

DOI: 10.12264/JFSC2024-0321

## 虾青素改善凡纳滨对虾蓝体综合征的作用机制

韦旭崇<sup>1</sup>, 易华东<sup>1</sup>, 符广栩<sup>2</sup>, 毕胜<sup>1</sup>, 张智伦<sup>1</sup>, 陈佳慧<sup>1</sup>, 李桂峰<sup>1</sup>, 王海芳<sup>2\*</sup>

1. 中山大学, 广东省水生经济动物良种繁育重点实验室, 广东 广州 510275;

2. 广东省类胡萝卜素工程技术研究中心, 广东 广州 510663

**摘要:** 为探讨虾青素在改善凡纳滨对虾(*Litopenaeus vannamei*)蓝体综合征(blue body syndrome, BBS)引起的体色异常、生长迟缓和体质虚弱中的作用机制, 本研究基于前期工作成果, 以虾青素添加量为 0 mg/kg 的饲料作为对照组(CT), 并在此基础上制作了虾青素添加量为 100 mg/kg (虾青素组, AX)的饲料, 在循环水养殖系统中分别以两组饲料投喂初始体重为(0.77±0.27) g 的幼虾 60 d, 并对两组对虾的体色、不同组织的虾青素含量、组织结构、生长性能、抗氧化能力及免疫能力进行了系统分析比较。结果显示, CT 组活体对虾体表呈现蓝色, 表现出典型的蓝体综合征症状。而 AX 组活体对虾体表呈现浅褐色, 处于正常状态。养殖期间, CT 组对虾肝胰腺、甲壳、肌肉 3 个组织的总虾青素含量降低了 21.51%。而 AX 组的总虾青素含量增加了 95.17%, 且肝胰腺、甲壳的虾青素含量均显著升高( $P<0.05$ )。实验结束时, AX 组的对虾蓝体比率为 8.67%, 小于 CT 组的 76.00%。这些结果表明, 外源供给虾青素显著增加了对虾的虾青素沉积量, 并改善对虾体色, 减少了蓝体综合征的发生。就组织结构而言, 在 CT 组对虾的不同组织切片中, 观察到肝胰腺细胞萎缩变形, 肌肉肌纤维细胞排列疏松, 肠道单层柱状上皮细胞脱落等病理变化; 而 AX 组对虾的各组织结构未见异常。该结果表明, 蓝体综合征造成对虾多个重要组织的结构损伤, 而外源供给虾青素有助于对虾维持不同组织的正常结构。在生长性能方面, 与 CT 组相比, AX 组对虾的淀粉酶、脂肪酶和胰蛋白酶活性, 生长相关基因 *igf-1*, *igf-2* 的相对表达量, 生长性能均显著提高( $P<0.05$ ), 表明虾青素通过增强对虾的消化酶活性和促进生长相关基因的表达, 改善蓝体综合征引起的生长抑制。在抗氧化能力方面, 与 CT 组相比, AX 组对虾总抗氧化能力、超氧化物歧化酶和过氧化氢酶活性均显著提高( $P<0.05$ ), 丙二醛含量显著降低( $P<0.05$ ), 表明虾青素通过提高对虾的抗氧化酶活性, 改善蓝体综合征引起的抗氧化功能失调。在免疫能力方面, 与 CT 组相比, AX 组对虾免疫相关基因 *crustin*, *penaeidin 3a*, *proPO*, *relish* 的相对表达量均显著上调( $P<0.05$ ), 表明虾青素通过促进免疫相关基因的表达, 改善蓝体综合征引起的免疫抑制。综上, 虾青素摄入不足引起的营养代谢紊乱是凡纳滨对虾蓝体综合征发生的重要原因。虾青素在对虾体内被优先用于强化其抗氧化防御系统, 保护不同组织的结构与生理代谢活动, 随后进行沉积着色, 从而改善蓝体综合征引起的体色异常和生理功能紊乱。

**关键词:** 凡纳滨对虾; 虾青素; 蓝体综合征; 抗氧化; 生长

中图分类号: S945

文献标志码: A

文章编号: 1005-8737-(2025)05-0700-18

近年来, 国内报道了肝胰腺、肌肉和鳃局部或全部呈现蓝色的凡纳滨对虾(*Litopenaeus vannamei*) (图 1)。蓝体对虾表现出生长缓慢、摄食能力下降及体质虚弱等症状, 这些病症被统称为蓝体综合征(blue body syndrome, BBS)<sup>[1]</sup>。蓝体综合征最早

于 1978—1979 年在南太平洋塔希提岛的斑节对虾(*Penaeus monodon*)养殖场中被报道, 学者推测对虾的这些病症可能与缺失某类营养元素有关<sup>[2-3]</sup>。Howell 等<sup>[4]</sup>研究指出, 集约化养殖场中的蓝体斑节对虾, 其类胡萝卜素总浓度比正常斑节对虾降

收稿日期: 2025-01-22; 修订日期: 2025-03-20.

基金项目: 广东省科技计划项目(2023B1212060023).

作者简介: 韦旭崇(1998-), 男, 硕士研究生, 研究方向为生物技术与工程. E-mail: 931802540@qq.com

通信作者: 王海芳, 博士, 研究方向为类胡萝卜素在动物中的应用. E-mail: 289656637@qq.com

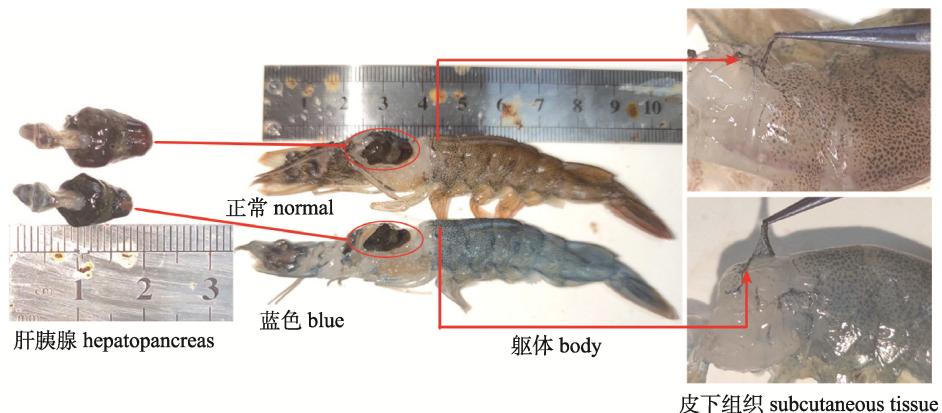


图1 蓝体与正常凡纳滨对虾的肝胰腺、躯体与皮下组织

Fig. 1 The hepatopancreas, body, and subcutaneous tissue of blue and normal *Litopenaeus vannamei*

低了 73.38%~83.00%，且其市场售价仅为正常对虾的 1/3~1/2。Wade 等<sup>[5]</sup>研究发现，类胡萝卜素是对虾正常生长所必需的营养物质，与其体色形成密切相关。而集约化养殖改变了甲壳类动物的食物链结构，导致营养维度单一、有效色素来源稀缺且活性不稳定，不可逆地造成类胡萝卜素这一功能性代谢产物的严重缺乏<sup>[6]</sup>。随着类胡萝卜素在水产动物体内代谢研究的深入，研究发现对虾缺乏从头合成类胡萝卜素的能力，必须通过食物链摄入，并通过“大虾型”(prawn type)代谢途径转化为虾青素<sup>[7-8]</sup>。Menasveta 等<sup>[9]</sup>发现，因长期限制虾青素补充而出现蓝体现象的斑节对虾，在投喂虾青素添加量为 50 mg/kg 的饲料 28 d 后，其体色恢复为正常的褐色，且存活率和增重率较对照组(投喂基础饲料)分别提高了 3.05% 和 23.01%。上述研究表明，虾青素摄入不足会引发对虾的体色异常与生长迟缓，但尚未深入探讨虾青素与这两种生理异常的内在联系。

目前，凡纳滨对虾生理功能的研究主要聚焦于组织学、生长、抗氧化及免疫机制等方面。在组织学层面，肝胰腺承担代谢与解毒等功能，其基本单位为肝小管，主要由 B 细胞(blasenzellen, 泡状细胞)、R 细胞(restzellen, 吸收细胞)、F 细胞(fibrenzellen, 纤维细胞)和 E 细胞(embryonalzellen, 胚胎样细胞)组成<sup>[10]</sup>。其中，B 细胞分泌消化酶并进行胞内消化，R 细胞负责营养物质的吸收与储存，F 细胞则参与蛋白质合成及物质转运，E 细胞可分裂并分化为其他肝胰腺细胞<sup>[11]</sup>。肌肉承担着

游泳、捕食等运动功能，其基本单位是肌纤维。肌纤维的直径越小、密度越大，肌肉的密实性与品质则越优良<sup>[12]</sup>。肠道是营养物质消化吸收的主要场所，肠道皱襞和柱状上皮细胞的结构特征是影响消化吸收能力的重要因素<sup>[13]</sup>。对虾的生长表现与消化酶活性及胰岛素样生长因子(insulin-like growth factors, IGFs)的表达密切相关。淀粉酶(amylase, AMS)、脂肪酶(lipase, LPS)、胰蛋白酶(trypsin, TPS)活性分别反映了对虾消化饲料中碳水化合物、脂肪及蛋白质的能力<sup>[14]</sup>，而胰岛素样生长因子 1 (IGF-1)与胰岛素样生长因子 2 (IGF-2)在其细胞增殖、生长调控中发挥重要作用<sup>[15-16]</sup>。在抗氧化机制方面，凡纳滨对虾通过抗氧化系统维持体内氧化还原平衡，保护细胞免受自由基的损害。总抗氧化能力(total antioxygenic capacity, T-AOC)反映了机体内部非酶类抗氧化物质与抗氧化酶共同作用下的整体抗氧化水平<sup>[17]</sup>。超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)与过氧化氢酶(catalase, CAT)是抗氧化系统的第一道防线，通过协同作用将活性氧(reactive oxygen species, ROS)转化为水<sup>[18]</sup>。丙二醛(malondialdehyde, MDA)为脂质过氧化的产物，其含量可以间接反映机体细胞受到的氧化损伤程度<sup>[19]</sup>。在免疫机制方面，对虾依靠先天性免疫来抵御病原体的入侵。Drosal 与 Relish 分别是 Toll 通路和 IMD 通路中的转录因子，调节抗菌肽 Penaeidin、Crustin 等免疫相关基因的合成与表达，发挥快速有效清除病原微生物的作用<sup>[20]</sup>。而酚氧化酶原(prophenoloxidase, proPO)

在病原体入侵后被激活为酚氧化物酶(phenoloxidase, PO), 在免疫响应、伤口愈合及表皮硬化过程中等方面发挥重要作用<sup>[21]</sup>。然而, 关于患蓝体综合征对虾在上述各方面的综合研究仍较为缺乏。

虾青素是一种红色的非维生素 A 源类胡萝卜素, 具有强抗氧化活性, 可促进水产动物的着色与生长, 并增强其抗逆能力<sup>[22]</sup>。养殖实践表明, 通过投喂含类胡萝卜素(如微藻、虾青素等)的饲料可以有效管控对虾的蓝体综合征<sup>[23]</sup>。Zhang 等<sup>[24]</sup>发现, 投喂虾青素饲料减少了高密度养殖中蓝体凡纳滨对虾的出现。Zhao 等<sup>[25]</sup>发现, 凡纳滨对虾的生长性能随饲料中虾青素的添加量(0~126.94 mg/kg)的增加而提升, 其体色由淡蓝逐渐转为浅褐色。为探究虾青素对改善蓝体综合征的效应, 本团队的前期研究优化了虾青素投喂浓度, 发现 100 mg/kg 的添加水平显著改善了对虾的体色与生长状况<sup>[26]</sup>。在此基础上, 本研究通过控制虾青素供给构建凡纳滨对虾蓝体综合征模型, 综合分析对虾体色、不同组织结构、生长性能、消化与抗氧化生化指标、生长与免疫相关基因表达的变化, 结合虾青素的生理功能探讨其改善蓝体综合征的作用机制, 为该疾病的防治提供科学依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 实验饲料制备

实验制备了虾青素添加量为 0 mg/kg 的饲料作为对照组(CT), 并在此基础上制作了虾青素添加量为 100 mg/kg (虾青素组, AX)的饲料, 饲料配方和成分如表 1 所示。实验所使用的虾青素添加剂由广州巨元生化有限公司提供, 虾青素含量为 10%。将饲料原料磨碎后过 100 目筛, 干粉原料准确称重、混合均匀, 加入脂质成分和水并充分混合。使用单螺杆挤压机将均质混合物挤压成直径为 1.2 mm 的颗粒。颗粒隔水蒸煮 30 min, 55 °C 下干燥 3 h 后在-20 °C 冰柜中保存至使用。

### 1.2 实验对虾与养殖管理

本实验所用凡纳滨对虾 PL5 仔虾购自海兴农海洋生物科技有限公司。仔虾在池塘中暂养 20 d 后, 选择体重为 0.7 g 左右、大小均匀的健康幼虾进行分组。实验设 2 个处理组, 分别投喂虾

表 1 实验饲料配方及成分

Tab. 1 Formulation and composition of the experimental diets %

原料 ingredient	组别 group	
	CT	AX
鱼粉 fish meal	30	30
豆粕 soybean meal	20	20
花生麸 peanut meal	17	16.9
小麦粉 wheat flour	21.9	21.9
啤酒酵母 beer yeast	4	4
卵磷脂 lecithin	1	1
鱼油 fish oil	1	1
大豆油 soybean oil	1	1
磷脂 phospholipid	1.5	1.5
维生素预混料 vitamin premix <sup>a</sup>	1	1
矿物质预混料 mineral premix <sup>b</sup>	1	1
维生素 C vitamin C	0.1	0.1
氯化胆碱 choline chloride	0.5	0.5
虾青素添加剂 astaxanthin supplement <sup>c</sup>	0	0.1
总和 sum	100	100
饲料组分 proximate composition		
水分/% moisture	10.52	11.38
粗蛋白/% crude protein	43.71	42.06
粗脂肪/% crude lipid	6.23	5.89
灰分/% ash	8.74	9.63
虾青素/(mg/kg) astaxanthin	0	86.30

注: a. 维生素预混料(/kg 饲料), 每千克含视黄醇醋酸酯, 25 mg; 维生素 D3, 62.5 mg; 醋酸总酯, 750 mg; 甲萘醌, 25 mg; 维生素 B1, 2.5 mg; 核黄素, 10 mg; 泛酸钙, 50 mg; 盐酸吡哆醇, 7.5 mg; 维生素 B12, 25 mg; 烟酸, 25 mg; 叶酸, 2.5 mg; 生物素, 25 mg; 肌醇, 3990 mg; 纤维素, 5000 mg. b. 矿物质预混料(/kg 饲料), 每千克含 CaHPO<sub>4</sub>·2H<sub>2</sub>O, 557 mg; MgSO<sub>4</sub>·7H<sub>2</sub>O, 100 mg; FeC<sub>6</sub>H<sub>5</sub>O<sub>7</sub>·5H<sub>2</sub>O, 20 mg; KI, 8 mg; CuSO<sub>4</sub>·5H<sub>2</sub>O, 30 mg; ZnCl<sub>2</sub>, 200 mg; Na<sub>2</sub>SeO<sub>3</sub>·H<sub>2</sub>O, 0.4 mg; CoCl<sub>2</sub>·6H<sub>2</sub>O, 2.2 mg. c. 虾青素添加剂的虾青素含量为 10%.

Note: a. Vitamin mixture (/kg diet): retinyl acetate, 25 mg; cholecalciferol, 62.5 mg; all-rac-a-tocopheryl acetate, 750 mg; menadione, 25 mg; thiamin, 2.5 mg; riboflavin, 10 mg; d- calcium pantothenate, 50 mg; pyridoxine HCl, 7.5 mg; cyanocobalamin, 25 mg; niacin, 25 mg; folic acid, 2.5 mg; biotine, 25 mg; meso-inositol, 3990 mg; cellulose, 5000 mg. b. Mineral mix (/kg diet): CaHPO<sub>4</sub>·2H<sub>2</sub>O, 557 mg; MgSO<sub>4</sub>·7H<sub>2</sub>O, 100 mg; FeC<sub>6</sub>H<sub>5</sub>O<sub>7</sub>·5H<sub>2</sub>O, 20 mg; KI, 8 mg; CuSO<sub>4</sub>·5H<sub>2</sub>O, 30 mg; ZnCl<sub>2</sub>, 200 mg; Na<sub>2</sub>SeO<sub>3</sub>·H<sub>2</sub>O, 0.4 mg; CoCl<sub>2</sub>·6H<sub>2</sub>O 2.2 mg. c. The astaxanthin supplement contains 10% astaxanthin.

CT: 对照组; AX: 虾青素组。

青素添加量为 0 mg/kg 和 100 mg/kg 的饲料; 每组设 3 个平行, 每个平行的养殖体积为 50.23 m<sup>3</sup>, 放养仔虾 15000 尾。实验采用 3 套相同的循环水养殖系统, 每套系统的组成如图 2 所示, 每套系统

用于2个处理组的一对平行。每日投喂饲料4次(7:00、11:00、17:00、22:00), 初始投喂量按体重的5%计算。每次喂食前0.5 h关闭循环水处理设备。投喂后1.5 h, 根据对虾摄食情况调整下一次投喂量。循环水养殖系统每日定时排污1次, 排

污量与补水量为养殖水体的5%~10%。对虾养殖时长为60 d, 养殖期间, 水温24~30 °C, pH 7.39~8.34, 溶解氧6.53~7.64 mg/L, 盐度16.2~20.1, 总碱度140~200 mg/L, 亚硝酸盐0.04~4.0 mg/L, 氨氮0.09~4.67 mg/L。

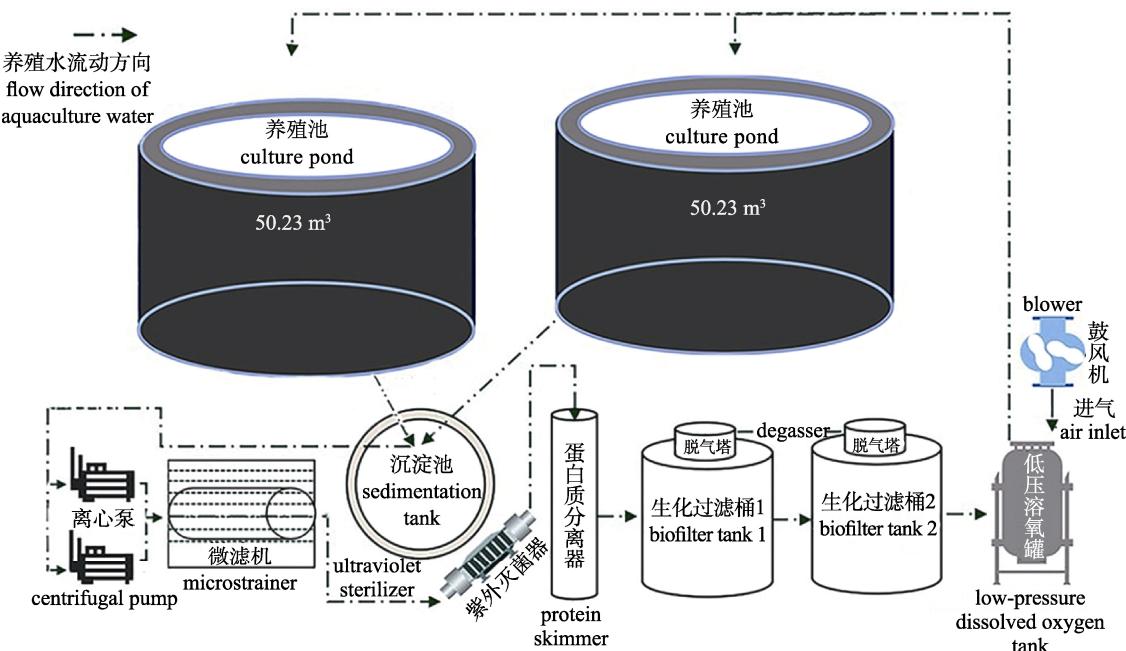


图2 循环水养殖系统示意图

养殖池底部排出水流入沉淀池, 再由离心泵泵入微滤机、紫外灭菌器、蛋白分离器、生化过滤桶、低压溶氧罐, 经过悬浮颗粒物去除、有机物降解, 增气回流至养殖池, 实现水体循环利用。

Fig. 2 Schematic diagram of the recirculating aquaculture system

The water discharged from the bottom of the culture pond flows into the sedimentation tank, then is pumped by a centrifugal pump through a microstrainer, UV sterilizer, protein skimmer, biofilter tanks, and low-pressure dissolved oxygen tank. After undergoing suspended solids removal, organic matter degradation, and oxygenation, the treated water is recirculated back to the culture pond, achieving closed-loop water reuse.

### 1.3 实验样品采集

养殖第30 d和第60 d, 每组分别取150尾对虾, 统计蓝体对虾的数量。养殖第1 d、第30 d和第60 d, 每组分别剖取10尾对虾的肝胰腺、甲壳和肌肉, 于液氮中冻存至虾青素含量测定。养殖第60 d, 每组分别取100尾对虾进行称重及体长测量; 每组分别取15尾对虾进行热处理前后对虾体表颜色参数的测定。每组分别剖取10尾对虾的肝胰腺、肌肉、肠道, 放入4%多聚甲醛溶液内固定保存, 48 h内进行组织切片制作。每组分别剖取18尾对虾的肝胰腺, 放入液氮罐中保存。其中, 9份肝胰腺用于消化酶活性和抗氧化生化指标测定, 9份肝胰腺用于生长和免疫相关基因的相对

表达量测定。

### 1.4 实验方法

**1.4.1 体表颜色参数与蓝体比率测定** 参考Zhao等<sup>[25]</sup>的方法, 用CR-400色差仪(Konica Minolta)测定对虾热处理前后的体表颜色参数( $L^*$ 、 $a^*$ 、 $b^*$ )。鲜活对虾置于-20 °C冰柜中冷冻3 min, 取出擦干后分别测定其热处理前头部、腹部、尾部的颜色参数, 并拍照记录。随后, 用双层蒸锅将下层的水加热至沸腾, 将对虾置于上层蒸煮1.5 min, 取出擦干后测定对虾热处理后体表各部位的颜色参数, 并拍照记录。 $L^*$ 值表示从纯黑色(0)到纯白色(100)的亮度变化,  $a^*$ 值表示从绿色(负数)到红色(正数)的色度变化,  $b^*$ 表示从蓝色(负数)到黄色

(正数)的色度变化。

分别统计对虾的取样数量(sample size, SS)、取样中的蓝体数量(number of blue-bodied shrimp, NBS)，计算对虾蓝体比率，公式如下：

$$\text{蓝体比率(blue body ratio, BBR, \%)} = 100\% \times \frac{\text{NBS}}{\text{SS}}$$

**1.4.2 虾青素含量测定** 肝胰腺的虾青素提取参考 Zhang 等<sup>[27]</sup>，采用氯仿-乙醇(1:1)萃取法。用 10% KOH-乙醇溶液调节试液 pH 至 10 左右，4 °C 避光皂化 12 h 后加入稀盐酸中和多余碱，于真空离心浓缩仪(CHRTST) 45 °C 浓缩至干。用 5 mL 甲醇溶解残渣，低温避光保存。甲壳、肌肉的虾青素提取参考 SC/T3053-2019<sup>[28]</sup>，采用二氯甲烷-甲醇溶液(1:1)萃取法。提取液在皂化、中和多余碱后，用二氯甲烷和纯水进行分液萃取，将下层有机溶液 45 °C 真空浓缩至干。用 5 mL 甲醇溶解残渣，低温避光保存。参考 Zhao 等<sup>[25]</sup>的方法，使用高效液相色谱(HPLC)法检测、计算样品的虾青素浓度。

**1.4.3 组织切片制作与观察** 从固定液中分别取出肝胰腺、肌肉、肠道组织，修整。依次用酒精、二甲苯处理，石蜡包埋，切片(4~5 μm 厚)，苏木精-伊红(H&E)染色，并用荧光倒置显微镜观察组织形态，拍照。所得照片中肌肉肌纤维参数、肠道皱襞参数用软件 Image J 1.52a 测量，随机取 4 组测量数据，取平均值。

**1.4.4 生长性能测定** 分别统计对虾的初始体长(initial body length, IBL)、终末体长(final body length, FBL)、初始体重(initial body weight, IBW)、终末体重(final body weight, FBW)、养殖时长(cultivation duration, CD)，并计算增长率(length gain rate, LGR)，增重率(weight gain rate, WGR)，特定生长率(specific growth rate, SGR)，公式如下：

$$\text{增长率(LGR, \%)} = (\text{FBL} - \text{IBL}) / \text{IBL} \times 100\%$$

$$\text{增重率(WGR, \%)} = (\text{FBW} - \text{IBW}) / \text{IBW} \times 100\%$$

$$\text{特定生长率(SGR, \%)} = [\ln(\text{FBW}) - \ln(\text{IBW})] \times 100\% / \text{CD}$$

**1.4.5 消化酶活性与抗氧化生化指标测定** 肝胰腺解冻后，按重量(g)：体积(mL)=1:4 的比例，加入 4 °C 预冷的生理盐水，低温匀浆后 2500 rpm/min 离心 10 min，获得 20% 的组织原液，待测。消化酶，包括 AMS、LPS、TPS 活性的测定；抗氧化

生化指标，包括 T-AOC、SOD 与 CAT 活性、MDA 含量的测定，均参照南京建成生物工程研究所生产的试剂盒说明书进行。

#### 1.4.6 生长与免疫相关基因的相对表达量测定

生长与免疫相关基因，内参基因的引物序列如表 2 所示。引物合成由上海生工生物工程有限公司完成。使用 TRIzol 试剂提取对虾肝胰腺的总 RNA，使用 HiScript III RT SuperMix for qPCR (+gDNA wiper) (Vazyme) 试剂盒反转录为 cDNA。按照 ChamQ SYBR Color qPCR Master Mix (Vazyme) 试剂盒说明书配制实验样本体系，在 LightCycler 480 II (Roche) 上进行定量检测。检测程序设置如下：(1) 预变性，95 °C, 3 min；(2) PCR 扩增，95 °C, 10 s; 58 °C, 20 s; 72 °C, 20 s; 45 个循环；(3) 熔解，95 °C, 5 s; 65 °C, 1 min; 97 °C 连续检测(升温速率: 0.11 °C/s)；(4) 降温，40 °C, 10 s。扩增结束后，目的基因的相对表达量采用  $2^{-\Delta\Delta C_t}$  法计算。

#### 1.5 统计分析

数据以平均值±标准差( $\bar{x} \pm SD$ )表示，用 IBM SPSS Statistics 25.0 软件中的双尾 t 检验进行差异显著性分析，以  $P < 0.05$  为差异显著。

### 2 结果与分析

#### 2.1 蓝体综合征确定

凡纳滨对虾热处理前后的色度值如表 3 所示，体色照片见图 3。CT 组对虾腹部、尾部热处理前后的  $L^*$  值均高于 AX 组，体表颜色偏向白色。热处理前，CT 组活体对虾头部、腹部、尾部的  $a^*$ 、 $b^*$  值均为负值，体表颜色偏向绿色、蓝色，整体呈现蓝灰色(图 3a)。而 AX 组活体对虾腹部和尾部的  $a^*$ 、 $b^*$  值均为正值，且显著大于 CT 组( $P < 0.05$ )，体表颜色偏向红色、黄色，整体呈现浅褐色(图 3b)。热处理后，CT 组对虾腹部、尾部的  $b^*$  值均为正值，显著高于 AX 组( $P < 0.05$ )，体表呈现橙黄色(图 3c)。而 AX 组对虾三个部位的  $a^*$  值均为正值，显著高于 CT 组( $P < 0.05$ )，体表呈现鲜红色(图 3d)。限制虾青素供给会导致凡纳滨对虾出现体色变蓝的现象，表现出蓝体综合征的典型特征。而外源供给虾青素显著改善了对虾的体色，使其呈现红色。

表 2 凡纳滨对虾生长与免疫相关基因的实时荧光定量 PCR 引物序列

Tab. 2 Real-time quantitative PCR primers for growth and immune related genes of *Litopenaeus vannamei*

基因 gene	引物序列(5'-3') primer sequences (5'-3')	序列号 GeneBank access. no
生长相关基因 growth-related genes		
<i>igf-1</i>	Forward: TCCCTTGCCTCCTGGTCT Reverse: CGCACTTTACCATCTCGTCACA	KP420228
<i>igf-2</i>	Forward: CTCTGTACAGTCAGCCCCAGC Reverse: CACACCCAGTCAGTCCCAAG	XM02739466
免疫相关基因 immune-related genes		
<i>crustin</i>	Forward: ACGAGGCAACCATGAAGG Reverse: AACCAACCACCAACACCTAC	AY488497
<i>penaeidin 3a</i>	Forward: CACCCCTCGTGAGACCTTG Reverse: AATATCCCCTTCCCACGTGAC	Y14926
<i>proPO</i>	Forward: CGGTGACAAAGTTCCCTCTC Reverse: GCAGGTGCGCCGTAGTAAG	AY723296.1
<i>relish</i>	Forward: CTACATTCTGCCCTTGACTCTGG Reverse: GGCTGGCAAGTCGTTCTCG	FJ592176
<i>drosal</i>	Forward: AACGTGATGTTGAAGATGCCCT Reverse: CAATACTCTGGCTGGTTACGAT	DQ923424
内参基因 reference gene		
<i>β-actin</i>	Forward: TCCGGAGGCACCACTATGTA Reverse: ACTCTAACATTACTCCGAGCGT	AF300705

表 3 虾青素对凡纳滨对虾热处理前后色度值的影响

Tab. 3 Effects of astaxanthin on chroma value of *Litopenaeus vannamei* before and after heat treatment*n*=15,  $\bar{x} \pm SD$ 

部位 section	色度值 chroma value	组别 group		部位 section	色度值 chroma value	组别 group	
		CT	AX			CT	AX
热处理前 before heat treatment							
头部 head	<i>L</i> *	27.21±3.08	29.39±0.99	头部 head	<i>L</i> *	59.95±5.20	59.05±2.86
	<i>a</i> *	-2.33±0.77 <sup>b</sup>	-0.87±0.15 <sup>a</sup>		<i>a</i> *	14.66±1.96 <sup>b</sup>	22.25±2.51 <sup>a</sup>
	<i>b</i> *	-3.43±0.98 <sup>b</sup>	4.53±0.30 <sup>a</sup>		<i>b</i> *	35.56±3.42	32.99±5.65
腹部 abdomen	<i>L</i> *	33.18±3.44	32.94±0.51	腹部 abdomen	<i>L</i> *	68.87±2.69 <sup>a</sup>	59.82±3.99 <sup>b</sup>
	<i>a</i> *	-2.56±0.66 <sup>b</sup>	1.24±0.24 <sup>a</sup>		<i>a</i> *	13.74±1.70 <sup>b</sup>	23.49±2.58 <sup>a</sup>
	<i>b</i> *	-5.53±1.81 <sup>b</sup>	5.39±0.38 <sup>a</sup>		<i>b</i> *	33.43±2.91 <sup>a</sup>	30.54±2.71 <sup>b</sup>
尾部 tail	<i>L</i> *	40.50±5.03	37.80±1.88	尾部 tail	<i>L</i> *	66.08±2.10 <sup>a</sup>	61.85±2.07 <sup>b</sup>
	<i>a</i> *	-2.41±0.91 <sup>b</sup>	1.74±0.18 <sup>a</sup>		<i>a</i> *	14.05±1.72 <sup>b</sup>	22.14±1.74 <sup>a</sup>
	<i>b</i> *	-3.51±1.44 <sup>b</sup>	7.29±0.41 <sup>a</sup>		<i>b</i> *	30.57±2.96 <sup>a</sup>	27.50±2.59 <sup>b</sup>

注: CT: 对照组; AX: 虾青素组。同一行不同小写字母表示组间差异显著(*P*<0.05)。Note: CT: control group; AX: astaxanthin group. Different lowercase letters in the same line indicate significant difference between groups (*P*<0.05).

如表 4 所示, 养殖期间, CT 组的对虾蓝体比率由 30 d 的 46.67% 上升至 60 d 的 76.00%, 而 AX 组在实验结束时的对虾蓝体比率仅为 8.67%。外源供给虾青素有效减少了对虾蓝体综合征的发生。

## 2.2 虾青素含量变化

如图 4 所示, CT 组的肝胰腺虾青素含量在 1~60 d 期间下降了 47.06% (图 4a), 而 AX 组增加了 68.46%, 在 60 d 时为 CT 组的 3.18 倍 (*P*<0.05)。CT 组与 AX 组的甲壳虾青素含量在 1~60 d 期间



图3 虾青素对凡纳滨对虾热处理前后体色的影响

a. CT组热处理前的对虾; b. CT组热处理后的对虾; c. AX组热处理前的对虾;  
d. AX组热处理后的对虾. CT组: 对照组; AX组: 虾青素组.

Fig. 3 Effects of astaxanthin on body color of *Litopenaeus vannamei* before and after heat treatment  
a. Shrimp from the CT group before heat treatment; b. Shrimp from the CT group after heat treatment;  
c. Shrimp from the AX group before heat treatment; d. Shrimp from the AX group after heat treatment.  
CT group: control group; AX group: astaxanthin group.

表4 虾青素对凡纳滨对虾蓝体比率的影响

Tab. 4 Effects of astaxanthin on blue body ratio of *Litopenaeus vannamei*

参数 parameter	组别 group	
	CT	AX
<b>30 d</b>		
取样数量 sample size	150	150
蓝体数量 number of blue-bodied shrimp	70	18
蓝体比率/% blue body ratio	46.67%	12.00%
<b>60 d</b>		
取样数量 sample size	150	150
蓝体数量 number of blue-bodied shrimp	114	13
蓝体比率/% blue body ratio	76.00%	8.67%

注: CT: 对照组; AX: 虾青素组.

Note: CT: control group; AX: astaxanthin group.

分别增加了 221.29%、546.70% (图 4b), 但 AX 组为 CT 组的 2.01 倍( $P<0.05$ )。CT 组与 AX 组的肌肉虾青素含量在 1~60 d 期间分别降低了 67.33%、85.42% (图 4c), 但 CT 组 60 d 时的虾青素含量较 30 d 时增加 261.80%, 为 AX 组的 2.24 倍( $P<0.05$ )。在 1~60 d 期间, CT 组肝胰腺减少的虾青素含量是甲壳与肌肉虾青素增加总量的 1.25 倍。综合三个组织的总虾青素含量来看(图 4d), CT 组在 1~30 d 期间下降了 21.51%, 在 30~60 d 期间趋于平稳。而 AX 组在 1~60 d 期间增加了 95.17%, 60 d 时总虾青素含量为 CT 组的 2.49 倍( $P<0.05$ )。外源供给虾青素可以促进其在凡纳滨对虾体内的沉积, 弥补蓝体综合征引起的虾青素损耗。

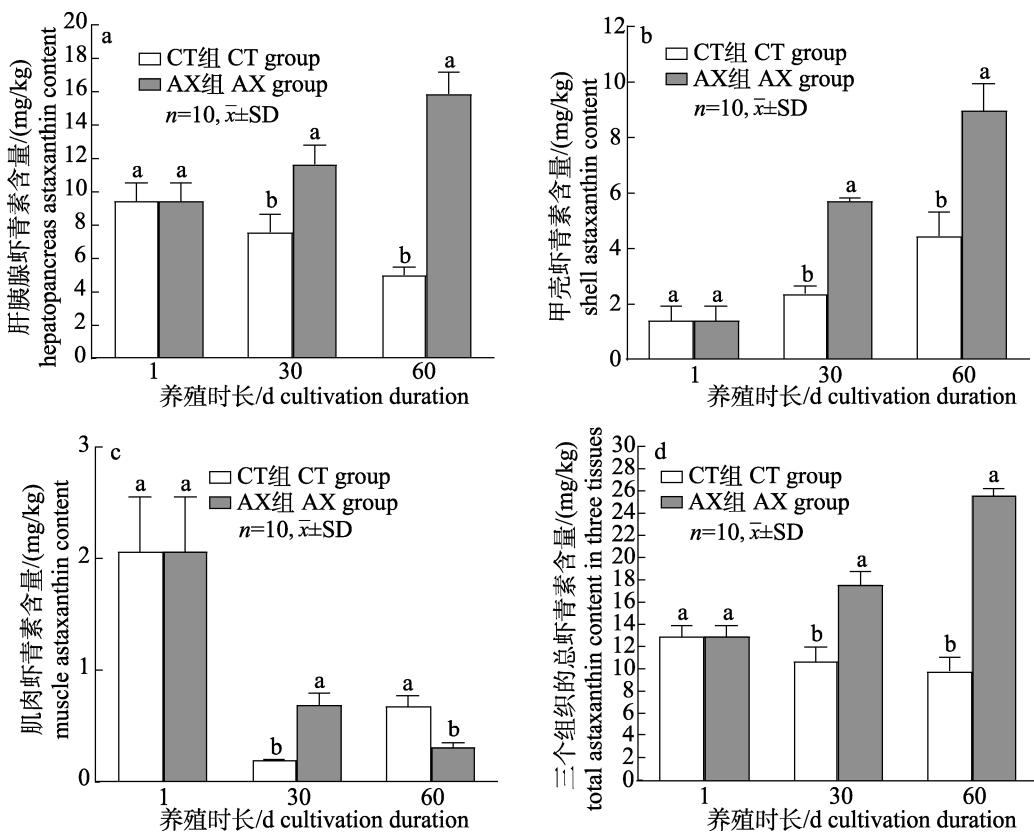


图4 凡纳滨对虾肝胰腺、甲壳、肌肉组织的虾青素含量变化

a. 肝胰腺的虾青素含量变化; b. 甲壳的虾青素含量变化; c. 肌肉的虾青素含量变化; d. 三个组织的总虾青素含量变化.

CT组: 对照组; AX组: 虾青素组. 各柱形图上方不同小写字母表示组间差异显著( $P<0.05$ ).

Fig. 4 Changes in astaxanthin content of the hepatopancreas, shell and muscle tissues of *Litopenaeus vannamei*

a. Changes in astaxanthin content in the hepatopancreas; b. Changes in astaxanthin content in the shell; c. Changes in astaxanthin content in the muscle; d. Changes in total astaxanthin content of three tissues. CT group: control group; AX group: astaxanthin group. Different lowercase letters on the columns of each panel indicate significant difference between groups ( $P<0.05$ ).

### 2.3 组织学特征

如图5所示, CT组的肝胰腺细胞出现基膜破损, 星状体管腔萎缩、变形(图5a)。而AX组的肝胰腺细胞排列致密, 星状体管腔规则, B细胞数量增多(图5b)。蓝体综合征导致凡纳滨对虾肝胰腺结构受损, 而外源供给虾青素能够维护其正常结构, 并促进B细胞增殖。

如图6所示, CT组的肌纤维呈小片状, 结构疏松, 细胞核多散落于肌纤维间隙(图6a)。而AX组的肌纤维排列密集, 细胞核分布均匀(图6b)。AX组的肌纤维直径大小(图6c)较CT组显著降低( $P<0.05$ ), 但肌纤维密度(图6d)与肌纤维面积占比(图6e)分别为CT组的1.37倍、1.27倍, 均显著高于CT组( $P<0.05$ )。蓝体综合征导致凡纳滨对虾肌肉结构受损, 而外源供给虾青素可维持肌纤

维的紧密排列, 改善肌肉品质。

如图7所示, CT组肠道组织切片观察到基底膜与单层柱状上皮细胞剥离, 单层柱状上皮细胞间连接松散、断裂的损伤特征(图7a)。而AX组肠道黏膜的上皮细胞排列整齐, 绒毛密集(图7b), 肠道肌层厚度、皱襞高度、皱襞宽度(图7c)分别为CT组的1.22倍、1.69倍、1.20倍, 均显著高于CT组( $P<0.05$ )。蓝体综合征导致凡纳滨对虾肠道结构受损, 而外源供给虾青素可保护其结构完整性, 并提高消化吸收面积。

### 2.4 生长性能

如表5所示, 与CT组相比, AX组的增长率、增重率、特定生长率分别提高36.40%、31.89%、9.72%( $P<0.05$ )。外源供给虾青素能够显著提高凡纳滨对虾的生长性能, 改善蓝体综合征引起的生长抑制。

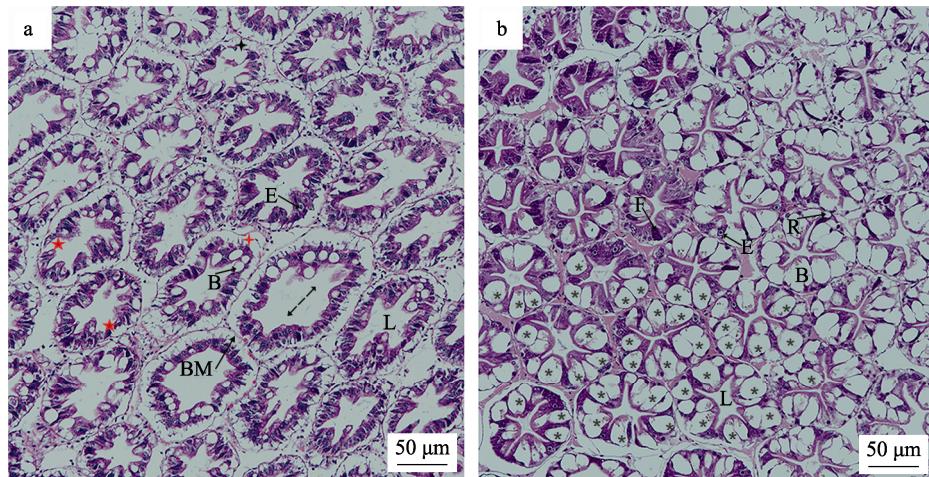


图5 虾青素对凡纳滨对虾肝胰腺组织结构的影响

a. CT组对虾肝胰腺横切图; b. AX组对虾肝胰腺横切图。B: B细胞; R: R细胞; F: F细胞; E: E细胞; BM: 基膜; L: 管腔。▲表示肝小管萎缩变形, ★表示基膜破缺, †表示管腔增大及裂解, \*表示B细胞数量增多。CT组: 对照组; AX组: 虾青素组。

Fig. 5 Effects of astaxanthin on hepatopancreatic tissue structure of *Litopenaeus vannamei*

a. Transverse section of the hepatopancreas from shrimp in the CT group; b. Transverse section of the hepatopancreas from shrimp in the AX group. B: blasenzellen; R: restzellen; F: fibrenzellen; E: embryonalzellen; BM: basement membrane; L: lumen. ▲ shows hepatic tubular atrophy deformation; ★ shows basement membrane damage; † shows lumen enlargement and cracking; and \* represents a significant increase in the number of B cells. CT group: control group; AX group: astaxanthin group.

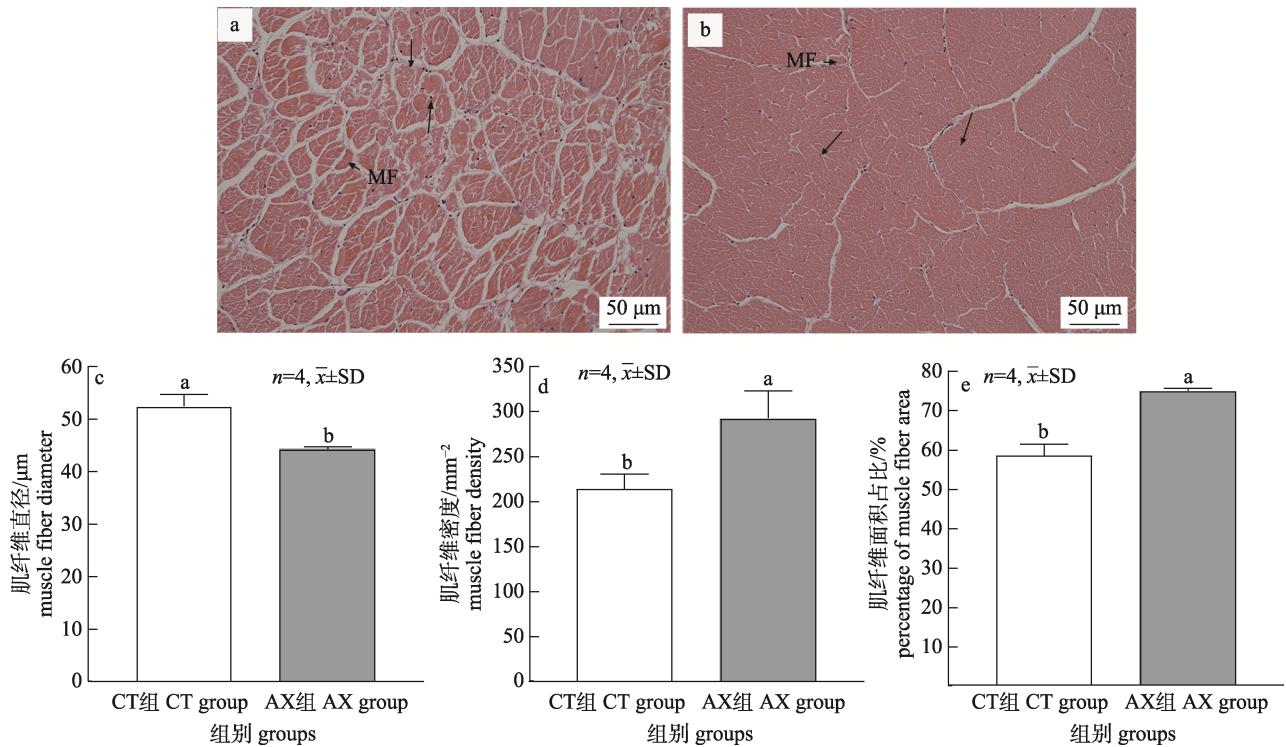


图6 虾青素对凡纳滨对虾肌肉组织结构的影响

a. CT组对虾肌肉横切图; b. AX组对虾肌肉横切图; c. 肌纤维直径( $\mu\text{m}$ ); d. 肌纤维密度( $\text{mm}^{-2}$ ); e. 肌纤维面积占比(%). MF: 肌纤维; †指向细胞核。CT组: 对照组; AX组: 虾青素组。各柱形图上方不同小写字母表示组间差异显著( $P<0.05$ )。

Fig. 6 Effects of astaxanthin on muscle tissue structure of *Litopenaeus vannamei*

a. Transverse section of the muscle from shrimp in the CT group; b. Transverse section of the muscle from shrimp in the AX group; c. Muscle fiber diameter ( $\mu\text{m}$ ); d. Muscle fiber density ( $\text{mm}^{-2}$ ); e. Percentage of muscle fiber area (%). MF: muscle fiber; † points to the nucleus. CT group: control group; AX group: astaxanthin group. Different lowercase letters on the columns of each panel indicate significant difference between groups ( $P<0.05$ ).

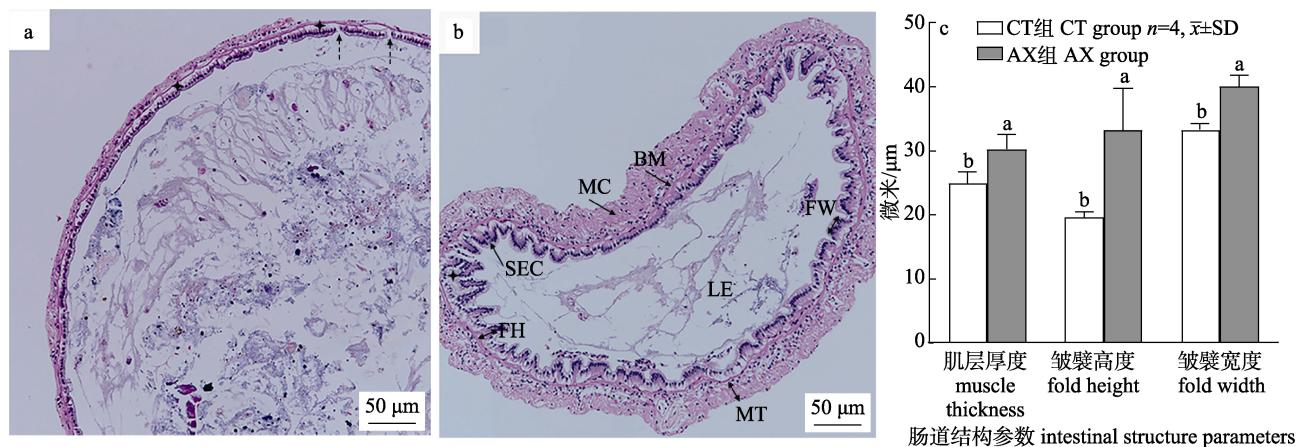


图 7 虾青素对凡纳滨对虾肠道组织结构的影响

a. CT 组对虾肠道横切图; b. AX 组对虾肠道横切图; c. 对虾肠道肌层厚度、皱襞高度、皱襞宽度(μm). ↑表示单层柱状上皮细胞间连接松散或断裂, + 表示单层柱状上皮细胞脱离基底膜。MC: 肠壁肌层; BM: 基底膜; SEC: 单层柱状上皮细胞; LE: 管腔; MT: 肌层厚度; FH: 皱襞高度; FW: 皱襞宽度。CT 组: 对照组; AX 组: 虾青素组。柱形图上方不同小写字母表示组间差异显著( $P<0.05$ )。

Fig. 7 Effects of astaxanthin on intestinal tissue structure of *Litopenaeus vannamei*

a. Transverse section of the intestine from shrimp in the CT group; b. Transverse section of the intestine from shrimp in the AX group; c. Intestine muscle thickness, fold height, and fold width of shrimp (μm). ↑ shows the simple columnar epithelium connections were loose or broken, and + indicates the single columnar epithelial cells detached from the basement membrane. MC: muscular layer; BM: basement membrane; SEC: single columnar epithelial cells; LE: lumen; MT: muscle thickness; FH: fold height; FW: fold width. CT group: control group; AX group: astaxanthin group. Different lowercase letters on the columns of each panel indicate significant difference between groups ( $P<0.05$ ).

表 5 虾青素对凡纳滨对虾生长性能的影响

Tab. 5 Effects of astaxanthin on growth performance of *Litopenaeus vannamei* $n = 100, \bar{x} \pm SD$ 

生长指标 growth indicator	组别 group	
	CT	AX
初始体长/cm initial body length	3.68±0.26	3.60±0.15
终末体长/cm final body length	6.94±0.51 <sup>b</sup>	7.98±0.49 <sup>a</sup>
初始体重/g initial body weight	0.79±0.18	0.75±0.11
终末体重/g final body weight	5.48±1.29 <sup>b</sup>	6.23±1.17 <sup>a</sup>
增长率/% length gain rate	88.48±13.87 <sup>b</sup>	120.69±13.75 <sup>a</sup>
增重率/% weight gain rate	539.90±163.45 <sup>b</sup>	712.08±151.49 <sup>a</sup>
特定生长率/(%/d) specific growth rate	3.19±0.36 <sup>b</sup>	3.50±0.31 <sup>a</sup>

注: CT: 对照组; AX: 虾青素组。同一行不同小写字母表示组间差异显著( $P<0.05$ )。

Note: CT: control group; AX: astaxanthin group. Different lowercase letters in the same line indicate significant difference between groups ( $P<0.05$ )。

## 2.5 消化酶活性

如表 6 所示, 与 CT 组相比, AX 组的 AMS、LPS、TPS 活性分别提高 16.99%、33.44%、19.68% ( $P<0.05$ )。外源供给虾青素能够显著提高凡纳滨对虾的消化酶活性, 改善蓝体综合征引起的消化能力下降。

表 6 虾青素对凡纳滨对虾消化酶活性的影响

Tab. 6 Effects of astaxanthin on digestive enzymes of *Litopenaeus vannamei* $n = 9, \bar{x} \pm SD$ 

消化酶 digestive enzyme	组别 group	
	CT	AX
AMS/(U/mg prot)	133.09±1.47 <sup>b</sup>	155.70±1.32 <sup>a</sup>
LPS/(g prot/L)	2.90±0.39 <sup>b</sup>	3.87±0.45 <sup>a</sup>
TPS/(U/mg prot)	2236.21±19.40 <sup>b</sup>	2676.24±63.61 <sup>a</sup>

注: CT: 对照组; AX: 虾青素组。同一行不同小写字母表示组间差异显著( $P<0.05$ )。

Note: CT: control group; AX: astaxanthin group. Different lowercase letters in the same line indicate significant difference between groups ( $P<0.05$ )。

## 2.6 生长相关基因表达

如图 8 所示, AX 组的 *igf-1* 与 *igf-2* 的相对基因表达量分别为 CT 组的 7.18 倍、1.75 倍, 均显著高于 CT 组( $P<0.05$ )。外源供给虾青素能够显著上调凡纳滨对虾生长相关基因的表达水平, 改善蓝体综合征引起的生长调节功能抑制。

## 2.7 免疫相关基因表达

如图 9 所示, 与 CT 组相比, AX 组的免疫相关基因 *crustin*、*penaeidin 3a*、*proPO* 和 *relish* 的相对基因表达量均显著增加( $P<0.05$ )。其中, AX 组

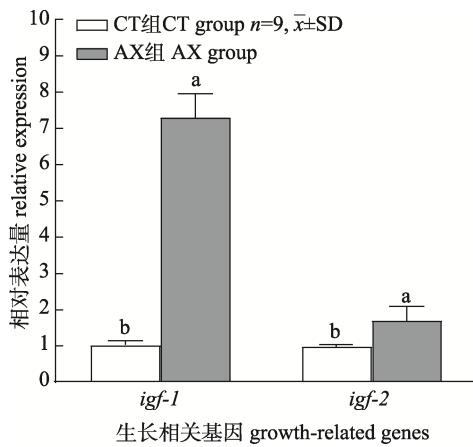


图8 虾青素对凡纳滨对虾生长相关基因相对表达量的影响

CT组：对照组；AX组：虾青素组。柱形图上方不同小写字母表示组间差异显著( $P<0.05$ )。

Fig. 8 Effects of astaxanthin on relative expression of growth-related genes in *Litopenaeus vannamei*  
CT group: control group; AX group: astaxanthin group.  
Different lowercase letters on the columns of each panel indicate significant difference between groups ( $P<0.05$ ).

的 *penaeidin 3a*、*proPO* 相对基因表达量较 CT 组分别提高 7.67 倍、2.69 倍。AX 组的 *drosal* 相对基因表达量虽高于 CT 组，但两者间不存在显著性差异( $P>0.05$ )。外源供给虾青素能够显著上调凡纳滨对虾免疫相关基因的表达水平，增强其免疫响应能力，从而改善蓝体综合征引起的免疫功能抑制。

## 2.8 抗氧化生化指标

如表 7 所示，与 CT 组相比，AX 组的 T-AOC、SOD 与 CAT 的活性分别提高了 18.9%、26.6%、33.3% ( $P<0.05$ )。与 CT 组相比，虾青素显著降低

表 7 虾青素对凡纳滨对虾抗氧化生化指标的影响  
Tab. 7 Effects of astaxanthin on antioxidant biochemical indices of *Litopenaeus vannamei*

抗氧化生化指标 antioxidant biochemical indicator	$n=9, \bar{x} \pm SD$		
	组别 group	CT	AX
T-AOC/(U/mg prot)		3.44±0.04 <sup>b</sup>	4.09±0.05 <sup>a</sup>
SOD 活性/(U/mg prot) SOD activity		4.47±0.14 <sup>b</sup>	5.66±0.30 <sup>a</sup>
CAT 活性/(U/mg prot) CAT activity		0.63±0.04 <sup>b</sup>	0.84±0.01 <sup>a</sup>
MDA 含量/(nmol/mg prot) MDA content		0.69±0.02 <sup>a</sup>	0.51±0.07 <sup>b</sup>

注：CT：对照组；AX：虾青素组。同一行不同小写字母表示组间差异显著( $P<0.05$ )。

Note: CT: control group; AX: astaxanthin group. Different lowercase letters in the same line indicate significant difference between groups ( $P<0.05$ ).

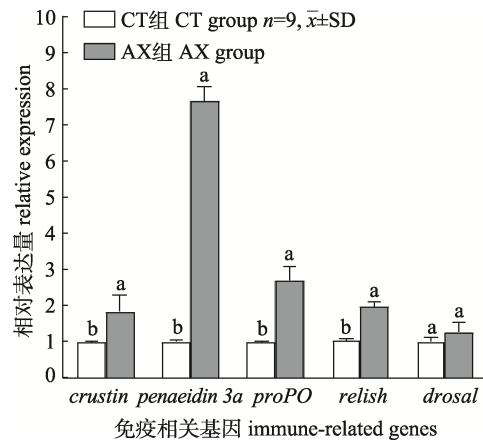


图9 虾青素对凡纳滨对虾免疫相关基因相对表达量的影响

CT组：对照组；AX组：虾青素组。柱形图上方不同小写字母表示组间差异显著( $P<0.05$ )。

Fig. 9 Effects of astaxanthin on relative expression of immune-related genes in *Litopenaeus vannamei*  
CT group: control group; AX group: astaxanthin group.  
Different lowercase letters on the columns of each panel indicate significant difference between groups ( $P<0.05$ ).

了 AX 组的 MDA 含量( $P<0.05$ )。外源供给虾青素能够显著提高凡纳滨对虾的总抗氧化能力和抗氧化酶活性，减少脂质过氧化产物的积累，从而改善蓝体综合征引起的抗氧化功能抑制。

## 3 讨论

### 3.1 凡纳滨对虾蓝体综合征的成因

对虾在机体虾青素含量过低时会出现蓝体现象，这是蓝体综合征的典型症状<sup>[1,4]</sup>。以往的研究并未深入探讨虾青素与对虾蓝体现象的关系。在凡纳滨对虾体内，红色的游离型、酯化型虾青素主要分布于肝胰腺、甲壳等组织<sup>[29]</sup>；蓝色的虾青素-甲壳蓝蛋白复合物( $\beta$ -crustacyanin)主要分布于甲壳和皮下组织<sup>[30-31]</sup>。研究表明，甲壳类动物体内的虾青素在着色与抗氧化功能之间进行动态分配，优先用于机体的抗氧化防御。在盐度胁迫下，凡纳滨对虾消耗虾壳和肝胰腺中虾青素以提高其 T-AOC，导致体色大幅减弱<sup>[32]</sup>。中华绒螯蟹(*Eriocheir sinensis*)在氧化胁迫下优先利用类胡萝卜素清除自由基，导致肝胰腺色素流失和颜色变淡<sup>[33]</sup>。本研究中，CT 组通过限制虾青素供给的方式诱导出了蓝体凡纳滨对虾，在斑节对虾中<sup>[9]</sup>也有类似报

道。CT组对虾肝胰腺、甲壳和肌肉的总虾青素含量在养殖期间下降了21.51%，同时其体表头部、腹部及尾部呈现异常的蓝色。相比之下，AX组对虾的总虾青素含量增加了95.17%，全身各部位为正常的浅褐色。结果表明，限制虾青素供给导致凡纳滨对虾体内虾青素储量减少，从而引发蓝体现象。而外源虾青素供给能够促进其在凡纳滨对虾体内的沉积，使对虾体色趋于红色，这与Zhang等<sup>[24]</sup>，Song等<sup>[34]</sup>的研究结果相符。实验结束时，与AX组相比，CT组的T-AOC显著降低。这进一步说明，在虾青素摄入不足的情况下，凡纳滨对虾利用体内储存的游离型和酯化型虾青素参与抗氧化活动，导致体表红色减淡，呈现虾青素-甲壳蓝蛋白复合物的蓝色。而当机体产生过量自由基且无法及时清除时，会产生氧化损伤，破坏细胞的结构和功能，导致抗氧化系统的部分甚至全部功能丧失<sup>[35]</sup>。随着蓝体凡纳滨对虾体内虾青素的持续消耗，其清除自由基的能力逐渐减弱，从而引起整体抗氧化水平的下降。

凡纳滨对虾可通过调控体内酯化虾青素的水解，提高游离虾青素水平，使其与脂蛋白结合后通过血液运输至各组织，以维持细胞的正常功能<sup>[36-37]</sup>。Chen等<sup>[38]</sup>研究发现，喂食β-胡萝卜素显著上调了小龙虾(*Procambarus clarkii*)体内与虾青素合成和转化相关基因(*PcASTA*)的表达水平，从而提高甲壳与肝胰腺等组织中的虾青素含量，加深小龙虾的红壳色泽。本研究中，CT组肝胰腺减少的虾青素含量是甲壳与肌肉虾青素增加总量的1.25倍，表明限制虾青素供给促使蓝体凡纳滨对虾肝胰腺中的酯化型虾青素水解，并转运至甲壳与肌肉发挥作用。其中，甲壳中虾青素含量的增加可能与凡纳滨对虾的周期性蜕壳有关。虾青素与甲壳蓝蛋白(Crustacyanin)形成的复合物会逐渐转移至表皮，参与外骨骼硬化堆积<sup>[39-41]</sup>。而肌肉中虾青素含量的增加与其抗氧化作用有关，即虾青素被用于清除肌肉细胞中大量线粒体代谢产生的自由基，抑制脂质过氧化物的累积与细胞损伤<sup>[42]</sup>。养殖期间，AX组肝胰腺与甲壳的虾青素含量分别增加68.46%、546.70%，对虾蓝体比率为8.67%，低于CT组的76.00%。结果表明，外源供给虾青素能够

满足凡纳滨对虾在蜕壳与肌肉生长过程中的虾青素损耗，降低蓝体综合征的发病几率。外源供给虾青素可能通过促进凡纳滨对虾虾青素合成与转化相关基因的表达，增强对虾肝胰腺与甲壳的虾青素沉积，但相关基因的分子调控机制仍需通过转录组学进一步研究。

综上，在虾青素摄入不足的情况下，凡纳滨对虾通过持续消耗体内储存的虾青素以维持抗氧化功能，导致体色变蓝及总抗氧化能力下降，进而引发蓝体综合征。外源供给虾青素能够满足凡纳滨对虾的抗氧化防御需求，并促进虾青素在体内沉积和着色，降低该综合征的发生风险。

### 3.2 虾青素保护凡纳滨对虾肝胰腺、肌肉、肠道组织的结构

研究表明，虾青素通过减轻凡纳滨对虾肝胰腺中的脂质过氧化程度，从而维持肝胰腺细胞的良好性状<sup>[43]</sup>。本研究中，CT组的肝胰腺细胞呈现萎缩、变形的特征，与Huang等<sup>[44]</sup>的研究结果相似，后者发现限制虾青素补充的斑节对虾肝胰腺也出现了类似病变。相应地，CT组的肝胰腺MDA含量较AX组显著升高。结果表明，限制虾青素供给导致蓝体凡纳滨对虾肝胰腺的脂质过氧化水平升高，进而引发氧化损伤。而AX组的肝胰腺细胞形状规则且结构完整，且B细胞数量增多。这表明外源供给虾青素可以保护凡纳滨对虾肝胰腺细胞的结构，并对其消化吸收功能有促进作用，在红螯螯虾(*Cherax quadricarinatus*)<sup>[45]</sup>中也有类似报道。

氧化应激引起的生物膜脂质过氧化与蛋白质降解会损伤肌纤维结构完整性，进而干扰肌肉的收缩功能<sup>[46]</sup>。机制研究显示，虾青素能够清除过量自由基，抑制氧化应激引起的动物成肌细胞凋亡及肌肉蛋白水解，促进肌肉健康<sup>[47]</sup>。本研究发现CT组的肌纤维结构松散、细胞核散乱分布，表明限制虾青素供给导致蓝体凡纳滨对虾的肌肉组织出现明显的肌纤维损伤。而AX组的肌纤维紧密排列，具有较小的肌纤维直径和较高的肌纤维密度，表明外源供给虾青素有助于凡纳滨对虾维持正常的肌肉结构，从而提升其肌肉质量。

虾青素可通过降低氧化应激水平、增加肠道

形态结构完整性、刺激杯状细胞生长和黏膜分泌,从而有效阻止肠道黏膜损伤<sup>[48]</sup>。本研究中, CT 组的肠道黏膜表现出上皮细胞连接松散、脱落等病理特征,表明限制虾青素供给导致蓝体凡纳滨对虾肠道抗氧化功能失调,进而引发组织结构损伤。而 AX 组的肠道结构完整,肠道皱襞高度、皱襞宽度、肌层厚度较 CT 组均显著增加。这与 Eldessouki 等<sup>[49]</sup>、Fang 等<sup>[50]</sup>的研究结果一致,即外源供给虾青素能够增强凡纳滨对虾肠道的组织结构,提高其消化吸收面积与营养物质转运能力。

### 3.3 虾青素促进凡纳滨对虾的生长

虾青素能够增强水产动物的消化酶活性,从而提升饲料和蛋白质利用效率<sup>[51]</sup>。此外,虾青素可以激活凡纳滨对虾肝胰腺代谢相关途径,包括核苷酸合成、脂质代谢以及蛋白质合成等<sup>[52]</sup>,并通过促进脂质代谢供能<sup>[53]</sup>,使更多的蛋白质和能量被分配用于机体的生长与发育。Khieokhajonkhet 等<sup>[54]</sup>的研究表明,类胡萝卜素显著上调了生长调节相关基因 *igf-1* 和 *igf-2* 的表达,使金鱼(*Carassius auratus*)的生长性能提高。以往关于蓝体综合征对凡纳滨对虾生长影响的研究主要关注生长性能指标,而未结合对虾消化能力及生长相关基因表达的综合评估。本研究中,CT 组的 AMS、LPS、TPS 活性、*igf-1* 与 *igf-2* 基因表达量较 AX 组均显著降低。相应地,CT 组的增重率与特定生长率较 AX 组均显著降低。结果表明,限制虾青素供给抑制了蓝体凡纳滨对虾消化酶的分泌与生长相关基因的表达,导致其代谢功能紊乱,从而降低对虾的生长性能。而外源供给虾青素提高了 AX 组的消化酶活性与生长性能。这与李娟<sup>[55]</sup>的研究结果一致,即虾青素能够有效增强凡纳滨对虾的消化吸收能力,从而促进对虾生长。

### 3.4 虾青素增强凡纳滨对虾的免疫能力

Liang 等<sup>[1]</sup>研究发现,蓝体综合征显著降低了凡纳滨对虾抗菌肽等免疫相关基因的表达水平,增加对虾对病原体侵袭的易感性。本研究中,CT 组的免疫相关基因 *penaeidin 3a*、*crustin*、*relish*、*proPO* 的表达量较 AX 组均显著下降,表明限制虾青素供给抑制了蓝体凡纳滨对虾免疫相关基因的

表达,导致其免疫功能失调。而外源供给虾青素提高了 AX 组的免疫相关基因表达量,这与 Liu 等<sup>[56]</sup>、Yu 等<sup>[57]</sup>、Mansour 等<sup>[58]</sup>的研究结果相符,即虾青素可以促进凡纳滨对虾先天免疫系统效应物的表达,增强其免疫响应能力。但虾青素对不同免疫基因的调节作用机制仍需进一步研究。

### 3.5 虾青素增强凡纳滨对虾的抗氧化能力

甲壳类动物的抗氧化防御系统由抗氧化酶(SOD、CAT 等)和非酶抗氧化剂(维生素、类胡萝卜素等)组成,二者协同作用可以使机体免受自由基的氧化损伤<sup>[59]</sup>。唐帅等<sup>[60]</sup>研究发现,脊尾白虾(*Exopalaemon carinicauda*)的抗氧化能力下降会造成机体器官损伤与生理代谢紊乱,抑制其生长发育与营养物质积累。而虾青素具有强大的抗氧化性能,可协助凡纳滨对虾组织细胞维持稳定的氧化还原平衡环境与生理代谢活动,因而对其生长和免疫调节产生积极影响<sup>[61-62]</sup>。以往的研究并未结合虾青素的抗氧化特性探讨其与对虾蓝体综合征的关系。本研究中,CT 组的总虾青素含量、T-AOC、SOD 与 CAT 活性较 AX 组均显著降低,且肝胰腺、肌肉、肠道组织均表现出明显的结构损伤。结果表明,限制虾青素供给导致蓝体凡纳滨对虾的抗氧化防御系统功能减弱,引发关键组织和器官的氧化损伤。此外,CT 组的消化酶活性、生长与免疫相关基因的表达量、生长性能均显著降低。这进一步说明,蓝体凡纳滨对虾的组织损伤引发了生理代谢紊乱,从而抑制其生长与免疫功能的调节能力。值得注意的是,凡纳滨对虾在遭受氧化应激时,会将能量优先用于重建细胞稳态<sup>[63]</sup>。因此,为抵御氧化损伤以维持细胞稳态,蓝体凡纳滨对虾可能消耗了本应用于生长发育的能量。相比之下,外源供给虾青素提高了 AX 组的抗氧化能力,并降低其 MDA 含量,在脊尾白虾<sup>[64]</sup>、象牙贝(*Babylonia areolate*)<sup>[65]</sup>、鲍鱼(*Haliotis discus hannai*)<sup>[66]</sup>的研究中也有相似的报道。上述结果表明,外源供给虾青素能够增强凡纳滨对虾的抗氧化能力,保护其关键组织和器官的结构完整性与正常的生理代谢活动,从而改善蓝体综合征引起的生长抑制、抗氧化功能和免疫功能失调。

## 4 结论

虾青素摄入不足引起的营养代谢紊乱是凡纳滨对虾蓝体综合征发生的重要原因。虾青素在凡纳滨对虾体内被优先用于强化其抗氧化防御系统,保护肝胰腺、肌肉和肠道组织的结构完整性及其正常的生理代谢活动,随后进行沉积着色,从而改善蓝体综合征引起的体色异常、生长抑制、抗氧化功能和免疫功能失调。

**致谢:**感谢广州巨元生化有限公司在养殖管理和样品检测工作中给予本研究的大力支持与专业协助。感谢陈秋贤,刘宣歌,黄晨蕾,林莉,刘爽,赖瀚,李海洋在实验过程中给予的帮助。

## 参考文献:

- [1] Liang Q J, Li Z H, Ou M F, et al. Hypoimmunity and intestinal bacterial imbalance are closely associated with blue body syndrome in cultured *Penaeus vannamei*[J]. Aquaculture, 2020, 522: 735118.
- [2] Brackishwater Aquaculture Information System. Biology and culture of *Penaeus monodon*[M]. Iloilo: SEAFDEC Aquaculture Department, 1988: 164-165.
- [3] Lavilla-Pitogo C R, Lio-Po G D, Cruz-Lacierda E R, et al. Diseases of penaeid shrimps in the Philippines[M]. The 2nd edition. Iloilo: SEAFDEC Aquaculture Department, 2000: 47-48.
- [4] Howell B K, Matthews A D. The carotenoids of wild and blue disease affected farmed tiger shrimp (*Penaeus monodon*, fabricius)[J]. Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Comparative Biochemistry, 1991, 98(2-3): 375-379.
- [5] 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.
- [6] Wang W L, Ma Z J, Li W Q, et al. Research progress of carotenoid utilization and function in crustacean aquaculture[J]. Journal of Fisheries of China, 2025, 49(4): 3-25. [王伟隆, 马卓君, 李惟铨, 等. 类胡萝卜素在甲壳动物水产养殖中的研究进展[J]. 水产学报, 2025, 49(4): 3-25.]
- [7] Misawa N. Carotenoids: Biosynthetic and biofunctional approaches preface and introduction[M]. Ishikawa: Research Institute for Bioresources and Biotechnology Ishikawa Prefectural University, 2021: 29-50.
- [8] Zhao X X. Effects of carotenoids on the pigmentation and antioxidation of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*), goldfish (*Carassius auratus*) and *Cyprinus carpio*[D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2016. [赵鑫鑫. 类胡萝卜素对虹鳟、金鱼和锦鲤的着色和抗氧化效应研究[D]. 上海: 上海海洋大学, 2016.]
- [9] Menasveta P, Worawattanamateekul W, Latscha T, et al. Correction of black tiger prawn (*Penaeus monodon* Fabricius) coloration by astaxanthin[J]. Aquacultural Engineering, 1993, 12(4): 203-213.
- [10] Wu Y J. Study on the characteristics of *Ecytonucleospora hepatopenaei* infection in shrimp hepatopancreas and its effect on host fatty acids metabolism[D]. Chongqing: Southwest University, 2023. [吴玉娇. 虾肝肠胞虫感染对虾肝胰腺的特征分析及对宿主脂肪酸代谢的影响[D]. 重庆: 西南大学, 2023.]
- [11] Meng Y, Hu Q, Jin Y L, et al. Effects of compound Chinese herbal medicine on growth, immunity and hepatopancreas of crayfish *Procambarus clarkii*[J]. China Feed, 2019(21): 60-65. [孟愔, 胡骞, 金玉立, 等. 复方中草药制剂对克氏原螯虾生长、免疫功能及肝胰腺组织的影响[J]. 中国饲料, 2019(21): 60-65.]
- [12] Cheng X L. Study on the effects of dietary creatine supplementation on the growth performance and flesh quality of Pacific white shrimp (*Litopenaeus vannamei*) and grass carp (*Ctenopharyngodon idella*)[D]. Jingzhou: Yangtze University, 2021. [程晓丽. 肌酸对凡纳滨对虾和草鱼生长性能、肌肉品质影响的研究[D]. 荆州: 长江大学, 2021.]
- [13] Li H D, Fan S L, Gao Y, et al. Evaluation of modulatory properties of *Bacillus cereus* isolated from the gut of *Litopenaeus vannamei* on growth, intestinal morphology, digestive enzyme activities, immune responses and disease resistance of *Litopenaeus vannamei*[J]. Aquaculture Research, 2021, 52(3): 1299-1310.
- [14] Sun S S. Effects of *Schizochytrium* sp. on digestion, physiological and biochemical indexes and sperm pod regeneration of male *Litopenaeus vannamei*[D]. Tianjin: Tianjin Agricultural University, 2020. [孙姗姗. 裂殖壶藻对雄性凡纳滨对虾消化、生理生化指标以及精巢再生的影响[D]. 天津: 天津农学院, 2020.]
- [15] Abbas E M, Al-Souti A S, Sharawy Z Z, et al. Impact of dietary administration of seaweed polysaccharide on growth, microbial abundance, and growth and immune-related genes expression of the Pacific whiteleg shrimp (*Litopenaeus vannamei*)[J]. Life, 2023, 13(2): 344.
- [16] Chaulet A, Medesani D A, Freitas J, et al. Induction of somatic growth in juvenile crayfish *Cherax quadricarinatus* (Decapoda, Parastacidae), by ecdysone and insulin growth

- factor[J]. Aquaculture, 2012, 370: 1-6.
- [17] Liu Q Y, Wang W L, Huang X X. Effects of dietary energy sources and levels on growth, antioxidant capacity and protein utilization of *Litopenaeus vannamei*[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2023, 30(9): 1067-1079. [刘秋瑀, 王伟隆, 黄旭雄. 不同饲料能量源及其水平对凡纳滨对虾生长、抗氧化能力及蛋白质利用的影响[J]. 中国水产科学, 2023, 30(9): 1067-1079.]
- [18] Ighodaro O M, Akinloye O A. First line defence antioxidants-superoxide dismutase (SOD), catalase (CAT) and glutathione peroxidase (GPX): Their fundamental role in the entire antioxidant defence grid[J]. Alexandria Journal of Medicine, 2018, 54(4): 287-293.
- [19] Gu C, Shi W J, Zhu J Q, et al. Effects of sulfate stress on tissue damage and physiological function of *Litopenaeus vannamei*[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2024, 31(8): 910-925. [顾晨, 史文军, 朱健强, 等. 硫酸盐胁迫对凡纳滨对虾组织损伤和生理功能的影响[J]. 中国水产科学, 2024, 31(8): 910-925.]
- [20] Sun M Z. Study on the immunological function of different types of hemocytes and lymph organ in Pacific white shrimp *Litopenaeus vannamei*[D]. Qingdao: University of Chinese Academy of Sciences (Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences), 2019. [孙明哲. 凡纳滨对虾不同类型血细胞和淋巴器官的免疫功能研究[D]. 青岛: 中国科学院大学(中国科学院海洋研究所), 2019.]
- [21] Zhang Z X. Roles of Relish, Toll, and Pellino in the innate immunity of *Procambarus clarkii*[D]. Nanjing: Nanjing Normal University, 2020. [张卓星. Relish、Toll 和 Pellino 在克氏原螯虾先天免疫中的功能研究[D]. 南京: 南京师范大学, 2020.]
- [22] 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.
- [23] Kibenge F S B, Baldissarotto B, Chong R S M. Aquaculture pathophysiology: Volume II. Crustacean and molluscan diseases[M]. London: Academic Press, 2022: 295-297.
- [24] Zhang S Y, Chang Z Q, Wang W, et al. Dietary supplement of microalgal astaxanthin extraction improved shell pigmentation and nutritional value of *Litopenaeus vannamei* in an indoor industrial aquaculture system[J]. Aquaculture Nutrition, 2022, 2022(1): 3981246.
- [25] 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.
- [26] Wang H F, Zhu J M. The effect of adding astaxanthin to feed on the growth, survival rate, and astaxanthin content in *Litopenaeus vannamei*[J]. Guangdong Feed, 2016, 25(4): 25-28. [王海芳, 朱基美. 饲料中添加虾青素对南美白对虾生长、成活率及虾体内虾青素含量的影响[J]. 广东饲料, 2016, 25(4): 25-28.]
- [27] Zhang J J, Li X Q, Leng X J, et al. Effects of dietary astaxanthins on pigmentation of flesh and tissue antioxidation of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*)[J]. Aquaculture International, 2013, 21(3): 579-589.
- [28] Ministry of Agriculture and Rural Affairs of the People's Republic of China. SC/T 3053—2019 Determination of astaxanthin in fish and fishery products by high performance liquid chromatography method[S]. Beijing: China Standards Press, 2019: 1-4. [中华人民共和国农业农村部. SC/T3053—2019 水产品及其制品中虾青素的测定高效液相色谱法[S]. 北京: 中国标准出版社, 2019: 1-4.]
- [29] 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.
- [30] Dai J Y. Molecular dynamics simulation of CRCN protein family expression in *Eriocheir sinensis* tissues and interaction with carotenoids[D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2023. [戴佳寅. CRCN 蛋白家族在中华绒螯蟹组织中的表达及与类胡萝卜素相互作用的分子动力学模拟[D]. 上海: 上海海洋大学, 2023.]
- [31] Zhao C, Peng C, Fan S G, et al. Identification of a novel crustacyanin-like lipocalin in *Penaeus monodon*: Molecular cloning, tissue distribution and its functional studies in astaxanthin accumulation[J]. Aquaculture, 2021, 539: 736615.
- [32] Yang M X, Wang B J, Liu M, et al. Resource tradeoff between coloring and antioxidation of astaxanthin in *Litopenaeus vannamei* under salinity stress[J]. Marine Sciences, 2023, 47(10): 32-42. [杨梦煊, 王宝杰, 刘梅, 等. 盐度胁迫下凡纳滨对虾体内虾青素在着色与抗氧化的资源权衡[J]. 海洋科学, 2023, 47(10): 32-42.]
- [33] Zheng N. Exploration of the pathological mechanism of hepatopancreatic necrosis syndrome in Chinese Mitten Crab (*Eriocheir sinensis*)[D]. Changchun: Jilin Agricultural University, 2024. [郑男. 中华绒螯蟹肝胰腺坏死综合症病理机制探究[D]. 长春: 吉林农业大学, 2024.]
- [34] Song Z L, Liu Y, Liu H, et al. Dietary lysophosphatidylcholine improves the uptake of astaxanthin and modulates cholesterol transport in Pacific white shrimp *Litopenaeus vannamei*[J]. Antioxidants, 2024, 13(5): 505.
- [35] Zeng L, Li W C, Song W, et al. The mechanism of Cu pre-exposure in improving cold tolerance of large yellow

- croaker, *Larimichthys crocea*[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2023, 30(5): 595-603. [曾霖, 李文成, 宋炜, 等. 铜驯化改善大黄鱼低温耐受性的作用机制[J]. 中国水产科学, 2023, 30(5): 595-603.]
- [36] 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. [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.]
- [37] 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.
- [38] Chen X J, Chen J, Huang L, et al. *PcASTA* in *Procambarus clarkii*, a novel astaxanthin gene affecting shell color[J]. Frontiers in Marine Science, 2024, 10: 1343126.
- [39] Gao Y, Zhang X J, Wei J K, et al. Whole transcriptome analysis provides insights into molecular mechanisms for molting in *Litopenaeus vannamei*[J]. PLoS One, 2015, 10(12): e0144350.
- [40] Budd A M, Hinton T M, Tonks M, et al. Rapid expansion of pigmentation genes in penaeid shrimp with absolute preservation of function[J]. Journal of Experimental Biology, 2017, 220(22): 4109-4118.
- [41] Tang H N, Bai Y, Xu J Z, et al. Effects of *Haematococcus pluvialis* powder on growth performance, astaxanthin deposition and intestinal health of *Penaeus monodon*[J]. Chinese Journal of Animal Nutrition, 2024, 36(9): 5910-5923. [唐海南, 柏月, 许金震, 等. 雨生红球藻粉对金刚虾生长性能、虾青素沉积和肠道健康的影响[J]. 动物营养学报, 2024, 36(9): 5910-5923.]
- [42] Nishida Y, Nawaz A, Hecht K, et al. Astaxanthin as a novel mitochondrial regulator: A new aspect of carotenoids, beyond antioxidants[J]. Nutrients, 2021, 14(1): 107.
- [43] Zhao Y C, Lu J H, Liu Z, et al. Effects of astaxanthin on hepatopancreas structure, antioxidant indexes and antimicrobial peptide gene expression of *Litopenaeus vannamei* under microcystin stress[J]. Journal of Agricultural Biotechnology, 2024, 32(12): 2837-2847. [赵映灿, 卢军浩, 刘哲, 等. 虾青素对微囊藻毒素胁迫下凡纳滨对虾肝胰腺组织结构、抗氧化指标和抗菌肽基因表达的影响[J]. 农业生物技术学报, 2024, 32(12): 2837-2847.]
- [44] Huang S T, Chen Q, Zhang M M, et al. Synthetic astaxanthin has better effects than natural astaxanthins on growth performance, body color and n-3 PUFA deposition in black tiger prawn (*Penaeus monodon*)[J]. Aquaculture Reports, 2023, 33: 101816.
- [45] Zhou S H. Study on the effects of astaxanthin on hepatopancreas and intestinal function and body color of *Cherax quadricanatus*[D]. Qingdao: University of Chinese Academy of Sciences (Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences), 2022. [周淑红. 虾青素对红螯螯虾肝肠功能及体色的影响研究[D]. 青岛: 中国科学院大学(中国科学院海洋研究所), 2022.]
- [46] Huang Z R. Protective mechanism of three antioxidants on muscle quality deterioration of *Litopenaeus vannamei* induced by typical mycotoxins[D]. Zhanjiang: Guangdong Ocean University, 2020. [黄展锐. 三种抗氧化剂对典型真菌毒素诱导的凡纳滨对虾肌肉品质劣化的保护机理[D]. 湛江: 广东海洋大学, 2020.]
- [47] Wong S K, Ima-Nirwana S, Chin K Y. Effects of astaxanthin on the protection of muscle health (Review)[J]. Experimental and Therapeutic Medicine, 2020, 20(4): 2941-2952.
- [48] Zhang L R, Cao W X, Gao Y, et al. Astaxanthin (ATX) enhances the intestinal mucosal functions in immunodeficient mice[J]. Food & Function, 2020, 11(4): 3371-3381.
- [49] Eldessouki E A A, Diab A M, Selema T A M A, et al. Dietary astaxanthin modulated the performance, gastrointestinal histology, and antioxidant and immune responses and enhanced the resistance of *Litopenaeus vannamei* against *Vibrio harveyi* infection[J]. Aquaculture International, 2022, 30(4): 1869-1887.
- [50] Fang H H, Zhuang Z X, Huang L D, et al. A newly isolated strain of *Haematococcus pluvialis* GXU-A23 improves the growth performance, antioxidant and anti-inflammatory status, metabolic capacity and mid-intestine morphology of juvenile *Litopenaeus vannamei*[J]. Frontiers in Physiology, 2022, 13: 882091.
- [51] Wu X Q, Yao J M, Zhao J, et al. Effects of astaxanthin on growth, intestinal digestive enzymes and antioxidant indexes of juvenile *Paramisgurnus dabryanus*[J]. Journal of Jilin Agricultural University, 2021, 43(4): 482-487. [吴雪芹, 姚金明, 赵静, 等. 虾青素对大鳞副泥鳅幼鱼生长、肠道消化酶和抗氧化指标的影响[J]. 吉林农业大学学报, 2021, 43(4): 482-487.]
- [52] Wang Y C, Wang B J, Liu M, et al. Comparative transcriptome analysis reveals the potential influencing mechanism of dietary astaxanthin on growth and metabolism in *Litopenaeus vannamei*[J]. Aquaculture Reports, 2020, 16: 100259.
- [53] Zhu X W. Regulation mechanism of astaxanthin and vitamin C improve the growth and immune stress in coral trout (*Plectropomus leopardus*)[D]. Zhanjiang: Guangdong Ocean University, 2022. [朱晓闻. 虾青素和维生素C改善豹纹鳃棘鲈生长及免疫应激的调控机制[D]. 湛江: 广东海洋大

- 学, 2022.]
- [54] Khieokhajonkhet A, Suwannalers P, Aeksiri N, et al. Effects of dietary red pepper extracts on growth, hematology, pigmentation, disease resistance, and growth- and immune-related gene expressions of goldfish (*Carassius auratus*)[J]. Animal Feed Science and Technology, 2023, 301: 115658.
- [55] Li J. Study on the effects of *Lactococcus lactis* and astaxanthin on the growth, intestinal flora and antibacterial ability of *Litopenaeus vannamei*[D]. Haikou: Hainan University, 2021. [李娟. 乳酸乳球菌和虾青素对凡纳滨对虾生长肠道菌群和抗菌能力影响的研究[D]. 海口: 海南大学, 2021.]
- [56] 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(1): 101124.
- [57] 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.
- [58] Mansour A T, Ashour M, Abbas E M, et al. Growth performance, immune-related and antioxidant genes expression, and gut bacterial abundance of Pacific white leg shrimp, *Litopenaeus vannamei*, dietary supplemented with natural astaxanthin[J]. Frontiers in Physiology, 2022, 13: 874172.
- [59] Deng Y, Xie S C, Zhan W H, et al. Dietary astaxanthin can promote the growth and motivate lipid metabolism by improving antioxidant properties for swimming crab, *Portunus trituberculatus*[J]. Antioxidants, 2024, 13(5): 522.
- [60] Tang S, Wang J J, Wang C W, et al. Effect of saline-alkaline aquaculture on meat quality of *Exopalaemon carinicauda*[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2024, 31(8): 966-977. [唐帅, 王佳佳, 王成伟, 等. 盐碱水养殖对脊尾白虾肌肉品质的影响[J]. 中国水产科学, 2024, 31(8): 966-977.]
- [61] Elbahnaawy S, Elshopakey G E. Recent progress in practical applications of a potential carotenoid astaxanthin in aquaculture industry: A review[J]. Fish Physiology and Biochemistry, 2024, 50(1): 97-126.
- [62] Yang M X. Studies on astaxanthin deposition in industrial culture and consumption under salinity stress of *Litopenaeus vannamei*[D]. Qingdao: University of Chinese Academy of Sciences (Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences), 2023. [杨梦煊. 工厂化养殖凡纳滨对虾体内虾青素的沉积和盐度胁迫下消耗的研究[D]. 青岛: 中国科学院大学(中国科学院海洋研究所), 2023.]
- [63] Seta A S, Müller L, Tavella R, et al. Oxidative effects of consuming microplastics in different tissues of white shrimp *Litopenaeus vannamei*[J]. Marine Pollution Bulletin, 2023, 193: 115137.
- [64] Li W Y, Wang J J, Li J T, et al. Antioxidant, transcriptomic and metabonomic analysis of hepatopancreatic stress resistance in *Exopalaemon carinicauda* following astaxanthin feeding[J]. Frontiers in Marine Science, 2022, 9: 906963.
- [65] Li T, Zheng P H, Zhang X X, et al. Effects of dietary astaxanthin on growth performance, muscle composition, non-specific immunity, gene expression, and ammonia resistance of juvenile ivory shell (*Babylonia areolata*)[J]. Fish & Shellfish Immunology, 2024, 145: 109363.
- [66] Ma S L, Li X X, Huang D, et al. Effects of dietary chromium yeast and astaxanthin on the growth performance, anti-oxidative capacity, and resistance to heat stress of abalone *Haliotis discus hannai*[J]. Aquaculture International, 2021, 29(3): 911-924.

## Mechanisms of astaxanthin in ameliorating blue body syndrome in *Litopenaeus vannamei*

WEI Xuchong<sup>1</sup>, YI Huadong<sup>1</sup>, FU Guangxu<sup>2</sup>, BI Sheng<sup>1</sup>, ZHANG Zhilun<sup>1</sup>, CHEN Jiahui<sup>1</sup>, LI Guifeng<sup>1</sup>, WANG Haifang<sup>2\*</sup>

1. Guangdong Provincial Key Laboratory of Aquatic Economic Animals; Sun Yat-Sen University, Guangzhou 510275, China;

2. Guangdong Provincial Engineering Research Center for Carotenoids, Guangzhou 510663, China

**Abstract:** To explore the mechanisms of astaxanthin alleviating the physiological abnormalities caused by blue body syndrome (BBS) in *Litopenaeus vannamei*, including body color abnormalities, growth retardation, and health deterioration, this study was conducted using two astaxanthin-supplemented diets: 0 mg/kg (control group, CT) and 100 mg/kg (astaxanthin group, AX). Juvenile shrimp [initial weight: (0.77 ± 0.27) g] were reared for 60 days in a recirculating aquaculture system. A systematic comparison of body color, astaxanthin content in various tissues, tissue structure, growth performance, antioxidant capacity, and immune function was performed between the two groups. The results showed: (1) Shrimp in the CT group exhibited blue body coloration, a typical symptom of BBS, whereas AX shrimp showed normal light brown coloration. During the trial, total astaxanthin content in the hepatopancreas, cuticle, and muscle tissues in CT shrimp decreased by 21.51%, whereas that in AX shrimp increased by 95.17%, with significantly higher astaxanthin levels in the hepatopancreas and cuticle ( $P < 0.05$ ). At the end of the experiment, the blue-body ratio was 8.67% in the AX group, significantly lower than in the CT group (76.00%). These results suggest that exogenous astaxanthin supplementation can significantly increase astaxanthin deposition, improved body coloration, and reduced BBS incidence in shrimp. (2) Histological analysis revealed severe pathological changes in the CT group, including hepatopancreatic cell atrophy and deformation, loose muscle fiber arrangement, and detachment of the intestinal epithelial cells. In contrast, the AX group showed no tissue abnormalities, indicating that BBS caused structural damage to critical tissues, and astaxanthin supplementation helped maintain normal tissue structures. (3) Compared with CT shrimp, AX individuals showed significantly enhanced activities of digestive enzymes (amylase, lipase, and trypsin) and increased relative expression levels of growth-related genes (*igf-1* and *igf-2*), resulting in improved growth performance ( $P < 0.05$ ). These findings suggest that astaxanthin mitigates BBS-induced growth retardation by enhancing digestive enzyme activity and promoting the expression of growth-related genes. (4) AX shrimp exhibited significantly higher total antioxidant capacity, superoxide dismutase, and catalase activities, and lower malondialdehyde levels than CT shrimp ( $P < 0.05$ ), indicating that astaxanthin ameliorated the oxidative imbalance caused by BBS through enhancing antioxidant enzyme activities. (5) Expression of immune-related genes, including *crustin*, *penaeidin 3a*, *proPO*, and *relish*, was significantly upregulated in AX shrimp compared with that in CT shrimp ( $P < 0.05$ ), demonstrating that astaxanthin alleviates BBS-induced immunosuppression by promoting immune-related gene expression. In conclusion, nutritional metabolic disorders due to insufficient intake of astaxanthin are a critical cause of BBS in *L. vannamei*. Astaxanthin is preferentially utilized in shrimp to strengthen their antioxidant defense system, protecting tissue structure and physiological metabolism before being deposited for pigmentation, thus ameliorating the body color abnormalities and physiological dysfunctions associated with BBS.

**Key words:** *Litopenaeus vannamei*; astaxanthin; blue body syndrome; antioxidant; growth

**Corresponding author:** WANG Haifang. E-mail: 289656637@qq.com