

**ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ
УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
«КЕРЧЕНСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ МОРСКОЙ
ТЕХНОЛОГИЧЕСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ»**

Кафедра «Водные биоресурсы и марикультура»

Козлова Г.В.

ГЕНЕТИКА И СЕЛЕКЦИЯ РЫБ

Методические указания к практическим занятиям
для студентов направления подготовки
35.03.08 Водные биоресурсы и аквакультура
очной и заочной форм обучения

Керчь, 2016 г.

УДК 597.2 / 5

Составитель: Козлова Г.В. преподаватель кафедры ВБ и МК ФГБОУ ВО «КГМТУ» *Г.В. Козлова*

Рецензент: Золотницкий А.П., д-р. биол. наук, профессор кафедры ВБ и МК ФГБОУ ВО «КГМТУ» *А.П. Золотницкий*

Методические указания рассмотрены и одобрены на заседании кафедры ВБ и МК ФГБОУ ВО «КГМТУ», протокол № 6 от 29 февраля 2016 г.
Зав. кафедрой *А.П. Золотницкий* А.П. Золотницкий

Методические указания утверждены и рекомендованы к публикации на заседании методической комиссии ТФ ФГБОУ ВО «КГМТУ», протокол № 1 от 31.08. 2016 г.

© ФГБОУ ВО «КГМТУ», 2016 г.

Содержание

ВВЕДЕНИЕ	4
Практическое занятие №1	6
Практическое занятие №2	8
Практическое занятие №3	11
Практическое занятие №4	13
Практическое занятие №5	15
Практическое занятие №6	18
Практическое занятие №7	19
Практическое занятие №8	19
Практическое занятие №9	19
Практическое занятие №10	19
Практическое занятие №11	19
Практическое занятие №12	19
Практическое занятие №13	19
Практическое занятие №14	19
Практическое занятие №15	19
Практическое занятие №16	19
Практическое занятие №17	19
СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ И РЕКОМЕНДУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ	20

ВВЕДЕНИЕ

Цель освоения дисциплины «Генетика и селекция рыб» состоит в формировании необходимых теоретических знаний для практической работы в области аквакультуры и популяционно-генетических исследований в промысловой ихтиологии и овладении методами анализа наследования признаков в популяциях и чистых линиях, традиционными и современными методами и приёмами селекционно- племенного дела в области аквакультуры.

Задачи дисциплины являются: изучение цитологических и молекулярных основ наследственности; анализ причин и последствий генетической и модификационной изменчивости; изучение закономерностей наследования различных признаков при скрещиваниях; знакомство с методами изучения наследования количественных и биохимических признаков в популяциях и чистых линиях, системами разведения и типами скрещиваний, методами и формами отбора, методами получения промышленных гибридов, специальными (генетическими) методами селекции в аквакультуре.

Практические занятия по дисциплине «Генетика и селекция рыб» должны закрепить теоретические знания, полученные студентами в ходе теоретической подготовки, научить студентов правильно выбирать и применять генетические методы в селекции рыб, адекватные рыбохозяйственным задачам и конкретным объектам разведения. К самостоятельному решению задач по генетике следует приступать, освоив схему документирования исходной информации и принципы решения задач по каждой конкретной теме.

Критерии оценки знаний на практических занятиях:

Отметка «отлично» выставляется, если студент:

- владеет всеми базовыми понятиями, знает принципы, правила и законы генетики, теоретические основы селекции;
- грамотно, последовательно и полно излагает материал;
- выполнил все индивидуальные задания по всем практическим занятиям;
- умеет решать генетические задачи разного уровня сложности.

Отметка «хорошо» выставляется, если студент:

- владеет частью базовых понятий, знает некоторые принципы, правила и законы генетики; теоретические основы селекции;
- непоследовательно и относительно полно излагает материал;
- выполнил не менее 80% всех индивидуальных заданий;
- решает несложные генетические задачи.

Отметка «удовлетворительно» выставляется, если студент:

- слабо владеет понятийным аппаратом;
 - не последовательно и неполно излагает материал;
 - выполнил не менее 60% всех индивидуальных заданий;
 - решает генетические задачи только с помощью преподавателя.
- Отметка «неудовлетворительно» ставится, если студент:

- не владеет базовыми генетическими понятиями;
- не способен внятно излагать материал;
- выполнил менее 50% индивидуальных заданий;
- не умеет решать генетические задачи даже с помощью преподавателя.

Методические указания к практическим занятиям составлены в соответствии с рабочей программой, разработанной на кафедре «Водные биоресурсы и марикультура» ФГБОУ ВО КГМТУ.

Практическое занятие № 1

Тема: Число хромосом у рыб, внутривидовая изменчивость по числу хромосом у рыб

Цель занятия: Изучить кариотипы рыб, изучить внутривидовую изменчивость по числу хромосом.

Задание: Проанализировать внутривидовую изменчивость числа хромосом у рыб.

Материал и оборудование: Фотографии кариотипов разных видов рыб.

Теоретическая часть

Кариотип - совокупность количественных и структурных особенностей набора хромосом в соматических клетках одного вида.

Изучение кариотипа разных видов животных и растений позволило выявить ряд общих закономерностей их строения:

1. Правило постоянства числа хромосом состоит в том, что ядра соматических клеток животных содержат характерный для них набор хромосом.

2. Правило парности хромосом.

В отличие от млекопитающих и птиц важную роль в эволюции рыб (карповых, лососевых, осетровых и др.) играла полиплоидия, при которой в соматических клетках происходит кратные увеличение числа хромосом. Полиплоидом по происхождению является, например, карп, который имеет вдвое больше хромосом, чем большинство других карповых рыб (линь, лещ, плотва и др.).

У некоторых рыб в пределах одного вида наблюдается хромосомный полиморфизм (одновременное присутствие в пределах популяции нескольких форм одного и того же признака). Хромосомной 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.

Число хромосом у разных видов рыб варьирует 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, счуха-18. К настоящему времени изучены хромосомные наборы 1400 видов рыб.

У разных видов рыб женские и мужские особи могут иметь в качестве половых хромосом как гомологичную пару (ZZ), так и негомологичную(ZW).

Характеристика кариотипа широко используется в ихтиологических работах:

- при уточнении систематического положения вида (кариосистематика);
- при изучении вопросов эволюции и филогении рыб;
- при индентификации межвидовых гибридов, возникающих в природных популяциях;

- при разработке специальных генетических методов селекции.

Вопросы для самоконтроля:

1. Понятие кариотипа.
2. Источник хромосомного полиморфизма у рыб.
3. Полиплоидия у рыб, ее значение в эволюции рыб.
4. «Робертсоновские» транслокации, как источник хромосомного полиморфизма рыб.

Литература: [1, 2, 3, 7, 8]

Практическое занятие № 2

Тема: Использование кариологических данных в ихтиологических исследованиях и в селекции рыб. Кариограмма

Цель занятия: Проанализировать использование кариологических данных в ихтиологических исследованиях.

Задание: Изучить методы анализа кариограммы.

Материал и оборудование: Фотографии кариограмм разных видов рыб.

Теоретическая часть

Кариограмма – это изображение всех хромосом диплоидного набора клетки, которые распределены по группам и расположены друг за другом в порядке уменьшения размеров с учетом индивидуальных особенностей каждой хромосомы.

Для изучения кариотипа обычно используют лейкоциты периферической крови. Клетки помещают в питательную среду и побуждают их к делению с помощью специальных стимуляторов деления. Одним из стимуляторов деления является вещество растительного происхождения фитогемагглютинин (ФГА). Под влиянием ФГА клетки начинают делиться путем митоза. Затем в культуральную среду с делящимися клетками добавляют колхицин. Это алкалоид растительного происхождения, обычно получаемый из безвременника (зимовника) осеннего (*Colchicum autumnale*) или других представителей семейства лилейные. Колхицин препятствует образованию микротрубочек из белка тубулина.

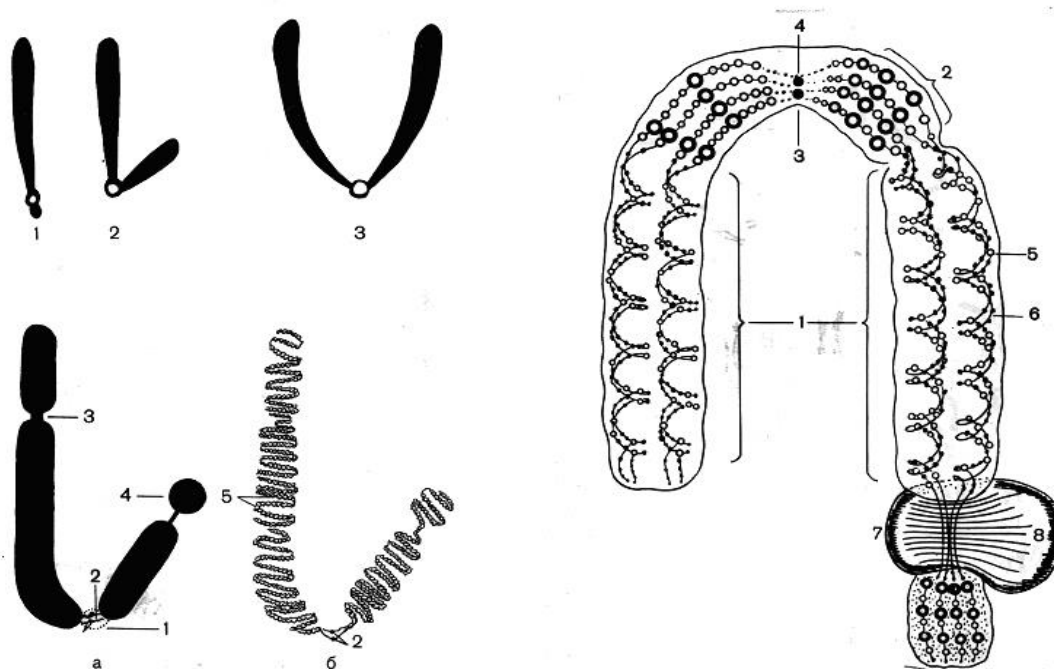
В делящейся клетке микротрубочки входят в состав веретена деления и в норме сначала обеспечивают передвижение всех хромосом в область экватора веретена деления, а затем участвуют в расхождении хроматид каждой хромосомы в разные стороны, к разным полюсам веретена деления клетки. Поэтому в присутствии колхицина деление всех клеток останавливается на одной и той же стадии митоза: в конце профазы, непосредственно перед метафазой. В эту стадию все хромосомы полностью конденсированы и хорошо видны в световой микроскоп в виде палочковидных структур, расположенных в одной плоскости.

Совокупность всех таких хромосом одной клетки называется метафазной пластинкой.

Для удобства изучения живые клетки помещают в гипотонический раствор поваренной соли. В таком растворе вода заходит в клетку, клетка увеличивается в размере, и хромосомы более свободно распределяются в цитоплазме - на большем, чем прежде, расстоянии друг от друга.

Затем хромосомы окрашивают, фотографируют и изучают их изображение под микроскопом. Окраску проводят простыми, дифференциальными или флюоресцентными красителями, которые помогают идентифицировать хромосомы. Процедура составления кариограммы вручную трудоемка и требует определенной последовательности действий. Составление кариограммы является частью практического занятия.

На практическом занятии каждый студент получает конверт с набором изображений хромосом разных видов рыб и лист бумаги с названиями групп хромосом. Задачей студента является правильное разложение хромосом по группам.



а- внешний вид; б- внутреннее строение; 1-первичная перетяжка; 2-центромера; 3-вторичная перетяжка; 4-спутник; 5-хромонемы; в- тонкое строение хромонем; 1-эухроматин; 2-гетерохроматин; 3-первичная перетяжка; 4-центромера; 5-хроматида; 6-хромонема; 7-вторичная перетяжка; 8-ядрышко.

Рисунок 1 - Строение хромосом.

По кариологическим данным возможна идентификация межвидовых гибридов, возникших в природных популяциях в результате естественной гибридизации.

Вопросы для самоконтроля:

1. Понятие кариограммы.
2. Методика изучения кариограммы.
3. Стадии митоза, наиболее информативные стадии для кариотипирования.
4. Методика дифференциального окрашивания хромосом.
5. Значение исследования кариограммы для ихтиологических работ.

Литература: [1; 5; 6; 7]

Практическое занятие № 3

Тема: Структура ДНК. Репликация ДНК

Цель занятия: Изучить строение молекул ДНК. Понятие о нуклеотиде.

Задание: Зарисовать схематически строение молекулы ДНК.

Материал и оборудование: Схемы строения нуклеотидов. Схема строения молекулы ДНК.

Теоретическая часть

Разработку темы следует начать с изучения хромосом – носителей наследственной информации. Каждая хромосома содержит длинную двойную спиральную структуру, называемую молекулой дезоксирибонуклеиновой кислотой (ДНК). Молекулы ДНК имеют разную длину в зависимости от того, в какой хромосоме они находятся. ДНК является генетическим материалом клетки.

В состав молекулы ДНК входят: углевод дезоксирибоза, фосфатный остаток, азотистые основания – аденин (А), гуанин (Г), цитозин (Ц) и тимин (Т). Согласно правилу Чаргаффа в ДНК содержание аденина равно содержанию тимина, а содержание гуанина равно содержанию цитозина.

Каждая цепочка ДНК представляет собой линейное соединение дезоксирибозы и фосфатных остатков. К дезоксирибозе присоединяется одно из четырех азотистых оснований. При этом азотистые основания располагаются в ДНК со строгой комплементарностью – если в одной цепочке ДНК к дезоксирибозе присоединяется аденин (А), то во второй цепочке, напротив, будет расположен тимин (Т); если в одной цепочке гуанин (Г), во второй - цитозин (Ц). Азотистые основания соединяются между собой с помощью водородных связей. Соединение, состоящее из одной дезоксирибозы, одного фосфатного остатка и азотистого основания, называют нуклеотидом.

От степени спирализации или деспирализации ДНК зависит компактность хромосомы.

Одни молекулы ДНК отличаются от других соотношением, комбинацией и последовательностью расположения четырех азотистых оснований.

Реализация правила удвоения хромосом происходит за счет репликации (удвоения) ДНК. Схематически этот процесс происходит следующим образом: перед делением клетки хромосомы максимально удлиняются путем деспирализации, находящихся в них молекул ДНК. При этом водородные связи между азотистыми основаниями рвутся и цепи расходятся, с соблюдением комплементарности азотистых оснований. С участием специфических ферментов на каждой из цепочек ДНК синтезируются новые цепочки.

Выделяют три типа РНК и-РНК (информационные или матричные РНК), т-РНК (транспортные РНК), р-РНК (рибосомальная РНК). РНК - одноцепочная молекула, состоящая из молекул сахара - рибозы, остатков фосфорной кислоты и четырех оснований - аденина, гуанина, цитозина и урацила. В процессе синтеза белка и-РНК через комплементарность азотистых оснований переписывает на себя информацию о строении белковой молекулы. Этот процесс называют транскрипцией. После этого и-РНК поступает в цитоплазму и по ее программе на рибосомах с участие т-РНК и р-РНК происходит синтез белка - трансляция.

Вопросы для самоконтроля:

1. Структура молекул ДНК, предложенная Уотсоном и Криком.
2. Доказательства роли ДНК в наследственности.
3. Нуклеотидная последовательность молекулы ДНК.
4. Понятие комплементарности.
5. Видовая специфичность молекул ДНК.
6. Репликация ДНК.
7. Охарактеризуйте ген как единицу мутации.
8. Виды нуклеиновых кислот. ДНК и РНК.
9. Функции РНК.
10. Понятия: триплет, кодон, антикодон.
11. Понятие интрон и экзон.
12. Транскрипция, стадии транскрипции.
13. Регуляция наследственной информации в системе ДНК-РНК-белок.
14. Специфичность молекул ДНК, свойственная разным видам.

Литература: [1, 2, 4, 5, 6]

Практическое занятие № 4

Тема: Современные представления о строении гена

Цель занятия: Изучить современные представления о строении и функции генов.

Задание: Проанализировать особенности структурных генов и генов-регуляторов.

Материал и оборудование: Схемы строения оперона.

Теоретическая часть

Участок ДНК, кодирующий и контролирующий синтез одной полипептидной молекулы белка называют геном. Одну из цепочек молекул ДНК, на которой кодируется аминокислотное строение белка называют ДНК - смысловой. Каждая аминокислота кодируется тройкой азотистых оснований ДНК-смысловой цепочки (триплетом). Так, например, аминокислота фенилаланин кодируется триплетами ААА, ААГ; тирозин - АТА, АТГ; гистидин - ГТА, ГТГ и тд.

Система расположения азотистых оснований (А, Т, Г, Ц) ДНК, определяющая аминокислотное строение белковых молекул, называют генетическим кодом. Реализация генетической информации гена в виде молекулы белка с конкретным аминокислотным строением происходит в цитоплазме на рибосомах с участием РНК (рибонуклеиновой кислоты).

Последовательность расположения аминокислот в синтезируемой белковой молекуле зависит от последовательности расположения азотистых оснований в молекуле и-РНК. Каждая тройка азотистых оснований (триплет) в и-РНК соответственно.

Регуляция синтеза белков в клетке осуществляется посредством механизма индукции - репрессии, открытого Ф. Жакобом и Ж. Моно. Гены, кодирующие строение соответствующих белков, называют структурными. Они располагаются в хромосоме в порядке протекания биохимической реакции с участием соответствующих ферментов. Работу структурных генов регулирует ген-регулятор. Он кодирует синтез специального белка, называемого репрессором.

Работой структурных генов управляют гены, не имеющие кодирующих функций и называемых акцепторными (ген-оператор). Система структурных, акцепторных и регуляторных генов составляют оперон. Акцепторные гены оперона высокой специфичностью и к ним присоединяются только определенные молекулы белка, в т.ч. репрессор, подавляющий активность структурных генов.

Синтез белков-ферментов активируется индуктором, в качестве которого служит вещество необходимое для данного белка-фермент.

Когда белок на данном опероне не синтезируются, репрессор, вырабатываемый геном-регулятором, соединен с геном оператором (акцептором).

Синтез белка начинается под влиянием индуктора, который соединяется с репрессором и инактивирует его. В результате этого ген-оператор переходит в активное состояние и начинается синтез и-РНК. Если индуктора нет, то репрессор прекращает синтез белка путем соединения с геном-оператором.

У высших животных в регуляции работы генов важную роль играют гормоны, клеточные мембраны и т.д. Гены подразделяются на доминантные; рецессивные; вредные (в том числе летальные и полуметальные); структурные; регуляторные.

Гены располагаются в хромосомах в определенном месте (локусе). Однако существуют гены, способные перемещаться из одной хромосомы в другую или из одного локуса в другой. Такие гены называют транспозонами.

В гене имеются участки, кодирующие строение белковой молекулы и участки, не содержащие генетической информации. Первые участки называют экзонами, вторые - интронами.

Доминантные гены это те гены, которые подавляют действие рецессивных. Вредные гены - это гены, снижающие продуктивность, воспроизводительные качества животных, вызывающие различные отклонения от нормы.

Вопросы для самоконтроля:

1. Современные представления о строении и функции гена.
2. Понятие интрон и экзон.
3. Понятие триплет и кодон.
4. Ген как единица мутации и рекомбинации. Свойства гена: дискретность, аллельность, специфичность.
5. Простые и сложные гены (опероны).
6. Регуляция активности генов.
7. Структурные гены и гены-регуляторы.

Литература: [1, 2, 4, 5, 8]

Практическое занятие № 5

Тема: Генетическая символика. Моногибридное скрещивание (постановка скрещивания и анализ результатов в F_1 и F_2)

Цель занятия: Рассмотреть метод гибридологического анализа.

Задание: Изучить генетическую символику. Проанализировать законы наследования признаков у рыб.

Материал и оборудование: Схемы гибридологического анализа. Схемы моногибридного и анализирующего скрещивания.

Теоретическая часть

Для успешного освоения данной темы и правильного оформления задач необходимо научиться вести запись скрещиваний.

Родители в генетике обозначаются латинской буквой P (от лат. Parenta - родители).

Скрещивание обозначают знаком умножения (x).

Женский пол - значком ♀ (зеркало Венеры), мужской пол - значком ♂ (копье и щит Марса).

Доминантные аллели обозначаются прописными (заглавными) буквами латинского алфавита, а рецессивные - строчными буквами.

Потомков в генетике обозначают латинской буквой F (от латинского filii - дети) с символами. Потомки, получаемые от скрещивания родителей - гибриды

первого поколения (F_1), от скрещивания гибридов первого поколения между собой - гибриды второго поколения (F_2) и так далее.

Сцепленные гены обозначаются: АВ//ав или Ав//аВ.

Моногибридное скрещивание включает анализ наследования признаков, определяемых одной парой аллельных генов. При скрещивании гомозиготных особей, отличающихся фенотипически одним признаком, все потомство будет единообразно по фенотипу и генотипу:

На основании классических опытов по моногибридному скрещиванию Г. Мендель сформулировал закономерности, которые были названы законами Менделя.

Первый закон Менделя (закон единообразия гибридов первого поколения): при скрещивании генетически однородных форм, которые отличаются по одному признаку, все гибриды первого поколения будут единообразны.

Рассмотрим ситуацию, при которой скрещиваются организмы, различающиеся по одной паре признаков. Тогда, один родитель будет иметь генотип АА, а второй – аа. Такие организмы называются гомозиготными по данной паре генов. В первом поколении у потомства будет одинаковый генотип Аа. Аллель а в фенотипе не проявляется. Такие аллели получили название рецессивных. Аллель А называется доминантным.

Второй закон Менделя (закон расщепления): при скрещивании гибридов первого поколения между собой ($Aa \times Aa$) во втором поколении появляются особи, как с доминантными, так и с рецессивными признаками в среднем соотношении 3:1.

Анализ результатов расщепления показывает, что при полном доминировании наблюдается расщепление по генотипу на 3 класса (1АА: 2Аа: 1аа), а по фенотипу на два фенотипических класса (А - и аа, в соотношении 3А-: 1аа), т.к. гетерозиготы и доминантные гомозиготы имеют одинаковый фенотип.

Закономерности расщепления имеют статистический характер. Это означает, что они наблюдаются только при большом количестве наследуемых объектов.

В своей работе Мендель использовал метод скрещивания и последующий анализ потомства (гибридологический метод), которым широко пользовались с давних времен практики-селекционеры при выведении культурных сортов растений и пород домашних животных.

Мендель впервые применил этот прием как метод научного исследования.

Изучая моногибридные скрещивания, Мендель разработал разные типы скрещиваний, в том числе, анализирующее, которое позволяет выявить генотип особи с доминантным признаком. Такая особь может быть гомозиготной (АА) или гетерозиготной (Аа). Чтобы выявить генотип такой особи, необходимо проанализировать расщепление в скрещивании с гомозиготным рецессивом (аа). Если анализируемая особь гомозиготна, все ее потомки будут единообразны:

Если анализируемая особь гетерозиготна, то среди потомков должно быть расщепление на два фенотипических класса в соотношении 1:1.

Менделевским называют наследование признаков с моногенной детерминацией, когда гены, определяющие их развитие, локализованы в негомологичных аутосомах. Закономерности менделевского наследования обобщены в виде второго и третьего законов Менделя (закон расщепления гибридов второго поколения в строгих числовых соотношениях, закон независимого наследования признаков)

Чтобы уверенно решать задачи по этой теме, необходимо знать, что:

- существует три типа межallelных отношений: полное доминирование, неполное доминирование, кодоминирование;
- у гетерозиготы образуется два класса гамет в равных долях;
- при моногибридном скрещивании F_2 расщепляется по генотипу на 3 класса с долями $1/4 : 2/4 : 1/4$, по фенотипу – на 3 класса с такими же долями при всех типах межallelных отношений, кроме полного доминирования, в последнем случае в F_2 выявляются 2 класса с долями $3/4 : 1/4$;

Необходимо также уметь определять типы и доли гамет, образующихся у организма с заданным генотипом и анализировать расщепление.

Вопросы для самоконтроля:

1. Гибридологический метод, особенности метода.
2. Особенности и значение гибридологического анализа.
3. Понятие гомозиготности, гетерозиготности, доминантности, рецессивности, генотип и фенотип.
4. Генетическая символика.
5. Решетка Пеннета и ее использование при решении генетических задач.
6. Цитологические основы расщепления.
7. В чем состоит суть закона чистоты гамет?
8. Понятие моногибридного и полигибридного скрещивания.
9. Формулы для определения числа фенотипических и генотипических классов во втором поколении.

Решение генетических задач:

Задача 1. У карасей альбинизм обусловлен рецессивной мутацией. Доминантный аллель этого гена вызывает развитие нормальной «темной» окраски тела. Самца нормальной окраски скрещивали с тремя самками. От скрещивания с первой самкой (альбиносом) получено $1/2$ потомства нормальной окраски и $1/2$ альбиносов. От скрещивания со второй самкой (темной) получено $1/4$ альбиносов. При скрещивании с третьей самкой (темной) альбиносов в потомстве не оказалось. Определите генотипы родителей.

Задача 2. У радужной форели ген А, определяющий золотой окрас, неполно доминирует над нормальной (серой) окраской (а). У гибридов F_1 – темно-желтая окраска (Аа). При скрещивании F_1 между собой в F_2 получено 2000 мальков. Сколько среди них будут иметь темно-желтую окраску?

Литература: [1, 2, 3, 5, 6]

Практическое занятие № 6

Тема: Ди- и полигибридное скрещивания (постановка скрещиваний и анализ результатов в F_1 и F_2)

Цель занятия: Изучение ди- и полигибридного скрещивания.

Задание: Проанализировать цитологические основы расщепления и статистический характер расщепления.

Материал и оборудование: Схемы ди- и полигибридного скрещивания.

Теоретическая часть

Если особи отличаются двумя парами генов, то такое скрещивание называется дигибридным. Закон единообразия гибридов первого поколения справедлив для любого количества анализируемых признаков:

Расщепление по фенотипу во втором поколении при дигибридном скрещивании при условии полного доминирования по двум генам происходит не на 2, а на 4 фенотипических класса в соотношении: 9A-B - : 3A-bb: 3aaB-: 1aabb.

Цитологическая основа образования гамет при дигибридном скрещивании - процесс мейоза.

Анализ дигибридного скрещивания, предполагает, что гены A, a и B, b находятся в разных парах гомологичных хромосом. Если в профазе первого мейоза образуется два разных бивалента A//a и B//b, тогда в анафазе к противоположным полюсам клетки расходятся хромосомы A/B/ и a/b/ или A/b/ и a/B/. Таким образом, образуются 4 типа гамет: AB, aB, Ab, ab.

Суммируя результаты, получаем: 9A-B-, 3A-bb, 3aaB-, 1aabb. Это соответствует четырем фенотипическим классам. В первом классе (A-B-) проявятся два доминантных гена (как у родителей). Во втором классе (A-bb) первый признак фенотипически будет соответствовать такому же признаку у родителей, а второй признак выявится как новый. Он проявится за счет нового сочетания двух рецессивных генов (bb), имеющих у родителей в скрытом виде. В третьем фенотипическом классе (aaB -), наоборот, первый признак рецессивный новый, не выявляемый у родителей, а второй признак — доминантный, имеющийся у обоих родителей. Четвертый фенотипический класс представлен двумя рецессивными признаками (aabb).

Перекомбинирование генов, имеющих у родителей, лежит в основе комбинативной изменчивости. За счет комбинативной изменчивости у потомков проявляются признаки, отсутствующие у родителей и определяемые рецессивными генами, которые находятся в скрытом виде.

Если рассматривать потомство, полученное на основе дигибридного скрещивания, отдельно по каждому признаку, то для каждой пары альтернативных признаков расщепление будет на два фенотипических класса в

соотношении 3:1, как для моногибридного скрещивания. Это наблюдение лежит в основе закона независимого наследования признаков.

Третий закон Менделя формулируется для ди- и полигибридных скрещиваний следующим образом: если признаки определяются генами, локализованными в разных парах гомологичных хромосом, то они наследуются независимо друг от друга.

Для каждой пары альтернативных признаков при скрещивании гетерозигот и полном доминировании выявляется расщепление на два фенотипических класса в соотношении 3:1, а в анализирующем скрещивании 1:1. При скрещивании двух дигетерозигот используется решетка Пеннета (Таблица 1.1).

Основываясь на законе независимого наследования признаков, Г. Мендель вывел цифровые закономерности для полигибридного скрещивания, когда анализируются закономерности наследования более двух пар альтернативных признаков, и каждая пара признаков ведет себя по законам моногибридного скрещивания.

Если скрещиваются между собой две полигетерозиготы, то число разных сортов гамет, образуемых каждым гибридом, составляет 2^n ; число фенотипических классов - также 2^n ; число генотипических классов — 3^n ; число возможных комбинаций гамет, соответствующее количеству ячеек в решетке Пеннета, — 4^n , а формула расщепления по фенотипу при полном доминировании $(3:1)^n$, где n — число аллелей в гетерозиготном состоянии.

Таблица 1.1 - Решетка Пеннета

Гаметы ♂ ♀	AB	Ab	aB	ab
AB	AABB	AABb	AaBB	AaBb
Ab	AABb	AAbb	AaBb	Aabb
aB	AbBB	AaBb	AaBB	aaBb
ab	AaBb	Aabb	aaBb	aabb

Закон независимого наследования признаков имеет большое значение при решении генетических задач. Наследование какого угодно числа признаков можно рассматривать независимо друг от друга. В сложных задачах на полигибридное скрещивание обычно рассматривают закономерности наследования сначала одного признака, затем другого, потом третьего и так далее. Если необходимо определить вероятность рождения потомства с той или иной комбинацией признаков, то находят вероятность для каждого признака, а затем их перемножают.

Расщепление в F_2 при любом полигибридном скрещивании сводится к расщеплению при моногибридном и может быть получено путем перемножения долей гено- или фенотипических классов по каждому гену в отдельности;

возможны отклонения от ожидаемого расщепления, если: численность F_2 мала; жизнеспособности гамет разных классов или особей с разными генотипами существенно различаются; хромосомы разных пар в ходе мейоза распределяются зависимо; женские и мужские гаметы соединяются неслучайно; ген проявляется в признак не полностью или на формирование признака влияют разные гены.

При решении задач на дигибридное скрещивание необходимо учитывать, что дигетерозиготные родители дают по четыре сорта гамет.

При росписи гамет тригетерозиготы можно применять дихотомический способ определения сортов гамет.

Например, тригетерозигота $AaBbCc$ дает следующие виды гамет:

ABC	aBC
ABc	aBc
AbC	abC
Abc	abc

Вопросы для самоконтроля:

1. Цитологические основы расщепления.
2. Статистический характер расщепления при ди- и полигибридном скрещивании.
3. Доказательство независимого наследования признаков.
4. Формулы для определения числа фенотипических и генотипических классов при ди- и полигибридном скрещивании.
5. Особенности анализирующего скрещивания.
6. Особенности возвратного скрещивания.
7. Какие гены называются летальными.
8. Значение работ Г. Менделя для развития генетики и селекции рыб.

Решение генетических задач:

Задача 1. У немецких карпов темная окраска (обычная) тела доминирует над голубой, а карликовость над нормальным темпом роста. Икра темной и карликовой самки была оплодотворена спермой самца, имеющего темный цвет и нормальный темп роста. Были получены сеголетки – голубого и темного цвета, все карликовые.

1) Определите генотипы родительских форм.

2) Какова вероятность появления в потомстве следующих фенотипов: темный карликовый и голубой карликовый?

Задача 2. У карпа есть рецессивная мутация g – золотые особи. Темный цвет-доминантный признак. Икру гомозиготного дикого карпа (сазана) темного цвета оплодотворили спермой золотого карпа. В дальнейшем было проведено скрещивание между гибридами F_1 . Появилось 424 потомка в F_2 .

1. Какое расщепление по фенотипу было у карпов F_2 .
2. Сколько (количество) среди гибридов F_2 было золотистых карпов?
3. Сколько (количество) в F_2 было рыб дикого типа (темный)?

Литература: [1, 2, 4, 5, 6]

Практическое занятие № 7

Тема: Сцепленное наследование и перекрест хромосом. Составление генетических карт хромосом

Цель занятия: Изучить явление сцепление генов и кроссинговер.

Задание: Изучить принципы составления генетических карт хромосом. Решение задач на сцепление генов.

Материал и оборудование: Схемы генетических карт хромосом разных видов рыб.

Теоретическая часть

В данной теме следует уяснить смысл сцепления генов: важно понять, что сцепление генов есть результат несоответствия общего числа генов в генотипе и числа хромосом – их носителей. Это приводит к тому, что каждая хромосома несет большое число генов. Для понимания генетических последствий полного сцепления следует сопоставить результаты скрещивания и провести анализ расщепления во втором поколении для случая, когда гены сцеплены (т.е. находятся в одной хромосоме) и для несцепленных генов, обратив внимание на то, как сцепление ограничивает комбинативную изменчивость.

Перекрест происходит между гомологичными участками хроматид гомологичных хромосом. Для понимания цитологических причин, нарушающих полное сцепление, следует вспомнить особенности поведения гомологичных хромосом в мейозе, уяснить цитологический механизм перекреста. Необходимо усвоить биологическое значение перекреста как фактора, обеспечивающего рекомбинацию генов одной группы сцепления. Следует разобрать схему скрещиваний, позволяющих выявлять перекрест и определять его частоту; важно понять, как частота перекреста может быть использована для построения генетической карты (чем больше расстояние между генами на хромосоме, тем больше вероятность перекреста).

Генетическая карта сцепления (карта сцепления, генетическая карта, linkage map, genetic map) [лат. *charta* — бумага, грамота] — одномерная схема взаиморасположения локусов генов (генетических маркеров) в группах сцепления (на индивидуальных хромосомах) данного организма с указанием расстояний между ними в парах нуклеотидов, определенных с помощью секвенирования, или в сантиморганах, установленных по частоте кроссинговера.

Генетические карты сцепления правильно отражают порядок расположения генетических маркеров на хромосомах, однако полученные при этом значения расстояний между ними не соответствуют реальным физическим расстояниям. Обычно данный факт связывают с тем, что эффективность рекомбинации между хроматидами на отдельных участках хромосом может сильно различаться. В частности, она подавлена в гетерохроматиновых участках хромосом. С другой стороны, в хромосомах часто встречаются "горячие точки" рекомбинации.

Использование частот рекомбинации для построения физических генетических карт без учета этих факторов будет приводить к искажениям реальных расстояний между генетическими маркерами.

Получение генетических карт было значительно ускорено технологией использования маркеров на основе коротких динуклеотидных повторов, что позволило строить генетические карты с недостижимым прежде разрешением.

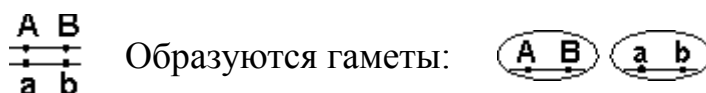
Для изучения молекулярных основ наследственности чрезвычайно важно знать абсолютные расстояния между генетическими элементами. Таким образом, встает задача построения физической карты генома или его участков, то есть такой карты, которая давала бы абсолютные расстояния между генетическими маркерами.

Сцепленное наследование — наследование признаков, гены которых локализованы в одной хромосоме. Сила сцепления между генами зависит от расстояния между ними: чем дальше гены располагаются друг от друга, тем выше частота кроссинговера и наоборот. Полное сцепление — разновидность сцепленного наследования, при которой гены анализируемых признаков располагаются так близко друг к другу, что кроссинговер между ними становится невозможным.

Неполное сцепление — разновидность сцепленного наследования, при которой гены анализируемых признаков располагаются на некотором расстоянии друг от друга, что делает возможным кроссинговер между ними.

Независимое наследование — наследование признаков, гены которых локализованы в разных парах гомологичных хромосом.

Некроссоверные гаметы — гаметы, в процессе образования которых кроссинговер не произошел.



Кроссоверные гаметы — гаметы, в процессе образования которых произошел кроссинговер. Как правило кроссоверные гаметы составляют небольшую часть от всего количества гамет.



Нерекомбинанты — гибридные особи, у которых такое же сочетание признаков, как и у родителей.

Рекомбинанты — гибридные особи, имеющие иное сочетание признаков, чем у родителей.

Расстояние между генами измеряется в морганидах — условных единицах, соответствующих проценту кроссоверных гамет или проценту рекомбинантов.

Например, расстояние между генами серой окраски тела и длинных крыльев (также черной окраски тела и зачаточных крыльев) у дрозофилы равно 17%, или 17 морганидам.

Вопросы для самоконтроля:

1. Что такое группа сцепления? Сколько разных групп сцепления имеется в диплоидном наборе (дрозофила, мыши, кукуруза, человек)
2. Как наследуются полностью сцепленные гены (и признаки, ими контролируемые)?
3. Какие различия в числовом соотношении образуемых гамет будут
4. Как данные о частоте перекреста могут быть использованы в селекции
5. Какие гаметы дает тригибрид $AaBbCc$ (полученный от скрещивания $AABbCC \times aabbcc$) при условии полного сцепления генов и в случае, когда гены находятся в разных хромосомах
6. Какие потомки называются кроссоверами
7. Частота перекреста между генами A и B составляет 3%, между генами B и C – 5%/ Чему может быть равна частота перекреста между генами A и C
8. Что такое генетическая карта хромосом
9. Как для построения генетической карты используется частота перекреста?
10. Что такое цитологическая карта хромосомы, как она составляется
11. У каких рыб обнаружены группы сцепления и перекрест хромосом?
12. Какие гены называются сцепленными?
13. Как идет наследование признаков при полном сцеплении?
14. Что нарушает полное сцепление генов?
15. Какие различия в числовом соотношении образуемых гамет будут наблюдаться у двух организмов с генотипами $AaBb$ и $ABab$ (или $\frac{A}{a} \frac{B}{b}$ и $\frac{AB}{ab}$)
16. Какой цитологический процесс нарушает группу сцепления?
17. Что такое перекрест хромосом, на какой стадии он протекает?
18. В чем состоит биологический смысл перекреста
19. Что такое частота перекреста и как она определяется?
20. Какие факторы могут влиять на частоту перекреста?

Литература: [1, 2, 4, 6]

Практическое занятие № 8

Тема: Наследование пола и признаков, сцепленных с полом (постановка реципрокных скрещиваний и анализ результатов в F_1 и F_2)

Цель занятия: Изучить различные механизмы наследования пола. Решение задач на сцепление с полом.

Задание: Проанализировать результаты реципрокных скрещиваний.

Материал и оборудование: Алгоритмы решения задач а сцепление с полом.

Теоретическая часть

Рыбы обладают очень пластичной системой репродукции. Неопределенность с половой принадлежностью остается и в онтогенезе. Чаще

всего у молодежи нет половых различий до момента полового созревания. При этом даже гистологические исследования гонад не проясняют ситуации с полом.

Итак, у рыб наблюдается:

1. В большинстве случаев раздельнополость.

- При этом возможны варианты:

- Женская гомогаметность и мужская гетерогаметность – у большинства рыб. (кап, стальноголовый лосось, белый амур, радужная форель, рыбец).

Женская гетерогаметность и мужская гомогаметность (японский угорь, тилапия). Кроме того, есть виды, у которых у одного из полов половая хромосома непарная. Так, например, самка фундулюса имеет парные половые хромосомы (XX), а самец - непарную половую хромосому (XO).

У основных объектов рыборазведения - некоторых карповых, лососевых, 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.

Наряду с раздельнополыми, среди рыб встречаются гермафродиты.

Различают: *ювенальный гермафродитизм*, то есть присутствие одновременно женских и мужских половых гонад и соответственно половых клеток только на ранних стадиях развития. У неполовозрелых особей, т. е. параллельное развитие и мужских, и женских гонад и соответственно половых клеток, одни из которых впоследствии отмирают.

Как нормальное физиологическое явление у рыб встречается несколько типов *функционального гермафродитизма*. Особенно много примеров этого явления у окуневых рыб. Есть виды окуней, которые первую половину репродуктивного периода являются самками, а вторую - самцами. При этом рыбы имеют и первичные, и вторичные половые признаки с нормальным ово- или сперматогенезом и соответствующим полу нерестовым поведением.

Прорабатывая материал темы, необходимо выяснить сущность хромосомного механизма определения пола. Важно понять, что именно гомогаметность одного пола и гетерогаметность противоположного пола обеспечивает расщепление по признаку пола 1:1, что соответствует расщеплению при анализирующем скрещивании моногибрида с рецессивной гомозиготной формой. Оценивая роль генетических факторов при определении пола, важно в то же время помнить, что пол как признак в процессе индивидуального развития формируется под влиянием факторов внутренней (гены) и внешней среды, причем удельный вес первых и вторых может быть в разных случаях различным. При изучении особенностей наследования сцепленных с полом признаков необходимо обратить внимание на то, что своеобразие наследования таких признаков связано с особенностями половой Y – хромосомы (генетическая инертность Y – хромосомы). В связи с этим, характер расщепления по таким признакам зависит от направления скрещивания.

Половые хромосомы имеют непосредственное отношение к наследованию пола, но в них, так же как в аутосомах, находятся гены, определяющие некоторые признаки, которые называются сцепленными с полом.

Наследуются эти признаки иначе, чем те, гены которых находятся в аутосомах. При локализации генов в половых хромосомах характер наследования и расщепления обуславливается поведением половых хромосом в мейозе и их соотношением при оплодотворении. Следует учитывать, что у гетерогаметного пола У-хромосома часто оказывается генетически инертной и не содержит генов. При этом гены, локализованные в Х-хромосоме, не имеют аллельной пары, а контролируемые ими признаки проявляются фенотипически даже в том случае, если ген представлен одним рецессивным аллелем.

Генетический анализ выявил некоторые особенности наследования таких признаков, как

- 1) различие в результатах прямых и реципрокных скрещиваний;
- 2) наследование крест-накрест (крисс-кросс), т. е. признак от материнской особи наследуется особями мужского пола, а признаки отцовской особи – особями женского пола.

Вопросы для самоконтроля:

1. Типы хромосомного определения пола.
2. Гомогаметный и гетерогаметный пол.
3. Балансовая и физиологическая теория пола.
4. Методы искусственной регуляции пола.
5. Признаки ограниченные полом.
6. Бисексуальность организмов.
7. Интерсексуальность, гермафродитизм.
8. Что такое половые хромосомы и аутосомы?
9. Какие хромосомы называются половыми?
10. Почему Y – хромосома называется не парной? Что вы знаете об особенностях этой хромосомы?
11. Какой пол называется гомогаметным и какой гетерогаметным? Объясните происхождение этих терминов.
12. Как с помощью половых хромосом обеспечивается равное соотношение мужского и женского пола при оплодотворении?
13. Что такое первичное и вторичное соотношение полов?
14. В силу каких причин вторичное соотношение полов может отличаться от первичного?
15. Приведите примеры однополо – женских популяций у рыб. При каких типах полового размножения возникают такие популяции
16. В чем сущность балансовой и физиологической теории определения пола?
17. Что вы знаете о методах искусственной регуляции пола?

18. Какое значение в народном хозяйстве может иметь решение проблемы искусственной регуляции пола у рыб?

19. Как вы понимаете генетическую бисексуальность организмов?

20. Какие признаки называются сцепленными с полом и в чем состоят особенности их наследования?

21. Что такое ограниченные полом признаки? Как наследуются признаки, обусловленные генами Y – хромосомы.

22. Как происходит определение пола у рыб? У каких видов рыб может встречаться мужская и женская гетерогаметность?

23. Что такое односторонне мужское и односторонне женское наследование у аквариумных рыб?

Решение генетических задач:

Задача 1. Белые самцы аквариумной рыбки медаки скрещены с красными самками. В F1 самки и самцы имели красную окраску. В F2 появились 117 красных самцов и самок и 43 белых самца. В обратном скрещивании белых самок с красными самцами в F1 получено 197 белых самцов и 130 красных самок. Как наследуется признак? Каковы генотипы родителей? Какое расщепление ожидается в F2 обратного скрещивания среди 200 потомков?

Задача 2. Белые самцы медаки скрещивались с коричневыми самками. В F1 самки и самцы коричневые, в F2 248 коричневых, 57 голубых, 53 красных и 21 белых рыбок. Пол удастся определить не раньше, чем в годовалом возрасте. Через год среди выживших рыб распределение по полу и окраске оказалось следующее: самок: 147 коричневых и 35 красных, самцов: 77 коричневых, 56 голубых, 16 красных и 19 белых. Как наследуется окраска у медаки? Каковы генотипы родителей? Что получится, если скрестить гомозиготного коричневого самца с белой самкой?

Задача 3. У рыбы *Aplocheilus* самки гомогаметны, а самцы гетерогаметны. Y -хромосома так же, как и X -хромосома, содержит аллели генов. В норме рыбы имеют коричневую окраску, определяемую аллелью B ; голубая окраска – b . Y -хромосома всегда содержит аллель B и никогда – b . Следовательно, самцы никогда не бывают голубыми. Проведите скрещивание голубой самки с коричневым гомозиготным самцом и определите, какие будут F1 и F2. В чем отличие этого наследования от аутосомного и сцепленного с полом?

Литература: [1, 2, 4, 8]

Практическое занятие № 9

Тема: Естественное и искусственное (гормональное) переопределение пола

Цель занятия: Изучить механизм переопределения пола у рыб.

Задание: Проанализировать значение искусственного переопределения пола для селекции.

Материал и оборудование: Схемы строения гипоталамо-гипофизарной системы.

Теоретическая часть

Переопределение пола - это естественное или искусственное изменение одного пола в другой вследствие бисексуальной потенции организма.

Управление половым детерминизмом при искусственном разведении рыб имеет большое практическое значение. Особенно полезным этот прием может быть при разведении ценных рыб – осетровых, лососевых. Здесь желательно иметь большое поголовье самок и ограниченное количество самцов, У костистых рыб предпочтительное разведение особей одного определенного пола, обладающего большей скоростью роста, ценно с хозяйственной точки зрения.

У карпа (*Cyprinus carpio*) преимущество в росте принадлежит женским особям и составляет примерно 10-30%. Такая же картина наблюдается и у лососевых рыб (*Salmonidae*), а у тропических видов тилапий (*Oreochromis*) и африканских сомов (*Clarias*) наоборот, мужские особи обладают большей скоростью роста, чем женские.

Выращивание однополого потомства предотвращает неконтролируемый нерест производителей и тем самым обеспечивает возможность регуляции численности рыб (это важно при проведении работ по акклиматизации).

В настоящее время выделилось два течения, раскрывающие возможности регуляции соотношения полов.

Первое - метод гормональной инверсии пола. То есть превращение генотипических самок в функционально полноценных самцов или генотипических самцов в самок.

Андрогены и эстрогены не разрушаются в желудочно-кишечном тракте. Поэтому они добавляются в корма. Включения метилтестостерона в рацион личинок тилапии в количестве 30-50 мг/кг приводит к тому, что в стаде половозрелых рыб самцы составляют 95-100 %. При добавлении в рацион форели этого же гормона (3 мг/кг) все особи превращались в самцов.

При добавлении в рацион гормона эстрадиола (20 мг/кг корма) у лососей формировалось полностью (на 100 %) женское гомосексуальное стадо. Называется «феминистический» эффект

Вопросы для самоконтроля:

1. Влияние условий среды на формирование пола у рыб.
2. Влияние гормонов на формирование пола у рыб.
3. Генетические методы ранней диагностики пола у рыб.
4. Генетически обусловленные заболевания, которые наследуются сцеплено с полом.

Литература: [2, 4, 7, 8]

Практическое занятие № 10

Тема: Приспособленность особей, несущих мутации. Дрейф генов, его специфичность и роль в динамике генных частот. Ассортативное и селективное скрещивания

Цель занятия: Изучить дрейф генов и его влияние на динамику генных частот.

Задание: Рассмотреть ассортативное и селективное скрещивания.

Материал и оборудование: Схемы классификаций мутаций. Схемы скрещиваний.

Теоретическая часть

Для успешного усвоения данной темы необходимо изучить механизмы случайного изменения частот генов в популяциях.

Под дрейфом генов понимают случайные изменения генных частот, вызванные конечной численностью популяции. Важным фактором, влияющим на частоту аллелей в малочисленных популяциях и в изолятах, являются генетико-автоматические процессы, или дрейф генов. Это явление было описано в 30-х гг. Н. П. Дубининым и Д. Д. Ромашевым (СССР), С. Райтом и Р. Фишером (США). Оно выражается в случайных изменениях частоты аллелей, не связанных с их селективной ценностью и действием естественного отбора. В результате дрейфа генов адаптивные аллели могут быть элиминированы из популяции, а менее адаптивные и даже патологические (в силу случайных причин) могут сохраниться и достигнуть высоких концентраций. В результате в популяции может происходить быстрое и резкое возрастание частот редких аллелей.

Генетико-автоматические процессы наиболее интенсивно протекают при неравномерном размножении особей в популяции. Колебания численности популяции нередко наблюдается у насекомых, грызунов и других животных в виде так называемых «волн жизни». В отдельные благоприятные годы численность их сильно возрастает, а затем резко падает. Причинами могут быть развитие заболеваний, нехватка пищи, понижение температуры и др. В результате спада численности популяции или в изолированных популяциях уменьшается гетерозиготность и возрастает генетическая однородность популяции.

Генный дрейф имеет два важных последствия. Во-первых, каждая популяция теряет генетическую изменчивость со скоростью, обратно пропорциональной ее численности. Со временем какие-то аллели становятся редкими, а затем и вовсе исчезают. В конце концов, в популяции остается один-единственный аллель из имевшихся, какой именно – это дело случая. Во-вторых, если популяция разделяется на две или большее число новых независимых популяций, то дрейф генов ведет к нарастанию различий между ними: в одних популяциях остаются одни аллели, а в других – другие. Процессы, которые противодействуют потере изменчивости и генетическому расхождению популяций, – это мутации и миграции.

Ассортативное скрещивание (assortative mating) [франц. *Assorti* — подобранный] — скрещивание между партнерами, специально подобранными на основании фенотипического сходства. При совместном присутствии особей более одного вида всегда имеет место ассортативное скрещивание в пользу внутривидовых скрещиваний; более узко под ассортативным скрещиванием понимается ситуация, когда частота спариваний между конкретными особями выше вероятностной.

Селективное скрещивание (selective mating, preferential mating, лат. *Selectio* — выбор, отбор) – неслучайный выбор партнера для спаривания, заключающийся в предварительном отстранении некоторых особей от участия в этом процессе.

Инбридинг, инцухт (inbreeding) [англ. *Inbreeding*, от *in* — в, внутри и *breeding* — разведение; нем. *Inzucht* — скрещивание близкородственных организмов] — близкородственное скрещивание особей, находящихся в более близком родстве, чем при случайном скрещивании. И. наиболее часто связан со скрещиванием особей, являющихся потомками одной пары родителей (сibsы) или имеющих одного общего родителя (полусibsы) (тесный инбридинг). И. увеличивает вероятность появления гомозиготных организмов, что приводит к появлению организмов с различными наследственными аномалиями. И. используется для получения чистых линий, для выявления рецессивных аллелей. Крайней формой И. является самооплодотворение у животных и самоопыление у растений (инцухт).

Вопросы для самоконтроля:

1. Особенности генетических популяций рыб.
2. Охарактеризуйте такие факторы динамики популяции рыб как мутации, миграции, дрейф генов.
3. Понятие об изоляции популяций: географическая, экологическая, биологическая.
4. Генетические факторы изоляции популяций: полиплоидия, хромосомные перестройки.
5. Генетические особенности малочисленных популяций.

Литература: [2, 3, 4, 8]

Практическое занятие № 11

Тема: Генетический полиморфизм популяции

Цель занятия: Рассмотреть значение полиморфизма популяций рыб для селекции рыб.

Задание: Проанализировать такие понятия, как гетерозиготность и коэффициент инбридинга. Охарактеризовать популяции рыб по полиморфизму белков. Решение задач на закон Харди-Вайнберга.

Материал и оборудование: Схемы внутривидовых особенностей антигенов у рыб.

Теоретическая часть

Разработка и реализация селекционных программ невозможны без применения популяционной генетики, в основу которой входит установление генетической структуры совокупности особей с помощью методов математической статистики.

Под популяцией понимают совокупность особей, отличающихся по своей генной структуре от других совокупностей особей данного вида, породы, линии или отдельной внутривидовой группы, населяющих определенную территорию (например, определенную географическую зону, область, район, конкретное животноводческое хозяйство) и размножающихся при свободном спаривании (панмиксии). Различают естественные и искусственные популяции. Первые из них формируются под действием естественного отбора, вторые образуются в результате искусственного отбора, проводимого человеком.

Генетическую структуру популяции принято выражать частотой аллелей каждого локуса и частотой гомозиготных и гетерозиготных генотипов. Соотношение частот аллелей и генотипов в популяции проявляет определенную закономерность в каждый конкретный отрезок времени и по поколениям организмов. Важным свойством популяций служит их способность проявлять высокую генетическую изменчивость, основной источник которой заложен в процессе размножения (например, при скрещивании разнополых организмов).

Коэффициент инбридинга. С помощью этого коэффициента оценивают распространенность близкородственных скрещиваний в популяции.

Различные популяционно-генетические процессы по-разному влияют на эти параметры: инбридинг приводит к уменьшению доли гетерозиготных особей; мутации и миграции увеличивают, а дрейф уменьшает генетическое разнообразие популяций; отбор изменяет частоты генов и генотипов; генный дрейф увеличивает, а миграции уменьшают генетические расстояния и т.д. Зная эти закономерности, можно количественно исследовать генетическую структуру популяций и прогнозировать ее возможные изменения. Этому способствует солидная теоретическая база популяционной генетики – популяционно-генетические процессы математически формализованы и описаны уравнениями динамики. Для проверки различных гипотез о генетических процессах в популяциях разработаны статистические модели и критерии.

Для изучения генетической структуры популяций, динамики величины ее параметров при смене поколений и при воздействии различных факторов используют следующие основные методы:

1. метод генетического анализа, при котором изучают фенотипические качества родителей и потомства, при этом выясняют характер наследования отдельных признаков в группах потомков;

2. метод цитогенетического анализа кариотипа у особей популяции, при котором выявляют хромосомные аномалии, влияющие на прогресс популяции.

Особенно он важен при оценке производителей для предотвращения распространения хромосомных дефектов;

3. математический метод, в том числе биометрический, позволяющий выразить состояние и динамику генетической структуры, определить степень влияния генетических факторов на фенотипическое проявление признака. Математический анализ генетической структуры позволяет осуществить моделирование генетических процессов, происходящих в популяции в ряде поколений и определить их перспективу;

4. эколого-физиологический метод, при котором устанавливают влияние факторов среды на состояние популяции и степень реализации генетического потенциала в фенотипическом проявлении признаков, что может быть установлено по физиологическим, интерьерным и экстерьерным признакам. Метод может выявить приспособленность фенотипов к условиям обитания, что особенно важно при современной технологии ведения животноводства.

Выявление генетической структуры приобретает в селекционной практике существенное значение, особенно если в популяции происходит систематическое появление особей с аномалиями, имеющими наследственную обусловленность. При этом важно определить частоту данной патологии, динамику ее распространения по поколениям или уменьшение ее частоты при проведении отбора, направленного на устранение аномального признака. Это особенно важно при работе с племенными животными, влияние которых распространяется на породу в целом и на практические результаты работы с отраслью.

В генетически равновесной популяции частоты генов и генотипов из поколения в поколение не изменяются. Этому, кроме панмиксии, т.е. отсутствия специального подбора пар по каким либо отдельным признакам, способствуют:

- ✓ большая численность популяции;
- ✓ отсутствие оттока или притока в нее генов за счет миграции особей;
- ✓ отсутствие давления мутаций, изменяющих частоту доминантного аллеля;
- ✓ отсутствие естественного отбора, результатом которого
- ✓ неравная жизнеспособность или неравная плодовитость особей с разными генотипами.

Действие любого из указанных факторов может быть причиной нарушения генетического равновесия в данной популяции, т.е. динамики ее генетической структуры или изменению ее во времени (из поколения в поколение) или в пространстве. Такая популяция может быть эволюционирующей.

Используя формулу Харди-Вайнберга можно производить ряд вычислений. Так, например, на основании известных частот фенотипов, генотипы которых известны, можно вычислить частоты аллелей соответствующих генов. Зная частоту доминантного или рецессивного гомозиготного генотипа в данной популяции, можно вычислить параметры генетической структуры этой популяции, а именно, частоты генов и генотипов.

Кроме того, опираясь на формулу Харди-Вайнберга, можно установить, является ли данная популяция с определенным соотношением частот генотипов

генетически равновесной. Таким образом, анализ популяций с позиций основных положений закона Харди-Вайнберга позволяет оценить состояние и направление изменчивости конкретной популяции.

Соотношение численности разных генотипов и фенотипов в панмиктической популяции определяется по формуле биннома Ньютона:

$$\begin{aligned}(p + q)^2 &= p^2 + 2pq + q^2 \\ p + q &= 1 \\ p &= 1 - q \\ q &= 1 - p\end{aligned}$$

где p — частота доминантного аллеля А;

q — частота рецессивного аллеля а;

p^2 — частота генотипа АА (гомозигот по доминантному аллелю);

q^2 — частота генотипа аа (гомозиготы по рецессивному аллелю).

В соответствии с законом Харди – Вайнберга частота доминантных гомозигот (АА) равна квадрату вероятности встречаемости доминантного аллеля, частота гетерозигот (Аа) – удвоенному произведению вероятности встречаемости доминантного и рецессивного аллелей. Частота встречаемости рецессивных гомозигот (аа) равна квадрату вероятности рецессивного аллеля.

Таким образом, популяционно-статистический метод дает возможность рассчитать в популяции человека частоту нормальных и патологических генов-гетерозигот, доминантных и рецессивных гомозигот, а также частоту нормальных и патологических фенотипов, т. е. определить генетическую структуру популяции.

Вопросы для самоконтроля:

1. Характеристика популяций рыб по полиморфизму белков.
2. Каков уровень биохимического полиморфизма в популяциях рыб и каково его биохимическое значение.
3. Какое значение для практики селекции могут иметь данные о наследовании тонких биохимических различий (белки, сыворотки крови).
4. Понятие степень полиморфизма популяции.
5. Понятие гетерозиготность популяции.
6. Понятие гомозиготность популяции.
7. Какое значение для практики селекции могут иметь данные о наследовании тонких биохимических различий у рыб.
8. Что описывает закон Харди-Вайнберга.
9. При каких условиях выполняется закон Харди-Вайнберга.
10. Понятие об идеальной популяции.
11. Как можно определить соотношение генотипов в популяции?
12. Почему отбор в популяциях эффективен, а в чистых линиях неэффективен?

13. Как определить соответствие фактических частот генотипов теоретически ожидаемым?

14. Почему генетическую гетерогенность популяции можно рассматривать как приспособительное свойство.

Литература: [1, 2, 3, 7, 8]

Практическое занятие № 12

Тема: Модификационная изменчивость. Построение вариационного ряда

Цель занятия: Изучить закономерности модификационной изменчивости, роль модификационной изменчивости в адаптации организмов к условиям окружающей среды.

Задание: Построение вариационной кривой и вариационного ряда.

Материал и оборудование: Демонстрационный материал.

Теоретическая часть

Освоение данной темы требует прежде всего понимания различий между двумя категориями изменчивости - наследственной и ненаследственной. Модификационная изменчивость не затрагивает генотип особи, не передается при половом размножении и отражает изменение фенотипа под действием окружающей среды. Выражается в разнообразии особей, имеющих одинаковый генотип. К этому типу изменчивости относится онтогенетическая изменчивость, возникающая в процессе индивидуального развития, которая является частью более широкого понятия, связанного с модификационной изменчивостью.

Для нее характерны следующие особенности: а) не передается последующим поколениям; б) является адаптивной, т.е. приспособительной; в) степень проявления модификации зависит от силы и продолжительности действия фактора, вызвавшего данное изменение; г) возможность обратимости модификаций.

Пределы модификационной изменчивости ограничены нормой реакции, которая контролируется генотипом. Норма реакции показывает пределы модификационной изменчивости в зависимости от средовых факторов и может быть широкой и узкой.

Широкая норма реакции характерна для признаков, которые под влиянием факторов среды способны изменяться в широких пределах (например, вес ребенка при рождении). Узкая норма реакции имеет место в том случае, когда под влиянием условий среды признак изменяется в узких пределах (например, цвет волос, окраска глаз). Таким образом, организм наследует не признак как таковой, а способность формировать определенный фенотип в конкретных условиях среды.

Онтогенетическая изменчивость является разновидностью фенотипической изменчивости и связана с определенной схемой развития особи. Процесс

индивидуального развития имеет ряд критических периодов, когда организм наиболее уязвим к различным факторам окружающей среды.

Следует обратить внимание на особенности методов изучения количественных признаков, на сложность селекции по этим признакам.

Вопросы для самоконтроля:

1. Модификационная изменчивость.
2. Понятие о норме реакции.
3. Однородность материала, как необходимое условие изучения модификационной изменчивости.
4. Модификационная изменчивость, как изменение проявления действия генов при реализации генотипа в различных условиях среды.
5. Адаптивные модификации и их значение в селекции.
6. Математико-статистические методы изучения модификационной изменчивости.
7. Вариационный ряд, вариационная кривая, коэффициент вариации, нормальное распределение.

Литература: [1, 2, 3, 7]

Практическое занятие № 13

Тема: Механизмы возникновения мутаций

Цель занятия: Рассмотреть классификацию мутаций.

Задание: Проанализировать причины возникновения мутаций.

Материал и оборудование: иллюстрации: мутации рыб.

Теоретическая часть

Работая над материалами темы, важно выяснить принципиальное отличие мутаций от рекомбинаций. Классификацию мутаций следует начать с классификации их по характеру изменения генетического материала. Мутационная изменчивость по характеру изменения генотипа делится на генные (точковые) мутации, хромосомные и геномные. Отдельно выделяют цитоплазматические мутации, причиной которых является изменчивость определенных органоидов цитоплазмы (пластид, плазмид, митохондрий и др.), содержащих ДНК или РНК.

Генные мутации — это изменения, происходящие в пределах одного гена. Они включают: вставку или выпадение отдельных нуклеотидов (делеция), замену одного нуклеотида на другой, поворот участка гена на 180° (инверсия), удвоение участка гена (дупликация). Это приводит к возникновению различных типов мутаций: миссенс, нонсенс, сдвиг рамки считывания, нарушение сплайсинга, увеличение (экспансия) нуклеотидных повторов и др.

Известно, что один и тот же ген может мутировать в несколько аллельных состояний, образуя серию множественных аллелей. По этому типу наследуются такие признаки, как группы крови системы АВО у человека, окраска шерсти у кроликов, наличие светлых пятен на листьях у клевера и др. Поскольку у диплоидных организмов в одной хромосоме не более двух аллелей одного гена, то наследование будет происходить в соответствии с законами Г. Менделя.

Хромосомные перестройки (абберации) — это мутации, связанные с изменением структуры хромосом. Они могут происходить внутри одной хромосомы и между разными хромосомами.

Среди внутрихромосомных перестроек выделяют:

- 1) дупликации — один из участков хромосомы представлен более одного раза;
- 2) делеции (нехватки) — потеря концевой участка хромосомы;
- 3) инверсии — поворот участка хромосомы на 180° .

Различают инверсии перичентрические (инвентированный участок включает центромеру) и парацентрические (инвентированный участок не содержит центромеру).

Межхромосомные перестройки — транслокации — характеризуются перемещением участка одной хромосомы на другую (негомологичную) хромосому. Различают реципрокные и нерципрокные транслокации (транспозиции). В первом случае происходит взаимный обмен участками негомологичных хромосом, во втором — участок хромосомы изменяет свое положение или включается в другую хромосому без взаимного обмена.

Робертсоновские транслокации образуются при слиянии двух центромер аacroцентрических хромосом. В результате возникает одна мета- или субметацентрическая хромосома и число хромосом в клетке уменьшается на одну.

Геномные мутации - полиплоидия и гетероплоидия — обусловлены изменением числа хромосом в кариотипе.

Полиплоидия — это кратное гаплоидному увеличение числа хромосом (n — гаплоидное число, $2n$ — диплоид, $3n$ — триплоид, $4n$ — тетраплоид и т.д.).

Вопросы для самоконтроля:

1. Мутационная изменчивость. Принципы классификации мутаций.
2. Генеративные и соматические, доминантные и рецессивные, прямые и обратные мутации.
3. Классификация мутаций по характеру изменения генотипа: генные, хромосомные, геномные, цитоплазматические.
4. Генетические коллекции мутантных форм и их использование в изучении частной генетики растений, животных и микроорганизмов.
5. Хромосомные абберации. Внутрихромосомные перестройки (делеции, дупликации, инверсии), межхромосомные перестройки (транслокации).
6. Цитологические методы обнаружения хромосомных перестроек.
7. Геномные мутации. Полиплоидия. Фенотипические эффекты.

8. Искусственное получение полиплоидов. Автополиплоидия.
9. Расщепление по генотипу и фенотипу при скрещивании автополиплоидов.
10. Аллоплоидия, ресинтез новых видов.
11. Анеуплоидия (гетероплоидия): нулисомии, моносомии, трисомии, полисомии.
12. Спонтанный мутационный процесс и его причины.

Литература: [1, 2, 3, 7, 8]

Практическое занятие № 14

Тема: Влияние ионизирующих излучений, ультрафиолетового излучения, химических агентов, температуры и других факторов на мутационный процесс

Цель занятия: Рассмотреть и проанализировать методику искусственного мутагенеза рыб.

Задание: Изучить влияние различных факторов на мутационный процесс.

Материал и оборудование: дидактический материал: схемы воздействия мутагенных факторов.

Теоретическая часть

Селекция рыб, основанная только на традиционных методах, каковыми являются скрещивание и отбор, является весьма длительным и трудоемким процессом. Это связано с тем, что наследуемость признаков продуктивности у карпа и других рыб, объектов товарного выращивания, невелика, а смена поколений происходит медленно. Таким образом, одной из важнейших задач сейчас является разработка методов, позволяющих ускорить селекцию рыб, сделать ее более эффективной. В связи с этим в селекционных программах применяется метод искусственного мутагенеза.

Искусственный мутагенез – это способ повышения генетической изменчивости за счет возникновения мутаций при обработке мутагенами.

Как известно, частота естественных мутаций невелика и составляет примерно 10^{-5} (в расчете на 1 ген за одно поколение). Индуцированный мутагенез позволяет значительно повысить частоту мутаций. Таким образом, с помощью данного метода удастся обеспечить одно из наиболее важных условий успешной селекции - повышение наследственной изменчивости селекционируемого материала и увеличение генетического разнообразия в популяции.

Однако использование метода индуцированного мутагенеза в животноводстве из-за низкой плодовитости большинства сельскохозяйственных животных и их высокой индивидуальной ценности сопряжено с очень большими трудностями. Рыбы же, напротив, отличаются очень высокой плодовитостью, что делает их перспективным объектом мутационной селекции. Кроме того, внешнее оплодотворение значительно облегчает проведение мутагенных воздействий.

В зависимости от природы мутагена различают радиационный и химический мутагенез.

В качестве мутагенов в селекции рыб целесообразно применять алкилирующие соединения и ультрафиолетовое излучение, поскольку они индуцируют в основном генные мутации. Использование ионизирующих излучений приводит к образованию хромосомных перестроек, обуславливающих значительное (до 100%) снижение жизнеспособности и появление большого числа уродств и аномалий. Поэтому оно не нашло применения в селекции рыб.

Идея использовать индуцированный мутагенез для ускорения селекции рыб принадлежит В.С. Кирпичникову (1969). Р.М. Цой с сотрудниками провели обширные исследования по химическому мутагенезу у карпа (1971).

В работах с рыбами в качестве мутагенов были использованы различные алкилирующие соединения с высокой биологической активностью (супермутагены); этиленимин (ЭИ), нитрозоэтилмочевина (НЭМ), диметилсульфат (ДМС) и др. Эти соединения, избирательно воздействуя на ДНК хромосом, повреждают ее, что может привести к возникновению мутаций.

В опытах Р.М. Цоя и сотрудников максимальное увеличение генетической изменчивости наблюдалось при использовании химических мутагенов в концентрациях близких к полулетальным, т.е. при которых происходит гибель около 50% рыб. Сравнительная оценка ряда химических мутагенов показала, что в селекции рыб наиболее перспективно применение нитрозоэтилмочевины и этиленимина.

Для получения индуцированных мутаций обычно обрабатывают половые клетки (икру, сперму) или ранние зародыши рыб. Генетический эффект тем выше, чем доступнее ядро клетки действию мутагена. С этой точки зрения более эффективна обработка мутагеном зрелых спермиев.

При обработке спермиев снижается также вероятность накопления мутагена в цитоплазме половой клетки и его последующего влияния на развивающийся зародыш. Установлена определенная специфичность мутагенов по характеру вызываемых ими мутаций. Так, например, при обработке спермы карпа НЭМ чаще возникают точковые (генные) мутации, а при обработке спермы ДМС – хромосомные перестройки. У разных видов рыб чувствительность к одному и тому же мутагену может быть различной.

Многие мутагены активны в широком диапазоне концентраций, но наиболее эффективными являются концентрации мутагена, близкие к полулетальным.

Сравнительно недавно в России были начаты исследования по радиационному мутагенезу рыб с использованием в качестве мутагена ультрафиолета, то есть физический мутагенез. Применение индуцированного мутагенеза особенно целесообразно при сильном истощении генетической изменчивости в селекционируемом стаде (что может быть результатом предшествующей интенсивной селекции), когда обычные методы селекции становятся неэффективными

Об эффективности коротковолнового ультрафиолета в качестве мутагенного агента, способного повысить изменчивость признаков продуктивности у рыб, практически ничего не известно.

Использование УФ представляет значительный интерес, поскольку спектр повреждений ДНК, возникающих при воздействии УФ, существенно отличается от такового, индуцируемого алкилирующими агентами. Кроме того, в отличие от химических мутагенов, ультрафиолет легко доступен и прост в обращении.

Впервые в селекции рыб (на примере карпа) показано, что УФ-облучение спермиев приводит к увеличению в потомстве генотипической изменчивости количественных признаков, в том числе связанных с продуктивностью. Этот результат указывает на принципиальную возможность использования индуцированного УФ-мутагенеза в селекции рыб, направленной на повышение их продуктивности.

Впервые обнаружено, что снижение температуры инкубации оплодотворенных яйцеклеток приводит к увеличению объема фотореактивации УФ-повреждений хромосом спермиев; в оплодотворенных яйцеклетках рыб имеется кофеин-зависимая система репарации, которая функционирует или до, или во время репликации ДНК.

У карпа обнаружен стимулирующий эффект при УФ-облучении спермиев рыб в малых дозах. Впервые описаны рыбоводно-биологические свойства УФ-мутагенизированного потомства карпа первого и второго поколений. Материалом для опытов служили: - половые продукты (икра и сперма), полученные от производителей карпа среднерусской породной группы В некоторых опытах использовали половые продукты амурского сазана и парского карпа.

В качестве источника УФ-излучения использовали ртутные бактерицидные лампы. В последствии при инкубации использовали эффект фотореактивации: рассеянный дневной свет, уменьшающее повреждающее действие УФ. Фотореактивация относится к одной из форм репарации живых организмов от повреждений их генетического аппарата.

Важно, что при облучении спермы в малых дозах (0.3-0.8 Дж/м²) выявлен стимулирующий эффект облучения. Стимулирующий эффект выражался в увеличении по сравнению с контролем выживаемости эмбрионов и более раннем и дружном вылуплении личинок. Наиболее четко стимулирующий эффект проявлялся при использовании икры невысокого рыбоводного качества. Когда же выживаемость эмбрионов в контроле была достаточно высока, эффект стимуляции был выражен слабее или вообще не проявлялся. Последнее обстоятельство ограничивает использование данного эффекта в практике рыбоводства.

УФ-облучение спермы приводит к увеличению изменчивости количественных признаков у личинок и сеголетков карпа в первом и втором поколениях. Сохранение повышенной изменчивости у мутагенизированных рыб второго поколения указывает на ее наследственный характер. Это открывает

возможность использования индуцированного мутагенеза в селекции карпа и других рыб.

Вопросы для самоконтроля:

1. Мутагенные факторы.
2. Основные характеристики радиационного и химического мутагенеза.
3. Методы количественного учета мутаций на разных объектах.
4. Специфичность действия мутагенов и проблема направленного мутагенеза.
5. Факторы внешней среды, вызывающей мутации.

Литература: [1, 2, 3,5]

Практическое занятие № 15

Тема: Значение исходного материала и использование мировых генетических ресурсов. Генетические коллекции

Цель занятия: Изучить значение генетического материала для селекции рыб.

Задание: Проанализировать цель создания генетических коллекций.

Материал и оборудование: Иллюстрации важнейших коллекционных пород рыб.

Теоретическая часть

Селекция представляет собой процесс разведения рыбы в искусственных условиях, затрагивающий только те особи, которые обладают желаемыми фенотипическими признаками, такими как устойчивость к заболеваниям и быстрые темпы роста. Для получения такой рыбы необходима хорошо продуманная программа селекции и племенной работы, последовательно реализуемая на протяжении многих поколений рыб. Успех программ селекции в рыбоводстве зависит, главным образом, от наличия высококачественных производителей (маточного стада), необходимых для производства качественного посадочного материала и молоди, используемых в аквакультуре или для выпуска в естественные водоёмы (например, для пополнения запасов).

Формирование и содержание генетически улучшенного ремонтно-маточного стада в контролируемых условиях, не полагаясь на естественные популяции неизвестной и непредсказуемой производительности, обеспечивает производство качественного потомства в виде гамет, личинок и молоди хорошего качества. Содержание маточного стада является первым необходимым этапом в том случае, если в планы рыбоводного хозяйства входит подращивание личинок; каждое хозяйство должно сформировать собственное маточное стадо путём отбора и разведения самок и самцов высокого качества с известным генетическим фоном

Живые генетические (или зоологические) коллекции - сформированные совокупности производителей и ремонтного поголовья осетровых всех видов, находящиеся в государственных хозяйствах, оснащенных необходимым оборудованием для обеспечения требуемых показателей прижизненного содержания рыб, в целях сохранения биологического разнообразия и генофонда этих видов (промысловых, редких и исчезающих) и использования их в случае необходимости для искусственного воспроизводства и селекции.

На данный момент существует четыре генетических коллекции рыб:

1. Генетическая коллекции осетровых Азово-Черноморского бассейна, созданная с целью сохранения генофонда этих ценных видов рыб (разработка Южного филиала ФСГЦР). В настоящее время в этой генетической коллекции содержатся 8 видов разновозрастных особей осетровых рыб общей численностью свыше 7000 особей, общей массой около 20 т. Этот коллекционный материал гарантирует не только сохранение осетровых на видовом уровне, но и максимально воспроизводит сложную внутривидовую разнокачественность. В коллекционном маточном стаде имеются зрелые рыбы русского осетра, севрюги, шипа, стерляди.

2. Коллекция собственных и импортированных пород форели в племзаводе "Адлер", включающая форель "адлер", яртарную, форель "дональдсона", камлоопс, стальноголового лосося, а также черноморского лосося (кумжу).

3. Коллекция пород рыб в Ропше, включающая форель рофор, росталь, стальноголового лосося, карпа ропшинского и пелядь ропшинскую.

4. Коллекция ценных промысловых видов рыб в Ропше, состоящая из атлантического лосося, каспийского лосося (кумжи), двух форм арктического гольца - ладожской и онежской палии и онежского лосося.

Сейчас создается коллекция карпа в Центральном регионе России.

С 2001 г. Московским филиалом ведутся исследования генома рыб (основных объектов аквакультуры России) с использованием молекулярно-генетического анализа ДНК.

Вопросы для самоконтроля:

1. Закон гомологических рядов мутационной изменчивости Вавилова. Создание первых генетических коллекций.
2. Значение исходного материала для селекции рыб.
3. Основные генетические коллекции рыб.
4. Цель создания генетических коллекций

Литература: [1, 2, 3,7]

Практическое занятие № 16

Тема: Типы скрещиваний (инбридинг и аутбридинг). Инбредная депрессия и гетерозис. Коэффициент наследуемости

Цель занятия: Рассмотреть основные типы скрещивания и их задачи в селекции. Изучить коэффициент наследуемости как популяционно-генетический показатель.

Задание: Проанализировать генетические причины инбредной депрессии и гетерозиса. Проанализировать коэффициент наследуемости важнейших селекционных признаков рыб.

Материал и оборудование: Схемы скрещиваний в селекции рыб. Схемы долевого участия наследственности и среды при анализе признаков.

Теоретическая часть

Коэффициент наследуемости - важнейший популяционно-генетический показатель, так как от него зависит успех селекционной работы. Если наследуемость признака низкая, то косвенные методы оценки генотипа оказываются малоэффективными. Для признаков с высокой наследуемостью эффективен массовый отбор по фенотипу. При пользовании коэффициентами наследуемости следует помнить, что они характеризуют лишь те стада, по которым проведено их вычисление. Начиная селекцию по тому или иному признаку в конкретном стаде, необходимо прежде всего установить коэффициент наследуемости.

Величина коэффициента наследственности может принимать значения от 0 до +1. Коэффициент наследственности не может быть больше единицы и меньше нуля.

Величина коэффициента наследственности равного 1, означает, что все наблюдаемое разнообразие особей обусловлено различием их генотипов. Значение коэффициента наследственности равное 0 свидетельствует о наличии фенотипического разнообразия при полном сходстве генотипов различных особей, то есть говорит о модификационной изменчивости признака.

Промежуточные значения коэффициента наследственности говорят о наличии в популяциях как генетической, так и фенотипической изменчивости.

Чем ближе к единице величина коэффициента наследственности, тем больше доля изменчивости признака обусловлена генетическими факторами и тем меньше доля изменчивости, вызываемая факторами среды.

В практике селекции коэффициент изменчивости используют для прогнозирования эффективности отбора: чем он выше в изучаемой группе особей, тем больше вероятность того, что отбор приведет у потомков к сдвигу признака в желаемую сторону.

Чистопородное разведение – воспроизводство породы в чистоте.

По степени родства производителей чистопородное разведение подразделяют на родственное (инбридинг) и неродственное (аутбридинг).

Инбридинг (англ. разведение в себе). Под инбридингом понимают получение потомства от производителей, состоящих в близкой степени родства. Степень родства определяется числом поколений от общего предка.

Скрещивание особей, имеющих общего родственника в первом поколении (спаривание типа: брат - сестра), отец-дочь, называют тесным инбридингом или близкородственным разведением. Сибсы - (англ. sibs), потомки одних родителей, родные братья и сестры. Термин используется в генетике человека и животных,

Родственное разведение необходимо для сохранения в селекционируемом стаде ценных генов, полученных от выдающегося родоначальника (семейная селекция). В остальных случаях говорят об умеренном инбридинге.

Умеренный инбридинг ускоряет процесс стабилизации породы. Инбридинг является обязательным приемом при создании генетически однородных групп, предназначенных для промышленной гибридизации.

Для количественного учета степени инбридинга в родословной животного английский генетик Сьюэлл Райт ввел понятие - коэффициент инбридинга (работал на морских свинках), под которым понимают вероятность уменьшения числа гетерозиготных локусов по сравнению с исходным состоянием.

Коэффициент инбридинга позволяет оценить степень гомозиготности той или иной особи.

В рыбоводстве коэффициент инбридинга определяется числом производителей, используемых для размножения.

В этом случае коэффициент инбридинга за поколение F_x рассчитывается по формуле:

$$F_x = 1/2N,$$

где N - общее число производителей.

Например, при скрещивании сестер и братьев или родителей с детьми 99%-ный уровень гомозиготности будет достигнут между 20-м и 25-м поколением. Приближение к 100% гомозиготности достигается в 30-40 поколениях. Такие родственные спаривания используются при создании чистых линий лабораторных животных, например, мышей - гнотобиология для микробиологических исследований.

Генетические следствия инбридинга:

При постоянном инбридинге у потомков происходит постепенная гомозиготизация по большинству генов, по которым исходная популяция была гетерозиготна.

Расщепление исходной популяции на ряд генотипически различных линий. Так, при гетерозиготности популяции по одному гену Aa , возможно возникновение двух разных гомозиготных линий - AA и aa . Если популяция была гетерозиготна по двум генам $AaBb$, то могут возникнуть четыре линии: $AABB$, $AAbb$, $aaBB$, $aaab$. Но инбредные линии не могут стать полностью гомозиготными из-за спонтанного мутагенеза. По этой причине понятие «чистая линия» часто применяемое к линиям, полученным в результате тесного инбридинга не совсем точно: линии могут только приближаться к чистоте.

Родственное разведение ведет, как правило, к угнетению ряда признаков - инбредной депрессии - это снижение жизнеспособности и приспособленности

потомства, получаемого при близкородственном скрещивании. Основная причина инбредной депрессии - переход в гомозиготное состояние и, как следствие,- фенотипическое проявление вредных рецессивных генов.

При инбридинге резко снижается выживаемость и плодовитость потомков, а в некоторых случаях близкородственное скрещивание ведет к полной утрате селекционного материала.

Генетический аппарат любого организма содержит некоторое количество вредных рецессивных мутаций в гетерозиготном состоянии. При инбридинге эти мутации переходят в гомозиготное состояние.

Поэтому при создании высокоинбредных линий закладывают обычно множество групп, из которых в последствии сохраняется незначительная часть особей, выдержавших длительный инбридинг.

Инбредная депрессия наиболее сильно выражена в популяциях, ранее не подвергавшихся инбридингу. В первых поколениях близкородственного разведения степень депрессии возрастает, в последующих она может стабилизироваться или даже снизиться за счет накопления в популяции генетических факторов, компенсирующих влияние вредных генов.

Последствия инбридинга на рыбах изучена пока недостаточно. Известно, что у карпов одно поколение тесного инбридинга (скрещивание сибсов) снижает темп роста на 15-20%, значительно снижается выживаемость и возрастает количество уродств.

У форели скрещивание сибсов снизило выживаемость молоди на 30%, а число особей с морфологическими дефектами увеличилось в 2 раза.

Особенно сильно инбридинг отражается на воспроизводительной системе. Так, у высокоинбредных гиногенетических самок карпа наблюдается задержка полового созревания и различные нарушения в строении яичников.

Биологический смысл инбридинга - закрепление желаемой наследственности и повышение гомозиготности.

Аутбридинг (неродственное разведение) Аутбридинг - получение потомства от неродственных производителей. Неродственными считают особей, у которых общие предки отсутствуют не менее чем в пяти поколениях. Аутбридингом называют также систему случайных скрещиваний (панмиксия) при достаточной численности производителей, участвующих в воспроизводстве (20 пар и более).

Аутбридинг сохраняет высокое разнообразие селекционируемой популяции. Обычно его применяют на более поздних стадиях селекционного процесса для обеспечения массовой репродукции племенного материала.

Генетические последствия аутбридинга прямо противоположны результатам инбридинга:

- Он повышает гетерозиготность потомков;
- Объединяет у гибридов аллели, существовавшие у родительских групп;
- Вредные рецессивные гены, которые находились у одного из родителей в гомозиготном состоянии, у гетерозиготных по ним потомкам подавляются доминантными аллелями другого родителя.

Вопросы для самоконтроля:

1. Как определить коэффициент инбридинга?
2. Генетическая сущность инбридинга. Инбредный минимум.
3. Типы проявления инбредной депрессии у разных видов рыб.
4. Влияние инбридинга на генетическую структуру популяции рыб.
5. Явление гетерозиса у рыб, его биологические особенности и генетическая основа.
6. Гипотезы и теории гетерозиса.
7. Перспективы и пути закрепления гетерозиса в ряду поколений.
8. Практическое использование гетерозиса в рыбоводстве.
9. Как математически выражается величина коэффициента наследственности?
10. Какую группу животных характеризует коэффициент наследственности: вид в целом, породу в целом, отдельную популяцию, единичное животное.
11. Как определить коэффициент наследственности, используя коэффициент корреляции?

Литература: [1, 2, 3, 5]

Практическое занятие № 17

Тема: Методы получения мутагенного потомства у рыб

Цель занятия: Проанализировать различные методы получения мутагенного потомства у рыб.

Задание: Рассмотреть основные достижения селекции при получении мутагенного потомства у рыб.

Материал и оборудование: Алгоритм получения мутагенного потомства.

Теоретическая часть

Для получения мутагенного потомства у рыб икру осеменяют спермой, обработанной мутагенами. В опытах Р.М. Цоя и сотрудников максимальное увеличение генетической изменчивости наблюдалось при использовании химических мутагенов в концентрациях близких к полулетальным, т.е. при которых происходит гибель около 50% рыб. Сравнительная оценка ряда химических мутагенов показала, что в селекции рыб наиболее перспективно применение нитрозоэтилмочевины и этиленимина.

Впервые попытка использования индуцированного мутагенеза была сделана при селекции краснодарского карпа. Химический мутагенез был также использован в селекции казахстанского карпа, что позволило значительно увеличить селекционный дифференциал и повысить эффективность отбора.

Использование индуцированного мутагенеза особенно актуально при снижении генетической изменчивости селекционируемого материала, когда применение традиционных методов селекции малоэффективно. В опытах Р.М. Цоя и сотрудников максимальное увеличение генетической изменчивости

наблюдалось при использовании химических мутагенов в концентрациях близких к полулетальным, т.е. при которых происходит гибель около 50% рыб. Сравнительная оценка ряда химических мутагенов показала, что в селекции рыб наиболее перспективно применение нитрозозетилмочевины и этиленимина.

Для получения индуцированных мутаций обычно обрабатывают половые клетки (икру, сперму) или ранние зародыши рыб. Генетический эффект тем выше, чем доступнее ядро клетки действию мутагена. С этой точки зрения более эффективна обработка мутагеном зрелых спермиев.

При обработке спермиев снижается также вероятность накопления мутагена в цитоплазме половой клетки и его последующего влияния на развивающийся зародыш. Установлена определенная специфичность мутагенов по характеру вызываемых ими мутаций. Так, например, при обработке спермы карпа НЭМ чаще возникают точковые (генные) мутации, а при обработке спермы ДМС – хромосомные перестройки. У разных видов рыб чувствительность к одному и тому же мутагену может быть различной.

Многие мутагены активны в широком диапазоне концентраций, но наиболее эффективными являются концентрации мутагена, близкие к полулетальным.

Вопросы для самоконтроля:

1. Методика получения мутагенного потомства у рыб.
2. Спонтанные и индуцированные мутации.
3. Понятие специфичности мутагенов.
4. Какие мутагены наиболее перспективны в селекции рыб?

Литература: [1, 2, 3, 7, 8]

Практическое занятие № 18

Тема: Методы регуляции пола у рыб

Цель занятия: Изучить важнейшие методы регуляции пола у рыб.

Задание: Проанализировать многообразие способов размножения у рыб и значение их в селекционной работе.

Материал и оборудование: Таблицы: Способы размножения у рыб.

Теоретическая часть

Положение рыб в ряду позвоночных, особенности их биологии, обусловленные обитанием в водной среде, многообразие приспособлений к размножению – все это привлекает к данной группе животных внимание широкого круга специалистов, занимающихся исследованиями развития, строения и функционирования репродуктивной системы.

Многообразие в способах размножения (существуют все переходы от икрометания до сложных форм вынашивания и живорождения), в строении

органов репродуктивной системы и особенностях ее регуляции значительно шире у рыб, чем у всех других групп позвоночных животных. Разнообразные условия обитания обусловили появление в эволюции рыб ряда физиологических приспособлений (в том числе, и в гормональной регуляции репродуктивной системы), позволяющих успешно адаптироваться к изменениям среды.

Именно чрезвычайная пластичность такой регуляторной системы дает функциональную основу для закрепления в эволюции у отдельных систематических групп различных форм гермафродитизма (синхронного и онтогенетического), открывает возможность плавных переходов от единовременного икротетания к порционному и обратно, создает условия для регуляции численности потомства и соотношения в нем самцов и самок.

Зачатки гонад у эмбрионов животных содержат два типа тканей— кортекс (внешний слой) и медуллу (внутренний слой).

Вопросы для самоконтроля:

1. Основные способы размножения рыб.
2. Использование наследования признаков сцепленных с полом в практике рыборазведения.
3. Методы регуляции пола у рыб.
4. Значение применения методик регуляции пола в селекции рыб.

Литература: [1, 2, 3, 7]

Практическое занятие № 19

Тема: Перспективы использования достижений генной инженерии и биотехнологии в селекции рыбохозяйственных объектов. _Современные породы прудовых рыб и их особенности. Методы выведения новых пород рыб. Создание трансгенных организмов

Цель занятия: Рассмотреть основные методы биотехнологии и генной инженерии на уровне молекул, хромосом, клеток, эмбрионов. Изучить методы выведения новых пород рыб.

Задание: Изучить методику генной инженерии рыб.

Материал и оборудование: Схемы получения животных с помощью генной инженерии. Схема трансгенеза рыб.

Теоретическая часть

Генетически модифицированный организм (ГМО) – это такие организмы, в генный код которых были «вклеены» чужеродные гены или по другому- это организм, генотип которого был искусственно изменён при помощи методов генной инженерии.

Генетические изменения, как правило, производятся в научных или хозяйственных целях. Основным видом генетической модификации в настоящее время является использование трансгенов для создания трансгенных организмов.

С помощью методов генной инженерии можно повысить устойчивость рыб к неблагоприятным факторам среды и заболеваниям. Например, канадские ученые ввели в геном атлантического лосося ген белка-антифриза камбалы. Это позволило повысить устойчивость лосося к низким температурам.

Не вызывает сомнения и тот факт, что в ближайшем будущем генная инженерия сыграет революционную роль в улучшении рыбоводных и биологических свойств рыб.

Порода – это достаточно многочисленная группа животных одного вида, сложившаяся под влиянием направленной деятельности человека в конкретных условиях и характеризующаяся определенными физиологическими и морфологическими свойствами: типом конституции, экстерьером, продуктивностью, которые стойко передаются по наследству.

Например, В Государственный реестр РФ, опубликованный в 2001 г, внесено 9 пород карпа. Официально породой считается ропшинский карп, карп алтайский зеркальный.

Каждая порода создается для определенной технологии разведения и выращивания, а также для определенной климатической зоны. Например, карп «Алтайский зеркальный» создан для природных и экологических условий

Западной Сибири – короткое лето и суровая продолжительная зима. Данная порода имеет высокую выживаемость при зимовке.

Татайский карп (г. Таты Венгрия), одна из старейших пород Венгрии, история которой известна с 19 века, включен в генетическую коллекцию Венгрии. Имеют низкую жирность филе и отличается повышенной продуктивностью (25 ц/га).

Поэтому каждая порода конкурентна, то есть создается при определенной технологии разведения и выращивания. Поэтому, если высоко отселектированные породы использовать и выращивать при примитивной технологии, то они не дадут желаемого результата.

Методически работа с яйцеклетками рыб является самой несложной и введения ДНК в икринки можно осуществлять микроинъекцией или электропорацией без особого труда. Тем более, что введение линеализированной ДНК просто в цитоплазму оплодотворенных яйцеклеток или бластомеров четырехклеточного зародыша оказывается вполне эффективным. Трансфецированные икринки просто оставляют в воде оптимальной для развития эмбриона температуры и выход трансгенного потомства может достигать 70%. Наличие трансгена у мальков определяют посредством ПЦР.

К 2012 и году в США уже существует ферма по разведению такого лосося, которая имеет поголовье в несколько тысяч особей. Обсуждается возможность получения пород проходных и разводимых (форель, карп), устойчивых к болезням и стрессовым воздействиям при скученном содержании рыб.

В Национальном университете Сингапура в качестве модельного объекта по отработке методов генетической инженерии рыб использовали аквариумную рыбку

данио рерио. В качестве маркерного гена, указывающего на экспрессию вводимой генетической информации, был применен ген зеленого флюоресцирующего белка GFP (green fluorescence protein).

Вопросы для самоконтроля:

1. Трансгенез рыб.
2. Понятие о генетически-модифицированных организмах.
3. Значение трансгенеза в селекции.
4. Понятие о генетическом загрязнении среды.

Литература: [1, 2, 4, 7]

Практическое занятие № 20

Тема: Методы меченья племенных рыб. Анализ биометрических схем пород племенных рыб

Цель занятия: Изучить основные методы меченья рыб.

Задание: Проанализировать достоинства и недостатки различных методов меченья рыб.

Материал и оборудование: Биометрические схемы пород племенных рыб.

Теоретическая часть

Составной частью селекционно-племенной работы с карпом является мечение. Для маркировки групп, различающихся по происхождению, возрасту и полу, применяют серийное (массовое) мечение. Для учета производителей, их паспортизации, при оценке производителей по потомству, для изучения возрастной и сезонной динамики селекционных признаков и т. п. применяют индивидуальное мечение.

В современной практике рыбоводства рыб метят следующими способами: подрезанием плавников, нанесением меток красителями, термальным таврированием. Метят рыб при бонитировке весной или осенью. При серийном мечении наиболее простой способ мечения путем подрезания плавников (грудных, брюшных, хвостового). При этом у групп, различающихся по возрасту, подрезают парные плавники, по полу – хвостовой плавник. Самкам принято подрезать хвостовой плавник, а самца – нижнюю часть хвостового плавника. Плавники подрезают приблизительно на 3/4 их части лучей. Срез должен быть ровным, под прямым углом к плавниковым лучам. После отрастания плавников на месте среза остается рубец, заметный в течение нескольких лет. Подрезанием парных плавников метят обычно группы, различающиеся по происхождению или возрасту.

Целесообразнее подрезать брюшные плавники, поскольку подрезание грудных плавников препятствует нормальному движению рыб, особенно в раннем возрасте. Для

разделения рыб по полу самкам рекомендуется подрезать верхнюю, самцам - нижнюю лопасти хвостового плавника.

Мечение рыб растворами красителей эффективно при работе с рыбами, имеющими крупную чешую. Для мечения применяют стойкие водорастворимые красители, применяемые в текстильной промышленности (чаще всего 3-4% водные растворы активных красителей марки "Х"). Растворы вводят в чешуйчатые кармашки путем инъекции. При инъекции необходимо не допускать попадания раствора в мышцы, поскольку это может привести к воспалению.

Растворы красителей используют как для группового, так и индивидуального мечения рыб. Мечение проводят с помощью шприца, которым вводят рыбам 4% свежеприготовленного раствора красителя, используемого в текстильной промышленности. Рыбам, которые имеют чешую, раствор красителя вводят в чешуйные кармашки, а рыбам, имеющим разбросанную чешую и голым карпам – под кожу. Раствор не должен попадать в мышцы, иначе возникнет воспаление.

Для индивидуального мечения принята десятичная система обозначения меток, которые наносят в области брюшка.

Цвет красителя соответствует определенному разряду цифры: синий – единицы, красный – десятки, оранжевый – сотни, а места введения – значению цифр от 1 до 9. Оранжевый краситель введенный в область спины, используется как возрастная метка. Каждой группе рыб присваивают свой серийный номер (от 0 до 9) соответствующий последней цифре года рождения.

При маркировании карпов по происхождению используют разные красители любого цвета, которые вводят около боковой линии.

используют также термальное таврирование и криотаврирование. В первом случае тавро нагревают, в другом охлаждают до низких температур с помощью азота или твердой углекислоты. При термальном таврировании используют специальные приспособления, которые служат для закрепления матриц на штоке с рукояткой. Матрицы изготовляют из листовой стали и прикрепляют к штоку путем заваривания (сварки).

Ремонтному молодняку наносят лишь год рождения (последняя цифра) на левом боку тела, на уровне анального отверстия. Производителей, которых бонитируют впервые, метят индивидуальным номером на правом боку тела. При заводском способе воспроизводства мечение проводят после нереста или во время взятия половых продуктов. При мечении ремонтного молодняка, производителей и племенного материала следует принимать все меры, чтобы исключить значительного травмирования рыб, что может привести к их выбраковке.

Описанные способы мечения используют, главным образом при работе с карпом.

Мечение других видов рыб требует своих подходов. Например, мягкая чешуя и пигментация кожи у форели требует, чтобы раствор красителя вводили в верхнюю часть собственно кожи, которая лежит под эпидермисом.

Метки применяют в шести позициях, и при этом используют парные грудные и брюшные плавники и две стороны анального плавника. Для мечения форели используют два наиболее стойких и легко растворимых красителя: ярко-красный и активный оранжевый.

Для криоклеймения используют тавро, охлажденное до низких температур в жидком азоте, диоксиде углерода и т.д. Тавро прижимают к чешуйному покрову рыб на 1-3 с, в результате чего кожа меняет пигментацию, хорошо различимую в течение нескольких лет.

Существует метод высокотемпературного клеймения, при котором рыб клеймят тавром, нагретым до высоких температур. Метки при таком способе мечения заметны очень долго, но процедура клеймения плохо переносится рыбами. Этот метод заключается в том, что рыбу клеймят раскалённым докрасна тавром. Тавро представляет собой отрезок стальной проволоки диаметром 4-6 мм с характерным V-образным изгибом на одном конце и рукояткой - на другом. Для распознавания пола рыбы на левом её боку делают отличительный знак самки или самца. Знак имеет вид двух соединённых под углом линий.

Сам процесс клеймления требует значительной затраты времени. Чтобы ускорить этот процесс уменьшить отрицательное влияние таврирование на организм рыбы, было предложено специальное приспособление. Использование такого приспособления сокращает время пребывания рыбы вне воды, уменьшает опасность теплового шока и позволяет получить более чёткое клеймо.

Матрицы такого клейма изготавливают из полосовой стали толщиной 2 мм. Они быстро нагреваются, хорошо держат тепло, не деформируются и оставляют ясный след, не вызывая большого ожога и выпадения смежных с ожогом чешуи. Всё приспособление весит 500-600 г. Матрицы, вставленные в державку, нагревают в пламени паяльной лампы до тёмно-красного цвета. Нагретое клеймо на 1-2 сек. прижимают к телу рыбы выше боковой линии.

При таврировании следует соблюдать несколько правил:

- 1) клеймо ставят производителям вскоре после нереста;
- 2) предварительно рыбу тщательно обтирают от слизи;
- 3) прижигание делают быстро, сильным нажимом, после чего рыбу немедленно выпускают в пруд.

Бонитировка и мечение рыб является обязательным элементом селекционно-племенной работы в рыбоводстве.

Любая метка - часть информационной системы, и суть содержащихся в ней данных - быть максимально достоверными.

Вопросы для самоконтроля:

1. Что называется мечением рыб?
2. Какие два типа мечения рыб вам известны?
3. Для чего используют эти два метода мечения рыб?
4. Назовите 4 метода мечения рыбы.
5. Как технически осуществляют мечение рыбы?
6. Какие способы мечения применяются при серийном мечении карпа и их сущность?
7. Какие способы мечения применяются при индивидуальном мечении карпа и их сущность?

8. Как следует вводить красители к карпам, имеющим плотный чешуйчатый покров, разбросанный чешуйчатый покров и не имеющих чешуйчатого покрова.
9. Как производят мечение ремонтного молодняка и производителей, которых бонитируют впервые?
10. Можно ли применять методы мечения используемых в карповодстве для мечения форели и других видов рыб, если нет, то почему?

Литература: [1, 2, 5, 6, 9]

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ И РЕКОМЕНДУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

Основная литература:

1. Инге-Вечтомов, С.Г. Генетика с основами селекции: учебник / С. Г. Инге-Вечтомов: учебник для студентов Вузов. СПб., 2010. – 718с.
2. Крюков, В.И. Генетика количественных признаков. Генетические основы селекции. / В.И. Крюков Учеб. Пособие для Вузов.Орел: Изд-во Орел ГАУ, 2011. – 134с.

Дополнительная литература:

3. Бакай, А.В. Генетика / А.В. Бакай, И.И. Кочиш, Г.Г. Скрипниченко. М., – 2007. – 448с.
4. Глазер, В.М. Задачи по современной генетике / В.М. Глазер, А.И. Ким, Н.Н. Орлова М.: Книжный дом "Университет", 2005 – 328с.
5. Иванов, В.И. Генетика: учебник / Иванов В.И., Барышникова Н.Б.: учебник для студентов вузов. М., Высшая школа, 2006. – 638
6. Катасонов, В.Я. Селекция рыб с основами генетики / В.Я. Катасов, Б.И. Гомельский. М.: Агропромиздат, 2005. – 208 с.
7. Крюков, В.И. Рыбоводство. Селекция карпа. Учебное пособие для вузов / В.И. Крюков, Ю.А. Музалевская, П.А. Юшков. Орел, Изд-во Орел ГАУ, 2007. – 59с.
8. Привезенцев, Ю. А. Рыбоводство: учебник / Превезенцев Ю.А., Власов В.А: учебник для студентов Вузов. М., 2004. – 455 с.
9. Симаков, Ю.Г. Генетика рыб / Ю.Г. Симаков. М: МГТА, 2000. – 342с.

Галина Викторовна Козлова

Генетика и селекция рыб

Методические указания к практическим занятиям
для студентов направления подготовки
35.03.08 Водные биоресурсы и аквакультура
очной и заочной формы обучения

Тираж _____ экз. Подписано к печати _____.
Заказ № _____. Объем 2,33 п.л.

ФГБОУ ВО «Керченский государственный морской технологический
университет»
298309 г. Керчь, ул. Орджоникидзе, 82.