

## ОЦІНКА ГЕНЕТИЧНОЇ МІНЛИВОСТІ РІЗНОВІКОВИХ ГРУП БІЛОГО І СТРОКАТОГО ТОВСТОЛОБИКІВ ЗА БІОХІМІЧНИМ ПОЛІМОРФІЗМОМ

**І. М. СТЕЦЬЮК<sup>1</sup>, Н. О. БОРИСЕНКО<sup>2</sup>, Т. А. НАГОРНЮК<sup>2</sup>, А. Е. МАРИУЦА<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>Національний університет біоресурсів і природокористування України (Київ, Україна)

<sup>2</sup>Інститут рибного господарства НААН (Київ, Україна)

<https://orcid.org/0000-0001-8392-6527> – І. М. Стецюк

<https://orcid.org/0000-0001-5031-5682> – Н. О. Борисенко

<https://orcid.org/0000-0002-4679-2993> – Т. А. Нагорнюк

<https://orcid.org/0000-0001-5678-2260> – А. Е. Маріуца

[achtaan@ukr.net](mailto:achtaan@ukr.net)

Виконаний аналіз рівня генетичної мінливості різновікових груп білого і строкатого товстолобиків за поліморфізмом білкових і ферментних систем. Проведено відбір зразків крові у білого (*Hypophthalmichthys molitrix*) і строкатого (*Aristichthys nobilis*) товстолобиків у ТОВ «Санпоінт Україна» (сmt. Слобожанське Зміївського р-ну Харківської обл.). Використовували методи вертикального поліакриламідного і горизонтального крохмального електрофорезів. Статистичне опрацювання експериментальних даних виконували за використання програм “Biosys-1” і “MEGA-X”. У груп дворічок і трирічок білого і строкатого товстолобиків описано особливості розподілу частот алелів і генотиповий склад локусів Pralb, EST, MDH, ME, CA. Встановлено найвищий рівень середньої гетерозиготності 79,4% у дворічок білого товстолобика, що переважав очікувану середню гетерозиготність із значенням 49,4%. Дворічки строкатого товстолобика, порівняно з іншими групами, відрізнялись найнижчим рівнем середньої гетерозиготності 59,1%, проти теоретично розрахованого на рівні 45,5%. На основі значень генетичних відстаней побудовано дендрограму генетичних взаємовідношень різновікових груп товстолобиків. Сформовані кластери вказували на формування генетичної структури товстолобиків за видовою належністю.

**Ключові слова:** алелі, генотипи, локуси, гетерозиготність, білий товстолобик, строкатий товстолобик

## ASSESSMENT OF THE GENETIC VARIABILITY OF DIFFERENT AGE GROUPS OF SILVER AND BIGHEAD CARPS BY BIOCHEMICAL POLYMORPHISM

**I. Stetsiuk<sup>1</sup>, N. Borysenko<sup>2</sup>, T. Nahorniuk<sup>2</sup>, A. Mariutsa<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>National university of life and environmental sciences of Ukraine (Kyiv, Ukraine)

<sup>2</sup>Institute of Fisheries of NAAS (Kyiv, Ukraine)

The analysis of the level of genetic variability of different age groups of silver and bighead carp was carried out using polymorphism of protein and enzyme systems.

Blood samples were taken from silver (*Hypophthalmichthys molitrix*) and bighead (*Aristichthys nobilis*) carps of “Sunpoint Ukraine” LLC (Slobozhanske, Zmiiv district, Kharkiv region). The methods of vertical and horizontal starch electrophoresis were used. Statistical processing of experimental data was performed with the use of “Biosys-1” and “MEGA-X”. Peculiarities of allele frequency distribution and genotypic composition of Pralb, EST, MDH, ME, and CA loci were described in the groups of age-2 and age-3 silver and bighead carps. The highest level of average heterozygosity of 79.4% was found in age-2 silver carp, which prevailed over the expected average heterozygosity with a value of 49.4%. Age-2 bighead carp, in comparison with other groups, had the lowest level of average heterozygosity of 59.1% versus the theoretically calculated level of 45.5%. Based on the

values of genetic distances, a dendrogram of the genetic relationships of different age groups of silver carp was constructed. The formed clusters indicated the formation of the genetic structure of the silver and bighead carps by species.

**Keywords:** alleles, genotypes, loci, heterozygosity, silver carp, bighead carp

## **ОЦЕНКА ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ РАЗНОВОЗРАСТНЫХ ГРУПП БЕЛОГО И ПЕСТРОГО ТОЛСТОЛОБИКОВ ПО БИОХИМИЧЕСКОМУ ПОЛИМОРФИЗМУ**

**И. М. Стецюк<sup>1</sup>, Н. А. Борисенко<sup>2</sup>, Т. А. Нагорнюк<sup>2</sup>, А. Э. Мариуца<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>Национальный университет биоресурсов и природопользования Украины (Киев, Украина)

<sup>2</sup>Институт рыбного хозяйства НААН (Киев, Украина)

Выполнен анализ уровня генетической изменчивости разновозрастных групп белого и пестрого толстолобиков по полиморфизму белковых и ферментных систем. Проведен отбор образцов крови у белого (*Hypophthalmichthys molitrix*) и пестрого (*Aristichthys nobilis*) толстолобиков в ООО «Санпоинт Украина» (пгт. Слобожанское Змиевского р-на Харьковской обл.). Использовали методы вертикального полиакриламидного и горизонтального крахмального электрофорезов. Статистическую обработку экспериментальных данных выполняли с использованием программ “Biosys-1” и “MEGA-X”. В группах двухлеток и трехлеток белого и пестрого толстолобиков отмечены особенности распределения частот аллелей и генотипический состав локусов *Pralb*, *EST*, *MDH*, *ME*, *CA*. Установлен самый высокий уровень средней гетерозиготности 79,4% у двухлеток белого толстолобика, который превалировал над ожидаемой средней гетерозиготностью со значением 49,4%. Двухлетки пестрого толстолобика, по сравнению с другими группами, отличались самым низким уровнем средней гетерозиготности 59,1%, в отличие от теоретически рассчитанного на уровне 45,5%. На основании значений генетических расстояний построена дендрограмма генетических взаимоотношений разновозрастных групп толстолобиков. Сформированные кластеры указывали на формирование генетической структуры толстолобиков по видовой принадлежности.

**Ключевые слова:** аллели, генотипы, локусы, гетерозиготность, белый толстолобик, пестрый толстолобик

**Вступ.** В Україні одним з важливих об'єктів вирощування є коропові риби, зокрема білий та строкатий товстолобики, які займають чільне місце в екосистемі водойм. Вони мають високі репродуктивні властивості, швидко ростуть, не потребують значних кормових витрат, користуються великою популярністю завдяки своїм високим смаковим якостям та поживності, що і робить їх цінним об'єктом вирощування [1]. З огляду на погіршення екологічної ситуації важливого значення набуває застосування найбільш сучасних способів моніторингу генетичних процесів, які відбуваються в штучно відтворюваних популяціях та промислових стадах риб [2].

Зниження рівня біорізноманіття є однією з головних екологічних проблем сучасності. Тому наразі актуальною проблемою є питання забезпечення стійкості навколишнього природного середовища та збереження біорізноманіття. У розв'язанні завдань збереження біологічного і генетичного різноманіття питання адаптації до змін середовища, підвищення стійкості, продуктивності на індивідуальному та популяційному рівнях є одними з ключових [3, 4]. Негативний вплив абіотичних та біотичних чинників та інтенсивне використання рибних ресурсів, які є осередками біологічного різноманіття, призвели до значного зниження їх частки, порушення природного генезису, зміни породної і вікової структури. Це зумовлює необхідність проведення детальних комплексних досліджень сучасного стану рибних генетичних ресурсів та розробки заходів щодо вдосконалення методів і способів індивідуального та популяційного відбору на основі еколого-генетичних підходів [5–7].

На сучасному етапі науковцями багатьох країн розроблені основні шляхи вирішення екологічних проблем у ставовому риборівництві з метою мінімізації негативного впливу рибогосподарської діяльності [8]. Висловлюється також думка про необхідність збереження генетичного різноманіття корошових риб та забезпечення їх життєстійкості в ряду поколінь [6]. З використанням мікросателітних локусів запропонована схема для виявлення гібридних особин між строкатим і білим товстолобиками, вирощеними в аквакультури на території Білорусі. Даний підхід може бути використаний в якості експрес-тесту в селекційних і відтворювальних програмах для даних видів рослиноїдних риб [5]. Вивчено генетичне різноманіття та описано інформаційні ресурси по молекулярно-генетичному аналізу окремих видів риб, зокрема корошових [7].

Оцінку структури популяції та генетичного різноманіття для особин білого і строкатого товстолобиків з використанням мікросателітних локусів було проведено в роботах Gheyas et al. [9], Feng et al. [10]. Науковцями було досліджено генетичне різноманіття популяцій *H. molitrix*, що дало змогу оцінити і зберегти їх генетичні якості. Проведено аналіз ступеню генетичної мінливості і оцінку популяційної структури товстолобика з використанням 16 видоспецифічних мікросателітних локусів [11].

Також вивчалась генетична мінливість та дистанції між популяціями товстолобиків за допомогою ізоферментного аналізу [12]. В окремих дослідженнях зазначалось про тканиноспецифічну експресію білкових локусів [13]. Популяційно-генетичні дослідження товстолобиків з Китаю виявили значні біохімічні генетичні варіації в аллозимних локусах [14]. Досліджено генетичну мінливість за 23 ізоферментними локусами популяцій білого і строкатого товстолобиків та їх гібридів, що вказувало на можливість диференціації цих видів за алельними варіаціями в локусах [15].

Одним із методів збереження видів, порід, порідних груп є оцінка внутрішньопорідного генетичного різноманіття. У природних умовах адаптація певного виду тварин до умов існування відбувається на рівні популяцій, що формують цей вид. Генетична мінливість окремих популяцій забезпечує еволюційну стійкість усього виду і визначає такі найважливіші біологічні властивості представників виду, як чисельність, продуктивність, тривалість життя, стійкість до захворювань тощо [16].

Тому особливо актуальним та своєчасним є проведення моніторингових досліджень з контролю генетичної структури племінних стад товстолобика та отримання нових господарсько-цінних генотипів з упровадженням у повсякденну практику рибогосподарських досліджень новітніх досягнень молекулярної генетики, а також збереження генофонду та закріплення генетичного потенціалу чистопорідних масивів [17].

**Мета досліджень** – аналіз та оцінка генетичної мінливості різновікових груп білого і строкатого товстолобиків за поліморфізмом білкових і ферментних систем.

**Матеріали і методи досліджень.** Проводили відбір зразків крові дворічок і трирічок білого (*Hypophthalmichthys molitrix*) і строкатого (*Aristichthys nobilis*) товстолобиків у ТОВ «Сап-поінт Україна» (сmt. Слобожанське Зміївського р-ну Харківської обл.).

Кров відбирали прижиттєво з хвостової вени у пластикові пробірки з гепарином. Зразки центрифугували при 3 тис. об./хв. впродовж 10 хв. Фасували фракції крові в окремі пробірки і зберігали при -18°C.

У роботі використовували методи вертикального поліакриламідного та крохмального електрофорезів [2, 18] з власними модифікаціями з наступним гістохімічним фарбуванням гелевих пластин та їх генотипуванням [19].

Досліджували біохімічні системи – локуси преальбуміну (*Pralb*), естерази (*EST*, К.Ф. 3.1.1.1), малатдегідрогенази (*MDH*, К.Ф. 1.1.1.37), малік ензиму (*ME*, К.Ф. 1.1.1.40) і карбоангідази (*CA*, К.Ф. 4.2.1.1).

Статистичну обробку отриманих результатів аналізу за частотою алелів, генотиповим складом, очікуваною (*He*) і фактичною (*Ho*) гетерозиготністю виконували з використанням програми "Biosys-1" [20]. Кластерний аналіз проводили за допомогою комп'ютерної програми

“MEGA-X”. У якості міри генетичного різноманіття використовували генетичну відстань за М. Nei [21].

**Результати досліджень та їх обговорення.** Проведений аналіз особливостей генетичної структури груп дворічок і трирічок різних видів товстолюбиків за поліморфними локусами *Pralb*, *EST*, *MDH*, *ME*, *CA*.

Проаналізовано динаміку алейних частот досліджуваних локусів у різновікових груп білого та строкатого товстолюбиків (табл. 1).

**1. Розподіл алейних частот у різновікових груп товстолюбиків**

Локус, алелі	Білий товстолюбик		Строкатий товстолюбик	
	2-річка	3-річка	2-річка	3-річка
<i>Pralb</i> (n)	24	25	24	31
A	0,417	0,580	0,812	0,726
B	0,583	0,420	0,188	0,274
<i>Est</i> (n)	24	25	24	31
F	0,521	0,620	0,562	0,565
S	0,479	0,380	0,438	0,435
<i>Ca</i> (n)	29	29	29	28
F	0,552	0,534	0,517	0,536
S	0,448	0,466	0,483	0,464
<i>Mdh</i> (n)	29	29	29	28
F	0,534	0,500	0,448	0,571
S	0,466	0,500	0,552	0,429
<i>Me</i> (n)	29	29	29	28
F	0,569	0,552	0,414	0,464
S	0,431	0,448	0,586	0,536

За дослідженими локусами білкових і ферментних систем виявлено по два алейні варіанти – швидко- і повільномігруючі (рис. 1). У трирічок білого товстолюбика відмічалась значна перевага швидкомігруючого алелю *F* за локусом *EST* ( $Est F = 0,620$ ).

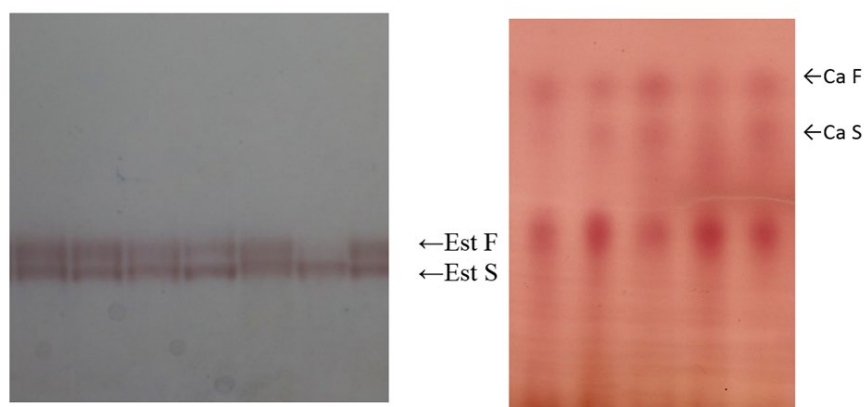


Рис. 1. Електрофоретичний спектр естерази (EST) та карбоангідрази (CA) у товстолюбиків

У груп строкатого товстолюбика спостерігалось значне переважання частоти швидкомігруючого алейного варіанту *Pralb A* порівняно з повільномігруючим *Pralb B* (*Pralb A* = 0,812 у дворічок і 0,726 у трирічок). За іншими локусами (*MDH*, *ME*, *CA*) помітних відмінностей розподілу частот алейних варіантів у різних груп товстолюбиків не виявлено (табл. 1).

В таблиці 2 подано дані розподілу фактичних і очікуваних гетерозиготних генотипів у

різновікових груп товстолобиків. Встановлено, що неврівноважений стан генетичної структури через надлишок гетерозиготних особин присутній у дворічок білого товстолобика за всіма дослідженими локусами ( $P \leq 0,001 - \leq 0,05$ ). У дворічок строкатого товстолобика значний надлишок гетерозигот відмічався за локусами *ME* ( $P \leq 0,01$ ) і *CA* ( $P \leq 0,001$ ).

Для груп трирічок білого товстолобика характерний надлишок гетерозигот за локусами *MDH* ( $P \leq 0,05$ ) і *ME* ( $P \leq 0,01$ ), а у трирічок строкатого – за локусами *CA* ( $P \leq 0,01$ ), *MDH* ( $P \leq 0,05$ ) і *ME* ( $P \leq 0,05$ ) (табл. 2). Проведений аналіз свідчить про значне переважання гетерозиготних особин товстолобиків за всіма дослідженими локусами у групі дворічок білого товстолобика та їх генетичну неврівноваженість.

## 2. Розподіл фактичних і очікуваних генотипів за локусами у різновікових груп товстолобиків

Локус	Генотипи	Дворічки				Трирічки			
		$G_o$	$G_e$	$\chi^2$	P	$G_o$	$G_e$	$\chi^2$	P
Білий товстолобик									
<i>Pralb</i>	AA	0	4,043	11,561	$\leq 0,001$	6	8,286	3,531	$> 0,05$
	AB	20	11,915			17	12,429		
	BB	4	8,043			2	4,286		
<i>Est</i>	FF	3	6,383	7,661	$\leq 0,01$	8	9,490	1,608	$> 0,05$
	FS	19	12,234			15	12,020		
	SS	2	5,383			2	3,490		
<i>Ca</i>	FF	4	8,702	12,476	$\leq 0,001$	6	8,158	2,595	$> 0,05$
	FS	24	14,596			19	14,684		
	SS	1	5,702			4	6,158		
<i>Mdh</i>	FF	4	8,158	9,636	$\leq 0,01$	4	7,123	5,382	$\leq 0,05$
	FS	23	14,684			21	14,754		
	SS	2	6,158			4	7,123		
<i>Me</i>	FF	6	9,263	6,115	$\leq 0,05$	5	8,702	7,733	$\leq 0,01$
	FS	21	14,474			22	14,596		
	SS	2	5,263			2	5,702		
Строкатий товстолобик									
<i>Pralb</i>	AA	17	15,766	2,900	$> 0,05$	14	16,230	4,121	$> 0,05$
	AB	5	7,468			17	12,541		
	BB	2	0,766			0	2,230		
<i>Est</i>	FF	7	7,468	0,151	$> 0,05$	9	9,754	0,304	$> 0,05$
	FS	13	12,064			17	15,492		
	SS	4	4,468			5	5,754		
<i>Ca</i>	FF	3	7,632	11,868	$\leq 0,001$	4	7,909	8,828	$\leq 0,01$
	FS	24	14,737			22	14,182		
	SS	2	6,632			2	5,909		
<i>Mdh</i>	FF	4	5,702	1,634	$> 0,05$	6	9,018	5,435	$\leq 0,05$
	FS	18	14,596			20	13,964		
	SS	7	8,702			2	5,018		
<i>Me</i>	FF	1	4,842	8,673	$\leq 0,01$	3	5,909	4,889	$\leq 0,05$
	FS	22	14,316			20	14,182		
	SS	6	9,842			5	7,909		

**Примітка:**  $G_o$  – фактичні генотипи;  $G_e$  – очікувані генотипи

Формування племінних стад товстолобиків потребує контролю рівня генетичної мінливості різновікових груп товстолобиків для моніторингу змін генетичної структури. Гетерогенність є однією з найважливіших характеристик популяцій. У товстолобиків проведений аналіз рівня гетерозиготності та показано відмінності між фактичною і очікуваною гетерозиготністю. У дворічок білого товстолобика фактичний рівень гетерозиготності  $H_o$ , який знаходився у межах від 72,4% за локусом *ME* до 83,3% за локусом *Pralb*, був найвищим і значно переважав очікуваний рівень гетерозиготності ( $H_e = 48,6-49,9\%$ ).

У дворічок строкатого товстолобика відмічається низький рівень гетерозиготності

(20,8% проти очікуваного 30,5%) за локусом *Pralb*. У дворічок і трирічок строкатого товстолобика виявлено найвищий рівень гетерозиготності за локусом *Ca* на рівні 82,8 і 78,6%, відповідно, порівняно з очікуваним у 49,9 і 49,7% (табл. 3).

Рівень середньої гетерозиготності був найвищим  $H_o = 79,4\%$  і переважав очікуваний  $H_e = 49,4\%$  у дворічок білого товстолобика, що свідчить про їх високу генетичну мінливість. Група дворічок строкатого товстолобика мала найнижчий рівень середньої гетерозиготності, який становив 59,1% проти теоретично розрахованого 45,5%.

### 3. Рівень гетерозиготності за локусами у товстолобиків

Локуси	Рівень гетерозиготності			
	дворічки		трирічки	
	$H_o$	$H_e$	$H_o$	$H_e$
Білий товстолобик				
<i>Pralb</i>	0,833	0,486	0,680	0,487
<i>Est</i>	0,792	0,499	0,600	0,471
<i>Ca</i>	0,828	0,495	0,655	0,498
<i>Mdh</i>	0,793	0,498	0,724	0,500
<i>Me</i>	0,724	0,490	0,759	0,495
$H_{\text{середнє}}$	0,794	0,494	0,684	0,490
Строкатий товстолобик				
<i>Pralb</i>	0,208	0,305	0,548	0,398
<i>Est</i>	0,542	0,492	0,548	0,492
<i>Ca</i>	0,828	0,499	0,786	0,497
<i>Mdh</i>	0,621	0,495	0,714	0,490
<i>Me</i>	0,759	0,485	0,714	0,497
$H_{\text{середнє}}$	0,591	0,455	0,662	0,475

$H_o$  – фактичний рівень гетерозиготності,  $H_e$  – очікуваний рівень гетерозиготності

На основі генетичних відстаней побудовано UPGMA-дендрограму генетичних взаємовідношень різновікових груп товстолобиків. Кластерний аналіз підтвердив чітке розмежування та вплив видових особливостей досліджених груп товстолобиків на формування їх генетичної структури (рис. 2).

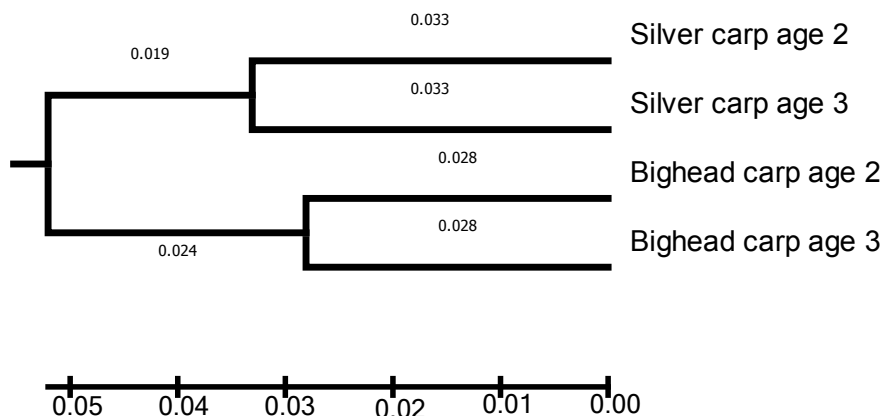


Рис. 2. UPGMA-дендрограма генетичних взаємовідношень різновікових груп товстолобиків

**Висновки.** Проведений аналіз генетичної структури білого і строкатого товстолобиків за білковими і ферментними системами – локусами *Pralb*, *EST*, *MDH*, *ME*, *CA*. У різновікових груп товстолобиків описано особливості розподілу алельних частот і генотипових варіантів локусів. З усіх досліджених локусів у більшості груп товстолобиків лише за локусами *Pralb* і *Est* спостерігалась рівновага за кількістю фактичних і очікуваних генотипових варіантів. Проаналізовано фактичний і очікуваний рівні гетерозиготності за локусами у дво- і трирічок білого і строкатого товстолобиків. Визначений рівень середньої гетерозиготності показав високу генетичну мінливість групи дворічок білого товстолобика, що вказує на необхідність

стабілізації їх генетичної структури. Дендрограма генетичних взаємовідношень, побудова на основі аналізу генетичних відстаней різновікових груп, вказувала на формування генетичної структури товстолобиків за видовою належністю.

Таким чином, використання поліморфізму біохімічних систем дасть можливість проводити диференціацію стад різних видів товстолобиків та в комплексі з іншими молекулярно-генетичними маркерами розробляти їх генетичний паспорт.

## БІБЛІОГРАФІЯ

1. Грициняк І. І., Гринжевський М. В., Третяк О. М., Ківа М. С., Мрук А. І. Фермерське рибицтво : монографія. Київ : Герб, 2008. 560 с.
2. Тарасюк С. І., Грициняк І. І. Молекулярно-генетичні дослідження в рибицтві : монографія. Київ : Аграрна наука, 2013. 310 с.
3. Гуменний В. Д., Шаловило С. Г., Кирилів Я. І. Проблема збереження і удосконалення генофонду локальних, аборигенних порід сільськогосподарських тварин і її значення для теорії і практики селекції відповідно до вимог СОТ. *Науковий вісник Львівського національного університету ветеринарної медицини та біотехнології імені С. З. Гжицького*. 2013. Т. 15, № 1 (55), ч. 2. С. 61–80.
4. Столповский Ю. А., Захаров-Гезехус И. А. Проблема сохранения генофондов domesticированных животных. *Вавилонский журнал генетики и селекции*. 2017. 21 (4). С. 477–486. DOI: <https://doi.org/10.18699/VJ17.266>
5. Носова А. Ю., Кипень В. Н., Царь А. И., Лемеш В. А. Дифференциация гибридного потомства белого (*Hypophthalmichthys molitrix* Val.) и пестрого (*H. nobilis* Rich.) толстолобиков на основании полиморфизма микросателлитных локусов. *Генетика*. 2020. Т. 56 (3). С. 313–320. DOI: <https://doi.org/10.31857/S0016675820030121>
6. Ren W., Hu L., Guo L., Zhang J., Tang L., Zhang E., Zhang J., Luo Sh., Tang J., and Chen X. Preservation of the genetic diversity of a local common carp in the agricultural heritage rice-fish system. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2018. V. 115 (3). P. 546–554. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.1709582115>
7. Дромашко С. Е., Слуквин А. М., Конева О. Ю., Ровба Е. А., Сасинович М. А., Шевцова С. Н. Молекулярно-генетическое тестирование пресноводных видов и пород животных (рыбы, раки, моллюски). *Фактори експериментальної еволюції організмів*. 2018. Т. 22. С. 126–131.
8. Агеец В. Ю. Экологические проблемы рыбоводства в Республике Беларусь и пути их решения. *Весті Нацыянальнай акадэміі навук Беларусі*. Серія аграрных наук. 2015. № 2. С. 95–101.
9. Gheyas A. A., Cairney M., Gilmour A. E., Sattar M. A., Das T. K., McAndrew B. J., Penman D. J., Taggart J. B. Characterization of microsatellite loci in silver carp (*Hypophthalmichthys molitrix*), and cross-amplification in other cyprinid species. *Mol. ecol. notes*. 2006. V. 6. № 3. P. 656–659. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2006.01288.x>
10. Feng X., Yu X., Fu B., He S., Tong J. Development of 159 transcript-associated microsatellite markers in silver carp (*Hypophthalmichthys molitrix*). *Conservation Genetics Resources*. 2014. V. 6. № 1. P. 111–113. DOI: <https://doi.org/10.1007/s12686-013-0017-3>
11. Nazish N., Abbas K., Abdullah S., Zia M. A. Microsatellite diversity and population structure of *Hypophthalmichthys molitrix* in hatchery populations of Punjab. *Turkish J. fisheries and aquatic sci.* 2018. V. 18. P. 1113–1122. DOI: [https://doi.org/10.4194/1303-2712-v18\\_9\\_10](https://doi.org/10.4194/1303-2712-v18_9_10)
12. Zhao J., & Li S. Isozyme analysis of population divergence of silver carp, bighead carp, grass carp and black carp in the middle and lower stream of Changjiang River. *Journal of fisheries of China*. 1996. V. 20. P. 104–110.
13. Wu L., & Wang Z. Study on the developmental genetics of isozymes in bighead carp (*Aristichthys nobilis*). *Acta hydrobiologica sinica*. 1992. V. 16. P. 8–17.

14. Li S. F. Biochemical genetic structures and variations in natural populations of silver carp, bighead and grass carp in Changjiang River. *Zhujiang river and heilongjiang river journal of fisheries of China*. 1986. V. 10. P. 351–372.
15. Randall E. Brummett, R. O. Smitherman, Rex A. Dunham. Isozyme expression in bighead carp, silver carp and their reciprocal hybrids. *Aquaculture*. 1988. V. 70 (1–2). P. 21–28.
16. Алтухов Ю. П. Генетические процессы в популяциях. Москва : Академкнига, 2003. 431 с.
17. Nagorniuk T., Hrytsyniak I., Borysenko N. The genetic structure of different age group of silver and bighead carps from fish farm Limanske. *Рибогосподарська наука України*. 2015. № 2. С. 51–60.
18. Davis B. J. Disc electrophoresis. II. Method and application to human serum proteins. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 1964. V. 121. P. 404–408.
19. Корочкин Л. И., Серов О. Л., Пудовник А. И., Аронштам А. А., Полякова Е. В., Малецкий С. И., Боркин Л. В. Генетика изоферментов. Москва : Наука, 1977. 275 с.
20. Swofford D. L., Selander R. B. Biosys-1: A Fortran program for the comprehensive analysis of electrophoretic data in population genetics and systematics. *J. Heredity*. 1981. V. 72. P. 281–283.
21. Kumar S., Stecher G., Li M., Knyaz C., and Tamura K. MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across computing platforms. *Molecular biology and evolution*. 2018. V. 35. P. 1547–1549.

## REFERENCES

1. Hrytsynyak, I. I., M. V. Hrynzhevs'kyu, O. M. Tretyak, M. S. Kiva, and A. I. Mruk. 2008. *Fermers'ke rybnytstvo : monohrafiya – Fish farming : a monograph*. Kyiv : Herb, 560 (in Ukrainian).
2. Tarasyuk, S. I., and I. I. Hrytsynyak. 2013. *Molekulyarno-henetychni doslidzhennya v rybnytstvi : monohrafiya – Molecular genetic research in fish farming: a monograph*. Kyiv : Ahrarna nauka, 310 (in Ukrainian).
3. Humennyi, V. D., S. H. Shalovylo, and Ya. I. Kyryliv. 2013. Problema zberezhennya i udoskonalennya henofondu lokal'nykh, aboryhennykh porid sil'skohospodars'kykh tvaryn i yiyi znachennya dlya teorii i praktyky selektsiyi vidpovidno do vymoh SOT – The problem of preservation and improvement of the gene pool of local, aboriginal breeds of farm animals and its significance for the theory and practice of selection in accordance with WTO requirements. *Naukovyy visnyk LNUVMBT imeni S. Z. Hzhys't'koho – Scientific bulletin of Lviv national university of veterinary medicine and biotechnologies*. 15(55):61–80 (in Ukrainian).
4. Stolpovskiy, Yu. A., and I. A. Zakharov-Gezekhus. 2017. Problema sokhraneniya genofondov domestitsirovannykh zhivotnykh – The problem of preserving the gene pools of domesticated animals. *Vavilovskiy zhurnal genetiki i selektsii – Vavilov journal of genetics and breeding*. 21(4):477–486. DOI: <https://doi.org/10.18699/VJ17.266> (in Russian).
5. Nosova, A. Yu., V. N. Kipen', A. I. Tsar', and V. A. Lemesh. 2020. Differentsiatsiya gibridnogo potomstva belogo (*Hypophthalmichthys molitrix* Val.) i pestrogo (*H. nobilis* Rich.) tolstolobikov na osnovanii polimorfizma mikrosatellitnykh lokusov – Differentiation of hybrid offspring of white (*Hypophthalmichthys molitrix* Val.) And variegated (*H. nobilis* Rich.) Silver carp on the basis of microsatellite loci polymorphism. *Genetika – Genetics*. 56(3):313–320. DOI: <https://doi.org/10.31857/S0016675820030121> (in Russian).
6. Ren, W., L. Hu, L. Guo, J. Zhang, L. Tang, E. Zhang, J. Zhang, Sh. Luo, J. Tang, and X. Chen. 2018. Preservation of the genetic diversity of a local common carp in the agricultural heritage rice-fish system. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 115(3):546–554. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.1709582115> (in English).
7. Dromashko, S. E., A. M. Slukvin, O. Yu. Koneva, E. A. Rovba, M. A. Sasinovich, and S. N. Shevtsova. 2018. Molekulyarno-geneticheskoe testirovanie presnovodnykh vidov i porod zhivotnykh (ryby, raki, mollyuski) – Molecular genetic testing of freshwater species and animal



breeds (fish, crayfish, molluscs). *Faktori eksperimental'noi evolyutsii organizmiv – Factors of experimental evolution of organisms*. 22:126–131 (in Russian).

8. Ageets, V. Yu. 2015. Ekologicheskie problemy rybovodstva v Respublike Belarus' i puti ikh resheniya – Ecological problems of fish farming in the Republic of Belarus and ways to solve them. *Vestsi Natsyyanal'nay akademii navuk Belarusi. Seriya agrarnykh navuk – Bulletin of the National academy of sciences of Belarus. A series of agricultural sciences*. 2:95–101 (in Russian).

9. Gheyas, A. A., M. Cairney, A. E. Gilmour, M. A. Sattar, T. K. Das, B. J. Mcandrew, D. J. Penman, and J. B. Taggart. 2006. Characterization of microsatellite loci in silver carp (*Hypophthalmichthys molitrix*), and cross-amplification in other cyprinid species. *Mol. ecol. notes*. 6(3):656–659. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2006.01288.x> (in English).

10. Feng, X., X. Yu, B. Fu, S. He, and J. Tong. 2014. Development of 159 transcript-associated microsatellite markers in silver carp (*Hypophthalmichthys molitrix*). *Conservation genetics resources*. 6(1):111–113. DOI: <https://doi.org/10.1007/s12686-013-0017-3> (in English).

11. Nazish, N., K. Abbas, S. Abdullah, and M. A. Zia. 2018. Microsatellite diversity and population structure of *Hypophthalmichthys molitrix* in hatchery populations of Punjab. *Turkish J. fisheries and Aquatic Sci.* 18:1113–1122. DOI: [https://doi.org/10.4194/1303-2712-v18\\_9\\_10](https://doi.org/10.4194/1303-2712-v18_9_10) (in English).

12. Zhao, J., and S. Li. 1996. Isozyme analysis of population divergence of silver carp, bighead carp, grass carp and black carp in the middle and lower stream of Changjiang River. *Journal of fisheries of China*. 20:104–110 (in English).

13. Wu, L., and Z. Wang. 1992. Study on the developmental genetics of isozymes in bighead carp (*Aristichthys nobilis*). *Acta hydrobiologica sinica*. 16:8–17 (in English).

14. Li, S. F. 1986. Biochemical genetic structures and variations in natural populations of silver carp, bighead and grass carp in Changjiang River. *Zhujiang river and heilongjiang river journal of fisheries of China*. 10:351–372 (in English).

15. Randall, E. Brummett, R. O. Smitherman, and Rex A. Dunham. 1988. Isozyme expression in bighead carp, silver carp and their reciprocal hybrids. *Aquaculture*. 70(1–2):21–28 (in English).

16. Altukhov, Yu. P. 2003. *Geneticheskie protsessy v populyatsiyakh – Genetic processes in populations*. Moskva, Akademkniga, 431 (in Russian).

17. Nagorniuk, T., I. Hrytsyniak, and N. Borysenko. 2015. The genetic structure of different age group of silver and bighead carps from fish farm Limanske. *Rybohospodars'ka nauka Ukrayiny – Fisheries science of Ukraine*. 2:51–60 (in English).

18. Davis, B. J. 1964. Disc electrophoresis. II. Method and application to human serum proteins. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 121:404–408 (in English).

19. Korochkin, L. I., O. L. Serov, A. I. Pudovnik, A. A. Aronshtam, E. V. Polyakova, S. I. Maletskiy, and L. V. Borkin. 1977. *Genetika izofermentov – Genetics isoenzymes*. Moskva, Nauka, 275 (in Russian).

20. Swofford, D. L., and R. B. Selander. 1981. Biosys-1: A Fortran program for the comprehensive analysis of electrophoretic data in population genetics and systematics. *J. Heredity*. 72:281–283 (in English).

21. Kumar, S., G. Stecher, M. Li, C. Knyaz, and K. Tamura. 2018. MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across computing platforms. *Molecular biology and evolution*. 35:1547–1549 (in English).

---

Одержано редколегією 29.03.2021 р.

Прийнято до друку 26.04.2021 р.