

DOI 10.18699/vjgb-24-36

Байкальские амфиподы и их геномы, большие и малые

П.Б. Дроздова ^{1,2} , Е.В. Мадьярова ¹, А.Н. Гурков ^{1,2}, А.Е. Саранчина ¹, Е.В. Романова ³,
Ж.В. Петунина ³, Т.Е. Перетолчина ³, Д.Ю. Щербаков ^{1,3,4}, М.А. Тимофеев ¹ 

¹ Иркутский государственный университет, Иркутск, Россия

² АНО «Байкальский исследовательский центр», Иркутск, Россия

³ Лимнологический институт Сибирского отделения Российской академии наук, Иркутск, Россия

⁴ Новосибирский национальный исследовательский государственный университет, Новосибирск, Россия

 drozdovapb@gmail.com; m.a.timofeyev@gmail.com

Аннотация. Эндемичные амфиподы (Crustacea: Amphipoda) озера Байкал – это один из наиболее ярких примеров возникновения большого количества видов (так называемых букетов видов), занимающих разнообразие экологические ниши, от небольшого числа исходных видов, которое происходило на ограниченной территории и потому доступно для всестороннего исследования. Подобные примеры предоставляют уникальные возможности изучения поведенческих, анатомических и физиологических адаптаций во множестве комбинаций условий среды и потому привлекают большое внимание. Существующие варианты таксономической классификации этой группы насчитывают более 350 морфологических видов и подвидов, которые, согласно молекулярно-филогенетическим исследованиям маркерных генов, полных транскриптомов и митохондриальных геномов, произошли в результате не менее двух вселений в озеро. Исследования изоферментов и маркерных генов выявили существенное криптическое разнообразие байкальских амфипод, а также существенный разброс по уровню генетического разнообразия внутри некоторых морфологических видов. Экспериментальная проверка, проведенная на данный момент только для двух морфологических видов, показывает возможную применимость митохондриального маркера, гена первой субъединицы цитохром с-оксидазы, для предсказания репродуктивной изоляции. Приблизительно у десятой части видов байкальских амфипод был изучен размер ядерного генома и хромосомные числа, что позволило выявить почти десятикратную вариабельность размера генома при стабильных ($2n = 52$ для большинства изученных видов) кариотипах. При этом анализ разнообразия повторов в ядерных геномах показал существенные межвидовые различия. Кроме того, выявлены необычные особенности некоторых митохондриальных геномов, такие как вариабельность по длине и по порядку генов, а также дубликации генов тРНК, часть из которых подверглась ремолдингу (изменению специфичности антикодона за счет точечных мутаций). Следующими важными шагами должны стать сборка полных геномов для разных видов байкальских амфипод, чему на данном этапе препятствует сложная структура этих геномов с большим содержанием повторов, и обновление таксономической классификации видов с учетом комплекса полученных данных.

Ключевые слова: озеро Байкал; бокоплав; букеты видов; видообразование; генетика популяций; геномика.

Для цитирования: Дроздова П.Б., Мадьярова Е.В., Гурков А.Н., Саранчина А.Е., Романова Е.В., Петунина Ж.В., Перетолчина Т.Е., Щербаков Д.Ю., Тимофеев М.А. Байкальские амфиподы и их геномы, большие и малые. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2024;28(3):317-325. DOI 10.18699/vjgb-24-36

Финансирование. Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 22-14-00128, <https://rscf.ru/project/22-14-00128/>.

Lake Baikal amphipods and their genomes, great and small

P.B. Drozdova ^{1,2} , E.V. Madyarova ¹, A.N. Gurkov ^{1,2}, A.E. Saranchina ¹, E.V. Romanova ³,
J.V. Petunina ³, T.E. Peretolchina ³, D.Y. Sherbakov ^{1,3,4}, M.A. Timofeyev ¹ 

¹ Irkutsk State University, Irkutsk, Russia

² Baikal Research Centre, Irkutsk, Russia

³ Limnological Institute of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Irkutsk, Russia

⁴ Novosibirsk State University, Novosibirsk, Russia

 drozdovapb@gmail.com; m.a.timofeyev@gmail.com

Abstract. Endemic amphipods (Crustacea: Amphipoda) of Lake Baikal represent an outstanding example of large species flocks occupying a wide range of ecological niches and originating from a handful of ancestor species. Their development took place at a restricted territory and is thus open for comprehensive research. Such examples provide unique opportunities for studying behavioral, anatomic, or physiological adaptations in multiple combinations of environmental conditions and thus attract considerable attention. The existing taxonomies of this group

list over 350 species and subspecies, which, according to the molecular phylogenetic studies of marker genes, full transcriptomes and mitochondrial genomes, originated from at least two introductions into the lake. The studies of allozymes and marker genes have revealed a significant cryptic diversity in Baikal amphipods, as well as a large variance in genetic diversity within some morphological species. Crossing experiments conducted so far for two morphological species suggest that the differences in the mitochondrial marker (cytochrome c oxidase subunit I gene) can potentially be applied for making predictions about reproductive isolation. For about one-tenth of the Baikal amphipod species, nuclear genome sizes and chromosome numbers are known. While genome sizes vary within one order of magnitude, the karyotypes are relatively stable ($2n = 52$ for most species studied). Moreover, analysis of the diversity of repeated sequences in nuclear genomes showed significant between-species differences. Studies of mitochondrial genomes revealed some unusual features, such as variation in length and gene order, as well as duplications of tRNA genes, some of which also underwent remodeling (change in anticodon specificity due to point mutations). The next important steps should be (i) the assembly of whole genomes for different species of Baikal amphipods, which is at the moment hampered by complicated genome structures with high repeat content, and (ii) updating species taxonomy taking into account all the data.

Key words: Lake Baikal; amphipods; species flocks; speciation; population genetics; genomics.

For citation: Drozdova P.B., Madyarova E.V., Gurkov A.N., Saranchina A.E., Romanova E.V., Petunina J.V., Peretolchina T.E., Sherbakov D.Y., Timofeyev M.A. Lake Baikal amphipods and their genomes, great and small. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2024;28(3):317-325. DOI 10.18699/vjgb-24-36

Введение

Для древних озер характерно взрывное видообразование и большая доля эндемиков, но даже среди них Байкал, возраст которого составляет по различным оценкам от 25–30 до 70 млн лет, выделяется особым видовым богатством (Cristescu et al., 2010; Mats et al., 2011). Одной из наиболее разнообразных групп близкородственных видов в Байкале являются представители отряда Amphipoda (Crustacea).

Частично разнообразие амфипод в Байкале можно объяснить большим числом экологических ниш: виды этой группы различаются по глубине обитания (0–1642 м), способу питания, периоду размножения (Такхтеев, 2000; Takhteev, 2000). Тем не менее многие виды обитают совместно, обладая при этом сходными размерами, спектрами питания и периодом размножения (Такхтеев, 2000; Takhteev, 2000), что вызывает вопрос о движущих силах, обеспечивших их видообразование. Глобальные выводы о происхождении байкальских эндемичных животных на основе молекулярных данных уже были сделаны в результате многочисленных предыдущих исследований и резюмированы в обзорах (Sherbakov, 1999; Sherbakov et al., 2017), но свежие данные, полученные в том числе при помощи высокопроизводительного секвенирования, раскрыли новые детали видообразования байкальских амфипод и эволюции их геномов.

Сколько видов амфипод обитает в Байкале?

Морфологическая классификация

Основой разработанных систем, формально определяющих виды байкальских амфипод, на данный момент является морфологический критерий, т.е. наличие у всех исследованных особей вида набора уникальных морфологических признаков. В Байкале насчитывается более 350 морфологических видов и подвидов амфипод (Такхтеев, 2000; Камалтынов, 2001; Takhteev et al., 2015). Подвиды байкальских амфипод в большинстве случаев произведены от морфологических разновидностей, в меньшей степени отличающихся друг от друга, чем виды (Бази-

калова, 1945; Такхтеев, 2000). Все эти виды относятся к типу Arthropoda, подтипу Crustacea, классу Malacostraca, отряду Amphipoda, надсемейству Gammaroidea (Sket et al., 2019). Количество подвидов, видов, родов и семейств различается, по мнению разных авторов (Takhteev, 2019), однако основные различия связаны с изменением уровня таксонов (подвиды/виды, виды одного рода/разные роды и т.д.).

Существование разных классификаций усложняет исследование байкальских амфипод. С практической точки зрения наиболее принципиальными различиями для исследователей амфипод являются разные родовые названия для одних и тех же видов. Соотношение названий, предложенных разными авторами, можно уточнить по World Amphipoda Database (WAD; <https://www.marinespecies.org/amphipoda/>) (Horton et al., 2023). Следует отметить, что для принятой в WAD систематики (Камалтынов, 2001, 2009) нет ключа-определителя, и по этой причине часто в статьях используются именно названия видов, указанные в известных определителях. Наиболее полным определителем байкальских видов на данный момент остается (Базикалова, 1945). Некоторые группы подробнее описаны в более поздних источниках (Базикалова, 1962; Такхтеев, 2000). Единственный англоязычный определитель родов байкальских амфипод – работа (Sket et al., 2019); контрольный список видов, согласно этой классификации, приведен в англоязычной работе (Takhteev et al., 2015). Ни один из определителей не включает виды, описанные после 2000 г.: *Eulimnogammarus messerschmidtii* Bedulina et Takhteev, 2014 (Bedulina et al., 2014), *Eulimnogammarus etingovae* и *Eulimnogammarus tchernykhi* Moskalenko, Neretina & Yampolsky, 2020 (Moskalenko et al., 2020).

Молекулярно-генетические подходы к классификации

Молекулярно-филогенетические исследования байкальских амфипод позволили сделать три важных вывода. Во-первых, все они на филогенетическом дереве кластеризуются внутри представителей пресноводной ветви морфологического рода *Gammarus* Fabricius, 1775, что свиде-

тельствует об их происхождении от *Gammarus*-подобных пресноводных предков (Macdonald III et al., 2005; Hou et al., 2014). Во-вторых, исследования с использованием филогенетических маркерных генов показали разделение на две группы (Sherbakov, 1999; Macdonald III et al., 2005), что говорит о вселении предков байкальских амфипод в озеро не менее чем дважды. Этот вывод подтверждается и филогенией, построенной на основе однокопийных ортологичных ядерных генов в сборках транскриптомов (Naumenko et al., 2017), а также полных митохондриальных геномов (Romanova et al., 2016a). К потомкам первого вселения относится существенно меньшее число видов, чем к потомкам второго вселения (Базикалова, 1945; Naumenko et al., 2017). В-третьих, у нескольких видов байкальских амфипод выявлено криптическое разнообразие, т.е. существование морфологически не различимых или сложно различимых генетических групп (см. ниже).

Исследования спектров изоферментов показали значительную (часто видового уровня) вариабельность внутри морфологических видов и привели к предложениям поднять статус некоторых подвидов до видового (Yampolsky et al., 1994; Väinölä, Kamaltynov, 1999) или, напротив, свести в синонимы (Daneliya et al., 2009). Различия в частотах изоферментов можно трактовать как указание на существование изолированных популяций, но часто сложно напрямую перевести в конкретные видовые границы. Те же проблемы, хотя и в меньшей степени, касаются результатов филогенетического анализа на основе разных генетических маркеров. В этом случае для разграничения видов (species delimitation) используют вычисленные критические значения дистанций на филогенетическом дереве (Lefébure et al., 2006), а также другие методы, основанные на генетических дистанциях, топологии филогенетического дерева или общих аллелях (Fišer et al., 2018). Тем не менее, поскольку с уверенностью отождествлять полученные кластеры образцов и биологические виды нельзя, их принято называть молекулярными операционными таксономическими единицами (molecular operational taxonomic units, MOTU) (Blaxter, 2004).

Наиболее известной и часто используемой маркерной последовательностью для амфипод и многих других беспозвоночных является так называемый фолмеровский участок митохондриального гена первой субъединицы цитохром с-оксидазы (*COI* или *cox1*) (Folmer et al., 1994; Hebert et al., 2003). Следует отметить, что известно много случаев несоответствия митохондриальной и ядерной филогений (mito-nuclear discordance) (Toews, Brelsford, 2012). Для того чтобы сделать более надежные выводы о разделении генетических линий, желательнее привлекать также ядерные маркеры. В качестве таковых часто применяют кластеры генов рРНК и постепенно вводят «полногеномные» маркеры, такие как ультраконсервативные элементы (ultraconserved elements, UCE), ДНК-маркеры, ассоциированные с сайтами рестрикции (restriction site-associated DNA (RAD) markers), и однокопийные ортологи (single-copy orthologs, SCO) (Eberle et al., 2020). Для байкальских амфипод из этого списка пробовали использовать SCO (Naumenko et al., 2017; Drozdova et al.,

2021); для небайкальских – также RAD (Jordan et al., 2020; Weston et al., 2022; Eme et al., 2023).

Популяционно-генетическое разнообразие

Внутривидовое разнообразие разными методами и с разной степенью географического покрытия рассматривали у более чем 20 морфологических байкальских видов (Приложение 1)¹; для ряда из них было показано существенное внутривидовое генетическое разнообразие (Gomanenko et al., 2005; Daneliya et al., 2011; Gurkov et al., 2019). Оказалось, что даже сравнимые по распространенности и экологическим характеристикам виды могут значительно различаться по уровню внутривидового разнообразия (рис. 1). Например, распространенный литоральный морфологический вид *Eulimnogammarus verrucosus* (Gerstfeldt, 1858) разделяется не менее чем на три генетические линии (W, S, E), приуроченные к западной (до истока р. Ангары), южной и восточной частям побережья Байкала соответственно. Парные внутривидовые различия по *COI* достигают 13 %, что примерно соответствует дистанциям между морфологическими видами (Gurkov et al., 2019), а последний общий предок этих групп, согласно оценке методом молекулярных часов, существовал около 4.5 млн лет назад (Drozdova et al., 2022). Использование ядерного маркера, фрагмента гена 18S рРНК, полностью подтвердило это разделение (Gurkov et al., 2019).

Другой часто встречающийся вид в прибрежной зоне, *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899), также разделен на генетические линии, приуроченные к географии, однако различия меньше и достигают приблизительно 8 % (Gomanenko et al., 2005), а последний общий предок существовал около 2 млн лет назад (Bukin et al., 2018). Разнообразие по ядерному маркеру, интрон гена β -субъединицы АТФ-синтазы, было ниже, но тоже подтверждало внутривидовую дифференциацию (Коваленкова, 2018). Напротив, предварительные данные о внутривидовом разнообразии у единственного пелагического планктонного вида байкальских амфипод, *Macrohectopus branickii* (Dybowski, 1874), по фрагментам митохондриальных генов *COI* и пятой субъединицы NADH-дегидрогеназы (*ND5* или *nad5*) (Петунина и др., 2023; Zaidykov et al., 2023) не позволили обнаружить географически разделенные генетические линии.

Наконец, широко распространенный вид *Eulimnogammarus cyaneus* (Dybowski, 1874), населяющий существенную часть литорали Байкала, обладает очень слабым генетическим разделением по *COI* (Gurkov et al., 2019), однако существенным по анализу изоферментов (Mashiko et al., 2000). Также интересно, что границы между генетическими группами *E. verrucosus*, такие как исток Ангары, не подтверждаются для *Gm. fasciatus* (см. рис. 1, А, Б); в случае *Gm. fasciatus* географические барьеры неочевидны. Исток Ангары, формирование которого началось не раньше 120 тыс. лет назад (Arzhannikov et al., 2018), намного моложе, чем последний общий предок *E. verrucosus*, обитающих по разные стороны от истока (3.81 млн лет) (Drozdova et al., 2022). Вероятно, нынешнее криптическое

¹ Приложения 1–5 см. по адресу:
<https://vavilovj-icg.ru/download/pict-2024-28/appx13.xlsx>

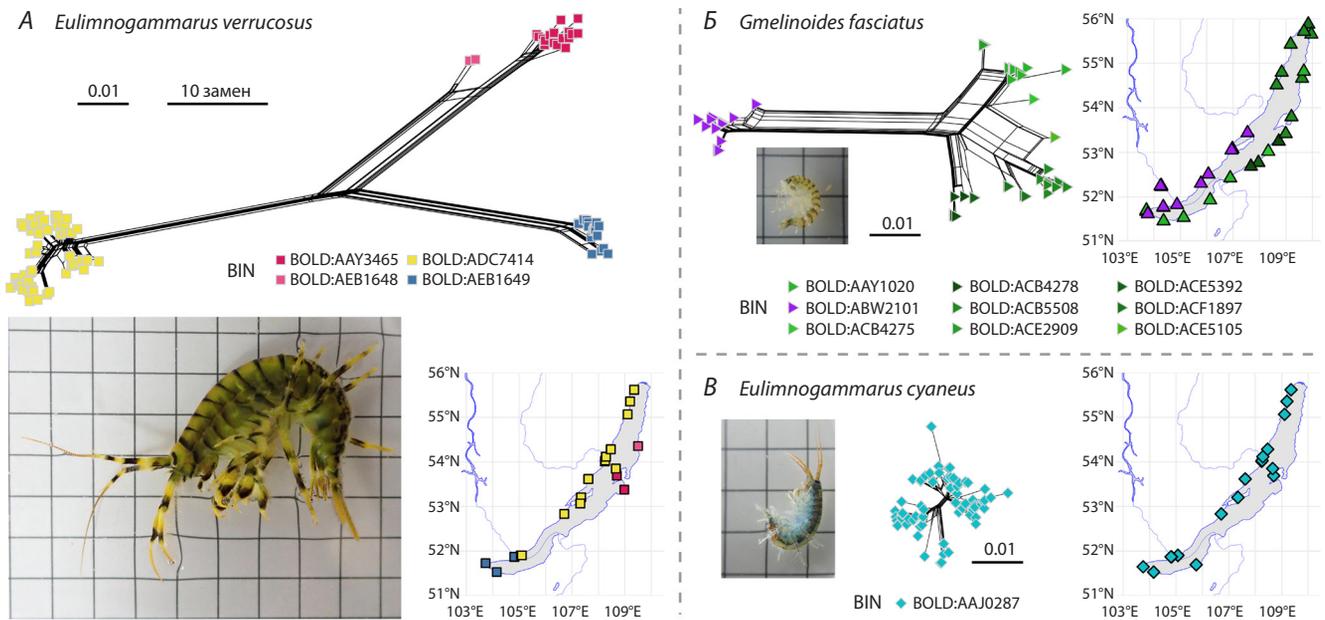


Рис. 1. Сравнение уровней популяционно-генетического разнообразия фрагмента *COI* внутри наиболее хорошо изученных литоральных морфологических видов *E. verrucosus* (А), *Gm. fasciatus* (Б) и *E. cyaneus* (В).

Показаны типичный внешний вид животных в едином масштабе (размер квадрата сетки 5 мм), филогенетические сплит-сети в едином масштабе (основные масштабные линейки соответствуют 1 % замен, т.е. 5.1 замены в выравнивании длиной 510 п.н.) и соответствующие точки отбора проб. Данные о последовательностях получены из базы BOLD (Ratnasingham, Hebert, 2007); координаты отбора проб дополнены или исправлены по исходным публикациям (Fazalova et al., 2010; Петунина, 2015; Romanova et al., 2016a; Gurkov et al., 2019). Разными цветами на сетях и картах обозначены разные номера индексов штрих-кодов (barcode index number, BIN), автоматически определяемые в BOLD (Ratnasingham, Hebert, 2013). Подробная информация о методологии доступна на странице <https://github.com/drozdovapb/Baikal-amphipods-review-post-chr2023>.

разнообразии внутри видов *E. verrucosus* и *Gm. fasciatus* отражает барьеры распространения, существовавшие ранее, как, например, пребывание в рефугиумах в периоды неблагоприятных климатических условий (Bukin et al., 2018).

Репродуктивные барьеры и криптические виды

Для биологически релевантного разграничения видов крайне важны сведения о репродуктивной изоляции, однако для байкальских амфипод этот вопрос до недавнего времени проработан не был. На данный момент экспериментальная проверка наличия репродуктивной изоляции проведена только для двух распространенных морфологических литоральных видов – *E. verrucosus* и *E. cyaneus*. Для эксперимента по скрещиванию были выбраны популяции изучаемых видов в пос. Листвянка (W) и порту Байкал (S), где ареалы разных генетических линий сближаются наиболее сильно, а также в случае *E. verrucosus* в пос. Усть-Баргузин (E). Для *E. verrucosus* были обнаружены как презиготический, так и постзиготический репродуктивные барьеры. Хотя оба барьера не абсолютны, их сочетание способно обеспечить репродуктивную изоляцию при встрече представителей разных линий. В случае *E. cyaneus* при анализе представителей популяций, разделенных истоком Ангары, ни презиготического, ни постзиготического барьера не было обнаружено: выбор происходил случайно, а при скрещивании гибриды первого поколения полностью проходили эмбриональное развитие (Drozdova et al., 2022; Дроздова и др., 2023). Таким образом, на видах *E. verrucosus* и *E. cyaneus* различие по

COI действительно отражает репродуктивный барьер. В то же время будет преждевременным без аналогичных сравнений для других родов байкальских амфипод выводить из этой закономерности общее правило. Дальнейшее изучение репродуктивных барьеров, а также геномов и экспрессии генов поможет установить, какие именно факторы обеспечивают репродуктивную несовместимость, а следовательно, являются генетической основой видообразования.

Таким образом, в обозримом будущем необходимо выполнить обновление таксономии байкальских амфипод и переопределение видов на основе комплекса признаков с целью учесть существующую биологическую реальность и возможную экологическую конкуренцию между криптическими видами. Данная необходимость не уникальна для Байкала, поскольку наличие комплексов критических видов без формального описания характерно для многих других амфипод, в том числе широко используемых в экотоксикологических исследованиях *Gammarus fossarum* и *Hyalella azteca* (Jourdan et al., 2023). Тем не менее сложившаяся ситуация подчеркивает критическую необходимость указывать точное место сбора байкальских амфипод во всех публикуемых материалах и по возможности определять генетическую линию.

Что известно о геномах байкальских амфипод?

Степень генетической изученности байкальских амфипод пока относительно невелика, и больше всего видов исследовано на уровне единичных филогенетических маркеров (см. выше). Для 36 морфологических видов была



Baikalogammarus pullus
Длина тела до 8 мм,
глубина обитания 0.5–25 м



Brachyuropus grewingkii
Длина тела до 130 мм,
глубина обитания 140–1300 м

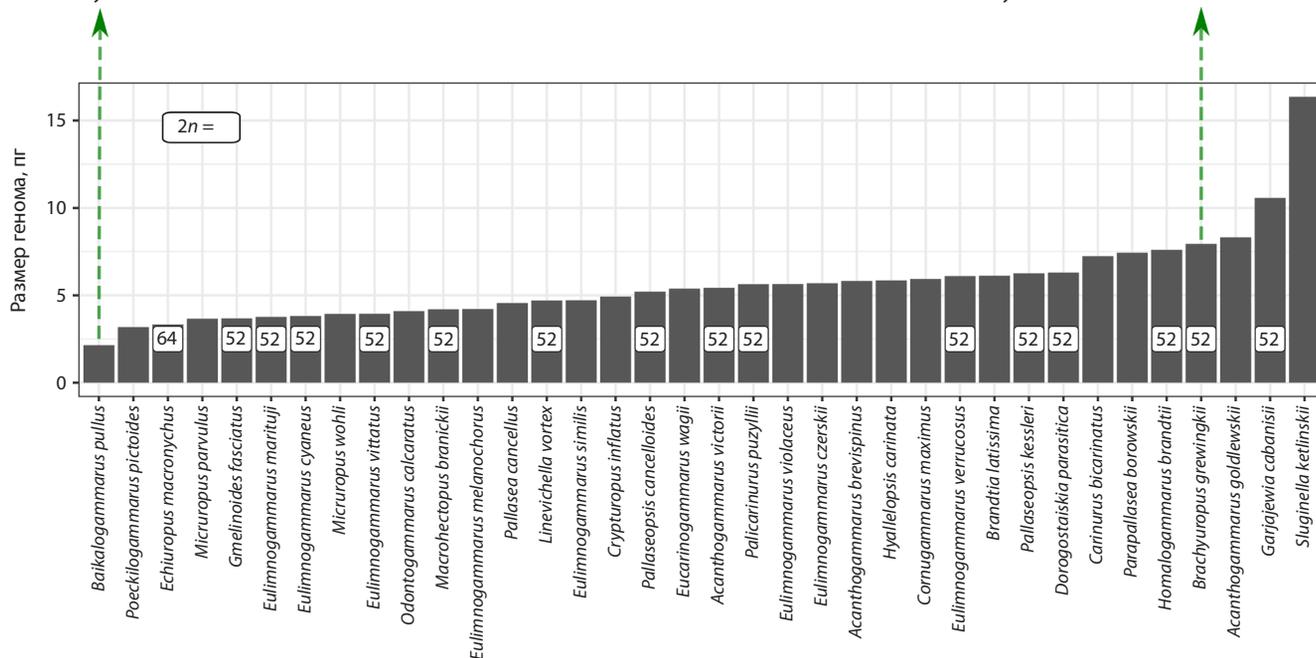


Рис. 2. Разнообразие размеров ядерных геномов по данным FIAD (Jeffery et al., 2017) и хромосомных наборов байкальских амфипод (Salemaa, Kamaltynov, 1994; Камалтынов, 2001; Natyaganova, Sitnikova, 2012).

Полный набор данных представлен в Приложении 2. Наименования видов приведены по (Jeffery et al., 2017). Показаны примеры внешнего вида байкальских амфипод *Baikalogammarus pullus* (Dybowsky, 1874) с самым маленьким геномом (обладает малым размером тела и обитает на литорали и сублиторали), а также глубоководного и одного из самых крупных видов *Brachyuropus grewingkii* (Dybowsky, 1874). Данные об экологических характеристиках этих видов указаны согласно (Камалтынов, 2001). Фотография *B. grewingkii* любезно предоставлена Е.П. Щаповой.

проведена оценка размера ядерного генома с помощью цитогенетических методов, таких как денситометрия ядер, окрашенных по Фельгену (Feulgen image analysis densitometry, FIAD), и проточная цитометрия (flow cytometry, FCM) (Jeffery et al., 2017; Drozdova et al., 2022), а для 35 видов изучен кариотип (Salemaa, Kamaltynov, 1994; Камалтынов, 2001; Natyaganova, Sitnikova, 2012; Varabanova et al., 2019) (Приложение 2). Для более чем 60 морфологических видов есть данные секвенирования транскриптомов (Naumenko et al., 2017; Drozdova et al., 2022), позволяющие извлечь информацию о последовательностях большинства белок-кодирующих генов, а также частичные или полные последовательности митохондриальных геномов. Доступные сборки транскриптомов чрезвычайно ценны, в частности, для протеомных исследований (Bedulina et al., 2021; Zolotovskaya et al., 2021). Для семи видов получены данные секвенирования геномной ДНК, позволяющие восстановить последовательности митохондриальных геномов, а также оценить разнообразие повторяющихся последовательностей в ядерных геномах (Rivarola-Duarte et al., 2014; Romanova et al., 2016a, 2021; Rivarola-Duarte, 2021; Yuxiang et al., 2023) (Приложение 3).

Вариация размера геномов и ее возможные причины

Размер геномов изученных байкальских амфипод варьирует от 2 до 17 пг (1 пг приблизительно соответствует 1 млрд п.н.) (Jeffery et al., 2017) (рис. 2), что находится в пределах известного разброса значений размеров геномов амфипод (Hultgren et al., 2018). Актуальные сведения можно уточнить в базе данных размеров геномов животных (<http://www.genomesize.com/>) (Gregory et al., 2007).

При сравнении результатов, полученных разными методами, следует учитывать, что оценки размера генома ракообразных с помощью FIAD обычно немного ниже, чем с помощью FCM (Wyngaard et al., 2022). Интересно, что отличия в размерах геномов накапливаются достаточно быстро, поскольку для линий *E. verrucosus* этот параметр различается: 6.1 пг – для линии E, 6.9 пг – для W, 8.0 пг – для S (Drozdova et al., 2022). При анализе размеров геномов разных видов найдена слабая положительная корреляция как с максимальной длиной тела особей, так и с глубиной обитания вида, что соответствует известным экологическим трендам (Jeffery et al., 2017). В то же время число хромосом в кариотипах идентично ($2n = 52$) для 33 из 35 изученных видов (Salemaa, Kamaltynov, 1994; Ка-

малтынов, 2001; Natyaganova, Sitnikova, 2012) (см. рис. 2) и соответствует наиболее частому для гаммароидных амфипод (Coleman, 1994). Отсутствие корреляции хромосомных чисел и размеров геномов указывает на определяющий вклад повторяющихся последовательностей в данную изменчивость. При этом анализ разнообразия повторов показал, что их наборы существенно отличаются у разных видов байкальских амфипод (Yuxiang et al., 2023), а доля чтений, входящих в кластеры повторов, у всех изученных видов превысила 50 % (Rivarola-Duarte et al., 2014; Yuxiang et al., 2023).

Митохондриальные геномы

Наиболее изучены митохондриальные геномы амфипод. Геном митохондрии – это небольшая высококопийная молекула ДНК, последовательность которой обычно можно легко собрать из данных секвенирования тотальной ДНК клетки в невысоком покрытии (Smith, 2016). Митохондриальные геномы животных, как правило, кольцевые, имеют размер около 16 тыс. п. н. и содержат 13 белок-кодирующих генов, 2 гена рРНК и 22 гена тРНК, хотя встречаются и существенные различия в архитектуре, длине геномов и составе генов (Lavrov, Pett, 2016).

К настоящему времени для байкальских амфипод опубликовано восемь полных и шесть частичных митохондриальных геномов (Rivarola-Duarte et al., 2014; Romanova et al., 2016a–c, 2021; Mamos et al., 2021) (Приложение 4). Размер большинства из них находится в пределах 15–18 тыс. п. н., однако длина митохондриального генома *M. branickii* превышает 42 тыс. п. н., и это один из самых крупных известных митохондриальных геномов животных (Romanova et al., 2021). Кроме того, в митохондриальных геномах байкальских амфипод есть изменения порядка генов, случаи дубликации и такое интересное явление, как ремодлинг генов тРНК, т. е. изменение типа тРНК вследствие мутации в последовательности антикодона. Ремодлинг не исключителен для байкальских представителей этой группы, но распространен в ней намного чаще, чем у других амфипод (Romanova et al., 2020).

Перспективы исследований полных геномов

Следующим важным шагом в развитии геномных исследований байкальских амфипод должна стать сборка полных последовательностей ядерных геномов ряда байкальских видов. Вообще для мировой фауны амфипод в литературе упомянуты сборки геномов семи видов (Приложение 5). Четыре из них (*H. azteca*, *Trinorchestia longiramus*, *Platorchestia hallaensis*, *Parhyale hawaensis*) относятся к инфраотряду Talitrida (Kao et al., 2016; Poynton et al., 2018; Patra et al., 2020, 2021), три – к инфраотряду Gammarida (*Gammarus lacustris*, *G. roeselii*, *E. verrucosus*), в том числе один байкальский представитель, *E. verrucosus* (Jin et al., 2019; Cormier et al., 2021; Rivarola-Duarte, 2021). В этом списке геномы гаммарид обладают наибольшими размерами, поэтому качественная сборка таких геномов затруднена и находится на «черновой» стадии (N50 всех сборок <5 тыс. п. н.); из названных публично доступен только геном *G. roeselii*.

Развитие технологий секвенирования третьего поколения позволяет надеяться, что технические трудности со

сборкой сложных геномов гаммарид удастся разрешить, как, например, их удалось преодолеть при сборке генома антарктического криля *Euphausia superba* (48 млрд п. н.), который на данный момент является самым большим собранным геномом животных (Shao et al., 2023). Получение качественных сборок геномов позволит существенно продвинуться в изучении механизмов адаптации эндемичных амфипод к разнообразным условиям среды в озере Байкал и проследить их эволюционную историю, поскольку это откроет новые возможности для анализа полных наборов генов и их регуляторных элементов, недоступные при использовании имеющихся транскриптомных данных, а также предоставит новую информацию об истории популяций (Bourgeois, Warren, 2021) и более высокое разрешение для филогенетического анализа.

Список литературы / References

- Базикалова А.Я. Амфиподы озера Байкал. *Труды Байкальской лимнол. станции*. 1945;11:1-440
[Bazikalova A.Y. Amphipods of Lake Baikal. *Trudy Baykal'skoy Limnologicheskoy Stantsii = Proceedings of the Baikal Limnological Station*. 1945;11:1-440 (in Russian)]
- Базикалова А.Я. Систематика, экология и распространение родов *Micruropus* Stebbing и *Pseudomicruropus* nov. gen. (Amphipoda, Gammaridea). Систематика и экология ракообразных Байкала. *Труды Лимнол. ин-та*. 1962;2(22):3-140
[Bazikalova A.Y. Taxonomy, ecology, and distribution of the genera *Micruropus* Stebbing and *Pseudomicruropus* nov. gen. (Amphipoda, Gammaridea). Systematics and ecology of crustaceans of Baikal. *Trudy Limnologicheskogo Instituta = Proceedings of the Limnological Institute*. 1962;2(22):3-140 (in Russian)]
- Дроздова П.Б., Саранчина А.Е., Мути А.Д., Ржечицкий Я.А., Гурков А.Н., Липаева П.В., Шатилина Ж.М., Тимофеев М.А. Географические барьеры и репродуктивная изоляция в формировании криптических видов внутри массовых представителей байкальских эндемичных амфипод рода *Eulimnogammarus*. В: Материалы IV Всерос. науч.-практ. конф., посвящ. 30-летию юбилею Байкальского музея «Развитие жизни в процессе абиотических изменений на Земле», 25–29 сент. 2023, пос. Листвянка. Иркутск, 2023;70-73. DOI 10.24412/cl-34446-2023-4-70-73
[Drozdova P.B., Saranchina A.E., Mutin A.D., Rzhchitskiy Ya.A., Gurkov A.N., Lipaeva P.V., Shatilina Zh.M., Timofeyev M.A. Geographic barriers and reproductive isolation in the formation of cryptic species within the abundant representatives of Baikal endemic amphipods of the genus *Eulimnogammarus*. In: Proceedings of the IV All-Russia Conference “Development of Life on Earth in Abiotic Change Processes”, 25–29 Sept. 2023, Listvyanka. Irkutsk, 2023; 70-73. DOI 10.24412/cl-34446-2023-4-70-73 (in Russian)]
- Камалтынов Р.М. Амфиподы (Amphipoda: Gammaroidea). В: Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Новосибирск, 2001;I(1):572-831
[Kamaltynov R.M. Amphipods (Amphipoda: Gammaroidea). In: Index of Animal Species Inhabiting Lake Baikal and its Catchment Area. Novosibirsk, 2001;I(1):572-831 (in Russian)]
- Камалтынов Р.М. Высшие ракообразные (Amphipoda: Gammaroidea) Ангары и Енисея. В: Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Новосибирск, 2009;II(1):297-329
[Kamaltynov R.M. Higher crustaceans (Amphipoda: Gammaroidea) of Angara and Yenisey. In: Index of Animal Species Inhabiting Lake Baikal and its Catchment Area. Novosibirsk, 2009;II(1):297-329 (in Russian)]
- Коваленкова М.В. Анализ эволюции богатых видами групп байкальских беспозвоночных на основании последовательностей интронов генов α - и β -субъединиц АТФ-синтазы: Дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 2018

- [Kovalenkova M.V. Analysis of the Evolution of Species-rich Groups of Baikal Invertebrates Based on Intron Sequences of ATP Synthase α - and β -subunit Genes. PhD Thesis. Irkutsk, 2018 (in Russian)]
- Петунина Ж.В. Сравнительный эколого-генетический анализ микроспоридий и их хозяина – байкальской амфиподы *Gmelinoides fasciatus*: Дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 2015 [Petunina Z.V. Comparative Ecological and Genetic Analysis of Microsporidia and Their Host, the Baikal Amphipod *Gmelinoides fasciatus*. PhD Thesis. Irkutsk, 2015 (in Russian)]
- Петунина Ж.В., Ваврищук Н.В., Романова Е.В. Вариабельность морфологических и генетических признаков *Macrohectopus branickii*. В: Развитие физико-химической биологии, биоинженерии и биоинформатики на современном этапе: Тез. докл. IV Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием, посвящ. 45-летию кафедры физико-химической биологии, биоинженерии и биоинформатики ИГУ. Иркутск, 25–27 окт. 2023 г. Иркутск: Изд-во ИГУ, 2023:111-113 [Petunina J.V., Vavrishchuk N.V., Romanova E.V. Variability of morphological and genetic traits of *Macrohectopus branickii*. In: Development of Physical and Chemical Biology, Bioengineering and Bioinformatics at the Present Stage: Abstracts of reports of the IV All-Russian sci. and pract. conf. with int. participation, dedicated to the 45th anniversary of the Department of Physical and Chemical Biology, Bioengineering and Bioinformatics of ISU. Irkutsk, October 25–27, 2023. Irkutsk: Irkutsk State University Publ., 2023;111-113 (in Russian)]
- Тахтеев В.В. Очерки о бокоплавах озера Байкал (систематика, сравнительная экология, эволюция). Иркутск, 2000 [Takhteev V.V. Essays on the Amphipods of Lake Baikal (Systematics, comparative ecology, evolution). Irkutsk, 2000 (in Russian)]
- Arzhannikov S.G., Ivanov A.V., Arzhannikova A.V., Demonerova E.I., Jansen J.D., Preusser F., Kamenetsky V.S., Kamenetsky M.B. Catastrophic events in the Quaternary outflow history of Lake Baikal. *Earth-Sci. Rev.* 2018;177:76-113. DOI 10.1016/j.earscirev.2017.11.011
- Barabanova L., Galkina S., Mikhailova E. Cytogenetic study on the invasive species *Gmelinoides fasciatus* in the ecosystem of the Gulf of Finland. *J. Mar. Biol. Assoc. UK.* 2019;99(3):611-618. DOI 10.1017/S0025315417001357
- Bedulina D.S., Takhteev V.V., Pogrebnyak S.G., Govorukhina E.B., Madyarova E.V., Lubyaga Y.A., Vereshchagina K.P., Timofeyev M.A., Luckenbach T. On *Eulimnogammarus messerschmidii*, sp. n. (Amphipoda: Gammaridea) from Lake Baikal, Siberia, with redescription of *E. cyanoides* (Sowinsky) and remarks on taxonomy of the genus *Eulimnogammarus*. *Zootaxa.* 2014;3838(5):518-544. DOI 10.11646/zootaxa.3838.5.2
- Bedulina D., Drozdova P., Gurkov A., von Bergen M., Stadler P.F., Luckenbach T., Timofeyev M., Kalkhof S. Proteomics reveals sex-specific heat shock response of Baikal amphipod *Eulimnogammarus cyaneus*. *Sci. Total Environ.* 2021;763:143008. DOI 10.1016/j.scitotenv.2020.143008
- Blaxter M.L. The promise of a DNA taxonomy. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 2004;359(1444):669-679. DOI 10.1098/rstb.2003.1447
- Bourgeois Y.X.C., Warren B.H. An overview of current population genomics methods for the analysis of whole-genome resequencing data in eukaryotes. *Mol. Ecol.* 2021;30(23):6036-6071. DOI 10.1111/mec.15989
- Bukin Yu.S., Petunina J.V., Sherbakov D.Yu. The mechanisms for genetic diversity of Baikal endemic amphipod *Gmelinoides fasciatus*: relationships between the population processes and paleoclimatic history of the Lake. *Russ. J. Genet.* 2018;54(9):1059-1068. DOI 10.1134/S1022795418090053
- Coleman Ch.O. Karyological studies in Amphipoda (Crustacea). *Opheelia.* 1994;39(2):93-105. DOI 10.1080/00785326.1994.10429537
- Cormier A., Chebbi M.A., Giraud I., Wattier R., Teixeira M., Gilbert C., Rigaud T., Cordaux R. Comparative genomics of strictly vertically transmitted, feminizing Microsporidia endosymbionts of amphipod crustaceans. *Genome Biol. Evol.* 2021;13(1):evaa245. DOI 10.1093/gbe/evaa245
- Cristescu M.E., Adamowicz S.J., Vaillant J.J., Haffner D.G. Ancient lakes revisited: from the ecology to the genetics of speciation. *Mol. Ecol.* 2010;19(22):4837-4851. DOI 10.1111/j.1365-294X.2010.04832.x
- Daneliya M.E., Kamaltynov R.M., Kontula T., Väinölä R. Systematics of the Baikalian *Babr* (Crustacea: Amphipoda: Pallaseidae). *Zootaxa.* 2009;2276(1):49-68. DOI 10.11646/zootaxa.2276.1.3
- Daneliya M.E., Kamaltynov R.M., Väinölä R. Phylogeography and systematics of *Acanthogammarus* s. str., giant amphipod crustaceans from Lake Baikal. *Zool. Scr.* 2011;40(6):623-637. DOI 10.1111/j.1463-6409.2011.00490.x
- Drozdova P., Kizenko A., Saranchina A., Gurkov A., Firulyova M., Govorukhina E., Timofeyev M. The diversity of opsins in Lake Baikal amphipods (Amphipoda: Gammaridae). *BMC Ecol. Evol.* 2021; 21(1):81. DOI 10.1186/s12862-021-01806-9
- Drozdova P., Saranchina A., Madyarova E., Gurkov A., Timofeyev M. Experimental crossing confirms reproductive isolation between cryptic species within *Eulimnogammarus verrucosus* (Crustacea: Amphipoda) from Lake Baikal. *Int. J. Mol. Sci.* 2022;23(18):10858. DOI 10.3390/ijms231810858
- Eberle J., Ahrens D., Mayer C., Niehuis O., Misof B. A plea for standardized nuclear markers in Metazoan DNA taxonomy. *Trends Ecol. Evol.* 2020;35(4):336-345. DOI 10.1016/j.tree.2019.12.003
- Eme D., Westfall K.M., Matthíasardóttir B., Kristjánsson B.K., Pálsson S. Contrasting phylogeographic patterns of mitochondrial and genome-wide variation in the groundwater amphipod *Crangonyx islandicus* that survived the Ice Age in Iceland. *Diversity.* 2023; 15(1):88. DOI 10.3390/d15010088
- Fazalova V., Nevado B., Peretolchina T., Petunina J., Sherbakov D. When environmental changes do not cause geographic separation of fauna: differential responses of Baikalian invertebrates. *BMC Evol. Biol.* 2010;10(1):320. DOI 10.1186/1471-2148-10-320
- Fišer C., Robinson C.T., Malard F. Cryptic species as a window into the paradigm shift of the species concept. *Mol. Ecol.* 2018;27(3):613-635. DOI 10.1111/mec.14486
- Folmer O., Black M., Hoeh W., Lutz R., Vrijenhoek R. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. *Mol. Mar. Biol. Biotechnol.* 1994;3(5):294-299.
- Gomanenko G.V., Kamaltynov R.M., Kuzmenkova Zh.V., Berenos K., Sherbakov D.Yu. Population structure of the Baikalian amphipod *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing). *Russ. J. Genet.* 2005;41(8):907-912. DOI 10.1007/s11177-005-0179-5
- Gregory T.R., Nicol J.A., Tamm H., Kullman B., Kullman K., Leitch I.J., Murray B.G., Kapraun D.F., Greilhuber J., Bennett M.D. Eukaryotic genome size databases. *Nucleic Acids Res.* 2007;35(Suppl.1):D332-D338. DOI 10.1093/nar/gkl828
- Gurkov A., Rivarola-Duarte L., Bedulina D., Fernández Casas I., Michael H., Drozdova P., Nazarova A., Govorukhina E., Timofeyev M., Stadler P.F., Luckenbach T. Indication of ongoing amphipod speciation in Lake Baikal by genetic structures within endemic species. *BMC Evol. Biol.* 2019;19(1):138. DOI 10.1186/s12862-019-1470-8
- Hebert P.D.N., Cywinska A., Ball S.L., deWaard J.R. Biological identifications through DNA barcodes. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 2003;270(1512):313-321. DOI 10.1098/rspb.2002.2218
- Horton T., De Broyer C., Bellan-Santini D., Coleman C.O., Copilaș-Ciocianu D., Corbari L., Daneliya M.E., Dauvin J.-C., Decock W., Fanini L., Fišer C., Gasca R., Grabowski M., Guerra-García J.M., Hendrycks E.A., Hughes L.E., Jaume D., Kim Y.-H., King R.A., Lo Brutto S., Lörz A.-N., Mamos T., Serejo C.S., Senna A.R., Souza-Filho J.F., Tandberg A.H.S., Thurston M.H., Vader W., Väinölä R., Valls Domedel G., Vandepitte L., Vanhoorne B., Vonk R., White K.N., Zeidler W. The World Amphipoda Database: history and progress. *Rec. Aust. Mus.* 2023;75(4):329-342. DOI 10.3853/j.2201-4349.75.2023.1875

- Hou Z., Sket B., Li S. Phylogenetic analyses of Gammaridae crustacean reveal different diversification patterns among sister lineages in the Tethyan region. *Cladistics*. 2014;30(4):352-365. DOI 10.1111/cla.12055
- Hultgren K.M., Jeffery N.W., Moran A., Gregory T.R. Latitudinal variation in genome size in crustaceans. *Biol. J. Linn. Soc.* 2018;123(2): 348-359. DOI 10.1093/biolinnean/blx153
- Jeffery N.W., Yampolsky L., Gregory T.R. Nuclear DNA content correlates with depth, body size, and diversification rate in amphipod crustaceans from ancient Lake Baikal, Russia. *Genome*. 2017;60(4): 303-309. DOI 10.1139/gen-2016-0128
- Jin S., Bian C., Jiang S., Sun S., Xu L., Xiong Y., Qiao H., Zhang W., You X., Li J., Gong Y., Ma B., Shi Q., Fu H. Identification of candidate genes for the plateau adaptation of a Tibetan amphipod, *Gammarus lacustris*, through integration of genome and transcriptome sequencing. *Front. Genet.* 2019;10:53. DOI 10.3389/fgene.2019.00053
- Jordan S., Hand B.K., Hotaling S., Delvecchia A.G., Malison R., Nissley C., Luikart G., Stanford J.A. Genomic data reveal similar genetic differentiation in aquifer species with different dispersal capabilities and life histories. *Biol. J. Linn. Soc.* 2020;129(2):315-322. DOI 10.1093/biolinnean/blz173
- Jourdan J., Bundschuh M., Copilaş-Ciocianu D., Fišer C., Grabowski M., Hupało K., Jemec Kokalj A., Kabus J., Römbke J., Soose L.J., Oehlmann J. Cryptic species in ecotoxicology. *Environ. Toxicol. Chem.* 2023;42(9):1889-1914. DOI 10.1002/etc.5696
- Kao D., Lai A.G., Stamatakis E., Rosic S., Konstantinides N., Jarvis E., Di Donfrancesco A., Pouchkina-Stancheva N., Sémon M., Grillo M., Bruce H., Kumar S., Siwanowicz I., Le A., Lemire A., Eisen M.B., Extavour C., Browne W.E., Wolff C., Averof M., Patel N.H., Sarkies P., Pavlopoulos A., Aboobaker A. The genome of the crustacean *Parhyale hawaiiensis*, a model for animal development, regeneration, immunity and lignocellulose digestion. *eLife*. 2016;5:e20062. DOI 10.7554/eLife.20062
- Lavrov D.V., Pett W. Animal mitochondrial DNA as we do not know it: mt-genome organization and evolution in nonbilaterian lineages. *Genome Biol. Evol.* 2016;8(9):2896-2913. DOI 10.1093/gbe/evw195
- Lefébure T., Douady C.J., Gouy M., Gibert J. Relationship between morphological taxonomy and molecular divergence within Crustacea: proposal of a molecular threshold to help species delimitation. *Mol. Phylogenet. Evol.* 2006;40(2):435-447. DOI 10.1016/j.ympev.2006.03.014
- Macdonald K.S. III, Yampolsky L., Duffy J.E. Molecular and morphological evolution of the amphipod radiation of Lake Baikal. *Mol. Phylogenet. Evol.* 2005;35(2):323-343. DOI 10.1016/j.ympev.2005.01.013
- Mamos T., Grabowski M., Rewicz T., Bojko J., Strapagiel D., Burzyński A. Mitochondrial genomes, phylogenetic associations, and SNP recovery for the key invasive Ponto-Caspian amphipods in Europe. *Int. J. Mol. Sci.* 2021;22(19):10300. DOI 10.3390/ijms221910300
- Mashiko K., Kamal'tynov R., Morino H., Sherbakov D.Y. Genetic differentiation among gammarid (*Eulimnogammarus cyaneus*) populations in Lake Baikal, East Siberia. *Arch. Hydrobiol.* 2000;148(2): 249-261. DOI 10.1127/archiv-hydrobiol/148/2000/249
- Mats V.D., Shcherbakov D.Y., Efimova I.M. Late Cretaceous–Cenozoic history of the Lake Baikal depression and formation of its unique biodiversity. *Stratigr. Geol. Correl.* 2011;19(4):404-423. DOI 10.1134/S0869593811040058
- Moskalenko V.N., Neretina T.V., Yampolsky L.Y. To the origin of Lake Baikal endemic gammarid radiations, with description of two new *Eulimnogammarus* spp. *Zootaxa*. 2020;4766(3):457-471. DOI 10.11646/zootaxa.4766.3.5
- Natyaganova A.V., Sitnikova T.Y. Karyotype of the Baikal amphipod *Polyacanthisca calceolata* Bazikalova, 1937, (Crustacea, Amphipoda). *Chromosome Sci.* 2012;15(1-2):43-48. DOI 10.11352/scr.15.43
- Naumenko S.A., Logacheva M.D., Popova N.V., Klepikova A.V., Penin A.A., Bazykin G.A., Etingova A.E., Mugev N.S., Kondra-
shov A.S., Yampolsky L.Y. Transcriptome-based phylogeny of endemic Lake Baikal amphipod species flock: fast speciation accompanied by frequent episodes of positive selection. *Mol. Ecol.* 2017; 26(2):536-553. DOI 10.1111/mec.13927
- Patra A.K., Chung O., Yoo J.Y., Kim M.S., Yoon M.G., Choi J.-H., Yang Y. First draft genome for the sand-hopper *Trinorchestia longiramus*. *Sci. Data*. 2020;7(1):85. DOI 10.1038/s41597-020-0424-8
- Patra A.K., Chung O., Yoo J.Y., Baek S.H., Jung T.W., Kim M.S., Yoon M.G., Yang Y., Choi J.-H. The draft genome sequence of a new land-hopper *Platorchestia hallaensis*. *Front. Genet.* 2021;11: 621301. DOI 10.3389/fgene.2020.621301
- Poynton H.C., Hasenbein S., Benoit J.B., Sepulveda M.S., Poelchau M.F., Hughes D.S.T., Murali S.C., Chen S., Glastad K.M., Goodisman M.A.D., ... Dinh H., Han Y., Doddapaneni H., Worley K.C., Muzny D.M., Gibbs R.A., Richards S. The toxicogenome of *Hyalella azteca*: a model for sediment ecotoxicology and evolutionary toxicology. *Environ. Sci. Technol.* 2018;52(10):6009-6022. DOI 10.1021/acs.est.8b00837
- Ratnasingham S., Hebert P.D.N. BOLD: The Barcode of Life Data System (<http://www.barcodinglife.org>). *Mol. Ecol. Notes*. 2007;7(3): 355-364. DOI 10.1111/j.1471-8286.2007.01678.x
- Ratnasingham S., Hebert P.D.N. A DNA-based registry for all animal species: The Barcode Index Number (BIN) System. *PLoS One*. 2013;8(7):e66213. DOI 10.1371/journal.pone.0066213
- Rivarola-Duarte L. Unraveling the genetic secrets of ancient Baikal amphipods. PhD Thesis. Leipzig: Universität Leipzig, 2021
- Rivarola-Duarte L., Otto C., Jühling F., Schreiber S., Bedulina D., Jakob L., Gurkov A., Axenov-Gribanov D., Sahyoun A.H., Lucasen M., Hackermüller J., Hoffmann S., Sartoris F., Pörtner H.-O., Timofeyev M., Luckenbach T., Stadler P.F. A first glimpse at the genome of the Baikalian amphipod *Eulimnogammarus verrucosus*. *J. Exp. Zool. B Mol. Dev. Evol.* 2014;322(3):177-189. DOI 10.1002/jez.b.22560
- Romanova E.V., Aleoshin V.V., Kamal'tynov R.M., Mikhailov K.V., Logacheva M.D., Sirotinina E.A., Gornov A.Yu., Anikin A.S., Sherbakov D.Yu. Evolution of mitochondrial genomes in Baikalian amphipods. *BMC Genomics*. 2016a;17(14):1016. DOI 10.1186/s12864-016-3357-z
- Romanova E.V., Mikhailov K.V., Logacheva M.D., Kamal'tynov R.M., Aleoshin V.V., Sherbakov D.Y. The complete mitochondrial genome of Baikalian amphipoda *Eulimnogammarus vittatus* (Dybowsky, 1874). *Mitochondrial DNA Part A*. 2016b;27(3):1795-1797. DOI 10.3109/19401736.2014.963817
- Romanova E.V., Mikhailov K.V., Logacheva M.D., Kamal'tynov R.M., Aleoshin V.V., Sherbakov D.Yu. The complete mitochondrial genome of a deep-water Baikalian amphipoda *Brachyuropus grewingkii* (Dybowsky, 1874). *Mitochondrial DNA Part A*. 2016c;27(6): 4158-4159. DOI 10.3109/19401736.2014.1003891
- Romanova E.V., Bukin Y.S., Mikhailov K.V., Logacheva M.D., Aleoshin V.V., Sherbakov D.Yu. Hidden cases of tRNA gene duplication and remodeling in mitochondrial genomes of amphipods. *Mol. Phylogenet. Evol.* 2020;144:106710. DOI 10.1016/j.ympev.2019.106710
- Romanova E.V., Bukin Y.S., Mikhailov K.V., Logacheva M.D., Aleoshin V.V., Sherbakov D.Y. The mitochondrial genome of a freshwater pelagic amphipod *Macrohectopus branickii* is among the longest in Metazoa. *Genes*. 2021;12(12):2030. DOI 10.3390/genes12122030
- Salemaa H., Kamal'tynov R.M. The chromosome numbers of endemic Amphipoda and Isopoda – an evolutionary paradox in the ancient lakes Ohrid and Baikal. In: Martens K., Goddeeris B., Coulter G. (Eds.) Speciation in Ancient Lakes. *Advances in Limnology*. Vol. 44. Stuttgart (Germany): Schweizerbart Science Publ., 1994;247-256
- Shao C., Sun S., Liu K., Wang J., Li S., Liu Q., Deagle B.E., Seim I., Biscontin A., Wang Q., ... Zhang G., Yang H., Xu X., Wang J., Zhao X., Meyer B., Fan G. The enormous repetitive Antarctic krill genome reveals environmental adaptations and population in-

- sights. *Cell*. 2023;186(6):1279-1294.e19. DOI 10.1016/j.cell.2023.02.005
- Sherbakov D.Y. Molecular phylogenetic studies on the origin of biodiversity in Lake Baikal. *Trends Ecol. Evol.* 1999;14(3):92-95. DOI 10.1016/S0169-5347(98)01543-2
- Sherbakov D.Yu., Kovalenkova M.V., Maikova O.O. Some results of molecular phylogenetic studies of Baikal endemic invertebrates. *Russ. J. Genet. Appl. Res.* 2017;7(4):345-349. DOI 10.1134/S2079059717040104
- Sket B., Morino H., Takhteev V., Rogers D.C. Chapter 16.6 – Phylum Arthropoda: Malacostraca. In: Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates. Vol. 4: Keys to Palaearctic Fauna. Boston: Acad. Press, 2019;789-889. DOI 10.1016/B978-0-12-385024-9.00022-8
- Smith D.R. The past, present and future of mitochondrial genomics: have we sequenced enough mtDNAs? *Brief. Funct. Genomics.* 2016;15(1):47-54. DOI 10.1093/bfpg/elv027
- Takhteev V.V. Trends in the evolution of Baikal amphipods and evolutionary parallels with some marine malacostracan faunas. In: Advances in Ecological Research. Vol. 31: Ancient Lakes: Biodiversity, Ecology and Evolution. Acad. Press, 2000;197-220. DOI 10.1016/S0065-2504(00)31013-3
- Takhteev V. On the current state of taxonomy of the Baikal Lake amphipods (Crustacea, Amphipoda) and the typological ways of constructing their system. *Arthropoda Sel.* 2019;28(1):374-402. DOI 10.15298/arthsel.28.3.03
- Takhteev V.V., Berezina N.A., Sidorov D.A. Checklist of the Amphipoda (Crustacea) from continental waters of Russia, with data on alien species. *Arthropoda Sel.* 2015;24(3):335-370. DOI 10.15298/arthsel.24.3.09
- Toews D.P.L., Brelsford A. The biogeography of mitochondrial and nuclear discordance in animals. *Mol. Ecol.* 2012;21(16):3907-3930. DOI 10.1111/j.1365-294X.2012.05664.x
- Väinölä R., Kamal'tynov R.M. Species diversity and speciation in the endemic amphipods of Lake Baikal: molecular evidence. *Crustaceana*. 1999;72(8):945-956
- Weston J.N.J., Jensen E.L., Hasoon M.S.R., Kitson J.J.N., Stewart H.A., Jamieson A.J. Barriers to gene flow in the deepest ocean ecosystems: evidence from global population genomics of a cosmopolitan amphipod. *Sci. Adv.* 2022;8(43):eabo6672. DOI 10.1126/sciadv.abo6672
- Wyngaard G.A., Skern-Mauritzen R., Malde K., Prendergast R., Peruzzi S. The salmon louse genome may be much larger than sequencing suggests. *Sci. Rep.* 2022;12(1):6616. DOI 10.1038/s41598-022-10585-2
- Yampolsky L.Yu., Kamal'tynov R.M., Ebert D., Filatov D.A., Chernykh V.I. Variation of allozyme loci in endemic gammarids of Lake Baikal. *Biol. J. Linn. Soc.* 1994;53(4):309-323. DOI 10.1111/j.1095-8312.1994.tb01015.x
- Yuxiang W., Peretolchina T.E., Romanova E.V., Sherbakov D.Y. Comparison of the evolutionary patterns of DNA repeats in ancient and young invertebrate species flocks of Lake Baikal. *Vavilov J. Genet. Breed.* 2023;27(4):349-356. DOI 10.18699/VJGB-23-42
- Zaidykov I.Y., Naumova E.Y., Sukhanova L.V. MtDNA polymorphism of *Macrohectopus branickii* Dybowski, 1974 (Amphipoda) – an endemic pelagic key species of Lake Baikal. In: Chaplina T. (Ed.) Complex Investigation of the World Ocean (CIWO-2023). Springer Nature Switzerland, 2023;223-229. DOI 10.1007/978-3-031-47851-2_26
- Zolotovskaya E., Nazarova A., Saranchina A., Mutin A., Drozdova P., Lubyaga Y., Timofeyev M. Hemocyte proteome of the Lake Baikal endemic *Eulimnogammarus verrucosus* (Crustacea: Amphipoda) sheds light on immune-related proteins. *Biol. Commun.* 2021;66(4):290-301. DOI 10.21638/spbu03.2021.402

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 31.01.2024. После доработки 28.02.2024. Принята к публикации 28.02.2024.