

doi 10.18699/vjgb-26-15

## Эволюция порядка генов в мтДНК байкальских эндемичных амфипод и ее возможные механизмы

Е.А. Сиротинина , Д.Ю. Щербаков , Е.В. Романова 

Лимнологический институт Сибирского отделения Российской академии наук, Иркутск, Россия  
 haleo.inc@gmail.com

**Аннотация.** Значительное разнообразие в порядке генов митохондриальных (мт) геномов беспозвоночных отмечается в подтипе Crustacea, и, в частности, в отряде Amphipoda. Амфиподы озера Байкал также известны как группа с уникальными порядками генов в мт геномах. Чтобы оценить разнообразие порядков белок-кодирующих генов (ПГ) амфипод, был проведен сравнительный анализ генных перестроек в мт геномах байкальских и небайкальских видов. В некоторых случаях данные о перестройках генов и истории их перемещений у различных таксономических групп также могут информативно дополнять данные филогенетического анализа. Для 13 ранее полученных нуклеотидных последовательностей мт геномов байкальских видов мы определили 4 варианта ПГ, для 114 мт геномов небайкальских видов – 14 вариантов ПГ. Были также рассчитаны типы и число шагов перестроек (от 1 до 3), требующихся для перехода от одного порядка генов к другому, и число мт генов, подвергшихся перестройкам в каждом ПГ (от 1 до 5). Байкальские амфиподы принадлежат к двум линиям (I и II) в соответствии с молекулярными данными, указывающими на их происхождение от двух независимых вселений предковых видов в озеро. Все случаи перестроек порядка мт генов обнаружены у видов из линии I, тогда как порядок мт генов в линии II консервативен у всех изученных видов и соответствует модели Pancrustacean pattern (ПанПГ). ПанПГ был определен как предковый порядок генов для обеих линий байкальских амфипод. В исследовании обсуждаются возможные механизмы перестроек порядка мт генов, такие, как полная или частичная дупликация мт генома и последующие случайные делеции. Высказывается предположение, что повышенная скорость мутаций, ослабление стабилизирующего отбора и другие особые факторы могут влиять на вероятность появления и фиксации различных ПГ в мт геномах байкальских амфипод.

**Ключевые слова:** амфиподы; озеро Байкал; митохондриальный геном; перестройки генов

**Для цитирования:** Сиротинина Е.А., Щербаков Д.Ю., Романова Е.В. Эволюция порядка генов в мтДНК байкальских эндемичных амфипод и ее возможные механизмы. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2026;30(1):136-145. doi 10.18699/vjgb-26-15

## Evolution of gene order in mtDNA of Baikal endemic amphipods and its possible mechanisms

E.A. Sirotinina , D.Yu. Sherbakov , E.V. Romanova 

Limnological Institute of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Irkutsk, Russia  
 haleo.inc@gmail.com

**Abstract.** Significant gene order diversity of mitochondrial (mt) genomes of invertebrates is peculiar to subphylum Crustacea, and to order Amphipoda in particular. Amphipods from Lake Baikal are also known as a group with unique gene orders in their mt genomes. To estimate the diversity of protein-coding gene orders (GOs) in amphipods, a comparative analysis of gene rearrangements in the mt genomes of Baikal and non-Baikal species was performed. In some cases, gene rearrangement data and the history of gene relocation in different taxonomic groups can also supplement the results of phylogenetic inferences. Among the thirteen mt genomes of Baikal species sequenced in previous studies, four gene order patterns were identified, and fourteen gene order patterns for 114 mt genomes of non-Baikal species were observed. The type and number of rearrangement steps (from 1 to 3) required to transition from one order to another and the number of mt genes rearranged in each GO (from 1 to 5) were also defined. Baikalian amphipods belong to two lineages (I and II) according to molecular data which reveal their origin from two independent introductions of ancestral species into the lake. All cases of mt gene order rearrangements have been detected in species from the first lineage, whereas the mt gene order in the second lineage is conserved in all species studied and corresponds to the Pancrustacean pattern (PanGO). PanGO has been determined as the ancestral gene order for both Baikalian amphipod lineages. The possible mechanisms of mt gene order rearrangements such as a complete or partial duplication of mt genome and subsequent random deletions are discussed in our study. It is supposed that increased mutation rate, weakening of stabilizing selection and other specific factors may influence the probability of emergence and fixation of different GOs in mt genomes of Baikalian amphipods.

**Key words:** amphipods; Lake Baikal; mitochondrial genome; gene rearrangement

**For citation:** Sirotinina E.A., Sherbakov D.Yu., Romanova E.V. Evolution of gene order in mtDNA of Baikal endemic amphipods and its possible mechanisms. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov J Genet Breed.* 2026;30(1):136-145. doi 10.18699/vjgb-26-15

## Введение

Разнообразие порядков генов митохондриального (мт) генома эукариот очень велико. В зависимости от путей эволюции в разных линиях, типы организаций мт генома (линейные, кольцевые, оформленные в несколько хромосом), состав генов (потеря и приобретение генов) и их расположение различаются (Sterling-Montealegre, Prada, 2024). Широкий разброс в размерах мт геномов (от 11–50 т. п. н. у животных до 66 т. п. н.–11.3 млн п. н. у растений) наблюдается во многом из-за вариаций в числе генов, а также длины некодирующей мтДНК. Разнообразие порядков генов (ПГ) определяется как изменением их положений относительно друг друга, так и наличием делеций и дупликаций. У некоторых крупных таксонов ПГ консервативен (например, у позвоночных), у других ПГ широко варьирует (в некоторых группах беспозвоночных) (Zardoya, 2020). Порядки генов в мт геномах ракообразных являются одними из самых разнообразных среди беспозвоночных (подтип Crustacea), что проявляется в изменении положений генов относительно базового порядка, характерного также для насекомых (Pancrustacean pattern, ПанПГ) (Boore, 1999; Kilpert, Podsiadlowski, 2006; Sterling-Montealegre, Prada, 2024).

Типы изменений ПГ могут быть разными. В недавнем исследовании R.A. Sterling-Montealegre и C.F. Prada (2024) среди 464 мт геномов 47 отрядов членистоногих проанализировано 299 геномов подтипа Crustacea и выделено 87 ПГ, в том числе четыре ПГ, наиболее часто встречающихся у ракообразных.

Согласно этим данным, в мт геномах Crustacea на тРНК гены пришлось 70.1 % от числа всех перестроек, 29.9 % составили изменения положений других генов. Изменения положений белок-кодирующих и рРНК генов встречаются реже (Castellucci et al., 2022), чем у тРНК генов, положения которых различаются порой даже у видов одного семейства (Jühling et al., 2012). Ранее была показана положительная ассоциация значительных показателей генных перестроек с высокой скоростью нуклеотидных замен в белок-кодирующих генах подкласса Caenogastropoda Cox, 1959 (брюхоногие моллюски) (Fourdrilis et al., 2018). У байкальских амфипод, группы с разнообразным ПГ в мт геномах, также обнаружено значимое ускорение эволюции в нескольких белок-кодирующих генах по сравнению с родственными видами пресноводных амфипод рода *Gammarus* (Romanova, Sherbakov, 2019). Тем не менее такая связь прослеживается не во всех группах организмов (Shao et al., 2003; Xu et al., 2006). Примечательно, что в некоторых линиях ракообразных порядок генов в мт геномах остается неизменным в течение длительных периодов времени, в то время как в других группах этот признак сильно варьирует (Kilpert et al., 2012; Tan et al., 2019; Zardoya, 2020).

Филогенетический и статистический анализы позволяют реконструировать историю изменения ПГ у разных таксонов. В некоторых случаях ПГ могут являться информативными синапоморфиями для отдельных групп, дополнительно помогая уточнить родственные связи на уровне инфраотрядов, надсемейств и семейств (Tan et al., 2019).

Мт геномы с измененным порядком генов часто встречаются у амфипод из озера Байкал (Romanova et al., 2016, 2020; Drozdova et al., 2024). Это группа беспозвоночных животных, возникшая в озере в результате адаптивной радиации и существующая на протяжении длительного времени (Sherbakov, 1999; Mats et al., 2011). Причины, приводящие к перестройкам ПГ в данной группе эндемичных беспозвоночных, не известны, как и их предполагаемые механизмы (Mueller, Boore, 2005).

Статья посвящена оценке разнообразия ПГ в мт геномах амфипод с помощью сравнительного анализа генных перестроек у этой группы и предположений о механизмах их появления в контексте эволюционной истории. Результаты позволили определить ПанПГ как предковый для байкальских видов, а также некоторые закономерности возникновения перестроек в этой группе. Также были выделены группы с неординарными ПГ в выборке видов.

## Материалы и методы

**Набор данных ПГ амфипод.** Последовательности мт геномов амфипод для этого исследования взяты из базы данных GenBank (Приложение 1)<sup>1</sup>. Мт геномы байкальских видов были опубликованы в более ранних исследованиях (Rivarola-Duarte et al., 2014; Romanova et al., 2016, 2021; Mamos et al., 2021). Места сбора образцов, а также детали выделения ДНК, проведения ПЦР, секвенирования, сборки и аннотации мт геномов описаны в публикациях E.V. Romanova с коллегами (2016, 2021), а также в Приложении 2.

В набор данных для сравнения порядков генов включили только те мт геномы (127 видов), для которых была полностью определена нуклеотидная последовательность кодирующей части (13 белок-кодирующих генов). Из набора были исключены рибосомные гены, гены тРНК и КР (контрольный регион), так как у ряда видов количество генов было неполным или имелись дублицированные копии, что затруднило бы их анализ. Мт геном байкальского вида *Linevichella vortex* (Dybowski, 1874) был также исключен из анализа ПГ из-за неполного генома, но включен в филогенетический анализ. Схема ПанПГ была использована для попарных сравнений. Следует отметить, что способ выделения ПГ на основании положений 13 мт генов без учета тРНК, рРНК и положения КР, в отличие от анализа 37 генов, чаще определяет порядки генов как одинаковые – относительно ПанПГ или друг друга. Полные ПГ этих же видов не будут идентичными из-за разных положений остальных генов.

**Анализ порядка генов в программе CREx.** Тип перестроек мт генов у амфипод оценивали с помощью программы CREx (Common Interval Rearrangement Explorer), входящей в состав CREx2 (Bernt et al., 2007; Hartmann et al., 2019), на сервере Galaxy (The Galaxy Community..., 2024) (<https://usegalaxy.eu/>). В алгоритме CREx применяется понятие общих интервалов – групп генов, последовательно расположенных в сравниваемых ПГ. Количество общих интервалов (NSCI) используется для оценки сходства ПГ;

<sup>1</sup> Приложения 1–4 см. по адресу:  
<https://vavilovj-icg.ru/download/pict-2026-30/appx9.zip>

чем выше этот показатель, тем более идентичными они являются. При помощи моделей событий CREx определялись возможные сценарии перестроек, включающие тандемную дупликацию сегмента соседних генов с последующим случайным удалением части копий генов (TDRL), транспозицию (Т) – перемещение гена в пределах той же кодирующей цепи мтДНК, инверсию гена (I) на другую кодирующую цепь мтДНК и инверсную транспозицию (iT) (Bernt et al., 2007; Basso et al., 2017).

В рамках алгоритма CREx названные типы перестроек оцениваются только при помощи математических моделей. TDRL чаще предполагается в сценарии более масштабных перестроек мт генома и перемещения большего числа генов за один шаг, чем при транспозиции, а также является несимметричной перестройкой, которая может быть произведена только в одном направлении для двух сравниваемых ПГ, позволяя определить предковое состояние (Bernt et al., 2007). При предсказании двух и более альтернативных сценариев выбирался тот, который предполагал наименьшее количество шагов.

**Ручной подсчет изменений положений отдельных генов.** При попарном сравнении ПанПГ с ПГ каждого вида рассматривали порядок генов внутри генных блоков на двух цепях мтДНК, а также проверяли, сохраняется ли порядок блоков в геноме. Двигаясь по направлению от *cox1* к *nad1*, определяли визуально, где находятся границы каждого консервативного блока, относительно которых произошла перестройка генов. Гены, находящиеся в той же позиции, что и у ПанПГ, обозначались как «0», отдельные гены, положение которых изменено относительно консервативных генных блоков в ПанПГ, – как «1» (Приложения 3 и 4). Результаты подсчета были визуализированы в виде гистограмм, схемы соответствующих ПГ были совмещены с филогенетическими деревьями.

**Филогенетические реконструкции.** Для построения филогенетических деревьев использовали аминокислотные последовательности 13 белок-кодирующих генов мт геномов 128 видов амфипод (доступные в базе данных GenBank к 10.12.2023), в том числе 14 байкальских видов (включая вид *L. vortex* с неполным мт геномом) и 3 вида из отряда Isopoda (*Ligia oceanica* (Linnaeus, 1767), *Eophreatoicus karrkkanj* Wilson & Humphrey, 2020, *Neomysis japonica* Nakazawa, 1910), взятых в качестве внешней группы.

Аминокислотные последовательности каждого белок-кодирующего гена выравнивались по кодонам в TranslatorX (Abascal et al., 2010) с помощью алгоритма ClustalW и затем были объединены в программе SeaView 4.5.4 (Gouy et al., 2010). В ModelFinder (Kalyaanamoorthy et al., 2017) была выбрана оптимальная модель аминокислотных замен JTT+F+I+R9. С помощью IQ-TREE 2 (Minh et al., 2020) методом максимального правдоподобия построено филогенетическое дерево, которое затем было визуализировано в FigTree 1.4.3 (Rambaut, 2018).

Филогенетическое дерево амфипод совместно с данными о порядках генов было использовано для выявления закономерностей генных перестроек, возникших в ходе эволюции исследуемых таксонов. Отмечены ветви и узлы дерева, в которых произошли изменения положе-

ний отдельных генов, варианты ПГ разных видов. Также оценивалось соответствие между изменениями в ПГ и филогенией видов.

## Результаты

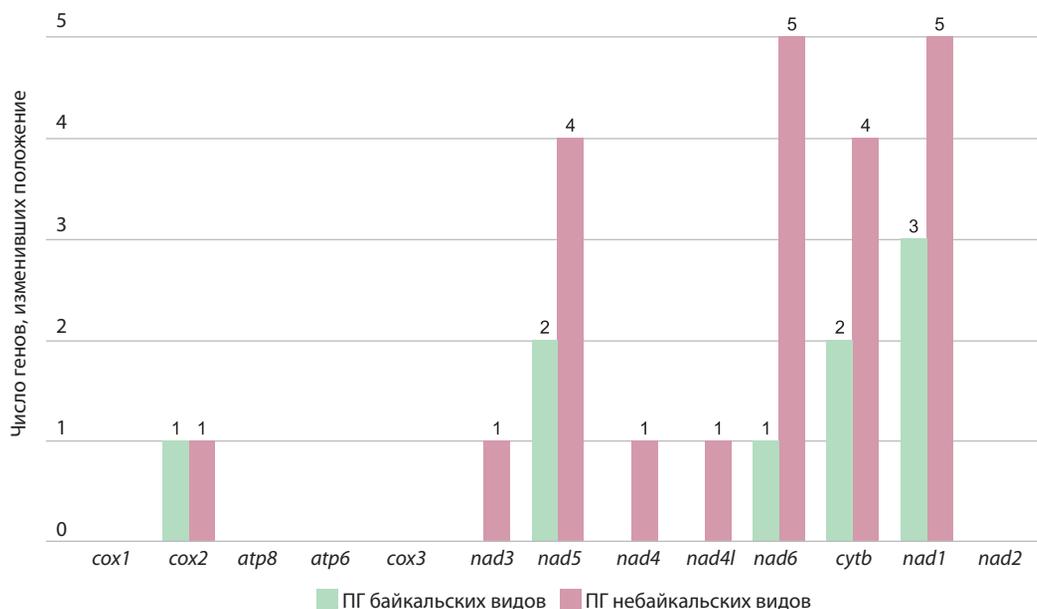
### Анализ перестроек порядка генов

Среди 127 проанализированных полных мт геномов амфипод выделено 18 различных порядков белок-кодирующих генов (ПГ1–ПГ18). С помощью CREx рассчитано от 1 до 3 шагов перестроек, минимально необходимых для перехода от одного порядка к другому. Виды амфипод, порядки генов мт геномов и типы перестроек приведены в Приложении 3. Дальнейший анализ генных перестроек проводили, учитывая только уникальные ПГ. Было подсчитано вручную и отмечено общее число мт генов, изменивших положение по сравнению с ПанПГ: в двух группах амфипод – байкальских и небайкальских видов (рис. 1), а также отдельно в каждом ПГ (рис. 2, см. Приложение 2). Такие перестройки встречаются чаще в более крупной и экологически разнообразной выборке небайкальских видов.

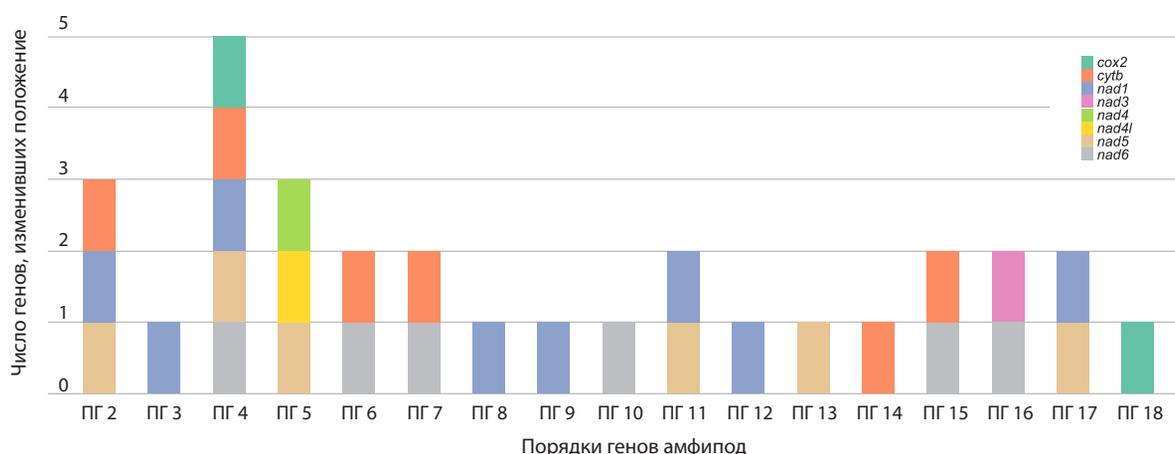
Ген *nad1* является наиболее часто меняющим положение по сравнению с ПанПГ (в восьми ПГ) как в группе байкальских, так и небайкальских видов (см. рис. 1, см. Приложение 4). Показано, что 8 из 13 белок-кодирующих генов (*nad1*, *cytb*, *nad6*, *nad5*, *cox2*, *nad3*, *nad4*, *nad4l*) чаще других подвергались перестройкам (в частности, инверсиям) (см. рис. 1). ПГ с наибольшим количеством генов, изменивших положение среди всех амфипод, имеют виды *Macrohectopus branickii* (Dybowsky, 1874) (ПГ 4, пять генов), два вида рода *Caprella* Lamarck, 1801, *Cyamus boopis* Lütken, 1870 (ПГ 5, три гена) и *Crypturopsis tuberculatus*, *C. inflatus* (Dybowsky, 1874) (ПГ 2, три гена) (см. рис. 2, см. Приложение 3).

У 20 видов отмечены сложные перестройки, соответствующие девяти ПГ (ПГ 2, ПГ 4, ПГ 5, ПГ 6, ПГ 7, ПГ 11, ПГ 15, ПГ 16, ПГ 17), в которых изменено положение от 2 до 5 отдельных генов (см. Приложение 4). У остальных ПГ изменено положение 1 гена. Инверсии (I) и инверсные транспозиции (iT) генов встречаются часто – у 7 из 17 измененных ПГ (см. Приложение 3). Самый распространенный тип перестройки генов в мт геномах амфипод – транспозиция (у 11 ПГ).

К сложному типу мы относим перестройки, требующие число шагов, равное 2 или более (согласно расчету при помощи CREx), сочетание перестроек разных типов (инверсий, транспозиций) либо не менее одной перестройки типа TDRL (Bernt et al., 2007; Castellucci et al., 2022). Сложный тип перестроек TDRL отмечен только у байкальских видов *M. branickii*, *C. tuberculatus*, *C. inflatus*. У небайкальских видов найдены сочетания разных типов перестроек, а TDRL отсутствовали. Только у байкальского вида линии I (*M. branickii*) отмечены как большое количество шагов перестроек, так и высокая сложность (инверсия, тандемная дупликация со случайной потерей генов, транспозиция), в то время как у видов линии II мт геномы по порядку белок-кодирующих генов соответствуют ПанПГ (см. Приложение 3).



**Рис. 1.** Число случаев перестроек каждого белок-кодирующего гена мт генома по сравнению с их положениями в ПанПГ, подсчитанное для группы байкальских и небайкальских амфипод.



**Рис. 2.** Порядки генов амфипод (ПГ 2–ПГ 18) с соответствующим числом белок-кодирующих генов мт генома, изменивших положение по сравнению с ПанПГ. ПГ 1, соответствующий ПанПГ, не показан.

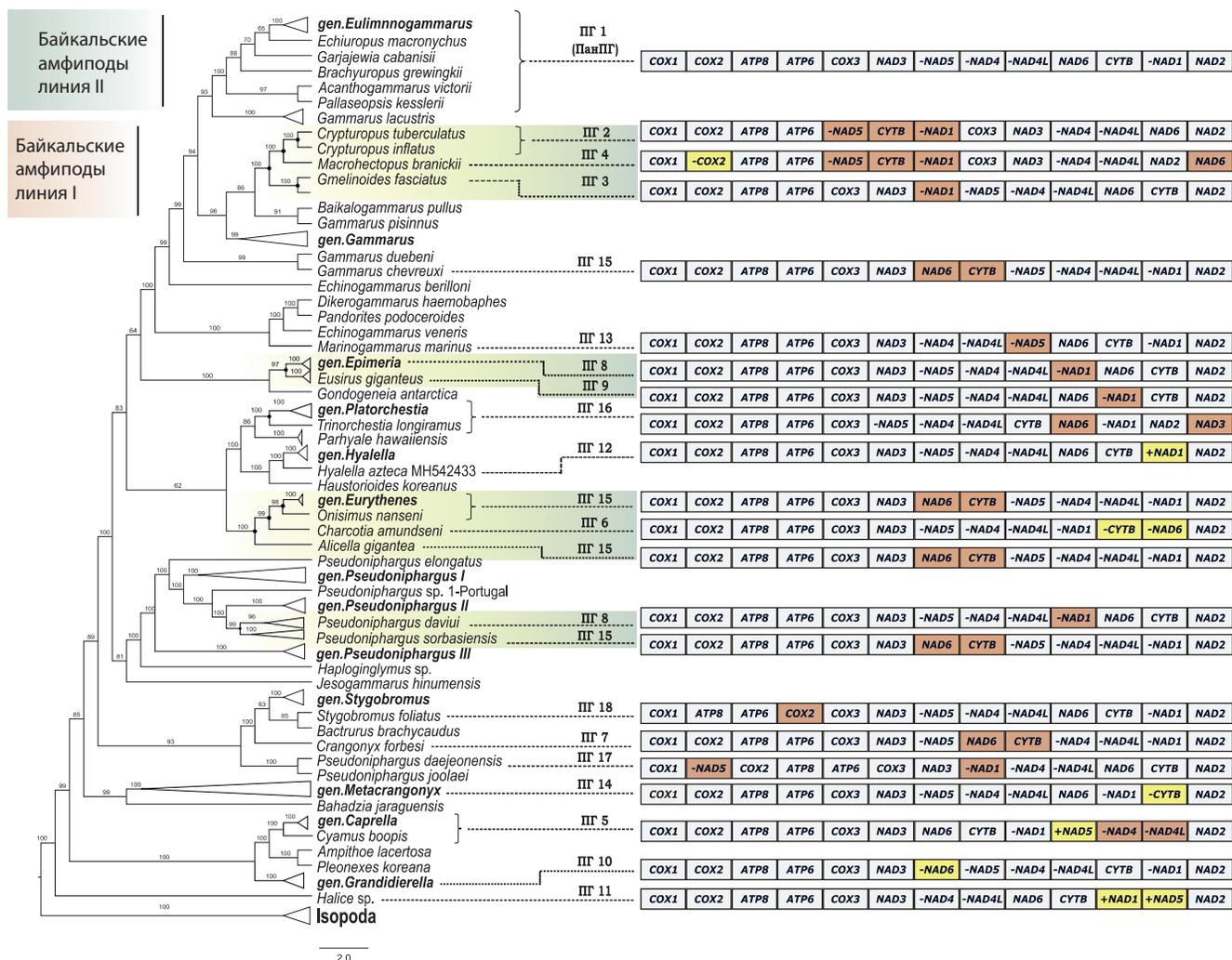
### Филогенетический анализ

Филогенетическое дерево было построено по аминокислотным последовательностям 13 белок-кодирующих генов 128 видов амфипод. Одна клада представлена аутгруппой – изоподами (рис. 3). Группа байкальских амфипод представлена 13 видами. Байкальские виды разделились на две клады, соответствующие ранее выделенным линиям I и II.

Каждая байкальская линия кластеризуется с разными видами из рода *Gammarus* Fabricius, 1775, I – с *G. pisinus* Hou, Li & Li, 2014, *G. fossarum* Koch, 1836, *Baikalogammarus pullus* (Dybowski, 1874), *G. roeselii* Gervais, 1835; II – с *G. lacustris* G.O. Sars, 1863. Таким образом, род *Gammarus* является парафилетичным. Кластеризация филогенетического дерева показывает, что обе линии байкальских

видов имеют общего предка с видами рода *Gammarus*, так как *G. duebeni* Lilljeborg, 1852 и *G. chevreuxi* Sexton, 1913 занимают базальное положение по отношению к этим линиям. Линия I включает виды семейств Micrurropodidae Kamal'tynov, 1999, Macrohectopodidae Sowinsky, 1915 и Crypturropodidae Kamal'tynov, 2002; линию II составляют виды семейств Eulimnogammaridae Kamal'tynov, 1999, Acanthogammaridae Garajeff, 1901 и Pallaseidae Tachteew, 2001.

Виды родов *Metacrangonyx* Chevreux, 1909 (обитают в морской солоноватой воде, редко в пресных водах) и *Pseudoniphargus* Chevreux, 1901 (стигобионты, обитают в среде от солоноватых колодцев до горных рек) объединены в монофилетические группы. Вид *Echinogammarus berilloni* (Catta, 1878), встречающийся в реках и ручьях За-



**Рис. 3.** Филогенетическое дерево, построенное на основе аминокислотных последовательностей 13 белок-кодирующих мт генов 128 видов амфипод, со схемой порядков белок-кодирующих генов соответствующих мт геномов.

Дерево было визуально трансформировано по пропорциям; длины ветвей масштабированы. Выделенные зеленым цветом группы видов с неодинаковыми ПГ. Вид *L. vortex* не подписан, так как не был включен в анализ ПГ. Желтым цветом на схеме выделены гены, изменившие кодирующую цепь (I, IT), красным – гены, подвергшиеся перестройкам типов T и TDRL.

падной Европы, занимает базальное положение у группы, включающей байкальские виды и виды рода *Gammarus*. Порядок генов мт генома вида *E. berilloni* идентичен ПГ последних (кроме *G. chevreuxi*).

Данные филогенетического анализа вкупе с данными ручного анализа перестроек позволили обнаружить таксоны амфипод, порядок генов мт генома которых подвергся наибольшим изменениям. Из рис. 2, 3 и Приложения 3 видно, что у ряда далеких друг от друга видов одни и те же белок-кодирующие гены изменили положение в мт геноме, и в некоторых случаях (например, *Eurythenes maldoror* d'Udekem d'Acoz & Navermans, 2015 и *G. chevreuxi* в ПГ 15) эти перестройки случайным образом привели к образованию одинаковых ПГ (гомоплазия). Анализ мт геномов видов рода *Gammarus* позволил нам показать, что ПанПГ является синплезиоморфией для обеих линий байкальских видов.

## Обсуждение

Полученные результаты анализа ПГ в мт геномах амфипод характеризуют их как группу с часто встречающимися и разнообразными перестройками генов в мт геномах (18 ПГ по белок-кодирующим генам для 127 видов). Четыре из 13 байкальских видов соответствуют трем ПГ с изменениями, а 53 из 114 небайкальских видов соответствуют 14 ПГ с изменениями (см. рис. 1 и 2). Таким образом, изменения ПГ наблюдаются у 57 видов из выборки, что составляет 17 ПГ. Ранее описанный ПанПГ является самым часто встречающимся ПГ по белок-кодирующим генам среди амфипод, хотя не доказано, что он – самый древний для этой группы видов. ПГ 11 у базального для группы амфипод вида *Halice* sp. (Li et al., 2019) заметно отличается от ПанПГ.

Вероятно, из-за того, что амфиподы – древняя группа беспозвоночных животных, в ходе эволюции у них об-

разовалось много вариантов порядков генов (Hou et al., 2014; Mamos et al., 2021). М.Н. Тан с коллегами, исследуя разнообразие мт геномов отряда Decapoda внутри инфраотрядов и между ними, проанализировали филогенетическое дерево с отмеченными на нем ПГ и выделили так называемые «горячие точки» (Tan et al., 2019). Это группы близких видов, в которых встречается одновременно два или более уникальных ПГ, отличающихся друг от друга и от предка. Всего на дереве выделено четыре группы амфипод, содержащих неодинаковые ПГ. Два ПГ в группе надсемейства Lysianassoidea Dana, 1849 (ПГ 6 и ПГ 15, в последнем одни и те же гены изменены у шести видов), два – в группе рода *Epimeria* A. Costa in Hope, 1851 (ПГ 8 и ПГ 9), два – в группе рода *Pseudoniphargus* (ПГ 8 и ПГ 15) и три в байкальской линии I (ПГ 2, ПГ 3, ПГ 4, есть гены, измененные у 4 из 5 видов) (см. рис. 3).

По количеству шагов перестроек генов, согласно расчету при помощи CREx, линия I байкальских видов (1–3 шага) схожа с группой видов рода *Caprella*, *C. boopis* (2 шага) и базальным видом *Halice* sp. (2 шага). В этих группах сосредоточены ПГ с более сложными перестройками (рис. 4). Образование ПГ у видов рода *Platorchestia* Bousfield, 1982 (2Т), вида *P. daejeonensis* (2Т) предполагает более простые сценарии перестроек, но также требующие 2 шагов. Таким образом, линия I байкальских амфипод является группой с наибольшей интенсивностью эволюционных процессов, так как в ней обнаружено максимальное количество как сложных перестроек ПГ, так и уникальных ПГ.

Виды амфипод с измененными ПГ, имеющие различные биологические и экологические особенности, широко встречаются у разных таксонов на дереве (см. рис. 4), что указывает на неустойчивость ПГ как признака для таксономии. Новые ПГ и ПанПГ выявляются как у давно отделившихся видов, так и в более молодых радиациях. Ожидается чаще можно наблюдать примеры того, как виды из одного семейства, формирующие одну кладу, имеют одинаковые ПГ, например *Caprella mutica* Schurin, 1935, *C. boopis* (ПГ 5).

Также существуют неродственные виды амфипод, имеющие одинаковый ПГ при анализе выборки белок-кодирующих генов. Гомоплазия отмечается в трех отдаленных группах видов, где встречается одинаковое измененное положение генов *nad6* и *cytb*, соответствующее ПГ 15 (см. Приложение 3, рис. 3 и 4). При включении в анализ тРНК, рРНК и КР порядки генов таких видов в основном не будут идентичными.

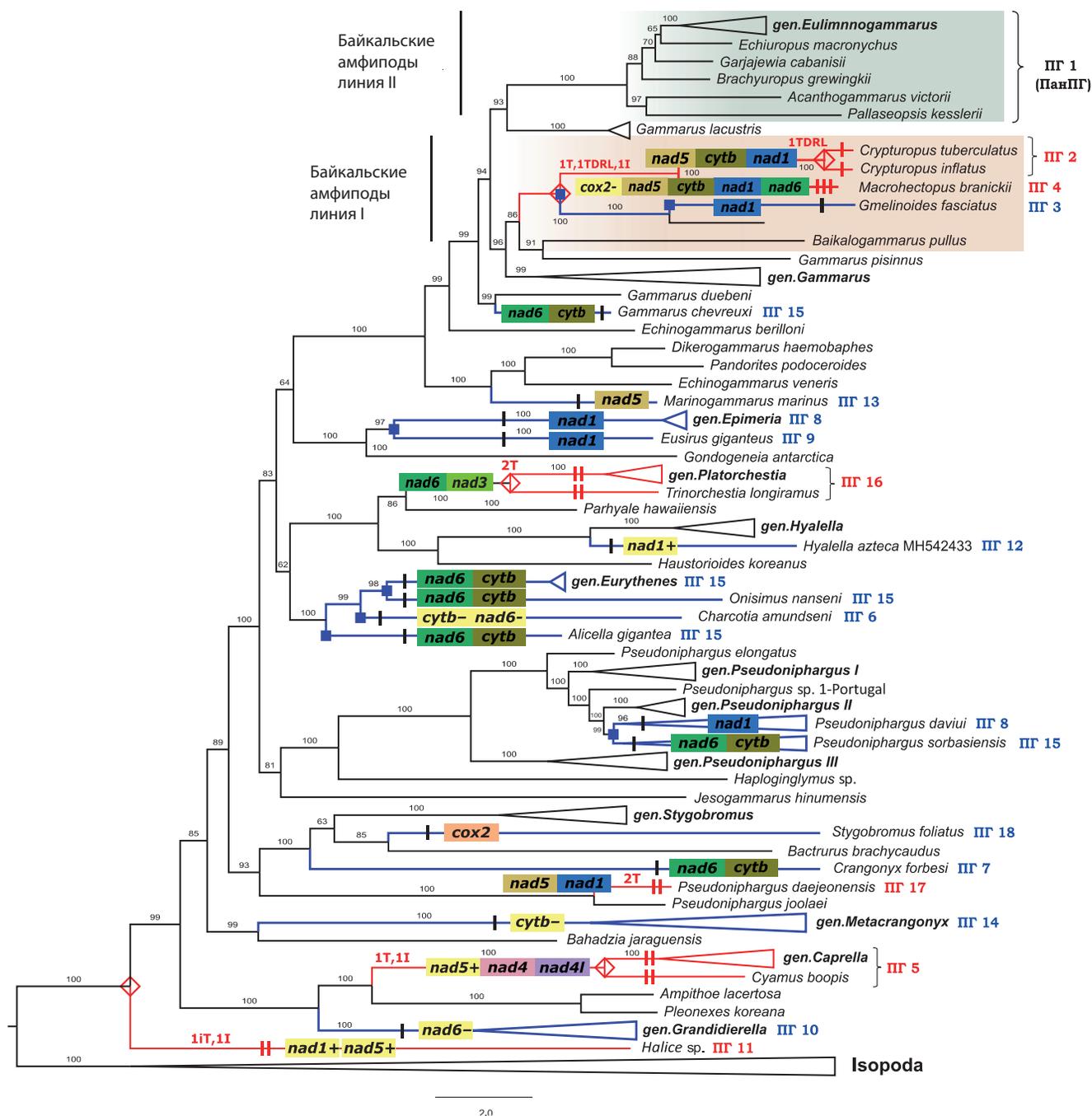
Гомоплазии ПГ мт генома нередко можно встретить у разных видов беспозвоночных (Kilpert et al., 2012; Tan et al., 2019; Castellucci et al., 2022). Мы отметили это явление с учетом более редкой встречаемости изменения положений белок-кодирующих генов по сравнению с тРНК (Jühling et al., 2012), а также как возможный конвергентный признак у отдаленных групп амфипод. У многих пресноводных и морских амфипод наблюдаются схожие для разных видов перестройки в одном и том же кластере генов *nad5-nad4---nad6---nad1*. Перестройки у четырех байкальских видов также затрагивают данный кластер генов.

В мт геномах беспозвоночных ПГ не всегда совпадает с их принадлежностью к виду, роду и другим таксонам, выявленным на основании морфологических признаков. Тем не менее, используя филогенетический анализ совместно с анализом ПГ, можно обнаружить клады видов с наиболее разнообразными ПГ и узлы на дереве, внутри которых данный признак был подвержен наибольшим изменениям (группы с неодинаковыми ПГ). Например, среди видов одного рода *Pseudoniphargus* и у видов байкальской линии I, где ряд ПГ не совпадает с ПГ, характерными для этой группы.

В литературе отмечается, что неравномерность распределения перестроек генов на филогенетическом дереве характерна для подтипа Нехарода и ракообразных, что, возможно, объясняется параллельной эволюцией данного признака (Tan et al., 2017; Moreno-Carmona et al., 2021). Примером могут служить перестройки генов у ряда таксонов кладоцер (дафний, босмин и др.), где мт геном соответствует ПанПГ, но не у всех видов (17 из 32 видов соответствуют ПанПГ, 15 видов – 9 другим ПГ) (Castellucci et al., 2022) и др. Среди видов рода *Gammarus*, большинство из которых соответствует ПанПГ, есть один вид, имеющий изменения положения генов *cytb* и *nad6*, – *G. chevreuxi*. Еще более заметное различие в порядке генов встречается у мт геномов вида *Hyalella azteca* (Saussure, 1858): в геноме MH542433 указана инверсия гена *nad1*, отсутствующая в геноме MT672041. F. Zapelloni с коллегами (2021) также отмечают инверсии и инверсные транспозиции внутри рода *Hyalella* S.I. Smith, 1874, предполагая, что они могут быть связаны с принадлежностью к южным и северным популяциям.

Так как ПанПГ является предковым для обеих линий байкальских видов, все изменения в ПГ, вероятно, возникли у разных видов байкальских амфипод в ходе адаптивной радиации в озере. Перестройки мт геномов, по-видимому, происходили в несколько шагов в направлении более разнообразных ПГ байкальских видов из линии I. Наименее измененные порядки генов (ПГ 3, ПГ 8–10, ПГ 12–14) являются плезиоморфными. Байкальские амфиподы из линии I, относящиеся к семействам Crypturopodidae, Micruropodidae и Macrohectopodidae (Kamaltynov, 1999), имеют сильно измененные порядки генов, которые не встречаются у других амфипод. Следует отметить также, что неполная нуклеотидная последовательность мт генома вида *L. vortex* (Micruropodidae) имеет тот же порядок генов, что и ПанПГ. Виды этой группы (за исключением вида *M. branickii*) – мелководные и устойчивые к повышенным температурам (*Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899), *C. tuberculatus*, *L. vortex*) (Камалтынов, 2001).

Один из возможных факторов, обеспечивающих повышенную вероятность изменений порядка генов в части видов, – ослабление стабилизирующего отбора, вызванное низким эффективным размером и небольшим генетическим разнообразием популяции предка (Charlesworth, 2009; Lavrov, Pett, 2016) в ходе эволюционной истории видов (Shao et al., 2003). Мелководные виды амфипод озера Байкал могут быть, вероятно, более склонны к резкому



**Рис. 4.** Филогенетическое дерево, построенное на основе аминокислотных последовательностей 13 белок-кодирующих мт генов 128 видов амфипод.

На ветвях отмечены гены, изменившие положение по сравнению с ПанПГ. Вертикальные черты на ветвях соответствуют числу шагов перестроек (CREX). Гены, изменившие кодирующую цепь (i, iT), выделены желтым цветом. Ветви и ПГ, отмеченные красным цветом, показывают сложные типы перестроек в данной группе видов, синим выделены простые типы изменений. Вид *L. vortex* не подписан, так как не был включен в анализ ПГ.

уменьшению численности своей популяции из-за изменений окружающей среды. В частности, периоды ледниковья в ходе геологической истории озера Байкал приводили к периодам вымирания видов (Goldberg et al., 2010; Mats et al., 2011), что было показано для юго-западной популяции *G. fasciatus* (Bukin et al., 2018) и *M. branickii* (Петунина и др., 2023). Кроме того, повышенный уровень зараженности паразитами (микроспоридиями), наблюдающийся

у *G. fasciatus* и *M. branickii* (Петунина и др., 2023), может вести к уменьшению числа самцов в популяции. Поскольку паразиты не имеют митохондрий и используют аденозинтрифосфат (АТФ) хозяина, вполне вероятно, что для адаптации к их негативному воздействию у ряда видов амфипод возникла необходимость в перестройках мтДНК для повышения эффективности продукции АТФ (Bukin et al., 2018).

Виды амфипод с полностью определенными нуклеотидными последовательностями мт геномов в настоящее время принадлежат к разным таксонам и обитают в разнообразных биотопах озера Байкал. Многие исследователи предпринимают попытки определить, существует ли ассоциация изменений в ПГ с экологическими особенностями видов, временем их дивергенции или особенностями жизненного цикла, местообитаний и т. д., приходя к выводу, что изменения ПГ многофакторны, могут быть связаны с эволюцией ряда биохимических, метаболических признаков (Romanova, Sherbakov, 2019; Tan et al., 2019; Castellucci et al., 2022; Benito et al., 2024). В исследовании изопод вида *Janira maculosa* Leach, 1814 F. Kilpert с коллегами предположили, что часто наблюдаемые перемещения генов в мт геноме частично могут быть объяснены низкой степенью сложности мт генома по сравнению с ядерным (Kilpert et al., 2012). Перемещения генов, особенно на противоположную кодирующую цепь, затрагивают процесс транскрипции мт генома и могут влиять на ее эффективность.

Байкальские амфиподы из линии II – более таксономически и экологически разнообразная группа видов, порядок белок-кодирующих генов которых остался идентичным по сравнению с предковым состоянием, но в то же время у разных видов есть различия в количестве и порядке тРНК генов (Romanova et al., 2016; Romanova, Sherbakov, 2019). В некоторых работах высказывается мнение, что изменения в положениях и количестве генов тРНК в мт геномах происходят чаще, чем в положениях рРНК и белок-кодирующих генов (Pääbo et al., 1991; Jühling et al., 2012).

Один из предполагаемых механизмов изменения порядка генов мт генома – частичная или полная дупликация мт генома с последующими делециями дублированных участков (Jühling et al., 2012). Существующие модели расчета сценариев преобразования одного ПГ в другой основаны на предположении, что происходит равное количество событий дубликаций и делеций на каждом этапе TDRL. Известно, что оценка расстояния между двумя порядками генов в случае TDRL несимметрична и требует разного числа шагов при расчете сценариев в прямом и обратном направлениях (Bernt et al., 2007), тем не менее она не учитывает возможность того, что соотношение преобразований в процессе TDRL (1 дупликация на несколько делеций или наоборот) может быть более сложным, а рассчитанное минимальное число шагов для возникновения перестройки может отличаться в большую сторону от того, которое минимально необходимо согласно реальному сценарию событий.

Во время удвоения полного генома до димерной молекулы при репликации с помощью механизма «катящегося кольца» в мтДНК (Fučíková et al., 2016; Xia et al., 2016; Wang et al., 2022) и делеции любой из его копий могут быть дублированы как тРНК, так и группа белок-кодирующих генов. Известно о различных механизмах образования делеций у разных групп, реализуемых через рекомбинацию и ошибки репликации (Nissanka et al., 2019; Oliveira et al., 2020). Если в димере мтДНК есть мутация

промотора в одной из дублированных копий, это может привести к образованию псевдогенов (Lavrov et al., 2002).

Косвенным свидетельством существования такого механизма у байкальских видов могут служить копия гена *cox2* и три фрагмента копий *atp8* у *M. branickii*, а также присутствие укороченных копий генов в протяженных некодирующих последовательностях у *G. fasciatus* (*atp6*, *nad4l*), *Brachyuropus grewingkii* (Dybowski, 1874) (*atp8*, *cox2*, *nad2*), *Garjajewia cabanisii* (Dybowski, 1874) (*cytb*), включая копии тРНК генов (Romanova et al., 2020). Такие области, обычно не характерные для мт геномов животных, могут свидетельствовать о прошлых событиях дубликации и последующей дегенерации этих участков (Boore, 1999), а также служить фактором, влияющим на появление перестроек генов.

В некоторых случаях порядок генов в мт геномах может стать дополнительным диагностическим признаком в таксономии (Lavrov, Lang, 2005; Tan et al., 2019). Чтобы объяснить причины повышенной скорости эволюции в мтДНК и высокую вариабельность порядков генов у байкальских и других видов амфипод, потребуются дальнейшие исследования.

## Заключение

Анализ порядка белок-кодирующих генов в мт геномах байкальских амфипод позволил определить, что ПанПГ является предковым для обеих линий байкальских видов. Изменения ПГ в мт геномах нескольких байкальских видов произошли в ходе эволюционной истории данных видов в озере. Рассчитанные при помощи CREx сценарии, скорее всего, предполагают упрощенные механизмы генных перестроек, поскольку события дубликаций и делеций, приводящие к ним, могут быть неравновероятны.

Анализ перестроек ПГ и филогенетический анализ белок-кодирующих последовательностей мт геномов амфипод, доступных в базе данных, позволили выявить четыре группы неодинаковых ПГ со сложным типом перестроек генов: это клады, объединяющие виды надсемейства *Lysianassoidea*, рода *Epimeria*, рода *Pseudoniphargus*, а также виды байкальских амфипод линии I. Мы предполагаем, что более древнее происхождение видов линии I байкальских видов по сравнению с линией II может частично объяснять более разнообразный ПГ. Также предполагается, что низкий эффективный размер популяции у байкальских амфипод линии I мог быть одним из факторов, ослабляющим действие стабилизирующего отбора и позволяющим закрепиться мутациям в виде перестроек генов мт генома.

## Список литературы / References

- Камалтынов Р.М. Амфиподы (Amphipoda: Gammaroidea). В: Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Новосибирск: Наука, 2001;572-831  
[Kamaltynov R.M. Amphipods (Amphipoda: Gammaroidea). In: Index of Animal Species Inhabiting Lake Baikal and its Catchment Area. Novosibirsk: Nauka Publ., 2001;572-831 (in Russian)]  
Петунина Ж.В., Ваврищук Н.В., Букин Ю.С., Романова Е.В. Вариабельность морфологических и генетических признаков *Macrohectopus branickii* (Dyb., 1874). Известия Иркутского государ-

- ственного университета. Серия: Биология. Экология. 2023;46: 18-28. doi 10.26516/2073-3372.2023.46.18
- [Petunina J.V., Vavrishchuk N.V., Bukin Yu.S., Romanova E.V. Variability of morphological and genetic characteristics of *Macrohectopus branickii* (Dyb., 1874) (Amphipoda, Macrohectopidae). *Izvestiya Irkutskogo Gosudarstvennogo Universiteta. Seriya: Biologiya. Ecologia = The Bulletin of Irkutsk State University. Series: Biology. Ecology*. 2023;46:18-28. doi 10.26516/2073-3372.2023.46.18 (in Russian)]
- Abascal F., Zardoya R., Telford M.J. TranslatorX: multiple alignment of nucleotide sequences guided by amino acid translations. *Nucleic Acids Res*. 2010;38(Suppl. 2):W7-W13. doi 10.1093/nar/gkq291
- Basso A., Babbucci M., Pauletto M., Riginella E., Patarnello T., Negrisolo E. The highly rearranged mitochondrial genomes of the crabs *Maja crispata* and *Maja squinado* (Majidae) and gene order evolution in Brachyura. *Sci Rep*. 2017;7(1):4096. doi 10.1038/s41598-017-04168-9
- Benito J.B., Porter M.L., Niemiller M.L. Comparative mitogenomic analysis of subterranean and surface amphipods (Crustacea, Amphipoda) with special reference to the family Crangonyctidae. *BMC Genomics*. 2024;25(1):298. doi 10.1186/s12864-024-10111-w
- Bernt M., Merkle D., Ramsch K., Fritzsche G., Perseke M., Bernhard D., Schlegel M., Stadler P.F., Middendorf M. CREx: inferring genomic rearrangements based on common intervals. *Bioinformatics*. 2007; 23(21):2957-2958. doi 10.1093/bioinformatics/btm468
- Boore J.L. Animal mitochondrial genomes. *Nucleic Acids Res*. 1999; 27(8):1767-1780. doi 10.1093/nar/27.8.1767
- 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
- Castellucci F., Luchetti A., Mantovani B. Exploring mitogenome evolution in Branchiopoda (Crustacea) lineages reveals gene order rearrangements in Cladocera. *Sci Rep*. 2022;12(1):4931. doi 10.1038/s41598-022-08873-y
- Charlesworth B. Fundamental concepts in genetics: effective population size and patterns of molecular evolution and variation. *Nat Rev Genet*. 2009;10(3):195-205.
- 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. *Vavilov J Genet Breed*. 2024;28(3):317-325. doi 10.18699/vjgb-24-36
- Fourdrilis S., de Frias Martins A.M., Backeljau T. Relation between mitochondrial DNA hyperdiversity, mutation rate and mitochondrial genome evolution in *Melarhaphe neritoides* (Gastropoda: Littorinidae) and other Caenogastropoda. *Sci Rep*. 2018;8(1):17964. doi 10.1038/s41598-018-36428-7
- Fučíková K., Lewis P.O., González-Halphen D., Lewis L.A. Gene arrangement convergence, diverse intron content, and genetic code modifications in mitochondrial genomes of Sphaeropleales (Chlorophyta). *Genome Biol Evol*. 2016;6(8):2170-2180. doi 10.1093/gbe/evu172
- Goldberg E.L., Chebykin E.P., Zhuchenko N.A., Vorobyeva S.S., Stepanova O.G., Khlystov O.M., Ivanov E.V., Weinberg E., Gvozdkov A.N. Uranium isotopes as proxies of the environmental history of the Lake Baikal watershed (East Siberia) during the past 150ka. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*. 2010;294(1-2):16-29. doi 10.1016/j.palaeo.2009.08.030
- Gouy M., Guindon S., Gascuel O. SeaView Version 4: a multiplatform graphical user interface for sequence alignment and phylogenetic tree building. *Mol Biol Evol*. 2010;27(2):221-224. doi 10.1093/molbev/msp259
- Hartmann T., Bernt M., Middendorf M. An exact algorithm for sorting by weighted preserving genome rearrangements. *IEEE/ACM Trans Comput Biol Bioinform*. 2019;16(1):52-62. doi 10.1109/TCBB.2018.2831661
- 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
- Jühling F., Pütz J., Bernt M., Donath A., Middendorf M., Florentz C., Stadler P.F. Improved systematic tRNA gene annotation allows new insights into the evolution of mitochondrial tRNA structures and into the mechanisms of mitochondrial genome rearrangements. *Nucleic Acids Res*. 2012;40(7):2833-2845. doi 10.1093/nar/gkr1131
- Kalyaanamoorthy S., Minh B.Q., Wong T.K.F., Von Haeseler A., Jermiin L.S. ModelFinder: fast model selection for accurate phylogenetic estimates. *Nat Methods*. 2017;14(6):587-589. doi 10.1038/nmeth.4285
- Kamaltynov R.M. On the higher classification of Lake Baikal amphipods. *Crustaceana*. 1999;72(8):933-944. doi 10.1163/156854099503834
- Kilpert F., Podsiadlowski L. The complete mitochondrial genome of the common sea slater, *Ligia oceanica* (Crustacea, Isopoda) bears a novel gene order and unusual control region features. *BMC Genomics*. 2006;7:241. doi 10.1186/1471-2164-7-241
- Kilpert F., Held C., Podsiadlowski L. Multiple rearrangements in mitochondrial genomes of Isopoda and phylogenetic implications. *Mol Phylogenet Evol*. 2012;64(1):106-117. doi 10.1016/j.ympev.2012.03.013
- Lavrov D.V., Lang B.F. Poriferan mtDNA and animal phylogeny based on mitochondrial gene arrangements. *Syst Biol*. 2005;54(4):651-659. doi 10.1080/10635150500221044
- 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
- Lavrov D.V., Boore J.L., Brown W.M. Complete mtDNA sequences of two millipedes suggest a new model for mitochondrial gene rearrangements: duplication and nonrandom loss. *Mol Biol Evol*. 2002; 19(2):163-169. doi 10.1093/oxfordjournals.molbev.a004068
- Li J.Y., Zeng C., Yan G.Y., He L.S. Characterization of the mitochondrial genome of an ancient amphipod *Halice* sp. MT-2017 (Pardaliscidae) from 10,908 m in the Mariana Trench. *Sci Rep*. 2019;9(1): 2610. doi 10.1038/s41598-019-38735-z
- 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
- 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
- Minh B.Q., Schmidt H.A., Chernomor O., Schrempf D., Woodhams M.D., Von Haeseler A., Lanfear R., Teeling E. IQ-TREE 2: new models and efficient methods for phylogenetic inference in the genomic era. *Mol Biol Evol*. 2020;37(5):1530-1534. doi 10.1093/molbev/msaa015
- Moreno-Carmona M., Cameron S.L., Prada Quiroga C.F. How are the mitochondrial genomes reorganized in Hexapoda? Differential evolution and the first report of convergences within Hexapoda. *Gene*. 2021;791:145719. doi 10.1016/j.gene.2021.145719
- Mueller R.L., Boore J.L. Molecular mechanisms of extensive mitochondrial gene rearrangement in plethodontid salamanders. *Mol Biol Evol*. 2005;22(10):2104-2112. doi 10.1093/molbev/msi204
- Nissanka N., Minczuk M., Moraes C.T. Mechanisms of mitochondrial DNA deletion formation. *Trends Genet*. 2019;35(3):235-244. doi 10.1016/j.tig.2019.01.001
- Oliveira M.T., Pontes C.B., Ciesielski G.L. Roles of the mitochondrial replisome in mitochondrial DNA deletion formation. *Genet Mol Biol*. 2020;43(Suppl. 1):e20190069. doi 10.1590/1678-4685-GMB-2019-0069

- Pääbo S., Thomas W.K., Whitfield K.M., Kumazawa Y., Wilson A.C. Rearrangements of mitochondrial transfer RNA genes in marsupials. *J Mol Evol.* 1991;33(5):426-430. doi 10.1007/BF02103134
- Rambaut A. FigTree. Latest Version – v1.4.4. 2018. Available at: <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>
- Rivarola-Duarte L., Otto C., Jühling F., Schreiber S., Bedulina D., Jakob L., Gurkov A., ... Sartoris F., Pörtlner 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., Sherbakov D.Y. Different rates of molecular evolution of mitochondrial genes in Baikalian and non-Baikalian amphipods. *Limnol Freshwater Biol.* 2019;(6):339-344. doi 10.31951/2658-3518-2019-A-6-339
- Romanova E.V., Aleoshin V.V., Kamaltynov R.M., Mikhailov K.V., Logacheva M.D., Sirotnina E.A., Gornov A.Y., Anikin A.S., Sherbakov D.Y. Evolution of mitochondrial genomes in Baikalian amphipods. *BMC Genomics.* 2016;17(Suppl. 14):1016. doi 10.1186/s12864-016-3357-z
- Romanova E.V., Bukin Y.S., Mikhailov K.V., Logacheva M.D., Aleoshin V.V., Sherbakov D.Y. 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 (Basel).* 2021;12(12):2030. doi 10.3390/genes12122030
- Shao R., Downton M., Murrell A., Barker S.C. Rates of gene rearrangement and nucleotide substitution are correlated in the mitochondrial genomes of insects. *Mol Biol Evol.* 2003;20(10):1612-1619. doi 10.1093/molbev/msg176
- 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
- Sterling-Montealegre R.A., Prada C.F. Variability and evolution of gene order rearrangement in mitochondrial genomes of arthropods (except Hexapoda). *Gene.* 2024;892:147906. doi 10.1016/j.gene.2023.147906
- Tan M.H., Gan H.M., Lee Y.P., Poore G.C.B., Austin C.M. Digging deeper: new gene order rearrangements and distinct patterns of codons usage in mitochondrial genomes among shrimps from the Axiidea, Gebiidea and Caridea (Crustacea: Decapoda). *PeerJ.* 2017;5:e2982. doi 10.7717/peerj.2982
- Tan M.H., Gan H.M., Lee Y.P., Bracken-Grissom H., Chan T.Y., Miller A.D., Austin C.M. Comparative mitogenomics of the Decapoda reveals evolutionary heterogeneity in architecture and composition. *Sci Rep.* 2019;9(1):10756. doi 10.1038/s41598-019-47145-0
- The Galaxy Community. The Galaxy platform for accessible, reproducible, and collaborative data analyses: 2024 update. *Nucleic Acids Res.* 2024;52(W1):83-94. <https://doi.org/10.1093/nar/gkae410>
- Wang R., Li X., Qi J. The complete paternally inherited mitochondrial genomes of three clam species in genus *Macridiscus* (Bivalvia: Veneridae): a TDRL model of dimer-mitogenome rearrangement of doubly uniparental inheritance. *Front Mar Sci.* 2022;9:1016779. doi 10.3389/fmars.2022.1016779
- Xia Y., Zheng Y., Murphy R.W., Zeng X. Intraspecific rearrangement of mitochondrial genome suggests the prevalence of the tandem duplication-random loss (TDLR) mechanism in *Quasipaa boulengeri*. *BMC Genomics.* 2016;17(1):965. doi 10.1186/s12864-016-3309-7
- Xu W., Jameson D., Tang B., Higgs P.G. The relationship between the rate of molecular evolution and the rate of genome rearrangement in animal mitochondrial genomes. *J Mol Evol.* 2006;63(3):375-392. doi 10.1007/s00239-005-0246-5
- Zapelloni F., Jurado-Rivera J.A., Jaume D., Juan C., Pons J. Comparative mitogenomics in *Hyaella* (Amphipoda: Crustacea). *Genes (Basel).* 2021;12(2):292. doi 10.3390/genes12020292
- Zardoya R. Recent advances in understanding mitochondrial genome diversity. *F1000Res.* 2020;9:270. doi 10.12688/f1000research.21490.1

**Конфликт интересов.** Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 23.12.2024. После доработки 09.07.2025. Принята к публикации 14.08.2025.