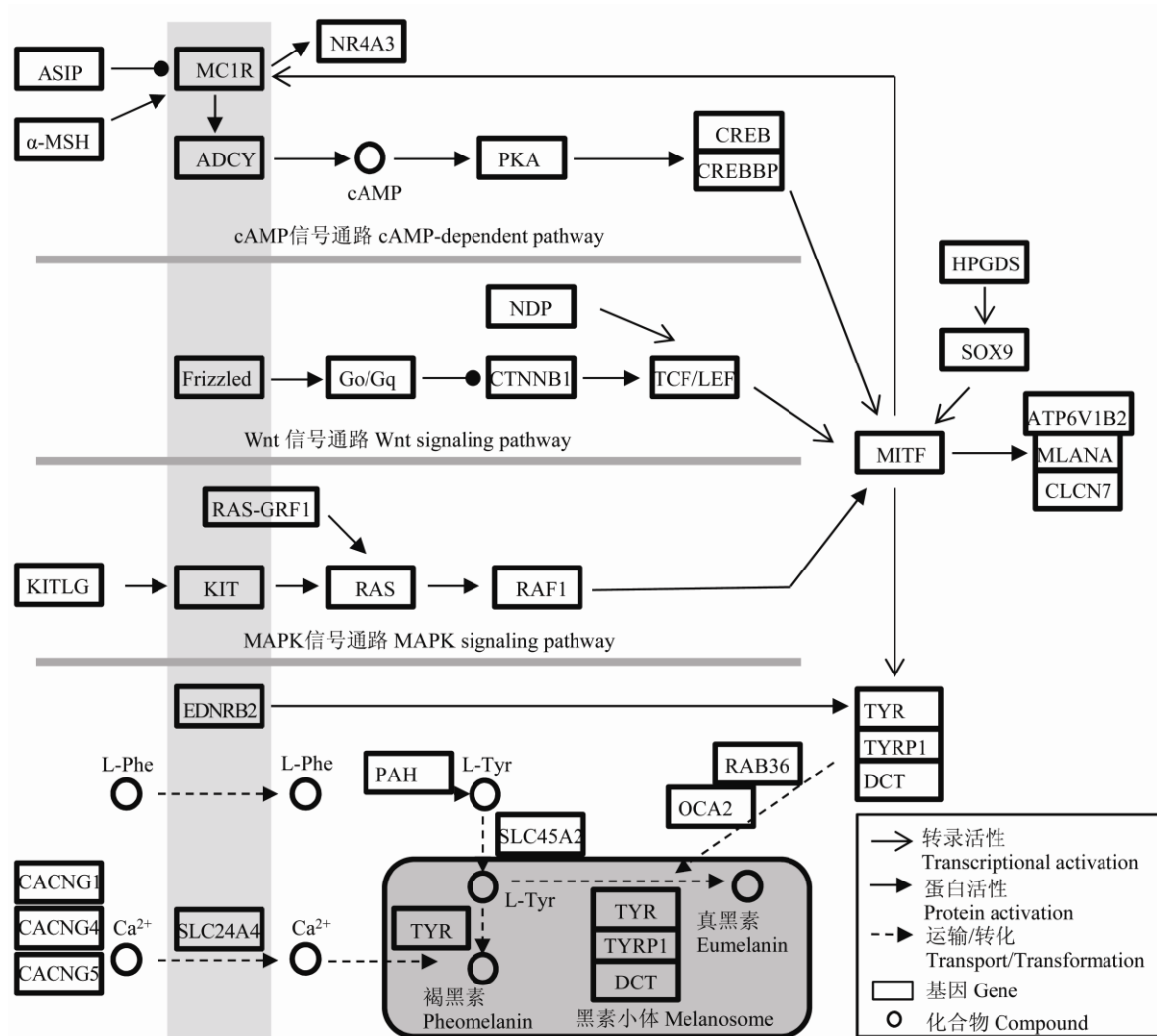


图 1 黑色素合成途径概述示意图 (引自 Poelstra et al. 2014)

Fig. 1 Schematic overview of the melanogenesis pathway (from Poelstra et al. 2014)

cAMP. 环磷酸腺苷; L-Phe. L-苯丙氨酸; L-Tyr. L-酪氨酸。

cAMP. Cyclic Adenosine monophosphate; L-Phe. L-Phenylalanine; L-Tyr. L-Tyrosine.

5-S-cysteinyl-dopa (5SCD) 和 2-S-cysteinyl-dopa (2SCD) (Ito et al. 1977), 这些异构体与多巴醌 (DQ) 发生氧化还原反应, 进一步形成苯并噻嗪 (benzothiazine) 和苯并噻唑 (benzothiazole) (Wakamatsu et al. 2009), 这两种物质是组成褐黑素聚合物的两个基本单元。

人们看到的生物体的黑色素通常是真黑素与褐黑素的混合物, 因此黑色素的合成事实上是上述两条途径共同作用的结果。有研究表明,

当半胱氨酸浓度大于 0.13 μmol/L 时, 会持续合成半胱氨酸多巴的两种同分异构体, 当半胱氨酸多巴浓度大于 9 μmol/L 时, 更偏向于合成褐黑素, 只有当半胱氨酸多巴和半胱氨酸耗尽时, 才开始合成真黑素 (Thompson et al. 1985, Ito et al. 2008)。

黑色素在黑素小体 (melanosome) 中合成, 后者是具有膜结构的细胞器, 特异性存在于黑素细胞 (melanocyte——鸟类和哺乳动物;

melanophore——变温脊椎动物)中(Sulaimon et al. 2003, Wasmeier et al. 2008)。黑素细胞(本文所提及的均为存在于鸟类和哺乳动物中的 melanocyte)是一种树突状细胞,位于表皮的基础层,与周围的角质细胞(keratinocyte)相联系,组成表皮黑色素单元(epidermal melanin unit)(Cichorek et al. 2013)。黑素细胞源于神经脊细胞,经过迁移、分化形成不含色素的成黑素细胞(melanoblast),后者发育成熟后,胞内开始合成含有黑色素的黑色素小体,黑素细胞诞生的标志是黑色素小体经树突被输送到角质细胞(Mica et al. 2013)。这个输送过程的机制目前还在研究中,但已有科学家对这一模式做出了脱落囊泡运输的假设:首先,很多个黑色素小体和少量线粒体在黑素细胞中被打包成为具有膜结构的色素颗粒(pigment globule, PG),之后经树突释放到细胞外;角质细胞的微绒毛捕获到色素颗粒(PG)后通过蛋白酶激活受体2(protease-activated receptor-2, PAR-2)依赖性方式将其合并;黑色素小体在色素颗粒(PG)膜被降解后,释放于角质细胞的胞质中,最终到达核周区(Ando et al. 2011, 2012)。进入到角质细胞的黑色素小体会在溶酶体的酸性水解酶作用下降解,在皮肤中,几乎所有的黑色素都会被分解并且和角质层一起脱落(Sulaimon et al. 2003),而在哺乳动物毛发中,仅有少量色素颗粒被降解(Slominski et al. 2005)。除此之外,毛囊的黑素细胞体积更大、树突更多、高尔基体和粗面内质网更加膨胀、产生的黑色素小体也更大,因此毛发的颜色比皮肤更深(Tobin 2011)。对鸟类而言,在羽毛发生时期,黑色素小体随羽枝(barb)、羽小枝(barbule)的形成进入羽片表皮层,并在此沉积,呈现出相应的颜色(郑光美 2012)。无论是鸟类胚胎发育时期还是羽毛再生时期,黑色素着色的过程基本相似,简而言之就是羽原基处的黑素细胞将树突伸出并达到最外层的羽小枝,在树突缩回的过程中,由外而内地向羽小枝和羽枝的角质细胞运送黑色素小体,树突缩回之后的细胞发生退变,

随着羽芽的生长会分化形成新的黑素细胞(Yu et al. 2004)。

1.2 黑色素的研究进展

黑色素在生物体中可呈现出多种颜色,如黑、棕、灰、浅黄及红褐色,系真黑素和褐黑素的含量以及二者的比例造成(Ito et al. 2003)。因此,研究黑色素与颜色表型之间的关系就需要对真黑素和褐黑素进行定量分析,然而由于这种色素分子特殊的物理化学性质,使得对这类物质的生物化学分析较难(Ito et al. 2000)。在这一领域,日本藤田保健卫生大学的 Ito Shosuke 和 Wakamatsu Kazumasa 有很大贡献。黑色素是难溶性的大分子聚合物,可用 Soluene-350 水溶液将其溶解并通过 500 nm 和 650 nm 处的吸光度来对两种黑色素的总量和比例进行估算(Ozeki et al. 1996)。Galván 等(2010)对这一方法进行了改进,采用 NaOH 和 H₂O₂ 处理样品,并检测波长 450 nm 处的吸光度 A 值(即 A₄₅₀)对黑色素进行定量分析。20 世纪中叶有通过鉴定其降解产物来对真黑素、褐黑素进行分析的方法,在此基础上, Ito 和 Wakamatsu 建立并不断完善了较为成熟的检测体系,在酸性(Wakamatsu et al. 2002a, b)或弱碱性(Ito et al. 2011b)条件下将真黑素和褐黑素分别氧化分解成为可被高效液相色谱(high performance liquid chromatography, HPLC)检测到的小分子化合物,从而计算出样品中真黑素与褐黑素的比例。

高效液相色谱(HPLC)作为最有效、最可靠的方法,在哺乳动物毛发和鸟类羽毛黑色素的鉴定中得以应用(Ito et al. 2003)。McGraw 等(2004a, b)用 H₂SO₄ 和 KMnO₄ 分解斑胸草雀(*Poephila guttata*)和家燕(*Hirundo rustica*)棕色羽小枝中的黑色素,分别以吡咯-2,3,5-三羧酸(pyrrole-2,3,5-tricarboxylic acid, PTCA)和氨基羟苯丙氨酸异构体(aminohydroxyphenylalanine, AHPs)为标志物对真黑素和褐黑素进行定量分析,同样的方法用于红翅黑鹇(*Agelaius phoeniceus*)肩部红色、

黄色羽毛，发现其中含有一定量的黑色素 (McGraw et al. 2004c)。通过采用多种分析方法，Wakamatsu 等 (2009) 发现与小鼠 (*Mus musculus*) 黄色毛发相比，鸡 (*Gallus gallus domesticus*) 红色羽毛的黑色素中含有更高比例的苯并噻唑 (benzothiazole) 单元。近年来，拉曼光谱 (Raman spectroscopy) 作为一种对样品无损的检测方法已被应用到羽毛色素研究中，如 Galván 等 (2013a, b) 用这项技术根据拉曼位移的特征峰峰型鉴定了斑胸草雀和红腿鹧鸪 (*Alectoris rufa*) 羽毛中的真黑素与褐黑素，并结合统计学的方法对色素含量进行了定量分析。除此之外，研究人员利用扫描电子显微镜得到了孔子鸟 (*Confuciusornis*)、中华龙鸟 (*Sinosauropteryx*)、中国鸟龙 (*Sinornithosaurus*) 和始祖鸟 (*Archaeopteryx lithographica*) 羽毛化石中存在黑色素小体的证据，并且根据其形状是杆状还是球状来判断其中曾经含有真黑素还是褐黑素 (Zhang et al. 2010, Carney et al. 2012)。

1.3 黑色素相关基因

黑色素的着色机制十分复杂，简而言之，是成熟的黑素细胞通过黑素小体将黑色素运输到角质化细胞中的过程 (Sulaimon et al. 2003)。目前在哺乳动物中已发现有超过 100 个基因作为黑色素的决定因子 (Schiaffino 2010)。在这些因子中，*TYR*、*TYRP1* 和 *DCT* 最终指导合成黑色素，而这 3 个基因由 3 条不同的代谢途径经小眼球相关转录因子 (microphthalmia-associated transcription factor, *MITF*) 调控 (图 1)。鸟类羽毛黑色素的分子遗传学研究主要涉及相关基因的多态性和表达特征，其中黑素皮质激素受体 1 (melanocortin 1 receptor, *MC1R*) 基因最常用于研究羽色多态性的遗传结构 (Roulin et al. 2013)。如 Kerje 等 (2003) 认为 *MC1R* 突变可影响鸡羽毛颜色，Johnson 等 (2012) 发现不同种群的矛隼 (*Falco rusticolus*) 羽色在黑、白、灰上的差异是 *MC1R* 氨基酸序列上发生替换造成的，而原鸽和流苏

鹑 (*Philomachus pugnax*) 个体间羽色的差异却与 *MC1R* 基因序列变异无关 (Derelle et al. 2013, Farrell et al. 2015)。*MC1R* 突变对羽色变异的影响在不同物种有一定的差异，一方面可能是由于在研究每个物种的 *MC1R* 基因时，测序的片段并不完整，不能保证具有功能的非同义替换位于所测得的片段内，而遗漏了的基因上游调控序列也许是引起羽色多态性的因素之一，也就是说是由实验误差造成的。另一方面，*MC1R* 只是众多影响黑色素合成基因之一，由于获得非模式动物基因组序列信息的成本很高，针对羽色多态性的研究往往集中在一个基因上，*MC1R* 便成为这个领域的热点。除此之外，其他基因对羽毛黑色素的调控也有重要作用 (表 1)，刺鼠信号蛋白 (agouti signaling protein, *ASIP*) 和酪氨酸关联蛋白 1 (tyrosinase-related protein 1, *TYRP1*) 在家禽的研究已有一定的进展 (张静等 2015)。除了基因序列的差异可以引起羽毛颜色变化之外，相关基因表达水平也可以影响这一性状，如 *ASIP* 基因不同转录本的表达模式对雌雄个体羽色差异起重要作用 (Oribe et al. 2012)。另外，*c-KIT* 和 *MITF* 表达量下调可导致鸭子 (*Anas platyrhynchos domestica*) 羽毛变成白色 (Li et al. 2012)。

2 类胡萝卜素

类胡萝卜素是继黑色素之外第二普遍存在的色素，在脊椎动物体表组织广泛分布，如鱼类、爬行类的鳞片以及鸟类的羽毛、喙和哺乳类的皮肤 (Fox et al. 1960)。目前只有哺乳动物毛发中还没有发现类胡萝卜素色素。类胡萝卜素作为天然色素，是由碳、氢、氧 (或许含有) 组成的化合物，按照其分子中是否含氧分为叶黄素 (xanthophyll) 和胡萝卜素 (carotene) 两大类。前者包括叶黄素 (lutein) (“lutein” 是 “xanthophyll” 的一种类型，中文名称同为 “叶黄素”)、玉米黄素 (zeaxanthin) 等，后者包括番茄红素 (lycopene)、 β -胡萝卜素

表 1 与鸟类羽毛颜色变化相关的基因

Table 1 Genes associated with variation in bird coloration

基因 Gene	物种 Species	突变后羽色 Color in mutant birds	参考文献 Reference
<i>EDNRB2</i>	日本鹌鹑 <i>Coturnix japonica</i> 、 鸡 <i>Gallus gallus</i>	白底黑点、白色 White with spot of wild-type plumage or white	Miwa et al. 2007
<i>SOX10</i>	鸡 <i>G. gallus</i>	棕色 Brown	Gunnarsson et al. 2011
<i>CDKN2A</i>	鸡 <i>G. gallus</i>	黑白条纹 Black and white bars	Hellstrom et al. 2010
<i>PMEL17</i>	鸡 <i>G. gallus</i>	全身白、深灰色 White or dark grey	Kerje et al. 2004
<i>SLC45A2</i>	鸡 <i>G. gallus</i> 、日本鹌鹑 <i>C. japonica</i>	灰、白、浅红褐色 Grey, white or cinnamon	Gunnarsson et al. 2007
<i>MLPH</i>	鸡 <i>G. gallus</i> 、日本鹌鹑 <i>C. japonica</i>	淡紫色、灰色 Lavender or grey	Vaez et al. 2008, Bed'hom et al. 2012
<i>MyoVa</i>	斑姬鹑 <i>Ficedula hypoleuca</i>	棕色、黑色多态性 Variation of black and brown	Lehtonen et al. 2012
<i>Pldn</i>	斑姬鹑 <i>F. hypoleuca</i>	棕色、黑色多态性 Variation of black and brown	Lehtonen et al. 2012
<i>ASIP</i>	日本鹌鹑 <i>C. japonica</i>	黄色 Yellow	Hiragaki et al. 2008, Nadeau et al. 2008
<i>MITF</i>	日本鹌鹑 <i>C. japonica</i>	白色 White	Minvielle et al. 2010
<i>TYR</i>	鸡 <i>G. gallus</i>	白色 White	Tobita-Teramoto et al. 2000, Chang et al. 2006
<i>TYRP1</i>	日本鹌鹑 <i>C. japonica</i>	棕红色 Reddish brown	Nadeau et al. 2007

(β -carotene) 等。

类胡萝卜素是由 8 个异戊二烯组成的 C40 的四萜烯分子，这种共轭双键的碳氢骨架可以单独存在，也可以在一端或两端发生环化。共轭的 C = C 链称为发色团，可以吸收蓝绿光反射黄色到红色光，从而呈现出红、橙、黄色，共轭的 C = C 键数越多，吸收光的波长越短，产生的颜色也就越红（惠伯棣 2005）。类胡萝卜素分子的末端基团上常发生取代反应，加入不同的基团，也会因此表现出其他颜色，如紫色、酒红色（LaFountain et al. 2010）。目前，研究人员已在约 200 种鸟类羽毛中发现了至少 25 种类胡萝卜素。值得注意的是，虽然类胡萝卜素在鸟类羽毛中常作为红、橙、黄色色素，但并不是鸟类中唯一呈现出这几种颜色的色素，如红细胞中的血红素、虹膜中的喋呤等（McGraw 2004a）。

2.1 类胡萝卜素的吸收、运输及代谢

类胡萝卜素最早发现于古细菌，是一种强化细胞膜的亲脂性物质，在植物、藻类、真菌

和细菌等光合生物中，作为辅助光捕获的色素（Vershini 1999）。八氢番茄红素（phytoene）是合成类胡萝卜素的前体物质，动物没有此过程所需的酶类，因此鸟类和其他脊椎动物不能自身合成类胡萝卜素，只能从食物中摄取。火烈鸟（*Phoenico uber*）就是一个经典的例子，其羽毛色素来源于食物中的虾青素（astaxantin）（Fox 1962）。鸟类如果在换羽期缺乏类胡萝卜素的摄入，羽毛颜色就会受到影响，如北美红雀（*Cardinalis cardinalis*）在冬季水果缺乏时羽毛颜色会变浅（Linville et al. 1997）。在人工饲养的美洲金翅雀（*Carduelis tristis*）换羽期，限制饲料中类胡萝卜素的供给，发现其会长出白色的羽毛，而正常的羽毛则富含黄色的金丝雀叶黄素（canary xanthophyll）（McGraw et al. 2005b）。与之相反的是，在家朱雀（*Carpodacus mexicanus*）饮食中额外添加不同颜色的类胡萝卜素，其头、胸部羽毛会分别呈现出相应的颜色（Toomey et al. 2012）。

食物中的类胡萝卜素通常在脊椎动物肠道

内与脂类一起以被动扩散的方式进入体内 (Mitchell 1962)。有研究认为, 鸡的回肠是类胡萝卜素吸收的主要部位 (Littlefield et al. 1972), 但其他鸟类的相关研究没有报道。小肠黏膜细胞能吸收经胆汁乳化成乳糜微粒的类胡萝卜素, 并将其送入淋巴系统, 此时的类胡萝卜素结合脂蛋白后进入血液循环 (Williams et al. 1998, 靳青等 2014), 进而被运输至身体的其他部位。在人体内, 胡萝卜素和叶黄素在血液中分别与低密度脂蛋白 (low-density lipoprotein, LDL) 和高密度脂蛋白 (high-density lipoprotein, HDL) 结合 (Clevidence et al. 1993)。类似的结论在鸟类中也得到证实 (Attie et al. 2002)。血液中的类胡萝卜素经被动扩散进入到羽囊, 在细胞中以脂滴的形式积累, 最终作为色素提供给生长期的羽芽 (Lucas et al. 1972)。然而只有叶黄素能作为羽毛的色素组成成分, 胡萝卜素通常只储存于内脏中 (如肝) (Hill et al. 2006a)。

尽管类胡萝卜素进入羽囊具有被动性, 但鸟类有较完善的机制能选择性地利用这些色素, 而且这种机制具有时空性和物种特异性。理论上, 血液中的类胡萝卜素到达身体各处都可能在羽毛组织形成颜色, 但只有一部分物种的羽毛是有类胡萝卜素的, 并且多数是在身体某部位羽毛的某一区域 (通常为远端) 沉积; 此外, 大部分雄性鸟类都是在成熟期换羽后长出鲜艳颜色羽毛的, 幼鸟和雌鸟往往只有黑色素。目前认为形成这种机制的最可能原因是类胡萝卜素结合蛋白 (carotenoid binding protein, CBP) 在特定的时间、特定的组织中将类胡萝卜素关闭在细胞外 (McGraw et al. 2003a)。类胡萝卜素结合蛋白在无脊椎动物和脊椎动物中均有研究, 如甲壳类动物的甲壳 (Britton et al. 1995)、蚕肠道和丝腺 (Tabunoki et al. 2002) 以及大鼠 (*Rattus norvegicus*) 肝 (Ong et al. 1976)、人 (*Homo sapiens*) 视网膜 (Yemelyanov et al. 2001) 和血浆 (Greene et al. 2006) 有所记载。在鸟类羽毛中, 类胡萝卜素被认为是直接

绑定到角蛋白或其他蛋白质上 (Stradi et al. 1995, Mendes-Pinto et al. 2012)。

然而, 鸟类并不仅仅是单纯的将食物来源的类胡萝卜素直接用于体表颜色形成, 这只是其中的一种方式, 有些鸟类羽毛中的类胡萝卜素并不存在于食物中, 而是经过分子修饰产生的新类型。鸟类的这种能力被总结为脱氢和氧化两种代谢方式 (Hill et al. 2006a)。其中脱氢反应较为常见, 通常是将分子末端环上的羟基脱氢后形成羰基, 产生如金丝雀叶黄素、脱水叶黄素 (anhydrolutein)、脱氢叶黄素 (dehydrolutein) 等黄色的类胡萝卜素; 而氧化反应发生于 β 环 4-/4'-位置, 在该处加入官能团, 从而产生红色的酮基类胡萝卜素 (keto-carotenoid) 或氧代类胡萝卜素 (oxo-carotenoid), 如虾青素、角黄素 (canthaxanthin) (Friedman et al. 2014)、酒红色的甲氧基类胡萝卜素 (methoxy-carotenoid) (LaFountain et al. 2010)。

2.2 类胡萝卜素的研究进展

类胡萝卜素是脂溶性色素, 因此相比于黑色素更加容易分离和鉴定, 其分析方法包括如高效液相色谱 (HPLC) 等色谱技术以及如紫外-可见光谱、红外光谱、质谱 (mass spectrometry, MS)、核磁共振等光谱技术 (惠伯棣 2005)。在羽毛类胡萝卜素的分析中, 通常采用的是两种技术相结合的方法。20 世纪 90 年代, Stradi 等 (1995) 分析了 6 种金翅属 (*Carduelis*) 和 2 种丝雀属 (*Serinus*) 鸟类不同颜色羽毛中的类胡萝卜素, 根据通过色谱柱的保留时间和紫外-可见光谱的最大吸收峰值确定了样品色素的组成成分。21 世纪初, 以美洲金翅雀、家朱雀、斑胸草雀为主要研究对象, 对鸟类血液、羽毛及其他组织的类胡萝卜素进行了定性定量分析, 并总结了这种色素物质在体内的代谢过程 (McGraw et al. 2001, 2002a, b, 2003b, Toomey et al. 2012)。LaFountain 等 (2010, 2013) 综合高效液相色谱 (HPLC)、质谱、紫外-可见光谱、 ^1H 核磁共振 (^1H -nuclear magnetic

resonance, $^1\text{H-NMR}$) 以及相关化学反应等方法, 在白翅紫伞鸟 (*Xipholena punicea*) 羽毛中发现 6 种甲氧基类胡萝卜素 (methoxy-carotenoid), 并进一步确定了这种色素的分子结构。最近, 拉曼光谱也被应用到羽毛类胡萝卜素的分析中, Thomas 等 (2014a) 用这种方法首先鉴定了澳大利亚和新西兰地区共 36 种鸟类的羽毛类胡萝卜素, 随后又确认了 236 个科的鸟类中, 有 95 个含有这种色素 (Thomas et al. 2014b), 而 Mendes-Pinto 等 (2012) 发现, 当类胡萝卜素与蛋白质结合后, 类胡萝卜素特征峰的拉曼位移 (Raman shift) 会发生改变, 认为这是同种色素表现出不同颜色的原因之一。另外, Toral 等 (2008) 证明根据反射光谱曲线可以区分羽毛中的类胡萝卜素和黑色素, 杨灿朝等利用光纤光谱仪分别对赤红山椒鸟 (*Pericrocotus flammeus*) (2013) 和黄喉鹀 (*Emberiza elegans*) (2011) 的羽色进行了量化分析和紫外光部分的探测, 发现赤红山椒鸟雄鸟的红色羽毛和雌鸟的黄色羽毛在总亮度、色度和色调上都呈极显著差异, 且紫外光亮度雌鸟高于雄鸟; 而黄喉鹀雌雄个体的黄色羽在亮度、可见光色度和色调上均无显著差异, 但紫外光色度上雄鸟显著高于雌鸟, 说明黄喉鹀在人类眼中是雌雄同型的, 而在鸟类眼中却是二态性的。

2.3 类胡萝卜素色素相关基因

研究羽毛中类胡萝卜素的呈色机制十分重要, 但同时具有很大的难度, 主要是因为这种色素不能在动物体内合成, 只能从食物中获得。而类胡萝卜素是如何经过吸收、运输、沉积、代谢最终在羽毛组织表现出各种艳丽的颜色, 这一过程的分子机制目前还没有被人们所了解 (Roulin et al. 2013)。Walsh 等 (2012) 综述了不同物种与类胡萝卜素的结合、分解等相关的同源基因, 并对这些基因在红嘴奎利亚雀 (*Quelea quelea*) 不同颜色羽毛及其他组织的表达情况进行了研究, 分析了候选基因与性状之间的相关性。Pointer 等 (2012) 将红寡妇鸟

(*Euplectes orix nigrifrons*) 肝的 cDNA 文库片段连入具有合成 β 胡萝卜素功能的大肠杆菌载体中, 通过菌落颜色的变化筛选出一批可能参与类胡萝卜素修饰代谢的相关基因。Prum 等 (2012) 根据类胡萝卜素的化学性质, 推测出了以食物来源的 4 种类胡萝卜素为底物可能进行的 7 个不同的酶反应。

3 展望

黑色素和类胡萝卜素是鸟类羽毛中的常见色素。目前研究黑色素合成调控的热点是影响真黑素与褐黑素相互转换的机理 (Walker et al. 2010), 黑色素产生的黑、黄、红色是由于真黑素与褐黑素合成的比例不同所引起的 (Ito et al. 2011b), 所以发现参与调控二者比例的因子极为重要。与之相关的研究, 哺乳动物比鸟类更多也更为深入, 然而鸟类羽毛的颜色多样性比哺乳动物毛发更丰富, 并且具有哺乳动物毛发中所没有的类胡萝卜素, 因此探索鸟类毛色的形成机制不能局限于利用哺乳动物的同源基因在鸟类中进行验证, 以鸟类作为模型研究生物色素的着色机制十分重要。

随着测序技术的发展与完善, 越来越多的鸟类基因组、转录组测序工作已经完成, 从而开启了生物信息学大数据时代, 同时为研究色素沉积的遗传背景和调控机理提供了便利。如对略阳鸡 (Zhang et al. 2015)、家鸭 (Li et al. 2012)、小嘴乌鸦和冠小嘴乌鸦 (Poelstra et al. 2015) 及火烈鸟 (Yim et al. 2015) 等都已利用各种组学手段对羽色相关的分子机制问题进行了不同角度的阐述, 因此, 其他羽色更为艳丽鸟类的基因组研究也应受到更多关注。同时, 我们应该结合组学数据, 将合成、调控羽毛色素的候选基因利用基因编辑等技术进行功能方面的验证, 以期得到更为深入的研究成果。

参 考 文 献

- Andersson M. 1994. Sexual Selection. Princeton, NJ: Princeton University Press.

- Ando H, Niki Y, Masaaki I, et al. 2012. Melanosomes are transferred from melanocytes to keratinocytes through the processes of packing, release, uptake, and dispersion. *Journal of Investigative Dermatology*, 132(4): 1222–1229.
- Ando H, Niki Y, Yoshida M, et al. 2011. Involvement of pigment globules containing multiple melanosomes in the transfer of melanosomes from melanocytes to keratinocytes. *Cell Logistics*, 1(1): 12–20.
- Attie A D, Hamon Y, Brooks-Wilson A R. 2002. Identification and functional analysis of a naturally occurring E89K mutation in the ABCA1 gene of the WHAM chicken. *Journal of Lipid Research*, 43(10): 1610–1617.
- Bed'hom B, Vaez M, Coville J L, et al. 2012. The lavender plumage colour in Japanese quail is associated with a complex mutation in the region of *MLPH* that is related to differences in growth, feed consumption and body temperature. *BMC Genomics*, 13(2): 442.
- Britton G, Liaaen-Jensen S, Pfander H. 1995. Carotenoids: Volume 1A: Isolation and Analysis. Basel: Birkhauser Verlag, 287–294.
- Carney R M, Vinther J, Shawkey M D, et al. 2012. New evidence on the colour and nature of the isolated *Archaeopteryx* feather. *Nature Communications*, 3(3): 637.
- Chang C M, Coville J L, Coquerelle G, et al. 2006. Complete association between a retroviral insertion in the tyrosinase gene and the recessive white mutation in chickens. *BMC Genomics*, 7(4): 19.
- Cichorek M, Wachulska M, Stasiewicz A, et al. 2013. Skin melanocytes: biology and development. *Postepy Dermatologii i Alergologii*, 30(1): 30–41.
- Clevidence B A, Bieri J G. 1993. Association of carotenoids with human plasma lipoproteins. *Methods in Enzymology*, 214(214): 33–46.
- D'Alba L, Kieffer L, Shawkey M D. 2012. Relative contributions of pigments and biophotonic nanostructures to natural color production: a case study in budgerigar (*Melopsittacus undulatus*) feathers. *Journal of Experimental Biology*, 215(8): 1272–1277.
- Derelle R, Kondrashov F A, Arkhipov V Y, et al. 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(1): 310.
- Dyck J. 1992. Reflectance spectra of plumage areas colored by green feather pigments. *Auk*, 109(2): 293–301.
- Farrell L L, Küpper C, Burke T, et al. 2015. Major breeding plumage color differences of male ruffs (*Philomachus pugnax*) are not associated with coding sequence variation in the *MC1R* gene. *Journal of Heredity*, 106(2): 211–215.
- Fedorow H, Tribl F, Halliday G, et al. 2005. Neuromelanin in human dopamine neurons: Comparison with peripheral melanins and relevance to Parkinson's disease. *Progress in Neurobiology*, 75(2): 109–124.
- Fox D L. 1962. Metabolic fractionation, storage and display of carotenoid pigments by flamingoes. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 6(1): 1–40.
- Fox H M, Vevers G. 1960. *The Nature of Animal Colours*. London: Sidgwick and Jackson Limited.
- Friedman N R, McGraw K J, Omland K E. 2014. Evolution of carotenoid pigmentation in caciques and meadowlarks (Icteridae): repeated gains of red plumage coloration by carotenoid C-4 oxygenation. *Evolution*, 68(3): 791–801.
- Galván I, Bijlsma R G, Negro J J, et al. 2010. Environmental constraints for plumage melanization in the northern goshawk *Accipiter gentilis*. *Journal of Avian Biology*, 41(5): 523–531.
- Galván I, Jorge A, Ito K, et al. 2013a. Raman spectroscopy as a non-invasive technique for the quantification of melanins in feathers and hairs. *Pigment Cell Melanoma Research*, 26(6): 917–923.
- Galván I, Jorge A, Solano F, et al. 2013b. Vibrational characterization of pheomelanin and trichochrome F by Raman spectroscopy. *Spectrochimica Acta Part A: Molecular and Biomolecular Spectroscopy*, 110(6): 55–59.
- Gill F B. 2007. *Ornithology*. New York: W. H. Freeman and Company.
- Greene C M, Waters D, Clark R M, et al. 2006. Plasma LDL and HDL characteristics and carotenoid content are positively influenced by egg consumption in an elderly population. *Nutrition & Metabolism*, 3(1): 163–167.
- Gunnarsson U, Hellstrom A R, Tixier-Boichard M, et al. 2007. Mutations in *SLC45A2* cause plumage color variation in chicken

- and Japanese quail. *Genetics*, 175(2): 867–877.
- Gunnarsson U, Kerje S, Bed'hom B, et al. 2011. The Dark brown plumage color in chickens is caused by an 8.3-kb deletion upstream of *SOX10*. *Pigment Cell Melanoma Research*, 24(2): 268–274.
- Hellstrom A R, Sundstrom E, Gunnarsson U, et al. 2010. Sex-linked barring in chickens is controlled by the *CDKN2A/B* tumour suppressor locus. *Pigment Cell Melanoma Research*, 23(4): 521–530.
- Hill G E, McGraw K J. 2006a. *Bird Coloration. Vol. 1. Mechanisms and Measurements*. Cambridge: Harvard University Press.
- Hill G E, McGraw K J. 2006b. *Bird Coloration. Vol. 2. Function and Evolution*. Cambridge: Harvard University Press.
- Hiragaki T, Inoue-Murayama M, Miwa M, et al. 2008. Recessive black is allelic to the yellow plumage locus in Japanese quail and associated with a frameshift deletion in the *ASIP* gene. *Genetics*, 178(2):771–775.
- Ito S, Nakanishi Y, Valenzuela R K, et al. 2011b. Usefulness of alkaline hydrogen peroxide oxidation to analyze eumelanin and pheomelanin in various tissue samples: application to chemical analysis of human hair melanins. *Pigment Cell Melanoma Research*, 24(4): 605–613.
- Ito S, Prota G. 1977. A facile one-step synthesis of cysteinyl dopas using mushroom tyrosinase. *Experientia*, 33(8): 1118–1119.
- Ito S, Wakamatsu K. 2003. Quantitative analysis of eumelanin and pheomelanin in humans, mice, and other animals: a comparative review. *Pigment Cell Research*, 16(5): 523–531.
- Ito S, Wakamatsu K. 2008. Chemistry of mixed melanogenesis: Pivotal roles of dopaquinone. *Photochemistry and Photobiology*, 84(3): 582–592.
- Ito S, Wakamatsu K. 2011a. Human hair melanins: what we have learned and have not learned from mouse coat color pigmentation. *Pigment Cell Melanoma Research*, 24(1): 63–74.
- Ito S, Wakamatsu K, Ozeki H. 2000. Chemical analysis of melanins and its application to the study of the regulation of melanogenesis. *Pigment Cell Research*, 13(Suppl 8): 103–109.
- Johnson J A, Ambers A D, Burnham K K. 2012. Genetics of plumage color in the Gyr falcon (*Falco rusticolus*): Analysis of the melanocortin-1 receptor gene. *Journal of Heredity*, 103(3): 315–321.
- Kerje S, Lind J, Schutz K, et al. 2003. Melanocortin 1-receptor (*Mc1R*) mutations are associated with plumage colour in chicken. *Animal Genetics*, 34(4): 241–248.
- Kerje S, Sharma P, Gunnarsson U, et al. 2004. The Dominant white, Dun and Smoky color variants in chicken are associated with insertion/deletion polymorphisms in the *PMEL17* gene. *Genetics*, 168(3): 1507–1518.
- LaFountain A M, Kaligotla S, Cawley S, et al. 2010. Novel methoxy-carotenoids from the burgundy-colored plumage of the Pompadour Cotinga *Xipholena punicea*. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 504(1):142–153.
- LaFountain A M, Pacheco C, Prum R O, et al. 2013. Nuclear magnetic resonance analysis of carotenoids from the burgundy plumage of the Pompadour Cotinga (*Xipholena punicea*). *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 539(2):133–141.
- Land E J, Ito S, Wakamatsu K, et al. 2003. Rate constants for the first two chemical steps of eumelanogenesis. *Pigment Cell Research*, 16(5): 487–493.
- Lehtonen P K, Laaksonen T, Artemyev A V, et al. 2012. Candidate genes for colour and vision exhibit signals of selection across the pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) breeding range. *Heredity* (Edinb), 108(4): 431–440.
- Li S, Wang C, Yu W, et al. 2012. Identification of genes related to white and black plumage formation by RNA-Seq from white and black feather bulbs in ducks. *PLoS One*, 7(5): e36592.
- Linville S U, Breitwisch R. 1997. Carotenoid availability and plumage coloration in a wild population of Northern Cardinals. *Auk*, 114(4): 796–800.
- Littlefield L H, Bletner J K, Shirley H V, et al. 1972. Locating the site of absorption of xanthophylls in the chicken by a surgical technique. *Poultry Science*. 51(5): 1721–1725.
- Lucas A M, Stettenheim P R. 1972. *Avian Anatomy: Integument*. Agriculture Handbook 362. Washington DC, U.S.: Government Printing Office.
- McGraw K J. 2004a. Multiple UV reflectance peaks in the iridescent neck feathers of pigeons. *Naturwissenschaften*, 91(3): 125–129.
- McGraw K J. 2004b. Not all red, orange, and yellow colors are carotenoid-based: The need to couple biochemical and

- behavioral studies of color signals in birds. *Proceedings of the Indian National Science Academy Section B: Biological Sciences*, 70(5): 475–481.
- McGraw K J, Adkins-Regan E, Parker R S. 2002a. Anhydrolutein in the zebra finch: a new, metabolically derived carotenoid in birds. *Comparative Biochemistry and Physiology B: Biochemistry & Molecular Biology*, 132(4):811–818.
- McGraw K J, Beebe M D, Hill G E, et al. 2003a. Lutein-based plumage coloration in songbirds is a consequence of selective pigment incorporation in to feathers. *Comparative Biochemistry and Physiology B: Biochemistry & Molecular Biology*, 135(4): 689–696.
- McGraw K J, Gregory A J, Parker R S, et al. 2003b. Diet, plasma carotenoids, and sexual coloration in the zebra finch (*Taeniopygia guttata*). *Auk*, 120(2): 400–410.
- McGraw K J, Hill G E, Parker R S. 2005b. The physiological costs of being colourful: nutritional control of carotenoid utilization in the American goldfinch, *Carduelis tristis*. *Animal Behavior*, 69(3): 653–660.
- McGraw K J, Hill G E, Stradi R, et al. 2001. The influence of carotenoid acquisition and utilization on the maintenance of species-typical plumage pigmentation in male American goldfinches (*Carduelis tristis*) and northern cardinals (*Cardinalis cardinalis*). *Physiological and Biochemical Zoology*, 74(6): 843–852.
- McGraw K J, Hill G E, Stradi R, et al. 2002b. The effect of dietary carotenoid access on sexual dichromatism and plumage pigment composition in the American goldfinch. *Comparative Biochemistry and Physiology B: Biochemistry & Molecular Biology*, 131(2): 261–269.
- McGraw K J, Nogare M C. 2005a. Distribution of unique red feather pigments in parrots. *Biology Letters*, 1(1): 38–43.
- McGraw K J, Safran R J, Evans M R, et al. 2004a. European barn swallows use melanin pigments to color their feathers brown. *Behavioral Ecology*, 15(5): 889–891.
- McGraw K J, Toomey M B, Nolan P M, et al. 2007. A description of unique fluorescent yellow pigments in penguin feathers. *Pigment Cell Research*, 20(4): 301–304.
- McGraw K J, Wakamatsu K. 2004b. Melanin basis of ornamental feather colors in male zebra finches. *Condor*, 106:686–90.
- McGraw K J, Wakamatsu K, Clark A B, et al. 2004c. Red-winged blackbirds *Agelaius phoeniceus* use carotenoid and melanin pigments to color their epaulets. *Journal of Avian Biology*, 35(6): 543–550.
- Mendes-Pinto M M, Lafountain A M, Stoddard M C, et al. 2012. Variation in carotenoid-protein interaction in bird feathers produces novel plumage coloration. *Journal of the Royal Society Interface*, 9(77): 3338–3350.
- Mica Y, Lee G, Chambers S M, et al. 2013. Modeling neural crest induction, melanocyte specification, and disease-related pigmentation defects in hESCs and patient-specific iPSCs. *Cell Reports*, 3(4): 1140–1152.
- Minvielle F, Bed'hom B, Coville J L, et al. 2010. The “silver” Japanese quail and the *MITF* gene: causal mutation, associated traits and homology with the “blue” chicken plumage. *BMC Genetics*, 11(1): 15.
- Mitchell H H. 1962. *Comparative Nutrition of Man and Domestic Animals*. New York: Academic Press.
- Miwa M, Inoue-Murayama M, Aoki H, et al. 2007. Endothelin receptor B2 (EDNRB2) is associated with the panda plumage colour mutation in Japanese quail. *Animal Genetics*, 38(2): 103–108.
- Nadeau N J, Minvielle F, Ito S, et al. 2008. Characterization of Japanese quail yellow as a genomic deletion upstream of the avian homolog of the mammalian *ASIP* (agouti) gene. *Genetics*, 178(2): 777–786.
- Nadeau N J, Mundy N I, Gourichon D, et al. 2007. Association of a single nucleotide substitution in *TYRP1* with roux in Japanese quail (*Coturnix japonica*). *Animal Genetics*, 38(6): 609–613.
- Ong D E, Chytil F. 1976. Changes in levels of cellular retinol- and retinoic-acid-binding proteins of liver and lung during perinatal development of rat. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 73(11): 3976–3978.
- Oribe E, Fukao A, Yoshihara C, et al. 2012. Conserved distal promoter of the agouti signaling protein (*ASIP*) gene controls sexual dichromatism in chickens. *General and Comparative Endocrinology*, 177(2): 231–237.
- Ozeki H, Ito S, Wakamatsu K, et al. 1996. Spectrophotometric

- characterization of eumelanin and pheomelanin in hair. *Pigment Cell Research*, 9(5): 265–270.
- Paxton E H. 2009. The utility of plumage coloration for taxonomic and ecological studies. *The Open Ornithology Journal*, 2(1): 17–23.
- Poelstra J W, Vijay N, Bossu C M, et al. 2014. The genomic landscape underlying phenotypic integrity in the face of gene flow in crows. *Science*, 344(6190):1410–1414.
- Poelstra J W, Vijay N, Hoepfner M P, et al. 2015. Transcriptomics of colour patterning and coloration shifts in crows. *Molecular Ecology*, 24(18):4617–28.
- Pointer M A, Prager M, Andersson S, et al. 2012. A novel method for screening a vertebrate transcriptome for genes involved in carotenoid binding and metabolism. *Molecular Ecology Resources*, 12(1): 149–159.
- Prum R O, LaFountain A M, Berro J, et al. 2012. Molecular diversity, metabolic transformation, and evolution of carotenoid feather pigments in cotingas (Aves: Cotingidae). *Journal of Comparative Physiology B*, 182(8): 1095–1116.
- Roulin A, Ducrest A L. 2013. Genetics of colouration in birds. *Seminars in Cell & Developmental Biology*, 24(6/7): 594–608.
- Schiaffino M V. 2010. Signaling pathways in melanosome biogenesis and pathology. *The International Journal of Biochemistry & Cell Biology*, 42(7): 1094–1104.
- Slominski A, Wortsman J, Plonka P M, et al. 2005. Hair follicle pigmentation. *Journal of Investigative Dermatology*, 124(1): 13–21.
- Stradi R, Celentano G, Rossi E, et al. 1995. Carotenoids in bird plumage: the carotenoid pattern in a series of *Palaearctic Carduelinae*. *Comparative Biochemistry and Physiology B*, 110(1): 131–143.
- Stradi R, Pini E, Celentano G. 2001. The chemical structure of the pigments in *Ara macao* plumage. *Comparative Biochemistry and Physiology B: Biochemistry & Molecular Biology*, 130(1): 57–63.
- Sulaimon S S, Kitchell B E. 2003. The biology of melanocytes. *Veterinary Dermatology*, 14(2): 57–65.
- Tabunoki H, Sugiyama H, Tanaka Y, et al. 2002. Isolation, characterization, and cDNA sequence of a carotenoid binding protein from the silk gland of *Bombyx mori larvae*. *Journal of Biological Chemistry*, 277(35): 32133–32140.
- Thomas D B, McGoverin C M, McGraw K J, et al. 2013. Vibrational spectroscopic analyses of unique yellow feather pigments (spheniscins) in penguins. *Journal of the Royal Society Interface*, 10(83): 20121065.
- Thomas D B, McGraw K J, Butler M W, et al. 2014b. Ancient origins and multiple appearances of carotenoid-pigmented feathers in birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1788): 20140806.
- Thomas D B, McGraw K J, James H F, et al. 2014a. Non-destructive descriptions of carotenoids in feathers using Raman spectroscopy. *Analytical Methods*, 6(5): 1301–1308.
- Thompson A, Land E J, Chedelak M R, et al. 1985. A pulse radiolysis investigation of the oxidation of the melanin precursors 3,4-dihydroxyphenylalanine (dopa) and the cysteinyl dopas. *Biochimica et Biophysica Acta*, 843(1/2): 49–57.
- Thorogood R, Davies N B. 2013. Hawk mimicry and the evolution of polymorphic cuckoos. *Chinese Birds*, 4(1): 39–50.
- Tobin D J. 2011. The cell biology of human hair follicle pigmentation. *Pigment Cell Melanoma Research*, 24(1): 75–88.
- Tobita-Teramoto T, Jang G Y, Kino K, et al. 2000. Autosomal albino chicken mutation (ca/ca) deletes hexanucleotide (-deltaGACTGG817) at a copper-binding site of the tyrosinase gene. *Poultry Science*, 79(1): 46–50.
- Toomey M B, McGraw K J. 2012. Mate choice for a male carotenoid-based ornament is linked to female dietary carotenoid intake and accumulation. *BMC Evolutionary Biology*, 12(1): 3.
- Toral G M, Figuerola J, Negro J J. 2008. Multiple ways to become red: pigment identification in red feathers using spectrometry. *Comparative Biochemistry and Physiology B: Biochemistry & Molecular Biology*, 150(2): 147–152.
- Vaez M, Follett S A, Bed'hom B, et al. 2008. A single point-mutation within the melanophilin gene causes the lavender plumage colour dilution phenotype in the chicken. *BMC Genetics*, 9(2):7.
- Vershinin A. 1999. Biological functions of carotenoids—Diversity and evolution. *Biofactors*, 10(2/3): 99–104.
- Wakamatsu K, Ito S, Rees J L. 2002a. The usefulness of 4-amino-3-hydroxyphenylalanine as a specific marker of

- pheomelanin. *Pigment Cell Research*, 15(3): 225–232.
- Wakamatsu K, Ito S. 2002b. Advanced chemical methods in melanin determination. *Pigment Cell Research*, 15 (3), 174–183.
- Wakamatsu K, Ohtara K, Ito S. 2009. Chemical analysis of late stages of pheomelanogenesis: conversion of dihydrobenzothiazine to a benzothiazole structure. *Pigment Cell Melanoma Research*, 22(4): 474–486.
- Walker W P, Gunn T M. 2010. Shades of meaning: the pigment-type switching system as a tool for discovery. *Pigment Cell & Melanoma Research*, 23(4): 485–495.
- Walsh N, Dale J, McGraw K J, et al. 2012. Candidate genes for carotenoid coloration in vertebrates and their expression profiles in the carotenoid-containing plumage and bill of a wild bird. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279 (1726): 58–66.
- Wasmeier C, Hume A N, Bolasco G, et al. 2008. Melanosomes at a glance. *Journal of Cell Science*, 121(24): 3995–3999.
- Williams A W, Boileau T W, Erdman J W Jr. 1998. Factors influencing the uptake and absorption of carotenoids. *Proceedings of the Society for Experimental Biology and Medicine*, 218(2): 106–108.
- Yemelyanov A Y, Katz N B, Bernstein P S. 2001. Ligand-binding characterization of xanthophyll carotenoids to solubilized membrane proteins derived from human retina. *Experimental Eye Research*, 72(4): 381–392.
- Yim K J, Kwon J, Cha I T, et al. 2015. Occurrence of viable, red-pigmented haloarchaea in the plumage of captive flamingoes. *Scientific Reports*, 10(5):16425.
- Yu M, Yue Z, Wu P, et al. 2004. The developmental biology of feather follicles. *International Journal of Developmental Biology*, 48(2/3): 181–191.
- Zhang F, Kearns S L, Orr P J, et al. 2010. Fossilized melanosomes and the colour of Cretaceous dinosaurs and birds. *Nature*, 463(7284): 1075–1078.
- Zhang J, Liu F, Cao J, et al. 2015. Skin transcriptome profiles associated with skin color in chickens. *PLoS One*, 10(6): e0127301.
- 惠伯棣. 2005. 类胡萝卜素化学及生物化学. 北京: 中国轻工业出版社, 68–198.
- 江燕琼, 唐思贤, 丁志锋, 等. 2008. 棕背伯劳羽色多态现象探讨. *动物学研究*, 29(1): 99–102.
- 靳青, 毕宇霖, 刘晓牧, 等. 2014. 类胡萝卜素代谢及功能研究进展. *动物营养学报*, 26(12): 3561–3571.
- 杨灿朝, 蔡燕, 梁伟. 2011. 黄喉鹀的羽色与雄鸟质量相关性分析. *四川动物*, 30(1): 1–5.
- 杨灿朝, 梁伟. 2013. 通过光谱与视觉模型研究动物体色. *动物学研究*, 34(6): 564–573.
- 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.
- 郑光美. 2012. 鸟类学. 北京: 北京师范大学出版社, 9–24.