

Федеральное государственное автономное образовательное
Учреждение высшего образования
«СИБИРСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»
Институт фундаментальной биологии и биотехнологий
Кафедра водных и наземных экосистем

УТВЕРЖДАЮ
Зав. кафедрой
_____ М.И. Гладышев
«___» _____ 2019 г.

БАКАЛАВРСКАЯ РАБОТА

06.03.01 - Биология

Кариотип голяна озерного *Rhynchocypris percnurus* (Pallas, 1814)
бассейна среднего Енисея

Руководитель

подпись, дата

Доцент к.б.н.

И.В.Зуев
инициалы, фамилия

Выпускник

подпись, дата

Д.С. Новоселова
инициалы, фамилия

Красноярск 2019
СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	3
ГЛАВА 1. Обзор литературы.....	5
1.1. Биологическая характеристика вида.....	5
1.2. Экология и распространение.....	6
1.3. Образ жизни.....	7
1.4. Возраст и рост.....	8
1.5. Размножение.....	8
1.6. Питание.....	9
1.6.1. Выдерживание и транспортировка костистых рыб перед кариологическими исследованиями.....	11
1.7. Кариологические методы.....	12
1.7.1. Прямая подготовка хромосом пресноводных костистых рыб.....	12
1.7.2. Быстрая культивация фибробластов для кариотипирования костистых рыб.....	13
1.7.3. Поверхностное распространение и иммунообнаружение мейотических белков синаптонемного комплекса у костистых рыб.....	14
1.7.4. Культивирование лимфоцитов костистых рыб.....	14
1.7.5. Микродиссекция и картирование хромосом.....	15
ГЛАВА 2. Материалы и методы.....	Ошибка! Закладка не определена.
ГЛАВА 3. Результаты.....	Ошибка! Закладка не определена.
ГЛАВА 4. Обсуждение результатов.....	Ошибка! Закладка не определена.
ВЫВОДЫ.....	17
СПИСОК ИСТОЧНИКОВ.....	18

ВВЕДЕНИЕ

Род голянов *Rhynchocypris* широко распространен по Евразии: от Арктического океана от Кары до Колымы, в Корее, частично захватывая бассейн Желтого моря, северной Японии (Хонши, Шикоку) и до Польши (Bogutskaya et al., 2008; Boron, 2001; Wolnicki et al., 2011). Род включает в себя следующие виды: голян Чекановского *Rhynchocypris czekanowskii* (Dybowski, 1869), амурский голян *Rhynchocypris lagowskii* (Dybowski, 1869), китайский голян *Rhynchocypris oxucephalus* (Sauvage, Dabry, de & Thiersant, 1874), балхашский голян *Rhynchocypris poljakowii* (Kessler, 1879), чуйский голян *Rhynchocypris dementjevi* (Turdakov & Piskarev, 1954) и озерный голян *Rhynchocypris percunurus* (Pallas, 1814) (Froese et al., 2011). Озерный голян имеет самый широкий ареал обитания: в озерах Одры, Днепра, Волги (русел Оки и Камы), в некоторых озерах арктического океана (от северной Двины до Колымы), так же захватывает север Польши; а на востоке от Амура до Японии и Кореи ([URL:www.fishbase.se](http://www.fishbase.se); Kuznierz et al., 2011).

У вида с широким ареалом обитания по мере смены биотопа в разных его точках наблюдается морфологическая и генетическая внутривидовая изменчивость (Шварц, 1963; Савин и др., 2009; Wolnicki, 2006; Kuznierz, 2011). Опираясь на вышесказанное, мы предполагаем, что кариотип голяна озерного изменяется в зависимости от места обитания (Boron, 2001; Ito Y. et al., 2002). Однако связана ли морфологическая внутривидовая изменчивость этого вида с изменениями в кариотипе неизвестно, обобщающих работ, направленных на рассмотрение этого вопроса нет и дальнейшие предположения делать рано.

Цель исследования - изучить особенности кариотипа голяна озерного бассейна среднего Енисея.

Исходя из цели, были поставлены следующие задачи:

1. Установить число хромосом и формулу хромосомного набора;

2. Сравнить полученные результаты с имеющимися данными других хромосомных исследований по виду.

ГЛАВА 1. Обзор литературы

1.1. Биологическая характеристика вида

Согласно ранним работам (Берг, 1949; Жуков, 1988) озерный голянь считается небольшой рыбкой, размером до 4-10 см. Ее боковая линия прерывиста, достигает только конца основания анального плавника. Количество прободенных чешуек вдоль боковой линии сильно разнится - от 10 до 53, общее количество поперечных рядов чешуй вдоль тела составляет 70-82. Разрывы прободенных чешуек на 1-2 чешуйки обычно встречаются на середине тела, большой промежуток - на вертикали анального отверстия. В отличие от всех других карповых рыб, озерный голянь имеет сложную сеть особых чувствительных канальцев, расположенных в несколько рядов. Жаберных тычинок на первой жаберной дуге. Глоточные зубы двухрядные, обычно 2.5-4.2, слегка сжаты по бокам, на верхней поверхности образуют гребень с крючком наверху. Количество позвонков варьирует от 36 до 41 (Берг, 1949).

Тело умеренно продолговатое, его высота составляет около 24% длины, немного превышая толщину. Длина головы, как правило, больше и(или) равна высоте тела. Рот маленький, конечный, слегка приподнят вверх, его вершина на уровне верхней трети глаза. Задняя часть затылка и спина за ним поднимается с двумя боковыми дугами, образуя легкое углубление в середине (над позвоночником). Чешуя относительно большая, плотная, плотно перекрывают друг на друга, брюхо и горло также покрыто мелкой чешуей до межжаберного промежутка. Все плавники относительно короткие, сверху закругленные, хвостовой плавник имеет небольшую выемку. Спинной плавник начинается немного позади основания вентральных. Хвостовой стебелек короткий, относительно высокий, сжат по бокам. Общий цвет слегка золотистый, спинка темно-бурая. По бокам тела многочисленные беспорядочно рассредоточенные темные точки, которые

образуются из-за сильной пигментации отдельных чешуек. Здесь нет ни светлых, ни темных продольных или поперечных полос. На брюшине имеются многочисленные бурые точки, которые придают ей серый цвет (Берг, 1949; Жуков, 1988).

1.2. Экология и распространение

Озерный голяк обитает в озерах Европы и Северной Азии. Встречается в бассейнах всех крупных сибирских рек, предпочитая селиться на спокойных участках рек, в районах водохранилищ и озер с пестрящей разнообразием водной растительностью. Редко встречается в озерах Охотского моря, не водится на Курилах, находится в водоемах северо-западного побережья Сахалина (Попов, 2007; Завьялов, 2007).

Распространен в озерах, расположенных в бассейнах рек Северного Ледовитого океана, от Северной Двины до Колымы включительно. Встречается в бассейне Амура, Камы, Вятки и Днепра. Из-за слабой изученности этого вида имеются разные мнения по поводу его расселенности (Вышегородцев, 1988).

В бассейне Оби широко распространен в озерах лесостепной зоны, в том числе в мелководных озерах Кулунды, многочисленен в озерах таежной зоны Западной Сибири, есть в озерах Ямала и Гыданского полуострова, он отсутствует в высокогорных водоемах юга Сибири (Попов, 2007).

В бассейне Енисея также повсеместно распространен и особенно многочисленен в пойменных озерах степной и лесостепной зон. Обычен в левобережных притоках таежной зоны, но не отмечен в зоне лесотундры и тундры. На правом берегу Енисея обитает в озерах бассейна Ангары, Подкаменной и Нижних Тунгусок. Не отмечен в списках рыб Курейской озерно-речной системы, в озерах плато Путорана, в озере Таймыр и в ближайших озерах-спутниках, в бассейне Хатанги. Единичные находки этого

гольяна известны в Хантайской и Норило-Пясинской озерно-речных системах (Попов, 2007).

На Байкале: в прибрежной зоне на небольших глубинах. В Забайкалье его знают не только в пресных, но и малосоленых (до 1-2%) озерах. Тем не менее в ряде глубоких озер Забайкалья озерный гольян либо малочисленен, либо вообще отсутствует. Широко распространен в водах Восточной Сибири. Известен также в бассейне рек Анадырско-Пенжинской впадины, в бассейне реки Тауи и в озерах верховьев рек, впадающих в Охотское море (Берг, 1949).

Населяет небольшие ямы, сажалки и другие искусственные водоемы, созданные в результате хозяйственной деятельности человека (Жуков, 1988).

1.3. Образ жизни

Населяет непроточные, заиленные и зарастающие водоемы со значительным недостатком кислорода. Его можно найти в болотистых озерах, в которых, кроме него и карася, никакая другая рыба жить не может. Держится в основе своей в прибрежной полосе, среди растительности, где находит хорошие места для питания и размножения (Вышегородцев, 2000).

В основном ведет стайный придонный образ жизни и не совершает длинных миграций. Характер локальных миграций озерного гольяна связан с процессами его питания, размножения и зимовки. В озерах юга Западной Сибири в третьей декаде мая начинается нерестовая миграция, концентрирующаяся в тростниковых зарослях в прибрежной мелководной зоне. Летом озерный гольян рассеивается по периметру озера и совершает суточные миграции - ночью расходится по всему водоему, днем держится под сплавинами и в густых зарослях прибрежной растительности. Осенью гольян приближается к берегам, образуя здесь большие стаи, а ближе к зиме мигрирует в самые глубокие участки озера (Попов, 2007).

В первую половину зимы он неактивен. В середине зимы его активность возрастает, что связано с ухудшением кислородного режима водоема и поиском наиболее благоприятных районов для выживания. В то же время озерный голянь достаточно устойчив к снижению концентрации кислорода в воде, неплохо переносит постепенное снижение температуры воды, вплоть до минусовых значений, увеличение ее солености (Попов, 2007).

1.4. Возраст и рост

Продолжительность жизни озерного голяня - 5-6 лет. К концу этого срока он достигает 18 см длины и 100г массы. В верховьях Оби озерный голянь в 4+ имеет в среднем 5 см длины и 3 г массы, в 5+ - 6 см и 5 г, в 6+ - 7 см и 7 г; в озерах лесостепной зоны в 1+ - 6 см, в 3+ - 10 см, в 7+ - 15 см; наибольшая отмеченная масса рыб - около 70 г. В водоемах Средней Оби длина озерного голяня в 4+ составляет в среднем 6 см, масса - 7 г, в 5+ - 8 см и 11 г, в 6+ - 9 см и 13 г, в 7+ - 9 см и 16 г, в озерах Нижней Оби в 4+ - 12 см и 37 г, в 5+ - 13 см и 49 г (Берг, 1949).

В Турухане размеры озерного голяня в 1+ - 5+ составляют 6-11 см длины и 2-29 г массы, в Витиме в 5+ - от 50 до 82 г. В Забайкалье эта рыба живет о 6+ и к концу третьего лета нагула вырастает до 9-11 см длины и 19-30 г массы. В озере Белое(бассейн реки Лена) голянь в 4+ достигает в среднем 12 см длины и 35 г массы, в озерах Индигирки в 5+ - 11 см и 27 г, в озерах Колымы в 5+ - 12 длины и 41 г массы (Кириллов, Книжин, 2014).

1.5. Размножение

В бассейне Оби у самок озерного голяня половозрелость наступает в возрасте 2+, 3+, у самцов - на год раньше. В старших возрастных группах большинство - самки, составляют к концу жизненного цикла озерного

гольяна почти 100% популяции. На озере Байкал в репродуктивном процессе чувствуют особи озерного голяна длиной 5-10 см и массой 4-23 г, нерестятся до конца июля при температуре воды 11-15 градусов. В озерах Забайкалья озерный голян созревает в 2-хлетнем возрасте при длине 6-8 см и массе 5-7,5 г, нерестится в июне - июле при температуре воды 10-23 градуса, наиболее активен - при 15-20 градусах, икра откладывается в прибрежную растительность, часто на устьевых участках рек. В озерах Якутии озерный голян достигает половозрелости в возрасте 2+ и становится 6-7см в длину и 3,5-4,0 г массой. Нерест порционный, наблюдается с конца мая и до конца июня, при начальной температуре воды не ниже 9-11 градусов, икра откладывается на прошлогодней жесткой растительности в верхнем слое воды. Икринки клейкие, но по мере их развития клейкость уменьшается и, в случае волнения воды, икринки могут упасть на дно и погибнуть (Завьялов, 2007).

Плодовитость озерного голяна в озерах верховьев Оби в 2+ составляет в среднем 1,2 тыс. икринок, в 4+ - 10,6, в 6+ - 21,4, в 7+ - 28,3, в Байкале у рыб длиной 4-9 см - 1,4-5,8, в среднем - 2,0, в озерах Зун-Торей и Барун-Торей (Забайкалье) в 1+-3+ при длине 8-10 см и массе 7-25г - 1,1-2,5, в Витиме - 14,0-22,0 в среднем -17,3, в озерах Якутии - 13,0 -85,6, в среднем 26,5, в пойменных озерах реки Хилок (верховья Амура) в 4+-6+ при длине 11-13см и массе 40-52г - 58,-12,8 тыс. икринок. Инкубационный период в условиях озер Амура при температуре воды 14-15 градусов составляет 5 суток (Берг, 1949).

1.6. Питание

В озерах бассейна Оби озерный голян в возрасте 7 дней питается зоопланктоном, в возрасте 15 дней в пище появляются микроорганизмы зообентоса, к концу первого месяца жизни рацион голяна становится сходным по степени разнообразия с рационом взрослых особей. При выборе

кормов озерный гольян неприхотлив и питается организмами фито- и зоопланктона, зообентоса, гидрофитами, детритом, икрой рыб, летом и осенью – также потребляет падающих на воду насекомых. В летние месяцы озерный гольян наиболее активно питается ночью, выполняя как вертикальные, так и горизонтальные миграции. В период перед нерестом он интенсивно питается и днем. Зимой озерный гольян в водоемах Сибири, по всей видимости, не питается (Вышегородцев, 1988).

В озере Байкале пища озерного гольяна состоит из водорослей, амфипод и личинок хирономид. Высокая доля водорослей и гидрофитов была замечена в рационе озерного гольяна и в ряде озер южного Забайкалья. В бассейне Лены мальки гольяна питаются зоопланктоном и мелкими организмами зообентоса, пищей взрослых рыб являются преимущественно организмы зообентоса и водоросли, в летний период в желудках гольяна встречается икра карася и собственная. В бассейне Индигирки в озерах Момского района рацион взрослого гольяна состоит из организмов зоопланктона, зообентоса и растительности. Доля гидрофитов в пище рыб снижается в случае достаточного количества беспозвоночных. В целом, спектр питания озерного гольяна в озерах Якутии в значительной степени схож с таковым золотого карася. Это одна из причин того, что многие озера Якутии из типично карасевых трансформировались в гольяновые (Жуков, 1988).

В большинстве районов Сибири озерный гольян - непромысловый вид. Но в Якутии эта рыба издавна использовалась местным населением в пищу. Например, в бассейне Лены в 1962 г. было добыто 130 ц, в 1964г. - 1880, в 1966г. - 1820 ц озерного гольяна. По прогнозным оценкам, общий вылов этого вида рыб по бассейнам Лены, Яны, Индигирки и Колымы может быть доведен до 15,0 тыс. ц в год (Берг, 1949).

1.6.1. Выдерживание и транспортировка костистых рыб перед кариологическими исследованиями

Костистые рыбы, обладающие огромным видовым разнообразием (до 32 000 видов) адаптировались к огромному диапазону водных сред обитания. По крайней мере, 200 видов из них используются для рыбоводства во всем мире, и еще больше из них обрабатываются и перевозятся для рынка декоративных рыб, а также для приманки или в исследовательских целях, включая цитогенетические исследования. Научная информация о стрессе, вызванном уходом и транспортировкой рыбы, очень скудна, особенно в отношении диких видов. Технические журналы ссылаются на случайные исследования, проводимые только один раз, и поэтому эти результаты могут дать только некоторые начальные представления о проблеме. В любом случае, внимание к качеству упаковки и транспорта, безусловно, снижает смертность. Schütz (2003) показал, что смертность при транспортировке была значительно выше для видов, не входящих в CITES (Конвенция о международной торговле видами, находящимися под угрозой исчезновения), чем у относящихся к ним. Например, для таких групп, как млекопитающие, птицы, рептилии и амфибии. Вероятно, это случается из-за большей осторожности при обращении с животными из списка CITES во время транспортировки, поскольку государственные органы уделяют более пристальное внимание этим видам (Aupérin, Baroiller, 2015).

Транспортировку рыбы можно разделить на четыре этапа: 1) отлов, 2) погрузка, 3) управление отгрузкой и 4) восстановление. Чувствительность рыбы к этим различным стадиям значительно различается в зависимости от вида: например, первоначальный отлов и погрузка, по-видимому, являются очень стрессовыми для лососевых, в отличие от непосредственно поездки (Barton et al., 1980; Specker and Schreck, 1980). Транспорт сам по себе является стрессом для карпа (Свободова и др., 1999).

1.7.Кариологические методы

В последние годы цитогенетика способствовала значительному развитию исследования рыб. Это, безусловно, связано с совершенствованием методологических подходов, которые позволили лучше характеризовать хромосомы, с последующим пониманием кариотипического разнообразия рыб и его эволюции (Bertollo et al.,2015).

Конечно, хороший хромосомный препарат это основной этап для любого обычного или молекулярного цитогенетического протокола. Различные ткани могут использоваться в качестве источника митотических клеток: такие как почки, селезенки и жабры. В костистых рыбах предпочта (краниальная часть) содержит преимущественно кроветворные и лимфоидные ткани, таким образом, она считается более выгодным, с точки зрения количества метафазных клеток, и качественным материалом (Bertollo et al.,2015).

1.7.1. Прямая подготовка хромосом пресноводных костистых рыб

Метод основан на получении хромосомных препаратов из передней почки. Хотя размер почки может варьировать от вида к виду, у костистых рыб она четко подразделяется на переднюю часть, близкую к основной, и заднюю часть, которая простирается вдоль тела к хвосту. Передняя часть почки происходит от пронефроса, а тело почки из мезонефроса. Для сравнения, хромосомные препараты, полученные из передней почки, свободны от тканевых волокон, которые часто наблюдаются в препаратах из ее задней области. Данная методика заключается в непосредственном получении хромосом из различных тканей рыб. Весь или часть органа может использоваться как источник митотических клеток в зависимости от размера образца. Тем не менее, клетки почек, особенно из предпочки, обеспечивают наилучшие препараты. В образцах средних и больших размеров экстракция

предпочки облегчена тем, что предпочта соответствует размером организму. Эта методика адаптирована к костистым рыбам, а температура и время гипотонирования особенно подходят для пресноводных рыб. Таким образом, некоторые параметры, такие, как температура, время воздействия колхицином и гипотонизация, вероятно, необходимы для групп рыб, живущих в разных условиях окружающей среды (Bertollo et al.,2015).

1.7.2. Быстрая культивация фибробластов для кариотипирования костистых рыб

Метод основан на методике описанной Оджимой (1978;1982), модифицированном Аемией и др.(1984) и заключается в выращивании фибробластов из рыбьего плавника. Производят стерилизацию кусочков плавников и помещают в чашку Петри, в асептическую среду с отрегулированным рН, антибиотиками и плодной сывороткой. Температуру поддерживают в соответствии с требуемой для вида и ежедневно проверяют на рост и возможное загрязнение. В момент окончательного (на 70-80%) покрывания дна колбы фибробластными клетками их обрабатывают колхицином и отделяют от поверхности с применением трипсина. Клетки собирают, гипотонизируют и фиксируют в соответствии с общепринятой процедурой для препаратов хромосом. Особенность метода состоит в том, что при обычном культивировании требуется частое изменение среды или подготовки культуры в атмосфере, обогащенной CO_2 , т.к. используется бикарбонатно-буферная среда, в то время как в этой модификации применяется особая среда L-15, которая самобуферезируется благодаря своему аминокислотному составу и не предполагает частых изменений, что значительно снижает риск загрязнения и нежелательного влияния на культуру (Rábová et al.,2015).

1.7.3. Поверхностное распространение и иммунообнаружение мейотических белков синаптонемного комплекса у костистых рыб

Метод основан на методах описанных Ван Эененнаам и др.(1998) и Окалевич и др.(2009) с модификациями. Особенность метода такова, что позволяет применение сразу несколько других методов таких, как объединение хромосом, FISH иммунодетекция, когда хроматин гетерологичных хромосом сохраняется. Он также позволяет независимо идентифицировать центральные или боковые элементы синаптонемного комплекса, используя разные иммунофлуоресцентные зонды. Самой большой проблемой этого метода представляется узнать в зависимости от вида на какой стадии зрелости можно получить синаптонемный комплекс (Araya-Jaime et al, 2015).

1.7.4. Культивирование лимфоцитов костистых рыб

Культивирование лимфоцитов - это краткосрочная техника культивирования клеток, используемая для получения большого количества метафаз, необходимых для цитогенетических исследований. Эта техника была впервые использована для культивирования человеческой крови в 1960-х годах (Boll and Fuchs 1961; Woodliff 1964). У рыб она была впервые успешно использована для *Cyprinus carpio* в 1967 году. Принцип основан на инкубации цельной крови или лейкоцитов в подходящей среде в присутствии компонентов, стимулирующих деление клеток (митогенов). Митогены активируют иммунокомпетентные клетки, стимулируя тем самым рост и деление клеток. Было продемонстрировано, что фитогемагглютинин (РНА), выделенный из красной фасоли *Phaseolus vulgaris*, впервые использованный для отделения лейкоцитов от цельной крови путем агглютинации эритроцитов, индуцирует деление лейкоцитов и является наиболее популярным митогеном (Salvadori et al., 2015).

Методика предусматривает создание клеточные суспензий как от пресноводных, так и от морских видов костистых рыб, производя митотический индекс от среднего до высокого; это наиболее часто используемый метод клеточной культуры в цитогенетике. Препараты хромосом содержат мало клеточного дегресса и поэтому подходят для применения в последующих цитогенетических протоколах. Как важное преимущество, рыбы не обязательно убиваются и их могут продолжать держать в аквариумах; это полезно в случае проведения опытов на рыбных фермах и при работе с охраняемыми или редкими видами. Кроме того, несколько культур крови могут быть получены из одного образца. Наиболее важным лимитированием метода является размер рыб, так как в некоторых случаях невозможно получить минимальный объем крови для культуры из мелких видов или мелких образцов. Другим ограничением является межиндивидуальная изменчивость митотической реакции культивируемых клеток, как общая особенность у рыб и других позвоночных. Наилучшие результаты получены от клеток, которые культивировались в течение 24 часов после отбора проб; однако лимфоциты могут быть сохранены при 4°C до 96 часов до культивирования (Salvadori et al., 2015).

1.7.5. Микродиссекция и картирование хромосом

Принцип техники микродиссекции хромосом основан на идентификации либо хромосомы, плеча хромосомы или хромосомной полосы для последующего удаления выбранной мишени с помощью микроманипулятора, прикрепленного к инвертированному микроскопу. Как только цель определена, целые хромосомы или хромосомные области непосредственно изолируются под инвертированным микроскопом, связанным с микроманипулятором. После диссекции хромосомные фрагменты проходят стадию амплификации, используя адаптированные методы амплификации всего генома (WGA), чтобы увеличить ограниченное

количество ДНК (Telenius et al. 1992; Zhang et al. 1992) и уменьшить материал исходных копий (Vicarietal., 2015).

Принцип окрашивания хромосом основан на синтезе зондов из целых или хромосомных областей, полученных путем микродиссекции или флуоресцентной сортировки с активированной хромосомой (FACS), последующей амплификации ДНК-мишени с помощью метода WGA с последующим маркированием которые нацелены на ДНК во время вторичных реакций WGA путем включения модифицированных нуклеотидов (например, дигоксигенин-11-dUTP, тетраметил-родамин-5-dUTP). В этом смысле зонды должны иметь возможность определять местоположение хромосомной области, из которой она была получена путем образования гибридных областей (зондовая хромосомная ДНК), и детектироваться с использованием специфических флуоресцентных конъюгированных антител (например, анти-дигоксигенин-родамин). После этого допускается визуализация относительного положения зондов на хромосомах. Таким образом, хороший зонд для окрашивания хромосом должен иметь полный охват области-мишени или хромосомы, из которой он был удален, быть должным образом помечен флуоресцентной молекулой или обладать антигенным сайтом и быть синтезирован во фрагментах от 100 до 500 п.н. лучший доступ к структуре хромосомы во время FISH (Vicarietal., 2015).

ВЫВОДЫ

1. Кариотип исследованной популяции озерного гольяна характеризуется 50 хромосомами, среди которых 12 мета - , 26 субмета – и 12 субтело- или акроцентрических хромосом.
2. Изменчивость кариотипа озерного гольяна в пределах ареала проявляется в неодинаковом соотношении хромосом разных типов. Стабильным остается общее число хромосом и наличие маркерной пары крупных акроцентрических хромосом.

СПИСОК ИСТОЧНИКОВ

1. Берг Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. – Изд-во АН СССР, - 1949. - С. 574
2. Вышегородцев А. А. Рыбы Енисея: справочник //Новосибирск: Изд-во «Наука», Сибирская издательская фирма РАН, – 2000. - С. 25.
3. Жуков П. И. Справочник по экологии пресноводных рыб. Минск: Наука и техника, – 1988. - С. 140.
4. Завьялов Е. В. и др. Рыбы севера Нижнего Поволжья. Саратов. Изд-во Саратов. ун-та,– 2007. – С. 336.
5. Попов П. А., Казанцев В. А. Рыбы Сибири: распространение, экология, вылов: моногр. / Новосиб. гос. ун-т. Новосибирск, - 2007. – С. 526.
6. Кириллов А. Ф., Книжин И. Б. Современный состав и история формирования ихтиофауны реки Лена (бассейн моря Лаптевых) //Вопросы ихтиологии. – 2014. – Т. 54. – №. 4. – С. 413-413.
7. Савин В. А., Варнавская Н. В., Шапорев Р. А. Оценка генетической дивергенции популяционных комплексов тихоокеанского лосося кеты, *Oncorhynchus keta* (Walbaum), Азии и Северной Америки на основе анализа аллозимного полиморфизма //Генетика. – 2009. – Т. 45. – №. 6. – С. 825-837.
8. Шварц С. С. Внутривидовая изменчивость млекопитающих и методы ее изучения //Зоологический журнал. – 1963. – Т. 42. – №. 3. – С. 417-433.
9. Altinordu F. et al. A tool for the analysis of chromosomes: KaryoType //Taxon. – 2016. – Т. 65. – №. 3. – С. 586-592.
10. Arai R. Fish karyotypes: a check list. – Springer Science & Business Media, 2011.

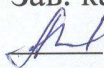
11. Araya-Jaime C. et al. Meiotic Surface-Spread and Immunodetection for Synaptonemal Complex Proteins in Teleost Fish //Fish Cytogenetic Techniques: Ray-Fin Fishes and Chondrichthyans. – 2015. – C. 82.
12. Aupérin B., Baroiller J. F. Teleost fish handling and transport under reduced stress conditions //Fish Cytogenetic Techniques. – 2015. – C. 1-10.
13. Barton B. A., Peter R. E., Paulencu C. R. Plasma cortisol levels of fingerling rainbow trout (*Salmo gairdneri*) at rest, and subjected to handling, confinement, transport, and stocking //Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. – 1980. – T. 37. – №. 5. – C. 805-811.
14. Bertollo L. A. C., Cioffi M. B., Moreira-Filho O. Direct chromosome preparation from freshwater teleost fishes //Fish cytogenetic techniques. – 2015. – C. 21-6.
15. Bogutskaya N. G. et al. The fishes of the Amur River: updated check-list and zoogeography //Ichthyological Exploration of Freshwaters. – 2008. – T. 19. – №. 4. – C. 301-366.
16. Boroń A., Jankun M., Kuszniierz J. Chromosome study of swamp minnow *Eupallasella percnurus* (Dybowski, 1916) from Poland //Caryologia. – 1997. – T. 50. – №. 1. – C. 85-90.
17. Boroń A. Comparative chromosomal studies on two minnow fish, *Phoxinus phoxinus* (Linnaeus, 1758) and *Eupallasella perenurus* (Pallas, 1814); an associated cytogenetic-taxonomic considerations //Genetica. – 2001. – T. 111. – №. 1-3. – C. 387-395.
18. Cataudella S. et al. The chromosomes of 11 species of Cyprinidae and one Cobitidae from Italy, with some remarks on the problem of polyploidy in the Cypriniformes //Genetica. – 1977. – T. 47. – №. 3. – C. 161-171.
19. da Cruz V. P., Foresti F. Mitotic Chromosome Preparations of Freshwater Stingrays //Fish Cytogenetic Techniques: Ray-Fin Fishes and Chondrichthyans. – 2015. – C. 32.
20. FishBase [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <http://www.fishbase.org> – Дата обращения: 15.04.2018.

21. Froese R., Tsikliras A. C., Stergiou K. I. Editorial note on weight–length relations of fishes // *Acta Ichthyologica et Piscatoria*. – 2011. – T. 41. – №. 4. – C. 261-263.
22. Ito Y. et al. Genetic differentiation of the northern Far East cyprinids, *Phoxinus* and *Rhynchocypris* // *Fisheries science*. – 2002. – T. 68. – №. suppl. – C. 75-78.
23. Kang Y. S., Park E. H. Studies on the karyotypes and comparative DNA values in several Korean cyprinid fishes // *The Korean Journal of Zoology*. – 1973. – T. 16. – №. 2. – C. 97-108.
24. Kuszniierz J., Paśko Ł., Tagayev D. On the variation and distribution of the lake minnow, *Eupallasella percunurus* (Pall.) // *Archives of Polish Fisheries*. – 2011. – T. 19. – №. 3. – C. 161-166.
25. Paszko B. A critical review and a new proposal of karyotype asymmetry indices // *Plant Systematics and Evolution*. – 2006. – T. 258. – №. 1-2. – C. 39-48.
26. Rábová M. et al. Rapid fibroblast culture for teleost fish karyotyping // *Fish Cytogenetic Techniques: Ray-Fin Fishes and Chondrichthyans*; Ozouf-Costaz, C., Pisano, E., Foresti, F., Toledo, LFA, Eds. – 2015. – C. 66-73.
27. Sakai H. et al. Phylogenetic and taxonomic relationships of northern Far Eastern phoxinin minnows, *Phoxinus* and *Rhynchocypris* (Pisces, Cyprinidae), as inferred from allozyme and mitochondrial 16S rRNA sequence analyses // *Zoological science*. – 2006. – T. 23. – №. 4. – C. 323-332.
28. Salvadori S., Coluccia E., Deiana A. M. Teleost fish lymphocyte culture // *Fish Cytogenetic Techniques, Ray-Fin Fishes and Chondrichthyans*. C. Ozouf-Costaz, E. Pisano, F. Foresti and LF Almeida-Toledo (Eds). – 2015. – C. 58-65.

29. Salvadori S., Coluccia E., Deiana A. M. C-Banding //Fish Cytogenetic Techniques, Ray-Fin Fishes and Chondrichthyans. C. Ozouf-Costaz, E. Pisano, F. Foresti and LF Almeida-Toledo (Eds). – 2015. – C. 88-91.
30. Svobodová Z. et al. The Effect of Handling and Transport of the Concentration of Glucose and Cortisol in Blood Plasma of Common Carp //Acta Veterinaria Brno. – 1999. – T. 68. – №. 4. – C. 265-274.
31. TAKAI A., OJIMA Y. Some features on the nucleolus organizer regions in the chromosomes of the cyprinid fishes //Proceedings of the Japan Academy, Series B. – 1984. – T. 60. – №. 10. – C. 410-413.
32. Ueno K., Ojima Y. A chromosome study of nine species of Korean cyprinid fish //Japanese Journal of Ichthyology. – 1984. – T. 31. – №. 3. – C. 338-344.
33. Vicari M. R., Pansonato-Alves J. C., Foresti F. Microdissection and chromosome painting //Fish Cytogenetic Techniques: Ray-Fin Fishes and Chondrichthyans. – 2015. – C. 144-165.
34. Wolnicki J. et al. Assessment of the size and structure of lake minnow *Eupallasella percnurus* (Pallas, 1814) population inhabiting small water body in Central Poland-Teka Kom //Ochr. Ksztalt. OErod. Przyr.-OL PAN. – 2008. – T. 5. – C. 181-189.
35. Wolnicki J., Kamiński R., Sikorska J. Occurrence, threats and active protection of the lake minnow, *Eupallasella percnurus* (Pall.), in Mazowieckie Voivodeship in Poland //Archives of Polish Fisheries. – 2011. – T. 19. – №. 3. – C. 209-216.
36. Wolnicki J., Sikorska J., Kolejko M. Lake minnow, *Eupallasella percnurus* (Pall.), in Lubelskie Voivodeship in Poland-occurrence, threats, and protection //Archives of Polish Fisheries. – 2011. – T. 19. – №. 3. – C. 201-208.
37. Wolnicki J., Kolejko M., Radwan S. Preliminary studies on the occurrence of swamp-minnow *Eupallasella Perenurus* (Pallas 1814) in the Aquatic

Ecosystems of Polesie Lubelskie (Poland) //Acta Agrophys. – 2006. – T. 1. –
№. 1. – C. 395-397.

Федеральное государственное автономное образовательное
учреждение высшего образования
«СИБИРСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»
Институт фундаментальной биологии и биотехнологий
Кафедра водных и наземных экосистем

УТВЕРЖДАЮ
Зав. кафедрой
 М.И. Гладышев
«28» июня 2019 г.

БАКАЛАВРСКАЯ РАБОТА

06.03.01 - Биология

Кариология озерного гольяна бассейна р. Енисей

Руководитель



подпись, дата

Доцент к.б.н.

И.В.Зуев

инициалы, фамилия

Выпускник



подпись, дата

Д.С. Новоселова

инициалы, фамилия

Красноярск 2019