

УДК 576.895.122.2 : 576.316.7

© 1993

ХРОМОСОМНЫЕ НАБОРЫ TRICHOBIHARZIA SZIDATI И BIHARZIELLA POLONICA (SHISTOSOMATIDAE: TREMATODA)

Я. В. Баршене, Г. Й. Станявичюте

Диплоидное количество хромосом в наборах *T. szidati* и *B. polonica* равняется 16. Структура кариотипа *T. szidati*: 1,5,8 m+2,6,7 sm+3 st-sm+4 sm-m; *B. polonica*: 1 Zst, 1 Wsm+2,8 m+3,7 sm-m+4,6 sm+5 m-sm. Абсолютные размеры хромосом *T. szidati* варьируют от 3.41 до 8.71, *B. polonica* — от 2.48 до 9.48 мкм. Относительные размеры элементов *T. szidati* изменялись от 7.47 до 19.15 %, *B. polonica* — от 6.14 до 21.17 % от длины всего гаплоидного генома. Половые Z хромосомы включали 23.26, W — 9.79 % хромосомного материала *B. polonica*. По уровню дифференциации половых хромосом наиболее тесные филогенетические связи отмечаются между *B. polonica* и шистосомами из родов *Schistosomatium*, *Heterobilharzia* и *Austroilharzia*.

В процессах изучения биологии шистосом *Schistosomatium douthitti* был выявлен интереснейший феномен. Самки без участия самцов и оплодотворения продуцировали яйца, из которых партеногенетическим способом развивались взрослые шистосомы двух полов (Short, 1952). Этот факт послужил стимулом кариологических исследований шистосом, которые в течение многих лет в Университете Флориды осуществлялись профессором Р. Шотом. До настоящего времени в данной лаборатории были изучены кариотипы 17 видов шистосом (Short, 1983). Хромосомные наборы 4 видов шистосом были описаны нами (Баршене и др., 1989), кариотип *Schistosoma japonicum* исследован группой китайских ученых (Gao Longsheng e. a., 1985). В этих работах были описаны особенности структур хромосомных наборов и хромосомной детерминации пола, а также выявлены закономерности дифференциации половых хромосом шистосом из различных континентов. К сожалению, у шистосом из подсем. Bilharziellinae эти аспекты остались слабоизученными.

В настоящей работе представляются данные о хромосомных наборах двух видов подсем. Bilharziellinae: *Trichobilharzia szidati* и *Bilharziella polonica*.¹ Хромосомы этих видов трематод описываются впервые.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Кариотипы *Trichobilharzia szidati* были изучены на материале, полученном от партенит, паразитировавших в тканях моллюсков *Lymnaea ovata*. Зараженные промежуточные хозяева были собраны летом 1990 г. в заливе Куршю Марёс и в дельте р. Нямунас (Литва).

Зараженные партенитами *Bilharziella polonica* моллюски *Planorbarius corneus* были найдены в оз. Друкшяй, Иезнас, в водоёмах Ярузале, г. Клайпеды и в р. Вильня.

¹ Видовая принадлежность трематод была определена по морфологическим особенностям церкарий В. Киселене, за что авторы выражают ей благодарность.

Способы сбора материала, обработка проб, приготовление препаратов были описаны нами раньше (Baršienė, Grabda-Kazubská, 1988). Кариометрический анализ был осуществлен при измерении хромосом из 10 кариотипов каждого вида. Определялись основные параметры кариотипов: L^a — абсолютная, L^r — относительная длина (отношение длины каждой хромосомы к длине всего гаплоидного набора) и I^c — центромерный индекс (отношение длины короткого плеча и длины всей хромосомы в процентах). Классификация хромосом произведена согласно методу Левана с соавторами (Levan et al., 1964).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В диплоидных наборах *T. szidati* было найдено 16 хромосом (рис. 1). Абсолютные размеры хромосом варьировали в пределах от 3.41 до 8.71 мкм. Весь хромосомный комплекс образовал по размерам плавно убывающий ряд. Самые крупные элементы кариотипа составляли 19.15, самые мелкие — 7.47 % от длины всего гаплоидного набора. Хромосомы 2-й пары имели наиболее изменчивые размеры. Согласно расположению центромера, все хромосомы *T. szidati* относятся к типу двуплечих элементов. Лишь хромосомы 3-й пары иногда имели субтерминальную локализацию центромера. Среди двуплечих 1, 5, и 8-я пары образованы метацентрическими, 4-я — субметацентрическими — метацентрическими, все остальные пары — субметацентрическими хромосомами (табл. 1). Следует подчеркнуть, что весьма вариабельные центромерные индексы отмечались у большинства хромосом *T. szidati*.

Такое же количество хромосом было обнаружено и в диплоидных наборах *B. polonica* (рис. 2, 3). Абсолютные размеры хромосом 1-й пары достигали

Таблица 1
Измерения хромосом *Trichobilharzia szidati*
Measurements of chromosomes of *Trichobilharzia szidati*

№ пар хромосом	$L^a + SD$	$L^r + SD$	$I^c + SD$	Классификация хромосом
1	8.71+1.51	19.15+0.99	43.44+2.62	m
2	7.41±1.59	16.18+1.11	29.44+3.9	sm
3	6.39+1.45	13.94+0.79	24.07+2.47	st—sm
4	5.63+1.09	12.35+0.58	33.52+4.49	sm—m
5	5.34+0.95	11.72+0.37	44.42+1.25	m
6	4.62±0.86	10.13+0.48	29.43+2.3	sm
7	4.14+0.82	9.06+0.37	30.22+3.44	sm
8	3.41+0.73	7.47+0.35	45.82+2.57	m

Таблица 2
Измерения хромосом *Bilharziella polonica*
Measurements of chromosomes of *Bilharziella polonica*

№ пар хромосом	$L^a + SD$	$L^r + SD$	$L^r \pm SD$	$I^c + SD$	Классификация хромосом	
1	Z	9.48+1.51	23.26+1.17	21.17+2.91	22.41+1.7	st
	W	3.96+0.68	9.79+1.55	—	32.27+3.1	sm
2		8.27+1.41	20.2+0.86	18.95+0.93	44.68+2.31	m
3		5.3+0.95	12.93+0.48	12.25+0.38	35.49+2.89	sm—m
4		5.01+0.9	12.23+0.64	11.48+0.58	29.22+3.26	sm
5		4.7+0.77	11.48+0.55	10.77+0.41	38.91+4.8	m—sm
6		4.42+0.68	10.84+0.4	10.23+0.38	30.89+3.72	sm
7		3.97+0.81	9.66+0.59	9.3+0.23	35.92+2.57	sm—m
8		2.48+0.27	6.14+0.63	5.68+0.59	39.69+2.62	m

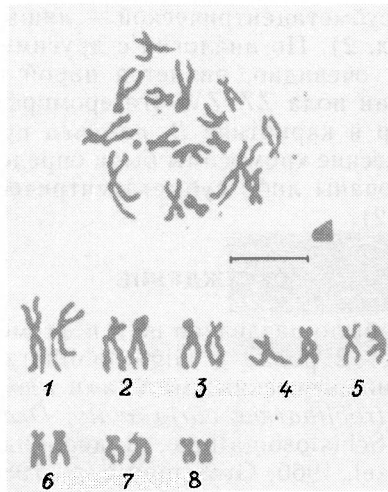


Рис. 1. Метафазные хромосомы и кариотип *Trichobilharzia szidati*. Шкала 10 мкм.
 Fig. 1. Metaphase chromosomes and karyotype of *Trichobilharzia szidati*. Scale is 10 μm .

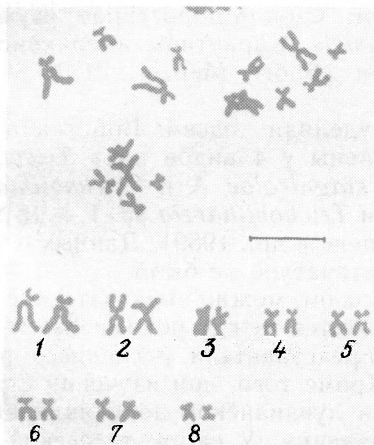


Рис. 2. Метафазные хромосомы и кариотипы самцов *Bilharziella polonica*. Шкала 10 мкм.
 Fig. 2. Metaphase chromosomes and karyotypes of the male of *Bilharziella polonica*. Scale is 10 μm .

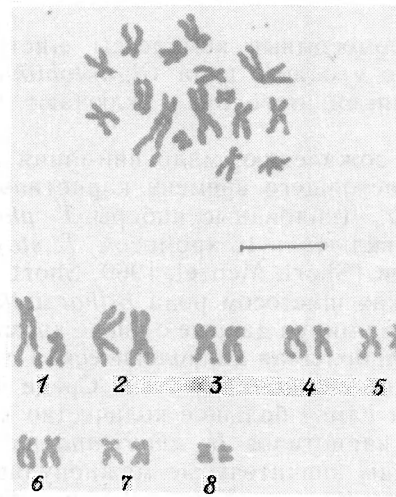


Рис. 3. Метафазные хромосомы и кариотипы самок *Bilharziella polonica*. Шкала 10 мкм.
 Fig. 3. Metaphase chromosomes and karyotypes of the female of *Bilharziella polonica*. Scale is 10 μm .

9.48 мкм, в то же время самые мелкие элементы имели в среднем лишь 2.48 мкм. По сравнению с кариотипом *T. szidati* шистосомы *B. polonica* содержали меньших размеров хромосомы из 3—8-й пар (табл. 1, 2). Однако хромосомы 1-й, 2-й пар были значительно крупнее в кариотипе *B. polonica*, чем у *T. szidati*. Общая длина гаплоидного набора *B. polonica* — 43.63, *T. szidati* — 45.65 мкм. Относительная длина хромосом 1-й пары партенит *B. polonica* от большинства моллюсков достигала 21.17 % от длины всего гаплоидного набора. В клетках партенит от одного моллюска гетероморфной оказалась 1-я пара хромосом. Она состояла из одной крупной субтелоцентрической и мелкой субметацентрической хромосом. Относительные размеры крупной субтелоцентрической дости-

гали 23.26 %, а мелкой субметацентрической — лишь 9.79 % от длины всего гаплоидного набора (табл. 2). По аналогии с другими шистосомами эта пара в кариотипе *B. polonica*, очевидно, является парой половых хромосом. Тип хромосомной детерминации пола ZZ/ZW (гетероморфизм у самок).

Хромосомы 2—8-й пар в кариотипе *B. polonica* представлены двуплечими элементами. Метацентрические хромосомы были определены во 2-й и 8-й парах, другие пары были образованы либо субметацентрическими, либо элементами переходного типа (табл. 2).

ОБСУЖДЕНИЕ

Сем. Schistosomatidae было разделено на 3 подсемейства: Schistosomatinae (8 родов), Bilharziellinae (2 рода) и Gigantobilharziinae (2 рода) (Farley, 1971). Все изученные кариологическими методами трематоды рода *Schistosoma* (9 видов), а также *Austroilharzia variglandis*, *Ornithobilharzia caniculata*, относящиеся к подсем. Schistosomatinae, в диплоидных наборах содержат 16 хромосом (Short, Menzel, 1960; Grossman e. a., 1980a, 1980b, 1981a, 1981b; Short, 1983; Gao Longsheng e. a., 1985). В кариотипах других представителей этого подсемейства *Schistosomatium douthitti* и *Schistosomatium* sp. — 14 хромосом, а у *Heterobilharzia americana* — 19, 20 элементов (Short, Menzel, 1960; Puente, Short, 1985; Short, Grossman, 1986; Short e. a., 1987; Баршене и др., 1989).

Хромосомные комплексы шистосом подсем. Gigantobilharziinae изучены только у одного вида *Gigantobilharzia huronensis*. Кариотипы американской популяции этого вида включают 16 хромосом (Short, Menzel, 1960; Short, 1983).

К сожалению, мало внимания кариологи уделяли подсем. Bilharziellinae. До настоящего времени кариотипы были изучены у 4 видов рода *Trichobilharzia*. Диплоидные наборы *T. physellae*, *T. stagnicolae* A и *Trichobilharzia* sp. 2 включали 16 хромосом, *T. stagnicolae* B и *Trichobilharzia* sp. 1 — 18 элементов (Short, Menzel, 1960; Short, 1983; Баршене и др., 1989). Данных о хромосомах шистосом рода *Bilharziella* пока в литературе не было.

Резюмируя данные о числе хромосом у шистосом, можно высказать мнение, что наибольшая кариологическая дистанция имеется между родами *Schistosomatium* и *Heterobilharzia*. Среди шистосом представители последнего рода имеют самое большое количество хромосом. Кроме того, при изучении структуры кариотипов *H. americana* из техасской и луизианской популяций были описаны значительные межпопуляционные различия. У самок техасской популяции была найдена гетероморфная пара половых хромосом. Хромосома Z оказалась самой крупной в наборе, имела медиальное расположение центромера и составляла 26.7 % от длины всего гаплоидного набора. W хромосома была в 2.4 раза меньше, чем Z, и относилась к субтелоцентрическому типу (Short, Grossman, 1986). Через год было установлено, что этот вид шистосом из Луизианы имеет другой тип хромосомной детерминации пола. У самцов в диплоидных наборах имеется 20, у самок — 19 хромосом. Z и W хромосомы были метацентрическими, однако в кариотипе самок Z хромосома составляла 27.6, W — 19.8 % от длины всего гаплоидного набора. Кроме того, в хромосомных наборах самок имелась вместо двух только одна хромосома из 5-й пары (Short e. a., 1987). Авторы предположили, что второй гомолог 5-й пары был транслоцирован на половую W хромосому и тем самым образовался элемент WA (A-аутосома из 5-й пары). Следовательно, тип хромосомной детерминации у *H. americana* из Луизианы — самцы ZZ, самки — ZWA.

Исходя из результатов кариологического анализа, американские ученые предположили, что кариотип техасской популяции *H. americana* является более примитивным. С помощью дифференциальной окраски хромосом обеих популя-

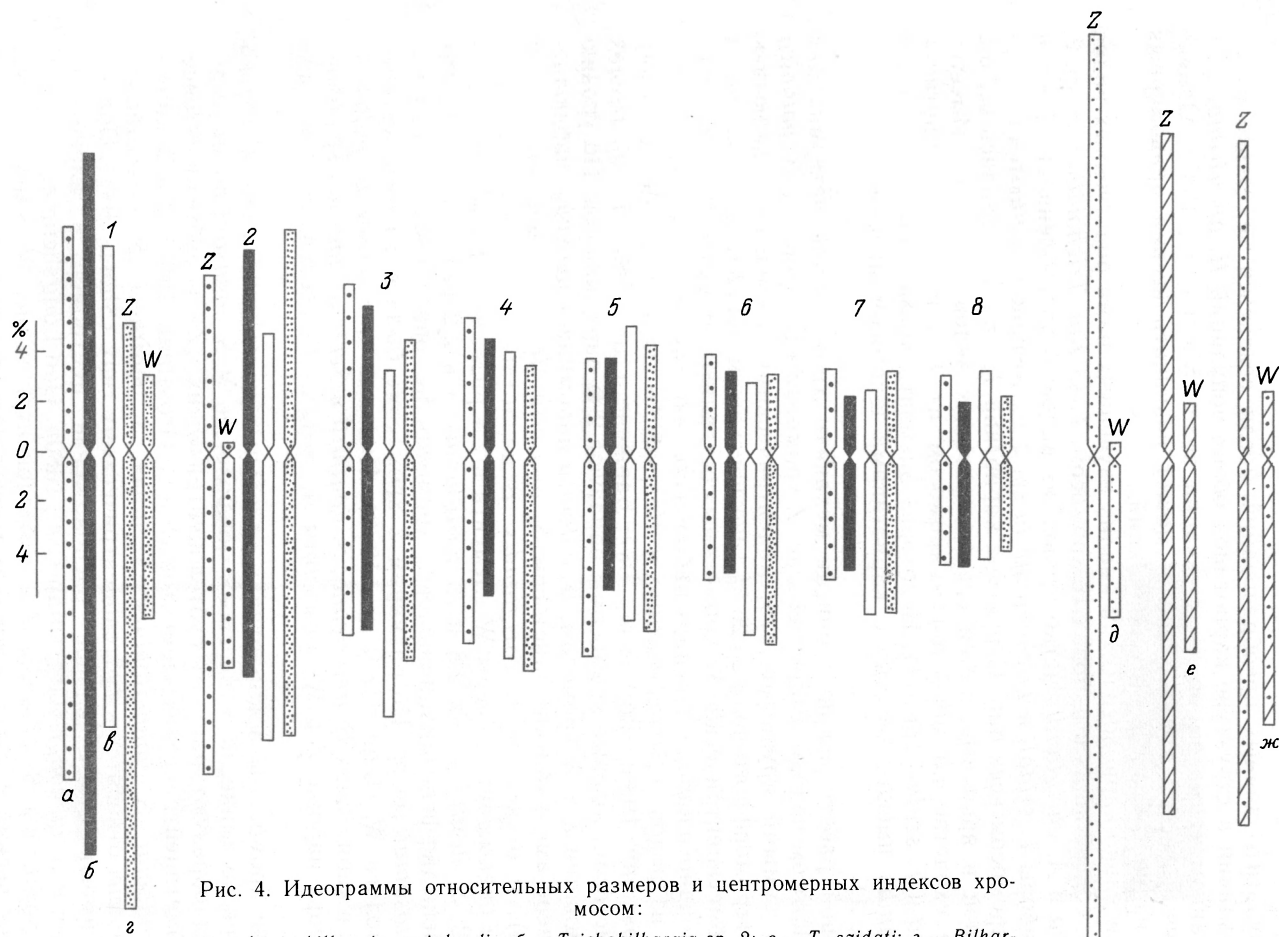


Рис. 4. Идеогаммы относительных размеров и центромерных индексов хромосомом:

a — *Austroilharzia variglandis*; *б* — *Trichobilharzia* sp. 2; *в* — *T. szidati*; *г* — *Bilharziella polonica*; *д-ж* — половые хромосомы: *д* — *Schistosomatium douthitti* (по Puente, Short, 1985), *е* — *Schistosomatium* sp., *ж* — *Heterobilharzia americana* (по Grossman, Short, 1986).

Fig. 4. Ideograms of relative lengths and centromeric indices of chromosomes.

ций этих шистосом были восстановлены возможные пути эволюции кариотипа луизианской популяции из предковой формы, весьма сходной с тexasской популяцией: 1. тандемное слияние хромосом из 5-й пары и W элемента; 2. делеция части длинного плеча первичной W хромосомы; 3. делеция части короткого плеча хромосом 4-й пары; 4. перицентрические инверсии в хромосомах 6-й пары.

В результате данных преобразований могли создаться не только имеющиеся различия в структуре кариотипов обеих популяций *H. americana*, но и иной механизм хромосомной детерминации пола (Short e. a., 1987). Однако эти различия весьма значительны и может возникать весьма правомерный вопрос о видовом статусе этих популяций.

Сравнительно-кариологический анализ изученных нами родственных видов шистосом, содержащих в наборах 16 хромосом, *T. szidati*, *Trichobilharzia* sp. 2, *B. polonica* и *A. variglandis* четко выявил их видовую обособленность. Хромосомные наборы *T. szidati* и *Trichobilharzia* sp. 2 достоверно отличаются по морфологии хромосом всех пар. Структура кариотипа *T. szidati* оказалась весьма специфичной и ярко выделяется среди изученных видов шистосом. Имеется некоторое сходство по морфологии хромосом из 4—7-й пар в кариотипах *B. polonica* и *T. szidati* (рис. 4). Некоторые элементы хромосомного комплекса *A. variglandis* имеют сходство с кариотипами шистосом подсем. *Bilharziellinae* (рис. 4).

В данной работе впервые описан механизм хромосомной детерминации пола у шистосом подсем. *Bilharziellinae*. Z хромосомы в кариотипе *B. polonica* оказались самыми крупными субтелоцентрическими элементами, включающими у гетероморфного пола 23.26 % генетического материала. В то же время мелкие субметацентрические W хромосомы составляют только 9.79 % от длины всего гаплоидного набора. 1-ю пару наборов создают также половые хромосомы шистосом из родов *Schistosomatium* и *Heterobilharzia* (Short, Menzel, 1960; Short, Grossman, 1986; Short e. a., 1987; Баршене и др., 1989). В кариотипах других шистосом половые хромосомы образуют 2-ю пару наборов. По уровню дифференциации Z и W хромосом, *B. polonica* напоминает картину, наблюдаемую у северо-американских шистосом *S. douthitti*, *H. americana* (тexasская популяция), и отчасти — *A. variglandis*. В кариотипе *B. polonica* длина Z хромосомы превышает размеры W элемента в 2.4 раза, в кариотипе *H. americana* — в 2, *S. douthitti* — в 2.8 и *A. variglandis* — в 2.2 раза. Наиболее высокий уровень дифференциации половых хромосом был определен нами в кариотипе *Schistosomatium* sp. По размерам Z хромосома была в 5.4 раза крупнее своего гомолога W (Баршене и др., 1989). Половые хромосомы *B. polonica*, так же как в кариотипах *H. americana*, *S. douthitti* и *Schistosomatium* sp., образуют 1-ю пару набора. Z и W хромосомы *A. variglandis* составляют 2-ю пару комплекса.

Половые хромосомы в кариотипах отдельных видов шистосом не только различаются по длине, но и по своей морфологии. У *S. mansoni* половые детерминанты образуют пару из субтелоцентрических (Z) и субтелоцентрических — субметацентрических элементов (Short, Grossman, 1981). Z и W хромосомы *S. rodhaini*, *S. haematobium*, *S. bovis*, *S. matthei*, *S. intercalatum*, *S. margrebowiei* относятся к субтелоцентрическому типу (Short, 1983). Оба эти элемента имеют субмедиальное расположение центромер в кариотипах *S. japonicum* и *S. mekongi* (Grossman e. a., 1980b; Gao Longsheng e. a., 1985). Половые хромосомы *B. polonica* Z — субтелоцентрические, W — метацентрические. Пока весьма трудно выявить филогенетические связи по фенотипу половых хромосом *B. polonica* и других видов шистосом.

Список литературы

- Баршене Я. В., Станявичюте Г. И., Орловская О. М. Кариологические исследования трематод семейства Schistosomatidae из Северо-Западной Чукотки // Паразитология. 1989. Т. 23, вып. 6. С. 496—503.
- Barsiene J., Grabda-Kazubska B. A comparative study on chromosomes in plagiosthiid trematodes. I. Karyotypes of *Opisthioglyphe ranae* (Frölich, 1791), *Haplometra cylindracea* (Zeder, 1800) and *Leptophallus nigrovenosus* (Bellingham, 1844) // Acta Parasitol. Polonica. 1988. Vol. 33, N 4. P. 249—257.
- Farley J. A review of the family Schistosomatidae: excluding the genus *Schistosoma* from mammals // J. Helminthol. 1971. Vol. 45. P. 289—320.
- Gao Longsheng, You Shaoyang, Chen Shanlong, Yu Haisin, Xiao Jianhua, Wu Mengjin. Studies on the karyotype of *Schistosoma japonicum* // J. Parasitol. and Parasitic Diseases. 1985. Vol. 3, N 1. P. 29—31.
- Grossman A. I., McKenzie, Cain G. D. Sex heterochromatin in *Schistosoma mansoni* // J. Parasitol. 1980a. Vol. 66. P. 368—370.
- Grossman A. I., Cain G. D., Liang S. Y. Karyotype and karyosystematics of *Schistosoma mekongi*. In the Mekong schistosome, J. I. Bruce, S. Sornmani, H. L. Asçh, K. A. Crawford (eds.) // Malacological Review. Suppl. 2. 1980b. P. 105—112.
- Grossman A. I., Short R. B., Cain G. D. Karyotype evolution and sex chromosome differentiation in schistosomes (Trematoda, Schistosomatidae) // Chromosoma. 1981a. Vol. 84. P. 413—430.
- Grossman A. I., Short R. B., Kuntz R. E. Somatic chromosomes of *Schistosoma rodhaini*, *S. mattheei* and *S. intercalatum* // J. Parasitol. 1981b. Vol. 67. P. 41—44.
- Levan A., Fredgo K., Sandberg A. Nomenclature for centromere position on chromosomes // Hereditas. 1964. Vol. 52. P. 201—220.
- Puente H. S., Short R. B. Redescription of chromosomes of *Schistosomatium douthitti* (Trematoda: Schistosomatidae) // J. Parasitol. 1985. Vol. 71, N 3. P. 345—348.
- Short R. B. Uniparental miracidia of *Schistosomatium douthitti* and their progeny (Trematoda, Schistosomatidae) // Amer. Mid. Nat. 1952. Vol. 48. P. 55—68.
- Short R. B. Presidential address. Sex and the single schistosome // J. Parasitol. 1983. Vol. 69, N 1. P. 3—22.
- Short R. B., Menzel M. Y. Chromosomes of nine species of schistosomes // J. Parasitol. 1960. Vol. 46. P. 273—287.
- Short R. B., Grossman A. I. Conventional Giemsa and C-banded karyotypes of *Schistosoma mansoni* and *S. rodhaini* // J. Parasitol. 1981. Vol. 67. P. 661—671.
- Short R. B., Grossman A. I. Chromosomes of *Heterobilharzia americana* (Digenea: Schistosomatidae) from Texas // J. Parasitol. 1986. Vol. 72, N 5. P. 807—809.
- Short R. B., Teehan W. H., Literatos J. D. Chromosomes of *Heterobilharzia americana* (Digenea: Schistosomatidae), with ZWA sex determination, from Louisiana // J. Parasitol. 1987. Vol. 73, N 5. P. 941—946.
- Singh L., Purdom I. F., Jones K. W. Sex chromosome associated satellite DNA: Evolution and conservation // Chromosoma. 1980. Vol. 79. P. 137—157.

Институт экологии АН Вильнюс, Литва

Поступила 11.06.1991

CHROMOSOME SETS OF TRICHOBIHARZIA SZIDATI AND BILHARZIELLA POLONICA (SCHISTOSOMATIDAE: TREMATODA)

J. Barsiene, G. Stanevičiute

Key words: Chromosome sets, *Trichobilharzia szidati*, *Bilharziella polonica*.

SUMMARY

The diploid number of chromosomes of *T. szidati* and *B. polonica* equals 16. Karyotype structure of *T. szidati* is as follows: 1,5,8 m+2,6,7 sm+3 st-sm+4 sm-m, that of *B. polonica* is 1 Z st, 1 W sm+2,8 m+3,7 sm-m+4,6 sm+5 m-sm. The absolute length of chromosomes of *T. szidati* is from 3.41 to 8.71 μm , that of *B. polonica* from 2.48 to 9.48 μm . The relative length of Z chromosomes constitutes 23.26, W — 9.79 % of the total haploid set length of *B. polonica*. It is noteworthy that the level of sex chromosomes differentiation is similar to that of the schistosomes of the genera *Schistosomatium*, *Heterobilharzia* and *Austroilharzia*.