

Научная статья /
Original research article

doi.org/10.31043/2410-2733-2025-3-64-73
УДК: 639.2/.3 ; 577.218

О. А. Николаева¹, Ю. С. Щербаков¹, А. И. Азовцева¹

Анализ полиморфизма в гене *TNS2* и его ассоциации с продуктивными показателями у радужной форели породы Рофор

¹ Всероссийский научно-исследовательский институт генетики и разведения сельскохозяйственных животных – филиал Федерального государственного бюджетного научного учреждения «Федеральный исследовательский центр животноводства – ВИЖ имени академика Л. К. Эрнста»

Рекомендации для цитирования:

Николаева О. А. Анализ полиморфизма в гене *TNS2* и его ассоциации с продуктивными показателями у радужной форели породы Рофор / О. А. Николаева, Ю. С. Щербаков, А. И. Азовцева // Генетика и разведение животных. – 2025. – № 3. – С. 64–73. <https://doi.org/10.31043/2410-2733-2025-3-64-73>

For citation: Nikolaeva O. Analysis of *TNS2* gene polymorphism and its association with productivity traits in Rainbow Trout Roфор / O. Nikolaeva, Yu. Shcherbakov, A. Azovtseva // Genetics and animal breeding. – 2025. – №. 3. – P. 64–73. <https://doi.org/10.31043/2410-2733-2025-3-64-73>

Поступила в редакцию: 15.09.2025.

Received: 15.09.2025.

© Nikolaeva O., Shcherbakov Yu., Azovtseva A., 2025

This article is an open access article distributed under the terms and conditions of the Creative Commons Attribution (CC BY) license (<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>).



Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Conflict of interest: the authors declare that they have no conflict of interest.

Введение. За последние десятилетия отрасль аквакультуры стала самым быстрорастущим пищевым сектором в мире [1, 2]. Активный интерес промышленности к аквакультуре обусловлен как необходимостью оптимизации питания человека для получения полезных нутриентов, так и обеспечением продовольственной безопасности [2]. Это, в свою очередь, обуславливает интерес к отрасли и со стороны науки, так как без внедрения последних достижений геномных технологий практически невозможно повысить темпы селекции и ее результативность для большинства аквакультурных видов [3, 4]. Среди последних

Аннотация.

Цель: анализ полиморфизма A/G в позиции 17:453356000 в гене *TNS2*, его ассоциации с фенотипическими показателями у радужной форели породы Рофор, а также исследование структуры размерно-весовых показателей исследуемой выборки.

Материалы и методы. Объект исследования – двухлетние самки радужной форели породы Рофор ($n=200$), от которых были получены морфометрические данные: масса тела, длина тела до конца хвостового плавника, длина тела до конца чешуйчатого покрова, длина головы, наибольшая высота и толщина тела. В исследовании применен метод генотипирования разработанной нами тест-системой и выполнена статистическая обработка данных в программной среде R с использованием библиотеки Ggally и программной среде Python с инструментами анализа пакета scikit-learn.

Результаты. Успешно генотипированы самки маточного стада радужной форели породы Рофор ($n=200$) по замене A/G в позиции 17:453356000 гена *TNS2*. Подавляющее большинство особей оказалось носителем гетерозиготного генотипа AG ($n=161$). Проведенное исследование показало, что морфометрические признаки радужной форели имеют высокую взаимозависимость, а генотип GG ассоциируется с морфометрическими признаками, характеризующими более крупную конфигурацию тела у рыб. Настоящее исследование расширило имеющиеся знания в области генетики радужной форели. В результате проведения настоящего исследования была разработана тест-система для генотипирования замены A/G в экзонной части гена *TNS2*, которая может быть использована в программах маркер-ассоциированной селекции радужной форели.

Ключевые слова: радужная форель; генотипирование; маркер-ассоциированная селекция; *TNS2*; SNP; моделирование распределения генотипов; морфометрические показатели; аквакультура.

особое внимание следует уделить радужной форели (*Oncorhynchus mykiss*) – ценному представителю семейства лососевых и широко распространенному объекту аквакультуры [5]. Широкая популярность данного вида обусловлена способностью радужной форели сохранять высокие темпы роста при значительной плотности посадки, а также высокими адаптационными способностями, позволяющими данному виду эффективно расти и развиваться по всему миру в искусственных условиях содержания с применением промышленных кормов [5]. Все вышеперечисленное не только свидетельствует в пользу значимости радуж-

ной форели для агропромышленного комплекса [6], но и делает ее перспективным объектом для генетических исследований. В отличие от наземных животных одомашнивание и систематическое разведение представителей семейства лососевых, к которым относится радужная форель, возникло менее 50 лет назад [7], чем объясняется немногочисленность данных об их генетике и геномных ассоциациях с продуктивностью.

Тем не менее к существующим достижениям в генетике радужной форели стоит отнести разработку в 2015 году коммерческого массива однонуклеотидных полиморфизмов (SNP, single nucleotide polymorphism) высокой плотности, называемого также SNP-чипом, — Affymetrix rainbow trout 57K SNP array [8]. На базе данного SNP-чипа проведен ряд исследований полногеномных ассоциаций (GWAS, Genome-wide association study) с цветом филе [9], пигментацией кожных покровов [10], устойчивостью к различным бактериальным патогенам [10–12], с параметрами роста в контрастных температурных условиях [13], а также параметрами мясной продуктивности [14] и другими критериями. GWAS-исследования позволяют получить ценные данные об ассоциативных связях между генотипом и фенотипом объекта исследований. Особенное значение они приобретают для развития и оптимизации программ геномной и маркер-ассоциированной селекции (MAS, marker assisted selection), т.к. на основании таких исследований идентифицируются локусы, ассоциированные с изучаемыми признаками. Детальное изучение генов в выявленных областях позволяет выявлять SNP, оказывающие достоверное влияние на формирование конкретного признака, и, соответственно, при помощи геномной и мас-селекции проводить искусственное обогащение популяций этими SNP для получения особей с необходимым генотипом [15].

Одним из генов, неоднократно идентифицированных в GWAS-исследованиях с ростовыми показателями радужной форели, является *TNS2* (*Tensin 2*) [16, 17]. Ген *TNS2* кодирует тирозин-протеин фосфатазу, регулирующую подвижность и пролиферацию клеток, а также мышечную реакцию на инсулин [18, 19]. Исследования показывают, что *TNS2* действует как медиатор в сигнальном пути тромбопоэтина (ТРО)/с-Mpl и положительно влияет на рост клеток, отчасти благодаря своему влиянию на сигнальный путь PI3K/Akt [20]. Последний является сигнальным путем, играющим важную роль в таких процессах как пролиферация, выживаемость и метаболизм клеток [21]. *TNS2* взаимодействует с регуляторной субъединицей PI3K (p85) через фосфорилированный тирозиновый мотив

(YXXM), способствуя активации PI3K и последующей передаче сигнала Akt. Это взаимодействие играет важную роль в клеточной пролиферации, индуцированной ТРО. Функциональное воздействие *TNS2* было протестировано посредством его нокаута, который резко снижал ТРО-зависимую клеточную пролиферацию клеточной линии UT7-ТРО, а также их активацию передачи сигналов Akt. Отмечено, что *TNS2* ингибирует передачу сигналов Akt и выживание клеток [22]. Помимо этого, *TNS2* играет важную роль в поддержании фильтрационного барьера в клетках почек, выстраивая взаимосвязь подоцитов с гломерулярной базальной мембраной [23]. Важное значение этого гена для функционирования почек подтверждается также исследованиями, согласно которым мутации *TNS2* вызывают нефротический синдром у мышей [24].

Участие в сигнальных путях, влияющих на пролиферацию и метаболизм клеток, делает *TNS2* перспективным кандидатом для проверки его влияния на продуктивные качества радужной форели.

Таким образом, **целью** настоящего исследования стало изучение замены А/Г в позиции 17:453356000 гена *TNS2* и его ассоциаций с продуктивными качествами, в частности с морфометрическими показателями, используемыми при бонитировке рыб.

Материалы и методы.

Сбор образцов и экстракция ДНК.

Исследование проводилось на двухлетних самках радужной форели породы Рофор (n=200), предоставленных Федеральным Селекционно-Генетическим Центром Рыбоводства (пос. Ропша), которые используются на предприятии как маточное стадо для воспроизводства посадочного материала. Анальгезия и седация рыб была произведена в отдельном резервуаре с применением трикаина метансульфоната. Были сняты морфометрические показатели: масса тела, длина тела до конца хвостового плавника, длина тела до конца чешуйчатого покрова, длина головы, наибольшая высота тела и толщина тела. В качестве биологического материала от рыб была взята часть жирового плавника. Отсечение производилось хирургическими ножницами, область сепарации плавника была обработана дезинфицирующим раствором. Отсеченные части плавников помещали в пробирки с этанолом и хранили при температуре -20°C до момента выделения ДНК. Выделение ДНК выполнялось фенольным методом в лаборатории молекулярной генетики ВНИИГРЖ. Реагенты для экстракции ДНК на одну пробу: буфер TES 2мл, протеиназа К 15 мкл, 10% SDS 30 мкл, фенол 500

мкл, 5M NaCl 20 мкл, 96° спирт 1 мл, 70° спирт 1 мл, буфер TE 300 мкл на один экземпляр. Концентрация и чистота растворенной ДНК измерялась спектрофотометром NanoDrop2000c (Thermo Fisher Scientific, США).

ПЦР в режиме реального времени.

Методом ПЦР в режиме реального времени (ПЦР-РВ) выполнялось генотипирование особей на приборе Bio-Rad CFX Opus 96 (Bio-Rad Laboratories, Inc., США) с использованием праймеров, Taq-man флуоресцентных зондов (табл. 1) и выделенной ДНК от радужной форели.

Подбор олигонуклеотидов выполнен через ресурс Национального центра биотехнологической информации (NCBI, США) с помощью инструмента Primer-BLAST.

ПЦР реакция оптимизирована компонентами реакционной смеси БиоМастер HS-Taq ПЦР-Color (Biolabmix, Россия), содержащей HS-Taq ДНК-полимеразу, dNTP, 24 ПЦР-буфер, Mg2+. Протокол амплификации включал этап предварительной денатурации при 95°C в течение 5 минут и 35 циклов чередования этапов денатурации 95°C в течение 15 секунд и отжига при температуре 60°C в течение 10 секунд.

Статистический анализ.

Статистический анализ морфометрических показателей проведен при помощи пакета MS Excel. Для дополнительной характеристики телосложения и развития особей подсчитаны индексы прогонистости и упитанности по следующим формулам [25]:

$$ИП = l/h, \text{ где}$$

ИП — индекс прогонистости;

l — длина тела до конца чешуйчатого покрова;

h — высота тела.

$$ИУ = (m/l) \times 100\%, \text{ где}$$

ИУ — индекс упитанности;

m — масса тела;

l — длина тела до конца чешуйчатого покрова.

По фенотипическим данным рыб проведен корреляционный анализ в среде программирования R с использованием пакета GGally для визуализации матрицы корреляций и построения диаграмм рассеяния (scatterplot matrix). На основании полученных данных генотипирования проведен расчет частоты генотипов и аллелей. Взаимосвязь фенотипа и генотипа рыб по замене A/G в гене *TNS2* рассчитана на основании критерия t — Стьюдента. Фенотипическая изменчивость визуализирована с помощью анализа главных компонент (Principal Component Analysis, PCA) с использованием пакета scikit-learn в среде Python.

Результаты и обсуждение. На основании собранных морфометрических данных, проанализированных в среде R, получены матрицы корреляции и диаграммы рассеяния (scatterplot matrix), которые демонстрируют высокие положительные корреляции между переменными (рис. 1). Диагональные гистограммы по форме близки к распределению Гаусса, а значит данные графика описываются нормальным законом распределения и поддаются классическому статистическому анализу. Для величины F (толщина тела) в распределении Гаусса наблюдается небольшой сдвиг вправо, однако форма распределения близка к колоколообразной с одним четко выраженным пиком, что говорит о нормальном разбросе данных для этого параметра. Значение коэффициента корреляции большинства параметров выше общепринятого порогового значения 0,7, что говорит о сильной взаимосвязи этих измерений. Только между показателями D и E , D и F коэффициенты корреляции составляют 0,673 и 0,651, соответственно, тем не менее взаимосвязь между этими парами переменных значима.

Все пары переменных демонстрируют сильную положительную линейную связь, однако наибольшую взаимосвязь демонстрирует диаграмма рассеяния между параметрами длина тела до конца хвостового плавника и длина тела до конца чешуйчатого покрова (B и C , $\text{Corr} = 0,992$).

Таблица 1. Последовательности праймеров и зондов для генотипирования *TNS2* методом ПЦР в реальном времени

Table 1. Primer and probe sequences for *TNS2* genotyping using real-time PCR

Название	Последовательность (5'-3')	Длина фрагмента п.н.	Краситель	Гаситель
Праймер прямой	AAGGTATACGGGAATCAAACCTC	137	-	-
Праймер обратный	GGACCTGCAATTTGCTTTGTAT		-	-
Зонд 1	CAAAACAAAATATGAGTGCTTGGTTGTCTA		FAM	BHQ1
Зонд 2	CGAAACAAAATATGAGTGCTTGGTTGTCT		VIC	BHQ2

*Примечание: В последовательности зондов жирным шрифтом обозначены одонуклеотидные замены

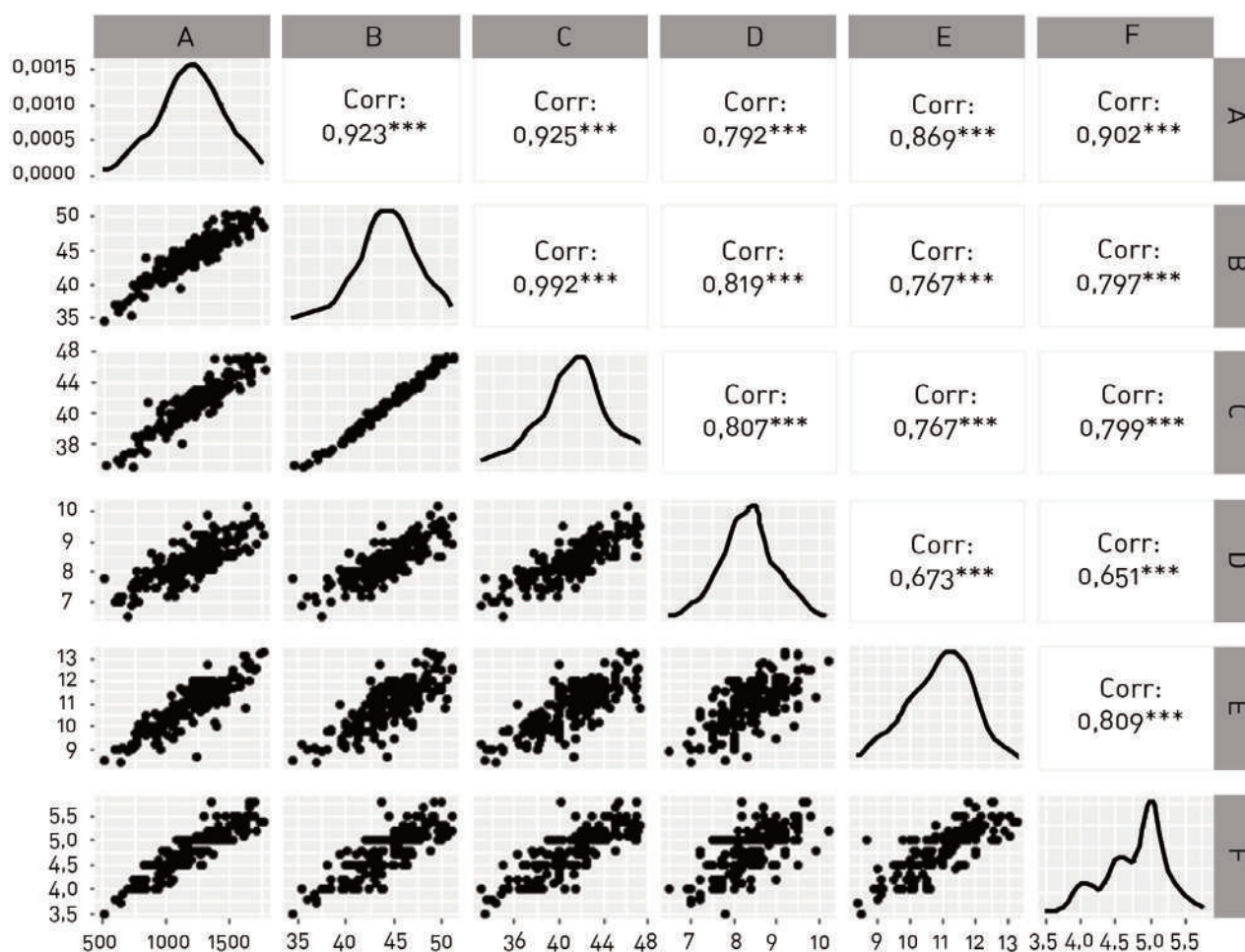


Рис. 1. Матрица корреляций с диаграммами рассеяния и распределения (Scatterplot Matrix of Correlations), А — масса рыбы, г; В — длина тела до конца хвостового плавника, см; С — длина тела до конца чешуйчатого покрова, см; D — длина головы, см; E — высота тела, см; F — толщина тела, см.

Fig. 1. Scatterplot Matrix of Correlations: A — fish weight, g; B — body length to the end of the caudal fin, cm; C — body length to the end of the scale cover, cm; D — head length, cm; E — body height, cm; F — body thickness, cm.

В результате генотипирования радужной форели породы Рофор были получены данные о распределении генотипов (рис. 2), а также частоты аллелей (рис. 3).

Анализ распределения генотипов и аллельных частот выявил, что подавляющее большинство особей являлось носителем гетерозиготного генотипа AG (n=161), тогда как гомозиготные ге-

ноотипы AA и GG были представлены в меньшинстве (n=28 и n=11, соответственно).

На основании полученных данных также проведен анализ взаимосвязи генотипов с морфометрическими показателями и посчитаны индексы прогонистости и упитанности.

Как следует из табличных данных, достоверно значимых различий между группами не выявлено

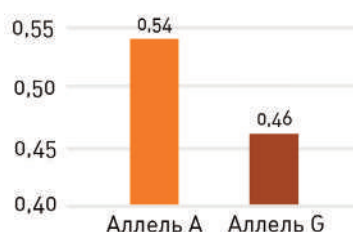


Рис. 2. Распределение генотипов у особей радужной форели породы Рофор по замене A/G в экзонной части гена *TNS2*

Fig. 2. Distribution of genotypes in individuals of the Rofof rainbow trout breed by A/G substitution in the exonic part of the *TNS2* gene

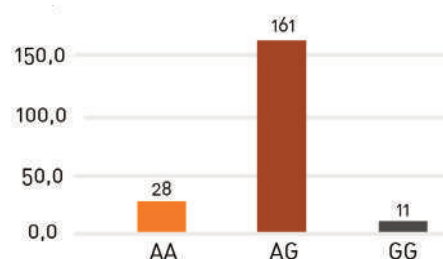


Рис. 3. Аллельная дифференциация у особей радужной форели породы Рофор по замене A/G в экзонной части гена *TNS2*

Fig. 3. Allelic differentiation in rainbow trout of the Rofof breed by A/G substitution in the exonic part of the *TNS2* gene

Таблица 2. Морфометрические показатели радужной форели породы Рофор в зависимости от генотипов по SNP в гене TNS2

Table 2. Morphometric parameters of the Rofor rainbow trout depending on the genotypes of the SNP in the TNS2 gene

Показатель	Генотип		
	AA (n=28)	AG (n=161)	GG (n=11)
Масса тела, г	1158,07±44,66	1201,47±20,18	1260,73±89,4
Длина тела, см	44,08±0,60	44,32±0,25	44,80±1,09
Длина тела до конца чешуйчатого покрова, см	40,89±0,59	41,17±0,24	41,80±1,02
Длина головы, см	8,29±0,14	8,36±0,05	8,53±0,18
Высота тела, см	10,84±0,18	10,98±0,08	11,1±0,38
Толщина тела, см	4,77±0,08	4,80±0,04	4,82±0,13
Индекс прогонистости	3,77	3,74	3,76
Индекс упитанности	2,83	2,91	3,01

(табл. 2). Однако по некоторым показателям можно отметить небольшое превосходство особей с генотипом GG над генотипами AG и AA по всем средним значениям. Значения стандартных ошибок у показателей генотипа GG также высоки, что, скорее всего, связано с малочисленностью выборки. Особи AG превосходят особей AA по массе (на 3,7%) и высоте (на 1,3%) тела и проявляют близкие значения признаков к генотипу GG. Имеющаяся схожесть фенотипов AG и GG подтверждается и индексами прогонистости и упитанности, при этом особи с генотипом GG незначительно превосходят особей AG по индексу прогонистости, что, вероятнее всего, связано с показателем длины головы, т.к. у генотипа GG голова в среднем длиннее на 0,17 см (2%), чем у генотипа AG. Наибольшие различия среди признаков отмечены между гомозиготными генотипами AA и GG. Так, животные с генотипом AA характеризовались низшими значениями по всем изучаемым показателям, что закономерно отразилось и на значении индекса упитанности (1,69%). Тем не менее, с точки зрения экономической эффективности, влияние данных различий невелико на морфометрические показатели рыбы.

Для выявления признаков, объясняющих фенотипическую изменчивость, размерно-весовые показатели и генотипы были проанализированы с помощью инструмента PCA, Principal Component Analysis (рис. 4).

Согласно графику PCA первая (PC1) и вторая (PC2) компоненты объясняют 85,2 % и 7,1 % дисперсии фенотипических показателей, соответственно. Такие показатели как длина головы, длина тела до конца хвостового плавника и длина тела до конца чешуйчатого покрова проявляют слабую отрицательную нагрузку относительно обеих компонент, тогда как масса, толщина и высота тела — отрицательную нагрузку относительно

но PC1 и положительную нагрузку относительно PC2. Вдоль оси PC1 сосредоточено большинство вариаций рассматриваемых признаков, следовательно, эта ось определяет основное разделение рыб. Направление векторов в отрицательную сторону по оси PC1 свидетельствует о сильной отрицательной корреляции этих признаков с PC1 и чем ближе образец к отрицательному краю по PC1, тем выше значения его морфометрических признаков. Различия между генотипами почти полностью отражены по PC1, что говорит о различии в морфометрии среди генотипов, при этом генотип GG более компактный, тогда как AA и AG образуют более разбросанные кластеры. Генотипы GG расположены ближе к отрицательному краю, что указывает на наибольшие значения признаков, которыми обладают данные особи. Генотипы AG расположены ближе к центру и в правую сторону, что соответствует меньшим значениям этих морфометрических параметров у особей с этим генотипом. Генотипы AA расположены на положительной стороне PC1, где влияние этих признаков минимально.

Ось PC1 отвечает за основное различие в размерах и массе рыб между генотипами, демонстрируя, что эти морфометрические признаки сильно различаются у рыб с разными генотипами. По PC2 влияние признаков менее выражено, но вектор D (длина головы) немного направлен вверх, показывая некоторую положительную корреляцию с осью PC2.

Закключение. В результате проведенного анализа SNP A/G в позиции 17:453356000 гена TNS2 и его ассоциации с продуктивными показателями у радужной форели породы Рофор были получены комплексные данные по генотипированию в взаимосвязи с морфометрическими показателями. Корреляционный анализ выявил наличие выраженных положительных связей между большинством пара-

метров, что указывает на их согласованное развитие. Большинство признаков характеризовалось распределением, близким к нормальному, что подтверждает корректность использования классических статистических методов.

Распределение генотипов показало преобладание гетерозиготного варианта AG (80,5 %), тогда как частота встречаемости гомозиготных генотипов была существенно ниже (AA — 14 %, GG — 5,5 %). Анализ ассоциации генотипов с морфометрическими характеристиками не выявил статистически достоверных различий между группами, однако прослеживается тенденция к более высоким средним значениям массы и линейных размеров у особей с генотипом GG. Высокие стандартные ошибки для данной группы, вероятно, обусловлены ограниченной выборкой в данном исследовании. Особи с генотипом AG по большинству признаков занимали промежуточное положение, приближаясь к GG и превосходя AA, которые характеризовались наименьшими значениями размерно-весовых показателей.

Метод анализа главных компонент (PCA) позволил обобщить полученные результаты и выделить факторы, определяющие фенотипическую изменчивость. Первая компонента (85,2 % дисперсии) в наибольшей степени отражает различия в массе и общих линейных размерах рыб, в то время как вторая компонента (7,1 %) ассоциирована преимущественно с длиной

головы. Пространственное распределение генотипов на PCA-графике подтверждает выявленные тенденции: генотип GG локализован в области высоких значений морфометрических признаков, AA — в зоне минимальных, а AG занимает промежуточное положение.

Таким образом, в результате проведения настоящего исследования была разработана тест-система для генотипирования замены A/G в экзонной части гена *TNS2*. Полученные данные могут быть использованы в программах маркер-ассоциированной селекции радужной форели породы Рофор.

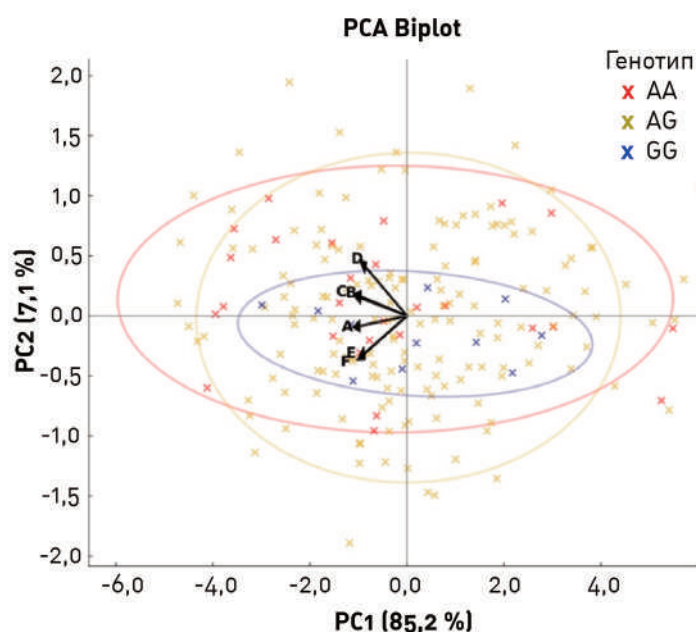


Рис. 4. PCA-график фенотипических признаков радужной форели. Крестиками обозначено распределение объектов (рыб). Генотип AA выделен красным цветом, AG — желтым, GG — синим. Векторы обозначены символами: A — масса рыбы, г; B — длина тела до конца хвостового плавника, см; C — длина тела до конца чешуйчатого покрова, см; D — длина головы, см; E — высота тела, см; F — толщина тела, см.

Fig. 4. PCA plot of rainbow trout phenotypic traits. Crosses indicate the distribution of objects (fish). Genotype AA is highlighted in red, AG in yellow, and GG in blue. Vectors are denoted by symbols: A — is fish weight, g; B — is body length to the tip of the caudal fin, cm; C — is body length to the tip of the scales, cm; D — is head length, cm; E — is body height, cm; F is body thickness, cm.

Работа выполнена при поддержке Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема FGGN-2024-0015)

Литература

1. Ahmed N. The blue dimensions of aquaculture: A global synthesis / N. Ahmed, S. Thompson // *Science of the Total Environment*. — 2019. — № 652. — P. 851–861. doi: /10.1016/j.scitotenv.2018.10.163.
2. Sanchez-Matos J. Environmental performance of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) production in Galicia-Spain: A Life Cycle Assessment approach / J. Sanchez-Matos, L. Regueiro et al. // *Science of the Total Environment*. — 2023. — № 856. — ID 159049. doi: 10.1016/j.scitotenv.2022.159049.
3. Al-Tobasei R. Genomic predictions for fillet yield and firmness in rainbow trout using reduced-density SNP panels / R. Al-Tobasei, A. Ali et al. // *BMC Genomics*. — 2021. — Vol. 22. — № 1. — ID 92.
4. D'Ambrosio J. Genome-wide estimates of genetic diversity, inbreeding and effective size of experimental and commercial rainbow trout lines undergoing selective breeding / J. D'Ambrosio et al. // *Genetics, Selection, Evolution*. — 2019. — Vol. 51. — № 1. — ID 26. doi: 10.1186/s12711-019-0468-4.

5. Crichigno S. A. Rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) adaptation to a warmer climate: the performance of an improved strain under farm conditions / S. A. Crichigno, V. E. Cussac // Aquaculture International. — 2019. — № 27(6). — P. 1869–1882. doi: 0.1007/s10499-019-00438-7
6. Nikolaeva O. Test system customization for genotyping the *BMP-2* gene 4:28632407 A/G polymorphism in aquacultured rainbow trout / O. Nikolaeva, A. Azovtseva, A. Ryabova // Genetics and breeding of animals (In Russ.). — 2024. — № 4. — P. 57–63. EDN: FGIHNL. doi: 10.31043/2410-2733-2024-4-57-63.
7. Dysin A. P. Salmonidae genome: features, evolutionary and phylogenetic characteristics / A. P. Dysin, Y. S. Shcherbakov et al. // Genes. — 2022. — Vol. 13. — № 12. — P. 2221–2256. EDN: MXGBZQ. doi: 10.3390/genes13122221.
8. Palti Y. The development and characterization of a 57K single nucleotide polymorphism array for rainbow trout / Y. Palti, G. Gao et al. // Molecular Ecology Resources. — 2015. — Vol. 15. — № 3. — P. 662–672. doi: 10.1111/1755-0998.12337.
9. Ahmed R.O. Weighted Single-Step GWAS Identifies Genes Influencing Fillet Color in Rainbow Trout / R.O. Ahmed, A. Ali et al. // Genes (Basel). — 2022. — Vol. 13. — № 8. — ID 1331. doi: 10.3390/genes13081331.
10. Marana M.H. Whole-genome association study searching for QTL for *Aeromonas salmonicida* resistance in rainbow trout / M. H. Marana et al. // Scientific Reports. — 2021. — Vol. 11. — № 1. — ID 17857. doi: 10.1038/s41598-021-97437-7.
11. Sánchez-Roncancio C. GWAS on Imputed Whole-Genome Sequence Variants Reveal Genes Associated with Resistance to *Piscirickettsia salmonis* in Rainbow Trout (*Oncorhynchus mykiss*) / C. Sánchez-Roncancio, B. Garcha, J. Gallardo-Hidalgo, J. M. Yáñez // Genes (Basel). — 2022. — Vol. 14. — № 1. — ID 114. doi: 10.3390/genes14010114.
12. Karami A.M. Validation of a QTL associated with resistance to *Vibrio anguillarum* in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) / A. M. Karami, M. H. Marana et al. // Acta veterinaria Scandinavica. — 2023. — Vol. 65. — № 1. — ID 28. doi: 10.1186/s13028-023-00692-z.
13. Gallardo-Hidalgo J. Multi-trait GWAS for growth under contrasting thermal rearing conditions in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) / J. Gallardo-Hidalgo, D.A. Tapia et al. // Molecular Genetics and Genomics. — 2025. — Vol. 300. — № 1. — ID 75. doi: 10.3389/fgene.2016.00203
14. Gonzalez-Pena D. Genome-Wide Association Study for Identifying Loci that Affect Fillet Yield, Carcass, and Body Weight Traits in Rainbow Trout (*Oncorhynchus mykiss*) / D. Gonzalez-Pena, G. Gao et al. // Frontiers in Genetics. — 2016. — № 7. — ID 203. doi: 10.3389/fgene.2016.00203.
15. Tsai H.Y. Verification of SNPs Associated with Growth Traits in Two Populations of Farmed Atlantic Salmon / H.Y. Tsai, A. Hamilton et al. // International Journal of Molecular Sciences. — 2015. — Vol. 17. — № 1. — ID 5. doi: 10.3390/ijms17010005
16. Salem M. Genome-Wide Association Analysis With a 50K Transcribed Gene SNP-Chip Identifies QTL Affecting Muscle Yield in Rainbow Trout / M. Salem, R. Al-Tobasei et al. // Frontiers in Genetics. — 2018. — № 9. — ID 387. doi: 10.3389/fgene.2018.00387.
17. Reis Neto R.V. Genome-wide association analysis for body weight identifies candidate genes related to development and metabolism in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) / R. V. Reis Neto, G. M. Yoshida, J. P. Lhorente, J. M. Yáñez // Molecular Genetics and Genomics. — 2019. — Vol. 294. — № 3. — P. 563–571. doi: 10.1007/s00438-018-1518-2.
18. Koh A. C1-Ten is a protein tyrosine phosphatase of insulin receptor substrate 1 (IRS-1), regulating IRS-1 stability and muscle atrophy / A. Koh, M. N. Lee et al. // Molecular and Cellular Biology. — 2013. — Vol. 33. — № 8. — P. 1608–1620. doi: 10.1128/MCB.01447-12
19. Hafizi S. C1-TEN is a negative regulator of the Akt/PKB signal transduction pathway and inhibits cell survival, proliferation, and migration / S. Hafizi, F. Ibraimi, B. Dahlbäck // FASEB Journal. — 2005. — Vol. 19. — № 8. — P. 971–973. doi: 10.1096/fj.04-2532fje.
20. Jung A. S. *Tensin2* is a novel mediator in thrombopoietin (TPO)-induced cellular proliferation by promoting Akt signaling / A. S. Jung, A. Kaushansky, G. Macbeath, K. Kaushansky // Cell Cycle. — 2011. — Vol. 10. — № 11. — P. 1838–1844. doi: 10.4161/cc.10.11.15776.
21. Yu J. S. Proliferation, survival and metabolism: the role of PI3K/AKT/mTOR signalling in pluripotency and cell fate determination / J. S. Yu, W. Cui // Development. — 2016. — Vol. 143. — № 17. — P. 3050–3060. doi: 10.1242/dev.137075.
22. Hafizi S. *Tensin2* reduces intracellular phosphatidylinositol 3,4,5-trisphosphate levels at the plasma membrane // S. Hafizi et al. // Biochemical and Biophysical Research Communications. — 2010. — Vol. 399. — № 3. — P. 396–401. doi: 10.1016/j.bbrc.2010.07.085.
23. Uchio-Yamada K. *Tensin2* is important for podocyte-glomerular basement membrane interaction and integrity of the glomerular filtration barrier / K. Uchio-Yamada, K. Yasuda et al. // American Jour-

- nal of Physiology. Renal Physiology. — 2020. — Vol. 318. — № 6. — P. 1520-1520. doi: 10.1152/ajprenal.00055.2020.
24. Cho A. R. Deficiency of the *tensin2* gene in the ICGN mouse: an animal model for congenital nephrotic syndrome / A. R. Cho, K. Uchio-Yamada et al. // Mammalian genome: official journal of the International Mammalian Genome Society. — 2006. — Vol. 17. — № 5. — P. 407–416. doi: 10.1007/s00335-005-0167-z.
25. Голод В.М. Селекционно-племенная работа с радужной форелью : (Метод. пособие) / В. М. Голод, В. Я. Никандров, Е. Г. Терентьева, Н. И. Шиндавина. — СПб, 1995. — 27 с.

Nikolaeva O.¹, Shcherbakov Yu.¹, Azovtseva A.¹

Analysis of *TNS2* gene polymorphism and its association with productivity traits in Rainbow Trout Rofor

¹ Russian Research Institute of Farm Animal Genetics and Breeding – Branch of the L.K. Ernst Federal Research Center for Animal Husbandry

Abstract.

The objective of this study was to analyze the A/G polymorphism at position 17:453356000 in the TNS2 gene, its association with phenotypic traits in the Rofor rainbow trout individuals, and to investigate the structure of the size and weight characteristics within the examined sample.

Materials and Methods. *The study involved two-year-old female rainbow trout Rofor breed (n=200), which morphometric data were collected, including body weight, total length to the end of the caudal fin, length to the end of the scaled body, head length, maximum body height, and body thickness. Genotyping was performed using a test system developed in our laboratory. Data analysis were provided in the R programming language utilizing the GGally package, as well as complementary analysis in Python using tools from the scikit-learn library.*

Results. *Two hundred female broodstock rainbow trout of the Rofor breed were successfully genotyped for the A/G single nucleotide polymorphism at position 17:453356000 in the TNS2 gene. The vast majority of individuals were heterozygous AG carriers (n=161). The study demonstrated a high interdependence among the morphometric traits of rainbow trout, with the GG genotype being associated with morphometric characteristics indicative of a larger body conformation. This research broadens current knowledge of rainbow trout genetics. Moreover, a genotyping test system for the A/G polymorphism in the exon region of the TNS2 gene was developed, offering a valuable tool for marker-assisted selection programs in rainbow trout breeding.*

Keywords: *rainbow trout; genotyping, marker-assisted selection, TNS2, SNP, genotype distribution modeling, morphometric data, aquaculture.*

References

1. Ahmed N. The blue dimensions of aquaculture: A global synthesis / N. Ahmed, S. Thompson // Science of the Total Environment. — 2019. — № 652. — P. 851–861. doi: 10.1016/j.scitotenv.2018.10.163.
2. Sanchez-Matos J. Environmental performance of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) production in Galicia-Spain: A Life Cycle Assessment approach / J. Sanchez-Matos, L. Regueiro et al. // Science of the Total Environment. — 2023. — № 856. — ID 159049. doi: 10.1016/j.scitotenv.2022.159049.
3. Al-Tobasei R. Genomic predictions for fillet yield and firmness in rainbow trout using reduced-density SNP panels / R. Al-Tobasei, A. Ali et al. // BMC Genomics. — 2021. — Vol. 22. — № 1. — ID 92.
4. D'Ambrosio J. Genome-wide estimates of genetic diversity, inbreeding and effective size of experimental and commercial rainbow trout lines undergoing selective breeding / J. D'Ambrosio et al. // Genetics, Selection, Evolution. — 2019. — Vol. 51. — № 1. — ID 26. doi: 10.1186/s12711-019-0468-4.
5. Crichigno S. A. Rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) adaptation to a warmer climate: the performance of an improved strain under farm conditions / S. A. Crichigno, V. E. Cussac // Aquaculture International. — 2019. — № 27(6). — P. 1869–1882. doi: 10.1007/s10499-019-00438-7
6. Nikolaeva O. Test system customization for genotyping the *BMP-2* gene 4:28632407 A/G polymor-

- phism in aquacultured rainbow trout / O. Nikolae-va, A. Azovtseva, A. Ryabova // Genetics and breeding of animals (In Russ.). — 2024. — № 4. — P. 57–63. EDN: FGIHNL. doi: 10.31043/2410-2733-2024-4-57-63.
7. Dysin A. P. Salmonidae genome: features, evolutionary and phylogenetic characteristics / A. P. Dysin, Y. S. Shcherbakov et al. // Genes. — 2022. — Vol. 13. — № 12. — P. 2221–2256. EDN: MXG-BZQ. doi: 10.3390/genes13122221.
 8. Palti Y. The development and characterization of a 57K single nucleotide polymorphism array for rainbow trout / Y. Palti, G. Gao et al. // Molecular Ecology Resources. — 2015. — Vol. 15. — № 3. — P. 662–672. doi: 10.1111/1755-0998.12337.
 9. Ahmed R.O. Weighted Single-Step GWAS Identifies Genes Influencing Fillet Color in Rainbow Trout / R.O. Ahmed, A. Ali et al. // Genes (Basel). — 2022. — Vol. 13. — № 8. — ID 1331. doi: 10.3390/genes13081331.
 10. Marana M.H. Whole-genome association study searching for QTL for *Aeromonas salmonicida* resistance in rainbow trout / M. H. Marana et al. // Scientific Reports. — 2021. — Vol. 11. — № 1. — ID 17857. doi: 10.1038/s41598-021-97437-7.
 11. Sánchez-Roncancio C. GWAS on Imputed Whole-Genome Sequence Variants Reveal Genes Associated with Resistance to *Piscirickettsia salmonis* in Rainbow Trout (*Oncorhynchus mykiss*) / C. Sánchez-Roncancio, B. Garcha, J. Gallardo-Hidalgo, J. M. Yáñez // Genes (Basel). — 2022. — Vol. 14. — № 1. — ID 114. doi: 10.3390/genes14010114.
 12. Karami A.M. Validation of a QTL associated with resistance to *Vibrio anguillarum* in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) / A. M. Karami, M. H. Marana et al. // Acta veterinaria Scandinavica. — 2023. — Vol. 65. — № 1. — ID 28.
 13. Gallardo-Hidalgo J. Multi-trait GWAS for growth under contrasting thermal rearing conditions in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) / J. Gallardo-Hidalgo, D. A. Tapia et al. // Molecular Genetics and Genomics. — 2025. — Vol. 300. — № 1. — ID 75.
 14. Gonzalez-Pena D. Genome-Wide Association Study for Identifying Loci that Affect Fillet Yield, Carcass, and Body Weight Traits in Rainbow Trout (*Oncorhynchus mykiss*) / D. Gonzalez-Pena, G. Gao et al. // Frontiers in Genetics. — 2016. — № 7. — ID 203. doi: 10.3389/fgene.2016.00203.
 15. Tsai H. Y. Verification of SNPs Associated with Growth Traits in Two Populations of Farmed Atlantic Salmon / H. Y. Tsai, A. Hamilton et al. // International Journal of Molecular Sciences. — 2015. — Vol. 17. — № 1. — ID 5.
 16. Salem M. Genome-Wide Association Analysis With a 50K Transcribed Gene SNP-Chip Identifies QTL Affecting Muscle Yield in Rainbow Trout / M. Salem. R. Al-Tobasei et al. // Frontiers in Genetics. — 2018. — № 9. — ID 387. doi: 10.3389/fgene.2018.00387.
 17. Reis Neto R.V. Genome-wide association analysis for body weight identifies candidate genes related to development and metabolism in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) / R. V. Reis Neto, G. M. Yoshida, J. P. Lhorente, J. M. Yáñez // Molecular Genetics and Genomics. — 2019. — Vol. 294. — № 3. — P. 563–571. doi: 10.1007/s00438-018-1518-2.
 18. Koh A. C1-Ten is a protein tyrosine phosphatase of insulin receptor substrate 1 (IRS-1), regulating IRS-1 stability and muscle atrophy / A. Koh, M. N. Lee et al. // Molecular and Cellular Biology. — 2013. — Vol. 33. — № 8. — P. 1608–1620. doi: 10.1128/MCB.01447-12.
 19. Hafizi S. C1-TEN is a negative regulator of the Akt/PKB signal transduction pathway and inhibits cell survival, proliferation, and migration / S. Hafizi, F. Ibraimi, B. Dahlbäck // FASEB Journal. — 2005. — Vol. 19. — № 8. — P. 971–973. doi: 10.1096/fj.04-2532fje.
 20. Jung A. S. *Tensin2* is a novel mediator in thrombopoietin (TPO)-induced cellular proliferation by promoting Akt signaling / A. S. Jung, A. Kaushansky, G. Macbeath, K. Kaushansky // Cell Cycle. — 2011. — Vol. 10. — № 11. — P. 1838–1844. doi: 10.4161/cc.10.11.15776.
 21. Yu J. S. Proliferation, survival and metabolism: the role of PI3K/AKT/mTOR signalling in pluripotency and cell fate determination / J. S. Yu, W. Cui // Development. — 2016. — Vol. 143. — № 17. — P. 3050–3060. doi: 10.1242/dev.137075.
 22. Hafizi S. *Tensin2* reduces intracellular phosphatidylinositol 3,4,5-trisphosphate levels at the plasma membrane // S. Hafizi et al. // Biochemical and Biophysical Research Communications. — 2010. — Vol. 399. — № 3. — P. 396–401.
 23. Uchio-Yamada K. *Tensin2* is important for podocyte-glomerular basement membrane interaction and integrity of the glomerular filtration barrier / K. Uchio-Yamada, K. Yasuda et al. // American Journal of Physiology. Renal Physiology. — 2020. — Vol. 318. — № 6. — P. 1520–1520.
 24. Cho A. R. Deficiency of the *tensin2* gene in the ICGN mouse: an animal model for congenital nephrotic syndrome / A. R. Cho, K. Uchio-Yamada et al. // Mammalian genome: official journal of the International Mammalian Genome Society. — 2006. — Vol. 17. — № 5. — P. 407–416.
 25. Golod V. M. Selection and breeding work with rainbow trout: (Methodological manual) / V. M. Golod, V. Ya. Nikandrov, E. G. Terentyeva, N. I. Shindavina. — St. Petersburg, 1995. — 27 p.

Сведения об авторах:

Николаева Ольга Анатольевна — младший научный сотрудник лаборатории молекулярной генетики Всероссийский научно-исследовательский институт генетики и разведения сельскохозяйственных животных — филиал Федерального государственного бюджетного научного учреждения «Федеральный исследовательский центр животноводства — ВИЖ имени академика Л. К. Эрнста»; 196625, г. Санкт-Петербург, пос. Тярлево, Московское шоссе, д. 55а; e-mail: helgaanikolaeva@gmail.com; ORCID: 0000-0003-3828-1111.

Щербаков Юрий Сергеевич — кандидат биологических, научный сотрудник; лаборатории молекулярной генетики Всероссийский научно-исследовательский институт генетики и разведения сельскохозяйственных животных — филиал ФГБНУ «ФИЦ животноводства — ВИЖ имени академика Л. К. Эрнста»; 196625, г. Санкт-Петербург, пос. Тярлево, Московское шоссе, д. 55а; e-mail: yura.10.08.94.94@mail.ru; ORCID: 0000-0001-6434-6287.

Азовцева Анастасия Ивановна — младший научный сотрудник лаборатории молекулярной генетики Всероссийский научно-исследовательский институт генетики и разведения сельскохозяйственных животных — филиал Федерального государственного бюджетного научного учреждения «Федеральный исследовательский центр животноводства — ВИЖ имени академика Л. К. Эрнста»; 196625, г. Санкт-Петербург, пос. Тярлево, Московское шоссе, д. 55а; e-mail: ase4ica15@mail.ru; ORCID: 0000-0002-2963-378X.

Authors:

Nikolaeva Olga Anatolyevna — Junior Researcher, Laboratory of Molecular Genetics, Russian Research Institute of Farm Animal Genetics and Breeding — Branch of the L.K. Ernst Federal Research Center for Animal Husbandry; 196625, St. Petersburg, Tyarlevo, Moskovskoe Shosse, 55a; e-mail: helgaanikolaeva@gmail.com; ORCID: 0000-0003-3828-1111

Shcherbakov Yuri Sergeevich — PhD (Biol. Sci.), Researcher; Laboratory of Molecular Genetics, Russian Research Institute of Farm Animal Genetics and Breeding — Branch of the L. K. Ernst Federal Research Center for Animal Husbandry; 196625, St. Petersburg, Tyarlevo, Moskovskoe Shosse, 55a; e-mail: yura.10.08.94.94@mail.ru; ORCID: 0000-0001-6434-6287.

Azovtseva Anastasia Ivanovna — Junior Researcher, Laboratory of Molecular Genetics, Russian Research Institute of Farm Animal Genetics and Breeding — Branch of the L.K. Ernst Federal Research Center for Animal Husbandry; 196625, St. Petersburg, Tyarlevo, Moskovskoe Shosse, 55a; e-mail: ase4ica15@mail.ru; ORCID: 0000-0002-2963-378X.