

# Некоторые результаты молекулярно-филогенетических исследований байкальских эндемичных беспозвоночных

Д.Ю. Щербаков<sup>1, 2</sup> , М.В. Коваленкова<sup>1</sup>, О.О. Майкова<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Федеральное государственное бюджетное учреждение науки «Лимнологический институт Сибирского отделения Российской академии наук», Иркутск, Россия

<sup>2</sup> Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Иркутский государственный университет», Иркутск, Россия

Байкал и населяющая его фауна стали объектом систематических эволюционных исследований более века назад. По мере развития методического арсенала биологии практически все подходы были использованы и для выяснения происхождения населения Байкала. Настоящий обзор посвящен в основном итогам применения методов молекулярной филогенетики. Исключительное таксономическое богатство озера, колоссальное разнообразие биотопов и большой объем знаний о самых разных аспектах функционирования байкальской экосистемы позволяют исследовать такие детали механизмов видообразования, которые в других обстоятельствах гораздо менее доступны. Главные общие черты современных эволюционных процессов в богатых видами группах беспозвоночных состоят в том, что, во-первых, большинство из них молодо относительно Байкала, во-вторых, в том, что видообразование происходит симпатрически, поскольку, несмотря на свои размеры, геологическая история Байкала лишена эпизодов его подразделенности, достаточно долговременной для аллопатрического видообразования. Репродуктивные барьеры, скорее всего, образовались в соответствии с довольно сложными сценариями, которые формировались под действием глобальных климатических процессов. Это приводило к ядерным и митохондриальным интрогрессиям. Возможно, в результате этого в Байкале широко распространены переходные формы организмов, а таксономический статус многих из них определить очень сложно. Интересной особенностью также оказалось практически полное отсутствие экспериментальных свидетельств коэволюции видов, экологически тесно связанных друг с другом. В обзоре рассмотрены результаты эволюционных исследований, в основном посвященных букетам видов – монофилитичным группам организмов, которые обеспечивают исключительно высокое видовое разнообразие Байкала и механизмы формирования которых во многом остаются загадочными.

Ключевые слова: Байкал; биоразнообразие; механизмы эволюции.


## КАК ЦИТИРОВАТЬ ЭТУ СТАТЬЮ:

Щербаков Д.Ю., Коваленкова М.В., Майкова О.О. Некоторые результаты молекулярно-филогенетических исследований байкальских эндемичных беспозвоночных. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2016;20(4):403-407. DOI 10.18699/VJ16.169

## HOW TO CITE THIS ARTICLE:

Sherbakov D.Yu., Kovalenkova M.V., Maikova O.O. Recent results of molecular-phylogenetic studies of endemic invertebrates inhabiting Lake Baikal. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2016;20(4):403-407. DOI 10.18699/VJ16.169

УДК 562(282.256.341):575.89  
Поступила в редакцию 28.04.2016 г.  
Принята к публикации 29.06.2016 г.  
© АВТОРЫ, 2016

 e-mail: sherb@lin.irk.ru

## Recent results of molecular-phylogenetic studies of endemic invertebrates inhabiting Lake Baikal

D.Yu. Sherbakov<sup>1, 2</sup> , M.V. Kovalenkova<sup>1</sup>, O.O. Maikova<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Limnological Institute SB RAS, Irkutsk, Russia

<sup>2</sup> Irkutsk State University, Irkutsk, Russia

Lake Baikal and its invertebrates became a subject of systematic evolutionary studies more than a century ago. Exceptional taxonomic diversity of the lake's fauna, high variability of habitats and large volume of auxiliary knowledge on the ecosystem enables one to study fine details of speciation mechanisms hardly accessible in other model systems. Parallel to the development of technological and methodological potential of biology most of new approaches were employed in studies of Lake Baikal. This review deals mostly with the results obtained during last two decades by means of molecular phylogenetics. The main common features found to date include, first of all, a relatively young age of the most recent common ancestor of the majority of species flocks. Second, it was found that almost all speciation events studied took place in sympatry and according to quite complicated scenarios. The latter is due to the fact that in the course of geological evolution of Lake Baikal there were no or very few episodes of its fragmentation sufficiently long for allopatric mechanisms to leave detectable traces. Reproductive barriers may temporarily disappear causing frequent mitochondrial or nuclear introgressions. As a result, intermediary forms of organisms of unclear taxonomic identity are a common occurrence. Another interesting feature is a practically absolute absence of evidence for co-evolution even of ecologically tightly connected organisms.

Key words: Lake Baikal; biodiversity; speciation.

Исследования эволюционной истории формирования современной фауны Байкала начались уже более века назад (Кожов, 1950) и продолжают до настоящего времени. В настоящем обзоре мы рассмотрим небольшую их часть, а именно те, что, основываясь на использовании методов и подходов молекулярной филогенетики, имели целью выяснить механизмы происхождения современного разнообразия беспозвоночных в Байкале.

Первые результаты в этом направлении получены в конце прошлого века и суммированы в нескольких обзорах (Sherbakov et al., 1998; Cristescu et al., 2010; von Rintelen et al., 2014). В основном они сводились к поискам ответа на долго волновавший многих биологов вопрос о том, молодая или древняя фауна населяет современный Байкал, или, иными словами, о том, удастся ли доказать океанское происхождение современных наиболее разнообразных групп организмов (Brooks, 1950; Kozhov, 1950). Использование гипотезы молекулярных часов и данных о сравнении нуклеотидных последовательностей митохондриальных и ядерных генов позволили довольно быстро установить, что в зависимости от группы изучаемых организмов правы сторонники обеих гипотез – и об относительной молодости, и о древности современной фауны.

Оказалось, что у большинства богатых видами групп животных наиболее недавний общий предок действительно существовал в начале плейстоцена или немного ранее, т. е. в промежутке от примерно пяти до двух миллионов лет назад (Sherbakov, 1999). Это существенно меньше, чем геологическая оценка возраста непрерывно существующего крупного озера в пределах современного Байкала, которая составляет 25–30 млн лет (Мац, 2015). Однако, например, байкальские амфиподы (Sherbakov et al., 1998; MacDonald et al., 2005) и хирономиды рода *Sergentia* (Paroucheva et al., 2003; Кравцова и др., 2015) по возрасту своих ближайших общих предков вполне сравнимы с Байкалом. Чем обусловлена такая разница и в чем состоит причина отсутствия промежуточных звеньев – до сих пор остается без объяснения.

Здесь необходимо уточнить, что под возрастом группы понимают обычно наименьшее возможное время существования общего предка всех последовательностей ДНК, охваченных анализом (tMRCA). Именно эту величину и принято использовать в качестве приблизительной оценки возраста видов. Однако следует отдавать себе отчет в том, что сравнение последовательностей разных генов может приводить к различным результатам (Roos et al., 2011; Oliver, 2013). Чем моложе сравниваемые виды, тем выше риск появления резко различающихся оценок возраста одних и тех же видов, главным образом, из-за неполного расхождения предковых линий и митохондриальной либо ядерной трансгрессии (Bossu, Near, 2009; Roos et al., 2011; Oliver, 2013; Drovetski et al., 2015).

Действительно, при исследовании некоторых относительно молодых букетов видов моллюсков эндемичного семейства гастропод Baicaliidae и полихет рода *Manajunkia* выяснилось, что, несмотря на сравнимую скорость фиксации нуклеотидных замен у использованных в этих исследованиях ядерных и митохондриальных маркеров, топологии соответствующих деревьев генов

резко различны (Перетолчина и др., 2007; Peretolchina et al., 2009; Коваленкова и др., 2015). Такие несоответствия объяснимы митохондриальными и ядерными интрогрессиями, и, как правило, их связывают со временными нарушениями репродуктивного барьера в обстоятельствах, когда один из видов гораздо более многочисленнее, чем другой (Bossu, Near, 2009; Thompson et al., 2010; Nevado et al., 2011; Roos et al., 2011; Drovetski et al., 2015).

На протяжении последних двух десятилетий акцент эволюционных исследований на Байкале сместился с попыток использовать молекулярную филогенетику для целей систематики и/или для оценки возрастов эволюционных событий в сторону изучения микроэволюционных и популяционных процессов. Это обусловлено не только технологическим прогрессом, сделавшим подобные работы выполнимыми, но также тем, что они в наибольшей степени используют преимущества Байкала как уникальной природной эволюционной лаборатории. Популяционные процессы, которые можно исследовать с помощью анализа полиморфизма молекулярных признаков, включают в себя демографические изменения, миграцию и популяционную структуру (подразделенность) вида. Бурная геологическая история Байкала обусловила сильное влияние геологических событий и глобальных экологических изменений на структуру экосистемы. При этом все население Байкала синхронно сталкивалось с глобальными вызовами и все организмы должны были так или иначе в зависимости от своих требований к нише преодолевать эти вызовы (Fazalova et al., 2010).

Поскольку обычно оценка ожидаемого времени существования вида колеблется от сотен тысяч до миллионов лет, филогенетическое дерево даже при применении абсолютно надежных методов оценки возраста не может дать информацию об относительно быстрых филогенетических событиях, происходивших в ответ на относительно короткие флуктуации окружающей среды, которые достигали впечатляющего размаха и оказали влияние на биоту Байкала (Benson et al., 2012; Taylor et al., 2013). Очевидно, в основном у видов, переживших катаклизмы, следует ожидать следов демографических изменений: вымираний, взрывов численности, миграций и нарушений репродуктивных барьеров по отношению к сестринским видам.

Необходимо отметить, что, несмотря на большие линейные размеры, в озере практически нет условий для долговременной пространственной изоляции даже относительно малоподвижных организмов. Поэтому маловероятно аллопатрическое видообразование. Действительно, в настоящее время единственным доказанным в достаточной степени случаем географической изоляции можно считать пару видов амфипод *Eulimnogammarus cyanoides* и *E. messerschmidii* (Bedulina et al., 2014). Хотя в Байкале обнаружено обилие крайне редких видов и локальных эндемиков, утверждать, что даже обитатели побережья Ушканьих островов появились в результате долговременной изоляции от прибрежных видов можно пока лишь предположительно.

Другая яркая особенность эволюционных процессов в Байкале – практически полное отсутствие доказанных коэволюционных связей между совместно встречающимися видами. В нескольких случаях, когда гипотеза

коэволюции кажется очевидной, она не находит доказательств. Пожалуй, самый яркий тому пример – сравнение эволюционных историй байкальских губок семейства Lubomirskiidae и связанных с ними амфипод *Brandtia* (*Dorogostajskia*) *parasitica*. Последние, по данным М. Daneliya и R. Väinölä (2014), состоят из пяти аллопатрических подвидов, и их расстояние от ближайшего представителя того же рода по результатам сравнения последовательностей митохондриального гена *COI* на порядок выше, чем максимальные расстояния внутри эндемичного семейства губок Lubomirskiidae (Schroder et al., 2002). При этом подвиды *B. parasitica* тесно ассоциированы с морфологически различающимися губками. Таксономический ранг губок не установлен, однако сопоставление возрастов показывает, что о коэволюции типа «паразит – хозяин» в этом случае говорить невозможно.

При изучении относительно молодых, но богатых видами групп байкальских эндемиков обнаружена другая интересная особенность. Несмотря на относительно недавнее время существования ближайшего общего предка, их небайкальские сестринские группы оказались весьма далеки. Лучше всего это иллюстрирует группа гастропод, которую принято считать эндемичным семейством Baicaliidae.

В ходе недавнего исследования филогенетических отношений большого числа видов гидробиондных моллюсков с использованием фрагментов генов 16S рРНК, 18S рРНК и первой субъединицы оксидазы цитохрома *c* (*COI*), было показано, что Baicaliidae наиболее близки к амниколидам и могут быть рассмотрены как подсемейство этого семейства, несмотря на значительные генетические дистанции и конвергентное сходство с семейством Purgulidae (Wilke et al., 2013).

В 2003 г. В. Hausdorf и его коллеги (Hausdorf et al., 2003), используя частичные нуклеотидные последовательности генов 12S рРНК и 16S рРНК разных представителей порядка Littorinimorpha совместно с информацией об ископаемых остатках Littorinidae, предположили, что Baicaliidae, Amnicolidae и Vithyniidae дивергировали в юрском или раннемеловом периоде, в то время как несколько исследованных видов байкалий значительно моложе и появились только к началу плейстоцена, не позднее 2,6 млн лет назад (Зубаков и др., 1997).

В первом и наиболее обширном молекулярном исследовании моллюсков семейства Baicaliidae с помощью нуклеотидных последовательностей гена *COI*, опубликованном в 1997 г., полученных для 15 видов байкалий, также было высказано предположение о молодом возрасте радиации и взрывном видообразовании семейства не ранее 2 млн лет назад (Зубаков и др., 1997). Однако в обоих случаях оценки возраста этой группы оказываются очень приближенными из-за отсутствия достоверной информации о скоростях фиксации замен у разных линий гидробиондов.

Поскольку использование одного митохондриального маркера не позволяет получить полностью разрешенное древо байкалий, были предприняты попытки их исследования с помощью ядерных маркеров (интроны генов фосфофруктокиназы и одной из субъединиц АТФ-синтазы). Эти топологии сильно отличались как друг от друга, так и от древа, построенного на основании митохондриаль-

ных данных (Дарикова, Щербаков, 2009; Коваленкова и др., 2013). Кроме того, при изучении внутривидовых отношений рода *Baicalia* (сем. Baicaliidae) также выявлено противоречие между ядерным (межгенным спейсером) и митохондриальным маркерами. Оно свидетельствует о том, что в парах сестринских видов могла происходить частичная или полная трансгрессия митохондриального генома более массового вида в виды с меньшей численностью (Перетолчина и др., 2007; Peretolchina et al., 2009). Таким образом, наблюдаемые несоответствия могут быть связаны не только с быстрыми темпами эволюции и большими генетическими дистанциями до остальных амникоид, что препятствует использованию внешних групп в филогенетических реконструкциях, но и с вероятностью как митохондриальных, так и ядерных трансгрессий.

Байкальские полихеты рода *Manayunkia* делятся на три вида: *M. godlewskii*, *M. zenkewitschii* и *M. baicalensis*. Они различаются по морфологическим признакам: размерам тела половозрелых особей и количеству щупалец, а также по экологическим характеристикам, в первую очередь по субстратным предпочтениям. Так, *M. zenkewitschii* обитает на каменистых и скальных грунтах, *M. godlewskii* – на илистых, *M. baicalensis* предпочитает песчаные грунты (Ситникова и др., 1997; Пудовкина и др., 2014). Байкальские полихеты обитают в домиках-трубочках, которые строят из того же субстрата, на котором живут. Так как они относятся к малоподвижным организмам, которые ведут сидячий или прикрепленный образ жизни, полихеты живут колониями, и вероятность обмена генетической информацией между ними низка. Поэтому можно ожидать высокой степени генетической дифференциации между такими небольшими изолированными популяциями, которая будет увеличиваться прямо пропорционально увеличению расстояний между ними.

И в случае полихет филогенетическое дерево, построенное на основании митохондриальных нуклеотидных последовательностей, существенно отличается от «ядерного». Это несоответствие могло возникнуть по двум плохо различимым и не противоречащим друг другу эволюционным сценариям: сохранения предкового полиморфизма ядерным геномом и/или межвидовой гибридизации. Различия между паттернами изменчивости митохондриальных и ядерных маркеров, в первую очередь, обусловлены тем, что митохондриальный геном гаплоиден и передается только от одного из родителей, следовательно, имеет в четыре раза меньший эффективный размер популяции.

Географическая внутривидовая изменчивость у полихет оказалась весьма высока, однако она сложно устроена. Например, несколько *M. baicalensis*, собранных в районах Нижнеангарска и Хакусов (близко к северной оконечности Байкала), не отличимы друг от друга по обоим маркерам, что вполне ожидаемо. Но *M. godlewskii* из районов пос. Большие Коты и бухты Сенная (существенно севернее Б. Котов) генетически гораздо ближе друг другу (средние генетические дистанции отличаются примерно в пять раз), чем полихеты из Больших Котов и пади Жилище, которые географически расположены гораздо ближе, всего в двух километрах. Такая подразделенность может быть связана с рельефом дна в пади Жилище. Корреляция

Спирмена между дистанциями по разным маркерам для *M. godlewskii* не высока (0,64) (Коваленкова и др., 2015).

Байкальские эндемичные губки (сем. *Lubomirskiidae*) являются важнейшим компонентом бентосного сообщества озера, зачастую превышая по биомассе другие группы зообентоса вместе взятые, особенно в литорали (Кожов и др., 1969; Кожов, 1972). Для байкальских эндемичных губок характерно низкое видовое разнообразие. Согласно действующей классификации (Ефремова, 2001), семейство *Lubomirskiidae* включает в себя 4 рода и 13 видов. Важно отметить, что байкальские губки обладают высокой видовой и индивидуальной морфологической изменчивостью, поэтому некоторые признаки видов, а иногда и родов перекрываются, тем самым «размывая» морфологические границы таксонов, что делает их видовую идентификацию затруднительной, а порой и невозможной. Иногда мы наблюдаем переходные формы, которые сочетают признаки двух видов.

В результате исследований морфологических особенностей и жизненного цикла губок (Ефремова, 1986; Ефремова, Гуреева, 1989) показано сходство *Lubomirskiidae* с представителями космополитного семейства *Spongillidae*. Анализ нуклеотидных последовательностей участка гена *COI* К ядерного генома (Itskovich et al., 2007, 2008) пресноводных губок показал, что семейство *Lubomirskiidae* монофилетично, а *Spongillidae* составляют предковую группу по отношению к ним. Выявлено, что у байкальских губок скорость эволюции гена *COI* сопоставима с таковой у ядерного гена 18S рРНК, что значительно ниже скорости накопления нуклеотидных замен в аналогичных генах других животных (Itskovich et al., 2006). Позднее на основе последовательностей митохондриального генома *Lubomirskia baicalensis* была подсчитана скорость эволюции мтДНК байкальских губок, которая равна  $(0,5-1,6) \times 10^{-9}$ , что, скорее, сопоставимо со скоростью эволюции мтДНК у растений, нежели у билатеральных животных. Скорость накопления замен в некодирующих участках мтДНК в несколько раз выше, чем в кодирующих (Lavrov, 2010). Подсчет был произведен исходя из предположения о дивергенции байкальских губок от общего предка около 310 млн лет назад, согласно палеонтологическим данным (Weinberg et al., 2003; Veynberg, 2009). Гипотеза об относительной молодости *Lubomirskiidae* была подтверждена с помощью молекулярно-генетического анализа кодирующих последовательностей мтДНК. Более того, показано, что наиболее вероятное время дивергенции современных видов от общего предка – 2,3 (3,6–1,3) млн лет назад (Maikova et al., 2015). Учитывая низкую скорость накопления нуклеотидных замен и относительную молодость *Lubomirskiidae*, можно предположить неполное разделение линий, что и дает возможность объяснить большое количество переходных морфологических форм между видами.

Высокое генетическое сходство кодирующих последовательностей мтДНК не позволяет использовать отдельные гены для решения филогенетических и эволюционных задач внутри семейства *Lubomirskiidae*. К сожалению, такие ядерные маркеры, как ITS-районы и 18S рРНК, тоже для этого не пригодны. Для этой цели перспективно совместное использование некодирующих последовательно-

стей мтДНК и ряда митохондриальных генов и необходим поиск дополнительных ядерных маркеров.

## Благодарности

Работа частично поддержана государственной бюджетной темой № 0345-2014-0005 «VI.61.1.3 Теоретическое и экспериментальное исследование популяционной и экологической генетики байкальских эндемиков», а также грантами РФФИ № 15-04-03848 и 14-44-04138.

## Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

## Список литературы

- Дарикова Ю.А., Щербаков Д.Ю. Эволюция интрона гена фосфофруктокиназы у брюхоногих моллюсков семейства *Baicaliidae*. Молекулярная биология. 2009;43(5):838-844.
- Ефремова С.М. Эмбриология губок семейства *Lubomirskiidae* и вопросы происхождения спонгиозауны Байкала. Онтогенез. 1986; 17(14):427-428.
- Ефремова С.М. Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Новосибирск, 2001;1(1).
- Ефремова С.М., Гуреева М.А. Проблема происхождения и эволюции байкальских губок: материалы 1-й Верещагинской Байкальской международной конференции. Иркутск, 1989;22-23.
- Зубаков Д.Ю., Щербаков Д.Ю., Ситникова Т.Я. Анализ филогенетических взаимоотношений байкальских эндемичных моллюсков сем. *Baicaliidae* на основе нуклеотидных последовательностей фрагмента митохондриального гена *COI*. Молекулярная биология. 1997;31(6):32-36.
- Коваленкова М.В., Ситникова Т.Я., Щербаков Д.Ю. Генетическая и морфологическая диверсификация гастропод семейства *Baicaliidae*. Экологическая генетика. 2013;11(4):3-11.
- Коваленкова М.В., Пудовкина Т.А., Ситникова Т.Я., Щербаков Д.Ю. Несоответствие филогенетических сигналов ядерного и митохондриального молекулярных маркеров для полихет р. *Manayunkia*. Актуальные проблемы науки Прибайкалья. 2015;1:144-148.
- Кожов М.М. Пресные воды Восточной Сибири: бассейн Байкала, Ангары, Витима, верхнего течения Лены и Нижней Тунгуски. Иркутск, 1950.
- Кожов М.М. Очерки по байкаловедению. Иркутск, 1972.
- Кожов М.М., Ижболдина Л.А., Каплина Г.С., Окунева Г.Л. Бентос юго-восточного побережья озера Байкал. Биологическая продуктивность водоемов Сибири: докл. Первого совещ. по биол. продуктивности водоемов Сибири. Иркутск, 6–9 окт. 1966 г. М., 1969;29-37.
- Кравцова Л.С., Букин Ю.С., Перетолчина Т.Е., Щербаков Д.Ю. Генетическая дифференциация популяций байкальского эндемика *Sergentia baicalensis* Tshern. (Diptera, Chironomidae). Генетика. 2015;51(7):826-829.
- Мац В.Д. Байкальский рифт: плиоцен (миоцен) – четвертичный эпизод или продукт длительного развития с позднего мела под воздействием различных тектонических факторов. Обзор представлений. Геодинамика, тектонофизика. 2015;6(4):467-489. DOI 10.5800/GT-2015-6-4-0190.
- Перетолчина Т.Е., Букин Ю.С., Ситникова Т.Я., Щербаков Д.Ю. Генетическая дифференциация эндемичного байкальского моллюска *Baicalia carinata* (Mollusca, Caenogastropoda). Генетика. 2007;43(12):1667-1675.
- Пудовкина Т.А., Ситникова Т.Я., Матвеев А.Н., Щербаков Д.Ю. Родственные связи байкальских полихет рода *Manayunkia* (Polichaeta: Sedentaria: Sabellidae) по данным анализа *COI* с анализом истории расселения. Экологическая генетика. 2014;12(3): 32-40.

- Ситникова Т.Я., Щербаков Д.Ю., Харченко В.В. О таксономическом статусе полихет рода *Manayunkia* (Sabellidae, Fabriciinae) из Байкала. Зоол. журнал. 1997;76(1):16-27.
- Bedulina D.S., Takhteev V.V., Pogrebnyak S.G., Govorukhina E.B., Madyarova E.V., Lubyaga Y.A., Vereshchagina K.P., Timofeyev M.A., Luckenbach T. On *Eulimnogammarus messerschmidtii* sp. n. (Amphipoda: Gammaridea) from Lake Baikal, Siberia, with redescription of *E. cyanooides* (Sowinsky) and remarks on taxonomy of the genus *Eulimnogammarus*. Zootaxa. 2014;3838(5):518-544.
- Benson B.J., Magnuson J.J., Jensen O.P., Card V.M., Hodgkins G., Korhonen J., Livingstone D.M., Stewart K.M., Weyhenmeyer G.A., Granin N.G. Extreme events, trends, and variability in northern hemisphere lake-ice phenology (1855-2005). Climatic Change. 2012;112(2):299-323.
- Bossu C.M., Near T.J. Gene trees reveal repeated instances of mitochondrial DNA introgression in orangethroat darters (Percidae: Etheostoma). Syst. Biol. 2009;58(1):114-129.
- Brooks J.L. Speciation in ancient lakes. Q. Rev. Biol. 1950;25(2):131-176.
- Cristescu M.E., Adamowicz S.J., Vaillant J.J., Haffner D.G. Ancient lakes revisited: from the ecology to the genetics of speciation. Mol. Ecol. 2010;19(22):4837-4851.
- Daneliya M.E., Väinölä R. Five subspecies of the *Dorogostaiskia parasitica* complex (Dybowsky) (Crustacea: Amphipoda: Acanthogammaridae), epibionts of sponges in Lake Baikal. Hydrobiologia. 2014;239(1):95-117.
- Drovetski S.V., Semenov G., Red'kin Y.A., Sotnikov V.N., Fadeev I.V., Koblik E.A. Effects of asymmetric nuclear introgression, introgressive mitochondrial sweep, and purifying selection on phylogenetic reconstruction and divergence estimates in the Pacific clade of *Locustella* warblers. PLoS One. 2015;10(4):e0122590. DOI 10.1371/journal.pone.0122590.
- Fazalova V., Nevado B., Peretolchina T., Petunina J., Sherbakov D. When environmental changes do not cause geographic separation of fauna: differential responses of baikalian invertebrates. BMC Evol. Biol. 2010;10:320.
- Hausdorf B., Ropstorff P., Riedel F. Relationships and origin of endemic Lake Baikal gastropods (Caenogastropoda: Rissooidea) based on mitochondrial DNA sequences. Molecular Phylogenetics and Evolution. 2003;26:435-443.
- Itskovich V., Belikov S., Efremova S., Masuda Y. Monophyletic origin of freshwater sponges in ancient lakes based on partial structures of *COXI* gene. Hydrobiologia, Springer Netherlands. 2006;568(1):155-159.
- Itskovich V., Belikov S., Efremova S., Masuda Y., Perez T., Alivon E., Borchiellini C., Boury-Esnault N. Phylogenetic relationships between freshwater and marine haplosclerida (Porifera, Demospongiae) based on the full length 18S rRNA and partial *COXI* gene sequences. Porifera Research – Biodiversity, Innovation and Sustainability, 2007;1-9.
- Itskovich V., Gontcharov A., Masuda Y., Nohno T., Belikov S., Efremova S., Meixner M., Janussen D. Ribosomal ITS-sequences allow resolution of freshwater sponge phylogeny with alignments guided by secondary structure prediction. J. Mol. Evol. 2008;67(6):608-620.
- Lavrov D.V. Rapid proliferation of repetitive palindromic elements in mtDNA of the endemic baikalian sponge *Lubomirskia baicalensis*. Mol. Biol. Evol. 2010;27(4):757-760.
- MacDonald K.S., Yampolsky L., Duffy J.E. Molecular and morphological evolution of the amphipod radiation of Lake Baikal. Mol. Phylogenet. Evol. 2005;35(2):323-343.
- Maikova O., Khanaev I., Belikov S., Sherbakov D. Two hypotheses of the evolution of endemic sponges in Lake Baikal (Lubomirskiidae). J. Zoolog. Syst. Evol. Res. 2015;53(2):175-179.
- Nevado B., Fazalova V., Backeljau T., Hanssens M., Verheyen E. Repeated unidirectional introgression of nuclear and mitochondrial DNA between four congeneric tanganyikan cichlids. Mol. Biol. Evol. 2011;28(8):2253-2267.
- Oliver J.C. Microevolutionary processes generate phylogenomic discordance at ancient divergences. Evolution. 2013;67(6):1823-1830.
- Papoucheva E., Proviz V., Lambkin C., Goddeeris B., Blinov A. Phylogeny of the endemic baikalian *Sergentia* (Chironomidae, Diptera). Mol. Phylogenet. Evol. 2003;29(1):120-125.
- Peretolchina T.E., Sitnikova T.Y., Novikov A., Sherbakov D.Y. The history of changing ecological niches during speciation in endemic mollusks of genus *Baicalia* (Ed. S. Trajanovski, T. Wilke, C. Albrecht, G. Kostoski). Abstracts of the International Symposium Speciation in Ancient Lakes, SIAL 5. Ohrid, 2009:82-86.
- Roos C., Zinner D., Kubatko L.S., Schwarz C., Yang M., Meyer D., Nash S.D., Xing J., Batzer M.A., Brameier M., Leendertz F.H., Ziegler T., Perwitasari-Farajallah D., Nadler T., Walter L., Osterholz M. Nuclear versus mitochondrial DNA: evidence for hybridization in colobine monkeys. BMC Evol. Biol. 2011;11:77.
- Schröder C., Efremova S., Itskovich V., Belikov S., Masuda Y., Krasiko A., Muller I.M., Muller W.E.G. Molecular phylogeny of the freshwater sponges in Lake Baikal. J. Zool. Syst. Evol. Research. 2002;40:1-7.
- Sherbakov D. Molecular phylogenetic studies on the origin of biodiversity in Lake Baikal. Trends Ecol. Evol. 1999;14(3):92-95.
- Sherbakov D.Y., Kamal'tynov R.M., Ogarkov O.B., Verheyen E. Patterns of evolutionary change in baikalian gammarids inferred from DNA sequences (Crustacea, Amphipoda). Mol. Phylogenet. Evol. 1998;10(2):160-167.
- Taylor R.A., White A., Sherratt J.A. How do variations in seasonality affect population cycles? Proc. Biol. Sci. 2013;280(1754). DOI 10.1098/rspb.2012.2714.
- Thompson S.L., Lamothe M., Meirmans P.G., Périnet P., Isabel N. Repeated unidirectional introgression towards *Populus balsamifera* in contact zones of exotic and native poplars. Mol. Ecol. 2010;19(1):132-145.
- Veynberg E. Fossil sponge fauna in Lake Baikal region. Prog. Mol. Subcell Biol. 2009;47:185-205.
- von Rintelen T., Marwoto R.M., Haffner G.D., Herder F. Preface: Speciation research in ancient lakes – classic concepts and new approaches. Hydrobiologia. 2014;739:1-6.
- Weinberg E., Weinberg I., Efremova S., Tanichev A., Masuda Y. Late Pliocene Spongia Fauna in Lake Baikal (from material from the Deep Drilling Core BDP-96-1). Tokyo: Springer-Verlag, 2003. DOI 10.1007/978-4-431-67859-5\_18.
- Wilke T., Haase M., Hershler R., Liu H-P., Misof B., Ponder W. Pushing short DNA fragments to the limit: Phylogenetic relationships of 'hydrobioid' gastropods (Caenogastropoda: Rissooidea). Molecular Phylogenetics and Evolution. 2013;66(3):715-736.