

Вариант желтой окраски у форели Рофор

Канд. биол. наук В.Я. Никандров, канд. биол. наук Н.И. Шиндавина, В.М. Голод, Е.Г. Терентьева – ФГУП Федеральный селекционно-генетический центр рыбоводства, nikvladimirj@yandex.ru; shindavina@mail.ru; victorgolod@yahoo.com; el.terenteva3@yandex.ru

Ключевые слова: радужная форель, окраска тела, цвет мяса, селекция, наследуемость

Разведение рыб необычной, яркой окраски является одним из важнейших аспектов развития современной аквакультуры. В работе представлены результаты исследования форели Рофор мутантной желто-коричневой окраски. Характерной особенностью этих рыб является более интенсивное оранжевое окрашивание мяса, по сравнению с рыбами нормального фенотипа, благодаря повышенному содержанию каротиноидов. Самки и самцы характеризуются высокими потенциями роста. Наследуемость окраски рецессивна. При воспроизводстве маточных стад нового породного типа для скрещиваний необходимо использовать только рыб мутантной окраски.

Радужная форель отличается большим разнообразием окраски, которая соответствует множеству биотопов, в которых обитает этот экологически пластичный вид. Нередки случаи, когда среди нормально окрашенных особей встречаются рыбы с необычной, выделяющейся окраской. Это результат мутации генов, контролирующей этот признак. Цветовые мутации являются общим феноменом у рыб. Они изучены у многих видов, таких, как карп, карась, форель, канальный сомик, линь и др. [4; 11; 14; 21]. Мутантные цветовые морфы воспроизводят путем направленного искусственного отбора, а их выращивание проходит под контролем человека, т. к. эффект плейотропии, связанный с окраской, может сопровождаться проявлением негативных черт в морфологии, а также снижением общей жизнестойкости [4, 10]. Масштабы использования рыб мутантной окраски обширны. Это аквариумистика,

декоративное рыбоводство, а в последние десятилетия – промышленное рыбоводство, и в частности, форелеводство.

У радужной форели известны следующие варианты окраски: альбино, альбино-золотой, желтый, паломино, зеленый, металлический синий и кобальтовый синий [12; 15; 18]. Среди цветовых мутаций наибольшее распространение получила форель желтых и золотистых фенотипов. Все многообразие такого типа окрашивания обусловлено наличием в подкожном слое хроматофоров: красных – эритрофоров и желтых – ксантофоров в различных комбинациях этих соединений.

Наследуемость фенотипа желтой окраски оказалась достаточно высокой, что привело к успешному разведению этой форели в ряде стран. Маточные стада, созданные на разных хозяйствах, судя по их описанию, различаются между собой, как по спектру окрашивания рыб, так и по характеру насле-



Таблица 1. Сравнительная оценка цветowych форм форели породы Рофор

Признак	основное стадо	Мутантный фенотип
Окраска:		
тела	От серебристо-серой до оливковой и светло-коричневой	Оттенки желтого цвета: серо-желтого, коричнево-желтого, золотисто-желтого и золотисто-коричневого; а также серо-коричневая и светло-серая окраска
головы	Темная, жаберные крышки с малиновым отливом	Темно-желтая; золотисто-желтая, жаберная крышка малиновая
брюшка	Светло-серое	Бледно-желтое с золотистым отливом; молочно-белое
плавников	Чаще цвета тела	Светло-розовые или желтые
боковой линии	Сиренево-малиновая, переливчатая	Малиновая
Пятнистость:		
тела	Множество темных пятен: чаще выше боковой линии, реже — ниже ее.	Слабо просматривается форелевый рисунок в виде серо-коричневых пятен
головы	Крупные черные пятна на затылке и часто на жаберных крышках	Светло-коричневые пятна на затылке
плавников	Черные пятна у основания спинных и грудных, жирового и хвостового плавников	Пигментация плавников слабая или отсутствует

Таблица 2. Соотношение цветowych морф и масса тела форели желтой окраски

Цветовые оттенки	Количество, %	Масса тела, г $M \pm m$	CV, %
темно-желто-коричневая (n=20)	21,3	1803 ± 98,5	24,4
светло-желто-коричневая (n=32)	34,0	1990 ± 129,3	36,7
ярко-коричнево-золотая (n=11)	11,7	1708 ± 173,4	33,7
серо-коричневая (n=15)	16,0	2127 ± 132,5	24,6
светло-серая (n=16)	17,0	1974 ± 122,2	24,8

Таблица 3. Характеристика товарной форели разных фенотипов по массе тела и интенсивности окрашивания мяса

Признаки	Нормальный фенотип		Мутантный фенотип	
	самки (n=15)	самцы (n=15)	самки (n=16)	самцы (n=17)
Масса тела, М ± m, г	612,6 ± 30,67	538,0 ± 25,27	658,8 ± 30,02	651,7 ± 24,68
Цвет мяса (по шкале цветности Salmo Fan™)	24 ± 0,6	21 ± 0,5	27 ± 0,30	27 ± 0,41

дования окраски. В этом состоит их уникальность, которая определяется, по-видимому, генетическими особенностями родоначальников-мутантов, а также методами разведения.

В России в 2003 г. была выведена порода форели Адлерская янтарная, производители которой по совокупности цветowych морф напоминают гамму окраски природного янтаря. Породу представлена особями, окрашенными в золотисто-желтые тона, спектр окраски включает следующие фенотипы: ярко-оранжевые и близкие к ним ярко-золотистые рыбы; особи с менее яркой окраской, близкой к желтой и светло-желтой; рыбы цвета паломино, у которых спина и голова коричневые, а ниже боковой линии окраска светлее и включает в себя желтые оттенки. Основу маточного стада составляют самки и самцы с доминантным типом наследования мутантной окраски [1].

Создание породного типа желто-коричневой форели в Федеральном селекционно-генетическом центре рыбоводства связано с появлением среди племенной молодежи породы форели Рофор [2] рыб светлой окраски. В 1997 г. в потомстве одного из вариантов массовых скрещиваний было обнаружено большое количество цветowych фенотипов. Отличие аномальных по окраске особей стало заметным, когда средняя масса тела достигла 5-7 г. Эти особи составили ремонтную группу исходного маточного стада [3]. При скрещивании мутантных производителей между собой было получено первое поколение селекции. В настоящей работе представлены результаты сравнительной оценки рыб нормального и мутантного фенотипов по окраске и хозяйственно-полезным признакам, а также данные по особенностям наследования мутантной окраски у рыб исходного стада и первого поколения селекции.

Данные сравнительной цветовой оценки форели нормального и мутантного фенотипов представлены в табл. 1. Окраска рыб основного стада была неоднородна и менялась от оливковой до светло-коричневой. Преобладали серебристо-серые и оливковые тона. Радужная, переливчатая, сиреневых оттенков боковая линия отделяла темную верхнюю часть тела от более светлой нижней. На всех участках имелось множество темных пятен. У большинства рыб наблюдалась эрозия плавников, в особенности спинного плавника.

Мутантная форма этой породы характеризовалась преобладанием вариантов желтого окрашивания и слабой пигментацией кожных покровов. Пятна были тем слабее выражены, чем светлее была окраска тела. Располагались они, в основном, в верхней части головы и тела, на жаберных крышках и на спинном плавнике. Следует особо отметить, что плавники почти у всех исследованных особей этого фенотипа были целыми, без признаков эрозии. Есть основания предполагать, что причина заключается в особом характере обменных процессов, присущих для этой формы форели.

Известно, что желтая и красная окраски рыб обеспечиваются специальными липофорными образованиями – ксантофорами и эритрофорами. В дермальном слое кожи рыб такой окраски хроматофоры локализованы особым образом, это связано с тем, что они участвуют в фотоиндуцированных процессах синтеза ряда важных для метаболизма веществ, в частности, витаминов группы D. Именно эта группа витаминов, обеспечивая перенос ионов Ca^{++} , способствует укреплению костной ткани [5].

Исследование разнообразия окраски трехгодовалых производителей мутантного фенотипа позволило выявить пять

основных фенотипических цветовых морф (табл. 2). Среди рыб наиболее представительной была группа форели первых трех морф, которые включали коричнево-желтый цвет и его оттенки (66,7%). Количество особей серо-коричневых и светло-серых вариаций цвета было почти вдвое меньше (33,3%). Среди рыб первой группы наиболее многочисленными являются рыбы светло-желто-коричневой окраски, меньше всех в этой группе было особей самой яркой – золотисто-коричневой окраски.

Средняя масса тела рыб не зависела от интенсивности их окрашивания, поскольку между выделенными группами не было отмечено достоверных различий по этому признаку. Вместе с тем, можно отметить тенденцию к несколько замедленному росту в группе золотисто-коричневых рыб, у которых средняя масса тела была наименьшей по сравнению с остальными (1708 г).

Ранее ряд исследователей наблюдали существенное отставание в росте рыб самой яркой, золотистой окраски [6; 10; 13]. Схожие результаты были получены и по выживаемости [10; 13]. Пониженная жизнеспособность и тенденция к замедленному росту, по-видимому, является особенностью данного фенотипа форели. Отставание рыб в росте довольно легко устранялось селекцией [7], а разведение янтарной адлерской форели показало, что для успешного выращивания мутантных форм необходимо изменение некоторых аспектов биотехники [6] – выводы, важные для практического рыбоводства.

На первых этапах становления породного типа были показаны высокие потенции роста рыб на фоне разреженной посадки и нормативного кормления [3]. Дальнейшее выращивание, в условиях общепринятой биотехники, показало следующее. Сравнительная оценка самок и самцов нормального и желтого фенотипов по массе тела товарной рыбы не выявила достоверных различий между ними. В то же время у самок и самцов светлой форели цвет мяса с высокой степенью достоверности отличался более интенсивным оранжевым окрашиванием по сравнению с рыбами нормального фенотипа ($p=0,001$). Цвет мяса определяли по шкале цветности *Salmo Fan™*, предложенной для лососевых рыб фирмой Roshe. Шкала включает 35 цветовых оттенков, которые помечены цифрами от 20 до 34. Результаты представлены в табл. 3.

Более насыщенный цвет мяса, по-видимому, обусловлен способностью форели золотисто-желтого фенотипа более эффективно аккумулировать каротиноиды в мышцах и других частях тела, по сравнению с обычной радужной форелью. Эти

данные согласуются с результатами исследований польских ученых [8]. Биохимический анализ форели Адлерская янтарная также показал, что в мышцах этих рыб содержится в 1,5 раза больше каротина, чем у обычной форели. [6].

Для изучения белкового полиморфизма у годовиков первого поколения селекции были взяты образцы тканей (печень, мышцы и глаз). Исследовали 7 белковых и ферментных систем, кодируемых 17 генами локусами. У желтой форели полиморфными оказались лишь 4 локуса, тогда как у породы Рофор – 9. Другие показатели также свидетельствовали о резком снижении гетерогенности, относительно исходной породы – форели Рофор. Вероятно, снижение генетического разнообразия вызвано ограниченным числом основателей. Учитывая низкую генетическую вариабельность рыб исходного стада, на первом этапе схема селекции была основана на методах массового отбора с созданием максимально возможного уровня разнообразия [3].

Наследуемость окраски изучали на производителях исходного стада и первого поколения селекции. Для парных скрещиваний отбирали самок и самцов различных вариантов окрашивания: ярко-оранжевых, желто-коричневых и светло-серых с желтоватым оттенком. Этим же производителям скрещивали с самками и самцами нормальной окраски. Результаты первой серии скрещиваний производителей исходного стада показали, что рыбы аномальной окраски отличались от обычной форели отсутствием пигментации глаз у эмбрионов и личинок. Такая задержка в развитии окрашивания глаз была отмечена у золотистой мутантной форели, в качестве характерного признака [6; 7; 19]. Эту особенность развития мы использовали в дальнейшем для ранней диагностики потомства по фенотипам окраски. Потомство рыб разных цветовых морф оценивали по соотношению эмбрионов с пигментированными и не пигментированными глазами на 20-25 сут. от начала развития, т.е. за 5-10 сут. до вылупления личинок. Результаты исследований представлены в табл. 4.

При скрещивании производителей желтой окраски между собой все потомство было желтым. Если самец или самка были нормальной окраски, она полностью подавляла мутантный фенотип: в потомстве гибридов пигментацию глаз наблюдали у всех эмбрионов. Однако, как показало дальнейшее выращивание гибридного потомства, доминирование было неполным. Молодь была немного светлее, чем обычная форель. Различие было незначительным и заметным лишь при близком сравнении, если бассейны с рыбой разного проис-

Таблица 4. Частота встречаемости эмбрионов с пигментированными (пигм.) и непигментированными (непигм.) глазами в потомстве родителей разного фенотипа

Фенотип родителей		Соотношение пигм./непигм., %
Самки	Самцы	
Исходное стадо		
Желтый	Желтый	0/100
Желтый	Нормальный	100/0
Нормальный	Желтый	100/0
I поколение		
Желтый	♀ желтый x ♂ нормальный	25/75
желтый	♀ нормальный x ♂ желтый	25/75
Нормальный	♀ желтый x ♂ нормальный	100/0
Нормальный	♀ нормальный x ♂ желтый	100/0
♀ желтый x ♂ нормальный	Желтый	25/75
♀ желтый x ♂ нормальный	Нормальный	100/0
♀ нормальный x ♂ желтый	Желтый	25/75
♀ нормальный x ♂ желтый	Нормальный	100/0
♀ желтый x ♂ нормальный	♀ желтый x ♂ нормальный	50/50
♀ нормальный x ♂ желтый	♀ нормальный x ♂ желтый	50/50

хождения находились рядом. После 1-1,5 лет выращивания среди гибридной форели были отмечены единичные особи пятнистой окраски, сочетающей нормальную и мутантную.

Сведения о генетической природе золотисто-желтой окраски у форели противоречивы. В одних случаях этот цвет был обусловлен рецессивным аллелем [7], другие авторы заявили о доминантной наследуемости желтых и альбино-желтых форелей [6; 15; 17]. Генетические исследования мутантной форели, которую разводят в Американском штате Вирджиния, привели к выводу о том, что фенотипы окраски золотистая, нормальная и паломино (промежуточный цвет) контролировались одним аутосомным геном с аддитивным действием [20]. Для польской желтой форели была заявлена более сложная схема наследования с эпистатическим взаимодействием двух локусов гена окраски [9].

Литературные данные свидетельствуют о том, что искусственные популяции рыб аномального происхождения, созданные в разных местах, различаются не только по наследуемости окраски, но и по разнообразию цветовых оттенков [6; 7; 9; 19; 20]. Уникальность разводимых стад могла быть обусловлена различиями в окраске и характере ее наследования у особей-основателей, а также методами разведения рыб.

Как следует из представленных данных, новый породный тип форели Рофор почти на 70% представлен группой форели желто-коричневого цвета и его оттенков, что подтверждает правильность выбранной схемы разведения и создает хорошую базу для дальнейшей селекции форели такого типа окрашивания. Между цветовыми морфами форели желтого фенотипа не было отмечено достоверных различий по средней массе тела.

Самки и самцы породного типа характеризуются высокими потенциями роста. Рыбы, достигшие товарной навески в условиях стандартной биотехники, по массе и размерам тела соответствовали нормативным требованиям.

У самок и самцов желтой форели цвет мяса с высокой степенью достоверности отличался более интенсивным окрашиванием по сравнению с рыбами нормального фенотипа. Другой характерной особенностью рыб нового породного типа, в отличие от форели с нормальным окрашиванием, является то, что плавники почти у всех исследованных особей, были целыми без признаков эрозии. Можно предположить, что рыбы нового породного типа, также как форели золотисто-желтого фенотипа, способны более интенсивно аккумулировать каротиноиды в мышцах и других частях тела, по сравнению с обычной радужной форелью, благодаря синтезу витаминов группы А и D.

По совокупности этих свойств мясо форели желтого фенотипа является не только деликатесным, но и диетическим видом продукции, благодаря оптимальному содержанию сырого протеина и ненасыщенных жирных кислот, хорошо усваиваемых организмом человека. Сочетание этих компонентов с высоким содержанием каротиноидов существенно повышает диетическую и пищевую ценность товарной продукции.

Необычная, красивая окраска привлекает покупателей и рыболовов-спортсменов и поэтому, как показывает наш и зарубежный опыт, разведение таких рыб является перспективным направлением рыбоводства [6; 16; 20].

ЛИТЕРАТУРА:

1. Авт. свид. № 38475 — 30.10.2003. Бабий В.А., Богерук А.К., Никандров В.Я., Сртлян В.Е., Шиндавина Н.И., Янковская В.А. Форель радужная Адлерская Янтарная.
2. Авт. свид. № 29728 — 06.07.1999. Бабушкин Ю.П., Голод В.М., Никандров В.Я., Савостьянова Г.Г., Слущкий Е.С., Терентьева Е.Г., Шиндавина Н.И. Форель радужная Рофор.
3. Голод В.М., Шиндавина Н.И., Терентьева Е.Г., Никандров В.Я., Костинов А.А., Ефимова А.В. Вариант светлой окраски у радужной форели // Международный симпозиум "Холодноводная аквакультура: старт в XXI век". Санкт-Петербург. 8-13 сент., 2003: Материалы. М. 2003. С. 143-144.
4. Кирпичников В.С. Генетика и селекция рыб. Л.: Наука. 1987. 520 с.
5. Микулин А.Е. Функциональное значение пигментов и пигментации в онтогенезе рыб. М.: Изд-во ВНИРО. 2000. 232 с.
6. Шиндавина Н.И., Никандров В.Я., Янковская В.А. Порода радужной форели золотистой окраски *форель Адлерская янтарная* // Сб. научн. трудов ФГНУ ГосНИОРХ. 2005. Вып. 333. С. 161-181.
7. Clark F.H. Pleiotropic effects on the gene for golden color in rainbow trout. *J. Hered.* 1970 V. 61. P. 8-10.
8. Czeczuga B., Czeczuga-Semeniuk E. Carotenoids in the common- and golden form of rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss malbaum* // *Acta Ichthyol.Pisc.* 1998. V. 28. P. 39-48.
9. Dobosz S., Goryczko K., Kohlmann K. and Korwin-Kossakowski The yellow color inheritance in rainbow trout // *Journ. Hered.* 1999. V.90. N 2. P. 312-315.
10. Dobosz S., Kohlmann K., Goryczko K. and H. Kuzminski Growth and vitality in yellow forms of rainbow trout // *J.Appl.Ichthyol.* 2000. V. 16. N 3. P. 117-120.
11. Flajshands M., Kvasnicka P. Breeding work with ornamental mutation of tench and with koi karp. // *Manuals of RIFCH Vodnany.* 1997. V. 50. P. 14.
12. Kincaid H.L. Iridescent metallic blue color variant in rainbow trout // *Journ. of Heredity.* 1975. V. 66. N. 2. P. 100-102.
13. Klupp R. Farbvarianten der Regenbogenforelle (*S. gairdneri*) // *Verwendungsmöglichkeiten in der Fisherei.* *Fishwirt.* 1977. V 27. P. 56-57.
14. Kohlmann K., Fredrich F. Albinismus bei Regenbogenforellen (*Salmo gairdneri*) // *Z. Binnenfisherei DDR.* 1986. V. 33. P. 270-272.
15. Klupp R. and Kaufmann F. Farbvererbung bei regenbogenforellen // *Fisher Teichwirt.* 1979. V. 30. P. 19-20.
16. Maliszewski R. Yellow-orange rainbow trout // *Gospod.Ryb.* 1987. V. 4. P. 12-13.
17. Nakamura K., Ozaki A., Akutsu T., Iwai K., Sakamoto T., Yoshazaki G. and Okamoto N. Genetic mapping of the dominant albino locus in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) // *Mol. Genet. Genomics.* 2001. V. 265. P. 687-693.
18. Oguri M. On the pituitary remnant in "cobalt" variant of rainbow trout // *Bull. Jap. Soc. Scient. Fish.* 1974. V. 40. P. 869-875.
19. Strecker R. Farbvarianten der Regenbogenforelle // *Z.Binnenfiscerei DDR.* 1986. V. 33. N 9. P. 272-273.
20. Tave D. Body color in rainbow trout // *Aquacuil.Mag.* 1988. V. 14. P. 65-66.
21. Tay S.H., Chua L.H., Teo S.H. Selective breeding of *Ctenopharyngodon idella* (Cuvier and Valenciennes) for "red" colour. 1985. // *Singapore J.Primary Ind.* V. 13. N. 2. P. 64-69.

Yellow color of Rofor trout coloration

Nikandrov V.Y., PhD, Shindavina N.I., PhD, Golod V.M., Terenteva E.G. — Federal Center for Fish Genetics and Selection, nikvladimirj@yandex.ru

Breeding of unusual bright colored fish is one of the most important aspects of the modern aquaculture development. The article presents the results of a yellow-brown colored Rofor trout mutant study. These fish are characterized by more intense orange color of meat compared with the normal phenotype fishes due to higher content of carotenoids. Females and males have high growth potencies. Inheritance of color is recessive. Only mutant-colored fishes should be used for the new strain reproduction.

Key words: rainbow trout, body color, meat color, selection, inheritance