

УДК 594.381:576.316.2

ВЕРОЯТНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ КАРИОТИПОВ ЕВРОПЕЙСКИХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ LYMNAEIDAE (MOLLUSCA, GASTROPODA, PULMONATA) В СВЕТЕ СОВРЕМЕННЫХ ПРЕДСТАВЛЕНИЙ О ФИЛОГЕНИИ СЕМЕЙСТВА

А. В. Гарбар¹, В. В. Манило², А. В. Корнюшин³

¹ Житомирский педагогический университет, ул. Б. Бердичевская, 40, Житомир, 10008 Украина

² Национальный научно-природоведческий музей НАН Украины, ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев-30, ГСП, 01601 Украина

³ Институт зоологии НАН Украины, ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев-30, ГСП, 01601 Украина

Получено 18 декабря 2002

Вероятные направления эволюции кариотипов европейских представителей Lymnaeidae (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata) в свете современных представлений о филогении семейства. Гарбар А. В., Манило В. В., Корнюшин А. В. — Сравнительно-кариологическое исследование 9 видов европейских лимнеид показало значительную изменчивость морфологии хромосом (NF варьирует от 60 до 72) и выявило ряд признаков, которые могут служить диагностическими на уровне видов и родов. Сопоставление кариологических данных с реконструкциями филогенетических отношений в семействе, основанными на морфологических и молекулярных признаках, позволяет предположить, что исходным для группы был кариотип, соответствующий таковому у *Lymnaea* s. str. и *Corvusiana* ($2n = 36$ при наличии 5–6 пар акроцентрических хромосом). Дальнейшее преобразование одноплечих хромосом в двуплечие происходило, по-видимому, независимо, в разных эволюционных линиях за счет перестроек, не изменяющих количество хромосом в кариотипе. Большинство продвинутых таксонов характеризуется отсутствием акроцентриков и преобладанием мета- и субметацентрических хромосом. Кариотип рода *Radix*, отличающийся меньшим диплоидным числом ($2n = 34$), сформировался, по-видимому, на основании именно такого, который исключает участие робертсоновского слияния. Сопоставлены тенденции эволюционного преобразования кариотипа лимнеид с таковыми в других группах пресноводных моллюсков.

Ключевые слова: *Lymnaea*, кариология, кариотип, морфология, эволюция.

Probable Directions of Evolution of Karyotypes of the European Lymnaeidae (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata) in the Light of Modern Concepts of Phylogeny of the Family. Garbar A. V., Manilo V. V., Korniuschin A. V. — Comparative karyological study of 9 species of European lymnaeids shows considerable variability of the chromosome morphology (NF varies from 60 up to 72) and reveals diagnostic characters at the level of species and genera. Comparison of karyological data with the reconstruction of phylogenetic relations in the family based on morphological and molecular attributes suggests that initial karyotype of this group included 36 chromosome pairs, 5–6 of which were acrocentric; such a karyotype is peculiar for *Lymnaea* s. str. and *Corvusiana*. Further transformation of uniarmed chromosomes in biarmed took place, apparently, independently in different evolutionary lines, without change of the diploid number. The majority of advanced taxa is characterized by the absence of acrocentric and prevalence of meta- and submetacentric chromosomes. Karyotype of the genus *Radix*, differing by a smaller diploid number ($2n = 34$), apparently originated from the latter karyotype; thus, participation of Robertsonian fusions in its transformation is excluded. Trends of evolutionary transformation of lymnaeid karyotypes are compared to those in other groups of freshwater snails.

Key words: *Lymnaea*, karyology, karyotypes, morphology, evolution.

Введение

Изучению различных аспектов морфологии, биологии и эволюции прудовиков (Lymnaeidae) — одного из крупных семейств пресноводных легочных моллюсков — посвящено значительное число публикаций (Hubendick, 1951; Kruglov, Starobogatov, 1993; Jackiewicz, 1998; Bargues, Mas-Coma, 1997;

Bargues et al., 2001 и др.), что обусловлено широким распространением группы (общий ареал семейства включает в себя преимущественно Северное полушарие, хотя его представители имеются и в Южном, населяя практически все континенты, за исключением Антарктиды), ее значительной экологической пластичностью, важной ролью в экосистемах, а также прикладным значением как промежуточных хозяев гельминтов сельскохозяйственных животных и человека (Bargues et al., 2001). Тем не менее многие вопросы систематики и филогении группы до сих пор остаются остро дискуссионными. Системы, разработанные представителями различных таксономических школ, различаются как по числу признаваемых валидными видов, так и по числу и объему надвидовых таксонов разного ранга (Kruglov, Starobogatov, 1993; Jackiewicz, 1998).

Для реконструкции филогенетических отношений в пределах семейства также предложено несколько альтернативных гипотез (рис. 1). Так, гипотеза Н. Д. Круглова (1985), основанная в значительной степени на результатах анализа формы раковины, предполагает в качестве наиболее примитивной группы подрод *Corvusiana* Servain, 1881 (= *Stagnicola corvus* в понимании западноевропейских авторов). В соответствии с этой гипотезой, именно последний подрод характеризуется раковиной, близкой к предковому типу (башневидно-коническая форма). Дальнейшая эволюция раковины у Lymnaeidae могла идти в двух направлениях: 1) появление толстостенных и все более высоких раковин с маленьким устьем (подроды *Galba*, *Stagnicola*) как приспособление к жизни в прибрежной зоне; 2) образование тонкостенных уховидных раковин, связанное с освоением открытых водных просторов (виды подродов *Peregriana*, *Radix* и *Myxas*).

Филогенетическая реконструкция М. Яцкевич (Jackiewicz, 1998) придает решающее значение признакам репродуктивной системы. По мнению этого автора, наиболее примитивными в этом отношении являются представители *Omphiscola* Besk, 1837 (простата без складки, длинный пениальный рукав, препуциум с одной складкой внутри и редуцированным велюмом). Дальнейшая эволюция (специализация) половой системы происходила в направлении укорочения пениального рукава, образования разветвленных складок и велюма в простате. Наиболее продвинутыми, в соответствии со взглядами М. Яцкевич, являются представители подрода *Lymnaea* s. str.

Наряду с традиционными морфологическими признаками данные сравнительной кариологии также являются важным инструментом реконструкции филогении. Благодаря своей стабильности кариотип может играть большую роль в исследовании микроэволюционных процессов, внутривидовой дивергенции и определении таксономического положения географически удаленных популяций (Воронцов, 1958; Майр, 1971). Накопленный к настоящему времени обширный материал по кариологии млекопитающих, рыб и других позвоночных (Анбиндер, 1980; Орлов, Булатова, 1983; Васильев, 1985) позволил установить ряд принципиальных положений о путях и закономерностях эволюции их кариотипа. Сравнительно-кариологический подход широко используется также в исследованиях эволюционных процессов беспозвоночных (White, 1973), в том числе моллюсков. В последней группе кариологические данные привлекались для реконструкции путей филогенеза у Lymnaeidae (Inaba, 1969), Planorbidae (Goldman et al., 1984), Archaeogastropoda (Nakamura, 1986), пелагических Opisthobranchia (Thiriot-Quievreux, 1987), Viviparidae (Barsiene et al., 2000) и некоторых других таксонов.

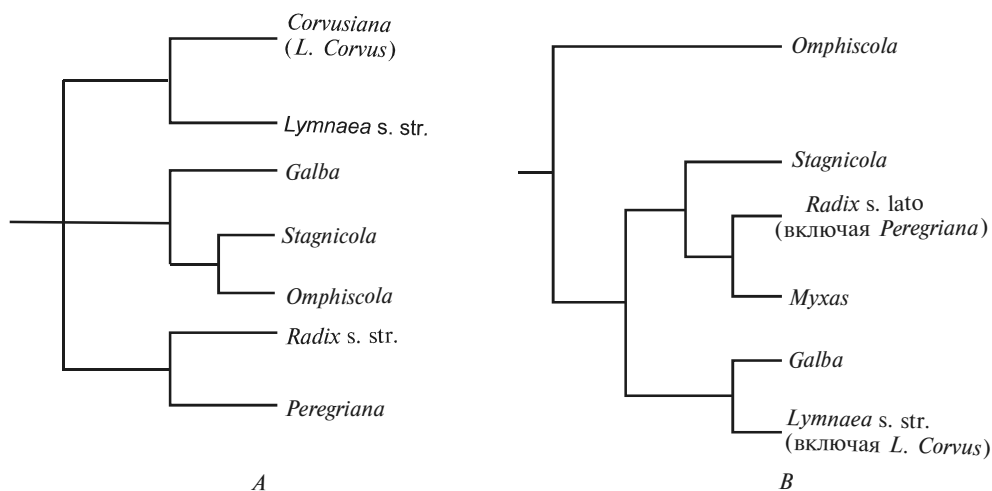


Рис. 1. Филогенетические отношения в семействе Lymnaeidae в соответствии с гипотезами: А — Н. Д. Круглова (1985); В — М. Яцкевич (Jackiewicz, 1998).

Fig. 1. Phylogenetic relationships within the family Lymnaeidae according to hypotheses: А — N. D. Kruglov (1985); В — M. Jackiewicz (1998).

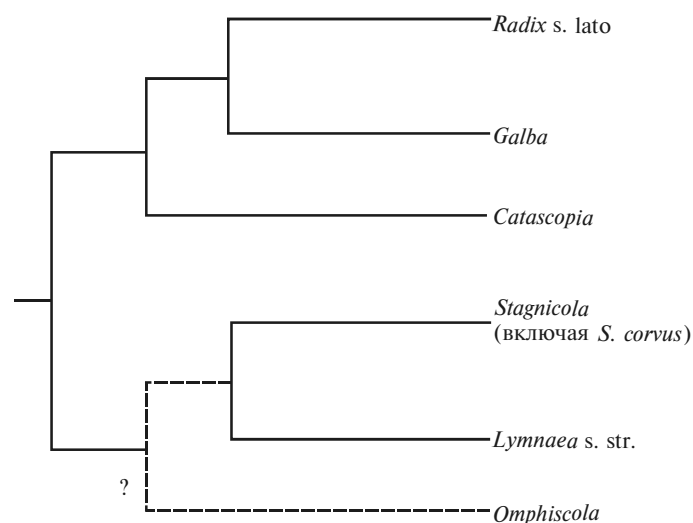


Рис. 2. Филогенетические отношения лимнеид Палеарктики в соответствии с данными молекулярно-биологических исследований; обобщено по ряду публикаций (Remigio, Blair, 1997; Bargaues, Mas-Coma, 1997; Bargaues et al., 2001; Meier-Brook, Bargaues, 2002).

Fig. 2. Phylogenetic relationships among the Palaeartic limnaeids according to the molecular data; summarized from several publications (Remigio, Blair, 1997; Bargaues, Mas-Coma, 1997; Bargaues et al., 2001; Meier-Brook, Bargaues, 2002).

Несмотря на значительное число публикаций, сведения о кариотипах лимнеид долгое время ограничивались хромосомными числами. В связи с этим единственной разработкой в области эволюционной кариологии лимнеид остается гипотеза А. Инабы (Inaba, 1969), в соответствии с которой в ходе эволюции этой группы диплоидное число увеличивалось. По мнению названного автора, предок лимнеид должен характеризоваться хромосомным числом $2n = 32$. Предковая группа дала начало *Austropeplea* ($2n = 32$) и *Radix* ($2n = 34$), от последнего произошли все другие таксоны лимнеид, и этот процесс сопровождался увеличением хромосомного числа до $2n = 36$ (у *Pseudosuccinea*, *Bulimnea*, *Lymnaea* s. str., *Stagnicola* и некоторых других) и даже до $2n = 38$ (у *Fossaria rustica*).

В последнее время хромосомные наборы прудовиков были изучены более подробно. Исследования европейских представителей *Stagnicola* и *Radix* показали, что не только числа, но и морфологические признаки хромосом этих моллюсков несут значимую филогенетическую информацию (Гарбар, 1998, 2000; Garbar, Korniushev, 2002, 2003). Однако в масштабах всего семейства морфология хромосом пока не анализировалась. Большой интерес представляет также сопоставление кариологических данных с результатами филогенетического анализа классических морфологических признаков, в особенности молекулярно-генетической информации (рис. 2), ставшей доступной в последние годы (Remigio, Blair, 1997; Rybska et al., 2000; Bargaues et al., 2001; Meier-Brook, Bargaues, 2002).

В данной работе нами обобщены кариологические данные о лимнеидах европейской фауны, и подтверждена их значимость для решения спорных вопросов систематики этих моллюсков. Анализ этих данных в свете предложенных ранее филогенетических гипотез позволяет сформулировать ряд предположений относительно эволюции кариотипа в пределах семейства и отдельных родов или подродов.

Материал и методы

Материалом для работы послужили собственные сборы авторов и сборы студентов естественного факультета Житомирского педуниверситета с территорий 7 областей Украины в течение 1997–2000 гг.

Для анатомических, конхологических и цитогенетических исследований использовано в общей сложности около 3000 экз. наиболее распространенных прудовиков Украины. За основу принята система, предложенная западноевропейскими авторами (Gloer, 2002; Meier-Brook, Bargaues, 2002), признающая валидными 15 видов, объединенных в 8 родов. С целью адекватного сравнения с данными отечественной литературы определена таксономическая принадлежность моллюсков в соответствии с системой, основанной на компараторном методе (Круглов, Старобогатов, 1983, 1986; Старобогатов, Толстикова, 1986; Kruglov, Starobogatov, 1993).

Препараты хромосом готовили по методике воздушных препаратов с предварительным колхицинированием животных (Ford, Hamerton, 1956). Для анализа отбирали 30–50 метафаз ($2n$),

полученных из гониальных клеток каждого вида с удовлетворительным расположением хромосом и примерно одинаковой степенью их спирализации. Методами вариационной статистики (Microsoft Excel 97, STATISTICA 5.0) определяли центромерный индекс (Сi, %), общую длину хромосомного набора (ТCL, мкм) и относительную длину хромосом (RL, %). Морфологические типы хромосом определялись на основании средних значений центромерных индексов (Levan et al., 1964; Thiriot-Quievreux, 1988). При расчете основного числа (NF) акроцентрические хромосомы трактовались как одноплечие (Matthey, 1949).

Результаты и обсуждение

Как известно из данных литературы, европейские лимнеиды характеризуются относительной стабильностью диплоидных чисел ($2n = 34-36$). Однако сопоставление изученных нами кариологических характеристик (табл. 1) выявило в этой группе различия по соотношению морфологических типов хромосом. Наиболее очевидны эти различия при сравнении видов, признаваемых валидными в рамках современной западноевропейской системы. Так, *Stagnicola corvus* (в широком смысле) характеризуется наличием в кариотипе значительного числа (6 пар) акроцентрических хромосом, что обуславливает сравнительно малое значение основного числа (NF = 60). В этом отношении названный вид четко отграничен от других видов того же рода (телоцентрические хромосомы отсутствуют, NF = 72) и близок к *Lymnaea stagnalis* (5 пар акроцентриков, NF = 62), что согласуется с данными морфологии (Kruglov, Starobogatov, 1993; Jackiewicz, 1998).

Особого внимания заслуживает кариологическая обособленность *Catascopia occulta*, выделенного наряду с североамериканскими *Stagnicola*-подобными лимнеидами в отдельный род на основании молекулярных признаков (Meier-Brook, Barges, 2002). В кариотипе названного вида резко преобладают мета- и субметацентрические хромосомы и лишь 2 пары — субтелоцентрические, в то время как у конхологически сходного *S. palustris*, с которым его сближали ранее (Jackiewicz, 1998), имеется 6–8 пар субтелоцентриков (табл. 1). В кариотипе североамериканского *Catascopia catascopia* также преобладают мета- и субметацентрики (Inaba, 1969), что дополнительно свидетельствует в пользу его родства с европейским *Catascopia occulta*. Преобладание мета- и субметацентриков при небольшом числе субтелоцентрических хромосом характеризует также кариотип *Galba*.

В группе лимнеид, характеризующейся $2n = 34$, не выявлено различий по основному числу (NF = 68). Тем не менее по морфологии хромосом выделяется *Radix labiata* (= *R. peregra* auctt.), кариотип которого включает в себя лишь одну пару субтелоцентриков (все остальные хромосомы мета- и субметацентрические). Названный вид кариологически наиболее близок к *R. auricularia* (2 пары субтелоцентриков) и четко отграничен от *R. balthica* и *R. ampla*, характеризующихся значительно большим числом субтелоцентрических хромосом (5–6 пар) и соответственно меньшим числом мета- и субметацентриков (табл. 1), что согласуется с молекулярно-биологическими данными (Barges et al., 2001). В то же время выявленные кариологические различия не согласуются с системами группы, основанными на традиционных морфологических признаках, которые сближают *R. labiata*, *R. balthica* (= *R. ovata*) и *R. ampla*; некоторые авторы считают их внутривидовыми формами *Lymnaea peregra* (Jackiewicz, 1998) или видами особого подрода *Peregriana* (Круглов, Старобогатов, 1983), противопоставляемого *L. auricularia* (подрод *Radix* s. str.).

Различия между охарактеризованными выше таксонами затрагивают значительное число хромосом. Их достоверность подтверждается также высоким (более 10%) уровнем отличий центромерных индексов маркерных хромосом (Garbar, Korniushev, 2002, 2003). Напротив, спорные формы, выделенные компараторным методом (*L. palustris* — *L. atra* — *L. turricula*, *L. ovata* — *L. balthica* — *L. fontinalis*), отличаются по морфологии немногих хромосомных пар (1–3); при

Таблица 1. Основные параметры кариотипов у исследованных лимнейд
 Table 1. The basic characteristics of karyotypes of studied Lymnaeids

Видовое название		Хромосомная формула	NF	TCL, мкм
По западно-европейской системе	По системе Н. Д. Круглова и Я. И. Старобогатова			
<i>Lymnaea stagnalis</i> (Linnaeus, 1758)	<i>L. (Lymnaea) stagnalis</i> (Linné, 1758)	2n = 2m + 14sm + 10st + 10a = 36	62	90,20 ± 2,98
<i>Stagnicola corvus</i> (Gmelin, 1791)	<i>L. (Corvusiana) corvus</i> (Gmelin, 1791)	2n = 2m + 8sm + 14st + 12a = 36	60	86,92 ± 3,89
	<i>L. (C.) guertiniana</i> Servain, 1881	2n = 2m + 8sm + 14st + 12a = 36	60	87,56 ± 2,68
<i>S. palustris</i> (Müller, 1774)	<i>L. (Stagnicola) palustris</i> (Müller, 1774)	2n = 14m + 10sm + 12st = 36	72	93,90 ± 3,75
	<i>L. (S.) atra</i> Schrank, 1803	2n = 10m + 12sm + 14st = 36	72	90,83 ± 2,60
	<i>L. (S.) turricula</i> Held, 1836	2n = 12m + 8sm + 16st = 36	72	95,06 ± 2,56
<i>Catascopia occulta</i> (Jackiewicz, 1959)	<i>L. (S.) vulnerata</i> Kuster, 1862	2n = 14m + 18sm + 4st = 36	72	86,80 ± 3,16
<i>Galba trubicatula</i> (Müller, 1774)	<i>L. (Galba) subangulata</i> , Roffianen, 1868	2n = 14m + 14sm + 8st = 36	72	85,23 ± 2,54
<i>Radix auricularia</i> (Linnaeus, 1758)	<i>L. (Radix) auricularia</i> (Linné, 1758)	2n = 22m + 8sm + 4st = 34	68	95,54 ± 3,35
<i>R. labiata</i> (Rossmassler, 1835)	<i>L. (Peregriana) peregra</i> (Müller, 1774)	2n = 24m + 8sm + 2st = 34	68	93,60 ± 2,50
<i>R. balthica</i> (Linnaeus, 1758)	<i>L. (P.) ovata</i> (Draparnaud, 1805)	2n = 16m + 8sm + 10st = 34	68	94,28 ± 2,80
	<i>L. (P.) balthica</i> (Linné, 1758)	2n = 14m + 10sm + 10st = 34	68	96,44 ± 3,70
	<i>L. (P.) fontinalis</i> (Studer, 1820)	2n = 18m + 6sm + 10st = 34	68	93,40 ± 3,74
<i>R. ampla</i> (Hartmann, 1821)	<i>L. (P.) monnardi</i> Hartmann, 1844	2n = 14m + 10sm + 10st = 34	68	96,32 ± 2,56
	<i>L. (P.) patula</i> (Da Costa, 1778)	2n = 16m + 6sm + 12st = 34	68	96,00 ± 3,35

Примечание. m — метацентрик; sm — субметацентрик; st — субтелоцентрик; a — акроцентрик; NF — основное число; TCL — общая длина диплоидного набора. Видовые названия даны в соответствии с современной западноевропейской системой (Gloer, 2002; Meier-Brook, Barges, 2002) и системой Н. Д. Круглова и Я. И. Старобогатова (1983, 1986 и др.).

Remarks. Chromosome types: m — metacentric; sm — submetacentric; st — subtelocentric; a — acrocentric; NF — fundamental number (acrocentric chromosomes treated as uniarmed, other types as biarmed), TCL — total length of diploid set. Species names given according to the classification of (Gloer, 2002; Meier-Brook, Barges, 2002) in the left, and to the classification of Kruglov and Starobogatov (1983, 1986 et al.) in the right column.

этом уровень различий центромерных индексов остается невысоким — как правило, не более 3–4% (Гарбар, 2000). По нашему мнению, такие отличия могут быть результатом индивидуальной или популяционной изменчивости. Кроме того, в этих случаях нельзя полностью исключить и артефакты, связанные с разной степенью спирализации хромосом. У ряда сравниваемых таксонов (*L. corvus* — *L. guertiniana*) кариотипы вообще оказались идентичными. Таким образом, видовая самостоятельность обсуждаемых здесь форм в ходе нашего исследования не подтвердилась.

Кариологические данные в совокупности с данными морфологии (Круглов, 1985; Jaskiewicz, 1998) и молекулярной биологии (Remigio, Blair, 1997; Barges et al., 2001) позволяют сделать некоторые предположения о направлениях эволюции хромосомного набора прудовиков (рис. 3). Прежде всего, последние филогенетические исследования (Remigio, Blair, 1997) показывают, что таксоны,

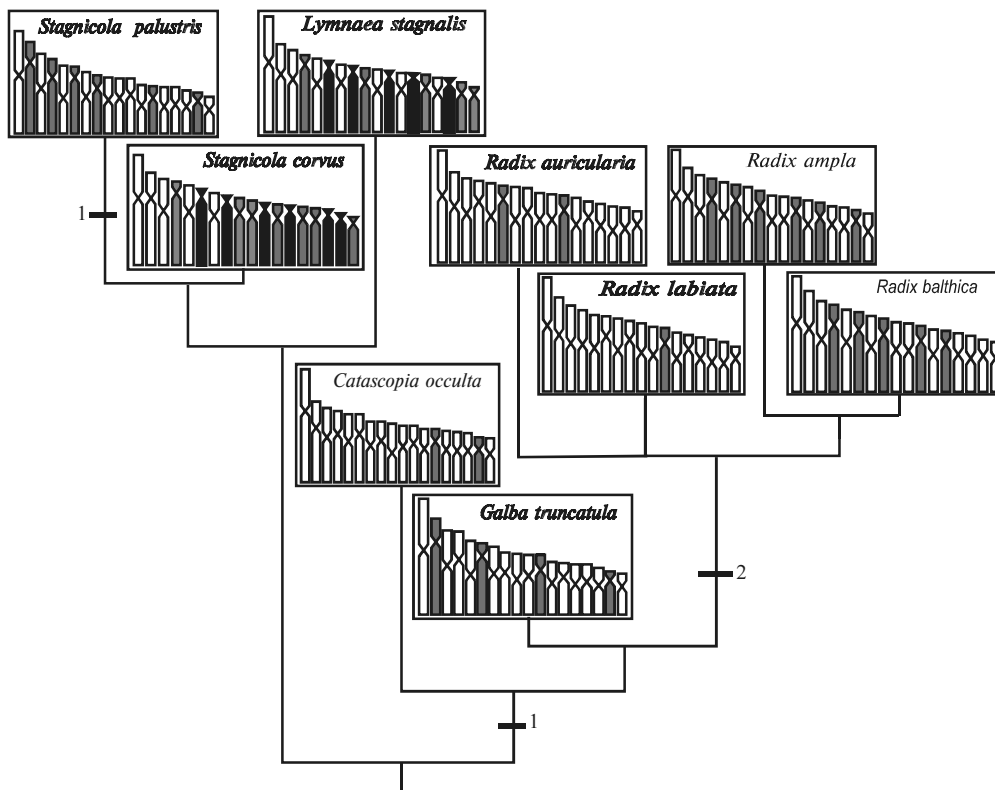


Рис. 3. Реконструкция филогенетических отношений кариологически изученных представителей семейства Lymnaeidae с учетом признаков хромосомных наборов. Акроцентрические и субтелоцентрические хромосомы выделены заливкой. Важнейшие апоморфии: 1 — уменьшение NF за счет преобразования одноплечих хромосом в двуплечие; 2 — уменьшение диплоидного числа до $2n = 34$.

Fig. 3. Reconstruction of phylogenetic relationships among karyologically studied Lymnaeidae taking into account the characters of chromosome sets. Acrocentric and subtelocentric chromosomes hatched. The principal apomorphies: 1 — reduction of NF by transformation of uniarmed chromosomes into biarmed; 2 — reduction of the diploid number to $2n = 34$.

характеризующиеся относительно большим диплоидным числом ($2n = 36$), более примитивны по сравнению с таксонами, имеющими в диплоидном наборе 17 пар хромосом ($2n = 34$). По данным тех же авторов, австралийские и азиатские виды с $2n = 32$ (морфология их хромосом до сих пор детально не изучена) являются наиболее продвинутыми в семействе и происходят, вероятно, от 34-хромосомных предков. Известно также, что представители семейства Chiliniidae, которые считаются предковой группой лимнейд, характеризуются хромосомным числом $2n = 36$, соответствующим таковому у наиболее примитивных из кариологически изученных представителей последнего семейства (*Lymnaea* s. str. и *Stagnicola*). Следовательно, эволюция хромосомных наборов в изученной группе шла в направлении уменьшения диплоидного числа, в противоположность точке зрения А. Инабы (Inaba, 1969). Следует отметить, что подобные тенденции к уменьшению числа хромосом выявлены в большинстве групп позвоночных животных (Бирштейн, 1987) и во многих группах беспозвоночных, в том числе и брюхоногих моллюсков. Так, у Neritidae (Archaeogastropoda) (Nakamura, 1986) хромосомные числа изменяются от $2n = 28$ до $2n = 22$. Аналогичная закономерность прослеживается и у некоторых Opisthobranchia и Succineidae (Миничев, 1974). Анализируя эволюцию хромосомных наборов у живородок (Viviparidae), Й. Баршене и соавт. (Barsiene et al., 2000) также приходят к выводу, что диплоидные числа уменьшались в ходе эволюции от 28 до 14.

Представляется важным также вопрос о соотношении разных морфологических типов хромосом в исходном кариотипе лимнеид. В соответствии с общими закономерностями эволюции кариотипов, установленными на других группах животных (Константинов, 1971), примитивные таксоны характеризуются относительно большим числом акроцентриков. Применяя эту закономерность к исследуемой группе, можно предположить примитивность *L. stagnalis* и *L. corvus*. Такое предположение в целом согласуется с филогенетической гипотезой Н. Д. Круглова (1985), а также с данными анализа последовательностей генов 16S рРНК (Remigio, Blair, 1997), но противоречит представлениям М. Яцкевич (1998), предполагающей эволюционную продвинутость *L. stagnalis* и *L. corvus* (рис. 1, В).

Как показывает сопоставление наших результатов с данными секвенирования генов рибосомных РНК (Remigio, Blair, 1997; Bargues et al., 2001), преобразования одноплечих хромосом в двуплечие происходили в ходе эволюции лимнеид по крайней мере дважды — у *Stagnicola palustris* (его близкое родство с *S. corvus* не вызывает сомнений) и в группе, включающей в себя *Catascopia*, *Galba* и *Radix* (рис. 3). В обоих случаях морфологические перестройки хромосом не сопровождались изменением их числа (по крайней мере, на первых этапах эволюции), а также существенными изменениями общей длины диплоидного набора. Такие перестройки могли происходить, например, за счет дупликаций, перичентрических инверсий и транслокаций (Оно, 1973).

Результаты молекулярно-генетических исследований (Bargues, Mas-Coma, 1997; Bargues et al., 2001) позволяют также предполагать, что род *Radix* происходит от *Galba*-подобных предков (рис. 2, 3). Поскольку кариотип *Galba* ($2n = 36$) характеризуется отсутствием акроцентриков и преобладанием равноплечих хромосом, представляется маловероятным, что уменьшение числа хромосом у *Radix* ($2n = 34$) происходило посредством робертсоновских центромерно-центромерных слияний (Ц-Ц). По-видимому, здесь имели место другие типы хромосомных ассоциаций, например теломерно-теломерное (Т-Т) слияние (Hsu et al., 1975). Подобные хромосомные перестройки уже отмечались у моллюсков: у полиморфного вида *Neritina violacea* (Archaeogastropoda) уменьшение числа хромосом в кариотипе происходит путем слияния двуплечих хромосом их теломерными концами с образованием крупного метацентрика (Nacamura, 1986). В дальнейшем в эволюционной линии *Radix* s. l. происходило, вероятно, преобразование части мета- или субметацентрических хромосом в субтелоцентрические путем перичентрических инверсий (у продвинутых *R. balthica* и *R. ampla* число субтелоцентриков больше, чем у исходной для этой эволюционной линии *R. labiata*). Механизмом таких изменений также могли быть вариации в числе, размерах и локализации блоков гетерохроматина (Bradshaw, Hsu, 1972; Воронцов, 1980; Гилева, 1990). Показательно, что направление эволюционных изменений морфологии хромосом у *Radix* было противоположным таковому у *Stagnicola* (увеличение доли равноплечих хромосом в кариотипе).

Следует отметить, что кариологические данные о моллюсках семейств Lymnaeidae остаются неполными. Так, остается неизвестным кариотип одной из примитивных групп — *Omphiscola*. Отсутствуют также детальные описания морфологии хромосом большинства внепалеарктических видов. К сожалению, данные о последовательностях нуклеотидов генов рибосомальных РНК лимнеид также неполны (Bargues, Mas-Coma, 1997; Bargues et al., 2001). Таким образом, для уточнения наших предположений об исходной группе семейства и направлениях ее дальнейшей эволюции необходимы дополнительные исследования, в том числе и сравнительно-кариологические.

Заключение

Проведенный нами сравнительный анализ кариотипов европейских лимнеид показывает значительную изменчивость морфологии хромосом (NF варьирует от 60 до 72) и выявляет ряд признаков, которые могут служить диагностическими на уровне видов и родов. Сопоставление кариологических характеристик с морфологическими и молекулярно-биологическими данными свидетельствует о наличии тенденции к уменьшению диплоидного числа в ходе эволюции группы при исходном значении $2n = 36$. Представляется вероятным также наличие в предковом кариотипе 5–6 пар акроцентриков (среди современных групп такие наборы отмечены у *Lymnaea s. str.* и *Corvusiana*) и последующее преобразование одноплечих элементов в двуплечие без изменения диплоидного числа. Это преобразование происходило, по-видимому, независимо в нескольких эволюционных линиях за счет дупликаций, инверсий, транспозиций, транслокаций и других перестроек, не изменяющих количество хромосом в кариотипе. Продвинутые таксоны характеризуются преобладанием мета- и субметацентрических хромосом.

Кариотип рода *Radix*, отличающийся меньшим диплоидным числом ($2n = 34$), сформировался, по-видимому, на основании кариотипа, состоящего только из двуплечих хромосом (подобного таковому *Galba* и *Catascopia*), что исключает участие Робертсоновского (центромерно-центромерного) слияния. Механизмом такой редукции числа хромосом могло быть теломерно-теломерное слияние. В дальнейшем в пределах обсуждаемой группы происходило некоторое увеличение доли субтелоцентрических хромосом в диплоидном наборе.

Закономерности эволюции кариотипов лимнеид сходны с таковыми, отмеченными в других семействах брюхоногих моллюсков.

Наши данные в целом хорошо согласуются с системой, принятой в западноевропейских странах; в то же время видовая самостоятельность форм, выделенных с помощью компараторного метода, не подтверждается.

- Анбиндер Е. М. Кариология и эволюция ластоногих. — М. : Наука, 1980. — 151 с.
- Бирштейн В. Я. Цитогенетические и молекулярные аспекты эволюции позвоночных. — М. : Наука, 1987. — 284 с.
- Васильев В. Н. Эволюционная кариология рыб. — М. : Наука, 1985. — 300 с.
- Воронцов Н. Н. Значение изучения хромосомных наборов для систематики млекопитающих // Бюлл. МОИП. Отд. биол. — 1958. — 63, № 2. — С. 5–36.
- Воронцов Н. Н. Кариологический метод в макроэволюционных исследованиях // Кариология и эволюция ластоногих. — М. : Наука, 1980. — С. 3–6.
- Гарбар А. В. Кариотип *Lymnaea auricularia* (Gastropoda, Pulmonata, Lymnaeidae) из Центрального Полесья // Вестн. зоологии. — 1998. — 32, № 5–6. — С. 137–138.
- Гарбар А. В. Описание кариотипов трех видов рода *Lymnaea* (Gastropoda, Pulmonata, Lymnaeidae) фауны Украины // Вестн. зоологии. — 2000. — Отд. вып. № 14. — С. 40–47.
- Гилева Э. А. Хромосомная изменчивость и эволюция. — М. : Наука, 1990. — 140 с.
- Константинов А. В. Цитогенетика. — Минск : Высшейш. шк., 1971. — 293 с.
- Круглов Н. Д. Моллюски семейства Lymnaeidae СССР, особенности их экологии и паразитологическое значение (Gastropoda, Pulmonata) : Автореф. дис. ... д-ра биол. наук — Л. : Б. и., 1985. — 41 с.
- Круглов Н. Д., Старобогатов Я. И. К морфологии и систематике европейских представителей подрода *Peregriana* рода *Lymnaea* (Gastropoda, Pulmonata) // Зоол. журн. — 1983. — 62, № 10. — С. 1462–1473.
- Круглов Н. Д., Старобогатов Я. И. Моллюски подрода *Stagnicola* рода *Lymnaea* фауны СССР (Gastropoda, Pulmonata) // Бюлл. МОИП. — 1986. — 91, № 2. — С. 59–72.
- Майр Э. Принципы зоологической систематики. — М. : Мир, 1971. — 454 с.
- Мишнев Ю. С. Хромосомные числа и система брюхоногих моллюсков // Зоол. журн. — 1974. — 53, № 8. — С. 1255–1257.
- Оно С. Генетические механизмы прогрессивной эволюции : Пер. с англ. — М. : Мир, 1973. — 227 с.
- Орлов В. Н., Булатова Н. Ш. Сравнительная цитогенетика и кариосистематика млекопитающих. — М. : Наука, 1983. — 405 с.
- Старобогатов Я. И., Толстикова Н. В. Палеонтологические исследования // Общие закономерности возникновения и развития озер. Методы изучения истории озер. — Л. : Наука, 1986. — С. 156–165.
- Bargues M. D., Mas-Coma S. Phylogenetic analysis of lymnaeid snails based on 18S DNA sequences // Mol. Biol. Evol. — 1997. — 14, N 5. — P. 569–577.

- Bargues M. D., Vigo M., Horak P. et al.* European Lymnaeidae (Mollusca: Gastropoda), intermediate hosts of trematodiasis, based on nuclear ribosomal DNA ITS — 2 sequences // *Infection, Genetics and Evolution*. — 2001. — 1. — P. 85–107.
- Barsiene J., Ribi G., Barsite D.* Comparative karyological Analysis of five species of *Viviparus* (Gastropoda, Prosobranchia) // *J. Moll. Stud.* — 2000. — N 66. — P. 259–271.
- Bradshav V. H., Hsu T. S.* Chromosomes of *Peromyscus* (Rodentia, Cricetidae) // *Cytogenetics*. — 1972. — 11. — P. 436–451.
- Ford R., Hamerton J. L.* A colchicines hipotonic citrate squash sequence for mammalian chromosomes // *Stain Technology*. — 1956. — 31, N 6. — P. 247–251.
- Garbar A. V., Korniushev A. V.* Karyotypes of two European species of the genus *Lymnaea* with disputable taxonomic status (Gastropoda: Pulmonata: Lymnaeidae) // *Malakologische Abhandlungen Staatl. Mus. Tierk. Dresden*. — 2002 — 20, N 2. — P. 235–246.
- Garbar A. V., Korniushev A. V.* Karyotypes of European species of *Radix* (Gastropoda: Pulmonata: Lymnaeidae) and their relevance to species distinction in the genus // *Malacologia*. — 2003. — 45, N 1. — P. 141–148.
- Gloer P.* Die Subwassergastropoden Nord-und Mitteleuropas Bestimmungsschlüssel, Lebensweise, Verbreitung. — ConchBooks, 2002. — 327 p.
- Goldman M. A., Lo Verde P. T., Chrisman C. L., Franklin D. A.* Chromosomal evolution in planorbid snails of the genera *Bulinus* and *Biomphalaria* // *Malacologia*. — 1984. — N 25. — P. 427–446.
- Hsu T. C., Pathak S., Chen T. R.* The possibility of latent centromeres and a proposed nomenclature system for total chromosome and whole arm translocation // *Cytogenet. and Cell Genet.* — 1975. — 15. — P. 41–49.
- Hubendick B.* Recent Lymnaeidae, their variation, morphology, taxonomy, nomenclature and distribution. — Kungl. Svenska Vetensk-acad. Handl., 1951. — 223 p.
- Inaba A.* Cytotaxonomic studies of lymnaeid snails // *Malacologia*. — 1969. — 2, N 2–3. — P. 143–168.
- Jackiewicz M.* European species of the family Lymnaeidae (Gastropoda, Pulmonata, Basommatophora) // *Genus*. — 1998. — 9, N1. — 93 p.
- Kruglov N. D., Starobogatov Y. I.* Annotated and illustrated catalogue of species of the family Lymnaeidae (Gastropoda, Pulmonata, Lymnaeiformes) of Palaearctic and adjacent river drainage areas. Part 1 // *Ruthenica*. — 1993. — 3, N 1. — P. 65–92.
- Levan A., Fredga K., Sandberg A.* Nomenclature for centromeric position on chromosomes // *Hereditas*. — 1964. — N 52. — P. 201–220.
- Matthey R. R.* Les chromosomes des vertebres. — Lausanne : Ed. Rouge, 1949. — 356 p.
- Meier-Brook C., Bargues M. D.* *Catascopia*, a new genus for three Nearctic and one Palaearctic stagnicoline species (Gastropoda: Lymnaeidae) // *Folia Malacologica*. — 2002. — 10, N. 2. — P. 83–84.
- Nacamura H. K.* Chromosomes of Archaeogastropoda (Mollusca: Prosobranchia) with some remarks on their cytotaxonomy and phylogeny // *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.* — 1986. — N 31. — P. 191–267.
- Remigio E. A., Blair B.* Molecular systematics of the freshwater snail family Lymnaeidae (Pulmonata, Basommatophora) utilising mitochondrial ribosomal DNA sequences // *J. Moll. Stud.* — 1997. — N 63. — P. 173–185.
- Rybska E., Pacak A., Szwejkowska-Kulinska Z.* Status taksonomiczny blotniarek z podrodzaju *Stagnicola* Leach, 1930 w swietle badan z zastosowaniem techniki RAPD // XVI krajowe seminarium malacologiczne. — Hel 20–22 wrzesnia. — 2000. — P. 61–62.
- Thiriot-Quievreux C.* Chromosome studies in pelagic opisthobranch molluscs // *Can. J. Zool.* — 1988. — N 66. — P. 1460–1477.
- White M. J. D.* *Animal Cytology and Evolution* : 3rd ed. — L. ; N. Y. : Cambridge Univ. Press, 1973. — 961 p.