

© Т. А. Пудовкина¹,
Т. Я. Ситникова¹, А. Н. Матвеев²,
Д. Ю. Щербаков^{1,2}

¹Лимнологический институт
СО РАН, Иркутск;

²Иркутский государственный
университет

Целью исследования является выяснение истории распространения многощетинковых червей рода *Manayunkia* (Leidy, 1859) [Sedentaria, Sabellidae] по северо-востоку Азии и их видообразования в Байкале. Сравнительный анализ полиморфизма нуклеотидных последовательностей фолмеровского фрагмента гена *COI* позволил установить последовательность миграционных и видообразовательных событий в истории пресноводных многощетинковых червей рода *Manayunkia*. Филогенетический анализ и сравнение гипотез о характере миграции *Manayunkia* с помощью байесовского критерия показали, что стартовым районом был бассейн Колымы, откуда полихеты проникли в Байкал, где разделились на три вида (*M. godlewskii*, *M. baicalensis* и *M. zenkewitschii*), из которых *M. godlewskii* послужил источником мигрантов в систему Баунтовских озер.

✿ **Ключевые слова:** *Manayunkia*;
Байкал; симпатрическое
видообразование; миграция.

РОДСТВЕННЫЕ СВЯЗИ БАЙКАЛЬСКИХ ПОЛИХЕТ РОДА *MANAYUNKIA* [POLYCHAETA: SEDENTARIA: SABELLIDAE] ПО ДАННЫМ АНАЛИЗА *COI* С АНАЛИЗОМ ИСТОРИИ РАССЕЛЕНИЯ

Многощетинковые черви (полихеты) рода *Manayunkia* (Leidy, 1859) [Sedentaria, Sabellidae], населяющие пресноводные водоемы Северной Азии, до сих пор остаются мало изученной группой беспозвоночных животных. Длительное время считалось, что один вид, описанный из Байкала — *M. baicalensis* (Nusbaum, 1901), обитает на обширной территории: в бассейнах рек Витима, Чары, Амура, Зеи (Томилов, 1954; Кожов, 1962, 1972; Клишко, 1994, 1996), на Таймыре (Сластников, 1940), на Колыме (Ситникова, 2001). При этом популяцию, населяющую бассейн Гыды (Таймыр), на основании внешней морфологии, Сластников (1940) предложил выделить в особый подвид *M. baicalensis hydani*. Согласно О. К. Клишко (1996), манаюнкии из популяций водоемов бассейнов рек Лена и Амур, а также оз. Леприндо существенно отличаются от особей, населяющих Байкал по своей морфологии.

В настоящее время на основании морфологических различий и экологических особенностей в оз. Байкал констатировано обитание 3 видов — *M. baicalensis*, *M. godlewskii* Nusbaum (1901) и *M. zenkewitschii* Sitnikova (1997), различающиеся размерами тела половозрелых особей и количеством щупалец (Ситникова с соавт., 1997). Генетическая разобщенность видов также была подтверждена анализом нуклеотидных последовательностей гена, кодирующего 18S rRNA (Ситникова с соавт., 1995), но подробные результаты исследований остались неопубликованными. Три байкальских вида полихет обитают в трубочках, которые строят из того субстрата, на котором они живут; при сосуществовании в одном географическом районе озера они занимают различные экологические ниши: *M. baicalensis* обитает преимущественно на песчаных типах грунтов, *M. godlewskii* — на илистых и *M. zenkewitschii* — на каменистых и скальных грунтах, поросших губками родов *Lubomirskia* и *Baicalospongia*, водорослями рода *Cladophora*, а также в пустых домиках ручейников (Ситникова с соавт., 1997).

В Байкале манаюнкии найдены в литорали (от 3 до 20 м) по всему периметру озера, а также в глубоководной зоне, где имеют пятнистое распространение (Тахтеев с соавт., 1993), и везде образуют небольшие по площади колонии (собств. данные).

По типу питания манаюнкии — сестонофаги, питаются в основном планктонными диатомовыми водорослями, бактериями и детритом. Развитие манаюнкий прямое (отсутствует свободноплавающая личинка), оплодотворение перекрестное, мужские половые продукты выбрасываются в придонную воду, поэтому, как правило, полихеты живут колониями, в которых самки соседствуют с самцами (Ситникова, 2001). Прикрепленный (или сидячий) образ жизни позволяет предполагать, что между колониями как одного вида, так и разными, населяющими один и тот же район или удаленные районы (до более сотен километров в пределах Байкала), вероятность обмена генетической информацией низка.

Настоящее исследование направлено на выяснение 1) процессов дивергенции трех байкальских видов — происходило ли обособление экологических форм в одном районе озера и затем распространившееся по всему озеру, или произошло независимо в различных районах Байкала; 2) к какому из 3 видов байкальских полихет близкородственны полихеты, обитающие в оз. Баунт, принадлежащему к Байкальской рифтовой зоне.

Поступила в редакцию 13.09.2014
Принята к публикации 30.09.2014

Для решения этих задач были использованы нуклеотидные последовательности, фолмеровского фрагмента гена 1 субъединицы цитохром-с-оксидазы (COI), который является одним из достаточно быстро эволюционирующих генов, что позволяет использовать его при изучении генетического полиморфизма организмов, а также в датировке молекулярно-филогенетических событий (Folmer et al., 1994). Цитохром-с-оксидаза широко используется для интерпретаций филогенетических событий как мировой фауны полихет (напр. Canales-Aguirre et al., 2011), так и байкальских беспозвоночных животных — моллюсков (Перетолчина с соавт., 2006), олигохет (Kaugorodova et al., 2007), амфипод (Гоманенко с соавт., 2005). Также для одного из видов байкальских полихет *Manayunkia godlewski* (Вукин et al., 2007), была выполнена работа по изучению генетического дрейфа с помощью F_{st} -критерия, рассчитываемого по нуклеотидным последовательностям ДНК. Было показано, что F_{st} -критерий изменяется не прямо пропорционально удаленности популяций, а дискретно.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал

Сбор полихет проводили с 2000 по 2010 г. с помощью водолазов и с использованием драги (места отбора проб в оз. Байкал показаны на рисунке 1 и в таблице 1). Кроме того, в анализе использовались полихеты, собранные в бассейне реки Колымы — Сердыхские озера и озеро Намаканское, и полихеты из Баунтовских озер (рис. 1, табл. 1). Полихет или сразу после отбора фиксировали

70%-м этанолом, или доставляли в лабораторию Лимнологического института живыми. Видовое определение проводили, сравнивая особей с типовыми экземплярами, хранящимися в коллекции ЛИН.

Выделение ДНК, амплификация и секвенирование

Суммарную ДНК выделяли из целых червей с использованием СТАВ-содержащего буфера по модифицированному методу Дойла—Диксон (Doyle et al., 1987). Амплификацию фрагментов ДНК проводили с помощью набора Амплисенс-200-1 (ПЦР-тест-системы ЦНИИ Эпидемиологии РФ). Для амплификации фрагмента гена COI мы использовали универсальные для беспозвоночных праймеры L1490 5'-ggcaacaatcataaagatattgg-3' и H2198 5'-taaacttcagggtgaccacaaaaatca-3' (Folmer, et al., 1994). Все праймеры были синтезированы ЗАО «Синтол». Программа для амплификации фрагмента гена COI состояла из преденатурации (95 °C/2 мин) и 35 циклов. Температурный режим каждого цикла: денатурация — 94 °C/40 с, отжиг — 45 °C/40 с и элонгация — 72 °C/1,2 мин. В последнем цикле элонгация продлена на 2 минуты. Результаты реакции проверяли в 1%-м агарозном геле, окрашенном бромистым этидием, в трис-ЭДТА-боратном буфере (Maniatis et al., 1982).

Очистку ампликонов проводили методом вымораживания из агарозы (Л.А. Остерман, 1981). Секвенирование двухцепочечных продуктов амплификации выполняли в Новосибирске в Межинститутском Центре Секвенирования ДНК (<http://sequest.niboch.nsc.ru>). Все последовательности задепонированы в GenBank под номерами AJ428405, AJ428406 и KF289840 — KF289900.

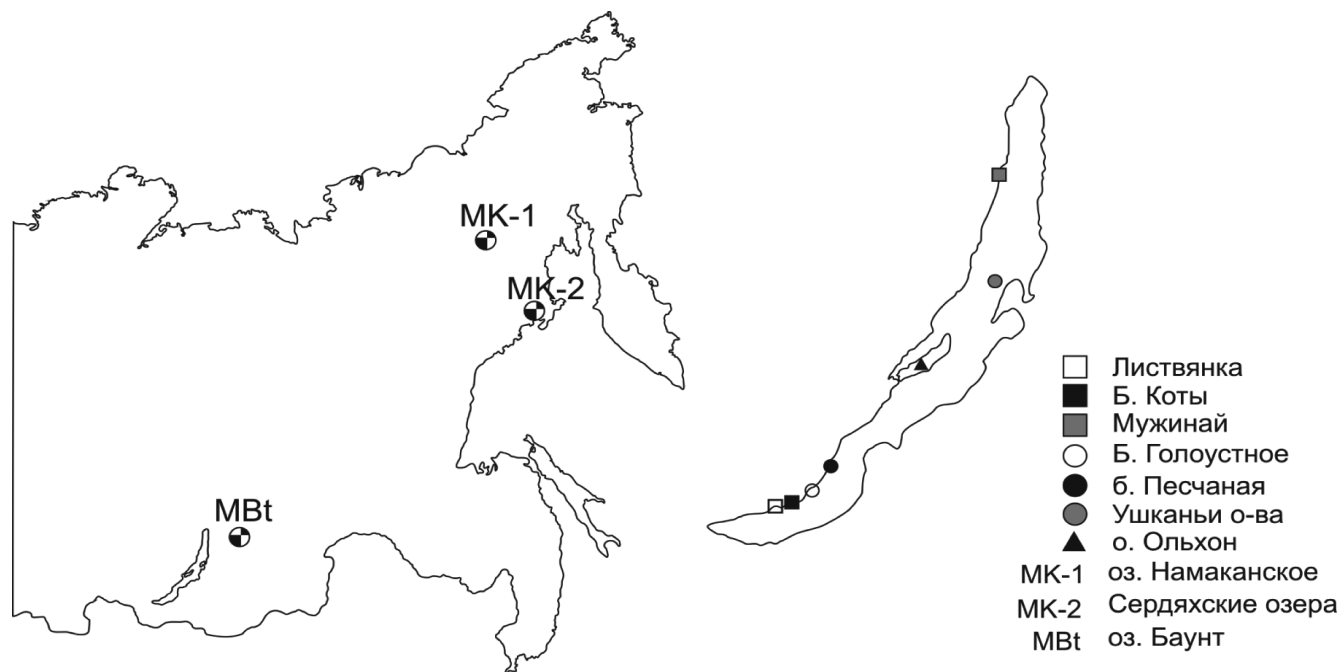


Рис. 1. Карта сбора образцов полихет

Таблица 1

Места отбора проб полихет. Порядок расположения полихет соответствует их размещению на древе (сверху вниз)

№	Вид	Место сбора, координаты	Тип грунта	Глубина
31	<i>M. godlewskii</i> , MG	Листвянка, м. Березовый, 27.02.01, 51°50'23"N 104°52'41"E	Дресва с примесью песка	2,5 м
32	<i>M. godlewskii</i>	- "-	- "-	- "-
131	<i>M. godlewskii</i>	Б. Коты, Варначка, 15.07.03, 51°54'7"N 105° 5'22"E	Песок	7–8 м
196	<i>M. godlewskii</i>	Б. Коты, Варначка, 10.10.05, 51°54'278"N 105° 05'740"E	Заиленный песок, камни, губка, щебень	10–20 м
135	<i>M. godlewskii</i>	Б. Коты, Варначка, 15.07.03, 51°54'7"N 105° 5'22"E	Песок	7–8 м
195	<i>M. godlewskii</i>	Б. Коты, Варначка, 10.10.05, 51° 54'278"N 105° 05'740"E	Заиленный песок, камни, губка, щебень	10–20 м
35a	<i>M. sp.</i> , MBt	Оз. Баунт, 20.06.10, 55°13'N 113°03'E	Глинистый ил	9 м
36a	<i>M. sp.</i>	- "-	- "-	- "-
37a	<i>M. sp.</i>	- "-	- "-	- "-
43a	<i>M. sp.</i>	- "-	- "-	- "-
44a	<i>M. sp.</i>	- "-	- "-	- "-
39a	<i>M. sp.</i>	- "-	- "-	- "-
41a	<i>M. sp.</i>	- "-	- "-	- "-
42a	<i>M. sp.</i>	- "-	- "-	- "-
100	<i>M. godlewskii</i>	Ольхонские Ворота, против б. Сахюрта, 8.12.02, 53° 01'361"N 106° 54'624"E	Песчано-илистый грунт	40 м
238	<i>M. godlewskii</i>	Губа Семь Сосен, 24.07.06, 53°06'N 107°04'E	Ил, мелкий песок	35–40 м
242	<i>M. godlewskii</i>	- "-	- "-	- "-
102	<i>M. godlewskii</i>	Ольхонские Ворота, против б. Сахюрта, 8.12.02, 53° 01'361"N 106° 54'624"E	Песчано-илистый грунт	40 м
239	<i>M. godlewskii</i>	Губа Семь Сосен, 24.07.06, 53°06'N 107°04'E	Ил, мелкий песок	35–40 м
219	<i>M. godlewskii</i>	Малое Море, севернее м. Ушун, 3.10.05 53° 00'351" N 106° 56'648" E	Серый мелкий песок, галька, валуны	15–20 м
236	<i>M. godlewskii</i>	Губа Семь Сосен, 24.07.06, 53°06'N 107°04'E	Ил, мелкий песок	35–40 м
107	<i>M. godlewskii</i>	Ольхонские Ворота, против б. Сахюрта, 8.12.02, 53° 01'361"N 106° 54'624"E	Песчано-илистый грунт	40 м
205	<i>M. godlewskii</i>	Б. Песчаная, м/у м. Бол. Колокольный и м. Мал. Колокольный, 1.10.05, 52° 15' 572" N, 105° 42'396"E	Песок, водоросли	7,6–5,4 м

Таблица 1
(Продолжение)

№	Вид	Место сбора, координаты	Тип грунта	Глубина
201	<i>M. godlewskii</i>	-"	-"	-"
202	<i>M. godlewskii</i>	-"	-"	-"
203	<i>M. godlewskii</i>	-"	-"	-"
198	<i>M. godlewskii</i>	-"	-"	-"
200	<i>M. godlewskii</i>	-"	-"	-"
206	<i>M. zenkewitchii</i> MZ	Ушканьи о-ва, 5.10.05, 53° 50'187"N 108° 37'970"E	Камни, валуны с губкой	20 м
212	<i>M. zenkewitchii</i>	-"	-"	-"
14	<i>M. zenkewitchii</i>	Листвянка, п. Березовый, 21.12.00, 51°50'25"N 104°52'45"E	Камни	3 м
15	<i>M. zenkewitchii</i>	-"	-"	-"
17	<i>M. zenkewitchii</i>	Листвянка, п. Березовый, 21.12.00 51°50'26.68"N 104°52'33.30"E	-"	-"
147	<i>M. zenkewitchii</i>	Б. Коты, 24.02.04, 51°54'4"N 105° 4'49"E	Камни на песке	1,5 м
150	<i>M. zenkewitchii</i>	-"	-"	-"
24	<i>M. zenkewitchii</i>	Листвянка, п. Березовый, 15.02.01, 51°50'22"N 104°52'49"E	Камни	8 м
230	<i>M. zenkewitchii</i>	Б. Коты, Варначка, 15. 07. 04, 51°54'7.03"N 105° 5'7.30"E	Камни	2,5 м
256	<i>M. zenkewitchii</i>	М. Мужинай, 13.08.06, 54°51'493"N – гл. 9,8 м 108°54'587"E 54°51'763"N – гл.10 м 108°54'550" E	Заиленный песок с водорослями	9,8–10 м
257	<i>M. zenkewitchii</i>	-"	-"	-"
254	<i>M. zenkewitchii</i>	-"	-"	-"
255	<i>M. zenkewitchii</i>	-"	-"	-"
22	<i>M. zenkewitchii</i>	Листвянка, п. Березовый, 15.02.01, 51°50'22"N 104°52'49"E	Камни	8 м
144	<i>M. zenkewitchii</i>	Б. Коты, 24.02.04, 51°54'4"N 105° 4'49"E	Камни на песке	1,5 м
149	<i>M. zenkewitchii</i>	-"	-"	-"
158	<i>M. zenkewitchii</i>	-"	-"	-"
146	<i>M. zenkewitchii</i>	-"	-"	-"
208	<i>M. zenkewitchii</i>	Ушканьи о-ва, 5.10.05, 53° 50'187"N 108° 37'970"E	Камни, валуны с губкой	20 м
215	<i>M. zenkewitchii</i>	-"	-"	-"
211	<i>M. zenkewitchii</i>	-"	-"	-"
121	<i>M. baikalensis</i>	Ольхон, морская сторона б. Сенная, июнь 2003 53°04'N 107°04'E	Песок, камни с карликовыми губками	10–15 м
263	<i>M. baikalensis</i>	МРС, Малое Море, 30.10–01.11.2007. 53°01'N 106°54'E	Песок	20 м

Таблица 1
(Окончание)

№	Вид	Место сбора, координаты	Тип грунта	Глубина
27a	<i>M. baikalensis</i>	Б. Голоустное, 26.06.10, 52° 0'42"N 105°24'41"E	Песок	47 м
28a	<i>M. baikalensis</i>	-"	-"	-"
33a	<i>M. baikalensis</i>	-"	-"	-"
29a	<i>M. baikalensis</i>	-"	-"	-"
30a	<i>M. baikalensis</i>	-"	-"	-"
3	<i>M. sp.</i> , МК1	Намаканское оз., 63°46' N 153° 36' E	Затопленные куски древесины	1 м
19a	<i>M. sp.</i> , МК2	Сердыхские озера, оз. Глухое, 27.06.10, 59° 45' N 151° 20' E	Затопленные куски древесины	1 м
23a	<i>M. sp.</i>			
20a	<i>M. sp.</i>	-"	-"	-"
24a	<i>M. sp.</i>	-"	-"	-"
21a	<i>M. sp.</i>	-"	-"	-"

Филогенетический анализ

Филогенетическое древо, укорененное по средней точке и представленное на рисунке 2, было построено с помощью программы MrBayes ver 3.2.1 байесовским методом (Ronquist et. al., 2012). Модель нуклеотидных замен — GTR+I+Г — была выбрана програм-

мой jModelTest Vers. 0.1 (Posada, 2008), однако коэффициенты модели оценивали с помощью MrBayes, nsteps = 1 000 000, nrnps = 8, nchains = 4, с помощью определения максимума распределение функции правдоподобия оценивали алгоритмом ss (stepping-stone) (Xie et al., 2011) (50 проб).

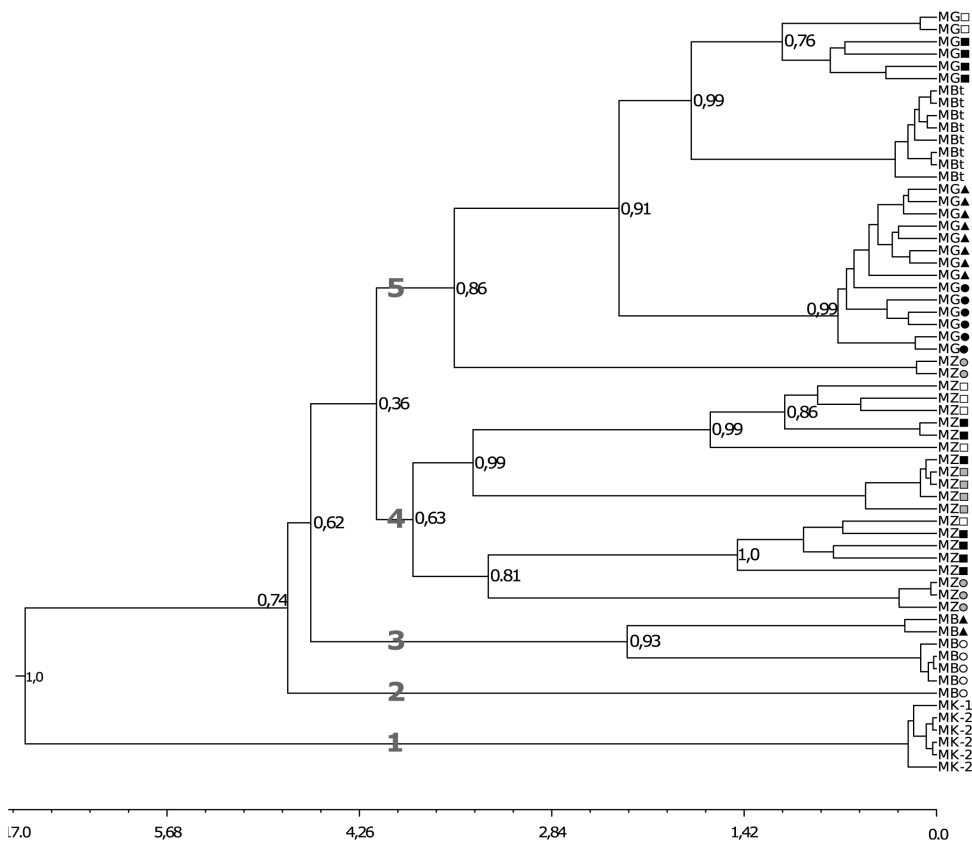


Рис. 2. Филогенетическое древо полихет, построенное байесовским методом в предположении о верности гипотезы строгих молекулярных часов. Шкала внизу рисунка представляет время в миллионах лет и рассчитана, исходя из калибровки часов 1,76 % замен на млн лет. Буквенные, цифровые обозначения и символы см. в тексте и на рисунке 1

Таблица 2

Количественные характеристики внутривидовой изменчивости последовательностей полихет рода *Manayunkia*

Вид полихет, локация	Варибельных сайтов	Информативных сайтов	Гаплотипов	Нуклеотидное разнообразие	Критерий Таджимы, D
Все последовательности	192	158	48	0,09181	0,50336
<i>M. zenkewitschii</i>	138	110	18	0,08831	0,74134
<i>M. baicalensis</i>	48	25	4	0,03861	0,12034
<i>M. godlewskii</i>	60	34	18	0,02931	-0,42784
оз. Баунт	5	2	5	0,03096	-0,75539
Дальний Восток	3	1	3	0,00231	-0,44736
Байкал	170	126	40	0,07624	0,04764

Гипотезу строгих молекулярных часов оценивали, сравнивая распределения значений функции правдоподобия, полученные в предположении молекулярных часов и без этого предположения.

В качестве исходной приблизительной калибровки молекулярных часов использовали значение 1,7 % замен за миллион лет (Wilke et al., 2009), которую затем корректировали с помощью известных датировок геологических событий (см. «Результаты и обсуждение»). В этой работе Вильке подробно рассматриваются молекулярные часы, проблемы, связанные с их калибровкой, а также приводятся скорректированные скорости молекулярных часов для различных групп беспозвоночных животных (в том числе и для аннелид) при разных моделях замен.

Тест на монофилетичность

Статистическую оценку гипотез о монофилетичности соответствующих видов клад на филогенетическом дереве тестировали, определяя соотношение функций правдоподобия для сравниваемых гипотез (монофилетичности и полифилетичности) (табл. 3) с помощью программы MrBayes версии 3.2.1 (Ronquist et al. 2012). Для этой цели в процессе поиска наилучшего дерева использовали два типа ограничений на топологию: в одном случае программа строила только те деревья, на которых испытываемая группа была представлена единственной кладой, в другом — только деревья, где представители этой группы входили в несколько отдельных ветвей. Образцы из цепей симуляций отбирали с помощью ss (stepping-stone) метода, разницу показателей функции правдоподобия сравнивали с таблицей Z для определения степени предпочтения одной из гипотез.

Таблица 3

Тестирование гипотезы о монофилии байкальских видов

Вид	Гипотеза	Log units ΔL
<i>M. zenkewitschii</i>	Монофилия	+36,45
	Полифилия	-36,45
<i>M. baicalensis</i>	Монофилия	+6,54
	Полифилия	-6,54
<i>M. godlewskii</i>	Монофилия	+21,34
	Полифилия	-21,34

Нуклеотидное разнообразие, гаплотипы и критерий Таджимы были посчитаны с помощью программы R (<http://www.R-project.org/>), для подсчета остальных параметров использовали программу MEGA 5.1 (Tamura et al., 2011) (табл. 2).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Сравнение 62 нуклеотидных последовательностей фрагмента гена *COI* длиной 519 п.н., определенных для полихет, принадлежащих 3 байкальским видам — *Manayunkia godlewskii* (MG, 20 последовательностей), *M. zenkewitschii* (MZ, 21 последовательность) и *M. baicalensis* (MB, 7 последовательностей), а также для полихет из бассейна р. Колымы — *M. sp* (МК, 6 последовательностей) и полихет из Баунтовских озер (MBt, 8 последовательностей) (рис. 1) показало, что степень изменчивости этого фрагмента вполне достаточна для высоко разрешающего филогенетического анализа как в целом, так и на внутривидовом уровне. Значения критерия Таджимы D (Tajima, F., 1989) (табл. 3) указывают на отсутствие факторов, которые могли бы существенно исказить топологию дерева, а также на очень малую вероятность резких демографических колебаний в истории всех исследованных групп полихет.

Филогенетическое древо

Филогенетический анализ байесовским методом (см. «Материалы и методы»), где в политомии объединяли узлы с апостериорной вероятностью менее 0,5, позволил получить филогенетическое древо, представленное на рисунке 2. Это древо можно условно подразделить на пять клад. Для того чтобы укоренить древо, в качестве аутгруппы использовали «колымских» полихет. Они оказываются внешней группой и при укоренении древа «по средней точке» (Rambaut, 2006–2012, <http://tree.bio.ed.ac.uk/>) во всех случаях, и при использовании гипотезы молекулярных часов, и в отсутствии ее.

Необходимо отметить, что разбиение дерева на отдельные клад в тех случаях, когда постериорные вероятности этих клад были относительно невелики, основывается на результатах сравнения гипотез о мо-

нофилиетичности (Н1) и полифилиетичности (Н2) с помощью байесовского отношения шансов (см. ниже). Этот подход представляется наиболее обоснованным, поскольку наиболее полным образом использует всю информацию о молекулярном разнообразии организмов, тем более это важно в случае столь бедных с морфологической точки зрения организмов как манаюнкии.

В первую кладу от корня, следовательно, входят последовательности, принадлежащие дальневосточным полихетам из бассейна реки Колымы. Во вторую (первую среди байкальских) — одна последовательность, принадлежащая виду *M. baicalensis* (точка «Большое Голоустное»). В третью кладу также входят последовательности, принадлежащие виду *M. baicalensis*, которые распадаются на две клады, соответствующие точкам сбора — «Б. Голоустное» (4 шт.) и «о. Ольхон» (2 шт.). Следовательно, если предполагать, что движущей силой диверсификации *Manayunkia* в Байкале была их специализация к субстрату, то получается, что наиболее древними являются обитатели песчаного грунта, ставшие предками вначале для населяющих каменистые грунты *M. zenkewitschii*, от которых, в свою очередь, произошли населяющие илистые грунты *M. godlewskii*.

Клада *M. baicalensis* дает начало двум крупнымкладам, 4 и 5 (рис. 2). Все последовательности в кладе 4 принадлежат виду *M. zenkewitschii*. В общем, она распадается на четыре клады, объединенные по две. Из всех последовательностей *M. zenkewitschii* четко группируются по точкам сбора только образцы, собранные в районе «Ушканы о-ва» и «Мужинай». Образцы из точек «Березовый — Б. Коты» оказались перемешаны между собой и попали в разные, довольно далеко отстоящие друг от друга клады.

В кладу 5 также вошли 2 последовательности, принадлежащие виду *M. zenkewitschii*, собранному на Ушканных островах, которые на древе оказались ближе к виду *M. godlewskii* и выглядят сестринской группой по отношению к нему. В данном случае, возможно, что эти полихеты могут принадлежать к ранее неизвестному для науки виду, однако подтверждение предположения о новом виде требует подробного анализа морфологии полихет Ушканных островов. Последовательности *M. godlewskii* распадаются на две клады, которые четко группируются по точкам сбора «б. Песчаная», «Ольхон», «Б. Коты» и «Березовый».

Таким образом, распределение гаплотипов байкальских манаюнкии соответствует точкам сбора, что объясняется очень маленькой способностью этих полихет к распространению. Интересно, какая-либо зависимость генетического расстояния между особями из разных станций и географическим расстоянием между этими станциями отсутствует. Это обстоятельство, а также существование «составных» групп полихет (Б. Коты — мыс Березовый) позволяет сделать предположение

о том, что существование и распространение их в Байкале подчиняется закономерностям метапопуляций, когда каждую из колоний основывает очень маленькая группа особей, и после определенного относительно короткого периода процветания колония исчезает.

Полихеты из оз. Баунт, расположенного к северо-востоку от Байкала и в настоящее время никак с ним не связанного, на древе составляют внутреннюю группу по отношению к обитающей на иле *M. godlewskii*. Такое положение баунтовских полихет может свидетельствовать об их принадлежности к *M. godlewskii*. Однако, их таксономическое положение нельзя считать определенным, поскольку при их проникновении в баунтовские озера произошла смена субстрата, что, судя по важной роли субстратных предпочтений для видообразования в Байкале, может указывать на аллопатрическое видообразование. Более полный ответ на вопрос о таксономическом статусе баунтовских полихет может быть получен только в результате дополнительных исследований, однако можно считать доказанным их байкальское происхождение.

Описанное выше отсутствие четкой зависимости между географическими дистанциями и генетической близостью образцов из достаточно удаленных байкальских станций можно рассматривать как свидетельство отсутствия следов пространственной изоляции между предками современных байкальских видов. Следовательно, это — аргумент в пользу гипотезы о симпатрическом механизме видообразования полихет в Байкале. Поэтому принципиальную важность приобретает вопрос о монофилиетичности байкальских видов. В том случае, если это предположение отвергается, остается предполагать делокализованный район разобщающих процессов, что объяснило бы наличие унаследованного полиморфизма.

В качестве критерия монофилиетичности образцов, принадлежащих к определенному виду, использовали отношение шансов (логарифмов значений оценок максимального правдоподобия), полученное с помощью программы MrBayes v. 3.2.1 в одном случае — при оценке только деревьев, содержащих испытываемую группу в составе единой клады (эта кладка могла содержать и другие элементы), в втором все деревья, которые содержат хотя бы один элемент группы в составе другой клады. Результаты применения этой процедуры суммированы в таблице 3.

Значения отношения логарифмов L , превышающие 4, считаются решающей статистической поддержкой той гипотезы, для которой значение L больше (Ronquist F. et al, 2012). В нашем случае это — гипотеза о монофилиетичности байкальских видов. Это означает, что наличие унаследованного полиморфизма не подтверждается, наоборот, достоверно более вероятным является предположение об эффекте основателя.

Тот факт, что гипотеза молекулярных часов достоверно подтверждается для набора последовательностей

тей CO1, использованного в настоящей работе, позволяет восстановить порядок видообразовательных и/или миграционных событий, сравнив гипотезы о монофилетичности байкальских видов и о порядке их дивергенции с альтернативными гипотезами с помощью байесовского отношения шансов (Ronquist et al., 2012).

История расселения манаюнкия

М. М. Кожов (Кожов, 1962) приводит несколько мнений о происхождении и расселении рода *Manayunkia*:

- 1) по мнению Берга, *Manayunkia* — древний (третичный) абориген пресных и внутренних солоноватых вод, откуда они могли расселиться в прибрежные части морей;
- 2) Зенкевич (1935) считал, что род *Manayunkia* мог сформироваться в центрально-азиатских третичных внутренних морях, откуда он распространился на север и достиг Байкала;
- 3) Верещагин (1940) также считал, что это древний род, и ранее он был распространен вдоль берегов мирового океана. *Manayunkia* проникла в Байкал вместе с водами, преемственно связанными с водоемами морского реликтового происхождения.

Исходя из полученных данных (рис. 2), наиболее вероятным путем проникновения манаюнкия в Байкал можно считать Лену, потому что, согласно геологическим данным, сток вод Байкала в бассейн Лены через Праманзурку осуществлялся в позднем плиоцене — раннем неоплейстоцене (2–0,5 млн л. н.). В среднем-позднем неоплейстоцене (0,5–0,3 млн л. н.), в связи с поднятием западного борта Байкальской впадины (приморская фаза тектогенеза), Ленский канал стока был прерван с образованием нового Култучно-Иркутского стока в систему реки Енисей. Этот канал стока просуществовал недолго и прекратил свое существование во второй половине позднего неоплейстоцена в связи с формированием современного Ангарского стока (40–60 тыс. л. н.) (Мац, 2001, 2002). Кроме того, по мнению ряда авторов (Кожов, 1962, Ламакин, 1952), в середине четвертичного периода (300–100 т. л. н.) мог существовать предполагаемый сток вод Байкала в северо-восточном направлении в бассейн Витима и Лены через систему впадин — Баргузинскую, Муйскую, Чарскую, что, скорее всего, объясняет проникновение манаюнкия в Байкальские озера.

Благодарности

Авторы благодарны д. б. н. К. В. Регель за предоставленный материал из бассейна р. Колыма и к. б. н. Д. Матафонову за сбор полихет в о. Баунт.

Работа выполнена при поддержке ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» на 2009–2013 гг, соглашение № 8099 «Исследование динамики популяций байкальских организмов».

ЛИТЕРАТУРА

1. Верещагин Г. Ю. (1940) Происхождение и история Байкала, его фауны и флоры. Труды Байк. лимн. ст. АН СССР. Т. X.
2. Гоманенко Г. В., Камалтынов Р. М., Кузьменкова Ж. В. (2005) Популяционная структура байкальского бокоплава *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing). Генетика. Т. 41: С. 1108–1114.
3. Клишко О. К. (1994) Фенотипические различия полихет *Manayunkia baicalensis* Nusb. из водоемов бассейнов рек Лены и Амура. Докл. АН СССР. Сер. Общ. биология. Т. 335: С. 116–117.
4. Клишко О. К. (1996) Полихета *Manayunkia baicalensis* Nussb. в водоемах бассейнов рек Лена и Амур. Известия РАН. № 1: С. 101–105.
5. Кожов М. М. (1962) Биология озера Байкал. М.: Наука. 315 с.
6. Кожов М. М. (1972) Очерки по Байкаловедению. Иркутск: Вост.-Сиб. книжн. изд-во. 254 с.
7. Ламакин В. В. (1952) Ушканьи острова и проблема происхождения Байкала. М.: Географгиз. 199 с.
8. Мац В. Д., Уфимцев Г. Ф., Мандельбаум М. М. и др. (2001) Кайнозой Байкальской рифтовой впадины: Строение и геологическая история. Новосибирск: Изд-во СО РАН., филиал «Гео». 252 с.
9. Мац В. Д., Фуджики, Ш., Машико, К. и др. (2002) К палеогидрологии Байкала в связи с неотектоникой. Геология и геофизика. Т. 43 (2): С. 142–154.
10. Остерман Л. А. (1981) Методы исследования белков и нуклеиновых кислот. Электрофорез и ультрацентрифугирование. М.: Наука. 288 с.
11. Перетолчина Т. Е., Ситникова Т. Я., Щербаков Д. Ю. (2006) Исследование популяционного генетического полиморфизма эндемичного байкальского вида *Baicalia carinata* (Mollusca, Caenogastropoda). Ruthenica. Т. 16(1–2): С. 105–111.
12. Ситникова Т. Я. (2001) Многощетинковые черви (ANNELIDA: POLYCHAETA). Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Под ред. О. А. Тимошкина. Т. 1 книга 1: С. 428–431.
13. Ситникова Т. Я., Щербаков Д. Ю., Огарков О. Б., Щербакова Т. А. (1995) О родственных взаимоотношениях байкальских полихет. Вторая Верещагинская. Байк. конференция. Иркутск. С. 177.
14. Ситникова Т. Я., Щербаков Д. Ю., Харченко В. В. (1997) О таксономическом статусе полихет рода *Manayunkia* (Sabellidae, Fabricinae) из Байкала. Зоол. журнал. Т. 76: С. 16–27.
15. Слестников Г. С. (1940) К нахождению многощетинкового червя *Manayunkia* в бассейне реки Гыда. Природа. № 7: С. 76–77.
16. Тахтеев В. В., Снимщикова Л. Н., Окунева Г. Л. и др. (1993) Характеристика донного населения глубоководной зоны Байкала. Экология. № 6: С. 60–67.

17. Томилов А. А. (1954) Материалы по гидробиологии глубоководных озер Олекмо-Витимской горной страны. Тр. Иркутск. ун-та. Сер. биол. Т. 11: С. 1–86.
18. Bukin Ju. S., Pudovkina T. A., Sherbakov D. Ju., Sitnikova T. Ya. (2007) Genetic Flows in a Structured One-Dimensional Population: Simulation and Real Data on Baikalian Polychaetes *M. Godlewskii*. In *Silico Biology*. V. 7: P. 277–284.
19. Canales-Aguirre C. B., Rozbaczylo N., Hernández C. E. (2011) Genetic identification of benthic polychaetes in a biodiversity hotspot in the southeast Pacific. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*. V. 46: P. 89–94.
20. Doyle J. J., Dickson E. E. (1987) Preservation of plant samples for DNA restriction endonuclease analysis. *Taxon*. V. 36: P. 715–722.
21. Folmer O., Black M., Hoeh W. et al. (1994) DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome C subunit I from diverse metazoan invertebrates. *Mol. Mar. Biol. Biotech.* V. 3: P. 294–299.
22. Kaygorodova I. A., Sherbakov D. Yu., Martin P. (2007) Molecular phylogeny of Baikalian Lumbriculidae (Oligochaeta): evidence for recent explosive speciation. *Comparative Cytogenetics*. V. 1: P. 71–84.
23. Maniatis T., Fritsch E. F., Sambrook J. (1982) *Molecular cloning: A laboratory manual*. Cold Spring Harbor Laboratory Press. New York. 545 p.
24. Nusbaum J. (1901) *Dybowcella baicalensis* nov. gen. Ein in Sueswasser lebendes Polychaet. *Biol. Ctrbl.*, V. 21: P. 6–19.
25. Posada D. (2008) jModelTest: phylogenetic model averaging. *Mol. Biol. Evol.* V. 25: P. 1253–1256.
26. Rambaut A. (2006–2012) Tree figure drawing tool. Version 1.4.0. Institute of evolutionary biology. University of Edinburgh. <http://tree.bio.ed.ac.uk>.
27. R Core Team (2013) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. <http://www.R-project.org>.
28. Ronquist F., Teslenko M., van der Mark P., et al. (2012) MrBayes 3.2: Efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Syst. Biol.* V. 61: P. 539–542.
29. Tajima F. (1989) Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism. *Genetics*. V. 123: P. 585–595.
30. Tamura K., Peterson D., Peterson N. et al. (2011) MEGA5: Molecular Evolutionary Genetics Analysis using Maximum Likelihood, Evolutionary Distance, and Maximum Parsimony Methods. *Mol. Biol. Evol.* V. 28: P. 2731–2739.
31. Wilke T., Schultheib R., Albrecht C. (2009) As time goes by: A simple fool's guide to molecular clock approaches in invertebrates. *Amer. Malac. Bull.* V. 27: P. 25–45.
32. Xie W., Lewis P. O., Fan Y. et al. (2011) Improving marginal likelihood estimation for Bayesian phylogenetic model selection. *Syst. Biol.* V. 60: P. 150–160.
33. Zenkewitsch L. (1935) Über d. *Manayunkia* (*M. polaris*) an dem Murman — Küsten. *Zool. Anz. B.*, 199, 718.

**THE HISTORY OF *MANAYUNKIA*
[POLYCHAETA: SEDENTARIA: SABELLIDAE]
PROPAGATION IN NORTH EASTERN ASIA**

Pudovkina T. A., Sitnikova T. Ya., Matveyev A. N., Shcherbakov D. Yu.

✿ **SUMMARY:** This study aims to elucidate the history of propagation of the freshwater *Manayunkia* polychaetes in North-Eastern Asia and their speciation in Lake Baikal. Nucleotide polymorphism analysis of the CO1 Folmer fragment allowed to establish the sequence of migration and speciation events. Phylogenetic analysis and bayesian comparison of possible scenarios supports the hypothesis that the origin of the *Manayunkia* migration was the Kolyma river basin, from where the polychaetes migrated into Baikal and diverged into at least three species, one of which (*M. godlewskii*) served as the source of migrants into the Lake Baunt system.

✿ **KEY WORDS:** *Manayunkia*; Lake Baikal; sympatric speciation; migration.

✿ **REFERENCES (TRANSLITERATED)**

- Bukin Ju. S., Pudovkina T. A., Sherbakov D. Ju., Sitnikova T. Ya. (2007) Genetic Flows in a Structured One-Dimensional Population: Simulation and Real Data on Baikalian Polychaetes *M. godlewskii*. In *Silico Biology*. V. 7: P. 277–284.
- Canales-Aguirre C. B., Rozbaczylo N., Hernández C. E. (2011) Genetic identification of benthic polychaetes in a biodiversity hotspot in the southeast Pacific. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*. V. 46: P. 89–94.
- Doyle, J. J., Dickson E. E. (1987) Preservation of plant samples for DNA restriction endonuclease analysis. *Taxon*. V. 36: P. 715–722.
- Folmer, O., Black, M., Hoeh, W. et al. (1994) DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome C subunit I from diverse metazoan invertebrates. *Mol. Mar. Biol. Biotech.* V. 3: P. 294–299.
- Gomanenko G. V., Kamaltynov R. M., Kuzmenkova Zh. V. et al. (2005) Populyatsionnaya struktura baykal'skogo bokoplava *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing) [Population structure of the Baikalian amphypod *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing)]. *Russian Journal of Genetics*. V. 41(8): P. 1108–1114.
- Kaygorodova I. A., Sherbakov D. Yu., Martin P. (2007) Molecular phylogeny of Baikalian Lumbriculidae (Oligochaeta): evidence for recent explosive speciation. *Comparative Cytogenetics*. V. 1: P. 71–84.
- Klishko O. K. (1994) Fenotipicheskie razlichiya polikhet *Manayunkia baicalensis* Nusb. iz vodoemov basseynov rek Leny i Amura [Phenotypic differences of the polychaete *Manayunkia baicalensis* from the basins of the Lena and Amur rivers].

- es of polychaete *Manayunkia baicalensis* Nusb. From water reservoirs of the Lena and Amur basins]. Doklady Biological Sciences AS USSR. V. 335: P. 116–117.
8. Klishko O. K. (1996) Polikheta *Manayunkia baicalensis* Nusb. V vodoemah basseinov rek Lena i Amur [Polychaete worms *Manayunkia baicalensis* in water reservoirs of the Lena and Amur basins]. Izvestiya RAN. № 1: P. 101–105.
 9. Kozhov M. M. (1962) Biologiya ozera Baykal [Boilogy of the lake Baikal]. M.: Nauka. 315 p.
 10. Kozhov M. M. (1972) Ocherki po Baykalovedeniyu [Essays on the lake Baikal]. Irkutsk. East-Siberian Book publishers. 254 p.
 11. Lamakin V. V. (1952) Ushkan'i ostrova i problema proiskhozhdeniya Baykala [Ushkany Islands and the problem of the origin of Lake Baikal]. M.: Geograph-giz. 199 p.
 12. Maniatis T., Fritsch E. F., Sambrook J. (1982) Molecular cloning: A laboratory manual. Gold Spring Harbor Laboratory Press. New York. 545 p.
 13. Mats V. D., Fudzhii, Sh., Mashiko, K. et al. (2002) K paleogidrologii Baykala v svyazi s neotektonikoy [Paleohydrology of lake Baikal in relation to neotectonics]. Russian Geology and Geophysics. V.43 (2): P.142–154
 14. Mats V. D., Ufimtsev G. F., Mandel'baum M. M. et al. (2001) Kaynozoy Baykal'skoy riftovoy vpadiny: Stroenie i geologicheskaya istoriya [The Baikal basin in the Cenozoic: structure and geologic history]. Novosibirsk: SB RAS press, branch «Geo». 252 p.
 15. Nusbaum J. (1901) *Dybowcella baicalensis* nov. gen. Ein in Sueswasser lebendes Polychaet. Biol. Ctrbl., V. 21: P. 6–19.
 16. Osterman L. A. (1981) Metody issledovaniya belkov i nukleinykh kislot. Elektroforez i ul'tratsentrifugirovanie [Methods of study of proteins and nucleic acids. Electrophoresis and ultracentrifugation]. M.: Nauka. 288 p.
 17. Peretolchina T. E., Sitnikova T. Ya., Sherbakov D. Yu. (2006) Issledovanie populyatsionnogo geneticheskogo polimorfizma endemichnogo baykal'skogo vida *Baicalia carinata* (Mollusca, Caenogastropoda) [Population-genetic polymorphism of endemic *Baicalia carinata* (Mollusca, Caenogastropoda) from lake Baikal]. Ruthenica. V. 16 (1–2): P 105–111.
 18. Posada D. (2008) jModelTest: phylogenetic model averaging. Mol. Biol. Evol. V. 25: P. 1253–1256.
 19. R Core Team (2013) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. <http://www.R-project.org>
 20. Rambaut A. (2006–2012) Tree figure drawing tool. Version 1.4.0. Institute of evolutionary biology. University of Edinburgh. <http://tree.bio.ed.ac.uk/>
 21. Ronquist F., Teslenko M., van der Mark P. et al. (2012) MrBayes 3.2: Efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. Syst. Biol. V. 61: P 539–542.
 22. Sitnikova T. Ya. (2001) Mnogoshchetinkovye chervi (ANNELIDA: POLYCHAETA) [Polychaete worms (ANNELIDA: POLYCHAETA)]. Index of animal species inhabiting lake Baikal and its catchment area. Editor-in-chief O. A. Timoshkin. V. I. Book 1: P. 428–431.
 23. Sitnikova T. Ya., Sherbakov D. Yu., Ogarkov O. B., Sherbakova T. A. (1995) O rodstvennykh vzaimootnosheniyakh baykal'skikh poliket [On the phylogenetic interrelationships of Baikalian polychaets]. The second Vereshchagin Baikal conference, October 5–10. Irkutsk. Novosibirsk: SB RAS press: P. 177–178.
 24. Sitnikova T. Ya., Shcherbakov D. Yu., Kharchenko V. V. (1997) O taksonomicheskom statuse polikhet roda *Manayunkia* (Sabellidae, Fabricinae) iz Baykala [On taxonomic status of polychaetes of the genus *Manayunkia* (Sabellidae, Fabricinae) from the open lake Baikal]. Russian Journal of Zoology. V. 76(1): P. 16–27.
 25. Slastnikov G. S. (1940) K nakhozhdeniyu mnogoshchetinkovogo chervya *Manayunkia* v basseyne reki Gyda [On the finding of polychaete worm *Manayunkia* in the basin of Gyda river]. Priroda. № 7: P. 76–77.
 26. Tajima F. (1989) Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism. Genetics. V. 123: P. 585–595.
 27. Takhteev V. V., Snimshchikova L. N., Okuneva G. L. (1993) Kharakteristika donnogo naseleniya glubinnoy zony Baykala [Characteristics of benthic deep zone of lake Baikal]. Russian Journal of Ecology. № 6: P. 60–67.
 28. Tamura K., Peterson D., Peterson N. et al. (2011) MEGA5: Molecular Evolutionary Genetics Analysis using Maximum Likelihood, Evolutionary Distance, and Maximum Parsimony Methods. Mol. Biol. Evol. V. 28: P. 2731–2739.
 29. Tomilov A. A. (1954) Materialy po gidrobiologii glubokovodnykh ozer Olekmo-Vitimskoy gornoy strany [Materials on hydrobiology of deep-water lakes of Olekma-Vitim mountain country]. Proceedings of Irkutsk State University, Biological sciences. V. 11: P. 1–86.
 30. Vereshchagin G. Yu. (1940) Proiskhozhdenie i istoriya Baykala, ego fauny i flory. [Origin and history of lake Baikal, it's fauna and flora]. Proceedings of Baikal limnological station AS USSR. V. X.
 31. Wilke T., Schultheib R., Albrecht C. (2009) As time goes by: A simple fool's guide to molecular clock approaches in invertebrates. Amer. Malac. Bull. V. 27: P. 25–45.

32. Xie W., Lewis P.O., Fan Y. et al. (2011) Improving marginal likelihood estimation for Bayesian phylogenetic model selection. *Syst. Biol.* V. 60: P. 150–160.
33. Zenkewitsch L. (1935) Über d. Manayunkia (*M. polaris*) an dem Murman — Küsten. *Zool. Anz.* B. 199, 718.

✿ Информация об авторах

Пудовкина Татьяна Анатольевна — инженер. Лаборатория геносистематики беспозвоночных. Лимнологический институт Сибирского отделения Российской академии наук (ЛИН СО РАН). 664033, Иркутск, ул. Улан-Баторская, д. 3. E-mail: tap77@rambler.ru.

Ситникова Татьяна Яковлевна — д. б. н., с. н. с. Лаборатория биологии водных беспозвоночных. Лимнологический институт Сибирского отделения Российской академии наук (ЛИН СО РАН). 664033, Иркутск, ул. Улан-Баторская, д. 3.

Матвеев Аркадий Николаевич — д. б. н., профессор, декан. Биолого-почвенный факультет. Иркутский государственный университет. 660003, Иркутск, ул. Сухэ-Батора, д. 5.

Щербаков Дмитрий Юрьевич — д. б. н., заведующий лабораторией. Лаборатория геносистематики беспозвоночных. Лимнологический институт Сибирского отделения Российской академии наук (ЛИН СО РАН). 664033, Иркутск, ул. Улан-Баторская, д. 3. Профессор биолого-почвенного факультета. Иркутский Государственный университет. 660003, Иркутск, ул. Сухэ-Батора, д. 5. E-mail: sherb@lin.irk.ru.

Pudovkina Tatyana Anatolyevna — engineer. Laboratory of Molecular Systematics. Limnological Institute, Siberian Division, Russian Academy of Sciences. 664033, Irkutsk, Ulan-Batorskaya St., 3. Russia E-mail: tap77@rambler.ru.

Sitnikova Tatyana Yakovlevna — dr., senior researcher. Laboratory of Biology of aquatic invertebrates. Limnological Institute, Siberian Division, Russian Academy of Sciences. 664033, Irkutsk, Ulan-Batorskaya St., 3. Russia

Matveyev Arkadiy Nikolayevich — dr., professor. Head of Department of Biology and Soil Sciences. Irkutsk State University. 660003, Irkutsk, Sukhe-Batora St., 5. Russia.

Shcherbakov Dmitriy Yuryevich — Head of Laboratory of Molecular Systematics. Limnological Institute, Siberian Division, Russian Academy of Sciences. 664033, Irkutsk, Ulan-Batorskaya St., 3. Russia. Professor, Department of Biology and Soil Sciences. Irkutsk State University. 660003, Irkutsk, Sukhe-Batora St., 5. Russia. E-mail: sherb@lin.irk.ru.