

УДК 639.311/575.113.2

ОБ ИСЧЕЗНОВЕНИИ ПЛЕЙОТРОПНОГО ЭФФЕКТА ГЕНА *N* ЧЕШУЙНОГО ПОКРОВА У КАРПА (*Cyprinus carpio* L.)

© 2024 г. Е. В. Виноградов¹, *, В. В. Караваев¹, Д. А. Балашов¹, В. Н. Дементьев¹,
В. М. Симонов¹, Л. А. Шарт¹, Е. Ю. Журенкова¹

¹Филиал по пресноводному рыбному хозяйству Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии, Московская область, пос. Рыбное, 141821 Россия

*e-mail: vinogradus11@gmail.com

Поступила в редакцию 10.07.2023 г.

После доработки 15.08.2023 г.

Принята к публикации 22.08.2023 г.

Ранее в многочисленных исследованиях показан широкий плеiotропный эффект доминантного аллеля гена *N* чешуйного покрова. Носители этого аллеля уступают рецессивным гомозиготам *nn* по скорости роста и жизнеспособности, а также различаются по целому ряду физиологических и меристических признаков. В настоящей работе обнаружен случай отсутствия плеiotропии: при скрещивании бесчешуйных самок (*ssNn*) и самцов с разбросанным чешуйным покровом (*ssnn*) голые и разбросанные потомки не различались по скорости роста, жизнеспособности, гематологическим показателям. Плеiotропный эффект гена *N* сохранился только по меристическим признакам. Отсутствие негативного действия гена *N* на признаки продуктивности открывает возможность использования голых карпов в аквакультуре.

Ключевые слова: карп бесчешуйный, разбросанный, плеiotропия, гены *S* и *N*.

DOI: 10.31857/S0016675824020043 **EDN:** DRLWTK

Чешуйный покров у карпа определяется действием двух несцепленных аутосомных генов *S* и *N*, сочетание доминантных и рецессивных аллелей которых дает четыре известных фенотипа: чешуйчатый (*Ssnn*; *SSnn*), разбросанный (*ssnn*), линейный (*SsNn*) и голый (бесчешуйный) (*ssNn*) [1–4]. Гомозиготы *NN* нежизнеспособны и погибают в позднем эмбриогенезе [5].

Сразу же после установления наследования чешуйного покрова было обнаружено плеiotропное действие генов *S* и *N*, особенно широко и сильно оно проявляется у гена *N* [6–8]. Плеiotропный эффект генов чешуйного покрова впоследствии был неоднократно подтвержден, в том числе в последние годы [9–11].

В своей монографии В.С. Кирпичников [4] дал обзор многочисленных исследований плеiotропного эффекта гена *N*. У голых карпов *ssNn* по сравнению с разбросанными *ssnn* отмечены пониженная жизнеспособность и скорость роста, уменьшенное число глоточных зубов, низкое содержание гемоглобина в крови, сниженное число эритроцитов, низкая устойчивость к дефициту кислорода и иммунологическая реактивность, уменьшены число лучей в спинном,

анальном и грудных плавниках, а также число жаберных тычинок. Голые карпы имеют более высокий индекс прогонистости, т.е. отношение длины к наибольшей высоте тела у них выше, чем у разбросанных. При ухудшении условий выращивания негативное влияние гена *N* проявляется особенно остро [12].

Низкие продуктивные показатели линейных и голых карпов привели к тому, что на территории России и Европы рыбы с таким фенотипом полностью исчезли в товарных хозяйствах и сейчас их можно встретить лишь в отдельных племенных хозяйствах. Тем не менее линейные и голые карпы по-прежнему вызывают повышенный интерес потребителей [13].

Настоящая работа предпринята в связи с тем, что при изучении рыбоводных свойств потомства от скрещивания голых самок с разбросанными самцами мы обнаружили, что голые сеголетки по выживаемости и скорости роста не уступили разбросанным. Это заставило нас провести сравнительное исследование голых и разбросанных карпов разного возраста по тем признакам, по которым ранее был описан плеiotропный эффект гена *N*.

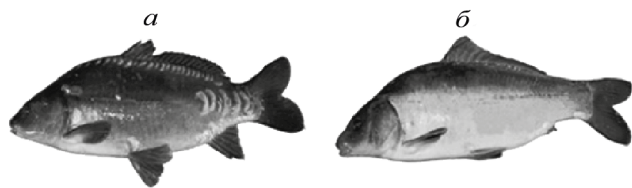


Рис. 1. Двухлетки карпа из кросса N × МР с разбросанным чешуйным покровом (а) и бесчешуйные (голые) (б).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом служили карпы из кросса N × МР, полученные в 2019 г. скрещиванием самок с голым фенотипом (N) и самцов породы московский разбросанный (МР). Такое скрещивание ($ssNn \times ssnn$) дает потомство, состоящее из голых и разбросанных карпов в соотношении 1 : 1 (рис. 1). Производители московского разбросанного и голого карпов взяты из племенного стада, содержащегося в Опытном селекционно-племенном хозяйстве ВНИИПРХ “Якоть”.

У голых и разбросанных карпов из кросса N × МР изучали рыбоводные, морфологические и физиологические признаки, на которые, по литературным данным, распространяется плеiotропное действие гена N [4].

Рыбоводные опыты

Половые продукты от производителей получали по стандартным методикам заводского воспроизводства карпа [14]. Икра была получена от 12 самок голого карпа. Равные порции икры каждой самки были смешаны, и из этой смеси было взято шесть равных частей по 800 г. Каждая часть была оплодотворена смесью спермы трех самцов московского разбросанного карпа и помещена на инкубацию в аппараты Вейса. После вылупления личинки из инкубационных аппаратов попали в один общий лоток.

Выращивание рыб проводили в прудах. Сеголеток выращивали в пруду площадью 2 га, плотность посадки составляла 60 тыс. шт./га. Двухлеток выращивали в пруду совместно с волжским сазаном того же возраста. Сазан был подсажен для достижения товарной плотности посадки, т.е. 3200 шт./га. Зимовали карпы также в прудах при совместной посадке голых и разбросанных рыб.

В конце каждого сезона выращивания у выловленных рыб с разным чешуйным покровом определяли среднюю массу и выживаемость. Среднюю массу сеголеток определяли путем взвешивания на электронных весах нескольких

проб по 500 рыб в каждой, таким образом были взвешены все выращенные рыбы. Так же определяли и среднюю массу двухлеток, но в каждой пробе было по 10 рыб. Выживаемость рассчитывали по соотношению числа выловленных рыб к числу посаженных на выращивание.

Гемоглобин и число эритроцитов в крови у годовиков

После вылова из зимовальных прудов часть годовиков поместили в аквариумы с проточной водой и адаптировали к аквариальным условиям в течение месяца [15]. Рыб с разным фенотипом содержали совместно.

После адаптации определяли концентрацию гемоглобина и число эритроцитов. Сбор образцов проводили по стандартным методикам [16]. Концентрацию гемоглобина в крови и подсчет эритроцитов проводили согласно методическим указаниям по проведению гематологического обследования рыб [17].

Морфометрическое описание двухлеток

Проводили измерения и определение индексов морфометрических показателей [18]. Измерение признаков морфотипа рыб проводили по цифровым фотографиям с использованием компьютерной графической программы Adobe Photoshop [19].

Меристические признаки

Определение числа ветвистых лучей в спинном и анальном плавниках, глоточных зубов и тычинок в первой жаберной дуге проводили по стандартным методикам [18].

Статистическая обработка

Статистическую обработку полученных данных проводили в программе Statistica 8.0. Вначале проводили проверку выборки на нормальность. Для анализа выборок с нормальным распределением использовали критерий Стьюдента, для выборок с ненормальным распределением использовали критерий Манна–Уитни [20–21].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Рыбоводные опыты

Осенью, после каждого сезона выращивания, рыб разделяли по чешуйному покрову на голых и разбросанных и определяли рыбоводные показатели.

Результаты выращивания сеголеток представлены в табл. 1. Выживаемость голых и разбросанных сеголеток рассчитывали, исходя из предпо-

Таблица 1. Рыбоводные показатели сеголеток кресса N × МР с разным типом чешуйного покрова

Тип чешуйного покрова	Количество, шт.	Средняя масса, г $M \pm m$	Выживаемость, %	Соотношение рыб с разным чешуйным покровом, %
Голый	9606	13.28 ± 1.31	16.01	50.65
Разбросанный	9357	14.13 ± 1.45	15.59	49.35

Примечание. Для табл. 1, 2, 4–7: $M \pm m$ – среднее значение признака ± ошибка среднего значения.

Таблица 2. Рыбоводные показатели двухлеток кресса N × МР с разным типом чешуйного покрова

Тип покрова	Посажено весной		Выловлено осенью			<i>t; p</i>
	шт.	ср. масса, г $M \pm m$	шт.	ср. масса, г $M \pm m$	Выживаемость, %	
Голый	540	17.2 ± 0.97	173	554.2 ± 11.76	32.0	0.46; $p > 0.05$
Разбросанный	540	17.9 ± 0.97	179	561.2 ± 9.22	33.1	

Примечание. *t* – критерий Стьюдента по показателю средняя масса, *p* – уровень значимости.

Таблица 3. Зимовка голых и разбросанных карпов в прудах

Возраст при посадке	Группа	Посажено, шт.	Выловлено, шт.	Отношение выловленных к посаженным, %
Двухлетки	голые	77	52	67.5
	разбросанные	74	70	94.6
Двухлетки	голые	72	72	100.0
	разбросанные	55	46	83.6
Трехлетки	голые	60	57	95.0
	разбросанные	40	36	90.0
Среднее по трем повторностям	голые	69.6 ± 5.04	60.3 ± 6.01	875 ± 10.1
	разбросанные	56.3 ± 9.84	50.6 ± 10.1	89.4 ± 3.2

ложения, что соотношение особей с генотипами *Nnss* и *nnss* среди личинок равно 1 : 1. Как видно из табл. 1, это соотношение осталось таким же и у сеголеток. Различия в средней массе сеголеток статистически недостоверны.

Рыбоводные показатели двухлеток представлены в табл. 2. И на втором году жизни голые и разбросанные карпы проявили сходные показатели по средней массе роста и выживаемости.

Результаты зимовки двухлеток и трехлеток представлены в табл. 3. Двухлетки зимовали в двух прудах, трехлетки – в одном. Выживаемость колебалась в разных зимовальных прудах, но

в среднем она оказалась сходной между голыми и разбросанными карпами.

Гемоглобин и число эритроцитов в крови у годовиков

У годовиков были определены некоторые показатели красной крови. Результаты представлены в табл. 4. Достоверных различий между показателями не обнаружено.

Морфометрическое описание двухлеток

Результаты морфометрического анализа двухлеток представлены в табл. 5. Показаны достоверные различия индексов некоторых пластических признаков между голыми и разбросанными рыбами из кресса.

Таблица 4. Показатели красной крови у голых и разбросанных годовиков

Тип чешуйного покрова	Концентрация гемоглобина в крови, г/л $M \pm m$	Число эритроцитов в крови, млн/см ³ $M \pm m$	<i>U; p</i>
Голый (<i>N</i> = 26)	55.79 ± 3.32	0.92 ± 0.06	179; $p > 0.05$
Разбр. (<i>N</i> = 17)	57.81 ± 2.21	0.88 ± 0.04	220; $p > 0.05$

Примечание. *U* – критерий Манна–Уитни для выборок с ненормальным распределением; *p* – уровень значимости. *N* – число особей.

Таблица 5. Морфометрические индексы двухлеток кросса N × МР с разным типом чешуйного покрова

Признак	Голый (N = 54)	Разбросанный (N = 46)	t; p
	M ± m	M ± m	
Длина без хвостового плавника (AD), см	27.66 ± 0.22	27.76 ± 0.29	0.27; p > 0.05
Индексы пластических признаков, % от AD			
Длина туловища	73.97 ± 0.24	73.14 ± 0.07	1.54; p > 0.05
Длина рыла	7.39 ± 0.11	7.25 ± 0.11	0.85; p > 0.05
Диаметр глаза	3.86 ± 0.05	3.81 ± 0.05	0.65; p > 0.05
Заглазничный отдел головы	16.56 ± 0.12	16.75 ± 0.13	1.07; p > 0.05
Длина головы	26.30 ± 0.22	26.35 ± 0.21	0.15; p > 0.05
Высота головы	23.99 ± 0.16	24.06 ± 0.16	0.30; p > 0.05
Наибольшая высота тела	39.55 ± 0.23	40.14 ± 0.28	1.61; p > 0.05
Наименьшая высота тела	13.98 ± 0.07	14.29 ± 0.09	2.54; p < 0.05
Антедорсальное расстояние	54.35 ± 0.22	54.41 ± 0.49	0.11; p > 0.05
Постдорсальное расстояние	17.93 ± 0.10	17.62 ± 0.21	1.06; p > 0.05
Длина хвостового стебля	15.08 ± 0.10	14.38 ± 0.17	3.49; p < 0.05
Длина основания спинного плавника	37.64 ± 0.27	38.72 ± 0.26	2.87; p < 0.05
Высота спинного плавника	11.73 ± 0.28	12.41 ± 0.27	1.70; p > 0.05
Длина основания анального плавника	6.89 ± 0.09	8.27 ± 0.12	8.74; p < 0.05
Высота анального плавника	11.20 ± 0.21	12.38 ± 0.17	4.13; p < 0.05
Длина грудного плавника	19.86 ± 0.17	20.47 ± 0.17	2.49; p < 0.05
Длина брюшного плавника	14.68 ± 0.16	14.93 ± 0.19	0.99; p > 0.05
Пектоцентрально-анальное расстояние	26.13 ± 0.16	26.32 ± 0.19	0.77; p > 0.05
Вентроанальное расстояние	28.85 ± 0.17	27.67 ± 0.20	4.46; p < 0.05

Примечание. t – критерий Стьюдента; p – уровень значимости. Полужирным шрифтом отмечены значения критерия Стьюдента для признаков, имеющих достоверные различия. N – число особей.

Меристические признаки

Число глоточных зубов и число жаберных тычинок в первой жаберной дуге у двухлеток кросса N×МР с разным чешуйным покровом представлены в табл. 6, число лучей в спинном и анальном плавниках представлено в табл. 7.

Число жаберных тычинок оказалось одинаковым у голых и разбросанных карпов, значения остальных исследованных меристических признаков были достоверно выше у разбросанных карпов.

ОБСУЖДЕНИЕ

В потомстве от скрещивания голых и разбросанных карпов (Nnss × nnss) изучены восемь признаков, по которым ранее был продемонстрирован плеiotропный эффект гена N [4]. В исследованном нами потомстве плеiotропный эффект нашел свое проявление только в меристических признаках (в трех из четырех изученных). По признакам, характеризующим физиологическую полноценность (скорость роста, жизнеспособность, число эритроцитов, кон-

центрация гемоглобина), плеiotропный эффект гена N не обнаружен (рис. 2). Плеiotропный эффект гена N также обнаружен при изучении 19 морфологических индексов (табл. 5) из которых семь достоверно различались у голых и разбросанных карпов.

В работе Л.И. Цветковой [12], которая была выполнена на материале этой же племенной группы карпов носителей гена N, содержащейся на селекционно-племенной базе ВНИИПРХ “Якоть”, плеiotропный эффект гена N по жизнеспособности и скорости роста был продемонстрирован, причем он усиливался при выращивании карпов в неблагоприятных условиях. Семь поколений спустя мы наблюдаем исчезновение плеiotропного эффекта. И его исчезновение не связано с улучшением условий выращивания, поскольку условия в наших опытах также были весьма неблагоприятными. На это указывают низкие рыболовные результаты: выживаемость сеголеток 16%, двухлеток – 30%, невысокая средняя масса (табл. 1 и 2).

Пока трудно судить, насколько стабильными распространенным окажется обнаруженное

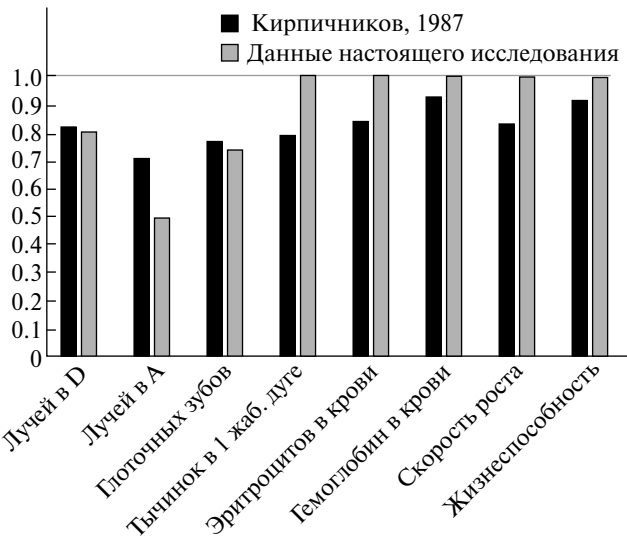


Рис. 2. Отношение величин различных признаков у голых карпов к соответствующим значениям у разбросанных карпов по литературным данным [4] и данным настоящей работы.

в настоящей работе исчезновение плейотропного эффекта гена *N*. Очевидно, что в ответ на действие вредных генов, которые по каким-либо причинам сохраняются в популяции, должны складываться аллельные комплексы, направленные на компенсацию негативного влияния. И если вредный ген обладает плейотропным эффектом, то его плейотропия должна также ослабляться или исчезать. Математическая модель эволюции плейотропии показала, что плейотропный эффект генов, влияющих на физиологическую полноценность организма, в ряду

поколений должен уменьшаться [22]. По данным М.А. Ахмедова [23], гибридная карликовость пшеницы обусловлена плейотропным влиянием двух генов. Многократный отбор в родительских линиях высокорослых растений привел к формированию константных линий без признаков гибридной карликовости и к исчезновению плейотропного эффекта.

В 2022 г. мы повторно получили и вырастили сеголеток карпа от скрещивания *Nnss* × *nnss*. И в этом случае скорость роста и выживаемость голых и разбросанных сеголеток оказались сходными.

Кросс *N* × *MP* обладает ценными свойствами для потребителей: 50 % особей не имеют чешуи, что удобно для кулинарии. Результаты выращивания рыб этого кросса показали, что основные рыбохозяйственные характеристики у рыб с разным чешуйным покровом практически одинаковы. Таким образом, в комбинации *Nnss* × *nnss* отсутствует негативное действие гена *N*, что открывает возможность использования голых карпов в аквакультуре.

Работа выполнена в рамках Государственного задания “Проведение прикладных научных исследований”. Исследования проводились при поддержке гранта № 075-15-2021-1084 Министерства науки и высшего образования Российской Федерации.

Авторы выражают благодарность А.В. Рекуратскому, сотрудникам лаборатории генетики

Таблица 6. Число глоточных зубов и тычинок в первой жаберной дуге у рыб из кросса *N* × *MP* с разным типом чешуйного покрова

Признак	Голый (<i>N</i> = 13) <i>M</i> ± <i>m</i>	Разбросанный (<i>N</i> = 14) <i>M</i> ± <i>m</i>	<i>U</i> ; <i>p</i>
Число глоточных зубов, шт.	6.84 ± 0.18	9.21 ± 0.18	2.0; <i>p</i> < 0.05
Число тычинок в первой жаберной дуге, шт.	20.69 ± 0.64	20.14 ± 0.49	70.5; <i>p</i> > 0.05

Примечание. *U* – критерий Манна–Уитни для выборок с ненормальным распределением; *p* – уровень значимости. Полужирным шрифтом отмечены значения *U*-критерия для признаков, имеющих достоверные различия. *N* – число особей.

Таблица 7. Количество ветвистых лучей в спинном и анальном плавниках у рыб из кросса *N* × *MP* с разным типом чешуйного покрова

Признак	Голый (<i>N</i> = 30) <i>M</i> ± <i>m</i>	Разбросанный (<i>N</i> = 30) <i>M</i> ± <i>m</i>	<i>t</i> ; <i>p</i>
Число лучей в спинном плавнике, шт.	14.36 ± 0.56	18.73 ± 0.3	6.83; <i>p</i> < 0.05
Число лучей в анальном плавнике, шт.	3.4 ± 0.18	5.7 ± 0.09	11.07; <i>p</i> < 0.05

Примечание. *t* – критерий Стьюдента; *p* – уровень значимости. Полужирным шрифтом отмечены значения *t*-критерия для признаков, имеющих достоверные различия. *N* – число особей.

и селекции рыб ВНИИПРХ за помощь в подготовке и проведении исследовательской работы, а также сотрудникам ОСПХ “Якот” за помощь в проведении рыбоводных работ.

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Кирпичников В.С. Балкашина Е.И. Материалы по генетике и селекции карпа. I сообщ. // Зоол. журн. 1935. № 1. С. 45–78.
2. Кирпичников В.С. Балкашина Е.И. Материалы по генетике и селекции карпа. II сообщ. // Биол. журн. 1936. № 2. С. 327–376.
3. Кирпичников В.С. Основные гены чешуи у карпа // Биол. журн. 1937. № 3. С. 601–632.
4. Кирпичников В.С. Генетика и селекция рыб. Л.: Наука, 1987. 520 с.
5. Головинская К.А. Плейотропия генов чешуи карпа // ДАН СССР. 1940. № 6. С. 533–536.
6. Кирпичников В.С., Головинская К.А., Михайлов Ф.Н. Важнейшие типы чешуйчатого покрова у карпа и их связь с хозяйственно-ценными признаками // Рыбное хоз-во. 1937. С. 51–59.
7. Головинская К.А. О линейной форме культурного карпа // ДАН СССР. 1946. № 7. С. 637–640.
8. Кирпичников В.С. Влияние условий выращивания на жизнеспособность, скорость роста и морфологию карпов различного генотипа // ДАН СССР. 1945. № 7. С. 521–525.
9. Casas L., Szüch R., Vij S. et al. Disappearing scales in carps: Revisiting Kirpichnikovs model on the genetics of scale pattern formation // PLoS One. 2013. V. 8. Is. 12. P. 1–11.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0083327>
10. Cserveni-Szüch R. Re-visiting the inheritance of scale pattern of common carp (*Cyprinus carpio* L.). Doc. of philosophy (PHD) thesis points. Univ. of Pannonia. Keszthely, Hungary, 2013. 21 p.
11. Andria-Mananjara D.E., Rasamoelina H., Vandeputte M. Comparison of rearing performances and intermuscular bone number in the mirror and nude genotypes of common carp (*Cyprinus carpio* L.) in controlled field test in Madagascar // Aquaculture Rep. 2016. № 3. P. 77–81.
<https://doi.org/10.1016/j.aqrep.2015.12.005>
12. Цветкова Л. И. Биологические особенности четырех основных форм карпа (чешуйчатых, разбросанных, линейных и голых), различающихся по генам чешуйного покрова: Автореф. дис. ...канд. биол. наук. М., 1979. 42 с.
13. Законнова Л.И., Никишкин И.В. К вопросу об исследовании механизмов снижения негативного плейотропного действия гена N при линейной селекции карпа *Cyprinus carpio* (L.). Постановка проблемы // Матер. Первой междунар. научно-практ. конф. “Рекультивация выработанного пространства: проблемы и перспективы”. Новосибирск: Изд-во Новосиб. филиала Западно-Сибирского НИИ вод. биорес. и аквакультуры, 2015. С. 39–44.
14. Инструкция по племенной работе с карпом в репродукторах и промышленных хозяйствах. М.: ВНИИПРХ, 1982. 39 с.
15. Лав Р.М. Химическая биология рыб. М.: Пищевая пром., 1976. С. 44–46.
16. Мусселиус В.А., Ванятинский В.Ф., Вихман А.А. Лабораторный практикум по болезням рыб. М.: Легкая и пищевая пром-ть, 1983. 296 с.
17. Методические указания по проведению гематологического обследования рыб. Министерство сельского хозяйства и продовольствия Российской Федерации. Департамент ветеринарии. № 13-4-2/1487 от 02 февраля 1999.
18. Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Пищевая пром-ть, 1966. 380 с.
19. Симонов В.М., Поддубная А.В. Способ оценки и сохранения морфометрических характеристик биологических объектов аквакультуры: Патент Российской Федерации. № 2437282 С2 МПК А 01К 61/00. (2006. 01). 2011.
20. Халафян А.А. Статистический анализ данных. М.: ООО “Бином-Пресс”, 2010. 528 с.
21. Халафян А.А. Statistica 6. Математическая статистика с элементами теории вероятностей. М.: ООО “Бином-Пресс”, 2011. 482 с.
22. Guillaume F., Otto S.P. Gene functional trade-offs and the evolution of pleiotropy // Genetics. 2012. V. 192. P. 1389–1409.
<https://doi.org/10.1534/genetics.112.143214>
23. Ахмедов М.А. К вопросу о природе гибридной карпиковости // Генетика. 2010. Т. 46. № 8. С. 1139–1142.
<https://doi.org/10.1134/S1022795410080156>

On the Disappearance of the Pleiotropic Effect of the *N* Gene of the Scale Cover in Carp (*Cyprinus carpio* L.)

E.V. Vinogradov¹, *, V.V. Karavaev¹, D.A. Balashov¹, V.N. Dement'ev¹,
V.M. Simonov¹, L.A. Shart¹, E.Yu. Zhurenkova¹

¹Branch for freshwater fisheries of the All-Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography, Moscow oblast, Rybnoe, 141821 Russia

*e-mail: vinogradus11@gmail.com

Previously, numerous studies have shown a broad pleiotropic effect of the dominant allele of the scaly cover gene *N*. Carriers of this allele are inferior to recessive *nn* homozygotes in terms of growth rate and viability, and also differ in a number of physiological and meristic traits. In the present work, a case of the absence of pleiotropy was found: when scaleless females (*ssNn*) and males with scattered scale cover (*ssnn*) were crossed, naked and scattered offspring did not differ in growth rate, viability, and hematological parameters. The pleiotropic effect of the *N* gene was preserved only in terms of meristic characters. The absence of a negative effect of the *N* gene on productivity traits opens up the possibility of using naked carps in aquaculture.

Keywords: common carp, scaleless, scattered, pleiotropy, *S* and *N* genes.