

УДК 639.371.52 (477)

## АНАЛІЗ ГЕНЕТИЧНОЇ СТРУКТУРИ УКРАЇНСЬКИХ КОРОПІВ РАМЧАСТОЇ ТА ЛУСКАТОЇ ПОРІД

Ю. М. ГЛУШКО<sup>1</sup>, С. І. ТАРАСЮК<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Національний авіаційний університет, м. Київ

<sup>2</sup>Інститут рибного господарства НААН, м. Київ

*Проведено аналіз генетичної структури коропів української рамчастої та лускатої порід. За використання шести генетико-біохімічних систем виявлено породоспецифічні особливості генетичної структури коропів. Встановлено надлишок гетерозиготних генотипів за локусами ALB, MDH, ME, SA.*

**Ключові слова:** українська рамчаста порода коропа, українська луската порода коропа, популяція, генетична структура, молекулярно-генетичні маркери.

Використовуючи класичні методи селекції в коропівництві, в Україні створені породи коропа, які характеризуються різними фено- та генотиповими особливостями, швидкістю росту, пошуковою здатністю, холодостійкістю та резистентністю до інфекційних захворювань [1,2]. Для вивчення популяційно-генетичної структури цих рибогосподарських об'єктів використовують молекулярно-генетичні маркери, зокрема, генетико-біохімічні системи, що дозволяє не тільки контролювати процес передачі генів у ряді поколінь, а і визначати фактичний індекс генетичної подібності та прогнозувати ефективність підбору та відбору [3]. Незважаючи на розвиток методів аналізу мінливості ДНК, за допомогою генетико-біохімічних систем досі отримують значну частину інформації про стан генофондів природних та штучно відтворюваних популяцій риб. Саме наявність поліморфізму за окремими білками дає можливість використовувати їх як генні маркери у процесі вивчення специфіки популяційно-генетичної структури коропів, внутрішньо- та

міжвидової диференціації, гібридизації об'єктів рибиництва. Такі дослідження мають велике значення при виявленні локуспецифічних і породоспецифічних особливостей генетичних структур українських коропів. Контроль за рівнем гомозиготності та поліморфності особливо важливий при розведенні малочисельних локальних популяцій коропа.

В Україні у галузі коропівництва має місце неконтрольоване поширення генетичного матеріалу, що негативно впливає на якість племінного матеріалу. Тому з розвитком і поширенням методів молекулярної генетики зростає необхідність застосування таких методів у селекційному процесі для оцінки племінних ресурсів коропа. Відомо, що на формування генетичної структури коропа впливають умови навколишнього середовища, штучний добір та випадкові фактори еволюції: дрейф генів, ефект засновника [4]. За умови впливу цих чинників генетична структура популяцій риб за короткий проміжок часу зазнає різких якісних змін, відбувається перерозподіл частот алелей та генотипів за окремими генами. Як результат, в популяції елімінуються одні алельні варіанти і одночасно зростає частота інших, що знижує загальне генетичне різноманіття популяцій коропа. Враховуючи те, що особливості генетичної структури визначають як біологічні властивості, так і промислові якості риб, зокрема інтенсивність і темпи росту, приріст живої маси та ін., то загалом дана ситуація негативно впливає як на стан окремої популяції, так і на економічну ефективність господарювання.

Використання маркерних генів для контролю генетичної структури риб вже увійшло в практику рибиництва багатьох країн [3, 5]. Це обумовлює особливу актуальність розширення спектру досліджуваних локусів і проведення аналізу генетичної структури груп коропів для збереження, покращення існуючих і створення нових порід.

З метою виявлення породоспецифічних особливостей генетичної структури локальних популяцій українських коропів нами було проведено аналіз генетичної структури за використання шести генетико-біохімічних систем у лускатих та рамчастих коропів.

**МАТЕРІАЛИ І МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ.** Відбір зразків крові у дволіток рамчастих та лускатих коропів у 2009 р. проводили на території ВАТ “Гірський Тікич” Черкаської обл. в кількості 69 особин та ДВСРП “Лиманське” Харківської обл. в кількості 63 особини. Кров відбирали у пробірки з гепарином, центрифугували при 3 тис. об/хв. впродовж 10 хв. Сироватку крові вносили у пробірки типу “Eppendorf” і зберігали за температури  $-18^{\circ}\text{C}$ .

Методом електрофорезу в поліакриламідному та агарозному гелях з наступним фарбуванням блоків досліджували генетичну структуру коропів за шістьма генетико-біохімічними системами, а саме: за транспортними білками визначали локуси трансферину (TF) та альбуміну (ALB), за ферментами загального внутрішньоклітинного метаболізму та екзогенних субстратів визначали локуси НАД-залежної малатдегідрогенази (MDH, К.Ф.1.1.1.37), НАДФ-залежної малатдегідрогенази або малік-ензиму (ME, К.Ф.1.1.1.40), естерази плазми (EST, К.Ф.3.1.1.1) та карбоангідрази (естераза еритроцитів) (CA, К.Ф. 4.2.1.1.) [6, 7].

Основні популяційно-генетичні параметри (оцінка генетичної рівноваги відповідно до закону Харді-Вайнберга, метод  $\chi^2$ ) популяцій коропа розраховували відповідно до методик [8–10], а також за допомогою стандартних комп’ютерних програм «BIOSYS-1», «Statistica» [11].

**РЕЗУЛЬТАТИ ТА ЇХ ОБГОВОРЕННЯ.** Для виявлення рівня генетичної мінливості та породоспецифічних особливостей генетичної структури коропів української селекції було проведено аналіз генетичної структури за використання генетико-біохімічних систем у групах українських лускатих (УЛК) і рамчастих (УРК) дворічок коропа з ВАТ “Гірський Тікич” та ДВСРП “Лиманське”. Результати досліджень представлено у табл. 1 та табл. 2.

Дослідження кількості генотипів за поліморфними генетико-біохімічними системами показали, що за локусом трансферину, який виконує в організмі функцію транспорту іонів заліза, окремі групи коропів характеризувалися наявністю специфічних генотипів та відсутністю деяких генотипів із 15 теоретично очікуваних. Використання критерію Пірсона за локусами

трансферину та естерази (табл. 1, табл. 2) не виявило статистично достовірних відмінностей між очікуваними та наявними генотипами, що говорить про рівноваженість їх розподілу за даними системами.

Таблиця 1

**Розподіл кількості наявних та очікуваних генотипів поліморфних локусів українських рамчастих і лускатих коропів ВАТ “Гірський Тікич”**

| Локуси | Генотипи                      | УПК (n=35) |        |          |        | УЛК (n=34) |        |          |        |
|--------|-------------------------------|------------|--------|----------|--------|------------|--------|----------|--------|
|        |                               | No         | Ne     | $\chi^2$ | P      | No         | Ne     | $\chi^2$ | P      |
| 1      | 2                             | 3          | 4      | 5        | 6      | 7          | 8      | 9        | 10     |
| TF     | AA                            | 0          | 0,087  | 15,800   | >0,05  | 0          | 0,149  | 4,450    | >0,05  |
|        | AB                            | 0          | 0,116  |          |        | 0          | 0,224  |          |        |
|        | AC <sub>1</sub>               | 3          | 2,889  |          |        | 4          | 2,985  |          |        |
|        | AC <sub>2</sub>               | 0          | 0,696  |          |        | 1          | 0,821  |          |        |
|        | AD                            | 1          | 0,116  |          |        | 0          | 0,672  |          |        |
|        | BB                            | 0          | 0,014  |          |        | 0          | 0,045  |          |        |
|        | BC <sub>1</sub>               | 1          | 1,449  | 16,834   | <0,001 | 1          | 1,791  | 12,606   | <0,001 |
|        | BC <sub>2</sub>               | 1          | 0,348  |          |        | 1          | 0,493  |          |        |
|        | BD                            | 0          | 0,058  |          |        | 1          | 0,403  |          |        |
|        | C <sub>1</sub> C <sub>1</sub> | 20         | 17,754 |          |        | 12         | 11,642 |          |        |
|        | C <sub>1</sub> C <sub>2</sub> | 5          | 8,696  |          |        | 5          | 6,567  |          |        |
|        | C <sub>1</sub> D              | 1          | 1,449  |          |        | 6          | 5,373  |          |        |
|        | C <sub>2</sub> C <sub>2</sub> | 3          | 0,957  |          |        | 1          | 0,821  |          |        |
|        | C <sub>2</sub> D              | 0          | 0,348  |          |        | 2          | 1,478  |          |        |
| DD     | 0                             | 0,014      | 0      | 0,537    |        |            |        |          |        |
| ALB    | FF                            | 4          | 5,478  | 1,087    | >0,05  | 8          | 6,493  | 1,101    | >0,05  |
|        | FS                            | 20         | 17,043 |          |        | 14         | 17,015 |          |        |
|        | SS                            | 11         | 12,478 |          |        | 12         | 10,493 |          |        |
| MDH    | FF                            | 11         | 14,348 | 6,109    | <0,05  | 11         | 13,443 | 3,868    | >0,05  |
|        | FS                            | 23         | 16,304 |          |        | 19         | 14,115 |          |        |
|        | SS                            | 1          | 4,348  |          |        | 1          | 3,443  |          |        |
| ME     | FF                            | 7          | 8,623  | 1,205    | >0,05  | 7          | 8,881  | 1,668    | >0,05  |
|        | FS                            | 21         | 17,754 |          |        | 21         | 17,239 |          |        |
|        | SS                            | 7          | 8,623  |          |        | 6          | 7,881  |          |        |
| CA     | FF                            | 8          | 11,884 | 7,335    | <0,01  | 7          | 9,940  | 4,135    | <0,05  |
|        | FS                            | 25         | 17,232 |          |        | 23         | 17,119 |          |        |
|        | SS                            | 2          | 5,884  |          |        | 4          | 6,940  |          |        |

Примітки до табл. 1 та табл. 2:

1. УЛК – українська луската порода коропа; УПК – українська рамчаста порода коропа;
2. No – фактична кількість генотипів; Ne – очікувана кількість генотипів; P – рівень значущості похибки;  $\chi^2$  – значення критерію Пірсона.

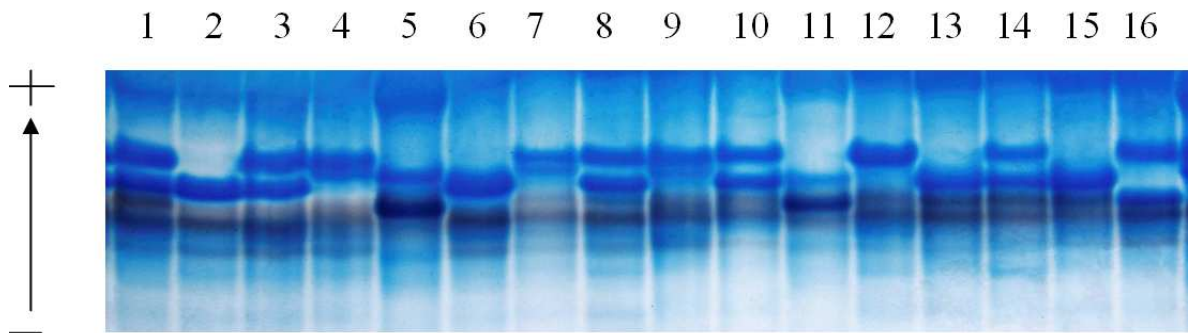
Для групи рамчастих коропів ВАГ “Гірський Тікич” специфічним був генотип TF AD, для лускатих – TF AC<sub>2</sub> і BD, для рамчастих коропів з господарства ДВСПП “Лиманське” (табл. 2) – TF AA.

Таблиця 2

**Розподіл кількості наявних та очікуваних генотипів поліморфних локусів українських рамчастих і лускатих коропів ДВСПП “Лиманське”**

| Локуси | Генотипи                      | УПК (n=30) |        |          |        | УЛК (n=33) |        |          |       |
|--------|-------------------------------|------------|--------|----------|--------|------------|--------|----------|-------|
|        |                               | No         | Ne     | $\chi^2$ | P      | No         | Ne     | $\chi^2$ | P     |
| 1      | 2                             | 3          | 4      | 5        | 6      | 7          | 8      | 9        | 10    |
| TF     | AA                            | 1          | 0,169  | 11,739   | >0,05  | 0          | 0      | 1,968    | >0,05 |
|        | AB                            | 0          | 0,085  |          |        | 0          | 0      |          |       |
|        | AC <sub>1</sub>               | 3          | 3,814  |          |        | 1          | 0,738  |          |       |
|        | AC <sub>2</sub>               | 0          | 0,424  |          |        | 0          | 0,108  |          |       |
|        | AD                            | 0          | 0,339  |          |        | 0          | 0,154  |          |       |
|        | BB                            | 0          | 0,000  |          |        | 0          | 0,000  |          |       |
|        | BC <sub>1</sub>               | 1          | 0,763  |          |        | 0          | 0,000  |          |       |
|        | BC <sub>2</sub>               | 0          | 0,085  |          |        | 0          | 0,000  |          |       |
|        | BD                            | 0          | 0,068  |          |        | 0          | 0,000  |          |       |
|        | C <sub>1</sub> C <sub>1</sub> | 18         | 16,780 |          |        | 16         | 17,354 |          |       |
|        | C <sub>1</sub> C <sub>2</sub> | 2          | 3,814  |          |        | 6          | 5,169  |          |       |
|        | C <sub>1</sub> D              | 3          | 3,051  |          |        | 9          | 7,385  |          |       |
|        | C <sub>2</sub> C <sub>2</sub> | 1          | 0,169  |          |        | 0          | 0,323  |          |       |
|        | C <sub>2</sub> D              | 1          | 0,339  |          |        | 1          | 1,077  |          |       |
| DD     | 0                             | 0,102      | 0      | 0,692    |        |            |        |          |       |
| ALB    | AA                            | 0          | 5,949  | 19,278   | <0,001 | 3          | 7,631  | 10,41    | <0,01 |
|        | AB                            | 27         | 15,102 |          |        | 26         | 16,738 |          |       |
|        | BB                            | 3          | 8,949  |          |        | 4          | 8,631  |          |       |
| EST    | FF                            | 3          | 4,288  | 0,994    | >0,05  | 6          | 5,000  | 0,533    | >0,05 |
|        | FS                            | 17         | 14,424 |          |        | 14         | 16,000 |          |       |
|        | SS                            | 10         | 11,288 |          |        | 13         | 12,000 |          |       |
| MDH    | FF                            | 12         | 14,593 | 5,153    | <0,05  | 8          | 12,000 | 8,533    | <0,01 |
|        | FS                            | 18         | 12,814 |          |        | 24         | 16,000 |          |       |
|        | SS                            | 0          | 2,593  |          |        | 1          | 5,000  |          |       |
| ME     | FF                            | 8          | 10,678 | 4,164    | <0,05  | 8          | 11,400 | 6,009    | <0,05 |
|        | FS                            | 20         | 14,644 |          |        | 23         | 16,200 |          |       |
|        | SS                            | 2          | 4,678  |          |        | 2          | 5,400  |          |       |
| CA     | FF                            | 6          | 10,085 | 9,436    | <0,05  | 7          | 10,815 | 7,406    | <0,01 |
|        | FS                            | 23         | 14,831 |          |        | 24         | 16,369 |          |       |
|        | SS                            | 1          | 5,085  |          |        | 2          | 5,815  |          |       |

Спільними для обох порід були відсутність генотипів TF AB, BB і DD. В найбільшій кількості зустрічалися генотипи – TF C<sub>1</sub>C<sub>1</sub>, C<sub>1</sub>D і C<sub>1</sub>C<sub>2</sub> (рис. 1), що є характерним і для інших популяцій українських рамчастих та лускатих коропів [12].

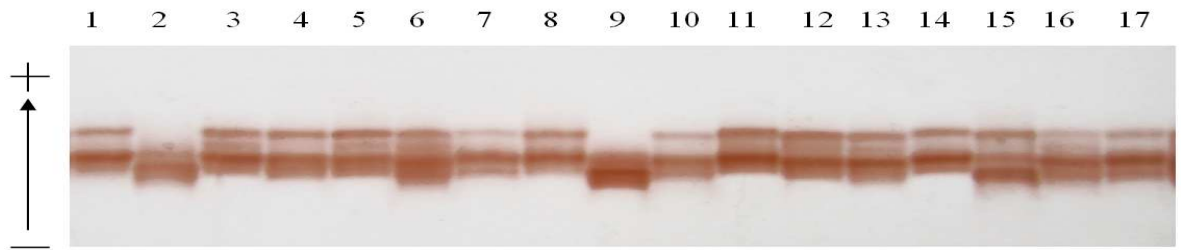


**Рис. 1. Електрофоретичний спектр трансферину українських коропів у поліакриламідному гелі: доріжки 1, 3, 8, 10, 14 генотип AC<sub>1</sub>; 4, 7 і 9 – AB; 11 – C<sub>1</sub>D; 16 – AD; 12 – AA; 2 – C<sub>1</sub>C<sub>1</sub>; 6, 13 і 15 – C<sub>1</sub>C<sub>2</sub>; 5 – BD**

За локусом альбумінів, білків, які забезпечують у організмі риб підтримку колоїдно-осмотичного тиску внутрішнього середовища організму, транспорт жирних кислот, вітамінів, амінокислот було виявлено три генотипи ALB AA, AB і BB.

У всіх досліджуваних групах відмічено переважання гетерозиготного генотипу AB, що було статистично підтверджено ( $P < 0,001$ ). Українська рамчата порода досліджуваних коропів характеризувалася відсутністю генотипу ALB AA, що в свою чергу, говорить про невірноваженість розподілу генотипів. Надлишок гетерозиготних генотипів у коропів українських порід за системою альбумінів відмічали також інші дослідники [13, 14].

За локусом естерази (EST) (рис. 2), яка кодує фермент, що каталізує реакцію гідролізу ефірів карбонових кислот з утворенням відповідних спиртів та карбоксилатів, було встановлено три генотипи EST FF, FS і SS. У досліджуваних груп коропа в меншій кількості представлений був генотип EST FF, а в більшій – EST SS.



**Рис. 2. Електрофоретичний спектр естерази українських рамчастих і лускатих коропів у поліакриламідному гелі: доріжки 1, 3–8, 10–17 генотипи FS; 2, 9 – SS**

За локусом малатдегідрогенази (MDH), що кодує синтез ключового ферменту циклу трикарбонних кислот, також було встановлено три генотипи MDH FF, FS і SS (табл. 1, 2). За даним локусом наявні статистично достовірні відхилення у розподілі фактичної кількості генотипів до таких теоретично очікуваних за законом Харді-Вайнберга у рамчастої породи обох господарств з рівнем значущості похибки ( $P < 0,05$ ) та в лускатих коропів ДВСРП “Лиманське” ( $P < 0,01$ ).

За локусом малік-ензиму (ME), який каталізує реакцію синтезу малату із пірувату, та зворотню реакцію окисного декарбоксилування малату, виявлено три генотипи ME FF, FS і SS. За даним локусом було виявлено як у рамчастих, так і лускатих коропів ДВСРП “Лиманське” ( $P < 0,05$ ) надлишок гетерозиготних генотипів, що свідчить про невірноваженість генетичної структури за локусом малік-ензиму.

За локусом карбоангідрази (CA), що кодує синтез ключового ферменту, який задіяний у реалізації дихальної функції крові, каталізуючи реакції утворення  $\text{HCO}_3^-$  із  $\text{H}_2\text{O}$  і  $\text{CO}_2$  в еритроцитах і, таким чином, впливаючи на збільшення деоксигенаційних властивостей еритроцитів і обернену реакцію розкладу бікарбонату з вивільненням діоксиду карбону в еритроцитах капілярів зябер, було виявлено три генотипи CA FF, FS і SS (табл. 1, 2). У досліджуваних групах встановлено статистичне відхилення кількості наявних генотипів по відношенню до теоретично очікуваних за законом Харді-Вайнберга. В надлишку були гетерозиготні генотипи у всіх групах, а в дефіциті гомозиготний

генотип CA SS.

Аналіз розподілу генотипів сумарно за породною приналежністю дав можливість виявити, що генетично найбільш врівноваженим був локус TF у рамчастих ( $\chi^2=13,139$ ,  $P>0,05$ ) та лускатих ( $\chi^2=5,495$ ,  $P>0,05$ ) коропів, а також локус EST – у лускатих ( $\chi^2=1,480$ ,  $P>0,05$ ) та рамчастих коропів ( $\chi^2=2,255$ ,  $P>0,05$ ). Наведені результати також мають відношення до питання про очікувані результати дії спрямованого добору у збалансованій поліморфній системі, яка передбачає, що спрямований добір у поєднанні зі стабілізуючим в даному випадку призведе не до заміни одного гену (алелю), а до змін ряду генів шляхом переходу від однієї гетерозиготної комбінації до іншої.

У досліджених групах коропів відмічено наявність за окремими локусами надлишку фактичних гетерозиготних генотипів по відношенню до теоретично очікуваних, що свідчить про провідну роль у формуванні їх генетичних структур факторів стабілізуючого добору, який сприяє переважанню гетерозигот у популяції, хоча при цьому не відбувається повного закріплення альтернативних алелей, що добре видно на прикладі розподілу частот алелей (табл. 3) за локусом трансферину.

За локусом трансферину нами встановлено 5 алелей: А, В, С<sub>1</sub>, С<sub>2</sub> і D (табл. 3). Показано, що у всіх групах, незалежно від породи, переважає алель С<sub>1</sub> (0,750–0,588), що є характерним для інших популяцій коропа на території України [12]. Спільним як для досліджуваних, так і інших українських та європейських популяцій коропа є знижена частота алелю TF D (0,029–0,152) [13, 15]. Варто відзначити, що локус трансферину є найбільш поліморфним. Кількість алелей за літературними даними, в залежності від регіону знаходження популяцій коропа, коливається від 3 до 7.

Деякі автори відмічають, що першим за частотою є алель TF А (0,276–0,621), другим – TF С (0,125–0,343) і на третьому місці знаходиться TF В (0,111–0,254) [3]. В семидесяті роки для українських популяцій рамчастих і лускатих коропів було відмічене переважання TF В (0,41–0,44) [15]. Отже, частотний перерозподіл алелей за локусом трансферину залежить від



територіально-часових параметрів. На думку багатьох авторів, відмінності алельних варіантів та їх частот за локусом трансферину у різних популяціях коропа пояснюються дією факторів штучного добору [3].

Таблиця 3

**Розподіл частот алелей поліморфних локусів генетико-біохімічних систем крові в популяціях українських рамчастих і лускатих коропів**

| Поку-<br>си | Але-<br>лі     | ВАТ “Гірський Тікич” |       |       |                  |       |       | ДВСРП “Лиманське” |       |       |                  |       |       |
|-------------|----------------|----------------------|-------|-------|------------------|-------|-------|-------------------|-------|-------|------------------|-------|-------|
|             |                | УРК (n=35)           |       |       | УЛК (n=34)       |       |       | УРК (n=30)        |       |       | УЛК (n=33)       |       |       |
|             |                | Частота<br>алеля     | $H_o$ | $H_e$ | Частота<br>алеля | $H_o$ | $H_e$ | Частота<br>алеля  | $H_o$ | $H_e$ | Частота<br>алеля | $H_o$ | $H_e$ |
| TF          | A              | 0,057                | 0,343 | 0,462 | 0,074            | 0,618 | 0,612 | 0,083             | 0,333 | 0,426 | 0,015            | 0,515 | 0,443 |
|             | B              | 0,029                |       |       | 0,044            |       |       | 0,017             |       |       | 0,000            |       |       |
|             | C <sub>1</sub> | 0,714                |       |       | 0,588            |       |       | 0,750             |       |       | 0,727            |       |       |
|             | C <sub>2</sub> | 0,171                |       |       | 0,162            |       |       | 0,083             |       |       | 0,106            |       |       |
|             | D              | 0,029                |       |       | 0,132            |       |       | 0,067             |       |       | 0,152            |       |       |
| ALB         | A              | 0,414                | 0,829 | 0,492 | 0,426            | 0,794 | 0,496 | 0,450             | 0,900 | 0,503 | 0,485            | 0,788 | 0,507 |
|             | B              | 0,586                |       |       | 0,574            |       |       | 0,550             |       |       | 0,515            |       |       |
| EST         | F              | 0,400                | 0,571 | 0,487 | 0,441            | 0,412 | 0,500 | 0,383             | 0,567 | 0,481 | 0,394            | 0,424 | 0,485 |
|             | S              | 0,600                |       |       | 0,559            |       |       | 0,617             |       |       | 0,606            |       |       |
| MDH         | F              | 0,643                | 0,657 | 0,466 | 0,661            | 0,613 | 0,455 | 0,700             | 0,600 | 0,427 | 0,606            | 0,727 | 0,485 |
|             | S              | 0,357                |       |       | 0,339            |       |       | 0,300             |       |       | 0,394            |       |       |
| ME          | F              | 0,500                | 0,600 | 0,507 | 0,515            | 0,618 | 0,507 | 0,600             | 0,667 | 0,488 | 0,591            | 0,697 | 0,491 |
|             | S              | 0,500                |       |       | 0,485            |       |       | 0,400             |       |       | 0,409            |       |       |
| CA          | F              | 0,586                | 0,714 | 0,492 | 0,544            | 0,676 | 0,504 | 0,583             | 0,767 | 0,494 | 0,576            | 0,727 | 0,496 |
|             | S              | 0,414                |       |       | 0,456            |       |       | 0,417             |       |       | 0,424            |       |       |

Примітки до табл. 3:

1.  $H_o$  – фактична гетерозиготність;
2.  $H_e$  – очікувана гетерозиготність.

Виявлений частотний розподіл алелей за локусом трансферину у досліджуваних групах коропа вказує на специфічність і відмінність даних популяцій коропа від європейських, оскільки у останніх алель TF A знаходиться в переважній більшості [3], чого не було виявлено в наших дослідженнях. Відмічені особливості розподілу частот алелей у досліджуваних груп коропа за локусом трансферину зумовлені специфікою проведення селекційно-плеємної роботи з ними. В основному це пов'язано із залученням обмеженої кількості плідників при відтворенні, що впливає на частотний розподіл алелей у нащадків.

За локусом естерази було виявлено швидку EST F і повільну EST S алельні форми, з переважанням у всіх популяціях коропа повільного алелю (0,559–0,617). Переважання повільної форми естерази є характерним і для інших українських популяцій коропів та їх зональних типів, а також для коропо-сазанових гібридів [3, 12, 13].

Нами встановлено, що альбумін представлений двома алелями ALB A (висока рухливість), та ALB B (низька рухливість) (табл. 3). Поліморфізм за цим локусом є характерним для більшості видів риб, але система цих білків часто має “нульові” алелі, які не кодують білок. Для українських порід коропа характерним є переважання ALB B [12]. Також встановлено, що для всіх досліджуваних популяцій коропа характерним є переважання білку з низькою рухливістю ALB B, частота якого коливалася у межах 0,515–0,586.

За локусом малатдегідрогенази у досліджених групах коропа переважав електрофоретично більш рухливий алельний варіант MDH F (0,606–0,700), що також характерно і для інших популяцій українських коропів [13]. Варто відзначити, що така консервативність у розподілі частот алельних варіантів за локусом малатдегідрогенази, виявлена у різних популяціях коропа та інших видів риб, не є випадковою і пояснюється незначною її роллю у забезпеченні регуляції взаємодії між зовнішнім і внутрішнім біохімічним середовищем організму риби. За локусами ME та SA (табл. 3) також виявлено дві форми алелей F і S з переважанням першого у всіх популяціях.

Збалансований поліморфізм, заснований на переважанні гетерозиготних організмів над гомозиготними є досить поширеним явищем у природі [12]. Один із важливих аспектів оцінки стану популяції є гетерогенність. Вона виражається в значній кількості рецесивних мутацій, які в гетерозиготному стані не мають фенотипового прояву і не впливають на адаптивну здатність популяції в цілому, але в гомозиготному стані впливають на виживання, тривалість життя і плодючість особин. Тому гетерозиготні організми нерідко переважають відповідні гомозиготні за загальною кількістю особин, або за тим чи іншим компонентом життєздатності, наприклад, за здатністю до конкуренції,

вищою стійкістю до дефіциту кисню, зниження рН та підвищення температури води, та за резистентністю до різних захворювань. Про можливу перевагу гетерозиготних організмів говорять численні приклади зростання їх кількості в природних популяціях риб. Таку перевагу можуть мати генотипи, гетерозиготні за одиничним геном чи за цілою групою генів. Гетерозиготність лежить в основі гіпотези, яка пояснює причини виникнення ефекту гетерозису, що має вагомe значення при підвищенні рибопродуктивності через перевищення значень показників за окремими селекційно цінними ознаками у гетерозиготних особин у порівнянні з гомозиготними, що яскраво виражено в гібридному потомстві.

У випадках, якщо гетерозигота має селективну перевагу порівняно з однією або з обома гомозиготами, відбір сприяє збереженню в популяції коропів обох алелей. Таким чином у генофонді створюється врівноважена частота алелей, необхідний рівень яких визначається відносною селективною цінністю альтернативних типів. Доки частоти алелей контролюються відбором, жодна з них не елімінується, в результаті чого у популяції підтримується стан збалансованого поліморфізму [13].

Рівень гетерозиготності у популяції має важливе значення як для її існування, так і для виробничо-економічної ефективності. З одного боку, рівень гетерозиготності дає загальну оцінку величини генетичного потенціалу популяції, а з іншого, враховуючи те, що навіть добре пристосовані до умов існування популяції риб несуть летальні рецесивні алелі, які в гомозиготному стані здатні знижувати адаптивні властивості та життєздатність особин, забезпечує зниження прояву рецесивних алелей у популяції. Тому визначення рівня гетерозиготності за кожним локусом та середньої гетерозиготності за всіма локусами у лускатих і рамчастих коропів, є важливою складовою генетичного моніторингу, без якого неможливо дати як узагальнену оцінку стану та напрямку змін генетичної структури популяції, так і розробити заходи щодо її оптимізації.

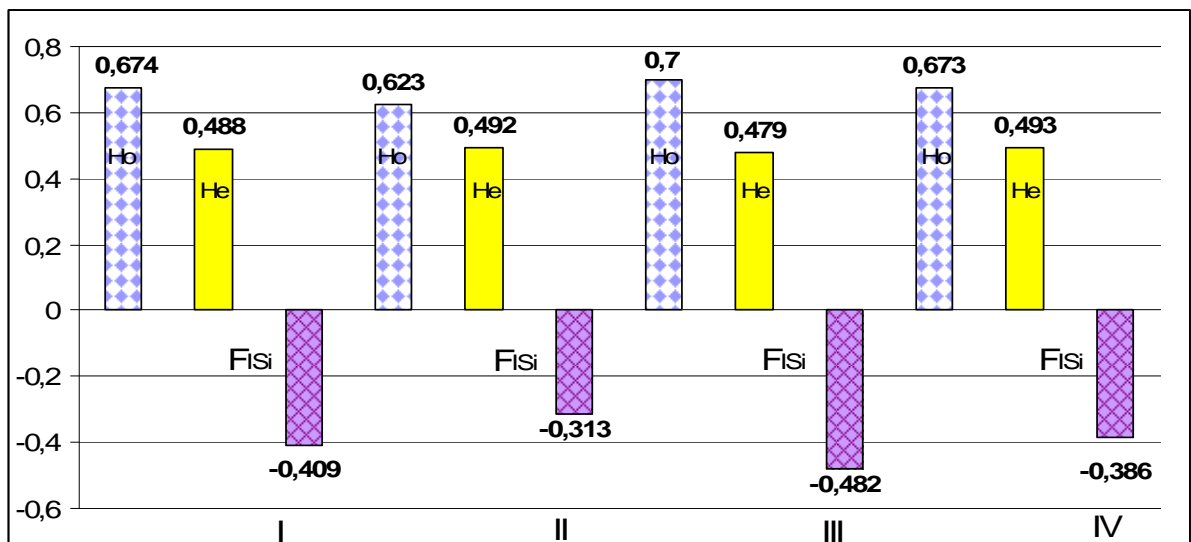
Проведена оцінка рівня внутрішньопопуляційної складової генетичної

мінливості у вигляді розрахованої фактичної ( $H_o$ ) і очікуваної ( $H_e$ ) гетерозиготності за окремою генетико-біохімічною системою виявила, що в усіх популяціях коропа наявний надлишок гетерозигот по відношенню до очікуваної їх кількості. За окремими локусами, значення  $H_o$  було вищим для локусів альбумінів і карбоангідрази в УРК і УЛК ВАТ “Гірський Тікич”. Її значення становили 0,829 і 0,714 та 0,794 і 0,676 відповідно; у УРК і УЛК ДВСРП “Лиманське” – 0,900 і 0,767 та 0,788 і 0,727 відповідно. Нами встановлено надлишок фактичної гетерозиготності за окремими системами та виявлено її дефіцит за локусами трансферину та естерази (табл. 3).

Високий рівень генетичної мінливості у групах українських рамчастих і лускатих коропів виявлений і в інших господарствах [12]. Причинами, які обумовлюють зміну рівня генетичної мінливості в бік надлишку внутрішньопопуляційної її складової у штучно підтримуваних популяціях риб є добір та дрейф генів [16, 17]. У дослідженнях впливу факторів штучного добору за темпами росту і резистентності до захворювання краснухою на значення гетерозиготності і рівня інбредності на прикладі парських, ангелінських та середньоросійських порід коропа окремі автори [3] відмічають, що основною причиною зростання рівня інбридингу є невелика чисельність популяції, а не випадкові фактори мікроеволюції. В нашому випадку зростання гетерозиготності, а отже рівня генетичної мінливості, в першу чергу, пояснюються селекційно-плеємною роботою, яка здійснюється в господарствах, а саме: проведенням добору за продуктивними ознаками; “ввідне схрещування”, яке регулярно здійснюється з метою покращення селекційних ознак коропа.

У дослідженнях окремих груп (субпопуляцій) риб кожна окремо взята популяція становить лише невелику частину від загальної (генеральної) популяції. Важливим є можливість оцінити не тільки рівень відхилень частот розподілу алелей та генотипів за кожною із вибірок, а в більш узагальненому вигляді охарактеризувати рівень їх внутрішньо- та міжпопуляційної генетичної диференціації. Для цього було проведено відповідні розрахунки [11].

Значення індексу фіксації Райта ( $F_{ISi}$ ), який характеризує рівень відхилень фактичного розподілу кількості генотипів у популяції від теоретично очікуваного згідно закону Харді-Вайнберга, що припадає на кожну особину вибірки, виражений в частках і не повторює інформативність значень гетерозиготності, яка визначає загальну частку гетерозиготних особин у вибірці. Як бачимо, найменше середнє значення  $F_{ISi}$  (рис. 3) відмічено для УЛК ВАТ “Гірський Тікич” (-0,313). Значення  $F_{ISi}$  є вищим у ДВСРП “Лиманське”.



**Рис. 3.** Значення середньої фактичної ( $H_o$ ) і очікуваної ( $H_e$ ) гетерозиготності та індексів фіксації Райта ( $F_{ISi}$ ) (М. Ней, 1977) у популяціях українських рамчастих і лускатих коропів

Примітки:

1.  $F_{ISi}$  – коефіцієнт, що відображає рівень інбридингу особини відносно вибірки за кожним локусом;

2. I – УРК ВАТ “Гірський Тікич”; II – УЛК ВАТ “Гірський Тікич”; III – УРК ДВСРП “Лиманське”; IV – УЛК ДВСРП “Лиманське”;

3. Значення середніх гетерозиготностей та  $F_{ISi}$  розраховані без урахування локусу трансферину.

З метою виявлення міжпородних відмінностей генетичної структури була виконана диференційна оцінка генетичної структури між вибірками коропа різних господарств в межах породи на основі показників F-статистики:  $F_{IS}$ ,  $F_{IT}$ ,  $F_{ST}$  (табл. 4).

**Значення індексів фіксації Райта (М. Ней, 1977) у популяціях українських коропів**

| Локуси  | УПК      |          |                       | УЛК      |          |                       |
|---------|----------|----------|-----------------------|----------|----------|-----------------------|
|         | $F_{IS}$ | $F_{IT}$ | $F_{ST}$              | $F_{IS}$ | $F_{IT}$ | $F_{ST}$              |
| ALB     | -0,765   | -0,762   | $0,132 \cdot 10^{-2}$ | -0,602   | -0,597   | $0,351 \cdot 10^{-2}$ |
| EST     | -0,195   | -0,194   | $0,030 \cdot 10^{-2}$ | 0,136    | 0,139    | $0,227 \cdot 10^{-2}$ |
| MDH     | -0,431   | -0,426   | $0,368 \cdot 10^{-2}$ | -0,517   | -0,511   | $0,326 \cdot 10^{-2}$ |
| ME      | -0,294   | -0,281   | $1,010 \cdot 10^{-2}$ | -0,337   | -0,329   | $0,584 \cdot 10^{-2}$ |
| CA      | -0,526   | -0,526   | $0,001 \cdot 10^{-2}$ | -0,428   | -0,426   | $0,104 \cdot 10^{-2}$ |
| Середнє | -0,442   | -0,438   | $0,308 \cdot 10^{-2}$ | -0,349   | -0,345   | $0,318 \cdot 10^{-2}$ |

Примітка.  $F_{IS}$ ,  $F_{IT}$ ,  $F_{ST}$  – індекси фіксації Райта, які відображають рівень інбридингу особини відносно вибірки ( $F_{IS}$ ), особини відносно популяції ( $F_{IT}$ ) та вибірки відносно популяції ( $F_{ST}$ )

Як і передбачалося, диференціація між вибірками в межах породи  $F_{ST}$  (табл. 4) є менш вираженою у рамчастій породі коропа, оскільки відомо, що при зростанні внутрішньопопуляційної складової генетичної мінливості, на що вказують показники  $H_o$ ,  $H_e$ ,  $F_{IS}$  і  $F_{IT}$ , знижується рівень міжпопуляційної генетичної мінливості [3, 16]. Одночасно обидві породи характеризувалися низькими значеннями диференціації між вибірками  $F_{ST}$ . Встановлені невеликі значення генетичної диференціації між популяціями говорять про подібність дії добору на досліджувані локуси.

### ВИСНОВКИ

Проведені дослідження дозволили оцінити стан генофондів племінних стад рамчастих та лускатих коропів у двох господарствах за локусами TF, ALB, EST, MDH, ME, CA і охарактеризувати їхню структуру. Порівняльний аналіз стад коропа у господарствах ВАТ “Гірський Тікич” та ДВСРП “Лиманське” показав, що популяції коропа в межах господарства близькі за генетичною структурою.

Отримані сумарні дані за породною приналежністю демонструють породоспецифічні особливості генетичної структури українських рамчастих і лускатих коропів за локусами TF та EST. За окремими генетико-біохімічними системами наявні локус-специфічні особливості будови генетичної структури.

Результати проведених досліджень мають принципове значення для подальших досліджень як у плані вдосконалення теоретичних і практичних методів створення нових типів українських коропів, так і для вивчення особливостей хромосомного апарату, визначення рівня генетичної мінливості та соматичного мутагенезу.

#### СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Шерман І. М. Розведення і селекція риб / І. М. Шерман, М. В. Гринжєвський, І. І. Грициняк. – К. : БМТ, 1999. – 238 с.
2. Гарайда В. М. Вплив фенарону на підвищення резистентності цьоголіток коропа та рибопродуктивність вирощувальних ставів / В. М. Гарайда // Рибогосподарська наука України. – 2009. № 1. – С. 64–69.
3. Демкина Н. В. Биохимические маркеры в селекции и разведении карповых и осетровых рыб: дисс. доктора биол. наук : 03.00.10 / Демкина Наталья Викторовна. – М., 2005. – 256 с.
4. Алтухов Ю. П. Генетические процессы в популяциях / Алтухов Ю. П. – М.: ИКЦ «Академкнига», 2003. – 431 с.
5. Evolution of the transferrin family: conservation of residues associated with iron and anion binding / L. A. Lambert, H. Perri, P. J. Halbrooks [et al.] // Biochemical Physiology and Molecular Biology. – 2005. – Vol. 142, № 2. – P. 129–241.
6. Perez-Ruzafa A. Effects of fishing protection on the genetic structure of fish populations / A. Perez-Ruzafa, M. Gonzalez-Wanguemert, P. Lenfant et al. // Biological conservation. – 2006. – N 129. – P. 244–255.
7. Harris H. Handbook of enzyme electrophoresis in human genetics / H. Harris, D. A. Hopkinson // Amsterdam : North-Holland Publ. Comp., 1976.
8. Gahne B. Horizontal polyacrylamide gradient gel electrophoresis for the simultaneous phenotyping of transferrin, post-transferrin, albumin and post-albumin in the blood plasma of cattle / B. Gahne, R. K. Juneja, J. Grolmus // Anim Blood Groups Biochem Genet. – 1977. – V. 8, № 3. – P. 127–137.

9. Плохинский Н. А. Биометрия / Н. А. Плохинский. – Изд. Моск. ун-та, 1969. – 368 с.
10. Животовский Л. А. Популяционная биометрия / Л. А. Животовский. – М. : Наука, 1991. – 271 с.
11. Nei M. Genetic distance between populations / M. Nei // Amer. Natur. – 1972. – Vol. 106, № 4047. – P. 434–436.
12. Маріуца А. Е. Порівняльна характеристика генетичної структури українських лускатих і малолускатих порід коропа господарства «Іркліівський риборозплідник рослиноїдних риб» / А. Е. Маріуца, О. В. Залоїло, С. І. Тарасюк // Рибогосподарська наука України. – 2011. – №3. – С. 80–84.
13. Нагорнюк Т. А. Порівняльний аналіз структури окремих внутрішньопорідних груп коропів української селекції / Т. А. Нагорнюк, І. А. Особа, С. І. Тарасюк // Рибогосп. наука України – 2010. – № 1. – С. 96–100.
14. Грициняк І. І. Генетична структура порід і породних груп коропів за окремими генетико-біохімічними системами / І. І. Грициняк, Т. А. Нагорнюк, С. І. Тарасюк // Рибогосподарська наука України. – 2008. – № 1. – С. 29–33.
15. Балахнин И. А. Типы трансферрина *Cyprinus carpio* (L.) / И. А. Балахнин, Н. П. Галаган // Гидробиол. журн. – 1972. – № 6. – С. 108–110.
16. Алтухов Ю. П. Гетерозиготность генома, интенсивность метаболизма и продолжительность жизни / Ю. П. Алтухов // Докл. РАН. – 1999. – Т. 369, № 5. – С. 704–707.
17. Valenta M. Polymorphism of transferrin in carp (*Cyprinus carpio* L.): genetic determination, isolation and partial characterization / M. Valenta, A. Stratil, V. Slechtova [et al] // Biochem. Genet. – 1976. – V. 14, № 1-2. – P. 27–45.



## **АНАЛИЗ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ УКРАИНСКИХ КАРПОВ РАМЧАТОЙ И ЧЕШУЙЧАТОЙ ПОРОД**

Ю. М. Глушко<sup>1</sup>, С. І. Тарасюк<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Национальный авиационный университет, г. Киев

<sup>2</sup>Институт рыбного хозяйства НААН, г. Киев

*Проведен анализ генетической структуры карпов украинской рамчатой и чешуйчатой пород. При использовании шести генетико-биохимических систем выявлены породоспецифические особенности генетической структуры. Установлен избыток гетерозиготных генотипов за локусами ALB, MDH, ME, CA.*

**Ключевые слова:** украинская рамчатая порода карпа, украинская чешуйчатая порода карпа, популяция, генетическая структура, молекулярно-генетические маркеры.

## **ANALYSIS OF GENETIC STRUCTURE OF THE UKRAINIAN CARPS OF SCALED AND FRAMED BREEDS**

Y. M. Glushko<sup>1</sup>, S. I. Tarasjuk<sup>2</sup>

<sup>1</sup>National Aviation University, Kiev

<sup>2</sup>Fisheries Institute of the NAAS, Kiev

*The analysis of genetic structure of carps Ukrainian framed and scaled breeds has been carried out. With help of six genetic-biochemical systems was find out breed specificity of carps genetic structure. Excess of heterozygotic genotypes by loci ALB, MDH, ME, CA was established.*

**Keywords:** Ukrainian framed breed of carp, Ukrainian scaled breed of carp, population, genetic structure, molecular-genetic markers.