

ЗМІСТ

ПЕРЕДМОВА	6
ВСТУП	8
Модуль 1. ЦИТОЛОГІЧНІ ТА МОЛЕКУЛЯРНІ ОСНОВИ СПАДКОВСТІ І МІНЛИВОСТІ РИБ	15
Тема 1. МАТЕРІАЛЬНІ ОСНОВИ УСПАДКУВАННЯ І ЦИТОГЕНЕТИКА РИБ	16
1.1. Структура хромосом та їх функції.....	16
1.2. Мінливість каріотипів риб та їх еволюція.....	21
1.3. Молекулярна організація хромосом еукаріотів	32
1.4. Поведінка хромосом у поділі соматичних і статевих клітин.....	37
1.5. Цитогенетика статевого розмноження, природний гіногенез.....	42
Завдання для самоконтролю	48
Тема 2. МОЛЕКУЛЯРНІ ОСНОВИ СПАДКОВСТІ	51
2.1. Будова і реплікація нуклеїнових кислот.....	51
2.2. Реалізація генетичної інформації у процесі біосинтезу білка	54
2.3. Генетичний код і його властивості	58
2.4. Механізми репарації ушкодженої ДНК.....	60
2.5. Ген як елементарна одиниця спадковості.....	62
Завдання для самоконтролю	66
Тема 3. ХРОМОСОМНА ТЕОРІЯ СПАДКОВСТІ	69
3.1. Закономірності успадкування.....	69
3.2. Кросинговер і побудова генетичних карт хромосом.....	71
3.3. Стать і успадкування ознак, зчеплених зі статтю	76
3.4. Гормональна та генетична регуляція статі.....	81
Завдання для самоконтролю	88

Модуль 2. ЗАКОНОМІРНОСТІ ТА ОСОБЛИВОСТІ УСПАДКУВАННЯ ОЗНАК У РИБ	91
Тема 4. ЗАКОНОМІРНОСТІ НЕЗАЛЕЖНОГО УСПАДКУВАННЯ ОЗНАК	92
4.1. Успадкування ознак при моногібридному і полігібридному схрещуваннях.....	93
4.2. Успадкування якісних морфологічних ознак у риб.....	98
4.3. Характер успадкування ознак за різної взаємодії неалельних генів. Епістатична взаємодія генів.....	108
4.4. Комплементарність і полімерність генів.....	113
4.5. Фенодевіанти у риб.....	117
4.6. Успадкування груп крові та поліморфних систем білків.....	120
4.7. Успадкування і мінливість кількісних ознак у риб.....	124
Завдання для самоконтролю.....	139
Тема 5. ГЕНЕТИЧНІ ОСНОВИ ІНДИВІДУАЛЬНОГО РОЗВИТКУ	147
5.1. Роль генетичної інформації на початкових етапах ембріогенезу.....	151
5.2. Диференціювання тканин і особливості генної регуляції в еукаріот.....	154
5.3. Вплив зовнішнього середовища на індивідуальний розвиток організму.....	157
Завдання для самоконтролю.....	160
Модуль 3. ГЕНЕТИЧНІ ОСНОВИ РОЗВЕДЕННЯ ТА СЕЛЕКЦІЇ РИБ	161
Тема 6. ГЕНЕТИЧНІ ОСНОВИ ІНБРИДИНГУ Й ГЕТЕРОЗИСУ У РИБ	162
6.1. Генетичні наслідки інбридингу.....	162
6.2. Генетичні основи гетерозису. Практичне використання гетерозису.....	164
6.3. Групи крові та гетерозис.....	171
Завдання для самоконтролю.....	174

Тема 7. ГЕНЕТИКА ПОПУЛЯЦІЙ	175
7.1. Основні принципи генетики популяцій.....	175
7.2. Показники генетичної мінливості популяцій.....	178
7.3. Розподіл генів і генотипів у популяції. Закон Харді–Вайнберга.....	181
5.4. Фактори динаміки генетичної структури популяцій.....	185
7.5. Генетична динаміка природних популяційних систем під впливом антропогенних факторів.....	196
Завдання для самоконтролю	200
Тема 8. ОСНОВИ БІОТЕХНОЛОГІЇ, ГЕННОЇ ІНЖЕНЕРІЇ ТА ГЕНЕТИЧНИХ МЕТОДІВ СЕЛЕКЦІЇ РИБ	202
8.1. Генна інженерія	203
8.2. Сучасні ДНК–технології	210
8.3. Клітинна інженерія.....	212
8.4. Індукований гіногенез.....	217
8.5. Андрогенез	223
8.6. Індукована поліплоїдія.....	224
Завдання для самоконтролю	230
Тема 9. БІОМЕТРИЧНІ МЕТОДИ АНАЛІЗУ В РИБНИЦТВІ	231
9.1. Варіаційний ряд та його побудова	236
9.2. Обрахування статистичних показників для великих вибірок.....	242
9.3. Обчислення статистичних показників для малих вибірок	250
9.4. Обчислення коефіцієнта кореляції.....	258
9.5. Дисперсійний аналіз.....	269
Завдання для самоконтролю	276
КОРОТКИЙ ТЛУМАЧНИЙ СЛОВНИК ТЕРМІНІВ	231
СПИСОК РЕКОМЕНДОВАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ	305

ПЕРЕДМОВА

Сьогодні, поряд з подальшим прогресуючим розвитком традиційного рибництва, все більшого значення набувають форми інтенсивного культивування риби, які передбачають широке використання генетичних методів при створенні перспективних об'єктів культивування. Ряд біологічних особливостей риби, у зв'язку з відповідною метою, потребують специфічного методичного підходу для їх селекції і промислового розведення, які неможливо вирішити без знання генетичних закономірностей мінливості і успадкування господарсько-корисних ознак.

Нині, коли домінують дослідження в галузі біотехнологій і генної інженерії, вивчення основ генетики для фахівців, які працюють в галузі рибного господарства, стає ключовим питанням. Нажаль, по цим питанням ще недостатньо інформації і робота по селекції риби переважно базується на індивідуальному досвіді та відповідній інтуїції рибовода-селекціонера. У цьому зв'язку читачеві пропонується новий підручник, передбачений для забезпечення спеціального курсу «Генетика риби», який є одним із базових в системі професійної підготовки фахівців освітньо-кваліфікаційного рівня «бакалавр» напряму 6.090201 «Водні біоресурси та аквакультура» у вищих навчальних закладах II–IV рівнів акредитації. Проте, на думку авторів, він також буде корисним і сприятиме освоєнню та підвищенню рівня фахової підготовки в області генетики і селекції риби студентів, які здобувають знання за іншими напрямами біологічної освіти.

Навчальний матеріал у підручнику, згідно типової програми, сформований і викладений за 3 модулями:

1. Цитологічні та молекулярні основи спадковості і мінливості риби.
2. Закономірності та особливості успадкування ознак у риби.
3. Генетичні основи селекції та розведення риби.

Робота з підручником дозволить студентам здобути спеціальні знання щодо цитологічних та молекулярних основ спадковості риби,

основних положень хромосомної теорії спадковості, особливостей генетики статі у риб, особливостей та закономірностей успадкування їх якісних і кількісних ознак, генетичних основ онтогенезу та мутаційної мінливості риб, генетичних особливостей структури популяцій і суті генетичних процесів в популяціях риб, генетичних основ імунітету, імуногенетики та поліморфізму груп крові у риб, генетичних основ інбридінгу і гетерозису у риб, особливостей гібридизації у рибництві. Крім цього, у підручнику викладені особливості, можливості і досягнення біотехнології та генної інженерії в рибництві, відображені біометричні методи аналізу, які знайшли використання в рибництві при проведенні селекційно-племінної роботи.

Підручник «Генетика риб», як вважають автори, допоможе майбутнім фахівцям оволодіти вмінням аналізувати успадкування ознак методом гібридологічного аналізу, проводити цитогенетичний аналіз та складати генетичні карти хромосом, визначати ступінь генетичної обумовленості спадковості та мінливості ознак біометричними методами, аналізувати генетичну структуру популяції, використовувати генетичні знання під час вивчення питань розведення та селекції риб.

ВСТУП

Генетика теперішня й генетика майбутнього беруть початок від генетики минулого, геніальним творцем якої був Г. Мендель. Зараз важко відповісти, що в його роботі заслуговує більше уваги: ретельне проведення експериментів, досконале знання вихідного матеріалу і його правильний підбір при виконанні контрольованих схрещувань або чітке обґрунтування результатів досліджень.

Ніхто й ніколи не стверджував і не стверджує, що вся генетика народилась у 1865 році, коли монах-ботанік опублікував звіт про результати досліджень. Але, безумовно, Г.Мендель був першим, відкривши головне – дискретну, або переривисту природу спадковості ознак, їх незалежність при успадкуванні. І це тоді, коли ще не були відкриті хромосоми, поділ соматичних і статевих клітин, коли господарювала гіпотеза тисячолітньої давнини, згідно з якою передачу спадкових факторів розуміли як результати змішування крові. Залишки цієї гіпотези збереглись і до наших днів: «напівкровка», «чвертькровка», «чистокровка», хоча в дійсності вона до успадкування ознак не має ніякого відношення. Тим часом цитологи відкрили хромосоми, протягом багатьох років це були єдині органели клітини, про які було відомо, що вони можуть ділитись. Природно, що їм відразу приписали роль носіїв спадковості, що вчені ще довго не підтверджували і вважали такий висновок передчасним. Із цим деякою мірою можна погодитись, тому що «ген» в ту пору був лише творінням розуму.

Істотне становлення генетики як науки спостерігалось на початку ХХ століття, коли численні дослідження були присвячені аналізу передачі генів при статевому розмноженні. На той час були висунуті два фундаментальних положення, серед яких одне характеризувало розподіл алелів у популяції, що лягло в основу розробок генетики популяцій; друге – дало чітку уяву про те, що гени керують синтезом і активністю ферментів, але це положення одержало визнання тільки через три десятки років потому.

Сформована концепція дала можливість перейти від принципу «один ген – одна реакція» до положення «один ген – один фермент». Тобто, мутація одного гена призводить до зміни одного білка в результаті заміщення однієї амінокислоти іншою. У цей період саме поняття «ген» було дискусійним у ході розгляду його одночасно як одиниці рекомбінації, одиниці функції й одиниці мутації.

Наступною сенсацією у генетиці було відкриття того, що явище спадковості знаходиться у лінійному зв'язку, який становить послідовність чотирьох азотистих основ (А, Т, Г, Ц), а така послідовність, у свою чергу, забезпечувала формування практично безмежної кількості комбінацій. Поступово виникло і сформувалося поняття генетичного коду, потім кодона, що було важливим кроком до розшифрування генетичного коду, який становить зв'язок між триплетом нуклеотидів й амінокислотою. Послідовність амінокислот у білку, його первинна структура, визначається порядком розташування кодонів. Крім того було встановлено, що гени еукаріот не є абсолютно цільними системами, а мають кодуючі ділянки, розділені ділянками, що не несуть закодованої інформації. У зв'язку з цим стало зрозуміло, яким чином ген може бути одночасно триєдиною одиницею мутації, одиницею рекомбінації і одиницею функції.

Таким чином, генетика як наука формувалася на протязі тривалого часу і поступово накопичувала інформацію кількісного характеру, яка відповідно до відомих постулатів на певному етапі трансформувалась у якісні поняття. На думку фахівців це сталося у 1900 році, коли одночасно і незалежно один від одного австрієць Е. Чермак, німець К. Корренс і голландець Г. де Фріз перевідкрили основні закони успадкування ознак, відкритті Г. Менделем ще у 1865 році. І саме цей рік вважається початком розвитку генетики як сформованої галузі знань.

Термін «генетика», який походить від латинського «geneo» (породжую), уперше запропонував англійський вчений В. Бетсон, але ще раніше у 1874 році слово «genetique» (генетичний) промовив

вчений Літтре як дидактичний термін, що має відношення до зміни поколінь.

Таким чином, сьогодні *генетика* – це наука про дві найбільш універсальні властивості живих об'єктів – спадковість і мінливість.

Спадковість – це властивість батьків передавати свої ознаки й особливості наступному поколінню, а *успадкування* – процес передачі генів нащадкам. При цьому *мінливість* організмів полягає в змінах структури та комбінацій генів та їх вияву в онтогенезі.

Основним методом сучасної генетики є генетичний аналіз, який поєднує у собі можливості гібридологічного аналізу зі штучним отриманням мутацій, цитолого-біохімічними, молекулярно-генетичними та іншими методами. Метод гібридологічного аналізу полягає в гібридизації і кількісному визначенні розщеплення ознак серед нащадків різних поколінь.

Виходячи з викладеного можна наголосити на тому, що генетика переслідує вирішення в цілому таких завдань:

- вивчення закономірностей спадковості та мінливості;
- пошук шляхів практичного використання цих закономірностей.

Вирішення практичних завдань засновані на обґрунтуванні даних, одержаних у ході вивчення відповідних проблем теоретичного характеру. Гармонійне поєднання сучасної генетичної теорії і практики дає реальну можливість прискорити процес доместикації цінних промислових видів риб, внести суттєвий вклад у декоративне рибництво, створити породні групи і породи риб з високими продуктивними якостями.

У загальному вирішенні завдань генетика як наука вирішує такі основні проблеми:

- по-перше, проблему зберігання генетичної інформації, тобто вивчає в яких матеріальних органоїдах клітини знаходиться генетична інформація і яким чином вона в них закодована;
- по-друге, проблему передачі генетичної інформації, тобто вивчає механізми і закономірності передачі генетичної

інформації від клітини до клітини та від покоління до покоління;

- по-третє, вивчає, як генетична інформація реалізується в конкретних ознаках при формуванні організму під впливом умов зовнішнього середовища, а також розглядає причини змін генетичної інформації та механізмів їх виникнення.

Усі ці проблеми вивчаються на різних рівнях – молекулярному, клітинному, цілісного організму та популяції, а методи, які при цьому використовуються, залежать від конкретики наукових досліджень.

Повертаючись до історії питання доцільно акцентувати увагу на тому, що з давніх часів у людей виникала цікавість до явищ, які мали відношення до спадковості. Особливу увагу викликали спостереження подібності ознак батьків та їх нащадків, а також виникнення в поколіннях ознак, які були властиві далеким пращурам. Перші ідеї щодо природи спадковості висловили ще філософи древньої Греції – Гіппократ і Аристотель. На думку Гіппократа (IV ст. до н. е.), статеві задатки, які беруть участь у заплідненні, формуються за участю всіх частин організму. У результаті ознаки батьків передаються нащадкам, при цьому здорові органи дають якісний репродуктивний матеріал, а нездорові – не якісний. Ця теорія одержала назву прямого успадкування ознак. Аристотель (IV ст. до н. е.) мав дещо іншу точку зору: він вважав, що статеві задатки, які беруть участь у заплідненні, виробляються з відповідних для цього органів, що розглядається як теорія непрямого успадкування ознак.

Багато років опісля, на рубежі XVIII–XIX століть, Ж.Б. Ламарк використав вчення Гіппократа для побудови своєї теорії успадкування нащадками нових ознак, набутих протягом онтогенезу під впливом умов зовнішнього середовища. Подальшим обґрунтуванням теорії прямого успадкування ознак була гіпотеза пангенезису, яку запропонував Ч. Дарвін. Вона була більш сприйнятлива з позицій ламаркізму, ніж еволюційної теорії самого Ч.

Дарвіна, тому теорія «пангенезису» ще за життя вченого була спростована іншим науковцем А. Вейсманом, постулати якого і нині вважають предтечею хромосомної теорії успадкування, що отримала наукове обґрунтування Т. Морганем зі своїми учнями.

Як відмічає В.М. Тоцький (1998), міцну основу для утвердження генетики як науки склали численні відкриття вченими XIX сторіччя, серед яких доцільно відзначити наступне: створення і розвиток клітинної теорії (М. Шлейден, Т. Шванн, Р. Вірхов), вчення про походження видів (Ч. Дарвін), поділ соматичних і статевих клітин (Е.С. Страсбургер, В. Флемінг, Е. ван Бенеден), з'ясування механізмів запліднення (Е. ван Бенеден, О. Гертвіт, І.М.Горожанкін), ядерна теорія спадковості (В. Ру, Е.С. Страсбургер), відкриття хромосом і встановлення постійності хромосомних наборів (В. Вальдейєр, Е. Ван Бенеден, К. Рабль, Т. Боварі), спростування Л. Пастером старих уявлень про можливість самозародження живих організмів.

Пояснення цих досягнень біології з позицій спадковості та мінливості було закладено класичними роботами Г. Менделя, які можуть використовуватись як на рослинах, так і на тваринах.

За сучасними поглядами розвиток генетики поділяється на два етапи: класична генетика і молекулярна генетика. В той же час, на думку М.П. Дубиніна (1986), розвиток генетики можна поділити на три основних етапи, між якими нема чітких розмежувань, бо вони пов'язані з фундаментальними науковими досягненнями, які давали поштовх для формування нового напрямку вирішення глобальних проблем.

Перший етап – епоха класичної генетики, вважається період з 1900 по 1930 рік. За цей проміжок часу була створена теорія гена, хромосомна теорія успадкування, відкрито явище зчепленого успадкування ознак, розроблене вчення про фенотип і генотип. Важливе значення мала розробка генетичних принципів індивідуального добору в селекції, вчення про мобілізацію генетичних ресурсів планети для завдань селекції (закон гомологічних рядів у спадковій мінливості Н.І. Вавилова).

Другий етап – неокласицизм у генетиці, який тривав з 1930 по 1953 рік. За цей період була відкрита можливість штучного мутагенезу, обґрунтовано і доведено, що ген – це складна система, яка складається з окремих частин. Обґрунтовані принципи генетики популяцій і еволюційної генетики. Створена біохімічна генетика, яка показала роль структурних і регуляторних генів у реалізації генетичної інформації у процесах біосинтезу білка й отримані докази, що молекула ДНК є основною для кодування генетичної інформації.

Третій етап – епоха синтетичної генетики, яка ніяк не витіснила загальну та предметну генетику, розпочалась після відкриття Дж. Уотсоном і Ф. Кріком у 1953 році структури молекули ДНК і доведення її генетичної ролі. Молекулярні принципи синтетичної генетики увійшли до них органічною складовою, забезпечивши новий рівень досліджень у різних сферах і напрямках. Таке об'єднання з молекулярною генетикою забезпечило синтетичний підхід до проблеми спадковості. Із цим пов'язаний новий рівень використання генетики у практиці сільського господарства й медицини. Біологічні ознаки і метаболічні процеси організму людини стали центральним об'єктом генетичних досліджень. Завдяки такому синтезу генетичних напрямів був досягнутий новий рівень у розвитку теорії гена, біохімічної і еволюційної генетики, імуногенетики.

На рубежі ХХІ сторіччя генетика, ставши ключовою наукою біології, завдяки успіхам молекулярної генетики, зародила і зумовила бурхливий розвиток нової наукової галузі – генної інженерії. Нині генна інженерія змушує «працювати» гени рослини, тварини, людини в клітинах різних мікроорганізмів тощо. Це викликає значну зацікавленість для медицини, сільського господарства, промисловості, нині одержують і будуть одержувати у великій кількості дефіцитні активні речовини. Біотехнологія дає можливість маніпулювати генами, отримувати «in vitro» їх нові поєднання, переносити гени одних організмів в клітини інших (трансгенез) і, таким чином, створювати організми, яких ще не було

в природі. Їх можна використовувати у практичній селекції, при цьому відкриваються нові можливості для біотехнології, а саме: необмежене розмноження стерильних і напівфертильних організмів, закріплення гетерозису протягом ряду поколінь, подолання статевого бар'єру.

У зазначених напрямках генетика та селекція досягли великих успіхів завдяки видатним вченим світу – Г. Менделю, А. Вейсману, Т. Моргану, М.І. Вавилову, М.К. Кольцову, О.С. Серебровському, С.С. Четверикову, М.В. Тимофєєву-Ресовському, Г.Д. Карпеченку, Б.Л. Астаурову, П.П. Лук'яненку, В.С. Пустовойту. Поряд стоять й імена видатних українських вчених – І.І. Шмальгаузена, С.Г. Новашина, Г.А. Левицького, Ф.Г. Добжанського, І.І. Клодницького, О.О. Сапегіна, С.М. Гершензона та багатьох інших.

Перші наукові роботи з генетики і селекції риб відносяться до 30-х років ХХ століття. Ці дослідження були проведені вченими В.С. Кирпичниковим і К.А. Головинською.

Значний внесок в організацію й проведення робіт щодо створення нових порід коропа зробили вчені А.І. Кузема, В.Г. Томіленко, В.С. Кирпичников, Д.П. Поліксенов, подалі – Ю.П. Боброва, Р.М. Цой, В.Я. Катасонов, В.А. Коровін. Значна заслуга в розробці та впровадженні досліджень з гіногенезу і поліплоїдії у гібридів коропа і сріблястого карася, а також гормональної та генетичної регуляції статі риб належить таким вченим як Н.Б. Черфас, Б.І. Гомельський, А.В. Рекубратський. Велике значення у розвитку селекційно-генетичних досліджень риб мають роботи зарубіжних вчених Є. Проста, У. Лідера, В. Штеффенса, К. Стегмана.