

У К Р А І Н С Ь К А А К А Д Е М І Я А Г Р А Р Н И Х Н А У К  
І Н С Т И Т У Т Р О З В Е Д Е Н Н Я І Г Е Н Е Т И К И Т В А Р И Н

На правах рукопису

А Р Х И П Ч У К В І К Т О Р В О Л О Д И М И Р О В И Ч

С Т Р У К Т У Р Н І І Ф У Н К Ц І О Н А Л Ь Н І З М І Н И Г Е Н О М І В  
У Ф І Л О Г Е Н Е З І Т А О Н Т О Г Е Н Е З І Р И В

03.00.15 - генетика

А В Т О Р Е Ф Е Р А Т

дисертації на здобуття наукового ступеня  
доктора біологічних наук

Київ - 1995



00360400 (D)

Робота виконана в Інституті  
м.Київ.

Офіційні опоненти: доктор медичних наук,  
професор Т.І.Вужиєвська;  
доктор біологічних наук,  
професор В.С.Коновалов;  
доктор біологічних наук  
Н.М.Харитонова.

Провідна установа: кафедра загальної і молекулярної генетики  
Київського національного університету  
імені Т.Г.Шевченка.

Захист відбудеться "27" червня 1995 р. о 10 годині на  
засіданні спеціалізованої вченої ради при Інституті розведення і  
генетики тварин УААН.

Просимо взяти участь в обговоренні дисертації при її захисті  
або вислати Ваш відгук на автореферат в двох екземплярах, заві-  
рених печаткою, за адресою: 256319, Київська обл., Бориспільсь-  
кий р-н, с.Чубинське, вул.Погребняка, 1.

З дисертацією можна ознайомитись у бібліотеці Інституту  
розведення і генетики тварин УААН.

Автореферат розісланий "25" травня 1995 р.

Вчений секретар  
спеціалізованої вченої ради  
кандидат біологічних наук

ЛНБ ім. В. Стефаніка  
АН України

М.Ф.Павліченко

## ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА РОБОТИ

Актуальність проблеми. Цитогенетичні дослідження риб - перспективний та швидко прогресуючий напрямок, який вивчає глибокі біологічні процеси, що відбуваються в одному з найважливіших ланцюгів водних екосистем, з'ясовує їх регуляторні механізми. Дана робота присвячена аналізу еволюційних перебудов каріотипів риб і вивченню функціональних змін геномів в процесі індивідуального розвитку. Головні напрями еволюції хромосомних наборів визначали на основі великого фактичного матеріалу, накопиченого в каріології риб, за допомогою спеціально розроблених підходів. Особливості функціонування геномів в онтогенезі досліджували на прикладі генів рибосомної РНК, активність яких оцінювали на цитологічному рівні, використовуючи ядерцевий критерій.

Еволюційні перетворення спадкового апарату риб аналізували за змінами числа і морфології хромосом. Хромосоми риб - об'єкт, що ретельно вивчається на протязі багатьох років. Про це свідчать майже 1 200 першоджерел, опублікованих з цитогенетики риб і вміщуючих відомості щодо хромосомних наборів близько 2 000 видів; наявність цільних узагальнюючих робіт як вітчизняних (Васильєв, 1985; Кирпичников, 1987), так і іноземних авторів (Ohno, 1970; Hinegardner, Rosen, 1972; Gold, 1979). Однак цілий ряд проблем залишається ще не вирішеним. Зокрема, до кінця не з'ясоване значення та роль різних типів геномних і хромосомних мутацій у філогенезі риб; немаєдиної точки зору на головні шляхи еволюції каріотипів, темпи їх змінювання; багато суперечок викликає питання про вплив хромосомних аберацій на процеси фармоутворення у риб тощо. Для визначення основних закономірностей еволюції каріотипів необхідно узагальнити наявний фактичний матеріал, створивши банк даних з хромосомних комплексів біля двох тисяч видів, провести його детальний аналіз за допомогою спеціально розроблених підходів і критеріїв.

Для вивчення особливостей функціонування геному клітини на різних стадіях індивідуального розвитку використовували кількісні характеристики ядерець (число і розмір). Ядереця являють собою комплекс ампліфікованих генів рибосомної РНК та їх продуктів, зміни їх морфології безпосередньо пов'язані з найважливішими молекулярно-генетичними процесами в клітині і об'єктивно відображають особливості її метаболізму. На відміну від численних робіт з еволюції каріотипів риб досліджень, пов'язаних з вивченням ядерцевих показників, надто мало; відомості, які приводяться в них уривчасті, що не дозволяє робити яких-небудь істотних узагальнень та висновків. Детальні дослідження, присвячені змінам ядерцевих характеристик в онтогенезі, особливостям зв'язку ядерцевої активності клітин з фізіологічним станом риб, тканинспецифічності, успадкування ядерцевого критерію та ін., у даного класу хребетних взагалі не проводились, внаслідок цього різні аспекти розглядуваної проблеми розроблювались і вирішувались автором вперше.

Використання морфологічних характеристик ядерець як біотесту - це один перспективний напрямок досліджень. Переваги ядерцевого критерію полягають, крім технічної простоти методу, в його високій чутливості та експресивності, що зумовлено оцінкою впливу зовнішніх факторів за функціональними, а не структурними змінам генетичного апарату.

Дисертаційна робота виконувалась як частина комплексних досліджень відділу екологічної фізіології водних тварин Інституту гідробіології НАН України, направлених на вивчення фізіологічних основ культивування гідробіонтів в регульованих системах (держбюджетні теми N 2.33.6.2 і N 0194U019363), аналіз наслідків аварії на ЧАЕС (завдання 5.2.1.4 Національної програми ліквідації наслідків Чорнобильської катастрофи), розробку системи біоіндикації та біо-

тестування природних вод (прикладна тема ДКНТ України N 02.02.01/003-92). Роботи з визначення головних напрямків еволюції каріотипів риб підтримуються Держфондом фундаментальних досліджень (тема N 6.3/39).

Мета роботи. Вивчення закономірностей структурних і функціональних змін геномів риб на протязі їх історичного та індивідуального розвитку.

Основні завдання наукового дослідження були наступні:

- Визначити основні напрямки еволюції каріотипів риб;  
- вивчити роль різних типів хромосомних мутацій в еволюції найважливіших таксонів риб;

- дослідити взаємозв'язок між каріотипною та фенотипною мінливістю, оцінити роль хромосомних і геномних мутацій в процесах формоутворення у риб;

- установити зв'язок змін морфологічних характеристик ядерців з основними показниками метаболізму в клітинах риб;

- визначити особливості функціональної активності ядерців на окремих етапах онтогенезу (ембріогенез, ювенільний період, статевозрілий стан), проаналізувати ядерцеві характеристики в різних органах і тканинах риб;

- з'ясувати залежність маси, тенденції росту у риб різного віку від ядерцевої активності їх клітин;

- дослідити ритмічність ядерцевих характеристик у дорослих форм протягом року, доби, а також в період нересту;

- визначити характер спадкової мінливості ядерцевих показників у риб;

- вивчити механізми регуляції ядерцевої активності в клітинах з різною структурою ядерцевого апарату;

- розробити принципи використання ядерцевих характеристик в

біотестуванні.

Теоретична і практична цінність результатів роботи, їх наукова новизна. Теоретичну цінність результатів дисертації складають: найбільш повний банк даних з каріотипних і геномних характеристик риб, запропоновані автором індекси та критерії еволюційної перебудови каріотипів; висновки, які стосуються головних закономірностей еволюції каріотипів риб, а також особливостей функціонування геному (на прикладі ядерцевого критерію) в онтогенезі риб.

Їх наукова новизна полягає в наступному:

- створений найбільш повний банк даних з хромосомних чисел і формул 1 700 видів риб, розмірів геному приблизно 500 видів;

- для обробки великого об'єму каріологічних даних запропоновані процентний критерій, індекси еволюційної перебудови каріотипів;

- доведено, що зміни числа хромосом і кількості ДНК у костистих риб (Teleostei) не мають однонаправленого - в бік зменшення або збільшення - характеру;

- отримані нові дані, які більш повно розкривають роль в еволюції найважливіших таксонів риб різних типів хромосомних мутацій: робертсонівських транслокацій, перичентричних інверсій, авто- і алополіплоїдії, дуплікацій і делецій, елімінацій хромосом;

- порівняльний аналіз показників каріотипної мінливості, з одного боку, і еволюційного віку радів, а також кількості складаних їх видів, родів, родин - з іншого, виявив вплив генних, хромосомних і геномних мутацій на мікроеволюційні і тільки генних змін - на макроеволюційні процеси;

- конкретно для класу кісткових риб (Osteichthyes) підтверджений взаємозв'язок каріотипних змін і морфологічної різноманітності;

- показано збільшення темпів хромосомної еволюції у молодших щодо палеонтологічного віку рядів костистих риб;

- вперше досліджені закономірності змін морфологічних характеристик ядерць на різних етапах онтогенезу риб;

- виявлена тканинспецифічність ядерцевої активності;

- встановлена ритмічність ядерцевих показників у риб на протязі доби, року, а також нерестового періоду;

- з'ясований характер взаємозв'язку ядерцевих характеристик з масою і розмірами риб різного віку;

- доведено успадковування ядерцевих характеристик;

- вивчені механізми змін числа і розміру ядерць в клітинах риб, що відрізняються будовою ядерцевого апарату;

- обгрунтовано використання ядерцевого критерію як високочутливого біотесту.

Практична цінність виконаних досліджень полягає в наступному. Висновки з еволюції каріотипів риб були включені, як складова частина, до курсу "Генетика гідробіонтів" для студентів біологічного факультету Київського національного університету ім. Т.Г.Шевченко. Використання індексів еволюційної перебудови каріотипів є новим підходом в каріосистематиці риб. Банк даних з хромосомних чисел та формул, зведений в "Атлас хромосом риб", пропонується як довідник для фахівців і студентів вузів біологічного та рибоводного профілю.

Тісний взаємозв'язок числа, розміру ядерць, процента їх гетероморфних пар з основними показниками метаболічних процесів в клітині дозволяє рекомендувати кількісні характеристики ядерць як цитологічний критерій біосинтетичної активності клітини. Оцінка фізіологічного стану організму за допомогою ядерцевого критерію дозволяє виявляти оптимально підготовлених до нересту самок без ушкодження їх репродуктивних і життєвих функцій, одержувати якісні

потомство у максимальній кількості (новизна підтверджена авторським свідоцтвом). Ядерцеві характеристики, яким властива висока ступінь успадковування, можуть застосовуватись як цінна селекційна ознака в рибицтві. Ядерцевий критерій є високочутливим біотестом для визначення порогових величин антропогенних факторів, впливаючих на клітини тварин і рослин. Наприклад, він фіксує дію на геном радіації в малих дозах, які не реструються іншими цитогенетичними методами. Даний спосіб та його модифікації захищені двома патентами. Застосування ядерцевих показників не обмежується тільки іхтіологічними та гідробіологічними дослідженнями, вони також з успіхом можуть використовуватись у радіобіології, токсикології, фармакології тощо.

Апробація результатів роботи. Результати дисертаційної роботи доповідались на III і IV Міжнародних конференціях з цитогенетики (Пловдив, Болгарія, 1984; Враца, Болгарія, 1989); V з'їзді Всесоюзного товариства генетиків та селекціонерів (Москва, 1987); V Всесоюзній конференції з раннього онтогенезу риб (Астрахань, 1991); Міжнародній конференції, присвяченій методам дослідження і використання гідроекосистем (Рига, 1991); VI з'їзді Українського товариства генетиків та селекціонерів (Полтава, 1992).

Всі теоретичні положення роботи, її практичні результати опубліковані в ведучих журналах загальнобіологічного та генетичного профілю. Всього за темою дисертації опубліковано 43 роботи, в тому числі 2 депоновані монографії, 33 статті, 5 тезисів, одержані авторське свідоцтво і два патенти.

Структура та обсяг дисертації. Робота складається із вступу, огляду літератури, методики досліджень, 11 глав з викладенням результатів досліджень та їх обговоренням, закінчення і висновків, 28 таблиць, 37 рисунків і списку літератури, що включає 322 пер-

шодержела, із них 171 - іноземних авторів. Робота викладена на 276 сторінках машинопису.

Конкретний особистий внесок автора в одержання наукових результатів. На протязі 1977-1994 рр. самостійно створив банк даних з хромосомних характеристик і 700 і розміру генома 500 видів риб, при цьому були проаналізовані відомості з 1 100 періоджерел. Автор розробив спеціальні критерії для аналізу великого об'єму каріологічних даних: процентний критерій та індекси еволюційної перебудови каріотипів риб. Автор отримав результати про відсутність залежності між еволюційним віком рядів риб і характерними для них середнім числом хромосом і кількістю ДНК, виявив взаємозв'язок між хромосомними і геномними змінами в філогенезі кісткових риб, конкретизував провідні механізми хромосомних мутацій, їх вплив на процеси формоутворення у риб, довів зростання темпів каріотипної еволюції зі зменшенням віку рядів, конкретно для риб підтвердив взаємозв'язок каріотипної та фенотипної різноманітності.

Автору належить ідея використання кількісних характеристик ядерць для аналізу функціональних змін геному клітини, зокрема, генів рРНК, в онтогенезі риб. Автор отримав результати щодо закономірностей зміни ядерцевого критерію на різних етапах індивідуального розвитку, особливостей зв'язку ядерцевої активності клітин з масою риб різного віку, тканинспецифічності та ритмічності функціональної активності ядерць, її успадковування, механізмів регуляції числа і розміру ядерць. Автор запропонував та реалізував ідею використання ядерцевих характеристик в біотестуванні, наприклад, розміру поодиноких ядерць і процента парних гетероморфних ядерць в клітинах з одним-двома ядерцями, а також їх числа - в багатоядерцевих клітинах.

Результати роботи одержали визнання за кордоном: автор вибра-

ний почесним членом Спілки наукових співробітників Болгарії (1989), дійсним членом Нью-Йоркської академії наук (1994).

## ЗМІСТ РОБОТИ

### МАТЕРІАЛИ І МЕТОДИ

Експерименти проводили протягом 1980-1993 рр. на базі відповідних структурних підрозділів Інституту ботаніки НАН України, Київського національного університету ім. Т.Г.Шевченко, Інституту гідробіології НАН України (ІГВ), Запорізького нерестово-вирощувального господарства і рибного господарства Пултовської РМС (Вінницька область).

В перших дослідах, які оцінювали активність рибосомних генів за кількістю і розміром ядерця, використовували калусні штами китайського тютюну, *Nicotiana chinensis*, і беладонни, *Atropa belladonna*, а також гібриди соматичних клітин цих двох рослин. Ядерцеві характеристики в онтогенезі риб досліджували у вуалехвоста, *Carassius auratus auratus*, срібного карася, *Carassius auratus gibelio* Bloch., коропа, *Cyprinus carpio* L., білого, *Hypophthalmichthys molitrix* Val., і пістрявого, *Aristichthys nobilis* Rich., товстолобів, білого амура, *Stenopharyngodon idella* Val. В залежності від завдань, що вирішувались, для дослідів використовували тканини і органи риб різних вікових груп, які утримувались в регульованих умовах аквакомплексу.

Закономірності змін ядерцевої активності в ембріогенезі вивчали у коропа, срібного карася, білого і пістрявого товстолобів. Одервання статевих продуктів та інкубацію ікри проводили у відповідності до загальноприйнятої біотехнології розведення коропа і рослинної риби. Умови зовнішнього середовища були оптимальними. Проби зародкового матеріалу у коропа і карася відбирали на стадіях замикання зовткової пробки, хвостового пупка, початку пігментації

очей і рухливості ембріона, перед вишулюванням; у білого і пістрявого товстолобів - на етапі гастрюляції та перед вишулюванням.

Аналіз ядерцевої активності в нерестовий період проводили з двома видами коропових риб: вуалехвостом і срібним карасем, коропом. Для приготування цитологічних препаратів використовували клітини плавцевої кайми, що дозволяло вивчати динаміку нерестового циклу на одній і тій же особині без істотних стресових впливів і пошкодження її репродуктивних функцій.

Дію радіації в малих дозах на генетичний апарат ембріонів коропа і срібного карася вивчали в радіоблоці ІГБ на протязі 1987-1988 рр. Самці та самки цих видів були завезені в аквакомплекс ІГБ до квітня 1986 р і утримувались в умовах, що зводили до мінімуму вплив зовнішнього підвищеного радіаційного фону. Ікру двох видів розміщували в кількох акваріумах з "забрудненим" мулом (привезений з північно-західної частини Київського водосховища) і "чистим" мулом (з пониззя Дніпра). Гама-активність мулів коливалась в різних варіантах від 2 до 13 мкГр/год.

В експериментах по використанню ядерцевого критерію як біотесту вивчали клітини рослин і тварин. Різними для них були попередні етапи виділення і обробки тканин, приготування препаратів, тоді як методи забарвлення цитологічних препаратів та їх мікроскопічний аналіз практично однакові. Так, повітряно-сухі препарати фарбували згідно методики (Dev, Tantravahi, 1982), істотним моментом якої є нетривала за часом (5-6 хв) обробка препаратів 50% розчином  $AgNO_3$  в термостаті при 58-60°C. Після висушування препарати дофарбовували 2% розчином Гімза протягом 1 хв.

Число ядерць підраховували в кожній пробі у 500-700 клітин з використанням окулярів  $\times 16$ , об'єктиву  $\times 100$  мікроскопу "Amplival" (Німеччина) і вимірювали діаметр ядерць окуляр-мікрометром МОВ-1-

x15 у 100 клітин при тому ж збільшенні об'єктиву. Площу ядерець в клітинах рослини міряли за допомогою автоматичної системи мікроскопу "Інтеграл-2МТ". Об'єм і площа поверхні ядерець визначались за стандартними математичними формулами.

Вміст загального білку в тканинах визначали методом нанесення гомогенату на хроматографічну бумагу з послідуєчим забарвленням амідшварцем (Wamhall et al., 1969). Визначення концентрації нуклеїнових кислот в біологічних зразках проводили спектрофотометричними методами Флека, Манро і Спіріна, описаними в кн. "Методи біології розвитку" (1974).

Для аналізу еволюційних змін геномів риб як вихідний матеріал використовували банк даних з каріотипів більш ніж 1 700 видів риб, а також відомості про вміст ДНК в клітинах приблизно 500 видів риб. Каріотипні дані включають не тільки диплоїдні та гаплоїдні числа, але й повні хромосомні формули (в деяких випадках лиш розділення на двоплечі та одноплечі хромосоми). Дослідження диплоїдних чисел і хромосомних формул, що значно відрізняються у окремих таксонів риб, проводили з використанням об'єктивного, інформативного та зіставляемого на різних кількісних рівнях критерію процентного вмісту відмінних за типом хромосом у наборі. Для кожного типу хромосом застосовували відповідну формулу. Наприклад, для метацентриків:

$$PK_m = \frac{\sum M}{\sum 2n} \times 100, \text{ де } PK_m - \text{процентний критерій для метацентричних хромосом,}$$

$\sum M$  - сума всіх метацентричних хромосом вивчаної групи видів,  $\sum 2n$  - сума диплоїдних чисел.

Загальний процентний критерій для одного визначеного таксона складається з суми процентних критеріїв для кожного окремого типу хромосом (метацентричного - М, субметацентричного - СМ, субтелоцентричного - СТ, акро- і телоцентричного - А,Т):  $PK = PK_m + PK_{cm} +$

+ ПКст + ПКА, т. Використання даного критерію допомагає більш чітко установити ті еволюційні перебудови у групі видів (поліплоїдію, робертсонівські транслокації, перичентричні інверсії), які проявляються у відповідних числових та структурних хромосомних відмінностях.

В тих теоретичних дослідженнях, де виникала потреба оперувати якою-небудь мірою еволюційних змін каріотипів, застосовували спеціальні індекси:  $\alpha$ , який характеризує ступінь зміни морфології хромосом, і  $\beta$ , що оцінює еволюційні зміни числа хромосом. Розраховуються ці індекси наступним чином:

$$\alpha = \frac{M + CM + CT}{2n} \times 100; \quad \text{де } 2n = M + CM + CT + A, T;$$

Індекс  $\alpha$  - це виражена у процентах частка двоплечих хромосом в наборі. Для групи видів, об'єднаних в окремий таксон, величина індексу  $\alpha$  визначається за наступною формулою (в цьому випадку індекс позначається як  $\alpha'$ ):

$$\alpha' = \frac{\sum (M + CM + CT)}{\sum 2n} \times 100.$$

Величина індексу  $\beta$  розраховується як:

$$\beta = \frac{2n - N}{N} \times 100,$$

де  $N$  - диплоїдне число хромосом у вихідної, предкової форми. При аналізі каріотипних відмінностей у окремих таксонів, включаючи в себе деяку сукупність видів, величина запропонованого індексу дорівнює різниці між його максимальним і мінімальним значеннями в межах досліджуваної групи і позначається як  $\beta'$ .

Статистичну обробку фактичного матеріалу проводили на персональному комп'ютері "Amstrad" (Корея) з використанням відповідних прикладних програм.

## РЕЗУЛЬТАТИ ДОСЛІДЖЕННЯ

### Глава 1. Особливості каріотипів і відповідні їм еволюційні перебудови у різних таксонів риб

Головні питання, що обговорюються в даному розділі - характеристика каріотипів найважливіших рядів і родин риб та закономірності їх еволюційних перетворень.

У ряду осетроподібних (Acipenseriformes) виділяються дві групи видів. У першій групі ( $2n = 120$ ) ПК складається із 50% двоплечих та 8% одноплечих хромосом, 42% мікрохромосом. У другій групі ( $2n = 240$ ) ці показники відповідно дорівнюють 21, 10 і 69%. Вірогідно, що еволюція осетроподібних прямувала шляхом адополіплоїдних збільшень геному, проте розбіжності хромосомних формул на різних рівнях плідності можуть бути зумовлені наслідками хромосомної диференціації після автополіплоїдії.

У ряду оселедцеподібних (Clupeiformes) можна підкреслити кілька тенденцій в еволюції каріотипів: 1) подвоєння хромосомного набору у родин лососевих (Salmonidae) і харіусів (Thymallidae); 2) вторинна диплоїдизація каріотипів, в основному за рахунок Робертсонівських транслокацій, у лососевих риб; 3) різноманітні і складні хромосомні перебудови у інших родин ряду на диплоїдному рівні.

У всіх вивчених видів ряду міктофоподібних (Mystophiformes) 48 хромосом у наборі, 94% яких телоцентричні. У ряду жукоподібних (Esociformes) види роду *Esox* мають каріотипи з 50 акроцентричними хромосомами, а види роду *Umbra* - по 22 хромосоми з медіально розміщеною центромерою. Можливо, що хромосомні набори роду *Umbra* виникли при Робертсонівському злитті одноплечих хромосом предкового виду.

У більшості видів (76%) родини корошових (Cyprinidae) ряду корошоподібних (Cypriniformes) 50- і 48-хромосомні набори. Каріо-

типи інших видів містять від 44 до 78 хромосом. Десята частина видів корошових риб - тетраплоїди з 100-хромосомними наборами. У виду *Diptychus dipogon* знайдено найбільше диплоїдне число серед усіх представників риб - 446 хромосом. Процент метацентричних хромосом (32%) в 50-хромосомних каріотипах майже в два рази більше, ніж відповідний показник для 100-хромосомних наборів (19%), тоді як для телоцентричних хромосом ця закономірність протилежна - 19% і 44% відповідно. Очевидно, у родини корошових 100-хромосомні каріотипи утворилися в результаті алополіплоїдних перебудов; геноми видів, що вступали в гібридизацію, відрізнялися внаслідок Робертсонівських транслокацій. Процентні критерії в 100-, 156- і 206-хромосомних наборах практично однакові, що дозволяє розглядати ці каріотипи як результат автополіплоїдії.

У корошових риб - ендеміків Північної Америки майже всі види мають по 50 хромосом в наборі, при цьому 89% хромосом з медіальним розміщенням центромери, а 11% - з субтеломерним. У представників корошових з інших ареалів, що також мали диплоїдне число хромосом 50, мета- і субметацентричних хромосом було 54%, а субтело- і акроцентричних хромосом - 46%, тобто істотні хромосомні перебудови супроводжували процес спеціалізації в родині корошових.

Серед інших таксонів ряду корошовоподібних родини чукучанових (*Catostomidae*) вирізняється наявністю тільки 96-100-хромосомних каріотипів з невеликою кількістю (10%) рівноплечих хромосом. В родині харацинових (*Characidae*) у половини видів знайдені 48-хромосомні набори, однак в цілому спектр диплоїдних чисел досить широкий: від 32 до 64 хромосом; до того ж харацинові виділяються високим вмістом (90%) двоплечих хромосом.

Для решти родин ряду корошовоподібних аналіз процентних критеріїв на ди- і тетраплоїдному рівнях як для окремих видів, що мають

відповідні форми, так і між різними видами чітко вказує на їх автополіплоїдне походження: величини процентних критеріїв залишаються незмінними.

У ряду сомоподібних (Siluriformes) в переважачої сукупності каріотипів з 54-58 хромосомами більше половини (55-58%) хромосом субмета- і метацентрики. Для 92-, 98- і 120-хромосомних наборів характерна висока кількість субметацентричних хромосом: 70-98%. В цілому у видів цього ряду спостерігається значна мінливість хромосомних формул.

У ряду коропозубоподібних (Cyprinodontiformes), незважаючи на перевагу одноплечих елементів (92% А,Т), просліджується характерна закономірність - з редукцією кількості хромосом в наборі пропорційно збільшується частка метацентричних хромосом. Подібна тенденція відзначена і у ряду камбалоподібних (Pleuronectiformes) з однією відмінністю - в їх каріотипах більша кількість хромосом з проміжним розташуванням центромери (СМ і СТ), тобто у камбалових риб, окрім робертсонівських з'єднань акроцентричних хромосом, певну роль відігравали і перичентричні інверсії.

У більшості видів ряду сарганоподібних (Belontiiformes) виявлені каріотипи з 48 хромосомами: четверта частина хромосом мета- і субметацентричні. Можливо, вони виникли в результаті перичентричних інверсій. У представників ряду трісковоподібних (Gadiformes) при зменшенні хромосомних чисел від 48 до 26 спостерігається зростання процентного критерію мета- і субметацентричних хромосом, що вказує на участь робертсонівських транслокацій в перебудовах їх каріотипів.

У видів ряду окунеподібних (Perciformes) при зменшенні диплоїдних чисел в послідовності 46-44-42 однакові процентні критерії:  $\frac{P_{M+SM}}{P_{T+ST}} = 20\%$ .  $\frac{P_{M+SM}}{P_{T+ST}} = 80\%$ . Цей факт можна пояснити елімінацією

хромосом. Перехід від модального для ряду числа хромосом 48 до каріотипу з 46 хромосомами здійснився, очевидно, внаслідок центричних поєднань.

У ряду колючкоподібних (*Gasterosteiformes*) виявили каріотипи з 42-48 хромосомами, значну частку субмета- і метацентриків в наборах - 35%. Представники ряду кефалеподібних (*Mugiliformes*), за виключенням одного виду, зазнали незначних змін за весь період свого розвитку. Для них характерні комплекси з 48 акроцентричними хромосомами.

У ряду злитнозяброподібних (*Synbranchiformes*) знайдено нетиповий для риб каріотип з 24 акроцентричними хромосомами. Види зрослощелепних (*Tetraodontiformes*) демонструють ряд редукованих наборів, що зменшуються аж до 28 хромосом. У декількох вивчених видів ряду причепоподібних (*Echeneiformes*) при незначному зниженні числа хромосом спостерігається переважання двоплечих хромосом: ПКм, см, ст = 65%. Така велика кількість двоплечих хромосом при незначній редукції набору не характерна для каріотипів риб.

Подібні висновки одержані при використанні індексів еволюційної перебудови каріотипів ( $\alpha, \beta$ ). Для 14 рядів костистих риб були побудовані графіки, кожна точка яких вміщувала інформацію про зміни числа хромосом і перебудови їх структури. Графіки дають уявлення про особливості каріотипів таксона, а також головні тенденції їх еволюції (диплоїдні числа хромосом і межі їх варіювання, ступінь перебудови хромосом для всього аналізованого ряду та конкретних значень диплоїдного числа, характер зміни хромосом при переході від одного диплоїдного числа до іншого). Головна закономірність, виявлена у більшості рядів, полягає в тому, що чим значніше число хромосом відрізняється від предкового (в основному - в бік зменшення), тим вища відносна кількість перебудованих хромо-

сом. Ця тенденція підтверджує ведучу роль Робертсонівських транслокацій в змінах каріотипів риб, оскільки для інших типів хромосомних мутацій такі наслідки не характерні.

Порівняльний аналіз таксонів, наведених на графіках, показує, що різноманітність сучасних каріотипів риб може бути пояснена перебудовами предкового, анцестрального набору з 48 акроцентричними хромосомами. Основна частина розглянутих видів зосереджена поблизу від осі ординат і абсцис, тобто їх хромосомні набори істотно не змінились; точки на графіках, що найбільш відхилились, представлені поодинокими видами. Отже, різноманітність хромосомних чисел і формул, що спостерігаються у риб, зумовлена каріотипними змінами незначного числа видів.

Глава 2. Залежність між кількістю ДНК, числом хромосом та еволюційним віком найважливіших таксонів костистих риб

Проведено порівняльний аналіз диплоїдних чисел хромосом у 1348 видів і кількості ДНК у 352 видів із 14 рядів та 2 підрядів костистих риб, з однієї сторони, та їх еволюційним віком - з іншої. У підряді лососевидних найбільший середній показник диплоїдного числа хромосом серед усіх досліджених таксонів (74,7), у ряду вугроподібних ця величина найменша (39,7). Середнє значення диплоїдного числа хромосом для всієї групи костистих риб відповідає гадаюму предковому набору з 48 хромосом.

Про зв'язок між числом хромосом і палеонтологічним віком таксонів риб вирішували на підставі значень коефіцієнту кореляції. Виявлено, що зміни середнього числа хромосом не залежать від змін часового фактору ( $R = -0,09$ ). Таким чином, не підтверджена тенденція зменшення кількості хромосом на протязі еволюції костистих риб. Слабкий ступінь від'ємної кореляції визначений між часом існування таксонів та коефіцієнтом варіації, середнім квадратичним

відхиленням за числом хромосом.

Аналіз кількості ДНК на гаплоїдне ядро у різних таксонів костистих риб також виявляє відмінності цього показника. У підряду лососевидних найбільш високий вміст ДНК - 3,09 пг, а у ряду колючкоподібних - найменший (0,66 пг). У більшості таксонів костистих риб розмір геному знаходиться в межах 0,9 - 1,5 пг. Середня кількість ДНК у всієї групи риб, яка аналізується, становить 1,34 пг, що відповідає гаданому розміру геному предкових форм хребетних.

Порівняння палеонтологічного віку таксонів і характерної для них кількості ДНК в ядрі також не дало якої-небудь залежності:  $R = 0,01$ . В той же час амплітуда мінливості кількості ДНК зменшується в еволюції костистих риб. Про це свідчить додатня кореляція між часом існування таксонів і середнім квадратичним відхиленням, коефіцієнтом варіації цього показника.

Отже, для еволюції спадкового апарату риб не характерний односторонній процес зменшення числа хромосом і кількості ДНК. Еволюційні зміни хромосом і ДНК у костистих риб різнонаправлені, вони відбуваються як в бік зменшення, так і в бік збільшення своїх значень.

Для костистих риб на порівняно великій вибірці (проведено аналіз 190 видів) знайдена залежність між кількістю хромосом і вмістом ДНК в клітині ( $R = 0,53$ ;  $P < 0,01$ ). Якщо співставити середні значення кількості ДНК і числа хромосом для 16 рядів і підрядів, то зв'язок між параметрами, що вивчаються, буде більш значущим ( $R = 0,88$ ;  $P < 0,01$ ). Крім середніх величин взаємозв'язані також і показники мінливості. В наших дослідженнях підтверджена прямо пропорційна залежність між числом хромосомних плечей і кількістю ДНК в клітині: визначений для вибірки з 133 видів коефіцієнт кореляції дорівнює 0,55 ( $P < 0,01$ ). Таким чином, спостерігається

добра спряженість в змінах кількісних характеристик хромосом і ДНК у представників костистих риб.

### Глава 3. Вплив мутацій різного типу на еволюцію спадкового апарату риб

#### 3.1. Роль хромосомних і геномних мутацій в мікро- і макро- еволюції риб

Пропонується новий підхід до вирішення питання про роль хромосомних і геномних мутацій в формуванні кісткових риб. Суть методу заключається в тому, що не аналізуються проміжні етапи, не з'ясовуються, зокрема, швидкість видоутворення і темпи хромосомних змін, а також чи були ці процеси рівномірними, чи характеризувались певними стрибками. Порівнюються тільки результати процесу видоутворення у ряду за кількістю відомих видів, а результати хромосомної еволюції того ж ряду - за значенням індексів  $\alpha$  (ступінь перебудови хромосом),  $\beta$  (ступінь змін числа хромосом) та сумарному показнику  $A = \alpha + \beta$  (ступінь каріотипних змін), які характеризують перебудови каріотипів у сучасних таксонів по відношенню до предкових.

Однією з причин видоутворення є накопичення невеликих генетичних розбіжностей між двома популяціями протягом тривалого часу. В цьому випадку критерієм оцінки числа новоутворених видів може бути фактор часу  $t$  або кількість поколінь. Результати дослідження представлені в таблиці 1.

Величини коефіцієнтів кореляції для сумарних каріотипних змін з ростом категорії таксона зменшуються. Якщо для видів значущими є кореляції з відмінностями в морфології та кількості хромосом, то на рівні родів проявляється лише слабкий ступінь кореляції з хромосомними розбіжностями; у родин вона взагалі відсутня.

Найбільш високі значення коефіцієнтів парної та парціальної

Таблиця 1. Значення коефіцієнтів рангової кореляції між індексами каріотипної мінливості, еволюційним віком і кількістю видів, родів, родин всередині окремих рядів риб

Таксон	Зміни в морфології хромосом (індекс $\alpha$ )	Зміни в кількості хромосом (індекс $\beta$ )	Сумарні каріотипні зміни (індекс A)	Еволюційний вік ряду (t)
Вид	0,40 ** ( 0,51 )	0,34 *** ( 0,73 )	0,39 *** ( 0,70 )	0,62 *** ( 0,79 )
Рід	0,32	0,20	0,30	0,63 ***
Родина	0,22	0,15	0,22	0,67 ***

Примітка. В дужках приводяться значення парціального коефіцієнту кореляції; \* - величина  $P < 0,1$ ; \*\* -  $P < 0,05$ ; \*\*\* -  $P < 0,01$ , в інших випадках -  $P > 0,1$ .

кореляції виявлено при зіставленні кількості видів, родів і родин всередині ряду з еволюційним віком останнього. В даному випадку встановлена залежність залишається значущою для різних таксономічних категорій. Наведенні результати вказують на те, що для мікро-еволюційних процесів у кісткових риб практично рівнозначним виявився вплив каріотипних змін і часового фактору. При макроеволюційних процесах важливу роль відіграє еволюційний вік ряду.

Отримані в наших дослідженнях висновки не безспірні, вони можуть бути корисні в комплексі з іншими - експериментальними і теоретичними - даними щодо ролі хромосомних і геномних мутацій в формуванні риб.

### 3.2. Роль делецій і дуплікацій в еволюції риб

Вплив дуплікацій на геном риб оцінювали у 210 видів за зміна-

ми відношення кількості ДНК в клітині (2С) щодо диплоїдного числа хромосом (2n), тобто за величиною показника С/n. Масу ДНК визначали також на одиницю площі хромосоми (проекції на площину) - показник С/s. Відмічено, що значення С/n і С/s у різних видів істотно змінюються. Навіть у риб з хромосомними характеристиками, близькими до предкових, себто тих, що зберегли вихідне диплоїдне число, вміст ДНК в хромосомі значно коливався. Таким чином, наш аналіз великого об'єму даних підтверджує припущення о важливій ролі дуплікацій і делецій в еволюції спадкового апарату риб (Ohno, 1970).

Найбільша маса хромосом знайдена у примітивних таксонів риб: пластинчатозябрових і багатопероподібних; у представників костистих риб цей показник в багато разів менший. Порівняння числа і морфології хромосом, вмісту ДНК в клітині та "середній" хромосомі у родів *Umbra* і *Esox* ряду щукоподібних показало, що після центричних з'єднань хромосоми видів роду *Umbra* ще й редулікувались. Подібний аналіз для різних за плоїдністю видів коропових риб виявив, що у диплоїдних форм на відміну від тетраплоїдних відбулося подвоєння кількості ДНК в хромосомах.

### 3.3. Еволюційні аспекти зміни деяких кількісних характеристик хромосом і ДНК в клітинах риб

Встановлено, що з ростом вмісту ДНК в клітині збільшується розмір організму для видів роду *Drosophila*, представників молюсків та поліплоїдних рослин. Проведене нами порівняння розмірів тіла у 130 видів костистих риб з визначеним для них вмістом ДНК на клітину продемонструвало відсутність якого-небудь зв'язку.

Зіставлення кількості видів серед класів хребетних тварин з характерним для них розміром геному вказує на наступуючу закономірність: чим більший розмір геному, тим менше видів у класі. Для класу кісткових риб така тенденція, за нашими результатами, не

спостерігається. Між числом видів у ряду і середньою кількістю ДНК у риб того ж ряду зв'язок відсутній ( $R = -0,05$ ). Ці дані одержані при дослідженні 12 рядів риб.

Серед властивостей, що притаманні розміру геному, відмічається його прямо пропорційна кореляція з довгочасністю мітотичного циклу і мейозу, мінімальною тривалістю генеративного циклу. Наша перевірка даного твердження для 45 видів костистих риб не виявила залежності ( $R = 0,18$ ) між величиною геному риб і мінімальним часом тривання їх генеративного циклу.

З'ясовано, що для статевих X (Z)-хромосом риб характерні порівняно сталий розмір (приблизно 5%) по відношенню до розміру всього набору хромосом клітини, а також процеси перебудови за типом центричних з'єднань.

Мехі варіювання кількості ДНК на хромосому у риб досить широкі (від  $3,3 \times 10^8$  до  $1,2 \times 10^{10}$  нуклеотидних пар). Найбільш "важкі" хромосоми характерні для надряду двоякодишаючих риб. Решта таксонів риб розміщується згідно своїм середнім значенням в границях від  $5,4 \times 10^7$  до  $3,3 \times 10^8$  нуклеотидних пар на хромосому, тобто відрізняється не більш ніж на один порядок. Порівняння цих показників з відповідними значеннями у інших груп тварин і рослин з'ясувало, що хромосоми риб за вмістом ДНК є одними з найлегших.

#### Глава 4. Швидкість еволюції каріотипів риб

Оцінку швидкості каріотипних змін проводили за допомогою індексів  $\alpha$  і  $\beta$ , співставлених або з еволюційним віком, або з кількістю поколінь, характерних для окремих рядів. Оперуючи нарізно індексами  $\alpha$  і  $\beta$ , аналізували темпи каріотипних перетворень як за числом, так і за морфологією хромосом.

Отримані результати однозначно вказують на те, що із зменшенням віку і/або кількості поколінь у рядів костистих риб зростає

швидкість змін у морфології та числі хромосом, тобто спостерігається нерівномірність темпів хромосомної еволюції, яка полягає в тому, що у "молодших" в еволюційному відношенні рядів швидкість зміни каріотипів вища, ніж у "старіших" таксонів.

#### Глава 5. Взаємозв'язок між каріотипною і морфологічною мінливістю у риб

Користувались підходом Вільсона і співавторів (Wilson et al., 1975) для дослідження взаємозв'язку між морфологічною і хромосомною різноманітністю у риб. Дотримуючись цього методу, за міру морфологічної диференціації прийнята ступінь таксономічної відмінності. Всього проаналізовано п'ять таксономічних категорій: вид, рід, родина, ряд і підклас. При дослідженні каріотипної мінливості брали до уваги дані про диплоїдні числа хромосом та їх морфологію.

Аналіз 1450 видів риб виявив тільки у 109 (тобто 7,5% видів від їх загального числа) випадки хромосомного поліморфізму: хромосомну мінливість в онтогенезі окремих особин, а також всередині та між популяціями. Для послідуєчих таксономічних категорій за критерій каріотипної мінливості приймали різницю між двома і більше хромосомними наборами. Із 214 досліджених родів 138 (або 64,5%) відповідали запропонованій умові. Серед 89 вивчених родин 77 (чи 86,5%) мали відмінні за своїми характеристиками каріотиби. Із 32 рядів у 31 виявлена каріотипна мінливість. Тільки один ряд багатопероподібних демонструє в усіх шести проаналізованих видів по 36 двоплечих хромосом. Два підкласи кісткових риб: Sarcopterygii та Actinopterygii - мінливі за розглядуваною ознакою.

Зіставлення власних результатів з даними дослідження Вільсона і співавторів показало, що як у риб, так і у земноводних, плазунів і ссавців взаємозв'язок між каріологічними відмінностями та морфологічною різноманітністю має схожий характер.

## Глава 6. Ядерця - об'єктивний критерій активності метаболічних процесів в клітині

Порівняння числа і розміру ядерць в клітинах різних органів коропа і срібного карася з основними показниками білкового, ліпідного та енергетичного обміну в тканинах (концентрація РНК, відношення РНК/ДНК, вміст білка, загальних ліпідів, триацилгліцеринів, вільних жирних кислот, активність НАДФ-залежних дегідрогеназ, вміст макроергічних фосфорних сполук) довело, що зміни морфологічних характеристик ядерць є об'єктивним критерієм метаболічних процесів, які відбуваються в організмі риб.

Для самок коропа і срібного карася показано, що ядерцева активність клітин плавця об'єктивно відображає зміни ядерцевих характеристик в клітинах внутрішніх органів риб (зокрема, яєчника та селезінки). Практичне значення цього висновку полягає в тому, що аналізуючи крихітні частки плавцевої кайми риб можна без пошкоджень організму оцінювати біосинтетичну активність клітин всякого органу за цитологічним критерієм. Наприклад, у коропа виявлена добра кореляція між процентом гетероморфних парних ядерць в плавці та відношенням РНК/ДНК в селезінці.

## Глава 7. Зміни кількісних характеристик ядерць в онтогенезі коропових риб

Якщо перетворення геномів в історичному розвитку риб досліджували за змінами числа і морфології хромосом, кількості ДНК в клітині, то закономірності функціонування геномів в індивідуальному розвитку вивчали на прикладі рибосомних генів, активність яких оцінювали на цитологічному рівні за ядерцевим критерієм.

### 7.1. Морфологія ядерць в ембріональному розвитку.

Зародкові клітини тетраплоїдного коропа відрізняються високим вмістом (75-90%) ядер з парними ядерцями. В ході ембріогенезу

спостерігається послідовне зменшення кількості ядерць (на 0,1-0,2 при середньому їх числі близько 2,0) внаслідок зміни співвідношення між клітинами з одним і двома ядрцями. Зменшується і розмір ядерць, що зумовляє загальне зниження ядерцевої активності у зародків від етапу гастрულляції до їх вилуплення.

Порівняльний аналіз ядерцевих характеристик між собою показав високу ступінь їх взаємозв'язку: величини коефіцієнтів кореляції варіювали на протязі всього ембріогенезу від 0,50 до 0,87 ( $P < 0,01$ ). Висока спряженість різних параметрів ядерцевої активності вказує на єдину систему управління процесами, що аналізуються. По кожному із досліджуваних показників можна знайти будь-яку ядерцеву характеристику, а також їх загальну функціональну активність. Наприклад, за процентом гетероморфних парних ядерць (ГПЯ), утворених в результаті активації, а не репресії, одного з двох ядерцеутворюючих районів (ЯУР), розраховується об'єм ядерця (ВЯ) і об'єм ядерць на клітину (ВЯ/Кл):  $VЯ = 1,02 + 0,04ГПЯ, мкм^3$ ;  $VЯ/Кл = 1,82 + 0,08ГПЯ, мкм^3$ .

У ембріонів іншого тетраплоїдного виду - срібного карася, в клітинах яких частіше всього зустрічаються одно, два і три ядрця, не відмічено послідовного зниження їх числа. В той же час середній розмір ядерця поступово зменшується від стадії жовткової пробки до вилуплення, що і веде до загального зниження ядерцевої активності. В клітинах карася, що відрізняються за кількістю ядерць, зміни їх розмірів відбуваються взаємозв'язано.

Дослідження ядерцевого критерію в диплоїдних клітинах зародків білого та пістрявого товстолобів виявили схожі тенденції. Ембріональні тканини відрізняються великою кількістю ядерць, особливо на початку ембріогенезу, коли домінують клітини з 3-6 ядрцями. Перед вилупленням середнє число ядерць знижується в ос-

новному за рахунок збільшення процента клітин з 1-3 і відповідно зменшення частки клітин з 4-6 ядерцями. У зародків товстолобів на відміну від тенденції, виявленої у коропа і карася, наприкінці ембріогенезу збільшується розмір ядерця. Показники росту за об'ємом, наприклад, можуть варіювати від 10 до 110% в різних серіях. Якщо ці величини для середнього ядерця не перевищували 50%, то сумарний показник зменшувався, при більш істотному зростанні об'єму ядерця на клітину залишався на тому ж рівні, що і на початку ембріогенезу. Як і для інших видів, показник ГПЯ взаємозв'язаний з числом та розміром ядерця, хоч в клітинах товстолобів може функціонувати більше однієї пари хромосом з ЯУР-нами.

Таблиця 2. Порівняння розмірів ядерця в клітинах білого товстолоба

Варіанти	Клітини з різною кількістю ядерця					
	1	2	3	4	5	6
Об'єм ядерця, мкм <sup>3</sup>	2,88	1,60	1,15	0,88	0,82	0,79
	2,09	1,49	1,26	1,17	1,14	x
RVк-п, %	-27,4	-6,9	9,6	33,0	39,0	x
RVn-n', %	80,0	39,1	30,6	7,3	3,8	x
	40,3	20,2	7,7	2,6	x	

Примітка: Над рискою - цифри, що відносяться до початку ембріогенезу, під рискою - до його закінчення; RVк-п - різниця розмірів ядерця наприкінці і на початку ембріогенезу; RVn-n' - різниця об'ємів в клітинах з одним і двома, двома і трьома і т.д. ядерцями; x - недостатньо даних для статистичної обробки.

Аналіз розмірів ядерця у клітин з різною їх кількістю (див. табл.2) дозволив зробити декілька висновків. По-перше, загальне збільшення середнього розміру ядерця по-різному реалізується в клітинах з малою і великою їх кількістю: для клітин з одним і двома ядерцями характерне навіть незначне зменшення об'єму, тоді як

для клітин з 4 і 5 ядерцями тенденція росту найбільш показова. По-друге, чим менша кількість ядерць в клітині, тим більше відбувається асоціацій ЯУР-нів. Цей висновок впливає із зростання значень  $R_{Vn-p'}$ , оскільки при репресії ЯУР-нів середній розмір ядерця залишається незмінним, при об'єднанні ЯУР-нів він збільшується. При переході від двох- до одноядерцевих клітин найбільш часто мають місце злиття ЯУР-нів. У багатоядерцевих клітин асоціації ЯУР-нів відбуваються рідко: розміри ядерць практично не відрізняються. Частота поєднань ЯУР-нів значно вища на початку ембріогенезу, ніж в кінці.

У зародків коропових риб два ЯУР-ни взаємодіють один з одним при формуванні поодинокого ядерця за типом "домінування-рецесивність" (білий і пістрявий товстолоби) або зі збільшенням генної активності (короп, срібний карась).

У ембріонів коропових риб з уродженими морфологічними порушеннями знижена функціональна активність ядерць. У коропа виявлена закономірність здійснюється головним чином внаслідок зменшення розміру ядерць при їх незмінному числі. У білого і пістрявого товстолобів, навпаки, знижується середнє число ядерць на клітину, при цьому не спостерігається достовірної різниці в їх розмірах.

#### 7.2. Ядерцева активність у різноякісних особин білого амура

в ювенільний період і при досягненні статевої зрілості

Була перевірена гіпотеза щодо залежності розмірів різноякісних особин риб від рівня функціональної активності їх геномів. У різноякісних однолітніх білих амурів виявлена прямо пропорційна залежність між масою риб і числом ядерць в клітинах: коефіцієнт рангової кореляції дорівнює 0,65 ( $P < 0,01$ ). В цілому риби з більшою масою мають і більш високе число ядерць в ядрі. Така залежність закономірна, оскільки ядерця є об'єктивним показником ак-

тивності білкового синтезу в клітині. Протягом індивідуального розвитку залежність маси і розміру риб від ядерцевого критерію зменшується. В 16 місяців відбувається вирівнювання і розмірів особи одного потомства, і показників їх ядерцевої активності, що призводить до ослаблення зв'язку між масою риб і числом ядерць в клітині:  $R = 0,32$ ;  $P < 0,1$ .

Залежність між ядерцевою активністю клітин і масою риб зникає в період досягнення статевої зрілості: кореляція між цими показниками відсутня у віці двох ( $R = -0,05$ ) та двох з половиною років ( $R = 0,02$ ). У білого амура в трирічному віці дана залежність носить слабovid'ємний характер для всіх досліджених особин ( $R = -0,23$ ).

### 7.3. Зв'язок функціональної активності ядерць з масою тіла у статевозрілих риб

У особин, що досягли статевої зрілості, зміни в розмірі ядерць - основному показнику їх функціональної активності у коропа - проявляють головним чином від'ємний зв'язок з масою тіла. Пояснюється цей факт низькою ядерцевою активністю в нерестовий період, коли вага самок максимальна. У різних риб величини коефіцієнтів кореляції різняться від  $+0,04$  до  $-0,69$ . Такий розкид в значеннях визначається не величиною ядерцевого критерію, яка мало змінюється у різних особин, а масою риб і відповідно їх віком.

У статевозрілих особин білого амура вказана залежність не така однозначна: коефіцієнт кореляції між числом ядерць на клітину і масою тіла коливається від  $+0,53$  до  $-0,81$ . Встановлено, що вага риб, їх вік не визначають той чи інший ступінь взаємозв'язку порівнюваних параметрів; рівень ядерцевої активності - показник, який значно варіює у білого амура - безпосередньо впливає на величину коефіцієнту кореляції. Чим менше середнє число ядерць на клітину у плідників, тим вища залежність маси тіла від активності

рибосомних генів.

#### 7.4. Тканиноспецифічність ядерцевих характеристик

Тканини ембріонів і дорослих особин істотно відрізняються одні від інших по ядерцевим характеристикам. У трьохмісячних мальків коропа ці відмінні відносяться в основному до процента клітин з різною кількістю ядерць, у самок білого товстолоба - як до цього показника, так і до розміру ядерць на клітину. В свою чергу, зародкові тканини проявляють різну ядерцеву активність на початку (гаструляція) і наприкінці (перед вилупленням) ембріогенезу. Величина ГПЯ відрізняється в різних тканинах організму. Її розподіл відповідає рівню ядерцевої активності клітин тої чи іншої тканини.

Молекулярно-генетична основа процесу диференціювання полягає в вибірній активації лише частини із всього набору генів клітини. Гени рибосомної РНК, внаслідок їх особливого значення, функціонують в клітинах різних тканин, однак їх активність диференційована, що і підтверджують дослідження ядерцевого критерію.

#### Глава 8. Ритмічність ядерцевої активності

##### 8.1. Зміни морфології ядерць на протязі року

Основний висновок, що випливає з спостережень протягом року за змінами показників ядерцевої активності, полягає в тому, що ядерцеві характеристики в клітинах коропових риб не є стабільними в часі. Коливання морфологічних параметрів здійснюються головним чином за рахунок збільшення чи зменшення розміру ядерця у коропа, кількості ядерць у білого амура. Ще одна відмінність між двома видами є результатом того, що у коропа на протязі всього періоду спостережень середні величини досліджуваних показників - кількість і діаметр ядерць - дуже близькі у всіх самок; у амура, навпаки, відзначені великі розбіжності в середній кількості ядерць у різних особин.

Найбільш часто в клітинах коропа і білого амура відбувалися щомісячні чередування росту та зниження ядерцевої активності. Нерідкі випадки незначної мінливості ядерцевих параметрів, а також збільшення чи зменшення розмірів ядерць на протязі двох місяців. Однонаправлені зміни ядерцевого критерію протягом більш довгих часових інтервалів відмічаються дуже рідко. Відсоток ГНЯ, тісно пов'язаний з розміром середнього ядерця і розміром ядерць на клітину, також коливається на протязі року відповідно до вищепроведених закономірностей. Установлені відмінності функціональної активності ядерць в клітинах різних тканин риб, а також їх періодичні зміни протягом року відповідають уявленню про диференціальну активність генів у просторі та часі.

#### 8.2. Добова ритмічність і регенераційні процеси

Визначено, що крім місячних ритмів для ядерцевого критерію в клітинах коропових риб характерна і добова мінливість: в ранкові часи функціональна активність ядерць вища, ніж у вечірні.

Часте травмування тканин плавця на протязі кількох днів викликало збільшення ядерцевої активності протягом одного-двох тижнів як в місцях відбору проб, так і в непошкоджених частинах хвостового плавця. При цьому стимуляція функціональної активності ядерць проходила більш виразно і тривало в клітинах білого амура в порівнянні з коропом.

#### 8.3. Зміни числа і розміру ядерць в нерестовий період

Ядерцева активність, спрямована в початковий період онтогенезу на забезпечення соматичного росту, у статевозрілих особин переключасться на забезпечення генеративних процесів. В цей період розвитку виявлена чітка залежність функціональної активності ядерць від фізіологічного стану організму. Одержані нами результати вказують на закономірний характер змін ядерцевих показників під

час нерестового періоду у коропа, срібного карася і вуалехвоста в природних умовах і регульованих системах аквакомплексу. Підготовка до нересту супроводжується підвищеною функціональною активністю генів рРНК у плідників, що сприяє росту та дозріванню ікри. Оптимально готові до нересту самки мають мінімальний рівень ядерцевої активності безпосередньо перед ікрометанням. У вуалехвоста і срібного карася зникалось середнє число ядерць в клітині, тоді як у коропа їх розмір. Після нересту ядерцева активність відновлювалась до високого рівня. Відсоток ГПЯ в клітинах плавцевої кайми добре зв'язаний з розмірами ядерць, тенденції його змін схожі з вищевикладеними на протязі всього нерестового циклу.

Пізнання механізмів і особливостей функціонування геномів на різних етапах репродуктивного циклу дає можливість визначати оптимально готових до відтворення плідників, одержувати якісне потомство в максимальній кількості, тобто крім теоретичного, має важливе практичне значення.

#### Глава 9. Успадкування кількісних характеристик ядерць

Питому вагу спадкової мінливості визначали по коефіцієнтам регресії та кореляції (як рекомендовано В.С.Кирпичниковим [1987]) між кількісними характеристиками ядерць у самок коропа, срібного карася, білого товстолоба, досліджуваних на різних стадіях нерестового циклу, та їх потомства (див. табл.3).

Загальний показник ядерцевої активності - розмір ядерць на клітину - характеризується високим рівнем успадкування у всіх проаналізованих видів риб. При цьому середні значення спадковості, розраховані за коефіцієнтами регресії та кореляції, практично не відрізняються. Величина коефіцієнту спадковості істотно не залежить від того, на якій стадії нерестового циклу визначалися ядерцеві показники у самок.

Таблиця 3. Середні значення спадковості кількісних характеристик ядерець у коропових риб

Вид	Стадія дослідження самок	Регресія "самка-потомство"			Кореляція "самка-потомство"		
		N	Д Я	Д Я/Кл	N	Д Я	Д Я/Кл
Короп	Перед нерестом	0,31	0,51	0,52	0,64	0,67	0,64
	Стимулювання до нересту	0,02	0,98	0,83	0,01	0,90	0,73
	Ікрометання	0,06	0,92	0,79	0,14	0,84	0,76
	Після нересту	0,38	0,58	0,43	0,41	0,78	0,53
Карась	Перед нерестом	0,81	0,77	0,76	0,48	0,74	0,78
	Стимулювання до нересту	0,88	0,84	0,90	0,67	0,86	0,81
	Ікрометання	0,90	0,66	0,92	0,84	0,92	0,93
	Після нересту	0,63	0,67	0,93	0,45	0,93	0,89
Білий товстолоб	Ікрометання	0,77	0,28	0,71	0,78	0,31	0,87

Примітка. N - число ядерець, Д Я - діаметр ядереця, Д Я/Кл - розмір ядерець на клітину.

У коропа основний регуляторний механізм пов'язаний зі зміною розміра ядерець і саме цей показник характеризується стабільним і високим рівнем успадкування, тоді як коефіцієнт спадковості для кількості ядерець може бути і невеликим. У білого товстолоба знайдена зворотня залежність: високі величини спадковості щодо числа ядерець і низькі - щодо їх діаметра. У карася як кількість, так і розмір ядерець виділяються високим рівнем успадкування. Процент ГПЯ також відноситься до ядерецевих характеристик, які добре успадковуються. Наведені результати дозволяють розглядати ядерецевий критерій як цінну селекційну ознаку.

#### Глава 10. Взаємозв'язок між числом і розміром ядерець в клітинах риб

Показано, що зменшення числа ядерець в клітинах коропових риб здійснюється як за рахунок злиття (1-й механізм), так і внаслідок

репресії цілих ЯУР-нів (2-й механізм). Для тетраплоїдних видів (короп, срібний карась) з невеликим числом ядерць в ядрі більш типовий 1-й механізм, для диплоїдних форм (білий і пістрявий товстолоби) з більшою кількістю ядерць - 2-й механізм. У деяких випадках при об'єднанні ядерць не відмічається повноцінного функціонування ЯУР-нів, які вступили в асоціацію, що можна пояснити домінуванням одного ЯУР-ну над іншим. Виявлені тенденції в змінах розмірів ядерць типові для всього ембріогенезу і кожної його стадії, для цілого організму і окремих його тканин.

## Глава 11. Використання ядерцевого критерію як високочутливого біотесту

### 11.1. Вплив малих доз радіації на ядерцеву активність ембріонів коропових риб

Одержані в наших дослідженнях результати свідчать про можливість використання методу статистичного аналізу ядерцевих характеристик для діагностики впливу радіації в малих дозах на функціональну активність геному клітини, зокрема, генів рРНК. Доказано, що дози потужністю 10 мкГр/год і нижче вже протягом першої доби опромінювання впливають на ядерцеву активність ембріонів риб, що виражається в змінах процента клітин з різною кількістю ядерць, середнього числа ядерць в клітині, розміру середнього ядерця і розміру ядерць на клітину. Встановлена висока чутливість до зовнішнього опромінювання найбільш функціонально активних ядерць - поодиноких, що перебувають на етапі гастрюляції. Наприкінці першої доби, при сумарній дозі опромінювання 30-50 мкГр, об'єм поодиноких ядерць майже вдвоє перевищував контрольні показники.

Результати чотирьох серій дослідів доказують, що в цілому функціональна активність рибосомних генів стимулюється радіацією в малих дозах. Модифікації ядерцевого критерію при дії радіації від-

різняються від тих змін, які спостерігались при аномаліях ембріонального розвитку. Порівняльний аналіз розмірів поодиноких і парних ядерць показав, що низькі рівні радіації посилюють активність генів рРНК при сумісному функціонуванні двох ЯУР-нів.

#### 11.2. Спосіб визначення порогових величин антропогенних факторів, що впливають на геном рослин і тварин

З'ясовано, що лазерне випромінювання в ближній ультрафіолетовій області та низькі концентрації бромистого етидію викликають істотне зменшення ядерцевої активності у рослинних клітин. Посилення репресуючого ефекту спостерігається при сумісній дії лазерного опромінювання і мутагену. Негативна дія лазера на ядерця клітин оборотна. Порівняльний аналіз розмірів, проведений для одно- і двоядерцевих клітин, показав, що дослідження тільки поодиноких ядерць має певні переваги, головна з яких полягає в більшій чутливості одноядерцевих клітин до зовнішнього впливу.

З допомогою ядерцевого тесту реєстрували вплив іонів важких металів на геном морських організмів уже в першу добу спостереження. Так, на етапі гастрულიції середнє число ядерць в клітинах сірого морського їжака роду *Strongylocentrotus* достовірно зменшувалась з 3,51 (контроль) до 3,26 (при наявності в середовищі іонів міді в концентрації 10 мкг/л), 3,27 (цинку - 20 мкг/л) і 2,93 (цинку - 100 мкг/л). В даному випадку регуляція ядерцевої активності в багатоядерцевих ядрах здійснюється через зміну кількості ядерць.

Одержані результати щодо впливу антропогенних факторів на спадкоций апарат клітин рослин і тварин дозволяють зробити висновок про можливість використання кількісних характеристик ядерць як високочутливого та інформативного критерію поряд з іншими, добре апробованими методами біотестування.

## ВИСНОВКИ

1. Доведено, що для філогенезу костистих риб не властива тенденція однонаправленого зменшення розмірів геномів. Середні значення диплоїдного числа хромосом, вмісту ДНК в клітині у вивчених рядів не залежать від часу їх існування. Виявлені слабкі тенденції збільшення хромосомної різноманітності і звуження границь мінливості в кількості ДНК зі зменшенням еволюційного віку таксона. Знайдена нерівномірність темпів хромосомної еволюції, яка полягає в тому, що у еволюційно молодших рядів швидкість зміни каріотипів більш висока. Існує взаємозв'язок між кількістю ДНК та диплоїдним числом хромосом в клітинах костистих риб, що доводить спряженість хромосомної і геномної еволюції.

2. За допомогою спеціальних індексів, які оцінюють еволюційні зміни в кількості та структурі хромосом, показано, що кожному з досліджуваних таксонів властиві свої характерні особливості каріотипичної еволюції. Підтверджена ведуча роль Робертсонівських транслокацій в перетворенні хромосомних комплексів риб. Спостережувана різноманітність каріотипів зумовлена також впливом перидентричних інверсій, ало- і автополіплоїдії, елімінацій хромосом. Важливе значення в еволюції геномів кісткових риб мали дуплікації та делеції.

3. Конкретно для риб встановлений тісний зв'язок каріотипних відмінностей з морфологічною різноманітністю організмів. Характер даної залежності схожий для різних груп хребетних тварин. Різні типи мутацій спадкового апарату забезпечували формування у кісткових риб. Найбільш істотний вплив всі три типи мутацій - генні, хромосомні та геномні - здійснювали на мікроеволюційні процеси. При макроеволюційних змінах головну роль, очевидно, відігравали тільки генні зміни. (Цей висновок, одержаний на основі роз-

роблених нами індексів, не носить абсолютного характеру, він може бути корисним в поєднанні з результатами інших досліджень.)

4. В класі кісткових риб величина геному не впливає на розмір тіла, на кількість видів у ряду, а також тривалість генеративного циклу. По вмісту ДНК хромосоми риб є одними із найлегших серед різних груп рослин і тварин. Статеві хромосоми риб характеризуються відносно постійним розміром - близько 5% довжини всіх хромосом гаплоїдного набору, і перебудовами за типом Робертсонівських транслокацій.

5. Порівняльний аналіз кількісних характеристик ядерць і основних показників білкового, ліпідного та енергетичного обмінів довів, що зміни ядерцевої активності об'єктивно відображають метаболічні процеси, які відбуваються в організмі.

6. Показники функціональної активності ядерць змінюються в процесі індивідуального розвитку за певною, генетично контролюємою програмою. В ембріогенезі корокових риб спостерігається зменшення ядерцевої активності від етапу гастрюляції до вилуплення зародків. Здійснюється цей процес по-різному в клітинах, що відрізняються за плоїдністю ядра та будовою ядерцевого апарату. У зародків коропа незначна зміна кількості ядерць супроводжується зменшенням їх розміру. У білого і пістрявого товстолобів істотно знижується середнє число ядерць в клітині; при цьому об'єм ядерць збільшується. Клітини ембріонів з уродженими морфологічними порушеннями характеризуються зниженою функціональною активністю генів рНК.

7. У різноякісних особин білого амура у віці 12 місяців виявлена прямо пропорційна залежність між масою тіла і кількістю ядерць в клітині. В період досягання статевої зрілості зв'язок між ядерцевим критерієм і розмірами цілого організму відсутній. У статевозрілих риб встановлена чітка залежність показників ядерцевої

активності з фізіологічним станом організму. Зміни ядерцевих характеристик в нерестовий період носять закономірний характер, зокрема, оптимально готові до відтворення самки мають мінімальний рівень ядерцевої активності перед ікрометанням.

8. Виявлена тканиноспецифічність ядерцевого критерію: морфологія ядерць істотно відрізняється в клітинах ембріональних тканин і органів дорослих риб. Зміни параметрів ядерцевої активності в різних тканинах одного організму взаємозв'язані. Наприклад, в нерестовий період динаміка ядерцевих показників клітин плавця добре корелює з цими ж характеристиками в клітинах яєчника.

9. Зміни функціональної активності ядерць ритмічні на протязі року, а також доби: в ранкові часи ядерцева активність вища, ніж в вечірні.

10. Сумарний показник ядерцевої активності - розмір ядерць на клітину - характеризується високим рівнем успадкування, що дає підставу розглядати ядерцевий критерій як цінну селекційну ознаку.

11. Виявлено декілька механізмів регуляції ядерцевої активності в клітинах риб. У тетраплоїдного коропа, клітини якого містять одно-два ядерця на протязі всього онтогенезу, головну роль відіграють зміни розмірів ядерць. У диплоїдних видів рослинноїдних риб з кількома ядерцями в ядрі основне значення мають коливання їх кількості. Зменшення числа ядерць відбувається внаслідок злиття (в малоядерцевих) або репресії (в багатоядерцевих клітинах) ядерцеутворюючих районів. При асоціації ЯУР-ни взаємодіють зі збільшенням генної активності (тетраплоїдні види) або за типом "домінування-рецесивність" (диплоїдні види). Гетероморфізм парних ядерць зумовлений активацією одного з двох ЯУР-нів і є дієвим механізмом регуляції ядерцевої активності у видів з різною структурою ядерцевого апарату протягом усього індивідуального розвитку;

даний показник рекомендується для використання в цитогенетичних дослідженнях.

12. Ядерцевий критерій здатний фіксувати вплив порогових величин різних антропогенних факторів на геном організму в найкоротші строки, що дозволяє застосовувати кількісні характеристики ядерець як біотест. Найбільш чутливим і технічно простим запропонований спосіб виявився при реєстрації в клітинах з малим числом ядерець розміра поодиноких ядерець 1/або процента гетероморфних парних ядерець, в багатоядерцевих клітинах - кількості ядерець.

#### СПИСОК ОПУБЛІКОВАНИХ РОБІТ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ:

1. Архипчук В.В., Бердышев Г.Д. Генетика гидробионтов. I. Хромосомные числа рыбообразных и рыб. - Киев, 1984. - 289 с. - Рукопись деп. в УкрНИИТИ, N2092-84.

2. Архипчук В.В., Бердышев Г.Д. Генетика гидробионтов. II. Эволюция кариотипов рыб. - Киев, 1986. - 129 с. - Рукопись деп. в УкрНИИТИ, N2557-86.

3. Бердышев Г.Д., Архипчук В.В. Приготовление хромосомных препаратов из тканей растительноядных рыб // Гидробиол. журн. - 1985. - 21, N1. - С.61-66.

4. Архипчук В.В., Андрощук О.Ф., Бердышев Г.Д. Використання індексів зміни числа хромосом та їх морфології в кариосистематиці на прикладі деяких таксонів підкласу Teleostei // Допов. АН УРСР, сер.Б. - 1986. - N 1. - С.64-66.

5. Бердышев Г.Д., Архипчук В.В. Особенности кариотипов и соответствующие им эволюционные преобразования у различных таксонов рыб и рыбообразных // Успехи совр. биологии. - 1986. - 101, N 1. - С.30-42.

6. Архипчук В.В. Особенности функции ядришкообразования у клеточных линий *Nicotiana chinensis*, *Atropa belladonna* и их сома-

тических гибридов // Генетика. - 1986. - 22, N 6. - С.1002-1010.

7. Архипчук В.В., Андрощук О.Ф., Бердышев Г.Д. Швидкість еволюції каріотипів риб // Допов. АН УРСР, сер.Б. - 1986. - N 12. - С.55-58.

8. Архипчук В.В., Бердышев Г.Д. Взаимосвязь между карiotипической и морфологической изменчивостью у рыб // Вопр. ихтиол. - 1987. - 27, N 1. - С.151-154.

9. Архипчук В.В., Бердышев Г.Д. Зависимость между количеством ДНК, числом хромосом и эволюционным возрастом важнейших таксонов костистых рыб // Журн. общ. биол. - 1988. - 49, N 2. - С.277-281.

10. Архипчук В.В. Влияние продолжительности генерации на скорость эволюции каріотипов рыб // Гидробиол. журн. - 1988. - 24, N 2. - С.92-94.

11. Архипчук В.В., Жукинский В.Н. Изменение количественных характеристик ядрышек в эмбриогенезе некоторых карповых рыб и в связи с разнокачественностью икры // Рыб. хоз-во. - 1989. - вып. 43. - С.18-24.

12. Архипчук В.В., Жукинський В.М., Макарова Т.О. Особливості ядерцеутворючої функції в ембріогенезі коропових риб // Допов. АН УРСР, сер. Б. - 1989. - N 9. - С.54-56.

13. Архипчук В.В. Влияние малых доз радиации на ядрышковую активность эмбрионов карповых рыб // Радиобиология. - 1990. - 30, N 4. - С.496-501.

14. Архипчук В.В., Романенко В.Д., Макарова Т.О. Тканиноспецифічність ядерцеутворючої функції у риб // Допов. АН УРСР, сер.Б. - 1990. - N 5. - С.54-56.

15. Архипчук В.В., Бердышев Г.Д. Эволюция каріотипов важнейших таксонов рыб // Пробл.общей и молекул.биол. - 1991. - вып.9. - С.35-42.

16. Архипчук В.В., Архипчук М.В., Вердышев Г.Д. Роль делеций и дупликаций в эволюции рыб // Молекул. генет. и биофиз. - 1991. - вып.16. - С.13-17.
17. Архипчук В.В., Романенко В.Д., Кипнис Л.С., Крот Ю.Г. Ядрышковая активность в клетках разнокачественной молодежи белого амура // Гидробиол. журн. - 1991. - 27, № 3. - С.58-62.
18. Архипчук В.В. Взаимосвязь между количеством и размером ядрышек в клетках карповых рыб // Цитол. и генет. - 1991. - 25, № 4. - С.8-13.
19. Архипчук В.В. Некоторые количественные характеристики хромосом и ДНК рыб // Гидроэколог. пробл. внутр. водоемов Украины. - Киев: Наук.думка, 1991. - С.113-119.
20. Романенко В.Д., Архипчук В.В. и др. Изменение числа и размера ядрышек у карповых рыб в нерестовый период // Докл. АН СССР. - 1991. - 319, № 4. - С.996-998.
21. Архипчук В.В. Влияние низкофоновой радиации на генетический аппарат эмбрионов карпа и серебряного карася // Гидроэкол. последств. аварии на ЧАЭС. - Киев: Наук. думка, 1992. - С.181-187.
22. Романенко В.Д., Архипчук В.В. и др. Использование морфологических характеристик ядрышек для оценки метаболических процессов в организме рыб // Докл. РАН. - 1992. - 326, № 3. - С.562-565.
23. Архипчук В.В., Романенко В.Д., Архипчук М.В., Кипнис Л.С. Цитогенетический метод определения влияния пороговых величин антропогенных факторов на геном растений и животных // Докл. РАН. - 1992. - 326, № 5. - С.908-910.
24. Архипчук В.В., Макарова Т.А. Ритмичность ядрышковой активности в клетках карповых рыб // Гидробиол. журн. - 1992. - 28, № 6. - С.81-85.
25. Жукинский В.Н., Гош Р.И., Коновалов Ю.Д., Билько В.П.,

Архипчук В.В. Влияние донных отложений Киевского водохранилища, загрязненных радионуклидами, на жизнеспособность промысловых рыб в раннем онтогенезе // Гидробиол. журн. - 1993. - 29, N 1. - С.65-73.

26. Архипчук В.В., Макарова Т.А. Наследуемость количественных характеристик ядрышек у карповых рыб // Гидробиол. журн. - 1993. - 29, N 3. - С.110-112.

27. Архипчук В.В., Романенко В.Д., Макарова Т.А. Закономерности изменения ядрышкообразующей функции в онтогенезе карповых рыб // Успехи соврем. биол. - 1993. - 113, N 5. - С.626-636.

28. Архипчук В.В. Роль хромосомных и геномных мутаций в эволюции костных рыб // Гидробиол. журн. - 1993. - 29, N 6. - С.46-56.

29. Архипчук В.В., Макарова Т.А. Взаимосвязь между количественными характеристиками ядрышек и массой тела у карповых рыб на разных этапах онтогенеза // Онтогенез. - 1994. - 25, N2. - С.56-62.

30. Архипчук В.В. Использование ядрышковых характеристик в биотестировании // Цитол. и генет. - 1995. - N 3 (в печати).

31. Архипчук В.В. Изменение ядрышковых характеристик в зародышевых клетках рыб под воздействием малых доз радиации // Радиацион. биол. Радиозкология. - 1995. - N 5 (в печати).

32. Архипчук В.В. Морфологические характеристики ядрышек в зародышевых клетках рыб // Докл. НАН Украины. - 1995. - N7(в печати).

33. Архипчук В.В. Морфология ядрышек в эмбриогенезе карповых рыб // Цитология. - 1995. - N 9 (в печати).

34. Архипчук В.В., Глеба Ю.Ю., Момот В.П. Анализ ядрышкообразующей активности в гибридах соматических клеток растений // Трета нац. конф. по цитогенетика. Пловдив-Болгария, 8-12 окт. 1984 г. - Пловдив, 1984. - Т.1 - С.203-210.

35. Архипчук В.В. Изменения количественных характеристик ядрышек в эмбриогенезе карповых рыб // Четверта нац. конф. по цито-

генетика. Болгария, 2-6 окт. 1989 г. - Враца, 1989. - С.101-107.

36. А.с. 1688813 СССР. Способ определения готовности самок рыб к нересту / В.В. Архипчук и др. - 1991.

37. Патент України N 3962. Спосіб визначення порогових величин впливу антропогенних факторів на клітини організмів / В.Д. Романенко, В.В. Архипчук та ін.

38. Заявка на патент В N 4501779. Спосіб оцінки впливу різних факторів на клітини організму по змінах найбільш інформативних ядерцевих характеристик // В.В.Архипчук, В.Д.Романенко.

*В.В. Архипчук*

АННОТАЦИЯ

Архипчук В.В. Структурные и функциональные изменения геномов в филогенезе и онтогенезе рыб (рукопись).

Диссертация на соискание ученой степени доктора биологических наук по специальности 03.00.15 - генетика. Институт разведения и генетики животных УААН, Киевская обл., 1995 г.

Защищается 40 научных работ и 3 авторских свидетельства, которые содержат теоретические исследования эволюционных преобразований кариотипов рыб, а также результаты экспериментальных работ по изучению функциональных изменений геномов в онтогенезе рыб. Анализ банка данных по хромосомным числам и формулам 1700 видов рыб с помощью разработанных автором подходов и критериев выявил особенности кариотипической эволюции важнейших таксонов рыб, оценил влияние разных типов хромосомных мутаций. Показано, что для филогенеза рыб не характерна тенденция однонаправленного уменьшения размеров геномов. Обнаружено увеличение темпов хромосомной эволюции у более молодых по палеонтологическому возрасту отрядов. Доказано, что изменения количественных характеристик ядрышек объективно отражают метаболические процессы, происходящие в организме рыб. Показатели функциональной активности ядрышек изменяются в индивидуальном развитии по определенной, генетически контролируемой программе. Установлены наследуемость, тканеспецифичность, ритмичность ядрышковой активности. Обосновано использование ядрышкового критерия в качестве высокочувствительного биотеста.

Ключові слова:

філогенез, онтогенез, риби, кариотип, ядреце

ABSTRACT

Arkhipchuk V.V. Structural and functional changes of the genomes for fish phylogenesis and ontogenesis (manuscript).

The dissertation for competition on the scientific degree of Doctor of biological sciences on the speciality 03.00.15 - genetics. Institute of Animal Breeding and Genetics Ukrainian AAS, Kiev region, 1995.

The 40 scientific articles and 3 author's certificates are upholding, that content theoretical investigations deal with the evolutionary rebuilding of the fish karyotypes and also results of experimental works studying on the functional genome's characteristics for fish ontogenesis. Analysis the data bank of chromosomal numbers and formulas of 1700 fish species with using the indices and criterions proposed by author has determined the peculiarities of karyotypic evolution of the most important fish taxons, has estimated influence different types of chromosomal mutations. It has been shown the tendency of one-direction decreasing of genome's sizes isn't characterized for fish phylogenesis. It has been discovered increasing the rates of chromosomal evolution for the orders which are younger at a paleontologic age. It has been proved that changes of the quantitative nucleolus characteristics objectively reflect the metabolic processes take placed in the fish organism. The indices of functional nucleolus activity are changed during individual development in accordance with the definite programm controlled by genes. Heredity, tissue-specificity, rhythm of nucleolus activity has been established. Also using the nucleolus criterion as a high sensitive blotest has been proved.





AB 32.504