

УДК 592:574.9

ИЗОЛИРОВАННЫЕ ПОПУЛЯЦИИ *EURYTEMORA AMERICANA* WILLIAMS (CRUSTACEA, COPEPODA) В НАСКАЛЬНЫХ ВАННАХ БЕЛОГО МОРЯ – ПОСЛЕДНИКОВЫЕ РЕЛИКТЫ ИЛИ АНТРОПОГЕННЫЕ ИНВАЗИИ?

© 2015 Сухих Н.М.¹, Кастрик В.², Полякова Н.В.³, Соуисси С.⁴,
Алексеев В.Р.¹

¹ Федеральное Государственное учреждение науки Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург 199034,
E-mail: Susikh1@mail.ru, alekseev@zin.ru;

² Университет Лилля 1 естественных наук и технологии, биологический факультет,
Вильнев д'Аск 59655, Франция, E-mail: Vincent.Castric@univ-lille1.fr;

³ Санкт-Петербургский государственный университет,
Санкт-Петербург 199034, E-mail: nvpnataly@yandex.ru;

⁴ Университет Лилля 1 естественных наук и технологии,
Лаборатория Океанологии и Географических наук, Морская станция,
Вимре 62930, Франция, E-mail: Sami.Souissi@univ-lille1.fr

Поступила в редакцию 28.07.2015

Изучение молекулярно-генетическими методами изолированной популяции *Eurytemora* в Белом море показало её несомненную близость к нативным популяциям вида *Eurytemora americana* Williams 1906 из Северной Америки. Генетические тесты указывают на недавнее заселение наскальных ванн Белого моря видом *E. americana*. Находки других изолированных популяций атлантических и тихоокеанских видов рода *Eurytemora* в Арктике в литературе чаще всего объясняются историческими причинами: сохранением реликтовых популяций, некогда охватывавших Голарктику и разделённых процессами образования и таяния ледников. Нахождение *E. americana* в Белом море позволяет выдвинуть в качестве возможной причины формирования этих изолятов – расселение кораблями в период интенсивных грузоперевозок по краевым Арктическим морям во время Второй мировой войны.

Ключевые слова: виды вселенцы, арктический регион, баркодинг, методы молекулярной генетики, Copepoda, *Eurytemora americana*.

Введение

Исследование биологических инвазий стало одним из ведущих направлений водной экологии со второй половины XX в. Основное внимание уделялось и уделяется межконтинентальным биологическим инвазиям в средних и низких широтах, что во многом объясняется главным направлением морских грузоперевозок. Основным механизмом при этом считается транспортировка организмов балластными водами крупнотоннажных судов [Leppäkoski et al., 2002]. Заполнение балластных отсеков и их опорожнение на протяжении большей части XX в.

происходило вблизи морских портов. Подавляющее число морских портов расположено в устьях крупных рек или заливов, связанных с речными системами. Морские порты, таким образом, становятся воротами для проникновения и расселения континентальных инвазийных видов. Удобным объектом для изучения процессов биоинвазий этим путём являются виды рода *Eurytemora* (Crustacea, Copepoda) [Lee, 2000; Beyrend-Dur et al., 2009] благодаря большому числу видов, хорошо очерченным ареалам и обитанию в солоноватых водах. Последнее особенно важно для успешного заселения этих

видов указанным выше путём. Благодаря применению молекулярно-генетических методов удалось доказать факт вселения американского вида *Eurytemora carolleeae* Alekseev & Souissi, 2011 в Балтийское море [Sukhikh et al., 2013]. Известны также многочисленные случаи успешного проникновения европейских и азиатских видов в континентальные водоёмы Америки: ёрш *Gymnocephalus cernuus* (Linnaeus, 1758), дрейссена *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771), *Dreissena bugensis* Andrusov, 1897, кладоцера *Cercopagis pengoi* (Ostroumov, 1891) и т. д. [Mills et al., 1993; Stepien et al., 1998; MacIsaac et al., 1999]. Основное внимание уделяется, таким образом, расселению инвазивных видов по средним широтам, а также из водоёмов Понто-Каспия в Северную Америку. Расселение видов по арктическому маршруту, а также биологические инвазии в Арктике до сих пор не изучались. Вместе с тем в XX в. были обнаружены локальные изолированные популяции атлантических и тихоокеанских видов в прибрежных районах Арктики [Скарлато, Голиков, 1985; Абрамова, 1996; Абрамова, Соколова, 1999; Абрамова и др., 2004]. Происхож-

дение этих изолятов объяснялось в основном историческими причинами, то есть длительным существованием реликтовых популяций видов, ареал которых некогда охватывал всю Голарктику [Скарлато, Голиков, 1985]. Возможность биологических инвазий или антропогенного заноса данных видов, например, с балластными водами судов в регионы Арктики, ранее не анализировалась. Ещё одной возможной причиной нахождения этих видов могло быть их ошибочное определение, связанное с недостаточно разработанной систематикой, а также с существованием видов-двойников [Lajus et al., 2015].

Настоящее исследование было выполнено с целью подтверждения молекулярно-генетическими методами принадлежности вида из наскальных ванн Белого моря к американскому виду *Eurytemora americana*, а также оценки возможности его антропогенного заноса.

Материал и методика

Отбор проб и место исследования. За период с 2004 по 2014 г. нами исследовано около 100 наскальных ванн, расположенных на более чем 10 островах (отмечены чёрным цве-

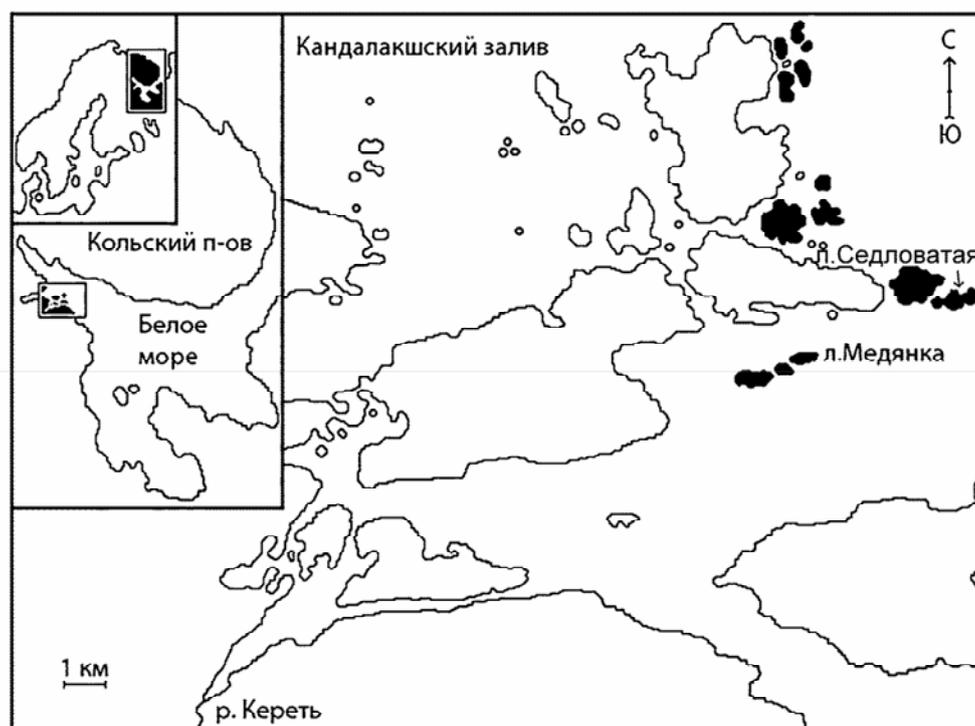


Рис. 1. Карта района исследований вида *Eurytemora americana* Williams, Кандалакшский залив Белого моря. Чёрным отмечены луды (острова), на которых проводились многолетние наблюдения.

том на рис. 1). Для каждого водоёма определяли морфометрические характеристики, визуально оценивали высоту над уровнем моря, кондуктометром измеряли солёность. Зоопланктон отбирали фильтрацией 1–10 л воды через гидробиологический сачок (газ № 70). Восемнадцать ванн на островах Медянка и Седловатая были выбраны в качестве объектов постоянного мониторинга видового состава и морфометрических условий.

Пробы для генетического и морфологического анализа были отобраны летом 2014 г. в наскальных ваннах о. Медянка Кандалакшского залива Белого моря (рис. 1). Определённые организмы велось по возможности до вида или до рода.

Генетический анализ

Ракообразные были зафиксированы в 96%-м этиловом спирте. 10 особей были исследованы при помощи методов молекулярной генетики: 10 – по гену CO1, и 3 особи из них также были проанализированы по генам 18S рРНК, ITS1- 5.8S рРНК -ITS2 и 16S рРНК. Геномная ДНК была выделена по протоколу, описанному в статьях Hoelzel, Green [1992] и Lee, Frost [2002] с изменениями.

Для амплификации участка ядерного гена 18S рРНК (1800 пар оснований) использовали праймеры 18A1 mod (5' CTGGTTGATCCTG CCAGTCATATGC 3') и 1800 mod (5' GATCCT TCCGCAGGTTACCTACG 3') [Raupach et al., 2009].

Для амплификации участка ядерного гена ITS1- 5.8S рРНК -ITS2 (800 пар оснований) использовали праймеры ITS4 (5' TCCCTCCGCT TATTGATATGC 3') и ITS5 (5' GGAAGTAAAA GTCGTAACAAGG 3') [White et al., 1990].

Для амплификации участка митохондриального гена 16S рРНК (300 пар оснований) использовали праймеры 16SA2 (5' CCGGGT C/T TCGSTAAGGTAG 3') и 16SB2 (5' CAACAT CGAGGTCGCAGTAA 3') [Lee, 2000].

Для всех трёх вышеперечисленных участков генов использовали следующий температурный профиль полимеразной цепной реакции (ПЦР): начальная денатурация 5 мин при 95 °С, следующие 35 циклов по схеме 90 °С

(30 с), 40–55 °С (30 с), 72 °С (60 с) и конечная элонгация 5 мин при 72 °С. Единственным различием было использование разных температур для отжига праймеров: для гена 18S рРНК T отж =55 °С, для участка ITS1- 5.8S рРНК -ITS2 T отж =50 °С, для гена 16S рРНК T отж =40 °С

Для амплификации участка митохондриального гена CO1 (611 пар оснований) использовали праймеры EuF1 (5'-CGTATGGA GTTGGGACAAGC-3') и EuR2 (5'-CAAAA TAAGTGTGGTATAAAAATTGGA-3') [Winkler et al., 2011]. Следующий температурный профиль полимеразной цепной реакции (ПЦР) был использован: начальная денатурация 5 мин при 95 °С, следующие пять циклов по схеме 90 °С (30 с), 45 °С (60 с), 72 °С (90 с), затем 27 циклов по схеме 90 °С (30 с), 55 °С (45 с), 72 °С (60 с) и конечная элонгация 5 мин при 72 °С.

Полученные продукты были очищены при помощи набора Qiaquick PCR purification kit (Qiagen). Секвенирование проводили в обе стороны на автоматическом секвенаторе ABI 3130 (Applied Biosystems) с применением наборов BigDye v.3.1. и тех же праймеров, что использовались для амплификации. Нуклеотидные последовательности выравнивали с помощью программы BioEdit 7.0.3 [Hall, 1999] по алгоритму Clustal W [Thompson et al., 1994] и редактировали вручную.

Филогенетическая реконструкция выполнена методом максимального правдоподобия (ML) с использованием модели Тамура-Ней в пакете программ: MEGA v.6 [Tamura et al., 2007]. В качестве статистического теста применяли метод бутстрепа с использованием 1000 псевдорепликаций. Опубликованные ранее последовательности 16S rDNA и 18S рРНК *E. americana* из р. Дувамиш (Сиетл) были использованы для сравнения полученных данных [Lee, 2000].

Морфологические исследования

Всего по морфологическим признакам было исследовано 15 самок и 10 самцов *Eurytemora* из наскальной ванны о. Медянка Кандалакшского залива Белого моря. Измерения рачков

были выполнены с помощью окуляр-микрометра. Особенности морфологии изучались под большим увеличением с использованием световой иммерсии с применением микрофотографий на микроскопе Zeiss IMAGER A-1. Препарирование организмов проводилось под микроскопом на предметном стекле в глицерине. Далее препарат накрывали покровным стеклом с восковыми ножками и обводили каннадским бальзамом.

Результаты

Характеристика наскальных ванн. Средняя за летний сезон солёность исследованных ванн колебалась от 0 до 25 psu, хотя часто диапазон колебаний в отдельно взятом водоёме составлял от 2 до 40 psu. Это связано с тем, что регулярной связи с морем здесь нет и, соответственно, в засушливое время солёность повышается из-за испарения, а после дождей резко падает. В ваннах имеющих постоянную связь с морем, колебания солёности минимальны и в среднем соответствуют морской.

Было найдено 55 видов зоопланктона, из них 26 – коловратки, 25 – ракообразные, 4 – личинки бентосных животных. Необходимо отметить низкую частоту встречаемости видов при достаточно большом фаунистическом списке (многие виды были встречены однократно). Из ракообразных наиболее широко распространены *Tigriopus brevicornis* (O.F. Müller, 1776), отмеченный в большинстве ванн и представители рода *Eurytemora*.

Последние массово развивались в водоёмах, средняя за сезон солёность которых составила 4–10 psu, причём не сильно превышая верхнюю границу указанного диапазона. В этих ваннах отмечены максимальные величины обилия зоопланктона, при максимальном же разбросе показателей. Около 60% водоёмов характеризуются численностями зоопланктона от 500 до 3000 экз/л, в большинстве из них численность определяется коловратками, в частности *Brachionus plicatilis* Müller, 1786, *B. urceus* (Linnaeus, 1758) и *Hexartra sp.*, что характерно только для середины лета. В некоторых крупных ваннах высокие показатели обилия зоопланктона обусловлены массовым раз-

витием эвритеморы, особенно её ювенильными стадиями. Доля её в общей численности составляла до 90%. Из 18 ванн двух островов, являющихся объектами мониторинговых наблюдений, представители рода *Eurytemora* постоянно в больших количествах присутствовали в трёх ваннах с относительно стабильной солёностью. Эти большие ванны, глубиной 1 м, располагаются с южной стороны островов Медянка и Седловатая (рис. 1). Здесь *Eurytemora* являются доминирующей формой, определяющей численность и биомассу зоопланктонного сообщества. Так же эвритеморы присутствуют ещё в трёх ваннах, но в связи с более выраженными колебаниями солёности, здесь присутствие их в течение сезона не постоянно. При распреснении происходит смена сообщества на пресноводное, при увеличении солёности *Eurytemora* замещается на *T. brevicornis*.

Сходная картина встречаемости *Eurytemora* отмечена и на других островах, где съёмки носили нерегулярный характер. Ракообразные рода *Eurytemora* присутствуют в части ванн в течение всего летнего сезона, причём численность колеблется от единиц до 500 экз/л. Но при солёности выше 16 psu (практически в границах миксомезогаалинной группы) они уже не встречаются. При этом в ваннах, где физико-химические характеристики изменяются в течение лета не столь существенно, нами показано наличие вертикальной солёностной стратификации. Ракообразные рода *Eurytemora* живут только в поверхностном 20-сантиметровом слое воды, практически не попадаясь в более глубоких и осолонённых горизонтах.

В наскальных ваннах Белого моря предыдущими исследователями было найдено несколько видов *Eurytemora* [Кос, 1977, 1993; Вехов, 2001; Кособокова, Перцова, 2012]. Это вызывало некоторые сомнения, поскольку для самого Белого моря достоверно было указано присутствие только одного вида *E. affinis* [Кособокова, Перцова, 2012]. Из пяти видов списка Кос (*E. brodskyi* Kos, 1993, *E. arctica* Wilson, Tash, 1966, *E. herdmani* Thompson, Scott, 1898, *E. pacifica* Sato, 1913 и *E. americana*) наиболь-

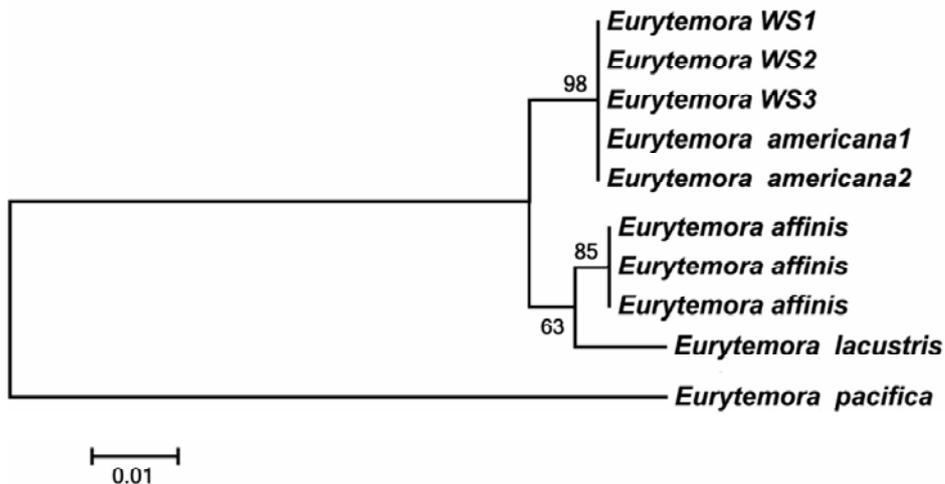


Рис.2. Филогенетическое дерево, построенное по данным 10 нуклеотидных последовательностей участка гена 18S рРНК видов рода *Eurytemora*. В узлах дерева указаны индексы (в %) бутстрэп-анализа ML

ший интерес в плане возможных биологических инвазий представляла *E. americana*, что и определило выбор нами этого вида для молекулярно-генетических исследований.

Результаты генетических исследований *Eurytemora* на о. Медянка

При сравнении последовательностей ядерного гена 18S рибосомальной РНК было установлено, что все исследуемые нами *Eurytemora* из ванны на о. Медянка соответствовали опубликованным сиквенсам (500 п.о.) одного вида *E. americana* с тихоокеанского побережья Северной Америки [Lee, 2000] (рис.2).

Анализ другого гена – митохондриальной 16S рРНК показал достоверные отличия от референсной американской популяции. Уровень отличий составлял 18.3% нуклеотидных замен, что говорит о длительном времени изоляции друг от друга удаленных частей популяции в рамках широкого ареала или, возможно, соответствует межвидовым различиям [Bucklin, LaJeunesse, 1994; Lee, 2000; Alekseev, Souissi, 2011; Sukhikh, Alekseev, 2013].

Последовательности генов CO1 и ITS в открытом доступе отсутствуют, поэтому нам не с чем сравнить полученные здесь сиквенсы для этих генов. Данные по CO1 позволяют сделать важные выводы о внутривидовом полиморфизме и о возможном времени заселе-

ния *E. americana* в описанный биотоп. Все 10 сиквенсов гена CO1 не различаются ни на один нуклеотид и образуют общий гаплотип, что может свидетельствовать о недавнем резком увеличении численности популяции, возможно, в результате вселения.

Результаты морфологического анализа

Результаты детального морфологического анализа не противоречили нашему предположению о принадлежности исследуемого вида к *E. americana*. Беломорская *Eurytemora* (рис. 3 А, Б) в целом была сходна с вселенцем из Англии (рис. 3 Д, Е) и нативной *Eurytemora* из Дальнего Востока (рис. 3 Ж, З) по основным морфологическим признакам: форма P5 самок и самцов и угол, под которым расположен отросток к оси P5 самок (рис. 4 Д, И; 4 Ж, Л; 4 З, М), на первом членике экзоподита левой P5 самца присутствует шип (указан стрелкой на рис. 4 Д, З). В то же время на всех исследуемых экземплярах из наскальных ванн Белого моря отсутствовали длинные наружные щетинки на базиподитах P5 самок (рис. 4 И), у *Eurytemora* из Англии и Дальнего Востока эти щетинки есть (рис. 4 Л, М – указано стрелкой). Также у беломорской *Eurytemora* не наблюдалось различий в длинах шипов на 8–12 члениках геникулирующей антеннулы самцов (рис. 4 Б), что характерно для нативной и английской форм (рис. 4 В, Г).

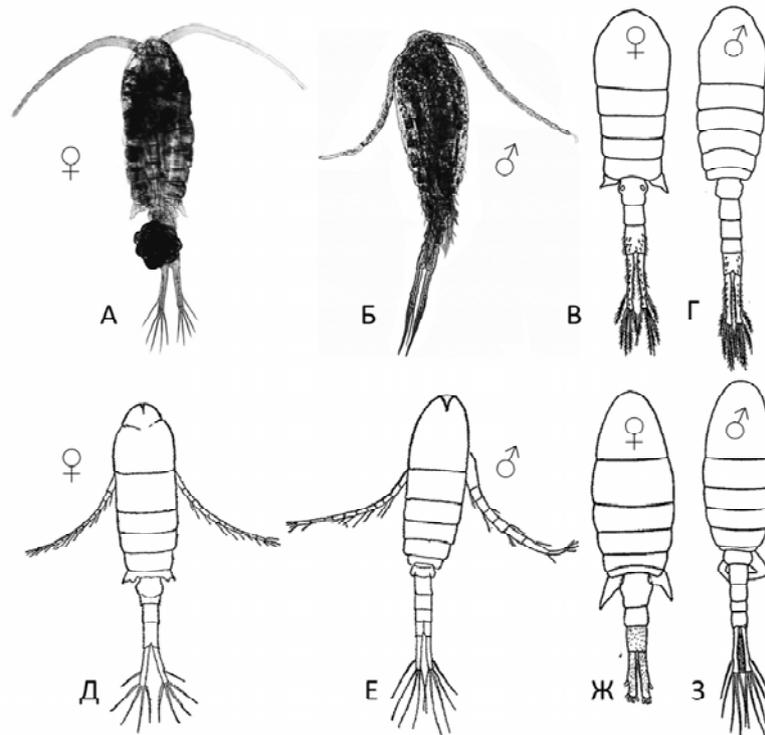


Рис. 3. Общий вид *Eurytemora americana* Williams из наскальных ванн о. Медянка (Белое море) (А, Б); *E. brodskyi* Kos из наскальных ванн м. Картеш Кандалакшского залива Белого моря (В, Г) [по Кос, 1993]; *E. americana* из ванн в Англии (Д, Е) [по Lowndes, 1931]; *E. americana* из Охотского моря (Ж, З) [Кос, 1977]. А, В, Д, Ж – самки, Б, Г, Е, З – самцы. Разрешение на рисунки Д, Е не требуется, разрешение на перепечатку остальных оригинальных рисунков получено в издательстве ЗИН РАН.

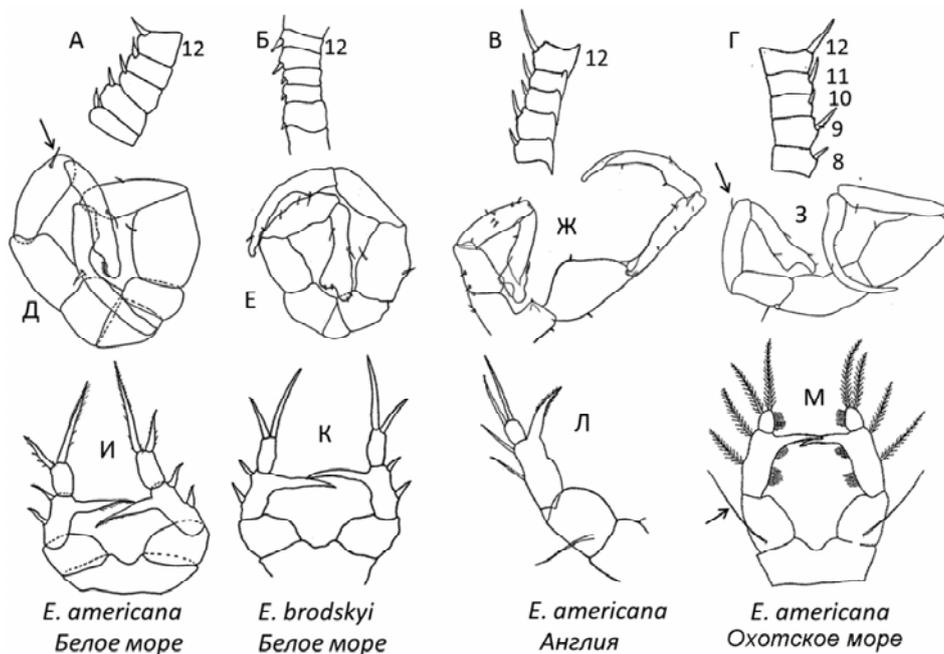


Рис. 4. Морфологические особенности исследуемых видов *Eurytemora* из наскальных ванн о. Медянка (Белое море) (А, Д, И), беломорской *E. brodskyi* Kos из наскальных ванн м. Картеш [по Кос, 1993] (Б, Е, К), *E. americana* Williams из ванн в Англии (В, Ж, Л) [по Lowndes, 1931] и тихоокеанской *E. americana* из Охотского моря (Г, З, М) [по Кос, 1977]. 8–12 членики антеннулы (А–Г); пятая пара ног самца (Д–З); пятая пара ног самки (И–М). Разрешение на рисунки В, Ж, Л не требуется, разрешение на перепечатку остальных оригинальных рисунков получено в издательстве ЗИН РАН.

Еще большее сходство по морфологическим признакам исследованная нами *Eurytemora* (рис. 3 А, Б) проявила с *E. brodskyi* (рис. 3 В, Г), описанной из наскальных ванн Белого моря м. Картеш. Нами установлено только 3 незначительных морфологических отличия между *E. brodskyi* и *E. americana*. Первое касается опушения P5 у самок, отсутствие опушения P5 самок *E. brodskyi* (рис. 4 К) и слабое опушение у беломорской *E. americana* (рис. 4 И). Второе касается соотношения длин шипов на геникулирующей антеннule самцов – примерно равная длина шипов на 8–12 члениках у беломорской *E. americana* (рис. 4 А) и в 2 раза более длинные шипы на 11, 12 члениках по сравнению с 8–10 у *E. brodskyi* (рис. 4 Б). Третье отличие состоит в отсутствии шипа на первом членике базиподита левой P5 самца у *E. brodskyi* (рис. 4 Е), тогда как у беломорской *E. americana* он есть (рис. 4 Д).

Обсуждение

Исходно вид *E. americana* был описан Вильямсом в 1906 г. в водах Род-Айленда с Атлантического побережья США [Williams, 1906]. Вид распространён также в Арктических водах Северной Америки, вдоль Тихоокеанского и Атлантического побережий Северной Америки, а также в водах Северной Азии [Кос, 1977].

Впервые за пределами естественного ареала вид был найден в Англии в наскальных ваннах [Lowndes, 1931], следующие находки были сделаны на Французском и Бельгийском побережье Северного моря [Razouls et al., 2005–2016; Voxshall, 2015]. Последней из недавних находок является указание на *E. americana* из Аргентины, где она, возможно, присутствовала и ранее, но определялась как *E. affinis* (Porpe, 1880) [Hoffmeyer et al., 2000].

В литературе встречались упоминания для Белого моря *E. affinis* или *E. hirundoides* (Nordquist, 1888) [Кособокова, Перцова, 2012], которые в последнее время сведены в синонимы [Busch, Brenning, 1992]. Для наскальных ванн Белого моря также дополнительно указаны виды *E. raboti* Richard, 1897 и *E. lacustris* (Porpe, 1887) [Вехов, 2001]. В статье Кос

[1993] для наскальных ванн мыса Картеш Белого моря указаны 5 видов рода *Eurytemora*: *E. brodskyi*, *E. arctica*, *E. herdmani*, *E. pacifica* и *E. americana*.

Полученные результаты молекулярно-генетического и морфологического анализа позволяют утверждать о нахождении представителя американского вида *E. americana* в Европейской Арктике. Данная находка может быть объяснена двумя основными причинами: историческими событиями – выживанием изолированных популяций в ледниковый-постледниковый периоды или антропогенными инвазиями в недавнее время. Мы склоняемся ко второму объяснению.

Косвенными доказательствами инвазийного характера формирования данного изолята является то, что заметное развитие этот вид в Белом море получил во временных водоёмах – наскальных ваннах на берегу Белого моря и до сих пор не найден в самом море или эстуариях впадающих в него рек. Нужно сказать, что находка вселенца *E. americana* в Англии в начале XX в. также была сделана в прибрежных ваннах [Lowndes, 1931]. Временные водоёмы отличаются нестабильностью условий существования и видового состава. Конкурентные отношения между видами в них существенно ослаблены катастрофическим характером существования водоёмов. Именно поэтому виды-вселенцы не находят в них значительного сопротивления со стороны местной фауны. Виды рода *Eurytemora* известны тем, что откладывают покоящиеся яйца, устойчивые как к промерзанию, так и к высыханию. Это позволяет им легко колонизировать такие специфические биотопы, как наскальные ванны [Glippa et al., 2013].

Другими свидетельствами в пользу недавнего вселения вида в наскальные ванны могут служить низкий уровень генетической изменчивости по гену CO1 и структура сети гаплотипов.

Значительные отличия по гену 16S рРНК от американской популяции могут быть объяснены длительной изоляцией её от североамериканского ареала (в особенности от тихоокеанской популяции, с геномом которой велись

сравнения). Поскольку у данного вида весьма широкий ареал, который охватывает значительную часть Пацифики и американского Атлантического побережья, различия в митохондриальном геноме должны быть весьма значительны, как было у *E. affinis* [Lee, 2000].

В зависимости от того, из какой части естественного ареала предположительно была занесена *E. affinis* в Белое море, и зависит установленный нами уровень различий. Мы предполагаем, что наиболее вероятным для Белого моря является занос вида из атлантической части естественного ареала, на что указывают достоверные различия по гену 16S рРНК между тихоокеанской и беломорской популяциями. На это указывают и другие находки *E. americana* в Европе [Lowndes, 1931].

В литературе известен сходный вектор расселения другого вида континентальной американской фауны Copepoda – *Acanthocyclops americanus* (Marsh, 1893) [Alekseev et al., 2002]. Этот вид был впервые найден в Англии в начале XX в., а затем во Франции, Испании и России. Недавний молекулярно-генетический анализ позволил достоверно указать на занос этого вида из водоёмов Атлантического побережья США [Miracle et al., 2013].

В литературе имеются и другие указания на фаунистическое сходство между Северной Америкой и арктическими водоёмами Евразии. В частности, в дельте р. Лены были обнаружены изолированные популяции *E. canadensis* Marsh, 1920, *E. raboti*, *E. gracilis* (Sars G.O., 1898), *E. bilobata* Akatova, 1949, *E. gracili-cauda* Akatova, 1949, *E. arctica*, *E. foveola* Johnson, 1961 [Абрамова, 1996; Абрамова и др., 2004] и *Limnocalanus johanseni* Marsh, 1920 [Абрамова, Соколова, 1999]. Их находка также была объяснена историческими причинами, но вполне могла оказаться следствием арктических перевозок, осуществлявшихся в СССР в XX в. по Северному морскому пути. Окончательное решение о механизме формирования данного и других изолятов может быть получено лишь после установления исходной популяции водоёмов-доноров.

Представляет интерес вопрос о морфологической близости выявленной нами *E.*

americana к описанной из этих же наскальных ванн *E. brodskyi* [Кос, 1993]. По ряду таксономически важных признаков *E. brodskyi* отличается от *E. americana* (рис. 3, 4). Эти признаки послужили основанием для описания нового вида, и они же встречены у *E. americana* из Белого моря, идентифицированной молекулярно-генетическими методами. Возможно несколько объяснений этому факту.

Морфологическая изменчивость нативной популяции *E. brodskyi* изучена недостаточно, и в описание вида, и в имеющиеся ключи не вошли отклонения от типовой популяции.

При близкородственном скрещивании изначально небольшого количества особей очень часто начинают проявляться морфологические отклонения разного уровня (уродства, крайние формы морфологической изменчивости). В этом случае формируется популяция близкородственных особей морфологически весьма отличная от типовой. В известном смысле этот процесс можно рассматривать как начальную стадию видообразования, что нередко наблюдается на краях естественных ареалов в виде географически изолированных подвидов. В обоих этих случаях, описанная Кос *E. brodskyi* [Кос, 1993] является не валидным видом, а лишь морфотипом *E. americana*.

В случае, если причины образования изолята (анклава) *E. americana* в Белом море действительно исторические, тогда мы имеем дело с локальной популяцией близкородственного вида-двойника, родство которого с *E. americana* является несомненным. Однако, полученные нами молекулярные данные не поддерживают эту гипотезу.

Арктические моря бывшего СССР в XX в. весьма интенсивно осваивались по маршруту Северного морского пути. Благодаря созданию мощной ледокольной базы, в том числе атомных ледоколов, по маршруту Мурманск – Владивосток и обратно ежегодно проходили караваны судов для обеспечения, прежде всего, портов высокой Арктики. Эти корабли загружались и разгружались на протяжении всего маршрута с неизбежным заполнением и освобождением балластных отсеков [Белов, 1969]. Общее количество перевозимых грузов изме-

рялось ежегодно сотнями тысяч тонн, в сопоставимых масштабах перевозились в отсеках балластные воды, с находящимися в них организмами как в виде активных, так и покоящихся стадий. Наибольшим шансом для выживания обладают именно последние, такие стадии способны переносить существенные загрязнения нефтепродуктами и другими веществами, неизбежно присутствующими в балластных отсеках [Alekseev et al., 2010]. Виды рода *Eurytemora* относятся к числу таких организмов и способны длительное время переносить высокотоксичную среду балластных отсеков. Последствия этих перевозок для арктических водных экосистем до сих пор не исследовались, и полученные нами результаты, возможно, окажутся лишь вершиной айсберга. Учитывая набирающее ход потепление Арктики, способствующее развитию высокоширотного мореходства, большую востребованность более короткого пути для перевозки товаров, прежде всего из Китая в Европу [Blunden, 2012; Lasserre, Alexeeva, 2015], темпы и масштабы распространения инвазивных видов по этому маршруту существенно возрастут в ближайшем будущем. Это ставит вопрос о необходимости изучения и контроля процессов биоинвазий в водных арктических экосистемах. Решение этого вопроса требует дальнейших исследований.

Заключение

1. Молекулярно-генетическим методом достоверно подтверждено нахождение представителя североамериканской фауны *E. americana* в Белом море.

2. Исследованная популяция характеризуется пониженным уровнем генетической изменчивости, к тому же она получила большое развитие только в наскальных ваннах, что косвенным образом указывает на её заносный характер.

3. Указанное в литературе присутствие в Арктике изолированных популяций с исходно атлантическим или тихоокеанским происхождением, возможно, представляет собой следствие идущего антропогенного заселения Арктики с балластными водами судов.

4. Несомненная морфологическая близость *E. americana* и *E. brodskyi* может свидетельствовать об их синонимии.

Благодарности

Авторы благодарны Профессору Университета Висконсин Кэрол Эунми Ли за предоставленные для сравнения последовательности ДНК *Eurytemora americana*, а также Старкову Алексею за помощь в сборе материала в наскальных ваннах Белого моря.

Исследования проводились в соответствии с Гостемами № 01201351195 и № 01201351192 при поддержке грантов РФФИ 14-04-01149 А, 14-04-00932 А, 16-34-00086 мол_а и грантом Президиума Российской академии наук «Биоразнообразие». При выполнении работы была использована Федеральная коллекция ЗИН РАН, Санкт-Петербург № 96-03-16.

Литература

- Абрамова Е.Н. Веслоногие ракообразные (Crustacea, Copepoda) Усть-Ленского заповедника // Гидробиологические исследования в заповедниках. 1996. 8. С. 5–16.
- Абрамова Е., Вишнякова И., Четверова А., Абрамова А. Фауна *Eurytemora* (Copepoda, Calanoida) водоёмов дельты реки Лены: состав, распределение и экология // Тезисы докладов IV международной конференции «Современные проблемы гидроэкологии». СПб., 2004. С. 10.
- Абрамова Е.Н., Соколова В.А. О находках и жизненном цикле *Limnocalanus johanseni* (Copepoda, Calanoida) в дельте реки Лена // Зоологический журнал. 1999. 78. № 11. С. 1360–1363.
- Белов М.И. История открытия и освоения Северного морского пути. Т. 4. Научное и хозяйственное освоение Советского Севера 1933–1945 гг. Л., Морской транспорт, 1969.
- Вехов В.Н., Ракообразные наскальных ванн островов и побережья Кандалакшского залива Белого моря // Биология внутренних вод. 2001. № 3. С. 20–28.
- Кос М.С. Виды рода *Eurytemora* (Copepoda, Calanoida) северной части Тихого океана: систематика, распространение, изменчивость // В сб.: Исследования фауны морей. Морской планктон (систематика и фаунистика) / Ред. О.А. Скарлато. Л., 1977. Т. 20. № 28. С. 20–53.
- Кос М.С. Новый вид рода *Eurytemora* из губы Чупа (Белое море) // В сб.: Исследования фауны морей. Морской планктон (систематика, экология, распределение) / Ред. О.А. Скарлато. СПб., 1993. Т. 45. № 53. С. 30–37.

- Кособокова К.Н., Перцова Н.М. Зоопланктон Белого моря: структура, динамика и экология сообществ // В кн.: Система Белого моря: Водная толща и взаимодействующие с ней атмосфера, криосфера, речной сток и биосфера. М.: Научный мир, 2012. Т. 2. С. 640–674.
- Скарлато О.А., Голиков А.Н. История происхождения жизни и биогеографическое районирование // В сб.: Северный Ледовитый и Южный океаны / Ред. А.Ф. Трещников, С.С. Сальников. Л.: Наука, 1985. С. 114–119.
- Alekseev V., Fefilova E., Dumont H.J. Some noteworthy free-living copepods from surface freshwater in Belgium // *Belgian Journal of Zoology*. 2002. 132(2). P. 133–139.
- Alekseev V.R., Markrushin A., Hwang J.-S. Does the survivorship of activated resting stages in toxic environments provide cues for ballast water treatment? // *Marine Pollution Bulletin*. 2010. 61. P. 254–258.
- Alekseev V.R., Souissi A. A new species within the *Eurytemora affinis* complex (Copepoda: Calanoida) from the Atlantic Coast of USA, with observations on eight morphologically different European populations // *Zootaxa*. 2011. 2767. P. 41–56.
- Beyrend-Dur D., Souissi S., Devreker D., Winkler G., Hwang J.S. Life cycle traits of two transatlantic populations of *Eurytemora affinis* (Copepoda: Calanoida): salinity effects // *Journal of plankton research*. 2009. 31(7). P. 713–728.
- Blunden M. Geopolitics and the Northern Sea Route // *International Affairs*. 2012. 88. 1. P. 115–129.
- Voxshall G. *Eurytemora americana*. (Электронный документ) // World of Copepods database. World Register of Marine Species. 2015 // (<http://marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=104873>). Проверено 27.04.2016.
- Bucklin A., LaJeunesse T.C. Molecular genetic variation of *Calanus pacificus* (Copepoda: Calanoida): Preliminary evaluation of genetic structure and subspecific differentiation based on mtDNA sequences // *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Reports*. 1994. 35. P. 45–51.
- Busch A., Brenning U. Studies on the status of *Eurytemora affinis* (Poppe, 1880) (Copepoda, Calanoida) // *Crustaceana*. 1992. 62. P. 13–38.
- Glippa O., Alekseev V., Souissi S. Effects of photoperiod on egg production in *Eurytemora affinis* Poppe, 1880 (Copepoda: Calanoida) from the Seine Estuary (France) // *Italian Journal of Zoology*. 2013. 80(4). P. 518–525.
- Hall T.A. Bioedit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT // *Nucleic Acids Research*. 1999. 41. P. 95–98.
- Hoelzel A.R., Green A. Analysis of population-level variation by sequencing PCR-amplified DNA // *Molecular genetic analysis of populations: a practical approach* / Eds A.R. Hoelzel. New York: Oxford University Press, 1992. P. 159–187.
- Hoffmeyer M.S., Frost B.W., Castro M.B. *Eurytemora americana* Williams, 1906, not *Eurytemora affinis* (Poppe, 1880), inhabits the Bahía Blanca Estuary, Argentina // *Scientia Marina*. 2000. 64. P. 111–113.
- Lajus D., Sukhikh N., Alekseev V. 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*. 2015. 5(12). P. 2374–2385.
- Lasserre F., Alexeeva O. Analysis of Maritime Transit Trends in the Arctic Passages // *International Law and Politics of the Arctic Ocean* / Eds S. Lalonde, T.L. McDorman. Leiden: Brill, 2015. P. 180–193.
- Lee C.E. Global phylogeography of a cryptic copepod species complex and reproductive isolation between genetically proximate populations // *Evolution*. 2000. 54. P. 2014–2027.
- Lee C.E., Frost B.W. Morphological stasis in the *Eurytemora affinis* species complex (Copepoda: Temoridae) // *Hydrobiologia*. 2002. 480. P. 111–128.
- Leppäkoski E., Olenin S., Gollasch S. The Baltic Sea – a field laboratory for invasion biology // *Invasive Aquatic Species of Europe – Distribution, Impacts and Management* / Eds E. Leppäkoski, S. Gollasch, Olenin S. Kluwer Academic Publishers, 2002. P. 253–259.
- Lowndes A.G. *Eurytemora thompsoni*, A. Willey, a new European record // *Annals & Magazine of Natural History*. 1931. 8. P. 501–507.
- MacIsaac H., Grigorovich I., Hoyle J., Yan N., Panov V. Invasion of Lake Ontario by the Ponto-Caspian predatory cladoceran *Cercopagis pengoi* // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 1999. 56. 1. P. 1–5.
- Mills E.L., Leach J.H., Carlton J.T., Secor C.L. Exotic species in the Great Lakes: a history of biotic crises and anthropogenic introductions // *Journal of Great Lakes Research*. 1993. 19. P. 1–54.
- Miracle M.R., Alekseev V., Monchenko V., Sentandreu V., Vicente E. Molecular-genetic contribution to the taxonomy of the *Acanthocyclops robustus* group // *Journal of Natural History*. 2013. 47. P. 863–888.
- Raupach M.J., Mayer C., Malyutina M., Wägele J.-W. Multiple origins of deep-sea Asellota (Crustacea: Isopoda) from shallow waters revealed by molecular data // *Proceedings of the Royal Society B*. 2009. 276. P. 799–808.
- Razouls C., de Bovée F., Kouwenberg J., Desreumaux N. Diversité et répartition géographique chez les Copépodes planctoniques marins. 2005–2016 (Электронный документ) // (<http://copepodes.obs-banyuls.fr>). Проверено 27.04.2016.
- Stepien C.A., Dillon A.K., Chandler M.D. Genetic identity, phylogeography, and systematics of ruffe *Gymnocephalus* in the North American Great Lakes and Eurasia // *Journal of Great Lakes Research*. 1998. 24. P. 361–378.
- Sukhikh N.M., Alekseev V.R. *Eurytemora caspica* sp. nov. from the Caspian Sea – one more new species within the *E. affinis* complex (Copepoda: Calanoida) // *Proceedings of the Zoological Institute Russian Academy of Sciences*. 2013. 317.1. P. 85–100.

- Sukhikh N.M., Souissi A., Souissi S., Alekseev V.R. Invasion of *Eurytemora* sibling species (Copepoda: Temoridae) from North America into the Baltic Sea and European Atlantic coast estuaries // *Journal of Natural History*. 2013. 47:5. 12. P. 753–767.
- Tamura K., Dudley J., Nei M., Kumar S. MEGA4: Molecular Evolutionary Genetics Analysis (MEGA) software version 4.0 // *Molecular Biology and Evolution*. 2007. Doi: 10.1093/molbev/msm-92.
- Thompson J.D., Higgins D.J., Gibson T.J. CLUSTAL W: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position-specific gap penalties and weight matrix choice // *Nucleic Acids Research*. 1994. 22. P. 4673–4680.
- White T.J., Bruns T., Lee S., Taylor J.W. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics // *PCR Protocols: A Guide to Methods and Applications* / Eds M.A. Innis, D.H. Gelfand, J.J. Sninsky, T.J. White. New York: Academic Press, 1990. P. 315–322.
- Williams L.W. Notes on marine Copepoda of Rhode Island // *American Naturalist*. 1906. 40. P. 639–660.
- Winkler G., Souissi S., Poux C., Castric V. Genetic heterogeneity among *Eurytemora affinis* populations in Western Europe // *Marine Biology*. 2011. 158. P. 1841–1856.

ISOLATED POPULATIONS OF *EURYTEMORA AMERICANA* WILLIAMS (CRUSTACEA, COPEPODA) IN THE WHITE SEA ROCK POOLS – POSTGLACIAL RELICTS OR ANTHROPOGENIC INVASION?

© 2015 Sukhikh N.¹, Castric V.², Polyakova N.³, Souissi S.⁴, Alekseev V.¹

¹ Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences,
Saint Petersburg Russia, 199034, E-mail: Sukhikh1@mail.ru, alekseev@zin.ru;

² Université Lille 1 Sciences et Technologies, UFR de Biologie, Villeneuve d'Ascq Cedex 59655, France,
E-mail: Vincent.Castric@univ-lille1.fr;

³ Saint Petersburg State University,
Saint Petersburg 199034, Russia, E-mail: nvpnatally@yandex.ru;

⁴ Université Lille 1 Sciences et Technologies, Laboratoire d'Océanologie et de Géosciences, Station Marine, Wimereux 62930, France, E-mail: Sami.Souissi@univ-lille1.fr

Molecular-genetic study of isolated populations of *Eurytemora* in the White Sea showed its undoubted proximity to the native North American populations of *Eurytemora americana*, Williams 1906. Genetic tests show the recent colonization of the White Sea rock pools by initially small amount of individuals of *E. americana*. Existing published data on the presence of isolated Atlantic and Pacific species in the Arctic region are mostly explained by historical reasons: preservation of relict populations formerly inhabited the Holarctic and separated by processes of formation and melting of glaciers. Finding of *E. americana* in the White Sea allowed us to suppose a possible reason of formation of these isolates: transportation with ship ballast waters during the period of intensive cargo in the Second World War along the edge of the Arctic seas.

Key words: invasive species, arctic region, barcode, molecular genetic tools, Copepoda, *Eurytemora americana*