

## 鱼类体色形成及其营养调控的研究进展

■ 李俊 潘孝毅 易新文 张含乐 张文兵 麦康森

(水产动物营养与饲料农业部重点实验室 海水养殖教育部重点实验室 中国海洋大学水产学院, 山东青岛 266003)

**摘要:**文章阐述了国内外鱼类体色相关研究进展,着重综述了鱼类体色形成的生物学基础、鱼类体色相关基因以及鱼类体色的营养调控,为养殖生产中改善鱼类体色提供了理论依据。

**关键词:**体色;基因;营养调控;鱼类

**doi:**10.13302/j.cnki.fi.2016.10.007

**中图分类号:**S963 **文献标识码:**A **文章编号:**1001-991X(2016)10-0028-05

**Body color formation and its nutritional regulations in fish**

Li Jun, Pan Xiaoyi, Yi Xinwen, Zhang Hanle, Zhang Wenbing, Mai Kangsen

**Abstract:** This article expounded the research progress of fish color. Furthermore, it summarized the formation mechanism of body color, the genes related to fish color and the attempts to improve fish color by nutritional ways. The aim of this article was to provide important information for efficiently improving body color of farmed fish.

**Key words:** body color; gene; nutritional regulation; fish

在自然条件下,经过漫长的自然选择,大部分鱼类都有其特定的体色。鱼类绚丽的体色主要是由于类胡萝卜素(carotenoids)等物质在鱼类皮肤、肌肉等部位沉积产生。研究表明,鱼类不能靠自身合成类胡萝卜素,在自然环境中,它们可以从鱼、虾、浮游生物等饵料生物中摄取类胡萝卜素并在体内沉积,从而满足其着色的需要。然而,在养殖生产中,鱼类很难通过从饲料中获取足够的符合其着色需求的类胡萝卜素,因此在很多重要养殖品种中出现了较为显著的体色退化现象。对于人类来说,基于经验、传统和习俗等因素的影响,食物的色泽与消费者生理和心理的期望值有关,代表着食物的预期品质。因此食物的色泽往往是判定其可接受程度的重要指标。随着人们生活水平的提高,对食品的品质要求也越来越高,对养殖鱼类的色泽也越来越关注。本文主要从鱼类体色形成的生物学基础、鱼类体色相关基因以及鱼类体色营养调控三个方面进行综述。

## 1 鱼类体色形成的生物学基础

### 1.1 鱼类体色的形成

位于真皮层下的色素细胞的存在使鱼类皮肤呈

现各种不同的颜色。关于色素细胞的种类众说纷纭。目前,大部分研究表明,鱼类皮肤中的色素细胞主要包括黑色素细胞(melanophores)、红色素细胞(erythrophores)、黄色素细胞(xanthophores)、虹彩细胞(iridophores)。另外,Goda等在对两种鼠鱗科(*Callionymid*)的研究中发现了蓝色素细胞(cyanophores)的存在。也有一些学者认为鱼类含有白色素细胞(leucophores),但更为普遍的说法是白色素细胞和虹彩细胞具有相同的着色物质,属于同一种细胞。

黑色素细胞、红色素细胞、黄色素细胞的显色细胞器可以吸收特定颜色的光而使其呈现出不同的颜色,被称为吸光色素细胞。黑色素细胞是一种在各种动物体内普遍存在的色素细胞,在真皮和表皮中均有分布。成熟的黑色素细胞有很多分支,胞体较大,约有100~300 μm,其主要显色物质为黑色素颗粒,能够呈现出黑色和褐色。黄色素细胞和红色素细胞的显色物质都是类胡萝卜素和蝶啶(pteridine)。黄色素细胞中带黄色的蝶啶比重较大,红色素细胞中呈现红色或橙色的类胡萝卜素比重较大。以上三种细胞都存在很多树突状分支结构,可以在神经和激素的双重调节下使色素颗粒向细胞核聚拢或分散到树突状结构中,从而控制着色的深浅。而虹彩细胞通过反射入射光而呈现出不同的颜色,称为反光色素细胞。虹彩细胞没有分支状结构,细胞中不存在色素颗粒,在细胞质中存在一种透明的薄膜状鸟嘌呤晶体叠层,它们被称为反射小板

作者简介:李俊,硕士,研究方向为水产动物营养与饲料。

通讯作者:张文兵,教授,博士生导师。

收稿日期:2016-03-11

(reflecting platelets), 反射小板有很强的反光能力, 反光色素细胞可以通过调节反射小板间的间距来改变反

射光的波长, 从而使皮肤呈现出闪亮的白色、银色、蓝色等光泽。各种色素细胞、显色物质以及色素色见表1。

表1 4种常见色素细胞所含显色物质及其色素色

项目	显色物质	形态特征	色素色
黑色素细胞	黑色素	平面状, 较大, 多树突	黑色-褐色
红色素细胞	类胡萝卜素、 喋啶	形状与黑色素细胞类似, 比黑色素细胞小	红色-橙色
黄色素细胞	类胡萝卜素、 喋啶	形状与黑色素细胞类似, 比黑色素细胞小, 两个细胞核	黄色-橙色
虹彩细胞	鸟嘌呤、5-羟基 嘌呤、尿酸	纺锤、椭圆、圆板状等, 形态固定	白色、银色、蓝色

## 1.2 色素细胞的起源与发育过程

与其它脊椎动物一样, 鱼类色素细胞的增殖不是通过细胞分裂完成的, 而是由神经嵴细胞 (neural crest cells) 迁移到皮肤、肌肉等部位, 分化为色素干细胞, 进而特化成色素细胞。神经嵴细胞是一种仅存在于脊椎动物胚胎发育早期的特殊细胞, 它能够经过迁移、特化而形成多种细胞类型。早在1954年, 有研究者发现, 在成体鱼类皮肤中当黄色素细胞局部受损后, 会有黑色素细胞出现在该区域。因此他们猜想可能在鱼体特定区域有黑色素干细胞的存在。半个世纪后, Johnson 的实验证实了在斑马鱼 (*Danio rerio*) 的鳍条中, 大多数再生的黑色素细胞来源于非色素化的前体细胞, 这一结果验证了之前的猜想。目前, 人们已经从人类和小鼠等哺乳动物的皮肤中分离出黑色素干细胞并进行体外培养。但是, 对于含有多种色素细胞的鱼类, 是否每种色素细胞都有其相对应的干细胞呢? Curran 等对斑马鱼成鱼的研究表明, 黑色素细胞和虹彩细胞来源于共同的前体细胞, 而他们的特化是由转录因子 *Mitf* 以及 *Foxd3* 相互作用决定的, 而黄色素细胞可能来源于另一种前体细胞。然而, Johnson 等通过对斑马鱼早期胚胎进行分析发现, 斑马鱼尾鳍处的黑色素细胞和黄色素细胞发育的各个阶段都来

自于相同的前体干细胞 (mFSC), 而虹彩细胞却由另外的前体细胞产生。这两种截然不同的研究结果代表了斑马鱼色素细胞分化的两种不同途径, 究竟是两者皆有还是其中一种呢? 这个问题值得我们进一步研究。

色素细胞源于神经嵴, 那么它们是通过什么途径到达指定部位从而使不同部位显示出不同的颜色呢? 在对小鼠的研究中表明, 黑色素细胞谱系是通过背部 (表皮和生皮肌节间) 途径迁移到指定部位, 而在对斑马鱼的研究中发现黄色素细胞谱系和黑色素细胞谱系都可以通过与小鼠黑色素细胞相同的途径迁移, 另外黑色素细胞谱系也可以和虹彩细胞谱系一起通过神经管和肌节之间的通路迁移到指定部位。目前关于红色素细胞谱系迁移过程的研究较少, 可能与其他色素细胞谱系迁移途径类似。

关于决定移动中的色素细胞谱系在靶部位停下来的机制的研究很少, 但是这对于我们研究鱼类体色形成机制是至关重要的。一种模型认为, 色素细胞的分布可能与该部位组织内环境有关。对哺乳动物毛发的研究表明, 黑色素细胞在毛囊内聚集可能是由于受到了毛囊附近环境的某种粘附吸引力作用, 这种粘附作用可能由钙粘素 (cadherin) 介导。E-钙粘素是细胞粘附分子的

# 生物活性 过氧化氢酶



## 作用：

- 1、保护细胞、抗炎。
- 2、体内抗氧化酶。
- 3、解除霉菌毒素中毒。

## 适用于：

- 1、保育猪料全部替代氧化锌抗腹泻。
- 2、体内氧化应激及损伤。
- 3、体内霉菌毒素蓄积中毒。

辽宁威兰生物技术有限责任公司  
Liaoning Vetland Biotechnology Co., Ltd.

地址：辽宁省沈阳市皇姑区陵东乡观音开发区20-6号  
电话：024-88340206 传真：024-88340255  
网址：http://www.vetland.cn 服务热线：4000247578

一种,作为钙依赖性跨膜糖蛋白,它可以介导细胞间同质粘附。在鼠的黑色素细胞表面检测到有P-钙粘素和E-钙粘素的表达,而且在黑色素细胞(黑色素母细胞)迁移的过程中,经过不同的部位钙粘素的两种异构体的比例也是变化的,E-钙粘素的表达量与黑色素细胞(黑色素母细胞)的定位有显著的相关性。该研究证明了钙粘素在黑色素细胞定位中的作用。对于含有多种色素细胞的鱼类来说,在皮肤特定部位或色素细胞表面或许也存在某种类似于E-钙粘素的物质,决定着迁移中的色素细胞(色素母细胞)的定位。这种定位模式对鱼类体色的形成的作用需要更深入的研究。

## 2 体色相关基因的研究进展

基因的诱发对鱼类体色模式的形成以及色素细

胞的特化和迁移起着决定性的作用。例如,在斑马鱼中,转录因子Pax3对于黄色素细胞的特化是必须的,而黄色素细胞的迁移依靠受体酪氨酸激酶csflr的作用。目前对鱼类体色相关基因的研究主要集中在斑马鱼、青鳞(*Oryzias latipes*)等模式生物上。在自然界中或者通过人工诱导,研究者们可以得到多种色素细胞缺失个体,这些个体为鱼类体色相关基因研究提供了很好的材料。通过对这些突变体的研究,研究者在青鳞上发现了约38种体色相关基因,在斑马鱼上发现了约90种该类基因,如表2所示。这些基因中大约有10种的分子特性被验证,它们分别编码膜受体、转运蛋白、转录因子以及不同色素合成过程中的各种酶,如表3所示。

表2 模式鱼肤色突变体中发现的体色相关基因

参与过程	突变体类型	基因数目(斑马鱼)	基因数目(青鳞)
特化( <i>Mitf, Sox10</i> )	色素细胞数量减少(无色素细胞)	6	2
定位( <i>mes, Da</i> )	色素细胞非正常分布(非正常色素条带)	5	1
增殖( <i>Ednrb, Kii</i> )	色素细胞数量减少(黑色素减少)	2	4
存活( <i>bcl, gu</i> )	色素细胞数量减少(黑色素细胞退化,黄色素细胞变白,虹彩细胞变暗)	52	14
分化( <i>Tyr, Dct</i> )	色素含量降低(黑色素颜色变淡,黑色素细胞分化延迟,黄色素细胞颜色变浅和虹彩细胞变暗),黑色素细胞形态异常	24	17
		合计=89	合计=38

表3 部分模式鱼体色相关基因分子特性

物种	基因名称	编码蛋白	功能	突变体表型
斑马鱼	Kita	膜受体	黑色素细胞早期存活	色素细胞稀少
	Ednrb1	膜受体	晚期黑色素细胞和虹彩细胞存活	玫瑰红
	csflr	膜受体	黄色素细胞的分化和存活,黑色条纹的形成	豹纹
	Melrc	膜受体	黑色素合成的介质	-
	Fbxw4	配体	虹彩细胞的存活,黑色素细胞和虹彩细胞条纹的形成	Hagaromo
	Mitfa	转录因子	黑色素细胞的分化	Nacre
	Tyr	酶	黑色素的合成	白化,金色
	Dct	酶	黑色素的合成	淡茶色
	Gch	酶	喋啶的合成	Edison, Yobo
	Xdh	酶	喋啶的合成	-
青鳞	AIM1	膜转运载体	黑色素合成的介质	淡橙色

但是由于斑马鱼、青鳞等模式鱼类皮肤中主要有黑色素细胞、黄色素细胞以及虹彩细胞,所以目前对其他色素细胞,如红色素细胞相关基因的数据相对缺失,这需要在今后的研究中进一步完善。

## 3 类胡萝卜素着色作用研究进展

### 3.1 类胡萝卜素对鱼类体色的影响

已有很多研究表明类胡萝卜素可以显著改善水产养殖动物的体色。类胡萝卜素是一种在生物界中普遍存在的呈黄色、橙红色或红色的天然色素。对鱼类来说,类胡萝卜素是黄色素细胞、红色素细胞中的主要显色物质,由于鱼类不能通过自身合成类胡

萝卜素,所以食物中类胡萝卜素的含量以及来源对鱼类体色起着至关重要的作用。类胡萝卜素种类很多,目前已经有约8种类胡萝卜素被允许应用于水产养殖,他们包括叶黄素、万寿菊提取物(天然叶黄素)、辣椒红、虾青素、β-胡萝卜素、β-阿朴-胡萝卜素醛、β-阿朴-胡萝卜素酸乙酯、β-胡萝卜素-4,4-二酮(斑螯黄)等。

Yi等通过在饲料中添加不同种类和含量的类胡萝卜素,初步探讨了其对养殖大黄鱼体色的影响。这一系列研究表明,虾青素、叶黄素、角黄素等类胡萝卜素在饲料中的使用,可以对大黄鱼体色起到一定的改



## 生物活性 过氧化氢酶



### 作用：

- 1、保护细胞、抗炎。
- 2、体内抗氧化酶。
- 3、解除霉菌毒素中毒。

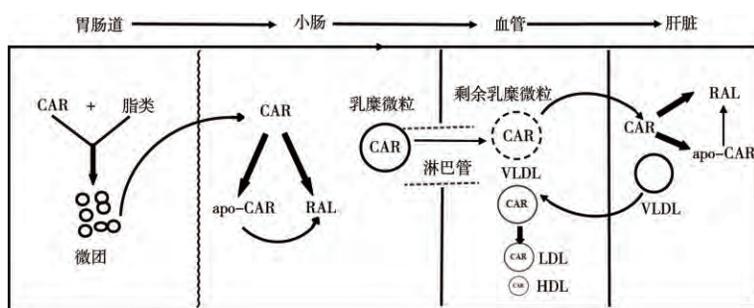
### 适用于：

- 1、保育猪料全部替代氧化锌抗腹泻。
- 2、体内氧化应激及损伤。
- 3、体内霉菌毒素蓄积中毒。

善作用。但是不同种类的类胡萝卜素对大黄鱼体色的改善效果不同。黄色系类胡萝卜素(如叶黄素、玉米黄质等)对大黄鱼的黄色值的改善效果更显著,而红色系类胡萝卜素(如虾青素、角黄素等)对大黄鱼红色值的改善效果更显著。Chatzifotis研究表明,在饲料中添加红色系类胡萝卜素源(主要含虾青素酯)对提高真鲷背部皮肤的红色值有显著的作用,而黄色系类胡萝卜素源(主要含黄体素、玉米黄质)对提高黄色值效果明显。对其他鱼类,如黄颡鱼(*Pelteobagrus fulvidraco*)、大西洋鲑(*Salmo salar*)、牙鲆(*Paralichthys olivaceus*)、小丑鱼(*Premnas biaculeatus*)和澳大利亚鲷鱼(*Pagrus auratus*)等的研究都证明了类胡萝卜素对体色改善有重要作用。

### 3.2 类胡萝卜素的消化、吸收、转运和沉积

目前大部分关于类胡萝卜素的吸收和利用的研究都是基于人体作为研究对象的。类胡萝卜素在人体内的消化吸收过程如图1所示:①类胡萝卜素首先在肠道消化酶的作用下从食物纤维中释放出来;②释放出的类胡萝卜素在消化道中一部分转化成视黄醇,另一部分与脂质结合成混合微团;③微团通过被动扩散的方式再由小肠黏膜吸收并形成富含甘油三酯的乳糜微粒;④乳糜微粒通过淋巴系统进入血液循环,在血液中乳糜微粒被脂蛋白酶迅速分解,含有类胡萝卜素的乳糜微粒残留物迅速被肝脏等部位吸收。其中,在血液循环过程中,类胡萝卜素主要与高密度脂蛋白和低密度脂蛋白结合。肝脏、脂肪组织等部位含有较多的低密度脂蛋白受体,所以有较多的类胡萝卜素沉积。在人体中,类胡萝卜素的主要



注: CAR代表类胡萝卜素, RAL代表视黄醇, apo-CAR代表含氧类胡萝卜素(即非视黄醇前体类胡萝卜素), VLDL代表极低密度脂蛋白, LDL代表低密度脂蛋白, HDL代表高密度脂蛋白。

图1 类胡萝卜素在人体内的消化吸收过程

功能是作为维生素A的前体,以及作为抗氧化剂与自由基结合。而在鱼体内,类胡萝卜素还有一个很重要的功能就是参与组织和体表的着色。因此,在类胡萝卜素随血液运输的过程中还会在肌肉、皮肤等组织中大量沉积。研究者对大西洋鲑投喂含有<sup>14</sup>C标记的虾青素的饲料,检测血液、胆汁、肝脏、肠道及其内

容物、肌肉、皮肤、粪便的放射性。结果表明,肠道内容物以及粪便中放射性<sup>14</sup>C含量高达71.36%,胆汁7.13%,肝脏、皮肤、肌肉样品中总含量为10.68%。该研究表明,大西洋鲑在摄入虾青素后,大部分虾青素会随粪便排出,仅有小部分会在肝脏、肌肉以及皮肤等部位沉积下来。在对锦鲤的研究中发现类胡萝

胡萝卜素主要沉积在体表,肌肉、肝脏等组织器官沉积量很小。Yi等对大黄鱼体色的相关研究表明,类胡萝卜素在腹部皮肤的沉积量远远高于背部皮肤,而在肌肉中几乎没有类胡萝卜素的沉积。这些研究表明类胡萝卜素在鱼体内沉积时对靶组织具有一定选择性,对于不同种类的鱼,以及同种鱼的不同组织甚至是同种鱼同一组织的不同部位,类胡萝卜素的沉积量可能有很大差别。那么,在这些不同的组织中,类胡萝卜素的存在形式是否一样呢?是什么作用使类胡萝卜素停留在特定的部位呢?

Henmi等认为,虾青素是通过其结构中的 $\beta$ -紫罗兰酮环与纤维蛋白间的非特异性弱疏水作用结合在一起。Matthews等通过凝胶电泳从大西洋鲑肌肉中分离出各种蛋白组分,然后通过体外虾青素绑定实验证明 $\alpha$ 辅肌动蛋白是唯一一种与虾青素绑定显著的肌纤维蛋白。我们已经知道,类胡萝卜素在鱼类皮肤中的沉积是存在于色素细胞中的,这点与肌肉中类胡萝卜素的沉积有本质上的差别。那么,在皮肤中,血液循环中的色素颗粒与色素细胞是通过什么途径相互识别并进入细胞沉积下来呢?目前鲜有这方面的研究,而这个问题也值得我们更深入的探索。

### 3.3 脂肪对类胡萝卜素着色的影响

类胡萝卜素是一种脂溶性化合物,食物中的类胡萝卜素主要通过和脂类物质结合,在消化道以及循环系统中吸收和运输(见图1)。因此,脂类物质的含量和组成也是影响鱼类体色的一个重要因素。Yi等发现养殖大黄鱼腹部黄色值( $b^*$ )以及类胡萝卜素含量在一定范围内随着饲料中脂肪含量的升高而显著增大,且在脂肪含量达到12%时大黄鱼背部黄色值最高。对虹鳟(*Oncorhynchus mykiss*)的研究也证明,类胡萝卜素的沉积效率随着饲料中脂类含量的增加而升高。袁立强研究发现,适量的脂肪能提高黄颡鱼对叶黄素的利用率,7.02%的脂肪水平能满足鱼体着色需要,脂肪水平过高对着色有负面影响。类似的现象在大西洋鲑和北极嘉鱼(*Salvelinus alpinus*)上也得到证实。

脂肪源以及脂肪酸的组成也可能影响鱼类着色。易新文等用菜籽油不同水平替代鱼油,配制等氮等脂饲料投喂大黄鱼,结果表明,菜籽油替代组大黄鱼腹部红色值显著高于对照组;随着替代水平的升高,背部亮度值以及背部红色值也呈上升趋势。对大西洋鲑的研究发现,大豆卵磷脂替代鱼油会显著降低血清中虾青素含量,而牛磺胆酸和猪油替代组血清中虾青素含量显著升高。对各处理组饲料脂肪酸组成

分析后,推测饲料中C16:0和C18:1n-1脂肪酸含量的升高或者C20:1n-9和C22:1n-9脂肪酸含量的降低,有利于虾青素的吸收和利用。

### 3.4 维生素和矿物质对类胡萝卜素着色的影响

类胡萝卜素在生物体内同时具有着色剂和抗氧化剂的作用。类胡萝卜素权衡假说(carotenoid trade-off hypothesis)认为,机体会在类胡萝卜素的两个功能(生理作用和着色)上做出权衡,抗氧化和免疫方面对类胡萝卜素的竞争性需求会导致类胡萝卜素的再分配,从而降低类胡萝卜素沉积部位的着色水平。因此,饲料中适量添加抗氧化物质,可以起到节约类胡萝卜素的作用。维生素E作为重要的抗氧化剂,已经被证明对大西洋鲑和黄颡鱼等养殖品种体色的改善有重要作用。另外,在动物体内类胡萝卜素是维生素A合成的前体物质,因此当饲料中维生素A的含量无法满足机体需求时,鱼类便将类胡萝卜素转化为维生素A,从而降低其着色效果。

矿物盐也会影响鱼类的着色。它们作为辅基参与色素在机体内的代谢,同时还能介导色素颗粒在色素细胞内的聚集和扩散,进而影响鱼类体色。也有研究发现,叶黄素在血液中的输送依赖于脂蛋白,而钙离子对脂蛋白的亲合力大于叶黄素。所以钙离子含量太高对叶黄素吸收将造成竞争性抑制,使着色效果降低。

## 4 小结与展望

鱼类体色是人们判定鱼类健康状况以及品质情况的重要指标,所以体色研究对水产养殖业有重要意义。鱼类体色的形成受基因、环境、营养物质以及自身健康状况等多方面因素的影响,所以体色的调控不仅要考虑各种营养素的影响,还需要综合考虑其他各方面影响因素。类胡萝卜素在鱼体内的消化吸收以及转运沉积机制是一个相当复杂的过程,目前相关研究仍处于初级阶段,许多过程如细胞吸收类胡萝卜素的具体机制、代谢的清晰途径、转运与沉积中的基因控制等还需要更进一步的研究。色素相关基因的研究方面,大部分都集中在斑马鱼、青鳉等模式鱼类上,因此黑色素细胞以及黄色素细胞相关基因研究较多,而红色素细胞以及虹彩细胞的研究相对较少。在未来的研究中,我们需要更透彻的理解鱼类体色的形成以及调控机制、更深入的理解类胡萝卜素的转运沉积机制,并在此基础上研究出更加安全、高效、低成本鱼类体色调控技术。

(参考文献61篇,刊略,需者可函索)

(编辑:沈桂宇,guiyush@126.com)