

# 鱼类视蛋白的研究进展\*

刘楚吾 余娟 王中铎 郭昱嵩

(广东海洋大学水产学院 南海水产经济动物增殖广东普通高校重点实验室 湛江 524088)

**摘要** 鱼类作为脊椎动物最重要的类群之一,在其生长发育和进化中,视蛋白在视觉图像形成和生物钟昼夜节律等非图像形成功能调节方面起着至关重要的作用,根据其是否直接参与视觉成像分视觉视蛋白和非视觉视蛋白两大类。本文对国内外鱼类视蛋白生物学的最新研究进展进行了综述,重点介绍鱼类视觉系统视蛋白和非视觉系统视蛋白的研究进展,包括各自的组成、分类、分布、生理功能及视蛋白基因等,为进一步深入研究鱼类视觉感知的分子机制及鱼类资源的保护及应用奠定理论基础。

**关键词** 鱼类;视觉;非视觉;视蛋白

**中图分类号** Q349 **doi:** 10.11693/hyhz20150300092

视蛋白(opsin)是一类含有 350 个左右氨基酸残基的跨膜蛋白(Rennison *et al.*, 2012),属于 G 蛋白偶联受体家族(G protein-coupled receptors, GPCR)(Bowmaker, 2008)。根据其是否直接参与视觉成像分视觉视蛋白和非视觉视蛋白两大类(王卫杰等, 2009),在视觉图像形成和生物钟昼夜节律等非图像形成功能调节方面起着至关重要的作用(Moore *et al.*, 2014)。

关于鱼类视蛋白的研究,国外开始较早,主要集中在其类型、分布、表达量及其与外界环境的关系等方面;国内相关的研究较少,集中在模式生物斑马鱼(*Danio rerio*)等少数种类鱼的研究。近年来,随着现代分子生物学和基因工程技术的不断发展,感觉驱动成种假说为研究者揭示色彩缤纷的近海岩礁鱼类的形成过程提供了新的思路。有证据表明,视觉和信号系统对于不同分布区域光环境的适应,可能造成了群体之间的生殖隔离,并进一步引发了体色多样性和成种(王中铎, 2009)。

目前,人为及自然因素导致渔业资源现状日益严峻。深入研究视蛋白的分化与表达规律等,对于进一步理解鱼类与周围光环境的互动,以及保护和合理利用鱼类资源有重要意义。本文对近年来国内外鱼

类视觉视蛋白和非视觉视蛋白的类型、时空分布、表达和相应生理功能等方面的研究进行综述,旨在为后续鱼类的相关研究提供参考。

## 1 鱼类视觉视蛋白

### 1.1 鱼类视觉视蛋白的组成、分类及表达

生活在不同水域或同一水域的不同水层的各种鱼类受自然选择影响,在视蛋白基因的种类、表达上也存在着多样性(Tezuka *et al.*, 2014)。大多数鱼类与人类一样在明、暗适应条件下的光谱敏感曲线是不同的,它们的视网膜包含了视杆和视锥两种类型的感光细胞,分别使用不同的视蛋白和光传导蛋白,视杆蛋白,没有色觉功能,主要参与暗视觉,由一分子视蛋白与一分子发色团组成(Birge, 1990; Okada *et al.*, 2001)。视锥蛋白,主要介导明视觉,所含发色团发生顺反异构化,导致一半的蛋白质构象变化,诱导形成 G 蛋白激活状态,具有多种不同最大光吸收的类型,这是鱼类区分颜色的分子基础,但锥视觉色素 G 蛋白激活效率低于视紫红质(Imamoto *et al.*, 2014)。视锥细胞又可以进一步划分为若干个不同波长灵敏度及形态的亚型,但是,某一些深海鱼类其光谱敏感曲线在明、暗

\* 国家自然科学基金项目,31101904 号。广东省高等学校优秀青年教师培养计划资助项目,Yq2013091 号;广东海洋大学创新强校项目,GDOU2013050307 号。

通讯作者:刘楚吾,教授,博士生导师,E-mail: liucw5206@163.com

收稿日期:2015-03-26,收修改稿日期:2015-05-28

适应条件下并没有发生变化, 这是由于其视网膜上只有视杆细胞而无视锥细胞(Daido *et al*, 2014)。由于基因复制, 鱼类视觉系统保留了五种视蛋白基因: 视杆细胞中的视紫红质(RH1, Rhodopsin), 视锥细胞中有四种: 红色敏感(M/LWS, Middle/Long wavelength-sensitive pigments), 紫外线敏感(SWS1, Short-wavelength-sensitive pigments), 蓝色敏感(SWS2, SWS1-like pigments)和绿色敏感(RH2, Rhodopsin-like pigments)(Sakmar *et al*, 1989; Ward *et al*, 2008)。一般脊椎动物的 RH1 基因均有 4 个内含子和 5 个外显子, 而鱼类 RH1 无内含子, 在视杆细胞中表达, 而 RH2 主要感受绿光, 鱼类能够通过 RH2 或 LWS/MWS 两种方式获得红-绿视觉(李志强等, 2009)。有些鱼类没有 MWS, 可通过 RH2 来获得红-绿视觉(Palacios *et al*, 1998)。在鱼类长期进化过程中, 为了适应水体环境, 其视蛋白基因分化程度要高于其它的脊椎动物, 进化比较高级的胎生哺乳动物的基因组中仅存其中 3 种视蛋白基因: RH1、SWS1 和 LWS, 而进化比较低级的鱼类, 保留了 5 种视蛋白基因: RH1、RH2、SWS1、SWS2、LWS(李志强等, 2009)。鱼类各种视蛋白的表达部位不一, 如: 斑马鱼红视蛋白和绿视蛋白是在双视锥细胞的不同部位表达, 而蓝视蛋白和紫外视蛋白分别是在长波长单视锥细胞和短波长单视锥细胞中表达(Vihtelic *et al*, 1999)。

## 1.2 鱼类视觉视蛋白的生理功能

鱼类视觉视蛋白主要功能是与生色团构成视色素, 参与鱼类对外界光环境的适应, 形成的视觉是其接收外部信息的重要途径, 在摄食、求偶、信息传递和逃避敌害等方面都发挥着重要的作用(Yokoyama *et al*, 2000), 同时与周围环境相适应的鱼类视觉系统在鱼类进化及物种形成上也发挥着举足轻重的作用(Yokoyama, 2000)。

### 1.2.1 影响鱼类的进化及物种形成

视蛋白对于鱼类进化和物种形成都有重要作用, 鱼类通过长期的进化调整它们的视觉系统以适应外界光环境的不断变化, 相对于大多数脊椎动物而言, 鱼类通过视蛋白的复制和分歧, 不断增加视蛋白多样性(何大仁等, 1998; Weadick *et al*, 2007)。与陆生脊椎动物相比, 鱼类对长波长的感觉能力一般都显得较差, 并且随着深度变化, 水体环境有显著的物理和环境梯度, 各种鱼类可感受的光谱范围有所不同, 导致其视蛋白种类及表达有差异, 从而使鱼类视觉系统和自适应发生变化, 如: 太平洋蓝鳍金枪鱼(Pacific bluefin tuna)

经历了三个基因(RH1、RH2 和 SWS2)的演化, 这可能有助于检测蓝、绿对比度和在蓝色的深海海洋测量猎物距离(Nakamura *et al*, 2013; Schulte *et al*, 2014; Shum *et al*, 2014)。

大部分脊椎动物 RH1 的  $\lambda_{\max}$  在 500nm 左右, 而很多海洋鱼类 RH1 的  $\lambda_{\max}$  发生了红移或蓝移, 并且不同深度的深海硬骨鱼类 RH1 光谱灵敏度不同, 其 RH1 的  $\lambda_{\max}$  值与栖息水深有关, 具有对蓝光主导的海洋环境功能适应性进化的现象(Hope *et al*, 1997; Yokoyama *et al*, 2004)。如: 太平洋蓝鳍金枪鱼 RH1 基因有一个氨基酸替换, 导致吸收光谱出现一个短波的转变(即蓝移)(Nakamura *et al*, 2013)。“活化石”腔棘鱼(*coelacanth*s)生活在约 200m 的深度, 可接收到的波长范围非常狭窄, 其 RH1 和 RH2 视觉色素的  $\lambda_{\max}$  非常接近, 也表现出适应性进化现象, 统计分析表明该种鱼向深海的适应性进化可能早在 2 亿年前就开始了(Yokoyama *et al*, 2000; Yokoyama *et al*, 2013)。

鱼类视蛋白基因往往有多个拷贝(Bowmaker, 2008; Rennison *et al*, 2012), 例如: 青鳉(*Oryzias latipes*)有三种 RH2 基因(Matsumoto *et al*, 2006), 孔雀鱼(*Poecilia reticulata*)有四种 M/LWS 基因(Ward *et al*, 2008)。此外, 许多鱼类 SWS2 基因从一个古老的重复产生了两个拷贝, 每个拷贝都保留了很长一段时间(Novales *et al*, 2013)。鱼类 LWS 视蛋白基因家族, 在底鳍科(Fundulidae)和花鳍科(Poeciliidae)家族分歧之前, 产生于重复事件的多样性, 这是对于颜色性选择的一个进化先决条件, 其中波长辨别能力增强的一个可能原因就是视蛋白基因的复制和分歧(Weadick *et al*, 2007)。LWS 的选择性进化在笛鲷属(*Lutjanus*)鱼类地理隔离不完全区域(即生态重叠)的物种进化过程中可能扮演了重要的角色(王中铎, 2009)。

事实上, 在鱼类五种视觉色素中, RH2 显示的基因重复事件最多(Yokoyama *et al*, 2010), 如: 斑马鱼的 RH2 经过片段复制形成了 RH2-1、RH2-2、RH2-3 及 RH2-4, 串联排列在基因组上, 其  $\lambda_{\max}$  各不相同(Chinen *et al*, 2003)。而非洲丽鱼的 RH2 也有三个  $\lambda_{\max}$  互不相同的拷贝: RH2AA、RH2AB 及 RH2B(Parry *et al*, 2005), 另外红鳍东方鲀(*Takifugu rubripes*)和黑青斑河豚(*Tetraodon nigroviridis*)的 RH2 也发生了加倍: RH2-1 和 RH2-2, 但两者的 RH 2-2 趋同退化为假基因(Neafsey *et al*, 2005)。还有太平洋蓝鳍金枪鱼至少有五个 RH2 旁系同源基因(Nakamura *et al*, 2013)。而这

正是多基因家族进化的基本机制,伴随着重复基因通过不规则的交叉来促进基因数量的进一步增加,在基因复制过程中,一些基因可能获得新功能,也可能变为非功能性。如:太平洋蓝鳍金枪鱼的五种 RH2 基因可能在视网膜上差异表达,其中 4 个在氨基酸水平可能发生了蓝移,这就导致了金枪鱼的视觉多样化,从而形成有效的传感系统,如:颜色视觉,这是其在开放海域捕食的生活方式所必须的,但其视觉适应形成的遗传基础和进化史似乎一直鲜为人知(Nakamura *et al*, 2013)。与 RH1 类似,一些海洋鱼类 RH2  $\lambda_{\max}$  也会由于生活光环境而发生蓝移,如:生活在 200m 左右的海洋中的非洲矛尾(*Latimeria chalumnae*),与蓝移相关的两个氨基酸替换为: E122Q / M 207L (Yokoyama, 2002)。比较淡水鱼类和海水鱼类光谱明暗曲线峰值波长的差异可以得知,海水鱼类的光谱敏感曲线与淡水鱼相比向短波段移动了大约 40—50nm,这是与两种水中太阳光谱分布情况相适应的(何大仁等, 1998)。

另外由于淡水中的悬浮粒子会引起短波长光散射,可能导致鱼类视觉图像退化,而淡水水质对红光通透性很好,因此淡水鱼类通常不仅拥有海洋鱼类含有的蓝、绿视蛋白,同时还有红视蛋白(三原色学说),这可能更有益于鱼类在淡水中生活(Avery *et al*, 1982; 李志强等, 2009)。潜在自然表型多样性机制是理解进化和物种形成的关键,而视蛋白的不同表达导致非洲丽鱼科(Cichlidae)视觉系统多样性的种间差异(Schulte *et al*, 2014)。许多动物在侵入地下洞穴后,都进化出极为相似的特性,鱼类也不例外,洞穴鱼类的眼睛和色素都不同程度的退化,表现出对洞穴生活的适应性(李志强等, 2008; Gross *et al*, 2015)。研究指出,赤点石斑鱼(*Epinephelus akaara*)的视网膜虽然同时具有视杆和视锥两种光感受系统,但其视锥在某种程度上退化,适应于弱光视觉,无色觉,这与其长期生活海底洞穴中的环境是相适应的(郑微云, 1985)。珊瑚礁鱼类视蛋白彩色视觉对各种色彩的响应偏差,可能导致其警戒体色的进化(Cheney *et al*, 2013)。根据巨口鱼科(Stomiidae)自适应进化的分支点测试,表明视觉系统在深海物种的进化历史是复杂的,更透彻地了解这个系统需要一个综合的比较方法(Kenaley *et al*, 2014)。

**1.2.2 形成紫外视觉** 科学家们经常忽视动物紫外线视觉的生态作用,尽管紫外线敏感的发现远远超过一个世纪,但只在过去的 30 年里,研究人员才

开始解释其它动物眼中的世界,包括紫外线信号传递中所起的作用(Siebeck, 2014)。许多鱼类进化中都保留了紫外视觉,并使用紫外线视觉来完成基本生命活动,如觅食,交配选择和沟通等(Yokoyama *et al*, 2006)。紫外视觉是 SWS1 中的紫外色素  $\lambda_{\max}$  达 360nm 的光线形成,并且许多现代物种的紫外视觉几乎都是直接从脊椎动物祖先继承,而紫色视觉在其它物种中已经通过在 10 个特异性位点上替换不同氨基酸的方式进化,当紫外线对于生物体不可用或不重要时, SWS1 基因可以变为非功能性的,例如腔棘鱼(*Coelacanthus*)(Shi *et al*, 2003)。另外,在蓝鳍金枪鱼(*Thunnus maccoyii*)中发现短波长敏感视蛋白 SWS1 色素似乎直接从脊椎动物祖先继承了紫外敏感性,从而形成了紫外视觉(Yokoyama *et al*, 2007)。很多海洋鱼类神秘地失去检测 UV-blue 颜色的能力,这些功能的丧失很可能是 SWS1 基因没有基因重复而假基因化的结果,如:大约 1.3 亿年前,后鳍深海珠目鱼(*Benthalbella dentata*)的 SWS1 基因虽仍可在视网膜上转录,但由于过早终止密码子,没有基因重复而成为了一个假基因(Yokoyama *et al*, 2014)。

**1.2.3 影响鱼类生物行为** 鱼类视觉视蛋白对于其摄食、防御、生殖、洄游和集群等生物行为的形成都具有重要的生物学意义(何大仁等, 1998)。下海产卵的鱼类生命周期特定阶段在海洋和淡水之间迁徙,剧烈的环境变化塑造了他们的生理特性,这种行为可能与个体发育的感官系统的变化相关。原本顺流而下的鳗鱼,其视蛋白基因表达变化可能导致了其根据月亮周期,在漆黑的夜晚产生上游迁移的行为(Wang *et al*, 2014)。甲状腺激素会将虹鳟鱼(*Oncorhynchus*)幼体紫外视锥细胞变成蓝视锥细胞,而紫外视锥细胞提高了虹鳟鱼幼体的觅食行为,这一发现对于理解鱼的视觉生态具有广泛的影响,说明可通过紫外视锥细胞增强目标的对比,调控鱼类的各种行为,包括觅食、交配选择和沟通等(Flamarique, 2013)。性发育成熟的雄性三刺鱼(*Gasterosteus aculeatus santaeannae*)是通过雄激素影响 LWS 视蛋白表达,从而提高了雄性三刺鱼对红色光谱视觉灵敏度,有利于促进繁殖行为(Shao *et al*, 2014),并且红光亦能刺激雌性小热带鱼(tropical damselfish)对红光敏感的锥视蛋白,从而促进卵巢发育(Takeuchi *et al*, 2011),进而影响其繁殖行为。孔雀鱼与其它鱼类和一般脊椎动物相比,有异常大量的 LWS 视蛋白,而这些视蛋白可能扮演功能不同的角色,尤其是关于 G 蛋白激活

方面,但具体原因目前尚不清楚,很可能涉及孔雀鱼的行为生态学方面,雄性体色和雌性配偶对体色的偏好,形成了高度可变的压力,并导致雄性孔雀鱼的特别着色,由于选择性压力影响了鱼类视蛋白基因表达在年龄和性别上出现差异(Ward *et al*, 2008; Laver *et al*, 2011)。

## 2 鱼类非视觉视蛋白

### 2.1 鱼类非视觉视蛋白的分类、组成及表达

德国解剖学家舒尔采首先提出的所谓视觉的二元学说,这一理论使得人们曾认为鱼类视蛋白只存在于视觉组织,然而随着研究的不断扩展和深入,发现鱼类有些视蛋白还广泛分布于视网膜外的一些组织器官中(Pierce *et al*, 2008),甚至在体外培养细胞中均有广泛表达(Moutsaki *et al*, 2003)。相比视觉视蛋白,非视觉视蛋白家族具有庞大成员组,种类繁多,功能各异。根据主要的分布组织器官的不同,鱼类非视觉视蛋白可分为以下几类:

在鱼类的松果体中,不仅有视网膜外非图像形成的新型杆式蛋白 Exo-rhodopsin 等(Mano *et al*, 1999; Tarttelin *et al*, 2011),还有对紫外光敏感的 parapinopsin (Koyanagi *et al*, 2004);在鱼类大脑中,包含了具有两个功能亚型,分别由 valop a 和 valop b 编码,在不同区域共表达,但目前没有得到足够的关注的脊椎动物古长视蛋白 (VAL opsin)(Minamoto *et al*, 2002; Hang *et al*, 2014),还包含了脑视蛋白(encephalopsin)与神经视蛋白(neuroopsin)等(Blackshaw *et al*, 1999; Kojima *et al*, 2000);在鱼类的眼睛中,不仅有视网膜色素上皮-G 蛋白偶联受体(最早在脊椎动物中发现的非视觉视蛋白,与 11-顺视黄醛的形成有关)(Chen *et al*, 2001),另外还有视网膜上第 3 种光感受器——黑视蛋白(melanopsin)(Takeuchi *et al*, 2014)、VA 视蛋白(Foster *et al*, 2002)等;同时还发现 tmt-opsin (teleost multiple tissue opsin)等非视觉视蛋白在硬骨鱼的松果体、眼、肾脏、心脏等多种组织中均存在。根据功能的不同又可分为与昼夜节律相关的视蛋白(Cavallari *et al*, 2011)、调节生理行为季节性变化的视蛋白(Nakane *et al*, 2014)以及光敏感性的异构酶(Kojima *et al*, 1997)等。

### 2.2 鱼类非视觉视蛋白的生理功能

鱼类非视觉视蛋白作为光通路中一类重要的光应答受体蛋白,在鱼类视网膜和大脑神经元等部位探测光和执行各种非图像形成功能(Jenkins *et al*,

2003; Chen *et al*, 2014),如调节生物钟、活动力改变、信号转导及调节激素水平等(Kumbalasisiri *et al*, 2005; 刘珊珊, 2013)。这些新的研究成果使人们重新审视鱼类视蛋白的功能,因此除了视觉视蛋白,有关非视觉视蛋白的功能也成了目前的研究热点。

**2.2.1 调节鱼类的生物节律** 鱼类赖以生存的自然环境会经常地发生变化,通过长期的进化,鱼类对周期性环境变化产生了适应,这表现为交替出现的节律性生物现象,即生物钟,在行为上的适应就表现为行为的节律性(何大仁等, 1998)。掩埋在沙子底部的濼鱼(*Halichoeres tenuispinnis*)能够感知低强度的光线,通过光环境和生物钟驱动眼部褪黑素节律(Iigo *et al*, 2003),可见鱼类体内的生物钟,与哺乳动物一样,也是起始于对外界光周期的感知,用来协调各种不同组织和器官的昼夜节律(方伟, 2011)。其松果体感光细胞表达不同组蛋白,其功能也不只是感光形成视觉,还与生物钟的昼夜节律(Philp *et al*, 2000)、光传导和急性抑制松果体褪黑素(Melatonin)等密切相关,或许仍有些功能未被研究(Appelbaum *et al*, 2006)。而鱼类大脑中的一种新型短波长敏感光色素(OPN5),作为光感受器,它能够调节生理行为的季节性变化(Nakane *et al*, 2014)。黑视蛋白是鱼类感知蓝色水环境外部光信号的一个备用感光器,很可能参与了眼部褪黑素抑制(Takeuchi *et al*, 2014),它和复合组织视蛋白(TMT)都是硬骨鱼外围生物钟光传导通路上游必需的元件,并且它们都能被蓝、绿光所激活(Cavallari *et al*, 2011)。斑马鱼松果体细胞膜上的外视紫红质,作为一种光受体视蛋白,它能够正向调节限速酶的表达,从而控制褪黑素的产生,调控松果体节律(Pierce *et al*, 2008)。

**2.2.2 调节鱼类的体色** 非视觉光感受器与不同光色素允许鱼类的体色随环境色彩和光照度而改变,然而,信号通路底层色素细胞光响应和色素细胞颜色变化的生理重要性仍在研究中(Chen *et al*, 2015)。其中黑视蛋白水平的变化可能代表一种自适应机制,确保黑色素细胞对环境光照条件的敏感性,通过黑色素颗粒的分散,从而改变细胞颜色(de Carvalho Magalhães Moaes *et al*, 2014)。鱼类这种反应是通过聚合或分散皮肤黑色素细胞中的黑色素颗粒,从而伪装融入所处环境,黑色素颗粒散布的主要功能是保护鱼类,防止紫外线伤害,只是后来经演变包括了伪装功能(Mueller *et al*, 2014)。特定波长的光通过神经肽激素和光感受器以及与应激激素和褪黑素相关

的阿黑皮素原(POMC)调节鱼皮肤颜色(Shin *et al.*, 2014)。当环境光改变时,罗非鱼(*Tilapia*)视网膜外光感受器,不改变其视蛋白类型,而通过改变视蛋白的表达水平,直接调节色素细胞光响应灵敏度(Chen *et al.*, 2014)。动物体色信息受环境背景色影响,不同栖息地背景导致鱼类体色信息不同,可变视觉栖息地可能影响自然和性选择的方向和强度,从而使体色在自然环境中持久多样性(Hurtado *et al.*, 2014)。

### 3 鱼类视蛋白研究的展望

国内外对模式生物斑马鱼视蛋白的相关研究,为我们研究其它鱼类的视蛋白奠定了基础。目前,在斑马鱼基因组中已发现 40 种以上的视蛋白基因,初步了解了斑马鱼不同组织检测光线的不同途径,但是斑马鱼生理研究很大程度上关注在外围组织的韵律性和感光度,然而哪些视蛋白基因被表达,并在光传导中扮演何种角色,仍未完全阐明。随着研究的深入,研究人员对鱼类视觉视蛋白的研究已趋成熟,在鱼类中出现了孔雀鱼、斑马鱼和丽鱼等淡水鱼类的研究模式,但海水鱼类模式尤其是珊瑚礁鱼类模式尚缺。鱼类视蛋白是光导通路的重要组成部分,在视觉和非视觉系统中都发挥了重要作用,与视觉系统相比,环境光对视网膜外光感受器系统的影响有待进一步的研究。人类活动已经严重影响了全球生态系统,并且导致了鱼类资源渐趋衰退,目前看来几乎没有显示出任何减弱的迹象。因此考虑鱼类如何适应这些长期影响,从而为进一步保护和利用奠定基础。基因组测序和转录组测序技术的发展为未来鱼类视蛋白的研究提供了令人期待的机遇,基于一系列相关研究成果,继续深入研究鱼类视蛋白,既具有重要的保护生物学意义,也具有重要的经济效益。

### 参 考 文 献

- 王卫杰,刘新颖,赵文爱等,2009. 视蛋白. 生命的化学, 29(3): 440—443
- 王中铎,2009. 中国笛鲷属鱼类的分子系统学. 长沙: 湖南师范大学博士学位论文, 86—88
- 方伟,2011. 黑视蛋白基因对甘肃鼯鼠(*Myospalax cansus*)昼夜节律的调节. 西安: 陕西师范大学硕士学位论文, 1—3
- 刘珊珊,2013. 黑视蛋白系统的研究进展. 医学综述, 19(16): 2912—2914
- 李志强,何舜平,2009. 脊椎动物视蛋白基因分子进化的研究进展. 水生生物学报, 33(6): 1193—1197
- 李志强,郭宝成,李俊兵等,2008. 贝叶斯联合模型与中国洞穴鱼类分化时间的估算(鲤科: 金线鲃属). 科学通报, 53(13): 1560—1569
- 何大仁,蔡厚才,1998. 鱼类行为学. 厦门: 厦门大学出版社, 12—29
- 郑微云,1985. 赤点石斑鱼视觉特性. 厦门大学学报(自然科学版), 24(4): 493—500
- Appelbaum L, Gothilf Y, 2006. Mechanism of pineal-specific gene expression: The role of E-box and photoreceptor conserved elements. *Mol Cell Endocrinol*, 252(1—2): 27—33
- Avery J A, Bowmaker J K, 1982. Visual pigments in the four-eyed fish, *Anableps anableps*. *Nature*, 298(5869): 62—63
- Birge R R, 1990. Nature of the primary photochemical events in rhodopsin and bacteriorhodopsin. *BBA-Bioenerget*, 1016(3): 293—327
- Blackshaw S, Snyder S H, 1999. Encephalopsin: a novel mammalian extraretinal opsin discretely localized in the brain. *J Neurosci*, 19(10): 3681—3690
- Bowmaker J K, 2008. Evolution of vertebrate visual pigments. *Vision Res*, 48(20): 2022—2041
- Cavallari N, Frigato E, Vallone D *et al.*, 2011. A blind circadian clock in cavefish reveals that opsins mediate peripheral clock photoreception. *PLoS Biol*, 9(9): e1001142
- Chen P, Hao W S, Rife L *et al.*, 2001. A photic visual cycle of rhodopsin regeneration is dependent on Rgr. *Nat Genet*, 28(3): 256—260
- Chen S C, Hornsby M A W, Robertson R M *et al.*, 2014. The influence of chromatic background on the photosensitivity of tilapia erythrophores. *Biol Open*, 3(2): 117—120
- Chen S C, Xiao C F, Troje N F *et al.*, 2015. Functional characterisation of the chromatically-antagonistic photosensitive mechanism of erythrophores in *Tilapia Oreochromis niloticus*. *J Exp Biol*, 218(Pt5): 748—756
- Cheney K L, Newport C, McClure E C *et al.*, 2013. Colour vision and response bias in a coral reef fish. *J Exp Biol*, 216(15): 2967—2973
- Chinen A, Hamaoka T, Yamada Y *et al.*, 2003. Gene duplication and spectral diversification of cone visual pigments of zebrafish. *Genetics*, 163(2): 663—675
- Daido Y, Hamanishi S, Kusakabe T G, 2014. Transcriptional co-regulation of evolutionarily conserved microRNA/cone opsin gene pairs: Implications for photoreceptor subtype specification. *Dev Biol*, 392(1): 117—129
- de Carvalho Magalhães Moraes M N, de Lima L H R G, Ramos B C R *et al.*, 2014. Endothelin modulates the circadian expression of non-visual opsins. *Gen Comp Endocrinol*, 205: 279—286
- Flamarique I N, 2013. Opsin switch reveals function of the ultraviolet cone in fish foraging. *Proc Roy Soc Lond B Bio*, 280(1752): 20122490
- Foster, R G, Hankins, M W, 2002. Non-rod, non-cone photoreception in the vertebrates. *Prog Retin Eye Res*, 21(6): 507—527
- Gross J B, Meyer B, Perkins M, 2015. The rise of *Astyanax* cavefish. *Developmental Dynamics*, 244(9): 1031—1038
- Hang C Y, Kitahashi T, Parhar I S, 2014. Localization and characterization of *val-opsin* isoform-expressing cells in the brain of adult zebrafish. *J Comp Neurol*, 522(17): 3847—3860
- Hope A J, Partridge J C, Dulai K S *et al.*, 1997. Mechanisms of wavelength tuning in the rod opsins of deep-sea fishes. *P*

- Roy Soc B-Biol Sci, 264(1379): 155—163
- Hurtado-Gonzales J L, Loew E R, Uy J A C, 2014. Variation in the visual habitat may mediate the maintenance of color polymorphism in a poeciliid fish. *PLoS One*, 9(7): e101497
- Iigo M, Sato M, Ikeda E *et al*, 2003. Effects of photic environment on ocular melatonin contents in a labrid teleost, the wrasse *Halichoeres tenuispinnis*. *Gen Comp Endocrinol*, 133(2): 252—259
- Imamoto Y, Shichida Y, 2014. Cone visual pigments. *BBA-Bioenerget*, 1837(5): 664—673
- Jenkins A, Muñoz M, Tarttelin E E *et al*, 2003. VA opsin, melanopsin, and an inherent light response within retinal interneurons. *Curr Biol*, 13(15): 1269—1278
- Kenaley C P, Devaney S C, Fjeran T T, 2014. The complex evolutionary history of seeing red: molecular phylogeny and the evolution of an adaptive visual system in deep-sea dragonfishes (Stomiiformes: Stomiidae). *Evolution*, 68(4): 996—1013
- Kojima D, Mano H, Fukada Y, 2000. Vertebrate ancient-long opsin: a green-sensitive photoreceptive molecule present in zebrafish deep brain and retinal horizontal cells. *J Neurosci*, 20(8): 2845—2851
- Kojima D, Terakita A, Ishikawa T *et al*, 1997. A novel Go-mediated phototransduction cascade in scallop visual cells. *J Biol Chem*, 272(37): 22979—22982
- Koyanagi M, Kawano E, Kinugawa Y *et al*, 2004. Bistable UV pigment in the lamprey pineal. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 101(17): 6687—6691
- Kumbalasisri T, Provencio I, 2005. Melanopsin and other novel mammalian opsins. *Exp Eye Res*, 81(4): 368—375
- Laver C R, Taylor J S, 2011. RT-qPCR reveals opsin gene upregulation associated with age and sex in guppies (*Poecilia reticulata*)-a species with color-based sexual selection and 11 visual-opsin genes. *BMC Evol Biol*, 11(1): 81
- Mano H, Kojima D, Fukada Y, 1999. Exo-rhodopsin: a novel rhodopsin expressed in the zebrafish pineal gland. *Mol Brain Res*, 73(1—2): 110—118
- Matsumoto Y, Fukamachi S, Mitani H *et al*, 2006. Functional characterization of visual opsin repertoire in Medaka (*Oryzias latipes*). *Gene*, 371(2): 268—278
- Minamoto T, Shimizu I, 2002. A novel isoform of vertebrate ancient opsin in a smelt fish, *Plecoglossus altivelis*. *Biochem Biophys Res Commun*, 290(1): 280—286
- Moore H A, Whitmore D, 2014. Circadian rhythmicity and light sensitivity of the zebrafish brain. *PLoS One*, 9(1): e86176
- Moutsaki P, Whitmore D, Bellingham J *et al*, 2003. Teleost multiple tissue (*tmt*) opsin: a candidate photopigment regulating the peripheral clocks of zebrafish?. *Brain Res Mol Brain Res*, 112(1—2): 135—145
- Mueller K P, Neuhauss S C F, Leung Y K, 2014. Sunscreen for Fish: Co-Option of UV Light Protection for Camouflage. *PLoS One*, 9(1): e87372
- Nakamura Y, Mori K, Saitoh K *et al*, 2013. Evolutionary changes of multiple visual pigment genes in the complete genome of Pacific bluefin tuna. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 110(27): 11061—11066
- Nakane Y, Shimmura T, Abe H *et al*, 2014. Intrinsic photosensitivity of a deep brain photoreceptor. *Curr Biol*, 24(13): R596—R597
- Neafsey D E, Hartl D L, 2005. Convergent loss of an anciently duplicated, functionally divergent RH2 opsin gene in the fugu and *Tetraodon* pufferfish lineages. *Gene*, 350: 161—171
- Okada T, Palczewski K, 2001. Crystal structure of rhodopsin: implications for vision and beyond. *Curr Opin Struct Biol*, 11(4): 420—426
- Palacios A, Varela F J, Srivastava R *et al*, 1998. Spectral sensitivity of cones in the gold fish, *Carassius auratus*. *Vision Res*, 38(14): 2135—2146
- Parry J W L, Carleton K L, Spady T *et al*, 2005. Mix and match color vision: tuning spectral sensitivity by differential opsin gene expression in Lake Malawi cichlids. *Curr Biol*, 15(19): 1734—1739
- Philp A R, Bellingham J, Garcia-Fernandez J *et al*, 2000. A novel rod-like opsin isolated from the extra-retinal photoreceptors of teleost fish. *FEBS Lett*, 468(2—3): 181—188
- Pierce L X, Noche R R, Ponomareva O *et al*, 2008. Novel functions for Period 3 and Exo-rhodopsin in rhythmic transcription and melatonin biosynthesis within the zebrafish pineal organ. *Brain Res*, 1223: 11—24
- Rennison D J, Owens G L, Taylor J S, 2012. Opsin gene duplication and divergence in ray-finned fish. *Mol Phylogenet Evol*, 62(3): 986—1008
- Sakmar T P, Franke R R, Khorana H G, 1989. Glutamic acid-113 serves as the retinylidene Schiff base counterion in bovine rhodopsin. *Proc Natl Acad Sci USA*, 86(21): 8309—8313
- Schulte J E, O'Brien C S, Conte M A *et al*, 2014. Interspecific variation in *Rx1* expression controls opsin expression and causes visual system diversity in African cichlid fishes. *Mol Biol Evol*, 31(9): 2297—2308
- Shao Y T, Wang F Y, Fu W C *et al*, 2014. Androgens increase lws opsin expression and red sensitivity in male three-spined sticklebacks. *PLoS One*, 9(6): e100330
- Shi Y S, Yokoyama S, 2003. Molecular analysis of the evolutionary significance of ultraviolet vision in vertebrates. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 100(14): 8308—8313
- Shin H S, Choi C Y, 2014. The stimulatory effect of LED light spectra on genes related to photoreceptors and skin pigmentation in goldfish (*Carassius auratus*). *Fish Physiol Biochem*, 40(4): 1229—1238
- Shum P, Pampoulie C, Sacchi C *et al*, 2014. Divergence by depth in an oceanic fish. *Peer J*, 2: e525
- Siebeck U E, 2014. Communication in the Ultraviolet: Unravelling the Secret Language of fish. *Biocommunication of Animals*. In: Witzany G ed. *Biocommunication of Animals*. Netherlands: Springer, 299—320
- Takeuchi Y, Bapary M A J, Igarashi S *et al*, 2011. Molecular cloning and expression of long-wavelength-sensitive cone opsin in the brain of a tropical damselfish. *Comp Biochem Physiol A: Mol Integr Physiol*, 160(4): 486—492
- Takeuchi Y, Imamura S, Sawada Y *et al*, 2014. Effects of different colors of light on melatonin suppression and expression analysis of *Aanat1* and melanopsin in the eye of a tropical damselfish. *Gen Comp Endocrinol*, 204: 158—165
- Tarttelin E E, Fransén M P, Edwards P C *et al*, 2011. Adaptation of pineal expressed teleost exo-rod opsin to non-image forming photoreception through enhanced Meta II decay. *Cell Mol Life Sci*, 68(22): 3713—3723
- Tezuka A, Kasagi S, van Oosterhout C *et al*, 2014. Divergent selection for opsin gene variation in guppy (*Poecilia reticulata*) populations of Trinidad and Tobago. *Heredity*, 113(5): 381—389
- Vihtelic T S, Doro C J, Hyde D R, 1999. Cloning and

- characterization of six zebrafish photoreceptor opsin cDNAs and immunolocalization of their corresponding proteins. *Vis Neurosci*, 16(3): 571—585
- Wang F Y, Fu W C, Wang I L *et al*, 2014. The giant mottled eel, *Anguilla marmorata*, uses blue-shifted rod photoreceptors during upstream migration. *PLoS One*, 9(8): e103953
- Ward M N, Churcher A M, Dick K J *et al*, 2008. The molecular basis of color vision in colorful fish: four long wave-sensitive (LWS) opsins in guppies (*Poecilia reticulata*) are defined by amino acid substitutions at key functional sites. *BMC Evol Biol*, 8(1): 210
- Weadick C J, Chang B S W, 2007. Long-wavelength sensitive visual pigments of the guppy (*Poecilia reticulata*): six opsins expressed in a single individual. *BMC Evol Biol*, 7(S1): S11
- Yokoyama S, 2000. Molecular evolution of vertebrate visual pigments. *Prog Retin Eye Res*, 19(4): 385—419
- Yokoyama S, 2002. molecular evolution of color vision in vertebrates. *Gene*, 300(1—2): 69—78
- Yokoyama S, Shi Y S, 2000. Genetics and evolution of ultraviolet vision in vertebrates. *FEBS Lett*, 486(2): 167—172
- Yokoyama S, Starmer W T, Liu Y *et al*, 2014. Extraordinarily low evolutionary rates of short wavelength-sensitive opsin pseudogenes. *Gene*, 534(1): 93—99
- Yokoyama S, Starmer W T, Takahashi Y *et al*, 2006. Tertiary structure and spectra tuning of UV and violet pigments in vertebrates. *Gene*, 365: 95—103
- Yokoyama S, Tada T, 2000. Adaptive evolution of the African and Indonesian coelacanths to deep-sea environments. *Gene*, 261(1): 35—42
- Yokoyama S, Tada T, 2010. Evolutionary dynamics of rhodopsin type 2 opsins in vertebrates. *Mol Biol Evol*, 27(1): 133—141
- Yokoyama S, Takenaka N, 2004. The molecular basis of adaptive evolution of squirrelfish rhodopsins. *Mol Biol Evol*, 21(11): 2071—2078
- Yokoyama S, Takenaka N, Blow N, 2007. A novel spectral tuning in the short wavelength-sensitive (SWS1 and SWS2) pigments of bluefin killifish (*Lucania goodei*). *Gene*, 396(1): 196—202
- Yokoyama S, Zhang H, Radlwimmer F B *et al*, 2013. Adaptive evolution of color vision of the Comoran coelacanth (*Latimeria chalumnae*). *Proc Natl Acad Sci U S A*, 96(11): 6279—6284

## PROGRESS ON FISH OPSIN RESEARCH

LIU Chu-Wu, YU Juan, WANG Zhong-Duo, GUO Yu-Song

(Fisheries College, Guangdong Ocean University; Key Laboratory of Aquaculture in South China Sea for Aquatic Economic Animal of Guangdong Higher Education Institutes, Zhanjiang 524088, China)

**Abstract** Fish as one of the most important groups of vertebrates, during its development and evolution, opsins plays an important role in the visual image formation, regulation biological clock, circadian rhythm and so on. In terms of whether they are directly involved in visual imaging, fish opsins are divided into two categories: visual protein and non-visual protein. We reviewed progresses in fish opsins biology, including the composition, classification, distribution, physiological function, and visual protein gene of fish opsins, providing information to the further study into molecular mechanism of fish visual perception and the theoretical basis for the protection and utilization of fish resources.

**Key words** fish; visual; non-visual; opsin