

See discussions, stats, and author profiles for this publication at: <https://www.researchgate.net/publication/369549192>

Eurytemora gracilicauda (Copepoda: Calanoida) in the Russian Arctic

Article in Proceedings of the Zoological Institute RAS · March 2023

DOI: 10.31610/trudyzin/2023.327.1.25

CITATIONS

0

READS

64

2 authors:



Natalia Sukhikh

Russian Academy of Sciences

30 PUBLICATIONS 231 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)



E. B. Fefilova

Komi Scientific Center

79 PUBLICATIONS 349 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)



УДК 574.472.08:595.34(985)

Eurytemora gracilicauda (Copepoda: Calanoida) в российской Арктике

Н.М. Сухих^{1, 2*} и Е.Б. Фефилова³

¹ Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб. 1, 199034 Санкт-Петербург, Россия; e-mails: Natalia.Sukhikh@zin.ru

² Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Ленинский просп., 33, 119071, Москва, Россия

³ Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук, ул. Коммунистическая, 28, 167982 Сыктывкар, Республика Коми, Россия; e-mail: fefilova@ib.komisc.ru

Представлена 15 октября 2022; после доработки 17 января 2023; принята 11 февраля 2023.

РЕЗЮМЕ

В результате изучения популяций ракообразных рода *Eurytemora* из внутренних водоемов бассейнов Белого, Печорского морей, дельты Лены, о. Врангеля и с п-ова Камчатка установлено, что вид *Eurytemora gracilicauda* распространен вдоль всей северной границы российской Евразии. Для популяций из наскальных ванн Кандалакшского залива Белого моря, из озера на о. Кашин в Печорском море и из дельты реки Лены показано, что распространение вида происходило последовательно вдоль побережья Арктики. Исследования основываются на генетическом (участки генов CO1 и ITS1) и морфологическом анализе популяций. Методами морфологии подтверждена синонимия камчатского вида *E. kurenkovi* и *E. gracilicauda*. Коэффициенты вариации (CV), подсчитанные для популяций самок из Белого моря, дельты Лены и с п-ова Камчатка не превышали 10%, что говорит о низкой морфологической изменчивости вида. Наиболее широко представленная в генетическом анализе беломорская популяция имеет низкий уровень генетической изменчивости, что, совместно со значительной толерантностью к колебаниям солености в наскальных ваннах, в которых она обитает, может свидетельствовать о ее недавнем вселении в регион. Филогенетический анализ надежной топологии для вида *E. gracilicauda* не выявил. Показано, что вид не является родственным видам группы *affinis*. Результаты анализа молекулярного датирования на основе участка митохондриального гена CO1 указывают на образование вида *E. gracilicauda* на границе эпох Палеоцен-Верхний мел, а род *Eurytemora*, вероятно, является лавразийским по происхождению.

Ключевые слова: Арктические виды, Белое море, время происхождения вида, Камчатка, Коэффициент вариации, морфологический анализ, филогенетический анализ, Copepoda, *Eurytemora gracilicauda*

Eurytemora gracilicauda (Copepoda: Calanoida) in the Russian Arctic

N.M. Sukhikh^{1*} and E.B. Fefilova²

¹ Zoological Institute of the Russian academy of sciences, Universitetskaya emb. 1, 199034 Saint Petersburg, Russia; e-mail: Natalia.Sukhikh@zin.ru

² Institute of Biology of the Komi Scientific Center of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Communisticheskaja str., 28, 167982 Syktyvkar, Komi Republic, Russia; e-mail: fefilova@ib.komisc.ru

Submitted October 15, 2022; revised January 17, 2023; accepted February 11, 2023.

* Автор-корреспондент / Corresponding author.

ABSTRACT

As a result of studying the populations of *Eurytemora* genus crustaceans from the internal reservoirs of the drainage basin of the White, Pechora Seas, the Lena deltas, Island of Wrangel and Kamchatka peninsula was set that the species *Eurytemora gracilicauda* is common along the entire northern border of Russian Eurasia. It was shown that the species distribution for populations from the rockpools of the Kandalaksha Bay of the White Sea, from Lake on Kashin Island in the Pechora Sea and from the Lena River Delta was sequentially along the coast of the Arctic. Studies are based on genetic (parts of CO1 and ITS1 genes) and morphological analyzes of the studied populations. The synonymy of the Kamchatka species *E. kurenkovi* and *E. gracilicauda* was confirmed by the morphological analysis. Variation coefficients (CV), calculated for the populations of females from the White Sea, the Lena River delta and from the Kamchatka do not exceed 10%, which indicates a low morphological variability of the species. The most widely represented in the genetic analysis, the White Sea population has a low level of genetic variability, which, together with significant tolerance to the fluctuations of salinity in the rockpools in which it lives, may indicate its recent introduction to the region. A phylogenetic reconstruction was not revealed reliable topology for the species *E. gracilicauda*. It was shown that *E. gracilicauda* is not related to the *affinis* group species. Molecular Clocks with use part of CO1 gene and paleontological calibration revealed the speciation of *E. gracilicauda* species on the Paleocene – Late Cretaceous boundary. We also can hypothesize a Laurasian origin of the *Eurytemora* genus.

Key words: Arctic species, White Sea, the speciation time, Kamchatka, variation coefficient, morphological analysis, phylogenetic analysis, Copepoda, *Eurytemora gracilicauda*

ВВЕДЕНИЕ

Локальные изолированные популяции атлантических и тихоокеанских видов в прибрежных районах Арктики обнаруживались еще в 20 веке (Скарлато и Голиков [Scarlato and Golikov] 1985; Абрамова [Abramova] 1996, 1999, 2004. На тот момент исторические причины считались основным объяснением происхождения этих изолятов, а именно – длительное существование реликтовых популяций видов, ареал которых некогда охватывал всю Голарктику (Скарлато и Голиков [Scarlato and Golikov] 1985. На сегодняшний день возможность биологических инвазий или антропогенного заноса данных видов (например, с балластными водами судов в регионы Арктики) уже не кажется чем-то удивительным. Не последнюю роль в нахождении таких видов нередко является их ошибочное определение, связанное с недостаточно разработанной систематикой, а также существованием видов-двойников (Lajus et al. 2015). Одним из таких арктических видов с неясным происхождением, встречаемых локально в Арктике, с ошибками в таксономической идентификации, является *Eurytemora gracilicauda* Akatova, 1949.

Становление представлений о виде *E. gracilicauda* в российской Арктике также имеет свою историю. Вид был описан Н.А. Акатовой из бас-

сейна р. Колыма в 1949 г. Описание его (Акатова [Akatova] 1949) крайне лаконичное, почти не содержит рисунков и уместается на одной странице текста в «Учебных записках ЛГУ». В связи с таким кратким описанием при определении этого вида впоследствии возникало много вопросов и ошибок. В результате в Палеарктике, помимо типового местообитания, *E. gracilicauda* была обнаружена впервые только в 2008 г. на о. Вайгач в Печорском море (Фефилова [Fefilova] 2008) и описана как подвид *E. gracilicauda occidentalis* Fefilova, 2008.

Более того, описание вида по одной популяции без оценки изменчивости привело к тому, что в дальнейшем ошибочно были описаны новые виды и подвиды этого таксона: *Eurytemora brodskyi* Kos, 1993 из наскальных ванн побережья Белого моря, *Eurytemora kurenkovi* Borutzky, 1961 из озера Лахтак на Камчатке и *E. gracilicauda occidentalis* с острова Вайгач (Боруцкий [Borutzky] 1961; Кос [Kos] 1993; Фефилова [Fefilova] 2008). Позже они были сведены в синонимы с *E. gracilicauda* (Боруцкий и др. [Borutzky et al.] 1991 и Fefilova et al. 2020a).

Нужно отметить, что специальный морфологический анализ по синонимизации *E. kurenkovi* и *E. gracilicauda* не был выполнен, поскольку такая работа не предполагалась в рамках определителя Calanoida (Боруцкий и др. [Borutzky et al.] 1991). Между тем описание

вида *E. kurenkovi* достаточно подробное, хотя и содержит минимальное количество рисунков. В дифференциальном диагнозе этого вида нет даже упоминания о *E. gracilicauda* и о статье, в которой она была описана, хотя очевидно, что виды очень схожие. Вероятно, авторы не знали о существовании работы Акатовой [Akatoва] 1949 г. на момент описания *E. kurenkovi*. Данное предположение подтверждается и тем, что до 1964 г. работ по виду *E. gracilicauda* не встречается (Heron 1964; Wilson and Tash 1966; Shih et al. 1971; Heron and Damkaer 1976; Dussart and Defaye 1983). Возможно, это связано и с тем, что в послевоенные годы до начала 60-х годов XX века акватории Аляски и Дальнего Востока мало исследовали, либо данный вид имел более ограниченное распространение в то время. В России до появления определителя Боруцкого и др. [Borutzky et al.] в 1991 г. существовал единственный определитель по пресноводным Calanoida – Рылова [Rylov] 1930, в котором *E. gracilicauda* не числился, поскольку был описан только в 1949 г.

На сегодняшний день за пределами России *E. gracilicauda* зарегистрирована только в водах Аляски (США) (Dodson et al. 2010; Heron, 1964). По мнению американских авторов (Dodson et al. 2010), вид *E. gracilicauda* очень близок морфологически к *E. americana* Williams, 1906, что впоследствии привело к путанице с видовым названием беломорской популяции из наскальных ванн Кандалакшского залива (Сухих и др. [Sukhikh et al.] 2016). Первоначальная идентификация беломорской эуритеморы была сделана на основе сравнения ее последовательностей ДНК с американскими, ошибочно определенными как *E. americana* (Сухих и др. [Sukhikh et al.] 2016). Позже авторами данной статьи была выполнена специальная работа по сравнению этих двух видов, где было показано, что они достоверно различаются по морфологическим и генетическим признакам (Fefilova et al. 2020b). Сравнение участка гена CO1 популяций вида *E. gracilicauda* из дельты Лены, дельты Печоры и наскальных ванн Кандалакшского залива Белого моря показало, что они практически идентичны друг другу (Fefilova et al. 2020a). С помощью анализа ядерного гена 18S rRNA была подтверждена находка *E. gracilicauda* на о. Врангель (Fefilova et al.

2020a). Изучение морфологии особей данных популяций также показало, что они практически не различаются между собой (Fefilova et al. 2020a).

Данная работа посвящена дальнейшему анализу вида на территории Российской Арктики: проведена морфологическая оценка новых популяций с о. Соловецкий и озера Кисло-сладкое рядом с ББС МГУ в Северной Карелии, а также с Камчатки из озера Нерпичье (Лахтак). Цель исследования – отследить пути расселения вида и оценить время его образования с помощью методов молекулярной генетики.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В работе были использованы пробы *Eurytemora* из бассейнов Белого, Печорского морей, дельты р. Лена, с о. Врангель, собранные в период 2016–2022 гг., а также пробы из коллекции ЗИН РАН 1960 г. с п-ова Камчатка. Все данные о пробах указаны в Табл. 1.

Определение вида осуществляли по определителям Боруцкого с соавторами [Borutzky et al.] (1991) и Кос [Kos] (2016).

Для изучения морфологической изменчивости *E. gracilicauda* (Рис. 1) мы выполняли промеры длины (CR-L) и ширины (CR-w) каудальных ветвей (ширину измеряли в месте прикрепления латеральной щетинки) и структур пятых пар плавательных ног (P5) самки: длину (P5-Exp1-L) и ширину (P5-Exp1-w) первого членика экзоподита, длину (P5-Exp2-L) и ширину (P5-Exp2-w) второго членика экзоподита, длину внутреннего апикального шипа на втором членике экзоподита P5-Exp2-1, длину внешнего апикального шипа на втором членике экзоподита P5-Exp2-2. На основании этих промеров были рассчитаны индексы, определяющие отношения величин этих промеров: CR-L/CR-W, P5-Exp1-L/P5-Exp1-W, P5-Exp2-L/P5-Exp2-w, P5-Exp2-1/P5-Exp2-2. Кроме того, у самца учитывали наличие шипиков на поверхности каудальных ветвей, наличие отростка на боковой стороне генитального сегмента, число шипиков на левой P5 и число шипиков на правой P5. Все признаки показаны также на рисунках в нашей предыдущей статье (Fefilova et al. 2020a). Была изучена морфология 21 самки и 14 самцов *E. gracilicauda*.

Таблица 1. Характеристика мест сбора *Eurytemora gracilicauda* Akatova, 1949.**Table 1.** Characteristics of the sampling places of *Eurytemora gracilicauda* Akatova, 1949.

Место сбора Sampling place	Особенности Characteristics	Фиксация Fixation	Координаты Coordinates	Дата сбора Sampling date	Автор сборов Collector
Озеро Лахтак (Нерпичье) п-ов Камчатка Lake Lakhtak Kamchatka Peninsula	Солоноватое Brackishwater	Раствор формальдегида 4% Formaldehyde solution 4%	56°24'57"N 162°55'36"E	9.10.1960	С.И. Куренков S.I. Kurenkov
Озеро в северной части («Тундра Академии») оз. Врангель Lake in the northern part ("Tundra of the Academy") island of Wrangel	Мелководное, соленость неизвестна, pH – 8,72 Shallow, salinity is unknown, pH – 8,72	70% спирт Alcohol 70%	71°28' N 179°05,047' E	29.07.2016	А.А. Новичкова A.A. Novichkova
Озеро Самойловское, дельта реки Лена Lake Samoilovskoye, Delta of the Lena River	Пресноводное Freshwater	96% спирт Alcohol 96%	72°22'12"N 126°31'12"E	Август 2017 August 2017	Е.Н. Абрамова E.N. Abramova
Озеро на о. Кашин в Коровинской губе Печорского моря Lake on the island of Kashin in the Korovin'sky lip of the Pechora Sea	Пресноводное Freshwater	96% спирт Alcohol 96%	68°14'35"N 53°52'05"E	Август 2016, 2017 August 2016, 2017	Е.Б. Фефилова E.B. Fefilova
Наскальные ванны Кандалакшского залива Белого моря The rock pools of the Kandalaksha Bay of the White Sea	Колебания солёности 2–40 ‰ Salinity fluctuations 2–40 ‰	70% спирт Alcohol 70%	66°18'22"N 33°50'31"E	Июль 2014, 2022 July 2014, 2022	Н.В. Полякова Н.М. Сухих N.V. Poljakova N.M. Sukhikh
Залив на о. Соловецкий, Онежская губа, Белое море Bay on the island Solovetsky, Onega lip, White Sea	Солоновато-водный Brackishwater	70% спирт Alcohol 70%	65°01'26"N 35°42'21"E	Июль 2022 July 2022	Н.М. Сухих N.M. Sukhikh
Озеро Кисло-сладкое рядом с ББС МГУ, Северная Карелия Lake Sweet-sour near to Moscow State University biological station, North Karelia	Пресноводное Freshwater	70% спирт Alcohol 70%	66°33'11"N 33°06'07"E	26.07.16	А.А. Прудковский A.A. Prudkovsky

Были рассчитаны коэффициенты вариации этих признаков (или индексов) (CV): $CV = \frac{\sigma}{\mu} * 100\%$, где σ – стандартное отклонение, μ – среднее значение признака (или индекса).

Оценивая уровень CV для копепод в целом (Ковалев, 1969 [Kovalev 1969]; Anufriieva and Shadrin 2015; Shadrin and Anufriieva 2018; Fefilova et al. 2020a), приняли, что при $CV < 10\%$ признак (или индекс) имел низкую изменчивость, при $CV > 10\%$ – признак являлся варибельным.

Микроскопию особей проводили с использованием микроскопа Leica DM 4000 B при увеличении до 1000 х. Рисунки выполняли с использованием рисовального устройства. Окончательная версия каждого рисунка была оптимизирована с использованием Adobe Photoshop CS3 Extended и Xara Photo & Graphic Designer 6.

Генетический анализ был выполнен с использованием опубликованных в разных работах по-

следовательностей митохондриального гена цитохром оксидазы 1 (CO1) и ядерного гена ITS1, которые до этого не анализировали совместно и которые не использовали ранее для оценки времени образования вида (Табл. 2). Все ДНК последовательности были получены авторами в ЦКП Таксон ЗИН РАН, других последовательностей исследуемого вида в базе на 16.09.22 не обнаружено. Всего в анализ включены 64 нуклеотидных последовательностей фрагмента гена CO1 длиной 545 п.н. и 46 – ITS1 длиной 420 п.н.

Выбор модели GeneralTime Reversible (GTR + G) выполнен в программе jModelTest v.2.1.7 (Posada 2008; Nei and Kumar 2000). Данная эволюционную модель использовали при реконструкции филогении с помощью метода максимального правдоподобия (ML) в программе MEGA v.11.0 (Tamura et al. 2021). Филогения по методу Байеса была реконструирована в BEAST v.2.6 (Bouckaert

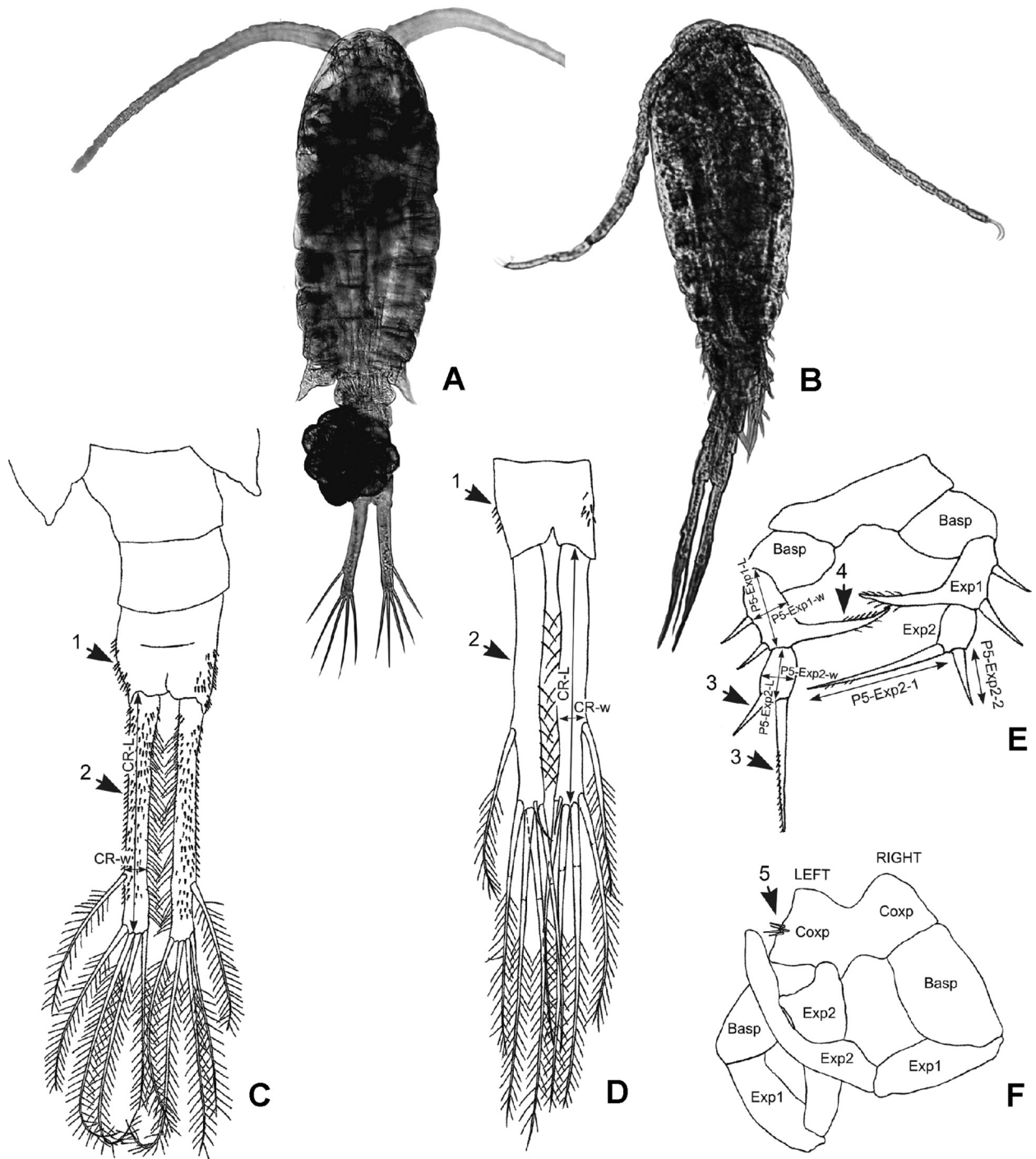


Рис. 1. Общий вид самки и самца *Eurytemora gracilicauda* Akatova, 1949 из бассейна Белого моря (А, В) (из Sukhikh et al. 2016); морфологические признаки, используемые в данной работе (С– F).

Fig. 1. Common view of female and male *Eurytemora gracilicauda* Akatova, 1949 from the White Sea basin (А, В) (from Sukhikh et al. 2016); morphological characters used in this work (С– F).

Таблица 2. Последовательности ДНК с номерами ГенБанка, использованные в исследовании.**Table 2.** Sequences with accession numbers used in the study.

Видовое название Species name	COI номера ГенБанка Accession numbers	rITS номера ГенБанка Accession numbers	Ссылки Citation
<i>E. affinis</i>	KX400987–KX400993 KX401268 KX401304 KX401312 KX401289 KX401134 KX401135 KX401195	KX401006–KX401008 KX401020–KX401021 KX401009–KX401015	Sukhikh et al. 2019 Sukhikh et al. 2016b
<i>E. carolleae</i>	KX400995–KX400999 KX401000–KX401001 KX401004 MT653566–MT653568	KX401024 KX401027–KX401028 KX401030–KX401033 KX401039	Sukhikh et al. 2020 Sukhikh et al. 2019 Sukhikh et al. 2016b
<i>E. caspica</i>	MN542736–MN542741 MN271657–MN271660	MN541399–MN541404 MT676381 MT667436–MT667438	Sukhikh et al. 2019
<i>E. lacustris</i>	MH316163–MH316162	MT787215–MT787216	Ślugocki et al. 2019
<i>E. gracilicauda</i>	MN256854 MT653569–MT653582	MN256854	Sukhikh et al. 2016a Sukhikh et al. 2020
<i>E. arctica</i>	MT653583–MT653585	MT667432–MT667434	Sukhikh et al. 2020
<i>E. velox</i>	MZ373318–MZ373322	MZ400499–MZ400503	Sukhikh Lazareva 2022
<i>Centropages typicus</i>	GU13231645	GU125729	Castellani et al. 2012
<i>Acanthocyclops vernalis</i>	MZ964940		ГенБанк, неопубликован GenBank, unpublished
<i>Mesocyclops edax</i>	MZ964924		ГенБанк, неопубликован GenBank, unpublished
<i>Cyclestheria hislopi</i>	JX999894 JX999912		ГенБанк, неопубликован GenBank, unpublished
<i>Chydorus pubescens</i>	KU315495		ГенБанк, неопубликован GenBank, unpublished
<i>Chydorus sp.</i>	KC617531		ГенБанк, неопубликован GenBank, unpublished

et al. 2019). Поскольку основные клады VI и ML были идентичны, мы оформили общее дерево с VI и ML поддержками.

Гаплотипическая сеть построена в программе Network 10.2 (Bandelt et al. 1999; Polzin 2003). Значения нуклеотидной и гаплотипической изменчивости, а также тесты на нейтральность были рассчитаны в программе DnaSP6 (Rozas et al. 2017).

Расчет времени дивергенции был выполнен в пакете программ BEAST v.2.6 (Bouckaert et al. 2019), с использованием BEAUti (Drummond et al. 2012). Calibrated Yule model и strict clock model были выбраны для анализа. Было задано 6×10^6 генераций с частотой отбора 5×10^3 генераций. Параметр скорости замен мы выбрали 2.8% на

млн. лет, с указанным возможным интервалом 1.4%–4%, поскольку единого значения не получено для исследуемой группы (Ketmaier et al. 2012; Knowlton and Weigt 1998; Marino et al. 2011; Zofkova and Timms 2009; Sworobowicz et al. 2020). Выбранные значения соответствуют палеонтологическим датировкам.

В качестве точек калибровки мы использовали как данные ископаемых находок: *Chydorus* group – 65.05 MYA, *Cyclestheria* group 69.5 MYA (Schwentner et al. 2012); так и данные предыдущих расчетов времени дивергенции для представителей группы Copepoda: *Acanthocyclops-Mesocyclops* group – 75.24 MYA (Eyun 2017) и *Eurytemora cf. affinis* – *Eurytemora carolleae* Alekseev & Souissi, 2011 – 11.5 MYA (Winkler et al. 2008).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Генетические исследования

Три исследованных популяции из наскальных ванн Белого моря, озера на острове в Печорском море и дельты Лены представлены 19 последовательностями участка гена CO1, образующих семь гаплотипов, которые разделены между собой одной или несколькими заменами (Рис. 2). Уровень различий составляет 0.4% между беломорской и Печорской популяциями, 1.4% – между популяциями из дельты Лены и наскальных ванн Белого моря.

Наиболее удаленной является популяция из дельты Лены, она представлена двумя последовательностями участка гена CO1, объединенными в один общий гаплотип. Две последовательности из Печорского моря представляют собой два разных гаплотипа. Печорская и беломорская популяции практически образуют общую звездчатую структуру с наиболее часто встречаемым беломорским гаплотипом в центре, включающим 12 последовательностей ДНК. Всего популяция из Белого моря представлена четырьмя гаплотипами, включающими 15 последовательностей участков гена CO1.

Гаплотипическое разнообразие для популяции эуритемор из наскальных ванн Кандакшского залива Белого моря составляет 0.467 ± 0.148 , нуклеотидное разнообразие составляет 0.001 ± 0.001 . Тесты на нейтральность были отрицательными, но недостоверными: Tajima's D: -1.22029 , Fu and Li's D*: -0.59608 , Fu and Li's F*: -0.86940 , $P > 0.10$. Гаплотипическое разнообразие для всех 19 исследуемых *E. gracilicauda* составляет 0.667 ± 0.116 , нуклеотидное разнообразие – 0.005 ± 0.002 . Для сравнения в работе Sukhikh et al. (2020) гаплотипическое разнообразие популяции вида *E. affinis* аборигенного для Финского залива Балтийского моря составляет 0.888 ± 0.011 , нуклеотидное разнообразие – 0.014 ± 0.003 .

Филогенетическое дерево (Рис. 2), построенное по участкам генов CO1-ITS1 не выявило надежной топологии для исследуемого вида. *E. gracilicauda* сближается с двумя видами пресноводной *E. lacustris* Порре, 1887 (европейский реликтовый вид) и солоноватоводной *E. arctica* Wilson & Tash, 1966, имеющей сходные с исследуемым видом морфологические признаки

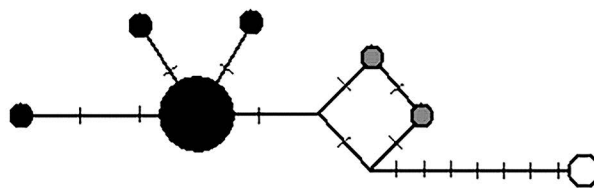


Рис. 2. Сеть гаплотипов, построенная по 19 участкам последовательностей гена CO1 для *Eurytemora gracilicauda* Akatova, 1949. Линии показывают количество мутаций между гаплотипами. Черным цветом обозначены гаплотипы из Белого моря, серым – с о. Вайгач, Печорское море, белым – из оз. в Дельте р. Лена

Fig. 2. Median-joining network of haplotypes of *Eurytemora gracilicauda* Akatova, 1949, built on 19 nucleotide sequences of the CO1 part of genes. The lines indicate the number of mutations between haplotypes. Black color marks haplotypes from the White Sea, gray – from Vaigach Island, the Pechora Sea, white – from the delta of the Lena River.

и ареал. Достоверно можно сказать, что *E. gracilicauda* не является близким родственником *E. velox* Lilljeborg, 1853 и эуритеморам группы *affinis*, которые обособляются в отдельную кладу.

Морфологические исследования

Все исследованные нами особи из оз. Нерпичье (Камчатка), с о. Врангель, из эстуария реки Печора, из Белого моря близ о. Соловецкий, из озера в Северной Карелии недалеко от ББС МГУ по морфологическим признакам относились к виду *E. gracilicauda*: самцы и самки имели удлиненные каудальные ветви (Табл. 3), у самок покрытые мелкими шипиками (Рис. 1); задние углы последнего торакального сегмента самок были оттянуты в небольшие треугольные лопасти (у самцов они отсутствовали), строение P5 самок и самцов имело характерное строение, а именно: второй членик экзоподита P5 самки (Exp 2) нес два крепких шипа, из которых внутренний более чем в два раза был длиннее внешнего (Рис. 1, 4). Внутренний отросток на первом членике экзоподита P5 самки (Exp 1) по длине был равен длине самого членика и слегка изогнут вверх. На коксоподите левой P5 самца (P5-L) присутствовала группа (4–5) коротких шипиков, а внутренний край экзоподита правой P5 самца (P5-R) у основания членика образовывал треугольный вырост со щетинкой на вершине. Все эти признаки можно считать устойчивыми признаками вида *E. gracilicauda*.

Таблица 3. Изменчивость морфологических признаков у исследованных популяций *Eurytemora gracilicauda* Acatova, 1949: значения морфометрических индексов, морфологических признаков и (в скобках) коэффициента их вариальности (CV).

Table 3. The variability of morphological features in the studied populations of *Eurytemora gracilicauda* Acatova, 1949: the values of morphometric indices, morphological signs and, in brackets, their variability coefficient (CV).

	Белое море White Sea	Печорское море Pechora Sea	Дельта р. Лена Lena River delta	Оз. Нерпичье (Камчатка) Lakhtak Lake	О. Врангель Island of Wrangel	Все Altogether
Морфометрические индексы ($\mu + \sigma$), (CV) самок Morphometric indices ($\mu + \sigma$), (CV) females						
Число особей Number of specimens	6	1	9	3	3	21
CR-L/CR-w	10.13 + 0.43 (4.4)	11.37	11.28 + 0.65 (5.8)	9.69 + 0.2 (4.6)	–	10.77 + 0.37 (3.4)
P5-Exp1-L/ P5-Exp1-w	1.99 + 0.05 (2.7)	2.74	2.37 + 0.09 (3.8)	2.5 + 0.01 (10.8)	–	2.38 + 0.10 (4.2)
P5-Exp2-L/ P5-Exp2-w	1.72 + 0.09 (5.0)	1.65	1.72 + 0.05 (2.9)	2.21 + 0.05 (4.7)	1.5	1.81 + 0.05 (2.8)
P5-Exp2-1/ P5-Exp2-2	2.06 + 0.06 (2.7)	2.19	2.41 + 0.20 (8.3)	2.13 + 0.12 (13.1)	2.03 + 0.1 (4.9)	2.24 + 0.11 (4.9)
Морфометрические индексы, морфологические признаки ($\mu + \sigma$), (CV) самцов Morphometric indices, morphological signs ($\mu + \sigma$), (CV) males						
Число особей Number of specimens	3	1	2	6	2	14
CR-L/CR-w	9.44 + 0.65 (6.9)	11.70	10.11 + 1.19 (11.7)	8.33 + 0.40 (4.8)	9.75 + 0.05 (0.5)	9.18 + 0.42 (4.6)
Наличие шипиков на поверхности каудальных ветвей The presence of spines on the surface of the caudal branches	Имеются у 67% особей There is in 67% specimens	Имеются There is	Нет No	Имеются у 33% особей There is in 33% specimens	Нет No	Имеются у 42% особей There is in 42% specimens
Наличие отростка на генитальном сегменте The presence of a process on the genital segment	Нет No	Нет No	Имеется There is	Нет No	Нет No	Имеется у 17% особей There is in 17% specimens
Число шипиков на левой P5 The number of spines on the left P5	2.33 + 0.33	3	3.00 + 0.00	3.16 + 0.60	–	2.92 + 0.31
Число шипиков на правой P5 The number of spines on the right P5	3.33 + 1.45	–	3.00 + 0.00	3.00 + 0.45	–	3.09 + 0.41

Длина каудальных ветвей обследованных самок *E. gracilicauda* варьировала от 0.21 до 0.42, самцов – от 0.21 до 0.27 мм. Особи с наиболее длинными каудальными ветвями (> 0.4 мм) зафиксированы в дельте р. Лены и на Камчатке. В ленской популяции отмечена наибольшая вариальность в соотношении длины и ширины каудальных ветвей (Табл. 3). Вариальность (CV) других рассчитанных нами для самок морфометрических индексов также изменялась от наименьшей для европейских популяций

к наибольшей на Камчатке (Рис. 5). Коэффициенты вариации для исследованных популяций в среднем не превышают 10%.

У самцов в проанализированных популяциях *E. gracilicauda* шипики на каудальных ветвях и генитальном сегменте присутствовали (в этом случае их было меньше, чем у самок) или отсутствовали так же, как пальцевидный отросток на боковом крае генитального сегмента (Табл. 3). Общее число шипиков на экзоподитах левой и правой P5 варьировало от 2 до 6 и от 1 до 6.

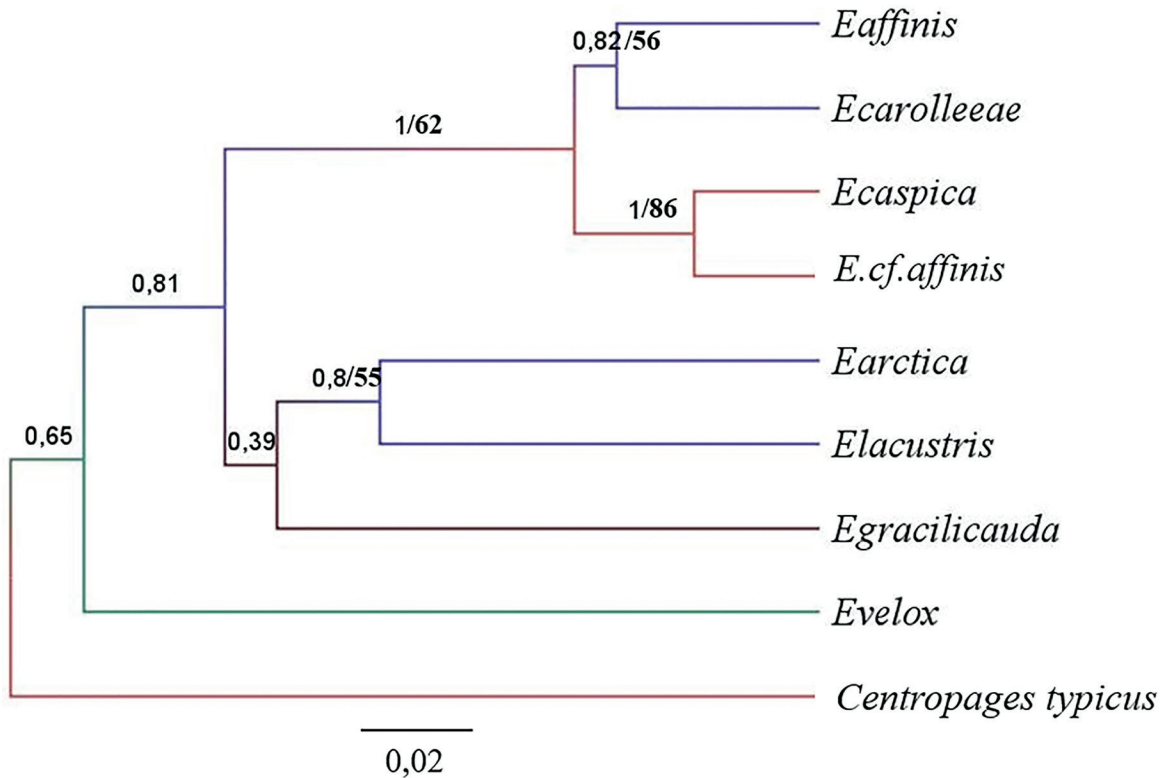


Рис 3. Филогенетическое дерево, построенное методом Байеса для восьми видов *Eurytemora* spp. по объединенному набору 46 CO1-ITS1 последовательностей с использованием GTR+G модели. Статистическая поддержка узлов дана в виде апостериорных (байесовских) вероятностей/ значений максимальной вероятности (ML).

Fig. 3. Bayesian phylogram of eight *Eurytemora* spp. on the concatenated CO1-ITS1 set based on 46 sequences constructed using GTR+G model. Node statistical support is reported as nodal posterior probabilities (Bayesian Inference of phylogeny, BI)/bootstrap values (maximum likelihood, ML).

Данные анализа главных компонент, выполненного для популяций из наскальных ванн Белого моря, Дельты реки Лены и озера Лахтак на Камчатке, показывают, что наибольшие различия между популяциями самок наблюдаются по фуркальному индексу (L/W) и соотношению Sp1/Sp2 P5, но даже эти различия недостоверны, как видно на графике (Рис. 6). Самцы также не различаются по выбранным признакам (Табл. 3).

ОБСУЖДЕНИЕ

Морфологический анализ новых, ранее не исследованных популяций с о. Врангель, о. Соловецкий и водоема недалеко от ББС МГУ показал их полное соответствие виду *E. gracilicauda*. Популяция *Eurytemora* из оз. Нерпичье на Кам-

чатке также была включена в морфологический анализ, поскольку это озеро является типовым местообитанием для невалидного на сегодняшний день вида *E. kurenkovi*. Поскольку специальной работы по сведению в синонимы этого вида с *E. gracilicauda* выполнено не было, мы решили дополнительно обследовать данную популяцию. Несмотря на то, что типовый материал для вида *E. gracilicauda* из бассейна р. Колыма в восточной Сибири не сохранился, по результатам анализа морфологических промеров и их сравнения с другими известными популяциями стало ясно, что камчатская популяция действительно принадлежит виду *E. gracilicauda*.

Изученные популяции показывают низкий уровень морфологической изменчивости, а коэффициенты вариации, рассчитанные для популяций самок из наскальных ванн Белого

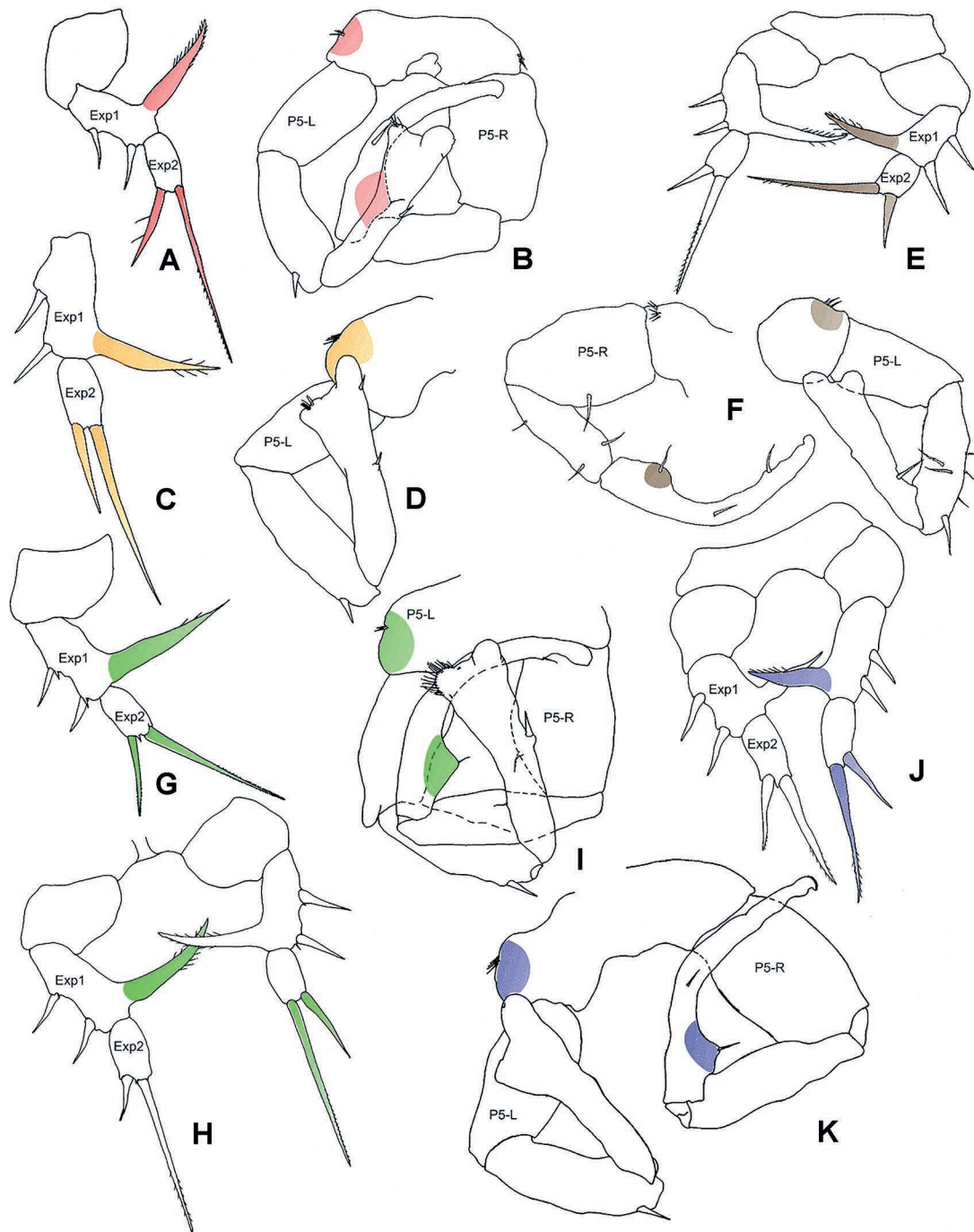


Рис 4. Строение P5 самок (A, C, E, G, H, J) и самцов (B, D, F, I, K) *Eurytemora gracilicauda* Akatova, 1949 из бассейна Белого моря (A, B), Печорского моря (C, D), о. Вайгач (E, F), дельты р. Лена (G–H), оз. Нерпичье (Камчатка) (J, K). Цветом обозначены основные (устойчивые или слабоизменчивые) признаки вида. Exp1, Exp2 – первый и второй членики экзоподита P5 самки, P5-L, P5-R – левая и правая ноги P5 самца.

Fig. 4. Structure females P5 (A, C, E, G, H, J) and males (B, D, F, I, K) *Eurytemora gracilicauda* Akatova, 1949 from the White Sea basin (A, B), the Pechora Sea (C, D), Vaigach Island (E, F), deltas r. Lena (G–H), Lakhtak Lake (Kamchatka) (J, K). The color indicates the main (stable or weakly changed) features of the species. Exp1, Exp2—the first and second segments of the exopodite P5 female, P5-L, P5-R—left and right P5 legs of the male.

моря, дельты р. Лена и с Камчатки, не превышают в среднем 10%, что также свидетельствует о стабильности морфологических меристических признаков и совпадает с уровнем CV у других видов, обитающих в комфортных условиях окружающей среды (Anufriieva and Shadrin 2015; Shadrin and Anufriieva 2018). Тем не менее, наибольшее значение CV наблюдается в камчатской популяции, средний показатель получен в популяции из дельты Лены, а минимальный – в беломорской популяции (Рис. 5). Такое распределение может являться следствием влияния условий окружающей среды. Подобно флуктуирующей асимметрии (FA) показатель CV может служить индикатором состояния популяций или комфортности для них среды обитания. Считается, что чем выше данные показатели, тем выше уровень стресса различного генеза (Zakharov 1989; Anufriieva and Shadrin 2015).

С другой стороны, возможно, такая картина отражает уровень генетической изменчивости среди данных популяций, которые, в соответствии с нашей гипотезой, как раз распространялись в направлении с Дальнего Востока к Европе. По меньшей мере, уровень генетической изменчивости беломорской популяции также низкий.

Как уже было сказано, принято считать, что центром видообразования для рода *Eurytemora* является Дальневосточный регион – Аляска (Dodson et al. 2010), и, вероятно, отсюда началось расселение видов этого рода. Именно здесь найдено наибольшее количество видов данного рода, часть из которых является эндемичной для указанной области (Wilson and Yeatman 1959; Johnson 1961; Heron 1964; Wilson and Tash 1966; Heron and Damkaer 1976). Вид *E. gracilicauda* до начала XXI века был зарегистрирован только в указанном регионе: в лагуне Крузенштерна на Аляске (Heron 1964), в оз. Лахтак на Камчатке и в типовом местообитании (притоке р. Колыма) в восточной Сибири. Только в последние десятилетия вид был обнаружен в центральной и европейской частях Арктики. Скорее всего, это связано в первую очередь с недостаточным количеством исследований на данной территории в XX веке. Тем не менее, мы полагаем, что и *E. gracilicauda* начала свое распространение на восток вдоль арктического побережья именно из Дальневосточного региона. Сеть гаплотипов,

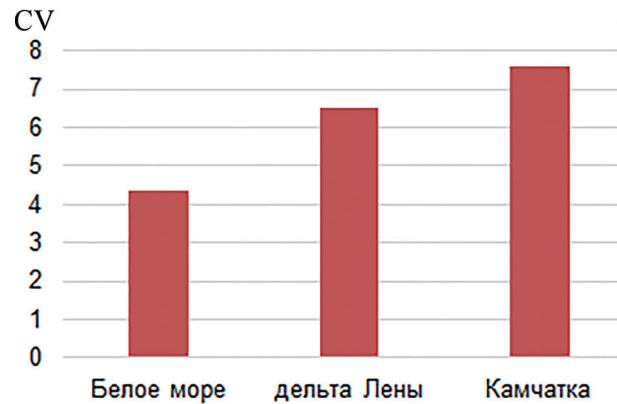


Рис 5. График коэффициентов вариации (CV), отражающий уровень морфологической изменчивости в исследуемых популяциях самок *Eurytemora gracilicauda* Akatova, 1949 из бассейна Белого моря, дельты р. Лена и оз. Нерпичье (Камчатка).

Fig. 5. The graph of variation coefficients (CV), reflecting the level of morphological variability in the studied populations of *Eurytemora gracilicauda* Akatova, 1949 females from the White Sea basin, the Delta of the Lena River and Lakhtak Lake (Kamchatka).

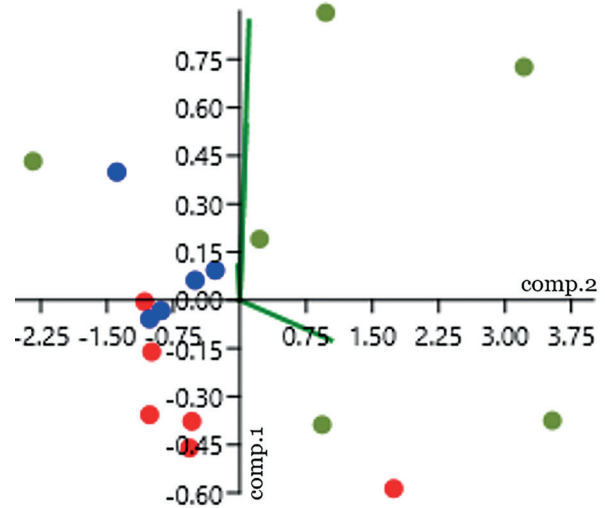


Рис. 6. Анализ главных компонент, выполненный с использованием соотношений промеров (индексов) самок *Eurytemora gracilicauda* Akatova, 1949 с Камчатки (синие кружки), из дельты Лены (зеленые кружки), из наскальных ванн Белого моря (красные кружки). Компонента 1 – 85%, компонента 2 – 13%.

Fig. 6. Principal component analysis performed using the ratio of measures (indices) of females *Eurytemora gracilicauda* Akatova, 1949 from Kamchatka (blue circles), from the Lena Delta (green circles), from the rockpools of the White Sea (red circles). Component 1 – 85%, component 2 – 13%.

построенная в данной работе по участку гена CO1 на материале из дельты Лены, эстуария р. Печора и беломорских наскальных ванн показала, что распространение популяций вида шло последовательно по арктическому побережью. В то же время популяция из наскальных ванн Белого моря обладает низкой гаплотипической изменчивостью, что может является показателем недавнего вселения этой популяции в связи с резким сокращением ее численности и потерей большей части генетического разнообразия в прошлом. Другой причиной потери генетической изменчивости популяцией может являться резко изменяющиеся условия среды в наскальных ваннах.

Eurytemora gracilicauda вместе с видами *E. arctica*, *E. bilobata* Akatova, 1949, *E. foveola* Johnson, 1961 образует комплекс, который помимо побережья Аляски встречается с недавнего времени вместе также и в дельте Лены (Абрамова et al. 2017). Общность происхождения указанных видов подтверждается и генетическими исследованиями, опубликованными ранее в работе Sukhikh et al. 2020. По результатам анализа участка гена CO1 виды *E. arctica*, *E. bilobata*, *E. foveola* образуют общую кладу, хотя и не поддержанную высокими значениями бутстрепа. В данной работе также показана близкая топология *E. gracilicauda* и *E. arctica* по двум генам CO1-ITS1 на деревьях, построенных байесовым и ML анализами. Что интересно, в данную кладу арктических видов (Sukhikh et al. 2020) достоверно попадает реликтовый вид *E. lacustris*, он кластеризуется наиболее близко с *E. bilobata*. Время их расхождения по нашим подсчетам оценивается как 11.7-28.7 млн лет назад, что примерно соответствует миоцену. Морфологически виды значительно различаются между собой. Подобное время образования североамериканских видов рода эуритемора *E. carolleae* и *E. cf. affinis* было получено в статье Winkler et al. 2008. Для нескольких криптических видов гарпактицид и циклопа рода *Eucyclops* также показаны процессы видообразования в миоцене (Kochanova et al. 2021). Подобные результаты были получены и для некоторых других Copepoda (Previšić et al. 2016; Marrone et al. 2013; Young et al. 2014; Thum and Harrison 2009).

Время обособления вида *E. gracilicauda* составляет примерно 59.1–113.1 млн лет, что соот-

ветствует палеоцену – верхнему мелу, и является самым древним из арктического комплекса. В целом время расхождения арктического комплекса видов с группой видов *E. affinis* (*E. caspica* Sukhikh et Alekseev, 2013, *E. affinis* Poppe, 1880, *E. carolleae*) оценивается в 69.4–124.4 млн лет. Таким образом, процессы видообразования в роде *Eurytemora* по нашим оценкам начались примерно в середине мелового периода и закончились в эпоху миоцена периода неогена, принимая во внимание данные о миоценовом происхождении «молодого» вида *E. carolleae* (Winkler et al. 2008). Более того, род *Eurytemora* по всей видимости является лавразийским по происхождению, учитывая результаты нашего анализа времени его формирования (127–236 млн лет), его голарктическое распространение и отсутствие представителей рода на континентах – потомках бывшей Гондваны. В подтверждение данной гипотезы в работе Еуун (2017) время расхождения родов *Eurytemora* и *Acartia* было оценено как раз примерно в 180 млн лет (Юра).

Вопрос о механизме распространения вида вдоль сибирского и европейского побережья Арктики остается открытым. До недавнего времени все подобные находки американской или дальневосточной фауны объясняли историческими причинами (Абрамова [Abramova] 1996; Абрамова и Соколова [Abramova and Sokolova] 1999); Скарлато и Голиков [Skarlato and Golikov] 1985). В век глобализации и биологических инвазий мы не можем отрицать и возможное инвазийное происхождение сибирских и европейских популяций вида, тем более что вдоль побережья Арктики еще с начала XX века проходит Северный морской путь, по которому были перевезены миллионы тонн балластных вод (Белов [Belov] 1969). Как известно, именно балластные воды являются основным вектором распространения видов-вселенцев (Leppäkoski et al. 2002). Интересно, что исследуемый вид считается солоноватоводным-пресноводным, при этом в наскальных ваннах Белого моря он обитает при значительных колебаниях солености (от 2 до 40 промилле) и нестабильном температурном режиме. При такой эвригалинности вид не обнаружен ни в открытых морях, ни в солоноватых водах эстуариев рек. Исключением стала закрытая

небольшая распресненная бухта на Соловецком острове в Белом море. Такой выбор местобитания, возможно, обусловлен поиском свободной ниши для существования инвазивных популяций.

По литературным данным известна находка исследуемого вида в более или менее открытой части Белого моря без уточнения. Автор (Смирнов [Smirnov] 1935) ошибочно предположил, что найденная им особь принадлежит к виду *E. hirundooides* Nordquist, 1888 (младший синоним *E. affinis*), но приведенный в статье рисунок не оставляет сомнений, что им описана *E. gracilicauda*. Согласно морфометрии каудальных ветвей (отношение длины каудальных ветвей к их ширине составляло 8.5–9.1) особи из популяции *E. gracilicauda* о. Вайгач оказались наиболее сходными с экземплярами из обследованной нами беломорской популяции.

Любопытна также недавняя находка нескольких самцов вида *E. gracilicauda* недалеко от Нижнего Новгорода в месте впадения р. Керженец в Волгу (личное сообщение В. Жихарева, идентификация проверена нами по фото). Наиболее вероятным объяснением такой находки выглядит переселение с помощью птиц. Окончательное решение о происхождении популяций может быть получено лишь с помощью дополнительных генетических исследований большего количества материала из Сибири, Дальнего Востока и Северной Америки.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, результаты нашего исследования подтверждают существование единого вида *E. gracilicauda* вдоль всего арктического побережья Евразии от полуострова Камчатка до Белого моря. Данные морфологического анализа в настоящей работе показали полное их соответствие результатам нашей предыдущей работы по этому виду (Fefilova et al. 2020a). Вид *E. gracilicauda* морфологически стабилен, коэффициенты вариации (CV) не превышают 10% в каждой из исследуемых популяций, достоверных морфологических различий между популяциями по исследуемым признакам не выявлено. Синонимия камчатского вида *E. kurenkovi* и *E. gracilicauda* подтверждена дополнительно. Даны четкие морфологические признаки вида,

поддерживаемые во всех исследованных популяциях (Рис. 1). Филогенетические построения, выполненные в данной работе по объединенным участкам генов CO1-ITS1, надежной топологии для вида *E. gracilicauda* не выявили. Результаты анализа молекулярного датирования на основе участка митохондриального гена CO1 указывают на образование его в интервале палеоцен – верхний мел. Род *Eurytemora*, вероятно, является лавразийским по происхождению.

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы благодарим за предоставленный материал Е.С. Чертопруд, А.А. Новичкову, Е.Н. Абрамову, Н.В. Полякову, А.А. Прудковского и В.С. Жихарева. Работа выполнена в рамках гос. заданий №№ 122031100274-7 (Н.С.) и 122040600025-2 (Е.Ф.). Работа Сухих Н.М. по анализу молекулярного датирования была выполнена при финансовой поддержке гранта РНФ: № 22-14-00258. В работе были использованы также материалы коллекции ЗИН РАН.

ЛИТЕРАТУРА

- Abramova E., Vishnyakova I., Chetverova A. and Abramova A. 2004. Fauna of *Eurytemora* (Copepoda, Calanoida) in water bodies of the Lena River Delta: composition, distribution and ecology. Abstracts of the IV International Conference “Modern Problems of Hydroecology”. St. Petersburg: 10. [In Russian].
- Abramova E.H. 1996. Copepods (Crustacea, Copepoda) of the Lena River delta wildlife reserve. *Hydrobiological research in natural reserves*, 8: 5–16. [In Russian].
- Abramova E.N. and Sokolova V.A. 1999. Findings and life cycle of *Limnocalanus johanseni* (Copepoda, Calanoida) in the Lena River delta. *Zoologicheskii Zhurnal*, 78(11): 1360–1363. [In Russian].
- Akatova N.A. 1949. Zooplankton of the Kolyma River and its basin. *Uchenye zapiski LGU. Ser. Biologicheskaya*, 126(21): 341–367. [In Russian].
- Alimov A.F., Bogutskaya N.G., Orlova M.I., Paevsky V.A., Reznik S.Ya., Kravchenko O.E. and Geltman D.V. 2004. Anthropogenic distribution of species of animals and plants beyond the limits of the historical area: process and result. In: A.F. Alimov and N.G. Bogutskaya (Eds). *Biological invasions in aquatic and ground ecosystems*. KMK, Moscow, 16–43 p. [In Russian].
- Anufrieva E.V. and Shadrin N.V. 2015. Morphometric variability of *Arctodiaptomus salinus* (Copepoda) in

- the Mediterranean-Black Sea region. *Zoological Research*, **36**(6): 328–336.
- Bandelt H.-J., Forster P. and Röhl A. 1999.** Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. *Molecular Biology and Evolution*, **16**: 37–48. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a026036>
- Belov M.I. 1969.** The scientific and economic development of the Soviet North in 1933–1945, in History of Discovery and Development of the Northern Sea Route. Morskoi Transport, Leningrad, Vol. 4, 616 p. [In Russian].
- Borutsky E.V. 1961.** New calanoid copepods of the Far East. *Sbornik Trudov Zoologicheskogo Museya*, **8**: 3–19. [In Russian].
- Borutsky E.V., Stepanova L.A. and Kos M.C. 1991.** Key to Freshwater Calanoida of the USSR. Nauka, Saint Petersburg, 503 p. [In Russian].
- Bouckaert R., Vaughan T.G., Barido-Sottani J., Duchêne S., Fourment M., Gavryushkina A., Heled J., Jones G., Kühnert D., De Maio N., Matschiner M., Mendes F.K., Müller N.F., Ogilvie H.A., du Plessis L., Poppinga A., Rambaut A., Rasmussen D., Siveroni I., Suchard M.A., Wu C.-H., Xie D., Zhang C., Stadler T. and Drummond A.J. 2019.** BEAST 2.5: An advanced software platform for Bayesian evolutionary analysis. *PLOS Computational Biology*, **15**. e1006650. <https://doi.org/10.1101/474296>
- Brylinski J.-M. 2009.** The pelagic copepods in the Strait of Dover (Eastern English Channel). A commented inventory 120 years after Eugene Canu. *Cahiers de Biologie Marine*, **50**: 251–260.
- Bucklin A. and LaJeunesse T.C. 1994.** Molecular genetic variation of *Calanus pacificus* (Copepoda: Calanoida): preliminary evaluation of genetic structure and subspecific differentiation based on mt-DNA sequences. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Reports*, **35**: 45–51.
- Castellani C., Lindley A.J., Wootton M., Lee C.M. and Kirby R.R. 2012.** Morphological and genetic variation in the North Atlantic copepod, *Centropages typicus*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **92**(1): 99–106. <https://doi.org/10.1017/S0025315411000932>
- Chu K.H., Tam P.F., Fung C.H. and Chen Q.C. 1997.** A biological survey of ballast water in container ships entering Hong Kong. *Hydrobiologia*, **352**: 201–206. https://doi.org/10.1007/978-94-011-5234-1_20
- Dodson S.I., Skelly D.A. and C.E. Lee. 2010.** Out of Alaska: morphological diversity within the genus *Eurytemora* from its ancestral Alaskan range (Crustacea, Copepoda). *Hydrobiologia*, **653**: 131–148. <https://doi.org/10.1007/s10750-010-0351-3>
- Drummond A.J., Suchard M.A., Xie, D. and Rambaut A. 2012.** Bayesian Phylogenetics with BEAUti and the BEAST 1.7. *Molecular Biology and Evolution*, **29**: 1969–1973. <https://doi.org/10.1093/molbev/mss075>
- Dussart B. and Defaye D. 1983.** Répertoire mondial des Crustacés Copépodes des eaux intérieures. I. Calanoides. Edit. CNRS, Bordeaux/Paris, 224 p.
- Eyun S. 2017.** Phylogenomic analysis of Copepoda (Arthropoda, Crustacea) reveals unexpected similarities with earlier proposed morphological phylogenies. *BMC Evolutionary Biology*, **17**. <https://doi.org/10.1186/s12862-017-0883-5>
- Fefilova E., Sukhikh N., Abramova E. and Velegzhani-nov I. 2020a.** About the systematics of palaeartic *Eurytemora* (Copepoda, Calanoida) based on morphological analysis, with focus on *Eurytemora gracilicauda* Akatova, 1949. *Crustaceana*, **93**: 299–315. <https://doi.org/10.1163/15685403-00003976>
- Fefilova E.B., Sukhikh N.M., Rasova E.E., Velegzani-nov I. O. and Abramova E.N. 2020b.** New data on the resettlement of *Eurytemora* Giesbrecht (Copepoda: Calanoida) in the Russian Arctic Region. *Doklady Biological Sciences*, **492**: 86–88. <https://doi.org/10.1134/s0012496620030035>
- Fefilova E.B. 2008.** New species of the genus *Moraria* (Copepoda, Harpacticoida) and the new subspecies of the genus *Eurytemora* (Calanoida) from the islands of the Barents Sea. *Zoological Journal*, **87**(4): 393–402. [In Russian].
- Heron G.A. and Damkaer D.M. 1976.** *Eurytemora richingsi*, a new species of deep-water calanoid copepod from the Arctic Ocean. *Proceedings of the Biological Society of the United States National Museum*, **118**: 553–576.
- Heron G.A. 1964.** Seven species of *Eurytemora* (Copepoda) from Northwestern North America. *Crustaceana*, **7**: 199–211. <https://doi.org/10.1163/156854064x00155>
- Johnson M.W. 1961.** On zooplankton of some arctic coastal lagoons of northwestern Alaska, with description of a new species of *Eurytemora*. *Pacific Science*, **15**: 311–323.
- Ketmaier V., Marrone F., Alfonso G., Paulus K., Wiemann A., Tiedemann R. and Mura G. 2012.** Mitochondrial DNA regionalism and historical demography in the extant populations of *Chirocephalus kerkyrensis* (Branchiopoda: Anostraca). *PLoS ONE*, **7**(2): e30082. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0030082>
- Knowlton N. and Weigt L.A. 1998.** New dates and new rates for divergence across the Isthmus of Panama. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **265**: 2257–2263. <https://doi.org/10.1098/rspb.1998.0568>
- Kochanova E., Nair A., Sukhikh N., Väinölä R. and Husby A. 2021.** Patterns of cryptic diversity and phylogeography in four freshwater copepod crustaceans in European lakes. *Diversity*, **13**: 448. <https://doi.org/10.3390/d13090448>
- Kos M.S. 1993.** A new species of *Eurytemora* from the Chupa Bay (White Sea). *Studies of the fauna of the seas*, **45**(53): 30–37. [In Russian].

- Kos M.S. 2016.** Calanoida crustacean families of Stephidae and Temoridae (Copepoda: Calanoida) of the seas of Russia and adjacent waters. *Identification Key on the fauna of Russia, ZIN RAS*, **179**: 108. [In Russian].
- Kovalev A.V. 1969.** Variability of some planktonic Copepoda (Crustacea) in the seas of the Mediterranean basin. *Biologiya Morya*, **17**: 144–197. [In Russian].
- Lajus D., Sukhikh N. and Alekseev V. 2015.** Cryptic or pseudocryptic: can morphological methods inform copepod taxonomy? An analysis of publications and a case study of the *Eurytemora affinis* species complex. *Ecology and Evolution*, **5**(12): 2374–2385. <https://doi.org/10.1002/ece3.1521>
- Lee C.E. and Petersen C.H. 2003.** Effects of Developmental Acclimation on Adult Salinity Tolerance in the Freshwater-Invasive Copepod *Eurytemora affinis*. *Physiological and Biochemical Zoology*, **76**(3): 296–301. <https://doi.org/10.1086/375433>
- Leppäkoski E., Olenin S. and Gollasch S. 2002.** The Baltic Sea – a field laboratory for invasion biology. In E. Leppäkoski, S. Gollasch and S. Olenin (Eds). *Invasive Aquatic Species of Europe—Distribution, Impacts and Management*, Dordrecht, Kluwer: 253–259. https://doi.org/10.1007/978-94-015-9956-6_27
- Marino I.A.M., Pujolar J.M. and Zane L. 2011.** Reconciling deep calibration and demographic history: Bayesian inference of post glacial colonization patterns in *Carcinus aestuarii* (Nardo, 1847) and *C. maenas* (Linnaeus, 1758). *PLoS ONE*, **6**(12): e28567. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0028567>
- Marrone F. Lo Brutto S. Hundsdoerfer A.K. and Arculeo M. 2013.** Overlooked cryptic endemism in copepods: Systematics and natural history of the calanoid subgenus *Occidiodiaptomus* Borutzky 1991 (Copepoda, Calanoida, Diaptomidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **66**: 190–202. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2012.09.016>
- Moon S.Y., Choi J.-H., Kim J.-N., Kim S.-K. and Marran B.A.V. 2016.** New extension range and complementary description of *Eurytemora americana* (Calanoida: Temoridae) in northern Korea. *Marine Biodiversity Records*, **9**: 76. <https://doi.org/10.1186/s41200-016-0076-8>
- Nei M. and Kumar S. 2000.** *Molecular evolution and phylogenetics*. Oxford university press, Oxford, 333 p.
- Polzin T. and Daneschmand S.V. 2003.** On Steiner trees and minimum spanning trees in hypergraphs. *Operations Research Letters*, **31**: 12–20. [https://doi.org/10.1016/S0167-6377\(02\)00185-2](https://doi.org/10.1016/S0167-6377(02)00185-2)
- Posada D. 2008.** jModelTest: phylogenetic model averaging. *Molecular Biology and Evolution*, **25**: 1253–1256. <https://doi.org/10.1093/molbev/msn083>
- Previšić A., Gelemanovič A., Urbanić G. and Ternjej I. 2016.** Cryptic diversity in the Western Balkan endemic copepod: Four species in one? *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **100**: 124–134. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2016.04.010>
- Rozas J., Ferrer-Mata A., Sánchez-DelBarrio J.C., Guirao-Rico S., Librado P., Ramos-Onsins S.E. and Sánchez-Gracia A. 2017.** “DnaSP 6: DNA Sequence Polymorphism Analysis of Large Data Sets.” *Molecular Biology and Evolution*, **34**(12): 3299–3302. <https://doi.org/10.1093/molbev/msx248>
- Rylov V.M. 1930.** Freshwater Calanoida USSR. Determining of the organisms of fresh waters USSR. Freshwater fauna. Vol. 1. Institute of Fisheries and Promotive Research, L, 287 p. [In Russian].
- Scarlato O.A. and Golikov A.N. 1985.** The history of the origin of life and biogeographic zoning. In the collection. In: A.F. Treshnikov and S.S. Salnikov (Eds). *The Arctic and Southern Oceans*. Nauka, Leningrad: 114–119. [In Russian].
- Schwentner M., Clavier S., Fritsch M., Olesen J., Padhye S., Timms B.V. and Richter S. 2012.** *Cyclestheria hislopi* (Crustacea: Branchiopoda): A group of morphologically cryptic species with origins in the Cretaceous. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **66**: 800–810. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2012.11.005>
- Shadrin N.V. and Anufrieva E.V. 2018.** Integral Indicators of Variability of *Arctodiaptomus salinus*. (Daday, 1885) (Copepoda, Diaptomidae) and Their Possible Use in Assessing the Population State. *Inland Water Biology*, **4**: 456–464. <https://doi.org/10.1134/s1995082918030173>
- Shih C.-T., Figueira J.G. and Grainger E.H. 1971.** A synopsis of Canadian marine zooplankton. *Bulletin fisheries research board of Canada*, **176**(1-8): 1–264.
- Smirnov S.S. 1935.** About some cases of abnormal development of the limbs in Diaptomidae (Copepoda). *Reports of the Academy of Sciences. Zoology*, **26**(6): 618–620. [In Russian].
- Sukhikh N., Abramova E., Holl A.C., Souissi S. and Alekseev V. 2020.** A comparative analysis of genetic differentiation of the *E. affinis* species complex and some other *Eurytemora* species, using the CO1, nITS and 18SrRNA genes (Copepoda, Calanoida). *Crustaceana*, **93**: 931–955. <https://doi.org/10.1163/15685403-bja10074>
- Sukhikh N.M., Castric V., Polyakova N.V., Souissi S. and Alekseev V.R. 2016.** Isolated Populations of *Eurytemora americana* Williams (Crustacea, Copepoda) in the White Sea Rock Pools – Postglacial Relicts or Anthropogenic Invasions? *Russian Journal of Biological Invasions*, **7**(4): 396–404. <https://doi.org/10.1134/s2075111716040093>
- Sworobowicz L., Mamos T., Grabowski M. and Wysocaka A. 2020.** Lasting through the ice age: The role of the proglacial refugia in the maintenance of genetic diversity, population growth, and high dispersal rate in a widespread freshwater crustacean. *Freshwater Biology*, **65**: 1028–1046. <https://doi.org/10.1111/fwb.13487>

- Tamura K., Stecher G. and Kumar S. 2021.** MEGA 11: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 11. *Molecular Biology and Evolution*, **38**(7): 3022–3027. <https://doi.org/10.1093/molbev/msab120>
- Thum R.A. and Harrison R.G. 2009.** Deep genetic divergences among morphologically similar and parapatric *Skistodiaptomus* (Copepoda: Calanoida: Diaptomidae) challenge the hypothesis of Pleistocene speciation. *Biological Journal of the Linnean Society*, **96**: 150–165. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2008.01105.x>
- Wilson M.S. and Tash J.C. 1966.** The euryhaline copepod genus *Eurytemora* in fresh and brackish waters of the Cape Thompson Region, Chuckchi Sea, Alaska. *Proceedings of the United States National Museum*, **118**: 553–576. <https://doi.org/10.5479/si.00963801.118-3534.553>
- Wilson M.S. and H.C. Yeatman. 1959.** Free-living Copepoda: Calanoida. In W.T. Edmondson, (Eds). *Freshwater Biology*. 2nd edn. John Wiley & Sons, New York: 738–794.
- Winkler G., Dodson J.J. and Lee C.E. 2008.** Heterogeneity within the native range: population genetic analyses of sympatric invasive and noninvasive clades of the freshwater invading copepod *Eurytemora affinis*. *Molecular Ecology*, **17**: 415–430. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294x.2007.03480.x>
- Young S.S., Lee Y.Y. and Liu M.Y. 2014.** Genetic variability and divergence of *Neurodiaptomus tumidus* Kiefer 1937 (Copepoda: Calanoida) among 10 subpopulations in the high mountain range of Taiwan and their phylogeographical relationships indicated by mtDNA COI gene. *Zoological Studies*, **53**: 1–11. <https://doi.org/10.1186/s40555-014-0022-6>
- Zakharov V.M. 1989.** Future Prospects for Population Phenogenetics. Soviet Scientific Reviews Book Series. Section F. Physiology and General Biology Reviews. Taylor & Francis, 84 p.
- Zofkova M. and Timms B.V. 2009.** A conflict of morphological and genetic patterns in the Australian anostracan *Branchinella longirostris*. *Hydrobiologia*, **635**: 67–80. <https://doi.org/10.1007/s10750-009-9862-1>