

First reports on the genetic diversity and phylogenetic relationships of bathynellids (Malacostraca: Bathynellidae) from Lake Baikal

Peretolchina T.E.*^{ORCID}, Naumova T.V.^{ORCID}, Sitnikova T.Ya.^{ORCID}

Limnological Institute, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Ulan-Batorskaya Str., 3, Irkutsk, 664033, Russia

ABSTRACT. Within the fauna of Lake Baikal, two species of bathynellids are known: *Bathynella baicalensis* Bazikalova, 1954 and *Baicalobathynella magna* (Bazikalova, 1954), both originally described from the southern basin of the lake. The authors' findings indicate that bathynellids are prevalent across all three basins of the lake, occurring on habitats such as methane seeps, mud volcanoes and hydrothermal vents. A comprehensive analysis of the COI (mtDNA) and 18S rRNA (nuclear DNA) gene fragments from bathynellids collected at tectonic fault sites in the northern basin of the lake revealed the absence of any representatives of the genus *Bathynella* Vejdovsky, 1882 among them. Instead, individuals identified as *Baicalobathynella* cf. *magna* comprise two genetic lineages at the species level, which diverged from a common ancestor approximately 7 Ma. The genus *Altainella* Camacho, 2020, whose representatives inhabit the interstitial hyporheic zone of the Onon river in Mongolia and Aktru mountain river of Altai, is designated as the closest relative of the Baikal bathynellids studied.

Keywords: *Baicalobathynella*, COI, 18S rRNA, Lake Baikal, phylogenetic relationship, divergence time

For citation: Peretolchina T.E., Naumova T.V., Sitnikova T.Ya. First reports on the genetic diversity and phylogenetic relationships of bathynellids (Malacostraca: Bathynellidae) from Lake Baikal // Limnology and Freshwater Biology. 2024. - № 5. - P. 1318-1336. DOI: 10.31951/2658-3518-2024-A-5-1318

1. Introduction

The order Bathynelacea represents one of the oldest crustacean lineages within the class Malacostraca. These organisms belong to highly specialized groups of stygobionts and interstitiobionts, mostly inhabiting cave, interstitial, ground, capillary and phreatic waters of all continents except Antarctica, as well as the Canary Islands, Fiji and New Caledonia. Due to their unique habitats, Bathynelacea are typically eyeless, small and possess transparent, worm-like bodies with short, weak limbs covered in long, sensitive bristles.

Bathynelacea includes three families: Bathynellidae Grobben, 1905, Parabathynellidae Noodt, 1965, and Leptobathynellidae Noodt, 1965, comprising over 330 valid species and subspecies (Camacho et al., 2021). The family Bathynellidae is widespread throughout the world, includes 36 genera and 109 species (Camacho et al., 2021). In Russia and adjacent countries (ex USSR), 18 species and subspecies from five genera of the family Bathynellidae have been recorded: *Antrobathynella* Serban, 1966, *Baicalobathynella* Birstein & Ljovuschkin, 1967,

Bathynella Vejdovsky, 1882, *Altainella*, Camacho, 2020 and *Tianschanobathynella* Serban, 1993 (Birstein and Ljovuschkin, 1967; Turbanov, 2016; Camacho et al., 2021). In mid-century research, two species of bathynellids were discovered and described in Lake Baikal: *Bathynella baicalensis* Bazikalova, 1954 and *Baicalobathynella magna* (Bazikalova, 1954), differing in size: the length of *B. baicalensis* is 1.5–2 mm, and in *B. magna*, the largest representative of Bathynelacea, it varies from 2.1 to 3.4 mm; the number of setae on the pleopods (up to 12 in *B. magna* and 4–5 in *B. baicalensis*); complete reduction of exopod of the antenna and the presence of two pairs of pleopods in *B. magna* (Birstein and Ljovuschkin, 1967). A unique feature of *B. magna* is that the morphological characters of this species do not fully correspond to any of the three families, and these characters are plesiomorphic for Bathynellidae (Birstein and Ljovuschkin, 1967; Drewes and Schminke, 2011; Camacho et al., 2021).

Bazikalova A.Ya. (1949; 1954) reports that the crustaceans she described were found in Listvenichny Bay in depth zones of 200–250 and 140–180 m, as well as at depths of 0.2 and 1440 m in the southern basin of

*Corresponding author.

E-mail address: tatiana.peretolchina@gmail.com (T.E. Peretolchina)

Received: September 12, 2024; **Accepted:** October 20, 2024;
Available online: October 31, 2024

© Author(s) 2024. This work is distributed under the Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License.



Lake Baikal, but does not mention their cohabitation. Later, bathynellids were found in several areas of the deep-water zone (Takhteev et al., 1993) and interstitial at depths of up to 0.6 m in Bolshiye Koty Bay (south-western coast) (Weinberg and Kamaltynov, 1998; Timoshkin et al., 2011).

In the Lake Baikal basin, bathynellids have been repeatedly found in the upper reaches of rivers that are tributaries of the southern part of the lake (Chernaya, Bolshiye Koty, Sennaya, Goloustnaya) and in nearby pits filled with water. The crustaceans have been found in the Barguzin and Angara rivers basins, as well as in the mountain river Bely Irkut (Eastern Sayan, northern slope of the Munku-Sardyk ridge on the border with Mongolia) (Takhteev et al., 2000).

The diversity of bathynellid species in Lake Baikal and its basin likely exceeds than is currently known. However, due to their small size and reclusive lifestyle, gathering material is labor-intensive, leaving their fauna underexplored not only in Eastern Siberia, but also in Central Asia as a whole.

In recent decades, comprehensive studies of the world fauna of Bathynellacea have been conducted using the molecular genetic markers 18S rRNA and COI (Camacho et al., 2013; 2020; 2021; Ji, 2024 etc.), which makes it possible to compare Baikal bathynellids with representatives of other faunas, as well as to obtain a more complete pattern of their biodiversity and evolutionary history. The 18S gene is most often used to solve systematic problems at the high taxa level (genera, families) due to its high conservatism and, generally, low genetic differentiation between species (Tang et al., 2012). The molecular genetic marker COI is widely used to separate species, including cryptic ones, and for DNA barcoding (Antil et al., 2023; Kabus et al., 2023).

This study aims to investigate the genetic polymorphism and analyze phylogenetic relationships of Baikal bathynellids with related taxa through comparison of nucleotide sequences of COI (mtDNA) and 18S rRNA (nuclear DNA) gene fragments, contributing to a deeper understanding of this intriguing and enigmatic crustacean group.

2. Material and methods

Bathynellids were collected in 25 meiobenthic samples in the summer periods from 2009 to 2023 using a dredge, a bottom grab, a box grab and a remotely operated underwater vehicle (RovBuilder) (Table 1, Fig. 1A) in places of tectonic faults, including areas with gas and thermal water outlets.

The animals were photographed under an Olympus BX53 light microscope using an Olympus SC180 digital camera.

Some of the material was used for molecular genetic studies. DNA was extracted from the entire animal body according to the protocol described by Doyle and Dikson (1987). The amplification conditions and primer structure are presented in Table 2. The amplicons were analyzed by electrophoresis in 1% agarose gel. The bands of the expected size were excised and purified according to T. Maniatis (1982). Sequencing was performed on a NANOFOR 05 genetic analyzer using the Brilliant Dye Terminator (v.3.1) Sequencing kit (NimaGene, Holland). The nucleotide sequences were edited and aligned using the BioEdit program (Hall, 2011).

A median-joining network between COI haplotypes was constructed using the Network v.10 (Fluxus Technology Ltd. 2008), which is freely available on the website: <https://www.fluxus-engineering.com/shar-enet.htm>.

Phylogenetic analysis based on the 18S rRNA gene fragment was performed using the web version of the IQ-TREE v.1.6.8 program (Nguyen et al., 2015), available at: <http://iqtree.cibiv.univie.ac.at/>. The most suitable model of molecular evolution was selected using the Model Finder module integrated into IQ-TREE (Kalyaanamoorthy et al., 2017). Branch supports were estimated using the ultrafast bootstrap approximation (Minh et al., 2013), as well as the approximate Bayes test (Anisimova et al., 2011). For phylogenetic analysis and calculation of genetic distances, 17 COI sequences and 28 18S gene fragment sequences belonging to different species of the Bathynellidae and one species of the Leptobathynellidae, which we used as an out-

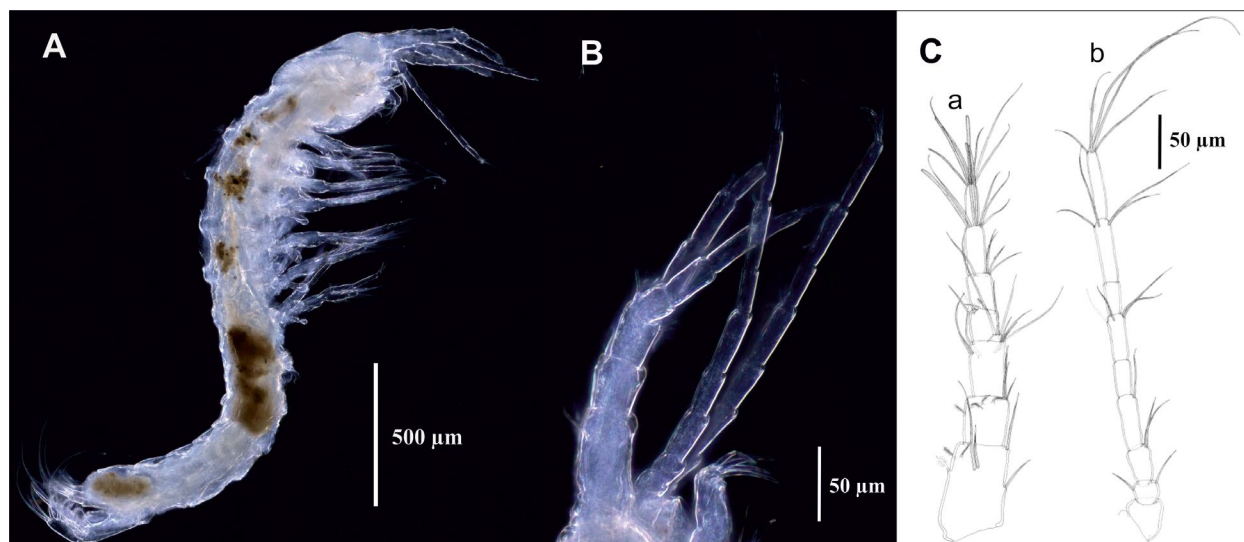


Fig. 1. A – photo of *Baicalobathynella cf. magna* (Bazikalova, 1954); B – photo of antennae of *B. cf. magna* (A and B – photo by Enushchenko I.V.); C – drawing of antennae (a – antennula, b – antenna), adapted from Drewes and Schminke (2011).

Table 1. Sampling locations of Bathynellinae specimens in Lake Baikal.

Date of sample	Место сбора	Depth, m; sampler	Coordinates, N.L., E.L.	Тип грунта
27.09.2009	Krasniy Yar, methane seep, 1 km from the coast	340 m, bottom grab "Ocean"	52°24,5496 N, 109°53,4354 E	Oxidized brown silt, small pebbles, crushed rock and large stones, sand. Dump.
02.10.2009	Elokhin-Davsha section (center)	857 m, bottom grab "Ocean"	54°44,697 N, 109°05,857 E	Oxidized brown silt, layer about 7 cm, contains inclusions of hydrotroilite.
03.10.2009	Academician Ridge, mud volcanoes	389 m, bottom grab "Ocean"	53°62994 N, 108°12172 E	Oxidized silt, 25 cm thick.
17.06.2010	Bolshoye Goloustnoye	93 m, bottom grab "Ocean"	52°00,2084 N, 105°21,6354 E	Reduced silt.
03.07.2015	Mud volcano Malenkiy (Bolshoye Goloustnoye area)	1393 m, box corer	51°92,3788 N, 105°63,1519 E	Oxidized silt 2-3 cm thick, iron-manganese concretions, diatomaceous (from senerda) detritus.
03.07.2015	Posolskaya Banka, methane seep	500 m, box corer	52°03,5767 N, 105°84,3775 E	Oxidized silt 0.5 cm, blue clay without inclusions or layering.
04.07.2015	Academician Ridge, near gas hydrate sediment	531 m, box corer	53°400148 N, 107°891083 E	Oxidized silt layer 1.5 cm, then very soft floating blue silt, many veins of hydrotroilite.
05.07.2015	Academician Ridge	536 m, box corer	53°399337 N, 107°891467 E	Oxidized silt layer 3 cm, then very soft floating blue silt, there are layers of hydrotroilite, iron-manganese concretions.
29.06.2016.	Kukuysky Canyon, mud volcano K-2	939 m, box corer	52°589665 N, 106°770625 E	Oxidized silt layer 3 cm, restored blue silt without inclusions.
29.06.2016.	Kukuysky Canyon, mud volcano K-2	939 m, box corer	52°589613 N, 106°770332 E	Oxidized silt layer 5 cm, reduced blue silt and iron-manganese concretions.
01.07.2016	Gorevoy Utyos Cape, oil-methane seep	885 m, box corer	53°304265 N, 108°391662 E	Oxidized silt layer 1 cm, in the lower layers of restored silt, oil seepage.
03.07.2016	Begul	1169 m, box corer	52°728098 N, 106°586247 E	Small oxidized layer, gray sulfur crystals.
03.07.2016	Begul	1169 m, box corer	52°728902 N, 106°587093 E	Iron-manganese concretions, smell of hydrogen sulfide.
30.06.2017	Seaward of Izhimey Cape	1630 m, box corer	53°16542 N, 107°993352 E	Oxidized silt layer 1-1.5 cm, restored blue silt with iron-manganese concretions and sulfur crystals.
30.06.2017	Seaward of Izhimey Cape	1630 m, box corer	53°275108 N, 107°953110 E	Oxidized silt layer 3 cm, restored blue silt with iron-manganese concretions.
04.07.2017	Hydrothermal vent Frolikha	330-374 m, dredge	55°517062 N, 109°804481 E → 55°520457 N, 109°792553 E	Sand, brown-orange diatomaceous silt, plant-wood detritus.
04.07.2017	Hydrothermal vent Frolikha	413 m, box corer	55°521705 N, 109°776540 E	Dark brown oxidized silt layer 1-2 mm, then homogeneous greenish silt.
18.07.2018	Near the Babushkin town, bubble gas discharge	39 m, box corer	51°749587 N, 105°833133 E	Coarse and small sand.
20.07.2018	Near the Baikalsk town	375 m, box corer	51°538720 N, 104°197605 E	Oxidized silt layer 2-3 cm, restored silt is grey-black, with mica and clay crusts, smell of hydrogen sulfide.
19.06.2021	Academician Ridge	513 m, Ekman-Burge bottom grab	53°26,260 N, 107°53,812 E	Much oxidized silt, reduced blue silt with layers of hydrotroilite.

Date of sample	Место сбора	Depth, m; sampler	Coordinates, N.L., E.L.	Тип грунта
*10.07.2021	Academician Ridge (near Bolshoy Ushkany Island)	517 m, Ekman-Burge bottom grab	53°26,260 N, 107°53,812 E	Oxidized silt, fine sand.
*02.07.2023	North of Shartlay Cape, a ledge near a cliff	58,5 m RovBuilder RB-300	53°56,408 N, 108°11,775 E	Silted gray coarse-grained sand.
*08.07.2023	Sosnovskaya Banka (the northernmost point of the Academician Ridge)	449 m, Ekman-Burge bottom grab	54°08,836 N, 109°25,046 E	Oxidized silt and reduced silt, some sand.
*08.07.2023	Academician Ridge (the bank between the Upper Head of Svyatoy Nos peninsula and Ushkany Islands)	341–349 m, dredge	53°55,409 N, 108°53,135 E → 53°55,272 N, 108°52,866 E	Oxidized silt, a lot of copepod-diatom detritus.
*09.07.2023	Academician Ridge near Khoboy Cape	210-208 m, dredge	53°26,235 N, 107°48,546 E → 53°26,174 N, 107°48,345 E	Very fine, heavily silted sand, a lot of mica.

Note: * – sampling locations of bathynellids for which molecular data were obtained.

group, were additionally retrieved from the GenBank (Table 3).

The matrix of *p*-distance between 18S and COI nucleotide sequences was constructed using the Mega 11 (Tamura et al., 2021).

The divergence time of Baikal bathynellids was calculated using BEAST v.10.5.0 (Suchard et al., 2018). The analysis was performed using the Monte Carlo chain (MCMC) with length 50,000,000 steps. The convergence of the results was assessed using the Tracer 1.7 (Rambaut et al., 2018). Since there are no data on fossil Bathynellacea to calibrate the molecular clock, mean COI nucleotide substitution rate was utilized, calculated on the highest - 1.38% per Ma (Wares and Cunningham, 2001), and the lowest - 0.7% per Ma (Knowlton and Weigt, 1998) rates available for this marker, published for other crustaceans. The ucl.d.mean was set as a normal distribution with mean (Mean) = 0.0104 with standard deviation (Stdev) = 0.0016925. The ucl.d.stdev was set as an exponential distribution with mean = 1.5.

3. Results

Bathynellids were found in all three basins of Lake Baikal, particularly in areas of methane bubble and

jet discharge (Posolskaya Banka, Bolshoe Goloustnoye, Krasny Yar, Babushkin), on the oil-methane seep Gorevoy Utes, on active and extinct mud volcanoes (Malenkiy, Academician Ridge, Kukuysky Canyon), and also on the hydrothermal vent Frolikha. Remarkably, specimens were also discovered in the area of the maximum depths of the lake (1630 m) near Cape Izhimey (Table 1). The collected bathynellids inhabited soft oxidized bottom sediments of light brown and brown color with a thickness of 0.5 to 5 cm with an admixture of sand, pebbles, often ferromanganese crusts, detritus and layers of hydrotroilite. The underlying layer is usually represented by reduced gray and blue clays.

The collected bathynellids were identified as *Baicalobathynella* cf. *magna*, based on morphological features (body size from 2.0 to 2.5 mm and antenna structure) (Fig. 2). Most bathynellids lacked body coloration, except for pink specimens found in the waters of Cape Izhimey, and red specimens found on the Academician Ridge (depth 517 m).

Nucleotide sequences of COI of 661 bp long and 18S rRNA of 1748 bp long were obtained from 11 individuals (nine colorless and two red) and deposited in GenBank under accession numbers PQ476139–PQ476149 for COI and PQ476288–PQ476298 for 18S. Analysis revealed six unique haplotypes for the COI

Table 2. Amplification conditions and primers used in this study.

Gene	Amplification conditions, 30 cycles	Primers	References
COI	DNA denaturation at 95°C – 40 sec (5 minutes on the first cycle), primer annealing at 50°C – 60 sec, nucleotide chain elongation at 72°C – 60 sec (10 minutes on the last cycle)	LCO1490 (f) 5'-GGT CAA CAA ATC ATA AAG ATA TTG G-3' HCO2198 (r) 5'-TAA ACT TCA GGG TGA CCA AAA AAT CA-3'	Folmer et al. (1994)
18S	DNA denaturation at 95°C – 60 sec (5 minutes on the first cycle), primer annealing at 55°C – 60 sec, nucleotide chain elongation at 72°C – 60 sec (10 minutes on the last cycle)	SWAM18S (f) 5'-GAA TGG CTC ATT AAA TCA GTC GAG GTT CCT TAG ATG ATC CAA ATC-3' SWAM18S (r) 5'-ATC CTC GTT AAA GGG TTT AAA GTG TAC TC ATT CCA ATT ACG GAG C-3'	Palumbi et al. (1996)

Table 3. List of taxa used for phylogenetic analysis and calculation of genetic distances with GenBank accession numbers and references.

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

gene fragment, whereas only two haplotypes were identified for the 18S gene fragment.

The median-joining network derived from COI mtDNA demonstrates distinct genetic structuring among bathynellids, forming two groups (Fig. 1B). The first group consist of colorless individuals of *B. cf. magna* from Cape Shartlay collected at a depth 58.5 m, while the second group includes colorless and red specimens from the Academician Ridge near Cape Khoboy, Bolshoy Ushkany Island, the upper head of Svyatoy Nos and in Sosnovskaya Banka collected at depths ranging from 341 to 513 m. Average genetic distances between these groups were 8.8% to 9.6% nucleotide substitutions, with intragroup distances being negligible.

The phylogenetic tree based on 18S rRNA, with statistical supports for branch topology, is illustrated in Figure 3. Small clade supports within larger clusters are omitted for clarity. On the phylogenetic tree Baikal bathynellids form a distinct clade within the subfamily Bathynellinae, clustering as a sister group to the

European representatives of *Bathynella* Vejdovsky, 1882 and *Altainella* Camacho, 2020 from Altai and Mongolia.

Mean genetic *p*-distances distances for the family Bathynellidae, as shown in Table 4, indicate intergeneric distances based on the COI fragment ranged from 16.3% to 23.0%, whereas 18S distances were lower, between 1.7% and 6.7%. Intrageneric COI varied from 0.1% to 21%, and for 18S, from 0.1 to 1.9%. According to molecular data available in GenBank, the closest relatives of the Baikal bathynellids are representatives of the *Altainella*, inhabiting Aktru mountain river (Altai Krai, Russia), including *Altainella calcarata* Camacho, 2019 (Camacho et al., 2020), and *Altainella mongoliensis* Ji, Camacho, Lee and Min, 2024 found in the interstitial hyporheic zone of Onon River basin (Mongolia) (Ji, 2024). The average *p*-distance between species of the genera *Baicalobathynella* and *Altainella* was 20.3% for COI and 3.1% for 18S molecular markers.

The genus *Baicalobathynella* originated in the late Oligocene–early Miocene (around 20.2 Ma), while the

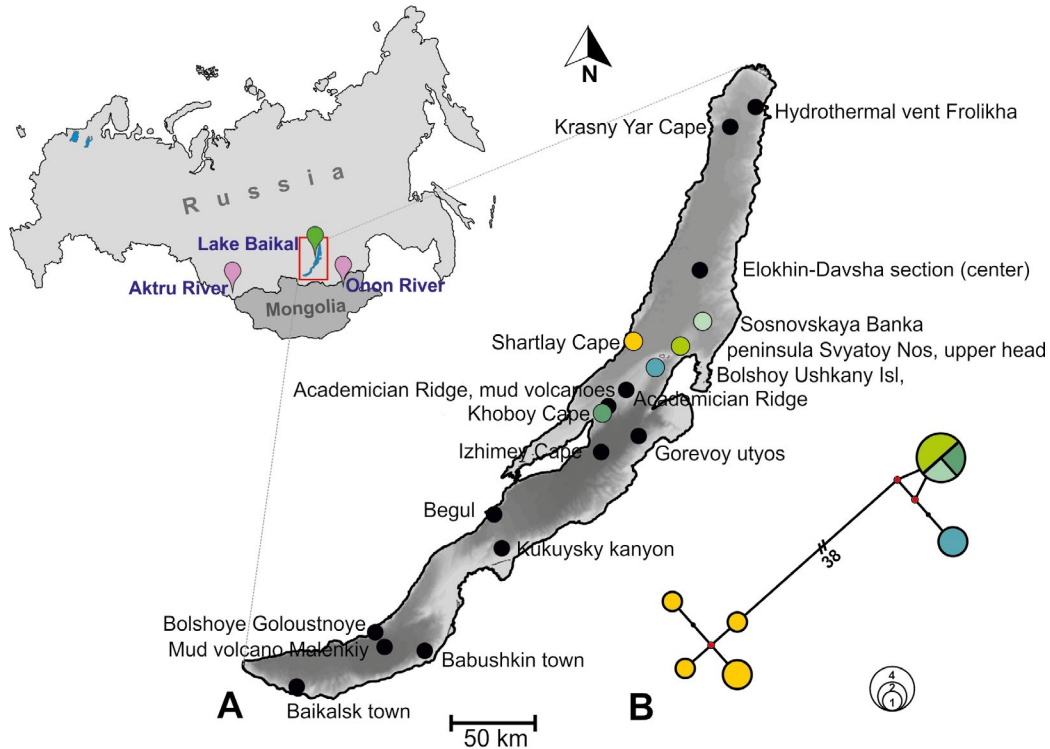


Fig.2. A – Map of sample collection. **B** – Median joining network constructed based on COI gene fragment sequences. Colors correspond to collection points. The size of the circle is proportional to the number of nucleotide sequences included in it.

divergence time estimated for the two genetic lineages of *B. cf. magna* falls on the late Miocene–early Pliocene (on average 7.2 Ma) (Fig. 4).

4. Discussion

The data obtained on locations of bathynellid finds indicate a mosaic distribution across the three basins of Lake Baikal. It was found that these organisms methane seeps, mud volcanoes, and hydrothermal vents within zones of active tectonic faults varying in length and orientation (Seminsky et al., 2022). Some sites, even without detected methane “flare” discharges, such as the waters of Akademician Ridge devoid of mud volcanoes (Khlystov et al., 2000), Begul and Izhimey Capes (Bukharov and Fialkov, 1996), Shartlay Cape (Lunina et al., 2024), and Sosnovka Bay (Kazmin et al., 1995), are also associated with tectonic faults.

Analysis of the nucleotide sequences of mtDNA and 18S rRNA COI gene fragments from bathynellids in northern Lake Baikal fault zones revealed the absence of any representatives of the genus *Bathynella*. Instead, individuals attributed to *B. cf. magna* exhibited polymorphism in their COI gene sequences, forming two genetic lineages: “Shartlay” and “Academician Ridge and Sosnovka.” It should also be noted that the genetic differences between colorless and red individuals of this group do not exceed three substitutions per the COI gene fragment, suggesting intraspecific variability. Probably, mosaic distribution implies that active tectonic faults might influence the genetic structure of Baikal bathynellid.

Molecular genetic data indicate two genetic lineages of *B. cf. magna* represent two independent species, with a significant COI genetic distance of 9.2%

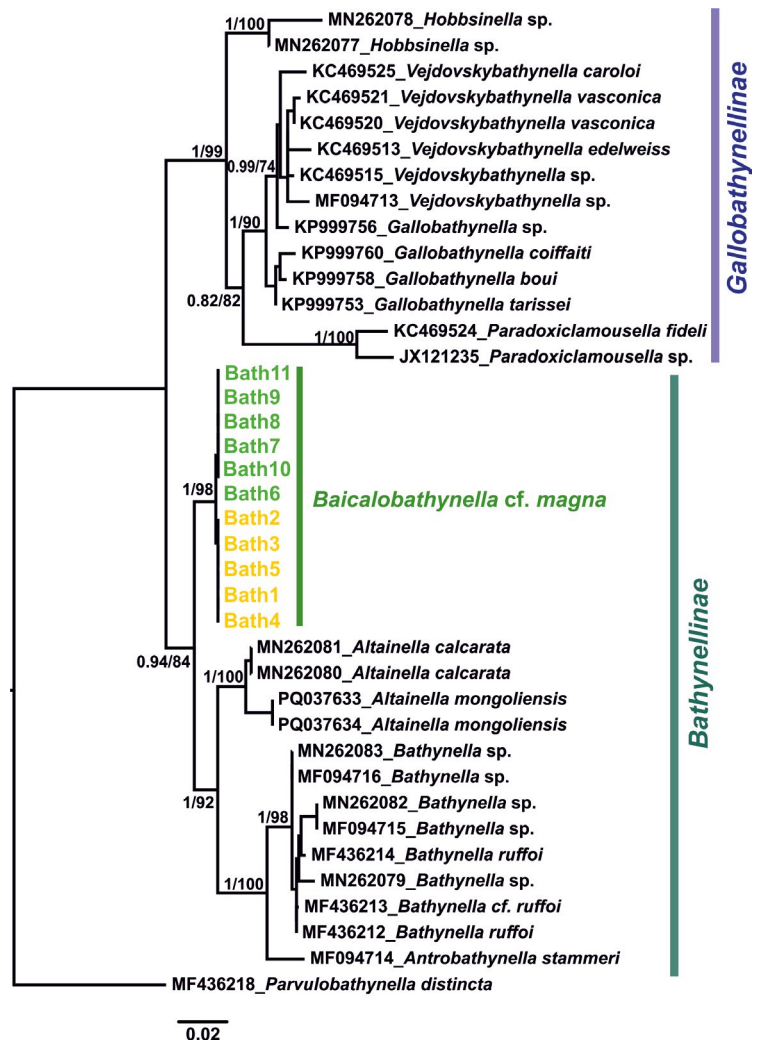


Fig.3. Phylogenetic tree based on 18S nucleotide sequences constructed for the family Bathynellidae. Sequences obtained during this study are highlighted in bright green (“Academician Ridge and Sosnovka”) and yellow (“Shartlay”). Bayesian/bootstraps supports are given at tree nodes.

Table 4. Matrix of mean pairwise p -distances between different genera of Bathynellidae. 18S and COI genetic distances are given above and below diagonal, respectively. Mean intragenus pairwise p -distances for the COI/18S gene fragment are in italics and shown on the diagonal. Minimal genetic distances are shown in bold.

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

Note: * Since the nucleotide sequences for the species *A. mongoliensis* are not yet publicly available in GenBank, COI genetic distances for the genus *Altainella* were taken from Ji et al., 2024.

between them. Determining whether one corresponds to *B. magna* and the other represents a new species requires further study.

The divergence time of these lineages (or species) dated to the late Miocene–early Pliocene (Fig. 4), and probably aligns with the geological development of Lake Baikal, marked by partial geographical separation of the Northern and Central basins and the development of a single deep-water reservoir around 6–7 million years ago (Kuzmin et al., 2001; Mats et al., 2011). This assumption is based on the fact that the first lineage resides in the Northern Basin near Cape Shartlay, while the second is found in various parts of the Academician Ridge, which serves as the boundary between the Central and Northern Basins.

Representatives of the genus *Altainella* from Altai and Mongolia are identified as the closest relatives to the Baikal bathynellids studied based on 18S rRNA sequences from GenBank. The genetic distance between the Altai and Mongolian species of *Altainella* is 15% of nucleotide substitutions, whereas the distance between the Baikal genetic lineages “Shartlay” and

“Academician Ridge and Sosnovka” is 9% nucleotide substitutions. It is important to note that the minimum geographical distance between Cape Shartlay and the Academician Ridge near Bolshoy Ushkany Island is approximately 25 km, which is nearly 100 times less than the distance between the habitats of two closely related *Altainella* species.

The estimated time of existence for the common ancestor of *Altainella* and Baikal bathynellids suggests their widespread distribution across southern Siberia and northern Mongolia until the late Oligocene–early Miocene (Fig. 4). This period was characterized by the onset of significant global changes within the Baikal rift zone (Logachev, 2003; Mats et al., 2011).

Thus, the bathynellids fauna of Lake Baikal is ancient in origin, and exceeds the two species described in the middle of the last century, is distributed in three basins of the lake from the interstitial to maximum depths, including regions with gas and thermal water outlets. Future studies should focus on accurately characterizing the species composition of bathynellids in both interstitial and open waters of Baikal and its trib-

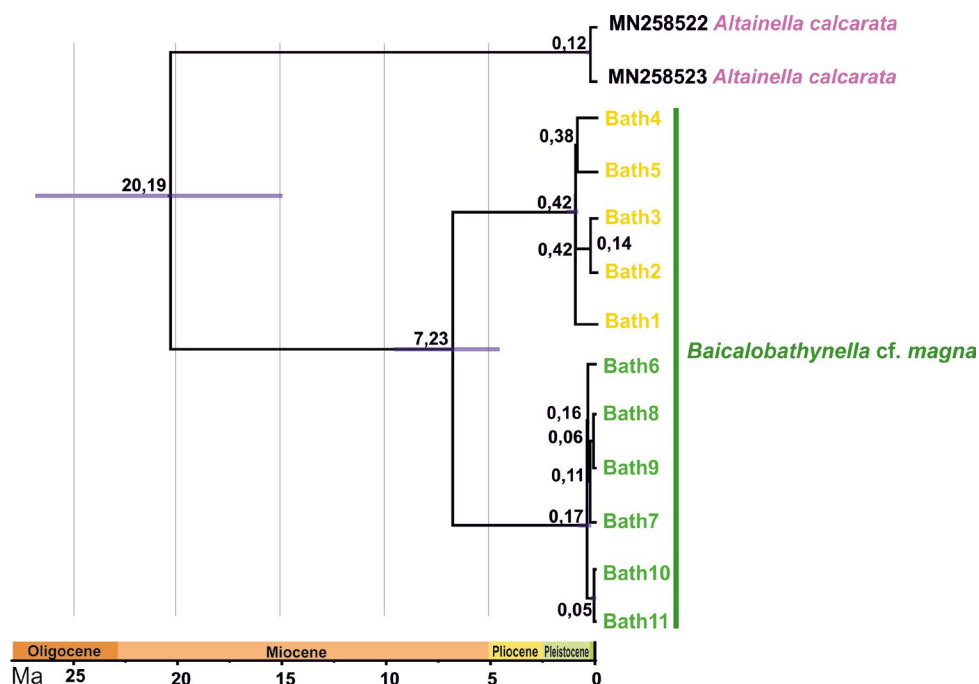


Fig. 4. Divergence times derived from a relaxed molecular clock analysis based on COI sequences for *Baicalobathynella* and *Altainella*. Genetic lineage “Academician Ridge and Sosnovka” is bright green, and genetic lineage “Shartlay” is yellow. Blue bars at nodes indicate the 95% highest posterior density (HPD) intervals.

utaries, employing a comprehensive approach integrating morphological and molecular genetics data.

5. Conclusions

The data on the locations of bathynellid finds indicate their mosaic distribution in three basins of Lake Baikal. Bathynellids sampled from tectonic fault sites have been identified as *Baicalobathynella* cf. *magna*. Molecular phylogenetic analysis suggest that their closest relative is the genus *Altainella* Camacho, 2020. Representatives of this genus are found in the interstitial water of the Aktru mountain river in Altai and the Onon river in Mongolia. The study revealed the presence of two distinct lineages of *B.* cf. *magna*, the average genetic distance between them, measured at 9.2% of nucleotide substitutions, is indicative of divergence at the species level. The evolution of genetic lineages aligns with the geological period of partial geographical separation between the Northern and Central basins of Lake Baikal during the formation of a single deep-water reservoir, occurring in the late Miocene–early Pliocene.

Acknowledgements

The research was supported by the state projects 121032300196-8 and 121032300180-7. The authors thank Kucher K.M. for sampling by the ROV “RovBuilder”, PhD Enushchenko I.V. for assistance in bathynellid photographing. The sequencing of the samples was carried out at the Collective Use Instrument Center for Physicochemical Ultramicroanalysis of the LIN SB RAS (Center for Collective Use “Ultramicroanalysis”). The material was collected from the research vessels “G.Yu. Vereshchagin”, “Titov”, “Papanin”.

Conflict of interest

The authors declare no conflict of interest

References

- Anisimova M., Gil M., Dufayard J.E. et al. 2011. Survey of branch support methods demonstrates accuracy, power, and robustness of fast likelihood-based approximation schemes. *Systematic Biology* 60: 685–699. DOI: [10.1093/sysbio/syr041](https://doi.org/10.1093/sysbio/syr041)
- Antil S., Abraham J.S., Sripoorna S. et al. 2023. DNA barcoding, an effective tool for species identification: a review. *Molecular Biology Reports* 50(1): 761–775. DOI: [10.1007/s11033-022-08015-7](https://doi.org/10.1007/s11033-022-08015-7)
- Bazikalova A.Ya. 1949. An interesting crustacean found in Lake Baikal. *Priroda* [Nature] 7: 63-64. (In Russian)
- Bazikalova A.Ya. 1954. New species of genus *Bathynella* from Lake Baikal. *Trudy Baikalskoi limnologicheskoi stantsii AN SSSR* [Proceedings of the Baikal Limnological Station of the Academy of Sciences of the USSR] 14: 355-368. (In Russian)
- Birstein Ya.A., Ljovuschkin S.I. 1967. Order Bathynellacea (Crustacea, Malacostraca) in USSR I. Family Bathynellidae. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytatelej prirody. Otdel biologicheskij* [Bulletin of the Moscow Society of Naturalists. Biological Department] 72: 51-66. (In Russian)
- Bukharov A.A., Fialkov V.A. 1996. Geological structure of the bottom of Lake Baikal, a view from “Paisis”. Novosibirsk: Science, Siberian Publishing Company of the Russian Academy of Sciences. (In Russian)
- Camacho A.I., Dorda B.A., Rey I. 2013. Integrating DNA and morphological taxonomy to describe a new species of the family Bathynellidae (Crustacea, Syncarida) from Spain. *Graellsia* 69(2): 179-200. DOI: [10.3989/graelisia.2013.v69.081](https://doi.org/10.3989/graelisia.2013.v69.081)
- Camacho A.I., Dorda B.A., Chillón B.S. et al. 2017. The collection of Bathynellacea specimens of MNCN (CSIC) Madrid: microscope slices and DNA extract. *ZooKeys* 678: 31-63. DOI: [10.3897/zookeys.678.11543](https://doi.org/10.3897/zookeys.678.11543)
- Camacho A.I., Hutchins B., Schwartz B.F. et al. 2018. Description of a new genus and species of Bathynellidae (Crustacea: Bathynellacea) from Texas based on morphological and molecular characters. *Journal of Natural History* 52(1-2): 29-51. DOI: [10.5852/ejt.2023.891.2273](https://doi.org/10.5852/ejt.2023.891.2273)
- Camacho A.I., Mas-Peinado P., Dorda B.A. et al. 2018. Molecular tools unveil an underestimated diversity in a stygo-fauna family: a preliminary world phylogeny and an updated morphology of Bathynellidae (Crustacea: Bathynellacea). *Zoological Journal of the Linnean Society* 183(1): 70-96. DOI: [10.1093/zoolinnean/zlx063](https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlx063)
- Camacho A.I., Mas-Peinado P., Iepure S. et al. 2020. Novel sexual dimorphism in a new genus of Bathynellidae from Russia, with a revision of phylogenetic relationships. *Zoologica Scripta* 49(1): 47-63. DOI: [10.1111/zsc.12387](https://doi.org/10.1111/zsc.12387)
- Camacho A.I., Mas-Peinado P., Reddy Y.R. et al. 2021. An integrated approach to re-evaluate the validity of the family Leptobathynellidae (Crustacea: Bathynellacea). *Zoological Journal of the Linnean Society* 192(3): 853-895. DOI: [10.1093/zoolinnean/zlaa121](https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlaa121)
- Doyle J.J., Dickson E. 1987. Preservation of plant samples for DNA restriction endonuclease analysis. *Taxon* 36: 715-722. DOI: [10.2307/1221122](https://doi.org/10.2307/1221122)
- Drewes J., Schminke H.K. 2011. Number of Families within Bathynellacea (Malacostraca) and Year of Publication of their Names, with Redescription of *Baicalobathynella magna* (Bazikalova, 1954) from Lake Baikal. *Crustaceana* 84(11): 1377-1401. DOI: [10.1163/001121611X590120](https://doi.org/10.1163/001121611X590120)
- Folmer O., Black M., Hoeh W. et al. 1994. DNA Primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. *Molecular Marine Biology and Biotechnology* 3: 294-299.
- Hall T. 2011. BioEdit: an important software for molecular biology. *Green Earth Research Foundation Bulletin of Bioscience* 2(1): 60-61.
- Ji S.J. 2024. The first report of Bathynellacea in the subterranean water of Mongolia: A new species of *Altainella* Camacho, 2020 (Crustacea, Bathynellidae). *Biodiversity Data Journal* 12: e130024. DOI: [10.3897/BDJ.12.e130024](https://doi.org/10.3897/BDJ.12.e130024)
- Kalyanamoorthy S., Minh B.Q., Wong T.K.F. et al. 2017. ModelFinder: Fast model selection for accurate phylogenetic estimates. *Nature Methods* 14(6): 587-589. DOI: [10.1038/nmeth.4285](https://doi.org/10.1038/nmeth.4285)
- Kabus J., Cunze S., Dombrowski A. et al. 2023. Uncovering the Grinnellian niche space of the cryptic species complex *Gammarus roeselii*. *PeerJ* 11: e15800. DOI: [10.7717/peerj.15800](https://doi.org/10.7717/peerj.15800)
- Kaz'min V.G., Gol'mshtok A.Ya., Klitgord K.D. et al. 1995. Structure and development of the Academician Ridge area (Baikal Rift) according to seismic investigations. *Geologiya i Geofizika* [Russian Geology and Geophysics] 36(10): 164-176. (in Russian)
- Khlystov O.M., Mats V.D., Vorobeva S.S. et al. 2000. Structure and development of the underwater Academicheskyy ridge. *Geology and Geophysics* [Geologiya i geofizika] 41(6): 819-824. (In Russian)

Knowlton N., Weigt L.A. 1998. New dates and new rates for divergence across the Isthmus of Panama. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 265(1412): 2257-2263.

Kuzmin M.I., Karabanov E.B., Kawai T. et al. 2001. Deepwater drilling on Baikal - main results. *Geology and Geophysics [Geologiya i geofizika]* 42: 8-34. (In Russian)

Logachev N.A. 2003. History and geodynamics of the Baikal rift. *Geology and geophysics [Geologiya i geofizika]* 44(5): 391-406. (In Russian)

Lunina O.V., Denisenko I.A., Ignatenko E.B. et al. 2024. Seismogenic zone of cape Shartlay (Lake Baikal): specific features of structure, displacements and rupture growth. *Geodinamika i tektonofizika [Geodynamics & Tectonophysics]* 15(4): 0776. DOI: [10.5800/GT-2024-15-4-0776](https://doi.org/10.5800/GT-2024-15-4-0776) (In Russian)

Maniatis T. 1982. *Molecular cloning: A laboratory manual*. New York: Cold Spring Harbor Laboratory.

Mats V.D., Shcherbakov D.Y., Efimova I.M. 2011. Late Cretaceous-Cenozoic history of the Lake Baikal depression and formation of its unique biodiversity. *Stratigraphy and Geological Correlation [Stratigrafiya. Geologicheskaya korrelyaciya]* 19: 40-61. (In Russian)

Minh B.Q., Nguyen M.A.T., Haeseler A. 2013. Ultrafast Approximation for Phylogenetic Bootstrap. *Molecular Biology and Evolution* 30(5): 1188-1195. DOI: [10.1093/molbev/mst024](https://doi.org/10.1093/molbev/mst024)

Nguyen L.-T., Schmidt H.A., von Haeseler A. et al. 2015. IQ-TREE: A fast and effective stochastic algorithm for estimating maximum-likelihood phylogenies. *Molecular Biology and Evolution* 32: 268-274. DOI: [10.1093/molbev/msu300](https://doi.org/10.1093/molbev/msu300)

Palumbi S.R. 1996. Nucleic acids II: the polymerase chain reaction. In: Hillis D.M., Moritz C. and Mable B.K. (eds). *Molecular Systematics*, Sinauer Associates Inc. Sunderland Massachusetts, pp. 205-247.

Rambaut A., Drummond A.J., Xie D. et al. 2018. Posterior summarisation in Bayesian phylogenetics using Tracer 1.7. *Systematic Biology* 67(5): 901-904. DOI: [10.1093/sysbio/syy032](https://doi.org/10.1093/sysbio/syy032)

Seminsky K.Zh., Cheremnykh A.S., Khlystov O.M. et al. 2022. Fault Zones and Stress Fields in the Sedimentary Fill of Lake Baikal: Tectonophysical Approach for Seismic and hydroacoustic data interpretation. *Russ. Geol. Geophys* 63(7): 840-855.

Suchard M.A., Lemey P., Baele G. et al. 2018. Bayesian phylogenetic and phylodynamic data integration using BEAST 1.10. *Virus Evolution* 4(1): 1-5. DOI: [10.1093/ve/vey016](https://doi.org/10.1093/ve/vey016)

Takhteev V.V., Okuneva G.L., Knizhin I.B. 2000. On the distribution of bathynellid fungi (Crustacea: Bathynellacea) in the Baikal region. *Studies of ecosystems of Eastern Siberia. Proceedings of the Faculty of Biology and Soil Science of Irkutsk State University [Trudy Biologo-pochvennogo fakul'teta IGU]* 3: 101-103. (In Russian)

Takhteev V.V., Snimshchikova L.N., Okuneva G.L. et al. 1993. Characteristics of the bottom population of the deep zone of Lake Baikal. *Ecology [Ekologiya]* 6: 60-68. (In Russian)

Tamura K., Stecher G., Kumar S. 2021. MEGA11: molecular evolutionary genetics analysis version 11. *Molecular Biology and Evolution* 38(7): 3022-3027. DOI: [10.1093/molbev/msab120](https://doi.org/10.1093/molbev/msab120)

Tang C.Q., Leasi F., Obertegger U. et al. 2012. The widely used small subunit 18S rDNA molecule greatly underestimates true diversity in biodiversity surveys of the meiofauna. *The Proceedings of the National Academy of Sciences* 09(40): 16208-16212. DOI: [10.1073/pnas.1209160109](https://doi.org/10.1073/pnas.1209160109)

Timoshkin O.A., Suturin A.N., Bondarenko N.A. et al. 2011. Biology of the coastal zone of Lake Baikal. 1. Overview of the current knowledge on the splash zone, first results of interdisciplinary investigations, monitoring as a basic tool in ecological research. *The bulletin of Irkutsk State University. Series "Biology. Ecology" [Izvestiya IGU. Seriya «Biologiya. Ekologiya»]* 4(4): 75-110. (In Russian)

Turbanov I.S. 2016. Order Bathynellacea Chappuis, 1915 (Crustacea: Malacostraca) of the fauna of Russia and adjacent countries: the level of study and research prospects. In: *Proceedings of the All-Russian Youth Hydrobiological Conference "Prospects and Problems of Modern Hydrobiology"*, pp. 147-149. (In Russian)

Wares J.P., Cunningham C.W. 2001. Phylogeography and historical ecology of the North Atlantic intertidal. *Evolution* 55(12): 2455-2469.

Weinberg I.V., Kamaltynov R.M. 1998. Macrozoobenthos communities of the rocky beach of Lake Baikal. *Zoological journal [Zoologicheskij zhurnal]* 77(2): 158-165. (In Russian)

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

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

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

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

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

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

1. Введение

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

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

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

*Автор для переписки.

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

Поступила: 12 сентября 2024; Принята: 20 октября 2024;
Опубликована online: 31 октября 2024

© Автор(ы) 2024. Эта работа распространяется под международной лицензией Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0.



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

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

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

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

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

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

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

2. Материалы и методы

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

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

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

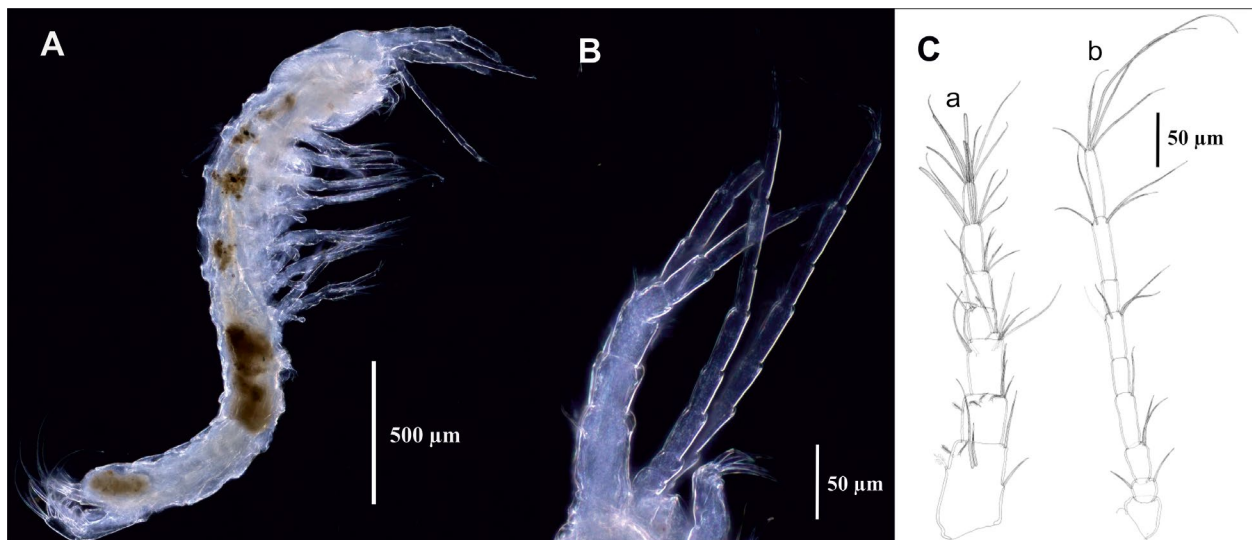


Рис.1. А – фото *Baicalobathynella cf. magna* (Базикалова, 1954); В – фото антенн *B. cf. magna* (А и В – фото Енущенко И.В.); С – рисунок антенн: а – антеннула, b – антенна (рисунок адаптирован из Drewes and Schminke, 2011).

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Таблица 2. Условия амплификации и структура праймеров.

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

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

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

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

3. Результаты

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

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

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

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

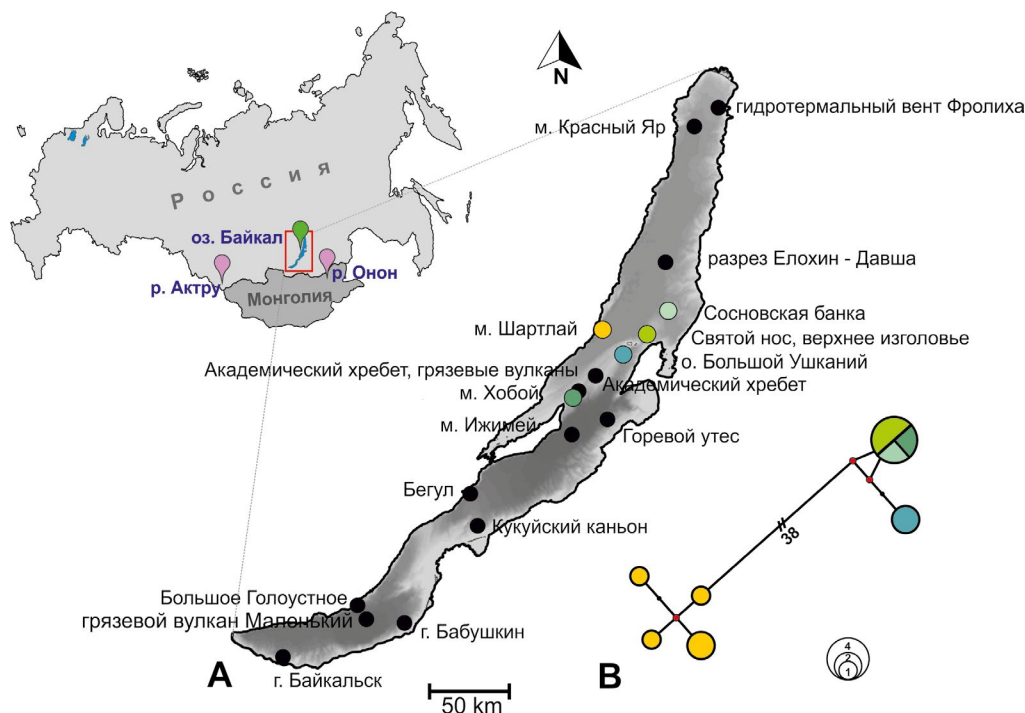


Рис.2. А – Карта-схема с обозначением мест сбора образцов. Розовым цветом обозначены места сборов представителей *Altainella* (Samacho et al., 2020; Ji, 2024). В – Сеть гаплотипов, построенная на основе последовательностей фрагмента гена COI. Цвета соответствуют точкам сбора. Величина круга пропорциональна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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

4. Обсуждение

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

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

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

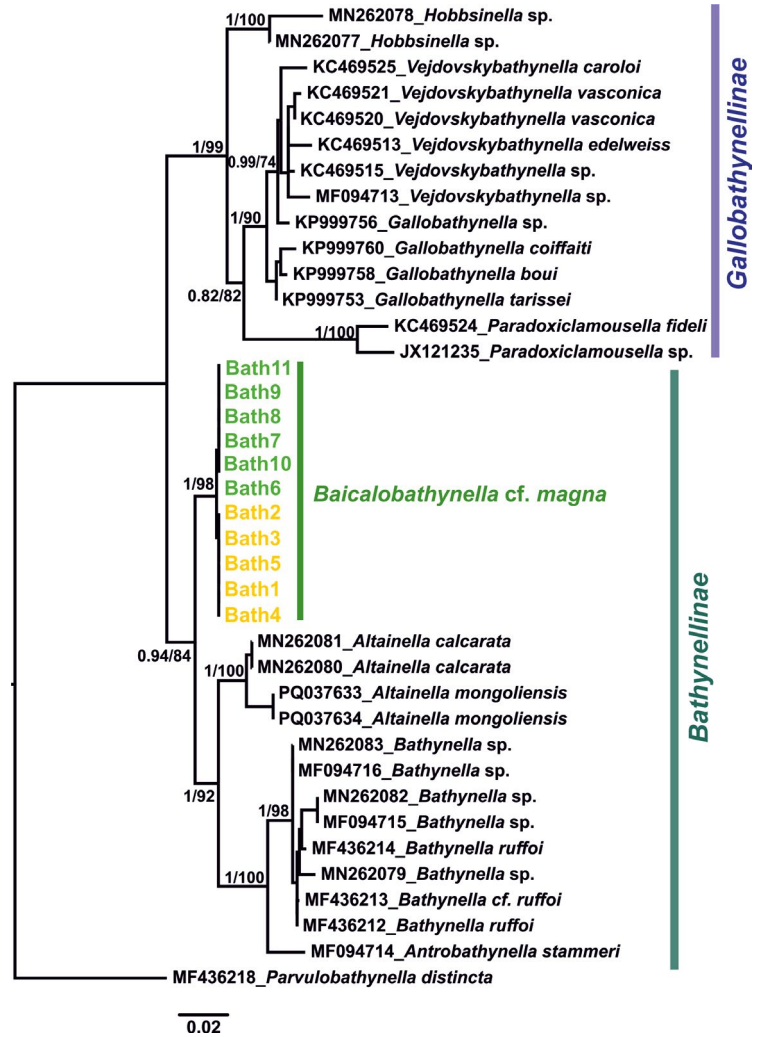


Рис. 3. Филогенетическое дерево, построенное по нуклеотидным последовательностям 18S для сем. Bathynellidae. Ярко-зеленым («Академический хребет и Сосновка») и желтым («Шартлай») выделены последовательности, полученные в ходе данного исследования. Байесовские/бутстреп-поддержки приведены в узлах дерева.

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

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

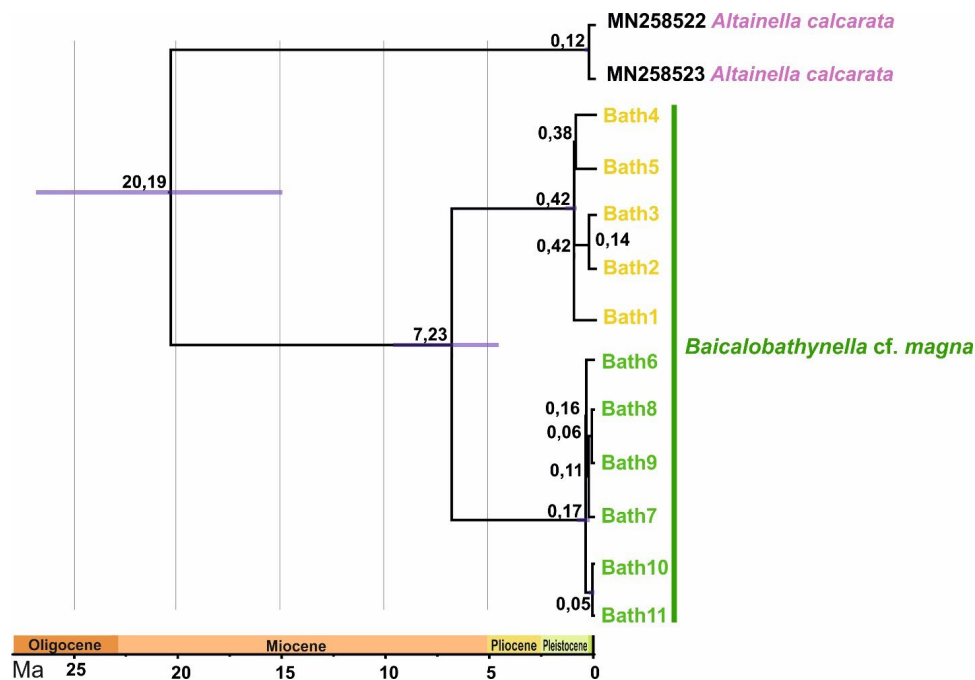


Рис.4. Времена дивергенции, оцененные с помощью расслабленных молекулярных часов на основе нуклеотидных последовательностей COI для представителей *Baicalobathynella* и *Altainella*. Ярко-зеленым обозначена генетическая линия «Академический хребет и Сосновка», желтым – генетическая линия «Шартлай». В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

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

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

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

5. Выводы

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

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

Благодарности

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

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Список литературы

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

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

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

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

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

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

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