

УДК 574.9 + 575.174.015.3

## ОСОБЕННОСТИ ФИЛОГЕОГРАФИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ И ПОПУЛЯЦИОННО-ГЕНЕТИЧЕСКОГО ПОЛИМОРФИЗМА

### *D. cristata* Sars И *D. longiremis* Sars (Anomopoda: Daphniidae) В СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ<sup>1</sup>

© 2024 г. Е. И. Зуйкова<sup>1, 2\*</sup>, Л. П. Слепцова<sup>1</sup>, Л. В. Андреева<sup>3, 1</sup>,  
Я. А. Кучко<sup>4</sup>, Н. А. Бочкарев<sup>1, 2</sup>, Е. С. Захаров<sup>5</sup>

<sup>1</sup>Институт систематики и экологии животных Сибирского отделения  
Российской академии наук, Новосибирск, 630091 Россия

<sup>2</sup>Санкт-Петербургский филиал Всероссийского научно-исследовательского  
института рыбного хозяйства и океанографии им. Л.С. Берга, Санкт-Петербург, 199053 Россия

<sup>3</sup>Институт биологических проблем криолитозоны Сибирского отделения Российской академии наук,  
Якутск, 677007 Россия

<sup>4</sup>Институт биологии Карельского научного центра Российской академии наук, Петрозаводск, 185035 Россия

<sup>5</sup>Северо-Восточный федеральный университет им. М.К. Аммосова, Якутск, 677000 Россия

\*e-mail: zuykova1064@yandex.ru

Поступила в редакцию 10.04.2024 г.

После доработки 15.05.2024 г.

Принята к публикации 21.05.2024 г.

Впервые представлены данные о популяционно-генетической структуре видов *Daphnia cristata* Sars, 1862 и *D. longiremis* Sars, 1862 (Anomopoda: Daphniidae) из водоемов Северной Евразии. На основе фрагмента митохондриального гена 12S рРНК реконструированы филогенетические отношения, связи между гаплотипами и их распространение. Полученные данные свидетельствуют о недавней быстрой пространственной экспансии *D. cristata*. Согласно результатам исследования, зоны распространения видов *D. cristata* и *D. longiremis* разделяются в широтном направлении с зарегистрированной зоной их контакта в Центральной Якутии. Результаты исследования позволяют сделать заключение о сильном влиянии климатических условий ледниковых периодов и межледниковий в позднем плейстоцене — раннем и среднем голоцене — на формирование современного генетического разнообразия и филогеографической структуры *D. cristata* и *D. longiremis*.

**Ключевые слова:** *Daphnia*, филогения, филогеография, Российская Федерация.

**DOI:** 10.31857/S0016675824100062 **EDN:** WFBDGX

Северная Евразия — обширная территория, имеющая большое значение для биогеографических и филогеографических исследований, в том числе и основывающихся на изучении разных таксонов ветвистоусых ракообразных (Cladocera). В результате комплексных морфологических и молекулярно-генетических исследований было показано, что данный регион представляет собой переходную зону между восточным и западным фаунистическими комплексами кладоцер [1–3]. К настоящему времени филогеографические исследования на разных группах кладоцер привели к созданию довольно целостной схемы формирования

их биоразнообразия в Северной Евразии [4]. Несмотря на ее надежность, подкрепленную фаунистическими и морфологическими исследованиями, для признания несомненной универсальности этой модели необходимо продолжение филогеографических работ в этом обширном регионе на как можно большем числе таксонов. Как показывает практика, расширение исследований (в географическом и таксономическом масштабах) приводит к выявлению новых митохондриальных линий и филогрупп и даже потенциально новых видов [5–8]. Кроме этого, изучение механизмов и путей формирования видового разнообразия отдельных таксонов кладоцер способствует выявлению общих закономерностей и особенностей их исторического развития. В плейстоцене фазы похолоданий

<sup>1</sup>Дополнительные материалы размещены в электронном виде по doi статьи.

(оледенений) и потеплений климата периодически сменяли друг друга и длились довольно продолжительные периоды. Это не могло не повлиять на биоразнообразие, географическое распространение большинства таксонов кладоцер, на уровень генетического полиморфизма отдельных популяций и видов, а также на формирование современной филогеографической структуры [9–11]. Современные дистантные филогенетические линии, как правило, представляют остатки сохранившейся в ледниковых рефугиумах пресноводной фауны. Такие линии и филогруппы выявлены в пределах североазиатских таксонов группы *D. longispina* s.l., что в соответствии с палеоклиматическими данными свидетельствует о сильном влиянии как процессов дисперсии, так и викариантных событий, случавшихся в разные фазы плейстоцена [6, 7, 12]. Также было показано, что Северная Евразия, особенно юг Сибири, представляет собой источник видового и гаплотипического разнообразия кладоцер.

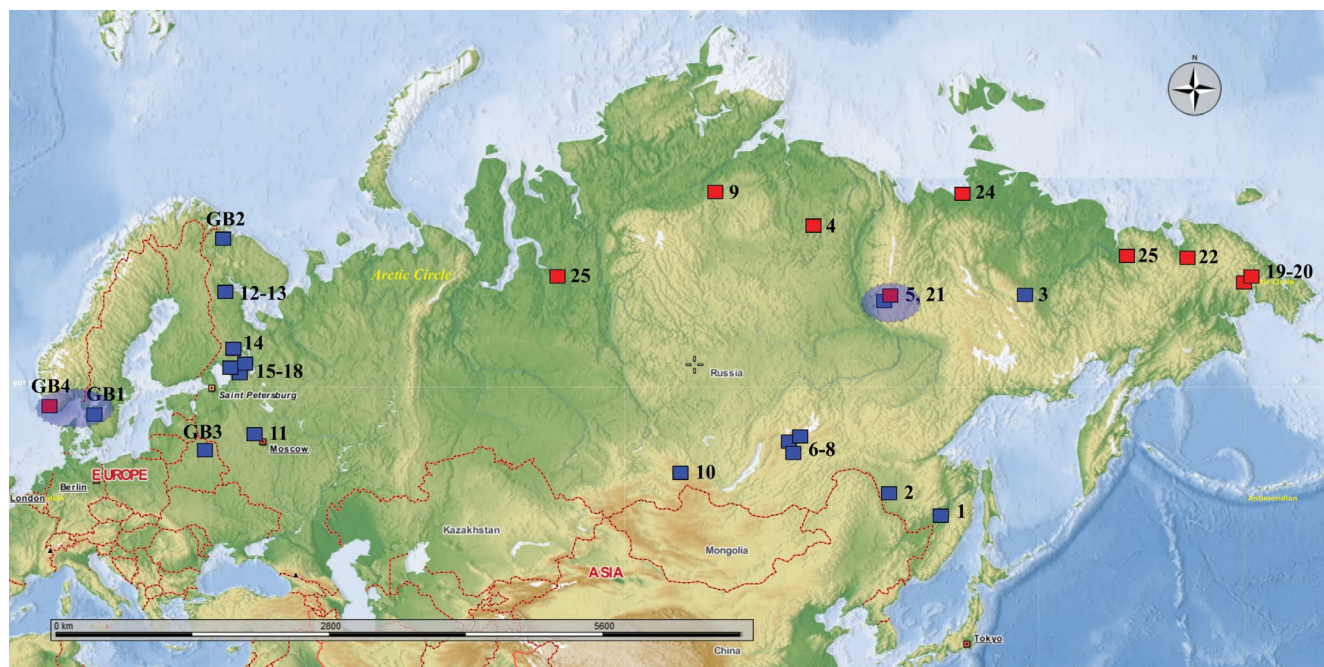
Сравнительный анализ уже имеющихся данных, комплексное изучение как можно большего числа видов и видовых комплексов рода *Daphnia* O.F. Müller, 1776 необходимы для выявления общих закономерностей формирования современных филогеографических паттернов и воссоздания путей их исторического развития на территории Северной Евразии. Например, до настоящего времени нет исчерпывающей информации о филогеографии, генетической структуре популяций ряда видов рода

*Daphnia*, которые широко распространены в Северной Евразии, особенно в арктических и субарктических водоемах: *Daphnia middendorffiana* Fischer, 1851, *D. pulex* Leydig, 1860 s.l., *D. cristata* Sars, 1862 и *D. longiremis* Sars, 1862. Между тем предварительные исследования свидетельствуют о разной эволюционной истории этих видов [7].

Цель настоящей работы заключалась в проведении более масштабного исследования особенностей популяционно-генетической структуры двух относительно холодолюбивых видов, *D. cristata* и *D. longiremis*, в Северной Евразии. На основании вновь полученных данных предполагалось описать географическое распространение гаплотипов, выявить генеалогические связи между популяциями и сделать предварительное заключение об исторических процессах, которые привели к формированию современной филогеографической структуры *D. cristata* и *D. longiremis*.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для данного исследования послужили пробы зоопланктона, содержащие особей *D. cristata* и *D. longiremis* из различных водоемов Северной Евразии, расположенных от Чукотки до Карелии (рис. 1, Приложение, табл. S1). Пробы фиксировали 96%-ным этанолом. Перед выделением ДНК каждую особь идентифицировали до вида и при хорошей их сохранности фотографировали



**Рис. 1.** Карта распределения видов *D. cristata* (синие квадраты) и *D. longiremis* (красные квадраты) на территории Северной Евразии. Сиреневым цветом выделены места совместного или близкого обитания видов. Номера соответствуют местам отбора проб в приложении табл. 1. GB1–GB4 – точки отбора проб для образцов из базы данных GenBank (NCBI).

**Таблица 1.** Эволюционная дивергенция (нескорректированные *p*-дистанции, %) между парами нуклеотидных последовательностей в пределах популяций и между популяциями и видами *D. cristata* и *D. longireis* на основе фрагмента гена *12S* мтДНК. Анализ включал 109 нуклеотидных последовательностей

| №  | В пределах популяций | 1    | 2    | 3    | 4    | 5    | 6    | 7    | 8    | 9    | 10   | 11   | 12   | 13   |
|----|----------------------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| 1  | 0.2 ± 0.2            |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |
| 2  | n/c                  | 0.1  |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |
| 3  | 0.2 ± 0.1            | 0.3  | 0.2  |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |
| 4  | 0.5 ± 0.2            | 0.4  | 0.3  | 0.5  |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |
| 5  | 0                    | 0.1  | 0    | 0.2  | 0.3  |      |      |      |      |      |      |      |      |      |
| 6  | 0                    | 0.3  | 0.2  | 0.4  | 0.5  | 0.2  |      |      |      |      |      |      |      |      |
| 7  | 0.3 ± 0.1            | 0.3  | 0.2  | 0.4  | 0.5  | 0.2  | 0.4  |      |      |      |      |      |      |      |
| 8  | 0.8 ± 0.2            | 0.6  | 0.5  | 0.7  | 0.8  | 0.5  | 0.6  | 0.6  |      |      |      |      |      |      |
| 9  | n/c                  | 11.1 | 11   | 11   | 11.3 | 11   | 10.8 | 11.2 | 11.5 |      |      |      |      |      |
| 10 | n/c                  | 11.1 | 11   | 11   | 11.3 | 11   | 10.8 | 11.2 | 11.5 | 0    |      |      |      |      |
| 11 | 0.4 ± 0.2            | 11.3 | 11.2 | 11.1 | 11.4 | 11.2 | 11   | 11.3 | 11.6 | 0.3  | 0.3  |      |      |      |
| 12 | 0.6 ± 0.2            | 11.5 | 11.4 | 11.4 | 11.6 | 11.4 | 11.2 | 11.6 | 11.8 | 0.8  | 0.8  | 0.7  |      |      |
| 13 | 0                    | 11.1 | 11   | 11   | 11.3 | 11   | 10.8 | 11.2 | 11.5 | 0    | 0    | 0.3  | 0.8  |      |
| 14 | 0.3 ± 0.2            | 19.4 | 19.3 | 19.4 | 19.5 | 19.3 | 19.1 | 19.4 | 19.5 | 18.9 | 18.9 | 19.1 | 19.6 | 18.9 |

Примечание. *D. cristata*: 1 – Швеция, Финляндия, 2 – Белоруссия, 3 – Дальний Восток, 4 – Забайкалье, 5 – оз. Глубокое, 6 – Республика Тыва, 7 – Карелия, 8 – Якутия; *D. longiremis*: 9 – Канада, 10 – Норвегия, 11 – Чукотка, 12 – Якутия, 13 – Ямало-Ненецкий АО; 14 – *D. middendorffiana* (внешняя группа). n/c – оценка эволюционных дистанций невозможна.

с помощью окулярной видеокамеры Альтами 1.3 Мпикс (Альтами, Санкт-Петербург, Россия), установленной на бинокулярный микроскоп, при увеличениях 4× и 10×.

Общую геномную ДНК выделяли из отдельно взятых особей с помощью 5%-ного раствора Chelex 100 resin (BioRad, США). Амплификацию фрагментов некодирующего *12S* рРНК гена митохондриальной ДНК (мтДНК) проводили с использованием продукта БиоМастер HS-Тaq ПЦР-Color (2×) (компания “Биолабмикс”, Новосибирск, Россия, [www.biolabmix.ru](http://www.biolabmix.ru)) в программируемых термостатах М111 (ООО “БИС-Н”, Новосибирск, Россия). Параметры термопрофилей и последовательности праймеров аналогичны указанным в предыдущих работах [5, 6]. ПЦР-продукты секвенировали по прямому и обратному праймерам в компании СИНТОЛ (Москва, Россия, [www.syntol.ru](http://www.syntol.ru)). Полученные оригинальные нуклеотидные последовательности редактировали вручную в программе BioEdit v 7 [13] и депонировали в международную базу данных GenBank (NCBI) согласно выявленным гаплотипам под номерами: PP697986–PP698018 (см. Приложение, табл. S1). Для последующих анализов последовательности выравнивали с помощью алгоритма MAFFT v 7 в интернет-приложении <https://mafft.cbrc.jp/alignment/server/> [14].

Реконструкция филогенетического дерева выполнена на основе фрагмента гена *12S* мтДНК (582–587 пн). В качестве внешней группы в анализе использованы нуклеотидные последовательности

*D. middendorffiana*, номера доступа в базе данных GenBank (NCBI) – OL333495 и OL333496. Кроме того, в анализе использовали ранее полученные последовательности *D. cristata* и *D. longiremis* из базы данных GenBank (см. Приложение, табл. S1). Выбор моделей, наилучшим образом описывающих эволюцию изучаемых последовательностей, осуществляли в программе jModelTest v 2.1.7 на основе показателей правдоподобия для 88 разных моделей и информационных критериев Акайке (AIC) и Байеса (BIC) [15, 16]. Согласно проведенному анализу, для фрагмента гена *12S* рРНК лучшими моделями были 3-параметрическая модель Тамуры с гамма-распределением (TN92+G, параметр  $\alpha = 0.619$ ) [17] и General Time Reversible модель с гамма-распределением (GTR+G, параметр  $\alpha = 0.538$ ) [18]. Первую модель использовали для реконструкции *12S* филогении с помощью метода максимального правдоподобия (ML) в программе MEGA v 7.0; поддержку ветвей оценивали по бутстрэп-тесту при числе репликаций 1000 [19, 20]. Вторую модель использовали при реализации байесовского анализа в программе MrBayes v 3.2 [21]. Две синхронные серии, каждая с четырьмя марковскими цепями, запускали для  $1 \times 10^6$  поколений при частоте записи параметров, равной 500. Стационарность серии подтверждали с помощью мер апостериорной вероятности и логарифмического правдоподобия. Параметры эффективного размера выборки (ESS > 500) для проверки конвергенции марковских цепей и трассировочных графиков MCMC оценивали в

программе Tracer v 1.6 [22]. Визуализацию BI-филогении для фрагмента гена *12S* мтДНК выполняли в программе FigTree v 1.4.4 (<http://tree.bio.ed.ac.uk/>).

Эволюционную дивергенцию между популяциями и видами *D. cristata* и *D. longiremis* на основе последовательностей фрагмента гена *12S* мтДНК оценивали по нескорректированным *p*-расстояниям, рассчитанным в программе MEGA v 7.0. Полиморфизм фрагмента гена *12S* мтДНК для видов *D. cristata* и *D. longiremis* и в их географических популяциях оценивали по стандартным параметрам: число полиморфных (сегрегирующих) сайтов (*S*), число гаплотипов (*h*), гаплотипическое ( $H_d$ ) и нуклеотидное ( $\pi$ ) разнообразие. Географические популяции сформированы образцами из одного и того же региона; при этом один образец *D. cristata* из Эвенкии был объединен с группой образцов из Якутии. Расчеты выполняли в программе DnaSP v 5.10 [23]. Генеалогические связи между *12S* гаплотипами видов *D. cristata* и *D. longiremis* оценивали с

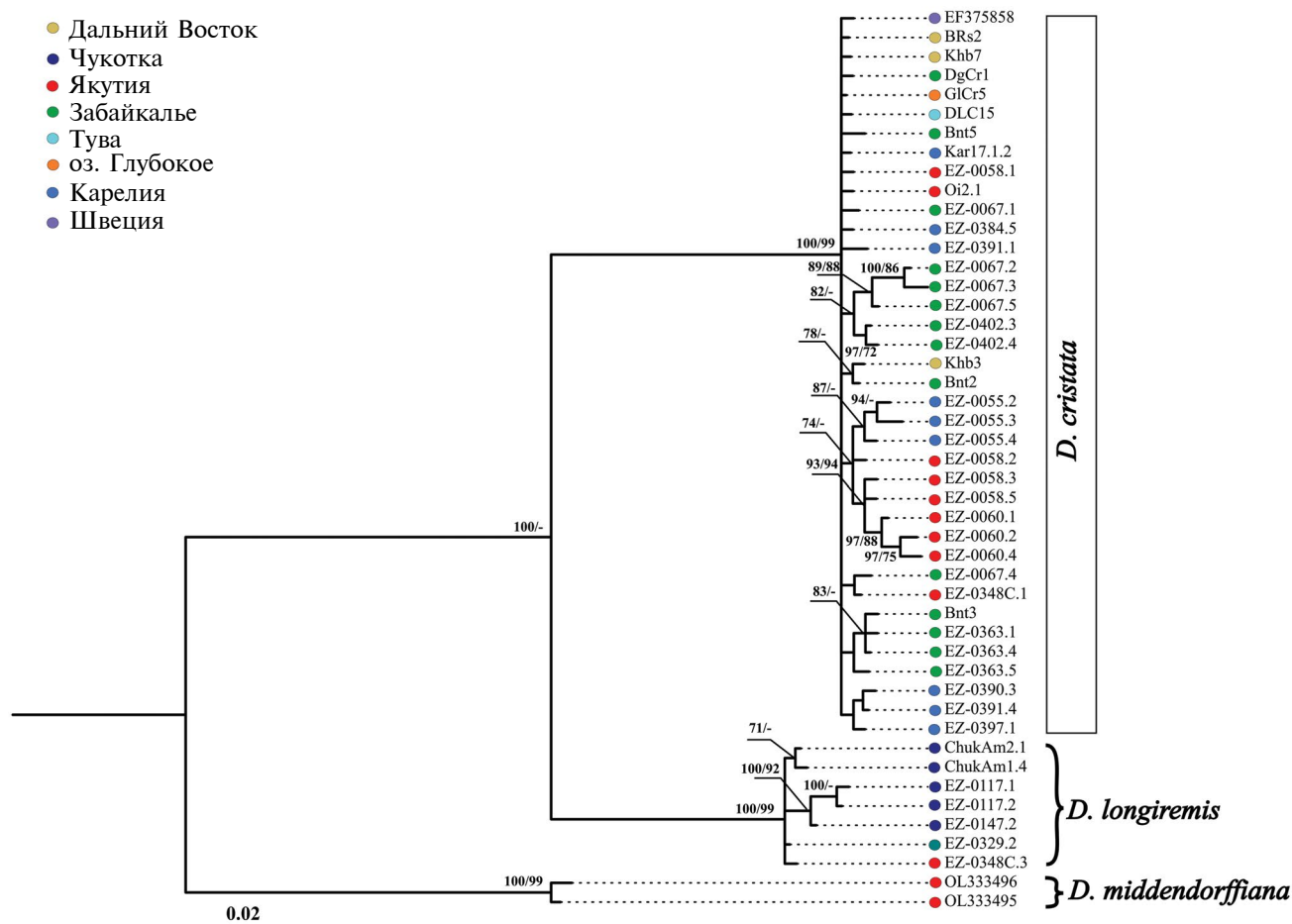
помощью метода медианного связывания (MJ, Median-joining алгоритм), реализованного в программе PopART v 1.7 [24, 25]. Эволюционную историю исследуемых видов оценивали по соотношению показателей генетического полиморфизма [26, 27] (Grant, Bowen, 1998; Avise, 2000), значениям тестов на нейтральность эволюции  $\Phi$  и  $F_s$  и Таджимы *D* [28, 29] и структуре сетей гаплотипов.

Приложения табл. S1 и рис. S1 доступны на портале Open Science Framework (<https://osf.io/dn2cp/>).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

### Митохондриальная филогения и эволюционная дивергенция

Топологии филогенетических деревьев, полученных с помощью разных методов — байесовского (BI) и максимальной экономии (ML), существенно не различались (рис. 2; Приложение, рис. S1). Нуклеотидные последовательности фрагмента



**Рис. 2.** Байесовское филогенетическое дерево для видов *D. cristata* и *D. longiremis* на основе фрагмента гена *12S* мтДНК (согласно выявленным гаплотипам). Показана апостериорная вероятность и бутстрэп-значения поддержки ветвей ветвления выше 70% (BI/ML). Масштаб — число ожидаемых замен на сайт.

гена *12S* мтДНК сформировали две явно выраженные клады, соответствующие видам *D. cristata* и *D. longiremis*, однако на ML-дереве хорошей поддержки ветвей для этих клад не зарегистрировано. В пределах видовых клад выделились внутренние субклады с высокой поддержкой ветвей. Высокий уровень дивергенции отмечен для популяций *D. cristata* из Баунтовской системы озер (Забайкалье) и Республики Саха (Якутия) — 0.5–0.8% (см. табл. 1). Здесь особенно следует отметить популяцию из оз. Большие Капылюши (Забайкалье), для которой выявлена высокая митохондриальная дивергенция со множеством внутренних субклад (до 100%). В Карелии дивергентные линии выявлены в оз. Тулос (образцы EZ-0055), которые формируют общую группу с образцами из Якутии (EZ-0058 и EZ-0060) с поддержкой ветви 74% (рис. 2).

Одна внутренняя субклада *D. longiremis* на филогенетическом дереве сформирована образцами из Чукотки (ChukAm), другая — образцами из Чукотки (EZ-0117) и Якутии (EZ-0147). Образцы из Ямало-Ненецкого АО (EZ-0329) и Якутии (EZ-0348с.3) общую субкладу формируют только на ML-дереве (70%; см. Приложение рис. S1), тогда как на байесовском дереве они не связаны друг с другом (см. рис. 2). Высокая внутривидовая дивергенция (до 0.6%) для *D. longiremis* также зарегистрирована для популяций из Якутии (см. табл. 1). Высокие значения *p*-дистанций выявлены между географической популяцией *D. cristata* из Якутии и всеми остальными (0.5–0.8%); это же справедливо для *D. longiremis* (0.7–0.8%). Эволюционная дивергенция между *D. cristata* и *D. longiremis* была очень высокой — 10.8–11.8% (табл. 1).

#### Полиморфизм мтДНК и тесты на нейтральность эволюции

Генетический полиморфизм на основе фрагмента гена *12S* мтДНК для видов *D. cristata* и *D. longiremis* оказался сходным (см. табл. 2). Число гаплотипов (*h*) и сегрегирующих (полиморфных) сайтов (*S*) выше у *D. cristata*, что в некоторой мере может быть обусловлено разницей в размере выборок. Показатели гаплотипического ( $H_d$ ) и нуклеотидного ( $\pi$ ) разнообразия существенно не различаются и характеризуются высокими значениями для обоих

видов. Значения тестов на нейтральность эволюции  $F_u$   $F_s$  и Таджимы *D* принимают достоверные отрицательные значения для вида *D. cristata*, для вида *D. longiremis* эти показатели имеют положительные, но недостоверные величины, что также может быть обусловлено малым объемом выборки (табл. 2).

На популяционном уровне общие закономерности соотношения показателей генетического полиморфизма и тестов на нейтральность эволюции отличаются от тех, которые были обнаружены на видовом уровне (табл. 3). Наиболее заметные отличия выявлены для показателя *h*, высокие значения которого зарегистрированы для *D. cristata* из Якутии, Карелии (по 10) и Забайкалья (15), популяции из этих регионов также характеризуются высоким числом полиморфных сайтов (*S*) (см. табл. 3). Для *D. cristata* высокие значения показателей  $H_d$  и  $\pi$  выявлены в Якутии и Забайкалье; на Дальнем Востоке и в Карелии отмечены низкие значения  $\pi$  при высоком значении  $H_d$ . Для *D. longiremis* аналогично высокие значения этих показателей зарегистрированы для популяций из Якутии, высокие значения  $H_d$  при низких значениях  $\pi$  — для популяций Чукотки (см. табл. 3). Самые низкие значения показателей генетического полиморфизма обнаружены в популяциях *D. cristata* из оз. Глубокое и Тувы (оз. Дорог-Холь); для *D. longiremis* — из водоемов Ямало-Ненецкого АО. Популяции *D. cristata* из водоемов Якутии, Забайкалья и Карелии характеризуются отрицательными значениями тестов на нейтральность эволюции, популяции *D. longiremis* из водоемов Чукотки и Якутии — положительными значениями. Тест  $F_u$   $F_s$  для *D. cristata* из Карелии принимает достоверное отрицательное значение (–3.702, табл. 3).

#### Медианные сети и распространение *12S* гаплотипов

Гаплотипы локуса *12S* *D. cristata* сформировали звездообразную структуру с центральным гаплотипом  $H_{21}$ , распространенным в популяциях большинства всех исследованных регионов Северной Евразии, за исключением Дальнего Востока, Якутии и Тувы (рис. 3). Остальные гаплотипы *D. cristata* слабо связаны друг с другом, не группируются ни в одну четкую структуру, как правило, уникальны

**Таблица 2.** Значения индексов генетического полиморфизма и тестов на нейтральность эволюции для видов *D. cristata* и *D. longiremis* Северной Евразии на основе фрагмента гена *12S* мтДНК

| Вид                  | <i>n</i> | <i>h</i> | <i>S</i> | $H_d \pm \text{st.d.}$ | $\pi \pm \text{st.d.}$ | Tajima's <i>D</i> | Fu's $F_s$ |
|----------------------|----------|----------|----------|------------------------|------------------------|-------------------|------------|
| <i>D. cristata</i>   | 89       | 37       | 40       | 0.832 ± 0.040          | 0.00471 ± 0.0006       | –2.061*           | –26.630**  |
| <i>D. longiremis</i> | 17       | 7        | 9        | 0.853 ± 0.053          | 0.00531 ± 0.0008       | 0.577             | 0.784      |

Примечание. *n* — число анализируемых нуклеотидных последовательностей; *S* — число полиморфных (сегрегирующих) сайтов; *h* — число гаплотипов;  $H_d$  — гаплотипическое разнообразие;  $\pi$  — нуклеотидное разнообразие; st.d. — стандартное отклонение; Tajima's *D* и Fu's  $F_s$  — тесты на нейтральность эволюции. \**P* < 0.01, \*\**P* < 0.001.

**Таблица 3.** Значения индексов генетического полиморфизма и тестов на нейтральность эволюции для географических популяций видов *D. cristata* и *D. longiremis* Северной Евразии на основе фрагмента гена *12S* мтДНК

| Виды/<br>популяции   | <i>n</i> * | <i>h</i> * | <i>S</i> * | <i>H<sub>d</sub></i> ± st.d.* | $\pi$ ± st.d.*  | Tajima's <i>D</i> * | Fu's <i>F<sub>S</sub></i> * |
|----------------------|------------|------------|------------|-------------------------------|-----------------|---------------------|-----------------------------|
| <i>D. cristata</i>   |            |            |            |                               |                 |                     |                             |
| FE                   | 7          | 3          | 5          | 0.639 ± 0.126                 | 0.0021 ± 0.0005 | 0.410               | 0.736                       |
| YAK                  | 11         | 10         | 14         | 0.982 ± 0.046                 | 0.0075 ± 0.0011 | −1.151              | −4.8810                     |
| TUV                  | 3          | 1          | 0          | 0                             | 0               | 0                   | 0                           |
| TRANS                | 31         | 15         | 20         | 0.796 ± 0.074                 | 0.0055 ± 0.0010 | −1.151              | −4.881                      |
| GLUB                 | 9          | 1          | 0          | 0                             | 0               | 0                   | 0                           |
| KAR                  | 25         | 10         | 13         | 0.763 ± 0.085                 | 0.0034 ± 0.0007 | −1.427              | −3.702**                    |
| <i>D. longiremis</i> |            |            |            |                               |                 |                     |                             |
| CHUK                 | 7          | 3          | 5          | 0.667 ± 0.160                 | 0.0038 ± 0.0012 | 0.363               | 2.789                       |
| YAK                  | 6          | 4          | 8          | 0.800 ± 0.172                 | 0.0063 ± 0.0019 | 0.274               | 1.127                       |
| YANAO                | 2          | 1          | 0          | 0                             | 0               | 0                   | 0                           |

Примечание. CHUK – Чукотка, FE – Дальний Восток, GLUB – Глубокое озеро, KAR – Карелия, TRANS – Забайкалье, YAK – Якутия, YANAO – Ямало-Ненецкий АО, TUV – Республика Тыва. \* – значения см. в табл. 2; \*\**P* < 0.01.

и связаны с центральным гаплотипом максимум через девять мутаций и несколько гипотетических гаплотипов. Множество уникальных гаплотипов выявлено в популяциях из Якутии, Забайкалья и Карелии. Один общий гаплотип (H\_3) зарегистрирован в популяциях *D. cristata* из водоемов Дальнего Востока и Эвенкии.

В отличие от медианной сети *D. cristata*, сеть гаплотипов фрагмента *12S* для *D. longiremis* характеризуется совершенно иным типом связей (рис. 3). Наиболее заметной отличительной особенностью сети является отсутствие широко распространенного центрального гаплотипа. Один общий *12S* гаплотип *D. longiremis* выявлен в популяциях из Якутии и Чукотки (H\_2); другой – в популяциях из Канады, Норвегии и Ямало-Ненецкого АО (H\_1). Гаплотипы H\_4 и H\_5 из Якутии, гаплотип H\_6 из Чукотки формируют удаленную ветвь, связанную с остальной группой гаплотипов через 3–7 мутационных шагов (см. рис. 3).

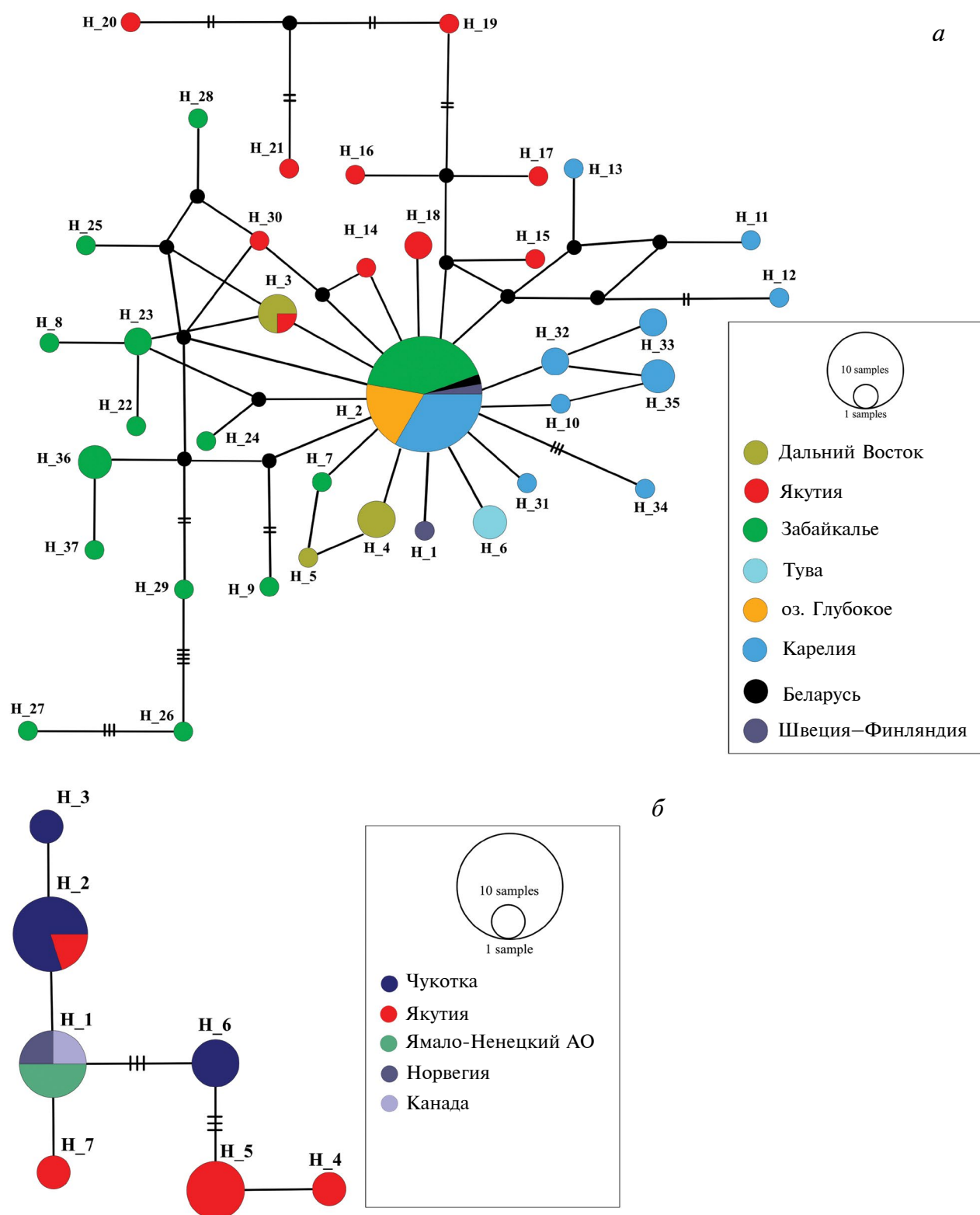
ОБСУЖДЕНИЕ

Филогения и филогеография

Проведенные исследования в первую очередь выявили различия в распространении видов *D. cristata* и *D. longiremis* на территории Северной Евразии. Несмотря на близкородственные отношения между видами, вид *D. cristata* распространен более широко, тогда как *D. longiremis* приурочен к водоемам арктической и субарктической зон. По данным литературы, *D. longiremis* предпочитает холодные водоемы, и ареал распространения вида ограничен на юг примерно 60° с. ш. [30–33]. Очевидно, что *D. cristata* также тяготеет к водоемам, расположенным в холодных регионах и высоких широтах. Однако

популяции этого вида зарегистрированы гораздо южнее, чем популяции *D. longiremis*, например, в российской части Дальнего Востока, Забайкалье, юге Сибири. Массовый гаплотип *D. cristata* обнаружен в водоемах от Забайкалья до Карелии, а также в Белоруссии и Финляндии. Уникальные гаплотипы отмечены в популяциях этого вида из водоемов российского Дальнего Востока, Якутии, юга Сибири. Картина географического распространения гаплотипов *D. cristata* напоминает таковую для *D. galeata* [34] и, по всей видимости, свидетельствует о недавней быстрой пространственной экспансии на всей обширной исследованной территории. Гаплотипы *D. cristata*, формирующие дивергентные внутривидовые субклады, обнаружены в географически удаленных популяциях (российский Дальний Восток, Забайкалье – Баунтовская система озер, Республика Тыва – Тоджинская котловина). Что касается уникальных гаплотипов, расположенных удаленно от центрального, скорее всего, они представляют собой остатки более древней фауны, изолированной в течение продолжительного времени в рефугиумах, свободных от покровного плейстоценового оледенения.

Похожая ситуация наблюдается при анализе распространения *D. longiremis*, когда наиболее удаленные гаплотипы найдены в популяциях из Чукотки и Якутии. В то же время один гаплотип (H\_2), очевидно, распространен по всей Голарктике – Канада, Норвегия и Ямало-Ненецкий АО. Поэтому мы не можем исключать тот факт, что исследование большего числа популяций *D. longiremis* Северной Евразии приведет к выявлению дополнительных точек географического распространения этого гаплотипа, а также изменит структуру медианной сети для этого вида. На данный момент нашими исследованиями зарегистрировано



**Рис. 3.** Медианные сети (MJ) 12S гаплотипов *D. cristata* (а) и *D. longiremis* (б). Размер кружков соответствует относительной частоте гаплотипов (масштаб указан в нижнем правом углу); черные маленькие кружки — медианные векторы; вертикальные черточки — число мутаций, если оно не равно 1.

совместное обитание *D. cristata* и *D. longiremis* только в одном водоеме, расположенном в среднем течении р. Лены, и, предположительно, в Скандинавии.

Анализ генетического полиморфизма и структуры *D. cristata* и *D. longiremis* показал, что в географически удаленных популяциях этих видов формируется специфический набор гаплотипов. Возможно, в этом прослеживается их географическая и временная изоляция во множественных рефугиумах позднего плейстоцена. Такие механизмы формирования популяционно-генетической структуры обнаружены и для других североазиатских видов рода *Daphnia*. Например, подобная структурированность отмечена для *D. dentifera* [7, 12]. Наши данные свидетельствуют в пользу гипотезы о возможном аллопатрическом видообразовании в удаленных популяциях рода *Daphnia* на территории Северной Евразии в периоды плейстоценовых оледенений, чему способствовала длительная географическая изоляция [12]. Эта точка зрения подкрепляется результатами исследований дафний Северной Америки [35–37]. Нельзя исключать и факт влияния берингийской и/или североамериканской фауны на формирование популяционно-генетической структуры видов, населяющих территорию Северной Евразии, поскольку внутривидовая генетическая дивергенция может быть следствием вторичного контакта гетерогенных популяций и дистантных митохондриальных линий, гибридного происхождения и непрерывного видообразования [38–40].

При некоторых общих закономерностях формирования филогеографических паттернов разных видов рода *Daphnia* на территории Северной Евразии обращает на себя внимание разница в особенностях географической направленности распространения крупных митохондриальных клад и видов. Так, *D. longispina* s. str. населяет водоемы западнее бассейна р. Лены, а *D. dentifera* – восточнее, т. е. для этих викариантных видов характерно долготное распространение [7, 12, 41]. Сходная дифференциация справедлива для гаплотипов “европейской” и “сибирской” клад вида *D. longispina* s. str., а также других таксонов кладоцер [4]. В то же время, согласно полученным данным, зоны распространения близкородственных видов *D. cristata* и *D. longiremis* разделяются в широтном направлении с зарегистрированной зоной их контакта в Центральной Якутии. Их географическое распределение очень похоже на таковое двух близкородственных североамериканских видов *D. parvula* и *D. retrocurva* [37].

#### Эволюционная история видов

Гаплотипическое  $H_d$  и нуклеотидное  $\pi$  разнообразие для *D. cristata* и *D. longiremis* имеют высокие

значения. Подобное соотношение этих показателей, во-первых, характерно для стабильной популяции с высоким эффективным размером, во-вторых, наблюдается в выборке, которая состоит из исторически дифференцированных популяций [26, 27]. На наш взгляд, для исследованных видов более приемлем второй сценарий развития событий, принимая во внимание высокий уровень эволюционной дивергенции между популяциями, согласно выявленным внутренним митохондриальным субкладам с высокой степенью поддержки и значениям  $p$ -дистанций. Похожее соотношение  $H_d$  и  $\pi$  было выявлено для “сибирской” клады *D. longispina* s. str. [12]. Однако если анализировать эти показатели на уровне отдельных географических популяций *D. cristata* и *D. longiremis*, то, как и в случае с *D. longispina* s. str., следует предположить, что популяции из разных регионов претерпели разные эволюционные сценарии. Высокие значения  $H_d$  и  $\pi$  наблюдаются в популяциях *D. cristata* из Якутии и Забайкалья, *D. longiremis* – из Якутии. Высокие значения  $H_d$  при низких значениях  $\pi$  зарегистрированы в популяциях *D. cristata* из водоемов российской части Дальнего Востока и Карелии, а в популяциях *D. longiremis* – из водоемов Чукотки. Такое соотношение показателей свидетельствует о быстром росте популяции из древней популяции с низким эффективным размером [26, 27].

Отрицательные и значимые значения тестов на нейтральность эволюции Таджимы  $D$  и  $F_s$  для *D. cristata* со всей очевидностью указывают на недавнюю пространственную экспансию этого вида [28, 29, 42, 43]. Положительные, но недостоверные значения этих тестов для *D. longiremis* свидетельствуют о недавнем прохождении через “бутылочное горлышко”. Значения тестов Таджимы  $D$  и  $F_s$  на популяционном уровне в целом согласуются с таковыми, полученными на видовом уровне. Исключение составила дальневосточная популяция *D. cristata* с положительными и недостоверными значениями тестов, что также может являться результатом недавнего “бутылочного горлышка”. Для остальных популяций значения тестов были отрицательными, но недостоверными, кроме географической популяции из Карелии, для которой тест  $F_s$  принимал отрицательное статистически значимое значение, свидетельствующее о недавней пространственной экспансии.

Популяции *D. cristata* из оз. Дорог-Холь (Тува), оз. Глубокое и *D. longiremis* из Ямало-Ненецкого АО представлены единственными гаплотипами и, соответственно, отсутствием какого бы то ни было генетического полиморфизма. По всей видимости, эти популяции подверглись недавнему и катастрофическому воздействию по типу “бутылочного горлышка”. Кроме того, географическая изолированность популяции *D. cristata* из оз. Дорог-Холь также могла привести к резкому сокращению ее

генетического разнообразия, и, возможно, она представляет собой остатки древней популяции (или популяций), ранее распространенной в Алтае-Саянском регионе повсеместно. В данном случае нельзя исключать и экспансию из других регионов, учитывая способность эфиппидных стадий дафний к пассивному распространению и высокую скорость колонизации [44–46]. Однако, на наш взгляд, этот сценарий маловероятен, поскольку популяция *D. cristata* из оз. Дорог-Холь представлена уникальным гаплотипом Н\_5, отличным от массового гаплотипа Н\_2, но связанным с ним напрямую через одну мутацию. Скорее всего, продолжительная временная изоляция этой популяции и послужила причиной генетической дифференциации.

Очевидно, наличие множества уникальных дистантных гаплотипов *D. cristata* в водоемах Якутии, Забайкалья и Карелии объясняется воздействием на популяции вида повторяющихся ледниковых циклов в период плейстоцена. В Сибири в периоды холодных фаз среднего и позднего плейстоцена озера Тоджинской котловины, ледниково-подпрудное озеро палеоВитим в Забайкалье и окружающие его более мелкие подпрудные озера [47–49] служили рефугиумами для пресноводной фауны. В этот период ледниковые перемены между водоемами являлись барьерами для перемещения водных организмов, и населяющие их популяции могли быть изолированы друг от друга в течение продолжительного времени, что неизбежно приводило к внутривидовой диверсификации [35, 36, 50, 51]. К настоящему времени имеются неоспоримые доказательства того, что территории, в период плейстоцена свободные ото льда, представляют собой источник повышенного биоразнообразия [52].

В европейской части России, по сравнению с Сибирью, нижнечетвертичные покровные оледенения были гораздо обширнее и мощнее. В частности, в Сарганское (Нижнеислинское) оледенение ледниковый щит покрывал всю Фенноскандию, в том числе и территорию современной Карелии [53–55]. В этот период потенциальные пресноводные рефугиумы располагались только по периферии ледникового щита, а вселение пресноводной фауны в водоемы Карелии происходило уже после начала таяния наиболее мощного ледника стадии LGM (около 20 тыс. лет назад), т. е. в самом конце плейстоцена при переходе к голоцену. В голоцене на Кольском полуострове также происходили значительные изменения климата, и период похолодания (≈ 8500–8000 лет назад) сопровождался резким повышением уровня воды в бессточных озерах [56]. Очевидно, в этот период и произошло увеличение гаплотипического разнообразия в западноевропейских популяциях *D. cristata* за счет смешения разных филогенетических линий, обитающих в водоемах, располагавшихся по кромкам

отступающего ледника. Возможно, что на этом этапе имела место и пространственная экспансия массового гаплотипа этого вида по всей территории Северной Евразии.

Первые филогеографические и популяционно-генетические исследования *D. cristata* Северной Евразии выявили повышенное гаплотипическое разнообразие вида в тех регионах, где в период плейстоцена сохранялись пресноводные рефугиумы – российская часть Дальнего Востока, Якутия, Карелия. При этом показатели генетического полиморфизма и тесты на нейтральность эволюции на основе фрагмента гена *12S* мтДНК для удаленных и изолированных географических популяций *D. cristata* (Тува, Глубокое озеро) и в целом для вида *D. longiremis* указывают на относительно недавнее «бутылочное горлышко», т. е. резкое сокращение численности. Для других популяций *D. cristata* более очевидна быстрая пространственная экспансия. В целом генетические показатели для обоих исследованных видов указывают на сходные микроэволюционные процессы, но при этом на территории Северной Евразии прослеживается четкая дифференциация этих видов в широтном направлении. Выявленные дивергентные митохондриальные линии в пределах видов *D. cristata* и *D. longiremis* подтверждают гипотезу о формировании уникальной видовой и гаплотипической структуры разных таксонов рода *Daphnia* на территории Северной Евразии в период позднего плейстоцена – раннего голоцена под влиянием смены периодов ледниковый и межледниковый.

Исследование выполнено при поддержке Российского научного фонда – проект № 24-24-00528.

Авторы выражают благодарность А.А. Котову за моральную поддержку при планировании данных исследований; Д.С. Сендеку за консультацию по палеоклиматической истории Северо-Западной Европы; А.В. Катохину, Е.Г. Егоровой, А.В. Кирилловой, А.В. Холодову, Т.И. Букиной, Н.В. Ильмасту за помощь в сборе проб зоопланктона из водоемов российского Дальнего Востока, Республики Саха (Якутия), Ямало-Ненецкого АО и Карелии.

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием в качестве объекта людей и животных.

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Котов А.А. Фаунистические комплексы Cladocera (Crustacea, Branchiopoda) Восточной Сибири и Дальнего Востока России // Зоол. журн. 2016. Т. 95. № 7. С. 748–768.

2. Bekker E.I., Karabanov D.P., Galimov Ya.R., Kotov A.A. Barcoding reveals high cryptic diversity in the North Eurasian *Moina* species (Crustacea: Cladocera) // PLoS One. 2016. V. 11. doi:10.1371/journal.pone.0161737
3. Kotov A.A., Taylor D.J. Contrasting endemism in pond-dwelling cyclic parthenogens: The *Daphnia curvirostris* species group (Crustacea: Cladocera) // Scientific Reports. 2019. V. 9 (6812). <https://doi.org/10.1038/s41598-019-43281-9>.
4. Коровчинский Н.М., Котов А.А., Бойкова О.С., Смирнов Н.Н. Ветвистоусые ракообразные (Crustacea: Cladocera) Северной Евразии. М.: Тов-во науч. изданий КМК, 2021. 481 с.
5. Zuykova E.I., Bochkarev N.A., Katokhin A.V. Identification of the *Daphnia* species (Crustacea: Cladocera) in the lakes of the Ob and Yenisei River basins: Morphological and molecular phylogenetic approaches // Hydrobiologia. 2013. V. 715. P. 135–150. doi:10.1007/s10750-012-1423-3
6. Zuykova E.I., Simonov E.P., Bochkarev N.A. et al. Contrasting phylogeographic patterns in closely related species of *Daphnia longispina* group (Crustacea: Cladocera) with focus on north-eastern Eurasia // PLoS One. 2018. V. 13(11). e0207347
7. Zuykova E.I., Sleptzova L.P., Bochkarev N.A. et al. Mitochondrial lineage diversity and phylogeography of *Daphnia* (*Daphnia*) (Crustacea: Cladocera) in North-East Russia // Water. 2022. V. 14. <https://doi.org/10.3390/w14121946>
8. Kotov A.A., Garibian P.G., Bekker E.I. et al. A new species group from the *Daphnia curvirostris* species complex (Cladocera: Anomopoda) from the eastern Palearctic: taxonomy, phylogeny and phylogeography // Zool. J. Linn. Soc. 2021. V. 191. P. 772–822. <https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlaa046>
9. Гордеева Н.В., Дриц А.В., Флинт М.В. Генетическое разнообразие копеподы *Limnocalanus macrurus* арктических морей России // Океанология. 2019. Т. 59. № 6. С. 998–1007. doi:10.31857/S0030-1574596998-1007
10. Hebert P.D.N., Hann B.J. Patterns in the composition of arctic tundra pond microcrustacean communities // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1986. V. 43. № 7. P. 1416–1425. doi:10.1139/f86-175
11. Samchyshyna L., Hansson L.A., Christoffersen K.S. Patterns in the distribution of Arctic freshwater zooplankton related to glaciation history // Polar Biol. 2008. V. 31. P. 1427–1435. doi:10.1007/s00300-008-0482-4
12. Зуйкова Е.И., Слепцова Л.П., Бочкарев Н.А. и др. Сравнительная филогеография викириантных видов группы *Daphnia longispina* s.l. (Crustacea: Cladocera) в Северной Евразии // Биология внутренних вод. 2024.
13. Hall T.A. BioEdit: A user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT // Nucl. Acids Symp. Ser. 1999. V. 41. P. 95–98. doi:10.14601/Phytopathol\_Mediterr-14998u1.29
14. Katoh K., Rozewicki J., Yamada K.D. MAFFT online service: Multiple sequence alignment, interactive sequence choice and visualization // Brief. Bioinform. 2019. V. 20. № 4. P. 1160–1166. <https://doi.org/10.1093/bib/bbx108>
15. Guindon S., Gascuel O. A simple, fast, and accurate algorithm to estimate large phylogenies by maximum likelihood // Syst. Biol. 2003. V. 52. P. 696–704. doi: 10.1080/10635150390235520
16. Darriba D., Taboada G.L., Doallo R. et al. jModelTest 2: More models, new heuristics and parallel computing // Nature Meth. 2012. V. 9. № 772.
17. Tamura K. Estimation of the number of nucleotide substitutions when there are strong transition-transversion and G + C-content biases // Mol. Biol. Evol. 1992. V. 9. P. 678–687. doi:10.1093/oxfordjournals.molbev.a040752
18. Tavaré S. Some probabilistic and statistical problems in the analysis of DNA sequences. Some mathematical questions in biology // DNA Sequence Analysis. Providence. Amer. Math. Soc. 1986. V. 17. P. 57–86.
19. Saitou N., Nei M. The neighbor-joining method: A new method for reconstructing phylogenetic trees // Mol. Biol. Evol. 1987. V. 4. P. 6–25. doi: 10.1093/oxfordjournals.molbev.a040454
20. Kumar S., Stecher G., Tamura K. MEGA7: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 7.0 for bigger datasets // Mol. Biol. Evol. 2016. V. 33. P. 1870–1874. doi:10.1093/molbev/msw054
21. Ronquist F., Huelsenbeck J.P. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models // Bioinformatics. 2003. V. 19. P. 1572–1574. doi: 10.1093/bioinformatics/btg180
22. Rambaut A., Drummond A.J., Xie D. et al. Posterior summarisation in Bayesian phylogenetics using Tracer 1.7 // Syst. Biol. 2018. V. 67. P. 901–904. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syy032>
23. Librado P., Rozas J. DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data // Bioinformatics. 2009. V. 25. P. 1451–1452. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btp187>
24. Bandelt H., Forster P., Röhl A. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies // Mol. Biol. Evol. 1999. V. 16. P. 37–48.
25. Leigh J.W., Bryant D. PopART: Full-feature software for haplotype network construction // Methods Ecol. Evol. 2015. V. 6. P. 1110–1116. doi:10.1111/2041-210X.12410
26. Grant W.A.S., Bowen B.W. Shallow population histories in deep evolutionary lineages of marine fishes: Insights from sardines and anchovies and lessons for conservation // J. Heredity. 1998. V. 89. P. 415–426. <https://doi.org/10.1093/jhered/89.5.415>

27. *Avise J.C.* Phylogeography. The History and Formation of Species. Harvard Univ. Press, Cambridge, Massachusetts, 2000. 447 p.
28. *Fu Y.X.* Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection // *Genetics*. 1997. V. 147. P. 915–925. doi: 10.1093/genetics/147.2.915
29. *Tajima F.* Statistical methods for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism // *Genetics*. 1989. V. 123. P. 585–595. doi: 10.1093/genetics/123.3.585
30. *Стрелецкая Э.А.* Список коловраток, ветвистоусых и веслоногих ракообразных водоемов бассейна рек Колыма и Анадырь // *Гидробиологические исслед. внутр. водоемов Северо-Востока СССР*. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1975. С. 32–59.
31. *Кузьмина Л.И.* Видовой состав зоопланктона рек арктической части Якутии // *Экологическая, промышленная и энергетическая безопасность*. Севастополь, 2018. С. 680–683.
32. *Фролова Л.А., Нигаматзянова Г.Р.* Структурно-функциональная характеристика зоопланктонных сообществ термокарстовых озер о. Самойловский (дельта реки Лены, Республика Саха (Якутия)) // *Уч. зап. Казанского ун-та. Сер.: Естественные науки*. 2019. Т. 161. № 1. С. 158–171.
33. *Шевелева Н.Г., Мирабдуллаев И.М., Копырина Л.И. и др.* Первые сведения о ракообразных (Crustacea: Cladocera, Sorepoda) озер “Полюса холода” (Якутия): биология и экология // *Акт. пробл. изучения ракообразных*. Борок, 2022. 70 с.
34. *Зуйкова Е.И., Бочкарев Н.А., Котов А.А.* Видовая и генетическая структура группы *Daphnia longispina* s.l. (Cladocera, Daphniidae) в водоемах Южной Сибири // *Зоол. журн.* 2020. Т. 99. № 10. С. 1110–1123. doi:10.31857/S0044513420100153
35. *Ishida S., Taylor D.J.* Mature habitats associated with genetic divergence despite strong dispersal ability in an arthropod // *BMC Evol. Biol.* 2007. V. 7. doi:10.1186/1471-2148-7-52
36. *Ishida S., Taylor D.J.* Quaternary diversification in a sexual Holarctic zooplankton, *Daphnia galeata* // *Mol. Ecol.* 2007. V. 16. P. 569–582. doi:10.1111/j.1365-294X.2006.03160.x
37. *Costanzo K.S., Taylor D.J.* Research article rapid ecological isolation and intermediate genetic divergence in lacustrine cyclic parthenogens // *BMC Evol. Biol.* 2010. V. 10. P. 166. <http://www.biomedcentral.com/1471-2148/10/166>
38. *De Gelas K., De Meester L.* Phylogeography of *Daphnia magna* in Europe // *Mol. Ecol.* 2005. V. 14. P. 753–764. doi: 10.1111/j.1365-294X.2004.02434.x
39. *Thielsch A., Brede N., Petrusek A. et al.* Contribution of cyclic parthenogenesis and colonization history to population structure in *Daphnia* // *Mol. Ecol.* 2009. V. 18. P. 1616–1628. doi:10.1111/j.1365-294X.2009.04130.x
40. *Hamrová E., Mergeay J., Petrusek A.* Strong differences in the clonal variation of two *Daphnia* species from mountain lakes affected by overwintering strategy // *BMC Evol. Biol.* 2011. V. 11. № 231. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-11-231>
41. *Zuykova E.I., Bochkarev N.A., Talor D.J., Kotov A.A.* Unexpected endemism in the *Daphnia longispina* complex (Crustacea: Cladocera) in Southern Siberia // *PLoS One*. 2019. V. 14. e0221527.
42. *Garrigan D., Lewontin R., Wakeley J.* Measuring the sensitivity of single-locus “neutrality tests” using a direct perturbation approach // *Mol. Biol. Evol.* 2010. V. 27. P. 73–89. <https://doi.org/10.1093/molbev/msp209>
43. *Holsinger K.E.* Lecture notes in population genetics. Department of Ecology and Evolutionary Biology. U-3043. Univ. Connecticut Storrs, 2015. doi:10.6084/M9.FIGSHARE.100687
44. *Figuerola J., Green A.J., Michot T.C.* Invertebrate eggs can fly: Evidence of Waterfowl-mediated gene flow in aquatic invertebrates // *Am. Nat.* 2005. V. 165. P. 274–280. <https://doi.org/10.1086/427092>
45. *Louette G., de Meester L.* High dispersal capacity of cladoceran zooplankton in newly founded communities // *Ecology*. 2005. V. 86. P. 353–359.
46. *Van de Meutter F., Stoks R., de Meester L.* Size-selective dispersal of *Daphnia* resting eggs by backswimmers (*Notonecta maculata*) // *Biology Letters*. 2008. V. 4. P. 494–496. <http://doi.org/10.1098/rsbl.2008.0323>
47. *Гросвальд М.Г., Котляков В.М.* Великая приледниковая система стока Северной Азии и ее значение для межрегиональных корреляций // *Четвертичный период. Палеография и литология*. Кишинев: Штииница, 1989. С. 5–13.
48. Биоразнообразие водных экосистем Забайкалья. Видовая структура гидробиоценозов озер и рек горных территорий / З.П. Оглы, О.К. Клишко, Н.А. Добрынина и др. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 1998. 190 с.
49. *Еникеев Ф.И.* Палеогеография Сарпанского оледенения горного обрамления Муйской впадины (Северное Забайкалье) // *Геосферные исследования*. 2018. № 3. С. 58–70.
50. *April J., Hanner R.H., Dion-Coté A.-M., Bernatchez L.* Glacial cycles as an allopatric speciation pump in north-eastern American freshwater fishes // *Mol. Ecol.* 2013. V. 22. P. 409–422. doi:10.1111/mec.12116
51. *Hewitt G.M.* Genetic consequences of climatic oscillations in the Quaternary // *Phil. Trans. R. Soc.*

- Lond. 2004. B. V. 359. P. 183–195.  
doi:10.1098/rstb.2003.1388
52. Chin T.A., Cristescu M.E. Speciation in *Daphnia* // Mol. Ecol. 2021. V. 30. № 6. P. 1398–1418.  
doi:10.1111/mec.15824
53. Hughes A.L.C., Gyllencreutz R., Lohne Ø.S. et al. The last Eurasian ice sheets – a chronological database and time-slice reconstruction, DATED-1 // Boreas. 2016. V. 45. P. 1–45. doi:10.1111/bor.12142
54. Mangerud J., Jakobsson M., Alexanderson H. et al. Ice-dammed lakes and rerouting of the drainage of northern Eurasia during the Last Glaciation // Quaternary Sci. Reviews. 2004. V. 23. P. 1313–1332.  
doi:10.1016/j.quascirev.2003.12.009
55. Svendsen J.I., Alexanderson H., Astakhov V.I. et al. Late Quaternary ice sheet history of northern Eurasia // Quaternary Sci. Reviews. 2004. V. 23. P. 1229–1271.  
doi:10.1016/j.quascirev.2003.12.008
56. Ильяшук Б.П., Ильяшук Е.А., Хаммарлунд Д. Изменения климата в предгорьях Хибин, Кольский полуостров, на протяжении голоцена // Бюл. Комиссии по изучению четвертичного периода. № 67. М.: ГЕОС, 2007. С. 85–96.

## Phylogeography Patterns and Population Genetics Polymorphism of *Daphnia cristata* Sars and *D. longiremis* Sars (Anomopoda: Daphniidae) in North Eurasia

E. I. Zuykova<sup>1, 2, \*</sup>, L. P. Sleptzova<sup>1</sup>, L. V. Andreeva<sup>3, 1</sup>, Ya. A. Kuchko<sup>4</sup>,  
N. A. Bochkarev<sup>1, 2</sup>, E. S. Zakharov<sup>5</sup>

<sup>1</sup>*Institute of Systematics and Ecology of Animals of the Siberian Branch  
of Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, 630091 Russia*

<sup>2</sup>*Saint Petersburg Branch of the Russian Federal Research Institute  
of Fisheries and oceanography, Saint Petersburg, 199053 Russia*

<sup>3</sup>*Institute for Biological Problems of Cryolithozone of the Siberian Branch  
of Russian Academy of Sciences, Yakutsk, 677007 Russia*

<sup>4</sup>*Institute of Biology of Karelian Research Centre of Russian Academy of Sciences,  
Petrozavodsk, 185910 Russia*

<sup>5</sup>*Amnosov North-East. Federal University, Yakutsk 677000 Russia  
\*e-mail: zuykova1064@yandex.ru*

The first data on the population genetic structure of the *D. cristata* Sars, 1862 and *D. longiremis* Sars, 1862 species (Anomopoda: Daphniidae) from the water bodies of North Eurasia are present. The variability of the *12S* gene fragment of the mtDNA for these taxa belonging to subgenus *Daphnia* (*Daphnia*) O.F. Müller, 1776 (Crustacea: Cladocera) in this region is studied, and the phylogenetic analysis performed. The genealogical relationships between haplotypes of the *D. cristata* and *D. longiremis* species and their geographical distribution are shown. Our new data allow us to suggest a recent rapid spatial expansion for *D. cristata* during the Late Pleistocene and Early-Middle Holocene periods. According to the results of the study, the distribution zones of *D. cristata* and *D. longiremis* species are separated in the latitudinal direction with the zone of their contact in Central Yakutia. Our results provide convincing evidence for the influence of ice ages and interglacial on the formation of modern genetic diversity and the phylogeographic structure of *D. cristata* and *D. longiremis*.

**Keywords:** *Daphnia*, phylogeny, phylogeography, Russia.