

- Tokunaga M. Chironomiden from Japan. Diptera, VII Diamesinae // Phillipin J. Sci. - 1936. - Vol. 59, N 4. - P. 25-553.
- Thienemann A. Bestimmungstabelle für die Larven der mit Diamesa nächst verwandten Chironomiden // Beitr. Entomol. - 1952. - Bd 2. - S. 244-256.
- Verral G.H. Another hundred new British species of Diptera // Entomologist's Monthly Mag. - 1912. - Vol. 23. - P. 20-27.

Т.Я. Ситникова, Р.М. Островская,
Е.С. Побережный, С.А. Козлова

НОВЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ ПОЛИПЛОИДИИ
У БАЙКАЛЬСКИХ ЭНДЕМИЧНЫХ МОЛЛЮСКОВ
РОДА BENEDICTIA (GASTROPODA, PECTINBRANCHIA
BENEDICTIIDAE)

Полиплоидия - замечательное явление в эволюции органического мира. Изменяя систему генотипа видов и оказывая влияние на характер наследования, она может способствовать возникновению новых видов.

В мире растений полиплоидия широко распространена, без труда достигается экспериментально и успешно используется для селекции - уже получено свыше 500 полиплоидных сортов /Стеббинс, 1956; Бреславец, 1963/. Несколько десятилетий назад полиплоидия считалась редким событием у животных /Уайт, 1956/. Однако появляется все больше примеров наличия полиплоидии у животных различных систематических групп: у простейших /Chen, 1940; Полянский, Райков, 1960; Райков, 1967/, ресничных, круглых и кольчатых червей /Мюлбдаль, 1956; Paunovic, 1977; Benazzi, 1979; Christensen et al., 1978; Gourbault, 1981; Булатова, Графодатский, 1987/, ракообразных /Frankel, 1979; Christensen, 1983; Salemaa, 1984/, моллюсков /Jacob, 1954; Burch, Huber, 1966; Patterson, 1969; Brown, Wright, 1972; Goldman et al., 1983; Mascett, Bullini, 1982, Bullini, 1985; Побережный и др., 1983, 1988/, насекомых /Suomalainen, 1958; White, Webb, 1968; Щербаков, 1966; Чубарева, 1968; Астауров, 1969; Гиляров, 1982/; у рыб /Schultz, 1967; Cuelar, 1972; Оно, 1973; Черфас и др., 1981; Васильев, 1977; Turner, 1982; и др./, амфибий /Франкхаузер, Годвин, 1956; Писанец, 1978; Uzzell et al., 1975; Bogart, 1976; Cuelar, 1976; Tymowska, Fischburg, 1977; 1980; Mahony, 1980; и др./, рептилий /Даревский, Кули-

кова, 1964; Wright et al., 1968; Даревский, Даниелян, 1969; Даревский и др., 1973; Cole, 1975; Darevshi, Kupriyanova, 1984/. Появление полиплоидных особей отмечено у различных млекопитающих /Сакс, 1956; Баранов, 1976; Дыбан, Баранов, 1978/, включая человека /Scaibrough et al., 1983/, но частота их низка, а глубокие эмбриональные нарушения приводят к элиминации таких особей из популяций за счет пренатальной или ранней постнатальной гибели. Так, описано несколько случаев рождения живых тетраплоидных младенцев обоего пола с многочисленными пороками развития /Кулаженко и др., 1975; Kukolicich et al., 1983; Scaibrough, 1983/. Полиплоидия особенно широко распространена и эволюционно значима у тех животных, которые размножаются путем партено- или гиногенеза /Суомалайнен, 1956; Астауров, 1969; Даревский, Даниелян, 1969; Боркин, Даревский, 1980/, в связи с чем устраняется основное препятствие на пути распространения полиплоидии в животном мире - нарушение полоопределяющего механизма /Смит, 1981/.

Поскольку в случае полиплоидии как эволюционного механизма новые генетические формы возникают в контакте со своими предшественниками, первые этапы их эволюции наиболее уязвимы вследствие того, что родительские формы обычно количественно и адаптивно превосходят вновь возникшие и вытесняют их. Это, по-видимому, характерно для большинства возникающих полиплоидов. Эволюционное будущее их зависит от успеха в основании популяций в существующих биологических сообществах. Он определяется соответствием трем основным требованиям: 1 - полиплоиды должны занимать экологическую нишу, отличающуюся от ниши своих предков, или обладать повышенной конкурентной способностью; 2 - они должны иметь повышенную способность к колонизации и размножению, чтобы распространяться и занимать пригодные условия обитания, и 3 - они должны иметь достаточную генетическую изменчивость в своих популяциях для дальнейшего эволюционного преобразования /Salemaa, 1984; Старобогатов, 1985; Даревский, 1986/.

В предыдущих публикациях мы сообщали об обнаружении полиплоидии у байкальских эндемичных моллюсков рода *Benedictia* /Побережный и др., 1983; Побережный и др., 1988/. В настоящей статье рассмотрим данные о встречаемости полиплоидов у представителей различных видов этого рода, о распространении полиплоидии у моллюсков из разных районов и глубин Байкала, а также результаты морфометрического анализа раковин ди- и полиплоидных моллюсков и выяснения возможных различий в особенностях их размножения.

Для исследования использовали случайные выборки моллюсков, собранные в различных районах Байкала на глубинах от 3 до 45 м с помощью водолазов в 1986-1988 гг.

Полиплоидные особи выявляли путем анализа митотических и мейотических хромосом на препаратах, приготовленных из гонад самок и самцов методом "отпечатка". Суть его в следующем: яичник

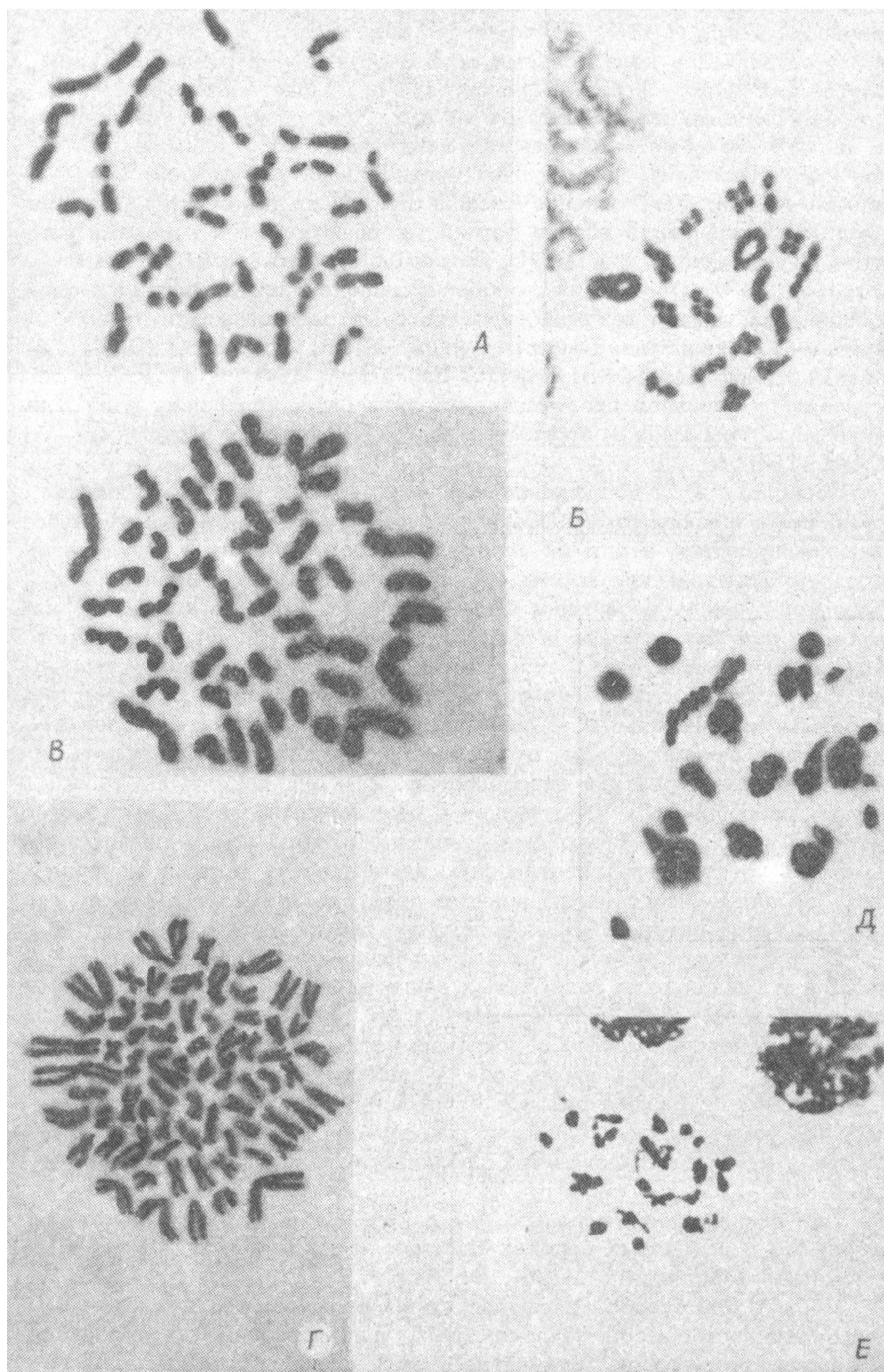


Рис. 1. Кариотипы диплоидных и полиплоидных моллюсков рода *Benedictia*.

А - диплоидная метафаза митоза; Б - диакинез-метафаза I диплоидного мейоза; В - триплоидный митоз; Г - тетраплоидный митоз; Д, Е - полиплоидный мейоз (Е - несколько уменьшено).

или семенник при препарировании очищается от пигментной пленки и кусочков пищеварительной железы и переносится на 20 мин в дистиллированную воду при температуре не ниже 18-20 °С для гипотонии. Затем гонада фиксируется в смеси Карнуа - этанол-уксусная кислота в соотношении 3:1 - при температуре 4 °С в течение 2 ч с 2-3-кратной сменой фиксатора. Зафиксированную гонаду помещают на несколько секунд в мацерирующую смесь 60 % молочной кислоты и ледяной уксусной кислоты в соотношении 1:30 и далее наносят отпечатки при соприкосновении кусочков гонады с обезжиренным предметным стеклом от центра к периферии. После небольшого подсыхания мазок промывают фиксатором, спиртом и высушивают.

Высушенные препараты окрашивали ацетоорсеином, реактивом Шиффа и насыщенным водным раствором основного фуксина.

Плоидность у самок устанавливали только в метафазе митотически делящихся клеток яичника, а у самцов - в метафазе митоза сперматогониев и в диакинезе - профазе I мейоза.

Необходимо отметить, что более 30 % приготовленных препаратов из яичников не содержали необходимого количества метафазных пластинок и не могли быть подвергнуты анализу. Кроме того, из-за большого числа нарушений в полиплоидном мейозе сперматитов нельзя установить точное количество хромосом, и в этом случае отмечали только полиплоидное состояние.

Как сообщалось ранее /Побережный, Ситникова, 1978; Побережный и др., 1988/, проведенный кариологический анализ на половых и соматических клетках самцов показал, что моллюскам рода *Benedictia* свойствен как диплоидный ($2n = 34$, $n = 17$), так и три- ($3n = 51$) и тетраплоидный ($4n = 68$) набор хромосом (рис. 1, А, В, Г).

Отметим, что совсем не выявлены мозаичные формы, в гонаде или соматических тканях которых содержались бы клетки разного уровня плоидности, например $2n/3n$, $2n/4n$ или $3n/4n$.

У диплоидных самцов в диакинезе - профазе I мейоза сперматитов имеется 17 бивалентов с 1 или 2, редко с 3 хиазмами (рис. 1, Б), у полиплоидных (рис. 1, Д, Е) наряду с бивалентами обнаруживаются ассоциации из 3 или 4 хромосом (триваленты и квад-риваленты), а также униваленты. Одновременное присутствие как конъюгирующих, так и неконъюгирующих хромосом в мейозе описано в литературе у автополиплоидов и у сегментных аллополиплоидов /О. Солбриг, Д. Солбриг, 1982/, у которых некоторые из хромосом двух родительских типов достаточно близки, тогда как между другими такой близости нет.

Проследить протекание мейоза у самок нам не удалось.

Таблица 1. Встречаемость полиплоидных особей у разных видов *Benedictiidae*

Вид	Число исследованных особей	2n	3n	4n	Количество полиплоидных особей, %	Соотношение полов
		шт.				
<i>Kobeltocochlea martensiana</i>	20	20	-	-	-	1:1
<i>Benedictia baicalensis</i>	79	21	51	7	73,4	1:7
<i>B. litoralis</i>	29	12	14	3	58,6	1:2
<i>B. kothyensis</i>	19	4	13	2	78,9	1:4.8
<i>B. limnaeoides limnaeoides</i>	12	10	2	-	16,7	1:1.4
<i>B. distinguenda la- muana</i>	20	20	-	-	-	1:1

Род *Benedictia* включает по последним сводкам /Ситникова, 1987; Матекин, Дзубан, Ситникова, 1988/ 11 видов, 5 из которых (*B. baicalensis* (Gerstf), *B. litoralis* (Kozh), *B. kothyensis* Mat. et al., *B. limnaeoides* (Schrenck), *B. distinguenda* Ldh.) обитают на глубинах до 60-80 м, поэтому более доступны для сбора в необходимом количестве водолазным методом.

Для установления встречаемости полиплоидных особей проведены сборы выше упомянутых моллюсков в районе устья реки Бол. Котинка, а также *Kobeltocochlea martensiana*, относящейся к семейству *Benedictiidae* и встречающейся нередко в бухте Бол. Коты вместе с некоторыми видами рода *Benedictia* (табл. 1).

Анализ показал, что полиплоидия свойственна 4 видам (*Benedictia baicalensis*, *B. litoralis*, *B. limnaeoides limnaeoides*, *B. kothyensis*), у большинства которых соотношение полов смещено в пользу самок, и отсутствует у видов, соотношение полов которых близко к 1:1.

Необходимо отметить, что многие полиплоидные особи часто нельзя с полной уверенностью отнести к одному из видов, которым свойственна полиплоидия. Это легко объяснимо близостью морфологии раковины этих видов /Матекин и др., 1988/. Она дает возможность сводить некоторые виды в синонимы, как это произошло, например, с *B. litoralis* (Kozh) = *B. limnaeoides litoralis*, сведенной в синоним *B. baicalensis* /Матекин, Дзубан, 1986/.

B. baicalensis - один из самых полиморфных видов рода; еще М.М. Кожов /1928/, проведя морфологический анализ раковин этого вида, отмечал большую их изменчивость.

Таблица 2. Доля полиплоидных особей *B. baicalensis*-комплекс в разных популяциях Байкала

Место отбора	Число исследованных особей	2n	3n	4n	Количество полиплоидных особей, %	Соотношение полов
		шт.				
Самки, 1986-1987 гг.						
Черная	112	45	56	11	59,8	-
Сенная	67	26	36	5	61,2	-
Устье р. Бол.						
Котинка	24	12	8	4	50	1:5
Байкальск	84	19	55	10	77,4	1:3
Самцы, 1986-1988 гг.						
Черная	25	16	3	6	36	1:13
Сенная	56	46	9	9	16	1:2
Байкальск	52	31	15	6	40,3	1:3
Шибеты	7	5	2	-	28,6	1:5
Улан-Нур	39	37	2	-	5,2	1:4
Верх. Ангара	22	10	8	4	54,5	1:8
Устье р. Тья	9	7	2	-	22,2	1:3
П-ов Св. Нос	32	23	7	2	28,1	1:33
Клюевка	20	19	1	-	5,0	1:3
Маритуй	15	11	2	2	26,7	1:5
Бугульдейка	13	5	5	3	61,5	1:14
Танхой	12	5	2	2	33,3	1:9

Предварительное исследование изменчивости раковины ди- и полиплоидных *B. baicalensis* позволяет предположить, что этот вид включает несколько морфологических форм, причем некоторые из них являются как бы переходными к другим видам.

Для решения вопроса о происхождении полиплоидии у бенедикцид, конечно же необходимо рассматривать и изучать каждую морфологическую группу (или вид) в отдельности. Но в настоящей статье мы считаем возможным использовать название "*Benedictia baicalensis* - комплекс" для совокупности видов *B. baicalensis*, *B. litoralis* и *B. kotyensis*, *B. limnaeoides*.

Термин "вид-комплекс" достаточно широко распространен в литературе для обозначения полиплоидных, близких по морфологии видов животных, как, например, моллюски *Bulinus truncatus* - комплекс включает в себя кроме номинативного вида еще 4: *Bulinus contortus*, *B. rohijsi*, *B. yemenensis*, *B. rivularis* /Bullini, 1985/, составляющих целую серию полиплоидов от ди- до октоплоидов.

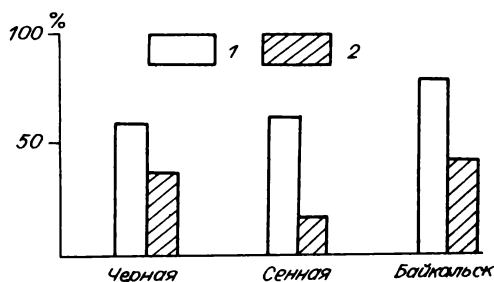


Рис. 2. Доля полиплоидных самок (1) и самцов (2) *B. baicalensis* - комплекс в некоторых районах Байкала.

Для оценки широты распространения полиплоидии моллюсков по Байкалу исследованы популяции *B. baicalensis* - комплекс из райо-

нов Южного (у Байкальска, Танхой, Ключевки, Маритуя и бух. Бол. Коты - Черная, устье реки Бол. Котинка, Сенная), Среднего (Бугульдейка, Улан-Нур), Северного (у п-ова Святой Нос, устье р. Тья, Верхняя Ангара) Байкала и Малого Моря (Шибеты). Во всех районах анализировались случайные выборки моллюсков, собранные в 1986-1988 гг. водолазами с глубин от 3-5 м до 15-18 м на песчано-каменистом грунте. Полученные результаты (табл. 2) показывают, что:

1) полиплоидные особи встречаются во всех исследованных популяциях, причем доля их среди общего числа проанализированных моллюсков различна: у самок 50 % и более, а у самцов - от 5,2 до 54,5 %;

2) доля триплоидных самцов и самок во всех популяциях превышает долю тетраплоидных;

3) доля полиплоидных самок значительно выше доли полиплоидных самцов (рис. 2).

Следует отметить, что наблюдается тенденция роста доли полиплоидных особей в некоторых популяциях, например: в районе пади Сенная доля полиплоидных самцов составляла в 1983 г. 4 % /Побережный и др., 1988/, в 1986 г. - 12 %, а в 1987 г. - 24,8 %; в районе г. Байкальска: в 1983 г. - 12 % /Побережный и др., 1988/, а в 1986 г. - 40,3 %, т.е. полиплоидия укрепилась в этих популяциях моллюсков и, по-видимому, полиплоидные особи постепенно вытесняют диплоидных.

Во всех популяциях, в которых обнаружены полиплоидные особи, наблюдается смещение полов в сторону дефицита самцов от 1:2 до 1:30.

В южной бух. Улан-Нур существует популяция моллюсков, состоящая практически из одних самок (в первом сборе из 200 собранных особей только 3 оказались самцами, а во втором - все 150 экз. были самками). К сожалению, нам не удалось установить в этих выборках количество полиплоидных особей.

Виды группы *B. baicalensis* обитают на глубинах от 5 до 50 м, поэтому представляет интересе анализ соотношения полов и встречаемости полиплоидов на разных зонах глубин. Он проведен нами на одной локальности - в районе устья р. Бол. Котинки - только на самках. Результаты показали (табл. 3), что соотношение полов

на разных глубинах меняются, однако какой-либо определенной тенденции в изменении соотношения полов и доли полиплоидных самок по мере увеличения глубины обитания не обнаружено. Однако замечено, что полиплоидных самок несколько меньше на глубине 30 м, именно в этой зоне численность моллюсков составила в момент сбора 2-3 экз./м²; большая часть собранных моллюсков состояла из *B. limnaeoides limnaeoides* и *B. distinguenda lamuaria*, при этом у последнего вида полиплоидия нами не выявлена.

Некоторый пик доли полиплоидных особей наблюдается на глубинах от 5-20 м, где численность моллюсков составила более 15 экз./м² (до 40 экз./м²). В этой зоне глубин представлены все виды, которым свойственна полиплоидия, а также ряд промежуточных форм.

На глубинах 40-45 м, где численность моллюсков составляла 10-12 экз./м², наблюдается повышение доли полиплоидных особей по сравнению с их долей на глубине 30 м. Большую часть моллюсков здесь составил вид *B. kothyensis*.

Таким образом, полиплоидные особи обитают на достаточно широком диапазоне глубин (от 5 до 45 м). Характер грунта на этих глубинах мало изменчив и в основном представлен песком или заиленным песком с харой и другими водорослями.

Для оценки репродуктивной способности полиплоидных особей был предпринят на вскрытии анализ морфологического состояния половых органов половозрелых ди- и полиплоидных самок и самцов *B. baicalensis*-комплекс. Половозрелость определялась по размерам паллиальных желез и гонады, а также у самцов - размерами копулятивного органа относительно общих размеров тела животного, а у самок - по подразделенности, цвету белковой и капсульной желез, наличию долей у капсульной железы.

В период массового размножения моллюсков (июль-август) у половозрелых самок наблюдалось наличие или отсутствие спермы в семяприемнике (произошло спаривание или нет), у половозрелых самцов - сформированность семенной ампулы (=семенных канальцев) и наличие в ней аутоспермы.

Среди ди- и полиплоидных половозрелых самок имелись особи как содержащие, так и не содержащие сперму в своих семяприемниках (табл. 4), причем как и у ди-, так и у триплоидных самок неплодотворенные особи составили более 50 %. Однако этот факт нельзя рассматривать как указывающий на исключение таких самок из процесса размножения. Возможно, что внутри *B. baicalensis*-комплекс, наряду с самками, нормально размножающимися половым путем, имеются и особи, способные к одноположенскому размножению путем партено- или гиногенеза, причем такими могут быть как ди-, так и полиплоидные самки. Существование такого способа размножения самок позволяет объяснить почти повсеместно наблюдающийся сдвиг в соотношении полов у изучаемых моллюсков в сторону дефицита самцов. В настоящее время из-за трудностей в содержании и разведении байкальских моллюсков в аквариальных условиях в течение продол-

Таблица 3. Доля полиплоидов среди самок *B. baicalensis*-комплекс на разных глубинах (устье р. Бол. Котинка)

Глубина, м	Плоидность, %			Всего поли- плоидов, %	Соотношение полов (сам- цы: самки)
	2n	3n	4n		
5	10,5	73,7	15,8	89,5	1:6,6
10	23,1	61,5	15,4	76,9	1:4,4
20	15,4	76,9	7,7	84,6	1:10
30	41,5	58,3	-	58,3	1:4,1
40-45	28,6	57,1	14,3	71,4	1:12

Таблица 4. Наличие спермы в семяприемнике у самок *B. baicalensis*-комплекс

Место сброса	Плоидность	Число особей	
		без спермы	со спермой
Черная	2n	8	6
	3n	14	7
Сенная	2n	1	2
	3n	8	10
Устье Бол. Котинка	2n	12	6
	3n	28	26

жительного периода времени мы не смогли проверить наше предположение экспериментальным путем.

Мы обнаружили различие в сформированности семенной ампулы у ди- и триплоидных самцов. У всех диплоидных самцов семенная ампула крупная и содержит сперму в большом количестве, у триплоидных она или не сформирована вовсе, или выражена в виде небольшого расширения узкого неизвитого семяпровода с незначительным содержанием аутоспермы.

Кроме того, замечено, что семенники моллюсков (собранных в районе Байкальска, 1986 г.) различаются по цвету: семенники триплоидных особей имели оранжево-коричневую окраску, а диплоидных - желтую или ярко-оранжевую. Тетраплоидные самцы в большинстве случаев по морфологии половых органов близки к диплоидным.

Протекание мейоза, ведущее к формированию несбалансированных гамет, и отсутствие семенной ампулы и спермы у ряда триплоидных самцов ведет к их стерильности; с другой стороны, наличие небольшого количества спермы в семяпроводнике и зрелых головок сперматозоидов на цитологических препаратах не исключает возможность спаривания некоторых триплоидных самцов и оплодотворения яиц их вполне фертильной спермой.

Таблица 5. Цитофотометрические показатели сперматид диплоидных и полиплоидных моллюсков рода *Benedictia*

Плоидность	Число исследованных сперматид	Количество ДНК, усл. ед. поглощения	Отношение уровней плоидности $2n = 1$
2n	210	18,73±0,31	1,00
3n	90	28,90±0,84	1,54
4n	155	39,19±0,54	2,09

Как указывалось ранее /Побережный и др., 1988/, измерение размеров ядер сперматогониев показало, что ядра триплоидных особей на 34 %, а тетраплоидных – на 60 % крупнее, чем у диплоидных особей. Это соответствует известному факту увеличения размеров клеток у полиплоидных особей по сравнению с диплоидными. Интересно также цитофотометрическое определение оптической плотности ядер, отражающее содержание ДНК у моллюсков разного уровня плоидности. Такой анализ проведен на препаратах сперматид ди-, три- и тетраплоидных особей, окрашенных на ДНК (по Фельгену). Количество ДНК определяли с помощью анализатора микроизображения "Морфоквант" (Карл Цейс, ГДР), имеющего выход на ЭВМ. Светопоглощение определяли при длине волны 550 нм, диаметр зонда 0,4 мкм, объектив x100.

Обязательным условием, позволяющим считать особи истинно полиплоидными, является строго выраженная закономерность соответствия количества ДНК числу хромосомных наборов. В нашем случае, увеличение уровня плоидности 34 (2n), 51 (3n) и 68 (4n) хромосом должно соответствовать содержанию ДНК 1С; 1,5С; 2С /Суонсон и др., 1969/. Анализ препаратов сперматид три- и тетраплоидных особей бенедиктиид показал (табл. 5), что содержание ДНК в них в 1,54 и 2,09 раза превышает таковое у диплоидных особей, что соответствует теоретическому.

Таким образом, результаты цитофотометрического анализа окончательно подтвердили истинность полиплоидии моллюсков рода *Benedictia*.

Для установления, отражается ли увеличение содержания ДНК в ядрах клеток и увеличение размеров самих клеток на размерах раковины полиплоидных моллюсков, проведен морфометрический анализ раковины моллюсков вида *B. baicalensis* разного уровня плоидности. Измерение линейных параметров раковины половозрелых самок *B. baicalensis* показало, что по мере повышения плоидности происходит некоторое увеличение размеров раковины (табл. 6), но различия эти статистически не достоверны.

Таким образом, полиплоидия (с 3n = 51 и 4n = 68) затрагивает по меньшей мере 4 вида из рода *Benedictia* и выявлена у

Таблица 6. Некоторые морфометрические показатели раковины ди- и полиплоидных самок *B. baicalensis* из сборов 1987 г.

Место сбора	Плоидность	Число проанализированных особей	Высота раковины	Ширина
Р. Черная	2n	23	16,4 \pm 0,027	12,9 \pm 0,034
	3n	28	16,6 \pm 0,24	13,9 \pm 0,038
	4n	5	17,0 \pm 0,31	14,0 \pm 0,39
Р. Сенная	2n	25	16,5 \pm 0,28	13,6 \pm 0,32
	3n	24	17,0 \pm 0,25	18,8 \pm 0,33

этих моллюсков в различных популяциях Байкала на глубинах от 5 до 45 м. Существуют значительные межпопуляционные различия по доле полиплоидных особей (как самок, так и самцов), при этом частота встречаемости полиплоидных самок, как правило, превышает долю полиплоидных самцов. Широкое распространение полиплоидии, большая доля полиплоидных моллюсков во многих исследованных популяциях, а также тенденция роста доли полиплоидных особей во времени, обнаруженная в некоторых популяциях, свидетельствуют о процветании полиплоидов, об их возможных экологических преимуществах перед диплоидами.

Анализ способности полиплоидных моллюсков к половому размножению показал, что триплоидные самцы стерильны или обладают пониженной фертильностью, среди самок же как ди-, так и триплоидных имеются, вероятно, особи, размножающиеся и половым путем, и по типу партено- или гиногенеза. Совместное существование как раздельнополой, так и партено- или гиногенетической группы у бенедекций, подтверждается наличием в популяциях смещения соотношения полов в сторону дефицита самцов от 1:2 до 1:30 (и более). Такое соотношение полов несвойственно для бисексуальных животных.

Известно, что полиплоидия у животных часто сопровождается одноположенным размножением, которое обеспечивает прочную фиксацию в таких популяциях /Суомалайнен, 1956; Боркин, Даревский, 1980; и др./ . Изученный нами пример полиплоидии - более сложный, так как полиплоидными являются не только самки, но и самцы, хотя первых значительно больше. Появление полиплоидов может быть связано со способностью моллюсков формировать как гаплоидные, так и диплоидные половые продукты. Их использование при оплодотворении дает потомство как триплоидное, так и тетраплоидное обоего пола.

Преобладание по численности триплоидных самок над тетраплоидными может указывать на их первичность, т.е. сначала появляются триплоидные самки, а затем их гибридизация с диплоидными (или триплоидными) самцами может давать тетраплоидных особей обоего пола.

Поддержание триплоидного уровня у одноположенных видов известно у разных групп животных, его стабильность обусловлена тем, что перед мейозом триплоидные оогонии претерпевают эндомитотетические увеличения числа хромосом до гексаплоидного, после чего происходит нормальный мейоз, результатом которого является образование триплоидных яйцеклеток /Bullini, 1985/.

Распространение полиплоидии среди нескольких близких видов моллюсков рода *Benedictia*, характер протекания мейоза у полиплоидных самцов и все выше упомянутые результаты исследования позволяют предполагать, что полиплоидия в роде *Benedictia* могла возникнуть в результате гибридизации близкородственных видов, возможно недалеко разошедшихся в своем эволюционном развитии. Дальнейшее исследование должно быть направлено на выявление причин (возможно, экологических), повлекших за собой возможность скрещивания разных видов, а также на выявление партено- или гиногенетических популяций как ди-, так и триплоидных моллюсков.

Список литературы

- Астауров В. Л. Экспериментальная полиплоидия и гипотеза непрямого (опосредованного партеногенезом) происхождения естественной полиплоидии у бисексуальных животных // Генетика. - 1969. - Т. 5, № 7. - С. 129-149.
- Боркин Л. Я., Даревский И. С. Сетчатое (гибридогенное) видообразование у позвоночных // Журн. общ. биологии. - 1980. - Т. 41, № 4. - С. 485-505.
- Бреславец Л. П. Полиплоидия в природе и опыте. - М.: Изд-во АН СССР. - 1963. - 132 с.
- Булатова Н. Ш., Графодатский А. С. О постоянстве хромосомного набора у полиплоидных червей // Генетика. - 1987. - Т. 23, № 3. - С. 1393-1395.
- Васильев В. П. О полиплоидии рыб и некоторые вопросы эволюции кариотипов лососевых (*Salmonidae*) // Журн. общ. биологии. - 1977. - Т. 38, № 3. - С. 380-392.
- Гиляров М. С. Экологическое значение партеногенеза // Успехи соврем. биологии. - 1982. - Т. 93, № 1. - С. 10-22.
- Даревский И. С. Видообразование путем гибридизации у животных // Методы исследования в экологии и этологии. - Пушкино: АН СССР. - 1986. - С. 34-75.
- Даревский И. С., Даниелян Ф. Д. Диплоидные и триплоидные особи в потомстве партеногенетических самок скальных ящериц, естественно спарившихся с самцами близких бисексуальных видов // Там же. - 1969. - Т. 184, № 3. - С. 727-730.
- Даревский И. С., Куликова Б. Н. Естественная полиплоидия в полиморфной группе кавказских скальных ящериц (*Lacerta saxiola Eversman*) как следствие гибридизации между дупольными и партеногенетическими формами этого вида // Докл. АН СССР. - 1964. - Т. 158, № 1. - С. 202-205.

- Дарлингтон С. Полиплоидия у животных // Полиплоидия. - М.: Изд-во иностр. лит. - 1956. - С. 287-293.
- Дзубан Т.А., Матекин П.В. Систематическое положение некоторых форм рода *Benedicta* озера Байкал // Зоол. журн. - 1986. - Т. 65, № 8. - С. 1262-1267.
- Дыбан А.П., Баранов В.С. Цитогенетика развития млекопитающих. - М.: Наука, 1978. - 156 с.
- Кожов М.М. Наблюдения над *Benedicta baicalensis* Gerstf. и другими представителями сем. *Benedictiidae* // Изв. БГНИ при ИГУ. - 1928. - Т. 4, вып. 1. - С. 81-88;
- Кулаженко В.П., Кулиев А.М., Розовский И.С. Морфологические изменения при триплоидии в онтогенезе человека // Архив анат., гист. и эмбр. - 1975. - Т. 19, № 9. - С. 5-16.
- Матекин П.В., Дзубан Т.А., Ситникова Т.Я. О новом виде рода *Benedictia* (*Gastrop.*, *Pectinibr.*) из озера Байкал // Зоол. журн. - 1988. - Т. 67, вып. 1. - С. 129-134.
- Мюлбдаль С. Хромосомы земляных червей. Эволюция полиплоидии. М.: Мир, 1956.
- Оно С. Генетические механизмы прогрессивной эволюции. - М.: Мир, 1973. - 227 с.
- Писанец Е.М. О новом полиплоидном виде жаб *Bufo danatiensis* Pizaetz из Туркмении // Докл. АН УССР. - 1978. - Т. 5, № 3. - С. 280-284.
- Побережный Е.С., Ситникова Т.Я. Хромосомы байкальского моллюска *Benedictia baicalensis* Gerstf. (*Gastrop.*, *Prosobr.*). // Зоол. журн. - 1978. - Т. 57, вып. 8. - С. 1270-1274.
- Побережный Е.С., Дзубан Т.А., Островская Р.М. Спонтанная полиплоидия у байкальских эндемичных моллюсков рода *Benedictia* (*Gastropode*, *Prosobranchia*) // Моллюски. Систематика, экология и закон. распростр.: Автореф. докл. - Л., 1983. - Сб. 7. - С. 67-38.
- Побережный Е.С., Островская Р.М., Петренко Н.К. Полиплоидия у байкальских эндемичных моллюсков рода *Benedictia* (*Gastropoda*, *Prosobranchia*) // Новое в изучении флоры и фауны Байкала и его бассейна. - Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 1988. - С. 114-121.
- Полянский Ю.И., Райков И.Б. Роль полиплоидии в эволюции простейших // Цитология. - 1960. - Т. 2. - С. 509-518.
- Райков И.Б. Кариология простейших. - Л.: Наука. Ленингр. отделение, 1967. - 365 с.
- Сакс Л. Роль полиплоидии в эволюции и хромосомные комплексы у млекопитающих // Полиплоидия. - М.: Изд-во иностр. лит. 1956. - С. 299-306.
- Ситникова Т.Я. К систематике байкальского эндемичного семейства *Benedictiidae* (*Gastropoda*, *Pectinibranchia*) // Зоол. журн. - 1987. - Т. 66, вып. 10. - С. 1463-1476.
- Смит Дж. Мейнард. Эволюция полового размножения. - М.: Мир, 1981. - 271 с.

- Солбриг О., Солбриг Д. Популяционная биология и эволюция. - М.: Мир, 1982. - 488 с.
- Старобогатов Я.И. Проблемы видообразования // Итоги науки и техн. Сер. общ. биол. - М.: ВИНТИ, 1985. - 96 с.
- Стеббинс Дж.Л. Распространение и природа полиплоидных типов // Полиплоидия. - М.: Изд-во иностр. лит., 1956. - С. 25-55.
- Суомалайнен Э. Полиплоидия у партеногенетических долгоносиков // Там же. - С. 322-330.
- Суонсон К., Мерц Т., Янг У. Цитогенетика. - М.: Мир, 1969. - 196 с.
- Уайт М. Данные, говорящие против существования полиплоидии у животных, размножающихся половым путем // Полиплоидия. - М.: Изд-во иностр. лит., 1956. - С. 293-299.
- Франкхаурез Г., Годвин Д. Цитологический механизм возникновения триплоидности под влиянием высокой температуры на яйца тритона *Triturus viridescens* // Там же. - С. 340-346.
- Черфас Н.Б., Гомельский Б.И., Емельянова О.В., Рекубратский А.В. Триплоидия у возвратных гибридов серебряного карася с карпом // Генетика. - 1981. - Т. 17, № 6. - С. 1136-1139.
- Чубарева Л.А. О полиплоидии у мошек отр. Diptera // Цитология и генетика. - 1968. - Т. 2, № 5. - С. 453-456.
- Щербаков В. Полиплоидные формы мошек у рода *Odagmia* (сем. Simuliidae) в природной популяции Ленинградской области // Докл. АН СССР. - 1966. - Т. 167, № 5. - С. 1153-1155.
- Benazzi L.G. Polyploidy and types of development in the Triclad // Caryologia. - 1979. - Vol. 32, N 2. - P. 247-263.
- Brown J.B., Wright C.A. On a polyploid complex of freshwater Snail (Planorbidae, *Bulinus*) in Ethiopia // J. Zool. - 1972. - Vol. 167, N 1. - P. 97-132.
- Bogart J.P., Tandy M. Polyploid amphibians: three more diploid-tetraploid cryptic species of frogs // Science. - 1976. - Vol. 193. - P. 334-335.
- Bullini L. Speciation by hybridization in animals // Bull. Zool. - 1985. - Vol. 52. - P. 121-137.
- Burch J.B., Huber J.M. Poliploidy in molluska // Malacologia. - 1966. - N 5. - P. 41-43.
- Chen Tze-Tuan Polyploidy and its origin in paramaecian // J. Heret. (Organ Amer. Genet. Ass.). Washington, D.S. - 1940. - Vol. 36, N 4. - P. 175-184.
- Christensen B. Genetic variation in coexisting sexual diploid and parthenogenetic triploid *Trichoniscus pusillus* (Isopoda, Crustacea) // Hereditas. - 1983. - N 98. - P. 201-207.
- Christensen B., Jelnes J., Berg U. Longterm isozyme variation in parthenogenetic polyploid forms of *Lumbriculus lineatus* (Enchytraeidae, Oligochaeta)

- ta) in recently established enviromets // *Ibid.* - 1978. - N 88. - P. 65-73.
- Cole C.J. Chromosome in heritance in parthenogenetic lizards and evolution of allopolyploidy in reptiles // *Heredity.* - 1973. - Vol. 70, N 2. - P. 95-102.
- Goldman M.A., Loverde P.T., Chrisman C.L. Hybrid origin of polyploidy in freshwater snails of the genus *Bulinus* (Mollusca, Planorbidae) // *Evolution (USA).* - 1983. - Vol. 37, N 3. - P. 592-600.
- Courbault N. The karyotypes of *Dugesia* species from Spain (Turbellaria, Tricladida) // *Hydrobiologia.* - 1981. - N 84. - P. 45-52.
- Cuellar O., Vyen T. Triploidy in rainbow trout // *Cytogenetics.* - 1972. - Vol. 11, N 6. - P. 508-515.
- Darevsky I.S., Kupriyanova L.A., Poshchin V.V. A new all-female triploid species of gecko and karyological data on the bisexual *Hamidactylus frenatus* from Vietnam // *J. Herpetol.* - 1984. - N 18. - P. 277-284.
- Frankel B. The juvenile stadia of the diploid and triploid subspecies of *Trichoniscus pusillus* Brandt. (*Crustacea, Isopoda*) // *J. Natur. Hist.* - 1979. - Vol. 13, N 2. - P. 195-210.
- Heppich S. Hybridogenesis in *Rana esculenta*: C-band karyotypes of *Rana ridibunda*, *Rana lessonae* and *Rana esculenta* // *Z. zool. Syst. Evolut. f.* - 1978. - N 16. - P. 27-39.
- Jacob J. Allopolyploidy in the Melanoid snails. // *Nature.* - 1954. - Vol. 174, N 4440. - P. 1061-1062.
- Kukolich M.K., Tienney R.C., Bowman W.P. et al. Tetraploidy: a recognizable clinical syndrome // *Amer. J. Hum. Genet.* - 1983. - Vol. 35, N 6. - P. 101.
- Mahony M.J., Robinson E.S. Polyploidy in Australian Leptodactylid frog genus *Neobatrachus* // *Chromosoma (Berl.)*. - 1980. - N 81. - P. 199-212.
- Nascetti G., Bullini L. *Bacillus grandii* n. sp. and *B. whitei* n. sp.: two stick-insects from Sicily (Cheleutoptera, Bacillidae) // *Bull. Ist. Env. Bologna.* - 1982. - N 36. - P. 245-258.
- Patterson C.M. Chromosomes of molluscs // *Proc. Symp. Moll. Marine Biol. Assoc. India.* - 1969. - P. 2. - P. 635-686.
- Paunovic D.A. A cytogenetic analysis of the genus *Neodendrocelum* (Triclada, Paludicola) from lace Ohrid // *Chromosoma (Berl.)*. - 1977. - Vol. 63, N 2. - P. 161-180.
- Salemaa H. Polyploidy in the evolution of the gla-

- cial relict *Pontoporea* sp. (Amphipoda, Crustacea) // *Hereditas*. - 1984. - Vol. 1, N 100. - P. 53-60.
- Scaibrough P.R., Wilkerson S., Carroll A.S. Tetraploidy in two liveborn infants // *Amer. J. Hum. Genet.* - 1983. - Vol. 35, N 6. - P. 152.
- Schultz R.J. Cytogenesis and triploidy in the viviparous fish *Pecilopsis* // *Science*. - 1967. - N 157. - P. 1576-1569.
- Suomalainen E. On polyploidy in animals // *Proc. Finnish. Acad. Sci. Litters.* - 1958. - P. 1-15.
- Takenouchi Y. A chromosoma study on two new polyploid parthenogenetic weevils in Kyushu, Japan // *Genetica*. - 1981. - N 55. - P. 137-139.
- Turner B.J. The evolutionary genetics of a unisexual fish, *Poecilia formosa* // *Mechanisms of Speciation* / C. Barigozzi ed. - N.Y., 1982. - P. 265-305.
- Tymowska J., Fischberg M., Tinsley R.C. The karyotype of the tetraploid species *Xenopus vestitus* Laurent. (Anura, Pipidae) // *Cytogenet. Cell. Genetic.* - 1977. -N 19. - P. 344-354.
- Uzzell T. Natural triploidy in salamanders related to *Ambystus jeffersonianus* // *Science*. - 1963. - N 139. - P. 33-50.
- Wafai B.A., Kaul A.K. Natural triploidy in *Tylipalclisiana* D.C. var. *stellata* Begel. // *Caryologia*. - 1981. - Vol. 34, N 2. - P. 213-223.
- White M.J.D., Webb G.C. Origin and evolution of parthenogenetic reproduction in the grasshopper *Moraba virgo* (Eumastacidae: Morabinae) // *Aus. J. Zool.* - 1968. - N 16. - P. 647-671.

Т.Я. Ситникова

НОВАЯ СТРУКТУРА БАЙКАЛЬСКОГО

ЭНДЕМИЧНОГО СЕМЕЙСТВА BAICALIIDAE

(MOLLUSCA, GASTROPODA, PECTINIBRANCHIA)

Семейство Baicaliidae - самое крупное по количеству видов среди гребнежаберных моллюсков Байкала, насчитывает по последним сводкам /Кожов, 1936; Бекман, Старобогатов, 1975/ более 30 видов, имеющих разнообразную форму и скульптуру раковины.

Описанное первоначально В. Дыбовским /W. Dybowski, 1875/ как род *Limnorea* (с 2 под родами), оно за столетний период претерпело ряд таксономических и номенклатурных преобразований. Из-