

ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ им. А. О. КОВАЛЕВСКОГО

На правах рукописи

АНУФРИЕВА ЕЛЕНА ВАЛЕРЬЕВНА

УДК 595.3(282.247.34)(285.32)

**РАКООБРАЗНЫЕ ГИПЕРСОЛЁНЫХ ВОДОЁМОВ КРЫМА:
ФАУНА, ЭКОЛОГИЯ, РАСПРОСТРАНЕНИЕ**

03.02.10 - гидробиология

Диссертация на соискание учёной степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель
Шадрин Николай Васильевич
кандидат биологических наук,
старший научный сотрудник

Севастополь-2014

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	4
РАЗДЕЛ 1. ГИПЕРСОЛЁНЫЕ ВОДОЁМЫ КРЫМА КАК СРЕДА ОБИТАНИЯ РАКООБРАЗНЫХ.....	10
1.1. Особенности гиперсолёных озёр как среды обитания.....	10
1.2. Общая характеристика гиперсолёных водоёмов Крыма.....	14
1.3. Результаты изучения ракообразных в гиперсолёных водах Крыма.....	18
1.4. Ракообразные в биотических отношениях в гиперсолёных озёрах Крыма.....	24
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ.....	28
2.1. Полевые исследования.....	28
2.2. Экспериментальные исследования.....	30
2.3. Изучение морфометрической изменчивости ракообразных.....	35
2.4. Статистическая обработка данных.....	40
ГЛАВА 3. ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА И ЧИСЛЕННОСТЬ РАКООБРАЗНЫХ В ГИПЕРСОЛЁНЫХ ВОДОЁМАХ КРЫМА.....	41
3.1. Видовое разнообразие ракообразных.....	41
3.2. Географическое распространение наиболее часто встречающихся ракообразных гиперсолёных озёр.....	47
3.3. Количественное развитие ракообразных в гиперсолёных водоёмах.....	48
3.3.1. Диапазоны численности разных таксонов ракообразных.....	48
3.3.2. Временная изменчивость таксоцена ракообразных в отдельных озёрах.....	49
3.3.3. Влияние факторов среды на численность ракообразных.....	64
ГЛАВА 4. МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ОТДЕЛЬНЫХ ВИДОВ.....	70
4.1. Морфологическая изменчивость <i>Arctodiaptomus salinus</i>	70
4.2. Морфологическая изменчивость <i>Artemia</i>	88
4.3. Фенотипическая изменчивость <i>Diacyclops bisetosus</i>	102

ГЛАВА 5. ЭЛЕМЕНТЫ ЭКОЛОГИИ РАКООБРАЗНЫХ ГИПЕРСОЛЁНЫХ ВОДОЁМОВ КРЫМА.....	104
5.1. Солёносная толерантность ракообразных в водоёмах Крыма.....	104
5.2. Покоящиеся стадии ракообразных в гиперсолёных озёрах Крыма: разнообразие и экологическая роль.....	107
5.3. Двигательная активность <i>Artemia</i>	110
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	125
ВЫВОДЫ.....	126
СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ.....	128
ПРИЛОЖЕНИЕ.....	159

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы. Гиперсолёные озёра и лагуны встречаются на всех континентах. Они являются важной составляющей ландшафтного и биологического разнообразия биосферы [189, 289] и относятся к одним из наиболее экстремальных местообитаний нашей планеты [182]. В них обитают уникальные микро- и макроорганизмы; они являются местами гнездования, зимовки, отдыха и откорма многих видов птиц во время миграций [95, 54]. Многие такие водоёмы эксплуатируются для получения сырьевых материалов, используемых в химической промышленности, сельском хозяйстве, биотехнологии, аквакультуре и медицине, имеют важное экологическое, социальное и экономическое значение [289].

В Крыму расположено более 50 крупных и множество мелких гиперсолёных водоёмов [87, 105, 257]. Среди населяющих их животных наиболее массовыми являются ракообразные [168, 207], которые играют важную функциональную роль в трофических сетях и в формировании лечебной грязи [199]. Некоторые ракообразные (*Arctodiaptomus salinus*, *Moina salina*, *Artemia* spp.) представляют несомненную ценность для развития аквакультуры. Разнообразие гиперсолёных водоёмов в Крыму создаёт возможность изучить многие аспекты существования ракообразных в экстремальных биотопах, что важно для развития общей биологии и экологии. Актуальность изучения современного видового разнообразия и экологии ракообразных в гиперсолёных водоёмах Крыма определяется слабой изученностью этой группы животных, которая имеет природную, научную и потенциальную экономическую важность.

Связь работы с научными программами, планами, темами. Диссертационная работа выполнена в отделе физиологии животных и биохимии Института биологии южных морей (ИнБЮМ) в рамках фундаментальных исследований по госбюджетным темам Национальной академии наук Украины «Трансформация вещества и энергии у гетеротрофных гидробионтов в экосистеме Чёрного моря» (№ 0107U012024, 2008-2012 гг.), «Метаболические основы диагностики функционального состояния гидробионтов в морских экосистемах» (№ 0113U003466, 2013-2014 гг.), совместного украинско-венгерского проекта научного

сотрудничества «Изучение солёных озёр Украины и Венгрии как уникальных экосистем с точки зрения сохранения биоразнообразия и экосистемных услуг» (2013-2014 гг.). В перечисленных темах автор участвовал как исполнитель.

Цель и задачи исследования. *Цель работы* - изучить видовое разнообразие ракообразных в гиперсолёных водоёмах Крыма, пространственно-временную изменчивость и отдельные аспекты экологии данной группы.

Для достижения цели поставлены следующие *задачи*:

1. Определить видовой состав ракообразных в гиперсолёных водоёмах Крыма.
2. Изучить сезонную и межгодовую динамику видовой структуры таксоценоза ракообразных в гиперсолёных водоёмах Крыма в связи с изменчивостью факторов окружающей среды (солёность, температура, pH).
3. Изучить морфологическую изменчивость в популяциях *Arctodiaptomus salinus* и партеногенетических *Artemia* и влияние на неё факторов среды.
4. Установить верхние пределы солёности, при которых ракообразные встречаются в исследуемых водоёмах Крыма.
5. Определить наличие покоящихся стадий у ракообразных в гиперсолёных водоёмах Крыма.
6. Изучить элементы двигательной активности *Artemia urmiana* и партеногенетических *Artemia*.

Объект исследования – таксоценоз ракообразных (Crustacea) гиперсолёных водоёмов Крыма.

Предмет исследования – видовой состав, пространственно-временное распределение и некоторые аспекты экологии ракообразных.

Методы исследования. Сбор и обработка проб зоопланктона проводилась стандартными гидробиологическими методами. Для определения видового состава использовали методы препарирования и световой микроскопии. Проведены лабораторные эксперименты и этологические наблюдения. Цифровой материал обработан статистически с использованием адекватных подходов и методов.

Научная новизна полученных результатов определяется тем, что впервые:

- дан наиболее полный видовой состав ракообразных гиперсолёных водоёмов Крыма, который включает 41 вид, относящийся к 4 классам и 10 отрядам. Обнаружено 6 новых для гиперсолёных водоёмов Крыма видов ракообразных; найдено 5 новых для Крыма видов, из которых два восточно-азиатских вида *Mesocyclops pehpeiensis* и *M. isabellae* являются также первыми находками и в Европе;
- экспериментально установлен факт питания остракоды *Eucypris mareotica* науплиусами артемий, чем можно объяснить найденную отрицательную зависимость между численностью артемий и остракод;
- оценена внутри- и межпопуляционная фенотипическая изменчивость *Arctodiaptomus salinus*, *Artemia urmiana* и партеногенетических *Artemia* в водоёмах Крыма; показано влияние солёности и температуры на морфологическую изменчивость этих видов;
- установлены верхние пределы солёности, при которых ракообразные могут существовать в исследованных водоёмах Крыма, для ряда видов они оказались значительно выше ранее известных;
- совместно с Н.В. Шадриным выдвинута гипотеза, объясняющая высокую галотолерантность копепод-осмоконформеров в природе;
- показано наличие покоящихся яиц у *Cletocamptus retrogressus* (Harpacticoida) и *Eucypris mareotica* (Ostracoda);
- описаны возрастные изменения двигательной активности партеногенетических *Artemia* от науплиальных до взрослых стадий;
- экспериментально определена продолжительность прекопулятивного состояния у *Artemia urmiana*.

Практическая и теоретическая значимость работы. Полученные результаты могут быть использованы для создания научных основ сохранения и рационального использования гиперсолёных озёр Крыма, а также развития разных направлений аквакультуры. Отдельные результаты работы вошли в Летописи природы Опускского природного заповедника и природного заповедника «Мыс

Мартьян». Новые данные по экологии и биологии ракообразных гиперсолёных водоёмов могут быть включены в курсы лекций студентам по специальностям «биология», «гидробиология», «зоология», «экология».

Личный вклад соискателя. Полевые материалы собраны соискателем во время 4-х экспедиций по Крыму в 2012-2013 гг., также им проводился ежемесячный сбор проб зоопланктона в озере Херсонесском (2011-2013 гг.). Самостоятельно собрано и обработано 205 проб зоопланктона. Все эксперименты, морфометрический анализ рачков и статистическая обработка данных проведены соискателем самостоятельно. Идентификация Cyclopoidea проводилась соискателем, а других групп ракообразных - с помощью специалистов ИнБЮМ (г. Севастополь), ЗИН РАН (г. Санкт-Петербург), ИПЭЭ РАН (г. Москва), МИЗ ПАН (г. Варшава). Совместно с научным руководителем поставлены цель и задачи работы, спланированы полевые и лабораторные исследования. Анализ, интерпретация данных и написание большинства статей проводились совместно с соавторами, при этом доля личного участия соискателя в этом была не менее 50 %.

Апробация результатов. Материалы и основные результаты данной работы были доложены и обсуждены на: научно-практическом семинаре молодых учёных и студентов Крыма «Биологические науки: современное состояние, проблемы и перспективы исследований в Крыму» (Ялта, 2012); II Международной научно-практической конференции «Биоразнообразие и устойчивое развитие» (Симферополь, 2012); Международной школе-конференции «Актуальные проблемы изучения ракообразных континентальных вод» (Борок, 2012); Международной научной конференции «40 лет природному заповеднику Мыс Мартьян» (Ялта, 2013); II Международной научной конференции студентов, аспирантов и молодых учёных «Географические и геоэкологические исследования в Украине и сопредельных территориях» (Симферополь, 2013); First International Conference on Larviculture in Iran and International Workshop on Replacement of Fish Meal/Oil with Plant Sources in Aquatic Feed “Iran-Larvi 2012” (Karaj, Iran, 2012); International Conference on Urmia Lake crisis (Urmia, Iran, 2012); The 7th Arctic Frontiers conference “Geopolitics & Marine Production in a Changing Arctic” (Tromsø, Norway, 2013);

International Symposium on the CoHNO (Connectivity of Hills, Humans and Oceans) “Integrated Ecosystem Management from Hill to Ocean” (Kyoto, Japan, 2013); 12th International Conference on Salt Lake Research (Beijing, China, 2014); расширенном семинаре лаборатории систематики и зоогеографии Музея и Института зоологии ПАН (Варшава, Польша, 2013); расширенном семинаре лаборатории ресурсов солёных озёр и окружающей среды Института минеральных ресурсов КАГН (Пекин, Китай, 2014).

Публикации. По теме диссертации опубликована 21 работа, в том числе 3 статьи - в специализированных научных изданиях, рекомендованных ВАК, 7 статей - в рецензируемых зарубежных изданиях, которые включены в международные наукометрические базы данных Web of Science и Scopus. 11 работ представлены в других изданиях, материалах международных и региональных конференций. В статьях, опубликованных в соавторстве, соискатель участвовал в: постановке задач и планировании исследований, сборе и обработке проб, самостоятельном проведении экспериментов, статистической обработке и анализе данных, написании статей. Права соавторов публикаций не нарушены.

Структура и объём работы. Диссертация состоит из введения, 5 разделов, заключения, выводов, списка использованной литературы и приложения. Работа изложена на 175 страницах, содержит 23 таблицы, 28 иллюстраций и 6 приложений. Список литературы включает 289 источников, из которых 171 - на иностранных языках.

Благодарности. Автор выражает глубокую благодарность и признательность своему научному руководителю к.б.н. Н.В. Шадрину за помощь, поддержку и ценные советы в работе над диссертацией, О.Ю. Еремину за помощь в организации экспедиций и сборе проб, Е.А. Галаговец за помощь в обработке проб, к.б.н. Е.А. Колесниковой, к.б.н. Ю.А. Загородней, к.б.н. Л.Ф. Литвинчук, д.б.н. А.А. Котову, доктору М.К. Холинской, д.б.н., профессору В.Р. Алексееву, к.б.н. И.Е. Драпун, к.б.н. В.А. Гринцову, Л.В. Бондаренко, В.А. Тимофееву за помощь в идентификации видов разных групп. Особая благодарность доктору Ф. Марроне (Италия) за предоставление проб из Италии, Испании, Туниса, доктору Ф. Амату (Испания) за

помощь в анализе цист *Artemia* и советы, О.А. Акимовой за помощь в подборе литературы. Отдельная благодарность к.б.н. Г.А. Финенко, д.б.н. Н.Г. Сергеевой, к.б.н. Ю.А. Загородней, к.б.н. Ю.М. Корнийчук, к.б.н. И.Е. Драпун, к.б.н. И.Ю. Прусовой за ценные советы, предложения и замечания, которые помогли улучшить рукопись, и всем, кто содействовал данному исследованию. Автор благодарен сотрудникам Музея и Института зоологии ПАН (Варшава, Польша), где была выполнена часть исследования. Работа написана в лаборатории ресурсов солёных озёр и окружающей среды Института минеральных ресурсов КАГН (Пекин, Китай), за что автор благодарен её директору М. Жен и коллективу сотрудников.

РАЗДЕЛ 1

ГИПЕРСОЛЁНЫЕ ВОДОЁМЫ КРЫМА КАК СРЕДА ОБИТАНИЯ РАКООБРАЗНЫХ

1.1. Особенности гиперсолёных озёр как среды обитания

Гиперсолёными водоёмами называются водоёмы, солёность в которых превышает 35 ‰, они встречаются во всех климатических зонах на всех континентах [289]. Причины образования гиперсолёных озёр могут быть разными: процессы вымораживания приводят к формированию гиперсолёных вод в Антарктиде и Арктике; в некоторых регионах нашей планеты их возникновение обусловлено тектоническими процессами, вулканической деятельностью или размывом древних отложений солей [288]. В аридных областях, занимающих около трети всей поверхности суши, где потенциальное испарение больше, чем выпадение атмосферных осадков, находится большинство гиперсолёных озёр и лагун мира [289]. Кроме естественных гиперсолёных водоёмов существуют и искусственные, которые образуются в результате добычи ископаемой соли или осолонения искусственных пресных водоёмов в условиях аридного климата [86, 258].

Гидрофизическая и гидрохимическая структура солёных озёр формируется в рамках климатических условий конкретного региона и напрямую зависит от взаимодействия озера с атмосферой, то есть от потоков тепла и влаги, а также от водообмена с морем или рекой [38, 288]. Важным фактором, влияющим на водообмен замкнутых лагун с морем, является штормовой ветер, который может значительно повышать уровень моря, увеличивая скорость фильтрации воды из моря в лагуну [259]. Стоит отметить, что при обмене гиперсолёных водоёмов с атмосферой, испаряемость превышает количество осадков, однако получаемый приток воды (подземный сток, фильтрация) может частично компенсировать эту разницу. Накопление растворённых солей в озере или лагуне увеличивает солёность в водоёме.

При оценке аридности территории осадки и испарение с её поверхности должны быть приняты во внимание. Соотношение между годовой, месячной или сезонной суммой осадков, P , и испарением, E_e , определяет коэффициент влажности территории. На годовое испарение в данной местности будет расходоваться количество тепла, равное годовому балансу иррадиации, и индекс иррадиации в течение года определяется следующим образом [96]:

$$K_{\delta} = V/LP, \quad (1.1)$$

где V - годовой иррадиационный баланс, P - общая годовая сумма осадков и L - теплота испарения.

Индекс иррадиации сухости указывает на то, какая часть облучения баланса используется для испарения осадков. Считается, что если значение превышает предел сухости, $K_{\delta}=3$, климат в данной местности является аридным, что способствует накоплению солей и образованию гиперсолёных озёр [38].

Гиперсолёные озёра могут различаться по химическому составу, соотношению ионов и разных элементов [87, 288]. Все они делятся на две большие группы: таласогалинные, где соотношение ионов то же, что и в морской воде, и разнородную группу аталасогалинных водоёмов, где соотношение ионов иное, чем в морской воде. Среди аталасогалинных водоёмов выделяют содовые, сульфатные и ряд других.

Являясь элементами биосферы, гиперсолёные водоёмы имеют важное экологическое, экономическое и социальное значение. Они являются биотопами для многих уникальных микро- и макроорганизмов, а также местами массового гнездования, зимовки и отдыха многих видов птиц во время миграций [54, 95]. Многие водоёмы обеспечивают людей сырьем для химической промышленности (соль, литий и др.) [289]. В таких водоёмах продуцируются биологически ценные продукты (каратиноиды, бактериорадопсин), заготавливаются цисты артемий, формируются грязи, которые используются для лечебных и рекреационных целей.

Гиперсолёные водоёмы относятся к числу наиболее экстремальных местообитаний на планете [182]. Концентрация солей и их состав имеют большое значение для обитающих в водной среде организмов [77, 97]. Высокие концентрации солей в гиперсолёных водоёмах приводят к росту осмотического давления, которое может вести к обезвоживанию клеток, их повреждению или гибели. Для существования в таких экстремальных условиях необходимо наличие специальных адаптационных механизмов.

Адаптации могут осуществляться на двух уровнях - клеточном и организменном [77, 97]. На организменном уровне осморегуляция осуществляется за счёт регуляции концентрации соли в полостях тела, таким образом, что клетки активных осморегуляторов постоянно находятся при оптимальной солёности [77, 97]. Среди ракообразных - обитателей гиперсолёных водоёмов встречаются как осмоконформеры, так и активные осморегуляторы [77, 97]. Известно, что артемии являются наиболее эффективными активными осморегуляторами среди всех животных [77, 175]. Пойкилоосмотичные организмы-осмоконформеры не имеют механизмов регуляции концентрации солей в жидкостях тела. Регуляция у них осуществляется на клеточном уровне за счёт увеличения в клетке концентрации небольших органических молекул - совместимых осмолитов, которые либо синтезируются в организме, либо транспортируются в него из внешней среды. Большинство бактерий, водоросли и протисты решают проблему существования в гиперсолёной среде путём синтеза различных осмолитов [34], как и животные разных таксонов [239].

Усиление синтеза и повышение концентрации свободных аминокислот аланина, пролина и глицина при акклимации к высокой солёности показано для представителей двух отрядов копепод - Harpacticoida и Calanoida [144, 181, 250]. Известно, что, по крайней мере, некоторые членистоногие могут использовать одновременно разные типы осмолитов [239]. При высоких концентрациях соли в среде бактерии, водоросли и животные-конформеры вынуждены тратить большую часть ассимилированной энергии на синтез осмолитов, что в значительной степени

определяет тот верхний предел солёности, при котором может существовать данный вид [235].

В гиперсолёных водоёмах и другие факторы могут находиться в области экстремальных для организмов значений [109]. В частности, с ростом солёности уменьшается теплоёмкость раствора и поэтому по сравнению с пресными и морскими водоёмами в гиперсолёных происходит более быстрое нагревание и охлаждение воды [109], что ведёт к росту суточной амплитуды колебаний температуры.

Чем выше солёность, тем меньше растворимость кислорода. Следовательно, в таких водоёмах более легко создаются гипоксические и аноксические условия - неблагоприятные для существования животных [109]. В плотной жидкости сопротивление движению выше, и двигаться в таких условиях очень не просто, что ведёт к увеличению затрат энергии на движение. Иногда, для того, чтобы существовать в столь неблагоприятных условиях животные меняют привычные для них местообитания, например, в мелководных гиперсолёных водоёмах бентосные формы переходят к планктонному существованию [41].

Несмотря на многофакторную экстремальность гиперсолёных водоёмов, представители нескольких отрядов ракообразных смогли завоевать эту негостеприимную среду. При этом следует отметить, что ракообразные в таких водоёмах - наиболее разнообразная и многочисленная группа животных [168, 207].

Покоящиеся стадии как адаптация. В гиперсолёных водоёмах многие виды способны формировать покоящиеся стадии при длительном отсутствии подходящих условий для существования активных стадий организмов [226, 227]. У разных групп водных беспозвоночных, как правило, состояние покоя может реализовываться только на одной из стадий онтогенеза [157, 245]. У других видов, например у гарпактицид, особи могут находиться в состоянии покоя на разных стадиях (яйца, науплиусы, копепоиды и взрослые особи), а состояние покоя у циклопов ограничивается только копепоидами и взрослыми особями [157].

Большинство ракообразных (Cladocera, Copepoda и Anostraca), чтобы пережить периоды неблагоприятных условий откладывают покоящиеся яйца или

цисты [157, 245]. Высокая толерантность ко многим факторам покоящихся яиц разных групп ракообразных позволяет им, длительно находясь в грунтах, сохранять жизнеспособность и впоследствии нормально развиваться [61, 167].

Покоящиеся стадии ракообразных устойчивы к пищеварительным ферментам и могут сохранять жизнеспособность проходя через пищеварительную систему птиц, раков, рыб, тритонов, головастиков лягушек [173, 245]. Это обеспечивает возможность пассивного переноса покоящихся яиц ракообразных разными животными.

В гиперсолёных озёрах часть видов находится в «спящем» состоянии, скрывая потенциальное биоразнообразие [106, 168, 227]. Состояние покоя может длиться долгие годы, если подходящие условия не возвращаются (например, в случае постепенного роста солёности или пересыхания), что ведёт к постепенному уменьшению активного биоразнообразия с увеличением экстремальности среды [119, 227]. В таких условиях в активном состоянии представлена лишь небольшая часть биоразнообразия, большинство видов временно покоится в виде яиц в донных отложениях [106, 168]. Даже при наступлении подходящих условий, выход происходит только из части покоящихся яиц, в то время как остальные яйца сохраняются в банке покоящихся стадий, где они смогут оставаться жизнеспособными в течение многих десятилетий и даже столетий [183]. Несмотря на важность банка покоящихся стадий в донных отложениях гиперсолёных озёр, в Крыму было проведено только одно исследование по данному вопросу [119]. Оно показало наличие покоящихся стадий: *Anostraca* - у партеногенетических и двуполых *Artemia*, а также *Phallocryptus spinosa* (Milne-Edwards, 1840), *Cladocera* - *Moina salina* Daday, 1888 и *Copepoda* (Calanoida) - *Arctodiaptomus salinus* (Daday, 1885).

1.2. Общая характеристика гиперсолёных озёр Крыма

В Крыму расположено не менее 50 крупных и множество мелких гиперсолёных водоёмов [87, 105, 257]. В соответствии с географическим

положением их разделяют на следующие группы: Перекопскую, Чонгаро-Арабатскую, Керченскую, Евпаторийскую, Тарханкутскую и Херсонесскую [87]. Все озёра являются полимиксными и характеризуются широкими диапазонами колебания солёности, температуры и pH (приложение А). По происхождению все эти водоёмы делятся на морские и континентальные. В Крыму преобладают озёра морского происхождения [87]. Они отделены от моря валунно-галечными или песчаными пересыпями, питание происходит за счёт фильтрации морских вод, поверхностного и подземного стока и поступления морской воды через пересыпи во время сильных штормов [87, 105, 257].

Континентальные озёра (приложение А), или коли, удалены от моря, питаются за счёт поверхностного и подземного стока, большинство из них расположено на Керченском полуострове в кальдерах древних грязевых вулканов [30, 257]. Все эти озёра расположены, главным образом, на юго-западной равнине, к югу от Парпачского гребня. Они не велики по размерам, с небольшими глубинами. Летом большинство из них частично или полностью пересыхает. В маловодные годы вода в озёрах обычно держится только в зимние месяцы, ранней весной и после ливней. Главное питание эти озёра получают от поверхностных вод и частично подземных. По соотношению ионов такие озёра резко отличаются от моря и морских озёр и относятся к сульфатному типу [87].

Кроме естественных водоёмов на Керченском полуострове существует ряд искусственных водоёмов (приложение А), которые вследствие аридности климата осолоняются и становятся гиперсолёными [257].

Фитопланктон гиперсолёных озёр Крыма представлен 10 классами и 77 видами [93]. В микробентосе отмечено 92 вида цианобактерий [36] и 74 вида диатомовых водорослей [65]. Макрофиты представлены 5 видами зелёных водорослей: *Cladophora vadorum* (Areschoug) Kützing, 1849, *C. sivashensis* C. Meyer, 1922, *C. echinus* (Biasoletto) Kützing, 1849, а также *Ulothrix implexa* (Kützing) Kützing, 1849, *Rhizoclonium tortuosum* (Dillwyn) Kützing, 1845 и цветковым растением *Ruppia cirrhosa* (Petagna) Grande, 1918 [11, 88]. Аэробных инфузорий - 61 вид [35, 73]. Фауна представлена сравнительно небольшим количеством видов, число которых убывает с увеличением солёности [20, 117, 168]. Суммарно за все годы в гиперсолёных водоёмах идентифицировано 56 (58?) видов относящихся к царству

Animalia. Это Nematoda, Rotifera, Polychaeta, Scyphozoa, Ctenophora, Mollusca, Crustacea, Insecta [117]. Несмотря на небольшое видовое разнообразие, многие виды достигают высокой численности и биомассы. Среди животных наиболее разнообразной и многочисленной группой являются ракообразные, которые представлены в озёрах 4 классами - Branchiopoda, Maxillopoda, Ostracoda, Malacostraca [20, 117, 168]. Общие сведения об основных исследованных озёрах Крыма даны в приложении А. Ниже приведены более подробные сведения об озёрах, которым в данной работе уделено больше внимания.

Озеро **Херсонесское** расположено на Гераклеийском полуострове, в районе мыса Херсонес (приложение А). В настоящее время это единственное озеро Херсонесской группы. Все остальные озёра этой группы были засыпаны при проведении дорожно-строительных работ в 70 гг. XX века [69]. Общая характеристика озера приведена в статьях [73, 93].

Озеро является замкнутой морской лагуной и отделено от моря валунно-галечной пересыпью, через которую осуществляется фильтрационное питание морской водой. Следует отметить, что среди крымских гиперсолёных озёр морского происхождения это - единственное озеро, имеющее не песчаную пересыпь.

Интенсивный прогрев воды наблюдается с апреля и достигает своего максимума в августе (29,5-36 °С), зимой температура воды в озере может опускаться ниже 0 °С. Величина водородного показателя (рН) обычно отклоняется от нейтральной реакции в сторону слабощелочной. Среднее значение величины рН в озере составляет 8,64, максимальное - может достигать до 10, что обусловлено высокой интенсивностью фотосинтеза.

Озеро **Бакальское**, входящее в Тарханкутскую группу озёр, расположено в северо-западной части Крыма на Тарханкутском полуострове (приложение А). Оно относится к наиболее изученным озёрам Крыма [25, 41, 44, 87, 259]. Озеро расположено в расширенной части Бакальской косы, сформированной слиянием двух ветвей - пересыпей, образованных битой ракушей и крупным ракушечным песком. Они то и отделяют озеро от Чёрного моря. Восточная коса значительно шире западной, обе они примыкают к интенсивно абразируемому (0,5-3 м в год)

клифу, сложенному толщей красно-бурых плиоценовых глин. Длина аккумулятивной формы от основания до дистального конца составляет около 9 км и имеет подводное продолжение - Бакальскую банку. Со стороны Чёрного моря западная пересыпь имеет слабовогнутую береговую линию протяженностью около 4 км и постоянно сдвигается в сторону озера, уменьшая его площадь. Озеро овальной формы, вытянуто с севера на юг. Его протяженность с севера на юг 4 км, с запада на восток 3,5 км. Площадь акватории озера не постоянна. На протяжении года она изменяется за счёт поступления воды с осадками и её испарения, составляя в среднем 7-8 км². В водном балансе озера основную роль играют морские воды: за счёт фильтрации, в основном через Западную косу, а также переброса воды через косу из моря в озеро во время штормов. Со стороны суши озеро питается поверхностными и подземными водами, выходы которых отмечены у восточного и южного берегов. Ветры оказывают существенное влияние на озеро из-за открытого пространства вокруг него. Осенние и зимние ветры восточных и северо-восточных румбов порой вызывают перехлест воды через Восточную косу, а западные и юго-западные - через Западную косу. В отдельные годы весенние и летние штормы размывают Западную косу, отделяющую озеро от моря, и тогда морская вода в большом количестве поступает в озеро.

Озеро **Тобечикское** (Тобечик) расположено на восточном берегу Керченского полуострова, на территории Ленинского района [29, 87, 115] (приложение А). По морфометрии берегов и расположению оно напоминает типичные устьевые озёра Черноморского побережья. От моря озеро отделяет пересыпь шириной около 250 м, по которой проходит шоссе. В юго-западной части озера происходит просачивание нефти. Озеро характеризуется значительными колебаниями уровня воды и солёности, в отдельные годы летом оно полностью пересыхает. Главным источником питания озера являются, видимо, сточные воды и фильтрационные воды пересыпи. В восточной части водоёма имеется несколько грязевых вулканов.

Озеро **Кояшское** (Элькинское, Опукское), входящее в состав Государственного заповедника «Опукский», расположено у подножия Парпачского гребня на восточной окраине юго-западной равнины Керченского полуострова и

представляет собой замкнутую лагуну [50, 87, 95] (приложение А). Озеро имеет кальдерное происхождение. Это мелководное полимиксное озеро, характеризующееся постоянно высокой солёностью. В отдельные годы солёность не опускалась ниже 160 ‰, превышая летом нередко 350 ‰. Питание озера происходит за счёт фильтрации и штормовых перебросов морских вод (из морской пересыпи в озеро выбивается масса ручейков с водой, значительно менее солёной, чем в озере). Суточные изменения уровня воды в озере, а также изменения солёности - результат приливов и отливов, стонов и нагонов. Меньшую роль в водном балансе озера играют поверхностный сток, атмосферные осадки и грунтовые воды в северной и западной частях озера. Постоянные водотоки отсутствуют, временные зимой-весной имеют солёность 20-40 ‰, в основном, за счёт сульфатов, вымываемых из майкопских глин.

Озеро **Кучук-Аджиголь** расположено рядом с озером Аджиголь ближе к г. Феодосия [67, собственные данные] (приложение А). Отделено от моря песчаной пересыпью, достигающей 100 м в ширину, по которой проложена автострада. Длинная ось озера располагается перпендикулярно берегу моря. Питание озера происходит за счёт фильтрации морских вод и поступления вод с суши, о чём свидетельствует мощное развитие зарослей тростника у северного берега озера. В прошлом оно было гиперсолёным, но в 2012 г., как показали наши измерения солёности, произошло резкое распреснение за счёт просачивания пресной воды из Северо-Крымского канала.

1.3. Результаты изучения ракообразных в гиперсолёных водах Крыма

История изучения видового разнообразия. Изучение биоразнообразия гиперсолёных водоёмов Крыма имеет длинную историю, можно сказать, что оно было начато в конце XVIII века П. С. Палласом [74]. Первые зоологические сведения о гиперсолёном заливе Сиваш получены К. Ф. Кесслером во время его путешествия по Крыму в 1858 г. [51].

Г. П. Федченко в 1870 г. [92], подводя итоги изучения гиперсолёных озёр Российской империи, отмечал, что работ по их флоре и фауне, в частности в Крыму, мало. В то же время он писал о наличии в гиперсолёных озёрах Крыма нитчатых зелёных водорослей, одноклеточной зелёной водоросли *Dunaliella*, а также о жаброногоем рачке *Artemia*, отмеченном ещё П. С. Палласом. Артемии из Херсонесского озера (вблизи Севастополя), собранные Г. П. Федченко, были исследованы известным зоологом В. Н. Ульяниным.

1870-1920. Первые фаунистические исследования гиперсолёных озёр Крыма (Евпаторийской группы) провёл летом 1886 г. московский зоолог Н. Н. Кулагин [57]. В приведённом им списке видов животных некоторые впервые указаны для гиперсолёных озёр. Изучив фауну гиперсолёных озёр Крыма (Донузлав, Сакское, Ойбурское, Мойнакское) и залива Сиваш, Н. М. Кулагин обнаружил в них представителей Anostraca, Copepoda, Ostracoda, Amphipoda, Isopoda, Mysida - в сумме 10 видов ракообразных. Названия некоторых найденных видов [57] нам не удалось обнаружить в таксономических базах данных World Register of Marine Species и World of Copepods, другие авторы их также не приводят. Поэтому не ясно, являются ли эти виды валидными в настоящее время, по крайней мере их современных синонимов найти не удалось.

1921-1970. В 1925-1926 гг. В. Н. Дагаева впервые провела комплексное изучение биоты гиперсолёного озера Круглое, входившего в состав Херсонесской группы озёр [32, 107]. В настоящее время озеро не существует; оно было полностью засыпано при проведении дорожно-строительных работ в 1970-х гг. Позднее комплексных исследований по биоразнообразию солёных озёр Крыма не проводилось, за исключением работ Я. Я. Цееба в 30-50 гг. XX века [100, 101].

В 1935 и 1936 гг. сотрудники АзЧерНИРО (ЮгНИРО, Керчь) проводили исследования в Восточном Сиваше, включая его гиперсолёные участки. Результаты обобщены в работе В. П. Воробьёва [21]. Следующее исследование Восточного Сиваша было проведено сотрудниками Института гидробиологии АН УССР в 1955 г. [19, 53]. После строительства Северо-Крымского канала и начала развития

рисоводства в Крыму в 1964 г. начался сброс пресных вод с рисовых чеков в Сиваш, что привело к его существенному распреснению.

1971-2000. В этот период в первую очередь следует отметить два крупных исследования биоты гиперсолёных водоёмов Крыма. Сотрудники Зоологического института АН СССР (Ленинград) под руководством М. Б. Ивановой провели в 1985-1991 гг. комплексное гидробиологическое исследование Сакского озера и ряда других гиперсолёных озёр Крыма [46, 200]. В 70 гг. XX века П. М. Воронов изучал распространение артемий в гиперсолёных озёрах Крыма [22]. В 1996-1999 гг. Л. В. Бондаренко и В. А. Яковенко (Днепропетровский национальный университет) провели фаунистическое исследование Мойнакского озера вблизи г. Евпатория [13].

2001-... В этот период продолжались исследования биоразнообразия гиперсолёных участков Сиваша [39]. С 2000 г. сотрудниками Института биологии южных морей (Севастополь) начато комплексное изучение гиперсолёных водоёмов Крыма [107]. В исследованиях принимали участие учёные разных институтов Украины, России, Италии и др. В результате было подтверждено обитание в гиперсолёных озёрах Крыма нового для Европы вида - *Artemia urmiana* Günther, 1899, который ранее считался эндемиком Ирана [272].

Таким образом, в той или иной степени разнообразие ракообразных изучалось в 16 гиперсолёных озёрах Крыма, к началу данного исследования отмечено 35 видов. В таблице 1.1 показано количество видов ракообразных, отмеченных в этих озёрах с 1870 по 2011 гг. В приложении Б суммирована имеющаяся в литературе к началу данного исследования информация о наличии разных видов ракообразных в изученных озёрах.

Несмотря на длинную историю изучения ракообразных в гиперсолёных озёрах Крыма, нельзя считать их достаточно изученными. Например, нет данных о видовом разнообразии Cyclopoida, в литературе есть лишь упоминание о наличии неидентифицированных видов Cyclopoida [168]. Это выглядит странным, т. к. наличие разных видов циклопов показано в гиперсолёных водоёмах Америки, Африки, Австралии, Азии [56, 138, 150, 189, 233, 270]. Таким образом, выявление

полного видового разнообразия ракообразных в гиперсолёных водоёмах Крыма остается актуальной задачей.

Таблица 1.1

Количество видов ракообразных описанных в гиперсолёных водоёмах Крыма в разные годы

Группа ракообразных	Год исследования					
	1870	1888	1930	1961	1994	2011
Anostraca	2-3	2-3	2-3	2-3	2-3	4
Cladocera	-	-	-	-	1	2
Calanoida	-	-	-	-	-	2
Cyclopoida	-	-	-	1	1	1
Harpacticoida	-	2	4	7	7	10
Ostracoda	-	1	2	3	3	3
Amphipoda	-	1	1	3	3	7
Isopoda	-	2	2	2	2	2
Mysida	-	1	1	1	1	2
Decapoda	-	1	1	1	1	2
Всего	2-3	10-11	13-14	20-21	21-22	35

История изучения биологии и экологии *Artemia* в Крыму. Вероятно, первые исследования *Artemia* начаты ещё в 1849 г. [92], и им посвящено значительно больше работ, чем другим ракообразным гиперсолёных водоёмов Крыма. В Крыму отмечено 29 водоёмов, в которых они обитают [229, 258]. Изучались и различные аспекты их биологии. В результате *Artemia* изучены лучше, чем другие ракообразные в водоёмах Крыма.

Морфологическая изменчивость. Уже к середине XIX века сформировалось представление о том, что в гиперсолёных озёрах Крыма обитает несколько видов

артемий (*A. salina* Leach, 1819; *A. arietina* Fischer, 1851; *A. milhausenii* Fischer, 1834). Опыты В. И. Шманкевича [254] показали, что солёность влияет на морфологию артемий. Н. С. Гаевская [23], проведя опыты с артемиями из гиперсолёных озёр Херсонесской группы, расположенной возле г. Севастополя, подтвердила влияние солёности на морфометрические показатели артемий. Она показала, что обусловленные солёностью изменения артемий не наследуются. В результате ею был сделан вывод: «Таким образом, я прихожу к заключению, что различные формы рода артемия, описанные как отдельные виды, есть не что иное, как временные и местные изменения одной и той же формы» [23, с. 37]. После этого в науке долго доминировал её вывод о том, что в гиперсолёных водоёмах Крыма, и не только в них, существует один сильно изменчивый вид *A. salina*, который может размножаться как половым путем, так и партеногенетически. На основе генетических данных в настоящее время установлено, что существует 7-8 двуполых видов *Artemia* и множество партеногенетических популяций, которые до вида не определяются [132, 135, 175]. В Крыму отмечено наличие двух двуполых видов (*A. salina* и *A. urmiana*) и партеногенетических популяций [229, 258, 272]. Имеющиеся в литературе данные по изменчивости артемий в настоящее время трудно использовать, так как неясно какой именно вид артемий использовался в каждой из работ, т.к. тогда все они считались одним видом *A. salina*. Все это делает актуальной необходимость изучения изменчивости разных видов артемий в водоёмах Крыма для лучшего понимания их экологии и эволюции.

Индивидуальное развитие. Изучение онтогенеза *Artemia* начато более 100 лет назад [23, 64]. К настоящему времени он изучен достаточно хорошо [263], в том числе и у крымских представителей [79]. Артемии могут размножаться живорождением или откладывать покоящиеся яйца-цисты. В своём онтогенезе они проходят, по мнению разных авторов, 10-11 стадий от яйца до взрослой особи, совершая линьки [79, 263]. В процессе восьмой линьки метаморфоз рачков завершается, с этого времени они имеют строение тела, как у взрослых животных, но продолжают расти. Во время девятой линьки у самок формируется первый яйцевой мешок. После этого может следовать ещё ряд линек. С наступлением

половой зрелости артемии не заканчивают свой рост и морфогенез [23]. Созревание и переход яиц в яйцевой мешок длится 5-6 дней и совпадает с 10-11 линьками. Морфологические изменения, происходящие у артемий в процессе развития, описаны хорошо, в то время как работ по онтогенезу их поведения практически нет.

Кариология крымских *Artemia*. Было изучено число хромосом и кариотипы разных популяций *A. salina* в нескольких озёрах Крыма: Сасык, Кызыл-Яр, Тобечикском и Мойнакском [102]. Большинство наборов хромосом у особей из озера Сасык были полиплоидными. У популяций артемий из озёр Тобечикское и Мойнакское модальные числа хромосом - 42. Кроме модального числа с 42 хромосомами у науплиусов артемий довольно велика встречаемость клеток с тетраплоидными и гаплоидными, а также с околоплоидными числами. В популяции артемий из озера Сасык кроме диплоидных особей был 51 % тетраплоидных. При искусственном разведении у артемий наблюдаются триплоидные, пентоплоидные, онтоплоидные и декаплоидные формы [102]. Данному вопросу, к сожалению, посвящено очень мало работ, хотя это необходимо для понимания экологии и эволюции их популяций.

Практическое значение *Artemia*. Артемии широко используются в качестве кормовых объектов для личинок большинства культивируемых видов рыб и беспозвоночных [262]. Известно, что содержание аминокислот в теле артемий прямо пропорционально их содержанию в пище [83]. Артемии используются в медицине (фармакологии), в соледобывающей промышленности и как тест-объект в токсикологии [55, 83]. И. И. Рудневой в Институте биологии южных морей успешно проводились работы по интенсивному культивированию артемий и использованию их биомассы в птицеводстве [83].

Экология. Изменения интенсивности питания, роста и энергетического баланса артемий в процессе роста изучены в Институте биологии южных морей Л. М. Суцней [90] и Н. Н. Хмелевой [98]. Изучая влияние солёности и температуры на развитие артемий, Л. А. Радченко [79] в экспериментах показала, что температурный фактор имеет более важное значение для нормального развития артемий, чем солёность. Рачки по срокам прохождения стадий (особенно на более

поздних) реагировали на разницу температур в 2 °С, тогда как шестикратное увеличение солёности не приводило к значимым результатам. Длительное воздействие температуры 15 °С угнетало развитие и резко снижало выживаемость артемий.

История изучения *Arctodiaptomus salinus* в Крыму. Изучению биологии *Arctodiaptomus salinus* в водоёмах Крыма уделялось меньше внимания, чем *Artemia*. В то же время нельзя не отметить ряд проведенных ранее работ по биологии этого вида. А. М. Семик [85] изучал динамику популяций и продукционные характеристики вида в ряде временных водоёмов Керченского полуострова в экспериментальных условиях, отметив высокую термо- и галотолерантность вида. Н. В. Новосёлова и В. Н. Туркулова [66] экспериментально оценили возможность массового культивирования данного вида. Л. С. Светличный и Е. С. Губарева экспериментально изучали разные аспекты энергетического обмена вида и его галотолерантность [31, 237]. Показано, что рачки являются осмоконформерами и способны переносить довольно резкие колебания солёности (до 20 ‰ в течение 8 ч). Л. О. Аганесова проводила эксперименты по влиянию температуры и видовой принадлежности потребляемых микроводорослей на продолжительность развития, выживаемость и размножение *A. salinus* [1, 2, 3]. Показано, что видовой состав микроводорослей и температура влияют на изученные характеристики рачков.

Анализ литературы позволил выявить некоторые слабо изученные аспекты в биологии и экологии ракообразных гиперсолёных озёр Крыма и определить задачи данного исследования.

1.4. Ракообразные в биотических отношениях в гиперсолёных водоёмах Крыма

Биотические отношения играют большую роль в функционировании и динамике экосистем. Место вида в трофических сетях обуславливается, прежде всего, его пищевым спектром и его потребителями. Среди ракообразных встречаются растительноядные, хищные и всеядные формы. Например, артемии

потребляют микроводоросли, одноклеточные грибы (дрожжи), бактерии, простейших и детрит [83, 90, 232]. Спектр пищевых объектов каланоиды *A. salinus* также очень широк: микроводоросли, бактерии, флагаелляты, инфузории, коловратки [1, 2, 169]. Многие Cyclopoidea питаются микроводорослями с присутствием в рационе инфузорий и коловраток [176], но среди них встречаются и чисто хищники, например, *Mesocyclops pehpeiensis* (Hu, 1943) и *M. isabellae* (Dussart et Fernando, 1988), жертвами которых становятся кладоцеры, коловратки и личинки двукрылых насекомых [174, 213]. Циклоп *Apocyclops dengizicus* (Lepeshkin, 1900) потребляет науплиусы и ювенилы *Artemia* [190]. Остракоды также характеризуются разнообразием пищевых спектров. Многие ракушковые раки питаются преимущественно водорослями, остатками растений и животных, однако, среди них есть и хищники [58]. Ветвистоусый рачок *M. salina* нормально растёт, потребляя разные виды микроводорослей, дрожжи, детрит [147]. Изопода *Idotea balthica* (Pallas, 1772) питается многоклеточными и одноклеточными водорослями, детритом [75, 99]. Амфипода *Gammarus aequicauda* (Martynov, 1931) является, в основном, растительно-детритоядным животным [27]. Однако для неё характерны всеядность, каннибализм и хищничество, в частности, показано поедание ею копеподы *A. salinus* [285]. Мизида *Mesopodopsis slabberi* (Van Beneden, 1861) питается, в основном, фитопланктоном [276]. Креветка *Palaemon elegans* Rathke, 1837 питается детритом, высшими растениями, диатомовыми, зелёными и сине-зелёными водорослями, мизидами, циклопами, гарпактицидами, амфиподами, личинками хирономид, мальками рыб и брюхоногими моллюсками [14]. Суммируя вышесказанное, можно сделать вывод, что пищевые спектры ракообразных в гиперсолёных водоёмах Крыма весьма разнообразны, но слабо изучены.

Ракообразные гиперсолёных водоёмов занимают важное место в питании многих групп беспозвоночных и позвоночных животных. Экосистемы гиперсолёных водоёмов характеризуются довольно низким разнообразием хищников [20, 243]. Большая их часть принадлежит к отрядам жесткокрылых (Coleoptera) и полужесткокрылых (Hemiptera) насекомых. Corixiidae (Hemiptera) являются одними из самых распространённых организмов во многих прибрежных и солёных

внутренних экосистемах во многих частях мира [256]. Некоторые из них смогли адаптироваться к жизни в гиперсолёной среде: *Sigara (Halicorixa) selecta* (Fieber, 1848) и *S. stagnalis* (Leach, 1817) - до 120-134 ‰ [197], *Trichocorixa reticulata* (Guerin-Meneville, 1857) и *T. verticalis* (Fieber, 1851) - до 120-150 ‰ [283]. Массовое развитие Heteroptera в гиперсолёных озёрах может, в частности, наносить вред продукции цист *Artemia*, и изменять функционирование экосистем озёр. Из хищных жуков (Coleoptera) в гиперсолёных озёрах Крыма можно, в частности, отметить *Hygrotus enneagrammus* (Ahrens, 1833) [20].

Ракообразные гиперсолёных водоёмов Крыма занимают важное место в рационе многих видов птиц, отмеченных в периоды осенних и весенних перелётов. В частности, они играют важную роль в питании *Himantopus himantopus* (Linnaeus, 1758), *Tadorna tadorna* (Linnaeus, 1758), *Tringa totanus* (Linnaeus, 1758), *Recurvirostra avosetta* (Linnaeus, 1758), *Calidris ferruginea* Pontoppidan, 1763 и др. [95, 205]. Гиперсолёные водоёмы Крыма являются основными местами зимовки, гнездования, отдыха и кормления во время миграций многих видов птиц.

Ракообразные играют важную роль в паразитарных и эпибионтных отношениях. Личинка паразитической цестоды *Fimbriaria* sp. (определение Р. Саламатина) была обнаружена у взрослых особей циклопа *Eucyclops roseus* (Ishida, 1997), найденного соискателем, в озере Кучук-Аджиголь; многие виды циклопов являются промежуточными хозяевами разных паразитов [63]. Другой представитель копепод, каланоида *A. salinus*, является первым промежуточным хозяином многих паразитов рыб и птиц, в частности, цестод [210]. *Artemia* часто также являются промежуточными хозяевами, в частности, цестод и нематод, окончательными хозяевами которых являются птицы [153, 261]. Промежуточным хозяином цестод является и остракода *Eucypris mareotica* (Fischer, 1855) [186]. Промежуточными хозяевами у разных паразитов, в частности, у скребня *Telosentis exiguus* Linstow, 1901 служат амфиподы, в том числе *G. aequicauda* [12]. Отмечено наличие паразитов и у других видов ракообразных гиперсолёных водоёмов Крыма [12, 24, 91, 183]. К настоящему времени показано наличие разных бактерий,

ассоциированных с поверхностью цист артемий, и их влияние на выход и развитие науплиусов [82, 193].

Обобщая всё вышеизложенное, можно сделать вывод, что ракообразные являются одной из наиболее разнообразных и массовых групп животных в гиперсолёных водоёмах Крыма, играя важную роль в трофических сетях, в поддержании популяционных систем паразитических организмов, формировании многообразных симбиотических консорций. Поэтому их изучение актуально и имеет не только теоретическое, но и практическое значение.

РАЗДЕЛ 2

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1. Полевые исследования

Диссертационная работа основана на материалах, собранных в период 2007-2013 гг. на 55 водоёмах в Юго-Западной, Северо-Западной, Северной и Восточной (Керченский п-ов) частях Крыма. В соответствии с географическим положением исследованные водоёмы входят в Херсонесскую, Евпаторийскую, Тарханкутскую, Перекопскую и Керченскую группы водоёмов [87] (рис. 2.1). Наибольшее внимание было уделено озеру Херсонесскому, расположенному рядом с г. Севастополем. В нём на трёх станциях ежемесячно в период с октября 2011 по сентябрь 2013 гг. собирали пробы зоопланктона.



Рис. 2.1. Карта-схема районов исследования водоёмов Крыма

В диссертации использованы пробы зоопланктона, донных отложений и цист *Artemia* из разных водоёмов Крымского полуострова (рис. 2.1). Диссертант проанализировал результаты обработки 385 проб зоопланктона, из которых лично соискателем собрано и обработано 205 проб (2011-2013 гг.), результаты обработки ещё 180 проб зоопланктона, собранные другими исследователями (2007-2010 гг.), любезно предоставлены соискателю ведущим инженером отдела планктона Института биологии южных морей Е.А. Галаговец (Батогова), за что автор выражает ей глубочайшую признательность.

Одновременно со сбором проб определяли солёность, температуру и рН с помощью портативного рефрактометра (Kelilong WZ212) и рН-метра (РНН-830). Сбор и обработку проб зоопланктона проводили общепринятыми в гидробиологии методами [18]. Количественные пробы зоопланктона собирали путём фильтрации не менее 50-100 л воды через сеть Апштейна, оснащённую капроновым ситом с размером ячеек 110 μm . Пробы фиксировали 4 % формалином. Численность животных в пробах определяли методом прямого счёта под биноклем с увеличением 2 \times 8 или 4 \times 8, с последующим пересчётом на объём профильтрованной воды. Препарирование, определение видовой принадлежности и морфометрические измерения рачков осуществляли с использованием биноклей ЛОМО МБС-9, Olympus SZ-ST, Olympus SZ-PT, и микроскопов PZO Warszawa SK14, Olympus BX50, Carl Zeiss Axio Scope. A1. Особое внимание было уделено неизученной ранее в гиперсолёных водоёмах Крыма группе ракообразных - Cyclopoida. Необходимые для идентификации циклопов измерения проводились по З. Козьмински [208]. Препарированных животных помещали в глицерин, и затем препараты запечатывали лаком для ногтей. При идентификации видов использовали определители и отдельные статьи с описанием видов ракообразных [62, 68, 69, 165, 194, 198, 222]. Консультации при идентификации видов оказали эксперты ИнБЮМ (г. Севастополь), ЗИН РАН (г. Санкт-Петербург), ИПЭЭ РАН (г. Москва), МИЗ ПАН (г. Варшава): к.б.н. Е. А. Колесникова - Harpacticoida и Mysida; к.б.н. Ю. А. Загородняя, Е. А. Галаговец, к.б.н. Л. Ф. Литвинчук, д.б.н. А. А. Котов - Anostraca, Cladocera, Calanoida; Др. М. К. Холинска, д.б.н., проф. В. Р. Алексеев - Cyclopoida;

к.б.н. И. Е. Драпун, к.б.н. В. А. Гринцов - Ostracoda; к.б.н. В. А. Гринцов, Л. В. Бондаренко - Amphipoda; В. А. Тимофеев - Malacostraca.

При анализе данных по изменчивости таксоцена ракообразных в озере Бакальском, чтобы проследить многолетние изменения озера, использовали спутниковые данные (1999-2013 гг.) (<http://landsatlook.usgs.gov/>). По летним снимкам в разные годы определяли значения широты, долготы отдельных точек и площадь озера.

2.2. Экспериментальные исследования

Изучение роста и возрастных изменений двигательной активности партеногенетических *Artemia*. Эксперименты по изучению онтогенетической изменчивости размеров тела *Artemia* и двигательной активности проводили в январе-апреле и июле 2013 г. Науплиусов получали из цист, собранных в озере Херсонесском. Культуру рачков содержали в сосудах объёмом 0,8-1 л, которые постоянно аэрировались. В качестве корма рачкам 2-3 раза в неделю добавляли 2-3 мл культуры микроводорослей *Diacronema lutheri* (Droop) Bendif et Veron, 2011 концентрацией $0,3-0,4 \cdot 10^6$ клеток·мл⁻¹. Солёность в опыте в январе-апреле была 70-75 ‰, температура - 17-19 °С. В июле солёность составила 142-145 ‰ и 70 ‰, температура - 25-27 °С. В опытах каждые 1-3 дня (в 11-12 часов) определяли подвижность 3-5 особей партеногенетических артемий. Двигательную активность каждого рачка определяли в чашке Петри, под которую была положена бумага, разлинованная на пронумерованные квадраты одинакового размера. Предварительно, под биноклем измеряли длину тела каждого рачка. В каждой серии измерений проводили 10 одномоментных наблюдений с каждым из рачков. В течение 1 минуты каждые 5 секунд визуально, фото и/или видео съёмкой определяли квадрат, в котором находилась артемия. Все три метода (фото, видео съёмка, визуальные наблюдения) не показали существенных различий. Было сделано 570 одномоментных наблюдений. Для каждого 1 минутного интервала были рассчитаны траектория пути и средняя скорость. Кроме того, рассчитали среднюю скорость для 10 минутного интервала для каждого рачка. Максимальный путь,

проходимый за 5 секунд в каждой минуте наблюдений, был использован для расчёта максимальной скорости.

По вышеописанной методике оценили влияние солёности и наличия/отсутствия микроводорослей на двигательную активность в двух группах экспериментов: в марте-апреле и июле со взрослыми особями (длина тела 9-10 мм) при разной солёности (35, 100, 120, 142 ‰), а в июле с науплиусами (длина тела 0,6-1 мм) при солёности 70 и 145 ‰ и метанауплиусами (длина тела 1-1,5 мм) при солёности 70 и 145 ‰. В чашке Петри создавали необходимую солёность и добавляли или не добавляли 2-3 мл культуры микроводорослей с концентрацией $1,0-1,3 \cdot 10^4$ клеток·мл⁻¹. В общей сложности 320 одномоментных наблюдений проведено в опыте с наличием пищи и 380 одномоментных наблюдений - без пищи.

Изучение продолжительности прекопулятивного состояния *Artemia urmiana*. Взрослые особи были выращены в лаборатории из науплиусов. Науплиусов получали из цист, находящихся в соли, собранной на поверхности таласогалинного озера Кояшского (6.08.12) и в донных отложениях аталасогалинного-сульфатного озера Марфовского (4.08.12). Наблюдения начинались с момента сцепления женской и мужской особи и продолжались до расщепления пары или гибели одной из особей. Такие наблюдения проведены за семью парами. Прекопулятивное поведение играет большую роль в размножении артемий, поэтому и оценивали его продолжительность.

Изучение влияния солёности на выживаемость *Arctodiaptomus salinus*. Особи копеподы *A. salinus* были отловлены 12 апреля 2013 г. в озере Янышском и вместе с водой из озера доставлены в лабораторию (ИнБЮМ). До 5 мая рачки адаптировались к лабораторным условиям на протяжении 24 дней в озёрной воде при комнатной температуре 19-21 °С и солёности 21 ‰. 5 мая был поставлен опыт. Эксперимент проводили в двух вариантах и каждый в трёх повторностях. В открытые 250 мл сосуды помещали по 5 взрослых особей *A. salinus*. В первом варианте рачки были помещены в воду (200 мл) из озера Янышского, взятую 12 апреля 2013 г., с начальной солёностью 21 ‰. Во втором варианте рачки были помещены в подобные условия, но с добавлением воды из озера Кояшского (290 ‰) и дистиллированной воды, начальная солёность 24 ‰. Ежедневно в течение 25 дней

отмечали наличие рачков и характер их поведения, при этом измеряли температуру и солёность воды в опыте. Каждые 1-2 дня во все сосуды добавляли по 2 мл смеси культур микроводорослей. Использовали смесь культур микроводорослей *D. lutheri* и *D. salina* Teodoresco, 1905 в пропорции 1:1, выращенных при 19-21 °С и 20-30 ‰. На протяжении эксперимента температура колебалась от 21 до 24,5 °С, солёность увеличилась за счёт естественного испарения воды из незакрытых сосудов до 120 и 80 ‰ в вариантах 1 и 2 соответственно.

Опыты по питанию остракоды *Eucypris mareotica* цистами и науплиусами артемий. Живые остракоды были выловлены в озере Херсонесском (27 декабря 2011 г.) и доставлены в лабораторию (ИнБЮМ), где их содержали в воде из этого озера (солёность 80 ‰, температура 19-20 °С) в стеклянных сосудах объёмом воды около 1 л. До опытов остракод, взятых из озера при 6 °С, 23 дня адаптировали к комнатной температуре, что считается достаточным для акклимации к новой температуре [48]. Опыты проводили в сосудах объёмом 40 мл, куда помещали по 1-2 взрослых остракоды. Размер остракод колебался от 2 до 3 мм. Затем в сосуд с остракодами добавляли целые цисты (5-7 шт.) и науплиусов партеногенетических артемий (5 шт.) и проводили визуальные наблюдения, отмечая все происходящие изменения. Предварительно науплиусов измеряли под биноклем. Определяли солёность, которая за счёт испарения воды колебалась от 90 до 102 ‰. Опыты проводили с 18 по 27 января 2012 г. Всего было поставлено 4 подобных серии опытов.

Опыты по выходу ракообразных из донных отложений. В опытах были использованы 13 проб донных отложений из разных гиперсолёных водоёмов Крыма, 1 проба из грязевого вулкана, взятая на обсохшем участке озера Тобечикского и 1 проба соли с поверхности гиперсолёного озера Кояшского (табл. 2.1). В летний период 2010-2013 гг. пробы донных отложений отбирали из верхнего горизонта (5-7 см грунта в пересохших частях озёр) цилиндрическим пробоотборником. Из каждой пробы отбирали 50-90 г донных отложений и размещали ровным слоем на дно сосудов, после чего заливали дистиллятом (100-400 мл) и тщательно перемешивали. В опытах с солью в сосуды помещали по 5 г собранной в озере соли.

Таблица 2.1

Характеристика опытов по выходу ракообразных из донных отложений и соли

№	Водоём	Взятие дон. отл.	Нач. опыта	Оконч. опыта	Сол-ть в 1 варианте опытов, ‰	Сол-ть во 2 варианте опытов, ‰
1	оз. Ачи	08.08.12	15.08.12	17.09.12	40-45	25-35
2	оз. Шимаханское	04.08.12	16.08.12	17.09.12	55-70	40-45
3	оз. Узунларское	04.08.12	22.08.12	18.09.12	50-75	35-60
4	оз. Марфовское	04.08.12	22.08.12	25.09.12	70-95	50-85
5	оз. Узунларское	16.08.10	21.08.12	18.09.12	65-75	65-75
6	оз. Чокрак, т. 1	01.06.12	14.09.12	17.10.12	40-45	40-45
7	оз. Чокрак, т. 2	01.06.12	14.09.12	11.10.12	70-100	70-100
8	оз. Акташское, северная часть	06.08.12	17.09.12	18.10.12	40-42	35-40
9	оз. Акташское, восточная часть	06.08.12	17.09.12	18.10.12	40-50	35-40
10	оз. Киркояшское	04.08.12	18.09.12	22.10.12	20-25	30-35
11	оз. Тобечикское, у д. Костырино	05.08.12	21.09.12	29.10.12	50-70	50-60
12	оз. Тобечикское, постоянная лужа	05.08.12	25.09.12	29.10.12	70-75	60-65
13	оз. Кояшское	06.08.12	01.10.12	29.10.12	90-100	85-150
14	оз. Тобечикское, у д. Огоньки	05.08.12	01.10.12	23.11.12	70-75	35-45
15	оз. Тобечикское, грязевой вулкан	06.08.13	20.09.13	19.10.13	40-45	40-45

Для получения необходимой солёности к донным отложениям или соли добавляли разный объём дистиллированной воды. Для каждой пробы было сделано 2 варианта опытов с разной солёностью (табл. 2.1). Все сосуды помещали под искусственное освещение, при температуре 18-19 °С. Ежедневно измеряли солёность, температуру, визуально просматривали наличие живых организмов в сосудах, измеряли длину рачков, если таковых находили в опыте. В среднем опыты длились до 1 месяца.

Опыты по выходу ракообразных из цист. Цисты артемий собирали сачком с поверхности воды в озере Херсонесском, затем их высушивали в сушильном шкафу при температуре 50-60 °С [23]. Собранные Н. В. Шадриним цисты артемий в озере Джарылгач хранились в водной среде с высокой концентрацией сероводорода в холодильнике. Затем цисты были помещены в сосуды с объёмом воды 0,5 л, солёностью 60-70 ‰, при температуре 19 °С и поставлены под искусственное освещение (табл. 2.2). Ежедневно сосуды просматривались на предмет появления науплиусов.

Таблица 2.2

Характеристика опытов по выведению ракообразных из цист

№	Озеро, где собраны цисты	Дата сбора цист	Начало опыта	Окончание опыта	Солёность в опыте, ‰
1	Херсонесское	15.02.13	28.02.13	04.03.13	65-70
2	Херсонесское	03.10.12	03.07.13	05.03.13	70
3	Джарылгач	22.08.09	06.02.12	28.02.12	60
4	Джарылгач	22.08.09	30.08.12	11.09.12	70

2.3. Изучение морфометрической изменчивости ракообразных

Измерения были проведены у взрослых особей из партеногенетических популяций *Artemia* и двуполой - *Artemia cf. salina*, а также *Arctodiaptomus salinus* из разных озёр Крыма с помощью окуляр-микрометра (табл. 2.3, 2.4). Для сравнения были измерены особи *A. salinus* из озера Тамбукан на Северном Кавказе (проба отобрана автором), озеро Италии, Испании и Туниса (пробы предоставлены Др. Ф. Марроне). У взрослых особей *Artemia* измеряли параметры: А - общая длина; В - длина абдомена; С - максимальная ширина яйцевого мешка; D - максимальная ширина верхнего сегмента абдомена; Е - максимальная ширина нижнего сегмента абдомена; F - длина фурки, были проведены измерения длины первой антенны ($G=(G_r+G_l)/2$) на правой (G_r) и левой (G_l) сторонах тела. Количество фуркальных нитей ($H=(H_r+H_l)/2$) определяли на правой (H_r) и левой (H_l) фуркальных ветвях (рис. 2.2). Для *Artemia* рассчитаны такие пропорции тела, как А/В, А/Г, А/С, А/Д, А/Е, А/Г, А/Н, В/Г, В/С, В/Д, В/Е, F/С, F/Д, F/Е, С/Д, С/Е, D/Е. Морфологическая изменчивость артемий изучена в 15 пробах (табл. 2.3).

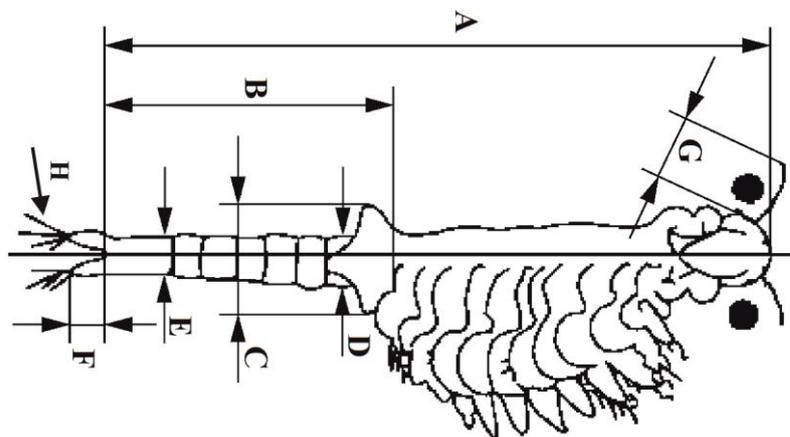


Рис. 2.2. Схематический рисунок взрослой артемии с указанием измеренных параметров (А - общая длина; В - длина абдомена; С - максимальная ширина яйцевого мешка; D - максимальная ширина верхнего сегмента абдомена; Е - максимальная ширина нижнего сегмента абдомена; F - длина фурки; G - длина первой антенны; Н - количество фуркальных нитей)

Таблица 2.3

Характеристика водоёмов, из которых были использованы выборки *Artemia*

№	Дата	Водоём	S, ‰	T, °C	N, экз.·м ⁻³	n
1	07.08.13	оз. Тобечикское, пруд 1	85	22	-	50
2	07.08.13	оз. Тобечикское, пруд 2	100	26	-	50
3	09.08.13	оз. Тереклы-Конрадское	205	30	2640	50
4	09.08.13	оз. Большой Кипчак	145	34	1891	50
5	06.08.13	пруд у с. Костырино	175	30	-	12
6	06.09.12	оз. Херсонесское	108	28	20480	50
7	30.04.09	оз. Аджиголь	120	22	9733	25
8	01.06.12	пруд у оз. Чокракского	100	24	86400	50
9	09.08.12	оз. Большой Кипчак	280	27	3040	50
10	28.05.08	оз. Акташское	164	23	-	20
11	22.08.09	оз. Джарылгач	161	18	4760	20
12	08.05.10	оз. Узунларское	185	25	13120	20
13	23.08.09	оз. Тереклы-Конрадское	290	21	680	25
14	16.08.07	оз. Тобечикское	182	30	19620	50
15	05.08.13	оз. Акташское	130	30	240	50*

Примечание: № - номер пробы; S - солёность; T - температура; N - численность рачков; n - количество промеренных рачков; *промерено 50 самок и 50 самцов

В каждой пробе у 30-50 взрослых особей *A. salinus* каждого пола измеряли линейные параметры: TL - общая длина; WC - ширина цефалоторакса; LA - длина абдомена; LC - длина цефалоторакса (рис. 2.3), по которым рассчитали пропорции тела: TL/LC, TL/WC, TL/LA, LC/WC, LC/LA, WC/LA. Морфологическая изменчивость *A. salinus* оценена в 12 пробах (табл. 2.4).

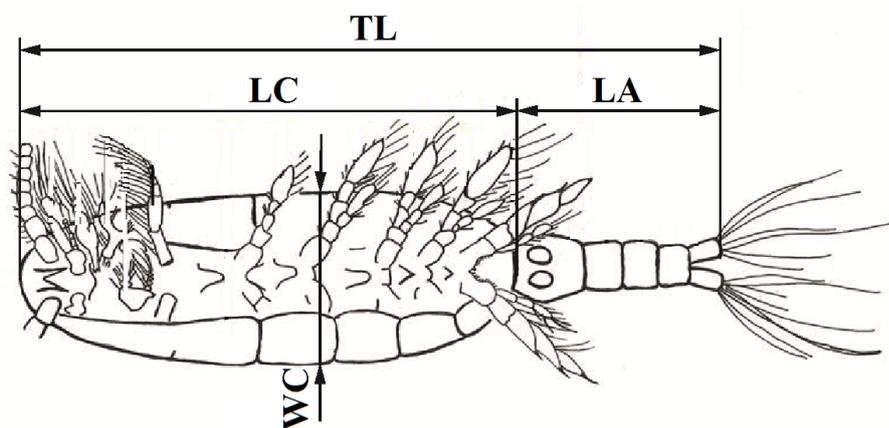


Рис. 2.3. Схематический рисунок взрослой особи *A. salinus* с указанием измеренных параметров (TL - общая длина; LC - длина цефалоторакса; LA - длина абдомена; WC - ширина цефалоторакса)

Вариабельность линейных показателей и пропорций рачков в пробах оценивали с помощью коэффициента вариации (CV). CV - стандартное отклонение параметра в выборке, делённое на его среднее значение и умноженное на 100 %. Уровень полового диморфизма (для изученных морфометрических параметров) был оценён как отношение между измеренными параметрами самок и самцов.

Кроме измерений взрослых особей *Artemia* проводили определение диаметра их цист, собранных в ряде озёр (табл. 2.1). Цисты выделяли из донных осадков по методике [227]. Для гидратации выделенные цисты помещали в дистиллированную воду, через которую пропускали воздух. Когда цисты принимали полностью цилиндрическую форму, их помещали в каплю воды на предметное стекло и накрывали покровным стеклом. Измерения проводили с помощью окуляр-микрометра. Часть собранных нами цист была послана Ф. Амату (Испания), который также проводил подобные измерения и выращивал рачков до взрослого состояния, определяя их плоидность.

Таблица 2.4

Характеристика водоёмов, из которых были использованы данные по *A. salinus*

№	Водоём	Регион	Дата	Координаты	ТМ	Н, м	Р, км ²	h, м	S, ‰	T, °C	N, экз.·м ⁻³
1	оз. Баньолес	Испания	17.06.05	42°07'N-02°45'E	ПО	172	1,18	62	0,7-2*	7-26*	-
2	Пантано Гранде	Сицилия	21.04.05	40°44'N-33°30'E	ВВ	0	-	-	19,6	15,4	-
3	Себха Эль Ариана	Тунис	15.02.06	40°53'N-32°37'E	ВВ	1	-	-	2,2	19,2	-
4	Стагно ди Исола	Сицилия	25.02.05	41°57'N-33°17'E	ПРП	2	-	-	3,0	13,7	-
5	оз. Пергуза	Сицилия	30.07.02	41°31'N-33°20'E	ИО	667	1,83	12	5,0	25,6	-
6	оз. Тамбукан	Кавказ	11.07.12	43°58'N-43°10'E	ИО	548	1,87	10	21	22	600160
7	оз. Янышское	Крым	02.06.12	45°07'N-36°24'E	ИО	0	0,2	1	25	24	93120
8	оз. Такильское	Крым	01.05.09	45°07'N-36°24'E	ПРО	0	0,2	1	16	13	45600
9	оз. Янышское	Крым	01.05.09	45°07'N-36°24'E	ИО	0	0,2	1	16	13	305400
10	оз. Янышское	Крым	13.08.09	45°07'N-36°24'E	ИО	0	0,2	1	74	24,5	2880
11	оз. Акташское	Крым	06.08.12	45°22'N-35°49'E	ИО	0.5	26,8	2	60	32	6460
12	оз. Тобечикское	Крым	17.08.10	45°10'N-36°21'E	ПП	0.3	18,7	1,2	35	26	7320
13	водохр. Шаган ¹	Казахстан	-	50°25'N-80°09'E	В	340	-	-	28	24	-
14	оз. Иссык-Куль ²	Киргизия	-	42°26'N-77°11'E	БПО	1609	6236	702	5,9	3-23	-
15	оз. Шира ³	Сибирь	-	54°31'N-90°12'E	ПО	353	35	24	17,5	-	-

Продолжение табл. 2.4

№	Водоём	Регион	Дата	Координаты	ТМ	Н, м	Р, км ²	h, м	S, ‰	T, °C	N, экз.·м ⁻³
16	оз. Шунет ³	Сибирь	-	54°25'N-90°14'E	ПО	319	0,47	3	22,6	-	-
17	оз. Сава ⁴	Ю. Ирак	-	31°18'N-45°10'E	ИО	30	10	5	14-19	9,38	-
18	Ля Себха Зима ⁵	Марокко	-	32°05'N-08°40'W	ВВ	365	7	-	1-171	12-28	-

Примечание: № - номер водоёма; ТМ - тип местообитания: БПО - большое постоянное озеро, В - водохранилище, ВВ - временный водоём, ИО - изменчивое озеро, ПО - постоянное озеро, ПП - постоянный пруд, ПРО - пересыхающее озеро, ПРП - пересыхающий пруд; Н - высота над уровнем моря; Р - площадь водоёма; h - максимальная глубина; S - солёность; T - температура; N - численность рачков; * - солёносный и температурный диапазоны; источник данных: ¹ - [89]; ² - [94]; ³ - [7]; ⁴ - [223]; ⁵ - [247]

2.4. Статистическая обработка данных

При обработке всех данных использовали стандартные статистические методы: оценивали средние значения величин, их стандартное отклонение, коэффициенты вариации, коэффициенты корреляции. Уравнение регрессии рассчитывали по методу наименьших квадратов в стандартной программе MS Excel 2007. Значимость различий средних значений оценивали с помощью *t*-критерия Стьюдента, а уровень достоверности коэффициентов корреляции определяли по таблице [228]. Метод вероятностной бумаги использовали при анализе частотного распределения для проверки однородности и нормальности распределения исследуемых параметров в выборках [152]. Кластерный анализ был проведен в программе STATISTICA (версия 6.0.) для вычисления Евклидовых расстояний между пробами и построения дендрограмм.

Для оценки взаимного влияния видов на встречаемость друг друга использовали метод, применяемый в геоботанике и гидробиологии [9, 37]. Суть его заключается в следующем: 1. по данным обработки проб попарно определяли совместную встречаемость двух видов (наблюдаемая совместная встречаемость); 2. исходя из теоремы совместной встречаемости двух случайных несвязанных событий, определяли ожидаемую совместную встречаемость двух видов, как произведение встречаемости каждого из них; 3. с использованием метода «складного ножа» сравнивали наблюдаемые и ожидаемые совместные встречаемости пар видов. В случае совпадения этих двух величин делался вывод, что встречаемость одного вида не влияет на встречаемость другого. Если ожидаемая встречаемость меньше наблюдаемой, то делается вывод, что виды «притягиваются» друг к другу, т.е. они одинаково реагируют на изменения среды или положительно влияют друг на друга. В случае, когда наблюдаемая совместная встречаемость ниже ожидаемой, делается вывод, что один из видов препятствует наличию другого или виды по-разному реагируют на изменения среды.

РАЗДЕЛ 3

ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА И ЧИСЛЕННОСТЬ РАКООБРАЗНЫХ В
ГИПЕРСОЛЁНЫХ ВОДОЁМАХ КРЫМА

3.1. Видовое разнообразие ракообразных

В процессе работы в исследованных водоёмах Крыма найдено 27 видов ракообразных, из которых некоторые виды ранее не отмечались здесь (табл. 3.1). Впервые в гиперсолёных условиях в Крыму найдены Cyclopoidea - *Acanthocyclops americanus* (Marsh, 1893), *Cyclops furcifer* Claus, 1857, *Diacyclops bisetosus* (Rehberg, 1880), Amphipoda *Echinogammarus olivii* (Milne-Edwards, 1830), Decapoda *P. elegans* и Harpacticoida *Metis ignea ignea* Philippi, 1843. Cyclopoidea в гиперсолёных водоёмах Крыма ранее не отмечали. В 16 гиперсолёных озёрах Крыма суммарно разными авторами определено 35 видов ракообразных (приложение Б). Таким образом, к настоящему времени в гиперсолёных озёрах Крыма найден 41 вид ракообразных, относящихся к 4 классам и 10 отрядам. Новыми для Крыма являются найденные в сильно распреснившемся гиперсолёном озере Кучук-Аджиголь виды Cyclopoidea - *Acanthocyclops trajani* Mirabdullayev et Defaye, 2002, *Eucyclops roseus* (Ishida, 1997), *Thermocyclops oithonoides* (Sars G.O., 1863), *Mesocyclops pehpeiensis* (Hu, 1943). Новым для Крыма является также вид *Mesocyclops isabellae* (Dussart et Fernando, 1988), найденный в быстро осолоняющемся водоёме Камыш-Бурунского карьера. *M. pehpeiensis* и *M. isabellae*, виды восточно-азиатского происхождения, впервые отмечены и для Европы. Вселение этих видов-хищников в водоёмы Крыма может привести к существенным изменениям видовой структуры их жертв, включая и ракообразных, в первую очередь, копепод и клadoцер [131].

В морские озёра, не потерявших связи с морем, в периоды распреснения и/или в распреснённые участки проникают морские виды ракообразных. К таковым, в первую очередь, можно отнести копеподу *Acartia tonsa* Dana, 1849, мизиду *M. slabberi*, амфипод *E. olivii* и *Orchestia gammarellus* Pallas, 1766, креветку *P. elegans*, рака отшельника *Hippolyte leptocerus* (Heller, 1863) и изоподу *I. balthica*. Как правило, эти виды не встречаются при солёности выше 50-60 ‰. Возможно *A. trajani* и *A. americanus* (Marsh, 1893) являются одним видом; на этот счёт имеются разные мнения [131, 222, 224], здесь они обсуждаться не будут.

Таблица 3.1

Виды ракообразных, обнаруженные в изученных водоёмах Крыма в данном исследовании

Вид	Группа водоёмов						
	1	2	3	4	5	6	7
Класс Branchiopoda							
Отряд Anostraca							
партеногенетические популяции <i>Artemia</i>	+	+	+	+	+	+	+
<i>A. urmiana</i> Günther, 1899					+	+	
<i>Phallocryptus spinosa</i> (Milne-Edwards, 1840)					+		
Отряд Cladocera							
<i>Moina salina</i> Daday, 1888		+	+		+	+	+
<i>Daphnia atkinsoni</i> Baird, 1859					+		
Класс Maxillopoda							
Подкласс Copepoda							
Отряд Calanoida							
<i>Acartia tonsa</i> Dana, 1849			+				
<i>Arctodiaptomus salinus</i> (Daday, 1885)				+	+	+	+

Продолжение табл. 3.1

Вид	Группа водоёмов						
	1	2	3	4	5	6	7
Отряд Harpacticoida							
<i>Cletocamptus retrogressus</i> Schmankevitsch, 1875	+	+	+	+	+	+	+
<i>Metis ignea ignea</i> Philippi, 1843			+	+			
Отряд Cyclopoida							
<i>Acanthocyclops americanus</i> (Marsh, 1893)	+						
<i>A. trajani</i> (Mirabdullayev et Defaye, 2002)					+		
<i>Cyclops furcifer</i> (Claus, 1857)				+	+		
<i>Diacyclops bisetosus</i> (Rehberg, 1880)				+	+	+	+
<i>Eucyclops roseus</i> (Ishida, 1997)					+		
<i>Mesocyclops isabellae</i> (Dussart et Fernando, 1988)							+
<i>M. pehpeiensis</i> (Hu, 1943)					+		
<i>Microcyclops rubellus</i> (Lilljeborg, 1901)					+		
<i>Paracyclops fimbriatus</i> (Fischer, 1853)					+		
<i>Thermocyclops oithonoides</i> (Sars G.O., 1863)					+		
Класс Ostracoda							
Отряд Podocopida							
<i>Eucypris mareotica</i> (Fischer, 1855)	+	+	+		+	+	
Класс Malacostraca							
Отряд Isopoda							
<i>Idotea balthica</i> (Pallas, 1772)			+				
Отряд Amphipoda							
<i>Echinogammarus olivii</i> (Milne-Edwards, 1830)	+						
<i>Gammarus aequicauda</i> (Martynov, 1931)		+	+	+	+		+
<i>Orchestia gammarellus</i> Pallas, 1766					+		
Отряд Mysida							
<i>Mesopodopsis slabberi</i> (Van Beneden, 1861)			+		+		
Отряд Decapoda							

Продолжение табл. 3.1

Вид	Группа водоёмов						
	1	2	3	4	5	6	7
<i>Palaemon elegans</i> Rathke, 1837	+						
<i>Hippolyte leptocerus</i> (Heller, 1863)			+				

Примечание: 1 - Херсонесская группа; 2 - Евпаторийская группа; 3 - Тарханкутская группа; 4 - Перекопская группа; 5 - Керченская группа морские озёра; 6 - Керченская группа континентальные озёра; 7 - искусственные осолоняющиеся водоёмы.

В результате таксономической ревизии у ряда видов в настоящее время изменены официальные названия. Так *Eucypris mareotica* (Fischer, 1855) является старшим синонимом *Eucypris inflata* (Sars, 1903) [199], *Phallocryptus spinosa* (Milne-Edwards, 1840) - старший синоним *Branchinella spinosa* (Milne-Edwards, 1840) [246], также как и *Moina salina* Daday, 1888 по отношению к *Moina mongolica* Daday, 1901 [240]. Ранее все партеногенетические популяции *Artemia* объединяли в сборный вид *Artemia parthenogenetica* Bowen et Sterling, 1978, в настоящее время употреблять это видовое название считается некорректным, так как видовая принадлежность партеногенетических популяций не определена. Вероятно, существует несколько партеногенетических видов [132], поэтому используют термин «партеногенетические популяции *Artemia*».

Анализируя собственные (табл. 3.1) и литературные данные, видим, что только небольшое число видов ракообразных постоянно встречается в гиперсолёных водоёмах Крыма (*Cletocamptus retrogressus* Schmankevitsch, 1875, *E. mareotica*, *Artemia* spp., *Arctodiaptomus salinus*, *M. salina*). Закономерность их пространственного распространения в Крыму не выявлена, не обнаружена их приуроченность к определённым районам полуострова. Можно только отметить, что *A. salinus* чаще встречается в водоёмах Керченского полуострова, чем в других частях Крыма. Гарпактицида *M. ignea ignea* найдена в озёрах Тарханкутской и

Перекопской групп. *A. urmiana* встречена только на Керченском полуострове в водоёмах морского и континентального происхождения [258, 272].

Наиболее часто в гиперсолёных водоёмах Крыма встречаются артемии, остракоды и гарпактициды. Частота встречаемости артемий равна 55 %, гарпактицид - 71 %, остракод - 39 %, *A. salinus* - 10 %, а всех остальных видов - менее 5 %. В таблице 3.2 приведены значения частоты встречаемости ракообразных при разной солёности, которые были рассчитаны на основе анализа 245 проб.

Таблица 3.2

Частота встречаемости (%) основных таксонов ракообразных в крымских озёрах при разной солёности

Диапазон солёности, ‰	Кол-во проб	<i>Artemia</i>	Harpacticoida	Ostracoda
10-35	41	24	56	41
36-100	93	48	92	67
101-150	39	79	64	18
151-200	28	79	79	07
201-250	18	67	61	22
251-300	11	64	45	27
301-350	7	57	29	0
350-370	8	38	13	0
Итого	245	55	71	39

Максимальная частота встречаемости *Artemia* отмечена при солёности от 100 до 200 ‰, однако, следует отметить, что при солёности 200-350 ‰ встречаемость артемий была также достаточно высокой (выше 50 %). Минимальные значения частоты встречаемости для артемий отмечены при солёности от 10 до 35 ‰. В диапазоне солёности 10-35 ‰ встречались, как правило, только науплиусы, а не взрослые особи. Из этого можно сделать вывод, что при такой солёности артемии

редко доживают до взрослого состояния, так как при этой солёности чаще всего мы наблюдали животных (Coleoptera, Heteroptera, Ostracoda, Cyclopoida), которые способны поедать науплиусов и/или взрослых артемий. Встречаемость гарпактицид была наиболее высокой при солёности от 36 до 100 ‰ (около 100 ‰), но и в диапазоне солёности 10-35 ‰ и 100-250 ‰ она была выше 50 %. Встречаемость при более высокой солёности была низкой. У остракод максимум встречаемости отмечен при солёности от 36 до 100 ‰, при остальной солёности встречаемость остракод была меньше 50 %.

Амфипода *Gammarus aequicauda* (Martynov, 1931) нередко присутствует в водоёмах при солёности до 74 ‰, её встречаемость при солёности 10-35 ‰ составляет около 60 %, в диапазоне 36-100 ‰ - около 25 %. При более высокой солёности вид не был обнаружен. Встречаемость *A. salinus* в водоёмах, где он отмечен, составляет порядка 70 % при солёности 10-35 ‰, и около 24 % при солёности 150-300 ‰.

В 45 пробах, где в пресных, солёных и гиперсолёных водах Крыма обнаружены Cyclopoidae, рассчитана частота встречаемости в зависимости от солёности [8]. В пресных водах она составила 83 %, в диапазоне 2-10 ‰ - 69 %, 11-35 ‰ - 62,5 %, 36-100 ‰ - 27 %, 101-150 ‰ - 22 %, 151-211 ‰ - 17 % и при более высокой солёности - 0 % (рис. 3.1). Существует достоверная негативная связь частоты встречаемости циклопов с солёностью, представленная на рисунке 3.1 ($R=0,96$; $p=0,001$).

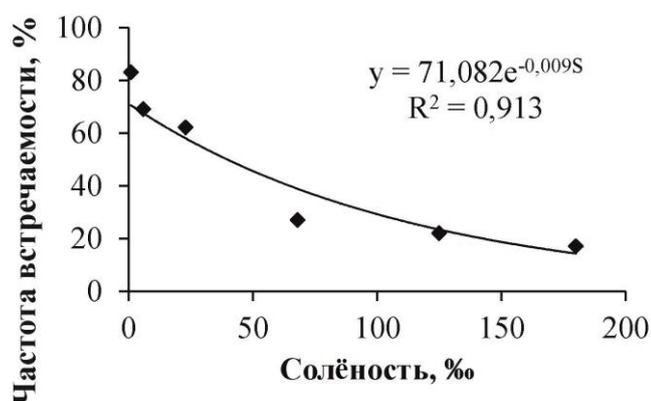


Рис. 3.1. Зависимость частоты встречаемости Cyclopoida от солёности

Сравнивая ожидаемую и наблюдаемую частоту встречаемости наиболее часто отмечаемых видов, нашли, что для пары «артемии-гарпактициды» ожидаемая встречаемость 29,4 %, наблюдаемая 29,5 %. «Артемии-остракоды» ожидаемая встречаемость 16,7 %, наблюдаемая 15 %. «Гарпактициды-остракоды» ожидаемая встречаемость 23,9 %, наблюдаемая 31,3 %. Одновременная ожидаемая встречаемость всех трёх видов составила 10,8 %, наблюдаемая 13 %. Всё это позволяет сделать вывод, что встречаемость этих ракообразных не зависит друг от друга. Подобные выводы были получены при изучении временных изменений видового состава озёр Херсонесского и Бакальского [9, 259].

3.2. Географическое распространение наиболее часто встречающихся ракообразных гиперсолёных озёр

Наиболее часто встречающиеся виды ракообразных гиперсолёных вод Крыма одинаково представлены во всех частях полуострова. Это неудивительно, т.к. они имеют широкое географическое распространение. *Artemia salina* Leach, 1819 (Anostraca) широко распространена в Средиземноморском регионе [231, 241], партеногенетические популяции *Artemia* - в Северной Африке и всей Северной Евразии [59, 214]. *Artemia urmiana*, кроме Крыма, обитает в озере Урмия (Иран) и некоторых озёрах Алтая [258, 272]. *Arctodiaptomus salinus* (Calanoidea) - палеарктический вид, его ареал включает Северную Африку, Азию и Европу от Испании и Марокко на западе до Монголии и Китая на востоке [20, 122, 123, 146, 168, 219, 248]. Подобное распространение имеет и *C. retrogressus* (Haracticoida) [59, 122, 123, 124, 154, 161, 234]. Ареал *M. salina* (Cladocera) включает Северную Африку, Ближний Восток, Европу, Северную Азию [122, 124, 171, 284]. Вид найден также в Австралии [139]. *E. mareotica* (Ostracoda) - также палеарктический вид с широким ареалом, включающим Африку, Европу, Азию [134, 220, 266, 280]. Ареал *D. bisetosus* (Cyclopoidea) очень широк, включает в себя Палеарктику, Канаду (Эдмонтон), Кубу, Чили, Австралию (включая Тасманию) и Новую Зеландию [127, 131, 162, 185].

Возникает вопрос: что способствует такому широкому распространению этих видов? Вероятно, оно обусловлено высокой толерантностью взрослых особей к разным факторам среды и наличием покоящихся стадий, которые могут переноситься птицами и ветром на значительные расстояния [128, 173]. Таким переносом и объясняется попадание в Крым впервые найденных нами в Европе восточно-азиатских видов циклопов [131].

3.3. Количественное развитие ракообразных в гиперсолёных водоёмах

3.3.1. Диапазоны численности разных таксонов ракообразных. Суммарная численность ракообразных в планктоне исследованных гиперсолёных озёр Крыма колебалась от 30 до 787200 экз. \cdot м⁻³, за исключением тех случаев, когда в планктоне не было активных форм ракообразных. Основу численности составляли Harpacticoida, прежде всего *C. retrogressus*, а также Anostraca (партеногенетические *Artemia*), Calanoida (*A. salinus*), Ostracoda (*E. mareotica*). Колебания их численности в водоёмах Крыма отражает таблица 3.3.

Таблица 3.3

Численность наиболее часто встречающихся таксонов ракообразных в исследованных водоёмах Крыма

Таксон	Численность, экз. \cdot м ⁻³			Коэффициент вариации, %
	Минимальная	Максимальная	Средняя	
<i>Artemia</i> spp.	10	48427	4951	200
<i>Arctodiaptomus salinus</i>	10	305400	17167	317
<i>Eucypris mareotica</i>	10	196000	7867	297
Harpacticoida	10	777600	25498	375
<i>Gammarus aquecauda</i>	20	18480	1420	312

Колебания плотности массовых представителей ракообразных в исследованных озёрах происходили в широком диапазоне (табл. 3.3). Средняя и максимальная численность Harpacticoida была намного выше, чем у *Artemia* spp., *E. mareotica* и *A. salinus*. В отдельных случаях большой численности достигали также *D. bisetosus* - 6800 экз. \cdot м⁻³ (Cyclopoida), *M. ignea ignea* - 21778 экз. \cdot м⁻³ (Harpacticoida) и *M. salina* - 69920 экз. \cdot м⁻³ (Cladocera).

Экстремально высокая концентрация ракообразных в гиперсолёных озёрах Крыма была отмечена и ранее [46, 207]. Эти величины значительно превышают наблюдаемые плотности ракообразных в морских и пресноводных биотопах Азово-Черноморского бассейна [286]. Например, суммарная численность Harpacticoida в черноморских биотопах не превышает 205000 экз. \cdot м⁻², а суммарная численность планктонных ракообразных не выше 3000 экз. \cdot м⁻³.

3.3.2. Временная изменчивость таксоцена ракообразных в отдельных озёрах. **Озеро Херсонесское.** Используя собственные и литературные данные, составлен общий список видов ракообразных, обнаруженных в озере в период с 2001 по 2013 гг. Всего идентифицировано 14 видов ракообразных, которые относятся к 4 классам и 8 отрядам.

Класс Branchiopoda

Отряд Anostraca

Artemia (партеногенетические популяции)

A. salina (Linnaeus, 1758)

Отряд Cladocera

Moina salina Daday, 1888

Класс Maxillopoda (подкласс Copepoda)

Отряд Calanoida

Arctodiaptomus salinus (Daday, 1885)

Отряд Cyclopoida

Acanthocyclops americanus (Marsh, 1893)

Отряд Harpacticoida

Cletocamptus retrogressus Schmankewitsch, 1875

Nitocra spinipes Boeck, 1865

Mesochra sp.

Canuella perplexa T. et A. Scott, 1893

Класс Ostracoda

Отряд Podocopida

Eucypris mareotica (Fischer, 1855)

Класс Malacostraca

Отряд Amphipoda

Orchestia gammarellus (Pallas, 1766)

O. mediterranea Costa, 1853

Echinogammarus olivii (Milne-Edwards, 1830)

Corophiidae (род и вид не определены)

Отряд Decapoda

Palaemon elegans Rathke, 1837

В течение многолетних исследований (2008-2013 гг.) на озере Херсонесском выявлены сезонные и межгодовые различия в таксономической структуре ракообразных. Некоторые виды ракообразных присутствовали в озере постоянно, другие - периодически или эпизодически. Наиболее часто встречающимися представителями были Harpacticoida (частота встречаемости 97 %), присутствовавшие здесь круглогодично и Ostracoda (частота встречаемости 83 %), которые лишь в отдельные годы отсутствовали в озере с августа-сентября по январь. Взрослые особи партеногенетических *Artemia* (частота встречаемости 13 %) отсутствовали в 2008, 2009, 2013 гг., обнаружены только в июле 2010 г., и в августе-октябре 2012 г. Науплиусы *Artemia* (частота встречаемости 43 %) отсутствовали в 2009-2010 гг., в 2008 г. они были только в апреле, а в 2012 г. - с марта по октябрь, в 2013 г. - с февраля по июль. Сравнив встречаемость науплиусов и взрослых *Artemia* видим, что науплиусы не всегда достигали взрослого состояния, это вероятно, связано с их поеданием остракодами и жуками, которые в те периоды массово присутствовали в озере. Представители Amphipoda встречались только при

интенсивном развитии матов нитчатых водорослей в июле-сентябре. Эпизодически встречались *Cyclopoidea* (октябрь 2011 г., май 2013 г.) и *Cladocera* (май 2013 г.). Ранее массовое присутствие *M. salina* эпизодически отмечали в озере [40]. Единожды встречены разновозрастные экземпляры креветки *P. elegans* (июнь 2013 г.).

В озере наблюдались существенные сезонные и межгодовые изменения численности гарпактицид и остракод (рис. 3.2).

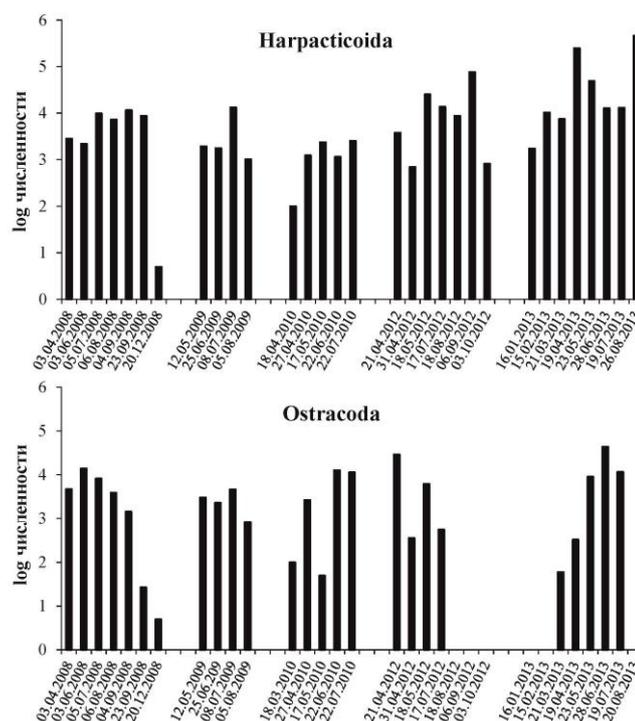


Рис. 3.2. Сезонные и межгодовые изменения численности (экз.·м⁻³) Harpacticoida и Ostracoda в озере Херсонесском (2008-2013 гг.)

Максимум численности приходился в разные годы на разные месяцы, что соответствует данным Е. А. Колесниковой с соавторами [207], показавшим, что в озере Херсонесском сезонные изменения численности видов ракообразных были разными в 2005 и 2006 гг. На протяжении года наблюдалось два максимума численности гарпактицид, первый приходился на апрель-май-июль, второй на июль-август-сентябрь. У остракод в 2008-2010 гг. максимум численности приходился на июнь-июль, в 2012 г. максимум наблюдался в апреле, затем численность снижалась,

и с августа по февраль 2013 г. они вообще отсутствовали в озере. В следующие месяцы их численность увеличивалась, максимум наблюдали в июне, в июле она пошла на спад, в августе 2013 г. остракоды исчезли в озере.

В 2008-2013 гг. в озере отмечены существенные изменения абиотических параметров. Максимальная солёность в среднем по озеру за период исследований составила 163 ‰ (август 2012 г.), а минимальная - 25 ‰ (июнь 2010 г.). Максимум солёности в разные годы приходился на разные месяцы (рис. 3.3 А). Температура менялась не столь резко, её максимум приходился на июль-август (рис. 3.3 Б). Вероятно, отсутствие строгой сезонной динамики численности ракообразных в озере связано с разным характером колебания солёности в разные годы.

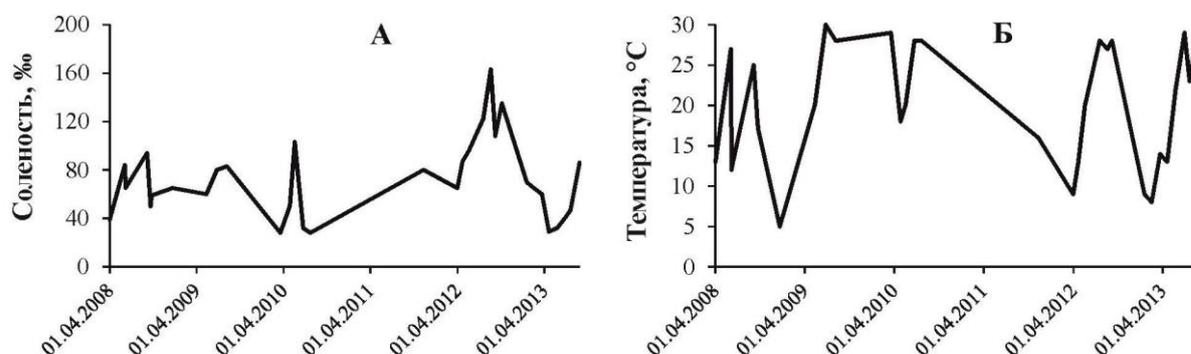


Рис. 3.3. Временные изменения солёности (А) и температуры (Б) в озере Херсонесском (2008-2013 гг.)

Озеро Бакальское. Используя собственные и литературные данные, составлен список видов ракообразных, обнаруженных в озере в период с 2000 по 2013 гг. Всего было выявлено 19 видов ракообразных, относящихся к 4 классам и 9 отрядам.

Класс Branchiopoda

Отряд Anostraca

Artemia spp.

Artemia (партеногенетические популяции)

Phallocryptus spinosa (Milne-Edwards, 1840)

Отряд Cladocera

Moina salina Daday, 1888

Класс Maxillopoda (Подкласс Copepoda)

Отряд Calanoida

Acartia tonsa Dana, 1849

Отряд Harpacticoida

Canuella perplexa T. et A. Scott, 1893

Cletocamptus retrogressus Schmankewitsch, 1875

Mesochra aestuarii Gurney, 1921

Metis ignea ignea Philippi, 1843

Harpacticus sp.

Nitocra sp.

Класс Ostracoda

Отряд Podocopida

Eucypris mareotica (Fischer, 1855)

Класс Malacostraca

Отряд Mysida

Mesopodopsis slabberi (van Beneden, 1861)

Отряд Amphipoda

Gammarus aequicauda (Martynov, 1931)

Deshayesorchestia deshayesii (Audouin, 1826)

Monocorophium insidiosum (Crawford, 1937)

Corophiidae gen. sp.

Отряд Decapoda

Hippolyte leptocerus (Heller, 1863)

Отряд Isopoda

Idotea balthica (Pallas, 1772)

В период исследований некоторые виды встречались регулярно, другие - единично. При анализе были исключены встреченные 1-2 раза виды, а также донный вид - рак-отшельник *H. leptocerus* и обитающая в сыром песке у уреза амфипода *D.*

deshayesii. Изопода *I. balthica* в отдельные годы была массовой, а в другие - встречалась единично или отсутствовала, это совпадало с динамикой её численности у берегов Бакальской косы в море. Её отсутствие или наличие в озере, а также численность, вероятно, зависели от факторов, находящихся вне озера, в море. На этом основании в дальнейшем при анализе её не учитывали.

Встречаемость массовых видов зоопланктона в разные годы дана в таблице 3.4. В 2004 г. произошла резкая смена состава видов ракообразных, находящихся в активном состоянии. Массовыми стали морские виды: копепода *A. tonsa* и мизида *M. slabberi*, в то время как кладоцера *M. salina* полностью исчезла в планктоне, практически не встречалась *Artemia*. Начиная с 2004 г. в озере, наряду с морскими ракообразными, находили сцифоидных медуз *Aurelia aurita* (Linnaeus, 1758) и *Rhizostoma pulmo* (Macri, 1778), гребневика *Mnemiopsis leidy* A. Agassiz, 1865, кефаль и др. [41, 72].

С 2000 по 2013 гг. в Бакальском озере происходили значительные пространственные и временные (сезонные и суточные) колебания абиотических параметров среды (рис. 3.4. А-В) [41, 259].

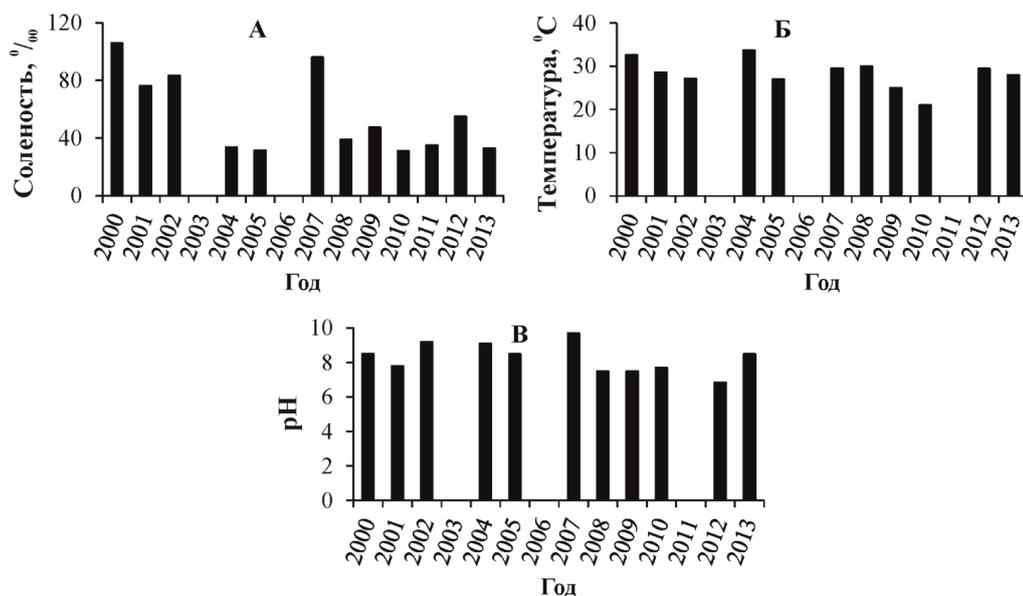


Рис. 3.4. Многолетние изменения абиотических параметров в Бакальском озере в августе 2000-2013 гг. (А – солёность, Б – температура, В – pH)

Таблица 3.4

Средняя численность (экз.·м⁻³) разных групп ракообразных в озере Бакальском (2000-2013 гг.)

Дата	<i>Amphipoda</i>	науплиусы <i>Artemia</i>	взрослые особи <i>Artemia</i>	<i>Acartia tonsa</i>	<i>Harpacticoida</i>	<i>Moina salina</i>	<i>Mesopodopsis slabberi</i>	<i>Eucypris mareotica</i>	<i>Metis ignea ignea</i>
Август 2000*	0	0	4568	0	915	2473	0	1760	0
Август 2001*	0	14898	14582	0	263223	1558041	0	15172	0
Август 2002*	0	60	415	0	114	11	0	1	0
Август 2004*	48	0	0	13016	1780	191	1122	277	0
Март 2005*	0	0	0	788	0	0	0	0	0
Август 2005*	0	0	0	+	0	0	0	0	0
Август 2007*	0	20	0	0	144	0	0	47	0
Май 2008**	0	0	0	7000	6000	0	0	200	0
Май 2009**	0	0	0	30	10	0	0	5	0
Август 2009**	20	0	10	260	210	0	620	0	0
Май 2010**	100	0	0	10000	0	0	0	20	0
Август 2010**	0	0	0	200	0	0	0	0	0
Август 2012**	40	0	+	0	1970	0	0	0	0

Продолжение табл. 3.4

Дата	<i>Amphipoda</i>	науплиусы <i>Artemia</i>	взрослые особи <i>Artemia</i>	<i>Acartia tonsa</i>	<i>Harpacticoida</i>	<i>Moina salina</i>	<i>Mesopodopsis slabberi</i>	<i>Eucypris mareotica</i>	<i>Metis ignea ignea</i>
Апрель 2013	0	40	0	70	510	0	0	0	1630
Август 2013	30	0	0	70	806	50	0	0	25618
Частота встречаемости, %	19	24	26	41	87	43	24	56	75 ¹

Примечание: * [41]; ** [259]; ¹ встречаемость за 2013 г.

Общий диапазон колебания солёности составил 20-106 ‰. Температура и pH в озере изменялись в эти годы не столь существенно, как солёность, резкое падение которой произошло в 2004 г., что можно объяснить тем, что роза ветров изменилась, и стали преобладать ветры западных румбов [72, 259]. В результате этого западная коса стала размываться интенсивнее, и увеличилось поступление морских вод в озеро. Летом 2004 г. во время частых штормов через узкую западную пересыпь, отделяющую озеро от моря, почти на одной трети её длины регулярно перехлестывались волны.

В 2001-2003 гг. значительные площади в озере занимали плавучие маты зелёной нитчатой водоросли *Cladophora sivashensis*, которые интенсивно обрастали одноклеточными водорослями [25]. Они были основным поставщиком органического вещества на дно озера. Эти маты прекрасно видны на летних спутниковых снимках 2000-2003 гг. (<http://landsatlook.usgs.gov>), для примера приведен летний снимок 2002 г. (рис. 3.5).

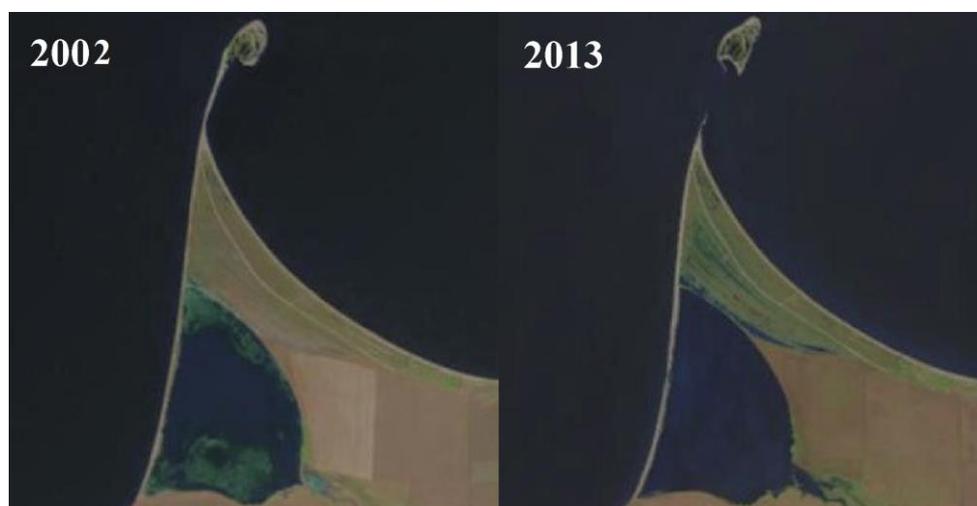


Рис. 3.5. Спутниковые снимки Бакальского озера в июне 2002 и 2013 гг.

В 2004 г. плавучие и донные маты кладофоры в озере полностью исчезли и в последующие годы их не было, для примера приведен летний снимок 2013 г. (рис. 3.5). Интенсивное развитие матов кладофоры приводит к увеличению первичной продукции в пять или более раз [20, 88]. С их исчезновением структура первичного

продуцирования изменилась, и первичная продукция резко сократилась [41, 259], что, вероятно, и явилось одной из причин изменения количественных характеристик таксоценоза ракообразных. Следует заметить, что наблюдения, проведённые осенью 2014 г., показали, что в озере началось интенсивное восстановление донных и плавучих матов зелёных нитчатых водорослей.

Ранее были сделаны выводы, что изменения в Бакальском озере имеют повторяющийся характер: «В зависимости от снабжения поверхностными и морскими водами, гидрологический режим озера подвергается значительным колебаниям. Есть годы, когда озеро высыхает, становясь озером с самостоятельным осаждением соли, и, наоборот, в некоторые годы на озере процветает рыболовство» [87, с. 118].

В 2004 г. изменился видовой состав таксоценоза ракообразных. Это объясняется такими факторами: уменьшением солёности, размывом косы и эрозией берега, а также интенсивным поступлением морских организмов в озеро со штормовыми волнами. До 2004 г. встречаемость в планктоне *Artemia* и *M. salina* равнялась 100 %, в 2004 г. перестала встречаться *Artemia*, а после 2004 г. и *M. salina*. В жаркое лето 2007 г. солёность снова повысилась до 100 ‰, в это лето не наблюдали морских видов в озере. Однако восстановление старого комплекса видов не произошло: *M. salina* отсутствовала в озере, было небольшое количество науплиусов *Artemia* – 15 экз.·м⁻³, в то время как в 2000-2001 гг. – от 4600 до 295,000 экз.·м⁻³. Такая ситуация удивительна, так как *Artemia* и *M. salina* имеют покоящиеся яйца, накапливающиеся в поверхностном слое донных отложений, за счёт чего эти виды могут быстро восстанавливать плотность популяции при благоприятных условиях. Вероятно, восстановления в данном случае не произошло потому, что повышенная эрозия косы и абразия глинистых обрывов привели к поступлению больших объёмов песка и глины в озеро. Из-за этого ил, в котором сохраняется банк покоящихся яиц, сверху покрылся слоем глины и песка. В таких условиях покоящиеся яйца из донных отложений не в состоянии попасть в воду и начать развиваться. Следовательно, восстановление популяций *Artemia* и *M. salina* в озере возможно только путем заноса покоящихся яиц птицами или ветром, для чего необходимо больше времени.

В течение этого периода состав видов ракообразных менялся при изменении солёности и в других крымских гиперсолёных озёрах, но с увеличением солёности *Artemia* быстро восстанавливала свою численность в планктоне [9]. Это можно объяснить только тем, что восстановление происходит за счёт банка покоящихся яиц (цист), которые не покрыты слоем песка или глины, как в озере Бакальском.

В таблице 3.5 приведены диапазоны солёности, при которых разные виды встречались в озере. По встречаемости при разном диапазоне солёности виды можно разделить на три основные группы: 1. морские виды, которые при солёности выше 55 ‰ не встречались; 2. галотолерантные виды, которые встречались лишь при солёности выше 30-55 ‰; 3. виды, которые встречались во всем диапазоне отмеченной солёности.

Таблица 3.5

**Диапазоны солёности, при которых встречались разные таксоны
ракообразных в озере Бакальском**

Таксон ракообразных	Диапазоны солёности, ‰
Amphipoda	22-55
науплиусы <i>Artemia</i>	76-101
взрослые особи <i>Artemia</i>	55-106
<i>Phallocryptus spinosa</i>	84
<i>Acartia tonsa</i>	20-55
<i>Hippolyte leptocerus</i>	22-55
Harpacticoida	20-106
<i>Idotea balthica</i>	30-75
<i>Moina salina</i>	34-106
<i>Mesopodopsis slabberi</i>	34-55
<i>Eucypris mareotica</i>	20-106
<i>Metis ignea ignea</i>	23-40

Анализ совместной встречаемости разных видов проводили для трёх временных промежутков: 2000-2002 гг., 2000-2004 гг. и 2004-2013 гг. (без 2007 г., который резко отличался по солёности). В большинстве случаев совместная встречаемость значимо не отличалась от случайной. Совместная встречаемость *M. salina* и *Artemia* была выше, чем в случае их случайной совместной встречаемости для всей совокупности проб, взятых в 2000-2004 гг. (31 проба), но не отличалась от случайной при анализе данных только за 2000-2002 гг. (15 проб). 2004 г. был годом трансформации сообщества, переходом его в новое качество, т.е. анализировали смесь представителей двух разных состояний комплекса ракообразных. В результате получили, что совместная встречаемость представителей одного состояния сообщества выше, чем их случайное совпадение в пробе. При анализе массива данных за 2004-2013 гг. совместная встречаемость видов, кроме одного случая, достоверно не отличалась от случайной. Для пары «каланоида (*A. tonsa*) и мизида (*M. slabberi*)» анализ показал, что наблюдаемая частота совместной встречаемости видов (33 %) значительно ниже, чем ожидаемая при случайном попадании двух видов в пробу (46 %). Это и неудивительно, т.к. эти виды обычно резко различаются по своим биотопам и экологии.

Происходили существенные изменения интегральных характеристик зоопланктона (суммарной численности и биомассы), суммарная численность уменьшилась примерно в 50 раз, а биомасса более чем в 100 раз [41, 259]. Более значительное уменьшение биомассы произошло из-за уменьшения среднего размера ракообразных, т. к. в 2000-2001 гг. основу численности составляли *Artemia* и *M. salina*, а в настоящее время основной вклад в численность обеспечивают значительно более мелкие – гарпактициды. Снижение интегральных характеристик зоопланктона (общая численность и биомасса) может быть объяснено падением первичной продуктивности экосистемы озера. В 2004 г. наблюдалось обилие морских видов в озере (*A. tonsa*, *M. slabberi*), однако в последующие годы, их численность снизилась в 2-3 раза, вероятно из-за снижения первичной продукции. В 2004 г. озеро ещё содержало немало органического вещества, произведённого в предыдущие годы. В августе 2005 г. первичная продукция уже была примерно в 3

раза меньше, чем в 2004 г., а концентрация фосфора в воде в 2005 г. была в 5 раз меньше [145]. Нынешняя концентрация фосфора такая же, как и в 2005 г. [254]. Поток фосфора из донных отложений в воду значительно снизился, концентрация фосфора уменьшилась, что в результате и привело к резкому снижению первичной продукции.

С учётом результатов оценки совместной встречаемости разных видов и коэффициентов корреляции между изменением численности разных видов ракообразных, можно заключить, что таксоцен ракообразных в озере имеет низкий уровень интегрированности. Поэтому можно рассматривать присутствие и динамику популяций разных видов как независимые друг от друга события.

Озеро Кояшское. В озере Кояшском также наблюдались многолетние изменения таксоцена ракообразных (табл. 3.6). Наиболее часто встречающимися его компонентами были науплиусы *Artemia* (в 44 % проб) и Harpacticoida (39 %). Остальные ракообразные встречены с меньшей частотой: Calanoida – 17 %, взрослые особи *Artemia* – 11 %, Ostracoda – 11 %, Cyclopoida – 6 %.

Таблица 3.6

Средняя численность (экз.·м⁻³) разных групп ракообразных в озере Кояшском в разные годы

Дата	средняя солёность, ‰	науплиусы <i>Artemia</i>	взрослые особи <i>Artemia</i>	<i>A. salinus</i>	Harpacticoida	Cyclopoida	<i>Eucypris mareotica</i>
Август 2007*	190	0	80	0	0	0	400
Май 2008*	235	60	10	0	10	0	0
Август 2009*	305	0	0	0	40	0	0
Май 2009*	-	20	0	0	0	0	0
Май 2010*	220	640	20	80	0	0	0

Продолжение табл. 3.6

Дата	средняя солёность, ‰	науплиусы <i>Artemia</i>	взрослые особи <i>Artemia</i>	<i>A. salinus</i>	<i>Haracticoida</i>	<i>Cyclopoida</i>	<i>Eucypris</i> <i>mareotica</i>
Август 2010*	340	0	0	0	0	0	0
Август 2012	360	0	0	0	1320	0	0
Апрель 2013	30-250	40	0	0	40	130	0
Август 2013	300	429	0	343	1371	0	371
Частота встреч., %	-	44	11	17	39	6	11

Примечание: * пробы обработаны Е. А. Галаговец

Озеро Кучук-Аджиголь. В озере Кучук-Аджиголь наблюдаются многолетние изменения таксоцена ракообразных. Как видно из таблицы 3.7, наиболее часто встречающимися его компонентами были *Haracticoida* (100 %) и *Ostracoda* (56 %). Остальные ракообразные встречены с меньшей частотой: *Calanoida* и *Cladocera* – 44 %, *Cyclopoida* – 33 %, *P. spinosa* – 33 %, взрослые особи *Artemia* – 22 %.

Таблица 3.7

Средняя численность (экз.·м⁻³) разных групп ракообразных в озере Кучук-Аджиголь в разные годы

Дата	средняя солёность, ‰	взрослые особи <i>Artemia</i>	<i>Calanoida</i>	<i>Haracticoida</i>	<i>Cyclopoida</i>	<i>Eucypris</i> <i>mareotica</i>	<i>Phallocryptus</i> <i>spinosa</i>	<i>Cladocera</i>
Август 2007*	120	0	360	7440	0	0	0	0
Май 2008*	45	0	1680	640	0	2320	1840	69920
Август 2008*	178	0	0	0	0	0	0	0

Продолжение табл. 3.7

Дата	средняя солёность, ‰	взрослые особи <i>Artemia</i>	Calanoida	Haracticoida	Cyclopoida	<i>Eucypris mareotica</i>	<i>Phallocryptus spinosa</i>	Cladocera
Апрель 2009*	44	107	67	3800	0	1920	160	93
Август 2009*	80	8880	0	240	0	0	0	0
Май 2010*	30	0	20	80	0	4480	80	3700
Август 2012	0	0	0	300	320	0	0	0
Апрель 2013	5	0	40	100	6300	0	0	20
Август 2013	15	0	1648	2160	32	960	0	0
Частота встреч., %		22	44	100	33	56	33	44

Примечание: * пробы обработаны Е. А. Галаговец

Озеро Тобечикское. Многолетние изменения таксоцена ракообразных выражены и в озере Тобечикском. Как видно из таблицы 3.8, наиболее часто встречающимися его компонентами были Haracticoida (85 %) и науплиусы *Artemia* (75 %). Остальные ракообразные встречены с меньшей частотой: взрослые особи *Artemia* - 63 %, Calanoida - 41 %, Ostracoda - 13 %, Cyclopoida и Cladocera - 4 %.

Таблица 3.8

**Средняя численность (экз.·м⁻³) разных групп ракообразных в озере
Тобечикском в разные годы**

Дата	средняя солёность, ‰	науплиусы <i>Artemia</i>	взрослые особи <i>Artemia</i>	Calanoida	Haracticoida	<i>Diacyclops bisetosus</i>	<i>Eucypris mareotica</i>	Cladocera
Август 2007*	189	680	3953	20	347	0	0	0

Продолжение табл. 3.8

Дата	средняя солёность, ‰	науплиусы <i>Artemia</i>	взрослые особи <i>Artemia</i>	<i>Calanoida</i>	<i>Harpacticoida</i>	<i>Diaacyclops</i> <i>bisetosus</i>	<i>Eucypris</i> <i>mareotica</i>	<i>Cladocera</i>
Март 2008*	160	0	200	0	60	0	0	0
Май 2008*	175	90	20	190	1300	0	45	0
Август 2008*	180-300	973	190	100	257	0	100	0
Март 2009*	178	5240	150	60	1400	0	20	0
Апрель 2009*	186	1435	120	80	290	0	0	0
Май 2009*	-	0	0	0	30400	0	0	0
Август 2009**	18-390	0	0	0	197200	0	0	0
Май 2010**	215	0	0	0	0	0	0	0
Август 2012	140	0	0	0	500	0	0	0
Апрель 2013	42	6000	1040	4080	1040	3200	720	480
Август 2013	85-100	+	+	0	+	0	0	0
Частота встреч., %		75	63	41	85	4	13	4

Примечание: * [114]; пробы обработаны Е. А. Галаговец

3.3.3. Влияние факторов среды на численность ракообразных. Для оценки влияния факторов окружающей среды на численность массовых видов ракообразных было проанализировано влияние солёности и температуры. Проведённый корреляционный анализ связи между численностью и солёностью в диапазоне от 0 до 360 ‰ для всей совокупности данных показал наличие значимой негативной связи у *A. salinus* ($R=-0,588$, $p=0,001$) и *E. mareotica* ($R=-0,363$, $p=0,005$) (рис. 3.6. А, Г). У гарпактицид и артемий подобная зависимость не обнаружена (рис. 3.6. Б, В). Возможно, что отсутствие такой связи у гарпактицид и артемий связано с тем, что в данном случае и артемии, и гарпактициды были представлены генетически разнородными группами.

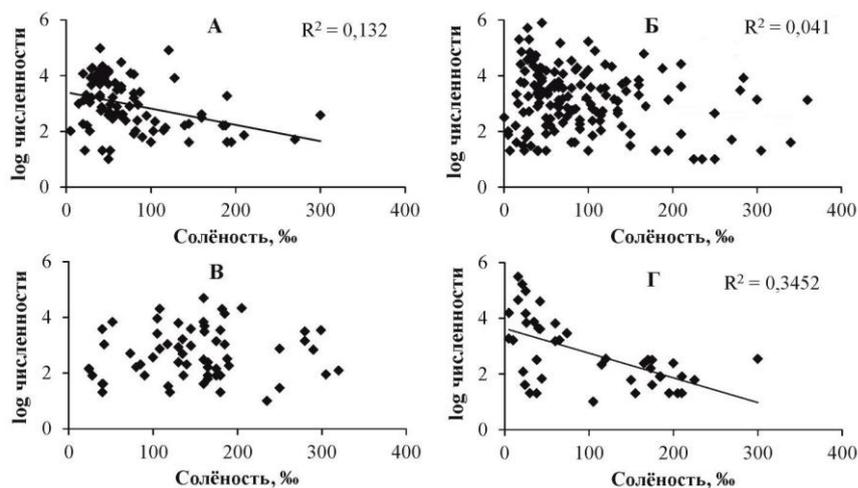


Рис. 3.6. Зависимость численности (экз. \cdot м⁻³) ракообразных от солёности (А - *E. mareotica*, Б - *Haracticoida*, В - *Artemia* и Г - *A. salinus*)

Корреляционный анализ не показал значимого влияния температуры на численность данных ракообразных (рис. 3.7. А-Г).

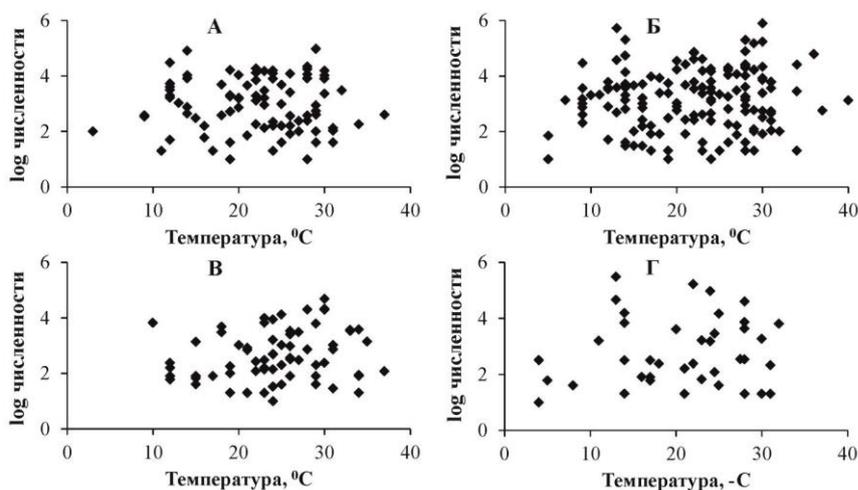


Рис. 3.7. Зависимость численности (экз. \cdot м⁻³) ракообразных от температуры (А - *E. mareotica*, Б - *Haracticoida*, В - *Artemia* и Г - *A. salinus*)

Используя многолетние данные, отдельно проанализировали влияние солёности и температуры на численность остракод и гарпактицид в озере Херсонесском, значимого влияния не выявлено (рис. 3.8. А-Г).

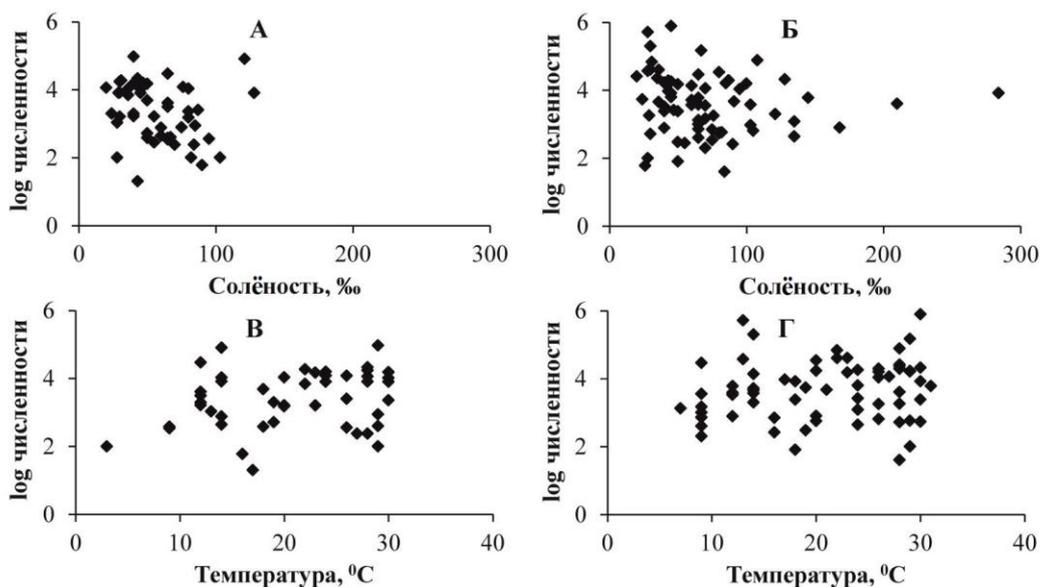


Рис. 3.8. Зависимость численности (экз. \cdot м⁻³) остракод и гарпактицид от солёности и температуры в озере Херсонесском (А, В - Ostracoda; Б, Г - Harpacticoida)

В солёных озёрах Крыма суммарная численность циклопов может достигать высоких величин (приложение В). Была рассчитана средняя численность для разных интервалов солёности (табл. 3.9) и проанализировано влияние солёности на численность. Как видно из таблицы 3.9, не существует какой-либо линейной зависимости средней численности циклопов от солёности. Максимальные значения численности наблюдались в диапазоне солёности 10-20 ‰. Достаточно высокую численность отмечали при солёности 5-10 ‰ и 40-140 ‰, а минимальную - при солёности 31-40 ‰ и 150-210 ‰. Во всех рассмотренных диапазонах солёности вариабельность численности циклопов очень высока. Это косвенно указывает на то, что солёность не является важным фактором, определяющим численность данной группы ракообразных в водоёмах Крыма. Зависимость численности циклопов от солёности представлена на рисунке 3.9. А, значимой связи нет. Корреляционный анализ связи численности и температуры показал наличие значимой ($R=-0,353$; $p=0,05$) негативной связи (рис. 3.9. Б). Таким образом, солёность и температура не являются факторами, однозначно определяющими численность всех рассмотренных групп ракообразных.

Таблица 3.9

Средняя численность (экз.·м⁻³) Cyclopoidea в солёных водоёмах Крыма в разных солёносных диапазонах

Диапазоны солёности, ‰	Количество проб в интервале	Средняя численность, экз.·м ⁻³	Коэффициент вариации численности, %	Число отмеченных видов
0-4	1	300	-	3
5-10	5	2974	94	3
11-20	3	96344	104	3
21-30	4	20130	160	2
31-40	5	262	78	1
40-55	2	1330	56	1
115-140	3	2416	157	1
150-210	2	423	46	4
5-210	24	17697	185	6 (7)

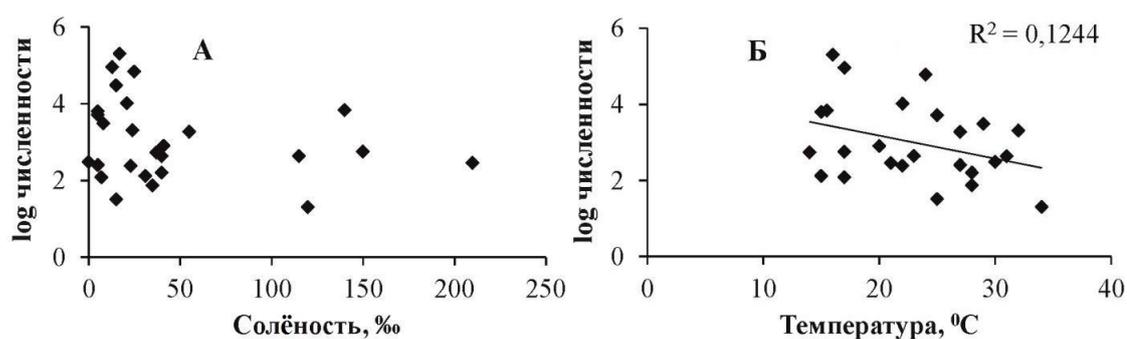


Рис. 3.9. Влияние солёности (А) и температуры (Б) на численность (экз.·м⁻³) Cyclopoidea

Используя имеющиеся данные рассчитали попарные коэффициенты корреляции между численностью остракод (*E. mareotica*), артемий и гарпактицид. Для случая «артемии-гарпактициды» и «гарпактициды-остракоды» коэффициенты

корреляции были близки к нулю. Связь между численностью артемий и остракод (*E. mareotica*) была отрицательной (рис. 3.10). Коэффициент корреляции между численностью артемий и остракод составил 0,42 и был значим при уровне $p=0,01$. Логарифмическое уравнение наилучшим образом аппроксимировало зависимость этих параметров.

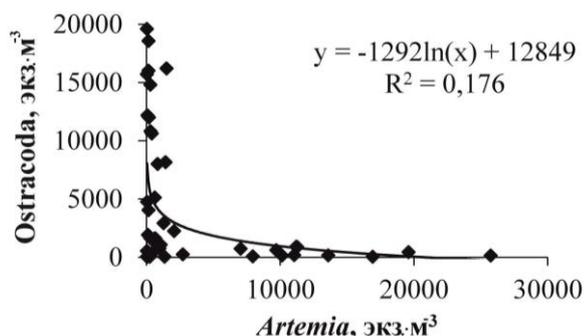


Рис. 3.10. Зависимость между численностью *Artemia* и *Ostracoda* (*E. mareotica*)

Проведённые опыты по питанию остракоды *E. mareotica* цистами и науплиусами партеногенетических *Artemia*, показали, что целые цисты ею не потребляются. Причина этого, вероятно, в том, что оболочки цист слишком плотные для остракоды. Во всех опытах остракода поедала науплиусов артемий размером от 0,5 до 0,9 мм. Проведенные эксперименты показали, что остракоды могут питаться науплиусами артемий, как и предполагалось ранее [13]. Зависимость между численностью *E. mareotica* и *Artemia* можно объяснить поеданием остракодой науплиусов артемий. Однако для оценки количественных параметров этого поедания наших опытов недостаточно, необходимы дальнейшие эксперименты.

Хищник *Ranatra linearis* (Linnaeus, 1758) (Hemiptera) впервые для Крыма был найден нами в одном из гиперсолёных водоёмов (Керченская группа водоёмов) при солёности 110-120 ‰. В момент нахождения *R. linearis* (4.08.12) в пруду присутствовали только цисты *Artemia*. В другие годы в августе этот пруд неоднократно посещался, и всегда в нём массово присутствовали взрослые *Artemia*, при отсутствии данного хищника. Например, в августе 2008 г. - 13000 экз.·м⁻³, в августе 2010 г. - 8000 экз.·м⁻³ (неопубликованные данные Н. В. Шадрина), и в августе 2013 г. - 16000 экз.·м⁻³. *R. linearis* - не единственный хищник - представитель

Hemiptera в крымских гиперсолёных водах. Нередко находили массово присутствовавших неидентифицированных Corixidae (Hemiptera) при солёности до 100-120 ‰, которые также могут активно потреблять артемий. Знание хищников, потребляющих различные стадии артемий, необходимо для эффективной организации их прудового разведения.

На представителях разных групп ракообразных гиперсолёных водоёмов Крыма нами были отмечены одноклеточные эпibiонты. Инфузории отряда Suctorida в ряде озёр найдены на гарпактицидах, циклопах, артемиях. Ранее два вида Suctorida уже находили на гарпактициде *C. retrogressus* [35]. Эпibiонтные бактерии были отмечены на цистах *Artemia* из озера Херсонесского.

Солёность, температура, биотические факторы влияют на видовой состав и численность видов, но ни один из рассмотренных факторов не является основным в определении присутствия и численности разных ракообразных в гиперсолёных озёрах. Вероятно, вся совокупность учтённых и неучтённых факторов, наряду с фактором случайности, определяет численность видов в таких изменчивых экосистемах, как изученные гиперсолёные водоёмы Крыма.

Обсуждая взаимосвязь изменений численности разных видов, следует различать сообщества (биоценозы), внутри которых виды взаимно приспособлены друг к другу, и группировки, видовой состав которых случаен, а не сформировался исторически [81]. Соответственно, есть две ценотические стратегии организмов [80]. Одну из них реализуют ценофилы, для которых характерна высокая конкурентоспособность в условиях исторически типичного для них сообщества. Сущность адаптивной стратегии ценофилов заключается в том, что разные совместно существующие виды ценофилов согласованно изменяют свою численность. Для ценофобов характерен невысокий уровень конкурентоспособности, и они могут выживать лишь в отсутствии конкурентного давления специализированных ценофилов. Очевидно, что типичные формы ракообразных гиперсолёных озёр Крыма относятся к ценофобам, и таксоценоз ракообразных в этих озёрах является низкоорганизованной группировкой ценофобов.

РАЗДЕЛ 4

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ОТДЕЛЬНЫХ ВИДОВ

Размер тела и пропорции являются фундаментальными биологическими параметрами, которые в значительной степени определяют функциональные и экологические характеристики видов, рост, продолжительность жизни, плотность популяции и роль видов в пищевых цепях. Понимание влияния разных факторов на размеры ракообразных и уровень выраженности полового диморфизма необходимы для оценки динамики и функциональной роли их популяций в водных экосистемах.

4.1. Морфологическая изменчивость *Arctodiaptomus salinus*

Средняя длина самцов и самок. Распределение всех четырёх измеряемых линейных параметров было бимодальным у самок и самцов при использовании метода вероятностной бумаги. (рис. 4.1. А, Б).

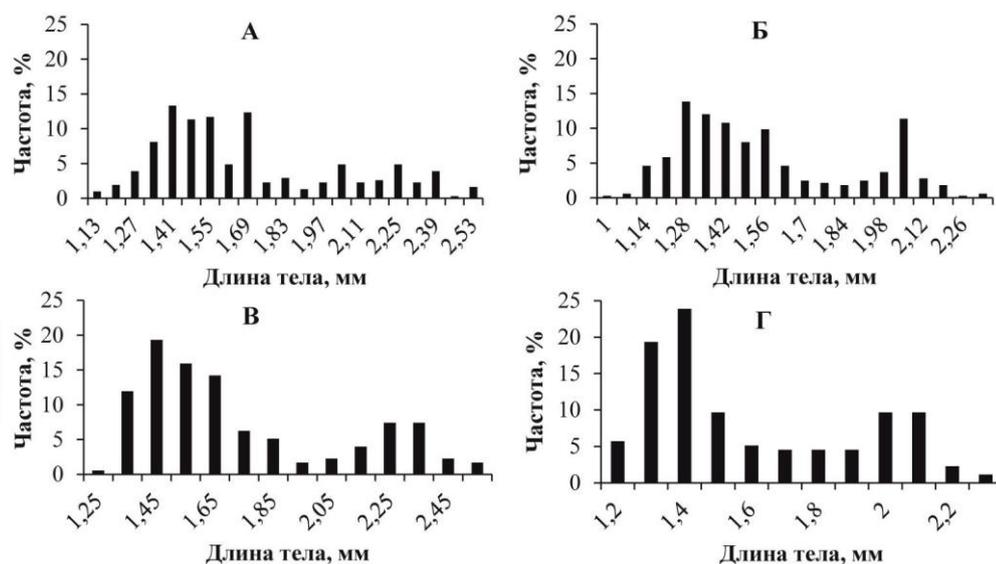


Рис 4.1. Частотное распределение длины тела *A. salinus* в общей совокупности выборок А - самки, Б - самцы; частотное распределение разных размеров *A. salinus* в популяциях Крыма В - самки, Г - самцы

Средняя длина тела «малой» формы самок в общей совокупности использованных проб составила $1,52 (\pm 0,17)$ мм, а средняя длина «большой» - $1,98 (\pm 0,20)$ мм. У самцов эти параметры $1,38 (\pm 0,10)$ и $1,88 (\pm 0,12)$ мм для «малой» и «большой» форм соответственно. Отдельный анализ всех крымских проб также показал наличие двух размерных групп самцов и самок (рис. 4.1. В, Г): средний размер «большой» формы самок - $2,25$ мм, коэффициент вариации (CV) составил $6,27\%$, и «малой» - $1,51$ мм (CV= $9,89\%$); размеры самцов были $2,00$ (CV= $5,62\%$) и $1,38$ (CV= $10,22\%$) мм.

От выборки к выборке средний размер самок варьировал от $1,24$ (озеро Тамбукан) до $2,29$ мм (озеро Такильское), самцов - от $1,15$ (озеро Тамбукан) до $2,02$ мм (озеро Такильское и Себха Эль Ариана). Выявлены и временные изменения средних размеров в одном озере (Янышском): у самок - от $1,44$ до $2,08$ мм, у самцов - от $1,44$ до $1,94$ мм (табл. 4.1). В популяции *A. salinus* озера Иссyk-Куль средний размер самок составил $1,00$ мм, а средний размер самцов - $0,77$ мм [94]. Наиболее крупные самки, $2,36$ мм, были найдены в Ля Себха Зима [247]. Для всей области распределения этого вида максимальная разница в среднем размере самок - $1,36$ мм, самцов - $1,25$ мм (табл. 4.1). Рачки с наибольшим средним размером наблюдались в пробах, взятых во временных и эфемерных водоёмах с высокой изменчивостью абиотических параметров. Наиболее крупные рачки были найдены в озере Такильском, которое чаще других пересыхает в Крыму. Наименьшие по размеру рачки были найдены в самом глубоком из рассмотренных водоёмов - озере Иссyk-Куль с максимальной глубиной 702 м и озере Ши́ра с глубиной 24 м.

Коэффициенты вариации (CV) общей длины тела самцов колебались от $3,42$ до $12,23\%$ в разных популяциях, у самок - от $3,32$ до $11,46\%$. Изменчивость других линейных параметров была выше (табл. 4.1). Корреляционный анализ показал, что нет достоверной связи между коэффициентами вариации отдельных признаков у самцов и самок.

Таблица 4.1

Средние значения (мм) линейных параметров *A. salinus* и их изменчивость (%) в исследованных пробах ($x_{cp.}/CV$)

№	TL		WC		LA		LC		TL _f / TL _m	n _f	n _m
	f	m	f	m	f	m	f	m			
Исследованные водоёмы											
1	1,42/ 3,32	1,26/ 5,00	0,36/ 5,03	0,25/ 16,29	0,42/ 5,67	0,46/ 8,35	1,04/ 4,09	0,83/ 3,98	1,13	20	17
2	1,55/ 17,96	1,48/ 6,68	0,38/ 6,04	0,36/ 5,95	0,46/ 9,48	0,61/ 9,55	1,13/ 3,94	0,91/ 5,38	1,04	30	30
3	2,08/ 7,25	2,02/ 3,42	0,61/ 8,29	0,42/ 7,73	0,66/ 9,16	0,88/ 4,17	1,47/ 6,79	1,18/ 3,90	1,03	30	30
4	1,45/ 7,52	1,41/ 5,18	0,37/ 6,85	0,33/ 8,43	0,52/ 9,10	0,60/ 6,54	0,95/ 8,46	0,83/ 7,00	1,03	17	30
5	1,72/ 8,44	1,65/ 4,04	0,42/ 8,26	0,40/ 8,29	0,64/ 14,51	0,70/ 6,68	1,11/ 4,84	0,97/ 3,06	1,05	7	13
6	1,24/ 5,19	1,15/ 7,24	0,32/ 10,8	0,28/ 11,29	0,31/ 15,02	0,40/ 15,33	0,91/ 7,14	0,76/ 9,39	1,07	30	30
7	1,44/ 10,22	1,44/ 12,23	0,41/ 14,1	0,38/ 15,19	0,39/ 19,04	0,52/ 21,76	1,06/ 12,38	0,91/ 11,0	1,00	30	30
8	2,29/ 5,58	2,02/ 3,83	0,61/ 9,84	0,46/ 4,96	0,74/ 9,17	0,89/ 4,20	1,63/ 5,91	1,20/ 3,77	1,13	25	25
9	2,08/ 11,46	1,94/ 8,69	0,61/ 15,5	0,46/ 8,38	0,61/ 14,94	0,80/ 11,14	1,50/ 10,87	1,16/ 8,68	1,07	30	30
10	1,62/ 6,57	1,45/ 5,58	0,46/ 13,6	0,35/ 13,18	0,47/ 11,12	0,56/ 9,19	1,18/ 6,87	0,92/ 6,35	1,12	30	30
11	1,41/ 5,45	1,26/ 5,58	0,40/ 8,46	0,30/ 13,30	0,44/ 10,06	0,49/ 12,08	0,99/ 6,20	0,80/ 5,81	1,12	30	30

Продолжение табл. 4.1

№	TL		WC		LA		LC		TL _f / TL _m	n _f	n _m
	f	m	f	m	f	m	f	m			
12	1,49/ 6,26	1,32/ 4,95	0,38/ 8,28	0,32/ 7,16	0,51/ 9,85	0,50/ 11,25	1,02/ 7,70	0,85/ 5,43	1,13	30	30
Литературные данные											
13	1,66	1,51	-	-	-	-	-	-	1,10	-	-
14	1,00	0,77	-	-	-	-	-	-	1,30	-	-
15	1,02	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
16	1,18	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
17	1,38	1,11	-	-	-	-	-	-	1,24	-	-
18	1,24- 2,36	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Примечание: № - номер водоёма из таблицы 2.4; n_f и n_m - кол-во измеренных самок и самцов; TL - общая длина; WC - ширина цефалоторакса; LA - длина абдомена; LC - длина цефалоторакса; f - самки; m - самцы; \bar{x} - среднее значение, мм; CV - коэффициент вариации, %; источник данных для №: 13 - [89]; 14 - [94]; 15, 16 - [7]; 17 - [223]; 18 - [247]

Показатель полового диморфизма. Показатель полового диморфизма в популяциях этого вида по собственным и литературным данным (табл. 4.1) варьировал от 1,00 до 1,3. В среднем этот показатель равен 1,08 (CV=4,30 %). В водоёмах Крыма средний показатель полового диморфизма - 1,10 для «малой» формы, и 1,13 для «большой». Сравнение результатов, полученных в разные периоды времени в одном озере (Янышское) показало, что в одной популяции этот показатель может варьировать в широких пределах (табл. 4.1).

Факторы, влияющие на длину тела рачков. Из рисунка 4.2. А, В следует, что для совокупности всех выборок линейной зависимости между размером тела и солёностью в диапазоне от 0,7 до 74 ‰ нет (коэффициенты корреляции

недостовверны). Возможно, имеется нелинейная зависимость. В озёрах Крыма резкое уменьшение размеров тела самцов и самок наблюдалось в диапазоне солёности от 15 до 40 ‰, но дальнейшее увеличение солёности до 80 ‰ практически не влияло на средние размеры (рис. 4.2. Б, Г).

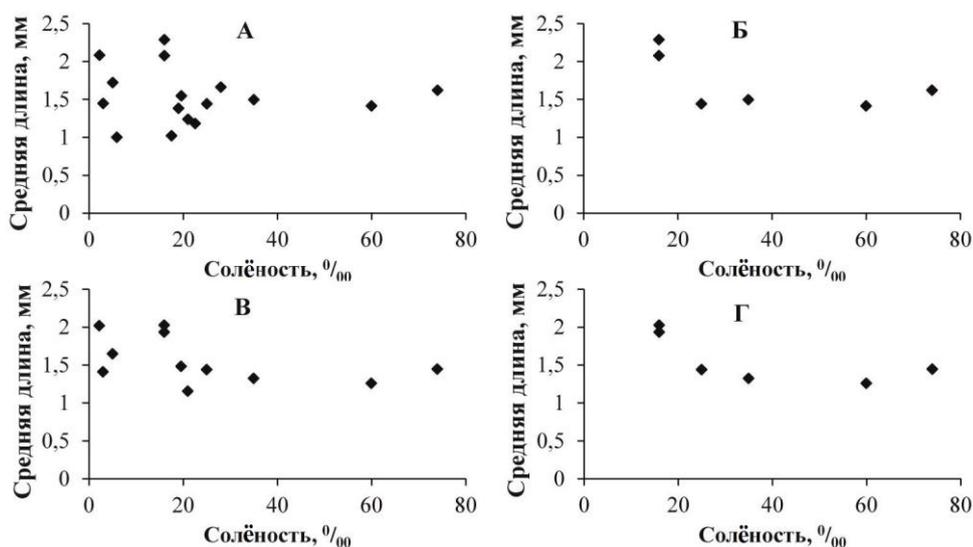


Рис 4.2. Зависимость средней длины тела самок и самцов *A. salinus* от солёности (для всей совокупности исследованных проб: А - самки, В - самцы; для крымских популяций: Б - самки, Г - самцы)

Связь среднего размера самок, самцов и температуры для всей совокупности проб показана на рисунке 4.3. А, В. Коэффициент корреляции среднего размера самок с температурой для всей совокупности проб был равен 0,53; корреляция была статистически значимой ($p=0,05$). Учитывая коэффициент детерминации (R^2), можно предположить, что около 28 % географической изменчивости размера тела самок и 33 % изменчивости самцов можно объяснить различием в температуре биотопа. Если проанализировать эту связь отдельно для крымских проб, то видим, что она ещё сильнее (рис. 4.3. Б, Г); коэффициент корреляции между средним размером самок и температурой был -0,987 ($p=0,005$). В интервале температуры от 13 до 32 °С зависимость может быть аппроксимирована линейным уравнением:

$$L_{\text{♀}} = 2,73 - 0,045 T, \quad (4.1)$$

где $L_{\text{♀}}$ - размер самок, мм, T - температура, °С.

У самцов наблюдалась такая же зависимость ($R=-0,999$; $p=0,0005$).

Зависимость может быть аппроксимирована уравнением:

$$L_{\text{♂}} = 2,49 - 0,042 T, \quad (4.2)$$

где $L_{\text{♂}}$ - размер самцов, мм, T - температура, °С.

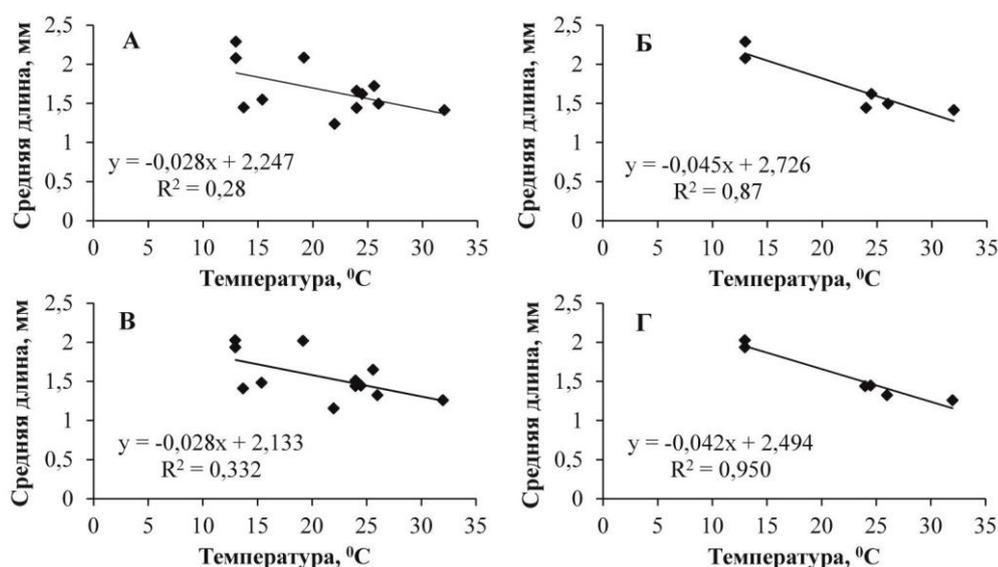


Рис 4.3. Зависимость средней длины тела самок и самцов *A. salinus* от температуры (для всей совокупности исследованных проб: А - самки, В - самцы; для крымских популяций: Б - самки, Г - самцы)

Не выявлено влияние рН на средние размеры тела самцов и самок в озёрах Крыма. Зависимость среднего размера самцов и самок от плотности популяции анализировали, используя крымские данные. Корреляционный анализ показал отсутствие значимого влияния плотности популяции на размеры рачков.

Используя данные из таблиц 2.4 и 4.1, проанализировали корреляцию между размером тела самок и высотой над уровнем моря, на которой были расположены их

местообитания. Обнаружили отрицательную линейную зависимость между параметрами ($R=-0,466$; $p<0,05$). Учитывая R^2 , можно сделать вывод, что около 22 % общей географической изменчивости размеров тела определяется различиями в высоте водоёма над уровнем моря. Не найдена значимая корреляция между глубиной водоёма и размером самок. При одинаковых величинах плотности популяции, солёности и близкой температуре средний размер особей в озёрах Крыма в два раза больше, чем в озере Тамбукан, что говорит о географических и/или генетических различиях этих популяций.

Межпопуляционные различия средней длины тела: функциональный аспект. Средняя длина самок в популяциях *A. salinus* изменялась от 1,00 до 2,36 мм. По [10] рассчитали среднюю массу тела рачков в разных популяциях, минимальная и максимальная массы тела различались в 11,4 раза, что ведёт к значительным различиям в функциональной роли этого вида в разных местообитаниях. Исходя из [164] оценили различия в метаболической активности рачков в этом диапазоне размеров, они оказались высокими - в 6,2 раза.

Факторы, влияющие на длину. Изменчивость размеров тела *Copepoda* (географическая, сезонная и др.) хорошо известна [177]. Одним из основных факторов, вызывающих изменение размера тела у эктотермных животных является температура [17, 238]. Для *Copepoda* зависимость длины тела от температуры, как правило, обратно пропорциональная и хорошо аппроксимируется уравнением линейной регрессии [78, 218]. Влияние температуры и солёности на размер самок копеподы *A. salinus* (популяция Марокко) исследовал в длительных экспериментах Rokneddine [247]. Рачки выращивались от науплиусов до половозрелых особей при концентрации микроводоросли *Chlorella* 10^6 клеток на одного рачка. Температура в экспериментах изменялась от 10 до 28 °С, а солёность от 10 до 40 ‰. Используя его экспериментальные данные, рассчитали коэффициенты корреляции и параметры аппроксимирующих линейных уравнений связи средних размеров самок и температуры при разной солёности. Коэффициенты корреляции между размером самок и температурой были значимыми при всех величинах солёности ($R=0,99-0,98$;

$p=0,05-0,01$). Зависимость размера тела самок от температуры может быть выражена линейным уравнением:

$$L_{\text{♀}} = a - b T, \quad (4.3)$$

где $L_{\text{♀}}$ - размер тела самок, мм; T - температура, °C; a и b - коэффициенты.

Коэффициенты «а» и «b» варьируют в зависимости от солёности. Коэффициент «а» уменьшается от 2,95 до 2,20, «b» - от 0,061 до 0,021, когда солёность возрастает от 10 до 40 ‰. Коэффициент «b» показывает уровень влияния температуры на размеры тела, уровень этого влияния уменьшается с увеличением солёности. Эта величина для крымской популяции близка к среднему значению коэффициента, рассчитанного по данным работы Rokneddine [247]. Можно сделать вывод, что коэффициент «b» близок к 0,04-0,05 и может быть широко использован для *A. salinus*, но коэффициент «а» имеет разные значения в разных популяциях. Коэффициент «b» для других каланоид может отличаться от этого значения, например, «b» для *Acartia clausi* Giesbrecht, 1889 - 0,016 [78].

Количество пищи также влияет на размер копепод, но это влияние проявляется только при низких концентрациях пищи [273]. Данные таблицы 4.1 показывают, что средний размер *A. salinus* имеет наименьшее значение в самом глубоком олиготрофном озере Иссык-Куль. Возникает вопрос: является ли олиготрофность озера Иссык-Куль - единственной причиной столь малого размера *A. salinus* в озере? Существует точка зрения, что интенсивное развитие хищников приводит к уменьшению среднего размера планктонных рачков в водоёме, за счёт поедания более крупных особей [149]. В озере Иссык-Куль обитает несколько планктоноядных видов рыб, *A. salinus* является основным объектом их питания [94]. Вероятно, это также является причиной малого размера *A. salinus* в озере. Но это очень сложный вопрос, *A. salinus* в озере Шира, мезотрофном озере без рыбы, также имеет очень маленький размер. Средний размер тела у данного вида имел наибольшее значение в озёрах Крыма и в водоёме Ля Себха Зима. Все крымские озёра, а также Ля Себха Зима являются гиперэвтрофными, очень мелкими, с

высокой вариабельностью солёности, сезонно пересыхающими или с периодами, когда солёность превышает 350 ‰ [168, 247, 257]. Высокая концентрация фитопланктона, вероятно, не ограничивает рост или окончательный размер рачков в этих водоёмах. Это объясняет, почему такие высокие значения коэффициентов корреляции среднего размера и температуры наблюдались в наших высокопродуктивных озёрах.

Половой диморфизм. У Calanoidea самки обычно крупнее самцов [180], за малым исключением, когда самцы крупнее самок [142]. Меньший размер самцов Calanoidea, как правило, связан с их более коротким циклом развития копеподитных стадий, что позволяет им оплодотворять самок сразу после их линьки [209]. У зоопланктёров более мелкие размеры и пониженная пищевая активность самцов снижают внутривидовую конкуренцию за пищу, тем самым увеличивая рацион самок и их плодовитость [180]. В непредсказуемо меняющейся среде половой диморфизм в размерах может представлять собой один из путей, чтобы расширить экологическую нишу видов-генералистов, то есть способных жить в широком диапазоне условий среды [249]. Поскольку *A. salinus* является генералистом, то наличие полового диморфизма в его популяциях для него выгодно. Вероятно, высокий уровень полового диморфизма вида может быть, прежде всего, представлен в стабильных местообитаниях. Среди всех рассмотренных водоёмов (табл. 2.4), озеро Иссык-Куль является самым стабильным (малое колебание солёности и уровня воды); самый высокий уровень полового диморфизма наблюдался именно в нём - 1,3 (табл. 4.1). Показатель полового диморфизма у *A. salinus* изменялся от 1,0 до 1,3, он оказался близким к диапазону изменчивости у 42 видов диаптомид из Северной Америки, обитающих в водоёмах с разной солёностью, - 1,02-1,23 [179].

Бимодальность распределения длины тела в популяциях копепод. В озёрах Крыма, как ранее в озёрах Сибири (Шира и Шунет), были отмечены две размерные группы самок *A. salinus* с длиной тела 0,95 и 1,35 мм. В более глубоком озере Шира «большая» форма составляла от 3 до 23 % общего числа самок, в озере Шунет - 60 % [7]. В водохранилище Шаган (Казахстан), также обнаружены две размерные группы *A. salinus* [89]. Размерный полиморфизм, наличие

различающихся размерных групп в популяциях, были выявлены у других видов копепод [28, 52, 111].

Бимодальность распределения рачков в популяциях *A. salinus*, вероятно, может быть объяснена высокой пластичностью темпов развития у этого вида [244]. В популяциях *A. salinus*, как и у многих других водных организмов [43, 118, 244], есть две группы особей, резко различающихся по скорости развития: быстро развивающиеся особи, которые достигают меньших дефинитивных размеров, и медленно развивающиеся особи, которые достигают гораздо больших размеров. Это своего рода адаптации популяций к жизни в плохо предсказуемой переменчивой среде [118], в которой часто обитает *A. salinus*.

Из приведённых выше данных видно, что линейные размеры, пропорции и уровень их изменчивости в популяциях *A. salinus* не являются постоянными; в определенной степени они зависят от температуры, солёности и плотности популяции. Наши результаты приводят к общему выводу, что воздействие факторов на морфологические характеристики и их изменчивость может проявляться по-разному на внутрипопуляционных и межпопуляционных уровнях.

Для копепод, в том числе *A. salinus*, ранее было показано, что индивидуальная изменчивость скорости развития может увеличиваться, если животные растут при лимитирующих условиях далёких от оптимальных, таких как температура или солёность [196]. Высокая плотность популяции, например, *E. serrulatus* (Fischer, 1851) [43] и *C. abyssorum* Sars G. O., 1863 [277] также оказывает значительное влияние на среднюю продолжительность развития, увеличивая её изменчивость у поколений копепод. Эти экспериментальные данные согласуются с нашими полевыми данными о воздействии плотности популяции и температуры на морфометрическую изменчивость популяции *A. salinus*. В тоже время, различия между популяциями *A. salinus* не могут быть объяснены только изученными факторами. Вероятно, есть некоторые упущенные из виду факторы, а также различия в генетической структуре популяций.

Внутрипопуляционная изменчивость. CV морфологических параметров в популяциях *A. salinus* колеблется от 3,3 до 18,0 %; что, скорее всего, определяется

экологическими условиями и генетической структурой популяций. Изменчивость средних размеров в популяции, может зависеть от разных факторов, которые влияют на генетическое и эпигенетическое разнообразие в популяциях или на дестабилизацию онтогенеза [129]. У крымских популяций обнаружена значимая положительная связь между плотностью популяции и CV морфологических признаков, можно сказать, что увеличение генетического разнообразия в популяции связано с увеличением её плотности. Это общая тенденция для популяций животных [5]. Внутрипопуляционное разнообразие является адаптивным потенциалом популяции: большее внутрипопуляционное разнообразие даёт больше шансов для популяции, чтобы выжить в изменчивой среде. Но большее разнообразие требует больше энергии для поддержания этого разнообразия [5]. Для популяции выгодно иметь высокий уровень фенотипического разнообразия, но в то же время она имеет ограниченные энергетические ресурсы для поддержания этого разнообразия. Модельные исследования показывают, что для каждой популяции при определённых условиях существует оптимальный уровень её разнообразия; отклонение уровня внутрипопуляционного разнообразия от оптимума увеличит шансы вымирания популяции [5]. Для достижения достаточной плотности в менее стабильных условиях популяция вынуждена производить более разнообразное потомство. В то же время максимальная плотность, которую популяция может поддерживать в такой среде, уменьшается. Взаимодействие этих двух противоположных причин приводит к поддержанию определённого уровня внутрипопуляционной изменчивости/разнообразия и у *A. salinus* [129].

Изменчивость пропорций тела. Использование метода вероятностной бумаги показало, что распределение всех пропорций унимодально и близко к нормальному распределению. Изученные пропорции «больших» и «малых» форм практически идентичны. Средние значения пропорций и их CV приведены в таблице 4.2. Уровень изменчивости пропорций тела был близок к таковому изменчивости линейных размеров. CV пропорций тела были близки к тем, что и для линейных параметров, и колебались от 5,27 до 13,79 %. Пропорция TL/LC в среднем является одной из наименее изменчивых в популяциях.

Таблица 4.2

Средние значения пропорций тела *A. salinus* и их изменчивость (%) в исследованных пробах (x_{cp}/CV)

№	TL/WC		TL/LC		TL/LA		LC / WC		LC/LA		WC/LA	
	f	m	f	m	f	m	f	m	f	m	f	m
1	4,00/	5,10/	1,37/	1,52/	3,44/	2,76/	2,92/	3,37/	2,51/	1,83/	0,86/	0,55/
	4,71	1,53	2,52	3,21	5,04	4,74	6,16	16,54	7,27	7,43	6,44	14,01
2	4,02/	4,11/	1,36/	1,63/	3,36/	2,45/	2,96/	2,53/	2,46/	1,51/	0,83/	0,60/
	17,95	6,80	17,57	3,73	18,71	5,14	5,48	6,32	9,25	8,47	9,47	9,54
3	3,41/	4,85/	1,42/	1,72/	3,17/	2,28/	2,41/	2,83/	2,24/	1,33/	0,93/	0,47/
	5,10	6,99	2,00	1,99	3,91	2,17	5,81	2,17	5,65	3,90	4,96	6,66
4	3,91/	4,24/	1,58/	1,70/	2,82/	2,34/	2,56/	2,49/	1,85/	1,38/	0,72/	0,56/
	6,67	6,12	3,45	3,65	6,19	5,02	7,36	5,23	9,68	8,45	9,6	10,05
5	4,12/	4,16/	1,55/	1,70/	2,73/	2,36/	2,67/	2,44/	1,77/	1,39/	0,66/	0,57/
	3,17	5,78	3,77	2,53	6,55	3,85	4,58	7,26	10,45	6,55	7,71	5,69
6	3,88/	4,22/	1,36/	1,52/	4,01/	2,96/	2,86/	2,78/	2,98/	1,96/	1,05/	0,71/
	10,31	9,83	5,86	6,77	13,20	12,99	8,85	10,54	17,98	19,07	20,36	17,79
7	3,51/	3,80/	1,36/	1,58/	3,81/	2,84/	2,58/	2,41/	2,83/	1,81/	1,10/	0,75/
	8,84	8,14	7,10	7,24	15,31	11,68	9,27	9,19	20,2	17,00	19,31	13,38
8	3,79/	4,38/	1,41/	1,69/	3,11/	2,27/	2,69/	2,58/	2,21/	1,34/	0,82/	0,52/
	5,71	4,07	2,77	1,84	5,92	4,00	5,92	3,49	8,16	4,51	7,65	5,77

Продолжение табл. 4.2

№	TL/WC		TL/LC		TL/LA		LC / WC		LC/LA		WC/LA	
	f	m	f	m	f	m	f	m	f	m	f	m
9	3,44/	4,25/	1,39/	1,67/	3,45/	2,44/	2,48/	2,55/	2,49/	1,47/	1,01/	0,58/
	8,89	7,45	2,96	3,77	9,37	6,43	8,95	7,45	12,07	9,91	14,87	10,61
10	3,60/	4,22/	1,38/	1,58/	3,44/	2,62/	2,61/	2,67/	2,50/	1,66/	0,97/	0,63/
	13,21	14,06	3,45	3,82	7,88	7,57	11,99	13,47	11,02	11,27	16,18	16,93
11	3,56/	4,22/	1,42/	1,57/	3,26/	2,62/	2,50/	2,69/	2,30/	1,68/	0,92/	0,63/
	7,90	13,88	3,69	5,79	9,01	9,98	7,71	14,19	12,47	15,61	14,09	17,88
12	3,90/	4,10/	1,47/	1,56/	2,98/	2,68/	2,65/	2,63/	2,03/	1,73/	0,77/	0,66/
	5,30	8,70	4,83	4,93	8,30	8,20	6,42	6,34	12,89	12,73	10,86	13,98

Примечание: № - номер водоёма из табл. 2.4; TL - общая длина; WC - ширина цефалоторакса; LA - длина абдомена; LC - длина цефалоторакса; f - самки; m - самцы; \bar{x} - среднее значение; CV - коэффициент вариации, %

Не было найдено значимого влияния солёности, рН и температуры на значения пропорций тела. Уровни внутривидовой изменчивости пропорций зависят от температуры и солёности. Достоверное увеличение CV разных пропорций наблюдалось при повышении температуры ($p=0,05-0,001$). У самцов эта зависимость жёстче. Рост солёности достоверно приводит к значительным изменениям CV некоторых пропорций. Например, у самок CV пропорции TL/WC растёт с увеличением солёности в диапазоне от 2,2 до 74 ‰ ($R=0,646$; $p=0,005$), как и у самцов ($R=0,898$; $p<0,001$).

Половой диморфизм пропорций тела был выражен в той же степени, что и для линейных параметров (табл. 4.3). Исключением является лишь пропорция LC/WC, которая практически одинакова у самцов и самок. Степень выраженности полового диморфизма по пропорциям изменялась от выборки к выборке. Коэффициент вариации для разных пропорций варьировал от 4,8 до 15,4 %.

Таблица 4.3

Половой диморфизм пропорций тела *A. salinus* в разных пробах

№	TL/WC		TL/LC		TL/LA		LC/WC		LC/LA		WC/LA	
	x_{cp}	CV										
1	0,78	3,07	0,90	0,78	1,24	1,06	0,87	0,37	1,38	0,98	1,56	0,46
2	0,98	2,64	0,84	4,72	1,37	3,64	1,17	0,87	1,63	1,09	1,39	0,99
3	0,70	0,73	0,83	1,00	1,39	1,80	0,85	0,78	1,68	1,45	1,97	0,74
4	0,92	1,09	0,93	0,94	1,20	1,23	1,03	1,41	1,34	1,15	1,30	0,96
5	0,99	0,55	0,91	1,49	1,16	1,70	1,09	0,63	1,28	1,60	1,17	1,36
6	0,92	1,05	0,89	0,87	1,36	1,02	1,03	0,84	1,52	0,94	1,48	1,14
7	0,92	1,08	0,86	0,98	1,34	1,31	1,07	1,01	1,56	1,19	1,46	1,44
8	0,86	1,40	0,83	1,50	1,37	1,48	1,04	1,69	1,65	1,81	1,58	1,33
9	0,81	1,19	0,83	0,79	1,41	1,46	0,97	1,20	1,70	1,22	1,75	1,40
10	0,85	0,94	0,87	0,90	1,31	1,04	0,98	0,89	1,50	0,98	1,54	0,96

Продолжение табл. 4.3

№	TL/WC		TL/LC		TL/LA		LC/WC		LC/LA		WC/LA	
	x_{cp}	CV										
11	0,84	0,57	0,91	0,64	1,24	0,90	0,93	0,54	1,37	0,80	1,46	0,79
12	0,95	0,61	0,95	0,98	1,11	1,01	1,01	1,01	1,18	1,01	1,16	0,78

Примечание: № - номер водоёма из таблицы 2.4; TL - общая длина; WC - ширина цефалоторакса; LA - длина живота; LC - длина цефалоторакса; f - самки; m - самцы

Межпопуляционные различия в пропорциях. Используя *t*-критерий Стьюдента, все пробы были попарно сравнены друг с другом по двум пропорциям тела, в большинстве случаев были найдены достоверные различия. В качестве примера результатов анализа дана таблица 4.4, которая показывает уровни значимостей различий между пробами для пропорции TL/WC у самок. Для пропорции TL/WC у самок различия наблюдались в 53 % сравниваемых пар и в 50 % у самцов; для TL/LA у самок - в 85 %, и в 73 % у самцов. Для пропорции TL/WC в 26 % попарных сравнений выборок были выявлены значимые различия одновременно у самцов и самок, а для TL/LA различия достоверны в 64 % сравнений. В 35 % случаев всех попарных сравнений самцов они значимо различались по обоим параметрам, а самок - в 42 %. В 14 % случаев одновременно самки и самцы значимо отличались по обоим пропорциям.

Наибольшее количество различий с другими пробами наблюдалось в выборках озёр Такильское (56 % различий), Баньолес в Испании (50 %) и Себха Эль Ариана в Тунисе (48 %). Расстояние между изученными озёрами колеблется от менее 50 км до более чем 3000 км, прямой однозначной связи между степенью различий в пропорциях тела в различных водоёмах и расстояниях между водоёмами не обнаружено. Это не значит, что связи там нет вообще, но её трудно анализировать, не принимая во внимание существующие географические барьеры между водоёмами. Например, озеро Такильское, несмотря на небольшую удалённость от других озёр Крыма, отделено от них с трёх сторон относительно

высокими гребнями холмов, а с четвёртой стороны оно отделено от моря песчаной пересыпью.

Таблица 4.4

**Уровень значимости различий между пробами по пропорции общая
длина/ширина цефалоторакса (TL/WC) у самок *A. salinus***

№	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
1	-										
2	ns	-									
3	0,01	0,001	-								
4	ns	ns	ns	-							
5	ns	ns	0,001	ns	-						
6	ns	ns	0,001	ns	ns	-					
7	0,001	0,001	ns	0,001	0,001	0,001	-				
8	0,01	ns	0,001	ns	0,01	ns	0,005	-			
9	0,001	0,001	ns	0,001	0,001	0,001	ns	0,001	-		
10	0,001	0,05	ns	0,01	0,005	0,05	ns	ns	ns	-	
11	0,001	0,01	ns	0,001	0,001	0,001	ns	0,01	ns	ns	-
12	ns	ns	0,001	ns	ns	ns	0,001	ns	0,001	0,005	0,001

Примечание: № - номер водоёма из таблицы 2.4

Применив метод кластерного анализа, оценили степень различий между всеми 12 пробами, взятыми в разных озёрах, используя морфологические характеристики (4 линейных параметра и 6 пропорций) одновременно самцов и самок (рис. 4.4). Выборки распались на 5 чётко разделяющихся групп, при этом выборка из озера Баньолес выделилась в одну наиболее отличающуюся от всех остальных группу. Вероятно, это позволяет сделать вывод, что в пределах метапопуляции существует несколько морфологически различающихся по комплексу признаков форм *A.*

salinus. Проведённый анализ показывает, что распределение по группам нельзя объяснить удалённостью мест взятия проб друг от друга. Это также не объясняется различиями во времени взятия проб. Солёность не является фактором, действием которого можно объяснить попадание проб в ту или иную группу. Можно сделать вывод, что случайные факторы (случайный поток генов, обусловленный переносом покоящихся стадий птицами или ветром, активация части яиц в банке покоящихся стадий и т. д.) определяют морфологическую вариабельность особей в разных локальных популяциях, тем самым определяя доминирование в популяции той или иной морфологической формы.

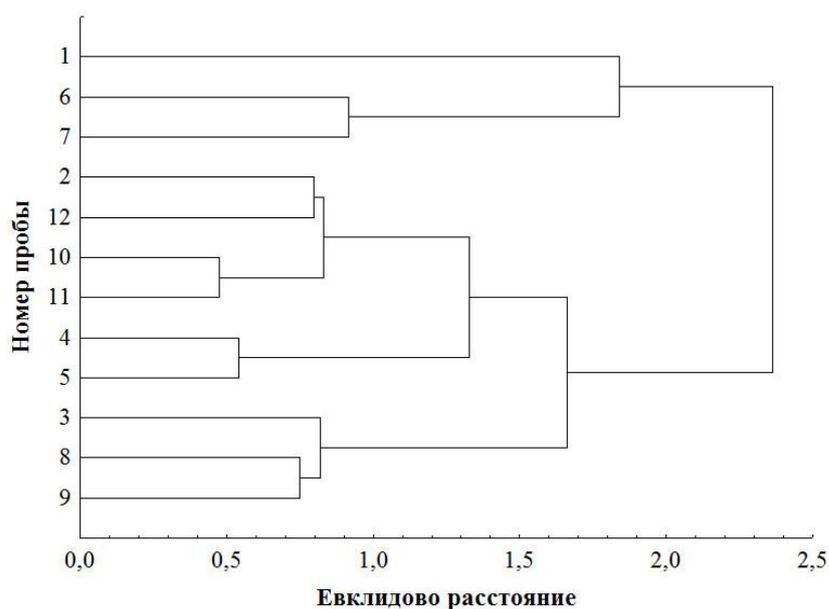


Рис. 4.4. Дендрограмма сходства изученных популяций *A. salinus*

Связь между популяциями в регионе и факторы, влияющие на изменчивость. Расстояние между крымскими озёрами не превышает 50 км, следовательно поток генов между ними не может быть ограничен изоляцией. Для близкого вида *Eudiaptomus graciloides* (Lilljeborg, 1888) показано, что барьеров, препятствующих обмену генами, не существует между субпопуляциями, живущими в водоёмах, расположенных в пределах 100 км друг от друга [287]. На основании этого можно предположить, что все пробы из озёр Крыма были взяты из одной

субпопуляции. Таким образом, наши данные показывают, что существуют значительные различия между выборками из одной популяции по некоторым параметрам, хотя эти различия в среднем меньше, чем при межпопуляционных сравнениях. Это справедливо и для трёх сицилийских водоёмов. Наличие значимых различий пропорций тела у самцов и самок в разных популяциях позволяет предположить, что локальные популяции находятся на начальных стадиях дифференциации. По нашим данным, локальные популяции из озера Баньолес (наиболее стабильный водоём в наших исследованиях), водоёмов Туниса и Крыма наиболее сильно дифференцировались. Но это не исключает того, что все пробы были взяты из одной метапопуляции *A. salinus*. Можно также предположить, что изменения в пропорциях тела связаны с экологическими или генетическими факторами, а не с географической удалённостью. Известно, что покоящиеся яйца ракообразных с успехом могут переноситься на большие расстояния ветром, птицами или насекомыми [95, 151, 173]. Исходя из этого, можно допустить, что нет полной изоляции отдельных локальных популяций *A. salinus* в пределах исследуемой территории. Возможно, что происходит эпизодический перенос покоящихся яиц между локальными популяциями, что может быть одной из причин, вызывающих колебания морфометрических характеристик особей и уровней изменчивости этих характеристик внутри популяции.

Присутствие небольших генетических различий даже в смежных генерациях было показано для разных групп животных [6]. Учитывая способность покоящихся яиц оставаться в состоянии покоя в донных отложениях, по крайней мере, от десятков до сотен лет [119, 120], легко представить, насколько генетическое разнообразие банка покоящихся стадий больше, чем разнообразие активной части популяции. Это показано, в частности, для банка покоящихся яиц *Onychodiptomus (Diptomus) sanguineus* (Forbes S.A., 1876) [187]. Ветровой режим в значительной степени определяет выход науплиусов из покоящихся яиц в донных отложениях. Сильные ветры взмучивают донные отложения, приводя к интенсификации выхода науплиусов из покоящихся яиц. Следовательно, усиление ветровой активности может вести к взмучиванию более толстых слоёв донных отложений и

способствовать вспышкам разнообразия в популяциях. Конечно, роль ветрового фактора зависит от глубины водоёма. Ветровой фактор играет наиболее важную роль в неглубоких водоёмах, каковыми являются большинство изученных местообитаний Крыма. В настоящее время нет достаточного количества данных, чтобы количественно оценить роль разных причин, ведущих к флуктуации уровня изменчивости в популяциях копепод с покоящимися стадиями и живущих в мелководных водоёмах. Очевидно, что воздействие ветрового фактора наименее значимо в озере Баньолес, самом глубоком озере среди изученных, где и наблюдалась минимальная вариабельность морфометрических характеристик рачков.

4.2. Морфологическая изменчивость *Artemia*

Самки из партеногенетических популяций

Средняя длина тела в популяциях. Распределение особей по размерам в совокупности промеренных партеногенетических самок отличается от нормального (рис. 4.5).

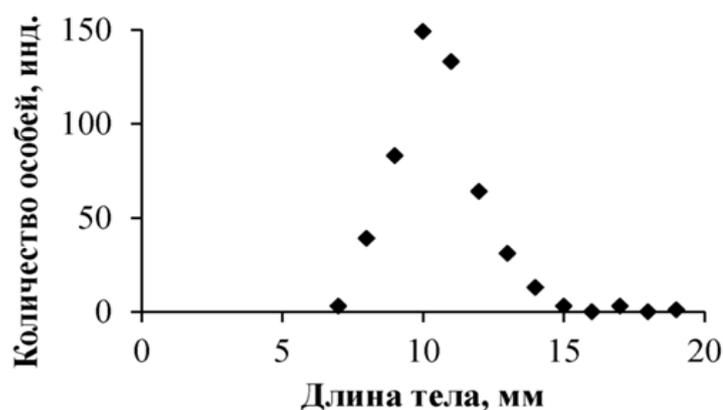


Рис. 4.5. Количество самок из партеногенетических популяций *Artemia* с разной длиной тела

На рисунке видно, что существует небольшое количество очень крупных самок, выпадающих из нормального распределения. Для всей совокупности проанализированных данных средняя длина самок составила 9,90 мм (табл. 4.5). От выборки к выборке она изменялась от 7,71 (лужа у с. Костырино) до 12,08 мм (озеро Тереклы-Конрадское 9.08.13). Выявлены и временные изменения средней длины тела в одном озере (Тереклы-Конрадское) от 9,72 до 12,08 мм.

Выделяются две размерные группы самок. Для оценки достоверности различий средних величин в каждой из групп в диапазоне солёности 150-200 ‰, рассчитали средние размеры в группах и сравнили достоверность различий средних с использованием *t*-критерия Стьюдента. Средний размер в одной группе (пробы 3, 12, 14) равен 11,46 мм (ст. откл.=0,72), в другой (пробы 5, 10, 11) - 8,23 мм (ст. откл.=0,49); эти различия достоверны ($p=0,01$).

Коэффициенты вариации (CV) общей длины тела колебались в разных популяциях от 4,02 до 21,93 % (табл. 4.5). Изменчивость других линейных размеров была несколько выше (табл. 4.5). Внутрипопуляционная изменчивость могла быть как выше, чем межпопуляционная, так и ниже. Это, вероятно, отображает состояние популяции. Максимальное значение CV наблюдалось при солёности 182 ‰, с плотностью популяции 19620 экз. \cdot м⁻³. Анализ не выявил зависимости между средней длиной тела артемий в популяции и CV признаков.

Факторы, влияющие на линейные параметры. Для всей совокупности проб зависимость общей длины тела от солёности недостоверна. Однако все выборки чётко распадаются на две группы, как указано выше, и в каждой из них отмечается достоверная зависимость общей длины тела от солёности в диапазоне 85-290 ‰.

Для одной группы (пробы 1, 2, 4, 5, 6, 7, 8, 10, 11) эта зависимость будет иметь вид ($R=-0,77$; $p=0,01$):

$$A = -0,026S + 12,791, \quad (4.4)$$

где *A* - общая длина тела, *S* - солёность, ‰.

Таблица 4.5

Средние значения (мм) линейных параметров *Artemia* и их изменчивость (%) в исследованных пробах (x_{cp}/CV)

№	A	B	C	D	E	F	G	H
Партеногенетические популяции								
1	10,68/10,56	5,52/16,67	2,17/12,15	0,79/11,54	0,42/12,91	0,32/27,80	1,11/8,98	10,90/0,41
2	8,67/11,01	4,13/13,14	1,64/17,68	0,69/11,71	0,36/9,96	0,44/14,17	1,01/16,36	13,39/0,39
3	12,08/8,76	7,74/11,38	1,35/9,00	0,49/6,28	0,31/8,92	0,05/13,86	0,65/19,69	0,67/0,90
4	9,77/9,39	5,38/12,22	1,69/8,70	0,62/13,05	0,34/12,16	0,19/26,58	4,56/57,42	4,56/0,32
5	7,71/15,53	3,93/18,08	1,11/38,46	0,49/20,72	0,28/9,50	0,34/21,07	0,67/20,86	10,42/0,40
6	10,22/8,56	5,27/7,41	2,16/11,53	0,77/17,34	0,42/15,02	0,37/28,34	1,12/14,96	12,20/0,28
7	10,50/6,89	5,49/9,69	1,89/15,84	0,71/7,26	0,44/11,83	0,25/18,84	0,99/9,00	5,72/0,28
8	10,53/5,67	6,07/7,40	2,15/5,34	0,62/7,46	0,36/7,94	0,10/29,73	0,49/7,76	2,73/0,46
9	9,49/6,62	5,40/9,30	1,46/8,22	0,53/9,18	0,30/10,41	0,12/31,76	2,10/91,12	2,00/1,01
10	8,69/8,05	4,98/12,10	1,40/15,73	0,49/9,73	0,31/10,31	0,06/29,89	1,30/95,23	1,00/1,24
11	8,28/6,57	4,31/6,60	1,66/9,86	0,57/10,77	0,31/7,64	0,15/37,52	1,53/102,00	2,00/0,99
12	10,67/4,02	6,48/5,06	1,38/7,79	0,50/7,44	0,30/10,89	0,06/30,19	0,15/244,23	0,15/1,57
13	9,72/8,40	5,77/10,15	0,80/9,28	0,27/8,92	0,18/14,67	-	0,69/6,32	0,34/0,07
14	11,63/21,93	6,04/27,37	-	-	-	0,45/37,29	1,93/30,03	4,00/0,40

Продолжение табл. 4.5

№	A	B	C	D	E	F	G	H
Двуполая популяция								
15 _f	7,15/12,89	3,48/16,76	1,30/10,47	0,53/6,93	0,32/12,96	0,15/30,27	0,44/17,38	9,05/0,39
15 _m	6,35/9,60	2,95/14,05	-	0,47/8,05	0,30/12,14	0,18/23,81	0,72/21,13	9/0,39

Примечание: № - номер пробы из таблицы 2.3; A - общая длина, мм; B - длина abdomena, мм; C - максимальная ширина яйцевого мешка, мм; D - максимальная ширина верхнего сегмента abdomena, мм; E - максимальная ширина нижнего сегмента abdomena, мм; F - длина фурки, мм; G - длина первой антенны, мм; H - количество фуркальных нитей, шт.; x_{cp} - среднее значение, мм; CV – коэффициент вариации, %; f - самки; m - самцы

Для второй группы (пробы 3, 9, 12, 13, 14) зависимость можно описать уравнением ($R=-0,82$; $p=0,05$):

$$A = -0,018S + 14,788. \quad (4.5)$$

Подобная зависимость отмечена и для длины живота. Для длины фурки также отмечена тенденция убывания её размера с ростом солёности, которая не была достоверной.

Линейная негативная зависимость наблюдается между солёностью и максимальной шириной яйцевого мешка ($R=-0,811$; $p=0,001$), максимальной шириной верхнего сегмента живота ($R=-0,851$; $p=0,001$) и максимальной шириной нижнего сегмента живота ($R=-0,836$; $p=0,001$).

Не выявлено влияние температуры и pH на линейные размеры артемий. Плотность популяции, как показал корреляционный анализ, достоверно положительно влияет на максимальную ширину яйцевого мешка, максимальную ширину верхнего и нижнего сегментов живота ($p=0,01-0,05$), на остальные параметры она не влияет.

Длина первой антенны. Для всей совокупности проб между средней длиной первой антенны, солёностью и плотностью популяции достоверной зависимости нет. Между средней длиной первой антенны и температурой имеется положительная зависимость ($R=0,487$; $p=0,1$). Солёность и температура достоверно не влияют на вариабельность длины первой антенны (CV). По зависимости длины первой антенны от солёности все пробы делятся на две группы - первая группа пробы 1, 2, 6, 7, 9, 10, 11, 14 и вторая - пробы 3, 5, 8, 12, 13 (рис. 4.6). В первой группе наблюдалась достоверная позитивная зависимость между длиной первой антенны и солёностью ($R=0,908$; $p=0,005$). Во второй группе связь не была значимой ($R=0,333$).

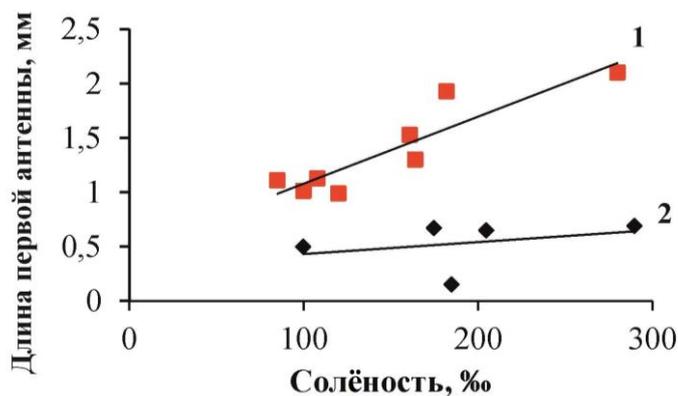


Рис. 4.6. Зависимость средней длины первой антенны от солёности (1 - первая группа, 2 - вторая группа)

Количество фуркальных нитей. Для всей совокупности проб среднее количество фуркальных нитей на фурке достоверно негативно зависит от солёности ($R=-0,673$; $p=0,01$). При этом все выборки распались на три группы (рис. 4.7). При солёности выше 200 ‰ среднее количество фуркальных нитей в первой группе - 11,73 ($CV=11,4$ %), во второй - 4,76 ($CV=18,4$ %), в третьей - 1,47 ($CV=76,9$ %). Использование t -критерия Стьюдента показало наличие достоверных различий между этими группами ($p=0,02-0,001$). Более тесные корреляции с солёностью, чем в общей совокупности проб, наблюдались в отдельных группах (рис. 4.7): в первой (пробы 1, 2, 5, 6, 9) с $R=-0,930$, $p=0,01$, во второй (3, 8, 10, 11, 12) - $R=-0,873$, $p=0,025$, в третьей (4, 7, 13, 14) - $R=-0,994$, $p=0,005$.

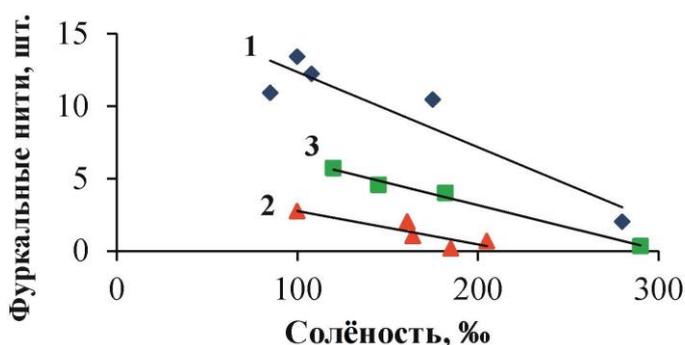


Рис. 4.7. Зависимость среднего количества фуркальных нитей от солёности (1 - первая группа, 2 - вторая группа, 3 - третья группа)

Температура и плотность популяции достоверно не влияли на данный параметр. Коэффициент вариации количества фуркальных нитей зависит от солёности в первой ($R=0,896$; $p=0,01$) и третьей ($R=0,66$; $p=0,07$) группах, во второй группе наблюдался недостоверный негативный тренд.

N. El-Vermaoui и соавторы [251] в экспериментах изучали влияние солёности (от 35 до 200 ‰) на морфологию *Artemia* из разных водоёмов Египта. По данным их экспериментов были проанализированы зависимости ряда линейных параметров от солёности. Расчёты показали, что, несмотря на межпопуляционные различия, существует высоко достоверная негативная зависимость ряда линейных параметров от солёности. В частности, как и в нашем исследовании, эти авторы выявили негативные зависимости от солёности параметров: общей длины тела ($R=-0,906$; $p=0,0005$), длины абдомена ($R=-0,457$; $p=0,05$), максимальной ширины яйцевого мешка ($R=-0,935$; $p=0,0005$), длины фурки ($R=-0,94$; $p=0,0005$), длины первой антенны ($R=-0,96$; $p=0,0005$), количества фуркальных нитей ($R=-0,9$; $p=0,0005$).

Н. В. Насеур и соавторы [230] изучали влияние температуры (от 10 до 26,1 °C) и солёности (от 40 до 330 ‰) на морфологические характеристики *A. salina* в 14 природных популяциях Туниса. Применяв корреляционный анализ, они показали, что существует достоверное негативное влияние солёности на пять параметров, включая и изученные нами: длину фуркальных ветвей, количество фуркальных нитей. Отметим, что в нашем исследовании также отмечено негативное влияние солёности для этих характеристик, но относительно длины фуркальных ветвей этот тренд был недостоверным.

Е. Г. Бойко и соавторы [70] изучали влияние солёности (от 91 до 381 ‰) на морфологические характеристики *Artemia* в 24 озёрах Урала и Западной Сибири. Применяв корреляционный анализ, они показали, что существует достоверное негативное влияние солёности на линейные параметры: ширину абдомена, длину фурки, длину первой антенны, длину тела и длину абдомена и на количество фуркальных нитей. Отметим, что в нашем исследовании также отмечено негативное влияние солёности на длину тела, ширину яйцевого мешка и количество фуркальных нитей, но для длины фуркальных ветвей подобный тренд не был

достоверным. Уменьшение длины первой антенны и длины абдомена с ростом солёности в нашем исследовании было недостоверным.

Ф. Amat [125] экспериментально изучал влияние солёности (от 20 до 314 ‰) на морфологию *Artemia* взятых из 17 водоёмов Испании, которые включали три двуполых популяции и 14 партеногенетических. В результате эксперимента он показал, что с увеличением солёности общая длина тела, длина фурки и количество фуркальных нитей уменьшается. Отношение длины абдомена к общей длине тела, как и фурки, увеличивается с ростом солёности. Ширина яйцевого мешка почти не изменялась. Изученные параметры у особей из разных популяций достоверно количественно различались, в частности число фуркальных нитей, длина фурки, общая длина и некоторые пропорции. Пропорция А/В достоверно уменьшалась с ростом солёности ($R=-0,924$; $p=0,05$), как и по нашим данным.

Н. С. Гаевская [23] одной из первых попыталась количественно оценить влияние солёности (от 30 до 220 ‰) на морфологию *Artemia* в озёрах Крыма. Она экспериментально выращивала артемий при разной солёности из цист, собранных в озере Херсонесском и показала, что солёность негативно влияет на линейные параметры размеров тела, и на количество фуркальных нитей. Используя её данные, рассчитали уравнение зависимости длины тела от солёности для самок ($R=-0,975$; $p=0,05$):

$$A = -0,034S + 15,432, \quad (4.6)$$

и самцов ($R=-0,983$; $p=0,01$)

$$A = -0,032S + 14,637. \quad (4.7)$$

По её данным рассчитаны также уравнения зависимости А/В от солёности ($R=-0,994$; $p=0,005$) и количества фуркальных нитей у самок ($R=-0,995$; $p=0,005$). Параметры этих уравнений весьма близки к полученным нами для партеногенетических самок. Сравним наши (озеро Акташское, солёность 130 ‰) и

полученные Н. С. Гаевской (озеро Херсонесское, солёность 70-180 ‰) данные для двуполых *Artemia* оказалось, что самки в Акташском озере были в 1,5 раза мельче, а самцы - в 1,6 раз. Количество фуркальных нитей у самок из озера Херсонесского при солёности 120 ‰ в среднем составляло 8 шт., колеблясь от 6 до 10 шт., в озере Акташском среднее число нитей составляло у самок 7,5 шт. и изменялось от 4 до 12 шт., а у самцов 9,2 шт. (колебалось от 1 до 15 шт.).

В настоящее время показано [23, 70, 125, 230, 251], что в популяциях разных двуполых видов *Artemia*, также как и в партеногенетических популяциях, существует достоверное негативное влияние солёности на линейные параметры А, В, F, С, D, E, G, H, а также на пропорцию А/В. Положительное влияние солёности показано для пропорций А/С, А/D, А/E, В/С, В/D, В/E, А/H, А/F, В/F. Величины всех перечисленных морфологических характеристик могут существенно различаться в разных популяциях, что показано во многих работах [125], при этом характер зависимости от солёности сохраняется.

У самок из партеногенетических и двуполых популяций относительная длина антенн практически не различается. В первой группе наблюдалась достоверная позитивная зависимость между длиной первой антенны и солёностью ($R=0,908$; $p=0,005$). Во второй группе связь не была значимой ($R=0,333$).

Изменчивость цист партеногенетических артемий. Размеры цист из разных водоёмов Крыма представлены в таблице 4.6. Для 30 популяций диплоидных партеногенетических *Artemia* средний диаметр цист составляет 245 (± 13) мкм (диапазон различий 210-250 мкм), среднее значение для 12 тетраплоидных популяций составляет 278 (± 11) мкм (диапазон различий 264-298 мкм) (Амат, личное сообщение). Ростовые эксперименты, проведенные Ф. Аматом показали, что при разной солёности из диплоидных цист вырастают более мелкие самки, чем из тетра- и триплоидных (Амат, личное сообщение). Вероятно, более крупные самки найденные нами в озёрах, относятся к полиплоидным особям. Наличие особей с разной плоидностью частично может объяснить морфологическую вариабельность артемий в озёрах.

Таблица 4.6

Размеры цист (мкм) партеногенетических *Artemia* из разных озёр Крыма

Озеро	Количество промеренных цист	«Малая» форма	«Большая» форма
Херсонесское	389	233,81 ($\pm 13,37$)	-
Шимаханское	429	244,55 ($\pm 8,21$)	283,70 ($\pm 12,63$)
Акташское	400	247,55 ($\pm 11,57$)	270,50 ($\pm 10,63$)
Ачи	230	-	284,21 ($\pm 18,12$)
Тобечикское	250	254,37 ($\pm 17,33$)	-
Кояшское	359	246,29 ($\pm 14,32$)	-
Среднее (SD, мкм; CV, %)	2057	245,3 (7,45; 30)	279,5 (7,77; 30)

Изменчивость пропорций тела. Распределение особей по пропорциям А/В и А/С в совокупности промеренных партеногенетических самок унимодально и близко к нормальному. На рисунке 4.8. А, Б видно, что распределение особей в генеральной выборке по пропорции А/В и В/В полимодально, прослеживаются три пика, что подтверждается методом вероятностной бумаги. В каждой из трёх выделенных групп солёность оказывала достоверное ($p=0,001-0,05$) позитивное влияние на пропорции. Первая группа отличалась от двух других. Диапазон солёности в этой группе (от 85 до 205 ‰) пересекался с диапазонами солёности второй и третьей групп. В отличие от первой группы, диапазоны солёности во второй и третьей, не пересекались. Различия в этих группах, возможно, объясняются разной солёностью в местах их обитания, а не генетическими различиями.

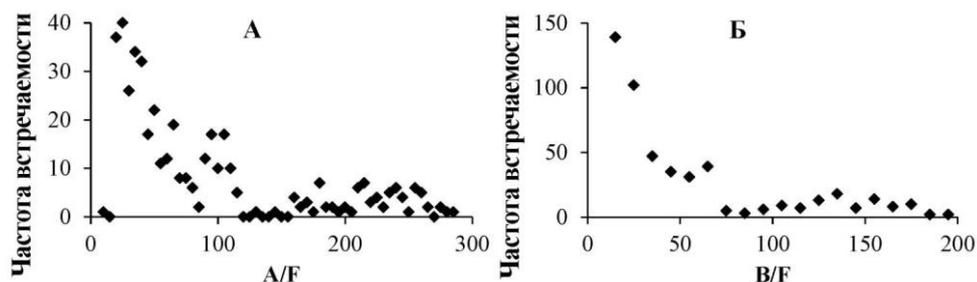


Рис. 4.8. Распределение особей в генеральной выборке по пропорции А/В и В/В

Средние значения пропорций и их CV приведены в приложении Г. CV пропорций тела были близки к таковым по изменчивости линейных размеров и колебались от 7,76 до 93,77 %. Пропорция D/E является наименее изменчивой в популяциях. Всего проанализировано 17 пропорций тела, для 8 из них выявлено достоверное влияние солёности. Линейная негативная зависимость наблюдалась между пропорцией A/B и солённостью ($R=-0,548$; $p=0,05$). Линейная положительная зависимость наблюдается между солённостью и пропорциями A/C ($R=0,789$; $p=0,001$), A/D ($R=0,691$; $p=0,01$), A/E ($R=0,704$; $p=0,01$), B/C ($R=0,8$; $p=0,001$), B/D ($R=0,691$; $p=0,01$), B/E ($R=0,703$; $p=0,01$), A/H и ($R=0,714$; $p=0,005$). Не было найдено значимого влияния солёности на пропорции A/F, A/G, B/F, F/C, F/D, F/E, C/D, C/E, D/E. pH и температура достоверно не влияли на пропорции тела. Уровни внутривидовой изменчивости пропорций не зависят от температуры и солёности.

Используя результаты вышеупомянутых экспериментов [251], мы рассчитали ряд пропорций и проанализировали их зависимость от солёности. Выявлена достоверная негативная зависимость от солёности для пропорции A/B ($R=-0,591$; $p=0,01$). Достоверная положительная зависимость от солёности обнаружена для пропорций A/C ($R=0,561$; $p=0,02$), B/C ($R=0,77$; $p=0,0005$), A/F ($R=0,805$; $p=0,0005$), B/F ($R=0,829$; $p=0,0005$). Подобные зависимости обнаружены и в нашем исследовании. Аналогичное достоверно негативное влияние солёности на пропорцию A/B выявлено в популяциях *A. salinus* из озёр Туниса [230], а также в озёрах Урала и Западной Сибири [70], как и в наших исследованиях.

Межпопуляционные различия в пропорциях. Для 7 рассчитанных пропорций оценена достоверность различий при попарном сравнении проб. Для пропорции A/B в таблице 4.7 приведена матрица сравнений. Проверка достоверности проведена в 585 сравниваемых парах, достоверные различия средних наблюдались в 90 % попарных сравнений. Наибольший процент (96 %) различий при попарном сравнении оказался у двух пропорций A/F и B/F. Пропорции достоверно различались при попарном сравнении: A/D в 94 % случаев, A/E - 92 %, B/E - 87 %, A/E - 85 %, A/B - 80 %. Наименьший процент различий - 29 % отмечен при сравнении 1 и 11 проб и 9 и 10 проб. 43 % различий было при сравнении 1 и 6 проб и 57 % между пробами 8 и 10. При всех остальных сравнениях процент

достоверных различий был выше. Рачки из пробы 3 достоверно отличались по всем пропорциям от особей во всех остальных выборках. Достоверно различались между собой особи по всем пропорциям в парах проб: 1 и 2, 2 и 4, 2 и 5, 2 и 7, 2 и 8, 2 и 9, 2 и 10, 2 и 12, 2 и 13, 2 и 14, 4 и 6, 4 и 9, 4 и 12, 4 и 13, 4 и 14, 5 и 8, 6 и 8, 6 и 9, 6 и 10, 6 и 12, 7 и 9, 7 и 12, 7 и 13, 8 и 12, 8 и 13, 8 и 14, 9 и 11, 9 и 12, 9 и 13, 9 и 14, 10 и 11, 10 и 12, 10 и 13, 10 и 14, 11 и 12, 11 и 13, 12 и 13, 13 и 14. Отдельные популяции достоверно различаются по морфологическим показателям, но наличие попарных достоверных различий не позволяет оценить общее морфологическое сходство между популяциями, поэтому был проведен кластерный анализ.

Кластерный анализ, проведенный для всех 15 выборок, с использованием 8 пропорций и 4 линейных параметров, показал наличие 4 различающихся групп (рис. 4.9). Евклидово расстояние между выборками в каждой из групп не превышало 15 единиц, различия между тремя группами оценивались в 20-55 единиц Евклидова расстояния. В первую группу попали выборки партеногенетических самок: 1, 6, 2, 5, 7, 14 и двуполых самок (выборка 15). Во вторую группу попали выборки 4, 8, 10, 9, 11. Вторая и первая группы довольно близки друг к другу, их можно объединить в одну надгруппу. В третью группу попали выборки 3 и 12. В четвертую группу попала проба 13 из озера Тереклы-Конрадского, взятая в августе 2009 г., которая резко отличалась от всех остальных. Это, возможно, объясняется тем, что в этой пробе были самки *A. urmiana*, как предполагалось ранее [116].

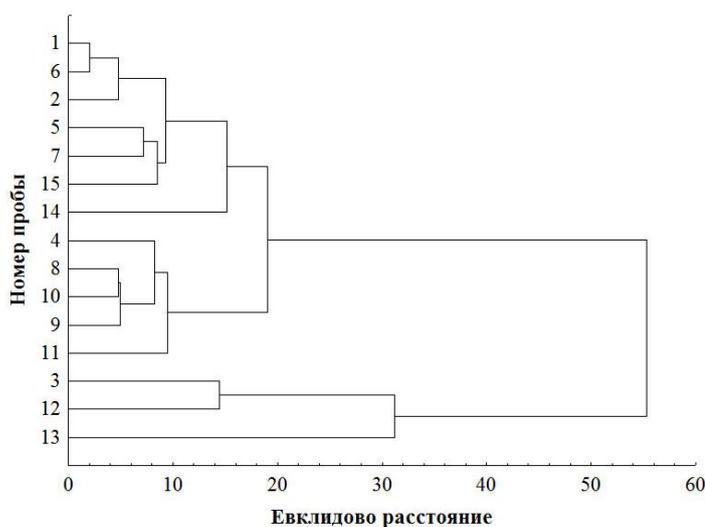


Рис. 4.9. Дендрограмма сходства исследованных популяций *Artemia*

Таблица 4.7

Уровень значимости различий между средними значениями пропорции общая длина/длина абдомена (А/В) у партеногенетических популяций *Artemia* при попарном сравнении проб

№	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
1	0,001	0,0001	0,001	ns	ns	ns	0,0001	0,001	0,001	ns	0,0001	0,0001	ns
2		0,0001	0,0001	0,001	0,001	0,001	0,0001	0,0001	0,001	0,001	0,0001	0,0001	0,001
3			0,0001	0,0001	0,0001	0,0001	0,0001	0,0001	0,001	0,0001	0,001	0,001	0,0001
4				0,001	0,001	0,001	0,001	0,005	0,05	0,01	0,001	0,001	0,005
5					ns	ns	0,001	0,001	0,005	ns	0,001	0,001	ns
6						ns	0,0001	0,0001	0,005	ns	0,0001	0,0001	ns
7							0,0005	0,005	0,001	ns	0,0001	0,0005	ns
8								ns	ns	0,001	0,005	0,005	0,0001
9									ns	0,001	0,001	0,005	0,001
10										0,001	0,001	0,01	0,001
11											0,0001	0,0005	ns
12												0,01	0,0005
13													0,0001

№ - номер пробы из таблицы 2.3

Многомерное (21 параметр) Евклидово расстояние не коррелирует с расстоянием между озёрами, в которых были взяты пробы. При кластерном анализе в каждой группе проб есть озёра из западной и восточной частей Крыма. Различия между пробами нельзя объяснить временем взятия проб, т.к. в одну группу попали пробы собранные в разные месяцы и разные годы. Не объяснить эти различия и солёностью, которая была в озёрах в момент взятия проб. В первую группу попали пробы, собранные при солёности от 85 до 182 ‰. Во вторую группу от 100 до 280 ‰, в третью от 185 до 205 ‰. Можно сделать вывод, что в озёрах Крыма существует несколько партеногенетических форм *Artemia*, которые различаются по морфологическим параметрам. Распределение этих форм в озёрах в разные годы, вероятно, в значительной степени обусловлено случайными факторами. Как отмечено выше, популяции крымских артемий, обитающие в разных водоёмах, могут различаться соотношением особей с разной ploидностью наборов хромосом [102]. Исходя из размеров цист, которые даны в таблице 4.6, можно предположить, что в озёрах Херсонесском и Тобечикском обитают только диплоидные партеногенетические артемии, в озере Ачи – только тетраплоидные, а в других исследованных озёрах как диплоидные, так и полиплоидные. Диплоидные самки достоверно мельче полиплоидных, что вносит свой вклад в выявленные морфологические различия особей из разных озёр Крыма. Необходимы дальнейшие исследования в этом направлении, в том числе для того, чтобы понять причины разной ploидности особей в популяциях и влияние ploидности артемий на их морфологию.

Artemia cf. salina

Линейные признаки. Величины линейных признаков *Artemia cf. salina* даны в таблице 4.5. Половой диморфизм проявлялся по ряду линейных признаков. Средняя общая длина, длина абдомена достоверно ($p=0,05-0,01$) больше у самок, а длина первой антенны ($p=0,01$) - у самцов. Число фуркальных нитей несколько выше у самцов, но различия были недостоверными. Половой диморфизм проявлялся

и в пропорциях, в частности, величины пропорций A/B, F/D и A/G были выше у самцов ($p=0,001$), а A/F, A/E и B/E - у самок.

Сравнение партеногенетических самок (в диапазоне солёности 100-150 ‰) с двуполыми (солёность 130 ‰) показало, что двуполые самки достоверно мельче ($p=0,0001$) партеногенетических. Они также достоверно различались по пропорциям A/B ($p=0,001$), A/C ($p=0,05$), A/G ($p=0,001$), A/H ($p=0,001$). Ряд пропорций был больше у двуполых самок, в частности, A/B ($p=0,001$), A/C ($p=0,05$) и A/G ($p=0,001$), а A/H ($p=0,001$) была больше у партеногенетических. Так как партеногенетические самки при вышеуказанной солёности по числу фуркальных нитей распадались на две группы со средними значениями 12,80 и 4,33, то число фуркальных нитей у двуполых самок сравнивали со средним значением каждой из этих групп; различия были достоверны в обоих случаях ($p=0,01-0,001$).

Показано, что солёность влияет на состояние популяций артемии [59, 70]. Стабильность онтогенеза организмов зависит от комфортности (оптимальности) среды их развития [274]. Весь вышеприведённый материал свидетельствует, что солёность, как и температура, могут влиять не только на средние значения морфометрических признаков в популяциях, но и на уровень изменчивости признаков. Предложены различные методы и подходы для использования показателей изменчивости в популяциях для оценки комфортности условий их существования [42, 114, 160, 172]. Вероятно, полученные нами зависимости могут быть использованы при разработке морфометрического подхода к оценке состояния популяций артемий, но для этого нужны дополнительные исследования.

4.3. Фенотипическая изменчивость *Diacyclops bisetosus*

У Cyclopoida *D. bisetosus* найдены большие различия в форме семяприёмника (рис. 4.10. А-Ж), нижняя часть которого обычно представлена большим мешком. В его верхней части расположены два рогоподобных выроста, которые были сформированы практически у всех найденных нами особей, размер этих выростов (и объём верхней части) варьировал у особей не только из разных водоёмов Крыма, но

и в одной выборке (рис. 4.10. Б, Г, Ж). В любой монографии по Европейской фауне циклопов приведены сведения об этих выростах, но нам не удалось найти ни одной иллюстрации вариации этой особенности. Вероятно, наблюдаемые изменения скорее показывают разные этапы процесса формирования рогоподобных выростов в верхней части семяприемника (то есть самки находятся на разных этапах формирования данного процесса), чем выражают индивидуальные различия.

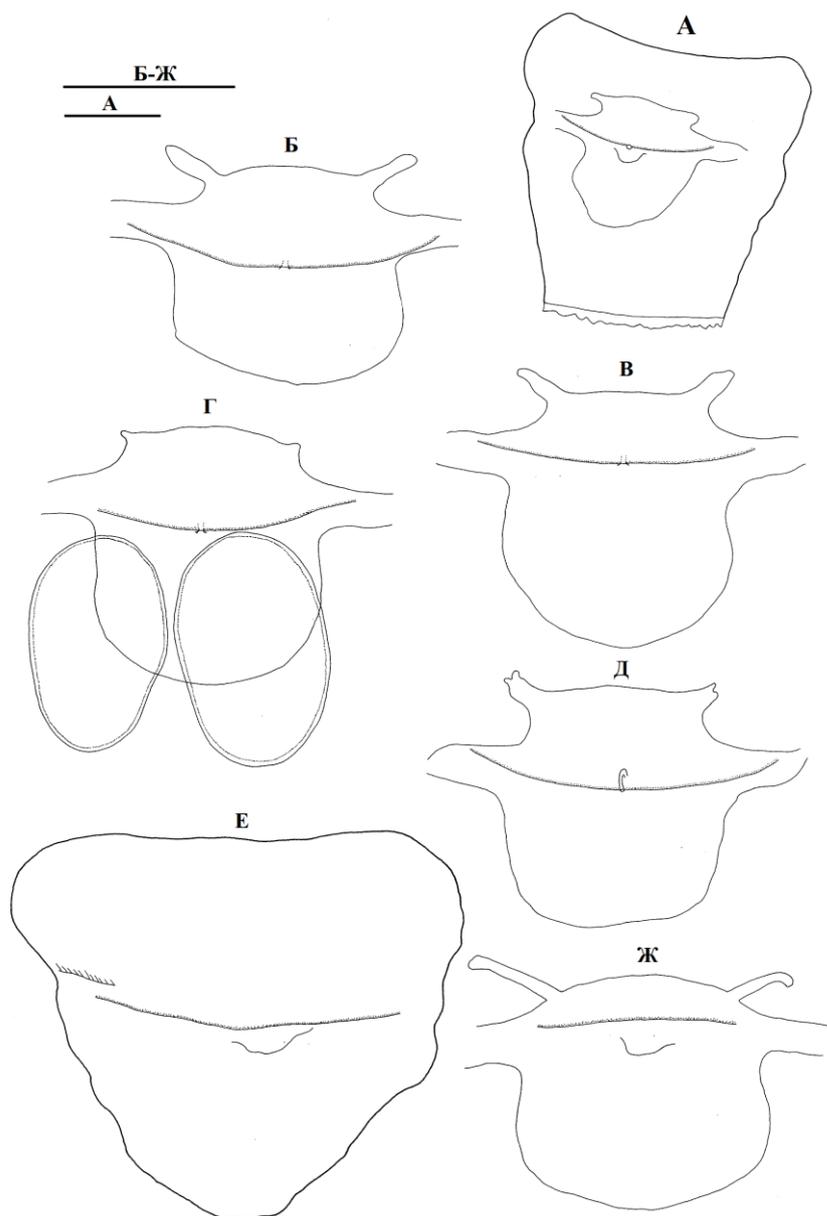


Рис. 4.10. Форма семяприёмника самок *Diacyclops bisetosus* (Rehberg, 1880): А - озеро Шимаханское; Б, Г, Ж - пруд возле с. Челядиново; В - озеро Янышское; Д - озеро Кояшское; Е - пруд у озера Тобечикского. Масштаб: 50 мкм.

РАЗДЕЛ 5

ЭЛЕМЕНТЫ ЭКОЛОГИИ РАКООБРАЗНЫХ ГИПЕРСОЛЁНЫХ ВОДОЁМОВ
КРЫМА

5.1. Солёносная толерантность ракообразных в водоёмах Крыма

В гиперсолёных водоёмах Крыма многие виды ракообразных демонстрируют высокую галотолерантность (приложение Д). Максимальная солёность, при которой были найдены *A. urmiana* и партеногенетические *Artemia*, составила 360 ‰. Другой представитель Anostraca *P. spinosa* отмечен в Крыму при солёности до 85 ‰, а в водоёмах Алжира он обитает при солёности >100 ‰.

Среди копепод максимальная галотолерантность отмечена для гарпактициды *C. retrogressus*: её неоднократно находили при солёности выше 200 ‰, а однажды - при 360 ‰ (озеро Кояшское, 5.08.12). При этом вид имел достаточно высокую численность - 1320 экз.·м⁻³, другие животные в озере в активном состоянии отсутствовали, но наблюдалось массовое развитие зелёной одноклеточной водоросли *Dunaliella*, за счёт которой, вода была окрашена в розовый цвет. Н. М. Кулагин встречал этот вид в водоёмах Крыма при солёности до 170 ‰ [57]. В Сибири *C. retrogressus* находили при солёности 198 ‰ [59], в водоёмах Алжира - до 225 ‰ [124], Франции - до 217 ‰ [148]. Максимальная солёность, при которой была найдена другая гарпактицида *M. ignea ignea* достигала 195 ‰ при численности 160 экз.·м⁻³, в водоёмах Франции её отмечали при солёности 89 ‰ [148]. Высокую галотолерантность демонстрирует каланоида *A. salinus*, взрослые особи которой найдены в озере Кояшском (7.08.13) при солёности 300 ‰ и численности 343 экз.·м⁻³. Кроме неё в озере были науплиусы артемий, гарпактициды и остракоды. В озёрах Крыма *A. salinus* нередко присутствовал при солёности выше 150 ‰, а в озёрах Сибири и Казахстана - при солёности 130-280 ‰ [15, 56, 59]. Ранее Cyclopoida в гиперсолёных водах Крыма не находили, *D. bisetosus*, *C. furcifer* и *Eucyclops* sp. в данном исследовании отмечены при солёности 150 ‰ в озере Айгульском

(12.04.13). Высокую численность 6800 экз. \cdot м⁻³ показал *D. bisetosus* при солёности 140 ‰ в озере Шимаханском (14.04.13). При солёности 210-212 ‰ были найдены копеподиты *Acanthocyclops* sp. в континентальном озере Ачи (15.04.13). Высокую солёносную толерантность рода демонстрирует вид *A. americanus* (*trajani*?), найденный при солёности 80 ‰ в озере Херсонесском. Отсутствие сведений о Cyclopoidea в гиперсолёных водах Крыма, вероятно, связано с их слабой изученностью в этих биотопах, поскольку находки Cyclopoidea известны во многих гиперсолёных водоёмах мира, о чём даёт представление приложение Е. Так, *D. bisetosus* ранее был найден при солёности до 100 ‰ в Вестфальских озёрах Германии [45], *C. furcifer borealis* Lindberg, 1956 - при солёности выше 100 ‰ в водоёмах Испании [189], представитель данного рода *Cyclops* sp. - при солёности 310 ‰ в озёрах Тибета [146].

Остракода *E. mareotica* также демонстрирует необычную галотолерантность в водоёмах Крыма - 300 ‰, известны её находки и при солёности 325 ‰ в озёрах Тибета [280]. Кладоцера *M. salina* встречалась при солёности до 110 ‰, в водоёмах Алжира её находили при солёности до 225 ‰ [124].

Некоторые типично морские виды также демонстрируют высокую галотолерантность. Копепода *A. tonsa* неоднократно встречалась при солёности 55 ‰, из литературы известно, что она может переносить и более высокую солёность - 80 ‰ [138]. Изопода *I. balthica* была найдена при солёности 75 ‰. Данный вид, как и другой вид изопод *Sphaeroma serratum* (Fabricius, 1787), уже находили в Крыму при солёности 85 ‰ [57]. Изопода *Haloniscus searlei* Chilton, 1920 обитает в Австралии при солёности до 192 ‰ [279]. Мизиды *M. slabberi* регулярно встречается в озёрах морского происхождения при солёности 55-60 ‰ и однажды встречена в озере Акташском в августе 2013 г. (60 экз. \cdot м⁻³) при солёности 120 ‰. Другой вид этого рода, *M. africana* O. Tattersall, 1952, находили в Африке при солёности 60 ‰ [150], ещё один вид мизид *Indomysis annandalei* W. Tattersall, 1914 - в Пакистане при солёности 130 ‰ [196].

Амфипода *G. aequicauda* найдена в водоёмах Крыма вплоть до солёности 74 ‰, ранее она отмечена при солёности до 68 ‰ в водоёмах Франции [148]. Высокая

галотолерантность обнаружена у разных видов амфипод - *G. locusta* (Linnaeus, 1758) - 85 ‰, *G. mucronatus* Say, 1818 - 50 ‰, *Grandidierella bonnieroides* Stephensen, 1947 и *Erichthonius punctatus* (Bate, 1857) - 80 ‰, *Parhyale inyacka* К. Н. Barnard, 1916 - 90 ‰ [57, 138]. В гиперсолёных водоёмах Крыма нами обнаружены и другие представители декапод *Carcinus maenas* (Linnaeus, 1758) - до 85 ‰, *H. leptocerus* - до 55 ‰ и креветка *P. elegans* - до 40 ‰.

Обитающие в гиперсолёных озёрах Крыма виды относятся к экстремально эвригалинным, что позволяет им существовать в водах с резкими колебаниями солёности. Приведённые нами данные показали, что виды пресноводного происхождения в изученных водоёмах являются более галотолерантными, чем морские. Такую закономерность отмечали и ранее [138]. Артемии имеют самую совершенную среди животных систему активной осморегуляции. Другие тоже галотолерантные группы ракообразных, обнаруженные в озёрах Крыма, не имеют осморегуляторных механизмов и являются осмоконформерами.

Осмоконформеры могут осуществлять регуляцию на клеточном уровне, увеличивая в клетках концентрацию осмолитов. На основании проведённых исследований, нами (совместно с Н. В. Шадриным) высказывается гипотеза, что ракообразные-осмоконформеры при высокой солёности могут поглощать с пищей осмолиты, синтезированные микроводорослями, в частности, *Dunaliella* [260], что и позволяет им существовать в гиперсолёных условиях. Известно, что наиболее галотолерантная одноклеточная зелёная водоросль *Dunaliella* в ответ на солёностный стресс синтезирует глицерол, содержание которого в клетке пропорционально солёности среды и может достигать 80 % сухой массы клеток [143]. Следует отметить, что все находки представителей Copepoda и Ostracoda в Крыму при очень высокой солёности происходили при интенсивных вспышках развития зелёной одноклеточной водоросли *D. salina*; из-за этого вода в водоёмах была розовой. Поэтому, логично допустить, что в таких условиях, питаясь дуналиеллой, ракообразные могут не тратить свои энергетические ресурсы на поддержание необходимого уровня осмолитов в своих клетках.

5.2. Покоящиеся стадии ракообразных в гиперсолёных озёрах Крыма: разнообразие и экологическая роль

Опыты по выходу науплиусов *Artemia* из цист. В первом опыте с цистами, собранными в водной толще озера Херсонесского в феврале 2013 г., первые науплиусы *Artemia* появились на 4 день в обоих экспериментальных сосудах. Все науплии вышли в течение 2-3 дней. Во втором опыте с цистами из озера Херсонесского, собранными в октябре 2012 г., первые науплиусы артемий появились на 5 день в обоих экспериментальных сосудах, а на 13 день в воде обоих сосудов отмечено массовое присутствие копеподитов *Haracticoida* с размером 0,25-0,4 мм. *Haracticoida* могут находиться в состоянии покоя на разных этапах развития - от яйца до взрослых особей [157]. Появление копеподитов *Haracticoida* при отсутствии взрослых рачков свидетельствует в пользу того, что вместе с цистами *Artemia* были собраны и высушены покоящиеся яйца *Haracticoida* или их науплиусы/первые стадии копеподитов. В двух опытах с цистами *Artemia*, собранными в августе 2009 г. в озере Джарылгач при трёх годах хранения в воде с сероводородом, через 12, а в другом опыте через 22 дня науплиусы не появились.

Опыты по выходу ракообразных из донных отложений. Наблюдали выход артемий (*A. urmiana*, партеногенетические *Artemia*), остракод (*E. mareotica*), гарпактицид (*C. retrogressus*) и кладоцер (*M. salina*). Выход моин отмечен только в одном случае, а гарпактицид - только из соли озера Кояшского. Поэтому в дальнейшем анализе они не рассматриваются.

***Artemia*.** Науплиусы *Artemia* выходили в диапазоне солёности 35-100 ‰ в 88 % проведённых опытов, в двух случаях это была *A. urmiana*, а в остальных - партеногенетические самки. Рачков не всегда удавалось дорастить до взрослого состояния. Из грунта озера Марфовского и соли озера Кояшского вывелись особи *A. urmiana*. Ранее *A. urmiana* не находили в озере Марфовском и наши данные - первое свидетельство наличия этого вида в озере. В среднем время появления первых науплиусов из грунтов составило 14,9 дней (CV=0,45) и колебалось в широких пределах - от 10 до 31 дня. Из всех полученных данных резко выделяются

результаты двух опытов с грунтами, взятыми в пересохшей части озера Тобечикского в районе активных сифонов грязевых вулканов у д. Костырино (первые науплиусы появились на 31 день). В этой части озера *Artemia* не находили в течение последних лет (солёность выше 340 ‰ или полное отсутствие воды). Из донных отложений, взятых из расположенного неподалеку активного грязевого вулкана, никто не вышел. Если исключить эти результаты, то среднее время появления первых науплиусов из грунтов составляет 12,4 дня (CV=13 ‰). Из соли озера Кояшского первые науплиусы появились быстрее - на 6 день при солёности 100 ‰. Выведение науплиусов из соли озера Кояшского изучали при солёности 150 и 100 ‰. При солёности 100 ‰ первые науплиусы (5 особей) появились на 6 день, ещё 29 науплиусов на 9 день и один науплиус - на 10 день. Их появление было довольно синхронным. В опыте с солёностью 150 ‰ за первые 10 дней не появилось ни одного науплиуса. После этого солёность снизили, разбавив раствор до 80 ‰, и через 6 дней появились первые науплиусы (21 особь), на 7 день ещё 15 науплиусов, на 9 день - 11, на 11 день - 3, на 14 день - 2, на 16 день - 2, на 18 день - 2 и на 19 день - 1. Из 5 г соли в первом случае на протяжении опыта вышло 35 науплиусов, а во втором - 54. В среднем из 1 г соли суммарно на протяжении опыта выходило 8,9 науплиусов. Продолжительность периода выхода науплиусов из грунтов разных озёр (от регистрации первых до последних науплиусов) колебалась в одних от 2 до 3 дней, в других от 14 до 15 дней.

Ostracoda. Ostracoda (*E. mareotica*) из грунтов озёр Ачи и Акташское вывелись в шести опытах при солёности 35-50 ‰. В 4 случаях они появлялись вслед за *Artemia*, на 20-22 день с начала опыта. Во втором опыте из грунта, взятого на осушке Акташского озера, вышли только остракоды на 11 и 16 день с начала опыта. В среднем первые остракоды появились на 18,5 день. Размер выходящих из грунта остракод составлял 0,25-0,30 мм. Исходя из этого, можно предположить, что в грунтах находились их покоящиеся яйца.

Учитывая наши и литературные данные [227], можно констатировать, что в гиперсолёных озёрах Крыма все отмеченные в планктоне ракообразные, за исключением Malacostraca, имеют покоящиеся яйца, которые могут накапливаться и

сохраняться долго после высыхания водоёмов. Это общая особенность ракообразных в водоёмах, подверженных частым колебаниям солёности и/или высыханию [110, 187, 226, 227].

В опытах, когда цисты *Artemia* на протяжении трёх лет хранились в сероводородной среде при отсутствии кислорода, науплиусы не появились. Известно появление науплиусов из цист, сохраняющихся в течение четырёх лет в среде без кислорода и сероводорода [155], по-видимому, в нашем случае наличие сероводорода было тем фактором, который привел к гибели цист. Между нашими и экспериментами J. S. Clegg [155], есть отличие; он сначала высушивал цисты, а затем помещал их в водную среду без кислорода; мы цисты предварительно не высушивали. Необходимы дальнейшие исследования по устойчивости цист *Artemia* к бескислородным условиям и сероводороду.

Максимальный выход *Artemia* из цист, извлечённых из донных осадков крымских озёр, полученный в работе [227] наблюдался через три дня при солёности 36 ‰, что близко к результатам наших экспериментов (3-5 дней). В наших опытах с солью при солёности 100 ‰ выход науплиусов произошёл на 6 день, а при более высокой солёности - 150 ‰, они не появились. По-видимому, слишком высокая солёность блокирует или замедляет выход науплиусов из цист. В экспериментах, которые были проведены с донными отложениями, среднее время появления первых науплиусов было 15 дней в диапазоне солёности 35-100 ‰. Сравнивая результаты наших экспериментов с отдельно высушенными цистами *Artemia* и донными отложениями, можно отметить, что науплиусы из цист вышли гораздо быстрее, чем из отложений. Похожие результаты были получены и с покоящимися яйцами *Cladocera* и *Copepoda*: общее количество ракообразных появившихся за 36 дней было примерно таким же, но науплиусы из выделенных цист вышли более быстро и синхронно, чем из отложений [191]. Можно сделать вывод, что у разных групп ракообразных некоторые компоненты донных отложений замедляют и десинхронизируют выход из покоящихся яиц, например, у *Artemia* и *Ostracoda*. Несинхронный выход ювенилов из покоящихся яиц, которые находятся в донных отложениях, является одним из приспособлений, которые позволяют им

существовать в экстремальных и непредсказуемо меняющихся условиях, снижая риск того, что все науплиусы появятся в неподходящих условиях [166].

Покоящиеся яйца разных групп ракообразных имеют высокую устойчивость к пищеварительным ферментам птиц и могут переноситься ими на большие расстояния [167, 245]. Таким образом, высокая толерантность покоящихся яиц может рассматриваться как адаптация к быстрому заселению временных и новых водоёмов [173].

Покоящиеся яйца ракообразных могут выживать в донных отложениях озёр десятки, а порой и сотни лет [119, 245]. При наступлении благоприятных условий для развития лишь часть покоящихся яиц в донных отложениях активизируется, другая всё ещё находится в «спящем» состоянии [187]. Наличие банка покоящихся стадий ракообразных в отложениях, накопленных в течение десятилетий - веков - это память как всего таксоцена ракообразных, так и отдельных популяций о прошлых изменениях окружающей среды. Генетическое разнообразие банка покоящихся стадий ракообразных значительно выше, чем активной части [187]. Это один из важных механизмов для поддержания генетического разнообразия популяций ракообразных и их существования в чрезвычайно меняющихся условиях. Было высказано предположение о том, что существует возможность избирательной активации банка покоящихся стадий, то есть наличие альтернативных метагеномных проявлений таксоцена ракообразных и их популяций в экосистемах солёных озёр [109]. Однако экспериментальные данные, подтверждающие это, пока отсутствуют.

5.3. Двигательная активность *Artemia*

Для того, чтобы лучше понять функционирование популяций *Artemia* в природе и системах культивирования, требуется углублённое знание закономерностей их поведения. Были проведены этологические наблюдения за *Artemia* в лабораторных условиях и естественных водоёмах Крыма [130].

Рост и изменение двигательной активности партеногенетических популяций *Artemia* в процессе онтогенеза. Обобщённые данные по изменению

средней длины рачков в экспериментах с января по апрель показаны на рис. 5.1. А. В 1-й день (30 января 2013) 1-го эксперимента (январь-апрель) размер рачков колебался от 2,6 до 3,5 мм (в среднем 2,87 мм), на 46-й день эксперимента длина рачков достигла 9,5-10,5 мм (в среднем 10 мм), в последующие дни (некоторые самки жили до 6,5 месяцев) размер их не увеличился (рис. 5.1.А). В июльском эксперименте при солёности 70 ‰ средний размер рачков увеличился с 0,93 (1-й день) до 1,73 мм (9-й день); при 142-145 ‰ он увеличился с 0,96 до 1,33 мм (6-й день) и 1,35 мм (11-й день). Суммируя данные экспериментов, проанализировали кривую роста с первого дня жизни рачков до достижения дефинитивного размера тела, то есть в течение первых 50 дней жизни (рис. 5.1. Б); кривая аппроксимируется уравнением ($R=0,985$; $p=0,0001$):

$$L_t = 0,465 \tau^{0,804}, \quad (5.1)$$

где L_t - средняя длина *Artemia*, мм на τ день.

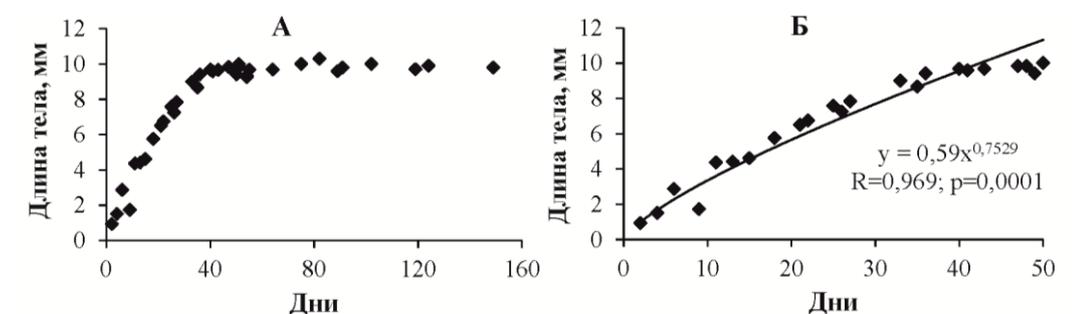


Рис. 5.1. Изменение средней длины самок *Artemia* в процессе роста (А - в течение всего эксперимента, Б - в течение первых 50 дней)

Учитывая то, что скорость роста зависит от условий питания и температуры, данное уравнение отражает только те условия, при которых происходил эксперимент. Разнообразие кривых роста для различных условий питания при одной температуре может быть описано в виде веера кривых [104].

Во время роста произошли количественные изменения характеристик двигательной активности. С увеличением размера ракообразных максимальная

скорость движения увеличивается, по крайней мере, до размеров животных 8-9 мм; зависимость аппроксимируется уравнением ($R=0,874$; $p=0,0005$):

$$V_m = 3,82 L^{0,575}, \quad (5.2)$$

где V_m - максимальная скорость, $\text{мм}\cdot\text{с}^{-1}$, L - длина, мм.

Другую зависимость мы увидим, анализируя влияние размера на среднюю скорость движения (рис. 5.2). Средняя скорость движения практически не зависит от размера, а начиная с размера около 7-8 мм она негативно связана с длиной рачков.

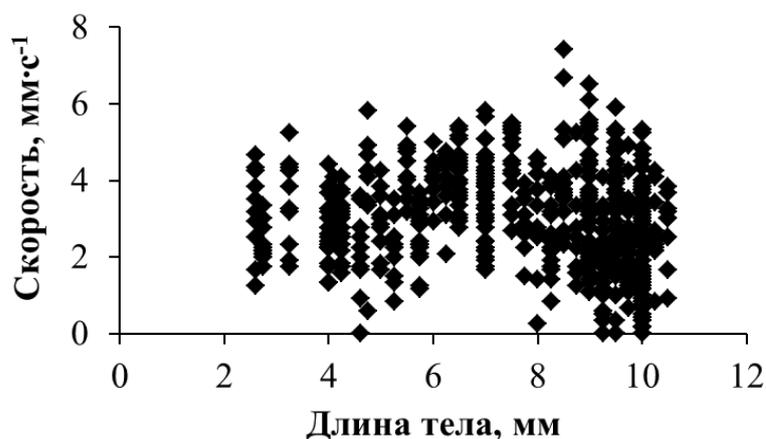


Рис. 5.2. Средняя скорость движения разноразмерных *Artemia* (в течение 1 мин)

Соотношение между максимальной и средней скоростью движения (V_m/V_{av}) увеличивается с размером *Artemia* согласно уравнению:

$$V_m/V_{av} = 1,45 L^{0,265}. \quad (5.3)$$

Анализ результатов экспериментов показал, что средняя скорость движения *Artemia* одной размерной группы - довольно изменчивая величина, в таблице 5.1 представлены характеристики изменчивости разных размерных групп.

Таблица 5.1

**Изменчивость средней скорости движения в разных размерных группах
Artemia (в среде без пищи)**

Диапазон размеров, мм	Солёность, ‰	Средняя скорость, мм·с ⁻¹	Стандартное отклонение	CV, %
0,6-1,0	145	1,35	0,876	65
0,6-1,0	70	1,47	0,460	32
1,0-1,5	145	1,33	0,508	38
1,0-1,5	70	1,76	0,411	23
2,5-3,5	70	3,01	0,559	19
4,0-5,0	70	2,90	0,626	22
6,0-7,0	70	3,82	0,592	16
7,5-8,0	70	3,69	0,927	25
8,0-9,0	70	3,31	0,735	22
9,5-10,5	70	2,35	0,905	39

Для анализа использовали среднюю скорость, рассчитанную на основе 10 одномоментных наблюдений за каждым рачком. В настоящее время мы не можем объяснить эти различия. Анализ зависимости коэффициентов вариации (CV) индивидуальных различий средней скорости показал, что существует связь между размером и CV средней скорости ракообразных. Максимальные CV наблюдались среди науплиусов и среди самых крупных из взрослых особей.

Влияние солёности и наличия пищи на двигательную активность партеногенетических *Artemia*. При отсутствии пищи (микроводорослей), в экспериментах, проведенных в январе-апреле, наблюдалась выраженная отрицательная зависимость средней скорости движения взрослых рачков от солёности в диапазоне 35-142 ‰, средние значения для всех опытов при разной солёности даны в таблице 5.2.

Таблица 5.2

Средняя скорость движения разных размерных групп *Artemia* в разных средах

S, ‰	T, °C	В среде с микроводорослями				В среде без микроводорослей			
		NO	V _{av} , мм·с ⁻¹	CV, %	SD	NO	V _{av} , мм·с ⁻¹	CV, %	SD
Взрослые, L=9-10 мм									
35	18	60	2,02	70	1,41	60	3,61	59	2,14
100	18	30	1,36	66	0,89	30	3,49	38	1,33
120	18	30	1,82	40	1,71	30	2,07	31	0,64
142	25	20	1,68	60	1,01	20	3,49	52	1,82
Метанауплиусы, L=1,0-1,5 мм									
70	27	60	2,05	29	0,59	80	1,60	35	0,56
145	27	100	1,50	39	0,59	120	1,45	37	0,53
Науплиусы, L=0,6-1,0 мм									
70	27	-	-	-	-	10	1,79	22	0,39
145	27	20	1,15	43	0,49	30	1,35	65	0,88

Примечание: S - солёность; T - температура; NO - количество 1 мин. наблюдений; V_{av} - средняя скорость движения; SD - стандартное отклонение; L - длина рачков

Температура не была одинаковой во всех опытах со взрослыми рачками. Поэтому для расчета уравнения зависимости средней скорости движения взрослых рачков от солёности в среде без пищи при температуре 20 °C, используя коэффициент Q₁₀=2,2, привели скорость движения к 20 °C. Зависимость может быть аппроксимирована уравнением (R=-0,86; p=0,05):

$$V_{av} = -0,016 S + 4,560 \quad (5.4)$$

где S - солёность, ‰.

Средняя скорость движения у метанауплиусов также уменьшалась с ростом солёности (табл. 5.2).

Максимальная скорость движения взрослых рачков существенно не меняется в зависимости от солёности. Вертикальная компонента движения уменьшается с увеличением солёности. При солёности до 100 ‰ рачки используют для плавания почти весь объём экспериментального сосуда. При более высокой солёности (142 ‰) рачки (L=9-10 мм) в сосуде высотой 7 см в основном сосредоточены в нижнем 1-сантиметровом слое воды. Изредка рачки быстро всплывали, в большинстве случаев - почти вертикально брюшком вверх. Можно предположить, что они пассивно вытеснялись более плотной водой. Активно вверх они всплывали реже. После этого они начинали очень медленно под наклоном двигаться вниз. Затем снова зависали у дна сосуда. Рачки проводили около 80 % всего времени в 1-сантиметровом придонном слое, 13 % - в слое 1-2 см от дна, 5 % - в слое 2-3 см, один раз в течение 10 минут, они всплывали в слой 4-6 см выше дна. При солёности 100-250 ‰ взрослые *Artemia* демонстрировали подобное поведение в природе (визуальные наблюдения).

При солёности 35, 100 и 142 ‰ сравнение двигательной активности показало, что средняя скорость движения взрослых *Artemia* была значительно ниже (40-60 %) в среде с пищей - микроводорослями ($p=0,0005$) (табл. 5.2).

Продолжительность прекопулятивной стадии у *Artemia urmiana*. Наши наблюдения в лабораторных условиях подтвердили более ранние исследования, проведённые P. Sorgeloos и S. Kujlasekarapandian [263], которые пишут, что начало прекопулятивной стадии у взрослых *Artemia* инициируется самцом, он обхватывает самку своими вторыми антеннами, которые преобразованы в массивные клешневидные органы, между последней парой грудных ног и семявыводящим отверстием. В такой позиции, которую называют «riding position» или «позиция для верховой езды», пара может находиться довольно долго, синхронизируя гребную активность плавательных конечностей. *A. urmiana* в этом положении в наших экспериментах показана на рисунке 5.3.



Рис. 5.3. *A. urmiana* в «riding position»

Продолжительность пребывания в этом положении у разных пар *A. urmiana* в экспериментах варьировала довольно широко - от 10 дней (75 %, 20-21 °С) до 27 дней (70 %, 16-17 °С). В половине случаев, расцепившиеся самец и самка плавали в свободном состоянии в течение 2-3 дней, а затем сцеплялись снова ещё на 2-7 дней. Пары постоянно находились в таком состоянии в среднем в течение 19 дней. В этом положении сцепленные пары активно двигались, в основном в вертикальной плоскости; скорость этих пар была примерно в два раза выше, чем у одиноких самок. Скорость одиноких самок была близка к средней скорости партеногенетических самок такого же размера. Так как не наблюдали момент копуляции, нельзя определить находились ли рачки в этой позиции какое-то время после копуляции или нет. Не всегда можно было своевременно увидеть перелинявшие экзувии на дне сосуда, но в некоторых случаях отмечалось их появление за несколько дней до фактического разъединения пар. После завершения прекопулятивной стадии, самки обычно жили значительно дольше, чем самцы, но в одной паре самец пережил самку на 49 дней. В озере Кояшском во время взятия проб в течение нескольких дней в августе 2004 г., почти все особи *A. urmiana* были соединены попарно (Н. В. Шадрин, устное сообщение).

Наблюдения за скоплениями *Artemia* в природе. В некоторых гиперсолёных озёрах Крыма (Бакальское, Херсонесское, Шимаханское, Джарылгач и др.) при солёности 15-120 ‰ и на глубине не менее 0,4 м в безветренную погоду наблюдали почти сферические скопления *Artemia*. Скопления 0,3-0,5 м в диаметре визуально напоминали плотные рои, которые медленно перемещались над дном. Например, в озере Бакальском, плотность *Artemia* в стае была очень высока - до $1500000 \text{ экз.}\cdot\text{м}^{-3}$ (Н. В. Шадрин, устное сообщение). Следует отметить, что средняя плотность рачков в озере вне скоплений в то время не была высокой, не более $1000-2000 \text{ экз.}\cdot\text{м}^{-3}$. Смешанные рои *Artemia* и *M. salina* ($10000000 \text{ экз.}\cdot\text{м}^{-3}$) иногда наблюдали в гиперсолёных озёрах Крыма, например, они были отмечены в озере Херсонесском [39]. Во многих гиперсолёных водоёмах Крыма (Кояшском, Узунларском, Тереклы-Конрадском и др.) глубина водной толщи часто не более 15 см. *Artemia* в таких условиях образует дисковидные, а не сферические скопления, как правило, вблизи дна, и очень редко у поверхности воды. В некоторых случаях наблюдались дисковидные скопления *Artemia* в озёрах с очень чистой водой, практически без фитопланктона, но с интенсивно развитой донной биопленкой. Визуальные наблюдения показали, что при движении стаи происходило взмучивание донных осадков. Перемещение стаи происходило постоянно со случайными поворотами, не резкими изменениями направления движения, это позволяло предположить, что существует общий вектор движения стаи. Сами скопления постоянно пульсировали, а некоторые изменяли форму и размер. Это говорит о том, что есть определённая координация движения между индивидуумами.

Рост и изменение двигательной активности в процессе онтогенеза. Онтогенетические изменения механизма передвижения и характер двигательной активности были описаны для артемий до размера 4 мм [281]. Изменения двигательной активности животных в онтогенезе обусловлены, с одной стороны, изменением биомеханических и энергетических ограничений, а с другой - необходимостью перемещения. Увеличение максимальной скорости движения зависит от увеличения биомеханических возможностей во время роста, но изменение средней скорости движения больше зависит от потребностей в движении

для питания и дыхания. У плавающих животных онтогенетические изменения размера и формы будут влиять на механизм, с помощью которого они себя двигают [281], определяя возможность их двигательной активности. Т. А. Williams [281] изучал онтогенетические изменения движения и обнаружил, что у науплиусов *Artemia* при увеличении длины тела от 0,4 до 4 мм, максимальная скорость движения увеличивается от 1,8 до 9,9 мм·с⁻¹. Объединив все наши данные с данными Т. А. Williams [281] в общую матрицу «размер - максимальная скорость движения» для *Artemia* размером от 0,4 до 10,5 мм, сделали общий регрессионный анализ (рис. 5.4). Зависимость может быть аппроксимирована ($R=0,888$; $p=0,005$) уравнением:

$$V_m = 1,205 L^{0,82}. \quad (5.5)$$

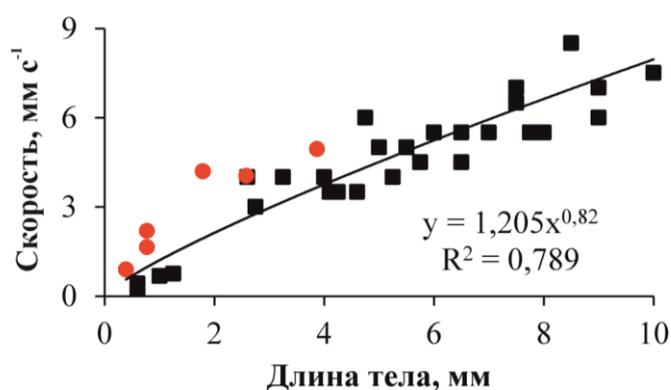


Рис. 5.4. Изменение максимальной скорости движения партеногенетических *Artemia* в онтогенезе (■ - собственные данные; ● - данные [281])

Удивительно, что одно уравнение может описать зависимость во всём диапазоне размеров *Artemia*, так как рачки используют разные механизмы движения на науплиальной и взрослой стадиях. Что касается потребностей в движении, то можно отметить, что снижение средней скорости движения совпадает с окончанием роста. Это вполне понятно, учитывая то, что движение у *Anostraca* в первую очередь необходимо для потребления пищи и кислорода. Потребность в энергии, используемой для формирования яиц, вероятно, меньше, чем расходы на рост тела.

Эффективность улавливания микроводорослей и использования кислорода увеличивается значительно быстрее, чем размер артемий [217], это способствует уменьшению потребностей в движении. Это предположение косвенно подтверждается экспериментальными данными о влиянии присутствия хищников (личинки рыб) на скорость движения ювенилов *Artemia* разного размера [141]. Используя эти данные [141] построили графики и рассчитали параметры уравнений (рис. 5.5).

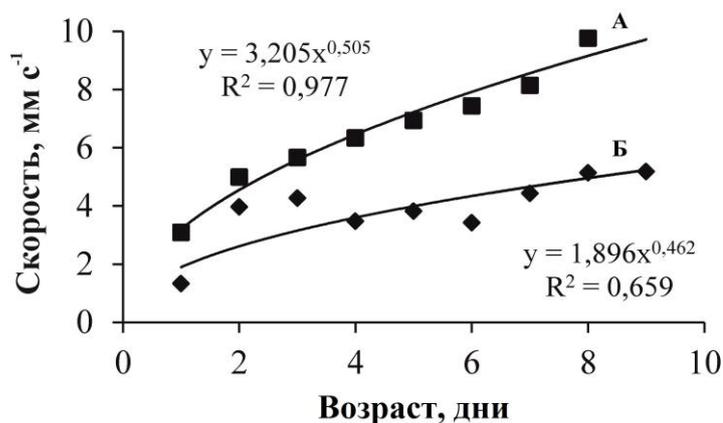


Рис. 5.5. Изменение средней скорости движения *Artemia* в процессе роста в среде с хищником (А) и без него (Б) (рассчитано по данным [141])

В экспериментах в присутствии хищника, скорость движения рачков (V_m) увеличивается с возрастом значительно больше, чем скорость в условиях без хищника (V_{av}) (рис. 5.5). Очевидно, что в экспериментах с хищником скорость движения артемий была близка к максимуму, а в экспериментах без хищника наблюдалась средняя стандартная скорость. Различие между скоростью движения в сосудах с хищниками и без них увеличивается с возрастом, подобно тому, как это было в наших экспериментах (уравнение 5.3). Эктотермные животные характеризуются увеличением резервных метаболических возможностей (максимальная скорость метаболизма/стандартная скорость метаболизма) при увеличении размера, при этом также происходит уменьшение энергии, необходимой

для перемещения единицы массы тела на единицу расстояния [255]. Увеличение резервных метаболических возможностей в онтогенезе артемий приводит к уменьшению прямой зависимости их двигательного поведения от факторов окружающей среды. Это дает *Artemia* возможность развивать более сложные формы поведения в онтогенезе.

Влияние солёности на двигательную активность и пространственное распределение *Artemia* в водоёмах. Не было найдено значимой зависимости максимальной скорости движения от солёности. Одно из возможных объяснений этого может заключаться в том, что одновременно с возрастанием сопротивления жидкости движению с ростом солёности увеличивается эффективность гребкового движения [121]. Наблюдаемое снижение средней скорости движения с увеличением солёности, однозначно трудно интерпретировать. Возможно, это связано с увеличением интенсивности и эффективности повышения потребления кислорода с ростом солёности [163].

Влияние солёности на вертикальное распределение *Artemia* наблюдали в ряде глубоких водоёмов [16, 133]. Общий характер вертикального распределения характеризуется тем, что численность взрослых стадий увеличивается с глубиной, а число науплиусов и метанауплиусов было самым высоким в самом верхнем слое. Удельный вес *Artemia*, которые имеют хороший механизм осморегуляции, колеблется в очень узком диапазоне от 1,0308 до 1,0342 [158]. Плотность воды возрастает с солёностью. Максимальная плотность *Artemia* (в таласогалинных водах) соответствует плотности воды при солёности 45-50 ‰ (при температуре 10-30 °C) [33]. Таким образом, при более высокой солёности рачки расходуют больше энергии, чтобы двигаться вниз, что является энергетически невыгодным. Для науплиусов *Artemia* при солёности 8,5-50 ‰ было показано, что вниз рачки всегда двигались быстрее, чем вверх, но при 100 ‰ вниз рачки двигались гораздо медленнее, чем вверх, демонстрируя существенную положительную плавучесть [158]. Незрелый механизм движения и положительный фототаксис являются причинами, которые в первую очередь приводят к увеличению степени концентрации науплиусов в поверхностном слое при увеличении солёности, что

наблюдали в некоторых озёрах [16, 41, 133]. При более высокой солёности 150-200 ‰ движение вниз является очень энергоёмким процессом, поэтому в озёрах Крыма с высокой солёностью все донные организмы вынуждены существовать в планктоне [41]. Другой фактор, который также может объяснить, в некоторой степени, переход в верхние слои с увеличением солёности - уменьшение растворимости кислорода в воде с ростом солёности и уменьшение концентрации кислорода с глубиной [258].

Несмотря на это, как показали наши эксперименты и наблюдения, взрослые *Artemia* в самых мелких водоёмах часто предпочитают оставаться в нижнем слое воды. Это означает, что солёность не единственный фактор, определяющий вертикальное распределение артемий в водоёмах. Наличие взрослых *Artemia* в придонном слое отчасти обусловлено, вероятно, их отрицательным фототаксисом. Обычно скопления артемий наблюдали в мелководных водоёмах в придонном слое при высокой солёности в чистой воде, где фитопланктон предположительно отсутствовал, а дно было покрыто фотосинтезирующей биопленкой. Продуктивность этих биопленок высока; происходит интенсивное насыщение кислородом (перенасыщение) в придонном слое в дневное время [252]. В этом случае концентрирование *Artemia* в придонном слое, возможно, вызвано поиском кислорода и пищи.

Влияние наличия микроводорослей на двигательную активность и пространственное распределение *Artemia* в водоёмах. Влияние наличия и концентрации пищи (водорослей) на скорость движения планктонных ракообразных хорошо изучено [103, 195]. Изменения в пищевом поведении, например сокращение скорости, при увеличении концентрации пищи являются простыми реакциями кинезиса, которые наблюдали у разных организмов [47, 192]. Эти изменения в поведении не случайны и определяются, по-видимому, эффективностью такой организации пищевого поведения в среде с агрегированным распределением пищи. Переключение поведения с одной тактики (поиск скопления пищи) на другую (питание в скоплении) определяется концентрацией пищевых объектов [108, 253]. В результате животные проводят больше времени в области с повышенной концентрацией пищи. Отсутствие таких реакций у науплиусов в наших

экспериментах, вероятно, связано с низким развитием сенсорных механизмов и сложных форм поведения на этой стадии. У метанауплиусов уже отмечено снижение скорости и прямолинейности движения в среде с пищей [184].

Концентрация фитопланктона также может влиять на вертикальное и горизонтальное распределение *Artemia* в естественных водоёмах. В некоторых случаях наблюдали придонные скопления *Artemia* в озёрах с крайне бедным фитопланктоном, но с интенсивно развитой донной биопленкой. В этих условиях артемии переходят на потребление бентосных микроводорослей. Во время визуальных наблюдений было отмечено, что при движении скопления происходит взмучивание осадков, и эти взмученные микроводоросли и/или детрит фильтруются ракообразными. Синхронизация двигательной активности в агрегациях *Artemia* перемещающихся над дном может способствовать взмучиванию бентосных микроводорослей и детрита, что улучшает условия питания рачков.

Продолжительность прекопулятивного состояния *Artemia*.

Прекопулятивная охрана самцом самки от других самцов, путем сцепления, в разных группах ракообразных хорошо известна [201, 203, 206, 242]. Несмотря на то, что для *Artemia* охрана самцами самок была документально зафиксирована давно [201], других количественных данных не найдено. А. С. Jensen [201] отметил, что *A. franciscana* Kellogg, 1906 может находиться в «riding position» до 5 дней, в наших экспериментах *A. urmiana* находилась в этом состоянии до 29 дней. Известно, что продолжительность прекопулятивного состояния может быть до 10 дней у некоторых изопод [203], до 1 месяца у представителей амфипод [275] и до 35 дней у плавающих крабов *Arenaeus cribrarius* (Lamarck, 1818) [242]. В связи с этим, продолжительность пребывания *Artemia* в прекопулятивном состоянии сцепления самца с самкой не кажется уникальной. Другие исследования показали, что продолжительность этого этапа у ракообразных обратно пропорциональна температуре, варьируя в пределах порядка величин [206, 275]. С учётом этого предполагается, что при более низких температурах этот этап у артемий может длиться более 1,5 месяца.

Прекопулятивное сцепление самца с самкой часто рассматривают как межполовой конфликт, где цели самцов и самок различаются [203]. Принимая во внимание продолжительность этого состояния и наблюдаемого поведения сцепленных пар, трудно сделать окончательный вывод в отношении данного вопроса для *Artemia*, так как не представляется возможным рассчитать все затраты и выгоды от такого поведения. Перед копуляцией самец *Artemia* прикрепляется к заднему яйцевому мешку самки с помощью своих клешней - сильно модифицированной второй антенны. Пара *Artemia*, таким образом, соединившись, плавает тандемом несколько дней и копулирует сразу после линьки самки. При движении пары метакрональное движение конечностей сцепленных рачков синхронизируется [211]. С. М. Lent [211] писал, что самец *Artemia*, который, как правило, меньше и имеет более высокую скорость гребных движений, чем самка, задаёт ритм для пары, и таким образом он является лидером в паре, стимулируя движение конечностей с более высокой частотой, по сравнению с той, которая наблюдается у одинокой самки. Биологическое преимущество метакрональной координации между сцепленными артемиями очевидно; такое скоординированное поведение поддерживает более интенсивные потоки воды, обеспечивая одновременно эффективное плавание и надёжный источник пищи и кислорода в период прекопулятивного плавания [211]. Можно согласиться с данным утверждением, что это выгодно для обоих, так как в таких условиях самки артемий будут иметь возможность потреблять больше пищи, и это должно привести к увеличению продукции яиц. Из полученных результатов следует методический вывод, что эколого-функциональные характеристики (дыхание, питание), полученные в опытах с одиночными самками двуполых артемий, могут быть существенно ниже таковых у взрослых самок в природе. Однако необходимо специальное исследование данного вопроса.

Скопления *Artemia* в природе. Скопления *Artemia*, похожие на те, которые наблюдались в гиперсолёных водоёмах Крыма, были также отмечены в разных водоёмах и в других регионах [212, 221]. Размер этих скоплений колебался от 0,2 до 2 м в ширину. Из этого можно сделать вывод, что образование скоплений *Artemia*

является обычным явлением. В этом плане *Artemia* не являются исключением: подобные скопления обычны в разных группах планктонных ракообразных [126]. С учётом литературных данных, и наших наблюдений можно предположить, что есть внутрипопуляционные механизмы формирования скоплений. Было предложено множество разных причин и механизмов формирования стай планктонных ракообразных [108, 126, 278].

Вероятно, можно говорить об онтогенезе группового поведения *Artemia*. Показано, что первые стадии науплиусов способны образовывать скопления с одинаковым фототаксическим ответом, при этом нет никакой координации в движении разных рачков [156]. Плавательный аппарат и сенсорные возможности *Artemia* развиваются в онтогенезе, поэтому, можно предположить, с учётом наших наблюдений в природе, что у артемий в онтогенезе развиваются сенсорные механизмы и возможности координации своего поведения, аналогично предложенному для копепод [108]. Тем не менее, на данный момент это только предположение, так как онтогенез поведения *Artemia* ещё недостаточно изучен.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследование видового состава и элементов экологии ракообразных в гиперсолёных водоёмах Крыма позволяет сделать вывод, что эта разнообразная группа животных отличается высокой галотолерантностью. Верхние пределы галотолерантности ряда видов в природе оказались значительно выше, чем ранее было известно. Выдвинута и обоснована гипотеза, что галотолерантность видов в природе определяется как физиологическими возможностями вида, так и биотическим окружением. Солёность, температура и биотические факторы могут влиять на присутствие вида в водоёме, его численность и морфологические характеристики. Исследование банка покоящихся стадий ракообразных в ряде озёр позволило сделать вывод, что все виды, наиболее часто встречающиеся в гиперсолёных озёрах, имеют покоящиеся стадии. И это является одним из механизмов, позволяющих видам существовать в экстремальной и изменчивой среде. Сравнение морфологического облика особей *Arctodiaptomus salinus* и партеногенетических *Artemia* из разных водоёмов показало, что отдельные популяции достоверно различаются друг от друга по ряду морфометрических показателей, что может быть объяснено различиями среды, а также начальными этапами дифференциации популяций. Изучение онтогенеза двигательной активности у партеногенетических *Artemia* показало, что эти примитивные ракообразные имеют довольно разнообразное поведение, которое развивается в процессе индивидуального развития. Проведённое исследование подтверждает необходимость дальнейшего комплексного изучения этой интересной и важной группы животных, которая играет ключевую роль в функционировании экосистем экстремальных гиперсолёных водоёмов.

ВЫВОДЫ

1. Впервые дан наиболее полный видовой состав ракообразных гиперсолёных водоёмов Крыма, который включает 41 вид, относящихся к 4 классам и 10 отрядам. Впервые для гиперсолёных водоёмов Крыма обнаружены *Acanthocyclops americanus*, *Cyclops furcifer*, *Diacyclops bisetosus*, *Echinogammarus olivii*, *Metis ignea ignea*, *Palaemon elegans*. Новыми для Крыма являются *Acanthocyclops trajani*, *Eucyclops roseus*, *Thermocyclops oithonoides*, *Mesocyclops pehpeiensis* и *M. isabellae*, два последних вида - новые и для Европы.

2. Установлено, что межгодовая и сезонная динамика таксономического состава ракообразных в активном состоянии в гиперсолёных водоёмах Крыма определяется, в первую очередь, колебаниями солёности и биотическими факторами, в частности, хищниками.

3. Суммарная плотность ракообразных в изученных гиперсолёных озёрах колебалась от 30 до 787 200 экз.:м³. Её максимальные значения выше, чем отмеченные ранее в морских и пресноводных биотопах региона. Отрицательное влияние на численность оказывает солёность, а температура и рН не оказывают существенного влияния.

4. Выявлена достоверная обратная зависимость между численностью остракод и артемий в водоёмах. Экспериментально доказано, что остракоды поедают науплиусов артемий длиной 0,5 – 0,9 мм, что объясняет найденную зависимость.

5. Обнаружены две размерные формы у *Arctodiaptomus salinus* и партеногенетических *Artemia*. Установлено, что на линейные размеры *Arctodiaptomus salinus* и партеногенетических *Artemia* отрицательно влияют солёность и температура. Это можно объяснить тем, что указанные факторы сильнее влияют на питание, чем на траты на обмен и скорость развития животных.

6. Установлено, что максимальная солёность, при которой встречались активные стадии ракообразных в исследованных водоёмах, для ряда видов значительно выше известной ранее. Для *Artemia urmiana*, партеногенетических

Artemia и *Cletocamptus retrogressus* – 360 ‰, *Arctodiaptomus salinus* и *Eucypris mareotica* – 300 ‰, *Acanthocyclops* sp. – 212 ‰, *Metis ignea ignea* – 195 ‰, *Diacyclops bisetosus*, *Cyclops furcifer* и *Eucyclops* sp. – 150 ‰. Высокая галотолерантность копепод-осмоконформеров объяснена потреблением ими экзоосмолитов, синтезируемых водорослями при высокой солёности.

7. Впервые установлено наличие покоящихся яиц у *Cletocamptus retrogressus* и *Eucypris mareotica*, что обуславливает возможность их существования в периодически пересыхающих водоёмах и переноса птицами в новые места обитания.

8. Обнаружены две размерные группы цист у партеногенетических *Artemia* в донных отложениях озёр – 243 мкм (диплоидные) и 279 мкм (полиплоидные), что свидетельствует о генетической неоднородности банка покоящихся яиц партеногенетических артемий в Крыму.

9. Установлено, что при увеличении длины тела от 0,4 до 10 мм максимальная скорость движения партеногенетических *Artemia* в эксперименте возрастает от 0,4 до 8,5 мм·с⁻¹; средняя скорость практически не изменяется.

10. Впервые экспериментально установлено, что продолжительность прекопулятивного состояния *Artemia urmiana* варьирует в пределах 10 - 27 дней.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ

1. Аганесова, Л. О. Выживаемость и длительность развития копепод *Calanipeda aquaedulcis* и *Arctodiaptomus salinus* в зависимости от питания микроводорослями разных таксономических групп / Л. О. Аганесова // Мор. экол. журн. – 2011а. - Т. 10, № 2. - С. 28-33.
2. Аганесова, Л. О. Репродуктивные характеристики самок копепод *Calanipeda aquaedulcis* и *Arctodiaptomus salinus* при питании микроводорослями разных таксономических групп / Л. О. Аганесова // Мор. экол. журн. – 2011б. - Отд. вып. № 2. - С. 7-10.
3. Аганесова, Л. О. Длительность развития копепод *Calanipeda aquaedulcis* и *Arctodiaptomus salinus* при разном температурном режиме культивирования / Л. О. Аганесова // Мор. экол. журн. - 2013. - Т. 12, № 1. - С. 19-25.
4. Аладин, Н. В. Современная фауна остаточных водоемов, образовавшихся на месте бывшего Аральского моря / Н. В. Аладин, И. С. Плотников // Тр. Зоол. ин-та РАН. - 2008. - Т. 312, № 1-2. - С. 145-154.
5. Алещенко, Г. М. Модель фенотипического разнообразия популяции в случайной среде / Г. М. Алещенко, Е. Н. Букварева // Журн. общ. биол. - 1991. - Т. 52, № 4. - С. 499-508.
6. Алтухов, Ю. П. Генетические процессы в популяциях : учеб. пособие / Ю. П. Алтухов ; ред. Л. А. Животовский. - 3-е изд., перераб. и доп. - М. : Академкнига, 2003. - 431 с.
7. Ануфриева, Т. Н. Таксономическая структура зоопланктона минерализованных озер Хакасии / Т. Н. Ануфриева // Вестн. Красн. гос. ун-та. Сер. естеств. науки. - 2006. - № 5. - С. 69-73.
8. Ануфриева, Е. В. Свободноживущие Cyclopidae (Copepoda, Cyclopoidea) в соленых и гиперсоленых водоемах Крыма: новые находки / Е. В. Ануфриева // Мор. экол. журн. - 2014. - Т. 13, № 2. - С. 24-30.

9. Ануфриева, Е. В. Разнообразие ракообразных в гиперсоленом озере Херсонесское (Крым) / Е. В. Ануфриева, Н. В. Шадрин // Экосистемы, их оптимизация и охрана. - 2012. - Вып. 7. - С. 55-61.
10. Балушкина, Е. В. Зависимость между массой и длиной тела у планктонных животных / Е. В. Балушкина, Г. Г. Винберг // Общие основы изучения водных экосистем / под ред. Г. Г. Винберга ; АН СССР, Зоол. ин-т. – Л., 1979. - С. 169-172.
11. Батогова, Е. А. Кладофоровые маты как уникальные сообщества гиперсоленых озер / Е. А. Батогова, О. В. Герасимова, Н. В. Шадрин // Актуальні проблеми ботаніки та екології : матеріали міжнар. конф. молодих учених (11-15 серп. 2009 р., Кременець). - Тернопіль, 2009. - С. 17-18.
12. Белофастова, И. П. Паразитарные системы черноморских скребней в условиях антропогенного воздействия / И. П. Белофастова // Экология моря. - 2007. - Вып. 73. - С. 16-20.
13. Бондаренко, Л. В. Трансформация видовой структуры ракообразных озера Мойнаки в связи с его опреснением / Л. В. Бондаренко, В. А. Яковенко // Вісн. Дніпроп. ун-ту. Сер. біол. екол. - 2000. - Т. 2, вып. 8. - С. 100-105.
14. Буруковский, Р. Н. О питании креветки *Palaemon elegans* Rathke, 1837 (Decapoda, Palaemonidae) в Вислинском заливе / Р. Н. Буруковский // Журн. СФУ. Сер. биол. - 2012. - Т. 5, № 2. - С. 151-160.
15. Веснина, Л. В. Структура и функционирование зоопланктонных сообществ озерных экосистем юга Западной Сибири : автореф. дис. на соискание учен. степени д-ра. биол. наук : спец. 03.00.16 , 03.00.18 «Гидробиология» / Любовь Викторовна Веснина. - Новосибирск ; Барнаул, 2003. - 38 с.
16. Веснина, Л. В. Динамика численности и особенности распределения разновозрастных особей жаброногого рачка *Artemia* в глубоководном озере Большое Яровое (Алтайский край) / Л. В. Веснина, Г. В. Пермякова // Вестн. Томского гос. ун-та. Сер. биол. 2013. - Вып. 1, № 21. - С. 89-102.
17. Винберг, Г. Г. Температура и размеры биологических объектов / Г. Г. Винберг // Успехи совр. биол. - 1937. - Т. 6. - С. 32-51.

18. Винберг, Г. Г. Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция / Г. Г. Винберг, Г. М. Лаврентьева ; ГосНИОРХ ; ЗИН АН СССР. - Л., 1982. 33 с.

19. Виноградова, З. А. Зообентос східного Сиваша / З. А. Виноградова, К. О. Виноградов // Біологічне обґрунтування розвитку кефального господарства східного Сиваша і Молочного лиману. - К., 1960. - С. 50-71. - (Пр. Ін-ту гідробіол. АН УРСР ; № 35).

20. Влияние абиотических и биотических факторов на структурно-функциональную организацию экосистем соленых озер Крыма / Е. В. Балущкина, С. М. Голубков, М. С. Голубков, Л. Ф. Литвинчук, Н. В. Шадрин // Журн. общ. биол. - 2009. - Т. 70, № 6. - С. 504-514.

21. Воробьев, В. П. Гидробиологический очерк Восточного Сиваша и возможности его рыбохозяйственного использования / П. М. Воронов // Тр. АзЧерНИРО. - 1940. - Вып. 12. - С. 69-164.

22. Воронов, П. М. Размножение *Artemia salina* в соленых озерах Крыма / П. М. Воронов // Зоол. журн. - 1973. - Т. 52, вып. 6. - С. 945-947.

23. Гаевская, Н. С. Изменчивость у *Artemia salina* / Н. С. Гаевская // Тр. особой зоол. лаб. Имп. АН. Сер. II. - 1916. - № 3. - С. 1-45.

24. Гаевская, А. В. Паразитические организмы как составляющая экосистем черноморского побережья Крыма / А. В. Гаевская, Ю. М. Корнийчук // Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор) / под ред. В. Н. Еремеева, А. В. Гаевской ; НАН Украины, Ин-т биологии юж. морей им. А. О. Ковалевского. - Севастополь, 2003. - С. 425-490.

25. Гидроэкологическая система Бакальской косы: проблемы изучения и сохранения уникального природного разнообразия-предварительное сообщение / Н. В. Шадрин, Ю. А. Загородняя, Е. Л. Неврова, О. Г. Найданова, М. И. Сеничева // Наук. зап. Терноп. держ. пед. ун-ту. Сер. біол. - 2001. - Т. 3, № 14. - С. 168-170.

26. Гинатуллина, Е. Н. Зоопланктон мелких дренажных озер нижнего течения реки Амударья в условиях повышенной минерализации воды / Е. Н.

Гинатуллина, Г. А. Ходжаева // Водному сотрудничеству стран Центральной Азии - 20 лет: опыт прошлого и задачи будущего : тез. докл. Междунар. конф. - Алматы, 2012. - С. 173-175.

27. Грезе, И. И. Амфиподы Черного моря и их биология / И. И. Грезе. - К. : Наук. думка, 1977. - 156 с.

28. Грузов, Л. Н. Взаимосвязь массы и длины тела в основных группах зоопланктона в экваториальной Атлантике / Л. Н. Грузов, Л. Г. Алексеева // Тр. АтлантНИРО. - 1971. - Т. 37. - С. 378-400.

29. Грязевые вулканы озера Тобечик / Е. Ф. Шнюков, С. П. Науменко, А. А. Парышев, Э. В. Сокол, Е. Н. Рыбак // Геология и полезные ископаемые Мирового океана. - 2009. - № 4. - С. 79-83.

30. Губанов, И. Г. Роль грязевого вулканизма в формировании озерных котловин Керченского полуострова / И. Г. Губанов, А. А. Клюкин // Литолого-геохимические условия формирования донных отложений] : сб. науч. тр. / АН УССР, Ин-т геол. наук. - К., 1979. - С. 117-126.

31. Губарева, Е. С. Соленосная толерантность копепод *Calanipeda aquaedulcis* и *Arctodiaptomus salinus* (Calanoidea, Copepoda) / Е. С. Губарева, Л. С. Светличный // Мор. экол. журн. - 2011. - Т. 10, № 4. - С. 32-39.

32. Дагаева, В. Н. Наблюдения над жизнью соленого озера у бухты Круглой у Севастополя / В. Н. Дагаева // Изв. АН СССР. Сер. VI. - 1927. - Т. 21, вып. 7. - С. 1319-1346.

33. Данильченко, П. Т. Гидрохимия Сиваша / П. Т. Данильченко, А. М. Понизовский. - М. : Изд-во АН СССР, 1954. - 130 с.

34. Деткова, Е. Н. Осмоадаптация галоалкофильных бактерий: роль осморегуляторов и возможности их практического применения / Е. Н. Деткова, Ю. В. Болтянская // Микробиология. - 2007. - Т. 76, вып. 5. - С. 581-593.

35. Довгаль, И. В. Новые находки галобионтных инфузорий (Ciliophora) / И. В. Довгаль, Л. П. Гапонова, Н. В. Шадрин // Вестн. зоол. - 2006. - Т. 40, № 6. - С. 462.

36. Донные цианобактерии гиперсоленых озер Крыма / Н. В. Шадрин, О. С. Миходюк, О. Г. Найданова, Л. Н. Волошко, Л. М. Герасименко // Микроводоросли

Черного моря: проблемы сохранения биоразнообразия и биотехнологического использования / НАН Украины, Ин-т биологии юж. морей им. А. О. Ковалевского. - Севастополь, 2008а. - С. 100-112.

37. Драпун, И. Е. Выделение комплексов видов на примере анализа таксоценов остракод Южной Атлантики / И. Е. Драпун, И. Ю. Тамойкин, Н. В. Шадрин // Биология моря. 1991. - № 2. - С. 90-94.

38. Ефимов, В. В. Теплобалансовые исследования Черного и Азовского морей / В. В. Ефимов, Н. А. Тимофеев. - Обнинск : ВНИИГМИ МЦД, 1990. - 236 с.

39. Загородняя, Ю. А. Таксономический состав и количественные характеристики зоопланктона в восточном Сиваше летом 2004 г. / Ю. А. Загородняя // Экосистемные исследования Азовского, Черного и Каспийского морей. - Апатиты, 2006. - Т. 8. - С. 103-114.

40. Загородняя, Ю. А. Кладоцера *Moina mongolica* - массовый вид в гиперсоленых озерах-лагунах Крымского полуострова / Ю. А. Загородняя, Н. В. Шадрин // Мор. экол. журн. - 2004 - Т. 3, № 2. - С. 90.

41. Загородняя, Ю. А. Многолетние трансформации планктона в гипергалинном Бакальском озере (Украина, Крым) при колебаниях солености / Ю. А. Загородняя, Е. А. Батогова, Н. В. Шадрин // Мор. экол. журн. - 2008. - Т. 7, № 4. - С. 41-50.

42. Захаров В. М. Асимметрия животных / В. М. Захаров. - М. : Наука, 1987. - 215 с.

43. Зеликман, А. Л. К вопросу о влиянии популяционной плотности на смертность и ее компоненты у циклопов (*Copepoda*, *Cyclopoida*) / А. Л. Зеликман, А. К. Гейнрих // Бюл. Мос. о-ва испыт. природы. Отд. биол. - 1959. - Т. 64. - С. 125-140.

44. Зенкович, В. П. Морфология и динамика Советских берегов Черного моря / В. П. Зенкович. - М. : Изд-во АН СССР, 1960. - Т. 2. - 216 с.

45. Зернов, С. А. Общая гидробиология / С. А. Зернов. - М. : Изд-во АН СССР, 1949. - 587 с.

46. Иванова, М. Б. О зоопланктоне гипергалинных озер / М. Б. Иванова // Гидробиол. журн. - 1990. - Т. 26, № 5. - С. 3-8.

47. Ивлев, В. С. Время охоты и проходимый хищником путь в связи с плотностью популяции жертвы / В. С. Ивлев // Зоол. журн. - 1944.- Т. 23, вып. 4. - С. 139-145.
48. Ивлева, И. В. Температура среды и скорость энергетического обмена у водных животных / И. В. Ивлева. - К. : Наук. думка, 1981. - 231 с.
49. Изучение водного режима озер-лиманов Керченской группы с применением спутниковых данных / Л. В. Харитоновна, В. П. Ястреб, Т. В. Хмара, Н. В. Никольский // Современные рыбохозяйственные и экологические проблемы Азово-Черноморского региона : материалы VII Междунар. конф. (Керчь, 20-23 июня 2012 г.). - Керчь, 2012. - Т. 1. - С. 201-206.
50. Каротиноиды в красной соли гиперсоленого Кояшского озера (Крым, Черное море): предварительное сообщение / Н. В. Шадрин, И. В. Дробецкая, И. Н. Чубчикова, Н. В. Терентьева // Мор. экол. журн. – 2008b. - Т. 7, № 4. - С. 85-87.
51. Кесслер, К. Ф. Путешествие с зоологической целью к северному берегу Черного моря и в Крым в 1858 г. / К. Ф. Кесслер. - К. : Тип. ун-та, 1860. - 248 с.
52. Ковалев, А. В. Изменчивость некоторых планктонных *Soropoda* (Crustacea) в морях средиземноморского бассейна / А. В. Ковалев // Биология моря : [сб. науч. тр.]. - К., 1969. - Вып. 17. - С. 144-197.
53. Коваль, Л. Г. Зоопланктон східного Сиваша / Л. Г. Коваль // Біологічне обґрунтування розвитку кефального господарства східного Сиваша і Молочного лиману - К., 1960. - С. 41-42. - (Пр. Ін-ту гідробіол. АН УРСР ; № 35).
54. Костин, С. Ю. Общие аспекты состояния фауны птиц Крыма. Сообщение 2. Ретроспективный анализ состава авифауны и характера пребывания птиц Равнинного Крыма / С. Ю. Костин // Бранта : сб. науч. тр. Азово-Черноморской орнитол. станции. - Мариуполь ; Симферополь, 2010. - Вып. 13. - С. 89-115.
55. Кошелев, А. В. Опыт лабораторного культивирования гидробионтов для токсикологических исследований / А. В. Кошелев, С. Е. Дятлов, А. Г. Петросян // Екологічні проблеми Чорного моря : зб. матеріалів до 4-го Міжнар. симпоз. (31 жов.-1 листоп, 2002 р., Одеса). - Одеса, 2002. - С. 108-111.

56. Крупа, Е. Г. Структура зоопланктона экологически разнотипных водоемов и водотоков Казахстана : автореф. дис. на соискание ученой степени докт. биол. наук. : спец. 03.00.08 «Зоология» : защищена 30.09.2010 / Елена Григорьевна Крупа ; Ин-т зоологии МОН РК. - Алматы, 2010. - 38 с.

57. Кулагин, Н. М. К фауне Крымских соленых озер / Н. М. Кулагин // Изв. Импер. о-ва любителей естеств., антроп. и этногр. Протоколы заседаний Зоол. отд. общ. - 1888. - Т. 1, вып. 2. - С. 430-444.

58. Курашов, Е. А. Определительные ключи остракод внутренних водоемов Европейской части России / Е. А. Курашов ; Ин-т озероведения РАН. - М. ; Спб. : КМК, 2012. - 152 с.

59. Литвиненко, Л. И. Артемия в озерах Западной Сибири / Л. И. Литвиненко, А. И. Литвиненко, Е. Г. Бойко. - Новосибирск : Наука, 2009. - 288 с.

60. Литвинчук, Л. Ф. Зоопланктон Крымских гиперсоленых озер морского происхождения / Л. Ф. Литвинчук, Н. В. Шадрин, Д. Ж. Бельмонте // Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту. - 2006. - Т. 29, № 2. - С. 74-76.

61. Макрушин, А. В. Оболочка пропагул беспозвоночных и растений: избирательная проницаемость и барьерные свойства / А. В. Макрушин, И. В. Лянгузова // Журн. общ. биол. - 2006. - Т. 67, № 2. - С. 120-126.

62. Монченко, В. І. Щелепнороті циклопоподібні, циклопи (Cyclopidae) / В. І. Монченко. - К. : Наук. думка, 1974. - 452 с. - (Фауна України ; Т. 27, № 3).

63. Монченко, В. И. Свободноживущие циклопообразные копеподы Понто-Каспийского бассейна / В. И. Монченко ; НАН Украины, Ин-т зоологии им. И. И. Шмальгаузена. - К. : Наук. думка, 2003. - 350 с.

64. Насонов, Н. В. К истории развития ракообразных *Balanus* и *Artemia*. К морфологии низших насекомых *Lepisma*, *Campodea* и *Podura* / Н. В. Насонов // Тр. лаб. зоол. музея Мос. ун-та. - 1887. - Т. 3, вып. 1. - 85 с.

65. Неврова, Е. Л. Донные диатомовые водоросли гиперсоленых водоемов Крыма / Е. Л. Неврова, Н. В. Шадрин // Микроводоросли Черного моря: проблемы сохранения биоразнообразия и биотехнологического использования / НАН

Украины, Ин-т биологии юж. морей им. А. О. Ковалевского. - Севастополь, 2008. - С. 112-118.

66. Новоселова, Н. В. К методике массового культивирования живых кормов в условиях низкой температуры для молоди ценных морских видов рыб / Н. В. Новоселова, В. Н. Туркулова // Тр. ЮгНИРО. - 2008. - Т. 46. - С. 41-47.

67. Олиферов, А. Н. Реки и озера Крыма / А. Н. Олиферов, З. В. Тимченко. - Симферополь : Доля, 2005. - 216 с.

68. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий / Зоол. ин-т РАН ; под ред. С. Я. Цалолихина. - Спб. : Наука, 1995. - Т. 2 : Ракообразные / В. Р. Алексеев, С. В. Василенко, С. М. Глаголев. - 628 с.

69. Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России / Рос. акад. наук, Зоол. ин-т; ред.: В. Р. Алексеев, С. Я. Цалолихин. - М. ; Спб. : Т-во науч. изд. КМК, 2010. - Т. 1 : Зоопланктон / ред. В. Р. Алексеев. - 495 с.

70. Особенности биологии артемии в озерах Урала и Западной Сибири / Е. Г. Бойко, Л. И. Литвиненко, К. В. Куцанов, М. А. Габдуллин // Экология. - 2012. - № 4. - С. 308-316.

71. Особенности развития сообщества планктонных ракообразных водоемов зоны СИП в 2002 г. / Т. С. Стуге, С. А. Матмуратов, Е. Г. Крупа, Г. Ж. Акбердина // Вестн. НЯЦ РК «Радиоэкология. Охрана окружающей среды». - 2003. - Вып. 3. - С. 141-150.

72. Отклик экосистемы гиперсоленого Бакальского озера (Крым) на климатические особенности 2004 года / Н. В. Шадрин, С. М. Голубков, Е. В. Балушкина, В. К. Орлеанский, О. С. Миходюк // Мор. экол. журн. - 2004. - Т. 3, № 4. - С. 74.

73. Павловская, Т. М. Сезонные явления в сообществе инфузорий гиперсоленого озера Херсонесское (Крым) / Т. М. Павловская, А. В. Празукин, Н. В. Шадрин // Мор. экол. журн. - 2009. - Т. 8, № 2. - С. 53-63.

74. Паллас, П. С. Наблюдения, сделанные во время путешествия по южным наместничествам Русского государства / Паллас П. С. - М. : Наука, 1999. - 137 с.

75. Печень-Финенко, Г. А. Потребление и усвоение пищи некоторыми донными беспозвоночными при низкой температуре / Г. А. Печень-Финенко, Л. Г. Дубилевич // Биология моря : [сб. науч. тр.]. - К., 1978. - Вып. 46. - С. 36-43.
76. Понизовский, А. М. Соляные ресурсы Крыма / А. М. Понизовский. - Симферополь : Крым, 1965. - 164 с.
77. Проссер, Л. Сравнительная физиология животных / Л. Проссер. - М. : Мир, 1977. - Т. 1. - 609 с.
78. Прусова, И. Ю. Сезонные изменения численности и размеров двух форм *Acartia clausi* Giesbr. в Севастопольской бухте / И. Ю. Прусова, Н. В. Шадрин // Экология моря : сб. науч. тр. - К., 1983. - Вып. 15. - С. 17-19.
79. Радченко, Л. А. Влияние температуры и солености на развитие и выживаемость артемии в экспериментальных условиях / Л. А. Радченко // Экология моря : сб. науч. тр. - К., 1982. - Вып. 10. - С. 66-72.
80. Разумовский, С. М. Закономерности динамики биоценозов / С. М. Разумовский. - М. : Наука, 1981. - 231 с.
81. Раутиан, А. С. Модели филогенеза и уроки экологических кризисов геологического прошлого / А. С. Раутиан, В. В. Жерихин // Журн. общ. биол. - 1997. - Т. 58, № 4. - С. 20-47.
82. Рауэн, Т. В. Влияние микроводоросли *Chlorella vulgaris* на динамику выклева *Artemia salina* и численность бактерий в среде выращивания артемий / Т. В. Рауэн, В. С. Муханов, А. Н. Ханайченко // Мор. экол. журн. - 2013. - Т. 12, № 4. - С. 79-86.
83. Руднева, И. И. Артемия. Перспективы использования в народном хозяйстве / И. И. Руднева. - К. : Наук. думка, 1991. - 139 с.
84. Садогурский, С. Е. К изучению донной растительности соленых озер Керченского полуострова (Крым) / С. Е. Садогурский // Бюл. Никит. ботан. сада. - 2007. - Вып. 94. - С. 20-24.
85. Семик, А. М. К биологии веслоногого рачка - *Diaptomus salinus* (E. Daday) - кормового объекта для кефалей / А. М. Семик // Культивирование кефалей в Азово-Черноморском бассейне : сб. науч. тр. / ВНИИ мор. рыб. хоз-ва и

океанографии, Южный НИИ мор. рыб. хоз-ва и океанографии. - М., 1991. - С. 116-125.

86. Соленые озера курорта «Соль-Илецк» / А. Р. Абдрахманов, А. Р. Абдрахманов, Г. А. Будкова, А. А. Абдрахманов. - Оренбург : Союз, 2008. - 196 с.

87. Соляные озера Крыма / Н. С. Курнаков, В. Г. Кузнецов, А. И. Дзенс-Литовский, М. И. Равич. - М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1936. - 276 с.

88. Структура и сезонная динамика фитоконпоненты биокосной системы морского гиперсоленого озера на мысе Херсонес (Крым) / А. В. Празукин, А. Н. Бобкова, И. В. Евстигениева, И. Н. Танковская, Н. В. Шадрин // Мор. экол. журн. - 2008. - Т. 7, № 1. - С. 61-79.

89. Стуге, Т. С. Состояние сообщества планктонных ракообразных в водоемах зоны Семипалатинского испытательного полигона (лето 2000 г.) / Т. С. Стуге, Е. Г. Крупа, С. А. Матмуратов // Вестн. НЯЦ РК «Радиоэкология. Охрана окружающей среды». - 2001. - Вып. 3. - С. 98-102.

90. Суцня, Л. М. Количественные закономерности фильтрационного питания *Artemia salina* (L.) / Л. М. Суцня // Тр. Севастоп. биол. станции. - 1964. - Т. 15. - С. 434-445.

91. Ткачук, Л. П. О зараженности черноморской креветки *Palaemon elegans* в двух прибрежных районах Черного моря / Л. П. Ткачук, Т. Н. Мордвинова // Экология моря : сб. науч. тр. - К., 1999. - Вып. 49. - С. 21-23.

92. Федченко, Г. П. О самосадочной соли и соляных озерах Каспийского и Азовского бассейнов / Г. П. Федченко // Изв. Импер. об-ва любителей естеств., антроп. и этногр. - 1870. - Т. 5, Вып. 1. - 112 с.

93. Фитопланктон гиперсоленых озер Крыма / М. И. Сеничева, Ю. И. Губелит, А. В. Празукин, Н. В. Шадрин // Микроводоросли Черного моря: проблемы сохранения биоразнообразия и биотехнологического использования / НАН Украины, Ин-т биологии юж. морей им. А. О. Ковалевского. - Севастополь, 2008. - С. 93-99.

94. Фолиян, Л. А. Количественное развитие зоопланктона в озере Иссык-Куль / Л. А. Фолиян // Биологические основы рыбного хозяйства на водоемах Средней Азии и Казахстана. - Алма-Ата, 1966. - С. 172-175.

95. Хоменко, С. В. Иранский эндемик Артемия урмиана в гиперсоленом озере Кояшское (Крым, Украина): предварительное обоснование заноса птицами / С. В. Хоменко, Н. В. Шадрин // Бранта : сб. науч. тр. Азово-Черноморской орнитол. станции. - Мариуполь ; Симферополь, 2009. - № 12. - С. 81-91.

96. Хромов, С. П. Метеорология и основы климатологии / С. П. Хромов, М. А. Петросян. - М. : Изд-во Мос. ун-та, 2001. - 527 с.

97. Хлебович, В. В. Фактор солености в жизни животных / В. В. Хлебович, Н. В. Аладин // Вестн. РАН. - 2010. - Т. 80, № 5-6. - С. 527-532.

98. Хмелева, Н. Н. Затраты энергии на дыхание, рост и размножение у *Artemia salina* (L.) / Н. Н. Хмелева // Биология моря : [сб. науч. тр.]. - К., 1968. - Вып. 15. - С. 71-98.

99. Хмелева, Н. Н. Биология и энергетический баланс морских равноногих ракообразных (*Idotea baltica basteri*) / Н. Н. Хмелева - К. : Наук. думка, 1973. - 183 с.

100. Цееб, Я. Я. Состав и количественное развитие фауны микробентоса низовьев Днепра и водоемов Крыма / Я. Я. Цееб // Зоол. журн. - 1958. - Т. 37, № 1. - С. 3-12.

101. Цееб, Я. Я. К типологии солоноватых и соленых водоемов Крыма и характеристика их фауны / Я. Я. Цееб // Малые водоемы равнинных областей СССР и их использование. - М., 1961. - С. 375-390.

102. Числа хромосом и кариотипы некоторых популяций *Artemia salina* / Ю. А. Митрофанов, Ю. А. Ивановский, Л. Н. Лесникова, А. М. Макарычева // Цитология и генетика. - 1982. - Т. 16, № 4. - С. 11-14.

103. Шадрин, Н. В. Некоторые теоретические аспекты питания копепод / Н. В. Шадрин // Экология морских организмов : материалы Всесоюз. науч.-техн. конф. / АН УССР, Ин-т биологии юж. морей им. А. О. Ковалевского. - К., 1981. - С. 38-44.

104. Шадрин, Н. В. Влияние биотических факторов на энергетический баланс гидробионтов / Н. В. Шадрин // Биоэнергетика гидробионтов / АН УССР, Ин-т биологии юж. морей им. А. О. Ковалевского. - К., 1990. - С. 102-118.

105. Шадрин, Н. В. Гиперсоленые озера Крыма: общие особенности / Н. В. Шадрин / Микроводоросли Черного моря: проблемы сохранения биоразнообразия и биотехнологического использования / НАН Украины, Ин-т биологии юж. морей им. А. О. Ковалевского. - Севастополь, 2008. - С. 85-93.

106. Шадрин, Н. В. Особенности экосистем гиперсоленых озер Крыма и новая экосистемная парадигма / Н. В. Шадрин // Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту. Сер. біол. - 2010. - Т. 4, № 45. - С. 102-106.

107. Шадрин, Н. В. Исследование жизни в гиперсоленых водоемах / Н. В. Шадрин // Очерки истории Севастопольской биологической станции Института биологии южных морей (1871-2011) / НАН Украины, Ин-т биологии юж. морей им. А. О. Ковалевского. - Севастополь, 2011а. - С. 316-327.

108. Шадрин, Н. В. Агрегации планктонных копепод: гипотетическая модель флуктуирующего облака / Н. В. Шадрин // Мор. экол. журн. – 2011b. - Т. 10, № 2. - С. 78-82.

109. Шадрин, Н. В. Ракообразные в гиперсоленых водоемах: специфика существования и адаптации / Н. В. Шадрин // Актуальные проблемы изучения ракообразных континентальных вод : материалы лекций и докл. Междунар. шк.-конф. - Кострома, 2012. - С. 316-318.

110. Шадрин, Н. В. Альтернативные устойчивые состояния озерных экосистем и критические солености: есть ли жесткая связь? / Н. В. Шадрин // Тр. Зоол. ин-та РАН. Прилож. № 3. - 2013. - С. 214-221.

111. Шадрин, Н. В. Изменчивость степени проявления полового диморфизма длины тела в популяции *Pseudocalanus minutus* (Kroyer, 1848) Copepoda, Calanidae - Авачинской губы (Камчатка) / Н. В. Шадрин, Е. В. Солохина // Экология моря : сб. науч. тр. - К., 1991. - Вып. 37. - С. 62-64.

112. Шадрин, Н. В. Донные цианобактерии в континентальных гиперсоленых озерах Крыма: предварительное сообщение / Н. В. Шадрин, О. Г. Найданова // Экология моря : сб. науч. тр. - К., 2002. - Вып. 61. - С. 36-38.

113. Шадрин, Н. В. Гиперсоленое озеро - новый биотоп для бокоплавов *Orchestia gammarella* (Pallas, 1766) (Amphipoda) / Н. В. Шадрин, В. А. Гринцов // Мор. экол. журн. - 2003. - Т. 2, № 3. - С. 80.

114. Шадрин, Н. В. Флуктуирующая асимметрия двустворчатых моллюсков песчаной сублиторали у берегов Крыма (Черное море) / Н. В. Шадрин, С. С. Миронов, Е. В. Веремеева // Экология моря : сб. науч. тр. - К., 2005. - Вып. 68. - С. 93-98.

115. Шадрин, Н. В. Структура и динамика зоопланктона гиперсоленого Тобечикского озера в 2007-2009 гг. (Крым, Керченский п-ов) / Н. В. Шадрин, А. Копейка, Е. Батогова // Современные проблемы экологии Азовско-Черноморского района : материалы V Междунар. конф. - Керчь, 2009а. - С. 50-56.

116. Шадрин, Н. В. Иранский эндемик *Artemia urmiana* Gunther, 1890 (Anostraca, Artemiidae) в гиперсоленых озерах Крыма: новые находки / Н. В. Шадрин, Е. А. Батогова // Мор. экол. журн. - 2009b. - Т. 8, № 4. - С. 90.

117. Шадрин, Н. В. Биоразнообразие гиперсоленых озер Крыма: проблемы изучения, сохранения и перспективы использования / Н. В. Шадрин, Ю. А. Загородняя, Е. А. Батогова // Биоразнообразие и устойчивое развитие : материалы Междунар. науч.-практ. конф. - Симферополь, 2010. - С. 178-180.

118. Эффект группы в популяциях водных животных и химическая экология / С. С. Шварц, О. А. Пястолова Л. А., Добринская, Г. Г. Рункова. - М. : Наука, 1976. - 151 с.

119. Age and survivorship of diapausing eggs in a sediment egg bank / N. G. Jr. Hairston, N. A. Van Brunt, C. M. Kearns, D. R. Engstrom // Ecology. - 1995. - Vol. 76, no. 6. - P. 1706-1711.

120. Age, viability, and vertical distribution of zooplankton resting eggs from an anoxic basin: evidence of an egg bank / N. H. Marcus, R. Lutz, W. Burnett, P. Cable // Limnol. Oceanogr. - 1994. - Vol. 39, iss. 1. - P. 154-158.

121. Alexander, R. M. Principles of Animal Locomotion / R. M. Alexander. - Princeton : Princeton Univ. Press, 2003. - 372 p.
122. Alonso, M. Anostraca, Cladocera and Copepoda of Spanish saline lakes / M. Alonso // *Hydrobiologia*. - 1990. - Vol. 197, iss. 1. - P. 221-231.
123. Alonso, M. Branchiopoda and Copepoda (Crustacea) in Mongolian saline lakes / M. Alonso // *Mong. J. Biol. Sci.* - 2010. - Vol. 8. - P. 9-16.
124. Amarouayache, M. Note on the carcinological fauna associated with *Artemia salina* (Branchiopoda, Anostraca) from Sebkha Ez-Zemoul (northeast Algeria) / M. Amarouayache, F. Derbal, M. H. Kara // *Crustaceana*. - 2012. - Vol. 85, no. 2. - P. 129-137.
125. Amat, F. Differentiation in *Artemia* strains from Spain / F. Amat // *The brine shrimp Artemia*. Vol. 1 : Morphology, Genetics, Radiobiology, Toxicology. - Wetteren, 1980. - P. 19-39.
126. Ambler, J. W. Zooplankton swarms: characteristics, proximal cues and proposed advantages / J. W. Ambler // *Hydrobiologia*. - 2002. - Vol. 480, iss. 1-3. - P. 155-164.
127. Andrew, T. E. Diurnal changes in zooplankton respiration rates and the phytoplankton activity in two Chilean lakes / T. E. Andrew, S. Cabrera, V. Montecino // *Hydrobiologia*. - 1989. - Vol. 175, iss. 2. - P. 121-135.
128. Anufriieva, E. Resting Stages of Crustaceans in the Crimean Hypersaline Lakes (Ukraine) and Their Ecological Role / E. Anufriieva, N. Shadrin // *Acta Geol. Sin.* – 2014a. - Vol. 88, Suppl. 1 - P. 46-49.
129. Anufriieva, E. V. Factors determining the average body size of geographically separated *Arctodiaptomus salinus* (Daday, 1885) populations / E. V. Anufriieva, N. V. Shadrin // *Zool. Res.* – 2014b. - Vol. 35. - P. 132-141.
130. Anufriieva, E. V. The swimming behavior of *Artemia* (Anostraca): new experimental and observational data / E. V. Anufriieva, N. V. Shadrin // *Zoology*. – 2014c. DOI: 10.1016/j.zool.2014.03.006
131. Anufriieva, E. Current invasions of Asian Cyclopoid species (Copepoda: Cyclopidae) in Crimea, with taxonomical and zoogeographical remarks on the hypersaline

and freshwater fauna / E. Anufriieva, M. Holynska, N. Shadrin // *Annales Zoologici*. - 2014. - Vol. 64. - P. 109-130.

132. Asem, A. The genus *Artemia* Leach, 1819 (Crustacea: Branchiopoda). I. True and false taxonomical descriptions / A. Asem, N. Rastegar-Pouyani, P. De Los Ríos-Escalante // *Lat. Am. J. Aquat. Res.* - 2010. - Vol. 38, no. 3. - P. 501-506.

133. Assessment of spatial distribution and cysts resources of *Artemia* in late autumn in Dangxiong Co salt lake / S. Liu, X. Liu, Q. Jia, F. Kong, M. Zheng, G. Lv // *Acta Ecol. Sin.* - 2014. - Vol. 34, iss. 1. - P. 26-33.

134. Baltanás, A. Distribution patterns of ostracods in Iberian saline lakes. Influence of ecological factors / A. Baltanás, C. Montes, P. Martino // *Hydrobiologia*. - 1990. - Vol. 197. - P. 207-220.

135. Baxevanis, A. D. Molecular phylogenetics and asexuality in the brine shrimp *Artemia* / A. D. Baxevanis, I. Kappas, T. J. Abatzopoulos // *Mol. Phylogenet. Evol.* - 2006. - Vol. 40, no. 3. - P. 724-738.

136. Bayly, I. A. E. The fauna and chemical composition of some athalassic saline waters in New Zealand / I. A. E. Bayly // *New Zeal. J. Mar. Fresh. Res.* - 1967. - Vol. 1, no. 2. - P. 105-117.

137. Bayly, I. A. E. Further studies on some saline lakes of southeast Australia / I. A. E. Bayly // *Aust. J. Mar. Fresh. Res.* - 1970. - Vol. 21, iss. 2. - P. 117-29.

138. Bayly, I. A. E. Salinity tolerance and osmotic behavior of animals in athalassic saline and marine hypersaline waters / I. A. E. Bayly // *Ann. Rrev. Ecol. Syst.* - 1972. - Vol. 3, iss 1. - P. 233-268.

139. Bayly, I. A. E. The plankton of Lake Eyre / I. A. E. Bayly // *Aust. J. Mar. Fresh. Res.* - 1976. - Vol. 27, iss. 4. - P. 661-665.

140. Beadle, L. C. An ecological survey of some inland saline waters of Algeria / L. Beadle // *J. Linn. Soc. Zool.* - 1943. - Vol. 41, iss. 278. - P. 218-242.

141. Beck, J. L. The effects of zooplankton swimming behavior on prey-capture kinematics of red drum larvae, *Sciaenops ocellatus* / J. L. Beck, R. G. Turingan // *Mar. Biol.* - 2007. - Vol. 151, iss. 4. - P. 1463-1470.

142. Belmonte, G. Body size and its variability in the copepod *Acartia margalefi* (Calanoida) from Lake Acquatina (SE Italy) / G. Belmonte, A. Cavallo // Ital. J. Zool. - 1997. - Vol. 64, no. 4. - P. 377-382.
143. Ben-Amotz, A. Glycerol production by *Dunaliella* / A. Ben-Amotz, I. Sussman, M. Avron // Experientia. - 1982. - Vol. 38. - P. 49-52.
144. Biochemical composition of copepods for evaluation of feed quality in production of juvenile marine fish / T. Van der Meer, R. E. Olsen, K. Hamre, H. J. Fyhn // Aquaculture. - 2008. - Vol. 274, iss. 2-4. - P. 375-397.
145. Biodiversity and the functioning of hypersaline lake ecosystems from Crimea Peninsula (Black Sea) / S. Golubkov, R. Kemp, M. Golubkov, E. Balushkina, L. Litvinchuk, Yu. Gubelit // Fundam. Appl. Limnol. - 2007. - Vol. 169, nr. 1. - P. 79-87.
146. Biological and ecological features of saline lakes in northern Tibet, China / W. Zhao, M. Zheng, X. Xu, X. Liu, G. Guo, Zh. He // Hydrobiologia. - 2005. - Vol. 541, iss. 1. - P. 189-203.
147. Biology of *Moina mongolica* (Moinidae, Cladocera) and perspective as live food for marine fish larvae: review / Z. H. He, J. G. Qin, Y. Wang, H. Jiang, Z. Wen // Hydrobiologia. - 2001. - Vol. 457, iss. 1-3. - P. 25-37.
148. Britton, R. H. An ecological account of a Mediterranean salina: the Salin de Giraud, Camargue (S. France) / R. H. Britton, A. R. Johnson // Biol. Conserv. - 1987. - V. 42, iss. 3. P. - 185-230.
149. Brooks, J. The effects of prey size selection by Lake Planktivores Langdon / J. Brooks // Syst. Biol. - 1968. - Vol. 17, iss. 3. - P. 273-291.
150. Carrasco, N. K. Development of a halotolerant community in the St. Lucia Estuary (South Africa) during a hypersaline phase / N. K. Carrasco, R. Perissinotto // PLoS ONE. - 2012. - Vol. 7, no. 1. - e29927.
151. Caceres, C. E. Blowing in the wind: A field test of overland dispersal and colonization by aquatic invertebrates / C. E. Caceres, D. A. Soluk // Oecologia. - 2002. - Vol. 131, iss. 3. - P. 402-408.

152. Cassie, R. M. Some uses of probability paper in the analysis of size frequency distributions / R. M. Cassie // Aust. J. Mar. Fresh. Res. - 1954. - Vol. 5, iss. 3. - P. 513-522.

153. Cestode parasitism in invasive and native brine shrimps (*Artemia* spp.) as a possible factor promoting the rapid invasion of *A. franciscana* in the Mediterranean region / B. B. Georgiev, M. I. Sánchez, G. P. Vasileva, P. N. Nikolov, A. J. Green // Parasitol. Res. - 2007. - Vol. 101, iss. 6. - P. 1647-1655.

154. Chia-Jui, S. Notes on the Copepoda fauna of Chinghai province, China / S. Chia-Jui, C. Yuan, S. Ta-Hsiang // Acta Zool. Sin. - 1963. - Vol. 15, no. 2. - P. 263-272.

155. Clegg, J. S. Embryos of *Artemia franciscana* survive four years of continuous anoxia: the case for complete metabolic rate depression / J. S. Clegg // J. Exp. Biol. - 1997. - Vol. 200, iss. 3. - P. 467-475.

156. Complexity in a population of *Artemia* / A. A. Ali, L. Fortuna, M. Frasca, M. T. Rashid, M. G. Xibilia // Chaos Sol. Fract. - 2011. - Vol. 44. - P. 306-316.

157. Dahms, H. U. Dormancy in the Copepoda - an overview / H. U. Dahms // Hydrobiologia. - 1995. - Vol. 306, iss. 3. - P. 199-211.

158. Davenport, J. Relationship between medium salinity, body density, buoyancy and swimming in *Artemia franciscana* larvae: Constraints on water column use? / J. Davenport, A. Healy // Hydrobiologia. - 2006. - Vol. 556, iss. 1. - P. 295-301.

159. De Miranda, M. A. Zoocenoses dans les bassins de première évaporation dans une saline de la Sardaigne / M. A. De Miranda, L. Durante, E. Serra // Mediterránea. Serie de Estudios Biológicos, Época II. - 2000. - No. 17. - P. 45-50.

160. Dongen, S. V. Fluctuating asymmetry and developmental instability in evolutionary biology: past, present and future / S. V. Dongen // J. Evol. Biol. - 2006. - Vol. 19, iss. 6. - P. 1727-1743.

161. Dumont, H. J. On the continental copepod fauna of Morocco / H. J. Dumont, W. Decraemer // Hydrobiologia. - 1977. - Vol. 52, iss. 2-3. - P. 257-278.

162. Dussart, B. H. World directory of Crustacea Copepoda of inland waters II – Cyclopiformes / B. H. Dussart, D. Defaye. - Leiden : Backhuys Publ., 2006. - 354 p.

163. Dwivedi, S. N. Oxygen uptake in the brine shrimp *Artemia* in relation to salinity / S. N. Dwivedi, A. D. Diwan, M. B. Iftekhar // Indian J. Fish. - 1987. - Vol. 34, iss. 3. - P. 359-361.

164. Edmondson, E. A manual on methods for the assessment of secondary productivity in fresh waters / E. Edmondson, G. G. Winberg. - Oxford : Blackwell Sci. Publ., 1971. - 358 p.

165. Einsle, U. Crustacea: Copepoda: Calanoida und Cyclopoida // Süßwasserfauna von Mitteleuropa / U. Einsle. - Stuttgart : Fischer Verl., 1993. - 209 p.

166. Evans, M. E. Germ banking: bet-hedging and variable release from egg and seed dormancy / M. E. Evans, J. J. Dennehy // Q. Rev. Biol. - 2005. - Vol. 80, no. 4. - P. 431-451.

167. Extreme tolerance to environmental stress of sexual and parthenogenetic resting eggs of *Eucypris virens* (Crustacea, Ostracoda) / J. Vandekerckhove, K. Martens, G. Rossetti, F. Mesquita-Joanes, T. Namiotko // Freshwater Biol. - 2013. - Vol. 58, iss. 2. - P. 237-247.

168. Fauna of hypersaline lakes of the Crimea (Ukraine) / G. Belmonte, S. Moscatello, E. A. Batogova, T. Pavlovskaya, N. V. Shadrin, L. F. Litvinchuk // Thalassia Salentina. - 2012. - Vol. 34. - P. 11-24.

169. Feeding spectra of *Arctodiaptomus salinus* (Calanoida, Copepoda) using fatty acid trophic markers in seston food in two salt lakes in South Siberia (Khakasia, Russia) / A. P. Tolomeev, N. N. Sushchik, R. D. Gulati, O. N. Makhutova, G. S. Kalacheva, T. A. Zotina // Aquat. Ecol. - 2010. - Vol. 44, iss. 3. - P. 513-530.

170. Finds of *Branchinella spinosa* (Anostraca, Thamnocephalidae) in the salt lakes of the Crimean peninsula (Ukraine) / N. V. Shadrin, Yu. A. Zagorodnya, L. L. Nagorskaya, L. Samchyshyna // Vestn. Zool. - 2009. - Vol. 43, no. 3. - P. 208.

171. Forry, L. The occurrence of *Moina salina* Daday, 1888 (Cladocera) in a sodic pan in Hungary / L. Forry // Annls. Histor.-Natur. Mus. Natl. Hung. - 1988. - T. 80. - P. 47-49.

172. Frechette, M. Fluctuating asymmetry and mortality in cultured oysters (*Crassostrea gigas*) in Marennes - Oleron basin / M. Frechette, P. Gouilletquer, G. Daigle // *Aquat. Living Resour.* - 2003. - Vol. 16, iss. 4. - P. 339-346.

173. Frisch, D. High dispersal capacity of a broad spectrum of aquatic invertebrates via waterbirds / D. Frisch, A. J. Green, J. Figuerola // *Aquat. Sci.* - 2007. - Vol. 69, iss. 4. - P. 568-574.

174. Functional responses and feeding rates of *Mesocyclops pehpeiensis* Hu (Copepoda) fed different diets (rotifers, cladocerans, and cyanobacteria) / S. S. Sarma, J. Jiménez-Contreras, R. Fernández, Nandini S., G. García-García // *J. Nat. Hist.* - 2013. - Vol. 47, iss. 5-12. - P. 841-852.

175. Gajardo, G. M. The brine shrimp *Artemia*: Adapted to critical life conditions / G. M. Gajardo, J. A. Beardmore // *Front. Physiol.* - 2012. - Vol. 3. - P. 185.

176. García, C. E. Demographic characteristics of the copepod *Acanthocyclops americanus* (Sars, 1863) (Copepoda: Cyclopoida) fed mixed algal (*Scenedesmus acutus*)-rotifer (*Brachionus havanaensis*) diet / C. E. García, S. Nandini, S. S. S. Sarma // *Hydrobiologia.* - 2011. - Vol. 666, iss. 1. - P. 59-69.

177. Gaudy, R. Spatial and seasonal variations in size, body volume and body proportion (prosome:urosoma ratio) of the copepod *Acartia tonsa* in a semi-closed ecosystem (Berre lagoon, western Mediterranean) / R. Gaudy, G. Verriopoulos // *Hydrobiologia.* - 2004. - Vol. 513, iss. 1-3. - P. 219-231.

178. Geddes, N. C. Seasonal fauna of some ephemeral saline waters in western Victoria with particular reference to *Parartemia zietziana* Sayce (Crustacea: Anostraca) / N. C. Geddes // *Austr. J. Mar. Fresh. Res.* - 1976. - Vol. 27, iss. 1. - P. 1-22.

179. Geddes, M. C. Variation in sexual size differentiation in North American diaptomids (Copepoda: Calanoida): Does variation in the degree of dimorphism have ecological significance? / M. C. Geddes, G. A. Cole // *Limnol. Oceanogr.* - 1981. - Vol. 26, iss. 2. - P. 367-374.

180. Gilbert, J. J. Sexual dimorphism in zooplankton (Copepoda, Cladocera and Rotifera) / J. J. Gilbert, C. E. Williamson // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* - 1983. - Vol. 14. - P. 1-33.

181. Goolish, E. M. Energetics of osmoregulation in an intertidal copepod: effects of anoxia and lipid reserves on the pattern of free amino acid accumulation / E. M. Goolish, R. S. Burton // *Funct. Ecol.* - 1989. - Vol. 3, no. 1. - P. 81-89.
182. Grant, W. D. Life at low water activity / W. D. Grant // *Phil. Trans. Roy. Soc. Lon. Ser. B. Biol. Sci.* - 2004. - Vol. 359, no. 1448. - P. 1249-1267.
183. Green, J. Parasites and epibionts of Cladocera / J. Green // *Trans. Zool. Soc. Lon.* - 1974. - Vol. 32, no. 6. - P. 417-515.
184. Gulbrandsen, J. *Artemia* swarming-mechanisms and suggested reasons / J. Gulbrandsen // *J. Plankton Res.* - 2001. - Vol. 23, iss. 7. - P. 659-669.
185. Gurney, R. British freshwater Copepoda, 3 / R. Gurney. - London : The Ray Society, 1933. - 384 p.
186. Gvozdev, E. V. Ostracod, *Eucypris inflata*, the intermediate host of avian cestodes in the biocenosis of Lake Tengiz / E. V. Gvozdev, A. P. Maksimova // *Parazitologiya.* - 1977. - Vol. 12, no. 4. - P. 339-344.
187. Hairston, N. G. Jr. Zooplankton egg banks as biotic reservoirs in changing environments / N. G. Jr. Hairston // *Limnol. Oceanogr.* - 1996. - Vol. 41, iss. - 5. - P. 1087-1092.
188. Hairston, N. G. Jr. Phenotypic variation in a zooplankton egg bank / N. G. Jr. Hairston, C. M. Kearns, S. P. Ellner // *Ecology.* - 1996. - Vol. 77, no. 8. - P. 2382-2392.
189. Hammer, U. T. Saline lake ecosystems of the world / U. T. Hammer. - Dordrecht : Dr. W. Junk Publ., 1986. - 616 p.
190. Hammer, U. T. Is the absence of *Artemia* determined by the presence of predators or by lower salinity in some saline waters / U. T. Hammer, S. H. Hurlbert // *Aquatic Ecosystems in Semi-Arid regions : Implications for Resource Management : [sympos.]* (Aug. 27-30, 1990, Saskatoon, Saskatchewan) / Eds.: R. D. Robarts, M. L. Bothwell. - Saskatoon, Canada, 1992. - P. 91-102. - (Nat. Hydrol. Res. Inst. Sympos. Ser. 7. S. ; Vol. 7.).
191. Hatching rate and hatching success with and without isolation of zooplankton resting stages / J. Vandekerckhove, B. Niessen, S. Declerck, E. Jeppesen, J. M. C. Porcuna, L. Brendonck, L. De Meester // *Hydrobiologia.* - 2004. - Vol. 526, iss. 1. - P. 235-241.

192. Herfindal, I. Prey density, environmental productivity and home-range size in the Eurasian lynx (*Lynx lynx*) / I. Herfindal, J. D. C. Linnell, J. Odden // *J. Zool.* - 2005. - Vol. 265, iss. 1. - P. 63-71.
193. Høj, L. Localization, abundance and community structure of bacteria associated with *Artemia*: Effects of nauplii enrichment and antimicrobial treatment / L. Høj, D. G. Bourne, M. R. Hall // *Aquaculture.* - 2009. - Vol. 293, iss. 3. - P. 278-285.
194. Hołyńska, M. Genus *Mesocyclops* Sars, 1914 // *Copepoda: Cyclopoida. Genera Mesocyclops and Thermocyclops* / M. Hołyńska, J. W. Reid, H. Ueda. - Leiden, 2003. - P. 12-213.
195. Individual variability in the swimming behavior of the sub-tropical copepod *Oncaea venusta* (Copepoda: Poecilostomatoida) / L. Seuront, J. S. Hwang, L. C. Tseng, F. G. Schmitt, S. Souissi, C. K. Wong // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* - 2004. - Vol. 283. - P. 199-217.
196. *Indomysis annandalei* W. Tattersall, 1914 (Mysidacea: Mysidae) from Pakistan coastal waters - eurythermal and euryhaline opossum shrimp / R. Sultana, Q. B. Kazmi, M. Nasir, F. Amir, W. Ali, N. V. Shadrin // *Мор. экол. журн.* - 2011. - Т. 10, № 3. - С. 57-66.
197. Is salinity tolerance the key to success for the invasive water bug *Trichocorixa verticalis*? / F. Van De Meutter, H. Trekels, A. J. Green, R. Stoks // *Hydrobiologia.* - 2010. - Vol. 649, iss. 1. - P. 231-238.
198. Ishida, T. *Eucyclops roseus*, a new Eurasian copepod, and the *E. serrulatus-speratus* problem in Japan / T. Ishida // *Jpn. J. Limnol.* - 1997. Vol. 58, no. 4. - P. 349-358.
199. Ivanova, M. B. Quantitative estimation of zooplankton contribution to the processes of mud formation in hypersaline lakes in the Crimea / M. B. Ivanova // *Russian J. Aquat. Ecol.* - 1994. - Vol. 3, no. 1. - P. 63-74.
200. Ivanova, M. Structural functional reorganization of ecosystem of hyperhaline lake Saki (Crimea) at increased salinity / M. Ivanova, E. Balushkina, S. Basova // *Russian J. Aquat. Ecol.* - 1994. - Vol. 3, no. 2. - P. 111-126.
201. Jensen, A. C. Some observations on *Artemia gracilis*, the brine shrimp of Great Salt Lake / A. C. Jensen // *Biol. Bull.* - 1918. - Vol. 34, no. 1. - P. 18-28.

202. Jones, D. A. Ecology of the high saline lagoons Dawhat as Sayh, Arabian Gulf, Saudi Arabia / D. A. Jones, A. R. G. Price, R. N. Hughs // Estuar. Coast. Mar. Sci. - 1978. - Vol. 6, iss. 3. - P. 253-262.

203. Jormalainen, V. Precopulatory mate guarding in Crustaceans: Male competitive strategy and intersexual conflict / Jormalainen V. // Q. Rev. Biol. - 1998. - Vol. 73, no. 3. - P. 275-304.

204. Karanovic, I. Recent freshwater ostracods of the world. Crustacea, Ostracoda, Podocopida / I. Karanovic. - N. Y. : Springer, 2012. - 608 p.

205. Khomenko, S. V. Feeding ecology of curlew sandpiper, *Calidris ferruginea*, during spring stopover in the Sivash Bay (Ukraine) / S. V. Khomenko // Vestn. Zool. - 2003. - Vol. 37, no. 2. - P. 97-99.

206. Kinne, O. Ecological data on the amphipod *Gammarus deubeni* / O. Kinne / Veroff. Inst. Meeresforsch. Bremerhaven : Monogr. / Eds.: H. Friedrich, W. Höhnk. - Bremerhaven, 1959. - Bd. 6. - P. 177-202.

207. Kolesnikova, E. A. Seasonal dynamics of meiobenthos fauna from a salt lake of the Crimea (Ukraine) / E. A. Kolesnikova, S. A. Mazlumyan, N. V. Shadrin // Environmental Micropaleontology, Microbiology and Meiobenthology EMMM'2008 : First Intern. Conf. (Feb. 17, 2008, University of Madras, India). - Chennai, 2008. - P. 155-158.

208. Kozminski, Z. Morphometrische und ökologische Untersuchungen an Cyclopiden der *strenuus*-gruppe / Z. Kozminski // Int. Rev. Gesamten Hydrobiol. Hydrogr. - 1936. - Vol. 33, iss. 3. - P. 161-240.

209. Landry, M. R. Population dynamics and production of a planktonic marine Copepod, *Acartia clausii*, in a small temperate lagoon on San Juan Island, Washington / M. R. Landry // Int. Rev. Gesamten Hydrobiol. Hydrogr. - 1978. - Vol. 63, iss. 1. - P. 77-119.

210. Larvae of gryporhynchid cestodes (Cyclophyllidea) from fish: a review / T. Scholz, R. A. Bray, R. Kuchta, R. Repova // Folia Parasitol. - 2004. - Vol. 51, no. 2-3. - P. 131-152.

211. Lent, C. M. The mechanism for co-ordinating metachronal limb movements between joined male and female *Artemia salina* during precopulatory behavior / C. M. Lent // J. Exp. Biol. - 1977. - Vol. 66, no. 1. - P. 127-140.
212. Lenz, P. Ecology of an alkali-adapted variety of *Artemia* from Mono Lake, California, U.S.A / C. M. Lent // The Brine Shrimp *Artemia*. - Wetteren, 1980. - Vol. 3 : Ecology, culturing, use in aquaculture : Proc. Intern. Sympos. (Corpus Christini, Texas, 1979). - P. 79-96.
213. Life history effects of prey choice by copepods: implications for biocontrol of vector mosquitoes / H. Dieng, M. Boot, N. Tuno, Y. Tsuda M., Takagi // J. Am. Mosq. Control. Assoc. - 2003. - Vol. 19, no. 1. - P. 67-73.
214. Maccari, M. Origin and genetic diversity of diploid parthenogenetic *Artemia* in Eurasia / M. Maccari, F. Amat, A. Gómez // PloS ONE. - 2013. - Vol. 8, no. 12. - P. 1-13
215. Mageed, A. A. A. Distribution and salinity ranges of zooplankton organisms at El-Fayoum Depression (El-Fayoum-Egypt) / A. A. A. Mageed // Egypt. J. Aquat. Biol. Fish. - 1998. - Vol. 2, no. 2. - P. 51-71.
216. Mageed, A. A. A. Spatio-temporal variations of zooplankton community in the hypersaline lagoon of Bardawil, North Sinai, Egypt / A. A. A. Mageed // Egypt. J. Aquat. Res. - 2006. - Vol. 32, no. 1. - P. 168-183.
217. Makridis, P. Food size selectivity of *Artemia franciscana* at three developmental stages / P. Makridis, O. Vadstein // J. Plankton Res. - 1999. - Vol. 21, iss. 11. - P. 2191-2201.
218. Marcus, N. H. On the population biology and nature of diapause of *Labidocera aestiva* (Copepoda: Calanoida) / N. H. Marcus // Biol. Bull. - 1979. - Vol. 157, no. 2. - P. 297-305.
219. Marrone, F. The microcrustacean fauna of Sicily and the Central Mediterranean Sea area - current knowledge and gaps to be filled / F. Marrone // Pol. J. Ecol. - 2006. - Vol. 54, no. 4. - P. 681-686.

220. Martens, K. A subjective checklist of the recent, free-living non-marine Ostracoda (Crustacea) / K. Martens, S. Savatnalinton // *Zootaxa*. - 2011. - Vol. 2855. - P. 1-79.
221. Mason, D. T. Density-current plumes / D. T. Mason // *Science*. - 1966. - Vol. 152, no. 3720. - P. 354-356.
222. Mirabdullayev, I. M. On the taxonomy of the *Acanthocyclops robustus* species complex (Copepoda, Cyclopidae). 1. *Acanthocyclops robustus* (G. O. Sars, 1863) and *Acanthocyclops trajani* sp. n. / I. M. Mirabdullayev, D. Defaye // *Selevinia*. - 2002. - No. 1-4. - P. 7-20.
223. Mohammed, H. H. Copepoda of the southern Iraqi Marshes: 1- Calanoida / H. H. Mohammed, S. D. Salman // *Marsh Bulletin*. - 2009. - Vol. 4, no. 2. - P. 148-161.
224. Molecular-genetic-based contribution to the taxonomy of the *Acanthocyclops robustus* group / M. R. Miracle, V. Alekseev, V. Monchenko, V. Sentandreu, E. Vicente // *J. Nat. Hist.* - 2013. - Vol. 47, iss. 5. - P. 863-888.
225. Moore, J. E. The Entomostraca of southern Saskatchewan / J. E. Moore // *Can. J. Zool.* - 1952. - Vol. 30, no. 6. - P. 410-450.
226. Moscatello, S. Active and resting stages of zooplankton and its seasonal evolution in a hypersaline temporary pond of the Mediterranean coast (the “Vecchia Salina”, SE Italy) / S. Moscatello, G. Belmonte // *Sci. Mar.* - 2004. - Vol. 68, iss. 4. - P. 491-500.
227. Moscatello, S. Egg banks in hypersaline lakes of the South-East Europe [Electronic resource] / S. Moscatello, G. Belmonte // *Saline systems*. - 2009. - Vol. 5, iss. 3. - Mode of Access : <http://www.salinesystems.org/content/5/1/3>.
228. Müller, P. H. Tafeln der mathematischen statistik (Hardcover-Ausgabe) / P. H. Müller, P. Neuman, R. Storm. - Leipzig : VEB Fachbuchverlag, 1979. - 272 p. - (Russian edition ; 1982).
229. Mura, G. Notes on the distribution of the genus *Artemia* in former USSR countries (Russia and adjacent regions) / G. Mura, L. L. Nagorskaya // *J. Biol. Res-Thessalon.* - 2005. - Vol. 4. - P. 139-150.

230. Naceur, H. B. Impacts of salinity, temperature, and pH on the morphology of *Artemia salina* (Branchiopoda: Anostraca) from Tunisia / H. B. Naceur, A. B. R. Jenhani, M. S. Romdhane // Zool. Stud. - 2012. - Vol. 51, iss. 4. - P. 453-462.

231. Naceur, H. B. Morphometric characterization of adult *Artemia* (Crustacea: Branchiopoda) populations from coastal and inland Tunisian salt lakes / H. B. Naceur, A. B. R. Jenhani, M. S. Romdhane // Afr. Invertebr. - 2013. - Vol. 54, no. 2. - P. 543-555.

232. Nutritional and bacterial profiles of juvenile *Artemia* fed different enrichments and during starvation / A. J. Ritar, G. A. Dunstan, M. M. Nelson, M. R. Brown, P. D. Nichols, C. W. Thomas, E. G. Smith, B. J. Crear, S. Kolkovski // Aquaculture. - 2004. - Vol. 239, iss. 1. - P. 351-373.

233. Occurrence of aquatic invertebrates of the wheatbelt region of Western Australia in relation to salinity / A. M. Pinder, S. A. Halse, J. M. McRae, R. J. Shiel // Hydrobiologia. - 2005. - Vol. 543, iss. 1. - P. 1-24.

234. Open water zooplankton communities in North African wetland lakes: The CASSARINA Project / M. Ramdani, N. Elkhiafi, R. J. Flower, H. H. Birks, M. M. Kraiem, A. A. Fathi, S. T. Patrick // Aquat. Ecol. - 2001. - Vol. 35, iss. 3-4. - P. 319-333.

235. Oren, A. Thermodynamic limits to microbial life at high salt concentrations / A. Oren // Environ. Microbiol. - 2011. - Vol. 13, iss. 8. - P. 1908-1923.

236. Organic matter accumulation in sediments of hypersaline Mono Lake during a period of changing salinity / R. Jellison, R. F. Anderson, J. M. Melack, D. Heil // Limnol. Oceanol. - 1996. - Vol. 41, iss. 7. - P. 1539-1544.

237. Partitioning of respiratory energy and environmental tolerance in the copepods *Calanipeda aquaedulcis* and *Arctodiaptomus salinus* / L. Svetlichny, A. Khanaychenko, E. Hubareva, L. Aganesova // Estuar. Coast. Shelf Sci. - 2012. - Vol. 114. - P. 199-207.

238. Partridge, L. Thermal evolution of ectotherm size: Why get big in cold? / L. Partridge, V. French // Animals and temperature: phenotypic and evolutionary adaptation / Eds.: I. A. Johnston, A. F. Bennett. - Cambridge, 1996. - P. 265-291. - (Society for Experimental Biology Seminar Series ; Vol. 59).

239. Patrick, M. L. Regulation of compatible solute accumulation in larvae of the mosquito *Culex tarsalis*: osmolarity versus salinity / M. L. Patrick, T. J. Bradley // J. Exp. Biol. - 2000. - Vol. 203, no. 4. - P. 831-839.

240. Petrusek, A. *Moina* (Crustacea: Anomopoda, Moinidae) in the Czech Republic: a review / A. Petrusek // Acta Soc. Zool. Bohem. - 2002. - Vol. 66, no. 3. - P. 213-220.

241. Phylogeography and local endemism of the native Mediterranean brine shrimp *Artemia salina* (Branchiopoda: Anostraca) / J. Munoz, A. Gomez, A. J. Green, J. Figuerola, F. Amat, C. Rico // Mol. Ecol. - 2008. - Vol. 17, iss. 13. - P. 3160-3177.

242. Pinheiro, M. A. A. Reproductive behavior of the swimming crab *Arenaeus cribrarius* (Lamarck, 1818) (Crustacea, Brachyura, Portunidae) in Captivity / M. A. A. Pinheiro, A. Fransozo // Bull. Mar. Sci. - 1999. - Vol. 64, no. 2. - P. 243-253.

243. Por, F. D. A classification of hypersaline waters based on trophic criteria / F. D. Por // Mar. Ecol. - 1980. - Vol. 1, iss. 2. - P. 121-131.

244. Post-embryonic developmental plasticity of *Arctodiaptomus salinus* (Copepoda: Calanoida) at different temperatures / R. Jimenez-Melero, G. Parra, S. Souissi, F. Guerrero // J. Plankton Res. - 2007. - Vol. 29, iss. 6. - P. 553-567.

245. Radzikowski, J. Resistance of dormant stages of planktonic invertebrates to adverse environmental conditions / J. Radzikowski // J. Plankton Res. - 2013. - Vol. 35, iss. 4. - P. 707-723.

246. Rogers, D. C. A genus level revision of the Thamnocephalidae (Crustacea: Branchiopoda: Anostraca) / D. C. Rogers // Zootaxa. - 2006. - Vol. 1260. - P. 1-25.

247. Rokneddine, A. The influence of salinity and temperature on the growth of *Arctodiaptomus salinus* (Daday, 1885) (Copepoda, Calanoida), from the temporary salt marsh, "La Sebkhah Zima", Morocco / A. Rokneddine // Crustaceana. - 2004. - Vol. 77, no. 9. - P. 1025-1044.

248. Rokneddine, A. Study of salinity and temperature tolerance limits regarding four crustacean species in a temporary salt water swamp (Lake Zima, Morocco) / A. Rokneddine, M. Chentoufi // Anim. Biol. - 2004. - Vol. 54, iss. 3. - P. 237-253.

249. Roughgarden, J. Theory of population genetics and evolutionary ecology: An introduction / J. Roughgarden. - N. Y. : Macmillan Publishing Company, 1979. - 520 p.

250. Salinity acclimation and free amino acid enrichment of copepod nauplii for first-feeding of larval marine fish / L. C. Lindley, R. P. Phelps, D. A. Davis, K. A. Cummins // *Aquaculture*. - 2011. - Vol. 318, iss. 3-4. - P. 402-406.

251. Salinity effects on survival, growth and morphometry of four Egyptian *Artemia* populations (International Study on *Artemia*. LXVII) / N. El-Bermawi, A. D. Baxevanis, T. J. Abatzopoulos, G. Van Stappen, P. Sorgeloos // *Hydrobiologia*. - 2004. - Vol. 523, iss. 1-3. - P. 175-188.

252. Samylina, O. S. Comparative characteristic of the phototroph communities from the mineral lakes of Crimea (Ukraine) and Altai Region (Russia) / O. S. Samylina, L. M. Gerasimenko, N. V. Shadrin // *Int. J. on Algae*. - 2010. - Vol. 12, iss. 2. - P. 142-158.

253. Scaling laws of marine predator search behavior / D. W. Sims, E. J. Southall, N. E. Humphries, G. C. Hays, C. J. A. Bradshaw, J. W. Pitchford, A. James, M. Z. Ahmed, A. S. Brierley, M. A. Hindell, D. Morritt, M. K. Musyl, D. Righton, E. L. C. Shepard, V. J. Wearmouth, R. P. Wilson, M. J. Witt & Julian D. Metcalfe // *Nature*. - 2008. - Vol. 451, no. 7182. - P. 1098-1102.

254. Schmankewitsch, M. W. J. On the relations of *Artemia salina* and *Artemia milhausenii*, and on the genus *Branchipus* / M. W. J. Schmankewitsch // *J. Nat. Hist., Ser. 4*. - 1876. - Vol. 17, no. 99. - P. 256-258.

255. Schmidt-Nielsen, K. Scaling: Why is animal size so important? / K. Schmidt-Nielsen. - Cambridge : Cambridge Univ. Press, 1984. - 241 p.

256. Scudder, G. G. E. Water-boatmen of saline waters (Hemiptera: Corixidae) / G. G. E. Scudder // *Marine Insects* / Ed. L. Cheng. - Amsterdam, 1976. - P. 263-289.

257. Shadrin, N. V. The Crimean hypersaline lakes: towards development of scientific basis of integrated sustainable management [Electronic resource] / N. V. Shadrin // 13th World Lake Conf. (Wuhan, China, 1-5 Nov., 2009) : Proc. - Wuhan, 2009. - Mode of Access : http://wldb.ilec.or.jp/data/ilec/WLC13_Papers/S12/s12-1.pdf

258. Shadrin, N. Distribution and historical biogeography of *Artemia* Leach, 1819 (Crustacea: Anostraca) in Ukraine / N. Shadrin, E. Anufrieva, E. Galagovets // Int. J. *Artemia* Biol. - 2012. - Vol. 2, no. 2. - P. 30-42.

259. Shadrin, N. V. Climate change impact on the marine lakes and their Crustaceans: The case of marine hypersaline Lake Bakalskoye (Ukraine) / N. V. Shadrin, E. V. Anufrieva // Turk. J. Fish. Aquat. Sci. – 2013a. - Vol. 13, iss. 4. - P. 603-611.

260. Shadrin, N. V. Dependence of *Arctodiaptomus salinus* (Calanoida, Copepoda) halotolerance on exoosmolytes: new data and a hypothesis / N. V. Shadrin, E. V. Anufrieva // J. Mediterranean Ecol. – 2013b. - Vol. 12. - P. 21-26.

261. Some aspects of *Artemia* biology affected by cestode parasitism / F. Amat, A. Gozalbo, J. C. Navarro, F. Hontoria, I. Varo // *Hydrobiologia*. - 1991. - Vol. 212, iss. 1. - P. 39-44.

262. Sorgeloos, P. The use of the brine shrimp *Artemia* in aquaculture / P. Sorgeloos // *The Brine Shrimp Artemia*. - Wetteren, 1980. - Vol. 3 : Ecology, culturing, use in aquaculture : Proc. Intern. Sympos. (Corpus Christini, Texas, 1979). - P. 25-46.

263. Sorgeloos, P. Production and use of *Artemia* in aquaculture / P. Sorgeloos, S. Kujlasekarapandian. - Cochin, 1984. - 74 p. - (CMFRI Special Publ. ; No. 15).

264. Species richness of crustacean zooplankton and trophic structure of brackish lagoons in contrasting climate zones: north temperate Denmark and Mediterranean Catalonia (Spain) / S. Brucet, D. Boix, S. Gascón, J. Sala, X. D. Quintana, A. Badosa, M. Sondergaard, T. L. Lauridsen, E. Jeppesen // *Ecography*. - 2009. - Vol. 32, iss. 4. - P. 692-702.

265. Studies on the saline and hypersaline zooplanktons from Jinnan and Yinchuan regions / H. Zhi-Hui, Q. Jianguang, W. Hongqi, W. Zhiyuan, X. Xin // *Acta Hydrobiol. Sin.* - 1989. - Vol. 13, no. 1. - P. 24-37.

266. The ecology of ostracodes (Ostracoda, Crustacea) in western Mongolia / T. Van der Meeren, J. E. Almendinger, E. Ito, K. Martens // *Hydrobiologia*. - 2010. - Vol. 641, iss. 1. - P. 253-273.

267. Timms, B. V. Limnology of Lake Buchanan, a tropical saline lake and associated pools, of North Queensland / B. V. Timms // *Aust. J. Mar. Fresh. Res.* - 1987. - Vol. 38, no. 6. - P. 877-884.
268. Timms, B. V. Saline lakes of the Paroo, inland New South Wales, Australia / B. V. Timms // *Saline Lakes V : Proc. Vth Intern. Symp. on Inland Saline Lakes.* - 1993. - P. 269-289. - (Developments in Hydrobiology ; Vol. 87).
269. Timms, B. V. A study of the Werewilka Inlet of the saline Lake Wyara, Australia - a harbour of biodiversity for a sea of simplicity / B. V. Timms // *Hydrobiologia.* - 2001. - Vol. 466, iss. 1-3. - P. 245-254.
270. Timms, B. V. The biology of the saline lakes of central and eastern inland of Australia: a review with special reference to their biogeographical affinities / B. V. Timms // *Hydrobiologia.* - 2007. - Vol. 576, iss. 1. - P. 27-37.
271. Timms, B. V. A study of the saline lakes of the Esperance hinterland, Western Australia, with special reference to the roles of ground water acidity and episodicity / B. V. Timms // *Saline Lakes Around the World: Unique Systems with Unique Values : International Society for Salt Lake Research (ISSLR) : 10th Intern. Conf. and 2008 FRIENDS of Great Salt Lake Issues Forum (May 11-16, 2008).* - Salt Lake City, 2009. - P. 215-224. - (Nat. Resour. Env. Iss. ; Vol. 15).
272. Updating geographic distribution of *Artemia urmiana* Gunther, 1890 (Branchiopoda: Anostraca) in Europe: An integrated and interdisciplinary approach / T. J. Abatzopoulos, F. Amat, A. D. Baxevanis, G. Belmonte, F. Hontoria, S. Maniasti, S. Moscatello, G. Mura, N. V. Shadrin // *Intern. Rev. Hydrobiol.* - 2009. - Vol. 94, iss. 5. - P. 560-579.
273. Vidal, J. Physioecology of zooplankton. II. Effects of phytoplankton concentration, temperature, and body size on the development and molting rates of *Calanus pacificus* and *Pseudocalanus* sp. / J. Vidal // *Mar. Biol.* - 1980. - Vol. 56, iss. 2. - P. 135-146.
274. Waddington, C. N. The strategy of the genes / C. N. Waddington. London : Allen and Unwin, 1957. - 174 p.

275. Ward, P. I. A comparative field study of the breeding behaviour of a stream and pond population of *Gammarus pulex* (Amphipoda) / P. I. Ward // *Oikos*. - 1986. - Vol. 46, fs. 1. - P. 29-36.

276. Webb, P. Feeding of *Mesopodopsis slabberi* (Crustacea, Mysidacea) on naturally occurring phytoplankton / P. Webb, R. Perissinotto, T. H. Wooldridge // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* - 1987. - Vol. 38. - P. 115-123.

277. Whitehouse, I. V. The effect of diet and density on development, size and egg production in *Cyclops abyssorum* Sars, 1863 (Copepoda, Cyclopoida) / I. V. Whitehouse, B. G. Levis // *Crustaceana*. - 1973. - Vol. 25, no. 3. - P. 225-236.

278. Why join groups? Lessons from parasite-manipulated *Artemia* / N. O. Rode, E. J. Lievens, E. Flaven, A. Segard, R. Jabbour-Zahab, M. I. Sanchez, T. Lenormand // *Ecol. Lett.* - 2013. - Vol. 16. - P. 493-501.

279. Williams, W. D. On the ecology of *Haloniscus searlei* (Isopoda, Oniscoidea), an inhabitant of Australian salt lakes / W. D. Williams // *Hydrobiologia*. - 1983. - Vol. 105, iss. 1. - P. 137-142.

280. Williams, W. D. Chinese and Mongolian saline lakes: a limnological overview / W. D. Williams // *Hydrobiologia*. - 1991. - Vol. 210, iss. 1-2. - P. 39-66.

281. Williams, T. A. A model of rowing propulsion and the ontogeny of locomotion in *Artemia* larvae / W. D. Williams // *Biol. Bull.* - 1994. - Vol. 187, no. 2. - P. 164-173.

282. Williams, W. D. The biogeographical affinities of the fauna in episodically filled salt lakes: a study of Lake Eyre South, Australia / W. D. Williams, M. J. Kokkinn // *Hydrobiologia*. - 1988. - Vol. 158, iss. 1. - P. 227-236.

283. Wurtsbaugh, W. A. Food-web modification by an invertebrate predator in the Great Salt Lake (USA) / W. A. Wurtsbaugh // *Oecologia*. - 1992. - Vol. 89, iss. 2. - P. 168-175.

284. Yan, H. Z. Q. J. W. Occurrence and distribution of *Moina mongolica* Daday in China / H. Z. Q. J. W. Yan // *J. Dalian Fisheries Univ.* - 1988. - Vol. 2. - P. 9-14.

285. Yemelyanova, A. Y. Distribution of *Gammarus lacustris* Sars (Amphipoda, Gammaridae) in Lake Shira (Khakasia, Siberia) and laboratory study of its growth

characteristics / A. Y. Yemelyanova, T. A. Temerova, A. G. Degermendzhy // *Aquat. Ecol.* - 2002. - Vol. 36, iss. 2. - P. 245-256.

286. Zaitsev, Y. P. Black Sea. Biological diversity / Y. P. Zaitsev, B. G. Alexandrov. - N. Y. : United Nations Publ., 1998. - 351 p. - (Black Sea Environmental Series ; Vol. 7).

287. Zeller, M. A comparative population genetic study on calanoid freshwater copepods: Investigation of isolation-by-distance in two *Eudiaptomus* species with a different potential for dispersal / M. Zeller, T. B. H. Reusch, W. Lampert // *Limnol. Oceanogr.* - 2006. - Vol. 51, iss. 1. - P. 17-124.

288. Zheng, M. An Introduction to Saline Lakes on the Qinghai-Tibet Plateau / M. Zheng. - Dordrecht : Kluwer Academic Publishers, 1997. 294 p.

289. Zheng, M. On salinology / M. Zheng // *Hydrobiologia.* - 2001. - Vol. 466, iss. 1-3. - P. 339-347.

Приложение А

Таблица А.1

Общая характеристика некоторых исследованных водоёмов Крыма

Водоём	Координаты	Тип водоёма	P, км ²	H, м	L, км ²	S, ‰	T, °C	pH	Источник
Херсонесская группа									
оз. Херсонесское	44°35'09"N- 33°23'32"E	М	0,05	1,2	0,92	20- 284	3-31	7,9- 9,1	[93, 73, собственные данные]
Евпаторийская группа									
оз. Мойнакское	45°11'06"N- 33°19'29"E	М	1,8	1,0	36	45- 60	12-30	6,5- 7,27	[87, 76, 13, собственные данные]
оз. Тереклы- Конрадское	45°11'12"N- 33°12'31"E	М	5,93	0,6	42,4	90- 290	13-31	6,55- 7,9	[87, 76, 116, собственные данные]
оз. Аджи-Байчи	45°15'20"N- 33°04'09"E	М	1,2	0,7	40	105- 250	12-35	6,67- 7,57	[87, собственные данные]
оз. Ойбурское	45°17'03"N- 33°04'09"E	М	5	1,0	90	100- 140	12-34	6,27- 7,37	[87, 76, собственные данные]
Тарханкутская группа									
оз. Большой Кипчак	45°22'09"N- 32°31'15"E	М	0,9	0,6	-	155- 280	10-34	6,73- 7,01	[87, собственные данные]

Продолжение табл. А.1

Водоём	Координаты	Тип водоёма	P, км ²	H, м	L, км ²	S, ‰	T, °C	pH	Источник
оз. Джарылгач	45°34'30"N- 32°52'25"E	М	8	1,5	268	100- 161	12-30	6,57- 9,17	[87, 76, собственные данные]
оз. Ярылгач	45°33'40"N- 32°51'01"E	М	1,6	1,0	21,6	50- 112	12-31	6,47- 9,56	[87, собственные данные]
оз. Бакальское	45°44'45"N- 33°10'30"E	М	7-8	1,5	257	25- 100	21-33	6,55- 9	[87, 44, 25, 41, 259, собственные данные]
Перекопская группа									
оз. Киятское	45°59'30"N- 33°55'26"E	М	12,5	1,0	68,4	75- 115	16-31	6,75- 7,6	[87, 76, собственные данные]
оз. Айгульское	45°57'33"N- 34°02'59"E	М	37,5	1,0	213	150- 270	17-30	6,02- 7,33	[87, собственные данные]
оз. Керлеутское	45°56'30"N- 34°01'07"E	М	21	0,8	101	135- 250	14-31	6,45- 8,1	[87, 76, собственные данные]
Керченская группа									
оз. Акташское	45°22'31"N- 35°49'45"E	М	25	1,5	467	36- 270	14-34	6,65- 8,42	[87, 76, собственные данные]
оз. Чокракское	45°27'10"N- 36°17'40"E	М	8,5	0,5	74	153- 320	14-35	7,01- 7,32	[87, 49, собственные данные]

Продолжение табл. А.1

Водоём	Координаты	Тип водоёма	P, км ²	H, м	L, км ²	S, ‰	T, °C	pH	Источник
оз. Тобечикское	45°10'18"N- 36°22'42"E	М	19	1,5	189	50- 390	12-37	6,55- 9,3	[87, 115, 29, собственные данные]
оз. Кояшское	45°02'54"N- 36°11'04"E	М	5,5	1,2	23	160- 370	18-37	6-8,6	[87, 50, 95, собственные данные]
оз. Узунларское	45°04'21"N- 36°06'00"E	М	20	0,2	259	136- 360	14-32	7,05- 8,15	[87, собственные данные]
оз. Янышское	45°07'57"N- 36°25'11"E	М	0,15	1,0	-	16- 166	13-36	7,5- 8,46	[84, собственные данные]
оз. Такильское	45°6'57"N- 36°25'39"E	М	0,2	0,7	-	16- 145	13-35	7,37- 8,18	[84, собственные данные]
оз. Аджиголь	45°06'34"N- 35°27'55"E	М	0,6- 0,8	1,0	2,5	45- 210	15-30	6,66- 9,3	[76, собственные данные]
оз. Кучук- Аджиголь	45°06'10"N- 35°26'49"E	М	0,4- 0,6	1,0	2,5	0- 320	15-35	6,64- 9,22	[67, собственные данные]
оз. Марфовское	45°11'57"N- 36°06'45"E	К	2,95	0,8	13,5	100- 480	16-35	6,92- 8,44	[87, 76, 112, собственные данные]
оз. Шимаханское	45°06'00"N- 36°15'08"E	К	0,85	1,3	5,7	36- 440	14- 30,5	6,44- 9,0	[112, собственные данные]

Продолжение табл. А.1

Водоём	Координаты	Тип водоёма	P, км ²	H, м	L, км ²	S, ‰	T, °C	pH	Источник
оз. Киркояшское	45°04'32"N- 36°12'48"E	К	0,7	1,6	5	30- 430	17-32	6,65- 9,7	[112, собственные данные]
оз. Ачи	45°09'33"N- 35°25'03"E	К	3,6	1,0	7,1	65- 320	21-30	6,65- 8,1	[87, 112, собственные данные]
Керченская группа (искусственные осолоняющиеся водоёмы)									
Пруд в Камыш- Бурунском карьере	45°12'30"N- 36°21'42"E	К	0,05	1,5	0,125	10- 25	16-32	7,02- 7,33	[Шадрин, устное сообщение; собственные данные]
Водохранилище у с. Пташкино	45°09'43"N- 36°10'20"E	К	0,2	1,5	0,8	10- 45	14-31	8,44- 8,61	[67, собственные данные]
Водохранилище у с. Ерофеево	45°11'57"N- 35°39'09"E	К	0,1	1,0	0,3	20- 50	16-33	7,01- 7,41	[67, собственные данные]

Примечание: М – морской тип водоёма; К – континентальный тип водоёма; P – площадь водоёма; H – максимальная глубина водоёма; L – площадь водосбора; S – диапазон солёности; T – диапазон температуры; pH – диапазон pH

Приложение Б

Таблица Б.1

Список видов ракообразных, отмеченных в гиперсолёных озёрах Крыма с 1870 по 2011 гг.

Вид	Озеро	Источник
Класс Branchiopoda		
Отряд Anostraca		
<i>Artemia salina</i> Leach, 1819	Мойнакское, Аджиголь, Донузлав, Херсонесское и др.	[92, 23, 101, 229]
<i>A. parthenogenetica</i> Bowen et Sterling, 1978	Кояшское, Марфовское, Тобечикское, Бакальское, Херсонесское, Мойнакское	[13, 20, 168]
<i>A. urmiana</i> Günther, 1899	Кояшское	[20]
<i>Phallocryptus spinosa</i> (Milne-Edwards, 1840) ¹ ; <i>syn. Branchinella spinosa</i> (Milne-Edwards, 1840), <i>Branchipus spinosus</i> Milne-Edwards, 1840	Бакальское, Ачи, Акташское, Херсонесское	[92, 23, 41, 170]
Отряд Cladocera		
<i>Daphnia ulomskyi</i> Behning, 1941	Киркояшское	[20, 168]
<i>Moina salina</i> Daday, 1888	Тобечикское, Бакальское, Шимаханское, Киркояшское, Херсонесское, Мойнакское, Аджиголь, Сакское	[13, 40, 60, 41, 20, 199, 168]

Продолжение табл. Б.1

Вид	Озеро	Источник
Класс Maxillopoda Подкласс Copepoda Отряд Calanoida		
<i>Acartia tonsa</i> Dana, 1849	Бакальское, Сиваш	[41, 20]
<i>Arctodiaptomus salinus</i> (Daday, 1885)	Марфовское, Шимаханское, Киркояшское, Аджиголь	[20, 168]
Отряд Harpacticoida		
<i>Bryocamptus minutus</i> (Claus, 1863) ² , syn. <i>Canthocamptus minutus</i> Claus, 1863	Донузлав	[57]
<i>Canuella perplexa</i> Scott T. et A., 1893	Бакальское	[41]
<i>Cletocamptus retrogressus</i> Schmankevitsch, 1875	Донузлав, Круглое, Ойбурское, Сакское, Сиваш, Марфовское, Тобечикское, Бакальское, Шимаханское, Киркояшское, Херсонесское, Мойнакское, Аджиголь	[57, 32, 41, 207, 168]
<i>Harpacticus</i> sp.	Бакальское	[41]
<i>Mesochra</i> sp.	Херсонесское	[207]
<i>M. aestuarii</i> Gurney, 1921	Бакальское	[41]
<i>M. lilljeborgii</i> Boeck, 1865	*	[101]

Продолжение табл. Б.1

Вид	Озеро	Источник
<i>M. nana</i> Brady, 1910	*	[101]
<i>M. rapiens</i> (Schmeil, 1894)	Круглое и др.	[32, 101]
<i>M. rostrata</i> Gurney, 1927	*	[101]
<i>Nitocra spinipes</i> Boeck, 1865	Круглое, Херсонесское	[32, 207]
Класс Ostracoda		
Отряд Podocoripida		
<i>Cyprideis torosa</i> (Jones, 1850) ³ , syn. <i>Cyprideis littoralis</i> Brady, 1870	Донузлав	[101]
<i>Eucypris mareotica</i> (Fischer, 1855) ³ , syn. <i>Eucypris inflata</i> (Sars, 1903)	Бакальское, Херсонесское, Мойнакское	[13, 41, 207]
<i>Heterocypris incongruens</i> (Ramdohr, 1808)	Донузлав, Сакское, Ойбурское, Сиваш	[57]
Класс Malacostraca		
Отряд Isopoda		
<i>Idotea balthica</i> (Pallas, 1772)	Бакальское, Донузлав	[57, 41, 20]
<i>Sphaeroma serratum</i> (Fabricius, 1787)	Донузлав	[57]
Отряд Amphipoda		
<i>Gammarus aequicauda</i> (Martynov, 1931)	Тобечикское, Бакальское, Мойнакское, Сакское	[101, 13, 20, 199]

Продолжение табл. Б.1

Вид	Озеро	Источник
<i>G. locusta</i> (Linnaeus, 1758)	Донузлав	[57, 101]
<i>Microdeutopus gryllotalpa</i> Costa, 1853	Бакальское	[20]
<i>Corophium</i> sp.	Бакальское	[20]
<i>Monocorophium insidiosum</i> (Crawford, 1937)	Бакальское	[41]
<i>Orchestia gammarellus</i> Pallas, 1766 ² , syn. <i>Orchestia gammarella</i> (Pallas, 1766)	Херсонесское	[113]
<i>O. montagui</i> Audouin, 1826	Донузлав	[101]
<i>Deshayesorchestia deshayesii</i> (Audouin, 1826) ² , syn. <i>Talorchestia deshayesii</i> (Audouin, 1826)	Бакальское	[Шадрин, Гринцов, устное сообщение]
Отряд Mysida		
<i>Mesopodopsis slabberi</i> (Van Beneden, 1861)	Бакальское	[41]
<i>Praunus flexuosus</i> (Müller, 1776)	Донузлав	[57]
Отряд Decapoda		
<i>Hippolyte leptocerus</i> (Heller, 1863)	Бакальское	[41]
<i>Carcinus maenas</i> (Linnaeus, 1758)	Донузлав	[57]

Примечание: * - конкретный водоём не указан, ультрагалинные водоёмы Крыма; ¹ - принятое название из [240]; ² - принятое название из World Register of Marine Species (WORMS); ³ - принятое название из [216]

Приложение В

Таблица В.1

Суммарная численность *Cyclopoidea* в солёных водоёмах Крыма

№	Дата	Водоём	Координаты	S, ‰	T, °C	Сумм-ая. числ., экз.·м ⁻³
1	15.04.13	оз. Ачи	45°09'N-35°25'E	211	21	286
2	12.04.13	оз. Айгульское	45°59'N-34°35'E	150	17	560
3	14.04.13	оз. Шимаханское	45°10'N-36°25'E	140	15.5	6800
4	23.05.13	оз. Херсонесское	44°59'N-33°39'E	23	22	240
5	13.04.13	пруд к западу от оз. Тобечикского	45°11'N-36°18'E	41	20	800
6	15.04.13	оз. Акташское (юго-запад)	45°22'N-35°49'E	37	14	533
7	05.08.13	оз. Акташское (юго-запад)	45°22'N-35°47'E	40	28	160
8	05.08.13	оз. Акташское (северо-запад)	45°23'N-35°49'E	120	34	20
9	14.04.13	оз. Кояшское (юго-восток)	45°02'N-35°12'E	31	15	130
10	13.04.13	оз. Янышское (Голь)	45°07'N-36°24'E	21	22	10240
11	13.04.13	пруд в старом карьере у с. Челядиново	45°13'N-36°22'E	17	16	199400
12	06.08.13	пруд в старом карьере у с. Челядиново	45°13'N-36°22'E	25	24	60000
13	05.08.12	пруд в старом карьере у с. Челядиново	45°13'N-36°22'E	24	32	2040
14	15.04.13	пруд у с. Владиславовка	45°09'N-35°23'E	13	17	89600
15	15.04.13	оз. Кучук-Аджиголь	45°06'N-35°27'E	5	15	6300

Продолжение табл. В.1

№	Дата	Водоём	Координаты	S, ‰	T, °C	Сумм-ая. числ., экз.·м ⁻³
16	08.08.12	оз. Кучук-Аджиголь	45°06'N-35°27'E	<1	30	300
17	04.08.13	оз. Кучук-Аджиголь	45°06'N-35°27'E	15	25	32
18	14.08.09	пруд возле оз. Марфовского	45°12'N-36°06'E	8	29	3060
19	22.08.10	оз. Бакальское, у старого клифа	45°45'N-33°11'E	55	27	1860
20	09.08.13	оз. Бакальское, у старого клифа	45°45'N-33°11'E	40	23	430
21	09.08.13	оз. Бакальское, юго-восточный угол	45°44'N-33°09'E	35	28	74
22	03.08.12	Водохранилище к югу от оз. Чокрак	45°27'N-36°19'E	5	25	5140
23	08.08.13	оз. Киятское	46°00'N-33°58'E	115	31	427
24	06.08.13	Колодец у поворота на с. Костырино	45°10'N-36°24'E	7	17	120
25	06.08.13	оз. Чурбаш	45°16'N-36°02'E	5	27	250

Приложение Г

Таблица Г.1

Средние значения пропорций тела *Artemia* и их изменчивость в исследованных пробах ($x_{cp.}/CV$)

№	A/B	A/F	A/C	A/D	A/E	A/G	A/H	B/F	B/C	B/D	B/E	F/C	F/D	F/E	C/D	C/E	D/E
Партеногенетические популяции																	
1	1,9/	36,5/	4,9/	13,7/	25,9/	9,7/	1,3/	19,1/	2,6/	7,1/	13,4/	0,2/	0,4/	0,8/	2,8/	5,2/	1,9/
	6,9	39,1	8,0	12,2	14,1	14,7	68,5	45,0	11,8	17,6	18,1	32,8	30,5	31,3	12,1	13,4	14,1
2	2,1/	20,0/	5,4/	12,6/	24,0/	8,7/	1,2/	9,6/	2,6/	6,0/	11,4/	0,3/	0,6/	1,2/	2,4/	4,5/	1,9/
	5,3	17,1	14,3	8,0	10,8	17,7	231	19,4	15,2	10,7	11,6	19,0	14,9	15,5	11,4	16,5	10,7
3	1,6/	239/	9,0/	24,6/	39,8/	19,2/	16,4/	153,0/	5,8/1	15,8/	25,5/	0,04/	0,1/	0,2/1	2,8/	4,5/	1,6/
	3,9	10,3	9,8	9,3	10,7	17,3	41,1	12,5	1,7	11,4	12,6	13,2	14,6	5,9	8,1	10,9	8,6
4	1,8/	55,9/	5,8/	16,0/	29,4/	14,2/	3,1/	30,9/	3,2/1	8,8/	16,2/	0,1/	0,3/	0,6/	2,8/	5,1/	1,9/
	5,8	33,3	10,6	10,4	10,1	20,9	101	35,1	4,0	13,2	12,8	25,8	27,3	28,6	10,2	10,1	10,0
5	1,9/	23,8/	7,4/	15,9/	28,1/	11,7/	1,0/	12,2/	3,7/	8,0/	14,2/	0,3/3	0,7/	1,3/	2,2/	4,0/	1,8/
	4,7	25,3	16,8	9,7	12,3	13,1	80,9	28,1	14,8	7,7	12,9	5,2	32,0	26,7	19,2	32,0	15,1
6	1,9/	30,2/	4,8/	13,5/	24,7/	9,2/	0,9/	15,7/	2,5/	7,0/	12,8/	0,2/	0,5/	0,9/	2,8/	5,2/	1,9/
	5,5	23,8	8,3	13,9	11,3	14,0	25,8	25,9	11,1	16,0	14,1	22,4	24,0	24,6	12,5	10,6	14,2
7	1,9/	43,4/	5,7/	14,9/	24,2/	11,6/	1,9/	22,6/	3,0/	7,8/	12,7/	0,1/	0,4/	0,6/	2,7/	4,4/	1,6/
	4,6	15,6	17,7	7,2	14,5	10,2	14,3	15,0	18,3	8,9	16,1	23,2	18,1	19,8	13,6	22,9	12,7

Продолжение табл. Г.1

№	A/B	A/F	A/C	A/D	A/E	A/G	A/H	B/F	B/C	B/D	B/E	F/C	F/D	F/E	C/D	C/E	D/E
8	1,7/	118/	4,9/	17,0/	29,4/	11,6/	4,5/4	67,8/	2,8/	9,8/	17,0/	0,1/	0,2/	0,3/	3,5/	6,0/	1,7/
	3,5	37,3	6,0	8,8	10,4	9,2	0,7	36,9	6,8	9,6	11,9	30,8	29,6	31,9	8,8	9,0	9,5
9	1,8/	89,3/	6,5/	18,1/	32,5/	10,1/	6,5/	50,7/	3,7/	10,3/	18,5/	0,1/	0,2/	0,4/	2,8/	5,0/	1,8/
	4,1	36,8	10,3	10,9	10,7	7,4	49,6	36,6	12,4	13,1	12,3	29,4	27,5	30,1	8,3	13,7	12,6
10	1,8/	166/	6,3/	18,1/	28,5/	10,5/	7,8/	94,9/	3,6/	10,3/	16,3/	0,04/	0,1/	0,2/	2,8/	4,6/	1,6/
	6,0	18,0	12,5	8,9	10,7	12,6	29,7	19,8	14,0	11,6	12,7	23,3	22,1	40,5	10,2	17,1	14,6
11	1,9/	62,5/	5,0/	14,6/	27,0/	9,3/	8,9/	32,7/	2,6/	7,6/	14,1/	0,1/	0,3/	0,5/	2,9/	5,4/	1,9/
	4,8	28,0	8,6	10,8	7,0	10,3	64,1	29,7	11,7	13,5	9,4	35,3	35,0	34,8	7,6	8,5	8,5
12	1,7/	203/	7,7/	21,3/	35,6/	12,0/	6,4/	122,7/	4,7/	12,9/	21,6/	0,04/	0,1/	0,2/	2,8/	4,6/	1,7/
	3,4	16,5	5,9	5,6	9,7	4,9	157	16,0	5,7	5,8	10,6	25,0	28,7	35,0	6,1	12,2	12,2
13	1,7/	-	12,3/	35,8/	55,2/	14,2/	19,7/	-	7,3/	21,2/	32,7/	-	-	-	2,9/	4,6/	1,5/
	3,3	-	11,8	13,2	15,1	8,7	7,9	-	13,5	14,7	16,2	-	-	-	12,4	16,8	10,3
14	2,0/	28,5/	-	10,1/	19,5/	6,2/	3,2/	14,7/	-	5,2/	10,0/	-	0,4/	0,7/	-	-	2,0/
	9,3	37,6	-	21,3	23,2	16,5	33,3	39,9	-	24,5	24,7	-	32,9	29,7	-	-	25,8
x _{cp.}	1,8	85,8	6,59	17,6	30,3	11,3	5,9	49,7	3,7	9,8	16,9	0,1	0,3	0,7	2,8	4,9	1,8
CV	8,2	85,6	32,2	36,4	29,1	27,5	98,4	93,8	39,0	43,7	36,4	76,0	60,3	61,9	10,6	11,1	7,8

Продолжение табл. Г.1

№	A/B	A/F	A/C	A/D	A/E	A/G	A/H	B/F	B/C	B/D	B/E	F/C	F/D	F/E	C/D	C/E	D/E
Двуполая популяция																	
15 _f	2,1/	53,4/	5,5/	13,4/	22,9/	16,7/	1,0/	26,0/	2,7/	6,5/	11,1/	0,1/	0,3/	0,5/	2,4/	4,2/	1,7/
	8,1	33,6	11,9	13,0	15,2	17,9	38,5	34,6	14,9	16,4	18,1	31,2	30,4	33,7	9,2	13,3	11,0
15 _m	2,2/	37,2/		13,5/	21,4/	9,2/	0,8/	17,3/		6,2/	9,9/		0,4/	0,6/			1,6/
	6,9	24,0	-	10,9	13,2	23,4	106	27,0	-	14,0	16,0	-	26,3	24,8	-	-	13,3

Примечание: № - номер пробы из таблицы 2.3; А - общая длина, мм; В - длина абдомена, мм; С - максимальная ширина яйцевого мешка, мм; D - максимальная ширина верхнего сегмента абдомена, мм; Е - максимальная ширина нижнего сегмента абдомена, мм; F - длина фурки, мм; G - длина первой антенны, мм; H - количество фуркальных нитей, шт.; \bar{x} - среднее значение; CV – коэффициент вариации; f - самки; m - самцы

Приложение Д

Таблица Д.1

Диапазон солёносной и температурной толерантности ракообразных в водоёмах Крыма (по собственным и литературным данным*)

Вид	S, ‰			T, °C		
	А	В	С	А	В	С
Класс Branchiopoda						
Отряд Anostraca						
<i>Artemia urmiana</i> Günther, 1899	24	360	160	10	37	30
партеногенетические популяции <i>Artemia</i>	23	360	145	10	34	31
<i>Phallocryptus spinosa</i> (Milne-Edwards, 1840)	10	85	-	19	25	-
Отряд Cladocera						
<i>Moina salina</i> Daday, 1888	30	110	-	21	28	-
<i>Daphnia atkinsoni</i> Baird, 1859	19	45	-	15	21	-
Класс Maxillopoda						
Подкласс Copepoda						
Отряд Calanoida						
<i>Acartia tonsa</i> Dana, 1849	20	55	-	14	23	-
<i>Arctodiaptomus salinus</i> (Daday, 1885)	5	300	21	4	32	22
Отряд Harpacticoida						
<i>Cletocamptus retrogressus</i> Schmankevitsch, 1875	5	360	45	5	42	30
<i>Metis ignea ignea</i> Philippi, 1843	23	195	35	14	34	28
Отряд Cyclopoida						
<i>Acanthocyclops</i> sp.	-	212	-	-	21	-
<i>A. americanus</i> (Marsh, 1893)	-	80	-	-	16	-
<i>A. trajani</i> Mirabdullayev et Defaye, 2002	0	-	-	-	30	-
<i>Cyclops furcifer</i> Claus, 1857	21	150	-	17	22	-
<i>Diacyclops bisetosus</i> (Rehberg, 1880)	17	150	140	15	22	16

Продолжение табл. Д.1

Вид	S, ‰			T, °C		
	A	B	C	A	B	C
<i>Eucyclops</i> sp.	0	150	-	22	30	-
<i>E. roseus</i> (Ishida, 1997)	0	5	-	15	21	-
<i>Mesocyclops pehpeiensis</i> (Hu, 1943)	0	-	-	-	30	-
<i>M. isabellae</i> (Dussart et Fernando, 1988)	-	17	-	-	16	-
<i>Microcyclops rubellus</i> (Lilljeborg, 1901)	0	-	-	-	30	-
<i>Paracyclops fimbriatus</i> (Fischer, 1853)	-	5	-	-	15	-
<i>Thermocyclops oithonoides</i> (Sars G.O., 1863)	0	-	-	-	22	-
Класс Ostracoda						
Отряд Podocopida						
<i>Eucypris mareotica</i> (Fischer, 1855)	5	300	40	3	37	29
Класс Malacostraca						
Отряд Isopoda						
<i>Idotea balthica</i> (Pallas, 1772)	20	85	-	10	30	-
<i>Sphaeroma serratum</i> (Fabricius, 1787)	-	85	-	-	-	-
Отряд Amphipoda						
<i>Echinogammarus olivii</i> (Milne-Edwards, 1830)	-	45	-	-	10	-
<i>Gammarus aequicauda</i> (Martynov, 1931)	17	74	74	11	32	25
<i>Orchestia gammarellus</i> Pallas, 1766	30	75	-	12	30	-
Отряд Mysida						
<i>Mesopodopsis slabberi</i> (Van Beneden, 1861)	34	120	-	20	34	-
Отряд Decapoda						
<i>Carcinus maenas</i> (Linnaeus, 1758)	-	85	-	-	-	-
<i>Hippolyte leptocerus</i> (Heller, 1863)	22	55	-	13	27	-
<i>Palaemon elegans</i> Rathke, 1837	-	40	-	-	30	-

Примечание: А - минимальное значение, В - максимальное значение, С – значение, при котором наблюдалась максимальная численность, экз.·м⁻³, *литературные данные: [40, 170, 258, 259, 260]

Приложение Е

Таблица Е.1

Верхние пределы галотолерантности циклопов в разных частях света

Вид*	S, ‰	Регион	Источник
<i>Apocyclops dengizicus</i> (Lepeshkin, 1900)	40	Австралия	[138]
	80	Восточная Австралия	[233]
	56	Восточная Австралия	[271]
	67	Южная Австралия	[269]
	69	Ю-В Австралия	[268]
	80	С-З Австралия	[267]
	130	Азия (Казахстан)	[56]
	41	Азия (Казахстан)	[71]
	80	Арал (Казахстан)	[4]
	60	Азия (Узбекистан)	[26]
	62	Азия (Иран)	[189]
42	Солтон-Си, США	[190]	
<i>A. cf. dengizicus</i> (Lepeshkin, 1900)	130	Южная Африка	[150]
<i>A. royi</i> (Lindberg, 1940)	49	Китай	[265]
<i>A. panamensis</i> (Marsh, 1913)	42	Египет	[215]
<i>Cyclops</i> sp.	310	Тибет, Китай	[146]
	38	Испания	[264]
<i>C. furcifer borealis</i> Lindberg, 1956	>100	Испания	[189]
<i>C. strenuus</i> Fischer, 1851	79	Китай	[265]
<i>Diacyclops thomasi</i> (Forbes S.A., 1882)	107	Канада	[225, 189]
<i>D. bicuspidatus</i> (Claus, 1857)	100	Германия	[45]
	40	Европа	[189]
<i>D. bisetosus</i> (Rehberg, 1880)	100	Германия	[45]
	50	Азия, Европа	[189]

Продолжение табл. Е.1

Вид*	S, %	Регион	Источник
<i>D. odessanus</i> (Shmankevich, 1875)	60	Азия (Узбекистан)	[26]
<i>Eucyclops serrulatus</i> (Fischer, 1851)	55	Испания	[264]
<i>Halicyclops cf. ambiguus</i> Kiefer, 1967	37	Западная Австралия	[233]
<i>H. ambiguus</i> Kiefer, 1967	62	Австралия	[137]
<i>H. spinifer</i> Kiefer, 1935	33	Азия (Иран)	[189]
<i>Meridiocyclops bayly</i> Fiers, 2001	240	Западная Австралия	[233]
<i>M. platypus</i> (Kiefer, 1967)	78	Ю-В Австралия	[268]
	81	Западная Австралия	[189]
	200	Централ. Австралия	[282]
<i>M. viridis</i> (Jurine, 1820)	68	Северная Африка	[140]
<i>Metacyclops</i> sp.	50	Западная Австралия	[233]
	95	Западная Австралия	[233]
	118	Западная Австралия	[271]
<i>Microcyclops</i> sp.	144	Ю-В Австралия	[268]
	152	Австралия	[189]
	143	Централ. Австралия	[282]
	170	Централ. Австралия	[282]
<i>Neocyclops salinarum</i> (Gurney, 1927)	>90	Саудовская Аравия	[202]
	81	Италия (Сардиния)	[159]
<i>Oithona nana</i> Giesbrecht, 1893	до 53	Египет	[216]
<i>Pescecyclops arnaudi</i> (Sars G.O., 1908)	147	Австралия	[178]
	93	Австралия	[136]
<i>P. laurentiisae</i> (Karanovic, 2004)	123	Западная Австралия	[271]
<i>Thermocyclops dybowski</i> (Lande, 1890)	40	Азия (Казахстан)	[56]
<i>Th. kawamurai</i> Kikuchi K., 1940	118	Китай	[265]

Примечание: *- все видовые названия приведены в соответствии с принятыми в настоящее время