

DOI: 10.11964/jfc.20231214279

· 综述 ·

## 类胡萝卜素在甲壳动物水产养殖中的研究进展

王伟隆<sup>1,2,3</sup>, 马卓君<sup>1</sup>, 李惟铨<sup>1</sup>, 王 茜<sup>1</sup>, 薛毓才<sup>1</sup>, 易敢峰<sup>1</sup>,  
黄旭雄<sup>1,2,3\*</sup>

1. 上海海洋大学, 中国-东盟海水养殖技术“一带一路”联合实验室, 上海 201306;
2. 上海海洋大学, 农业农村部淡水水产种质资源重点实验室, 上海 201306;
3. 上海海洋大学, 水产科学国家级实验教学示范中心, 上海 201306

**摘要:** 类胡萝卜素对甲壳动物具有重要的营养生理作用。甲壳动物自身无法合成类胡萝卜素, 必须通过代谢和转化外源类胡萝卜素来满足特定养殖阶段、养殖条件下的生理生态适应性需求。目前, 相关研究主要聚焦于探讨饲料中添加不同类胡萝卜素对虾蟹等甲壳动物在生长性能、体色调控、抗氧化能力、免疫性能和抗逆境能力等方面的影响, 有关类胡萝卜素在甲壳动物体内的代谢途径及调控机制的研究仍显不足, 亟待深入揭示。本文综合分析并总结了甲壳动物体内类胡萝卜素的组成及分布、外源类胡萝卜素的种类及来源、甲壳动物对外源类胡萝卜素的有效利用及营养需求等相关研究进展, 并在此基础上提出了深入探究甲壳动物体内类胡萝卜素代谢途径的思路, 着重于确定参与代谢的关键酶基因以及解析其生物学功能。这将有助于加深对类胡萝卜素这一类条件性必需营养素在甲壳动物体内代谢及调控基础的认识, 为实现外源类胡萝卜素在甲壳动物养殖过程中的高效利用提供坚实的科学依据。

**关键词:** 甲壳动物; 类胡萝卜素; 营养需求; 代谢机制

虾蟹等甲壳类水产品因其脂肪含量低, 肉质鲜美, 同时富含蛋白质、多不饱和脂肪酸、维生素和矿物质等各类营养素一直深受消费者的喜爱。据 FAO(2022) 统计<sup>[1]</sup>, 2020 年全球虾蟹总产量为 1 123.7 万 t, 其中 88.6% 产自亚洲, 主要以凡纳滨对虾 (*Litopenaeus vannamei*) 和克氏原螯虾 (*Procambarus clarkii*) 为主 (图 1)。随着经济全球化和食品贸易的快速发展, 人们的健康意识和饮食形态也在逐渐地发生改变。甲壳动物的人均消费量自 1961 年到 2019 年已从 0.4 kg 增加到了 2.2 kg 并有望逐年攀升, 凸显出了甲壳类水产品作为优质蛋白源在全球粮食和营养安全中的关键作用。据 World Fish (2020) 报告指出, 随着全球渔业资源的枯竭与资源环境的刚性约束, 发展绿色水产养殖以保证可持续、优质、安全水产品的供给, 是缓解资源压力、实现营养安全和构建健康膳食结构的重要措施之一<sup>[2]</sup>。为了满足这一发展需求, 虾蟹类水产养殖模式已逐步从粗放型向半精养和精养池塘集约化养殖模



第一作者: 王伟隆, 从事甲壳动物营养与饲料研究, E-mail: wangweilong@shou.edu.cn



通信作者: 黄旭雄, 从事水产动物营养与免疫研究, E-mail: xxhuang@shou.edu.cn



资助项目: 上海市农业科技创新项目 (T2023327); 国家自然科学基金 (31902385)

收稿日期: 2023-12-15  
修回日期: 2024-04-18

文章编号:  
1000-0615(2025)04-049601-23  
中图分类号: S 963.73  
文献标志码: A

作者声明本文无利益冲突

©《水产学报》编辑部(CC BY-NC-ND 4.0)  
Copyright © Editorial Office of Journal of Fisheries of China (CC BY-NC-ND 4.0)



先前研究表明, 甲壳动物的体色、免疫活性等与其体内的类胡萝卜素 (carotenoids) 组成和含量密切相关<sup>[3-5]</sup>。由于甲壳动物自身无法合成类胡萝卜素, 仅可利用饲料源类胡萝卜素直

接储存或代谢转化后沉积于体内<sup>[6-8]</sup>。迄今为止, 有关甲壳动物对类胡萝卜素营养需求的研究主要集中在外源类胡萝卜素对虾蟹类生长、存活、色泽调控、抗氧化能力、免疫活性和抗逆境能

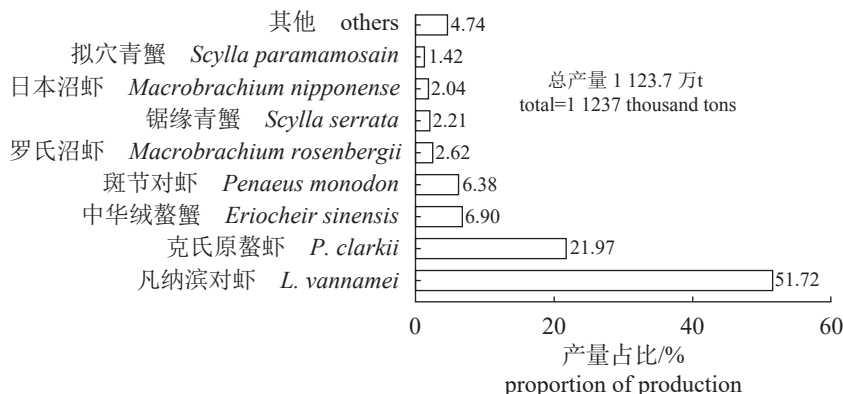


图 1 甲壳动物主要养殖品种全球产量统计

Fig. 1 The statistics of world production of major aquaculture species of crustaceans

力等方面<sup>[7,9-11]</sup>。有关甲壳动物体内类胡萝卜素的吸收、转运、转化和沉积途径及生理作用机制等方面的研究相对有限<sup>[3,12-13]</sup>。因此, 深入探究类胡萝卜素在甲壳动物体内的代谢途径及调控机制, 不仅有助于阐明甲壳动物对类胡萝卜素的精准营养需求, 对开发适合甲壳动物集约化养殖高效优质饲料及调控养殖动物营养品质等方面均有重要的理论价值和现实意义。本文对类胡萝卜素在甲壳类水产养殖中的应用现状进行综述, 以期对类胡萝卜素类添加剂的高效利用及营养调控方面的研究提供新的思路。

## 1 甲壳动物体内类胡萝卜素组成及分布

类胡萝卜素是广泛存在于动植物及微生物体内的一类由异戊二烯残基组成的共轭双键长链类萜化合物<sup>[14]</sup>。甲壳动物体内的类胡萝卜素包括胡萝卜素类 (carotenes) 和叶黄素类 (xanthophylls) 两种, 其中胡萝卜素类以  $\beta$ -胡萝卜素 ( $\beta$ -carotene) 最为重要, 而叶黄素类则是胡萝卜素的含氧衍生物, 主要包括  $\beta$ -隐黄质 ( $\beta$ -cryptoxanthin)、玉米黄质 (zeaxanthin)、海胆酮 (echinonone)、斑螯黄素 (canthaxanthin) 和虾青素 (astaxanthin) 等<sup>[15-17]</sup>。甲壳动物体内类胡萝卜素主要储在外骨骼、皮下组织和肌肉中, 各种器官(眼、中肠腺、卵巢)、血淋巴、卵巢等组织中也有分布, 且类胡萝卜素组成和含量存在种间、品系、年龄、体重和生理阶段的差异性<sup>[18-19]</sup>,

且与环境因子和饵料条件等因素密切相关<sup>[17,20]</sup>(表 1)。所有野生和养殖的甲壳动物体内均存在各种游离和脂肪酸酯化形式的类胡萝卜素, 且以虾青素及其酯化物为主, 含量在 64%~98%<sup>[46]</sup>。同时, 包括同分异构体在内, 在亚分子结构上存在显著差异的类胡萝卜素在甲壳动物不同组织中的选择性积累, 不仅暗示着其结构差异性对水产动物的生长发育和健康产生的不同生理作用, 也增加了类胡萝卜素与其他生物分子之间相互作用的复杂性<sup>[47-48]</sup>。

在自然生长条件下, 类胡萝卜素由微生物合成, 浮游动物、甲壳动物和鱼类通过食物链逐级积累<sup>[12]</sup>。而在粗放式生产向集约化养殖过渡过程中, 由于食物链结构的改变导致的营养维度单一、有效色素源少且活性不稳定等因素, 不可逆地造成了类胡萝卜素这一必须通过外源摄取的功能性代谢产物的严重缺乏<sup>[49]</sup>。甲壳动物水产养殖业正处在从“规模产量型”向“质量效益型”转变的关键阶段, 迫切需要通过营养调控提高产品品质以适应销售形式的多元化。因此, 通过在基础饲料中补充外源类胡萝卜素提高集约化养殖甲壳动物的抗病力以及感官品质, 已经获得越来越多人的关注<sup>[13,50]</sup>。

## 2 外源类胡萝卜素的种类及来源

### 2.1 微生物合成类胡萝卜素

在自然界中, 能够合成类胡萝卜素的微生物

表 1 甲壳动物体内主要类胡萝卜素组成

Tab. 1 The main composition of carotenoids in the whole-body of crustaceans

物种 species	主要类胡萝卜素 main carotenoids	参考文献 reference
日本囊对虾 <i>Marsupenaeus japonicus</i>	虾青素、 $\beta$ -胡萝卜素、玉米黄质、斑螯黄素、海胆酮、虾红素、绿蝇黄质、3,3'-二羟基- $\epsilon$ -胡萝卜素、对虾黄素、5,6-二氢对虾黄素、四羟基虾青素、甲壳黄素、5,6-二氢甲壳黄素	[21-23]
凡纳滨对虾 <i>L. vannamei</i>	虾青素、 $\beta$ -胡萝卜素、玉米黄质、斑螯黄素、海胆酮、 $\beta$ -隐黄质、虾红素、绿蝇黄质、3,3'-二羟基- $\epsilon$ -胡萝卜素、对虾黄素、5,6-二氢对虾黄素、四羟基虾青素、甲壳黄素、5,6-二氢甲壳黄素	[23-24]
斑节对虾 <i>P. monodon</i>	虾青素、黄体素、 $\beta$ -胡萝卜素、玉米黄质、斑螯黄素、海胆酮、对虾黄素、甲壳黄素、异黄素、3'-表黄体素	[23-24]
短沟对虾 <i>P. semisulcatus</i>	虾青素、黄体素、 $\beta$ -胡萝卜素、 $\beta$ -隐黄质、金枪鱼黄素、异黄素、3'-表黄体素	[23]
中国明对虾 <i>Fenneropenaeus chinensis</i>	虾青素、 $\beta$ -胡萝卜素、玉米黄质、斑螯黄素、海胆酮、虾红素	[24]
印度对虾 <i>Parapenaeopsis stylifera</i>	虾青素、玉米黄质	[19]
多氏新对虾 <i>Metapenaeus dobsoni</i>	虾青素、玉米黄质	[19]
周氏新对虾 <i>Metapenaeus joyneri</i>	虾青素、 $\beta$ -胡萝卜素、对虾黄素、甲壳黄素、异虾青素、5,6-二氢对虾黄素、四羟基虾青素、5,6-二水甲壳黄素	[23]
南极磷虾 <i>Euphausia superba</i>	虾青素	[25]
日本沼虾 <i>M. nipponense</i>	虾青素、黄体素、 $\beta$ -胡萝卜素、3'-表黄体素	[23]
罗氏沼虾 <i>M. rosenbergii</i>	虾青素、黄体素、 $\beta$ -胡萝卜素、玉米黄质	[26]
脊尾白虾 <i>Exopalaemon carinicauda</i>	虾青素、黄体素、 $\beta$ -胡萝卜素、玉米黄质、斑螯黄素、海胆酮	[24, 27]
北极长额虾 <i>Pandalus borealis</i>	虾青素、玉米黄质	[28]
鹰爪虾 <i>Trachysalambria curvirostris</i>	虾青素、 $\beta$ -胡萝卜素、斑螯黄素、海胆酮	[24]
日本长额虾 <i>Pandalus nipponensis</i>	虾青素、黄体素、 $\beta$ -胡萝卜素、玉米黄质、异黄素、3'-表黄体素	[23]
北国赤虾 <i>Pandalus eous</i>	虾青素、黄体素、 $\beta$ -胡萝卜素、玉米黄质、异黄素、3'-表黄体素	[23]
阿根廷红虾 <i>Pleoticus muelleri</i>	虾青素、 $\beta$ -胡萝卜素	[23]
条纹长臂虾 <i>Palaemon paucidens</i>	虾青素、黄体素、 $\beta$ -胡萝卜素、异黄素、3'-表黄体素、金枪鱼黄素	[23]
红螯光壳螯虾 <i>Cherax quadricarinatus</i>	虾青素、黄体素、 $\beta$ -胡萝卜素	[29]
克氏原螯虾 <i>P. clarkii</i>	虾青素、黄体素、 $\beta$ -胡萝卜素、玉米黄质、斑螯黄	[30]
欧洲龙虾 <i>Homarus gammarus</i>	虾青素、 $\beta$ -胡萝卜素、基海胆酮类似物	[31]
锯缘青蟹 <i>S. serrata</i>	虾青素、 $\beta$ -胡萝卜素、玉米黄质、斑螯黄素、虾青素酯	[32]
沙蟹 <i>Emerita analoga</i>	虾青素、 $\alpha$ -胡萝卜素、 $\beta$ -胡萝卜素、海胆酮、玉米黄质、斑螯黄素、硅藻黄质、异黄素	[33]
寄居蟹 Paguridae	虾青素、 $\beta$ -胡萝卜素、虾红素	[34]
短足拟石蟹 <i>Paralithodes brevipes</i>	虾青素、 $\beta$ -胡萝卜素、玉米黄质、斑螯黄素、海胆酮、异隐黄质、绿蝇黄质、硅藻黄质、异黄质、蝶刺桐酮、二羟基胡萝卜酮、扇贝醇酮、4-酮黄质、4-酮异黄质	[35]
三疣梭子蟹 <i>Portunus trituberculatus</i>	虾青素、黄体素、 $\beta$ -胡萝卜素、海胆酮、玉米黄质、4-羟基海胆酮、3-羟基斑螯黄素、异隐黄质	[36-37]
斑纹蟳 <i>Charybdis cruciata</i>	虾青素、 $\beta$ -胡萝卜素、玉米黄质	[19]
灰眼雪蟹 <i>Chinocetes opilio</i>	虾青素、黄体素、玉米黄质、斑螯黄素、虾红素	[38]
普通滨蟹 <i>Carcinus maenas</i>	虾青素、黄体素、 $\beta$ -胡萝卜素、 $\delta$ -胡萝卜素、玉米黄质、海胆酮、虾红素、异隐黄质、叶黄呋喃、斑螯黄素	[39-40]
中华绒螯蟹 <i>E. sinensis</i>	虾青素、黄体素、 $\beta$ -胡萝卜素、玉米黄质、斑螯黄素	[41]
溪蟹 <i>Potamon potamon</i>	虾青素、 $\beta$ -胡萝卜素、玉米黄质	[19, 40]
卤虫 <i>Artemia salina</i>	虾青素、斑螯黄素、海胆酮	[42]
大型溞 <i>Daphnia magna</i>	$\beta$ -胡萝卜素、斑螯黄素	[43]
等足类 <i>Idothea monterevensis</i>	虾青素、黄体素、 $\beta$ -胡萝卜素	[44]
等足类 <i>Idothea granulosa</i>	虾青素、黄体素、 $\beta$ -胡萝卜素、海胆酮、异隐黄质、4-羟基-4'-酮- $\beta$ -胡萝卜素烯、异玉米黄质	[45]

物包括微藻、真菌、真细菌、古生菌等其中的某种属或种<sup>[51]</sup>。微藻类胡萝卜素具有与高等植物相似的光合作用产能方式, 能够利用丙酮酸与3-磷酸甘油醛为原料通过2-甲基-D-赤藓糖醇-4-磷酸盐(2-methyl-derythritol-4-phosphate, MEP)途径合成所有已知类胡萝卜素的共同前体异戊二烯焦磷酸(isopentenyl diphosphate, IPP)及其异构体二甲烯丙焦磷酸(dimethylallyl diphosphate, DMAPP)<sup>[52]</sup>(图2)。微藻类胡萝卜素多由9-顺式与反式异构体组成, 相比于化学合成类胡萝卜素具有天然、高效、易实现工业化等优点, 具有极高的研究价值和商业前景<sup>[53]</sup>。关于微藻产类胡萝卜素的研究已经有较多报道, 其中β-胡萝卜素最佳来源之一的盐生杜氏藻(*Dunaliella salina*)和虾青素最佳来源之一的雨生红球藻(*Haematococcus pluvialis*)是目前规模化生产类胡萝卜素的主要藻种<sup>[54]</sup>。

大多数真菌和细菌具有和藻类相似的类胡萝卜素前体物质合成途径, 在古生菌和一些革兰氏阳性菌中, IPP则以乙酰辅酶A(acetyl-CoA)为原料, 经过甲羟戊酸(mevalonic acid, MVA)合成<sup>[51, 55]</sup>(图2)。真菌类胡萝卜素一般为C<sub>40</sub>或C<sub>40</sub>衍生物, 目前已经产业化建立了包括从三孢布拉霉(*Blakeslea trispora*)生产β-胡萝卜素和番茄红素(lycopene)、从布拉克须霉(*Phycomyces blakesleeanus*)生产β-胡萝卜素以及从红法夫酵母(*Phaffia rhodozyma*)中生产虾青素的工艺<sup>[56-57]</sup>。细菌合成了迄今发现的所有C<sub>45</sub>和

大多数C<sub>30</sub>和C<sub>50</sub>类胡萝卜素(170种细菌的307种类胡萝卜素), 而其余的则由古细菌产生(9种古细菌的19种类胡萝卜素)<sup>[58]</sup>。其中从土壤中分离出来的一株好氧型革兰氏阴性菌-产类胡萝卜素副球菌(*Paracoccus carotinifaciens* sp.)在日本已用于虾青素的商业化生产<sup>[59]</sup>。与藻类和酵母相比, 细菌具有容易被生物吸收、生命周期较短、与季节和气候相适应、更容易扩大培养规模等独特的优势, 但细菌积累类胡萝卜素的产量远远落后于前两者<sup>[60]</sup>。

### 2.2 植物合成类胡萝卜素

黄体素(lutein)和玉米黄质互为同分异构体, 是许多植物中广泛存在的一类天然色素, 作为天然着色剂广泛应用于动物饲料中<sup>[61]</sup>。金盏花(*Calendula officinalis*)是目前世界上已知的动植物中黄体素和玉米黄质含量最丰富的一种, 其干花中的活性成分含量高达1.5%。从金盏花花瓣中提纯精制而得的天然黄体素和玉米黄质, 广泛应用于饲料行业、食品工业、医药保健工作, 作为禽类和水产品着色剂、食用黄色素和保健品<sup>[62]</sup>。少数侧金盏花属(*Adonis*)中的夏侧金盏花(*A. aestivalis*)和欧侧金盏花(*A. annua*)花瓣可以积累虾青素, 但是由于花朵较小, 工业化生产中受到限制, 但却是高级植物中虾青素合成的良好载体<sup>[63]</sup>。

### 2.3 化学合成类胡萝卜素

根据2016年类胡萝卜素全球市场统计(图3),

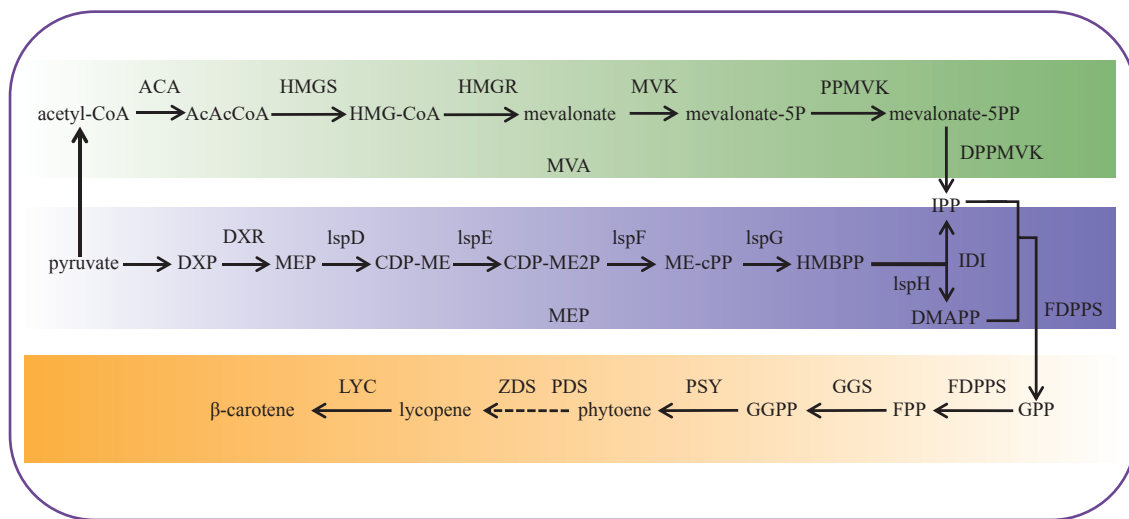


图2 微生物类胡萝卜素生物合成途径

Fig. 2 Carotenoid biosynthesis pathways in microorganism



在目前产业化的类胡萝卜素主要种类中, 辣椒黄素 (capsanthin)、虾青素、β-胡萝卜素、黄体素、胭脂树橙色素 (annatto)、番茄红素和斑蝥黄素占类胡萝卜素总产值的 90%<sup>[64]</sup>。在这些产品应用中, 又以虾青素、β-胡萝卜素和斑蝥黄素抗氧化性、着色和特殊的生理功能在饲料行业和食品添加剂行业得到了空前关注和广泛应用。相比较化学合成方法的高效率和高经济性, 利用微藻类大规模生产虾青素生产周期长, 且需要严格的控制和维护培养过程; 三孢布拉氏霉来源 β-胡萝卜素生产周期长、菌体易衰退、关键基因的调控机理尚待进一步研究。由于天然提取斑蝥黄素所需原料大、成本高、生物发酵过程中菌筛选困难、培养条件苛刻, 使得化学合成型虾青素、β-胡萝卜素和斑蝥黄素的产量和市场规模占据了较大的比重<sup>[65]</sup>。全球主要的生产商荷兰的帝斯曼公司 (Royal DSM N.V., 荷兰) 以氧代异佛尔酮为原料, 利用 15 碳和 10 碳的三苯基盐在碱存在下发生的 Wittig 反应合成虾青素<sup>[66]</sup>。德国的巴斯夫公司 (BASF SE, 德国) 以 β-紫罗酮为原料, 采用 C15+C10+C15 路线, 经 Wittig 反应合成 β-胡萝卜素<sup>[67]</sup>。斑蝥黄素则是以 β-胡萝卜素为原料进一步选择性氧化得来<sup>[68]</sup>。

化学合成类胡萝卜素和生物合成类胡萝卜素在不同领域具有不同的应用空间。随着人们对食品安全认识不断提高, 生物提取法获得的天然类胡萝卜素需求量越来越大。因此, 如何通过生物技术获得类胡萝卜素高产微生物菌株, 如何通过合成生物学、代谢工程、发酵工程等手段精确调控植物或微生物类胡萝卜素的生物

合成, 如何通过更好的工业设计和创新降低类胡萝卜素的生产成本, 是类胡萝卜素产业未来的重要研究方向。

### 3 甲壳动物对外源类胡萝卜素的有效利用

外源类胡萝卜素作为大分子的有机化合物, 其在动物体内的吸收方式与脂类相似。在消化酶的作用下, 游离类胡萝卜素从蛋白质结合和酯化形式中释放, 与其他脂质和胆盐等形成生物利用度更高的乳糜颗粒。经被动扩散或主动运输到肠黏膜刷状缘, 部分转入肠黏膜细胞内部进一步发挥其生理功能, 其余部分经由淋巴和血液, 分别以游离态、类胡萝卜素单双酯及蛋白质复合物形式暂存于肝脏等不同组织器官中<sup>[69-70]</sup>。当外源类胡萝卜素摄入增加时, 血液中游离类胡萝卜素含量也会随之升高。在这种情况下, 机体会通过酯化作用合成类胡萝卜素酯大量储存在组织中; 而当外源类胡萝卜素缺乏时, 血液中游离类胡萝卜素含量降低, 机体则通过水解作用, 释放游离类胡萝卜素维持各组织中类胡萝卜素的浓度的动态平衡, 保证细胞的正常生理功能<sup>[3]</sup>。研究表明, 参与类胡萝卜素吸收、分泌与胞内转运的主要是脂质转运蛋白, 并没有专一性的蛋白<sup>[71]</sup>。而类胡萝卜素在动物体内的吸收、代谢、转运、沉积相当复杂, 许多过程还需更深入的探索, 如类胡萝卜素酯化及水解的细微过程、类胡萝卜素代谢转化的清晰途径、类胡萝卜素的入胞机制、转运与沉积过程中的基因调控等。通过深入研究这

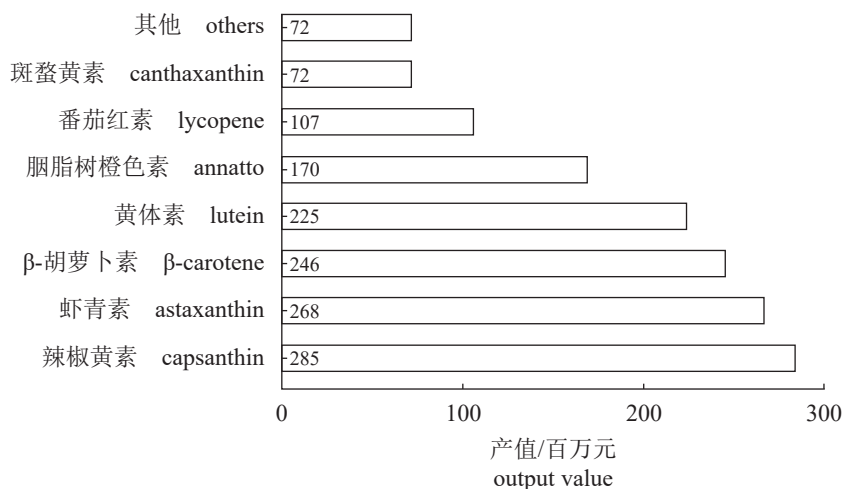


图 3 2016 年全球类胡萝卜素市场结构

Fig. 3 Structure of the global market of carotenoids in 2016

些机制, 可以更好地优化饲料的配方和投饲策略, 以提高富含类胡萝卜素的水产养殖甲壳动物的生长、健康状况及营养品质。

### 3.1 甲壳动物体内类胡萝卜素代谢转化作用

前期研究证实, 甲壳动物体内具有一种天然的代谢途径, 可以代谢转化外源类胡萝卜素以满足机体正常生长发育过程中对不同类胡萝卜素的营养需求<sup>[11]</sup>。而从 $\beta$ -胡萝卜素向虾青素转化是其关键代谢轴<sup>[3]</sup>。因此, 聚焦 $\beta$ -胡萝卜素到虾青素转化途径, 对揭示甲壳动物体内的类胡萝卜素代谢转化的作用机制具有重要意义。甲壳动物无法自身合成 $\beta$ -胡萝卜素, 但可以将饵料中 $\beta$ -胡萝卜素进行简单沉积, 或经一系列酮基化和羟基化反应转化为虾青素储存在体内<sup>[6,72]</sup>。Tanaka等<sup>[73-74]</sup>通过放射性同位素示踪技术和质谱鉴定中间代谢产物, 证实日本囊对虾体内存在的两条代谢转化途径(图4)。但是由于 $\beta$ -胡萝卜素到虾青素的转化过程存在多次酮基化酶和羟基化酶的作用, 因此, 酮基化和羟基化的顺序改变会导致中间代谢产物不同, 故在其他甲壳动物体内可能还存在图4之外的补充路径<sup>[7,11]</sup>。酮基化酶和羟基化酶的功能特性决定这两种酶在类胡萝卜素代谢转化过程中起关键作用<sup>[75]</sup>。 $\beta$ -胡萝卜素到虾青素转化途径中所需关键酶基因及其作用机制的研究仅在少数自身能够合成虾青素的微藻、细菌和真菌中比较系统与深入<sup>[76-77]</sup>(表2)。在雨生红球藻中具有与对虾体内类胡萝卜素代谢转化途径相似的虾青素合成途径, 通过 $\beta$ -胡萝卜素羟化酶(CrtR-B)在 $\beta$ -紫罗酮环上的3和3'端引入两个羟基, 通过 $\beta$ -胡萝卜素酮化酶BKT在4和4'端引入两个酮基, 从而将 $\beta$ -胡萝卜素转化为虾青素<sup>[78]</sup>。Wang等<sup>[87]</sup>进一步研究发现**bk1**基因存在不同的类型(*bkt1*、*bkt2*和*bkt3*), 而多拷贝基因的参与也使得类胡萝卜素代谢转化途径更加特异、复杂及灵活。涉及甲壳动物的相关研究较为匮乏, 仅在桡足类的纺锤水蚤(*Acartia fossae*)高通量的转录组文库中, 通过生物信息学分析筛选到代谢转化途径中差异表达的 $\beta$ -胡萝卜素羟基化酶基因<sup>[72]</sup>, 但对其作用机制的研究还未见报道。

### 3.2 甲壳动物体内类胡萝卜素同分异构体异构化作用

众所周知, 物质的结构决定其功能, 不同

来源类胡萝卜素在亚分子结构上的巨大差异, 也导致其对水产动物的生长发育和健康产生不同生理作用。由于类胡萝卜素结构中存在于一个由9个单双键交替的共轭双键体系, 而每个双键都可以是顺式或反式, 因此每个类胡萝卜素理论上都存在271种几何顺式异构体(cis-trans isomerism)和一个全反式异构体(all-trans isomerism)<sup>[88]</sup>。由于分支甲基不存在空间位置竞争, 因此全反式结构最为稳定, 在自然界大量存在。受空间位置阻碍的影响, 常见的顺式异构体主要是9-cis、13-cis和15-cis结构(图5-a)。与 $\beta$ -胡萝卜素类似, 化学合成虾青素(CAROPHYLL® Pink 10% CWS)以全反式结构为主(占比99.2%); 天然虾青素受培养条件影响绝大多数是全反式结构(70.0%~94.2%), 也有少量的9-cis和13-cis顺式结构存在<sup>[89-90]</sup>。此外, 虾青素分子结构(C3, C3')位置上存在两个手性羟基基团, 因此虾青素存在包括左旋形式(3S, 3'S)、内消旋形式(3R, 3'S)和右旋形式(3R, 3'R)的三种立体构型(图5-b)。化学合成虾青素中的这三种立体构型的比例接近1:2:1, 主要以内消旋结构存在。雨生红球藻中超过99.5%的全反式虾青素以左旋(3S, 3'S)结构存在, 而红法夫酵母中的虾青素70%~80%以右旋(3R, 3'R)全反式结构存在<sup>[53,91]</sup>。大量研究表明, 类胡萝卜素的分子结构决定其理化性质, 而理化性质的差异决定其生物学功能<sup>[92-98]</sup>。顺式虾青素较全反式虾青素表现出更高的抗氧化性能, 其中9-cis虾青素具有最高的抗氧化性能, 是全反式虾青素的4倍左右<sup>[93-95]</sup>。三种虾青素立体异构体在探究单线态氧(<sup>1</sup>O<sub>2</sub>)淬灭能力的胞外实验中无显著性差异<sup>[94]</sup>。而左旋结构(3S, 3'S)在缓解氧化应激引起的不良生理反应的在体实验中发挥了更好的生物活性<sup>[95]</sup>。关于虾青素结构异构表现出不同抗氧化特性的机理目前仍不明确, 有待进一步研究。

前期研究表明, 甲壳动物体内存在多种类胡萝卜素异构体, 且各异构体之间在体内的协同作用是类胡萝卜素表现出显著生物功能的重要保障<sup>[96]</sup>。而探究不同功能类胡萝卜素异构体在水产动物体内的积累特性, 对于实现类胡萝卜素在水产饲料中的高效利用提供了重要的参考价值<sup>[92]</sup>。Schiedt等<sup>[97]</sup>对日本囊对虾使用放射性同位素标记过的(3S, 3'S)-[15, 15'-<sup>3</sup>H<sub>2</sub>]-虾青素饲料进行投喂, 随着三种虾青素手性异构体

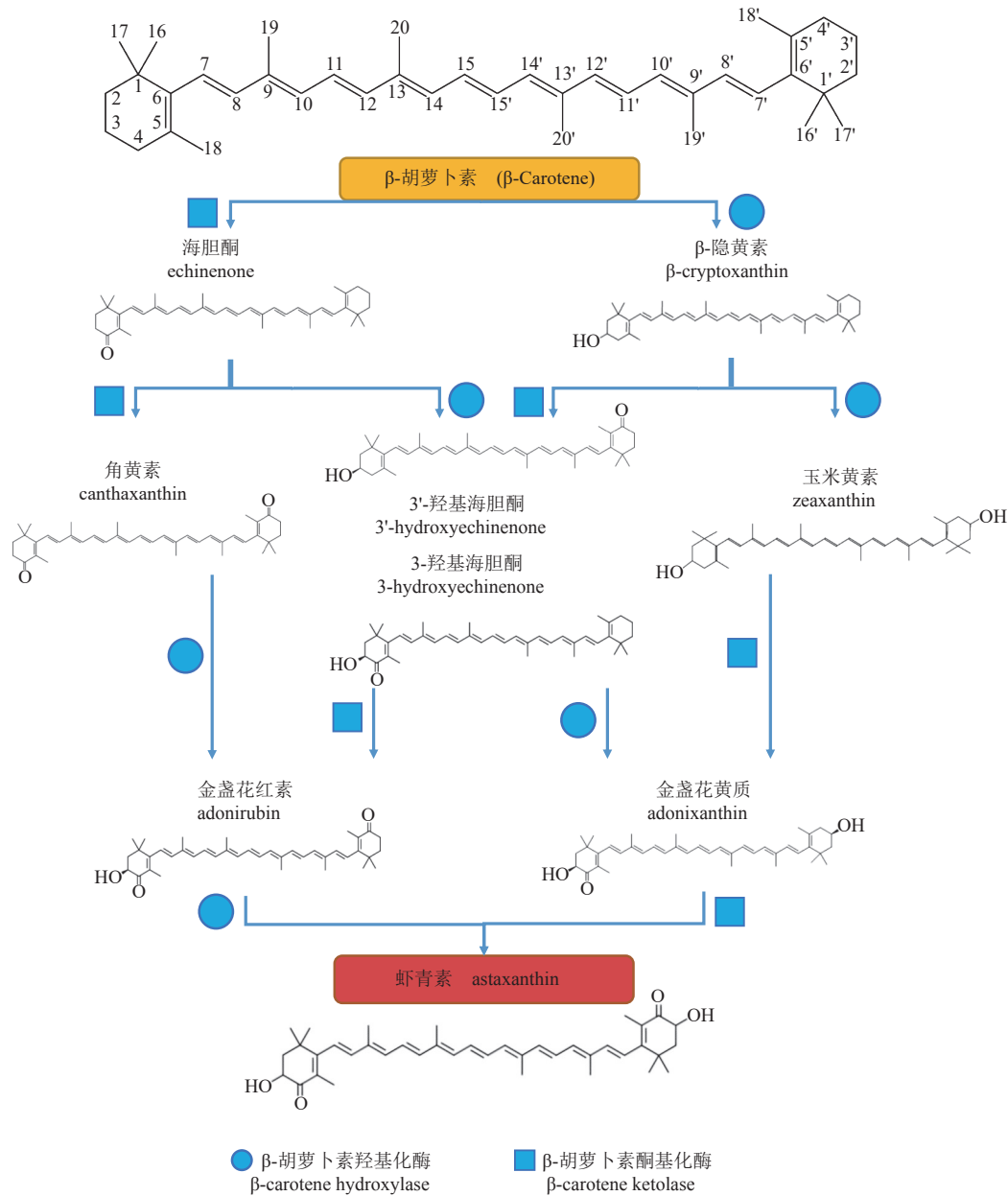


图 4 甲壳动物体内类胡萝卜素代谢转化途径

Fig. 4 Pathways of carotenoid metabolic interconversion in crustaceans

在对虾体内均有放射性同位素的检出, 首次提出对虾体内存在类胡萝卜素异构化作用。通过摄食生长实验, 在中华绒螯蟹和凡纳滨对虾体内不仅发现虾青素的三种几何异构体和主要的立体异构体在不同组织上存在组成比例上的显著差异性, 且这种差异特性不受外源虾青素剂量和自身异构化组成的影响<sup>[89, 98]</sup>。尽管在不同甲壳动物体内发现与外源类胡萝卜素构型不同的差向异构化现象, 暗示这个过程可能存在差向异构酶的催化作用, 但是目前还没有酶学相关研究数据支撑, 未来可通过分子生物学手段

进行鉴定和分析, 进一步了解这种差向异构化发生的机制。

### 3.3 甲壳动物体内类胡萝卜素与维生素 A 生物转化作用

类胡萝卜素按其功能可分为维生素 A 原 ( $\beta$ -胡萝卜素和隐黄质等) 和非维生素 A 原 (黄体素、斑螯黄素和玉米黄质等) 2 类, 其中  $\beta$ -胡萝卜素具有 100% 的维生素 A 原活性, 是维生素 A 的主要来源<sup>[3]</sup>。维生素 A 参与了生物体的多个重要生理过程, 因此, 适当补充维生素 A 或维生

表 2 参与类胡萝卜素转化过程所需关键酶汇总

Tab. 2 Summary of key enzyme required for carotenoid conversion process

名称 name	物种 species	功能 function	参考文献 references
<b>类胡萝卜素酮化酶 carotenoid ketolase</b>			
BKT	雨生红球藻 <i>H. pluvialis</i>	β-紫罗酮环酮基化	[78]
CrtW	海洋细菌 <i>Agrobacterium aurantiacum</i>	β-紫罗酮环酮基化	[79]
CrtO	集孢藻 <i>Synechocystis</i> sp. PCC6803	β-紫罗酮环酮基化	[80]
CrtS	红法夫酵母 <i>P. rhodozyma</i>	β-紫罗酮环酮基化	[81]
CYP2J19	金丝雀 <i>Serinus canaria</i>	β-紫罗酮环酮基化	[82]
CYP3A80	西拉毒蛙 <i>Ranitomeya sirensis</i>	β-紫罗酮环酮基化	[83]
<b>类胡萝卜素羟基化酶 carotenoid hydroxylase</b>			
CYP97A3	拟南芥 <i>Arabidopsis thaliana</i>	β-紫罗酮环羟基化	[84]
CrtR	集孢藻 <i>Synechocystis</i> sp. PCC6803	β-紫罗酮环羟基化	[85]
CrtZ	海洋细菌 <i>Brevundimonas</i> sp. SD212	β-紫罗酮环羟基化	[86]

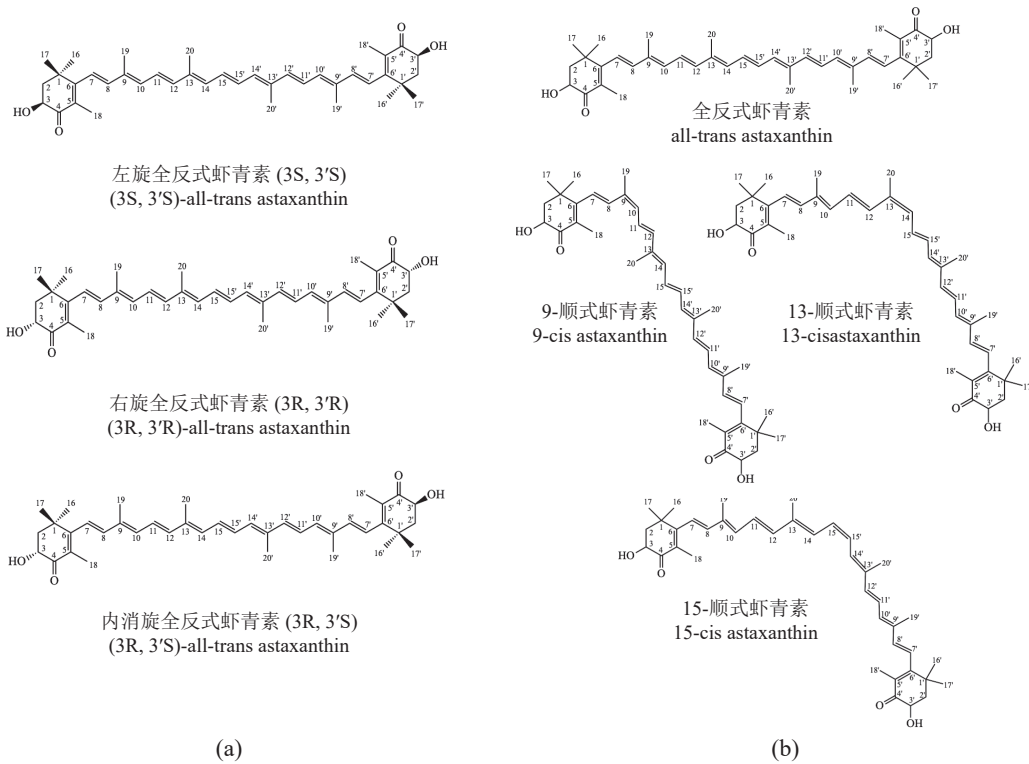


图 5 虾青素的同分异构体类型

Fig. 5 Types of isomers of astaxanthin

(a) 手性异构体分子结构, (b) 几何异构体分子结构。

(a) chiral isomeric molecular structure, (b) geometrical isomeric molecular structure.

素 A 原类胡萝卜素对于维持动物体正常的生理功能至关重要<sup>[99]</sup>。在动物体内, 类胡萝卜素是在酶的作用下进行对称和非对称裂解, 形成维生素 A 及其衍生物<sup>[100]</sup>。参与这一过程的酶主要是 β-胡萝卜素-15, 15'-双加氧酶 (β-carotene-15, 15'-oxygenase, BCO1) 和 β-胡萝卜素-9, 10-

双加氧酶 (β-carotene-9, 10-oxygenase, BCO2)<sup>[70]</sup>。BCO1 是一种胞内酶, 对底物有较高的特异性, 只能催化维生素 A 前体的类胡萝卜素。BCO2 是一种线粒体酶, 具有广泛的底物特异性, 还可以代谢非维生素 A 原类胡萝卜素, 参与除维生素 A 合成之外的其他生物过程<sup>[101]</sup>。BCO1 是



维生素 A 生成的主要酶, 在敲除 *BCO1* 基因后, 小鼠 (*Mus musculus*) 出现维生素 A 缺乏, 且形成脂肪肝。*BCO2* 被认为是形成维生素 A 的替代途径, 且 *BCO2* 还具有防止类胡萝卜素过度积累的作用, 特别是在线粒体中<sup>[102]</sup>。前期研究表明, 甲壳动物体内类胡萝卜素转化为维生素 A 的过程与其他动物类似, 体内存在  $\beta$ -加氧酶系统, 可以通过饲料中补充类胡萝卜素满足生长发育过程中对维生素 A 的需求<sup>[102-103]</sup>。 $\beta$ -胡萝卜素与维生素 A 的等效比例目前估计为 6 : 1, 不同种类的甲壳动物可能在类胡萝卜素转化为维生素 A 的效率上存在差异<sup>[3]</sup>。有些甲壳动物可能具有更高的转化效率, 而有些则可能相对较低。此外, 环境因素和个体健康状况也可能影响这一转化过程。Jin 等<sup>[103]</sup> 根据 *BCO1* 和 *BCO2* 基因的保守区间, 从脊尾白虾转录组中分离出 7 个编码  $\beta$ -胡萝卜素加氧酶基因 (*EcBCO-like*), 经过功能验证 *EcBCO-like1* 基因影响脊尾白虾存活率, *EcBCO-like6* 基因参与了  $\beta$ -胡萝卜素的代谢。目前只在人 (*Homo sapiens*) 与小鼠体内 *BCO1* 基因及家蚕 (*Bombyx mori*) 的相关基因研究比较深入, 其他的尚未得到明确证实。

## 4 甲壳动物对外源类胡萝卜素的营养需求

### 4.1 外源类胡萝卜素可以改善甲壳动物体色

类胡萝卜素因其分子内共轭二烯长链结构, 对波长较短的蓝光 (400~500 nm) 具有强烈的吸收作用, 使得它们在可见光谱中呈现橙色或红色<sup>[104]</sup>。胡萝卜素的累积, 不仅赋予了自然生物丰富的色彩, 还满足了它们生理特性和生态适应性需求<sup>[105]</sup>。生物体色泽的形成是一个复杂而引人入胜的过程, 对于甲壳动物来说, 它们的体色主要依赖于皮肤和外骨骼中色素细胞的存在和活动, 同时受神经和内分泌系统调控以及环境因素影响<sup>[106]</sup>。类胡萝卜素是甲壳动物色素细胞的主要色素, 它们在碱性条件下可以发生亲核反应, 产生烯醇互变异构体, 并与甲壳蓝蛋白分子结合。这一过程使共轭体系电子跃迁选择新的能级, 从而导致颜色的变化, 呈现青色、蓝色等<sup>[21]</sup>。在实际养殖生产过程中, 色泽不仅可以作为甲壳动物生物体的营养指标、激素水平及动物健康的评价指标, 通过加热蛋白质变性释放出类胡萝卜素“本色”的表型性状, 对于甲壳动物感官品质 and 市场价格起到了决定

性的作用<sup>[13]</sup>。

在甲壳动物体内, 由类胡萝卜素积累引起的外观等品质性状的改变受遗传因、环境、发育阶段、饵料组分等因素影响差异显著<sup>[107]</sup>。甲壳动物体内类胡萝卜素的沉积部位和沉积组分既有相同之处, 也受遗传因素影响表现出较大的特异性<sup>[29]</sup>。通常这种差异取决于甲壳动物体内类胡萝卜素的天然代谢途径、色素细胞数量、色素细胞形状和分布、类胡萝卜素与非类胡萝卜素以及结构色之间的互作<sup>[108]</sup>。目前在多个物种中发现了类胡萝卜素含量显著提高的品种或品系, 且这种由类胡萝卜素积累引发的形态突变是能够遗传的, 如“海大金贝” (*Patinopecten yessoensis*)、脊尾白虾“科苏红 1 号”<sup>[32, 109]</sup>。甲壳动物在养殖过程中, 其体色的变化受到环境因素的影响, 包括养殖环境背景色、光周期、光照强度、温度、盐度等<sup>[21]</sup>。这些变化通常被认为是迅速的、可逆的, 并具有一定的规律性。这些颜色变化受神经和色素细胞的双重调节, 导致色素细胞的聚拢或分散, 从而控制类胡萝卜素着色的深浅<sup>[110]</sup>。甲壳动物自身无法合成类胡萝卜素, 通常需要依赖外源途径获取这些化合物。由于在自然生长环境中富含能够合成类胡萝卜素的微生物, 野生甲壳动物不会经历由于类胡萝卜素严重缺乏而引起的体色及免疫活性方面的应激变化<sup>[7]</sup>。然而, 随着高密度集约化养殖的兴起, 人工配合饲料被大量使用, 出于方便和成本考虑, 这些饲料通常以廉价的陆生动植物蛋白、油脂和碳水化合物等为主要成分, 其中有效色素源相对有限, 远不如天然饵料丰富、多样和稳定, 从而造成类胡萝卜素的长期不足或严重缺乏, 导致养殖甲壳动物体色、肉质和风味远不及野生品质。大量研究表明, 在集约化养殖过程中, 在饲料中添加类胡萝卜素是确保甲壳动物摄入足够的外源类胡萝卜素是改善其感官品质及营养价值的关键前提<sup>[111-112]</sup>。在肯定了外源类胡萝卜素在色泽调控等方面具有重要营养生理作用的同时, 转化沉积率低、价格高、精准需求量及投喂策略相关研究支撑少等现状限制了类胡萝卜素类添加剂在水产饲料中的推广和应用。

### 4.2 外源类胡萝卜素可以促进甲壳动物生长性能并提高存活率

根据表 3 提供的信息, 已经进行了大量研

究来评估外源类胡萝卜素对甲壳动物生长性能和存活率的影响, 这些研究主要关注日本囊对虾、斑节对虾和凡纳滨对虾等经济物种。饲料中适量添加类胡萝卜素可以显著提高甲壳动物幼虾到成虾阶段生长性能及存活率<sup>[15, 115, 121]</sup>, 且对幼体及仔虾阶段的存活及变态发育也有积极促进作用<sup>[4, 21]</sup>。研究还发现, 随着类胡萝卜素的摄入, 幼虾及成虾阶段体内色素沉积量与生长性能往往呈正相关<sup>[112, 121, 137]</sup>。然而, 是否对该阶段存活率产生正反馈往往取决于甲壳动物体内色素含量的初始水平。如果组织中的类胡萝卜素在前期已经积累一定程度, 则可能在短期内弥补日粮中类胡萝卜素缺乏对存活率造成的不利影响<sup>[21]</sup>。

此外, 类胡萝卜素对于甲壳生长性能及存活率的影响程度与类胡萝卜素来源、含量、食物成分以及研究对象自身消化吸收能力有关<sup>[138]</sup>。由于类胡萝卜素是一种脂溶性物质, 饲料中磷脂、胆固醇、脂溶性维生素及不饱和脂肪酸组成及含量对类胡萝卜素的生物利用率具有显著的影响<sup>[139-140]</sup>。研究发现, 在对虾饲料中添加胆固醇能够促进饲料中虾青素和斑螫黄素的利用率<sup>[13, 117]</sup>。而增加大豆卵磷脂的用量可能会导致类胡萝卜素与脂类物质形成的混合微团体积增大, 难以扩散和运输, 从而显著降低虾青素的吸收<sup>[21]</sup>。尽管一些研究结果表明饲料中添加类胡萝卜素对甲壳动物生长和存活并没有显著影响<sup>[132, 141-144]</sup>。但是, 针对外源类胡萝卜素对甲壳动物生长性能及存活影响程度的差异性的论证, 需要结合实验对象类胡萝卜素的本底值及实验饲料固有营养组成与类胡萝卜素之间的相互作用关系等因素综合评估<sup>[13]</sup>。

### 4.3 外源类胡萝卜素可以提高甲壳动物抗氧化及抗胁迫能力

类胡萝卜素是自然界中最有效的生物抗氧化剂之一, 在中和生物体代谢过程中产生的超氧阴离子 ( $\cdot\text{O}_2^-$ )、过氧化氢 ( $\text{H}_2\text{O}_2$ )、烷氧自由基  $\text{RO}\cdot$ 、单线态氧、羟基自由基 ( $\cdot\text{OH}$ ) 以及非自由基活性氧的有害影响方面发挥着重要的作用<sup>[145]</sup>。类胡萝卜素的抗氧化特性主要受其化学结构中共轭双键的结构特征及  $\beta$ -紫罗酮环上存在的羟基和酮基具有的活泼电子效应支配, 能够有效促进宿主的氧化应激防御或抵抗能力,

减少主要由脂质过氧化造成的生物体氧化损伤<sup>[146]</sup>。类胡萝卜素的抗氧化作用机制主要包括 ①作为激发态的单线态氧的高效物理淬灭剂<sup>[147]</sup>; ②通过抽氢反应中断活性氧自由基链式反应的传递生成较稳定物质, 实现直接和间接的清除自由基<sup>[148]</sup>; ③作为还原保护剂通过自身氧化延缓氧化反应的发生, 且能促进多种抗氧化剂的协同作用效果<sup>[149]</sup>; ④可以络合金属离子以降低 Fenton 反应速率从而减少  $\cdot\text{OH}$  的生成<sup>[150]</sup>。

抗氧化防御系统是一个多层次的复杂网络, 其自适应调节是水生动物生命活动中适应生态多样性的重要生理属性<sup>[151]</sup>。甲壳动物体内存在的抗氧化防御系统, 主要包括过氧化氢酶 (CAT)、超氧化物歧化酶 (SOD)、谷胱甘肽过氧化物酶 (GSH-Px) 等<sup>[152]</sup>。SOD 是具有抗氧化活性的金属酶, 可催化  $\cdot\text{O}_2^-$  生成  $\text{H}_2\text{O}_2$ 。GSH-Px 和 CAT 主要作用是把细胞内以及 SOD 催化产生的  $\text{H}_2\text{O}_2$  转化为水。前期研究已证实类胡萝卜素在甲壳动物抗氧化防御系统中的双重作用, 即作为强效活性氧自由基清除剂的同时, 还对内源性抗氧化酶的活性产生特定的刺激作用 (表 4)。不同甲壳动物在膳食类胡萝卜素之后, 通常表现出对内源性抗氧化酶的需求减少, 但整体的抗氧化水平得到改善, 且类胡萝卜素与内源性抗氧化酶之间的相互作用很大程度上受特定环境或生理条件的影响<sup>[25]</sup>。鉴于二者之间存在特定的相互作用, 进一步研究多种类胡萝卜素的协同作用影响以及造成这种相互作用的分子机制, 有助于阐明类胡萝卜素在甲壳动物抗氧化机制进化中的重要意义。

集约化养殖过程中由主要养殖活动造成的环境胁迫, 会引发养殖对象应激反应, 不可避免地造成活性氧自由基过度产生<sup>[9]</sup>。因此, 防止自由基引起的过氧化反应是减少应激条件下机体渐进性氧化损伤的关键环节之一。大量研究表明, 类胡萝卜素在增强甲壳动物的应激耐受方面具有关键作用 (表 4), 且主要研究多集中在虾青素上。虾青素不仅含有长的共轭多双链, 且由  $\alpha$ -羟基酮构成的极性末端可以横跨生物膜, 增加膜的稳定性和机械强度, 这使得虾青素的抗脂质过氧化活性优于其他类胡萝卜素<sup>[158]</sup>。除了能够改善机体整体抗氧化水平, 类胡萝卜素还被发现可以直接调节其他各种线粒体氧化应

表 3 外源类胡萝卜素对甲壳动物生长性能及存活的影响

Tab. 3 Effects of dietary carotenoids on survival and growth performance

种类 species	有效含量 inclusion level	结果 response	参考文献 references
日本囊对虾 <i>M. japonicus</i>	100~200 mg/kg Ax	生长性能↑	[4]
	200~800 mg/kg Ax	生长性能↑	[5]
	50~100 mg/kg Ax	存活率↑	[7]
	100 mg/kg Ax	存活率↑、生长性能↑	[15]
	60 mg/kg Ax	缩短蜕壳频率	[113]
斑节对虾 <i>P. monodon</i>	250 mg/kg β-car + Chol	生长性能↑	[8]
	100~200 mg/kg Ax	存活率↑、生长性能↑	[8, 95]
	50 mg/kg Ax	存活率↑、生长性能↑	[114]
	300 mg/kg β-car	存活率↑、生长性能↑	[115]
	25~100 mg/kg Ax	存活率↑、生长性能↑	[116]
	100 mg/kg Can + Chol	生长性能↑	[117]
	0~160mg/kg Ax	存活率↑、生长性能↑	[118]
凡纳滨对虾 <i>L. vannamei</i>	20.5~102.5mg/kg Ax	存活率↑、生长性能↑	[119]
	80 mg/kg Ax	存活率↑、蜕皮频率↑	[20]
	1 250~1 500 mg/kg lutein	生长性能↑	[50]
	100~400 mg/kg Ax	存活率↑、生长性能↑	[120]
	125~150 mg/kg Ax	生长性能↑	[121]
	300~500 mg/kg β-car	存活率↑、生长性能↑	[122]
	50~400 mg/kg Can	存活率↑、生长性能↑	[123]
罗氏沼虾 <i>M. rosenbergii</i>	50~200 mg/kg Ax	存活率↑、生长性能↑	[124]
	120~180 mg/kg lutein+Zea	生长性能↑	[125]
日本沼虾 <i>M. nipponense</i>	50~100 mg/kg lutein	存活率↑、生长性能↑	[126]
脊尾白虾 <i>E. carinicauda</i>	500~2 000mg/kg β-car	存活率↑、生长性能↑	[127]
异足新米虾 <i>Neocaridina heteropoda</i>	200 mg/kg Ax	存活率↑、生长性能↑	[128]
克氏原螯虾 <i>P. clarkii</i>	31.4 mg/kg Ax	生长性能↑	[60]
	200~800 mg/kg Ax	存活率↑、生长性能↑	[129]
堪察加拟石蟹 <i>Paralithodes camtschaticus</i>	380 mg/kg Ax	存活率↑	[130]
中华绒螯蟹 <i>E. sinensis</i>	60 mg/kg Ax	存活率↑、生长性能↑	[41]
斑节对虾 <i>P. monodon</i>	125~300 mg/kg β-car	无显著影响	[115]
	32.5~102.5 mg/kg Ax	无显著影响	[131]
	50 mg/kg Ax、125~175mg/kg β-car	无显著影响	[132]
	500~2 000 mg/kg Ax/β-car	无显著影响	[133]
凡纳滨对虾 <i>L. vannamei</i>	25~150 mg/kg Ax	无显著影响	[134]
三疣梭子蟹 <i>P. trituberculatus</i>	30~120 mg/kg Ax	无显著影响	[135]
中华绒螯蟹 <i>E. sinensis</i>	50 mg/kg Ax+50 mg/kg Can	无显著影响	[136]

注: ↑. 上调; Ax. 虾青素; β-car. β-胡萝卜素; Chol. 胆固醇; lutein. 黄体素; Zea. 玉米黄质; Can. 斑螯黄素。

Notes: ↑. up-regulation; Ax. astaxanthin; β-car. β-carotenoid; Chol. cholesterol; lutein. lutein; Zea. zeaxanthin; Can. canthaxanthin.

激和抗氧化相关蛋白(谷氨酸脱氢酶、谷氨酸合成酶、谷胱甘肽转移酶、热休克蛋白 HSP70、缺氧诱导因子 HIF-1α、锰超氧化物歧化酶

MnSOD 等)的 mRNA 表达水平, 这些生物分子在应对氧化应激和维持细胞内稳定的氧化还原平衡环境至关重要<sup>[154]</sup>。此外, 大多数研究报告



表 4 外源类胡萝卜素对甲壳动物抗氧化及抗胁迫能力的影响研究现状

Tab. 4 Effects of carotenoid research on antioxidant and stress resistance of crustaceans

种类 species	有效含量 inclusion level	结果 response	参考文献 references
日本囊对虾 <i>M. japonicus</i>	400~800 mg/kg Ax	耐渗透压胁迫↑, 血淋巴总血细胞数↑	[5]
	50~100 mg/kg Ax	耐低温环境胁迫↑	[7]
	50~1 600 mg/kg Ax	耐渗透压胁迫↑	[4, 5, 13]
斑节对虾 <i>P. monodon</i>	100 mg/kg Ax、250 mg/kg β-caro	肝胰腺MDA↓, 血淋巴总血细胞数↑, 耐物理胁迫↑	[8]
	71.5 mg/kg Ax	耐低温、渗透压胁迫↑	[9]
	300 mg/kg Ax	耐低氧胁迫↑	[115]
	110~230 mg/kg Ax、100~190 mg/kg Can	血淋巴TAOC↑, SOD、AST、ALT↓	[117]
	20.5~102.5 mg/kg Ax	肝胰腺TAOC、AKP↑, SOD、MDA、CAT、AST、ALT↓	[119]
凡纳滨对虾 <i>L. vannamei</i>	71.5 mg/kg Ax	耐高氨氮胁迫↑	[153]
	80~150 mg/kg Ax	血淋巴总血细胞数↑, 耐渗透压胁迫↑	[20]
	62.5~87.5 mg/kg 黄体素	肝胰腺SOD↓, GSH-Px、CAT mRNA表达↓	[50]
	200~400 mg/kg Ax	耐低氧胁迫↑	[120]
	75~150 mg/kg Ax	血淋巴TAOC↑, SOD、MDA↓, 耐低氧胁迫↑	[121]
	100~500 mg/kg β-caro	肝胰腺TAOC、SOD↑	[122]
	50~400 mg/kg Can	肝胰腺TAOC↑, CAT、GSH-Px↓, ALT、AST和MDA↓, 耐低氧胁迫↑	[123]
罗氏沼虾 <i>M. rosenbergii</i>	40~160 mg/kg Ax	肝胰腺TAOC↑, CAT、MDA、SOD↓, GDH-β、GS、GST、HIF-1α、HSP70和MnSOD mRNA表达↑, 耐高温胁迫↑	[154]
	160 mg/kg Ax	肝胰腺TAOC、SOD↑	[155]
罗氏沼虾 <i>M. rosenbergii</i>	0.67/1.34 nmol/g Ax注射液	耐乳酸球菌感染胁迫↑	[10]
日本沼虾 <i>M. nipponense</i>	50~200 mg/kg 黄体素	肝胰腺TAOC↑、SOD、CAT↓	[126]
	50~150 mg/kg Ax	耐低温胁迫、低氧胁迫、高氨氮胁迫↑	[156]
脊尾白虾 <i>E. carinicauda</i>	500~1 500 mg/kg β-caro	肌肉SOD、CAT、ACP↑, AKP↓	[127]
克氏原螯虾 <i>P. clarkii</i>	31~123 mg/kg Ax	肝胰腺TAOC、SOD、ACP↑	[60]
	200~800 mg/kg Ax	肝胰腺SOD、CAT↑, MDA↓, 耐嗜水气单胞菌感染胁迫↑; 血清LYZ、AKP↑, GPT、GOT↓	[129]
中华绒螯蟹 <i>E. sinensis</i>	30~120 mg/kg Ax	肝胰腺TAOC↑, CMDA↓耐高氨氮胁迫↑	[41]
	50 mg/kg Ax+50 mg/kg Can	肝胰腺TAOC、SOD↑, MDA↓	[136]
	68 mg/kg Ax	血清TAOC、SOD↑, ALT、AST↓, 耐高pH胁迫↑	[157]
三疣梭子蟹 <i>P. trituberculatus</i>	30~60 mg/kg Ax	肝胰腺CAT、MDA↓, SOD↑	[135]

注: ↑. 上调; ↓. 下调; TAOC. 总抗氧化能力; SOD. 超氧化物歧化酶; CAT. 过氧化氢酶; MDA. 丙二醛; ALP. 碱性磷酸酶; ACP. 酸性磷酸酶; GSH-Px. 谷胱甘肽过氧化物酶; AST/GOT. 谷草转氨酶; ALT/GPT. 谷丙转氨酶; PPO. 多酚氧化酶; LYZ. 溶菌酶; Ax. 虾青素; β-car. β-胡萝卜素; Can. 斑螯黄素。

Notes: ↑. up-regulation; ↓. down-regulation; TAOC. total antioxidant capacity; SOD. superoxide dismutase; CAT. catalase; MDA. malondialdehyde; ALP. alkaline phosphatase; ACP. acid Phosphatase; GSH-Px. glutathione peroxidase; AST/GOT. glutamic oxaloacetic transaminase; ALT/GPT. glutamic pyruvic transaminase; PPO. polyphenol oxidase; LYZ. lysozyme; Ax. astaxanthin; β-car. β-carotenoid; Can. canthaxanthin.

还提供了有关摄入类胡萝卜素对甲壳动物血清中谷丙转氨酶 (ALT)、谷草转氨酶 (AST)及丙二醛 (MDA) 水平抑制作用的证据<sup>[11, 21]</sup>。MDA 被认为是细胞中脂质降解的生物标志物, 其在生物体内形成并积累的含量可以表示宿主体内氧

化应激的程度和抗氧化状态<sup>[159]</sup>。作为广泛应用于应激反应和健康状况评估的生物标志物, ALT 和 AST 活性的降低表明通过补充类胡萝卜素, 可以减轻甲壳动物的应激反应并增强其肝功能<sup>[122]</sup>。因此, 外源类胡萝卜素的有效摄入可



以有效承担抗氧化酶的功能, 同时降低机体生产的生理成本, 用于免疫激活等其他竞争性生理过程, 这对于组织中储备了大量类胡萝卜素的甲壳动物来说尤为重要<sup>[145]</sup>。

#### 4.4 外源类胡萝卜素对甲壳动物繁殖性能的影响

类胡萝卜素是水产动物亲本繁育时期的重要营养物质<sup>[160]</sup>。类胡萝卜素在早期成熟阶段会在甲壳动物肝胰腺中积累, 同时参与卵黄的发育; 在卵黄发生的后期, 类胡萝卜素协同外源性卵黄蛋白原一同经由血淋巴转运到卵巢, 然后通过卵母细胞表面特定受体 (vitellogenin receptor) 介导的胞饮作用被摄取。由类胡萝卜素积累导致的卵巢颜色变暗, 是辨别雌性进入不同成熟阶段分期的重要依据<sup>[161]</sup>。而这一过程也确保了胚胎和幼体在早期发育阶段获得必要的类胡萝卜素营养来源<sup>[162]</sup>。近年来研究发现, 外源类胡萝卜素摄入可以有效维持对虾体内类胡萝卜素组织协调间的动态平衡<sup>[163]</sup>。适量添加不但能够减少亲本肝胰腺脂肪酸合成和沉积, 促进脂肪酸的吸收和转运; 而且可以刺激卵泡雌二醇、孕酮合成分泌, 促进卵巢发育; 同时具有抗氧化特性, 阻碍类脂的过氧化作用, 保护卵泡和卵巢细胞免受氧化反应的破坏, 提高亲本繁殖性能<sup>[160, 164-165]</sup>。另一方面, 维生素 A 及其前体类胡萝卜素在胚胎发育和细胞分化中的必要性已经得到确认, 尤其在影响甲壳动物孵化率和幼体变态率方面具有关键作用<sup>[164]</sup>。尽管已经有多项研究肯定了类胡萝卜素对甲壳动物繁殖性能的积极作用, 但在抗氧化、激素调节、细胞分化和发育、免疫系统调节方面确切的协同作用机制仍然不十分清晰, 需要进一步研究。

## 5 总结与展望

由于自身不能合成类胡萝卜素这一类功能性代谢产物, 甲壳动物必须从饵料中获得外源类胡萝卜素以保证正常的生长发育<sup>[21]</sup>。大量研究表明, 外源类胡萝卜素对甲壳动物具有多种生理功能, 主要包括色泽调控<sup>[130, 141]</sup>、提高成活率<sup>[4, 17]</sup>、促生长<sup>[5, 8]</sup>、增强免疫力<sup>[121, 155, 166]</sup>和抗逆境能力<sup>[3, 20]</sup>等方面。除此之外, 类胡萝卜素对水产动物的胚胎和幼体的发育变态, 以及肉质品质和风味物质的形成也至关重要<sup>[57]</sup>。鉴于虾青

素在甲壳动物体内的含量优势和极强的抗氧化特性, 先前有关甲壳动物类胡萝卜素的营养需求和生理功能的研究主要集中在虾青素上。然而在市场上占主导地位的合成虾青素价格区间为 250~2 000 美元/kg, 适量添加 (50~200 mg/kg) 会导致凡纳滨对虾饲料成本增加 10% 以上, 极大限制了其所带来的经济效益。在比较外源合成虾青素和叶黄素对凡纳滨对虾生长、抗氧化和免疫的作用影响的研究中发现, 62.5 和 75.0 mg/kg 的叶黄素及 50 mg/kg 的虾青素均能够显著提高凡纳滨对虾幼虾的生长性能, 且抗氧化和免疫相关参数在叶黄素和虾青素组之间无显著差异<sup>[25]</sup>。长期保持适量投喂外源  $\beta$ -胡萝卜素和斑螫黄素可以显著提高凡纳滨对虾幼虾的生长性能、非特异性免疫活性并改善体色<sup>[122]</sup>。且  $\beta$ -胡萝卜素/斑螫黄素和虾青素配伍添加对提高甲壳动物的非特异性免疫性能具有协同作用<sup>[122, 136]</sup>。以上研究结果表明, 利用具有成本效益的外源类胡萝卜素可以替代或部分替代虾青素在甲壳动物饲料中的使用。但就如何响应特定生长阶段、生理状态及养殖环境合理使用外源类胡萝卜素、提高代谢转化效率、减少替代周期等却未见报道。在肯定了外源类胡萝卜素在色泽调控和提高免疫活性等方面具有重要营养生理作用的同时, 转化沉积率低、价格高、精准营养需求及投喂技术相关研究支撑少的现状限制了类胡萝卜素类添加剂在水产饲料中的推广和应用。因此, 在满足养殖对虾生长性能和食用品质的前提下, 提高对外源类胡萝卜素的有效利用率, 降低类胡萝卜素的使用成本是解决矛盾的关键。当前, 在国家绿色、高效、可持续发展的政策指引下, 如何在减少环境负担的同时保障经济效益, 已成为水产养殖行业亟待解决的问题。以提升餐桌品质为核心目标, 我们需要重新审视并优化甲壳动物水产养殖及人工配合饲料产业的发展方向, 推动产业向标准化、功能化转型, 并顺应多技术深度融合的新趋势, 对销售策略进行调整和创新, 以促进水产行业的高质量发展。。

#### 参考文献 (References):

- [1] FAO. The State of World Fisheries and Aquaculture: 2022: towards blue transformation[M]. Rome: Food and Agriculture

- Organization of the United Nations, 2022: 1-236.
- [ 2 ] Lala-Pritchard T, Johnstone G. 2030 Research and innovation strategy: aquatic foods for healthy people and planet[M]. Penang, Malaysia: WorldFish, 2020: 1-82.
- [ 3 ] Wade N M, Gabaudan J, Glencross B D. A review of carotenoid utilisation and function in crustacean aquaculture[J]. *Reviews in Aquaculture*, 2017, 9(2): 141-156.
- [ 4 ] Wang W L, Ishikawa M, Koshio S, *et al.* Effects of dietary astaxanthin supplementation on survival, growth and stress resistance in larval and post-larval kuruma shrimp, *Marsupenaeus japonicus*[J]. *Aquaculture Research*, 2018, 49(6): 2225-2232.
- [ 5 ] Wang W L, Ishikawa M, Koshio S, *et al.* Effects of dietary astaxanthin supplementation on juvenile kuruma shrimp, *Marsupenaeus japonicus*[J]. *Aquaculture*, 2018, 491: 197-204.
- [ 6 ] Vernon-Carter E J, Ponce-Palafox J T, Pedroza-Islas R. Pigmentation of Pacific white shrimp (*Penaeus vannamei*) using Aztec marigold (*Tagetes erecta*) extracts as the carotenoid source[J]. *Archivos Latinoamericanos de Nutricion*, 1996, 46(3): 243-246.
- [ 7 ] Chien Y H, Shiau W C. The effects of dietary supplementation of algae and synthetic astaxanthin on body astaxanthin, survival, growth, and low dissolved oxygen stress resistance of kuruma prawn, *Marsupenaeus japonicus* Bate[J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2005, 318(2): 201-211.
- [ 8 ] Niu J, Wen H, Li C H, *et al.* Comparison effect of dietary astaxanthin and  $\beta$ -carotene in the presence and absence of cholesterol supplementation on growth performance, antioxidant capacity and gene expression of *Penaeus monodon* under normoxia and hypoxia condition[J]. *Aquaculture*, 2014, 422-423: 8-17.
- [ 9 ] Chien Y H, Pan C H, Hunter B. The resistance to physical stresses by *Penaeus monodon* juveniles fed diets supplemented with astaxanthin[J]. *Aquaculture*, 2003, 216(1-4): 177-191.
- [ 10 ] Angeles I P, Chien Y H, Tayamen M M. Effects of different dosages of astaxanthin on giant freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii* (De Man) challenged with *Lactococcus garvieae*[J]. *Aquaculture Research*, 2009, 41(1): 70-77.
- [ 11 ] Lim K C, Yusoff F M, Shariff M, *et al.* Astaxanthin as feed supplement in aquatic animals[J]. *Reviews in Aquaculture*, 2018, 10(3): 738-773.
- [ 12 ] Dhankhar J, Kadian S S, Sharma A. Astaxanthin: a potential carotenoid[J]. *International Journal of Pharmaceutical Sciences and Research*, 2012, 3(5): 1246-1259.
- [ 13 ] Wang W L, Ishikawa M, Koshio S, *et al.* Effects of dietary astaxanthin and vitamin E and their interactions on the growth performance, pigmentation, digestive enzyme activity of kuruma shrimp (*Marsupenaeus japonicus*)[J]. *Aquaculture Research*, 2019, 50(4): 1186-1197.
- [ 14 ] Ngamwonglumlert L, Devahastin S. Carotenoids[M]//Melton L, Shahidi F, Varelis P. Encyclopedia of food chemistry. Amsterdam: Elsevier, 2019: 40-52.
- [ 15 ] Yamada S, Tanaka Y, Sameshima M, *et al.* Pigmentation of prawn (*Penaeus japonicus*) with carotenoids: I. effect of dietary astaxanthin,  $\beta$ -carotene and canthaxanthin on pigmentation[J]. *Aquaculture*, 1990, 87(3-4): 323-330.
- [ 16 ] Arredondo-Figueroa J L, Pedro-Islas R, Ponce-Palafox J T, *et al.* Pigmentation of Pacific white shrimp (*Litopenaeus vannamei*, Boone 1931) with esterified and saponified carotenoids from red chili (*Capsicum annum*) in comparison to astaxanthin[J]. *Revista Mexicana de Ingenieria Quimica*, 2003, 2(2): 101-108.
- [ 17 ] Wade N M, Anderson M, Sellars M J, *et al.* Mechanisms of colour adaptation in the prawn *Penaeus monodon*[J]. *Journal of Experimental Biology*, 2012, 215(2): 343-350.
- [ 18 ] Ribeiro E A, Genofre G C, McNamara J C. Identification and quantification of carotenoid pigments during the embryonic development of the freshwater shrimp *Macrobrachium olfersii* (Crustacea, Decapoda)[J]. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, 2001, 34(2): 105-116.
- [ 19 ] Sachindra N M, Bhaskar N, Mahendrakar N S. Carotenoids in different body components of Indian shrimps[J]. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 2005, 85(1): 167-172.
- [ 20 ] Flores M, Diaz F, Medina R, *et al.* Physiological, metabolic and haematological responses in white shrimp *Litopenaeus vannamei* (Boone) juveniles fed diets supplemented with astaxanthin acclimated to low-salinity water[J]. *Aquaculture Research*, 2007, 38(7): 740-747.
- [ 21 ] Katayama T, Kamata T, Shimaya M. The biosynthesis of astaxanthin—VIII: the conversion of labelled  $\beta$ -carotene-15, 15'- $^3$ H<sub>2</sub> into astaxanthin in prawn, *Penaeus japonicus* Bate[J].

- Nippon Suisan Gakkaishi, 1972, 38(10): 1171-1175.
- [ 22 ] Katayama T, Katama T, Chichester C O. The biosynthesis of astaxanthin. VI. The carotenoids in the prawn, *Penaeus japonicus* Bate (Part II)[J]. *International Journal of Biochemistry*, 1972, 3(15): 363-368.
- [ 23 ] Maoka T. A new carotenoid, 5, 6-dihydrocrustaxanthin, from prawns and the distribution of yellow xanthophylls in shrimps[J]. *Biochemical Systematics and Ecology*, 2020, 92: 104083.
- [ 24 ] Su F, Huang B, Liu J G. The carotenoids of shrimps (Decapoda: Caridea and Dendrobranchiata) cultured in China[J]. *Journal of Crustacean Biology*, 2018, 38(5): 523-530.
- [ 25 ] Maoka T, Katsuyama M, Kaneko N, *et al.* Stereochemical investigation of carotenoids in the Antarctic krill *Euphausia superba*[J]. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 1985, 51(10): 1671-1673.
- [ 26 ] Li Q Q, Liao J D, Lin L. The-raw shell color determines cooked color and carotenoid profiles of the freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii* (De Man, 1879) (Decapoda: Caridea: Palaemonidae)[J]. *Journal of Crustacean Biology*, 2023, 43(1): ruad013.
- [ 27 ] Zhang C S, Su F, Li S H, *et al.* Isolation and identification of the main carotenoid pigment from a new variety of the ridgetail white prawn *Exopalaemon carinicauda*[J]. *Food Chemistry*, 2018, 269: 450-454.
- [ 28 ] Parjikelai B R, El-Houri R B, Fretté X C, *et al.* Influence of green solvent extraction on carotenoid yield from shrimp (*Pandalus borealis*) processing waste[J]. *Journal of Food Engineering*, 2015, 155: 22-28.
- [ 29 ] Sagi A, Rise M, Khalaila I, *et al.* Carotenoids and their derivatives in organs of the maturing female crayfish *Cherax quadricarinatus*[J]. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, 1995, 112(2): 309-313.
- [ 30 ] Zhang Y W, Qian C, Huang J, *et al.* Suitable natural astaxanthin supplementation with *Haematococcus pluvialis* improves the physiological function and stress response to air exposure of juvenile red swamp crayfish (*Procambarus clarkii*)[J]. *Aquaculture*, 2023, 573: 739577.
- [ 31 ] Mantiri D M H, Nègre-Sadargues G, Castillo R, *et al.* Evolution of carotenoid metabolic capabilities during the early development of the European lobster *Homarus gammarus* (Linné, 1758)[J]. *Comparative Biochemistry and Physiology-Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, 1995, 111(4): 553-558.
- [ 32 ] Parab S, Indap M. Protective effect of carotenoids from marine crab *Scylla serrata* on cyclophosphamide-Induced clastogenicity[J]. *Asian Journal of Microbiology, Biotechnology and Environmental Sciences*, 2010, 12(1): 121-128.
- [ 33 ] Gilchrist B M, Lee W L. Carotenoid pigments and their possible role in reproduction in the sand crab, *Emerita analoga* (Stimpson, 1857)[J]. *Comparative Biochemistry and Physiology-Part B: Comparative Biochemistry*, 1972, 42(2): 263-294.
- [ 34 ] Castillo R, Nègre-Sadargues G. Effect of different dietary carotenoids on the pigmented pattern of the hermit crab *Clibanarius erythropus* Latreille (Crustacea: Decapoda)[J]. *Comparative Biochemistry and Physiology-Part A: Physiology*, 1995, 111(4): 533-538.
- [ 35 ] Matsuno T, Maoka T. The carotenoids of crab *Paralithodes brevipes* (Hanasakigani in Japanese)[J]. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 1988, 54(8): 1437-1442.
- [ 36 ] Katayama T, Kunisaki Y, Shimaya M, *et al.* The biosynthesis of astaxanthin-XIII: the carotenoids in the crab, *Portunus trituberculatus*[J]. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 1973, 39(3): 283-287.
- [ 37 ] 孙秋凤, 柳梅梅, 何杰, 等. 三疣梭子蟹卵巢发育过程中主要类胡萝卜素组成变化及其与抗氧化性能的关系 [J]. *水生生物学报*, 2023, 47(5): 713-722.
- Sun Q F, Liu M M, He J, *et al.* Changes in carotenoid composition and antioxidant capacity of *Portunus trituberculatus* during ovarian development[J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2023, 47(5): 713-722 (in Chinese).
- [ 38 ] Shahidi F, Synowiecki J. Carotenoids and chitin of crustacean offals[J]. *Canadian Institute of Food Science and Technology Journal*, 1991, 24(5): 193-194.
- [ 39 ] Gilchrist B M, Lee W L. Carotenoids and carotenoid metabolism in *Carcinus maenas* (Crustacea: Decapoda)[J]. *Journal of Zoology*, 1967, 151(2): 171-180.
- [ 40 ] 石婧, 顾赛麒, 王锡昌. 水产动物组织中类胡萝卜素的研究进展 [J]. *食品工业科技*, 2014, 35(12): 373-377.
- Shi J, Gu S Q, Wang X C. Research progress in carotenoids in

- aquatic animal[J]. *Science and Technology of Food Industry*, 2014, 35(12): 373-383 (in Chinese).
- [ 41 ] Jiang X D, Zu L, Wang Z Y, *et al.* Micro-algal astaxanthin could improve the antioxidant capability, immunity and ammonia resistance of juvenile Chinese mitten crab, *Eriocheir sinensis*[J]. *Fish & Shellfish Immunology*, 2020, 102: 499-510.
- [ 42 ] 陈慧聪, 王茜, 薛毓才, 等.  $\beta$ -胡萝卜素强化剂对卤虫体内类胡萝卜素组成的影响 [J]. *海洋渔业*, 2023, 45(3): 340-351.  
Chen H C, Wang X, Xue Y C, *et al.* Effects of  $\beta$ -carotene enrichment on the carotenoid composition of *Artemia*[J]. *Marine Fisheries*, 2023, 45(3): 340-351 (in Chinese).
- [ 43 ] Green J. Carotenoids in *Daphnia*[J]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 1957, 147(928): 392-401.
- [ 44 ] Lee W L. Pigmentation of the marine isopod *Idothea montereyensis*[J]. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 1966, 18(1): 17-36.
- [ 45 ] Lee W L. Pigmentation of the marine isopod *Idothea granulosa* (rathke)[J]. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 1966, 19(1): 13-27.
- [ 46 ] Wade N M, Cheers S, Bourne N, *et al.* Dietary astaxanthin levels affect colour, growth, carotenoid digestibility and the accumulation of specific carotenoid esters in the giant tiger shrimp, *Penaeus monodon*[J]. *Aquaculture Research*, 2017, 48(2): 395-406.
- [ 47 ] Goodwin T W. Metabolism, nutrition, and function of carotenoids[J]. *Annual Review of Nutrition*, 1986, 6(1): 273-297.
- [ 48 ] Britton G. Structure and properties of carotenoids in relation to function[J]. *The FASEB Journal*, 1995, 9(15): 1551-1558.
- [ 49 ] 牛津, 赵伟. 凡纳滨对虾营养生理和高效环保饲料研究进展 [J]. *水产学报*, 2022, 46(10): 1776-1800.  
Niu J, Zhao W. Research advances in nutritional physiology and high-efficiency and environment-friendly feed of *Litopenaeus vannamei*[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2022, 46(10): 1776-1800 (in Chinese).
- [ 50 ] Fang H H, He X S, Zeng H L, *et al.* Replacement of astaxanthin with lutein in diets of juvenile *Litopenaeus vannamei*: effects on growth performance, antioxidant capacity, and immune response[J]. *Frontiers in Marine Science*, 2021, 8: 803748.
- [ 51 ] 邓永平, 段睿, 王晓杰, 等. 微生物源类胡萝卜素的研究进展 [J]. *饲料工业*, 2020, 41(1): 12-17.  
Deng Y P, Duan R, Wang X J, *et al.* Research developments of carotenoids from microorganism[J]. *Feed Industry*, 2020, 41(1): 12-17 (in Chinese).
- [ 52 ] Borowitzka M A. High-value products from microalgae—their development and commercialisation[J]. *Journal of Applied Phycology*, 2013, 25(3): 743-756.
- [ 53 ] Wan X, Zhou X R, Moncalian G, *et al.* Reprogramming microorganisms for the biosynthesis of astaxanthin via metabolic engineering[J]. *Progress in Lipid Research*, 2021, 81: 101083.
- [ 54 ] Liaqat F, Khazi M I, Bahadar A, *et al.* Mixotrophic cultivation of microalgae for carotenoid production[J]. *Reviews in Aquaculture*, 2023, 15(1): 35-61.
- [ 55 ] 张宁, 张帝. 微生物源类胡萝卜素及基因工程产类胡萝卜素研究进展 [J]. *浙江万里学院学报*, 2016, 29(6): 82-87.  
Zhang N, Zhang D. Research progress of the sources and engineering carotenoids in micro-organisms[J]. *Journal of Zhejiang Wanli University*, 2016, 29(6): 82-87 (in Chinese).
- [ 56 ] 赵婷, 林孔亮, 惠伯棣. 微生物源类胡萝卜素研究进展 [J]. *食品科学*, 2010, 31(23): 461-467.  
Zhao T, Lin K L, Hui B D. Research progress of carotenoids of microbial origin[J]. *Food Science*, 2010, 31(23): 461-467 (in Chinese).
- [ 57 ] Almeida E R A, Cerdá-Olmedo E. Gene expression in the regulation of carotene biosynthesis in *Phycomyces*[J]. *Current Genetics*, 2008, 53(3): 129-137.
- [ 58 ] Yabuzaki J. Carotenoids Database: structures, chemical fingerprints and distribution among organisms[J]. *Database (Oxford)*, 2017(1): bax004.
- [ 59 ] Tsubokura A, Yoneda H, Mizuta H. *Paracoccus carotinifaciens* sp. nov., a new aerobic gram-negative astaxanthin-producing bacterium[J]. *International Journal of Systematic Bacteriology*, 1999, 49: 277-282.
- [ 60 ] Li C, Swofford C A, Sinskey A J. Modular engineering for microbial production of carotenoids[J]. *Metabolic Engineering Communications*, 2020, 10: e00118.
- [ 61 ] 吕欣, 毛忠贵. 玉米黄色素研究进展 [J]. *粮食与油脂*, 2003(4): 43-45.  
Lv X, Mao Z G. Research progress of corn pigments[J]. *Journal of Cereals & Oils*, 2003(4): 43-45 (in Chinese).



- [ 62 ] 李丽平, 邱伟海. 万寿菊提取物对肉鸡生长性能、色素沉积、抗氧化和肉质的影响 [J]. 中国饲料, 2020(8): 51-55.  
Li L P, Qiu W H. Effects of marigold extract on growth performance, pigment deposition, antioxidant and meat quality of broiler chickens[J]. China Feed, 2020(8): 51-55 (in Chinese).
- [ 63 ] 陈丹, 汪锋, 蒋珊, 等. 虾青素化学和生物合成研究进展 [J]. 食品工业科技, 2021, 42(21): 445-453.  
Chen D, Wang F, Jiang S, *et al.* Research progress on chemical and biological synthesis of astaxanthin[J]. Science and Technology of Food Industry, 2021, 42(21): 445-453 (in Chinese).
- [ 64 ] Bogacz-Radomska L, Harasym J, Piwowar A. Commercialization aspects of carotenoids[M]//Galanakis C M. Carotenoids: properties, processing and applications. USA: Academic Press, 2020: 327-357.
- [ 65 ] Ernst H. Recent advances in industrial carotenoid synthesis[J]. *Pure and Applied Chemistry*, 2002, 74(8): 1369-1382.
- [ 66 ] Lu Q, Li H K, Zou Y, *et al.* Astaxanthin as a microalgal metabolite for aquaculture: a review on the synthetic mechanisms, production techniques, and practical application[J]. *Algal Research*, 2021, 54: 102178.
- [ 67 ] 项学兵, 王平, 翟德伟, 等. 类胡萝卜素产业的研究分析 [J]. 化工管理, 2020(14): 166-170.  
Xiang X B, Wang P, Zhai D W, *et al.* Research and analysis of carotenoid industry[J]. Chemical Enterprise Management, 2020(14): 166-170 (in Chinese).
- [ 68 ] 杨泽慧, 陈新志, 钱超. 角黄素合成新工艺 [J]. 化工学报, 2006, 57(5): 1193-1197.  
Yang Z H, Chen X Z, Qian C. New process for canthaxanthin synthesis[J]. Journal of Chemical Industry and Engineering (China), 2006, 57(5): 1193-1197 (in Chinese).
- [ 69 ] 惠俊楠, 李若楠, 李玲茜, 等. 类胡萝卜素应用的研究进展 [J]. 畜牧与兽医, 2020, 52(4): 143-147.  
Hui J N, Li R N, Li L X, *et al.* Progress in applied research on carotenoids[J]. Animal Husbandry & Veterinary Medicine, 2020, 52(4): 143-147 (in Chinese).
- [ 70 ] 郑梦嫒, 李文韵, 刘雨薇. 类胡萝卜素肠道吸收及生物利用度研究进展 [J]. 食品工业科技, 2021, 42(15): 403-411.  
Zheng M M, Li W Y, Liu Y W. Research progress on intestinal absorption and bioavailability of carotenoids[J]. Science and Technology of Food Industry, 2021, 42(15): 403-411 (in Chinese).
- [ 71 ] 张洪宽, 刘合露, 罗刚, 等. 动物类胡萝卜素代谢的分子研究进展 [J]. 中国农学通报, 2015, 31(1): 247-251.  
Zhang H K, Liu H L, Luo G, *et al.* Molecular research progress of carotenoid metabolism in animals[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2015, 31(1): 247-251 (in Chinese).
- [ 72 ] Mojib N, Amad M, Thimma M, *et al.* Carotenoid metabolic profiling and transcriptome-genome mining reveal functional equivalence among blue-pigmented copepods and appendicularia[J]. *Molecular Ecology*, 2014, 23(11): 2740-2756.
- [ 73 ] Tanaka Y, Matsuguchi H, Katayama T, *et al.* The biosynthesis of astaxanthin-XVI. The carotenoids in Crustacea[J]. *Comparative Biochemistry and Physiology-Part B: Comparative Biochemistry*, 1976, 54(3): 391-393.
- [ 74 ] Tanaka Y, Matsuguchi H, Katayama T, *et al.* The biosynthesis of astaxanthin-XVIII. The metabolism of the carotenoids in the prawn, *Penaeus japonicus* Bate[J]. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 1976, 42(2): 197-202.
- [ 75 ] Martín J F, Gudiña E, Barredo J L. Conversion of  $\beta$ -carotene into astaxanthin: two separate enzymes or a bifunctional hydroxylase-ketolase protein?[J]. *Microbial Cell Factories*, 2008, 7(1): 3.
- [ 76 ] Han D X, Li Y T, Hu Q. Astaxanthin in microalgae: pathways, functions and biotechnological implications[J]. *Algae*, 2013, 28(2): 131-147.
- [ 77 ] Hara K Y, Morita T, Mochizuki M, *et al.* Development of a multi-gene expression system in *Xanthophyllumycetes dendrorhous*[J]. *Microbial Cell Factories*, 2014, 13(1): 175.
- [ 78 ] Haque F, Dutta A, Thimmanagari M, *et al.* Intensified green production of astaxanthin from *Haematococcus pluvialis*[J]. *Food and Bioprocess Processing*, 2016, 99: 1-11.
- [ 79 ] Misawa N, Satomi Y, Kondo K, *et al.* Structure and functional analysis of a marine bacterial carotenoid biosynthesis gene cluster and astaxanthin biosynthetic pathway proposed at the gene level[J]. *Journal of Bacteriology*, 1995, 177(22): 6575-6584.
- [ 80 ] Fernández-González B, Martínez-Férez I M, Vioque A. Characterization of two carotenoid gene promoters in the cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803[J]. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Gene Structure and Expression*, 1998, 1443(3): 343-351.

- [ 81 ] Ojima K, Breitenbach J, Visser H, *et al.* Cloning of the astaxanthin synthase gene from *Xanthophyllomyces dendrorhous* (*Phaffia rhodozyma*) and its assignment as a  $\beta$ -carotene 3-hydroxylase/4-ketolase[J]. *Molecular Genetics and Genomics*, 2006, 275(2): 148-158.
- [ 82 ] Lopes R J, Johnson J D, Toomey M B, *et al.* Genetic basis for red coloration in birds[J]. *Current Biology*, 2016, 26(11): 1427-1434.
- [ 83 ] Twomey E, Johnson J D, Castroviejo-Fisher S, *et al.* A keto-carotenoid-based colour polymorphism in the Sira poison frog *Ranitomeya sirensis* indicates novel gene interactions underlying aposematic signal variation[J]. *Molecular ecology*, 2020, 29(11): 2004-2015.
- [ 84 ] Kim J K, Bamba T, Harada K, *et al.* Time-course metabolic profiling in *Arabidopsis thaliana* cell cultures after salt stress treatment[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2007, 58(3): 415-424.
- [ 85 ] Masamoto K, Misawa N, Kaneko T, *et al.*  $\beta$ -carotene hydroxylase gene from the cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC6803[J]. *Plant and Cell Physiology*, 1998, 39(5): 560-564.
- [ 86 ] Choi S K, Matsuda S, Hoshino T, *et al.* Characterization of bacterial  $\beta$ -carotene 3, 3'-hydroxylases, CrtZ, and P450 in astaxanthin biosynthetic pathway and adonirubin production by gene combination in *Escherichia coli*[J]. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2006, 72(6): 1238-1246.
- [ 87 ] Wang N, Guan B, Kong Q, *et al.* Enhancement of astaxanthin production from *Haematococcus pluvialis* mutants by three-stage mutagenesis breeding[J]. *Journal of Biotechnology*, 2016, 236: 71-77.
- [ 88 ] Zechmeister L. *Cis-trans* isomerization and stereochemistry of carotenoids and diphenyl-polyenes[J]. *Chemical Reviews*, 1944, 34(2): 267-344.
- [ 89 ] Holtin K, Kuehnle M, Rehbein J, *et al.* Determination of astaxanthin and astaxanthin esters in the microalgae *Haematococcus pluvialis* by LC-(APCI)MS and characterization of predominant carotenoid isomers by NMR spectroscopy[J]. *Analytical and Bioanalytical Chemistry*, 2009, 395(6): 1613-1622.
- [ 90 ] Yu W J, Zhang M J, Wang B J, *et al.* Dietary *Haematococcus pluvialis* powder supplementation affect carotenoid content, astaxanthin isomer, antioxidant capacity and immune-related gene expression in Pacific white shrimp, *Litopenaeus vannamei*[J]. *Aquaculture Research*, 2021, 52(6): 2403-2414.
- [ 91 ] Yang Y, Kim B, Lee J Y. Astaxanthin structure, metabolism, and health benefits[J]. *Journal of Human Nutrition and Food Science*, 2013, 1: 1003.
- [ 92 ] Yu W J, Liu J G. Astaxanthin isomers: selective distribution and isomerization in aquatic animals[J]. *Aquaculture*, 2020, 520: 734915.
- [ 93 ] Liu X B, Osawa T. *Cis* astaxanthin and especially 9-*cis* astaxanthin exhibits a higher antioxidant activity *in vitro* compared to the all-*trans* isomer[J]. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 2007, 357(1): 187-193.
- [ 94 ] Zheng X X, Huang Q. Assessment of the antioxidant activities of representative optical and geometric isomers of astaxanthin against singlet oxygen in solution by a spectroscopic approach[J]. *Food Chemistry*, 2022, 395: 133584.
- [ 95 ] Liu X J, Luo Q X, Cao Y, *et al.* Mechanism of different stereoisomeric astaxanthin in resistance to oxidative stress in *Caenorhabditis elegans*[J]. *Journal of Food Science*, 2016, 81(9): H2280-H2287.
- [ 96 ] Yuan W C, Wu T Y, Chu P Y, *et al.* High-purity bioactive ingredient-3S, 3'S-astaxanthin: a new preparation from genetically modified *Kluyveromyces marxianus* without column chromatography and gel filtration[J]. *Antioxidants*, 2023, 12(4): 875.
- [ 97 ] Schiedt K, Bischof S, Glinz E. [15] Metabolism of carotenoids and *in vivo* racemization of (3S, 3'S)-astaxanthin in the crustacean *Penaeus*[J]. *Methods in Enzymology*, 1993, 214: 148-168.
- [ 98 ] Su F, Yu W J, Liu J G. Comparison of effect of dietary supplementation with *Haematococcus pluvialis* powder and synthetic astaxanthin on carotenoid composition, concentration, esterification degree and astaxanthin isomers in ovaries, hepatopancreas, carapace, epithelium of adult female Chinese mitten crab (*Eriocheir sinensis*) [J]. *Aquaculture*, 2020, 523: 735146.
- [ 99 ] Dall W. Carotenoids versus retinoids (Vitamin A) as essential growth factors in penaeid prawns (*Penaeus semisulcatus*) [J]. *Marine Biology*, 1995, 124(2): 209-213.
- [100] Wang X D, Krinsky N I. The bioconversion of  $\beta$ -carotene into retinoids[M]//Quinn P J, Kagan V E. Subcellular biochemistry. Boston: Springer, 1998: 159-180.

- [101] 任晓莹, 王树林, 曹得霞.  $\beta$ -胡萝卜素相关降解酶在动物黄脂形成过程中的调控作用研究进展 [J]. 中国畜牧杂志, 2020, 56(4): 13-18.
- Ren X Y, Wang S L, Cao D X. Research progress on the regulation of  $\beta$ -carotene related enzymes of degradation in formation of animal yellow fat[J]. Chinese Journal of Animal Science, 2020, 56(4): 13-18 (in Chinese).
- [102] Li B X, Vachali P P, Gorusupudi A, *et al.* Inactivity of human  $\beta$ ,  $\beta$ -carotene-9', 10'-dioxygenase (BCO<sub>2</sub>) underlies retinal accumulation of the human macular carotenoid pigment[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2014, 111(28): 10173-10178.
- [103] Jin Y, Yu Y, Zhang C S, *et al.* Characterization and function analysis of the beta-carotene oxygenase-like genes in carotenoids metabolism of the ridgetail white prawn *Exopalaemon carinicauda*[J]. *Frontiers in Physiology*, 2020, 11: 745.
- [104] 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 (in Chinese).
- [105] 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 (in Chinese).
- [106] 张丽莉, 王国栋, 黄世玉, 等. 水产动物类胡萝卜素的吸收、代谢和沉积机制研究进展 [J]. 大连海洋大学学报, 2023, 38(6): 1072-1082.
- Zhang L L, Wang G D, Huang S Y, *et al.* Research process on the mechanism of carotenoid absorption, metabolism and deposition in animals in aquaculture: a review[J]. Journal of Dalian Ocean University, 2023, 38(6): 1072-1082 (in Chinese).
- [107] 李铁梁, 徐冠玲, 邢薇, 等. 鱼类类胡萝卜素着色研究进展 [J]. 上海海洋大学学报, 2018, 27(2): 206-212.
- Li T L, Xu G L, Xing W, *et al.* Mechanisms underlying carotenoid-based coloration in fishes[J]. Journal of Shanghai Ocean University, 2018, 27(2): 206-212 (in Chinese).
- [108] Rodriguez-Concepcion M, Avalos J, Bonet M L, *et al.* A global perspective on carotenoids: metabolism, biotechnology, and benefits for nutrition and health[J]. *Progress in Lipid Research*, 2018, 70: 62-93.
- [109] Li X, Wang S Y, Xun X G, *et al.* A carotenoid oxygenase is responsible for muscle coloration in scallop[J]. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Molecular and Cell Biology of Lipids*, 2019, 1864(7): 966-975.
- [110] 赵樑, 王锡昌, 吴旭干. 饲料中虾青素对水产动物品质影响的研究进展 [J]. 水产科学, 2016, 35(4): 440-445.
- Zhao L, Wang X C, Wu X G. A review: effects of astaxanthin in feed on quality of aquatic animals[J]. *Fisheries Science*, 2016, 35(4): 440-445 (in Chinese).
- [111] 王伟, 柴春祥, 鲁晓翔, 等. 色差和质构评定南美白对虾的新鲜度 [J]. 浙江农业学报, 2015, 27(2): 271-277.
- Wang W, Chai C X, Lu X X, *et al.* Evaluation on freshness of *Penaeus vannamei* by color and texture[J]. *Acta Agriculturae Zhejiangensis*, 2015, 27(2): 271-277 (in Chinese).
- [112] Joshi K, Kumar P, Kataria R. Microbial carotenoid production and their potential applications as antioxidants: a current update[J]. *Process Biochemistry*, 2023, 128: 190-205.
- [113] Petit H, Nègre-Sadargues G, Castillo R, *et al.* The effects of dietary astaxanthin on growth and moulting cycle of postlarval stages of the prawn, *Penaeus japonicus* (Crustacea, Decapoda)[J]. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 1997, 117(4): 539-544.
- [114] Menasveta P, Piyatiratitivorakul S, Rungsupa S, *et al.* Gonadal maturation and reproductive performance of giant tiger prawn (*Penaeus monodon* Fabricius) from the Andaman Sea and pond-reared sources in Thailand[J]. *Aquaculture*, 1993, 116(2-3): 191-198.
- [115] Supamattaya K, Kiriratnikom S, Boonyaratpalin M, *et al.* Effect of a *Dunaliella* extract on growth performance, health condition, immune response and disease resistance in black tiger shrimp (*Penaeus monodon*)[J]. *Aquaculture*, 2005, 248(1-4): 207-216.
- [116] Wade N M, Budd A, Irvin S, *et al.* The combined effects of diet, environment and genetics on pigmentation in the Giant Tiger Prawn, *Penaeus monodon*[J]. *Aquaculture*, 2015, 449: 78-86.
- [117] Niu J, Li C H, Liu Y J, *et al.* Dietary values of astaxanthin and canthaxanthin in *Penaeus monodon* in the presence and absence of cholesterol supplementation: effect on growth, nutrient digestibility and tissue carotenoid composition[J].

- British Journal of Nutrition, 2012, 108(1): 80-91.
- [118] 温为庚, 林黑着, 吴开畅, 等. 饲料中添加虾青素对斑节对虾生长和免疫指标的影响 [J]. 中山大学学报 (自然科学版), 2011, 50(3): 144-146.
- Wen W G, Lin H Z, Wu K C, *et al.* Effects of Dietary with astaxanthin on growth and immunological parameters of black tiger shrimp, *Penaeus monodon*[J]. Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Sunyatseni, 2011, 50(3): 144-146.
- [119] Wang W L, Liu M T, Fawzy S, *et al.* Effects of dietary *Phaffia rhodozyma* astaxanthin on growth performance, carotenoid analysis, biochemical and immune-physiological parameters, intestinal microbiota, and disease resistance in *Penaeus monodon*[J]. Frontiers in Microbiology, 2021, 12: 762689.
- [120] Niu J, Tian L X, Liu Y J, *et al.* Effect of dietary astaxanthin on growth, survival, and stress tolerance of postlarval shrimp, *Litopenaeus vannamei*[J]. Journal of the World Aquaculture Society, 2009, 40(6): 795-802.
- [121] Zhang J, Liu Y J, Tian L X, *et al.* Effects of dietary astaxanthin on growth, antioxidant capacity and gene expression in Pacific white shrimp *Litopenaeus vannamei*[J]. Aquaculture Nutrition, 2013, 19(6): 917-927.
- [122] Fawzy S, Wang W L, Zhou Y, *et al.* Can dietary  $\beta$ -carotene supplementation provide an alternative to astaxanthin on the performance of growth, pigmentation, biochemical, and immuno-physiological parameters of *Litopenaeus vannamei*?[J]. Aquaculture Reports, 2022, 23: 101054.
- [123] Fawzy S, Wang W L, Wu M Q, *et al.* Effects of dietary different canthaxanthin levels on growth performance, antioxidant capacity, biochemical and immune-physiological parameters of white shrimp (*Litopenaeus Vannamei*) [J]. Aquaculture, 2022, 556: 738276.
- [124] Kumar V, Pillai B R, Sahoo P K, *et al.* Effect of dietary astaxanthin on growth and immune response of giant freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii* (de man)[J]. Asian Fisheries Science, 2009, 22: 61-69.
- [125] Zelaty H, Murthy S, Nazarkardeh M, *et al.* Influence of dietary supplementation of carotenoid (diacetate of lutein-mesozeaxanthin) on growth performance, biochemical body composition in freshwater prawn, *Macrobrachium rosenbrgii*[J]. Journal of Aquaculture & Marine Biology, 2016, 4(2): 00078.
- [126] Etefaghdoost M, Haghghi H. Impact of different dietary lutein levels on growth performance, biochemical and immunophysiological parameters of oriental river prawn (*Macrobrachium nipponense*) [J]. Fish & Shellfish Immunology, 2021, 115: 86-94.
- [127] 王玉, 柳森, 段健诚, 等. 饲料中  $\beta$ -胡萝卜素添加量对脊尾白虾生长及抗氧化酶活性的影响 [J]. 海洋渔业, 2020, 42(4): 427-434.
- Wang Y, Liu S, Duan J C, *et al.* Effect of  $\beta$ -carotene addition in feed on growth and antioxidant enzyme activities of *Exopalaemon carinicauda*[J]. Marine fisheries, 2020, 42(4): 427-434 (in Chinese).
- [128] Laohavisuti N, Ruangdej U. Effect of Dietary Astaxanthin and background color on pigmentation and growth of red cherry shrimp, *Neocaridina heteropoda*[J]. Journal of Fisheries and Environment, 2014, 38(1): 1-7.
- [129] Cheng Y X, Wu S J. Effect of dietary astaxanthin on the growth performance and nonspecific immunity of red swamp crayfish *Procambarus clarkia*[J]. Aquaculture, 2019, 512: 734341.
- [130] Daly B, Swingle J S, Eckert G L. Dietary astaxanthin supplementation for hatchery-cultured red king crab, *Paralithodes camtschaticus*, juveniles[J]. Aquaculture Nutrition, 2013, 19(3): 312-320.
- [131] Angell A, De Nys R, Mangott A, *et al.* The effects of concentration and supplementation time of natural and synthetic sources of astaxanthin on the colouration of the prawn *Penaeus monodon*[J]. Algal Research, 2018, 35: 577-585.
- [132] Boonyaratpalin M, Thongrod S, Supamattaya K, *et al.* Effects of  $\beta$ -carotene source, *Dunaliella salina*, and astaxanthin on pigmentation, growth, survival and health of *Penaeus monodon*[J]. Aquaculture Research, 2001, 32: 182-190.
- [133] Chien Y H, Jeng S C. Pigmentation of kuruma prawn, *Penaeus japonicus* Bate, by various pigment sources and levels and feeding regimes[J]. Aquaculture, 1992, 102(4): 333-346.
- [134] Ju Z Y, Deng D F, Dominy W. A defatted microalgae (*Haematococcus pluvialis*) meal as a protein ingredient to partially replace fishmeal in diets of Pacific white shrimp (*Litopenaeus vannamei*, Boone, 1931)[J]. Aquaculture, 2012, 354-355: 50-55.
- [135] Han T, Li X Y, Wang J T, *et al.* Effects of dietary astaxanthin (AX) supplementation on pigmentation, antioxidant capacity



- and nutritional value of swimming crab, *Portunus trituberculatus*[J]. *Aquaculture*, 2018, 490: 169-177.
- [136] 高钰一, 王金娟, 黄鸿兵, 等. 虾青素和角黄素的配伍对中华绒螯蟹幼蟹生长和抗氧化能力的影响 [J]. *饲料工业*, 2017, 38(16): 37-40.
- Gao Y Y, Wan J J, Huang H B, *et al.* Effects of astaxanthin and canthaxanthin on growth and antioxidant capacity of Chinese mitten crab, *Eriocheir sinensis*[J]. *Feed Industry*, 2017, 38(16): 37-40 (in Chinese).
- [137] You K, Yang H S, Liu Y, *et al.* Effects of different light sources and illumination methods on growth and body color of shrimp *Litopenaeus vannamei*[J]. *Aquaculture*, 2006, 252(2-4): 557-565.
- [138] 刘合露, 郑怀平, 张涛, 等. 海产动物体内虾青素的代谢及转运沉积 [J]. *海洋科学*, 2010, 34(4): 104-108.
- Liu H L, Zheng H P, Zhang T, *et al.* Metabolism, transportation and deposition of astaxanthin in marine animals[J]. *Marine Sciences*, 2010, 34(4): 104-108 (in Chinese).
- [139] Nickell D C, Bromage N R. The effect of dietary lipid level on variation of flesh pigmentation in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*)[J]. *Aquaculture*, 1998, 161(1-4): 237-251.
- [140] Yeum K J, Russell R M. Carotenoid bioavailability and bioconversion[J]. *Annual Review of Nutrition*, 2002, 22: 483-504.
- [141] Ju Z Y, Deng D F, Dominy W G, *et al.* Pigmentation of Pacific white shrimp, *Litopenaeus vannamei*, by dietary astaxanthin extracted from *Haematococcus pluvialis*[J]. *Journal of the World Aquaculture Society*, 2011, 42(5): 633-644.
- [142] Nègre-Sadargues G, Castillo R, Petit H, *et al.* Utilization of synthetic carotenoids by the prawn *Penaeus japonicus* reared under laboratory conditions[J]. *Aquaculture*, 1993, 110(2): 151-159.
- [143] Liao W L, Nur-E-Borhan S A, Okada S, *et al.* Pigmentation of cultured black tiger prawn by feeding with a spirulina-supplemented diet[J]. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 1993, 59(1): 165-169.
- [144] Pan C H, Chien Y H, Cheng J H. Effects of light regime, algae in the water, and dietary astaxanthin on pigmentation, growth, and survival of black tiger prawn *Penaeus monodon* post-larvae[J]. *Zoological Studies*, 2001, 40(4): 371-382.
- [145] 崔剑, 李兆陇, 洪啸吟. 自由基生物抗氧化与疾病 [J]. *清华大学学报 (自然科学版)*, 2000, 40(6): 9-12.
- Cui J, Li Z L, Hong X Y. Bio-antioxidants with ill therapy[J]. *Journal of Tsinghua University (Science and Technology)*, 2000, 40(6): 9-12 (in Chinese).
- [146] Ambati R R, Phang S M, Ravi S, *et al.* Astaxanthin: sources, extraction, stability, biological activities and its commercial applications-a review[J]. *Marine Drugs*, 2014, 12(1): 128-152.
- [147] Widomska J, Welc R, Gruszecki W I. The effect of carotenoids on the concentration of singlet oxygen in lipid membranes[J]. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Biomembranes*, 2019, 1861(4): 845-851.
- [148] Focsan A L, Kispert L D. Radicals formed from proton loss of carotenoid radical cations: a special form of carotenoid neutral radical occurring in photoprotection[J]. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 2017, 166: 148-157.
- [149] Lai T T, Yang C M, Yang C H. Astaxanthin protects retinal photoreceptor cells against high glucose-induced oxidative stress by induction of antioxidant enzymes via the PI3K/Akt/Nrf2 pathway[J]. *Antioxidants*, 2020, 9(8): 729.
- [150] Hernández-Marin E, Barbosa A, Martínez A. The metal cation chelating capacity of astaxanthin. Dose this have any influence on antiradical activity?[J]. *Molecules*, 2012, 17(1): 1039-1054.
- [151] Lim K C, Yusoff F M, Karim M, *et al.* Carotenoids modulate stress tolerance and immune responses in aquatic animals[J]. *Reviews in Aquaculture*, 2023, 15(2): 872-894.
- [152] Wang X, Yao Q, Zhang D M, *et al.* Effects of acute salinity stress on osmoregulation, antioxidant capacity and physiological metabolism of female Chinese mitten crabs (*Eriocheir sinensis*)[J]. *Aquaculture*, 2022, 552: 737989.
- [153] Pan C H, Chien Y H, Hunter B. The resistance to ammonia stress of *Penaeus monodon* Fabricius juvenile fed diets supplemented with astaxanthin[J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2003, 297(1): 107-118.
- [154] Zhao X P, Wang G P, Liu X G, *et al.* Dietary supplementation of astaxanthin increased growth, colouration, the capacity of hypoxia and ammonia tolerance of Pacific white shrimp (*Litopenaeus vannamei*)[J]. *Aquaculture Reports*, 2022, 23: 101093.
- [155] Liu L, Li J, Cai X N, *et al.* Dietary supplementation of astaxanthin is superior to its combination with *Lactococcus lactis* in

- improving the growth performance, antioxidant capacity, immunity and disease resistance of white shrimp (*Litopenaeus vannamei*)[J]. *Aquaculture Reports*, 2022, 24: 101124.
- [156] Tizkar B, Seidavi A, Ponce-Palafox J T, *et al.* The effect of astaxanthin on resistance of juvenile prawns *Macrobrachium nipponense* (Decapoda: Palaemonidae) to physical and chemical stress[J]. *Revista de Biología Tropical*, 2014, 62(4): 1331-1341.
- [157] Wang Z, Cai C F, Cao X M, *et al.* Supplementation of dietary astaxanthin alleviated oxidative damage induced by chronic high pH stress, and enhanced carapace astaxanthin concentration of Chinese mitten crab *Eriocheir sinensis*[J]. *Aquaculture*, 2018, 483: 230-237.
- [158] Xie S W, Fang W P, Wei D, *et al.* Dietary supplementation of *Haematococcus pluvialis* improved the immune capacity and low salinity tolerance ability of post-larval white shrimp, *Litopenaeus vannamei*[J]. *Fish & Shellfish Immunology*, 2018, 80: 452-457.
- [159] Babin A, Siciat C, Teixeira M, *et al.* Limiting immunopathology: interaction between carotenoids and enzymatic antioxidant defences[J]. *Developmental & Comparative Immunology*, 2015, 49(2): 278-281.
- [160] 王照欣, 梁萌青, 卫育良, 等. 虾青素对凡纳滨对虾亲虾繁殖性能、抗氧化能力和免疫功能的影响 [J]. *动物营养学报*, 2023, 35(2): 1195-1205.
- Wang Z X, Liang M Q, Wei Y L, *et al.* Effects of astaxanthin on reproductive performance, antioxidant capacity and immune function of *Litopenaeus vannamei* broodstock[J]. *Chinese Journal of Animal Nutrition*, 2023, 35(2): 1195-1205 (in Chinese).
- [161] Wouters R, Lavens P, Nieto J, *et al.* Penaeid shrimp broodstock nutrition: an updated review on research and development[J]. *Aquaculture*, 2001, 202(1-2): 1-21.
- [162] 水燕, 周鑫, 徐增洪, 等. 虾蟹类卵黄蛋白原的研究进展 [J]. *安徽农业大学学报*, 2012, 39(2): 177-183.
- Shui Y, Zhou X, Xu Z H, *et al.* Research progress on vitellogenin gene of crustaceans[J]. *Journal of Anhui Agricultural University*, 2012, 39(2): 177-183 (in Chinese).
- [163] Paibulkichakul C, Piyatiratitivorakul S, Sorgeloos P, *et al.* Improved maturation of pond-reared, black tiger shrimp (*Penaeus monodon*) using fish oil and astaxanthin feed supplements[J]. *Aquaculture*, 2008, 282(1-4): 83-89.
- [164] Huang J H, Jiang S G, Lin H Z, *et al.* Effects of dietary highly unsaturated fatty acids and astaxanthin on the fecundity and lipid content of pond-reared *Penaeus monodon* (Fabricius) broodstock[J]. *Aquaculture Research*, 2008, 39(3): 240-251.
- [165] 吴亚顺, 徐斌, 刘嘉欣, 等. 饲料中虾青素对凡纳滨对虾雌虾肝胰腺脂代谢和卵巢发育的影响 [J]. *水生生物学报*, 2024, 48(1): 99-108.
- Wu Y S, Xu B, Liu J X, *et al.* Dietary astaxanthin on hepatopancreas lipid metabolism and ovarian development of female *Litopenaeus vannamei*[J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2024, 48(1): 99-108 (in Chinese).
- [166] Ren X Y, Pan L Q, Wang L. Metabolic enzyme activities, metabolism-related genes expression and bioaccumulation in juvenile white shrimp *Litopenaeus vannamei* exposed to benzo[a]pyrene[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2014, 104: 79-86.

## Research progress of carotenoid utilization and function in crustacean aquaculture

WANG Weilong<sup>1,2,3</sup>, MA Zhuojun<sup>1</sup>, LI Weiquan<sup>1</sup>, WANG Xi<sup>1</sup>,  
XUE Yucui<sup>1</sup>, YI Ganfeng<sup>1</sup>, HUANG Xuxiong<sup>1,2,3\*</sup>

1. *China-ASEAN "Belt and Road" Joint Laboratory of Mariculture Technology, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306;*
2. *Key Laboratory of Freshwater Aquatic Genetic Resources, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306;*
3. *National Demonstration Center for Experimental Fisheries Science Education, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306*

**Abstract:** Carotenoid plays a significant role in the nutrition and physiology of crustaceans. Crustaceans cannot synthesize carotenoids *de novo* but can metabolize and converse external carotenoid to meet the specific physiological and ecological adaptation needs during different stages. To date, research on the carotenoid's nutritional requirements of crustaceans has primarily focused on the impact of adding astaxanthin to their diets on parameters such as growth performance, colouration regulation, antioxidant capacity, reproductive performance, immune function, and stress resistance. However, there is still limited understanding of the metabolic pathways and regulatory mechanisms of carotenoids within crustaceans. This necessitates further research to uncover these aspects. Building on the comprehensive analysis and summarization of studies regarding the composition and distribution of carotenoids within crustaceans, the types and sources of external carotenoids, the effective utilization of external carotenoids by crustaceans, and the nutritional requirements of crustaceans for external carotenoids, this article proposes a deeper exploration of the metabolic pathways of carotenoids within crustaceans. It suggests identifying the key enzyme genes involved in carotenoid metabolism and elucidating their biological functions. This approach aims to advance our understanding of the metabolism and regulation of carotenoids, which are essential conditional nutrients for crustaceans, and provide a scientific basis for efficiently utilising of external carotenoids in crustacean aquaculture.

**Key words:** crustacean; carotenoids; nutritional requirement; metabolic mechanism

**Corresponding author:** HUANG Xuxiong. E-mail: [xxhuang@shou.edu.cn](mailto:xxhuang@shou.edu.cn)

**Funding projects:** Shanghai Agriculture Science Technology Innovation Project, China (T2023327); National Natural Science Foundation of China (31902385)