

文章编号: 1674-5566(2018)02-0206-07

DOI:10.12024/jsou.20170602093

鱼类类胡萝卜素着色研究进展

李铁梁, 徐冠玲, 邢 薇, 马志宏, 姜 娜, 罗 琳

(北京市水产科学研究所, 北京 100068)

摘 要: 类胡萝卜素(carotenoid)是影响鱼类体色特性的主要色素,但鱼类自身不能合成这一色素,因此必须从食物中摄入。鱼类类胡萝卜素着色过程涉及对类胡萝卜素的代谢与沉积过程,色素细胞的分化和空间排列,以及与其他色素和色素细胞间的相互作用,这一过程非常复杂,但我们对其机理知之甚少。综述了类胡萝卜素着色效果与鱼类遗传特性、生理状态以及环境因素之间的相关关系,对该研究领域发展趋势进行了讨论和展望,期望为我国研究鱼类体色的形成机制提供一些新的信息。

关键词: 鱼类; 类胡萝卜素; 色素; 色素细胞; 着色机理

中图分类号: S 917 **文献标志码:** A

鱼类绚丽的体色是其独特的表型性状,也是观赏鱼观赏价值和市场价格的主要决定因素^[1]。鱼类体色主要是由于类胡萝卜素(carotenoid)等物质在鱼类皮肤、鳍条、肌肉等部位沉积产生的^[2]。但鱼类自身无法合成类胡萝卜素,主要从藻类等食物中摄取。生产中常在饵料中添加辣椒红素(Capsanthin)、角黄素(Canthaxanthin)、玉米黄质(Zeaxanthin)或虾青素(Astaxanthin)等类胡萝卜素对观赏鱼进行体色增色,从而提高其观赏价值和经济价值^[3]。例如在锦鲤(*Cyprinus carpio ornamental* var.)饵料中添加富含类胡萝卜素的光合细菌(*Rhodospseudanonas palustris*)和小球藻(*Chlorella* sp.)的混合物,从而对锦鲤体色进行增色^[4]。

目前观赏鱼的体色增色效果与生产需求不符的问题普遍存在,单纯靠增加饵料中类胡萝卜素含量或延长饲喂时间并不能达到最佳着色效果;很多重要观赏鱼养殖品种中有较为显著的体色退化现象,如红鳍笛鲷(*Lutjanus eryth opterus*)体色变淡或变黑。因此,研究鱼类类胡萝卜素着色对人工调控观赏鱼的体色具有重要意义。

鱼类的类胡萝卜素着色主要依靠从食物中摄取类胡萝卜素后,色素物质在体内经吸收、转

运和代谢,沉积到靶标组织,由神经嵴细胞分化而来的多样化色素细胞呈现不同的颜色,涉及色素的代谢与沉积、色素细胞的形成和分化以及色素细胞间互作等过程相关的一系列基因的沉默和激活,最终在体表组织表现出绚丽色彩和斑纹。本文就近年来国内外对鱼类类胡萝卜素着色的生理过程及其相关机理进行了综述,以期为我国开展此类工作提供参考。

1 鱼类类胡萝卜素着色的差异

鱼类在体内沉积利用类胡萝卜素进行身体着色的能力,在不同种属间、同一种属的不同地理种群间,甚至同一个体的不同发育阶段都存在显著差异。另外,饵料组分也影响到鱼类身体的着色效果。

1.1 遗传因素

鱼类类胡萝卜素着色的差异首先决定于遗传特性,并表现在类胡萝卜素的沉积部位和沉积组分两个方面。类胡萝卜素的沉积部位随鱼种类不同而不同。公翠萍等定量分析了类胡萝卜素在红罗非鱼(*Oreochromis mossambicus* × *O. niloticus*)体内的沉积代谢特征:在鳍中沉积率最高,其次为鳃,再次为眼球,皮肤和肌肉沉积率最

收稿日期: 2017-06-29 修回日期: 2017-10-09

基金项目: 北京市观赏鱼产业创新团队项目(BAIC03-2017);北京市农委基金项目(201665)

作者简介: 李铁梁(1976—),男,高级工程师,研究方向为水产动物饲料营养。E-mail: litieliang8090@126.com

通信作者: 罗 琳, E-mail: luo_lin666@sina.com

低^[5]。姜志强等发现类胡萝卜素在锦鲤体内的主要沉积部位是皮肤和鳍^[6]。

不同鱼类沉积在体内的类胡萝卜素组分既有相同之处,也表现出较大的特异性。王安利等分析了5种锦鲤品系的类胡萝卜素,根据通过紫外-可见光谱的最大吸收峰值确定了样品的色素组分是 α -胡萝卜素、 β -胡萝卜素和虾青素^[7]。刘晓东等通过光谱、色谱和类胡萝卜素显色反应等方法分析了七彩神仙鱼(*Symphysodon* spp.)皮肤中类胡萝卜素的组成成分,结果表明皮肤中沉积的色素为虾青素及其酯、角黄素、玉米黄素的酯和 α -胡萝卜素^[8]。公子小丑鱼(*Amphiprion ocellaris*)皮肤沉积的类胡萝卜素类型以游离虾青素和4-羟基玉米黄素为主^[9]。

1.2 环境因素

BARLOW发现尼加拉瓜湖中*Midas cichlids*金色变种的数量与湖泊浑浊度呈正相关^[10]。另外,某些鱼类繁殖期会出现漂亮的婚姻色,这种婚姻色主要为类胡萝卜素。非洲大峡谷湖泊中的*Pundamilia nyererei*和唇斑丽鱼(*Labeotropheus* spp.)的雄鱼会随湖水深度、水质透明度以及基底类型的变化而呈现不同的婚姻色^[11-12]。马本贺等在循环水养殖条件下,对比研究了白色、红色、黄色、蓝色和绿色5种不同光照条件对白条双锯鱼(*Amphiprion frenatus*)的体色影响,发现皮肤中胡萝卜素含量在红光组中含量高于其他光照组^[13]。

1.3 发育阶段

鱼类体表的类胡萝卜素着色存在发育阶段特异性。以鲑鳟鱼类为例,类胡萝卜素在鱼苗期主要沉积于皮肤,在后期稚鱼期主要沉积于肌肉,在性成熟期,则主要沉积于皮肤和卵巢^[14]。

1.4 饵料组分

由于鱼类的类胡萝卜素主要依靠外源摄取,因此饵料成分对鱼类的体色形成具有非常重要的影响。近年来在类胡萝卜素、蛋白质、脂肪和维生素对体色形成的影响方面都取得了一些有价值的研究成果。

本课题组在室内养殖条件下对比研究了类胡萝卜素来源对血鸚鵡(*Cichlasoma synspilum* × *Cichlasoma citrinellum*)体色改善的影响,在饵料中分别补充添加6种不同类型的类胡萝卜素后,对血鸚鵡进行为期8周的饲喂试验,结果发现合

成虾青素对提升血鸚鵡身体红色的色调最为快速有效,其次为雨生红球藻(*Haematococcus pluvialis*)、红发夫酵母(*Phaffia rhodozyma*),辣椒红和叶黄素组合可以有效提升血鸚鵡身体黄色的色调,而辣椒红、 β -胡萝卜素对血鸚鵡体色无显著影响^[15]。我们的另外一项研究在饵料中分别添加光合细菌、有效微生物群(effective microorganisms, EM)、螺旋藻(*Spirulina platensis*),饲喂日本红白锦鲤99 d后,观察锦鲤的体色在色相、明度和饱和度3个光学特性方面的变化,结果表明,螺旋藻通过改善鱼体黑斑区饱和度、红斑区色相和饱和度以及白色区的亮度,进而有效提升红白锦鲤体色的观赏性^[16]。

对黄颡鱼(*Pelteobagrus fulvidraco*)的研究发现,皮肤组织中总类胡萝卜素和叶黄素的沉积量与饵料中的蛋白含量呈正相关^[17]。周邦维等在豹纹鳃棘鲈(*Plectropomus leopardus*)上的研究则表明,饵料中的蛋白质水平、脂肪水平和色素来源单独都不会影响叶黄素在皮肤中的沉积量,但蛋白质水平与脂肪水平、蛋白质水平与色素来源两者相互作用时均对皮肤中叶黄素含量存在影响,进一步影响到鱼的体色形成^[18]。

维生素A缺乏会导致黄颡鱼的体色出现不同程度异常,饵料中维生素A水平达到33 705 IU/kg时,才能维持黄颡鱼的正常体色^[19]。

2 鱼类类胡萝卜素着色的形成

鱼类从食物中摄取类胡萝卜素后,特异性储存于黄色素细胞和红色素细胞中,其色素颗粒在神经和激素的双重调节下聚拢或分散,从而控制类胡萝卜素着色的深浅。因此,鱼类类胡萝卜素的着色效果是由色素物质和色素细胞共同作用决定的。

2.1 类胡萝卜素的色素沉积

来自红身蓝首鱼(*Tropheus moorii*)的研究表明,不同种群皮肤组织的着色变化直接反映类胡萝卜素的存在与否,以及在浓度和种类上的差异^[20]。对比*Midas cichlid*的金色变种和灰色变种后发现,二者皮肤中类胡萝卜素的浓度有显著差异;红色*Pundamilia* spp.与蓝色*Pundamilia* spp.之间,皮肤中类胡萝卜素的光谱特征存在显著差异;对*Pundamilia nyererei*皮肤的红色区域和黄色区域的分析显示,相同种类类胡萝卜素的浓

度具有差异^[21-22]。

鱼类对类胡萝卜素的沉积类型取决于代谢途径的差异。鱼类可单纯将摄入的类胡萝卜素直接用于体色形成,例如:寿星鱼(*Cichlasoma citrinellum*)对饵料中的虾青素是直接沉积的^[23];尼罗罗非鱼(*Tilapia nilotica*)可将摄入的金枪鱼黄素在皮肤中直接积累用于体色形成^[24],但这只是其中的一种方式。有些鱼类体内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衍生物类型。如尼罗罗非鱼在摄入角黄素、虾青素、玉米黄质和叶黄素后在体内会发生差向异构化、还原和氧化后再用于体色形成。除此之外,尼罗罗非鱼对 β -胡萝卜素在皮肤中既不积累也不进行生物转化^[24]。

2.2 色素细胞

鱼类类胡萝卜素着色不仅与色素沉积有关,还与色素细胞关系密切^[20]。目前已报道鱼类有7种不同的色素细胞:黑色素细胞(Melanophore)、红色素细胞(Erythrophore)、黄色素细胞(Xanthophores)、虹彩细胞(Iridophores)、白色素细胞(Leucophores)、蓝色素细胞(Cyanophores)以及最近新发现的Erythroiridophores^[25]。类胡萝卜素一般特异存储于黄色素细胞和红色素细胞^[2],因此,这两种色素细胞的数量、形状和分布会影响鱼类类胡萝卜素着色效果。

体色异常的青鳉(*Oryzias latipes*)的*ci*(color interfere)突变体与野生型青鳉相比,其体内黄色素细胞数量明显减少^[26]。通过在饵料中添加富含虾青素的福寿螺卵干粉改善血鸚鵡皮肤和尾鳍的着色效果后,发现血鸚鵡背部鳞片中的红色素细胞和黄色素细胞的总数量增加了2倍以上^[27]。色素细胞在发生形状变化时也会影响着色效果。例如,斑马鱼的黄色素细胞在圆形时呈现深黄或橙色,而在星形时颜色较浅^[28]。徐伟等以多种锦鲤和彩鲫为研究对象,对比研究斑纹色素细胞和鱼体色素细胞的空间分布,发现斑纹区域的色素细胞比鱼体的色素细胞排列更致密、色彩也更深,因而有斑纹比没斑纹的种类体色更艳丽一些^[29]。

2.3 类胡萝卜素与非胡萝卜素以及结构色之间的互作

虽然类胡萝卜素在鱼类皮肤中存储在黄色

素细胞和红色素细胞中,与其他色素细胞没有直接关系。但在具橙斑表型的*Midas cichlids*和邪魔鱼(*Cichlasoma citrinellum*)中观察到类胡萝卜素的着色效果受到黑色素细胞分布情况的影响^[23]。这提示我们类胡萝卜素与其他色素如黑色素、结构色素组分如虹彩细胞之间的关系错综复杂,可能相互作用来共同调节鱼类体表的着色亮度、色调和对比度^[30-32]。

3 类胡萝卜素着色的分子机制

目前对鱼类体色相关基因的研究主要集中在斑马鱼(*Danio rerio*)和青鳉上。斑马鱼有超过100个基因参与调控体色细胞的分化和色素的形成,青鳉有38个基因与体色相关^[31,33]。可见,鱼类体色形成受控于一系列复杂的基因激活和沉默程序。这些基因从功能上可以划分为3类:影响色素沉积的基因、影响色素细胞形成的基因和影响色素细胞互作的基因。

3.1 影响色素沉积的基因

类胡萝卜素着色过程因涉及类胡萝卜素的外源摄入、吸收、沉积和降解等生化代谢过程,因此相关基因的分选鉴定远比黑色素生成途径相关基因的分选鉴定要复杂和困难得多^[34]。

类胡萝卜素是脂溶性的,在体内转运过程中首先要与脂蛋白结合,形成类胡萝卜素蛋白复合物,该复合物被位于细胞膜上的清道夫受体(scavenger receptor)所识别,并通过清道夫受体的介导进入细胞内。因此,清道夫受体在组织细胞吸收胡萝卜素过程中发挥着关键作用。对鲑鱼(*Salmo salar*)B类I型清道夫受体(Scavenger receptor class B type I, *scarb1*)在肝脏、肌肉、中肠组织中的表达水平进行比较研究,发现*scarb1*在脂质和类胡萝卜素的吸收部位——中肠组织中的表达水平比其他部位显著升高^[35]。另外一项研究利用RNAi(RNA interference)技术对华贵栉孔扇贝(*Chlamys nobilis*)中*scarb1*的同源基因SRB-like-3的表达进行降调后,扇贝外套膜和其他组织中类胡萝卜素的含量显著降低^[36]。说明*scarb1*基因参与类胡萝卜素的选择性吸收和转运,且这一功能在不同物种间具有保守性。

通过对非洲马拉威湖中皮肤上具有橙色斑纹的*Tropheops orange chest*、*Metriaclima pyrrhonotus*、*Labeotropheus trewavasae*和*Metriaclima*

kompakt 表型与基因型之间相关性的调查,结果显示,鱼类皮肤的橙色斑纹与成对盒基因(Paired box protein, Pax)家族成员 PaxT 基因的上调表达有关^[37]。在斑马鱼上取得的研究证据也证实, *Pax7* 与黄色素细胞的色素沉积有关^[38]。

从 *Metriaclima zebra* 黄鳍着色 QTL 区域分离的候选基因包含与类胡萝卜素结合和沉积有关的固醇激素合成急性调节蛋白(Steroidogenic acute regulatory protein, star),以及将类胡萝卜素分解为无色代谢物的 β -胡萝卜素 9';10'加氧酶(Beta-carotene 9';10'-oxygenase, *bcd2*)^[39]。

3.2 影响色素细胞形成、分化与空间排列的基因

黄色素细胞和红色素细胞的形成和分化是研究鱼类类胡萝卜素着色及变化的关键点。

集落刺激因子(colony-stimulating factor, *csf*)与黄色素细胞的迁移募集有关,因此在鱼类体色研究中非常受关注。*csf1r* 会影响孔雀鱼(*Poecilia reticulata*)的黄色素细胞发育^[40]。闪电丹鱼(*Danio albolineatus*)中 *csf1* 的上调表达与黄色素细胞数量增加有关^[41]。而 *csf1* 的表达受碱性核蛋白 2 (Basonuclin-2, *bnc2*)的调控作用^[42]。

基于对非洲坦噶尼喀湖中皮肤组织富含类胡萝卜素的 26 种丽鱼的研究,结果表明内皮因子 3b (endothelin 3b, *edn3b*) 是丽鱼体色形成的重要候选基因^[43]。*Pax* 家族成员 *Pax3* 和肽脱甲酰基酶(polypeptide deformylase, *fms*) 是斑马鱼黄色素细胞正常生长分化的重要基因^[38, 44]。而转录因子 *sox10* (sex determining region Y box 10) 是黄色素细胞和红色素细胞的正常发育必不可少的^[45]。

3.3 影响色素细胞互作的基因

从表型数据上看,黄色素细胞受虹彩细胞的吸引^[46],在近距离时排斥黑色素细胞,在远距离时却又是黑色素细胞存活所需要的^[47]。这证实不同色素细胞谱系之间存在互作,可能影响到鱼体的色彩形态^[30]。

PARICHY 在斑马鱼上的研究表明,黄色素细胞中 *csf1r* 的表达与其周边黑色素细胞的空间组织有关^[48]。触发 *Midas cichlids* 从灰色向金色表型转变的基因涉及黑色素细胞的凋亡和类胡萝卜素的累积^[49]。另外,转录组学研究的证据也证实 *Midas cichlids* 体色的转变与黑色素细胞的维

持和凋亡相关^[27]。缝隙连接蛋白编码基因 *leo* (leopard) 和 *luc* (luchs) 介导黄色素细胞之间及其与黑色素细胞之间的相互作用^[50]。

3.4 调控信号通路

LI 等以红白锦鲤为材料研究体色差异的分子机制,通过转录组(RNA-Seq)技术对红皮白皮两个样本进行研究,获得了 62 个差异表达基因(DEGs),用 BS-PCR 法分析了其中 2 个差异表达的 Kruppel 样因子 4a (Kruppel-like factor 4a, *klf4a*) 和磷酸葡萄糖异构酶(glucose-6-phosphate isomerase b, *gpib*) 的甲基化状态,发现 DNA 甲基化参与皮肤着色的表达调控^[51]。

刘丽等利用药理学手段研究红剑鱼(*Xiphophorus helleri*) 应答光刺激时的体色变化机制,发现信号转导通路 cAMP 路径和 IP₃ 可能共同作用影响红色素细胞的色素颗粒聚集或分散反应,从而参与调控红剑鱼在光刺激下的体色改变^[52]。

4 结语及展望

尽管近年来对鱼类类胡萝卜素的着色研究逐渐深入,但对于相关分子机制与调控机理仍缺乏深入认识。相对于错综复杂的网络式调控,目前所获得的数据多是碎片化的,但随着测序技术的发展与完善,越来越多的鱼类基因组、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,同时为体色形成机制与调控机理提供了基础平台。如对斑马鱼已利用各种组学手段、转基因技术或体色突变体构建等方法对黑色素着色分子机制进行了不同角度的研究。

类胡萝卜素着色在鱼类体内涉及更为复杂的生理代谢过程,对研究技术和数据解读提出了更高的挑战,我们应该结合来自不同物种的组学数据和表型数据,对类胡萝卜素着色相关的候选基因进行功能验证,以期对所获得的数据进行深入解读,这对于实现鱼类尤其是观赏鱼体色的人工调控具有深远意义。

参考文献:

- [1] NILSSON SKÖLD H, ASPENGRÉN S, WALLIN M. Rapid color change in fish and amphibians-function, regulation, and emerging applications [J]. *Pigment Cell & Melanoma Research*, 2013, 26(1): 29-38.
- [2] BRAASCH I, SCHARTL M, VOLFF J N. Evolution of

- pigment synthesis pathways by gene and genome duplication in fish[J]. *BMC Evolutionary Biology*, 2007, 7: 74.
- [3] 朱艺峰, 麦康森. 鱼饲料着色剂类胡萝卜素研究进展[J]. *水生生物学报*, 2003, 27(2): 196-200.
ZHU Y F, MAI K S. A review of carotenoid of pigmentation additives in fish feeds [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2003, 27(2): 196-200.
- [4] 孙向军, 李铁梁, 姜娜, 等. 天然增艳物质对池塘养殖锦鲤体色的影响研究[J]. *饲料工业*, 2010, 31(8): 19-20.
SUN X J, LI T L, JIANG N, et al. Research on the effect of natural hyperchromic agent on body color of koi carp by artificial breeding [J]. *Feed Industry*, 2010, 31(8): 19-20.
- [5] 公翠萍, 朱文彬, 刘浩亮, 等. 饲料中添加虾青素对红罗非鱼各组织类胡萝卜素含量和沉积率的影响[J]. *上海海洋大学学报*, 2014, 23(3): 417-422.
GONG C P, ZHU W B, LIU H L, et al. Effect of dietary astaxanthin on carotenoid content and deposition rate in tissues of red tilapia [J]. *Journal of Shanghai Ocean University*, 2014, 23(3): 417-422.
- [6] 姜志强, 崔培, 秦强, 等. 类胡萝卜素在锦鲤组织器官中的沉积与分布[J]. *大连海洋大学学报*, 2012, 27(1): 22-26.
JIANG Z Q, CUI P, QIN Q, et al. Deposition and distribution of carotenoids in different tissues of ornamental carp *Cyprinus carpio* [J]. *Journal of Dalian Ocean University*, 2012, 27(1): 22-26.
- [7] 王安利, 刘金海, 王维娜. 锦鲤总色素及色素组分的比较研究[J]. *水生生物学报*, 2005, 29(6): 694-698.
WANG A L, LIU J H, WANG W N. Comparative studies on the total pigment and pigment components of color carp [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2005, 29(6): 694-698.
- [8] 刘晓东, 陈再忠. 七彩神仙鱼皮肤色素细胞观察及类胡萝卜素组分分析[J]. *上海水产大学学报*, 2008, 17(3): 339-343.
LIU X D, CHEN Z Z. Study on the chromatophores and the carotenoid components in the skin of discus fish (*Symphysodon* spp.) [J]. *Journal of Shanghai Fisheries University*, 2008, 17(3): 339-343.
- [9] HO A L F C, O' SHEA S K, POMEROY H F. Dietary esterified astaxanthin effects on color, carotenoid concentrations, and compositions of clown anemonefish, *Amphiprion ocellaris*, skin [J]. *Aquaculture International*, 2013, 21(2): 361-374.
- [10] BARLOW G W. The benefits of being gold: behavioral consequences of polychromatism in the midas cichlid, *Cichlasoma citrinellum* [J]. *Environmental Biology of Fishes*, 1983, 8(3/4): 235-247.
- [11] MAAN M E, SEEHAUSEN O L E, VAN ALPHEN J J M. Female mating preferences and male coloration covary with water transparency in a Lake Victoria cichlid fish [J]. *Biological Journal of the Linnean Society*, 2010, 99(2): 398-406.
- [12] PAUERS M J. One fish, two fish, red fish, blue fish: geography, ecology, sympatry, and male coloration in the lake Malawi cichlid genus *labeotropheus* (perciformes: cichlidae) [J]. *International Journal of Evolutionary Biology*, 2011, 2011: 575469.
- [13] 马本贺, 孙志宾, 马爱军, 等. 环境光色对白条双锯鱼 (*Amphiprion frenatus*) 幼鱼生长和体色的影响[J]. *海洋与湖沼*, 2017, 48(1): 148-154.
MA B H, SUN Z B, MA A J, et al. Effect of light color on growth and body color in tomato clownfish *Amphiprion frenatus* juvenile [J]. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 2017, 48(1): 148-154.
- [14] 冷向军, 李小勤. 水产动物着色的研究进展[J]. *水产学报*, 2006, 30(1): 138-143.
LENG X J, LI X Q. The recent advance of aquatic animal pigmentation [J]. *Journal of Fisheries of China*, 2006, 30(1): 138-143.
- [15] LI T L, HE C, MA Z H, et al. Effects of different carotenoids on pigmentation of blood parrot (*Cichlasoma synspilum* × *Cichlasoma citrinellum*) [J]. *Journal of Aquaculture Research & Development*, 2016, 7(3): 1000414.
- [16] SUN X J, YANG Y, YE Y T, et al. The effect of dietary pigments on the coloration of Japanese ornamental carp (koi, *Cyprinus carpio* L.) [J]. *Aquaculture*, 2012, 342-343: 62-68.
- [17] 朱磊, 叶元土, 蔡春芳, 等. 玉米蛋白粉对黄颡鱼体色的影响[J]. *动物营养学报*, 2013, 25(12): 3041-3048.
ZHU L, YE Y T, CAI C F, et al. Effects of corn gluten meal on body color of *Pelteobagrus fulvidraco* [J]. *Chinese Journal of Animal Nutrition*, 2013, 25(12): 3041-3048.
- [18] 周邦维, 李勇, 高婷婷, 等. 主要营养素对工业化养殖豹纹鳃棘鲈生长、体色和消化吸收的影响[J]. *动物营养学报*, 2014, 26(5): 1387-1401.
ZHOU B W, LI Y, GAO T T, et al. Effects of main nutrient element and source on growth, body color, digestion and absorption of *Plectropomus leopardus* in industrialized culture [J]. *Chinese Journal of Animal Nutrition*, 2014, 26(5): 1387-1401.
- [19] 陈学豪, 李剑, 姜才根, 等. 维生素 A 对黄颡鱼生长性能和体色的影响[J]. *饲料研究*, 2015(6): 57-60.
CHEN X H, LI J, JIANG C G, et al. Effects of vitamin A on growth performance and body color of *Plectropomus leopardus* [J]. *Feed Research*, 2015(6): 57-60.
- [20] MATTERS DORFER K, KOBLMÜLLER S, SEFC K M. AFLP genome scans suggest divergent selection on colour patterning in allopatric colour morphs of a cichlid fish [J]. *Molecular Ecology*, 2012, 21(14): 3531-3544.
- [21] MAAN M E, VAN ROOIJEN A C, VAN ALPHEN J J M, et al. Parasite-mediated sexual selection and species divergence in Lake Victoria cichlid fish [J]. *Biological Journal of the Linnean Society*, 2008, 94(1): 53-60.

- [22] LIN S M, NIEVES-PUIGDOLLER K, BROWN A C, et al. Testing the carotenoid trade-off hypothesis in the polychromatic Midas cichlid, *Amphilophus citrinellus* [J]. *Physiological and Biochemical Zoology*, 2010, 83(2): 333-342.
- [23] PAN C H, CHIEN Y H. Effects of dietary supplementation of alga *Haematococcus pluvialis* (Flotow), synthetic astaxanthin and β -carotene on survival, growth, and pigment distribution of red devil, *Cichlasoma citrinellum* (Günther) [J]. *Aquaculture Research*, 2009, 40(8): 871-879.
- [24] KAISUYAMA M, MATSUNO T. Carotenoid and vitamin A, and metabolism of carotenoids, β -carotene, canthaxanthin, astaxanthin, zeaxanthin, lutein and tunaxanthin in tilapia *tilapia nilotica*[J]. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Comparative Biochemistry*, 1988, 90(1): 131-139.
- [25] GODA M, OHATA M, IKOMA H, et al. Integumental reddish-violet coloration owing to novel dichromatic chromatophores in the teleost fish, *Pseudochromis diadema* [J]. *Pigment Cell & Melanoma Research*, 2011, 24(4): 614-617.
- [26] HENNING F, JONES J C, FRANCHINI P, et al. Transcriptomics of morphological color change in polychromatic Midas cichlids [J]. *BMC Genomics*, 2013, 14: 171.
- [27] YANG S, LIU Q, WANG Y, et al. Effects of dietary supplementation of golden apple snail (*Pomacea canaliculata*) egg on survival, pigmentation and antioxidant activity of Blood parrot [J]. *SpringerPlus*, 2016, 5(1): 1556.
- [28] HIRATA M, NAKAMURA K, KONDO S. Pigment cell distributions in different tissues of the zebrafish, with special reference to the striped pigment pattern [J]. *Developmental Dynamics*, 2005, 234(2): 293-300.
- [29] 徐伟, 李池陶, 曹顶臣, 等. 几种鲤鲫鳞片色素细胞和体色发生的观察[J]. *水生生物学报*, 2007, 31(1): 67-72.
XU W, LI C T, CAO D C, et al. Observation on scale chromatophore and body color's genesis of carp and crucian carp [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2007, 31(1): 67-72.
- [30] BROWN A C, MCGRAW K J, CLOTFELTER E D. Dietary carotenoids increase yellow nonpigment coloration of female convict cichlids (*Amantitlania nigrofasciata*) [J]. *Physiological and Biochemical Zoology*, 2013, 86(3): 312-322.
- [31] YAMANAKA H, KONDO S. In vitro analysis suggests that difference in cell movement during direct interaction can generate various pigment patterns in vivo [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2014, 111(5): 1867-1872.
- [32] SAN-JOSE L M, GRANADO-LORENCIO F, SINERVO B, et al. Iridophores and not carotenoids account for chromatic variation of carotenoid-based coloration in common lizards (*Lacerta vivipara*) [J]. *The American Naturalist*, 2013, 181(3): 396-409.
- [33] KELSH R N, HARRIS M L, COLANESI S, et al. Stripes and belly-spots-a review of pigment cell morphogenesis in vertebrates [J]. *Seminars in Cell & Developmental Biology*, 2009, 20(1): 90-104.
- [34] TOEWS D P L, HOFMEISTER N R, TAYLOR S A. The evolution and genetics of carotenoid processing in animals [J]. *Trends in Genetics*, 2017, 33(3): 171-182.
- [35] SUNDVOLD H, HELGELAND H, BARANSKI M, et al. Characterisation of a novel paralog of scavenger receptor class B member I (*SCARBI*) in Atlantic salmon (*Salmo salar*) [J]. *BMC Genetics*, 2011, 12: 52.
- [36] LIU H, ZHENG H, ZHANG H, et al. A de novo transcriptome of the noble scallop, *Chlamys nobilis*, focusing on mining transcripts for carotenoid-based coloration [J]. *BMC Genomics*, 2015, 16(1): 44.
- [37] ROBERTS R B, SER J R, KOCHER T D. Sexual conflict resolved by invasion of a novel sex determiner in Lake Malawi cichlid fishes [J]. *Science*, 2009, 326(5955): 998-1001.
- [38] MINCHIN J E N, HUGHES S M. Sequential actions of Pax3 and Pax7 drive xanthophore development in zebrafish neural crest [J]. *Developmental Biology*, 2008, 317(2): 508-522.
- [39] O'QUIN C T, DRILEA A C, CONTE M A, et al. Mapping of pigmentation QTL on an anchored genome assembly of the cichlid fish, *Metriaclima zebra* [J]. *BMC Genomics*, 2013, 14: 287.
- [40] KOTTLER V A, FADEEV A, WEIGEL D, et al. Pigment pattern formation in the guppy, *Poecilia reticulata*, involves the Kita and Csf1ra receptor tyrosine kinases [J]. *Genetics*, 2013, 194(3): 631-646.
- [41] PATTERSON L B, BAIN E J, PARICHY D M. Pigment cell interactions and differential xanthophore recruitment underlying zebrafish stripe reiteration and Danio pattern evolution [J]. *Nature Communications*, 2014, 5: 5299.
- [42] LANG M R, PATTERSON L B, GORDON T N, et al. *Basonuclin-2* requirements for zebrafish adult pigment pattern development and female fertility [J]. *PLoS Genetics*, 2009, 5(11): e1000744.
- [43] DIEPEVEEN E T, SALZBURGER W. Molecular characterization of two endothelin pathways in East African cichlid fishes [J]. *Journal of Molecular Evolution*, 2011, 73(5/6): 355-368.
- [44] PARICHY D M, RANSOM D G, PAW B, et al. An orthologue of the kit-related gene *fms* is required for development of neural crest-derived xanthophores and a subpopulation of adult melanocytes in the zebrafish, *Danio rerio* [J]. *Development*, 2000, 127(14): 3031-3044.
- [45] DUTTON K A, PAULINY A, LOPES S S, et al. Zebrafish *colourless* encodes *sox10* and specifies non-ectomesenchymal neural crest fates [J]. *Development*, 2001, 128(21): 4113-4125.
- [46] FROHNHÖFER H G, KRAUSS J, MAISCHEIN H M, et al. Iridophores and their interactions with other chromatophores

- are required for stripe formation in zebrafish [J]. *Development*, 2013, 140(14): 2997-3007.
- [47] NAKAMASU A, TAKAHASHI G, KANBE A, et al. Interactions between zebrafish pigment cells responsible for the generation of Turing patterns[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2009, 106(21): 8429-8434.
- [48] PARICHY D M. Evolution of danio pigment pattern development [J]. *Heredity*, 2006, 97(3): 200-210.
- [49] HENNING F, RENZ A J, FUKAMACHI S, et al. Genetic, comparative genomic, and expression analyses of the *Mc1r* locus in the polychromatic Midas cichlid fish (Teleostei, Cichlidae *Amphilophus* sp.) species group [J]. *Journal of Molecular Evolution*, 2010, 70(5): 405-412.
- [50] WATANABE M, SAWADA R, ARAMAKI T, et al. The physiological characterization of *Connexin41.8* and *Connexin39.4*, which are involved in the striped pattern formation of zebrafish [J]. *Journal of Biological Chemistry*, 2015, 291(3): 1053-1063.
- [51] LI X M, SONG Y N, XIAO G B, et al. Gene expression variations of red-white skin coloration in common carp (*Cyprinus carpio*) [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2015, 16(9): 21310-21329.
- [52] 刘丽, 梁兰清, 赵会宏, 等. 光对红剑鱼红色素细胞色素颗粒运动的影响及其机制 [J]. *中国水产科学*, 2007, 14(4): 523-531.
- LIU L, LIANG L Q, ZHAO H H, et al. Effects of photoresponses on the movement of pigment granule in erythrophores of *Xiphophorus helleri* and the mechanism [J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2007, 14(4): 523-531.

Mechanisms underlying carotenoid-based coloration in fishes

LI Tieliang, XU Guanling, XING Wei, MA Zhihong, JIANG Na, LUO Lin
(Beijing Fisheries Research Institute, Beijing 100068, China)

Abstract: Carotenoid pigments are responsible for many color hues in fishes. Fishes cannot synthesize carotenoids endogenously, but dietary carotenoids were derived from food. Carotenoid-based coloration is influenced by pigments in diet, chromatophore and the interaction of cells. Much less is known about the mechanisms of carotenoid-based coloration in fishes, particularly in the understanding of carotenoid metabolism pathways and the molecular basis of carotenoid coloration. In this paper, the correlations of genetic basis, physiological condition and environmental factors with carotenoid pigmentation in fishes were examined. Furthermore, molecular basis regarding the coloration process was reviewed. Gaps in our knowledge are discussed in the last part of this review. It is expected to provide some useful information for conducting similar research in China.

Key words: fish; carotenoid; pigmentation; chromatophore; coloration mechanism