

СЕЛЕКЦІЯ, ГЕНЕТИКА ТА БІОТЕХНОЛОГІЇ

Ribogospod. nauka Ukr., 2019; 3(49): 48-58
DOI: 10.15407/fsu2019.03.048
УДК 597.443:597–115:639.3.032

Received 05.08.19
Received in revised form 16.08.19
Accepted 03.09.19

ДО ПИТАННЯ ГЕНЕТИЧНОЇ СТРУКТУРИ ПЛЕМІННИХ ГРУП СТЕРЛЯДІ (*ACIPENSER RUTHENUS* LINNAEUS) В ІНДУСТРІАЛЬНІЙ АКВАКУЛЬТУРІ

М. М. Пашко, marina-fish@ukr.net, Інститут рибного господарства НААН, м. Київ
С. І. Тарасюк, tarasjuk@ukr.net, Інститут рибного господарства НААН, м. Київ
О. М. Третяк, info@if.org.ua, Інститут рибного господарства НААН, м. Київ
Н. О. Борисенко, b_Natalia@i.ua, Інститут рибного господарства НААН, м. Київ
О. Ю. Белікова, belikova.e.y@gmail.com, Інститут рибного господарства НААН,
м. Київ

Мета. Дослідити генетичну структуру племінного стада стерляді, сформованого в умовах плавучих садків рибного господарства індустріального типу.

Методика. Штучне відтворення та вирощування стерляді здійснювали із застосуванням індустріальних технологій рибництва. Аналіз поліморфізму білкових речовин проводили з використанням методів електрофорезу в поліакриламідному гелі. У якості молекулярно-генетичних маркерів для оцінки генетичної структури групи риб чотиришестилітнього віку ($n = 30$) розглядали розподіл алельних та генотипних частот за локусами, що кодують низку білків і ферментів крові тварин: трансферину (TF), посттрансферину (PTF), альбуміну (ALB). Статистичне опрацювання отриманих даних виконували із застосуванням традиційних прийомів.

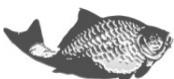
Результати. Установлено, що генетична структура групи племінних особин стерляді із масою тіла в межах 1,0–2,3 кг (в середньому $1,68 \pm 0,07$ кг, $C_v = 22,3\%$) характеризується значним рівнем гетерозиготності (66,7%). Із розглянутих генетико-біохімічних систем найбільш інформативними для виявлення міжгрупових відмінностей за генетичними структурами виявились системи TF та ALB. Отримані дані дають змогу припустити, що оцінка поліморфізму за локусами трансферину та альбуміну може сприяти об'єктивному контролю ступеня інбредності племінних груп стерляді за індустріальних методів ведення аквакультури. Наголошується на необхідності проведення комплексних генетичних досліджень у процесі формування племінних стад осетрових риб в індустріальному рибництві.

Наукова новизна. Досліджено генетичну структуру стерляді за нетрадиційного для аквакультури України технологічного варіанту формування та експлуатації племінних стад осетрових риб.

Практична значимість. Результати досліджень являють інтерес для контролю та поліпшення стану племінних ресурсів осетрових риб в аквакультурі України.

Ключові слова: племінні групи стерляді, генетична структура, біохімічні маркери, контроль генофонду, індустріальне рибництво.

© М. М. Пашко, С. І. Тарасюк, О. М. Третяк, Н. О. Борисенко, О. Ю. Белікова, 2019



ON THE GENETIC STRUCTURE OF BROOD GROUPS OF THE STERLET (*ACIPENSER RUTHENUS* LINNAEUS) IN INDUSTRIAL AQUACULTURE

M. Pashko, marina-fish@ukr.net, Institute of Fisheries NAAS, Kyiv

S. Tarasjuk, tarasjuk@ukr.net, Institute of Fisheries NAAS, Kyiv

O. Tretiak, info@if.org.ua, Institute of Fisheries NAAS, Kyiv

N. Borysenko, b_Natalia@i.ua, Institute of Fisheries NAAS, Kyiv

O. Bielikova, belikova.e.y@gmail.com, Institute of Fisheries NAAS, Kyiv

Purpose. To investigate the genetic structure of the brood stock of the sterlet formed in the conditions of floating cages of an industrial type farm.

Methodology. Artificial reproduction and rearing of the sterlet were conducted with the use of industrial aquaculture technologies. The analysis of the polymorphism of protein substances was performed with the use of electrophoresis in polyacrylamide gel. As molecular-genetic markers for the assessment of the genetic structure of age-4-6 fish ($n=30$), we used the distribution of allele and genotypic frequencies by loci coding a number of animal blood proteins and enzymes: transferrin (TF), post-transferrin (PTF), albumin (ALB). Statistical processing of the obtained data was performed with the use of traditional methods.

Findings. It was found that the genetic structure of the brood sterlet group with the body weight of 1.0-2.3 kg (1.68 ± 0.07 kg, $Cv=22.3\%$) was characterized by a significant level of heterozygosity (66.7%). From examined genetic-biochemical systems, the most informative for the detection of inter-group differences by genetic structures were the TF and ALB systems. The obtained data give an opportunity to suppose that the polymorphism assessment by transferrin and albumin loci can contribute to objective control of the inbreeding degree of sterlet brood stocks in industrial aquaculture methods. Attention is drawn to the need for comprehensive genetic studies in the formation of sturgeon breeding stocks in industrial fish farming.

Originality. We studied the genetic structure of the sterlet in the case of a technological variant of the formation and exploitation of sturgeon breeding stocks that is not traditional for aquaculture of Ukraine.

Practical value. The research results are of interest for monitoring and improving the condition of the breeding resources of sturgeons in aquaculture of Ukraine.

Key words: breeding groups of sterlet, genetic structure, biochemical markers, genetic pool control, industrial aquaculture.

К ВОПРОСУ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ПЛЕМЕННЫХ ГРУПП СТЕРЛЯДИ (*ACIPENSER RUTHENUS* LINNAEUS) В ИНДУСТРИАЛЬНОЙ АКВАКУЛЬТУРЕ

М. М. Пашко, marina-fish@ukr.net, Институт рыбного хозяйства НААН, г. Киев

С. И. Тарасюк, tarasjuk@ukr.net, Институт рыбного хозяйства НААН, г. Киев

А. М. Третьяк, info@if.org.ua, Институт рыбного хозяйства НААН, г. Киев

Н. А. Борисенко, b_Natalia@i.ua, Институт рыбного хозяйства НААН, г. Киев

Е. Ю. Беликова, belikova.e.y@gmail.com, Институт рыбного хозяйства НААН, г. Киев

Цель. Исследовать генетическую структуру племенного стада стерляди, сформированного в условиях плавучих садков рыбного хозяйства индустриального типа.

Методика. Искусственное воспроизводство и выращивание стерляди осуществляли с применением индустриальных технологий рыбоводства. Анализ полиморфизма белковых веществ проводили с использованием методов электрофореза в полиакриламидном геле. В качестве молекулярно-генетических маркеров для оценки генетической структуры группы рыб четырех-шестилетнего возраста ($n = 30$) рассматривали распределение аллельных и генотипных частот по локусам, кодирующим ряд белков и ферментов крови животных:



трансферина (TF), посттрансферина (PTF), альбуміна (ALB). Статистическую обробку отриманих даних виконували з використанням традиційних прийомів.

Результати. Установлено, що генетическа структура групи племенних особей стерляди з масою тела в межах 1,0–2,3 кг (в середньому $1,68 \pm 0,07$ кг, $C_v = 22,3\%$) характеризується значительним рівнем гетерозиготності (66,7%). Из рассмотренных генетико-биохимических систем наиболее информативными для выявления межгрупповых отличий по генетическим структурам оказались системы TF и ALB. Полученные данные дают возможность допустить, что оценка полиморфизма по локусам трансферина и альбуміна может способствовать объективному контролю степени инбридности племенных стад стерляди при индустриальных методах ведения аквакультуры. Обращено внимание на необходимость проведения комплексных генетических исследований в процессе формирования племенных стад осетровых рыб в индустриальном рыбководстве.

Научная новизна. Исследована генетическая структура стерляди при нетрадиционном для аквакультуры Украины технологическом варианте формирования и эксплуатации племенных стад осетровых рыб.

Практическая значимость. Результаты исследований представляют интерес для контроля и улучшения состояния племенных ресурсов осетровых рыб в аквакультуре Украины.

Ключевые слова: племенные группы стерляди, генетическая структура, биохимические маркеры, контроль генофонда, индустриальное рыбководство.

ПОСТАНОВКА ПРОБЛЕМИ ТА АНАЛІЗ ОСТАННІХ ДОСЛІДЖЕНЬ І ПУБЛІКАЦІЙ

Надмірний неконтрольований вилов і антропогенні зміни середовища існування осетрових риб, насамперед незворотні порушення умов їхнього природного відтворення, стали вирішальними чинниками, що призвели до катастрофічного зменшення чисельності цих найцінніших представників світової іхтіофауни. Тому цілком обґрунтовано майже повсюдно удаються до повної заборони промислової експлуатації осетрових запасів у природних водоймах [1, 2]. Як наслідок — прискорюється розвиток товарного осетрівництва за промислового відтворення та вирощування найпродуктивніших об'єктів осетрової аквакультури в умовах господарств з різним рівнем інтенсифікації виробництва. Зростає актуальність робіт з формування маточних стад осетрових риб у контрольованих умовах рибогосподарських підприємств [2–7].

У ситуації, що склалась, особливого значення набуває моніторинг генетичних структур природних популяцій та штучно відтворюваних племенних стад осетрових риб. З урахуванням невеликої кількості особин у племенних групах осетрових риб, з метою підтримання необхідного генетичного різноманіття плідників слід забезпечити своєчасний генетичний контроль у створених ремонтно-маточних стадах за відпрацювання системи поліпшення наявного генофонду [6–8].

За результатами наукових досліджень та практичних робіт, доведено, що одним з «найтехнологічніших» об'єктів індустріального осетрівництва є стерлядь [2, 7, 9–11]. Безумовно, це підвищує інтерес до вивчення генофонду останньої в аквакультурі України.

ВИДІЛЕННЯ НЕВИРІШЕНИХ РАНІШЕ ЧАСТИН ЗАГАЛЬНОЇ ПРОБЛЕМИ. МЕТА РОБОТИ

У більшості випадків внутрішньовидову генетичну структуру природних



популяції стерляді досліджували з метою визначення відмінностей між різними популяціями локалізованими у географічно відокремлених водоймах [2, 12, 13]. Обговоренню питань щодо генетичної структури окремих племінних груп стерляді в аквакультури України приділялась недостатня увага.

На сучасному етапі розвитку індустріальних методів ведення національного осетрівництва однією з поширених технологічних схем є вирощування маточного матеріалу осетрових риб у водоймах з природним температурним режимом (у плавучих садках, басейнах, ставах) у поєднанні зі штучним відтворенням з регульованим режимом температури води як у традиційні нерестові періоди, так і зі зміщенням звичайних строків виконання рибницьких робіт. Остання технологічна модифікація з управлінням процесами гаметогенезу плідників застосовується, зокрема, для розвитку в Україні ікр'яно-товарного напрямку осетрівництва, досить часто із використанням маточного поголів'я стерляді [7]. Крім того, підвищена адаптивність стерляді до індустріальних технологій відтворення та вирощування сприяє освоєнню методів її розмноження у нетрадиційні рибницькі строки (січень–березень), що надає можливість істотного подовження технологічного етапу для вирощування високоякісного рибопосадкового матеріалу не лише для потреб інтенсивної аквакультури, але й для зариблення природних водойм [7, 14]. Зазначені обставини підвищують актуальність досліджень з визначення генетичної структури ремонтно-маточних груп стерляді в умовах індустріальних господарств садкового і басейнового типів. Отже, основною метою наших досліджень є визначення генетичної структури племінного стада стерляді, сформованого в умовах плавучих садків за природного температурного режиму водойм північних областей України.

Слід відмітити, що наразі особливого значення набувають дослідження генетичних структур культивованих видів риб з використанням методів молекулярної генетики та різних типів молекулярно-генетичних маркерів. Зважаючи на обмеженість даних щодо генетичної структури племінних груп стерляді в умовах інтенсивної аквакультури, на даному етапі досліджень нами застосовувався аналіз поліморфізму й розподілу алейних та генотипних частот за локусами, що кодують низку білків і ферментів крові риб.

МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ

Матеріал для досліджень відібрано у 2018 р. від особин стерляді кожної статі чотири–шестилітнього віку ($n = 30$) з масою тіла 1,0–2,3 кг (в середньому $1,68 \pm 0,07$ кг, $C_v = 22,3\%$). Заводське відтворення та наступне вирощування досліджуваної групи риб проводили в умовах господарства індустріального типу ТОВ-СРП «Осетр», розташованого на території Київської області у лісостеповій фізико-географічній зоні на штучно створеній водоймі з водопостачанням із Канівського водосховища дніпровського каскаду. Вирощування стерляді здійснювали у плавучих садках площею 24 м^2 з годівлею спеціалізованими комбікормами західноєвропейського виробництва.

Відбір зразків крові у риб виконували стандартним способом з хвостової вени в пластикові пробірки типу «Erpendorf», дотримуючись правил асептики та антисептики, з антикоагулянтом (гепарин, в розрахунку 25 МО на 1 мл крові). Центрифугували проби в режимі 3 тис. обертів/хв упродовж 10 хв та відбирали



плазму в окремі пробірки. Транспортування зразків проводили в холодильних камерах за температури 4°C. Зразки плазми та еритроцитів заморожували та зберігали за температури -20°C.

Молекулярно-генетичними маркерами для оцінки генетичної структури досліджуваної групи стерляді були локуси, що кодують низку білків і ферментів крові тварин: трансферину (TF), посттрансферину (PTF), альбуміну (ALB).

Дослідження проводили із використанням вертикального поліакриламідного гель-електрофорезу з подальшим гістохімічним фарбуванням та генотипуванням за алейними варіантами досліджуваних локусів генетико-біохімічних систем крові [15–18]. Для проведення електрофоретичного розподілу білків використовували спеціальні камери, виготовлені з органічного скла різних розмірів, зокрема і власних модифікацій. Залежно від білкового маркера, що вивчався, використовували різні буферні системи і підбирали концентрацію гелю (10–14%).

Статистичну обробку результатів та оцінку основних популяційно-генетичних параметрів, зокрема відхилення генотипних частот від стану рівноваги згідно із законом Харді-Вайнберга (на основі критерію Пірсона) виконували за використання методів математичної статистики та біометрії відповідно до існуючих методик, а також за допомогою стандартних комп'ютерних програм «Biosys-1» [19–22]. Критичне значення χ^2 обрано для 5% рівня значущості.

РЕЗУЛЬТАТИ ДОСЛІДЖЕНЬ ТА ЇХ ОБГОВОРЕННЯ

Аналіз генетичної структури племінної групи стерляді за використаних генетико-біохімічних маркерів дав змогу виявити окремі її особливості.

За всіма дослідженими біохімічними маркерами (локуси TF, ALB, PTF) виявлено поліморфізм. Розподіл алейних частот за цими локусами наведено в таблиці 1.

Таблиця 1. Розподіл частот алейних варіантів за окремими генетико-біохімічними маркерами у стерляді

Table 1. Frequency distribution of allelic variants by individual genetic and biochemical markers in sterlet

Локуси / Locus						
TF		ALB		PTF		
A	B	A	B	F	S	
0,633	0,367	0,583	0,417	0,483	0,517	

Такий генетико-біохімічний маркер як альбумін привертає увагу дослідників у сфері популяційної генетики з тієї причини, що у багатьох видів риб він є поліморфним. Трактують фореграм за електрофоретичного розділення фракцій альбуміну в більшості випадків не викликає труднощів завдяки чіткості бендів. З літератури відомі багаторазові свідчення щодо поліморфізму у стерляді за фракціями альбуміну, трансферину та лактатдегідрогенази [23].

У наших дослідженнях локус ALB стерляді представлений у вигляді алейних варіантів А (швидка зона) і В (повільна зона). За дослідженим локусом частота обох алейних варіантів істотно не відрізнялась і становила: Alb А – 0,583



та Alb B – 0,417.

За даними окремих авторів, відомо, що для стерляді є характерною менша гетерогенність альбуміну (2–3 компоненти) порівняно з такими представниками роду *Acipenser* як російський та сибірський осетри, у яких за локусом альбуміну виявлено відповідно 5–9 та 4–5 компонентів. За нашими даними у досліджуваній групі стерляді не виявлено повільно мігруючого альбумін-компоненту С, наявність якого у 1,3–18,4% особин із різних європейських популяцій стерляді раніше звертали увагу окремі дослідники [24].

У досліджуваній групі стерляді локус трансферину розподілявся на два компоненти, позначені у порядку зменшення електрофоретичної рухливості як Tf A та Tf B. За локусом TF спостерігалось переважання швидкомігруючого алеля А над повільномігруючим В (див. табл. 1). Трансферин належить до групи білків з максимально вираженим поліморфізмом. За цим локусом поліморфізм виявлений у понад 30 видів риб. У всіх досліджених видів трансферин кодується одним геном [25].

За ферментною системою PTF також виявлено два алельні варіанти F і S. За локусом PTF спостерігали більш рівномірний розподіл частот алелів Ptf F — 0,483, та Ptf S — 0,517.

Слід також відмітити, що використання таких генетико-біохімічних систем, як ALB, TF, PTF, які зручно типувати на одній фореграмі, є набагато ефективнішим для моніторингу генетичної структури стад стерляді, на відміну від таких ізоферментів, наприклад, як мелатдегідрогеназа (MDH) або лактатдегідрогеназа (LDH), оскільки типування цих ферментів після крохмального гель-електрофорезу вимагає проведення фарбування за спеціальними методиками.

Аналіз частот генотипів за критерієм відповідності χ^2 за локусами трансферину та посттрансферину показав відсутність статично значущих відхилень розподілу генотипів від рівноваги Харді-Вайнберга за рівня значущості $\alpha = 0,05$ (табл. 2). Досліджувана група стерляді характеризувалась таким розподілом особин: з генотипом Tf AA — 40%, Tf AB — 47% та 13% — з генотипом Tf BB.

У досліджуваній групі стерляді достовірний надлишок гетерозигот присутній за локусом ALB ($P < 0,05$). За критерієм Пірсона виявлено, що група риб за локусом ALB не знаходиться в стані рівноваги за законом Харді-Вайнберга ($\chi^2 > \chi^2_{\text{табл}}$, $P < 0,05$). Аналіз розподілу частот генотипів показав, що за локусом PTF із рівнем значущості $\alpha = 0,05$ ($P > 0,05$) спостерігається статистично достовірне переважання фактичної частоти гетерозиготних генотипів над очікуваними.

Дослідження гетерогенності окремих племінних груп стерляді насамперед необхідне для підтримання аутбридингу зі збереженням наближеного до природного генетичного різноманіття, оскільки відомо, що у риб за тривалого (в багатьох поколіннях) утримування в умовах аквакультури може змінюватись генотип за набуття доместикованими особинами нових ознак фенотипу. Зручним інструментом у популяційній генетиці є біохімічні маркери. Поліморфізм ізоферментів дає змогу оцінити гетерогенність популяцій, а також дає уявлення про рівень адаптаційної пластичності виду до умов навколишнього середовища [26].



Таблиця 2. Розподіл частот генотипів за локусами TF, ALB, PTF у стерляді
Table 2. Frequency distribution of sterlet genotypes by TF, ALB, PTF loci

Локус / Locus	Генотип / Genotype	G _{obs}	G _{exp}	χ ²	p-level	P
TF	AA	12	11,915	0,004	0,998	>0,05
	AB	14	14,169			
	BB	4	3,915			
ALB	AA	5	10,085	14,622	0,001	<0,05
	AB	25	14,831			
	BB	0	5,085			
PTF	FF	4	6,881	4,439	0,109	>0,05
	FS	21	15,237			
	SS	5	7,881			

Примітка. G_{obs} — фактичні генотипи; G_{exp} — очікувані генотипи.

Note. G_{obs} — are actual genotypes; G_{exp} — expected genotypes.

Здійснено розрахунок фактичної (H_o) та очікуваної (H_e) гетерозиготності за дослідженими локусами. Розрахований рівень середньої гетерозиготності дав змогу говорити про значну гетерогенність дослідженого стада, яка, в свою чергу, свідчить про високий рівень генетичної мінливості.

Значення очікуваної гетерозиготності за трьома локусами коливались у діапазоні 0,472–0,508. За локусами альбуміну та посттрансферину значення фактичної гетерозиготності становили відповідно 0,833 та 0,700. За локусом трансферину зареєстровано менше значення показника — 0,467 (табл. 3).

Фактичний та очікуваний рівні середньої гетерозиготності на локус істотно не відрізнялись і становили відповідно 66,7 та 49,2%. В середньому значення фактичної та очікуваної гетерозиготності за трьома локусами відрізнялось на 17,5%, що свідчить про надлишок гетерозигот у досліджуваній групі риб.

На основі рівнів гетерозиготності було розраховано індекс фіксації F_{is}, що дає змогу оцінити міру відхилення генотипових частот від очікуваних за рівнянням Харді-Вайнберга за рахунок нестачі або надлишку гетерозиготних особин. Цей показник коливався в межах від -0,005 до -0,714 (рис. 1).

Таблиця 3. Рівень середньої гетерозиготності за біохімічними маркерами у стерляді

Table 3. The level of average heterozygosity by biochemical markers in sterlet

Показник / Indicator	Локус / Locus			
	TF	ALB	PTF	Середня гетерозиготність / Average heterozygosity
H _o	0,467	0,833	0,700	0,667 ± 0,107
H _e	0,472	0,494	0,508	0,492 ± 0,010

Примітка. H_o — фактичний рівень гетерозиготності; H_e — очікуваний рівень гетерозиготності.

Note. H_o — observed heterozygosity level; H_e — expected heterozygosity level.



Індекс фіксації в середньому становив $-0,381$, що вказує на відсутність явища інбридингу, оскільки від'ємне значення показника вказує на переважання гетерозигот у межах субпопуляцій порівняно з очікуваним значенням у стані рівноваги за Харді-Вайнбергом. За отриманим значенням F_{is} можна зробити висновок, що для досліджуваного стада стерляді є характерним неспоріднене схрещування.

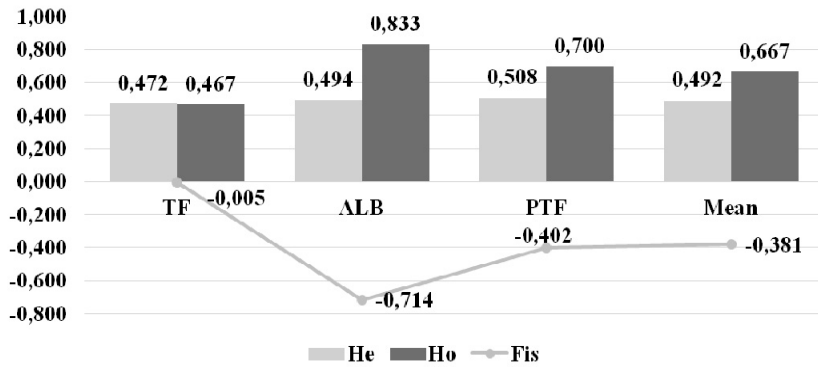


Рис. 1. Показники гетерозиготності за генетико-біохімічними маркерами
Fig. 1. Indicators of heterozygosity by the genetic and biochemical markers

Можна стверджувати, що за розглянутими генетико-біохімічними системами крові риб виявлена середня гетерозиготність стерляді вказує на достатню консолідованість досліджуваного виду порівняно з іншими описаними в літературі видами риб [25].

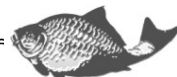
ВИСНОВКИ ТА ПЕРСПЕКТИВИ ПОДАЛЬШОГО РОЗВИТКУ

Із розглянутих генетико-біохімічних маркерів найбільш інформативними для виявлення міжгрупових відмінностей за генетичними структурами виявились системи TF та ALB. Аналіз різноманіття генотипів досліджуваної групи стерляді дав можливість виявити за локусом трансферину специфічні генотипи за відсутності деяких із теоретично очікуваних, а саме — Tf AB і Tf BB. У стерляді в умовах індустріальної аквакультури спостерігається оптимальний рівень гетерозиготності (66,7%).

Проведені дослідження виявили певні генетичні особливості племінної групи стерляді, що сприятиме кращому розумінню механізмів підтримання відносно стабільного стану наявного стада зі збереженням специфічності його генетичної структури. Водночас, можна припустити, що оцінка поліморфізму за розглянутими біохімічними маркерами сприятиме об'єктивному контролю ступеня інбредності племінних стад стерляді в аквакультурі за можливості прогнозування змін генетичної структури маточних стад у поколіннях та за різних умов відтворення і вирощування.

Застосовані методи контролю генетичної структури племінних груп осетрових риб дають змогу отримати необхідну інформацію у стислі терміни за відносно невеликих матеріальних витрат.

Виконання комплексного генетичного контролю ремонтно-маточних груп осетрових риб в аквакультурі України має стати важливою складовою частиною наукового супроводу національного осетрівництва, як неодмінний елемент моніторингових і оперативних досліджень, спрямованих на підвищення



ефективності ведення племінної роботи та удосконалення методичної бази сучасного рибництва.

REFERENCES

1. Shlyakov V. A., Daskalov G. M. The state of marine living resources – State of the Environment of the Black Sea (2001–2006/7) / ed. Temel Ogus. Istanbul, Turkey : Commission on the Protection of the Black Sea Against Pollution (BSC), 2008. Vol. 3. P. 321—364.
2. Стан запасів осетрових риб та розвиток осетрової аквакультури в Україні / Третяк О. М. та ін. // Рибогосподарська наука України. 2010. № 4. С. 4—22.
3. Виноградов В. К., Ерохина Л. В., Мельченков Е. А. Биологические основы разведения и выращивания веслоноса (*Polyodon spathula* (Walbaum)). Москва : Росинформагротех, 2003. 344 с.
4. Шерман І. М., Корнієнко В. О., Шевченко В. Ю. Актуальність та передумови domestикації представників родини осетрових в умовах півдня України // Таврійський науковий вісник. 2006. Вип. 44. С. 145—154.
5. Козлов В. И., Козлов А. В. Осетроводство. Москва : МГУТУ, 2011. 336 с.
6. Кольман Р. Искусственное размножение осетровых рыб // Проблемы производства посадочного материала исчезающих популяций осетровых рыб. Олштын : MIR DRUK, 2012. С. 31—43.
7. Пашко М. М., Третяк О. М., Колос О. М. До питання вирощування плідників стерляді (*Acipenser ruthenus* Linnaeus) у плавучих садках за природної температури води Лісостепу України // Рибогосподарська наука України. 2019. № 1. С. 48—59.
8. Грициняк І. І., Тарасюк С. І. Актуальні завдання генетичних досліджень у рибному господарстві // Проблеми розвитку морської та прісноводної аквакультури : семінар : матер. Київ, 2009. С. 98—106.
9. Шерман І. М., Ігнатов О. В. Вирощування цьоголітків стерляді в умовах півдня України // Таврійський науковий вісник. 2007. Вип. 50. С. 129—133.
10. Кончиц В. В. Первоочередные задачи развития осетроводства в республике Беларусь // Рибогосподарська наука України. 2008. № 3. С. 68—72.
11. Хрусталеv Е. В., Куранова Т. М., Хойновский К. Б. Искусственное воспроизводство стерляди *Acipenser ruthenus* L. // Биотехника искусственного воспроизводства рыб, раков и сохранение запасов промысловых рыб. Вильнюс, 2008. С. 8—16.
12. Microsatellite DNA analysis of starlet from five European river drainage areas / Fopp-Bayat D. et al. // Actual status and active protection fish populations endangered by extinction : International scientific conference : proceed. Olsztyn : IR, 2008. P. 223—234.
13. Кончиц В. В., Мамедов Р. А. Состояние и перспективы восстановления численности стерляди в водоемах Беларуси // Збереження генофонду та відновлення популяцій цінних видів риб : Міжнар. наук. конф. : матер. Київ : ДІА, 2011. С. 48—58.
14. Результати штучного відтворення осетрових риб, вирощених у садках за природного температурного режиму водойм лісостепової зони України / Пашко М. М. та ін. // Рибогосподарська наука України. 2018. № 3. С. 39—49.
15. Davis B. J. Disc electrophoresis. II. Method and application to human serum proteins // Ann. N.Y. Acad. Sci. 1964. Vol. 121. P. 404—408.



16. Gahne B., Juneja R. K., Grolmus J. Horizontal polyacrylamide gradient gel electrophoresis for the simultaneous phenotyping of transferrin, post-transferrin, albumin and post-albumin in the blood plasma of cattle // *Anim. Blood Groups Biochem. Genet*, 1977. Vol. 8, № 3. P. 127—137.
17. Harris H., Hopkinson D. A. *Handbook of enzyme electrophoresis in human genetics*. Amsterdam : North-Holland Publ. Comp., 1976. 680 p.
18. Генетика изоферментов / Корочкин Л. И. и др. Ленинград — Москва : Наука, 1977. 275 с.
19. Ивантер Э. В., Коросов А. В. *Элементарная биометрия : учебное пособие*. 3-е изд., испр. и доп. Петрозаводск : ПетрГУ, 2013. 110 с.
20. Кузнецов В. М. F – статистики Райта : оценка и интерпретация // *Проблемы биологии продуктивных животных*. 2014. № 4. С. 80—104.
21. Плохинский Н. А. *Биометрия*. Москва : Моск. ун-т, 1969. 368 с.
22. Swofford D. L., Selander R. B. BIOSYS-1: a Fortrain program for the comprehensive analysis of electrophoretic data in population genetics and systematics // *J. Heredity*. 1981. Vol. 72. P. 281—283.
23. Андреева А. М. Структурно-функциональная организация альбуминовой системы крови рыб // *Вопросы ихтиологии*. 1999. Т. 39, № 6. С. 825—832.
24. Кузьмин Е. В. Альбуминовая система сыворотки крови осетрообразных в речной период жизни // *Вопросы ихтиологии*. 1996. Т. 36, № 1. С. 101—108.
25. Кирпичников В. С. *Генетика и селекция рыб*. Ленинград : Наука, 1987. 520 с.
26. Особливості білкового складу плазми крові хребетних: еволюційно-екологічний аспект / Грубінко В. В. та ін. // *Біологія тварин*, 2010. Т. 12, № 1. С. 64—67.

ЛІТЕРАТУРА

1. Shlyakov, V. A., & Daskalov, G. M. (2008). *The state of marine living resources – State of the Environment of the Black Sea (2001-2006/7)*. Temel Ogus (Ed.). (Vol. 3). Istanbul, Turkey: Publication of the Commission on the Protection of the Black Sea Against Pollution (BSC), 321-364.
2. Tretiak, O. M. et al. (2010). Stan zapasiv osetrovykh ryb ta rozvytok osetrovoi akvakultury v Ukraini. *Rybohospodarska nauka Ukrainy*, 4, 4-22.
3. Vinogradov, V. K., Erokhina, L. V., & Melchenkov, E. A. (2003). *Byolohycheskye osnovy razvedeniya i vyrashchivaniya veslonosa (Polyodon spathula (Walbaum))*. Moskva: Rosynformahrotekh.
4. Sherman, I. M., Korniienko, V. O., & Shevchenko, V. Yu. (2006). Aktualnist ta peredumovy domestykatsii predstavnykiv rodyny osetrovykh v umovakh pivdnia Ukrainy. *Tavriiskyi naukovyi visnyk*, 44, 145-154.
5. Kozlov, V. Y., & Kozlov, A. V. (2011). *Osetrovodstvo*. Moskva: MHUTU.
6. Kol'man, R. (2012). Iskusstvennoe razmnzhenie osetrovykh ryb. *Problemy proizvodstva posadochnogo materiala ischezayushchikh populyatsiy osetrovykh ryb*. Ol'shtyn: MIR DRUK, 31-43.
7. Pashko, M. M., Tretiak, O. M., & Kolos, O. M. (2019). Do pytannia vyroshchuvannya plidnykiv sterliadi (*Acipenser ruthenus* Linnaeus) u plavuchykh sadkakh za pryrodnoi temperatury vody Lisostepu Ukrainy. *Rybohospodarska nauka Ukrainy*, 1, 48-59.
8. Hrytsyniak, I. I., & Tarasiuk, S. I. (2009). Aktualni zavdannia henetychnykh doslidzhen u rybnomu hospodarstvi. *Problemy rozvytku morskoi ta prysnovodnoi akvakultury: materialy seminaru*. Kyiv, 98-106.



9. Sherman, I. M., & Ihnatov, O. V. (2007). Vyroshchuvannia tsoholitkiv sterliadi v umovakh pivdnia Ukrainy. *Tavriiskyi naukovyi visnyk*, 50, 129-133.
10. Konchyts, V. V. (2008). Pervoocherednye zadachy razvytyia osetrovodstva v respublyke Belarus. *Rybohospodarska nauka Ukrainy*, 3, 68-72.
11. Khrustalev, E. V., Kuranova, T. M., & Khoynovskiy, K. B. (2008). Iskusstvennoe vosproizvodstvo sterlyadi *Acipenser ruthenus* L. *Biotekhnika iskusstvennogo vosproizvodstva ryb, rakov i sokhranenie zapasov promyslovykh ryb*. Vil'nyus, 8-16.
12. Fopp-Bayat, D., Kolman, R., Tretyak, A. M., & Woznicki, P. (2008). Microsatellite DNA analysis of starlet from five European river drainage areas. *Actual status and active protection fish populations endangered by extinction: International scientific conference*. Olsztyn: IRS, 223-234.
13. Konchits, V. V., & Mamedov, R. A. (2011). Sostoyanie i perspektivy vosstanovleniya chislennosti sterlyadi v vodoemakh Belarusi. *Zberezhennya genofondu ta vidnovlennya populyatsiy tsinnikh vydiv ryb: Mizhnar. nauk. konf.: mater.* Kyiv: DIA, 48-58.
14. Pashko, M. M., Tretiak, O. M., Pashko, S. M., Kolos, O. M., & Mykhailenko, H. N. (2018). Rezultaty shtuchnoho vidtvorennia osetrovykh ryb, vyroshchenykh u sadkakh za pryrodnoho temperaturnoho rezhymu vodoim lisostepovoi zony Ukrainy. *Rybohospodarska nauka Ukrainy*, 3, 39-49.
15. Davis, B. J. (1964). Disc electrophoresis. II. Method and application to human serum proteins. *Ann. N.Y. Acad. Sci.*, 121, 404-408.
16. Gahne, B., Juneja, R. K., & Grolmus, J. (1977). Horizontal polyacrylamide gradient gel electrophoresis for the simultaneous phenotyping of transferrin, post-transferrin, albumin and post-albumin in the blood plasma of cattle. *Anim. Blood Groups Biochem. Genet*, 8(3), 127-137.
17. Harris, H., & Hopkinson, D. A. (1976). *Handbook of enzyme electrophoresis in human genetics*. Amsterdam: North-Holland Publ. Comp.
18. Korochkin, L. I., Serov, O. L., & Pudovkin, A. I., et al. (1977). *Genetika izofermentov*. Leningrad-Moskva: Nauka.
19. Ivanter, E. V., & Korosov, A. V. (2013). *Elementarnaya biometriya: uchebnoe posobie*. (3rd edn.). Petrozavodsk: Petr.GU.
20. Kuznetsov, V. M. (2014). F – statistiki Rayta: otsenka i interpretatsiya. *Problemy biologii produktivnykh zhivotnykh*, 4, 80-104.
21. Plokhinskiy, N. A. (1969). *Biometriya*. Moskva: Moskovskiy universitet.
22. Swofford, D. L., & Selander, R. B. (1981). BIOSYS-1: a Fortrain program for the comprehensive analysis of electrophoretic data in population genetics and systematics. *J. Heredity*, 72, 281-283.
23. Andreeva, A. M. (1999). Strukturno-funktsional'naya organizatsiya al'buminovoy sistemy krovi ryb. *Voprosy ikhtiologii*, 39(6), 825-832.
24. Kuz'min, E. V. (1996). Al'buminovaya sistema syvorotki krovi osetroobraznykh vrechnoy period zhizni. *Voprosy ikhtiologii*, 36(1), 101-108.
25. Kirpichnikov, V. S. (1987). *Genetika i selektsiya ryb*. Leningrad: Nauka.
26. Hrubinko, V. V., Kurant, V. Z., Khomenchuk, V. O., Byiak, V. Ya., & Syniuk, Yu. V. (2010). Osoblyvosti bilkovoho skladu plazmy krovi khrebetnykh:evoliutsiino-ekolohichniy aspekt. *Biologhiia tvaryn*, 12(1), 64-67.

