

ФОРМУВАННЯ ГЕНЕТИЧНОЇ СТРУКТУРИ РАННІХ ВІКОВИХ ГРУП РІЗНИХ ВИДІВ ТОВСТОЛОБИКІВ

І. І. ГРИЦІНЯК, Т. А. НАГОРНЮК, С. І. ТАРАСЮК, Н. О. БОРИСЕНКО

Інститут рибного господарства НААН (Київ, Україна)

achtaan@ukr.net

Проведено аналіз генетичної структури з використанням локусів генетико-біохімічних систем Pralb, EST, MDH, ME, CA у однорічок і дворічок білого і строкатого товстолобиків різних господарств. Встановлено, що досліджені популяції різних видів товстолобиків характеризуються високим рівнем генетичної мінливості та значним надлишком гетерозиготних генотипів за окремими локусами. Виявлено значне переважання фактичного рівня середньої гетерозиготності над очікуваним у однорічок Лиманського ДВСРП (у білого $H_o = 75,9\%$, $H_e = 49,6\%$; у строкатого – $H_o = 73,6\%$, $H_e = 47,9\%$). Спостерігався високий рівень середньої гетерозиготності у дворічок строкатого товстолобика рибгоспу «Галицький» ($H_o = 71,9\%$, $H_e = 49,4\%$).

Ключові слова: білий товстолобик, строкатий товстолобик, однорічки, дворічки, генетична структура, алелі, генотип, гетерозиготність

FORMING OF THE GENETIC STRUCTURE OF EARLY AGE GROUPS OF SILVER AND BIGHEAD CARPS

I. Hrytsyniak, T. Nagornyuk, S. Tarasjuk, N. Borisenko

Institute of Fisheries NAAS (Kyiv, Ukraine)

achtaan@ukr.net

An analysis of the genetic structure with the use of the loci of genetic-biochemical systems Pralb, EST, MDH, ME, CA in age-1 and age-2 silver and bighead carps from different fish farms has been carried out. It was found that the studied populations of silver and bighead carps are characterized by high level of genetic variability and significant excess of heterozygous genotypes in some loci. A significant predominance of the actual level of average heterozygosity over that expected in yearlings was detected in Liman SIAFE ($H_o = 75.9\%$, $H_e = 49.6\%$ in silver carp; $H_o = 73.6\%$, $H_e = 47.9\%$ in bighead carp). High level of average heterozygosity in age-2 bighead carp was observed in fish farm «Galitski» ($H_o = 71.9\%$, $H_e = 49.4\%$).

Key words: silver carp, bighead carp, yearlings, age-2 fish, genetic structure, alleles, genotype, heterozygosity

ФОРМИРОВАНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ РАННИХ ВОЗРАСТНЫХ ГРУПП РАЗНЫХ ВИДОВ ТОЛСТОЛОБИКОВ

И. И. Грициняк, Т. А. Нагорнюк, С. И. Тарасюк, Н. А. Борисенко

Інститут рибного господарства НААН (Київ, Україна)

achtaan@ukr.net

Проведен анализ генетической структуры с использованием локусов генетико-биохимических систем Pralb, EST, MDH, ME, CA у годовиков и двухгодовиков белого и пестрого толстолобиков разных хозяйств. Установлено, что исследованные популяции разных видов толстолобиков характеризуются высоким уровнем генетической изменчивости и значительным избытком гетерозиготных генотипов по отдельным локусам. Вывявлено значительное преобладание фактического уровня средней гетерозигот-

ности над ожидаемым у годовиков Лиманского ГПСРП (у белого $H_o = 75,9\%$, $H_e = 49,6\%$; у пестрого – $H_o = 73,6\%$, $H_e = 47,9\%$). Наблюдался высокий уровень средней гетерозиготности у двухгодовиков пестрого толстолобика рыбхоза «Галицкий» ($H_o = 71,9\%$, $H_e = 49,4\%$).

Ключевые слова: белый толстолобик, пестрый толстолобик, годовики, двухгодовики, генетическая структура, аллели, генотип, гетерозиготность

Вступ. Рослиноідним ридам відводиться важлива роль у вирішенні проблеми раціонального використання природних ресурсів внутрішніх водойм. Багатовікова рибницька практика показує, що неможливо добитися значного збільшення показників продуктивності лише шляхом вдосконалення біотехнічних прийомів утримання та годівлі, якщо об'єкт не має спадкових задатків високої продуктивності. Тому генетичне покращання рослиноідних риб є невід'ємною складовою частиною проблеми їх рибогосподарського освоєння [3].

Для з'ясування популяційної структури будь-якого виду потрібний глибокий і всебічний аналіз, який включає використання генетичних, фізіолого-біохімічних, морфологічних, екологічних та інших підходів і методів дослідження, екстрапольованих на весь простір видового ареалу. Це особливо важливо у застосуванні до видів, які є об'єктами господарської діяльності, популяція яких, до того ж, розглядається не тільки як елементарна еволюційна одиниця, але й як самостійна одиниця продукції.

Відомо, що на ранніх етапах розвитку у створенні породної групи, як правило, бере участь обмежена кількість тварин, генотипи яких у значній мірі визначають генофонд їх в цілому. Збереженню і підтриманню стабільної генетичної структури риб багато в чому сприяє чистопородне розведення, при цьому періодичне прилиття крові є цілком достатньою умовою для підтримки внутрішньопородної генетичної подібності популяції.

Характеристика генофондів різних видів риб методами біохімічної генетики дає змогу виявляти шляхи їх походження, ідентифікувати популяції, визначати ступінь їх генетичної подібності та величину інбридингу, а також ступінь спорідненості і філогенетичні зв'язки між досліджуваними породами і популяціями. Електрофоретичні варіанти поліморфних білків є зручними генетичними маркерами і виявляються корисними в селекційно-племінному рибництві. Алельні варіанти досліджуваних поліморфних генів використовуються для маркування порід, стад, а також потомків індивідуальних схрещувань, що є особливо важливим для вдосконалення племінної справи і селекції риб [2, 4].

Можна очікувати, що відмінності в генетичній структурі особин, що схрещуються, будуть сприяти одержанню ефекту гетерозису. Вивчення генетичних особливостей новостворених та природних популяцій риб є основою для розробки методів генетичного моніторингу. Перспективність використання поліморфних систем крові та маркерів ДНК для маркування генотипів дозволить не тільки контролювати процес передачі генів батьківських пар потомкам у ряді поколінь, визначати фактичний індекс генетичної подібності, але й прогнозувати ефективність підбору й добору [5].

Метою нашого дослідження був аналіз особливостей генетичної структури за використання генетико-біохімічних маркерів у різновікових груп двох видів товстолобиків України.

Матеріали та методи досліджень. Проводили відбір зразків крові у однорічок і дворічок білого (*Hypophthalmichthys molitrix*) і строкатого (*Aristichthys nobilis*) товстолобиків Лиманського ДВСРП Харківської обл. та ДП рибгоспу «Галицький» Івано-Франківської обл.

Для визначення алелів і генотипів використовували біохімічні системи – локуси преальбуміну (*Pralb*), естерази (*EST*, *КФ 3.1.1.1*), малатдегідрогенази (*MDH*, *КФ 1.1.1.37*), малік-ензиму (*ME*, *КФ 1.1.1.40*) та карбоангідрази (*CA*, *КФ 4.2.1.1*).

Як матеріал для досліджень використовували зразки крові товстолобиків, які відбирали прижиттєво з хвостової вени у пластикові пробірки з гепарином. Зразки центрифугували при 3 тис. об./хв протягом 10 хв. Фасували фракції крові в окремі пробірки і зберігали при -20°C .

Проводили електрофоретичне розділення білків, використовуючи методи вертикального поліакриламідного та горизонтального крохмального електрофорезів [3, 6] з власними модифікаціями з наступним гістохімічним фарбуванням та генотипуванням [1]. Для оцінки рівня популяційного різноманіття розраховували показники: частоту алельних варіантів, кількість генотипів, очікувану (H_e) і фактичну (H_o) гетерозиготність за локусами, рівень середньої гетерозиготності, індекс фіксації Райта F . Статистичну обробку отриманих результатів виконували з використанням пакету комп'ютерної програми "Biosys-1" [7].

Результати досліджень. Проаналізовано особливості генетичної структури груп одно- і дворічок різних видів товстолюбиків з використанням генетико-біохімічних маркерів. За всіма дослідженими локусами виявлено поліморфізм. Наведено особливості розподілу алельних частот досліджуваних локусів у однорічок та дворічок різних видів товстолюбиків (табл. 1, 2).

1. Частота алелів локусів генетико-біохімічних систем однорічок товстолюбика

Локуси	Білий товстолюбик		Строкатий товстолюбик	
	Лиманське ДВСРП	ДП рибгосп «Галицький»	Лиманське ДВСРП	ДП рибгосп «Галицький»
<i>Pralb(n)</i>	30	30	26	30
<i>A</i>	0,533	0,267	0,635	0,750
<i>B</i>	0,467	0,733	0,365	0,250
<i>EST (n)</i>	27	30	26	30
<i>F</i>	0,444	0,617	0,365	0,633
<i>S</i>	0,556	0,383	0,635	0,367
<i>MDH(n)</i>	29	30	27	30
<i>F</i>	0,483	0,617	0,407	0,600
<i>S</i>	0,517	0,383	0,593	0,400
<i>ME (n)</i>	29	29	27	29
<i>F</i>	0,517	0,500	0,574	0,431
<i>S</i>	0,483	0,500	0,426	0,569
<i>CA (n)</i>	29	30	27	30
<i>F</i>	0,431	0,600	0,463	0,567
<i>S</i>	0,569	0,400	0,537	0,433

За всіма локусами виявлено по два алельні варіанти – швидко- і повільномігруючий. У однорічок рибгоспу «Галицький» відмічалась значна перевага швидкомігруючого алеля F за локусами EST і MDH як у білого ($Est F - 0,617$; $Mdh F - 0,617$), так і строкатого товстолюбиків ($Est F - 0,633$; $Mdh F - 0,600$).

У однорічок строкатого товстолюбика обох господарств спостерігалось переважання частоти швидкомігруючого алельного варіанту A , порівняно з повільномігруючим B , за локусом $Pralb$ ($Pralb A - 0,635$ та $0,750$ у особин з Лиманського ДВСРП і рибгоспу «Галицький», відповідно). У групі однорічок білого товстолюбика рибгоспу «Галицький» частота повільномігруючого алеля $Pralb B$ становила $0,733$ і значно переважала частоту алеля $Pralb A$ ($0,267$) (табл. 1).

За локусом ME значну частоту швидкомігруючого алеля спостерігали у дворічок білого товстолюбика з Лиманського ($Me F - 0,667$) і рибгоспу «Галицький» ($Me F - 0,650$), а також у дворічок строкатого товстолюбика Лиманського ДВСРП ($Me F - 0,633$) (табл. 2).

У дворічок білого товстолюбика Лиманського ДВСРП за локусом $Pralb$ відмічено високу частоту повільномігруючого алельного варіанту ($Pralb B - 0,683$).

Виявлено перевагу частоти алельних варіантів $Ca F - 0,667$ і $Est F - 0,625$ у дворічок білого товстолюбика рибгоспу «Галицький» порівняно з іншими дослідженими групами (табл. 2).

2. Частота алелів локусів генетико-біохімічних систем дворічок товстолибика

Локуси	Білий товстолибик		Строкатий товстолибик	
	Лиманське ДВСРП	ДП рибгосп «Галицький»	Лиманське ДВСРП	ДП рибгосп «Галицький»
<i>Pralb</i> (n)	30	30	30	27
<i>A</i>	0,317	0,550	0,533	0,426
<i>B</i>	0,683	0,450	0,467	0,574
<i>EST</i> (n)	29	28	29	29
<i>F</i>	0,569	0,625	0,534	0,517
<i>S</i>	0,431	0,375	0,466	0,483
<i>MDH</i> (n)	30	30	30	29
<i>F</i>	0,583	0,550	0,567	0,448
<i>S</i>	0,417	0,450	0,433	0,552
<i>ME</i> (n)	30	30	30	29
<i>F</i>	0,667	0,650	0,633	0,414
<i>S</i>	0,333	0,350	0,367	0,586
<i>CA</i> (n)	30	30	30	29
<i>F</i>	0,483	0,667	0,483	0,517
<i>S</i>	0,517	0,333	0,517	0,483

У груп товстолибиків встановлено особливості розподілу фактичних і очікуваних гетерозиготних генотипів досліджуваних локусів (табл. 3, 4). У однорічок рибгоспу «Галицький» надлишок гетерозигот присутній лише за локусом *EST* у білого товстолибика ($G_o = 23$, $G_e = 14,424$; $P < 0,001$). У однорічок обох видів товстолибиків Лиманського ДВСРП за всіма дослідженими локусами, крім локусу *Pralb* у білого товстолибика, спостерігався невірноважений стан генетичної структури через надлишок гетерозиготних особин ($P < 0,001-0,05$).

3. Розподіл фактичних і очікуваних гетерозиготних генотипів за локусами у однорічок товстолибика

Локуси	Лиманське ДВСРП				ДП рибгосп «Галицький»			
	однорічки білого товстолибика							
	G_o	G_e	χ^2	P	G_o	G_e	χ^2	P
<i>EST</i>	24	13,585	16,497	<0,001	23	14,424	11,017	<0,001
<i>MDH</i>	22	14,737	7,297	<0,01	19	14,424	3,137	>0,05
<i>ME</i>	22	14,737	7,297	<0,01	15	14,754	0,008	>0,05
<i>Pralb</i>	20	15,186	3,119	>0,05	12	11,932	0,001	>0,05
<i>CA</i>	21	14,474	6,115	<0,05	18	14,644	1,635	>0,05
однорічки строкатого товстолибика								
<i>EST</i>	19	12,294	8,097	<0,01	18	14,169	2,280	>0,05
<i>MDH</i>	20	13,283	7,190	<0,01	18	14,644	1,635	>0,05
<i>ME</i>	21	13,453	8,840	<0,01	17	14,474	0,916	>0,05
<i>Pralb</i>	17	12,294	3,987	<0,05	13	11,441	0,590	>0,05
<i>CA</i>	21	13,679	8,034	<0,01	18	14,983	1,260	>0,05

Примітка. Тут і у наступній таблиці G_o – фактична кількість гетерозигот; G_e – очікувана кількість гетерозигот

У дворічок білого товстолибика Лиманського ДВСРП лише за локусом *CA* присутній надлишок гетерозигот ($G_o = 21$, $G_e = 15,237$; $P < 0,05$), за локусами *EST*, *MDH*, *ME* і *Pralb* спостерігався стан рівноваги. У групи дворічок білого товстолибика рибгоспу «Галицький» невірноважений стан генетичної структури виявлено за локусами *EST* і *CA* ($P < 0,01$), за локусами *MDH*, *ME* і *Pralb* не встановлено достовірних відмінностей за кількістю фактичних і теоретично розрахованих гетерозиготних особин (табл. 4).

У дворічок строкатого товстолибика Лиманського ДВСРП відмічався надлишок гетерозигот за локусами *Pralb* ($G_o = 22$, $G_e = 15,186$; $P < 0,05$) і *EST* ($G_o = 23$, $G_e = 14,684$; $P < 0,01$).

4. Розподіл фактичних і очікуваних гетерозиготних генотипів за локусами у дворічок товстолобика

Локус	Лиманське ДВСРП				ДП рибгосп «Галицький»			
	дворічки білого товстолобика							
	G_o	G_e	χ^2	P	G_o	G_e	χ^2	P
<i>EST</i>	19	14,474	2,942	>0,05	21	13,364	9,529	<0,01
MDH	15	14,831	0,004	>0,05	19	15,102	2,069	>0,05
<i>ME</i>	18	13,559	3,358	>0,05	17	13,881	1,577	>0,05
Pralb	13	13,203	0,007	>0,05	17	15,102	0,491	>0,05
CA	21	15,237	4,439	<0,05	20	13,559	7,064	<0,01
	дворічки строкатого товстолобика							
<i>EST</i>	23	14,684	9,636	<0,01	22	14,737	7,297	<0,01
MDH	16	14,983	0,143	>0,05	18	14,596	1,634	>0,05
<i>ME</i>	18	14,169	2,280	>0,05	22	14,316	8,673	<0,01
Pralb	22	15,186	6,249	<0,05	17	13,453	1,953	>0,05
CA	17	15,237	0,415	>0,05	24	14,737	11,868	<0,01

Дворічки строкатого товстолобика рибгоспу «Галицький» мали невірноважений стан генетичної структури за локусами *EST* ($G_o = 22$, $G_e = 14,737$; $P < 0,01$), *ME* ($G_o = 22$, $G_e = 14,316$; $P < 0,01$) і *CA* ($G_o = 24$, $G_e = 14,737$; $P < 0,01$) (табл. 4).

У товстолобиків проведений аналіз рівня гетерозиготності і генетичної мінливості згідно індексу фіксації Райта, який є мірою відмінностей між фактичною і очікуваною гетерозиготністю.

У однорічок білого товстолобика Лиманського ДВСРП фактична гетерозиготність, яка коливалась у межах від 66,7 % за локусом *Pralb* до 88,9 % за локусом *EST*, переважала очікуваний рівень гетерозиготності ($H_e = 49-49,9$ %). При цьому індекс фіксації Райта мав значення від $-0,339$ до $-0,800$ і показував надлишок гетерозигот (табл. 5).

Виявлено, що група однорічок білого товстолобика рибгоспу «Галицький» була гетерогенною на рівні H_o від 40 % ($H_e = 39,1$ %) за локусом *Pralb* до 76,7 % ($H_e = 47,3$ %) за локусом *EST*, з індексом фіксації Райта, який вказував на надлишок гетерозиготних особин, від незначного $F = -0,023$ до максимального $F = -0,622$ (табл. 5).

5. Рівень гетерозиготності за локусами генетико-біохімічних систем у однорічок товстолобика

Локуси	Лиманське ДВСРП			ДП рибгосп «Галицький»		
	однорічки білого товстолобика					
	H_o	H_e	F	H_o	H_e	F
<i>EST</i>	0,889	0,494	-0,800	0,767	0,473	-0,622
MDH	0,759	0,499	-0,519	0,633	0,473	-0,340
<i>ME</i>	0,759	0,499	-0,519	0,517	0,500	-0,034
Pralb	0,667	0,498	-0,339	0,400	0,391	-0,023
CA	0,724	0,490	-0,476	0,600	0,480	-0,250
середня	0,759±0,036	0,496±0,002	-0,531	0,583±0,061	0,463±0,019	-0,260
	однорічки строкатого товстолобика					
<i>EST</i>	0,731	0,464	-0,576	0,600	0,464	-0,292
MDH	0,741	0,483	-0,534	0,600	0,480	-0,250
<i>ME</i>	0,778	0,489	-0,590	0,586	0,490	-0,195
Pralb	0,654	0,464	-0,410	0,433	0,375	-0,156
CA	0,778	0,497	-0,564	0,600	0,491	-0,222
середня	0,736±0,023	0,479±0,007	-0,537	0,564±0,033	0,460±0,022	-0,226

Примітка. тут і у наступній таблиці H_o – фактичний рівень гетерозиготності; H_e – очікуваний рівень гетерозиготності; F – індекс фіксації Райта

У однорічок строкатого товстолобика різних господарств значення фактичного рівня гетерозиготності H_o від 43,3 до 77,8 %, які вказували на значну перевагу над очікуваним H_e від 37,5 до 49,7 %, виявлено за всіма включеними у дослідження локусами.

Встановлено, що однорічки Лиманського ДВСРП відрізнялись найвищим рівнем середньої гетерозиготності на рівні 75,9 % у білого та 73,6 % у строкатого товстолобиків, що значно переважало очікуваний рівень у даних груп ($F = -0,531$ і $-0,537$ у білого і строкатого відповідно), що свідчить про високу генетичну мінливість груп однорічок.

У групах дворічок відмічається високий рівень гетерозиготності за локусом *CA* на рівні 82,8 % у строкатого товстолобика рибгоспу «Галицький», а також за локусом *EST* із значенням 79,3 та 75,9 % у строкатого обох господарств. Відмінність між фактичним і очікуваним рівнем гетерозиготності цих груп за даними локусами перебувала в межах $F =$ від $-0,519$ до $-0,657$, що свідчить про значний надлишок гетерозиготних особин (табл. 6).

6. Рівень гетерозиготності за локусами генетико-біохімічних систем у дворічок товстолобика

Локуси	Лиманське ДВСРП			ДП рибгосп «Галицький»		
	дворічки білого товстолобика					
	H_{obs}	H_{exp}	F	H_{obs}	H_{exp}	F
EST	0,655	0,490	-0,336	0,750	0,469	-0,600
MDH	0,500	0,486	-0,029	0,633	0,495	-0,279
ME	0,600	0,444	-0,350	0,567	0,455	-0,245
Pralb	0,433	0,433	-0,001	0,567	0,495	-0,145
CA	0,700	0,499	-0,402	0,667	0,444	-0,500
середня	0,578±0,049	0,471±0,013	-0,227	0,637±0,034	0,472±0,010	-0,350
дворічки строкатого товстолобика						
EST	0,793	0,498	-0,594	0,759	0,499	-0,519
MDH	0,533	0,491	-0,086	0,621	0,495	-0,255
ME	0,600	0,464	-0,292	0,759	0,485	-0,564
Pralb	0,733	0,498	-0,473	0,630	0,489	-0,288
CA	0,567	0,499	-0,135	0,828	0,499	-0,657
середня	0,645±0,050	0,490±0,007	-0,316	0,719±0,040	0,494±0,003	-0,455

Фактичний рівень середньої гетерозиготності був найвищим у дворічок строкатого товстолобика рибгоспу «Галицький» і становив 71,9 %, очікуваний рівень середньої гетерозиготності – 49,4 %. У інших груп дворічного віку рівень середньої гетерозиготності був теж на досить високому рівні від 57,8 % до 64,5 % і переважав очікуваний, який при цьому мав значення від 47,1 % до 49 %. Індекс фіксації Райта вказував на надлишок гетерозиготних особин у групах дворічок товстолобиків і становив $F =$ від $-0,227$ до $-0,455$, що свідчить про нерівновагу генетичної структури.

Висновки. Виконаний аналіз генетичної структури однорічок і дворічок білого і строкатого товстолобиків за генетико-біохімічними маркерами: *Pralb*, *EST*, *MDH*, *ME* та *CA* дозволив виявити високу генетичну мінливість досліджених груп риб.

Групи однорічок білого і строкатого товстолобиків рибгоспу «Галицький», на відміну від однорічок Лиманського ДВСРП, відзначались врівноваженим станом генетичної структури, оскільки не виявлено достовірних відмінностей за розподілом фактичних і очікуваних гетерозиготних генотипів досліджених локусів ($P > 0,05$), крім локусу *EST* у групі білого товстолобика.

Відмічався високий рівень середньої гетерозиготності в однорічок Лиманського ДВСРП на рівні 73,6 % і 75,9 %, а також у дворічок строкатого товстолобика обох господарств – 64,5 % і 71,9 %. При цьому очікуваний рівень середньої гетерозиготності був значно нижчим і становив у однорічок Лиманського ДВСРП від 47,9 % до 49,6 %; у дворічок строкатого обох господарств – від 49 % до 49,4 %. Згідно значень індексів фіксації Райта у зазначених груп спостерігався надлишок гетерозиготних особин: $F =$ від $-0,531$ до $-0,537$ у

однорічок Лиманського ДВСРП та $F =$ від $-0,316$ до $-0,455$ у дворічок строкатого товстолобика, що вказує на необхідність підтримання в цих популяціях стану генетичної рівноваги.

БІБЛІОГРАФІЯ

1. Генетика изоферментов / Л. И. Корочкин, С. О. Леров, А. И. Пудовник и др. – М. : Наука, 1977. – 275 с.
2. Паавер, Т. Биохимическая генетика карпа *Cyprinus carpio* L. / Т. Паавер – Таллин : «Валгус», 1983. – 122 с.
3. Тарасюк, С. І. Молекулярно-генетичні дослідження в рибництві / С. І. Тарасюк, І. І. Грициняк. – К. : Аграрна наука, 2013. – 310 с.
4. Applications of electrophoretic genetic markers to fish breeding. I. Advantages and methods / R. Moav, T. Brody, G. Wohlfarth [et. all] // *Aquaculture*. – 1976. – V. 9. – N 3. – P. 217–228.
5. Caetano-Anolles, G. DNA amplification fingerprinting using very short arbitrary aligonucleotide primers / G. Caetano-Anolles, B. J. Bassam, P. M. Gresshoff // *Biotechnology*. – 1991. – V. 9. – P. 553–557.
6. Davis, B. J. Disc electrophoresis. II. Method and application to human serum proteins / B. J. Davis // *Ann. N. Y. Acad. Sci.* – 1964. – V. 121. – P. 404–408.
7. Swofford, D. L. Biosys-1: A Fortran program for the comprehensive analysis of electrophoretic data in population genetics and systematics / D. L. Swofford, R. B. Selander // *J. Heredity*. – 1981. – V. 72. – P. 281–283.

REFERENCES

1. 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).
2. Paaver, T. 1983. *Biokhimicheskaya genetika karpa Cyprinus carpio* L. – *Biochemical genetics of carp Cyprinus carpio* L. Tallin, Valgus, 122 (in Estonia).
3. Tarasyuk, S. I., and I. I. Hrytsynyak. 2013. *Molekulyarno-henetychni doslidzhennya v rybnytstvi – Molecular genetic studies in fish culture*. Kyiv, Ahrarna nauka, 310 (in Ukrainian).
4. Moav, R., T. Brody, G. Wohlfarth, and G. Hulata. 1976. Applications of electrophoretic genetic markers to fish breeding. I. Advantages and methods. *Aquaculture*. 9 (3): 217–228.
5. Caetano-Anolles, G., B. J. Bassam, and P. M. Gresshoff. 1991. DNA amplification fingerprinting using very short arbitrary aligonucleotide primers. *Biotechnology*. 9: 553–557.
6. Davis, B. J. 1964. Disc electrophoresis. II. Method and application to human serum proteins. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 121: 404–408.
7. 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.