

Huang W X, Hou J H, Liu W Y, *et al.* Comparative analysis of growth, muscle nutrient composition, and skin transcriptome in F1 hybrids of *Ctenopharyngodon idella* with two different body colors [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2026, 50(4): 042609. [黄文星, 侯佳浩, 刘文玉, 等. 两种体色草鱼杂交F1代生长、肌肉营养成分及皮肤转录组比较分析 [J]. 水生生物学报, 2026, 50(4): 042609.]

两种体色草鱼杂交F1代生长、肌肉营养成分及皮肤转录组比较分析

黄文星¹ 侯佳浩¹ 刘文玉^{2*} 韩莹莹¹ 吴春林² 范洪祥¹ 龚佳奇¹
叶泽邦³ 赵大显^{1*}

(1. 南昌大学生命科学学院/水产种质创新与利用江西省重点实验室, 南昌 330031; 2. 吉安市农业农村产业发展服务中心, 吉安 343000; 3. 江西龙华水产养殖有限公司, 吉安 331601)

摘要: 为探究两种不同体色三组草鱼家系F1代生长性能、肌肉品质以及体色相关基因表达的特征, 本研究通过构建金色草鱼(♀)×金色草鱼(♂) [*Ctenopharyngodon idella* var.gold (♀)×*C. idella* var.gold (♂)] F1代(GG)、金色草鱼(♀)×普通体色草鱼(♂) [*C. idella* var.gold (♀)×*C. idella* (♂)] F1代(GB)及普通体色草鱼(♀)×普通体色草鱼(♂) [*C. idella* (♀)×*C. idella* (♂)] F1代(BB)三个家系, 借助形态学、营养学测定方法和RNA-seq技术对其生长特性、肌肉品质和皮肤转录组特征进行了系统分析发现: (1)生长性能方面, GG家系在增重率和特定生长率方面显著高于BB和GB家系($P<0.05$), 呈现GG>BB>GB的趋势; (2)肌肉品质方面, GG家系具有显著较高的水分含量($P<0.05$)和显著较低的粗脂肪含量($P<0.05$), 且二十碳五烯酸(EPA)+二十二碳六烯酸(DHA)含量、氨基酸总量(TAA)、必需氨基酸总量(TEAA)和呈味氨基酸总量(TDAA)均显著高于BB和GB家系($P<0.05$); (3)蛋白质质量评价方面, GG家系的氨基酸评分(AAS)、化学评分(CS)和必需氨基酸指数(EAAI)均高于BB家系和GB家系; (4)转录组分析方面, GG和BB间及GB和BB间的差异表达基因(DEGs)显著富集于ATP代谢过程、核苷一磷酸代谢过程及嘌呤核苷一磷酸代谢过程、线粒体、血红素结合、四吡咯结合和氧化还原酶活性等GO功能条目及氧化磷酸化和细胞黏附分子等通路, 并筛选获得*cdk4*、*mt-atp6*、*csflr*、*xdh*和*sox9b*等与草鱼体色形成相关的DEGs。结果表明, GG家系在生长性能和肌肉品质均显著优于GB和BB家系, 且获得两种体色差异相关基因, 为阐明体色变异的遗传分子机制和金色草鱼选育提供了科学依据。

关键词: 生长性能; 营养成分; 杂交; 转录组; 肌肉品质; 体色; 草鱼

中图分类号: S961.5 文献标识码: A 文章编号: 1000-3207(2026)04-042609-13

doi: 10.3724/1000-3207.2025.2025.0329 CSTR: 32229.14.SSSWXB.2025.0329



水产品作为人类膳食的重要组成部分, 不仅富含优质蛋白质和必需氨基酸(EAA), 更是n-3长链多不饱和脂肪酸(n-3 lcPUFA)的重要来源^[1], 在营养供给、心血管疾病预防及健康促进等方面发挥着关键作用^[2, 3]。草鱼作为我国淡水养殖“四大家鱼”之一, 隶属于鲤形目、鲤科、草鱼属, 是我国重要的经济鱼类。草鱼具有典型的草食性特征, 以水生植

物为主要食物来源, 其生性活泼, 游泳迅速, 常集群活动, 主要栖息于平原水域的中下层及近岸水草丰茂区域。因其生长速度快、饲料适应性强等优点, 已成为我国主要淡水鱼类养殖对象之一, 2024年全国养殖产量高达616.5万吨(2025中国渔业统计年鉴), 是我国产量最高的淡水鱼类^[4]。

鱼类通过黑色素细胞、黄色素细胞、红色素

收稿日期: 2025-09-19; 修订日期: 2025-11-26

基金项目: 国家重点研发计划(2023YFD2401800); 江西省名特优水产品产业技术体系(JXARS-15)资助 [Supported by the National Key R & D Program of China (2023YFD2401800); Jiangxi Province Famous, Special, and High-quality Aquatic Products Research System (JXARS-15)]

作者简介: 黄文星, 女, 硕士研究生; 研究方向为水产良种繁育与健康养殖。E-mail: 3365461964@qq.com

通信作者: 刘文玉, 男, 高级农艺师; 研究方向为水产健康养殖。E-mail: 49573111@qq.com 赵大显, 男, 教授; 研究方向为水产良种繁育与健康养殖研究。E-mail: zhaodaxian@ncu.edu.cn *共同通信作者

细胞和虹彩细胞的协同作用, 形成丰富多样的体色表现^[5], 这种色彩多样性是长期适应环境的结果, 在繁殖行为、防御天敌和环境伪装等生命活动中发挥关键作用。大量研究表明, 不同体色鱼类的生长性能和肌肉营养成分存在显著差异, 瓯江彩鲤(*Cyprinus carpio* var. *color*)中“大花”和“粉花”体色个体在增重率上具有较大优势^[6]; 红罗非鱼(*Oreochromis niloticus* × *O. mossambicus*)的粉白个体生长速度最快, 红斑及黑斑个体生长速度较慢^[7]; 福瑞鲤2号(FFRC No. 2 strain *Cyprinus carpio*)蓝灰色(BG)个体的肉豆蔻酸(C14:0)和饱和脂肪酸含量显著高于全红色(WR)个体($P < 0.05$), 而WR的单不饱和脂肪酸水平更高, 除甘氨酸、脯氨酸、组氨酸和半胱氨酸外, 其余氨基酸含量在两组间差异极显著^[8]; 黄斑鳢(*Monopterus albus*)的终末体长、体重、特定生长率和增重率均显著高于青黄斑鳢和青斑鳢^[9]; 深黄大斑鳢的生长速度、必需氨基酸含量及EPA与DHA总量也显著高于浅黄细斑鳢和青灰鳢^[10]。草鱼在养殖过程中也发现有体色(金色)变异的个体, 其分子遗传机制及其与普通体色草鱼生长与营养方面的差异目前还未见相关报道。

已有研究表明, 草鱼杂交F1代形态特征、生长性能、营养成分等方面均存在显著差异。杨雄等^[11]对草鱼回交子代[草鱼♂×正交F1♀(草鱼♀×赤眼鳟♂)]和赤眼鳟回交子代(赤眼鳟♂×正交F1♀)的研究表明, 其形态特征呈现显著变异, 回交子代超亲本可量性状占80%; 李迪等^[12]则证实该杂交F1代在肌肉营养成分上具有明显优势。此外, 樊佳佳等^[13]通过比较不同地理种群草鱼杂交子代的生长性能, 成功筛选出2个生长优势显著的杂交组合。本研究采用人工授精技术构建了两种不同体色三组草鱼家系: 金色草鱼(♀)×金色草鱼(♂)的自交子一代F1家系(简称“GG”)、金色草鱼(♀)×普通体色草鱼(♂)杂交子一代F1家系(简称“GB”)及普通体色草鱼(♀)×普通体色草鱼(♂)自交子一代F1家系(简称“BB”), 系统探究不同体色草鱼组合F1代生长性能与肌肉营养品质, 并通过转录组比较分析阐明其体色变异的遗传分子机制, 为后续金色草鱼新品种(系)选育提供科学数据和理论依据。

1 材料与方法

1.1 实验设计

本实验设置了两种不同体色的1个杂交组合和2个自交组合: 金色草鱼(♀)×金色草鱼(♂)的自交组合(GG)、金色草鱼(♀)×普通体色草鱼(♂)的杂交组合(GB)及普通体色草鱼(♀)×普通体色草鱼(♂)的自

交组合(BB), 对3个组合F1代进行培育。本实验所用的亲本鱼均来自江西龙华水产养殖有限公司。

1.2 F1代苗种培育及养殖管理

生产实验获得的3个组合F1代草鱼水花苗种养殖于江西省龙华水产养殖有限公司, 采用半径2.5 m、高2 m的圆形水池进行培育, 各池使用相同水源, 初始投放密度为20000尾/池。待鱼体生长至特定规格后, 控制养殖密度相同, 并加入300尾/667 m²白鲢。养殖系统采用流水模式, 全程投喂海大生物科技有限公司生产的草鱼专用浮性颗粒饲料, 每日投饵率为3%—5%。在养殖期间, 通过水质分析仪对水体进行监测, 水体溶解氧 ≥ 5.18 mg/L, 氨氮 < 0.1 mg/L, 亚硝酸盐 < 0.1 mg/L, pH 7.3—8.5。

1.3 测量与取样

在养殖282d后, 从各家系F1代中随机捕捞30尾草鱼, 分别测定其初始体重和终末体重, 并计算体重增重率(WGR)和特定生长率(SGR)。随后各随机选取3尾进行肌肉组织取样, 进行营养成分检测, 同时各随机选取3尾进行皮肤组织取样, 用液氮保存用于RNA提取。

1.4 皮肤组织总RNA提取

使用TRIzol试剂(Invitrogen, 美国)提取总RNA, 利用NanoDrop 2000分光光度计检测RNA的纯度和浓度, 并用1%琼脂糖凝胶检测其完整性^[14]。提取的总RNA一部分用于转录组测序, 另一部分用于后续qRT-PCR验证。

1.5 指标检测

生长性能指标测定 根据以下公式计算生长性能:

增重率(WGR, %)=(终末体重-初始体重)/初始体重×100

特定生长率(SGR, %/d)=100×(ln终末体重-ln初始体重)/养殖天数

营养成分的测定 采用105℃烘箱干燥法测定水分含量(GB 5009.3-2010), 采用索氏抽提法测定粗脂肪(GB/T 5009.6-2003), 采用微量凯氏定氮法测定蛋白质(GB 5009.5-2010), 采用超高效液相色谱(UPLC I-Class)和串联四极杆质谱系统(XEVO TQ-S Micro)测定肌肉中17种氨基酸含量(GB/T 5009.124-2003); 采用气相色谱仪(8860)和质谱系统(5977C)测定肌肉中23种脂肪酸含量(GB5009.168-2016)。

1.6 营养价值评价

根据联合国粮农组织(FAO)和世界卫生组织(WHO)建议的氨基酸评分模式^[15]和中国预防医学科学院营养与食品卫生研究所提出的全鸡蛋蛋白的氨基酸模式^[16], 按照以下公式计算3种杂交模式

草鱼F1代氨基酸评分(AAS)、化学评分(CS)和必需氨基酸指数(EAAI) [17, 18]。

氨基酸含量(mg/g N)=样品肌肉氨基酸百分含量 $\times 6.25 \times 1000$ /样品肌肉粗蛋白百分含量

AAS=样品必需氨基酸含量(mg/g N)/FAO评分模式相应必需氨基酸含量(mg/g N)

CS=样品必需氨基酸含量(mg/g N)/鸡蛋蛋白质中相应必需氨基酸含量(mg/g N)

$$EAAI = \sqrt[n]{100A/AE \times 100B/BE \times \dots \times 100H/HE}$$

式中, n 为待测的必需氨基酸个数, A, B... H为样品必需氨基酸含量, AE, BE... HE为鸡蛋蛋白质中相应必需氨基酸含量。

1.7 转录组测序与分析

转录组测序工作由北京诺禾致源科技股份有限公司完成。采用Oligo (dT)磁珠富集mRNA, 随后将mRNA片段化并以其为模板合成cDNA, 经纯化后进行末端修复、加A尾和接头连接, 筛选250—300 bp片段进行PCR扩增, 最终构建文库 [19]。在文库构建完成后, 对所有文库质量进行检测, 库检合格后, 用Illumina NovaSeq 6000平台进行测序。将下机数据进行过滤得到clean data, 剔除低质量reads (如QPhred ≤ 20 的碱基数占比超过50%的reads), 去除含N比例高于10%的reads, 并切除带有接头序列的reads。使用HISAT2 v2.0.5 软件将Clean reads与参考基因组进行序列比对, 获取Mapped reads (即比对到指定的参考基因组上的reads) [20]。利用feature-Counts对Mapped reads进行表达定量 [21, 22], 采用FPKM (Fragments Per Kilobase of transcript per Million fragments mapped)作为衡量转录本或基因表达水平的指标 [23]。用DESeq2 1.20.0 软件进行差异表达分析 [24], 获得两组间的DEGs, 差异基因筛选标准为 $|\log_2(\text{Fold Change})| > 1$ 且 $P \text{ adj} < 0.05$ 。通过cluster-Profiler 3.8.1 软件实现DEGs的GO功能注释和KEGG富集分析。

1.8 qRT-PCR验证

依据转录组分析结果, 随机筛选获得8个与草鱼体色形成相关的DEGs, 以 β -肌动蛋白(β -actin)为内参基因进行qRT-PCR验证 [25]。根据转录组测序获得的基因序列, 采用Primer Premier 5.0设计特异性引物(表 1), 所有引物均由擎科生物公司合成。扩增程序: 95℃ 预变性30s; 95℃ 5s, 60℃ 30s, 进行39个循环; 通过熔解曲线确认数据准确性, 以 $2^{-\Delta\Delta Ct}$ 法换算目的基因相对表达量, 并利用GraphPad Prism 8.0.2 版本的软件绘制柱状图。

1.9 数据分析

实验数据以平均值 $\pm$ 标准差(mean $\pm$ SD)表示, 并

使用GraphPad Prism 8.0.2软件对数据进行单因素方差分析(One-way ANOVA), 显著性水平为 $P < 0.05$, 然后进行组间差异的多重比较分析(Duncan's)。

2 结果

2.1 三组草鱼家系F1代体色性状分离特征

研究发现, 金色草鱼自交的F1代(GG)体色均为金色, 普通体色草鱼自交F1代(BB)体色均为黑色, 金色草鱼(♀) $\times$ 普通体色草鱼(♂)杂交F1代(GB)体色均为黑色, 表明金色性状能够稳定遗传。

2.2 三组草鱼家系F1代生长指标比较

由图 1可知, GB家系增重显著低于GG和BB家系($P < 0.05$); GG增重率和特定生长率显著高于GB和BB家系($P < 0.05$), 呈现GG>BB>GB的趋势。

2.3 三组草鱼家系F1代肌肉常规营养成分的比较分析

由图 2可知, GG家系水分含量显著高于GB和BB家系($P < 0.05$); GG家系粗脂肪含量显著低于GB和BB家系($P < 0.05$); GG家系粗蛋白含量显著低于GB家系($P < 0.05$), 显著高于BB家系($P < 0.05$)。

2.4 三组草鱼家系F1代肌肉脂肪酸组成的比较分析

由表 2可知, 三组草鱼家系F1代肌肉中共检出11种饱和脂肪酸、4种单不饱和脂肪酸和8种多不

表 1 qPCR 验证使用的引物

Tab. 1 Primer sequences used for qPCR

目的基因 Target gene	引物序列 Primer sequence (5'—3')	退火温度 Annealing temperature (°C)
<i>cdk4</i>	GCCCTGTCTGCTACACTCCT	60
	TTATGTGACCCCGCCCTCTT	
<i>tnnt2</i>	TCTTCAATAGTGGCACCTCC	60
	TTCTCCTGACGCTTCTCTGTG	
<i>sox9b</i>	CCTACCTGAAAATGAGCGAC	60
	GTCTCTGATACACGGGGGA	
<i>tyrp1</i>	GGAAAATGCTCCGATTGGTC	60
	CATCCTCTGAGTAACGCCTG	
<i>mchr2</i>	CCTTAGCATCTATCAGCCCA	60
	TCCTCAGGTAGCACATCGGG	
<i>mt-atp6</i>	GTTCTTTTCCCAACTCCACC	60
	GCTCATTTATGTCCTCCAC	
<i>apoeb</i>	AGCAGAACGCAGATGATGTG	60
	TGAGGTATGGCTCTAAACGG	
<i>pvalb7</i>	GACAAGGATGGAGATGGGAA	60
	GAGATGGATGGTCAAAGCAG	
β -actin	CCTTCTTGGGTATGGAGTCTTG	60
	AGAGTATTTACGCTCAGTGGG	

饱和脂肪酸, 其中GG、GB和BB含量最高的脂肪酸均为油酸, 然后依次为亚油酸和棕榈酸。GB家系肌肉中饱和脂肪酸、单不饱和脂肪酸和多不饱和脂肪酸总含量均显著低于BB家系和GG家系($P<0.05$); GG家系的二十碳五烯酸(EPA)+二十二碳六烯酸(DHA)总含量显著高于BB和GB($P<0.05$)。

2.5 三组草鱼家系F1代肌肉氨基酸组成的比较分析

由表3可见, 三组草鱼家系F1代肌肉组织中各检出17种氨基酸, 其中必需氨基酸7种, 包括苏氨酸Thr、缬氨酸Val、蛋氨酸Met、亮氨酸Leu、异亮氨酸Ile、苯丙氨酸Phe和赖氨酸Lys, 所有的必需氨基酸在GG家系中的含量均显著高于BB和GB家系($P<0.05$), 呈现GG>BB>GB趋势; 在8种非必需氨基酸(天冬氨酸Asp、丝氨酸Ser、谷氨酸Glu、甘氨酸Gly、丙氨酸Ala、酪氨酸Tyr、脯氨酸Pro、胱氨酸Cys)中, 除Gly、Pro和Cys外, 其余氨基酸在GG家系中的含量均显著高于BB和GB家系($P<0.05$), 呈现GG>BB>GB的趋势。除此之外, GG

家系肌肉中的氨基酸总量、必需氨基酸总量和呈味氨基酸总量均显著高于BB家系和GB家系($P<0.05$), 其总含量由高到低依次为GG>BB>GB; 3种鱼肌肉中的必需氨基酸总含量占氨基酸总量的比分别为(GG) 41.55%、(GB) 42.02%和(BB) 41.45%; 呈味氨基酸总含量占氨基酸总量的比分别为(GG) 36.32%、(GB) 36.33%和(BB) 36.92%, 且BB家系的比值显著高于GB和GG家系; 必需氨基酸总含量与非必需氨基酸总含量的比分别为(GG) 83.25%、(GB) 84.56%和(BB) 82.41%, 且GB>GG>BB ($P<0.05$)。

由表4氨基酸的氨基酸评分(AAS)和化学评分(CS)可见, GG、GB及BB家系肌肉中均是赖氨酸含量最高; 蛋氨酸+半胱氨酸为3种鱼共同第一限制性氨基酸。除Val、Met+Cys和Ile的氨基酸评分小于1, 其他必需氨基酸的氨基酸评分都大于1, 且化学评分都大于0.27; GG家系必需氨基酸指数大于BB和GB家系。

结果表明: 在氨基酸含量比较中(表3), 氨基酸总量、必需氨基酸总量和呈味氨基酸总量都为

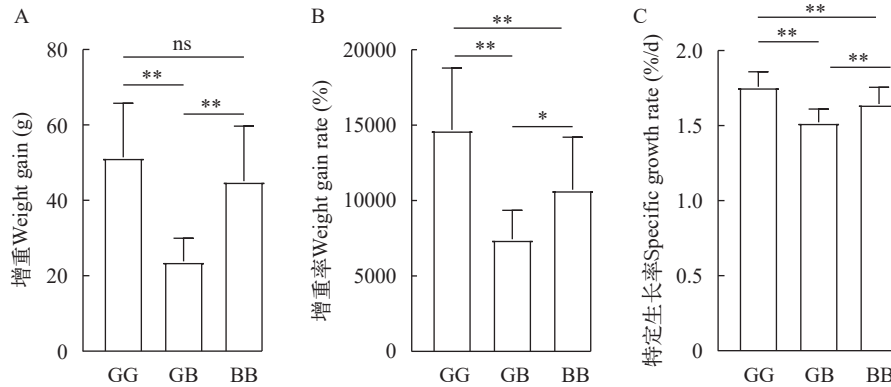


图1 三组草鱼家系F1生长数据图(平均值±标准差, $n=30$)

Fig. 1 Growth data chart of F1 Progeny from the three crossbreeding combinations of *Ctenopharyngodon idella* (mean±SD, $n=30$)

ns代表差异不显著($P>0.05$), *代表差异显著($P<0.05$), **代表差异极显著($P<0.01$); 下同

ns means no significant difference ($P>0.05$), *means significant difference ($P<0.05$). **means extremely significant differences ($P<0.01$); The same applies below

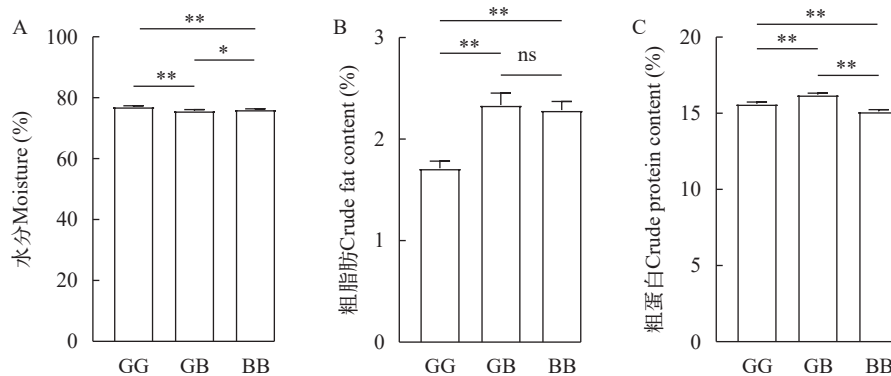


图2 三组草鱼家系F1代常规营养成分比较(平均值±标准差, $n=3$)

Fig. 2 Comparison of conventional nutritional components among the three F1 *Ctenopharyngodon idella* families (mean±SD, $n=3$)

GG>BB>GB, 且具有显著差异($P<0.05$)。对实验结果进行氨基酸评分和化学评分分析(表 4), 发现赖氨酸为3种实验鱼共有的评分最高的氨基酸; GG家系肌肉组织的 AAS、CS 和EAAI评分指数均高于BB和GB家系的肌肉组织。综上, GG家系在氨基酸成分上具有营养优势。

2.6 样本相关性分析

通过主成分分析(PCA)探究了三种组合草鱼F1代的基因表达差异, 结果显示三种组合草鱼F1代

表 2 三组草鱼家系F1代肌肉脂肪酸组成的比较结果

Tab. 2 Comparison of muscle fatty acid composition among the three F1 *Ctenopharyngodon idella* families ($\mu\text{g/g}$)

脂肪酸名称 Fatty acid name	GG	GB	BB
饱和脂肪酸Saturated fatty acid, SFA			
C6:0己酸	0.10±0.01 ^b	0.12±0.01 ^b	0.24±0.02 ^a
C10:0癸酸	0.07±0.02 ^b	0.09±0.01 ^b	0.17±0.03 ^a
C12:0十二烷酸	1.85±0.02 ^c	3.67±0.03 ^b	6.23±0.02 ^a
C14:0肉豆蔻酸	11.88±0.01 ^b	8.7±0.27 ^c	26.20±0.03 ^a
C15:0十五碳酸	0.62±0.01 ^b	0.53±0.38 ^b	2.11±0.03 ^a
C16:0棕榈酸	290.20±0.03 ^b	135.43±0.03 ^c	383.49±0.05 ^a
C17:0十七烷酸	0.71±0.03 ^c	1.36±0.02 ^b	1.83±0.03 ^a
C18:0十八烷酸	104.56±0.03 ^b	51.32±0.02 ^c	105.26±0.03 ^a
C20:0花生酸	2.67±0.02 ^b	2.55±0.04 ^c	4.37±0.02 ^a
C21:0二十一碳酸	2.14±0.02 ^b	2.10±0.03 ^b	2.29±0.03 ^a
C22:0二十二碳酸	0.05±0.00 ^c	0.55±0.02 ^b	0.86±0.03 ^a
单不饱和脂肪酸Monounsaturated fatty acid, MUFA			
C16:1棕榈油酸	50.97±0.02 ^b	24.4±0.02 ^c	111.52±0.02 ^a
C18:1n9c油酸	380.50±0.02 ^b	238.44±0.04 ^c	899.51±0.06 ^a
C20:1花生烯酸	19.76±0.01 ^b	12.83±0.03 ^c	36.01±0.02 ^a
C22:1n9芥酸	4.52±0.02 ^b	3.82±0.02 ^c	6.71±0.02 ^a
多不饱和脂肪酸Polyunsaturated fatty acid, PUFA			
C18:2n6c亚油酸	203.26±0.14 ^b	158.35±0.05 ^c	450.18±0.08 ^a
C18:3n3 α -亚麻酸	17.03±0.02 ^b	13.02±0.02 ^c	38.67±0.02 ^a
C20:2二十碳二烯酸	22.43±0.04 ^b	10.96±0.03 ^c	27.97±0.03 ^a
C20:3n6顺-8,11,14-二十碳三烯酸	25.72±0.03 ^b	11.54±0.02 ^c	28.29±0.25 ^a
C20:4n6花生四烯酸	115.33±0.04 ^a	56.10±0.04 ^c	85.44±0.04 ^b
C20:3n3顺-11,14,17-二十碳三烯酸	1.35±0.02 ^b	0.25±0.01 ^c	2.28±0.02 ^a
C20:5n3顺-5, 8, 11, 14, 17-二十碳五烯酸	8.28±0.02 ^a	6.12±0.03 ^b	1.26±0.02 ^c
C22:6二十二碳六烯酸	62.96±0.01 ^a	41.51±0.04 ^b	33.42±0.02 ^c
饱和脂肪酸总量	414.86±0.06 ^b	206.43±0.48 ^c	533.04±0.11 ^a
单不饱和脂肪酸总量	455.76±0.045 ^b	279.48±0.06 ^c	1053.76±0.07 ^a
多不饱和脂肪酸总量	456.36±0.16 ^b	297.85±0.09 ^c	667.53±0.26 ^a
EPA+DHA	71.24±0.02 ^a	47.63±0.05 ^b	34.68±0.03 ^c

注: 同行数据肩标小写字母不同表示数据间有显著差异($P<0.05$); 下同

Note: Different lowercase letters indicate significant differences in groups ($P<0.05$); The same applies below

的样本在PCA图上呈现明显分离的趋势, 表明不同组合F1代间具有明显转录组学差异(图 3)。

2.7 差异基因统计分析

根据 $|\log_2(\text{Fold Change})|>1$ 且 $P \text{ adj}<0.05$ 的选择标准筛选DEGs, GB和BB间共筛选出4026个DEGs, 其中GB相较于BB, 上调DEGs有2781个, 下调DEGs有1245个; GG和BB间共筛选出3155个DEGs, GG相较于BB, 上调DEGs有1757个, 下调DEGs有1398个。同时筛选出与体色形成相关的候选基因(表 5)。相较于BB组, GG组中多个可能参与鱼类体色形成的基因呈现过表达, 如影响色素细胞发育的SRY盒转录因子9b (*sox9b*)基因和集落刺激因子1受体(*csf1r*); GB组较BB组观察到周期蛋白依赖性激酶4(*cdk4*)和线粒体编码的ATP合酶膜亚基6 (*mt-atp6*)等黑色素合成相关基因均显著下调。

2.8 差异表达基因GO富集分析

为解析草鱼体色变异的可能分子机制, 对BB

表 3 三组草鱼家系F1代肌肉氨基酸组成的比较结果

Tab. 3 Comparison of muscle amino acid composition among the three F1 *Ctenopharyngodon idella* families (mg/g)

氨基酸名称 Amino acid name	GG	GB	BB
必需氨基酸Essential amino acid, EAA			
苏氨酸Thr	8.70±0.04 ^a	7.05±0.05 ^c	7.66±0.03 ^b
缬氨酸Val	7.59±0.02 ^a	6.25±0.02 ^c	6.93±0.02 ^b
蛋氨酸Met	3.70±0.30 ^a	2.67±0.07 ^c	3.23±0.03 ^b
亮氨酸Leu	15.25±0.30 ^a	12.44±0.04 ^c	13.36±0.03 ^b
异亮氨酸Ile	7.35±0.03 ^a	6.27±0.02 ^c	6.94±0.01 ^b
苯丙氨酸Phe	7.43±0.03 ^a	5.89±0.02 ^c	6.66±0.03 ^b
赖氨酸Lys	18.32±0.03 ^a	14.79±0.03 ^c	15.88±0.02 ^b
半必需氨基酸Semi-essential amino acid, SEAA			
组氨酸His	4.47±0.06 ^a	3.53±0.06 ^b	3.59±0.09 ^b
精氨酸Arg	9.60±0.53 ^a	7.40±0.03 ^b	8.47±0.25 ^a
非必需氨基酸Non-essential amino acid, NEAA			
天冬氨酸Asp*	14.16±0.03 ^a	11.37±0.02 ^c	12.44±0.04 ^b
丝氨酸Ser	8.58±0.08 ^a	6.60±0.05 ^c	7.27±0.07 ^b
谷氨酸Glu*	26.42±0.03 ^a	21.24±0.04 ^c	23.67±0.02 ^b
甘氨酸Gly*	8.13±0.12 ^a	6.78±0.02 ^b	8.32±0.15 ^a
丙氨酸Ala*	11.03±0.16 ^a	8.48±0.06 ^c	9.59±0.04 ^b
酪氨酸Tyr	6.52±0.02 ^a	5.14±0.03 ^c	5.50±0.03 ^b
脯氨酸Pro	5.73±0.07 ^a	4.71±0.02 ^b	5.58±0.17 ^a
胱氨酸Cys	1.50±0.02 ^a	1.14±0.11 ^b	1.22±0.01 ^b
氨基酸总量TAA	164.48±0.74 ^a	131.77±0.20 ^c	146.33±0.37 ^b
必需氨基酸总量TEAA	68.33±0.43 ^a	55.36±0.11 ^c	60.66±0.07 ^b
呈味氨基酸总量TDAA	59.74±0.20 ^a	47.87±0.08 ^c	54.03±0.16 ^b
EAA/TAA (%)	41.55±0.23	42.02±0.15	41.45±0.12
DAA/TAA (%)	36.32±0.13 ^b	36.33±0.08 ^b	36.92±0.11 ^a
EAA/NEAA (%)	83.25±0.04 ^b	84.56±0.02 ^a	82.41±0.01 ^c

和GB家系间及BB和GG家系间的DEGs进行GO功能注释分析。结果显示, 在生物过程(Biological process, BP)类别中, DEGs主要在ATP代谢过程(ATP metabolic process)、核苷一磷酸代谢过程(Nucleoside monophosphate metabolic process)及嘌呤核苷一磷酸代谢过程(Purine nucleoside monophosphate metabolic process)等显著富集; 在细胞组分(Cellular component, CC)类别中, DEGs主要在线粒体内膜(Mitochondrial inner membrane)、线粒体(Mitochondrion)、细胞器内膜(Organelle inner membrane)、肌钙蛋白复合物(Troponin complex)、横纹肌细肌丝(Striated muscle thin filament)等显著富集; 在分子功能(Molecular function, MF)类别中, DEGs主要在血红素结合(Heme binding)、四吡咯结合(Tetrapyrrole binding)、氧化还原酶活性(Oxidoreductase activity, acting on NAD(P)H)等显著富集(图4)。其中, BB与GB、BB与GG间的DEGs在ATP代谢过程、线粒体、氧化还原酶活性等功能条目中显著富集, 这些GO条目可能与肌肉营养代谢及生长发育调控密切相关。基因表达差异分析显示, 与BB家系相比, GB和GG家系在上述通路中的上调/下调基因数目依次为4/18和2/23、0/28和0/39、42/52和35/75(图4C和4D)。

2.9 差异表达基因的KEGG通路富集分析

为分析草鱼皮肤DEGs的生物学功能, 对其进行KEGG通路富集分析。结果表明, BB与GB、BB与GG家系间的DEGs主要富集于氧化磷酸化(Oxidative phosphorylation)、细胞黏附分子(Cell adhesion molecules)、心肌收缩(Cardiac muscle contraction)等通路(图5)。其中, BB与GB、BB与GG间的DEGs在果糖和甘露糖代谢(Fructose and mannose metabolism)、碳代谢(Carbon metabolism)、柠檬酸

循环(Citrate cycle)、氨基酸的生物合成(Biosynthesis of amino acids)、细胞黏附分子等可能与肌肉营养与生长调控相关通路中显著富集。基因表达差异分析显示, 与BB家系相比, GB和GG家系在上述通路中的上调/下调基因数目依次为8/8和6/11、6/31和3/44、2/11和0/16、10/17和3/22、46/17和38/15(图5C和5D)。

2.10 qRT-PCR验证转录组

为了验证转录组测序数据的可靠性, 从转录组中选取了8个与草鱼体色调控相关的DEGs进行qRT-PCR分析。结果发现, *cdk4*、*tnnt2*、*mchr2*、*sox9b*、*tyrp1*、*mt-atp6*、*apoeb*和*pvalb7* 八个DEGs的表达模式与RNA-seq测定的表达模式一致(图6), 表明RNA-seq测定数据可靠。

3 讨论

3.1 三组草鱼家系F1代生长性能比较

研究表明, 不同杂交组合的子一代在生长性能方面存在显著差异, 且杂种优势具有明显的组合特异性。部分杂交组合如杂交罗非鱼(*O. niloticus* ♀×*O. aureus* ♂)在生长速率和存活率上表现出显著杂种优势^[26], 草鱼与赤眼鳟及不同地理群体草鱼杂交组合也显示出超亲本的生长优势^[11]。然而, 本研究的单养实验结果显示, 草鱼和金色草鱼杂交F1代(GB)在282d养殖期内的增重、增重率及特定生长率均显著低于纯种家系(BB和GG), 表现出负向杂种优势。该结果与南亚野鲮(*Labeo rohita*)杂交中出现的负向或微弱杂种优势^[27], 以及北极红点鲑(*Salvelinus alpinus*)与河鲢(*Salmo trutta fario*)杂交种存活率和生长性能下降的报道相一致^[28]。值得注意的是, 本研究中GG家系表现出显著高于GB和BB家系的生长优势, 表明该家系具有突出的育种

表4 三组草鱼家系F1代肌肉中必需氨基酸评分

Tab. 4 Essential amino acid scores in muscle tissue of the three F1 *Ctenopharyngodon idella* families

必需氨基酸 EAA	FAO/WHO 标准 FAO/WHO standard	鸡蛋蛋白质 Egg protein	GG		GB		BB	
			蛋白质的 氨基酸评分 Amino acid score (AAS)	化学评分 Chemical score (CS)	蛋白质的 氨基酸评分 Amino acid score (AAS)	化学评分 Chemical score (CS)	蛋白质的 氨基酸评分 Amino acid score (AAS)	化学评分 Chemical score (CS)
苏氨酸Thr	250	292	1.39	1.19	1.09	0.93	1.27	1.09
缬氨酸Val	310	441	0.98	0.69	0.78	0.55	0.92	0.65
蛋氨酸+半胱氨酸Met+Cys	220	386	0.67	0.38	0.47	0.27	0.61	0.35
异亮氨酸Ile	250	331	1.18	0.89	0.97	0.73	1.15	0.87
亮氨酸Leu	440	534	1.39	1.14	1.09	0.90	1.26	1.04
苯丙氨酸+酪氨酸Phe+Tyr	380	565	1.47	0.99	1.12	0.75	1.32	0.89
赖氨酸Lys	340	441	2.16	1.66	1.68	1.29	1.93	1.49
必需氨基酸指数EAAI			90.98		73.58		82.35	

价值和选育潜力,这一发现为草鱼优良品种选育提供了重要参考。

3.2 三组草鱼家系F1代肌肉营养成分比较

鱼肉因其均衡的氨基酸组成和较高的消化吸收率,被认为是人类优质的蛋白质来源^[29]。已有研究显示,草鱼肌肉一般营养成分(水分、粗蛋白、粗脂肪)存在较大变动^[30, 31]。本研究测得GB家系水分含量和BB家系粗蛋白含量略低于文献报道值,这种差异可能与取样部位有关。多项研究表明,草鱼肌肉营养成分在不同部位间存在显著差异^[32],如

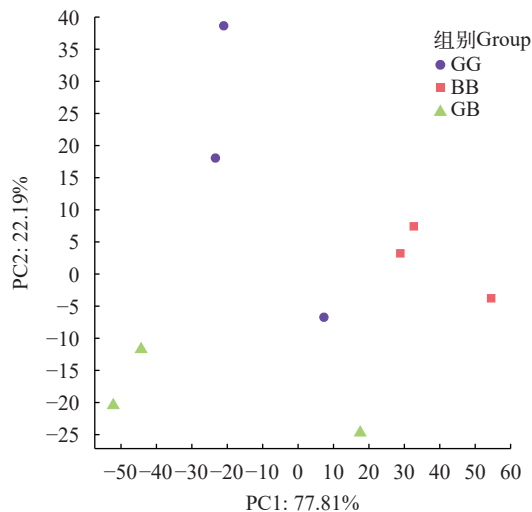


图3 三组草鱼家系F1代皮肤转录组的主成分分析

Fig. 3 Principal component analysis of skin transcriptomes in the three F1 *Ctenopharyngodon idella* families

表5 差异表达基因中体色形成相关基因的筛选

Tab. 5 Screening of body color-related genes from differentially expressed genes

比较组 Comparison group	基因名称 Gene name	log ₂ (Fold change)	P 值 P-value	表达模式 Expression pattern
GG vs. BB	<i>kita</i>	1.88	1.05×10 ⁻³	Up
	<i>pax7</i>	-1.87	2.49×10 ⁻⁵	Down
	<i>xdh</i>	1.44	8.02×10 ⁻⁴	Up
	<i>csf1r</i>	1.82	8.96×10 ⁻⁴	Up
	<i>tnnt2</i>	-2.42	3.44×10 ⁻⁴	Down
	<i>mchr2</i>	3.03	1.45×10 ⁻⁹	Up
	<i>sox9b</i>	2.17	5.65×10 ⁻⁵	Up
	<i>tyrp1</i>	1.93	2.05×10 ⁻³	Up
	<i>mt-atp6</i>	-1.94	7.71×10 ⁻³	Down
GB vs. BB	<i>oca2</i>	-3.10	1.51×10 ⁻²	Down
	<i>pvalb7</i>	-3.02	4.93×10 ⁻²	Down
	<i>tuba1</i>	-1.88	3.31×10 ⁻⁴	Down
	<i>wnt7b</i>	2.25	1.33×10 ⁻²	Up
	<i>cdk4</i>	-2.03	4.94×10 ⁻⁴	Down
	<i>apoeb</i>	2.90	2.48×10 ⁻³	Up

陈洁等^[33]发现背部肌肉粗蛋白含量显著高于腹部和尾部,而腹底部肌肉粗脂肪含量较高;朱冰等^[34]在金草鱼研究中观察到粗脂肪含量低于常规值的现象;鲟(*Acipenseriformes*)肌肉不同部位的粗蛋白含量也存在显著差异^[35]。此外,本研究还发现,GG家系相较于另两个家系,水分含量是最高的,且粗脂肪含量是最低的。这表明其可能是一种更具健康价值的草鱼资源。

脂肪酸作为重要的营养物质,在供能、代谢调节和维持生理功能方面发挥重要作用。根据碳键饱和程度,可分为饱和脂肪酸(SFA)、单不饱和脂肪酸(MUFA)和多不饱和脂肪酸(PUFA),三者具有不同的生理功能。本研究对3个家系草鱼F1代的脂肪酸组成分析,其UFA含量显著高于SFA($P<0.05$),其中SFA、MUFA和PUFA分别以C16:0、C18:1n9c和C18:2n6c含量最高;同时BB家系总脂肪酸含量显著高于GG家系($P<0.05$),这与先前关于金草鱼和普通草鱼肌肉营养成分差异的研究结果一致^[31]。值得注意的是,GG家系的DHA和EPA含量之和显著高于BB和GB家系($P<0.05$)。DHA和EPA作为人体必需脂肪酸,需通过食物供给,并在促进大脑发育、改善记忆、预防心血管疾病及调节免疫等方面具有重要作用^[36]。这表明GG家系草鱼具有更高的食用营养价值,为其作为优质食用鱼类的选育提供了重要依据。

氨基酸组成与含量是评价鱼类营养和食用品质的关键指标,其中必需氨基酸决定蛋白质的营养价值,而呈味氨基酸则影响肉质鲜度^[37]。本研究发现,三个草鱼家系F1代的氨基酸组成无显著差异,但含量差异明显。鱼类作为重要的优质蛋白来源,富含Lys和Met等必需氨基酸^[38];Lys在人体中具有促进生长、增强免疫及改善神经系统功能的作用^[39]。实验结果显示,3个家系草鱼肌肉中Lys含量在必需氨基酸中最高,这一特性有助于弥补谷物蛋白中Lys的不足,提升蛋白质利用率。值得注意的是,GG家系必需氨基酸总量显著高于BB家系和GB家系($P<0.05$),且其呈味氨基酸总量也显著高于另外两个家系($P<0.05$),说明金色草鱼♀×金色草鱼♂自交F1代在鲜味与营养方面均表现突出。营养评价表明,3个草鱼家系F1代EAA/TAA值为41.45%—42.02%,EAA/NEAA值为82.41%—84.56%,高于FAO/WHO推荐的理想蛋白质模式(EAA/TAA≥40%,EAA/NEAA≥60%)^[40],与张殿福等^[41]的研究结果一致,属于优质食用蛋白。在氨基酸评分(AAS)、化学评分(CS)和必需氨基酸指数(EAAI)方面,除Val、Met+Cys和Ile外,其余必

需氨基酸AAS均大于1, 高于FAO/WHO标准, 其中Lys评分最高, 与邱颀等^[32]的研究结果一致。GG家系EAAI值(90.98)显著高于BB家系(82.35)和GB家系(73.58), 表明其必需氨基酸比例更接近标准蛋白, 更易于人体消化吸收。

3.3 三组草鱼家系F1代皮肤转录组分析

鱼类体色作为重要的形态特征, 其变化主要由遗传因素决定, 同时受环境条件^[42]、饲料营养^[43]及生理状态^[44]的调节。黑色素细胞是动物体内分布

最广泛且研究最深入的色素细胞。本研究显示, 黑色素合成相关基因 $cdk4$ 在BB家系中的表达量是GG家系的4倍, 该基因的异常激活与90%的黑色素瘤病例相关^[45]。同时, 参与黑色素生成与转移的 $mt-atp6$ 基因在BB家系中的表达量也约为GG家系的4倍^[46]。结果表明, $cdk4$ 和 $mt-atp6$ 可能在鱼类黑色素细胞生成过程中发挥关键调控作用。

黄色素细胞的受关注度仅次于黑色素细胞, 在鱼类体色形成中具有重要作用。该类细胞内含有

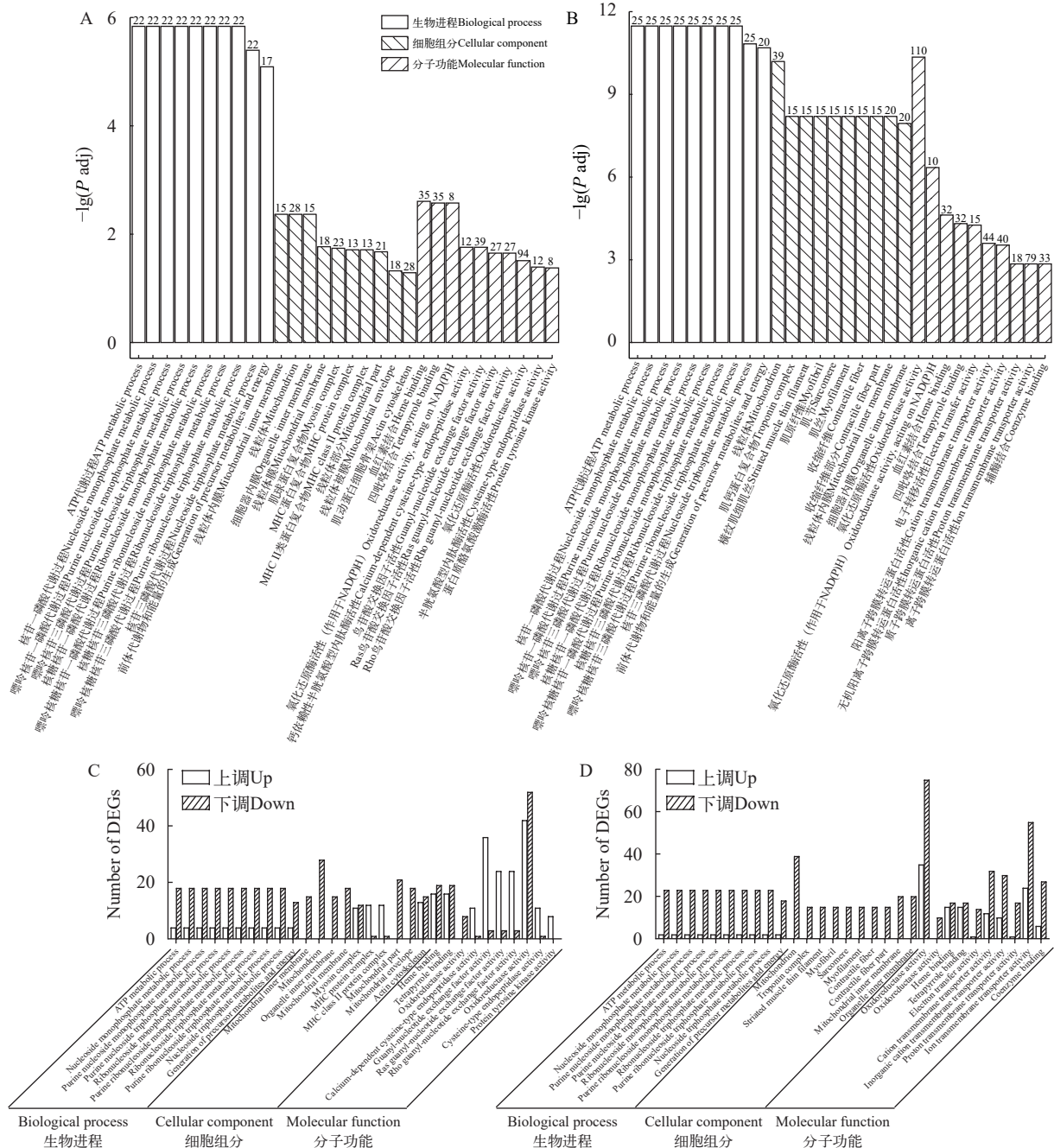


图4 三组草鱼家系F1代皮肤差异表达基因的GO功能分类

Fig. 4 GO functional classification of DEGs in skin tissues of the three F1 *Ctenopharyngodon idella* families

A和C. GB vs BB; B和D. GG vs BB

类胡萝卜素和蝶啶色素, 由于二者的比例不同, 可产生红色到白色等不同的体色, 在动物的集群行为、繁殖、伪装和警戒等方面发挥着重要作用^[47]。*csf1r*基因参与黄色素细胞的成熟与分化, 可能调控鱼类黄色体色的形成^[48-51]。本研究发现, *csf1r*在GG家系中的表达量显著高于BB家系。同时, 作为调控嘌呤代谢及蝶啶色素合成的关键酶, *xdh*在GG家系中也呈现显著高表达, 这与鲫红色皮肤中*xdh*表达高于灰色皮肤的研究结果一致^[52]。此外, 调控黄色素形成的关键因子*sox9b*在GG家系的表达量达到GB和BB家系的四倍, 与红鲫中观察到的该基因高表达现象相吻合^[53]。综合分析表明, 草鱼体色由黑色向金色的转变, 可能与*csf1r*、*xdh*和*sox9b*

三个基因在皮肤中的差异表达密切相关, 该结果为解析草鱼体色形成的分子机制提供了重要依据。

3.4 三组草鱼家系F1代草鱼皮肤转录组与其肌肉营养成分的关系

GO功能注释分析表明, 与体色变异相关的DEGs在ATP代谢、核苷酸代谢等生物过程, 线粒体内膜、肌钙蛋白复合物等细胞结构, 以及血红素结合和氧化还原酶活性等分子功能中显著富集。这一结果表明, 草鱼体色分化可能与机体能量代谢、肌肉发育调控及色素合成中的氧化还原过程密切相关。其中, BB与GB、BB与GG间的DEGs在ATP代谢过程、线粒体、氧化还原酶活性等可能与肌肉营养与生长调控相关功能条目中显著富

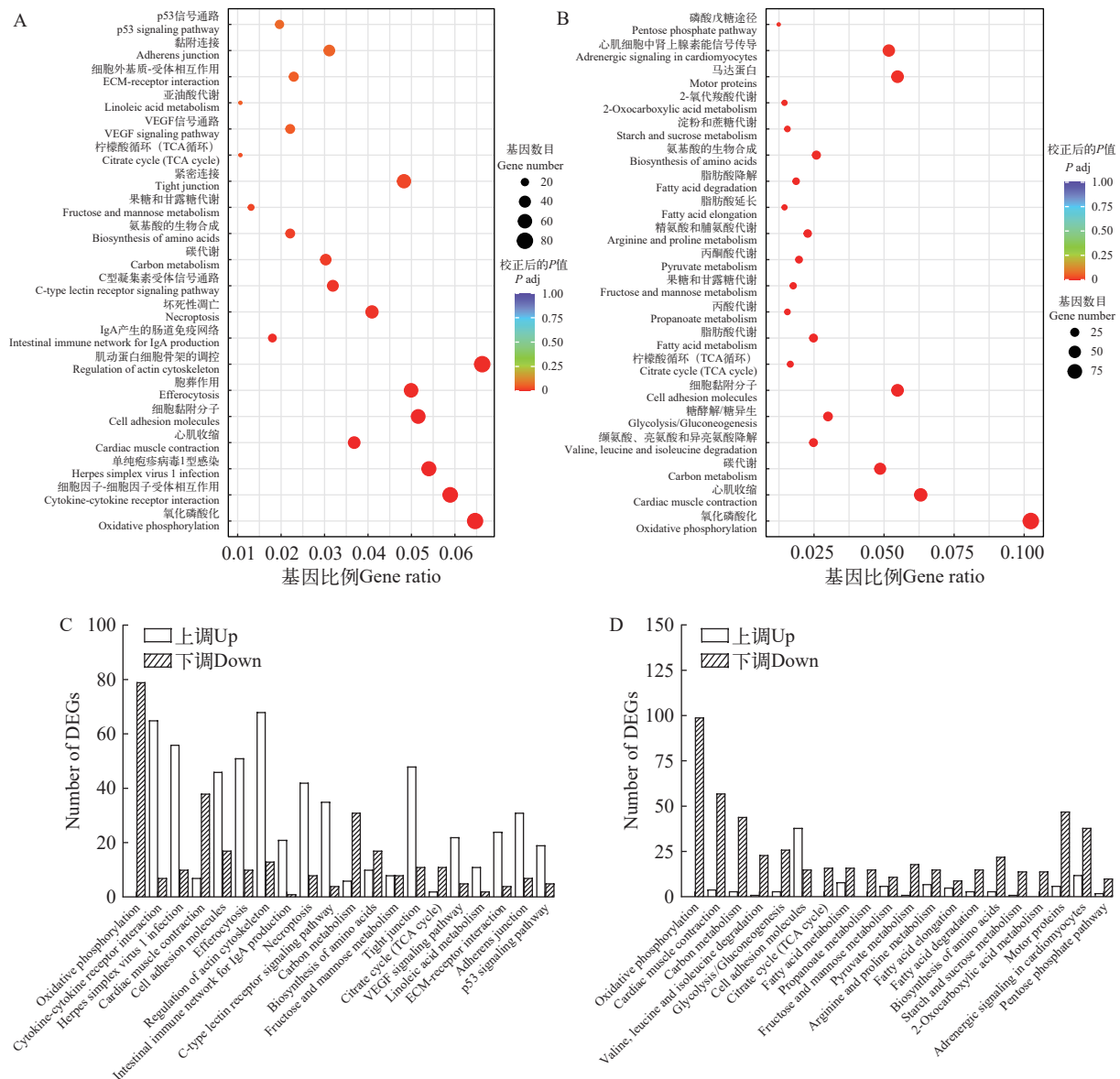


图5 三组草鱼家系F1代皮肤差异表达基因的KEGG代谢通路富集分析

Fig. 5 KEGG pathway enrichment analysis of DEGs in skin tissues of the three F1 *Ctenopharyngodon idella* families

A和C. GB vs. BB; B和D. GG vs. BB

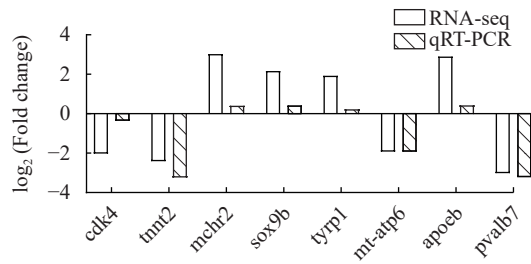


图6 三组草鱼家系F1代皮肤组织差异基因RNA-seq及qRT-PCR验证

Fig. 6 Validation of skin tissue DEGs through RNA-seq and qRT-PCR analyses in the three F1 *Ctenopharyngodon idella* families

该倍数变化是基因在GG或GB中的表达量除以在BB中的表达量
The fold change is the gene expression in the GG or GB divided by the expression in the BB

集。通过KEGG富集分析发现, 草鱼不同家系皮肤组织中的DEGs主要集中于多个与能量代谢、细胞相互作用及生理功能相关的关键通路, 包括氧化磷酸化、细胞黏附分子与心肌收缩等。值得注意的是, BB和GB以及BB和GG家系间的DEGs均在果糖和甘露糖代谢、碳代谢、柠檬酸循环以及氨基酸生物合成等通路中显著富集, 而这些代谢通路可能在不同家系间的肌肉营养积累与生长调节中发挥重要作用。由此推测, 不同家系肌肉营养成分的差异, 可能与其皮肤组织中这些与肌肉营养成分及生长调控相关功能条目和通路中的DEGs表达变化密切相关。

综上所述, 金色草鱼(♀)×金色草鱼(♂) F1代在生长性能与肌肉营养品质方面均显著优于其他两组家系($P<0.05$)。转录组分析从分子层面揭示了不同组合F1代间体色差异可能与 *cdk4*、*mt-atp6*、*csflr* 等关键基因的差异表达相关, GO与KEGG分析进一步表明, 肌肉营养成分和生长的差异可能与其皮肤色素代谢过程存在关联。这些发现不仅证实了该家系具有突出的育种潜力, 也为金色草鱼的良好选育工作提供了重要的理论依据和实践指导。

(作者声明本文符合出版伦理要求)

参考文献:

- [1] Cai L, Tong F L, Tang T, *et al.* Comparative evaluation of nutritional value and flavor quality of muscle in triploid and diploid common carp: Application of genetic improvement in fish quality [J]. *Aquaculture*, 2021, **541**(7): 736780.
- [2] Naomi Y, Koji S, Riki O, *et al.* Relationship between dietary protein or essential amino acid intake and training-induced muscle hypertrophy among older individuals

- [J]. *Journal of Nutritional Science and Vitaminology*, 2017, **63**(6): 379-388.
- [3] Koshal K. Aquatic foods in human health, nutrition, and overall welfare [J]. *Clinical Nutrition Open Science*, 2025(64): 332-342.
- [4] Huang Y C. The rise, characteristics and development trends of fish farming in China [J]. *Journal of Fisheries Research*, 2025, **47**(1): 108-119. [黄永春. 中国鱼类养殖的崛起、特色和发展方向 [J]. 渔业研究, 2025, **47**(1): 108-119.]
- [5] Cal L, Suarez-Bregua P, Cerdá-Reverter J M, *et al.* Fish pigmentation and the melanocortin system [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 2017(211): 26-33.
- [6] Wang C H, Li S F, Zeng W G, *et al.* Genotype-environment interaction analysis from the body color and growth character in Oujiang color common carp, *Cyprinus carpio* var. Color [J]. *Journal of Shanghai Fisheries University*, 2004, **13**(2): 103-106. [王成辉, 李思发, 曾伟光, 等. 瓯江彩鲤体色与生长的遗传—环境互作分析 [J]. 上海水产大学学报, 2004, **13**(2): 103-106.]
- [7] Gong C P. The growth performance comparison and genetic diversity analysis of different body color red tilapia [D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2015: 15-16. [公翠萍. 不同体色红罗非鱼生长性能比较及遗传多样性研究 [D]. 南京: 南京农业大学, 2015: 15-16.]
- [8] Gong Y T, Wang L M, Zhu W B, *et al.* Muscle quality of the FFRC No. 2 strain *Cyprinus carpio* with different body colors [J]. *Journal of Fisheries of China*, 2024, **48**(4): 289-297. [龚雅婷, 王兰梅, 朱文彬, 等. 不同体色福瑞鲤2号的肌肉品质 [J]. 水产学报, 2024, **48**(4): 289-297.]
- [9] Yang W L. Growth differences and mitochondrial genome measurement and analysis of *Monopterus albus* with different body colors [D]. Jingzhou: Yangtze University, 2024: 11-12. [杨文林. 不同体色黄鳝的生长差异及线粒体基因组的测定与分析 [D]. 荆州: 长江大学, 2024: 11-12.]
- [10] Wu X L, Ding W D, Cao Z M, *et al.* Analysis of nutritive composition in muscle of wild *Monopterus albus* with three kinds of colors [J]. *Science and Technology of Food Industry*, 2016, **37**(1): 351-355. [吴秀林, 丁炜东, 曹哲明, 等. 三种体色野生黄鳝肌肉营养成分的分析 [J]. 食品工业科技, 2016, **37**(1): 351-355.]
- [11] Yang X, Liu Y, Jin S Z, *et al.* Morphological characteristics of backcross generation from *Ctenopharyngodon idella* (♀) × *Squaliobarbus curriculus* (♂) F1 [J]. *Journal of Hunan University of Arts and Science (Science and Technology)*, 2018, **30**(3): 35-40. [杨雄, 刘益, 金生振, 等. 草鱼和赤眼鳟正交F1(♀)回交子代的形态学分析 [J]. 湖南文理学院学报(自然科学版), 2018, **30**(3): 35-

- 40.]
- [12] Li D, Li W, Xiao T Y, *et al.* Comparative study on muscle texture between the crossbreed F1 generation from grass carp (*Ctenopharyngodon idellus*) (♀) × barbel chub (*Squaliobarbus curriculus*) (♂) and their parents [J]. *Journal of Natural Science of Hunan Normal University*, 2016, **39**(3): 28-33. [李迪, 李伟, 肖调义, 等. 草鱼(♀)×赤眼鲮(♂)杂交F1与其亲本的肌肉特性比较研究 [J]. 湖南师范大学自然科学学报, 2016, **39**(3): 28-33.]
 - [13] Fan J J, Chen B X, Bai J J, *et al.* Growth performance of hybrid progeny from different geographical *Ctenopharyngodon idella* [J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2015, **31**(29): 28-32. [樊佳佳, 陈柏湘, 白俊杰, 等. 不同地理来源草鱼群体杂交后代的生长性能分析 [J]. 中国农学通报, 2015, **31**(29): 28-32.]
 - [14] Wang H L, Chen K, Wu B, *et al.* Study on transcriptome differences in different tissues of *Lutaria rhynchaena* based on RNA-seq sequencing [J]. *Journal of Guangxi Academy of Sciences*, 2024, **40**(1): 80-92. [王宏玲, 陈琨, 吴斌, 等. 基于RNA-seq测序的弓獭蛤(*Lutaria rhynchaena*)不同组织转录组差异研究 [J]. 广西科学院学报, 2024, **40**(1): 80-92.]
 - [15] FAO and WHO. Energy and Protein Requirements [R]. Geneva: World Health Organization, 1973.
 - [16] Wang G Y. Food Composition Table: National Representative Value [M]. Beijing: People's Medical Publishing House, 1991: 28-35. [王光亚. 食物成分表: 全国代表值 [M]. 北京: 人民卫生出版社, 1991: 28-35.]
 - [17] Li W W, Huang T Q, Gu W, *et al.* The analysis of muscle nutrient composition of six representative breeding population of Rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2023, **47**(9): 1425-1434. [李文文, 黄天晴, 谷伟, 等. 六个虹鳟代表性繁育群体肌肉营养成分分析 [J]. 水生生物学报, 2023, **47**(9): 1425-1434.]
 - [18] Ge J M, Zi F Z, Wang X Y, *et al.* A comparative study on fish growth and nutritional composition under pond ecological farming in Xinjiang [J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2023, **30**(5): 559-572. [葛建民, 瞿方泽, 王新月, 等. 新疆盐碱水湖塘生态养殖模式下鱼类生长及肌肉营养品质 [J]. 中国水产科学, 2023, **30**(5): 559-572.]
 - [19] Parkhomchuk D, Borodina T, Amstislavskiy V, *et al.* Transcriptome analysis by strand-specific sequencing of complementary DNA [J]. *Nucleic Acids Research*, 2009, **37**(18): e123.
 - [20] Mortazavi A, Williams B A, Mccue K, *et al.* Mapping and quantifying mammalian transcriptomes by RNA-Seq [J]. *Nature Methods*, 2008, **5**(7): 621-628.
 - [21] Liao Y, Smyth G K, Shi W. featureCounts: an efficient general purpose program for assigning sequence reads to genomic features [J]. *Bioinformatics*, 2014, **30**(7): 923-930.
 - [22] Garber M, Grabherr M G, Guttman M, *et al.* Computational methods for transcriptome annotation and quantification using RNA-seq [J]. *Nature Methods*, 2011, **8**(6): 469-477.
 - [23] Bray N L, Pimentel H, Melsted P, *et al.* Near-optimal probabilistic RNA-seq quantification [J]. *Nature Biotechnology*, 2016, **34**(5): 525-527.
 - [24] Love M I, Huber W, Anders S. Moderated estimation of fold change and dispersion for RNA-seq data with DESeq2 [J]. *Genome Biology*, 2014, **15**(12): 550.
 - [25] Li S S, Zhou C C, Wang H, *et al.* Identification of grass carp dendritic cells (*Ctenopharyngodon idellus*) and regulatory effects of *Bacillus subtilis* on the immune functions [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2020, **44**(2): 245-251. [李思思, 周成翀, 王欢, 等. 草鱼树突状细胞的分离鉴定及益生芽孢杆菌对其免疫功能的影响 [J]. 水生生物学报, 2020, **44**(2): 245-251.]
 - [26] Xiao W, Chen B L, Wang J, *et al.* Integration of mRNA and miRNA profiling reveals heterosis in *Oreochromis niloticus* × *O. aureus* Hybrid Tilapia [J]. *Animals*, 2022, **12**(5): 640.
 - [27] Gjerde B, Reddy P V G K, Mahapatra K D, *et al.* Growth and survival in two complete diallele crosses with five stocks of Rohu carp (*Labeo rohita*) [J]. *Aquaculture*, 2002, **209**(1-4): 103-115.
 - [28] Aras-Hisar S, Yanik T, Hisar O. Hatchery and growth performance of two trout pure breeds, *Salvelinus alpinus* and *Salmo trutta fario*, and their hybrid [J]. *The Israeli Journal of Aquaculture-Bamidgeh*, 2003, **55**(3): 154-159.
 - [29] Albert G. J. T, Levy J, Coelho R, *et al.* Fish for health: Role of fish in global food and animal protein supply [J]. *Reviews in Fisheries Science & Aquaculture*, 2025, **33**(2): 319-333.
 - [30] Yang M, Shi Y H, Xu J B, *et al.* Comparison of muscle nutritional components in grass carp *Ctenopharyngodon idellus* under two culture modes [J]. *Journal of Zhejiang Ocean University (Natural Science)*, 2021, **40**(4): 312-321. [杨明, 施永海, 徐嘉波, 等. 2种养殖模式下草鱼肌肉营养成分的比较分析 [J]. 浙江海洋大学学报(自然科学版), 2021, **40**(4): 312-321.]
 - [31] Wang G J, Wu J R, Yu L Y, *et al.* Comparison and evaluation of nutrition composition in muscle of gold grass carp and common grass carp [J]. *Journal of Gansu Agricultural University*, 2017, **52**(5): 121-126. [王广军, 吴敬荣, 于凌云, 等. ‘金草鱼’和普通草鱼肌肉营养成分比较分析及其营养价值评价 [J]. 甘肃农业大学学报, 2017, **52**(5): 121-126.]
 - [32] Qiu B, Lin Y. An analysis and evaluation of nutritional components in muscle of different parts of cultured grass carp *Ctenopharyngodon idella* [J]. *Journal of Longyan University*, 2024, **42**(5): 75-81. [邱颀, 林瑜. 养殖草鱼不同部位肌肉的营养成分分析与评价 [J]. 龙岩学院学报, 2024, **42**(5): 75-81.]
 - [33] Chen J, Li D P, Zhang Z M, *et al.* Nutritional composition

- tions, muscular fiber properties, and the expression of lipid metabolic related genes in different parts of muscle in *Ctenopharyngodon idella* [J]. *Freshwater Fisheries*, 2017, **47**(2): 107-112. [陈洁, 李大鹏, 张志敏, 等. 草鱼不同部位肌肉营养成分、肌纤维特性以及脂肪代谢相关基因的表达 [J]. *淡水渔业*, 2017, **47**(2): 107-112.]
- [34] Zhu B, Fan J J, Bai J J, *et al.* Comparison and analysis of nutritional composition in gold grass carp and grass carp muscle [J]. *Marine Fisheries*, 2017, **39**(5): 539-547. [朱冰, 樊佳佳, 白俊杰, 等. 金草鱼肌肉品质和营养成分分析及评价 [J]. *海洋渔业*, 2017, **39**(5): 539-547.]
- [35] Huang P, Wang W Q, Gong C, *et al.* Chemical compositions of different muscle zones in giant hybrid Sturgeon [J]. *Food Research and Development*, 2020, **41**(18): 162-168. [黄攀, 王文秋, 宫臣, 等. 大型鲟鱼不同部位肌肉的营养成分分析 [J]. *食品研究与开发*, 2020, **41**(18): 162-168.]
- [36] Abbas N, Riaz S, Mazhar S, *et al.* Microbial production of docosahexaenoic acid (DHA): biosynthetic pathways, physical parameter optimization, and health benefits [J]. *Archives of Microbiology*, 2023(205): 321.
- [37] Chen L H, Zeng W H, Rong Y Z, *et al.* Compositions, nutritional and texture quality of wild-caught and cage-cultured small yellow croaker [J]. *Journal of Food Composition and Analysis*, 2022(107): 104370.
- [38] Pal J, Shukla B N, Maurya A K, *et al.* A review on role of fish in human nutrition with special emphasis to essential fatty acid [J]. *International Journal of Fisheries and Aquatic Studies*, 2018, **6**(2): 427-430.
- [39] Yang Q Q, Zhao D S, Zhang C Q, *et al.* Lysine biofortification of crops to promote sustained human health in the 21st century [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2022, **73**(5): 1258-1267.
- [40] Yu Y H, Gaine G K, Zhou L Y, *et al.* The classical and potential novel healthy functions of rice bran protein and its hydrolysates [J]. *Critical Reviews in Food Science and Nutrition*, 2022, **62**(30): 8454-8466.
- [41] Zhang D F, Wu L, Zhang X Z, *et al.* Nutrient components and texture profiles in the flesh of Atlantic salmon, triploid rainbow trout, and golden trout [J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2020, **27**(2): 186-194. [张殿福, 吴雷, 张学振, 等. 大西洋鲑、三倍体虹鳟和金鳟的肌肉营养成分与品质特性 [J]. *中国水产科学*, 2020, **27**(2): 186-194.]
- [42] Paula G V, Maria J D, Maria P D, *et al.* Fish skin pigmentation in aquaculture: The influence of rearing conditions and its neuroendocrine regulation [J]. *General and Comparative Endocrinology*, 2021(301): 113662.
- [43] Liu C, Liu H K, Zhu X M, *et al.* The effects of *Arthrospira platensis* and lutein on the growth, antioxidant capacity and pigmentation in hybrid yellow catfish (*Pelteobagrus fulvidraco* ♀ × *Pelteobagrus vachelli* ♂) [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2021, **45**(5): 1024-1033. [刘翠, 刘昊昆, 朱晓鸣, 等. 饲料中添加螺旋藻和叶黄素对杂交黄颡鱼生长、抗氧化能力和体色异常调控的比较研究 [J]. *水生生物学报*, 2021, **45**(5): 1024-1033.]
- [44] Luo M K, Lu G Q, Yin H R, *et al.* Fish pigmentation and coloration: Molecular mechanisms and aquaculture perspectives [J]. *Reviews in Aquaculture*, 2021, **13**(4): 2395-2412.
- [45] Sheppard K E, McArthur G A. The cell-cycle regulator CDK4: an emerging therapeutic target in melanoma [J]. *Clinical Cancer Research*, 2013, **19**(19): 5320-5328.
- [46] Li H T, Zhao Z G, Xu W, *et al.* Effects of salinity acclimation on physiology and biochemistry and antioxidant immunity of juvenile *Luciobarbus capito* [J]. *Journal of Fisheries of China*, 2024, **48**(11): 29-40. [李海涛, 赵志刚, 徐伟, 等. 盐度驯化对大鳞鲂幼鱼生理生化和抗氧化免疫的影响 [J]. *水产学报*, 2024, **48**(11): 29-40.]
- [47] Hu J, Feng C, Ma X, *et al.* Molecular cloning and expression of sepiapterin reductase in Japanese ornamental carp (*Cyprinus carpio* var. Koi) [J]. *Journal of Fisheries of China*, 2020, **44**(4): 551-561. [胡菊, 冯彩, 马晓, 等. 锦鲤墨蝶呤还原酶基因的克隆、表达和定位分析 [J]. *水产学报*, 2020, **44**(4): 551-561.]
- [48] Tian X, Pang X L, Wang L Y, *et al.* Dynamic regulation of mRNA and miRNA associated with the developmental stages of skin pigmentation in Japanese ornamental carp [J]. *Gene*, 2018(666): 32-43.
- [49] Parichy D. M. Evolution of pigment cells and patterns: Recent insights from teleost fishes [J]. *Current Opinion in Genetics & Development*, 2021(69): 88-96.
- [50] Si S, Xu X, Zhuang Y, *et al.* The genetics and evolution of eye color in domestic pigeons (*Columba livia*) [J]. *Plos Genetics*, 2021, **17**(8): e1009770.
- [51] Kottler V A, Fadeev A, Weigel D, *et al.* Pigment pattern formation in the guppy, *Poecilia reticulata*, involves the Kita and Csf1ra receptor tyrosine kinases [J]. *Genetics*, 2013, **194**(3): 631-646.
- [52] He L J, Yang Z, Zhong Z W, *et al.* Screening and expression analysis of genes related to skin coloration in pearlscale angelfish (*Centropyge vrolikii*) [J]. *Aquaculture International*, 2024(32): 137-159.
- [53] Zhang H Q, Zhang Y Q, Deng M X, *et al.* A Study on cloning and differential expression of *Gsk3β* in red crucian carp [J]. *Acta Laser Biology Sinica*, 2018, **27**(1): 45-52. [张卉琴, 张永勤, 邓美霞, 等. 红鲫GSK3β基因克隆与分化表达模式 [J]. *激光生物学报*, 2018, **27**(1): 45-52.]

COMPARATIVE ANALYSIS OF GROWTH, MUSCLE NUTRIENT COMPOSITION, AND SKIN TRANSCRIPTOME IN F1 HYBRIDS OF *CTENOPHARYNGODON IDELLA* WITH TWO DIFFERENT BODY COLORS

HUANG Wen-Xing¹, HOU Jia-Hao¹, LIU Wen-Yu², HAN Ying-Ying¹, WU Chun-Lin², FAN Hong-Xiang¹,
GONG Jia-Qi¹, YE Ze-Bang³ and ZHAO Da-Xian¹

(1. Jiangxi Provincial Key Laboratory of Aquatic Germplasm Innovation and Utilization, School of Life Sciences, Nanchang University, Nanchang 330031, China; 2. Ji'an Agricultural and Rural Industry Development Service Center, Ji'an 343000, China; 3. Jiangxi Longhua Aquaculture Co., Ltd., Ji'an 331601, China)

Abstract: To investigate the growth performance, muscle quality, and expression characteristics of body color-related genes in the F1 generation of three grass carp (*Ctenopharyngodon idella*) families with two different body colors, this study established three F1 families: *Ctenopharyngodon idella* var. gold (♀) × *C. idella* var. gold (♂) (GG), *C. idella* var. gold (♀) × *C. idella* (♂) (GB), and *C. idella* (♀) × *C. idella* (♂) (BB), and systematically evaluated their growth traits, muscle quality, and skin transcriptome profiles through morphometric, nutritional, and RNA-seq analyses. Key findings revealed that: (1) The GG family exhibited significantly higher weight gain rate and specific growth rate compared to the BB and GB families ($P < 0.05$), showing a trend of GG>BB>GB; (2) Muscle composition analysis revealed significantly higher moisture and lower crude fat content in the GG family ($P < 0.05$), along with elevated levels of eicosapentaenoic acid (EPA) + docosahexaenoic acid (DHA), total amino acids (TAA), total essential amino acids (TEAA), and total delicious amino acids (TDAA) compared to BB and GB families ($P < 0.05$); (3) Protein quality assessment indicated higher amino acid score (AAS), chemical score (CS), and essential amino acid index (EAAI) in GG family than those in BB and GB families; (4) transcriptome analysis identified differentially expressed genes (DEGs) between GG/BB and GB/BB, which were significantly enriched in GO terms such as ATP metabolic process, mononucleotide metabolic process, purine nucleoside monophosphate metabolic process, mitochondrion, heme binding, tetrapyrrole binding, and oxidoreductase activity, as well as pathways including oxidative phosphorylation and cell adhesion molecules. DEGs related to body color formation in grass carp, such as *cdk4*, *mt-atp6*, *csf1r*, *xdh*, and *sox9b*, were identified. In conclusion, the GG family exhibits superior growth performance and nutritional profile compared to the GB and BB families, and the identification of body color-related genes provides a scientific basis for deciphering the molecular mechanisms and advancing the selective breeding of golden grass carp.

Key words: Growth performance; Nutritional components; Hybridization; Transcriptome; Muscle quality; Body color; *Ctenopharyngodon idella*