

НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ АГРАРНИХ НАУК УКРАЇНИ

ІНСТИТУТ РОЗВЕДЕННЯ І ГЕНЕТИКИ ТВАРИН
імені М. В. Зубця

В. В. ДЗИЦЮК
Х. Т. БРАТИЦЯ
О.Є. ГУЗЕВАТИЙ

АТЛАС ХРОМОСОМ СІЛЬСЬКОГОСПОДАРСЬКИХ І ДОМАШНІХ ТВАРИН

Київ
АГРАРНА НАУКА
2022

УДК 636.082.:575
А 92

*Рекомендовано до друку
вченою радою Інституту розведення і генетики тварин
імені М. В. Зубця НААН
21 березня 2022 р (протокол № 4)*

Рецензенти:

К. В. Копилов –

доктор сільськогосподарських наук, професор,
головний науковий співробітник Інституту розведення і генетики тварин
імені М. В. Зубця НААН;

В. І. Россоха –

кандидат сільськогосподарських наук, старший науковий співробітник,
завідувач лабораторії генетики Інституту тваринництва НААН

Дзіцюк В. В., Братиця Х. Т., Гузеватий О. Є.

А 92 Атлас хромосом сільськогосподарських та домашніх тварин. Київ: Аграрна наука, 2022. 128 с.

ISBN 978-966-540-542-9

В атласі описано каріотиби, ідіограми і номенклатура хромосом сільськогосподарських та домашніх тварин.

Розрахований на широке коло дослідників, які працюють у галузі вивчення клітинної і молекулярної біології, генетики, цитогенетики, спеціалістів аграрного бізнесу, науковців, викладачів та студентів закладів вищої освіти аграрного профілю.

УДК 636.082.:575

ISBN 978-966-540-542-9

© В. В. Дзіцюк, Х. Т. Братиця,
О. Є. Гузеватий, 2022
© Державне видавництво
«Аграрна наука» НААН, 2022

Зміст

Вступ	4
-------------	---

Розділ 1 КАРІОТИП СІЛЬСЬКОГОСПОДАРСЬКИХ ТА ДОМАШНІХ ТВАРИН

1.1. Хромосомний набір соматичної клітини	6
1.2. Будова хромосом	9
1.3. Методи вивчення хромосом і каріотипів	11
1.4. Принципи класифікації і номенклатури хромосом	17

Розділ 2 ВИДОВА НОРМА КАРІОТИПУ СІЛЬСЬКОГОСПОДАРСЬКИХ ТА ДОМАШНІХ ТВАРИН

2.1. Хромосоми великої рогатої худоби (<i>Bos taurus</i>)	20
2.2. Хромосоми коня свійського (<i>Equus caballus</i>)	26
2.3. Хромосоми свині свійської (<i>Sus scrofa</i>)	31
2.4. Хромосоми кози домашньої (<i>Capra aegagrus hircus</i>)	36
2.5. Хромосоми вівці домашньої (<i>Ovis aries</i>)	42
2.6. Хромосоми кроля європейського (<i>Oryctolagus cuniculus</i>)	46
2.7. Хромосоми кішки свійської (<i>Felis catus</i>)	54
2.8. Хромосоми собаки домашньої (<i>Canis lupus familiaris</i>)	56
2.9. Хромосоми буйвола річкового (<i>Bubalus bubalis bubalis</i> або <i>River buffalo</i>)	58

ВИСНОВОК	115
СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ	117

Вступ

В основі кожної цитогенетичної роботи покладено детальний опис хромосом об'єкта досліджень. Для ссавців – це передусім відомості про кількість і морфологію хромосом, дані про локалізацію та розміри блоків структурного гетерохроматину, локалізації та кількості ядерцеорганізувальних районів (ЯОР) [1].

Вирішальним кроком для цитогенетики ссавців було відкриття різних методів аналізу хромосом. Першою було розроблено техніку з вивчення посмугованості на хромосомах рослин (бобів *Vicia faba*) з використанням флюорохрому та хінакринної гірчиці [2]. Цей метод дослідження отримав назву Q-banding. Пізніше було розроблено низку інших методів: G-banding, C-banding, R-banding, фарбування сріблом (AgNOR-banding) тощо. Використання цих методів у цитогенетиці домашніх тварин було розглянуто Iannuzzi L. і Di Berardino D. [3].

Методи хромосомного аналізу сприяли створенню міжнародних стандартних каріотипів для домашніх ссавців. Стандарти потрібні для точної діагностики хромосомних аберацій. Перші результати дослідження G-смуг було опубліковано Ford C.E. et al. [4] для таких видів тварин, як велика рогата худоба, свині, коня, вівці, кози, кішки і кролі. У наступні роки було запропоновано оновлені стандарти для кількох видів, зокрема: свиней [5], великої рогатої худоби, овець, козлів [6], коней [7], собак [8, 9] та котів [10].

Цитогенетичні дослідження революціонізувалися наприкінці 80-х років XX ст. завдяки використанню молекулярної техніки FISH (флуоресцентна гібридизація in situ), яка заснована на детекції та виявленні положення специфічної послідовності

ДНК на метафазних хромосомах [3]. Ця методика стала золотим стандартом у цитогенетичній діагностиці, і зазвичай використовується для точного і надійного виявлення хромосомних структурних аномалій та анеуплоїдій. Широкий спектр молекулярних зондів, які використовують у техніці FISH, комерційно доступні для людини і миші, але не для сільськогосподарських та домашніх тварин. А відтак необхідна домашня підготовка зондів для цих видів тварин.

Останні досягнення у розробці молекулярних інструментів, які застосовують для цитогенетичної діагностики, включають у себе SNP (однонуклеотидний поліморфізм) мікрочіпи і масиви для порівняльної геномної гібридизації (aCGH). Вони можуть бути використані для точної ідентифікації точок розриву, що призводять до структурних перебудов хромосом. Останнім часом було розроблено новий підхід до молекулярного каріотипування, заснований на техніці FISH, виконаний на одному мікроскопічному слайді з набором субтермоспецифічних зондів для обох плечей p і q кожної хромосоми [11]. Очікується, що цей інструмент незабаром буде комерціалізований для хромосом великої рогатої худоби та свиней.

КАРІОТИП СІЛЬСЬКОГОСПОДАРСЬКИХ ТА ДОМАШНІХ ТВАРИН

1.1. ХРОМОСОМНИЙ НАБІР СОМАТИЧНОЇ КЛІТИНИ

Каріотип (від грец.: *káριον* – горіх, ядро і *τύπος* – відбиток, тип) – це набір хромосом у соматичній клітині, який є типовим для цієї групи тварин або рослин за кількістю, формою і величиною. Основними ознаками каріотипу є диплоїдна кількість хромосом, величина і форма окремих хромосом та їх плечей, наявність у них вторинних перетяжок, а також особливості диференційного фарбування [12].

У вужчому розумінні каріотипом також називають систематизований набір хромосом однієї клітини. Такий каріотип можна отримати при вирізанні із мікрофотографії метафазної пластинки окремих хромосом і розкладанні їх по групах за величиною і формою. Систематизований за розміром і формою диплоїдний набір хромосом однієї клітини називають **каріограмою**. За допомогою каріограм діагностують деякі хромосомні хвороби [13].

Схематичне узагальнене зображення каріотипу з урахуванням середніх кількісних відношень між розмірами окремих хромосом і їх частинами називають **ідіограмою** (від грец.: *idios* – особливий і *gramma* – рисунок). На ідіограмах відображаються всі особливості морфологічної структури хромосом. Порівняльний аналіз ідіограм використовують у каріосистематиці для виявлення й оцінювання ступеня споріднення між різними групами організмів на основі подібності і відмінності їх хромосомних наборів [13].

Морфофункціональна організація хромосом відбувається упродовж різних фаз циклічного поділу клітини. Стан функціональної активності генетичної інформації контролюють через спіралізацію і деспіралізацію хромосом [14].

Спіралізація – це процес вкорочення й ущільнення хромосом, що передуює поділу клітини (мітозу й мейозу). Спіралізація полегшує впорядковане розходження хромосом між дочірніми клітинами. Тому максимальна спіралізація відбувається у метафазі, де здійснюється розподіл хромосом по дочірніх клітинах.

Деспіралізація – це процес розкручування хроматид під час завершення поділу клітини (мітозу або мейозу). Максимальну деспіралізацію спостерігають у період найвищої синтетичної діяльності хромосом – інтерфазі. У цей період відбувається реплікація (тобто відновлення) хромосом і реалізація записаної в них генетичної інформації.

Великого значення набуває *ауторепродукція* хромосом, яка відбувається у центральній стадії інтерфазі і має назву *фаза синтезу ДНК*. Після ауторепродукції замість кожної хромосоми з'являється пара, яка тимчасово, до моменту поділу ядра, пов'язана з центромерою. Такі дочірні хромосоми цілком самостійні, але ще не відокремлені одна від одної та називаються **хроматидами** [14].

Для забезпечення процесу розходження гомологічних хромосом у дочірні клітини важливу роль відіграє **центромера**, або **кінетохор**. Цитологічно центромера має вигляд первинної перетяжки, яка може займати різне положення відносно до кінців хромосоми, що і визначає форму і тип хромосом у метафазі.

Центромеру хромосоми позначають буквою С, коротке плече – р, довге – q.

Окремі хромосоми містять так званий **ядерцеорганізувальний район** (ЯОР). Ядерце не є самостійною структурою чи органом. Це – похідне хромосоми, один із її локусів, який активно функціонує в інтерфазі. Ядерце містить РНК, гістони, ферменти та інші речовини. У процесі синтезу клітинних білків ядерце клітини є місцем утворення рибосомних РНК і рибосом,

на яких відбувається синтез поліпептидних ланцюгів. Кількість ядерець у клітині може змінюватися, однак їх кількість на ядро залежить від генного балансу клітини. Встановлено, що в утворенні ядерець беруть участь певні місця деяких хромосом. Такі хромосоми, як правило, мають вторинні перетяжки, зони яких являють собою місця, де відбувається розвиток ядерець.

Ознакою каріотипу є наявність пар гомологічних (однакових) хромосом [12].

Хромосомний набір соматичної клітини ссавців диплоїдний ($2n$) і складається з двох гаплоїдних наборів (n), різного походження (одна – материнська, а друга – батьківська). Тому хромосоми набору парні, кожна хромосома має свого морфологічного двійника, або гомолога. Такі парні, морфологічно і генетично подібні хромосоми називаються **гомологічними**, хромосоми з різних пар – **негомологічними** хромосомами.

Серед усіх хромосом каріотипу розрізняють пари аутосом, які є однаковими як для чоловічих, так і для жіночих особин, і одну пару статевих хромосом (**гетерохромосоми, гоносоми**), які розрізняють залежно від статі. Статеві хромосоми жіночих особин ссавців позначають буквами XX, а чоловічих особин – XY, тому жіночу стать називають **гомогаметною**, чоловічу – **гетерогаметною**. У птиці, навпаки, жіноча стать гетерогаметна, чоловіча – гомогаметна.

Характерною особливістю еволюції каріотипів є незалежна від еволюційного рівня тварин або рослин кількість хромосом. Остання у наборі у різних видів значно коливається, але для кожного виду відносно постійна. Наприклад, у людини 46 хромосом, а у річкового рака – 200. Це пояснює те, що не кількість хромосом, а якісні особливості генетичної інформації, записані у молекулі ДНК, визначають розвиток і властивості індивідуума та виду. В основному диплоїдна кількість хромосом у кожного виду постійна, однак у деяких випадках виявляють внутріпопуляційну або індивідуальну мінливість у разі хромосомних перебудов чи варіації кількості так званих додаткових хромосом (дрібних хромосом, які є у одних особин виду і відсутні в інших) [12, 13].

Важливою характеристикою каріотипу є **кількість плечей** хромосом (NF, від фр.: *nombre fundamental*). У NF входить кількість плечей аутосом і двох Х-хромосом. При визначенні NF акроцентричні хромосоми рахують одноплечими, так само і у випадку з дрібними хромосомами невідомої морфології [13].

1.2. БУДОВА ХРОМОСОМ [12]

Основні стадії поділу клітин, коли можна вивчати будову або морфологію хромосом – це стадії мета- й анафази. На цих стадіях вони найбільш чітко видимі у клітині і вирізняються такими ознаками: поперечною перетинкою (центромерою), яка ділить хромосоми на два плеча із характерною для них довжиною (рис. 1).

У сільськогосподарських тварин хромосоми достатньо великі та зручні для вивчення. Виняток становить птиця, у якої, крім кількох великих, є багато дрібних хромосом, що певною мірою ускладнює їхню ідентифікацію і локалізацію у тих чи інших генах.

Речовина, з якої побудовані хромосоми, називається **хроматином**. Хроматин починає конденсуватися (спіралізуватися) з настанням мітозу. Тіло хромосоми конденсується нерівномірно.

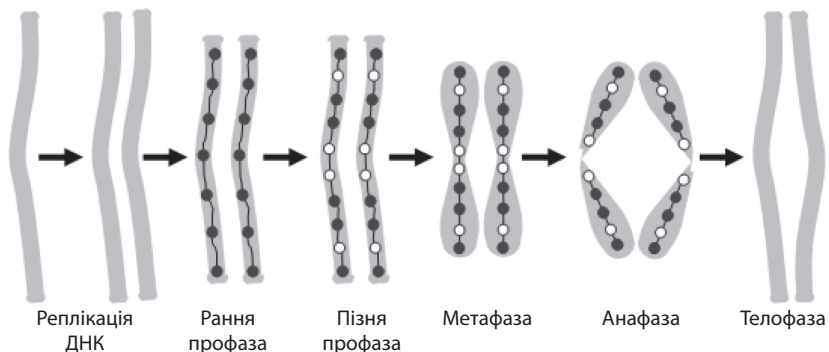


Рис. 1. Різні стадії клітинного циклу [15]

Розрізняють *еу-* та *гетерохроматинові* ділянки хромосом. Перші, у період поділу ядра, менш спіралізовані (компактизовані) і тому фарбуються слабше, ніж більш щільніший (більше компактизований) гетерохроматин. Обробіток барвниками дає можливість визначити гетеро- та еухроматинові ділянки під час мітозу. Існують припущення, що ділянки еухроматину утримують гени, тоді як ділянки гетерохроматину не мають генів або утримують їх дуже мало.

Кожна хромосома є сукупністю сегментованих і несегментованих ділянок. Сегменти або бенди позначають порядковими номерами, причому центромера є вихідною точкою для цифрової схеми. При позначенні будь-якого сегмента використовують чотири позначення: номер хромосоми, символ плеча (коротке чи довге), номер району і номер сегмента у межах цього району.

Залежно від розміщення (локалізації) центромери хромосоми бувають:

- *метацентричні* (рівноплечі) *M*, у них центромера розміщена посередині або близько біля середини хромосоми. Плечовий індекс $I=1-1,9$;
- *субметацентричні* (нерівноплечі) *SH*, це хромосоми з плечима різної довжини. Плечовий індекс $I=2-4,9$;
- *acroцентричні* (різке нерівнопліччя) *ST*, де одне плече дуже мале. Плечовий індекс $I>5$;
- *телоцентричні* – це тип метафазної хромосоми, коли центромера розташована майже на самому кінці.

Бувають також акроцентричні хромосоми з вторинною перетяжкою, а деякі хромосоми мають невелику ділянку, яка прикріплена до основного тіла лише тонкою ниткою – це супутник.

Каріотипування хромосом. Щоб дослідити будову хромосом у різних тварин, зміни, які в них відбуваються, і різницю між ними, проводять процес ідентифікації хромосом, який називається **каріотипуванням**.

Така методика доволі складна та потребує спеціальної підготовки і технологічного обладнання. Хромосоми ідентифікують за формою, яка визначається розміщенням центромери, наяв-

ністю вторинних перетинок, супутників тощо. Для дослідження беруть препарати крові чи клітин. При вивченні структури хромосом застосовують також два методи фарбування: *тотальний* і *диференційний*.

Препарати після фарбування фотографують і на відбитках визначають передусім три основних параметри – центромерний індекс, плечовий індекс і відносну довжину.

Центромерний індекс – це відношення довжини коротшого з двох плечей до довжини всієї хромосоми.

Плечовий індекс – це відношення довгого плеча хромосом до коротшого. $I=q/p$.

Відносна довжина – це відношення абсолютної довжини цієї хромосоми до загальної довжини всіх хромосом у гаплоїдному наборі.

Вирізані з фотографії аутосоми гаплоїдного набору розміщують зліва направо в порядку зменшення їх довжини, тобто будують ідіограму.

Крім того, складають каріограму з розміщення гомологічних пар хромосом також зліва направо у міру зменшення їх довжини. Статеві хромосоми розкладають у кінці каріограми.

Визначаючи особливості каріотипів основних видів сільськогосподарських тварин, враховують загальну специфіку видових різниць каріотипів, відмічають кількість хромосом, їхню структуру, відношення еу- та гетерохроматинових ділянок, наявність генних комплексів.

1.3.

МЕТОДИ ВИВЧЕННЯ ХРОМОСОМ І КАРІОТИПІВ

Для того, щоб хромосоми можна було побачити під мікроскопом, цитогенетичні препарати фарбують.

Розрізняють три групи класичних методів фарбування хромосом: *рутинні*, *диференційні* та *молекулярно-генетичні*.

Рутинне фарбування хромосом. Найпростішим є метод цілісного (простого, тотального, рутинного) фарбування хро-

мосом. Для цього найчастіше використовують розчини таких фарбників, як азур-еозину за Романовським-Гімза, оцтовокислий орсеїн, гематоксилін та ін. При фарбуванні розчинами цих барвників хромосоми фарбуються рівномірно по всій довжині. На пофарбованих таким методом препаратах можна підрахувати кількість хромосом у клітині і за наявності виявити полі-, анеуплоїдні клітини, хромосоми з деякими типами аберацій. Хромосоми можуть бути розділені на групи за їх морфологією [13].

Диференційне фарбування хромосом. Це метод обробітку препаратів хромосом розчинами спеціальних ферментів і солей з визначеними рН та температурним режимом з подальшою обробкою основними барвниками або флюохромами. Диференційне фарбування хромосом забезпечується температурно-сольовою дією на фіксовані хромосоми. Загалом на хромосомах проявляється характерна посмугованість, так звані диски (бенди), розташування яких специфічне для кожної хромосоми. Це чергування еу- та гетерохроматинових районів хромосом [14]. Для кожної пари гомологів картина розташування поперечних смуг уздовж осі хромосоми індивідуальне. Індивідуальність фарбування хромосом дає змогу розрізняти в каріотипі гомологічні хромосоми і більш точно будувати каріограми [13].

Залежно від мети цитогенетичного дослідження використовують різні методи диференційного фарбування хромосом. Найпоширенішими з них є: Q-, G-, C-, R- і NOR-, або Ag-banding. У свою чергу, методи диференційного фарбування поділяють на дві групи [16]:

- фарбування специфічних хромосомних структур, яке призводить до утворення сегментів уздовж довжини всіх хромосом (наприклад, Q-, G- або R-banding);
- фарбування специфічних хромосомних структур, унаслідок чого виявляють обмежену кількість сегментів (C-, T- або Ag-banding).

Для позначення виду фарбування використовують систему трилітерного маркування, яка включає в себе основний метод

фарбування, варіант попереднього обробітку препарату хромосом і назву барвника (GTG, RHG, QFQ та ін.). Структури, які виявляють за довжиною хромосоми відповідно до типу фарбування, називають **Q-, G-, R-, C-, AgNOR-сегментами** (bands).

Q-banding (від англ.: *quinacrine* – акрихін) вирізняється тонкою поперечною посмугованістю вздовж хромосоми, зумовлену чергуванням яскраво виражених та блідих смуг різної ширини (вважають, що смуги відповідають ділянкам ДНК, які багаті АТ- і ГЦ-парами азотистих основ відповідно [13]), за допомогою флуоресцентної мікроскопії хромосомних препаратів, пофарбованих такими флуорохромами (флуоресцентними барвниками), як похідні акридину – акрихін дигідрохлорид (атебрин) чи акрихін-іприт. Ці барвники можуть приєднуватися до ДНК за допомогою інтеркаляції або зовнішніх іонних сил.

Q-фарбування має своє кодування (QFQ) за міжнародною цитогенетичною номенклатурою [16].

G-banding (від англ.: *Giemsa* – Гімза) виявляється завдяки попередній обробці хромосомних препаратів слабким розчином протеолітичного ферменту трипсину і наступним фарбуванням барвником Романовського-Гімзи. G-забарвлення дає змогу отримати хромосоми, нерівномірно пофарбовані по довжині. Рисунок чергування темних (G-позитивних) та світлих (G-негативних) смуг є унікальним для кожної пари гомологічних хромосом. Цікаво, що темні та світлі смуги асоційовані з ділянками, збагаченими на АТ- і GC-пари відповідно (для останніх характерна підвищена щільність кодувальних послідовностей) [15].

Темнопофарбовані G-смуги виявляють відповідно з пізнореплікувальними ділянками хромосом. У них можуть бути переважно локалізовані повторювані послідовності ДНК. Крім того, розподілення G-смуг нагадує хромомерний рисунок мейотичних (пахітенних) хромосом. Кожному G-диску, виявленому за допомогою світлової мікроскопії, відповідає кілька дисків на електронно-мікроскопічному рівні. Співвідношення цитологічних і генетичних характеристик G-посмугованості ще недостатньо вивчено. Рисунки G- і Q-banding дуже подібні, причому

яскраво забарвленим Q-смугам відповідають темнозабарвлені G-смуги. Лише окремі райони хромосом при G- і Q-banding проявляють себе по-різному, як, наприклад, райони вторинних перетяжок, поліморфних гетерохроматинових блоків і гетерохроматин Y-хромосоми у людини.

G-фарбування має своє кодування (GTG) за міжнародною цитогенетичною номенклатурою [16].

R-banding (від англ.: *reverse* – зворотня) вирізняється протилежністю рисунка G-banding. Темнопофарбованими виявляють еухроматинові ділянки хромосом, а світлими – гетерохроматинові [16]. При R-banding добре профарбовуються теломерні (кінцеві) райони хромосом. R-сегменти відповідають ділянкам багатим G-C-парами (50–60 % ДНК), і містять загальноклітинні гени, які реплікуються у першій половині S-періоду – синтетичного періоду інтерфази [14].

Є кілька модифікацій методу R-banding і кожний з них має своє кодування за міжнародною цитогенетичною номенклатурою. Найбільш простою і ефективною вважається методика, за якої препарати хромосом обробляють розчином Ва(ОН), при 60 °С, а фарбування хромосом проводять барвником Гімзи.

Кодування R-фарбування, отриманого таким методом, має код RHG [14].

C-banding (від англ.: *constitutive heterohromatin* – конститутивний гетерохроматин) дає змогу виявити сегменти центромерних і навколоцентромерних ділянок усіх хромосом. Цей метод виявляє структурний або конститутивний гетерохроматин, що дає можливість оцінити поліморфізм хромосом, індивідуальні відмінності окремих хромосом, зумовлені мінливістю гетерохроматинових блоків. Ключовим моментом виявлення C-сегментів є лужна денатурація білків ДНК, які утворюють гетерохроматинові ділянки. Припускають, що оскільки компактизація ДНК більш щільна у цих районах, такі ділянки стійкіші до денатурації, а відповідно і профарбовуються барвником Романовського-Гімзи краще [14].

C-banding має своє кодування (CBG) за міжнародною цитогенетичною номенклатурою.

AgNOR-banding (від англ.: *nucleolar organizer region* – ядерцеорганізувальні райони – ЯОР) дає змогу виявити ядерцеорганізувальні райони хромосом [13]. ЯОР – це райони хромосом, в яких локалізуються гени, що беруть участь в утворенні ядерця. Ці гени кодують два типи рибосомної РНК (рРНК): 28-S і 18-S-рРНК. Існує кілька модифікацій цього методу фарбування. Загалом суть полягає в обробці препаратів хромосом солями срібла за певної температури. Після обробітку препарату хромосоми фарбуються у жовтий колір, а в ядерцеорганізувальних районах хромосом чітко виділяються темно-коричневі або чорні точки. Зазвичай у хромосомі ці парні утворення відповідають двом хроматидам. Якщо на препараті помітні супутникові нитки (ділянки хромосом, які з'єднують супутник з рештою хромосоми), то помітно, що темні утворення знаходяться на цій нитці. В акроцентричних хромосомах з короткою супутниковою ниткою профарбовані структури лежать термінально, імітуючи супутники. У цьому випадку темнопрофарбовані структури можуть виглядати як потрійні утворення або ж мати ще складнішу будову.

Цитогенетики навчилися піддавати різному диференційному фарбуванню G- і Ag-banding. Це дає можливість вивчати поліморфізм організмів за ядерцеорганізувальними районами.

Біохімічні механізми Ag-banding хромосом поки невідомі. Однак вже встановлено, що при цьому методі фарбуються не ДНК рибосомних генів і не рРНК, а кислі білки. Припускають, що ці білки входять у структуру ядерця і пов'язані з рРНК. Саме тому Ag-banding проявляє не кожний ядерцевий організатор, а лише функціонуючий в інтерфазі, у попередньому мітозі, в якому було зафіксовано хромосоми.

Тривалий час методи диференційного фарбування хромосом (особливо G-метод) були основними при дослідженні та порівнянні морфології хромосом різних видів. Але для чіткого розподілення смуг довжина хромосом повинна бути достатньо великою, а значна кількість видів має дрібні хромосоми – це істотно обмежує сферу застосування таких методів. Тому останнім ча-

сом все частіше під часм дослідження каріотипів використовують метод флуоресцентної гібридизації *in situ* [15].

Метод молекулярної гібридизації ДНК *in situ* [13]. Завдяки успіхам у молекулярній генетиці розроблено принципово новий метод вивчення хромосом – метод молекулярної гібридизації *in situ*. Будь-яка ділянка ДНК займає в хромосомі суворо визначене розміщення. На основі цього розроблено метод для локалізації специфічних послідовностей нуклеїнових кислот в ізольованих хромосомах. Для цього застосовують ДНК- і РНК-зонди – одноланцюгові радіоактивні фрагменти ДНК (або РНК). При гібридизації фіксовані на предметному склі хромосоми піддають короточасній дії розчинів з дуже високим показником рН для поділу комплементарних пар ДНК, а потім гібридизують з ДНК-зондом, поміченим радіоактивними ізотопами. Ретельно промивши препарат, методом радіоавтографії виявляють ділянки хромосом, які зв'язують радіоактивні зонди.

Здатність цього методу можна значно підвищити, якщо використовувати спеціальний, так званий FISH-метод (*Fluorescence in situ hybridization*). Метод FISH ґрунтується на здатності полінуклеотидних ланцюгів утворювати дуплекси із комплементарними їм ланцюгами. Штучно синтезований зонд, мічений будь-яким флуорофором, являє собою фрагмент ДНК, комплементарний ділянці хромосоми, яку треба візуалізувати. Такий зонд гібридизується із препаратами хромосом у денатурувальних умовах, і факт гібридизації встановлюють за допомогою флуоресцентного мікроскопа. Зони хромосом, з якими гібридувався зонд, випромінюють світло у певному спектральному діапазоні залежно від властивостей використаної флуоресцентної мітки – світяться відповідним кольором (рис. 2) [15].

Використання різних комбінацій флуорофорів при міченні зондів та складних систем фільтрів на мікроскопах дає можливість одночасно детектувати велику кількість ділянок на одній хромосомі (метод *багатокольорової FISH*) на препаратах метафазних пластинок. На відміну від класичних методів диференційного фарбування, методи FISH мають більшу роздільну

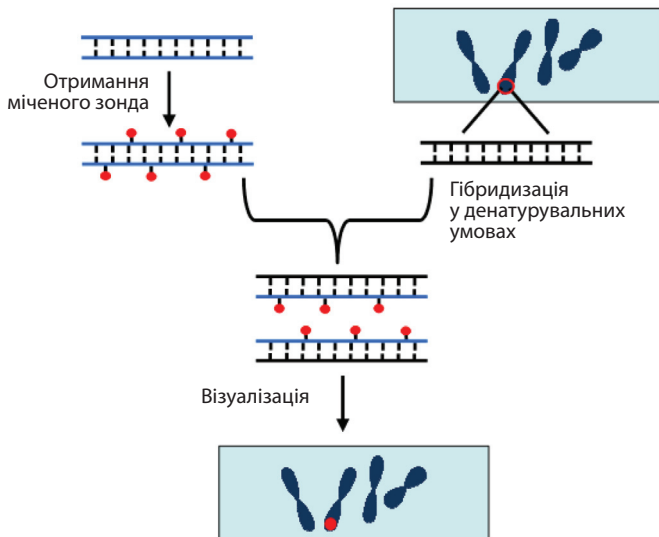


Рис. 2. Схема методу FISH [15]

здатність відносно до довжини фрагмента хромосоми, що аналізується (наприклад, проведення специфічного обробітку препаратів хромосом перед гібридизацією дає змогу виявляти ділянки завдовжки у десятки тисяч пар основ) [15].

1.4. ПРИНЦИПИ КЛАСИФІКАЦІЇ І НОМЕНКЛАТУРИ ХРОМОСОМ [13]

Спроби розрізнити в каріотипі окремі хромосоми і класифікувати їх було прийнято практично відразу, як тільки отримали достатньо матеріалів щодо хромосомної мінливості. Однак на початку розвитку цитогенетики вченим було відомо лише метод рутинного фарбування хромосом. У цей період розробляли детальні методики морфологічного аналізу хромосом і створювали класифікації, засновані на точних розрахунках різних хромосомних індексів (величин, які відображають відношення довжини

одних частин хромосоми до довжини інших частин або до сумарної довжини всіх хромосом набору). Ці класифікації давали змогу зрозуміти процеси спіралізації (конденсації) хромосом у клітинному циклі, але були малоефективними для розробки класифікації хромосом (на спіралізацію хромосом можуть впливати багато факторів і навіть в одній клітині інтенсивність спіралізації різних хромосом може бути неоднаковою).

Морфологічну класифікацію хромосом було найдетальніше розроблено для людини та одомашнених тварин.

Відкриття диференційного фарбування хромосом дало можливість докорінно вдосконалити класифікацію хромосом. Остання класифікація, розроблена на Паризькій конференції щодо стандартизації каріотипу людини (1971 р.) [17], дала чітке розуміння таким термінам, як «метацентричні», «аероцентричні» та ін. Запропоновано символіку, в якій фігурують позначення плечей хромосом. Згідно з рішенням Паризької конференції всім хромосомам набору:

- присвоюється порядковий номер за послідовністю спадання їх величини;
- у кожній хромосомі коротке плече позначають символом р, довге плече – символом q;
- кожне хромосомне плече розділяють на райони, які нумерують по порядку від центромери до теломери; залежно від величини хромосоми та особливостей її фарбування в плечі може бути від 1 до 4 районів;
- ділянки плечей і G-смуги у кожній ділянці нумерують арабськими цифрами у напрямку від центромер до теломер;
- смуги всередині районів також нумерують по порядку від центромери.

У цьому випадку будь-яку ділянку хромосоми можна позначати буквенно-цифровим «кодом», який включає в себе номер хромосоми, плече і номер району і ділянки, які виділяють за допомогою диференційного фарбування.

Обробці і фарбуванню краще піддавати хромосоми, які знаходяться на стадії профазі, а не метафазі. Такі хромосоми менш

спіралізовані і деякі пофарбовані смуги в них можуть розділятися на субсмуги. У метафазних хромосомах (більш спіралізованих) ці субсмуги зливаються в єдині смуги. Для позначення субсмуг у номенклатурний індекс вводять крапку. Нумерують субсмуги також від центромери до теломери.

У разі, коли локалізація гена всередині хромосоми відома, для її позначення використовують індекс смуги. Локалізація генів не завжди відома з точністю до смуги. Стрілку, яка об'єднує дві ділянки хромосоми, використовують у разі, коли ген не можна локалізувати більш точно. Подібна система позначення дає можливість точно вказувати локуси (місця розміщення) генів у хромосомі, а також детально описувати хромосомні аномалії та перебудови.

Принципи класифікації і номенклатури хромосом людини було покладено в основу класифікації хромосом сільськогосподарських тварин.

ВИДОВА НОРМА КАРІОТИПУ СІЛЬСЬКОГОСПОДАРСЬКИХ ТА ДОМАШНІХ ТВАРИН

2.1. ХРОМОСОМИ ВЕЛИКОЇ РОГАТОЇ ХУДОБИ (*Bos taurus*)

Каріотип великої рогатої худоби містить 60 хромосом: 29 пар акроцентричних аутосом, які створюють за своєю величиною плавно спадаючий ряд, статеву Х-хромосому, що має субметацентричну будову, Y-хромосому – метацентричну.

Розміри хромосом наведено у *табл. 1*.

Схеми диференційного фарбування хромосом великої рогатої худоби наведено на рис. 3–11.

Надійно ідентифікувати всі хромосоми великої рогатої худоби можна за рисунком G-сегментації. Оскільки аутосоми великої рогатої худоби акроцентричні, всі описи стосуються тільки довгого плеча хромосом [13].

Хромосома 1. Особливість першої пари хромосом – це наявність широкої негативної смуги в центральній частині аутосоми. Вона порівну ділить хромосому на проксимальну і дистальну ділянки. У проксимальному районі плеча чітко виділяють 3 темнопофарбованих (позитивних) сегменти, які відрізняються один від одного за величиною. У дистальному районі знаходяться 3 темних сегменти. Найближчий до центральної частини хромосоми сегмент менший і світліший від двох інших.

Хромосома 2 має 6 смуг. Найбільша смуга знаходиться поблизу центромери. У центральній і термінальній частинах хромосоми розташовані широкі світлі смуги.

**Таблиця 1. Довжина та співвідношення плечей хромосом
(визначена GTG-banding) самця (*Bos taurus indicus* L.) [18]**

Хромосома	Загальна довжина (µm)	Плеце (µm)		Співвідношення плечей (довгого/короткого)	Центромерний індекс	Тип хромосом
		довге	коротке			
1	67,9	61,7	6,2	9,952	9,131	A
2	60,9	54,3	6,6	8,227	10,837	A
3	57,8	51,8	6	8,633	10,381	A
4	56,7	50,8	5,9	8,610	10,406	A
5	53,5	48,4	5,1	9,490	9,533	A
6	52,6	46,9	5,7	8,228	10,837	A
7	49,9	44,6	5,3	8,415	10,621	A
8	50,5	45,1	5	8,352	10,693	A
9	49,5	44,4	5,1	8,706	10,303	A
10	47,4	42,2	5,2	8,115	10,970	A
11	45,6	40,6	5,0	8,120	10,965	A
12	42,2	37	5,2	7,115	12,322	A
13	38,7	33,1	5,6	5,911	14,470	A
14	40,3	35	5,3	6,604	13,151	A
15	38,5	33,5	5,0	6,700	12,987	A
16	38,6	33	5,6	5,893	14,508	A
17	37,8	32,2	5,6	5,750	14,815	A
18	35,6	30,2	5,4	5,593	15,169	A
19	33,5	28	5,5	5,091	16,418	A
20	32,3	26,4	6	4,475	18,266	A
21	31,7	26,5	5,2	5,096	16,404	A
22	32,2	26,9	5,3	5,075	16,460	A
23	31	26,1	4,9	5,327	15,806	A
24	29,5	24,2	5,3	4,566	17,966	A
25*	28,2	23	5,2	4,423	18,440	A
26	26,5	21,3	5,2	4,096	19,623	A
27	26,6	21,5	5,1	4,216	19,173	A
28	25,3	20,2	5,1	3,961	20,158	A
29	22,6	18	4,6	3,913	20,354	A
X	66,6	44,2	22,4	1,973	33,634	SM
Y	29,4	23,7	5,7	4,2	19,388	A

Примітка: А – акроцентрична; SM – субметацентрична.

Хромосома 3 має 5 темнопофарбованих сегментів з широкою світлою смугою у центральному районі хромосоми. Дві великі темні смуги розташовані діаметрально протилежно (одна поблизу центромери, друга – на дистальному кінці). За темною широкою прицентромерною смугою розташовані 2 смуги середньої величини. У дистальній ділянці розміщується вузька темна смуга.

Хромосома 4 має 6 темних сегментів, рівномірно розташованих за довжиною хромосоми.

Хромосома 5. Виявляють 4 темні смуги (1 – проксимальна, 2 – центральні, 1 – дистальна).

Хромосома 6 має 6 смуг розташованих попарно. Дві смуги, знаходяться у проксимальній частині, відділені від дистально розташованої пари світлим широким районом.

Хромосома 7 має 5 темних смуг, 2 з яких займають прицентромерну частину, 2 – дистальну.

Хромосома 8. Наявна проксимально розташована темна смуга середньої величини. У центральній частині – інтенсивно профарбована смуга. Широкий світлий сегмент – у дистальній половині. На дистальному кінці розташовані 2 темні смуги, які можуть зливатися в одну.

Хромосома 9. У хромосомі виявляють 4 чіткі позитивні сегменти. Найбільший темний сегмент розташований у проксимальній частині. У термінальному районі знаходяться 2 центральні й 1 широка смуги.

Хромосома 10. Можна виявити 4 темних смуги (з них 2 дистальні можуть зливатися). У проксимальній частині є 2 смуги, у центромерному районі розташований добре помітний темний сегмент.

Хромосома 11. Виявляють 4 позитивні сегменти. Один (відносно широкий) розташований поблизу центромери, другий (вузький) – у центральній частині, третій (дистальний) – більш інтенсивно профарбований.

Хромосома 12 містить 3 сегменти: проксимальний широкий, який добре профарбовується, центральний і дистальний – серед-

ньої величини. У центральній частині розміщується широкий світлий сегмент.

Хромосома 13. Характерна ознака цієї хромосоми – темний центральний сегмент. Інший сегмент розташований у термінальному районі, а у проксимальному – 1, рідше – 2 сегменти (залежно від ступеня спіралізації хромосом).

Хромосома 14 містить 5 темних сегментів. У дистальному районі 1 широка й 1 вузька смуга. У центральному районі лежить вузька позитивна смуга, у проксимальному – світла широка, яка розділяє 2 вузьких позитивних сегменти.

Хромосома 15 містить 3 позитивних сегменти. Поблизу центромери знаходиться доволі широкий темний сегмент, у центральній частині хромосоми – сегмент подібної величини, у термінальному районі – вузька позитивна смуга.

Хромосома 16 має 4 сегменти. Характерна особливість цієї аутосоми – наявність помітного світлого сегмента в центральній частині. Позитивні сегменти приблизно однакового розміру. Термінальний сегмент ледь профарбований.

Хромосома 17 містить 3 сегменти, один з яких простягається від центромери до середини хромосоми. Два інших позитивних сегменти розташовані у дистальному районі хромосоми (вони можуть зливатися у сильнospіралізованих хромосомах).

Хромосома 18 має 4 сегменти. Широкий і добре зафарбований сегмент розміщується у проксимальній частині хромосоми. За ним, у напрямку до термінальної частини, 2 достатньо темних сегменти і 1 позитивний слабозабарвлений.

Хромосома 19. У ній усього 3 сегменти. У прицентромерному районі є сегмент середньої величини. У проксимальній частині знаходиться сегмент, дещо більший за розмірами та який інтенсивно профарбовується, а ближче до термінального району – вузький, але добре пофарбований позитивний сегмент. У центральній частині хромосоми добре помітний світлий широкий негативний сегмент.

Хромосома 20. Дві темні смуги цієї хромосоми розділені світлим широким сегментом у центральній частині. Дистальна

позитивна смуга у слабоспіралізованих хромосомах може ділитися на дві.

Хромосома 21 має 3 темних сегменти. Один з яких, найширший, розташовується у прицентромерному районі. Два інших сегменти знаходяться у центральній і дистальній частинах хромосоми. Між центральними і дистальними сегментами помітна широка світла смуга.

Хромосома 22. У ній можна виявити 3–4 сегменти. Характерна ознака цієї аутосоми – широка темна смуга у центральній частині хромосоми.

Хромосома 23. Два широких сегменти розташовані у прицентромерній і дистальній ділянках та розділені широкою негативною смугою у центральній частині хромосоми.

Хромосома 24. Середнього розміру, інтенсивно профарбована смуга розміщена у прицентромерному районі. У центральній частині – 2 вузьких і слабoproфарбовані смуги, а у термінальному районі – порівняно широка темна смуга.

Хромосома 25. Наявні 3 сегменти, але 1 із них – прицентромерний, виявляється не завжди. У центральній частині хромосоми розміщений широкий темний сегмент і 3-й сегмент – у дистальній ділянці. Цю аутосому складно відрізнити від аутосоми з 27-ї пари. Варто звернути увагу на відносну довжину цих хромосом і на можливу наявність невеликої та слабозафарбованої смуги у дистальному районі 25-ї аутосоми.

Хромосома 26. Її дистальний район не фарбується. У центральному районі є широка, темна смуга. Інша позитивна смуга, значно меншого розміру, знаходиться у прицентромерній ділянці хромосоми.

Хромосома 27. Картина G-смуг дуже подібна з G-фарбуванням 25-ї хромосоми. У центральній частині є широкий темний сегмент, у прицентромерному районі – вузький. Термінальний район хромосоми не профарбовується.

Хромосома 28. Широка смуга займає проксимальний і центральний райони. У прицентромерній частині є невелика позитивна смуга. Дистальний район хромосоми не зафарбовується.

Хромосома 29. Один-два проксимальних сегменти (залежно від ступеня спіралізації). Прицентромерний і термінальний райони зовсім не профарбовуються.

Х-хромосома. Субметацентрична хромосома з темною смугою в центромерному районі. У короткому плечі – одна середньої ширини смуга, яка може розділятися на 2 смуги меншого розміру. В довгому плечі виявляють не менше 3-х темних сегментів, 1 з яких (дистальний) крупних розмірів, а 2 інші розташовані у центральному і проксимальному районах. Термінальна частина не профарбовується.

Y-хромосома. Ця хромосома – субметацентрична. У прицентромерному районі її короткого плеча – темна смуга. У центральній частині довгого плеча розташований доволі широкий позитивний сегмент, який може розділятися на 2 сегменти у менш спіралізованих хромосомах.

Таким чином, G-banding дає змогу ідентифікувати практично увесь каріотип великої рогатої худоби. Варто зауважити, що ступінь спіралізації сильно впливає на кількість і характер розміщення G-смуг. У метафазних хромосомах і в ранній метафазі вдається виявити набагато більше смуг, ніж у хромосомах зі звичайним ступенем спіралізації. У сильноспіралізованих наборах кількість G-смуг у хромосомах буде невелика.

Іншим широко розповсюдженим методом диференційного фарбування хромосом великої рогатої худоби є **C-banding**, за допомогою якого виявляють локалізацію і кількість структурного гетерохроматину. Як у більшості ссавців, C-сегменти великої рогатої худоби виявляють у центромерних районах аутосом (рис. 9).

C-фарбування з успіхом застосовують під час вивчення хромосомних перебудов, а також для ідентифікації X-хромосоми – в ній C-блок у центромерному районі практично не виявляється.

Даних про поліморфізм C-гетерохроматину у великої рогатої худоби дуже мало. Є дані про гетероморфізм гомологів першої пари аутосом за величиною C-сегмента. Для деяких видів тварин і людини отримано дані про те, що кількість структурного

гетерохроматину може мати зв'язок із пристосуванням організмів до екстремальних факторів навколишнього середовища. Тому вивчення стану С-хроматину у великої рогатої худоби, яку розводять у районах з різними екологічними умовами, було б доцільним.

Кількість ядерцеорганізувальних районів у хромосомах великої рогатої худоби. За повідомленням Jung W. et al. [19], у корейської худоби ЯОР локалізовані на теломерах п'яти хромосомних пар – 2, 3, 4, 11 і 28.

Як повідомляє Di Berardino D. et al. [20], у фрізької породи *Bos taurus* L. ($2n=60$) ЯОР були розташовані на теломерах п'яти пар аутосом – 2, 3, 6, 11 і 27, що вказує на те, що дві з п'яти хромосом у великої рогатої худоби раніше були неправильно ідентифіковані (рис. 10, 11).

Мауг В. і Gruber K. [21] у дослідженні *Bos indicus* L. виявили ЯОР на чотирьох парах аутосом – 2, 3, 4 і 28. Di Berardino D. та Iannuzzi L. [22] повідомили, що у великої рогатої худоби роду *Bubalus* у Таїланді, ЯОР розміщуються на тих самих парах аутосом, що й у болотного буйвола (*B. bubalis*) і буйвола річкового (*B. bubalis*) 4, 8, 20, 22, 23 і 3, 4, 8, 21, 23, 24 відповідно.

З проаналізованої літератури можна дійти висновку, що у популяції великої рогатої худоби наявний значний міжклітинний та індивідуальний поліморфізм за кількістю активних ядерцеорганізувальних районів.

2.2. ХРОМОСОМИ КОНЯ СВІЙСЬКОГО (*Equus caballus*)

У нормі каріотип свійського коня налічує 64 хромосоми ($2n=64$) і представлений 31-ю парою аутосом: 10 пар (1–10) – субметацентричні крупні та середні за величиною, 3 пари (11–13) – метацентричні середньої величини і 18 пар (14–31) – акроцентричні середньої величини та дрібні хромосоми, парою статевих хромосом (31+XX – самка і 31+XY – самець). Y-хромосома –

акроцентричного, X-хромосома – суб-метацентричного типу (рис. 12–18).

Абсолютні і відносні розміри хромосом наведено у *табл. 2*.

За рисунком **G-сегментації** можна надійно ідентифікувати всі хромосоми коня (рис. 12–14). Короткий опис згаданої сегментації наведено нижче [13].

Хромосома 1. Коротке плече (p) має широкий проксимальний сегмент, який може розділитися на 2 смуги (у слабоспіралізованих хромосомах). На дистальному кінці плеча знаходиться великий темний сегмент.

Довге плече (q) у центральній частині містить дуже помітний світлий сегмент. Два темних проксимальних сегменти, як і 2 дистальних, можуть розділитися на 4 смуги.

Хромосома 2. Коротке плече (p) містить широкий темний сегмент, який може розділитися на 3 смуги.

Довге плече (q) включає в себе 3 темних сегменти, які порівну розміщені по довжині плеча.

Хромосома 3. Коротке плече (p) профарбовується доволі слабо. Біля центромерного району виявляють широкий сегмент. По центру плеча розташований вузький сегмент.

Довге плече (q) має широкий проксимальний блок, який може розділитися на 2 смуги. У дистальному кінці плеча розташований світлий сегмент і невелика темна смуга.

Хромосома 4. Коротке плече (p) профарбовується слабо. Три темних сегменти рівномірно розміщені по плечу. Помітний центральний сегмент.

Хромосома 5. Коротке плече (p) профарбовується слабо. Три темних сегменти рівномірно розташовані по довжині плеча. Доволі добре помітний дистальний блок.

Таблиця 2. Морфометричні параметри хромосом коня свійського [23]

Хромосома	Довжина, мкм
1	68,41
2	45,94
3	44,25
4	40,28
5	37,79
6	36,71
7	35,66
8	35,26
9	33,86
10	32,62
11	24,61
12	21,13
13	20,13
3 14 по 31	Однакова

Довге плече (q) має 2 дистальних і 2 проксимальних блоки, розділених широкою світлою смугою.

Хромосома 6. Коротке плече (p) містить широкий темний блок, який у центральній частині може розділятися на 2 смуги.

Довге плече (q) містить дистальний і проксимальний позитивні блоки. Проксимальний блок може розділятися на 2 смуги. Дистально розташовані світлий і темний сегменти.

Хромосома 7. Коротке плече (p) має темний сегмент, локалізований у прицентромерному районі. Інший такий самий сегмент знаходиться у дистальному районі плеча.

Довге плече (q) містить 1 середнього розміру темний сегмент, розташований у проксимальній частині плеча, і 2 вузьких сегменти – центральний та дистальний.

Хромосома 8. Коротке плече (p) хромосоми профарбовується слабо. Середньої величини сегмент лежить у центрі плеча, а вузький – у дистальній частині.

Довге плече (q) профарбовується інтенсивно. Три темних смуги розташовані на однаковій відстані. Проксимальний і центральний сегменти можуть зливатися в один темний блок.

Хромосома 9. Коротке плече (p) має помітний темний сегмент, який знаходиться у центромерному районі, та вузький – у дистальному.

Довге плече (q) містить темний сегмент, який прилягає безпосередньо до центромери. У центрі плеча знаходиться широка темна смуга, у дистальній частині плеча – вузький сегмент.

Хромосома 10. Коротке плече (p) профарбовується слабо. У центральній його частині локалізований 1 темний сегмент.

Довге плече (q) профарбовується слабо. Темний сегмент розташований у центромерному районі, а вузька смуга – у дистальному.

Хромосома 11. Коротке плече (p) має широкий сегмент, він займає центральну частину плеча.

Довге плече (q) містить широкий сегмент, який прилягає до центромери.

Хромосома 12. Коротке плече (p) має інтенсивно профарбований широкий сегмент, який може розділятися на 2 смуги.

Довге плече (q) містить широку темну смугу, яка займає прицентромерний район.

Хромосома 13. Коротке плече (p) має широку темну смугу в центромерному районі.

Довге плече (q) містить широку темну смугу в прицентромерному районі, яка може розділятися на 2 смуги. Є 2 дистальні сегменти і доволі помітна центральна світла смуга.

Хромосома 14 профарбовується інтенсивно. Три проксимальних і 3 дистальних сегменти розділені широкою світлою смугою по центру.

Хромосома 16 профарбовується слабо. П'ять основних сегментів розташовані рівномірно. Центральний сегмент може утворювати 2 вузьких смуги.

Хромосома 17 профарбовується інтенсивно. Її 2 сегменти у центромерному районі можуть зливатися в один. Три сегменти розділені рівномірно по дистальному районі хромосоми. У центрі помітна широка світла смуга.

Хромосома 18. Проксимальна ділянка цієї хромосоми профарбовується інтенсивно. Безпосередньо до центромери прилягає широкий темний сегмент. У центральному районі лежать 2 темні смуги. Дистально розташована світла смуга і темний сегмент.

Хромосома 19. Із 2-х темних проксимальних сегментів 1 лежить безпосередньо біля центромери. У дистальному районі знаходиться світла і широка темна смуги. Дистальна темна смуга може розділятися.

Хромосома 20. Її широка проксимальна і дистальна темна смуги розділені широким світлим сегментом.

Хромосома 21 профарбовується інтенсивно. У ній помітний центральний світлий сегмент доволі великого розміру.

Хромосома 22. Широкий темний проксимальний сегмент цієї хромосоми може ділитися на 2 смуги. У центральній та дистальній частині хромосоми знаходяться 2 широких темних сегменти.

Хромосома 23. Широкий темний проксимальний блок може ділитися на 2 сегменти. У дистальній частині знаходиться великий темний сегмент.

Хромосома 24. У ній безпосередньо до центромери прилягає широкий темний сегмент. Помітна велика світла смуга у центрі та велика темна смуга – у дистальній частині хромосоми.

Хромосома 25. Проксимальна її частина профарбовується інтенсивно, дистальна – слабо. Два темних блоки займають проксимальну ділянку. Наявна вузька дистальна смуга.

Хромосома 26. Широка темна смуга прилягає до центромери. У центрі знаходиться темна смуга і одна вузька смуга розташована у дистальному районі.

Хромосома 27. Прицентромерний район цієї хромосоми не профарбовується. Є 2 проксимальних сегменти.

Хромосома 28. Два дуже темних сегменти займають проксимальну частину цієї хромосоми. Дистальна її ділянка, як правило, не фарбується.

Хромосома 29. В її прицентромерному районі розташована широка темна смуга. У дистальному кінці лежить широкий темний сегмент.

Хромосома 30. Темний сегмент примикає до центромери. У дистальному районі знаходиться вузька смуга.

Хромосома 31 профарбовується слабо. Темний проксимальний сегмент може утворювати 2 смуги.

Отже, використання G-banding дає змогу проводити каріотипування з ідентифікацією всіх хромосом.

При *С-фарбуванні* препаратів С-сегменти виявляють у центромерних районах усіх хромосом, за винятком хромосом 11-ї пари. У Х-хромосомі виявляють 2 С-сегменти – у центромерному районі і проксимальній частині довгого плеча (рис. 17, 18).

Кількість ядерцеорганізувальних районів у коня свійсько-го. Щодо хромосом, що несуть ядерцеорганізувальні райони, ідентифіковані після послідовного AgNOR-banding, виявляють 3 хромосомні пари – 1, 28 і 31 (рис. 19). Однак хромосоми, які несуть ядерцеві організатори, не завжди позитивно реагують на методику Ag-NOR [24]. Зокрема, найчастіше виявляють 5, а іноді лише 4 – активні ядерцеорганізувальні райони. Хромосоми 28-ї пари – варіативно реагують на методику [23].

Варіабельність кількості активних ядерцеорганізувальних районів відмічено й іншими дослідниками. Так, зокрема Derjushcheva S. et al. [25] виявлено 27-му пару хромосом, яка організовує ядерце (рис. 20). Згаданий інтеріндивідуальний та міжхромосомний поліморфізм ядерцеорганізувальних районів описаний у 26-ти коней із 5-ти порід, а саме – Arabian (2 самки, 4 самці), Thoroughbred (1 самка, 4 самці), Polish Primitive horse (3 самки, 3 самці), Nucul (5 самок, 3 самці), and Cold-blood (1 самець).

2.3. ХРОМОСОМИ СВИНІ СВІЙСЬКОЇ (*Sus scrofa*)

Модальна кількість хромосом у каріотипі свині свійської становить $2n=38$, з яких 36 – аутосом і 2 – статеві хромосоми X і Y. За розташуванням центромери хромосоми поділяють на 8 пар субметацентричних, 6 – акроцентричних і 5 пар метацентричних (сюди ж відносять статеві хромосоми). Найбільший розмір має перша пара субметацентричних хромосом. У свиней виявлено просторове розташування гомологічних хромосом ядра, яке супроводжується соматичним кросинговером несестринських хроматид, який призводить до явища мозаїцизму. Соматичний мозаїцизм виявляється у пігментації щетини і шкіри свиней [26–28].

Після тотального фарбування препаратів усі аутосоми каріотипу можна розділити на 4 морфологічні групи (рис. 21, 22).

До першої групи (1–5) належать 5 пар найкрупніших субметацентричних хромосом. Хромосоми першої пари найдовші, решта – середні за величиною і вирізняються медіальним розташуванням центромери.

До другої групи належать 2 пари (6 і 7) субтелоцентричних хромосом, які добре ідентифікуються за розміром та положенням центромери.

Хромосоми третьої групи (8–12) мають дещо менші розміри і медіанне положення центромери. До цієї групи зазвичай при каріотипуванні належить і X-хромосома. Одна із пар хромосом

цієї групи (10) має яскраво виражену вторинну перетяжку. Крім того, вторинну перетяжку невеликого розміру іноді виявляють на хромосомі 8-ї пари. Відрізнити Х-хромосому від аутосом цієї групи при рутинному фарбуванні хромосом доволі складно.

До четвертої групи належать 6 пар (13–18) акроцентричних хромосом. Хромосома 13-ї пари ідентифікується легко за великим розміром. Аутосоми 14 і 15 мало відрізняються одна від одної. Хромосома 16 добре ідентифікується за розміром. Хромосоми 17 і 18 майже не відрізняються між собою за величиною.

Y-хромосому легко визначити – це найменша у наборі метацентрична хромосома.

Розміри хромосом наведено у *табл. 3*.

Каріотипування значно простіше проводити після диференціального **G-фарбування** хромосом (рис. 23, 24) [13].

Хромосома 1. Коротке плече (p) має 4 позитивні блоки. Помітна широка негативна смуга у центральній частині плеча. Найбільш інтенсивно профарбовується третій сегмент від центромери.

Довге плече (q) містить 6 основних смуг. Два широкі дистальні сегменти найкраще профарбовані. У менш спіралізованих наборах ці сегменти можуть бути розділені на низку субсегментів.

Хромосома 2. Коротке плече (p) має 2–3 смуги, які можуть зливатися у сильноспіралізованих хромосомах. Тому часто виявляють тільки один широкий та інтенсивно зафарбований сегмент у центральній частині плеча.

*Таблиця 3. Довжина та співвідношення плечей у мітотичних хромосомах свині свійської (*Sus scrofa*) [29]*

Хромосома	Відносна довжина	Співвідношення плечей (довгого/короткого)	Тип хромосом
1	11,9	2,1	SM
2	6,1	2,1	SM
3	5,7	1,9	SM
4	5,1	2,0	SM
5	6,9	3,4	ST
6	5,1	3,5	ST
7	5,5	1,6	M
8	5,1	1,3	M
9	4,2	1,5	M
10	4,0	1,0	M
11	2,9	1,2	M
12	2,5	1,2	M
13	9,1	–	T
14	6,2	–	T
15	5,8	–	T
16	3,7	–	T
17	2,7	–	T
18	2,4	–	T
19, X	5,3	1,1	M
Y	1,7	1,3	M

Примітка:

SM – субметацентричні;
ST – субтелоцентричні;
M – метацентричні; T – телоцентричні/acroцентричні

Довге плече (q) містить 4 і більше сегменти. Характерний широкий проксимальний сегмент. У центрі плеча знаходиться великий негативний сегмент. Темний сегмент у дистальній частині плеча здатний до розділення на субблоки.

Хромосома 3. Коротке плече (p) має дуже темний центральний блок, який може розділятися на два субблоки.

Довге плече (q) по всій довжині містить 5 рівномірно розміщених блоків. У сильноспіралізованих наборах ці блоки можуть зливатися і тоді виявляють усього один сегмент.

Хромосома 4. Коротке плече (p) має 2–3 сегменти. У сильноспіралізованих хромосомах виявляють тільки 1 блок у центральній частині плеча. Інтенсивність його профарбовування дуже висока.

Довге плече (q) характеризується наявністю 2-х проксимальних та 2-х дистальних сегментів з широкою світлою смугою у центрі плеча. Проксимальні сегменти інтенсивніше профарбовуються, ніж дистальні.

Хромосома 5. Коротке плече (p) має 2 сегменти, розташовані у проксимальній частині плеча. Сегмент з більш дистальним розміщенням добре зафарбовується.

Довге плече (q) містить 3 сегменти, 1 з яких локалізований недалеко від центру, 2-й, інтенсивно профарбований, – у центральній частині хромосоми та 3-й – більш дистально. Добре помітна світла смуга у проксимальній частині плеча.

Хромосома 6. У центрі короткого плеча (p) зазвичай виявляють великий темний сегмент. Два сегменти знаходяться у прицентромерному районі, 2–3 блоки – у дистальному. Дистальний блок великий та інтенсивно зафарбований.

Хромосома 7. У короткому плечі (p) цієї хромосоми, так як і в короткому плечі хромосоми 6, є великий, але менш інтенсивно зафарбований, сегмент у центральній частині.

Довге плече (q) містить 3–5 сегментів. У прицентромерному районі розташовані 2 сегменти, які можуть зливатися в один. Два центральних сегменти також можуть зливатися в один сегмент. У дистальній частині плеча розташований середньої величини

блок. Найкраще зафарбований блок, який розміщений у центрі плеча.

Хромосома 8. Коротке плече (p) має 2–3 основні сегменти, один з яких локалізований у центрі плеча, інтенсивно зафарбований і може розділятися на 2 сегменти. Порівняно невеликий сегмент розташований у дистальній частині плеча.

Довге плече (q) має 1 широкий сегмент у проксимальній частині і 2 – у дистальній. Центральна частина зайнята широким світлим сегментом.

Хромосома 9. Коротке плече (p) містить 2–3 смуги – вузьку проксимальну і широку, більш дистальну. Остання може розділятися на 2 смуги.

Довге плече (q) має 3 основні рівномірно розташовані сегменти. У слабоспіралізованих хромосомах дистальний сегмент може розділятися на 2 смуги.

Хромосома 10. Коротке плече (p) містить крупну вторинну перетяжку в прицентромерному районі. У проксимальній частині плеча знаходиться велика смуга; вона може ділитися навпіл. Дистальна смуга середніх розмірів.

Довге плече (q) має 2 темних сегменти: 1 – проксимальний, а 2-й – займає центральне положення.

Хромосома 11. Коротке плече (p) має крупний та інтенсивно зафарбований сегмент, розташований у проксимальній частині плеча, дещо дистальніше – вузьку позитивну смугу.

Довге плече (q) містить дуже темні сегменти, локалізовані у проксимальних і дистальних його частинах.

Хромосома 12. По морфології G-смуг дуже подібна з хромосомою 11, основною відмінністю є менший розмір та слабша інтенсивність забарвлення смуг.

Коротке плече (p) містить 2 смуги, одна з яких крупна і лежить проксимально, а друга вузька – дистально.

Довге плече (q) містить 2 смуги, локалізовані у проксимальній частині плеча.

Хромосома 13 – найкрупніша акроцентрична хромосома. Основні її 4 сегменти рівномірно розміщені по довжині хромо-

соми. Кожний сегмент складається з 2-х, а дистальний – із 3–4-х субсегментів. Найбільш інтенсивно зафарбовується дистальний сегмент.

Хромосома 14 містить 4 основні сегменти. Проксимальний може ділитися на 3, центральний – на 2 субсегменти. У центрі хромосоми розташовується велика негативна смуга.

Хромосома 15 містить 5 основних позитивних смуг та достатньо помітну негативну смугу, локалізовану в проксимальній частині плеча. Центральна і дистальна смуги можуть ділитися на субсегменти. Найкрупніша – дистальна смуга.

Хромосома 16. Три блоки зазвичай не розділяються на субблоки. Найкрупніший та інтенсивно зафарбований сегмент розташований у проксимальній частині. Майже вся центральна частина занята крупним негативним блоком і невеликим позитивним блоком. У дистальній частині хромосоми локалізований позитивний сегмент.

Хромосома 17 має 2 основні блоки. Найбільший з них розміщений у проксимальній частині хромосоми. Він може ділитися на 2 субблоки. Центральна частина хромосоми зайнята крупним негативним сегментом. У дистальному районі локалізований невеликий позитивний сегмент.

Хромосома 18. За характером G-фарбування протилежна 17-й хромосомі. У центральній її частині розташований крупний позитивний блок (у слабоспіралізованих хромосомах ділиться на 2–3 субблоки).

Х-хромосома. У короткому плечі (р) центральну і проксимальну частини займають 2 блоки. Центральний блок дуже крупний, інтенсивно зафарбований і може ділитися на 2 субблоки. Проксимальний блок невеликого розміру.

Довге плече (q) має 3 сегменти, розташованих у проксимальній, центральній і дистальній частинах плеча. Проксимальний блок фарбується найкраще.

Y-хромосома. У короткому плечі (р) більшу частину займає крупний та темний блоки. Термінальна частина плеча фарбується негативно.

Довге плече (q) має вузький проксимальний блок, решта майже не зафарбовується.

Отже, тотальне фарбування хромосом свиней дає змогу розділити набір хромосом на групи та ідентифікувати частину хромосом. Визначення лінійних індексів хромосом дає можливість ідентифікувати більшу частину хромосом у каріотипі свиней. Диференційні методи фарбування, дають змогу точно ідентифікувати всі хромосоми (рис. 23–27).

Кількість ядерцеорганізувальних районів у свині свійської. Ядерцеорганізувальні райони в каріотипі домашньої свині локалізовані в районі добре помітної вторинної перетяжки 10-ї та в прицентромерному районі 8-ї пар хромосом (рис. 28) [30–32].

Bosma A.A. et al. [33] локалізували додатковий невеликий генний кластер рРНК на хромосомі 14-ї пари.

2.4. ХРОМОСОМИ КОЗИ ДОМАШНЬОЇ (*Capra aegagrus hircus*)

У кіз аутосоми всіх 28-ми пар мають акроцентричну будову. Х-хромосома представлена найбільшою акроцентричною хромосомою, а Y-хромосома – дуже дрібною метацентричною (рис. 29).

Екимов А.Н. та Жигачев А.И. [34] вивчали каріотип кіз оренбурзької пухової породи. Абсолютні і відносні розміри хромосом наведено у *табл. 4, 5*. Довжина найбільшої хромосоми у тварин різних статевовікових груп коливалася від $6,84 \pm 0,22$ у козликів при народженні до $7,01 \pm 0,23$ мкм у п'ятирічних козлів. Розмір самої найменшої аутосомної акроцентричної хромосоми варіює від $0,67 \pm 0,01$ в однорічних козликів до $0,79 \pm 0,01$ мкм у козликів при народженні.

У метафазних пластинках хромосоми залежно від лінійних розмірів можна поділити на великі, середні і дрібні. У переважній більшості легко ідентифікуються перші 6 пар найбільших аутосом кози, 12 пар (7–18) можна віднести до середніх, 11 пар

Таблиця 4. Морфометричні параметри хромосом кози домашньої

Хромосома	Вік, років								Середні розміри	
	при народженні		1		5		7		абсолютні, мкм	Відносні, %
	$x \pm Sx$, мкм	Cv , %	$x \pm Sx$, мкм	Cv , %	$x \pm Sx$, мкм	Cv , %	$x \pm Sx$, мкм	Cv , %		
1	6,99±0,23	10,40	6,85±0,21	9,69	6,91±0,23	10,52	6,87±0,22	10,12	6,91	6,788
2	6,51±0,22	10,69	6,48±0,20	9,75	6,55±0,24	11,58	6,61±0,23	10,10	6,54	6,424
3	5,82±0,23	12,37	5,93±0,23	12,26	5,84±0,22	11,90	6,00±0,24	12,64	5,89	5,785
4	5,74±0,21	11,56	5,72±0,22	12,15	5,66±0,21	11,72	5,71±0,22	12,18	5,71	5,609
5	5,55±0,20	11,39	5,58±0,20	11,33	5,60±0,20	11,29	5,50±0,25	14,36	5,56	5,462
6	5,28±0,18	10,77	5,36±0,23	13,56	5,38±0,22	12,91	5,26±0,19	11,41	5,31	5,216
7	4,75±0,14	9,31	4,78±0,10	6,61	4,82±0,15	9,81	4,80±0,13	8,56	4,79	4,705
8	4,59±0,10	6,88	4,66±0,15	10,17	4,62±0,14	9,58	4,58±0,14	9,66	4,61	4,528
9	4,40±0,08	5,75	4,30±0,17	12,49	4,35±0,13	9,44	4,38±0,16	11,54	4,36	4,283
10	4,22±0,06	4,49	4,18±0,10	7,60	4,16±0,15	11,39	4,20±0,09	6,77	4,19	4,116
11	4,04±0,07	5,48	3,97±0,09	7,16	4,00±0,08	6,32	4,09±0,10	6,33	4,03	3,958
12	3,89±0,05	4,07	3,89±0,10	8,12	3,84±0,09	7,41	3,90±0,04	3,24	3,87	3,802
13	3,78±0,10	8,36	3,72±0,08	6,80	3,76±0,10	8,40	3,73±0,11	9,32	3,75	3,684
14	3,67±0,07	6,03	3,62±0,06	5,24	3,58±0,09	7,94	3,65±0,09	7,79	3,63	3,566
15	3,52±0,04	3,59	3,49±0,05	4,53	3,50±0,08	7,22	3,51±0,07	6,30	3,51	3,448
16	3,30±0,03	2,87	3,26±0,06	5,82	3,32±0,06	5,71	3,33±0,05	4,74	3,30	3,247
17	2,96±0,04	4,27	3,00±0,04	4,51	2,94±0,03	3,22	2,98±0,05	5,30	2,97	2,917
18	2,28±0,02	2,77	2,32±0,06	8,17	2,30±0,05	6,87	2,36±0,06	8,03	2,32	2,228
19	1,76±0,04	7,18	1,80±0,05	8,78	1,70±0,06	11,15	1,78±0,05	8,88	1,76	1,729
20	1,62±0,03	5,85	1,56±0,04	8,10	1,64±0,05	9,63	1,60±0,04	7,90	1,61	1,582
21	1,46±0,02	4,33	1,49±0,03	6,40	1,50±0,04	8,43	1,48±0,03	8,41	1,48	1,454
22	1,36±0,02	4,65	1,40±0,02	4,51	1,34±0,03	6,92	1,38±0,2	6,87	1,38	1,356
23	1,30±0,01	2,43	1,29±0,02	4,90	1,32±0,02	4,79	1,28±0,02	3,38	1,30	1,270
24	1,22±0,01	2,59	1,18±0,02	2,68	1,20±0,02	5,27	1,22±0,02	5,18	1,21	1,189
25	1,12±0,01	2,82	1,08±0,02	5,85	1,14±0,02	5,54	1,10±0,01	2,87	1,11	1,090
26	1,04±0,01	3,04	1,02±0,01	3,10	1,06±0,01	3,01	1,01±0,01	3,12	1,03	1,012
27	0,90±0,01	3,51	0,92±0,01	3,43	0,91±0,01	3,47	0,94±0,01	3,36	0,92	0,904
28	0,81±0,01	3,90	0,84±0,02	7,52	0,83±0,01	3,81	0,80±0,01	3,95	0,82	0,806
29	0,68±0,01	4,65	0,72±0,01	4,39	0,71±0,01	4,45	0,70±0,01	4,51	0,70	0,669
X	7,40±0,22	9,39	7,38±0,23	9,85	7,15±0,19	8,40	6,98±0,24	10,86	7,23	7,102
X	7,41±0,020	8,53	7,38±0,19	8,17	7,17±0,16	7,05	7,0±0,18	8,13	7,26	

Таблиця 5. Морфометричні параметри хромосом козлів

Хромосома	Вік, років								Середні розміри	
	при народженні		1		5		7		абсолютні, мкм	відносні, %
	$\chi \pm S\chi$, мкм	Cv , %	$\chi \pm S\chi$, мкм	Cv , %	$\chi \pm S\chi$, мкм	Cv , %	$\chi \pm S\chi$, мкм	Cv , %		
1	6,84±0,22	10,16	6,88±0,20	9,19	7,01±0,23	10,37	6,80±0,21	9,76	6,88	6,7623
2	6,49±0,20	9,74	6,54±0,21	10,15	6,42±0,21	10,34	6,56±0,20	9,63	6,50	6,388
3	5,87±0,23	12,38	5,81±0,19	10,33	5,90±0,19	10,18	5,85±0,20	10,80	5,86	5,759
4	5,78±0,19	10,39	5,70±0,22	12,20	5,67±0,21	11,70	5,76±0,19	10,42	5,73	5,632
5	5,57±0,20	11,35	5,5±0,19	10,84	5,48±0,20	11,55	5,55±0,19	10,92	5,53	5,435
6	5,33±0,19	11,26	5,29±0,18	10,75	5,22±0,19	11,50	5,37±0,20	11,77	5,30	5,209
7	4,77±0,13	8,61	4,82±0,15	9,83	4,70±0,14	9,41	4,73±0,17	11,36	4,76	4,679
8	4,63±0,11	7,51	4,64±0,12	8,17	4,57±0,15	10,37	4,61±0,13	8,91	4,61	4,531
9	4,32±0,10	7,31	4,41±0,15	10,75	4,38±0,10	7,21	4,35±0,11	7,99	4,37	4,295
10	4,19±0,13	9,80	4,10±0,12	9,25	4,15±0,12	9,14	4,27±0,13	9,69	4,18	4,109
11	4,06±0,08	6,23	4,00±0,14	11,06	4,04±0,10	7,82	3,98±0,10	7,94	4,02	3,951
12	3,89±0,07	5,69	3,82±0,09	7,45	3,86±0,08	6,55	3,80±0,09	7,48	3,84	3,774
13	3,77±0,10	8,38	3,73±0,09	7,62	3,74±0,09	7,60	3,70±0,10	8,54	3,74	3,676
14	3,68±0,15	4,29	3,57±0,10	8,85	3,61±0,10	8,75	3,66±0,09	7,77	3,63	3,568
15	3,48±0,10	9,08	3,41±0,09	8,34	3,50±0,08	7,22	3,45±0,09	8,24	3,46	3,401
16	3,34±0,09	8,51	3,20±0,08	7,90	3,28±0,08	7,71	3,36±0,08	7,52	3,30	3,244
17	2,98±0,07	4,24	3,01±0,10	10,49	2,90±0,09	9,81	3,00±0,10	10,53	2,37	2,919
18	2,26±0,06	8,36	2,41±0,09	11,80	2,37±0,05	6,67	2,24±0,08	11,29	2,32	2,280
19	1,77±0,04	7,14	1,82±0,06	10,42	1,79±0,04	7,06	1,73±0,05	9,13	1,79	1,759
20	1,58±0,03	6,00	1,63±0,04	7,75	1,60±0,03	5,33	1,55±0,04	8,15	1,59	1,563
21	1,52±0,02	4,16	1,49±0,03	6,36	1,50±0,03	6,32	1,50±0,02	4,21	1,50	1,474
22	1,35±0,02	4,68	1,43±0,02	4,42	1,41±0,02	4,48	1,38±0,02	4,58	1,39	1,366
23	1,31±0,03	7,24	1,38±0,04	9,43	1,30±0,02	4,86	1,32±0,03	7,18	1,32	1,297
24	1,26±0,01	2,51	1,22±0,02	5,18	1,27±0,01	2,49	1,21±0,01	2,61	1,24	1,219
25	1,11±0,02	5,69	1,09±0,02	5,90	1,10±0,02	5,75	1,15±0,02	5,50	1,11	1,091
26	1,01±0,02	6,25	1,00±0,02	6,32	1,03±0,01	3,07	1,06±0,02	5,96	1,03	1,012
27	0,97±0,01	3,26	0,95±0,01	3,33	0,92±0,01	3,43	0,98±0,01	3,22	0,96	0,944
28	0,85±0,02	7,44	0,81±0,01	3,90	0,80±0,01	3,95	0,87±0,01	3,63	0,83	0,816
29	0,79±0,01	4,00	0,67±0,02	9,43	0,70±0,01	4,51	0,76±0,01	4,16	0,73	0,718
X	7,36±0,21	9,02	7,42±0,23	9,80	6,98±0,19	8,60	7,22±0,21	3,20	7,25	7,126
Y	0,71±0,01	4,45	0,64±0,01	4,94	0,68±0,01	4,68	0,70±0,01	4,51	0,68	0,083

(19–29) – до дрібних (рис. 30). Як показало вивчення мінливості розмірів хромосом кіз оренбурзької пухової породи, ступінь вираженості гетероморфізму у різних парах гомологічних хромосом неоднакова (див. *табл. 4, 5*). Незалежно від статі і віку гомологічні хромосоми, що входять до першої групи, мали найвищу варіабельність своїх розмірів (C_v = від 9,19 до 14,36 %), найменшою варіабельністю вирізнялися гомологи, що входять у групу дрібних хромосом (C_v = від 2,43 до 6,92 %). Напевно, кожна хромосомна пара має свій характер спіралізації в мітозі. Головний наслідок мітотичної спіралізації, що вносить перешкоди у стабільність показників відносної довжини хромосом, – вища швидкість стиснення великих хромосом порівняно з дрібними. Асинхронність спіралізації позначається на морфологічних характеристиках хромосом. Із збільшенням мітотичної спіралізації відмінності між гомологами зменшуються, як зменшується і варіабельність довжини всіх хромосом. Наявність асинхронної спіралізації набору хромосом ставить перед дослідниками завдання щодо визначення нормальної мінливості каріотипу і пошуку шляхів до зниження помилок при каріотипуванні [34].

Як показав цитогенетичний аналіз каріотипів кіз оренбурзької пухової породи, з гоносом найбільш чітко ідентифікується лише Y-хромосома, як найменша і єдина метацентрична хромосома. Довжина Y-хромосоми коливалася за віковими групами тварин у межах від $0,64 \pm 0,01$ ($C_v=4,94$ %) у однорічних козликів до $0,71 \pm 0,01$ мкм ($C_v=4,45$ %) у козликів при народженні. У каріотипі кіз X-хромосома морфологічно акроцентричного типу мало чим відрізняється від великих аутосом, що значно ускладнює її ідентифікацію. Лінійні розміри X-хромосоми у кіз оренбурзької пухової породи варіювали за статеві-віковими групами від $7,38 \pm 0,23$ ($C_v=3,95$ %) у однорічних кізочок до $7,42 \pm 0,23$ мкм ($C_v=9,8$ %) у однорічних козликів (див. *табл. 4, 5*) [34].

Цитогенетичний аналіз лінійних розмірів відповідних пар хромосом козлів і кіз різного віку показав відсутність за цією ознакою вікових та статевих відмінностей у каріотипі. Загалом цей вид тварин має складний хромосомний набір, що містить

акроцентричні хромосоми подібних розмірів, що ускладнює систематизацію каріотипів і виділення гомологів [34].

Надійно ідентифікувати всі хромосоми кози домашньої можна за рисунком **G-сегментації** [13] (рис. 31–33).

Хромосома 1 має широку негативну смугу в центральній частині аутосоми. Вона рівномірно ділить хромосому на проксимальну і дистальну ділянки. У проксимальній та дистальній ділянках плеча добре помітні 3 темнопофарбовані сегменти. Ближчий до центральної частини хромосоми сегмент менший і світліший від двох інших.

Хромосома 2 має 6 смуг. Найбільша смуга знаходиться поряд з центромерою. У центральній і термінальній частинах хромосоми розташовані широкі світлі смуги.

Хромосома 3 має 5 темнопофарбованих сегментів з широкою світлою смугою в середині хромосоми. Дві великі темні смуги розташовані на протилежних кінцях (одна поблизу центромери, інша – на дистальному кінці). За темною широкою прицентромерною смугою розташовані 2 смуги середньої величини. У дистальній ділянці знаходиться вузька темна смуга.

Хромосома 4 містить 6 темних сегментів, рівномірно розміщених по довжині хромосоми.

Хромосома 5 містить 4 темні смуги – одну проксимальну, 2 – центральні, одну – дистальну.

Хромосома 6 має 6 смуг, розміщених попарно. Дві смуги розташовані у проксимальній частині, відокремлені від дистально розташованої пари світлою широкою ділянкою.

Хромосома 7 має 5 темних смуг, 2 з яких займають прицентромерну частину, 2 – дистальну.

Хромосома 8 має проксимально розташовану темну смугу середньої величини. У центральній частині знаходиться інтенсивно зафарбована смуга. Широкий світлий сегмент – у дистальній половині. У дистальному кінці розташовані дві темні смуги, які можуть зливатися в одну.

Хромосома 9. До центромерного району прилягає широкий темний блок, за ним слідує помітний світлий сегмент. Централь-

ний район доволі інтенсивно зафарбований, а решта ділянки розділена трьома темними сегментами.

Хромосома 10 містить 4 темні смуги (з них 2 дистальні можуть зливатися). У проксимальній частині розташовані 2 смуги, у центромерному районі – добре помітний темний сегмент.

Хромосома 11 містить 4 позитивних сегменти. З них один розташований поблизу центромери, інший – вузький, у центральній частині. Дистальний сегмент інтенсивно зафарбований.

Хромосома 12 має 3 сегменти: проксимальний широкий, який добре зафарбовується, центральний і дистальний – середньої величини. У центральній частині розміщується широкий світлий сегмент.

Хромосома 13 має характерну ознаку – темний центральний сегмент. Інший темний сегмент розташований у термінальній частині, а у проксимальній знаходиться ще 1 сегмент (рідше 2 за слабкої спіралізації хромосом).

Хромосома 14 має у прицентромерній області дуже темний сегмент. Центральний район інтенсивно зафарбований. Решту хромосоми займає темний сегмент.

Хромосома 15 має 3 позитивних (темних) сегменти. Поблизу центромери знаходиться доволі широкий темний сегмент, у центральній частині хромосоми – сегмент подібної величини, у термінальному районі – вузька позитивна смуга.

Хромосома 16 має 4 сегменти. Характерна особливість цієї аутосоми – наявність помітного світлого сегмента в центральній частині. Позитивні сегменти майже однакового розміру. Термінальний сегмент слабопрофарбований.

Хромосома 17 містить 3 сегменти, 1 з яких простягається від центромери до середини хромосоми. Два інших позитивних сегменти розміщені у дистальному районі хромосоми (вони можуть зливатися у сильноспіралізованих хромосомах).

Хромосома 18 має 4 сегменти. Широкий і добре профарбований сегмент розташований у проксимальній частині хромосоми. За ним, у напрямі до термінальної частини, знаходяться 2 доволі темних сегменти і 1 позитивний слабопрофарбований.

Хромосома 19 має 3 сегменти. У прицентромерному районі розташований сегмент середньої величини. У проксимальній частині – сегмент, дещо більший за розмірами та інтенсивно зафарбований, а ближче до термінальної частини – вузький, але добре зафарбований позитивний сегмент.

X-хромосома представлена акроцентричною хромосомою. Центромерний район помірнопофарбований. Темний центральний блок обмежений з двох сторін світлими сегментами. Проксимальний і дистальний темні блоки можуть розділятися на 2 чи навіть 3 сегменти.

Y-хромосома метацентрична і дуже дрібних розмірів. Темний блок прилягає до центромерного району одного із плечей.

Отже, каріотип кіз має багато спільного з особливостями морфології і фарбування хромосом великої рогатої худоби. Через високу подібність хромосом за розмірами для їх ідентифікації потрібно використовувати диференційні методи фарбування (рис. 31–36).

C-блоки у кіз локалізовані лише у центромерних районах аутосом та погано помітні у X-хромосомі. При проведенні диференційного G-фарбування рисунок 17-ти хромосом кози, з пар 1–8, 10–13 і 15–19, дуже подібний на рисунок відповідних хромосом великої рогатої худоби.

Кількість ядерцеорганізувальних районів у кози домашньої. Встановлено, що у кіз ядерцеорганізувальні райони розташовані на теломерах 2, 3, 5, 6 і 28 пар хромосом [35–37] (рис. 37).

2.5. ХРОМОСОМИ ВІВЦІ ДОМАШНЬОЇ (*Ovis aries*)

Диплоїдна кількість хромосом у вівці домашньої становить 54. Серед аутосом є 3 пари великих метацентричних і 23 пари акроцентричних хромосом різного розміру. Величина хромосом овець неоднакова. Розмір 1–3 пари великих метацентричних хромосом становить відповідно 7,09; 6,24 і 5,52 мкм. Розмір

acroцентричних хромосом варіює від 2,68 у 4-ї пари до 0,95 мкм у 26-ї пари. Х-хромосома – найбільша акроцентрична з розміром 3,04 мкм, Y-хромосома – найменша метацентрична з найдрібнішим у наборі розміром – 0,64 мкм і має вигляд круглої плями.

При рутинному способі фарбування ідентифікація близьких за формою і довжиною аутосом і підбір гомологів достатньо утруднений (рис. 38). Особливо важко віддиференціювати гомологи поміж середніх і дрібних хромосом. Тому при каріотипуванні овець вирішальна роль належить диференційному фарбуванню хромосом (рис. 39–45).

Особливе значення в каріотипуванні овець має **G-фарбування** препаратів хромосом [13].

Хромосома 1. Коротке плече (p) містить 1 великий негативний сегмент, розташований у проксимальній частині плеча, і 2 темних сегменти – у центральній частині.

У довгому плечі (q) зосереджений крупний світлий сегмент, який знаходиться у центральній частині плеча. Термінальну частину займає великий темний сегмент.

Хромосома 2. Коротке плече (p) включає в себе темний сегмент із кількох ліній у проксимальній частині, дистальніше розташована широка світла лінія.

Довге плече (q) має не менше 6 темних смуг. Характерним є наявність світлої смуги у центральній частині плеча, і такої самої світлої смуги – у термінальному районі.

Хромосома 3. У короткому плечі (p) по всій його довжині на однаковій відстані розташовані 1 темний проксимальний, 2 центральних і 1 дистальний сегменти.

Довге плече (q) містить 4 сегменти, які знаходяться на однаковій відстані один від одного. Третій від центромери сегмент інтенсивно зафарбований. Наявна термінальна темна смуга.

Хромосома 4 акроцентрична. У ній добре помітні 2 темних сегменти у проксимальній частині і 2 таких сегменти у дистальному районі плеча, які розділені доволі широкою світлою смугою у центрі хромосоми. Картина G-смуг схожа на характер G-фарбування хромосоми 6-ї пари.

Хромосома 5 має 2 темних сегменти у проксимальній частині. Другий від центромери сегмент вирізняється більшим розміром та темним профарбовуванням. У дистальній частині знаходиться темний сегмент.

Хромосома 6. Розташування G-смуг у ній подібно з хромосомою 4. Відмінна особливість – відсутність другого дистального (термінального) сегмента.

Хромосома 7 має світлий проксимальний сегмент, за яким розміщені 2 темні смуги. У дистальній частині хромосоми розташований темний блок.

Хромосома 8. До її центромерного району прилягає темний проксимальний сегмент. За ним послідовно світлий сегмент, далі – чіткий темний центральний блок. Ще дистальніше розташована світла смуга. У термінальній частині знаходиться темний сегмент.

Хромосома 9. Широка темна смуга у проксимальній частині хромосоми розділена світлим сегментом від чіткого центрального позитивного блоку. Центральний і дистальний райони розділені трьома темними блоками.

Хромосома 10. У проксимальній частині хромосоми розташовані темний і світлий сегменти, у дистальному районі – 2 широкі темні смуги.

Хромосома 11. Уся хромосома доволі світла, крім темного проксимального сегмента.

Хромосома 12 фарбується у темний колір зі світлою ділянкою у центрі хромосоми.

Хромосома 13. Її темні проксимальні і дистальні сегменти розділені світлою смугою.

Хромосома 14. У проксимальному районі лежить широка темна смуга. За центральним темним сегментом розташовані дистальна світла смуга і великий термінальний темний блок.

Хромосома 15. Навколо центромери знаходиться темний проксимальний сегмент, а за ним – чітка широка світла смуга і 2 темних сегменти у дистальній частині.

Хромосома 16. У проксимальній частині хромосоми знаходиться темний сегмент, який може за слабкої спіралізації хромосоми розділятися на 2 рівних сегменти. Далі – широка світла смуга з 2-ма темними сегментами – 1 у дистальному районі.

Хромосома 17 має 1 чи 2 залежно від ступеня конденсації хромосоми проксимальні темні блоки. У дистальній частині розташована світла смуга.

Хромосома 18 має 2 темних сегменти, які розділені широкою світлою смугою.

Хромосома 19 містить 3 сегменти, пофарбовані з однаковою інтенсивністю. Два дистальних блоки можуть зливатися в один.

Хромосома 20 має 3 блоки з однаковою інтенсивністю зафарбовування. Вони рівномірно розташовані по довжині хромосоми.

Хромосома 21 містить 2 проксимальних сегменти, нечітко розділених. У термінальній частині хромосоми знаходиться яскравий термінальний сегмент.

Хромосома 22 має 2 темних сегменти, розділені широкою світлою смугою.

Хромосома 23. У проксимальному районі розміщені 2 рівномірно зафарбовані сегменти. У дистальній частині знаходяться світлий і темний блоки.

Хромосома 24 має темний блок тільки у проксимальній частині.

Хромосома 25. Темний сегмент розділяє проксимальну і центральну частини цієї хромосоми. Крім того, чітко виділений термінальний сегмент.

Хромосома 26. За характером фарбування схожа з 21-ю хромосомою, основною відмінністю є відсутність чіткого темного термінального сегмента.

X-хромосома. У центральному районі помірно пофарбований позитивний сегмент, поряд знаходиться чітка світла смуга. У проксимальній і дистальній ділянках зазвичай розрізняють по 3 темних сегменти.

Y-хромосома – дуже дрібна метацентрична хромосома. До її центромерного району примикає темний блок.

Отже, методи суцільного фарбування хромосом у овець дають змогу з упевненістю ідентифікувати 3 перших пари метацентричних аутосом, X-хромосому – одну з найбільших акроцентричних хромосом і Y-хромосому – дуже дрібну метацентричну хромосому. Однак її форму не завжди вдається чітко розпізнати через надто дрібні розміри цієї гоносоми.

С-фарбування хромосом овець не надто результативне при ідентифікації хромосом, оскільки всі С-блоки локалізуються у центромерних районах. Водночас С-фарбування може бути корисним при вивченні поліморфізму хромосом (рис. 45).

Кількість ядерцеорганізувальних районів у вівці домашньої. Відомо, що у вівці домашньої ядерцеорганізувальні райони розташовані на теломерах 5-ти пар хромосом: 2-х акроцентричних (4 і 25) і 3-х метацентричних (1, 2 і 3) (рис. 46). Робертсонівські транслокації, за участі цих пар хромосом, деякі вчені [38] пов'язують з активністю ядерцевих організаторів, які знаходяться на цих хромосомах.

2.6. ХРОМОСОМИ КРОЛЯ ЄВРОПЕЙСЬКОГО (*Oryctolagus cuniculus*)

Каріотип кроля європейського (домашнього) становить $2n=44$ хромосом (рис. 47, 48). У цього виду 17 пар аутосом двоплецеві, а решта – 4 пари акроцентричних хромосом. X-хромосома – середніх розмірів субметацентрична, а Y-хромосома – дрібна субметацентрична хромосома. Структурний гетерохроматин представлений невеликими центромерними блоками. Y-хромосома повністю складається з гетерохроматину, який фарбується гірше, ніж центромерні блоки [1].

На основі рисунків G- та Q-сегментацій можна надійно ідентифікувати всі хромосоми кролика (рис. 49–51). Однак при порівнянні хромосом різних клітин стає очевидним, що довжи-

на хромосом дуже нерівномірна, а це означає, що у багатьох каріотипах критерій розміру хромосом не дотримується. Це, зокрема стосується хромосом з 12–17-ї пари. Виявлені закономірності діапазону G- і Q-сегментації можна порівняти з описами інших дослідників [39–41]. Отримані шаблони дуже схожі на моделі G-діапазону (середні та світлі Q-смуги відповідають темним і світлим, відповідно G-смугам), але у небагатьох випадках, коли закономірності не узгоджувалися, діапазони Q описувалися в дужках. Короткий опис згаданої сегментації наведено нижче [42].

Хромосома 1. У короткому плечі (p) є 3 сегменти, які мають доволі рівномірне розташування. Середній – найтемніший. У крупніших за розміром хромосомах можна побачити щонайменше 5 смуг: середня та дистальна діляться на 2 смуги.

Довге плече (q) у дрібних хромосомах має 2 сегменти і 2 смуги, близькі до центромери, 1 смуга бліда. У крупних хромосомах дистальний сегмент розділяється на 2 смуги.

Хромосома 2. У короткому плечі (p) дрібних хромосом помітні 2 темних сегменти. У крупніших хромосомах проксимальний сегмент може ділитися на 2 смуги, при середній флуоресценції – на 3 смуги.

Довге плече (q) у дрібних хромосомах має 4 темні смуги, 1 смуга близька до центромери. У крупніших хромосомах є принаймні 5 темних смуг, бліда смуга займає близько 1/4 плеча, за якою розташовані близько 4-х смуг середньої флуоресценції, які поступово зменшуються.

Хромосома 3. У короткому плечі (p) є 2 темні смуги. Проксимальна темна смуга найбільш помітна. Світла смуга близька до центромери. У крупних хромосомах проксимальна смуга може ділитися на 2 темні смуги, 1 з них може бути темнішою.

У довгому плечі (q) є 1 світла смуга, що прилягає до центромери, і щонайменше 2 темні смуги, розділені чіткою світлою смугою, принаймні 2 середні смуги – проксимальна та найбільш проміжна.

Хромосома 4. У короткому плечі (p) є 1 проксимальна темна смуга. У крупних хромосомах помітні 1 темна смуга, розміщена проксимально, і 2 короткі темні смуги – дистально.

Посередині довгого плеча (q) розміщений 1 темний сегмент. У дрібних хромосомах не виявлено жодних інших темних смуг.

У хромосомі 5 центромера темна. У короткому плечі (p) є 2 дуже короткі смуги, одна – проксимальна, друга – дистальна. Проксимальну смугу не виявляють у дрібних хромосомах, центромера негативна, жодних чітких смуг, дистальна половина негативна.

У довгому плечі (q) є 2 дуже короткі смуги, центромера негативна, 3 смуги: проксимальна, центральна та дистальна.

Хромосома 6. У короткому плечі (p) розміщена 1 темна смуга, яка прилягає до центромери.

У довгому плечі (q) помітна 1 проксимальна темна смуга, чітких смуг немає.

Хромосома 7. У короткому плечі (p) є 1 центральна темна смуга та коротка темна смуга, близька до теломери, одна центральна середня смуга, один дистальний блідий сегмент.

У довгому плечі (q) знаходяться 2 сегменти: проксимальний та дистальний, кожний з яких ділиться на 3 смуги. Одна коротка бліда смуга, близька до центромери, та 2 середніх сегменти: один у проксимальній частині іноді ділиться щонайменше на 2 короткі смуги, другий – у дистальній, та ділиться на 2 смуги.

Хромосома 8. У короткому плечі (p) є 2 темні смуги: коротка проксимальна і дистальна.

У довгому плечі (q) помітна невелика темна смуга у проксимальній ділянці та темний сегмент, що ділиться на 2 смуги однакового розміру в центральній частині, одна бліда смуга – у проксимальній третині плеча. Дистальні 2/3 іноді діляться на 2 середні та 1 бліду смугу.

Хромосома 9. У короткому плечі (p) близько до центромери розміщена темна смуга, проксимальна половина бліда, інша частина негативна.

У довгому плечі (q) у дистальній половині світла смуга розділяє проксимальний темний сегмент і дистальну темну смугу, проксимальний сегмент знаходиться посередині, дистальна смуга бліда.

У **хромосомі 10** темна центромерна область. У короткому плечі (p) у центрі розміщена темна смуга та одна невелика смуга на теломерній ділянці. Центромера негативна.

У довгому плечі (q) є 2 темні смуги: коротка, яка прилягає до центромери, і 1 у дистальній частині. Центромерна область негативна.

Хромосома 11. У короткому плечі (p) є 1 центральна темна смуга.

У довгому плечі (q) – 2 темні смуги, проксимальна – темніша.

Хромосома 12. У короткому плечі (p) є 1 проксимальна темна смуга, бліда, у центрі яскравіше забарвлена.

У довгому плечі (q) помітно не менше 5-ти темних смуг. Добре помітний виразний яскравий сегмент, близький до центромери, та чітка світла смуга, що відокремлює 3 темні проксимальні смуги від 2-х темних дистальних смуг. Негативний сегмент, близький до центромери, решта плеча містить кілька регулярно розташованих смуг. У крупніших хромосомах проксимальні смуги мають яскравішу флуоресценцію, наступні смуги мають зменшену флуоресценцію середньої інтенсивності, а дистальні смуги – бліді.

Хромосома 13. У короткому плечі (p) є 1 проксимальна темна смуга, слабозафарбована.

У довгому плечі (q) центромерна область темна. Центральний темний сегмент складається щонайменше з 4-х смуг: 2 центральні виділяються. Дистальна частина повністю зникає.

Хромосома 14. У короткому плечі (p) є 1 центральна темна смуга. Бліда, але більш флуоресцентна, ніж у 13 р.

Довге плече (q) можна розділити приблизно на 3 області: проксимальна темна область може ділитися 2-ма смугами; центральна область – світла, складається з 2-х блідих смуг; дистальна смуга – найтемніша.

Хромосома 15. Центральна смуга у короткому плечі (p) – темна, середньої флуоресценції.

На довгому плечі (q) не менше 4-х темних смуг, розташованих на проксимальній та дистальній ділянках.

Хромосома 16. У короткому плечі (p) є проксимальні та дистальні короткі темні смуги, розділені світлою смугою.

На довгому плечі (q) знаходяться 2 сегменти, які в крупних хромосомах, діляться на принаймні 5 коротких темних смуг. Кінцевий сегмент – світлий. Широкий середній флуоресцентний сегмент можна розділити на 3 смуги. Дистальна смуга сегмента є найяскравішою. Дистальна частина бліда.

Хромосома 17. У короткому плечі (p) знаходиться проксимальна темна смуга, решта ділянки – світла.

У довгому плечі (q) не менше 3-х темних смуг, за якими у дистальній частині помітно чітку світлу смугу і темну смугу в термінальній частині. Проксимальні 3/4 плеча містять не менше 3-х смуг середньої флуоресценції. Дистальна серединна смуга відокремлена від решти плеча тонкою чіткою, короткою, негативною смугою.

Хромосома 18. Темна центромерна область. Є 2 темні смуги – проксимальна вдвічі довша за дистальну. Область центромери та дистальна смуга бліді, а центральна смуга середньої яскравості.

Хромосома 19. Темна центромерна область. Є 2 темні смуги – центральна найтемніша. Три смуги. Яскравіша середня смуга у центральній частині плеча, дистально розміщується середня смуга.

Хромосома 20. Коротке плече (p) злегка зафарбоване. Негативна, майже не має флуоресценції.

Центромерна область у довгому плечі (q) темна. Наявна 1 темна смуга посередині плеча. Область центромери бліда. Проксимальна частина бліда. Бліда смуга, яскравіша, ніж область центромери, розміщується центрально; кінцевий сегмент негативний, без флуоресценції.

Хромосома 21. Коротке плече (p) злегка зафарбоване. Негативна, майже не має флуоресценції.

Центромерна область у довгому плечі (q) темна. Решта плеча ледь фарбується. У проксимальній та дистальній ділянках виявляється майже незабарвлена смуга. Бліда, область центромери яскравіша за решту хромосоми.

X-хромосома. У короткому плечі (p) є 1 темна смуга у центрально-дистальній ділянці.

У довгому плечі (q) виявляють 3 темні смуги: 1 розташована проксимально, а 2 інших – дистально.

Y-хромосома. Центромерна область темна. Решта ділянок короткого (p) та довгого (q) плечей світлі. Погано зафарбована.

Короткий опис R-сегментації наведено нижче (рис. 52–54) [42].

Хромосома 1. У проксимальній частині короткого плеча (p) 2/3 займають 3 смуги, які мають бліду флуоресценцію. Решта 1/3 має 3 характерні смуги, які за інтенсивністю збільшуються дистально.

У довгому плечі (q) є 3 різні смуги: проксимальна, центральна і дистальна.

Хромосома 2. У проксимальній частині 2/5 короткого плеча (p) займають 3 короткі смуги та 1 центральна. У дистальній частині не менше 2-х коротких смуг.

У довгому плечі (q) є 5 позитивних смуг. Одна негативна смуга розміщена близько до центромери. Центральна – 3 дистальні позитивні смуги є найбільш флуоресцентні.

Хромосома 3. У короткому плечі (p) близько до центромери знаходиться 1 коротка позитивна смуга, а центральна – 1 інтенсивний сегмент.

У проксимальній частині довгого плеча (q) є 3 позитивні смуги. Одна позитивна смуга у дистальній третині та 1 позитивний термінальний сегмент, який іноді розділяється на 2 сегменти.

Хромосома 4. У короткому плечі (p) є 1 позитивний сегмент, який іноді ділиться на 2 у дистальній частині 2/3 плеча.

У довгому плечі (q) 1–2 смуги знаходяться близько до центромери; одна добре профарбована і розташована проксимально. Термінально розміщуються 1–2 смуги; більш профарбовані знаходяться на дистальному кінці.

Хромосома 5. У короткому плечі (р) не виявляють жодних типових діапазонів. Найінтенсивніша флуоресценція у половині дистальної частини. У довгому плечі (q) є 2 смуги, з яких середня більш, а дистальна менш профарбовані.

Хромосома 6. У короткому плечі (р) у дистальній половині є 1 інтенсивний сегмент. У довгому плечі (q) немає жодних типових діапазонів, а флуоресценція більш дистальна.

Хромосома 7. У короткому плечі (р) є 2 смуги, розміщені на однаковій відстані. Дистальна смуга найбільш люмінесцентна.

Удовж довгого плеча (q) доволі регулярно розташовані кільका позитивних смуг. Дві дистальних добре помітні.

Хромосома 8. У короткому плечі (р) немає типових позитивних діапазонів. Плече інтенсивно флуоресцентне. Іноді у центрі виявляють коротку негативну смугу.

У довгому плечі (q) є 3 позитивні смуги. Одна помітна смуга у проксимальній та 2 у дистальній частинах.

Хромосома 9. У центрі короткого плеча (р) знаходиться 1 інтенсивно флуоресцентна смуга.

У довгому плечі (q) рівномірно розміщені 2 позитивні смуги.

Хромосома 10. У короткому плечі (р) є 2 смуги: одна інтенсивно флуоресцентна, розташована у центрі, і коротка – термінальна.

У довгому плечі (q) також 2 смуги: центральна та термінальна.

Хромосома 11. У короткому плечі (р) є 1 позитивна смуга, яка може розміщуватися центрально або термінально.

У довгому плечі (q) є 1 смуга, близька до центромери, за якою розиміщується негативна смуга. У 2/3 дистальної частини виявляють 2–3 смуги.

Хромосома 12. У короткому плечі (р) дистальна частина найбільш флуоресцентна. У довгому плечі (q) не менше 5-ти позитивних діапазонів, з яких найбільш флуоресцентні – проксимальний та термінальний.

Хромосома 13. У короткому плечі (р) є 1 позитивна центральна смуга.

У довгому плечі (q) – 2 центральні негативні смуги, дистальні – найдовші. Проксимальні та дистальні сегменти інтенсивно флуоресцентні, інтенсивність збільшується ближче до термінальної частини плеча.

Хромосома 14. У короткому плечі (p) є 2 позитивні смуги, з яких дистальна – найбільш флуоресцентна.

У довгому плечі (q) є 3 яскраві флуоресцентні сегменти: один – у середині проксимальної частини, інтенсивно флуоресцентний – у центральній частині (ділиться на 2 смуги) та термінальний.

Хромосома 15. У короткому плечі (p) немає жодних типових діапазонів. Найбільш флуоресцентні у проксимальній частині.

У довгому плечі (q) є кілька позитивних смуг, які розміщуються з регулярним інтервалом. Найбільш флуоресцентні смуги, близькі до центромери, знаходяться у дистальній половині.

Хромосома 16. У короткому плечі (p) є 1 середня смуга, розташована у центрі.

У дистальній частині довгого плеча (q) є чітко виражена негативна смуга. Решта плеча містить рівномірно розташовані позитивні смуги.

Хромосома 17. У короткому плечі (p) є 1 позитивна смуга, розташована дистально.

У довгому плечі (q) виявляють неперервну серію позитивних смуг, які інтенсивно збільшуються ближче до кінця. Термінальна смуга бліда.

У **хромосомі 18** є 3 позитивні смуги. Перша і друга проксимальні та найбільш флуоресцентні, їх розділяє центральна негативна смуга.

У **хромосомі 19** є не менше 3-х позитивних смуг. Район центромери – блідий.

Хромосома 20. Коротке плече (p) негативне та без флуоресценції. У довгому плечі (q) є 2 позитивні смуги, розділені чітко вираженою негативною смугою.

Хромосома 21. Коротке плече (p) негативно пофарбоване та без флуоресценції. У довгому плечі (q) є 2 інтенсивні смуги, розділені дуже тонкою негативною.

Х-хромосома. У короткому плечі (р) є 2 позитивні смуги, ближча – найбільш флуоресцентна.

У довгому плечі (q) є 4 позитивні смуги: 1 коротка смуга розташована близько до центромери; центрально – 2 короткі смуги; 1 коротка смуга – у дистальній третині.

Y-хромосома. У короткому (р) та довгому (q) плечах немає смуг, бліда.

Кількість ядерцеорганізувальних районів у кроля європейського. У домашнього кролика на хромосомних парах 13, 16, 20 і 21 містяться ядерцеорганізувальні райони [43, 44]. *Oryctolagus cuniculus* є цитогенетично дуже корисною модельною твариною – кожна хромосома легко відрізняється від решти завдяки своїм розмірам та морфології. У разі цього, навіть за рутинного методу фарбування хромосом є можливість ідентифікувати хромосоми, які позитивно забарвлені сріблом (рис. 55).

2.7.

ХРОМОСОМИ КІШКИ СВІЙСЬКОЇ (*Felis catus*) [45]

Хромосомний комплемент кішки свійської становить $2n=38$, з 18 парами аутосом та статевими хромосомами XY (XX – самка, XY – самець). Різні цитогенетичні методи фарбування хромосом допомогли розрізнити та охарактеризувати хромосоми котятих [46–49]. Наприклад, у кішок немає значної крихкої ділянки X на X-хромосомі, яка є у людей та пов'язана з розумовою відсталістю.

У кішки свійської збереглася класифікація хромосом на морфологічні групи. Класична хромосомна номенклатура, яка представляє хромосоми за розмірами і теломерними положеннями, донині широко використовується для представлення каріотипу та ідіограм кішок. Отже, у кішок ідентифікуються 3 великі метацентричні хромосоми (A1–A3), 4 великі субтеломерні хромосоми (B1–B4), 2 метацентричні середнього розміру (C1 і C2), 4 дрібні субтелометричні (D1–D4), 3 дрібні метацентричні (E1–

Таблиця 6. Середнє значення довжини хромосом у самця азіатського леопардового kota (*Prionallurus bengalensis*), 2n=38 [52]

Пари хромосом	LS	LI	LT	CI±SD	RL±SD	Хромосома	
						розмір	тип
A1	0,760	1,432	2,192	0,648±0,023	0,049±0,004	sm	L
A2	0,390	0,964	1,354	0,638±0,028	0,034±0,003	sm	L
A3	0,455	0,845	1,300	0,638±0,047	0,029±0,003	sm	M
B1	0,375	1,462	1,837	0,789±0,023	0,041±0,002	a	L
B2	0,375	1,114	1,489	0,750±0,025	0,033±0,002	a	L
B3	0,335	1,056	1,391	0,755±0,038	0,031±0,002	a	L
B4	0,335	0,957	1,292	0,732±0,034	0,029±0,003	a	M
C1	0,835	1,040	1,875	0,525±0,014	0,044±0,003	m	L
C2	0,620	0,752	1,372	0,533±0,018	0,031±0,003	m	L
D1	0,285	0,674	0,959	0,662±0,057	0,023±0,003	sm	S
D2	0,255	0,628	0,883	0,667±0,043	0,021±0,002	sm	S
D3	0,285	0,592	0,877	0,648±0,040	0,020±0,002	sm	S
D4	0,270	0,589	0,859	0,663±0,044	0,020±0,003	sm	S
E1	0,350	0,405	0,755	0,537±0,038	0,017±0,002	m	S
E2	0,320	0,370	0,690	0,542±0,028	0,015±0,001	m	S
E3	0,220	0,341	0,561	0,537±0,025	0,014±0,002	m	S
F1	0,215	0,303	0,518	0,536±0,034	0,013±0,002	m	S
F2	0,000	0,841	0,841	1,000±0,000	0,019±0,004	t	S
X	0,450	0,696	1,156	0,609±0,057	0,026±0,003	sm	M
Y	0,160	0,234	0,394	0,595±0,044	0,009±0,001	m	S

Примітка: Ls – коротке плече; LI – довге плече; LT – загальна довжина; CI – центромерний індекс; SD – стандартне відхилення; RL – відносна довжина; sm – субметацентричні хромосоми; a – акроцентричні хромосоми; m – метацентричні хромосоми; t – телоцентричні хромосоми; L – довгі хромосоми (LT>1,320); M – середні хромосоми (LT=1,027–1,320); S – дрібні хромосоми (LT<1,027).

E3) і 2 невеликі акроцентричні (F1 і F2) (табл. 6). X-хромосома середня і субтеломерна, подібна до хромосоми B4. Усі *Felidae* мають схожий каріотип з кішкою свійською, каріотип якої є високорепрезентативним для більшості м'ясоїдних тварин (рис. 56, 57) [50–51].

Кількість ядерцеорганізувальних районів у кішки свійської. У кішки ядерцеорганізувальні райони виявляють на коротких плечах E1 пари хромосом (рис. 58, 59) [53].

2.8. ХРОМОСОМИ СОБАКИ ДОМАШНЬОЇ (*Canis lupus familiaris*)

Собака – одна із найбільш високохромосомних видів серед домашніх тварин. Усі аутосоми собаки представлені акроцентричними хромосомами. Наявність 78 хромосом у клітинах собаки було визначено дослідженнями мейотичних клітин Minouchi O. [54] і згодом підтверджено з використанням культивованих периферичних лімфоцитів Gustavsson I. [55]. Каріотип включає в себе 38 пар акроцентричних аутосом. Х-хромосома єдиний у наборі субметацентричний елемент доволі великих розмірів, Y-хромосома – найдрібніша хромосома набору (рис. 60–62). Структурний гетерохроматин представлений дуже дрібними центромерними блоками у деяких пар і повністю гетерохроматичною Y-хромосомою [56].

На підставі даних послідовності геномів, найбільша аутосома, – собача хромосома 1 має розмір 125 Мб [57] і менша за 12-ту хромосому людини. Зокрема, всі 5 найбільших собачих хромосом менші за розміром, ніж 18-та пара хромосом людини (табл. 7). Аналіз хромосомних препаратів собаки дає можливість точно ідентифікувати лише статеві хромосоми та хромосоми 1 і 38 пар (за їх розміром і морфологією). Поступове зменшення розміру каріотипу робить надійне розпізнавання умовно забарвлених гомологічних пар майже неможливим.

На початку 70-х років XX ст. для багатьох видів ссавців розробка методів фарбування хромосом дала можливість ідентифікувати гомологічні пари хромосом і сприяла подальшому розвитку міжнародно визнаних номенклатур нумерації та розміщення хромосом. За останні роки опубліковано різноманітні смугові каріотипи для собаки. Зрозуміло, що принаймні для багатьох дрібних аутосом собак лише схеми хромосомних смуг не дають достатньої інформації, щоб впевнено описати повний каріотип. А відтак для точного опису послідовності хромосом на початку 90-х років минулого століття під егідою семінару DogMap було

Таблиця 7. Фізичний розмір хромосом, що містить геном собаки, отриманий на основі результатів досліджень Langford C.F. et al. та Lindblad-Toh K. et al. [57, 58]

Хромосома	≈ Розмір (Mb), отриманий із	
	сортування потоку	збірки геному
A 1	135	125
A 2	100	88
A 3	104	94
A 4	102	91
A 5	99	91
A 6	88	80
A 7	95	83
A 8	87	77
A 9	79	64
A 10	81	72
A 11	87	77
A 12	86	75
A 13	76	66
A 14	73	63
A 15	76	67
A 16	74	62
A 17	81	67
A 18	67	58
A 19	67	56
A 20	68	61

A 21	63	54
A 22	72	64
A 23	63	55
A 24	55	50
A 25	60	54
A 26	48	42
A 27	57	48
A 28	55	44
A 29	51	44
A 30	47	43
A 31	50	42
A 32	51	41
A 33	41	34
A 34	50	45
A 35	38	29
A 36	41	33
A 37	40	33
A 38	38	26
A X	137	126
A Y	27	–
Загальна	2,782*	2,424

* Вказано загальний розмір гаплоїдного геному самки.

створено Комітет для стандартизації каріотипу домашньої собаки. Цьому Комітету було доручено запропонувати хромосомну номенклатуру каріотипу собак, яка буде прийнята на міжнародній арені. Використовуючи звичайну цитогенетику, Комітет зміг досягти консенсусу щодо ідентифікації хромосом собаки з 1-ї по 21-шу пари, але дійшов висновку, що повний стандартизований каріотип потребує використання молекулярних цитогенетичних реагентів [8]. Водночас Langford C.F. et al. [58] використовували сортування хромосом собак з високою роздільною здатністю для створення панелі зондів (WCPP) для аналізу флуоресценції

in situ гібридизації (FISH) у собаки. Ці WCPP надали важливий спільний ресурс членам Комітету і спільними зусиллями багатьох дослідників дали змогу згодом розробити номенклатуру для 21–38-ми пар хромосом [59]. Комбінована система нумерації всіх хромосом собаки, запропонована Комітетом [8, 59, 60], пізніше була схвалена Міжнародною асоціацією генетики тварин (ISAG) на DogMap семінарі, що відбувся у Міннеаполісі в липні 2000 р.

Цікаво відзначити, що хоча каріотип собаки спочатку збирався на основі звичайного мікроскопічного оцінювання розміру хромосом, нині відомо, що фактичні фізичні розміри хромосом собаки мало нагадують їх порядок у встановленому каріотипі. Незважаючи на введення більш досконалих засобів ідентифікації, первісне впорядкування каріотипу залишилося які було, а відтак подальше використання більш досконалих інструментів все ще має велике значення для надійної ідентифікації хромосом собаки.

Кількість ядерцеорганізувальних районів у собаки. У домашньої собаки ядерцеорганізувальні райони знаходяться на теломерних ділянках хромосом 7, 8, 27, а іноді і на 38-й парях. Метафази, забарвлені Ag-banding, показано на рис. 63.

2.9.

ХРОМОСОМИ БУЙВОЛА РІЧКОВОГО (*Bubalus bubalis bubalis* або *River buffalo*)

У каріотипі буйвола річкового ($2n=50$) 5 пар двоплечих аутосом, решта – акроцентричного типу. Х-хромосома – найбільша акроцентрична хромосома, Y-хромосома – невелика акроцентрична. Структурний гетерохроматин представлений невеликими блоками в центромерних районах двоплечих аутосом і великими блоками у центромерних районах акроцентричних хромосом. Значний за розмірами блок гетерохроматину виявляється у центромерному районі Х-хромосоми. Крім того, у цієї хромосоми іноді виявляють інтеркалярний блок гетерохромати-

ну. Y-хромосома повністю складається з гетерохроматину (рис. 64–71).

Кількість ядерцеорганізувальних районів у буйволів річкових. Відомо, що у *River buffalo* ядерцеорганізувальні райони розташовані на шести парах гомологічних хромосом. Одні автори відмічають 3, 4, 8, 21, 23 і 24 [61, 62], інші – 3, 4, 6, 21, 23 і 24 пари (рис. 72). Кількість ядерцеутворювальних хромосом, за цими даними, непостійне і рідко досягає максимального значення рівного 12-ти [62, 63]. Наразі в літературі трапляються розбіжності щодо хромосоми 6-ї пари у каріотипі буйвола річкового, в якій містяться ядерцеорганізувальні райони. Окремі автори стверджують про наявність ядерцеорганізувальних районів у хромосомі 8, а не 6-ї пари [20]. Водночас в інших публікаціях Iannuzzi L. et al. [63] наполягають, що ядерцеві організатори буйвола річкового розміщені у великій акроцентричній 6-й парі хромосом, а не у 8-й. Результати аналізу каріотипу дослід жених нами тварин підтверджують це: ЯОР ми виявили у 6-й парі хромосом.

Атлас каріотипів сільськогосподарських і домашніх тварин має практичну цінність, оскільки допомагає оцінити та кваліфікувати зміни у кількості й структурі хромосом представлених тут основних видів сільськогосподарських і домашніх тварин, що дає змогу селекціонеру виявити носіїв небажаних хромосомних аберацій, приймати об'єктивні рішення щодо використання племінних тварин та їх потомства.

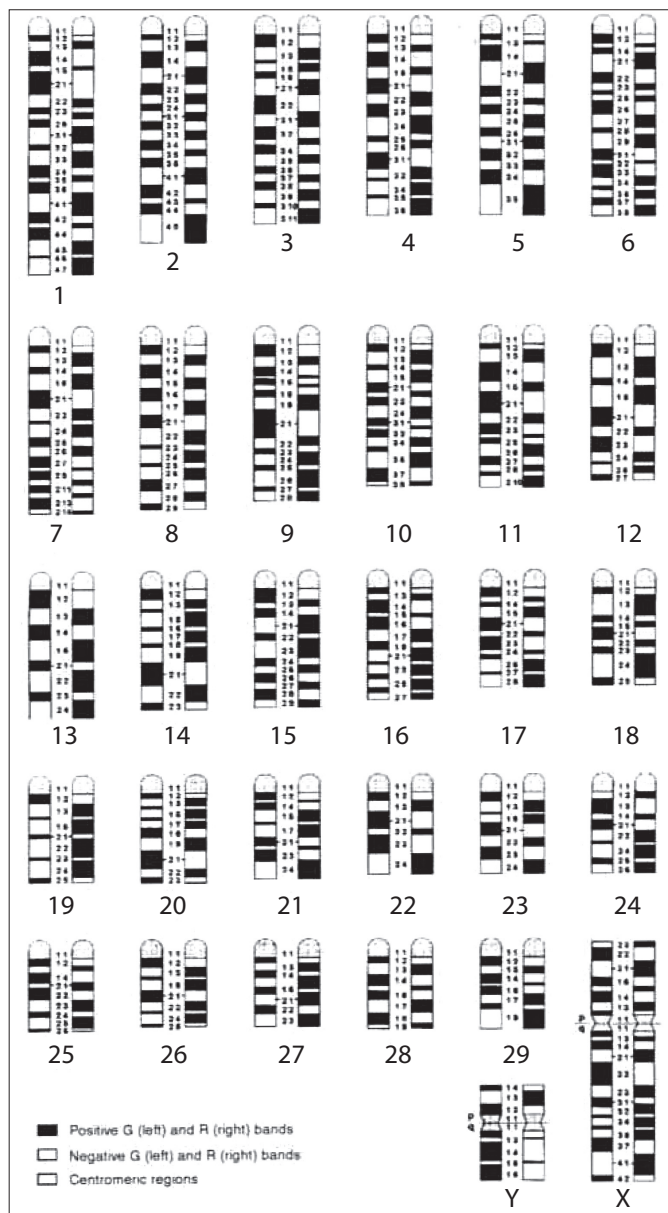


Рис. 3. Ідіо-граматична репрезентація смуг хромосом бугая за допомогою G- (ліворуч) і R- (праворуч) banded [65]

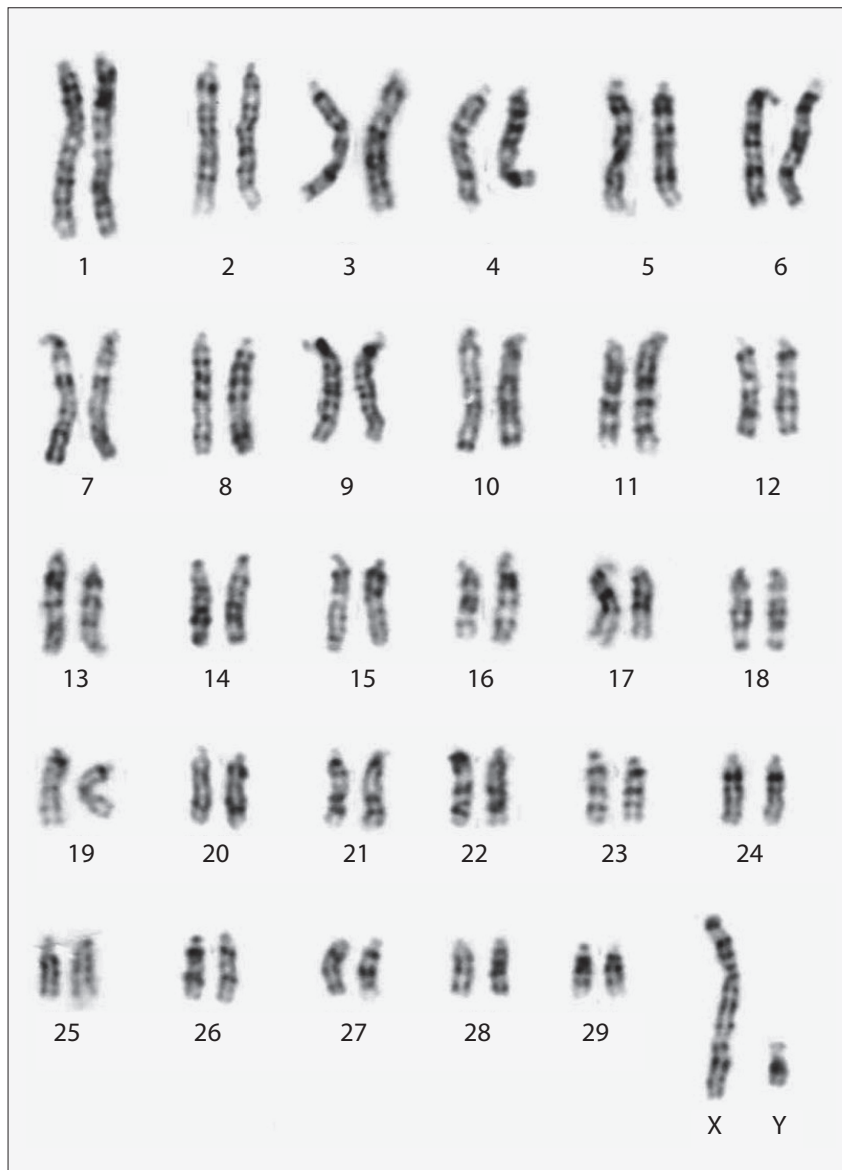


Рис. 4. Ідіограма хромосом бугая (GTG-banded) [65]

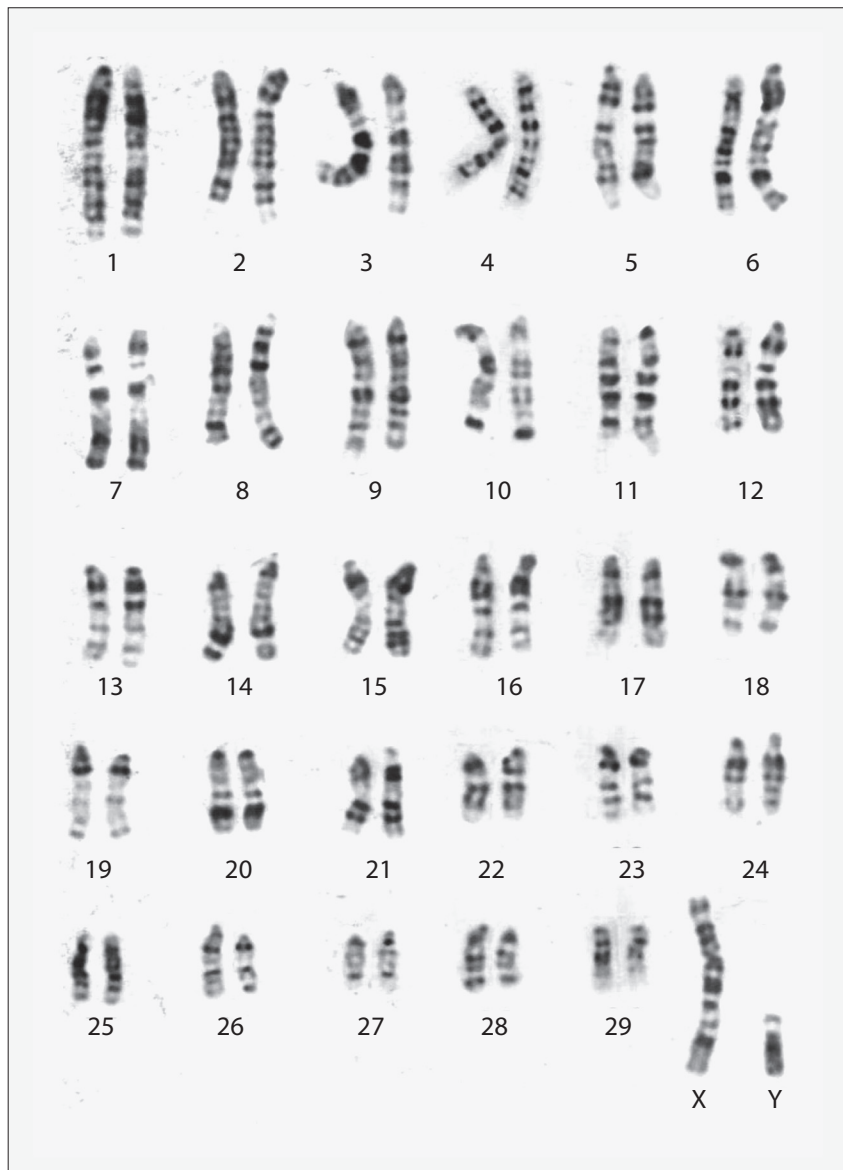


Рис. 5. Ідіограма хромосом бугая (GBG-banded) [65]

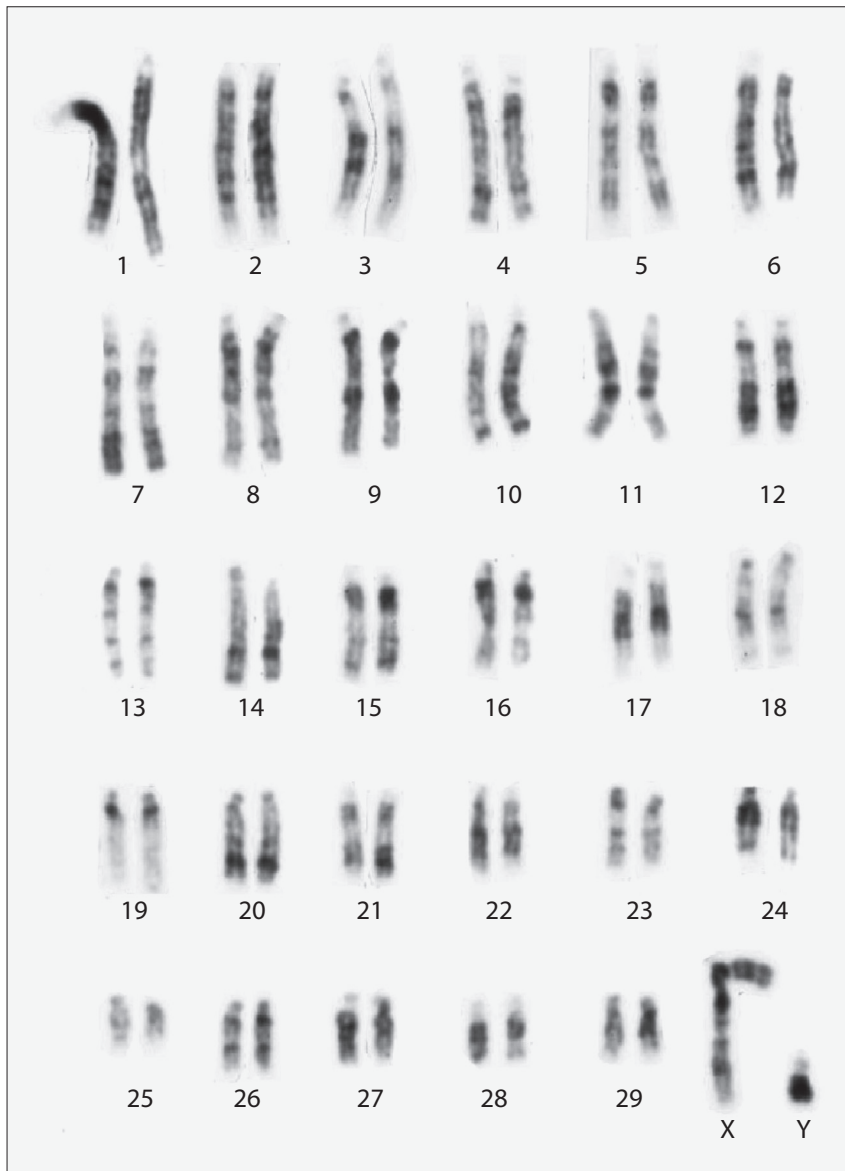


Рис. 6. Ідіограма хромосом бугая (QBH-banded) бугая [6]

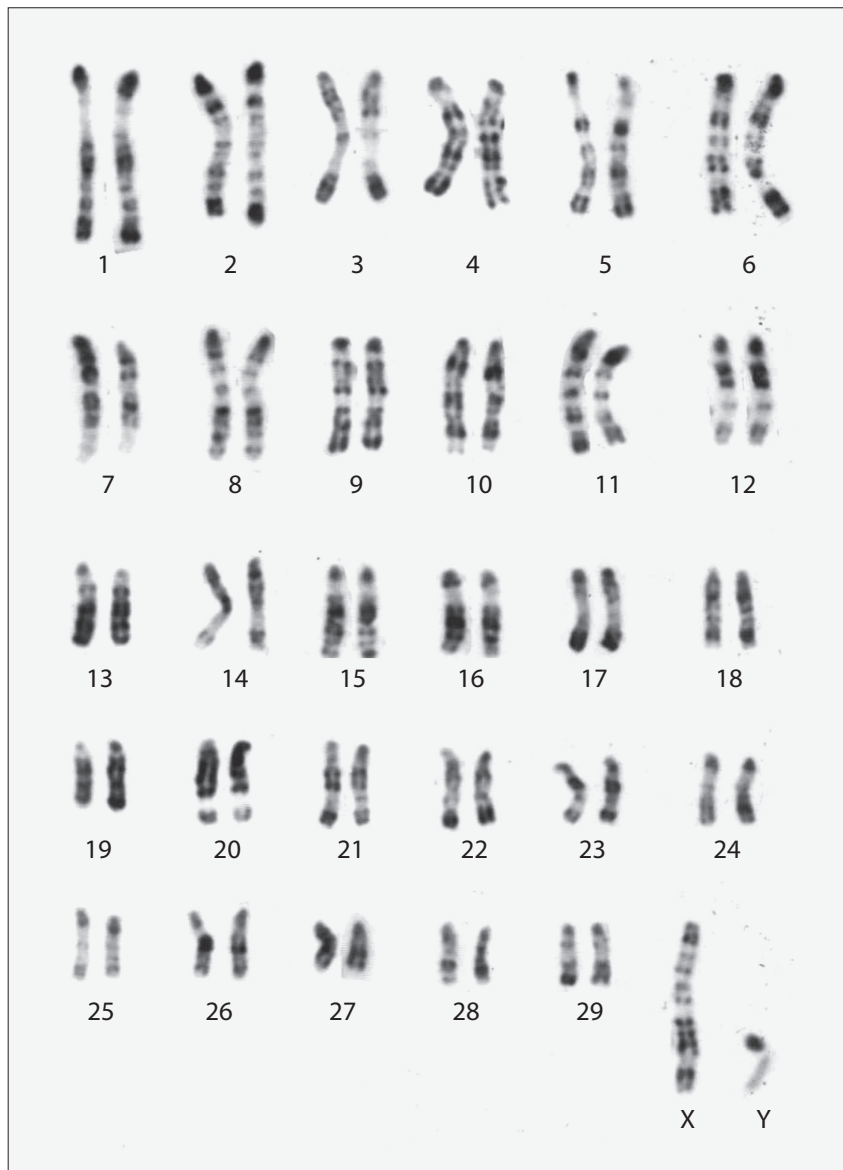


Рис. 7. Ідіограма хромосом бугая (RBA-banded) [65]

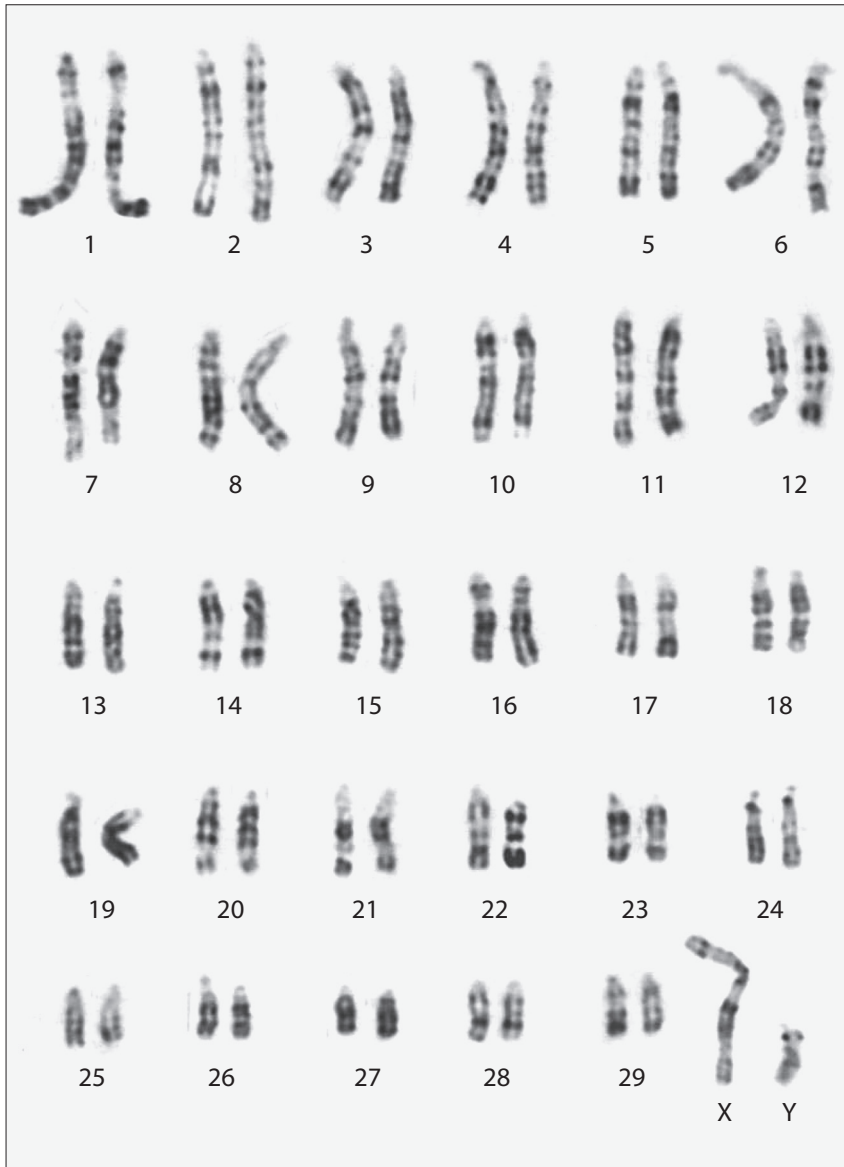


Рис. 8. Ідіограма хромосом бугая (RBG-banded) [65]

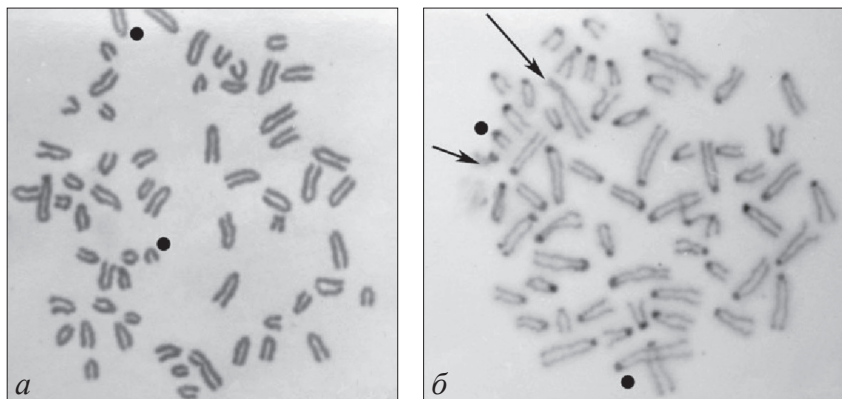


Рис. 9. Метафазні пластинки бугая:

a – каріотип у нормі; *б* – метод диференційного фарбування C-banding [66]

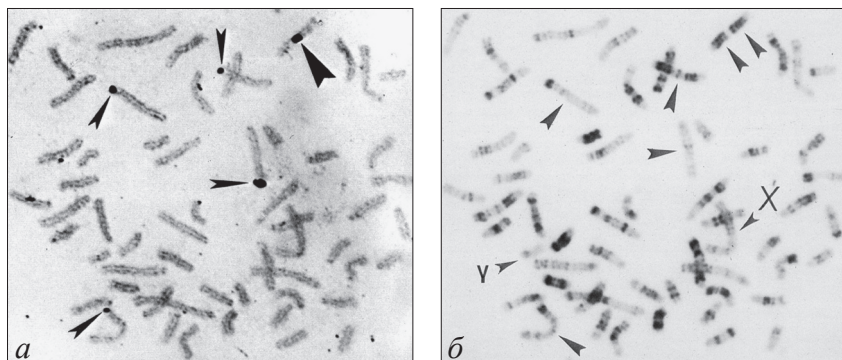


Рис. 10. Метафазна пластинка бугая ($2n=60, XY$), послідовно забарвлена для візуалізації ЯОР (*a*) та R-banding (*б*).

Стрілки – позначають відповідно Ag-NOR та відповідний ядерцевий організатор хромосоми; велика стрілка вказує на асоціацію між двома хромосомами [20]

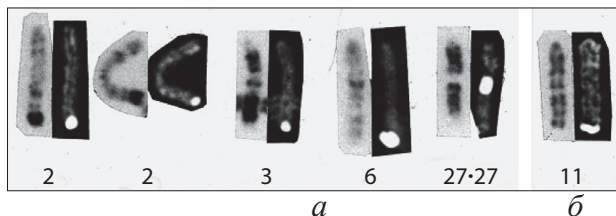


Рис. 11. ЯОР-хромосоми бугая виявлені за допомогою диференційного R-AgNOR- (*a*) і G-AgNOR (*б*) banded [20]

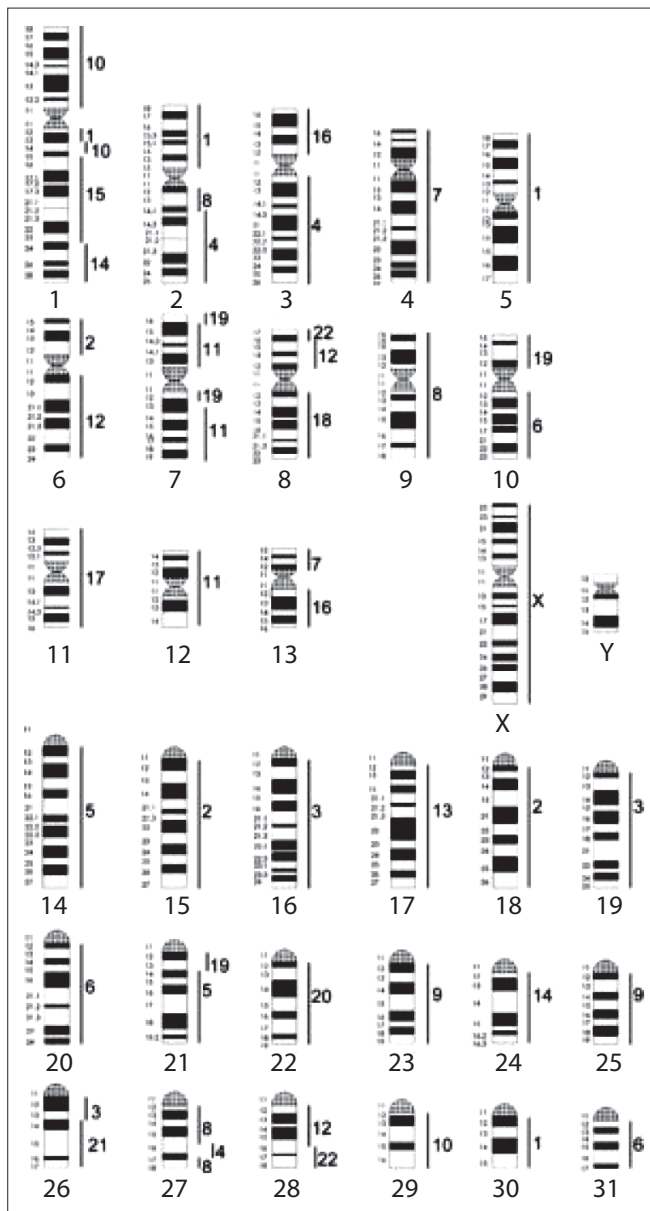


Рис. 12. Ідіо-
граматична
репрезентація
смуг
хромосом
жеребця
за допомогою
G-banded
(ISCNH, 1997)
[67]

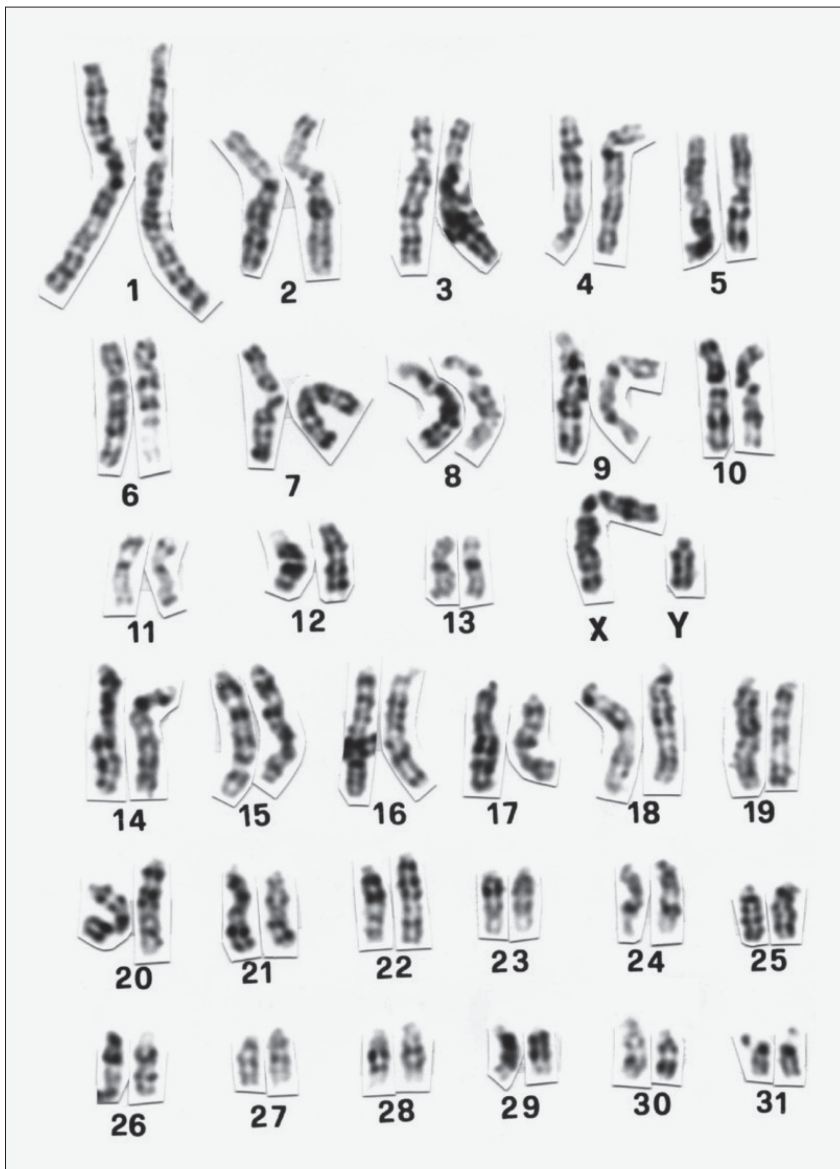


Рис. 13. Ідіограма хромосом коня свійського (GBG-banded) [68]

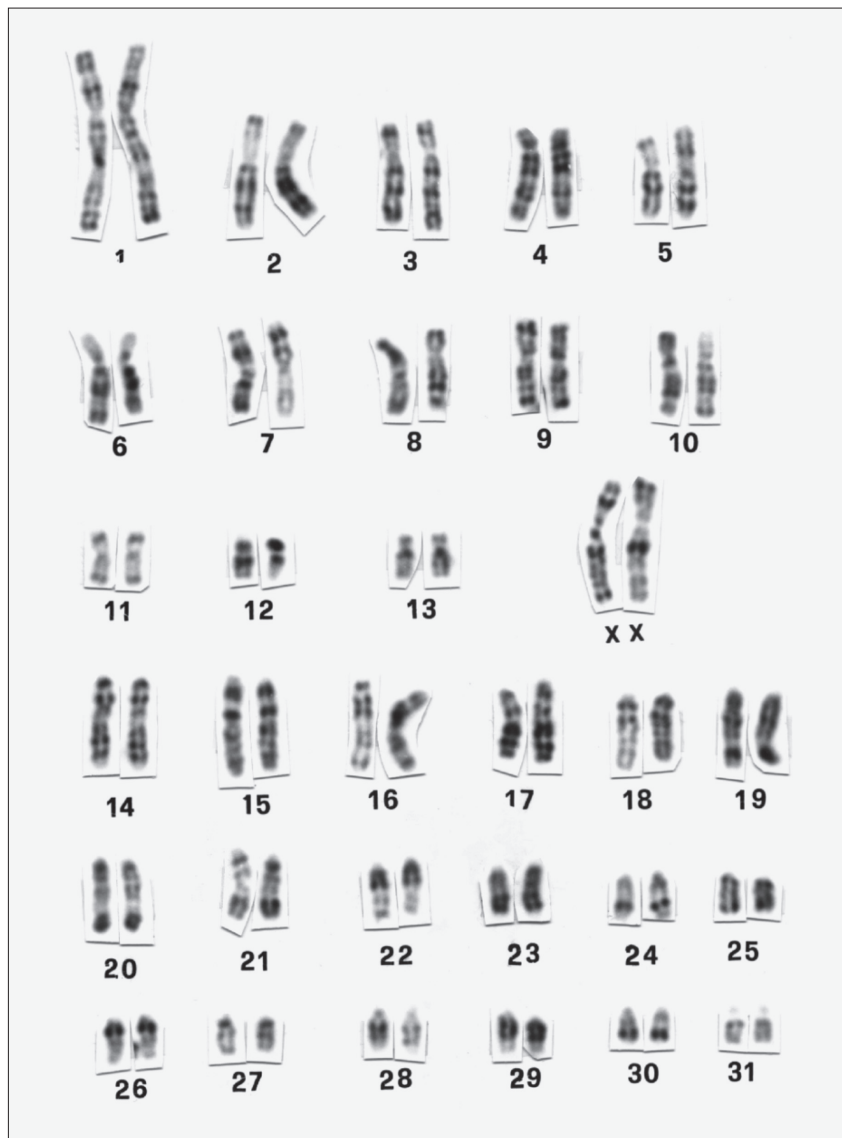


Рис. 14. Метод диференційного фарбування GBG-banded хромосом кобили [68]

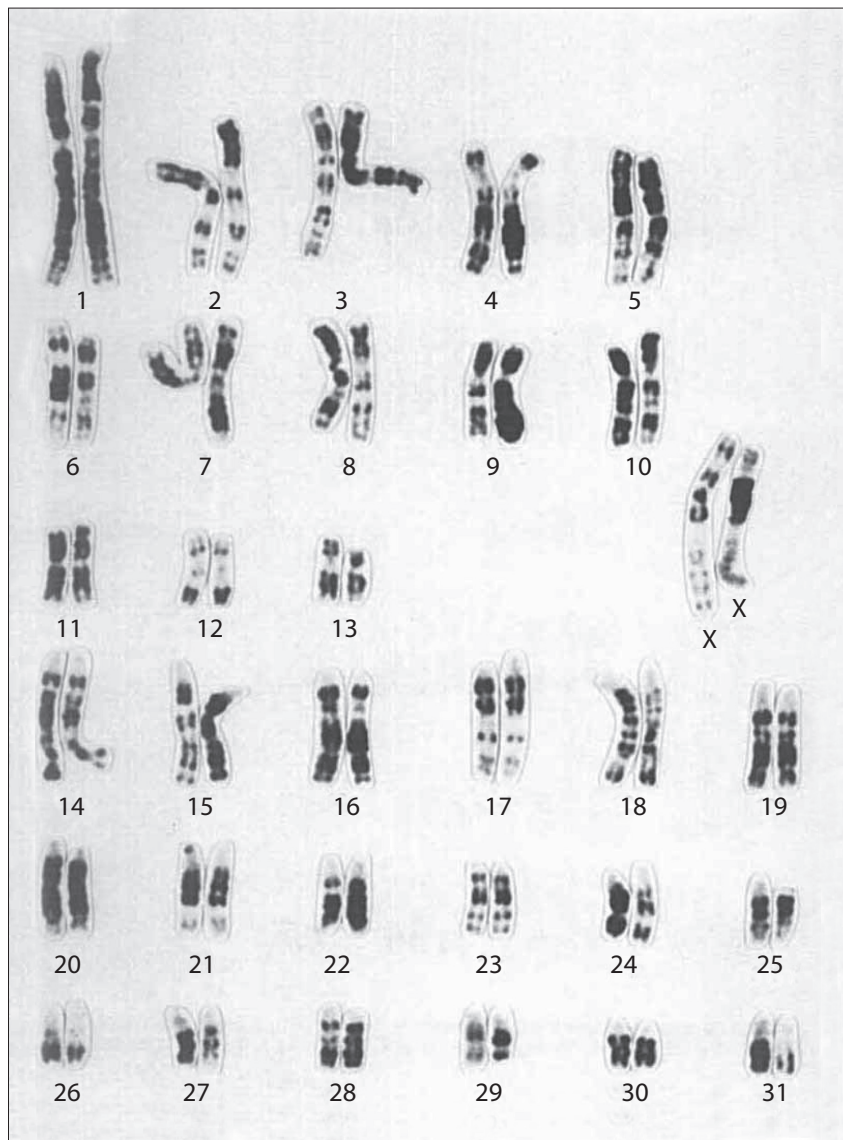


Рис. 15. Метод диференційного фарбування RBG-banded хромосом кобили [23]

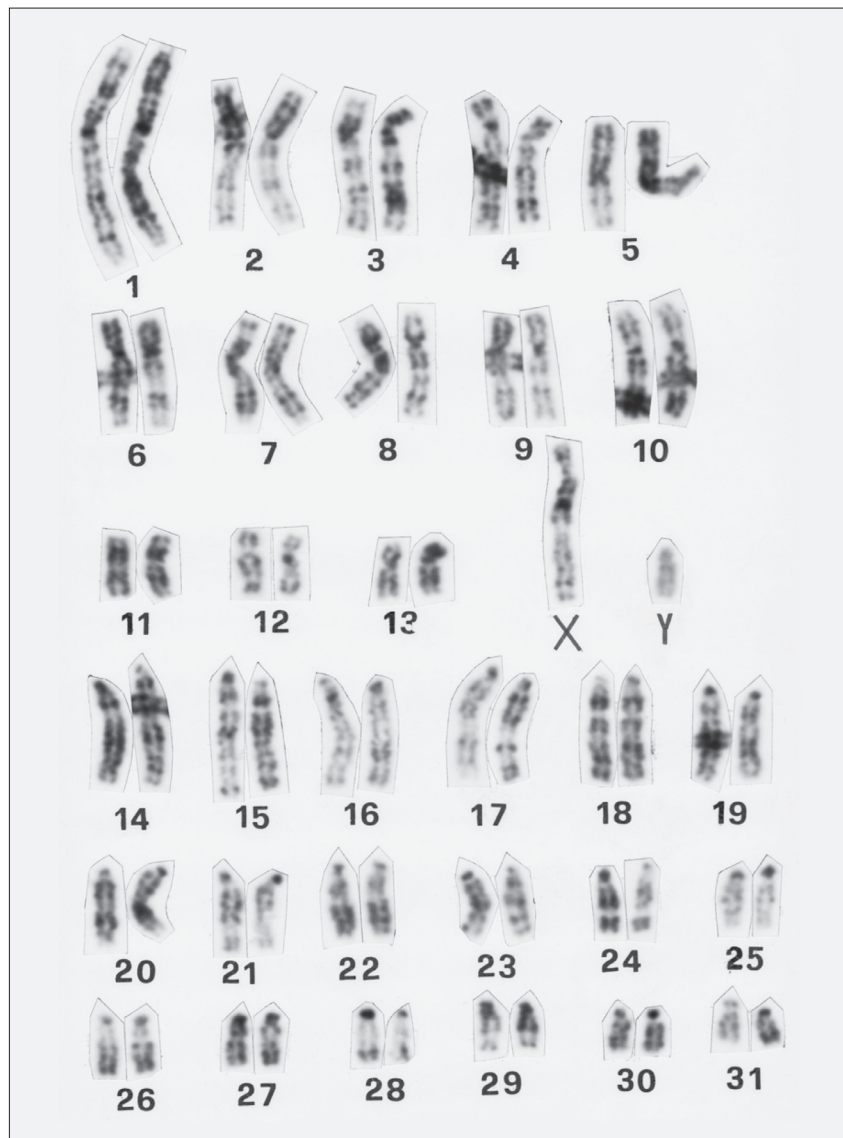


Рис. 16. Метод диференційного фарбування RBA-banded хромосом жеребця [68]

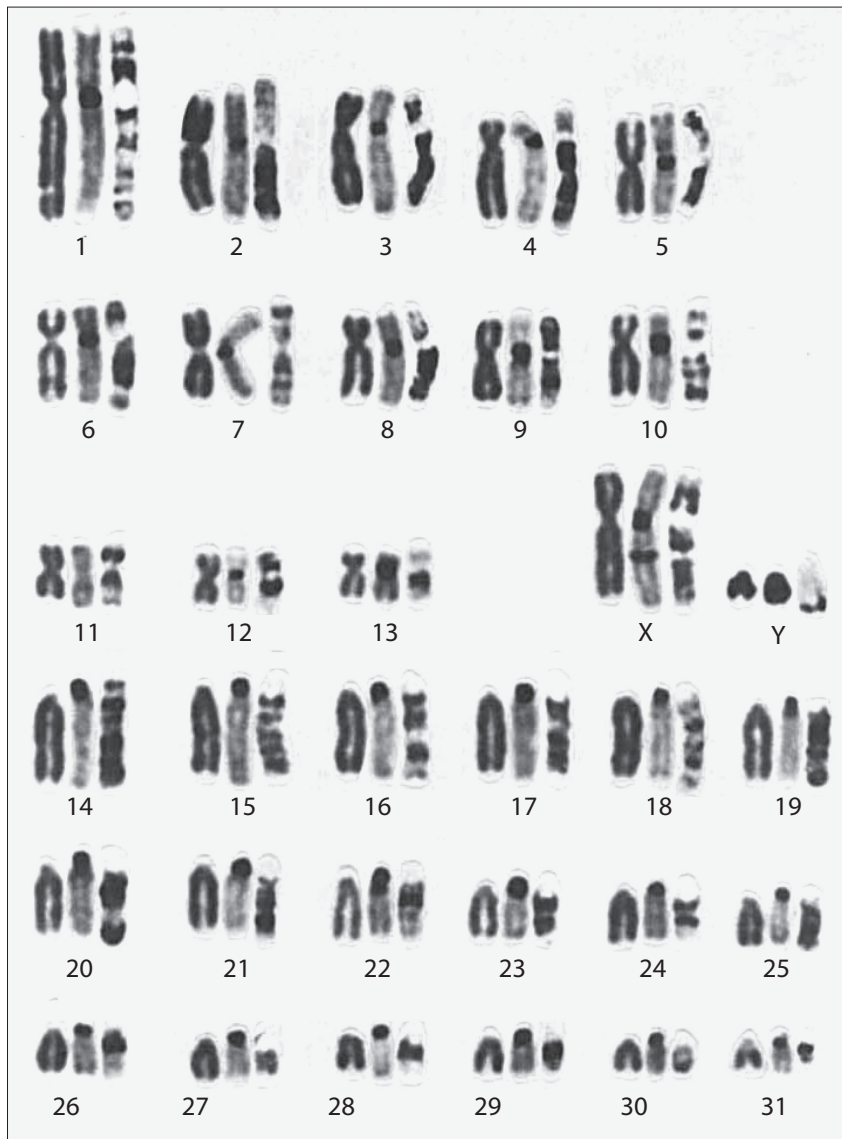


Рис. 17. Комбіновані гаплоїдні каріотипи (зліва направо) рутинно пофарбованих, C- і GTG-banded хромосом жеребця [23]

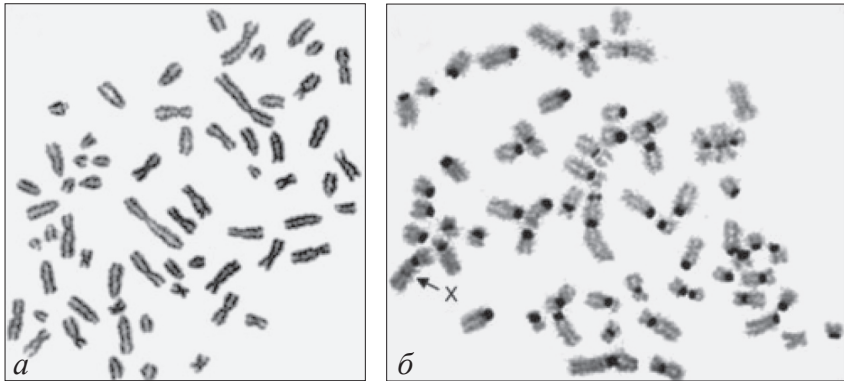


Рис. 18. Результати цитогенетичного аналізу кобили
з каріотипом 63, XO:

a – рутиннопофарбованих; *б* – метафазний розкид хромосом із застосуванням диференційного методу фарбування C-banding, стрілкою вказане розташування однієї X-хромосоми [69]

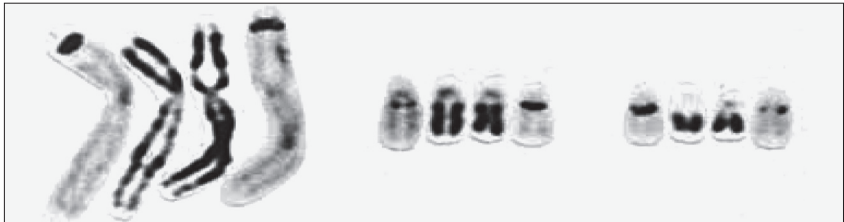
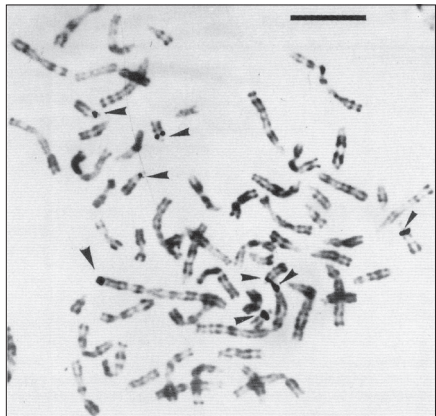


Рис. 19. Хромосоми
коня з ЯОР: 1, 28, 31 [23]

Рис. 20.
Метафазна пластинка
коня, стрілочками
вказані вісім хромосом,
що мають характерні
відкладення срібла
[25]



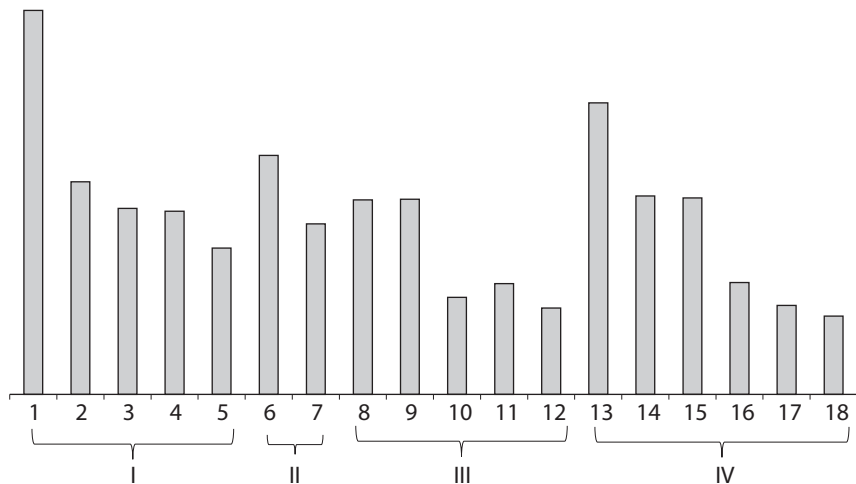


Рис. 21. Ідіограма довжин аутосом у каріотипі свині свійської, розділеної на 4 морфологічні групи

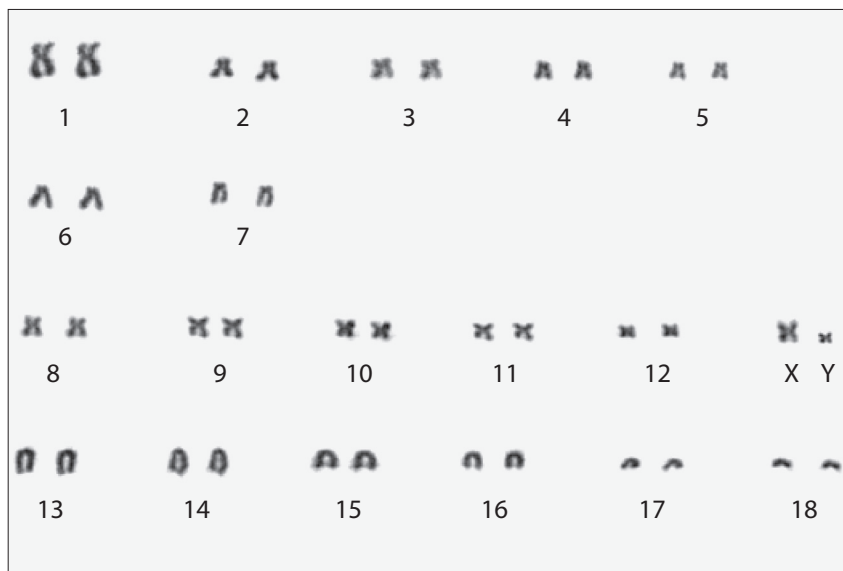


Рис. 22. Рутинне фарбування хромосом свині свійської (кабана) [70]

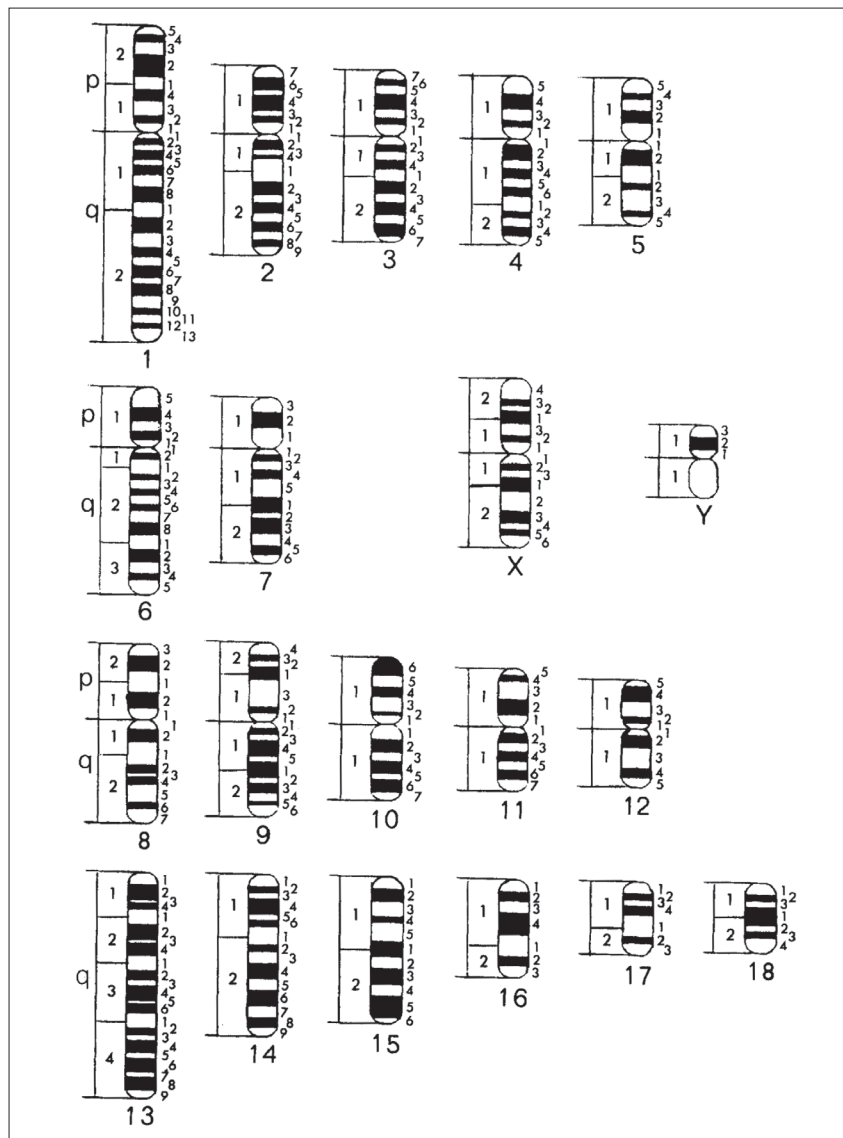


Рис. 23. Ідіограматична репрезентація смуг хромосом свині свійської (кабана) (G-banded) [5]

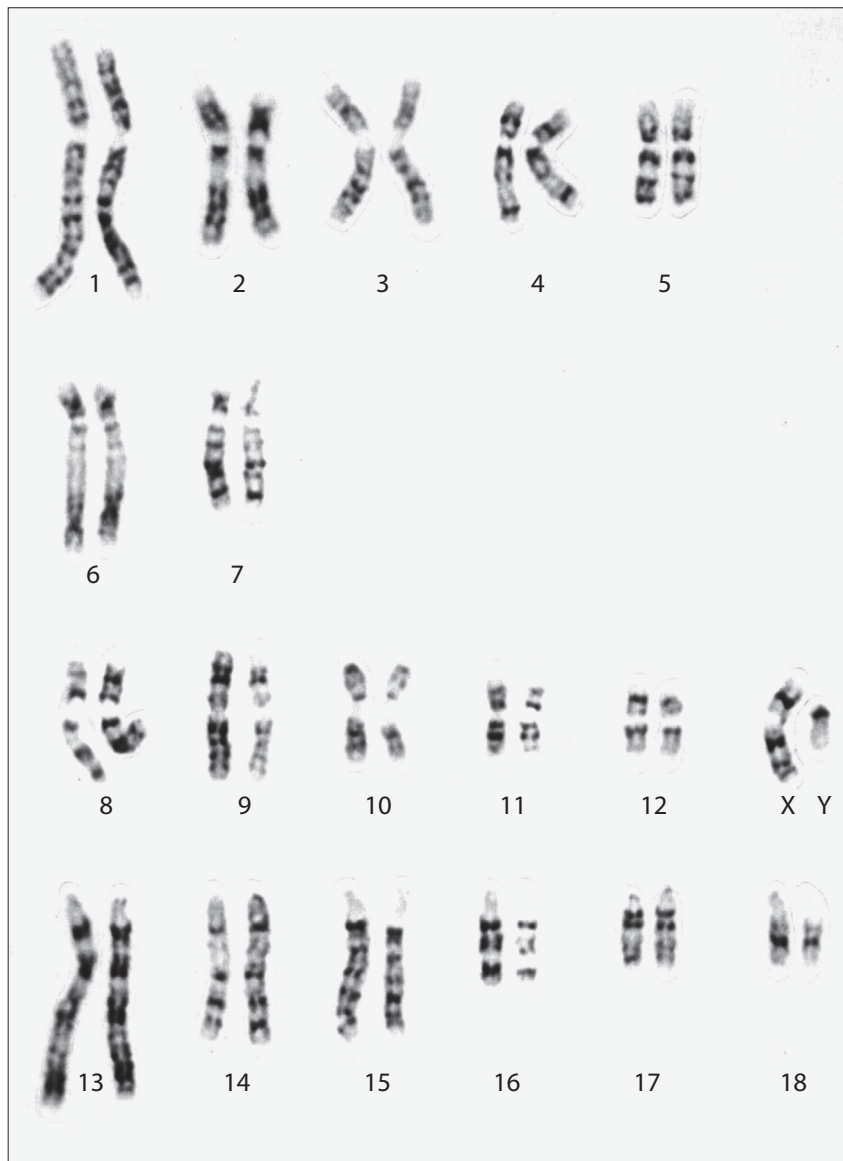


Рис. 24. Ідіограма хромосом свині свійської (GTG-banded) [5]

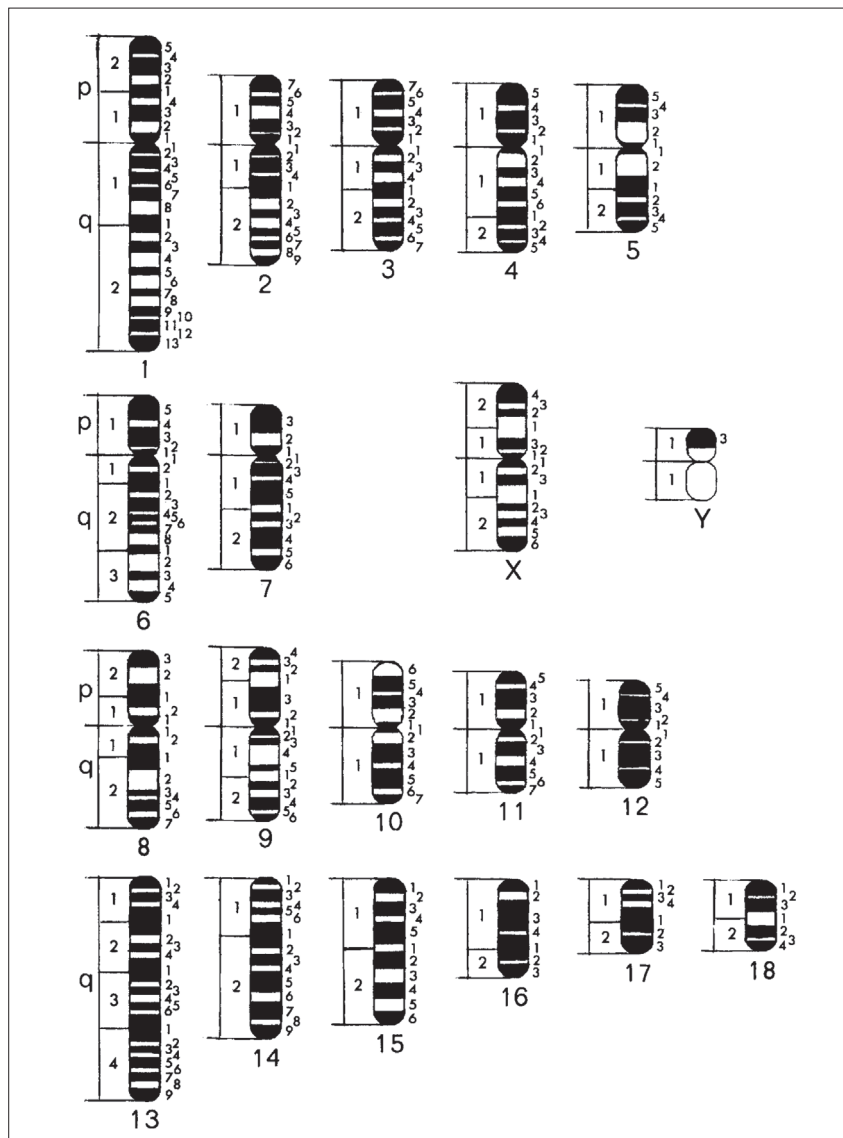


Рис. 25. Ідіограматична репрезентація смуг хромосом свині свійської (R-banding) [5]

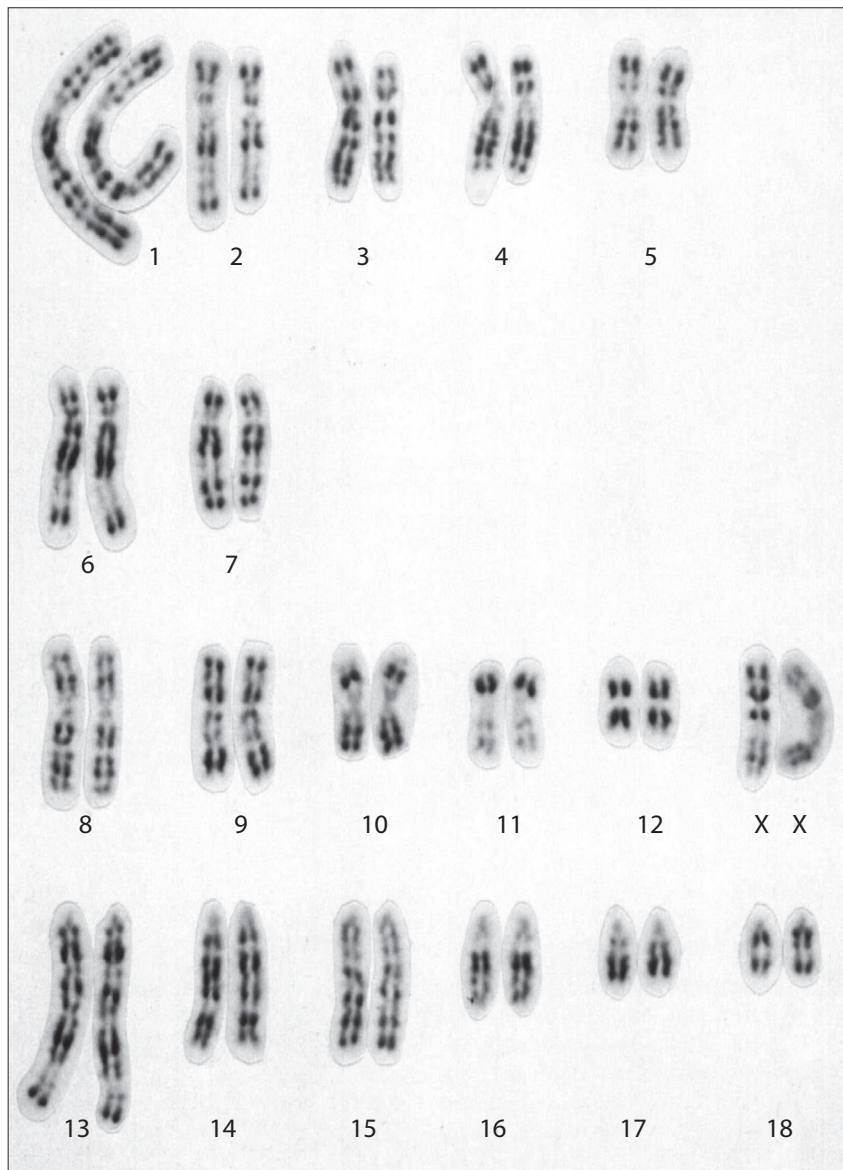


Рис. 26. Ідіограма хромосом свині свійської (R-banding) [5]

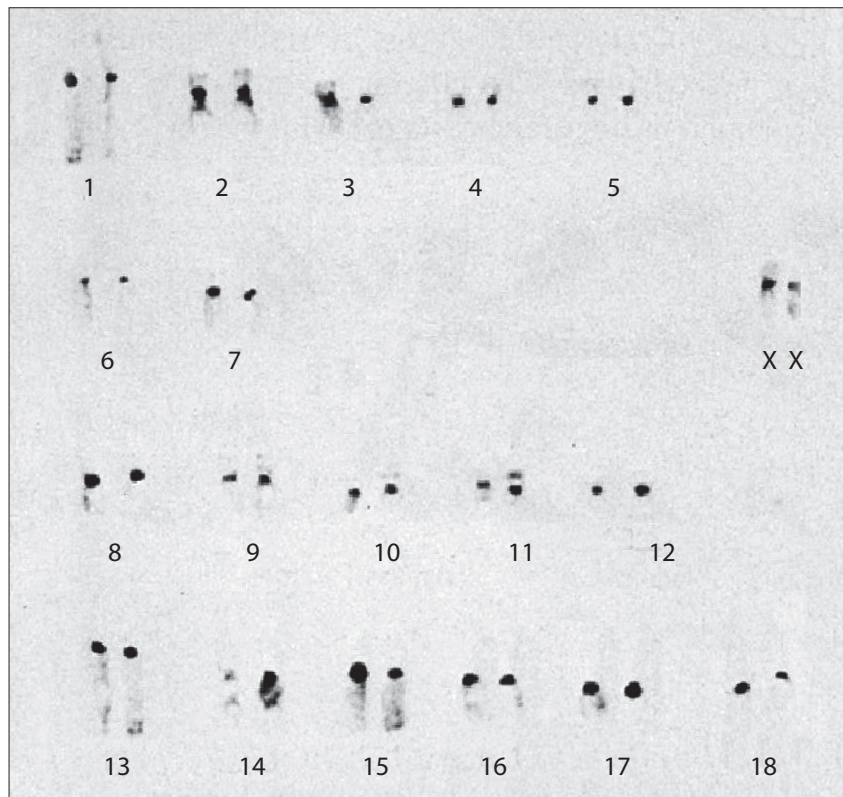


Рис. 27. Ідіограма хромосом свині свійської (C-banding) [71]

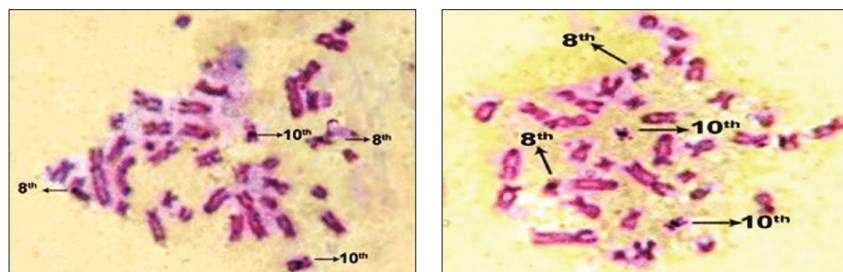


Рис. 28. Активні ЯОР на хромосомах свиней породи Large White Yorkshire в Індії [72]

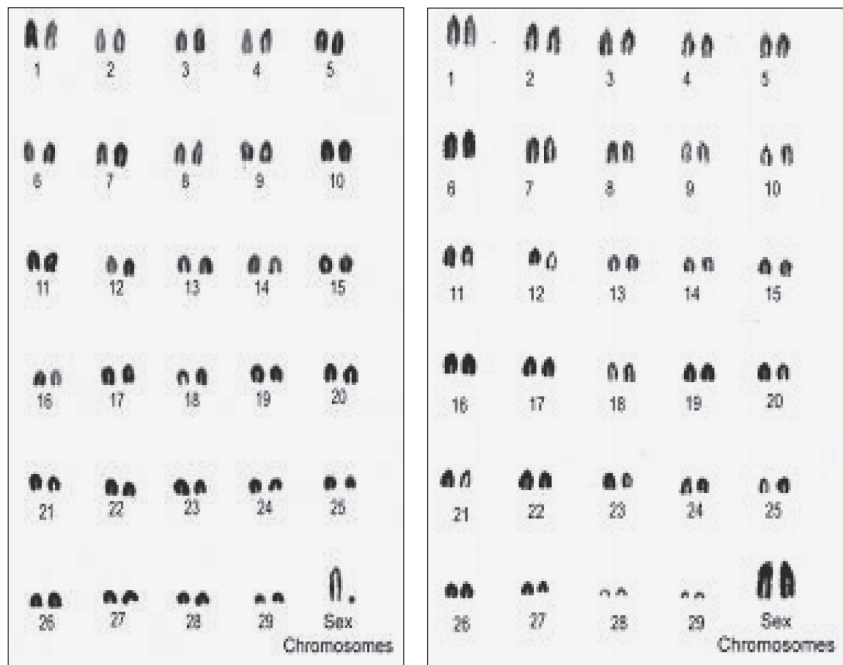


Рис. 29. Рутинне фарбування хромосом кіз:
самець – справа, самка – зліва [73]

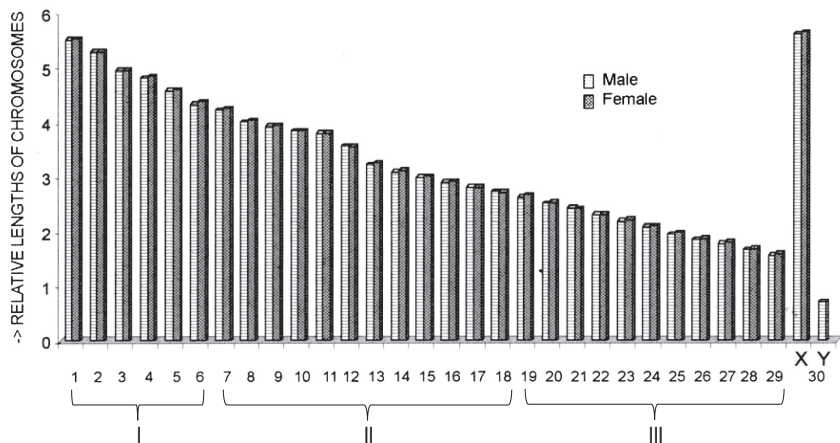


Рис. 30. Ідіограма довжин хромосом кіз різних статевих груп [73]

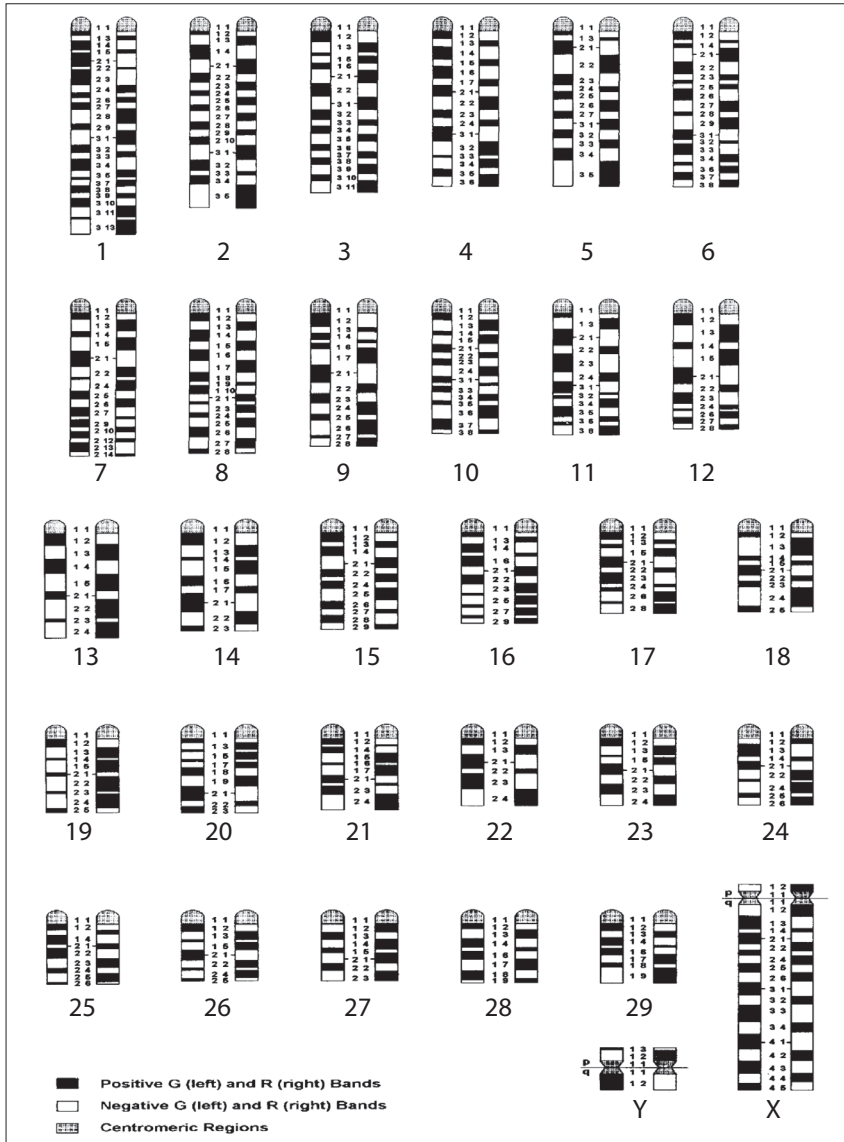


Рис. 31. Ідіограматична репрезентація смуг хромосом кози домашньої за допомогою G- (ліворуч) та R- (праворуч) banded [74]

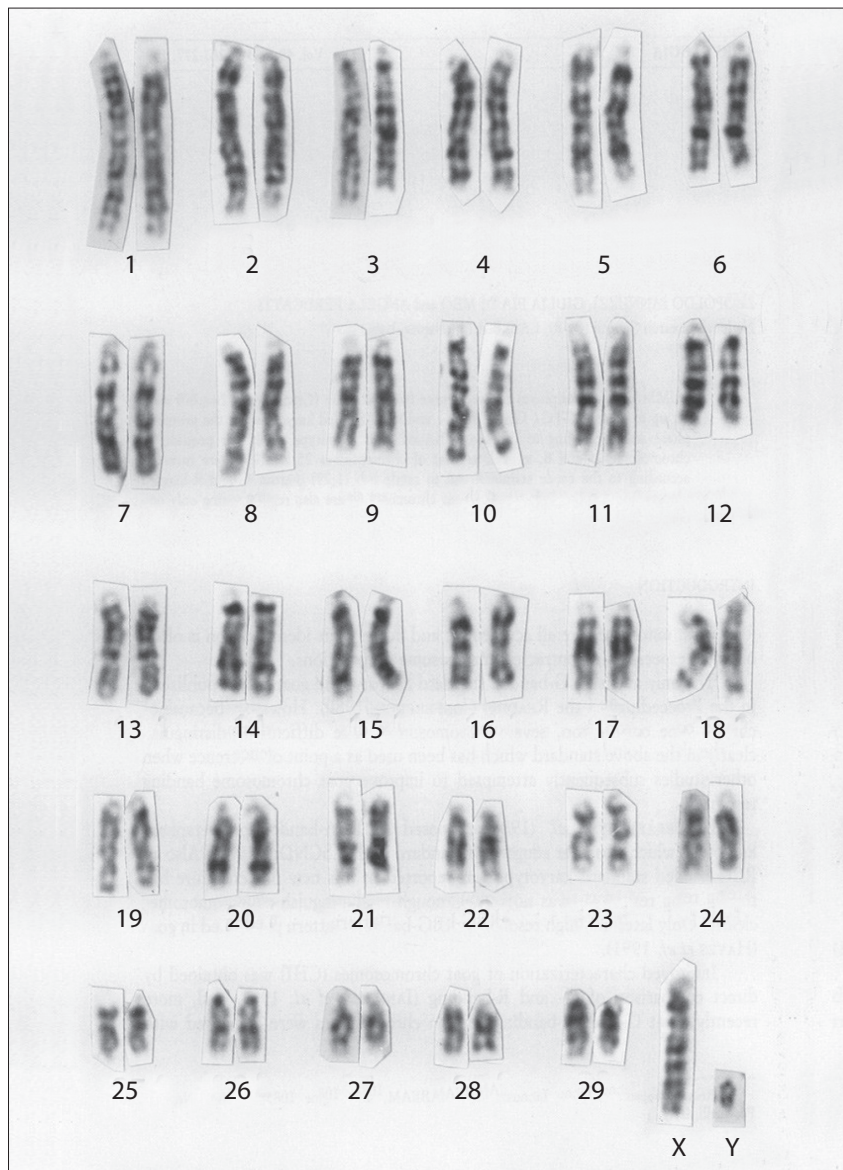


Рис. 32. Ідіограма хромосом кози домашньої (GTG-banded) [74]

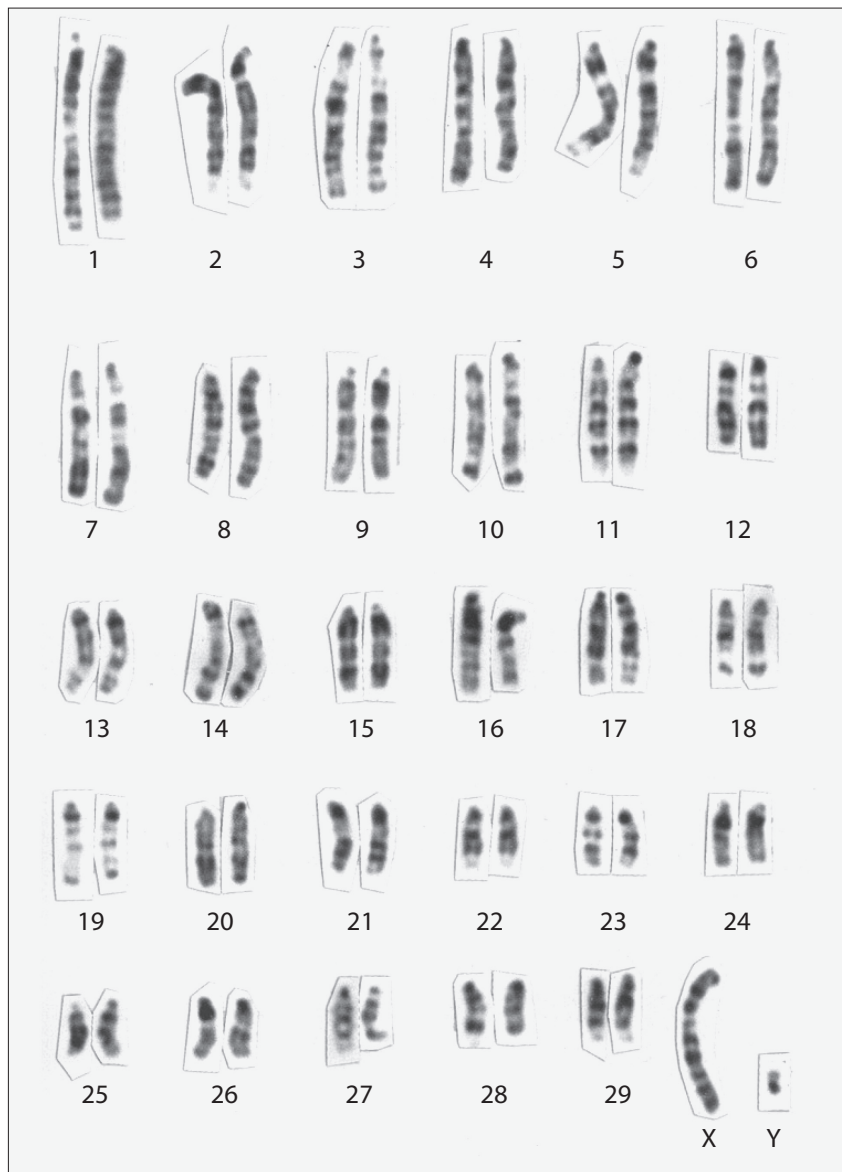


Рис. 32. Ідіограма хромосом кози домашньої (GTG-banded) [74]

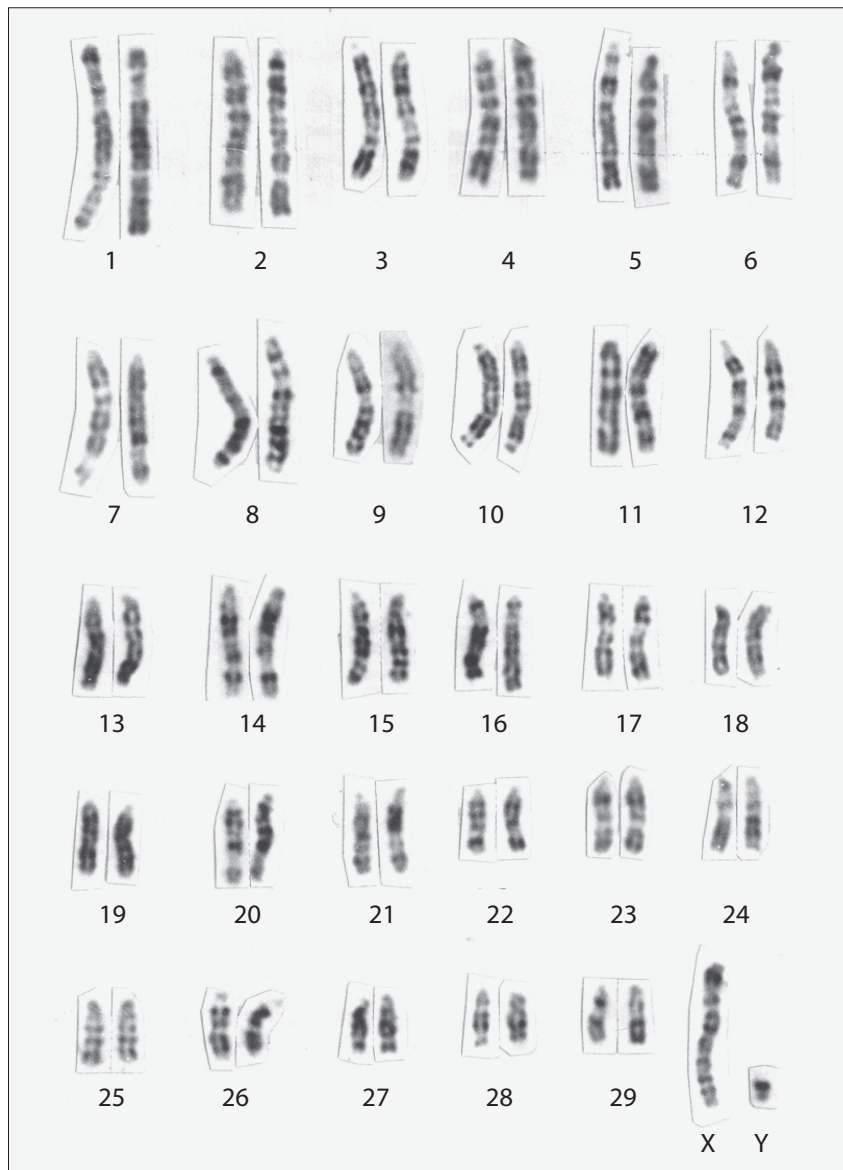


Рис. 34. Ідіограма хромосом кози домашньої (REG-banded) [74]

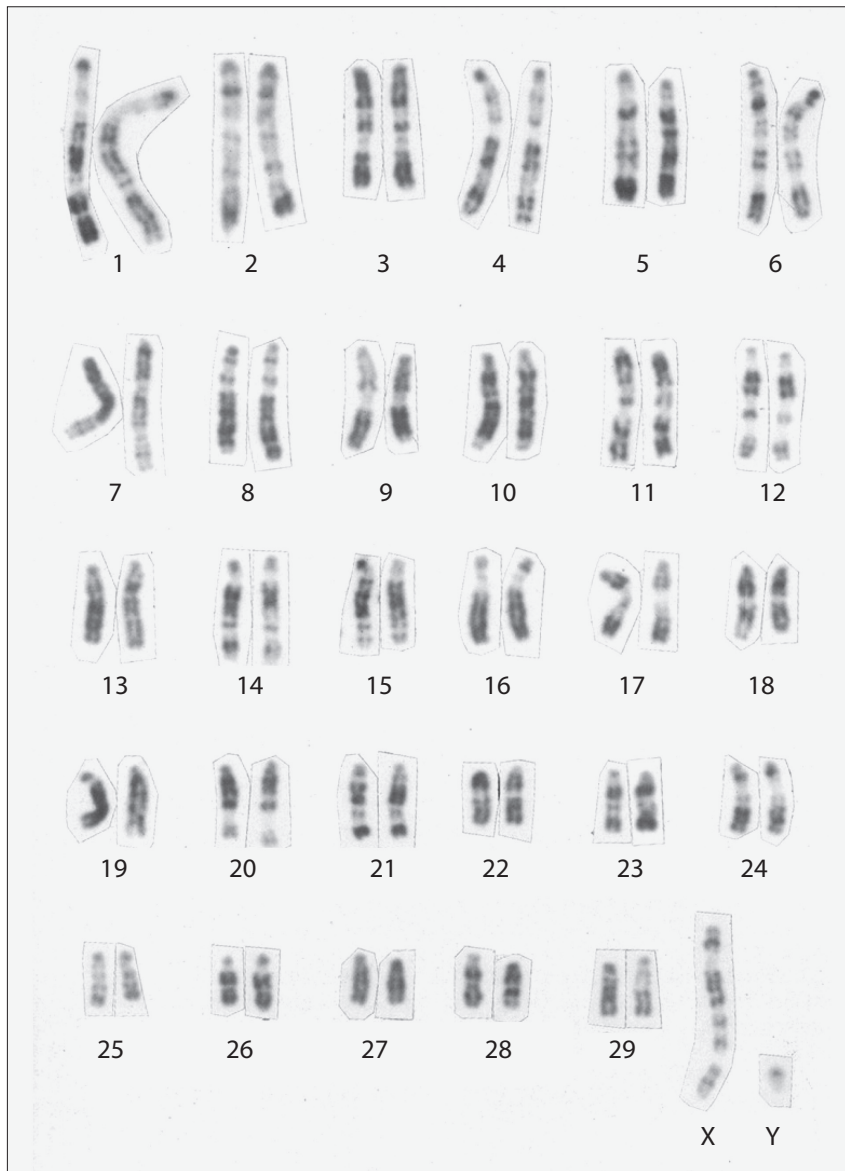


Рис. 35. Ідіограма хромосом кози домашньої (RBA-banded) [74]

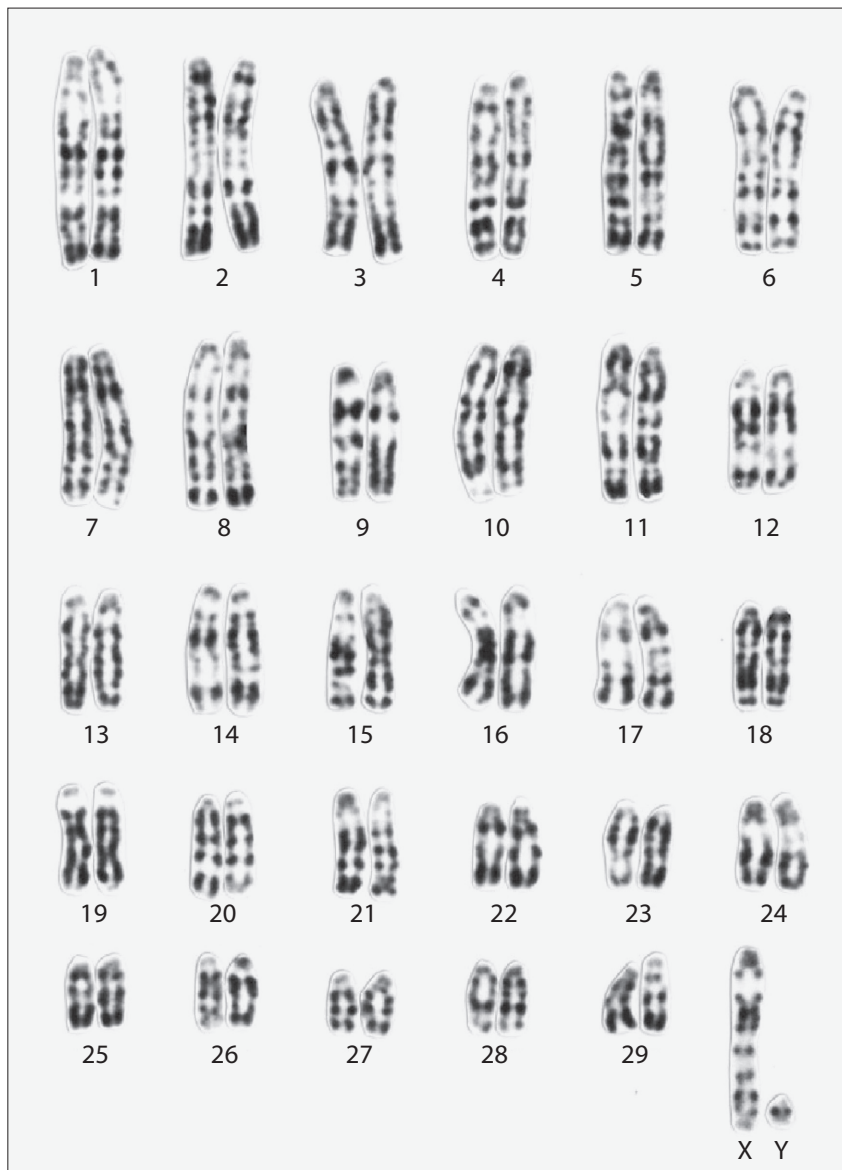


Рис. 36. Ідіограма хромосом кози домашньої (RBG-banded) [6]

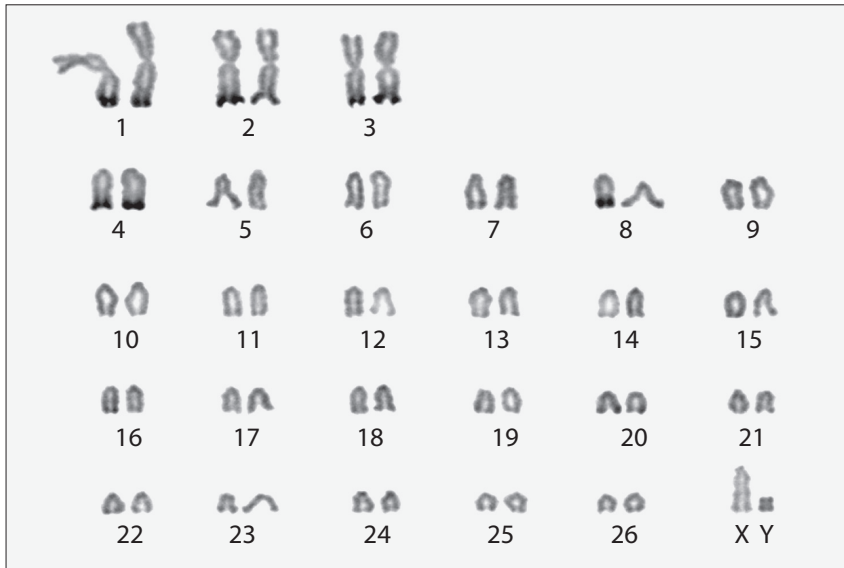
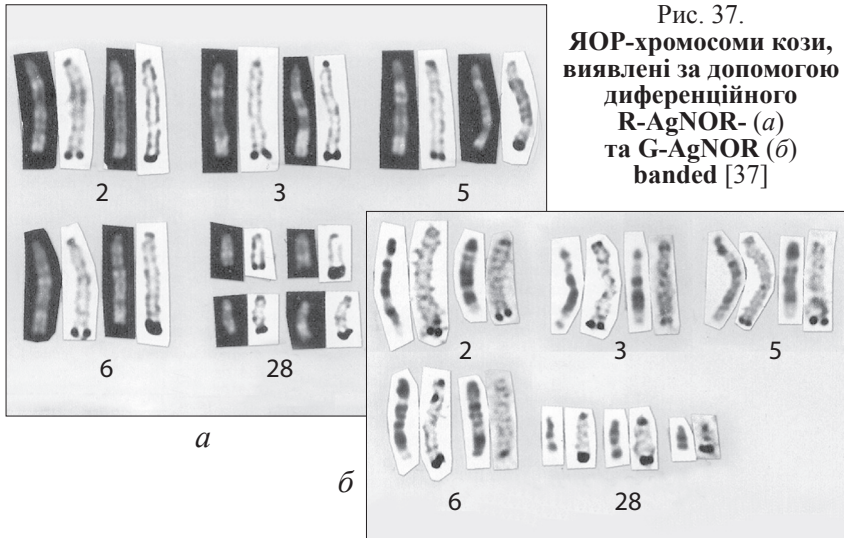


Рис. 38. Ідіограма хромосом вівці домашньої
(рутинне фарбування) [75]

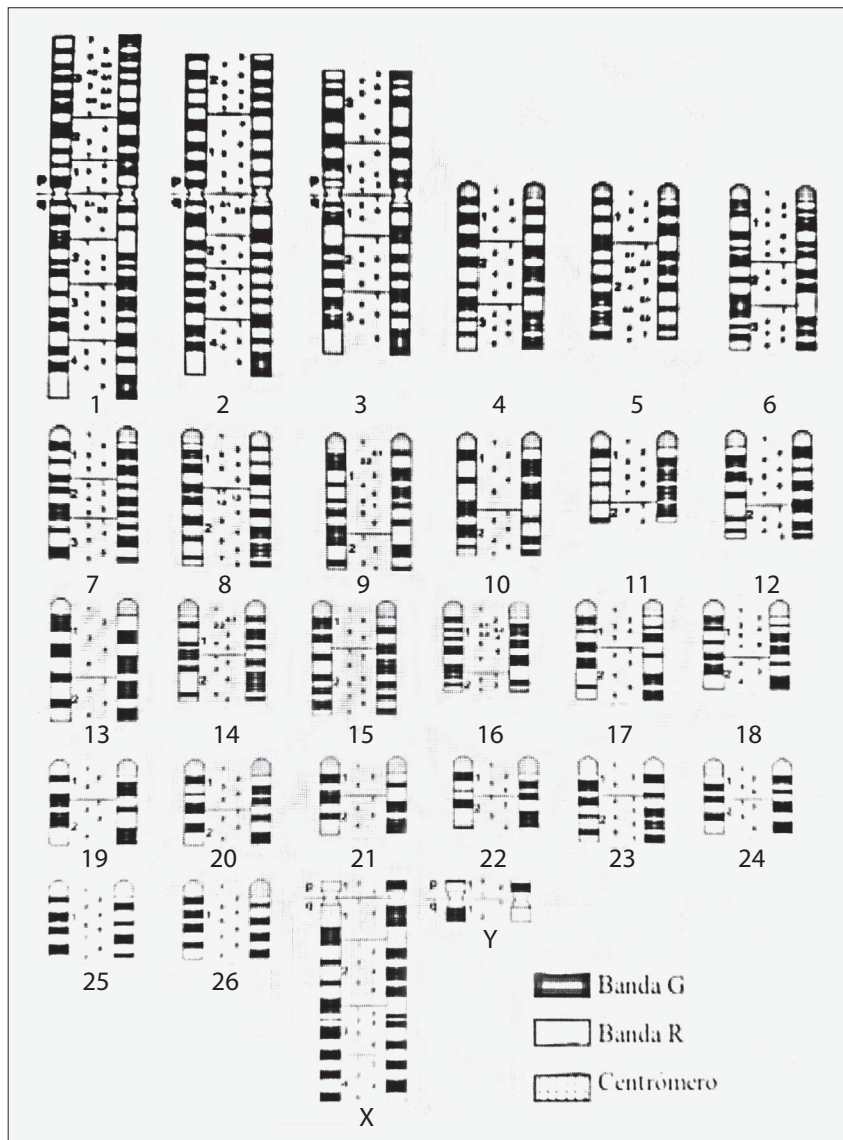


Рис. 39. Ідіограматична репрезентація смуг хромосом барана за допомогою G- (ліворуч) та R- (праворуч) banded [6]

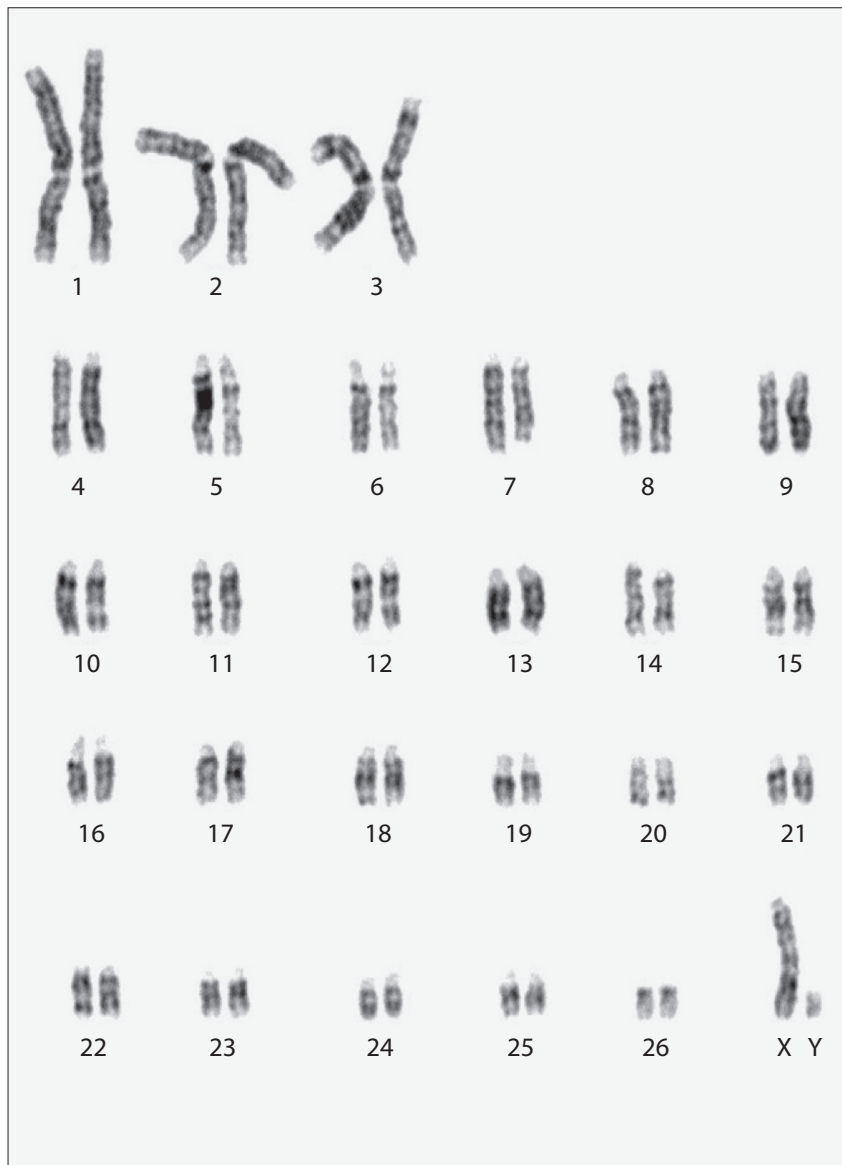


Рис. 40. Ідіограма хромосом вівці домашньої (G-banding) [75]

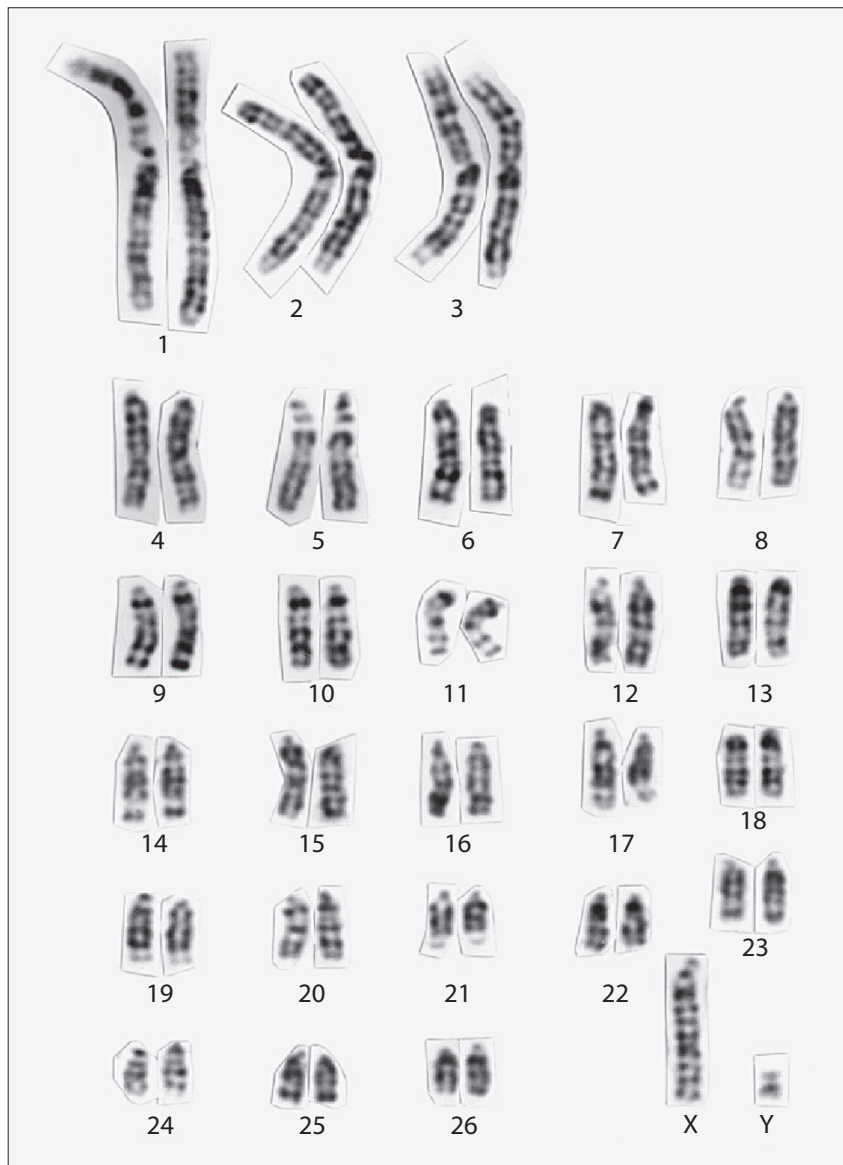


Рис. 41. Ідіограма хромосом вівці домашньої (GBG-banded) [6]

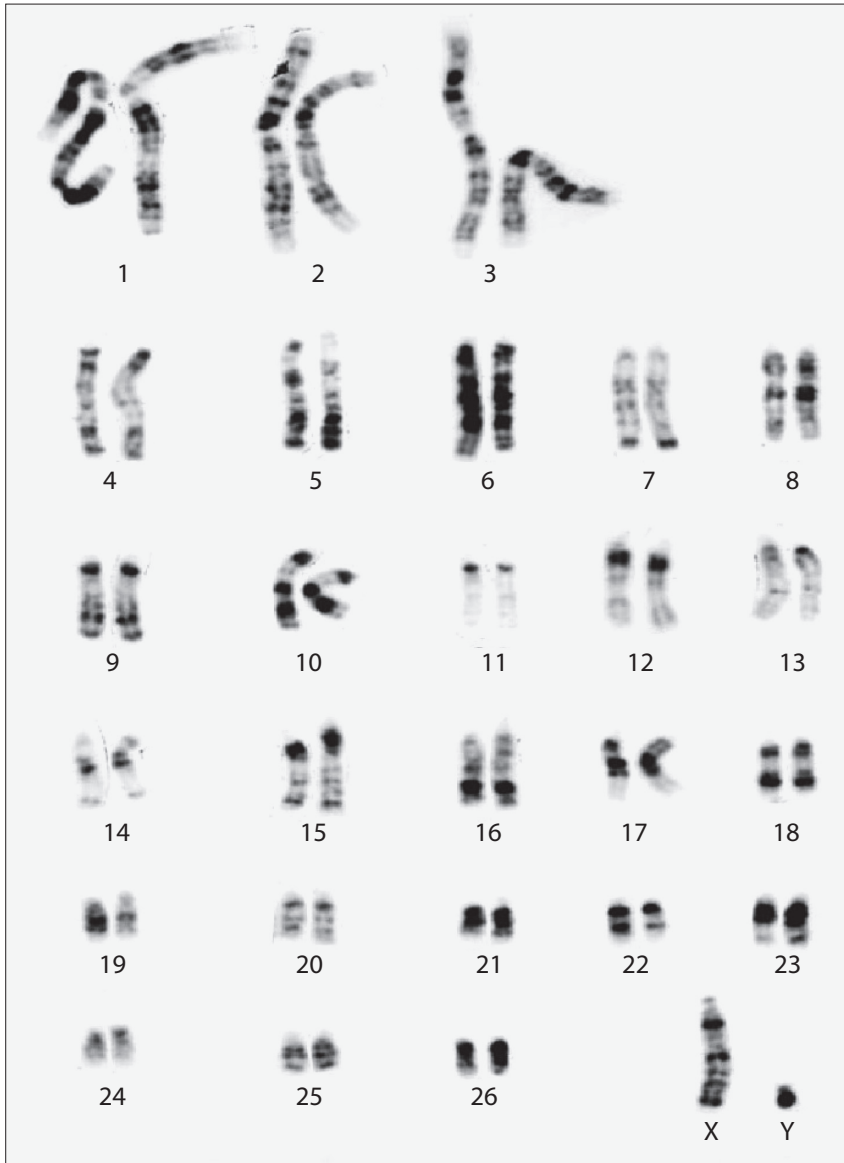


Рис. 42. Ідіограма хромосом вівці домашньої (QNH-banded) [6]

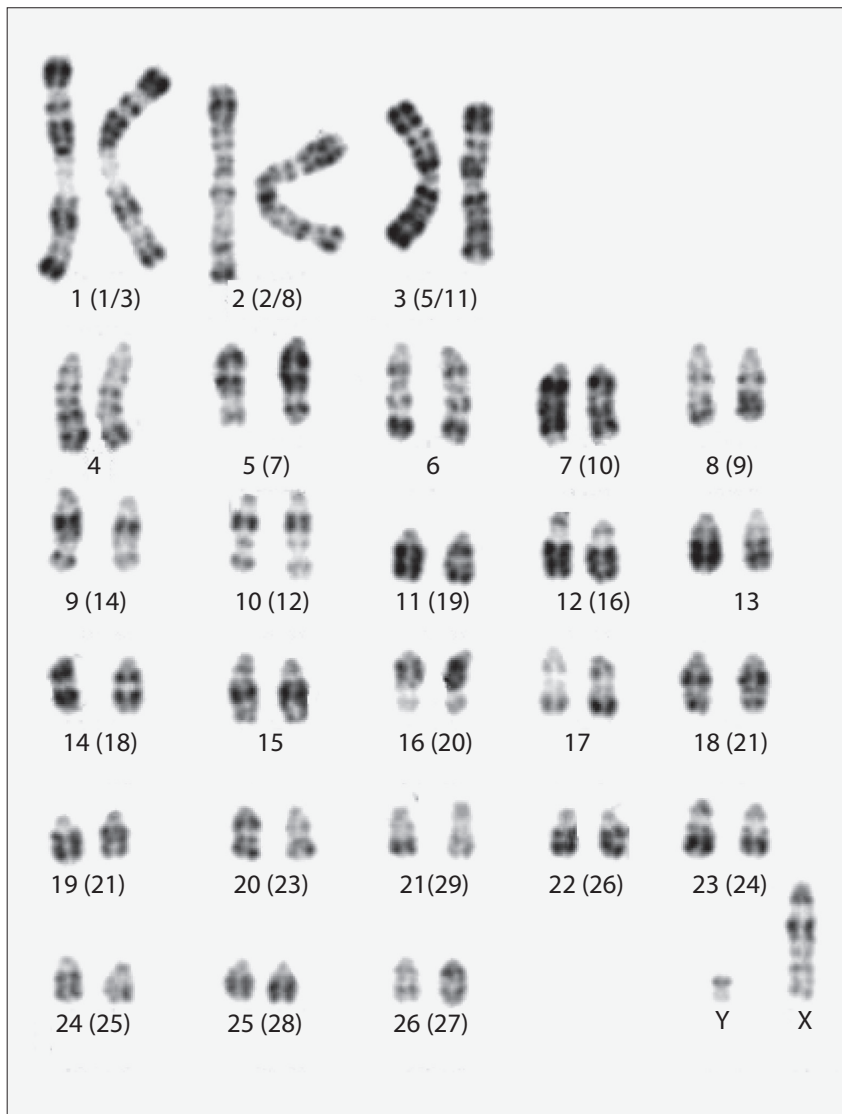


Рис. 43. Метод диференційного фарбування RBA-banding хромосом *Ovis aries*, $2n=54$ (у дужках – гомологічні аутосоми каріотипів кіз/великої рогатої худоби) [76]

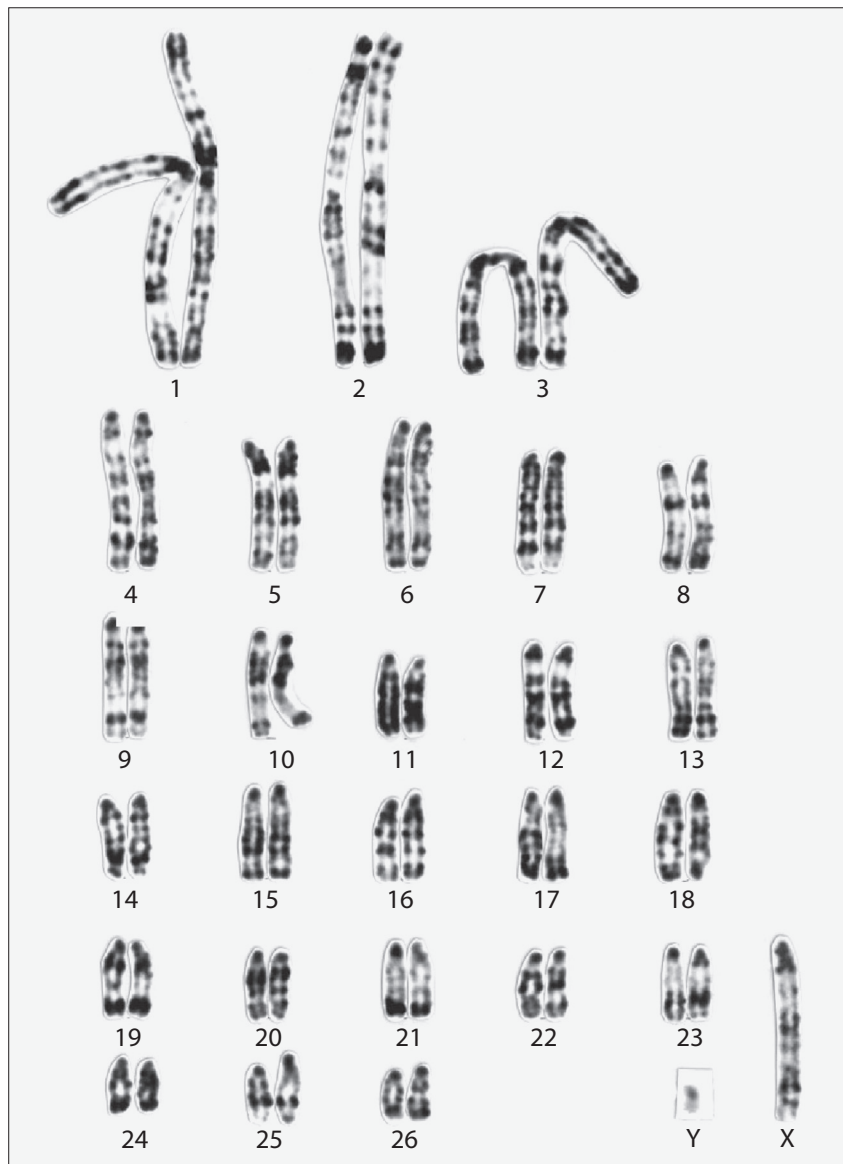
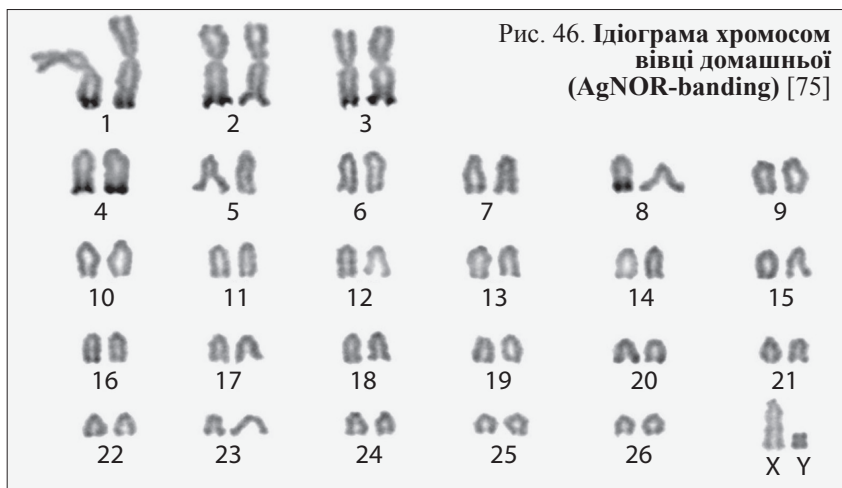
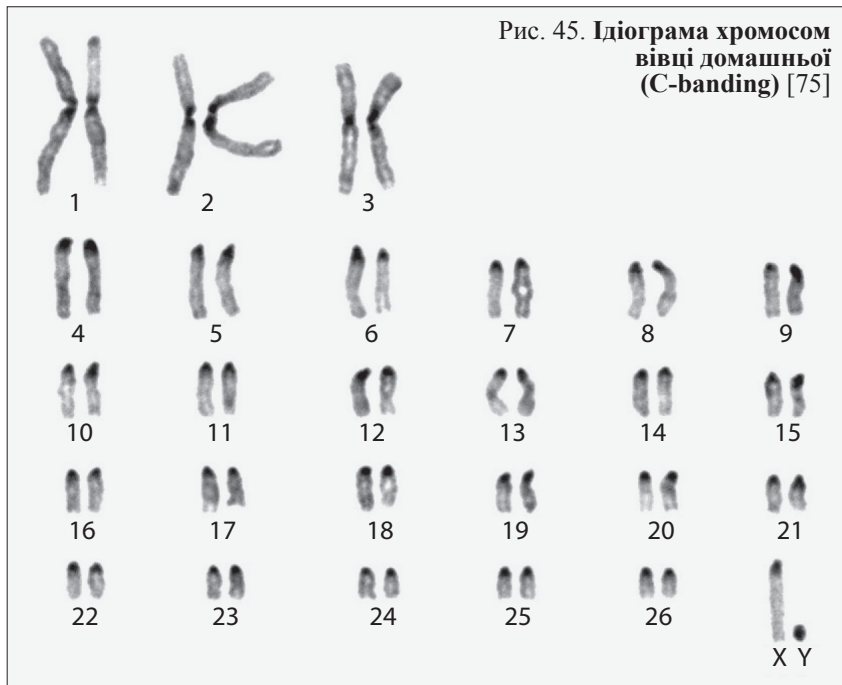


Рис. 44. Ідіограма хромосом вівці домашньої (RBG-banded) [6]



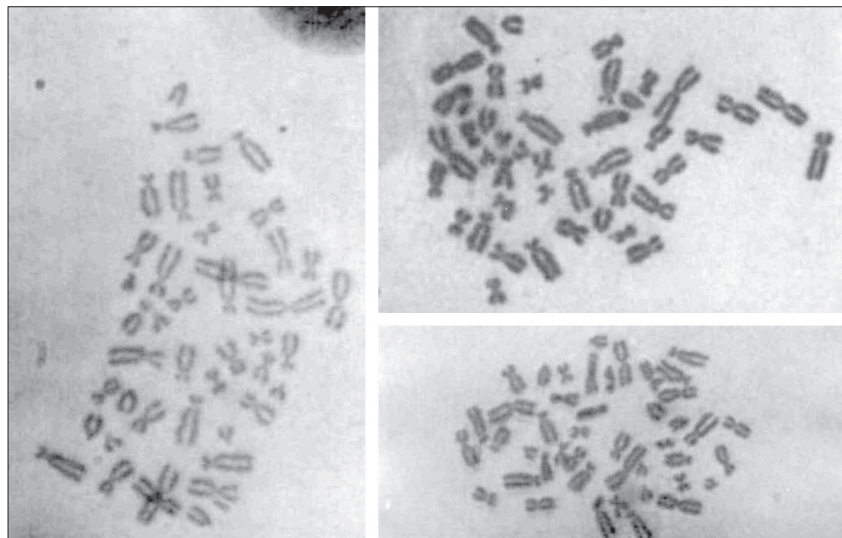


Рис. 47. Рутинно пофарбована метафазна пластинка кроля європейського [77]

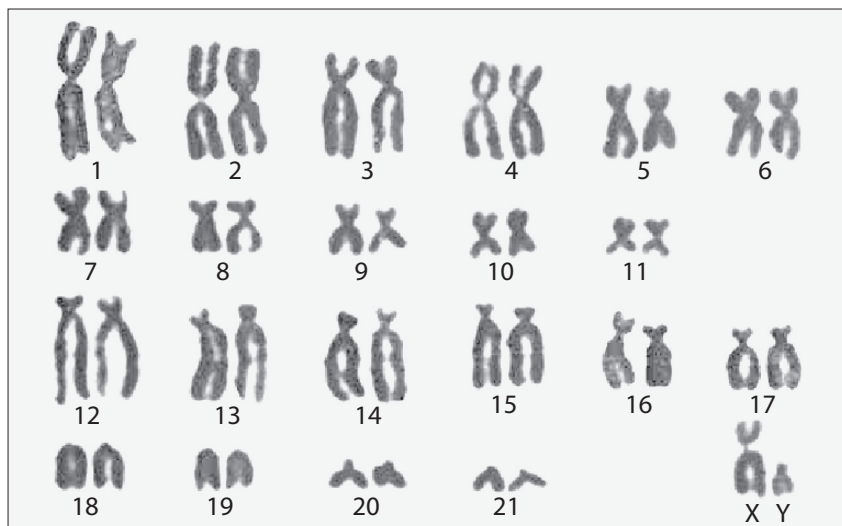


Рис. 48. Рутинне фарбування хромосом кроля європейського [78]



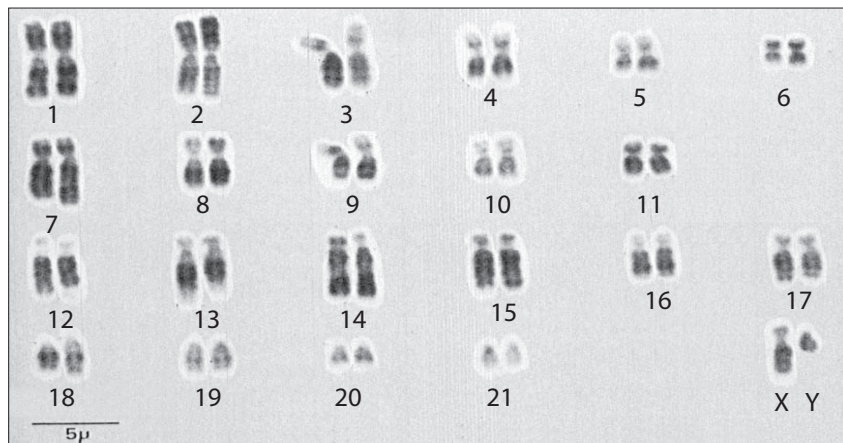


Рис. 51. Метод диференційного фарбування Q-banding хромосом кроля європейського [42]

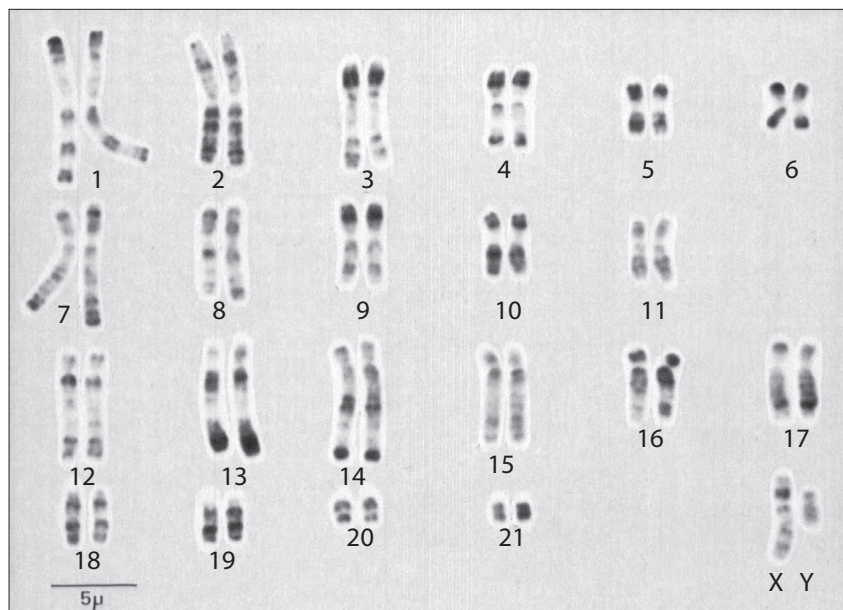


Рис. 52. Метод диференційного фарбування R-banding хромосом кроля європейського [42]



Рис. 53. Ідіограма хромосом кроля європейського (RBG-banded) [79]

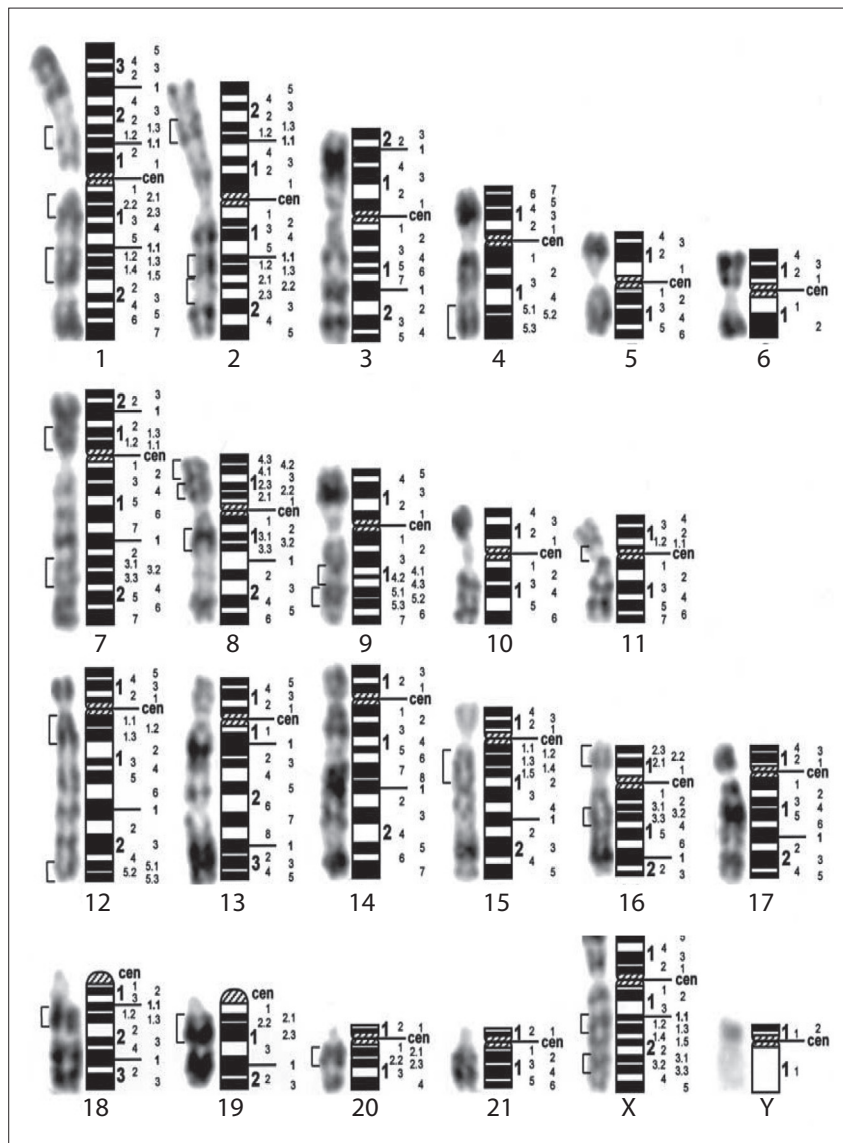


Рис. 54. Порівняння хромосом кроля з використанням RDG-banded та ідіограми [79]

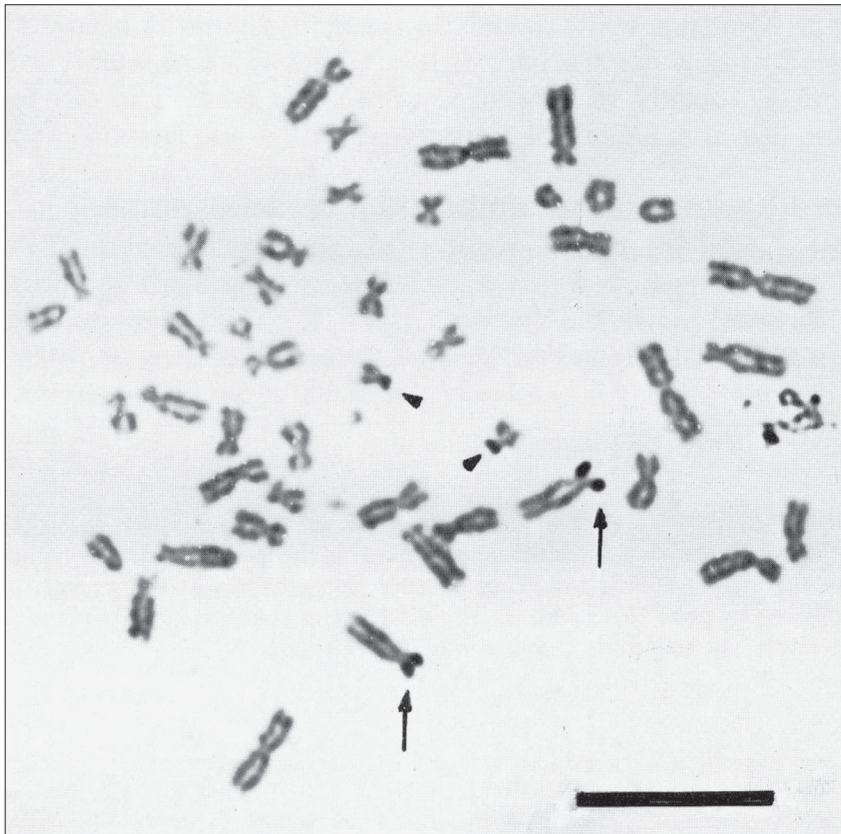


Рис. 55. Метафазна пластинка кроля, забарвлена AgNOR-banding (стрілками вказано активні ЯОР на 13- і 20-й парі хромосом) [80]

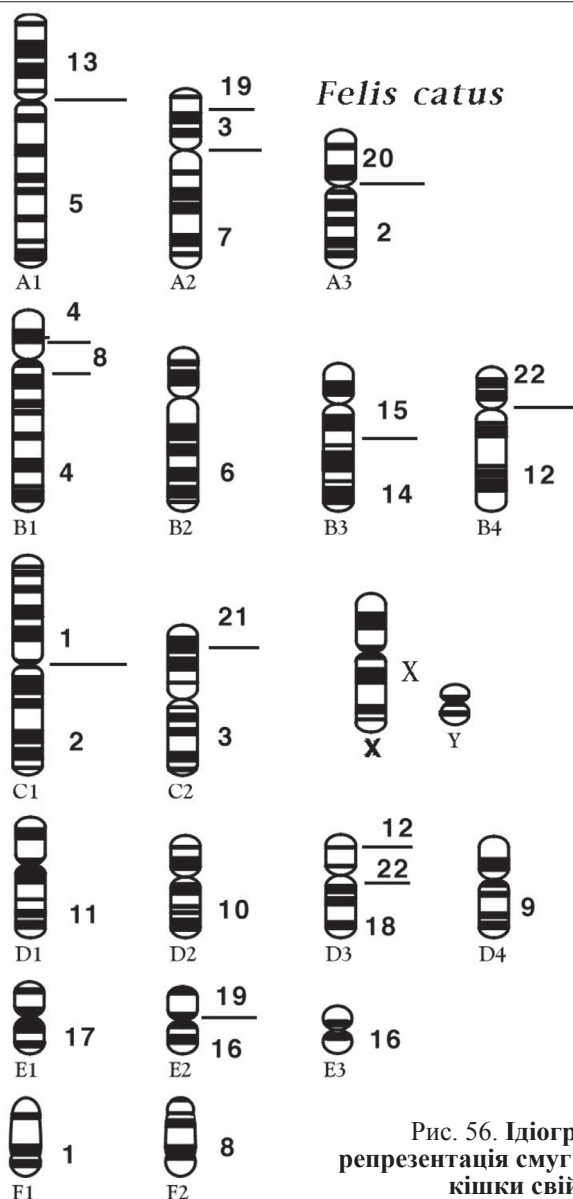


Рис. 56. Ідіограматична
репрезентація смуг хромосом
кішки свійської [45]



Рис. 57. Метод диференційного фарбування G-banding хромосом кішки свійської [45]

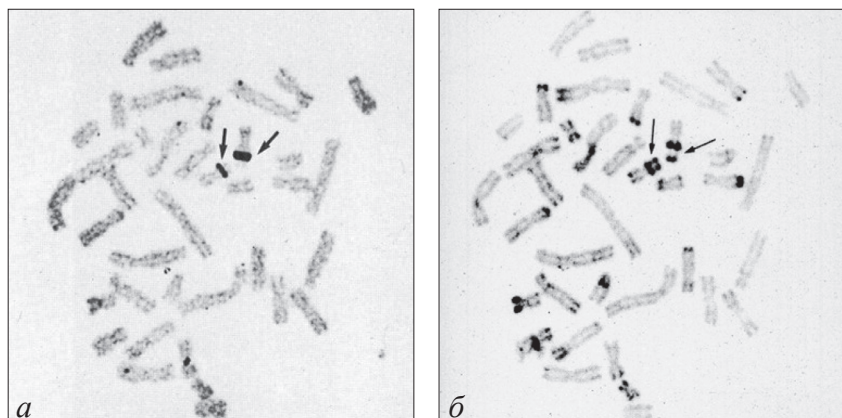


Рис. 58. Метафазна пластинка хромосом кішки свійської, послідовно забарвлена для візуалізації ЯОР (а) та R-banding (б) (стрілками вказано Brilliant СМАЗ позитивні гетерохроматинові блоки активних ЯОР на коротких плечах E1 пар хромосом) [53]

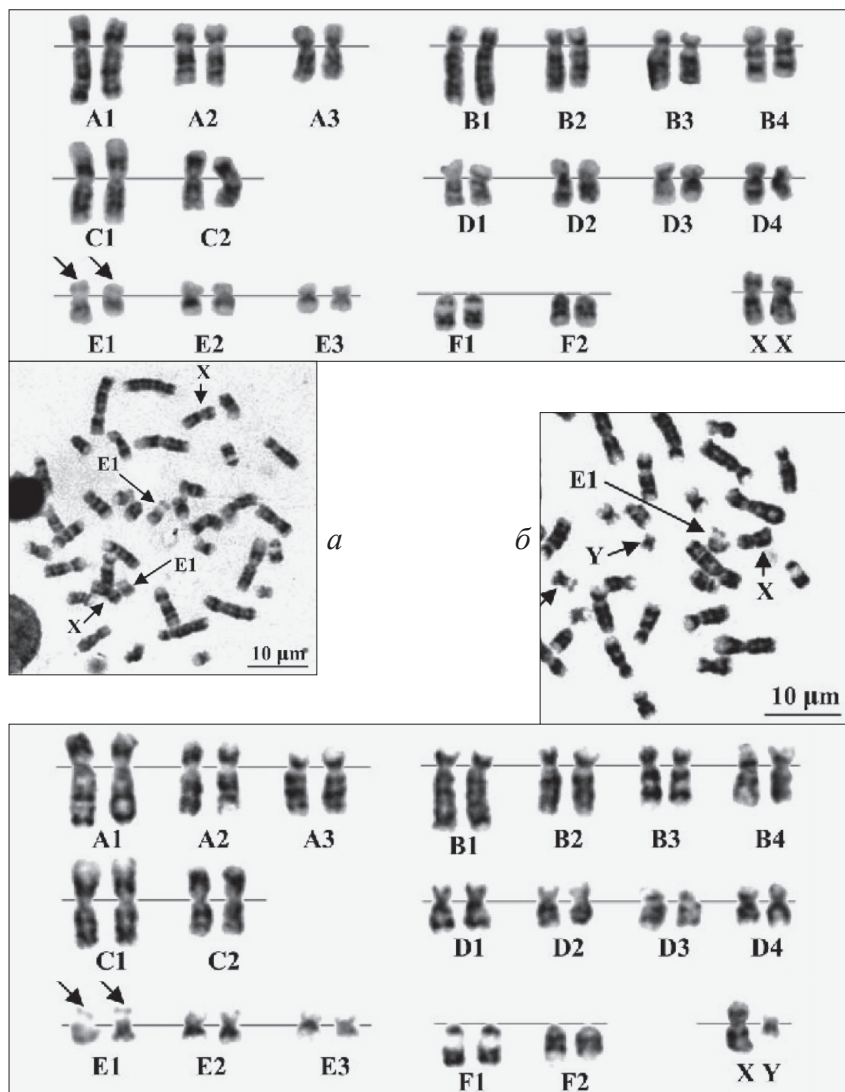


Рис. 59. Метафазні хромосомні пластинки та каріотип самки (а) та самця (б) кішки свійської (*Felis chaus* Guldenstaedt, 1776) ($2n=38$) за допомогою G-banding (стрілками вказано хромосоми-супутники з областями ядерцевих організаторів) [81]

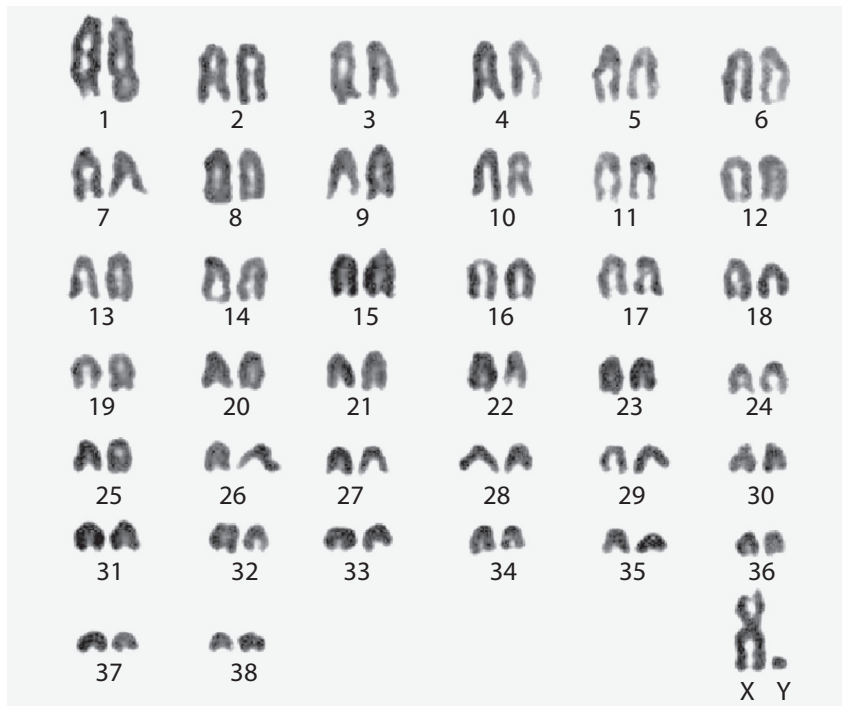


Рис. 60. Рутинне фарбування хромосом собаки домашньої [78]



Рис. 61. Метод диференційного фарбування GTG-banded хромосом собаки домашньої [82]

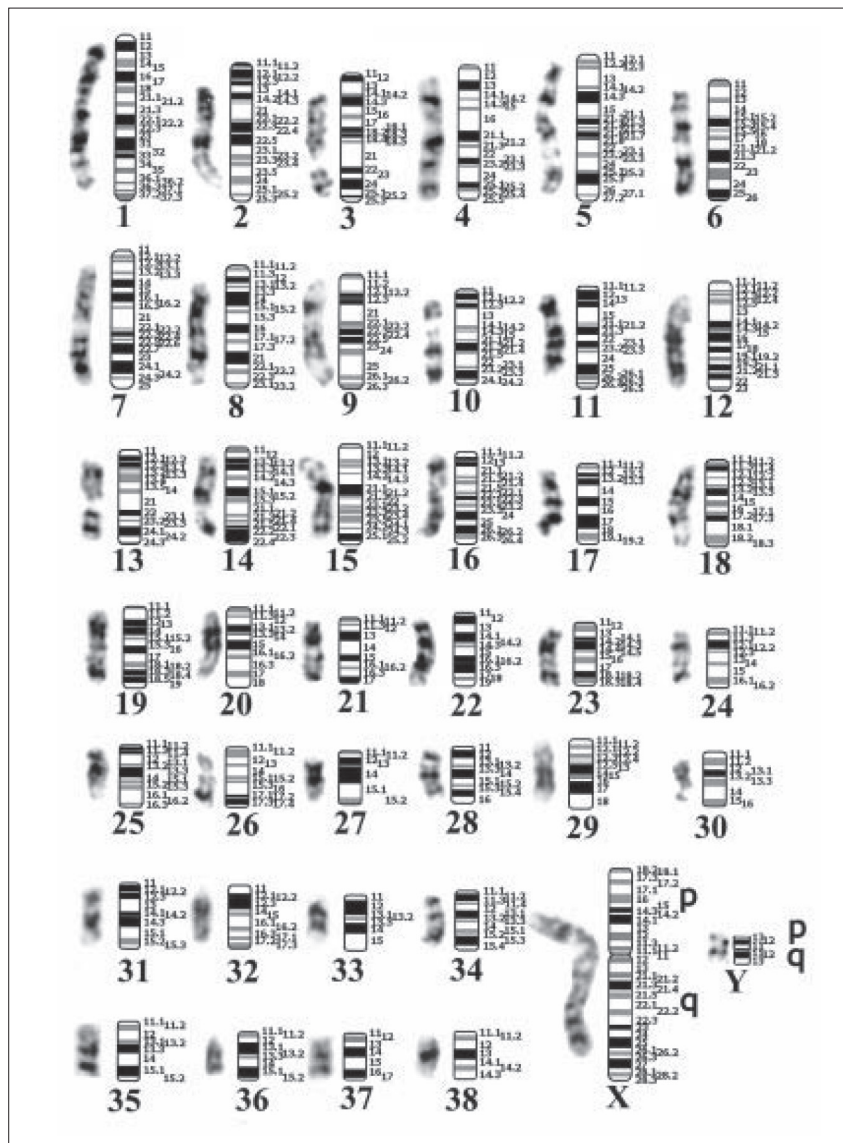


Рис. 62. Порівняння хромосом собаки домашньої з використанням RDG-banded та ідіограмами [83]

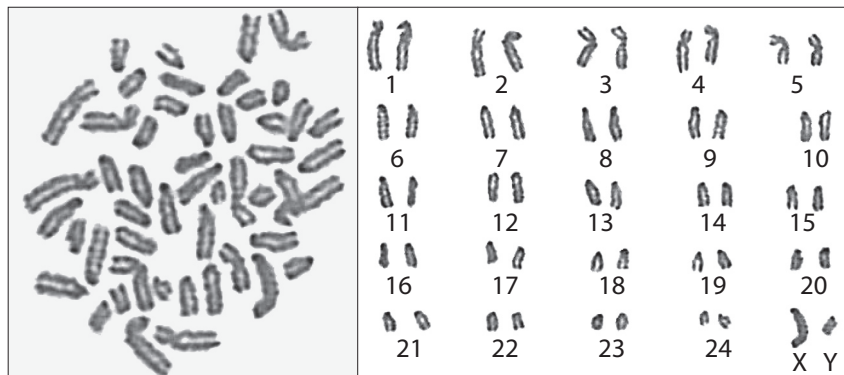
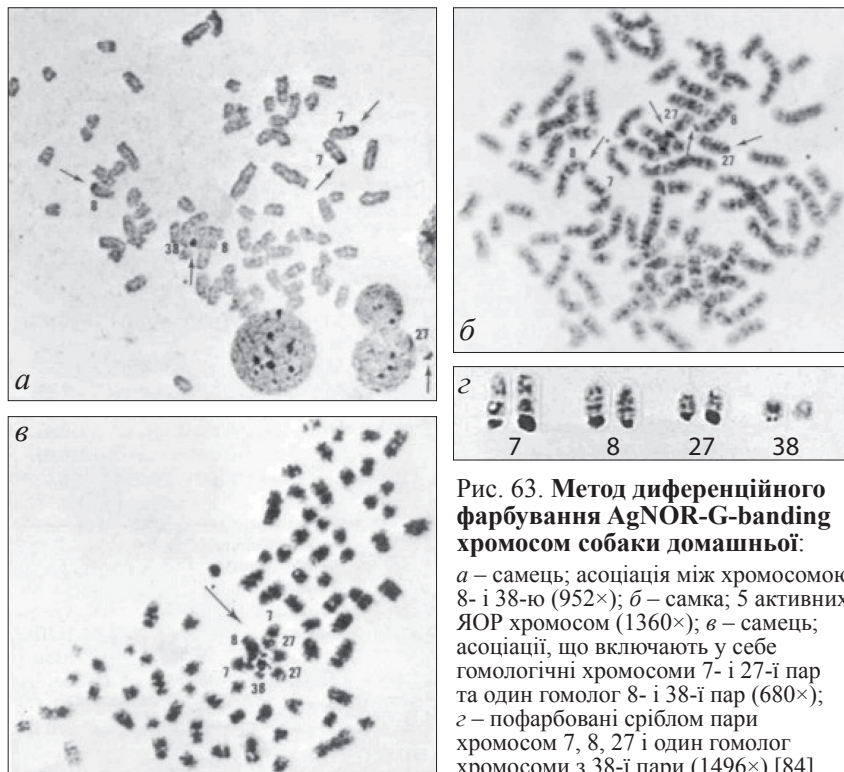


Рис. 64. Рутинне фарбування хромосом буйвола річкового [85]

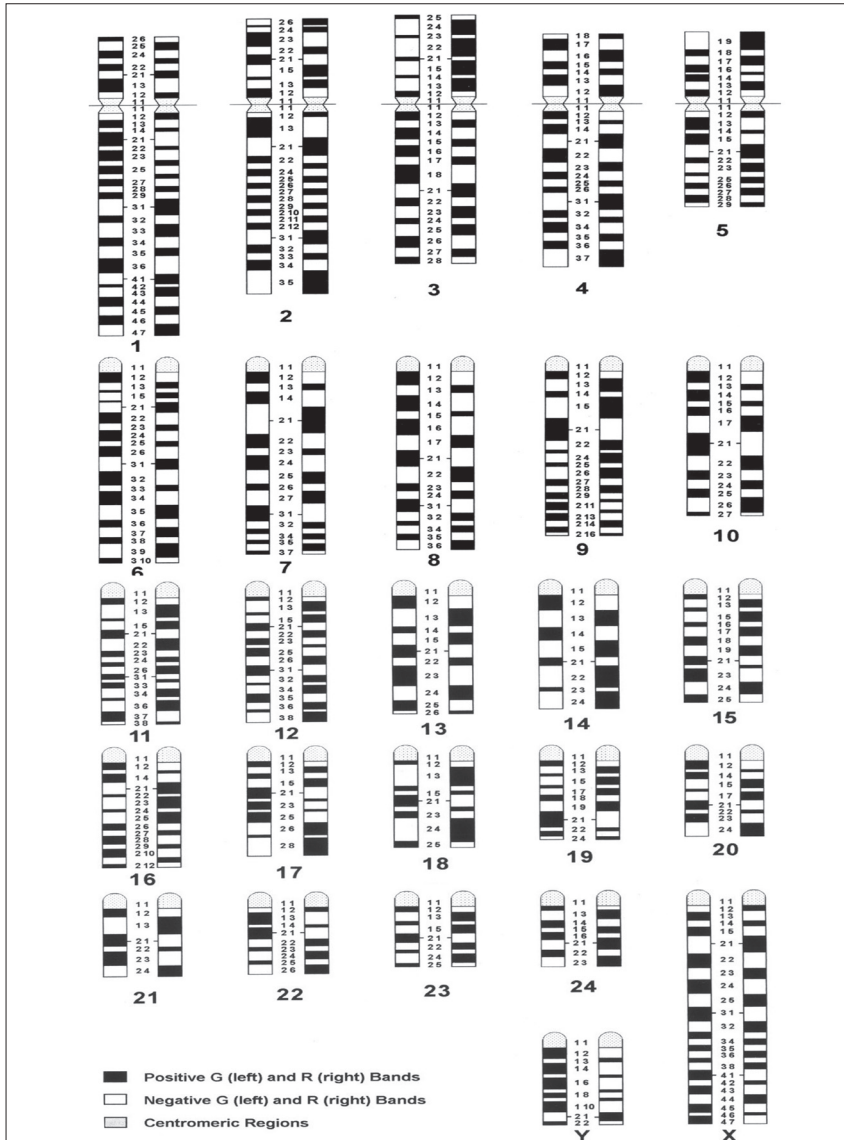


Рис. 65. Ідіограматична репрезентація смуг хромосом річкового буйвола за допомогою G- (ліворуч) та R- (праворуч) banded [86]

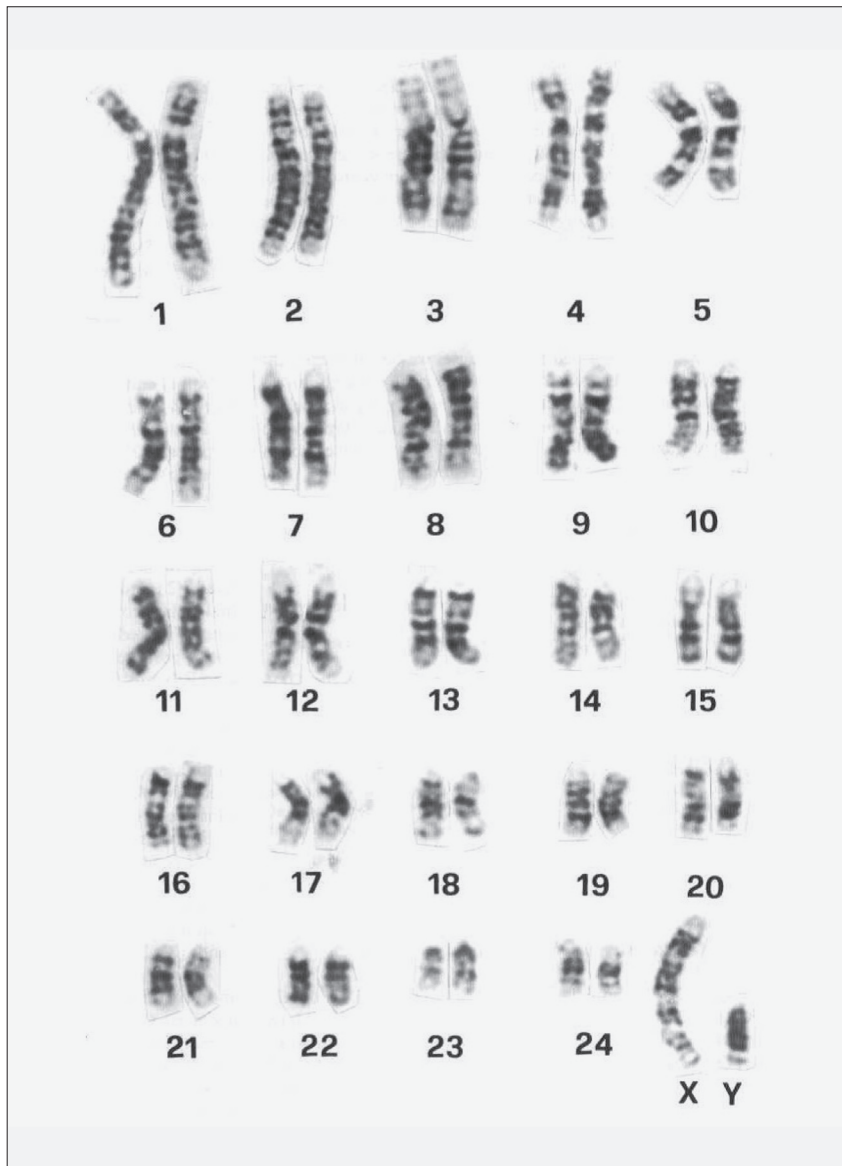


Рис. 66. Ідіограма хромосом буйвола річкового (GTG-banded) [86]

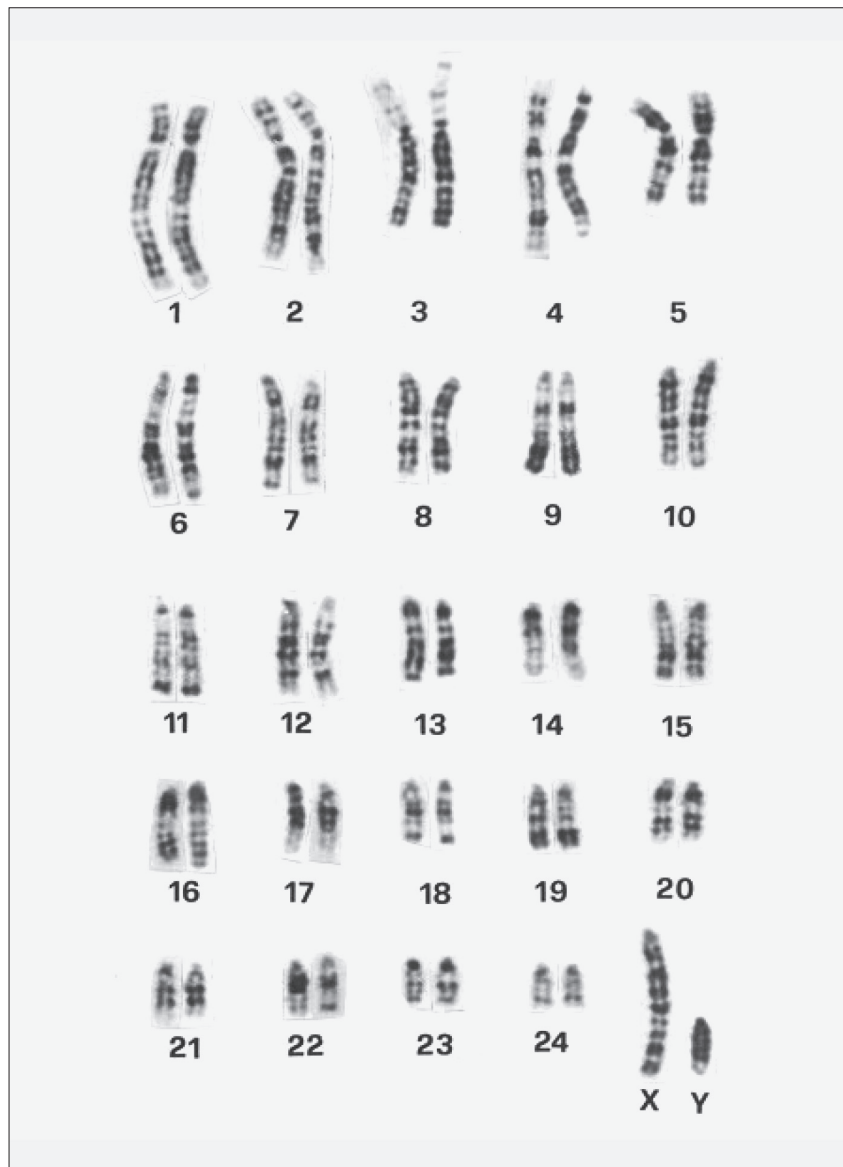


Рис. 67. Ідіограма хромосом буйвола річкового (GBG-banded) [86]

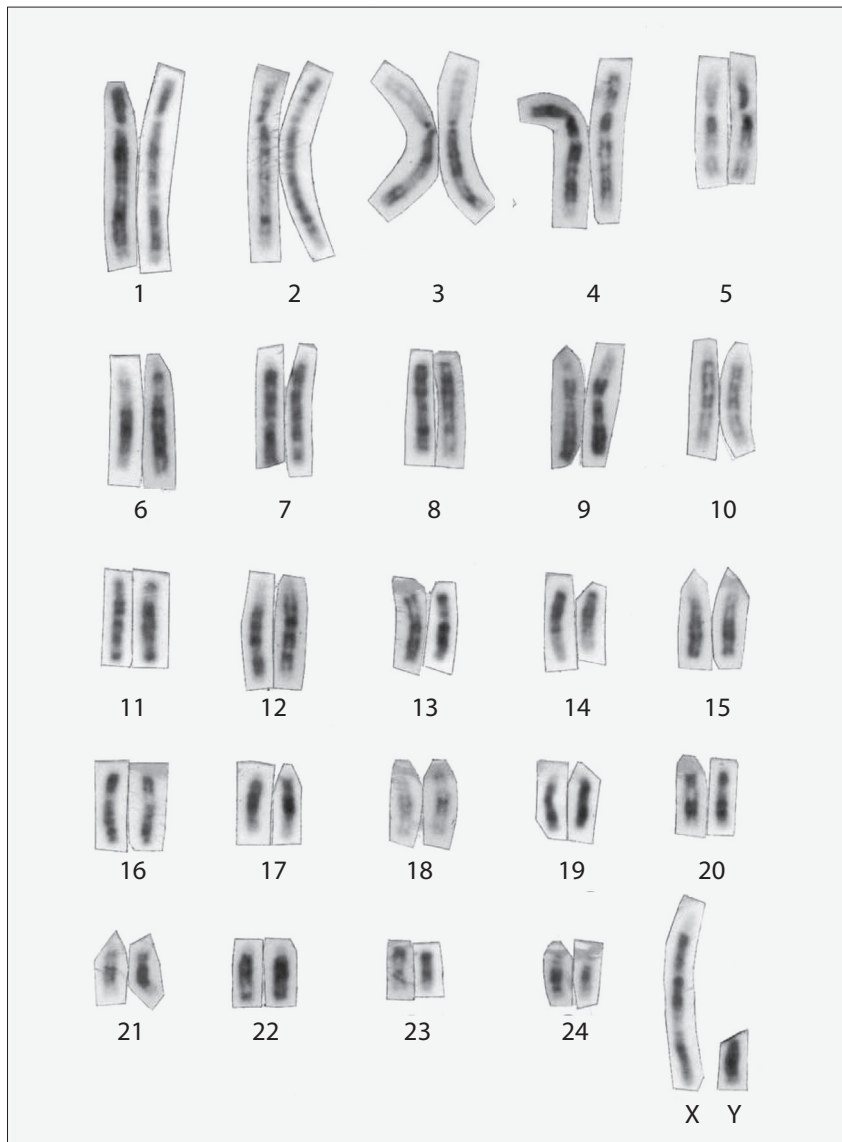


Рис. 68. Метод диференційного фарбування QFQ-banded хромосом річкового буйвола [86]

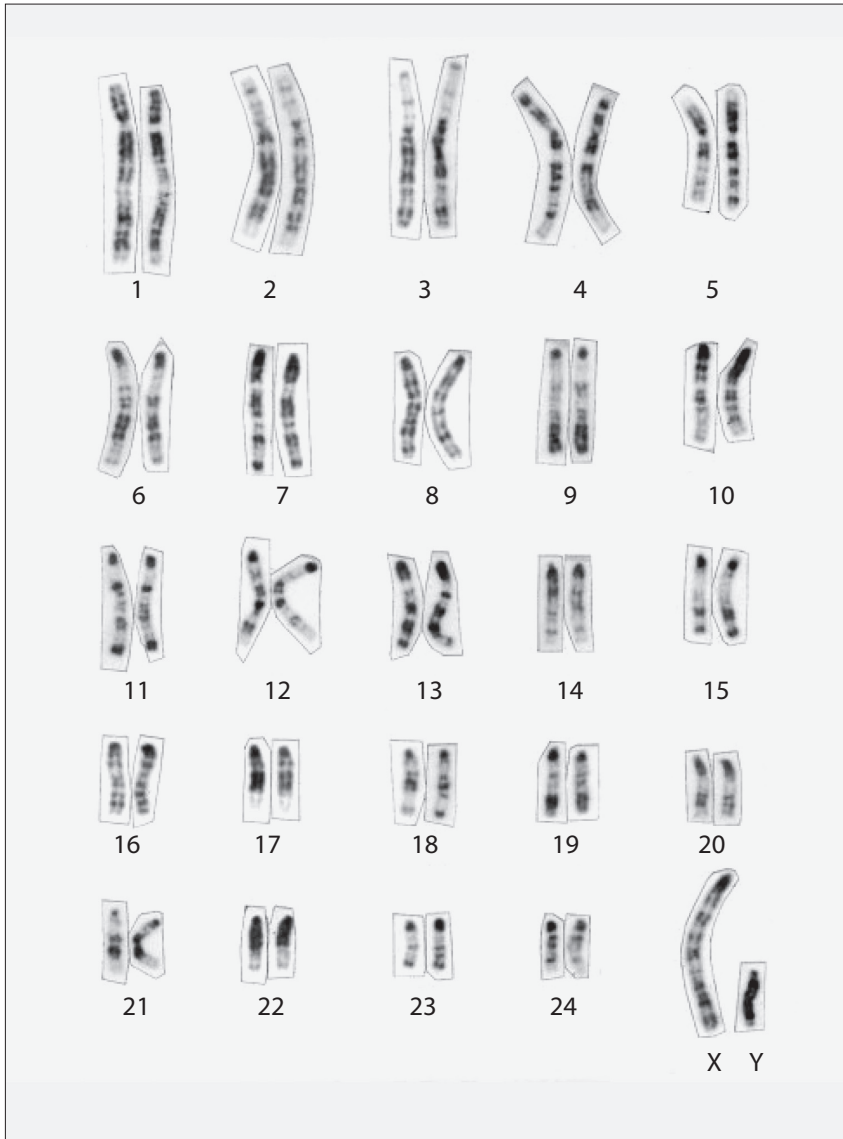


Рис. 69. Комбіновані гаплоїдні каріотипи річкового буйвола.
Зліва направо – GBA+CBA-banded [86]

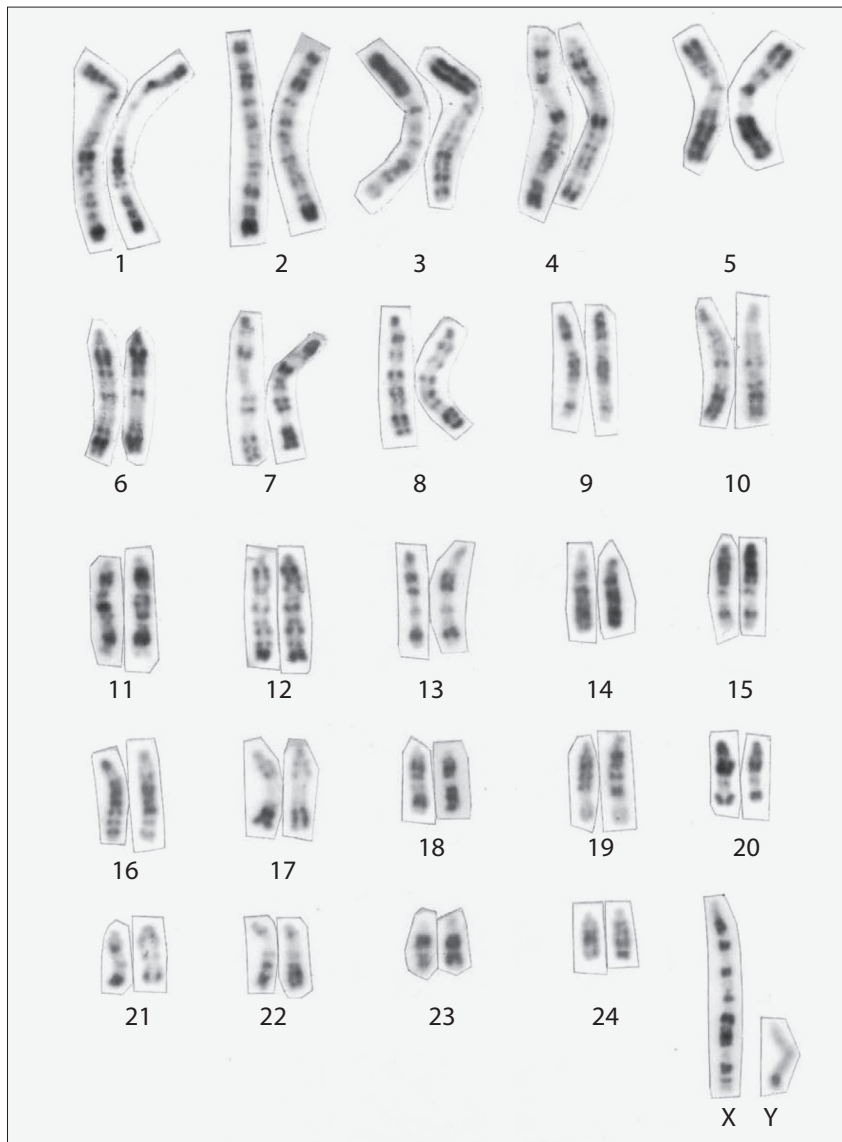


Рис. 70. Диференційне фарбування (RBA-banding) хромосом буйвола річкового [86]

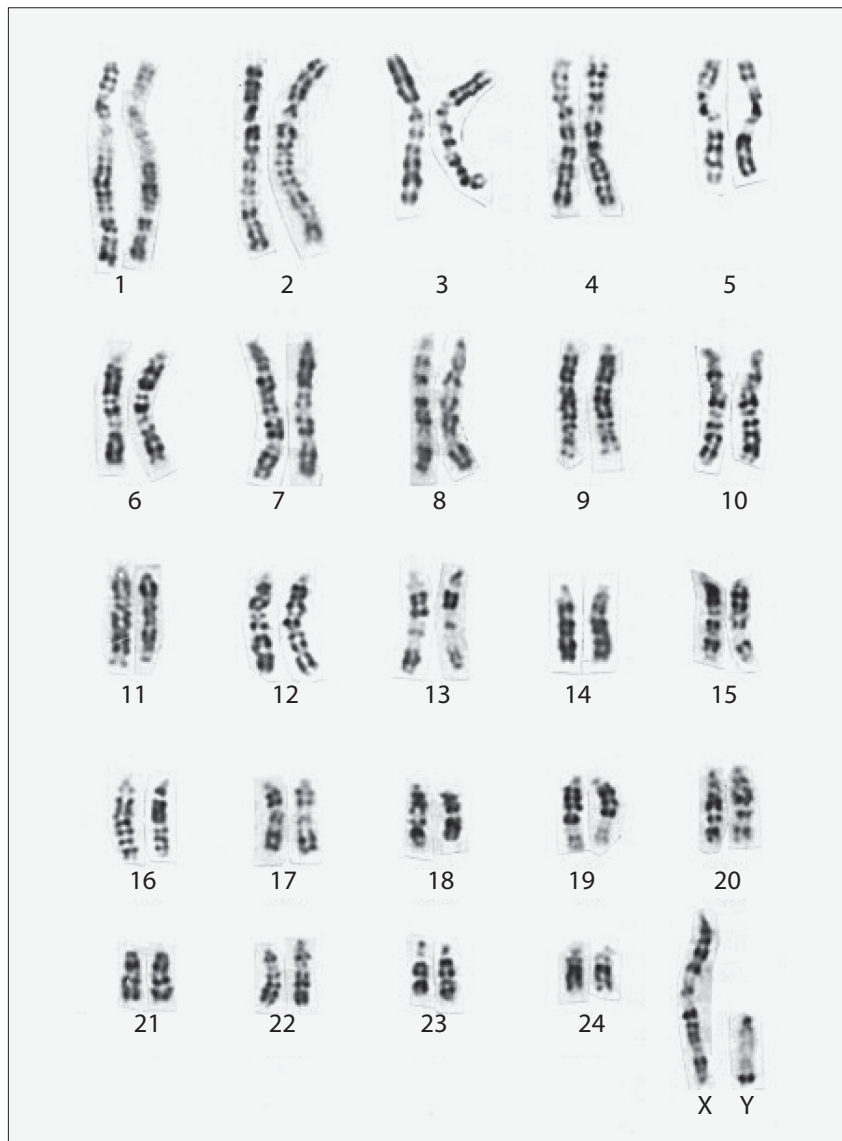
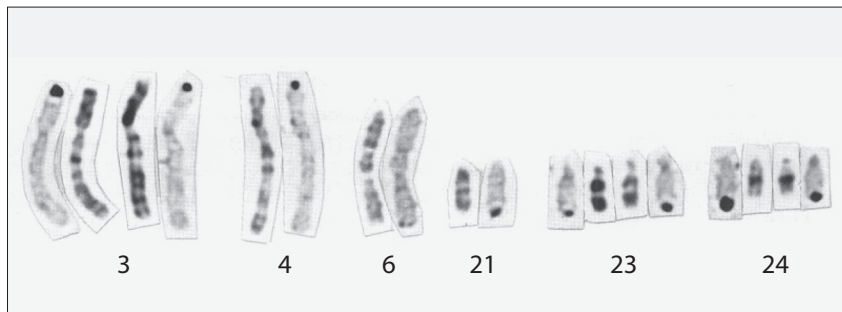
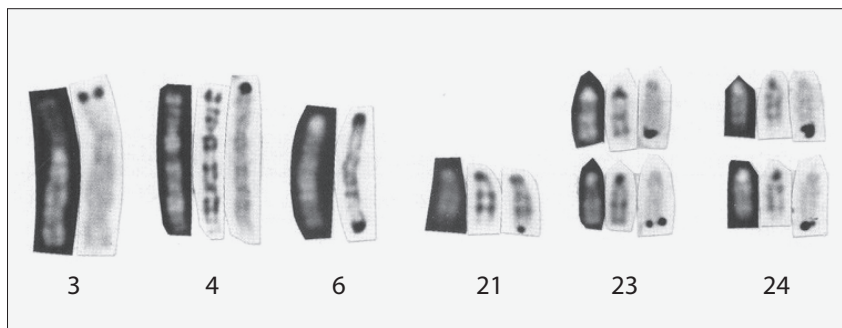


Рис. 71. Диференційне фарбування (RBG-banding) хромосом буйвола річкового [86]



a



б

Рис. 72. ЯОР-хромосоми буйвола річкового, виявлені за допомогою диференційного R-AgNOR- (*a*) та G-AgNOR-banded (*б*) [63]

Висновок [64]

Хромосомний аналіз – це єдиний спосіб побачити увесь геном повністю, навідмінно від розшифрування ДНК. Якщо порівнювати на рівні фотозйомки, це вид зверху на цілий ліс, в якому, секвенуючи ДНК, можна побачити окремі дерева, а частіше за все – окремі листки. Тому без хромосомного аналізу розшифровка генома – просто купа дрібних обривків, з яких потрібно склеїти текст, але зробити це вкрай важко.

Дані про структуру хромосом – це базова інформація, без якої неможливо зібрати геном від теломери до теломери і не помилитися.

Коли з'явилася технологія чіпування ділянок хромосом, багато вчених погрузилися в ейфорію і махнули рукою на картування хромосом, адже була можливість з легкістю виявити знаходження гена. Але метод чіпування не виправдав всезагальних сподівань – кількість пропусків ділянок хромосом виявилася колосальною.

Атлас хромосом виконує функцію карти місцевості не лише для тих, хто складає геноми тварин, а й для експериментаторів з вірусами. Щоб побачити, як діє вірус на певну клітинну культуру, слід зрозуміти, з яким геномом ми маємо справу, на якій ділянці хромосом відбуваються перебудови у зв'язку з виникненням захворювання. Потрібний атлас і для роботи з геномами лабораторних тварин. Для випробовування ліків і за спостереженням за змінами у потрібних ділянках хромосом використовують клітинні культури. Такі самі ділянки хромосом є і у людини, і вони відповідають за ті самі процеси, що й у лабораторних тва-

рин. Таким чином перевіряються хімічний і біологічний впливи на клітини, які знаходяться в організмі. При цьому слід постійно звірятися з атласом як із компасом, щоб чітко виявити локалізацію досліджуваних генів на хромосомах.

Список використаних джерел

1. *Графодатский А.С., Раджабли С.И.* Хромосомы сельскохозяйственных и лабораторных млекопитающих. Атлас. Новосибирск: Наука, Сиб. Отд-ние, 1988. 128 с.
2. *Caspersson T., Zech L., Modest E.J. et al.* (1969). Chemical differentiation with fluorescent alkylating agents in *Vicia faba* metaphase chromosomes. *Exp Cell Res. Nov.* 58 (1): 128–40. DOI: 10.1016/0014-4827(69)90123-2. PMID: 5404060
3. *Iannuzzi L., Di Berardino D.* (2008). Tools of the trade: diagnostics and research in domestic animal cytogenetics. *J. Appl. Genet.* 49 (4): 357–66. DOI: 10.1007/BF03195634. PMID: 19029683
4. *Ford C.E., Pollock D.L., Gustavsson I.* (1980). Proceedings of the First International Conference for the Standardisation of Banded Karyotypes of Domestic Animals. University of Reading Reading, England. 2nd-6th August 1976. *Hereditas.* 92 (1): 145–62. DOI: 10.1111/j.1601-5223.1980.tb01688.x. PMID: 6103884
5. *Gustavsson I.* (1988). Standard karyotype of the domestic pig. Committee for the Standardized Karyotype of the Domestic Pig. *Hereditas.* 109(2): 151–7. DOI: 10.1111/j.1601-5223.1988.tb00351.x. PMID: 3230021
6. *Cribiu E.P., Di Berardino D., Di Meo G.P. et al.* (2001). International System for Chromosome Nomenclature of Domestic Bovids (ISCNDB 2000). *Cytogenet Cell Genet.* 92 (3–4): 283–99. DOI: 10.1159/000056917. PMID: 11435702
7. *Bowling A.T., Breen M., Chowdhary B.P. et al.* (1997). International system for cytogenetic nomenclature of the domestic horse. Report of the Third International Committee

- for the Standardization of the domestic horse karyotype, Davis, CA, USA, 1996. *Chromosome Res.* 5 (7): 433–443. DOI: 10.1023/a:1018408811881. PMID: 9421259
8. Switoński M., Reimann N., Bosma A.A. et al. (1996). Report on the progress of standardization of the G-banded canine (*Canis familiaris*) karyotype. Committee for the Standardized Karyotype of the Dog (*Canis familiaris*). *Chromosome Res.* 4 (4): 306–9. DOI: 10.1007/BF02263682. PMID: 8817072
9. Breen M., Langford C.F., Carter N.P. et al. (1999). FISH mapping and identification of canine chromosomes. *J Hered.* 90 (1): 27–30. DOI: 10.1093/jhered/90.1.27. PMID: 9987898
10. Cho K.W., Youn H.Y., Watari T. et al. (1997). A proposed nomenclature of the domestic cat karyotype. *Cytogenet Cell Genet.* 79 (1–2): 71–8. DOI: 10.1159/000134686. PMID: 9533016
11. O'Connor R.E., Fonseka G., Griffin D.K. (2014). Identification of chromosomal translocations in pigs using FISH with subtelomeric probes and the development of a novel screening tool for their application. *Chromosome Res.* 22: 396–397.
12. Супрун І.О., Хмельничий Л.М. Цитологічні та молекулярні основи спадковості. Методичні вказівки до виконання лабораторних та самостійних робіт студентам освітньо-кваліфікаційного рівня «Бакалавр» спеціальність – 6.110.100 – ветеринарна медицина. НУБіП України, 2010. 60 с.
13. Крюков В.И. Генетика. Ч. 2. Цитологические основы наследственности. Размножение клеток и организмов. Орел: Изд-во ОрелГАУ, 2006. 157 с.
14. Кочнева М.Л. Цитогенетика: учеб. пособ.; 2-е изд. Новосибирск: Изд-во НГАУ, 2015. 107 с.
15. Сиволоб А.В., Афанасьєва К.С. Молекулярна організація хромосом: посіб. для студентів біологічних факультетів університетів. 2008. 329 с.
16. Соколова Т.А., Котловский Ю.В., Дубынина Е.В. и др. Цитогенетическая диагностика при онкогематологических заболеваниях. *Академия Естествознания*. 2012. 211 с. ISBN: 978-5-91327-211-9

17. *Paris Conference* (1971), supplement (1975) Standardization in human cytogenetics. (1975). *Cytogenet Cell Genet.* 15 (4): 203–38. PMID: 767059.
18. *Amancio A.P., Duarte S.S.M., Silva R.C. et al.* (2019). Banded karyotype of Nelore cattle (*Bos taurus indicus* Linnaeus, 1758). *Comp Cytogenet.* 29. 13 (3): 265–275. DOI: 10.3897/CompCytogen.v13i3.36449. PMID: 31558984; PMCID: PMC6728309
19. *Jung W., Sohn S.H.* (2003). Identification of Nucleolus Organizer Regions of Korean Cattle Chromosomes by AgNOR Staining. *Korea Animal Science.* 45 (5): 695–702.
20. *Di Berardino D., Lioi M.B., Iannuzzi L.* (2014). Identification of Nucleolus Organizer Chromosomes in Cattle (*Bos Taurus* L.) by Sequential Silver Staining + Rba Banding. *Caryologia: International Journal of Cytology, Cytosystematics and Cytogenetics.* 38: 95–102.
21. *Mayr B., Gruber K.* (1987). Nucleolus organizer regions and heterochromatin in the zebu (*Bos indicus* L.). *Theor Appl Genet.* 73(6): 832–5. DOI: 10.1007/BF00289387. PMID: 24241292
22. *Di Berardino D., Iannuzzi L.* (1981). Chromosome banding homologies in swamp and murreh buffalo. *J. Hered.* 72: 183–188.
23. *Richer C.L., Power M.M., Klunder L.R. et al.* (1990). Standard karyotype of the domestic horse (*Equus caballus*). Committee for standardized karyotype of *Equus caballus*. The Second International Conference for Standardization of Domestic Animal Karyotypes, INRA, Jouy-en Josas, France, 22nd–26th May 1989. *Hereditas.* 112 (3): 289–93. DOI: 10.1111/j.1601-5223.1990.tb00069.x. PMID: 1976611
24. *Lau Y.F., Pfeiffer R.A., Arrighi F.E.* (1978). Combination of silver and fluorescent staining for metaphase chromosomes. *Am J. Hum. Genet.* 30 (1): 76–9. PMID: 74950; PMCID: PMC1685453.
25. *Derjusheva S.E., Loginova J.A., Parada R. et al.* (1998). The comparative analysis of NOR polymorphism detected by FISH and Ag-staining on horse chromosomes. *Caryologia.* 51 (1): 1–11.
26. *Хохлов А.М.* Возрастные особенности размеров яичников и

- яйцеклеток у свиней крупной белой породы. *Проблеми зооінженерії та ветеринарної медицини: зб. наук. праць*. 2013. № 27. С. 167–176.
27. Хохлов А.М., Барановский Д.И. Формирование физической и химической терморегуляции у свиней. *Вестник Курской сельскохозяйственной академии*. 2014. № 1. С. 72–74.
28. Хохлов А.М., Барановский Д.И., Смирнова А.С. Биологические особенности организма животных рода *Sus*. *Фактори експериментальної еволюції організмів*. 2015. № 6. С. 166–169.
29. Hansen K. (1977). Identification of the chromosomes of the domestic pig (*Sus scrofa domestica*). An identification key and a landmark system. *Ann Genet Sel Anim*. 9 (4): 517–26. DOI: 10.1186/1297-9686-9-4-517. PMID: 22896553; PMCID: PMC2764654.
30. Toga-Piquet C., Henderson A.S., Grillo J.M. et al. (1984). Localisation des genes ribosomique et activite nucleolaire dans les lymphocytes du porc (*Sus scrofa domestica*) stimules par la phytohemagglutinine. *C. R. Seances Acad. Sci*. 298: 383–386.
31. Vagner-Capodano A.M., Henderson A.S., Lissitzky S. et al. (1984). The relationships between ribosomal genes and fibrillar centers in thyroid cells cultivated in vitro. *Biol Cell*. 51 (1): 11–22. DOI: 10.1111/j.1768-322x.1984.tb00279.x. PMID: 6207878
32. Mellink C.H.M., Bosma A.A., De Haan N.A. et al. (1991). Distribution of rRNA genes in breeds of domestic pig studied by non-radioactive in situ hybridization and selective silver staining. *Genet. Sel. Euol*. 23 (1): 168–172.
33. Bosma A.A., De Haan N.A., Mellink C.H.M. (1992). Ribosomal RNA genes located on chromosome 16 of the domestic pig. *Cytogenet. Cell Gener*. 58: 21–24.
34. Екимов А.Н., Жигачев А.И. Конституциональный кариотипический статус коз оренбургской пуховой породы. *Известия Оренбургского государственного аграрного университета*. 2004. № 2 (2–1). С. 129–134.
35. Henderson L.M., Bruère A.N. (1979). Conservation of nucleolus

- organizer regions during evolution in sheep, goat, cattle and aoudad. *Can J. Genet. Cytol.* 21 (1): 1–8. DOI: 10.1139/g79-001. PMID: 476530
36. Mayr B., Czaker R. (1981). Variable positions of nucleolus organizer regions in Bovidae. *Experientia.* 37(6): 564–565. DOI: 10.1007/BF01990050. PMID: 6167465
37. Di Meo G.P., Iannuzzi L., Ferrara L. et al. (1991). Identification of nucleolus organizer chromosomes in goat (*Capra hircus*). *Caryologia.* 44 (3–4): 309–316. DOI:10.1080/00087114.1991.10797196
38. Switoński M., Stranzinger G. (1998). Studies of synaptonemal complexes in farm mammals – a review. *J. Hered.* 89(6): 473–80. DOI: 10.1093/jhered/89.6.473. PMID: 9864858
39. Ducayen M.B., Jagiello G.M., Allderdice P.W. et al. (1974). A study of the chromosomes of the normal male rabbit and two intersex rabbits with quinacrine fluorescence and Giemsa banding. *Cytologia (Tokyo).* 39 (4): 839–845. DOI: 10.1508/cytologia.39.839. PMID: 4448106
40. Stock A.D. (1976). Chromosome banding pattern relationships of hares, rabbits, and pikas (order Lagomorpha). A phyletic interpretation. *Cytogenet Cell Genet.* 17 (2): 78–88. DOI: 10.1159/000130692. PMID: 975938
41. Robinson T.J., Elder F.F., Chapman J.A. (1983). Evolution of chromosomal variation in cottontails, genus *Sylvilagus* (Mammalia: Lagomorpha): *S. aquaticus*, *S. floridanus*, and *S. transitionalis*. *Cytogenet Cell Genet.* 35 (3): 216–22. DOI: 10.1159/000131869. PMID: 6861527
42. Hageltorn M., Gustavsson I. (1979). Identification by banding techniques of the chromosomes of the domestic rabbit (*Oryctolagus cuniculus* L.). *Hereditas.* 90 (2): 269–79. DOI: 10.1111/j.1601-5223.1979.tb01314.x. PMID: 437990
43. Arruga M.V., Monteagudo L.V. (1989). Evidence of mendelian inheritance of the nucleolar organizer regions in the Spanish common rabbit. *J. Hered.* 80 (1): 85–86. DOI: 10.1093/oxford-journals.jhered.a110802. PMID: 2921512

44. *Martin-DeLeon P.A., Petrosky D.L., Fleming M.E.* (1978). Nucleolar organizer regions in the rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) as shown by silver staining. *Can J. Genet Cytol.* 20 (3): 377–82. DOI: 10.1139/g78-043. PMID: 743596
45. URL: <http://felinegenetics.missouri.edu/feline-genome-project-2/cat-genomic-resources-karyotypes>
46. *Rønne M.* (1995). Localization of fragile sites in the karyotype of *Felis catus*. *Hereditas.* 122 (3): 279–83. DOI: 10.1111/j.1601-5223.1995.00279.x. PMID: 8537243
47. *Rønne M., Storm C.O.* (1992). The high resolution RBG-banded karyotype of *Felis catus*. *In Vivo.* 6 (5): 517–522. PMID: 1457745.
48. *Rønne M., Storm C.O.* (1995). Localization of landmarks and bands in the karyotype of *Felis catus*. *Cytobios.* 81 (327): 213–22. PMID: 7555108.
49. *Shibasaki Y., Flou S., Rønne M.* (1987). The R-banded karyotype of *Felis catus*. *Cytobios.* 51 (204): 35–47. PMID: 3622005.
50. *Nash W.G., O'Brien S.J.* (1982). Conserved regions of homologous G-banded chromosomes between orders in mammalian evolution: carnivores and primates. *Proc Natl Acad Sci USA.* 79 (21): 6631–5. DOI: 10.1073/pnas.79.21.6631. PMID: 6959143; PMCID: PMC347182
51. *Rettenberger G., Klett C., Zechner U. et al.* (1995). ZOO-FISH analysis: cat and human karyotypes closely resemble the putative ancestral mammalian karyotype. *Chromosome Res.* 3 (8): 479–86. DOI: 10.1007/BF00713962. PMID: 8581300
52. *Keawmad P., Tanomtong A., Khunsook S.* (2007). A Study on Karyotype of the Asian Leopard Cat, *Prionailurus bengalensis* (*Carnivora, Felidae*) by Conventional Staining, G-banding and High-resolution Technique. *Cytologia-Cytologia Tokyo.* 72: 101–110. DOI:10.1508/cytologia.72.101
53. *Kalat M., Mayr B., Schleger W.* (1990). Sequential Counterstainenhanced Banding: Heterochromatin Characterization in The Domestic Cat (*Felis Catus*). *Caryologia.* 43 (2): 183–189. DOI: 10.1080/00087114.1990.10796997

54. *Minouchi O.* (1928). The spermatogenesis of the dog, with special reference to meiosis. *Jpn J. Zool.* 1: 255–268.
55. *Gustavsson I.* (1964). The chromosomes of the dog. *Hereditas.* 51: 187–189.
56. *Кленовицкий П.М., Гришин В.Н., Романов Е.С. и др.* Анализ кариотипов домашней собаки (*Canis familiaris* L.). *Вестник Российского университета дружбы народов. Серия: Агрономия и животноводство.* 2013. № 4. С. 42–48.
57. *Lindblad-Toh K., Wade C.M., Mikkelsen T.S. et al.* (2005). Genome sequence, comparative analysis and haplotype structure of the domestic dog. *Nature.* 8; 438 (7069): 803–19. DOI: 10.1038/nature04338. PMID: 16341006
58. *Langford C.F., Fischer P.E., Binns M.M. et al.* (1996). Chromosome-specific paints from a high-resolution flow karyotype of the dog. *Chromosome Res.* 4 (2): 115–23. DOI: 10.1007/BF02259704. PMID: 8785605.
59. *Breen M., Reimann N., Bosma A.A. et al.* (1999). Standardization of chromosomes nos. 22–38 of the dog (*Canis familiaris*) with the use of canine painting probes: Committee for the Standardized Karyotype of the Dog (*Canis familiaris*). *Allattenyesztes es Takarmanyozas.* 48 (1): 104–105.
60. *Breen M., Bullerdiek J., Langford C.F.* (1999). The DAPI banded karyotype of the domestic dog (*Canis familiaris*) generated using chromosome-specific paint probes. *Chromosome Res.* 7 (5): 401–406. DOI: 10.1023/a:1009224232134. PMID: 10515215
61. *Zakian V.A.* (1995). Telomeres: beginning to understand the end. *Science.* 8; 270 (5242): 1601–7. DOI: 10.1126/science.270.5242.1601. PMID: 7502069
62. *Di Berardino D., Iannuzzi L., Bettini T.M. et al.* (1981). Ag-NORs variation and banding homologies in two species of Bovidae: *Bubalus bubalis* and *Bos taurus*. *Can J. Genet Cytol.* 23 (1): 89–99. DOI: 10.1139/g81-011. PMID: 7237236
63. *Januzzi L., Di Meo G.P., Perucatti A.* (1996). Identification of nucleolus organizer chromosomes and frequency of active NORs

- in river buffalo (*Bubalus bubalis* L.). *Caryologia*. 49 (1): 27–34. DOI:10.1080/00087114.1996.10797347
64. Роговая М. Книга из одних картинок. *Коммерсантъ Наука*. (2020). № 24 (3). С. 16–17.
 65. Iannuzzi L. (1996). G- and R-banded prometaphase karyotypes in cattle (*Bos taurus* L.). *Chromosome Res.* 4 (6): 448–56. DOI: 10.1007/BF02265052. PMID: 8889244
 66. Stranzinger G.F., Steiger D., Kneubuhler J. et al. (2007). Y chromosome polymorphism in various breeds of cattle (*Bos taurus*) in Switzerland. *J. Appl. Genet.* 48 (3): 241–5. DOI: 10.1007/BF03195218. PMID: 17666776
 67. URL: <https://veteriankey.com/physical-and-comparative-maps>
 68. Iannuzzi L., Di Meo G.P., Perucatti A. et al. (2003). An improved characterization of horse (*Equus caballus*, 2n=64) chromosomes by using replicating G- and R-banding patterns. *Caryologia*. 56 (2): 205 URL: 211.
 69. URL: <https://veteriankey.com/molecular-genetic-testing-and-karyotyping-in-the-horse/>
 70. Vishnu P.G., Punyakumari B., Ekambaram B. et al. (2015). Chromosomal profile of indigenous pig (*Sus scrofa*). *Vet World*. 8 (2): 183–6. DOI: 10.14202/vetworld.2015.183-186. Epub 2015 Feb 16. PMID: 27047069; PMCID: PMC4774700
 71. Paweł S.S. (1984). Polymorphism of metaphase chromosomes in swine (*Sus scrofa* L.). *Genetica*. 52 (1): 313–315. DOI: 10.1007/BF00121840
 72. Harshini V., Devi K.S., Kumari B.P. et al. (2018). Nucleolar organizer region banding in crossbred and non-descript pigs of India. *Vet World*. 11 (10): 1371–1375. DOI: 10.14202/vetworld.2018.1371-1375. Epub 2018 Oct 1. PMID: 30532488; PMCID: PMC6247878
 73. Bula D., Dharmeswar D. (2011). Karyotype of assam local goats (*Capra hircus*). *Indian Journal of Animal Research*. 45 (2): 147–149.
 74. Iannuzzi L., Di Meo G.P., Perucatti A. (1996). G- and R-banded prometaphase karyotypes in goat (*Caprahircus* L.). *Caryo-*

- logia*. 49 (3–4): 267–277. DOI:10.1080/00087114.1996.10797371
75. Arslan A., Zima J. (2011). Banded karyotype of the Konya wild sheep (*Ovis orientalis anatolica* Valenciennes, 1856) from Turkey. *Comp Cytogenet.* 1.5 (2): 81–9. DOI: 10.3897/compcytogen.v5i2.1151. PMID: 24260621; PMCID: PMC3833734
76. Iannuzzi A., Perucatti A., Genuardo V. et al. (2013). Cytogenetic investigations in sheep reared in Southern-Italy by using both chromosome banding and fish-mapping techniques. *Egyptian Journal of Sheep and Goat Sciences*. 8 (1): 1–6.
77. Sarkar P., Basu Pk., Miller I. (1962). Karyologic studies on cells from rabbit cornea and other tissues grown *in vitro*. *Invest Ophthalmol.* 1: 33–40. PMID: 14497231
78. Arslan, A., Zima, J. (2014). Karyotypes of the mammals of Turkey and neighbouring regions: A review. *Folia Zool.* 63 (1): 1–62. DOI: 10.25225/fozo.v63.i1.a1.2014
79. Hayes H., Rogel-Gaillard C., Zijlstra C. et al. (2002). Establishment of an R-banded rabbit karyotype nomenclature by FISH localization of 23 chromosome-specific genes on both G- and R-banded chromosomes. *Cytogenet Genome Res.* 98 (2–3): 199–205. DOI: 10.1159/000069807. PMID: 12698004
80. Monteagudo L., Arruga V. (2014). NOR activity interaction among the chromosomes of common rabbit: A statistical analysis. *Caryologia: International Journal of Cytology, Cytosystematics and Cytogenetics*. 44: 85–91. DOI:10.1080/00087114.1991.10797022
81. Tanomtong A., Khunsook S., Keawmad P. et al. (2008). Karyological Study of the Jungle Cat, *Felis chaus* (*Carnivora, Felidae*) by Conventional Staining, G-banding and High-resolution Staining Technique. *Cytologia-Cytologia Tokyo*. 73: 61–70. DOI: 10.1508/cytologia.73.61
82. Reimann N., Bartnitzke S., Nolte I. et al. (1999). Working with canine chromosomes: current recommendations for karyotype description. *J. Hered.* 90 (1): 31–34. DOI: 10.1093/jhered/90.1.31. PMID: 9987899

83. *Graphodatsky A.S., Yang F., O'Brien P.C. et al.* (2000). A comparative chromosome map of the Arctic fox, red fox and dog defined by chromosome painting and high resolution G-banding. *Chromosome Res.* 8 (3): 253–63. DOI: 10.1023/a:1009217400140. PMID: 10841053
84. *Kopp E., Mayr B., Schleger W.* (1982). Nucleolus organizer regions on chromosomes of the domestic dog. *J. Hered.* 73 (1): 73. DOI: 10.1093/oxfordjournals.jhered.a109581. PMID: 6175682
85. *Ulku Karabay Yavasoglu N., Koksall C., Yaman Y. et al.* (2014). Karyotype Of Anatolian Water Buffalo (*Bubalus Bubalis*). *Buffalo Bulletin.* 33 (4): 437–442.
86. *Iannuzzi L.* (1994). Standard karyotype of the river buffalo (*Bubalus bubalis* L., 2n=50). Report of the committee for the standardization of banded karyotypes of the river buffalo. *Cytogenet Cell Genet.* 67 (2): 102–113. DOI: 10.1159/000133808. PMID: 8039419

НАУКОВЕ ВИДАННЯ

ДЗІЦЮК Валентина Валентинівна
ТИПИЛО Христина Тарасівна
ГУЗЕВАТИЙ Олег Євгенович

АТЛАС
ХРОМОСОМИ
СІЛЬСЬКОГОСПОДАРСЬКИХ
ТА ДОМАШНІХ ТВАРИН

Редактор
Т. В. Пономарьова

Обкладинка
В. Г. Дзіцюк

Комп'ютерна верстка
І. Г. Хорошого

Коректор
Л.М. Байбородіна

Підписано до друку 18.07.2022. Формат 60×84 ¹/₁₆.
Папір офс. Гарнітура «Таймс». Друк офс.
Ум. друк. арк. 7,44. Обл.-вид. арк. 6,5.
Наклад 150 пр. Зам. № 2021-3.

Державне видавництво «Аграрна наука» НААН
Свідоцтво про державну реєстрацію № 4116 від 21.07.2011 р.
вул. Васильківська, 37, Київ, 03022
Тел. (044) 257-85-27
E-mail: agrarnanauka@ukr.net

Віддруковано у друкарні ТОВ «Видавництво «Барми»
вул. Кирилівська, буд. 86, Київ, 04080
Тел. (067) 219-36-49