

УДК 595.34:575(282.256.3)

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ И ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИДЕНТИФИКАЦИЯ *Harpacticella inopinata* (Harpacticoida, Copepoda) ИЗ оз. БАЙКАЛ И р. ЕНИСЕЙ (РОССИЯ)

© 2023 г. Е. Б. Фефилова^{a, *}, Е. И. Попова^a, Т. Ю. Майор^b, А. А. Новиков^c,
И. О. Велегжанинов^a, М. А. Голубев^d, А. С. Бакашкина^d

^aИнститут биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук, Сыктывкар, Россия

^bЛимнологический институт Сибирского отделения Российской академии наук, Иркутск, Россия

^cКазанский федеральный университет, Казань, Россия

^dСыктывкарский государственный университет им. Питиримы Сорокина, Сыктывкар, Россия

*e-mail: fefilova@ib.komisc.ru

Поступила в редакцию 28.10.2022 г.

После доработки 21.12.2022 г.

Принята к публикации 26.12.2022 г.

Представлены результаты исследований морфологии и генетики байкальского субэндемика — гарпактикоиды *Harpacticella inopinata* Sars, 1908. Материалом послужили сборы 1969, 2017–2022 гг. из южной части оз. Байкал и р. Енисей в черте г. Красноярск. Показано, что морфологическая изменчивость внутри вида сильнее всего проявлялась в строении экзоподита антенны, числе пор и сенсилл на интегументе торакальных сомитов. Генетическая изменчивость исследованной выборки *H. inopinata* описывается тремя кладами со средним расстоянием между ними 0.24, генетические дистанции между особями внутри обнаруженных генетических групп не превышали 0.005. Показано, что *H. inopinata* из географически удаленных местообитаний (оз. Байкал и р. Енисей) образуют единую морфологическую и генетическую группу. Анализ генетического разнообразия *H. inopinata* подтверждает относительно недавнее байкальское происхождение вида в р. Енисей, вероятно, связанное с антропогенным вселением.

Ключевые слова: байкальские гарпактикоиды, морфологическая изменчивость, генетическая неоднородность вида, географическое распространение, генетический маркер (COI), филогенетическое дерево, гаплотипическая сеть

DOI: 10.31857/S0320965223050066, EDN: ZRTLPO

ВВЕДЕНИЕ

Из всех указанных для оз. Байкал гарпактикоид большинство видов принадлежит сем. Canthocamptidae, и только один вид — *Harpacticella inopinata* (Sars, 1908) — относится к сем. Harpacticidae, преимущественно морскому. Сугубо пресноводные Harpacticidae ограничены родом *Harpacticella*, узко распространенным в Восточной Азии (Lee et al., 2014). В оз. Байкал *H. inopinata*, встречающаяся по всему периметру озера и от уреза воды до глубин 20 м, — наиболее массовый представитель гарпактикоид и ракообразных (Окунева, Евстигнеева, 2001). Кроме оз. Байкал, *H. inopinata* отмечена в реках Ангара и Енисей, Иркутском и Братском водохранилищах, где также достигает высокой численности. По-видимому, высокое развитие популяций во всех местообитаниях вида связано с его биологическими особенностями: широким спектром питания, эвритермностью, обитанием на различных типах донных грунтов, особенностями пре-

копулятивного поведения (Окунева, 1989; Evstigneeva, 1993). Большое значение *H. inopinata* в сообществах байкальской мейофауны способствовало тому, что постэмбриональное развитие и популяционная динамика вида, его экология достаточно хорошо изучены; выявлена немалая роль *H. inopinata* в питании личинок байкальских рыб (Окунева, 1989). В ходе этих исследований сформировалось предположение (Евстигнеева, Собакина, 2008), что в озере обитает несколько видов рода *Harpacticella*: были выявлены отличия рачков от типового материала, собранного в западной части озера (бух. Песчаная, 52°15'28" с.ш., 105°42'15" в.д.). Эти отличия проявлялись в вооружении экзоподита антенны, первой плавательной конечности и каудальных ветвей. Для решения проблемы разделения возможных сестринских видов *Harpacticella* актуально детальное морфологическое изучение и молекулярно-гене-

Таблица 1. Материалы морфологических и генетических исследований *Harpacticella inopinata*

Место сбора	Координаты		Дата сбора	n, экз.	
	с.ш.	в.д.		морфол.	генетич.
оз. Байкал, “Утулик—Мурино”	51°33'14"	104°03'40"	18.06.1969	10♀♀, 5♂♂	—
оз. Байкал, пос. Листвянка	51°50'29"	104°53'06"	10.10.2017, 18.05.2022	10♀♀, 5♂♂	5♀♀
оз. Байкал, пос. Большие Коты	51°54'01"	105°03'47"	03.06.2018, 04.06.2018	10♀♀, 5♂♂	3♀♀
р. Енисей	55°59'24"	92°47'49"	09.06.2021, 31.07.2021, 19.05.2022	12♀♀, 5♂♂	4♀♀

Примечание. “—” — проба отсутствует, n — число особей.

тический анализ *H. inopinata* из оз. Байкал и других водных объектов.

Цель работы — дать морфологическую характеристику *H. inopinata* из оз. Байкал и р. Енисей для анализа изменчивости вида; определить уровень генетических различий вида в двух водных объектах на основании анализа последовательностей варибельного фрагмента гена первой субъединицы цитохромоксидазы (COI).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом для исследований послужили особи *Harpacticella inopinata* из оз. Байкал и р. Енисей, а также пять проб зообентоса из р. Лена. Материал из оз. Байкал включал гарпактикоид из коллекции формалиновых проб Зоологического музея Московского гос. университета им. М.В. Ломоносова, собранных в 1969 г. в районе “Утулик—Мурино” (участок акватории вдоль юго-восточного побережья от пос. Утулик до ст. Мурино) и сборов авторов из окрестностей пос. Листвянка и пос. Большие Коты (юго-западная часть оз. Байкал) в 2017–2022 гг. (табл. 1). Все пробы собирали с берега сачком на глубине 0.2–0.3 м или драгой (в пос. Большие Коты) с глубины 0.5–1 и 20 м. Материал из р. Енисей отбирали в черте г. Красноярск в 2021–2022 гг., пробы из р. Лена — в районе пос. Качуг (54°0'27" с.ш., 105°47'4" в.д., 53°56'40" с.ш., 105°53'0" в.д.) 28 июля 2022 г.

Для морфологического исследования рачков фиксировали в 4%-ном формалине, для генетического — в 96%-ном этиловом спирте и хранили в морозильной камере при температуре –20°C. Всего проанализировано 30 самок и 20 самцов из формалиновых проб и 12 самок из спиртовых.

Для идентификации видов использовали ключи и описания Сарса (Sars, 1908), Е.В. Боруцкого (1952), Г.Л. Окуневой (1989). Морфологию рачков исследовали с помощью микроскопов Leica DM 4000 B (Германия) и LOMO Микмед 2 (Россия).

При изучении морфологии особое внимание обращали на строение антенн (A2) самки, торакальных конечностей (P1–P5), каудальных ветвей самцов и самок *H. inopinata* из спиртовых и

формалиновых проб, кроме того, на строение интегумента торакальных сомитов II–IV. Рисунки выполняли с помощью рисовального устройства, обрабатывали в программах Adobe Photoshop CS3 Extendet и Xara Photo & Graphic Designer 6. Рисунки торакальных сомитов делали поверх фотографий на бумаге или в программе Inkscape. Изучен интегумент торакальных сомитов трех самок: двух из р. Енисей и одной из оз. Байкал (пос. Листвянка).

Для анализа генетического разнообразия гарпактикоид использовали фрагмент гена первой субъединицы цитохромоксидазы митохондриальной ДНК (COI). Выделение ДНК, получение и обработка ПЦР-продуктов проводили в Центре коллективного пользования “Молекулярная биология” Института биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН по протоколу, ранее опубликованному в работе (Kochanova et al., 2018). Выделение ДНК осуществляли в один этап инкубацией образца в растворе, содержащем хелатирующий агент Chelex 100 и протеиназу К. При выделении ДНК не проводили механического разрушения образца, поэтому после генетического исследования повторно изучали морфологию экзоскелета рачков, сохраненных в растворе Chelex 100. Для амплификации участка гена COI использовали прямой и обратный универсальные праймеры, разработанные для беспозвоночных организмов: HCO 2198 (5' TAAACTTCAGGGT-GACCAAAAATCA 3') (Folmer et al., 1994) и LCO 1384 (5' GGTCATGTAATCATAAAGATATTGG 3') (Machida et al., 2004). Продукт ПЦР реакции подвергали электрофорезу. Ампликоны из агарозного геля очищали с помощью набора реактивов “Cleanup S-Cap” (Евроген, Россия). Секвенирование образцов ДНК большинства особей (10 экз.) проводили в ЦКП “Геном” Института молекулярной биологии им. В. А. Энгельгардта РАН (Москва), два образца (из р. Енисей) — в Лаборатории молекулярной систематики и экологии Финского музея естественной истории (Хельсинки, Финляндия).

Полученные нуклеотидные последовательности выравнивали с применением алгоритма ClustalW и анализировали в программном пакете

Mega 11.0. Филогенетическое древо с расчетом бутстреп-поддержек узлов ветвления (1000 репликаций) строили по алгоритму UPGMA с применением трехпараметрической модели Тамуры-Нея (Tamura, Nei, 1993).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В пробах из оз. Байкал и р. Енисей *H. inopinata* встречается в массе. В пробах из оз. Байкал это был единственный из гарпактикоид вид, в июле 2021 г. в пробе из р. Енисей кроме *H. inopinata* обнаружены также представители сем. Canthocamptidae: *Mar-aenobiotus insignipes* (Lilljeborg, 1902) и *Moraria mrazeki* Scott, 1903. В р. Лена *H. inopinata* не была найдена.

Морфологическое описание. Исследованные особи *H. inopinata* из оз. Байкал и р. Енисей имели в целом сходное строение по всем обследованным морфологическим признакам. Размеры рачков варьировали от 850 до 1100 мкм. Форма тела самок и самцов характеризовалась как “циклоподного типа” – цефалосома и торакальные сегменты были шире относительно абдоминальных сегментов почти вдвое (рис. 1а). Антеннулы самок не достигали середины длины цефалосомы, рострум – крупный, широкий, слитый с цефалосомой. Конечности P2–P4 одинакового строения у самок и самцов, плавательного типа, P1 хорошо выраженного хватательного типа (рис. 1б, 1в) – конечные членики экзоподита и эндоподита несли серповидно-изогнутые шипы. Анальная пластинка отсутствовала. Каудальные ветви (рис. 1а, 1л) короткие, квадратные, средняя апикальная каудальная щетинка длинная, такой же длины, как все тело, внешняя – в три раза короче внутренней. Ниже приведено описание некоторых более детально исследованных нами морфологических структур *H. inopinata* и комментарии по их изменчивости.

Экзоподит A2 (рис. 1д–1к) двухчлениковый (рис. 1д, 1з) или неясно двухчлениковый (рис. 1е, 1ж, 1и, 1к). Первый членик вооружен дистально оперенной шипообразной щетинкой, второй членик – неоперенной тонкой щетинкой на середине внутреннего края и несколькими короткими шипиками и одной более длинной щетинкой на конце, а также оперенным шипом, длина которого в 2–2.5 раза превышает длину апикальной щетинки. Изменчивость экзоподита A2 проявлялась у исследованных особей в числе коротких шипиков на конечном членике (от одного до четырех). Кроме того, четыре самки из оз. Байкал у пос. Листвянка имели дополнительно 4–6 тонких длинных шипиков на середине первого членика экзоподита A2 (рис. 1ж). Доля таких самок в числе всех обследованных из оз. Байкал была 13%, из оз. Байкал у пос. Листвянка – 40%. Строение экзоподита A2 у байкальских *H. inopinata* в целом было более вариабельным, чем у енисейских

(рис. 1и, 1к). У самок из р. Енисей эта структура была неясно двухчлениковой без дополнительных шипиков на поверхности первого (неясно отчлененного) сегмента.

Первая пара ног (рис. 1б) с трехчлениковыми экзоподитом и эндоподитом. Эндоподит короче экзоподита, несет длинную щетинку на внутреннем крае первого членика и изогнутый голый шип и щетинку апикально на дистальном (третьем) членике. Экзоподит с одной короткой щетинкой на внешнем крае первого членика и второго членика. Внутренний дистальный конец второго членика экзоподита несет короткую тонкую щетинку. Конечный членик экзоподита (рис. 1в) очень короткий, неясно отчленен от второго членика и вооружен четырьмя когтеобразными шипами, из которых внутренний самый длинный, внешний – самый короткий. Внешний дистальный угол второго членика экзоподита P1 оттянут в короткий, цилиндрической формы, вырост. У большинства проанализированных нами особей этот вырост гладкий, у одной из самок (из “Утулик–Мурино”) вырост снабжен очень мелкими шипиками (рис. 1г).

Пятая пара ног самки двухчлениковая, внутренняя лопасть базиэндоподита длиннее экзоподита, трапецевидная, с пятью щетинками, из которых вторая от внешнего края – самая длинная. Экзоподит овальный, с пятью щетинками, из которых первая от внутреннего края самая длинная. Внешний и внутренний края экзоподита и лопасти базиэндоподита покрыты тонкими шипиками. Базиэндоподит P5 самца сильно редуцирован, представляет собой очень тонкую слитую медиально пластинку, вооруженную с каждой стороны одной неоперенной латеральной щетинкой. Экзоподит P5 самца квадратный, вооружен тремя голыми щетинками. P6 самца в виде небольшой лопасти, несет три длинных щетинки, из которых внутренняя оперена. Строение P5 сходно у всех проанализированных особей, за исключением одной самки из оз. Байкал (пос. Листвянка), которая имела на внешнем крае лопасти правой P5 дополнительную вооруженную щетинку.

Все щетинки на каудальных ветвях самок и самцов *H. inopinata* хорошо развиты. Изменчивость в строении каудальных ветвей наблюдалась в числе шипиков над апикальными каудальными щетинками (рис. 1л). Эти шипики всегда присутствовали.

Изучение интегумента торакальных сомитов *H. inopinata* из оз. Байкал и р. Енисей показало наличие до 18 пар сенсилл и 16 пар пор на сомите II, до 17 пар сенсилл и 10 пар пор на сомите III, до 12 пар сенсилл и 7 пар пор на сомите IV (рис. 2а). Из них 4–5 пар сенсилл и 1–4 пары пор были крупнее и более заметны, остальные – более мел-

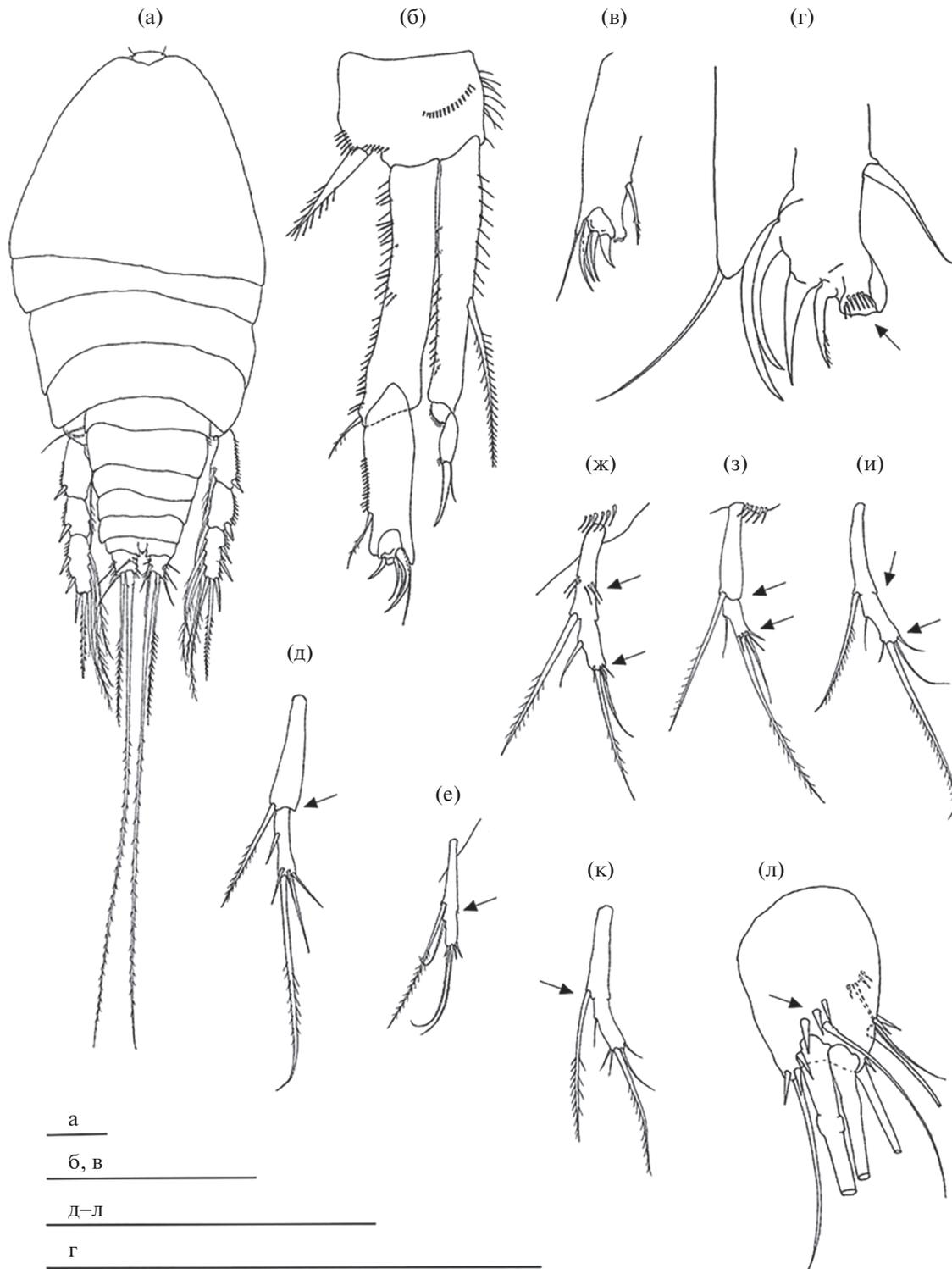


Рис. 1. Изменчивые признаки самки *Harpacticella inopinata*: а – общий вид дорсально; б – P1; в, г – дистальный членок экзоподита P1; д–к – экзоподит A2; л – каудальная ветвь дорсально; а–в, з – из оз. Байкал, “Утулик–Мурино”; г–ж, л – оз. Байкал, пос. Листвянка; и, к – р. Енисей. Стрелками показаны изменчивые признаки. Масштаб: 100 мкм.

кие, едва различимые. Изменчивость в числе этих структур проявлялась между особями из одного водоема (р. Енисей) (рис. 2б, 2в) и разных

(оз. Байкал и р. Енисей) (рис. 2б–2г). У всех обследованных особей присутствовала асимметрия в числе пор и сенсилл и их расположении на пра-

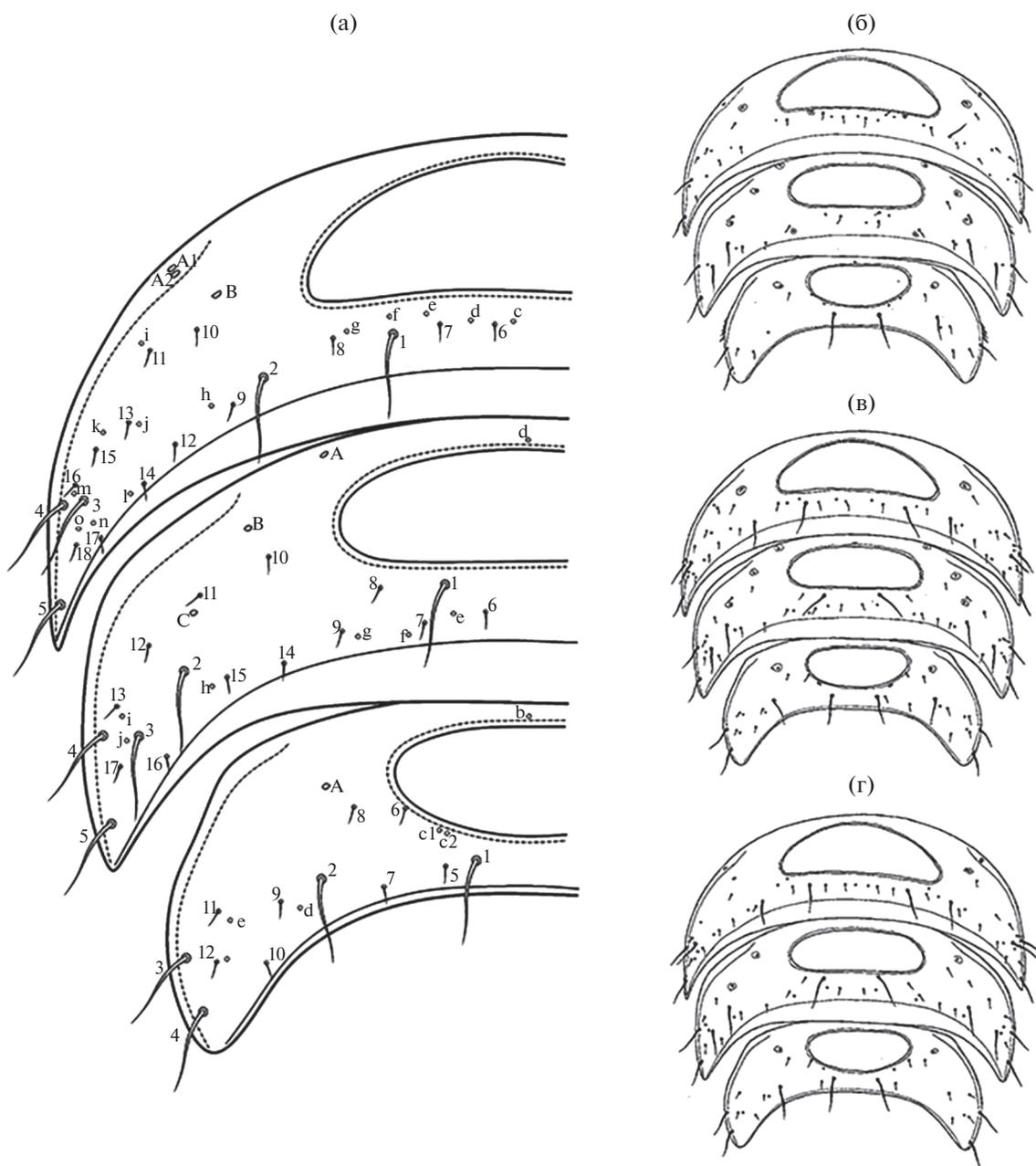


Рис. 2. Строение интегумента II–IV торакальных сомитов *Harpacticella inopinata*: а – реконструкция максимального числа пор и сенсилл; б, в – из р. Енисей; г – оз. Байкал, пос. Листвянка. Цифрами обозначены номера сенсилл, буквами – поры.

вой и левой сторонах сомитов. На основе анализа интегумента торакальных сомитов построена реконструкция максимально возможного числа пор и сенсилл на них у *H. inopinata* (рис. 2а).

Генетические дистанции. Выполнено секвенирование варибельного фрагмента гена COI восьми особей *H. inopinata*, отловленных в оз. Байкал и четырех особей из р. Енисей в черте г. Красноярск. Полученные нами последовательности занесены в GenBank под номерами: ОР093570–

ОР093573 (р. Енисей) и ОР413644, ОР413645, ОР413647–ОР413654 (оз. Байкал). Анализ последовательностей свидетельствует о сложной внутривидовой генетической структуре *H. inopinata* в оз. Байкал. Образцы разделились на три клады (рис. 3), отдаленные между собой генетическим расстоянием 0.21–0.25 по модели Тамуры–Нея. При этом генетические дистанции между особями внутри обнаруженных генетических групп не превышали 0.005. Обнаруженные генетические

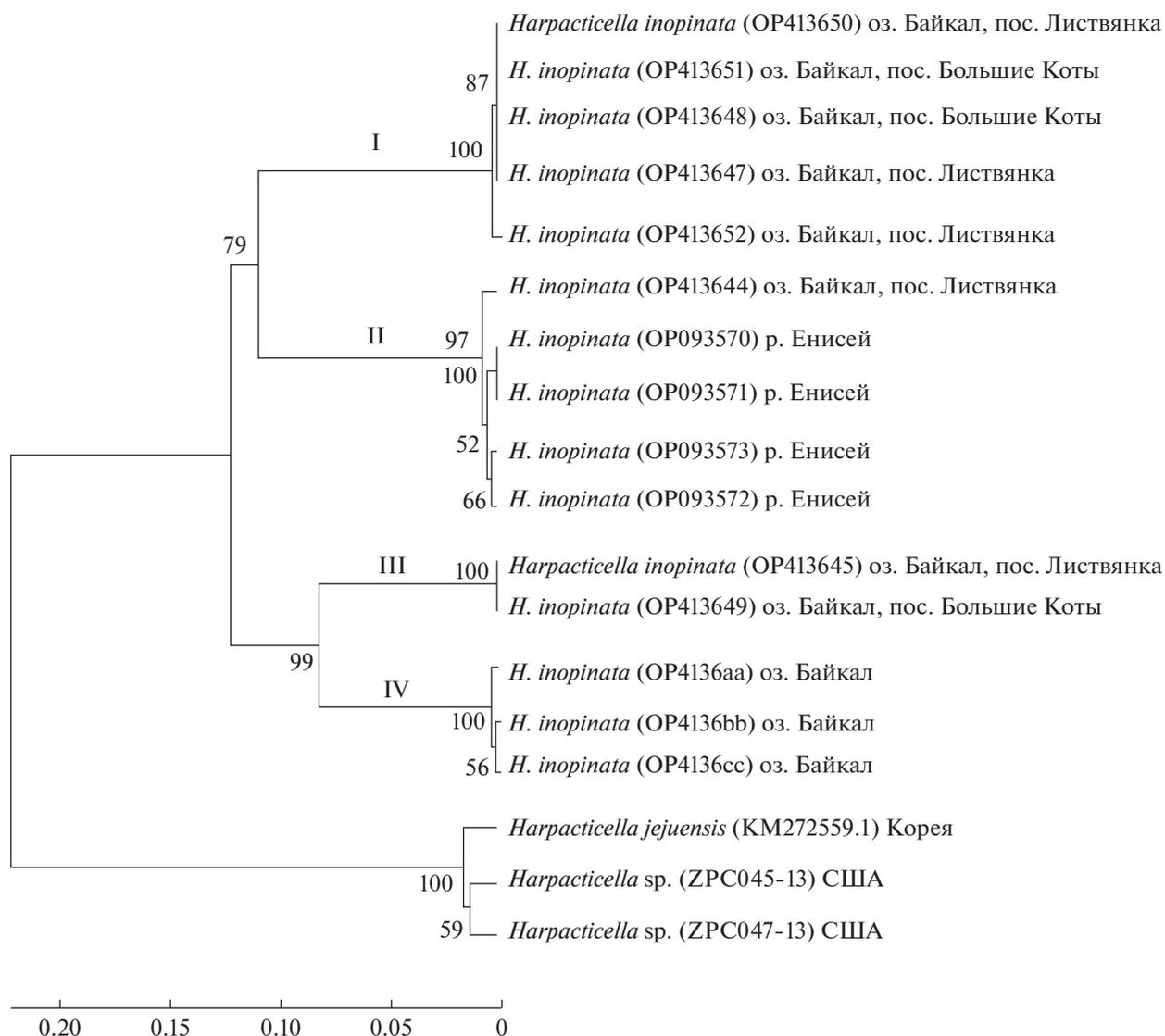


Рис. 3. Результаты филогенетического анализа *Harpacticella inopinata*, выполненного методом максимального правдоподобия с использованием модели Тамуры-Нея, на основе последовательности нуклеотидов фрагмента митохондриального гена COI. I–III – номера клад. В скобках указаны номера регистрации в GenBank. В качестве внешней группы использованы данные из GenBank по другим представителям рода *Harpacticella*.

группы не разделились по месту сбора материала внутри озера. Так, клады I и III образованы особями из пос. Листвянки и Больших Котов, клада II – особью из пос. Листвянки и р. Енисей.

Четыре особи из р. Енисей оказались генетически схожи между собой (максимальная дистанция составила 0.01) и образовали единую кладу с одной особью из оз. Байкал (средняя генетическая дистанция между одной особью из оз. Байкал и всеми особями из р. Енисей – 0.015), которая, по-видимому, представляет отдельную внутривидовую генетическую группу *H. inopinata* в оз. Байкал. На гаплотипической сети (рис. 4) проиллюстрировано время расхождения гаплотипов внутри оз. Байкал, определенное по числу накоп-

ленных между ними мутаций. Показано, что оно значительно превышает сроки дифференциации енисейской группы от одной из байкальской.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Исследования *H. inopinata* из оз. Байкал и р. Енисей показали ее соответствие первоописанию вида (Sars, 1908) по большинству признаков. Расхождения проанализированных нами особей с первоописанием наблюдали в строении экзоподита A2. Согласно Сарсу (Sars, 1908), этот двухчлениковый придаток с тремя щетинками – одной на первом членике и двумя на втором; согласно Е.В. Боруцкому (1952), экзоподит A2

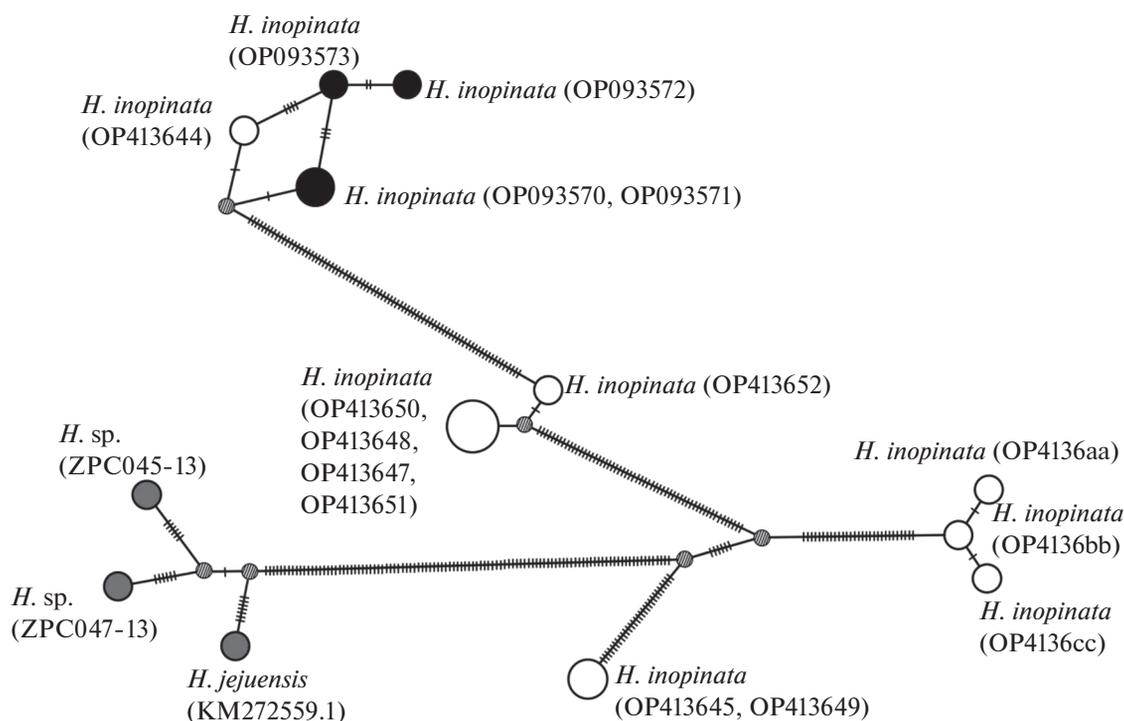


Рис. 4. Гаплотипическая сеть *Harpacticella inopinata*, построенная на основе анализа последовательности нуклеотидов фрагмента митохондриального гена COI. В скобках указаны номера регистрации в GenBank. Черные кружки – гаплотипы из р. Енисей, белые – гаплотипы из оз. Байкал, серые – внешняя группа. Черточками обозначено число мутаций между гаплотипами.

H. inopinata (из оз. Байкал) несет на конечном членике три щетинки; в работе Окуневой (1989) вооружение этой конечности не описано. Таким образом, нами дополнено описание вида уточнением признаков экзоподита A2, показана высокая изменчивость этой структуры, особенно в оз. Байкал. Наблюдаемая нами изменчивость и в числе члеников экзоподита A2, и в его вооружении может объяснить несоответствия друг другу ранних его описаний. Возможно, что в других частях ареала *H. inopinata* присутствуют особи с иным строением экзоподита A2, дополняющим картину изменчивости вида по этому признаку. При дальнейшем анализе, основанном на большем материале, учет различий в строении A2 может способствовать уточнению таксономии *H. inopinata*.

Другими признаками, дополняющими морфологическую характеристику *H. inopinata*, стали впервые для вида изученное нами число и расположение пор и сенсилл на торакальных сомитах. У других представителей Harpacticoida эти признаки интегумента видоспецифичны, и их анализ может служить для идентификации близких таксонов или морфологического разделения экологических групп, привлекаться при филогенетических построениях (Karanovic, Kim, 2014; Karanovic, 2017; Seifried, Dürbaum, 2000; Karanovic et al., 2018). Од-

нако широкого распространения такие исследования не получают из-за методических сложностей – работа по распознаванию пор и сенсилл интегумента таких мелких организмов как гарпактикоиды требует особенного уровня микроскопии. По нашим данным, на торакальных сомитах *H. inopinata* имеется относительно много пор и сенсилл, причем помимо элементов, сопоставимых по размеру с таковыми у представителей других семейств (Canthocamptidae (Novikov, Sharafutdinova, 2022), Heteropsyllidae (Novikov, Sharafutdinova, 2021), Miraciidae (Karanovic, Cho, 2014)), большинство из них очень мелкие. Такая особенность наряду с выявленной нами достаточно высокой изменчивостью в строении интегумента затрудняет применение связанных с ним признаков для изучения внутривидовой структуры и морфологической идентификации клад *H. inopinata*. Однако, безусловно, они могут быть использованы для дальнейших аналогичных исследований *Harpacticella*, например, другого рода сем. Harpacticidae – *Tigriopus* (Karanovic et al., 2018). Нами обнаружено, что состав интегументальных элементов свободных торакальных сомитов в целом очень схож у *H. inopinata* из р. Енисей и оз. Байкал.

Таким образом, по морфологическим признакам енисейская популяция *H. inopinata* образует

общую группу морфотипов вида с байкальскими. Генетический анализ также свидетельствует, что енисейская популяция очень близка к одному из байкальских гаплотипов *H. inopinata*. Генетические дистанции между ними были ниже, чем расстояния между географически разобщенными генетическими группами некоторых палеарктических видов гарпактикоид сем. Canthocamptidae (Kochanova et al., 2021): *Canthocamptus staphylinus* Jurine (0.028–0.036), *Attheyella crassa* (Sars) (0.013–0.065). Высокий уровень полиморфизма и генетическое разнообразие *H. inopinata* в озере показано не только нами, но и другими исследователями (Kochanova et al., 2022). Как и для других байкальских беспозвоночных, высокие значения генетических дистанций гена COI у *H. inopinata* могут свидетельствовать о древности вида и/или ускоренном темпе его эволюции (Mayor et al., 2010; Karanovic, Sitnikova, 2017; Martin et al., 2019). Также это может служить подтверждением байкальского происхождения вида и позднем его расселении в бассейне р. Енисей. Если принять, что вселение в р. Енисей *H. inopinata* произошло из оз. Байкал, то интересны механизмы попадания этой гарпактициды за почти тысячу километров от материнской популяции.

Ранее отмечен “поразительный факт”, что “...столь экологически пластичный вид ...не встречается в соседних с Байкалом водоемах” (цит. по: (Окунева, Евстигнеева, 2001, с. 488–489)). Имелись в виду многочисленные впадающие в озеро реки и изолированные озера по его побережью, а также р. Лена, чей исток расположен всего в нескольких километрах от оз. Байкал. Такие особенности распространения *H. inopinata* выделяют этот вид среди байкальских гарпактикоид, подавляющее большинство из которых (>80%) эндемичны для озера, остальные, обитающие в ссорах (заливах) и местах впадения в оз. Байкал рек и ручьев, имеют самое широкое распространение в Палеарктике (Окунева, 1989; Окунева, Евстигнеева, 2001).

По нашему мнению, особенности распространения *H. inopinata* связаны, со следующими биологическими характеристиками вида. Установлено (Окунева, 1989), что в оз. Байкал рачки развиваются круглогодично без диапаузы,¹ что, по видимому, ограничивает возможность преодоления ими участков суши, используя известный для пресноводных гарпактикоид механизм расселения на латентных стадиях птицами (Frisch et al., 2007) и рыбами (Bartholme et al., 2005). В то же

¹ По этой причине, вероятно, роль размера и морфометрии особей в согласовании морфологических признаков и генетических клад ограничена, поскольку в большой степени эти признаки могут зависеть от условий питания, скорости роста и созревания особей различных генераций *H. inopinata* (комментарий авторов).

время, *H. inopinata* хорошо плавает, но ее науплиусы ведут бентический образ жизни, передвигаясь и питаясь в литорали оз. Байкал на нитчатых водорослях родов *Ulothrix*, *Didymosphenia* и *Cladophora*, выживаемость науплиусов низкая (Окунева, 1989). Таким образом, успех колонизации видов новых местообитаний может быть связан с выживаемостью в них науплиусов на подходящем растительном субстрате.

Показано (Lake Baikal..., 1998; Shulepina et al., 2013; Порфирьев и др., 2021), что несколько десятков таксонов макробеспозвоночных (черви, амфиподы, амфибиотические насекомые и др.), субэндемиков оз. Байкал, имеют сходное с *H. inopinata* распространение – оз. Байкал и юг Енисейского бассейна, и отсутствуют, например, в р. Лена. Однако разнообразие этой фаунистической группы последовательно снижается при удалении от озера, оказываясь наибольшим в верхнем течении р. Ангара и наименьшим в р. Енисей. В результате специальных генетических исследований для некоторых байкальских субэндемиков доказано, что вселение их в бассейн р. Ангара произошло из оз. Байкал, а не наоборот (Порфирьев и др., 2021). По нашему мнению, расселению этих видов и *H. inopinata* за пределами озера способствовали антропогенные факторы, а именно судоходство, которое на протяжении двух веков было и продолжает быть активным на юге Енисейского бассейна. Антропогенный механизм вселения *H. inopinata* в район г. Красноярск, расположенного значительно выше по течению места впадения р. Ангара в р. Енисей, кажется наиболее вероятным, поскольку лучше всего объясняет успешное преодоление видом большого расстояния против течения главного русла бассейна.

Выводы. Морфологические и генетические исследования подтвердили идентичность енисейской *H. inopinata*, по крайней мере, одной из генетических групп вида, обитающей в оз. Байкал. Согласно нашим данным, *H. inopinata* в р. Енисей имеет байкальское происхождение: морфологическая и генетическая изменчивость вида в оз. Байкал выше, что косвенно свидетельствует о большей его древности при сравнении с этим видом из р. Енисей. Поскольку наиболее вероятен антропогенный механизм вселения вида в р. Енисей, произошло это вселение относительно недавно. Анализ морфологической изменчивости *H. inopinata* показал, что наиболее вариабельные признаки – строение экзоподита антенны и интегумента второго–четвертого торакальных сомитов. Наиболее перспективными для дальнейшей таксономии вида в оз. Байкал могут быть исследования экзоподита антенны. Пригодность для этого характеристик интегумента второго–четвертого торакальных сомитов сомнительна из-за высокой индивидуальной изменчивости этих

структур. Установлена генетическая неоднородность *H. inopinata* в оз. Байкал: только в южной части озера выявлено три географически неразобщенные генетические группы вида, что указывает на необходимость пересмотра его таксономии — выделения новых подвидов или видов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны Е.С. Кочановой (University of Helsinki) за консультативную помощь и секвенирование двух образцов ДНК (номера ОР0973570, ОР0973573).

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 22-24-00030, <https://rscf.ru/project/22-24-00030>.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Боруцкий Е.В.* 1952. Harpacticoida пресных вод. Фауна СССР. Т. 3. Вып. 4: Ракообразные. М.: Изд-во АН СССР.
- Евстигнеева Т.Д., Собакина И.Г.* 2008. Гарпактициды (Copepoda, Harpacticoida) водоемов Центральной и Северной Азии: Матер. Междунар. науч. конф. “Биоразнообразие: проблемы и перспективы сохранения”, посвященной 135-летию со дня рождения И. И. Спрыгина. Пенза: Пед. ин-т им. В.Г. Беллинского. С. 144.
- Окунева Г.Л.* 1989. Гарпактициды оз. Байкал. Иркутск: Изд-во Иркутск. ун-та.
- Окунева Г.Л., Евстигнеева Т.Д.* 2001. Гарпактициды (Harpacticoida) // Аннотированный список фауны оз. Байкал и его водосборного бассейна. Т. 1: Озеро Байкал. Кн. 1. Новосибирск: Наука. С. 468.
- Порфирьев А.Г., Королева А.Г., Зайцева Е.П. и др.* 2021. Планарии (Plathelminthes, Tricladida, Dendrocoelidae) Байкальского происхождения в Богучанском водохранилище р. Ангара // Зоол. журн. Т. 100. № 3. С. 256. <https://doi.org/10.31857/S0044513421030090>
- Bartholme S., Samchyshyna L., Santer B. et al.* 2005. Subitaneous eggs of freshwater copepods pass through fish guts: Survival, hatchability, and potential ecological implications // *Limnol., Oceanogr.* V. 50. № 3. P. 923.
- Evstigneeva T.D.* 1993. Precopulatory mate guarding in *Harpacticella inopinata* Sars (Copepoda: Harpacticoida) from Lake Baikal // *Hydrobiologia.* V. 254. P. 107.
- Folmer O., Black M., Hoeh W. et al.* 1994. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates // *Mol. Mar. Biol. Biotechnol.* V. 3. P. 294.
- Frisch D., Green A.J., Figuerola J.* 2007. High dispersal capacity of a broad spectrum of aquatic invertebrates via waterbirds // *Aquat. Sci.* V. 69. № 4. P. 568. <https://doi.org/10.1007/s00027-007-0915-0>
- Karanovic T.* 2017. Two new *Phyllopodopsyllus* (Copepoda, Harpacticoida) from Korean marine interstitial // *J. Species Res.* V. 6. P. 185. [https://doi.org/10.12651/JSR.2017.6\(S\).185](https://doi.org/10.12651/JSR.2017.6(S).185)
- Karanovic T., Cho J.-L.* 2014. Four new *Schizopera* (Copepoda, Harpacticoida) from marine interstitial habitats in Korea // *Zootaxa.* V. 4114. № 1. P. 001. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4114.1.1>
- Karanovic T., Kim K.* 2014. Suitability of cuticular pores and sensilla for harpacticoid copepod species delineation and phylogenetic reconstruction // *Arthropod Struct. Develop.* V. 43. № 6. P. 615. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2014.09.003>
- Karanovic I., Sitnikova T.Yu.* 2017. Morphological and molecular diversity of Lake Baikal candonid ostracods, with description of a new genus // *ZooKeys.* V. 684. P. 19. <https://doi.org/10.3897/zookeys.684.13249>
- Kochanova E.S., Fefilova E.B., Sukhikh N.M. et al.* 2018. Morphological and Molecular-Genetic Polymorphism of *Canthocamptus staphylinus* Jurine (Harpacticoida, Copepoda, Crustacea) // *Inland Water Biol.* V. 11. № 2. P. 111. <https://doi.org/10.1134/S1995082918020086>
- Karanovic T., Lee S., Lee W.* 2018. Instant taxonomy: Choosing adequate characters for species delimitation and description through congruence between molecular data and quantitative shape analysis // *Invertebrate Syst.* V. 32. P. 551. <https://doi.org/10.1071/IS17002>
- Kochanova E., Nair A., Sukhikh N. et al.* 2021. Patterns of Cryptic Diversity and Phylogeography in Four Freshwater Copepod Crustaceans in European Lakes // *Diversity.* V. 13. P. 448. <https://doi.org/10.3390/d13090448>
- Kochanova E., Mayor T., Väinölä R.* 2022. Cryptic diversification of harpacticoid copepod *Harpacticella inopinata* in Lake Baikal // e-Abstract booklet of International conference on Copepoda. P. 75.
- Lake Baikal.* Evolution and Biodiversity. 1998. Leiden: Backhuys Publ.
- Lee S., Kichoon Kim K., Lee W.* 2014. A new species of *Harpacticella* Sars, 1908 (Copepoda, Harpacticoida), from a tidal pool on Jeju Island, Korea // *ZooKeys.* V. 445. P. 13. <https://doi.org/10.3897/zookeys.445.7831>
- Machida R.J., Miya M.U., Nishida M. et al.* 2004. Large-scale gene rearrangements in the mitochondrial genomes of two calanoid copepods *Eucalanus bungii* and *Neocalanus cristatus* (Crustacea), with notes on new versatile primers for the srRNA and COI genes // *Gene.* V. 332. P. 71. PMID: 15145056 <https://doi.org/10.1016/j.gene.2004.01.019>
- Martin P., Sonet G., Smitz N. et al.* 2019. Phylogenetic analysis of the Baikalodrilus species flock (Annelida: Clitellata: Naididae), an endemic genus to Lake Baikal (Russia) // *Zool. J. Linnean Soc.* V. 187(4). P. 987. <https://doi.org/10.1093/zoolinnea/zlz066>
- Mayor T.Y., Sheveleva N.G., Sukhanova L.V. et al.* 2010. Molecular-phylogenetic analysis of cyclopoids (Copepoda: Cyclopoida) from Lake Baikal and its water catchment basin // *Russ. J. Genetics.* V. 46. № 11. P. 1373.
- Novikov A., Sharafutdinova D.* 2021. Revision of the genus *Heteropsyllus* (Copepoda: Harpacticoida) with descrip-

- tion of a new species from the Laptev Sea and establishment of new genus // *Arthropoda Selecta*. V. 30 (3). P. 405.
- Novikov A., Sharafutdinova D. 2022. Revision of the genus *Canthocamptus* (Copepoda: Harpacticoida) with a description of a new species from the Lena River Delta (North-eastern Siberia) // *European J. Taxon*. V. 826. P. 33.
<https://doi.org/10.5852/ejt.2022.826.1833>
- Sars G.O. 1908. On the occurrence of a genuine Harpacticid in the Lake Baikal // *Archiv for matematik og naturvidenskab*. V. 29. № 4. P. 5.
- Seifried S., Dürbaum J. 2000. First clear case of carnivory in marine Copepoda Harpacticoida // *J. Nat. History*. V. 34(8). P. 1595.
<https://doi.org/10.1080/00222930050117503>
- Shulepina S.P., Andrianova A.V., Baturina M.A. et al. 2013. Baikal endemics in zoobenthos of the Yenisei River: Programme and book of abstracts of IV International symposium “Invasien of alien species in Holarctic”. Borok: Papanin Institute for Biology of Inland Waters. P. 162.
- Tamura K., Nei M. 1993. Estimation of the number of nucleotide substitutions in the control region of mitochondrial DNA in humans and chimpanzees // *Mol. Biol. and Evol.* V. 10. P. 512.

Morphological and Genetical Identification of *Harpacticella inopinata* Sars (Harpacticoida, Copepoda) from Lake Baikal and the Enisey River

E. B. Fefilova¹*, E. I. Popova¹, T. Y. Mayor², A. A. Novikov³, I. O. Velegzhaninov¹, M. A. Golubev⁴, and A. S. Bakashkina⁴

¹*Institute of Biology, Komi Science Centre, Ural Division, Russian Academy of Sciences, Syktyvkar, Russia*

²*Limnological Institute of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Irkutsk, Russia*

³*Kazan Federal University, Kazan, Russia*

⁴*Pitirim Sorokin Syktyvkar State University, Syktyvkar, Russia*

*e-mail: fefilova@ib.komisc.ru

The work presents the results of comparative studies of the morphology and genetics of the Baikal subendemic – the harpacticoid copepod *Harpacticella inopinata* Sars, 1908. The material was obtained from the southern part of Baikal Lake and the Yenisei River within the of Krasnoyarsk city in 1969, 2017–2022. It is shown that morphological variability within the species appeared most in the structure of the antenna exopodite, the number of pores and sensillas on the integument of thoracic somites. The genetic variation of the studied sample of *H. inopinata* was described by four clades with a distance between them of 0.26, the genetic distances between individuals within the detected genetic groups did not exceed 0.005. It was determined that *H. inopinata* from geographically remote habitats (Baikal Lake and Yenisei River) forms a single morphological and genetic group. Analysis of the genetic diversity of *H. inopinata* confirms the relatively recent Baikal origin of the species in the Yenisei, probably associated with an anthropogenic moving into the river.

Keywords: Baikal harpacticoid copepods, morphological variability, genetical species inhomogeneity, geographical distribution, genetics marker COI, phylogenetic tree, haplotypes net