

ГЕНЕТИЧНА ХАРАКТЕРИСТИКА ПЛЕМІННИХ СТАД ВЕСЛОНОСА (*POLYODON SPATHULA* (WALBAUM, 1792))

Т. А. НАГОРНЮК, Ю. М. ГЛУШКО, О. М. ТРЕТЯК

Інститут рибного господарства НААН (Київ, Україна)

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

<https://orcid.org/0000-0002-1479-2948> – Ю. М. Глушко

<https://orcid.org/0000-0001-9605-9768> – О. М. Третяк

achtaan@ukr.net

Значне переважання швидкомігруючих алелів *Ca F* (0,717) у веслоноса з «Гірського Тікича» та *Mdh F* (0,724) у веслоноса з «Нивки» відрізняло обидві групи між собою. Відмічався надлишок гетерозигот за локусом *MDH* ($P < 0,05$) у веслоноса з «Гірського Тікича» та за локусами *EST* і *CA* ($P < 0,05$) у групі з «Нивки». Значення фактичного рівня середньої гетерозиготності у риб були врівноваженими з очікуваними та становили 51,7% у групі з «Нивки» і 58% у групі з «Гірського Тікича». Середні значення коефіцієнту інбридингу (*Fis*) у групі з «Нивки» (23,5%) та групі з «Гірського Тікича» (29,2%) свідчили про відсутність інбридингу у стадах. Проведений аналіз рівня мінливості вказував на подібність і однорідність генетичних характеристик обох груп веслоноса, що свідчить про можливе спільне походження груп риб.

Порівняльний аналіз одновікових груп веслоноса, відібраних в один і той же період в господарствах ДПЦГ «Нивка» Київської обл. та РГ «Гірський Тікич» Черкаської обл. показав, що обидві групи веслоноса характеризувалися різним, проте не високим рівнем клітин з мікроядрами. Статистично вірогідні відмінності зафіксовано за частотою ЕМЯ ($P < 0,005$). Проте середні значення даного показника свідчать про нормальний клітинний гомеостаз та сприятливі умови існування.

Ключові слова: веслоніс, генетична структура, локус, алелі, генотип, гетерозиготність, цитогенетичні показники, мікроядерний тест

GENETIC CHARACTERISTICS OF PADDLEFISH (*POLYODON SPATHULA* (WALBAUM, 1792)) BROOD STOCKS

T. Nahorniuk, Yu. Glushko, O. Tretiak

Institute of Fisheries of NAAS (Kyiv, Ukraine)

*A significant predominance of fast-migrating alleles *Ca F* (0.717) in the paddlefish from "Girsky Tikich" and *Mdh F* (0.724) in the paddlefish from "Nyvka" distinguished both groups from each other. There was an excess of heterozygotes at the *MDH* locus ($P < 0.05$) in the paddlefish from "Girsky Tikich" and at the *EST* and *CA* loci ($P < 0.05$) in the group from "Nyvka". The values of the observed level of average heterozygosity in fish were balanced with the expected and were 51.7% in the group from "Nyvka" and 58% in the group from "Girsky Tikich". The average values of the inbreeding coefficient (*Fis*) in the group from "Nyvka" (23.5%) and the group from "Girsky Tikich" (29.2%) indicated about the absence of inbreeding in the herds. Performed analysis of the level of variability indicated the similarity and homogeneity of the genetic characteristics of both groups of paddlefish, which indicates about possible common origin of fish groups.*

Comparative analysis of the same-age groups of paddlefish caught in same period in the farms "Nyvka" of the Kyiv region and "Girskiy Tikich" of the Cherkasy region showed that both groups of paddlefish were characterized by different, but not high levels of cells with micronuclei. Statistically significant differences were determined by the frequency of EMN ($P < 0.005$). However,

er, the middle values of this indicator indicates about normal cellular homeostasis and favorable living conditions.

Keywords: paddlefish, genetic structure, locus, alleles, genotype, heterozygosis, cytogenetic indicator, micronucleus test

Вступ. Одним з найперспективніших серед нових об'єктів риборозведення у ставковій аквакультурі України є завезений в країни Східної і Центральної Європи північноамериканський представник осетроподібних риб – веслонос (*Polyodon spathula* (Walbaum)) [1].

У природних умовах адаптація певного виду риб до умов навколишнього середовища 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 [2].

Для відтворення і збереження генофонду українських популяцій веслоноса важливим є дослідження його генетичної структури, розпочаті раніше [3].

Особливої актуальності в аквакультурі та рибництві набувають дослідження генетичних структур різних видів риб, в тому числі й веслоноса, з використанням методів сучасної молекулярної генетики та цитогенетики [4, 5].

У веслоноса різними дослідниками використовувались молекулярні та цитогенетичні маркери для комплексного вивчення їх популяційної структури. Зокрема, попередні дослідження окремих авторів, присвячені білковому поліморфізму та маркерам мітохондріальної ДНК, продемонстрували відносно низький рівень генетичної мінливості у географічно віддалених популяцій веслоноса, які розводяться в США. Більшість досліджених локусів ферментів (33 з 35) були мономорфними, за винятком повільномігруючого алелю локусу креатинкінази (Ск-В з частотою від 0,50 до 0,77) і швидкомігруючого алелю фосфоглюкомутази (Pgm-1 з частотою від 0,50 до 0,60). Дослідники зазначали, що така подібність розподілу алельних варіантів у особин веслоноса різних популяцій свідчить про їх генетичну однорідність та потребує подальшого вивчення [6, 7].

Також досить показовими методами досліджень особливостей гомеостазу організму риб та визначення рівня адаптивності певних об'єктів культивування до специфічних умов навколишнього середовища є оцінка стабільності їх генетичного апарату, зокрема виявлення цитогенетичних показників. Як показники генотоксичних ефектів, що характеризують стан хромосомного апарату риб, використовують, зокрема, мікроядерний тест в еритроцитах і лімфоцитах, а також аналіз частоти апоптозів соматичних клітин.

На сьогоднішній день мікроядерний тест на рибках є одним із найбільш оптимальних методів оцінки генотоксичності водного середовища в польових та лабораторних умовах [8].

Дослідники стверджують, що його можна застосувати як до прісноводних так і морських риб, оскільки їх зяберні та гемопоетичні клітини дуже чутливі до агентів, що індукують формування мікроядер [9]. Згідно з результатами досліджень Ферга, мікроядра сформовані в клітинах риб та інших водних організмах слугують індексом різних типів пошкоджень, а підрахунок мікроядер набагато швидший і технічно менш складний, порівняно з підрахунком хромосомних аберацій та геномних мутацій на метафазних пластинках [5, 10, 11]. Саме тому для генетичного контролю представників прісноводної аквакультури України необхідний цитогенетичний аналіз.

Останніми роками в Україні напрямок генетичних наукових досліджень широко застосовується для аналізу рівня та характеристик генетичної мінливості представників прісноводної аквакультури. Даний напрямок досліджень активно продовжується на племінних стадах веслоноса різних рибогосподарств [12].

Формування якісних ремонтно-маточних стад потребує оцінки наявного в Україні племінного матеріалу веслоноса, зокрема шляхом вивчення генетичної структури локальних стад інтродуцента [13]. Питання аналізу генетичних характеристик веслоноса, який розво-

диться в Україні, розкриті і вивчені недостатньо. Відомо, що чинники зовнішнього середовища безпосередньо та опосередковано впливають на геном риб, проте яким рівнем соматичного та генеративного мутагенезу характеризуються племінні стада веслоноса в Україні невідомо, тому важливим є вивчення рівня мінливості популяцій та контролю за збереженням їх генетичного різноманіття.

Для раціонального використання та підвищення ефективності селекційного процесу, покращення племінного матеріалу ремонтно-маточних стад, а також збереження українських популяцій веслоноса, репродукцією яких займаються в різних господарствах, постає необхідність аналізу та вивчення механізмів формування їх генетичної структури за молекулярно-генетичними та цитогенетичними маркерами та прогнозу рівня їх генетичної мінливості.

З огляду на недостатність даних відносно формування генетичної структури племінних стад веслоноса **метою роботи** було проведення аналізу генетичної мінливості за комплексом генетичних маркерів у груп, що відтворюються в різних еколого-географічних регіонах.

Матеріали та методи досліджень. Проведено відбір зразків крові у веслоноса ($n = 29$), який вирощується у ДП ДГ «Нивка» Київської обл. і групи веслоноса ($n = 30$) з рибгоспу «Гірський Тікич» Черкаської області. Кров відбирали у пластикові пробірки типу «Erpendorf» з послідувочою консервацією гепарином в розрахунку 25 МО на 1 мл крові. Центрифугували при 3 тис. обертів 10 хв. і відбирали плазму в окремі пробірки. Для зберігання зразки плазми та еритроцитів заморожували при -18°C .

Виконаний аналіз розподілу алельних і генотипових частот за локусами, що кодують білки і ферменти крові – альбуміну (ALB), малатдегідрогенази (MDH, К.Ф.1.1.1.37), малік-ензиму (ME, К.Ф.1.1.1.40), естерази (EST, К.Ф.3.1.1.1) та карбоангідрази (CA, К.Ф. 4.2.1.1.) [14]. Дослідження проводили з використанням методів вертикального поліакриламідного та горизонтального крохмального електрофорезів з наступним гістохімічним фарбуванням та генотипуванням за алельними варіантами досліджуваних локусів [15–17].

Цитогенетичний аналіз виконували у мазках периферійної крові веслоноса. У господарстві в польових умовах у кожній особини з хвостової вени стерильним шприцом відбирали краплину периферійної крові, розводили фізіологічним розчином (1:1) і готували мазки методом роздавленої краплі. Фіксували препарати метиловим спиртом і фарбували за методом Романовського стандартним розчином Гімза. Мазки витримували 30–40 хв. у барвнику, промивали їх водопровідною водою, висушували на повітрі [18]. Аналізували клітини з використанням бінокулярного мікроскопа "Primo Star Zeiss" зі збільшенням 100×10 . На препаратах підраховували частоту еритроцитів з мікроядрами (ЕМЯ) не менше ніж у 3000 клітин, одноподібних лімфоцитів з мікроядрами (ЛМЯ), двоядерних лімфоцитів (ДЛ) та апоптозів (АП) не менше ніж у тисячі клітин [19]. Статистичну вірогідність відмінностей цитогенетичних показників риб оцінювали за критерієм Ст'юдента (t_s) [20].

Основні генетичні параметри (підрахунок частот алельних і генотипових варіантів, характеристика рівня генетичної мінливості, відхилення генотипових частот від стану рівноваги) та достовірність результатів оброблено методами математичної статистики та біометрії у відповідності до методик [20, 21] за допомогою програми «Biosys-1» [22].

Результати досліджень. Виконаний аналіз особливостей генетичної структури груп веслоноса за локусами біохімічних систем крові. Слід відмітити, що міжгрупові відмінності за розподілом алельних частот виявлялись за локусами CA, ME, MDH, а за локусами ALB та EST групи веслоноса були подібними. Якщо розглядати відмінності по кожному локусу за розподілом частот швидко- і повільномігруючих алелів, то за локусом MDH у групі веслоноса з «Нивки» спостерігалась значна частота алелю Mdh F, яка становила 0,724 (рис. 1).

У веслоноса з господарства «Гірський Тікич» швидкомігруючий алельний варіант за локусом малік-ензиму Me F переважав з частотою 0,6, порівняно з повільномігруючим Me S.

У груп веслоноса за локусом естерази не відмічалось значних відмінностей за частотою обох виявлених алелів Est F і Est S. Локус ALB помітно відрізнявся від інших систем значною перевагою частоти швидкомігруючого алелю Alb A, порівняно з повільномігруючим

Alb B, з частотою 0,897 і 0,767 у особин веслоноса з «Нивки» і «Гірського Тікича» відповідно.

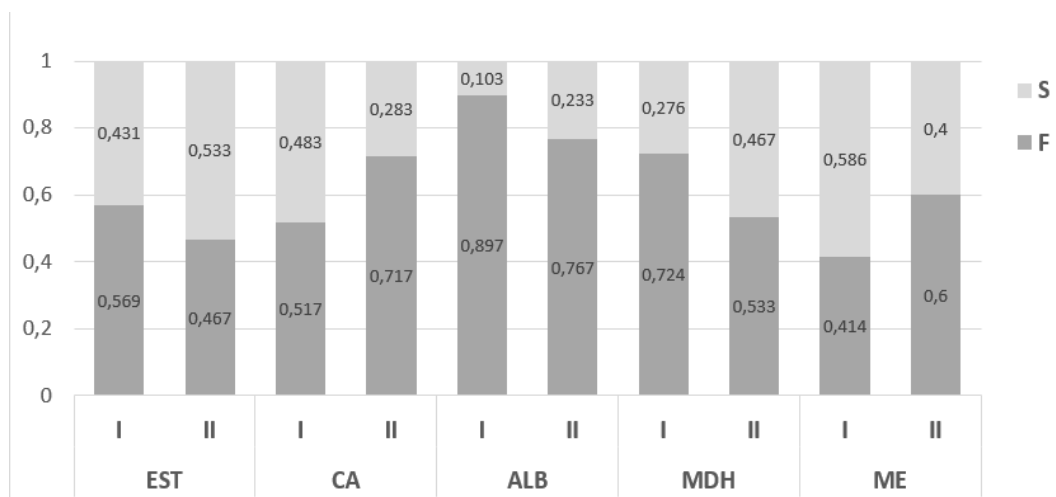


Рис. 1. Розподіл частот алелів за локусами біохімічних систем у груп веслоноса (I – «Нивка», II – «Гірський Тікич»)

У групі з господарства «Нивка» не виявлено помітних відмінностей за частотою обох алелів локусу карбоангідрази, на відміну від групи веслоноса з «Гірського Тікича», у яких значно частіше зустрічався швидкомігруючий алель Ca F і становив 0,717 (рис. 1).

Оцінка алельних частот виконується на підставі вибіркової сукупності і залежить від ряду випадкових факторів. Тому, роблячи висновок щодо рівноваги генетичної структури, використовують статистичні критерії, що враховують особливості вибіркової сукупності [23]. Згідно критерію Хі-квадрат за більшістю досліджених локусів у груп веслоноса спостерігалась рівновага за фактичними і очікуваними гетерозиготами (табл. 1).

1. Розподіл генотипових варіантів локусів біохімічних систем у груп веслоноса

Локуси	Генотипи	ДП ДГ «Нивка»				«Гірський Тікич»			
		g _o	g _e	χ ²	P	g _o	g _e	χ ²	P
CA	FF	5	7,632	3,831	0,05	14	15,305	1,400	0,237
	FS	20	14,737			15	12,390		
	SS	4	6,632			1	2,305		
ALB	AA	23	23,263	0,317	0,574	16	17,542	2,55	0,110
	AB	6	5,474			14	10,915		
	BB	0	0,263			0	1,542		
ME	FF	5	4,842	0,015	0,904	10	10,678	0,267	0,605
	FS	14	14,316			16	14,644		
	SS	10	9,842			4	4,678		
MDH	FF	14	15,105	1,076	0,3	5	8,407	6,249	0,012
	FS	14	11,789			22	15,186		
	SS	1	2,105			3	6,407		
EST	FF	6	9,263	6,115	0,013	4	6,407	3,119	0,077
	FS	21	14,474			20	15,186		
	SS	2	5,263			6	8,407		

Примітка: g_o – фактична кількість генотипів; g_e – очікувана кількість генотипів

У групі веслоноса з «Нивки» спостерігався статистично достовірний надлишок гетерозигот за локусами EST (χ² = 6,115, P < 0,05) і CA (χ² = 3,831, P ≤ 0,05). У даній вибірці фактична кількість гетерозиготних особин становила 72,4% за локусом EST і 69% за локусом CA.

Відмічалась значна частота гомозиготного генотипу AA 79% за локусом альбуміну.

У групі веслоноса, відібраного в господарстві «Гірський Тікич», лише за локусом MDH спостерігався надлишок гетерозигот FS з частотою 73,3% ($\chi^2 = 6,249$, $P < 0,05$). За іншими дослідженими локусами у обох груп веслоноса співвідношення фактичної кількості генотипів співпадало з теоретично очікуваним розподілом, що свідчить про їх врівноважений стан.

Генетична мінливість підвищує здатність організму адаптуватися до мінливого середовища і є необхідною умовою для виживання. Важливим показником рівня мінливості популяції є її гетерозиготність.

У досліджених груп веслоноса за окремими локусами відзначався високий рівень мінливості, показники якого представлено на рисунку 2. Зокрема, спостерігався значний рівень гетерозиготності за локусами EST (72,4%) і CA (69%) у веслоноса з «Нивки» та локусами EST (66,7%) і MDH (73,3%) у особин веслоноса з «Гірського Тікича». Серед досліджених біохімічних систем найнижчий рівень гетерозиготності виявлено за локусом ALB (20,7%) у групі веслоноса з «Нивки».

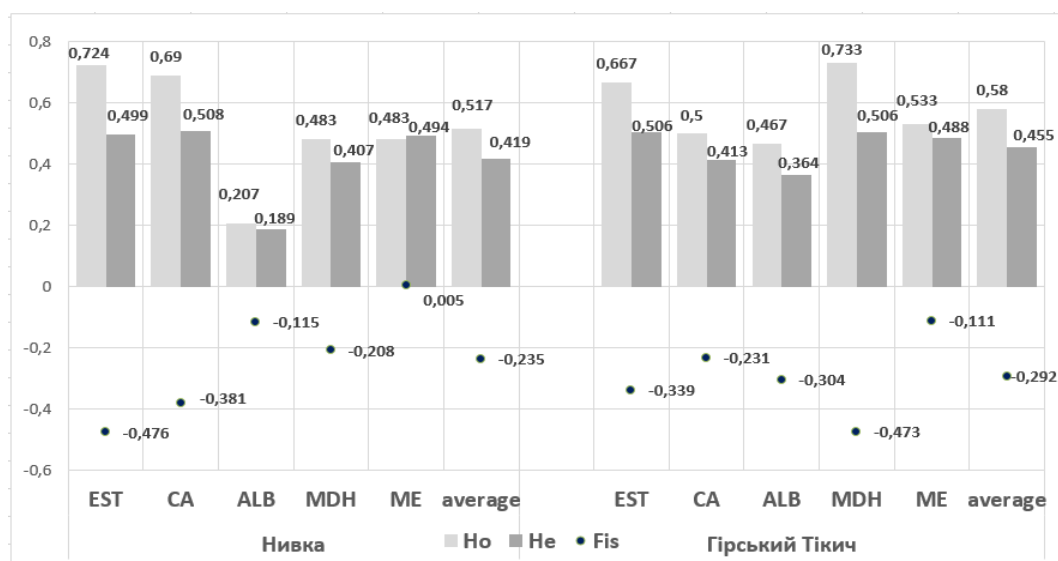


Рис. 2. Рівень фактичної (H_o) і очікуваної (H_e) гетерозиготності та індекс фіксації (F_{is}) у груп веслоноса

Але в цілому за рівнем середньої гетерозиготності за фактичними та очікуваними значеннями помітних відмінностей між дослідженими групами веслоноса не встановлено, що свідчить про врівноважений стан генетичної структури обох груп риб. Тому можна стверджувати, що за дослідженими біохімічними системами крові риб виявлений рівень гетерозиготності вказував на певну консолідованість даного виду риб, порівняно з іншими видами, представленими у наших дослідженнях раніше [24].

Отримані результати аналізу гетерозиготності за локусами біохімічних систем у груп веслоноса співставляються з результатами досліджень рівня мінливості за іншими молекулярними маркерами, автори яких зазначали про подібність генетичних профілів українських популяцій веслоноса [25].

Значення індексу фіксації Райта (F_{is}) свідчили про відсутність інбридингу в досліджених стадах веслоноса (рис. 2). Якщо розглядати конкретно за кожним локусом, то від'ємні значення індексів фіксації за всіма локусами (крім локусу ME у групі з «Нивки») вказували на надлишок особин з гетерозиготними генотипами, а саме від 11,5% до 47,6% у групі веслоноса з «Нивки» та від 11,1% до 47,3% у веслоноса з «Гірського Тікича». За середніми значеннями коефіцієнту інбридингу особини відносно вибірки (F_{is}) для обох досліджених груп характерний надлишок гетерозигот у межах 23,5% («Нивка») та 29,2% («Гірський Тікич»).

З метою встановлення рівня дестабілізації хромосомного апарату племінних стад веслоноса в процесі онтогенезу виконано цитогенетичний аналіз в клітинах периферійної крові даних риб, вирощених на базі ДПДГ «Нивка» Київської обл. та РГ «Гірський Тікич» Черка-

ської обл. Результати цитогенетичних досліджень показали, що в клітинах крові веслоноса ядерні еритроцити були овальної форми відносно невеликого розміру з щільними ядрами та чітко вираженою цитоплазмою, що дало можливість їх диференціювати з лімфоцитами та підраховувати клітини з мікроядрами окремо для кожної групи клітин.

Варто відзначити, що формування мікроядер може бути обумовлено порушенням різних клітинних механізмів. Підвищена частота клітин з мікроядрами є біомаркером генотоксичних ефектів, які можуть виникнути в наслідок впливу, як кластогенних, так анеугенних агентів. Також важливим етапом цитодиференціації клітин багатоклітинних організмів є апоптоз частоти яких враховувалися в роботі.

З метою встановлення рівня соматичного мутагенезу в еритроцитах та лімфоцитах периферійної крові веслоноса рибного господарства ДПДГ «Нивка» було виконано мікроядерний тест та аналіз частот апоптозів, результати якого наведено в таблиці 2.

2. Значення цитогенетичних показників у клітинах периферійної крові веслоноса ДПДГ «Нивка»

№ п/п	№ Проби	ЕМЯ	ЛМЯ	ДЛ	Апоптоз
1	2	2	2	2	1
2	3	2	1	–	1
3	4	3	1	2	2
4	5	1	1	3	1
5	6	4	–	1	2
6	7	3	1	1	1
7	8	4	1	–	2
8	9	1	–	3	1
9	10	3	2	4	3
10	11	5	1	1	2
11	12	2	2	–	3
Середнє		2,7 ± 0,3	1,1 ± 0,2	1,6 ± 0,5	1,7 ± 0,2

За частотою еритроцитів з мікроядрами ЕМЯ (2,7 ± 0,3%) досліджувана група веслоноса характеризувалась середніми значеннями. Результати цитогенетичного аналізу в лімфоцитах досліджуваних риб показали, що частоти двоядерних лімфоцитів ДЛ (1,6 ± 0,5%) та лімфоцитів з мікроядрами ЛМЯ (1,1 ± 0,4%) були відносно невисокими, що свідчить про стабільність їхнього генетичного апарату. За частотою апоптозів, яка становила (1,7 ± 0,2%), можна зробити висновок, що даним шляхом елімінується невелика кількість клітин і це також свідчить про відносно сприятливі умови існування та відсутність в водному середовищі агресивних мутагенних чинників.

Аналогічний цитогенетичний аналіз було виконано в групі веслоноса, відібраного в рибному господарстві “Гірський Тікич” Черкаської обл. Результати даних досліджень наведено в таблиці 3.

3. Частота цитогенетичних показників у клітинах периферійної крові веслоноса

№ п/п	№ проби	ЕМЯ	ЛМЯ	ДЛ	Апоптоз
1	1	4	1	2	–
2	2	2	2	3	–
3	4	3	–	2	–
4	5	2	1	–	2
5	7	3	1	2	2
Середнє		2,8 ± 0,4	1,0 ± 0,3	1,8 ± 0,5	0,8 ± 0,5

Досліджувана група характеризувалася відносно підвищеними значеннями частот ЕМЯ ($2,8 \pm 0,4\%$) але, в той же час низькими значеннями апоптозів ($0,8 \pm 0,5\%$). Оскільки у деяких особин апоптичних клітин взагалі не було виявлено, існує припущення, що у досліджуваних особин мутантні еритроцити та лімфоцити не елімінувалися даним шляхом.

Для оцінки гетерогенності племінних стад за рівнем цитогенетичних показників було виконано порівняльний аналіз одновікових груп веслоноса відібраних в один і той же період на ДПДГ «Нивка» Київської обл. та РГ «Гірський Тікич» Черкаської обл. Результати цитогенетичного аналізу наведено на рисунку 3.

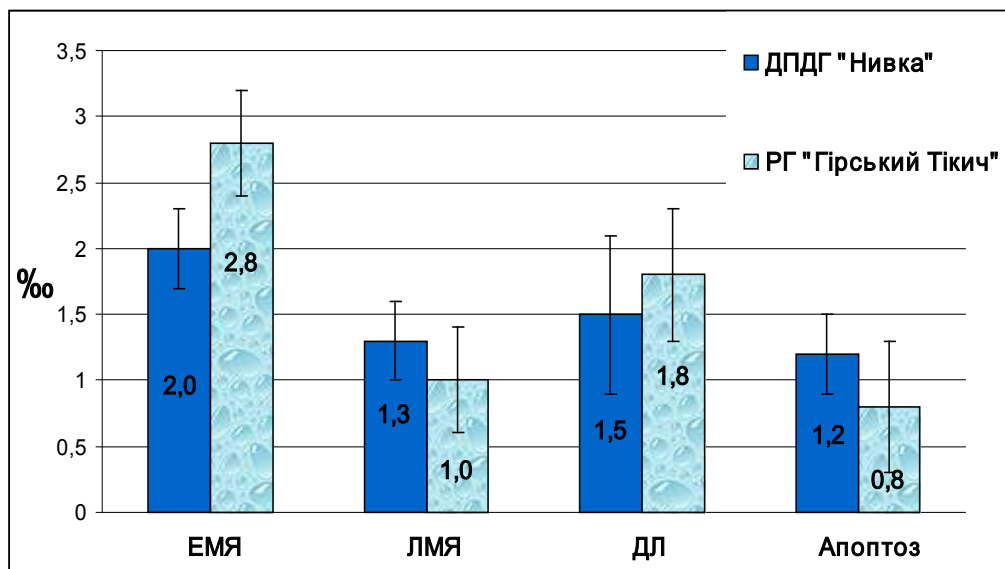


Рис. 3. Цитогенетичні показники веслоноса ДПДГ «Нивка» та РГ «Гірський Тікич»

В результаті досліджень виявлено, що обидві групи веслоноса характеризуються різним, проте не високим рівнем за всіма цитогенетичними показниками. Статистично вірогідні відмінності зафіксовано за частотою ЕМЯ ($P < 0,005$). Проте невисокі значення даного показника свідчать про нормальний клітинний гомеостаз та сприятливі умови існування.

Висновки. Проведений аналіз генетичної структури груп веслоноса з господарств «Нивка» та «Гірський Тікич» за локусами біохімічних систем естерази, карбоангідрази, альбуміну, малатдегідрогенази, малік ензиму та цитогенетичними показниками.

Значне переважання швидкомігруючого алелю Ca F (0,717) від Ca S (0,283) відрізняло групу веслоноса з «Гірського Тікича» від групи з «Нивки», у яких частота обох алелів помітно не відрізнялась. Група веслоноса з «Нивки» відмічалась високою частотою алелю Mdh F (0,724), порівняно з Mdh S (0,276). У обох груп веслоноса відмічався локус ALB через значне переважання швидкомігруючого алелю Alb A (0,897 у «Нивки» і 0,767 у «Гірського Тікича»), порівняно з повільномігруючим Alb B.

Загалом, рівень мінливості генетичної структури за дослідженими локусами обох груп веслоноса був подібним. На що вказують значення рівня середньої гетерозиготності у групи веслоноса з «Нивки» ($H_e = 0,517 \pm 0,093$) і групи з «Гірського Тікича» ($H_e = 0,580 \pm 0,051$) та які помітно не відрізнялися від значень очікуваного рівня середньої гетерозиготності ($H_e = 0,419 \pm 0,060$ і $0,455 \pm 0,029$, в обох господарств відповідно).

Значення індексу фіксації підтверджувало високий рівень генетичної мінливості за локусами CA ($F_{IS} = -0,381$) і EST ($F_{IS} = -0,476$), порівняно з очікуваними у групи з «Нивки» та локусу MDH ($F_{IS} = -0,473$) у групи риб з «Гірського Тікича». Середні значення коефіцієнту інбридингу (F_{IS}) у групі з «Нивки» (23,5%) та групі з «Гірського Тікича» (29,2%) свідчили про відсутність інбридингу в цих стадах.

При дослідженні племінного стада веслоноса ДПДГ «Нивка» та РГ «Гірський Тікич» встановлено, що дві групи характеризуються невисокими значеннями цитогенетичних пока-

зників, що свідчить про стабільний стан їхнього генетичного апарату. Порівняльний аналіз одновікових груп веслоноса з ДПДГ “Нивка” та господарства “Гірського Тікича” показав, що групи відрізнялись за всіма цитогенетичними показниками, проте статистично вірогідні відмінності зафіксовано за частотою ЕМЯ ($P < 0,005$).

Таким чином, проведений аналіз біохімічних локусів вказував на подібність і однорідність генетичних характеристик обох груп веслоноса, що може свідчити про спільне походження даних груп риб. Також в результаті проведених цитогенетичних досліджень встановлено, що для об'єктивної оцінки гетерогенності племінних стад веслоноса необхідно враховувати порушення в клітинах як еритроцитарного, так і лейкоцитарного ряду.

Перспективи подальших досліджень. У зв'язку з тим, що північноамериканський веслонос інтродукований в аквакультуру України в обмеженій кількості, подальші дослідження та аналіз генетичної структури досліджуваних риб за різними типами генетичних маркерів (білкові та цитогенетичні) дозволять контролювати рівень інбридингу українських популяцій веслоноса та ефективно формувати селекційні стада, не допускаючи зниження їх генетичної мінливості.

БІБЛІОГРАФІЯ

1. Онученко О. В., Третяк О. М., Кулешов О. В. Основи рибогосподарського освоєння веслоноса *Polyodon spathula* (Walbaum). Київ : Вища освіта, 2003. 111 с.
2. Алтухов Ю. П. Генетические процессы в популяциях. Москва : Академкнига, 2003. 431 с.
3. Третяк О. М., Тарасюк С. І. Аналіз генетичної структури груп веслоноса за окремими генетико-біохімічними системами. *Рибогосподарська наука України*. 2011. № 1. С. 50–57.
4. Askari Gh., Shabani A., Kolangi Miandare H. Application of molecular markers in fisheries and aquaculture. *Scientific Journal of Animal Science*. 2013. Vol. 2 (4). P. 82–88.
5. Ali F. K., El-Shehawi A. M., Seehy M. A. Micronucleus test in fish genome: A sensitive monitor for aquatic pollution. *African Journal of Biotechnology*. 2008. Vol. 7, № 5. P. 606–612. DOI: 10.5897/AJB2008.000-5020
6. Epifanio J. M., Koppelman J. B., Nedbal M. A., Philipp D. P. Geographic variation of paddlefish allozymes and mitochondrial DNA. *Transactions of the American Fisheries Society*. 1996. Vol. 125 (4). P. 546–561. DOI: 10.1577/1548-8659(1996)125:3.CO;2
7. Carlson D. M., Kettler M. K., Fisher S. E., Whitt G. S. Low genetic variability in paddlefish populations. *Coreia*. 1982. Vol. 3. P. 721–725. DOI: doi.org/10.2307/1444682
8. Архипчук В. В. Исследования в области цитогенетики рыб и биотестирования : сб. науч. труд. Киев : Реликвии, 2008. 536 с.
9. Hayashi M., Ueda T., Uyeno K., Wada K., Kinae N., Saotome K., Tanaka N., Takai A., Sasaki Y. F., Asano N., Sofuni T., Ojima Y. Genotoxicity Assay Systems that Use Aquatic Organisms. *Mutat. Researches*. 1998. Vol. 399, № 2. P. 125–133. DOI: 10.1016/S0027-5107(97)00251-0
10. Andrade V. M., Silva J., Silva F. R., Heuser V. D., Dias J. F., Yoneama M. L., Freitas T. R. Fish as bioindicators to assess the effects of pollution in two southern Brazilian rivers using the Comet assay and micronucleus test. *Environ. Mol. Mutagen*. 2004. Vol. 44. P. 459–468. DOI: 10.1002/em.20070
11. Heddle J. A., Cimino M. C., Hayashi M., Romagna F., Shelby M. D., Tucker J. D., Vanparys P., MacGregor T. Micronuclei as an index of cytogenetic damage: past, present, and future. *Environmental and Molecular Mutagenesis*. 1991. Vol. 18, iss. 4. P. 277–291. DOI: 10.1002/em.2850180414
12. Третяк О. М., Глушко Ю. М., Тарасюк С. І. Сезонна мінливість цитогенетичних характеристик у веслоноса. *Рибогосподарська наука України*. 2010. № 3. С. 25–31.
13. Третяк О. М. Система науково обґрунтованого розвитку аквакультури веслоноса в Україні. *Рибогосподарська наука України*. 2010. № 2. С. 3–25.
14. Shaklee J. B., Allendorf F. W., Morizot D. C., Whitt G. S. Gene nomenclature for protein-coding loci in fish. *Transactions of the American Fisheries Society*. 1990. Vol. 119. P. 2–15.

DOI: 10.1577/1548-8659(1990)119<0002:GNFPLI>2.3.CO;2

15. Davis B. J. Disc electrophoresis. II. Method and application to human serum proteins. *Annals of the New York Academy of Sciences*. 1964. Vol. 121. P. 404–408. doi.org/10.1111/j.1749-6632.1964.tb14213.x

16. Harris H., Hopkinson D. A. Handbook of enzyme electrophoresis in human genetics. Amsterdam : North-Holland Publ. Comp., 1976. 620 p.

17. Корочкин Л. И., Серов О. Л., Пудовник А. И. Генетика изоферментов. Ленинград ; Москва : Наука, 1977. 275 с.

18. Стойка Ю. О., Гаранько Н. М., Архипчук В. В. Розробка прижиттєвого мікроядерного тесту на рибах. *Наукові записки Тернопільського державного педагогічного університету ім. В. Гнатюка*. Серія : Біологія. 2001. Вип. 4 (15). С. 157–159.

19. Давыдов О. Н., Темниханов Ю. Д., Куровская Л. Я. Патология крови рыб. Киев : ИНКОС, 2006. 206 с.

20. Плохинский Н. А. Биометрия. Москва : Изд-во, Моск. ун-та, 1969. 368 с.

21. Nei M. Genetic distance between populations. *The American Naturalist*. 1972. Vol. 106 (949). P. 283–292. DOI: 10.1086/282771

22. Swofford D. L., Selander R. B. Biosys-1: Fortran program for the comprehensive analysis of electroforetic data in population genetics and systematics. *J. Heredity*. 1981. Vol. 72. P. 281–283.

23. Трофименко О. Л., Гиль М. І., Сметана О. Ю. Генетика популяцій : підручник. Миколаїв : Гельветика, 2018. 254 с.

24. Mendrisha P., Nagornjuk T., Tarasjuk S. Peculiarities of the genetic structure of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) groups at the fish farm «Sloboda Banilov», Chernivtsi region. *Пубогосподарська наука України*. 2016. № 2. С. 65–72. DOI: <https://doi.org/10.15407/fsu2016.02.065>

25. Курта Х. М., Малишева О. О., Спиридонов В. Г. Порівняльний аналіз генетичної структури веслоноса (*Polyodon spathula*) українських популяцій. *Біоресурси і природокористування*. Київ, 2018. Т. 10, № 3–4. С. 193–201. DOI: <http://dx.doi.org/10.31548/bio2018.03.025>

REFERENCES

1. Onuchenko, O. V., O. M. Tretiak, and O. V. Kuleshov. 2003. *Osnovy rybohospodarskoho osvoinnia veslonosa Polyodon spathula (Walbaum) – Basics of fishery development of the paddlefish Polyodon spathula (Walbaum)*. Kyiv, Vyshcha osvita, 111 (in Ukrainian).

2. Altuhov, Ju. P. 2003. *Geneticheskie processy v populjacijah – Genetic processes in populations*. Moskva, ІКС "Akademkniga", 431 (in Russian).

3. Tretiak, O. M., and S. I. Tarasiuk. 2011. Analiz henetychnoi struktury hrup veslonosa za okremymy henetyko-biokhimichnymy systemamy. *Rybohospodarska nauka Ukrainy – Fisheries science of Ukraine*. 1:50–57 (in Ukrainian).

4. Askari, Gh., A. Shabani, and H. K. Miandare. 2013. Application of molecular markers in fisheries and aquaculture. *Scientific Journal of Animal Science*. 2(4):82–88 (in English).

5. Ali, F. K., A. M. El-Shehawi, M. A. Seehy. 2008. Micronucleus test in fish genome: A sensitive monitor for aquatic pollution. *African Journal of Biotechnology*. 7(5):606–612. DOI:10.5897/AJB2008.000-5020 (in English).

6. Epifanio, J. M., J. B. Koppelman, M. A. Nedbal, and D. P. Philipp. 1996. Geographic variation of paddlefish allozymes and mitochondrial DNA. *Transactions of the American Fisheries Society*. 125(4):546–561. DOI: 10.1577/1548-8659(1996)125:2.3.CO;2 (in English).

7. Carlson, D. M., M. K. Kettler, S. E. Fisher, and G. S. Whitt. 1982. Low genetic variability in paddlefish populations. *Copeia*. 3:721–725. DOI: 10.2307/1444682 (in English).

8. Arhipchuk, V. V. 2008. *Issledovanija v oblasti citogenetiki ryb i biotestirovanija : sbornik nauchnyh trudov – Research in the field of fish cytogenetics and biotesting : a collection of scientific papers*. Kyiv, Relikvii, 536 (in Russian).

9. Hayashi, M., T. Ueda, K. Uyeno, K. Wada, N. Kinae, K. Saotome, N. Tanaka, A. Takai, Y. F. Sasaki, N. Asano, T. Sofuni, and Y. Ojima. 1998. Genotoxicity Assay Systems that Use

Aquatic Organisms. *Mutat. Researches*. 399(2):125–133. DOI: 10.1016/s0027-5107(97)00251-0 (in English).

10. Andrade, V. M., J. Silva, F. R. Silva, V. D. Heuser, J. F. Dias, M. L. Yoneama, and T. R. Freitas. 2004. Fish as bioindicators to assess the effects of pollution in two southern Brazilian rivers using the Comet assay and micronucleus test. *Environ. Mol. Mutagen.* 44:459–468. DOI: 10.1002/em.20070 (in English).

11. Heddle, J. A., M. C. Cimino, M. Hayashi, F. Romagna, M. D. Shelby, J. D. Tucker, P. Vanparys, and T. MacGregor. 1991. Micronuclei as an index of cytogenetic damage: past, present, and future. *Environmental and Molecular Mutagenesis*. 18(4):277–291. DOI: 10.1002/em.2850180414 (in English).

12. Tretiak, O. M., Yu. M. Hlushko, and S. I. Tarasiuk. 2010. Sezonna minlyvist tsytohenetychnykh kharakterystyk u veslonosa. *Rybohospodarska nauka Ukrainy – Fisheries science of Ukraine*. 3:25–31 (in Ukrainian).

13. Tretiak, O. M. 2010. Systema naukovo obhruntovanoho rozvytku akvakultury veslonosa v Ukraini. *Rybohospodarska nauka Ukrainy – Fisheries science of Ukraine*. 2:3–25 (in Ukrainian).

14. Shaklee, J. B., F. W. Allendorf, D. C. Morizol, and G. S. Whitt. 1990. Gene nomenclature for protein-coding loci in fish. *Transactions of the American Fisheries Society*. 119:2–15. DOI: 10.1577/1548-8659(1990)119<0002:GNFPLI>2.3.CO;2 (in English).

15. Davis, B. J. 1964. Disc electrophoresis. II. Method and application to human serum proteins. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 121:404–408. doi.org/10.1111/j.1749-6632.1964.tb14213.x (in English).

16. Harris, H., and D. A. Hopkinson. 1976. *Handbook of enzyme electrophoresis in human genetics*. Amsterdam: North-Holland Publ. Comp., 620 (in English)

17. 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).

18. Stoika, Yu. O., N. M. Haranko, and V. V. Arkhynchuk. 2001. Rozrobka pryzhyttievoho mikroiadernoho testu na rybakh. *Naukovi Zapysky – Scientific notes*. Ternopil, 4:15–16 (in Ukrainian).

19. Davydov, O. N., Ju. D. Temnihanov, and L. Ja. Kurovskaja. 2006. *Patologija krovi ryb – Pathology of fish blood*. Kyiv, INKOS, 206 (in Russian).

20. Plohinskij, N. A. 1969. *Biometriya – Biometrics*. Moskva, Izd. Mosk. un-ta, 368 (in Russian).

21. Nei, M. 1972. Genetic distance between populations. *The American Naturalist*. 106(949): 283–292. DOI: 10.1086/282771 (in English).

22. 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).

23. Trofymenko, O. L., M. I. Hyl, and O. Yu. Smetana. 2018. *Henetyka populiatsii – Genetics of populations*. Mykolaiv, «Helvetyka», 254 (in Ukrainian).

24. Mendrisha, P., T. Nagornjuk, and S. Tarasjuk. 2016. Peculiarities of the genetic structure of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) groups at the fish farm «Sloboda Banilov», Chernivtsi region. *Rybohospodarska nauka Ukrainy – Fisheries science of Ukraine*. 2:65–72. DOI: <https://doi.org/10.15407/fsu2016.02.065> (in English).

25. Kurta, Kh. M., O. O. Malysheva, and V. H. Spyrudonov. 2018. Porivnialnyi analiz henetychnoi struktury veslonosa (*Polyodon spathula*) ukraïnskykh populiatsii. *Bioresursy i pryrodokorystuvannia – Bioresources and nature management*. 10(3-4):193–201. DOI: <http://dx.doi.org/10.31548/bio2018.03.025> (in Ukrainian).

Одержано редколлегиею 17.10.2022 р.

Прийнято до друку 25.11.2022 р.