# 昆虫色素研究进展*

孙明霞[1**] 殷海玮[2] 王京霞[3***] 梁爱萍[1, 4***]

（1. 中国科学院动物研究所，中国科学院动物进化与系统学重点实验室，北京 100101；2. 上海复享光学股份有限公司，上海 200433；3. 中国科学院理化技术研究所，仿生智能界面实验室，北京 100190；4. 中国科学院大学生命科学院，北京 100049）

**摘 要** 昆虫体表具有丰富的色彩，这一优势有助于其更有效地实现性别识别、伪装警戒、趋敌避害等功能。相对于微纳米结构对昆虫体表色彩效应影响的研究，昆虫色素的研究相对较弱，而且一些已知的色素在成色机制中的作用也不是特别清楚。本文对昆虫色素的种类、存在部位、理化性质、部分目（11 目 300 多种昆虫）中的色素、生物合成途径等进行了概述；对目前昆虫色素研究中存在的问题提出了可能的解决办法，并对昆虫色素的应用现状、研究意义及可能的仿生应用进行了总结和展望。

**关键词** 昆虫；色素；研究进展；色彩效应；仿生应用

## Progress in research on insect pigments

SUN Ming-Xia[1**] YIN Hai-Wei[2] WANG Jing-Xia[3***] LIANG Ai-Ping[1, 4***]

(1. Key Laboratory of the Zoological Systematics and Evolution, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China; 2. Shanghai Ideaoptics Corporation, Shanghai 200433, China; 3. Laboratory of Bioinspired-Smart Interface Sciences, Technical Institute of Physics and Chemistry, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100190, China; 4. College of Life Sciences, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

**Abstract** The insect cuticle has rich coloration which contributes to multiple functions such as gender recognition, camouflage, aposematism and prey avoidance. In contrast to the comparatively limited study of pigments, there has been considerable progress in research on the importance of microstructure on the optical effect of insect cuticle. Furthermore, the concrete contribution of some known pigments to insect colour mechanism remains unclear. This article categorizes insect pigments, describes where they exist and their physical and chemical properties. Pigments are distributed in more than 300 insect species in 10 orders. Biosynthetic pathways are outlined based on the published literature. Possible solutions to existing problems in research on insect pigments are proposed. Additionally, the current application, significance and possible bionics of insect pigments are summarized and assessed.

**Key words** insect cuticle; pigment; optical effect; research progress; bionic application

昆虫是自然界中数量庞大的动物类群，其体表具有丰富多彩的颜色，从红色到紫色，几乎覆盖了整个可见光波段，甚至囊括了我们人类肉眼看不到的紫外及红外波段。造成这种现象的原因除了昆虫体壁表面和内部的微观结构外，一个重要的因素就是昆虫色素。相对于对前者的研究而言，对昆虫色素的研究较少，特别是国内在该领域的研究甚少。

昆虫体表色素通常在表皮细胞合成，或在被修饰的表皮细胞中发现（Nijhout，1997），但是大多数情况会在体表骨化的过程中合并到外骨骼（Hopkins and Kramer，1992）。昆虫表皮（Cuticle）内或皮细胞层（Epidermis）下方各种色素分子是造成体壁成色的原因之一。这些色素分子具有高度共轭双键或者 π 电子系统，共轭分子是强有力的发色团，整个共振系统里的共价电子是自由共

*资助项目 Supported projects：国家自然科学基金委面上项目（31772513）

**第一作者 First author，E-mail：sunmx@ioz.ac.cn

***共同通讯作者 Co-corresponding authors，E-mail：liangap@ioz.ac.cn；jingxiawang@mail.ipc.ac.cn

收稿日期 Received：2019-01-25；接受日期 Accepted：2019-04-05

享的，这使得它们很容易吸收入射的太阳电磁能，仅用很小的能量就可以激发电子从基态到激发态的转化（Streitwieser and Heathcock，1985），从而发出亮丽的颜色（Needham，1974）。色素分子的性质决定了其吸收光的波长，如粉蝶白色鳞片中的无色喋呤是一种纯粹的紫外吸收色素，黄色、橘色、红色鳞片中的黄喋呤或次黄喋呤是紫外光或蓝光的吸收色素。如果表皮是透明的，显示的则是脂肪体和血淋巴的颜色（Shamim *et al.*，2014）。

## 1　昆虫色素的种类

根据现有的文献资料统计，昆虫中共有 9 大类色素，且均为天然色素。按照其来源可分为（1）昆虫自身合成的色素，包括黑色素（Melanin）、喋呤（Pterin）、眼色素（Ommochrome）、胆色素（Bilin）、凤蝶色素（Papiliochrome）、蒽醌类色素（Anthraquinone）、蚜色素（Aphin）；（2）从植物中摄取的色素，有类胡萝卜素（Carotenoid）以及类黄酮（Flavonoid）等。根据其在不同溶液中的溶解性，可分为水溶性和脂溶性色素。根据其产生的不同颜色，可分为黑色、红色、橙色、黄色、绿色和蓝色色素。

在不同的昆虫色素中包含了不同的种类。如黑色素包含了真黑素（Eumelanin）和褐黑素（Pheomelanin）（Nicolaus，1968；Swan，1974；Blois，1978）。

喋呤包括喋呤（Pterin）、无色喋呤（Leucopterin）、黄喋呤（Xanthopterin）、异黄喋呤（Isoxanthopterin）、生物喋呤（Biopterin）、新喋呤（Neopterin）、墨喋呤（Sepiapterin）、红喋呤（Erythropterin）、红点喋呤（Crocepterin）、新果蝇喋呤（Neodropterin）、果蝇喋呤（Drosopterin）、异果蝇喋呤（Isodropterin）、金果蝇喋呤（Aurodrosopterin）及其衍生物（Purrmann，1945；Purrmann and Eulitz，1948；Albert，1954；Bel *et al.*，1997；Krajíček *et al.*，2014）。

眼色素可以分为 2 个亚类，暗眼色素（Ommin，等同于 Ommine）和淡眼色素（Ommatin，等同于 Ommatine）（Becker，1942；Linzen，1974）。典型的淡眼色素包括眼黄素（Xanthommatin）及其还原态，如二氢或氢-眼黄素（Dihydro-or “hydro-” xanthommatin）（Butenandt and Neubert，1955）、眼红素（二氢-眼黄素-O-*β*-D-葡萄糖，Dihydro-xanthommatin-O-*β*-D-glucoside）、眼色素 D（二氢-硫酸眼黄素，Dihydro-xanthommatin sulfate），通常呈现红色，在碱中不稳定（Butenandt，1957）；暗眼色素如暗眼色素 A，通常呈紫罗兰色到紫色，在碱中相对稳定（Linzen，1974）。淡眼色素分子量低，暗眼色素的分子量较高（Casas and Théry，2009）。

胆色素由红褐色的胆红素和青绿色的胆绿素组成。胆绿素是由胆红素的氧化而形成的，是来源于血红蛋白或者叶绿素的卟啉的代谢物（Chinzei *et al.*，1990）。在已发现的 3 种昆虫胆色素中，福翠凤蝶胆色素（Phorcabilin）和青凤蝶胆色素（Sarpedobilin）是蝶蓝素（Pterobilin）代谢的产物（Hackman，1952；Barbier，1990）。

凤蝶色素是鳞翅目凤蝶科特有的色素，目前被分离出来的凤蝶色素主要有 4 种，凤蝶色素 II、III、R、M（Umebachi，1978，1985）。凤蝶色素 II、III（Umebachi，1959，1977a，1977b）含有 2 个主要成分（凤蝶色素 IIa、IIb）和 2 个次要成分（IIIa 和 IIIb）（Umebachi，1985）。

蒽醌类色素存在于蚧总科昆虫中，主要有 3 种，胭脂虫粉（Kemes）、虫胶（Lac）、胭脂虫红（Cochineal）(Shahid-ul-Islam and Mohammad，2017)。紫胶虫体色中至少含有 6 种不同的成分，其主要成分紫胶酸（Laccaic acid）A 和 B 含量较高（Pandhare *et al.*，1966，1967，1969；Burwood *et al.*，1967；Bhide *et al.*，1969；Oka *et al.*，1998a，1998b），次要成分紫胶酸 C、D、E 和 F 的含量较低（Mehandale *et al.*，1968；Rama Rao *et al.*，1968；Hu *et al.*，1997）。

蚜色素只存在于蚜虫中，在其他昆虫中没有被发现。蚜色素是萘醌二聚体，除了 2 种最重要的原蚜色素-*fb* 和原蚜色素-*sl* 外，还包含了黄色的蚜黄素（Xanthoaphin）、橙色的蚜金素（Chrysoaphin）、红色的蚜红素（Erythroaphin）、呋喃蚜色素（Furanaphin）及最近分离出来的指管蚜色素（Uroleuconaphin）等（Duewell *et al.*，1948，1950；Cameron *et al.*，1964；Bowie *et al.*，

1966；Horikawa *et al.*，2004，2006，2008）。

类胡萝卜素是昆虫从食物中汲取的色素。在昆虫中发现了一些胡萝卜素及其衍生物，如番茄红素（Lycopene）、β-胡萝卜素（β-carotene）、玉米黄素（Zeaxanthin）、紫黄素（Violaxanthin）、虾青素（Astaxanthin）、叶黄素（Xanthophyll）等（Hackman，1952；Moran and Jarvik，2010）。

类黄酮是一大类植物源次生代谢物，昆虫中发现的槲皮素（Quercetin）和花青素（Anthocyanidins）都属于类黄酮（Marais *et al.*，2006）。

## 2 昆虫色素存在的部位

昆虫的 9 大类色素存在于 11 目 300 多种昆虫的卵、幼虫/若虫、蛹、成虫等不同虫态（Hackman，1952；Feltwell and Rothschild，1974；Bois-Choussy and Barbier，1977；Rothschild and Mummery，1985；Sehringer and Kayser，2006），存在于昆虫的触角、单眼、复眼、翅膀、体壁、脂肪体、血淋巴、马氏管、神经节等不同部位（Ajami and Riddiford，1971；Chinzei *et al.*，1990；Melber and Schmidt，1994；Wijnen *et al.*，2007）。这些色素在不同种、不同个体、不同部位及不同生活史阶段变化均很大（Kayser，1982；Plotkin *et al.*，2009；García *et al.*，2016）。

## 3 昆虫色素的理化性质

昆虫色素的研究，需先将其从昆虫体分离出来。而色素的分离需要考虑所要提取的色素的理化性质如色素的溶解性、荧光性及光学特性等，然后选择提取、分离和纯化的方法及其相关的仪器，将得到的实验数据与已有标样或合成物质比对来确定色素种类。

### 3.1 色素的溶解性

昆虫色素或水溶性或脂溶性，其中水溶性的昆虫色素包括凤蝶色素、类黄酮花青素，它们也可以溶于有机溶剂以及强酸强碱（Kayser，1985；Umebachi，1975；Burghardt *et al.*，2001）。喋呤在水中的溶解性差，不溶于非极性有机溶剂，但溶于强酸强碱（Blau and Thöny，2008；Hevener *et al.*，2010）。眼色素中除了紫红眼色素（Rhodommatin）是水溶性的（Nijhout，1997），其他的均可溶于酸化甲醇（Linzen，1974；Nijhout and Koch，1991）。类胡萝卜素是一种重要的脂溶性色素（Goodwin，1986）。蒽醌类色素在水中的溶解性差，但可以溶于热的有机溶剂（Singh *et al.*，2018）。蚜色素中二萘嵌苯（Perylene）、原蚜色素（Protoaphin）是水溶性的，但蚜黄素是脂溶性的（Duewell *et al.*，1948，1950；Cameron *et al.*，1964；Bowie *et al.*，1966）。黑色素既不溶于水也不溶于脂（Blois，1978）。胆色素可溶于酸化甲醇或乙醇（Bois-Choussy *et al.*，1973）。

色素的溶解性可以判断色素的类别。首先，类胡萝卜素通过酸化吡啶法来确定其是否存在，其他色素（包括黑色素、喋呤、类黄酮、眼色素等）通过差别提取测试法进行区分。眼色素和喋呤因不溶于甲醇而很容易排除，喋呤和类黄酮溶于强酸，并出现在溶液基部，类黄酮也溶于中性有机溶液如甲醇，而眼色素溶于酸性醇类（Fabricant *et al.*，2013）。

### 3.2 色素的荧光性

将未做任何处理的样品与上清液放在紫外光短波（254 nm）和长波（366 nm）下看是否有荧光出现，喋呤和嘌呤的衍生物、凤蝶色素、类黄酮具有荧光反应，而黑色素、眼色素、类胡萝卜素没有荧光反应（Fox，1976；Kayser，1985；Umebachi，1985）。因此，除了溶解性，昆虫色素的荧光性也可作为判断色素类别的依据。

### 3.3 昆虫色素的光谱特性

紫外-可见吸收光谱也可用来判断色素的类别。眼色素在近紫外、紫色、蓝色或绿色光波处具有强的吸收峰（Lindstedt *et al.*，2010），眼黄素大约在 240、370、480 nm 处有吸收峰（Butenandt and Schäfer，1962）。黑色素在所有的可见和紫外波段都具有很强的吸收率，在短波段的吸收率更强，从而使反射光谱从紫外光到长波波段呈缓慢单一的增强趋势（Sarna and Sealy，1984）。类黄酮总的特征是在远紫外光下吸收最强，在甲醇中最大吸收波长为 281 nm，在 234 nm

和 311 nm 处具有双肩峰（Mabry *et al.*，1970）。类胡萝卜素在中波波段（450-550 nm）的吸收峰最强，但是在紫外波段（300-400 nm）吸收率很低，从而导致含有类胡萝卜素的体壁结构的紫外反射光谱很特别（Andersson and Prager，2006）。胆色素的含量通过测量提取物在 670 nm 处的消光来测定（Lemberg and Legge，1949）。

## 4　昆虫色素在部分目中的分布

根据现有文献统计，目前共有 11 目 73 科 300 多种昆虫的色素被研究。含有类胡萝卜素的昆虫最多，有 98 种，主要为鳞翅目昆虫，占含有该色素昆虫总数的 60%，鞘翅目和直翅目昆虫分别占 14%和 10%，蜻目、半翅目及脉翅目和螳螂目昆虫所占比例均不超过 10%（图 1：A）。

含有喋呤的昆虫次之，有 59 种，在含有该色素昆虫总数中，鳞翅目和半翅目昆虫为主要类群，共占 85%；膜翅目、鞘翅目、直翅目及双翅目昆虫均较少，分别占 7%、3%、3%及 2%（图 1：B）。

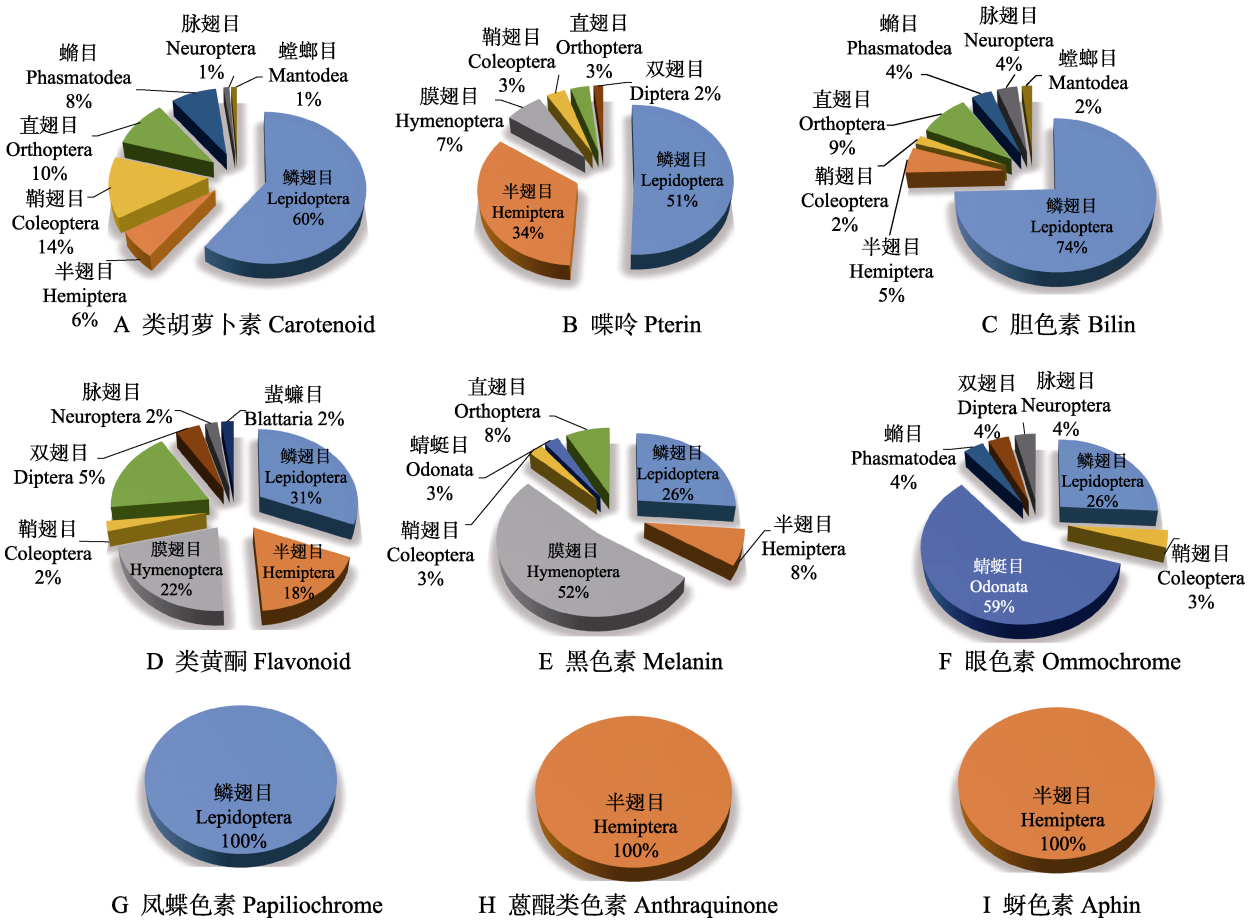


**图 1　9 类色素在昆虫 11 个目中的分布**

**Fig. 1　Distribution of nine kinds of pigments in eleven insect orders**

含有胆色素的昆虫也较多，有 55 种，主要为鳞翅目昆虫，占含有该色素昆虫总数的 74%；其他 6 个目包括直翅目、半翅目、脉翅目、蜻目、鞘翅目、螳螂目，共占 26%（图 1：C）。

含有类黄酮的昆虫有 45 种，主要为鳞翅目、膜翅目、半翅目、直翅目昆虫，分别占含有该色素昆虫总数的 31%、22%、18%、18%；其他 4 个目双翅目、鞘翅目、脉翅目、蜚蠊目共占 11%（图 1：D）。

含有黑色素的昆虫有 38 种，主要为膜翅目和鳞翅目昆虫，分别占 52%和 26%；半翅目、直翅目、鞘翅目、蜻蜓目昆虫共占 22%（图 1：E）。

含有眼色素的昆虫有 27 种，主要为蜻蜓目和鳞翅目昆虫，分别占 59%和 26%；其他 3 个目蝽目、双翅目、脉翅目各占 4%，鞘翅目昆虫略少，占 3%（图 1：F）。

另外 3 种特有色素仅存在于相关科的昆虫中，如凤蝶色素仅存在于鳞翅目凤蝶科中（图 1：G），蒽醌类色素仅存在于半翅目蚧壳虫中（图 1：H），蚜色素仅存在于半翅目蚜虫中（图 1：I）。

## 5 昆虫色素的生物合成途径

昆虫色素的生物合成是由一系列复杂的酶、通路和基因控制的。黑色素、眼色素、胆色素、分别来源于不同的氨基酸前体酪氨酸、色氨酸和甘氨酸。喋呤来源于三磷酸鸟苷（GTP），作为辅因子参与眼色素的合成，与眼色素结合存在于小眼的色素细胞中，对于两者来说都是趋同进化的例子。凤蝶色素是通过酪氨酸和色氨酸 2 种基本氨基酸合成的。蒽醌类色素和蚜色素是通过线性聚酮化合物（Polyketides）经一系列简单的羧酸代谢物连续缩合环化得到的。从植物中汲取的类胡萝卜素由植物中的苯基丙氨酸聚合而成，花青素由两个异戊二烯单体聚合而成（Shamim *et al.*，2014）。目前，色素改变体色的机制研究主要包括色素的合成、降解、位置及聚集四个方面，色斑形成的分子基础及基因控制是研究的热点。

## 6 昆虫色素研究中存在的问题及可能的解决办法

尽管关于昆虫色素的研究始于一百多年前（Hollande，1913），研究的昆虫种类已有 300 多种，色素的种类也比较丰富，含有 9 大类色素。但仍有一些客观的问题存在，如昆虫个体色素含量低，提取色素样本需求量大，色素含量数据缺乏，研究的昆虫种类少，色素研究不够系统，功能研究不足等，如不寻求解决这些问题的办法，必然会制约该研究方向及相关研究领域的长远发展。

### 6.1 色素含量低

昆虫个体中色素的含量很低，仅为微克数量级。如鳞翅目蛱蝶科荨麻蛱蝶 *Aglais urticae* 幼虫中存在 6 种类胡萝卜素，分别为 *β*-胡萝卜素、5，6-单环氧-*β*-胡萝卜素、紫黄素、叶黄素、玉米黄素、新黄素，在 12 个幼虫中的总含量分别为 135.47、77.17、64.00、376.56、57.05、64.37 μg/g；在其蛹内含有其中的 4 种，不含紫黄素和新黄素，在 12 个蛹中的总含量分别为 116.70、67.11、89.86、65.43 μg/g（Feltwell and Rothschild，1974）。凤蝶科福翠凤蝶 *Papilio phorcas* 成虫中类胡萝卜素的含量为 5.01 μg/头，青凤蝶日本亚种 *Graphium sarpedon nipponum* 蛹中叶黄素的含量为 8.07 μg/头，金凤蝶欧洲亚种 *Papilio machaon gorganus* 蛹中 3 种类胡萝卜素的总含量为 27.6 μg/头，箭纹贝凤蝶 *Battus philenor* 褐色蛹、绿色蛹及成虫中 4 种类胡萝卜素的总含量分别为 62.9、85.0、81.2 μg/头。粉蝶科欧洲粉蝶 *Pieris brassicae* 的 150 个蛹中类胡萝卜素的含量为 3.23-9.77 μg/g（Rothschild and Mummery，1985）。

半翅目蚜科柳瘤大蚜 *Tuberolachnus salignus* 中的 3 种色素（原蚜色素-*sl*，蚜红素，蚜黄素）的含量可达其体重的 2%（Johnson *et al.*，1951）。胭蚧科的雌性墨西哥胭蚧 *Dactylopius coccus* 胭脂虫红的含量为 1 kg/155 000 头（Nejad and Nejad，2013）。

膜翅目叶蜂科的 7 种幼虫血淋巴中类黄铜的总含量变化较大，斯氏毛锤角叶蜂 *Trichiosoma scalesii* 的含量最低，为 0.6 mg/mL；桦绿突瓣叶蜂 *Nematus viridis* 的含量最高，为 12.3 mg/mL（Vihakas *et al.*，2010）。松叶蜂科欧洲新松叶蜂 *Neodiprion sertifer* 幼虫血淋巴中 4 种类黄酮的总含量为 3.7 mg/mL（Vihakas *et al.*，2012）。

直翅目蝗科非洲飞蝗 *Locusta migratoria migratorioides* 翅和复眼中均含有 *β*-胡萝卜素和虾青素，翅中的含量分别为 13.9 μg/g、7.45 μg/g，2 种色素在一对翅中的含量分别为 0.025 5 μg 和 0.356 μg，在一对复眼中的含量分别为 0.130 μg 和 0.048 μg（Goodwin and Srisukh，1948，1949；Goodwin，1949）。而沙漠蝗 *Schistocerca gregaria* 翅中 *β*-胡萝卜素的含量为 5.1 μg/g，虾青素的含

量为 10.4 μg/g，一对翅中 2 种色素的含量为 0.0255 μg 和 0.356 μg；一对复眼中 *β*-胡萝卜素的含量为 0.130 μg，虾青素的含量为 0.048 μg（Goodwin and Srisukh，1948，1949；Goodwin，1949）。

鞘翅目瓢甲科异色瓢虫 *Harmonia axyridis* 鞘翅中的黑色素含量为（1.64±0.42）mg/g（Bezzerides *et al.*，2007）。叶甲科马铃薯甲虫 *Leptinotarsa decemlineata* 卵、幼虫、成虫中均含有胡萝卜素，淋巴（Lymph）中的胡萝卜素含量很高，为 13.6 mg/100 mL（Palmer and Knight，1924）。

脉翅目草蛉科普通草蛉 *Chrysopa carnea* 的绿色色素是胆绿素 IXα，褐色色素是眼黄素，2 种色素在绿色个体中含量分别为 $2.0\times10^{-9}$ mol·$L^{-1}$/15 头和 $3.1\times10^{-9}$ mol·$L^{-1}$/15 头，在绿褐色个体中含量分别为 $0.9\times10^{-9}$ mol·$L^{-1}$/15 头、$5.0\times10^{-9}$ mol·$L^{-1}$/15 头，在褐色个体中含量分别为 $0.6\times10^{-9}$ mol·$L^{-1}$/15 头、$6.1\times10^{-9}$ mol·$L^{-1}$/15 头（Rüdiger and Klose，1970）。

蜚蠊目蜚蠊科美洲大蠊 *Periplaneta americana* 马氏管中存在核黄素的含量为 33-50 μg/g（Metcalf，1943）。

### 6.2　样本需求量大

因昆虫个体色素含量很低，所以提取色素需要的样本量很大。如为了提取类黄铜，使用了 400 头加勒白眼蝶 *Melanargia galathea*（Morris and Thomson，1963）、600 头潘非珍眼蝶 *Coenonympha pamphilus*（Morris and Thomson，1964）、800 多头眼灰蝶 *Polyommatus icarus*（Feltwell and Valadon，1970）标本，但关于每头蝴蝶的类黄酮含量却知之甚少。从雌性墨西哥胭蚧 *Dactylopius coccus* 中获得 1 kg 的胭脂虫红则需要 155 000 头（Nejad and Nejad，2013）。

可见，为了满足测试需求，需要的标本数量是巨大的，而现实中很多标本达不到这个数量要求。为了解决这个问题，可尝试应用一些高效的仪器，如高效液相色谱、毛细电泳等，因其具有对测试样品需求量小的优点，可以弥补色素含量低的不足。

### 6.3　色素含量数据缺乏

目前仅有 7 目 50 多种昆虫色素的含量被报道（如前述），而且大多是关于类胡萝卜素含量的数据（Rothschild and Mummery，1985），且仅在一篇文章中就涉及到鳞翅目的 38 种昆虫（Feltwell and Rothschild，1974）。而大部分文献中仅仅确定了色素类别，最近的研究中测定了一些色素如类黄酮（Vihakas *et al.*，2010）、黑色素（García *et al.*，2016；Polidori *et al.*，2017）的具体种类，但色素含量的数据仍然比较匮乏，且在已有的昆虫色素含量的数据中，不同类群的测试方法各异，计量单位也不统一，因而没有可比性。

另外，色素含量的数据匮乏的根本原因主要是昆虫色素微克数量级的含量，提取难度大，标本需求量大。色素存在的具体部位仅仅通过宏观色斑来判断其位置存在缺陷，因为同一种色素若含量不同可能形成不同的颜色，而不同色素也有可能形成同一种颜色，而色斑的形成受多种因素的影响，如光照（Kato *et al.*，1989）、温度（Brakefield *et al.*，1998）、湿度（Brakefield *et al.*，1998）、激素（Brakefield *et al.*，1998；Futahashi and Fujiwara，2008）等。若将昆虫整体作为样本来统计，会导致色素含量的降低。因此确定色素分布的部位及取样的大小都会决定色素含量的高低。

因此，色素含量的科学统计方法及其意义值得进一步商榷。如在色素提取的过程中，有的色素种类在不同的实验条件下是可以相互转化的，从一种色素转化成另一种色素，如 3 种胆色素（Hackman，1952；Barbier，1990）、蚜黄素与蚜金素（Johnson *et al.*，1956）、眼色素的氧化还原态（Futahashi *et al.*，2012）等。一些色素会因采集地的不同而有差别，如普蓝眼灰蝶 *Polyommatus icarus*，来自英国的标本中含有 5 种类胡萝卜素，而来自法国的标本中含有 6 种类胡萝卜素（Feltwell and Valadon，1970）。

### 6.4　色素研究的昆虫种类较少

据现有文献统计，仅有鳞翅目（143 种）和

半翅目（57 种）昆虫的色素研究的较多。而其他目中，或是被研究的昆虫种类较少，或是被研究的色素种类单一。如膜翅目中 32 种昆虫中仅发现了 3 种色素，同样蜻蜓目中 17 种昆虫中仅含有 2 种色素；而其他目如鳞目（8 种）、双翅目（2 种）、脉翅目（3 种）（Okay，1947）、螳螂目（1 种）（Okay，1945）、蜚蠊目（1 种）（Metcalf，1943）中色素研究的昆虫种类极少，而且相关的研究停滞不前，仅有一两篇早期的文献可供参考。因此，应该加大研究的昆虫种类，特别是一些没有被研究的其他目昆虫。

另外，色素种类的研究也有扩展的空间，早期的研究仅知色素类别，具体种类未知。造成这方面研究不足的原因，一方面是早期对色素理化性质的不了解，另一方面是早期实验仪器的限制。到 20 世纪 80 年代左右就有一些色素的种类逐渐被报道，而最近一些新的仪器和方法的使用，可以更加全面的确定色素的种类，甚至空间结构。如天然黑色素的来源多样性和复杂性，目前尚无标准的提纯方法，这也影响了对于它们的鉴别和判断，最近使用拉曼光谱可以很好的解决黑色素种类鉴定的问题，且该法已经被用来分析膜翅目昆虫体壁和毛体中黑色素的种类（García *et al.*，2016）。

### 6.5 昆虫色素的功能研究不足

昆虫色素的功能在体表色彩方面的贡献研究的较多，而在其他方面，特别是其功能方面的研究不足。黑色素可以产生黑色、褐色、灰色、栗色、浅黄色，喋呤可以产生白色、黄色、红色、荧光蓝，眼色素可以产生褐色、黄色、红色、黑色，胆色素可以产生蓝色，凤蝶色素可以产生黄色、红色、白色，类胡萝卜素可以产生橙色、黄色、红色、蓝色，类黄酮可以产生奶油色或黄色，而红色、紫色、蓝色取决于 pH 值。通常，靓丽的颜色会与黑色一起形成警戒色，其在生态方面具有多重重要的功能（Poulton，1890；Gunn，1998；Wilson *et al.*，2001；Ruxton *et al.*，2004；Friman *et al.*，2009；Lindstedt *et al.*，2009，2010；Heath *et al.*，2013）。

除了体色方面的作用，黑色素有助于热调控（Gunn，1998），提高免疫，可以更好的抵抗病原体的侵袭（Wilson *et al.*，2001；Friman *et al.*，2009），保护个体免受紫外线的伤害（Gunn，1998）。眼色素还是视觉色素，具有筛选功能，可以去掉杂闪光，有助于清除过量的色氨酸避免毒性（Karlson，1996；Chapman，2013）。胭脂虫红在食物配方及各种色调中性质稳定，具有抗过敏和抗癌的作用（Dufossé，2014）。另据报道，昆虫体表喋啶具有排泄的功能（Harmsen，1966）。类胡萝卜素还具有视觉、滞育、光周期、抗氧化及性选择和信号交流的作用（Kayser，1985；Burton，1989；Heath *et al.*，2013）。类黄酮还具有清除自由基和免疫的功能（Kayser，1985；Burton，1989）。但这些功能均未见详细的实验数据报道。

## 7 昆虫色素的应用现状

关于色素应用的领域，对微生物色素（Venil *et al.*，2013；Rao *et al.*，2017；Johansen *et al.*，2017）和植物色素（Zhou and Tang，2016）研究的较多，可应用于食品、纺织品、材料、化妆品、医药保健等行业。而昆虫色素，只有介壳虫中的蒽醌类色素的实际应用研究较多，而其他昆虫色素的应用则相对较少，或几乎没有。

### 7.1 昆虫色素在生物制剂领域的应用

来自胭蚧属昆虫 *Dactylopius* spp.的胭脂虫红可以作为生物制剂。一个比较突出的进展是关于胭脂虫血淋巴酶和免疫方面的研究，因其不破坏微生物，因此可以应用于新型经济，如死后的残留物收集起来可以生产生物柴油、沼气（Biodiesel and biogas）及生物质等（Portillo，2013）。

### 7.2 昆虫色素在食品行业的应用

昆虫色素还可以应用到食品行业。如胭脂虫提取物蒽醌类化合物属于食物色素家族，在欧盟、美国和日本等均作为了食品添加剂（Shahid *et al.*，2013），可用于冰激凌、酸奶、果汁饮料、糖果、酒精饮料、肉制品等着色（JFAEC，2004）。如大多数加工后的樱桃仍具有鲜艳的红色外观，

便是通过人工添加胭脂虫红色素得到的（Siva，2007）。但如果这些色素提取不纯，会引起人的过敏反应，甚至休克，也会引起一些素食者的反对，而且价格昂贵（Dufossé，2014）。

### 7.3　昆虫色素在材料领域的应用

在材料领域，紫胶虫 *Kerria lacca* 所产生的紫胶可以作为粘附和填充材料。紫胶基的复合物可以提高碳纳米管和碳纤维的强度，纯紫胶加固的碳纳米管和碳纤维粘附性更好一些（Singh *et al.*，2018）。胭脂虫红还可作为感光剂，应用于太阳能电池，转化能效低于 1%，但其提纯技术仍有提高的空间（Castillo，2016）。

### 7.4　昆虫色素在医药行业的应用

昆虫色素还可应用于医药行业，如墨西哥胭蚧整个身体可作为鼻塞和耳朵疼痛的治疗药物，其主要提取物胭脂红酸作为抗坏血酸可强力清除自由基（Seabrooks and Hu，2017）。

### 7.5　昆虫色素在法医领域的应用

昆虫色素喋啶可应用于法医领域。双翅目丽蝇头部喋啶的含量可以估计成虫的年龄，从而可以更精确的应用于室内复原场景，这是法医鉴定中重要的组成部分（Cammack *et al.*，2017）。

### 7.6　昆虫色素在其他领域的应用

紫胶色素可以应用于涂层（木材涂料）、皮肤化妆品、装饰镶嵌材料、丝绸等纺织品的染料（王卫国等，2015）等；还可以作为粘合剂将云母粘合成云母板，紫胶和河沙混合后可粘结金属制品（Singh *et al.*，2018）。

## 8　昆虫色素的研究意义及仿生应用展望

对昆虫色素的研究，在分类进化方面，有助于理解表型进化和发育生物学，深入研究色素多样性进化基因可揭示昆虫色素发育机制。在进化的过程中，昆虫色素和它们不同的方面已经相互独立进化。表征第二性征中色素的化学性质有利于重建色素在成本收益使用相关的进化，为因生物变化或进化历史可能导致的不同物种提供证据。

对动物色彩产生和感知的基础研究，可以为新材料设计（如化妆品、纺织品、涂料、光学涂层、安全标签）及新技术（如照相机、传感器、光学器件、机器人、生物医学移植）带来突破。揭示生物色彩的基本原理、理解动物色彩的功能和进化，可以给予体育时尚、军事伪装、野生动物管理等启发（Caro *et al.*，2017）。

自然色素更安全可靠，毒副作用小，对其研究具有更广阔的应用前景。色素在生物光学效应中的作用也是一个研究的新热点。生物利用其华丽的外衣可以达到个体识别、伪装避敌（Kertész *et al.*，2006；Michielsen *et al.*，2010）、交配繁殖（Kemp，2007）等多种功能，同样在现实生活中也可为人类的健康生存发展提供有益的启迪发挥引领作用，逐步实现从生物光学到技术工程系统中光学或光晶材料以及显微光学器件的功能转化。就其可能的应用方向及前景方面，可以一起与结构色考虑，应用于彩色显示器、许多光学有效组件、生物和化学传感器、智能色彩感应（Lu *et al.*, 2016）以及油漆和涂料的制造（Kim *et al.*, 2009）、服装生产（蜡染）（Zhu *et al.*, 2007）等领域。

## 参考文献 (References)


Ajami AM, Riddiford LM, 1971. Purification and characterization of an ommochrome-protein from the eyes of saturniid moths. *Biochemistry*, 10(8): 1455–1460.

Albert A, 1954. The pteridines. *Fortschritte der Chemie Organischer Naturstoffe*, 11: 350–403.

Andersson S, Prager M, 2006. Quantifying Colors. Bird Coloration. Volume I: Mechanisms and Measurements. Cambridge, MA: Harvard University Press. 41–89.

Barbier M, 1990. A new sarpedobilin-containing butterfly *Papilio graphium stresemani stresemani* and its bioecological situation within the species. *Journal of Chemical Ecology*, 16(3): 743–748.

Becker E, 1942. Über Eigenschaften, Verbreitung und die genetisch-entwicklung-sphysiologische Bedeutung der Pigmente der Ommatinn-und Ommingruppe (Ommochrome) bei den Arthropoden. *Zeitschrift für Induktive Abstammungs-und Vererbungslehre*, 80(1): 157–204.

Bel Y, Porcar M, Socha R, Němec V, Ferré J, 1997. Analysis of

pteridines in *Pyrrhocoris apterus* (L.) (Heteroptera, Pyrrhocoridae) during development and in body-color mutants. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 34: 83–98.

Bezzerides AL, McGraw KJ, Parker RS, Husseini J, 2007. Elytra color as a signal of chemical defense in the Asian ladybird beetle *Harmonia axyridis*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 61(9): 1401–1408.

Bhide NS, Pandhare ED, Rama Rao AV, Shaikh IN, Srinivasan R, 1969. Lac pigments: Part IV - constitution of laccaic acid B. *Indian Journal of Chemistry*, 7: 987–995.

Blau N, Thöny B, 2008. Pterins and related enzymes. Laboratory Guide to the Methods in Biochemical Genetics. Berlin, Heidelberg: Springer. 665–702.

Blois MS, 1978. The melanins: their synthesis and structure//Smith KC(ed.). Photochemical and Photobiological Reviews, vol. 3. New York: Plenum Press. 115–134.

Bois-Choussy M, Barbier M, 1977. Structure of sarpedobilin, a butterfly bile pigment. *Experientia*, 33(11): 1407–1410.

Bois-Choussy M, Barbier M, Rüdiger W, Klose W, 1973. Preliminary report on the neopterobilins, blue-green pigments from Lepidoptera. *Comparative Biochemistry and Physiology B*, 44(1): 47–52.

Bowie JH, Cameron DW, Findlay JA, Quartey JAK, 1966. Haemolymph pigments of aphids. *Nature*, 210(5034): 395–397.

Brakefield PM, Kesbeke F, Koch PB, 1998. The regulation of phenotypic plasticity of eyespots in the butterfly *Bicyclus anynana*. *American Naturalist*, 152(6): 854–860.

Burghardt F, Proksch P, Fiedler K, 2001. Flavonoid sequestration by the common blue butterfly *Polyommatus icarus*: Quantitative intraspecific variation in relation to larval hostplant, sex and body size. *Biochemical Systematics and Ecology*, 29(9): 875–889.

Burton GW, 1989. Antioxidant action of carotenoids. *The Journal of Nutrition*, 119(1): 109–111.

Burwood R, Read G, Schofield K, Wright DE, 1967. The pigments of stick lac. Part II. The structure of laccaic acid $A_1$. *Journal of the Chemical Society*, 9: 842–851.

Butenandt A, 1957. Ommochromes, a class of natural phenoxazone dyestuffs. *Angewandte Chemie*, 69: 16–23.

Butenandt A, Neubert G, 1955. Über Ommochrome. V. Mitteilung. Xanthommatin, ein Augenfarbstoff der Schmeissfliege *Calliphora erythrocephala*. *Hoppe-Seyler's Zeitschrift für physiologische Chemie*, 301: 109–114.

Butenandt A, Schäfter W, 1962. Ommochromes. Recent Progress in the Chemistry of Natural and Synthetic Colouring Matters and Related Fields. New York: Academic Press. 13–33.

Cameron DW, Cromartie RIT, Kingston DGI, Todd L, 1964. Colouring matters of aphididae. Part VXII Structure and absolute sterochemistry of the protoaphins. *Journal of the Chemical Society*, 51–61.

Cammack JA, Reiskind MH, Guisewite LM, Denning SS, Watson DW, 2017. Quantifying pteridines in the heads of blow flies (Diptera: Calliphoridae): Application for forensic entomology. *Forensic Science International*, 280: 44–48.

Caro T, Stoddard MC, Stuart-Fox D, 2017. Animal coloration research: Why it matters. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 372(1724): 20160333.

Casas JRM, Théry M, 2009. The multiple disguises of spiders: Web colour and decorations, body colour and movement. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 364(1516): 471–480.

Castillo D, Juáreza AS, Tapiaa SE, Guamana A, Calderóna DO, 2016. Twenty natural organic pigments for application in dye sensitized solar cells. *Proceedings of SPIE*, 9942: 99421B.

Chapman RF, 2013. Visual Signals: Color and Light Production. The Insects: Structure and Function. Cambridge: Cambridge University Press. 793–823.

Chinzei Y, Haruna T, Miura K, Numata H, Nakayama S, 1990. Purification and characterization of biliverdin-associated cyanoprotein from eggs and hemolymph of the bean bug *Riptortus clavatus* (Heteroptera, Alydidae). *Insect Biochemistry*, 20(6): 545–555.

Duewell H, Human JPE, Johnson AW, MacDonald SF, Todd AR, 1948. Colouring matters of the Aphididae. *Nature*, 162(4124): 759–761.

Duewell H, Human JPE, Johnson AW, MacDonald SF, Todd AR, 1950. Colouring matters of the Aphididae. Part IV. A general survey of the occurrence of the aphins. *Journal of the Chemical Society*, 3304–3309.

Dufossé L, 2014. Anthraquinones, the Dr Jekyll and Mr Hyde of the food pigment family. *Food Research International*, 65: 132–136.

Fabricant SA, Kemp DJ, Krajíčk J, Bosáková Z, Herberstein ME, 2013. Mechanisms of color production in a highly variable shield-back stinkbug, *Tectocoris diopthalmus* (Heteroptera: Scutelleridae), and why it matters. *PLoS ONE*, 8: e64082.

Feltwell J, Rothschild M, 1974. Carotenoids in thirty-eight species of Lepidoptera. *Journal of Zoology*, *London*, 174(4): 441–465.

Feltwell J, Valadon LRG, 1970. Plant pigments identified in common blue butterfly. *Nature*, 225(5236): 969.

Fox DL, 1976. Animal Biochromes and Structural Colors: Physical, Chemical, Distributional and Physiological Features of Colored Bodies in the Animal World. Berkeley: University of California Press. 1–379.

Friman V, Lindstedt C, Hiltunen T, Laakso J, Mappes J, 2009. Predation on multiple trophic levels shapes the evolution of pathogen virulence. *PLoS ONE*, 4: e6761.

Futahashi R, Fujiwara H, 2008. Juvenile hormone regulates butterfly

larval pattern switches. *Science*, 319(5866): 1061.

Futahashi R, Kurita R, Mano H, Fukatsu T, 2012. Redox alters yellow dragonflies into red. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109(31): 12626–12631.

García AJ, Polidori C, Nieves-Aldrey JL, 2016. Pheomelanin in the secondary sexual characters of male parasitoid wasps (Hymenoptera: Pteromalidae). *Arthropod Structure & Development*, 45(4): 311–319.

Goodwin TW, 1949. The biochemistry of locusts. 2. Carotenoid distribution in solitary and gregarious phases of the African migratory locust (*Locust migratoria migratorioides* R. & F.) and the desert locust (*Schistocerca gregaria* Forsk). *Biochemical Journal*, 45(4): 472–479.

Goodwin TW, 1986. Metabolism, nutrition, and function of carotenoids. *Annual Review of Nutrition*, 6: 273–297.

Goodwin TW, Srisukh S, 1948. The carotenoids of the locust integument. *Nature*, 161(4092): 525–526.

Goodwin TW, Srisukh S, 1949. The biochemistry of locusts. 1. The carotenoids of the integument of 2 locust species (*Locusta migratoria migratorioides* R. & F. and *Schistocerca gregaria* Forsk). *Biochemical Journal*, 45(3): 263–267.

Gunn A, 1998. The determination of larval phase coloration in the African armyworm, *Spodoptera exempta* and its consequences for thermoregulation and protection from UV light. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 86(2): 125–133.

Hackman RH, 1952. Green pigment of the hemolymph of insects. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 41(1): 166–174.

Harmsen R, 1966. The excretory role of pteridines in insects. *Journal of Experimental Biology*, 45(1): 1–13.

Heath JJ, Cipollini D, Stireman III JO, 2013. The role of carotenoids and their derivatives in mediating interactions between insects and their environment. *Arthropod-Plant Interactions*, 7(1): 1–20.

Hevener KE, Yun MK, Qi J, Kerr ID, Babaoglu K, Hurdle JG, Balakrishna K, White SW, Lee RE, 2010. Structural studies of pterin-based inhibitors of dihydropteroate synthase. *Journal of Medicinal Chemistry*, 53(1): 166–177.

Hollande AC, 1913. Coloration vitale du corps adipeux d'un insecte phytophage par une anthocyane absorbee avec la nourriture. *Archives de Zoologie Paris*, 51: 53–58.

Hopkins TL, Kramer KJ, 1992. Insect cuticle sclerotization. *Annual Review of Entomology*, 37: 273–302.

Horikawa M, Hashimoto T, Asakawa Y, Takaoka S, Tanaka M, Kaku H, Nishii T, Yamaguchi K, Masu H, Kawase M, Suzuki S, Sato M, Tsunoda T, 2006. Uroleuconaphins A1 and B1, two red pigments from the aphid *Uroleucon nigrotuberculatum* (Olive). *Tetrahedron*, 62(38): 9072–9076.

Horikawa M, Noguchi T, Takaoka S, Kawase M, Sato M, Tsunoda T, 2004. Furanaphin: A novel naphtho[2,3-c]furan 4(1H)-one derivative from the aphid *Aphis spiraecola* Patch. *Tetrahedron,* 60(5): 1229–1234.

Horikawa M, Tanaka M, Kaku H, Nishii T, Tsunoda T, 2008. Uroleuconaphins A2a, A2b, B2a, and B2b: Four yellowish pigments from the aphid *Uroleucon nigrotuberculatum* (Olive). *Tetrahedron*, 64(23): 5515–5518.

Hu DY, Hasegawa A, Nakatsuka S, 1997. Isolation and structure determination of laccaic acid F from lac-dye produced from Thai sticklac. *Heterocyclic Communications*, 3(4): 327–330.

JFAEC (Japanese Food Additives Expert Committee), 2004. Madder color. Evaluation Report. 8.

Johansen VE, Catón L, Hamidjaja R, Oosterink E, Wilts BD, Rasmussen TS, Sherlock MM, Ingham CJ, Vignolini S, 2017. Genetic manipulation of structural color in bacterial colonies. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 115(11): 2652–2657.

Johnson AW, Quayle JR, Robinson TS, Sheppard N, Todd AR, 1951. Colouring matters of the Aphididae. Part V. Infra-red spectra. *Journal of the Chemical Society*, 2633–2638.

Johnson AW, Todd AR, Watkins JC, 1956. Colouring matters of the Aphididae. Part XV. The alkaline inversion o erythroaphin-sl and its derivatives. *Journal of the Chemical Society*, 4091–4093.

Karlson P, 1996. On the hormonal control of insect metamorphosis. A historical review. *The International Journal of Developmental Biology*, 40(1): 93–96.

Kato Y, Onuma Y, Sakurai K, Yamada H, 1989. Role of light in the green pigmentation of cocoons of *Antheraea yamamai* (Lepidoptera: Saturniidae). *Applied Entomology and Zoology*, 24(4): 398–406.

Kayser H, 1982. Carotenoids in stick insects (phasmids). A quantitative comparison of six species at major developmental stages. *Comparative Biochemistry and Physiology B*, 72(3): 427–432.

Kayser H, 1985. Pigments. Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry and Pharmacology. New York: Pergamon Press. 367–415.

Kemp DJ, 2007. Female butterflies prefer males bearing bright iridescent ornamentation. *Proceedings of the Royal Society B*, 274(1613): 1043–1047.

Kertész K, Bálint Z, Vértesy Z, Márk GI, Lousse V, Vigneron JP, Rassart M, Biró LP, 2006. Gleaming and dull surface textures from photonic-crystal-type nanostructures in the butterfly *Cyanophrys remus*. *Physical Review E-Statistical*, *Nonlinear*, *Biological*, *and Soft Matter Physics*, 74(2): 021922.

Kim H, Kim JGJ, Choi S, Lee H, Park W, Yin Y, Kwon S, 2009. Structural colour printing using a magnetically tunable and lithographically fixable photonic crystal. *Nature Photonics*, 3(9): 534–540.

Krajíček J, Kozlík P, Exnerová A, Štys P, Bursová M, Čabala R, Bosáková Z, 2014. Capillary electrophoresis of pterin derivatives responsible for the warning coloration of Heteroptera. *Journal of Chromatography A*, 1336: 94–100.

Lemberg R, Legge JW, 1949. Hematin Compounds and Bile Pigments, Their Constitution, Metabolism, and Function. New York: Interscience Publishers, Inc. 1–749.

Lindstedt C, Lindström L, Mappes J, 2009. Temperature constrains effective warning signal expression. *Evolution*, 63(2): 469–478.

Lindstedt C, Morehouse N, Pakkanen H, Casas J, Christides JP, Kemppainen K, Lindström L, Mappes J, 2010. Characterizing the pigment composition of a variable warning signal of *Parasemia plantaginis* larvae. *Functional Ecology*, 24(4): 759–766.

Linzen B, 1974. The tryptophan-ommochrome pathway in insects// Beament JW, Treherne JE(eds.). Advances in Insect Physiology 10. Waltham: Academic Press. 117–246.

Lu T, Peng W, Zhu S, Zhang D, 2016. Bio-inspired fabrication of stimuli-responsive photonic crystals with hierarchical structures and their applications. *Nanotechnology*, 27(12): 122001.

Mabry TJ, Markham KR, Thomas MB, 1970. The Systematic Identification of Flavonoids. New York: Springer-Verlag. 1–354.

Marais JPJ, Deavours B, Dixon RA, Ferreira D, 2006. Chapter 1. The Stereochemistry of Flavonoids. The Science of Flavonoids. New York: Springer. 1–46.

Mehandale AR, Rama Rao AV, Shaikh IN, Venkataraman K, 1968. Desoxyerythrolaccin and laccaic acid D. *Tetrahedron Letters*, 9(18): 2231–2334.

Melber C, Schmidt GH, 1994. Quantitative variations in the pteridines during post-embryonic development of *Dysdercus* species (Heteroptera: Pyrrhocoridae). *Comparative Biochemistry and Physiology Part B*, 108(1): 79–94.

Metcalf RL, 1943. The storage and interaction of water soluble vitamins in the Malpighian system of *Periplaneta americana* (L.). *Archives of Biochemistry*, 2: 55–62.

Michielsen K, De Raedt H, Stavenga DG, 2010. Reflectivity of the gyroid biophotonic crystals in the ventral win scales of the green hairstreak butterfly, *Callophrys rubi*. *Journal of the Royal Society Interface*, 7(46): 765–771.

Moran NA, Jarvik T, 2010. Lateral transfer of genes from fungi underlies carotenoid production in aphids. *Science*, 328(5978): 624–627.

Morris SJ, Thomson RH, 1963. The flavonoid pigments of the marbled white butterfly (*Melanargia galathea* Seltz). *Journal of Insect Physiology*, 9(3): 391–399.

Morris SJ, Thomson RH, 1964. The flavonoid pigments of the small heath butterfly, *Coenonympha pamphilus* L. *Journal of Insect Physiology*, 10(2): 377–383.

Needham AE, 1974. The Significance of Zoochromes. Heidelberg: Springer. 1–429.

Nejad HE, Nejad AE, 2013. Cochineal (*Dactylopius coccus*) as one of the most important insects in industrial dyeing. *International Journal of Advanced Biological and Biomedical Research*, 1(11): 1302–1308.

Nicolaus RA, 1968. Melanins. Paris: Hermann Press. 1–310.

Nijhout HF, 1997. Ommochrome pigmentation of the linea and rosa seasonal forms of *Precis coenia* (Lepidoptera: Nymphalidae). *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 36(3): 215–222.

Nijhout HF, Koch PB, 1991. The distribution of radiolabeled pigment precursors in the wing patterns of nymphalid butterflies. *Journal of Research on the Lepidoptera*, 30(1/2): 1–13.

Oka H, Ito Y, Yamasa S, Kagami T, Hayakawa J, Harada KI, 1998a. Separation of lac dye components by high-speed counter-current chromatography. *Journal of Chromatography A*, 813(1): 71–77.

Oka H, Ito Y, Yamasa S, Kagami T, Hayakawa J, Harada KI, 1998b. Identification of lac dye components by electrospray high performance liquid chromatography-tandem mass spectrometry. *The Mass Spectrometry Society of Japan*, 46: 63–68.

Okay S, 1945. Pigmentation of Orthoptera. *Nature*, 155(3943): 635.

Okay S, 1947. Sur les pigments des ailes posterieures bleues, rouges et jaunes des acridiens. *Revue de la Faculte des Sciences de l'Universite d'Istanbul*, 12B: 1–8.

Palmerl S, Knighth H, 1924. Carotin - the principal cause of the red and yellow colors in *Perillus bioculatus* (Fab.), and its biological origin from the lymph of *Leptinotarsa decemlineata* (Say). *The Journal of Biological Chemistry*, 59(2): 443–449.

Pandhare ED, Rama Rao AV, Shaikh IN, 1969. Lac pigments: Part III - isolation of laccaic acids A and B and the constitution of laccaic acid A. *Indian Journal of Chemistry*, 7: 977–986.

Pandhare ED, Rama Rao AV, Shaikh IN, Venkataraman K, 1967. The constitution of laccaic acid B. *Tetrahedron Letters*, 26: 2437–2440.

Pandhare ED, Rama Rao AV, Srinivasan R, Venkataraman K, 1966. Lac pigments. *Tetrahedron*, 22(Suppl.8): 229–239.

Plotkin M, Volynchik S, Ermakov N, Benyamini A, Boiko Y, Bergman DJ, Ishay JS, 2009. Xanthopterin in the oriental hornet (*Vespa orientalis*): Light absorbance is increased with maturation of yellow pigment granules. *Photochemistry and Photobiology*, 85(4): 955–961.

Polidori C, Alberto Jorge A, Ornosa C, 2017. Eumelanin and pheomelanin are predominant pigments in bumblebee (Apidae: *Bombus*) pubescence. *Peer J.*, 5: e3300.

Portillo L, 2013. Recent findings on cochineal: Towards the integration of its knowledge. *Acta Horticulturae*, 99: 351–358.

Poulton EB, 1890. The Colours of Animals: Their Meaning and Use, Especially Considered in the Case of Insects. London: Kegan Paul, Trench, Trubner and Cooperation. 1–396.

Purrmann R, 1945. Pterine. *Fortschritte der Chemie Organischer Naturstoffe*, 4: 64–86.

Purrmann R, Eulitz F, 1948. Zur Kenntnis des Erythropterins über die Flügelpigmente der Schmetterlinge XVI. *European Journal of Organic Chemistry*, 559(3): 169–174.

Rama Rao AV, Shaikh IN, Venkataraman K, 1968. Laccaic acid C, the first natural anthraquinone with an amino acid side chain. *Indian Journal of Chemistry*, 7: 188–189.

Rao MPN, Xiao M, Li WJ, 2017. Fungal and bacterial pigments: secondary metabolites with wide applications. *Frontiers in Microbiology*, 8: 1113.

Rothschild M, Mummery R, 1985. Carotenoids and bile pigments in danaid and swallowtail butterflies. *Biological Journal of the Linnean Society*, 24(1): 1–14.

Rüdiger W, Klose W, 1970. Über die pigmente der florfliege *Chrysopa carnea*. *Experientia*, 26(5): 498.

Ruxton GD, Sherratt TN, Speed MP, 2004. Avoiding Attack. Evolutionary Ecology of Crypsis, Warning Signals & Mimicry. Oxford: Oxford University Press. 1–248.

Sarna T, Sealy RC, 1984. Photoinduced oxygen consumption in melanin systems. I. Action spectra and quantum yields for eumelanin and synthetic melanin. *Photochemistry and Photobiology*, 39(6): 69–74.

Seabrooks L, Hu LQ, 2017. Insects: An underrepresented resource for the discovery of biologically active natural products. *Acta Pharmaceutica Sinica B*, 7(4): 409–426.

Sehringer B, Kayser H, 2006. Butterfly wings, a new site of porphyrin synthesis and cleavage. Studies on the expression of the lipocalin bilin-binding protein in *Pieris brassicae*. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 36(6): 482–491.

Shahid M, Shahid-ul-Islam, Mohammad F, 2013. Recent advancements in natural dye applications: A review. *Journal of Cleaner Production*, 53: 310–331.

Shahid-ul-Islam, Mohammad F, 2017. Anthraquinone-based natural colourants from insects// Muthu SS(ed.). Textiles and Clothing Sustainability. Textile Science and Clothing Technology. Singapore: Springer. 81–97.

Shamim G, Ranjan SK, Pandey DM, Ramani R, 2014. Biochemistry and biosynthesis of insect pigments. *European Journal of Entomology*, 111(2): 149–164.

Singh S, Singh V, Gupta AK, 2018. Investigations of structural, chemical and physical properties of natural lac and its reinforced composites. *Indian Journal of Pure & Applied Physics*, 56(1): 69–75.

Siva R, 2007. Status of natural dyes and dye-yielding plants in India. *Current Science*, 92(7): 916–925.

Streitwieser A, Heathcock CH, 1985. Introduction to Organic Chemistry. New York: Macmillan Publisher. 1–628.

Swan GM, 1974. Structure, chemistry, and biosynthesis of the melanins. *Fortschritte der Chemie Organischer Naturstoffe*, 31: 521–582.

Umebachi Y, 1959. Yellow pigments in the wings of the papilionid butterflies. III. The radioautographs of the wings of five species of *Papilio* injected with C14-labeled tryptophan. *Annotationes Zoologicae Japonenses*, 32: 112–116.

Umebachi Y, 1975. Further studies on the dopamine derivative, SN-1 derived from the yellow pigments of *Papilio xuthus*. *Insect Biochemistry*, 5(1): 73–92.

Umebachi Y, 1977a. Distribution of papiliochrome in papilionid butterflies. *The Science Reports of the Kanazawa University*, 22(2): 187–195.

Umebachi Y, 1977b. Yellow pigments in the wings of the papilionid butterfly, *Liihdorfia japonica*. *The Science Reports of the Kanazawa University*, 22(2): 179–185.

Umebachi Y, 1978. Red pigments in the wings of papilionid butterflies. *The Science Reports of the Kanazawa University*, 23(2): 119–128.

Umebachi Y, 1985. Papiliochrome, a new pigment group of butterfly. *Zoological Science*, 2(2): 163–174.

Venil CK, Zakaria ZA, Ahmad WA, 2013. Bacterial pigments and their applications. *Process Biochemistry*, 48(7): 1065–1079.

Vihakas M, Tähtinen P, Ossipov V, Salminen JP, 2012. Flavonoid metabolites in the hemolymph of European pine sawfly (*Neodiprion sertifer*) larvae. *Journal of Chemical Ecology*, 38(5): 538–546.

Vihakas MA, Kapari L, Salminen JP, 2010. New types of flavonol oligoglycosides accumulate in the hemolymph of birch-feeding sawfly larvae. *Journal of Chemical Ecology*, 36(8): 864–872.

Wang WG, Zhang QW, Zhao YL, Hu XW, Lin Q, Li RJ, Wang W, Guang JS, 2015. Physicochemical properties and applications of natural pigments. *Journal of Henan University of Technology* (*Natutal Science Edition*), 36(3): 109–117. [王卫国, 张仟伟, 赵永亮, 胡晓伟, 林强, 李瑞静, 王卫, 管景帅, 2015. 天然色素的理化特性及其应用研究进展. 河南工业大学学报: 自然科学版, 36(3): 109–117.]

Wijnen B, Leertouwer H, Stavenga D, 2007. Colors and pterin pigmentation of pierid butterfly wings. *Journal of Insect Physiology*, 53(12): 1206–1217.

Wilson K, Cotter SC, Reeson AF, Pell JK, 2001. Melanism and disease resistance in insects. *Ecology Letters*, 4(6): 637–649.

Zhou YY, Tang RC, 2016. Modification of curcumin with a reactive UV absorber and its dyeing and functional properties for silk. *Dyes and Pigments*, 134: 203–211.

Zhu Y, Li J, Wan M, Jiang L, Wei Y, 2007. A new route for the preparation of brain-like nanostructured polyaniline. *Macromolecular Rapid Communications*, 28(12): 1339–1344.