

УДК 575.174 : 597 : 553.2

*Tuýt ПААВЕР*

## ЗАНИЖЕННЫЙ УРОВЕНЬ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ БЕЛКОВ РАДУЖНОЙ ФОРЕЛИ ДОНАЛЬДСОНА

Радужная форель является важным и широко распространенным объектом товарного рыбоводства. Она происходит с западного побережья Северной Америки, но интродуцирована на все континенты. Сейчас в мире выведено множество пород (линий) этой рыбы. Одной, наиболее известной, является быстрорастущая порода, созданная профессором Л. Р. Дональдсоном при Вашингтонском университете в США. Ее основой послужили две местные популяции стальноголового лосося из реки Колумбия, улучшенные многолетней интенсивной селекцией на темп роста, высокую плодовитость и быстрое созревание. Хорошие результаты были достигнуты при выращивании этой породы в США (Donaldson, Joynes, 1983), в ФРГ и Японии (Новоженин, 1983), однако наблюдались и трудности при ее воспроизводстве. Форель Дональдсона хорошо зарекомендовала себя в Финляндии, где ее гибриды с «местной» радужной форелью отличались высокими показателями роста (Sumari и др., 1984).

В 1982 г. рыбы этой породы были завезены и в Советский Союз. Из партии оплодотворенной икры одну часть (12 500 шт.) передали рыболовецкому колхозу им. С. М. Кирова. Полученную молодь выпустили в опытную установку «Биорек» с замкнутой системой водоиспользования, где она в постоянно теплой воде дала хороший прирост. Но искусственное воспроизводство этой породы иногда связано с трудностями. Икра форели Дональдсона очень чувствительна к механическим воздействиям, и выход личинок может оказаться меньшим, чем у рыб из местного стада радужной форели.

Одной из причин низкой выживаемости икры могла быть долгая напряженная селекция на темп роста, сопровождаемая резким снижением величины стада и инбридингом. Такая односторонняя селекция могла привести к утрате значительной части генетической изменчивости популяции. Исходя из этого, мы попытались оценить уровень изменчивости белков эстонского стада радужной форели Дональдсона.

### Материал и методика

Материал брали из экспериментальной установки с замкнутым циклом водоиспользования «Биорек» рыболовецкого колхоза им. Кирова в 1983 и 1985 гг., а также из рыбхоза Роосна-Аллику в 1985 г. В 1983 г. исследовали двухгодовиков изначального (интродуцированного в виде икры) поколения, достигших к тому времени уже значительных размеров. В 1985 г. в «Биорек» исследовали сеголеток второго поколения весом около 70 г. В Роосна-Аллику пробы брали из хвостового плавника и из икры производителей, принадлежащих к исходной популяции.

Анализу подлежал обычный комплект генетических маркеров, исследованный нами и в других популяциях радужной форели (Paaver, Lilleorg, 1984) — т.е. общий белок мышц и сыворотки крови, лактатдегидрогеназа (ЛДГ) мышц, печени и крови, эстераза (ЭСТ) мышц и печени, малатдегидрогеназа (МДГ), глицерол-3-фосфатдегидрогеназа (Г-3-ФДГ), фосфоглюкомутаза (ФГМ) и аспаратаминотрансфераза (ААТ) мышц, супероксиддисмутаза (СОД) печени. Исследовался и белок желтка икринок. Электрофорез в вертикальном блоке 7% полиакриламидного геля проводили в прерывистой трис-глициновой буферной системе с рН 8,7. Общий белок окрашивали амидочерным, ферменты — по общепризнанной методике (Shaw, Prasad, 1970).

**Результаты.** Радужная форель Дональдсона имеет четыре полиморфные белковые системы. Легко интерпретировать электрофоретическую картину СОД, состоящую из одной полосы у гомозигот и трех у гетерозигот. У форели Дональдсона выявили два аллеля одного гена СОД. Растворимая МДГ у лососевых определяется четырьмя генами. У радужной форели полиморфными оказались два из них, кодирующие быстрые изоферменты (Busack и др., 1979; Gyomard, 1981). Аллели этих генов совпадали по электрофоретической подвижности. Генотип каждого локуса поэтому невозможно установить, и они учитывались вместе как один дубликатный локус МДГ-3,4. У форели Дональдсона встречались два аллеля этого локуса. Такая же изменчивость наблюдалась по полиморфному белку сыворотки крови — параальбумину (Gall, Bentley, 1981). Этот белок тоже определяется, по-видимому, дублицированным локусом с идентичными аллелями обоих генов. В отличие от МДГ, которая является димером и дает спектры из трех полос у гетерозигот, параальбумин, очевидно, мономерный белок, и его спектры состоят из двух или одной полосы. В нашем материале встречались выборки, состоящие только из гетерозигот. Поэтому генетические основы полиморфизма этого белка нельзя считать окончательно выясненными. Известно также, что фенотипы этого белка различаются по приспособительному значению (Яблоков, Варзегова, 1982). Полиморфным был и белок желтка икринок радужной форели. Его спектры состояли из пяти главных и нескольких минорных полос у предпологаемых гомозигот, и из девяти — у гетерозигот. У обычного для форели Дональдсона фенотипа вся пятерка фракции движется к аноду быстрее, чем у альтернативных гомозигот. Мономорфными у форели Дональдсона были все пять генов ЛДГ, два гена растворимой и два митохондриальной МДГ, два гена растворимой и два митохондриальной ААТ, один ген Г-3-ФДГ, ЭСТ и ФГМ.

Выведенная Л. Р. Дональдсоном порода радужной форели генетически сильно отличается от обычной прудовой формы форели. Рядом с данными по форели Дональдсона (таблица) представляются частоты аллелей полиморфных белков в двух стадах радужной форели обычной эстонской линии, а также интродуцированных в Эстонию американского стальноголового лосося и японской радужной форели. Видно, что у форели Дональдсона отсутствует изменчивость по печеночной эстеразе, мышечной ФГМ и Г-3-ФДГ, а также утеряны некоторые аллели СОД и МДГ. Частоты имеющихся аллелей СОД и МДГ в сравнении с другими популяциями радужной форели очень низкие. Только параальбумин и белок желтка яиц имеют одинаково высокий уровень изменчивости во всех исследованных группах. Но у форели Дональдсона преобладал другой (быстрый) фенотип белка желтка икринок, являющийся редким у эстонской форели. По своему генетическому профилю близким к радужной форели Дональдсона оказался только чистый американский стальноголовый лосось. У обоих отсутствовали медленные аллели СОД и МДГ, и частота быстрого аллеля

Частоты аллелей и гетерозиготность в некоторых стадах радужной форели в Эстонской ССР

Популяция, хозяйство, год	Частоты аллелей														Средняя гетерозиготность $\bar{H}$	
	СОД			МДГ				ЭСТ		ФГМ		Г-3-ФДГ		ААТ		
	130	100	60	a	b	c	a'	100	90	100	90	115	100	100		90
1. Радужная форель Дональдсона «Бирек», 1983	0,02	0,98	—	0,81	0,19	—	—	1,00	—	1,00	—	—	1,00	1,00	—	0,031
	0,04	0,96	—	0,88	0,12	—	—	1,00	—	1,00	—	—	1,00	1,00	—	0,033
	0,05	0,95	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2. Американский стальной ноголовый досось Роосна-Аллику, 1982	0,29	0,71	—	0,98	0,02	—	—	0,83	0,17	1,00	—	0,01	0,99	1,00	—	0,033
	0,13	0,84	0,03	0,76	0,18	0,05	0,001	0,72	0,28	0,95	0,05	—	1,00	1,00	—	0,086
3. Эстонское стадо радужной форели Роосна-Аллику, 1984	0,13	0,83	0,04	0,65	0,32	0,03	—	0,64	0,36	0,97	0,03	—	1,00	0,95	0,05	0,069
	0,31	0,67	0,01	0,73	0,20	0,07	—	0,76	0,24	0,80	0,20	0,04	0,96	1,00	—	0,092
4. Японская радужная форель Роосна-Аллику, 1982																

эстеразы была завышена. Эти различия объяснимы, если учесть, что порода форели Дональдсона происходит из стальноголового лосося из бассейна р. Колумбия, а обычная прудовая форель — из популяций, населяющих реки Калифорнии.

На основе данных по 19 локусам нами была вычислена средняя гетерозиготность исследованных популяций. Учитывались только белки с известной генетической основой. Высокоизменчивые параальбумин и белок желтка яиц были исключены из анализа, поскольку их истинная гетерозиготность неизвестна. Кроме того, последняя система определялась только у производителей. Из-за небольшого числа исследованных генов наши данные в первую очередь могут быть использованы для выявления относительной оценки уровня изменчивости. Они менее пригодны для получения абсолютной оценки гетерозиготности популяции радужной форели. Все же эти расчеты близки к оценкам американских и западноевропейских авторов (Busack и др., 1979; Gyomard, 1981), и показывают, что уровень генетической изменчивости эстонской радужной форели значительно не отличается от характерной для американских и западноевропейских стад прудовой радужной форели. Гетерозиготность форели Дональдсона намного ниже обыкновенного для радужной форели уровня — 3,3%. Такая же гетерозиготность наблюдается и для интродуцированного в Эстонию американского стальноголового лосося. Поскольку популяции стальноголового лосося из р. Колумбия довольно изменчивы (Milner и др., 1980), бедность генофонда предков не может быть причиной низкого уровня изменчивости форели Дональдсона. Нельзя исключать и влияние эффекта основателя. Если стадо культивируемой форели сформировано на базе небольшой выборки из одной локальной популяции, это приведет с собой потерю более редких генотипов. Сильно заниженный уровень изменчивости белков радужной форели из хозяйства Вашингтонского университета (т. е. форель Дональдсона) был обнаружен Ф. Аллендорфом уже в 1970-е годы (Allendorf, Utter, 1979). По его данным, полиморфными у радужной форели Дональдсона являются только МДГ (эти же два аллеля, что и у нас) и ИДГ, а СОД, ФГМ и Г-3-ФДГ, обычно полиморфные у радужной форели, оказались мономорфными. Средняя гетерозиготность этой популяции равнялась 2%, а в других стадах американских форелевых хозяйств она колебалась между 5,5% и 9,8%. Ф. Аллендорф однозначно связал низкую выживаемость икры форели Дональдсона с ее заниженным уровнем генетической изменчивости, считая причиной последнего долгую напряженную селекцию и небольшие объемы популяции. Довольно низким по сравнению с другими стадами радужной форели оказался уровень изменчивости белков и в финской популяции форели Дональдсона (Sumari и др., 1984). Средняя гетерозиготность на 20 локусов у нее равнялась 8,4%, а в местных стадах — 9,6—11,6%. Можно заключить, что генетическая структура популяции форели Дональдсона всегда сходная.

Таким образом, вполне достоверно, что потеря части генетической изменчивости породы радужной форели, выведенной профессором Л. Р. Дональдсоном, является результатом интенсивной селекции и связанных с этим больших колебаний эффективной величины популяции — т. н. «горлышек бутылки», пропускавших только наиболее распространенные аллели. Низкий уровень изменчивости белков свойственен всем популяциям форели Дональдсона и часто сопровождается низкой выживаемостью икры. Трудности, наблюдаемые при воспроизводстве форели Дональдсона в Эстонии, поэтому, наверное, не связаны только с местными условиями или особенностями местного стада,

## ЛИТЕРАТУРА

- Новожилин Н. П. Рыбоводно-биологические особенности новых форм форели в связи с их рыбохозяйственным освоением в отечественном форелеводстве. — Сб. науч. тр. ВНИИ пруд. рыб. хоз-ва, 1983, № 38, 21—37.
- Яблоков А. Г., Варзегова С. А. Оценка шестилетних производителей радужной форели по некоторым белкам сыворотки крови. — Сб. науч. тр. НИИ оз. и речн. рыб. хоз-ва, 1982, № 188, 39—52.
- Allendorf, F.; Utter, F. Population genetics of fish. — In: Fish Physiology, 1979, 8, 407—454.
- Busack, C. A., Halliburton, R., Gall, G. A. Electrophoretic variation and differentiation in four strains of domesticated rainbow trout (*Salmo gairdneri*). — Can. J. Genet. Cytol., 1979, 21, N 2, 165—174.
- Donaldson, L. R., Joyner, T. The salmonid fishes as a natural livestock. — Scientific American, 1983, 249, N 1, 49—56.
- Gall, G. A., Bentley, B. Para-albumin polymorphism: an unlinked two locus system in rainbow trout. — J. Heredity, 1981, 72, N 1, 22—26.
- Gyomard, R. Electrophoretic variation in four populations of rainbow trout (*Salmo gairdneri*). — Can. J. Genet. Cytol., 1981, 23, N 1, 33—47.
- Milner, E. B., Teel, D. J., Utter, F. Columbia River Stock Identification Study. Final Report of Research. — U. S. Fish and Wildlife Service, National Oceanic and Atmospheric Administration. Northwest and Alaska Fisheries Center. Seattle, 1980, 1—69.
- Paaver, T., Lilleorg, A. Electrophoretic variation of proteins and genetic differentiation in some stocks of rainbow trout from Estonian fish hatcheries. — Proc. Acad. Sci. ESSR. Biol., 1984, 33, N 2, 108—116.
- Shaw, C. R., Prasad, R. Starch gel electrophoresis of enzymes — a compilation of recipes. — Biochem. Genet., 1970, 4, N 2, 297—320.
- Sumari, O., Siitonen, L., Linder, D. Valtakunnallinen kirjoloihen rodunjalostusohjelma. — Riistan ja Kalatalouden tutkimuslaitoksen monistettu julkaisu, 1984, N 30, 1—36.

Институт зоологии и ботаники  
Академии наук Эстонской ССР

Поступила в редакцию  
6/XII 1985

Tiit PAAVER

### DONALDSONI VIKERFORELLI VALKUDE GENEETILISE MUUTLIKKUSE MADAL TASE

Eestisse sissetoodud kiirekasvulisele vikerforelli tõule, mille aretas professor L. R. Donaldson USA-s, on iseloomulik väga madal valkude geneetilise muutlikkuse tase — 3%. Ka erineb tema genofondi koosseis enamuse harilike vikerforelli populatsioonide omast. Muutlikkuse taseme languse põhjuseks tuleb pidada ühekülgse intensiivse selektsiooni mõju.

Tiit PAAVER

### THE LOW LEVEL OF GENETIC VARIABILITY OF THE DONALDSON RAINBOW TROUT STRAIN

The L. R. Donaldson strain of rainbow trout introduced in Estonia is characterized by a very low level of genetic variability of proteins. There are significant differences between the Donaldson trout and the usual populations of hatchery-reared Estonian trout in respect to the genetic composition of their gene pool and the average heterozygosity. The loss of genetic variability in the Donaldson strain is caused by intensive selection and reduced population size.