

文章编号: 1674 - 5566(2012)05 - 0737 - 06

## 鱼类体色变异的遗传基础研究进展简述

王成辉

(上海海洋大学 农业部淡水水产种质资源重点实验室, 上海 201306)

**摘要:** 体色是鱼类一种较为独特的表型性状。鱼类体色变异是遗传学、进化生物学和系统发育学的重要研究主题。随着现代分子生物学技术的快速发展, 鱼类体色变异的研究广度和深度不断加强, 为更好地了解鱼类体色变异的分子遗传学基础, 总结和归纳了鱼类色素细胞的发育与类型、鱼类体色变异的遗传学基础, 以及鱼类体色变异的分子机制。

**研究亮点:** 鱼类体色变异是脊椎动物体色变异研究的重要内容, 在遗传学、进化生物学和系统发育学等方面有重要的研究意义。对鱼类体色变异的遗传基础和分子机制研究作了归纳和总结, 介绍了鱼类体色相关基因的研究概况。

**关键词:** 鱼类体色; 色素细胞; 基因; 遗传

**中图分类号:** S 917

**文献标志码:** A

鱼类的体色纷繁多样, 不仅不同群体, 同一群体的不同个体、不同性别, 甚至同一个体的不同发育阶段, 有些鱼类也会表现出明显的体色差异。可以说, 鱼类多种多样的体色模式进一步丰富了鱼类的生物多样性。鱼类如此丰富多样的体色, 也是生物发育与进化研究的极好材料, 以及疾病诊断(色素瘤、皮肤癌等)的理想模型<sup>[1-6]</sup>。国内外对鱼类的体色研究十分广泛而深入, 本文就鱼类体色变异的遗传基础研究作简要综述。

### 1 鱼类色素细胞的发育与类型

鱼类的体色通常是由其体表皮肤和鳞片含有不同的色素细胞及其不同的数量分布所致。色素细胞起源于外胚层的神经嵴细胞(neural crest cell)<sup>[7]</sup>。神经嵴细胞是一种多功能的干细胞, 在胚胎发育过程中, 当神经管封闭后, 神经嵴细胞开始分化成不同的细胞, 包括色素细胞。鱼类的色素细胞目前报道的有6种: 黑色素细胞(melanophores)、红色素细胞(erythrophores)、黄色素细胞(xanthophores)、虹彩细胞(iridophores)、

白色素细胞(leucophores)和蓝色素细胞(cyanophores)<sup>[8-9]</sup>。除蓝色素细胞外, 其它5种色素细胞在鱼类中较为普遍<sup>[8]</sup>。但不同鱼类, 其色素细胞的组成不同, 如斑马鱼只有3种色素细胞(黑色素细胞、黄色素细胞和虹彩细胞)<sup>[10]</sup>, 青鳉有4种色素细胞(黑色素细胞、黄色素细胞、虹彩细胞和白色素细胞)<sup>[11]</sup>。鱼类如此多的色素细胞(多于哺乳类、鸟类等)可能与鱼类广泛存在的基因组复制有关<sup>[12]</sup>。

国外对鱼类的色素细胞做了较为深入的研究, 尤其是在斑马鱼、青鳉和三棘鱼等模式生物<sup>[1, 11, 13-14]</sup>。国内对鱼类的色素组成和色素细胞已有一些报道<sup>[15-17]</sup>, 但大多为资料收集性的综述<sup>[18-21]</sup>, 实例与个案研究相当少见<sup>[22]</sup>。

### 2 鱼类体色变异的遗传学基础

对脊椎动物色素变异的遗传学研究始于20世纪初(1902-1905), 而对于鱼类体色变异的遗传学基础研究主要开始于20世纪中后期。鱼类体色变异的遗传学基础研究较集中于鲤的体色遗传研究, 如日本锦鲤<sup>[23-29]</sup>。KATASONOV<sup>[24]</sup>认

收稿日期: 2012-06-18 修回日期: 2012-06-28

基金项目: 国家自然科学基金(30972250); 国家公益性行业[农业]科研专项(200903045); 浙江省科学技术委员会项目(2010C32088)

作者简介: 王成辉(1972—), 男, 博士, 教授, 研究方向为水产动物种质资源与种苗工程。E-mail: wangch@shou.edu.cn

为日本锦鲤的桔红色体色是由 2 个隐性基因 (*b1* 和 *b2*) 控制, 蓝色体色由 1 个隐性基因 (*r* 基因) 控制, 白色体色由 3 个隐性基因 (*b1*、*b2* 和 *r*) 共同控制; GOMELSKY 等<sup>[27]</sup> 推测日本锦鲤的黑色斑纹是独立遗传的, 它相对于红色、红-白和白色体色为显性。TANIGUCHI 等<sup>[28]</sup> 对红-白锦鲤的二倍体、三倍体和雌核发育群体的体色遗传进行了研究, 认为控制红色和白色体色的基因为非等位基因。DAVID 等<sup>[29]</sup> 发现一条微卫星标记可能与日本锦鲤的红体色相关联。

我国对鱼类体色变异的遗传研究也主要集中在鲤和鲫等鱼类。较早的研究表明, 青灰色的野鲤与红鲤杂交, 子一代的体色均为青灰色, 子一代自交, 子二代的体色出现分离, 表现出青灰色和红色 2 种体色<sup>[30-33]</sup>。王成辉等<sup>[34]</sup> 对红色、白色两种类型瓯江彩鲤的体色遗传研究发现, 红色为显性, 白色为隐性, 符合经典的 3:1 孟德尔遗传规律。中国水产科学研究院黑龙江水产研究所的徐伟等<sup>[35-38]</sup> 对彩鲫、红鲫等的体色遗传进行了较为深入的研究。近年徐伟等<sup>[39]</sup> 还报道了黄色鲤、蓝色鲤和红色鲤的遗传特性, 发现红色和蓝色鲤均为纯合个体, 黄色鲤为杂合个体, 但这 3 种鲤杂交, 子代的体色较为复杂, 无法明确它们之间的显隐性关系。

### 3 鱼类体色变异的分子机制

#### 3.1 黑色素合成通路研究

黑色素细胞是当前国内外体色研究最为广泛而深入的色素细胞<sup>[4,40]</sup>。黑色素细胞产生黑色素, 两种类型的黑色素对体色表型有极为重要影

响, 一种是真黑色素 (eumelanin), 负责产生黑色和棕色表型; 另一种是褐黑色素 (pheomelanin), 负责产生黄色和红色表型<sup>[4]</sup>。这两种色素的产生均来自于共同的遗传信号通路 (图 1)<sup>[4]</sup>, 均依赖于酪氨酸酶基因的作用<sup>[40]</sup>。在这个共同的信号通路中, 两个基因起着类似“开关”的重要作用: 一个是黑素皮质素 1 受体 (melanocortin-1 receptor, *Mclr*) 基因, 它是 G 蛋白偶联受体 (G protein-coupled receptor) 家族中最小的受体, 由一个外显子编码, 其蛋白质有 7 个跨膜结构域<sup>[41]</sup>; 另一个是 *Agouti* 基因, 它是 *Mclr* 基因的配体, 一种信号分子, 即 *Agouti* 信号蛋白 (*Agouti* signal protein, *Asp*)<sup>[4]</sup>。在 *Agouti* 基因不表达情况下, *Mclr* 基因的基础表达水平即可启动腺苷酸循环 (cyclic AMP, cAMP), 进而促进酪氨酸酶 (*tyrosinase*, *Tyr*) 基因的表达, 将酪氨酸羟化为多巴醌 (Dopaquinone)。从多巴醌开始, 黑色素细胞向两个方向发展: 一个方向是在酪氨酸酶相关蛋白 1 基因 (*Tyrosinase-related protein 1*, *Tyrp1*) 和相关蛋白 2 基因 (*Tyrp2*, 也称多巴素异构酶基因 *Dopachrome tautomerase*, *Dct*) 作用下, 产生真黑色素; 一个方向是多巴醌与半胱氨酸偶合, 产生褐黑色素<sup>[4,40]</sup>。但在黑色素合成信号通路中, *Tyr*、*Tyrp1* 和 *Dct* 的表达水平受 cAMP 决定, 只有当这 *Mclr*、*Tyr*、*Tyrp1* 和 *Dct* 等基因的表达水平达到适当平衡时, 真黑色素才能在细胞内合成和贮存<sup>[4]</sup>。当 *Agouti* 基因表达时, *Asp* 与 *Mclr* 基因产物结合, 造成 cAMP 水平降低, 抑制了真黑色素合成的信号通路, 从而造成细胞内褐色素的合成和贮存<sup>[4,40]</sup>。

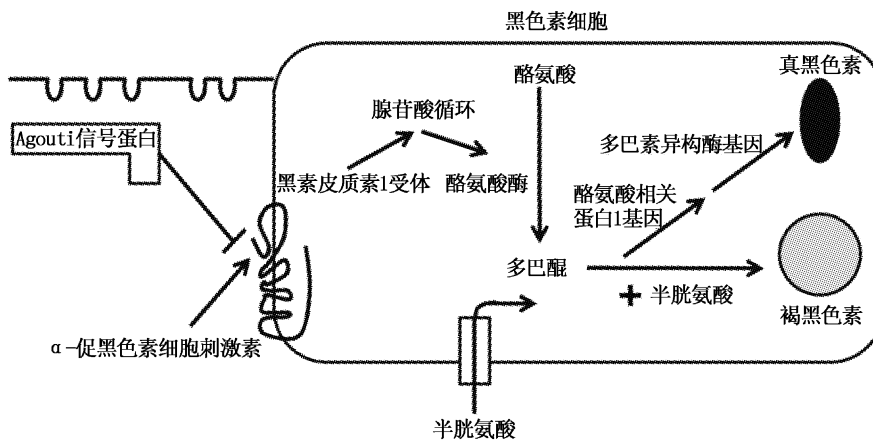


图 1 黑色素合成的遗传信号通路

Fig. 1 Genetic pathway for melanogenesis

*Mclr* 基因作为黑色素合成过程中的一个关键基因,在哺乳动物中进行了深入而系统的研究。如人类,已发现了 30 余个 *Mclr* 基因的等位基因,且这些等位基因大多来自单个氨基酸的突变<sup>[40]</sup>。*Mclr* 基因的突变还会增加患皮肤癌的风险<sup>[42]</sup>。最近研究表明:人类 *Mclr* 基因的 R151C 突变(151 位氨基酸的密码子由 CGC 突变为 TGC,使氨基酸 Arg 突变为 Cys),皮肤出现发育异常的黑素细胞痣(dysplastic melanocytic nevi, DMN)<sup>[43]</sup>。同时,*Mclr* 基因的突变,会造成其转录水平和其酶活性的下降,进而改变了皮肤和头发的颜色<sup>[44]</sup>。在小鼠<sup>[45-48]</sup>、马<sup>[49]</sup>、猪<sup>[50]</sup>、鸟类<sup>[51-52]</sup>等动物中发现:*Mclr* 基因的突变,影响了真黑色素与褐黑色素之间的合成平衡,导致这些动物的毛色与皮肤颜色出现差异。

*Agouti* 基因作为另一个黑色素合成的关键基因,它能抑制 *Mclr* 基因的表达,阻碍了真黑色素合成的信号通路,细胞内褐黑色素水平上升,使动物出现黄色或红色的体色<sup>[4,40]</sup>。最近研究发现:*Agouti* 基因在胚胎发育阶段的表达水平,对成体的体色有重要影响<sup>[53]</sup>。

酪氨酸酶(Tyr)是黑色素合成的限速酶,其基因突变会造成动物白化现象(白化病)。自 1987 年人类的酪氨酸酶基因克隆以来<sup>[54]</sup>,对人

类<sup>[55-56]</sup>、老鼠<sup>[57]</sup>、兔<sup>[58]</sup>等多种动物的酪氨酸酶基因与体色(主要是白化现象)的关系进行大量研究。可以说酪氨酸酶基因是目前动物体色研究最多的一个基因。

此外,其它基因在黑色素的合成过程起重要的调控作用,如 *Mitf*<sup>[59-60]</sup>、*Sox10*<sup>[61]</sup>、*CBD103*<sup>[62]</sup>、*Slc24a5*<sup>[63]</sup>、*Slc7a11*<sup>[64]</sup>等,*Mitf* 基因在黑色素的合成中起着核心的调控作用,而 *Sox10* 基因对 *Mitf* 基因有明显的促表达作用<sup>[65]</sup>。从第一个体色相关基因(*Tyrl*)的克隆,当前约有 100 个基因参与了多种体色的发育、形成和调控等作用<sup>[4]</sup>。

### 3.2 鱼类体色变异的基因

斑马鱼和青鳉作为一种模式生物,一直是体色研究的良好材料和模型。从 INAGAKI 等于 1994 年在青鳉中克隆出了第一个鱼类体色相关基因-酪氨酸酶基因<sup>[66]</sup>,现已在斑马鱼中发现 94 个基因与体色相关,在青鳉中有 38 个基因与体色相关<sup>[14,67]</sup>(表 1)。这些基因涉及到黑色素合成信号中多种因子,如膜受体基因(*Mclr*、*Kita*、*Ednrb1*、*Csflr*)、转运调控基因(*Mitf*、*Sox10*、*Aim1*)、配体基因(*Agouti*、*Fbxw4*)和合成途径中相关酶类基因(*Tyr*、*Dct*、*Gch*、*Xdh*)等。在青鳉的酪氨酸酶基因研究中,还发现了 *Tol* 转座子<sup>[68]</sup>。

表 1 斑马鱼和青鳉中与体色相关的基因  
Tab.1 Putative pigmentation genes in zebrafish and medaka

体色变异类型	斑马鱼	青鳉	已鉴定的基因*
影响色素细胞类型			
I. 无色素细胞	2		<i>Mitf</i> , <i>Sox10</i> , <i>kit</i> , <i>SLC</i> , <i>Ednrb</i>
II. 色素细胞类型减少	4	2	
III. 黑色素细胞减少	2	3	
异常色素细胞分布			
IV. 异常的色素分布模式	5	1	<i>Da</i> , <i>mes</i> , <i>Sdf1a</i> , <i>Csflr</i>
V. 异常色素细胞	5	1	
色素水平降低			
VI. A 浅黑色素	7	5	<i>TYR</i> , <i>Mclr</i> , <i>HPS</i> , <i>Dct</i> , <i>Gch</i> , <i>Xdh</i> , <i>Fbxw4</i> , <i>Agouti</i>
VI. B 黑色素延后产生	3		
VI. C 黑色素退化	4		
VI. D 黑色素退化、浅黄色素	2		
VI. E 黑色素退化、暗虹彩色素	7		
VI. F 浅黑色素、暗虹彩色素	1		
VI. G 浅黄色素、暗虹彩色素	5		
VI. H 黑色素细胞退化、浅黄色素、暗虹彩色素	12	3	
VI. I 暗虹彩色素	7	11	
VI. J 浅黄色素	15		
异常色素细胞形态			
VII. A 细长型黑色素细胞	3	1	
VII. B 小型化黑色素细胞	1	1	
VII. C 星形黄色素细胞	2		
VII. D 弥散型黑色素细胞	7	3	
其它			7
总计	94	38	

注: \* 表示不完全统计。

除模式生物斑马鱼和青鳉外,对其它鱼类的体色相关基因也作了较多的研究。如鲑鳟鱼类的体色相关基因(对此 COLIUEQUE 作了详细的综述<sup>[69]</sup>),剑尾鱼(*Xiphophorus maculatus*)的体色相关基因<sup>[70]</sup>,丽鲷科鱼类的体色相关基因<sup>[3]</sup>。近年来,在墨西哥发现的洞穴鱼类 *Astyanax mexicanus* 的体色变异与 *Mclr* 基因变异有关<sup>[71]</sup>。近年来,国内对鱼类的白化现象也进行了一些探讨<sup>[72]</sup>,以及体色相关基因的克隆<sup>[73-74]</sup>。然而,国内对鱼类体色变异的分子基础研究极为薄弱,亟待开展。

### 参考文献:

- [1] KELSH R N. Genetics and Evolution of Pigment Patterns in Fish[J]. *Pigment Cell Research*, 2004, 17: 326-336.
- [2] PARICHY D M, JOHNSON S L. Zebrafish hybrids suggest genetic mechanisms for pigment pattern diversification in *Danio*[J]. *Development Genes and Evolution*, 2001, 211: 319-328.
- [3] SUGIEA A, TERAIA Y, OTAA R, et al. The evolution of genes for pigmentation in African cichlid fishes[J]. *Gene*, 2004, 343: 337-346.
- [4] HOEKSTRA H E. Genetics, development and evolution of adaptive pigmentation in vertebrates[J]. *Heredity*, 2006, 97: 222-234.
- [5] CEOL C J, HOUVRAS Y, WHITE R M, et al. Melanoma Biology and the Promise of Zebrafish[J]. *ZEBRAFISH*, 2008, 5(4): 247-256.
- [6] BRAASCH I, SCHARIL M, VOLFF J N. Evolution of pigment synthesis pathways by gene and genome duplication in fish[J]. *BMC Evolutionary Biology*, 2007, 7: 74.
- [7] HORSTADIUS S. The neural crest[D]. London: Oxford University Press, 1950.
- [8] BAGNARA J T. Comparative anatomy and physiology of pigment cells in nonmammalian tissues[M]//NORDLUND J J, BOISSY R E, HEARING V J, et al. The pigmentary system: Physiology and pathophysiology. New York, Oxford: Oxford University Press, 1998:9-40.
- [9] FUJII R. Cytophysiology of fish chromatophores[J]. *International Review of Cytology-A Survey of Cell Biology*, 1993, 143: 191-255.
- [10] SILVER D L, HOU L, PAVAN W J. The genetic regulation of pigment cell development[M]//SAINTJEANNE J P. *Advances in Experimental Medicine and Biology*, 2006: 155-169.
- [11] LAMOREUX M L, KELSH R N, WAKAMATSU Y, et al. Pigment pattern formation in the medaka embryo[J]. *Pigment Cell Research*, 2005, 18(2): 64-73.
- [12] VOLFF J N, BRAASCH I, SCHARIL M. Evolution of pigment synthesis pathways by gene and genome duplication in fish[J]. *BMC Evolutionary Biology*, 2006, 7:74.
- [13] 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(2): 155-166.
- [14] KELSH R N, INOUE C, MOMOI A, et al. The Tomita collection of medaka pigmentation mutants as a resource for understanding neural crest cell development[J]. *Mechanisms of Development*, 2004, 121(7/8): 841-859.
- [15] 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.
- [16] 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): 96-100.
- [17] 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.
- [18] 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.
- [19] 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): 115-120,124.
- [20] 刘金海,王安利,王维娜,等. 水产动物体色色素组分及着色剂研究进展[J]. *动物学杂志*, 2002, 37(3): 92-96.
- [21] 刘晓东,陈再忠. 鱼类色素细胞及体色调控[J]. *水产科技情报*, 2008, 35(1): 13-18.
- [22] 徐伟,耿龙武,李池陶,等. 不同体色鲤、鲫鳞片的色素分布特点[J]. *上海海洋大学学报*, 2012, 21(1): 41-47.
- [23] KATASONOV V Y. A study of pigmentation in hybrids between the common and decorative Japanese carp. I. A study of the dominant pigmentation types[J]. *Genetica*, 1974, 9: 59-69.
- [24] KATASONOV V Y. A study of pigmentation in hybrids between the common and decorative Japanese carp. III. The inheritance of blue and orange patterns of pigmentation[J]. *Genetica*, 1978, 14: 2184-2192.
- [25] WOHLFARTH G W, ROTHBARD S. Preliminary investigations on color inheritance in Japanese ornamental carp (Nishikikoi)[J]. *The Israeli Journal of Aquaculture-Bamidgeh* 1991, 43: 62-68.
- [26] SZWEIGMAN D, ROTHBARD S, WOHLFARTH G W. Further observation on the inheritance of color in Koi[J]. *Nichrin*, 1992, 293: 37-41.
- [27] GOMEISKY B, CHERFAS N B, BEN-DOM N, et al. Color inheritance in ornamental (koi) carp (*Cyprinus carpio*) inferred from color variability in normal and gynogenetic progenies[J]. *The Israeli Journal of Aquaculture-Bamidgeh*, 1996, 47: 219-230.
- [28] TANIGUCHI N, KIJIMA A, TAMURA T, et al. Color, growth and maturation in ploidy-manipulated fancy carp[J]. *Aquaculture*, 1986, 57: 321-328.

- [29] DAVID L, ROTHBARD S, RUBINSTEIN I, et al. Aspects of red and black color inheritance in the Japanese ornamental (Koi) carp (*Cyprinus carpio* L.) [J]. *Aquaculture*, 2004, 233: 129–147.
- [30] 杨永铨, 刘爱知, 夏德全. 鲤鱼性状遗传及其在杂交育种上的应用[J]. *淡水渔业*, 1980, 20 (3): 9–14.
- [31] 邓宗觉. 江西婺源荷包红鲤体型形成及体色遗传的探讨[J]. *淡水渔业*, 1981, 5 (6): 14–22.
- [32] 张建森, 潘光碧. 鲤鱼体色体型遗传的研究[J]. *水产学报*, 1983, 7 (4): 301–312.
- [33] 沈俊宝, 刘明华. 蓝色鳞鲤品系的起源、筛选和培育[J]. *淡水渔业*, 1988, 28 (4): 3–6.
- [34] 王成辉, 项松平, 吕耀平, 等. 瓯江彩鲤红、白两种体色遗传关系的初步研究[J]. *上海水产大学学报*, 2008, 17 (4): 402–405.
- [35] 徐伟, 白庆利, 刘明华, 等. 彩鲤与红鲫杂交种体色遗传的初步研究[J]. *中国水产科学*, 1999, 6 (1): 34–37.
- [36] 徐伟, 白庆利, 曹顶臣, 等. 彩鲤、红鲫、银鲫体色发育生物学初步观察[J]. *水产学杂志*, 1999(1): 62–64.
- [37] 徐伟, 曹顶臣, 李池陶, 等. 水晶彩鲤、红鲫、锦鲤、荷包红鲤杂交子代的生长和体色研究[J]. *水产学报*, 2005, 29(3): 339–343.
- [38] 徐伟, 曹顶臣, 李池陶, 等. 肉白水晶彩鲤和红鲫杂交的遗传学[J]. *动物学杂志*, 2006, 41 (5): 1–6.
- [39] 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.
- [40] LIN J Y, FISHER D E. Melanocyte biology and skin pigmentation[J]. *Nature*, 2007, 445: 843–850.
- [41] REES J L. Genetics of hair and skin color[J]. *Annual Review of Genetics*, 2003, 37: 67–90.
- [42] STURM R A, DUFFY D L, BOX N F, et al. The role of melanocortin-1 receptor polymorphism in skin cancer risk phenotypes[J]. *Pigment Cell Research*, 2003, 16: 266–272.
- [43] ZALAUDEK I, MEIKLEJOHN W, ARGENZIANO G, et al. "White" nevi and "Red" melanomas: association with the RHC phenotype of the *Melr* gene[J]. *Journal of Investigative Dermatology*, 2009, 129:1305–1307.
- [44] LALUEZA-FOX C, ROEMPLER H, CARAMELLI D, et al. A melanocortin 1 receptor allele suggests varying pigmentation among Neanderthals [J]. *Science*, 2007, 318: 1453–1455.
- [45] MAJERUS M E N, MUNDY N L. Mammalian melanism: natural selection in black and white [J]. *TRENDS in Genetics*, 2003, 19 (11): 585–588.
- [46] HOEKSTRA H E, HIRSCHMANN R J, BUNDEY R A, et al. A single amino acid mutation contributes to adaptive beach mouse color pattern[J]. *Science*, 2006, 313: 101–104.
- [47] NACHMAN M W, HOEKSTRA H E, D'AGOSTINO S L. The genetic basis of adaptive melanism in pocket mice[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2003, 100 (9): 5268–5273.
- [48] MUNDY N I, BADCOCK N S, HART T, et al. Conserved genetic basis of a quantitative plumage trait involved in mate choice[J]. *Science*, 2004, 303: 1870–1873.
- [49] LUDWIG A, PRUVOST M, REISSMANN M, et al. Coat Color Variation at the Beginning of Horse Domestication[J]. *Science*, 2009, 324: 485.
- [50] FANG M, LARSON G, RIBEIRO H S, et al. Contrasting mode of evolution at a coat color locus in wild and domestic pigs[J]. *PLoS Genetics*, 2009, 5: e1000341.
- [51] MUNDY N I. A window on the genetics of evolution; *Melr* and plumage colouration in birds [J]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2005, 272: 1633–1640.
- [52] ROSENBLUM E B, HOEKSTRA H E, NACHMAN M W. Adaptive reptile color variation and the evolution of the *Melr* gene[J]. *Evolution*, 2004, 58 (8): 1794–1808.
- [53] MANCEAU M, DOMINGUES V S, MALLARINO R, et al. The developmental role of agouti in color pattern evolution [J]. *Science*, 2011, 331: 1062–1065.
- [54] KWON B S, HAQ A K, POMERANTZ S H, et al. Isolation and sequence of a cDNA clone for human tyrosinase that maps at the mouse *c-albino* locus [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1987, 84: 7473–7477.
- [55] GIEBEL L B, STRUNK K M, KINGT R A, et al. A frequent tyrosinase gene mutation in classic, tyrosinase-negative (type IA) oculocutaneous albinism [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1990, 87: 3255–3258.
- [56] GOTO M, SATO-MATSUMURA K C, SAWAMURA D, et al. Tyrosinase gene analysis in Japanese patients with oculocutaneous albinism [J]. *Journal of Dermatological Science*, 2004, 35: 215–220.
- [57] YOKOYAMA T, SILVERSIDES D W, WAYMIRE K G, et al. Conserved cysteine to serine mutation in tyrosinase is responsible for the classical albino mutation in laboratory mice [J]. *Nucleic Acids Research*, 1990, 18 (4): 7293–7298.
- [58] EIZIRIK E, YUHKI N, JOHNSON W E, et al. Molecular genetics and evolution of melanism in the cat family [J]. *Current Biology*, 2003, 13 (5): 448–453.
- [59] TASSABEHJI M, NEWTON V E, READ A P. Waardenburg syndrome type 2 caused by mutations in the human microphthalmia (MITF) gene [J]. *Nature Genetics*, 1994, 8: 251–255.
- [60] HOU L, PANTHIER J J, ARNHEITER H. Signaling and transcriptional regulation in the neural crest-derived melanocyte lineage: interactions between KIT and MITF [J]. *Development Genes and Evolution*, 2000, 127: 5379–5389.

- [61] PINGAULT V, BONDURAND N, KUHLEBRODT K, et al. SOX10 mutations in patients with Waardenburg-Hirschsprung disease[J]. *Nature Genetics*, 1998, 18: 171–173.
- [62] CANDILLE S I, KAELIN C B, CATTANACH B M, et al. A beta-defensin mutation causes black coat color in domestic dogs[J]. *Science*, 2007, 318: 1418–1423.
- [63] LAMASON R L, MOHIDEEN M P K, MEST J R, et al. SLC24A5, a putative cation exchanger, affects pigmentation in zebrafish and humans[J]. *Science*, 2005, 310: 1782–1786.
- [64] CHINTALA S, LI W, LAMOREUX M, et al. *Slc7a11* gene controls production of pheomelanin pigment and proliferation of cultured cells[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2005, 102: 10964–10969.
- [65] HOU L, PAVAN W J. Transcriptional and signaling regulation in neural crest stem cell-derived melanocyte development: do all roads lead to Mitf? [J]. *Cell Research*, 2008, 18: 1163–1176.
- [66] INAGAKI H, BESSHO Y, KOGA K, et al. Expression of the tyrosinase-encoding gene in a colorless melanophore mutant of the medaka fish, *Oryzias latipes* [J]. *Gene*, 1994, 150: 319–324.
- [67] KELSH R N, BRAND M, JIANG Y J, et al. Zebrafish pigmentation mutations and the processes of neural crest development [J]. *Development*, 1996, 123 (1): 369–389.
- [68] KOGA A, INAGAKI H, BESSHO Y, et al. Insertion of a novel transposable element in the tyrosinase gene is responsible for an albino mutation in the medaka fish, *Oryzias latipes* [J]. *Molecular and General Genetics*, 1995, 249: 400–405.
- [69] COLIHUEQUE N. Genetics of salmonid skin pigmentation: clues and prospects for improving the external appearance of farmed salmonids [J]. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 2010, 20: 71–86.
- [70] BASOLO A L. Genetic linkage and color polymorphism in the southern platyfish (*Xiphophorus maculatus*): A model system for studies of color pattern evolution [J]. *ZEBRAFISH*, 2006, 3 (1): 65–83.
- [71] MUNDY N I. Conservation and convergence of colour genetics: *Mclr* mutations in brown cavefish [J]. *PLoS Genetics*, 2009, 5 (2): e100038.
- [72] 王鑫, 郭恩棉, 苏振渝, 等. 鱼类白化现象病因浅析 [J]. *海洋科学*, 2003, 27 (7): 18–20.
- [73] 郭忠宝, 仇雪梅, 白杨, 等. 大菱鲆 *Mclr* 基因克隆与序列分析 [J]. *生物技术通报*, 2009(7): 109–112.
- [74] 杨新鑫, 王成辉, 马玉清, 等. 瓯江彩鲤酪氨酸酶基因的克隆与序列分析 [J]. *上海海洋大学学报*, 2012, 21 (1): 14–20.

## Brief summary on genetic basis of pigmentation in fish

WANG Cheng-hui

(Key Laboratory of Freshwater Fishery Germplasm Resources, Ministry of Agriculture, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China)

**Abstract:** Pigmentation are special phenotypic traits in fish. Pigmentation variation of fish has been used as a very important research topics in genetics, evolutionary biology and developmental biology. Especially, the study of pigmentation in fish has been sharply accumulated by means of rapid development of molecular biotechnology. In this paper, I briefly summarized the chromatophore development and types, genetic basis of pigmentation variation in fish, and molecular mechanism of fish pigmentation. The aim was to provide an insight into molecular genetic basis of pigmentation in fish.

**Key words:** fish pigmentation; chromatophore; gene; inheritance