

Первые сведения о генетическом разнообразии и филогенетических взаимоотношениях батинеллид (Malacostraca: Bathynellidae) из озера Байкал

Перетолчина Т.Е.^{*}, Наумова Т.В.^{id}, Ситникова Т.Я.^{id}

Лимнологический институт Сибирского отделения Российской академии наук, Улан-Баторская, 3, Иркутск, 664033, Россия

АННОТАЦИЯ. В фауне оз. Байкал известны два вида батинеллид: *Bathynella baicalensis* Bazikalova, 1954 и *Baicalobathynella magna* (Bazikalova, 1954), описанных из южной котловины озера. Авторами выяснено, что батинеллиды распространены в трех котловинах озера, встречаются на метановых сипах, грязевых вулканах и гидротермах. Анализ нуклеотидных последовательностей фрагментов генов COI мтДНК и 18S рРНК батинеллид, обитающих в местах тектонических разломов в северной части озера, выявил отсутствие представителей рода *Bathynella* Vejdovsky, 1882. Рачки, отнесенные к *Baicalobathynella* cf. *magna*, представлены двумя генетическими линиями, уровня самостоятельных видов, разошедшимися от общего предка около 7 Ма. Род *Altainella* Camacho, 2020, представители которого обитают в интерстициали горной реки Актру Алтая и реки Онон в Монголии, обозначен ближайшим родственником исследованных батинеллид Байкала.

Ключевые слова: батинеллиды, 18S рРНК, COI, Байкал, распространение, филогенетический анализ, время дивергенции

Для цитирования: Перетолчина Т.Е., Наумова Т.В., Ситникова Т.Я. Первые сведения о генетическом разнообразии и филогенетических взаимоотношениях батинеллид (Malacostraca: Bathynellidae) из озера Байкал // Limnology and Freshwater Biology. 2024. - № 5. - С. 1318-1336. DOI: 10.31951/2658-3518-2024-A-5-1318

1. Введение

Отряд Bathynelacea относится к наиболее древним представителям высших ракообразных (Malacostraca). Представители Bathynelacea принадлежат высокоспециализированным группам стигобионтов и интерстициобионтов, по большей части населяющих пещерные, интерстициальные, грунтовые, капиллярные и фреатические воды всех континентов за исключением Антарктиды, а также Канарских островов, Фиджи и Новой Каледонии. Из-за особенностей мест обитания все представители порядка лишены глаз, имеют мелкие размеры и прозрачное, червеобразное тело с короткими слабыми конечностями, покрытыми тонкими длинными чувствительными щетинками.

В составе отряда выделяют три семейства – Bathynellidae Grobben, 1905; Parabathynellidae Noodt, 1965 и Leptobathynellidae Noodt, 1965 – с более чем 330 валидными видами и подвидами (Camacho et al., 2021). Сем. Bathynellidae Grobben, 1905 широко распространено по всему миру, известно 36 родов

и 109 видов (Camacho et al., 2020). На территории России и сопредельных государств (бывшего СССР) констатировано 18 видов и подвигов пяти родов сем. Bathynellidae: *Antrobathynella* Serban, 1966; *Baicalobathynella* Birstein & Ljovuschkin, 1967; *Bathynella* Vejdovsky, 1882; *Altainella* Camacho, 2020 и *Tianschanobathynella* Serban, 1993 (Бирштейн и Левушкин, 1967; Турбанов, 2016; Camacho et al., 2021). В оз. Байкал в середине прошлого столетия обнаружены и описаны 2 вида батинеллид: *Bathynella baicalensis* Bazikalova, 1954 и *Baicalobathynella magna* (Базикалова, 1954), различающиеся размерами: длина *B. baicalensis* составляет 1,5–2 мм и у *B. magna* – самого крупного представителя Bathynelacea – она варьирует от 2,1 до 3,4 мм; количеством щетинок на плеоподах (до 12 у *B. magna* и 4–5 у *B. baicalensis*); полной редукцией экзоподита II антенны и наличием 2 пар плеоподов у *B. magna* (Бирштейн и Левушкин, 1967). Уникальная особенность *B. magna* заключается в том, что морфологические признаки этого вида не соответствуют полностью ни одному из 3-х семейств, и эти при-

^{*}Автор для переписки.

Адрес e-mail: tatiana.peretolchina@gmail.com (Т.Е. Перетолчина)

знаки являются плезиоморфными для Bathynellidae (Бирштейн и Левушкин, 1967; Drewes and Schminke, 2011; Camacho et al., 2021).

Базикалова А.Я. (1949; 1954) сообщает, что описанные ею рачки найдены в зал. Лиственичный (устье р. Крестовка) в зонах глубин 200–250 и 140–180 м, а также на глубине 0,2 и 1440 м в южной котловине Байкала, но не упоминает об их совместном обитании. Позднее батинеллиды были обнаружены в нескольких районах глубоководной зоны (Тахтеев и др., 1993) и интерстициали на глубине до 0,6 м в бухте Большие Коты (юго-западное побережье) (Вейнберг и Камалтынов, 1998; Тимошкин и др., 2011).

В водосборном бассейне оз. Байкал батинеллиды были неоднократно найдены в верхнем течении рек – притоков южной части озера (Чёрной, Большие Коты, Сенной, Голоустной) и в расположенных рядом с ними шурфах, заполненных водой. Рачки обнаружены в бассейнах рек Баргузин, Ангара, а также в горной реке Белый Иркут (Восточный Саян, северный склон хребта Мунку-Сардык на границе с Монголией) (Тахтеев и др., 2000).

Разнообразие видов батинеллид в Байкале и его бассейне, вероятнее всего, намного больше, чем известно сейчас, однако в связи с малыми размерами животных и их образом жизни, сбор материала представляет собой очень трудоемкий процесс, поэтому их фауна по-прежнему слабо исследована не только в Восточной Сибири, но и в Центральной Азии в целом.

В последние десятилетия ведутся комплексные исследования мировой фауны Bathynellacea с использованием молекулярно-генетических маркеров 18S рРНК и COI (Camacho et al., 2013; 2020; 2021; Ji, 2024 etc), что позволяет сравнить байкальских батинеллид с представителями других фаун, а также получить более полное представление о их биоразнообразии и эволюционной истории. Ген 18S используют чаще всего для решения систематических задач на уровне высоких таксонов (родов, семейств) из-за высокой консервативности этого маркера и, как правило, низкой генетической диф-

ференциации между видами (Tang et al., 2012). Молекулярно-генетический маркер COI широко используют для разделения видов, в том числе, криптических, и широко применяют для ДНК баркодирования (Antil et al., 2023; Kabus et al., 2023).

Целью данной работы было исследовать генетический полиморфизм и проанализировать филогенетические взаимоотношения байкальских батинеллид с другими представителями этой группы на основе сравнения нуклеотидных последовательностей фрагментов генов COI (мтДНК) и 18S рРНК (ядерной ДНК). Новые данные облегчат дальнейшее изучение этой интересной и во многом загадочной группы ракообразных.

2. Материалы и методы

Батинеллиды собраны в 25 мейобентосных пробах в летние периоды с 2009 по 2023 с помощью драги, дночерпателя, коробчатого грейфера и управляемого необитаемого подводного аппарата (Таблица 1, Рис. 1А) в местах тектонических разломов, включая районы с выходами газов и термальных вод.

Животные были сфотографированы под световым микроскопом Olympus BX53 с помощью цифровой камеры Olympus SC180.

Часть материала использована для молекулярно-генетических исследований. ДНК экстрагирована из всего тела животного по протоколу, описанному Дойлом и Диксон (Doyle and Dickson, 1987). Условия амплификации и структура праймеров приведены в Таблице 2. Продукты реакции проанализированы электрофоретически в 1%-ном агарозном геле. Полосы ожидаемого размера вырезаются и очищены согласно Т. Маниатис (Maniatis, 1982). Секвенирование проведено на генетическом анализаторе «НАНОФОР 05» с помощью набора реагентов Brilliant Dye Terminator (v.3.1) Sequencing kit (NimaGene, Голландия). Нуклеотидные последовательности отредактированы и выравнены в программе BioEdit (Hall, 2011).

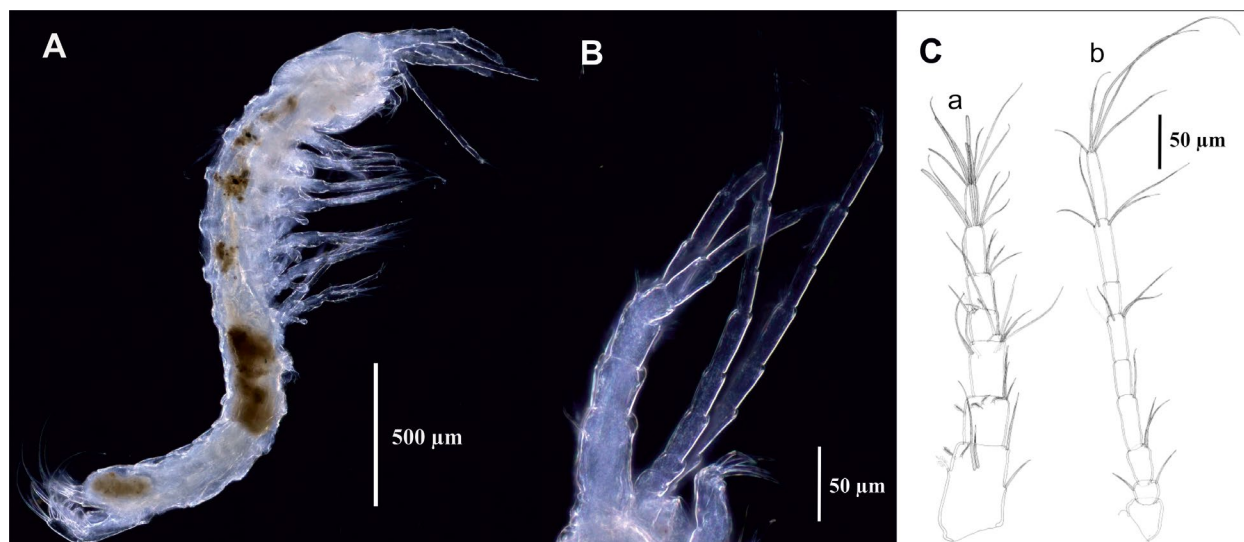


Рис.1. А – фото *Baicalobathynella* cf. *magna* (Базикалова, 1954); В – фото антенн *B. cf. magna* (А и В – фото Енущенко И.В.); С – рисунок антенн: а – антеннула, b – антенна (рисунок адаптирован из Drewes and Schminke, 2011).

Таблица 1. Места находок представителей Bathynellinae в оз. Байкал.

Дата сбора	Место сбора	Глубина, м; орудие сбора	Координаты, N.L., E.L.	Тип грунта
27.09.2009	Красный Яр, метановый сип, 1 км от берега	340 м, дночерпатель «Океан»	52°24,5496 N, 109°53,4354 E	Окисленный коричневый ил, мелкие камешки, щебень и крупные камни, песок. Свал.
02.10.2009	Разрез Елохин-Давша (центр)	857 м, дночерпатель «Океан»	54°44,697 N, 109°05,857 E	Окисленный коричневый ил, слой около 7 см, есть вкрапления гидротроилита.
03.10.2009	Академический хребет, грязевые вулканы	389 м, дночерпатель «Океан»	53°62994 N, 108°12172 E	Окисленный ил, толщиной 25 см.
17.06.2010	Большое Голоустное	93 м, дночерпатель «Океан»	52°00,2084 N, 105°21,6354 E	Восстановленный ил.
03.07.2015	Грязевой вулкан Маленький (р-н Большого Голоустного)	1393 м, грейфер	51°92,3788 N, 105°63,1519 E	Окисленный ил толщиной 2-3 см, железо-марганцевые корочки, детрит диатомово-сенедровый.
03.07.2015	Посольская банка, метановый сип	500 м, грейфер	52°03,5767 N, 105°84,3775 E	Окисленный ил 0.5 см, голубая глина без вкраплений и слоистости.
04.07.2015	Академический хребет, рядом с газогидратом	531 м, грейфер	53°400148 N, 107°891083 E	Окисленный слой ила 1.5 см, далее очень мягкий плавучий голубой ил, много прожилок гидротроилита.
05.07.2015	Академический хребет	536 м, грейфер	53°399337 N, 107°891467 E	Окисленный слой ила 3 см, далее очень мягкий плавучий голубой ил, есть прослойки гидротроилита, железо-марганцевые корочки.
29.06.2016.	Кукуйский каньон, грязевой вулкан К-2	939 м, грейфер	52°589665 N, 106°770625 E	Окисленный слой ила 3 см, восстановленный голубой ил без вкраплений.
29.06.2016.	Кукуйский каньон, грязевой вулкан К-2	939 м, грейфер	52°589613 N, 106°770332 E	Окисленный слой ила 5 см, восстановленный голубой ил и железо-марганцевые корочки.
01.07.2016	Горевой Утес, нефте-метановый сип	885 м, грейфер	53°304265 N, 108°391662 E	Окисленный слой ила 1 см, в нижних слоях восстановленного ила сочения нефти.
03.07.2016	Бегул	1169 м, грейфер	52°728098 N, 106°586247 E	Небольшой окисленный слой, серые кристаллы серы.
03.07.2016	Бегул	1169 м, грейфер	52°728902 N, 106°587093 E	Железо-марганцевые корочки, запах сероводорода.
30.06.2017	Мористее мыса Ижимей	1630 м, грейфер	53°16542 N, 107°993352 E	Окисленный слой ила 1-1,5 см, восстановленный голубой ил с железо-марганцевыми корочками и кристаллами серы.
30.06.2017	Мористее мыса Ижимей	1630 м, грейфер	53°275108 N, 107°953110 E	Окисленный слой ила 3 см, восстановленный голубой ил с железо-марганцевыми корочками.
04.07.2017	Гидротермальный вент Фролиха	330–374 м, драга	55°517062 N, 109°804481 E → 55°520457 N, 109°792553 E	Песок, коричнево-оранжевый диатомовый ил, растительно-древесный детрит.
04.07.2017	Гидротермальный вент Фролиха	413 м, грейфер	55°521705 N, 109°776540 E	Темно-коричневый окисленный слой ила 1-2 мм, далее однородный зеленоватого цвета ил.
18.07.2018	Возле г. Бабушкин, пузырьковая разгрузка газов	39 м, грейфер	51°749587 N, 105°833133 E	Крупный и мелкий песок.

Дата сбора	Место сбора	Глубина, м; орудие сбора	Координаты, N.L., E.L.	Тип грунта
20.07.2018	Возле г. Байкальск	375 м, грейфер	51°538720 N, 104°197605 E	Окисленный слой ила 2-3 см, восстановленный ил серо-черный, со слюдой и глинистыми корочками, запах сероводорода.
19.06.2021	Академический хребет	513 м, дночерпатель Экмана-Берджа	53°26,260 N, 107°53,812 E	Грунт – много окисленного ила, восстановленный голубой ил со слоями гидротроилита.
*10.07.2021	Академический хребет (около о-ва Большой Ушканий)	517 м, дночерпатель Экмана-Берджа	53°26,260 N, 107°53,812 E	Окисленный ил, мелкий песок
*02.07.2023	Севернее мыса Шартлай, уступ возле скалы	58,5 м, НПА Ровбилдер RB-300	53°56,408 N, 108°11,775 E	Заиленный серый крупнозернистый песок.
*08.07.2023	Сосновская банка (самая северная точка Академического хребта)	449 м, дночерпатель Экмана-Берджа	54°08,836 N, 109°25,046 E	Окисленный ил и восстановленный ил, немного песка.
*08.07.2023	Академический хребет (банка между Верхним Изголовьем Святого Носа и Ушкаными о-вами)	341–349 м, драга	53°55,409 N, 108°53,135 E → 53°55,272 N, 108°52,866 E	Окисленный ил, очень много копепоодно-диатомового детрита.
*09.07.2023	Академический хребет у м. Хобой	210–208 м, драга	53°26,235 N, 107°48,546 E → 53°26,174 N, 107°48,345 E	Очень мелкий, сильно заиленный песок

Примечание: * – места сбора батынеллид, для которых получены молекулярные данные.

Медианная сеть гаплотипов по фрагменту гена COI построена с помощью программы Network v.10 (Fluxus Technology Ltd. 2008), находящейся в свободном доступе на сайте: <https://www.fluxus-engineering.com/sharenet.htm>.

Филогенетический анализ по фрагменту гена 18S рРНК проведен с помощью веб версии программы IQ-TREE v.1.6.8. (Nguyen et al., 2015), доступной по ссылке: <http://iqtree.cibiv.univie.ac.at/>. Наиболее подходящая модель молекулярной эволюции выбрана с помощью модуля Model Finder, интегрированного в IQ-TREE (Kalyaanamoorthy et al., 2017). Поддержки ветвей оценены быстрым бутстреп-методом (Minh et al., 2013), а также с помощью байесовского теста (Anisimova et al., 2011). Для филогенетического анализа и расчета генетических дистанций дополнительно из базы данных GenBank привлечено 17 последовательностей COI и 28 последовательностей фрагмента гена 18S, принадлежа-

щих разным видам сем. Bathynellidae и одному виду сем. Leptobathynellidae, который мы использовали в качестве аутгруппы (Таблица 3).

Матрица *p*-дистанций между нуклеотидными последовательностями 18S и COI построена с помощью программы Mega 11 (Tamura et al., 2021).

Время дивергенции байкальских батынеллид рассчитано с помощью BEAST v.10.5.0 (Suchard et al., 2018). Для анализа запускали программу с длиной цепи Монте-Карло (MCMC) 50 000 000 шагов. Сходимость результатов оценена с помощью программы Tracer 1.7 (Rambaut et al., 2018). Поскольку сведения об ископаемых Bathynellacea отсутствуют, для калибровки молекулярных часов использованы средние скорости нуклеотидных замен COI, рассчитанные на основе самой высокой – 1,38% замен за млн лет (Wares and Cunningham, 2001), и самой низкой – 0,7% замен за млн лет (Knowlton and Weigt, 1998) доступных скоростей для этого маркера,

Таблица 2. Условия амплификации и структура праймеров.

Ген	Условия амплификации, 30 циклов	Структура праймеров	Ссылки
COI	денатурация ДНК: 95°C – 40с (5 минут на первом цикле), отжиг праймеров – 50°C - 60с, элонгация нуклеотидной цепи – 72°C – 60с (10 минут на последнем цикле)	LCO1490 (f) 5'-GGT CAA CAA ATC ATA AAG ATA TTG G-3' HCO2198 (r) 5'-TAA ACT TCA GGG TGA CCA AAA AAT CA-3'	Folmer et al. (1994)
18S	денатурация ДНК: 95°C – 60с (5 минут на первом цикле), отжиг праймеров: 55°C - 60с, элонгация нуклеотидной цепи: 72°C – 60с (10 минут на последнем цикле)	SWAM18S (f) 5'-GAA TGG CTC ATT AAA TCA GTC GAG GTT CCT TAG ATG ATC CAA ATC-3' SWAM18S (r) 5'-ATC CTC GTT AAA GGG TTT AAA GTG TAC TC ATT CCA ATT ACG GAG C-3'	Palumbi et al. (1996)

Таблица 3. Список таксонов, использованных для филогенетического анализа и расчета генетических дистанций с номерами доступа в GenBank и ссылками.

Название вида	18S GB#	COI GB#	Ссылки
<i>Bathynella</i> sp.	MN262083, MN262082, MN262079	MN258521	Camacho et al., 2020
<i>Bathynella</i> sp.	MF094716, MF094715	MF114308, MF114309	Camacho et al., 2018b
<i>B. ruffoi</i>	MF436214, MF436212	MF443327, MF443329	Camacho et al., 2020
<i>B. cf. ruffoi</i>	MF436213	MF443328	Camacho et al., 2020
<i>Altainella calcarata</i>	MN262081, MN262080	MN258522, MN258523	Camacho et al., 2020
<i>A. mongoliensis</i>	PQ037633, PQ037634		Ji, 2024
<i>Vejdovskybathynella</i> sp.	MF094713	MF114306	Camacho et al., 2018b
<i>Vejdovskybathynella</i> sp.	KC469515	KC469534	Camacho et al., 2013
<i>V. caroloi</i>	KC469525	KC469538	Camacho et al., 2013
<i>V. vasconica</i>	KC469521, KC469520	KC469535, KC469536	Camacho et al., 2013
<i>Antrobathynella stammeri</i>	MF094714		Camacho et al., 2018b
<i>Gallobathynella</i> sp.	KP999756		Camacho et al., 2017
<i>G. coiffaiti</i>	KP999760		Camacho et al., 2017
<i>G. boui</i>	KP999758	KP974147, KP974146	Camacho et al., 2020
<i>G. tatarisae</i>	KP999753		Camacho et al., 2017
<i>Hobbsinella</i> sp.	MN262078, MN262077	MN258519	Camacho et al., 2020
<i>H. edwardensis</i>		MF443323	Camacho et al., 2018a
<i>Paradoxiclamousella</i> sp.	JX121235		
<i>P. fideli</i>	KC469524		Camacho et al., 2013
<i>Parvulobathynella distincta</i> (Leptobathynellidae)	MF436218		Camacho et al., 2020
<i>Baicalobathynella cf. magna</i>	PQ476288– PQ476298	PQ476139– PQ476149;	Наше исследование

опубликованных по другим ракообразным. Чтобы задать параметры для `uclsd.meap` выбрано нормальное распределение со средним показателем (Mean) = 0,0104 и стандартным отклонением (Stdev) = 0,0016925. В качестве параметров для `uclsd.Stdev` выбрано экспоненциальное распределение со средним значением = 1,5.

3. Результаты

Батинеллиды найдены в 3-х котловинах озера, в том числе в местах пузырьковой и струйной разгрузки метана (Посольская банка, Большое Голоустное, Красный Яр, Бабушкин), на нефте-метановом сипе Горевой Утес, на действующих и потухших грязевых вулканах (Маленький, Академический хребет, Кукуйский каньон), а также на гидротермальном венте Фролиха. Обнаружены рачки и в районе максимальных глубин озера (1630 м) – у м. Ижимей (Таблица 1). Батинеллиды

собраны на мягких окисленных донных осадках светло-коричневого и коричневого цвета толщиной от 0,5 до 5 см с примесью песка, гальки, часто железо-марганцевыми корочками, детритом и прослоями гидротроилита. Подстилающий слой представлен, как правило, восстановленными серыми и голубыми илами.

По морфологическим признакам (размеры тела от 2,0 до 2,5 мм и строению антенн) собранные батинеллиды идентифицированы как *Baicalobathynella cf. magna* (Рис. 2). Большинство батинеллид не имели окраски тела, лишь в акватории м. Ижимей были обнаружены особи розового цвета, а на Академическом хребте (глубина 517 м) – особи красного цвета.

Нуклеотидные последовательности фрагментов генов COI мт ДНК длиной 661 п.н., а также 18S рРНК длиной 1748 п.н. получены от 11 батинеллид (девяти бесцветных и двух красных) и депонированы в базу данных GenBank с номерами доступа:

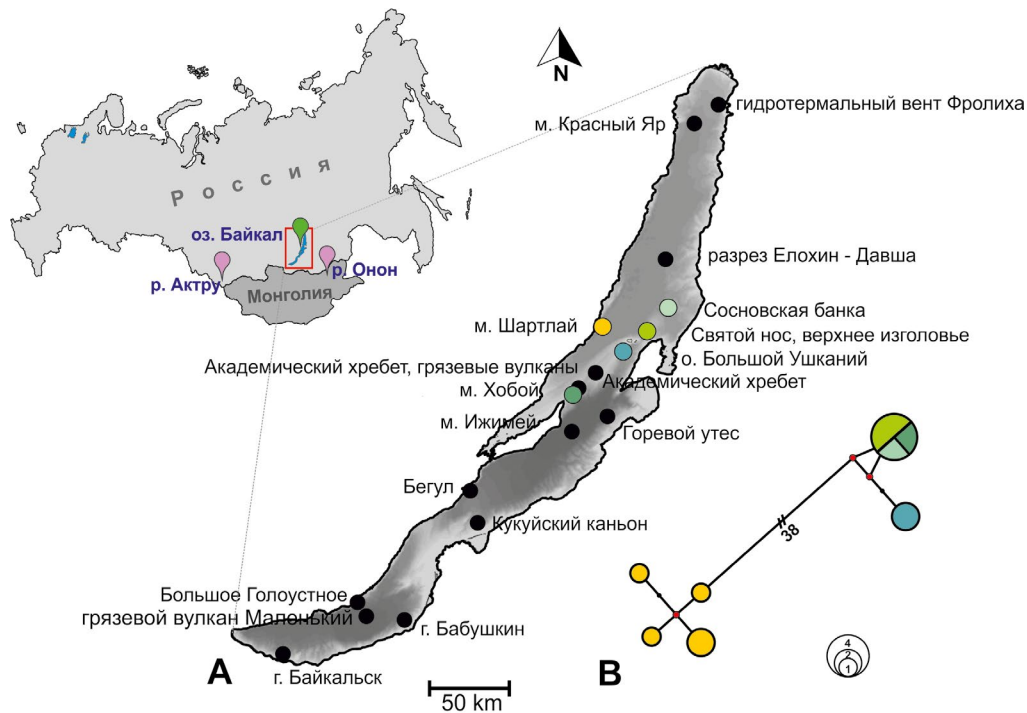


Рис.2. А – Карта-схема с обозначением мест сбора образцов. Розовым цветом обозначены места сборов представителей *Altainella* (Camacho et al., 2020; Ji, 2024). В – Сеть гаплотипов, построенная на основе последовательностей фрагмента гена COI. Цвета соответствуют точкам сбора. Величина круга пропорциональна количеству входящих в него нуклеотидных последовательностей.

PQ476139–PQ476149 (COI) и PQ476288–PQ476298 (18S). По фрагменту гена COI выявлено 6 уникальных гаплотипов, тогда как по 18S – всего два.

На медианной сети гаплотипов по COI мтДНК показано, что исследуемые батынеллиды имеют четкую генетическую структуру и формируют две группы (Рис. 1В). В первую группу входят особи *B. cf. magna*, собранные у м. Шартлай (глубина 58,5 м), вторая группа сформирована батынеллидами (в том числе красного цвета), собранными на Академическом хребте у м. Хобой, о. Большой Ушканий, верхнего изголовья Святого Носа и в Сосновской банке (глубины 341–513 м). Генетические дистанции между группами составили 8,8–9,6% нуклеотидных замен, тогда как внутригрупповые дистанции близки к нулю.

Филогенетическое дерево по 18S рРНК со статистическими поддержками топологии ветвления приведено на Рисунке 3. Поддержки для мелких

клад внутри больших кластеров не указаны, так как они не несут большой информационной нагрузки и затрудняют чтение рисунка. На дереве показано, что байкальские батынеллиды формируют самостоятельную кладу внутри подсемейства Bathynellinae и кластеризуются в качестве сестринской группы по отношению к кладе, включающей европейских представителей рода *Bathynella* Vejdovsky, 1882 и рода *Altainella* Camacho, 2020 из Алтая и Монголии.

Внутриродовые и межродовые матрицы генетических дистанций для сем. Bathynellidae, вычисленные по молекулярно-филогенетическим маркерам представлены в Таблице 4. Межродовые *p*-дистанции, рассчитанные по фрагменту гена COI, варьируют от 16,3% до 23,0%, тогда как по 18S *p*-дистанции существенно ниже, 1,7%–6,7%. Значения внутриродовых дистанций по COI варьируют от 0,1% до 21%, 18S – от 0,1 до 1,9%. Ближайшими родственниками байкальских батынеллид, по

Таблица 4. Матрица *p*-дистанций между разными родами сем. Bathynellidae. Генетические дистанции по фрагменту гена 18S приведены в верхней части матрицы, по фрагменту гена COI – в нижней части матрицы. Средние значения *p*-дистанций внутри каждого рода по фрагменту гена COI/18S выделены курсивом и приведены на диагонали. Жирным шрифтом выделены минимальные генетические дистанции.

	1.	2.	3.	4.	5.	6.
1. <i>Baicalobathynella</i>	5,0/0,1	4,4	3,1	5,4	4,6	4,0
2. <i>Galloobathynella</i>	22,2	0,1/1,0	5,7	3,8	1,7	6,2
3. <i>Altainella</i>	20,1	19,7	15*/0,8	6,3	6,0	4,0
4. <i>Hobbsinella</i>	23,0	21,0	20,5	21,0/1,9	4,2	6,6
5. <i>Vejdovskybathynella</i>	21,2	16,4	18,5	20,7	14,0/1,2	6,7
6. <i>Bathynella</i>	20,8	19,7	16,3	20,9	20,4	13,0/0,6

Примечание: * Генетические дистанции для рода *Altainella* по фрагменту гена COI взяты из Ji et al., 2024, так как в GenBank нуклеотидные последовательности для вида *A. mongoliensis* еще не открыты для свободного доступа.

доступным в GenBank молекулярным данным, являются представители рода *Altainella*, обитающие в горной реке Актру (Алтайский край, Россия) – *Altainella calcarata* (Camacho et al., 2020), а также обнаруженные в интерстициальной области гипореали бассейна реки Онон (Монголия) – *Altainella mongoliensis* (Ji, 2024). Средняя *p*-дистанция между видами родов *Baicalobathynella* и *Altainella* составила 20,3%/3,1% нуклеотидных замен по COI/18S молекулярным маркерам.

Род *Baicalobathynella* начал формироваться в позднем олигоцене–раннем миоцене (в среднем 20,2 Ma), тогда как рассчитанное время дивергенции двух генетических линий *B. cf. magna* приходится на поздний миоцен–ранний плиоцен (в среднем 7,2 Ma) (Рис. 4).

4. Обсуждение

Полученные данные о местах находок батиnellид свидетельствует об их мозаичном распространении в 3-х котловинах озера Байкал. Выяснено, что батиnellиды могут обитать на метановых сипах, грязевых вулканах и гидротермах. Эти районы находятся в зоне активных тектонических разломов различной протяженности и направленности (Seminsky et al., 2022). Некоторые места находок, где не обнаружена «факельная» разгрузка метана, также приурочены к тектоническим разломам – это акватории Академического хребта в местах отсутствия грязевых вулканов (Хлыстов и др., 2000), у мысов Бегул и Ижимей (Бухаров и Фиалков, 1996), и мыса Шартлай (Lunina et al., 2024), бухты Сосновка (включая подводную возвышенность – банку) (Казьмин и др., 1995). Анализ нуклеотидных последовательностей фрагментов генов COI мтДНК и 18S рРНК батиnellид, обитающих в местах тектонических разломов в северной части озера, выявил отсутствие представителей рода *Bathynella*. При этом рачки, отнесенные к *B. cf. magna*, оказались полиморфными по фрагменту гена COI и представлены двумя генетическими линиями: «Шартлай» и «Академический хребет и Сосновка». Следует также отметить, что генетические различия между бесцветными и красными особями линии «Академический хребет и Сосновка» не превышает 3 замен в гене COI, что соответствует внутривидовой изменчивости. Вероятно, мозаичное распространение батиnellид в зонах активных тектонических разломов влияет на формирование их генетической структуры.

Молекулярно-генетические данные свидетельствуют, что две генетические линии исследованных батиnellид принадлежат двум самостоятельным видам с высоким уровнем дифференциации (COI дистанция между ними составляет 9,2%). Какой из этих видов принадлежит к *B. magna*, а какой является новым для науки, ещё предстоит выяснить.

Рассчитанное время дивергенции двух генетических линий (или видов), соответствует позднему миоцену–раннему плиоцену (Рис. 4) и, вероятно,

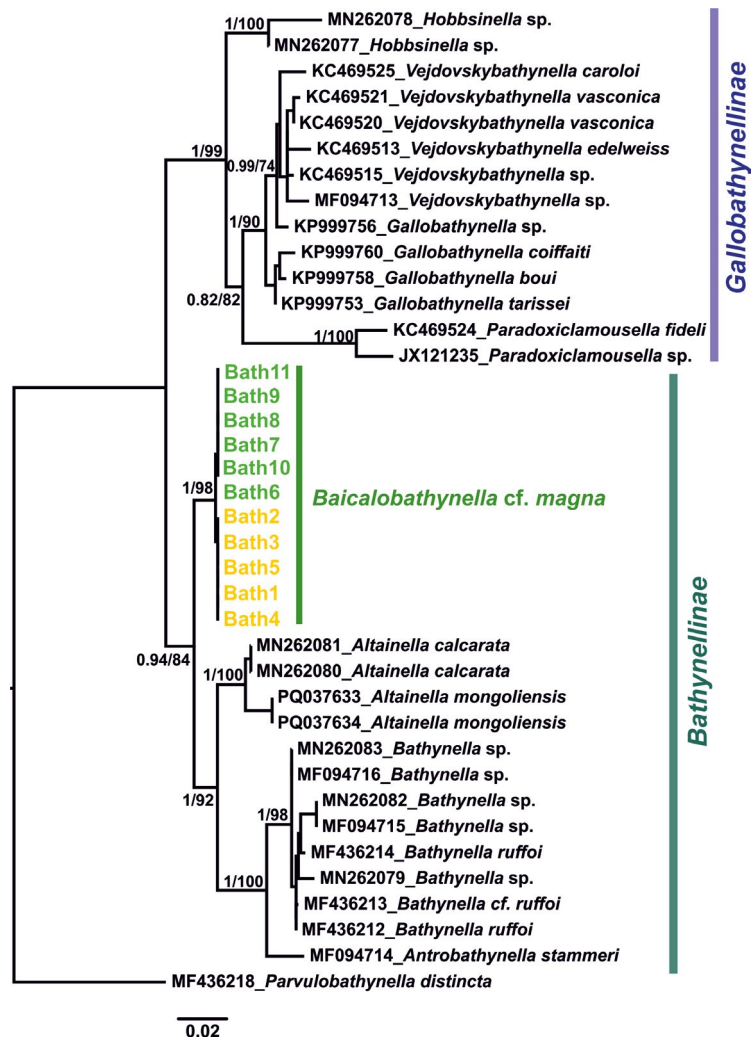


Рис.3. Филогенетическое дерево, построенное по нуклеотидным последовательностям 18S для сем. Bathynellidae. Ярко-зеленым («Академический хребет и Сосновка») и желтым («Шартлай») выделены последовательности, полученные в ходе данного исследования. Байесовские/бутстреп-поддержки приведены в узлах дерева.

сопряжено с геологическим развитием Байкала, т.е. происходила в период частичной географической разобщенности Северной и Центральной котловин озера и формирования единого глубоководного водоема (не ранее 6–7 млн лет назад) (Кузьмин и др., 2001; Мац и др., 2011). Это предположение основано на том, что представители первой генетической линии обитают в Северной котловине у мыса Шартлай, представители второй генетической линии населяют различные участки Академического хребта, являющегося границей, разделяющей Центральную и Северную котловины.

Представители рода *Altainella* из Алтая и Монголии, судя по имеющимся в Генбанке нуклеотидным последовательностям гена 18S рРНК, являются ближайшими родственниками исследованных байкальских батиnellид. Генетическая дистанция между алтайским и монгольским видами этого рода составила 15% нуклеотидных замен, тогда как между байкальскими генетическими линиями «Шартлай» и «Академический хребет и Сосновка» – 9% замен. Однако отметим, что минимальное гео-

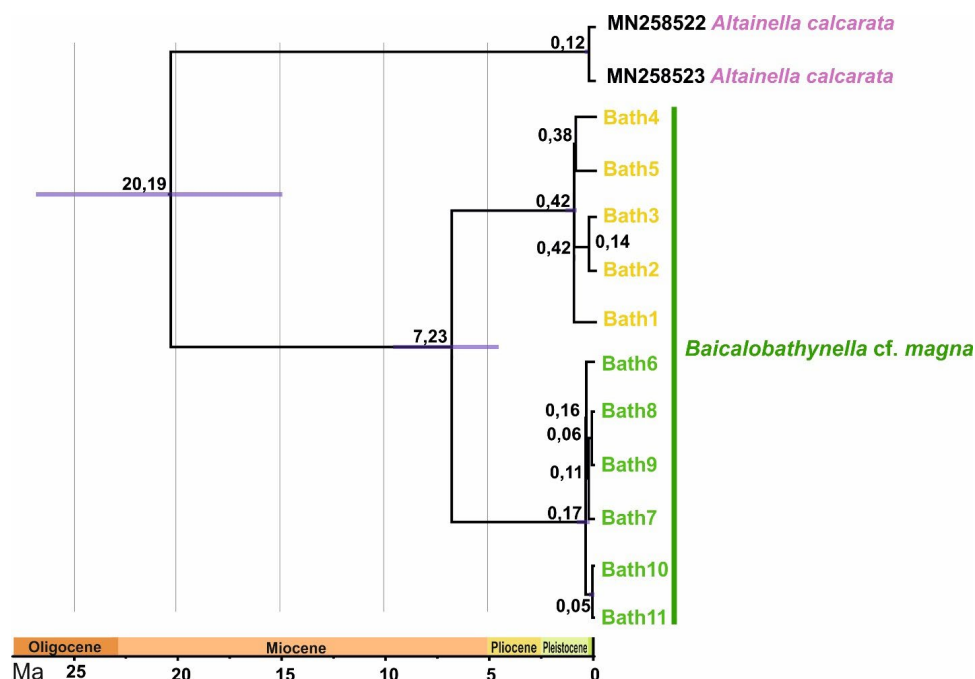


Рис.4. Времена дивергенции, оцененные с помощью расслабленных молекулярных часов на основе нуклеотидных последовательностей COI для представителей *Baicalobathynella* и *Altainella*. Ярким зеленым обозначена генетическая линия «Академический хребет и Сосновка», желтым – генетическая линия «Шартлай». В голубых прямоугольниках даны 95% доверительные интервалы времени дивергенции.

графическое расстояние между мысом Шартлай и Академическим хребтом (у Большого Ушканьего острова) составляет всего около 25 км, что почти в 100 раз меньше, чем между ареалами двух близкородственных видов рода *Altainella*.

Время существования общего предка *Altainella* и байкальских батинеллид, свидетельствует о их широком распространении в Южной Сибири и Северной Монголии вплоть до позднего олигоцена-раннего миоцена (Рис. 4). Это геологическое время ознаменовано началом глобальных изменений в Байкальской рифтовой зоне (Логачев, 2003; Мац и др., 2011).

Таким образом, фауна батинеллид Байкала является древней по происхождению, включает больше, чем два описанных в середине прошлого века вида, распространена в трех котловинах озера от интерстициали до максимальных глубин, включая районы с выходами газов и термальных вод. Дальнейшие исследования должны быть направлены на выяснение видового состава батинеллид, обитающих в интерстициали и открытых водах Байкала и его притоков с применением комплексного подхода, основанного как на морфологических, так и на молекулярно-генетических данных.

5. Выводы

Полученные сведения о местах находок батинеллид свидетельствует об их мозаичном распространении в 3-х котловинах озера Байкал. Батинеллиды, собранные в местах тектонических разломов, отнесены к виду *Baicalobathynella* cf. *magna*. Молекулярно-филогенетический анализ показал, что их ближайшим родственником является род *Altainella* Camacho, 2020, представители

которого обитают в интерстициали горной реки Актру Алтая и реки Онон в Монголии. Выявлено существование двух дивергентных линий *B.* cf. *magna*, генетическая дистанция между которыми в среднем составила 9,2% нуклеотидных замен, что соответствует различиям на уровне разных видов. Эволюция генетических линий приходится на период частичной географической разобщенности Северной и Центральной котловин озера Байкал и формирования единого глубоководного водоема (поздний миоцен – ранний плиоцен).

Благодарности

Работа выполнена при поддержке бюджетных проектов 121032300196-8 и 121032300180-7. Авторы выражают благодарность Кучеру К.М. за отбор пробы с помощью НПА «Ровбилдер», к.б.н. Енущенко И.В. за помощь при фотографировании батинеллид. Секвенирование образцов проведено в Приборном центре коллективного пользования физико-химического ультрамикрoанализа ЛИН СО РАН (ЦКП «Ультрамикрoанализ»). Сбор материала проводился с бортов НИС «Г.Ю. Верещагин», «Титов», «Папанин»

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Список литературы

Anisimova M., Gil M., Dufayard J.E. et al. 2011. Survey of branch support methods demonstrates accuracy, power, and robustness of fast likelihood-based approximation schemes. *Systematic Biology* 60: 685–699. DOI: [10.1093/sysbio/syr041](https://doi.org/10.1093/sysbio/syr041)

- Antil S., Abraham J.S., Sripoorna S. et al. 2023. DNA barcoding, an effective tool for species identification: a review. *Molecular Biology Reports* 50(1): 761–775. DOI: [10.1007/s11033-022-08015-7](https://doi.org/10.1007/s11033-022-08015-7)
- Camacho A.I., Dorda B.A., Rey I. 2013. Integrating DNA and morphological taxonomy to describe a new species of the family Bathynellidae (Crustacea, Syncarida) from Spain. *Graellsia* 69(2): 179–200. DOI: [10.3989/graelisia.2013.v69.081](https://doi.org/10.3989/graelisia.2013.v69.081)
- Camacho A.I., Dorda B.A., Chillón B.S. et al. 2017. The collection of Bathynellacea specimens of MNCN (CSIC) Madrid: microscope slices and DNA extract. *ZooKeys* 678: 31–63. DOI: [10.3897/zookeys.678.11543](https://doi.org/10.3897/zookeys.678.11543)
- Camacho A.I., Hutchins B., Schwartz B.F. et al. 2018. Description of a new genus and species of Bathynellidae (Crustacea: Bathynellacea) from Texas based on morphological and molecular characters. *Journal of Natural History* 52(1–2): 29–51. DOI: [10.5852/ejt.2023.891.2273](https://doi.org/10.5852/ejt.2023.891.2273)
- Camacho A.I., Mas-Peinado P., Dorda B.A. et al. 2018. Molecular tools unveil an underestimated diversity in a stygofauna family: a preliminary world phylogeny and an updated morphology of Bathynellidae (Crustacea: Bathynellacea). *Zoological Journal of the Linnean Society* 183(1): 70–96. DOI: [10.1093/zoolinnean/zlx063](https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlx063)
- Camacho A.I., Mas-Peinado P., Iepure S. et al. 2020. Novel sexual dimorphism in a new genus of Bathynellidae from Russia, with a revision of phylogenetic relationships. *Zoologica Scripta* 49(1): 47–63. DOI: [10.1111/zsc.12387](https://doi.org/10.1111/zsc.12387)
- Camacho A.I., Mas-Peinado P., Reddy Y.R. et al. 2021. An integrated approach to re-evaluate the validity of the family Leptobathynellidae (Crustacea: Bathynellacea). *Zoological Journal of the Linnean Society* 192(3): 853–895. DOI: [10.1093/zoolinnean/zlaa121](https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlaa121)
- Doyle J.J., Dickson E. 1987. Preservation of plant samples for DNA restriction endonuclease analysis. *Taxon* 36: 715–722. DOI: [10.2307/1221122](https://doi.org/10.2307/1221122)
- Drewes J., Schminke H.K. 2011. Number of Families within Bathynellacea (Malacostraca) and Year of Publication of their Names, with Redescription of Baicalobathynella Magna (Bazikalova, 1954) from Lake Baikal. *Crustaceana* 84(11): 1377–1401. DOI: [10.1163/001121611X590120](https://doi.org/10.1163/001121611X590120)
- Folmer O., Black M., Hoeh W. et al. 1994. DNA Primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. *Molecular Marine Biology and Biotechnology* 3: 294–299.
- Hall T. 2011. BioEdit: an important software for molecular biology. *Green Earth Research Foundation Bulletin of Bioscience* 2(1): 60–61.
- Ji S.J. 2024. The first report of Bathynellacea in the subterranean water of Mongolia: A new species of Altainella Camacho, 2020 (Crustacea, Bathynellidae). *Biodiversity Data Journal* 12: e130024. DOI: [10.3897/BDJ.12.e130024](https://doi.org/10.3897/BDJ.12.e130024)
- Kalyaanamoorthy S., Minh B.Q., Wong T.K.F. et al. 2017. ModelFinder: Fast model selection for accurate phylogenetic estimates. *Nature Methods* 14(6): 587–589. DOI: [10.1038/nmeth.4285](https://doi.org/10.1038/nmeth.4285)
- Kabus J., Cunze S., Dombrowski A. et al. 2023. Uncovering the Grinnellian niche space of the cryptic species complex *Gammarus roeselii*. *PeerJ* 11: e15800. DOI: [10.7717/peerj.15800](https://doi.org/10.7717/peerj.15800)
- Knowlton N., Weigt L.A. 1998. New dates and new rates for divergence across the Isthmus of Panama. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 265(1412): 2257–2263.
- Lunina O.V., Denisenko I.A., Ignatenko E.B. et al. 2024. Seismogenic zone of cape Shartlay (Lake Baikal): specific features of structure, displacements and rupture growth. *Geodinamika i tektonofizika [Geodynamics & Tectonophysics]* 15(4): 0776. DOI: [10.5800/GT-2024-15-4-0776](https://doi.org/10.5800/GT-2024-15-4-0776) (In Russian)
- Maniatis T. 1982. *Molecular cloning: A laboratory manual*. New York: Cold Spring Harbor Laboratory.
- Minh B.Q., Nguyen M.A.T., Haeseler A. 2013. Ultrafast Approximation for Phylogenetic Bootstrap. *Molecular Biology and Evolution* 30(5): 1188–1195. DOI: [10.1093/molbev/mst024](https://doi.org/10.1093/molbev/mst024)
- Nguyen L.-T., Schmidt H.A., von Haeseler A. et al. 2015. IQ-TREE: A fast and effective stochastic algorithm for estimating maximum-likelihood phylogenies. *Molecular Biology and Evolution* 32: 268–274. DOI: [10.1093/molbev/msu300](https://doi.org/10.1093/molbev/msu300)
- Palumbi S.R. 1996. Nucleic acids II: the polymerase chain reaction. In: Hillis D.M., Moritz C. and Mable B.K. (eds). *Molecular Systematics*, Sinauer Associates Inc. Sunderland Massachusetts, pp. 205–247.
- Rambaut A., Drummond A.J., Xie D. et al. 2018. Posterior summarisation in Bayesian phylogenetics using Tracer 1.7. *Systematic Biology* 67(5): 901–904. DOI: [10.1093/sysbio/syy032](https://doi.org/10.1093/sysbio/syy032)
- Seminsky K.Zh., Cheremnykh A.S., Khlystov O.M. et al. 2022. Fault Zones and Stress Fields in the Sedimentary Fill of Lake Baikal: Tectonophysical Approach for Seismic and hydroacoustic data interpretation. *Russ. Geol. Geophys* 63(7): 840–855.
- Suchard M.A., Lemey P., Baele G. et al. 2018. Bayesian phylogenetic and phylodynamic data integration using BEAST 1.10. *Virus Evolution* 4(1): 1–5. DOI: [10.1093/ve/vey016](https://doi.org/10.1093/ve/vey016)
- Tamura K., Stecher G., Kumar S. 2021. MEGA11: molecular evolutionary genetics analysis version 11. *Molecular Biology and Evolution* 38(7): 3022–3027. DOI: [10.1093/molbev/msab120](https://doi.org/10.1093/molbev/msab120)
- Tang C.Q., Leasi F., Obertegger U. et al. 2012. The widely used small subunit 18S rDNA molecule greatly underestimates true diversity in biodiversity surveys of the meiofauna. *The Proceedings of the National Academy of Sciences* 09(40): 16208–16212. DOI: [10.1073/pnas.1209160109](https://doi.org/10.1073/pnas.1209160109)
- Wares J.P., Cunningham C.W. 2001. Phylogeography and historical ecology of the North Atlantic intertidal. *Evolution* 55(12): 2455–2469.
- Базикалова А.Я. 1949. Находка из оз. Байкал интересного ракообразного. *Природа* 7: 63–64.
- Базикалова А.Я. 1954. Новые виды рода *Bathynella* из озера Байкал. *Труды Байкальской лимнологической станции* 14: 355–368.
- Бирштейн Я.А., Левушкин С.И. 1967. Отряд Bathynellacea (Crustacea, Malacostraca) в СССР. I. Семейство Bathynellidae. *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический* 72: 51–66.
- Бухаров А.А., Фиалков В.А. 1996. Геологическое строение дна Байкала, взгляд из «Пайсиса». Новосибирск: Наука, Сибирская издательская фирма РАН.
- Вейнберг И.В., Камалтынов Р.М. 1998. Сообщества макрозообентоса каменистого пляжа озера Байкал. *Зоологический журнал* 77(2): 158–165.
- Казьмин В.Г., Гольмшток А.Я., Клитгорд К. и др. 1995. Строение и развитие Академического хребта по данным сейсмических и подводных исследований. *Геология и геофизика* 36(10): 164–176.
- Кузьмин М.И., Карабанов Е.Б., Каваи Т. и др. 2001. Глубоководное бурение на Байкале – основные результаты. *Геология и геофизика* 42: 8–34.
- Логачев Н.А. 2003. История и геодинамика Байкальского рифта. *Геология и геофизика* 44(5): 391–406.
- Мац В.Д., Щербаков Д.Ю., Ефимова И.М. 2011. Позднемеловая-кайнозойская история байкальской впадины и формирование уникального биоразнообразия Байкала. *Стратиграфия. Геологическая корреляция* 19: 40–61.

Тахтеев В.В., Окунева Г.Л., Книжин И.Б. 2000. О распространении батинеллид (Crustacea: Bathynellacea) в Байкальском регионе. Исследования экосистем Восточной Сибири. Труды Биолого-почвенного факультета ИГУ 3: 101–103.

Тахтеев В.В., Снимщикова Л.Н., Окунева Г.Л. и др. 1993. Характеристика донного населения глубинной зоны Байкала. Экология 6: 60–68.

Тимошкин О.А., Сутурин А.Н., Бондаренко Н.А. и др. 2011. Биология прибрежной зоны озера Байкал Сообщение 1. Заплесковая зона: первые результаты междисциплинарных исследований, важность для мониторинга экосистемы. Известия ИГУ. Серия «Биология. Экология» 4(4): 75–110.

Турбанов И.С. 2016. Отряд Bathynellacea Chappuis, 1915 (Crustacea: Malacostraca) фауны России и сопредельных государств: степень изученности и перспективы исследования. Материалы Всероссийской молодежной гидробиологической конференции «Перспективы и проблемы современной гидробиологии», С. 147–149.

Хлыстов О.М., Мац В.Д., Воробьева С.С. и др. 2000. Строение и развитие подводного Академического хребта. Геология и геофизика 41(6): 819–824.