

ОСОБЛИВОСТІ ПОЛІМОРФІЗМУ ГЕНЕТИКО-БІОХІМІЧНИХ СИСТЕМ КОРОПА РІЗНОГО ГЕНЕЗИСУ

Т.А. Нагорнюк, С.І. Тарасюк

Інститут рибного господарства НААНУ, м. Київ

Представлено узагальнені дані літератури і результати власних досліджень за аналізом генетичної структури у деяких порід коропа. Описано поліморфізм окремих генетико-біохімічних систем крові та розподіл алельних частот локусів. Подано дані про спроби пошуку корелятивних зв'язків окремих локусів з господарсько-цінними ознаками у коропів та використання їх у селекційній роботі. Генетико-біохімічні системи як генетичні маркери продуктивності є найбільш ефективними тільки за умов довготривалої селекційної роботи в конкретному господарстві.

Вивчення рибогосподарських об'єктів потребує отримання кількісних оцінок популяційно-генетичних параметрів, що є можливим на основі застосування молекулярно-генетичних маркерів. Використання поліморфізму біохімічних маркерів дає змогу контролювати біохімічні процеси ланок загального метаболізму — мішеней добору. Зміна цих маркерів унаслідок впливу будь-яких факторів добору свідчить водночас і про зміну генетичної детермінації контролю конкретного біохімічного шляху. Поліморфізм біохімічного маркера — це поліморфізм одночасно і гена, і фена не лише стосовно синтезу генного продукту — білка, а й тієї біохімічної реакції, яку він контролює. Білкові маркери дають принципово нові можливості для ідентифікації генотипів за багатьма генами і вивчення динамічних змін частот алелів у процесі селекції та допомагають контролювати племінну роботу [1].

Нині завдяки стрімкому розвитку ДНК-технологій біохімічні маркери було практично витіснено з генетики популяції вивченням поліморфізму на рівні ДНК. Але, попри швидкий розвиток методів аналізу мінливості ДНК, ізоферментні генні маркери залишаються корисними у вивченні популяційної структури, внутрішньо- і міжвидової диференціації об'єктів рибицтва, оскільки допомагають отримати генетичну інформацію за короткий час і порівняно з невеликими затратами матеріальних ресурсів.

Характеристика генофондів різних видів та порід риб методами біохімічної

генетики дає змогу виявляти шляхи їх походження, ідентифікувати популяції, визначати ступінь їх генетичної подібності та величину інбридингу, а також визначити ступінь спорідненості і філогенетичні зв'язки між досліджуваними породами і популяціями. Алельні варіанти досліджуваних поліморфних генів використовуються для маркірування порід, стад, а також нащадків індивідуальних схрещувань коропа (*Cyprinus carpio* L.), що є особливо важливим для удосконалення племінної справи і селекції риб [2, 3].

Найбільш пластичний в екологічному й еволюційному плані короп є найбільш мінливим і в генетичному відношенні, що свідчить про зв'язок екології виду з його генетичною структурою [4]. Порівняльний аналіз біохімічного поліморфізму порід коропа і його дикого предка — сазана дає цінну інформацію про генетичні закономірності еволюції в природних і штучних популяціях, а також про вплив одомашнення на генофонд виду. Електрофоретичні варіанти поліморфних білків є зручними генетичними маркерами і є корисними в селекційно-племінному рибицтві [2]. Різноманітні білки та ферменти у риб відрізняються різним рівнем мінливості. До числа найбільш мінливих належать трансферин і альбумін сироватки крові та різноманітні естерази [5].

Трансферин (ТФ) — це маркірований білок, здатний зв'язувати один атом тривалентного заліза, бере активну участь у розподілі і регулюванні заліза в орга-

нізмі. Особливо важливу роль трансферин відіграє в активному поділі клітин, наприклад, при кровотворенні. У всіх досліджених видів риб, у тому числі і тетраплоїдів, трансферин контролюється одним геном [4].

Поліморфізм за трансфериним локусом вивчений у коропа більш детально, ніж інші генетично мінливі білки. За поліморфізмом трансферинного локусу сироватки крові у нивківського коропа виявлено 11 генотипів трансферинів, які контролюються шістьма алелями. Наявність алеля Tf D вказує на далекий зв'язок нивківського лускатого коропа з амурським сазаном [6]. Ізраїльські вчені описали й у китайських коропів шість алельних варіантів локусу трансферину [7]. У роботах інших вчених зустрічались дані про велику кількість генотипів трансферину (не менше 23) в амурського сазана [8, 9]. Деякими авторами описано за локусом трансферину в амурського сазана тільки один додатковий (крім А, В, С) алель D [10]. У далекосхідного сазана спостерігається висока концентрація алелю Tf D (0,64), тоді як у європейських популяціях сазана і коропа цей алель зустрічається рідко [8].

Іншими авторами проаналізований електрофоретичний спектр білків коропа (*Cyprinus carpio*) та амурського сазана (*Cyprinus carpio haematopterus*). У досліджених груп виявлено не менше трьох алелів локусу трансферину [11].

За локусом трансферину вивчено біохімічний поліморфізм московського типу парської породи коропа з розкиданою лускою. Виявлено 7 алелів трансферину: А, В, С, С'', D, Y, Z. Як і московський лускатий короп, короп з розкиданою лускою характеризується високою частотою Tf В (0,215–0,359). Рідкісні алелі Tf Y і Tf Z виявлені не у всіх вибірках московського коропа з розкиданою лускою [12].

При дослідженні білків сироватки крові авторами виявлено чітку відмінність за локусом TF у різних ліній казахстанського коропа, в селекційній роботі з яким паралельно з традиційними методами застосовували індукований мутагенез і гіногенез. Мінливість TF у лініях казахстанського коропа інтерпретована як триалельна система — Tf А, Tf В, Tf С, але в деяких лініях зустрічаються тільки

два алелі — Tf А, Tf В. Автори зазначають, що селекційні лінії коропа мають своєрідний генофонд і характеризуються певною відмінністю між собою, що в подальшому при промисловому використанні міжлінійних гібридів від схрещування цих ліній сприяє виходу товарної продукції за рахунок продуманого поєднання батьківських форм [13].

У безпорідних коропів при електрофоретичному дослідженні плазми крові описано в літературі 6 генотипів Tf: АА, ВВ, СС, АВ, АС, ВС. Частоти трьох алелів становили: Tf А — 0,473, Tf В — 0,250, Tf С — 0,277. Найбільш розповсюдженими генотипами були ті, які включали алель Tf А. Порівняння фактичних і теоретичних частот генотипів виявило наявність незначного надлишку гомозигот [14]. У коропів Краснодарського краю зустрічається чотири алелі за локусом трансферину. Характерною є висока частота алелю Tf А [15].

У коропів ставкових господарств Угорщини зустрічались чотири алелі локусу TF, переважали алелі А, В і С. За частотою переважав Tf А, як і у коропів з господарств інших країн. Виявлена у цих коропів найшвидша фракція Tf Y (з частотою від 0 до 0,14), яку автори пояснюють схрещуванням (у минулому) угорських коропів з японськими [16]. У куболтських коропів Дністра авторами виявлено чотири алелі і 4 генотипи локусу TF, найбільш розповсюдженим був генотип Tf АА. У коропів породи фресинет за локусом TF наявна триалельна система і 5 генотипів, найбільш розповсюджений генотип Tf АС [17].

Нами було досліджено генетичну структуру за локусом трансферину в українських порід та внутрішньопорідних типів лускатих і рамчастих коропів, сазанів, коропо-сазанових гібридів, галиційських коропів [18–23]. За локусом трансферину в цих порід коропів виявлено п'ять алельних варіантів — Tf А, Tf В, Tf С₁, Tf С₂, Tf D. У коропів любінського внутрішньопородного типу за локусом трансферину серед усіх виявлених алельних варіантів з найбільшою частотою наявності алелі Tf С₁ та Tf С₂ [18, 20]. Таку саму картину спостерігали при дослідженні локусу трансферину у антонінсько-зозуленецьких коропів, у яких Tf С₁

та Tf C₂ сумарно становив 0,721 і 0,843 (у лускатих і рамчастих відповідно) [21]. У короїв несвицького зонального типу за локусом трансферину найбільша частота серед виявлених алельних варіантів була у Tf B і становила 0,457 у лускатих і 0,500 у рамчастих короїв [22]. У наших дослідженнях, як і за літературними даними, Tf D найчастіше зустрічався у сазана і короїпо-сазанового гібрида, а також у помісного рамчастого короїпа, в спадковій основі якого є галицький та любінський короїп [18, 20, 23].

Отже, різний рівень розподілу алельних частот за локусом трансферину свідчить про специфіку генетичної структури українських порід короїпа і сазана. Локус трансферину можна вважати інформативним для виявлення генетичних відмінностей між різними внутрішньопородними типами українських короїв.

Багато авторів при вивченні білкового поліморфізму пробували виявити прямий кореляційний зв'язок генотипів генетико-біохімічних систем з господарсько-корисними ознаками у риб з метою застосування їх як генетичних маркерів продуктивності [24–34]. Передбачалося, що існування зв'язку між типами TF і деякими продуктивними ознаками у короїпа має важливе значення для використання даних біохімічної генетики не тільки для генетико-популяційних досліджень, а і для практичних цілей селекції. У працях деяких авторів зв'язки генетико-біохімічних маркерів з господарсько-цінними ознаками у короїв підтверджуються достовірними даними [24–26]. Деякі автори відзначають, що з усіх ознак екстер'єру найбільший зв'язок існує між типами трансферину і коефіцієнтом вгодованості плідників. Виявлено, що короїпи з Tf AB і AA були більш вгодованими, ніж особини з Tf BB. Високий ступінь достовірності цього зв'язку відмічали у самців і самок українського рамчастого короїпа (0,99 і 0,95 відповідно). Відзначено також існування достовірного зв'язку між типами TF у цих короїв і довжиною тіла [26].

Але також існують роботи, в яких автори вказують на відсутність достовірного корелятивного зв'язку між такими ознаками або цей зв'язок у стадах короїпа в окремих господарствах мав різний напрям [27–31]. Відомо, що стосовно ек-

стремальних температур виявилися більш стійкими короїпи з генотипами за локусом TF AC і CC, а більш чутливими — з Tf AA і AB [24]. Встановлений зв'язок алелів за локусом TF зі стійкістю короїв до кисневого голодування. Частота алелю Tf A у стійких риб підвищується, частота Tf D — знижується [25]. А щодо зимостійкості краще пристосовані короїпи з Tf B і Tf C. Короїпи з Tf D вирізняються особливо низькою зимостійкістю і підвищеною чутливістю до кисневого голодування. Наведені дані були підтвержені також Ю.І. Щербенком (1980), який виявив, що і ропшинські короїпи з алелем C за локусом TF мають більш високу зимостійкість, ніж особини з генотипом AA. При вивченні у любінських короїв зв'язку між алелями трансферинів та масою риб встановлено, що значення коефіцієнтів кореляції між цими ознаками у лускатих і рамчастих короїв вказують на відсутність зв'язку між порівнюваними ознаками [31]. Вивчено зв'язок локусу TF з темпом росту дворічок короїпа в різних екологічних умовах. Отримані результати дали змогу авторам припустити, що темп росту особин короїпа з однаковими генотипами за локусом TF значною мірою залежить від умов вирощування [32], хоча в деяких працях виявлено, що короїпи, гетерозиготні за трансфериновим локусом, мають більш високий темп росту, ніж гомозиготні риби [33].

Відомо, що кореляція генотипів білків крові — TF і EST — зі швидкістю росту і виживаністю короїпа має нестійкий та різноспрямований характер [3] і може бути пов'язана з умовами утримання [25, 34]. Отже, для господарств, які розташовані в різних кліматичних умовах і з різним гідрохімічним режимом, можуть існувати і різні корелятивні зв'язки певних генотипів білків крові з пристосованістю риб до певних умов.

Таким чином, використання генетико-біохімічних систем як маркерів продуктивних ознак потребує довготривалої планомірної селекційної роботи в напрямі пошуку корелятивних зв'язків у конкретному господарстві з конкретними породними лініями, стадами короїв, а головне для цього необхідний чіткий селекційно-племінний облік у рибництві.

Естераза (EST, К.Ф.3.1.1.1) є ферментом метаболізму екзогенних субстратів.

Під цією назвою об'єднують кілька дуже різних за своїми функціями груп ферментів: відомі арил-, ацетил-, холін- і карбоксилестерази. Естераза плазми крові належить до ферментів, які каталізують реакції гідролізу і синтез складних ефірів. Успадковуються естерази за кодомінантним типом без утворення гібридних молекул. Поліморфізм за локусом сироваткових естераз зустрічається дуже часто. Естерази у риб є одними з найбільш поліморфних систем [4, 35]. Поліморфізм естерази у коропів був виявлений та описаний авторами в плазмі крові [12, 27, 36–38] і в м'язах [11, 13]. В еритроцитах коропів виявлено чотири зони естераз, дві з них — поліморфні [7].

При дослідженні поліморфізму сироваткових естераз у плідників трьох ліній білоруського коропа авторами описано триалельну систему швидкої естерази. Два алелі, позначені як Est F^B і Est F^C, відповідають описаним у літературі. Третій алель Est F^O, який кодує відсутність генотипу естерази в швидкій зоні і проявляється в гомозиготному стані, виявлений тільки у коропів лінії, яка має розкиданий лускатий покрив. У зоні повільної сироваткової естерази виявлено два алелі, один з них є нульовим і переважає у плідників лускатого коропа [37]. За даними інших авторів, у сироватці крові румунських (дзеркальних і лускатих) та німецьких коропів виявлено два локуси естеразної активності — швидкий (Est-1) і повільний (Est-2). Локус Est-1 виявився поліморфним і був представлений 3-ма генотипами — AA, AB і BB. Локус сироваткових естераз Est-2 — мономорфний. Особини румунського дзеркального коропа були представлені в основному гомозиготами, рівень гетерозиготності за локусом Est-1 у місцевого коропа становив 0,80. Аналіз алельних частот за поліморфним локусом Est-1 показав, що румунська дзеркальна породна група коропів перебувала у неврівноваженому стані, частота алелів становила: A — 0,07; B — 0,93. У генетично врівноваженому стані були коропи румунської лускатої і німецької породних груп [38]. Вивчено біохімічний поліморфізм за локусом естерази московського типу парської породи коропа з розкиданою лускою. EST у цього коропа контролюється двома локусами,

в яких виявлялись, окрім описаних у літературі, і рідкісні алельні варіанти — Est-1 (a, b, c, z) і Est-2 (0, a, b, c), що свідчить про високий рівень генетичної мінливості породного типу [12].

На електрофореграмах зразків м'язової тканини різних селекційних ліній казахстанського коропа наявні два локуси естерази — Est-1 і Est-2, в кожному з яких було по два алелі [13].

У наших дослідженнях в українських порід та внутрішньопородних типів лускатих і рамчастих коропів, сазанів, коропа-сазанових гібридів виявлено дві поліморфні зони сироваткової EST — швидка (F) і повільна (S), які представлені 3-ма генотипами — FF, FS і SS. У деяких досліджених груп риб ферментна система EST мала неврівноважений стан. У коропів антонінсько-зозуленецького типу достовірний надлишок гетерозигот за локусом EST спостерігався тільки у рамчастих коропів ($\chi^2=4,719$; $P=0,030$), у лускатих коропів ця система була генетично врівноваженою [21]. Статистично достовірний надлишок гетерозигот за локусом EST наявний і в групі любінського рамчастого коропа ($\chi^2=11,681$; $P=0,001$), де очікувані і наявні гетерозиготи становили 16 і 26 відповідно [23]. Лускаті і рамчасті коропи несвицького зонального типу мали врівноважений стан за локусом EST, тобто в цих групах коропів не відзначалось значних відмінностей за кількістю очікуваних і наявних гетерозигот [22].

Карбоангідраза (CA, К.Ф. 4.2.1.1) є ферментом еритроцитів, який прискорює дисоціацію вугільної кислоти на воду і вугільний ангідрид і, таким чином, забезпечує виділення CO₂ з організму. У наших дослідженнях виявлено два електрофоретичні варіанти CA еритроцитів, які позначено Ca F (алель з швидкою рухливістю) і Ca S (алель з повільною рухливістю). Ці алельні варіанти визначають 3 генотипи карбоангідрази FF, FS, SS.

Альбумін (ALB) — один із основних білкових компонентів сироватки крові. Сироватковий альбумін синтезується в печінці. Альбуміни виконують транспортну функцію, переносючи органічні сполуки в тканини, є джерелом азоту для побудови білків [39].

За даними досліджень локусу ALB в імпортованих румунських (дзеркальних і лускатих) та німецьких коропів, автори відмічають два електрофоретичні компоненти. З трьох теоретично очікуваних генотипів ALB виявляли два варіанти: AA і AB. У цих вибірках не було генотипу BB. У місцевого коропа і румунського (дзеркального і лускатого) значно переважала частота алейного варіанта A (від 0,83 до 0,95). Аналіз алейних частот за локусом *a* ALB показав, що в найбільш врівноваженому стані перебуває німецька породна група коропа [38].

У наших дослідженнях у зоні ALB в українських порід коропа виявлено два алейні варіанти — Alb A (швидка рухливість) і Alb B (повільна рухливість). За частотою цих алейів у лускатих і рамчастих коропів помітних відмінностей не виявлено. У лускатих коропів частота алейю Alb B була вищою (0,603) порівняно з алейем Alb A (0,397). У досліджуваних популяціях коропів спостерігали відхилення від рівноважного стану за локусом альбуміну. Виявлено статистично достовірний надлишок гетерозигот AB у групі лускатих ($\chi^2=14,126$; $P=0,000$) та рамчастих ($\chi^2=18,962$; $P=0,000$) коропів [21].

Ферментна система малатдегідрогеназа (НАД-залежна MDH, К.Ф.1.1.1.37) забезпечує перебіг важливого метаболічного шляху — циклу трикарбонових кислот. MDH регулює рівень окисно-відновного потенціалу клітини — важливого фактора клітинного гомеостазу [40].

Найбільш детально поліморфізм локусу MDH коропа описано в працях Валенти (1977). Розчинна форма MDH рухається до аноду швидше, ніж мітохондріальна. У всіх тканинах інтенсивніше проявляється s-MDH. Швидкий ізофермент s-MDH (AA) переважає в нирках, печінці, серці і червоних м'язах; повільний (BB) — у білих м'язах і еритроцитах. У локусі s-MDH виявлений поліморфізм зумовлений наявністю двох алейів — A і A¹ [41].

Поліморфізм за локусом MDH відмічається в популяціях амурського і дунайського сазанів, а також в естонських коропів [3]. Дані досліджень поліморфізму за цим локусом підтверджуються також ізраїльськими вченими [7].

Нами при дослідженні українських порід коропа, сазанів та коропо-саза-

нових гібридів за локусом MDH виявлено два алейні варіанти — швидкий (Mdh F) і повільний (Mdh S). У лускатих і рамчастих коропів значно частіше зустрічався алейний варіант із швидкою рухливістю Mdh F (0,617 та 0,671 відповідно у лускатих і рамчастих), порівняно з Mdh S (0,383 та 0,329) [21, 23]. Також слід відзначити, що досліджені групи коропів, сазанів і коропо-сазанових гібридів мали неврівноважений стан за локусом MDH. Спостерігається статистично достовірний надлишок гетерозигот у лускатих ($\chi^2=6,477$; $P=0,011$) і рамчастих ($\chi^2=4,209$; $P=0,040$) коропів антонінсько-зозуленецького типу [21]. За локусом MDH статистично достовірний надлишок гетерозигот наявний у коропів несвицького зонального типу у групі лускатих ($\chi^2=5,394$; $P=0,020$) і рамчастих ($\chi^2=7,957$; $P=0,005$) коропів [22]. Згідно з статистичними даними у сазанів за ферментною системою MDH виявлено 28 гетерозиготних особин із 19 очікуваних, а у коропо-сазанових гібридів очікувалось 16 гетерозигот, а виявлено 23 особини, які мали гетерозиготний стан за локусом MDH [23].

Супероксиддисмутаза (SOD, К.Ф. 1.15.1.1) є основним ферментом захисту від отруєння тканин організму киснем, каталізує видалення токсичних супероксидних радикалів. У коропа SOD поліморфна. Спектр SOD у печінці коропа представлений трьома активними і деякими низькоактивними смугами. Автори передбачають, що цей фермент контролюється двома локусами Sod-1 і Sod-2. В останньому з них зустрічається нульовий алей, який зумовлює в гомозиготному стані відсутність двох повільних смуг. У м'язах SOD проявляється слабо, а в сироватці крові активність SOD практично відсутня [3]. Іншими авторами в сироватці крові різних селекційних ліній казахстанського коропа виявили три-алейну ABD-систему за локусом SOD. У деяких ліній переважав алейний варіант Sod B [13].

Гемоглобін (Hb) — складний залізовмісний білок еритроцитів, здатний зв'язуватися з киснем, забезпечуючи його перенесення до тканин. За даними Алтухова, у більшості видів риб Hb представлений кількома формами [42].

Гемоглобінові алелі успадковуються кодомінантно. Гемоглобін у риб, як і ссавців, є тетрамером і складається з чотирьох субодиниць, згрупованих по дві. Різні субодиниці кодуються різними генами, число генів може становити 2–4, але у деяких риб, зокрема лососевих, буває до 8 [8].

Гемоглобін європейського коропа розділяється при електрофорезі на три компоненти і є мономорфним [43], але у амурського сазана він поліморфний і зустрічається 5 його фенотипів [44]. У наших дослідженнях поліморфізму за локусом НВ у коропів не виявлено [21].

Генетичний поліморфізм проявляється на різних рівнях мінливості (організменному, клітинному, молекулярному), вивчення яких передбачає використання різних методичних підходів. У минулому столітті в їхній арсенал міцно увійшли біохімічні методи дослідження, застосування яких дало життя новому поняттю — «біохімічний поліморфізм». Усі види генетичного поліморфізму мають біохімічну основу, однак у вузькому розумінні цього поняття під біохімічним поліморфізмом мається на увазі наявність в одній і тій самій популяції різних молекулярних форм білка. У багатьох природних популяціях біохімічний поліморфізм виявляють у понад 30% з числа вивчених генетичних локусів [45].

Широке поширення білкового поліморфізму в популяціях дало змогу використовувати його варіанти як маркери в різних генетичних дослідженнях [46]. Проте в селекційній практиці застосу-

вання цих маркерів має обмежений характер, що зумовлено низьким ступенем біохімічного поліморфізму у багатьох сільськогосподарських тварин, у тому числі і риб. Обмеженість методу з використанням генетико-біохімічних маркерів пояснюється тим, що їх більшість представлена в популяції тільки двома-трьома варіантами і тому, як правило, вони не можуть повно відображати більш широкій поліморфізм зчеплених з ними генів, що беруть участь у формуванні кількісних ознак. Для ефективного використання в селекційній роботі з рибами необхідні генетичні маркери, представлені в популяції множинними алелями, причому для кожного виду бажано мати кілька поліморфних локусів.

ВИСНОВКИ

Таким чином, судячи з даних опрацьованої літератури та на основі наших досліджень, можна дійти висновку про те, що поліморфізм за генетико-біохімічними маркерами у коропів має складну структуру і ще не достатньо вивчений. Використання окремих генетико-біохімічних маркерів для більш повного аналізу генетичної структури не зовсім задовольняє практичні потреби сьогодення, тому потрібен пошук нових молекулярно-генетичних маркерів, які б могли розв'язати ці питання. Можливо, такими можуть стати комплексні дослідницькі роботи, а саме дослідження з використанням генетико-біохімічних систем, ДНК-маркерів, цитогенетичного аналізу.

ЛІТЕРАТУРА

1. Глазко В.И., Глазко Г.В. Введение в генетику, биоинформатика, ДНК-технология, генная терапия, ДНК-экология, протеомика, метаболика / В.И. Глазко, Г.В. Глазко. — К.: КВІЦ, 2003. — 640 с.
2. Moav R. Applications of electrophoretic genetic markers to fish breeding. I. Advantages and methods / Moav R., Brody T., Wohlfarth G., Hulata G. // *Aquaculture*. — 1976. — V. 9, N 3. — P. 217–228.
3. Паавер Т. Биохимическая генетика карпа *Cyprinus carpio* L. / Паавер Т. — Таллин: «Валгус», 1983. — 122 с.
4. Кирпичников В.С. Генетические основы селекции рыб / Кирпичников В.С. — Л.: Наука, 1979. — 391 с.
5. Кирпичников В.С. Биохимические основы рыбоводства: проблемы генетики и селекции / В.С. Кирпичников. — Ленинград: Наука, 1983. — 200 с.
6. Томіленко В.Г. Генетика і селекція риб в Україні / В.Г. Томіленко // *Генетика і селекція в Україні на межі тисячоліть: У 4 т.* — К.: Логос, 2001. — Т. 4. — С. 351–371.
7. Biochemical genetic comparison of the Chinese and European races of the common carp / T. Brody, D. Kirsht, G. Parag [et. al.] // *Anim. Blood Grps. Biochem. Genet.* — 1979. — V. 10. — P. 141–149.
8. Кирпичников В.С. Биохимический полиморфизм и процессы микроэволюции у рыб / В.С. Кирпичников // *Биохимическая генетика рыб: материалы I Всесоюзного совещания, 6–9 февраля, 1973.* — Ленинград, 1973. — С. 7–23.

9. Сапрыкин В.Г. Электрофоретические спектры трансферрина амурского сазана / В.Г. Сапрыкин // Всесоюз. науч. конф. по направлению и интенсификации рыбоводства во внутренних водоемах Северного Кавказа: Тез. докл. — М., 1979. — С. 195.
10. Балахнин И.А., Галаган Н.П. Типы трансферрина сазана *Cyprinus carpio*. — Гидробиологический журнал. — 1972. — Т. 8, № 6. — С. 108–110.
11. Московкин Л.И. Распределение типов трансферрина и картина эстераз у карпа *Cyprinus carpio* L. / Л.И. Московкин, К.А. Трувеллер, Н.А. Масленникова, Н.И. Романова // Биохимическая генетика рыб: Материалы I Всесоюзного совещания, 6–9 февраля, 1973. — Ленинград, 1973. — С. 120–128.
12. Багров А.М. Рыбоводно-биологические показатели московского разбросанного типа парской породы карпа / А.М. Багров, Ю.П. Боброва, В.Я. Катасонов [и др.] // Доклады Российской академии с.-х. наук. — 2004. — № 4. — С. 56–58.
13. Бойко Е.Г. Оценка генетической структуры селекционных линий казахстанского карпа усть-каменогорской и карагандинской популяций / Е.Г. Бойко // Вопросы аквакультуры: Первая конф. молодых ученых NACEE, 28–29 апреля 2009 г.: Тез. докл. — Тюмень, ФГУП Госрыбцентр, 2009. — С. 4–7.
14. Таммерт М.Ф. Вариабельность трансферрина у карпа *Cyprinus carpio* L. / М.Ф. Таммерт // Биохимическая генетика рыб: материалы I Всесоюз. совещ., 6–9 февраля, 1973. — Ленинград, 1973. — С. 138–140.
15. Сержант Л.А. Полиморфизм трансферринов и миогенов у карпов и сазанов (*Cyprinus carpio* L.) Краснодарского края / Л.А. Сержант, Т.А. Панкова // Биохимическая и популяционная генетика рыб. — Ленинград, 1979. — С. 167–171.
16. Шандор Киши. Трансферрины карпа и сазана (*Cyprinus carpio* L.) Венгрии / Киши Шандор // Биохимическая и популяционная генетика рыб. — Ленинград, 1979. — С. 172–175.
17. Лобченко В.В. Высокотельный карп Днестра — объект сохранения / В.В. Лобченко // Проблемы сохранения биоразнообразия среднего и нижнего Днестра: междунар. конф., 6–7 ноября 1998 г.: Тез. докл. — Кишинев: ВІОТІСА, 1998. — С. 89–90.
18. Нагорнюк Т.А. Аналіз генетичної структури коропо-сазанових гібридів за використання генетико-біохімічних систем // Матеріали VI конф. молодих вчених та аспірантів, 2008 р. — К.: Аграрна наука, 2008. — С. 68–69.
19. Нагорнюк Т.А., Особа І.А., Тарасюк С.І. Аналіз генетичної структури коропо-сазанових гібридів за використання окремих генетико-біохімічних систем // Вісник аграрної науки Причорномор'я. — Миколаїв, 2008. — Вип. 4 (47) <http://www.mdau.mk.ua/> — С. 180–186.
20. Грициняк І.І., Нагорнюк Т.А., Тарасюк С.І. Генетична структура порід і породних груп короїв за окремими генетико-біохімічними системами // Рибогосподарська наука України. — 2008. — № 1. — С. 29–33.
21. Нагорнюк Т.А., Луньова А.Е., Тарасюк С.І., Коцюба В.М. Генетико-біохімічні особливості лускатих і рамчастих короїв антонінсько-зозуленецького внутрішньопородного типу // Міжвід. темат. наук. зб. “Рибне господарство”. — К.: Інститут рибного господарства, 2009. — Вип. 66. — С. 127–133.
22. Особа І.А., Нагорнюк Т.А., Грициняк І.І., Тарасюк С.І. Характеристика генетичної структури лускатих та рамчастих короїв несвицького зонального типу за окремими генетико-біохімічними системами // Міжвід. темат. наук. зб. “Рибне господарство”. — К.: Інститут рибного господарства, 2009. — Вип. 66. — С. 134–139.
23. Нагорнюк Т.А., Особа І.А., Тарасюк С.І. Порівняльний аналіз генетичної структури окремих внутрішньопородних груп короїв української селекції // Рибогосподарська наука України. — 2010. — № 1. — С. 96–100.
24. Сапрыкин В.Г. Влияние температуры на распределение генотипов трансферрина в модельных популяциях карпа / В.Г. Сапрыкин, Л.Г. Рожнева // Рыбохозяйственные изучения внутренних водоемов. — Л., 1980. — Вып. 29. — С. 17–21.
25. Сапрыкин В.Г. Типы трансферринов и их связь с устойчивостью карпа (*Cyprinus carpio* L.) к кислородному голоданию / В.Г. Сапрыкин // Биохимическая и популяционная генетика рыб. — Ленинград, 1979. — С. 157–161.
26. Балахнин И.А. Типы трансферрина и их связь с некоторыми показателями экстерьера у карпа / И.А. Балахнин, В.Д. Соломатина // Гидробиологический журнал. — 1970. — Т. VI, № 6. — С. 56–61.
27. Щербенок Ю.И. Связь полиморфных систем эстераз и трансферринов с хозяйственно важными признаками карпа / Ю.И. Щербенок // Биохимическая генетика рыб: Материалы I Всесоюз. совещ., 6–9 февраля, 1973. — Ленинград, 1973. — С. 129–137.
28. Щербенок Ю.И. Естественный отбор по трансферриновому и эстеразному локусам ропшинского карпа в период зимовки / Ю.И. Щербенок // Проблемы генетики и селекции рыб. — Л., 1980. — Вып. 153. — С. 94–99.
29. Илясов Ю.И. Полиморфные генетические системы сыворотки крови и их связь с селекционными признаками у карпа (*Cyprinus carpio* L.) / Ю.И. Илясов, Л.А. Шарт // Биохимическая и популяционная генетика рыб. — Ленинград, 1979. — С. 152–156.

30. Шарт Л.А. О типах трансферринов и эстераз у производителей карпа (*Cyprinus carpio* L.), селекционируемых на устойчивость к краснухе / Л.А. Шарт, Ю.И. Илясов // Биохимическая и популяционная генетика рыб. — Ленинград, 1979. — С. 147–151.
31. Ковальчук О.М. Зв'язок алотипів трансферринового локусу і господарсько-цінних ознак у коропів люблінського внутрішньопородного типу / О.М. Ковальчук, Я.В. Тучапський, В.Р. Шемчук, А.З. Пилипець // Водные биоресурсы и пути их рационального использования: Междунар. науч. конф. молодых ученых, 31 января – 1 февраля 2000 г.: Тез. докл. — К., 2000. — С. 9–10.
32. Сапрыкин В.Г. Влияние условий выращивания на рост карпов с разными типами трансферрина / В.Г. Сапрыкин, В.В. Русанов // Рыбохозяйственные исследования водоемов Урала. — Л., 1979. — С. 89–95.
33. Чихачев А.С. Связь генетических вариантов трансферрина с темпом роста селекционируемого карпа / А.С. Чихачев, С.Г. Сергеева, Т.Г. Борякина // Интенсификация товарного рыбоводства Молдавии: Республ. науч.-техн. конф., 7–8 августа 1986 г.: Тез. докл. — Кишинев, 1986. — С. 148.
34. Сапрыкин В.Г. Система трансферрина карпов Урала // Проблемы генетики и селекции на Урале. — Свердловск, 1977. — С. 172–173.
35. Powell L.R. Protein variation in natural populations of animals / L.R. Powell // Evolutionary Biology. — 1975. — V. 8, № 4. — P. 79–119.
36. Чупаева А.И., Лазовский А.А., Домбровский В.К. Наследственные варианты эстеразы сыворотки крови у трех отводок белорусского карпа // Труды Бел. НИИРХ. — Минск, 1974. — Т. 10. — С. 117–121.
37. Книга А.А. Сравнительная характеристика распределения феновариантов эстераз сыворотки крови трех линий белорусского карпа / А.А. Книга // Методы интенсификации прудового рыбоводства: Всесоюз. конф. молодых ученых, 1984 г.: Тез. докл. — М., 1984. — С. 120–121.
38. Карнаухова Г.И. Генетическая характеристика породных групп карпа в Краснодарском крае / Г.И. Карнаухова, Л.А. Сержант, А.М. Бурло // Генетика, селекция и воспроизводство рыб: Докл. I Всерос. конф., 2002 г.: Тез. докл. — Санкт-Петербург: ФГУП ФСГЦР, 2002. — С. 40–42.
39. Чегер С.И. Транспортная функция сывороточного альбумина / С.И. Мерер. — Бухарест: Издательство Академии соц. респ. Румынии, 1975. — 183 с.
40. Мецлер Д. Биохимия / Д. Мецлер. — М.: Мир, 1980. — Т. 2. — 606 с.
41. Valenta M. Polymorphism as isoenzyme vzory malatdehydrogenazy u nekterych ryb deledi. Cyprinidae // Zivodis'na Vyroba. — 1977. — V. 22, N 11. — P. 801–812.
42. Алтухов Ю.П. Популяционная генетика рыб / Ю.П. Алтухов. — М., 1974. — 247 с.
43. Балахнин И.А. Типы гемоглобина, трансферрина, преальбумина и содержание калия в крови карпов из рыбхоза “Волма” / И.А. Балахнин, Л.Л. Богданов, Л. Лазовский // Вестник зоологии. — 1973. — № 2. — С. 25–31.
44. Костенко С.Г. Полиморфизм белков украинского карпа и амурского сазана // Генетика, селекция, гибридизация рыб: Тез. докл. — Ростов-на-Дону: АЗНИИРХ, 1981. — С. 142–144.
45. Глазко В.И. Генетика изоферментов животных и растений / В.И. Глазко, И.А. Созинов. — К.: Урожай, 1993. — 528 с.
46. Алтухов Ю.П., Рычков Ю.Г. Генетический мономорфизм видов и его возможное биологическое значение // Журнал общей биологии. — 1972. — Т. 33. — С. 281–300.

ОСОБЕННОСТИ ПОЛИМОРФИЗМА ГЕНЕТИКО-БИОХИМИЧЕСКИХ СИСТЕМ КАРПА РАЗНОГО ГЕНЕЗИСА

Т.А. Нагорнюк, С.И. Тарасюк

Представлены обобщенные данные литературы и результаты собственных исследований по анализу генетической структуры у пород карпа. Описан полиморфизм некоторых генетико-биохимических систем крови и распределение аллельных частот локусов. Представлены данные о попытках поиска коррелятивных связей некоторых локусов с хозяйственно-ценными признаками у карпов и использование их в селекционной работе. Использование генетико-биохимических систем в качестве генетических маркеров продуктивности является наиболее эффективным только при условии длительной селекционной работы в конкретном хозяйстве.

PECULIARITIES OF POLYMORPHISM OF GENETICALLY-BIOCHEMICAL SYSTEMS OF CARP

T. Nagornyuk, S. Tarasjuk

The generalised literary data and results of own researches according to the analysis of genetic structure of the species of carp have been presented. It has been described polymorphism of particular genetically-biochemical systems of blood and separation of allele's frequencies of loci. It have been submitted data about search of correlation links of particular loci with economic-valuable signs of carps and use of them in selection work. Use of genetically-biochemical systems as genetic markers of efficiency are most effective only when selection work in economy are performed long.