



Л. Н. Муравья

**ГЕНЕТИКА И СЕЛЕКЦИЯ РЫБ.
ЦИТОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ
НАСЛЕДСТВЕННОСТИ**

Петрозаводск
2020

Министерство науки и высшего образования Российской Федерации
Федеральное государственное бюджетное образовательное
учреждение высшего образования
ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

Л. Н. Муравья

**ГЕНЕТИКА И СЕЛЕКЦИЯ РЫБ.
ЦИТОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ
НАСЛЕДСТВЕННОСТИ**

*Учебное пособие для обучающихся
по направлению подготовки бакалавриата
«Водные биоресурсы и аквакультура»*

Петрозаводск
Издательство ПетрГУ
2020

УДК 598.2:575
ББК 28.693.32
М91

Печатается по решению редакционно-издательского совета
Петрозаводского государственного университета

Рецензенты:

Н. В. Ильмаст, доктор биологических наук;
М. Э. Хубонен, кандидат сельскохозяйственных наук

Муравья, Лариса Николаевна.

М91 Генетика и селекция рыб. Цитологические основы наследственности : учебное пособие для обучающихся по направлению подготовки бакалавриата «Водные биоресурсы и аквакультура» / Л. Н. Муравья ; М-во науки и высшего образования Рос. Федерации, Федер. гос. бюджет. образоват. учреждение высш. образования Петрозавод. гос. ун-т. — Петрозаводск : Издательство ПетрГУ, 2020. — 65, [3] с. : рис., табл.

ISBN 978-5-8021-3617-1

Учебное пособие предназначено для выполнения практических занятий по дисциплине «Генетика и селекция рыб» обучающимися по направлению подготовки бакалавриата «Водные биоресурсы и аквакультура». Рассматриваются морфологическое строение хромосом, описание кариотипов рыб, вопросы передачи наследственной информации в процессе митоза и мейоза, особенности гаметогенеза и оплодотворения. В конце каждой темы помещены задания для самостоятельной работы и контрольные вопросы.

УДК 598.2:575
ББК 28.693.32

ISBN 978-5-8021-3617-1

© Муравья Л. Н., 2020
© Петрозаводский государственный университет, 2020

СОДЕРЖАНИЕ

Введение	4
1. Строение хромосом. Кариотип	5
1.1. Морфологическое строение хромосом. Кариотип	5
1.2. Принципы классификации и идентификации хромосом человека и животных	9
1.3. Кариотипы рыб. Внутривидовая изменчивость по числу хромосом	12
1.4. Практическое занятие	25
1.5. Контрольные вопросы	28
2. Митоз	29
2.1. Митотический цикл и митоз	29
2.2. Практическое занятие	35
2.3. Контрольные вопросы	36
3. Мейоз	38
3.1. Фазы и стадии мейоза	38
3.2. Патология мейоза	43
3.3. Практическое занятие	44
3.4. Контрольные вопросы	45
4. Гаметогенез и оплодотворение	46
4.1. Сперматогенез. Оогенез	46
4.2. Оплодотворение	50
4.3. Практическое занятие	51
4.4. Контрольные вопросы	52
5. Политенные хромосомы и хромосомы типа ламповых щёток	53
5.1. Политения и политенные хромосомы	53
5.2. Хромосомы типа ламповых щёток	58
5.3. Контрольные вопросы	59
Словарь терминов	61
Список использованной литературы	64

ВВЕДЕНИЕ

Цитологические основы наследственности — раздел генетики, изучающий явления наследственности и изменчивости в связи с строением и функцией клеточных структур, и, главным образом, хромосом. Цитогенетика обуславливает понимание механизмов размножения клеток и организмов, передачи наследственных признаков потомству.

Характеристика хромосомных наборов — кариотипа, широко используется в ихтиологических работах для уточнения систематического положения вида, а также для уточнения вопросов эволюции и филогении рыб. По кариологическим данным возможна идентификация межвидовых гибридов, возникших в природных популяциях в результате естественной гибридизации. В селекционных работах анализ кариотипов необходим при проведении отдалённой гибридизации и при разработке специальных генетических методов селекции.

Настоящее учебное пособие разработано в соответствии с требованиями рабочей программы дисциплины «Генетика и селекция рыб» для обучающихся по направлению подготовки бакалавриата «Водные биоресурсы и аквакультура». Издание предназначено для использования в качестве учебного пособия при выполнении практических и лабораторных занятий по дисциплине «Генетика и селекция рыб». Кроме того, учебное пособие может быть использовано и обучающимися по направлению подготовки магистратуры «Водные биоресурсы и аквакультура».

Учебное пособие состоит из пяти тем: строение хромосом, кариотип; митоз; мейоз; гаметогенез и оплодотворение; политенные хромосомы и хромосомы типа ламповых щёток.

В каждой теме дан краткий теоретический обзор, задания для самостоятельной работы и контрольные вопросы. В учебном пособии представлен словарь терминов.

1. СТРОЕНИЕ ХРОМОСОМ. КАРИОТИП

1.1. Морфологическое строение хромосом. Кариотип

Хромосомы каждого вида организма имеют свои морфологические особенности. Морфологию хромосом изучают на стадии метафазы митоза, когда они максимально спирализованы. Каждая метафазная хромосома состоит из двух хроматид, имеет определённую длину и форму, которая зависит от положения первичной перетяжки, или **центромеры** (рис. 1).

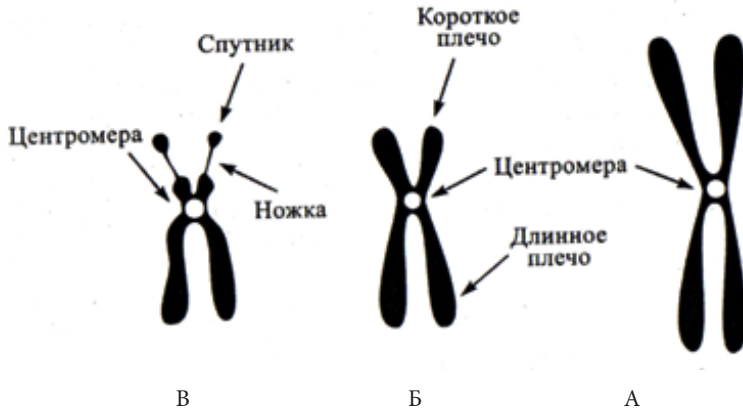


Рис. 1. Типы метафазных хромосом: А — метацентрические; Б — субметацентрические; В — акроцентрические [12]

Местоположение центромеры в разных хромосомах может быть различным, но оно постоянно и типично для каждой хромосомы. Центромера делит хромосому на два плеча и определяет её форму.

Метацентрические хромосомы, у которых центромера расположена посередине или почти посередине (равноплечие). **Субметацентрические** хромосомы — с плечами разной длины. **Акроцентрические** хромосомы, у которых центромера находится на

конце, или второе плечо настолько мало, что его не различают на цитологических препаратах. Центромера — важнейшая часть хромосом, она определяет движение хромосомы и различима в виде более светлой зоны, к которой прикрепляются нити веретена деления в митозе. Потеря центромеры ведёт к потере хромосомы, к её лизису в цитоплазме.

Кроме расположения центромеры, морфологическое строение хромосомы определяет **вторичная перетяжка**, не имеющая отношения к прикреплению нитей веретена деления. Некоторые вторичные перетяжки связаны с образованием ядрышек.

У некоторых хромосом есть **спутники** — участки, соединённые с остальной частью хромосомы тонкой нитью хроматина. Такие хромосомы называются спутничными. Форма и величина спутника постоянны для хромосом, которые их имеют.

Свободный концевой участок каждого плеча хромосомы называется **теломерным**. Он имеет своеобразное строение, благодаря которому концевые участки хромосом не способны соединяться с другими хромосомами и их фрагментами.

В структуре хромосом при использовании дифференциальной окраски выявляются **эухроматиновые** и **гетерохроматиновые** участки. Эухроматиновые участки окрашиваются слабее. Их рассматривают как активные участки хромосомы, содержащие основной комплекс работающих генов. Гетерохроматиновые участки хромосомы окрашиваются более интенсивно. Предполагают, что в них находятся блоки идентичных генов, обладающих сходным действием, и малоактивных в онтогенезе. Характер распределения эу- и гетерохроматиновых участков постоянен для каждой хромосомы на определённой стадии митоза, что служит дополнительным критерием при их идентификации на цитологических препаратах.

Размеры метафазных хромосом варьируют в довольно широких пределах: диаметр изменяется от 0,2 до 3 мкм, а длина — от 0,2 до 50 мкм. Вместе с тем длина каждой хромосомы относительно постоянна.

Совокупность хромосом, присущая соматической клетке данного вида, называется **кариотипом**.

Кариотип характеризуется определённым числом хромосом, размером и формой каждой хромосомы. Каждый вид характеризуется постоянным набором хромосом.

В соматических клетках число хромосом диплоидное ($2n$), в половых клетках — гаплоидное (n).

В кариотипе отчётливо проявляется парность (гомологичность) хромосом, так как хромосомы диплоидного организма ($2n$) происходят от двух родителей. **Гомологичные хромосомы** совершенно одинаковы по длине, расположению центромеры и другим особенностям своего строения, т. е. морфологически сходные. Одну из каждой пары гомологичных хромосом вносит в зиготу материнская гамета (n), другую — отцовская гамета (n).

Хромосомы, которые сходны у мужского и женского организма, называются **аутосомами**, которые различаются — **половыми**, и обозначаются как X и Y.

Кариотип может быть изображён в виде кариограммы и идиограммы (рис. 2). **Кариограмма** — систематизированный по размеру и форме диплоидный набор хромосом одной клетки. **Идиограмма** — схема кариотипа, на которой хромосомы располагают в ряд по мере убывания их длины. На идиограмме принято изображать по одной из каждой пары гомологичных хромосом.

Кариотип изучают путём микрофотографирования, зарисовки и измерения хромосом (составления кариограммы).

Определение морфологических показателей каждой хромосомы проводят на микрофотографиях метафазных пластинок. Обычно изображение каждой хромосомы вырезают и располагают с учётом размера, гомологичности, месторасположения центромеры.

Важное значение для определения и классификации отдельных хромосом имеет их длина. Длина каждой хромосомы определённого набора относительно постоянна.

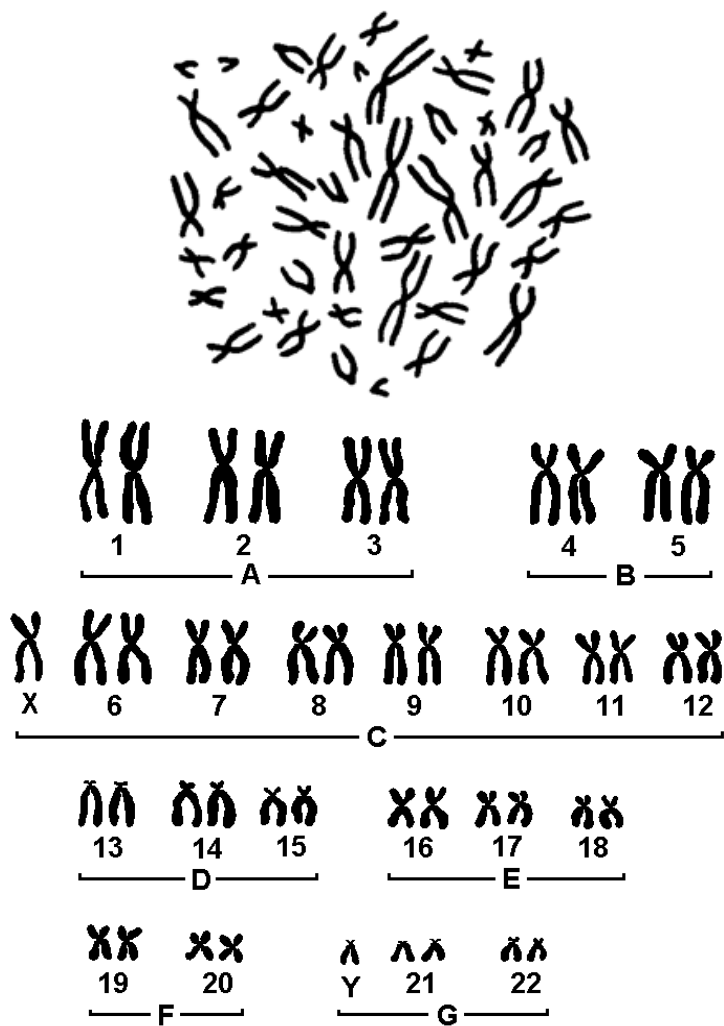


Рис. 2. Кариотип человека и кариограмма соматической клетки мужчины [9]

Измерение длины хромосом, отдельных плеч проводят на фотографии, а также под микроскопом.

Для идентификации хромосом используют следующие показатели:

1. Абсолютная длина хромосомы L (в микронах).
2. Относительная длина, которая показывает отношение длины хромосомы к общей длине всех хромосом нормального гаплоидного набора, содержащего X-хромосомы (в промиллях).
3. Центромерный индекс, который составляет отношение длины короткого плеча ко всей длине хромосомы (%).
4. Число плеч хромосом, или основное число (NF), включающее число плеч всех аутосом и двух X-хромосом.

Наиболее удобным объектом для изучения хромосом животных служат культуры размножающихся клеток костного мозга, периферической крови и кожи. Из этих клеток готовят временные или постоянные препараты.

Под микроскопом при объективе $\times 9$ на препаратах выбирают метафазные пластинки с хорошим разбросом хромосом и фотографируют их при объективе $\times 90$. Дальнейшее изучение хромосом, их подсчет проводят на микрофотографиях.

В настоящее время для кариотипирования клеток используют современные световые микроскопы, в которые вмонтированы видеокамеры, сопряженные с компьютером. Созданное микроскопом изображение дифференциально окрашенных хромосом видеокамера передает в компьютер. В компьютере специальная программа анализирует изображение каждой хромосомы, сравнивает со стандартом и затем раскладывает в кариограмму.

1.2. Принципы классификации и идентификации хромосом человека и животных

Морфологическая классификация хромосом была наиболее подробно разработана для человека и одомашненных животных. Согласно Денверской классификации, на основании длины и центромерного индекса (ЦИ) 23 пары хромосом человека разделены на 7 групп, обозначенных буквами от А до G.

Группа А (1, 2, 3 пары) — большие, метацентрические и субметацентрические хромосомы. ЦИ — 38—49.

Группа В (4 и 5 пары) — большие субметацентрические хромосомы. ЦИ — 24—30.

Группа С (6—12 пары и X) — средние субметацентрические хромосомы. ЦИ — 27—35. X-хромосома сходна по размерам и морфологии с 6 и 7 хромосомами.

Группа D (13—15 пары) — средние, акроцентрические хромосомы. ЦИ около 15.

Группа E (16—18 пары) — сравнительно короткие, метацентрические или субметацентрические хромосомы. ЦИ — 26—40.

Группа F (19—20 пары) — короткие, метацентрические хромосомы. Между собой не различимы. ЦИ — 36—46.

Группа G (21 и 22 пары) — мелкие акроцентрические хромосомы. ЦИ — 13—33. К этой группе относят и Y-хромосому.

Открытие метода дифференциальной окраски хромосом позволило усовершенствовать классификацию хромосом человека и одомашненных животных. Метод дифференциальной окраски хромосом, выявляющий характерную сегментацию, позволил индивидуализировать каждую хромосому (рис. 3).

В соответствии с последней классификацией, разработанной на Парижской конференции по стандартизации кариотипа человека (1971 г.), и детализированной на последующих международных конференциях, всем хромосомам набора:

- присваивается порядковый номер по порядку убывания их длины;
- в каждой хромосоме короткое плечо обозначают символом p, длинное плечо — символом q;
- каждое плечо хромосомы разделяют на районы, нумеруемые по порядку от центромеры к теломере (от 1 до 4 районов);
- участки плеч нумеруются арабскими цифрами по направлению от центромеры к теломерам;
- полосы внутри районов также нумеруются по порядку от центромеры.

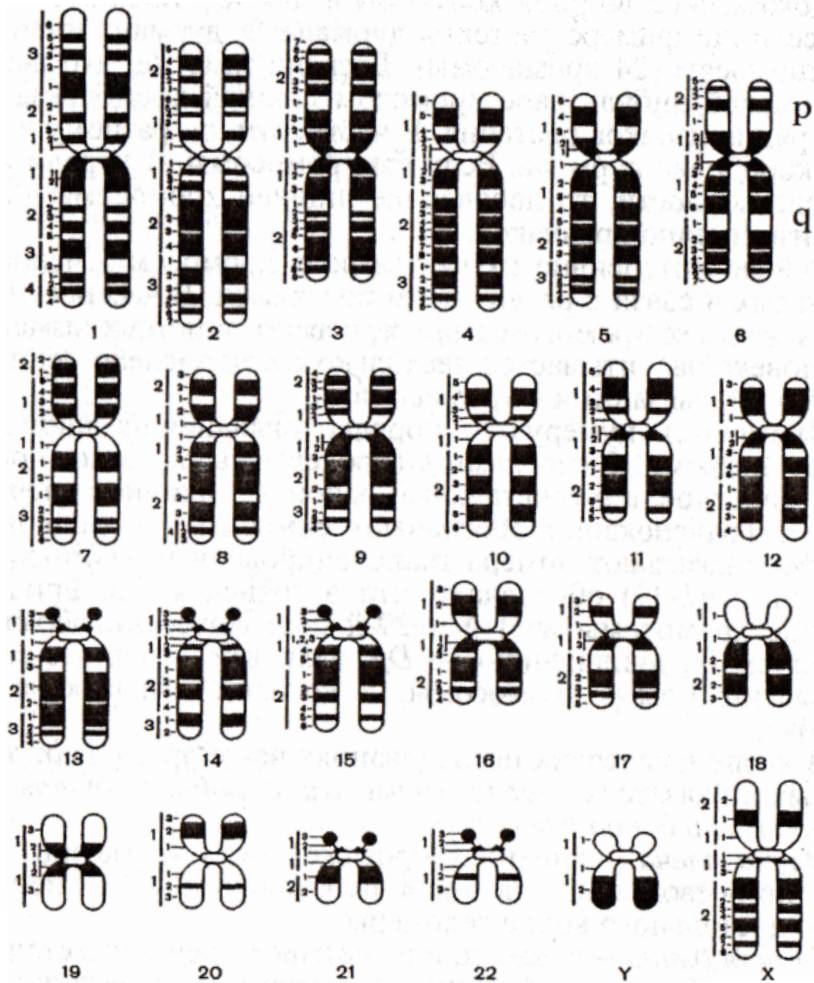


Рис. 3. Схематическое изображение хромосом человека при дифференциальной G-окраске [9]

В этом случае, любой участок хромосомы может быть обозначен буквенно-цифровым «кодом». «Код» включает номер хромосо-

мы, плечо и номера районов и участков, выявляемых с помощью дифференциальной окраски. Например, запись 1р36 означает, что рассматривается 6-я полоса (6-й участок) района 3 короткого плеча первой хромосомы.

Принципы классификации хромосом человека были положены в основу классификации хромосом сельскохозяйственных животных.

В настоящее время кариотипы некоторых сельскохозяйственных и домашних животных подробно изучены и приведены в определенную систему: хромосомы пронумерованы и распределены по группам (рис. 4). Кариотип крупного рогатого скота состоит из 60 хромосом, свиньи — 38, лошади — 64, овцы — 54, козы — 60, кур — 78, лисицы — 38, норки — 30, собаки — 78.

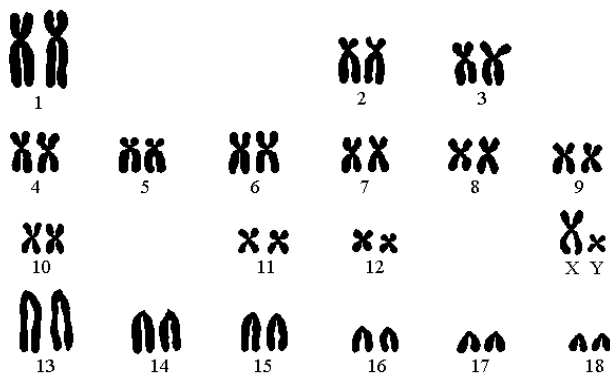


Рис. 4. Кариограмма домашней свиньи, хряк ($2n = 38, XY$) [9]

1.3. Кариотипы рыб. Внутривидовая изменчивость по числу хромосом

Кариология является относительно молодым и достаточно перспективным видом анализа рыб. В настоящее время известны кариотипы около 2000 видов рыб. Исследованиями были ох-

вачены практически все отряды рыб, особенно много видов изучено в отрядах сельдеобразных (Clupeiformes), карпообразных (Cypriniformes) и карпозубых (Cyprinodontiformes). Важнейшим результатом всех этих исследований было установление исключительно большой изменчивости числа хромосом у рыб.

При изучении кариотипа рыб в большинстве случаев используют методы анализа хромосом из тканей почек, жаберного эпителия и др. *in vivo* и *in vitro*.

При анализе хромосомного набора рыб часто используют классификацию Левана, выделяя следующие типы хромосом:

- метацентрические (m) — плечи примерно одной длины;
- субметацентрические (sm) — плечи неодинаковы, одно немного длиннее другого;
- субтелоцентрические (st) — резко отличающиеся по длине плеч хромосомы;
- акроцентрические (a) — палочковидные хромосомы, с одним длинным и одним очень коротким плечом [17].

Метацентрические и субметацентрические считают двуплечими, субтелоцентрические (с очень коротким вторым плечом) и акроцентрические хромосомы (с невидимым вторым плечом) относят к одноплечим.

При характеристике кариотипа рыб определяют число плеч хромосом, или основное число (NF).

Рыбы отличаются большим разнообразием кариотипов. Диплоидное число хромосом варьирует у разных видов от 12 до 248.

У основных видов, представляющих интерес для товарного рыбоводства, диплоидный набор хромосом следующий: карп — 100, пелядь — 74, радужная форель — 58—62, белый амур — 48, белый толстолобик — 48, серебристый карась — 100, сом — 60, буффало — 99—100, линь — 48, белуга — 116—118, стерлядь — 60, ссуха — 18 (табл. 1).

**Число хромосом (диплоидный набор)
некоторых объектов товарного рыбоводства [6]**

Вид	Число хромосом	Число плеч NF
Карп (<i>Cyprinus carpio</i>)	100	148 и 152
Радужная форель и стальноголовый лосось (<i>Parasalmo mykiss</i>)	58—62	104
Песядь (<i>Coregonus peled</i>)	74	96
Белый амур (<i>Ctenopharyngodon idella</i>)	48	84 и 88
Белый толстолобик (<i>Hypophthalmichthys molitrix</i>)	48	68—86
Пестрый толстолобик (<i>Aristichthys nobilis</i>)	48	74—86
Серебряный карась (<i>Carassius auratus</i>): диплоидная двуполая форма	100	160
триплоидная гиногенетическая форма (р. Амур)	156	252
тетраплоидная форма (Япония)	206	352
Канальный сомик (<i>Ictalurus punctatus</i>)	56—58	92—94
Сом (<i>Silurus glanis</i>)	60	100—120
Веслонос (<i>Polyodon spathula</i>)	120	160
Тиляпия (<i>Tilapia mossambica</i>)	44	44—50
Линь (<i>Tinca tinca</i>)	48	80
Белуга (<i>Huso huso</i>)	116—118	184—186
Стерлядь (<i>Acipenser ruthenus</i>)	116—118	188—200

Для многих видов составлены кариограммы — распределение и систематизация хромосом по форме и размерам (рис. 5—7).



Рис. 5. Кариотип и кариограмма чудского сига
(*Coregonus lavaretus*) ($2n = 80$) [цит. по 6]



Рис. 6. Кариотип и кариограмма радужной форели
(*Oncorhynchus mykiss*) ($2n = 60$)

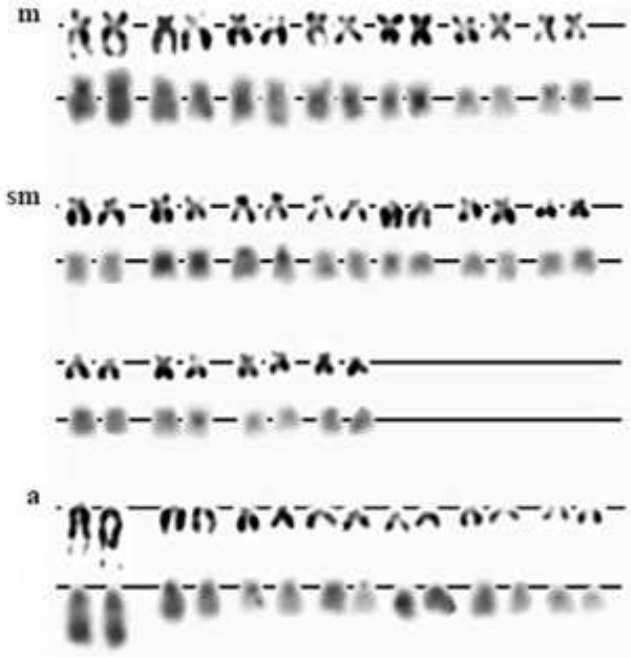


Рис. 7. Кариограмма леща (*Abramis brama*) ($2n = 50$).
 Формула кариотипа: $14m + 22sm + 14a$ [16]

Наблюдаемую в настоящее время большую изменчивость по кариотипам исследователи объясняют тем, что рыбы представляют собой древнюю, очень гетерогенную группу животных, эволюция которой длится несколько сотен миллионов лет.

Для предков современных костистых рыб было характерно число хромосом ($2n$) в кариотипе от 48 до 52.

Важную роль в эволюции многих видов рыб (карповых, лососёвых, осетровых и др.) играла полиплоидия — кратное увеличение числа хромосомных наборов. Полиплоидия относится к геномным мутациям, т. е. изменениям генома — гаплоидного набора хромосом с локализованными в них генами.

У некоторых рыб в пределах одного вида наблюдается хромосомный полиморфизм — одновременное присутствие в пределах популяции нескольких форм одного и того же признака. Хромосомный полиморфизм у рыб выражается в разном числе и строении хромосом. Так, например, у горбуши $2n = 52—54$, у радужной форели — $58—62$, осетра — $126—130$ [6].

У некоторых рыб наряду с постоянными, так называемыми А-хромосомами, в кариотипе содержатся дополнительные, или В-хромосомы. В-хромосомы часто почти целиком состоят из гетерохроматина. Причины их появления и выполняемые ими функции до сих пор не ясны. Например, дополнительные хромосомы обнаружены в кариотипе сиговых рыб — проходного сига (*Coregonus lavaretus pidschian*) р. Северная Двина (рис. 8), чира (*Coregonus nasus*), сибирской ряпушки (*Coregonus sardinella*) и др. [15].



Рис. 8. Кариотип проходного сига (*Coregonus lavaretus pidschian*) р. Северная Двина ($2n = 80$, $NF = 98$).
Добавочные хромосомы (В) указаны стрелками [2]

Хрящевые ганоиды (осетровые — Acipenseridae и веслоносовые — Polyodontidae) имеют в кариотипе много хромосом (102—150 и более 200) и довольно значительное количество ДНК.

По числу хромосом все осетровые (Acipenseridae) делятся на 3 дискретные группы:

1) виды, кариотипы которых имеют около 120 хромосом — белуга (*Huso huso*), атлантический осётр (*Acipenser sturio*), севрюга (*A. stellatus*), шип (*A. nudiventris*), стерлядь (*A. ruthenus*);

2) виды с числами хромосом 240—270 — русский осётр (*A. gueldenstaedtii*), персидский осётр (*A. persicus*), сибирский осётр (*A. baerii*), адриатический осётр (*A. naccarii*), китайский осётр (*A. sinensis*), амурский осётр (*A. schrenckii*), белый осётр (*A. transmontanus*), озёрный осётр (*A. fulvescens*), зелёный осётр (*A. medirostris*). Условно их называют 250-хромосомные;

3) вид с числом хромосом около 370 — тупорылый осётр (*A. brevirostrum*).

Согласно «современной шкале» уровней пloidности осетрообразных выделяют: диплоидные виды (120-хромосомные), тетраплоидные (250-хромосомные) и гексаплоидный вид (370 хромосом) [1].

У представителей семейства гоностомовые (Gonostomatidae) — гоностомы глубоководной (*Gonostoma bathyphilum*) обнаружено всего 12 крупных хромосом. Это пока самое малое число хромосом, найденных у рыб. В том же роду у другого вида — гоностомы продолговатой (*G. elongatum*) — набор состоит из 48 хромосом.

В отряде лососеобразных (Salmoniformes) выделяются по своим кариотипам лососевые (Salmonidae) и хариусовые (Thymallidae). Все рыбы этих семейств происходят от общего предка — тетраплоида, у которого было около 112 хромосом [11]. В процессе дивергенции кариотипов, происходила диплоидизация генома. В результате этого число хромосом у всех видов, за исключением хариусов, уменьшилось в той или иной степени.



Рис. 9. Кариотип и кариограмма сахалинского осётра (*Acipenser mikadoi*) ($2n = 264$, $NF = 342 \pm 4$) [1]

Дивергенция лососёвых привела к очень большому разнообразию кариотипов даже в пределах одного рода. Например, у тихоокеанских лососей (*Oncorhynchus*) число хромосом меняется в пределах от 74 у кеты (*O. keta*), 58—60 у кижуча (*O. kisutch*) до 52 у горбуши (*O. gorbuscha*). Близки к лососям и сигам семейства того же отряда — корюшки (*Osmeridae*), аргентины (*Argentinidae*), глубоководные батиголовые (*Bathylagidae*) [8].

Представители семейства хариусовых имеют около 100 хромосом. У лососёвых и сиговых рыб наиболее распространены кариотипы с числом хромосом около 80 и около 60 [11].

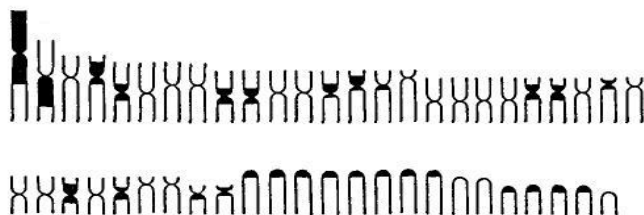


Рис. 10. Идиограмма камчатского хариуса (*Thymallus arcticus mertensii*) ($2n = 98$, С-окрашивание) [15]

В пределах отряда карпообразных (*Cypriniiformes*) очень устойчивым по числу хромосом является семейство карповых (*Cyprinidae*). В семействе карповых преобладают диплоидные наборы с 50 хромосомами: линь (48), лещ (50), плотва и др. Все известные кариотипы представителей сем. *Cyprinidae* можно считать более продвинутыми и специализированными, т. к. они состоят из нескольких морфологических групп хромосом (мета-, субмета-, субтело- и акроцентрические хромосомы) и имеют число плеч 48 и более [14].

Полиплоиды в отряде карпообразных возникли в трёх семействах — карповые (*Cyprinidae*), вьюновые (*Cobitidae*) и чукучановые (*Catostomidae*).

Среди карповых полиплоидами являются многие виды в подсемействах Varbinae (усачи) и Cyprininae (карпы). Карп (*Cyprinus carpio*), золотая рыбка (*Carassius auratus*) и двуполоая форма серебряного карася (*C. auratus gibelio*) имеют удвоенные наборы хромосом ($2n = 98-104$), однополые популяции серебряного карася (*C. a. gibelio*) — утроенные наборы ($3n = 150$) [8].

Полиплоидом по происхождению является, например, обыкновенный карп, который имеет вдвое больше хромосом, чем большинство других карповых рыб — $2n = 100$ (рис. 11).



Рис. 11. Кариограмма карпа (*Cyprinus carpio*) ($2n = 100$).
 Формула кариотипа: $24m + 24sm + 52T$ [16]

Популяции амфимиктических форм карася серебряного в большинстве случаев представлены диплоидными особями, а гиногенетических — триплоидными или тетраплоидными (рис. 12—14). Кроме того, общее число хромосом, а также количество хромосом различных типов у разных форм также варьируют [13].

Очень гетерогенным по кариотипам является отряд сомообразных (Siluriformes). У некоторых видов диплоидное число хромосом превышает 54—60. У представителей рода канальных сомиков (*Ictalurus*) количество хромосом изменяется от 48 до 62.

Таким образом, число хромосом у рыб имеет большую изменчивость. Наметилась общая закономерность некоторого снижения числа хромосом (с 48—80 до 40—46) и количества ДНК в хромосомном наборе по мере перехода к относительной более выраженной специализации таксонов рыб.

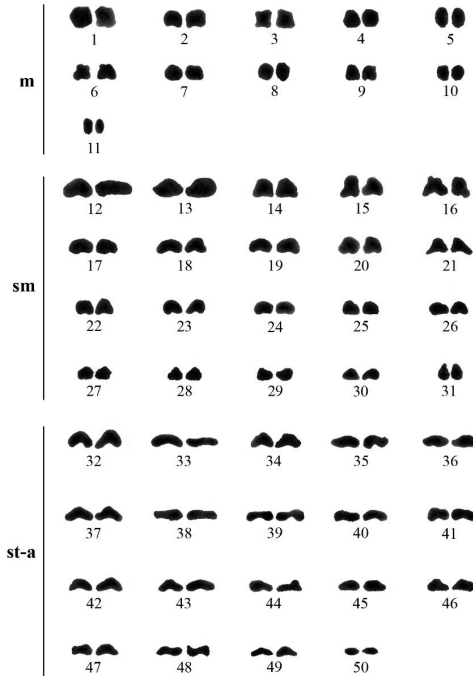


Рис. 12. Кариограмма карася серебряного (*Carassius auratus s. lato*) ($2n = 100$). Формула кариотипа: $22m + 40sm + 38st-a$ [13]

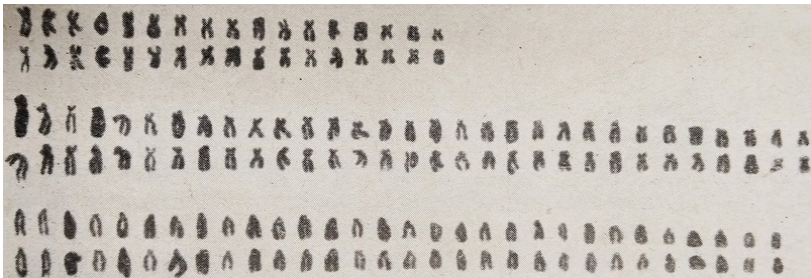


Рис. 13. Кариограмма триплоидного карася серебряного (*Carassius auratus gibelio*) ($2n = 156$) [7]

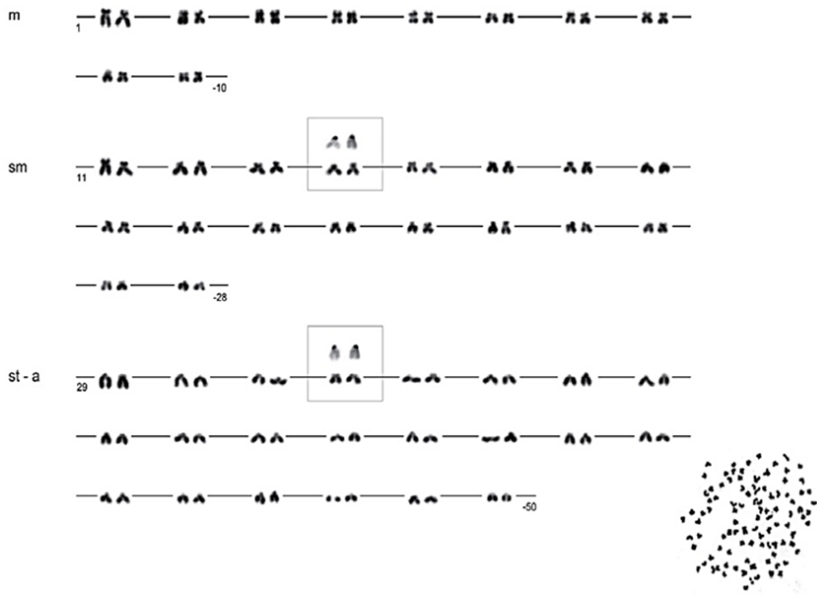


Рис. 14. Кариотип и кариограмма золотого, или обыкновенного карася (*Carassius carassius*) ($2n = 100$). Формула кариотипа:
 $20m + 36sm + 44st-a$ [16]

У разных видов рыб женские и мужские особи могут иметь в качестве половых хромосом как гомологичную пару (ZZ), так и негомологичную (ZW). У рыб наблюдается в большинстве случаев раздельнополость. При этом возможны варианты:

1) женская гомогаметность и мужская гетерогаметность — у большинства рыб (каarp, стальноголовый лосось, белый амур, радужная форель, рыбец) (рис. 15);

2) женская гетерогаметность и мужская гомогаметность (японский угорь, тилапии).

Кроме того, есть виды, у которых у одного из полов половая хромосома непарная (рис. 16). Так, например, самка фундулюса имеет парные половые хромосомы (XX), а самец — непарную половую хромосому (XO).

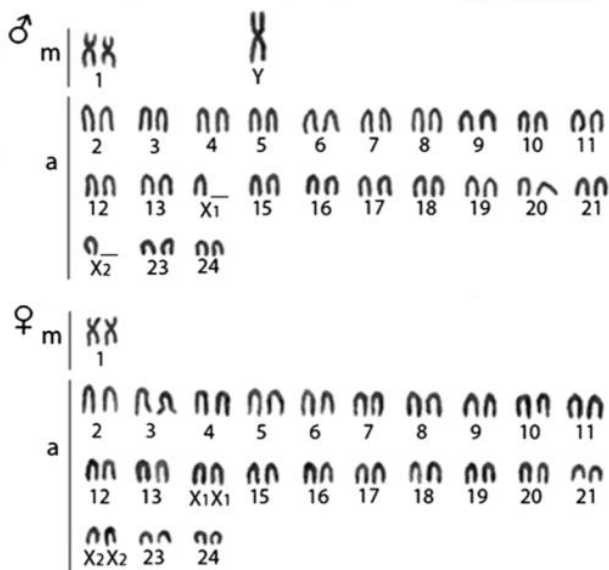


Рис. 15. Кариограмма самца (вверху) и самки (внизу) полосатого оплеegnата (*Oplegnathus fasciatus*) из отряда Окунеобразные [18]

У основных объектов рыборазведения — некоторых карповых, лососёвых, представителей осетровых рыб — половых хромосом нет. У этих рыб половой детерминизм имеет полихромосомную основу, т. е. гены, кодирующие первичные и вторичные половые признаки рассредоточены по другим соматическим хромосомам [8].

Характеристика кариотипа широко используется в ихтиологических работах для уточнения систематического положения вида (кариосистематика), а также для уточнения вопросов эволюции и филогении рыб.

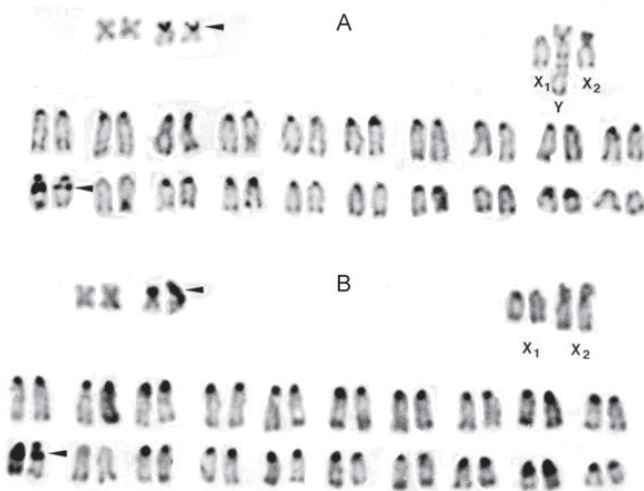


Рис. 16. Кариотипы шиповатой белокрыжки (*Chionodraco hamatus*):
 А — кариотип самца ($2n = 47$, на одну хромосому меньше, чем у самки, $NF = 53$; X_1YX_2 — система половых хромосом самца;
 В — кариотип самки, $X_1X_1X_2X_2$ — система половых хромосом самки ($2n = 48$, $NF = 54$); стрелками показаны ядрышковые организаторы (NORs) [14]

По кариологическим данным возможна идентификация межвидовых гибридов, возникших в природных популяциях в результате естественной гибридизации. В селекционных работах анализ кариотипов необходим при проведении отдалённой гибридизации и при разработке специальных генетических методов селекции.

1.4. Практическое занятие

Цель работы. Изучить морфологическое строение хромосом и особенности кариотипов различных организмов.

Материалы и оборудование. Постоянные препараты метафазных пластинок хромосом человека; фотографии кариотипов и кариограмм разных видов рыб; микроскопы.

Задания

1. Нарисовать типы метафазных хромосом.
2. Рассмотреть под микроскопом постоянные препараты метафазных пластинок хромосом человека.
3. Рассмотреть микрофотографию метафазной пластинки хромосом одного из полученных кариотипов рыб.
4. Построить кариограмму. Подсчитать число хромосом. Вырезать из микрофотографии хромосомы и классифицировать их. Найти гомологичные хромосомы и расположить их парами согласно принятой классификации кариотипа у данного организма в порядке уменьшения размера хромосом. Отдельно выделить половые хромосомы. Составить кариотип, наклеив в тетрадь хромосомы. Короткое плечо хромосомы должно быть обращено вверх, длинное — вниз.
5. Сравнить построенную вами кариограмму со стандартной (выявить возможные отклонения по числу хромосом или форме отдельных хромосом). Нарушения числа хромосом в кариотипе человека представлены в таблице 2.
6. Сравнить кариотипические особенности исследуемых видов рыб, оформив их в виде таблицы 3.

Таблица 2

Нарушение числа хромосом в кариотипе у человека

Кариотип — общее число хромосом, в том числе половые	Синдром
<i>Нормальный кариотип:</i>	
46, XY	нормальный кариотип, мужчина
46, XX	нормальный кариотип, женщина
<i>Нарушения по половым хромосомам:</i>	
45, XO	синдром Шерешевского — Тернера, моносомия по X-хромосоме

Кариотип — общее число хромосом, в том числе половые	Синдром
47, XXY, 48 XXXY, 49 XXXXY	синдром Клайнфельтера, полисомия по X-хромосоме у мужчин
47, XY ₂ ; 48, XY ₂ Y; 49, XY ₂ YY; 48, XXYY; 49, XXXYY	полисомия по половым хромосомам у лиц фенотипически мужского пола
47, XXX; 48, XXXX; 49, XXXXX	полисомии по X-хромосоме
<i>Нарушения по аутосомам:</i>	
47, +21 XX; 47, XY, +21	синдром Дауна, трисомия по 21-й хромосоме
47, XX, +18; 47, XY, +18	синдром Эдвардса, трисомия по 18-й хромосоме
47, XX, +13; 47, XY, +13	синдром Патау, трисомия по 13-й хромосоме

Таблица 3

Сравнительная характеристика кариотипов рыб

Вид рыб	Диплоидный набор хромосом, 2n	Тип аутосом			Тип половых хромосом						
		a	m	s	X			Y			
					a	m	s	a	m	s	

Примечание. Тип хромосомы: m — метацентрическая, s — субметацентрическая, a — акроцентрическая.

1.5. Контрольные вопросы

1. В какую стадию деления клетки изучают хромосомы?
2. Перечислить типы метафазных хромосом.
3. От чего зависит форма хромосом?
4. Какие хромосомы называют гомологичными?
5. Чем отличаются акроцентрические хромосомы от субметацентрических?
6. Значение центромеры хромосомы.
7. Как изменяется морфология хромосом в течение митотического цикла?
8. Основные показатели для идентификации хромосом.
9. Что такое относительная длина хромосомы? Как определяется?
10. Что такое центромерный индекс?
11. Как определяется число плеч хромосом?
12. Какие хромосомы называются аутосомами?
13. Что такое теломера?
14. Какие участки хромосом выделяются после дифференциальной окраски?
15. Как называются активные участки хромосом?
16. Как называются хромосомы со вторичной перетяжкой?
17. Что называется кариотипом?
18. Назовите число хромосом в кариотипе основных объектов товарного рыбоводства.
19. Что такое кариограмма, идиограмма?
20. Какие половые хромосомы встречаются в кариотипе рыб?
21. Современные методы кариотипирования.

2. МИТОЗ

2.1. Митотический цикл и митоз

Наиболее универсальным способом деления соматических клеток является **митоз**. В результате митотического деления все вновь образующиеся клетки имеют одинаковые кариотип и генетическую информацию, закодированную в молекулах ДНК. Благодаря митозу происходит рост организмов, регенерация поврежденных тканей и органов.

Клеточный цикл — это период жизни клетки от момента её возникновения в результате оплодотворения или предшествующего деления и до следующего деления или смерти. В непрерывно размножающихся тканевых клетках клеточный цикл совпадает с митотическим циклом.

Митотический цикл — это совокупность процессов, происходящих в клетке от конца одного деления до конца другого. Состояние клетки между двумя делениями называется **интерфазой**. Митотический цикл состоит из интерфазы и собственно митоза. Митоз захватывает не более 1/7 — 1/10 всего клеточного цикла и составляет лишь небольшую часть его. Продолжительность митотического цикла у разных организмов неодинакова, чаще всего 18—24 ч.

Наиболее важными процессами, происходящими в митотическом цикле, являются процессы удвоения наследственного материала клетки — репликация ДНК и редупликация хромосом и процессы равномерного распределения его между дочерними клетками.

Митотический цикл состоит из четырех периодов: пресинтетического (G_1), синтетического (S), постсинтетического (G_2) и митоза (M) (рис. 17). Три первых периода приходятся на интерфазу.

Интерфаза. Между двумя последовательными делениями клетка находится в стадии интерфазы. В интерфазе происходят интенсивные метаболические процессы. Идёт синтез веществ, необходимых для её деления. Интерфазу делят на три периода: G_1 , S и G_2 .

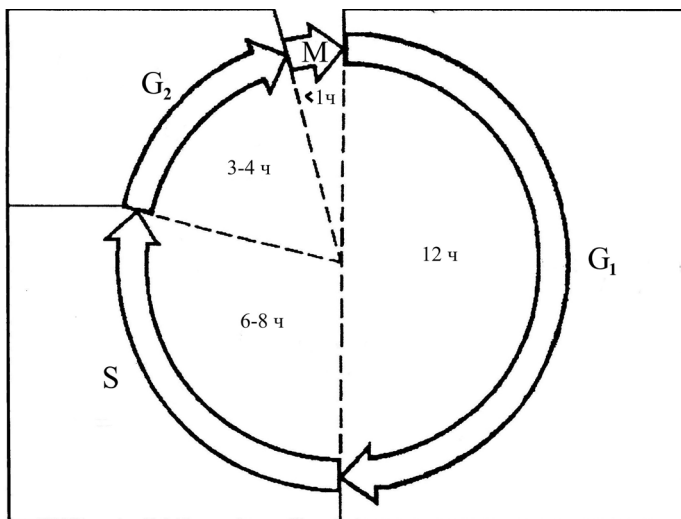


Рис. 17. Схема митотического цикла эукариотической клетки.
Указана продолжительность фаз
в культивируемой линии клеток млекопитающих [9]

G_1 — **пресинтетический** период. В это время идёт интенсивное накопление различных веществ в клетке: нуклеотидов, аминокислот, ферментов, веществ, служащих источниками энергии и т. д. Эта фаза самая длительная, она может длиться от 10—18 ч до нескольких суток.

S — **синтетический** период. Происходит синтез молекул ДНК. Количество ДНК в клетке удваивается (репликация молекул ДНК). В этом периоде к каждой хромосоме, содержащей после предыдущего деления одну хроматиду, достраивается парная хроматида, обе хроматиды соединены одной центромерой.

G₂ — **постсинтетический** период, который значительно короче двух предыдущих. В этот период продолжается синтез РНК и других веществ. Клетка накапливает энергию для последующего митоза, в ней осуществляются подготовительные процессы для формирования митотического веретена деления. Каждая хромосома состоит из 2 хроматид.

На стадии интерфазы различают сферическое ядро, окружённое ядерной оболочкой. В нём хорошо видно одно или несколько ядрышек. Содержимое ядра при обработке специальными красителями имеет слабоокрашенную сетчатую структуру с интенсивно окрашенными глыбками хроматина. Хромосомы на этой стадии находятся в ядре в расправленном, растянутом состоянии и практически невидимы в световой микроскоп до начала митоза. Однако именно в этот момент клеточного цикла хромосомы функционируют и репродуцируются. Готовая к делению клетка вступает в митоз.

Митоз. В процессе митоза различают четыре последовательно идущие фазы: профазу, метафазу, анафазу и телофазу (рис. 18).

Профаза. В начале профазы в клетке ядро заметно увеличивается в размерах и в нём проявляются хромосомы, имеющие вид длинных тонких хроматиновых нитей. Хромосомы спирализуются, укорачиваясь и утолщаясь, в результате чего они приобретают форму, присущую хромосомам данного вида. В этой фазе можно увидеть, что каждая хромосома состоит из двух хроматид, спирально скрученных и соединённых центромерой. Это результат репликации, произошедшей в интерфазе — на S-стадии митотического цикла.

В профазе интенсивно формируется **митотический аппарат** клетки. В это время центриоль делится и дочерние центриоли расходятся в противоположные концы клетки. От каждой центриоли отходят тонкие нити в виде лучей, между центриолями формируются нити веретена деления, основными компонентами которого являются белки. Различают два типа нитей: тянущие

нити веретена, прикрепляющиеся в метафазе к центромерам хромосом, и опорные, соединяющие полюса клетки.

В конце профазы исчезают ядрышки, растворяется ядерная оболочка и хромосомы оказываются в цитоплазме.

Метафаза. Прометафаза характеризуется движением хромосом по направлению к экватору клетки. Движение хромосом осуществляется за счёт тянущих нитей веретена, прикрепляющихся к центромерным участкам. Прометафаза завершается, когда хромосомы достигают экваториальной плоскости.

В метафазе хромосомы располагаются в одной плоскости на экваторе клетки, образуя так называемую метафазную (экваториальную) пластинку. Центромера каждой хромосомы, скрепляющая обе хроматиды, располагается строго в плоскости экватора клетки, а плечи хромосом как бы свисают к тому или иному полюсу.

В метафазе хорошо выявляется форма и строение каждой хромосомы, заканчивается формирование митотического аппарата. На стадии метафазы хромосомы имеют самую малую длину, так как в это время они сильно спирализованы и конденсированы. Толщина хромосом, наоборот, достигает в это время максимума. В этой стадии легко подсчитать число хромосом в клетке, описать их структуру, определить размеры.

Анафаза. Начинается в момент деления центромер всех хромосом данной клетки. Все центромеры делятся одновременно. Хроматиды, ставшие теперь сестринскими хромосомами, разъединяются (отталкиваются) одна от другой и расходятся к противоположным полюсам клетки. Все хроматиды начинают двигаться к полюсам одновременно и довольно быстро. Большую роль в движении хроматид играют центромеры. Если хроматида по какой-то причине утратила центромеру, она теряет способность ориентированного перемещения к полюсу и нарушает картину нормального течения анафазы. Фрагмент такой хроматиды может сохраниться в клетке только в том случае, если он присоединится к другой хроматиде, имеющей центромеру.

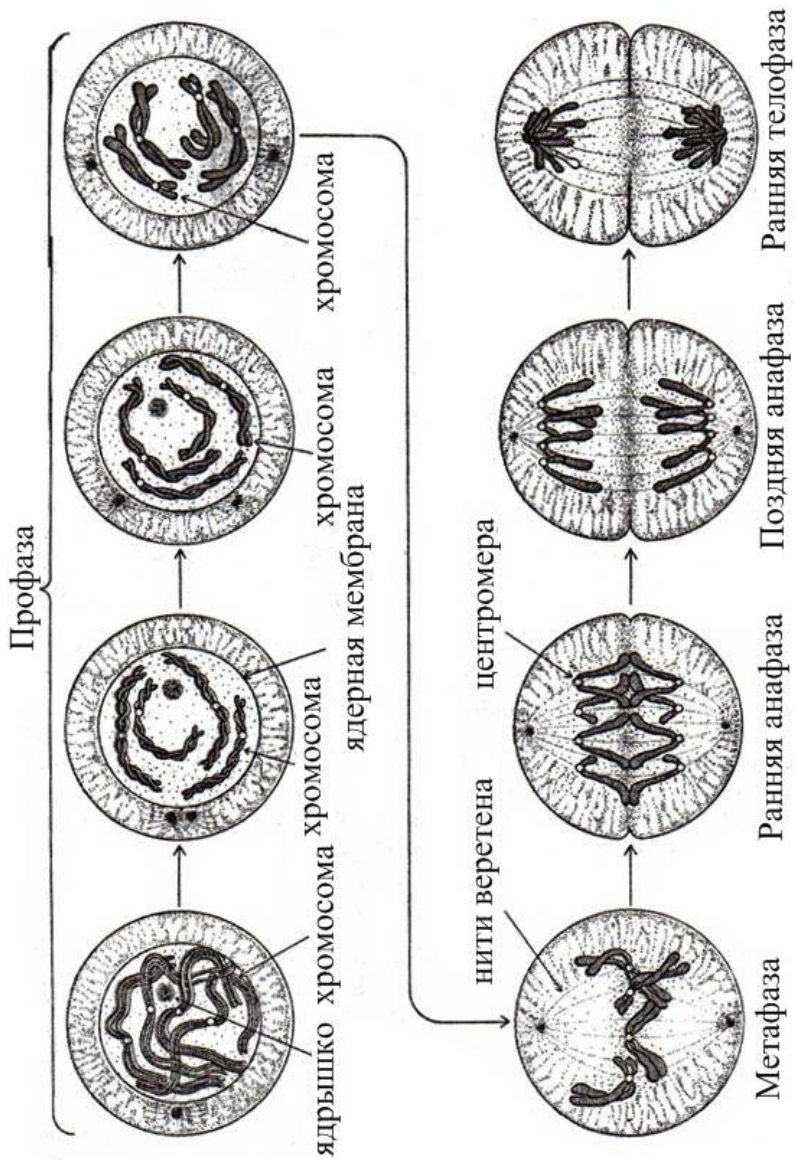


Рис. 18. Схема фаз митоза [цит. по 12]

Движение сестринских хромосом в анафазе происходит при взаимодействии двух процессов: сокращения тянущих и удлинения опорных нитей веретена. Заканчивается анафаза, когда сестринские хромосомы достигают полюсов клетки.

Телофаза. В начале телофазы заканчивается движение сестринских хромосом, и они концентрируются на полюсах клетки в виде компактных образований. Вслед за этим совершаются процессы, имевшие место в профазе, но в обратном порядке. Хромосомы, которые теперь состоят из одной хроматиды каждая, деконденсируются и деспирализуются, становятся очень тонкими и длинными, так что под микроскопом в ядре вновь видна лишь сетчатая структура. Появляются ядрышки (их синтезируют хромосомы, имеющие вторичную перетяжку), причём в таком же количестве, как в профазе. Появляется ядерная оболочка. На этом заканчивается **кариокинез**, деление ядра. В это же время происходит **цитокинез** — разделение цитоплазмы. Органоиды цитоплазмы редуцируются и распределяются между дочерними клетками случайно, но более или менее равномерно. В животных клетках образуется перетяжка, постепенно разделяющая клетку на две.

Таким образом, в результате митоза из одной клетки образуются две, имеющие идентичные хромосомы и содержащие ту же наследственную информацию, что и исходная материнская. Основное значение митоза — идентичное воспроизведение клетки, поддержание постоянства числа и набора хромосом, т. е. качественной специфичности хромосом в последовательных поколениях делящихся клеток.

В различных тканях клетки делятся с различной интенсивностью. Интенсивность деления клеток данной ткани получила название **митотической активности**. Показателем митотической активности ткани служит **митотический индекс** (МИ) — это величина, равная отношению числа клеток, находящихся в митозе, к общему числу клеток на данном участке ткани, и выраженная

в процентах или в промилле (‰). Митотический индекс в процентах определяют по формуле:

$$МИ = \frac{M}{N} \times 100 \%,$$

где М — число клеток, находящихся в митозе;

N — общее число клеток на данном участке ткани.

Изучать фазы митоза лучше всего на временных и постоянных препаратах, приготовленных из растительных объектов (продольные или поперечные срезы корешков лука, бобов и т. д.), а также из клеток костного мозга лабораторных животных.

2.2. Практическое занятие

Цель работы. Изучить митотический цикл, фазы митоза и процессы, происходящие в них.

Материалы и оборудование. Постоянные и временные цитологические препараты клеток животных тканей; микроскопы.

Задания

1. Нарисовать схему митотического цикла в тетради. Обозначить стадии митотического цикла клетки на схеме.

2. Просмотреть под микроскопом препараты клеток животных тканей (при объективе х40 и х90), последовательно найти все фазы митоза: профазу, метафазу, анафазу, телофазу, а также стадию интерфазы.

3. Нарисовать схему фаз митоза для клетки, имеющей четыре хромосомы ($2n = 4$), чётко изображая каждую хромосому. Размер клетки должен быть не менее 4×5 см.

4. Ответить на контрольные вопросы.

2.3. Контрольные вопросы

1. В чём разница между понятиями «клеточный цикл» и «митоз»?
2. На какой стадии клеточного цикла происходит репликация ДНК?
3. Какие процессы происходят в ядре в интерфазе?
4. В конце какой фазы фрагментируется ядерная оболочка и дегенерирует ядрышко?
5. Сколько хроматид в хромосоме к началу профазы?
6. В какой фазе наиболее чётко выражены морфологические признаки хромосом?
7. В какой фазе наиболее интенсивно идёт процесс спирализации хроматиновых нитей?
8. В какой фазе хромосомы уже состоят из двух хроматид?
9. Какие структуры помогают расхождению хромосом к полюсам?
10. К какому участку хромосомы присоединяется нить веретена деления?
11. Почему многие хромосомы в анафазе митоза имеют V-образную форму?
12. В какой фазе происходит деление центромер?
13. Сколько сестринских хромосом содержится в начале телофазы на каждом полюсе клетки ткани человека?
14. В какой фазе митоза происходит разделение цитоплазмы между дочерними клетками?
15. Во время митоза в культуре ткани человека произошла элиминация одной хромосомы. Сколько хромосом будет в двух образующихся клетках?
16. Какие две фазы митоза взаимно противоположны по протекающим в них процессам?
17. Сколько хроматид содержится в хромосоме на каждой стадии митоза?

18. Сколько клеток образуется в результате митоза (одна, две, три, четыре)?
19. Как Вы думаете, почему учёные называют метафазную пластинку своеобразным «паспортом» организма?
20. Какой набор хромосом получается при митотическом делении диплоидного ядра (гаплоидный, диплоидный)?
21. Почему в результате митоза возникают дочерние клетки с идентичными наборами хромосом?
22. В чём состоит генетическое значение митоза?

3. МЕЙОЗ

3.1. Фазы и стадии мейоза

Мейоз — это два следующих друг за другом деления клетки, которые лежат в основе образования гамет, содержащих один набор (n) хромосом, в отличие от соматических клеток, имеющих два набора ($2n$) хромосом.

В полной мере это утверждение справедливо для гаметогенеза животных, так как в результате мейоза у них образуются гаплоидные клетки. Диплоидное число хромосом восстанавливается в процессе оплодотворения при слиянии двух гаплоидных половых клеток (гамет) — отцовской и материнской.

У высших животных мейоз происходит в гониальной зародышевой ткани яичников и семенников. При мейозе из соматических диплоидных ($2n$) клеток гонад образуются половые гаплоидные (n) клетки.

Мейоз состоит из двух последовательных делений (рис. 19). Первое деление называется **редукционным**, в результате которого образуются клетки с гаплоидным набором хромосом. Второе деление называется **эквационным** и протекает по типу митоза. Каждое деление в свою очередь состоит из ряда последовательных фаз. Фазы первого деления принято обозначать цифрой I, второго — II. Между I и II делениями клетки находятся в состоянии интеркинеза.

Предшествует мейозу интерфаза, в процессе которой в стадию S происходит синтез ДНК и редупликация хромосом.

Профаза I — фаза мейоза, во время которой происходят сложные структурные преобразования хромосомного материала. Она состоит из ряда последовательных стадий: лептонемы, зигонемы, пахинемы, диплонемы и диакинеза.

Лептонема — стадия тонких нитей. Хромосомы имеют вид длинных тонких нитей, собранных в ядре в виде рыхлого клубка. Каждая хромосома состоит из двух хроматид, соединённых общей центромерой. Это говорит о том, что удвоение хромосом, их редупликация, в основном произошло в интерфазе.

Зигонема. Хромосомы, одинаковые по размеру и морфологии, т. е. гомологичные, притягиваются друг к другу — конъюгируют. Конъюгация обычно начинается с концевых и центромерных участков хромосом и распространяется по всей их длине. В результате конъюгации образуются **биваленты** (комплексы из соединённых попарно гомологических хромосом), число которых соответствует гаплоидному набору хромосом. Каждый бивалент состоит из четырёх хроматид. В процессе конъюгации гомологичных хромосом образуется субмикроскопическая структура — синаптонемальный комплекс, который является составной частью бивалентов.

Пахинема — стадия толстых нитей. Размеры ядра и ядрышка увеличиваются, биваленты укорачиваются и утолщаются, главным образом за счёт спирализации и конденсации хромосом. Заканчивается формирование синаптонемального комплекса. Хроматиды одной хромосомы — сестринские хорошо видны. В это время хорошо видно, что бивалент состоит из двух хромосом, и что каждая хромосома состоит из двух хроматид. Всего в биваленте структурно обособлено четыре элемента: две сестринские хроматиды одной хромосомы и две несестринские хроматиды другого гомолога. Поэтому бивалент в это время называют **тетрадой**.

В это время становится видно, что тела двух гомологичных хромосом переплетаются, образуя χ -образные структуры, называемые **хиазмами**. По фигурам бивалентов в это время можно определить, произошёл ли кроссинговер, и если произошёл, то на каком участке хромосомы, был ли он одинарным или двойным. **Кроссинговером** называется обмен участками между несестринскими хроматидами гомологичных хромосом. В результате кроссинговера происходит рекомбинация генов.

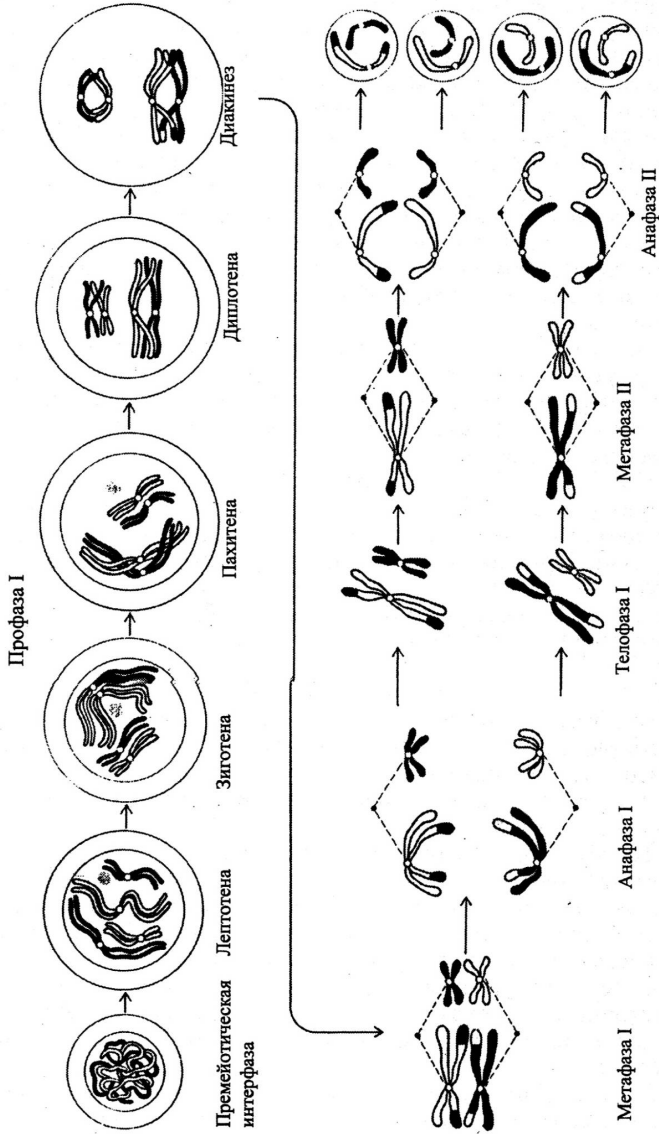


Рис. 19. Схема фаз мейоза [цит. по 12]

Диплонема. Гомологичные хромосомы, соединенные в биваленте, начинают отталкиваться одна от другой, вначале — в центромерном участке, затем — по всей длине.

Диакинез. Продолжается процесс укорачивания и утолщения хромосом в бивалентах. Хиазмы «соскальзывают» к концам хроматид, биваленты располагаются по периферии ядра. Исчезновение ядерной оболочки и ядрышка, окончательное формирование веретена деления завершают профазу I.

Метафаза I. Биваленты располагаются в цитоплазме по экватору клетки, образуя метафазную пластинку. Центромеры хромосом прикрепляются к тянущим нитям веретена деления, но не делятся. Хромосомы при этом сильно спирализованы — утолщены и укорочены.

Анафаза I. Гомологичные хромосомы из каждого бивалента расходятся к противоположным полюсам клетки, т. е. число хромосом у каждого полюса уменьшается вдвое. Но в этот редуцированный гаплоидный набор попадает обязательно по одной гомологичной хромосоме из каждого бивалента. В этом принципиальное отличие мейоза от митоза. Существенное отличие анафазы I мейоза от анафазы митоза и в том, что расходятся хромосомы, состоящие из двух хроматид, соединённых одной центромерой. Две гомологичные хромосомы одной пары ведут себя так, что одна идёт к одному полюсу, другая — к другому, т. е. они завязаны друг от друга.

Хромосомы разных пар (негомологичные) ведут себя независимо друг от друга, т. е. представители разных пар могут комбинироваться по-разному. Число возможных комбинаций (сочетаний) пар материнских и отцовских хромосом в гаметах потомка равно 2^n , где n — число хромосом в гаплоидном наборе. У крупного рогатого скота число возможных комбинаций хромосом родителей в гаметах потомка равно $2^{30} = 1\,073\,741\,824$, у человека — $2^{23} = 8\,388\,608$. Такое независимое случайное расхождение негомологиче-

ских хромосом к полюсам обуславливает комбинативную изменчивость и генетическое разнообразие половых клеток — гамет.

Телофаза I. Хромосомы концентрируются на полюсах клетки, они деконденсируются и деспирализуются. Идёт формирование новых ядер и образование ядерной мембраны. Далее наступает цитокинез. В результате первого деления образуются 2 дочерние гаплоидные клетки.

Интеркинез. Кратковременная фаза между I и II делениями. От обычной интерфазы интеркинез отличается тем, что не происходит синтеза ДНК и удвоения хромосом, хотя синтез РНК, белка и других веществ может происходить. Вслед за интеркинезом наступает второе деление мейоза — **эквационное**. Оно происходит по типу митоза.

Профаза II. В ядрах клеток диады четко проявляются хромосомы. Они имеют вид довольно тонких нитей. В конце профазы II исчезает ядерная оболочка, ядрышко.

Метафаза II. Заканчивается формирование веретена. Хромосомы располагаются по экватору. К центромерам хромосом прикрепляются тянущие нити веретена. При рассмотрении пластинки с полюса хорошо видно, что число хромосом в клетке гаплоидное, а каждая хромосома состоит из двух хроматид.

Анафаза II. Центромеры делятся, и хроматиды расходятся к противоположным полюсам клетки. Каждая хроматида превращается в хромосому с собственной центромерой.

Телофаза II. Сестринские хромосомы концентрируются на полюсах клеток и деспирализуются. Формируются четыре гаплоидных ядра. В клетке происходит цитокинез, в результате которого образуются четыре гаплоидных клетки. Каждая хромосома содержит одну нить ДНК.

Следует отметить, что в процессе сперматогенеза в результате мейоза из одного сперматогония образуются четыре сперматиды, которые затем формируются в сперматозоиды. А в оогенезе из од-

ной клетки (оогонии) образуется только одна функционирующая яйцеклетка, остальные три гибнут.

Таким образом, в мейозе совершается ряд процессов, имеющих важное значение в наследовании признаков:

1. Кроссинговер — обмен гомологичными участками парных хромосом, одна из которых имеет материнское, а другая отцовское происхождение. Это приводит к возникновению новых по генному составу хромосом, в которых сочетаются гены обоих родителей.

2. Комбинирование хромосом при мейозе. Парные хромосомы, содержащиеся в диплоидном наборе, имеют различное происхождение. Одна из них происходит от хромосомы, полученной из яйцеклетки матери (несёт в себе только материнские гены), другая — от хромосомы, полученной через сперматозоид отца (несёт лишь отцовские гены). При расхождении парных хромосом при первом делении мейоза в гамету попадает одиночный набор, состоящий частично из хромосом материнского происхождения и частично из хромосом отцовского. При этом происходит случайное комбинирование хромосом различного происхождения, которое лежит в основе генетической разнородности гамет.

3. Редукция — уменьшение числа хромосом вдвое. В образующихся после мейоза клетках содержится гаплоидный набор хромосом. Это имеет большое генетическое значение, т. к. поддерживает постоянство числа хромосом при размножении (после слияния гамет в процессе оплодотворения вновь образуется диплоидный набор).

3.2. Патология мейоза

Основной патологией мейоза является **нерасхождение хромосом** — перемещение обеих гомологичных хромосом только к одному полюсу клетки. Оно может быть первичным, вторичным и третичным.

Первичное нерасхождение возникает у особей с нормальным кариотипом. При этом на стадии анафазы I нарушается разделение бивалентов, и обе хромосомы из пары гомологов переходят в одну клетку, что приводит к избытку хромосом в данной клетке ($n + 1$) и недостатку в другой ($n - 1$). Вторичное нерасхождение возникает в гаметах у особей с избытком (трисомией) одной хромосомы в кариотипе. В результате этого в процессе мейоза образуются и биваленты, и униваленты. Третичные нерасхождения наблюдаются у особей, имеющих структурные перестройки хромосом, например, транслокации. Нерасхождение хромосом отрицательно влияет на жизнеспособность и плодовитость организма животных.

3.3. Практическое занятие

Цель работы. Изучить фазы мейоза и процессы, происходящие в них.

Материалы и оборудование. Постоянные цитологические препараты семенников и яичников животных; микроскопы.

Задания

1. Рассмотреть фазы мейоза на постоянных цитологических препаратах семенников и яичников животных. Мейотические хромосомы исследуют на стадии поздней профазы (диплонема, диакинез) или метафазы I, когда хорошо видны биваленты (парно конъюгирующие гомологичные хромосомы) и половые хромосомы. Обратит внимание на форму бивалентов, число хиазм в каждом биваленте.

2. Нарисовать схему мейоза для клетки, имеющей шесть хромосом ($2n = 6$), размер клетки должен быть не менее 4×6 см, чётко изображать каждую хромосому.

3. Ответить на контрольные вопросы.

3.4. Контрольные вопросы

1. В какой фазе мейоза происходит конъюгация хромосом?
2. В какой фазе мейоза хромосомы уже состоят из двух хроматид?
3. Что такое бивалент, тетрада, хиазма?
4. В какой фазе мейоза происходит кроссинговер?
5. Какую роль играет конъюгация гомологичных хромосом в мейозе?
6. Перечислите все стадии профазы I мейоза.
7. Сколько хроматид содержится в метафазе I клетки человека?
8. Какое количество ДНК, хромосом и хроматид находится в клетке, закончившей первое деление мейоза?
9. Вследствие каких событий в мейозе из одной клетки ($2n$) могут возникнуть четыре генетически неидентичные клетки (n)?
10. В какую фазу мейоза происходит расхождение хромосом к полюсам?
11. Какой набор хромосом содержится в гамете?
12. Сопоставьте поведение хромосом в анафазе митоза и анафазе I мейоза. Как называются структуры, расходящиеся к полюсам клетки в митозе и мейозе I?
13. Сколько возможных сочетаний материнских и отцовских хромосом может быть в гамете при случайном и независимом их расхождении?
14. Какие две стадии профазы I мейоза противоположны по протекающим в них процессам?
15. Какова вероятность того, что ребёнок унаследует от бабушки по отцу все 23 хромосомы?
16. Какое количество ДНК, хромосом и хроматид находится в клетке, закончившей второе деление мейоза?
17. В чём сходство и различие митоза и мейоза?
18. При нарушении мейоза, если обе хромосомы из пары гомологов перешли в одну клетку, какое число хромосом будет в образованных клетках?
19. В чём заключается генетическое значение мейоза?

4. ГАМЕТОГЕНЕЗ И ОПЛОДОТВОРЕНИЕ

4.1. Сперматогенез. Оогенез

Гаметогенез — процесс развития и образования половых клеток.

В эмбриогенезе животных очень рано обособляются зачатковые клетки, которые впоследствии дают начало половым железам и клеткам. Зачатковые клетки делятся митозом и образуют *гонии*. Вначале гонии одинаковы у обоих полов, затем наблюдается дифференцировка их у самцов в сперматогонии, у самок — в оогонии. Процессы образования гамет у особей женского и мужского пола имеют много общего, однако есть и различия.

Сперматогенез — процесс образования мужских половых клеток. Сперматозоиды образуются в семенниках животных при половом созревании. Выделяют 4 стадии развития сперматозоидов: размножения; роста; созревания; формирования (рис. 20).

Сперматогенез всегда тесно связан со вспомогательными обслуживающими клетками соматического происхождения.

В стадию размножения *сперматогонии*, содержащие диплоидный набор хромосом, многократно делятся митозом, образуя большое число клеток. В стадию роста клетки увеличиваются в размерах за счёт увеличения их цитоплазмы и образуются *сперматоциты I порядка*. Эти клетки диплоидны.

В стадию созревания сперматоцит I порядка вступает в мейоз. В результате первого (редукционного) деления образуются два *сперматоцита II порядка* с гаплоидным набором хромосом, т. е. две гаплоидные клетки. После второго деления (эквационного) из каждого сперматоцита II порядка образуется по две *сперматиды*. В результате двух делений в стадию созревания образуются четыре гаплоидные клетки — сперматиды. В стадию формирования (называется спермиогенез) сперматиды путём морфологических преобразований превращаются в *сперматозоиды*.

Таким образом, при сперматогенезе из каждого сперматоцита I порядка образуется четыре сперматозоида с гаплоидным набором хромосом.

Сперматозоид — половая клетка, имеющая подвижный жгутик. Сперматозоиды хрящевых и костных рыб принадлежат к жгутиконосному типу. При образовании спермия ядро сперматиды формирует его головку. Головка сперматозоида состоит из плотно упакованного хроматина. Значительная часть цитоплазмы сперматиды утрачивается, из остатков формируются его покровы и жгутик. В образовании средней части сперматозоида принимают участие клеточные органеллы, и прежде всего центриоли и митохондрии.

Число спермиев в гонадах самцов огромно. Концентрация сперматозоидов у рыб намного выше, чем у млекопитающих, которые имеют в 1 см^3 0,1—0,15 млрд сперматозоидов. Из рыб максимальная концентрация сперматозоидов отмечена у некоторых сельдей — 70 млрд в 1 см^3 . Обычное количество сперматозоидов в несколько раз ниже и составляет от 7—9 до 39 млрд [10].

Оогенез — процесс развития женских половых клеток. Оогенез происходит в половых железах — яичниках животных.

Структура оогенеза в принципе одинакова у всех животных. В оогенезе различают три стадии развития: размножения; роста; созревания (рис. 20).

В стадию размножения оогонии интенсивно делятся митозом, клетки имеют диплоидный набор хромосом. Количество делений видоспецифично. У рыб и амфибий периодичность митотических делений оогониев связана с сезонным размножением и повторяется в течение всей жизни. У млекопитающих размножение оогоний приходится на внутриутробный период развития самки и завершается к моменту рождения. После делений оогонии вступают в первое деление мейоза. На этой стадии клетки называются *ооцитами I порядка*. Однако у млекопитающих мейоз задерживается на стадии профазы I до наступления половой зрелости организма.

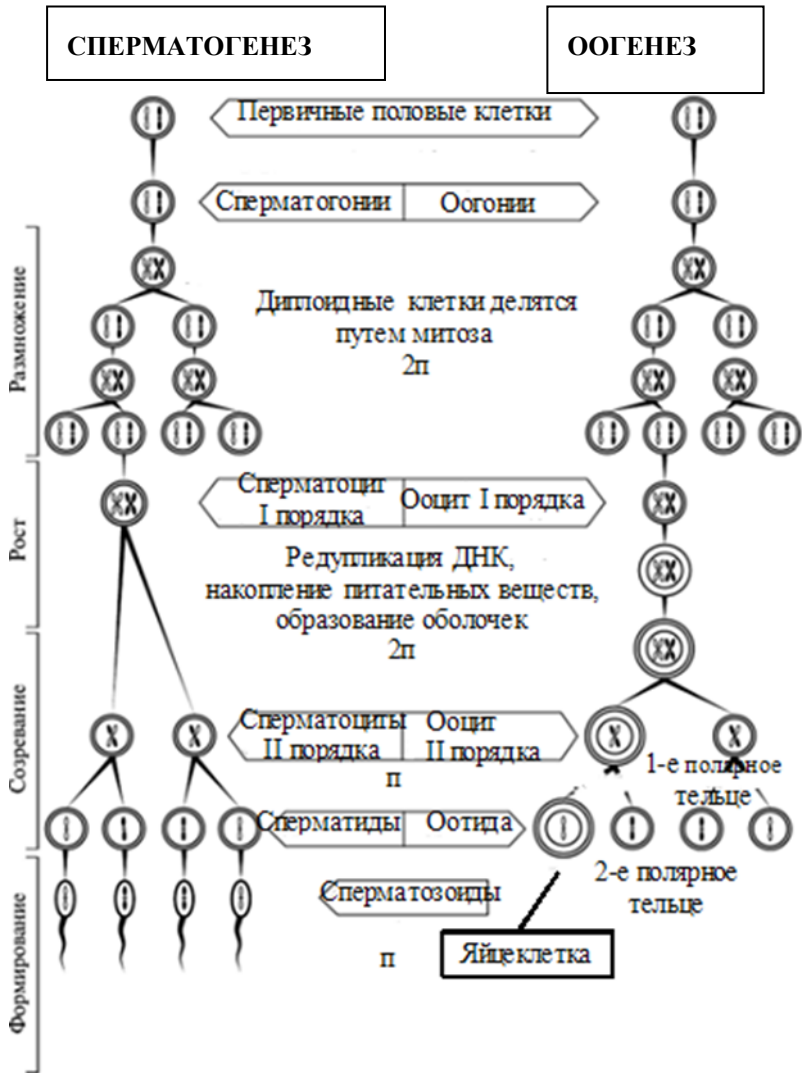


Рис. 20. Схема гаметогенеза

В стадию роста ооцит I порядка увеличивается в размерах, в нём накапливаются питательные вещества, необходимые для дальнейшего созревания клеток. Выделяют стадию малого и стадию большого роста. Главным процессом периода большого роста является процесс образования желтка (вителлогенез, вителлус — желток).

В стадию созревания происходят два последовательных деления мейоза. После первого (редукционного) деления ооцита I порядка образуется крупная гаплоидная клетка — *ооцит II порядка* и маленькая клетка — первое полярное, или полярное тельце (полоцит). Второе деление созревания (эквационное) происходит после внедрения спермия в ооцит II порядка. Мейоз завершается в ооците II порядка только после оплодотворения. В результате второго деления ооцита II порядка образуется крупная клетка — яйцеклетка с гаплоидным набором хромосом и второе полярное тельце. Первое полярное тельце также может разделиться на две клетки. Полярные тельца в дальнейшем дегенерируют.

У некоторых рыб известны случаи слияния женского пронуклеуса с направительным тельцем и образованием диплоидного ядра яйцеклетки. После слияния такого ядра со спермием образуется триплоидная особь.

В результате делений из каждого ооцита I порядка образуется только одна яйцеклетка и три полярных тельца.

Неравномерное распределение цитоплазмы между формирующейся яйцеклеткой и полоцитами нужно для того, чтобы обеспечить будущую яйцеклетку большим количеством питательных веществ для развития зародыша.

Яйца рыб, как и яйца позвоночных, чрезвычайно разнообразны по величине, представляют собой, как правило, сферические клетки, содержащие помимо ядра и некоторого количества прозрачной цитоплазмы желток, служащий пищей развивающемуся зародышу, и снаружи покрыты оболочками.

Размеры икринок зависят от содержания в них питательного вещества — желтка и значительно колеблются (в мм): тюлька —

0,8—1,05, сазан — 1,4—1,5, белый амур — 2,0—2,5, русский осётр — 3,0—3,5, сёмга — 5,0—6,0, кета — 6,5—9,1, полярная акула — 80 (без капсулы), китовая акула — 670 (в длину с капсулой) [4].

4.2. Оплодотворение

Оплодотворение — объединение женской и мужской гаплоидных гамет, приводящее к образованию диплоидной зиготы.

Процесс оплодотворения включает сингамию — слияние мужских и женских половых клеток и кариогамию — слияние гаплоидных ядер половых клеток, несущих генетическую информацию двух родительских организмов.

Оплодотворению предшествует осеменение. Процесс оплодотворения заключается в проникновении одного (моноспермия) или нескольких (полиспермия) спермиев в яйцеклетку, превращения ядер спермия в пронуклеус, аналогичный пронуклеусу яйцеклетки и слиянии одного из мужских пронуклеусов с женским пронуклеусом. Следовательно, в передаче наследственной информации принимает участие только этот сперматозоид. Ядра других подвергаются разрушению.

Встреча гамет у рыб обеспечивается активным движением сперматозоидов, вступающих в контакт с яйцами при случайном соприкосновении с ними. Определённую роль во встрече гамет выполняют особые вещества — гамоны, выделяемые половыми клетками во внешнюю среду [10].

Костистым костным рыбам свойственно моноспермное оплодотворение. У этих видов зрелая яйцеклетка имеет одно микропиле, через которое проникает единственный спермий. У хрящевых рыб оплодотворение полиспермное, при этом в яйцо иногда проникает значительное число сперматозоидов (у пилохвоста *Galeus melastomus* до 47, электрического ската *Torpedo Ocellata* — до 56). Однако с женским пронуклеусом сливается лишь один мужской пронуклеус [10].

Моноспермное оплодотворение свойственно и сельскохозяйственным животным. Несмотря на это, через прозрачную оболочку яйцеклетки проникают 10—20 дополнительных спермиев, которые способствуют продвижению в яйце единственного спермия и оказывают положительное влияние на качество развивающегося эмбриона [цит. по 5].

Моноспермное оплодотворение и блокирование полиспермии обеспечивает кортикальная реакция, приводящая к выделению под яйцевую оболочку содержимого кортикальных телец (альвеол или гранул). Содержимое кортикальных телец оказывает на сперматозоиды сильное агглютинирующее действие и препятствует проникновению лишних сперматозоидов в цитоплазму яйца.

Оплодотворение влечет за собой активацию яйца, т. е. возбуждение к развитию. Зрелая овулировавшая яйцеклетка, как отмечалось выше, находится на стадии метафазы II. После проникновения сперматозоида завершается 2-е деление мейоза и отделяется второе направительное тельце. У карпа отделение второго направительного тельца происходит примерно через 15 мин (при 20 °С), у белого амура — через 7—8 мин (при 21,5 °С), у пеляди — через 100 мин (при 6 °С) после проникновения спермия в яйцеклетку [6].

Позднее в яйцеклетке формируются женский и мужской пронуклеусы и веретено первого деления дробления зародыша. В результате процесса оплодотворения в ядрах клеток восстанавливается диплоидное число хромосом.

Оплодотворение обеспечивает материальную непрерывность между поколениями и сочетание у потомков признаков и свойств его родителей.

4.3. Практическое занятие

Цель работы. Изучить особенности гаметогенеза и биологическую сущность оплодотворения у животных и рыб.

Материалы и оборудование. Постоянные цитологические препараты семенников и яичников животных; микроскопы.

Задания

1. Ознакомиться с фазами сперматогенеза и оогенеза у животных, используя для этого цитологические препараты.
2. Нарисовать схемы сперматогенеза и оогенеза. Обозначить названия клеток и плоидность хромосом на каждой стадии.
3. Ответить на контрольные вопросы.

4.4. Контрольные вопросы

1. Что называется гаметогенезом?
2. Какой процесс называется сперматогенезом?
3. Какие существуют стадии развития сперматогенеза?
4. Перечислите названия и плоидность клеток на разных стадиях развития сперматогенеза.
5. Сколько сперматоцитов I порядка участвовало в образовании 1000 зрелых сперматозоидов?
6. Что такое оогенез?
7. Опишите стадии оогенеза.
8. Сколько яйцеклеток образуется в результате оогенеза из 1-й оогонии?
9. Что происходит с направлятельными тельцами в процессе оогенеза?
10. В чём сходство и различие сперматогенеза и оогенеза?
11. Что называется оплодотворением?
12. Что включает процесс оплодотворения?
13. Что такое моноспермное оплодотворение?
14. Какие виды рыб имеют моноспермное оплодотворение?
15. Что такое полиспермное оплодотворение?
16. Какие виды рыб имеют полиспермное оплодотворение?

5. ПОЛИТЕННЫЕ ХРОМОСОМЫ И ХРОМОСОМЫ ТИПА ЛАМПОВЫХ ЩЁТОК

5.1. Политения и политенные хромосомы

В клетках некоторых дифференцированных органов двукрылых находятся так называемые гигантские хромосомы. Впервые эти хромосомы в 1881 г. описал Е. Бальбиани в клетках слюнных желёз мотыля (*Chironomus*). В дальнейшем такие гигантские хромосомы были обнаружены у личинок двукрылых в ядрах кишечника, мальпигиевых сосудов, а также у некоторых растений в ядрах синергид и у некоторых простейших.

Гигантские хромосомы в 100—200 раз длиннее и в 1000 раз толще, чем хромосомы многих интерфазных соматических и половых клеток [3].

Характерная форма и размеры гигантских хромосом достигаются вследствие политения — частного случая эндомитоза. **Эндомитоз** — увеличение числа хромосом за счёт их репродукции без деления ядра и клетки. **Политения** — редупликация (удвоение) числа хромосом в интерфазу без последующей их спирализации и расхождения. Политенные хромосомы образуются в результате повторяющегося блокирования митоза.

Если хромосома, состоящая из двух нитей (хроматид), будет десять раз последовательно удваиваться, то число нитей (хромонем) в политенной хромосоме составит 1024. Так как хромонемы гигантской хромосомы редуплицируются без последующего расхождения, то каждая хромосома приобретает вид пучка хромонемных нитей, поэтому гигантские хромосомы и называются политенными. Примерная схема умножения хромонем в каждой из гигантских хромосом показана на рисунке 21.

Хромонемы гигантских хромосом постоянно находятся в частично неравномерно деспирализованном состоянии, что обу-

словливает увеличение длины хромосом в 100—200 раз. Благодаря тому, что реплицированные хромосомы не расходятся, все особенности индивидуальной хромонемы и, в частности, её хромомерный рисунок оказываются более контрастно выраженными. Участки более плотной спирализации хромонем (хромомеры) на гигантских хромосомах представлены в форме поперечной исчерченности — **ДИСКОВ**. Такие политенные хромосомы далее не воспроизводятся и находятся в состоянии соматической конъюгации гомологов. Диски и междисковые участки гомологов расположены строго параллельно и на большом протяжении хромосом тесно сближены. Такая конъюгация не характерна для хромосом подавляющего большинства соматических клеток.

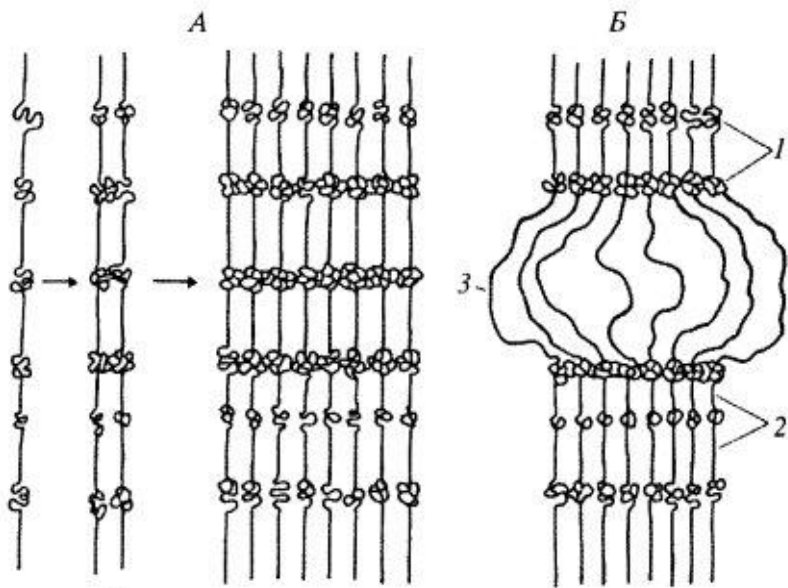


Рис. 21. Схема образования и строения политенной хромосомы (А) и пуффа (Б): 1 — хромомеры, 2 — более светлые участки хроматина, 3 — пуфф

Хромонемы гигантских хромосом постоянно находятся в частично неравномерно деспирализованном состоянии, что обуславливает увеличение длины хромосом в 100—200 раз. Благодаря тому, что реплицированные хромосомы не расходятся, все особенности индивидуальной хромонемы и, в частности, её хромомерный рисунок оказываются более контрастно выраженными. Участки более плотной спирализации хромонем (хромомеры) на гигантских хромосомах представлены в форме поперечной исчерченности — **дисков**. Такие политенные хромосомы далее не воспроизводятся и находятся в состоянии соматической конъюгации гомологов. Диски и междисковые участки гомологов расположены строго параллельно и на большом протяжении хромосом тесно сближены. Такая конъюгация не характерна для хромосом подавляющего большинства соматических клеток.

Лучше всего изучены политенные хромосомы из слюнных желёз личинок дрозофилы (сем. *Drosophilidae*) (рис. 22). К особенностям образования политенных хромосом у дрозофилы относятся следующие:

1. Одинаковые по морфологии и размеру хромосомы (одна отцовская, другая материнская) объединяются, конъюгируют (соматическая конъюгация гомологичных хромосом). Дрозофила имеет $2n = 8$, следовательно, политенных 4.

2. Многократная редупликация без расхождения, т. е. политения. После соматической конъюгации политенная хромосома имеет 8 хромонем. После 6—8 редупликаций образуется хромосома, состоящая из 512—2048 хромонем.

3. Центромеры всех политенных хромосом дрозофилы сливаются в единый хромоцентр, состоящий из гетерохроматина, в него же входит и Y-хромосома у самцов. Таким образом, можно видеть, что из хромоцентра отходят в стороны пять длинных и одно короткое плечо хромосомы. Такая картина объясняется тем, что II и III хромосомы очень длинные метацентрические, и от хромоцентра отходят по два плеча второй и третьей хромосом. IV

хромосома очень маленькая, она образует малую, едва выступающую из хромосомного центра ленту. I хромосома — акроцентрическая, также образует одну ленту.

4. В политенных хромосомах чётко выступает структурная неоднородность по длине. Имеется чёткий рисунок в виде поперечных дисков разной толщины и морфологии. Диски представляют собой сильно спирализованные участки хромосом — хромеры, плотно прилегающие друг к другу. Размер и морфология дисков сильно варьируют, но для каждой хромосомы они постоянны и могут служить маркерами для её идентификации.

Политенные хромосомы характеризуются чередованием дисков и вздутий, называемых пуффами. Каждому вздутию соответствует деспирализованный участок молекулы ДНК, на котором осуществляется синтез специфических молекул мРНК.

Характер и место образования пуффов меняются в различные периоды онтогенеза. Каждый диск превращается в пуфф в определённый период жизни личинки. Состояние вздутия на определённом участке политенной хромосомы обратимо, и при переходе личинки в следующую стадию пуфф превращается в диск.

Главным результатом изучения политенных хромосом стала возможность связать расположение отдельных генов с определёнными участками этих гигантских хромосом — локусами.

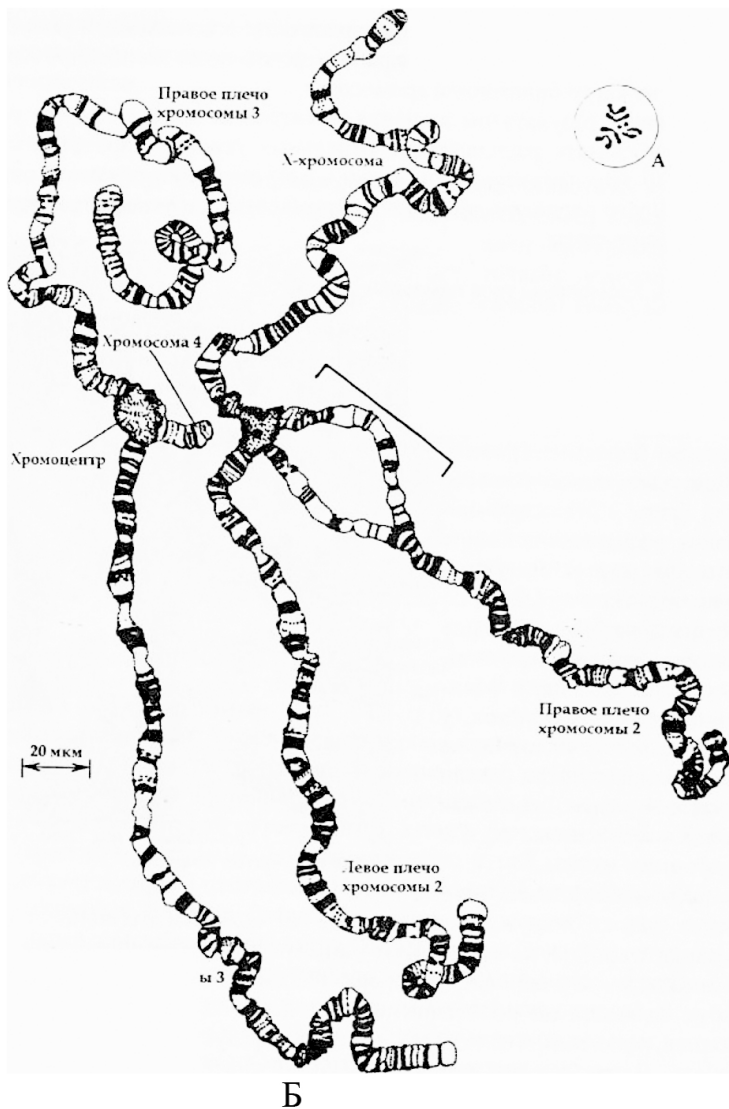


Рис. 22. Хромосомы дрозофилы: А — обычные, Б — политенные [9]

5.2. Хромосомы типа ламповых щёток

Другой моделью, на которой можно познакомиться с тонким строением хромосом и их функционированием, являются **хромосомы типа ламповых щёток**. Вид этих хромосом напоминает ёршик или ламповую щётку. Отдельные участки этих хромосом сильно вытянуты и образуют симметричные петли, перпендикулярные оси хромосом (рис. 23). Такое состояние хромосом встречается в ооцитах рыб, амфибий, рептилий и птиц.

В отличие от гигантских хромосом хромосомы типа ламповых щёток не являются политенными, а содержат сильно деспирализованные хромонемы.

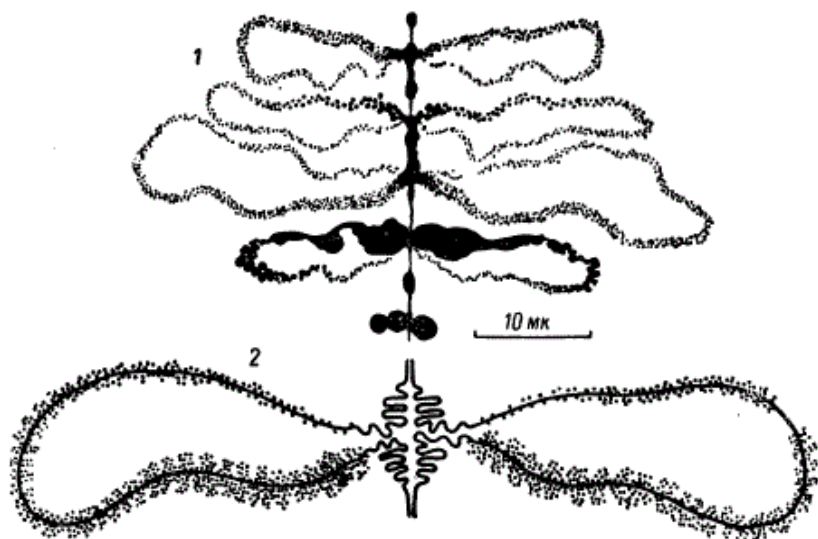


Рис. 23. Хромосомы типа ламповых щёток в ооците I порядка:
1 — участок хромосомы с петлеобразными деспирализованными хромосомами; 2 — схема строения отдельной петли

Задания

Цель работы. Изучить строение политенных хромосом и хромосом типа ламповых щёток.

Выполнение данной работы предусматривает внеаудиторную, индивидуальную самостоятельную работу.

1. Нарисовать общую картину политенных хромосом из ядер клеток слюнных желез дрозофилы.
2. Пользуясь схемой, на своём рисунке обозначить номера хромосом.
3. Зарисовать участок политенной хромосомы из цитологической карты гигантских хромосом *Drosophila melanogaster*, особенно тщательно следует вырисовывать строение отдельных дисков.
4. Нарисовать хромосомы типа ламповых щёток.
5. Ответить на контрольные вопросы.

5.3. Контрольные вопросы

1. Как называется хромосома, состоящая из многих редуцированных, но не разошедшихся хроматид?
2. В результате какого процесса возникают политенные хромосомы?
3. Соматические клетки дрозофилы содержат 8 хромосом. Почему на препарате из слюнных гигантских желёз дрозофилы видно 6 хромосом в виде лент?
4. За счёт чего образуется поперечная исчерченность политенных хромосом?
5. Что такое эндомитоз и политения?
6. Что такое пуфф на гигантской хромосоме?
7. У каких организмов обнаружены гигантские хромосомы?
8. Что изучают на политенных хромосомах?

9. Как называют хромосомы с отходящими от них боковыми петлями, на которых в свою очередь расположены нити разной длины?
10. Что изучают на хромосомах политенных и хромосомах типа ламповых щёток?

СЛОВАРЬ ТЕРМИНОВ

1. **Аутосомы** — все хромосомы, кроме половых, в диплоидной клетке имеется по две копии каждой аутосомы.
2. **Бивалент** — пара гомологичных хромосом, соединённых (конъюгировавших) между собой в I делении мейоза.
3. **Гаплоидный набор хромосом** — содержит по одной копии каждой аутосомы и одну половую хромосому. Гаплоидное число хромосом (n) является характеристикой гамет.
4. **Гетерохроматин** — генетически неактивные участки хромосом постоянно находятся в конденсированном состоянии.
5. **Гомологи** — хромосомы, имеющие одинаковые генетические локусы. Диплоидная клетка обладает двумя копиями каждого гомолога, по одной от каждого родителя.
6. **Идиограмма** — схематическое обобщённое изображение кариотипа с соблюдением усреднённых количественных отношений между размерами отдельных хромосом и их частями.
7. **Интерфаза** — фаза клеточного цикла между митотическими делениями клетки, состоящая из G1, S и G2.
8. **Кариограмма** — систематизированный по размеру и форме диплоидный набор хромосом одной клетки.
9. **Кариотип** — набор хромосом соматической клетки организма, характерный для вида по числу, форме, величине.
10. **Кроссинговер** — обмен материалом между гомологичными хромосомами, происходящий в процессе мейоза и лежащий в основе генетической рекомбинации.
11. **Мейоз** — два последовательных деления клетки, в результате которых образуется исходное гаплоидное число хромосом в каждой из четырёх образовавшихся клеток. Эти клетки созревают и превращаются в гаметы.
12. **Митоз** — основной способ деления соматических клеток, в результате которого все вновь образующиеся клетки полу-

- чают одинаковый диплоидный набор хромосом и одинаковую генетическую информацию.
13. **Митотический цикл** — период жизнедеятельности клетки от момента её образования до деления на дочерние клетки.
 14. **Оогенез** — процесс развития женской половой клетки.
 15. **Оплодотворение** — объединение женской и мужской гамет, приводящее к образованию зиготы.
 16. **Политения** — явление многократного увеличения числа реплик ДНК в ядре одной соматической клетки без последующего её деления и без расхождения реплицированных молекул ДНК.
 17. **Политенные хромосомы** — образующиеся в результате политении, хорошо видимые в световой микроскоп многонитчатые гигантские хромосомы.
 18. **Сперматогенез** — процесс образования мужских половых клеток.
 19. **Теломеры** — концевые сегменты хромосом.
 20. **Хиазма** — перекрёст хроматид бивалентов во время конъюгации в профазе мейоза I.
 21. **Хроматиды** — две дочерние нити удвоившейся хромосомы, всё ещё соединённые одной центромерой.
 22. **Хроматин** — нуклеопротеидные нити, состоящие из ДНК (30—45 %), гистоновых (30—35 %) и негистоновых (4—33 %) белков.
 23. **Хромосома** — субклеточная структура, состоящая из конденсированной молекулы ДНК и белков, и способная к самовоспроизведению с сохранением структурно-функциональной индивидуальности.
 24. **Хромосома типа ламповой щётки** — гигантская хромосома, которая образуется в ядре ооцита на стадии диплотены. Почти от всех хромомер этой хромосомы отходят парные петли, которые являются участками активной работы генов.

25. **Хромосомы половые** — хромосомы, определяющие различие кариотипов особей разных полов у разнополых организмов.
26. **Центромера** — особым образом организованный участок хромосомы, общий для обеих сестринских хроматид.
27. **Эухроматин** — представляет собой весь генетический материал интерфазного ядра, за исключением гетерохроматина.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Васильев, В. П.* Уровень плоидности калуги *Huso dauricus* и сахалинского осетра *Acipenser mikadoi* (Acipenseridae, pisces) / В. П. Васильев, Е. Д. Васильева, С. В. Шедько, Г. В. Новомодный // Доклады Академии наук. — 2009. — Т. 426. — № 2. — С. 275—278.
2. *Ершов, П. Н.* Кариотип проходного сига *Coregonus Lavaretus Pidschian* (Gmelin, 1788) реки Северная Двина (бассейн Белого моря) / П. Н. Ершов // Труды Зоологического института РАН. — 2010. — Т. 314. — № 4. — С. 405—410.
3. *Инге-Вечтомов, С. Г.* Генетика с основами селекции : учебник для студентов высших учебных заведений / С. Г. Инге-Вечтомов. — 2-е изд., перераб. и доп. — Санкт-Петербург : Изд-во Н-Л, 2010. — 720 с. : ил.
4. *Калайда, М. Л.* Общая гистология и эмбриология рыб / М. Л. Калайда, М. В. Нигметзянова, С. Д. Борисова. — Санкт-Петербург : Проспект Науки, 2011. — 144 с.
5. *Карманова, Е. П.* Практикум по генетике / Е. П. Карманова, А. Е. Болгов. — Петрозаводск : ПетрГУ, 2004. — 204 с.
6. *Катасонов, В. Я.* Селекция и племенное дело в рыбоводстве / В. Я. Катасонов, Н. Б. Черфас. — Москва : Агропромиздат, 1986. — 181 с. : ил.
7. *Кирпичников, В. С.* Генетические основы селекции рыб / В. С. Кирпичников. — Ленинград : Наука. Ленингр. отд-ние, 1979. — 391 с.
8. Генетика и селекция рыб : курс лекций для студентов направления подготовки 35.03.08 «Водные биоресурсы и аквакультура» оч. и заоч. формы обучения / сост. Г. В. Козлова ; Федер. гос. бюджет. образоват. учреждение высш. образования Керч. гос. мор. технол. ун-т. — Керчь, 2016. — 133 с.
9. *Крюков, В. И.* Генетика. Ч. 2. Цитологические основы наследственности. Размножение клеток и организмов : учебное пособие для вузов / В. И. Крюков. — Орел : ОрелГАУ, 2006. — 157 с. : ил.
10. *Макеева, А. П.* Эмбриология рыб / А. П. Макеева. — Москва : Изд-во МГУ, 1992. — 216 с.

11. *Махров, А. А.* Гомологические ряды по числу хромосом / А. А. Махров // Известия ТСХА. — Вып. 4. — 2012. — С. 77—81.
12. *Петухов, В. Л.* Генетика : учебник (учебники и учебные пособия для студентов высших учебных заведений) / В. Л. Петухов, О. С. Короткевич, С. Ж. Стамбеков ; под ред. О. С. Короткевич. — 2-е изд., испр. и доп. — Новосибирск : СемГПИ, 2007. — 628 с. : ил.
13. *Полетаев, А. С.* Сравнительный анализ кариотипа карася серебряного рыбхоза «Волма» / А. С. Полетаев, Е. С. Гайдученко // Труды Белорусского государственного университета. Физиологические, биохимические и молекулярные основы функционирования биосистем. — 2016. — Т. 11. — Ч. 1. — С. 224—230.
14. *Природина, В. П.* Кариотипическое и таксономическое разнообразие нототениоидных рыб подотряда Notothenioidei (Perciformes) из Южного океана / В. П. Природина // Труды Зоологического института РАН. — 2010. — Т. 314. — № 4. — С. 411—432.
15. *Фролов, С. В.* Изменчивость и эволюция кариотипов лососевых рыб : автореф. дис. ... д-ра биол. наук : 03.00.11 / Сергей Владимирович Фролов ; Российская академия наук, Дальневосточное отделение, Институт биологии моря. — Владивосток, 1997. — 40 с.
16. Fish Karyome [Электронный ресурс] : A Chromosome Database of Fishes and other Aquatic Organisms / ICAR-National Bureau of Fish Genetic Resources. — Электрон. дан. — [Lucknow], cop. 2014. — URL: http://mail.nbfg.res.in/Fish_Karyome/index.php. — (11.10.2019).
17. *Levan, A.* Nomenclature for centromeric position on chromosomes / A. Levan, K. Fredga, A. A. Sandberg // Hereditas. — 1964. — Vol. 52, № 2. — P. 201—220.
18. Chromosomal mapping of microsatellite repeats in the rock bream fish *Oplegnathus fasciatus*, with emphasis of their distribution in the neo-Y chromosome / D. Xu, B. Lou, L. A. Bertollo, M. de B. Cioffi // Mol. Cytogenet. — 2013. — Vol. 6, № 1. — P. 12—18.

Учебное издание

Муравья Лариса Николаевна

**ГЕНЕТИКА И СЕЛЕКЦИЯ РЫБ.
ЦИТОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ
НАСЛЕДСТВЕННОСТИ**

*Учебное пособие для обучающихся
по направлению подготовки бакалавриата
«Водные биоресурсы и аквакультура»*

Редактор *Л. М. Дейнега*
Художественный редактор *Е. В. Лавренова*

Подписано в печать 20.01.2020. Формат 60×84 1/16.
Бумага офсетная. 3,95 усл. печ. л. Тираж 100 экз. Изд. № 217

Федеральное государственное бюджетное образовательное
учреждение высшего образования
ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

Отпечатано в типографии Издательства ПетрГУ
185910, г. Петрозаводск, пр. Ленина, 33

ISBN: 978-5-8021-3617-1



9 785802 136171