

ЕКОЛОГО-ГЕНЕТИЧНІ ЗМІНИ В ПОПУЛЯЦІЯХ БІЛОГО (*HYPORHTALMICHTHYS MOLITRIX*) ТА СТРОКАТОГО (*ARISTICHTHYS NOBILIS*) ТОВСТОЛОБИКІВ

І.М. Стецюк¹, А.Е. Маріуца², С.І. Тарасюк

¹ Інститут агроекології і природокористування НААН (м. Київ, Україна)
e-mail: stetsyukinna8513@ukr.net; ORCID: 0000-0001-8392-6527

² Інститут рибного господарства НААН (м. Київ, Україна)
e-mail: mariutsa16@ukr.net; ORCID: 0000-0001-5768-2260

Проведено порівняльний аналіз еколого-генетичних змін генетичної структури популяцій білого та строкатого товстолобиків за чотирма праймерами (СТС)₆C, (GAG)₆C, (AGC)₆G, (AGC)₆C. Середнє значення кількості алелей на локус (Na) у білого та строкатого товстолобиків було на рівні 45,7 і 42,7. У строкатих товстолобиків найбільша кількість ампліконів та найвище значення ефективної кількості алелей на локус спостерігалось за праймером (AGC)₆C, де значення становили 62 і 15,4 відповідно. Найменш поліморфним за кількістю ампліконів на локус виявився праймер (СТС)₆C, де значення становило 29. За дослідженими чотирма праймерами у дослідженій групі ефективна кількість алелей на локус коливалася від 6,3 до 15,4. У білого товстолобика найбільша кількість ампліконів та найвище значення ефективної кількості алелей на локус спостерігалися за праймером (GAG)₆C і становили 57 і 18,5 відповідно. Найменш поліморфним за кількістю ампліконів на локус виявився праймер (СТС)₆C, де значення становило 34. За дослідженими чотирма праймерами ефективна кількість алелей на локус коливалася від 6,3 до 18,5. Проведений порівняльний аналіз еколого-генетичних змін дав можливість вивчити генетичну мінливість білого та строкатого товстолобика на популяційному рівні. Крім специфічних ампліконів, були виявлені унікальні ДНК-фрагменти, притаманні популяціям на рівні виду. Впродовж цієї роботи виявлені специфічні «видові» і «популяційні» поліморфні ISSR-маркери дають змогу використовувати їх як основи для подальших всебічних досліджень для молекулярного маркування на популяційному рівні та для встановлення філогенетичних зв'язків, геномного профілю виду, а також моніторингу генетичної структури риб, а й загальною для збереження біорізноманіття. Оптимізований ISSR-метод може слугувати ефективним інструментом для подальших генетичних досліджень популяцій білого та строкатого товстолобиків. Одержані результати дають можливість контролювати селекційно-племянну роботу в процесі відтворення генофонду наявних популяцій риб. Для підвищення ефективності селекційно-племянної роботи та контролю біорізноманіття доцільно використовувати генетичні маркери, які мають високу специфічність до окремих фрагментів ДНК риб.

Ключові слова: генетична структура, ISSR-метод, ДНК-маркери, фрагмент, алілкони, генотип.

ВСТУП

Антропогенні зміни навколишнього середовища створюють абсолютно нові екологічні умови для природних співтовариств. У зв'язку з цим складним завданням є наукова оцінка біологічних і генетичних наслідків антропогенного тиску, прогноз можливих генетичних змін збереження на планеті біологічного розмаїття. Такий прогноз можливий тільки на базі фундамен-

тальних знань у галузі загальної генетики, теорії мутагенезу, популяційної та екологічної генетики [1].

Впродовж довгого часу селекційно-племянна робота у рибоводних господарствах ведеться без чітко спрямованої стратегії, селекція спрямована на різні напрями використання цього виду з метою гібридизації. Отже, така різнопланова селекція накладає відбиток на генетичну структуру популяцій. Для виявлення відмінностей

між популяціями користуються основними популяційно-генетичними характеристиками, такі як: частоти алелей, теоретично очікувана та фактична гетерозиготності, а також генетичні дистанції [2].

Важлива роль у вирішенні проблеми раціонального використання природних ресурсів внутрішніх водойм відводиться рослиноїдним риbam. Для акліматизації вони були обрані для оптимального використання природної кормової бази, яка не повністю споживалась рибами водойм України.

На сучасному етапі ефективна селекційно-племінна робота у рибництві базується на новітніх науково-методичних підходах, що включають у себе широке застосування молекулярно-генетичних та статистичних методів. Саме такі підходи здатні врешті-решт забезпечити більш глибоке розуміння генетичних процесів у штучних популяціях [3].

В останні роки у генетиці знайшли застосування нові молекулярні маркери — фрагменти ДНК відповідних нуклеотидних послідовностей, які входять безпосередньо до складу структури гену, або зчеплені з ним. Слід наголосити, що молекулярно-генетичний аналіз товстолобика дає змогу встановити зміни на популяційному рівні, який є інтегральним показником дії різних природних факторів на геном риб [4]. Особливе значення має аналіз генетичної структури товстолобика, вирощеного у внутрішніх водоймах, екологічний стан яких часто змінюється.

Генетично обґрунтовані методи оцінки структури популяції та її корекції дають можливість оптимізувати селекційний процес та адаптацію риб до змін умов середовища. Сьогодні для дослідження генетичної структури риб описана значна кількість поліморфних мікросателітних локусів ДНК [5–7].

Ефективним методом у цьому аспекті є використання ISSR-маркерів. Ці ДНК-маркери дають змогу ефективно визначити генетичні відмінності між популяціями, встановлювати різницю в генотипах окремих особин та походження племінного матеріалу

різних видів біологічних організмів [8]. Порівняльний аналіз генетичної структури з використанням різних типів маркерів важливий для виявлення змін у процесі адаптації та для вирішення питань породного районування різних видів риб [9].

До основних переваг ISSR-маркерів відноситься швидкість проведення аналізу та низька собівартість досліджень. Виявлені послідовності ДНК можуть бути частиною так званих геноспецифічних локусів. Отримані ПЛР-продукти є видоспецифічними [10].

Метою цієї роботи є вивчення еколого-генетичних особливостей білого (*Hypophthalmichthys molitrix*) та строкатого (*Aristichthys nobilis*) товстолобиків за використання ISSR ДНК-маркерів.

АНАЛІЗ ОСТАННІХ ДОСЛІДЖЕНЬ І ПУБЛІКАЦІЙ

Рослиноїдним риbam належить важлива роль у вирішенні проблеми раціонального використання природних ресурсів внутрішніх водойм. Для акліматизації вони були обрані за принципом використання природної кормової бази, яка не повністю використовувалась рибами водойм європейської частини колишнього СРСР [11; 12]. Для сталого розвитку рибного господарства у внутрішніх водоймах виключно велике значення має промислове освоєння далекосхідних рослиноїдних риб, як найбільш перспективних об'єктів для вселення у водойми різного типу та призначення. Істотно підвищення продуктивності водойм можливе при реконструкції іхтіофауни, що склалася, та введенні в її склад цінних у харчовому та біологічному відношенні об'єктів, якими є рослиноїдні риби, котрі здатні найбільш повно та ефективно використовувати природні кормові ресурси водойм. У господарствах України одним із важливих об'єктів товарного рибництва є білий і строкатий товстолобики. Білий товстолоб є цінним об'єктом аквакультури, у зв'язку із характером харчування, з огляду на економічну складову вирощування. Строкатий товстолобик, хоча і не є винятково рослиноїдною рибою (в його харчу-

ванні істотне місце займають дрібні форми зоопланктону), проте представляє для рибного господарства не менший інтерес, ніж білий товстолобик [13]. Рослиноїдні риби, займаючи особливе місце в аквакультури, на ринку не володіють високою конкурентоспроможністю. Тим не менше, білий та строкатий товстолобики мають високу харчову цінність, хороші технологічні властивості. Білки цих риб містять повний набір амінокислот, поліненасичені жирні кислоти (омега-3), мінеральні елементи, водо- та жиророзчинні вітаміни [14]. Оцінка генетичної структури стад товстолобиків та її корекція в конкретних умовах вирощування дає можливість оптимізувати селекційний процес та адаптацію до змін умов середовища. Ефективним методом у цьому аспекті може стати використання ДНК-маркерів [15]. Порівняльний аналіз генетичної структури з використанням різних типів маркерів є важливим для виявлення систем, найбільш залучених до процесів диференціації та вирішення окремих питань генетики [16].

Нині для дослідження генетичної структури товстолобика описано значну кількість поліморфних локусів ДНК [17].

МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

Відібрано зразки крові у груп строкатого (*Aristichthy nobilis*) та білого товстолобиків (*Hypophthalmichthys molitrix*) ДВСРП «Лиманське» Харківської обл., (n=40) за 2019 р. Зразки крові відібрано з хвостової вени згідно з методикою з наступною консервацією.

Тотальну ДНК було виділено за стандартною методикою, за використання набору DNA-Go (BioLabTech LTD) згідно з рекомендаціями виробника та зберігали за $t=20^{\circ}\text{C}$.

Породоспецифічні особливості генетичної структури товстолобиків досліджували за використання ISSR-PCR маркерів. У роботі використано праймери з тринуклеотидною короною частинною і якірною з одного нуклеотиду $(\text{CTC})_6\text{C}$, $(\text{AGC})_6\text{C}$, $(\text{AGC})_6\text{G}$, $(\text{GAG})_6\text{C}$ [18].

Полімеразну ланцюгову реакцію (ПЛР) було проведено в ампліфікаторі «Mastercycler» (Eppendorf) з використанням набору ThermoScientific DreamTag Green PCR Master Mix (2X). Реакцію проводили в такому режимі: перший етап — денатурація 2 хв за 95°C ; наступні 35 циклів: денатурація — 30 с за 94°C , відпал — 30 с за 58°C , синтез — 2 хв за 72°C ; третій етап — термінальна елонгація 10 хв за 72°C ; четвертий етап — охолодження за 4°C . Продукти ПЛР аналізували методом електрофорезу, який проводили у 2% агарозному гелі. Візуалізацію фрагментів ДНК проводили в ультрафіолетовому випромінюванні на транслюмінаторі Lirber Lourmat (Франція) за використання барвника бромистого етидію (0,5 мкг/мл гелю) з фіксуванням електрофореграм цифровою камерою Canon EOS 450D (Японія). Визначення генотипів зразків здійснювали за використання маркеру молекулярних мас 1-kb DNA Ladder (Gibco BRL) (Україна).

Довжини алелей визначали за допомогою програми Totallabb v.2.01 [19]. Для статистичної обробки результатів по кожному із спектрів були складені бінарні матриці, де відсутність чи присутність у зразку ампліфікованого фрагмента позначали відповідно “0” і “1”.

На основі бінарної матриці для кожної вибірки обраховували такі параметри: число локусів (N), частоту алеля кожного на локус та очікувану гетерозиготність (H_e) розраховували за допомогою налаштування в програмі MSExcel2010 — GenALex v.6.5 [20]. Ефективне число алелей на локус (n_e), очікувану гетерозиготність (H_e), обчислювали за загальновідомими методиками [21].

РЕЗУЛЬТАТИ ТА ЇХ ОБГОВОРЕННЯ

Популяційно-генетичні зміни є інтегральним показником дії різних факторів на геном риб, тому особливе значення має аналіз генетичної структури у селекції риб, вирощених у внутрішніх водоймах, екологічний стан яких часто змінюється.

Проведений порівняльний аналіз генетичної структури строкатого і білого тов-

Таблиця 1. Показники генетичного поліморфізму у строкатого товстолика

Праймер	Розмір ампліконів (п.н.)	Кількість алелей	n_e	H_0	H_e	F_{is}
(СТС) ₆ C	300–1120	29	6,3	0,764	0,842	0,093
(GAG) ₆ C	200–700	44	1,1	0,758	0,906	0,163
(AGC) ₆ G	180–560	48	5,1	0,803	0,943	1,174
(AGC) ₆ C	230–1500	62	15,4	0,715	0,935	0,235
Середнє (Na)		45,7	6,97	0,760	0,906	0,416

столобиків у ДВСРП «Лиманське» за використання чотирьох праймерів: (СТС)₆C, (GAG)₆C, (AGC)₆G, (AGC)₆C.

Розраховано показники, що характеризують генетичний поліморфізм строкатих товстолюбиків за обраними ISSR – локусами (табл. 1).

У результаті аналізу поліморфності за локусами виявлено 183 алельних варіанти. Отримані результати показали, що маркери мають високий ступінь поліморфізму (рис.).

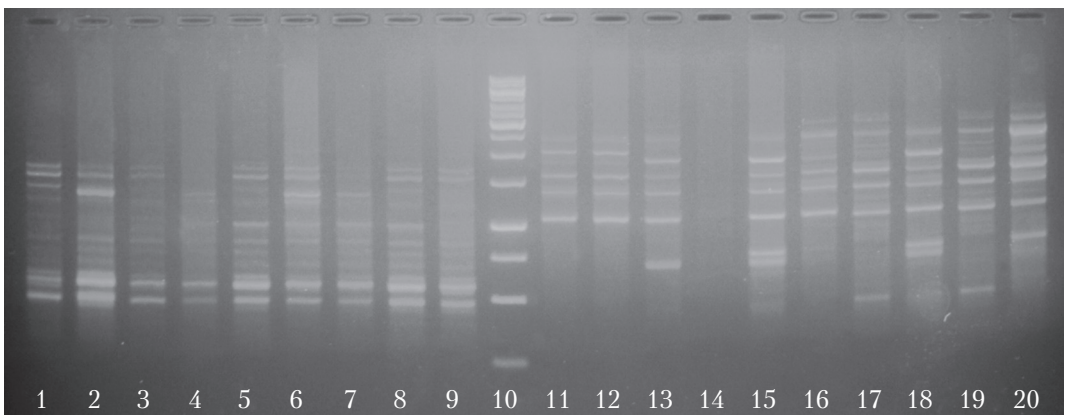
Середнє значення алелей на локус – 45,7. Найбільша кількість ампліконів та найвище значення ефективної кількості алелей на локус спостерігалось за праймером (AGC)₆C і становили 62 і 15,4 відповідно. Найменш поліморфним за кількістю ампліконів на локус виявився праймер (СТС)₆C.

Згідно із результатами досліджень, ефективна кількість алелей на локус коливалася у межах 6,3–15,4.

Отже, з точки зору кількості ефективних алелей на локус, усі досліджувані маркери є високополіморфними.

Були проведені розрахунки фактичної гетерозиготності за цими праймерами. Найменше значення фактичної гетерозиготності (H_0) спостерігається за праймером (AGC)₆C та сягає 0,715, а найвища гетерозиготність (0,803) зафіксована за праймером (AGC)₆G. Середнє значення фактичної гетерозиготності становить 0,760.

Найбільш очікувана гетерозиготність (H_e) спостерігалась за праймером (AGC)₆G і сягала 0,943, найменше значення очікуваної гетерозиготності було за праймером (СТС)₆C – 0,842. Середнє значення очікуваної гетерозиготності за чотирма прай-



Електрофоретичний спектр ампліконів у строкатого товстолика (ISSR-PCR), отриманий за використання праймеру (AGC)₆C – доріжки № 1–9; маркер молекулярної ваги – 10; за використання праймеру (AGC)₆G – доріжки № 11–20

мерами становило 0,906. Щодо високого рівня генетичної мінливості свідчить високе значення середньої гетерозиготності. За всіма праймерами очікувана гетерозиготність більша за фактичну. Отже, в даному стаді присутнє явище інбридингу.

Згідно з індексами фіксації, за якими можна виявити та оцінити переважання гетерозигот у популяції за чотирма праймерами спостерігалось переважання гомозигот, оскільки коефіцієнт інбридингу коливався в межах 0,093–0,235.

Середній індекс фіксації становить 0,416, що також свідчить про переважання гомозигот над гетерозиготами в дослідженій популяції.

Водночас були розраховані показники, що характеризують генетичний поліморфізм білих товстолобиків за обраними ISSR — локусами (табл. 2).

У результаті аналізу поліморфності за локусами виявлено 171 алейний варіант. Отримані результати показали, що маркери мають високий ступінь поліморфізму.

Середня значення алелей на локус — 42,7. Найбільша кількість ампліконів та найвище значення ефективної кількості алелей на локус спостерігалось за праймером (GAG)₆C і становили 57 і 18,5 відповідно. Найменш поліморфним за кількістю ампліконів на локус виявився праймер (CTC)₆C, результати якого сягали 34 і 6,8.

Згідно із дослідженими праймерами, ефективна кількість алелей на локус коливалася у межах 6,3–18,5, що зумовлює до високополіморфних маркерів.

Були проведені розрахунки фактичної гетерозиготності за цими праймерами.

Найменше значення фактичної гетерозиготності (H_0) спостерігається за праймером (GAG)₆C та становить 0,566, а найвища гетерозиготність 0,803 зафіксована за праймером (AGC)₆C. Середнє значення фактичної гетерозиготності становить 0,669.

Найбільш очікувана гетерозиготність (H_e) спостерігалась за праймером (GAG)₆C і становила 0,946, найменше значення очікуваної гетерозиготності було за праймером (AGC)₆G — 0,841. Середнє значення очікуваної гетерозиготності за чотирма праймерами становило 0,603. Про високий рівень генетичної мінливості свідчить високе значення середньої гетерозиготності.

За всіма праймерами очікувана гетерозиготність більша за фактичну. Отже, в цьому стаді присутнє явище інбридингу.

Згідно із значеннями індекса фіксації (F_{is}) за чотирма праймерами спостерігалось переважання гетерозигот, оскільки коефіцієнт інбридингу коливався в межах 0,125–0,402. Середній індекс фіксації становить 0,249, що також свідчить про переважання гомозигот над гетерозиготами в дослідженій популяції.

Отже, проаналізовані праймери є інформативними для аналізу генетичної структури товстолобиків, оскільки молекулярні маркери вважаються корисними для досліджень генетичного поліморфізму у випадках, коли середнє значення гетерозиготності знаходиться в діапазоні 0,3–0,8 [22]. Проведені дослідження свідчать щодо ефективності використання обраних праймерів для популяційно-генетичного аналізу та індивідуальної ідентифікації популяції.

Таблиця 2. Показники генетичного поліморфізму у білого товстолобика

Праймер	Розмір ампліконів (п.н.)	Кількість алелей	n_e	H_0	H_e	F_{is}
(CTC) ₆ C	300–1700	34	6,8	0,678	0,861	0,219
(GAG) ₆ C	250–1300	57	18,5	0,566	0,946	0,402
(AGC) ₆ G	270–690	37	6,3	0,632	0,841	0,249
(AGC) ₆ C	250–1400	43	12,2	0,803	0,918	0,125
Середнє (Na)		42,7	10,9	0,669	0,891	0,249

Таким чином, використання молекулярно-генетичних маркерів для досліджень генетичної структури популяції наразі є найбільш інформативним і виправданим з точки зору реалізації мети.

Молекулярно-генетичні механізми формування генетичної структури в багатьох випадках, ймовірно, зумовлені історією формування популяцій риб та впливом факторів добору. Внаслідок процесів, що відбуваються на мікроеволюційному рівні зміни генетичної структури спричинюють макроеволюційні явища.

ВИСНОВКИ

Досліджені племінні стада строкатого (*Hypophthalmichthys nobilis*) та білого (*Hypophthalmichthys molitrix*) товстолобиків характеризуються специфічними особливостями їх генетичної структури. Мікросателітні локуси ДНК, обрані для вивчення поліморфізму мають різний рівень поліморфізму.

Встановлено, що у результаті мікроеволюційних процесів під впливом екологічних змін (природний та штучний добір) сформувався своєрідний генофонд та генетична структура. Зокрема, спостерігався підвищений рівень генетичного поліморфізму в строкатого товстолобика за

середньою кількістю ідентифікованих ампліконів 45,7 проти 42,7 у популяції білого. Також у останнього найбільша кількість ампліконів та найвище значення ефективної кількості алелей на локус спостерігалися за праймером (GAG)₆C і становили 57 і 18,5 відповідно. Найменш поліморфним за кількістю ампліконів на локус виявився праймер (СТС)₆C, де значення становили 34 та 6,8. За дослідженими чотирма праймерами, ефективна кількість алелей на локус коливалася у межах 6,3–18,5.

Проведений порівняльний аналіз еколого-генетичних змін дав змогу вивчити генетичну мінливість білого та строкатого товстолобиків на популяційному рівні. Крім специфічних ампліконів, були виявлені унікальні ДНК-фрагменти, притаманні популяціям на рівні виду.

Окрім того, виявлені під час цієї роботи специфічні «видові» і «популяційні» поліморфні ISSR-маркери дають можливість використовувати їх як основи для подальших всебічних досліджень для молекулярного маркування на популяційному рівні та для встановлення філогенетичних зв'язків, геномного профілю виду, а також моніторингу генетичної структури риб, а й загалом для збереження біорізноманіття.

ЛІТЕРАТУРА

1. Алтухов Ю.П. Генетика популяции и сохранение биоразнообразия. *Соросовский образовательный журнал*. 1995. №. 1. С. 32–43.
2. Nei M. Genetic distance between populations. *The American Naturalist*. 1972. Vol. 106 (4047). P. 434–436.
3. 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>.
4. Носова А.Ю., Кипень В.Н., Царь А.И., Лемеш В.А. Полиморфизм микросателлитных локусов у белого (*Hypophthalmichthys molitrix* Val.) и пестрого (*Hypophthalmichthys nobilis* Rich.) толстолобиков, выращиваемых в аквакультуре в Республике Беларусь. *Доклады Национальной академии наук Беларуси*. 2019. Т. 63 (1). С. 79–86. DOI: <https://doi.org/10.29235/1561.8323-2019-63-1-79-86>.
5. Joshi D., Ram R.N. and Lohani P. Microsatellite markers and their application in fisheries. *International Journal of Advances in Agricultural Science and Technology*. 2017. Vol. 4. Is. 10. P. 67–104.
6. Nazish N., Abbas K., Abdullah S. and Zia M.A. Microsatellite Diversity and Population Structure of *Hypophthalmichthys molitrix* in Hatchery Populations of Punjab. *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 2018. Vol. 18. P. 1113–1122. DOI: <https://doi.org/10.4194/1303-2712>.
7. Kaczmarczyk D. Selection of optimal spawning pairs to maintain genetic variation among captive populations of Acipenseridae based on the polymorphism of microsatellite loci. *Archives of Polish Fisheries*. 2016. No. 24 (2). P. 77–84.
8. Dudu A., Georgescu S.E. and Costache M. Evaluation of genetic diversity in fish using molecular markers. *Molecular Approaches to Genetic Diversity*. 2015. P. 163–193.
9. Mariutsa A., Oleksiienro O. and Oborskyi V. Comparative analysis of the genetic structure of Ukrainian carp of antoninsky-zozylenets breeds. 2019. P. 810.
10. Chistiakov D.A., Hellemans B. and Volckaert F.A. Microsatellites and their genomic distribution,

- evolution, function and applications: A review with special reference to fish genetics. *Aquaculture*. 2006. P. 1–29. DOI: <https://doi.org/0.1016/j.aquaculture.2005.11.031>.
11. Виноградов В.К., Ерохина Л.В. Гибриды белого и пестрого толстолобиков. *Рыбоводство и рыболовство*. 1964. № 5. С. 11–13.
 12. Балтаджи Р.А. Современное состояние научно-исследовательских работ по воспроизводству растительноядных рыб на Украине. *Растительноядные рыбы в промышленном рыбоводстве: сб. науч. тр.* Ташкент, 1980. С. 14–15.
 13. Вовк П.С. Биология дальневосточных растительноядных рыб и их хозяйственное использование в водоемах Украины. Киев: Наукова думка, 1976. 245 с.
 14. Бочков В.М., Нагорнюк Т.А., Борисенко Н.О., Тарасюк С.І. Формування гетерогенних популяцій білого і строкатого товстолобиків ДП рибгоспу «Галицький». *Науковий вісник НУБіП України. Сер.: Технологія виробництва і переробки продукції тваринництва*. 2014. Вип. 202. С. 38–44.
 15. WU Yao, JIA ZhiYing, LI ChiTao, GE HuiZheng and SHI LianYu Microsatellite Markers for Parentage Identification of Crossbreeding Carp (*Cyprinus carpio*) in a Selective Breeding Programme. *Journal of Agricultural Biotechnology*. 2012. Vol. 20 (5). P. 549–559.
 16. Залоїло О.В., Маріуца А.Е., Тарасюк С.І. Молекулярно-генетичні методи в рибистві. *Основні завдання рибогосподарської науки щодо вирішення нагальних проблем розвитку рибного господарства України: матеріали наук.-практ. семінару*. (м. Київ, 5 черв. 2014 р.). Київ, 2014. С. 56–62.
 17. Маріуца А.Е., Борисенко Н.О. Аналіз генетичної структури популяцій білого товстолобика окремих підприємств. *Збірник наукових праць Вінницького аграрного університету*. 2014. Вип. 2/86. С. 63–68.
 18. Godwin, I.D., Aitken, E.A. and Smith, L.W. Application of inter simple sequence repeat (ISSR) markers to plant genetics. *Electrophoresis*. 1997. Vol. 18 (9). P. 1524–1528. DOI: <https://doi.org/10.1002/elps.1150180906>.
 19. www.totallab.com.
 20. Peakall, R. and Smouse, P.E. GenAlEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research-an update. *Bioinformatics*. 2012. Vol. 28 (19). P. 2537–2539. DOI: <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bts460>.
 21. Животовский Л.А. Популяционная биометрия. Москва: Наука, 1991. 270 с.
 22. Takezaki N. and Nei M. Genetic distances and reconstruction of phelogenetic trees from microsatellite DNA. *Genetics*. 1996. Vol. 144. P. 389–399.

REFERENCES

1. Altukhov, Yu. (1995). Henetyka populatsyy y sokhraneny byoraznoobrazyya [Population genetics and biodiversity conservation]. *Sorosovskiy obrazovatelnyy zhurnal – Soros educational journal*, 1, 32–43 [in Russian].
2. Nei, M. (1972). Genetic distance between populations. *The American Naturalist*, 106 (4047), 434–436 [in English].
3. Nosova, A.Yu., Kypen, V.N., Tsar, A.Y. & Lemesh, V.A. (2020). Differentsiatsiya gibridnogo potomstva belogo (*Hypophthalmichthys molitrix* Val.) i pestrogo (*H. nobilis* Rich) tolstolobikov na osnovanii polimorfizma mikrosatelitnykh lokusov [Differentiation of hybrid offspring of white (*Hypophthalmichthys molitrix* Val) and variegated (*H. nobilis* Rich) silver carp on the basis of microsatellite loci polymorphism]. *Henetyka – Genetics*, 56 (3), 313–320. DOI: <https://doi.org/10.31857/S0016675820030121> [in Russian].
4. Nosova, A.Yu., Kypen, V.N., Tsar, A.I. & Lemesh, V.A. (2019). Polimorfizm mikrosatelitnykh lokusov u belogo (*Hypophthalmichthys molitrix* Val.) i pestrogo (*Hypophthalmichthys nobilis* Rich.) tolstolobikov, vyrashchivaemykh v akvakulture v respublike Belarus [Polymorphism of microsatellite loci in white (*Hypophthalmichthys molitrix* Val.) and variegated (*Hypophthalmichthys nobilis* Rich.) Silver carp grown in aquaculture in the Republic of Belarus]. *Doklady Natsionalnoy akademii nauk Belarusi – Reports of the National Academy of Sciences of Belarus*, 63 (1), 79–86. DOI: <https://doi.org/10.29235/1561.8323-2019-63-1-79-86> [in Russian].
5. Joshi, D., Ram, R.N. & Lohani, P. (2017). Microsatellite markers and their application in fisheries. *International Journal of Advances in Agricultural Science and Technology*, 4 (10), 67–104 [in English].
6. Nazish, N., Abbas, K., Abdullah, S. & Zia, M.A. (2018). Microsatellite Diversity and Population Structure of Hypophthalmichthys molitrix in Hatchery Populations of Punjab. *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 18, 1113–1122. DOI: <https://doi.org/10.4194/1303-2712> [in English].
7. Kaczmarczyk, D. (2016). Selection of optimal spawning pairs to maintain genetic variation among captive populations of Acipenseridae based on the polymorphism of microsatellite loci. *Archives of Polish Fisheries*, 24, 77–84 [in English].
8. Dudu, A., Georgescu, S.E. & Costache, M. (2015). Evaluation of genetic diversity in fish using molecular markers. *Molecular Approaches to Genetic Diversity*, 163–193. DOI: <https://doi.org/10.5772/60423> [in English].
9. Mariutsa, A., Oleksienro, O. & Oborskyi, V. (2019). Comparative analysis of the genetic structure of ukrainian carp of antoninsky-zozylenets breeds [in English].
10. Chistiakov, D.A., Hellemans, B. & Volckaert, F.A. (2006). Microsatellites and their genomic distribution, evolution, function and applications: A review with special reference to fish genetics. *Aquaculture*, 1–29. DOI: <https://doi.org/0.1016/j.aquaculture.2005.11.031> [in English].
11. Vinogradov, V.K. & Yerokhina, L.V. (1964). Gibridy belogo i pestrogo tolstolobikov [Hybrids of silver

- carp and silver carp]. *Rybovodstvo i rybolovstvo – Fish farming and fishing*, 5, 11–13 [in Russian].
12. Baltadzi, R.A. (1980). Sovremennoe sostoyanie nauchno-issledovatel'skikh rabot po vosproizvodstvu rastitel'noyadnykh ryb na Ukraine [The current state of research on the reproduction of herbivorous fish in Ukraine]. *Rastitel'noyadnye ryby v promyshlennom rybovodstve: sbornik nauchnykh trudov – Herbivorous fish in industrial fish farming: collection of scientific papers*. Tashkent, 14–15 [in Russian].
 13. Vovk, P.S. (1976). *Biologiya dalnevostochnykh rastitel'noyadnykh ryb i ih hozhaystvennoe ispolzovanie v vodoemah Ukrainyi [Biology of Far Eastern herbivorous fish and their economic use in water bodies of Ukraine]*. Kyiv: Naukova dumka [in Russian].
 14. Bochkov, V.M., Nagornyuk, T.A., Borysenko, N.O. & Tarasyuk S.I. (2014). Formuvannya heterogenykh populacij bilogo i strokatogo tovtolobykiv DP rybgospu «Galyczkyj» [Formation of heterogeneous populations of white and variegated silver carp of the Galitsky fish farm]. *Naukovyi visnyk Nacional'nogo universytetu bioresursiv i pryrodokory stuvannya Ukrainy. Seriya: Tekhnologiya vyrobnyctva i pererobky produktsiyi tvarynnyctva – Scientific Bulletin of the National University of Life and Environmental Sciences of Ukraine. Series: Technology of production and processing of livestock products*, 202, 38–44 [in Ukrainian].
 15. WU Yao, JIA Zhi-Ying, LI Chi-Tao, GE Hui-Zheng & SHI Lian-Yu (2012). Microsatellite Markers for Parentage Identification of Crossbreeding Carp (*Cyprinus carpio*) in a Selective Breeding Programme. *Journal of Agricultural Biotechnology*, 20 (5), 549–559 [in English].
 16. Zaloyilo, O.V., Mariucza, A.E. & Tarasyuk, S.I. (2014.) Molekulyarno-genetychni metody v rybnyctvtvi [Molecular genetic methods in fish farming]. *Osnovni zavadannya rybohospodarskoi nauky shchodo vyryshennia nahalnykh problem rozvytku rybnoho hospodarstva Ukrainy: materialy nauk.-prakt. seminaru [The main tasks of fisheries science to solve urgent problems of fisheries development in Ukraine: materials of the scientific-practical seminar]*. (pp. 56–62). Kyiv [in Ukrainian].
 17. Mariutsa, A.E. & Borysenko, N.O. (2014). Analiz henetychnoi struktury populyatsii biloho tovtolobyka okremykh pidpryemstv [Analysis of the genetic structure of populations of white silver carp of individual enterprises]. *Zbirnyk naukovykh prats Vinnytskoho ahrarnoho universytetu – Collection of scientific works of Vinnytsia Agrarian University*, 2/86, 63–68 [in Ukrainian].
 18. Godwin, I.D., Aitken, E.A.B., & Smith, L.W. (1997). Application of inter simple sequence repeat (ISSR) markers to plant genetics. *Electrophoresis*, 18 (9), 1524–1528. DOI: <https://doi.org/10.1002/elps.1150180906> [in English].
 19. www.totallab.com [in English].
 20. Peakall, R. & Smouse, P.E. (2012). GenAlEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research—an update. *Bioinformatics*, 28 (19), 2537–2539. DOI: <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bts460> [in English].
 21. Zhivotovskiy, L.A. (1991). *Populyatsionnaya biometriya [Population biometrics]*. Moskva: Nauka [in Russian].
 22. Takezaki, N. & Nei, M. (1996). Genetic distances and reconstruction of phelogenetic trees from microsatellite DNA. *Genetics*, 144, 389–399 [in English].

Стаття надійшла до редакції журналу 19.09.2020