

VARIABILIDAD GENÉTICA EN UNA POBLACION DE PISCICULTURA DE SALMON COHO (*Oncorhynchus kisutch* (Walbaum, 1792)) EN CHILE.

ALFREDO TORRES¹, FEDERICO M. WINKLER^{2*}, RICARDO GUÍÑEZ¹, NELSON DIAZ³ & PABLO ESPEJO³.

ABSTRACT: Torres, A.; Winkler, F.; Guíñez, R.; Díaz, N. & P. Espejo. 1996. Genetic variability in a hatchery population of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch* (Walbaum, 1792)) in Chile. Revista de Biología Marina, Valparaíso 31(1): 11-22.

A wild Chilean population of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch* (Walbaum, 1792)) was started using eggs imported from Oregon, U.S.A. A hatchery population was founded using eggs collected from this wild population, and a program of genetic improvement was initiated. Information on genetic variability of these populations are of interest in order to monitoring genetic changes along the application of the breeding plan. In this study we analyzed the genetic variability in two cohorts from different years of the population used to start with the breeding plan, using horizontal starch electrophoresis of proteins. 14 loci were resolved in one population and 27 in the other one. Two loci were variable: G3pd-3 and Pgm-1. No variability was detected in one cohort, while in the other one polymorphism and mean heterozygosity were $P = 7.4\%$ and $H_i = 0.004$, respectively. Results show a clear reduction in polymorphism but not in heterozygosity with respect to information in the literature. This suggests the occurrence of "founder effects" while establishing the base population.

Key words: Silver salmon, heterozygosity, polymorphism, founder effects.

RESUMEN: Torres, A.; Winkler, F.; Guíñez, R.; Díaz, N. & P. Espejo. 1996. Variabilidad genética en una población de piscicultura de salmón coho (*Oncorhynchus kisutch* (Walbaum, 1792)) en Chile. Revista de Biología Marina, Valparaíso 31(1): 11-22.

Una población de salmón coho (*Oncorhynchus kisutch* (Walbaum, 1792)) se originó en Chile con ovas importadas desde Oregón, U.S.A. A su vez, una población de cultivo fue derivada usando huevos de ésta, iniciándose un programa de mejoramiento genético. Interesa conocer los niveles de variabilidad genética de la población cultivada para monitorear los cambios asociados a la aplicación del programa de mejoramiento genético. En el presente estudio, se analizaron los niveles de variabilidad genética en dos cohortes de diferentes años de la población usada para iniciar el programa de mejoramiento genético, mediante electroforesis horizontal de proteínas en gel de almidón. Se resolvieron 14 loci en una sub población y 27 en la otra. Se encontraron dos loci variables, G3pd-3 y Pgm-1. En una cohorte no se detectó variabilidad mientras que en la otra el polimorfismo y heterocigosidad media fueron $P = 7,4\%$ y $H_i = 0,004$, respectivamente. Los resultados muestran reducción en el polimorfismo pero no en la heterocigosidad, respecto de lo informado en la literatura. Estos antecedentes sugieren la ocurrencia de efectos fundadores durante el proceso de establecimiento de la población.

Palabras claves: Salmón plateado, heterocigosidad, polimorfismo, efecto fundador.

1) Instituto de Fomento Pesquero (IFOP), Casilla 300, Coyhaique, Chile;

2) Departamento de Biología Marina, Facultad de Ciencias del Mar, Universidad Católica del Norte, Sede Coquimbo, Casilla 117, Coquimbo, Chile.

3) Departamento de Ciencias Ecológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Casilla 653, Santiago, Chile.

*) Autor a quién dirigir correspondencia.

INTRODUCCION

El salmón coho (*Oncorhynchus kisutch* (Walbaum 1792)) es nativo de la costa oeste de Norteamérica, desde Monterrey, California, hasta Point Hope, en Alaska (Scott & Crossman 1973). Esta especie ha sido introducida en Chile con fines de explotación comercial y su cosecha contribuyó con 22.700 Tons (32%) a la producción de salmónidos del país en la temporada 1993 (Méndez & Vidal 1994). Una gran parte de las ovas utilizadas para sostener esta producción, unos 10 millones en 1991, provienen de importaciones desde el hemisferio norte (Méndez 1993). Estimaciones indican que entre un 20 y un 30% de las ovas de salmón coho requeridas son producidas en el país (Mardones & Vega 1993, Méndez 1993).

La producción nacional de ovas se considera un objetivo estratégico del sector, para evitar tanto la dependencia comercial que genera, como el riesgo de introducción de enfermedades que implica la importación de ovas. En general, las ovas nacionales se obtienen en base a la reproducción artificial de los "stocks" disponibles, sin consideración a las características genéticas, y con muy escasa información sobre su procedencia. Estudios desarrollados en Oregón, U.S.A., en esta especie han mostrado heredabilidades medias a moderadamente altas para características de interés comercial, como peso corporal ($h^2 = 0,25$ a $0,26$), talla máxima ($h^2 = 0,22$ a $0,37$), esmoltificación ($h^2 = 0,22$ a $0,29$), supervivencia ($h^2 = 0,07$) y coloración de la carne ($h^2 = 0,30$ a $0,50$) (Iwamoto *et al.* 1982, Saxton *et al.* 1984, Hershberger *et al.* 1990, Iwamoto *et al.* 1990). De esto se esperaría una buena respuesta a la aplicación de un plan de selección en favor de estas características.

El éxito de un programa de mejoramiento genético en una especie depende, en último término, de la existencia de variabilidad genética. Estudios en salmónidos han mostrado que el proceso de domesticación conlleva una pérdida de la variabilidad genética (Allendorf & Phelps 1980, Cross & King 1983, Stahl 1983, Verspoor 1988, Cross & Challanain 1991, Ferguson *et al.* 1991, Youngson *et al.* 1991). Diversos factores determinan esta pérdida de variabilidad genética, entre las que destacan el número efectivo de reproductores utilizados para fundar la población de cultivo (Allendorf & Ryman 1987), el sistema de cruzamiento empleado (Withler 1988, Gile & Ferguson 1990, Withler & Beachan 1994) y la selección doméstica (Doyle 1983), entre otros. El salmón coho muestra un alto polimorfismo, pero la menor heterocigosidad entre los salmónidos (Allendorf & Utter 1979) y una marcada diferenciación entre poblaciones de distintos ríos y cuencas hidrográficas (Wehrhahn & Powell 1987, Bartley *et al.* 1992). De este modo, en esta especie el número de "procedencias" distintas de los reproductores usados para fundar una población también afectaría su variabilidad genética.

En el Complejo Piscícola de Coyhaique, del Instituto de Fomento Pesquero (IFOP) en Aysén, XI Región ($45^{\circ}34'S$, $72^{\circ}05'W$), se ha iniciado un programa de mejoramiento genético del salmón coho. La cepa utilizada en el Complejo Piscícola de Coyhaique se fundó con animales retornantes naturales capturados en bahía Domeyko, Lago Llanquihue (X Región), Chile, ($41^{\circ}08'S$, $72^{\circ}47'W$) en 1983. Ellos fueron introducidos como ovas desde Oregón, U.S.A. entre 1980 y 1981 (Nakasawa & Sakai 1989), aunque se desconoce su procedencia exacta. Es de gran interés conocer la variabilidad genética de esta cepa para seguir los

cambios genéticos asociados a la aplicación del plan de manejo genético, así como para determinar la conveniencia de realizar cruces con otras líneas para incrementar la variabilidad genética. Por otra parte, ello permitirá verificar la existencia de menor variabilidad genética en cepas cultivadas de peces, respecto de sus contrapartes silvestres.

Los antecedentes expuestos permiten predecir una reducida variabilidad en la población mantenida en Coyhaique. En el presente trabajo se presentan los resultados de la estimación de la variabilidad genética en un grupo de juveniles y en uno de reproductores de dicho centro. Las muestras corresponden a distintas clases anuales, y la de año impar proviene de la misma cohorte de la cual se originó la primera generación del programa de mejoramiento genético.

MATERIALES Y METODOS

El material examinado en el presente estudio proviene de juveniles ("parr" y pre-esmo) producidos en 1992 y adultos nacidos en 1991, sacrificados durante el proceso de desove 1993. Con esta última cohorte se inició el programa de mejoramiento genético.

Los animales fueron capturados vivos y sacrificados mediante golpe en la región craneana. Se extrajeron muestras de tejido muscular y hepático, las que fueron inmediatamente congeladas y conservadas a $-20 \pm 2^\circ\text{C}$ hasta su análisis. Del grupo de juveniles se examinaron 100 individuos dentro de los 60 días posteriores al muestreo. Las muestras de reproductores se almacenaron por aproximadamente un año en las condiciones descritas, previo al análisis de variabilidad genética.

El fenotipo para aloenzimas se determinó utilizando electroforesis horizontal

en gel de almidón, según los procedimientos descritos por Utter *et al.* (1974) y Allendorf *et al.* (1977) y las técnicas histoquímicas descritas por Shaw & Prasad (1970) y Siciliano & Shaw (1976). Las variantes alélicas se describen según la nomenclatura propuesta por Allendorf & Utter (1979). Un locus se consideró polimórfico si presentaba más de un alelo, siguiendo el criterio usado por Bartley *et al.* (1992).

Se emplearon cuatro sistemas de soluciones tampón: (1) Tris citrato pH 7,0 (TC), (2) Tris Verseno Borato pH 8,0 (TEV), (3) el tampón discontinuo de Ridgway *et al.* (1970) pH 8,2-8,5 y (4) Aminopropil-morfolina de Clayton & Tretiak (1972) pH 6,5. Los tampones 1 al 3 se usaron en juveniles, mientras que los reproductores se examinaron usando los tampones 3 y 4. Los sistemas enzimáticos, tampones de corrida y tejidos utilizados en cada caso se muestran en la Tabla 1.

La variabilidad genética se expresó como proporción de loci polimórficos (P), número medio de alelos por locus y heterocigosidad (H), estimada en base a las frecuencias alélicas, de acuerdo a los procedimientos descritos por Nei (1973), para cada grupo (juveniles y reproductores) por separado. La significación de las desviaciones de las proporciones genotípicas respecto de las esperadas según Hardy-Weinberg fueron verificadas mediante una prueba de chi cuadrado (X^2) para bondad de ajuste (Sokal & Rohlf 1981). Debido al origen tetraploide de los salmónidos (Ohno *et al.* 1969), los loci *Idh-3* e *Idh-4*, *Iddh-1* e *Iddh-2* así como *Mdh-3* y *Mdh-4*, presentan isoalelos para el alelo más común. Para efectos de análisis se los consideró como tres loci tetraploides: *Idh-3,4*; *Iddh-1,2* y *Mdh-3,4*. En el análisis de variabilidad genética, ellos fueron tratados como loci únicos tetraploides.

Tabla 1.- Lista de enzimas con "Enzyme Commission Numbers" (EC), abreviaciones, soluciones tampón empleadas y tejidos examinados en una cepa de salmón coho.

Enzima	Abreviación	E.C. Número	Tampón (*)	Tejido (**)
Alcohol deshidrogenasa	ADH	1.1.1.1	1,3	H
Aconitato hidratasa	AH	4.2.1.3	4	H
Diaforasa	DIA	1.8.1.4	3	H
Esterasa	EST	3.1.1	2,3	H
α Glicerol-3-fosfato deshidrogenasa	G3PD	1.1.1.8	1,2,3,4	M,H
Glucosa-6-fosfato isomerasa	GPI	5.3.1.9	2,3	M
Isocitrato deshidrogenasa	IDH	1.1.1.42	2,4	M,H
Lactato deshidrogenasa	LDH	1.1.1.27	3	M,H
Malato deshidrogenasa	MDH	1.1.1.37	4	M,H
Enzima málica	ME	1.1.1.40	4	M,H
6-Fosfogluconato deshidrogenasa	PGD	1.1.1.44	1,4	M,H
Fosfoglucomutasa	PGM	5.4.2.2	2,4	M,H
L-Iditol deshidrogenasa	IDDH	1.1.1.14	3	H
Superóxido dismutasa	SOD	1.15.1.1	3	H

* Ver texto.

** H = Hígado; M = Músculo.

RESULTADOS

En los ejemplares juveniles se examinaron 10 sistemas enzimáticos y se detectaron 14 loci (Tabla 2). No se obtuvo actividad enzimática para productos génicos de los loci para Esterasa, Gpi-3 o Pgm-2. En las condiciones experimentales utilizadas, no se detectó polimorfismo en ninguno de los loci que pudieron resolverse consistentemente.

En los reproductores se examinaron 14 sistemas enzimáticos, que representaron un total de 27 loci. En tejido hepático se resolvieron claramente tres loci para Esterasa, designados como Est-1, Est-2 y Est-3 (Fig. 1). El locus Est-3 sólo se discrimina al usar α -Naftil acetato (1%) como sustrato

(Fig. 1a). En geles revelados usando α -Naftil propionato (1%), en la mayoría de los individuos se distingue un patrón de dos bandas en posición anódica que no pudo ser interpretado satisfactoriamente (Fig. 1b). Por esta razón no fue considerado en las estimaciones de variabilidad genética. Los loci G3pd-3 y Pgm-1 resultaron polimórficos, cada uno con dos alelos (Tabla 2). El resto de los loci examinados no mostraron variación. Las heterocigosidades observadas (H_o) y esperadas (H_i) y los valores del índice de fijación de Wright (F_{IS}) para los loci polimórficos se muestra en la Tabla 3, así como las heterocigosidades medias calculadas sobre los 27 loci. Las frecuencias genotípicas en los dos loci polimórficos se ajustan a las esperadas por Hardy-Weinberg ($p > 0,05$).

Tabla 2.- Loci enzimáticos examinados en juveniles y adultos de una cepa comercial de salmón coho.

Enzima	Locus	JUVENILES			ADULTOS		
		N(*)	Alelos	q(**)	N(*)	Alelos	q(**)
ADH	Adh	100	100	1,0	40	100	1,0
AH	Ah				116	100	1,0
DIA	Dia-1				58	100	1,0
EST	Est-1	100	S.A		113	100	1,0
	Est-2	100	S.A.		98	100	1,0
	Est-3	100	S.A.		38	100	1,0
G3PD	G3pd-1	100	100	1,0	60	100	1,0
	G3pd-2	100	100	1,0	60	100	1,0
	G3pd-3				101	100	0,985
					90	0,015	
GPI	Gpi-1	100	100	1,0	83	100	1,0
	Gpi-2	100	100	1,0	85	100	1,0
	Gpi-3	100	S.A		74	100	1,0
IDH	Idh-1	100	100	1,0	89	100	1,0
	Idh-2				61	100	1,0
	Idh-3,4				98	100	1,0
LDH	Ldh-1				100	100	1,0
	Ldh-2				100	100	1,0
	Ldh-3				100	100	1,0
	Ldh-4				108	100	1,0
MDH	Mdh-1				90	100	1,0
	Mdh-2				90	100	1,0
	Mdh-3,4				20	100	1,0
ME	Me-1				75	100	1,0
	Me-2				99	100	1,0
PGD	Pgd-1	100	100	1,0	78	100	1,0
	Pgd-2	100	100	1,0	78	100	1,0
PGM	Pgm-1	100	100	1,0	97	100	0,959
						133	0,041
	Pgm-2	100	S.A.		63	100	1,0
IDDH	Iddh-1,2	100	100	1,0	20	100	1,0
SOD	Sod	100	100	1,0	90	100	1,0

Número de loci resueltos

14

27

% de loci polimórficos (P)

0

7,4

Nº alelos por loci

1

1,1

* N = Número de ejemplares examinados. ** q = Frecuencia alélica

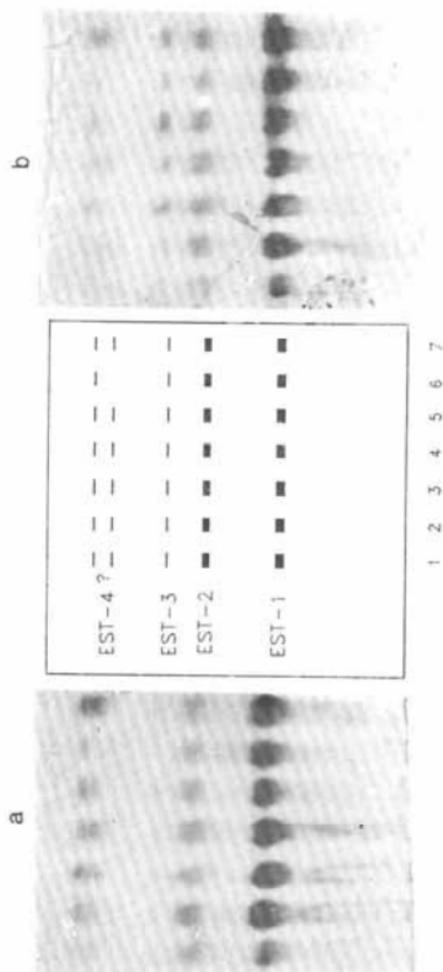


Figura 1. Patrón de variación proteica de la enzima esterasa revelada con dos sustratos alternativos, en salmón coho. a: α -naftil acetato (1%); b: α -naftil propanoato (1%).

Tabla 3.- Heterocigosidades observadas (H_o) y estimadas (H_i) en reproductores de salmón coho, índice de fijación (F_{Isk}) y valor de chi cuadrado asociado al índice de fijación (X^2).

Locus	REPRODUCTORES			
	H_o	H_i	F_{Isk}	X^2
G3pd-3	0,0297	0,0296	- 0,003	0,001 ns
Pgn-1	0,0825	0,0786	- 0,049	0,239 ns
Media	0,0202	0,0180		

ns = $p > 0,05$

DISCUSION

Las heterocigosidades medias informadas para salmón coho son, en general, bajas. Olin (1984) encontró valores de 0,026 a 0,052, con una media de 0,04 para poblaciones de Oregón, mientras que Bartley *et al.* (1992) informan de heterocigosidades de entre 0 a 0,050 ($H_i = 0,027$) para poblaciones de California. Allendorf & Utter (1979) encontraron un $H_i = 0,015$ en muestras de Oregón y Washington. Los valores medios menores ($H_i = 0,0025$) han sido informados para coho del sur de British Columbia (Wehrhahn & Powell 1987). Los resultados parecen depender en gran medida de los sistemas enzimáticos examinados. Transferrina y esterases, son altamente variables en salmón coho (Suzumoto *et al.* 1977, Winter *et al.* 1980, Olin 1984, Bartley *et al.* 1992). Aquellos trabajos que informan heterocigosidades mayores incluyen uno o ambos sistemas, mientras que ellos no fueron considerados por Wehrhahn & Powell (1987). Las heterocigosidades encontradas en el presente trabajo se encuentran en el rango inferior de las informadas para la especie, lo que puede ser explicado parcialmente por la no inclusión de las esterases y transferrinas en el estudio.

Las diferencias de resultados entre juveniles y adultos pueden atribuirse a distintos factores. Debido a que los adultos de esta especie mueren luego del desove, ambos grupos se encuentran reproductivamente aislados en el tiempo. De este modo pueden constituir unidades poblacionales independientes con escaso o nulo flujo genético entre sí. Diversos trabajos en salmónidos han mostrado diferencias entre años en las frecuencias alélicas (Beacham *et al.* 1989, Crozier & Moffett 1989, Waples & Teel 1990, Jordan *et al.* 1992). Dicha variación temporal en las frecuencias alélicas suele ser mayor en poblaciones de cultivo (Waples & Teel 1990, Youngson *et al.* 1991). Errores de muestreo (Parkinson 1984) o selección en loci individuales (Dempsom *et al.* 1988) han sido propuestas como causas de este fenómeno. Cruzamientos experimentales entre reproductores de salmón rosado (*Oncorhynchus gorbuscha*) de año par e impar provenientes de un mismo río evidencian depresión por exogamia (Gharrett & Smoker 1991). Este fenómeno se produce como consecuencia del rompimiento de complejos de genes coadaptados al cruzarse poblaciones que han divergido genéticamente (Lewontin 1974). Ello sugiere que las diferencias aloenzimáticas entre años sucesivos en salmónes, reflejan un fenómeno real de diferenciación genética y no un artefacto experimental. Errores de muestreo parecen poco probables en el presente estudio, y actualmente no se dispone de antecedentes que pudiesen sustentar la hipótesis de selección en loci particulares en la cepa de salmón coho estudiada. Sin embargo, los resultados pueden estar afectados por diferencias en las condiciones de realización de las electroforesis entre las muestras de distintos años. El locus G3pd, que da cuenta de un 27% de la variación encontrada en los adultos, no se incluyó en las muestras de juveniles, y PGM

se analizó en distinto sistema de tampones de corrida.

El 7,4% de loci polimórficos encontrados en el presente estudio está muy por debajo de los informado previamente (Bartley *et al.* 1992). Los estudios realizados en poblaciones silvestres de salmón coho muestran entre un 51 y 62% de polimorfismo (Olin 1984, Wehrhahn & Powell 1987, Bartley *et al.* 1992). Sin embargo, la mayor parte de la variabilidad alélica se debe a alelos raros, presentes en una o unas pocas muestras. En el sur de Canadá, ningún locus fue polimórfico en más del 50% de las 96 poblaciones examinadas y sólo en el 35% de los loci, el alelo más común tuvo una frecuencia inferior al 90% en una o dos poblaciones (Wehrhahn & Powell 1987). En salmón coho de Oregón, el 78% de las variantes alélicas presentaron frecuencias de 0,1 o menos (Olin 1984). En poblaciones de California, 36% del polimorfismo observado involucra variantes alélicas con frecuencias menores al 5% y el 39% de ellas se encontró en tres o menos muestras (Bartley *et al.* 1992). De los dos loci polimórficos encontrados en la cepa estudiada por nosotros, Pgm-1 se caracteriza por ser variable en una alta proporción de las poblaciones silvestres examinadas y con frecuencias relativamente altas de los alelos menos comunes (Olin 1984, Wehrhahn & Powell 1987, Bartley *et al.* 1992).

La reducida variabilidad alélica y el incremento de la homocigosis en la población de salmón coho examinada en este estudio puede deberse a diferentes causas. En poblaciones mantenidas con pequeños tamaños efectivos de reproductores (N_e), la consanguinidad y la deriva genética concomitantes pueden tener este efecto (Falconer 1981). En base a los registros de producción de ovas, se estima que en el Complejo Piscícola de

Coyhaique se han desovado 500 o más hembras y más de 100 machos ($N_e > 333$) cada año, con cruzamientos al azar, de modo que la tasa de consanguinidad por generación (F) (Falconer 1981) sería $F < 0,0015$. Dado que la variabilidad genética retenida después de t generaciones es aproximadamente $(1-F)^t$ (Allendorf & Ryman 1987), se esperaría una pérdida de variabilidad genética menor al 0,6% en las cuatro generaciones transcurridas desde la fundación de la población. Esto, sumado a la ausencia de desequilibrios de Hardy-Weinberg en las frecuencias alélicas, sugieren que el tamaño de la población no ha sido un factor causante de pérdida de variabilidad genética en esta población.

Una segunda causa de reducción de variabilidad genética es el uso de muy pocos individuos para establecer una población, fenómeno conocido como "efecto fundador". Se desconoce el número de reproductores y de subpoblaciones utilizadas para producir las ovas que se importaron inicialmente a Chile, así como la cantidad de reproductores y ovas que dieron origen a la línea de cultivo del Centro Piscícola de Coyhaique. El efecto fundador afecta poco la heterocigosidad, pero causa pérdida de alelos, en especial aquellos poco frecuentes (Allendorf & Ryman 1987). Este fenómeno es más acentuado cuando la población de origen se encuentra dividida en subpoblaciones con distintas frecuencias génicas y ellas no contribuyen proporcionalmente con genes a la nueva población. La marcada reducción en el polimorfismo que se apreció en este estudio, respecto a lo informado en la literatura, sugiere que la población de salmón coho de la Piscicultura de Coyhaique puede haber sufrido un efecto fundador en una o más de las siguientes etapas de su establecimiento: 1) la obtención de los padres a partir de una o muy pocas poblaciones naturales de salmón coho; 2) el uso

de un número reducido de parentales para producir las ovas que fueron importadas, ó 3) reducido tamaño efectivo de la población de retornantes en el Lago Llanquihue, usada para generar la población de cultivo. Sin embargo, dado que en esta especie la mayor parte de los alelos alternativos al más común se presentan con baja frecuencia, el bajo polimorfismo encontrado también puede ser causado por el análisis de un número insuficiente de loci e individuos.

El salmón coho ocupa la mayor diversidad de habitats de las 5 especies de salmón del Pacífico, incluyendo algunos no aptos para el resto de ellas (Aro & Shepard 1967). De este modo, la baja heterocigosidad aloenzimática intrapoblacional no parece afectar su adecuación biológica. Desde el punto de vista de la aplicación de un plan de mejoramiento, la variabilidad genética relevante es aquella presente en los genes que afectan los caracteres bajo selección. Como se ha señalado previamente, la heredabilidad de distintos caracteres productivos en salmón coho es alta (Iwamoto *et al.* 1982, Saxton *et al.* 1984, Hershberger *et al.* 1990, Iwamoto *et al.* 1990). En trucha arcoiris (*Oncorhynchus mykiss*), los cálculos de heredabilidad para talla y simetría bilateral son afectados moderadamente por la heterocigosidad de los padres, lo que sugiere algún efecto aditivo de genes que controlan aloenzimas o próximamente ligados a éstos, sobre el crecimiento y estabilidad de desarrollo (Winkler 1994).

Distintas evidencias han relacionado variantes aloenzimáticas particulares con caracteres productivos en salmónidos. En salmón coho, un polimorfismo para el locus transferrina se ha asociado con diferencias en resistencia a enfermedades (Suzumoto *et al.* 1977, Winter *et al.* 1980). En salmón del Atlántico (*Salmo salar*), variantes en enzimas

similares a tripsina influyen sobre el crecimiento (Torrissen 1987, 1991). Los ejemplares de trucha arcoiris con expresión del locus Pgm-1 en el hígado, bajo el control del locus regulatorio Pgm-It, poseen una mayor tasa de desarrollo que su contraparte sin actividad de PGM-1 (Allendorf *et al.* 1983). En esta especie, además, se ha informado que la estabilidad de desarrollo y la tasa de crecimiento se correlacionan positivamente con una mayor heterocigosidad aloenzimática (Leary *et al.* 1983, 1984, Danzmann *et al.* 1985, 1986). También en salmón del Atlántico, la heterocigosidad individual aparece asociada con la estabilidad de desarrollo (Blanco *et al.* 1990). De este modo, aunque las variantes aloenzimáticas no contribuyan directamente a la

variación genético-aditiva en determinados caracteres cuantitativos del salmón coho, diversos antecedentes indican que ellas pueden ser importantes dentro de un programa de mejoramiento.

Los resultados encontrados en el presente trabajo indican la necesidad de incrementar el número de individuos y loci examinados, a fin de disponer de una evaluación más precisa de la variabilidad genética en esta cepa. Por otra parte, se requiere ampliar el estudio a otras líneas de esta especie disponibles en el país, a fin de identificar probables fuentes de variabilidad genética para incorporarla en un programa de mejoramiento.

AGRADECIMIENTOS

Los autores hacen presente su agradecimiento a las Srtas. Claudia Cárcamo y Ninoska Silva y al Sr. Christian Cáceres por su valiosa asistencia técnica, así como a dos correctores anónimos por sus valiosos comentarios. Trabajo financiado por: FONDECYT # 1940259-94; CORFO y FAO-IFOPTCP/CHI/2354A.

LITERATURA CITADA

- Allendorf, F.W.; Mitchell, N.; Ryman, N. & G. Stahl. 1977. Isozyme loci in brown trout (*Salmo trutta* L.): detection and interpretation from population data. *Hereditas* 86:179-180.
- Allendorf, F.W. & F.M. Utter. 1979. En: Hoar, W.S.; Randall, D.J. & R. Brett (Eds.). *Population genetics. Fish Physiology* 8: 407-454. Academic Press, New York.
- Allendorf, F.W. & S.R. Phelps. 1980. Loss of genetic variation in a hatchery stock of cutthroat trout. *Transactions of the American Fisheries Society* 109:537-543.
- Allendorf, F.W.; Knudsen, K.L. & R.F. Leary. 1983. Adaptive significance of differences in the tissue-specific expression of a phosphoglucumutase gene in rainbow trout. *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.* 80:1397-1400.
- Allendorf, F.W. & N. Ryman. 1987. Genetic management of hatchery stocks. En: Ryman, N. & F. Utter (Eds.). *Population genetics and fishery management. Washington Sea Grant Program. University of Washington Press. Seattle:*141-159.
- Aro, K.V. & M.P. Shepard. 1967. Pacific salmon in Canada. *International North Pacific Fisheries Communication Bulletin* 23:225-327.
- Bartley, D.M.; Bentley, B.; Olin, P.G. & G.A.E. Gall. 1992. Population genetic structure of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) in California. *California Fish and Game* 78:88-104.
- Beacham, T.D.; Murray, C.B. & R.E. Withler. 1989. Age, morphological, and biochemical genetic variation of Yukon River chinook salmon. *Transactions of the American Fisheries Society* 118:46-63.

- Blanco, G.; Sánchez, J.A.; Vázquez, E.; García, E. & J. Rubio. 1990. Superior developmental stability of heterozygotes at enzyme loci in *Salmo salar* L. *Aquaculture* 84:199-209.
- Clayton, J.W. & D.N. Tretiak. 1972. Amino-citrate buffer for pH control in starch gel electrophoresis. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 29:1169-1172.
- Cross, T.F. & D.N. Challanain. 1991. Genetic characterization of Atlantic salmon (*Salmo salar*) lines farmed in Ireland. *Aquaculture* 98:209-216.
- Cross, T.F. & J. King. 1983. Genetic effects of hatchery rearing in Atlantic salmon. *Aquaculture* 33:33-40.
- Crozier, W.W. & I.J.J. Moffett. 1989. Amount and distribution of biochemical genetic variation among wild populations and hatchery stock of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., from north-east Ireland. *Journal of Fish Biology* 35:665-667.
- Danzmann, R.G.; Ferguson, M.M. & F.W. Allendorf. 1985. Does the enzyme heterozygosity influence developmental rate in rainbow trout?. *Heredity* 56:417-425.
- Danzmann, R.G.; Ferguson, M.M.; Allendorf, F.W. & K. Knudsen. 1986. Heterozygosity and developmental rate in a strain of rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *Evolution* 40:86-93.
- Dempson, J.B.; Verspoor, E. & J. Hammar. 1988. Intrapopulation variation of Esterase-2 polymorphism in the serum of anadromous Arctic charr, *Salvelinus alpinus*, from a northern Labrador river. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 45:463-468.
- Doyle, R.W. 1983. An approach to the quantitative analysis of domestication selection in aquaculture. *Aquaculture* 33:167-185.
- Falconer, D.S. 1981. Introduction to quantitative genetics. 2nd ed. Longman House, Harlow, UK., 339 p.
- Ferguson, M.M.; Ihsen, P.I. & J.D. Hynes. 1991. Are cultured stocks of brown trout (*Salmo trutta*) and rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) genetically similar to their source populations?. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 48 (Suppl.1):118-123.
- Gharrett, A.J. & W.W. Smoker. 1991. Two generations of hybrids between even- and odd-year pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*): A test for outbreeding depression?. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 48:1744-1749.
- Gile, S.R. & M.M. Ferguson. 1990. Crossing methodology and genotypic diversity in a hatchery strain of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 47:719-724.
- Hershberger, W.K.; Myers, J.M.; Iwamoto, R.N.; Macaulay, W.C. & A.M. Saxton. 1990. Genetic changes in the growth of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) in marine net-pens, produced by ten years of selection. *Aquaculture* 85:187-197.
- Iwamoto, R.N.; Saxton, A.M. & W.K. Hershberger. 1982. Genetic estimates for length and weight of coho salmon during freshwater rearing. *The Journal of Heredity* 73:187-191.
- Iwamoto, R.N.; Myers, J.M. & W.K. Hershberger. 1990. Heritability and genetic correlations for flesh coloration in pen-reared coho salmon. *Aquaculture* 86:181-190.
- Jordan, W.C.; Youngson, A.F.; Hay, D.W. & A. Ferguson. 1992. Genetic protein variation in natural populations of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in Scotland: Temporal and spatial variation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 49:1863-1872.
- Leary, R.F.; Allendorf, F.W. & K. L. Knudsen. 1983. Developmental stability and enzyme heterozygosity in rainbow trout. *Nature* 301:71-72.
- Leary, R.F.; Allendorf, F.W. & K.L. Knudsen. 1984. Superior developmental stability of heterozygotes at enzyme loci in salmonid fishes. *The American Naturalist* 124:540-551.

- Lewontin, R.C. 1974. The genetic basis of evolutionary change. Columbia University. Press, New York, 345 p.
- Mardones A. & R. Vega. 1993. Ovas, alevines y smolts: Las necesidades de Chile. *Aquanoticias Internacional* 18:6-15.
- Méndez, R. 1993. Balance de la salmonicultura en 1992. *Aquanoticias Internacional* 16:4-11.
- Méndez, R. & L. Vidal. 1994. La salmonicultura chilena en 1993. Balance de una creciente actividad. *Aquanoticias Internacional* 20:24-39.
- Nakasawa, A. & M. Sakai. 1989. Final report of aquaculture project in Chile. Japan International Cooperation Agency (JICA), CORFO-IFOP-JICA, 88 p.
- Nei, M. 1973. Analysis of gene diversity in subdivided populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.* 70:3321- 3323.
- Ohno, S.; Muramoto, J.; Klein, J. & N.B. Atkins. 1969. Diploidtetraploid relationship in clupeoid and salmonid fish. En: *Darlington, C.D. & K.R. Lewis (Eds.). Chromosomes today, II:139-142.* Oliver and Boyd, Edinburgh.
- Olin, P.G. 1984. Genetic variability in hatchery and wild populations of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*), in Oregon. M.S. Thesis. University of California, Davis, CA. 77 p.
- Parkinson, E.A. 1984. Genetic variation in populations of steelhead trout (*Salmo gairdneri*) in British Columbia. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 41:1412-1420.
- Ridgway, G.J.; Sherburne, S.W. & R.D.Lewis. 1970. Polymorphism in the esterase of Atlantic herring. *Transactions of the American Fisheries Society* 99:147-151.
- Saxton, A.M.; Hershberger, W.K. & R.N. Iwamoto. 1984. Smoltification in the net-pen culture of coho salmon: Quantitative genetic analysis. *Transactions of the American Fisheries Society* 113:339-347.
- Scott, W.B. & E.J. Crossman. 1973. Fresh water fishes of Canada. *Bulletin Fisheries Research Board of Canada* 184-164 p.
- Shaw, C.R. & R. Prasad. 1970. Starch gel electrophoresis of enzymes. A compilation of recipes. *Biochemical Genetics* 4:297-320.
- Siciliano, M.J. & C.R. Shaw. 1976. Separation and visualization of enzymes on gels. En: *Smith, I. (ed.). Chromatographic and electrophoretic techniques, 4th. ed. W. Heinemann, London, 185-209 p.*
- Sokal R.R. & F.J. Rohlf. 1981. *Biometry.* W.H. Freeman and Company, San Francisco, 776 p.
- Stahl, G. 1983. Differences in the amount and distribution of genetic variation between natural populations and hatchery stocks of Atlantic salmon. *Aquaculture* 33:23-32.
- Suzumoto, B.K.; Schreck, C.B. & J.D. McIntayre. 1977. Relative resistances of three transferrin genotypes of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) and their hematological responses to bacterial kidney disease. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 34:1-8.
- Torrissen, K.R.. 1987. Genetic variation of trypsin-like isozymes correlated to fish size of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Aquaculture* 62:1-10.
- Torrissen, K.R.. 1991. Genetic variation in growth rate of Atlantic salmon with different trypsin-like isozyme pattern. *Aquaculture* 93:299-312.
- Utter, F.M.; Hodgins, H.O. & F.W. Allendorf. 1974. Biochemical genetics studies of fishes: Potentialities and limitations. In: *Malins, D.C. & J.R. Sargent (Eds.). Biochemical and Biophysical Perspectives in Marine Biology, 1: 213- 238,* Academic Press. New York.

- Verspoor, E. 1988. Reduced genetic variability in first-generation hatchery populations of Atlantic salmon (*Salmo salar*). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 45:1686-1690.
- Waples, R.S. & D.J. Teel. 1990. Conservation genetics of Pacific Salmon. I. Temporal changes in allele frequency. Conservation Biology 4:144-156.
- Wehrhahn, C.F. & R. Powell. 1987. Electrophoretic variation, regional differences, and gene flow in the coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) of southern British Columbia. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 44:822-831.
- Winkler, F.M.. 1994. Análisis de la contribución de factores genético cuantitativos en las relaciones entre heterocigosidad aloenzimática y caracteres morfológicos en *Oncorhynchus mykiss*. Dr. Tesis. Universidad de Chile. 125pp.
- Winter, G.W.; Schreck, C.B. & J.D. McIntayre. 1980. Resistance of different stocks and transferrin genotypes of coho salmon, (*Oncorhynchus kisutch*), and steelhead trout, *Salmo gairdneri*, to bacterial kidney disease and vibriosis. Fishery Bulletin 77:795-802.
- Withler, R.E. 1988. Genetic consequences of fertilizing chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) eggs with pooled milt. Aquaculture 68:15-25.
- Withler, R.E. & T.D. Beacham. 1994. Genetic consequences of the simultaneous or sequential addition of semen from multiple males during hatchery spawning of chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*). Aquaculture 126:11-23.
- Youngson, A.F.; Martin, S.A.M.; Jordan, W.C. & E. Verspoor. 1991. Genetic protein variation in Atlantic salmon in Scotland: comparison of wild and farmed fish. Aquaculture 98:231-224.