

鱼类体色成因及调控研究进展

Advance of fish color mechanism and its regulation

李欢¹, 桑卫国¹, 段青源², 杨家峰², 汪杰², 杨龙方¹, 马金玲¹

(1. 宁波大学 海洋学院, 应用海洋生物技术教育部重点实验室, 浙江 宁波 315211; 2. 宁波市海洋与渔业局, 浙江 宁波 315010)

中图分类号: S9-0 文献标识码: A 文章编号: 1000-3096(2014)08-0109-07
doi: 10.11759/hyxx20130820001

随着经济的快速发展和生活水平的不断提高, 人们对高档鱼类的需求也日益增加。受自然条件的限制和人为因素的影响, 野生鱼类捕获量在急剧下降, 为解决供需矛盾, 水产养殖业应运而生, 但在高密度集约化养殖条件下, 人工养殖的鱼类, 其体色异常和肉质下降等问题频频出现, 远不如野生品种。发生体色异常的鱼类以前是无鳞鱼, 如黄鳍 (*Monopterus albus*)、黄颡鱼 (*Pelteobagrus fulvidraco*), 目前发现的有鳞鱼类, 如武昌鱼 (*Megalobrama amblycephala*)、鲤鱼 (*Cyprinus carpio*) 等也经常发生体色异常。养殖鱼类体色异常不仅降低了其商品价值, 也给养殖者带来了巨大的经济损失。

1 鱼类体色的形成

鱼类体色的丰富多彩是长期自然选择的结果, 是其对生态环境的适应, 起着隐蔽、伪装、警戒、吸引异性等重要作用^[1]。鱼类的体色是由真皮层下的色素细胞形成的, 目前, 鱼类的基本色素细胞可分成下列几种(表 1): (1)黑色素细胞, 含有黑色颗粒, 能够吸收特定波长的光从而使鱼体呈现黑色到褐色, 包括真黑素、棕黑素和异黑素 3 种; (2)黄色素细胞与红色素细胞, 主要呈色物质均为嘌呤和类胡萝卜素, 前者可以呈现出黄色到橙色之间的各种颜色, 后者可以呈现出红色到橙色之间的颜色; (3)鸟粪素细胞又叫虹彩素细胞或白色素细胞, 主要由细胞内的嘌呤与水结合形成晶体, 反射一定波长的入射光而使鱼体呈现不同的颜色。

鱼类的体色会随着生长发育及环境的改变发生变化, 主要包括形态学变化和生理学变化。形态学变化主要涉及表皮层的色素细胞在表层中的迁移以及

色素颗粒量的变化, 是一个缓慢的过程; 生理学变化主要是真皮层色素细胞中色素颗粒的聚集或扩散以及神经和激素调节作用。

2 外源因素影响鱼类体色

2.1 饲料添加色素对鱼体色的影响

几乎所有的养殖鱼类体色的表现均需要有类胡萝卜素, 但是鱼类自身不能合成类胡萝卜素, 必须通过外源摄取。目前, 鱼体中已经发现的类胡萝卜素有 β -胡萝卜素、叶黄素、玉米黄素、金枪鱼黄质素、虾青素等。不同种类的鱼类, 体内起主要作用的类胡萝卜素种类不同, 这是因为不同种类的鱼类对类胡萝卜素的代谢能力不同。刘晓东等^[3]对黄白、红点绿和红盖子七彩神仙鱼 (*Symphysodon* spp.) 皮肤色素组分分析表明, 红点绿和红盖子七彩神仙鱼皮肤色素组成均为虾青素及其酯、角黄素、玉米黄素的酯及 α -胡萝卜素; 刘金海等^[4-7]对草鱼 (*Ctenopharyngodon idellus*)、锦鲤 (*Cyprinus carpio*)、金鱼 (*Carassius auratus*) 色素组成的研究表明, 这 3 种鱼的色素属于类胡萝卜素, 红色金鱼所含的色素组分以虾青素为主。

目前, 饲料添加含天然或人工合成的类胡萝卜素改善鱼类体色成为水产动物营养学研究的热点, 如添加适量的虾青素和角黄素可以直接沉积在鲑鳟鱼肌肉中, 提高肌肉的红色值, 获得良好的色彩^[8-10]。

收稿日期: 2013-08-20; 修回日期: 2013-11-16

基金项目: 国家科技部星火计划资助项目(2011GA701001, 2013GA701042)

作者简介: 李欢(1989-), 男, 湖北孝感人, 硕士研究生, 主要从事水产动物营养与饲料学研究, 电话: 18857496460, E-mail: regbear88@aliyun.com; 桑卫国, 通信作者, 电话: 18968301681, E-mail: sangweigu@nbu.edu.cn

表 1 4 种色素细胞所含的色素及色素色^[2]

色素细胞	色素	色素颗粒	色素色
黑色素细胞	黑色素	黑色素颗粒	黑色、褐色
红色素细胞	类胡萝卜素、喋啶	类胡萝卜素小泡、喋啶颗粒	红色、橙色
黄色素细胞	类胡萝卜素、喋啶	类胡萝卜素小泡、喋啶颗粒	黄色、橙色
虹彩色素细胞	鸟嘌呤及其他嘌呤	反射小板	淡红、银白、紫色

黄辨非等^[11]在饲料中添加含有红色类胡萝卜素的红辣椒粉, 结果表明, 红辣椒粉具有增强红草金鱼 (*Carassius auratus*) 色素沉积和促进生长的作用; 而 Verónica 等^[12]在饲料中添加洛神葵 (*Hibiscus sabdariffa*) 花瓣提取物投喂初始质量为 6.3 g~7.4 g 的金鱼, 结果显示, 金鱼获得良好的着色; 类似的研究在红色剑尾鱼 (*Xiphophorus helleri*)^[13-14]、孔雀鱼 (*Poecilia reticulata*)^[15]、小丑鱼 (*Amphiprion ocellaris*)^[16] 中都有报道。

尽管人工合成的色素对鱼类的着色效果好, 但是价格昂贵, 因此寻找廉价的色素源成为体色研究的一个重要方面。某些微藻能够大量合成色素而成为优良的天然色素源, 如雨生红球藻 (*Haematococcus pluvialis*)、绿藻 (*Eremosphaera viridis*)、小球藻 (*Chlorella* spp.)、栅藻 (*Scenedesmus*)、紫球藻 (*Porphyridium cruentum*) 等。Chatzifotis 等^[17]以含雨生红球藻、紫花苜蓿 (*Medicago sativa* L.) 和螺旋藻 (*Spirulina*) 饵料分别饲喂真鲷 (*Pagrus pagrus*), 发现能显著改善真鲷皮肤颜色, 获得良好的体色; Pan 等^[18]以含雨生红球藻饵料投喂红魔鬼鱼 (*Cichlasoma citrinellum*), Mahdi 等^[19]以含有纯顶螺旋藻饵料投喂虹鳟 (*Oncorhynchus mykiss*), 均获得良好着色。

2.2 营养素对鱼类体色的影响

色素是脂溶性物质, 它须与脂蛋白复合才能被转运, 因此饲料中脂肪、蛋白质含量可以影响鱼类对色素的吸收和代谢, 目前有关饲料脂肪水平对色素吸收和沉积作用比较一致, 即饲料中适量脂肪、蛋白质含量有利于色素的吸收和沉积。唐精等^[20]曾报道, 全植物性蛋白饲料可以引起 85% 的胡子鲶 (*Clarias fuscus*) 良好着色, 鱼背、腹部等均呈金黄色; 袁立强等^[21]研究了饲料脂肪水平对瓦氏黄颡鱼 (*Pelteobagrus vachelli*) 生长和皮肤着色的影响, 结果显示适量脂肪能够提高叶黄素的利用率, 7.02% 的饲料脂肪含量可以满足瓦氏黄颡鱼体着色的需要, 过高脂肪水平影响鱼体着色; 崔培等^[22]研究饲料脂肪水平对红白锦鲤体色、生长及部分生理生化指标的影响时得到类似的结论。

色素作为一种抗氧化剂, 可能与其他抗氧化剂如维生素 E、维生素 C 相互作用以保护机体免受氧化自由基的损伤。当添加高剂量的 V_E/V_C , 可以减少色素作为抗氧化剂而被消耗, 从而增加其在机体中的沉积。傅美兰^[23]探讨了饲料中添加不同水平的维生素 E 对黄颡鱼生长及体色的影响, 结果显示, 维生素 E 含量在 268 mg/kg 时黄颡鱼获得良好着色。

矿物质元素也可以对养殖鱼类的体色产生影响, 它作为酶的辅酶参与鱼体代谢调节, 同时也作为控制色素生物合成酶的辅酶参与色素细胞、色素颗粒的正常生理机能维持和正常的生理代谢, 进而影响鱼类体色。Nakano 等^[24]研究正常牙鲆 (*Paralichthys olicaceus*) 和白化个体中锌、铁、铜含量时, 推测牙鲆皮肤中锌等金属离子的含量能影响与黑化作用有关的酶的活力, 间接影响皮肤黑色素的产生。

2.3 环境对鱼类体色的影响及调控

环境条件会影响鱼类色素的形成, 鱼类也会通过体色的变化来适应其生活环境。刘丽等^[25]为研究光对色素细胞色素颗粒运动的影响机制, 以红剑鱼 (*Xiphophorus helleri*) 鳞片上红色素细胞为材料, 体外培养后在显微镜下观察色素颗粒对不同光波长刺激的应答, 结果显示, 蓝光使色素颗粒聚集, 绿光使色素颗粒发散, 而紫外光使红色素细胞剧烈收缩, 色素颗粒聚集于细胞中心; Pavlidis^[26]研究背景色、光强度和水温对红海鲷 (*Pagrus pagrus*) 体色影响, 结果显示: 低强度的光、水温为 19℃ 以及白背景色能显著提高真鲷体色; 给金鱼投喂虾青素、小球藻的实验表明, 水温在 26~30℃ 的着色效果优于 22℃ 或 24℃^[27]; 罗非鱼 (*Tilapia*) 在黑色背景下体色暗淡, 在灰色和白色的环境下体色发亮^[28]。

3 色素细胞及神经内分泌调控鱼类体色

3.1 色素细胞调控鱼类体色

鱼体色素细胞的数量、分布区域、色素颗粒的

运动影响鱼类体色。色素细胞运动是色素颗粒在细胞内沿树突延伸、扩散使鱼体呈现深色；反之，顺树突聚集于细胞中心，鱼体呈现白色。而运输色素颗粒的“马达”分子是细胞内的一种蛋白，它能够水解能量分子ATP，发生构形改变，从而驱动色素颗粒沿着微管运动^[29]。色素颗粒的聚集或扩散与细胞内的Ca²⁺和cAMP有关^[30]。

有研究表明，在低于10~20 m的水下深度，水能够大大减弱波长大于600 nm的入射光，所以红光不能够传导至这个深度，因此，色素颗粒不能够反射红光而导致鱼体呈现灰色或是黑色。但是，近来，Matthias等^[31]发现珊瑚礁鰕虎鱼(*Eviota pelluci*)皮肤中有些形似树枝、内含可移动性荧光颗粒的荧光色素细胞，这些荧光色素颗粒能够吸收周围环境中的蓝绿光，发射更长波长的光量子，使鰕虎鱼呈现不同的颜色，并且这类色素细胞能调控皮肤荧光色素颗粒的分布及运动；进一步的实验表明，激素、神经调节同样能够引起荧光颗粒聚集或发散；Makoto等^[32]在研究拟雀鲷属紫背草莓鱼(*Pseudochromis diadema*)略带红色的紫罗兰色皮肤中发现了奇特的、有着红色色素颗粒的二色性色素细胞(他们称之为赤式虹彩细胞，erythro-iridophore)，在标准生理溶液中，当利用光学显微镜的普通透射光和外延照明光观察时，这些细胞呈现双色相，分别为红色和深紫色，进一步研究发现，这类细胞是利用胞内的反射晶体和红色颗粒呈色的。其高效液相色谱分析萃取的色素，结果显示，成色物质是类胡萝卜素。

3.2 神经内分泌的调控

硬骨鱼类生理学体色变化是由皮肤色素细胞色素颗粒聚集或发散引起的，直接由内分泌系统和交感神经系统调控，而软骨鱼体色则主要由激素调节控制^[33]。目前在神经调节方面研究较多的是肾上腺素和乙酰胆碱对色素细胞的作用。肾上腺素能够引起色素颗粒的聚集，而乙酰胆碱作用正好相反。激素调节主要涉及黑色素聚集素(melanin concentrating hormone, MCH)和黑色素细胞刺激素(melanophore-stimulating hormone, MSH)，前者引起黑色素聚集，是一个环形含19个氨基酸的神经肽，主要分布于外侧下丘脑和未定带区，通过纤维伸出遍及中枢神经系统；后者则引起黑色素扩散，由脑垂体分泌。酪氨酸酶对黑色素的生成发挥关键性作用，酪氨酸先氧化成二羟基苯丙氨酸，后者生成多巴奎林，而多巴

奎林在酪氨酸酶的作用下聚合成黑色素。

Kobayashi等^[34]在研究条斑星鲈(*Veraspermoseri*)体色时发现， α -MSH没有引起其体内色素细胞色素颗粒发散，原因是这种激素肽对其黑素细胞没有影响，并且活性有所降低，可能与 α -MSH受体(黑皮质素受体-MCR, G蛋白偶联受体的一种)的协同表达有关。另外，最近研究发现，乙酰基的出现会降低 α -MSH相关肽的生物活性，乙酰化作用却抑制了黑色素的分散，该转调过程与 α -MSH受体MCR协同表达有关^[35-37]，当给条斑星鲈腹腔注射含MCH的药剂，使体色立刻变白^[38]，而注射含MSH药剂却没有引起皮肤颜色的变化^[39]，因此，推测在应急性体色调控中，MCH占主导地位；当条斑星鲈置于网箱颜色分别为白色、黄色、黑色养殖时，白色网箱的鱼比黑色网箱中鱼的眼侧皮肤更白，而血清MCH水平更高，此外，白色和黑色网箱中鱼体下丘脑细胞MCH含量分别显示最高和最低，黄色网箱居中^[40]，说明网箱颜色、鱼体色和MCH的量之间存在相关性。

据报道，雌性两点鰕虎鱼(*Gobiusculus flavescens*)婚姻色的产生是在去甲肾上腺素的作用下，腹部皮肤色素细胞色素颗粒聚集使腹部皮肤褪色，透明度增加，而使性腺的色彩透过皮肤表现出来^[41]。

3.3 药理学处理协同神经内分泌调控鱼类体色

鱼类皮肤鳞片黑色素细胞被平滑肌细胞所覆盖，当与激素和药物接触时会有不同的反应。Sangit等^[42]研究硬骨鱼属鲤鱼-乌鳢(*Channa punctatus*)体色变化机制，印度草药吊兰属植物吊兰马铃薯(*Chlorophytum tuberosum*)和硬叶吊兰(*Chlorophytum borivilianum*)的块茎提取物作用于鲤鱼-乌鳢离体鳞片黑色素细胞。前者引起黑色素聚集，从而导致皮肤变白，原因是吊兰马铃薯块茎提取物中含有类似肾上腺素化学物质，能够激活 α -肾上腺素受体，而一定剂量的 α -肾上腺素引起鲤鱼-乌鳢黑色素聚集；而硬叶吊兰块茎提取物中含有能激活 β -肾上腺素受体的化学物质，引起黑色素细胞内黑色素发散，导致皮肤变黑。

关于激素对鱼类色素细胞色素颗粒运动的影响已有较多的报道。刘丽等^[22]以红剑鱼鳞片上的红色色素细胞为材料，体外培养后利用药理学手段研究色素颗粒对光应答的信号通路，实验观察到腺苷酸环化酶(AC)的激活剂佛司克林(FSK)可以抑制蓝光引起的色素颗粒聚集，磷酸二酯酶(PDE)的抑制剂茶碱

也有利于色素颗粒的分散,这暗示环腺苷酸(cAMP)水平的升高伴随着色素颗粒的分散;蛋白激酶A(PKA)的抑制子 N-[2-(P-溴苯丙烯盐基氨基)乙基]-5-异喹啉磺酰胺(H-89)可抑制绿光引起的色素颗粒分散,而且抑制分散的强度与剂量呈正比,这说明 PKA 参与色素颗粒的分散反应,升高的 cAMP 激活 PKA,从而引起色素颗粒的分散反应。因此,研究者推测光对红剑鱼红色素细胞色素颗粒运动的影响可能是通过信号通道 cAMP 路径作用的。

4 基因调控鱼类体色

4.1 遗传因素调控鱼类体色

鱼类的体色从根本上是受遗传因素控制的,鱼类的体色遗传比较复杂,相同的体色在不同鱼类中的遗传方式也是不同的。徐伟等^[43]选择亲本蓝色鲤、红色鲤体色基因型的纯合体、黄色鲤的杂合体进行杂交实验,结果出现了除亲本以外的其他体色,如青灰色、白色、青黄色和蓝白色。邱洋洋等^[44]用金鱼红白虎头繁殖筛选出来的红虎头和白虎头作为亲本,两两组合进行繁殖,获得了4个F1代组合:RR, WW, RW(RR♂×WW♀), WR(WW♀×RR♂)。观察4个F1代组合的体色分离,结果发现:4个组合体均为红色、红白色、白色和杂色(青色、青黄色、黄色),且体色比例不一致,说明金鱼的体色受遗传基因控制,并且金鱼的白色可能不是受一对隐性等位基因控制。

鱼类体色的演化是以多种形式呈现的,对其体色变化的遗传基因的研究是相当多的,其中多数是单基因调控鱼类体色的例子^[45]。特别的,如黑素皮质激素受体基因(Mc1r, melanocortin-1 receptor)被公认为是调控多种鱼类体色的基因^[46-47]。除此以外,近来,多基因共同调控鱼类体色的观点也被证实^[48-50]。三刺鱼(*Gasterosteus aculeatus*)幼鱼在不同的水域(海水和淡水)呈现不同的条斑形状。Greenwood 等^[51]通过对淡水和海水三刺鱼杂交的F2代幼体进行数量性状基因座(quantitative trait locus, QTL, 是指控制数量性状的基因在基因组中的位置)绘制来阐明这种潜在的色素沉积模式的基因架构,结果显示:绘制的两个QTL与条带变化显著相关,尤其是在LG1和LG6的位置。

4.2 鱼类“婚姻色”

在生态学上,有些鱼类在繁殖季节里,随着性腺的发育、成熟,雌雄个体的体色相应地发生变化,

这种在繁殖期中出现的“婚姻色”,是鱼类性腺发育、雌雄差别的重要特征。东非的雌性索氏拟丽鱼(*Pseudotropheus saulosi*)在繁殖期选择雄性时,体色发挥重要的作用。Helen^[52]通过对马拉维湖天蓝色雄性索氏拟丽鱼和黄色雌性索氏拟丽鱼皮肤基因的对比分析,借助cDNA微阵列实验,鉴定了调控性别间体色表现差异的46个基因,结合qRT-PCR技术筛选出了在雄性和雌性索氏拟丽鱼体内表达存在显著差异($P<0.05$)的5个基因,如调控色素内涵体到高尔基体的囊泡运输蛋白的候选基因 *Copz-1*(Coatomer protein complex, subunit zeta-1), *Copz* 是一种蛋白复合物的亚基,这种蛋白复合物是涂覆在高尔基体运输囊泡上的非网格蛋白的前体物质,而色素颗粒在核内体与高尔基体之间的运输涉及这种蛋白复合物,因此,雌性和雄性索氏拟丽鱼体色的不同涉及基因 *Copz-1* 的表达,该基因也被认为是控制人类和斑马鱼(*Danio rerio*)色素沉着的关键基因^[53-54]。

4.3 鱼类白化病

虾青素基因最早发现于鳌蟹(*Eriocheir sinensis*)的肝胰腺^[55],是水产动物呈色的重要物质。最近的研究发现,部分鱼类可将黄体素、玉米黄质转变成虾青素,几乎所有甲壳类可将 β -胡萝卜素、黄体素、玉米黄质转变成虾青素。王家庆等^[56]借助mRNA差异显示技术和基因克隆测序,在褐牙鲈体内获得与白化相关的锌指蛋白基因 *zfp123*, *zfp* 可以介导靶基因的转录调控,抑制或激活特定基因的表达, *zfp123* 在褐牙鲈皮肤组织中低表达或不表达,导致白化病,可能是由于缺少作为转录调控因子的锌指蛋白,影响了黑色素形成基因的表达,使黑色素细胞的发育受到阻碍而产生白化现象。

4.4 鱼类色素细胞基因

在关于斑马鱼体色的研究中,研究者通过研究不同突变基因对胚胎发育的影响,进而阐明不同基因对鱼体色的作用^[57]。研究表明, *nacre(mitf)*、*sparse(kit)*、*shady(1tk)*、*picasso(erb3)* 和 *rose(ednrb1)* 是黑色素细胞发生所必需的基因,而 *panther(fms)* 是黄色素细胞发生所必需的基因^[58-59]。

4.5 microRNA 影响鱼类体色

microRNA 是一类由内源基因编码的长度约为22个核苷酸的非编码单链RNA分子,参与转录后基因表达调控。但是, microRNA 对鱼体色的决定性作

用还没有完全确定。Yan 等^[60]通过对鲤鱼和罗非鱼的研究,确定了红白体色相关的 14 段 microRNA 的差异性表达,其中, miR-429 在胚胎期处于一种动态表达:原肠胚阶段首先被检测到,其表达逐渐上调直到幼体阶段,并且, mir-429 的沉默或缺失会导致明显的体色变化,其主要是直接作用在活体内(*in vivo*)Foxd3 基因的 3'-UTR,引起 Foxd3 表达上调,因而抑制 MITF 及其下游基因的转录,如 tyrosinase (TYR), tyrosine related protein-1 (TYRP1), tyrosine related protein-2 (TYRP2)。由于色素细胞是由神经鞘在原肠胚阶段进化而来,因此, Yan 等推测 mir-429 对色素沉着起着重要作用。

综上,鱼类体色调控机制是多方面的,首先最根本的就是鱼类自身的遗传因素;其次是神经、内分泌系统的调控;再者就是鱼类生活的环境以及饵料因素。但是,人为的因素也可以改变鱼类的体色。目前,对鱼类色素在体内的代谢途径及其调控机制的研究还很缺乏,未来应在这方面做更深入的探究。

参考文献:

- [1] Helen N S, Sara A, Margareta W. Rapid color change in fish and amphibians-function, regulation, and emerging applications[J]. Pigment Cell & Melanoma Research, 2013, 26(1): 29-38.
- [2] 贺国龙, 刘立鹤. 鱼类体色成因及其调控技术研究进展(上)[J]. 水产科技情报, 2010, 37(2): 88-91.
- [3] 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.
- [4] 刘金海, 王安利, 王维娜. 金鱼总色素及色素组分的比较研究[J]. 水生生物学报, 2007, 31(1): 73-77.
- [5] 刘金海, 王安利, 王维娜. 草金鱼总色素稳定性研究(I)—日光、空气、温度和金属离子对草金鱼总色素稳定性的影响[J]. 水产科学, 2005a, 24(2): 9-11.
- [6] 刘金海, 王安利, 王维娜. 草金鱼总色素稳定性研究(II)—酸碱度、维生素和有机物对草金鱼总色素稳定性的影响[J]. 水产科学, 2005b, 24(3): 7-9.
- [7] 刘金海, 王安利, 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, 2005c, 29(6): 694-698.
- [8] Choong R L, Minh A P, Sang M L. Effects of dietary Paprika and lipid levels on growth and skin pigmentation of Pale chub(*Zacco platypus*) [J]. Asian-Aust J Anim Sci, 2010, 23(6): 81-87.
- [9] Bazyar Lakeh A A, Ahmad M, Safi R S, et al. Growth performance, mortality and carotenoid pigmentation of fry offspring as affected by dietary supplementation of astaxanthin to female rainbow trout(*Oncorhynchus mykiss*) broodstock[J]. Journal of Applied Ichthyology, 2010, 26(1): 35-39.
- [10] Nihat Y, Muammer E. Effects of oleoresin paprika (*Capsicum annum*) and synthetic carotenoids (canthaxanthin and astaxanthin) on pigmentation levels and growth in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* W[J]. Journal of Animal and Veterinary Advances, 2011, 10(14): 56-59.
- [11] 黄辨非, 冯端林, 罗静波, 等. 饲料中添加红辣椒粉对红草金鱼体色及生长的影响[J]. 水利渔业, 2008, 28(4): 52-54.
- [12] Verónica P E, Gabriel A G, Pablo Emilio V E, et al. Effect of anthocyanin's extract from flour of roselle calyx (*Hibiscus sabdariffa*) on growth and pigmentation of goldfish (*Carassius auratus*) [J]. Thai J Vet Med, 2012, 42(1): 107-111.
- [13] Ezhil J, Jeyanthi C, Narayanan N. Marigold as a carotenoid source on pigmentation and growth of red swordtail, *Xiphophorus helleri*[J]. Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 2008, 8: 99-102;
- [14] Joseph B, Sujath S, Jemima J, et al. Influence of Four ornamental flowers on the growth and colouration of orange swordtail cichlid fish (*Xiphophorus helleri*, Heckel, 1940) [J]. Int J Biol Med Res, 2011, 2(3): 621-626.
- [15] Mukherjee A, Mandal B, Banerjee S. Turmeric as a carotenoid source on pigmentation and growth of fantail guppy, *Poecilia reticulata*[J]. Proc Zool Soc, 2009, 62(2): 119-123.
- [16] Adeljean L F, Stephen K. Dietary esterified astaxanthin effects on color, carotenoid concentrations, and compositions of clown anemonefish, *Amphiprion ocellaris*, skin[J]. Aquaculture International, 2013, 21(2): 361-374.
- [17] Chatzifotis S, Kyriazi P, Divanach P, et al. Dietary carotenoids and skin melanin content influence the coloration of farmed red porgy (*Pagrus pagrus*) [J]. Aquaculture Nutrition, 2011, 17(2): 90-100.

- [18] Pan C H, Chen 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*[J]. Aquaculture Research, 2009, 40(8): 871-879.
- [19] Mahdi T, Amirkolaie A K, Sekineh Y. The effects of *Spirulina platensis* meal as a feed supplement on growth performance and pigmentation of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) [J]. Aquaculture, 2013, 399: 14-19.
- [20] 唐精, 叶元土, 萧培珍, 等. 全植物蛋白饲料对胡子鲶体色的影响[J]. 广东饲料, 2008, 17(12): 25-27.
- [21] 袁立强, 马旭洲, 王武, 等. 饲料脂肪水平对瓦氏黄颡鱼生长和鱼体色的影响[J]. 上海水产大学学报, 2008, 17(5): 577-584.
- [22] 崔培, 姜志强, 韩雨哲, 等. 饲料脂肪水平对红白锦鲤体色、生长及部分生理生化指标的影响[J]. 天津农学院学报, 2011, 18(2): 23-31.
- [23] 傅美兰. 饵料中不同维生素 E 添加量对黄颡鱼幼鱼生长和体色的影响[J]. 河北渔业, 2010, 12(3): 15-17.
- [24] Nakano T. Levels of zinc, iron, and copper in the skin of abnormal pigmented Japanese flounder[J]. Nippon Suisan Gakkaishi, 1992, 58(11): 2207.
- [25] 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.
- [26] Pavlidis M, Karkana M, Fanouraki E, et al. Environmental control of skin color in the red porgy, *Pagrus pagrus*[J]. Aquaculture Research, 2008, 39(8): 837-849.
- [27] Gouveia L, Rema P. Effect of microalgal biomass concentration and temperature on ornamental goldfish (*Carassius auratus*) skin pigmentation[J]. Aquaculture Nutrition, 2005, 11(1): 19-25.
- [28] Vander Salm A L, Gresnigt R. Background adaptation and water acidification affect pigmentation and stress physiology of tilapia, *Oreochromis mossambicus*[J]. General and Comparative Endocrinology, 2005, 144(4): 51-59 .
- [29] 贺国龙, 刘立鹤. 鱼类体色成因及其调控技术研究进展(下)[J]. 水产科技情报, 2010, 37(3): 115-121.
- [30] Noriko O, Etsuko N, Miyuki O, et al. Light-induced pigment aggregation in Xanthophores of the Medaka, *Oryzias latipes*[J]. Pigment Cell Res, 1998, 11: 362-367.
- [31] Matthias F W, Nico K M. A fluorescent chromatophore changes the level of fluorescence in a reef fish[J]. PLoS One, 2012, 7(6): 1-7.
- [32] Makoto G, Mihoko O, Hayato I, et al. Integumental reddish-violet coloration owing to novel dichromatic chromatophores in the teleost fish, *Pseudochromis diadema*[J]. Pigment Cell and Melanoma Res, 2011, 24(4): 614-617.
- [33] Mizusawa K, Kobayashi Y, Sunuma T, et al. Inhibiting roles of melanin-concentrating hormone for skin pigment dispersion in barfin flounder, *Verasper moseri*[J]. General and Comparative Endocrinology, 2011, 171(1): 75-81.
- [34] Kobayashi Y, Mizusawa K, Saito Y, et al. Melanocortin systems on pigment dispersion in fish chromatophores[J]. Frontiers in Endocrinology, 2012, 3(9): 1-6.
- [35] Kobayashi Y, Mizusawa K, Yamanome T, et al. Possible paracrine function of α -melanocyte-stimulating hormone and inhibition of its melanin-dispersing activity by N-terminal acetylation in the skin of the barfin flounder, *Verasper moseri*[J]. General and Comparative Endocrinology, 2009, 161(3): 419-424.
- [36] Kobayashi Y, Tsuchiya K, Yamanome T, et al. Differential expressions of melanocortin receptor subtypes in melanophores and xanthophores of barfin flounder[J]. General and Comparative Endocrinology, 2010, 168(1): 133-142.
- [37] Kobayashi Y, Chiba H, Mizusawa K, et al. Pigment-dispersing activities and cortisol-releasing activities of melanocortins and their receptors in xanthophores and head kidneys of the goldfish, *Carassius auratus*[J]. Gen Comp Endocrinol, 2011, 173(3): 438-446.
- [38] Takahashi A, Tsuchiya K, Yamanome T, et al. Possible involvement of melanin-concentrating hormone in food intake in a teleost fish, barfin flounder[J]. Peptides, 2004, 25(10): 1613-1622.
- [39] Yamanome T, Chiba H, Takahashi A. Melanocyte-stimulating hormone facilitates hypermelanosis on the

- non-eye-side of the barfin flounder, a pleuronectiform fish[J]. *Aquaculture*, 2007, 270: 505-511.
- [40] Yamanome T, Amano M, Takahashi A. White background reduces the occurrence of staining, activates melanin-concentrating hormone and promotes somatic growth in barfin flounder[J]. *Aquaculture*, 2005, 244(4): 323-329.
- [41] Sköld H N, Amundsen T, Svensson P A, et al. Hormonal regulation of female nuptial coloration in a fish[J]. *Hormones and Behavior*, 2008, 54(4): 549-556.
- [42] Sangita A C, Jaya P, Galgut G M, et al. Melanin inhibitory and melanin stimulatory effects of extracts of *Chlorophytum tuberosum* and *Chlorophytum borivilianum* on isolated fish scale melanophores[J]. *African Journal of Pharmacy and Pharmacology*, 2012, 6(12): 919-923.
- [43] 徐伟, 李池陶, 曹顶臣, 等. 黄色鲤、蓝色鲤、红色鲤杂交的体色及鳞被遗传特性[J]. *动物学杂志*, 2010, 45(5): 9-17.
- [44] 邱洋洋, 陆海燕, 程熙, 等. 金鱼红白虎头和红白蝶尾及其杂交 F1 代的体色和体型分析[J]. *上海海洋大学学报*, 2011, 26(3): 209-214.
- [45] Hoekstra H E. Genetics, development and evolution of adaptive pigmentation in vertebrates[J]. *Heredity*, 2006, 97: 222-234.
- [46] Gross J B, Borowsky R, Tabin C J. A novel role for Mc1r in the parallel evolution of depigmentation in independent populations of the cavefish, *Astyanax mexicanus*[J]. *PLoS Genet*, 2009, 5(1): 1-14.
- [47] Uy J A, Moyle R G, Filardi C E, et al. Difference in plumage color used in species recognition between incipient species is linked to a single amino acid substitution in the melanocortin-1 receptor[J]. *Am Nat*, 2009, 174(2): 244-254.
- [48] Steiner C C, Weber J N, Hoekstra H E. Adaptive variation in beach mice produced by two interacting pigmentation genes[J]. *PLoS Biol*, 2007, 5(9): 1880-1889.
- [49] Tripathi N, Hoffmann M, Dreyer C. Natural variation of male ornamental traits of the guppy, *Poecilia reticulata*[J]. *Zebrafish*, 2008, 5(4): 265-278.
- [50] Tripathi N, Hoffmann M, Dreyer C, et al. Genetic linkage map of the guppy, *Poecilia reticulata*, and quantitative trait loci analysis of male size and colour variation[J]. *Proc Biol Sci*, 2009, 276(1665): 2195-2208.
- [51] Greenwood A K, Jones F C, Chan Y F, et al. The genetic basis of divergent pigment patterns in juvenile threespine sticklebacks[J]. *Heredity*, 2011, 107: 155-166.
- [52] Helen M G, Celine C, Walter S, et al. Identification and characterization of gene expression involved in the coloration of cichlid fish using microarray and qRT-PCR approaches[J]. *Journal of Molecular Evolution*, 2011, 72(2): 127-137.
- [53] Gross J M, Perkins B D, Amsterdam A, et al. Identification of zebrafish insertional mutants with defects in visual system development and function[J]. *Genetics*, 2005, 170(1): 245-261.
- [54] Scriver C R, Beaudet A L, Sly W S, et al. *The metabolic and molecular basis of inherited disease*[M]. New York: McGraw Hill, 1995: 2073-2099.
- [55] Vogt G, Stocher W, Storch V, et al. Biosynthesis of Asiaticus protease a digestive enzyme from crayfish[J]. *Histochemistry*, 1989, 91: 373-381.
- [56] 王家庆, 侯林, 齐遵利, 等. 褐牙鲮白化相关基因 *zfp123* 的组织表达谱与蛋白结构分析[J]. *应用与环境生物学报*, 2008, 14(6): 779-782.
- [57] Quigley I K, Manuel J L, Roberts R A, et al. Evolutionary diversification of pigment pattern in Danio fishes: differential fins dependence and stripe loss in *D. albolineatus*[J]. *Development*, 2005, 132(1): 89-104.
- [58] Lopes S S, Yang X, Muller J, et al. Leukocyte tyrosine kinase functions in pigment cell development[J]. *PLoS Genetics*, 2008, 4(3): 1-13.
- [59] Parichy D M. Homology and the evolution of novelty during Danio adult pigment pattern development[J]. *J Exp Zool*, 2007, 308(5): 578-590.
- [60] Yan B, Liu B, Wang C H, et al. MicroRNA regulation of shin pigmentation in fish[J]. *Journal of Cell Science*, 2013, 126(15): 3401-3408.

(本文编辑: 谭雪静)