

На правах рукописи

ЛУХНЁВ Антон Геннадьевич

**ТУРБЕЛЛЯРИИ OTOMESOSTOMIDAE И OTOPLANIDAE
(PROSERIATA) ОЗЕРА БАЙКАЛ: МОРФОЛОГИЯ, СИСТЕМАТИКА,
ФИЛОГЕНИЯ**

Специальность: 03.02.04 – зоология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание учёной степени
кандидата биологических наук

Санкт-Петербург – 2020

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Лимнологический институт Сибирского Отделения Российской академии наук.

Научный руководитель: доктор биологических наук, профессор Тимошкин Олег Анатольевич

Официальные оппоненты: Чесунов Алексей Валерьевич – доктор биологических наук, профессор, Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Московский Государственный Университет имени М. В. Ломоносова», Биологический факультет, профессор по кафедре зоологии беспозвоночных

Петров Анатолий Александрович – кандидат биологических наук, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Зоологический институт Российской академии наук, лаборатория эволюционной морфологии, старший научный сотрудник

Ведущая организация: Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН

Защита состоится «___» _____ 2020 г. в 14:00 часов на заседании Диссертационного Совета Д 002.223.03 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Зоологический институт Российской академии наук по адресу: 199034, Санкт-Петербург, Университетская набережная 1, факс (812) 328-2941.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте Зоологического института РАН, <http://www.zin.ru/>

Автореферат разослан «___» _____ 2020 г.

Учёный секретарь
Диссертационного совета,
кандидат биологических наук Петрова Екатерина Анатольевна

Общая характеристика работы

Актуальность исследования. До начала наших исследований согласно мировым сводкам по систематике турбеллярий Proseriata, ни один вид из этой группы ни разу не был обнаружен на территории Азии между Уральскими горами и Дальним Востоком России (Curini-Galletti, 2001; Schockaert et al., 2008). О байкальских Proseriata ранее сообщалось только, что данная группа многочисленна и разнообразна и, вероятно, включает эндемичные виды и роды (Тимошкин, 1994; 2005; Timoshkin, 1994; Timoshkin et al., 2009). Исследования байкальских турбеллярий как одной из наиболее разнообразных групп в озере имеют особое значение для понимания вопросов видообразования в древних озёрах и эволюционной морфологии (Мамкаев, 2004). Морские и пресноводные турбеллярии Proseriata являются частыми объектами морфологических, филогенетических и экологических исследований в России и за рубежом (Petrov, 2000; Curini-Galletti et al., 2012; Casu et al., 2017; Armonies, 2017).

Знание биоразнообразия вообще и качественного состава микротурбеллярий как высшего звена в трофической цепи псаммофильных сообществ прибрежной зоны в частности приобретает особое значение в связи с увеличением антропогенной нагрузки на этот уязвимый биотоп и экосистему Байкала в целом (Curini-Galletti, Casu, 2003; Timoshkin et al., 2016; 2018). Тем более что наши исследования затрагивают и так называемый «докризисный» (фоновый) период.

Цель и задачи исследования. Цель исследования: дать морфологическую и фаунистическую характеристику турбеллярий Proseriata, населяющих озеро Байкал.

Поставленная цель определила следующие **задачи**:

- 1) выполнить описание и определение турбеллярий Proseriata озера Байкал;
- 2) провести сравнительно-морфологический анализ основных систем органов байкальских, голарктических и палеарктических Proseriata;

3) изучить особенности горизонтального и вертикального распределения Proseriata в Байкале;

4) провести зоогеографический анализ пресноводных просериат и предложить гипотезу происхождения фауны Proseriata озера Байкал.

Положения, выносимые на защиту:

1) Впервые подробно изучена новая для Байкала фауна микротурбеллярий отряда Proseriata, представленная пятью видами из двух семейств: Otomesostomidae и Otoplanidae. Три рода и четыре вида являются эндемичными. Глубокие морфологические преобразования, выявленные нами у байкальских Otomesostomidae, богатство эндемичных родов при небольшом числе эндемичных видов, находка в Байкале единственного голарктического вида отомезостомид (*Otomesostoma auditivum*), а также обнаружение первого озёрного представителя Proseriata Otoplanidae позволяют считать эту группу модельной для исследования процессов эндемического видообразования в древних озёрах.

2) Представители двух семейств существенно различаются по вертикальному, горизонтальному распределению, а также по биотопической приуроченности в озере. Отомезостомиды распространены повсеместно в озере, начиная от зоны мелководья до глубины более 100 м, обитают на всех типах грунта. Напротив, отопланиды в Байкале довольно редки – их распространение ограничено мелководной (глубины 1–3 м) псаммальной заливой Большие Коты (Южный Байкал).

3) Результаты сравнительно-морфологического, молекулярно-биологического и зоогеографического анализов свидетельствуют, что фауна Proseriata озера Байкал представлена двумя группами видов независимого происхождения и является следствием вселения в озеро двух предковых форм; причём одна из них имеет сходство с голарктическим *Otomesostoma auditivum* (обнаружение этого вида в Байкале подтверждает его зоогеографический статус), вторая относится к семейству Otoplanidae, представители которого типичны для морей.

Научная новизна работы. Впервые изучена фауна байкальских турбеллярий Proseriata, описано четыре новых для науки вида и три рода, что существенно дополняет наше знание о мировой фауне Proseriata в целом; свето-оптическими методами изучены морфологические особенности этих червей; внешняя морфология Proseriata Otoplanidae подробно изучена с помощью электронного микроскопа. Совместно с А.Г. Королёвой получены последовательности участка гена 18S рРНК для байкальского вида Otoplanidae и определено его положение на филогенетической схеме этой группы. Предложены гипотезы происхождения байкальских Proseriata и выявлены их зоогеографические связи.

Теоретическая и практическая значимость. Впервые подробно описана группа Proseriata Otomesostomidae из озера Байкал, которая включает как эндемичные роды и виды, так и голарктическую форму. Находка в Байкале последней является важным аргументом в дискуссии о так называемой несмешиваемости байкальской и палеарктической фаун и вносит вклад в понимание процесса эндемичного видообразования в озере. Выявлены существенные морфологические преобразования байкальских Otomesostomidae и Otoplanidae, которые обуславливают высокий ранг эндемизма этих группы и вида. Разработанный определитель байкальских Otomesostomidae может найти применение в исследованиях по качественному составу мейобентического населения мелководной зоны, наиболее подверженной внешнему техногенному влиянию. Материал может послужить при составлении курсов лекций «Байкаловедения» и «Зоологии беспозвоночных» для студентов, обучающихся по биологическому направлению. Глубокие морфологические преобразования, выявленные нами у байкальских Otomesostomidae, богатство эндемичных родов при небольшом числе эндемичных видов, находки в Байкале единственного голарктического вида отомезостомид (*O. auditivum*), а также первого озёрного представителя Otoplanidae позволяют считать эту группу модельной для исследования процессов эндемичного видообразования в древних озёрах.

Апробация работы. Результаты работы были представлены в устных докладах на Всероссийской научной конференции молодых учёных «Биоразнообразие: глобальные и региональные процессы» (Улан-Уде, 2010), на Всероссийской научной конференции-школе «Проблемы экологии морского шельфа» (Владивосток, 2011), на международной конференции «Пресноводные экосистемы – современные вызовы» (Иркутск, 2018); в тезисах Международного симпозиума по биологии плоских червей (Бельгия, 2009); на собрании Байкальского (Иркутского) отделения Всероссийского гидробиологического общества при РАН (Иркутск, 2019); на заседаниях Учёного совета Лимнологического института по окончании каждого курса обучения в аспирантуре.

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 8 научных работ, в том числе 4 в журналах из списка ВАК.

Структура и объём работы. Работа состоит из введения, 5 глав, выводов, библиографии, содержащей 249 источника (зарубежных и русских), приложения. Работа изложена на 203 страницах, снабжена 41 иллюстрацией, включая рисунки, фотографии, схемы, карты, таблицами.

Личный вклад автора состоит в сборе материала и в последующей его лабораторной обработке с использованием методов: прижизненные наблюдения, сравнительно-морфологический анализ по сериям гистологических срезов, сканирующая электронная микроскопия. А.Г. Лухнёв является соавтором в открытии и описании 3 родов и 4 новых для науки видов турбеллярий просериат из озера Байкал. В Линнеевском названии рода *Boreusyrtis* А.Г. Лухнёв является первым автором.

Благодарности. Автор сердечно благодарит сотрудников лаборатории биологии водных беспозвоночных, которые принимали участие в работе по сбору и первичной обработке материала для настоящего исследования: к.б.н. Е.П. Зайцеву, лаборанта Т.А. Подкорытову, а также к.г.-м.н. Е.Г. Вологину, М.В. Гуцолу. За техническое и бытовое обеспечение полевых работ автор выражает большую благодарность начальнику стационара ЛИН СО РАН в д.

Большие Коты к.б.н. А.Л. Новицкому, а также инж. М.М. Пензиной. Автор глубоко признателен за помощь в освоении гистологического метода к.б.н. А.Н. Шумееву, к.б.н. Т.В. Наумовой, к.б.н. Н.А. Букшук. Автор благодарит за консультации и внимание к данной работе д.б.н. Т.Я. Ситникову, к.б.н. Н.В. Максимова, к.б.н. Н.Г. Шевелёву, к.б.н. А.Г. Королёву, а также к.б.н. А.Г. Порфирьева, предоставившего ряд препаратов. За значительное содействие, оказанное в работе с электронным микроскопом, автор выражает признательность сотрудникам Отдела ультраструктуры клетки (Центра общего пользования ЛИН СО РАН, рук. д.б.н. Е.В. Лихошвай) инженеру-оператору В.И. Егорову и инженеру К.Ю. Арсентьеву. За перевод ряда статей с немецкого языка автор благодарит главного специалиста отдела по международным связям ЛИН СО РАН Ю.В. Каплюкову.

Особую благодарность за приобщение к зоологическим исследованиям на Байкале автор выражает научному руководителю д.б.н., проф. О.А. Тимошкину.

Работа выполнена в рамках интеграционного проекта СО РАН № 49 «Разнообразие, биогеографические связи и история формирования биот долгоживущих озер Азии» (рук. Тимошкин О.А.); в рамках госбюджетного проекта № 7.9.1.3 «Влияние ландшафтно-экологических факторов на формирование биоразнообразия, уникальных сообществ и процессы видообразования в мелководной зоне Байкала» (2007–2009 гг., рук. Тимошкин О.А.); в рамках госбюджетного проекта «Современное состояние, биоразнообразие и экология прибрежной зоны озера Байкал» (VI.51.1.10) (2013–2016 гг., рук. Тимошкин О.А.); госбюджетного проекта № VII–62–1–4 (701) «Междисциплинарное исследование заплесковой зоны как важной составляющей литорали озера Байкал» (2010–2013 гг., рук. Тимошкин О.А.); госбюджетных проектов 0345-2014-003, 0345-2019-0009 (AAAA-A16-116122110067-8) «Крупномасштабные изменения в экологии и биоразнообразии сообществ прибрежной зоны озера Байкал:

междисциплинарное исследование, выявление причин, прогноз развития» (рук. Тимошкин О.А.).

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1. Современное состояние изученности турбеллярий отряда *Proseriata*

Раздел посвящён систематике и морфологии таксономически важных систем органов *Proseriata*, приведены примеры. Наибольшее внимание уделено разнообразию в строении половой системы этих червей. Рассмотрены отличительные признаки каждой группы в подотряде *Lithophora* (содержащей пресноводные виды). Приведена краткая информация о развитии, кариологии, экологии *Proseriata*.

1.2. Разнообразие пресноводных *Proseriata*

До начала наших исследований было известно 11 пресноводных видов *Proseriata*, которые были найдены в 4 биогеографических областях: 5 видов в Палеарктике, 4 в Неотропической области (в реках Уругвай и Парана и в реке на о-ве Ильябела), 1 в Антарктической (на субантарктическом о-ве Макуори в Южном океане) и 1 (*O. auditivum*) в Голарктике. Десять видов имеют локальное распространение. В разделе приведены краткие описания этих видов, даны карты «Разнообразие и распространение пресноводных *Proseriata*» и таблица «Разнообразие морских и пресноводных *Lithophora Proseriata*». Десять видов обитают в реках и каналах, соединённых с морем, что, как полагают, является следствием их морского происхождения (Schockaert et al., 2008). Причём 5 из них населяют и пресную речную и солоноватую воду эстуариев и морей, 5 – только пресную речную, в разной степени отдалённости от моря. В целом, пресноводные *Proseriata* весьма редки: 6 *Otoplanidae* (2 *Otoplaninae*, 4 *Parotoplaninae*), 3 *Monocelididae*, 1 *Japanoplana* и 1 *Otomesostomidae*. В древних озёрах *Proseriata* не были известны прежде. В Байкале нами были обнаружены представители двух семейств – *Otomesostomidae* и *Otoplanidae*.

1.3. Современное состояние изученности турбеллярий озера Байкал

Разнообразие байкальских турбеллярий чрезвычайно велико, эта группа организмов – четвертая по видовому богатству, после амфипод, инфузорий и олигохет. В озере обитают представители 7 отрядов, 11 семейства, 29 родов, более 120 видов и подвидов турбеллярий, и 99,5% из них – эндемичные (Порфирьева, 1977; Порфирьева, Тимошкин, 1989; Тимошкин, Наумова, Новикова, 2001; Тимошкин, 2005; Тимошкин, Зайцева, Гуцол, Тереза, 2008). Достаточно подробно изучены группы *Tricladida*, *Kalyptorhynchia*, *Prolecithophora*, *Lecithoepitheliata*. Для этих групп разработаны гипотезы зоогеографических связей и происхождения (Timoshkin, 1991).

Феномен эндемичного видообразования в Байкале проявляется, как ни в каком другом древнем озере. Высокая степень эндемизма какой-либо группы организмов является следствием длительного самостоятельного пути её эволюции в устойчивой экосистеме при огромном биотопическом разнообразии бентали (Тимошкин, 2001; Семерной, 2001). Наличие эндемичных семейств, (в т. ч. микротурбеллярий) позволяет считать озеро Байкал самостоятельной биогеографической областью (Старобогатов, 1970; Тахтеев, 2011).

Регулярные фаунистические исследования на Байкале проводятся более ста лет, поэтому озеро является одной из наиболее изученных пресноводных экосистем. Существенный вклад в изучение фауны турбеллярий Байкала внесли выдающиеся отечественные учёные: И.П. Забуссов, А.А. Коротнев, Н.В. Насонов, Н.А. Ливанов, Н.А. Порфирьева, Е.А. Котикова, Ю.В. Мамкаев, О.А. Тимошкин. Несмотря на многолетнее и успешное изучение байкальских турбеллярий, перечень видов продолжает увеличиваться, обнаруживаются новые эндемичные группы и виды (Тимошкин, 2010; Порфирьев, 2017; Порфирьев, Тимошкин, 2013; 2015; Porfiriev et al., 2018). О байкальских *Proseriata* ранее сообщалось только, что данная группа многочисленна и разнообразна и, вероятно, включает

эндемичные виды и роды (Тимошкин, 1994; 2005; Timoshkin, 1994; Timoshkin et al., 2009).

Глава 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал собран во время кругобайкальских экспедиций, проходивших на судах ЛИН СО РАН «Обручев» и «Дыбовский» в июле 1982 и 1985 гг. соответственно, под руководством д.б.н. О.А. Тимошкина, а также автором работы в 2006–2010 гг. в заливе Большие Коты, в литорали на глубине 1.5–3 м. Пробы отбирали драгой, сачком, промывали через сачок с ячейей 70–100 мкм; живых червей выбирали под бинокляром МБС, зарисовывали прижизненно, затем фиксировали этанолом (70°) или жидкостью Буэна. Серии гистологических срезов толщиной 5–7 мкм изготавливали по общепринятой методике и окрашивали азокармином по Гейденгайну (Ромейс, 1953; Иванов и др., 1981). Изучение срезов проводили с использованием микроскопов Meiji Techno Co. и Olympus CX 21 FS 1. Реконструкции органов выполнены с помощью микроскопа Nikon Optiphot–2 с применением рисовального аппарата Nikon Drawing tube; микрофотографии изготовлены при помощи цифровой фотокамеры Olympus Camedia C–3040 zoom (3.3 Mgrx1) с фотонасадкой NY 2000S 01705, универсальной для всех типов оптики. Изучали тотальные препараты, для изготовления которых применялась жидкость Фора-Берлезе. Все экземпляры, исследованные на СЭМ Philips' SEM 525-M, первоначально фиксированные раствором Буэна, отмывали от фиксатора, обезвоживали, проводя через серию спиртов и гексометилдисилазан (Laforsch, Tollrian, 2000).

ДНК выделяли методом фенол-хлороформной экстракции из целых особей (Королёва и др., 2013). Для построения филогенетических схем использовали полученные нами нуклеотидные последовательности байкальских представителей Proseriata и нуклеотидные последовательности участка гена 18S рРНК других представителей морских Proseriata, взятые из базы данных GenBank. Выравнивание нуклеотидных последовательностей осуществлялось в программе ClustalW1.6 (Thompson et al., 1994).

Реконструкция деревьев осуществлялась в программе MrBayes (3.1.2) (Huelsenbeck, Ronquist, 2001) при использовании модели GTR+I+G с гамма-распределением скорости замен (G) и учётом инвариантных сайтов (I) на основе критерия Байеса и метода максимального правдоподобия. Оценка времени дивергенции осуществлялась с использованием пакета программ Beast v.1.8.1 (Scarpa et al., 2015; Drummond et al., 2012). Для оценки результатов, полученных в Beast, применялась программа Tracer v.1.6, визуализация полученных деревьев осуществлялась в FigTree v.1.4.2.

Выдвинутые в данной работе филогенетические гипотезы основаны на сравнительно-морфологических, зоогеографических и молекулярно-биологических данных.

Глава 3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

3.1. Пространственное распределение Otomesostomidae в Байкале

Во время кругобайкальских экспедиций 1982–1994 гг. отомезостомид находили во всех частях озера от мелководья до глубины в несколько десятков и даже сотен метров, на разнообразных субстратах. При этом черви демонстрировали большое таксономическое разнообразие – в одной пробе (трал) нередко попадались особи разных видов. Черви отличались по размеру, по окраске и наличию глаз. Эти признаки, видимо, не зависят от глубины, на которой обитают черви.

Таким образом, байкальские отомезостомиды освоили все типы грунтов и часто в большом количестве присутствуют в составе мейобентоса.

3.2. Разнообразие байкальских турбеллярий Otomesostomidae

В разделе приводится описание и таксономический состав мировой фауны Otomesostomidae, включающий четыре вида, три из которых являются байкальскими эндемиками.

Тип Plathelminthes Schneider, 1873

Класс «Turbellaria» Ehrenberg, 1831

Отряд Proseriata Meixner, 1938

Семейство OTOMESOSTOMIDAE Bresslau, 1933

***Otomesostoma auditivum* Forel et Du Plessis, 1874**

Тело каплеобразное, полностью покрыто ресничным эпидермисом. По бокам от статоциста имеются светочувствительные органы. Глотка складчатая, располагается в середине тела; ресничками покрыта и снаружи и внутри, кроме дистального участка, где открываются глоточные железы. Семенники располагаются вентро-латерально. Мужской копулятивный аппарат состоит из семенного и гранулярного пузырьков и пениальной папиллы, которая выдаётся в расположенный сразу за глоточным карманом мужской половой атерий. Желточники латеральные, простираются от уровня статоциста до заднего конца тела. Яичники находятся по бокам и позади глотки, содержат многочисленные яйцеклетки, наиболее крупные – каудально. Яйцеводы соединяются в общий короткий канал, который, принимая протоки скорлуповых желёз, сразу открывается в женский атриум.

Распространение. Голаркт. Ареал прерывистый: Европа (до Урала), Британия, Исландия, Гренландия, Северная Америка (Фридман, 1939; Гагарин, Коргина, 1982; Рогозин, 2014; Raddum, Fjellheim, 2002; Karling, 1974; Luther, 1960; Ruebush, 1941; Tyler et al., 2016). В Азии найден только в Байкале, где определён в двух точках: в заливе Бол. Коты и у мыса Улан-Хын (Лухнёв, Тимошкин, 2015).

***Otomesostoma arovi* Timoshkin et Lukhnev, 2010**

Размер тела живых червей достигает 7 мм. Пятна глазного пигмента и линзовидные структуры отсутствуют, фронтальные ямки отсутствуют. Глотка крупная, типа *pharynx plicatus*, с многочисленными и глубокими внутренними продольными складками, располагается почти в середине тела и ориентирована под углом к его продольной оси. Кожно-мышечный мешок усилен за счёт мышечных волокон, собранных пучками. Копулятивный аппарат имеет усложнённое строение за счёт развитой папиллярной везикулы и зубчиков, расположенных по краям дистального конца наружной папиллы.

Типовое местонахождение. Западное побережье северной котловины озера Байкал, возле мыса Мужинайская коврижка.

Распространение. Эндемик оз. Байкал.

***Baikalotomesostoma* Timoshkin et Lukhnev, 2010**

Диагноз рода. Между мужской и женской половыми порами расположено третье отверстие, посредством короткого канала переходящее в железистый орган, заполненный цианофильным секретом. Дистальная часть папиллы пениса устроена просто, без наружного и внутреннего венчиков. Мужской атриум в спокойном состоянии охватывает лишь саму папиллу.

Типовой и единственный вид: *Baikalotomesostoma stomi* Timoshkin et Lukhnev, 2010.

***Combinostoma* Timoshkin et Lukhnev, 2011**

Диагноз рода. Имеется генито–оральная пора: мужское половое отверстие расположено на границе нижней трети задней стенки ротовой трубки.

Типовой и единственный вид: *Combinostoma muzhinayensis* Timoshkin et Lukhnev, 2011.

3.3. Сравнительно-морфологический анализ турбеллярий Otomesostomidae

Для байкальских и голарктического видов отомезостомид характерен единый план строения и ряд общих признаков: парные яичники расположены позади глотки, отдельные половые отверстия, женское позади мужского, имеется пениальная папилла, внутренний коллагеновый стилет, семенной пузырёк расположен дистально от простатического.

Родовой признак *Combinostoma* – объединения полового и ротового отверстий – для Proseriata является уникальным. Исходным состоянием для такой модификации, вероятно, послужило соседнее расположение рта и мужской половой поры у предковой формы. Комбинатность известна лишь для трёх других отрядов турбеллярий. Наличие генито-оральной поры свойственно байкальским представителям Prolecithophora, для которых разработана гипотеза модификаций этого признака (Тимошкин, 1986, Timoshkin, 1997). Однако никаких морфоэкологических преобразований и их

адаптивного значения, аналогичных найденным у пролецитофор, у *Combinostoma* не обнаружено, и причины возникновения у этого вида генито-оральной поры пока не ясны.

Проведён сравнительный анализ железистого органа *B. stomi* и подобных органов с аналогичными локализацией и организацией в других группах турбеллярий. Аналогичные расположение и секреторная активность железистого органа *B. stomi* позволяют предположить и аналогичную функцию – вспомогательную при копуляции.

Таким образом, эндемичные байкальские *Otomesostomidae* демонстрируют признак, аналогичные которому известны в других группах *Proseriata*, и признак, редкий для турбеллярий в целом. Несомненно, эти признаки в разных группах возникли независимо, что свидетельствует о наличии ограниченного числа вариантов строения (о повторимости признаков). Реализовать эти варианты турбеллярии могли при широком разнообразии биотопов. Поэтому, неслучайно, что видообразование *Otomesostomidae*, как и других эндемичных групп, произошло именно в Байкале, который, по выражению Ю.В. Мамкаева, является крупномасштабным эволюционным полигоном (Мамкаев, 2004).

Из всех пресноводных *Proseriata* наибольшее сходство с *Otomesostomidae* обнаруживает *Japanoplana insolita* Ax, 1994. Морфологические признаки, общие для этих таксонов следующие: каплеобразная форма тела, пигментация тела, строение эпидермиса, глотки, расположение гонад, наличие светочувствительных органов, пениальной папиллы.

3.4. Морфология и систематика байкальских турбеллярий *Otoplanidae*

Впервые байкальские отопланиды упомянуты в публикации О.А. Тимошкина без детального их описания (Тимошкина, 2010–2011).

Байкальские турбеллярии были идентифицированы нами как *Otoplanidae* по следующим морфологическим признакам: черви имеют общее

половое отверстие, расположенный каудально непарный семенной пузырьёк, копулятивный аппарат содержит многочисленные иглы и центральный воронковидный стилет (Ах, 1956; Cannon, 1986). Однако особенности найденной нами турбеллярии оказались новыми для группы, и вид был помещён в отдельный род.

Семейство Otoplanidae Hallez, 1892

Подсемейство Parotoplaninae Ах, 1956

Род *Boreusyrtis* Lukhnev et Timoshkin, 2017

Диагноз. Parotoplaninae, у которых женский половой канал впадает в общий половой атриум через его переднюю стенку, где сосредоточены скорлуповые железы; имеется небольшой дорсальный ресничный покров переднего конца тела; глотка вертикально ориентирована, покрыта ресничками как с внутренней, так и с внешней стороны. Непарные семенник и желточник располагаются вентро-медиально спереди и позади глотки соответственно. Гранулярный пузырьёк копулятивного аппарата достаточно отграничен от стилета (не углублён в центральную иглу).

Типовой и единственный вид:

***Boreusyrtis maksimovae* Timoshkin et Lukhnev, 2017**

Тело червей нитевидное или веретеновидное, длиной 1.5–2.5 мм, со слегка заострённым задним концом. Черви чаще белые, полупрозрачные. Глаз нет. Ресничный покров имеется в основном на вентральной и латеральных поверхностях тела. На головном конце тела ресничками покрыт небольшой дорсальный участок. Эпидермис не погружённый. Стенка тела снабжена тонкой, прилегающей к базальной мембране, однорядной кольцевой и мощной однорядной продольной мускулатурой. Глотка складчатого типа, короткая, направлена вертикально. Ресничками покрыты внутренняя и наружная стенки глотки; глоточный карман лишён ресничного покрова.

Яичники парные, располагаются по бокам впереди глотки, компактные, округлые. Огибая глотку, яйцеводы соединяются сразу позади неё в единый

женский канал, который проходит медиально вдоль вентральной стенки тела под желточником и как бы вдавлен в него, внутри выстлан ресничным эпителием. Позади кишечника и желточника, задние края которых примерно совпадают, женский канал поднимается вверх, окружённый протоками скорлуповых желёз, и впадает в общий половой атриум через его переднюю стенку. Позади глотки, под кишечником располагается один желточник, где многочисленные крупные вителлоциты упакованы в дольчатые фолликулы, уложенные поперёк тела. Количество фолликулов в желточнике около 20.

Мужская половая система состоит из гонады, непарных гранулярного и семенного пузырьков, склеротизированных прикрепительных игл и центрального стилета. Семенник расположен впереди глотки, под кишечником, состоит из 19–22 семенных фолликулов. Гранулярный пузырёк продолговатый, располагается дорсально. Стенка пузырька имеет обкладку из одного слоя кольцевой мускулатуры. Семенной пузырёк занимает каудальное положение, конусом сужается кзади.

Игла центрального стилета направлена вперёд, конусовидная или воронковидная, часто чуть изогнута, расширена в средней части. Стенка стилета не цельная: как бы срезанный по диагонали стилет по форме подобен жёлобу, края которого сближены у основания и постепенно расходятся к дистальному концу. Стиллет равномерно окружают 38–39 прикрепительных игл (в среднем 37, редко 35, 44). В зависимости от длины и строения, их можно разделить на 2 группы. К первой группе относятся примерно две трети игл, длина которых 80–90 мкм. Форма их дистального конца отличается незначительно. Вторую группу составляют 9–12 игл, выстроенных особым образом: иглы постепенно и симметрично укорачиваются с обеих сторон от 50 до 25 мкм. Иглы этой группы располагаются у цельной стенки центрального стилета, наиболее длинные иглы – против щели стилета. Дистальный конец каждой иглы загнут в форме зубца, основание которого с той же стороны переходит в длинный, направленный назад субтерминальный отросток.

Типовое местонахождение. Залив Большие Коты, западное побережье Южного Байкала.

Распространение. Эндемик оз. Байкал.

3.5. Сравнительно-морфологический анализ байкальских турбеллярий Otoplanidae

Большинство пресноводных отопланид (3 вида) были отнесены к роду *Pseudosyrtris* Ax, 1956 (Ax, 1956). *P. neiswestnovae* Riemann, 1965 имеет ряд важных признаков, отличных от родовых: голова дорсально и глотка со стороны глоточного кармана покрыты ресничками, гонады располагаются в один ряд, склеротизированная часть копулятивного аппарата кроме стилета несёт особой формы многочисленные иглы (Riemann, 1965). С *P. neiswestnovae*, найденным только в р. Эльба, *B. maksimovae* обнаружил наибольшее морфологическое сходство (Лухнёв и др., 2017). Принимая во внимание признаки *P. neisvestnovae*, отличающие его от *Pseudosyrtris*, и наличие тех же признаков у байкальского вида, не исключено близкое родство этих видов. (При этом они заметно отличаются строением склеротизированных структур совокупительного органа.)

B. maksimovae отличается от других представителей семейства, помимо прочего, степенью развития кишечника. У подавляющего большинства Proseriata, в т. ч. у Otoplanidae, кишечник простирается от мозга до каудального конца тела, за семенной пузырьёк. При этом половые органы размещаются под кишечником. У байкальского же вида кишечник каудально заканчивается впереди общего атриума, как и вентральный желточник.

Наблюдаемое у *B. maksimovae* строение общего женского канала (который начинается сразу позади глотки, расположенной в середине тела, и идёт под желточником) известно также для *Z. ezoensis* (Otoplaninae) (Tajika, 1983). Желточные фолликулы у обоих видов находятся позади глотки, но у второго сгруппированы в 9 пар и выстроены двумя сближенными рядами. Также семенные фолликулы у морского вида образуют медиальный ряд перед глоткой, и общий семяпровод идёт между фолликулов (12 пар). Однако

Z. ezoensis и *B. maksimovae*, имея эти заметные сходства, отличаются строением глотки и мужской половой системы.

Наиболее существенное морфологическое преобразование байкальской отопланиды наблюдается в строении дистальной части женской половой системы: женский канал открывается в общий половой атриум фронтально, впереди мужского канала. В подразделе дана классификация планов строения дистальной части половой системы у Proseriata и определено, что четвёртый вариант плана строения представлен только у *B. maksimovae*. Аналогичное взаиморасположение выводных отверстий известно только у *Prosogynopora riseri* Laumer et Curini-Galletti, 2014, который, однако, демонстрирует признаки, характерные для Calviriidae и Coelogynoporidae. Поскольку молекулярно-биологический анализ также показывает отсутствие общности происхождения *B. maksimovae* и *P. riseri* то, следовательно, одинаковая очерёдность половых отверстий у этих видов возникла параллельно и независимо.

ГЛАВА 4. ЗООГЕОГРАФИЧЕСКИЕ СВЯЗИ И ФИЛОГЕНИЯ ОТОMESOSTOMIDAE: СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ЭНДЕМИЧНЫХ ГРУПП С ДИЗЬЮНКТИВНЫМИ АРЕАЛАМИ

Находка в открытом Байкале вида *O. auditivum* имеет важное значение для зоогеографии и филогении фауны байкальских турбеллярий. Во-первых, теперь этот вид, в Евразии прежде неизвестный восточнее Урала, можно назвать определённо голарктическим, поскольку существенно сдвинулась восточная граница его ареала.

Во-вторых, эта находка очень важна для понимания вопросов происхождения уникальной эндемичной фауны турбеллярий озера Байкал. Три эндемичных вида байкальских Otomesostomidae, несомненно, представляют собой «букет» (т.е. – монофилетичны), происхождение которого связано с единственным видом *O. auditivum*. Сравнительно-морфологический анализ байкальских отомезостомид позволяет сделать парадоксальный вывод о сосуществовании в пределах одного водоёма как

специализированных эндемичных видов (=потомков), так и близкого к предковой форме, широко распространённого вида-голаркта.

Весьма прерывистый ареал, напоминающий таковой *Otomesostomidae*, имеется у планарий сем. *Dendrocoelidae*: *Dendrocoelopsis* Kenk, 1930, *Bdellocephala* de Mann, 1875 (Порфирьева, 1977; Наумова и др., 2002). Байкал является очагом видообразования для второго рода, и отсутствие *Bdellocephala* на остальной территории Евразии и разорванный ареал рода считается результатом оледенения и ледниковых трансгрессий в северной части Палеарктики (Naumova et al., 2006).

Аналогичные случаи прерывистого распространения известны среди ракообразных – обитателей Байкала и их родственных форм из других водоёмов (Мазепова, 1978; Шевелёва и др., 2012; Lee et al., 2014; Sheveleva et al., 2017). Дизъюнктивные ареалы родов или видов, как полагают, свидетельствуют о древности данных таксонов, а также о том, что на их распространение повлияли оледенения в Плейстоцене (Окунева, 1989; Voxshall, Jaume, 2000).

Аналогичный сценарий можно предложить и для *Otomesostomidae*, с той лишь поправкой, что для *O. auditivum* убежищем кроме Байкала стали не подземные воды, а высокогорные озёра Альп, Уральского и Кавказского хребтов, Кордильер. В таком случае этот вид можно причислить к ледниковым реликтам, каковыми считают некоторых планарий, выживших в Альпийских водоёмах и затем распространившихся в Европе (Carpenter, 1928; Reynoldson, 1981; Schmitt et al., 2010; Brändle et al., 2017; Leria et al., 2018). Далее дано сопоставление *Otomesostomidae* с другой байкальской реликтовой группой *Baicalarctiinae* (Timoshkin, 1997). Сходства: 1) распространение обеих групп турбеллярий прерывисто; 2) оба букета видов представлены таксонами высокого ранга: эндемичными родами и подсемейством; 3) среди представителей обеих групп имеются виды-гиганты; 4) и те и другие вполне освоили литораль открытого Байкала, до глубин более 100 м. Отличия групп: 1) *Baicalarctiinae* более разнообразны; 2)

родственные взаимоотношения между предполагаемыми предковыми формами и потомками у Otomesostomidae прослеживаются на уровне видов, а у Baicalarctiinae – на уровне подсемейств; 3) предполагаемая предковая форма Otomesostomidae в настоящее время имеет голарктическое распространение, а Baicalarctiinae известны только в Байкале. Причины этих глубоких отличий при явном сходстве «исторических судеб» этих двух групп выяснить пока невозможно.

Существование голарктического вида *O. auditivum* в открытой литорали Байкала подтверждает относительность явления несмешиваемости байкальской и палеарктической (голарктической) фаун. Вместе с тем, поскольку *O. auditivum* не найден в Прибайкалье, наличие этого вида и родственных эндемичных форм в Байкале свидетельствует об отсутствии географической изоляции и, следовательно, об осуществлении симпатрического аллотопного видообразования. Последнее возможно за счёт большого количества в озере разнообразных ландшафтов и биотопов, где происходит дифференциация видов по субстрату, по ярусам, по зонам глубин (Тахтеев, 2008; Емельянов, 2004; Schön, Martens, 2004). По всей видимости, именно по такому типу шло видообразование байкальских Otomesostomidae.

ГЛАВА 5. ЗООГЕОГРАФИЧЕСКИЕ СВЯЗИ И ФИЛОГЕНИЯ БАЙКАЛЬСКОГО РОДА ОТОПЛАНИДАЕ: МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ДАННЫЕ

До начала наших исследований все известные пресноводные Otoplanidae были найдены только в реках, байкальский вид – первый лимнический представитель семейства.

Судя по молекулярным данным, дивергенция *B. maksimovae* произошла 66.3 ± 7.8 млн. л.н. (Лухнёв и др., 2017), т.е. задолго до появления глубоководного собственно Байкала (30 млн. л.н.), в начале формирования Байкальской рифтовой зоны (Мац, Ефимова, 2017). Значит, *B. maksimovae* относится к той древнейшей группе байкальской фауны, предки которой, как считают, существовали в поздний меловой период и в начале палеогена 70–

30 млн. л.н. (Мац и др., 2011). В отличие от других гидробионтов этого возраста, для байкальской отопланиды можно предположить речной путь вселения в озеро (из центральноазиатской озёрной системы), поскольку многие современные пресноводные Proseriata обитают и в эстуариях и в реках, соединённых с морем. В частности, морскими реликтами, как полагают, являются южноамериканские речные виды Otoplanidae, произошедшие в Плиоцене (5.3–2.5 млн. л.н.), когда соединение между Атлантическим и Тихим океанами сократилось, дав начало пресным водоёмам и водотокам центральной части Южной Америки (Boltovskoy, 1991 по: Noreña et al., 2005).

Поскольку интерстициаль – исконное местообитание морских отопланид, а байкальский вид также найден исключительно в этом биотопе, логично предположить, что перед проникновением в Байкал промежуточным местообитанием для Otoplanidae была интерстициальная подземная вода, после которой черви могли легко заселить псаммаль озера.

Исходя из молекулярных и морфологических данных можно предположить, что *B. maksimovae* либо сохранил (живя в реках или водоёмах – предшественниках Байкала) черты, присущие предковой форме и большинству Otoplanidae, либо (если считать его сестринской линией) приобрёл типичный для морского семейства облик параллельно (как губки, амфиподы, талассоидные моллюски, см. Тахтеев, 2016; Ситникова, 2004) в период существования в литорали гигантского озера – экосистемы океанического типа.

ВЫВОДЫ

1. Открыта и описана новая для Байкала фауна Turbellaria Proseriata, которая включает 4 эндемичных и 1 голарктический вид, относящихся к 3 эндемичным родам двух семейств Otomesostomidae и Otoplanidae, что составляет треть пресноводных Proseriata планеты. Это позволяет считать озеро очагом эндемичного видообразования просериат.

2. Байкальские Proseriata представляют собой 2 группы, разнородных по таксономическому разнообразию, особенностям экологии и распространения в озере. Отomezостомиды освоили большинство биотопов литоральной зоны всего Байкала, встречаются на глубинах более 100 м, в то время как распространение отопланид ограничено единичными бухтами западного побережья Южного Байкала; они являются частью инфауны песчаного грунта до глубины 3–3.2 м.

3. Сохраняя типичную структуру большинства органов, эндемичные представители семейства Otomesostomidae демонстрируют глубокие морфологические преобразования по сравнению с голарктическим видом (близким к предполагаемой предковой форме): появление в репродуктивной системе вспомогательного железистого органа с отдельным отверстием (род *Baikalotomesostoma*), а также генито-оральной поры (род *Combinostoma*).

4. В настоящее время распространение Otomesostomidae и пресноводных Otoplanidae прерывисто. Единственная небайкальская отomezостомида *O. auditivum* имеет голарктическое распространение, предпочитает высокогорные холодные озёра и, по-видимому, является ледниковым реликтом. Напротив, пресноводные отопланиды являются преимущественно речными формами (за исключением байкальского эндемика) и найдены в реках Эльба (Германия), Парана, Уругвай (Бразилия, Уругвай), Ока (Россия). Следовательно происхождение фауны байкальских Proseriata связано с вселением в озеро двух предковых форм: голарктической, а также принадлежащей к группе видов Otoplanidae солоноватоводного, либо морского происхождения.

5. По особенностям видообразования эндемичная фауна Proseriata, очевидно, сходна с малочисленными в видовом отношении, отличающимися глубокими морфологическими преобразованиями группами типа Baikalarctiinae (эндемичное подсемейство Turbellaria с 3 родами и 7 видами), Bathynellidae, Isopoda и др. в отличие от групп, демонстрирующих обильную

дивергенцию с образованием эндемичных родов и семейств: *Turbellaria Kalyptrorhynchia*, амфиподы, остракоды, гастроподы и др.

СПИСОК СТАТЕЙ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в рецензируемых научных изданиях, входящих в перечень ВАК

1. Тимошкин О.А. Первые сведения об эндемичной фауне *Turbellaria Proseriata* (Platyhelminthes, Otomesostomidae) из озера Байкал / Тимошкин О.А., Лухнев А.Г., Зайцева Е.П. // Зоол. журн. – 2010. – Т. 89, Вып. 10. – С. 1165–1180.

2. Лухнев А.Г. *Combinostoma* – новый род эндемичных Otomesostomidae (*Turbellaria*, Proseriata) из озера Байкал / Лухнев А.Г., Тимошкин О.А., Зайцева Е.П. // Зоол. журн. – 2011. – Т. 90, Вып. 10. – С. 1005–1011.

3. Лухнев А.Г. Первая находка *Otomesostoma auditivum* Forel et Du Plessis 1874 (*Turbellaria*, Proseriata, Otomesostomidae) в Азии: «преодоление несмешиваемости» в Байкале? / Лухнев А.Г., Тимошкин О.А. // Зоол. журн. – 2015 – Т. 94. № 8. – С. 1–9.

4. Лухнёв А. Г. Новые вид и род псаммофильных Proseriata (*Turbellaria*, Otoplanidae) из озера Байкал и их родственные взаимоотношения по данным сиквенсов 18S рРНК / Лухнёв А. Г., Королёва А. Г., Кирильчик С. В., Тимошкин О. А. // Зоол. журн. – 2017. – Т. 96, № 11. – С. 1323–1341.

Статьи, опубликованные в других изданиях

5. Timoshkin O.A. First data on the new species flocks of Baikal Proseriata / Timoshkin O.A., Likhnev A.G., Koroleva A.G. // 11-th International Symposium on Flatworm Biology. 26–31 July 2009, Hasselt University, Belgium. P. 33.

6. Лухнев А.Г. Экология и зоогеография новой для Байкала фауны *Turbellaria Proseriata* / Лухнев А.Г., Тимошкин О.А., Зайцева Е.П., Вологина Е.Г. // Материалы Всероссийской конференции молодых ученых «Биоразнообразие: глобальные и региональные процессы». Улан-Удэ, 14–17 сентября 2010 г. С. 44–46.

7. Лухнев А.Г. Пресноводные просериаты – обитатели литорали озера Байкал / Лухнев А.Г., Тимошкин О.А. // Материалы Второй Всероссийской научной молодёжной конференции-школы «Проблемы экологии морского шельфа». Владивосток, 5–11 сентября 2011 г. С. 63–65.

8. Лухнев А.Г. Байкальские *Turbellaria Proseriata*: мофология, систематика, филогения / Лухнев А.Г., Тимошкин О.А. // Тезисы докладов Международной конф. «Пресноводные экосистемы: современные вызовы». Иркутск, 10–14 сентября 2018 г. С. 220.