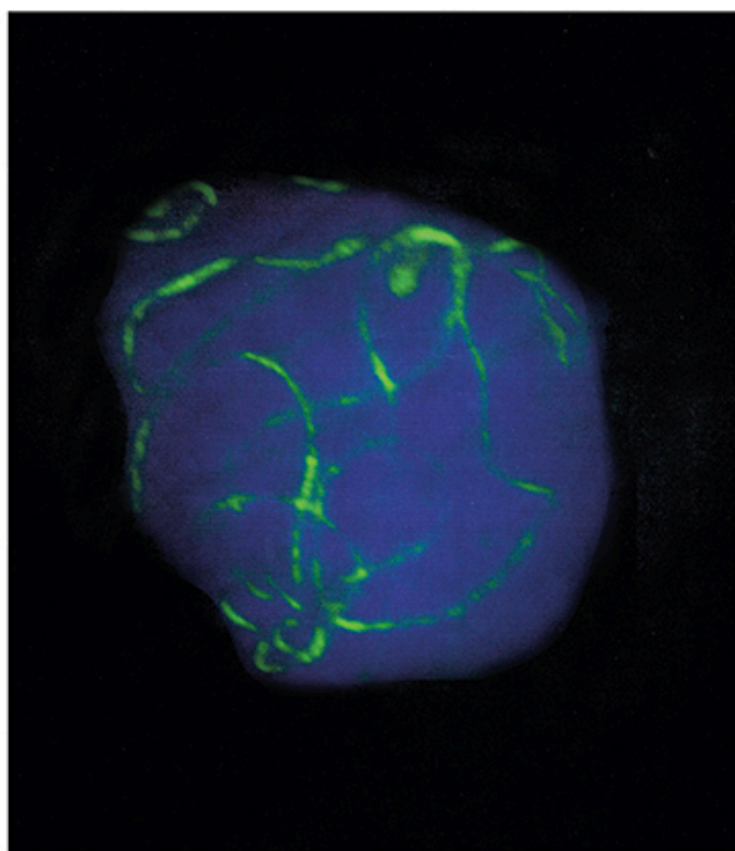


Л.Д. САФРОНОВА, Е.В. ЧЕРЕПАНОВА,
В.М. МАЛЫГИН, Е.Г. СЕРГЕЕВ

АТЛАС

**синаптонемных комплексов
(СК-кариотипов) некоторых видов
млекопитающих**



МОСКВА 2018

Сафронова Л.Д., Черепанова Е.В., Малыгин В.М., Сергеев Е.Г. Атлас синаптонемных комплексов (СК-кариотипов) некоторых видов млекопитающих. М.: Т-во научных изданий КМК. 2018. 84 с.

Несмотря на интерес, проявляемый к проблеме гибридной стерильности, для достижения полного понимания основных механизмов, лежащих в основе этого феномена, необходим широкий сравнительный анализ как генетических, так и цитогенетических данных. Изучение аномалий поведения мейотических хромосом и морфологических нарушений в формировании синаптонемных комплексов (СК), как одной из причин гибридной стерильности, могут пролить свет на решение этой проблемы. Приведенные в атласе показатели митоза (в некоторых случаях) и мейоза позволят быстро находить информацию о кариотипах и поведении хромосом в мейозе. В атласе приведены микрофотографии 13 видов и 11 межвидовых гибридов.

Для специалистов в области систематики животных, цитогенетиков и селекционеров сельскохозяйственных млекопитающих, специалистов звероводческих хозяйств.

Рецензенты: кандидат биологических наук *М.И. Баскевич*
кандидат биологических наук *З.Г. Кокаева*
кандидат биологических наук *М.А. Монахова*

Ответственный редактор доктор биологических наук *В.Н. Орлов*

Фото на обложке: Осевые элементы хромосом и латеральные элементы синаптонемного комплекса *Ph. cambelli* (СК) иммуноокрашенные антителами против SYCP3 протеинов (зеленые) Bar=5µm.

ISBN 978-5-907099-24-1

© Сафронова Л.Д., Черепанова Е.В., Малыгин В.М.,
Сергеев Е.Г., текст, иллюстрации, 2018.
© ИПЭЭ РАН, 2018.
© ООО «КМК», издание, 2018.

СОДЕРЖАНИЕ

Введение	4
Методы исследования	8
Видовые описания кариотипов (СК-кариотипы и метафазные хромосомы)	9
Отряд ХИЩНЫЕ	9
Сем. Псовые – Canidae	9
Сем. Горностаевые – Mustelidae	10
Отряд ПАРНОКОПЫТНЫЕ	12
Сем. Полорогие – Bovidae	12
Отряд НЕПАРНОКОПЫТНЫЕ	12
Сем. Лошадиные – Equidae	12
Отряд ГРЫЗУНЫ	13
Сем. Мышиные – Muridae	13
Сем. Хомяковые – Cricetidae	27
ЭЛЕКТРОННЫЕ МИКРОФОТОГРАФИИ	37
Литература	73
Заключение	83

Утверждено к печати

*Ученым советом Института проблем экологии и эволюции
им. А.Н. Северцова РАН*

Лариса Дмитриевна САФРОНОВА,
Елена Владимировна ЧЕРЕПАНОВА,
Василий Михайлович МАЛЫГИН,
Евгений Геннадьевич СЕРГЕЕВ

АТЛАС СИНАПТОНЕМНЫХ КОМПЛЕКСОВ (СК-КАРИОТИПОВ) НЕКОТОРЫХ ВИДОВ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

М.: Т-во научных изданий КМК. 2018. 84 с.

Отпечатано в ООО “Галлея-Принт”
Заказ №357. Тираж 100 экз.

ВИДОВЫЕ ОПИСАНИЯ КАРИОТИПОВ (СК-кариотипы и метафазные хромосомы)

Отряд ХИЩНЫЕ

Сем. Псовые – Canidae

Обыкновенная лисица – *Vulpes vulpes fulvus* Desm. («черно-серебристая» морфа)

Для эксперимента были взяты звери в двухлетнем возрасте из популяции зверохозяйства «Пушкинский» Московской области. Исследованные животные были фенотипически нормальными. В качестве экспериментального материала были взяты семенники при забое двух самцов в двухлетнем возрасте.

У лисицы наименьшее среди видов семейства Canidae диплоидное число хромосом – $2n=34$. Все аутосомы двуплечие, половые хромосомы сходны с таковыми у собаки (Графодатский, Раджабли, 1988). Кариотип самца черно-серебристой (серебристо-черной) лисицы (*Vulpes fulvus*) состоит из двух резко различающихся по размерам групп хромосом – 32 макрохромосомы и 2 микрохромосомы. В группу макрохромосом входят 32 аутосомы, в том числе и X-хромосома. Аутосомы основного набора образуют постепенно убывающий в размерах ряд из 16 пар двуплечих хромосом, X-хромосома трудно выявляется на основании критериев обычного кариологического анализа – величины хромосомы и положения центромеры, и предположительно была выделена как субметацентрик средних размеров. Представлено в карiotипе самок 34 макрохромосомы, а у самцов – 33.

На основе СК – карiotипирования были обнаружены 16 конфигураций аутосомных бивалентов и половой бивалент, что соответствует стандартному диплоидному карiotипу самца серебристо-черных лисиц (*Vulpes fulvus*) (Switonski et al., 1987) (рис. 1а).

Было проанализировано всего 110 сперматоцитов, 63 и 47 клеток от каждой лисицы. Были выявлены 24 СК-конфигурации, которые содержали 22 аутосомных бивалентов, половой бивалент и один трива-

лент. Каждый бивалент состоял из центрального элемента и двух боковых осей. Половой бивалента варьировал в трех конфигурациях. Половые хромосомы демонстрировали поведение в поздней зиготене, которое очень типично у других видов, таких как черно-серебристой лисицы.

Таким образом, результаты проведенного ЭМ анализа СК сперматозитов самцов черно-серебристой лисицы на стадии пахитены были подтверждены на основе СК-кариотипирования (рис. 16).

Енотовидная собака — *Nycthereutes procionoides ussuriensis* Matsch.

Все разводимые в России на зверофермах енотовидные собаки, принадлежат к подвиду *ussuriensis*. Енотовидная собака привлекает внимание цитогенетиков тем, что у нее наблюдается полиморфизм хромосомных чисел, связанный с наличием В-хромосом. Впервые кариотип енотовидной собаки подвида *N. p. ussuriensis* был описан Макина с соавторами (Makinen et al., 1986). В диплоидном наборе этого подвида показано 54 А-хромосомы и от двух до четырех В-хромосом, у подвида *N. p. viverrinus*, обитающего на Японских островах, 38 А-хромосом и от двух до пяти В-хромосом. У особей этого подвида наблюдается внутривидовой полиморфизм по центрическому слиянию (Yosida et al., 1983).

Впервые у самцов японского подвида енотовидной собаки был исследован сперматогенез и выявлено поведение половых хромосомы (Minouchi, 1929). Ши с соавторами (Shi et al., 1988) описали формирование СК номинативного подвида енотовидной собаки, особо отметив В-хромосомы.

Мейотические хромосомы. Представлены результаты ЭМ анализа ядер сперматозитов на стадии средней пахитены и дано описание СК-кариотипа. Впервые проведено кариотипирование мейотических клеток, полученных на тотальных препаратах распластанных сперматозитов, которые имели полный набор СК равный 27, из них 26 аутомсомных бивалентов и ХУ – половые хромосомы (рис. 2а).

У исследованного нами подвида *N. p. ussuriensis* СК-кариотип состоит из 26 аутомсомных бивалентов (5 мета- и 21 акроцентриков), а также ХУ-осей половых хромосом, которые четко идентифицируются по интенсивной окраске серебром.

Синаптонемные комплексы (СК) аутомсомных бивалентов имели общую морфологию и структуру типичную для млекопитающих (рис.

26). На электронных фотографиях наблюдается нормальный синапсис аутосомных бивалентов с четко выраженными осями боковых элементов (рис. 2в). В некоторых случаях обнаружены аномалии – асимметричное перекручивание (твистирование) боковых осей аутосомных бивалентов. Это особенно заметно в терминальных участках, соответствующих гетерохроматиновым районам хромосом, интенсивно окрашенных нитратом серебра. В средней пахитене синапсис Х- и У-осей был полным (протяженным). Ось У-хромосомы полностью синаптировала с осью Х, при этом наблюдали утолщения участков СК в виде интенсивно окрашенных бусинок (рис. 2в).

Измерения длины СК аутосомных и половых бивалентов. Даны результаты измерения длины СК аутосомных и половых бивалентов в каждом из наборов хромосом пяти енотовидных собак. Нумерация СК бивалентов проведена в порядке убывания их линейных размеров. Результаты исследования подтверждают корреляцию между морфометрическими характеристиками метафазных и мейотических хромосом, причем сходны отношения максимальной и минимальной длин хромосом.

Сем. Горностаевые — MUSTELIDAE

Соболь – *Martes zibellina* L.

Представлены предварительные данные исследования первого деления мейоза (пахитена) у самцов сибирского соболя из зверохозяйства. На основании промеров длин синаптонемных комплексов (СК) в сперматоцитах на стадии пахитены представлен СК-кариотип, состоящий из 18 СК бивалентов аутосом, постепенно убывающих по длине, и полового бивалента (рис. 3). Длина оси Х в 3 раза превосходит длину оси У хромосомы. Полученные результаты согласуются с данными о соотношении длин митотических хромосом этого вида.

Митотический кариотип соболя ($2n=38$, $NFa=66$) включает 18 пар аутосом: 2 крупных и 3 мелких пар метацентриков, 3 пары крупных-средних субметацентриков, 7 пар от крупных до мелких субтелоцентриков и трех пар средних-мелких акроцентриков). Хромосома Х – средний метацентрик, хромосома У – самый мелкий акроцентрик (Орлов, 1967; Графодатский и др., 1977; Графодатский, Раджабли, 1988; Iwasa, Hosoda, 2002). Оси половых хромосом синаптируют практически по всей длине хромосомы У. Ранее, при исследовании СК сперматоцитов у американской норки *Mustela vison* (Koyskul,

Basrur, 1995), было обнаружено, что участок синапсиса половых хромосом также занимал значительную часть хромосомы Y, а в некоторых клетках распространялся на всю длину хромосомы Y.

Поскольку соотношение длин СК аутосом и половых хромосом может значительно меняться от ранней к поздней пахитене, а особенности синапсиса половых хромосом различаются даже у близких видов, для более точной характеристики мейоза соболя требуется более детальный анализ сперматоцитов на стадиях от зиготены-ранней пахитены до поздней пахитены-диплотены.

Отряд ПАРНОКОПЫТНЫЕ – ARTIODACTILA

Сем. Полорогие – Bovidae

Крупный рогатый скот (бык) – *Bos taurus* L.

Наша самая ранняя публикация по исследованию с помощью световой микроскопии профазы мейоза у самцов двух видов сельскохозяйственных животных – лошади (*Equus caballus*, 8 экз.) и крупного рогатого скота (*Bos taurus*, 4 экз.), причем СК-кариотип жеребцов описан впервые.

В кариотипе быков (*Bos taurus* L.) представлено 60 хромосом: 29 акроцентрических пары аутосом и пары метацентрических половых хромосом. В пахитене насчитывается 29 аутосомных синаптонемных комплексов и половой бивалент с конъюгирующими X- и Y-осями, которые более интенсивно окрашены, чем СК-аутосомы (рис. 4а, б). У обоих этих видов мы не обнаружили изменений в профазе мейоза. Оси половых хромосом окрашиваются намного интенсивнее СК аутосомных бивалентов, значительно толще и нередко сильно скручены. Во многих случаях теломерные концы половых хромосом вступают в синапсис, образуют утолщения в виде петель и узлов.

Отряд НЕПАРНОКОПЫТНЫЕ – PERISSODACTILA

Сем. Лошадиные – Equidae

Домашняя лошадь – *Equus caballus* L.

В кариотипе жеребцов представлено 64 хромосомы, из 13 пар мета- и субметацентрических и 18 пар акроцентрических аутосом, метацент-

рической X-хромосомы и акроцентрической Y-хромосомы, что соответствует норме. На тотальных препаратах распластанных пахитенных сперматоцитов обнаружен 31 аутосомный бивалент и оси X- и Y-хромосом, полового бивалента, более интенсивно окрашенные, чем оси аутосом (рис. 5а, б).

Сравнение относительной длины метафазных хромосом соматических клеток и СК не показало существенных различий, что согласуется с данными аналогичных исследований, проведенных на других видах млекопитающих.

Отряд ГРЫЗУНЫ – RODENTIA

Сем. Мышиные – MURIDAE

Род Крысы обыкновенные – *Rattus*

Гибриды крыс – *Rattus rattus* L. × *Rattus flavipectus* (*Rattus tanezumi flavipectus* Milne-Edw.)

Электронно-микроскопический анализ синаптонемных комплексов (СК) гибридов крыс первого поколения F1 при гибридизации *Rattus rattus* × *Rattus flavipectus*.

Проведен ряд исследований последствий гибридизации рода *Rattus*, которые показали значительное снижение плодовитости полученных гибридов (Yosida, 1980; Baverstok et al., 1983). Иошида (Yosida, 1980) представил экспериментальные результаты по гибридизации разнохромосомных форм черной крысы, *R. rattus*. Гибриды между 38- и 42-хромосомными формами генетически отличаются, по паттерну аллелей (от 19 до 45% локусов) изученных электрофоретически. Гибриды *R. rattus* имели значительно редуцированную фертильность, в том числе малые выводки в некоторых скрещиваниях.

Мы провели ЭМ анализ СК у гибридов крыс, полученных в лаборатории М.Н. Мейер при скрещивании *Rattus rattus* (2n = 38) из Прибалтики с желтогрудой вьетнамской *Rattus flavipectus* (2n = 42) из Вьетнама. Гибриды оказались фертильными, но у них обнаружена пониженная плодовитость. Жизнеспособность гибридов F1 различается в разных сочетаниях скрещиваний.

Кариотипы синантропных видов крыс – *R. flavipectus* и черной европейской *R. rattus* – имеют некоторые отличия. Гетерозиготы по перестройкам (перичентрические инверсии в 1-й, 13-й парах аутосом)