

УДК 576.895.122.576.312.37

КАРИОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ТРЕМАТОД
СЕМЕЙСТВА SCHISTOSOMATIDAE ИЗ СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧУКОТКИ

Я. В. Баршене, Г. Й. Станявичюте, О. М. Орловская

Изучены кариотипы 4 видов шистосом. Хромосомные комплексы партенит *Trichobilharzia* sp. 1 состоят из 18 элементов; 2-я и 6-я пары — субметацентрические, другие хромосомы — метацентрические. Диплоидный набор хромосом *Trichobilharzia* sp. 2 равен 16; 1 пара образована крупными метацентрическими элементами, включающими 28.02 % хромосомного материала. Шистосомы *Austrobilharzia variglandis* имеют 16 хромосом, в том числе две половые хромосомы. Партениты *Schistosomatium* sp. содержат 14 хромосом, среди которых самый крупный элемент представлен половой Z хромосомой. Определение пола у шистосом осуществляется по типу ZZ:ZW.

Среди известных 83 видов шистосом, хромосомные комплексы изучены у 16 видов (Short, 1983). У большинства видов в диплоидных наборах было описано 16 хромосом. Исключение составляют лишь три вида — *Schistosomatium douthitti* ($2n=14$), *Heterobilharzia americana* ($2n=20$) и *Trichobilharzia stagnicolae* B ($2n=18$).

Шистосомы в отличие от других трематод являются раздельнополыми. Пол у них обуславливается так называемыми половыми хромосомами, которые были выявлены у многих изученных кариологическими методами представителей подсем. Schistosomatinae. Самки шистосом имеют гетероморфную пару половых хромосом, тип хромосомной детерминации пола у них — ZW. Половые хромосомы самцов гомологичные — ZZ (Short, 1983). По поводу происхождения и эволюции половых хромосом у трематод была выдвинута интересная концепция (Grossman e. a., 1981). Однако для более полного понимания механизмов эволюции половых детерминантов трематод нужны дополнительные сведения об особенностях структурной организации генома шистосом и родственных им форм гельминтов.

Нами были изучены хромосомные комплексы 4 видов шистосом. У партенит *Austrobilharzia variglandis* и *Schistosomatium* sp. были идентифицированы половые хромосомы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Летом 1986 г. в различных водоемах Чаунской низменности было обнаружено 12 экз. моллюсков *Sibirenauta picta*, которые были заражены двумя видами шистосом: *Austrobilharzia variglandis* и *Trichobilharzia* sp. 1. 25 экз. моллюсков *Anisus acronicus* оказались зараженными *Trichobilharzia* sp. 2, 3 экз. *Lymnaea zazurensis* в тканях содержали партениты *Schistosomatium* sp. Обработку, фиксацию проб и приготовление препаратов проводили аналогичными методами, как и у других трематод (Baršienė, Grabda-Kazubská, 1988).

Кариометрический анализ проведен на основе измерений хромосом из 10 кариотипов каждого вида (в случае *Austrobilharzia variglandis* — 15 кариотипов). Кариотипы были составлены из фотографий метафазных пластинок, увеличение которых 2600 раз. При этом определялись следующие параметры хромосомного комплекса: L^a — абсолютная длина хромосом в мкм, L^r — относительная длина хромосом (отношение длины хромосом к длине всего гаплоидного набора) и I^c — центромерный индекс (отношение длины короткого плеча к длине хромосомы) (Short, Grossman, 1981; Thiriot-Quievreux, 1984). Классификация хромосом осуществлена по методу Левана с соавторами (Levan et al. 1964).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

У моллюсков *Sibirenauta picta* и *Anisus acronicus* были обнаружены шистосомы *Trichobilharzia* sp. (подсем. Bilharziellinae). При изучении хромосомных комплексов было выявлено, что шистосомы у разных промежуточных хозяев явно отличаются по кариотипам. Шистосомы, которые представлены в организме *Sibirenauta picta* содержат 18 хромосом. У *Anisus acronicus* найденные шистосомы имели в диплоидных наборах 16 хромосом. К сожалению, нам не удалось определить видовую принадлежность церкарий, и у *Sibirenauta picta* паразитирующие шистосомы были названы *Trichobilharzia* sp. 1, у *Anisus acronicus* — *Trichobilharzia* sp. 2.

Хромосомы *Trichobilharzia* sp. 1 ($2n=18$) мелких размеров, их абсолютная длина колеблется от 1.53 до 3.92 мкм (табл. 1). Все хромосомы метацентрические, за исключением 2-й и 6-й пар, которые относятся к переходному типу — субметацентрическому-метацентрическому (рис. 1). Кариотип в целом составлен из плавно убывающих по размерам хромосом.

В кариотипе *Trichobilharzia* sp. 2 ($2n=16$) резко выделяется первая самая крупная метацентрическая пара хромосом (рис. 2). Ее абсолютная длина 12.85 мкм, относительная длина 28.02 % от длины всего гаплоидного набора. Самая мелкая пара хромосом набора составляет лишь 6.48 % от длины гаплоидного набора и относится к субметацентрическому типу. 7-я пара имеет субмедиадно-медиадно расположенную центромеру. Остальные элементы хромосомного аппарата метацентрические, их центромерный индекс превышает 40 % (табл. 1).

Т а б л и ц а 1
Результаты кариометрического анализа шистосом

№ пар хромосом	<i>Trichobilharzia</i> sp. 1				<i>Trichobilharzia</i> sp. 2			
	$L^a \pm m$	$L^r \pm m$	$I^c \pm m$	классификация хромосом	$L^a \pm m$	$L^r \pm m$	$I^c \pm m$	классификация хромосом
1	3.92±0.23	17.50±0.34	43.32±2.09	m	12.85±0.66	28.02±0.66	42.80±1.20	m
2	3.64±0.27	16.18±0.35	35.54±0.94	sm—m	7.92±0.43	17.26±0.41	47.86±0.68	m
3	2.79±0.23	12.38±0.27	49.00±0.84	m	5.89±0.32	12.84±0.37	45.44±0.82	m
4	2.51±0.20	11.46±0.19	41.32±2.37	m	4.72±0.37	10.24±0.24	45.36±1.24	m
5	2.27±0.18	10.08±0.15	38.82±1.30	m	4.28±0.30	9.32±0.21	42.22±1.28	m
6	2.20±0.17	9.78±0.12	34.04±1.67	sm—m	3.72±0.28	8.10±0.32	41.96±2.32	m
7	1.96±0.12	8.78±0.35	43.04±0.96	m	3.22±0.19	7.02±0.25	35.54±2.44	sm—m
8	1.59±0.10	7.12±0.25	46.44±1.07	m	2.98±0.19	6.48±0.11	31.98±1.59	sm
9	1.53±0.12	6.82±0.31	44.34±0.65	m				

П р и м е ч а н и е. Здесь и в табл. 2, 3: L^a — абсолютная длина хромосом, мкм; L^r — относительная длина хромосом (отношение длины каждой хромосомы к длине гаплоидного набора), %; I^c — центромерный индекс (отношение длины короткого плеча к длине всей хромосомы); m — метацентрические хромосомы; sm — субметацентрические хромосомы.

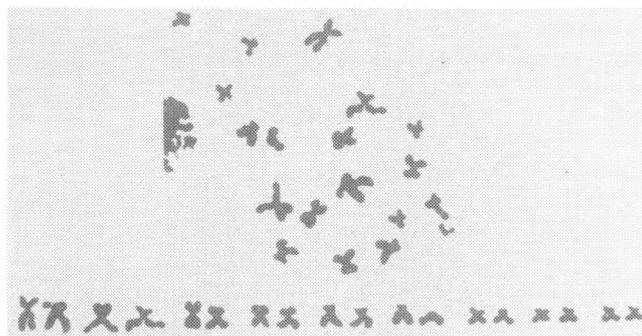


Рис. 1. Кариотип *Trichobilharzia* sp. 1, $2n=18$.

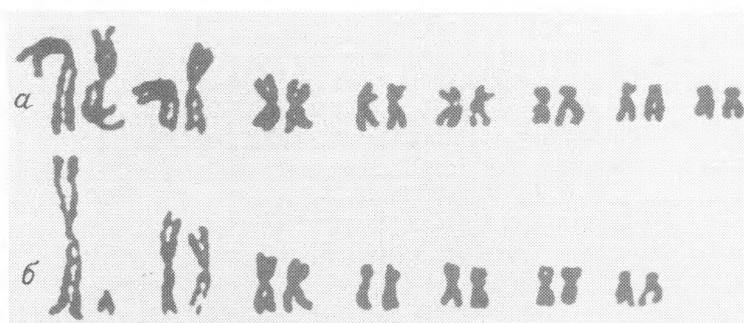


Рис. 2. Кариотип шистосом: *a* — *Trichobilharzia* sp. 2, $2n=16$, *б* — *Schistosomatium* sp., $2n=14$ (первая пара состоит из половых ZW хромосом).

У партенит *Austroilharzia variglandis* ($2n=16$) в диплоидных наборах было выявлено 16 элементов, в том числе 6 пар аутосом и одна пара половых хромосом (рис. 3). Абсолютная длина хромосом варьировала от 2.57 до 6.36 мкм. Самые крупные единицы хромосомного аппарата составляли 22.07 % от длины гаплоидного набора и имели медиально локализованную центромеру. Метацентрическими оказались аутосомы из 3-й, 4-й, 6—8-й пар. Субметацентрическое строение было отмечено у аутосом из 5-й пары. 2-я пара половых хромосом в клетках гомогаметных партенит состояла из единиц субметацентрического-метацентрического строения. Гетерогаметные партениты содержали

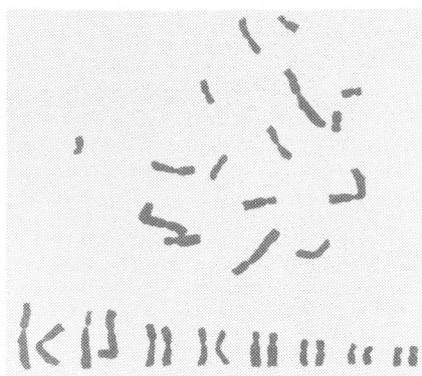


Рис. 3. Кариотип *Austroilharzia variglandis*, $2n=16$.

Таблица 2
 Результаты карнометрического анализа *Austrobilharzia variglandis*

№ пар хромосом	$L^a \pm m$	$L^r \pm m \text{ ♀}$	$L^r \pm m \text{ ♂}$	$L^c \pm m$	Классификация хромосом
1	6.36 ± 0.36	22.07 ± 0.48	20.92 ± 0.77	41.11 ± 0.96	m
3	4.01 ± 0.18	13.91 ± 0.40	13.19 ± 0.46	48.82 ± 0.50	m
4	3.74 ± 0.17	12.98 ± 0.48	12.30 ± 0.37	42.40 ± 2.14	m
5	3.43 ± 0.13	11.90 ± 0.19	11.28 ± 0.16	33.04 ± 1.73	sm
6	2.61 ± 0.19	9.06 ± 0.19	8.59 ± 0.17	45.38 ± 1.11	m
7	2.38 ± 0.08	8.26 ± 0.29	7.83 ± 0.30	41.06 ± 1.90	m
8	2.13 ± 0.11	7.39 ± 0.24	7.01 ± 0.25	42.54 ± 1.20	m
2 Z	5.74 ± 0.27	19.92 ± 0.41	18.88 ± 0.39	35.96 ± 1.53	sm—m
W	2.57 ± 0.13	8.92 ± 0.25		3.53 ± 0.38	a

Примечание. a — акроцентрические хромосомы, Z, W — половые хромосомы.

гетероморфную пару элементов. Данная пара была образована из субметацентрической-метацентрической хромосомы, абсолютная длина которой в среднем составляла 5.74 мкм и акроцентрической хромосомы, абсолютная длина которой 2.57 мкм (табл. 2). Следовательно, гетероморфную пару содержат партениты женского пола, которым характерен ZW тип хромосомной детерминации пола. Длина гаплоидного набора хромосом у самок в среднем составляла 28.82, у самцов — 30.40 мкм. При этом относительная длина каждой пары хромосом у самок по сравнению с самцами была выше (табл. 2).

Хромосомные комплексы *Schistosomatium sp.* включают 14 единиц (рис. 2,б). Первая пара самых крупных хромосом набора является детерминантами пола этих трематод. У партенит мужского пола 1-я пара представлена двумя исключительно крупными метацентрическими элементами, абсолютная длина которых достигает 15.49 мкм, а относительная их длина составляет в среднем 33.18 %. У партенит женского пола 1-я пара хромосом гетероморфная. Одна хромосома метацентрическая, относительные размеры которой — 38.36, другая — акроцентрическая, относительная длина ее составляет лишь 7.08 % (табл. 3). Таким образом, размеры Z хромосомы превышают размеры W хро-

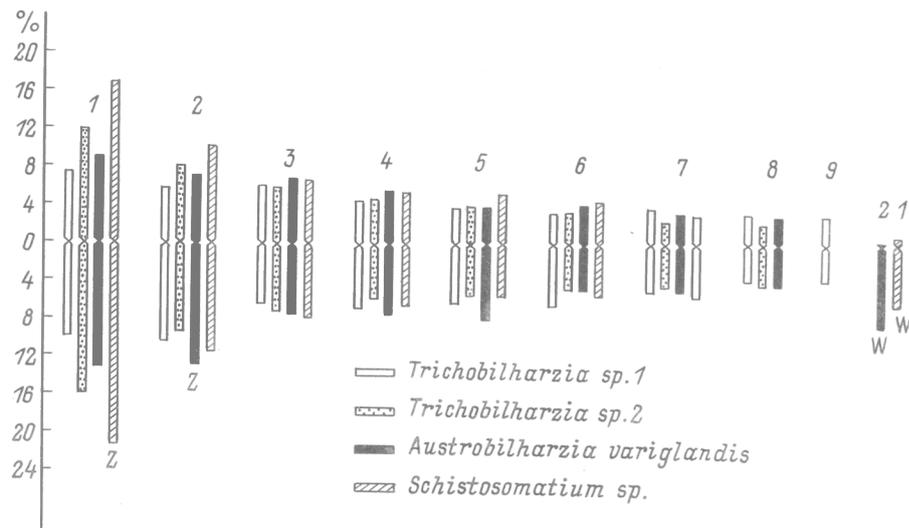


Рис. 4. Идеограммы шистосом, составленные на основе относительных размеров и центромерного индекса хромосом.

1—9 — номера пар хромосом, Z, W — половые хромосомы.

Т а б л и ц а 3
Результаты кариометрического анализа *Schistosomatium* sp.

№ пар хромосом	L ^a +m	L ^f +m ♀	L ^f +m ♂	I ^c +m	Классификация хромосом
2	8.70±0.34	21.55±0.68	18.63±0.80	47.33±0.99	m
3	5.83±0.33	14.44±0.33	12.49±0.59	46.47±1.03	m
4	4.82±0.67	11.94±0.99	10.32±0.91	45.23±1.07	m
5	4.40±0.43	10.90±0.45	9.42±0.31	48.20±0.91	m
6	4.05±0.33	10.03±0.38	8.68±0.27	44.70±1.37	m
7	3.40±0.28	8.42±0.26	7.28±0.30	36.63±0.37	m—sm
I Z	15.49±0.37	38.36±1.24	33.18±0.90	44.20±0.40	m
W	2.86±0.29	7.08±0.29		9.60±1.88	a

мосом более чем в 5 раз. Средняя длина гаплоидного набора у самок — 40.38, у самцов — 46.69 мкм. При этом образуются весьма существенные различия по общему объему генетического материала у самцов и самок и тем самым выявляются различия по относительным размерам всех хромосом набора самок и самцов.

По данным кариометрического анализа были составлены идеограммы относительных размеров хромосом у изученных видов шистосом (рис. 4). На основании этих данных можно предположить, что межвидовые различия кариотипов в роде *Trichobilharzia* образовались за счет робертсоновских транслокаций. Половые W хромосомы *A. variglandis* являются схожими по относительной длине с аутосомами 6-й пары. W хромосомы *Schistosomatium* sp. по относительной длине не имеют гомологов среди аутосом.

ОБСУЖДЕНИЕ

В кариологии распространено мнение, что самые примитивные формы в кариотипах содержат большое количество одноплечих элементов (White, 1973). В эволюции кариотипов имеет место симметризация хромосомного аппарата и уменьшение числа хромосом. Данная тенденция перестройки кариотипов хорошо прослеживается у различных позвоночных животных (Бирштейн, 1987). Аналогичные процессы преобразования особенностей структурной организации генома нами были отмечены при изучении кариотипов трематод из отрядов Strigeiformes и Echinostomatiformes. Было предположено, что предковые формы стригеид содержали 20 одноплечих элементов (Баршене и др., 1987), протрематоды, из которых эволюционировали гельминты отряда Echinostomatiformes имели не менее 22 одноплечих хромосом (Баршене, Киселене, 1987).

Кариотипические особенности трематод сем. Schistosomatidae указывают на монофилетическое происхождение данной группы гельминтов (Short, Menzel, 1960). Можно согласиться с мнением, что предковые формы шистосом имели 20 телоцентрических единиц генома (Grossman e. a., 1981). 20 элементов описано у *Heterobilharzia americana*. В кариотипе этого вида доминируют субтелоцентрические хромосомы (Short e. a., 1987). У *Trichobilharzia stagnicola* в хромосомных комплексах имеется 18 либо 16 элементов (Short, Menzel, 1960). Нами изученные шистосомы из рода *Trichobilharzia* также содержали 16 и 18 хромосом. Структура их кариотипов отличается от полученной американскими учеными. Возможно, что чукотские и американские шистосомы данного рода представлены разными видами. Однако не исключено, что *Trichobilharzia* sp. 2 и *T. stagnicola* A являются тем же видом. Шот (Short, 1983) считает, что следует заново изучить структуру кариотипов шистосом, так как на ранних стадиях развития кариологии еще не было методов, позволяющих точно идентифицировать локализацию центромер.

В соответствии с общепринятой тенденцией эволюционного преобразования хромосомных комплексов организмов, можно считать, что кариотип *Trichobilharzia* sp. 2 является более прогрессивным, чем *Trichobilharzia* sp. 1. В результате робертсоновских транслокаций хромосом (которые по относительным размерам соответствуют 2-й и 4-й парам набора *Trichobilharzia* sp. 1) у *Trichobilharzia* sp. 2 возникла пара самых крупных метацентрических элементов. Межвидовые различия хромосом из других пар обуславливались перичентрическими инверсиями, дупликациями. Изученные нами шистосомы рода *Trichobilharzia* следует считать отдельными видами, поскольку межвидовые различия в разных группах трематод, в том числе и у шистосом, обычно выявляются в структурной организации кариотипа, а числовые изменения чаще всего отмечены для более высоких таксонов.

Хромосомные комплексы самцов *Austrobilharzia variglandis*, состоящие из 16 элементов, были в 1960 г. описаны американскими исследователями (Short, Menzel, 1960). Такое же число хромосом мы обнаружили у этого вида на Северо-Западной Чукотке. Различия имеются в структуре кариотипов, которые, по всей вероятности, можно считать методическими погрешностями.

Шистосомы из рода *Schistosomatium* имеют наименьшее количество хромосом — $2n=14$. В кариотипе были описаны две пары одноплечих и 5 пар двухплечих хромосом (Short, Menzel, 1960; Puente, Short, 1985). Изученный нами кариотип *Schistosomatium* sp. полностью состоит из двухплечих элементов (за исключением \bar{W} хромосом у самок).

Наиболее интересным феноменом у шистосом является цитогенетическая детерминация пола. Половые хромосомы идентифицированы у 12 видов шистосом и во всех случаях женский пол оказался гетерогаметным, мужской — гомогаметным. Впервые половые хромосомы были описаны у *Schistosomatium douthitti*. Данный вид содержит 6 пар аутосом и 1 пару половых хромосом. Самки имеют гетероморфную пару половых хромосом $Z\bar{W}$, самцы — ZZ (Short, 1957). У некоторых видов Z и \bar{W} хромосомы резко отличаются по абсолютным размерам, у других — различия отмечены только по блокам С-гетерохроматина на \bar{W} элементе (Short, 1983). Шистосомы из Африки, Азии и Северной Америки отличаются по морфологии половых хромосом.

Нами впервые были идентифицированы половые хромосомы *Austrobilharzia variglandis*, а также описаны у *Schistosomatium* sp. Строение половых хромосом у этих видов соответствует типу из Северной Америки: представлены крупные двухплечие Z хромосомы и мелкие одноплечие \bar{W} элементы. Особенно крупными размерами отличаются Z хромосомы *Schistosomatium* sp., которые составляют $1/3$ часть всего генома и примерно в 5 раз превышают размеры \bar{W} элементов. Следует подчеркнуть, что у *Schistosomatium douthitti* Z хромосомы более мелкие, чем у *Schistosomatium* sp. Трудно судить о целесообразности возникновения у *Schistosomatium* sp. таких огромных структурных единиц генома. Следует подчеркнуть, что Z хромосомы рептилий, птиц, насекомых в отличие от X хромосом соматической инактивации не подвергаются и ведут себя как аутосомы (Jones, 1983, 1984). Возможно, что у самок шистосом также остается активным огромный блок сцепления генов на Z хромосоме, тогда как \bar{W} хромосомы находятся в течение почти всего жизненного цикла в конденсированном (функционально неактивном) состоянии.

Известно, что эволюция специализированных половых хромосом связана с аккумуляцией копий повторяющихся ДНК последовательностей (Singh, e. a., 1980). У шистосом такие процессы, очевидно, происходили перед морфологической дифференциацией Z и \bar{W} элементов, поскольку в случае гомоморфизма половых хромосом, на \bar{W} элементе отмечаются огромных размеров С-гетерохроматиновые блоки. В то же время у *Schistosomatium douthitti* выявлены лишь околоцентромерный С-гетерохроматин (Grossman e. a., 1981).

Происхождение гетероморфных половых хромосом, по-видимому, связано

с делециями генетического материала W хромосом и транслокациями его на Z элементы (Grossman et al., 1981; Short, 1983). Не исключены также процессы дупликаций ДНК на Z хромосомах. У *Heterobilharzia americana* был описан новый тип хромосомной детерминации пола — самцы ZZ, самки ZWA, при этом в диплоидных наборах самки имеют 19, самцы 20 хромосом (Short et al., 1987). В работе индийских ученых было сообщено о находке гетероморфных половых хромосом у *Isoparorchis hypselobagri* Billet, 1898 (Hemiuridae). К сожалению, в ней не было представлено ни фотографий, ни измерений хромосом (Chattopadhyay, Manna, 1987).

Обобщая данные нашего исследования, можно высказать мнение, что хромосомный аппарат *Schistosomatium* sp. претерпел самые значительные эволюционные преобразования среди шистосом. У данного вида содержится наименьшее количество групп сцепления генов ($2n=14$), кариотип состоит из двуплечих элементов (за исключением мелкой акроцентрической W хромосомы у самок). Кроме того, отмечен наиболее высокий уровень дифференциации половых хромосом.

Л и т е р а т у р а

- Баршене Я. В., Киселене В. К. Особенности хромосомного аппарата эхиностомат // Резюме Пятой нац. конф. по паразитологии. Болгария, Варна 1—3 октября 1987. С. 199—200.
- Баршене Я. В., Пятквичюте Р. Б., Станявичюте Г. Й., Киселене В. К., Орловская О. М. Сравнительная кариология и некоторые аспекты филогении трематод отряда Strigeiformes // Тез. докл. симпоз. «Популяционная биология гельминтов» п. Черно-головак, 15—17 апреля 1987 г. М., 1987. С. 112—113.
- Бирштейн В. Я. Цитогенетические и молекулярные аспекты эволюции позвоночных. М.: Наука, 1987. 284 с.
- Baršienė J. V., Grabda-Kazubská B. A comparative chromosome sets study of trematode (Plagiorchiidae). I. Karyotypes of *Opisthioglyphe ranae*, *Haplometra cylindracea* and *Lep-tophthalmus nigrovenosus* // Acta Parasitol. Polonica. 1988. Vol. 4. P. 249—257.
- Chattopadhyay I., Manna B. Chromosome study of *Isoparorchis hypselobagri* Billet, 1898 (Digenea: Hemiuridae) // J. Helminth. 1987. Vol. 61. P. 346—347.
- Grossman A. I., Short R. B., Cain G. D. Karyotype evolution and sex Chromosome differentiation in shistosomes (Trematoda, Schistosomatidae) // Chromosoma. 1981. Vol. 84, N 3. P. 413—430.
- Jones K. W. The evolution of sex chromosomes and gene dosage compensation // Genetics: New frontiers. New Delhi Bombay Calcutta, Oxford and IBH Publ. CO, 1983. P. 187—194.
- Jones K. W. The evolution of sex chromosomes and their consequences for the evolutionary process // Chromosomes Today. 1984. Vol. 8. P. 241—255.
- Levan A., Fredgö K., Sandberg A. Nomenclature for centromere position on chromosomes // Hereditas. 1964. Vol. 52. P. 201—220.
- Puente H. S., Short R. Redescription of chromosomes of *Schistosomatium douthitti* (Trematoda: Schistosomatidae) // J. Parasit. 1985. Vol. 71, N 3. P. 345—348.
- Short R. B. Chromosomes and sex in *Schistosomatium douthitti* // J. Hered. 1957. Vol. 48. P. 2—6.
- Short R. B. Presidential address // J. Parasit. 1983. Vol. 69, N 1. P. 3—22.
- Short R. B., Grossman A. J. Conventional Giemsa and C-banded karyotypes of *Schistosoma mansoni* and *S. rodhaini* // J. Parasitol. 1981. Vol. 67, N 5. P. 661—671.
- Short R. B., Menzel M. Y. Chromosomes of nine species of schistosomes. // J. Parasitol. 1960. Vol. 46. P. 273—287.
- 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.
- Thiriot-Quievreux C. Chromosome analysis of three species of *Mytilus* (Bivalvia: Mytilidae) // Marine Biol. Letters. 1984. Vol. 5. P. 265—273.
- White M. J. D. Animal cytology and evolution, 3d edit. Cambridge: Cambridge University Press. 1973. 961 p.

Институт зоологии и паразитологии АН ЛитССР,
г. Вильнюс;
Институт биологических проблем Севера, АН СССР,

Поступила 4.04.1988

г. Магадан

KARYOLOGICAL INVESTIGATIONS OF TREMATODES OF NORTH-WEST CHUKOTKA

Ya. V. Barshene, G. J. Stanevichute, O. M. Orlovskaya

S U M M A R Y

Peculiarities of chromosome sets of 4 schistosome species, parasitic in different mollusks from Chauna lowland were investigated. The karyotype of parthenites of *Trichobilharzia* sp. 1 (the intermediate host *Sibirenauta picta*) consists of 18 elements, of which the 2nd and 6th pairs are submetacentric-metacentric, the other chromosomes are metacentric. The diploid chromosome set of *Trichobilharzia* sp. 2 (the intermediate host *Anisus acronicus*) includes 16 biarmed units. The first pair of metacentric chromosomes amounts to 28.02 % of the whole haploid set length. *Austrobilharzia variglandis* have 14 biarmed autosomes and 2 sex chromosomes. Females are the heterogametic sex, Z-chromosomes are of a metacentric-submetacentric type, W have an acrocentric structure. The chromosome complex of *Shistosomatium* sp. (the intermediate host *Lymnaea zaturensis*) consists of 14 elements, of which the largest pair is sex chromosomes. The female sex is determined by an exclusively large metacentric Z-chromosomes (relative length 38.36 %) and a small acrocentric W-chromosome (relative length only 7.08 %). The chromosome sets of *Schistosomatium* sp. have undergone the most considerable evolutionary transformations among schistosomes, as a result it has the least linkage groups of genes and the most expressed differentiation of sex chromosomes.
