

*На правах рукописи*

**Борисова Полина Борисовна**

Lumbrineridae (Annelida): молекулярная филогения, система семейства и распространение в Северной Атлантике и Арктике

**Специальность: Гидробиология - 1.5.16**

**АВТОРЕФЕРАТ**

диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Москва 2023

Работа выполнена в лаборатории донной фауны океана Федерального государственного бюджетного учреждения науки Институт океанологии им. П.П. Ширшова Российской академии наук

Научный руководитель:

кандидат биологических наук **Будаева Наталия Евгеньевна**.

Официальные оппоненты:

**Денисенко Станислав Григорьевич**, доктор биологических наук, старший научный сотрудник, заведующий лабораторией морских исследований Федерального государственного бюджетного учреждения науки Зоологический институт Российской академии наук;

**Мюге Николай Сергеевич**, кандидат биологических наук, начальник отдела молекулярной генетики Федерального государственного бюджетного научного учреждения Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии.

Ведущая организация:

Камчатский филиал Федерального государственного бюджетного учреждения науки **Тихоокеанский институт географии** Дальневосточного отделения Российской академии наук.

Защита состоится « \_\_\_\_ » \_\_\_\_\_ 2024 г. в \_\_\_\_ часов \_\_\_\_ минут на заседании диссертационного совета 24.1.090.01 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институт океанологии им. П.П. Ширшова Российской академии наук по адресу: 117997, Москва, Нахимовский проспект, д. 36.

С диссертацией и авторефератом можно ознакомиться в библиотеке ИО РАН и на сайте <http://www.disser.ocean.ru>

Автореферат разослан « \_\_\_\_ » \_\_\_\_\_ 2024 г.

Ученый секретарь диссертационного совета  
кандидат биологических наук

Щука Т.А.

## **ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ**

### **Актуальность темы исследования и степень ее разработанности**

Люмбринериды широко распространены в Арктике и Северной Атлантике и представлены большим числом как мелководных, так и глубоководных видов. Изучение этого семейства представляется перспективным для понимания функционирования экосистем и биогеографической истории этих регионов. Однако система родов разработана слабо; таксономический статус и распространение многих видов остаются до конца неясным. Бедная внешняя морфология люмбринерид позволяет предположить, что генетическое видовое разнообразие в этом семействе значительно превосходит разнообразие известных морфологических видов. По этим причинам семейство традиционно слабо представлено в биогеографическом анализе.

Для понимания как разнообразия, так и эволюции этой группы морских червей необходимо проведение анализа филогенетических отношений на основе молекулярных данных. Отрывочные молекулярные данные известны для нескольких крупных родов люмбринерид, а для большинства редких родов с малым числом видов полностью отсутствуют. Анализ обширного материала с использованием молекулярных методов филогении и делимитации видов позволил оценить реальное родовое и видовое разнообразие люмбринерид в данном регионе. Данные об ареалах генетических видов люмбринерид важны для оценки соответствия их распространения предложенным схемам биогеографического районирования Арктики и Северной Атлантики, как на шельфе, так и в батииали.

### **Цель диссертационного исследования:**

Построение естественной системы сем. Lumbrineridae с использованием молекулярных данных. Выявление разнообразия и закономерностей в распространении люмбринерид в Северной Атлантике и Арктике.

**Для достижения цели были поставлены следующие задачи:**

1. Выполнить филогенетическую реконструкцию сем. Lumbrineridae на основе фрагментов двух митохондриальных (COI, 16S) и одного ядерного (18S) маркера.
2. Оценить монофилетический статус ранее описанных родов, в том числе типового рода *Lumbrineris*.
3. Проанализировать у полученных клад некоторые морфологические признаки, традиционно используемые в систематике люмбринерид.
4. Оценить генетическое разнообразие люмбринерид в Северной Атлантике и Арктике на основе филогенетического анализа и делимитации видов по трем маркерам (COI, 16S, 28S).
5. Выявить новые таксоны в изученном материале.
6. Классифицировать виды по характеру их распространения.
7. Оценить влияние биогеографической границы, отделяющей Северо-восточную Атлантику от Арктики, и системы порогов как ее части на распространение глубоководных и мелководных видов люмбринерид.

**Научная новизна**

В работе впервые выполнена филогенетическая реконструкция для семейства Lumbrineridae на основе молекулярно-генетических данных с использованием трех маркеров, проведена оценка монофилии изученных родов, показан полифилетический статус типового рода *Lumbrineris* и крупного рода *Scoletoma*. В ходе работы получены новые последовательности стандартных молекулярных маркеров для родов и видов, для которых ранее не были известны генетические данные. Данные опубликованы в открытом доступе в базах BOLD и GenBank. Проведена оценка генетического разнообразия люмбринерид в Северной Атлантике и приатлантическом секторе Арктики. Число генетических видов превышает число известных морфологических видов, отмечен новый для региона род (*Gallardonis*), выявлен новый для науки род и предположительно 15 новых

для науки видов. Дополнительно, в материале из Восточной Атлантики выявлен предположительно один новый для науки род, в материале из Австралии описан один новый для науки вид из рода *Helmutneris*.

Показана высокая эффективность системы Гренландско-Исландского и Фареро-Исландского порогов как барьера для расселения: из 19 видов только один обнаружен по обе стороны от порогов. Все глубоководные виды в материале не пересекают систему порогов, по которым проходит часть биогеографической границы, отделяющая восточный регион Северной Атлантики от Арктики.

### **Теоретическая и практическая значимость работы**

Полученные молекулярно-генетические данные добавлены в публичные базы данных и могут использоваться для дальнейших исследований, например при построении филогенетических реконструкций типа Annelida, для последующих таксономических работ в семействе Lumbrineridae. Данные о распространении видов могут использоваться в работах по биогеографии морской фауны, при составлении локальных фаунистических списков.

Результаты работы могут быть применены для выработки рекомендаций по минимизации результатов воздействия антропогенной деятельности на морские донные экосистемы. Полученные данные могут быть применены в учебных курсах по дисциплинам «Зоология», и «Гидробиология», при написании учебной литературы по этим темам.

### **Положения, выносимые на защиту**

- Построение естественной системы Lumbrineridae и оценка монофилетического статуса родов возможны только на основе сочетания морфологических и молекулярно-генетических данных, что обусловлено крайне бедной внешней морфологией представителей семейства и наличием множественных случаев параллельно возникающих в эволюции схожих морфологических структур.
- Оценка родового и видового разнообразия люмбринерид может быть проведена только с применением молекулярно-генетического подхода на

основе независимых генетических маркеров. Генетическое разнообразие видов люмбринерид в Северной Атлантике и прилегающем секторе Арктики превосходит морфологическое не менее, чем в два раза.

- В исследованном регионе преобладают виды с арктическими или бореальными ареалами, и лишь один вид имеет аркто-бореальное распространение. Показана высокая эффективность системы Гренландско-Исландского и Фареро-Исландского порогов как барьера для расселения как мелководных, так и глубоководных видов.

### **Достоверность и апробация полученных результатов**

Достоверность полученных результатов обеспечивается использованием в работе проверенных методик, опубликованных в международных рецензируемых журналах, а также выборки значительного объёма, использованием независимых локусов при молекулярно-генетическом анализе: ядерных и митохондриальных маркеров, и применением актуальных методов их анализа. Основные материалы диссертационной работы были представлены и обсуждены на российских и международных конференциях:

1. Polina Borisova, Nataliya Budaeva. Phylogeny of Lumbrineridae (Annelida): a first molecular approach. 13th International Polychaete Conference. Long Beach, California, USA, 2019.
2. Polina Borisova, Nataliya Budaeva. Genetic diversity and connectivity in Arctic annelids. ForBio (Research School in Biosystematics) Annual Meeting, 2020, Norway, online
3. Борисова П., Будаева Н. Филогения семейства Lumbrineridae на основе молекулярно-генетических данных, Летняя школа по биоинформатике, конференция научных работ участников, Институт Биоинформатики. Санкт-Петербург, 2021.

4. Polina Borisova, Nataliya Budaeva. ForBio and MEDUSA course: Systematics, Morphology and Evolution of Marine Annelids, Virtual symposium: «Phylogeny of Lumbrineridae (Annelida): a first molecular approach» Norway, online, 2021.
5. XVIII Международная конференция студентов, аспирантов и молодых учёных «Ломоносов», online. «Филогения семейства Lumbrineridae на основе молекулярно-генетических данных», Россия, онлайн, 2021.
6. Борисова П.Б. Будаева Н.Е. Генетическое разнообразие Annelida Арктики. VI Всероссийская научная конференция молодых ученых «Комплексные исследования Мирового океана», Москва, 2021.
7. Polina Borisova, Vasily Radashevsky, Viktoria Bogantes, Nataliya Budaeva. Diversity of *Laonice* (Annelida, Spionidae) from the Arctic and the North Atlantic. ForBio (Research School in Biosystematics) Annual Meeting, Norway, online, 2021.
8. Polina Borisova, Nataliya Budaeva. Diversity of three lumbrinerid genera (Annelida) in the North Atlantic and Arctic. ForBio (Research School in Biosystematics) Annual Meeting, Trondheim, Norway, 2022.

#### **Личный вклад автора**

Автором был лично проведен сбор материала в ходе 72 рейса НИС Академик Мстислав Келдыш (2018 г.), обработаны материалы из коллекций ИО РАН, музея Университета Бергена, Беломорской Биологической Станции Московского Государственного Университета им. М.В. Ломоносова (ББС МГУ), Австралийского музея. Все образцы, использованные автором в работе, были исследованы лично с помощью методов морфологического анализа: световая и сканирующая электронная микроскопия (СЭМ), микротомография. Автором были получены более 200 последовательностей ДНК, использованных в молекулярно-генетическом анализе, включая отбор образцов, выделение ДНК, постановка полимеразной цепной реакции (ПЦР), электрофорез, редактирование последовательностей после секвенирования. Весь молекулярно-генетический

анализ (BLAST, выравнивания, построение супер-матрицы, анализ моделей, построение филогенетических реконструкций и делимитация видов) были проведены лично автором. Все опубликованные статьи подготовлены и написаны при личном участии автора, в трех статьях соискатель – первый автор.

### Список работ, опубликованных по теме диссертации

Статьи в рецензируемых журналах, входящих в международные базы SCIE (Web of Science) и Scopus:

1. **Borisova P., Budaeva N.** First Molecular Phylogeny of Lumbrineridae (Annelida) // Diversity. – 2022. – Vol. 14. – №. 2. – P. 83. <https://doi.org/10.3390/d14020083>
2. *Sikorski A.V., Radashevsky A., Castelli, L., Pavlova, A., Nygren, V., Malyar, P., Borisova, B., Mikac, M., Rousou, D., Martin, J., Gil, L., Pacciardi, J., Langeneck.* Revision of the *Laonice bahusiensis* complex (Annelida: Spionidae) with a description of three new species // Zootaxa. – 2021. – Vol. 4996. – №. 2. – P. 253-283. <https://doi.org/10.11646/ZOOTAXA.4996.2.2>
3. *Gunton L.M., Kupriyanova E.K., Alvstad T., Avery L., Blake J.A., Biriukova O., Böggemann M., Borisova P., Budaeva N., Burghardt I., Capa M., Georgieva M.N., Glasby C.J., Hsueh P.W., Hutchings P., Jimi N., Kongsrud J.A., Langeneck J., Meißner K., Murray A., Nikolic M., Paxton H., Ramos D., Schulze A., Sobczyk R., Watson C., Wiklund H., Wilson R.S., Zhadan A., Zhang J.* Annelids of the eastern Australian abyss collected by the 2017 RV ‘Investigator’ voyage // ZooKeys. – 2021. – Vol. 1020. – P. 1-198. <https://doi.org/10.3897/zookeys.1020.57921>
4. **Borisova P., Budaeva N.** *Helmutneris vadum*, a new species of Lumbrineridae (Annelida) from Lizard Island, Great Barrier Reef, Australia // Zootaxa. – 2020. – Vol. 4877. – №. 3. – P. 413-421. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4877.3.2>

5. **Borisova P.B., Schepetov D.M., Budaeva N.E.** *Aponuphis* Kucheruk, 1978 (Annelida: Onuphidae) from western African waters // *Invertebrate Zoology*. 2018. Vol. 15. № 1. P. 19-41. <https://doi.org/10.15298/invertzool.15.1.02>

Монографии и разделы в монографиях:

1. *Oug E., Borisova, P., Budaeva, N.* Lumbrineridae Schmarda, 1861 // *Handbook of Zoology. Annelida. V. 4: Pleistoannelida, Errantia II* (Eds: G. Purschke, M. Böggemann, W. Westheide). Berlin, Boston: De Gruyter. 2022. P. 1-35. <https://doi.org/10.1515/9783110647167-001>

## СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### Глава 1. Обзор литературы

#### *Общая характеристика Lumbrineridae*

Аннелиды (кольчатые черви) являются важным компонентом морских бентосных сообществ в Мировом Океане, часто доминируя по численности и биомассе. Семейство морских бентосных кольчатых червей Lumbrineridae Schmarda, 1861 относится к крупному отряду Eunicida, который характеризуется наличием сложного челюстного аппарата, состоящего из парных мандибул и максилл, и относится к группе эрранных аннелид (Errantia). Семейство широко распространено в Мировом Океане, включает в себя порядка 200 видов, объединенных в 19 родов (Carrera-Parra, 2006a; Oug et al, 2022) и служит кормовой базой для рыб (Bruno et al., 2000; Stehlik et al., 2000; Serrano et al., 2003). Люмбринериды имеют бедную внешнюю морфологию, однако несут сложный челюстной аппарат, обладающий разнообразными морфологическими признаками, важными для систематики группы на родовом и видовом уровнях. Кальцинированный челюстной аппарат состоит из вентральных мандибул, представляющий из себя парные сросшиеся пластинки Y- или X-образной формы, а также дорсального максиллярного аппарата (см. рис. 1). Максиллярный аппарат включает в себя максиллярные подставки и несколько (4-5, изредка 6) пар

максиллярных пластинок. Каждая пара максилл имеет особую форму и обладает рядом характеристик, включая число зубцов, пигментацию, наличие дополнительных ламелл.

*Lumbrineridae* имеет сложную таксономическую историю. Ранняя таксономия эуницидморфных полихет была основана только на внешних морфологических признаках, в 1865 году Kinberg первым обратил внимание на важность строения челюстного аппарата (Golbath, 1989). На протяжении длительного времени объем и диагноз типового и самого крупного рода семейства, *Lumbrineris*, к которому изначально относили подавляющую часть представителей *Lumbrineridae*, менялся. В настоящее время род *Lumbrineris* включает 36 валидных видов (Carrera-Parra, 2006b), статус некоторых описанных ранее видов остается неясным. Монофилия рода также подвергается сомнению (Carrera-Parra, 2006b) и нуждается в дополнительных исследованиях.

### ***Проблемы систематики и филогении Lumbrineridae***

В современной систематике семейства есть ряд следующих проблем. Основные определительные признаки, в первую очередь на уровне родов, сосредоточены вокруг признаков максилл. Для таксономической идентификации люмбринерид необходимо проводить вскрытия, отсутствует единая принятая терминология максиллярных пластинок и дополнительных ламелл. Все это делает затруднительным определение люмбринерид неспециалистами.

Ранние первоописания видов чрезвычайно кратки и не содержат подробной информации о строении челюстей, часто утеряны типовые экземпляры. В ревизии семейства, предложенной Carrera-Parra (2006a) описаны шесть новых родов, каждый из которых состоит из 2-3 видов, однако их монофилетический статус остается неясным. Единственная филогения семейства основана только на морфологических признаках (Carrera-Parra, 2006a). Исследования аннелид последних десятилетий показали, что филогенетические реконструкции, основанные на морфологических признаках, нуждаются в верификации с помощью молекулярно-генетических

методов. Кроме того, в реконструкции Carrera-Parra (2006a) в качестве терминальных таксонов были использованы не виды, а рода, что не позволяет протестировать гипотезу о монофилии, то есть естественном статусе родов люмбринерид.

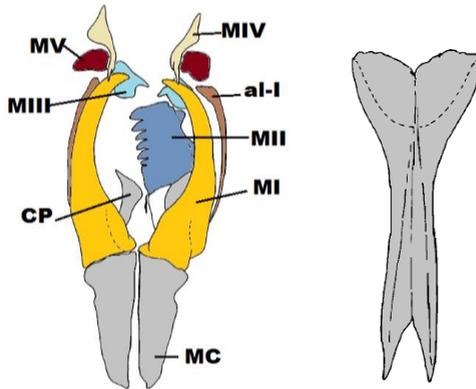


Рисунок 1. Схема строения челюстей Lumbrineridae (по: Oresanz, 1990). Слева максиллярный аппарат, во второй паре максилл одна удалена, справа мандибулы. Обозначения: MC – максиллярные подставки, MI-MV – максиллы, CP – соединительные пластинки, al-I – ламеллы первой пары максилл.

В отсутствии принятой и надежной гипотезы о филогенетических отношениях внутри люмбринерид представляется затруднительным рассмотреть пути эволюции морфологических признаков, а также связанных с ними морфофункциональных адаптаций у представителей этого семейства. Имеется крайне мало данных о питании, образе жизни, размножении и развитии люмбринерид. Чрезвычайно мало данных о скрытом (криптическом) разнообразии внутри люмбринерид, явлении, широко распространенном у морских аннелид, особенно, обладающих небольшим разнообразием внешних морфологических признаков.

### *Биогеографическое районирование Северной Атлантики и Арктики*

Биогеографическому районированию Арктики посвящено большое число публикаций. Применение различных подходов привело к несовпадению схем районирования, как по числу выделенных провинций, так и по положению биогеографических границ (Миронов, 2013). Наиболее четко выраженная граница, повторяющаяся во многих схемах районирования, отделяет Арктический регион от Атлантического региона в районе Фареро-Исландского и Гренландско-Исландского порогов. В частности, эта граница выявляется с помощью биотического подхода, в котором биогеографические границы проводятся по зонам сгущения границ видовых ареалов (Миронов, 2013).

Западный Атлантический регион отделен от Арктики широкой биотической границей (зоной), простирающейся от Ньюфаундленда до южной оконечности Гренландии. Восточный Атлантический регион отделен от Арктики более узкой зоной, проходящей от южной оконечности Гренландии к Исландии и от Исландии к южной оконечности Скандинавии, вдоль Фареро-Исландского и Гренландско-Исландского порогов (рисунок 2). Частично эта биогеографическая граница совпадает с географической границей между Атлантикой и Северным Ледовитым океаном. Однако, подходя к Скандинавскому полуострову, граница идет вдоль него на север и расширяется между Шпицбергенем и северной частью Скандинавского полуострова. Широкая зона биотической границы в Баренцевом море (зона сгущения границ ареалов) является особенностью Арктического шельфа. Предложенная схема районирования основана преимущественно на данных по распространению видов на шельфе (Миронов, 2013).

Районирование глубоководных регионов более затруднительно в связи с недостаточностью данных (Watling et al., 2013; Walting, Lapointe, 2022). Существует ряд работ, посвященных районированию глубоководных частей Мирового Океана. Для абиссали это, например, работы Menzies et al. (1973), Kussakin (1973), Vinogradova (1979), для батии - это работы Zezina (1997) на основе брахиопод и

работы Summers, Watling (2021) и Walting, Lapointe (2022) на основе квидарий. В работах, посвященных батииали, районирование производилось на данных по одному таксону с ограниченной выборкой видов. В своей работе Зезина (1997) разделяет батииальную фауну на четыре основных широтных климатических пояса, при этом границы распространения бореальных видов отличается от границ по Миронову (2013). В схеме, предложенной Walting, Lapointe (2022), Арктическая провинция отделяется от Северной Атлантической Бореальной провинции цепью мелководных порогов, расположенных южнее Исландии. Разные авторы выделяют разное число регионов и провинций, но при этом районирование нижней батииали и абиссали в Арктическом регионе разработано недостаточно (Vedenin, 2022).

### ***Биогеография аннелид Арктики и Северной Атлантики***

Традиционно многощетинковые черви мало использовались в биогеографии, так как до второй трети 20-го века превалировало мнение, что в этом таксоне много космополитичных видов, и четкая биогеографическая структура для полихет не свойственна (Hutchings, Kupriyanova, 2018). Однако более глубокое изучение признаков, сначала морфологических, а затем и молекулярных, показало, что многие виды с широкими ареалами на самом деле часто являются комплексами криптических или псевдокриптических видов с более узкими ареалами (Carr, 2011; Nygren et al., 2018; Grosse et al., 2020). Описание генетического разнообразия полихет с установление границ ареалов генетических видов позволит существенно пересмотреть классификацию ареалов этих червей в изучаемом регионе.

Жирков (2001) выделяет 19 типов распространения кольчатых червей в Северном Ледовитом Океане, а при районировании на основе примерно 100 видов полихет выделяет два глубоководных региона (Норвежский и Арктический) и пять шельфовых регионов (Арктический, Приатлантический, Притихоокеанской, Фареро-Исландский и Скандинавский). Граница между арктическими и

атлантическими регионами проходит также вдоль системы Фареро-Исландского и Гренландско-Исландского порогов.

### **Фауна Lumbrineridae Северной Атлантики и Арктики**

Современных полноценных фаунистических исследований фауны семейства с использованием молекулярно-генетических методов в данном регионе нет. Жирков (2001) в работе по арктическим полихетам отмечает для этого семейства необходимость ревизии этого семейства, и указывает всего два рода с 10 видами: *Lumbrineris* 9 видов и *Augeneria* 1 вид, используя устаревшие и не валидные на данный момент названия. Специалист по фауне люмбринерид Оуг (неопубликованные данные) выделяет в настоящее время для Северной Атлантики и прилегающих районов Арктики 15 видов из четырех родов: *Lumbrineris* – 5 видов, *Scoletoma* – 4 вида, *Abyssoninoe* – 3 вида, *Augeneria* – 3 вида.

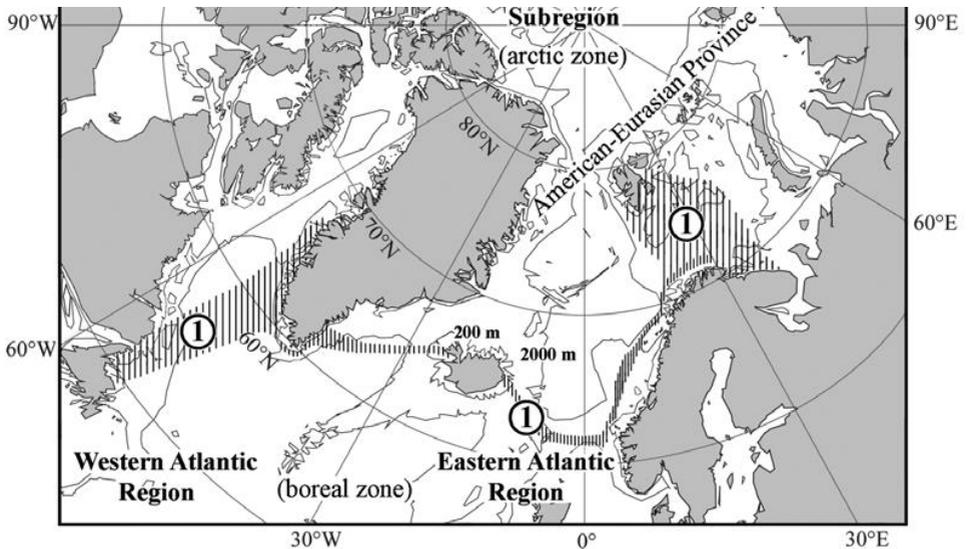


Рисунок 2. Биogeографическая граница между арктической и boreальной зоной (показано штрихами и цифрой 1) (по: Миронов, 2013).

## Глава 2. Материалы и методы

В работе мы исследуем фауну люмбринерид Северной Атлантики и прилегающих районов Арктики. В районе исследования проходит биогеографическая граница, отделяющая Арктический регион от Атлантического региона по Миронову (2013) – далее в тексте “биогеографическая граница” (рис. 2).

Оригинальный материал был собран автором в Арктике (Карское море, море Лаптевых) в ходе 72 рейса НИС Академик Мстислав Келдыш в 2018 году. Были использованы также материалы, хранящиеся в Музее Университета Бергена (Норвегия), Музее Зенкенберга (Германия), Беломорской Биологической Станции Московского Государственного Университета им. М.В. Ломоносова, а также в Австралийском музее. Эти материалы охватывают Северо-восточную и Восточную Атлантику, Белое море, а также воды Австралии и западное побережье Африки и значительно увеличивают разнообразие исследованных люмбринерид на родовом и видовом уровне. Всего в работе было исследовано более 600 экземпляров собранных с глубин от 0 до 3500 м: из них для 147 собранных в районе Северной Атлантики и прилегающих районах Арктики мы анализировали только молекулярные данные. Для морфологии было рассмотрено более 500 экземпляров, значительную часть составлял материал, собранный вдоль западного побережья Африки (470 экземпляров). Молекулярные данные были получены для 192 экземпляров.

Для изучения **морфологии** использовали методы световой микроскопии и сканирующей электронной. Для получения дополнительной информации о трехмерном расположении элементов челюстного аппарата, 10 экземпляров люмбринерид из разных родов исследовали с помощью микрокомпьютерной томографии. **Выделение ДНК и постановку ПЦР** проводили по стандартным протоколам с использованием готовых наборов реагентов. Для **выравнивания последовательностей** использовали алгоритм MUSCLE (параметры по умолчанию) (Edgar, 2004).

В работе использовали **два набора молекулярных данных (датасета)**. Первый набор (датасет-1), включающий в себя максимально доступное в изученном материале разнообразие родов, использовали для построения филогении семейства и проверки монофилии изученных родов. Датасет-1 состоял из последовательностей двух митохондриальных (COI, 16S) и одного ядерного (18S) маркеров, полученных для 45 экземпляров для 18 видов из 10 родов и данные из GenBank для 8 экземпляров. Второй набор (датасет-2) содержал последовательности COI, 16S из датасета 1. Дополнительно для 147 экземпляров люмбринерид из Северной Атлантики и прилегающих районов Арктики были получены данные по COI, 16S и 28S. Для 10 экземпляров из разных родов из датасета 1 были получены последовательности 28S. **Филогенетический анализ** проводили двумя методами: Байесовский анализ и методом максимального правдоподобия с использованием суперматрицы, включающей все три маркера. Реконструкцию проводили в программе MrBayes v. 3.2.1 (Ronquist et al., 2012) и в IQ-Tree v1.6.10 (Nguyen et al., 2015) на портале CIPRES Science Gateway V3.3 (Miller et al., 2016). Для **делимитации видов** использовали метод PTP (Poisson Tree Processes, Zhang et al., 2013) на основе деревьев, построенных в ходе байесовского анализа, отдельно для каждого маркера. В работе мы оперировали понятием вида в рамках филогенетической концепции вида.

Для **анализа распространения** видов из Северной Атлантики и Арктики мы разделили виды на мелководные (шельфовые-верхнебатиальные), глубоководные (нижнебатиальные-абиссальные) и эврибатные. Для разделения видов мы приняли условную границу в 1000 м, так как максимальная глубина на протяжении Фареро-Исландского и Гренландско-исландского порогов приблизительно 840 метров (Hansen & Østerhus, 2000). К мелководным мы относили виды, отмеченные хотя бы на одной станции менее 1000 м глубиной, и имевшие разброс глубин менее 2000 метров. Глубоководными мы считали виды, которые были встречены на станциях глубиной 1000 м и более. К эврибатным относили

виды, обитающие в диапазоне глубин более 2000 м. Для отнесения ареала вида к арктическому или бореальному смотрели пересечение видом биогеографической границы.

### Глава 3. Система семейства Lumbrineridae на основе молекулярных данных

#### Результаты

##### *Филогенетическая реконструкция*

По результатам анализа, семейство Lumbrineridae является монофилетическим, и имеет следующие поддержки: апостериорная вероятность (PP) 1.00, бутстреп (BP) 98. Следующие рода являются монофилетическими с высокой поддержкой: *Augeneria* (клада L, PP 1.00, BP 96), *Abyssoninoe* (клада G, PP 1.00, BP 100), *Gallardoneris* (клада D, PP 1.00, BP 100), *Lumbrineriopsis* (клада M, PP 1.00, BP 97), *Ninoe* (клада J, PP 1.00, BP 100) (рисунок 3).

Типовой род семейства, *Lumbrineris* (клады А и Н) и род *Scoletoma* (клады В и Е) оказались полифилетическими. *Lumbrineris mixochaeta* образовал хорошо поддержанную (PP 1.00, BP 100) кладу со *Scoletoma fragilis* (типовой вид рода *Scoletoma*) и *Lumbrineridae* gen.sp. В то время как кладу, объединяющая *Lumbrineris latreilli* (типовой вид рода *Lumbrineris*), *L. infaltata* и *Lumbrineris* sp., (PP 0.89, BP 73) была сестринской (с низкой поддержкой, PP 0.60, BP 52) по отношению к кладу *Abyssoninoe/Hilbigneris* (PP 0.85, BP 81). *Scoletoma tetraura* и *Scoletoma zonata* (Johnson, 1901) группируются в кладу Е, сестринскую к кладу, включающей *Gallardoneris*, *L. mixochaeta*, *S. fragilis* и *Lumbrineridae* gen.sp., хотя эти отношения были слабо поддержаны (PP 0,81, ИЗ 81).

В обоих анализах были обнаружены три кладу надродового уровня с высокими поддержками: Клада 1 (*Lumbrineris*, *Scoletoma*, *Hilbigneris*, *Gallardoneris*, *Abyssoninoe*, *Helmutneris*) с поддержкой (PP 0,99, BP 74); Клада 2 (*Ninoe* и *Lumbrinerides*) с поддержкой (PP 0,99, BP 87) и Клада 3 (*Augeneria* и *Lumbrineriopsis*) с поддержкой (PP 0,96, BP 74) (рисунок 3).

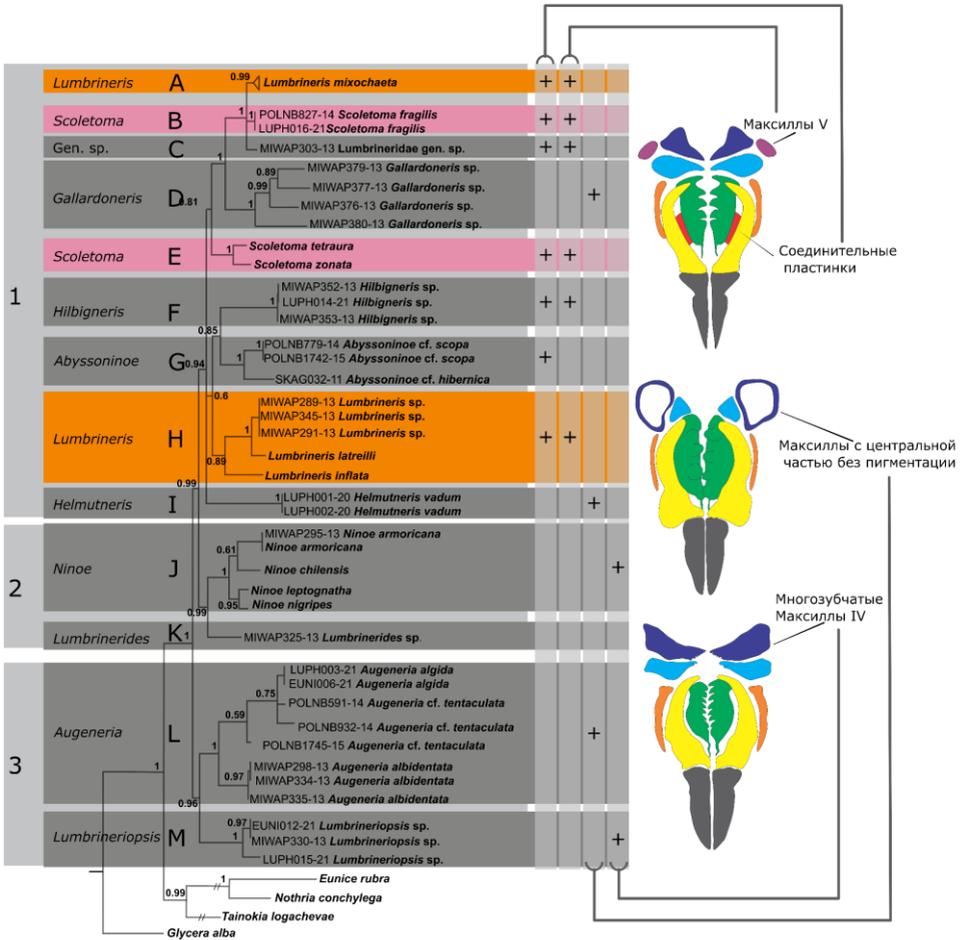


Рисунок 3. Филогенетическая реконструкция семейства Lumbrineridae на основе байесовского анализа. Буквами А-М отмечены клады на уровне родов. Цифрами 1-3 обозначены клады надродового уровня. В колонках показано наличие (+) или отсутствие признаков строения челюстного аппарата. Признаки челюстного аппарата показаны на примерах схем строения для родов (сверху вниз): *Lumbrineris*, *Augeneria*, *Ninoe*.

По результатам вышеприведенного анализа (на основе датасета-1) выявлен потенциально новый род (Lumbrineridae gen. sp.), отмеченный из западного побережья Африки с глубин около 500 м и схожий с родом *Abyssoninoe*. Ввиду

отсутствия достаточного количества материала, в данной работе мы приводим предварительную информацию об этом роде, которая нуждается в дополнении для полноценного описания таксона. В материале из северо-восточной Австралии автором был выделен и описан новый вид *Helmutneris vadum* Borisova & Budaeva, 2020.

### *Морфологические признаки в полученных кладах*

Ниже (таблица 1) представлено распределение признаков по родам на основе литературных и собственных данных. Выбраны признаки, которые характеризуют клады надродового уровня, а также те, которым уделялось большое внимание в предыдущих ревизиях семейства (Orensanz 1990, Carrera-Parra 2006a): наличие/отсутствие жабр, типы крючковидных щетинок, наличие окаймленных щетинок, число максилл, наличие соединительных пластинок, цвет четвертой пары максилл и наличие нескольких зубцов у четвертой пары максилл.

Таблица 1. Основные признаки для родов семейства Lumbrineridae (по: Carrera-Parra, 2006a, Oug et. al., 2022, собственные данные). Серым выделены рода, которые представлены в анализе в данной работе (датасет-1). Щ. – щетинки, СП – соединительные пластинки, MIV – четвертые максиллы.

Род	Сложные крючковидные щ.	Число зубцов в крючковидных щ.	Окаймленные крючковидные щ.	Число максилл	СП	Многозубчатые MIV	Белые MIV	Жабры
<i>Lumbrineris</i>	да	много	нет	5	да	нет	нет	нет
<i>Abyssoninoe</i>	нет	много	да	4+1	нет	нет	нет	нет
<i>Arabellonereis</i>	нет	много	нет	5	нет	нет	нет	нет
<i>Augeneria</i>	да	много	нет	4	нет	нет	да	нет
<i>Cenogenus</i>	нет	много	нет	4	нет	нет	нет	да
<i>Eranno</i>	нет	много	нет	5	да	нет	да	нет
<i>Gallardonneris</i>	да	много	нет	4	нет	нет	да	нет
<i>Gesaneris</i>	нет	много	нет	4	нет	нет	да	нет

<i>Helmuteris</i>	нет	много	нет	4	нет	нет	да	нет
<i>Hilbigneris</i>	да	много	нет	5	да	нет	нет	нет
<i>Kuwaita</i>	нет	много	нет	5	да	нет	нет	да
<i>Loboneris</i>	да	много	нет	4	нет	нет	да	нет
<i>Lumbricalus</i>	да	много	нет	5	да	нет	нет	нет
<i>Lumbrinerides</i>	нет	2	нет	4	нет	нет	нет	нет
<i>Lumbrineriopsis</i>	нет	2	нет	4	нет	да	нет	нет
<i>Lysarete</i>	нет	много	нет	6	да	нет	нет	нет
<i>Ninnoe</i>	нет	много	нет	5	нет	да	нет	да
<i>Scoletoma</i>	нет	много	нет	5	да	нет	нет	нет
<i>Sergioneris</i>	нет	много	нет	4	да	нет	нет	нет
Lumbrineridae gen. sp.	нет	много	да	4+1	да	нет	нет	нет
Lumbrineridae gen. sp. A	нет	много	да	4+1	нет	нет	нет	нет

## Обсуждение

### Филогенетическая реконструкция

Наша реконструкция, полученная на основе молекулярных данных, в значительной мере отличается от реконструкции Carrera-Parra (2006a). Так, у Carrera-Parra (2006a) большинство родов (за исключением *Arabellonereis*, *Lysarete*, *Ninnoe*) объединяются в две крупные клады с четырьмя или пятью парами максилл. Базальные рода *Arabellonereis* и *Lysarete* не были представлены в нашем материале, поэтому мы не можем ничего сказать про их положение внутри семейства. Представленные в нашем материале роды формируют три надродовые клады, и ни одна из них не совпадает с надродовыми кладами в филогении на основе морфологии. Наши данные показывают, что два центральных рода в семействе (*Lumbrineris* и *Scoletoma*) являются сборными и требуют отдельного исследования по уточнению их таксономического состава и диагнозов. В четвертой главе

диссертации два этих рода исключены из анализа распространения люмбринерид в Северной Атлантике и Арктике ввиду их неясного статуса и таксономического состава. *Lumbrineriopsis* и *Lumbrinerides* традиционно объединялись в одну кладу из-за их миниатюрных размеров и двузубых крючковидных щетинок, характерных только для двух этих родов. Однако на нашей реконструкции они образуют сестринские клады с родами *Augeneria* и *Ninoe* соответственно. Большинство исследованных родов на нашей реконструкции монофилетические, и несколько из них имеют высокие поддержки. Тем не менее, в анализе имеется лишь небольшое число типовых видов исследованных родов, что является необходимым условием для максимально точного определения статуса той или иной полученной клады.

#### ***Анализ морфологических признаков***

Пять пар максилл и соединительные пластинки отмечены у всех представителей Клады 1, за исключением *Gallardoneris* и *Helmutneris*. За пределами этой клады эти признаки не встречаются. Вероятно, эти признаки являются синапорофией для клады 1 (метапоморфией в узком смысле: случай когда признак отсутствует у части представителей клады, Assis, 2017; Ballego-Campos et al., 2023). Возможно, утрата пятой пары максилл и соединительных пластинок у *Gallardoneris*, *Helmutneris* произошла вторично и независимо. Признак отсутствия пигментации на максиллах встречается у представителей Клады 1, двух неродственных родов *Gallardoneris* и *Helmutneris*, и Клады 2 – *Augeneria*. Наши данные показывают, что данный признак, вероятно, является гомоплатическим и возникал в эволюции люмбринерид параллельно и независимо, как минимум, трижды. Многозубчатые четвертые максиллы отмечены у рода *Ninoe* (Клада 2) и *Lumbrineriopsis* (Клада 3). Два этих рода не являются близкородственными, указывая на то, что многозубчатые максиллы IV также являются гомоплатическим признаком у люмбринерид. Клада *Ninoe* (J) имела высокую поддержку и состояла из четырех видов, все из которых имели ассоциированные с параподиями пальчатые жабры в передней части тела. У

люмбринерид известны и другие типы жабр, однако представители других родов, несущих жабры, не были включены в наш анализ, и статус этого признака за пределами рода *Ninoe* остается неясным. Вероятно, именно разветвленные пальчатые жабры могут считаться синапоморфией *Ninoe. Lumbrinerides* (Клада 2) и *Lumbrineriopsis* (Клада 3) традиционно рассматривались как близкие роды (Carrera-Parra, 2006a), тем не менее, эти роды не образовали сестринских отношений на нашей реконструкции. Вероятно, процесс миниатюризации в этих двух родах шел независимо, а наличие простых двузубых крючковидных щетинок, возможно, является прогенетическим признаком, что, однако, требует дальнейшего изучения. Окаймленные крючковидные щетинки характерны для рода *Abyssoninoe*, однако в нашем материале такой тип щетинок также встречался у *Lumbrineridae gen. sp.* (рисунок 3, клада С), а также у представителей *Lumbrineridae gen. sp. А* (см. главу 4, это род включен в анализ на основе датасета-2). В работе Carrera-Parra данный признак обозначен как аутапоморфия для рода *Abyssoninoe*. Наличие окаймленных крючковидных щетинок в трех неродственных родах указывает на то, что этот признак является гомоплазией. Наличие сложных крючковидных щетинок в работе Carrera-Parra отмечено как гомоплазия, этот признак отмечен у части родов из разных клад его реконструкции (*Augeneria, Loboneris, Gallardoneris, Gesaneris, Lumbrineris, Hilbigneris, Kuwaita, Lumbricalus, Sergioneris u Eranno*). По нашим данным, этот признак встречается у части родов как минимум в двух кладах надродового уровня с высокой поддержкой. Мы оцениваем этот признак как гомопластический.

## Глава 4. Фауна люмбринерид в северной Атлантике и Арктике: генетическое разнообразие и распространение

### Результаты

#### *Генетическое разнообразие*

Анализ делимитации видов (см. рис. 4) в материале из акватории Северной Атлантики и прилегающих районов Арктики выявил 4 монофилетических рода и 19 генетических видов: *Abyssoninoe* (4 вида), *Augeneria* (3 вида), *Gallardoneri* (7 видов), и, вероятно, новый для науки род Lumbrineridae gen sp. A (5 видов).

#### *Распространение люмбринерид в Северной Атлантике и Арктике*

Анализ ареалов полученных клад показало наличие большого числа локальных ареалов, что, вероятно, может быть отчасти связано с небольшой выборкой (рисунок 5). На одной станции могут находиться представители нескольких видов из одного рода одновременно.

Вертикальное распространение видов показано на рисунке 6. Среди выявленных 19 генетических видов отмечено восемь глубоководных арктических видов (клады Au-2, Ga-14, Ga-15, L.g.sp-4, L.g.sp-5, L.g.sp- 6, L.g.sp-7, L.g.sp-8), четыре мелководных бореальных вида (клады Au-1, Au-3, Abyss-11, Ga-16), два эврибатных бореальных вида (Ga-13 и Abyss-10), четыре глубоководных бореальных вида (Abyss-12, Ga-17, Ga-18, Ga-19). Также был отмечен один мелководный аркто-бореальный вид (Abyss-9, с допущением, см. ниже обсуждение), большинство находок которого отмечено на шельфе Норвежского и Баренцева морей, но также около о. Ян-Майен.

### Обсуждение

#### *Генетическое разнообразие*

Для рода *Abyssoninoe* в изученном регионе известно четыре вида, однако их статус до конца неясен. В роде *Augeneria* выявлены ранее известные виды *Augeneria algida* и *A. cf. tentaculata*, а также предположительно один новый для науки вид. Род

*Gallardoneris* впервые отмечен для данной акватории, этот род был описан в начале 21-го века из более южных регионов Атлантики, и на данный момент включает три описанных вида. С высокой вероятностью, все выявленные виды *Gallardoneris* являются новыми для науки, как и 5 видов предположительно нового рода *Lumbrineridae* gen sp. A. Таким образом, в нашем материале по предварительной оценке имеется 13 новых для науки видов. При этом добавление новых видов из материала Северной Атлантики и Арктики в филогению семейства, построенную на основе датасета-1, подтверждает монофилию родов *Augeneria*, *Abyssoninoe*, *Gallardoneris*, выявленную в третьей главе работы.

### ***Распространение любринерид в Северной Атлантике и Арктике***

При рассмотрении только глубоководных видов (глубже 1000 м) относительно структур Фареро-Исландского и Гренландско-Исландского порогов, а также биогеографической границы, совпадающей с ними, оказалось, что южнее от порогов находятся 3 вида, к северу 6, и ни одного вида по обе стороны от порогов (рис. 6). При этом среди мелководных видов встречались те, что находятся по обе стороны от порогов, но поскольку биогеографическая граница идет вдоль Скандинавии на север и далее в Баренцево море, то большинство мелководных видов также ее не пересекают и расположены вдоль границы или к югу от нее. Исключение составляет один вид *Abyss-9*, отмеченный на шельфе и в верхней батииали Северного, Норвежского и Баренцева морей, а также у о-ва Ян-Майен, расположенного в Арктической зоне. Однако есть вероятность, что этот вид является на самом деле арктическим, заходящим на границу в области шельфа, так как в наших данных этот вид не встречается к югу от границы, в бореальной области. Глубоководные виды в нашем материале (верхнеабиссальные и нижнебатииальные) не пересекают биогеографическую границу, и находятся по разные стороны (к югу или к северу) от Фареро-Исландского и Гренландско-Исландского порогов. Таким образом, для батииали данная биогеографическая граница также работает.

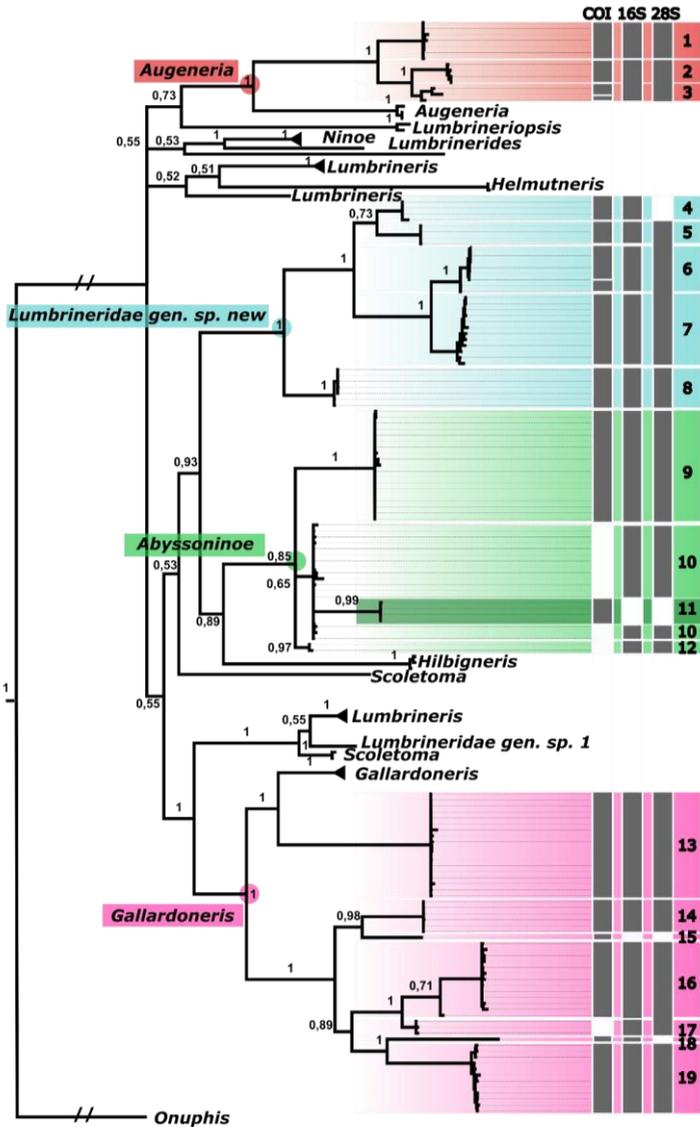


Рисунок 4. Филогенетическая реконструкция и результаты видовой делимитации для Lumbrineridae из вод Северной Атлантики и прилегающих регионов Арктики (датасет 2). Цифрами 1-19 обозначены номера клада, соответствующих молекулярно-генетическим видам. Белым цветом обозначено отсутствие последовательностей в данной кладе для данного маркера.

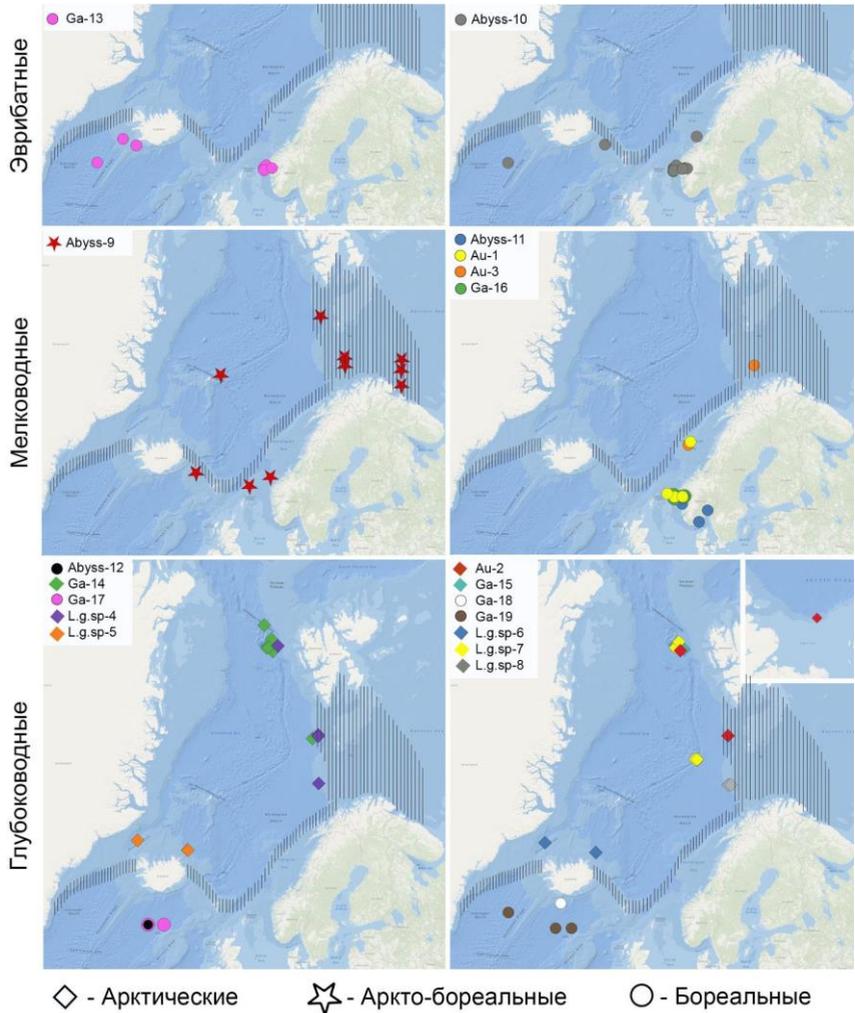


Рисунок 5. Распространение молекулярно-генетических видов Lumbrineridae. Разными цветами отмечены разные виды. Сокращения Abyss, Au, Ga, L.g.sp. соответствуют родам *Abyssoninoe*, *Augeneria*, *Gallardoneris*, *Lumbrineridae* gen. sp. A. Номера соответствуют генетическим видам на рис. 4. Клада Au-2 также отмечена в море Лаптевых (врезка на карте). Штриховкой показана биогеографическая граница между арктической и boreальной зонами по Миронову (2013).

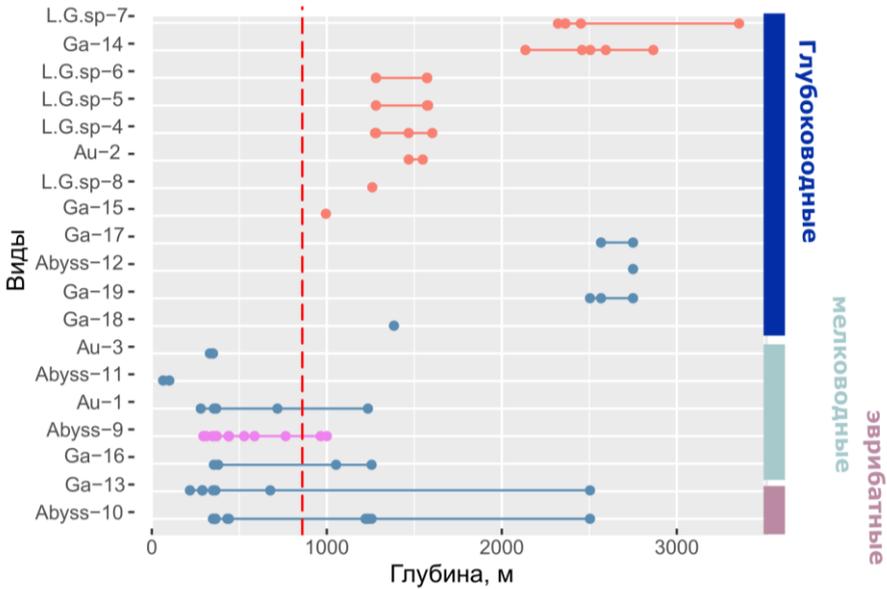


Рисунок 6. Вертикальное распределение полученных молекулярно-генетических видов. Пунктирной линией обозначена максимальная глубина Фареро-Исландского и Гренландско-Исландского порогов 840 м. Красный цвет – арктические виды, голубой – boreальные, фиолетовый – аркто-boreальный. Обозначения видов как на рис. 5.

Наши данные охватывают распространение небольшой группы глубоководных аннелид, однако, они не противоречат уже имеющимся данным по другим группам морских организмов (Weisshappel, 2001; Schnurr et al., 2018) свидетельствующим о наличии биогеографической границы между Арктической и Boreальной областями, проходящей по системе Гренландско-Исландского и Фареро-Исландского порогов не только на шельфе, но и в верхней и нижней батии. Полученные данные демонстрируют, что наличие этой границы на больших глубинах удастся проследить, только оценивая ареалы видов, выявленных и описанных, в том числе, с использованием молекулярных методов.

## Выводы

1. На основе полученной филогенетической реконструкции показана монофилия родов *Ninnoe*, *Augeneria*, *Abyssoninnoe*, *Gallardoneris* и *Lumbrineriopsis*. Типовой род семейства, *Lumbrineris*, и морфологически схожий с ним род *Scoletoma* являются полифилетическими таксонами и нуждаются в ревизии.

2. В водах западной Африки выявлен потенциальный новый для науки род, из северо-восточной Австралии описан один новый для науки вид, *Helmutneris vadum* Borisova & Budaeva, 2020.

3. Признаки, традиционно используемые в систематике люмбринерид, такие как наличие сложных многозубатых, простых двузубых или простых окаймленных многозубчатых крючковидных щетинок, а также отсутствие пигментации в MIV, многозубчатые MIV и срастание MIV и MV – гомоплазии (возникали неоднократно и независимо), а наличие пяти пар максилл и соединительных пластинок – вероятно синапоморфии (метапоморфии) для одной клады, включающей 7 родов.

4. Разнообразие люмбринерид Северной Атлантики и Арктики значительно увеличено. В регионе отмечен новый для науки род, а также впервые род *Gallardoneris*. Видовое разнообразие увеличено на 13 потенциально новых видов, тогда как для региона ранее было известно 15 видов.

5. Система Гренландско-Исландского и Фареро-Исландского порогов представляет собой эффективный барьер для расселения как мелководных, так и глубоководных видов.