

УДК 575.2.597:551

**ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ПОПУЛЯЦИЙ СЕРЕБРЯНОГО КАРАСЯ
CARASSIUS AURATUS GIBELIO (CYPRINIDAE, CYPRINIFORMES)
В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ТИПА РАЗМНОЖЕНИЯ И РАЗМЕРА ВОДОЁМА**

О. Н. Жигилева, М. Е. Култышева, А. Ю. Сватов, М. В. Урюпина

*Тюменский государственный университет
Россия, 625003, Тюмень, Семакова, 10
E-mail: zhigileva@mail.ru*

Поступила в редакцию 24.07.15 г.

Генетическое разнообразие популяций серебряного карася *Carassius auratus gibelio* (Cyprinidae, Cypriniformes) в зависимости от типа размножения и размера водоёма. – Жигилева О. Н., Култышева М. Е., Сватов А. Ю., Урюпина М. В. – Представлены данные о полиморфизме межмикросателлитных последовательностей ДНК серебряного карася *Carassius auratus gibelio* в водоёмах юга Западной Сибири. Доля полиморфных ISSR-PCR бэндов в популяциях карася из разных озёр варьировала в пределах от 40 до 70%, показатель генного разнообразия Нея – от 0.16 до 0.25. В популяциях, представленных преимущественно самками, показатели генетического разнообразия были меньше по сравнению с обоеполыми популяциями. Наибольшие показатели полиморфизма выявлены в популяциях, состоящих из диплоидно-триплоидных комплексов. Показатель генного разнообразия популяции карася положительно коррелирует с размером водоёма ($r = +0.90$, $p = 0.015$; $R_s = 0.74$, $p = 0.036$).

Ключевые слова: серебряный карась, *Carassius auratus gibelio*, полиморфизм, ISSR, генетическая структура популяций, Западная Сибирь.

Genetic diversity in populations of the silver crucian carp *Carassius auratus gibelio* (Cyprinidae, Cypriniformes) as depends on reproduction type and reservoir size. – Zhigileva O. N., Kultysheva M. E., Svatov A. Yu., and Urupina M. V. – The paper presents data on the polymorphism of the interior simple sequence repeats of DNA in the silver crucian carp *Carassius auratus gibelio* from waterbodies in the Western Siberia. The proportion of the polymorphic ISSR-PCR bands in the silver crucian carp populations from different lakes varied from 40 to 70%, the rate of Nei's gene diversity being 0.16 – 0.25. Genetic diversity indicators were lower in the populations primarily presented by females, as compared with bisexual ones. The highest levels of genetic polymorphism were revealed in the populations of diploid-triploid complexes. The gene diversity level of the silver crucian carp population positively correlates with the reservoir's size ($r = +0.90$, $p = 0.015$; $R_s = 0.74$, $p = 0.036$).

Key words: silver crucian carp, *Carassius auratus gibelio*, polymorphism, ISSR, population genetic structure, Western Siberia.

DOI: 10.18500/1684-7318-2016-4-381-389

ВВЕДЕНИЕ

Серебряный карась *Carassius auratus gibelio* Bloch, 1782 (Cyprinidae) является самым распространенным и неприхотливым к условиям обитания видом пресноводных рыб. Он встречается в стоячих и текущих водах, болотистых озерах и протоках, заполненных водой, где другие виды не выживают (Апаликова, 2008). У

этого вида известны популяции, состоящие только из самок, которые нерестятся с самцами родственных видов рыб. Специфический тип размножения вызывает особый интерес к генетическим исследованиям этого вида (Межжерин, Кокодий, 2010; Абраменко, 2012). Помимо этого, карась служит объектом промысла и прудового хозяйства, поэтому сведения о генетической структуре популяций могут быть полезны в целях рационального использования ресурсов данного вида.

На юге Тюменской области распространены озера заморного типа, в которых карась часто является либо доминирующим, либо единственным представителем ихтиофауны. При этом в пределах одного района, даже в близко расположенных озерах, могут формироваться разнотипные популяции карася – с разным соотношением полов и разной долей триплоидных особей (Янкова, 2006). В связи с этим большой интерес представляет изучение факторов, влияющих на формирование того или иного типа генетической структуры популяций карася.

В популяционно-генетических исследованиях карася широко используются мультилокусные маркеры ДНК (RAPD, RFLP). Они хорошо зарекомендовали себя при идентификации гиногенетических клонов и полиплоидных линий (Zhou et al., 2000 *a*; Ohara et al., 2000), филогенетическом анализе разных форм (Брыков и др., 2005; Luo et al., 1999; Wali et al., 2013), для оценки генетического разнообразия природных и культивируемых популяций (Yoon, Park, 2002), как генетические маркеры линий при скрещиваниях (Zhou et al., 2000 *b*). Метод ISSR-PCR (полимеразной цепной реакции последовательностей, ограниченных простыми повторами) при простоте исполнения отличается хорошей воспроизводимостью и позволяет дать оценку изменчивости генома в целом, а не отдельных генных локусов. ISSR-PCR-маркеры относятся к категории анонимных, селективно нейтральных маркеров, поэтому характеризуются высокой изменчивостью и могут быть использованы для межпопуляционной дифференциации (Банникова, 2004).

Цель данной работы – изучение генетического разнообразия серебряного карася в водоёмах юга Западной Сибири.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Отлов рыб производился в летние полевые сезоны (июль – август) 2011 – 2014 гг. в 8 озёрах, расположенных на территории Тюменской и Курганской областей: Козлово, Андреевское, Чепкуль, Малый Тараскуль, Большой Тараскуль, Ипкуль, Светлое, Песчаное и р. Вавилон (рис. 1). Рыб отлавливали одностенной ставной сетью с ячеей 34 мм, сплетенной из тонкой мононити – 0.15 – 0.17 мм, во всех водоёмах, кроме оз. Песчаное, где отлов сетью запрещен. В этом озере рыб отлавливали на удочку. Всего было исследовано 204 особи. Данные о местах, датах отлова и объемах выборки представлены в табл. 1.

Генетическую изменчивость карасей изучали методом ISSR-PCR с тремя видами праймеров (AG)₈G (UBC-809), (AG)₈T (UBC-807) и (CA)₈G (UBC-818) (Williams et al., 1990; Zietjewicz et al., 1994). ДНК экстрагировали из сердечной мышечной ткани, фиксированной в 70%-ном этаноле, методом щелочного лизиса (Bender et al., 1983). Амплификацию проводили в 25 мкл реакционной смеси, содержащей ПЦР буфер (0.01 М трис-HCl, 0.05 М KCl, 0.1% тритон X-100), 4 мМ

ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ПОПУЛЯЦИЙ СЕРЕБРЯНОГО КАРАСЯ

MgCl₂, 0.2 мМ каждого из dNTPs, 1 мкл раствора тотальной ДНК, 2.5 мМ праймера и 0.2 ед/мкл *Tag*-полимеразы («Fermentas») в следующем режиме: 94°C – 7 мин, затем 40 циклов: 94°C – 30 с, 52(56)°C – 45 с, 72°C – 2 мин; 72°C – 7 мин. ISSR-PCR-фрагменты разделяли в 2%-ном агарозном геле. Длины фрагментов определяли с помощью маркера молекулярных масс ДНК 100bp («Fermentas», Литва).

Гели документировали и использовали для составления бинарных матриц, где присутствие полосы обозначалось «1» и рассматривалось как доминантный аллель, отсутствие полосы – «0» и рассматривалось как рецессивный аллель. С использованием программы Popgen (Yeh et al., 1999) рассчитывали долю полиморфных локусов (*P*), наблюдаемое (n_a) и эффективное число аллелей (n_e), генное разнообразие Нея (*h*), индекс генетического сходства (*I*) и генетическую дистанцию Нея (*D*) (Nei, 1972), показатель генетической дифференциации (G_{ST}). Корректировку показателей генетического разнообразия в зависимости от величины выборок производили по формуле М. Nei, А. К. Roychoudhury (1974). Дендрограмму строили методом UPGMA. Статистическую обработку данных проводили с использованием компьютерной программы STATISTICA (Statistica..., 1998). Для выявления связи между показателем генетического разнообразия и размером водоёма использовали коэффициент корреляции (*r*) и ранговой корреляции Спирмена (*R_s*).

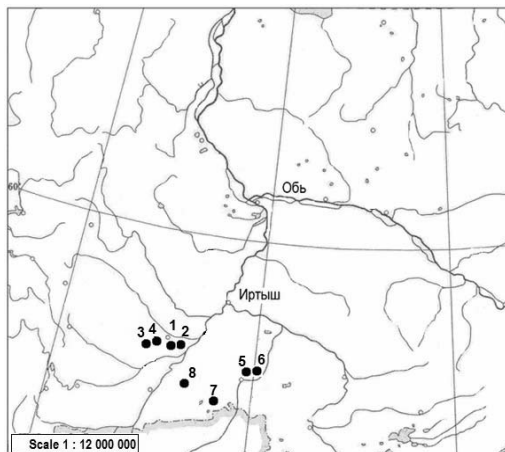


Рис. 1. Места отлова карася: 1 – оз. Андреевское, 2 – оз. Чепкуль, 3 – оз. Малый Тараскуль, 4 – оз. Большой Тараскуль, 5 – оз. Песчаное, 6 – р. Вавилон, 7 – оз. Козлово, 8 – оз. Светлое

Таблица 1

Места проведения исследования и количество материала

Район исследования	Координаты	Даты отлова	<i>n</i>
1	2	3	4
Тюменский район			
оз. Андреевское	57°2', 65°45'	09.07.2013	15
оз. Чепкуль	57°4', 65°52'	27.07.2013	15
оз. Малый Тараскуль	57°0', 65°25'	08.07.2014	15
оз. Большой Тараскуль	57°0', 65°26'	03.08.2014	15
Нижнетавдинский район			
оз. Ипкуль	57°22', 66°8'	07.2012	32
Абатский район			
оз. Песчаное	56°12', 70°10'	5–21.08.2014	30
р. Вавилон	56°18', 70°36'	5–21.08.2014	30

Окончание табл. 1

1	2	3	4
Армизонский район оз. Козлово	55°45', 67°59'	07–08.2011	32
Лебяжьеvский район оз. Светлое	55°33', 66°44'	08.2014	32

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В исследованных популяциях серебряного карася доля самцов колеблется от 0 до 46%. В оз. Песчаное, р. Вавилон и оз. Козлово популяции серебряного карася представлены практически полностью самками, их доля составляет 100, 98 и 97% соответственно, в возрасте от 1+ до 6+ с преобладанием двух- и четырехлеток. В оз. Андрееvское доля самок меньше (92%), причем только треть из них триплоиды (Янкова, 2006). В оз. Ипкуль и оз. Светлое более значительна доля самцов (19 и 20% соответственно), преобладают трехлетние особи. В популяции карася оз. Чепкуль наблюдается практически равное соотношение полов (самцов 46%, самок 54%).

Увеличение доли самцов, наблюдаемое в последнее время во многих популяциях серебряного карася в водоёмах Европы, связывают с распространением диплоидной формы в результате акклиматизационных работ, а также с адаптивной перестройкой генетической системы вида под влиянием ухудшения условий обитания (Спирина, 2011). Показано, что гиногенетическая форма серебряного карася может трансформироваться в диплоидную (Брыков и др., 2005). Преобладание самок в большинстве исследованных популяций серебряного карася из водоемов юга Западной Сибири может свидетельствовать, во-первых, о небольшом распространении диплоидной формы, и, во-вторых, об относительно благоприятных условиях обитания вида в регионе.

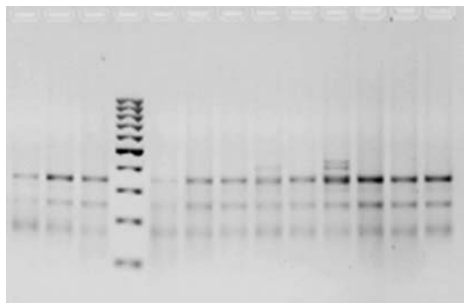


Рис. 2. Электрофореграмма ISSR-PCR-продуктов серебряного карася, полученных с использованием праймера № 3 (UBC-818), в 2%-ном агарозном геле, окраска бромистым этидием (негатив). Дорожки 1 – 12 соответствуют отдельным особям карася из оз. Светлое, М – маркер молекулярных масс ДНК 100bp

Генотипирование серебряного карася методом ISSR-PCR позволило выявить 20 бэндов, из которых 19 были полиморфны (рис. 2, табл. 2). Доля полиморфных бэндов составила 95%, генное разнообразие Нея – 0.32. В отдельных популяциях эти показатели были меньше: доля полиморфных бэндов варьировала от 40 до 70%, показатели генного разнообразия Нея колебались в пределах 0.16 – 0.25 (табл. 3). В целом показатели генетического полиморфизма серебряного карася были меньше, чем у других видов карповых рыб Обь-Иртышского бассейна (Жигилева и др., 2010; Zhigileva et al., 2013).

Таблица 2

Частоты ISSR-PCR-бэндов в популяциях серебряного карася из разных водоёмов

Бэнд	Оз. Андреевское	Оз. Чепкуль	Оз. Малый Тараскуль	Оз. Большой Тараскуль	Оз. Песчаное	Р. Вавилон	Оз. Козлово	Оз. Светлое
P2-1	1.000	1.000	0.270	0.225	0.230	0	0.691	0.116
P2-2	0.733	1.000	0.742	1.000	1.000	1.000	0.423	0.750
P2-3	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
P3-1	0.402	0.388	0.034	0	0	0.221	0.782	0.032
P3-2	1.000	0.646	0.317	0.225	0.230	1.000	1.000	0.099
P3-3	0.466	0.646	0.144	0.184	0.207	0.155	1.000	1.000
P3-4	0.198	0	0.742	0.423	0.808	1.000	1.000	1.000
P3-5	0.345	0.388	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
P3-6	0.198	0.134	0	0	0.019	0	1.000	0
P4-1	0.155	0.032	0.184	0.484	0	0.074	0.466	0.134
P4-2	0.466	1.000	0.144	1.000	0.057	0.345	0.691	0.081
P4-3	0	0	0	0	0	0.074	0	0
P4-4	1.000	1.000	0.742	1.000	1.000	1.000	1.000	0.605
P4-5	0.198	0.209	0.635	0.742	0.728	0.577	1.000	0.065
P4-6	0.622	0.750	0.423	0.635	0.333	0.622	0.466	0.823
P4-7	0.074	0	0.225	0.034	0	0.018	0.049	0.134
P4-8	1.000	1.000	1.000	0.635	0.306	0.673	0.782	0.567
P4-9	0.293	0.134	0.635	0.742	0.019	0.114	1.000	0.414
P4-10	0.074	0	0	0	0.491	1.000	0	0
P4-11	0.074	0	0	0	0.280	0.221	0	0

Самые высокие показатели полиморфизма установлены в популяции карася из оз. Андреевское, где из 20 исследованных ISSR-PCR-бэндов 14 (70%) были полиморфны. Самый низкий уровень разнообразия выявлен в популяции серебряного карася оз. Козлово. Показатели полиморфности в однополых популяциях карася составили 40 – 60%, показатели генного разнообразия – 0.16 – 0.18. В оз. Чепкуль, где обитает обоеполая популяция, выявлен средний показатель полиморфности ($P = 45\%$) и самый низкий показатель генного разнообразия Нея ($h = 0.16$). В озёрах Андреевское и Светлое, где обитают смешанные одно-двуполые популяции, показатели полиморфизма были выше ($P = 60 – 70\%$, $h = 0.17 – 0.25$).

Разницу в уровнях изменчивости изученных популяций можно объяснить преобладанием разных типов размножения. Более высокие показатели изменчивости наблюдаются в смешанных одно-двуполых популяциях по сравнению не только с популяциями, представленными преимущественно самками, но и с популяциями с равным соотношением полов. При обитании в одном водоёме триплоидной и диплоидной форм между ними возможен генетический обмен (Апаликова и др., 2008). Это ведет к повышению уровня генетической изменчивости. Диплоидно-триплоидные комплексы могут рассматриваться как переходная стадия эволюции вида. Помимо этого, они оказываются более адаптивными, поскольку обладают большим запасом изменчивости и более пластичной системой размножения, сочетая преимущества гиногенеза и бисексуального способа размножения.

Таблица 3

Показатели изменчивости ДНК-маркеров серебряного караса из разных водоёмов

Водоём	Площадь озера, км ²	Доля самцов, %	Количество полиморфных локусов	<i>P</i> , %	<i>n_a</i>	<i>n_c</i>	<i>h</i>
Оз. Андреевское	16.2	8	14	70.0	1.70	1.41	0.25
Оз. Чепкуль	1.92	46	9	45.0	1.45	1.26	0.16
Оз. Малый Тараскуль	2.08	-	13	65.0	1.65	1.38	0.24
Оз. Большой Тараскуль	1.8	-	10	50.0	1.50	1.32	0.19
Оз. Ипкуль	4.36	19	7	46.7	1.41	1.24	0.21
Оз. Песчаное	1.25	0	12	60.0	1.60	1.31	0.18
Р. Вавилон	-	2	11	55.0	1.55	1.27	0.17
Оз. Козлово	0.96	3	8	40.0	1.40	1.28	0.16
Оз. Светлое	1.0	20	12	60.0	1.60	1.26	0.17
Всего			19	95.0	1.95	1.55	0.32

Примечание. Прочерк обозначает отсутствие данных.

Относительно более высокие показатели генетического разнообразия караса наблюдаются в крупных озерах. Показатель эффективного числа аллелей положительно коррелирует с площадью озера: коэффициент корреляции (*r*) равен +0.85 (*p* = 0.033). Показатель генного разнообразия Нея (*h*) с площадью озера связан аналогичной зависимостью: *r* = +0.90 (*p* = 0.015), *R_s* = 0.74 (*p* = 0.036). Эта зависимость может быть обусловлена большим эффективным размером численности популяции и меньшей вероятностью потери генетического разнообразия в результате генетического дрейфа в больших популяциях по сравнению с малыми.

Дендрограмма генетических дистанций хорошо согласуется с географическим расположением озер – популяции серебряного караса из одной озерной системы формируют общие кластеры (рис. 3).

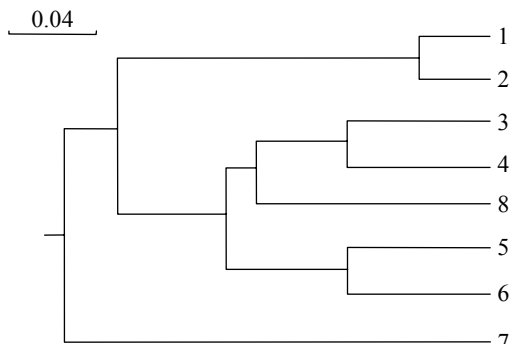


Рис. 3. UPGMA-дендрограмма генетических дистанций Нея популяций серебряного караса из разных водоёмов: 1 – оз. Андреевское, 2 – оз. Чепкуль, 3 – оз. Малый Тараскуль, 4 – оз. Большой Тараскуль, 5 – оз. Песчаное, 6 – р. Вавилон, 7 – оз. Козлово, 8 – оз. Светлое

Можно выделить несколько уровней генетической дифференциации популяций караса. Популяции соседних водоёмов, относящихся к одной озерной или озерно-речной системе (Андреевское и Чепкуль, Большой и Малый Тараскуль, Вавилон и Песчаное), имеют индексы сходства 92 – 96%. Популяции, обитающие в пойменных водоёмах бассейна одной реки, сходны на 79 – 83%. Для популяций из удаленных изолированных озёр (Козлово, Светлое) индексы сходства составляют 66 – 77% (табл. 4).

Показатель генетической дифференциации (*G_{ST}* = 0.43) свидетельствует, что большая часть генетического разнообразия серебряного караса сосредоточена на межпопуляционном уровне. Это может быть связано с тем, что гино-

ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ПОПУЛЯЦИЙ СЕРЕБРЯНОГО КАРАСЯ

генетический способ размножения ведет к формированию клональной структуры популяций, при которой сами клоны оказываются довольно гомогенными, но значительно различаются между собой (Zhou et al., 2000 a). Генерация генетической однородности, неизбежная при гиногинетическом типе размножения (Zheng et al., 2007), компенсируется более высокой частотой мутаций, характерной для триплоидной формы *Carassius auratus gibelio*, по сравнению с другими видами рыб (Liu et al., 2008).

Таблица 4

Индексы генетического сходства (над диагональю) и дистанции Нея (под диагональю)

Популяция	Оз. Андреевское	Оз. Чепкуль	Оз. Малый Тараскуль	Оз. Большой Тараскуль	Оз. Песчаное	Р. Вавилон	Оз. Козлово	Оз. Светлое
Оз. Андреевское		0.962	0.833	0.805	0.769	0.781	0.770	0.768
Оз. Чепкуль	0.039		0.788	0.836	0.741	0.730	0.719	0.756
Оз. Малый Тараскуль	0.183	0.239		0.918	0.909	0.855	0.760	0.899
Оз. Большой Тараскуль	0.217	0.179	0.086		0.858	0.811	0.756	0.828
Оз. Песчаное	0.263	0.299	0.095	0.153		0.919	0.663	0.868
Р. Вавилон	0.247	0.314	0.157	0.209	0.085		0.692	0.800
Оз. Козлово	0.262	0.330	0.275	0.279	0.412	0.368		0.711
Оз. Светлое	0.264	0.280	0.106	0.188	0.141	0.223	0.341	

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Во всех исследованных нами популяциях серебряного карася численно преобладали самки, доля самцов колебалась от 0 до 46%. Преобладание самок в популяциях серебряного карася из водоёмов юга Западной Сибири может свидетельствовать о небольшом распространении диплоидной формы и относительно благоприятных условиях обитания вида в регионе.

У серебряного карася выявлен высокий уровень разнообразия ISSR-маркеров, 95% которых были полиморфны. В отдельных популяциях карася показатели полиморфности были ниже – 40 – 70%. Межпопуляционная компонента генетической изменчивости была велика и составила 43%.

Наблюдается положительная корреляция показателей генетического разнообразия популяций карася с площадью водоёма, а также зависимость уровня изменчивости от типа размножения. Наиболее высокие показатели генетического разнообразия наблюдаются в популяциях со смешанным типом размножения, состоящих из диплоидно-триплоидных комплексов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абраменко М. И. Эколого-генетические механизмы динамики численности популяции серебряного карася (*Carassius auratus gibelio* (Bloch, 1782)) Цимлянского водохранилища // Биол. внутр. вод. 2012. № 4. С. 68 – 78.

Аналикова О. В. Филогенетический анализ двух форм серебряного карася *Carassius auratus gibelio* Bloch на основе изменчивости митохондриальной ДНК : дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 2008. 37 с.

Аналикова О. В., Елисейкина М. Г., Ковалев М. Ю., Брыков Вл. А. Сопоставление уровней плоидности и филогенетических линий митохондриальной ДНК у серебряного карася из популяций Дальнего Востока и Средней Азии // Генетика. 2008. Т. 44, № 7. С. 1000 – 1008.

Банникова А. А. Молекулярные маркеры и современная филогенетика млекопитающих // Журн. общ. биологии. 2004. Т. 65, № 4. С. 278 – 305.

Брыков В. А., Аналикова О. В., Елисейкина М. Г., Ковалев М. Ю. Изменчивость митохондриальной ДНК у диплоидной и триплоидной форм серебряного карася *Carassius auratus gibelio* // Генетика. 2005. Т. 41, № 6. С. 811 – 816.

Жигилева О. Н., Ожирельев В. В., Броть И. С., Пожидяев В. В. Популяционная структура трех видов рыб (Cypriniformes : Cyprinidae), обитающих в реках Обь-Иртышского бассейна, по данным изоферментного анализа // Вопр. ихтиологии. 2010. Т. 50, № 6. С. 811 – 820.

Межжерин С. В., Кокодий С. В. Генетическая структура поселений серебряных карасей *Carassius* (superspecies *auratus*) (Linnaeus, 1758) Среднеднепровского бассейна // Генетика. 2010. Т. 46, № 6. С. 817 – 824.

Спирина Е. В. Особенности половой структуры популяций серебряного карася водоемов Ульяновской области // Вестн. Алтайского гос. аграрного ун-та. 2011. № 2 (76). С. 66 – 70.

Янкова Н. В. Эколого-морфологические особенности диплоидно-триплоидных комплексов серебряного карася *Carassius auratus gibelio* (Bloch) на примере озер междуречья Тобол-Тавда : дис. ... канд. биол. наук. Тюмень, 2006. 159 с.

Bender W., Pierre S., Hognes D. S. Chromosomal walking and jumping to isolate DNA from ace and rosy loci of bithorax complex in *Drosophila melanogaster* // J. Molecular Biology. 1983. Vol. 168, № 1. P. 17 – 33.

Liu X. F., Lu C. Y., Cao D. C., Sun X. W., Liang L. Q. Mutation rate and pattern of microsatellites in gynogenetic silver crucian carp (*Carassius auratus gibelio*) // Yi Chuan. 2008. Vol. 30, № 4. P. 483 – 490.

Luo J., Zhang Y. P., Zhu C. L., Xiao W. H., Huang S. Y. Genetic diversity in crucian carp (*Carassius auratus*) // Biochemical Genetics. 1999. Vol. 37, № 9 – 10. P. 267 – 279.

Nei M. The genetic distance between populations // American Naturalist. 1972. Vol. 106, № 949. P. 283 – 291.

Nei M., Roychoudhury A. K. Genie variation within and between the three major races of man, caucasoids, negroids, and mongoloids // American J. of Human Genetics. 1974. Vol. 26, № 4. P. 421 – 443.

Ohara K., Ariyoshi T., Sumida E., Sitizeo K., Taniguchi N. Natural hybridization between diploid crucian carp species and genetic independence of triploid crucian carp elucidated by DNA markers // Zoological Science. 2000. Vol. 17, № 3. P. 357 – 364.

STATISTICA for Windows (Computer program manual). Tulsa, OK : StatSoft, Inc., 1998.

Wali A., Syed M., Bhat B. A., Balkhi M. H., Bhat F. A., Darzi M. M. Genetic diversity of *Cyprinus carpio* var. *communis*, *Cyprinus carpio* var. *specularis* and *Carassius carassius* by DNA based markers // Intern. J. of Aquaculture. 2013. Vol. 3, № 24. P. 138 – 146.

Williams J. G. K., Kubelik A. R., Livak K. J., Rafalski J. A., Tingey S. V. DNA polymorphism amplified by arbitrary primers are useful as genetic markers // Nucleic Acids Research. 1990. Vol. 18, № 22. P. 6531 – 6535.

Yeh F. C., Yang R., Boyle T. POPGENE. Version 1.31. [Electronic resource]. Univ. Alberta and Centre Intern. Forestry Res., 1999. Available at: <http://www.ualberta.ca/~fyeh/download.htm> (accessed: 10 July 2015).

ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ПОПУЛЯЦИЙ СЕРЕБРЯНОГО КАРАСЯ

Yoon J.-M., Park H.-Y. Genetic similarity and variation in the cultured and wild crucian carp (*Carassius carassius*) estimated with Random Amplified Polymorphic DNA // Asian-Australasian J. of Animal Sciences. 2002. Vol. 15, № 4. P. 470 – 476.

Zheng K., Lin K., Liu Z., Luo C. Comparative microsatellite analysis of grass carp genomes of two gynogenetic groups and the Xiangjiang River group // J. of Genetics and Genomics. 2007. Vol. 34, № 4. P. 321 – 330.

Zhigileva O. N., Baranova O. G., Pozhidaev V. V., Brol I. S., Moiseenko T. I. Comparative analysis of using isozyme and ISSR-PCR-markers for population differentiation of cyprinid fish // Turkish J. of Fisheries and Aquatic Sciences. 2013. Vol. 13, № 1. P. 159 – 168.

Zhou L., Wang Y., Gui J. F. Analysis of genetic heterogeneity among five gynogenetic clones of silver crucian carp, *Carassius auratus gibelio* Bloch, based on detection of RAPD molecular markers // Cytogenetics and Cell Genetics. 2000 a. Vol. 88, № 1 – 2. P. 133 – 139.

Zhou L., Wang Y., Gui J. F. Genetic evidence for gonochoristic reproduction in gynogenetic silver crucian carp (*Carassius auratus gibelio* Bloch) as revealed by RAPD assays // J. Molecular Evolution. 2000 b. Vol. 51, № 5. P. 498 – 506.

Zietjiewicz E., Rafalski A., Labuda D. Genome fingerprinting by simple sequence repeat (SSR)-anchored polymerase chain reaction amplification // Genomics. 1994. Vol. 20. P. 176 – 183.