

Елена Ануфриева, Николай Шадрин

ЖИЗНЬ В ЭКСТРЕМАЛЬНОЙ СРЕДЕ

Животные в экосистемах гиперсолёных вод





Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского
Российской академии наук
Севастополь
2023

A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of
Russian Academy of Sciences

E. V. Anufriieva, N. V. Shadrin

LIFE IN EXTREME ENVIRONMENTS

Animals in the Ecosystems of Hypersaline Waters

KMK Scientific Press

Moscow 2023

Федеральный исследовательский центр
«Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского
Российской академии наук»

Е. В. Ануфриева, Н. В. Шадрин

ЖИЗНЬ В ЭКСТРЕМАЛЬНОЙ СРЕДЕ

Животные в экосистемах гиперсоленых вод

Товарищество научных изданий КМК

Москва 2023

УДК 574.5:574.23

ББК 28.080

A73

Рецензенты:

Богатов Виктор Всеволодович, академик РАН, д-р биол. наук, профессор,
главный научный сотрудник лаборатории пресноводной гидробиологии
ФНЦ Биоразнообразия Дальневосточного отделения РАН

Голубков Сергей Михайлович, чл.-кор. РАН, д-р биол. наук, заведующий лабораторией
пресноводной и экспериментальной гидробиологии Зоологического института РАН

Ануфриева Е. В., Шадрин Н. В.

A73 Жизнь в экстремальной среде. Животные в экосистемах гиперсоленых вод / ФИЦ «Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского РАН». – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2023. – 183 с.

ISBN 978-5-907533-93-6

В книге изложены основные положения о структуре, функционировании и динамике экосистем экстремальных водоемов. Основное внимание уделено экосистемам гиперсоленых вод, описаны их типы и особенности, а также влияние солености на физико-химические характеристики и процессы. Рассмотрено разнообразие и функционирование автотрофного и гетеротрофного блоков этих экосистем. Более детально дано общее описание зависимости от солености таксономического богатства зооценозов и их экологии. Сделана попытка сформулировать некие общие закономерности организации жизни в разнотипных экстремальных местообитаниях.

Книга рассчитана на экологов, гидробиологов, зоологов, как продвинутых исследователей, так и на аспирантов и студентов, специалистов по рациональному природопользованию и охране природы.

УДК 574.5:574.23

ББК 28.080

Anufriieva E. V., Shadrin N. V.

Life in Extreme Environments. Animals in the Ecosystems of Hypersaline Waters / A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas, RAS. – Moscow : KMK Scientific Press, 2023. – 183 p. : ill.

ISBN 978-5-907533-93-6

The book outlines the main provisions of the structure, functioning, and dynamics of ecosystems in aquatic extreme habitats. The main attention was paid to the ecosystems of hypersaline waters; their types and features are described, as well as the effects of salinity on the physicochemical characteristics and processes. The diversity and functioning of the autotrophic and heterotrophic blocks of these ecosystems were considered. The general description of the dependence of the taxonomic richness and ecology of zoocenoses on salinity was given in more detail. An attempt has been made to formulate some general patterns of life organization in diverse extreme habitats.

The book is intended for ecologists, hydrobiologists, zoologists, and advanced researchers, as well as for graduate students and students, specialists in environmental management and conservation.

Рекомендовано к печати ученым советом

ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН»
(протокол № 4 от 21.03.2023 г.)

© Ануфриева Е. В., 2023.

© Шадрин Н. В., 2023.

© Майборода Д. И., обложка, 2023.

© ФИЦ ИнБЮМ, 2023.

© ООО «КМК», издание, 2023.

ISBN 978-5-907533-93-6

ПРЕДИСЛОВИЕ АВТОРОВ

Жизнь на Земле существует везде, включая самые экстремальные условия, к ним относится большая часть обитаемого пространства планеты. Самые последние достижения в изучении подповерхностной биосферы позволяют считать, что и основная биомасса всех организмов планеты сосредоточена в «экстремальных» местообитаниях. Их экосистемы составляют важную динамическую часть биосферы и имеют большую экологическую, социальную и экономическую ценность. При этом до сих пор недостаточно изучено их уникальное биоразнообразие, закономерности формирования структуры, функционирования и динамики их экосистем, диапазон изменчивости и механизмы адаптации организмов при резких флуктуациях среды.

Изучение таких водных экосистем необходимо для расширения и углубления фундаментальных концепций различных областей биологии. В том числе и для астробиологии. Наряду с потребностями развития науки, существуют и практические задачи, делающие такие исследования актуальными. В настоящее время происходят кардинальные изменения в биосфере планеты и входящих в нее водоемах. Прогноз будущих возможных изменений экосистем, их устойчивости и влияния на человеческую жизнедеятельность – актуальные задачи, которые общество ставит перед науками биологического профиля. Изучение жизни биоты в экстремальных условиях может способствовать пониманию закономерностей и пределов возможных трансформаций всех водных экосистем. Это необходимо для развития научных инструментов прогнозирования их возможных изменений в динамичной непредсказуемо меняющейся среде, что важно для организации длительного устойчивого существования человеческого общества. Организмы, обитающие в таких местообитаниях, имеют уникальные адаптации, делающие их перспективными объектами для биотехнологии и аквакультуры.

В настоящее время практически нет обзорных работ по экосистемам экстремальных местообитаний. Авторы монографии, используя результаты своих многолетних исследований и опубликованные данные разных авторов, сделали попытку восполнить этот пробел. Не пытаясь охватить весь спектр экстремальных экосистем, ограничились обзором гиперсоленых вод, которые относятся к числу наиболее экстремальных биотопов на планете. Так как одинаково полно осветить разнообразие всех форм жизни в одном исследовании просто невозможно, то более детально рассмотрены животные.

В последние годы опубликовано множество различных статей с результатами отдельных исследований биоразнообразия и экологии гиперсоленых водоемов. В настоящей работе сделана попытка суммировать имеющиеся данные, совместив два жанра – научной монографии и научно-популярной книги. Поэтому где-то что-то дано не столь строго, как требуется в науч-

ной монографии, в другом же месте будет информация, которая не столь необходима для популяризации результатов исследований. Все ж авторы надеются на снисходительность как коллег-ученых, так и просто любознательных читателей, которые, хочется верить, извлекут для себя пользу.

Авторы совместно со своими коллегами на протяжении более 20 лет изучают гиперсолёные водоёмы разных регионов, в основном Крыма. Без этого сотрудничества не было бы материала для написания этой книги. Авторы искренне благодарны всем коллегам, с кем работали и продолжают работать. В исследованиях на разных этапах безвозмездно принимали участие студенты, школьники, друзья – всем им также хочется сказать: «Большое спасибо». Особая благодарность – Олегу Юрьевичу Ерёмину, который принимал активное участие почти во всех крымских экспедициях авторов, оказывал разнообразную техническую помощь все годы. Авторы благодарны и всем тем, с кем имели возможность обсуждать результаты и идеи. Особое спасибо сотрудникам Лаборатории экстремальных экосистем (<https://ibss-ras.ru/about-ibss/structure-ibss/scientific-departments/laboratory-of-extreme-ecosystems/>) Института биологии южных морей им. О.А. Ковалевского РАН, сотрудникам других подразделений института, сотрудникам Лаборатории пресноводной и экспериментальной Зоологического института РАН (руководитель – чл.-кор. РАН С.М. Голубков), сотрудникам Центра по изучению и использованию солёных озёр в Пекине (руководитель – академик М. Zheng), сотрудникам разных организаций России и других стран.

ГЛАВА 1. ЖИЗНЬ, ЕЕ РАЗНООБРАЗИЕ И ПРЕДЕЛЫ РАСПРОСТРАНЕНИЯ НА ЗЕМЛЕ

Прежде чем перейти к дальнейшему изложению, следует остановиться на понимании терминов «жизнь», «экстремальное местообитание» и некоторых других.

1.1. Что такое жизнь?

Все знают, что такое жизнь, но дать простое универсальное определение жизни – задача сложная и еще до конца неразрешенная (Chodasewicz, 2014; Higgs, 2017; Amilburu et al., 2021). Чтобы проиллюстрировать логические сложности в поисках универсального определения есть описание почти анекдотичного случая на одном из представительных обсуждений «Что есть жизнь» (Koshland, 2002): Когда уже все согласились с тем, что любая живая система должна воспроизводиться – размножаться, один из участников спросил: «Размножаться может пара кроликов, а не самка и самец по отдельности. Значит ли это, что самка и самец по отдельности неживые?» В настоящее время существует множество определений жизни, и количество этих определений растет. Первым, кто попытался, основываясь на имеющихся данных, ответить на вопрос «Чем отличаются живые организмы от неживых тел?», был, вероятно, великий французский ученый Жан Батист Ламарк (1744–1829). В своей знаменитой книге «Философия зоологии», вышедшей в 1809 г., пытаясь понять это, Ламарк сформулировал вопросы (Ламарк, 1955; Шадрин, 2010): «...в чём состоит то, что принято называть жизнью в теле, каковы основные условия организации, делающие возможным существование в нём жизни, каков источник той своеобразной силы, которая вызывает жизненные движения, поскольку состояние организации позволяет это; наконец, каким образом могут происходить различные явления, обусловленные наличием и продолжительностью жизни в теле и наделяющие его способностями, которые мы в нем наблюдаем. ... решить проблему источника жизни в тех телах, которые ею наделены, ... следовательно, [решить] проблему происхождения и образования различных существующих живых тел». В этом труде он очень корректно определил некоторые основные атрибуты живых организмов, которые и сейчас не оспариваются учеными, а лишь дополняются, конкретизируются, обобщаются (Шадрин, 2010). Ламарк создал традицию определения понятия «жизнь» перечислением качеств, отличающих её от нежизни. К настоящему времени наукой накоплено довольно много различных определений жизни, но все же нет единого исчерпывающего и универсального, которое можно было бы использовать всегда и везде, например, при поисках жизни на других планетах (Koshland, 2002; Benner, 2010). Встает вопрос: «А может ли существовать такое определение?». Вспомним, что есть понятия двух типов – закрытые и открытые (Моль, 1973). Понятие «жизнь» – открытое, которое нельзя исчерпывающе описать конечным набором слов. Поэтому в

данной книге мы не будем пытаться дать жизни универсальное определение, а лишь приведем ряд достаточно общих рассуждений.

Все современные биологи согласятся с тем, что живые организмы характеризуются: организацией, индивидуальностью, метаболизмом, ростом, реакцией на раздражители, воспроизводством, способностью адаптироваться и эволюционировать. Однако все эти качества в тех или иных проявлениях и сочетаниях можно наблюдать и у неживых систем. Физики тоже не могли остаться в стороне от столь интригующего вопроса. По своей сути физическое обобщение сделал уже Ламарк: «Ни одно неорганическое тело не нуждается для своего сохранения в каком-либо движении своих частей... Всякое тело, обладающее жизнью, напротив, постоянно или временно оживляется особой силой, беспрестанно возбуждающей движения в его внутренних частях, непрерывно производящей изменения состояния этих частей, но в то же время обуславливающей процессы восстановления, обновления, развития...». Венгерский и советский ученый-физик Э.С. Бауэр одним из первых попытался применить физику для понимания специфики жизни. В своей известной «Теоретической биологии» (1935) он писал, что все и только живые системы являются устойчиво неравновесными и должны всегда производить работу против внешних сил, толкающих их к равновесию. Созвучно этому выводу и сделанное чуть позже в 1945 г. обобщение Нобелевского лауреата Э. Шрёдингера: «Жизнь – это упорядоченное и закономерное поведение материи, основанное не только на одной тенденции переходить от упорядоченности к неупорядоченности, но и частично на существовании упорядоченности, которая поддерживается все время» (Шрёдингер, 2015). Другой Нобелевский лауреат И.Р. Пригожин считал, что жизнь – результат спонтанной самоорганизации, своеобразное проявление тех самых условий, в которых находится наша биосфера, в том числе нелинейности химических реакций и сильно неравновесных условий, налагаемых на биосферу солнечной радиацией (Пригожин, Николис, 1973; Пригожин, Стенгерс, 2021). В настоящее время довольно много научных фантазий, в том числе и ученых, на тему иных химических субстратов жизни (Feinberg, Shapiro, 1980; Irwin, Schulze-Makuch, 2020; Petkowski et al., 2020), но их обсуждение выходит за рамки данной книги. Жизнь существует только в виде дискретных организмов, но эти организмы сами по себе в отдельности существовать не могут, а только в виде иерархии надорганизменных форм: популяций, сообществ, биосферы. Жизнь, как явление планетарное, нельзя свести к существованию индивидуальных живых систем, она может существовать и эволюционировать только в потоках энергии, в которые «вписаны» круговороты вещества. Г.Г. Винберг в учебнике «Общая биология» в 1935 г. писал: «Эволюция каждого отдельного вида не есть самостоятельный процесс, и особенности живых организмов сами по себе не вызывают изменения видов. Изменения каждого отдельного вида в природе происходят только благодаря тем взаимоотношениям, в которые вступают все населяющие землю организмы и которые по отношению к каждому отдельному виду являются внешними условиями, одновременно

будучи выражением внутренних, присущих всему развивающемуся органическому миру закономерностей» (Винберг и др., 1935). Жизнь – функционирующая и эволюционирующая сложность. Важнейшей особенностью биологической сложности является иерархичность организации, где эволюция происходит как многоуровневое обучение, не нарушая законы термодинамики (Vanchurin et al., 2022a, b).

Биосфера – планетарный уровень жизни – может быть представлена как система взаимосвязанных разномасштабных биогеохимических циклов (Заварзин, Колотилова, 2001; Заварзин, 2003). Геологически длительное существование жизни на планетах возможно только в виде круговоротов. Известно, для того, чтобы конечному количеству вещества придать свойство бесконечного, его надо «замкнуть» в круговорот. Отрезок имеет конец и начало, но, если его замкнуть в окружность, он станет бесконечным. В этом круговороте можно выделить два основных блока: первичные продуценты, которые используют энергию для первичного синтеза органического вещества из неорганических субстратов, и гетеротрофы, которые используют органическое вещество, созданное первыми. В дальнейшем свое изложение будем строить исходя из этого.

Для лучшего понимания нижеследующего нам необходимо запомнить, что все живые организмы – неравновесные системы и должны совершать работу по поддержанию этого неравновесия, для чего необходима энергия (Шадрин, 2011). Каждый организм, чтобы оставаться живым, должен совершать работу для поддержания своего устойчивого неравновесия: «Все и только живые системы никогда не бывают в равновесии и исполняют за счет своей свободной энергии постоянно работу против равновесия, требуемого законами физики и химии при существующих внешних условиях» (Бауэр, 1935). Необходимая для совершения организмом работы энергия выделяется в клетках при гидролизе высокоэнергетических связей, например АТФ, в теле организма. Если для восстановления «сожжённой энергии» не будет потока энергии извне, то организм, сжигая себя, будет терять свою массу. Поток энергии извне – это питание, которое у фототрофных, хемолитотрофных или гетеротрофных организмов может осуществляться несколькими путями. Разные типы метаболизма требуют наличие в среде разных источников энергии. Зная тип метаболизма, можно оценить, способен ли в данной среде организм получать количество энергии, достаточное для трат на обмен и репродукцию (Заварзин, 1972; Oren, 2011).

Зная зависимости элементов баланса того или иного организма от факторов среды, можно определить те диапазоны факторов, в которых возможно существование того или иного организма. Таким образом, можно определить пределы существования различных типов метаболизма и жизни вообще. Однако не следует забывать, что мы, рассматривая в данном случае явления с точки зрения термодинамики, способны оценить только **возможность**, а реализация этой возможности может определяться совсем другими причинами и факторами, часто случайными (Ануфриева, Шадрин, 2022). В то же время не будем забывать, что возможность предшествует реализации.

1.2. Таксономическое разнообразие живых организмов

Жизнь на Земле существует в виде удивительного разнообразия дискретных живых систем – организмов. В природе есть миллионы их видов, число которых $> 1,6$ млн, но точное их количество мы вряд ли когда-нибудь узнаем. В настоящее время все разнообразие живых форм, существующих на Земле, разделяют на три домена клеточных организмов (Archaea, Eubacteria/Bacteria и Eukaryota) (Woese et al., 1990; Hug et al., 2016). Существуют еще и бесклеточные формы – вирусы (Virus), которые могут осуществлять метаболизм и размножение только внутри клеток различных организмов-хозяев, заставляя их работать на себя. Вирусы, как и мобильные генетические элементы, – это молекулярные паразиты или симбионты, совместно эволюционирующие почти со всеми формами клеточной жизни (Koonin et al., 2020).

В иерархически организованной системе биологической систематики клеточных форм жизни домен (или иногда надцарство, империя) – самый верхний ранг группировки клеточных организмов в системе живой природы, включающий в себя одно или несколько царств. Термин был предложен в 1977 г. Карлом Вёзе, который исходил из фундаментальных различий геномов (Woese et al., 1990).

Домен Archaea. Археи – одноклеточные прокариоты, на молекулярном уровне заметно отличающиеся как от бактерий, так и от эукариотов. Отличия наблюдаются в компонентах синтеза белка, структуре клеточной стенки, биохимии (в частности, только среди архей есть метаногены) (Воробьева, 2007). Они содержат изопреноидные глицериндиэфирные или глицеринтетраэфирные мембранные липиды и архейную рРНК. Представители домена очень широко распространены на Земле, обитая, в том числе, и в самых экстремальных биотопах, где иногда являются единственной группой организмов (Пиневиц, 2006, 2007; Воробьева, 2007). Среди архей есть как аэробные, так и анаэробные организмы, с различными типами метаболизма – хемоавтотрофы, хемоорганотрофы и др. (Пиневиц, 2007; Воробьева, 2007). В домене архей сейчас выделяют 27 фил (фила – высший таксономический ранг у бактерий и архей), представители только 6 из них культивируются (Baker et al., 2020).

Домен Bacteria. Бактерии представляют собой большую и разнообразную группу прокариотных микроорганизмов, имеющих в своем составе диацилглицериновые диэстерные липиды в мембранах и бактериальную рРНК. Они обитают везде, среди них есть свободноживущие, паразитические и симбионтные виды-штаммы (Пиневиц, 2006). Представителей только половины фил удастся выделить и выращивать в лаборатории (Rappé, Giovannoni, 2003). В настоящее время выявлено 26 фантомных фил, которые не выявляются при микроскопировании природных образцов и ничем не проявляют себя в лабораторных условиях (Пиневиц, 2006), а ведь это высший таксономический ранг у прокариот. Развитие применения молекулярно-генетических подходов в микробиологии привело к тому, что из проб воды или почвы выделяют ДНК, с использованием праймеров 16S рРНК

амплифицируют и характеризуют. Затем сравнивают реконструированную нуклеотидную последовательность с имеющимися банками генетических данных. Разнообразию бактерий делят на 23 валидных и 26 фантомных (невалидных) фил (Пиневиц, 2006).

Домен Eukaryota. Эукариоты – ядерные организмы (в их клетках есть ядро), содержащие жирные кислоты в ацилдиэстерных мембранных липидах и эукариотные рРНК. К ним относятся все животные, грибы, растения и одноклеточные организмы. В настоящее время нет общепринятой системы эукариотных организмов, а существующие варианты быстро меняются (Adl et al., 2012, 2019). Большинство систем различается в деталях.

Количество видов. Коснемся другого аспекта системы биоразнообразия – общего числа видов – низшей таксономической категории. Критерии вида в настоящее время более или менее однозначно определены только для эукариотных организмов. Хотя и с ними есть неясности, например, не совсем ясно, как быть с партеногенетическими видами, например, с той же артемией, у которой множество партеногенетических популяций с разной ploidy. Критерии вида различаются у эукариот и прокариот, к которым практически не применимы морфологические, географические и некоторые другие критерии, используемые для выделения видов у эукариот. Доля прокариот из разных местообитаний, которых удается культивировать и характеризовать физиологически, как правило, составляет 0,1–3% от общего числа (Oren, 2004). Основные критерии выделения таксонов, а часто и единственные, например у фантомных видов, – молекулярно-генетические. При этом по рекомендации Международного комитета по систематике бактерий (<http://www.the-icsp.org/>), приняты условные уровни гомологии 16S рРНК между различными филогенетическими таксонами, которые позволяют найти для фантомного объекта его место на древе жизни (Пиневиц, 2006). Например, степень гомологии разных фил одного домена – 10–15%, родов одного семейства – 95–98%, штаммов (видов) одного рода – 98–100%.

Далеко не все существующие виды уже известны ученым, новые виды постоянно описываются во всех доменах жизни. Например, количество валидных видов прокариотных организмов (на ноябрь 2010 г.) составляло 10388, родов – 1954, семейств – 286, при этом с 1980 по 2010 гг. было описано в сумме 8596 новых валидных видов и 1664 родов, из них только в 2009–2010 гг. – 1211 и 205 соответственно (<https://bacterio.net>). К 2020 г. общее количество описанных до вида архей и бактерий дошло до 24080 (Parks et al., 2020). Такая все возрастающая скорость описания новых прокариотных таксонов намного превосходит скорость описания новых таксонов эукариот. Все вышеприведенное не позволяет однозначно оценить и сравнить между собой таксономическое (видовое) разнообразие в различных группах организмов и корректно рассчитать показатели общего видового и генетического разнообразия биоты.

Насколько велико разнообразие эукариот тоже точно сказать нельзя, новые виды все еще описываются, даже среди млекопитающих животных. На Земле уже описано около 1,5 млн валидных видов животных, относящихся

к 39 типам. 78,5% всех существующих животных относятся к типу членистоногие Arthropoda (Zhang, 2013, 2021; Hodda, 2022). При этом в период с 2011 по 2019 гг. было описано около 110000 новых видов, и предполагается, что общее количество видов животных на нашей планете превышает 7 млн (Zhang, 2013, 2021; Hodda, 2022). Растений к настоящему времени описано около 400 тысяч видов, и только в 2019 г. в мире описано 1942 новых вида растений (Cheek et al., 2020). В их числе более 13000 зеленых водорослей (Guiry, 2012).

Вероятно, существует около 300000 видов одноклеточных эукариот (протист), за исключением грибов. Постоянно описывают новые таксоны одноклеточных эукариот. Совсем недавно открыта ранее неизвестная супергруппа/царство Prozoa, представители которой являются фаготрофами и охотятся на простейших (Tikhonenkov et al., 2022). В настоящее время известно 148000 видов грибов (Cheek et al., 2020), но считается, что подавляющее большинство, где-то между 2,2 и 3,8 млн видов, еще не описано (Hawksworth, Lücking, 2017). Только в 2019 г. идентифицировано 1882 вида новых грибов (Cheek et al., 2020).

1.3. Функциональное разнообразие организмов

Функциональное разнообразие – прежде всего разнообразие типов метаболизма, используемых организмами в сообществе. Метаболизм – совокупность процессов превращения энергии и вещества, и он подразделяется на конструктивный и энергетический. Последний связан с двумя способами ассимиляции энергии – в форме трансмембранного электрохимического потенциала при помощи мембранных электрогенераторов и в форме макроэргических соединений при помощи цитозольных редокс-ферментов и киназ. Подробней это рассмотрено в специальной литературе (Пиневиц, 2007). Конструктивный метаболизм представляет собой совокупность реакций биосинтеза. Биосинтетическую составляющую метаболизма можно подразделить на первичный/генеральный метаболизм и вторичный/специализированный. Вот как их определяет А.В. Пиневиц (Пиневиц, 2007): «Генеральный метаболизм – это биосинтез мономеров из стандартных предшественников и биосинтез полимеров из этих мономеров, он необходим для роста и размножения клеток... Специализированный метаболизм – это биосинтез из предшественников низкомолекулярных нестандартных соединений (до 1,5 кДа), которые, в основном, играют роль экзогенных регуляторов; он не является необходимым условием роста и размножения клеток». Специализированные метаболиты (идиолиты) особенно разнообразны у организмов, обитающих в экстремальных условиях. Можно говорить о разнообразии идиолитов, как одной из составляющих общего метаболического разнообразия. Все составляющие метаболизма вносят свой вклад в метаболическое разнообразие сообщества. Однако питание – ключевой элемент метаболизма, поэтому разнообразие его типов и должно в первую очередь рассматриваться при оценке функционально-метаболического

разнообразия в экосистемах. Наиболее верно разнообразие типов питания можно описать, используя алгоритм, предложенный выдающимся французским генетиком и микробиологом А. Львовым (Lwoff) в 1946 г. (Заварзин, Колотилова, 2001; Пиневиц, 2007), согласно этому алгоритму, любой тип питания определяется на основе указания альтернативных:

- энергоносителя, который может быть электромагнитным (фототрофия) или химическим (хемотрофия);
- строительного материала, который может быть органическим (органотрофия) или неорганическим (автотрофия);
- донора электронов, который может быть органический (органотрофия) или неорганический (литотрофия).

Таким образом, получается, что существует 8 основных типов питания организмов, а не 2–3, как это часто используется в теоретических построениях гидробиологов, часто недоучитывающих роль бактерий. Вот эти 8 типов (Заварзин, Колотилова, 2001):

- фотолитоавтотрофы, к которым относятся цианобактерии, водоросли, растения и анаэробные пурпурные бактерии. Они – основные продуценты первичного органического вещества на нашей планете в различных биотопах, включая и большинство гиперсоленых озер;
- фотолитогетеротрофы, к которым относятся некоторые аноксигенные бактерии, нуждающиеся в органическом веществе для роста;
- фотоорганогетеротрофы – несерные пурпурные бактерии;
- фотоорганоавтотрофы, с окислением неусвояемых органических веществ, – очень редкий тип питания;
- хемолитоавтотрофы, как, например, нитрификаторы или тионовые бактерии;
- хемолитогетеротрофы, например, многие сульфатвосстанавливающие бактерии;
- хемоорганоавтотрофы, использующие несовместимые с центральным метаболизмом вещества;
- хемоорганогетеротрофы – основные деструкторы органического вещества на планете (различные микроорганизмы-деструкторы, различные группы протист, грибы, животные).

Г.А. Заварзин (Заварзин, 2004) считал, что эту классификацию следует дополнить и типом акцептора электронов – кислород (аэробные организмы) и другие акцепторы (анаэробные организмы). Таким образом, получается, что биота использует всего 16 типов питания, из которых только три реализуются эукариотными организмами. Все типы питания представлены в экстремальных водных биотопах. Существует два основных способа питания – осмотрофное (питание растворенными веществами, осуществляемое через поверхность клетки, тела) и фаготрофное (питание другими организмами или оформленными частицами органического вещества). Оба способа реализуются и в экстремальных условиях.

1.4. Что лимитирует распространение жизни на нашей планете?

Это смогли понять уже в 18 веке два выдающихся естествоиспытателя – Жан Батист Ламарк и Александр фон Гумбольдт: жизнь есть везде, где есть жидкая вода (Шадрин, 2009). Дальнейшее развитие науки только подтверждает это, хотя в последние годы стали появляться гипотезы о возможности существования жизни химически отличной от существующей на нашей планете. Так, например, предложена модель живых организмов, которые могут существовать без воды; жизнь, как предполагается, основана на жидком метане и свободна от кислорода (Stevenson et al., 2015). Такие организмы, допускается, могут существовать в метановых морях при очень низких температурах, таких как на Титане, гигантском спутнике Сатурна. В настоящее время это – лишь теоретически обоснованное допущение.

Все же вернемся на Землю, где активная жизнь без жидкой воды существовать не может. Следует вспомнить физику: какие факторы в первую очередь ограничивают нахождение воды в жидком состоянии? Температура и давление. Как известно, с увеличением давления температура закипания воды повышается. Поэтому максимальная температура, при которой возможно существование жизни, увеличивается с ростом давления. Это и позволяет организмам существовать при температуре выше 100 °С в глубинах морей («черные курильщики») и земной коры, гидротермальных источниках. В жидкой воде при температуре значительно ниже 0 °С, например в условиях высокой солености, могут существовать многие бактерии, микроводоросли, простейшие и животные.

Однако только наличия жидкой воды недостаточно для возможности существования жизни. Необходим еще постоянный достаточный источник энергии. Выше, говоря об определениях жизни, мы отметили, что жизнь – неравновесное состояние, которое может существовать лишь в постоянном потоке энергии, обеспечивающем внутреннюю работу организма против равновесия.

Что считать экстремальным местообитанием? Ответить на этот вопрос однозначно и объективно в принципе невозможно, т.к. сначала надо понять: для кого (или чего) экстремальное? Само слово «экстремальный» значит крайний, граничный, удаленный от обычного, суровый, жесткий. Все эти значения вполне применимы и к понятию «экстремальное местообитание». Человеку склонно в первую очередь замечать и изучать то, что ближе, доступней, обычной, понятней. Так развивалась и биологическая наука. Условия среды, которые ближе к условиям существования человека, стали считать нормальными, а все прочие – экстремальными. Под нормальными для водных организмов понимаются условия большинства биотопов пресноводных и морских водоемов, которые лучше изучены. Это, как принято, диапазон температур от +5 до +35 °С, pH – от 6,0 до 8,5, соленость – от 0 до 40 г/л, наличие кислорода, близкие к фоновым значения концентрации токсичных соединений (H₂S, тяжелые металлы и др.) и т.д. (Megino et al., 2019). Эти значения параметров внешней среды значительно уже тех, в которых существует жизнь на Земле.

Различные исследователи относят понятие «экстремальные местообитания» к существованию биологических систем разного уровня – особь, популяция, вид, таксон высокого ранга, сообщество. Разумеется, то, что экстремально для одного вида, может быть оптимальным для другого. Вряд ли есть смысл пытаться дать единственно правильное определение экстремальному в экологии. Термин «экстремальное местообитание» в данной работе относится к феномену жизни в целом и используется в смысле удаленный от нормы, т.е. привычных нам пресноводных и морских водоемов. Однозначного и строгого определения экстремальным биотопам/местообитаниям дать во всех этих случаях просто невозможно. Поэтому не будем пытаться здесь это сделать, помня, что определение «экстремальные условия» имеет сильные антропоцентрические корни, а не строгие биологические критерии, и это может быть причиной путаницы в понимании (Rothschild, Mancinelli, 2001). **Экстремальные местообитания** – те, которые демонстрируют крайности в одном или нескольких физических или химических факторах, если таких факторов несколько, то это **полиэкстремальные биотопы** (Merino et al., 2019). На поверхности нашей планеты и, особенно в подповерхностной биосфере, существует огромное множество таких. Поэтому экстремофилы и, в частности, полиэкстремофилы (Carrese et al., 2013; Merino et al., 2019), возможно, могут быть наиболее многочисленными формами жизни на Земле. Если учесть то, что современные условия (средняя температура, окислительно-восстановительные условия, кислородная атмосфера и т.д.) существуют только в течение короткого промежутка времени по сравнению с существованием жизни на планете (Knoll, 2015), то экстремофилы явно доминировали и в прошлом (Carrese et al., 2013; Merino et al., 2019).

Организмы, живущие в экстремальных биотопах, делятся на экстремофилов и экстремотолерантов. **Экстремофилы** – виды организмов, которые могут существовать только в экстремальных условиях, **экстремотолеранты** – те, которые могут существовать и при обычных условиях. При рассмотрении экстремофильных (в отличие от экстремотолерантных) организмов важно иметь в виду, что они хорошо адаптированы к рассматриваемым условиям и их «экстремальное» состояние представляет собой для них норму, при которой организм нормально функционирует.

Известные предельные значения температуры. К настоящему времени установлено, что на Земле живые организмы существуют в водной среде в температурном диапазоне от $-25\text{ }^{\circ}\text{C}$ до $+122\text{ }^{\circ}\text{C}$ (Aguilera, 2013; Rampelotto, 2013; Merino et al., 2019). Например, экспериментально подтверждена возможность существования и размножения метаногенной археобактерии *Methanopyrus kandleri* при $122\text{ }^{\circ}\text{C}$ (Takai et al., 2008). Археобактерии родов *Pyrococcus* и *Thermococcus* и другие найдены под поверхностью океанического дна в районах глубоководных сипов, где температура порядка $100\text{ }^{\circ}\text{C}$ (Roussell et al., 2008). Существовать при высоких температурах организмам позволяет широкий спектр биохимических адаптаций на молекулярном и клеточном уровнях (Wirth, 2017; Merino et al., 2019), которые здесь

мы обсуждать не будем. Высказано обоснованное предположение, что в морских глубинах в «черных курильщиках» бактерии существуют при температуре 200–300 °С (Baross, Deming, 1983), но экспериментально это пока не подтверждено. Существование живых организмов при высокой температуре возможно только при наличии высокого давления (большие глубины океана, подповерхностная биосфера, термальные воды), когда вода остается жидкой (Merino et al., 2019). Отдельные виды эукариотных микродорослей и цианобактерий, использующие кислородный фотосинтез, могут жить до температуры 60–65 °С, а бактерии с анакисгенным фотосинтезом – до 75–80 °С (Doemel, 1970; Cox et al., 2011; Wang et al., 2013; Kees et al., 2022). При более высокой температуре могут существовать лишь прокариоты, имеющие литохемотрофное или гетеротрофное питание (Merino et al., 2019). Только относительно небольшое количество видов животных может существовать до 58–60 °С (Kahan, 1969; Jong et al., 2005; Ravaux et al., 2013; Ануфриева, Шадрин, 2022). При этом некоторые виды имеют очень широкий диапазон термотолерантности, например, брюхоногий моллюск *Eupaludestrina (Hydrobia) aponensis* (E. von Martens, 1858), обитая в термальных источниках, выдерживает колебания температуры от -1 °С до +60 °С (Христофорова, 2022).

В водах Антарктиды рыбы существуют при температуре около -2 °С (Clarke, Johnston, 1996; Burns et al., 2022). В гиперсоленых растворах (соленость около 198 г/л) под ледниками Антарктиды найдено довольно большое разнообразие прокариот и эукариот (грибы) при температуре ниже -17 °С (Guglielmin et al., 2023). Это обусловлено тем, что и при этих низких температурах есть жидкая вода. Температура замерзания раствора понижается с ростом его солености, и, когда морская вода замерзает, между кристаллами льда остается небольшое количество жидкой воды с солями, которые выкристаллизовываются при более низкой температуре, и только ниже -53 °С остающийся рассол полностью застывает (Дитрих, Калле, 1961). В этом рассоле в толще льда обитают разнообразные организмы: бактерии, водоросли, грибы, простейшие и беспозвоночные животные – ракообразные, многощетинковые черви, нематоды (Мельников и др., 2016; Ильяш, Житина, 2009; Fenchel, Lee, 1972). Размножение микробов происходит при отрицательной температуре до -20 °С, а метаболическая активность обнаружена при температуре до -30 °С (Margesin, Collins, 2019). Истинным ограничивающим фактором для жизни при низкой температуре является отсутствие жидкой воды, а не температура сама по себе (Bakermans, 2017; Margesin, Collins, 2019).

За последние 50 лет исследований ученые несколько раз увеличивали верхний температурный предел жизни. Современные теоретические работы показывают, что верхний предел жизни может находиться около 150 °С, в первую очередь из-за нестабильности макромолекул при более высокой температуре (Merino et al., 2019). Исходя из термодинамических соображений, предполагают, что жизнь вряд ли возможна также ниже -40 °С (Price, Sowers, 2004). В настоящее время считается, что теоретически установлен-

ные границы жизни таковы: от $-40\text{ }^{\circ}\text{C}$ до $+150\text{ }^{\circ}\text{C}$. Однако нельзя исключить возможность того, что границы условий жизни могут выходить за эти пределы, т.к. будущие исследования могут выявить неожиданные стратегии адаптаций.

Предельные значения водородного показателя. Водородный показатель, рН, является важным фактором, определяющим видовой состав организмов и процессы, происходящие в них. Изменения этого показателя вызывают сильнейшие перестройки в водных сообществах, чем и обусловлено столь пристальное внимание ученых даже к незначительной ацидификации (понижению рН) Мирового океана. Однако жизнь в виде отдельных ее форм смогла приспособиться ко всем существующим значениям рН – от ультракислых вод с рН от 0,06 до 3 до щелочных с рН от 11 до 13,3 (González-Toril et al., 2003; Aguilera, 2013; Merino et al., 2019).

Общая концентрация солей. Общая концентрация солей также не лимитирует существование жизни на Земле; жизнь существует в диапазоне солености от ультрапресной до 500 г/л. Вопросы существования в условиях высоких концентраций солей будут рассмотрены ниже.

Токсические условия. Живые организмы смогли приспособиться к существованию и при высочайших концентрациях различных токсических для большинства других видов химических соединений. Например, в озере Моно (США) обитает большое разнообразие организмов, включая животных, несмотря на высочайшие концентрации мышьяка (15–29 мг/л или 200 мкмоль/л), которые на 2–3 порядка выше, чем в «нормальных» водоемах (Oremland et al., 2009; Шадрин, 2011). Это не предел, неподалеку от него в озере Силс (Searls), где концентрация – 3000 мкмоль/л, тоже существуют организмы. Для сравнения предельная допустимая концентрация мышьяка в питьевой воде – 0,13 мкмоль/л. Многие виды в этих озерах не просто существуют при сверхвысоких концентрациях мышьяка, но и научились использовать мышьяк в своем энергетическом метаболизме. Открыто множество видов прокариот, использующих окисление мышьяка для генерации энергии путем окисления арсенита или через арсенатное дыхание. Существует аноксигенный фотосинтез с использованием соединений мышьяка.

Высокие уровни радиации. Ряд видов обитает в средах с очень высоким уровнем ионизирующего излучения, их называют радиорезистентными организмами. Наиболее радиорезистентной является грамположительная бактерия *Deinococcus radiodurans*, относящаяся к типу/филе *Deinococcus-Thermus*, она способна выживать при дозе до 10000 Грей (Mattimore, Battista, 1996). Для сравнения для человека летальная доза радиации равна 5 Гр, для бактерии *Escherichia coli* – 2000 Гр. Среди животных, вероятно, наиболее радиорезистентными являются тихоходки *Milnesium tardigradum* (*Eutardigrade*), выдерживающие 5000 Гр (Horikawa et al., 2006).

Давление. Барофилы – организмы, способные обитать в условиях с крайне высоким давлением, к ним относятся глубоководные и подземные бактерии (*Barotolerant*, *Halomonas*) и археи (Prieur, Marteinsson, 1998; Merino

et al., 2019). Некоторые прокариоты хорошо переносят гидростатическое давление до 1000 МПа, такое можно наблюдать на глубине около 50 км от поверхности земной коры или на глубине 160 км гипотетического океана. Давление не может лимитировать распространение жизни на Земле.

Устойчивость покоящихся стадий. Следует отметить, что вышесказанное относилось к пределам существования активных форм жизни. Многие виды, от бактерий и архей до животных, переживают несовместимые с активной жизнью периоды в состоянии покоя или диапаузы (Hairston et al., 2022). У разных таксонов существует большое разнообразие молекулярно-генетических механизмов, которые иницируют, поддерживают и завершают покой (Drinkwater, Clegg, 2018; Hairston et al., 2022). Продолжительность покоящегося состояния может продолжаться очень долго, нескольких тысяч лет, как минимум (Frisch et al., 2014; Shadrin et al., 2015; Shmakova et al., 2021; Sanyal et al., 2022). Длительное нахождение в состоянии покоя позволяет видам также распространяться, поддерживать высокое биоразнообразие, содействуя сосуществованию нескольких конкурирующих видов в сообществе или поддержанию нескольких генотипов внутри вида (Shadrin et al., 2015; Hairston et al., 2022; Lantushenko et al., 2022).

Предельные для выживания значения факторов среды у покоящихся стадий значительно шире, чем у активных (Hairston et al., 2022). Среди животных наиболее выносливы к перенесению различных неблагоприятных воздействий покоящиеся стадии артемий/цисты (MacRae, 2016; Drinkwater, Clegg, 2018) и тихоходки в состоянии ангидробиоза/обезвоживания (Rebecchi et al., 2009; Guidetti et al., 2011; Møbjerg, Neves, 2021). Тихоходки (Tardigrada) – тип микроскопических (0,1–1,5 мм) беспозвоночных животных, близких к членистоногим. В обезвоженном состоянии выдерживают пребывание в течение 20 месяцев в жидком воздухе при температуре $-193\text{ }^{\circ}\text{C}$, восьмичасовое охлаждение жидким гелием до $-271\text{ }^{\circ}\text{C}$; нагрев до $60\text{--}65\text{ }^{\circ}\text{C}$ в течение 10 часов и до $100\text{ }^{\circ}\text{C}$ в течение часа. Довольно долго они могут находиться в атмосфере сероводорода, углекислого газа, выдерживают давление от вакуума до 6000 атмосфер, что выше давления на дне Марианской впадины, глубочайшей в Мировом океане. После 10 дней, проведенных в открытом космосе, практически все организмы были иссушены, но на борту космического аппарата тихоходки вернулись к нормальному состоянию. Большинство особей, подвергшихся облучению ультрафиолетом с длиной волны 280–400 нм, выжили и оказались способны к воспроизводству. Не менее поразительные результаты демонстрируют цисты жаброногих рачков артемий: выдерживают двухчасовое пребывание при температуре $-190\text{ }^{\circ}\text{C}$ и при $+105\text{ }^{\circ}\text{C}$, высокие уровни радиации и ультрафиолетового излучения, длительное нахождение в различных токсичных средах, любую соленость, условия открытого космоса и т.д. Покоящиеся стадии прокариот демонстрируют еще большую устойчивость к экстремальным значениям различных факторов, чему посвящено много работ.

1.5. Разнообразие экстремальных местообитаний

Большая часть биосферы относится к экстремальным местообитаниям. Самые последние достижения в изучении подповерхностной биосферы позволяют считать, что и основная биомасса всех организмов Земли, вероятно, сосредоточена в «экстремальных» частях биосферы (Hoehler, Jørgensen, 2013; Parnell, McMahon, 2016; Magnabosco et al., 2018; Margesin, Collins, 2019).

Экстремальные местообитания значительно распространены на нашей планете, чем «нормальные». Среди них можно выделить несколько основных типов (Margesin, Collins, 2019; Merino et al., 2019): особо холодные биотопы (температура $< 5\text{ }^{\circ}\text{C}$); термальные ($> 40\text{ }^{\circ}\text{C}$); ультракислые ($\text{pH} < 3$); щелочные ($\text{pH} > 9$); гиперсоленые (соленость $> 35\text{ г/л}$); черные курильщики; подповерхностная биосфера и многие другие. В нашу задачу не входит подробное рассмотрение всех экстремальных областей нашей биосферы, поэтому ниже мы лишь кратко коснемся некоторых из них.

Особо холодные зоны Мирового океана (психросфера). Основной объем биосферы занимает Мировой океан, 90% его объема – это холодные воды с температурой ниже $4\text{ }^{\circ}\text{C}$. В высоких широтах температура во время полярного дня составляет около $0\text{ }^{\circ}\text{C}$, во время полярной ночи подо льдом – около $-1,5$ и $-1,7\text{ }^{\circ}\text{C}$, а на глубинах выше 3 км и в тропиках в течение всего года температура ниже $2\text{ }^{\circ}\text{C}$ (Гусев, 1987; Margesin, Collins, 2019). Уже одних этих цифр достаточно, чтобы понять, что экстремальные местообитания доминируют в биосфере.

Подледные озера. В Арктике и Антарктике существуют подледные озера, некоторые из которых тысячелетия покрыты льдом. Жизнь в них существует в основном за счет хемотрофных бактерий, т.к. в воду попадает недостаточно света, чтобы обеспечить фотосинтез. Возьмем для примера озеро Вида (Антарктика) (Murray et al., 2012). Оно покрыто слоем льда, толщиной не менее 15 м, под которым находится рассол соленостью порядка 245 г/л со средней температурой $-11,6\text{ }^{\circ}\text{C}$. Возраст льда около 2800 лет. Казалось бы, совсем некомфортные условия, но в рассоле существует довольно разнообразная жизнь. Освещенность для прохождения фотосинтеза подо льдом недостаточная – первичная продукция создается хемосинтезирующими бактериями. В озере протекают геохимические реакции между рассолом и горными породами, в результате чего в достаточном количестве образуются химические соединения, необходимые для протекания нескольких типов хемотрофных процессов. Есть жидкая вода и источник энергии, что позволяет жизни существовать в столь негостеприимной среде.

Криосфера. Это ледово-снежная оболочка, покрывающая около 11% площади поверхности Земли (Margesin, Collins, 2019). Площадь, занимаемая морскими льдами, в северном полушарии колеблется, в зависимости от сезона, в пределах от 8,4 до 15 тыс. км², а в южном полушарии – от 12 до 25 тыс. км². Суммарно в них существует огромное разнообразие организмов, вносящих большой вклад в продуктивность этих регионов (Van Leeuwe et al., 2018). А еще есть временные льды, льды на континентальных водое-

мах, горные ледники, и все они – вместилище криофильных организмов (Laybourn-Parry et al., 2012; Barry, Gan, 2022). Авторы сами неоднократно наблюдали на континентальных водоемах зеленый лед, цвет которого был обусловлен массовым развитием во льду одноклеточных водорослей. На снежниках в горах также часто формируются особые сообщества организмов, включающих одноклеточные водоросли и животных, их потребителей. Мы встречали в горах Кавказа розовые снежники, такой цвет был у них за счет массового развития ряда видов микроводорослей.

Подповерхностные воды. Более чем 99% вод суши находится под землей, а 55% их объема составляют соленые воды (Shadrin et al., 2023). Все разнообразие этих местообитаний можно отнести к экстремальным. К подземным водам относятся озера в пещерах, подземные водные горизонты, капиллярно-трещинные и поровые воды (Shadrin et al., 2023). Экстремальность большинства этих биотопов определяется разными наборами факторов. Например, есть подземные гиперсоленые озера с различным химическим составом растворенных солей (Жуков и др., 1939; Пиннекер, 1966; Бельтюков, 1969; Сидкина, 2015). В артезианских бассейнах даже в самых глубоких их частях отмечены гиперсоленые воды (Пиннекер, 1966; Сидкина, 2015). Например, в Московском артезианском бассейне слой воды с соленостью от 50 до 270 г/л имеет значительную толщину (Жуков и др., 1939; Лебедева, 1972). В Тунгусском артезианском бассейне (Сибирь) минерализация рассола может превышать 360 г/л (Сидкина, 2015). В подповерхностной биосфере значительную часть пленочных вод в трещинах скал составляют рассолы с высокой минерализацией и высокой температурой (Onstott et al., 2009; Hoehler, Jørgensen, 2013; Parnell, McMahon, 2016; Ino et al., 2016). Жизнь в подземных водах земной коры встречается повсеместно до глубин более 3 км (Onstott et al., 2009; Borgonie et al., 2011; Ino et al., 2016; Colman et al., 2017). Экосистемы подземных вод взаимодействуют с поверхностными водами, но знания об этих взаимодействиях недостаточны и остаются неполными (Saccò et al., 2021).

Чёрные курильщики. Чёрные курильщики, впервые открытые в феврале–марте 1977 г. в районе Галапагосских островов (Martin et al., 2008; Kiel, 2010; Wirth, 2017), – высокотемпературные гидротермальные источники на дне океанов, приуроченные, как правило, к рифтовым зонам срединно-океанических хребтов. Над их жерлами, из которых выделяются струи горячей воды, насыщенной растворенными газами (водородом, углекислым газом и др.), поднимаются облака из тонкодисперсных сульфидов, сульфатов и окислов металлов, обычно имеющие черный цвет, что и дало название этим образованиям. По многим факторам эти биотопы относятся к экстремальным (высокая температура, высокие концентрации токсических веществ и т.д.). Черные курильщики являются оазисами жизни на океаническом дне, но эта жизнь питается не энергией солнца. Фотосинтезирующих организмов здесь, в отсутствие света, нет. Первичная продукция создается хемосинтезирующими бактериями, которые энергию получают от химических реакций окисления неорганических соединений.

ГЛАВА 2. ГИПЕРСОЛЕННЫЕ ВОДЫ И ИХ ОСОБЕННОСТИ КАК СРЕДЫ ОБИТАНИЯ

2.1. Зачем изучать жизнь в гиперсолёных водах?

Биосферная роль гиперсолёных озёр. Экосистемы гиперсолёных водоемов являются такой же неотъемлемой частью биосферы, как и любые другие природные экосистемы. Гиперсолёные озера являются местообитанием многих видов микро- и макроорганизмов, которые являются частью общего биоразнообразия нашей планеты. Роль биоразнообразия в поддержании устойчивости планетарной системы жизнеобеспечения вряд ли надо здесь обсуждать: эта связь постоянно сейчас на слуху не только ученых (Folke et al., 2021; Rockström et al., 2021). Гиперсолёные водоемы обеспечивают существование популяций многих видов птиц, в том числе включенных в различные Красные книги (Иванов, Фатерыга, 2015; Zadereev et al., 2020). Благодаря своей высокой продуктивности такие водоемы используются птицами как кормовые полигоны, для гнездования, зимовки и отдыха при миграциях. Интенсивное выведение углерода (CO₂) из биотического круговорота и атмосферы в виде органического вещества и карбоната кальция делает мелководные гиперсолёные высокоэвтрофные озера уникальным природным механизмом торможения развития парникового эффекта (Shadrin et al., 2015b, 2022a; Празукин и др., 2019). Возможно, в этом в настоящее время их основная ценность для биосферы – уменьшение скорости роста концентрации парниковых газов в атмосфере. Следовательно, изучение этих водоемов необходимо для развития научной базы их сохранения и рационального использования.

Социально-экономическая ценность гиперсолёных озёр. Социально-экономическая ценность определяется теми услугами и ресурсами, которые они могут предоставлять человеческому обществу. Список их достаточно широк, экологическая экономика в последние десятилетия развивается довольно быстро (Sacco et al., 2021; Shadrin et al., 2023). Но мы не будем здесь анализировать весь этот список (более 30 пунктов), а коснемся лишь нескольких.

1. Многие гиперсолёные озера служат гидрорудными месторождениями, где добывается минеральное сырьё для различных отраслей промышленности, сельского хозяйства, медицины, например, минералы – галит (поваренная соль), мирабилит, цеолит и др., а также элементы – литий, магний, бор, вольфрам и др. (Данильченко, Понизовский, 1954; Zheng, 2001, 2014; Shadrin et al., 2023).

2. Ряд организмов, в них обитающих и достигающих высоких биомасс, добывается как ценное биологическое сырьё. Например, одноклеточная зеленая водоросль *Dunaliella salina* является коммерчески ценным продуцентом бета-каротина и глицерола. Без цист жаброногого рачка *Artemia* spp. невозможно сегодня представить развитие как пресноводной, так и мор-

ской аквакультуры рыб и ракообразных. Кроме уже используемых для аквакультурных, биотехнологических, медицинских целей организмов существует еще множество видов различных таксонов, часть из которых еще не известна. Гиперсоленые озера являются природным банком потенциально коммерчески ценных генов, штаммов и видов, которые могут дать начало новым направлениям биотехнологии и аквакультуры (Anufrieva, 2018; Zheng, 2001, 2014; Shadrin et al., 2023).

3. Говоря о социальной ценности гиперсоленых озер, нельзя забывать и о широко используемых во всем мире лечебных грязях, которые являются интегральным результатом функционирования их экосистем (Ivanova, 1994).

4. Следует отметить и возможность развития экологического туризма. Учитывая большое разнообразие птиц, использующих такие озера, вероятно, в первую очередь – орнитологического туризма (bird-watching) (Bancheva-Preslavska, Bezlova, 2015; Sacco et al., 2021).

5. И особая статья – научная ценность гиперсоленых водоемов. Организмы и экосистемы, находящиеся на границах возможностей существования жизни, демонстрируют то, что в других условиях не проявляется. А это дает возможность расширения наших знаний в различных биологических и других науках об окружающей среде. Уже стало «традицией» находить невероятных бактерий и архей в гиперсоленых биотопах. Только в таких водоемах есть организмы-археи с квадратными, треугольными и ромбическими клетками (Walsby, 1980; Oren, 2002a) и различными уникальными метаболическими особенностями (Oren, 2018b). Все это создает широкие возможности и для развития новых направлений в биотехнологии. Можем ли мы и их предвидеть и оценить, что они потенциально могут дать? Конечно же нет. Хорошим примером этого является открытие в 1971 г. бактериородопсинов – семейства мембранных светочувствительных белков галобактерий, обитающих при высочайших соленостях. Даже сразу после его открытия трудно было предположить, что он укажет новые направления для получения электричества, обессоливания морской воды, в молекулярной электронике, датчиках для контроля состояния среды, в медицине будущего для создания протезов глаза, доставки лекарств к пораженному участку тела, диагностике рака и т.д. (Воробьева, 2007). Использование бактериородопсина с его уникальными свойствами – в настоящее время одно из наиболее перспективных направлений нанобиотехнологии: вечные хранители информации, биокомпьютеры, сенсоры и т.д. (Knoblauch et al., 2014). Если зайти в GOOGLE с запросом «бактериородопсин», то он выдаст 14800 ссылок, если с «bacteriorhodopsin» – 320000 ссылок. Чуть скромней результаты по некоторым другим неожиданным находкам в гиперсоленых озерах.

6. Следует отметить и еще один аспект прикладной важности изучения экосистем гиперсоленых озер: они природные модели биореакторов, которые способны выводить тяжелые металлы и редкие элементы из биотического круговорота, аккумулируя их. На основе понимания их функционирования можно разрабатывать экологические биотехнологии по очистке

различных индустриальных стоков, используя в дальнейшем аккумулярованный осадок как рудное сырье.

7. Изучение жизни в гиперсоленых озерах приближает нас к пониманию самых интригующих научных проблем – появлению и ранним этапам эволюции жизни (Dundas, 1998). Циано-бактериальные биопленки в гиперсоленых озерах – докембрийские реликтовые сообщества (Des Marais, 2003), возможности жизни вне Земли (Krumbein et al., 2004; Parro et al., 2011). Все это приводит к твердому убеждению, что гиперсоленые водоемы имеют огромную социально-экономическую ценность для развивающегося Человечества, которую в принципе невозможно исчерпывающе оценить. Их надо изучать всесторонне и сохранять, чтобы не потерять тот потенциал новых знаний и инноваций, которые они содержат.

2.2. Типы, происхождение, разнообразие и распространение гиперсоленых местообитаний

Гиперсоленые водоемы, соленость в которых превышает 35 г/л (Williams, 1981; Zheng, 2001), относятся к наиболее суровым и неблагоприятным местообитаниям на Земле. К настоящему времени максимальная средняя соленость 433 г/л зафиксирована в небольшом водоеме Пруд Гетале (Gaet'ale Pond), расположенном в Эфиопии (Pérez, Chebude, 2017). Среди всего существующего разнообразия можно выделить несколько основных типов таких биотопов:

2.2.1. Подводные глубоководные гиперсоленые озера в донных понижениях морей и океанов

Они описаны в различных районах Мирового океана: в Мексиканском заливе (Shokes et al., 1977), Канадской Арктике (Kvitek et al., 1998) и т.д. Однако самые известные из них находятся в Средиземном море (Edgcomb et al., 2009), где в 1993 г. впервые были обнаружены на больших глубинах и названы именами кораблей, на которых совершались эти открытия – Урания, Атланта и Дискавери (Aloisi et al., 2006). Эти «озера» характеризуются также отсутствием кислорода, что делает их ультраэкстремальными для эукариотных организмов.

2.2.2. Подземные воды

Подземные воды – озера в соляных пещерах, подземные горизонты минеральных вод, капиллярно-трещинные и поровые воды. В соляных природных и искусственных пещерах существуют подземные гиперсоленые озера с разным химическим составом растворенных солей (Дзенс-Литовский, 1966; Пиннекер, 1966; Бельтюков, 1969). Такие озера чаще всего имеют конденсационное происхождение, поэтому некоторые из них существуют только в теплое время года (Бельтюков, 1969). В летний период происходит конденсация влаги из потоков воздуха, поступающего в пещеры или рудники, в это время подземные озера интенсивно пополняются. В другие

периоды, как правило, наблюдается вынос влаги потоками воздуха из пещер/рудников с ростом концентрации солей в озерах. Суммарно за год количество конденсирующейся воды значительно превышает ее вынос, что с годами ведет к образованию гиперсоленых озер, объем которых может достигать значительных величин (Максимович и др., 1966). В первую очередь химический состав вод подобных озер определяется природой горных пород, в которых они образуются. Так, подземные озера в выработках каменной соли имеют воды хлоридно-натриево-калиевого состава, а в пестрых сильвинитах – в основном хлоридно-магниево-натриевого или хлоридно-магниево-калиевого (Бельтюков, 1969). Влияют на это и другие факторы (интенсивность воздухообмена, метеорологические условия региона, др.).

Подземные артезианские бассейны. В артезианских бассейнах, например, в наиболее глубоких частях часто располагаются зоны замедленного водообмена (Жуков и др., 1939; Гидрогеология СССР, 1966; Лебедева, 1972; Сидкина, 2015). Например, в Московском артезианском бассейне гиперсоленые воды – от 50 до 270 г/л имеют значительную мощность (Жуков и др., 1939; Гидрогеология СССР, 1966; Лебедева, 1972). В Тунгусском артезианском бассейне минерализация рассолов может превышать 360 г/л (Сидкина, 2015). В подповерхностной биосфере значительная часть *пленочных вод* в трещинах пород континентальной и морской коры являются рассолами с высокой соленостью (Ward et al., 2004; Onstott et al., 2009). Илистые донные отложения, содержащие около 1% песчаных фракций, в основном это обломки створок раковин моллюсков, попавшие на дно с пересыпей во время штормов, представляют собой идеальную среду, содержащую гиперсоленые поровые воды (Гыжко, 2014).

2.2.3. Морские льды

Морские льды покрывают до 12% поверхности Мирового океана и занимают в разные периоды времени от 8,4 до 15,0 млн км² в северном полушарии и от 2,5 до 20,0 млн км² в южном, при этом их объем изменяется от 11,5 до 25,5 тыс. км³ и от 7,0 до 30,0 тыс. км³ соответственно в северном и южном полушариях (Сутырина, 2012). Когда соленая морская вода охлаждается до температуры замерзания, то образуются первичные ледяные кристаллы в виде тонких шестигранных призм, напоминающих иглы (Thomas, Dieckmann, 2002). Подобные кристаллы отмечены и в крымских гиперсоленых водоемах при самых низких температурах (Shadrin, 2018a). Первичные ледяные кристаллы, которые возникают в соленой воде, не содержат солей, которые остаются в растворе, увеличивая его соленость. Морской лед, особенно молодой, является некой смесью конгломерата кристаллов пресного льда и гиперсоленого рассола, заполняющего полости и капилляры в этом конгломерате. Учитывая то, что объем гиперсоленого раствора в морских льдах, как правило, составляет 5–20% (Thomas, Dieckmann, 2002), можно приблизительно оценить суммарный объем гиперсоленых вод в морских льдах. Этот объем с учетом ряда факторов будет составлять от 4,5 до 9,0 тыс. км³. Общий объем всех озер Земли составляет около 199,0 тыс. км³

(Cael et al., 2017). Около 75% всех озер являются пресными; оставшиеся 25% – солеными (от солоноватых до гиперсоленых), при этом гиперсоленые составляют менее 30% всех соленых озер (Herdendorf, 1990). По приближительной оценке, суммарный объем всех гиперсоленых озер составляет не более 15 тыс. км³, что ненамного больше суммарного объема гиперсоленых вод морского льда.

2.2.4. Подледные гиперсоленые озера

В Арктике и Антарктике существует множество *подледных гиперсоленых озер*, которые представляют собой уникальные местообитания. Они полиэкстремальны и помимо высокой концентрации солей характеризуются также чрезвычайно низкими температурами и отсутствием света. Большинство таких озер изолированы от поверхности на протяжении нескольких тысяч лет, несмотря на это, в них найдена разнообразная микробная жизнь (Chela-Flores, Seckbach, 2011; Murray et al., 2012; Rutishauser et al., 2018). Например, озеро Вида (Антарктида), имеющее среднюю соленость 245 г/л и температуру воды от -10 до -12 °С, изолировано льдом около 2800 лет (Murray et al., 2012). Широко известен «кровавый» водопад в Антарктиде (Chela-Flores, Seckbach, 2011), источником которого является гиперсоленое озеро (соленость выше 140 г/л, температура ниже -10 °С), находящееся под 500 м толщей льда и образовавшееся около 2 млн лет назад. В озере существует не менее 17 видов микроорганизмов, энергию это сообщество получает из окисления двухвалентного железа в трехвалентное. Под ледниками Антарктиды нередко формируются слои гиперсоленых растворов, например, с соленостью 198 г/л и температурой ниже минус 17 °С (Guglielmin et al., 2023).

2.2.5. Морские и внутренние поверхностные гиперсоленые воды

Они включают в себя лагуны, эстуарии, лужи, прибойные ванны, озера, реки, ручьи. В основном именно этому типу водоемов посвящена данная работа.

Прибойные ванны образуются в результате штормов, когда вода остается в углублениях рельефа (Javor, 1989; Brauner et al., 2012 и др.). Например, наши наблюдения показали, что соленость в таких ваннах на побережье Крыма через несколько дней после шторма может достигать 100 г/л и более. В аридной зоне Крыма лужи, образованные после дождей, могут осолоняться за счет испарения воды и растворения солей, чаще сульфатных, находящихся в почве. За счет этого в Крыму могут появляться и временные небольшие гиперсоленые ручьи. Так, например, в районе озера Киркояшское во временных водотоках отмечали соленость до 80–100 г/л, а озера Марьевское – до 50–60 г/л.

Мангровые водно-болотные угодья. Мангры являются вечнозелеными листовыми лесами, которые произрастают в приливно-отливной зоне морей и устьев рек на территории, защищенной от воздействия волн. Наи-

более широкое распространение они имеют в тропиках, но встречаются и в зонах с умеренным климатом, чему способствуют морские течения. Мангры во время приливов покрываются морской водой, таким образом, 40% всего времени они затоплены. Во время отливов остаются пруды-лужи. На определенных участках мангровых лесов из-за сильного испарения концентрация солей в них и в иловых водах может быть в несколько раз выше, чем в море (Nicholas et al., 1987; Olafsson et al., 2000).

Соленые реки являются редкими типами водных экосистем, особенно в аридной зоне юга России. Примером могут служить высокоминерализованные реки, впадающие в гиперсоленое озеро Эльтон, которые представляют собой гидроэкосистему уникального природно-территориального комплекса Приэльтонья, относящегося к Прикаспийскому бессточному бассейну. По соотношению главных анионов преобладают хлоридно-сульфатные воды, а по составу катионов основу минерализации составляет натриевая, натрий-магниевая и магниевая группы (Зинченко и др., 2017). Еще одним примером может быть средиземноморский гиперсоленый поток Рамбла-Салада в осадочном бассейне Фортуна, принадлежащий водоразделу реки Сегура (юго-восток Пиренейского полуострова). Высокая соленость в Рамбла-Салада в основном обусловлена миоценовыми гипсовыми мергелями в бассейне. В ионном составе преобладают ионы Na^+ , Cl^- , SO_4^{2-} , Ca^+ (Velasco et al., 2006).

Морские лагуны, эстуарии, заливы. Во всем мире известно не менее 60 лагун, 34 эстуария и 7 морских заливов, которые являются гиперсолеными (Tweedley et al., 2019). Обычно повышенная соленость в них вызвана замкнутостью или слабой связью с морями, высоким испарением и/или низким поступлением пресной воды. Лагуны – водоемы, отделенные от основной площади моря узкой полосой суши – являются важным компонентом Мирового океана и занимают 13% береговой полосы по всему миру. Они существенно влияют на продуктивность прибрежных зон и взаимодействие между сушей и океаном, а также поддерживают жизнь большого количества людей (Мее, 1978; Pérez-Ruzafa et al., 2012). Лагуны характеризуются очень высокой вариабельностью факторов среды, в том числе и колебаниями солености. Большинство из них имеют соленость от практически пресной до океанической (Kjerfve, 1994; Pérez-Ruzafa et al., 2012), и только немногие являются гиперсолеными (Por, 1972; Post et al., 1983; Orihuela et al., 1991; Lamptey, Armah, 2008; El-Shabrawy et al., 2018). Самые крупные из них – Сиваш (Азовское море, площадь 2560 км²), лагуна Охо де Либре (тихоокеанское побережье Нижней Калифорнии, 850 км²), лагуна Бардавилль (Египет, 600 км²) и Лагоа де Арауама (побережье Атлантического океана Бразилии, 220 км²) (Postma, 1965; Kjerfve et al., 1996; Abd Ellah, Hussein, 2009; Shadrin et al., 2018). Нередко эстуарии переходят в гиперсоленые проточные лагуны. В ближайшие десятилетия изменения климата, влияя на частоту и величину осадков, а также на высоту уровня моря, потенциально могут повлиять на рост площадей гиперсоленых акваторий в устьях и лагунах в разных частях света (Tweedley et al., 2019). К этому может приводить

и антропогенная активность (Roberts et al., 2010; Uddin et al., 2011; Shadrin et al., 2019d; Anufriieva, Shadrin, 2020).

Гиперсоленые поверхностные озера встречаются во всех климатических зонах Европы (Курнаков и др., 1936; Moscatello, Belmonte, 2009), Азии (Zheng, 1997; Литвиненко и др., 2009), Австралии (Timms, 1993), Африки (Ashton, Schoeman, 1983), Северной (Hammer et al., 1983) и Южной Америки (Papeschi et al., 2000), Антарктиды (Laybourn-Parry et al., 2002). Причины образования озер могут быть разными, так, например, процессы вымораживания приводят к формированию гиперсоленых вод в морских льдах в Антарктиде и Арктике (Vasilyeva, Smirnov, 1995; Stoecker et al., 2000; Laybourn-Parry et al., 2002; Thomas, Dieckmann, 2002). В Африке, Тибете и в некоторых других районах нашей планеты их возникновение обусловлено тектоническими процессами (Zheng, 1997; Schagerl, 2016), вулканической деятельностью (Ashton, Schoeman, 1983) или размывом древних отложений солей (Валяшко и др., 1962).

Причина возникновения большинства гиперсоленых озер и лагун – сухость/аридность климата (Zheng, 2001). Аридные области, где потенциальное испарение больше, чем выпадение атмосферных осадков, занимают около 40–45% всей поверхности суши, и, как прогнозируется, их площадь в ближайшие десятилетия будет увеличиваться (Zheng, 2001; Berdugo et al., 2020; Yao et al., 2020). В аридных регионах находится большинство гиперсоленых водоемов мира. Климатические условия их формирования включают в себя несколько геофизических факторов (Kjerfve et al., 1996; Shadrin, 2018a). Кратко упомянем метеорологические/климатические характеристики регионов, где наиболее часто образуются гиперсоленые водоемы (Zheng, 1997). Гидрофизическая и гидрохимическая структура соленых озер 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 (Ефимов, Тимофеев, 1990). 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 (Shadrin, Anufriieva, 2013a). Стоит отметить, что при обмене гиперсоленых водоемов с атмосферой, испаряемость превышает количество осадков, однако получаемый приток воды (подземный сток, фильтрация) может частично компенсировать эту разницу. Накопление растворенных солей в озере или лагуне увеличивает соленость в водоеме (Kjerfve et al., 1996; Shadrin, Anufriieva, 2013a). Для достижения квазистационарного состояния, то есть прекращения дальнейшего осолонения, общий баланс воды, то есть сумма осадков, испарения и поступления воды из других источников должна быть равна нулю (Winkler, 1977).

При оценке аридности территории не только осадки, но и испарение с ее поверхности должны быть приняты во внимание. Соотношение между годовой, месячной или сезонной суммой осадков, P , и испарением, E_e , определяет коэффициент влажности территории. С увеличением солености

испарение уменьшается (Прокопьев и др., 2010; Shadrin, 2018a). Испарение с поверхности соленых озер – меняющаяся характеристика, она зависит от погодных условий и солености.

Обмен теплом между водоемом и сушей – величина незначительная и может быть проигнорирована, следовательно, на годовое испарение в данной местности будет расходоваться количество тепла, равное годовому балансу иррадиации, и индекс иррадиации в течение года определяется следующим образом (Хромов, Петросян, 2001; Shadrin, 2018a):

$$K_8 = B/LP, \quad (2.1)$$

где B – годовой иррадиационный баланс, P – общая годовая сумма осадков и L – теплота испарения.

Индекс иррадиации сухости указывает на то, какая часть поступающей радиации используется для испарения осадков. Считается, что, если значение превышает предел сухости, $K_8 = 3$, климат в данной местности является аридным, что способствует накоплению солей и образованию гиперсоленых озер (Ефимов, Тимофеев, 1990).

На всех континентах существуют гиперсоленые водоемы особого типа – *меромиктические озера*, в которых имеется сравнительно устойчивая вертикальная неоднородность водной толщи с формированием относительно изолированных гидродинамических зон (Timms, 1972; Hammer, 1994; Jia et al., 2015a; Gulati et al., 2017; Рогозин, 2019). В таких водоемах глубинный слой воды (монолимнион) практически не вовлечен в процессы периодического вертикально перемешивания, что приводит к возникновению среды, которая по физико-химическим свойствам существенно отличается от поверхностного слоя. При этом поверхностный слой может иметь относительно невысокую соленость, а монолимнион может быть гиперсоленным. Например, в озере Шунет (Южная Сибирь) соленость в поверхностном слое составляет 17–20 г/л, а в монолимнионе – доходит до 100 г/л (Рогозин, 2019). Такие озера имеют свою специфику протекания геохимических и биологических процессов (Gulati et al., 2017; Рогозин, 2019). Совокупность физико-химических, климатических и биологических факторов может обуславливать переход меромиктических озер в голомиктическое состояние с отсутствием стратификации (Jia et al., 2015a; Gulati et al., 2017; Рогозин, 2019).

Кроме естественных гиперсоленых водоемов существуют и разнообразные искусственные, которые образуются в результате добычи ископаемой соли (Абдрахманов и др., 2008; Shadrin et al., 2012). В настоящее время за счет аридизации многих территорий и антропогенной деятельности происходит осолонение не только природных, но и искусственных пресных водоемов (Williams, 1999; Shadrin et al., 2012; Van Meter, Swan, 2014; Mabidi et al., 2018; Anufriieva et al., 2020). При этом некоторые из них становятся гиперсолеными. В Китае и Индии люди начали добывать соль из морской воды, создавая системы гиперсоленых прудов (salt evaporation pond, saltern, saltworks), уже 4000–6000 лет до нашей эры, а чуть позже и в Средиземноморье (Курлански, 2007). Сейчас системы соленых прудов для этих целей занимают большие площади и широко используются в различных аридных/

субаридных регионах мира. Соль получают также и в испарительных прудах, закачивая в них подземные соленые воды, например, на юге Индии (Шадрин и др., 2005). Имеются гиперсоленые озера и другого антропогенного происхождения. Добыча ископаемых солей может сопровождаться образованием таких озер (Shadrin et al., 2012). Примерами могут служить закарпатские Солотвинские озера и Славянские озера Донецкой Народной Республики, которые возникли вследствие просадки пород при добыче соли. Такого же происхождения гиперсоленые озера Соль-Илецка (Оренбургская область, Россия) (Абдрахманов и др., 2008), ряд озер Румынии (Mara et al., 2008). Развитие поливного земледелия со сбросом дренажных вод с полей в понижения рельефа вызвало появление ряда гиперсоленых водоемов, например, таких как озеро Солтон-Си в США (площадь около 1000 км²) (Cohen et al., 1999) и озера оазиса Эль-Файюм в Египте (El-Shabrawy, Dumont, 2009; Embabi, 2018; Anufrieva et al., 2020). Их существование и многолетняя динамика определяется климатической вариабельностью и антропогенной деятельностью (Cohen et al., 1999; Ануфриева и др., 2016; Anufrieva et al., 2020).

Участки гиперсоленых вод в прибрежных морских акваториях могут образовываться в результате сброса гиперсоленого рассола предприятиями по опреснению морской воды (Roberts et al., 2010; Uddin et al., 2011). В настоящее время в мире существует более 15900 таких действующих заводов, которые производят около 142 млн. м³/день рассола (Jones et al., 2019).

Следует отметить, что подледные гиперсоленые водоемы в настоящее время найдены и вне пределов Земли, в частности, на Марсе, спутнике Юпитера Европе и спутнике Сатурна Энцеладе (Hickman, 2003; Parro et al., 2011; Coustenis, Encrenaz, 2013; Lauro et al., 2021; Perl, Baxter, 2020).

2.3. Соотношение ионов. Химические типы соленых вод

Гиперсоленые водоемы различаются по многим характеристикам, включая и химический состав растворенных солей, т. е. по соотношению ионов и разных элементов, что определяется в первую очередь происхождением озер, составом подстилающих пород и климатом (Курнаков и др., 1936; Хатчинсон, 1969; Алекин, 1970; Zheng, 1997; Заварзин, 2007; Хахинов и др., 2007; Schagerl, 2016). Следует отметить, что суммарная соленость зависит от соотношения ионов, и максимальная средняя соленость, найденная на поверхности планеты (433 г/л), характеризуется тем, что в ней доминируют ионы солей CaCl₂ и MgCl₂ (Pérez, Chebude, 2017). Все озера делятся на две большие группы: морские (талассогалинные), где соотношение ионов то же, что и в морской воде, и разнородную группу континентальных (аталассогалинных) водоемов, где соотношение ионов иное, чем в морской воде.

В воде хлоридных водоемов преобладающим ионом является Cl⁻ и могут присутствовать все катионы. К таковым относятся все водоемы морского происхождения и некоторые континентального. В морской воде отмечены практически все химические элементы периодической системы, но только

некоторые из них важны для определения химического типа водоемов. Соотношение ионов в морской воде практически одинаково во всех морях, его можно представить следующим образом: $\text{Cl}^- > \text{SO}_4^{2-} > \text{HCO}_3^-$ и $\text{Na}^+ > \text{Mg}^{2+} > \text{Ca}^{2+}$. Преобладающими являются хлориды NaCl (около 78%), MgCl_2 (>9%), KCl (около 2%), а также сульфаты – MgSO_4 (свыше 6,5%), CaSO_4 (около 3,5%), а на гидрокарбонаты и другие соединения приходится менее 1% (Хорн, 1972). Среди континентальных водоемов к хлоридному типу относится, например, озеро Урмия в Иране (площадь около 6000 км²), которое является крупнейшим в мире гиперсоленым озером. К хлоридным озерам также относятся Мертвое море (Израиль, Иордания), Баскунчак (Россия) и другие континентальные водоемы.

Хлоридные водоемы морского происхождения отличаются друг от друга по соотношению второстепенных ионов. Например, по химическому составу все морские озера Крыма относятся, в основном, к двум типам (Курнаков и др., 1936; Понизовский, 1965). Первый тип – озера с рассолами, содержащими сернокислые соли кальция, магния или натрия. Основную роль в их питании играет море. Ко второму типу относятся озера с рассолами, содержащими ионы серной кислоты в таком количестве, сколько требуется для образования сернокальциевой соли, или еще меньше. Это озера, в питании которых главную роль играют поверхностные и подземные воды. Когда, например, морская вода испаряется, то в осадок поочередно выпадают разные соли (Курнаков и др., 1936; Алекин, 1970). Первыми начинают выпадать наименее растворимые соли углекислого кальция с примесью магния и железа, затем осаждается гипс ($\text{CaSO}_4 \times 2\text{H}_2\text{O}$), при солености выше примерно 340 г/л начинает кристаллизоваться галит (хлористый натрий), а потом и соли более сложного состава. Соотношение выделяющихся солей не постоянно, а зависит от условий, в которых идет кристаллизация. На изменение ионного состава в озерах морского происхождения влияет еще и состав материкового стока, биологические и другие факторы. Н.С. Курнаков (Курнаков и др., 1936) впервые указал на важность взаимодействия разных факторов в изменениях состава рапы озер морского происхождения, т.е. метаморфизации рапы. Метаморфизация морской воды может вести к накоплению в воде Ca^{2+} , Mg^{2+} , Na^+ , Cl^- и др. Степень метаморфизации морской воды в озерах первого типа может быть охарактеризована коэффициентом метаморфизации: $K = \text{MgSO}_4 / \text{MgCl}_2$, а второго типа $K = \text{MgCl}_2 / \text{CaCl}_2$ (Курнаков, 1936). Для первой группы морских озер Крыма $K = \text{MgSO}_4 / \text{MgCl}_2$ колеблется от 0,20 до 5,30. Колебания этого коэффициента в разных точках Черного моря лежат в пределах 0,64–0,71. Для второй группы морских озер $K = \text{MgCl}_2 / \text{CaCl}_2$ колеблется от 0,11 до 0,34.

Континентальные озера не имеют подпитки из моря, в их питании главную роль играют поверхностные и подземные воды (Курнаков и др., 1936). Среди аталассогалинных водоемов выделяют карбонатные, сульфатные, хлоридные и др. (таблица 2.1) (Валяшко, 1962; Boros, Kolpakova, 2018).

Озера карбонатного типа характеризуются присутствием всех четырех анионов HCO_3^- , CO_3^{2-} , SO_4^{2-} , Cl^- , катионный состав почти целиком обуслав-

Таблица 2.1 Основные характеристики «коэффициентов метаморфизации» различных типов гиперсоленых водоемов (Валяшко, 1962)

Химический тип	Подтип	Коэффициент метаморфизации			
		K ₁	K ₂	K ₃	K ₄
Карбонатный (содовый)	–	> 1	>> 1	>> 1	>> 1
Сульфатный	Натрий сульфатный	≤ 1	≤ 1	>> 1	≠ 1
Сульфатный	Магний сульфатный	<< 1	≤ 1	>> 1	≠ 1
Хлоридный	–	<< 1	<< 1	≤ 1	< 1

Примечание: $K_1 = (C(CO_3^{2-})+C(HCO_3^-))/(C(Ca^{2+})+C(Mg^{2+}))$; $K_2 = ((C(CO_3^{2-})+C(HCO_3^-)+C(SO_4^{2-}))/((C(Ca^{2+})+C(Mg^{2+})))$; $K_3 = ((C(CO_3^{2-})+ C(HCO_3^-)+C(SO_4^{2-}))/C(Ca^{2+}))$; $K_4 = ((C(CO_3^{2-})+ C(HCO_3^-))/C(Ca^{2+}))$.

ливается Na^+ и K^+ при наличии следов Ca^{2+} и Mg^{2+} . В случае, если содержание ионов SO_4^{2-} и Cl^- относительно мало, то в озере в основном будут накапливаться HCO_3^- , CO_3^{2-} и по химическому составу это будет содовое озеро. Содовые озера являются щелочными, pH в них колеблется, как правило, от 9 до 12 и даже выше. Формирование их химического состава обусловлено в первую очередь углекислотным выветриванием вулканических пород, и ключевая реакция может быть описана суммарным уравнением (Заварзин, 2007):



Содовые озера распространены во всем мире: в Африке, Северной и Южной Америке, Азии, Австралии, Европе (Hammer, 1986; Garrett, 1992; Grant, 2004; Заварзин, 2007; Zheng, 2014; Pecoraino et al., 2015; Schagerl, 2016), особенно часто они встречаются в регионах с вулканическими породами. Среди содовых озер можно отметить, например: в Африке озера Ассаль (Джибути), Абията и Читту (Эфиопия), Магади и Накуру (Кения), Балангида и Натрон (Танзания), в Северной Америке озера Моно, Сирлс и Оуэнс (США), озеро Гуденоф (Канада), в Европе это небольшие озера в Венгрии и Австрии, в Азии озера Шунет и Доронинское (Россия), озеро Самбар (Индия), озера Забуи и Шингхай (Китай).

В воде сульфатных озер присутствуют SO_4^{2-} и Cl^- , катионами могут быть Na^+ , K^+ , Mg^{2+} и небольшое количество Ca^{2+} . Так как в поверхностных и подземных водах, питающих континентальные озера, SO_4^{2-} преобладает над Cl^- , то сульфатных континентальных озер встречается больше, чем хлоридных. В частности, расчеты, проведенные на основе анализа изучения 152 озер Тибета, показали, что карбонатный тип составляет около 60%; натрий сульфатный – около 25%; магний сульфатный – около 15%; и озера хлоридного типа встречаются крайне редко (Zheng, 2014). В крымских озерах сульфатного типа коэффициент метаморфизации $K = Na_2SO_4/MgSO_4$ равен 0,32–2,48 (Курнаков и др., 1936; Шадрин, Найданова, 2002). К сульфатному типу, например, относятся залив Каспийского моря Кара-Богаз-Гол, озеро Шамеля (Россия), Редберри (Канада). В Крыму к сульфатным гиперсоленым озерам континентального происхождения относятся Марфовское,

Ачи, Шимаханское и Киркояшское, они сформировались в кальдерах грязевых палеовулканов.

2.4. Особенности гиперсоленых вод как среды обитания.

Влияние солености на абиотическую среду

Гиперсоленые воды характеризуются целым набором факторов, которые существенно отличают их от других водоемов, и это, как правило, делает их полиэкстремальными. Кратко рассмотрим основные особенности гиперсоленых озер и влияние солености на значение ряда факторов и процессов.

2.4.1. Соленость и характеристики термического режима

Теплоемкость раствора, т.е. количество тепла, которое необходимо сообщить единице массы раствора для нагрева/охлаждения его на 1 °К. Формула расчета удельной теплоемкости:

$$c = Q/(m \times \Delta t), \quad (2.3)$$

где c – удельная теплоемкость, Q – количество теплоты, полученное веществом при нагреве (или выделившееся при охлаждении), m – масса нагреваемого (охлаждающегося) вещества, Δt – разность температур, на которую нагрели вещество.

Зависимость удельной теплоемкости от солености была экспериментально изучена для природных вод Сиваша и других водоемов Крыма (Данильченко, Понизовский, 1954; Понизовский, 1965), что позволило рассчитать параметры уравнения, аппроксимирующего эту зависимость (при температуре 22 °С):

$$c = 1 - 0,01307 \times S, \quad (2.4)$$

где c – удельная теплоемкость, кал/(г×°С); S – соленость, г/л.

Количественно параметры этого уравнения будут несколько зависеть от состава солей в рассоле. С.А. Щукарев (1932) предложил уравнение, позволяющее приблизительно рассчитывать теплоемкость рапы и грязей в зависимости от их состава:

$$c = (A + (100 - A) \times X) / 100, \quad (2.5)$$

где c – теплоемкость смеси; X – усредненная теплоемкость солей; A – процентное содержание воды.

Теплоемкость отдельных солей изменяется в довольно узких пределах: от 0,14 до 0,21, усреднено составляя для талассогалинного состава солей 0,20. Теплоемкость воды с увеличением солености уменьшается, таким образом, при одном и том же количестве поступающего тепла гиперсоленые водоемы быстрее и сильнее нагреваются, а при потере тепла – скорее остывают (Shadrin, 2018a). Это является причиной более высоких дневных и более низких ночных температур, увеличивая диапазон суточных колебаний температуры в озере (Shadrin, 2018a). За счет этого в гиперсоленых водоемах разных регионов дневная температура может быть очень высокой, до 50–60 °С (Cohen et al., 1977a; Shadrin, 2018a). Изменение солености в

водоемах ведет к колебаниям температуры. В 1940 гг. соленость в Мертвом море составляла в среднем 210 г/л, а через 40 лет – 275 г/л, что обусловило увеличение поверхностной температуры в нем на 2,2 °С, а именно с 24,7 до 26,9 °С (Steinhorn, 1997). Подобное отмечено и для залива Сиваш (Shadrin et al., 2018, 2019d).

Теплопроводность раствора. Коэффициент теплопроводности – это характеристика теплопроводности вещества/среды, равная количеству теплоты (в килокалориях или джоулях), проходящей через тело толщиной 1 м и площадью 1 м² за час при наличии разности температур в 1 °С на противоположных поверхностях. Теплопроводность раствора, так же как и теплоемкость, уменьшается с ростом солености (Shadrin, 2018a):

$$C_{оп} = 14,181 - 0,005 S, \quad (2.6)$$

где $C_{оп}$ – удельная теплопроводность, 10⁻² Вт/м/°К, S – соленость, г/л.

Это ведет, в частности, к более выраженным градиентам температуры, повышая тем самым вероятность формирования вертикальной температурной стратификации даже в неглубоких водоемах (Cohen et al., 1977a; Празукин и др., 2008; Shadrin, 2018a).

Температуры замерзания и кипения. С увеличением солености понижается температура точки замерзания воды (таблица 2.2), а температура кипения, наоборот, несколько увеличивается (Данильченко, Позниовский, 1954). Более низкая температура замерзания и более высокая кипения в гиперсоленых водоемах приводят к тому, что вода может находиться в жидком состоянии при более широком диапазоне температур. Следовательно, и активная жизнь в них может существовать в большем диапазоне температур, чем в пресноводных и морских водоемах.

Замерзание воды в гиперсоленых условиях также имеет свои особенности (Shadrin, 2018a). Температура максимальной плотности воды составляет 4 °С для пресной воды. Пресная вода расширяется, когда замерзает, делая лед менее плотным, чем вода, из которой он замерзает. По этой причине лед плавает на поверхности воды. Это последнее свойство очень важно для организмов, обитающих в пресных водоемах. Рыбы и донные организмы в озере переживают зиму, потому что в них образуется лед. Он эффективно предохраняет нижележащую массу воды от замерзания, т.к. лед не проводит тепло от озера в атмосферу. Увеличение солености приводит к уменьшению температуры максимальной плотности воды. Это снижение происходит быстрее, чем сни-

Таблица 2.2. Зависимость точек замерзания и кипения от солености раствора (Shadrin, 2018a)

Соленость, г/л	Температура замерзания, °С	Температура кипения воды, °С
0	0	100
35	-1.8	101
100	-6	103
300	-28	108
350	-35	109

жение температуры точки замерзания. Как результат, в гиперсоленом озере лед образуется медленнее, чем в пресноводном, потому что соленая вода опускается от охлаждающейся поверхности до того момента, пока не остынет настолько, чтобы замерзнуть. Вот почему в гиперсоленых озерах наблюдается придонный лед с жидкой водой над ним, который один из авторов неоднократно наблюдал на озерах Внутренней Монголии (Китай). Это создает дополнительные проблемы для жизни организмов.

2.4.2. Растворимость газов

Концентрация кислорода является очень важным абиотическим параметром, влияющим на биотический состав сообществ и все биологические процессы в водной среде. Во многом она определяет структуру и динамику экосистемного метаболизма, соотношение аэробных и анаэробных процессов. Кислород поступает в воду посредством: (1) диффузии из атмосферы и (2) фотосинтеза водными кислородными фототрофами. Уменьшение растворимости кислорода в растворе с ростом солености и температуры является хорошо известным феноменом (рисунок 2.1) (Winkler, 1977; Debelius et al., 2009; Shadrin, 2018a).

Конечно, концентрация кислорода в озере определяется не только его растворимостью, но в первую очередь процессами его выделения и потребления и, прежде всего, биотой, обменом с атмосферой (Shadrin et al., 2022a). Увеличение солености приводит к уменьшению коэффициента диффузии кислорода в воде, что способствует сильным суточным колебаниям концентрации кислорода и его пространственных градиентов в гиперсоленых озерах (Shadrin, 2018a; Shadrin et al., 2022a). Зависимость для температур 0 и 30 °С, соответственно, может быть описана уравнениями (Shadrin, 2018a):

$$ДК = 1,101 e^{-0,002S} \text{ (0 °С)}, \quad (2.7)$$

$$ДК = 2,728 e^{-0,001S} \text{ (30 °С)}, \quad (2.8)$$

где ДК – коэффициент диффузии кислорода, $10^{-5} \text{ см}^2/\text{сек}$.

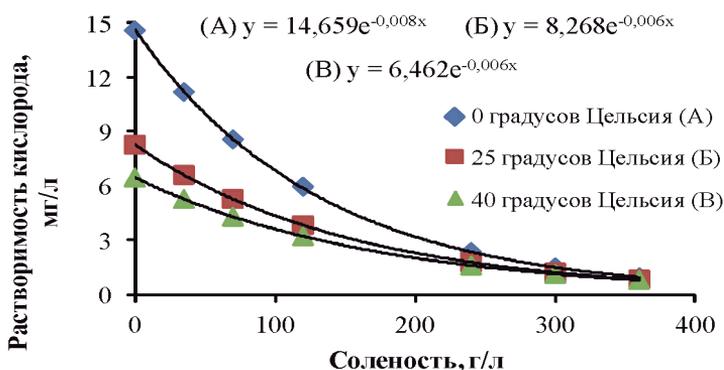


Рисунок 2.1 Растворимость кислорода в воде при разной солености и температуре (Shadrin, 2018a).

Поэтому в высокопродуктивных гиперсоленых водоемах нередко концентрация кислорода летом днем превышает 200% насыщения, а ночью падает до нуля, что наблюдали, в частности, и в гиперсоленых водоемах Крыма (Шадрин, 2012; Shadrin, 2018a). Это также способствует формированию придонных аноксийных зон даже в мелководных водоемах, что является характерной чертой многих гиперсоленых водоемов (Shadrin, Anufrieva, 2013a; Shadrin et al., 2018). Перемешивание поверхностных вод ветром увеличивает скорость, с которой кислород из воздуха может поглощаться водой (Хатчинсон, 1969; Shadrin et al., 2022a).

Вертикальный градиент кислорода в водоеме, как и интенсивность обмена между водой и атмосферой, зависит от коэффициентов молекулярной и турбулентной диффузии, которые убывают с ростом плотности жидкости.

А.М. Позновский (1965), используя собственные данные, рассчитал эмпирическое уравнение связи плотности и солености раствора:

$$d = 1 + 0,0072 \times S, \quad (2.9)$$

где d – плотность рассола, г/мл; S – соленость, г/л.

Увеличение плотности и вязкости раствора влияет и на движение водных беспозвоночных (Anufrieva, Shadrin, 2014b). Для оценки влияния солености на сопротивление движению животного удобно использовать относительную вязкость – отношение коэффициента динамической вязкости раствора к коэффициенту динамической вязкости чистой воды. Относительная вязкость раствора также увеличивается с соленостью. По имеющимся данным (Данильченко, Позновский, 1954) авторы рассчитали зависимость относительной вязкости раствора от солености при температуре 20 °C (рисунок 2.2) ($R = 0,0995$, $p = 0,0001$):

$$\eta = 0,968 \times e^{0,003S}, \quad (2.10)$$

где η – относительная вязкость раствора; S – соленость, г/л.

Увеличение вязкости раствора с ростом солености влияет и на турбулентное перемешивание, уменьшая его (Позновский, 1965). Все это при-

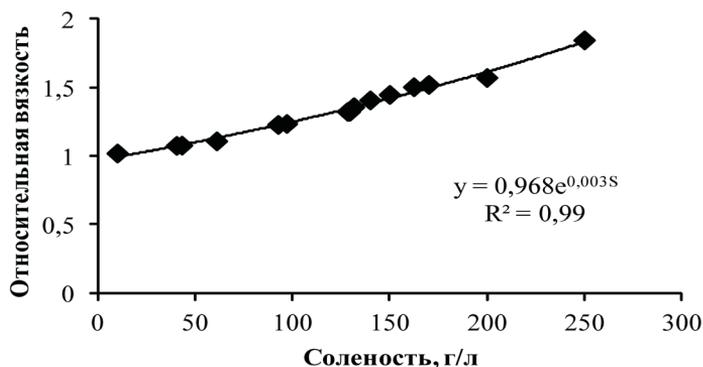


Рисунок 2.2 Зависимость относительной вязкости раствора от солености при температуре 20 °C (рассчитано по данным Данильченко, Позновский, 1954).

водит к росту вертикального градиента концентрации кислорода и иногда его отсутствию на глубинах меньше 0,3–0,5 м, что повышает вероятность образования гипоксических и аноксических зон. Это может приводить к тому, что формируется относительно устойчивая меромиксия на определенных интервалах времени даже в мелководных водоемах (Shadrin, Anufrieva, 2013a; El-Shabrawy et al., 2015; Shadrin et al., 2018). Соленость влияет на растворимость в воде и других газов, при этом характер зависимости может быть противоположным для разных веществ (Shadrin, 2018a).

2.4.3. Растворимость солей

Растворимость твердых веществ также зависит от солености, например, при солености 250 г/л растворимость соединений стронция в 11 раз выше, чем в пресной воде (Понизовский, 1965). Увеличивается при росте солености и растворимость соединений мышьяка, ртути и других токсичных соединений (Hollibaugh et al., 2005; Li et al., 2015; Шадрин, Ануфриева, 2018б; Mirzoeva et al., 2020), что может существенно увеличивать экстремальность среды для живых организмов. Однако поведение различных веществ определяется не только соленостью. Направленность и характер влияния солености, например, на концентрацию природных и искусственных радионуклидов зависит от ряда других факторов и состояния экосистем соленых озер Крыма (Mirzoeva et al., 2020; Shadrin et al., 2020b). Растворимость веществ зависит и от температуры, при этом для одних она будет увеличиваться с ростом температуры, а для других уменьшаться (Хатчинсон, 1969).

2.4.4. Соленость и pH

Известно, что зависимость pH от логарифма хлор-иона линейна в природных водах в широком диапазоне от 1 до 100000 мг/кг хлора, но присутствие в растворе силикатов и боратов может несколько исказить зависимость (Заварзин, 2007). С ростом солености обычно отмечается увеличение pH, однако на величину водородного показателя влияет также соотношение процессов продукции и деструкции органического вещества, поэтому значение pH в гиперсоленых водах может быть выше и ниже 7, и только содовые озера всегда щелочные с pH существенно выше 7 (Заварзин, 2007).

2.4.5. Соленость и испарение

При повышении солености равновесие влажности (относительное давление насыщенного водяного пара) уменьшается (Shadrin, 2018a):

$$S_{vp} = 615,3e^{-6E-0,4S} (0\text{ }^{\circ}\text{C}), \quad (2.11)$$

$$S_{vp} = 5624,3e^{-6E-0,4S} (35\text{ }^{\circ}\text{C}), \quad (2.12)$$

где S_{vp} – относительное давление насыщенного водяного пара, кПа/м².

Испарение с поверхности соленых водоемов – непостоянная величина, зависящая от погодных условий (температура, ветер) и солености.

При этом при прочих равных условиях, чем выше соленость, тем ниже скорость испарения, что отмечено, в частности, для гиперсоленых водоемов

Крыма (Данильченко, Понизовский, 1954) и озера Моно в США (Winkler, 1977). В результате пресноводные озера, имеющие сходные метрические параметры, пересыхают быстрее, чем гиперсоленые озера. Пленки растворенного органического вещества на поверхности воды также могут уменьшить испарение с поверхности озера на 30–50% (Данильченко, Понизовский, 1954). Развитие плавающих матов нитчатых зеленых водорослей (*Cladophora* spp.) снижает испарение с поверхности озера на 30–90% (собственные неопубликованные данные).

2.4.6. Соленость и особенности протекания геохимических процессов

Вышеприведенные зависимости обуславливают и специфику протекания геохимических процессов, в частности, обуславливая распределение элементов между водой и донными отложениями (Понизовский, 1965; Mirzoeva et al., 2020; Shadrin et al., 2020a). В зависимости от солености происходит выпадение в осадок тех или иных солей, соответственно ионный состав в воде будет зависеть от солености, при этом процессы испарительной кристаллизации различны для содовых и хлоридно-сульфатных рассолов, т.е. озер разного химического типа (Kolpakova, Gaskova, 2018). В озерах содового типа поддерживается неизменный ионный состав при испарении, а химический состав растворов хлоридных и сульфатных озер претерпевает значительные изменения в процессе последовательного осаждения различных солей.

От плотности раствора зависят процессы седиментации, чем выше плотность раствора, тем меньше скорость оседания одnorазмерных частиц. Показано, что существует высокая положительная корреляция между концентрацией взвешенных частиц и соленостью в гиперсоленых водах (Shadrin et al., 2019d), в то время как в диапазоне солености от 0 до 20–30 г/л зависимость может быть обратной (Хлебович, 2012).

Комплекса́ция различных катионов с глинистыми частицами и органическим веществом также зависит от солености (Mirzoeva et al., 2020). В частности, показано, что взаимодействие Ca^{2+} с растворенным органическим веществом происходит совершенно по-разному в зависимости от солености. При солености около 1 г/л реакция идет как экзотермический процесс, а при 70 г/л – как эндотермический (Zhang et al., 2019), то есть для протекания этой реакции комплексации в гиперсоленом растворе требуется больше энергии, чем при более низкой солености.

В наших с коллегами исследованиях показано, что общая концентрация Hg в воде гиперсоленых озер и залива Сиваш значительно выше, чем в Черном море (Mirzoyeva et al., 2015; Стецюк и др., 2018; Shadrin et al., 2021b, 2022b). Высокие концентрации Hg отмечены так же и в Большом Соленом озере (Юта, США) (Naftz et al., 2008). Высокая соленость обуславливает повышенный перенос Hg в водоемы из атмосферы – основного источника поступления в них ртути (Mason, Gill, 2005), что может быть одной из главных причин очень высокого содержания Hg в гиперсоленых озерах. Это также частично объясняет найденное нами распределение ртути в градиенте солености в заливе Сиваш (Shadrin et al., 2021b). Соленость может влиять

на концентрацию и поведение Hg в водной среде, а также на токсичность различных соединений Hg для артемий и других ракообразных (Okasako, Siegel, 1980; Jones, Wurtsbaugh, 2014; Johnson et al., 2015; Boyd et al., 2017).

2.4.7. Вариабельность абиотических параметров

В ряде работ показано, что суточная вариабельность и пространственная неоднородность полей абиотических параметров (температура, концентрация кислорода, pH, Eh) очень высока в гиперсоленых водах (Шадрин, 2008; Shadrin, 2018a). Это увеличивает экстремальность среды, существенно влияя тем самым на структуру, функционирование биоты и скорость круговорота элементов (Shadrin et al., 2015b). Это также ведет к увеличению количества микронизм для одноклеточных гидробионтов, способствуя тем самым их высокому разнообразию в водоемах.

2.5. Примеры изученных гиперсоленых водоемов

2.5.1. Гиперсоленые водоемы России

2.5.1.1 Гиперсоленые водоемы Крыма

На территории Крымского полуострова расположено около 55 относительно больших и множество более мелких гиперсоленых и соленых водоемов, включая залив Азовского моря Сиваш (рисунок 2.3).

По происхождению и ионному составу природные водоемы Крыма делятся на морские и континентальные (Курнаков и др., 1936; Понизовский, 1965). Первые, талассогалинные, когда-то были морскими акваториями, а потом образовались песчаные (большинство гиперсоленых озер Крыма) или валунные (Херсонесское озеро) косы, которые отчленили эти озера от моря (рисунок 2.4). Континентальные, сульфатные озера находятся в кальдерах грязевых палеовулканов (рисунок 2.5).

Помимо естественных водоемов, на Керченском полуострове встречаются и искусственные, которые из-за аридности климата осолоняются и ста-



Рисунок 2.3. Схема распределения изученных гиперсоленых водоемов Крыма.



Рисунок 2.4. Морские гиперсолёные водоёмы Крыма.



Рисунок 2.5. Континентальные гиперсолёные водоёмы Крыма.



Рисунок 2.6. Искусственные гиперсолёные водоёмы Крыма (а, б – пруды в Камыш-Бурунском карьере; в, г – пруд у с. Пташкино).

новятся гиперсолёными (рисунок 2.6) (Шадрин, 2008; Shadrin et al., 2012). Все крымские озера и лагуна Сиваш являются мелководными и полимиксными, при этом они различаются по размеру, абиотическим факторам и их динамике (солёность, температура, pH и т. д.) и биотическому составу.

Залив Сиваш (Азовское море). Залив Сиваш является крупнейшей лагуной в Европе ($45^{\circ}17'–46^{\circ}12'$ с. ш., $34^{\circ}30'–35^{\circ}28'$ в. д.). Узкая песчаная Арабатская стрелка длиной 112–116 км отделяет его от Азовского моря, и только два пролива Генический и Промойна соединяют лагуна с морем на севере (рисунок 2.7, 2.8).

Площадь залива составляет около 2560 км², максимальная глубина не превышает 2 м в мелководной полузакрытой гиперсолёной части (Воробьев, 1940; Shadrin et al., 2018). В первой половине XX в. Сиваш являлся полузамкнутой мелководной высокопродуктивной гиперсолёной лагуной со средней солёностью 140 г/л; в южной части солёность доходила до более 200 г/л (Воробьев, 1940; Зенкевич, 1963). В 1963–1975 гг. для снабжения засушливых районов Крыма пресной водой был построен Северо-Крымский канал. С 1963 г. днепровская вода стала поступать в канал, ее использовали для орошения, а дренажные воды с орошаемых полей стали сбрасывать в Сиваш. Объем сброса был значительным. Например, в 1985 г. 521 млн м³ воды было сброшено в залив с территории Крыма и 109 млн м³ – со стороны



Рисунок 2.7. Схема станций отбора проб на заливе Сиваш.



Рисунок 2.8. Залив Сиваш: а, б – общий вид; в – маты зеленых водорослей *Cladophora*; г – пояс тростника обыкновенного (*Phragmites australis*), погибшего из-за повышения солености.

Херсонской области, в результате этого соленость в заливе уменьшилась до 22,6 г/л в 1989 г. и до 17 г/л в 1997 г. (Дьяков и др., 2013; Совга и др., 2018). Это привело к формированию новой солоновато-водной экосистемы в заливе (Гетманенко и др., 1996; Гринченко, 2004; Загородняя, 2006; Киреева, Потеха, 2013). В апреле 2014 г. была прекращена подача днепровской воды в Северо-Крымский канал, и к октябрю того же года в основной ветке канала воды уже не было. Сброс пресной воды в залив практически прекратился. В нем выросла соленость, и началась новая трансформация экосистемы Сиваша (Шадрин и др., 2016; Drapun et al., 2017; Shadrin et al., 2018, 2019с, d; Anufriieva, Shadrin, 2020).

Основные характеристики ряда изученных крымских водоемов даны в таблице 2.3.

2.5.1.2. Гиперсоленые озера Прибайкалья

Озеро Шара-Нур. Бессточное горько-соленое сульфатное озеро карстового происхождения (рисунок 2.9). Расположено в средней части острова Ольхона на высоте 366 м над уровнем Байкала и 750 м над уровнем моря в горнолесной местности ($53^{\circ}105'34''$ с. ш., $107^{\circ}255'07''$ в. д.). Его площадь около 0,14 км², озеро очень изменчиво в зависимости от гидрометеорологических условий (Макаркява, Шевелева, 2008; Пенькова и др., 2016). Например, в 1931 г. длина его водного зеркала составляла 400 м, а ширина – 150–200 м; в 1943 г. длина была больше, 1200 м, а ширина – 300–500



Рисунок 2.9. Виды озера Шара-Нур (а, б, в – фото из сети Интернет; г – фото авторов).

Таблица 2.3. Общая характеристика некоторых исследованных водоемов Крыма

Водоем	Координаты	Тип	P, км ²	H, м	L, км ²	S, г/л	T, °C	pH
Херсонеская группа								
оз. Херсонеское	44°35'09"N-33°23'32"E	М	0,05	1,2	0,92	20-284	3-31	7,9-9,1
Евпаторийская группа								
оз. Мойнакское	45°11'06"N-33°19'29"E	М	1,8	1,0	36	45-65	2-30	6,5-7,3
оз. Тереклы-Конрадское	45°11'12"N-33°12'31"E	М	5,93	0,6	42,4	90-290	13-31	6,6-7,9
оз. Аджи-Байчи	45°15'20"N-33°04'09"E	М	1,2	0,7	40	105-350	12-35	6,7-7,6
оз. Ойбурекое	45°17'03"N-33°04'09"E	М	5	1,0	90	100-170	12-34	6,3-7,4
Тарханкутская группа								
оз. Большой Кипчак	45°22'09"N-32°31'15"E	М	0,9	0,6	-	155-280	10-34	6,7-7,0
оз. Джарылгач	45°34'30"N-32°52'25"E	М	8	1,5	268	100-161	12-30	6,6-9,2
оз. Ярылгач	45°33'40"N-32°51'01"E	М	1,6	1,0	21,6	50-112	12-31	6,5-9,6
оз. Бакальское	45°44'45"N-33°10'30"E	М	7-8	1,5	257	25-100	21-33	6,6-9,0
Перекопская группа								
оз. Киятское	45°59'30"N-33°55'26"E	М	12,5	1,0	68,4	75-350	16-31	6,8-7,6
оз. Айгульское	45°57'33"N-34°02'59"E	М	37,5	1,0	213	150-270	17-30	6,0-7,3
оз. Керлеутское	45°56'30"N-34°01'07"E	М	21	0,8	101	135-290	14-31	6,5-8,1
Керченская группа								
оз. Акташское	45°22'31"N-35°49'45"E	М	25	1,5	467	36-320	14-34	6,7-8,4
оз. Чокракское	45°27'10"N-36°17'40"E	М	8,5	0,5	74	153-360	14-35	7,0-7,3

оз. Тобечикское	45°10'18"N-36°22'42"E	М	19	1,5	189	50-390	12-37	6,6-9,3
оз. Кояшское	45°02'54"N-36°11'04"E	М	5,5	1,2	23	160-370	18-37	6,0-8,6
оз. Узунларское	45°04'21"N-36°06'00"E	М	20	0,2	259	136-360	14-32	7,1-8,2
оз. Яньшское	45°07'57"N-36°25'11"E	М	0,15	1,0	-	16-166	13-36	7,5-8,5
оз. Такильское	45°6'57"N-36°25'39"E	М	0,2	0,7	-	16-145	13-35	7,4-8,2
оз. Аджиголь	45°06'34"N-35°27'55"E	М	0,6-0,8	1,0	2,5	45-270	15-30	6,7-9,3
оз. Кучук-Аджиголь	45°06'10"N-35°26'49"E	М	0,4-0,6	1,0	2,5	0-320	15-35	6,6-9,2
оз. Марфовское	45°11'57"N-36°06'45"E	К	2,95	0,8	13,5	100-480	16-35	6,9-8,4
оз. Шимаханское	45°06'00"N-36°15'08"E	К	0,85	1,3	5,7	36-440	14-30,5	6,4-9,0
оз. Киркояшское	45°04'32"N-36°12'48"E	К	0,7	1,6	5	30-430	17-32	6,7-9,7
оз. Ачи	45°09'33"N-35°25'03"E	К	3,6	1,0	7,1	65-320	21-30	6,7-8,1

Керченская группа (искусственные осоложняющиеся водоемы)

Пруд в Камыш-Бурунском карьере	45°12'30"N-36°21'42"E	К	0,05	1,5	0,125	10-45	16-32	7,0-7,3
Водохранилище у с. Пташ-кино	45°09'43"N-36°10'20"E	К	0,2	1,5	0,8	10-70	14-31	8,4-8,6
Водохранилище у с. Ерофеево	45°11'57"N-35°39'09"E	К	0,1	1,0	0,3	20-50	16-33	7,0-7,4

Применение: М – морской тип водоема; К – континентальный тип водоема; Р – площадь водоема; Н – максимальная глубина водоема; L – площадь водосбора; S – диапазон солёности; T – диапазон температуры; pH – диапазон pH.

м, максимальная глубина – более 3 м; в 1962 г. длина была опять меньше, 400 м, а ширина – 170 м. В 2019–2022 гг. оз. Шара-Нур было практически без воды, лишь отдельные небольшие лужи. Берега заболочены. Зимой промерзает до дна. Озеро расположено в горной котловине и защищено от ветров. Климат здесь аридный, годовая сумма осадков составляет в среднем около 200 мм. Летом вода прогревается до +26 °С. Озеро является карбонатно-сульфатным, магниевым-кальциевым, соленость меняется в очень широких пределах, доходя до 100 г/л и более. Во время посещения одним из авторов 27.07.2022 г. в период дождей в лужах на поверхности высохшего озера рН составляла 10,1, соленость была около 50 г/л, общая щелочность равнялась 225 ммоль/л. В 2001 г. соленость не превышала 5 г/л (Макаркява, Шевелева, 2008). В водные периоды в озере отмечен разнообразный зоопланктон, в котором доминируют коловратки и циклопы (Макаркява, Шевелева, 2008; Пенькова и др., 2016).

Озера Тажеранских степей. Тажеранская степь расположена на территории от реки Анга на юге и до пролива Ольхонские Ворота на севере, между берегом озера Байкал на востоке и Приморским хребтом на западе. Их протяженность – до 35–40 км в длину и 10–15 км в ширину. Из-за аридности климата, степи засушливые с системой из 22 разноразмерных соленых озер, концентрация соли в каждом из озер колеблется в широких пределах, от 1 до > 100 г/л (рисунок 2.10). По химическому составу озера – сульфатно-гидрокарбонатные, магниевым-кальциевые, рН в них 9–11. Состав зоопланктона включает 20 видов (Макаркява, Шевелева, 2008).

2.5.2. Гиперсоленые озера Китая

Гиперсоленое озеро Дангксин Ко. Терминальное озеро Дангксин Ко (Dangxiong Co) расположено в юго-западной части северного тибетского плато, в префектуре Нагю Тибетского автономного района (31°32′–31°36′ с. ш., 86°40′–88°48′ в. д.) на высоте 4 475 м над уровнем моря (рисунок 2.11, 2.12). Годовое количество осадков составляет около 150 мм, сезон дождей длится с июля по сентябрь, температура воздуха колеблется от -30 до +25 °С, температура воды в озере варьирует от -5 до +22 °С. Площадь озера составляет около 55,53 км², максимальная и средняя глубина составляют 16 и 12,4 м соответственно. Соленость в озере колеблется от 120 до 180 г/л. Это гиперсоленое озеро карбонатного типа (Wu et al., 2012).

Гиперсоленое озеро Юньчэн. Гиперсоленое озеро Юньчэн (Yuncheng) площадью 132 км² находится в китайской провинции Шаньси (рисунки 2.13, 2.14). Озеро имеет замкнутый водосборный бассейн, площадь которого около 6100 км², расположенный между 110°15′–110°46′ с. ш., 34°40′–35°38′ в. д. Антропогенная деятельность влияет на озеро не менее 5 тысяч лет (Курлански, 2007), прежде всего, это добыча соли. В настоящее время антропогенное воздействие влияет на динамику озера в большей степени, чем климатические флуктуации. Сейчас озеро Юньчэн не является единым бассейном, оно – сложная гидроэкосистема разных взаимосвязанных озерных бассейнов, прудов, каналов, в которых в той или иной степени осу-



Рисунок 2.10. Озера Тажеранских степей (фото авторов).

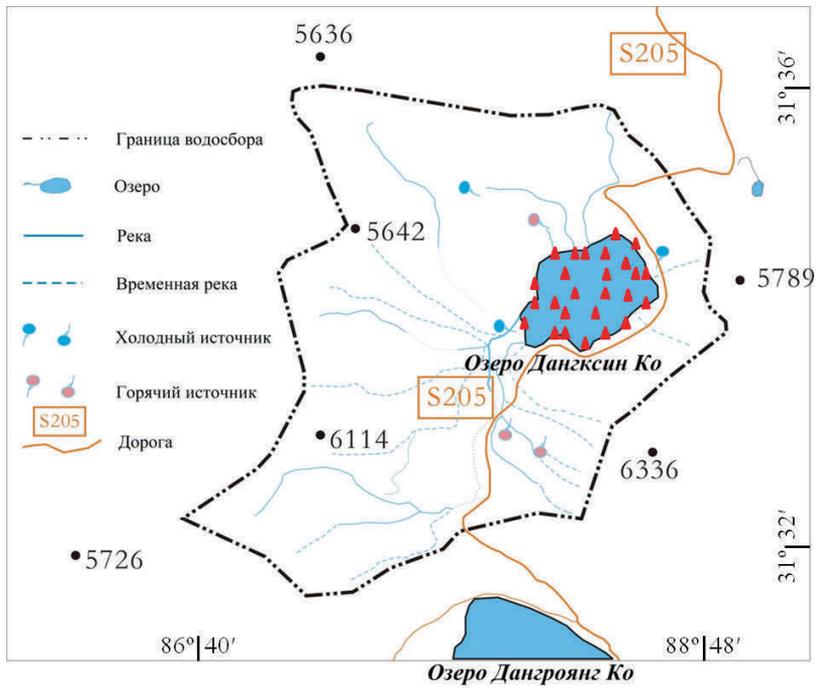


Рисунок 2.11. Схема станций отбора проб на озере Дангксиан Ко (Китай) (Jia et al., 2015a).



Рисунок 2.12. Виды озера Дангксиан Ко (фото Q. Jia).

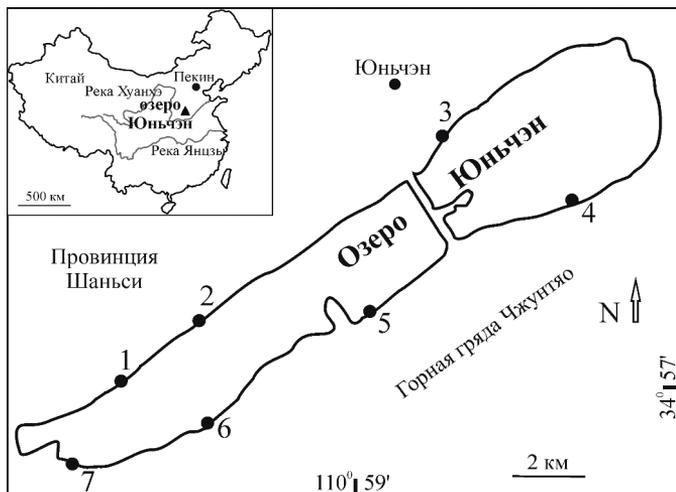


Рисунок 2.13. Схема станций отбора проб на озере Юньчэн (Китай).

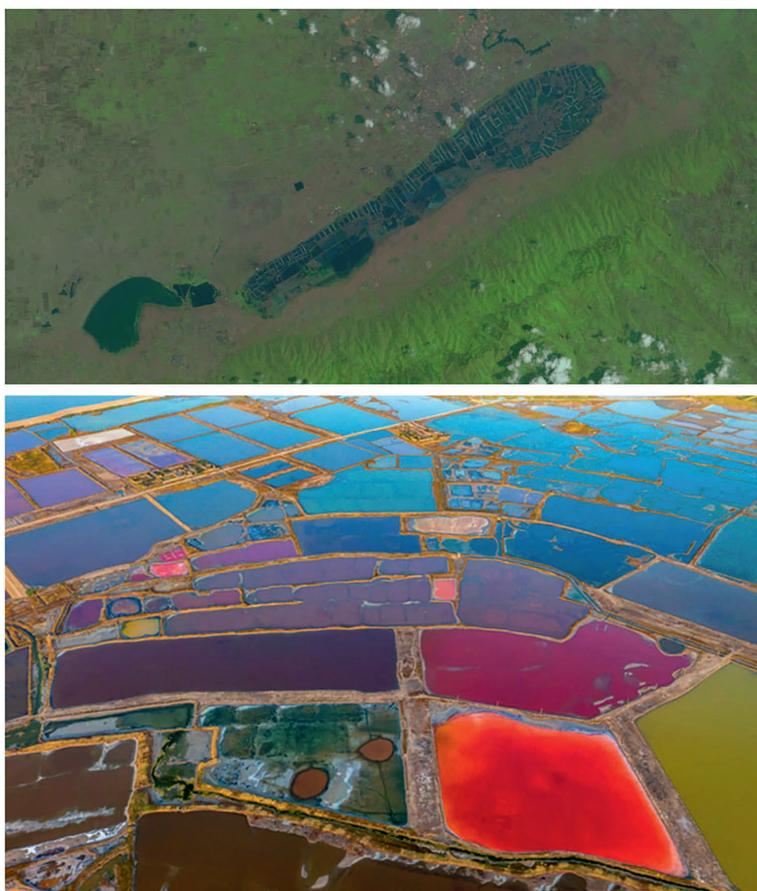


Рисунок 2.14. Виды озера Юньчэн (Китай) (фото – <https://www.koreapost.com/news/articleView.html?idxno=28746>).

ществляется целенаправленная регуляция водного баланса. В озере существует большое разнообразие водных местообитаний, например, соленость в период исследования на разных станциях изменялась в диапазоне от 5 до 340 г/л (Шадрин и др., 2015).

2.5.3. Гиперсоленые озера Египта

Озеро Карун. Озеро Карун (Qarun) ($29^{\circ}30'$ с. ш., $30^{\circ}30'$ в. д.) находится в оазисе Эль-Фаюм (рисунки 2.15, 2.16). Оазис, отделенный от долины реки Нил холмами и Ливийской пустыней, занимает более 12 тыс. км² естественной геологической депрессии (El-Shabrawy, Dumont, 2009). В южной части оазиса узкая долина Эль-Лахун связывает его с долиной Нила, около 4 тыс. лет назад через нее по распоряжению фараона Аменемхета IV прорыли канал Бахр Юсуф. Поставляя пресную воду из Нила для орошения, канал является основным источником поступления воды в озеро Карун. Озеро расположено на 43,0–43,5 м ниже уровня моря. Площадь озера – 243 км², средний объем воды – 924 млн. м³, максимальная глубина (8,3 м), его протяженность с востока на запад составляет 40 км, максимальная ширина – 6,7 км (El-Shabrawy, Dumont, 2009; Abdel-Satar et al., 2010). Озеро нахо-

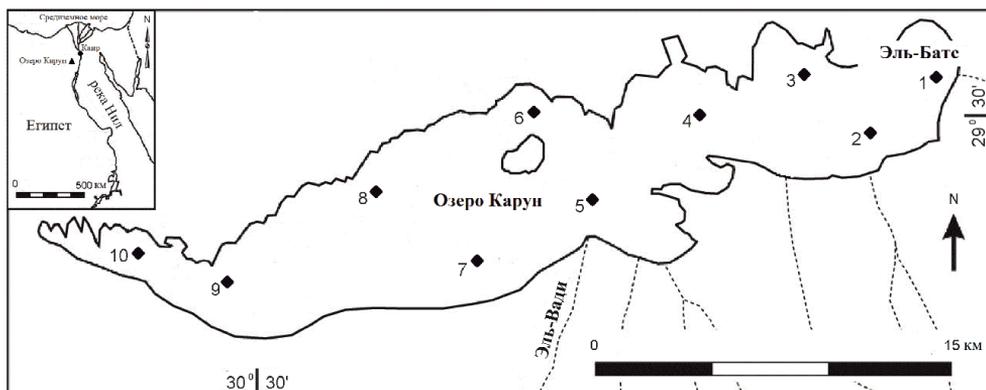


Рисунок 2.15. Схема станций отбора проб на озере Карун (Египет).



Рисунок 2.16. Виды озера Карун (Египет) (фото: а – <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=22693876>; б – https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Qaraoun_Lake.jpg).

дится в 320 км от ближайшего берега Средиземного моря. В последние два тысячелетия уровень в озере сильно менялся, было несколько маловодных периодов (Baïoumy et al., 2010; Ануфриева и др., 2016). Озеро было слабо соленым до 1880-х годов, в начале XX века начался быстрый рост солености – с 8,5 г/л в 1905 г. до 45,0 г/л и более в 1980-х гг. (Ball, 1939; Meshal, Morcos, 1984; Flower et al., 2006; Baïoumy et al., 2010). На южном берегу озера в 1986 г., чтобы уменьшить соленость в озере, была создана египетская компания «EMISAL» (рисунок 4.5) для получения солей (EMISAL, 1996). В настоящее время ее деятельность стабилизирует уровень солености в озере на уровне 32–40 г/л.

Соленое озеро Мэджик. Вади-эль-Райан (1759 км², 29°17' с. ш., 30°23' в. д.) – естественная пустынная впадина в оазисе Фаюм, на 42–60 м ниже уровня моря (Maiyza et al., 1999; El-Shabrawy, Dumont, 2009; El Gammal, El Gammal, 2010). До строительства Асуанской плотины на реке Нил только озеро Карун служило резервуаром для сельскохозяйственной дренажной воды из орошаемого земледелия в депрессии Фаюм. В результате строительства плотины объем дренажных вод увеличился (Maiyza et al., 1999). Чтобы смягчить проблему, был разработан проект Вади Эль-Райан. С 1973 г. в необитаемой впадине началось осушение сельскохозяйственных сточных вод через дренаж Эль-Вади, в результате чего образовались два искусственных озера (El-Shabrawy, Dumont, 2009). Первое (верхнее) озеро покрывает около 53 км², ежегодно получая около 200 млн. м³ сельскохозяйственных дренажных вод (Sayed, Abdel-Satar, 2009). Из этого озера избыток воды вытекает через мелкий соединительный канал во второе нижнее озеро. Нижнее озеро больше и занимает площадь до 110 км² (18 м ниже уровня моря) с максимальной глубиной 33 м. Суммарный объем этих двух озер превышает объем озера Карун. В 1998–1999 гг. в результате мелиорации и строительства некоторых новых деревень в Вади-эль-Райан было образовано третье озеро, **Мэджик (Magic)** (рисунки 2.17, 2.18), примерно в 2,7 км к западу от второго (нижнего) озера. Озеро не имеет никакой связи с двумя другими

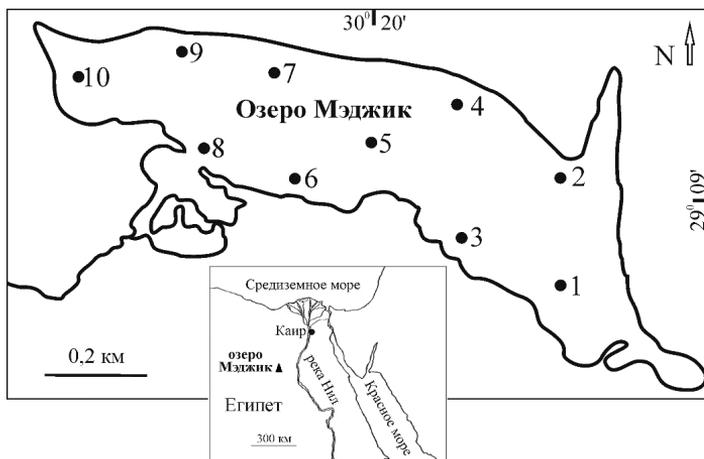


Рисунок 2.17. Схема станций отбора проб на озере Мэджик (Египет).



Рисунок 2.18. Виды озера Мэджик (Египет) (фото – <https://www.inside-egypt.com/the-magic-lake-in-fayoum.html>).

озерами в депрессии и занимает около 0,42 км², его длина составляет 1200 м, ширина – 350 м, а максимальная глубина – 9 м. Источником воды для озера Мэджик является малый канал, который собирает сельскохозяйственные дренажные воды с соседних земель новых деревень (Эль-Валаа и Хедер). Из-за аридности климата соленость в озере быстро растет, и прогнозируется, что в ближайшие 5–7 лет озеро Мэджик станет гиперсолёным. В январе 2019 г. было проведено первое, и пока единственное, исследование на 10 станциях вдоль озера (рисунок 2.17) (Anufriieva et al., 2020).

Гиперсолёная лагуна Бардавилль. Лагуна Бардавилль (Bardawil) расположена на Синайском полуострове (31°03′–31°14′ с. ш., 32°40′–33°30′ в. д.) (рисунки 2.19, 2.20) (Krumgalz et al., 1980; Touliabah et al., 2002; Abd Allah, Hussein, 2009). Длина лагуны с востока на запад около 90 км, средняя ширина составляет 10 км, а максимальная – около 22 км. Площадь поверхности озера более 600 км², когда все его заливы заполнены водой. Солёность меняется от 38 г/л до 70 г/л и более. Максимальная глубина составляет 6,5 м, минимальная 0,3 м и средняя 1,2 м. Песчаная коса (ширина от 300 до 2000 м) отделяет лагуну от Средиземного моря, существует только один естественный пролив. С 1927 г. были созданы два искусственных узких канала, сое-



Рисунок 2.19. Схема станций отбора проб в лагуне Бардавилль (Египет).



Рисунок 2.20. Виды лагуны Бардавил (Египет) (фото: а – <https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Egypt.A2003036.0840.jpg>; б – <http://wikimapia.org/960105/Bardawil-Lake#/photo/819783>; в – <http://wikimapia.org/960105/Bardawil-Lake#/photo/2219918>; г – <https://www.presidency.eg/en>).

диняющих лагуну с морем, – Бугаз I и II (рисунок 4.7). В регионе два климатических периода – сезон дождей (с ноября по апрель) и сухой сезон (с мая по октябрь). В среднем количество осадков колеблется от 72 мм (декабрь) до 246 мм (июль). Приливные явления, направление и скорость ветра являются одними из основных причин, приводящих к изменчивости абиотических факторов и биотического состава (Touliabah et al., 2002; Mageed, 2006; Anufriieva et al., 2018b; El-Shabrawy et al., 2018). Лагуна Бардавил имеет высокую продуктивность, ее вода часто перенасыщена кислородом из-за высокой фотосинтетической активности фитопланктона, донных макро- и микроводорослей, обитающих в озере (Krumgalz et al., 1980; Touliabah et al., 2002; El-Shabrawy, 2006; El-Kassas et al., 2016). Это наименее загрязненная египетская лагуна и важный рыболовный район, имеющий высокую экономическую ценность (El-Shabrawy, Gohar, 2008; El-Kassas et al., 2016).

ГЛАВА 3. АВТОТРОФНОЕ ЗВЕНО ЭКОСИСТЕМ ГИПЕРСОЛЕННЫХ ВОД

3.1. Механизмы поступления энергии в экосистемы и разнообразие первичных продуцентов

Водные, как и наземные, экосистемы являются открытыми системами, устойчивое состояние и функционирование которых поддерживается постоянным входящим потоком энергии. Источники поступления энергии в экосистемы гиперсоленых вод более разнообразны, чем в пресноводных или морских (Oren, 2011; Заварзин, 2004; Шадрин, 2013; Шадрин и др., 2017). В большинстве водных экосистем кислородный фотосинтез, если не брать в расчет аллохтонную органику, в основном, обеспечивает поступление энергии. В гиперсоленых водоемах все сложнее: кроме кислородного фотосинтеза, есть и другие механизмы, которые в определенных случаях играют даже более важную роль. У автотрофных организмов, как известно (Заварзин, 2004; Oren, 2011; Шадрин, 2013), существуют три типа фототрофии и разнообразные хемосинтетические механизмы:

1. Галобактерии – археи реализуют светозависимую протонную помпу с использованием бактериородопсина, который осуществляет перенос протона через плазматическую мембрану в клетку (Воробьева, 2007). Следует отметить, что данный тип фототрофии характеризуется простотой по сравнению с двумя типами фотосинтеза. Цитоплазматическая мембрана галобактерий сопрягает два процесса: запасание световой энергии в виде энергии электрохимического градиента H^+ и синтез АТФ. Данный механизм действует при самой высокой солености, обеспечивая поступление энергии солнца в экосистему, при этом для конструктивного метаболизма используется органическое вещество, а не CO_2 .

2. Аноксигенный фотосинтез с использованием бактериохлорофиллов распространен у зеленых и пурпурных бактерий, а также гелиобактерий (Пиневиц, Аверина, 2002; Заварзин, 2004; Oren, 2011). В качестве донора протонов используется не вода, а другие вещества (у пурпурных бактерий – сероводород, с выделением не кислорода, а серы). Оценивая экосистемную роль этого процесса, необходимо помнить, что не все аноксигенные фототрофы являются продуцентами первичного органического вещества. Часть из них также, как и археи, используют не CO_2 , а органический углерод. При этом для осуществления конструктивного синтеза используется световая энергия, что увеличивает эффективность и интенсивность синтеза нового органического вещества.

3. Цианобактерии, водоросли и цветковые растения реализуют наиболее эффективный кислородный фотосинтез с использованием хлорофиллов (Пиневиц, Аверина, 2002). При солености 250–350 г/л, как правило, из кислородных продуцентов массово встречаются только зеленые одноклеточные водоросли рода *Dunaliella* Teodoresco, 1905 и немногие виды диатомовых,

которые в таких условиях являются единственными оксигенными фотосинтетиками (Oren, 2005, 2018a; Saccò et al., 2021).

4. Еще больше, чем у фотосинтетиков, разнообразие хемосинтетических механизмов получения энергии, когда источниками энергии для синтеза органических веществ служат реакции окисления широкого спектра восстановленных субстратов, например, сероводорода, серы, тиосульфата, органических соединений, молекулярного водорода и др. (Заварзин, 1972, 2007; Пиневиц, 2005; Oren, 2011). Прокариоты-хемосинтетики – единственные продуценты первичного органического вещества в самых экстремальных гиперсоленых местообитаниях, например, в рассолах под ледниками Антарктиды с соленостью 198 г/л при температуре ниже минус 17 °С или под поверхностной биосфере (Parnell, McMahon, 2016; Guglielmin et al., 2023).

Следует отметить, что некоторые фототрофные организмы в определенных условиях способны использовать и хемосинтетические механизмы получения энергии (Заварзин, 1972, 2007; Пиневиц, 2005; Шадрин и др., 2008б; Oren, 2011). Картина усложняется тем, что отдельные прокариоты-хемосинтетики могут быть симбионтами различных одноклеточных и многоклеточных организмов, включая животных (Stewart et al., 2005; Bellec et al., 2019; Goffredi et al., 2020).

Для примера, более подробно рассмотрим эти способы получения энергии в гиперсоленых водоемах Крыма.

Светозависимая протонная помпа – археи. Таксономическое разнообразие архей в гиперсоленых озерах Крыма направленно не изучалось. Однако наблюдалось массовое развитие широко распространенных в таких водоемах галобактерий рода *Haloarcula*, например, в 2005 г. они составляли до 10% от общей численности клеток в планктоне озера Кояшское (Васильева и др., 2008). Впервые эти археи с необычными квадратными клетками были обнаружены А.Е. Уолсби в кристаллизационных прудах/салтернах на Синайском полуострове в Израиле (Walsby, 1980), затем такие клетки были найдены В.И. Романенко в Сакском озере в Крыму (Романенко, 1981) и В. Стокениус отметил их в соленых прудах Мексики (Stoeckenius, 1981). При солености выше 200–250 г/л эти бактерии массово развиваются в талассогалинных водоемах на всех материках, кроме Антарктиды (Oren, 2002a, b). Определен филогенетический статус вида *Haloquadratum walsbyi* Burns et al. 2007 (Halobacteriales) (Burns et al., 2007), изучены его биохимия и физиология (Oren, 2002b). На данный момент неизвестно, существуют ли, кроме *H. walsbyi*, другие виды фототрофных галобактерий в гиперсоленых водоемах Крыма, но по аналогии с гиперсолеными водоемами других регионов, учитывая их широкое распространение, можно предположить, что существуют.

Аноксигенный фотосинтез – зубактерии. Среди зубактерий есть как аноксигенные фототрофы, так и оксигенные. Таксономическое разнообразие аноксигенных бактерий-фототрофов в озерах Крыма изучено слабо. Целенаправленные исследования были проведены только в заливе Сиваш и прилегающих к нему водоемах, всего было отмечено 18 видов таких бактерий (Горленко, 1968; Горленко и др., 1984). Массово аноксигенные фототрофные бактерии присутствуют и в других гиперсоленых озерах, но их

систематический состав определялся редко (Шадрин и др., 2008б). Следует отметить, что анаэробные фототрофы, в частности, пурпурные бактерии могут достигать высоких показателей развития и играть существенную роль, как в планктоне, так и в плавучих матах зеленых нитчатых водорослей и донных биопленках (Герасименко и др., 1989; Заварзин и др., 1993; Миходюк и др., 2008). Изучение анаэробного фотосинтеза в донных биопленках и матах крымских гиперсоленых озер показало, что иногда его продукция превосходила таковую окислительного фотосинтеза (Герасименко и др., 1989). Доля анаэробного фотосинтеза в создании продукции первичного органического вещества (ПП) различалась в слоях матов и увеличивалась по направлению к нижним слоям. В нижнем слое она вдвое превосходила вклад окислительного фотосинтеза. Это объясняется тем, что для протекания анаэробного фотосинтеза необходима меньшая освещенность (в 4–5 раз), чем для окислительного (Герасименко и др., 1989; Пиневиц, Аверина, 2002; Шадрин и др., 2017). Продукция анаэробного фотосинтеза в планктоне нескольких гиперсоленых озер Крыма в разные сезоны была определена C^{14} -методом с добавлением DCMU – вещества, блокирующего вторую фотосинтетическую систему, и без его добавления (Миходюк и др., 2008). Результаты работы показали, что: 1. Вклад анаэробного фотосинтеза в суммарную ПП в отдельных озерах и в некоторые периоды может быть весьма значительным и даже равняться значению окислительного фотосинтеза. 2. Вклад анаэробного фотосинтеза в ПП озер морского происхождения был несколько выше от 35 до 50%, чем его вклад в ПП озер континентального происхождения (от 8 до 45%). 3. Зависимость вклада анаэробного фотосинтеза в ПП от солености проявлялась только в континентальных (сульфатных) озерах в оба изученных сезона, возрастая с 8% при солености 30 г/л до 45% при – 260 г/л. Для морских озер эта зависимость не обнаружена. Это можно объяснить различием в составе солей – в континентальных озерах выше концентрации соединений серы. 4. В летний период общая первичная продукция планктона была ниже, а вклад в нее анаэробного фотосинтеза несколько выше.

Соленость является одним из основных факторов, определяющих таксономическую структуру сообществ, анаэробные фототрофы – не исключение. Зависимость видового разнообразия анаэробно-фототрофных бактерий от солености имеет куполообразный вид с максимумом видового разнообразия при 60–100 г/л (Горленко, 1968; Горленко и др., 1984). Соленость 240–260 г/л способны переносить только *Ectothiorhodospira mobilis* Pelsh, 1936, *Halorhodospira halophila* (Raymond & Sistro, 1969) Imhoff & Süling, 1997, *Rhodopseudomonas* sp., до 220 г/л – *Prosthecochloris aestuarii* Gorlenko, 1970, *Allochrodatum vinosum* (Ehrenberg, 1838) Imhoff et al., 1998, *Thiocystis minor* (Winogradsky, 1888) Imhoff et al., 1998, *Prosthecochloris vibrioformis* (Pelsh, 1936) Imhoff, 2003, остальные виды – до 100–150 г/л (Горленко, 1968; Горленко и др., 1984).

Окислительный фотосинтез – цианобактерии. Цианобактерии массово присутствуют как в планктоне гиперсоленых озер, так и в донных сообществах (Сеничева и др., 2008; Шадрин и др., 2008б; Ануфриева и др.,

2017). В крымских гиперсоленых озерах к настоящему времени суммарно обнаружено не менее 110 видов цианобактерий, массово развивающихся в планктоне и бентосе. Большинство видов цианобактерий отмечено в донных пленках и матах нитчатых водорослей, где они чаще всего и доминировали по разнообразию и численности. Ряд донных видов встречался и в планктоне, где отмечено 7 видов цианобактерий, временами некоторые из них доминировали по численности и биомассе фитопланктона. Например, *Gloeocapsa* в ряде озер в отдельные периоды времени составляла до 80–99% общей биомассы фитопланктона, достигая более 1,7 г/л (Сеничева и др., 2008). В озере Киркояшском в августе 2005 г. 95% биомассы фитопланктона приходилось на *Anabaena* (0,26 г/л) (Сеничева и др., 2008). Как минимум, три вида цианобактерий могут массово развиваться как эпибионты на нитях зеленой нитчатой водоросли *Cladophora*, достигая более 1 г/м² нитей или 3–5 г/м² дна озера (Батогова и др., 2009; Prazukin et al., 2021; Shadrin et al., 2021a).

Оксигенный фотосинтез – эукариотные водоросли и цветковые растения. В планктоне гиперсоленых озер полуострова найдено около 70 видов эукариотных водорослей различных порядков, в бентосе к настоящему времени только диатомовых водорослей более 90 видов. На самом деле видов различных групп водорослей значительно больше, т.к. донные эукариотные одноклеточные фотосинтетики еще недостаточно изучены (Ануфриева и др., 2017; Prazukin et al., 2021; Shadrin et al., 2021a, e). Следует отметить, что из всех найденных видов диатомовых, только 15 были встречены в планктоне. Видовое разнообразие многоклеточных кислородных фототрофов намного меньше в гиперсоленых водоема Крыма, найдено 6–7 видов зеленых нитчатых водорослей и 5–6 видов цветковых растений (Ануфриева и др., 2017; Киприянова, Шадрин, 2017).

При солености 100–360 г/л, как правило, в планктоне доминируют виды одноклеточной зеленой водоросли *Dunaliella*, достигая огромной численности (до 50×10^7 клеток/м³) и биомассы (до 60 г/м³) и окрашивая воду в розовый цвет (Сеничева, 2005; Сеничева и др., 2008; Шадрин и др., 2008a). Такие и более высокие численности клеток *Dunaliella* отмечали в гиперсоленых водах и других регионах: в рассолах прудов-солтерн Мексики – до 1×10^{10} клеток/м³ (Olmos et al., 2009), в солтернах Греции – 5×10^9 клеток/м³ (Dolapsakis et al., 2005), в Мертвом море – 4×10^{10} клеток/м³ (Oren et al., 1995), австралийском озере Тирелл – 7×10^7 клеток/м³ (Heidelberg et al., 2013).

Разнообразие хемолитотрофов в гиперсоленых озерах Крыма. В гиперсоленых озерах Крыма разнообразие хемолитотрофов, которые вносят существенный вклад в первичную продукцию, изучено очень фрагментарно (Ануфриева и др., 2017). Часто встречающаяся *Beggiatoa* sp. (Горленко и др., 1984; Шадрин и др., 2008б) является первой бактерией, у которой выдающийся русский микробиолог С.Н. Виноградский в 1887 г. обнаружил хемоавтотрофию – использование окисления сероводорода в серу для получения энергии. Это было открытие нового типа автотрофов – хемолитотрофов. В грунтах крымских гиперсоленых озер концентрация сероводорода, как правило, очень высокая – от 338,0 до 1156,5 мг/кг грун-

та (Соколова, 2009), и «горючего» этой группе хемолитотрофов хватает. Поэтому неудивительно массовое присутствие в озерах различных видов бактерий, способных использовать следующие субстраты – H_2S , SO , $S_2O_3^{2-}$, H_2SO_4 (Tourova et al., 2013). В озерах Марфовское и Кояшское (наиболее соленых) выделено 4 штамма сероокисляющих бактерий, относящихся к Gammaproteobacteria (Sorokin et al., 2006), но только один был определен до вида – *Halothiobacillus halophilus* (Wood & Kelly, 1995) Kelly & Wood, 2000. Значительно лучше изучены Кулундинские гиперсоленые озера (Западная Сибирь, Россия), в них найдено 6 видов бактерий с таким типом метаболизма (Sorokin et al., 2006), некоторые из них описаны как представители новых родов *Thiohalomonas*, *Thiohalophilus*, *Thiohalorhabdus* (Sorokin et al., 2010, 2012). К настоящему времени в Крымских гиперсоленых озерах описано 4 вида сероокисляющих бактерий, при этом есть виды экстремально галотолерантные (Ануфриева и др., 2017).

Другая группа хемолитотрофов, также широко представленная, но слабо изученная в гиперсоленых озерах Крыма – метанотрофные бактерии – метилотрофы, способные использовать метан в качестве единственного источника как углерода, так и энергии (Троценко, Хмеленина, 2008). Следует отметить, что возможность окисления метана и наличие метанотрофов в водных биотопах с высокой степенью минерализации и щелочными значениями pH долгое время казалась сомнительной из-за низкой растворимости CH_4 в таких растворах (Хмеленина и др., 2006). Впервые присутствие и активность метанотрофных бактерий в таких условиях удалось обнаружить именно в гиперсоленых озерах Крыма (Sokolov, Trotsenko, 1995), позднее и в других регионах (Хмеленина и др., 2006). В крымских озерах обнаружено 2 вида метанотрофов (Калюжная и др., 1998; Heyer et al., 2005), *Methylohalobius crimeensis* Heyer et al., 2005 – род и вид найден только на севере полуострова (Heyer et al., 2005). Потребление метана в гиперсоленых озерах Крыма наблюдается при солёности 80–330 г/л с высокой скоростью – до 1200 $\mu\text{mol}/\text{cm}^3/\text{сутки}$ (Sokolov, Trotsenko, 1995). Учитывая то, что среди метанотрофов есть и археи, нельзя исключить их участие в этом процессе. Вопрос разнообразия и роли в экосистемах гиперсоленых озер Крыма метанотрофных бактерий и архей нуждается в серьезном изучении.

Бактерии, окисляющие железо и марганец, существуют в гиперсоленых водоемах Крыма по крайней мере с миоцена, они участвовали в образовании строматолитов и онколитов в отложениях Керченского полуострова по берегам гиперсоленых озер (Gerasimenko et al., 2008). Эта группа практически не изучена в Крыму, отмечена лишь находка *Hyphomicrobium* sp. (Gerasimenko et al., 2008).

К настоящему времени в Крыму найдено семь видов хемолитотрофов, что не исчерпывает все разнообразие этой группы на полуострове. Учитывая то, что в высокопродуктивных озерах Крыма существуют комфортные условия и богатые ресурсы субстратов для различных групп хемолитотрофов, можно ожидать, что в них есть хемолитотрофы, имеющие различные типы метаболизма и использующие весь диапазон имеющихся неорганических субстратов. Необходимо комплексное изучение этого вопроса, т.к.,

не зная реального вклада хемолитотрофов в энергетику этих уникальных экосистем, нельзя целостно представить их функционирование.

Следует отметить, что каждый из вышеуказанных механизмов поступления энергии характеризуется своим диапазоном и оптимумом абиотических факторов, в том числе и солёности. Диапазоны факторов, в частности, солёности, при которых работают разные механизмы поступления энергии в водные экосистемы, частично перекрываются, т.е. могут часто действовать одновременно (Заварзин, 2004; Oren, 2011; Шадрин, 2013). При этом с изменением солёности доля разных механизмов в общем поступлении энергии в экосистему меняется. Например, с ростом солёности, в планктоне и бентосе доля аноксигенного фотосинтеза может расти, и пурпурные бактерии могут обеспечивать более 50% поступающей в экосистему энергии (до 85%) при увеличении солёности выше 100–160 г/л (Cohen et al., 1977b; Hammer, 1981; Герасименко и др., 1989; Миходюк и др., 2008). Чтобы лучше оценить значение аноксигенного фотосинтеза в экосистеме, следует вспомнить, что для его протекания необходима минимальная интенсивность света, которая примерно в 4 раза меньше, чем для оксигенного (Герасименко и др., 1989; Пиневиц, Аверина, 2002; Шадрин и др., 2017). При наиболее высокой солёности, судя по имеющимся данным (Воробьева, 2007; Oren, 2011), может функционировать только бактериородопсиновая помпа архей. В частности, было показано, что в бактериопланктоне доля галобактерий с ростом солёности увеличивается в гиперсолёных озерах Крыма (Васильева и др., 2008). При массовом развитии галобактерий (солёность 340–380 г/л) вода озёр окрашивается в розовато-сливовый цвет и ощущается явственный фиалковый запах на берегах озёр, что, в частности, не раз авторы наблюдали на озере Кояшское. В этих случаях в пробах воды отмечали только кристаллоподобные плоские квадратные клетки архей *H. walsbyi* (Oren, 2002a, b; Васильева и др., 2008; Шадрин и др., 2017). В настоящее время, к сожалению, не существует количественных интегральных оценок роли протонной помпы и хемосинтеза в энергетическом балансе водоемов. При этом роль отдельных факторов и их взаимодействия в определении соотношения вклада разных механизмов в суммарный поток энергии, поступающей в экосистемы, все еще слабо изучена, чтобы делать какие-либо общие выводы.

3.2. Уровень продукции первичного органического вещества

Гиперсолёные водоемы, являясь одними из наиболее негостеприимных местообитаний на планете, характеризуются при этом нередко чрезвычайно высокой ПП в разных регионах планеты (Cohen et al., 1977b; Hammer, 1981; Jellison, Melack, 1988; Oren, 2009; Asencio, 2013; Schagerl, 2016). ПП положительно связана с температурой среды, но даже в каналах морского льда с гиперсолёным раствором (температура от -3 до -5 °С, солёность 60–100 г/л) наблюдается довольно высокая ПП, 80 мгС/м²льда/день (Stoecker et al., 2000; Arrigo, 2014). Если учесть, что объем незамерзшего раствора во льду составляет 5–20% общего объема льда (Thomas, Dieckmann, 2002), то

величины на объем воды будут в несколько раз выше. Такой уровень ПП при отрицательных температурах в среде с более низкой соленостью просто невозможен. В пресноводных озерах и реках средняя ПП намного меньше – 0,6 гС/м²/день (Schagerl, 2016). Это может показаться парадоксом – как в экстремальных гиперсоленых местообитаниях формируется высочайшая продукция? Сделаны попытки объяснить этот парадокс: 1) как правило, в гиперсоленых водах наблюдается высокая концентрация биогенных элементов, в частности фосфора (Балушкина и др., 2009; Oren, 2009; Golubkov, 2012; Голубков и др., 2018); 2) существующая высокая внеклеточная регенерация минерального фосфора за счет большого количества экзофосфатаз, выделяемых самими фототрофами, также вносит свой вклад в ускорение цикла фосфора (Lin, 1977; Seufferheld et al., 2008; Kwon et al., 2011; Song et al., 2017; Prazukin et al., 2018); 3) и, возможно, самая главная причина заключается в том, что мелкомасштабная пространственно-временная изменчивость ряда абиотических факторов в гиперсоленых водах очень высока (Шадрин, 2008; Shadrin et al., 2015b) и это обуславливает более быстрый и замкнутый круговорот элементов в экосистеме. Г.А. Заварзин (Заварзин, 2004, стр. 61) сформулировал это следующим образом «...существование очень резких градиентов в структурированном сообществе позволяет взаимодействовать противоположно направленным процессам и замыкать циклы внутри одного сообщества».

Рассмотрим, какой уровень ПП отмечен в гиперсоленых водоемах Крыма (Бульон и др., 1989; Балушкина и др., 2009; Golubkov, 2012; Голубков и др., 2018; Празукин и др., 2019). ПП фитопланктона в них колеблется от 4 до 14 гС/м²/день (Бульон и др., 1989; Балушкина и др., 2009; Голубков и др., 2018), а ПП матов нитчатой зеленой водоросли *Cladophora* spp. может быть еще выше – от 3 до 46 гС/м²/день (Ivanova et al., 1994; Mukhanov et al., 2004; Шадрин и др., 2008б; Балушкина и др., 2009; Prazukin et al., 2018; Празукин и др., 2019), ПП альгобактериальных донных пленок – до 4,3 гС/м²/день (Герасименко и др., 1989; Шадрин и др., 2008б). В гиперсоленых водоемах других регионов отмечали и более высокие значения ПП – до 56 гС/м²/день (Cohen et al., 1977b; Hammer, 1981; Jellison, Melack, 1988; Oren, 2009; Asencio, 2013; Schagerl, 2016).

3.3. Влияние солености на продукцию в гиперсоленых водоемах

В гиперсоленых водоемах влияние солености на ПП оценивали разные исследователи, получая в чем-то противоречивые результаты. Исследования крымских озер летом 2004–2005 гг. привели к выводу, что достоверного влияния солености (в диапазоне 50–310 г/л) на продукцию оксигенного фотосинтеза фитопланктона нет (Golubkov et al., 2007; Балушкина и др., 2009). В качестве примера приводится такой факт: ПП в озере Марфовском составляла 14,9 гС/м²/день при солености 101 г/л, и 13,1 гС/м²/день – при солености 311 г/л. Опираясь на опубликованные ранее данные (Golubkov et al., 2007; Балушкина и др., 2009; Голубков и др., 2018), авторы провели дополнительный их анализ и пришли к новым выводам по суммарной ПП в

гиперсоленых водоемах Крыма. Как было сказано выше (глава 2), в Крыму два типа гиперсоленых озер – талассогалинные (морского происхождения) и сульфатные (континентальные). В обеих группах озер зависимость суммарной продукции фитопланктона от солености имела куполообразный вид с максимумом в диапазоне солености от 50 г/л до примерно 80 г/л. Сравнение средней продукции фитопланктона в диапазоне солености от 30 г/л до 70 г/л показало, что продукция в сульфатных озерах была во все сезоны выше: в декабре в 1,6 раз, в апреле – в 2,9 раз и в августе – в 4,6 раз. Различия достоверны ($p = 0,01-0,001$). Из этого следует, что химический состав солей играет не менее существенную роль, чем общая концентрация солей. С уменьшением глубины/увеличением солености ведущая роль в формировании первичной продукции гиперсоленых водоемов Крыма переходит от фитопланктона к донным биопленкам или матам нитчатых зеленых водорослей рода *Cladophora* (Shadrin, 2003; Шадрин и др., 2008б). Например, в августе 2004 г. практически всю первичную продукцию в озере Тобечикское создавал фитопланктон; в августе 2005 г. соленость увеличилась почти в 2 раза, в озере продукция фитопланктона уменьшилась почти в 5 раз, при этом продукция матов *Cladophora* была в 69 раз выше, чем фитопланктона (Балушкина и др., 2009). Подобное развитие матов *Cladophora* регулярно наблюдается в разных гиперсоленых водоемах Крыма (Балушкина и др., 2009; Голубков и др., 2018; Prazukin et al., 2021) и других регионов (Bauld, 1981; Cornée et al., 1992; Davis et al., 1996; Samylyna et al., 2010).

С ростом солености от 40 до 80–100 г/л в соленых прудах Испании наблюдали увеличение ПП планктона, а затем ее снижение до определенного уровня, который практически не менялся с ростом солености от 160 до 370 г/л (Joint et al., 2002). Как показало другое исследование, в водоемах глубиной 1,0–2,5 м уровень ПП фитопланктона уменьшался с ростом солености от 80 до 200 г/л, затем ее величина сохранялась довольно высокой до 280 г/л (Asencio, 2013). Одновременно в этих же водоемах оценивали ПП донных альгобактериальных матов, которая при увеличении солености от 80 до 225 г/л выросла в 5–6 раз, а при дальнейшем росте солености ПП матов уменьшалась (Asencio, 2013). При рассмотрении суммарной ПП кислородного фотосинтеза планктона и матов, при изменении солености от 80 до 210 г/л ее величина изменялась в водоеме (на м²) в небольшом диапазоне (Asencio, 2013). В мелководных водоемах вклад донных альгобактериальных пленок в общую ПП растет с уменьшением глубины, и этот вклад может быть существенно выше, чем вклад фитопланктона (Shadrin, 2003; Rehakova et al., 2009). Если соленость раствора достигает 160–170 г/л, в осадок начинают выпадать кристаллы гипса (Данильченко, Понизовский, 1954; Oren, 2009), которые при увеличении солености постепенно образуют гипсовую корку на дне, что ведет к резкому снижению ПП донных биопленок (Oren, 2009; Rehakova et al., 2009). В этих корках соли есть пустоты, в которых продолжают существовать фотосинтезирующие организмы, однако в масштабе целого водоема их ПП весьма незначительна (Шадрин, Найданова, 2002; Шадрин и др., 2008б; Oren, 2009). Обобщая существующие данные, можно предположить наличие нелинейной зависимости ПП от солености. Зави-

симось может быть описана куполообразной кривой с максимумом при 60–120 г/л.

Влияние солености на кислородный фотосинтез изучено для ряда видов галотолерантных одноклеточных водорослей, но результаты не позволяют однозначно описать зависимость. Большинство фотосинтезирующих организмов демонстрируют значительное снижение фотосинтетической активности при росте солености, но галотолерантные водоросли, как *Dunaliella salina* или *Chlorella pyrenoidosa*, не демонстрируют этого тренда (Shetty et al., 2019; Bazzani et al., 2021). Механизмы, обеспечивающие это у разных видов, могут различаться (Fisher et al., 1997; Ren et al., 2021; Shetty et al., 2019).

Вопрос влияния солености на ПП в водоеме нельзя считать достаточно изученным, учитывая множественность возможных состояний первично-продукционного звена в гиперсоленых водоемах (Шадрин, 2013; Golubkov et al., 2018; Shadrin, 2018). При переходах экосистемы озера из какого-то состояния в альтернативное происходит изменение соотношений вклада в ПП различных механизмов продуцирования (фототрофии, литотрофии) и экологических групп (фитопланктон, маты, биопленки). Очевидно, что вид этой зависимости в каждом случае будет специфичным и будет определяться уникальной совокупностью действующих факторов, а не только одной соленостью.

3.4. Влияние солености на биохимический состав продуцируемой биомассы автотрофов

Условия среды, включая соленость, влияют на биохимический состав органического вещества, синтезируемого фототрофами (Котлова, Шадрин, 2003; Морозкина и др., 2010; De Castro et al., 2005; Gu et al., 2012). В частности, с увеличением солености доля метиловых эфиров жирных кислот увеличивается, меняется состав и общее содержание жирных кислот и фосфолипидов.

Чтобы существовать в среде с высокой концентрацией солей, организмы должны иметь соответствующие адаптации (Хлебович, 1974, 2014; Деткова, Болтянская, 2007). Осмоадаптации организмов-осмоконформеров, к которым относятся все первичные продуценты, основаны прежде всего на поддержании в клетках достаточных концентраций совместимых органических веществ, называемых осмолитами (Заварзин, 2004; Деткова, Болтянская, 2007; Oren, 2011; Singh, Dar, 2017). Первичные продуценты, как правило, сами синтезируют эти осмолиты. В общей массе создаваемой ПП доля продукции осмолитов, увеличиваясь с соленостью, может достигать до 50% и более (Ben-Amotz et al., 1982; Котлова, Шадрин, 2003; Заварзин, 2004; Деткова, Болтянская, 2007; Chen, Jiang, 2009). Благодаря этому в экосистеме создаются предпосылки для специфической метаболической цепочки, связанной с последовательным разложением осмолитов и их продуктов (Заварзин, 2004). Организмы-осмоконформеры более высоких трофических уровней получают возможность использования их для осмоадап-

тации (Patrick, Bradley, 2000; Yancey, 2001; Yancey et al., 2010; Athamena et al., 2011; Shadrin, Anufriieva, 2013b; Anufriieva, 2015; Shadrin et al., 2017). Г.А. Заварзин (2004, стр. 86) образно сказал, что осмолиты, синтезированные микроорганизмами, играют роль «обобществленных осморегуляторов сообщества».

У автотрофов существует и другой механизм осмоадаптации к высокой солености, а именно синтез и выделение в среду экзополисахаридов, масса которых в органическом веществе увеличивается (до 50–70% общей ПП) с ростом солености (Празукин и др., 2008; Mishra, Jha, 2009; Goh et al., 2010; Ozturk, Aslim, 2010; Bayona, Garcés, 2014; Steele et al., 2014; Rossi, De Philippis, 2015). В гиперсоленой воде каналов морских льдов также отмечается повышенное содержание экзополисахаридов в синтезируемом органическом веществе (Thomas, Dieckmann, 2002; Arrigo, 2014; Deming, Young, 2017). Для сравнения, в пресных и морских водах в виде экзометаболитов обычно выделяется не более 5–10% суммарной ПП. Увеличение выделения части ПП в виде экзополисахаридов ведет к увеличению содержания растворенного органического вещества с ростом солености, что, в частности, отмечено и в заливе Сиваш, крупнейшей гиперсоленой лагуне в мире (Shadrin et al., 2019d). Увеличение доли экзометаболитов в ПП ведет к росту концентрации растворенного органического вещества в водоеме, за счет этого значение осмотрофных цепей в сообществе увеличивается (Шадрин, Ануфриева, 2018б).

Анализ закономерностей формирования и функционирования автотрофного звена не является основной задачей данной работы, но, как это сформулировал В.С. Ивлев (1964, стр. 466): «Энергетические ресурсы предыдущего уровня определяют предел продукции последующего уровня, причем этот предел практически никогда не достигается». Качественные и количественные особенности формирования ПП в гиперсоленых местообитаниях определяют особенности функционирования гетеротрофного звена экосистем. Более детально особенности, связанные с продуцированием, описаны в выше процитированных и других работах. Здесь они приведены кратко, т.к. эти результаты в основном необходимы для характеристики особенностей среды, в которой существуют эукариотные гетеротрофы, в первую очередь, животные – основной объект данной монографии.

Таким образом, в гиперсоленых водах первичное продукционное звено диверсифицировано в большей степени, чем в пресных и морских водоемах. Несмотря на суровость условий существования организмов в гиперсоленых водоемах, первичная продукция в них чрезвычайно высока из-за ряда их абиотических особенностей (высокая концентрация фосфора, ускоренный круговорот биогенов и т.д.). В гиперсоленых водоемах в первичной продукции существенную долю составляют вещества, которые необходимы для осмоадаптаций первичных продуцентов. В первую очередь это – осмолиты, которые могут при потреблении для этих же целей использоваться и потребляющими их гетеротрофами.

ГЛАВА 4. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ГЕТЕРОТРОФНОГО ЗВЕНА ЭКОСИСТЕМ ГИПЕРСОЛЕННЫХ ВОД

4.1. Сложность гетеротрофного звена

Гетеротрофные организмы, в отличие от автотрофных, могут получать необходимые для жизнедеятельности энергию и углерод только из готовых органических соединений. При этом гетеротрофное звено играет чрезвычайно важную роль в биологическом круговороте химических элементов, функционировании и динамике экосистем, обеспечивая их устойчивость на различных пространственно-временных масштабах (Ивлев, 1964; Wurtsbaugh, Berry, 1990; Алимов, 2000; Заварзин, 2004; Копылов и др., 2006; Остапеня и др., 2012; Wurtsbaugh, Jones, 2012; Голубков, 2013; Jia et al., 2015a; Шадрин, Ануфриева, 2018в). Как справедливо указывал В.С. Ивлев, гетеротрофное звено структурно и функционально существенно сложнее, чем автотрофное (Ивлев, 1964). Высокая сложность гетеротрофного звена обусловлена как значительно большим разнообразием гетеротрофных организмов и механизмов их питания, так и наличием развитого и лабильного поведения у многих из них, особенно животных (Ивлев, 1964, 1977; Anderson et al., 1979; Gul'bin, Shadrin, 1991; Oren, 2002c; Заварзин, 2004; Михеев, Павлов, 2005; Wiggert et al., 2005; Михеев, 2006; Дементьева, Лихачев, 2009; Раднагуруева и др., 2012; Anufriieva, Shadrin, 2014b; Шадрин, Ануфриева, 2018в). Галофилы и галотолеранты имеются в каждом из трех доменов живых организмов: археи, бактерии и эукариоты (Oren, 2002c; Заварзин, 2004). В настоящей главе кратко рассмотрены основные особенности блока гетеротрофов в гиперсоленых водах, за исключением животных, которым будет посвящена следующая глава.

4.2. Разнообразие гетеротрофных прокариот в гиперсоленых местообитаниях

Гетеротрофные археи и эубактерии различных фил являются обычным компонентом экосистем гиперсоленых водоемов во всем диапазоне солёности. Их таксономическое разнообразие изучено в разных типах местообитаний, включая самые полиэкстремальные, например в гиперсоленых бескислородных озерах на дне морей и гиперсоленых водах подповерхностной биосферы (Oren, 2002c; Ward et al., 2004; Onstott et al., 2009; Murray et al., 2012; Merlino et al., 2018). Галофильные и галотолерантные прокариоты (бактерии и археи), адаптируясь к высоким концентрациям солей, используют один из двух механизмов (Деткова, Болтынская, 2007; Морозкина и др., 2010; Oren, 2011). Первый из них – “соли в цитоплазме”, то есть накопление неорганических ионов, как правило, калия, внутри клеток в концентрациях, сравнимых с внешними, а второй – тургорное давление в клетке создается за счет накопления высоких концентраций органических молекул – осмолитов. Первый путь используют, например, галофильные археи

Halobacteriales и анаэробные галофильные бактерии Haloanaerobiales, которые накапливают KCl внутри клеток. При этом концентрация ионов K⁺ внутри клеток может на несколько порядков превышать его содержание в среде. Использование осмолитов для галоадаптации описано в предыдущей главе.

Таксономическое разнообразие протист в гиперсоленых водах довольно высоко, при этом значительная часть этого разнообразия относится к неописанным таксонам высокого уровня. Ранее считалось, что только два рода гетеротрофных бактерий (*Halobacterium* Elazari-Volcani, 1957 и *Halococcus* Schoor, 1935) способны существовать в местообитаниях с высочайшей соленостью (Borowitzka, 1981). В настоящее время найдено значительно большее их разнообразие при экстремально высокой солености (Воробьева, 2007; Andrei et al., 2012; Oren, 2017, 2018b). Вопрос зависимости филогенетического/таксономического разнообразия прокариот от солености нельзя считать окончательно решенным. Закономерность уменьшения таксономического разнообразия с ростом солености выше 40–45 г/л была многократно продемонстрирована для многоклеточных эукариотных организмов (Williams et al., 1990; Pinder et al., 2005; Anufrieva, Shadrin 2018; Shadrin, 2018a). В случае прокариот этот вывод не столь очевиден (Shadrin, 2018a). Показано существование высокого таксономического разнообразия прокариот в сообществах гиперсоленых вод разных регионов при очень высокой солености (Ochsenreiter et al., 2002; Baati et al., 2010; Triadó-Margarit, Casamayor, 2013; Spring et al., 2015; Vavourakis et al., 2016). Исследование 32 тибетских озер показало, что количество таксонов увеличивалось с ростом солености от 0,1 до 10 г/л, а для более соленых озер ожидаемое уменьшение богатства таксонов вдоль градиента дальнейшего увеличения солености не наблюдали (Wang et al., 2011). В Соль-Илецких гиперсоленых озерах в диапазоне солености 10–288 г/л отмечена значимая положительная корреляция между разнообразием прокариот и соленостью (Selivanova et al., 2018). При этом существует также мнение, что при солености, превышающей 250 г/л, осмотический стресс становится настолько высоким, что лишь ограниченное число видов прокариот может процветать (Anton et al., 2002; Rossello-Mora et al., 2008). Число таксонов высокого ранга с увеличением солености убывает, а общее разнообразие не меняется за счет роста разнообразия таксонов более низкого ранга (Benlloch et al., 2002). Как правило, с ростом солености доля архей в разнообразии и численности всех прокариот увеличивается и при солености 250–370 г/л составляет около 90% (Ventosa et al., 2015). Однако это происходит не во всех случаях, в рассолах с соленостью 198 г/л при температуре ниже минус 17 °С архей не найдено (Guglielmin et al., 2023). Необходимы дальнейшие исследования в этом направлении, чтобы понять, как соленость определяет таксономическое разнообразие. Уменьшение видового разнообразия в условиях очень высокой солености нередко сопровождается ростом внутривидовой изменчивости (Burke, 2012; Scholz et al., 2016; Kheiri et al., 2023).

Проведен анализ влияния солености на функциональное разнообразие прокариот, который показал, что количество реализуемых типов метаболиз-

ма уменьшается с ростом солености (Oren, 2011). По-видимому, верхний предел концентрации солей, при котором происходят различные диссимиляционные процессы в природе, в значительной степени определяется биоэнергетическими ограничениями (Oren, 2011). Основными факторами, обуславливающими, может ли определенный тип микроорганизмов получать необходимое количество энергии для жизни в среде с высоким содержанием солей, являются: 1) количество энергии, получаемой за счет его диссимиляционного метаболизма; 2) затраты энергии на используемый способ осмотической адаптации (Oren, 2011). Верхний предел солености, при котором может существовать организм, определяется балансом между количеством генерируемой энергии и энергетическими затратами на осмотическую адаптацию. Затраты энергии при использовании механизма “соли в цитоплазме” меньше, чем при синтезе осмолитов. Более конкретно реализация этого принципа для различных типов микробного метаболизма детально рассмотрена А. Ореном (Oren, 2011).

Метаболическое разнообразие прокариотных гетеротрофов в гиперсолевой среде также велико и включает аэробных и анаэробных гетеротрофов, в том числе ферментеров, метаногенов, денитрификаторов и сульфатредукторов. При этом функциональное метаболическое разнообразие гетеротрофных прокариот в гиперсоленых водах выше, чем эукариотных гетеротрофов, за счет их большей метаболической диверсификации и специализации по используемым субстратам (Заварзин, 2004; Oren, 2011, 2018b; Раднагуруева и др., 2012; Ventosa et al., 2015).

Обобщенная схема, вытекающая из этих работ, может выглядеть следующим образом. Деструкцию органического вещества осуществляют бактерии, относящиеся к разным систематическим группам, и физиологически являющиеся аэробами или анаэробами. В условиях присутствия кислорода деструкция осуществляется по трем основным путям: сахаролитическому, под которым подразумевается разложение безазотистых соединений, протеолитическому – для азотистых соединений и липолитическому – для жиров. Анаэробные органотрофные микроорганизмы также разнообразны в таких условиях. Целлюлозолитики, разлагающие целлюлозу в анаэробных условиях, находятся в начале гетеротрофного звена трофической цепи и создают возможность существования первичных анаэробов сахаролитического пути в сообществе. Промежуточное положение между бактериями-гидролитами и вторичными анаэробами занимают сахаролитические бактерии. Завершают разложение органического вещества вторичные анаэробы. В первую очередь к ним относятся бактерии метаногены и сульфатредукторы, продуктами обмена которых являются метан и сероводород. Прокариоты нередко выступают в качестве симбионтов или паразитов различных прокариот и эукариот, включая животных (Stewart et al., 2005; Bellec et al., 2019), что также умножает их функциональное разнообразие.

Соотношение и разнообразие функциональных групп гетеротрофов существенно зависит от биохимического состава органического вещества, создаваемого первичными продуцентами. Например, у наиболее галотолерантного первичного продуцента *D. salina* при самой высокой солености до

70% продуцируемого органического вещества может составлять осмолит глицерол (Заварзин, 2004; Ogen, 2017). Это обуславливает то, что среди гетеротрофных прокариот в этом случае доминируют виды, использующие глицерол и другие осмолиты (Заварзин, 2004; Ogen, 2017).

В настоящее время показано, что видовое и метаболическое разнообразие прокариот в экстремальных местообитаниях является достаточным, чтобы эффективно осуществлять круговорот биогенных элементов в продукционно-деструкционном цикле органического вещества, и такое микробное сообщество может существовать и нормально функционировать автономно без участия эукариот (Заварзин, 2004, 2007; Селиванова, Немцева, 2011; Раднагуруева и др., 2012). Следует отметить, что все бактерии по способу питания относятся к осмотрофам, т.е. могут питаться только растворенным органическим веществом. Это существенно лимитирует суммарную скорость деструкции органического вещества в экосистеме.

Численность гетеротрофных прокариот меняется в довольно широком диапазоне, часто наблюдается обратная зависимость между соленостью и количеством клеток (Gasol et al., 2004). Например, при изучении гетеротрофных прокариот в системе соленых прудов в Аликанте (Испания) найдено, что при солености 40–80 г/л их общая численность колебалась в пределах от $5,0 \times 10^6$ до $1,0 \times 10^7$ клеток/мл, при 220 г/л численность в среднем равнялась $3,6 \times 10^7$ клеток/мл и при 370 г/л – $2,5 \times 10^7$ клеток/мл (Gasol et al., 2004). При этом оказалось, что их численность при относительно невысокой солености лимитируется, прежде всего, малым количеством растворенного органического вещества, а при более высокой солености – часто хищничеством фаготрофов. При высочайшей солености ни растворенное органическое вещество, ни хищничество не лимитируют численность гетеротрофных прокариот. Вероятно, в этом случае сама соленость является лимитирующим фактором.

4.3. Вирусы в экосистемах гиперсоленых вод

Вирусы являются внеклеточной формой жизни и инфекционными агентами, которые способны размножаться только внутри живых клеток-организмов хозяев, влияя на их метаболизм (Сбойчаков и др., 2017). Разнообразие их велико (Gorbalenya et al., 2020), и они могут заражать любые клеточные формы жизни – от архей и бактерий до растений и животных. Не имея своего метаболизма, вирусы в то же время являются самой многочисленной формой живого вещества на нашей планете, играя важную роль в биосфере (Suttle, 2007; Breitbart, 2012; Sabet, 2012). Последние исследования гигантских вирусов показали, что они могут быть довольно сложными живыми организмами, а часть из них даже превосходит сложностью и размером некоторые клетки (Moniruzzaman et al., 2020). Вирусы сами не являются, в строгом смысле, ни автотрофами, ни гетеротрофами, потому что не имеют собственного метаболизма, хотя некоторые из них могут вступать с клеткой-хозяином в многогранное метаболическое взаимодействие (Moniruzzaman et al., 2020). Вирусы могут потребляться различными

организмами, тем самым обеспечивая возвращение вещества и энергии в трофическую сеть – вирусный шунт (Welsh et al., 2020; Vázquez-Salgado et al., 2020; DeLong et al., 2023). В то же время по функциональной роли они ближе к гетеротрофам, чем к автотрофам. Опубликован ряд обзорных работ по вирусам в гиперсоленых водоемах (Baxter et al., 2011; Roine, Oksanen, 2011; Atanasova et al., 2012; Sabet, 2012; Santos et al., 2012; Ventosa et al., 2015), поэтому здесь будет приведена лишь самая общая информация. В гиперсоленых водах вирусы характеризуются большим генетическим разнообразием, судя по всему, значительная часть которого еще не выявлена. В гиперсоленых водах отмечены самые высокие концентрации вирусов из когда-либо найденных в любых водоемах с концентрациями до 10^9 вирусоподобных частиц в мл и более (Brum, Steward, 2010; Santos et al., 2012; Roux et al., 2016). Нередко в водоемах при высочайшей солености вся трофическая цепочка состоит практически из одних гетеротрофных архей и вирусов, вызывающих их лизис (Воробьева, 2007). В последние годы показано, что некоторые морские животные-фильтраторы способны эффективно потреблять вирусные частицы, находящиеся в воде (Welsh et al., 2020). Нельзя исключить то, что в гиперсоленых водах фильтраторы, например рода *Artemia* Leach, 1819, также могут потреблять вирусы, и таким образом включают их в трофические сети. Различные стадии артемий и коловраток способны накапливать патогенные вирусные частицы практически без вреда для себя, затем передавая их по трофическим цепочкам другим животным (Valverde et al., 2019; Vázquez-Salgado et al., 2020). В целом, экосистемную роль вирусов в гиперсоленых водах нельзя считать хорошо изученной.

4.4. Одноклеточные гетеротрофные эукариоты в гиперсоленых местообитаниях

Гетеротрофные протисты – полифилетическая группа таксонов, относящихся, по современным представлениям, к нескольким мегатаксонам (суперцарствам) одноклеточных эукариотных организмов. Структура мегатаксонов всех уровней очень быстро меняется, некоторые вопросы в ней являются спорными (Adl et al., 2012, 2019), поэтому, не вдаваясь в дискуссии, связанные с этим, просто воспользуемся одной из предложенных систем классификации. Основными мегатаксонами/кладами гетеротрофных эукариот в ней являются Amoebozoa, Opisthokonta, SAR, Excavata (Adl et al., 2012, 2019). Ниже рассмотрены таксоны более низкого ранга, обитающие в гиперсоленых водах. Следует заметить, что не все таксоны высокого ранга в рассматриваемых местообитаниях достаточно изучены.

До 1970-х годов только несколько видов гетеротрофных простейших были найдены в гиперсоленых водах планеты (всего около 38 видов), но с повышением интереса к их изучению к 2005 г. их количество выросло примерно до 200 видов (Hauer, Rogerson, 2005). И в этих, негостеприимных, на первый взгляд, условиях продолжают находить новые и новые виды гетеротрофных протист. Есть данные, которые позволяют предположить, что таксономическое разнообразие одноклеточных эукариот в гиперсоле-

ных местообитаниях даже выше, чем зубактерий и архей (Triadó-Margarit, Casamayor, 2013). Уровень изученности этой группы организмов в гиперсоленых водах все еще невысок, особенно среди представителей Opisthokonta и Rhizaria (Triadó-Margarit, Casamayor, 2013).

Нами обобщены литературные данные, посвященные разнообразию одноклеточных гетеротрофных Eukaryota гиперсоленых вод (таблица 4.1). В проанализированных статьях суммарно отмечено 276 видов, относящихся к четырем в настоящее время выделяемым супер-группам: Amoebozoa – 8 видов, Opisthokonta – 18 видов, Excavata – 31 вид, Sar – 219 видов (таблица 4.1). Суммированные нами данные позволили установить общее количество видов в разных интервалах солености от 35 до 400 г/л (таблица 4.1). Верхний предел солености для встречаемости представителей Amoebozoa – 230 г/л, Opisthokonta – 400 г/л, Excavata – 360 г/л, Sar – 370 г/л.

Количество видов одноклеточных эукариот, обитающих в соленых водоемах, с ростом солености уменьшается (таблица 4.1, рисунок 4.1), в случае с Amoebozoa коэффициент корреляции между числом видов и соленостью недостоверен.

При увеличении солености на 50 г/л (размер одного интервала) количество видов Opisthokonta уменьшается в среднем на 27% (CV = 0,340), Excavata – на 29% (CV = 0,485), SAR – на 35% (CV = 0,304), суммарное количество видов всех таксонов – на 35% (CV = 0,283).

Высокое таксономическое разнообразие одноклеточных гетеротрофных эукариот наблюдается во всем диапазоне солености, даже в глубоководных аноксийных гиперсоленых впадинах (Alexander et al., 2009; Triadó-Margarit, Casamayor, 2013; Harding, Simpson, 2018).

Трудно идентифицировать из имеющейся совокупности данных какую-либо одну общую зависимость количества видов от солености для отдельных местообитаний. Например, анализ генетического разнообразия план-

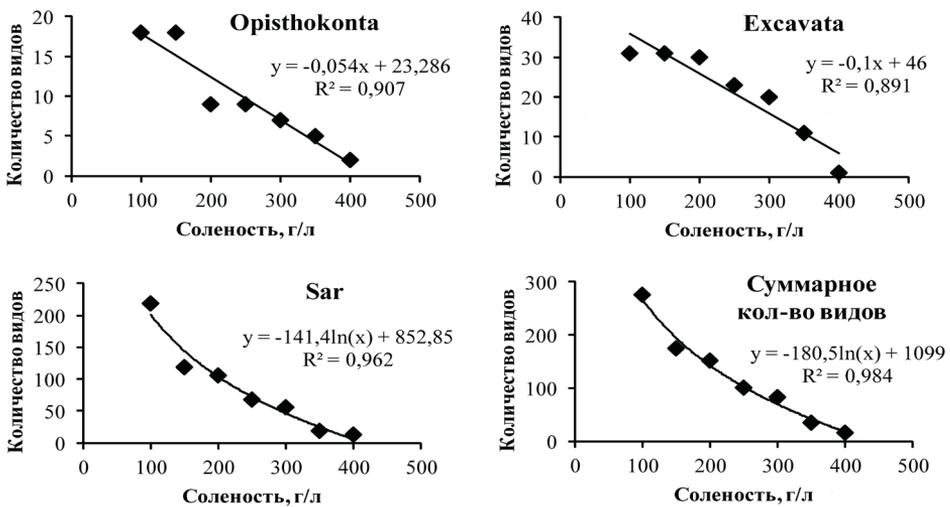


Рисунок 4.1. Зависимость количества видов одноклеточных Eukaryota от солености.

Таблица 4.1 Количество видов отдельных супер-групп одноклеточных Eukaryota в разных интервалах солености

Супер-группа Eukaryota	Диапазон солености, г/л								Источник
	35–100	101–150	151–200	201–250	251–300	301–350	351–400		
1	2	3	4	5	6	7	8	9	
Амёбоzoа	8	7	7	1	0	0	0	0	Науер, Rogerson, 2005
Opisthokonta	18	18	9	9	7	5	2		Post et al., 1983; Buchalo et al., 1998; Gunde-Cimerman et al., 2000; Méjanelle et al., 2001; Kis-Papo et al., 2003; Немцева и др., 2005; Butinar et al., 2005; Zalar et al., 2005; Santrell et al., 2006; Zalar et al., 2007; Gunde-Cimerman et al., 2009; Kunčić et al., 2010; Плотников и др., 2011; Zajc et al., 2012; Плотников, Селиванова, 2014; Gunde-Cimerman, Zalar, 2014; Schwitza et al., 2018; Chung et al., 2019
Excavata	31	31	30	23	20	11	1		Post et al., 1983; Немцева и др., 2005; Науер, Rogerson, 2005; Плотников и др., 2011; Плотников, Селиванова, 2014; Park, Simpson, 2015; Plotnikov et al., 2015; Tikhonenkov et al., 2019
Sar	219	119	106	68	56	19	13		Murray, 1970; Post et al., 1983; Debenay et al., 2001; Немцева и др., 2005; Науер, Rogerson, 2005; Eloumi et al., 2006; Павловская и др., 2009; Lei et al., 2009; Плотников и др., 2011; Bassler-Veit et al., 2013; Плотников, Селиванова, 2014; Park, Simpson, 2015; El-Shabraway et al., 2018
Сумма	276	175	152	101	83	35	16	–	

ктонных микробов-эукариот в 34 различных приморских и внутренних соленых прудах в диапазоне солености от 12,5 до 384 г/л показал, что оно довольно высоко при всех соленостях (Triadó-Margarit, Casamayor, 2013). При солености до 65 г/л разнообразие было всего лишь на 10% выше, чем при более высокой солености, а в континентальных гиперсоленых прудах (> 65 г/л) оно было на 23% выше, чем в таковых приморских. Исследование таксономического богатства протист в гиперсоленых прудах Европы и Южной Америки показало, что наименьшее количество отмечено в пруду с соленостью 440 г/л, а наибольшее – в пруду с соленостью 39 г/л (Filker et al., 2017). Выявлена достоверная ($p = 0,001$) обратная корреляция солености с числом выявленных таксонов. В пределах большинства таксонов существует негативная зависимость между числом видов и соленостью (Alexander et al., 2009; Triadó-Margarit, Casamayor, 2013; Filker et al., 2017), но даже при самой высокой солености разнообразие остается достаточно высоким.

Одноклеточные гетеротрофы-эукариоты могут не только получать необходимые осмолиты, потребляя автотрофных жертв, но и самостоятельно их синтезировать (Gunde-Cimerman, Zalar, 2014; Harding, Simpson, 2018). Это, как и другие генетические адаптации, а также горизонтальный перенос генов от прокариот, способствует успеху в гиперсоленой среде (Harding et al., 2017). В случае с грибами нередко наблюдается положительная зависимость таксономического разнообразия и численности от солености, что объясняется большим набором специализированных адаптаций (Gunde-Cimerman, Zalar, 2014). Многие виды грибов могут существовать в широких диапазонах солености и температуры – от 0 до 400 г/л и более и от 17 до 80 °C и более (Dass et al., 2022; Guglielmin et al., 2023). Это обусловлено, прежде всего, большой генетической избыточностью генома (Gunde-Cimerman, Zalar, 2014). Геном наиболее галотолерантных грибов в два раза больше, чем филогенетически связанных с ними грибов. Можно предположить наличие набора альтернативных генетических программ в геномах высокогалотолерантных грибов. Интересно отметить, что многие галотолерантные виды грибов, обычно встречающиеся при высочайших концентрациях соли, были также обнаружены в полярных льдах (Gostinčar et al., 2009; Gunde-Cimerman, Zalar, 2014). Это объясняется тем, что существование в этих различающихся местообитаниях требует, прежде всего, адаптаций к низкой активности воды. Характер негативной зависимости таксономического богатства одноклеточных гетеротрофных эукариот от солености нельзя считать хорошо изученным в разных таксонах, т.к. общий тренд в них реализуется неодинаково.

Функциональное разнообразие одноклеточных эукариот в гиперсоленых водах высоко, но, в основном, не за счет разнообразия метаболических путей, как у прокариот, а за счет разнообразия механизмов и способов получения органического вещества. Среди одноклеточных гетеротрофных эукариотных организмов имеются как **фаготрофы**, способные потреблять частицы/клетки, так и **осмотрофы**, которые способны потреблять только растворенное органическое вещество. Среди осмотрофов следует выделить

грибы, включающие как одноклеточные, так и многоклеточные организмы (Cantrell et al., 2006; Hibbett et al., 2007). Грибы сами создают себе растворенное органическое вещество, выделяя в среду экзоферменты (Hibbett et al., 2007; Gunde-Cimerman, Zalar, 2014). Отдельные виды грибов могут быть паразитами животных гиперсоленых местообитаний, так, например, дрожжи *Metschnikowia bicuspidata* (Metschnikoff) Kamienski (1899), которые являются паразитами ракообразных, в том числе артемий, могут быть причиной их массовой гибели (Zajc et al., 2012; Gunde-Cimerman, Zalar, 2014). Усложняет картину трофических сетей с участием одноклеточных фаготрофов наличие среди них миксотрофных видов, которые могут выступать и как первичные продуценты, и как гетеротрофы (Flynn et al., 2019). Ряд видов инфузорий может существовать в аноксигенных условиях в гиперсоленых водах, достигая высокой численности, в частности, и в Крыму (Павловская и др., 2009). В таких условиях существование инфузорий обеспечивают симбионтные хемосинтетики Proteobacteria (Stewart et al., 2005).

Фаготрофы в целом характеризуются довольно большим разнообразием пищевого поведения. Большая часть видов одноклеточных фаготрофов потребляет только бактерий, архей, микроводоросли, других протистов, но среди них есть виды, которые потребляют и многоклеточных животных (Anderson et al., 1979; Sanders, Wickham, 1993; El-Shabrawy et al., 2018). Например, некоторые виды планктонных фораминифер, обитающие в гиперсоленых водах, наряду с одноклеточными способны потреблять в пищу и мелких животных, например копепод и коловраток (Anderson et al., 1979; El-Shabrawy et al., 2018). Планктонные фораминиферы имеют раковину из карбоната кальция (>1–2 мм в диаметре), она окружена плотным ореолом ризоподий, и это увеличивает их размер до 20 мм. Липкие ризоподии способны опутать жертву и втянуть ее в плотный слой цитоплазмы возле раковины, где и происходит пищеварение (Anderson et al., 1979).

Одноклеточные фаготрофы в гиперсоленых водах часто демонстрируют очень высокую численность. Например, в гиперсоленых озерах Крыма суммарная численность инфузорий доходит до $15,0 \times 10^7$ клеток/м³ (Павловская и др., 2009), фораминифер – до $3,6 \times 10^4$ клеток/м³ (Загородняя и др., 2008), миксотрофных динофлагеллят – до $11,0 \times 10^{13}$ клеток/м³ (Сеничева и др., 2008). Если фораминиферы, как правило, являются компонентами экосистем только в гиперсоленых водоемах морского происхождения (El-Shabrawy et al., 2018), то инфузории и флагеллаты – массовый компонент практически всех гиперсоленых местообитаний (Esteban, Finlay, 2003; Hauer, Rogerson 2005; Heidelberg et al., 2013; Селиванова и др., 2016; El-Shabrawy et al., 2018). Флагеллаты рода *Colpodella* Cienkowski, 1865 массово присутствуют даже в условиях насыщающих концентраций солей, достигая высокой численности, например до 20×10^7 клеток/м³ в озере Тирелл (Австралия) при солености более 300 г/л (Heidelberg et al., 2013). При этом популяция *Colpodella* выедает существенную долю продукции прокариот и *Dunaliella* (Heidelberg et al., 2013). Ряд видов одноклеточных эукариот имеет симбионтных бактерий или архей, что может существенно расширять

возможности их адаптации для существования в негостеприимной среде (Stewart et al., 2005; Селиванова, 2012; Edgcomb, Orsi, 2013; Rossi et al., 2019). Например, некоторые инфузории подкласса Suctoría являются эпипаразитами нитчатой водоросли *Cladophora* и ракообразных Harpacticoida в гиперсоленых водах Крыма (Довгаль и др., 2006; Довгаль, Сергеева, 2016).

Таким образом, видим, что в экосистемах гиперсоленых водоемов функциональная роль одноклеточных фаготрофов разнообразна и велика. Они, среди прочего, являются основным звеном, связывающим бактериальную петлю, в которую включен и вирусный шунт, с животными (Копылов, Косолапов, 2011; Heidelberg et al., 2013).

ГЛАВА 5. ЖИВОТНЫЕ КАК СОСТАВНАЯ ЧАСТЬ ГЕТЕРОТРОФНОГО ЗВЕНА ЭКОСИСТЕМ ГИПЕРСОЛЕННЫХ ВОД

5.1. Глобальное разнообразие животных в градиенте солености

5.1.1. Биоразнообразии и факторы его определяющие

Биологическое разнообразие является важной составляющей общего разнообразия природы, благодаря ему формируется структурная организация экологических систем и осуществляется их функционирование (Алимов и др., 2013). Биоразнообразие обеспечивает устойчивость, продуктивность и адаптационный потенциал популяций и экосистем в меняющейся среде (Чернов, 2005; Павлов, Букварева, 2007; Моисеенко, 2011; Алимов и др., 2013; Mori et al., 2013; Розенберг, Зинченко, 2014; Oliver et al., 2015). Для сохранения нормального функционирования экосистемам необходимо поддерживать их разнообразие и прежде всего видовое (Чернов, 2005; Павлов, Букварева, 2007; Моисеенко, 2011; Алимов и др., 2013; Mori et al., 2013; Розенберг, Зинченко, 2014; Oliver et al., 2015). Только взаимодействие различных видов между собой и с окружающей абиотической средой обуславливает нормальное функционирование экосистем и воспроизводство качества среды, необходимого для нормальной жизнедеятельности организмов (Чернов, 2005; Павлов, Букварева, 2007; Моисеенко, 2011; Алимов и др., 2013; Mori et al., 2013; Розенберг, Зинченко, 2014; Oliver et al., 2015). Следовательно, изучение закономерностей формирования и поддержания видового, популяционного и т.д. разнообразия является необходимым условием понимания функционирования биосферы и входящих в нее экосистем, предсказания их возможной динамики в меняющейся среде (Чернов, 2005; Павлов, Букварева, 2007; Моисеенко, 2011; Алимов и др., 2013; Mori et al., 2013; Розенберг, Зинченко, 2014; Oliver et al., 2015). Животные – важный элемент гетеротрофного звена экосистем, в том числе гиперсоленых вод, поэтому задача изучения закономерностей формирования их видового разнообразия является весьма актуальной.

Известно, что видовое разнообразие животных экосистем определяется рядом факторов, многие из которых (уровень первичной продукции, температура, размер водоема и т.д.) являются общими для всех водных экосистем (Алимов, 2006; Алимов и др., 2013). Например, четко установлено, что количество видов растет с увеличением площади озера/объема воды в водоеме, т.е. количество видов в водоемах на единицу площади/объема воды находится в обратной зависимости от их площади/объема (Алимов, 2006). При сравнении одноразмерных водоемов выявляется положительная зависимость между количеством видов животных и уровнем ПП (Алимов, 2006; Zhang et al., 2011; Cusens et al., 2012). При этом отмечается и обратная положительная связь, видовое богатство влияет на продуктивность экосистем (Waide et al., 1999; Dodson et al., 2000; Mittelbach et al., 2001; Van Ruijven,

Berendse, 2005; Gross, Cardinale, 2007). Положительно влияя на продуктивность экосистем, количество видов существенным образом определяет и их трофическую структуру (Downing, Leibold, 2002). Устойчивый круговорот веществ может осуществляться только если наблюдается необходимое видовое богатство (Алимов, 2006). Существует положительная связь между видовым разнообразием и функционированием экосистем, изменение разнообразия на 1% может почти на 50% менять стоимость экосистемных услуг (Costanza et al., 2007). Суммируем вышесказанное: высокое видовое разнообразие животных может способствовать более полному использованию ПП, ускорению круговорота веществ и, в конечном счете, увеличению суммарной продукции. При этом оно обеспечивает формирование более сложных и устойчивых трофических сетей в экосистемах.

Для каждой экосистемы, согласно принципу оптимального разнообразия, существует оптимальный уровень разнообразия, в том числе и видового (Букварева, Алещенко, 2005; Алимов и др., 2013). При этом оптимальным считается такой уровень разнообразия, который соответствует минимальной вероятности вымирания экосистемы, т.е. ее максимальной жизнеспособности (Букварева, Алещенко, 2005; Алимов и др., 2013). Эта зависимость скорее всего нелинейная и имеет куполообразный вид (Букварева, Алещенко, 2005; Алимов и др., 2013): существует оптимальное разнообразие для определенного уровня ПП и совокупности других факторов среды. Все вышеприведенное делает очевидным актуальность изучения роли различных факторов в определении видового богатства водных экосистем и поддержании оптимального уровня разнообразия животных в них.

5.1.2. Таксономическое разнообразие свободноживущих животных в градиенте солености

Соленость относится к факторам среды, которые в максимальной степени влияют на видовое разнообразие экосистем (Bayly, 1972; Хлебович, 1974, 2012; Хлебович, Аладин, 2010; Алимов и др., 2013). В настоящее время зависимость видового разнообразия животных от солености хорошо изучена в пресноводных и морских водоемах (Хлебович, 1974, 2012; Хлебович, Аладин, 2010; Алимов и др., 2013). В отношении гиперсоленых вод, несмотря на многочисленные исследования (Moore, 1952; Hedgpeth, 1959; Löffler, 1961; Bayly, Williams, 1966; Williams, 1978, 1991; Gerdes, 1985; Hammer, 1986; Britton, Johnson, 1987; Zhao, He, 1999; Pinder et al., 2002, 2005; Timms, 2009), вопрос зависимости видового разнообразия животных от солености все еще остается недостаточно изученным.

После фундаментальных обзоров разнообразия животных в гиперсоленых водах (Hedgpeth, 1959; Löffler, 1961; Hammer, 1986), появилось много новых работ с перечислением большого количества видов, ранее не отмеченных в гиперсоленых водоемах. Для иллюстрации этого тренда представим общую динамику описания новых видов ракообразных в таких водах Крыма.

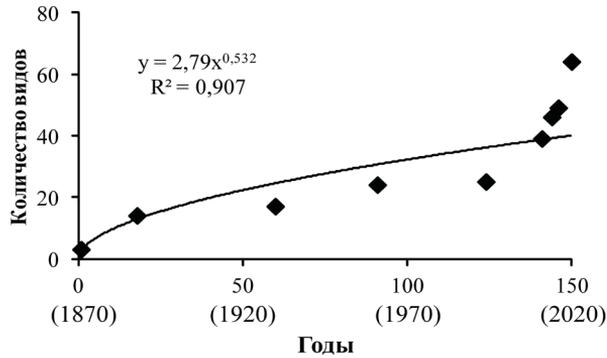


Рисунок 5.1. Временная динамика увеличения количества описанных видов ракообразных, найденных в гиперсоленых водоемах Крыма.

Первый небольшой обзор ракообразных был сделан в XIX веке (Федченко, 1870). Взяв этот обзор как исходную точку изучения видового разнообразия гиперсоленых вод Крыма, на рисунке 5.1 мы проанализировали увеличение количества найденных видов ракообразных с 1870 по 2020 гг. (Кулагин, 1888; Дагаева, 1927; Цееб, 1958; Загородняя, Шадрин, 2004; Загородняя и др., 2008; Балущкина и др., 2009; Шадрин и др., 2020; Kolesnikova et al., 2008; Shadrin et al., 2009; Колесникова и др., 2017; Anufriieva, Shadrin, 2018). Как видно из рисунка 5.1, количество найденных видов постоянно растет. Интенсивные исследования, проведенные с участием авторов с 2011 г. по 2022 г., увеличили количество найденных видов животных в гиперсоленых водоемах Крыма почти в три раза: Crustacea с 39 до 66 видов (рисунок 5.1), Nematoda с 8 до 61, Diptera с 2 до 10, Pisces с 0 до 2 (Kolesnikova et al., 2008; Anufriieva et al., 2018c; Sergeeva et al., 2019; Shadrin et al., 2017, 2019b, c, d; Anufriieva, Shadrin, 2020; Revkova, 2020; неопубликованные данные) (Ануфриева, 2022). Большое количество новых работ, вышедших после последнего крупного обзора (Hammer, 1986), делает необходимым создание нового современного обзора с анализом данных о видовом разнообразии животных гиперсоленых вод и влиянии на него солености. Этому и посвящена данная глава.

Были обобщены собственные данные и более 200 работ, посвященных таксономическому разнообразию свободноживущих животных гиперсоленых вод в разных регионах (Ануфриева, 2022). Список использованных работ, список таксонов, данные о солености и регионе приведены ранее (Ануфриева, 2022). Результаты этого обзора показали, что в гиперсоленых местообитаниях разных регионов к настоящему времени отмечены представители 12 типов, 25 классов, 83 отрядов, 455 родов, 809 видов свободноживущих животных. Используя эти данные, мы составили таблицу 5.1, которая дает представление об общем количестве таксонов животных в разных интервалах солености от 35 до более 310 г/л.

Верхний предел соленостного диапазона встречаемости представителей типов животных различается: Cnidaria, Stenophora, Xenacoelomorpha, Bryozoa – 100 г/л, Annelida – 160 г/л, Platyhelminthes – 190 г/л, Chordata

Таблица 5.1. Количество таксонов животных разного уровня, которые найдены в гиперсоленых водоемах мира в диапазоне солености от 35 до более 310 г/л* (из Saccò et al., 2021)

Диапазон солености, г/л	Тип	Класс	Отряд	Род	Вид
35–50**	12	25	83	455	809
51–70**	11	22	76	358	606
71–100	11	18	55	259	427
101–130	7	13	31	123	215
131–160	7	13	24	80	126
161–190	6	11	20	54	85
191–220	5	9	16	46	69
221–250	4	7	12	36	51
251–280	4	7	10	22	31
281–310	3	6	9	16	25
>310	1	4	5	5	9

Примечание: * – при расчетах учитывались организмы, определенные как минимум до рода (животные, определенные только до семейства, в расчетах не учитывались). В случае с Acari и Ruyalidae был учтен один отряд, один род, один вид для каждого из этих таксонов; ** – в данных диапазонах взят размер интервала менее 30 г/л, так как в них наблюдалась наибольшая частота встречаемости животных.

(Pisces) – 220 г/л, Nematoda – 280 г/л, Kinorhyncha – 50 г/л, Rotifera, Mollusca – 310 г/л, Arthropoda – более 310 г/л. Всего в гиперсоленых водах к настоящему времени отмечено следующее количество таксонов свободноживущих животных в разных типах: Cnidaria – 3 класса, 6 отрядов, 7 родов, 7 видов; Stenophora – 2 класса, 2 отряда, 2 рода, 2 вида; Xenacoelomorpha – 1 подтип, 1 отряд, 2 рода, 2 вида; Bryozoa – 1 класс, 1 отряд, 1 род, 1 вид; Annelida – 2 класса, 7 отрядов, 20 родов, 25 видов; Platyhelminthes – 1 подтип, 3 отряда, 5 родов, 11 видов; Chordata (Pisces) – 2 класса, 20 отрядов, 121 род, 186 видов; Nematoda – 2 подкласса, 8 отрядов, 57 родов, 84 вида; Kinorhyncha – 1 класс, 1 отряд, 1 род, 2 вида; Rotifera – 1 класс, 2 отряда, 12 родов, 41 вид; Mollusca – 2 класса, 12 отрядов, 39 родов, 53 вида; Arthropoda – 7 классов, 20 отрядов, 188 родов, 395 видов.

Количество типов свободноживущих животных не зависит от солености в диапазоне от 35 до 100 г/л, при дальнейшем увеличении солености количество типов уменьшается, и при самой высокой концентрации соли отмечены лишь Arthropoda. Зависимость общего количества типов и классов от солености наилучшим образом описывается (аппроксимируется) прямыми линиями, то есть зависимость близка к линейной. Как видно из сравнения угловых коэффициентов на рисунке 5.2, скорость уменьшения количества классов выше, чем типов.

Уменьшение количества отрядов, родов и видов с увеличением солености лучше описывается уравнением экспоненты, то есть зависимость экс-

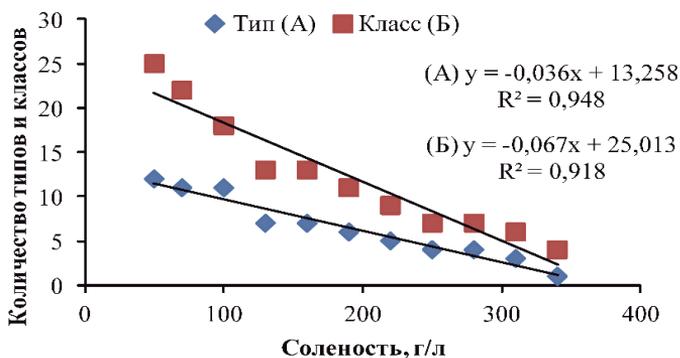


Рисунок 5.2. Зависимость количества типов и классов животных от солености в глобальном масштабе.

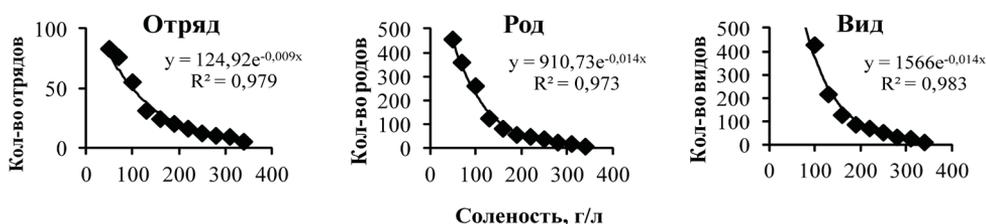


Рисунок 5.3. Зависимость количества отрядов, родов и видов животных от солености.

поненциальная. Количество классов, отрядов, родов и видов с ростом солености уменьшается (рисунок 5.3).

Показатель экспоненты для отрядов меньше, чем для родов и видов. Следовательно, степень уменьшения количества отрядов с ростом солености ниже, чем для родов и видов. Показатель экспоненты 0,014 для родов и видов практически одинаков (рисунок 5.3), то есть скорость уменьшения количества родов и видов с ростом солености не различается. Расчет показал, что среднее количество видов в роду во всех интервалах солености практически одинаково, в среднем 1,6 ($CV = 0,085$).

Выше были рассмотрены обобщенные тренды изменений всех таксонов животных, ниже проанализируем, как это происходит в разных типах животных.

Тип Cnidaria. В диапазоне солености от 35 до 100 г/л количество классов постепенно убывало от 3 до 1, отрядов – от 6 до 1, родов – от 7 до 1, видов – от 7 до 1.

Тип Ctenophora. В диапазоне солености от 35 до 75 г/л было встречено 2 класса *Nuda* и *Tentaculata*, 2 отряда *Beroidea* и *Lobata* и 2 вида относящихся к 2 родам *Beroe ovata* Bruguière, 1789 и *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865.

Тип Platyhelminthes. В диапазоне солености от 35 до 190 г/л отмечен только один подтип *Rhabditophora*. Количество отрядов, родов и видов экспоненциально уменьшается с ростом солености (рисунок 5.4).

При увеличении солености на 30 г/л количество подтипов не меняется, количество отрядов уменьшается в среднем на 17% ($CV = 0,283$), родов – на

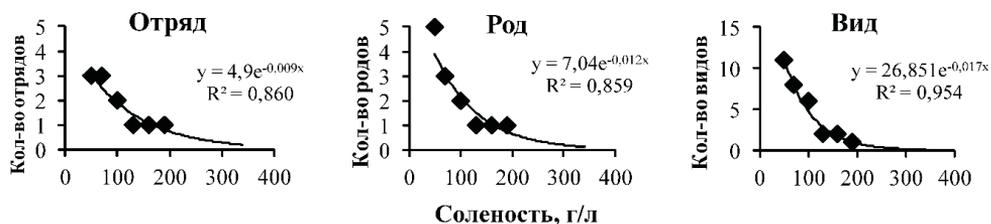


Рисунок 5.4. Зависимость количества отрядов, родов и видов типа Platyhelminthes от солености.

25% ($CV = 0,309$), видов – на 34% ($CV = 0,385$). Расчет показал, что среднее количество видов в роду в интервале солености от 35 до 190 г/л составляет 2,1 ($CV = 0,320$) и постепенно достоверно убывает с ростом солености от 2,2 до 1 ($R = 0,731$; $p = 0,05$).

Тип Xenacoelomorpha. В диапазоне от 35 до 50 г/л отмечено 2 вида отряда Acoela, относящиеся к двум родам *Archaphanostoma agile* (Jensen, 1878) и *Symsagittifera schultzei* (Schmidt, 1852), первый из них встречен при солености 90 г/л.

Тип Nematoda. В диапазоне солености от 35 до 160 г/л отмечено 2 подкласса, при более высокой солености до 280 г/л – 1 подкласс. Количество отрядов, родов и видов экспоненциально уменьшается с ростом солености (рисунок 5.5).

При солености до 160 г/л количество подклассов не менялось, при дальнейшем росте солености оно уменьшилось в 2 раза и затем уже не менялось. При увеличении солености на 30 г/л количество отрядов в среднем уменьшилось на 18% ($CV = 0,322$), родов – на 31% ($CV = 0,453$), видов – на 34% ($CV = 0,481$). При солености от 35 до 130 г/л среднее количество видов

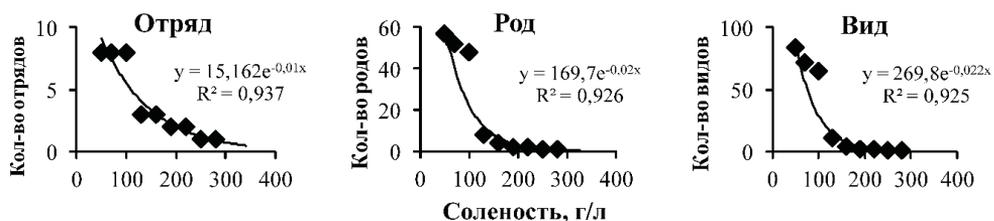


Рисунок 5.5. Зависимость количества отрядов, родов и видов типа Nematoda от солености.

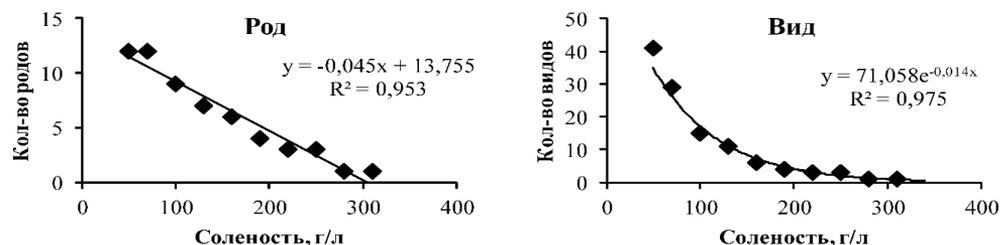


Рисунок 5.6. Зависимость количества отрядов, родов и видов типа Rotifera от солености.

в роду составило 1,4 ($CV = 0,038$) и не зависело от солености, а при более высокой солености все роды были представлены одним видом.

Тип Kinorhyncha. В диапазоне солености от 35 до 50 г/л отмечено 2 вида *Echinoderes coulli* Higgins, 1977 и *E. maxwelli* (Omer-Cooper, 1957), относящиеся к одному отряду Cyclorhagida.

Тип Rotifera. В диапазоне солености от 35 до 310 г/л отмечен только один класс Eurotatoria. При солености 35–250 г/л найдено 2 отряда, а при 251–310 г/л – 1 отряд. Количество родов линейно, а видов экспоненциально уменьшалось с ростом солености (рисунок 5.6).

Количество классов не зависело от солености, а количество отрядов уменьшилось в 2 раза при солености выше 250 г/л. При увеличении солености на 30 г/л количество родов в среднем уменьшается на 21% ($CV = 0,269$), видов – на 31% ($CV = 0,312$). При солености от 35 до 160 г/л среднее количество видов в роду достоверно убывает от 3,4 до 1,0 вида в роду (рисунок 5.7), а при более высокой солености остается один вид в роду.

Тип Annelida. В диапазоне солености от 35 до 70 г/л отмечено 2 класса Clitellata и Polychaeta, при солености 100–160 г/л – 1 класс Polychaeta. Количество отрядов/инфраклассов, родов и видов экспоненциально уменьшалось с ростом солености (рисунок 5.8).

При увеличении солености на 30 г/л количество отрядов или инфраклассов уменьшалось в среднем на 25% ($CV = 0,246$), количество родов – на 44% ($CV = 0,355$), видов – 44% ($CV = 0,370$). Расчет показал, что среднее количество видов в роду в интервале солености от 35 до 160 г/л в среднем составляет 1,1 ($CV = 0,100$), постепенно достоверно убывая с ростом солености с 1,3 до 1 ($R = 0,961$; $p = 0,005$).

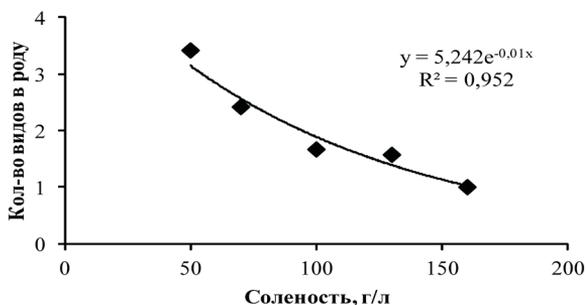


Рисунок 5.7. Изменение количества видов Rotifera в роду в зависимости от солености.

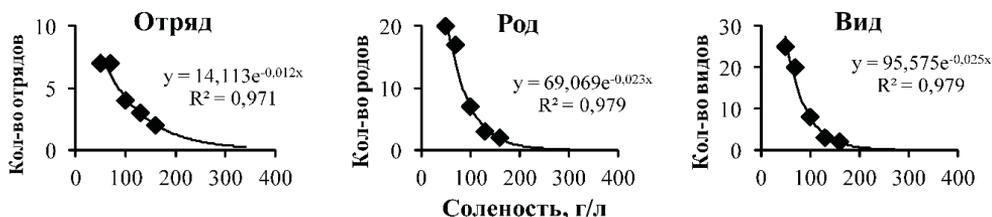


Рисунок 5.8. Зависимость количества отрядов/инфраклассов, родов и видов типа Annelida от солености.

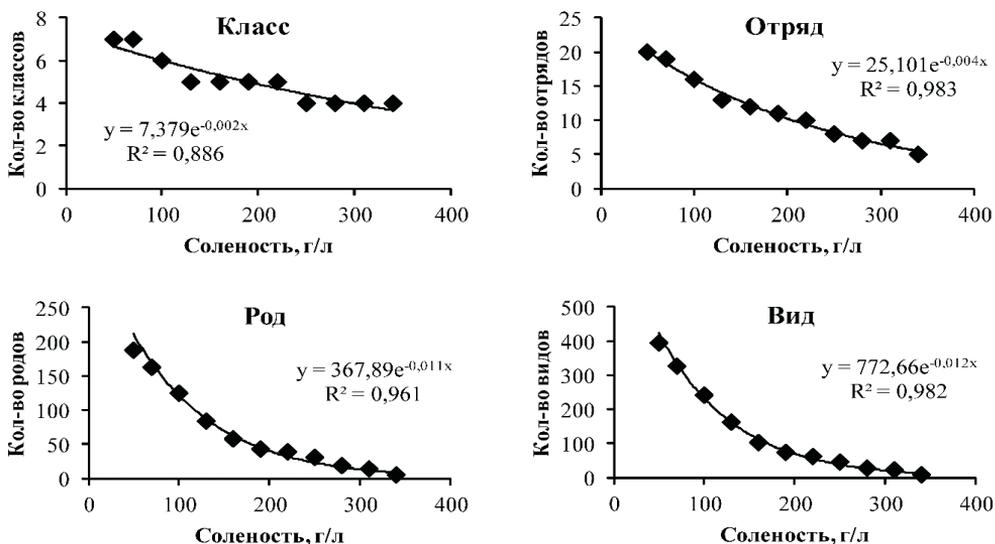


Рисунок 5.9. Зависимость количества классов, отрядов, родов и видов типа Arthropoda от солености.

Тип Bryozoa. В диапазоне солености от 35 до 83 г/л был встречен только один вид *Amathia imbricata* (Adams, 1800).

Тип Arthropoda. Количество классов, отрядов, родов и видов экспоненциально уменьшалось с ростом солености (рисунок 5.9).

При увеличении солености на 30 г/л количество классов уменьшалось в среднем на 5% ($CV = 0,088$), отрядов – на 13% ($CV = 0,096$), родов – на 29% ($CV = 0,214$), видов – на 30% ($CV = 0,192$). Расчет показал, что среднее количество видов в роду во всем интервале солености составляло 1,8 ($CV = 0,119$) и постепенно достоверно убывало с ростом солености с 2,1 до 1,5 ($R = 0,841$; $p = 0,001$).

Так как наибольшее количество видов отмечено именно в типе Arthropoda, далее рассмотрим каждый его подтип отдельно.

Подтип Chelicerata. Отмечен только один подкласс Asari класса Arachnida при солености 70 г/л. Идентификация не была сделана, поэтому в дальнейшем при расчетах учитывался только один род и один вид этого подкласса.

Подтип Crustacea. С ростом солености количество классов и отрядов убывало линейно, а родов и видов – экспоненциально (рисунок 5.10).

При увеличении солености на 30 г/л количество классов уменьшалось в среднем на 4% ($CV = 0,100$), отрядов – на 11% ($CV = 0,142$), родов – на 29% ($CV = 0,239$), видов – на 29% ($CV = 0,186$). Среднее количество видов в роду во всем интервале солености составляло 1,9 ($CV = 0,110$), варьируя от 2,1 до 1,6, и не было единого тренда изменения этого показателя с ростом солености.

Более детально рассмотрим каждый класс подтипа Crustacea.

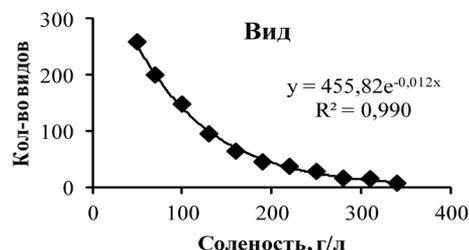
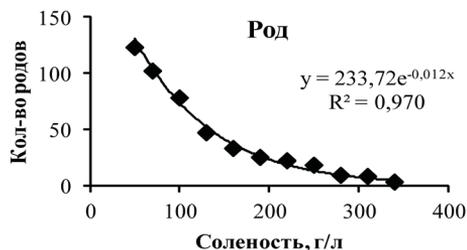
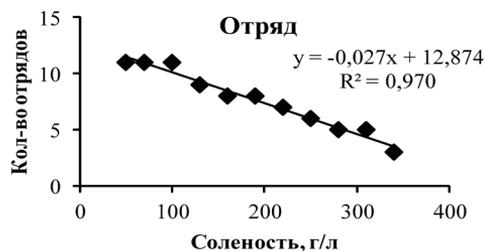
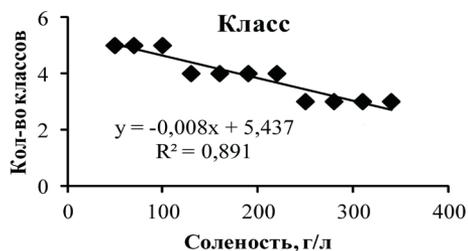


Рисунок 5.10. Зависимость количества классов, отрядов, родов и видов подтипа Crustacea от солености.

Класс Branchiopoda. В диапазоне солености от 35 до 250 г/л отмечено 2 отряда Anostraca и Anomopoda, при солености выше 250 г/л – 1 отряд Anostraca. Количество родов и видов экспоненциально уменьшалось с ростом солености (рисунок 5.11). Показатель экспоненты для родов – 0,008, для видов – 0,007 (рисунок 5.11), то есть с ростом солености скорость уменьшения количества родов и видов близка.

При увеличении солености на 30 г/л количество родов уменьшалось в среднем на 24% (CV = 0,210), видов – на 20% (CV = 0,150). Расчет показал, что среднее количество видов в роду во всем интервале солености составляло 3,5 (CV = 0,186), при этом значение достоверно возрастало с ростом солености от 2,7 до 5,0 (рисунок 5.12).

Такой необычный вид зависимости связан с тем, что количество родов убывает несколько быстрее, чем видов. При этом следует заметить, что если количество видов Anomopoda сильно убывает с ростом солености и выше 220 г/л остается только один вид *Moina salina* Daday, 1888, то для

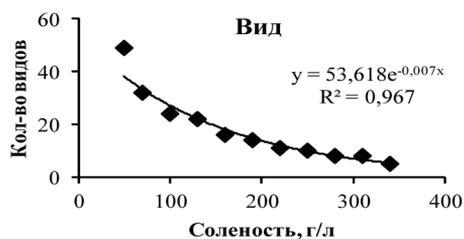
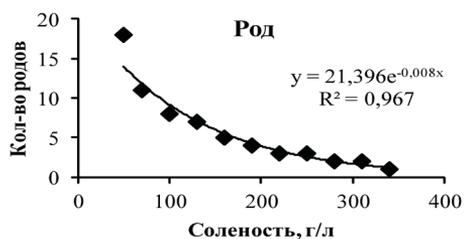


Рисунок 5.11. Зависимость количества родов и видов класса Branchiopoda от солености.

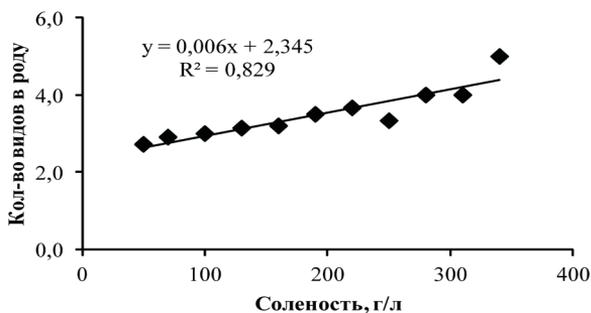


Рисунок 5.12. Зависимость среднего количества видов в роду у Branchiopoda от солёности.

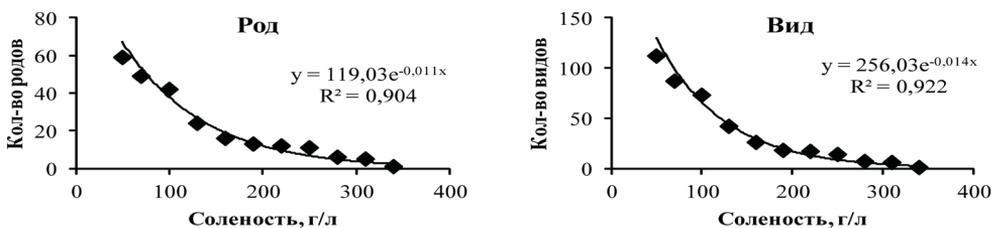


Рисунок 5.13. Зависимость количества родов и видов Copepoda от солёности.

Anostraca количество видов мало меняется, особенно в родах *Artemia* и *Parartemia*.

Класс Hexanauplia (подкласс *Copepoda*). В диапазоне солёности от 35 до 310 г/л отмечено 3 отряда – *Calanoida*, *Cyclopoida* и *Harpacticoida*; при солёности выше 310 г/л – 1 отряд *Haracticoida*. Количество родов и видов экспоненциально уменьшалось с ростом солёности (рисунок 5.13).

При увеличении солёности на 30 г/л количество родов уменьшалось в среднем на 28% ($CV = 0,315$), видов – на 32% ($CV = 0,335$). Расчет показал, что среднее количество видов в роду во всем интервале солёности составляло 1,5 ($CV = 0,202$) и постепенно достоверно убывало с ростом солёности с 1,9 до 1,0 (рисунок 5.14). При солёности от 310 до 360 г/л отмечали только один вид *Cletocamptus retrogressus* Shmankevitch, 1875.

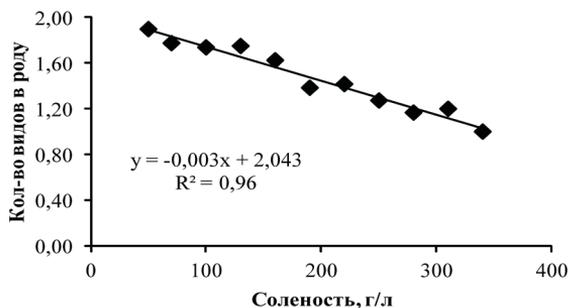


Рисунок 5.14. Зависимость среднего количества видов в роду у Copepoda от солёности.

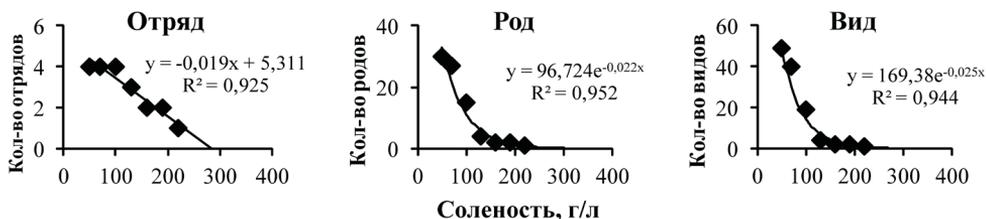


Рисунок 5.15. Зависимость количества отрядов, родов и видов класса Malacostraca от солености.

Класс Malacostraca. С ростом солености количество отрядов убывало линейно, а родов и видов – экспоненциально (рисунок 5.15).

При увеличении солености на 30 г/л количество родов уменьшалось в среднем на 38% (CV = 0,445), видов – на 42% (CV = 0,480). В диапазоне солености от 35 до 130 г/л среднее количество видов в роду уменьшалось с ростом солености от 1,6 до 1,0 (R = 0,991; p = 0,0005), а при более высокой солености (от 131 до 220 г/л) оставался один вид *Gammarus aequicauda* (Martynov, 1931).

Класс Thecostraca. В диапазоне солености от 35 до 80 г/л встречено всего три вида, которые относятся к двум родам отряда Balanomorpha – *Amphibalanus amphitrite* (Darwin, 1854), *A. eburneus* (Gould, 1841), *Fistulobalanus pallidus* (Darwin, 1854).

Класс Ostracoda. Во всем диапазоне солености отмечен один отряд Podocoripida. С ростом солености количество родов и видов убывало линейно (рисунок 5.16).

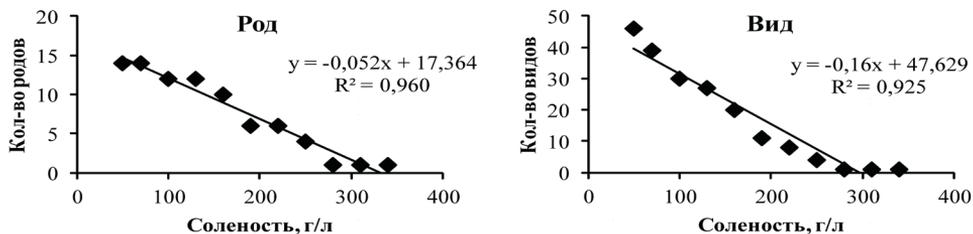


Рисунок 5.16. Зависимость количества родов и видов класса Ostracoda от солености.

При увеличении солености на 30 г/л количество родов уменьшалось в среднем на 18% (CV = 0,304), видов – на 27% (CV = 0,325). В диапазоне солености от 35 до 250 г/л среднее количество видов в роду уменьшалось с ростом солености от 3,3 до 1,0 (R = 0,99; p = 0,0005), а при более высокой солености (от 251 до 325 г/л) оставался один вид *Eucypris mareotica* (Fischer, 1855).

Подmun Hexapoda. Во всем диапазоне солености отмечен только один класс Insecta. Количество отрядов, родов и видов экспоненциально уменьшалось с ростом солености (рисунок 5.17).

При увеличении солености на 30 г/л количество отрядов уменьшалось в среднем на 12% (CV = 0,155), родов – на 27% (CV = 0,239), видов – на 31%

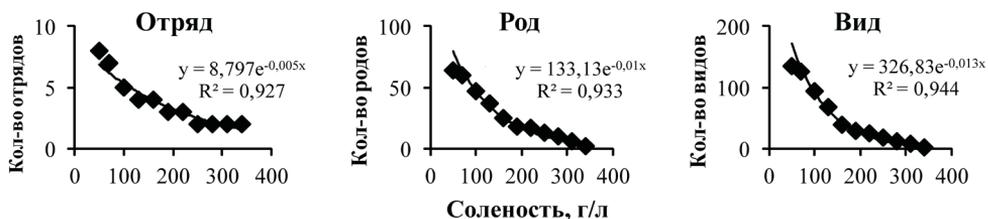


Рисунок 5.17. Зависимость количества отрядов, родов и видов подтипа Нехарода от солености.

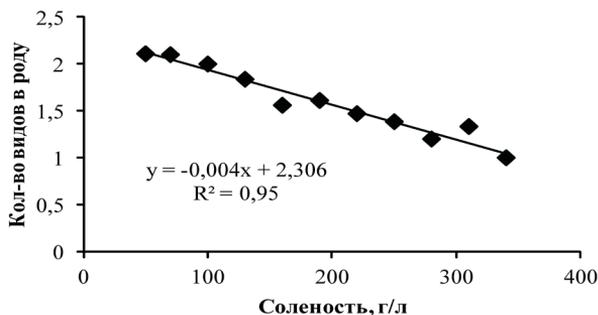


Рисунок 5.18. Зависимость среднего количества видов в роду у Нехарода от солености.

($CV = 0,267$). Расчет показал, что среднее количество видов в роду во всем интервале солености составляло 1,6 ($CV = 0,232$) и постепенно достоверно убывало с ростом солености от 2,1 до 1,0 (рисунок 5.18).

Общее количество отрядов, родов и видов Crustacea во всех интервалах солености было выше, чем таковых Нехарода: количество отрядов в среднем выше в 2,2 раза ($CV = 0,237$), родов – в 1,4 раза ($CV = 0,174$), видов – в 1,8 раз ($CV = 0,343$).

Тип Mollusca. В диапазоне солености от 35 до 190 г/л отмечено 2 класса: Bivalvia и Gastropoda, а при более высокой, 220–310 г/л, – только 1 класс: Gastropoda. Количество отрядов, родов и видов экспоненциально уменьшалось с ростом солености (рисунок 5.19).

При увеличении солености на 30 г/л в диапазоне от 35 до 220 г/л количество отрядов уменьшалось на 30% ($CV = 0,356$), родов – на 44% ($CV = 0,289$), видов – на 46% ($CV = 0,306$), а далее не менялось до солености 310 г/л. В диапазоне солености от 35 до 160 г/л общим трендом было уменьше-

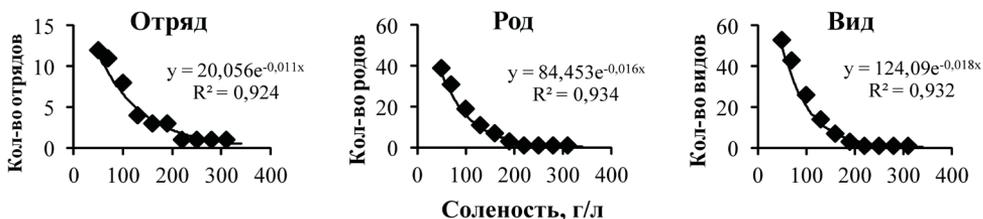


Рисунок 5.19. Зависимость количества отрядов, родов и видов типа Mollusca от солености.

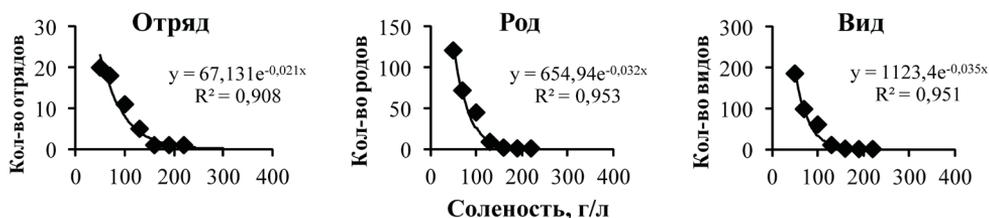


Рисунок 5.20. Зависимость количества отрядов, родов и видов типа Chordata (суперкласс Pisces) от солености.

ние среднего числа видов в роду от 1,4 до 1,0 вида ($R = 0,844$; $p = 0,05$), а при более высокой солености 300 г/л оставался один вид *Angustassiminea infima* (S.S. Berry, 1947).

Тип Chordata (суперкласс Pisces). В диапазоне солености от 35 до 70 г/л отмечено 2 класса Elasmobranchii и Actinopterygii, а при более высокой солености остаются только Actinopterygii. Количество отрядов, родов и видов экспоненциально уменьшалось с ростом солености (рисунок 5.20).

Количество классов не менялось. При увеличении солености на 30 г/л в диапазоне от 35 до 130 г/л количество отрядов уменьшалось в среднем на 46% ($CV = 0,541$), при дальнейшем росте солености до 160 г/л количество родов уменьшалось в среднем на 57% ($CV = 0,476$), видов – на 60% ($CV = 0,513$). При более высокой солености, до 213 г/л, обнаружен лишь один вид рыб – *Syprinodon variegatus* Lacépède, 1803. При солености от 35 до 130 г/л среднее количество видов в роду достоверно убывало от 1,5 до 1,0 вида в роду ($R = 0,965$; $p = 0,025$).

Используя имеющиеся данные была составлена таблица 5.2 (Ануфриева, 2022), где показано, что вклад представителей всех типов в общее биоразнообразие гиперсоленых вод уменьшается с ростом солености, кроме типа Arthropoda.

Вклад Arthropoda в общее видовое разнообразие животных при росте солености увеличивается с 49 до 100% (рисунок 5.21). Учитывая то, что Arthropoda самый богатый видами и многочисленный тип животных на

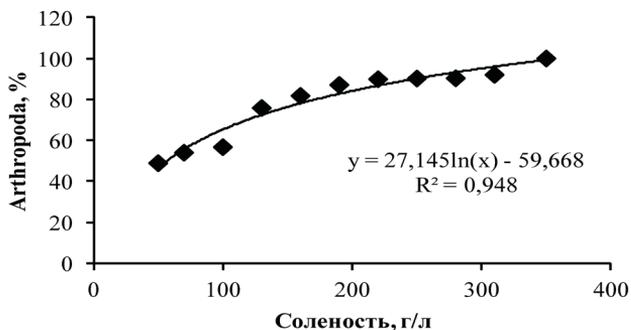


Рисунок 5.21. Зависимость доли видов Arthropoda в общем видовом разнообразии животных от солености.

Таблица 5.2 Вклад представителей разных типов животных в общее видовое разнообразие гиперсоленых вод

Тип	Соленостный диапазон, г/л											
	35-50	51-70	71-100	101-130	131-160	161-190	191-220	221-250	251-280	281-310	>310	
Доля типа в общем количестве видов, %												
Cnidaria	1	1	<1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Stenophora	<1	<1	<1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Platyhelminthes	1	1	1	1	2	1	0	0	0	0	0	0
Xenacoelomorpha	<1	<1	<1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Nematoda	10	12	15	5	3	2	3	2	3	0	0	0
Kinorhyncha	<1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Rotifera	5	5	4	5	5	5	4	6	3	4	0	0
Annelida	3	3	2	1	2	0	0	0	0	0	0	0
Bryozoa	<1	<1	<1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Arthropoda	49	54	57	76	82	87	90	90	90	92	100	0
Mollusca	7	7	6	7	6	4	1	2	3	4	0	0
Chordata (Pisces)	23	16	14	5	2	1	1	0	0	0	0	0
Доля подтипов Arthropoda в общем количестве Arthropoda, %												
Chelicerata	<1	<1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Crustacea	66	61	61	58	62	61	60	61	57	65	78	0
Hexapoda	34	39	39	42	38	39	40	39	43	35	22	0
Доля классов Crustacea в общем количестве Crustacea, %												
Branchiopoda	19	16	16	23	25	31	30	36	50	53	71	0
Hexanauplia	43	44	49	44	41	40	46	50	44	40	14	0
Malacostraca	19	20	13	4	3	4	3	0	0	0	0	0
Thecostraca	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ostracada	18	20	20	28	31	24	22	14	6	7	14	0

планете и его вклад в общее биоразнообразие животных в биосфере составляет 82% (Zhang, 2013), такая закономерность вполне объяснима.

5.1.3. Глобальное разнообразие паразитических животных в градиенте солености

Е.В. Ануфриева обобщила литературные данные, посвященные разнообразию паразитических животных в гиперсоленых водах (Ануфриева, 2022). Анализ этих данных позволил установить, что в гиперсоленых водах мира суммарно отмечены представители 4 типов, 6 классов, 9 отрядов, 40 родов, 57 видов. В таблице 5.3 представлено общее количество таксонов паразитических животных в разных интервалах солености (от 35 до 310 г/л).

Всего в гиперсоленых водах к настоящему времени отмечено следующее количество таксонов паразитических животных: Acanthocephala – 1 класс, 1 отряд, 1 род, 1 вид; Platyhelminthes – 3 класса, 6 отрядов, 33 рода, 48 видов; Nematoda – 1 класс, 1 отряд, 3 рода, 3 вида; Arthropoda – 1 класс, 1 отряд, 3 рода, 5 видов. Верхний предел солености для встречаемости представителей типов Acanthocephala – 75 г/л, Platyhelminthes – 287 г/л, Nematoda – 150 г/л, Arthropoda – 75 г/л.

Внешняя среда для паразитов является средой второго порядка, т.к. паразитирующие стадии живут в хозяине. Если они имеют свободноживущую стадию и попадают в хозяина из внешней среды, то соленость, вероятно, не является важным фактором. Если же хозяин заглатывает личинок вместе с предыдущим хозяином, то соленость среды влияет очень опосредованно. Все это делает необходимым раздельный анализ этих двух групп паразитов

Таблица 5.3. Количество таксонов паразитических животных, которые были найдены в гиперсоленых водоемах мира в диапазоне солености от 35 до 310 г/л (Ануфриева, 2022)

Диапазон солености, г/л	Тип	Класс	Отряд	Род	Вид
35–50*	4	6	9	40	57
51–70*	4	6	8	35	50
71–100	4	6	8	28	40
101–130	2	2	2	11	14
131–160	2	2	2	9	12
161–190	1	1	1	6	8
191–220	1	1	1	4	6
221–250	1	1	1	1	1
251–280	1	1	1	1	1
281–310	1	1	1	1	1

Примечание: * – в данных диапазонах взят размер интервала менее 30 г/л, так как в них наблюдалась наибольшая частота встречаемости животных.

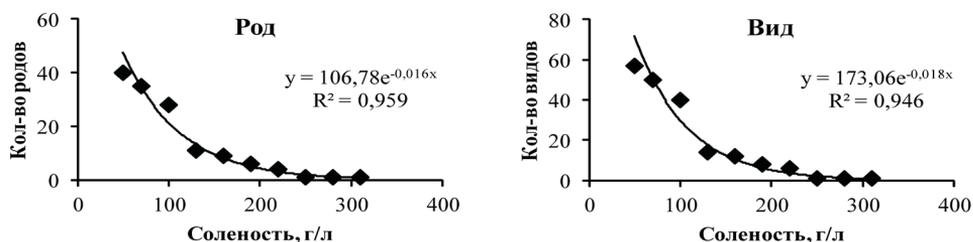


Рисунок 5.22. Зависимость количества родов и видов паразитических животных от солености.

с различными жизненными циклами. Однако в наши цели не входит анализ биологии и жизненных циклов паразитов. Это является задачей для паразитологов. Дальнейший анализ проведен совместно для обеих групп.

С ростом солености до 190 г/л уменьшается количество типов ($R = 0,937$; $p = 0,005$), классов ($R = 0,923$; $p = 0,005$) и отрядов ($R = 0,932$; $p = 0,005$) паразитических организмов, при дальнейшем увеличении солености до 287 г/л остается 1 тип *Platyhelminthes*, 1 класс *Cestoda* и 1 отряд *Cyclophyllidea*. Количество родов и видов экспоненциально уменьшалось с ростом солености (рисунок 5.22).

Скорость убывания числа видов паразитических животных с ростом солености неодинакова в разных типах животных. Все наиболее галотолерантные виды животных относятся к типу *Platyhelminthes* (класс *Cestoda*). В диапазоне солености от 35 до 220 г/л среднее количество видов в роду составляло 1,4 ($CV = 0,056$) и не зависело от солености, а при более высокой солености 287 г/л остался только один вид – *Flamingolepis liguloides* (Gervais, 1847).

5.1.4. Соотношение количества видов свободноживущих и паразитических животных

В диапазоне солености от 35 до 100 г/л количество типов свободноживущих животных в 2,8 раз больше, чем паразитических, при солености от 101 до 160 г/л – в 3,5 раз выше, при более высокой солености остается 1 тип паразитов *Platyhelminthes*.

В диапазоне солености от 35 до 100 г/л количество классов свободноживущих животных в 3,7 раз больше, чем паразитических, при солености от 101 до 160 г/л – в 6,5 раз больше; при более высокой солености остается только 1 класс паразитов *Cestoda* (личиночные формы).

В диапазоне солености от 35 до 160 г/л количество отрядов свободноживущих животных в среднем в 10,6 раз ($CV = 0,309$) больше, чем паразитических. При солености более 160 г/л остается один отряд паразитов – цестоды отряда *Cyclophyllidea*. Интересно было бы знать, отражает ли это соотношение какую-то общую закономерность организации системы биоразнообразия в водоемах, но поиск ответа на данный вопрос выходит за рамки поставленных в работе задач.

В диапазоне солености от 35 до 220 г/л количество родов свободноживущих животных в среднем в 10,1 раз ($CV = 0,112$) выше, чем паразитических, и практически не зависит от солености. При солености более 220 г/л остается один род/вид паразитов – *Flamingolepis* sp.

В диапазоне солености от 35 до 220 г/л количество видов свободноживущих животных в среднем в 12,1 раз ($CV = 0,158$) выше, чем паразитических, и практически не зависит от солености. При солености более 220 г/л остается один вид паразитов – цестода *F. liguloides*.

Для сравнения проанализировали данные обзорной статьи о количестве видов свободноживущих и паразитических видов Copepoda в пресных водах мира (Boxshall, Defaye, 2007). В общем видовом разнообразии пресноводных Copepoda виды-паразиты (отряда Siphonostomatoida) составляют 1,4% (Boxshall, Defaye, 2007).

В диапазоне солености от 35 до 220 г/л количество родов свободноживущих животных в среднем в 10 раз выше, чем паразитических, и практически не зависит от солености. Исходя из полученных соотношений, можно предположить, что в гиперсоленых водах при оценке общего обилия видов без учета паразитических форм в целом рассчитанные величины будут занижены примерно на 8%. Однако величины этого недоучета для разных таксонов будут различаться, что, вероятно, определяется как общим соотношением свободноживущих и паразитических видов в таксоне, так и его изученностью.

5.1.5. Глобальное vs локальное разнообразие животных в градиенте солености

Выше рассмотрено, как суммарное разнообразие таксонов животных меняется с ростом солености в гиперсоленых водах. Однако в конкретных исследованиях разнообразие изучено на существенно меньших пространственных масштабах, где оно также в значительной степени негативно зависит от солености (Williams et al., 1990; Pinder et al., 2005; Балущкина и др., 2009; Belmonte et al., 2012; Anufrieva, Shadrin, 2018). На рисунке 5.23 показано, как количество видов животных в одной пробе зависит от солености (пробы собраны в августе 2012 г. в озерах Крыма).

На рисунке 5.24 представлены данные о зависимости количества видов животных от солености в глобальном масштабе (таблица 5.1) (рисунок 5.24А), суммарно в гиперсоленых водах Крыма (рисунок 5.24Б) и в отдельно взятом крымском гиперсоленом озере (рисунок 5.24В) (Anufrieva, Shadrin, 2018).

Наблюдается очевидная зависимость: с уменьшением пространственного масштаба уменьшается суммарное количество видов во всех интервалах солености. Это является общей экологической закономерностью. Вряд ли можно говорить об уникальности гиперсоленых вод в этом отношении. На рисунке 5.24 видно, что разброс данных для отдельного крымского озера выше, чем в двух других случаях. Это объясняется тем, что другие факторы, в частности, температура, концентрация кислорода, обеспеченность

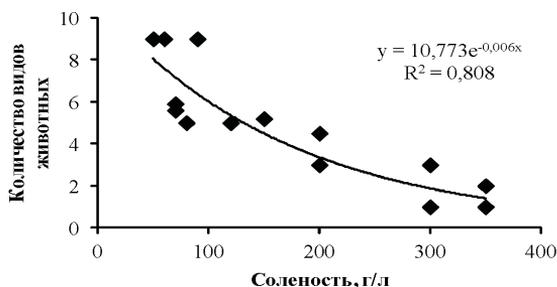


Рисунок 5.23. Количество видов животных в отдельных планктонных пробах, собранных в озерах Крыма с разной соленостью (август 2012 г.) (из Anufriieva, Shadrin, 2018).

пищей, хищники также определяют оптимальное разнообразие животных в водоеме. Общий тренд одинаков для всех масштабов, коэффициенты корреляции логарифма (\ln) количества найденных видов с соленостью во всех случаях достоверны на уровне 0,0001 (рисунок 5.24)

Используя собственные данные (с 2018 по 2020 гг.) для залива Сиваш (Anufriieva et al., 2022b), рассчитали зависимость количества классов от солености ($R = 0.969$, $p = 0.001$):

$$K_s = 15,40 - 0,08 S, \quad (5.2)$$

где K_s – количество классов, S – соленость, г/л.

Для глобального уровня также рассчитана эта зависимость ($R = 0.958$, $p = 0.001$):

$$K_g = 25,01 - 0,07 S, \quad (5.2)$$

где K_g – количество классов животных на глобальном уровне, S – соленость, г/л.

Угловые коэффициенты в уравнениях 5.1 и 5.2 практически одинаковы, это подтверждает, что таксономическое разнообразие с ростом солености изменяется с близкой скоростью на разных пространственных масштабах.

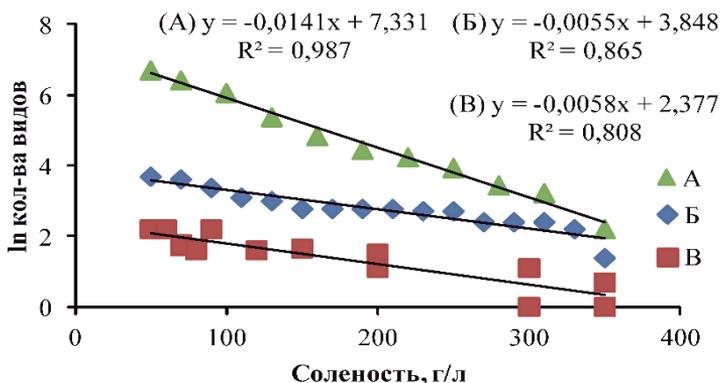


Рисунок 5.24. Зависимость количества видов от солености на разных пространственных масштабах (А – глобальный масштаб, Б – в гиперсоленых водах Крыма, В – в отдельно взятом крымском гиперсоленом озере).

Количество классов животных в Сиваше в 1,4–1,6 раз меньше, чем глобально в гиперсоленых водах при солёности 70–150 г/л. Возможная схема взаимодействия разных факторов, определяющих существование видов животных в конкретных водоемах, будет рассмотрена в следующей главе.

С уменьшением пространственного масштаба в водоемах уменьшается общее количество видов во всех интервалах солёности, что является общей экологической закономерностью. Относительная скорость уменьшения количества таксонов с ростом солёности на глобальном масштабе почти в два раза выше, чем на региональном. Это, вероятно, можно объяснить тем, что в зооценозах гиперсоленых водоемов доля высокогалотолерантных видов, имеющих широкое географическое распространение, увеличивается с ростом солёности.

5.2. Количественное развитие животных в гиперсоленых водах

Несмотря на низкое видовое богатство, виды животных, которые смогли адаптироваться к экстремальным условиям, достигают высокой численности в высокопродуктивных гиперсоленых водах. В частности, это показывают данные, приведенные в таблице 5.4 (Ануфриева, 2022). Например, в гиперсоленой лагуне Бардавил (Египет) суммарная численность копепод в планктоне в 90 раз выше, чем в прилегающих районах Средиземного моря (Anufrieva et al., 2018b). Суммируя результаты собственных исследований и данные других авторов, можно сделать общий вывод о влиянии солёности на численность животных. При росте солёности до определенного значения численность массовых видов увеличивается, а при дальнейшем увеличении солёности численность начинает убывать (Debenay et al., 1989; Barnes, Wurtsbaugh, 2015; Ануфриева, 2016; Shadrin et al., 2017; Ануфриева и др., 2019a).

Как правило, в наших исследованиях даже для высокогалотолерантных видов отмечен тренд снижения численности популяции с увеличением солёности (Ануфриева, Шадрин, 2014; Ануфриева, 2016; Беляков и др., 2017; Shadrin et al., 2017, 2020d). Приведем пример для копеподы *Arctodiaptomus salinus* (Daday, 1885) (рисунок 5.25). Корреляционный анализ в этом случае показал наличие достоверной линейной связи между численностью вида и солёностью ($p = 0,005$). На рисунке 5.25 видно, что минимальные значения численности не зависят от солёности, а максимальные существенно уменьшаются при солёности выше 100 г/л. Большой разброс величин в диапазоне солёности от 35 до 100 г/л связан с тем, что совокупность других факторов оказывала большое влияние.

На рисунке 5.26 представлен вклад солёности и температуры в изменчивость численности остракоды *E. mareotica*. Коэффициенты детерминации (R^2), рассчитанные для уравнений регрессий, показывают, что колебания температуры объясняют не более 25% изменчивости численности вида, солёность – порядка 36% (рисунок 5.26).

Значение солёности, при котором наблюдается максимум численности для разных видов, обитающих в гиперсоленых водах, колеблется от 50 до

Таблица 5.4. Максимальная численность животных в гиперсоленых водах Крыма и других регионов

Таксон	Местообитание	Регион	Страна	Численность или биомасса	Источник
Суммарная численность зоопланктона	Планктон	Тибет	Китай	9,6 г/м ³	Lin et al., 2017
		Провинция Хэбэй	Китай	1,3×10 ⁵ экз./м ³	Zhao, He, 1999
		Крымский п-ов	Россия	35,8 г/м ²	Балушкина и др., 2009
		Оазис Файом	Египет	1,5×10 ⁶ экз./м ³	El-Shabrawy et al., 2015
		Синайский п-ов	Египет	1,0×10 ⁶ экз./м ³	Апугієва, 2015
Суммарная численность макрозообентоса	Бентос	Остров Лесбос	Греция	1,3×10 ⁵ экз./м ²	Evangelopoulos et al., 2008
		Крымский п-ов	Россия	90,0 г/м ²	Балушкина и др., 2009
		Крымский п-ов	Россия	3,2×10 ⁶ экз./м ²	Shadrin et al., 2018
		Оазис Файом	Египет	2,5×10 ³ экз./м ²	Shadrin et al., 2016
		Крымский п-ов	Россия	6,1 × 10 ⁴ экз./м ²	Shadrin et al., 2018
Nematoda					
Суммарная численность	Бентос	Аральское море	Казахстан/ Узбекистан	1,4×10 ⁶ экз./м ²	Mokievsky, Mijutina, 2011
		Плавучий мат	Россия	1,7×10 ⁷ экз./м ²	Sergeeva et al., 2019
	Бентос	Крымский п-ов	Россия	2,9×10 ⁴ экз./м ²	Shadrin et al., 2019c
		Плавучий мат	Россия	7,3×10 ⁵ экз./м ²	Shadrin et al., 2019c
Суммарная численность	Планктон	Оазис Файом	Египет	6,1×10 ⁵ экз./м ³	El-Shabrawy et al., 2015
		Водно-болотный район Исмангалисо	ЮАР	>1,0×10 ⁵ экз./м ³	Sarrasco, Perissinotto, 2012
Суммарная численность	Планктон	Оазис Файом	Египет	6,0×10 ⁵ экз./м ³	El-Shabrawy et al., 2015
		Rotifera			
Суммарная численность	Планктон	Оазис Файом	Египет	6,1×10 ⁵ экз./м ³	El-Shabrawy et al., 2015
		Водно-болотный район Исмангалисо	ЮАР	>1,0×10 ⁵ экз./м ³	Sarrasco, Perissinotto, 2012
Суммарная численность	Планктон	Оазис Файом	Египет	6,0×10 ⁵ экз./м ³	El-Shabrawy et al., 2015
		Rotifera			

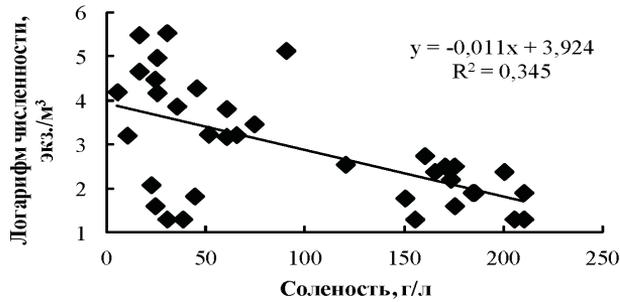


Рисунок 5.25. Зависимость численности взрослых особей *Arctodiaptomus salinus* от солености в озерах Крыма (из Ануфриева, Шадрин, 2014).

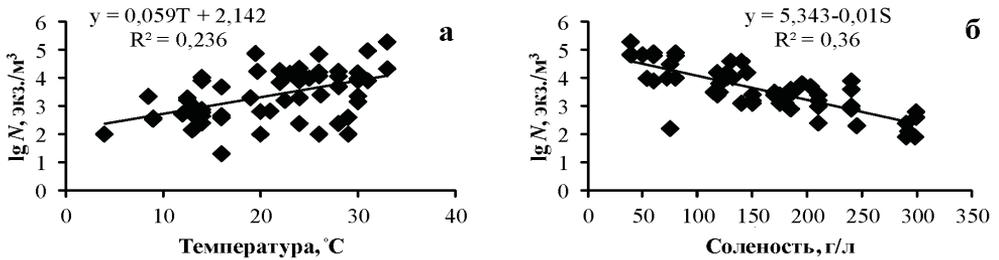


Рисунок 5.26. Влияние температуры (а) и солености (б) на lg численности остракоды *Eucypris mareotica* в гиперсоленом озере Херсонесское (по Ануфриева и др., 2019а).

160 г/л. Например, наши исследования в озерах Крыма показали это для численности личинок Chironomidae, что видно из кривой, огибающей максимальные значения (рисунок 5.27а) (Беляков и др., 2017) и Cyclopoidea (рисунок 5.27б) (Ануфриева, 2016). Возможные причины и факторы, определяющие такую зависимость, будут рассмотрены далее.

Важно отметить, что доля бентосных животных в общей численности животных уменьшается, а планктонных – увеличивается (Балушкина и др., 2009; Шадрин, Ануфриева, 2018б). Многие донные животные (Narcticoida, Ostracoda, личинки Chironomidae и др.) при солености 50–70 г/л начинают переходить к планктонному образу жизни (Shadrin et al., 2017, 2019с). Это происходит потому, что повышается плотность среды, возни-

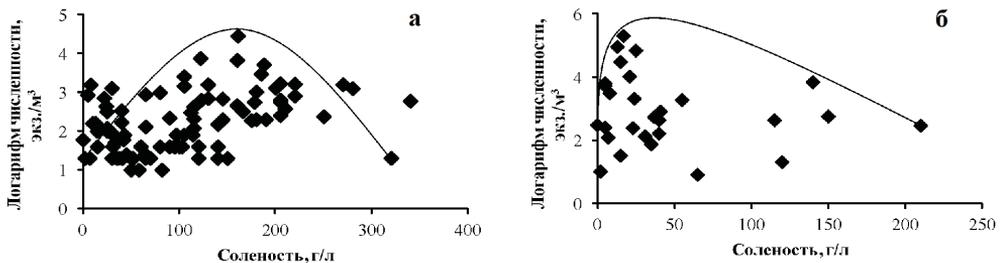


Рисунок 5.27. Влияние солености на численность: а – личинок Chironomidae (из Беляков и др., 2017), б – Cyclopoidea (из Ануфриева, 2016) в озерах Крыма.

кают аноксийные/гипоксийные условия у дна и начинают образовываться соленые корочки на дне, что, в частности, показали и наши данные по заливу Сиваш (Шадрин и др., 2016; Shadrin et al., 2018, 2019c, d; Anufrieva, Shadrin, 2020).

Численность рыб, так же как и беспозвоночных животных, с ростом солености до определенного значения может увеличиваться. Например, в лагуне Лагартос (Мексика) в той части, где соленость была 35–40 г/л, суммарная численность рыб доходила до 47 экз./100 м², а в части лагуны с соленостью 90 г/л – до 539 экз./100 м² (Peralta-Meixueiro, Vega-Cendejas, 2011). Очевидно, что на распределение животных в градиенте солености влияют и другие факторы.

Виды животных, которые смогли адаптироваться к экстремальным условиям, могут достигать высокой численности в высокопродуктивных гиперсоленых водах. С увеличением солености все большая часть донных животных переходит к планктонному образу жизни, что может увеличивать суммарную численность зоопланктона.

ГЛАВА 6. ЭЛЕМЕНТЫ ЭКОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ ГИПЕРСОЛЕННЫХ МЕСТООБИТАНИЙ

6.1. Эколого-физиологические аспекты влияния солености на животных

Зооценоз реагирует на влияние факторов среды, интегрируя отклики на всех уровнях организации (особь, популяция, сообщество). При этом воздействие факторов в экосистеме одновременно осуществляется разными путями, т.е. непосредственно на особь/популяцию (прямое – экофизиологическое влияние) и опосредовано через модуляцию других абиотических факторов и/или через биотическое окружение (Ивлев, 1977; Шадрин, 1990). Действуя прямо и опосредованно, соленость является одним из основных факторов, влияющих на структуру и функционирование зооценоза в таких водоемах, как гиперсоленые, где обычно присутствует широкий диапазон флуктуации солености.

6.1.1. Факторы, определяющие галотолерантность и распространение животных в гиперсоленых водоемах

Влияние солености на абиотические свойства и характеристики среды рассмотрено выше (см. главу 1), здесь, в основном, коснемся ее влияния на животных. Балансово-энергетический подход, основы которого заложили в 1930-х годах выдающиеся экологи-гидробиологи Г.Г. Винберг и В.С. Ивлев, а затем развивали, в первую очередь, их ученики и последователи, и в настоящее время не исчерпал возможностей своего использования в экологии водоемов (Шадрин, 2011; Алимов и др., 2013; Ануфриева, Шадрин, 2022). Очерчивая границы возможного, подход не раскрывает существующие при этом механизмы (Винберг, 1981; Шадрин, 2011). Несмотря на эту его ограниченность, подход облегчает поиск конкретных механизмов, обеспечивающих функционирование и динамику популяций и сообществ. Любой организм для поддержания своей жизнеспособности должен тратить энергию. Для компенсации этих трат, организм должен обеспечивать ее поступление. Таким образом, организм может существовать лишь в том случае, когда поступление энергии в него превышает траты на обмен, т.е. должно выполняться неравенство (Заика, 1985; Алимов и др., 2013):

$$A > R, \quad (6.1)$$

где A – ассимилированная из пищи энергия, R – суммарные траты на обмен.

Траты на обмен можно записать следующим образом (Заика, 1985; Шадрин, 2011; Алимов и др., 2013; Ануфриева, Шадрин, 2022):

$$R = R_0 + R_a + \text{СДДП} + R_k, \quad (6.2)$$

где R – суммарные траты на обмен, R_0 – траты на основной обмен, R_a – траты энергии на внешнюю работу (активный обмен), СДДП – траты энергии на окисление и другие биохимические процессы, связанные с трансформацией пищи и ее использованием для роста (специфическое динамическое

действие пищи), R_k – траты энергии на адаптационные процессы для существования не в оптимальной среде, которые увеличиваются при росте некомфортности среды.

В отличие от одноклеточных организмов, в мире многоклеточных животных реализуются два разных механизма осмоадаптации (Хлебович, 1974; Gilles, 1979; Аладин, 1987, 1990; Хлебович, Аладин, 2010; Rivera-Ingraham, Lignot, 2017). По этому признаку всех животных можно разделить на две группы: осморегуляторы, которые активно регулируют концентрацию солей в жидкостях тела на организменном уровне, и осмоконформеры, которые, как и одноклеточные, осуществляют осмоадаптацию на клеточном уровне, создавая в клетках высокие концентрации осмолитов. В одном и том же таксоне могут быть как осмоконформеры, так и осморегуляторы, например, у остракод (Аладин, 1987; Aladin, Potts, 1996) или копепод (Farmer, 1980; Svetlichny et al., 2012). Активная регуляция является более эффективным механизмом, но требует больших затрат энергии, чем осмоконформность (Rivera-Ingraham, Lignot, 2017).

В ряде работ для организмов различных таксонов показано, что чем больше соленость отклоняется от оптимальной, тем выше траты на осморегуляцию (R_k) и общее потребление кислорода (Farmer, Beamish, 1969; Skadhauge, Lotan, 1974; Kokkinn, 1986; Villarreal et al., 1994; Iwama et al., 1997; Gillikin, 2004; Gonzalez et al., 2005; Ern et al., 2014; Rivera-Ingraham, Lignot, 2017). Затраты энергии на осморегуляцию, например у рыб, могут составлять от 1 до 50% общих энергетических затрат, в зависимости от солености среды (Ern et al., 2014; Weaver et al., 2016). Основные молекулярно-клеточные механизмы этого увеличения уже изучены (Gonzalez et al., 2005; Ern et al., 2014; Weaver et al., 2016; Rivera-Ingraham, Lignot, 2017) и не являются целью данного анализа.

Животные-осмоконформеры с ростом солености выше определенного значения увеличивают траты энергии на синтез осмолитов, что, в частности, показано для планктонных копепод (Svetlichny et al., 2012). Животные-осмоконформеры могут как сами синтезировать разные вещества-осмолиты, так и использовать осмолиты, созданные первичными продуцентами (Gilles, 1979; Patrick, Bradley, 2000; Yancey, 2001; De Voos et al., 2002; Lindley et al., 2011; Anufriieva, 2015; Rivera-Ingraham et al., 2016). Использование животными осмолитов первичных продуцентов является наименее энергозатратным механизмом, не требующим дополнительных расходов энергии на осмоадаптацию. Некоторым видам животных их одноклеточные симбионты (фото- или хемосинтетики) обеспечивают возможность существования при высокой солености, снабжая их энергией и веществами-осмолитами (Smith et al., 2000; Hickman, 2003; Yancey et al., 2010; Röthig et al., 2016). Например, эксперименты с микроводорослями-симбионтами, выделенными из кораллов и двустворчатых моллюсков, показали, что основным веществом, которым они «снабжают» хозяев, является гликоген (около 40%) (Muscatine, 1967). Гликоген – универсальный осмолит, и может использоваться животным-хозяином не только для энергетических, но и осмопротекторных целей (Yancey et al., 2010).

Дополнительно, увеличение солености ведет к уменьшению растворимости и концентрации кислорода (глава 2), а следовательно, и к уменьшению его потребления при тех же усилиях. Решать проблему организм может несколькими путями – увеличением в теле концентрации гемоглобина или интенсификацией потока воды через организм. Оба решения требуют дополнительных затрат энергии. Хотя есть альтернативное решение на молекулярно-клеточном, а не на организменном уровне – увеличение сродства гемоглобина к кислороду и повышение эффективности использования кислорода (Moens et al., 1991). Это следует рассматривать как приспособления к жизни в гипоксической среде, каковой часто и является гиперсоленая.

Из соотношения (6.1) следует, что у животных, как и у одноклеточных организмов (Oren, 2011), верхний предел солености, при котором может существовать организм, будет определяться биоэнергетическими ограничениями. При этом основным фактором, который определяет, может ли данный вид животных существовать при этой солености, является возможность получать необходимое количество энергии из своего рациона, чтобы покрывать все траты энергии, включая и на используемый способ осмотической адаптации. Анализируя данное соотношение (6.1), следует отметить, что если R в значительной степени зависит от эколого-физиологических особенностей вида, то A в существенной степени определяется условиями среды, т. е. концентрацией и биохимическим составом доступной пищи (Шадрин, Ануфриева, 2018б). В частности, для копепод *Arctodiaptomus salinus* (Daday, 1885) было показано, что при очень высокой концентрации микроводорослей рачки выживали в опытах при увеличении солености до 140–150 г/л, а в сосудах, где было меньше микроводорослей, – лишь до 80 г/л (Ануфриева, Шадрин, 2014). Увеличение осмопротекторных возможностей с ростом обеспеченности пищей показано и для представителей других таксонов животных, в частности и рыб (Rippingale, Hodgkin, 1977; Swanson, 1998; Kang, King, 2012; Lee et al., 2013; Hossain et al., 2017b; Vieira Junior et al., 2020; Ruiz et al., 2022). Используя осмолиты микроводорослей, животные могут существенно снижать затраты энергии на синтез осмолитов. Этим можно объяснить тот факт, что при самой высокой солености ряд галотолерантных копепод и личинок хирономид находили только тогда, когда наблюдали интенсивное «цветение» микроводорослей – как правило, *Dunaliella* (Kokkin, 1986; Shadrin, Anufrieva, 2013b; Anufrieva, 2015; Ануфриева, 2016; Shadrin et al., 2017). ПП в значительной степени определяется соленостью (глава 3), которая, таким образом, влияет на диапазон соленостной толерантности животных и прямо, и косвенно.

Соленость существенным образом влияет на структуру и интенсивность продукционного процесса в водоеме, что в значительной степени обуславливает структурно-функциональные характеристики зооценоза. Очевидно, что чем выше ПП и доля в ней осмолитов, тем выше и продуктивность более высоких трофических уровней, что многократно показано для разных водоемов (Бульон, Винберг, 1981; Алимов и др., 2013). Поэтому часто в гиперсоленых водах наблюдаются высокие значения биомассы и продукции животных, как и ПП, несмотря на экстремальность условий существования.

Суммируя имеющиеся собственные и литературные данные, можно сделать общие выводы:

1. С ростом солености происходит увеличение трат на обмен и уменьшение рациона (ассимилированной энергии); 2. Максимальная соленость, при которой возможно существование организма (даже без роста и размножения), — это соленость, при которой траты энергии будут не меньше поступления энергии в организм. Для каждого вида имеется максимальная соленость, при которой он может существовать при определенных условиях питания. Графическая иллюстрация этого представлена на рисунке 6.1.

Абсолютный верхний предел солености для видов будет задаваться биоэнергетическими ограничениями, как показано выше. Таким образом, соленость будет выступать одним из основных экологических фильтров, определяющих возможную видовую структуру сообщества (Shadrin et al., 2019b). Многочисленные исследования показали, что, начиная с солености 35–50 г/л, существует общий тренд уменьшения видового богатства с увеличением солености (глава 5). При этом отмечается, что в диапазоне от 35 до 120 г/л действие солености может маскироваться влиянием других факторов, также определяющих видовое разнообразие, и биотические отношения часто играют более важную роль, чем соленость (Williams, 1998; Шадрин, Ануфриева, 2018б; Anufrieva, Shadrin, 2018; Shadrin et al., 2019b). Анализируя факторы, ограничивающие распределение животных, В.С. Ивлев сделал обобщение (1977, стр. 7): «Для выживания подавляющего большинства животных решающее значение имеют биотические факторы. ... Лишь критические, летальные напряжения абиотических факторов приобретают мощную биологическую причину...». Таким образом, изучение гиперсоленых экосистем является еще одним подтверждением данной закономерности.

У животных верхний предел соленостной толерантности будет определяться биоэнергетическими ограничениями, т.е. возможностью животных получать достаточное количество энергии для компенсации всех трат энергии, включая и на осмотическую адаптацию. Таким образом, проявляемая

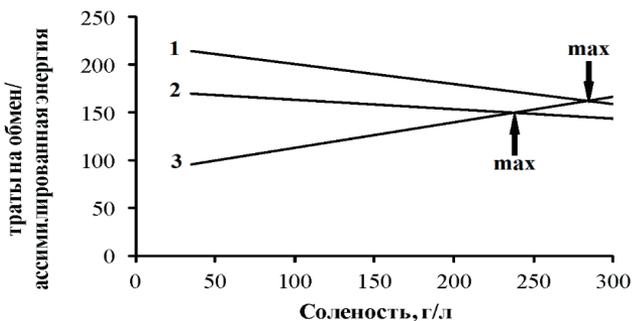


Рисунок 6.1. Зависимость трат на обмен и ассимилированной энергии от солености при разной концентрации пищи для абстрактного животного (1 – ассимилированная энергия при высокой концентрации пищи; 2 – ассимилированная энергия при низкой концентрации пищи; 3 – траты на обмен) (Ануфриева, Шадрин, 2022).

животными галотолерантность определяется не только физиологическими особенностями вида, но также концентрацией и биохимическим составом пищевого ресурса.

6.1.2. Соленость и элементы энергетического баланса

6.1.2.1. Соленость и траты на обмен

Общее уравнение энергетического баланса особи можно записать следующим образом (Шадрин, 2011; Алимов и др., 2013):

$$P = A - R, \quad (6.3)$$

где P – суммарная продукция особи, A – ассимилированная из пищи энергия, R – суммарные траты на обмен.

Не вдаваясь в анализ уравнения (6.3), рассмотрим в общем виде то, как соленость влияет на составляющие энергетического баланса. Учитывая уравнение (6.2), сделаем обзор возможного влияния солености на составляющие R . Влияние солености на интенсивность основного обмена (R_0) нельзя считать достаточно изученным: большинство имеющихся данных не позволяют разделять R_0 , специфическое динамическое действие пищи (СДПП) и траты на осморегуляцию (R_k). Только в небольшом числе работ сделаны попытки оценить траты, связанные с осмоадаптацией или СДПП, поэтому в дальнейшем будем рассматривать сумму этих трат при оценке влияния солености. Анализ опубликованных результатов экспериментов с ракообразными, рыбами, моллюсками (Nelson et al., 1996; Marshall et al., 2003; Gillikin, 2004; Gonzalez et al., 2005; Allan et al., 2006; Gracia-López et al., 2006; Arjona et al., 2007; Resgalla et al., 2007; Shock et al., 2009; Svetlichny et al., 2010; Uliano et al., 2010; Ern et al., 2014; Rivera-Ingraham, Lignot, 2017; Ern, Esbaugh, 2018) показал, что нет общей зависимости интенсивности обмена от солености, существует лишь общая тенденция убывания. Эта связь с одной стороны видоспецифична, с другой – на вид этой зависимости влияют также иные факторы среды (температура, концентрация пищи и кислорода и др.).

Рассмотрим влияние солености на эти траты у животных с активной осморегуляцией. Исходя из общих соображений, кажется очевидным, что энергозатраты на осморегуляцию будут расти с увеличением осмотического градиента, что подтверждено многократно (Gillikin, 2004; Gonzalez et al., 2005; Rivera-Ingraham, Lignot, 2017; Ern, Esbaugh, 2018 и др.). В то же время показано, что доля энергии, идущая на осморегуляцию, может колебаться в очень широких пределах, и это может маскировать зависимость. Например, у жаброногих рачков рода *Artemia*, животных с наилучшей системой осморегуляции (Gajardo, Beardmore, 2012), обмен очень слабо зависит от солености в широком диапазоне ее значений, по крайней мере, от 35 до 150 г/л (Gilchrist, 1958; Irwin et al., 2007; El-Gamal, 2011). При этом потребление кислорода у них постепенно увеличивается при уменьшении солености ниже 35 г/л (Dwivedi et al., 1987; El-Gamal, 2011). Частично это можно объяснить тем, что у *Artemia* в зависимости от солености и концентрации

кислорода может синтезироваться три типа гемоглобина, имеющих разное сродство к кислороду (Moens et al., 1991). Галотолерантные *Artemia* могут существовать в диапазоне солености от 5 до более 300 г/л, используя при низкой солености гиперосмотический механизм регуляции, а при солености выше 50–54 г/л – гипоосмотический. В районе этой критической солености рачки перенастраивают механизм осморегуляции. Это, в частности, показано в нашем исследовании влияния малых доз радиации на рачков при разной солености (Мирзоева и др., 2018). В этот период перенастройки осморегуляторного механизма у рачков уменьшается устойчивость к действию стрессовых факторов и повышается смертность, вероятно, из-за дополнительных затрат энергии на процесс акклимации. Увеличение затрат энергии в период акклимации, в том числе и к новой солености, является хорошо изученным феноменом (Ивлева, 1981; Хлебович, 2012). Таким образом, обеспеченность пищей может влиять на вероятность выживания популяции животных при колебаниях солености с переходом через ее критическое значение (Hossain et al., 2017a, b; Мирзоева и др., 2018; Vieira Junior et al., 2020).

Маскировать зависимость между обменом и соленостью могут и изменения в метаболизме, в частности, соленость меняет соотношение биохимических субстратов, используемых для получения энергии (Verslycke, Janssen, 2002; Uliano et al., 2010; Ern, Esbaugh, 2018). От солености зависит и экспрессия ряда генов, регулирующих синтез ферментов, участвующих в метаболизме и осморегуляции (Rivera-Ingraham et al., 2016; Weaver et al., 2016; Rivera-Ingraham, Lignot, 2017), что также может уменьшать рост затрат энергии на осморегуляцию с увеличением солености. Не вдаваясь в более глубокое раскрытие данной темы, сделаем общее заключение: несмотря на то, что у осморегуляторов имеется общий тренд увеличения затрат на осморегуляцию с ростом солености, проявления его видо- и местоспецифичны, а влияние его на обмен может маскироваться действием других факторов.

Рассмотрим осмоконформеров. У них зависимость затрат на осмоадаптацию от солености совсем не столь очевидна, как у осморегуляторов. В цитозоле всех клеток животных всегда в значительных количествах присутствуют органические осмолиты, играя важную роль в объемном гомеостазе и действуя как цитопротекторы (Чеботарева, 2007). Осмолиты – небольшие органические молекулы (моно- и олигосахариды, многоатомные спирты, аминокислоты, бетаины, амины и белки), которые хорошо растворяются в воде и не нарушают нормальный ход метаболизма в клетке, их также называют совместимыми веществами (Yancey, 2001; Деткова, Болтянская, 2007). Осмолиты могут накапливаться в клетках животных за счет расщепления сложных молекул на более простые, например белков на аминокислоты (аланин, пролин и т. д.), или поступать с пищей (глицерол, бетаин и т. д.) (Patrick, Bradley, 2000; Yancey, 2001; Yoder et al., 2006; Renault et al., 2016). Некоторые животные-осмоконформеры, вероятно, могут получать осмолиты, поглощая их из растворенного органического вещества (РОВ). В этом случае можно предположить, что это также не требует дополнительных затрат энергии для повышения внутриклеточной концентрации осмолитов.

тов. При повышении солености первичные продуценты интенсифицируют синтез осмолитов, и их концентрация в биомассе растёт (см. главу 3), а эффективность поглощения/усвоения РОВ животными увеличивается при повышении солености выше критического уровня (Комендантов, Хлебович, 1989). Таким образом, возможность получения осмолитов животными в гиперсоленых водах должна быть довольно существенной. Механизмы осморегуляции, как и синтез осмолитов, требуют затрат энергии, поэтому получение осмолитов из внешней среды (с пищей и/или из РОВ) может значительно снижать затраты энергии на процессы осмоадаптации (Yoder et al., 2006; Shadrin et al., 2017). Поэтому можно допустить, что галотолерантность у осмоконформеров в первую очередь определяется наличием в среде доступных осмолитов, а не энергетических ресурсов. Однако это допущение требует экспериментальной проверки.

Важной составляющей общего обмена животных являются траты на движение (R_a), которые в определенных условиях могут превышать сумму всех остальных составляющих общего обмена в несколько раз (Dickson, Kramer, 1971; Torres, Childress, 1983; Morris et al., 1985; Cowles, Childress, 1988; Rosewarne et al., 2016; Svetlichny et al., 2017; Hernández-Sandoval et al., 2018). Эти траты определяются характером и интенсивностью двигательной активности животного, которые в том числе зависят и от солености. Как правило, двигательная активность несколько уменьшается с ростом солености выше оптимальной (Finney, 1979; Swanson, 1998; McAllen, Taylor, 2001; Zhang et al., 2007; Michalec et al., 2012). Например, в наших исследованиях средняя скорость движения у науплиусов и метанауплиусов *Artemia* (длина тела 0,6–1,5 мм) при солености 70 г/л была в среднем на 20% больше, чем при 145 г/л, а для взрослых рачков (длина тела 9–10 мм) различия составляли 30% (Anufriieva, Shadrin, 2014b). При этом следует отметить тот факт, что в среде с водорослями скорость рачков была существенно ниже, чем в среде без пищи. Это отмечено и для других подвижных животных (Ивлев, 1944; Шадрин, 1981; Williamson, 1981; Seuront et al., 2004; Sims et al., 2008). В наших опытах с ростом солености увеличивалась разность между скоростью движения рачков в среде с пищей и в среде без пищи. На двигательное поведение влияют и другие факторы. Например, экспериментально показано, что присутствие хищников (личинок рыб) вызывает увеличение скорости движения неполовозрелых *Artemia* разных размеров в среднем в 1,8 раз ($CV = 0,19$) (Beck, Turingan, 2007).

В опытах с артемией не обнаружили значимой зависимости максимальной скорости движения от солености (Anufriieva, Shadrin, 2014b). Вероятно, это можно объяснить тем, что, хотя сопротивление увеличивается с соленостью жидкости (см. главу 2), препятствуя тем самым поступательному движению рачка, из-за этого же сопротивления также становится более эффективным механизм гребли рачков (Alexander, 2006; Anufriieva, Shadrin, 2014b). Вероятно, это делает практически независимой от солености энергетическую эффективность движения рачков, но не суммарные траты на движение, которые увеличиваются. Исходя из этих данных и рассуждений, можно также предположить, что максимально возможный обмен, по край-

ней мере, у артемий, не зависит от солености. В то же время, очевидно, что с ростом солености будет происходить увеличение трат на движение пропорционально увеличивающейся вязкости раствора (см. главу 2). Таким образом, при увеличении солености траты на движение будут стремиться к максимально допустимым, резко ограничивая возможности увеличения двигательной активности. Это будет уменьшать вероятность получения необходимого рациона. Вопросы влияния солености на локомоторную активность животных и траты энергии на движение нельзя считать достаточно изученными, многие аспекты этого влияния остаются совершенно непонятными для гиперсоленой среды. При этом можно отметить зависимость между составом рациона и соленостью, когда смена пищевых объектов ведет к уменьшению энергетических трат на активный обмен, связанных с поиском и потреблением пищи (Hossain et al., 2017a, b; Vieira Júnior et al., 2020). Было показано, что с ростом солености у высокогалотолерантного вида рыб *Atherinella brasiliensis* (Quoy & Gaimard, 1854) в пищевом комке уменьшается доля потребленных животных и увеличивается объем съеденной растительной пищи. Потребление животной пищи требует больших затрат энергии, чем растительной.

6.1.2.2. Соленость и рацион

Процесс питания – совершение работы по поиску, захвату и переработке пищи – является также энергозависимым процессом. Имеющиеся ресурсы энергии организм распределяет по своим активностям в связи с их приоритетностью. Встает вопрос: что для организма животного приоритетней – осморегуляторная работа или питание? Вероятней, осморегуляция, т.к. при ее отсутствии негативные последствия для организма наступят быстрее, чем от голодания. Зависимость рациона и его ассимилированной части от концентрации пищевых объектов можно представить в обобщенном виде следующим образом (Шадрин, 1990; Shadrin et al., 2020c; Ануфриева, Шадрин, 2022):

$$A = \alpha C = \alpha W_p / (T_1 + T_2), \quad (6.4)$$

где A – ассимилированная часть рациона, C – рацион, α – усвояемость пищи, W_p – масса (калорийное содержание пищевого объекта), T_1 – среднее время эффективного поиска пищевого объекта, T_2 – среднее время обработки одного пищевого объекта.

T_2 следует учитывать только при высокой концентрации достаточно крупных жертв, когда кишечник способен вместить всего 1–2 жертвы (Jeschke et al., 2002). В случае более мелких жертв, их может помещаться в кишечнике достаточно много, т.е. $T_2 \ll T_1$. Тогда T_2 можно пренебречь. В этом случае, $T_1 = 1/(\beta Vn)$, где β – коэффициент, n – концентрация пищевых объектов, V – относительная скорость движения животного, которая равна $\sqrt{(V_1^2 + V_2^2)}$, где V_1 и V_2 – скорости хищника и жертвы, тогда уравнение (6.4) будет выглядеть (Shadrin et al., 2020c):

$$C = \beta W_p V n, \quad (6.5)$$

Из уравнения (6.5) следует, что с уменьшением средней скорости движения рацион должен уменьшаться. В гиперсоленой среде в различных таксонах животных установлен общий тренд уменьшения двигательной активности с увеличением солености (Finney, 1979; Swanson, 1998; McAllen, Taylor, 2001; Zhang et al., 2007; Michalec et al., 2012). Таким образом, при одинаковой концентрации пищи рост солености будет вызывать падение рациона.

При этом вопрос влияния высокой солености на усвояемость пищи практически не изучен. В то же время показано, что при высокой солености, несмотря на уменьшение рациона, у *Gammarus oceanicus* Segerstråle, 1947 ассимиляция пищи несколько увеличивается с ростом солености (Normant, Lamprecht, 2006). Говоря об ассимилированной энергии/веществе, нельзя забывать о том, что животные в определенной степени могут потреблять растворенное органическое вещество (Stephens, 1968; Anderson, Stephens, 1969; Хайлов, Ерохин, 1978; Комендантов, Хлебович, 1989), концентрация которого, как правило, высока в гиперсоленой среде (см. главу 2). Через клеточную мембрану осуществляется Na^+ -зависимый обменный транспорт, т.е. с увеличением солености увеличивается интенсивность потребления растворенного органического вещества, включая свободные аминокислоты (Stephens, 1964, 1968; Stephens, Vircar, 1966; Siebers, Bulnheim, 1977). В настоящее время неизвестна роль этого феномена в гиперсоленых местообитаниях, но, учитывая их специфику, можно предположить, что он играет значимую роль в функционировании экосистем.

Максимально возможная соленость, при которой получаемый рацион не будет меньше трат на обмен, как ясно из уравнения 6.5, будет расти с увеличением концентрации пищи в среде. В гиперсоленых условиях нередко наблюдаются очень высокие концентрации первичных продуцентов и, соответственно, их потребителей, что может маскировать угнетающий эффект роста солености на рацион. Все вместе позволяет с уверенностью сделать вывод, что существуют именно энергетические причины, через влияние солености на обмен и получение пищи, которые определяют галотолерантность животного. Действие других факторов среды (температура, концентрация кислорода, пищевые условия и др.) может существенно модифицировать количественное проявление влияния солености. Вопрос, несомненно, требует дальнейшего более глубокого изучения.

Зависимость продукции (суммарно соматической и генеративной) от обмена и ассимилированной части рациона может быть записана в виде уравнения 6.6 (Заика, 1985; Шадрин, 2011; Алимов и др., 2013). Как показано выше, с ростом солености, как правило, идет увеличение трат на обмен и уменьшение рациона. Исходя из этого, можно уверенно утверждать, что существует общая тенденция убывания продукции с увеличением солености выше комфортной. Это и подтверждено экспериментально для одного из видов амфипод (Normant, Lamprecht, 2006) и артемий (Barnes, Wurtsbaugh, 2015).

Наши данные по личинкам Chironomidae (Shadrin et al., 2017) показали, что, несмотря на большой разброс величин, максимальная продукция

их природных популяций в Крыму наблюдается при солености 120–150 г/л (рисунок 6.2). Вероятно, это можно объяснить тем, что в этом диапазоне солености, как правило, наблюдается очень высокая ПП и малая численность конкурентов и хищников.

6.1.2.3 Влияние солености на рост и дефинитивный размер

Из уравнения 6.3 и тенденций увеличения трат на обмен и уменьшения рациона с ростом солености следует вывод, что можно говорить об общей закономерности убывания скорости роста/продукции при увеличении солености выше оптимальной. Экспериментально это показано, в частности, для артемий (Barnes, Wurtsbaugh, 2015) и одного вида амфипод (Normant, Lamprecht, 2006). Количественное проявление этой закономерности является видоспецифичным и будет определяться и другими факторами, например температурой, концентрацией пищи и т.д. (Ануфриева, Шадрин, 2022).

Максимальная/дефинитивная масса животного является суммой суточных приростов за период развития, что можно описать уравнением (Сущенко, 1975; Шадрин, 2011; Алимов и др., 2013; Ануфриева, Шадрин, 2022):

$$\int_0^t \frac{dW}{dt} = \int_0^t (A - R) = \int_0^t (a_1 W^{b_1} - a_2 W^{b_2}), \quad (6.6)$$

где $\frac{dW}{dt}$ – мгновенный прирост массы, W – текущая масса, a и b – коэффициенты, t – продолжительность роста до момента, когда $A = R$.

Конечно, в уравнении (6.6) = является только некоторым приближением к реальной связи ассимилированной энергии с массой тела. Однако авторы рассматривают идеальный случай, когда можно допустить, что коэффициенты a_1 и b_1 не зависят от факторов среды и не меняются с возрастом. Такая зависимость может реализовываться только в экспериментах, когда контролируются условия. Обычно $b_1 < b_2$ (Сущенко, 1975; Печень-Финенко и др., 1986; Day et al., 1996), в этом случае из уравнения следует, что при увеличении массы тела удельная скорость роста будет уменьшаться. При этом очевидно, что будет существовать максимальная масса, при которой $A = R$; дальнейший рост не может происходить. В абстрактном идеальном случае видно, что максимальная/дефинитивная масса будет зависеть от рациона/усвоенной энергии, и графически это можно представить следующим образом (рисунок 6.2).

Совместный анализ рисунков 6.1 и 6.2 позволяет сделать вывод, что возможный дефинитивный размер будет совместно определяться концентрацией пищи и соленостью, уменьшаясь с увеличением солености. Эта зависимость экспериментально в мезокосяках показана для двух видов - артемии и личинок Diptera (Barnes, Wurtsbaugh, 2015). В этих экспериментах размер самок *Artemia* уменьшался примерно на 30% с увеличением солености от 25 до 225 г/л, масса рачков при этом в среднем уменьшалась от 0,68 до 0,23 мг, почти в три раза. Подобная зависимость отмечена в этих экспериментах и для личинок *Ephydra* sp., средний размер был почти одинаков в диапазоне солености от 25 до 75 г/л, а потом уменьшался на 40% с

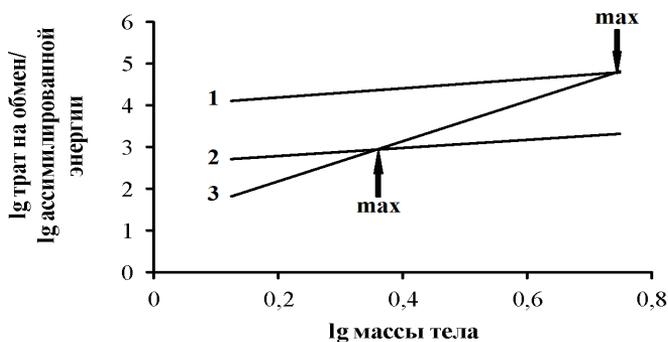


Рисунок 6.2. Зависимость трат на обмен и ассимилированной энергии от массы тела при разной концентрации пищи для абстрактного животного (1 – ассимилированная энергия при высокой концентрации пищи; 2 – ассимилированная энергия при низкой концентрации пищи; 3 – траты на обмен) (из Ануфриева, Шадрин, 2022)

увеличением солености до 250 г/л, масса личинок изменялась от 1,1 до 0,6 мг, почти в 2 раза. Для ряда видов разных таксонов найдено, что в природных популяциях с увеличением солености наблюдается уменьшение средних размеров/массы животных (Carbonnel, 1983; Kokkinn, 1986; Van Harten, 1996; Mezquita et al., 2000; Herbst, 2006; Anufrieva, Shadrin, 2014a; Weaver et al., 2016; Shadrin et al., 2019a). Зависимость среднего размера/массы тела от солености не всегда является линейной. В крымской и марокканской популяциях копеподы *Arctodiaptomus salinus* происходило существенное уменьшение размеров тела самцов и самок при повышении солености от 15–20 до 70 г/л (Rokneddine, 2004; Anufrieva, Shadrin, 2014a). Другие факторы влияют на характер проявления этой зависимости, прежде всего, температура (Rokneddine, 2004; Anufrieva, Shadrin, 2014a). Чем выше температура, тем меньше размер тела *A. salinus* (Ануфриева, Шадрин, 2014; Anufrieva, Shadrin, 2014a). От температуры зависит и характер влияния солености, например, при температуре 10 °С была отмечена положительная зависимость длины тела копеподы *A. salinus* от солености, а при температуре > 20 °С – отрицательная (Rokneddine, 2004). Из всего этого следует общий вывод, что уменьшение массы тела позволяет виду существовать в более широких диапазонах солености и концентрации пищи. Вероятно, этим можно частично объяснить и тот факт, что с ростом солености из сообщества в первую очередь «выпадают» крупноразмерные виды животных (Плотников, 2016; Shadrin et al., 2019d).

Масса тела у личинок хирономид (Shadrin et al., 2019a) уменьшается в большей степени, чем их длина (Shadrin et al., 2019a). Это обусловлено, прежде всего, тем, что с ростом солености меняются пропорции, уменьшается относительная ширина головной капсулы. Наличие подобных тенденций в гиперсоленой среде показано также для ряда видов рыб и беспозвоночных (Gilchrist, 1960; Sweet, Kinne, 1964; Weaver et al., 2016). Масса тела в значительной степени определяет энергетический баланс популяций животных и их роль в экосистемах, поэтому влияние солености на эту характеристику

требует более глубокого изучения. Рассчитывая массу тела через его длину, следует помнить, что параметры уравнения связи массы и длины могут существенно зависеть от солености (Shadrin et al., 2019a).

6.2. Соленость и пространственное распределение животных в водоеме

Наличие вида в любом водоеме или отдельной его части определяется множеством факторов, а не только соленостью. Рядом расположенные водоемы с близкими параметрами среды часто имеют разную структуру зооценозов. Популяции животных не распределены в водоеме гомогенно, как правило, имеется довольно выраженная горизонтальная и вертикальная структура.

6.2.1. Существование в водоемах

Находящиеся рядом водоемы, даже имеющие сходные физико-химические и климатические условия, могут существенно различаться по набору существующих видов. Это достаточно хорошо известный феномен, и мы его здесь обсуждать не будем. Примером этого могут служить подобные гиперсоленые озера Крыма (Балушкина и др., 2009; Anufriieva et al., 2014; Anufriieva, Shadrin, 2014a, 2018; Голубков и др., 2018; Ануфриева и др., 2019a; Shadrin et al., 2019b,e), а также северная часть Тибетского плато, где расположено 26 гиперсоленых озер с соленостью и температурой, которые подходят для существования *Artemia* (Jia et al., 2015a). Однако рачки живут только в 15 из них. Это объясняется наличием множества факторов, включая фактор случайности, которые обуславливают наличие в водоеме того или иного вида (El-Shabrawy et al., 2015; Ануфриева и др., 2016; Shadrin et al., 2016). Соленость сама по себе не определяет того, будет ли данный вид существовать в конкретном водоеме, но она влияет на вероятность обитания вида/таксона в водоеме. Рост солености выше 35–40 г/л, как правило, уменьшает вероятность присутствия в водоеме даже высокогалотолерантных видов, что отмечено и в исследованиях авторов (рисунки 6.3, 6.4).

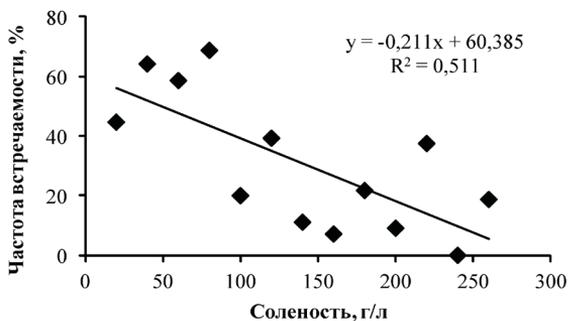


Рисунок 6.3. Зависимость частоты встречаемости остракоды *Eucypris mareotica* от солености в гиперсоленых водоемах Крыма (Ануфриева и др., 2019).

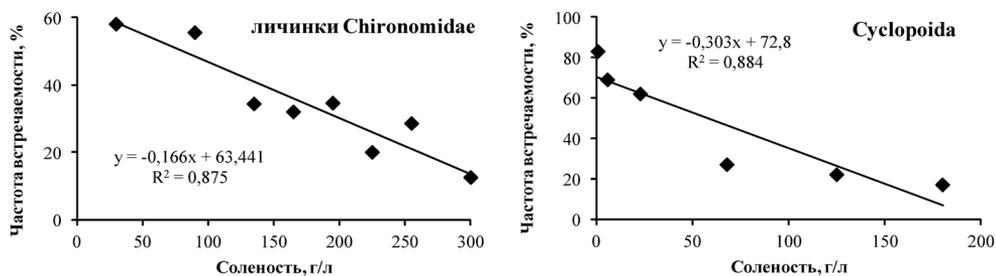


Рисунок 6.4. Зависимость частоты встречаемости личинок Chironomidae (Shadrin et al., 2017) и Cyclopoida (Ануфриева, 2016) от солености в гиперсоленых водоемах Крыма.

Соленость может рассматриваться как своеобразный экологический фильтр, определяющий возможность существования вида в водоеме, и жесткость действия фильтра усиливается с ростом солености (Шадрин, Ануфриева, 2018б; Anufriieva, Shadrin, 2018; Shadrin et al., 2019b). В целом, прямое и опосредованное влияние солености проявляется через взаимодействие факторов, которое можно представить в виде следующей схемы (рисунок 6.5).

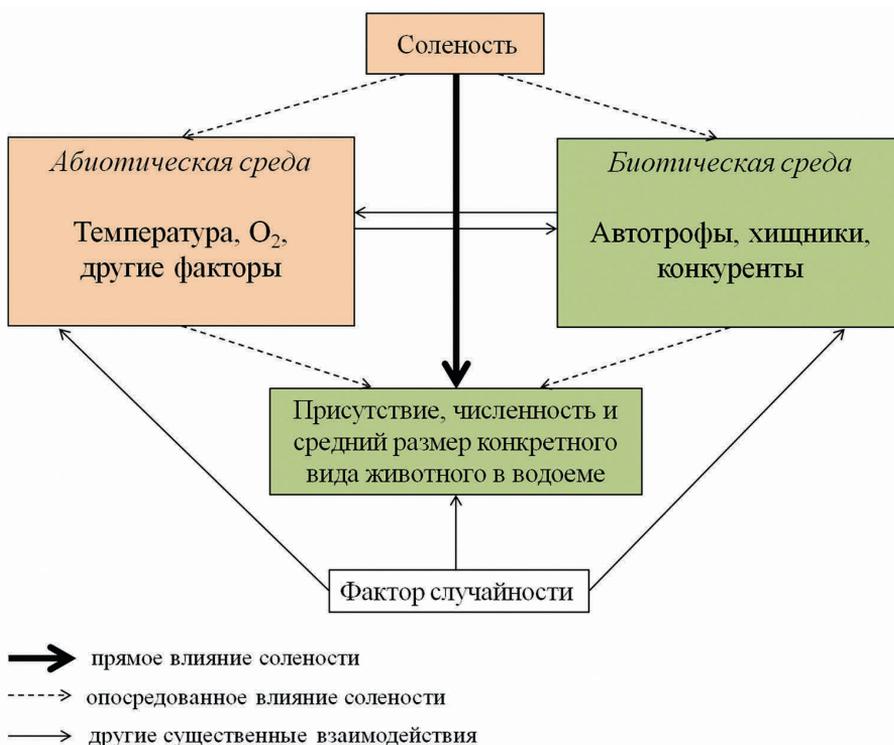


Рисунок 6.5. Прямое и опосредованное влияние солености на присутствие, численность и средний размер конкретного вида животного в водоеме.

6.2.2. Горизонтальная структура зооценоза в водоеме

Известны выраженные закономерности распределения животных в градиентах различных факторов, в том числе и солёности, что показано для разных водоемов. Это, например, довольно хорошо выражено в гиперсоленом заливе Сиваш (Азовское море), где солёность меняется с севера к югу от 30–40 до 100–110 г/л (Sergeeva et al., 2019; Shadrin et al., 2019c, d; Anufriieva, Shadrin, 2020). С увеличением солёности происходит как уменьшение общего числа видов животных и их трофических связей, так и нелинейные изменения количественных характеристик численности сообществ и популяций. При этом следует отметить, что, например, мейобентос и макробентос по-разному реагировали на градиент солёности, что, в частности, вело к уменьшению средних размеров бентосных животных. Отмечены существенные различия в откликах разных таксонов мейобентоса, в частности, Nematoda и Harpacticoida (Shadrin et al., 2019c).

Подобное показано и для многих других эстуариев и лагун разных регионов в широком диапазоне солёности (Hedgpeth, 1967; Lamptey, Armah, 2008; Carrasco, Perissinotto, 2012; Hossain et al., 2017a, b; Anufriieva et al., 2018b). Например, в эстуарии реки Казаманс (Сенегал) в диапазоне солёности от 35 до 120 г/л было отмечено значительное увеличение концентрации хлорофилла и уменьшение видового богатства зоопланктона с ростом солёности (Debenay et al., 1989). При этом изменение суммарной численности зоопланктона зависело от солёности нелинейно: с увеличением солёности от 35 до 70–80 г/л происходило постепенное уменьшение на два порядка, а при дальнейшем росте солёности отмечалось небольшое возрастание численности. В лагуне Лагартос (Мексика) количество видов рыб при солёности 35–40 г/л составляло 37–40 видов, при солёности 60 г/л – 26 видов и при солёности 90 г/л – 13 видов (Peralta-Meixueiro, Vega-Cendejas, 2011). В то же время в этой лагуне самая высокая численность рыб (539 экз./100 м²) была отмечена при солёности 90 г/л, в районе с солёностью 60 г/л она составляла 17 экз./100 м², а там, где солёность была 35–40 г/л, она колебалась от 23 до 47 экз./100 м². Резкое уменьшение количества видов рыб с ростом солёности выше 40–50 г/л отмечено и в других подобных водных системах (Hedgpeth, 1967; Whitfield et al., 2006).

Солёность не единственный фактор, влияющий на распределение и количественные характеристики видов. Все факторы действуют одновременно, часто трудно выделить ведущий фактор (Rolston et al., 2010; Shadrin et al., 2019c, d). Например, интенсивное развитие плавучих матов нитчатой зеленой водоросли *Cladophora* spp. может смягчать эффект влияния роста солёности на разнообразие бентоса и планктона в одних случаях и усиливать в других (Shadrin et al., 2018, 2019c, d). В мелководных гиперсоленых водоемах Крыма ветровой фактор может в существенной степени маскировать влияние солёности на пространственное распределение зоопланктона (Verkuil et al., 1993; Anufriieva, Shadrin, 2020), состав и количественные характеристики планктона могут быть очень разными у наветренного и подветренного берегов. В частности, цисты и взрослые особи *Artemia* у разных

берегов имели большую численность. Реакция на ветер была несколько различной у самцов и самок. Вероятно, это объясняется возрастными и половыми различиями в вертикальном распределении. На пространственное распределение животных влияют и многие факторы: концентрация пищи, температура, концентрация кислорода, наличие убежищ и т.д. Следует заметить, что соленость может влиять на различные характеристики среды (см. главу 1.2), определяющие пространственное распределение животных. В частности, повышение солености ведет к уменьшению растворимости кислорода и часто к увеличению концентрации органического вещества, что результируется в большей частоте гипоксийных и аноксийных событий (Rolston et al., 2010; Shadrin et al., 2019c, d; Anufrieva et al., 2022b). Частота возникновения и продолжительность таких событий может влиять на распределение животных значительно сильнее, чем высокая соленость сама по себе. Интересно отметить, что часто способность животных существовать в таких условиях связана с наличием у них симбионтных хемосинтетических бактерий, которые в настоящее время найдены у шести типов животных (Stewart et al., 2005; Rolston et al., 2010). К сожалению, данный вопрос в гиперсоленых условиях еще недостаточно изучен.

Распределение того или иного вида в градиенте солености может в первую очередь определяться присутствием популяций хищников, которое будет зависеть от их галотолерантности. Например, в заливе Сиваш наличие популяции артемии на той или иной станции зависит от присутствия и численности хищников, и только при солености выше 80–90 г/л пресс хищников перестает быть ограничивающим фактором (Shadrin et al., 2018; Anufrieva, Shadrin, 2020).

В настоящее время накоплено много данных о том, что, как правило, планктонные животные распределены в пространстве не равномерно, а в виде довольно плотных скоплений (Hamner, Carleton, 1979; Hamner, 1985; Ambler et al., 1991; Ambler, 2002; Шадрин, Ануфриева, 2018в). Это показано и для гиперсоленых вод, в частности, в гиперсоленых водоемах Крыма (рисунок 6.6) и Индии в безветренную погоду наблюдали довольно плотные скопления *Artemia*, по форме близкие к шарам диаметром 30–50 см



Рисунок 6.6. Скопления рачков артемий в крымском гиперсоленом озере Ялы-Мойнаки.

(Anufriieva, Shadrin, 2014b), это же наблюдали и в других регионах (Mason, 1966; Lenz, 1980; Sanchez et al., 2012).

В экспериментах с мезокосмами также отмечали подобное (Jones, Wurtsbaugh, 2014). Плотные скопления близкого размера образуют и ветвистосусые ракообразные *M. salina* (Загородняя, Шадрин, 2004; Anufriieva, Shadrin, 2014b). Причины и механизмы образования таких скоплений до конца неизвестны, хотя и предложен ряд возможных объяснений. Авторы считают, что такие приспособления являются адаптацией, повышающей эффективность группового питания и стабилизирующей систему «фитопланктон – питающиеся им ракообразные» (Anufriieva, Shadrin, 2014b; Шадрин, Ануфриева, 2018в). Есть и попытки объяснения феномена скопления рачков действием паразитарного фактора – зараженные паразитами рачки имеют тенденцию к скоплению (Rode et al., 2013). Однако такое объяснение кажется авторам некорректным, т.к. повышенный уровень заражения рачков паразитами в скоплениях можно объяснить тем, что в скоплениях рачки имеют большую вероятность заполучить паразита. Вопросы, связанные с причинами и механизмами образования скоплений животных, а также роль этих агрегаций в функционировании экосистем являются чрезвычайно интересными и требуют более глубокого изучения (Ивлев, 1977; Михеев, 2006; Шадрин, Ануфриева, 2018в). На горизонтальную неоднородность пространственного распределения в гиперсоленых водоемах, включая крымские, влияет как наличие зарослей водной растительности и хищников, так и другие факторы (Shadrin et al., 2019e, 2020c, d; Anufriieva et al., 2022b; Yakovenko et al., 2022). Например, в гиперсоленом крымском озере Мойнаки заросли морской травы *Ruppia* sp. являются одним из основных факторов, определяющих неоднородность распределения видов Cladocera, Amphipoda, личинок Chronomidae и других таксонов.

Суммируя все вышеизложенное, можно считать, что соленость приобретает критическое значение для видов животных, как правило, при достижении 70–150 г/л. У разных видов животных будет свое значение, что показано в водоемах и экспериментах с мезокосмами (Barnes, Wurtsbaugh, 2015). Поэтому зависимость распределения животных от солености не может быть описана в общем виде, необходимо анализировать конкретные уникальные ситуации, иначе говоря «... каждый экологический факт надо рассматривать как целостное явление ...» (Ивлев, 1977, стр. 8). Можно лишь утверждать, что с ростом солености все большее число видов достигает своего критического уровня солености.

6.2.3. Вертикальная структура зооценоза в водоеме

Вертикальное распределение животных в гиперсоленых водах также имеет свои особенности. Совместное исследование с китайскими коллегами на одном из тибетских гиперсоленых озер показало, что распределение по вертикали цист, науплиусов, самцов и самок *Artemia* различалось между собой в летний и осенний периоды (Jia et al., 2015a). При этом отмечены

сезонные различия в характере распределения. Распределение ювенильных и взрослых особей демонстрировало два четко выраженных пика – один на глубине 0,25–0,50 м и второй на глубине 10–14 м. Оба пика привязаны к пикам концентрации пищевых объектов. При этом верхний пик связан с повышенной концентрацией фитопланктона, а нижний – пурпурных бактерий. Численность науплиусов летом монотонно убывала с глубиной, в период осеннего исследования науплиусов не было. Подобные закономерности вертикального распределения различных возрастных стадий *Artemia* отмечены и в Аральском море (Arashkevich et al., 2009). Эксперименты в высоких (2 м) цилиндрических стратифицированных мезокосмах показали близкие закономерности: молодь часто концентрировалась в верхнем 2 см слое, а взрослые артемии – в нижней части верхнего столба над хемоклином (Jones, Wurtsbaugh, 2014). Рачки при этом были распределены агрегировано, их «стайки» часто ныряли в аноксичный слой, не более чем на 30 секунд, для питания, так как там концентрация взвешенного органического вещества была в 20–60 раз выше. Общее заключение из вышеприведенных полевых и экспериментальных данных: артемии в стратифицированной водной толще концентрируются либо у поверхности, либо на границе с аноксичным слоем, где больше пищевых объектов.

Опыты в высоких сосудах показали, что рост солености ведет к значительному уменьшению вертикальной составляющей движения взрослых *Artemia* (Anufriieva, Shadrin, 2014b). Так, например, при не очень высокой солености (до 100 г/л) взрослые рачки активно перемещались по всему объему сосуда, а при более высокой солености двигались, в основном, в сантиметровом придонном слое, проводя там в среднем 80% всего времени. Наблюдения за поведением *Artemia* в неглубоких гиперсоленых лужах с развитой донной биопленкой показали, что они концентрируются у дна (Anufriieva, Shadrin, 2014b). Это было объяснено тем, что у дна за счет интенсивного фотосинтеза биопленок наблюдается повышенная концентрация кислорода, но не исключена и возможность питания рачков микроводорослями и бактериями биопленок. На вертикальное распределение взрослых артемий и гаммарусов в водной массе могут влиять и паразиты, например цестоды, изменяя фототаксис с отрицательного на положительный (Cézilly et al., 2000; Thomas et al., 2010).

Существенное влияние на вертикальное и биотопическое распределение животных в гиперсоленых водоемах Крыма, как показали наши исследования, оказывает развитие плавучих матов зеленой нитчатой водоросли *Cladophora* spp. (Shadrin et al., 2017, 2018, 2019c, d; Prazukin et al., 2018; Празукин и др., 2019). Под матами часто образуются гипоксичные или аноксичные условия, что ведет к тому, что практически все животные (личинки Chironomidae, Ostracoda, Harpacticoida, Nematoda) покидают дно и переходят к существованию в планктоне или плавучих матах. В то же время маты *Cladophora* могут поддерживать существование большого количества животных (Prazukin et al., 2018; Ануфриева и др., 2019; Празукин и др., 2019).

6.3. Временная изменчивость видовой структуры и численности животных

Соленость влияет на распределение животных, при этом в гиперсоленых озерах и лагунах, как правило мелководных, она является одним из наиболее изменчивых факторов среды на различных временных масштабах. Примером могут служить гиперсоленые водоемы Крыма, где вследствие как антропогенных, так и природных причин соленость изменяется в очень широком диапазоне (Ivanova et al., 1994; Балущкина и др., 2009; Shadrin, Anufriieva, 2013a; Голубков и др., 2018; Шадрин и др., 2018; Anufriieva, Shadrin, 2020). Представление о пределах колебаний солености в конкретных водоемах Крыма дает таблица 6.1, где суммированы данные многолетних исследований.

Среди изменений солености можно выделить флуктуации, обусловленные природными ритмами (Shadrin, Anufriieva, 2013a; Голубков и др., 2018), и направленные изменения, вызванные антропогенной деятельностью, в результате которой соленость может направленно расти или снижаться (Shadrin et al., 2012, 2018, 2019c, d; Anufriieva et al., 2014; Шадрин и др., 2018; Anufriieva, Shadrin, 2020). Среди природных ритмов следует отметить сезонные колебания солености и межгодовые различия. При этом и те и другие вызывают изменения в составе животных. Кардинальные различия видового состава фауны отмечены в ряде озер Крыма (Тобечикское, Бакальское, Марфовское, Киркояшское и др.) при естественных многолетних колебаниях солености (Загородняя и др., 2008; Балущкина и др., 2009; Голубков и др., 2018; Shadrin, Anufriieva, 2013a). Если в годы с соленостью 40–70 г/л в планктоне доминируют Cladocera, Copepoda (Calanoida, Cyclopoida) и Amphipoda, то в годы с соленостью 100 г/л и выше доминируют *Artemia* spp. В гиперсоленых озерах Крыма существует 4 двуполовых вида *Artemia* и разноплоидные популяции (Lantushenko et al., 2022). Подобные

Таблица 6.1. Пределы временной изменчивости солености в некоторых гиперсоленых озерах Крыма в период с 2004 по 2020 гг.

Озеро/лагуна	Координаты	Соленость, г/л	
		минимальная	максимальная
Тобечикское	45°11' с. ш. 36°18' в. д.	50	370
Кояшское	45°04' с. ш. 36°13' в. д.	160	360
Марфовское	45°12' с. ш. 36°06' в. д.	90	440
Бакальское	45°45' с. ш. 33°11' в. д.	30	110
Шимаханское	45°10' с. ш. 36°25' в. д.	30	420
Айгульское	45°56' с. ш. 34°03' в. д.	80	320
Узунларское	45°05' с. ш. 36°07' в. д.	105	360
Кучук-Аджиголь	45°06' с. ш. 35°27' в. д.	5	90
Залив Сиваш (южная часть)	45°24' с. ш. 35°19' в. д.	22	128

изменения отмечены и в озерах Кызыл-Яр и Мойнаки, где существенные изменения солености произошли в результате антропогенного воздействия (Шадрин и др., 2018; Shadrin et al., 2019e). В гиперсоленом заливе Сиваш (Азовское море) в результате строительства Северо-Крымского канала, а затем его закрытия в 2014 г., дважды происходили резкие изменения солености с полной трансформацией экосистемы залива (Shadrin et al., 2019c,d; Anufriieva, Shadrin, 2020; Anufriieva et al., 2022b). Структура и численность фауны кардинально менялись. Похожие изменения отмечены и в экосистемах водоемов других регионов (Wurtsbaugh, Berry, 1990; El-Shabrawy et al., 2015; Shadrin et al., 2016; Afonina, Tashlykova, 2020).

Сезонные изменения солености также ведут к подобным перестройкам фауны. Например, наше исследование озера Янышского (Крым) показало, что весной и в начале лета при солености 30–50 г/л массово развивались ракообразные *Arctodiaptomus salinus* (Daday, 1885) и *Daphnia* (*Stenodaphnia*) *atkinsoni* Baird, 1859, а летом при солености выше 100 г/л доминировали *Artemia* spp. с небольшим присутствием *A. salinus* и полным отсутствием *D. atkinsoni* (Загородняя и др., 2018).

При этом в широких пределах флуктуируют и другие факторы, влияющие на возможность активной жизнедеятельности животных. Экосистема, включая ее планктонные и бентосные трофические сети, сложным образом реагирует на взаимодействие солености, температуры и доступности пищевых ресурсов. Это, в частности, убедительно показано при анализе многолетней (1994–2018 гг.) динамики экосистемы Большого соленого озера в США (Barrett, Belovsky, 2020). Видовая структура менялась в меньшей степени, чем можно было ожидать при учете только колебаний солености от 82 до 175 г/л. Большую роль играла согласованность в определенной степени изменений солености, температуры, первичной продукции. При анализе влияния колебаний солености на фаунистическую составляющую экосистем необходимо учитывать как прямое влияние солености на популяции животных, так и опосредованное влияние на них через другие компоненты экосистемы.

Флуктуации солености часто приводят к существенной трансформации видовой структуры и биотических отношений, что, в частности, показано для водоемов Крыма (Ivanova et al., 1994; Балущкина и др., 2009; Shadrin, Anufriieva, 2013a; Anufriieva, Shadrin, 2020) и других регионов (Wurtsbaugh, Berry, 1990; Carrasco, Perissinotto, 2012; Shadrin et al., 2016, 2018; Anufriieva et al., 2018b; Barrett, Belovsky, 2020). При этом некоторые массовые галотолерантные виды присутствуют в экосистеме в широком диапазоне солености, но частота их встречаемости и общая численность меняются в широких пределах. Это, в частности, показано для *Artemia* spp., Cyclopoidea, Ostracoda, Chironomidae (Ануфриева, 2016; Shadrin et al., 2017; 2019e; Ануфриева и др., 2019a). Многие виды животных в изменчивых гиперсоленых водоемах в активном состоянии присутствуют очень ограниченное время и достигают высочайшей численности, эффективно используя подходящее соленосное «окно» (Ануфриева, Шадрин, 2014; Ануфриева, 2016;

Загородняя и др., 2018; Ануфриева и др., 2019а). Основную часть времени многие виды животных могут находиться в покоем состоянии, пережидая неподходящие условия среды (Shadrin et al., 2015а). Сохраняющиеся в донных отложениях покоящиеся стадии в определенном смысле являются памятью экосистемы, которая обеспечивает «сглаживание» резких изменений биотической структуры водоемов (Shadrin et al., 2015а; Shadrin, 2018b).

Флуктуации солености приводят к существенной трансформации видовой структуры и биотических отношений. Соленость воздействует как непосредственно на популяции животных, так и опосредовано через влияние на другие компоненты экосистемы. Соленость, температура и биотические факторы определяют видовую структуру и численность видов, но ни один из этих факторов не является единственно определяющим трансформации зооценозов в гиперсоленых озерах. Вероятно, вся совокупность учтенных и неучтенных факторов, наряду с фактором случайности, определяет численность видов в таких изменчивых экосистемах, как гиперсоленые водоемы.

ГЛАВА 7. РОЛЬ ЖИВОТНЫХ В ЭКОСИСТЕМАХ

7.1. Животные в системе биотических связей

Относясь к гетеротрофному звену, животные характеризуются большим разнообразием связей как друг с другом, так и с другими группами организмов. Среди них можно выделить как трофические, так и топические. Диапазон пищевых объектов у животных гиперсоленых вод очень широк – от архей и бактерий до цветковых растений, животных и детрита (Thurber et al., 2012; Gao et al., 2017; Anufriieva et al., 2018b; El-Shabrawy et al., 2018; Lopes-dos-Santos et al., 2019; Shadrin et al., 2019e). Интересно отметить, что ряд видов ракообразных, обитая в слое с кислородом, может периодически нырять в аноксигенный слой для питания пурпурными бактериями. В частности, это показано для жаброногих *Artemia* (Barnes, Wurtsbaugh, 2015), а также копепод *Leptodiptomus connexus* (Light, 1938) и *Arctodiptomus salinus* (Overmann et al., 1999; Tolomeev et al., 2010).

Отдельные виды животных занимают разные позиции в трофических сетях, при этом у большинства изученных видов животных широкий пищевой спектр (Belgrano et al., 2005; Gascuel et al., 2005), что делает их как бы «размазанными» между трофическими уровнями. В гиперсоленых водах у ряда видов отмечен широкий диапазон пищевых объектов. Возьмем, например, остракоду *E. mareotica*, в рацион вида входят бактерии, планктонные и эпибионтные водоросли, грибы, инфузории, представители различных групп животных (Anufriieva et al., 2018a, c). Не менее широк пищевой спектр у амфиподы *G. aequicauda*; в его состав входят водоросли, детрит, разноразмерные животные, отмечены случаи каннибализма (Shadrin et al., 2019e; Shadrin et al., 2020c, d, 2021c). Рацион амфиподы *G. aequicauda* включает планктонных животных размером от 1,0 до 10,0 мм и бентосных от 0,5 до 10,0 мм. Интересно было бы сравнить, как широки в среднем пищевые спектры животных в «нормальных» и экстремальных условиях, в частности, гиперсоленых, но пока данных для этого недостаточно. В то же время имеются отдельные данные, которые показывают, что состав рациона существенно отличается в гиперсоленых водах и в водах с меньшей соленостью (Vieira Júnior et al., 2020). Доля животных в рационе резко уменьшается в гиперсоленых условиях, а объем растительной пищи увеличивается (Vieira Júnior et al., 2020). В собственных исследованиях показано, что амфипода *G. aequicauda* в зарослях морской травы *Ruppia* в гиперсоленом озере Мойнаки почти не потребляет личинок хирономид, а вне зарослей питается ими очень интенсивно (Shadrin et al., 2021c, d). Все это свидетельствует о том, что положение вида в трофической сети зависит от абиотических и биотических характеристик местообитания.

Среди трофических связей между животными разных видов можно выделить как тип «хищник–жертва» (Anufriieva et al., 2018c; Shadrin et al., 2019e), так и тип «паразит–хозяин» (Paladini et al., 2011; Sanchez et al., 2016a, b).

Отношения типа «хищник–жертва» довольно неплохо изучены в гиперсоленых водах (Por, 1980; Wurtsbaugh, Berry, 1990; Балушкина и др., 2009; Carrasco, Perissinotto, 2012; Lin et al., 2017; Голубков и др., 2018; Шадрин, Ануфриева, 2018б; Anufriieva et al., 2018a, c; Shadrin et al., 2019e, 2020c, d, 2021c, d). При этом в таких водоемах роль хищников выполняют всеядные беспозвоночные животные или посещающие водоем птицы и летающие насекомые (Ануфриева, Шадрин, 2015; Shadrin et al., 2019e). Например, в Крыму, по данным авторов, это в первую очередь амфипода *G. aequicauda* (Shadrin et al., 2019c, d, e, 2021c, d) и остракода *E. mareotica* (Anufriieva et al., 2018c; Shadrin et al., 2019e). Для различных случаев показано, что хищники могут полностью подавлять развитие популяций жертв, «исключая» их из экосистемы (Wurtsbaugh, Berry, 1990; Sultana et al., 2011; Shadrin et al., 2019e; Anufriieva, Shadrin, 2020; Shadrin et al., 2019e, 2020c, d, 2021c). Всеядные виды, такие как *G. aequicauda* и *E. mareotica*, могут существенно подавлять развитие популяций *Moina salina* Daday, 1888 и *Artemia* (Shadrin et al., 2019c, d, e, 2020d, 2021c, d). Этот вывод следует из наличия негативной связи численности жертв с численностью гаммарусов или остракод в озерах (рисунки 7.1–7.3).

В экспериментах определены скорости потребления ветвистоусых ракообразных *M. salina* амфиподой *G. aequicauda* (Shadrin et al., 2020d). Эти эксперименты по питанию подтверждают выводы, сделанные из полевых

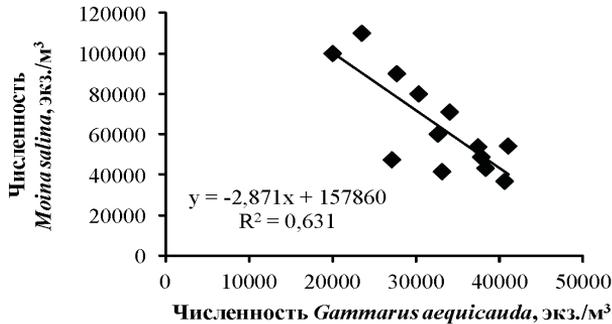


Рисунок 7.1. Корреляционная зависимость между численностью *Moina salina* и *Gammarus aequicauda* в крымском гиперсоленом озере Мойнаки в июле–августе 2018 г. (Shadrin et al., 2020d).

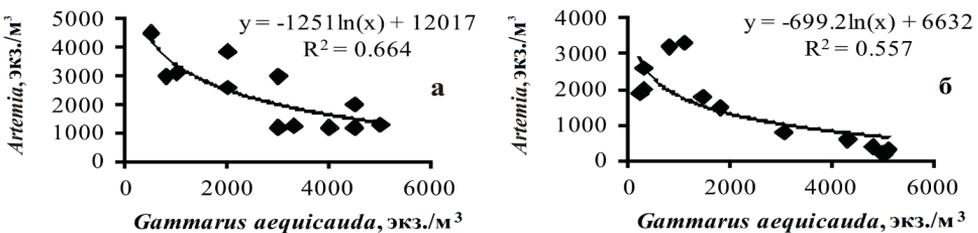


Рисунок 7.2. Связь между численностью популяций *Gammarus aequicauda* и *Artemia* в озере Мойнаки: а – май–сентябрь 1998 г., б – май–август 1999 г. (Shadrin et al., 2019e).

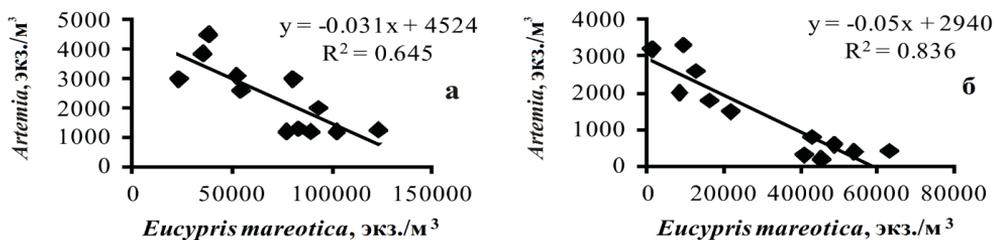


Рисунок 7.3. Связь между численностью популяций *Eucypris mareotica* и *Artemia* в озере Мойнаки: а – май–сентябрь 1998 г.; б – май–август 1999 г. (Shadrin et al., 2019e).

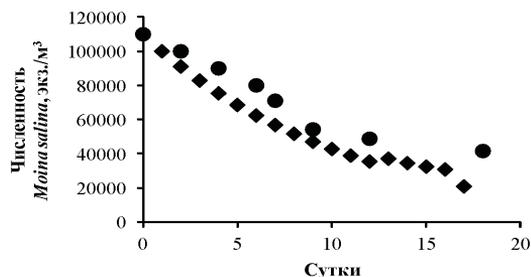


Рисунок 7.4. Сравнение величин численности *Moina salina*, рассчитанных по экспериментальным и полевым данным в озере Мойнаки с 18 июля по 5 августа 2018 г. (круги – в озере, ромбы – рассчитанные экспериментально) (Shadrin et al., 2020d).

наблюдений (Shadrin et al., 2019e, 2020c, d). Используя полученные экспериментальные данные, для исходных численностей гаммарусов и мойн рассчитали динамику численности мойн и сравнили с динамикой численности мойн в озере (рисунок 7.4). Ход двух кривых практически совпал, различия рассчитанных и наблюдаемых величин не превышали 11%.

Условием существования жертв (например, артемий) при прессе хищников является их большая галотолерантность, способность лучше переносить флуктуации солености. Принципиальных отличий в организации систем «хищник–жертва» в гиперсоленых водах нет, поэтому здесь авторы их более обсуждать не будут.

Отношения типа «паразит–хозяин». Разнообразие животных-паразитов в гиперсоленых водах описано ранее, здесь лишь кратко коснемся их роли в экосистемах. Несмотря на небольшое разнообразие животных-паразитов в таких условиях, они могут играть важную функциональную роль, как и в других водоемах. Не вдаваясь глубоко в вопрос, авторы лишь приведут несколько примеров.

Например, цестода *Confluaria podicipina* (Szymanski, 1905), паразитирующая в *Artemia*, влияет на многие характеристики рачков, а именно, ведет к биохимическим изменениям (увеличение уровня гликогена, каротиноидов и гемоцианина), понижает иммунитет, понижает интенсивность потребления кислорода и пищи, изменяет поведение, уменьшает скорость размножения и т.д. (Thomas et al., 2010; Sanchez et al., 2016a). Однако заражение цестодами может повышать устойчивость *Artemia* к токсикантам. В частно-

сти, экспериментально показано, что в широком диапазоне концентраций мышьяка смертность рачков с паразитами (9 видов цестод) значимо ниже, чем незараженных (Sanchez et al., 2016b). Токсичность соединений мышьяка с увеличением температуры растет, при этом, как показали опыты, положительный эффект цестод на выживаемость артемий количественно сильнее выражен при 29 °С, чем при 25 °С (Sanchez et al., 2016b).

Другие виды *Platyhelminthes* и *Acanthocephala* оказывают не менее существенное влияние на биохимический состав и функциональные характеристики артемий и гаммарусов (Cezilly et al., 2000; Thomas et al., 2010; Sanchez et al., 2016a). Паразитические цестоды, у которых *Artemia* spp. или гаммарусы – промежуточные хозяева, а птицы – окончательные хозяева, при интенсивном заражении рачков приводят к смене их окраски с белой на красную (Cezilly et al., 2000; Sanchez et al., 2009; Thomas et al., 2010). При этом, как показали эксперименты, красные рачки выедаются птицами в несколько раз эффективнее, чем неокрашенные особи. Интересно отметить, что и другой хищник *Trichocorixa verticalis* (Fieber, 1851) (Heteroptera, Corixidae) значительно интенсивнее выедает окрашенных артемий (Cespedes et al., 2017). Брюхоногий моллюск *Cerithideopsis californica* (Haldeman, 1840), обитая при относительно высокой солености (до 60 г/л), интенсивно заражается несколькими видами Trematoda, которые существенно повышают смертность моллюсков при гипоксии (Sousa, Gleason, 1989). Говоря о влиянии солености на отношения в системе «паразит–хозяин», необходимо знать отклик на соленость и паразита, и хозяина. Вероятно, этот вопрос наиболее остро стоит в случае хозяев-осмоконформеров. Есть немногочисленные данные, посвященные этому вопросу, которые позволяют предположить меньший диапазон галотолерантности у паразитов по сравнению с их хозяевами (Studer, Poulin, 2012). В целом в гиперсоленых местообитаниях этот вопрос все еще практически не изучен.

Симбиоз животных с автотрофами – водорослями и прокариотами – довольно широко распространен (Заика, 1991; Dubilier et al., 2008; Duperron, 2010), и гиперсоленые воды в этом отношении не исключение (Ros, Kodríguez, 1985; Hickman, 2003). Симбионты могут обеспечивать до 40% поступления энергии в организм, как бы делая животных миксотрофами, что усложняет общую картину трофической сети. Существуют экосистемы, например, коралловые рифы, где водоросли симбионты вносят существенный вклад в суммарную первичную продукцию сообществ (Заика, 1991). В экосистемах сипов и черных курильщиков симбионты-хемосинтетики часто играют важную экосистемную роль (Dubilier et al., 2008; Duperron, 2010). Экосистемная роль подобных симбиозов в гиперсоленых водах практически не изучена, хотя можно предположить, что в некоторых случаях она может быть существенной, особенно при дефиците кислорода.

Кроме биоэнергетического значения такие симбиозы могут играть и важную метаболическую роль. В соленой воде в симбиотических ассоциациях от первичного продуцента к хозяину существенная часть углерода (до 40% и более) может поступать в виде гликогена, эффективного осмолита (Заика, 1991). Таким образом, симбионты в значительной степени могут

обеспечивать возможность животных-хозяев существовать в гиперсоленой среде (Ros, Kodríguez, 1985; Hickman, 2003). Это чрезвычайно интересный вопрос для дальнейшего изучения.

Эпибионты животных, существуя на поверхности своих хозяев, могут ощутимо влиять на поведение этих хозяев, их энергетический баланс, выживаемость, роль в экосистемах (Ковалева, 1983; Шадрин, 1990; Weissman et al., 1993; Шадрин и др., 2002; Gilbert, Schröder, 2003; Visse, 2007). В гиперсоленых водоемах данный вопрос направленно не изучали. В то же время в Крыму отмечено массовое развитие двух видов сидячих инфузорий – *Acineta (Acinetides) infundibuliformis* (Wang et Nie, 1933) (Phyllopharyngea) и *Cothurnia maritima* Ehrenberg, 1838 (Oligohymenophorea) – на массовых видах Harpacticoida при солености до 120 г/л (Павловская и др., 2009, Довгаль, Сергеева, 2016).

Микробиом кишечника представляет собой совокупность микроорганизмов, бактерий, вирусов, простейших и грибов, которые присутствуют в желудочно-кишечном тракте животного. В медицине экспоненциально растет внимание к структуре, функционированию и роли этой совокупности организмов в определении состояния организма человека. В экологии также благодаря последним открытиям растет понимание важной роли этих микробиомов у разных видов, в том числе и беспозвоночных животных (Mente et al., 2016; Abdelrhman et al., 2017; Pascoe et al., 2017; Steinberg, 2018; Tello et al., 2019). Известные советские биологи В.Н. Беклемишев (1951) и Л.Г. Раменский (1952) первыми ввели в науку понятие «консорция» как целостная система взаимосвязанных видов, состоящая из вида детерминанта (центрального вида) и всей совокупности остальных видов, зависящих от центрального вида энергетически, метаболически или топически. В индивидуальную консорцию каждого животного входят весь его микробиом, паразиты и эпибионты; осознание важности консорционного подхода в экологии растет (Харченко, Протасов, 1981; Шадрин, 2009; Goffredi, 2010; Розенберг, Зинченко, 2014; Zawierucha et al., 2017). Реально каждая особь животных является целостной консорцией организмов, которую необходимо изучать интегрально, чтобы понять ее функциональные возможности и ограничения. К сожалению, исследование микробиомов кишечника разных видов животных в гиперсоленой среде по-настоящему еще не начато, хотя и появляются первые статьи, которые касаются пока только *Artemia* spp. (Ткаvc et al., 2011; Nougúé et al., 2015; Quiroz et al., 2015). Эти исследования показали большое разнообразие микробиома (Proteobacteria, Bacteroidetes, Firmicutes, Actinobacteria и Cyanobacteria), зависимость таксономического состава от возраста рачков и солености, а также его важную функциональную роль. Бактерии выполняют множество важных для хозяина функций: снабжение хозяина пищей и различными эссенциальными веществами, в том числе и осмолитами; участие в переработке и усвоении пищи; обеспечение и усиление иммунитета и другие. Несомненно, что подобные исследования необходимо расширять и углублять.

Влияние матов нитчатой зеленой водоросли *Cladophora* на структуру фауны осуществляется как через трофические связи, так и через модифи-

кацию среды (Празукин и др., 2008; Балущкина и др., 2009; Голубков и др., 2018; Prazukin et al., 2018, 2021; Shadrin et al., 2019a,b, 2021a,b; Anufrieva et al., 2022a). Анализ полученных данных показал:

1. Зеленая нитчатая водоросль *Cladophora* создает в гиперсоленых озерах Крыма плотные донные и плавучие маты, биомассой до 0,5 кг (сухая масса)/м², покрывая ими большие площади в отдельных водоемах. Их продукция может превосходить продукцию фитопланктона более чем в 70 раз.

2. *Cladophora* существенно влияет на абиотические параметры среды (вертикальное распределение солнечной радиации, температуры, рН, Eh и др.). Например, температура под матом на глубине 40–50 см может быть на 10–14 °С ниже, чем на поверхности мата.

3. Маты кладофоры являются ключевым фактором, определяющим кислородный режим. Летом в поверхностном слое мата происходят суточные колебания кислорода от 0 до 250% насыщения и более. Часто под матами формируются гипоксические и аноксические зоны, что ведет к исчезновению отдельных видов донных животных и переходу других к жизни в матах и планктоне.

4. Нити кладофоры интенсивно обрастают одноклеточными водорослями, суммарная масса которых может достигать до 40% массы кладофоры. Формируется дополнительный пищевой ресурс для разных животных и их численность в матах достигает больших величин, например, Harpacticoida до $2,2 \times 10^6$ экз./м².

7.2. Трофические сети в градиенте солености

В настоящее время накоплено достаточно данных, чтобы сформулировать некоторые общие закономерности изменения структуры трофических сетей с ростом солености (Por, 1980; Wurtsbaugh, Berry, 1990; Балущкина и др., 2009; Carrasco, Perissinotto, 2012; Lin et al., 2017; Голубков и др., 2018; Шадрин, Ануфриева, 2018б и др.). Часть тенденций, приводимых ниже, сформулирована разными авторами ранее.

1. С увеличением солености длина трофической цепочки уменьшается (Балущкина и др., 2009; Carrasco, Perissinotto, 2012; Lin et al., 2017; Голубков и др., 2018; Шадрин, Ануфриева, 2018б). Увеличение трат на обмен и уменьшение ассимилированной энергии с ростом солености (глава 6) ведет к уменьшению K_2 , эффективности использования усвоенной энергии на рост, как следует из уравнения (Заика, 1985; Шадрин, 2011; Алимов и др., 2013):

$$K_2 = P/A = (A-R)/A, \quad (7.1)$$

где K_2 – эффективность использования усвоенной энергии на рост, P – суммарная продукция, R – суммарные траты на обмен, A – ассимилированная из пищи энергия.

Очевидно, что с уменьшением K_2 меньшая часть усвоенной энергии может быть передана на вышележащий трофический уровень. Это является наиболее очевидной причиной укорочения трофических цепей с ростом

солености. При наиболее высокой солености в экосистеме остается всего 2–3 элемента в трофических цепях (Carrasco, Perissinotto, 2012; Ануфриева, 2016; Шадрин, Ануфриева, 2018б).

2. С увеличением солености соотношение продукции более низкого и следующего трофических уровней будет уменьшаться, что объясняется в первую очередь тем, что эффективность использования усвоенной энергии на рост, K_2 , уменьшается (уравнение 7.1).

3. При этом происходит и уменьшение числа видов на каждом трофическом уровне, в предельных случаях – до одного вида на уровень (Carrasco, Perissinotto, 2012; Ануфриева, 2016; Шадрин, Ануфриева, 2018б). Популяция каждого вида должна поддерживать численность не ниже какой-то минимальной/критической (Dennis, 1989; Sun, Wells, 2015; McArdle, Woivod, 2020). При этом для длительного устойчивого существования популяции необходимо, чтобы случайные колебания ее численности были меньше ее средней численности (Мурзин, Мурзин, 2009). Чем меньше численность популяции, тем сильнее на нее влияют случайные процессы (Vanchurin et al., 2022), вероятность вымирания популяции в этом случае увеличивается. Для поддержания минимальной численности должна существовать достаточная продукция на предыдущем трофическом уровне. В соответствии с уравнениями (6.1–6.3, 7.1) следует, что с увеличением солености выше комфортной должно уменьшаться количество видовых популяций на каждом трофическом уровне, которые могут сосуществовать в экосистеме. Поддержание разнообразия требует затрат энергии (Букварева, Алещенко, 2005).

4. Общее количество элементов (популяций) в пищевой сети с увеличением солености также будет уменьшаться. Следует прямой вывод, что структура пищевой сети будет резко упрощаться. В то же время необходимо вспомнить, что сложность любой системы определяется не только количеством элементов в ней, но и количеством связей между элементами. Учитывая высокую пищевую пластичность как автотрофов, так и гетеротрофов, можно предположить увеличение количества связей между элементами. Если данное предположение верно, то сложность, а соответственно, и устойчивость системы трофических связей будет уменьшаться не так сильно, как следует из редукции числа ее элементов. Разумеется, сейчас это лишь предположение, требующее дальнейшей проверки.

5. С ростом солености временная изменчивость структуры трофических отношений с участием животных будет увеличиваться. Соленость является лишь одним из многих факторов окружающей среды, которые могут влиять на видовую структуру сообществ в гиперсоленых водах, но при этом она является одним из наиболее динамичных факторов в гиперсоленых озерах и лагунах. В то же время и другие факторы среды в этих водоемах демонстрируют повышенную временную изменчивость (глава 2). Результаты собственных исследований и литературные данные показывают большую временную изменчивость видовой структуры и численности массовых видов в гиперсоленых водоемах (Toumi et al., 2005; Velasco et al., 2006; Lamptey, Armah, 2008; Carrasco, Perissinotto, 2012; Shadrin, Anufrieva, 2013a; Shadrin et al., 2019c, d). Это позволяет предположить и высокую изменчивость

структуры трофических отношений. Конкретный анализ в этом направлении еще предстоит сделать.

6. С увеличением солености происходят существенные изменения размерной структуры звеньев трофической сети, наблюдается общий тренд уменьшения средних размеров во всех трофических звеньях. Это обусловлено рядом причин:

а) увеличение роли во всех звеньях одноклеточных организмов, в первую очередь прокариот (Joint et al., 2002; Шадрин, Ануфриева, 2018б);

б) среди животных, как об этом говорилось выше, с ростом солености происходит исчезновение из сообществ видов с более крупными размерами, а также уменьшение средних размеров у остающихся в сообществах видов (Barnes, Wurtsbaugh, 2015; Шадрин, Ануфриева, 2018б; Shadrin et al., 2019d).

7. Повышение доли ПП, выделяемой в среду в виде экзометаболитов, ведет к увеличению роли осмотрофных механизмов в питании гетеротрофов и уменьшению роли фаготрофных.

8. В гиперсоленых водоемах с высокой ПП доминируют детритные пищевые цепи с преобладанием прокариот. На наиболее высоких трофических уровнях с ростом солености начинают превалировать всеядные беспозвоночные и/или визитирующие хищники – летающие насекомые и птицы (Por, 1980; Cooper et al., 1984; Sánchez et al., 2006; Takekawa et al., 2006; Ануфриева, Шадрин, 2015; Conover, Bell, 2020).

9. При солености до 120–150 г/л структура трофической сети определяется прежде всего биотическими отношениями, а при более высокой – в первую очередь, соленостью (Шадрин, Ануфриева, 2018б; Hammer, Hurlbert, 1990; Barnes, Wurtsbaugh, 2015).

10. Трофические цепи оксигенного слоя пересекаются с таковыми аноксийного за счет того, что аэробные животные посещают аноксийную зону для питания (Light, 1938; Tolomeev et al., 2010; Barnes, Wurtsbaugh, 2015; Jia et al., 2015a), что может существенно повышать продукцию популяций таких животных.

11. С увеличением солености роль бентосных цепей в потоках вещества и энергии уменьшается, а планктонных – возрастает, в том числе, в связи с переходом все большей доли бентосных животных к существованию в планктоне (Голубков и др., 2018; Шадрин, Ануфриева, 2018б).

7.3. Влияние животных на среду обитания и круговорот элементов

В работах по экологии животных, как правило, большее внимание уделяется влиянию абиотических факторов среды на их популяции, а не влиянию животных на окружающую абиотическую среду. Гиперсоленые воды в этом не исключение, однако имеется ряд работ, где проанализировано влияние популяций животных на среду (Wurtsbaugh, Berry, 1990; Jones, Wurtsbaugh, 2014; Barnes, Wurtsbaugh, 2015; Jia et al., 2015a; Ануфриева и др., 2019а и др.).

7.3.1. Влияние жаброногого рачка *Artemia*

Artemia spp. являются наиболее обычными и массовыми животными в условиях высокой солености, поэтому большинство работ в этом направлении посвящено им. Во многих работах показано, что артемии могут выедать микроводоросли и взвешенные частицы, снижая их концентрацию во много раз (Wurtsbaugh, Berry, 1990; Wurtsbaugh, 1992; Балушкина и др., 2009; Barnes, Wurtsbaugh, 2015; Jia et al., 2015a). Суммируя эти данные, можно отметить, что происходят существенные изменения в составе и видовом обилии микроводорослей и инфузорий, циклах азота и фосфора. Увеличение глубины проникновения света в результате понижения мутности воды в разы приводит к интенсивному развитию пурпурных бактерий (Wurtsbaugh, Berry, 1990; Wurtsbaugh, 1992; Jia et al., 2015a). Меняется температурный режим и стратификация водного столба (Wurtsbaugh, Berry, 1990; Jia et al., 2015a).

В свою очередь, появление хищников, выедающих артемий (при солености ниже 80–90 г/л), например *T. verticalis* (Corixidae, Hemiptera), *G. aequicauda* (Amphipoda), *E. mareotica* (Ostracoda) или других может элиминировать популяцию артемий из экосистемы (Wurtsbaugh, Berry, 1990; Shadrin et al., 2019e; Anufrieva, Shadrin, 2020), приводя к прямо противоположным результатам.

Движение скоплений артемий может генерировать турбулентность, тем самым значительно увеличивая перемешивание в толще воды, влияя на биологические, физические и химические процессы в гиперсоленых озерах и лагунах (Jones, Wurtsbaugh, 2014; Houghton et al., 2018). Наличие популяции артемии в гиперсоленом озере может существенным образом воздействовать на цикл ртути в нем, увеличивая ее поступление в придонный аноксийный слой (Jones, Wurtsbaugh, 2014). Наши данные по гиперсоленым озерам Крыма показали, что *Artemia*, фильтруя взвешенные вещества, за 5–10 дней может выводить до 90% всех взвешенных форм ртути из водной толщи за счет седиментации фекальных пеллет на дно (Shadrin et al., 2022b). Присутствие артемий влияет и на характер донных отложений (Barnes, Wurtsbaugh, 2015; Jia et al., 2015a). Эти рачки являются важным фактором образования лечебных грязей в гиперсоленых озерах (Ivanova, 1994; Балушкина и др., 2009).

Ярким примером влияния вселения артемий на преобразование всех компонент экосистемы является результат совместных с китайскими учеными исследований, проведенных на высокогорном тибетском озере Дангксин Ко (его описание приведено во 2 главе), что представлено на рисунке 7.5.

Вид *Artemia sinica* Cai, 1989 был вселен в озеро и вызвал существенные преобразования экосистемы, которые можно кратко охарактеризовать следующим образом. Прежде всего, в озере сильно уменьшилась концентрация фитопланктона, что вызвало увеличение прозрачности воды в 2,5 раза. Продукция фитопланктона при этом увеличилась, в основном, за счет ускорения круговорота биогенных элементов и увеличения поступления в озеро фотосинтетически активной радиации. Более глубокое проникновение

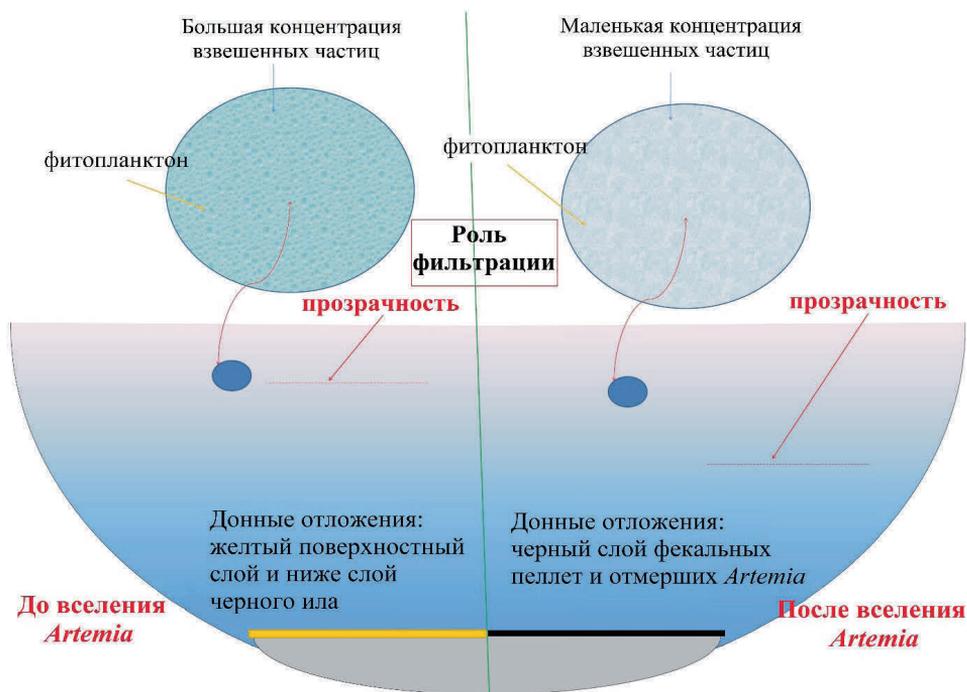


Рисунок 7.5. Результаты вселения *Artemia sinica* в высокогорное (4 475 м над уровнем моря) тибетское озеро Дангксин Ко (Jia et al., 2015a).

солнечной радиации в слой воды привело к опусканию слоя термоклина и массовому развитию пурпурных бактерий (аноксигенных фототрофов) в хемоклине. Изменился характер донных отложений. Многократно увеличилось количество птиц, кормящихся в озере, что в свою очередь ускорило оборот биогенных элементов.

7.3.2. Влияние *Ostracoda*

Среди остракод *E. mareotica*, широко распространенный в Евразии и Северной Африке, является наиболее галотолерантным видом, встречаясь в природе в диапазоне солености от 3 до 325 г/л (Ануфриева и др., 2019a). Многолетние исследования показали, что этот бенто-планктонный вид может достигать очень высокой численности в гиперсоленых озерах Крыма: в планктоне до 650 тыс. экз./м³, бентосе до 565 тыс. экз./м² и плавучих матах водорослей *Cladophora* spp. до 150 млн. экз./м² (Ануфриева и др., 2019a). Все острагоды формируют раковины с использованием кальция. Ранее было показано, что среди всех элементов в воде небольшого гиперсоленого крымского озера сезонная изменчивость концентрации кальция в несколько раз выше, чем других элементов (Губанов, Бобко, 2012), при этом минимумы концентрации кальция совпадали с максимумами численности остракод. Исходя из этого, выдвинули и проверили предположение, что в периоды массового развития рачки существенным образом влияют

на концентрацию кальция в воде (Ануфриева и др., 2019а, б). Предположение подтвердилось: при максимальной численности рачков до 80% и более всего кальция водной толщи было аккумулировано в биомассе рачков. Концентрация кальция и магния в воде достоверно негативно коррелировала с численностью остракод (Ануфриева и др., 2019а). Сезонные колебания концентрации Са и Mg в озере могут быть более чем на 50% объяснены изменениями численности остракод, коэффициенты детерминации (R^2) для уравнений регрессии равны 0,514 и 0,559, соответственно. Растворимость CaCO_3 , основной соли кальция, уменьшается с увеличением температуры (Хатчинсон, 1969). Таким образом, два процесса, в основном, определяют изменения концентрации кальция в воде – сезонные изменения температуры и развитие популяции остракоды *E. mareotica* (Ануфриева и др., 2019а, б). Весной начинается развитие популяции остракоды с потреблением кальция. Параллельно идет уменьшение растворимости CaCO_3 и увеличение его потребления остракодами, и где-то в июле–сентябре наблюдается его минимальная концентрация в воде. В это же время в озере перестают встречаться особи *E. mareotica*. С падением температуры за счет увеличения растворимости раковин (CaCO_3) растет концентрация кальция в воде. В январе–марте наблюдается максимальная концентрация кальция, и вскоре в озере массово начинают появляться остракоды.

7.3.3. Влияние животных на потоки кислорода и углерода

Баланс кислорода в озере можно описать следующим уравнением (Staeher et al., 2010; Shadrin et al., 2022a):

$$\Delta\text{DO}/\Delta t = \text{GPP} - \text{R} \pm \text{F} \pm \text{A}, \quad (7.2)$$

где $\Delta\text{DO}/\Delta t$ – изменение концентрации растворенного кислорода за интервал времени Δt ; GPP – валовая ПП; R – дыхание экосистемы; F – обмен O_2 между водной поверхностью и атмосферой; A – параметр, объединяющий все другие процессы, вызывающие изменения концентрации растворенного кислорода.

В крымском гиперсоленом озере Мойнаки провели суточные наблюдения концентрации кислорода и других параметров среды (температура, соленость, скорость и направление ветра, численность зоопланктона и бентоса) на трех станциях (Shadrin et al., 2022a). Используя уравнение (7.2) с учетом полученных данных, определили поправочные коэффициенты, а затем рассчитали параметры баланса. Результаты показали, что: 1) производство кислорода при фотосинтезе за сутки превышало его потребление озерным сообществом на всех изученных участках, и в атмосферу уходило от 4 до 46% выделяемого при фотосинтезе кислорода, в среднем 19%; 2) роль животных в потреблении кислорода сообществом была невелика, от 3 до 9%; 3) более 90% общего потребления кислорода сообществом приходилось на микроводоросли, морскую траву, бактерий и простейших в планктоне и бентосе. Следовательно, роль животных, даже при их высокой численности, в регуляции баланса кислорода в водоеме незначительна.

Можно оценить роль животных в потоках органического вещества (ОВ) и углерода (С) в водоеме, используя известные переходные коэффициенты, 3,2 мгО/мгС и 0,69 мгОВ/мгО (Алимов и др., 2013) и данные по суточной динамике кислорода (Shadrin et al., 2022a). Не более 9% общего потока ОВ и С, в среднем 5%, проходит через животные трофические сети. Близкие величины ассимилированной животными энергии (% от ПП) получены и в более ранних исследованиях, проведенных с использованием других подходов и методов в ряде гиперсоленых озер Крыма (Балушкина и др., 2009; Голубков и др., 2018; Празукин и др., 2019).

При этом суммарный рацион нехищного зоопланктона и зообентоса достоверно ($R = 0,85$, $p = 0,0001$) увеличивался с ростом ПП фитопланктона и глубины ($R = 0,61$, $p = 0,006$), но уменьшался с ростом солености ($R = -0,56$, $p = 0,02$) (Балушкина и др., 2009). Наличие отрицательной зависимости суммарного рациона от солености может, вероятно, подтверждать ранее сделанный вывод (глава 6), что высокая соленость будет понижать эффективность потребления пищи разными животными. В результате эффективность использования усвоенной энергии на рост, K_2 , также будет уменьшаться (уравнение 7.1).

Показано, что доля энергии, заключенная в ПП и переходящая к последующим трофическим уровням, убывает с ростом солености на каждом этапе (Балушкина и др., 2009; Голубков и др., 2018). Обобщение имевшихся на тот момент данных позволило А.Ф. Алимову установить, что в пресноводных водоемах и морских бухтах от 15 до 70% ПП водоема не ассимилируется животными и поступает на дно (Алимов, 2000). В случае гиперсоленых озер Крыма эта величина несколько выше, более 90%, как следует из вышеприведенных данных.

При этом отметим, что при наибольшей солености, когда численность популяций *Artemia* высока, в крымских озерах наблюдается совсем другая картина (Балушкина и др., 2009; Голубков и др., 2018). Достигая высокой численности, артемии способны выесть почти всю продукцию фитопланктона, при этом около 25% ПП конвертируется в продукцию рачков. Большая же часть неусвоенной части рациона опускается на дно, участвуя в интенсивном формировании лечебных грязей (Ivanova, 1994; Балушкина и др., 2009). Основная биомасса рачков выедается визитирующими хищниками и/или также поступает в донные отложения (Шадрин и др., 2008в; Ануфриева, Шадрин, 2015). Это, как и ранее приведенные факты (Шадрин, 2013; Shadrin, 2018b), демонстрируют то, что экосистемы гиперсоленых озер Крыма могут находиться в нескольких альтернативных состояниях. Каждое из которых имеет собственные особенности структуры и функционирования, поэтому нельзя «усреднять» взгляд на экосистемы гиперсоленых озер, пытаясь привести их к общему знаменателю.

Суммирование имеющихся данных показывает, что массовые виды животных, например *Artemia* spp. и *Eucypris mareotica*, способны ощутимо влиять на различные параметры среды и круговорот некоторых элементов в гиперсоленых водоемах. В то же время влияние животных на баланс кислорода и органического вещества в таких водоемах незначительно. В их

донных отложениях, как правило, захоранивается больше ПП, чем в других водоемах. Доля ОВ и С от общей продукции, депонируемых в донных отложениях, с ростом солености растет (Празукин и др., 2019; Shadrin et al., 2022a). Подобное характерно и для других водоемов с дефицитом кислорода (Middelburg, Levin, 2009; Jessen et al., 2017).

ГЛАВА 8. ОБЩИЕ ОСОБЕННОСТИ ЭКОСИСТЕМ ЭКСТРЕМАЛЬНЫХ МЕСТООБИТАНИЙ: СУЩЕСТВУЮТ ЛИ ОНИ?

8.1. Адаптации

Существует большое разнообразие местообитаний со своими экстремальными факторами и их композициями. Например, адаптации для жизни в жарких и холодных местообитаниях, в кислотных и щелочных, конечно, будут различаться (McMullin et al., 2007; Verois et al., 2012; Aguilera, 2013; Mirete et al., 2017; Mamo, 2019; Cho et al., 2023). При этом некоторые адаптации могут обеспечивать выживание в среде сразу с несколькими экстремальными факторами, например интенсификация синтеза глицерола и синтез экзополисахаридов обеспечивают галотолерантность при существовании в гиперсоленой среде (главы 3, 6) и дает возможность прокариотам и эукариотам жить при температуре ниже 0 °С (Шадрин, Ануфриева, 2018б; Nan et al., 2019; Kim et al., 2019). Наличие покоящихся стадий является универсальной адаптацией, которая способствует существованию видов почти во всех типах экстремальных местообитаний (Lubzens et al., 2010; Shadrin et al., 2015a; Vrtílek et al., 2018; Di Prisco, 2020). Механизмы, реализуемые при переходе к покоящемуся состоянию и выходе из него, у разных групп организмов различаются, но все они происходят с участием большого числа генов (Chen et al., 2009; Klotz et al., 2016; Tanaka et al., 2023). При этом авторы считают: все же вряд ли есть адаптации, которые позволяют жить в любой экстремальной среде. Вопрос о взаимовлиянии и взаимообусловленности различных адаптаций еще недостаточно изучен и здесь обсуждаться не будет.

Однако имеются ли какие-то общие закономерности формирования адаптаций для существования в неблагоприятных условиях? Попытаемся немного приблизиться к ответу, рассмотрим имеющиеся факты и идеи.

Процессы адаптации включают: (1) приспособления для лучшего выживания в конкретной локальной среде и (2) пластичность/способность организма изменять свои черты в ответ на вариации окружающей среды (Ibarga-Isassi et al., 2023). Соотношение этих двух характеристик может меняться в широких пределах. Если в процессе приспособления видов к экстремальной среде доминирует первая составляющая, то формируются виды-экстремофилы, а если вторая – виды-экстремотолеранты. Экстремальные факторы среды могут как повышать, так и снижать внутривидовую изменчивость признаков, в зависимости от степени их экстремальности, что показано для ряда видов (Шадрин, Ануфриева, 2018а; Shadrin, Anufriieva, 2017). Эпистатические взаимодействия между генами в неблагоприятной среде могут обуславливать некоторую дестабилизацию онтогенеза в популяциях, и это ведет к росту разнообразия особей, способствуя увеличению диапазона толерантности особей в популяции (Гершензон, 1941; Сапунов, 1983; Wagner,

Altenberg, 1996; Dongen, 2006). При этом отбор как бы осуществляет «выбор» подходящих фенотипов из их возросшего разнообразия в популяции. Под действием отбора популяция методом проб и ошибок ведет «поиск» более оптимальных в некомфортной среде фенотипов. Таким образом, реализуется стратегия поддержания высокого фенотипического/генетического разнообразия. Однако такая стратегия не всегда эффективна. Нельзя упускать из виду, что поддержание разнообразия любой системы требует расхода энергии (Букварева, Алещенко, 2005), а увеличение экстремальности среды увеличивает траты на обмен и снижает эффективность использования энергии (глава 6). Таким образом, количество энергии, которое может быть использовано для поддержания разнообразия, уменьшается с ростом экстремальности среды. Для каждого состояния условий среды имеется оптимальный уровень разнообразия (Букварева, Алещенко, 2005). При превышении определенного уровня экстремальности популяция вынуждена снижать свое разнообразие (Шакин, 1981; Букварева, Алещенко, 2005; Шадрин, Ануфриева, 2018a; Shadrin, Anufrieva, 2017). Размер генома животных в наиболее экстремальной среде также бывает уменьшен до минимально необходимого (Kelley et al., 2014; Shaikhutdinov, Gusev, 2022), что, вероятно, обусловлено той же причиной – энергетическим ограничением. Возможно, эта закономерность реализуется в градиенте экстремальности любого фактора, отфильтровывая организмы/виды с субоптимальными значениями признаков. При этом степень экстремальности для экстремофилов и экстремотолерантов будет сильно различаться. Поэтому эти две группы организмов в одном и том же интервале могут демонстрировать противоположные отклики (Wang et al., 2011; Ji et al., 2019; He et al., 2022).

Экстремальные условия окружающей среды оказывают сильное давление отбора, вызывая формирование новых адаптаций (Ibarra-Isassi et al., 2023). Рассматривая приспособление жизни к существованию в такой среде, следует отметить, что адаптации идут взаимодополнительно по разным признакам и на разных уровнях. Это является частной реализацией общего положения, что эволюция живых систем может осуществляться только как многоуровневое обучение в имеющихся термодинамических/энергетических ограничениях (Vanchurin et al., 2022a, b). Многоуровневость процесса адаптации к существованию в экстремальной среде проанализирована для экстремотолерантных жаброногих рачков артемий (Gajardo, Beardmore, 2012). В адаптации вовлекаются большие сети генов, особенно если они идут в полиэкстремальной среде. Примером могут служить виды *Artemia*, одни из наиболее экстремотолерантных животных, характеризующиеся большим многоуровневым комплексом адаптаций (Gajardo, Beardmore, 2012). Широчайшую галотолерантность у них обеспечивает наличие как минимум двух немонотонных паттернов экспрессии генов, реализующихся в разных диапазонах солености (Lee et al., 2022). Скоординированные сдвиги в экспрессии генов дают возможность использовать различные гомеостатические стратегии, что позволяет видам существовать и в условиях экстремальной солености (Lee et al., 2022). У одного из видов *Artemia*

идентифицировано всего 21828 функциональных генов, среди которых 674 участвуют в процессах приспособления к высокой солености и 900 генов – к гипоксическим/аноксическим условиям (De Vos et al., 2021). В среде с высокой соленостью изменяется экспрессия генов, регулирующих окислительно-восстановительный потенциал и осмотический баланс, репарацию ДНК, белков LEA (белки позднего эмбриогенеза), синтез трегалозы и др. (De Vos et al., 2021). Это свидетельствует как о комплексности и сложности адаптаций, так и необходимости дальнейших исследований в этом направлении.

Следует общий вывод, что адаптации к любой экстремальной среде являются комплексными и многоуровневыми, но конкретные механизмы для каждого типа экстремальных местообитаний имеют свои специфические генетические, биохимические и физиологические особенности. Учитывая материал всех предыдущих глав, можно также обоснованно утверждать, что есть альтернативные адаптационные стратегии и механизмы приспособления к существованию в экстремальной среде. Например, известны три осмоадаптационные стратегии со своими механизмами для жизни при высокой солености (главы 3–6).

8.2. Экосистемы экстремальных местообитаний

Экосистемы разных экстремальных местообитаний имеют свои специфические черты, но в то же время можно говорить и о некоторых общих особенностях их организации и функционирования. Попробуем кратко осветить здесь этот вопрос.

Биоразнообразие в градиенте экстремального фактора. Общее таксономическое разнообразие убывает с ростом экстремальности практически любого фактора, что характерно не только для эукариот, но и прокариот (Shu, Huang, 2022). Этот тренд проявляется не только в гиперсоленых водах (главы 3–5), но и при температуре ниже 5 °C (Bakermans, 2017; Margesin, Collins, 2019) или выше 35 °C (Inskeep et al., 2010; Cole et al., 2013; Colman et al., 2016; Ward et al., 2017), при pH ниже 3 (Aguilera, 2013; Kuang et al., 2013; Liu et al., 2014; Méndez-García et al., 2015) или выше 9 (Xiong et al., 2012; Amaral-Zettler, 2013; Smith et al., 2016). Анализ совокупности работ, на которые выше даны ссылки, показывает, что существенно меняется не только видовой состав сообществ, но и представленность таксонов самого высокого ранга. Эти изменения специфичны для каждого типа экстремальных местообитаний. Например, в наиболее соленых с высокой температурой, как правило, начинают доминировать представители архей (главы 3, 4), а в наиболее соленых и холодных архей практически нет, там доминируют бактерии и эукариоты-грибы (Margesin, Collins, 2019; Guglielmin et al., 2023). В гиперсоленых местообитаниях среди животных, в основном, наиболее широко представлены Arthropoda и несколько меньше Nematoda (глава 5), а в кислотных – Rotatoria и в меньшей степени Arthropoda (Deneke, 2000; Amaral-Zettler, 2013). При этом характер проявления общего тренда этой зависимости и ее количественное выражение значительно меняются в различ-

ных типах экстремальных местообитаний. Например, в кислотных/ацидных местообитаниях биоразнообразие существенно более понижено, чем в щелочных (Amaral-Zettler, 2013). Как правило, зависимость биоразнообразия от степени экстремальности фактора нелинейная как в гиперсоленых (главы 3–5), так и других экстремальных средах. Например, для прокариот в геотермальном источнике установили, что уменьшение их альфа-разнообразия с повышением температуры наиболее ярко проявилось в диапазоне от 25 до 65 °С, но выше, до примерно 85 °С, изменения сопоставимы с экспериментальным шумом, т.е. тренд не выражен (Sharp et al., 2014). С ростом экстремальности среды уменьшается и метаболическое разнообразие сообществ, т.к. по мере роста экстремальности лимитирующих факторов некоторые типы метаболизма не могут реализовываться или становятся энергетически невыгодными (Oren, 2011; Hoehler, Jørgensen, 2013; Tobler et al., 2018; Gostinčar et al., 2022).

Действие экстремального фактора на структуру биоты, как правило, в значительной степени модулируется действием других факторов, что, в частности, показано выше для случая гиперсоленых вод (главы 3–7). Это утверждение не менее справедливо и для других типов экстремальных местообитаний (Kuang et al., 2013; Inskeep et al., 2010; Liu et al., 2014; Bakermans, 2017; Shu, Huang, 2022). В полиэкстремальной среде часто трудно вычленить, какой фактор вносит основной вклад в отбор видов и формирование структуры сообщества.

Существует две основные движущие силы, определяющие состав сообществ организмов – возможность их попадания в водоем/расселение и фильтрующей отбор совокупностью абиотических и биотических факторов среды/экологические фильтры (Chase, 2007; Aguilar, Sommaruga, 2020; Menéndez-Serra et al., 2023). Избирательная фильтрация видов/давление отбора и процессы, связанные с расселением, одновременно формируют каждое локальное сообщество. Экологическими фильтрами (ЭФ) являются неслучайные факторы, которые сужают возможный набор видов (Chessman, Royal, 2004; Díaz et al., 2007; Shadrin et al., 2019c; Ануфриева, Шадрин, 2023). Они определяют возможность существования того или иного вида в водоеме в отсутствие пресса биотических отношений (Kraft et al., 2015). В конкретном водоеме реализация этой возможности будет определяться всей совокупностью факторов. В «нормальной» среде биотические отношения играют основную роль (Ивлев, 1955; Дгебуадзе и др., 2008). В экстремальной среде будет другая картина, фактор, который определяет экстремальность среды, становится жестким ЭФ, существенно сужая возможные варианты видового состава (Shadrin et al., 2019c; Chen et al., 2022). Например, в диапазоне от 35 до 120 г/л в гиперсоленых водоемах Крыма соленость не является основным фактором, определяющим видовую структуру зооценоза, а при более высоких значениях соленость начинает играть роль доминирующего жесткого ЭФ (главы 5–7).

Процессы расселения вносят случайность в определение состава сообщества экстремальных местообитаний, в то время как наличие экологи-

ческих фильтров в конкретной среде обуславливает возможность формирования сообществ с более предсказуемым видовым составом. В новых водоемах на первом этапе их существования в становлении видовой структуры основную роль играет возможность случайного попадания в водоем видов, активная миграция или пассивный занос (de Necker et al., 2021). Затем попавшие первыми и сохранившиеся виды-основатели формируют определенные трофические отношения, которые начинают действовать как основной ЭФ для вновь попадающих видов (Bello et al., 2013; Bruno et al., 2016; Ануфриева, Шадрин, 2023). В «нормальной» среде эти отношения в первую очередь определяют границы распределения видов (Ивлев, 1955). В экстремальной области какого-либо фактора, например солености, до определенного его значения биотические отношения играют не менее важную роль, чем фактор экстремальности (главы 5, 6). При увеличении экстремальности среды лимитирующая/фильтрующая роль практически целиком переходит к фактору экстремальности. Для гиперсоленых водоемов показано, что по мере увеличения солености ее роль как ЭФ усиливается как для бактерий, так и для эукариот (Ануфриева, Шадрин, 2023; Shadrin et al., 2019b; Menéndez-Serra et al., 2023). Подобное увеличение роли экологических фильтров с ростом экстремальности среды показано и для других типов экстремальных местообитаний (Desbruyères et al., 2000; Chase, 2007; Putman et al., 2021). С ростом экстремальности среды фильтрация/отбор начинают преобладать над вероятностью попадания в водоем/расселением. Роль стохастичности в формировании состава сообщества убывает, а роль детерминистской составляющей увеличивается.

Наличие в донных отложениях банка покоящихся стадий всех ключевых групп организмов, которые способны сохранять жизнеспособность десятилетия-столетия, является универсальным механизмом, обеспечивающим существование сообществ в экстремальной меняющейся среде (Lubzens et al., 2010; Shadrin et al., 2015a; Vrtílek et al., 2018; Di Prisco, 2020). Кроме всего прочего, это также является памятью популяций и сообщества в целом о прошлых изменениях среды, которая позволяет быстро и успешно адаптироваться к изменениям среды. Вероятно, можно предположить наличие альтернативных вариантов экспрессии метагенома сообщества/популяции в меняющемся местообитании. Однако экспериментальных данных, подтверждающих это, пока нет.

Существуя с докембрия, биопленки являются старейшим и широко распространенным типом сообществ на Земле, в них находится до 80% всех клеток бактерий и архей (Flemming, Wuertz, 2019). Таксономический состав организмов альгобактериальных пленок и соотношение разных типов метаболизма в них может меняться в широких пределах в зависимости от наличия различных ресурсов и характера экстремальности среды. Роль биопленок в гиперсоленых водоемах увеличивается с ростом солености, в частности, в продуцировании (Shadrin, 2003; Samyulina et al., 2010; Шадрин, Ануфриева, 2018б). Биопленки являются наиболее успешной стратегией существования жизни в неблагоприятных условиях, таких как экстремаль-

ные температуры, высокий уровень радиации, кислые или щелочные значения pH, загрязнение тяжелыми металлами, высокая соленость и др. (Blanco et al., 2019; Parrilli et al., 2022). В биопленках важную роль играет коллоидный экзополимерный матрикс (extracellular polymeric substances, EPS), обеспечивающий защиту отдельных клеток от различных негативных воздействий (Neu et al., 2003; Blanco et al., 2019). Доля EPS в суммарной биомассе увеличивается с ростом солености в гиперсоленых водах (глава 3). Уменьшение pH ниже 5, повышение концентрации тяжелых металлов, высокие и низкие экстремальные температуры также ведут к этому (Blanco et al., 2019; Parrilli et al., 2022). Быстрый адаптивный отклик клеток биопленок на действие экстремальных условий обеспечивается, в значительной степени, горизонтальным переносом генов между клетками разных таксонов (Blanco et al., 2019; Parrilli et al., 2022). Таким образом, возрастание роли биопленок в экосистемах водоемов может рассматриваться в качестве неспецифического отклика сообщества/экосистемы на усиление экстремальности среды.

Суммируя все вышеизложенное, для разных экстремальных местообитаний можно отметить четыре общих закономерности/тренда:

1. Адаптация к любой экстремальной среде является комплексной и осуществляется на всех уровнях организации.

2. Уменьшается таксономическое и, как правило, метаболическое разнообразие с ростом экстремальности среды.

3. С ростом экстремальности лимитирующего фактора увеличивается его роль как экологического фильтра.

4. Увеличивается роль биопленок в экосистемных потоках энергии и вещества.

5. Все ключевые группы организмов имеют в экстремальной среде покоящиеся стадии, которые в донных отложениях способны сохранять жизнеспособность десятилетия-столетия, что можно рассматривать как универсальный механизм для существования сообществ в экстремальной меняющейся среде.

Разумеется, т.к. каждое экстремальное местообитание в определенной степени уникально, в каждом конкретном случае будут присутствовать свои особые генетические, биохимические, физиологические, поведенческие, популяционные и экосистемные механизмы.

Г.Г. Винберг писал, что все то разнообразие жизни, которое существует, является лишь небольшой реализованной частью эвентуально возможного (Винберг, 1981). Поэтому не стоит думать, что все может быть нам известно. В изучении жизни в экстремальных средах еще множество загадок, которые постепенно будут решаться. Вряд ли стоит создавать иллюзию, что будут сформулированы некие общие универсальные закономерности организации жизни в экстремальной среде. Каждый конкретный случай уникален, его особенности порождены как необходимостью, так и случайностью. Можно сказать, что он не обязан, но может быть таким, как он есть.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абдрахманов А. Р., Абдрахманов А. Р., Будкова Г. А., Абрахманов А. А. Соленые озера курорта «Соль-Илецк». Оренбург: Союз, 2008. 196 с.
- Аладин Н. В. Соленостные адаптации и эволюция осморегуляторных способностей в пределах классов Ostracoda и Branchiopoda // Труды Зоологического института АН СССР. 1987. Т. 160. С. 106–126.
- Аладин Н. В. Общая характеристика гидробионтов Аральского моря с точки зрения физиологии осморегуляции // Труды Зоологического института АН СССР. 1990. Т. 223. С. 5–18.
- Алекин О. А. Основы гидрохимии: учебное пособие. Ленинград: Гидрометеиздат, 1970. 442 с.
- Алимов А. Ф. Элементы теории функционирования водных экосистем. Санкт-Петербург: Наука, 2000. 147 с.
- Алимов А. Ф. Заметки о современном состоянии гидробиологии континентальных водоемов // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2006. Т. 8, № 1. С. 7–17.
- Алимов А. Ф. Богатов В. В., Голубков С. М. Продукционная гидробиология. Санкт-Петербург: Наука, 2013. 342 с.
- Ануфриева Е. В. Cysterozoa в гиперсоленых водоемах Крыма и мира: разнообразие, влияние факторов среды, экологическая роль // Журнал Сибирского федерального университета. Сер. Биология. 2016. Т. 9, № 4. С. 398–408.
- Ануфриева Е. В. Разнообразие и роль животных в структуре, функционировании и динамике экосистем гиперсоленых вод: дис. ... д-ра биол. наук: спец. 1.5.16 - гидробиология / Елена Валерьевна Ануфриева; Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского РАН. Севастополь, 2022. 349. Место защиты: Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН.
- Ануфриева Е. В., Шадрин Н. В. *Arctodiptomus salinus* (Daday, 1885) (Calanoida, Copepoda) в солёных водоёмах Крыма // Морской экологический журнал. 2014. Т. 13, № 3. С. 5–11.
- Ануфриева Е. В., Шадрин Н. В. Первая находка *Ranatra linearis* (Hemiptera, Nepidae) в гиперсоленых водоемах Крыма // Гидробиологический журнал. 2015. Т. 51, № 6. С. 56–61.
- Ануфриева Е. В., Ель-Шабрави Г. М., Шадрин Н. В. Изменения экосистемы египетского соленого озера Карун (Qarun) в XX-XXI веках (краткий обзор) // Труды Зоологического института РАН. 2016. Т. 320, № 3. С. 250–261.
- Ануфриева Е. В., Шадрин Н. В., Шадрина С. Н. История изучения биоразнообразия гиперсоленых водоемов Крыма // Аридные экосистемы. 2017. Т. 23, № 1 (70). С. 64–71.
- Ануфриева Е. В., Колесникова Е. А., Шадрин Н. В. Распространение и динамика численности экстремально галотолерантного вида *Eucypris mareotica* (Fischer, 1855) (Crustacea, Ostracoda) в гиперсоленых озерах Крыма // Биология внутренних вод. 2019а. № 2. С. 42–49. <https://doi.org/10.1134/S0320965219020037>
- Ануфриева Е. В., Кравченко Н. В., Мирзоева Н. Ю., Шадрин Н. В. Концентрация элементов Mn, Fe, Sr, Ca, Mg в раковинах *Eucypris mareotica* (Crustacea, Ostracoda) в гиперсоленом озере Херсонесское (Крым) // Экологическая, промышленная и энергетическая безопасность – 2019б : сб. ст. по материалам междунар. науч.-практ. конф., 23-26 сентября 2019 г. / под ред. Л. И. Лукиной, Н. В. Ляминой. Севастополь: СевГУ, 2019б. С. 176–180.
- Ануфриева Е. В., Шадрин Н. В. Общие закономерности влияния солености на энергетический баланс водных животных в гиперсоленой среде // Журнал общей биологии. 2022. Т. 83, № 5. С. 369-379. <https://doi.org/10.31857/S0044459622050037>.

- Ануфриева Е. В., Шадрин Н. В. Ракообразные в экстремальных местообитаниях. Зависимость их таксономического богатства от солености в гиперсолёных водах мира // Биология внутренних вод. 2023.
- Балушкина Е. В., Голубков С. М., Голубков М. С., Литвинчук Л. Ф., Шадрин Н. В. Влияние абиотических и биотических факторов на структурнофункциональную организацию экосистем солёных озёр Крыма // Журнал общей биологии. 2009. Т. 70, № 6. С. 504–514.
- Батогова Е. А., Герасимова О. В., Шадрин Н. В. Кладофоровые маты как уникальные сообщества гиперсолёных озёр // Актуальні проблеми ботаніки та екології: матеріали міжнар. конф. молодих вчених, 11-15 серп. 2009 р., Кременець. Тернопіль: Посіб. та підруч., 2009. С. 17–18.
- Бауэр Э. С. Теоретическая биология. Москва; Ленинград: ИВИЭМ, 1953. 154 с.
- Беклемишев В. Н. О классификации биоценологических (симфизиологических) связей // Бюллетень Московского общества испытателей природы. 1951. Т. 56, вып. 5. С. 3–30.
- Бельтюков Г. В. К химической характеристике подземных соляных озёр // Пещеры. 1969. Вып. 7 (8). С. 44–51.
- Беляков В. П., Ануфриева Е. В., Бажора А. И., Шадрин Н. В. Влияние солёности на личинок хирономид (*Diptera, Chironomidae*) в гиперсолёных водоёмах Крыма // Поволжский экологический журнал. 2017. № 3. С. 240–250. <https://doi.org/10.18500/1684-7318-2017-3-240-250>.
- Букварева Е. Н., Алещенко Г. М. Принцип оптимального разнообразия биосистем // Успехи современной биологии. 2005. Т. 125, вып. 4. С. 337–348.
- Бульон В. В., Анохина Л. Е., Аракелова Е. С. Первичная продукция гипергалинных озёр Крыма // Труды Зоологического института АН СССР. 1989. Т. 205. С. 14–25.
- Бульон В. В., Винберг Г. Г. Соотношение между первичной продукцией и рыбопродуктивностью водоемов // Основы изучения пресноводных экосистем / под ред. Г. Г. Винберга. Ленинград: ЗИН РАН, 1981. С. 5–10.
- Валяшко М. Г. Геохимические закономерности формирования месторождений калийных солей. Москва: Изд-во Моск. ун-та, 1962. 402 с.
- Васильева Л. В., Берестовская Ю. Ю., Самылина О. С., Герасименко Л. М., Шадрин Н. В. Сезонные изменения гетеротрофного бактериопланктона в солёных озёрах Крыма // Морской экологический журнал. 2008. Т. 7, № 4. С. 40.
- Винберг Г. Г. Многообразие и единство жизненных явлений и количественные методы в биологии // Журнал общей биологии. 1981. Т. 42, № 1. С. 5–18.
- Винберг Г., Дорфман В., Морозов В., Парамонов А., Эскин Э. Общая биология / под ред. проф. Э. С. Бауэра. Москва: Гос. уч.-пед. изд-во, 1935. 524 с.
- Воробьев В. П. Гидробиологический очерк Восточного Сиваша и возможности его рыбохозяйственного использования // Труды Азово-Черноморского научно-исследовательского института морского рыбного хозяйства и океанографии. 1940. Вып. 12. С. 69–164.
- Воробьева Л. И. Археи: учебное пособие для вузов. Москва: Академкнига, 2007. 447 с.
- Герасименко Л. М., Некрасова В. К., Орлеанский В. К., Венецкая С. Я., Заварзин Г. А. Первичная продукция галофильных цианобактериальных сообществ // Микробиология. 1989. Т. 58, № 3. С. 507–514.
- Гершензон С. М. «Мобилизационный резерв» внутривидовой изменчивости // Журнал общей биологии. 1941. Т. 2, вып. 1. С. 85–107.
- Гетманенко В. А., Яновский Е. Г., Гроте Г. Г. Влияние полумеханических драг на зообентос Восточного Сиваша (Азовское море) // Гидробиологический журнал. 1996. Т. 32, № 1. С. 54–60.
- Гидрогеология СССР. Т. 1: Московская, Тверская, Ярославская, Владимирская, Рязанская, Тульская, Смоленская области / под ред.: А. Т. Бобрышева, Д. С. Соколова, Е. Г. Чаповского. Москва: Недра, 1966. 423 с.

- Голубков С. М. Роль консументов в динамике пищевых цепей и функционировании водных экосистем // Журнал Сибирского Федерального университета. Сер. Биология. 2013. Т. 6, № 4. С. 335–353.
- Голубков С. М., Шадрин Н. В., Голубков М. С., Балущкина Е. В., Литвинчук Л. Ф. Пищевые цепи и их динамика в экосистемах мелководных озер с различной соленостью воды // Экология. 2018. № 5. С. 391–398.
- Горленко В. М. Фотосинтезирующие бактерии водоемов южной части Крымского полуострова // Микробиология. 1968. Т. 37, № 4. С. 745–748.
- Горленко В. М., Компанцева Е. И., Короткое С. А., Пучкова Н. Н., Саввичев А. С. Условия развития и видовой состав фототрофных бактерий в соленых мелководных водоемах Крыма // Известия АН СССР. Серия биологическая. 1984. № 3. С. 362–374.
- Гринченко А. Б. История и динамика колониальных поселений аистообразных птиц в восточных районах Крыма в связи с антропогенной сукцессией Восточного Сиваша и Присивашья // Бранта: сб. науч. тр. Азово-Черноморской орнитологической станции. Мариуполь; Симферополь, 2004. Вып. 7. С. 61–81.
- Губанов В. И., Бобко Н. И. Гидролого-гидрохимическая характеристика соляного озера на мысе Херсонес (Севастополь, Крым) // Морской экологический журнал. 2012. Т. 11, № 4. С. 18–26.
- Гычко Л. В. Физико-географические черты «Тузловской группы» лиманов на северо-западном побережье Чёрного моря // Вісник Одеського національного університету. Серія: Географічні та геологічні науки. 2014. Т. 19, вип. 2. С. 70–79.
- Дагаева В. Н. Наблюдения над жизнью соленого озера у бухты Круглой у Севастополя // Известия Академии наук СССР. Сер. VI. 1927. Т. 21, вып. 7. С. 1319–1346.
- Данильченко П. Т., Понизовский А. М. Гидрохимия Сиваша. Москва: Изд-во АН СССР, 1954. 130 с.
- Дгебуадзе Ю. Ю., Фенева И. Ю., Айбулатов Д. Н. Роль биотических взаимоотношений в динамике сообществ ветвистых ракообразных // Успехи современной биологии. 2008. Т. 128, № 2. С. 160–170.
- Дементьева Е. В., Лихачев С. Ф. Морфофизиологические адаптации кругоресничных инфузорий к прикрепленному образу жизни // Вестник Оренбургского Государственного университета. 2009. № 12 (106). С. 85–90.
- Деткова Е. Н., Болтянская Ю. В. Осмоадаптация галоалкофильных бактерий: роль осморегуляторов и возможности их практического применения // Микробиология. 2007. Т. 76, вып. 5. С. 581–593.
- Дзенс-Литовский А. И. Соляной карст СССР. Ленинград: Недра, 1966. 167 с.
- Дитрих Г. Общее мореведение: (Введение в океанографию) / при участии К. Калле; пер. [с нем] В. Ю. Веспе; под ред. А. О. Шпайхера. Ленинград: Гидрометеиздат, 1961. 460 с.
- Довгаль И. В., Гапонова Л. П., Шадрин Н. В. Новые находки галобионтных инфузорий (Ciliophora) // Вестник зоологии. 2006. Т. 40, № 6. С. 462.
- Довгаль И. В., Сергеева Н. Г. Сидячие инфузории (Ciliophora) из экстремальных местобитаний // Журнал Сибирского Федерального университета. Сер. Биология. 2016. Т. 9, № 4. С. 385–397.
- Дьяков Н. Н., Белогузов А. А., Тимошенко Т. Ю. Оценка составляющих водного баланса залива Сиваш // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. 2013. Вып. 27. С. 439–445.
- Ефимов В. В., Тимофеев Н. А. Теплобалансовые исследования Чёрного и Азовского морей. Обнинск: ВНИИГМИ МЦД, 1990. 236 с.
- Жуков В. А., Толстой М. П., Троянский С. В. Артезианские воды каменноугольных отложений Подмосковной палеозойской котловины. Москва; Ленинград: Гос. объедин. науч.-техн. изд., 1939. (Труды Всесоюз. науч.-иссл. ин-та минер. сырья).

- Заварзин Г. А. Литотрофные микроорганизмы. Москва: Наука, 1972. 340 с.
- Заварзин Г. А. Становление системы биогеохимических циклов // Палеонтологический журнал. 2003. № 6. С. 16–24.
- Заварзин Г. А. Лекции по природоведческой микробиологии. Москва: Наука, 2004. 348 с.
- Заварзин Г. А. Алкалофильные микробные сообщества // Труды Института микробиологии. Москва: Наука, 2007. Вып. 14. С. 58–88.
- Заварзин Г. А., Герасименко Л. М., Жилина Т. Н. Цианобактериальные сообщества гиперсоленых лагун Сиваша // Микробиология. 1993. Т. 62, вып. 6. С. 1113–1126.
- Заварзин Г. А., Колотилова Н. Н. Введение в природоведческую микробиологию. Москва: Университет, 2001. 255 с.
- Загородняя Ю. А. Таксономический состав и количественные характеристики зоопланктона в восточном Сиваше летом 2004 г. // Экосистемные исследования Азовского, Чёрного и Каспийского морей. Апатиты: Кольский науч. центр РАН, 2006. Т. 8. С. 103–114.
- Загородняя Ю. А., Шадрин Н. В. Кладоцера *Moina mongolica* - массовый вид в гиперсоленых озерах-лагунах Крымского полуострова // Морской экологический журнал. 2004. Т. 3, № 2. С. 90.
- Загородняя Ю. А., Батогова Е. А., Шадрин Н. В. Многолетние трансформации планктона в гипергалинном Бакальском озере (Украина, Крым) при колебаниях солености // Морской экологический журнал. 2008. Т. 7, № 4. С. 41–50.
- Загородняя Ю. А., Шадрин Н. В., Галаговец Е. А., Ануфриева Е. В. *Daphnia (Ctenodaphnia) atkinsoni* Baird 1859 и другие кладоцеры в соленых озерах Крыма // Актуальные проблемы изучения ракообразных: сб. тез. и материалов докл. науч.-практ. конф., посвящ. 90-летию со дня рожд. Николая Николаевича Смирнова, Ин-т биологии внутр. вод им. И. Д. Папанина РАН, Борок, 17–20 мая 2018 г. Ярославль: Филигрань, 2018. С. 69–74.
- Заика В. Е. Балансовая теория роста животных. Киев: Наукова думка, 1985. 191 с.
- Заика В. Е. Симбиоз водных животных с водорослями. Киев: Наукова думка, 1991. 144 с.
- Зенкевич Л. А. Биология морей СССР. Москва: Изд-во АН СССР, 1963. 739 с.
- Зинченко Т. Д., Головатюк Л. В., Абросимова Э. В., Попченко Т. В., Никулина Т. Д. Изменения сообществ макрозообентоса при градиенте минерализации в реках бассейна гипергалинного оз. Эльтон (2006–2013 гг.) // Известия Самарского научного центра РАН. 2017. Т. 19, № 5. С. 140–156.
- Ивлев В. С. Время охоты и проходимый хищником путь в связи с плотностью популяции жертвы // Зоологический журнал. 1944. Т. 23, вып. 4. С. 139–145.
- Ивлев В. С. Гетеротрофная область продукционного процесса // Труды Севастопольской биологической станции. 1964. Т. 15. С. 460–471.
- Ивлев В. С. Экспериментальная экология питания рыб. Киев: Наукова думка, 1977. 272 с.
- Ивлева И. В. Температура среды и скорость энергетического обмена у водных животных. Киев: Наукова думка, 1981. 231 с.
- Ильяш Л. В., Житина Л. С. Сравнительный анализ видового состава диатомовых водорослей льдов морей Российской Арктики // Журнал общей биологии. 2009. Т. 70, № 2. С. 143–154.
- Калюжная М. Г., Хмеленина В. Н., Старостина Н. Г., Баранова С. В., Сузина Н. Е., Троценко Ю. А. Новый умеренно галофильный метанотроф рода *Methylobacter* // Микробиология. 1998. Т. 67, № 4. С. 532–539.
- Киприянова Л. М., Шадрин Н. В. Два новых вида водных растений для крымского полуострова // Ботанический журнал. 2017. Т. 102, № 12. С. 1683–1689.
- Киреева И. Ю., Потеха В. П. Оценка лова промыслово-ценных гидробионтов в заливе Сиваш // Вестник Астраханского государственного технического. Серия: Рыбное хозяйство. 2013. Т. 2. С. 58–66.

- Ковалева Т. М. Влияние обрастания водорослями веслоногих рачков на процессы их жизнедеятельности // Экология моря. 1983. Вып. 11. С. 29–37.
- Колесникова Е. А., Ануфриева Е. В., Латушкин А. А., Шадрин Н. В. *Mesochra rostrata* Gurney, 1927 (Copepoda, Harpacticoida) в заливе Сиваш (Азовское море): новый вид-вселенец или реликт тетиса? // Российский Журнал Биологических Инвазий. 2017. Т. 10, № 2. С. 61–68. <https://doi.org/10.1134/S2075111717030079>
- Комендантов А. Ю., Хлебович В. В. Соленостная зависимость поглощения водными беспозвоночными растворенных органических веществ // Труды Зоологического института. 1989. Т. 196. С. 22–50.
- Копылов А. И., Косолапов Д. Б., Романенко А. В., Косолапова Н. Г., Мыльникова З. М., Минеева Н. М., Крылов А. В. Гетеротрофные микроорганизмы в планктонных трофических сетях речных экосистем // Успехи современной биологии. 2006. Т. 126, № 3. С. 273–284.
- Копылов А. И., Косолапов Д. Б. Микробная «петля» в планктонных сообществах морских и пресноводных экосистемах. Ижевск: КнигоГрад, 2011. 332 с.
- Котлова Е. Р., Шадрин Н. В. Участие мембранных липидов в адаптации *Cladophora* (*Chlorophyta*) к обитанию в мелководных озерах с различной соленостью // Ботанический журнал. 2003. Т. 88, № 5. С. 38–45.
- Красная книга Республики Крым: животные / отв. ред. С. П. Иванов, А. В. Фатерыга. Симферополь: Ариал, 2015. 440 с.
- Кулагин Н. М. К фауне Крымских соленых озер // Известия Императорского общества любителей естествознания, антропологии и этнографии. Протоколы заседаний Зоологического отделения. 1888. Т. 1, вып. 2. С. 430–444.
- Курлански М. Всеобщая история соли. Москва: КоЛибри, 2007. 520 с.
- Курнаков Н. С., Кузнецов В. Г., Дзенс-Литовский А. И., Равич М. И. Соляные озёра Крыма. Москва; Ленинград: Изд-во АН СССР, 1936. 278 с.
- Ламарк Ж. Б. Философия зоологии / пер. с фр. С. В. Сапожникова. Москва; Ленинград: Биомедгиз, 1935. Т. 1. 330 с. (Классики биологии и медицины).
- Лебедева Н. А. Естественные ресурсы подземных вод Московского артезианского бассейна. Москва: Наука, 1972. 148 с.
- Литвиненко Л. И., Литвиненко А. И., Бойко Е. Г. Артемия в озерах Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 2009. 304 с.
- Макаркява Н. В., Шевелева Н. Г. Видовой состав и продуктивность зоопланктона Тажранских солоноватых озер (Прибайкалье) // Вестник Томского государственного университета. 2008. № 316. С. 190–195.
- Максимович Г. А., Бельтюков Г. В., Голубев Б. М. Соляные образования подземных озер // Пещеры. 1966. Вып. 6 (7). С. 25–32.
- Мельников И. А., Житина Л. С., Семенова Т. Н. Современное состояние биоразнообразия морского льда в районе Северного полюса // Проблемы Арктики и Антарктики. 2016. Т. 30, № 4. С. 104–110.
- Мирзоева Н. Ю., Ануфриева Е. В., Шадрин Н. В. Влияние гамма-облучения цист партеногенетических *Artemia* (Branchiopoda, Anostraca) на выход науплиусов и постнауплиальную выживаемость при разной солёности // Поволжский экологический журнал. 2018. № 4. С. 418–432. <https://doi.org/10.18500/1684-7318-2018-4-418-432>
- Михеев В. Н., Павлов Д. С. Этологический и биоэнергетический подходы в трофологии рыб // Зоологический журнал. 2005. Т. 84, № 10. С. 1202–1220.
- Михеев В. Н. Неоднородность среды и трофические отношения у рыб. Москва: Наука, 2006. 192 с.
- Миходюк О. С., Герасименко Л. М., Венецкая Ю. Ю., Шадрин Н. В. Аноксигенный фотосинтез в планктоне соленых озер Крыма: первые оценки // Морской экологический журнал. 2008. Т. 7, № 3. С. 50.

- Моисеенко Т. И. Устойчивость водных экосистем и их изменчивость в условиях токсичного загрязнения // *Экология*. 2011. Т. 6. С. 441–448.
- Моль А. Социодинамика культуры: пер. с фр. Москва: Прогресс, 1973. 406 с.
- Морозкина Е. В., Слудская Э. С., Фёдорова Т. В., Тугай Т. И., Голубева Л. И., Королёва О. В. Экстремофильные микроорганизмы: биохимическая адаптация и биотехнологическое применение (обзор) // *Прикладная биохимия и микробиология*. 2010. Т. 46, № 1. С. 5–20.
- Мурзин В. С., Мурзин Н. В. Критическая численность популяций и сопутствующий риск их гибели на примере мезофауны // *Проблемы анализа риска*. 2009. Т. 6, № 2. С. 74–81.
- Немцева Н. В., Плотников А. О., Яценко-Степанова Т. Н., Селиванова Е. А., Шабанов С. В. Планктонные сообщества уникальных гипергалинных и мезогалинных озёр Оренбуржья // *Вестник Оренбургского государственного университета*. 2005. Т. 5. С. 35–40.
- Остапеня А. П., Жукова Т. В., Михеева Т. М., Ковалевская Р. З., Макаревич Т. А., Жукова А. А., Лукьянова Е. В., Никитина Л. В., Макаревич О. А., Дубко Н. В., Карабанович В. С., Савич И. В., Верес Ю. К. Бентификация озерной экосистемы: причины, механизмы, возможные последствия, перспективы исследований // *Труды Белорусского государственного университета*. 2012. Т. 7 (1). С. 135–148.
- Павлов Д. С., Букварева Е. Н. Биоразнообразие, экосистемные функции и жизнеобеспечение человечества // *Вестник Российской академии наук*. 2007. Т. 77, № 11. С. 974–986.
- Павловская Т. М., Празукин А. В., Шадрин Н. В. Сезонные явления в сообществе инфузорий гиперсоленого озера Херсонесское (Крым) // *Морской экологический журнал*. 2009. Т. 8, № 2. С. 53–63.
- Пенькова О. Г., Шевелева Н. Г., Томберг И. В., Шабурова Н. И., Макаркина Н. В. Экология водоемов острова Ольхон (Байкал) на фоне меняющихся условий // *Известия Самарского научного центра Российской академии наук*. 2016. Т. 18, № 2. С. 479–482.
- Печень-Финенко Г. А., Аболмасова Г. И., Романова З. А. Энергетический бюджет двух видов равноногих ракообразных // *Экология моря*. 1986. Вып. 23. С. 54–64.
- Пиневи́ч А. В., Аверина С. Г. Оксигенная фототрофия. Санкт-Петербург: Изд-во С.-Петербург. ун-та, 2002. 236 с.
- Пиневи́ч А. В. Микробиология железа и марганца. Санкт-Петербург: Изд-во СПб. ун-та, 2005. 374 с.
- Пиневи́ч А. В. Микробиология. Биология прокариотов: учебник: [в 3 т.] / Санкт-Петербургский гос. ун-т. Санкт-Петербург: Изд-во СПбГУ, 2006. Т. 1. 350 с.
- Пиневи́ч А. В. Микробиология. Биология прокариотов: учебник: [в 3 т.] / Санкт-Петербургский гос. ун-т. Санкт-Петербург: Изд-во СПбГУ, 2007. Т. 2. 329 с.
- Пиннекер Е. В. Рассолы Ангаро-Ленского артезианского бассейна. Москва: Наука, 1966. 332 с.
- Плотников А., Селиванова Е., Немцева Н. Видовой состав гетеротрофных жгутиконосцев соленых Соль-Илецких озёр // *Известия Пензенский государственный педагогический университет им. В. Г. Белинского*. 2011. № 25. С. 548–557.
- Плотников А. О., Селиванова Е. А. Видовой состав гетеротрофных жгутиконосцев соленых рек Приэльтона // *Вестник Оренбургского государственного университета*. 2014. № 13 (174). С. 78–81.
- Плотников И. С. Многолетние изменения фауны свободноживущих водных беспозвоночных Аральского моря. Санкт-Петербург: ЗИН РАН, 2016. 168 с.
- Понизовский А. М. Соляные ресурсы Крыма. Симферополь: Крым, 1965. 164 с.
- Празукин А. В., Бобкова А. Н., Евстигнеева И. К., Танковская И. Н., Шадрин Н. В. Структура и сезонная динамика фитокомпоненты биокосной системы морского

- гиперсоленого озера на мысе Херсонес (Крым) // Морской экологический журнал. 2008. Т. 7, № 1. С. 61–79.
- Празукин А. В., Ануфриева Е. В., Шадрин Н. В. Фотосинтетическая активность матов нитчатых водорослей гиперсоленого озера Херсонесское (Крым) // Вестник Тверского государственного университета. Серия: Биология и экология. 2019. № 2 (54). С. 87–102.
- Пригожин И., Николис Ж. Биологический порядок, структура и неустойчивости // Успехи физических наук. 1973. Т. 109, вып. 3. С. 517–44.
- Пригожин И., Стенгерс И. Порядок из хаоса: новый диалог человека с природой : пер. с англ. / под ред. В. И. Аршинова, Ю. Л. Климонтовича, Ю. В. Сачкова ; 8-е изд. Москва : Едиториал УРСС, 2021. 314 с. (Синергетика: от прошлого к будущему; № 5).
- Прокопьев С. И., Овчинникова Т. Э., Васильев О. Ф. Термодинамические характеристики воды в природных водоемах с высокой минерализацией // Известия Российской Академии наук. Физика атмосферы и океана, 2010. Т. 46. № 2. С. 281–285.
- Раднагуруева А.А., Лаврентьева Е.В., Бархутова Д.Д., Банзаракцаева Т.Г., Намсараев Б.Б. Разнообразие прокариот – деструкторов экстремальных местообитаний байкальской рифтовой зоны: учеб. пособие. Улан-Удэ: Изд-во Бурят. гос. ун-та, 2012. 64 с.
- Раменский Л. Г. О некоторых принципиальных положениях современной геоботаники // Ботанический журнал. 1952. Т. 37, № 2. С. 181–201.
- Рогозин Д. Ю. Меромиктические озера Северо-Минусинской котловины: закономерности стратификации и экология фототрофных серных бактерий. Красноярск: Изд-во ин-та физики Сиб. отд. РАН, 2019. 241 с.
- Розенберг Г. С., Зинченко Т. Д. Устойчивость гидроэкосистем: обзор проблемы // Аридные экосистемы. 2014. Т. 20, № 4 (61). С. 11–23.
- Романенко В. И. Квадратные микроколонию в поверхностной водной пленке озера Сакское // Микробиология. 1981. Т. 50. С. 571–574.
- Сапунов В. Б. Адаптация к перемене экологических условий и фенотипическая изменчивость тлей // Журнал общей биологии. 1983. Т. 44, № 4. С. 557–567.
- Сбойчаков В. Б., Москалев А. В., Карапац М. М., Клецко Л. И. Основы микробиологии, вирусологии, иммунологии: учебник. Москва: КНОРУС, 2017. 274 с.
- Селиванова Е. А. Механизмы выживания микроорганизмов в гиперосмотических условиях // Бюллетень Оренбургского научного центра Урал. отд. РАН. 2012. № 3. С. 13.
- Селиванова Е. А., Немцева Н. В. Экологическо-трофическая характеристика микробиоценоза гипергалинного водоема на примере Соль-Илецкого озера Развал (Оренбургская область) // Бюллетень Оренбургского научного центра Урал. отд. РАН. 2011. № 2. С. 35.
- Селиванова Е. А., Хлопко Ю. А., Пошвина Д. В., Плотников А. О. Биоразнообразие микроорганизмов гипергалинного озера Дунино, изученное методом метагеномного секвенирования // Вопросы степеведения. 2016. № 13. С. 86–91.
- Сеничева М. И. Зелёная водоросль *Dunaliella salina* в природных условиях // Экология моря. 2005. Вып. 67. С. 61–62.
- Сеничева М. И., Губелит Ю. И., Празукин А. В., Шадрин Н. В. Фитопланктон гиперсоленых озёр Крыма // Микроводоросли Чёрного моря: проблемы сохранения биоразнообразия и биотехнологического использования / НАН Украины, Ин-т биологии юж. морей им. А. О. Ковалевского. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2008. С. 93–99.
- Сидкина Е. С. Рассолы западной части Тунгусского артезианского бассейна // Геохимия. 2015. № 8. С. 743–743.
- Совга Е. Е., Ерёмкина Е. С., Хмара Т. В. Водный баланс залива Сиваш в условиях изменчивости природно-климатических и антропогенных факторов // Морской гидрофизический журнал. 2018. Т. 34, № 1. С. 71–81. <https://doi.org/10.22449/0233-7584-2018-1-71-81>
- Соколова Е. А. Процесс бактериальной сульфатредукции в донных отложениях озёр разного типа // Гидробиологический журнал. 2009. Т. 45, № 6. С. 43–51.

- Стецюк А. П., Поповичев В. Н., Мирзоева Н. Ю., Родионова Н. Ю., Богданова Т. А. Ртуть в абиотических и биотических компонентах экосистем солёных озёр Крыма // Экосистемы. 2018. Вып. 16 (46). С. 47–57.
- Сутырина Е. Н. Океанология: учеб. пособие. Иркутск: Изд-во Иркутского гос. ун-та, 2012. 192 с.
- Сущенко Л. М. Количественные закономерности питания ракообразных. Минск: Наука и техника, 1975. 208 с.
- Троценко Ю. А., Хмеленина В. Н. Экстремофильные метанотрофы. Пушино: ОНТИ ПНЦ РАН, 2008. 208 с.
- Федченко Г. П. О самосадочной соли и соляных озёрах Каспийского и Азовского бассейнов // Известия Императорского общества любителей естествознания, антропологии и этнографии. 1870. Т. 5, вып. 1. 112 с.
- Хайлов К. М., Ерохин В. Е. Вопросы утилизации РОВ рачками *Tigriopus brevicornis* и *Calanus Finmarchicus* // Океанология. 1978. Т. 11, № 1. С. 117–126.
- Харченко Т. А., Протасов А. А. О консорциях в водных экосистемах // Гидробиологический журнал. 1981. Т. 17, № 4. С. 15–19.
- Хатчинсон Д. Лимнология. Географические, физические и химические характеристики озёр. Москва: Прогресс, 1969. 592 с.
- Хахинов В. В., Намсараев Б. Б., Абидуева Е. Ю., Данилова Э. В. Гидрохимия экстремальных водных систем с основами гидробиологии: учебное пособие. Улан-Удэ: Изд-во Бурятского гос. ун-та, 2007. 148 с.
- Хлебович В. В. Критическая солёность биологических процессов. Ленинград: Наука, 1974. 235 с.
- Хлебович В. В. Очерки экологии особи. Санкт-Петербург: Зоологический институт РАН, 2012. 143 с.
- Хлебович В. В. Этапы и принципы эволюции водно-солевых отношений организмов // Биосфера. 2014. Т. 6, № 2. С. 170–175.
- Хлебович В. В., Аладин Н. В. Фактор солёности в жизни животных // Вестник Российской академии наук. 2010. Т. 80, № 5-6. С. 527–532.
- Хмеленина В. Н., Ешинимаяев Б. Ц., Решетников А. С., Сузина Н. Е., Троценко Ю. А. Аэробные метанотрофы экстремальных экосистем // Труды Института микробиологии им. С. Н. Виноградского РАН. 2006. Вып. 13: К 100-летию открытия метанотрофии. С. 147–171.
- Хорн Р. Морская химия: (структура воды и химия гидросферы). Москва: Мир, 1972. 400 с. (Науки и Земле. Фундаментальные труды зарубежных ученых по геологии, геофизике и геохимии; т. 47).
- Христофорова Н. К. Основы экологии: учебник. 3-е изд., доп. Москва: Магистр: ИН-ФРА-М, 2022. 640 с.
- Хромов С. П., Петросян М. А. Метеорология и основы климатологии. Москва: Изд-во Московского ун-та, 2001. 527 с.
- Цеев Я. Я. Состав и количественное развитие фауны микробентоса низовьев Днепра и водоемов Крыма // Зоологический журнал. 1958. Т. 37, № 1. С. 3–12.
- Чеботарева Н. А. Влияние молекулярного краудинга на ферменты гликогенолиза // Успехи биологической химии. 2007. Т. 47. С. 233–258.
- Чернов Ю. И. Видовое разнообразие и компенсационные явления в сообществах и биотических системах // Зоологический журнал. 2005. Т. 84, № 10. С. 1221–1238.
- Шадрин Н. В. Некоторые теоретические аспекты питания копепод // Экология морских организмов. Киев: Наукова думка, 1981. С. 38–44.
- Шадрин Н. В. Влияние биотических факторов на энергетический баланс гидробионтов // Биоэнергетика гидробионтов / АН УССР, Ин-т биологии юж. морей им. А. О. Ковалевского. Киев: Наукова думка, 1990. С. 102–118.

- Шадрин Н. В. Гиперсолёные озера Крыма: общие особенности // Микроводоросли Чёрного моря: проблемы сохранения биоразнообразия и биотехнологического использования / НАН Украины, Ин-т биологии юж. морей им. А. О. Ковалевского. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2008. С. 85–93.
- Шадрин Н. В. Александр Гумбольдт - первый эколог (к 150-летию со дня смерти) // Морской экологический журнал. 2009. Т. 8, № 3. С. 77–83.
- Шадрин Н. В. М. Хэйл и Ж.-Б. Ламарк – предтечи современных эволюционных воззрений // Морской экологический журнал. 2010. Т. 9, № 1. С. 85–88.
- Шадрин Н. В. Исчерпал ли себя балансово-энергетический подход в гидробиологии: возможности и ограничения // Морской экологический журнал. 2011. Т. 10, № 1. С. 98–103.
- Шадрин Н. В. Ракообразные в гиперсолёных водоёмах: специфика существования и адаптации // Актуальные проблемы изучения ракообразных континентальных вод: материалы лекций и докл. Междунар. шк.-конф., Борок, 5–9 ноября 2012 г. / Ин-т биологии внутр. вод им. И. Д. Папанина РАН. Кострома: ООО Костромской печатный дом, 2012. С. 316–318.
- Шадрин Н. В. Альтернативные устойчивые состояния озерных экосистем и критические солёности: есть ли жесткая связь? // Труды Зоологического института РАН. 2013. Т. 317 (Прилож. № 3). С. 214–221.
- Шадрин Н. В., Ковалева Т. М., Панов В. Е. Вселенец *Cercopagis pengoi* (Ostroumov, 1891) (Cladocera, Cercopagidae) в Балтийском море: к изучению питания и обрастания эпибионтами // Экология моря. 2002. Вып. 62. С. 45–46.
- Шадрин Н. В., Найданова О. Г. Донные цианобактерии в континентальных гиперсолёных озерах Крыма: предварительное сообщение // Экология моря. 2002. Вып. 61. С. 36–38.
- Шадрин Н. В., Миронов С. С., Веремеева Е. В. Флуктуирующая асимметрия двусторчатых моллюсков песчаной сублиторали у берегов Крыма (Чёрное море) // Экология моря. 2005. Вып. 68. С. 93–98.
- Шадрин Н. В., Дробецкая И. В., Чубчикова И. Н., Терентьева Н. В. Каротиноиды в красной соли гиперсолёного Кояшского озера (Крым, Чёрное море): предварительное сообщение // Морской экологический журнал. 2008а. Т. 7, № 4. С. 85–87.
- Шадрин Н. В., Миходюк О. С., Найданова О. Г., Волошко Л. Н., Герасименко Л. М. Донные цианобактерии гиперсолёных озер Крыма // Микроводоросли Чёрного моря: проблемы сохранения биоразнообразия и биотехнологического использования / НАН Украины, Ин-т биологии юж. морей им. А. О. Ковалевского. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2008б. С. 100–112.
- Шадрин Н. В., Батогова Е. А., Белмонте Дж., Москателло С., Литвинчук Л. Ф., Шадрина С. Н. *Artemia urmiana* Gunther, 1890 (Anostraca, Artemiidae) в Кояшском озере (Крым, Чёрное море) – Первая находка вида за пределами озера Урмия (Иран) // Морской экологический журнал. 2008в. Т. 7, № 1. С. 30.
- Шадрин Н. В., Ануфриева Е. В., Конг Ф. Гибридная природно-техногенная экосистема солёного озера Юньчэн (Китай): первые данные по зоопланктону // Актуальные проблемы планктонологии: тез. докл. II Междунар. конф. с таксономич. тренингом для молодых ученых, 14–18 сент., 2015 г., г. Светлогорск: Изд-во КГТУ, 2015. С. 134–135.
- Шадрин Н. В., Сергеева Н. Г., Лагушкин А. А., Колесникова Е. А., Киприянова Л. М., Ануфриева Е. В., Чепыженко А. А. Трансформация залива Сиваш (Азовское море) в условиях роста солёности: изменения мейобентоса и других компонент экосистемы (2013–2015 гг.) // Журнал Сибирского федерального университета. Серия: Биология. 2016. Т. 9, № 4. С. 452–466. <https://doi.org/10.17516/1997-1389-2016-9-4-452-466>.
- Шадрин Н. В., Ануфриева Е. В., Шадрина С. Н. Краткий обзор фототрофов гиперсолёных озер и лагун Крыма: разнообразие, экологическая роль, возможности ис-

- пользования // Морской биологический журнал. 2017. Т. 2, № 2. С. 80–85. <https://doi.org/10.21072/mbj.2018.03.3.03>.
- Шадрин Н. В., Ануфриева Е. В. Интегральные показатели изменчивости *Arctodiaptomus salinus* (Daday, 1885) (Copepoda, Diaptomidae) и возможности их использования для оценки состояния популяций // Биология внутренних вод. 2018а. № 4. С. 54–62. <https://doi.org/10.1134/S0320965218030178>.
- Шадрин Н. В., Ануфриева Е. В. Экосистемы гиперсоленых водоемов: структура и трофические связи // Журнал общей биологии. 2018б. Т. 79, № 6. С. 418–427. <https://doi.org/10.1134/S0044459618060076>.
- Шадрин Н. В., Ануфриева Е. В. Экосистемная роль пространственно-временной неоднородности в питании планктонных ракообразных // Экосистемы. 2018в. Вып. 14 (44). С. 120–129.
- Шадрин Н. В., Симонов В. Г., Ануфриева Е. В., Поповичев В. Н., Сиротина Н. О. Антропогенная трансформация озера Кызыл-Яр (Крым): результаты многолетних исследований (1985–2017 гг.) // Аридные экосистемы. 2018. Т. 24, № 4 (77). С. 80–88.
- Шадрин Н. В., Яковенко В. А., Ануфриева Е. В. Появление новых видов Cladocera (Anomopoda, Chydoridae, Bosminidae) в гиперсоленом озере Мойнаки (Крым) // Зоологический журнал. 2020. Т. 99, № 10. С. 1196–1200. <https://doi.org/10.31857/S0044513420100141>.
- Шакин В. В. Биосистемы в экстремальных условиях // Журнал общей биологии. 1991. Т. 52, № 6. С. 784–792.
- Шрёдингер Э. Что такое жизнь с точки зрения физики?: [лекции, читанные в Тринити-колледж в Дублине в феврале 1943 г.] / [пер. с англ. А. А. Малиновский]; изд. 2-е, испр. Москва: РИМИС, 2015. 171 с.
- Щукарев С. А. Физика и химия лечебных грязей. Основы курортологии. Москва: Госмедиздат, 1932. Т. 1. С. 137–167.
- Abd Ellah R. G., Hussein, M. M. Physical limnology of Bardawil lagoon Egypt // American-European Journal Agricultural and Environmental Science. 2009. Vol. 5, no. 3. P. 331–336.
- Abdelrhman K. F., Bacci G., Marras B., Nistri A., Schintu M., Ugolini A., Mengoni A. Exploring the bacterial gut microbiota of supralittoral talitrid amphipods // Research in Microbiology. 2017. Vol. 168, iss. 1. P. 74–84. <https://doi.org/10.1016/j.resmic.2016.07.009>
- Abdel-Satar A. M., Goher M. E., Sayed M. F. Recent environmental changes in water and sediment quality of Lake Qarun, Egypt // Journal of Fisheries and Aquatic Science. 2010. Vol. 5, iss. 2. P. 56–69. <https://doi.org/10.3923/jfas.2010.56.69>.
- Adl S. M., Simpson A. G., Lane C. E., Lukeš J., Bass D., Bowser S. S., Brown M., Burki F., Dunthorn M., Hampl V., Heiss A., Hoppenrath M., Lara E., LeGall L., Lynn D. H., McManus H., Mitchell E. A. D., Mozley-Stanridge S. E., Parfrey L. W., Pawlowski J., Rueckert S., Shadwick L., Schoch C., Smirnov A., Spiegel F. W. The revised classification of eukaryotes // Journal of Eukaryotic Microbiology. 2012. Vol. 59, iss. 5. P. 429–514. <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.2012.00644.x>.
- Adl S. M., Bass D., Lane C. E., Lukeš J., Schoch C. L., Smirnov A., Agatha S., Berney C., Brown M. W., Burki F., Cárdenas P., Čepička I., Chistyakova L., Campo J., Dunthorn M., Edvardsen B., Eglit Y., Guillou L., Hampl V., Heiss A. A., Hoppenrath M., James T. Y., Karpov S., Kim E., Kolisko M., Kudryavtsev A., Lahr D. J. G., Lara E., Le Gall L., Lynn D. H., Mann D. G., Massana I., Molera R., Mitchell E. A. D., Morrow C., Park J. S., Pawlowski J. W., Powell M. J., Richter D. J., Rueckert S., Shadwick L., Shimano S., Spiegel F. W., Torruella i Cortes G., Youssef N., Zlatogursky V., Zhang Q. Revisions to the classification, nomenclature, and diversity of eukaryotes // Journal of Eukaryotic Microbiology. 2019. Vol. 66, iss. 1. P. 4–119. <https://doi.org/10.1111/jeu.12691>.
- Afonina E. Y., Tashlykova N. A. Fluctuations in plankton community structure of endorheic soda lakes of southeastern Transbaikalia (Russia) // Hydrobiologia. 2020. Vol. 847, iss. 6. P. 1383–1398. <https://doi.org/10.1007/s10750-020-04207-z>.

- Aguilar P., Sommaruga R. The balance between deterministic and stochastic processes in structuring lake bacterioplankton community over time // *Molecular Ecology*. 2020. Vol. 29, iss. 16. P. 3117-3130. <https://doi.org/10.1111/mec.15538>.
- Aguilera A. Eukaryotic organisms in extreme acidic environments, the Río Tinto case // *Life*. 2013. Vol. 3, iss. 3. P. 363-374. <https://doi.org/10.3390/life3030363>.
- Aladin N. V., Potts W. T. The osmoregulatory capacity of the Ostracoda // *Journal of Comparative Physiology B*. 1996. Vol. 166, iss. 3. P. 215–222. <https://doi.org/10.1007/BF00263985>
- Alexander E., Stock A., Breiner H. W., Behnke A., Bunge J., Yakimov M. M., Stoeck T. Microbial eukaryotes in the hypersaline anoxic L'Atalante deep-sea basin // *Environmental Microbiology*. 2009. Vol. 11, iss. 2. P. 360–381. <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2008.01777.x>.
- Alexander R. M. *Principles of Animal Locomotion*. Princeton: Princeton Univ. Press, 2006. 384 p.
- Allan E. L., Froneman P. W., Hodgson A. N. Effects of temperature and salinity on the standard metabolic rate (SMR) of the caridean shrimp *Palaemon peringueyi* // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 2006. Vol. 337, iss. 1. P. 103–108. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2006.06.006>.
- Aloisi G., Castradori D., Cita M. B. Sediment injection in the pit of the Urania Anoxic brine lake (Eastern Mediterranean) // *Rendiconti Lincei*. 2006. Vol. 17, iss. 3. P. 243–262. <https://doi.org/10.1007/BF02904765>.
- Amaral-Zettler L. A. Eukaryotic diversity at pH extremes // *Frontiers in Microbiology*. 2013. Vol. 3. P. 441. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2012.00441>.
- Ambler J. W., Ferrari F. D., Fornshell J. A. Population structure and swarmformation of the cyclopoid copepod *Dioithona oculata* near mangrove cays // *Journal of Plankton Research*. 1991. Vol. 13, iss. 6. P. 1257–1272. <https://doi.org/10.1093/plankt/13.6.1257>.
- Ambler J. W. Zooplankton swarms: characteristics, proximal cues and pro-posed advantages // *Hydrobiologia*. 2002. Vol. 480. P. 155–164. <https://doi.org/10.1023/A:1021201605329>.
- Amilburu A., Moreno A., Ruiz-Mirazo K. Definitions of life as epistemic tools that reflect and foster the advance of biological knowledge // *Synthese*. 2021. Vol. 198, iss. 11. P. 10565-10585. <https://doi.org/10.1007/s11229-020-02736-7>.
- Anderson J. W., Stephens G. C. Uptake of organic material by aquatic invertebrates. VI. Role of epiflora in apparent uptake of glycine by marine crustaceans // *Marine Biology*. 1969. Vol. 4, iss. 3. P. 243–249. <https://doi.org/10.1007/BF00393901>.
- Anderson O. R., Spindler M., Be A. W. H., Hemleben C. Trophic activity of planktonic foraminifera // *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 1979. Vol. 59, iss. 3. P. 791–799. <https://doi.org/10.1017/S002531540004577X>.
- Andrei A. Ş., Banciu H. L., Oren A. Living with salt: metabolic and phylogenetic diversity of archaea inhabiting saline ecosystems // *FEMS Microbiology Letters*. 2012. Vol. 330, iss. 1. P. 1–9. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6968.2012.02526.x>.
- Anton J., Oren A., Benlloch S., Rodriguez-Valera F., Amann R., Rossello-Mora R. *Salinibacter ruber* gen. nov., sp. nov., a novel, extremely halophilic member of the *Bacteria* from saltern crystallizer ponds // *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*. 2002. Vol. 52, iss. 2. P. 485–491. <https://doi.org/10.1099/00207713-52-2-485>.
- Anufrieva E. V. Do copepods inhabit hypersaline waters worldwide? A short review and discussion // *Chinese Journal of Oceanology and Limnology*. 2015. Vol. 33, iss. 6. P. 1354–1361. <https://doi.org/10.1007/s00343-014-4385-7>.
- Anufrieva E. V. How can saline and hypersaline lakes contribute to aquaculture development? A review // *Journal of Oceanology and Limnology*. 2018. Vol. 36, iss. 6. P. 2002–2009. <https://doi.org/10.1007/s00343-018-7306-3>.
- Anufrieva E., Holynska M., Shadrin N. Current invasions of Asian Cyclopid species (Copepoda: Cyclopidae) in Crimea, with taxonomical and zoogeographical remarks on the

- hypersaline and freshwater fauna // *Annales Zoologici*. 2014. Vol. 64. P. 109–130. <https://doi.org/10.3161/000345414X680636>.
- Anufrieva E. V., Shadrin N. V. Factors determining the average body size of geographically separated *Arctodiaptomus salinus* (Daday, 1885) populations // *Zoological Research*. 2014a. Vol. 35. P. 132–141.
- Anufrieva E. V., Shadrin N. V. The swimming behavior of *Artemia* (Anostraca): new experimental and observational data // *Zoology*. 2014b. Vol. 117, iss. 6. P. 415–421. <https://doi.org/10.1016/j.zool.2014.03.006>.
- Anufrieva E. V., Shadrin N. V. Diversity of fauna in Crimean hypersaline water bodies // *Журнал Сибирского федерального университета. Серия: Биология*. 2018. Т. 11, № 4. С. 294–305.
- Anufrieva E. V., Balycheva D. S., Vdodovich I. V., Shadrin N. V. Microalgae in the diet of *Eucypris mareotica* (Crustacea, Ostracoda) in the hypersaline lake Chersonesskoye (Crimea) // *Ecologica Montenegrina*. 2018a. Vol. 17. P. 100–104. <https://doi.org/10.37828/em.2018.17.11>.
- Anufrieva E. V., El-Shabrawy G. M., Shadrin N. V. Copepoda in the shallow hypersaline Bardawil coastal lake (Egypt): Are there long-term changes in composition and abundance? // *Oceanological and Hydrobiological Studies*. 2018b. Vol. 47, iss. 3. P. 219–229. <https://doi.org/10.1515/ohs-2018-0021>.
- Anufrieva E. V., Vdodovich I. V., Shadrin N. V. First data on predation of *Eucypris mareotica* (Crustacea, Ostracoda) in hypersaline waters // *Food Webs*. 2018c. Vol. 16. P. e00090. <https://doi.org/10.1016/j.fooweb.2018.e00090>.
- Anufrieva E. V., Goher M. E., Hussian A. M., El-Sayed S. M., Hegab M. H., Tahoun U. M., Shadrin N. V. Ecosystems of artificial saline lakes. A case of Lake Magic in Wadi El-Rayan depression (Egypt) // *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*. 2020. No. 421. Article no. 31 (13 p.). <https://doi.org/10.1051/kmae/2020024>.
- Anufrieva E., Shadrin N. The long-term changes in plankton composition: Is Bay Sivash transforming back into one of the world's largest habitats of *Artemia* sp. (Crustacea, Anostraca)? // *Aquaculture Research*. 2020. Vol. 51, iss. 1. P. 341–350. <https://doi.org/10.1111/are.14381>.
- Anufrieva E., Kolesnikova E., Revkova T., Shadrin N. Spatio-temporal variability of zooplankton and zoobenthos as the elements of integrated zoocenosis in a marine lake (Crimea, Black Sea): What is a general pattern? // *Journal of Sea Research*. 2022a. Vol. 185. Article no 102231 (11 p.). <https://doi.org/10.1016/j.seares.2022.102231>.
- Anufrieva E., Kolesnikova E., Revkova T., Latushkin A., Shadrin N. Human-induced sharp salinity changes in the world's largest hypersaline Lagoon Bay Sivash (Crimea) and their effects on the ecosystem // *Water*. 2022b. Vol. 14, iss. 3. Article no. 403 (17 p.). <https://doi.org/10.3390/w14030403>.
- Arashkevich E. G., Sapozhnikov P. V., Soloviov K. A., Kudyshkin T. V., Zavialov P. O. *Artemia parthenogenetica* (Branchiopoda: Anostraca) from the Large Aral Sea: Abundance, distribution, population structure and cyst production // *Journal of Marine Systems*. 2009. Vol. 76, iss. 3. P. 359–366. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2008.03.015>.
- Arjona F. J., Vargas-Chacoff L., Ruiz-Jarabo I., Martín del Río M. P., Mancera J. M. Osmoregulatory response of Senegalese sole (*Solea senegalensis*) to changes in environmental salinity // *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*. 2007. Vol. 148, iss. 2. P. 413–421. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2007.05.026>.
- Arrigo K. R. Sea ice ecosystems // *Annual Review of Marine Science*. 2014. Vol. 6. P. 439–467. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-010213-135103>.
- Asencio A. D. Permanent salt evaporation ponds in a semi-arid Mediterranean region as model systems to study primary production processes under hypersaline conditions // *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 2013. Vol. 124. P. 24–33. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2013.03.006>.

- Ashton P. J., Schoeman F. R. Limnological studies on the Pretoria Salt Pan, a hypersaline maar lake // *Hydrobiologia*. 1983. Vol. 99, iss. 1. P. 61–73. <https://doi.org/10.1007/BF00013718>
- Atanasova N. S., Roine E., Oren A., Bamford D. H., Oksanen H. M. Global network of specific virus-host interactions in hypersaline environments // *Environmental Microbiology*. 2012. Vol. 14, no. 2. P. 426–440. <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2011.02603.x>
- Athamena A., Brichon G., Trajkovic-Bodenec S., Péqueux A., Chapelle S., Bodenec J., Zwingelstein G. Salinity regulates N-methylation of phosphatidylethanolamine in euryhaline crustaceans hepatopancreas and exchange of newly-formed phosphatidylcholine with hemolymph // *Journal of Comparative Physiology B*. 2011. Vol. 181. P. 731–740. <https://doi.org/10.1007/s00360-011-0562-6>
- Baati H., Guermazi S., Gharsallah N., Sghir A., Ammar E. Novel prokaryotic diversity in sediments of Tunisian multipond solar saltern // *Research in Microbiology*. 2010. Vol. 161, iss. 7. P. 573–582. <https://doi.org/10.1016/j.resmic.2010.05.009>
- Baioumy H. M., Kayanne H., Tada R. Reconstruction of lake-level and climate changes in Lake Qarun, Egypt, during the last 7 000 years // *Journal of Great Lakes Research*. 2010. Vol. 36, no. 2. P. 318–327. <https://doi.org/10.1016/j.jglr.2010.03.004>
- Baker B. J., De Anda V., Seitz K. W., Dombrowski N., Santoro A. E., Lloyd K. G. Diversity, ecology and evolution of Archaea // *Nature Microbiology*. 2020. Vol. 5, iss. 7. P. 887–900. <https://doi.org/10.1038/s41564-020-0715-z>
- Bakermans C. Determining the limits of microbial life at subzero temperatures // *Psychrophiles: from Biodiversity to Biotechnology*. / Ed. Margesin R.; 2nd edition. Cham, Switzerland: Springer, 2017. P. 21–38. https://doi.org/10.1007/978-3-319-57057-0_2
- Ball J. Contributions to the geography of Egypt. Cairo: Government Press, 1939. 126 p.
- Bancheva-Preslavska H., Bezlova D. Communication criteria for conservation and sustainable use of Bulgarian wetlands of international importance // *Journal of Environmental Protection and Ecology*. 2018. Vol. 19, iss. 4. P. 1873–1880.
- Barnes B. D., Wurtsbaugh W. A. The effects of salinity on plankton and benthic communities in the Great Salt Lake, Utah, USA: a microcosm experiment // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 2015. Vol. 72, no. 6. P. 807–817. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2014-0396>
- Baross J. A., Deming J. W. Growth of “black smoker” bacteria at temperatures of at least 250°C // *Nature*. 1983. Vol. 303. P. 423–426. <https://doi.org/10.1038/303423a0>
- Barrett K. L., Belovsky G. E. Invertebrates and phytoplankton of Great Salt Lake: Is salinity the driving factor? // *Great Salt Lake Biology: A Terminal Lake in a Time of Change* / Eds: B. K. Baxter, J. K. Butler. Cham: Springer Nature, 2020. P. 145–173. https://doi.org/10.1007/978-3-030-40352-2_6
- Barry R. G., Gan T. Y. *The Global Cryosphere: Past, Present, and Future*. 2nd edition. Cambridge: Cambridge University Press, 2022. 500 p.
- Bassler-Veit B., Barut I. F., Meric E., Avsar N., Nazik A., Kapan-Yeşilyurt S., Yıldız A. Distribution of microflora, meiofauna, and macrofauna assemblages in the hypersaline environment of northeastern Aegean Sea coasts // *Journal of Coastal Research*. 2013. Vol. 289. P. 883–898. <https://doi.org/10.2112/JCOASTRES-D-12-00022.1>
- Bauld J. Occurrence of benthic microbial mats in saline lakes // *Salt Lakes* / Ed. W. D. Williams. Dordrecht: Springer, 1981. P. 87–111. (Developments in Hydrobiology; vol. 5). https://doi.org/10.1007/978-94-009-8665-7_8
- Baxter B. K., Mangalea M. R., Willcox S., Sabet S., Nagoulat M. N., Griffith J. D. Haloviruses of Great Salt Lake: a model for understanding viral diversity // *Halophiles and Hypersaline Environments: Current Research and Future Trends* / Eds: A. Ventosa, A. Oren, Y. Ma. Berlin ; Heidelberg : Springer-Verlag, 2011. P. 173–190.
- Bayly I. A. E. Salinity tolerance and osmotic behavior of animals in athalassic saline and marine hypersaline waters // *Annual Review of Ecology and Systematics*. 1972. Vol. 3, iss. 1. P. 233–268. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.03.110172.001313>

- Bayly I. A. E., Williams W. D. Chemical and biological studies on some saline lakes of south-east Australia // *Marine Freshwater Research*. 1966. Vol. 17, no. 2. P. 177–228. <https://doi.org/10.1071/MF9660177>
- Bayona K. C., Garcés L. A. Effect of different media on exopolysaccharide and biomass production by the green microalga *Botryococcus braunii* // *Journal of Applied Phycology*. 2014. Vol. 26, no. 5. P. 2087–2095. <https://doi.org/10.1007/s10811-014-0242-5>
- Bazzani E., Lauritano C., Mangoni O., Bolinesi F., Saggiomo M. Chlamydomonas responses to salinity stress and possible biotechnological exploitation // *Journal of Marine Science and Engineering*. 2021. Vol. 9, iss. 11. P. 1242. <https://doi.org/10.3390/jmse9111242>
- Beck J. L., Turingan R. G. The effects of zooplankton swimming behavior on prey-capture kinematics of red drum larvae, *Sciaenops ocellatus* // *Marine Biology* 2007. Vol. 151, iss. 4. P. 1463–1470. <https://doi.org/10.1007/s00227-006-0598-4>
- Belgrano A., Scharler U. M., Dunne J., Ulanowicz R. E. *Aquatic Food Webs: an Ecosystem Approach*. Oxford: Oxford University Press, 2005. 272 p. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780198564836.001.0001>
- Bellec L., Bonavita M. A., Hourdez S., Jebbar M., Tasiemski A., Durand L., Gayet N., Zeppilli D. Chemosynthetic ectosymbionts associated with a shallow-water marine nematode // *Scientific Reports*. 2019. Vol. 9, art. no. 7019 (14 p.). <https://doi.org/10.1038/s41598-019-43517-8>
- Bello F. D., Lavorel S., Lavergne S., Albert C. H., Boulangeat I., Mazel F., Thuiller W. Hierarchical effects of environmental filters on the functional structure of plant communities: a case study in the French Alps // *Ecography*. 2013. Vol. 36, iss. 3. P. 393–402. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07438.x>
- Belmonte G., Moscatello S., Batogova E. A., Pavlovskaya T., Shadrin N. V., Litvinchuk L. F. Fauna of hypersaline lakes of the Crimea (Ukraine) // *Thalassia Salentina*. 2012. Vol. 34. P. 11–24. <https://doi.org/10.1285/i15910725v34p11>
- Ben-Amotz A., Sussman I., Avron M. Glycerol production by *Dunaliella* // *New Trends in Research and Utilization of Solar Energy through Biological Systems* / Eds: H. Mislin, R. Bachofen. Basel; Boston; Stuttgart: Birkhauser: Springer Basel AG, 1982. P. 55-58. (Experientia Supplementum; vol. 43). https://doi.org/10.1007/978-3-0348-6305-6_12
- Benlloch S., López-López A., Casamayor E. O., Øvreås L., Goddard V., Daae F. L., Smerdon G., Massana R., Joint I., Thingstad F., Pedrós-Alió C. Prokaryotic genetic diversity throughout the salinity gradient of a coastal solar saltern // *Environmental Microbiology*. 2002. Vol. 4, iss. 6. P. 349–360. <https://doi.org/10.1046/j.1462-2920.2002.00306.x>
- Benner S. A. Defining life // *Astrobiology*. 2010. Vol. 10, iss. 10. P. 1021-1030. <https://doi.org/10.1089/ast.2010.0524>
- Berdugo M., Delgado-Baquerizo M., Soliveres S., Hernández-Clemente R., Zhao Y., Gaitán J. J., Gross N., Saiz H., Maire V., Lehman A., Rillig M. C. Global ecosystem thresholds driven by aridity // *Science*. 2020. Vol. 367, no. 6479. P. 787–790. <https://doi.org/10.1126/science.aay5958>
- Berois N., Arezo M. J., Papa N. G., Clivio G. A. Annual fish: developmental adaptations for an extreme environment // *Wiley Interdisciplinary Reviews: Developmental Biology*. 2012. Vol. 1, iss. 4. P. 595-602. <https://doi.org/10.1002/wdev.39>
- Blanco Y., Rivas L. A., González-Toril E., Ruiz-Bermejo M., Moreno-Paz M., Parro V., Palacín A., Aguilera A., Puente-Sánchez F. Environmental parameters, and not phylogeny, determine the composition of extracellular polymeric substances in microbial mats from extreme environments // *Science of the Total Environment*. 2019. Vol. 650. P. 384-393. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.08.440>
- Borgonie G., García-Moyano A., Litthauer D., Bert W., Bester A., van Heerden E., Möller C., Erasmus M., Onstott T. C. Nematoda from the terrestrial deep subsurface of South Africa // *Nature*. 2011. Vol. 474. P. 79–82. <https://doi.org/10.1038/nature09974>
- Boros E., Kolpakova M. A review of the defining chemical properties of soda lakes and pans: An assessment on a large geographic scale of Eurasian inland saline surface waters

- // PloS ONE. 2018. Vol. 13, no. 8. P. e0202205 (20 p.). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0202205>
- Borowitzka L. J. The microflora. Adaptations to life in extremely saline lakes // *Hydrobiologia*. 1981. Vol. 81, iss. 1. P. 33–46. <https://doi.org/10.1007/BF00048704>
- Boxshall G. A., Defaye D. Global diversity of copepods (Crustacea: Copepoda) in freshwater // *Freshwater animal diversity assessment* / Eds: E. V. Balian, C. Lévêque, H. Segers, K. Martens. Dordrecht: Springer, 2007. P. 195–207. (Developments in Hydrobiology; vol. 198). https://doi.org/10.1007/978-1-4020-8259-7_21
- Boyd E. S., Yu R. Q., Barkay T., Hamilton T. L., Baxter B. K., Naftz D. L., Marvin-DiPasquale M. Effect of salinity on mercury methylating benthic microbes and their activities in Great Salt Lake, Utah // *Science of the Total Environment*. 2017. Vol. 581–582. P. 495–506. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2016.12.157>
- Brauner C. J., Gonzalez R. J., Wilson J. M. Extreme environments: hypersaline, alkaline, and ion-poor waters // *Fish Physiology*. 2012. Vol. 32. P. 435–476. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-396951-4.00009-8>
- Breitbart M. Marine viruses: truth or dare // *Annual Review of Marine Science*. 2012. Vol. 4. P. 425–448. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-120709-142805>
- Britton R. H., Johnson A. R. An ecological account of a Mediterranean salina: the Salin de Giraud, Camargue (S. France) // *Biological Conservation*. 1987. Vol. 42, iss. 3. P. 185–230. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(87\)90133-9](https://doi.org/10.1016/0006-3207(87)90133-9)
- Brum J. R., Steward G. F. Morphological characterization of viruses in the stratified water column of alkaline, hypersaline Mono Lake // *Microbial Ecology*. 2010. Vol. 60, no. 3. P. 636–643. <https://doi.org/10.1007/s00248-010-9688-4>
- Bruno D., Gutiérrez-Cánovas C., Sánchez-Fernández D., Velasco J., Nilsson C. Impacts of environmental filters on functional redundancy in riparian vegetation // *Journal of Applied Ecology*. 2016. Vol. 53, iss. 3. P. 846–855. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12619>
- Buchalo A. S., Nevo E., Wasser S. P., Oren A., Molitoris H. P. Fungal life in the extremely hypersaline water of the Dead Sea: first records // *Proceedings of Royal Society. B*. 1998. Vol. 265, iss. 1404. P. 1461–1465. <https://doi.org/10.1098/rspb.1998.0458>
- Burke M. K. How does adaptation sweep through the genome? Insights from long-term selection experiments // *Proceedings of the Royal Society of London*. 2012. Vol. 279. P. 5029–5038. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.0799>
- Burns D. G., Janssen P. H., Itoh T., Kamekura M., Li Z., Jensen G., Rodríguez-Valera F., Bolhuis H., Dyall-Smith M. L. Haloquadratum walsbyi gen. nov., sp. nov., the square haloarchaeon of Walsby, isolated from saltern crystallizers in Australia and Spain // *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*. 2007. Vol. 57, iss. 2. P. 387–392. <https://doi.org/10.1099/ijs.0.64690-0>
- Burns J. A., Gruber D. F., Gaffney J. P., Sparks J. S., Brugler M. R. Transcriptomics of a Greenlandic Snailfish Reveals Exceptionally High Expression of Antifreeze Protein Transcripts // *Evolutionary Bioinformatics*. 2022. Vol. 18. <https://doi.org/10.1177/11769343221118347>
- Butinar L., Zalar P., Frisvad J. C., Gunde-Cimerman N. The genus Eurotium-members of indigenous fungal community in hypersaline waters of salterns // *FEMS Microbiology Ecology*. 2005. Vol. 51, iss. 2. P. 155–166. <https://doi.org/10.1016/j.femsec.2004.08.002>
- Cael B. B., Heathcote A. J., Seekell D. A. The volume and mean depth of Earth's lakes // *Geophysical Research Letters*. 2017. Vol. 44, iss. 1. P. 209–218. <https://doi.org/10.1002/2016GL071378>
- Cantrell S. A., Casillas-Martinez L., Molina M. Characterization of fungi from hypersaline environments of solar salterns using morphological and molecular techniques // *Mycological Research*. 2006. Vol. 110, iss. 8. P. 962–970. <https://doi.org/10.1016/j.mycres.2006.06.005>
- Capece M. C., Clark E., Saleh J. K., Halford D., Heintz N., Hoskins S., Rothschild L. J. Polyextremophiles and the constraints for terrestrial habitability // *Polyextremophiles* / Eds: J. Seckbach, A. Oren, H. Stan-Lotter. Dordrecht: Springer, 2013. P. 3-59. (Cellular Origin,

- Life in Extreme Habitats and Astrobiology; vol. 27). https://doi.org/10.1007/978-94-007-6488-0_1
- Carbonnel G. Morphometrie et hypersalinite chez *Cyprideis torosa* (Jones) (Ostracoda, Actuel) dans les Salines de Santa-Pola (Alicante, Espagne) // Sciences Geologiques, Bulletin. 1983. Vol. 36. P. 211–219.
- Carrasco N. K., Perissinotto R. Development of a halotolerant community in the St. Lucia Estuary (South Africa) during a hypersaline phase // PloS ONE. 2012. Vol. 7, no. 1. P. e29927 (14 p.). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0029927>
- Cespedes V., Sanchez M. I., Green A. J. Predator-prey interactions between native brine shrimp *Artemia parthenogenetica* and the alien boatman *Trichocorixa verticalis*: influence of salinity, predator sex, and size, abundance and parasitic status of prey // PeerJ. 2017. Vol. 5. e3554 (15 p.). <https://doi.org/10.7717/peerj.3554>
- Cezilly F., Gregoire A., Bertin A. Conflict between co-occurring manipulative parasites? An experimental study of the joint influence of two acanthocephalan parasites on the behaviour of *Gammarus pulex* // Parasitology. 2000. Vol. 120, iss. 6. P. 625–630. <https://doi.org/10.1017/S0031182099005910>
- Chase J. M. Drought mediates the importance of stochastic community assembly // Proceedings of the National Academy of Sciences. 2007. Vol. 104, no. 44. P. 17430-17434. <https://doi.org/10.1073/pnas.0704350104>
- Cheek M., Nic Lughadha E., Kirk P., Lindon H., Carretero J., Looney B., Douglas B., Haelewaters D., Gaya E., Llewellyn T., Ainsworth A. M., Gafforov Y., Hyde K., Crous P., Hughes M., Walker B. E., Forzza R. C., Wong K. M., Niskanen T. New scientific discoveries: Plants and fungi // Plants, People, Planet. 2020. Vol. 2, iss. 5. P. 371-388. <https://doi.org/10.1002/ppp3.10148>
- Chela-Flores J., Seckbach J. The Dry Valley Lakes, Antarctica: A key to evolutionary biomarkers on Europa and elsewhere // Proceedings of the SPIE. 2011. Vol. 8152, art. no. 81520R (8 p.). <https://doi.org/10.1117/12.898763>
- Chen H., Jiang J. G. Osmotic responses of *Dunaliella* to the changes of salinity // Journal of Cellular Physiology. 2009. Vol. 219, iss. 2. P. 251–258. <https://doi.org/10.1002/jcp.21715>
- Chen W.-H., Ge X., Wang W., Yu J., Hu S. A gene catalogue for post-diapause development of an anhydrobiotic arthropod *Artemia franciscana* // BMC Genomics. 2009. Vol. 10. P. 52. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-10-52>
- Chen X., Li Z., Boda P., Fernandes I.M., Xie Z., Zhang E. Environmental filtering in the dry season and spatial structuring in the wet: different fish community assembly rules revealed in a large subtropical floodplain lake // Environmental Science and Pollution Research. 2022. Vol. 29. P. 69875–69887. <https://doi.org/10.1007/s11356-022-20529-y>
- Chessman B. C., Royal M. J. Bioassessment without reference sites: use of environmental filters to predict natural assemblages of river macroinvertebrates // Journal of the North American Benthological Society. 2004. Vol. 23, no. 3. P. 599–615. [https://doi.org/10.1899/0887-3593\(2004\)023<0599:BWRSUO>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1899/0887-3593(2004)023<0599:BWRSUO>2.0.CO;2)
- Cho C. H., Park S. I., Huang T. Y., Lee Y., Ciniglia C., Yadavalli H. C., Yang S. W., Bhattacharya D., Yoon H. S. Genome-wide signatures of adaptation to extreme environments in red algae // Nature Communications. 2023. Vol. 14, iss. 1. P. 1-6. <https://doi.org/10.1038/s41467-022-35566-x>
- Chodasewicz K. Evolution, reproduction and definition of life // Theory in Biosciences. 2014. Vol. 133, iss. 1. P. 39-45. <https://doi.org/10.1007/s12064-013-0184-5>
- Chung D., Kim H., Choi H. S. Fungi in salterns // Journal of Microbiology. 2019. Vol. 57, iss. 9. P. 717–724. <https://doi.org/10.1007/s12275-019-9195-3>
- Clarke A., Johnston I. A. Evolution and adaptive radiation of Antarctic fishes // Trends in Ecology & Evolution. 1996. Vol. 11, iss. 5. P. 212-218. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(96\)10029-X](https://doi.org/10.1016/0169-5347(96)10029-X)

- Cohen M. J., Morrison J. I., Glenn E. P. Haven or Hazard: The Ecology and Future of the Salton Sea: A Report. Oakland, California: Pacific Institute for Studies in Development, Environment, and Security, 1999. 64 p.
- Cohen Y., Krumbein W. E., Goldberg M., Shilo M. Solar Lake (Sinai). 1. Physical and chemical limnology // *Limnology and Oceanography*. 1977a. Vol. 22, iss. 4. P. 597–608. <https://doi.org/10.4319/lo.1977.22.4.0597>
- Cohen Y., Krumbein W. E., Shilo M. Solar Lake (Sinai). 2. Distribution of photosynthetic microorganisms and primary production // *Limnology and Oceanography*. 1977b. Vol. 22, no. 4. P. 609–620. <https://doi.org/10.4319/lo.1977.22.4.0609>
- Cole J., Peacock J., Dodsworth J., Williams A. J., Thompson D. B., Dong H., Wu G., Hedlund B. P. Sediment microbial communities in Great Boiling Spring are controlled by temperature and distinct from water community // *The ISME Journal*. 2013. Vol. 7. P. 718–729. <https://doi.org/10.1038/ismej.2012.157>
- Colman D. R., Feyhl-Buska J., Robinson K. J., Fecteau K. M., Xu H., Shock E. L., Boyd E. S. Ecological differentiation in planktonic and sediment-associated chemotrophic microbial populations in Yellowstone hot springs // *FEMS Microbiology Ecology*. 2016. Vol. 92, iss. 9. P. fiw137. <https://doi.org/10.1093/femsec/fiw137>
- Colman D. R., Poudel S., Stamps B. W., Boyd E. S., Spear J. R. The deep, hot biosphere: Twenty-five years of retrospection // *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*. 2017. Vol. 114, iss. 27. P. 6895–6903. <https://doi.org/10.1073/pnas.1701266114>
- Conover M. R., Bell M. E. Importance of Great Salt Lake to pelagic birds: eared grebes, phalaropes, gulls, ducks, and white pelicans // *Great Salt Lake Biology* / Eds: B. Baxter, J. Butler. Cham: Springer, 2020. P. 239–262. https://doi.org/10.1007/978-3-030-40352-2_8
- Cooper S. D., Winkler D. W., Lenz P. H. The effect of grebe predation on a brine shrimp population // *Journal of Animal Ecology*. 1984. Vol. 53, no. 1. P. 51–64. <https://doi.org/10.2307/4341>
- Cornée A., Dickman M., Busson G. Laminated cyanobacterial mats in sediments of solar salt works: some sedimentological implications // *Sedimentology*. 1992. Vol. 39, iss. 4. P. 599–612. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3091.1992.tb02139.x>
- Costanza R., Fisher B., Mulder K., Liu S., Christopher T. Biodiversity and ecosystem services: A multi-scale empirical study of the relationship between species richness and net primary production // *Ecological Economics*. 2007. Vol. 61, iss. 2-3. P. 478–491. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2006.03.021>
- Coustenis A., Encrenaz T. *Life Beyond Earth: the Search for Habitable Worlds in the Universe*. Cambridge: Cambridge University Press, 2013. 296 p.
- Cowles D. L., Childress J. J. Swimming speed and oxygen consumption in the bathypelagic mysid *Gnathopausia ingens* // *Biological Bulletin*. 1988. Vol. 175, no. 1. P. 111–121. <https://doi.org/10.2307/1541898>
- Cox A., Shock E. L., Havig J. R. The transition to microbial photosynthesis in hot spring ecosystems // *Chemical Geology*. 2011. Vol. 280, iss. 3-4. P. 344–351. <https://doi.org/10.1016/j.chemgeo.2010.11.022>
- Cusens J., Wright S. D., McBride P. D., Gillman L. N. What is the form of the productivity-animal-species-richness relationship? A critical review and meta-analysis // *Ecology*. 2012. Vol. 93, iss. 10. P. 2241–2252. <https://doi.org/10.1890/11-1861.1>
- Dass R. S., Dhinakar J. E., Tirkey A., Ghose M., Suresh A. J. Thermophilic fungi: habitats and morpho-molecular adaptations // *Extremophilic Fungi: Ecology, Physiology and Applications* / Ed. S. Sahay. Singapore: Springer, 2022. P. 77–95.
- Davis J. S., Hein M. K., Millgate J. E. *Cladophora* (green algae) balls and *Phormidium* (blue-green algae) mounds from permanently hypersaline water // *Florida Scientist*. 1996. Vol. 59, iss. 3. P. 169–173.
- Day O. J., Jones D. A., Howell B. R. Food consumption, growth and respiration of sole, *Solea solea* (L.), during early ontogeny in a hatchery environment // *Aquaculture Re-*

- search. 1996. Vol. 27, no. 11. P. 831–839. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2109.1996.t011-00800.x>
- De Castro A. S., Garcia V. M. T. Growth and biochemical composition of the diatom chaetoceros cf. wighamii brightwell under different temperature, salinity and carbon dioxide levels. I. Protein, carbohydrates and lipids // *Aquaculture*. 2005. Vol. 246, iss. 4. P. 405–412. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2005.02.051>
- de Necker L., Brendonck L., van Vuren J., Wepener V., Smit N. J. Aquatic invertebrate community resilience and recovery in response to a supra-seasonal drought in an ecologically important naturally saline lake // *Water*. 2021. Vol. 13, no. 7. P. 948. <https://doi.org/10.3390/w13070948>
- De Voys C. G. N., Geenevasen J. A. J. Biosynthesis and role in osmoregulation of glycine-betaine in the Mediterranean mussel *Mytilus galloprovincialis* LMK // *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*. 2002. Vol. 132, iss. 2. P. 409–414. [https://doi.org/10.1016/S1096-4959\(02\)00052-0](https://doi.org/10.1016/S1096-4959(02)00052-0)
- De Vos S., Rombauts S., Coussement L., Dermauw W., Vuylsteke M., Sorgeloos P., Clegg J. S., Nambu Z., Van Nieuwerburgh F., Norouzitallab P., Van Leeuwen T. The genome of the extremophile *Artemia* provides insight into strategies to cope with extreme environments // *BMC Genomics*. 2021. Vol. 22, iss. 1. P. 1–26. <https://doi.org/10.1186/s12864-021-07937-z>
- Debelius B., Gomez-Parra A., Forja J. M. Oxygen solubility in evaporated seawater as a function of temperature and salinity // *Hydrobiologia*. 2009. Vol. 632, iss. 1. P. 157–165. <https://doi.org/10.1007/s10750-009-9835-4>
- Debenay J. P., Geslin E., Eichler B. B., Duleba W., Sylvestre F., Eichler P. Foraminiferal assemblages in a hypersaline lagoon, Araruama (RJ) Brazil // *Journal of Foraminiferal Research*. 2001. Vol. 31, no. 2. P. 133–151. <https://doi.org/10.2113/0310133>
- Debenay J. P., Pages J., Diouf P. S. Ecological zonation of the hyperhaline estuary of the Casamance River (Senegal): Foraminifera, zooplankton and abiotic variables // *Hydrobiologia*. 1989. Vol. 174, iss. 2. P. 161–176. <https://doi.org/10.1007/BF00014063>
- DeLong J. P., Van Etten J. L., Al-Ameeli Z., Agarkova I. V., Dunigan D. D. The consumption of viruses returns energy to food chains // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*. 2023. Vol. 120, no. 1. P. e2215000120. <https://doi.org/10.1073/pnas.2215000120>
- Deming J. W., Young J. N. The role of exopolysaccharides in microbial adaptation to cold habitats // *Psychrophiles: From Biodiversity to Biotechnology* / Ed. R. Margesin; 2nd edition. Cham, Switzerland: Springer, 2017. P. 259–284. https://doi.org/10.1007/978-3-319-57057-0_12
- Deneke R. Review of rotifers and crustaceans in highly acidic environments of pH values < 3 // *Hydrobiologia*. 2000. Vol. 433. P. 167–172. <https://doi.org/10.1023/A:1004047510602>
- Dennis B. Allee effects: population growth, critical density, and the chance of extinction // *Natural Resource Modeling*. 1989. Vol. 3, iss. 4. P. 481–538. <https://doi.org/10.1111/j.1939-7445.1989.tb00119.x>
- Des Marais D. J. Biogeochemistry of hypersaline microbial mats illustrates the dynamics of modern microbial ecosystems and the early evolution of the biosphere // *The Biological Bulletin*. 2003. Vol. 204, iss. 2. P. 160–167.
- Desbruyères D., Almeida A., Biscoito M., Comtet T., Khripounoff A., Le Bris N., Sarradin P. M., Segonzac M. A review of the distribution of hydrothermal vent communities along the northern Mid-Atlantic Ridge: dispersal vs. environmental controls // *Hydrobiologia*. 2000. Vol. 440, iss. 1–3. P. 201–216. <https://doi.org/10.1023/A:1004175211848>
- Di Prisco G. U. Part I - Extreme environments: responses and adaptation to change // *Life in Extreme Environments. Insights in Biological Capability* / Eds: G. di Prisco, H. G. M. Edwards, J. Elster, Ad H. L. Huiskes. Cambridge: Cambridge University Press, 2020. P. 7–86. <https://doi.org/10.1017/9781108683319.002>

- Díaz S., Lavorel S., Chapin F. S., Tecco P. A., Gurrich D. E., Grigulis K. Functional diversity – at the crossroads between ecosystem functioning and environmental filters // *Terrestrial Ecosystems in a Changing World* / Eds: J. G. Canadell, D. E. Pataki, L. F. Pitelka. Berlin; Heidelberg: Springer, 2007. P. 81–91. (Global Change – The IGBP Series). https://doi.org/10.1007/978-3-540-32730-1_7
- Dickson I. W., Kramer R. H. Factors influencing scope for activity and active and standard metabolism of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) // *Journal of the Fisheries Board of Canada*. 1971. Vol. 28, no. 4. P. 587–596. <https://doi.org/10.1139/f71-082>
- Dodson S. I., Arnott S. E., Cottingham K. L. The relationship in lake communities between primary productivity and species richness // *Ecology*. 2000. Vol. 81, iss. 10. P. 2662–2679. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[2662:TRILCB\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[2662:TRILCB]2.0.CO;2)
- Doemel W. N., Brock T. D. The upper temperature limit of *Cyanidium caldarium* // *Archiv für Mikrobiologie*. 1970. Vol. 72, iss. 4. P. 326–332. <https://doi.org/10.1007/BF00409031>
- Dolapsakis N., Tafas T., Abatzopoulos T., Ziller S., Economou-Amilli A. Abundance and growth response of microalgae at Megalon Embolonsolar saltworks in northern Greece: an aquaculture prospect // *Journal of Applied Phycology*. 2005. Vol. 17, iss. 1. P. 39–49. <https://doi.org/10.1007/s10811-005-5553-0>
- Dongen S. V. Fluctuating asymmetry and developmental instability in evolutionary biology: past, present and future // *Journal of Evolutionary Biology*. 2006. Vol. 19, no. 6. P. 1727–1743. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2006.01175.x>
- Downing A. L., Leibold M. A. Ecosystem consequences of species richness and composition in pond food webs // *Nature*. 2002. Vol. 416, no. 6883. P. 837–841. <https://doi.org/10.1038/416837a>
- Drapun I., Anufriieva E., Shadrin N., Zagorodnyaya Y. Ostracods in the plankton of the Sivash Bay (the Sea of Azov) during its transformation from brackish to hypersaline state // *Ecologica Montenegrina*. 2017. Vol. 14. P. 102–108. <https://doi.org/10.37828/em.2017.14.11>
- Drinkwater L. E., Clegg J. S. *Experimental biology of cyst diapause* // *Artemia Biology* / Eds: R. A. Browne, P. Sorgeloos, C. N. A. Trotman. Boca Raton: CRC Press, 2018. P. 93–118.
- Dubilier N., Bergin C., Lott C. Symbiotic diversity in marine animals: the art of harnessing chemosynthesis // *Nature Reviews Microbiology*. 2008. Vol. 6, no. 10. P. 725–740. <https://doi.org/10.1038/nrmicro1992>
- Dundas I. Was the environment for primordial life hypersaline? // *Extremophiles*. 1998. Vol. 2, iss. 3. P. 375–377.
- Duperron S. The diversity of deep-sea mussels and their bacterial symbioses // *The Vent and Seep Biota* / Ed. S. Kiel. Dordrecht: Springer, 2010. P. 137–167. (Topics in Geobiology; vol 33). https://doi.org/10.1007/978-90-481-9572-5_6
- Dwivedi S. N., Diwan A. D., Iftexhar M. B. Oxygen uptake in the brine shrimp *Artemia* in relation to salinity // *Indian Journal of Fisheries*. 1987. Vol. 34. P. 359–361.
- Edgcomb V. P., Orsi W. D. Microbial eukaryotes in hypersaline anoxic deep-sea basins // *Polyextremophiles. Life under Multiple Forms of Stress* / Eds: J. Seckbach, A. Oren, H. Stan-Lotter. Dordrecht: Springer, 2013. P. 517–530. (Cellular Origin, Life in Extreme Habitats and Astrobiology; vol. 27). https://doi.org/10.1007/978-94-007-6488-0_23
- Edgcomb V., Orsi W., Leslin C., Epstein S. S., Bunge J., Jeon S., Stoeck T. Protistan community patterns within the brine and halocline of deep hypersaline anoxic basins in the eastern Mediterranean Sea // *Extremophiles*. 2009. Vol. 13, no. 1. P. 151–167. <https://doi.org/10.1007/s00792-008-0206-2>
- El Gammal E. A., El Gammal A. E. Human impact on landscape and the revenue in Wadi El Rayan Western Desert Egypt // *Proceedings of the 2nd International Conference on Environmental Research and Technology (ICERT) : research and innovation towards environmental sustainability, June 2-4, 2010, Parkroyal Penang, Malaysia*. Penang: Universiti Sains Malaysia, 2010. P. 597–601.

- El-Gamal M. M. Respiration of *Artemia franciscana* cultured under different salinities // *Animal Biology*. 2011. Vol. 61, iss. 4. P. 413–425. <https://doi.org/10.1163/157075511X596891>
- El-Kassas H. Y., Nassar M. Z. A., Gharib S. M. Study of phytoplankton in a natural hypersaline lagoon in a desert area (Bardawil Lagoon in Northern Sinai, Egypt) // *Rendiconti Lincei*. 2016. Vol. 27. P. 483–493. <https://doi.org/10.1007/s12210-016-0506-x>
- Elloumi J., Carrias J. F., Ayadi H., Sime-Ngando T., Boukhris M., Bouaïn A. Composition and distribution of planktonic ciliates from ponds of different salinity in the solar saltwork of Sfax, Tunisia // *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 2006. Vol. 67, iss. 1-2. P. 21–29. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2005.10.011>
- El-Shabrawy G. M. Ecological study on zooplankton community in Bardawil lagoon, Egypt // *Thalassia Salentina*. 2006. Vol. 29. P. 3–19. <https://doi.org/10.1285/i15910725v29p3>
- El-Shabrawy G. M., Gohar M. E. Physical, chemical, and biotic influences on zooplankton composition in Zaranik Lagoon, Egypt // *Thalassia Salentina*. 2008. Vol. 31. P. 163–182. <https://doi.org/10.1285/i15910725v31p163>
- El-Shabrawy G. M., Dumont H. J. The Fayum depression and its lakes // *The Nile* / Ed. H. J. Dumont. Dordrecht: Springer, 2009. P. 95–124. (Monographiae Biologicae; vol 89). https://doi.org/10.1007/978-1-4020-9726-3_6
- El-Shabrawy G. M., Anufrieva E. V., Germoush M. O., Goher M. E., Shadrin N. V. Does salinity change determine zooplankton variability in the saline Qarun Lake (Egypt)? // *Chinese Journal of Oceanology and Limnology*. 2015. Vol. 33, no. 6. P. 1368–1377. <https://doi.org/10.1007/s00343-015-4361-x>
- El-Shabrawy G. M., Anufrieva E., Shadrin N. Tintinnina (Ciliophora) and Foraminifera in plankton of hypersaline Lagoon Bardawil (Egypt): spatial and temporal variability // *Turkish Journal of Zoology*. 2018. Vol. 42, no. 2. P. 218–229. <https://doi.org/10.3906/zoo-1705-37>
- Embabi N. S. The Fayum Depression // *Landscapes and Landforms of Egypt. Landforms and Evolution*. Cham: Springer International Publishing, 2018. P. 153–162. https://doi.org/10.1007/978-3-319-65661-8_12
- EMISAL (Egyptian Company of Salts and Minerals). Qarun Lake, a base for an advanced chemical industry complex, investment opportunities based on salt extraction from Lake Qarun and the integrated industries based on it. London: Egyptian Salts and Minerals Co. Ltd., 1996.
- Ern R., Huang D. T., Cong N. V., Bayley M., Wang T. Effect of salinity on oxygen consumption in fishes: a review // *Journal of Fish Biology*. 2014. Vol. 84, iss. 4. P. 1210–1220. <https://doi.org/10.1111/jfb.12330>
- Ern R., Esbaugh A. J. Effects of salinity and hypoxia-induced hyperventilation on oxygen consumption and cost of osmoregulation in the estuarine red drum (*Sciaenops ocellatus*) // *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*. 2018. Vol. 222. P. 52–59. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2018.04.013>
- Esteban G. F., Finlay B. J. Cryptic freshwater ciliates in a hypersaline lagoon // *Protist*. 2003. Vol. 154, iss. 3-4. P. 411–418. <https://doi.org/10.1078/143446103322454149>
- Farmer G. J., Beamish F. W. Oxygen consumption of *Tilapia nilotica* in relation to swimming speed and salinity // *Journal of the Fisheries Board of Canada*. 1969. Vol. 26, no. 11. P. 2807–2821. <https://doi.org/10.1139/f69-277>
- Farmer L. Evidence for hyporegulation in the calanoid copepod, *Acartia tonsa* // *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*. 1980. Vol. 65, iss. 3. P. 359–362. [https://doi.org/10.1016/0300-9629\(80\)90043-2](https://doi.org/10.1016/0300-9629(80)90043-2)
- Feinberg G., Shapiro R. *Life Beyond Earth: The Intelligent Earthling's Guide to Life in the Universe*. New York: William Morrow & Co, 1980. 464 p.
- Fenchel T., Lee C. C. Studies on ciliates associated with sea ice from Antarctica. I. The nature of the fauna // *Archiv für Protistenkunde*. 1972. Vol. 114. P. 231–236.

- Filker S., Forster D., Weinisch L., Mora-Ruiz M., González B., Fariás M. E., Rosselló-Móra R., Stoeck T. Transition boundaries for protistan species turnover in hypersaline waters of different biogeographic regions // *Environmental Microbiology*. 2017. Vol. 19, iss. 8. P. 3186–3200. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.13805>
- Finney C. M. Salinity stress in harpacticoid copepods // *Estuaries*. 1979. Vol. 2, no. 2. Art. no. 132 (4 p.). <https://doi.org/10.2307/1351640>
- Fisher M., Gokhman I., Pick U., Zamir A. A structurally novel transferrin-like protein accumulates in the plasma membrane of the unicellular green alga *Dunaliella salina* grown in high salinities // *Journal of Biological Chemistry*. 1997. Vol. 272, iss. 3. P. 1565–1570. <https://doi.org/10.1074/jbc.272.3.1565>
- Flemming H. C., Wuertz S. Bacteria and archaea on Earth and their abundance in biofilms // *Nature Reviews Microbiology*. 2019. Vol. 17. P. 247–260. <https://doi.org/10.1038/s41579-019-0158-9>
- Flower R. J., Stickley C., Rose N. L., Peglar S., Fathi A. A., Appleby P. G. Environmental changes at the desert margin: an assessment of recent paleolimnological records in Lake Qarun, Middle Egypt // *Journal of Paleolimnology*. 2006. Vol. 35. P. 1–24. <https://doi.org/10.1007/s10933-005-6393-2>
- Flynn K. J., Mitra A., Anestis K., Anschutz A. A., Calbet, Ferreira G. D., Gypens N., Hansen P. J., John U., Martin J. L., Mansour J. S. Mixotrophic protists and a new paradigm for marine ecology: where does plankton research go now? // *Journal of Plankton Research*. 2019. Vol. 41, iss. 4. P. 375–391. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbz026>
- Folke C., Polasky S., Rockström J., Galaz V., Westley F., Lamont M., Scheffer M., Österblom H., Carpenter S. R., Chapin F. S., Seto K. C. Our future in the Anthropocene biosphere // *Ambio*. 2021. V. 50, iss. 4. P. 834–869. <https://doi.org/10.1007/s13280-021-01544-8>
- Frisch D., Morton P. K., Chowdhury P. R., Culver B. W., Colbourne J. K., Weider L. J., Jeyasingh P. D. A millennial-scale chronicle of evolutionary responses to cultural eutrophication in *Daphnia* // *Ecology Letters*. 2014. Vol. 17, iss. 3. P. 360–368. <https://doi.org/10.1111/ele.12237>
- Gajardo G. M., Beardmore J. A. The brine shrimp *Artemia*: Adapted to critical life conditions // *Frontiers in Physiology*. 2012. Vol. 3. Art. no. 185 (8 p.). <https://doi.org/10.3389/fphys.2012.00185>
- Gao M., Wang J., Ma G., Van Stappen G., Sui L. Carbon supplementation and microbial management to stimulate artemia biomass production in hypersaline culture conditions // *Aquaculture Research*. 2017. Vol. 48, iss. 3. P. 1240–1250. <https://doi.org/10.1111/are.12965>
- Garrett D. E. Natural Soda Ash: Occurrences, Process and Use. Berlin: Springer, 1992. 648 p.
- Gascuel D., Bozec Y. M., Chassot E., Colomb A., Laurans M. The trophic spectrum: theory and application as an ecosystem indicator // *ICES Journal of Marine Science*. 2005. Vol. 62, iss. 3. P. 443–452. <https://doi.org/10.1016/j.icesjms.2004.12.013>
- Gasol J. M., Casamayor E. O., Joint I., Garde K., Gustavson K., Benlloch S., Díez B., Schauer M., Massana R., Pedrós-Alió C. Control of heterotrophic prokaryotic abundance and growth rate in hypersaline planktonic environments // *Aquatic Microbial Ecology*. 2004. Vol. 34, no. 2. P. 193–206. <https://doi.org/10.3354/ame034193>
- Gerasimenko L. M., Zhegallo E. A., Mikhodyuk O. S., Ushatinskaya G., Shadrin N. V. The halophilic algae-bacterial mats and MN-stromatolites of Kerch peninsula // *Environmental Micropaleontology, Microbiology and Meiobenthology. EMMM'2008: The Firth Intern. Conf.*, Feb. 17–25, 2008. Chennai (India), 2008. P. 93–97.
- Gerdes G., Spira J., Dimenthan C. The fauna of the Gavish Sabkha and the Solar Lake - a comparative study // *Hypersaline Ecosystems: the Gavish Sabkha* / Eds: Friedman G. M., Krumbein W. E. Berlin: Springer-Verlag, 1985. P. 322–345. https://doi.org/10.1007/978-3-642-70290-7_18
- Gilbert J. J., Schröder T. The ciliate epibiont *Epistylis pygmaeum*: selection for zooplankton hosts, reproduction and effect on two rotifers // *Freshwater Biology*. 2003. Vol. 48, iss. 5. P. 878–893. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2003.01059.x>

- Gilchrist B. M. The oxygen consumption of *Artemia salina* (L.) // *Hydrobiologia*. 1958. Vol. 12, no. 1. P. 27–37. <https://doi.org/10.1007/BF00035925>
- Gilchrist B. M. Growth and form of the brine shrimp *Artemia salina* (L.) // *Proceedings of the Zoological Society of London*. 1960. Vol. 134, iss. 2. P. 221–235. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1960.tb05590.x>
- Gilles R. *Mechanisms of Osmoregulation in Animals*. New York : Wiley Interscience, 1979. 667 p.
- Gillikin D. P. Osmoregulatory ability of *Chiromantes ortmanni* (Crosnier, 1965) subjected to dilute and hypersaline seawater // *Crustaceana*. 2004. Vol. 77, iss. 1. P. 67–74. <https://doi.org/10.1163/156854004323037892>
- Goffredi S. K. Indigenous ectosymbiotic bacteria associated with diverse hydrothermal vent invertebrates // *Environmental Microbiology Reports*. 2010. Vol. 2, iss. 4. P. 479–488. <https://doi.org/10.1111/j.1758-2229.2010.00136.x>
- Goffredi S. K., Tilic E., Mullin S. W., Dawson K. S., Keller A., Lee R. W., Wu F., Levin L. A., Rouse G. W., Cordes E. E., Orphan V. J. Methanotrophic bacterial symbionts fuel dense populations of deep-sea feather duster worms (Sabellida, Annelida) and extend the spatial influence of methane seepage // *Science Advances*. 2020. Vol. 6, no. 14, eaay8562. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aay8562>
- Goh F., Barrow K. D., Burns B. P., Neilan B. A. Identification and regulation of novel compatible solutes from hypersaline stromatolite-associated cyanobacteria // *Archives of Microbiology*. 2010. Vol. 192, no. 12. P. 1031–1038. <https://doi.org/10.1007/s00203-010-0634-0>
- Golubkov M. S. Primary production of plankton and decomposition of organic matter in saline lakes of the Crimean peninsula // *Inland Water Biology*. 2012. Vol. 5, no. 4. P. 322–327. <https://doi.org/10.1134/S1995082912040086>
- Golubkov S., Kemp R., Golubkov M., Balushkina E., Litvinchuk L., Gubelit Y. Biodiversity and the functioning of hypersaline lake ecosystems from Crimea Peninsula (Black Sea) // *Archive fur Hydrobiologie*. 2007. Vol. 169, no. 1. P. 79–87. <https://doi.org/10.1127/1863-9135/2007/0169-0079>
- Gonzalez R. J., Cooper J., Head D. Physiological responses to hyper-saline waters in sailfin mollies (*Poecilia latipinna*) // *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*. 2005. Vol. 142, iss. 4. P. 397–403. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2005.08.008>
- González-Toril E., Llobet-Brossa E., Casamayor E. O., Amann R., Amils R. Microbial ecology of an extreme acidic environment, the Tinto River // *Applied and Environmental Microbiology*. 2003. Vol. 69, no. 8. P. 4853–4865. <https://doi.org/10.1128/AEM.69.8.4853-4865.2003>
- Gorbalenya A. E., Krupovic M., Mushegian A., et al. The new scope of virus taxonomy: partitioning the virosphere into 15 hierarchical ranks // *Nature Microbiology*. 2020. Vol. 5. P. 668–674. <https://doi.org/10.1038/s41564-020-0709-x>
- Gostinčar C., Grube M., De Hoog S., Zalar P., Gunde-Cimerman N. Extremotolerance in fungi: evolution on the edge // *FEMS Microbiology Ecology*. 2009. Vol. 71, iss. 1. P. 2–11. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2009.00794.x>
- Gostinčar C., Zalar P., Gunde-Cimerman N. No need for speed: Slow development of fungi in extreme environments // *Fungal Biology Reviews*. 2022. Vol. 39. P. 1–14. <https://doi.org/10.1016/j.fbr.2021.11.002>
- Gracia-López V., Rosas-Vázquez C., Brito-Pérez R. Effects of salinity on physiological conditions in juvenile common snook *Centropomus undecimalis* // *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*. 2006. Vol. 145, iss. 3. P. 340–345. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2006.07.008>
- Grant W. D. Introductory Chapter: Half a lifetime in soda lakes // *Halophilic Microorganisms / Ed. A. Ventoza*. Berlin, Heidelberg: Springer, 2004. P. 17–31. https://doi.org/10.1007/978-3-662-07656-9_1

- Gross K., Cardinale B. J. Does species richness drive community production or vice versa? Reconciling historical and contemporary paradigms in competitive communities // *American Naturalist*. 2007. Vol. 170, no. 2. P. 207–220. <https://doi.org/10.1086/518950>
- Gu N., Lin Q., Li G., Qin G., Lin J., Huang L. Effect of salinity change on biomass and biochemical composition of *Nannochloropsis oculata* // *Journal of the World Aquaculture Society*. 2012. Vol. 43, iss. 1. P. 97–106. <https://doi.org/10.1111/j.1749-7345.2011.00538.x>
- Guglielmin M., Azzaro M., Buzzini P., Battistel D., Roman M., Ponti S., Turchetti B., Sannino C., Borruso L., Papale M., Lo Giudice A. A possible unique ecosystem in the endoglacial hypersaline brines in Antarctica // *Scientific Reports*. 2023. Vol. 13. Art. no. 177 (9 p.). <https://doi.org/10.1038/s41598-022-27219-2>
- Guidetti R., Altiero T., Rebecchi L. On dormancy strategies in tardigrades // *Journal of Insect Physiology*. 2011. Vol. 57, iss. 5. P. 567–576. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2011.03.003>
- Guiry M. D. How many species of algae are there? // *Journal of Phycology*. 2012. Vol. 48, iss. 5. P. 1057–1063. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2012.01222.x>
- Gulati R. D., Zadereev E. S., Degermendzhi A. G. Ecology of Meromictic Lake. Cham, Switzerland: Springer, 2017. 415 p. (Ecological Studies; vol. 228). <https://doi.org/10.1007/978-3-319-49143-1>
- Gul'bin V. V., Shadrin N. V. Feeding ecology of the predatory gastropod *Nucella heyseana* in Peter the Great Bay, Sea of Japan // *Asian Marine Biology*. 1991. Vol. 31, no. 8. P. 95–102.
- Gunde-Cimerman N. Extremely halotolerant and halophilic fungi inhabit brine in solar salt-erns around the globe // *Food Technology and Biotechnology*. 2014. Vol. 52, no. 2. P. 170–179.
- Gunde-Cimerman N., Zalar P., de Hoog S., Plemenitaš A. Hypersaline waters in salterns-natural ecological niches for halophilic black yeasts // *FEMS Microbiology Ecology*. 2000. Vol. 32, iss. 3. P. 235–240. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2000.tb00716.x>
- Hairston N. G., Fox J. A., Yamamichi M. Dormancy and Diapause // Reference Module in Life Sciences. Amsterdam; London; New York; Tokio: Elsevier, 2022. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-822562-2.00075-X>
- Hammer U. T. Primary production in saline lake. A review // *Salt Lakes / Ed. W. D. Williams*. Dordrecht: Springer, 1981. P. 47–57. (Developments in Hydrobiology; vol. 5). https://doi.org/10.1007/978-94-009-8665-7_5
- Hammer U. T. Saline lake ecosystems of the world. Dordrecht: Dr. W. Junk Publ., 1986. 616 p.
- Hammer U. T. Life and times of five Saskatchewan saline meromictic lakes // *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie*. 1994. Vol. 79. P. 235–248. <https://doi.org/10.1002/iroh.19940790209>
- Hammer U. T., Shames J., Haynes R. C. The distribution and abundance of algae in saline lakes of Saskatchewan, Canada // *Hydrobiologia*. 1983. Vol. 105, no. 1. P. 1–26. <https://doi.org/10.1007/BF00025173>
- Hammer U. T., Hurlbert S. H. Is the occurrence of *Artemia salina* (L.) determined by the absence of predators or by salinity tolerance in some waters? // *Aquatic ecosystems in semi-arid regions: implications for resource management / Ed. U. T. Hammer*. Saskatoon: National Hydrology Research Institute, 1990. P. 91–102.
- Hamner W. M., Carleton J. H. Copepod swarms: attributes and role in coral reef ecosystems // *Limnology and Oceanography*. 1979. Vol. 24, iss. 1. P. 1–14. <https://doi.org/10.4319/lo.1979.24.1.0001>
- Hamner W. M. The importance of ethology for investigations of marine zooplankton // *Bulletin of Marine Science*. 1985. Vol. 37, no. 2. P. 414–424.
- Han S. R., Kim B., Chi Y. M., Kang S., Park H., Jung S. H., Lee J. H., Oh T. J. Complete genome sequencing of *Shigella* sp. PAMC 28760: Identification of CAZyme genes and analysis of their potential role in glycogen metabolism for cold survival adaptation // *Microbial Pathogenesis*. 2019. Vol. 137. P. 103759. <https://doi.org/10.1016/j.micpath.2019.103759>

- Harding T., Roger A. J., Simpson A. G. Adaptations to high salt in a halophilic protist: differential expression and gene acquisitions through duplications and gene transfers // *Frontiers in Microbiology*. 2017. Vol. 8. Art. no. 944 (27 p.). <https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.00944>
- Harding T., Simpson A. G. Recent advances in halophilic protozoa research // *Journal of Eukaryotic Microbiology*. 2018. Vol. 65, iss. 4. P. 556–570. <https://doi.org/10.1111/jeu.12495>
- Hauer G., Rogerson A. Heterotrophic protozoa from hypersaline environments // *Adaptation to Life at High Salt Concentrations in Archaea, Bacteria, and Eukarya* / Eds: N. Gunde-Cimerman, A. Oren, A. Plemenitaš. Dordrecht: Springer, 2005. P. 522–539. (Cellular Origin, Life in Extreme Habitats and Astrobiology; vol. 9). https://doi.org/10.1007/1-4020-3633-7_33
- Hawksworth D. L., Lücking R. Fungal diversity revisited: 2.2 to 3.8 million species // *Microbiology Spectrum*. 2017. Vol. 5, no. 4. P. FUNK-0052-2016. <https://doi.org/10.1128/microbiolspec.FUNK-0052-2016>
- He Y., He L., Wang Z., Liang T., Sun S., Liu X. Salinity Shapes the Microbial Communities in Surface Sediments of Salt Lakes on the Tibetan Plateau, China // *Water*. 2022. Vol. 14, iss. 24. P. 4043. <https://doi.org/10.3390/w14244043>
- Hedgpeth J. W. Some preliminary considerations of the biology of inland mineral waters // *Archivio di Oceanografia e Limnologia*. 1959. Vol. 11. P. 111–141.
- Hedgpeth J. W. Ecological aspects of the Laguna Madre, a hypersaline estuary // *Estuaries* / Ed. G. H. Lauff. Washington, D. C.: American Association for the Advancement of Science, 1967. P. 408–419.
- Heidelberg K. B., Nelson W. C., Holm J. B., Eisenkolb N., Andrade K., Emerson J. B. Characterization of eukaryotic microbial diversity in hypersaline Lake Tyrrell, Australia // *Frontiers in Microbiology*. 2013. Vol. 4. Art. no. 115 (14 p.). <https://doi.org/10.3389/fmicb.2013.00115>
- Herbst D. B. Salinity controls on trophic interactions among invertebrates and algae of solar evaporation ponds in the Mojave Desert and relation to shorebird foraging and selenium risk // *Wetlands*. 2006. Vol. 26, no. 2. P. 475–485. [https://doi.org/10.1672/0277-5212\(2006\)26\[475:SCOTIA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1672/0277-5212(2006)26[475:SCOTIA]2.0.CO;2)
- Herdendorf C. E. Distribution of the world's large lakes // *Large Lakes: Ecological Structures and Functions* / Eds: M. M. Tilzer, C. Surraya. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 1990. P. 3–38. https://doi.org/10.1007/978-3-642-84077-7_1
- Hernández-Sandoval P., Díaz F., Re-Araujo A. D., López-Sánchez J. A., Martínez-Valenzuela M. D., García-Guerrero M., Rosas C. Thermal preference, critical thermal limits, oxygen routine consumption and active metabolic scope of *Macrobrachium tenellum* (Smith, 1871) maintained at different acclimation temperatures // *Latin American Journal of Aquatic Research*. 2018. Vol. 46, no. 3. P. 558–569. <http://dx.doi.org/10.3856/vol46-issue3-fulltext-9>
- Heyer J., Berger U., Hardt M., Dunfield P. F. *Methylohalobius crimeensis* gen. nov., sp. nov., a moderately halophilic, methanotrophic bacterium isolated from hypersaline lakes of Crimea // *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*. 2005. Vol. 55, iss. 5. P. 1817–1826. <https://doi.org/10.1099/ijs.0.63213-0>
- Hibbett D. S., Binder M., Bischoff J. F., Blackwell M., Cannon P. F., Eriksson O. E., Huhndorf S., James T., Kirk P. M., Lücking R., Lumbsch H. T. A higher-level phylogenetic classification of the Fungi // *Mycological Research*. 2007. Vol. 111, iss. 5. P. 509–547. <https://doi.org/10.1016/j.mycres.2007.03.004>
- Hickman C. S. Mollusc-microbe mutualisms extend the potential for life in hypersaline systems // *Astrobiology*. 2003. Vol. 3, no. 3. P. 631–644. <https://doi.org/10.1089/153110703322610717>
- Higgs P. G. Chemical evolution and the evolutionary definition of life // *Journal of Molecular Evolution*. 2017. Vol. 84, iss. 5. P. 225–235. <https://doi.org/10.1007/s00239-017-9799-3>

- Hodda M. Phylum Nematoda: trends in species descriptions, the documentation of diversity, systematics, and the species concept // *Zootaxa*. 2022. Vol. 5114, iss. 1. P. 290-317. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.5114.1.2>
- Hoehler T. M., Jørgensen B. B. Microbial life under extreme energy limitation // *Nature Reviews Microbiology*. 2013. Vol. 11, iss. 2. P. 83-94. <https://doi.org/10.1038/nrmicro2939>
- Hollibaugh J. T., Carini S., Gurleyuk H., Jellison R., Joye S. B., LeClerc G., Meile C., Vasquez L., Wallschläger D. Arsenic speciation in Mono Lake, California: Response to seasonal stratification and anoxia // *Geochimica et Cosmochimica Acta*. 2005. Vol. 69, iss. 8. P. 1925–1937. <https://doi.org/10.1016/j.gca.2004.10.011>
- Horikawa D. D., Sakashita T., Katagiri C., Watanabe M., Kikawada T., Nakahara Y., Hamada N., Wada S., Funayama T., Higashi S., Kobayashi Y., Okuda T., Kuwabara M. Radiation tolerance in the tardigrade *Milnesium tardigradum* // *International Journal of Radiation Biology*. 2006. Vol. 82, iss. 12. P. 843–848. <https://doi.org/10.1080/09553000600972956>
- Hossain, M. A., Hemraj D. A., Ye Q., Leterme S. C., Qin J. G. Diet overlap and resource partitioning among three forage fish species in Coorong, the largest inverse estuary in Australia // *Environmental Biology of Fishes*. 2017a. Vol. 100. P. 639–654. <https://doi.org/10.1007/s10641-017-0592-3>
- Hossain M. A., Ye Q., Leterme S. C., Qin J. G. Spatial and temporal changes of three prey-fish assemblage structure in a hypersaline lagoon: the Coorong, South Australia // *Marine and Freshwater Research*. 2017b. Vol. 68, no. 2. P. 282–292. <https://doi.org/10.1071/MF15212>
- Houghton I. A., Koseff J. R., Monismith S. G., Dabiri J. O. Vertically migrating swimmers generate aggregation-scale eddies in a stratified column // *Nature*. 2018. Vol. 556, no. 7702. P. 497–500. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0044-z>
- Hug L. A., Baker B. J., Anantharaman K., Brown C. T., Probst A. J., Castelle C. J., Butterfield C. N., HERNSDORF A. W., Amano Y., Ise K., Suzuki Y. A new view of the tree of life // *Nature Microbiology*. 2016. Vol. 1, iss. 5. P. 16048. <https://doi.org/10.1038/nmicrobiol.2016.48>
- Ibarra-Isassi J., Handa I. T., Lessard J. P. Community-wide trait adaptation, but not plasticity, explains ant community structure in extreme environments // *Functional Ecology*. 2023. Vol. 37, iss. 1. P. 139-149. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.14185>
- Ino K., Konno U., Kouduka M., Hirota A., Togo Y.S., Fukuda A., Komatsu D., Tsunogai U., Tanabe A.S., Yamamoto S., Iwatsuki T., Mizuno T., Ito K., Suzuki Y. Deep microbial life in high-quality granitic groundwater from geochemically and geographically distinct underground boreholes // *Environmental Microbiology Reports*. 2016. Vol. 8, iss. 2. P. 285–294. <https://doi.org/10.1111/1758-2229.12379>
- Inskeep W. P., Rusch D. B., Jay Z. J., Herrgard M. J., Kozubal M. A., Richardson T. H., Macur R. E., Hamamura N., RdeM. J., Fouke B. W., Reysenbach A.-L., Roberto F., Young M., Schwartz A., Boyd E. S., Badger J. H., Mathur E. J., Ortmann A. C., Bateson M., Geesey G., Frazier M. Metagenomes from High-Temperature Chemotrophic Systems Reveal Geochemical Controls on Microbial Community Structure and Function // *PLoS ONE*. 2010. Vol. 5, iss. 3. P. e9773. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0009773>
- Irwin L. N., Schulze-Makuch D. The astrobiology of alien worlds: Known and unknown forms of life // *Universe*. 2020. Vol. 6, iss. 9. P. 130. <https://doi.org/10.3390/universe6090130>
- Irwin S., Wall V., Davenport J. Measurement of temperature and salinity effects on oxygen consumption of *Artemia franciscana* K., measured using fibre-optic oxygen microsensors // *Hydrobiologia*. 2007. Vol. 575, iss. 1. P. 109–115. <https://doi.org/10.1007/s10750-006-0358-y>
- Ivanova M. B. Quantitative estimation of zooplankton contribution to the processes of mud formation in hypersaline lakes in the Crimea // *Russian Journal of Aquatic Ecology*. 1994. Vol. 3, iss. 1. P. 63–74.
- Ivanova M., Balushkina E., Basova S. Structural functional reorganization of ecosystem of hyperhaline lake Saki (Crimea) at increased salinity // *Russian Journal of Aquatic Ecology*. 1994. Vol. 3, iss. 2. P. 111–126.

- Iwama G. K., Takemura A., Takano K. Oxygen consumption rates of tilapia in fresh water, sea water, and hypersaline sea water // *Journal of Fish Biology*. 1997. Vol. 51, iss. 5. P. 886–894. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1997.tb01528.x>
- Javor B. J. *Hypersaline Environments: Microbiology and Biogeochemistry*. Berlin; New York ; Heidelberg : Springer-Verlag, 1989. 328 p. (Brock/Springer Series in Contemporary Bioscience).
- Jellison R., Melack J. M. Photosynthetic activity of phytoplankton and its relation to environmental factors in hypersaline Mono Lake, California // *Hydrobiologia*. 1988. Vol. 158, iss. 1. P. 69–88. <https://doi.org/10.1007/BF00026267>
- Jeschke J. M., Kopp M., Tollrian R. Predator functional responses: Discriminating between handling and digesting prey // *Ecological Monographs*. 2002. Vol. 72, iss. 1. P. 95–112. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(2002\)072\[0095:PFRDBH\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(2002)072[0095:PFRDBH]2.0.CO;2)
- Jessen G. L., Lichtschlag A., Ramette A., Pantoja S., Rossel P. E., Schubert C. J., Struck U., Boetius A. Hypoxia causes preservation of labile organic matter and changes seafloor microbial community composition (Black Sea) // *Science Advances*. 2017. Vol. 3, no. 2. P. e1601897. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1601897>
- Ji M., Kong W., Yue L., Wang J., Deng Y., Zhu L. Salinity reduces bacterial diversity, but increases network complexity in Tibetan Plateau lakes // *FEMS Microbiology Ecology*. 2019. Vol. 95, iss. 12. P. f1z190. <https://doi.org/10.1093/femsec/f1z190>
- Jia Q. X., Anufriieva E., Liu X. F., Kong F. J., Shadrin N. Intentional introduction of *Artemia sinica* (Anostraca) in the high-altitude Tibetan Lake Dangxiong Co: the new population and consequences for the environment and for humans // *Chinese Journal of Oceanology and Limnology*. 2015a. Vol. 33, iss. 6. P. 1451–1460. <https://doi.org/10.1007/s00343-015-4371-8>
- Johnson W. P., Swanson N., Black B., Rudd A., Carling G., Fernandez D. P., Luft J., Van Leeuwen J., Marvin-DiPasquale M. Total-and methyl-mercury concentrations and methylation rates across the freshwater to hypersaline continuum of the Great Salt Lake, Utah, USA // *Science of the Total Environment*. 2015. Vol. 511. P. 489–500. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2014.12.092>
- Joint I., Henriksen P., Garde K., Riemann B. Primary production, nutrient assimilation and microzooplankton grazing along a hypersaline gradient // *FEMS Microbiology Ecology*. 2002. Vol. 39, iss. 3. P. 245–257. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2002.tb00927.x>
- Jones E. F., Wurtsbaugh W. A. The Great Salt Lake’s monimolimnion and its importance for mercury bioaccumulation in brine shrimp (*Artemia franciscana*) // *Limnology and Oceanography*. 2014. Vol. 59, iss. 1. P. 141–155. <https://doi.org/10.4319/lo.2014.59.1.0141>
- Jones E., Qadir M., van Vliet M. T., Smakhtin V., Kang S. M. The state of desalination and brine production: A global outlook // *Science of the Total Environment*. 2019. Vol. 657. P. 1343–1356. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.12.076>
- Jong G. D. D., Canton S. P., Chadwick J. W. Macroinvertebrates occurring in sunbeam hot springs, an absolutely hot spring in Idaho, USA // *Journal of Freshwater Ecology*. 2005. Vol. 20. P. 611–613. <https://doi.org/10.1080/02705060.2005.9664779>
- Kahan D. The fauna of hot springs // *SIL Proceedings, 1922-2010*. 1969. Vol. 17, iss. 2. P. 811–816. <https://doi.org/10.1080/03680770.1968.11895925>
- Kang S. R., King S. L. Influence of salinity and prey presence on the survival of aquatic macroinvertebrates of a freshwater marsh // *Aquatic Ecology*. 2012. Vol. 46, iss. 4. P. 411–420. <https://doi.org/10.1007/s10452-012-9410-3>
- Kees E. D., Murugapiran S. K., Bennett A. C., Hamilton T. L. Distribution and genomic variation of thermophilic cyanobacteria in diverse microbial mats at the upper temperature limits of photosynthesis // *bioRxiv*. 2022 Jan 1. [38 p.]. <https://doi.org/10.1101/2022.03.25.485844>
- Kelley J. L., Peyton J. T., Fiston-Lavier A. S., Teets N. M., Yee M. C., Johnston J. S., Bustamante C. D., Lee R. E., Denlinger D. L. Compact genome of the Antarctic midge is likely an adaptation to an extreme environment // *Nature Communications*. 2014. Vol. 5, iss. 1. P. 4611. <https://doi.org/10.1038/ncomms5611>

- Kheiri R., Mehrshad M., Pourbabaee A.A., Ventosa A., Amoozegar M. A. Hypersaline Lake Urmia: a potential hotspot for microbial genomic variation // *Scientific Reports*. 2023. Vol. 13. Art. no. 374 (11 p.). <https://doi.org/10.1038/s41598-023-27429-2>
- Kiel S. (Ed.). *The Vent and Seep Biota: Aspects from Microbes to Ecosystems*. Dordrecht; Heidelberg; London; New York: Springer, 2010. 490 p. (Topics in Geobiology; vol. 33). <https://doi.org/10.1007/978-90-481-9572-5>
- Kim B. M., Amores A., Kang S., Ahn D. H., Kim J. H., Kim I. C., Lee J. H., Lee S. G., Lee H., Lee J., Kim H. W., Desvignes T., Batzel P., Sydes J., Titus T., Wilson C. A., Catchen J. M., Warren W. C., Scharl M., Detrich H. W. III, Postlethwait J. H., Park H. Antarctic blackfin icefish genome reveals adaptations to extreme environments // *Nature Ecology & Evolution*. 2019. Vol. 3, iss. 3. P. 469–478. <https://doi.org/10.1038/s41559-019-0812-7>
- Kis-Papo T., Oren A., Wasser S. P., Nevo E. Survival of filamentous fungi in hypersaline Dead Sea water // *Microbial Ecology*. 2003. Vol. 45, iss. 2. P. 183–190. <https://doi.org/10.1007/s00248-002-3006-8>
- Kjerfve B. (Ed.) *Coastal Lagoon Processes*. Amsterdam ; London ; New York ; Tokio : Elsevier, 1994. 576 p. (Elsevier Oceanography Series ; vol. 60).
- Kjerfve B., Schettini C. A. F., Knoppers B., Lessa G., Ferreira H. O. Hydrology and salt balance in a large, hypersaline coastal lagoon: Lagoa de Araruama, Brazil // *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 1996. Vol. 42, iss. 6. P. 701–725. <https://doi.org/10.1006/ecss.1996.0045>
- Klotz A., Georg J., Bučinská L., Watanabe S., Reimann V., Januszewski W., Sobotka R., Jendrossek D., Hess W.R., Forchhammer K. Awakening of a dormant cyanobacterium from nitrogen chlorosis reveals a genetically determined program // *Current Biology*. 2016. Vol. 26, iss. 21. P. 2862–2872. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.08.054>
- Knoblauch C., Griep M., Friedrich C. Recent advances in the field of bionanotechnology: An insight into optoelectric bacteriorhodopsin, quantum dots, and noble metal nanoclusters // *Sensors*. 2014. Vol. 14, iss. 10. P. 19731–19766. <https://doi.org/10.3390/s141019731>
- Knoll A. H. *Life on a Young Planet: The First Three Billion Years of Evolution on Earth*. Princeton, NJ: Princeton University Press, 2015. 296 p. <https://doi.org/10.1515/9781400866045>
- Kokkinn M. J. Osmoregulation, salinity tolerance and the site of ion excretion in the Halobiont Chironomid, *Tanytarsus barbatarsis* Freeman // *Australian Journal of Marine & Freshwater Research*. 1986. Vol. 37, no. 2. P. 243–250. <https://doi.org/10.1071/MF9860243>
- Kolesnikova E. A., Mazlumyan S. A., Shadrin N. V. Seasonal dynamics of meiobenthos fauna from a salt lake of the Crimea // *Environmental Micropaleontology, Microbiology and Meiobenthology*. EMMM'2008 : The Firth Intern. Conf., Feb. 17-25, 2008. Chennai (India), 2008. P. 155–158.
- Kolpakova M. N., Gaskova O. L. Major ions behaviour during evaporation of different saline type water of Western Mongolian lakes (geochemical modelling) // *Hydrology Research*. 2018. Vol. 49, iss. 1. P. 163–176. <https://doi.org/10.2166/nh.2017.148>
- Koonin E. V., Dolja V. V., Krupovic M., Varsani A., Wolf Y. I., Yutin N., Zerbini F. M., Kuhn J. H. Global organization and proposed megataxonomy of the virus world // *Microbiology and Molecular Biology Reviews*. 2020. Vol. 84, iss. 2. P. e00061-19. <https://doi.org/10.1128/MMBR.00061-19>
- Koshland Jr. D. E. The seven pillars of life // *Science*. 2002. Vol. 295, iss. 5563. P. 2215–2216. <https://doi.org/10.1126/science.1068489>
- Kraft N. J., Adler P. B., Godoy O., James E. C., Fuller S., Levine J. M. Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor // *Functional Ecology*. 2015. Vol. 29, iss. 5. P. 592–599. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12345>
- Krumbein W. E., Gorbushina A. A., Holtkamp-Tacke E. Hypersaline microbial systems of sabkhas: examples of life's survival in “extreme” conditions // *Astrobiology*. 2004. Vol. 4, iss. 4. P. 450–459. <https://doi.org/10.1089/ast.2004.4.450>

- Krumgalz B. S., Hornung H., Oren O. H. The study of a natural hypersaline lagoon in a desert area (the Bardawil Lagoon in northern Sinai) // *Estuarine and Coastal Marine Science*. 1980. Vol. 10, iss. 4. P. 403–415. [https://doi.org/10.1016/S0302-3524\(80\)80120-4](https://doi.org/10.1016/S0302-3524(80)80120-4)
- Kuang J. L., Huang L. N., Chen L. X., Hua Z. S., Li S. J., Hu M., Li J. T., Shu W. S. Contemporary environmental variation determines microbial diversity patterns in acid mine drainage // *The ISME Journal*. 2013. Vol. 7, iss. 5. P. 1038–1050. <https://doi.org/10.1038/ismej.2012.139>
- Kunčić M. K., Kogej T., Drobne D., Gunde-Cimerman N. Morphological response of the halophilic fungal genus *Wallemia* to high salinity // *Applied and Environmental Microbiology*. 2010. Vol. 76, iss. 1. P. 329–337. <https://doi.org/10.1128/AEM.02318-09>
- Kvitek R. G., Conlan K. E., Iampietro P. J. Black pools of death: hypoxic, brine-filled ice gouge depressions become lethal traps for benthic organisms in a shallow Arctic embayment // *Marine Ecology Progress Series*. 1998. Vol. 162. 1–10. <https://doi.org/10.3354/meps162001>
- Kwon H. K., Oh S. J., Yang H. S. Ecological significance of alkaline phosphatase activity and phosphatase-hydrolyzed phosphorus in the northern part of Gamak Bay, Korea // *Marine Pollution Bulletin*. 2011. Vol. 62, iss. 11. P. 2476–2482. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2011.07.027>
- Lamptey E., Armah A. K. Factors affecting macrobenthic fauna in a tropical hypersaline coastal lagoon in Ghana, West Africa // *Estuaries and Coasts*. 2008. Vol. 31, iss. 5. P. 1006–1019. <https://doi.org/10.1007/s12237-008-9079-y>
- Lantushenko A., Meger Ya., Gadzhi A., Anufrieva E., Shadrin N. *Artemia* spp. (Crustacea, Anostraca) in Crimea: new molecular genetic results and new questions without answers // *Water*. 2022. Vol. 14, iss. 17. Article no. 2617 (11 p.). <https://doi.org/10.3390/w14172617>
- Lauro S. E., Pettinelli E., Caprarelli G., Guallini L., Rossi A. P., Mattei E., Cosciotti B., Cicchetti A., Soldovieri F., Cartacci M., Di Paolo F., Noschese R., Orosei R. Multiple subglacial water bodies below the South Pole of Mars unveiled by new MARSIS data // *Nature Astronomy*. 2021. Vol. 5. P. 63–70. <https://doi.org/10.1038/s41550-020-1200-6>
- Laybourn-Parry J., Quayle W., Henshaw T. The biology and evolution of Antarctic saline lakes in relation to salinity and trophy // *Polar Biology*. 2002. Vol. 25, iss. 7. P. 542–552. <https://doi.org/10.1007/s00300-002-0383-x>
- Laybourn-Parry J., Tranter M., Hodson A. J. *The Ecology of Snow and Ice Environments*. Oxford: Oxford University Press, 2012. 179 p. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199583072.001.0001>
- Lee C. E., Moss W. E., Olson N., Chau K. F., Chang Y. M., Johnson K. E. Feasting in fresh water: impacts of food concentration on freshwater tolerance and the evolution of food× salinity response during the expansion from saline into fresh water habitats // *Evolutionary Applications*. 2013. Vol. 6, iss. 4. P. 673–689. <https://doi.org/10.1111/eva.1205>
- Lee J., Cho B. C., Park J. S. Transcriptomic analysis of brine shrimp *Artemia franciscana* across a wide range of salinities // *Marine Genomics*. 2022. Vol. 61. P. 100919. <https://doi.org/10.1016/j.margen.2021.100919>
- Lei Y., Xu K., Ki Choi J., Pyo Hong H., Wickham S. A. Community structure and seasonal dynamics of planktonic ciliates along salinity gradients // *European Journal of Protistology*. 2009 Vol. 45, iss. 4. P. 305–319. <https://doi.org/10.1016/j.ejop.2009.05.002>
- Lenz P. Ecology of an alkali-adapted variety of *Artemia* from Mono Lake, California, USA // *The Brine Shrimp Artemia*. Vol. 3. Ecology, Culturing, Use in Aquaculture / Eds: G. Persoone, P. Sorgeloos, O. Roels, E. Jaspers. Wetteren: Universa Press, 1980. P. 79–96.
- Li C., Zhang, Q., Kang S., Liu Y., Huang J., Liu X., Guo J., Wang K., Cong Z. Distribution and enrichment of mercury in Tibetan lake waters and their relations with the natural environment // *Environmental Science and Pollution Research*. 2015. Vol. 22, iss. 16. P. 12490–12500. <https://doi.org/10.1007/s11356-015-4498-3>

- Light S. F. New Subgenera and Species of Diaptomid Copepods from the Inland Waters of California and Nevada. Berkeley, Calif. : University of California press, 1938. P. 67–78. (University of California Publications in Zoology ; vol. 43, no. 3).
- Lin C. K. Accumulation of water soluble phosphorus and hydrolysis of polyphosphates by *Cladophora glomerata* (Chlorophyceae) // Journal of Phycology. 1977. Vol. 13, iss. 1. P. 46–51. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.1977.tb02885.x>
- Lin Q., Xu L., Hou J., Liu Z., Jeppesen E., Han B. P. Responses of trophic structure and zooplankton community to salinity and temperature in Tibetan lakes: Implication for the effect of climate warming // Water Research. 2017. Vol. 124. P. 618–629. <https://doi.org/10.1016/j.watres.2017.07.078>
- Lindley L. C., Phelps R. P., Davis D. A., Cummins K. A. Salinity acclimation and free amino acid enrichment of copepod nauplii for first-feeding of larval marine fish // Aquaculture. 2011. Vol. 318, iss. 3-4. P. 402–406. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2011.05.050>
- Liu J., Hua Z. S., Chen L. X., Kuang J. L., Li S. J., Shu W. S., Huang L. N. Correlating microbial diversity patterns with geochemistry in an extreme and heterogeneous environment of mine tailings // Applied and Environmental Microbiology. 2014. Vol. 80, iss. 12. P. 3677–3686. <https://doi.org/10.1128/AEM.00294-14>
- Löffler H. Beiträge zur Kenntnis der Iranischen Binnengewässer. 11. Regional-limnologische Studie mit besonderer Berücksichtigung der Crustaceenfauna // Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie. 1961. Vol. 46, iss. 3. P. 309–406. (in German). <https://doi.org/10.1002/iroh.19610460304>
- Lopes-dos-Santos R. M., De Troch M., Bossier P., Van Stappen G. Archiving in hypersaline aquatic environments: haloarchaea as a dietary source for the brine shrimp *Artemia* // FEMS Microbiology Ecology. 2019. Vol. 95, iss. 12. Art. no. 178 (25 p.). <https://doi.org/10.1093/femsec/fiz178>
- Lubzens E., Cerda J., Clark M. (Eds). Dormancy and Resistance in Harsh Environments. Heidelberg; Dordrecht; London; New York: Springer, 2010. 284 p. (Topics in Current Genetics; vol. 21). <https://doi.org/10.1007/978-3-642-12422-8>
- Mabidi A., Bird M. S., Perissinotto R. Increasing salinity drastically reduces hatching success of crustaceans from depression wetlands of the semi-arid Eastern Cape Karoo region, South Africa // Scientific Reports. 2018. Vol. 8. Art. no. 5983 (9 p.). <https://doi.org/10.1038/s41598-018-24137-0>
- MacRae T. H. Stress tolerance during diapause and quiescence of the brine shrimp, *Artemia* // Cell Stress and Chaperones. 2016. Vol. 21, iss. 1. P. 9-18. <https://doi.org/10.1007/s12192-015-0635-7>
- Magnabosco C., Lin L. H., Dong H., Bomberg M., Ghiorse W., Stan-Lotter H., Pedersen K., Kieft T. L., Van Heerden E., Onstott T. C. The biomass and biodiversity of the continental subsurface // Nature Geoscience. 2018. Vol. 11, iss. 10. P. 707-717. <https://doi.org/10.1038/s41561-018-0221-6>
- Maiyza I. A., El-Rhaman M. A., Ellah R. A. Evaporation from Wadi El Rayan lakes, Egypt // Bulletin of the National Institute of Oceanography and Fisheries. 1999. Vol. 25. P. 79–88.
- Mamo G. Challenges and adaptations of life in alkaline habitats // Alkaliphiles in Biotechnology / Eds: G. Mamo, B. Mattiason. Cham, Switzerland: Springer, 2019. P. 85-133. (Advances in Biochemical Engineering/Biotechnology; vol. 172). https://doi.org/10.1007/10_2019_97
- Mara S., Deák Š., Deák G., Stefanescu L., Vlad S. N. Salt Mining Lake Pits in Romania, a Sustainable Heritage // Mine Water and the Environment: Proc. 10th Intern. Mine Water Association Congress, Karlovy Vary, Czech Rep., 2-5.6.2008. [Prague], 2008. P. 158.
- Margesin R., Collins T. Microbial ecology of the cryosphere (glacial and permafrost habitats): current knowledge // Applied Microbiology and Biotechnology. 2019. Vol. 103. P. 2537–2549. <https://doi.org/10.1007/s00253-019-09631-3>

- Marshall D. J., Perissinotto R., Holley J. F. Respiratory responses of the mysid *Gastrosaccus brevifissura* (Peracarida: Mysidacea), in relation to body size, temperature and salinity // *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*. 2003 Vol. 134, iss. 2. P. 257–266. [https://doi.org/10.1016/S1095-6433\(02\)00258-1](https://doi.org/10.1016/S1095-6433(02)00258-1)
- Martin W., Baross J., Kelley D., Russell M. J. Hydrothermal vents and the origin of life // *Nature Reviews Microbiology*. 2008. Vol. 6 iss. 11. P. 805-814. <https://doi.org/10.1038/nrmicro1991>
- Mason D. T. Density-current plumes // *Science*. 1966. Vol. 152, iss. 3720. P. 354–356. <https://doi.org/10.1126/science.152.3720.354>
- Mason R. P., Gill G. A. Mercury in the marine environment // *Mercury: sources, measurements, cycles, and effects* / Eds: M. B. Parsons, J. B. Percival. Ottawa: Mineralogical Association of Canada, 2005. P. 79–216.
- Mattimore V., Battista J. R. Radioresistance of *Deinococcus radiodurans*: functions necessary to survive ionizing radiation are also necessary to survive prolonged desiccation // *Journal of Bacteriology*. 1996. Vol. 178, iss. 3. P. 633-637. <https://doi.org/10.1128/jb.178.3.633-637.1996>
- McAllen R., Taylor A. The effect of salinity change on the oxygen consumption and swimming activity of the high-shore rockpool copepod *Tigriopus brevicornis* // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 2001. Vol. 263, iss. 2. P. 227–240. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(01\)00308-2](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(01)00308-2)
- McArdle B. H., Woiwod I. P. Extinction and the variability of populations // *Population and Community Ecology for Insect Management and Conservation* / Eds: J. Baumgartner, P. Brandmayr, B. F. J. Manly. London: CRC Press, 2020. P. 75-88.
- McMullin E. R., Bergquist D. C., Fisher C. R. Metazoans in extreme environments: adaptations of hydrothermal vent and hydrocarbon seep fauna // *Gravitational and Space Research*. 2007. Vol. 13, iss. 2. P. 13-23.
- Mee L. D. Coastal lagoons // *Chemical Oceanography*. 2nd edition / Eds: J. P. Riley, R. Chester. London; New York; San Francisco: Academic Press, 1978. Vol. 7. P. 441–490.
- Méjanelle L., López J. F., Gunde-Cimerman N., Grimalt J. O. Ergosterol biosynthesis in novel melanized fungi from hypersaline environments // *Journal of Lipid Research*. 2001. Vol. 42. P. 352–358. [https://doi.org/10.1016/S0022-2275\(20\)31658-8](https://doi.org/10.1016/S0022-2275(20)31658-8)
- Méndez-García C., Peláez A. I., Mesa V., Sánchez J., Golyshina O. V., Ferrer M. Microbial diversity and metabolic networks in acid mine drainage habitats // *Frontiers in Microbiology*. 2015. Vol. 6. P. 475. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2015.00475>
- Menéndez-Serra M., Ontiveros V. J., Cáliz J., Alonso D., Casamayor E. O. Understanding stochastic and deterministic assembly processes in microbial communities along temporal, spatial and environmental scales // *Molecular Ecology*. 2023. <https://doi.org/10.1111/mec.16842>
- Mente E., Gannon A. T., Nikouli E., Hammer H., Kormas K. A. Gut microbial communities associated with the molting stages of the giant freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii* // *Aquaculture*. 2016. Vol. 463. P. 181–188. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2016.05.045>
- Merino N., Aronson H. S., Bojanova D. P., Feyhl-Buska J., Wong M. L., Zhang S, Giovanneli D. Living at the extremes: extremophiles and the limits of life in a planetary context // *Frontiers in Microbiology*. 2019. Vol. 10. P. 780. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.00780>
- Merlino G., Barozzi A., Michoud G., Ngugi D. K., Daffonchio D. Microbial ecology of deep-sea hypersaline anoxic basins // *FEMS Microbiology Ecology*. 2018. Vol. 94, iss. 7. fyy085 (15 p.). <https://doi.org/10.1093/femsec/fyy085>
- Meshal A. H., Morcos S. A. Evaporation from Lake Qarun and its water budget // *ICES Journal of Marine Science*. 1984. Vol. 41, iss. 2. P. 140–144. <https://doi.org/10.1093/ices-jms/41.2.140>

- Mezquita F., Olmos V., Oltra R. Population ecology of *Cyprideis torosa* (Jones, 1850) in a hypersaline environment of the Western Mediterranean (Santa Pola, Alacant) (Crustacea: Ostracoda) // *Ophelia*. 2000. Vol. 53, iss. 2. P. 119–130. <https://doi.org/10.1080/00785236.2000.10409442>
- Michalec F. G., Holzner M., Hwang J. S., Souissi S. Three dimensional observation of salinity-induced changes in the swimming behavior of the estuarine calanoid copepod *Pseudodiaptomus annandalei* // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 2012. Vol. 438. P. 24–31. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2012.09.013>
- Middelburg J. J., Levin L. A. Coastal hypoxia and sediment biogeochemistry // *Biogeosciences*. 2009. Vol. 6, iss. 7. P. 1273–1293. <https://doi.org/10.5194/bg-6-1273-2009>
- Mirete S., Morgante V., González-Pastor J. E. Acidophiles: diversity and mechanisms of adaptation to acidic environments // *Adaption of Microbial Life to Environmental Extremes. Novel Research Results and Application / Eds: H. Stan-Lotter, S. Fendrihan. Cham, Switzerland: Springer, 2017. P. 227–251. https://doi.org/10.1007/978-3-319-48327-6_9*
- Mirzoeva N., Shadrin N., Arkhipova S., Miroshnichenko O., Kravchenko N., Anufrieva E. Does Salinity Affect the Distribution of the Artificial Radionuclides ⁹⁰Sr and ¹³⁷Cs in Water of the Saline Lakes? A Case of the Crimean Peninsula // *Water*. 2020. Vol. 12, iss. 2. Art. no. 349 (15 p.). <https://doi.org/10.3390/w12020349>
- Mirzoyeva N., Gulina L., Gulina S., Plotitsina O., Stetsuk A., Arkhipova S., Korkishko N., Eremin O. Radionuclides and mercury in the salt lakes of the Crimea // *Chinese Journal of Oceanology and Limnology*. 2015. Vol. 33, no 6. P. 1413–1425. <https://doi.org/10.1007/s00343-015-4374-5>
- Mishra A., Jha B. Isolation and characterization of extracellular polymeric substances from micro-algae *Dunaliella salina* under salt stress // *Bioresource Technology*. 2009. Vol. 100, iss. 13. P. 3382–3386. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2009.02.006>
- Mittelbach G. G., Steiner C. F., Scheiner S. M., Gross K. L., Reynolds H. L., Waide R. B., Willig M. R., Dodson S. I., Gough L. What is the observed relationship between species richness and productivity? // *Ecology*. 2001. Vol. 82, iss. 9. P. 2381–2396. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[2381:WITORB\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[2381:WITORB]2.0.CO;2)
- Møbjerg N., Neves R. C. New insights into survival strategies of tardigrades // *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*. 2021. Vol. 254. P. 110890. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2020.110890>
- Moens L., Wolf G., Van Hauwaert M. L., De Baere I., Van Beeumen J., Wodak S., Trotman C. N. The extracellular hemoglobins of *Artemia*: structure of the oxygen carrier and respiration physiology // *Artemia Biology / Eds: R. A. Browne, P. Sorgeloos, C. N. A. Trotman. New York: CRC Press, 1991. P. 187–220.*
- Moniruzzaman M., Martinez-Gutierrez C. A., Weinheimer A. R., Aylward F. O. Dynamic genome evolution and complex virocell metabolism of globally-distributed giant viruses // *Nature Communications*. 2020. Vol. 11, iss. 1. P. 1–11. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-15507-2>
- Moore J. E. The Entomostraca of southern Saskatchewan // *Canadian Journal of Zoology*. 1952. Vol. 30, no. 6. P. 410–450. <https://doi.org/10.1139/z52-036>
- Mori A. S., Furukawa T., Sasaki T. Response diversity determines the resilience of ecosystems to environmental change // *Biological Reviews*. 2013. Vol. 88, iss. 2. P. 349–364. <https://doi.org/10.1111/brv.12004>
- Morris M. J., Gust G., Torres J. J. Propulsion efficiency and cost of transport for copepods: a hydromechanical model of crustacean swimming // *Marine Biology*. 1985. Vol. 86, iss. 3. P. 283–295. <https://doi.org/10.1007/BF00397515>
- Moscatello S., Belmonte G. Egg banks in hypersaline lakes of the South-East Europe // *Saline Systems*. 2009. Vol. 5, iss. 1. Art. no. 3. <https://doi.org/10.1186/1746-1448-5-3>
- Mukhanov V. S., Naidanova O. G., Shadrin N. V., Kemp R. B. The spring energy budget of the algal mat community in a Crimean hypersaline lake determined by microcalorime-

- try // *Aquatic Ecology*. 2004. Vol. 38, no. 3. P. 375–385. <https://doi.org/10.1023/B:AE-CO.0000035169.08581.10>
- Murray A. E., Kenig F., Fritsen C. H., McKay C. P., Cawley K. M., Edwards R., Kuhn E., McKnight D.M., Ostrom N.E., Peng V., Ponce A., Priscu J. C., Samarkin V., Townsend A. T., Wagh P., Young S. A., To Yung P., Doran P. T. Microbial life at –13 C in the brine of an ice-sealed Antarctic lake // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2012. Vol. 109, no. 50. P. 20626–20631. <https://doi.org/10.1073/pnas.1208607109>
- Murray J. W. The foraminifera of the hypersaline Abu Dhabi lagoon, Persian Gulf // *Lethaia*. 1970. Vol. 3, iss. 1. P. 51–68. <https://doi.org/10.1111/j.1502-3931.1970.tb01263.x>
- Muscatine L. Glycerol excretion by symbiotic algae from corals and *Tridacna* and its control by the host // *Science*. 1967. Vol. 156, iss. 3774. P. 516–519. <https://doi.org/10.1126/science.156.3774.516>
- Naftz D., Angeroth C., Kenney T., Waddell B., Darnall N., Silva S., Perschon C., Whitehead J. Anthropogenic influences on the input and biogeochemical cycling of nutrients and mercury in Great Salt Lake, Utah, USA // *Applied Geochemistry*. 2008. Vol. 23, iss. 6. P. 1731–1744. <https://doi.org/10.1016/j.apgeochem.2008.03.002>
- Nelson J., Tang Y. O., Boutilier R. The effects of salinity change on the exercise performance of two Atlantic cod (*Gadus morhua*) populations inhabiting different environments // *Journal of Experimental Biology*. 1996. Vol. 199, no. 6. P. 1295–1309. <https://doi.org/10.1242/jeb.199.6.1295>
- Neu T. R., Eitner A., Paje M. L. Development and architecture of complex environmental biofilms // *Fossil and Recent Biofilms* / Eds: W. E. Krumbein, D. M. Paterson, G. A. Zavarzin. Dordrecht: Springer, 2003. P. 29–45. https://doi.org/10.1007/978-94-017-0193-8_2
- Nicholas W. L., Goodchild D. J., Stewart A. The mineral composition of intracellular inclusions in nematodes from thiobiotic mangrove mud flats // *Nematologica*. 1987. Vol. 33. P. 167–179. <https://doi.org/10.1163/187529287X00308>
- Normant M., Lamprecht I. Does scope for growth change as a result of salinity stress in the amphipod *Gammarus oceanicus*? // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 2006. Vol. 334, iss. 1. P. 158–163. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2006.01.022>
- Nougué O., Gallet R., Chevin L. M., Lenormand T. Niche limits of symbiotic gut microbiota constrain the salinity tolerance of brine shrimp // *The American Naturalist*. 2015. Vol. 186, no. 3. P. 390–403. <https://doi.org/10.1086/682370>
- Ochsenreiter T., Pfeifer F., Schleper C. Diversity of Archaea in hypersaline environments characterized by molecular-phylogenetic and cultivation studies // *Extremophiles*. 2002. Vol. 6, no. 4. P. 267–274. <https://doi.org/10.1007/s00792-001-0253-4>
- Okasako J., Siegel S. Mercury antagonists: Effects of sodium chloride and sulfur group (VIa) compounds on excystment of the brine shrimp *artemia* // *Water, Air, and Soil Pollution*. 1980. Vol. 14. P. 235–240. <https://doi.org/10.1007/BF00291838>
- Olafsson E., Carlstrom S., Ndarso S. G. M. Meiobenthos of hypersaline tropical mangrove sediment in relation to spring tide inundation // *Hydrobiologia*. 2000. Vol. 426. P. 57–64. <https://doi.org/10.1023/A:1003992211656>
- Oliver T. H., Heard M. S., Isaac N. J., Roy D. B., Procter D., Eigenbrod F., Freckleton R., Hector A., Orme C. D., Petchey O. L., Proença V. Biodiversity and resilience of ecosystem functions // *Trends in Ecology & Evolution*. 2015. Vol. 30, iss. 11. P. 673–684. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.08.009>
- Olmos J., Ochoa L., Paniagua-Michel J., Contreras R. DNA fingerprinting differentiation between beta-carotene hyperproducer strains of *Dunaliella* from around the world // *Saline Systems*. 2009. Vol. 5. Art. no. 5 (10 p.). <https://doi.org/10.1186/1746-1448-5-5>
- Onstott T. C., Colwell F. S., Kieft T. L., Murdoch L., Phelps T. J. New horizons for deep subsurface microbiology // *Microbe*. 2009. Vol. 4, no. 11. P. 499–505.
- Onstott T. C., McGown D. J., Bakermans C., Ruskeeniemi T., Ahonen L., Telling J., Soffientino B., Pfiffner S. M., Sherwood-Lollar B., Frape S., Stotler R., Johnson E. J., Vish-

- nivetskaya T. A., Rothmel R., Pratt L. M. Microbial communities in subpermafrost saline fracture water at the Lupin Au Mine, Nunavut, Canada // *Microbial Ecology*. 2009. Vol. 58, iss. 4. P. 786–807. <https://doi.org/10.1007/s00248-009-9553-5>
- Oremland R. S., Saltikov C. W., Wolfe-Simon F., Stolz J. F. Arsenic in the evolution of earth and extraterrestrial ecosystems // *Geomicrobiology Journal*. 2009. Vol. 26, iss. 7. P. 522–536. <https://doi.org/10.1080/01490450903102525>
- Oren A. *Halophilic Microorganisms and Their Environments*. Dordrecht: Kluwer Sci. Publ., 2002a. 575 p.
- Oren A. Molecular ecology of extremely halophilic Archaea and Bacteria // *FEMS Microbiology Ecology*. 2002b. Vol. 39, iss. 1. P. 1–7. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2002.tb00900.x>
- Oren A. Unexpected diversity of heterotrophic prokaryotes living at the highest salt concentrations // *Proceedings of the First European Workshop on Exo-Astrobiology*, 16-19 Sept. 2002, Graz, Austria / Ed.: H. Lacoste. Noordwijk, Netherlands : ESA Publ. Division, 2002c. P. 201–204. (ESA SP-518).
- Oren A. Prokaryote diversity and taxonomy: current status and future challenges // *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*. 2004. Vol. 359, no. 1444. P. 623–638. <https://doi.org/10.1098/rstb.2003.1458>
- Oren A. A hundred years of *Dunaliella* research: 1905-2005: [Review] // *Saline Systems*. 2005. Vol. 1, iss. 1. Art. no. 2 (14 p.). <https://doi.org/10.1186/1746-1448-1-2>
- Oren A. Saltern evaporation ponds as model systems for the study of primary production processes under hypersaline conditions // *Aquatic Microbial Ecology*. 2009. Vol. 56, no. 2-3. P. 193–204. <https://doi.org/10.3354/ame01297>
- Oren A. Thermodynamic limits to microbial life at high salt concentrations // *Environmental Microbiology*. 2011. Vol. 13, iss. 8. P. 1908–1923. <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2010.02365.x>
- Oren A. Glycerol metabolism in hypersaline environments // *Environmental Microbiology*. 2017. Vol. 19, iss. 3. P. 851–863. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.13493>
- Oren A. *Microbiology of hypersaline environments* // *Introduction to Salt Lake Sciences* / Eds: Zheng M., Deng T., Oren A. Beijing: Science Press, 2018a. P. 143–153.
- Oren A. *Physiology and biochemistry of halophilic microorganisms* // *Introduction to Salt Lake Sciences* / Eds: Zheng M., Deng T., Oren A. Beijing: Science Press, 2018b. P. 131–142.
- Oren A., Gurevich P., Anati D. A., Barkan E., Luz B. A bloom of *Dunaliella parvina* the Dead Sea in 1992: biological and biogeochemical aspects // *Hydrobiologia*. 1995. Vol. 297. P. 173–185. <https://doi.org/10.1007/BF00019283>
- Orihuela B., Diaz H., Conde J. E. Mass mortality in a mangrove roots fouling community in a hypersaline tropical lagoon // *Biotropica*. 1991. Vol. 23, no. 4. Pt. B. P. 592–601. <https://doi.org/10.2307/2388397>
- Overmann J., Hall K. J., Northcote T. G., Beatty J. T. Grazing of the copepod *Diaptomus connexus* on purple sulphur bacteria in a meromictic salt lake // *Environmental Microbiology*. 1999. Vol. 1, iss. 3. P. 213–221. <https://doi.org/10.1046/j.1462-2920.1999.00026.x>
- Ozturk S., Aslim B. Modification of exopolysaccharide composition and production by three cyanobacterial isolates under salt stress // *Environmental Science and Pollution Research*. 2010. Vol. 17, iss. 3. P. 595–602. <https://doi.org/10.1007/s11356-009-0233-2>
- Paladini G., Huysse T., Shinn A. P. *Gyrodactylus salinae* n. sp. (Platyhelminthes: Monogenea) infecting the south European toothcarp *Aphanius fasciatus* (Valenciennes) (Teleostei, Cyprinodontidae) from a hypersaline environment in Italy // *Parasites & Vectors*. 2011. Vol. 4, iss. 1. Art. no. 100 (12 p.). <https://doi.org/10.1186/1756-3305-4-100>
- Papeschi A. G., Cohen R. G., Pastorino X. I., Amat F. Cytogenetic proof that the brine shrimp *Artemia franciscana* (Crustacea, Branchiopoda) is found in Argentina // *Hereditas*. 2000. Vol. 133, no. 2. P. 159–166. <https://doi.org/10.1111/j.1601-5223.2000.00159.x>

- Park J. S., Simpson A. G. B. Diversity of heterotrophic protists from extremely hypersaline habitats // *Protist*. 2015. Vol. 166, iss. 4. P. 422–437. <https://doi.org/10.1016/j.protis.2015.06.001>
- Parks D. H., Chuvochina M., Chaumeil P. A., Rinke C., Mussig A. J., Hugenholtz P. A complete domain-to-species taxonomy for Bacteria and Archaea // *Nature Biotechnology*. 2020. Vol. 38, iss. 9. P. 1079–1086. <https://doi.org/10.1038/s41587-020-0501-8>
- Parnell J., McMahon S. Physical and chemical controls on habitats for life in the deep subsurface beneath continents and ice // *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*. 2016. Vol. 374, iss. 2059. P. 20140293. <https://doi.org/10.1098/rsta.2014.0293>
- Parrilli E., Tutino M.L., Marino G. Biofilm as an adaptation strategy to extreme conditions // *Rendiconti Lincei. Scienze Fisiche e Naturali*. 2022. Vol. 33. P. 527–536. <https://doi.org/10.1007/s12210-022-01083-8>
- Parro V., de Diego-Castilla G., Moreno-Paz M., Blanco Y., Cruz-Gil P., Rodríguez-Manfredi J. A., Fernández-Remolar D., Gómez F., Gómez M. J., Rivas L. A., Demergasso C. A microbial oasis in the hypersaline Atacama subsurface discovered by a life detector chip: implications for the search for life on Mars // *Astrobiology*. 2011. Vol. 11, iss. 10. P. 969–996. <https://doi.org/10.1089/ast.2011.0654>
- Pascoe E. L., Hauffe H. C., Marchesi J. R., Perkins S. E. Network analysis of gut microbiota literature: an overview of the research landscape in non-human animal studies // *The ISME Journal*. 2017. Vol. 11, no. 12. P. 2644–2651. <https://doi.org/10.1038/ismej.2017.133>
- Patrick M. L., Bradley T. J. Regulation of compatible solute accumulation in larvae of the mosquito *Culex tarsalis*: osmolarity versus salinity // *Journal of Experimental Biology*. 2000. Vol. 203. P. 831–839. <https://doi.org/10.1242/jeb.203.4.831>
- Pecoraino G., D'Alessandro W., Inguaggiato S. The other side of the coin: geochemistry of alkaline lakes in volcanic areas // *Volcanic Lakes*. Berlin, Heidelberg: Springer, 2015. P. 219–237. https://doi.org/10.1007/978-3-642-36833-2_9
- Peralta-Meixueiro M. A., Vega-Cendejas M. E. Spatial and temporal structure of fish assemblages in a hyperhaline coastal system: Ría Lagartos, Mexico // *Neotropical Ichthyology*. 2011. Vol. 9, no. 3. P. 673–682. <https://doi.org/10.1590/S1679-62252011005000033>
- Pérez E., Chebude Y. Chemical analysis of Gaet'ale, a hypersaline pond in Danakil Depression (Ethiopia): New record for the most saline water body on Earth // *Aquatic Geochemistry*. 2017. Vol. 23, iss. 2. P. 109–117. <https://doi.org/10.1007/s10498-017-9312-z>
- Pérez-Ruzafa Á., Marcos C., Pérez-Ruzafa I. M. Recent advances in coastal lagoons ecology: evolving old ideas and assumptions // *Transitional Waters Bulletin*. 2012. Vol. 5, iss. 1. P. 50–74. <https://doi.org/10.1285/i1825229Xv5n1p50>
- Perl S. M., Baxter B. K. Great Salt Lake as an astrobiology analogue for ancient martian hypersaline aqueous systems // *Great Salt Lake Biology. A Terminal Lake in a Time of Change* / Eds: B. Baxter, J. Butler. Cham, Switzerland: Springer, 2020. P. 487–514. https://doi.org/10.1007/978-3-030-40352-2_16
- Petkowski J. J., Bains W., Seager S. On the potential of silicon as a building block for life // *Life*. 2020. Vol. 10, iss. 6. P. 84. <https://doi.org/10.3390/life10060084>
- Pinder A. M., Halse S. A., Shiel R. J., Cale D. J., McRae J. M. Halophile aquatic invertebrates in the wheatbelt region of southwestern Australia // *Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie: Verhandlungen*. 2002. Vol. 28, iss. 4. P. 1–8. <https://doi.org/10.1080/03680770.2001.11901909>
- Pinder A. M., Halse S. A., McRae J. M., Shiel R. J. Occurrence of aquatic invertebrates of the wheatbelt region of Western Australia in relation to salinity // *Hydrobiologia*. 2005. Vol. 543, iss. 1. P. 1–24. <https://doi.org/10.1007/s10750-004-5712-3>
- Plotnikov A. O., Mylnikov A. P., Selivanova E. A. Morphology and life cycle of amoeboid flagellate *Pharyngomonas* sp. (Heterolobosea, Excavata) from hypersaline inland Razval Lake // *Biology Bulletin*. 2015. Vol. 42, iss. 9. P. 759–769. <https://doi.org/10.1134/S1062359015090083>

- Por F. D. Hydrobiological notes on the high-salinity waters of the Sinai Peninsula // *Marine Biology*. 1972. Vol. 14. P. 111–119. <https://doi.org/10.1007/BF00373210>
- Por F. D. A classification of hypersaline waters, based on trophic criteria // *Marine Ecology*. 1980. Vol. 1, iss. 2. P. 121–131. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.1980.tb00214.x>
- Post F. J., Borowitzka L. J., Borowitzka M. A., Mackay B., Moulton T. The protozoa of a Western Australian hypersaline lagoon // *Hydrobiologia*. 1983. Vol. 105, iss. 1. P. 95–113. <https://doi.org/10.1007/BF00025180>
- Postma H. Water circulation and suspended matter in Baja California lagoons // *Netherlands Journal of Sea Research*. 1965. Vol. 2, iss. 4. P. 566–604. [https://doi.org/10.1016/0077-7579\(65\)90005-0](https://doi.org/10.1016/0077-7579(65)90005-0)
- Prazukin A. V., Anufriieva E. V., Shadrin N. V. *Cladophora* mats in a Crimean hypersaline lake: structure, dynamics, and inhabiting animals // *Journal of Oceanology and Limnology*. 2018. Vol. 36, iss. 6. P. 1930–1940. <https://doi.org/10.1007/s00343-018-7313-4>
- Prazukin A., Shadrin N., Balycheva D., Firsov Y., Lee R., Anufriieva E. *Cladophora* spp. (Chlorophyta) modulate environment and create a habitat for microalgae in hypersaline waters // *European Journal of Phycology*. 2021. Vol. 56, no. 3. P. 231–243. <https://doi.org/10.1080/09670262.2020.1814423>
- Price P. B., Sowers T. Temperature dependence of metabolic rates for microbial growth, maintenance, and survival // *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. 2004. Vol. 101. P. 4631–4636. <https://doi.org/10.1073/pnas.0400522101>
- Prieur D., Marteinson V. T. Prokaryotes living under elevated hydrostatic pressure // *Biotechnology of Extremophiles* / Ed. G. Antranikian. Berlin; Heidelberg: Springer, 1998. P. 23–35. (Advances in Biochemical Engineering/Biotechnology; vol. 61). <https://doi.org/10.1007/BFb0102288>
- Putman L. I., Sabuda M. C., Brazelton W. J., Kubo M. D., Hoehler T. M., McCollom T. M., Cardace D., Schrenk M. O. Microbial Communities in a Serpentinizing Aquifer Are Assembled through Strong Concurrent Dispersal Limitation and Selection // *mSystems*. 2021. Vol. 6, no 5. P. e0030021. <https://doi.org/10.1128/mSystems.00300-21>
- Quiroz M., Triadó-Margarit X., Casamayor E. O., Gajardo G. Comparison of *Artemia*-bacteria associations in brines, laboratory cultures and the gut environment: a study based on Chilean hypersaline environments // *Extremophiles*. 2015. Vol. 19, iss. 1. P. 135–147. <https://doi.org/10.1007/s00792-014-0694-1>
- Rampelotto P. H. Extremophiles and extreme environments // *Life*. 2013. Vol. 3, iss. 3. P. 482–485. <https://doi.org/10.3390/life3030482>
- Rappé M. S., Giovannoni S. J. The uncultured microbial majority // *Annual Review of Microbiology*. 2003. Vol. 57, iss. 1. P. 369–394. <https://doi.org/10.1146/annurev.micro.57.030502.090759>
- Ravaux J., Hamel G., Zbinden M., Tasiemski A. A., Boutet I., Léger N., Tanguy A., Jollivet D., Shillito B. Thermal limit for metazoan life in question: *in vivo* heat tolerance of the Pompeii worm // *PLoS One*. 2013. Vol. 8, iss. 5. P. e64074. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0064074>
- Rebecchi L., Altiero T., Guidetti R., Cesari M., Bertolani R., Negroni M., Rizzo A. M. Tardigrade resistance to space effects: first results of experiments on the LIFE-TARSE mission on FOTON-M3 (September 2007) // *Astrobiology*. 2009. Vol. 9, iss. 6. P. 581–591. <https://doi.org/10.1089/ast.2008.0305>
- Rehakova K., Zapomělová E., Prášil O., Veselá J., Medová H., Oren A. Composition changes of phototrophic microbial communities along the salinity gradient in the solar saltern evaporation ponds of Eilat, Israel // *Hydrobiologia*. 2009. Vol. 636, iss. 1. P. 77–88. <https://doi.org/10.1007/s10750-009-9936-0>
- Ren Y., Sun H., Deng J., Huang J., Chen F. Carotenoid production from microalgae: biosynthesis, salinity responses and novel biotechnologies // *Marine Drugs*. 2021. Vol. 19, iss. 12. P. 713. <https://doi.org/10.3390/md19120713>

- Renault D., Lombard M., Vingère J., Laparie M. Comparative salinity tolerance in native flies from the subantarctic Kerguelen Islands: A metabolomic approach // *Polar Biology*. 2016. Vol. 39. P. 47–56. <https://doi.org/10.1007/s00300-014-1605-8>
- Resgalla Jr C., Brasil E. D., Salomão L. C. The effect of temperature and salinity on the physiological rates of the mussel *Perna perna* (Linnaeus 1758) // *Brazilian Archives of Biology and Technology*. 2007. Vol. 50, no. 3. P. 543–556. <https://doi.org/10.1590/S1516-89132007000300019>
- Revkova T. N. Two species of the genus *Theristus* Bastian, 1865 (Nematoda: Xyalidae) from the hypersaline water bodies of the Crimea (Azov-Black Sea basin) // *Zootaxa*. 2020. Vol. 4881, no. 2. P. 372–382. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4881.2.10>
- Rippingale R. J., Hodgkin E. P. Food availability and salinity tolerance in a brackish water copepod // *Australian Journal Marine Freshwater Research*. 1977. Vol. 28, no. 1. P. 1–7. <https://doi.org/10.1071/MF9770001>
- Rivera-Ingraham G. A., Nommick A., Blondeau-Bidet E., Ladurner P., Lignot J. H. Salinity stress from the perspective of the energy-redox axis: lessons from a marine intertidal flatworm // *Redox Biology*. 2016. Vol. 10. P. 53–64. <https://doi.org/10.1016/j.redox.2016.09.012>
- Rivera-Ingraham G. A., Lignot J. H. Osmoregulation, bioenergetics and oxidative stress in coastal marine invertebrates: raising the questions for future research // *Journal of Experimental Biology*. 2017. Vol. 220, iss. 10. P. 1749–1760. <https://doi.org/10.1071/MF9770001>
- Roberts D. A., Johnston E. L., Knott N. A. Impacts of desalination plant discharges on the marine environment: A critical review of published studies // *Water Research*. 2010. Vol. 44, iss. 18. P. 5117–5128. <https://doi.org/10.1016/j.watres.2010.04.036>
- Rockström J., Beringer T., Hole D., Griscom B., Mascia M. B., Folke C., Creutzig F. We need biosphere stewardship that protects carbon sinks and builds resilience // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2021. Vol. 118, iss. 38. P. e2115218118. <https://doi.org/10.1073/pnas.2115218118>
- Rode N. O., Lievens E. J., Flaven E., Segard A., Jabbour-Zahab R., Sanchez M. I., Lenormand T. Why join groups? Lessons from parasite-manipulated *Artemia* // *Ecology Letters*. 2013. Vol. 16, iss. 4. P. 493–501. <https://doi.org/10.1111/ele.12074>
- Roine E., Oksanen H. M. Viruses from the hypersaline environment // *Halophiles and Hypersaline Environments: Current Research and Future Trends* / Eds: A. Ventosa, A. Oren, Ma Y. Berlin; Heidelberg: Springer-Verlag, 2011. P. 153–172. https://doi.org/10.1007/978-3-642-20198-1_8
- 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 // *Crustaceana*. 2004. Vol. 77, iss. 9. P. 1025–1044. <https://doi.org/10.1163/1568540042900259>
- Rolston A., Gannon R., Dittmann S. Macrobenthic invertebrates of the Coorong, Lower Lakes and Murray Mouth Ramsar Site: A Literature Review of Responses to Changing Environmental Conditions: Report to the Department for Environment and Heritage. Adelaide: [Flinders Univ.], 2010. 36 p.
- Ros J., Kodríguez J. La simbiosis algal en *Elysia timida* Risso 1818. Primeros resultados // *Anales de Biología* 1985. No. 4. P. 37–47. <https://revistas.um.es/analesbio/article/view/35131>
- Rosewarne P. J., Wilson J. M., Svendsen J. C. Measuring maximum and standard metabolic rates using intermittent-flow respirometry: A student laboratory investigation of aerobic metabolic scope and environmental hypoxia in aquatic breathers // *Journal of Fish Biology*. 2016. Vol. 88, iss. 1. P. 265–283. <https://doi.org/10.1111/jfb.12795>
- Rossello-Mora R., Lucio M., Pena A., Brito-Echeverria J., LopezLopez A., Valens-Vadell M., Frommberger M., Anton J., Schmitt-Kopplin P. Metabolic evidence for biogeographic isolation of the extremophilic bacterium *Salinibacter ruber* // *The ISME Journal*. 2008. Vol. 2, no. 3. P. 242–253. <https://doi.org/10.1038/ismej.2007.93>

- Rossi A., Bellone A., Fokin S. I., Boscaro V., Vannini C. Detecting associations between ciliated protists and prokaryotes with culture-independent single-cell microbiomics: a proof-of-concept study // *Microbial Ecology*. 2019. Vol. 78, iss. 1. P. 232–242. <https://doi.org/10.1007/s00248-018-1279-9>
- Rossi F., De Philippis R. Role of cyanobacterial exopolysaccharides in phototrophic biofilms and in complex microbial mats // *Life*. 2015. Vol. 5, no. 2. P. 1218–1238. <https://doi.org/10.3390/life5021218>
- Röthig T., Ochsenkühn M. A., Roik A., Van Der Merwe R., Voolstra C. R. Long-term salinity tolerance is accompanied by major restructuring of the coral bacterial microbiome // *Molecular Ecology*. 2016. Vol. 25, iss. 6. P. 1308–1323. <https://doi.org/10.1111/mec.13567>
- Rothschild L. J., Mancinelli R. L. Life in extreme environments // *Nature*. 2001. Vol. 409, iss. 6823. P. 1092–1101. <https://doi.org/10.1038/35059215>
- Roussel E. G., Bonavita M. A., Querellou J., Cragg B. A., Webster G., Prieur D., Parkes R. J. Extending the sub-sea-floor biosphere // *Science*. 2008. Vol. 320, iss. 5879. P. 1046.
- Roux S., Enault F., Ravet V., Colombet J., Bettarel Y., Auguet J. C., Bouvier T., Lucas-Staat S., Vellet A., Prangishvili D., Forterre P. Analysis of metagenomic data reveals common features of halophilic viral communities across continents // *Environmental Microbiology*. 2016. Vol. 18, iss. 3. P. 889–903. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.13084>
- Ruiz T., Koussoroplis A. M., Felten V., Bec A. Nutritional context modulates the salinity tolerance of freshwater invertebrates // *Aquatic Ecology*. 2022. Vol. 56, iss. 4. P. 905–915. <https://doi.org/10.1007/s10452-022-09975-5>
- Rutishauser A., Blankenship D. D., Sharp M., Skidmore M. L., Greenbaum J. S., Grima C., Schroeder D. M., Dowdeswell J. A., Young D. A. Discovery of a hypersaline subglacial lake complex beneath Devon Ice Cap, Canadian Arctic // *Science Advances*. 2018. Vol. 4, no. 4. Art. no. eaar4353 (6 p.). <https://doi.org/10.1126/sciadv.aar4353>
- Sabet S. Halophilic viruses // *Advances in Understanding the Biology of Halophilic Microorganisms* / Ed. Vreeland R. H. Dordrecht; Heidelberg; London; New York: Springer, 2012. P. 81–116. https://doi.org/10.1007/978-94-007-5539-0_4
- Saccò M., Blyth A. J., Venarsky M., Humphreys W. F. Trophic Interactions in Subterranean Environments // *Encyclopedia of Inland Waters*. 2nd edition. Vol. 3 / Eds: W. Junk, F. Wittmann, C. Griebler. Amsterdam, The Netherlands: Elsevier, 2022. P. 537–547. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-819166-8.00064-5>
- Sacco M., White N. E., Harrod C., Salazar G., Aguilar P., Cubillos C. F., Meredith K., Baxter B. K., Oren A., Anufrieva E., Shadrin N., Marambio-Alfaro Y., Bravo-Naranjo V., Allentoft M. E. Salt to conserve: a review on the ecology and preservation of hypersaline ecosystems // *Biological Reviews*. 2021. Vol. 96, iss. 6. P. 2828–2850. <https://doi.org/10.1111/brv.12780>
- Samylyna O. S., Gerasimenko L. M., Shadrin N. V. Comparative characteristic of the phototroph communities from the mineral lakes of Crimea (Ukraine) and Altai Region (Russia) // *International Journal on Algae*. 2010. Vol. 12, iss. 2. P. 142–158.
- Sanchez M. I., Green A. J., Alejandre R. Shorebird predation affects density, biomass, and size distribution of benthic chironomids in salt pans: an enclosure experiment // *Journal of the North American Benthological Society*. 2006. Vol. 25, no. 1. P. 9–18. [https://doi.org/10.1899/0887-3593\(2006\)25\[9:SPADBA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1899/0887-3593(2006)25[9:SPADBA]2.0.CO;2)
- Sanchez M. I., Hortas F., Figuerola J., Green A. J. Sandpipers select red brine shrimps rich in both carotenoids and parasites // *Ethology*. 2009. Vol. 115, iss. 2. P. 196–200. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2008.01601.x>
- Sanchez M. I., Rode N. O., Flaven E., Redon S., Amat F., Vasileva G. P., Lenormand T. Differential susceptibility to parasites of invasive and native species of *Artemia* living in sympatry: consequences for the invasion of *A. franciscana* in the Mediterranean region // *Biological Invasions*. 2012. Vol. 14. P. 1819–1829. <https://doi.org/10.1007/s10530-012-0192-2>

- Sanchez M. I., Paredes I., Lebouvier M., Green A. J. Functional role of native and invasive filter-feeders, and the effect of parasites: learning from hypersaline ecosystems // *PLoS One*. 2016a. Vol. 11, iss. 8. Art. no. e0161478 (19 p.). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0161478>
- Sanchez M. I., Pons I., Martínez-Haro M., Taggart M. A., Lenormand T., Green A. J. When Parasites are good for health: cestode parasitism increases resistance to arsenic in brine shrimps // *PLoS Pathogens*. 2016b. Vol. 12, no. 3. Art. no. e1005459 (19 p.). <https://doi.org/10.1371/journal.ppat.1005459>
- Sanders R. W., Wickham S. A. Planktonic protozoa and metazoa: predation, food quality and population control // *Marine Microbial Food Webs*. 1993. Vol. 7, iss. 2. P. 197–223.
- Santos F., Yarza P., Parro V. Culture-independent approaches for studying viruses from hypersaline environments // *Applied and Environmental Microbiology*. 2012. Vol. 78, iss. 6. 1635–1643. <https://doi.org/10.1128/AEM.07175-11>
- Sanyal A., Larsson J., van Wirdum F., Andrén T., Moros M., Lönn M., Andrén E. Not dead yet: Diatom resting spores can survive in nature for several millennia // *American Journal of Botany*. 2022. Vol. 109, iss. 1. P. 67–82. <https://doi.org/10.1002/ajb2.1780>
- Sayed M. F., Abdel-Satar A. M. Chemical assessment of Wadi El-Rayan Lakes-Egypt // *American-Eurasian Journal of Agricultural and Environmental Sciences*. 2009. Vol. 5, no. 1. P. 53–62.
- Schagerl M. (Ed.) *Soda Lakes of East Africa*. Cham, Switzerland: Springer Nature, 2016. 408 p.
- Schiwitz S., Arndt H., Nitsche F. Four new choanoflagellate species from extreme saline environments: Indication for isolation-driven speciation exemplified by highly adapted Craspedida from salt flats in the Atacama Desert (Northern Chile) // *European Journal of Protistology*. 2018. Vol. 66. P. 86–96. <https://doi.org/10.1016/j.ejop.2018.08.001>
- Scholz M., Ward D. V., Pasolli E., Tolio T., Zolfo M., Asnicar F., Truong D. T., Tett A., Morrow A. L., Segata N. Strain-level microbial epidemiology and population genomics from shotgun metagenomics // *Nature Methods*. 2016. Vol. 13, iss. 5. P. 435–438. <https://doi.org/10.1038/nmeth.3802>
- Selivanova E. A., Poshvina D. V., Khlopko Y. A., Gogoleva N. E., Plotnikov A. O. Diversity of prokaryotes in planktonic communities of saline Sol-Iletsk lakes (Orenburg Oblast, Russia) // *Microbiology*. 2018. Vol. 87, iss. 4. P. 569–582. <https://doi.org/10.1134/S0026261718040161>
- Sergeeva N. G., Shadrin N. V., Anufriieva E. V. Long-term changes (1979–2015) in the nematode fauna in Sivash Bay (Sea of Azov), Russia, worldwide the largest hypersaline lagoon, during salinity transformations // *Nematology*. 2019. Vol. 21, iss. 4. P. 337–347. <https://doi.org/10.1163/15685411-00003217>
- Seufferheld M. J., Alvarez H. M., Farias M. E. Role of polyphosphates in microbial adaptation to extreme environments // *Applied and Environmental Microbiology*. 2008. Vol. 74, iss. 19. P. 5867–5874. <https://doi.org/10.1128/AEM.00501-08>
- Seuront L., Hwang J. S., Tseng L. C., Schmitt F. G., Souissi S., Wong C. K. Individual variability in the swimming behavior of the sub-tropical copepod *Oncaea venusta* (Copepoda: Poecilostomatoida) // *Marine Ecology Progress Series*. 2004. Vol. 283. P. 199–217. <https://doi.org/10.3354/meps283199>
- Shadrin N. V. Is it possible to quantitatively assess the role of algobacterial films in a water body? // *Fossil and Recent Biofilms: A Natural History of Life on Earth* / Eds: W. E. Krumbein, D. M. Paterson, G. A. Zavarzin. Netherlands: Springer, 2003. Chap. 24. P. 353–361. https://doi.org/10.1007/978-94-017-0193-8_24
- Shadrin N. Hypersaline lakes as the polyextreme habitats for life // *Introduction to Salt Lake Sciences* / Eds: M. Zheng, T. Deng, A. Oren. Beijing, China: Science Press, 2018a. Pt. 4. P. 180–187.

- Shadrin N. V. The alternative saline lake ecosystem states and adaptive environmental management // *Journal of Oceanology and Limnology*. 2018b. Vol. 36, iss. 6. P. 2010-2017. <https://doi.org/10.1007/s00343-018-7307-2>
- Shadrin N. V., Zagorodnya Yu. A., Nagorskaya L. L., Samchyshyna L. Finds of *Branchinella spinosa* (Anostraca, Thamocephalidae) in the salt lakes of the Crimean peninsula (Ukraine) // *Vestnik Zoologii*. 2009. Vol. 43, iss. 3. P. 208.
- Shadrin N., Anufriieva E. Review of the biogeography of *Artemia* Leach, 1819 (Crustacea: Anostraca) in Russia // *International Journal of Artemia Biology*. 2012. Vol. 2, iss. 1. P. 51–61.
- Shadrin N., Anufriieva E., Galagovets E. Distribution and historical biogeography of *Artemia* Leach, 1819 (Crustacea: Anostraca) in Ukraine // *International Journal of Artemia Biology*. 2012. Vol. 2, iss. 2. P. 30–42.
- Shadrin N. V., Anufriieva E. V. Climate change impact on the marine lakes and their Crustaceans: The case of marine hypersaline Lake Bakalskoye (Ukraine) // *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 2013a. Vol. 13, iss. 4. P. 603–611. https://doi.org/10.4194/1303-2712-v13_4_05
- Shadrin N. V., Anufriieva E. V. Dependence of *Arctodiaptomus salinus* (Calanoida, Copepoda) halotolerance on exoosmolytes: new data and a hypothesis // *Journal of Mediterranean Ecology*. 2013b. Vol. 12. P. 21–26.
- Shadrin N. V., Anufriieva E. V., Amat F., Eremin O. Y. Dormant stages of crustaceans as a mechanism of propagation in the extreme and unpredictable environment in the Crimean hypersaline lakes // *Chinese Journal of Oceanology and Limnology*. 2015a. Vol. 33, iss. 6. P. 1362–1367. <https://doi.org/10.1007/s00343-015-4363-8>
- Shadrin N., Zheng M. P., Oren A. Past, present and future of saline lakes: research for global sustainable development // *Journal of Oceanology and Limnology*. 2015b. Vol. 33, iss. 6. P. 1349–1353. <https://doi.org/10.1007/s00343-015-5157-8>
- Shadrin N. V., El-Shabrawy G. M., Anufriieva E. V., Goher M. E., Ragab E. Long-term changes of physicochemical parameters and benthos in Lake Qarun (Egypt): can we make a correct forecast of ecosystem future? // *Knowledge & Management of Aquatic Ecosystems*. 2016. Vol. 417. Art. no. 18 (11 p.). <https://doi.org/10.1051/kmae/2016005>
- Shadrin N. V., Anufriieva E. V. Size polymorphism and fluctuating asymmetry of *Artemia* (Branchiopoda: Anostraca) populations from the Crimea // *Journal of Siberian Federal University. Biology*. 2017. Vol. 10, no. 1. P. 114–126. <https://doi.org/10.17516/1997-1389-0012>
- Shadrin N. V., Anufriieva E. V., Belyakov V. P., Bazhora A. I. Chironomidae larvae in hypersaline waters of the Crimea: diversity, distribution, abundance and production // *The European Zoological Journal*. 2017. Vol. 84, iss. 1. P. 61–72. <https://doi.org/10.1080/11250003.2016.1273974>
- Shadrin N. V., Anufriieva E. V., Kipriyanova L. M., Kolesnikova E. A., Latushkin A. A., Romanov R. E., Sergeeva N. G. The political decision caused the drastic ecosystem shift of the Sivash Bay (the Sea of Azov) // *Quaternary International*. 2018. Vol. 475. P. 4–10. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2017.12.009>
- Shadrin N. V., Belyakov V. P., Bazhora A. I., Anufriieva E. V. Does salinity affect body proportions and “size/mass” ratios of highly halotolerant *Baeotendipes noctivagus* larvae (Diptera, Chironomidae)? // *Oceanological and Hydrobiological Studies*. 2019a. Vol. 48, iss. 4. P. 305–315. <https://doi.org/10.2478/ohs-2019-0028>
- Shadrin N. V., Belyakov V. P., Bazhora A. I., Anufriieva E. V. The role of salinity as an environmental filtering factor in the determination of the Diptera taxonomic composition in the Crimean waters // *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*. 2019b. No. 420. Art. no. 3 (7 p.). <https://doi.org/10.1051/kmae/2018041>
- Shadrin N., Kolesnikova E., Revkova T., Latushkin A., Chepyzhenko A., Drapun I., Dyakov N., Anufriieva E. Do separated taxa react differently to a long-term salinity increase? The

- meiobenthos changes in Bay Sivash, largest hypersaline lagoon worldwide // Knowledge & Management of Aquatic Ecosystems. 2019c. No. 420. Article no. 36 (14 p.). <https://doi.org/10.1051/kmae/2019028>
- Shadrin N., Kolesnikova E., Revkova T., Latushkin A., Chepyzhenko A., Dyakov N., Anufriieva E. Macrostructure of benthos along a salinity gradient: The case of Sivash Bay (the Sea of Azov), the largest hypersaline lagoon worldwide // Journal of Sea Research. 2019d. Vol. 154. Art. no. 101811 (9 p.). <https://doi.org/10.1016/j.seares.2019.101811>
- Shadrin N., Yakovenko V., Anufriieva E. Suppression of *Artemia* spp. (Crustacea, Anostraca) populations by predators in the Crimean hypersaline lakes: A review of the evidence // International Review of Hydrobiology. 2019e. Vol. 104, iss. 1-2. P. 5–13. <https://doi.org/10.1002/iroh.201801966>
- Shadrin N., Mirzoeva N., Kravchenko N., Miroschnichenko O., Tereshchenko N., Anufriieva E. Trace elements in the bottom sediments of the Crimean saline lakes. Is it possible to explain their concentration variability? // Water. 2020a. Vol. 12, iss. 9. Art. no. 2364 (15 p.). <https://doi.org/10.3390/w12092364>
- Shadrin N., Mirzoeva N., Sidorov I., Korotkov A., Anufriieva E. Natural radionuclides in bottom sediments of the saline lakes. What factors determine their concentration? // Environmental Earth Sciences. 2020b. Vol. 79, iss. 8. Art. no. 168 (12 p.). <https://doi.org/10.1007/s12665-020-08915-6>
- Shadrin N., Yakovenko V., Anufriieva E. Behavior of *Gammarus aequicauda* (Crustacea, Amphipoda) during predation on *Artemia* (Crustacea, Anostraca): New experimental results // International Review of Hydrobiology. 2020c. Vol. 105, iss. 5-6. P. 143–150. <https://doi.org/10.1002/iroh.202002059>
- Shadrin N., Yakovenko V., Anufriieva E. *Gammarus aequicauda* and *Moina salina* in the Crimean saline waters: New experimental and field data on their trophic relation // Aquaculture Research. 2020d. Vol. 51, iss. 8. P. 3091-3099. <https://doi.org/10.1111/are.14643>
- Shadrin N., Balycheva D., Anufriieva E. Microphytobenthos in the hypersaline water bodies, the case of Bay Sivash (Crimea): Is salinity the main determinant of species composition? // Water. 2021a. Vol. 13, iss. 11. Article no. 1542 (17 p.). <https://doi.org/10.3390/w13111542>
- Shadrin N., Stetsiuk A., Latushkin A., Anufriieva E. Mercury in the world's largest hypersaline lagoon Bay Sivash, the Sea of Azov // Environmental Science and Pollution Research. 2021b. Vol. 28, iss. 22. P. 28704–28712. <https://doi.org/10.1007/s11356-021-12745-9>
- Shadrin N., Yakovenko V., Anufriieva E. Can *Gammarus aequicauda* (Amphipoda) suppress a population of *Baeotendipes noctivagus* (Chironomidae) in a hypersaline lake? A case of Lake Moynaki (Crimea) // Aquaculture Research. 2021c. Vol. 52, iss. 4. P. 1705–1714. <https://doi.org/10.1111/are.15024>
- Shadrin N., Yakovenko V., Anufriieva E. The behavior of *Gammarus aequicauda* (Crustacea, Amphipoda) during predation on chironomid larvae: Sex differences and changes in precopulatory mate-guarding state // Journal of Experimental Zoology. Part A, Ecological and Integrative Physiology. 2021d. Vol. 335, iss. 6. P. 572–582. <https://doi.org/10.1002/jez.2500>
- Shadrin N., Balycheva D., Anufriieva E. Spatial and temporal variability of microphytobenthos in a marine hypersaline lake (Crimea): Are there some general patterns? // Journal of Sea Research. 2021e. Vol. 177. Article no. 102121 (7 p.). <https://doi.org/10.1016/j.seares.2021.102121>
- Shadrin N., Anufriieva E., Latushkin A., Prazukin A., Yakovenko V. Daily rhythms and oxygen balance in the hypersaline lake Moynaki (Crimea) // Water. 2022a. Vol. 14, iss. 22. Art. no. 3753 (17 p.). <https://doi.org/10.3390/w14223753>
- Shadrin N., Stetsiuk A., Anufriieva E. Differences in mercury concentrations in water and hydrobionts of the Crimean saline lakes: Does only salinity matter? // Water. 2022b. Vol. 14, iss. 17. Art. no. 2613 (17 p.). <https://doi.org/10.3390/w14172613>

- Shadrin N., Anufrieva E., Gajardo G. Ecosystems of inland saline waters in the world of change // *Water*. 2023. Vol. 15, iss. 1. Art. no. 52 (12 p.). <https://doi.org/10.3390/w15010052>
- Shaikhutdinov N., Gusev O. Chironomid midges (Diptera) provide insights into genome evolution in extreme environments // *Current Opinion in Insect Science*. 2022. Vol. 49. P. 101-107. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2021.12.009>
- Sharp C. E., Brady A. L., Sharp G. H., Grasby S. E., Stott M. B., Dunfield P. F. Humboldt's spa: microbial diversity is controlled by temperature in geothermal environments // *The ISME Journal*. 2014. Vol. 8, iss. 6. P. 1166-1174. <https://doi.org/10.1038/ismej.2013.237>
- Shetty P., Gitau M. M., Maróti G. Salinity stress responses and adaptation mechanisms in eukaryotic green microalgae // *Cells*. 2019. Vol. 8, iss. 12. P. 1657. <https://doi.org/10.3390/cells8121657>
- Shmakova L., Malavin S., Iakovenko N., Vishnivetskaya T., Shain D., Plewka M., Rivkina E. A living bdelloid rotifer from 24,000-year-old Arctic permafrost // *Current Biology*. 2021. Vol. 31, iss. 11. P. R712-R713. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2021.04.077>
- Shock B. C., Foran C. M., Stueckle T. A. Effects of salinity stress on survival, metabolism, limb regeneration, and ecdysis in *Uca pugnax* // *Journal of Crustacean Biology*. 2009. Vol. 29, iss. 3. P. 293-301. <https://doi.org/10.1651/08-2990.1>
- Shokes R. F., Trabant P. K., Presely B. J., Reid D. F. Anoxic, hypersaline basin in the northern Gulf of Mexico // *Science*. 1977. Vol. 196, iss. 4297. P. 1443-1446. <https://doi.org/10.1126/science.196.4297.1443>
- Shu W. S., Huang L. N. Microbial diversity in extreme environments // *Nature Reviews Microbiology*. 2022. Vol. 20, iss. 4. P. 219-235. <https://doi.org/10.1038/s41579-021-00648-y>
- Siebers D., Bulnheim H. P. Salinity dependence, uptake kinetics and specificity of amino acid absorption across the body surface of the oligochaete annelid *Enchytraeus albidus* // *Helgoländer wissenschaftliche Meeresuntersuchungen*. 1977. Vol. 29, no. 4. P. 473-492. <https://doi.org/10.1007/BF01609985>
- Sims D. W., Southall E. J., Humphries N. E. Scaling laws of marine predator search behavior // *Nature*. 2008. Vol. 451. P. 1098-1102. <https://doi.org/10.1038/nature06518>
- Singh L. R., Dar T. A. (Eds). *Cellular Osmolytes: From Chaperoning Protein Folding to Clinical Perspectives*. Singapore: Springer, 2017. 260 p. <https://doi.org/10.1007/978-981-10-3707-8>
- Skadhauge E., Lotan R. Drinking rate and oxygen consumption in the euryhaline teleost *Aphanius dispar* in waters of high salinity // *Journal of Experimental Biology*. 1974. Vol. 60, iss. 2. P. 547-556. <https://doi.org/10.1242/jeb.60.2.547>
- Smith E. B., Scott K. M., Nix E. R., Korte C., Fisher C. R. Growth and condition of seep mussels (*Bathymodiolus childressi*) at a Gulf of Mexico Brine Pool // *Ecology*. 2000. Vol. 81, no. 9. P. 2392-2403. <https://doi.org/10.2307/177462>
- Smith S. L., Rizoulis A., West J. M., Lloyd J. R. The microbial ecology of a hyper-alkaline spring, and impacts of an alkali-tolerant community during sandstone batch and column experiments representative of a geological disposal facility for intermediate-level radioactive waste // *Geomicrobiology Journal*. 2016. Vol. 33, iss. 6. P. 455-467. <https://doi.org/10.1080/01490451.2015.1049677>
- Sokolov A. P., Trotsenko Y. A. Methane consumption in (hyper) saline habitats of Crimea (Ukraine) // *FEMS Microbiology Ecology*. 1995. Vol. 18, iss. 4. P. 299-304. [https://doi.org/10.1016/0168-6496\(95\)00070-4](https://doi.org/10.1016/0168-6496(95)00070-4)
- Song C., Cao X., Zhou Y., Shadrin N. Filamentous green algae, extracellular alkaline phosphatases and some features of the phosphorus cycle in ponds // *Morskoy biologicheskij zhurnal*. 2017. Vol. 2, no. 1. P. 66-78. [10.21072/mbj.2017.02.1.07](https://doi.org/10.21072/mbj.2017.02.1.07)
- Sorokin D. Yu., Tourova T. P., Lysenko A. M., Muyzer G. Diversity of culturable halophilic sulfur-oxidizing bacteria in hypersaline habitats // *Microbiology*. 2006. Vol. 152, iss. 10. P. 3013-3023. <https://doi.org/10.1099/mic.0.29106-0>

- Sorokin D. Y., Rusanov I. I., Pimenov N. V., Tourova T. P., Abbas B., Muyzer G. Sulfidogenesis under extremely haloalkaline conditions in soda lakes of Kulunda Steppe (Altai, Russia) // *FEMS Microbiology Ecology*. 2010. Vol. 73, iss. 2. P. 278–290. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2010.00901.x>
- Sorokin D. Y., Zacharova E. E., Pimenov N. V., Tourova T. P., Panteleeva A. N., Muyzer G. Sulfidogenesis in hypersaline chloride-sulfate lakes of Kulunda Steppe (Altai, Russia) // *FEMS Microbiology Ecology*. 2012. Vol. 79, iss. 2. P. 445–453. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2011.01228.x>
- Sousa W. P., Gleason M. Does parasitic infection compromise host survival under extreme environmental conditions? The case for Cerithidea californica (Gastropoda: Prosobranchia) // *Oecologia*. 1989. Vol. 80, iss. 4. P. 456–464. <https://doi.org/10.1007/BF00380066>
- Spring S., Brinkmann N., Murrja M., Spröer C., Reitner J., Klenk H. P. High diversity of culturable prokaryotes in a lithifying hypersaline microbial mat // *Geomicrobiology Journal*. 2015. Vol. 32, iss. 3-4. P. 332–346. <https://doi.org/10.1080/01490451.2014.913095>
- Staehr P. A., Bade D., Van de Bogert M. C., Koch G. R., Williamson C., Hanson P., Cole J. J., Kratz T. Lake metabolism and the diel oxygen technique: State of the science // *Limnology and Oceanography: Methods*. 2010. Vol. 8, iss. 11. P. 628–644. <https://doi.org/10.4319/lom.2010.8.0628>
- Steele D. J., Franklin D. J., Underwood G. J. Protection of cells from salinity stress by extracellular polymeric substances in diatom biofilms // *Biofouling*. 2014. Vol. 30, iss. 8. P. 987–998. <https://doi.org/10.1080/08927014.2014.960859>
- Steinberg C. E. The Intestinal Microbiota - ‘Your Eating Feeds a Plethora of Guests’ and ‘This Plethora of Guests Determines Who You Are and How Well You Do’ // Steinberg C. E. *Aquatic Animal Nutrition : A Mechanistic Perspective from Individuals to Generations*. Cham, Switzerland: Springer, 2018. P. 61–136. https://doi.org/10.1007/978-3-319-91767-2_3
- Steinhorn I. Evaporation estimates for the Dead Sea: essential considerations for saline lakes // *The Dead Sea: The Lake and Its Setting* / Eds: T. M. Niemi, Z. Ben-Avraham, J. Gat. Oxford: Oxford University Press, 1997. P. 122–132. (Oxford Monographs on Geology and Geophysics; no. 36).
- Stephens G. C. Dissolved organic matter as a potential source of nutrition for marine organisms // *American Zoologist*. 1968. Vol. 8, iss. 1. P. 95–106. <https://doi.org/10.1093/icb/8.1.95>
- Stephens G. C. Uptake of organic material by aquatic invertebrates. III. Uptake of glycine by brackish water annelids // *Biological Bulletin*. 1964. Vol. 126, no. 1. P. 150–162. <https://doi.org/10.2307/1539425>
- Stephens G. C., Virkar R. A. Uptake of organic material by aquatic invertebrates. IV. The influence of salinity on the uptake of amino acids by the brittle star, *Ophiactis arenosa* // *Biological Bulletin*. 1966. Vol. 131, no. 1. P. 172–185. <https://doi.org/10.2307/1539657>
- Stevenson J., Lunine J., Clancy P. Membrane alternatives in worlds without oxygen: Creation of an azotosome // *Science Advances*. 2015. Vol. 1, iss. 1. P. e1400067. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1400067>
- Stewart F. J., Newton I. L. G., Cavanaugh C. M. Chemosynthetic endosymbiosis: adaptations to oxic-anoxic interfaces // *Trends in Microbiology*. 2005. Vol. 13, iss. 9. P. 439–448. <https://doi.org/10.1016/j.tim.2005.07.007>
- Stoeckenius W. Walsby’s square bacterium: fine structure of an orthogonal procaryote // *Journal of Bacteriology*. 1981. Vol. 148. P. 352–360. <https://doi.org/10.1128/JB.148.1.352-360.1981>
- Stoecker D. K., Gustafson D. E., Baier C. T., Black M. M. Primary production in the upper sea ice // *Aquatic Microbial Ecology*. 2000. Vol. 21, iss. 3. P. 275–287. <https://doi.org/10.3354/ame021275>

- Studer A., Poulin R. Effects of salinity on an intertidal host-parasite system: Is the parasite more sensitive than its host? // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 2012. Vol. 412. P. 110–116. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2011.11.008>
- Sultana R., Kazmi Q. B., Nasir M., Amir F., Ali W. Shadrin N. V. *Indomysis annandalei* W. Tattersall, 1914 (Mysidacea: Mysidae) from Pakistan coastal waters – eurythermal and euryhaline opossum shrimp // *Marskoj ecologičeskij zhurnal*. 2011. Vol. 10, no. 3. P. 57–66.
- Sun Y., Wells M. G. The application of life-history and predation allometry to population dynamics to predict the critical density of extinction // *Ecological Modelling*. 2015. Vol. 312. P. 136–349. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2015.04.026>
- Suttle C. A. Marine viruses – major players in the global ecosystem // *Nature Reviews Microbiology*. 2007. Vol. 5, iss. 10. P. 801–812. <https://doi.org/10.1038/nrmicro1750>
- Svetlichny L., Hubareva E., Isinibilir M., Kideys A., Belmonte G., Giangrande E. Salinity tolerance of *Calanus euxinus* in the Black and Marmara Seas // *Marine Ecology Progress Series*. 2010. Vol. 404. P. 127–138. <https://doi.org/10.3354/meps08475>
- Svetlichny L., Hubareva E., Khanaychenko A. *Calanipeda aquaedulcis* and *Arctodiaptomus salinus* are exceptionally euryhaline osmoconformers: evidence from mortality, oxygen consumption, and mass density patterns // *Marine Ecology Progress Series*. 2012. Vol. 470. P. 15–29. <https://doi.org/10.3354/meps09907>
- Svetlichny L., Hubareva E., Isinibilir M. Comparative trends in respiration rates, sinking and swimming speeds of copepods *Pseudocalanus elongatus* and *Acartia clausi* with comments on the cost of brooding strategy // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 2017. Vol. 488. P. 24–31. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2016.12.005>
- Swanson C. Interactive effects of salinity on metabolic rate, activity, growth and osmoregulation in the euryhaline milkfish (*Chanos chanos*) // *Journal of Experimental Biology*. 1998. Vol. 201, iss. 24. P. 3355–3366. <https://doi.org/10.1242/jeb.201.24.3355>
- Sweet J. G., Kinne O. The effects of various temperature-salinity combinations on the body form of newly hatched *Cyprinodon macularius* (Teleostei) // *Helgoländer Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen*. 1964. Vol. 11, no. 2. P. 49–69. <https://doi.org/10.1007/BF01611131>
- Takai K., Nakamura K., Toki T., Tsunogai U., Miyazaki M., Miyazaki J., Hirayama H., Nakagawa S., Nunoura T., Horikoshi K. Cell proliferation at 122 C and isotopically heavy CH₄ production by a hyperthermophilic methanogen under high-pressure cultivation // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2008. Vol. 105, no. 31. P. 10949–10954. <https://doi.org/10.1073/pnas.0712334105>
- Takekawa J. Y., Miles A. K., Schoellhamer D. H., Athearn N. D., Saiki M. K., Duffy W. D., Kleinschmidt S., Shellenbarger G. G., Jannusch C. A. Trophic structure and avian communities across a salinity gradient in evaporation ponds of the San Francisco Bay estuary // *Hydrobiologia*. 2006. Vol. 567, iss. 1. P. 307–327. <https://doi.org/10.1007/s10750-006-0061-z>
- Tanaka S., Aoki K., Arakawa K. In vivo expression vector derived from anhydrobiotic tardigrade genome enables live imaging in Eutardigrada // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*. 2023. Vol. 120, iss. 5. P. e2216739120. <https://doi.org/10.1073/pnas.2216739120>
- Tello M., Valdes N., Vargas R., Rojas J., Parra M., Gajardo G., Gonzalez A. Application of metagenomics to Chilean aquaculture // *Metagenomics. Basics, Methods and Applications* / Ed. W. N. Hozzein. London: IntechOpen, 2019. P. 1–35. <https://doi.org/10.5772/intechopen.86302>
- Thomas D. N., Dieckmann G. S. Antarctic sea ice a habitat for extremophiles // *Science*. 2002. Vol. 295, no. 5555. P. 641–644. <https://doi.org/10.1126/science.1063391>
- Thomas F., Poulin R., Brodeur J. Host manipulation by parasites: a multidimensional phenomenon // *Oikos*. 2010. Vol. 119, iss. 8. P. 1217–1223. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.18077.x>

- Thurber A. R., Levin L. A., Orphan V. J., Marlow J. J. Archaea in metazoan diets: implications for food webs and biogeochemical cycling // *The ISME Journal*. 2012. Vol. 6, iss. 8. P. 1602–1612. <https://doi.org/10.1038/ismej.2012.16>
- Tikhonenkov D. V., Jhin S. H., Eglit Y., Miller K., Plotnikov A., Simpson A. G., Park J. S. Ecological and evolutionary patterns in the enigmatic protist genus *Percolomonas* (Heterolobosea; Discoba) from diverse habitats // *PloS One*. 2019. Vol. 14, no. 8. Art. no. e0216188 (16 p.). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0216188>
- Tikhonenkov D. V., Mikhailov K. V., Gawryluk R. M., Belyaev A. O., Mathur V., Karpov S. A., Zagumyonnyi D. G., Borodina A. S., Prokina K. I., Mylnikov A. P., Aleoshin V. V. Microbial predators form a new supergroup of eukaryotes // *Nature*. 2022. Vol. 612. P. 714–719. <https://doi.org/10.1038/s41586-022-05511-5>
- Timms B. V. A meromictic lake in Australia // *Limnology and Oceanography*. 1972. Vol. 17, iss. 6. P. 918–922. <https://doi.org/10.4319/lo.1972.17.6.0918>
- Timms B. V. Saline lakes of the Paroo, inland New South Wales, Australia // *Hydrobiologia*. 1993. Vol. 267, iss. 1-3. P. 269–289. <https://doi.org/10.1007/BF00018808>
- Timms B. V. Study of the saline lakes of the Esperance Hinterland, Western Australia, with special reference to the roles of acidity and episodicity // *Natural Resources and Environmental Issues*. 2009. Vol. 15, art. no 44 (12 p.).
- Tkavc R., Ausec L., Oren A., Gunde-Cimerman N. Bacteria associated with *Artemia* spp. along the salinity gradient of the solar salterns at Eilat (Israel) // *FEMS Microbiology Ecology*. 2011. Vol. 77, iss. 2. P. 310–321. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2011.01112.x>
- Tobler M., Kelley J. L., Plath M., Riesch R. Extreme environments and the origins of biodiversity: Adaptation and speciation in sulphide spring fishes // *Molecular Ecology*. 2018. Vol. 27, iss. 4. P. 43-59. <https://doi.org/10.1111/mec.14497>
- Tolomeev A. P., Sushchik N. N., Gulati R. D., Makhutova O. N., Kalacheva G. S., Zotina T. A. Feeding spectra of *Arctodiaptomus salinus* (Calanoida, Copepoda) using fatty acid trophic markers in seston food in two salt lakes in South Siberia (Khakasia, Russia) // *Aquatic Ecology*. 2010. Vol. 44, iss. 3. P. 513–530. <https://doi.org/10.1007/s10452-010-9331-y>
- Torres J. J., Childress J. J. Relationship of oxygen consumption to swimming speed in *Euphausia pacifica* // *Marine Biology*. 1983. Vol. 74, iss. 1. P. 79–86. <https://doi.org/10.1007/BF00393008>
- Touliabah H., Safik H. M., Gab-Allah M. M., Taylor W. D. Phytoplankton and some abiotic features of El-Bardawil lake, Sinai, Egypt // *African Journal of Aquatic Science*. 2002. Vol. 27, iss. 2. P. 97–105. <https://doi.org/10.2989/16085914.2002.9626581>
- Toumi N., Ayadi H., Abid O., Carrias J. F., Sime-Ngando T., Boukhris M., Bouain A. Zooplankton distribution in four ponds of different salinity: a seasonal study in the solar salterns of Sfax (Tunisia) // *Hydrobiologia*. 2005. Vol. 534, iss. 1-3. P. 1–9. <https://doi.org/10.1007/s10750-004-9356-0>
- Tourova T. P., Slobodova N. V., Bumazhkin B. K., Kolganova T. V., Muyzer G., Sorokin D. Y. Analysis of community composition of sulfur-oxidizing bacteria in hypersaline and soda lakes using *soxB* as a functional molecular marker // *FEMS Microbiology Ecology*. 2013. Vol. 84, iss. 2. P. 280–289. <https://doi.org/10.1111/1574-6941.12056>
- Triadó-Margarit X., Casamayor E. O. High genetic diversity and novelty in planktonic protists inhabiting inland and coastal high salinity water bodies // *FEMS Microbiology Ecology*. 2013. Vol. 85, iss. 1. P. 27–36. <https://doi.org/10.1111/1574-6941.12095>
- Tweedley J. R., Dittmann S. R., Whitfield A. K., Withers K., Hoeksema S. D., Potter I. C. Hypersalinity: global distribution, causes and effects on the biota of estuaries and lagoons // *Coasts and Estuaries: The Future* / Eds: E. Wolanski, J. Day, M. Elliott, R. Ramesh. Amsterdam, The Netherlands : Elsevier, 2019. P. 523–546. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-814003-1.00030-7>
- Uddin S., Al Ghabban A. N., Khabbaz A. Localized hyper saline waters in Arabian Gulf from desalination activity—an example from South Kuwait // *Environmental Monitoring and Assessment*. 2011. Vol. 181, iss. 1-4. P. 587–594. <https://doi.org/10.1007/s10661-010-1853-1>

- Uliano E., Cataldi M., Carella F., Migliaccio O., Iaccarino D., Agnisola C. Effects of acute changes in salinity and temperature on routine metabolism and nitrogen excretion in gambusia (*Gambusia affinis*) and zebrafish (*Danio rerio*) // *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*. 2010. Vol. 157, iss. 3. P. 283–290. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2010.07.019>
- Valverde E. J., Labella A. M., Borrego J. J., Castro D. *Artemia* spp., a susceptible host and vector for lymphocystis disease virus // *Viruses*. 2019. Vol. 11, iss. 6. Art. no. 506 (10 p.). <https://doi.org/10.3390/v11060506>
- Van Harten D. *Cyprideis torosa* (Ostracoda) revisited. Of salinity, nodes and shell size // *Proceedings of 2nd European Ostracodologists meeting* / Ed. M. C. Keen. London : British Micropalaeontological Society, 1996. P. 191–194.
- Van Leeuwe M. A., Tedesco L., Arrigo K. R., Assmy P., Campbell K., Meiners K. M., Rintala J. M., Selz V., Thomas D. N., Stefels J. Microalgal community structure and primary production in Arctic and Antarctic sea ice: A synthesis // *Elementa: Science of the Anthropocene*. 2018. Vol. 6. P. 4. <https://doi.org/10.1525/elementa.267>
- Van Meter R. J., Swan C. M. Road salts as environmental constraints in urban pond food webs // *PloS One*. 2014. Vol. 9, iss. 2. Art. no. e90168 (12 p.). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0090168>
- Van Ruijven J., Berendse F. Diversity-productivity relationships: initial effects, long-term patterns, and underlying mechanisms // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2005. Vol. 102, iss. 3. P. 695–700. <https://doi.org/10.1073/pnas.0407524102>
- Vanchurin V., Wolf Y. I., Katsnelson M. I., Koonin E. V. Toward a theory of evolution as multilevel learning // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2022a. Vol. 119, no. 6. P. e2120037119. <https://doi.org/10.1073/pnas.2120037119>
- Vanchurin V., Wolf Y. I., Koonin E. V., Katsnelson M. I. Thermodynamics of evolution and the origin of life // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2022b. Vol. 119, no. 6. P. e2120042119. <https://doi.org/10.1073/pnas.2120042119>
- Vasilyeva I. I., Smirnov N. N. The biota of Lake Abalakh (Yakutia, eastern Siberia, Russian Federation) // *International Journal of Salt Lake Research*. 1995. Vol. 4. P. 57–63. <https://doi.org/10.1007/BF01992414>
- Vavourakis C. D., Ghai R., Rodriguez-Valera F., Sorokin D. Y., Tringe S. G., Hugenholtz P., Muyzer G. Metagenomic insights into the uncultured diversity and physiology of microbes in four hypersaline soda lake brines // *Frontiers in Microbiology*. 2016. Vol. 7. Art. 211 (18 p.). <https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.00211>
- Vázquez-Salgado L., Oliveira J. G., Dopazo C. P., Bandín I. Role of rotifer (*Brachionus plicatilis*) and *Artemia* (*Artemia salina*) nauplii in the horizontal transmission of a natural nervous necrosis virus (NNV) reassortant strain to Senegalese sole (*Solea senegalensis*) larvae // *Veterinary Quarterly*. 2020. Vol. 40, iss. 1. P. 205–214. <https://doi.org/10.1080/01652176.2020.1810357>
- Velasco J., Millán A., Hernández J., Gutiérrez C., Abellán P., Sánchez D., Ruiz M. Response of biotic communities to salinity changes in a Mediterranean hypersaline stream // *Saline Systems*. 2006. Vol. 2, iss. 1. Art. no. 12 (15 p.). <https://doi.org/10.1186/1746-1448-2-12>
- Ventosa A., de la Haba R. R., Sánchez-Porro C., Papke R. T. Microbial diversity of hypersaline environments: a metagenomic approach // *Current Opinion in Microbiology*. 2015. Vol. 25. P. 80–87. <https://doi.org/10.1016/j.mib.2015.05.002>
- Verkuil Y., Koolhaas A., Van Der Winden J. Wind effects on prey availability: how northward migrating waders use brackish and hypersaline lagoons in the Sivash, Ukraine // *Netherlands Journal of Sea Research*. 1993. Vol. 31, iss. 4. P. 359–374. [https://doi.org/10.1016/0077-7579\(93\)90053-U](https://doi.org/10.1016/0077-7579(93)90053-U)
- Verslycke T., Janssen C. R. Effects of a changing abiotic environment on the energy metabolism in the estuarine mysid shrimp *Neomysis integer* (Crustacea: Mysidacea) // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 2002. Vol. 279, iss. 1-2. P. 61–72. [https://doi.org/10.1016/S0022-0475\(02\)00053-0](https://doi.org/10.1016/S0022-0475(02)00053-0)

- org/10.1016/S0022-0981(02)00339-8
- Vieira Junior A. G. F., Lima D. E. P. C., Sales N. D. S., Terra B. F., Pessanha A. Trade-offs between ontogenetic changes and food consumption in Brazilian silverside *Atherinella brasiliensis* from two tropical estuaries // *Journal Fish Biology*. 2020. Vol. 98, iss. 1. P. 196–207. <https://doi.org/10.1111/jfb.14570>
- Villarreal H., Hinojosa P., Naranjo J. Effect of temperature and salinity on the oxygen consumption of laboratory produced *Penaeus vannamei* postlarvae // *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*. 1994. Vol. 108, iss. 2-3. P. 331–336. [https://doi.org/10.1016/0300-9629\(94\)90103-1](https://doi.org/10.1016/0300-9629(94)90103-1)
- Visse M. Detrimental effect of peritrich ciliates (*Epistylis* sp.) as epibionts on the survival of the copepod *Acartia bifilosa* // *Proceedings of the Estonian Academy of Sciences. Biology, ecology*. 2007. Vol. 56, iss. 3. P. 173–178.
- Vrtílek M., Zák J., Pšenička M., Reichard M. Extremely rapid maturation of a wild African annual fish // *Current Biology*. 2018. Vol. 28, iss. 15. P. R822-R824. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.06.031>
- Wagner G. P., Altenberg L. Perspective: complex adaptations and the evolution of evolvability // *Evolution*. 1996. Vol. 50, iss. 3. P. 967–976. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1996.tb02339.x>
- Waide R. B., Willig M. R., Steiner C. F., Mittelbach G., Gough L., Dodson S. I., Juday G. P., Parmenter R. The relationship between productivity and species richness // *Annual Review of Ecology and Systematics*. 1999. Vol. 30, iss. 1. P. 257–300. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.30.1.257>
- Walsby A. E. A square bacterium // *Nature*. 1980. Vol. 283. P. 69–71. <https://doi.org/10.1038/283069a0>
- Wang J. J., Yang D. M., Zhang Y., Shen J., Van Der Gast C., Hahn M. W., Wu Q. Do patterns of bacterial diversity along salinity gradients differ from those observed for macroorganisms? // *PLoS One*. 2011. Vol. 6. Art. no. e27597. (8 p.). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0027597>
- Wang S., Hou W., Dong H., Jiang H., Huang L., Wu G., Zhang C., Song Z., Zhang Y., Ren H., Zhang J. Control of temperature on microbial community structure in hot springs of the Tibetan Plateau // *PLoS one*. 2013. Vol. 8, iss. 5. P. e62901. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0062901>
- Ward J. A., Slater G. F., Moser D. P., Lin L. H., Lacrampe-Couloume G., Bonin A. S., Davidson M., Hall J. A., Mislowack B., Bellamy R. E. S., Onstott T. C., Sherwood Lollar B. Microbial hydrocarbon gases in the Witwatersrand Basin, South Africa: implications for the deep biosphere // *Geochimica et Cosmochimica Acta*. 2004. Vol. 68, iss. 15. P. 3239–3250. <https://doi.org/10.1016/j.gca.2004.02.020>
- Ward L., Taylor M. W., Power J. F., Scott B. J., McDonald I. R., Stott M. B. Microbial community dynamics in Inferno Crater Lake, a thermally fluctuating geothermal spring // *The ISME Journal*. 2017. Vol. 11, iss. 5. P. 1158–1167. <https://doi.org/10.1038/ismej.2016.193>
- Weaver P. F., Tello O., Krieger J., Marmolejo A., Weaver K. F., Garcia J. V., Cruz A. Hyper-salinity drives physiological and morphological changes in *Limia perugiae* (Poeciliidae) // *Biology Open*. 2016. Vol. 5, iss. 8. P. 1093–1101. <https://doi.org/10.1242/bio.017277>
- Weissman P., Lonsdale D. J., Yen J. The effect of peritrich ciliates on the production of *Acartia hudsonica* in Long Island Sound // *Limnology and Oceanography*. 1993. Vol. 38, iss. 3. P. 613–622. <https://doi.org/10.4319/lo.1993.38.3.0613>
- Welsh J. E., Steenhuis P., de Moraes K. R., van der Meer J., Thielges D. W., Brussaard C. P. Marine virus predation by non-host organisms // *Scientific Reports*. 2020. Vol. 10. Art. no. 5221 (9 p.). <https://doi.org/10.1038/s41598-020-61691-y>
- Whitfield A. K., Taylor R. H., Fox C., Cyrus D. P. Fishes and salinities in the St Lucia estuarine system—a review // *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. 2006. Vol. 16, iss. 1. Art. no. 1 (20 p.). <https://doi.org/10.1007/s11160-006-0003-x>

- Wiggert J. D., Haskell A. G., Paffenhöfer G. A., Hofmann E. E., Klinck J. M. The role of feeding behavior in sustaining copepod populations in the tropical ocean // *Journal of Plankton Research*. 2005. Vol. 27, iss. 10. P. 1013–1031. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbi090>
- Williams E. The ethnoarchaeology of salt production at lake Cuitzeo, Michoacán, México // *Latin American Antiquity*. 1999. Vol. 10, iss. 4. P. 400–414.
- Williams W. D. Limnology of Victorian salt lakes, Australia // *Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie: Verhandlungen*. 1978. Vol. 20, iss. 2. P. 1165–1174. <https://doi.org/10.1080/03680770.1977.11896667>
- Williams W. I. Inland salt lakes: an introduction // *Hydrobiologia*. 1981. Vol. 81, iss. 1. P. 1–14. <https://doi.org/10.1007/BF00048701>
- Williams W. D. Salinity as a determinant of the structure of biological communities in salt lakes // *Hydrobiologia*. 1998. Vol. 381, iss. 1-3. P. 191–201. <https://doi.org/10.1023/A:1003287826503>
- Williams W. D., Boulton A. J., Taaffe R. G. Salinity as a determinant of salt lake fauna: a question of scale // *Hydrobiologia*. 1990. Vol. 197, iss. 1. P. 257–266. <https://doi.org/10.1007/BF00026955>
- Williams W. D. Chinese and Mongolian saline lakes: a limnological overview // *Hydrobiologia*. 1991. V. 210. P. 39–66. <https://doi.org/10.1007/BF00014322>
- Williamson C. E. Foraging behavior of a freshwater copepod: frequency changes in looping behavior at high and low prey densities // *Oecologia*. 1981. Vol. 50. P. 330–336. <https://doi.org/10.1007/BF00344972>
- Winkler D. W. *An Ecological Study of Mono Lake, California*. Davis: University of California, 1977. 180 p. (Institute of Ecology Publication; no 12).
- Wirth R. Colonization of black smokers by hyperthermophilic microorganisms // *Trends in Microbiology*. 2017. Vol. 25, no. 2. P. 92–99. <https://doi.org/10.1016/j.tim.2016.11.002>
- Woese C. R., Kandler O., Wheelis M. L. Towards a natural system of organisms: proposal for the domains Archaea, Bacteria, and Eucarya // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*. 1990. Vol. 87, no. 12. P. 4576–4579. <https://doi.org/10.1073/pnas.87.12.4576>
- Wu Q., Zheng M. P., Nie Z., Bu L. Z. Natural evaporation and crystallization regularity of Dangxiongcuo carbonatetype salt lake brine in Tibet // *Chinese Journal of Inorganic Chemistry*. 2012. Iss. 9. P. 1895–1903. (in Chinese with English abstract).
- Wurtsbaugh W. A. Food-web modification by an invertebrate predator in the Great Salt Lake (USA) // *Oecologia*. 1992. Vol. 89. P. 168–175. <https://doi.org/10.1007/BF00317215>
- Wurtsbaugh W. A., Berry T. S. Cascading effects of decreased salinity on the plankton chemistry, and physics of the Great Salt Lake (Utah) // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*. 1990. Vol. 47, no. 1. P. 100–109. <https://doi.org/10.1139/f90-010>
- Wurtsbaugh W. A., Jones E. F. The Great Salt Lake's deep brine layer and its importance for mercury bioaccumulation in brine shrimp (*Artemia franciscana*): Final Report to the Utah Division of Forestry Fire and State Lands. Utah: Utah State University, 2012. 36 p. http://digitalcommons.usu.edu/wats_facpub/551
- Xiong J., Liu Y., Lin X., Zhang H., Zeng J., Hou J., Yang Y., Yao T., Knight R., Chu H. Geographic distance and pH drive bacterial distribution in alkaline lake sediments across Tibetan Plateau // *Environmental Microbiology*. 2012. Vol. 14, iss. 9. P. 2457–2466. <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2012.02799.x>
- Yakovenko V., Shadrin N., Anufrieva E. The Prawn *Palaemon adspersus* in the Hypersaline Lake Moynaki (Crimea): Ecology, Long-Term Changes, and Prospects for Aquaculture // *Water*. 2022. Vol. 14, iss. 18. Art. no. 2786 (14 p.). <https://doi.org/10.3390/w14182786>
- Yancey P. H. Water Stress, Osmolytes and Proteins // *American Zoologist*. 2001. Vol. 41, iss. 4. P. 699–709. <https://doi.org/10.1093/icb/41.4.699>
- Yancey P. H., Heppenstall M., Ly S. Andrell R. M., Gates R. D., Carter V. L., Hagedorn M. Betaines and dimethylsulfoniopropionate as major osmolytes in cnidaria with endosym-

- biotic dinoflagellates // *Physiological and Biochemical Zoology*. 2010. Vol. 83, no. 1. P. 167–173. <https://doi.org/10.1086/644625>
- Yao J., Liu H., Huang J., Gao Z., Wang G., Li D., Yu H., Chen X. Accelerated dryland expansion regulates future variability in dryland gross primary production // *Nature Communications*. 2020. Vol. 11. Art. no. 1665 (10 p.). <https://doi.org/10.1038/s41467-020-15515-2>
- Yoder J. A., Benoit J. B., Denlinger D. L., Rivers D. B. Stress-induced accumulation of glycerol in the flesh fly, *Sarcophaga bullata*: Evidence indicating anti-desiccant and cryoprotectant functions of this polyol and a role for the brain in coordinating the response // *Journal of Insect Physiology*. 2006. Vol. 52, iss. 2. P. 202–214. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2005.10.005>
- Zadereev E., Lipka O., Karimov B., Krylenko M., Elias V., Pinto I. S., Alizade V., Anker Y., Feest A., Kuznetsova D., Mader A. Overview of past, current, and future ecosystem and biodiversity trends of inland saline lakes of Europe and Central Asia // *Inland Waters*. 2020. Vol. 10, iss. 4. P. 438–452. <https://doi.org/10.1080/20442041.2020.1772034>
- Zajc J., Zalar P., Plemenitaš A., Gunde-Cimerman N. The mycobiota of the salterns // *Biology of Marine Fungi / Ed. C. Raghukumar*. Berlin ; Heidelberg : Springer, 2012. P. 133–158. (Progress in Molecular and Subcellular Biology ; 53).
- Zalar P., De Hoog G. S., Schroers H. J., Frank J. M., Gunde-Cimerman N. Taxonomy and phylogeny of the xerophilic genus *Wallemia* (Wallemiomycetes and Wallemiales, cl. et ord. Nov.) // *Antonie van Leeuwenhoek*. 2005. Vol. 87, no. 4. P. 311–328. <https://doi.org/10.1007/s10482-004-6783-x>
- Zalar P. D., De Hoog G. S., Schroers H. J., Crous P. W., Groenewald J. Z., Gunde-Cimerman N. Phylogeny and ecology of the ubiquitous saprobe *Cladosporium sphaerospermum*, with descriptions of seven new species from hypersaline environments // *Studies in Mycology*. 2007. Vol. 58, no. 1. P. 157–183. <https://doi.org/10.3114/sim.2007.58.06>
- Zawierucha K., Ostrowska M., Kolicka M. Applicability of cryoconite consortia of microorganisms and glacier-dwelling animals in astrobiological studies // *Contemporary Trends in Geoscience*. 2017. Vol. 6, iss. 1. P. 1–10. <https://doi.org/10.1515/ctg-2017-0001>
- Zhang D., Lin Q., Xue N., Zhu P., Zhang F., Ge C., Ma C., Pan X. Ca²⁺ complexation of dissolved organic matter in arid inland lakes is significantly affected by drastic seasonal change of salinity // *Science of The Total Environment*. 2019. Vol. 663. P. 479–485. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.01.370>
- Zhang P., Zhang X., Li J., Huang G. The effects of temperature and salinity on the swimming ability of whiteleg shrimp, *Litopenaeus vannamei* // *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*. 2007. Vol. 147, iss. 1. P. 64–69. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2006.11.020>
- Zhang Q., Niu J., Buyantuyev A., Zhang J., Ding Y., Dong J. Productivity-species richness relationship changes from unimodal to positive linear with increasing spatial scale in the Inner Mongolia steppe // *Ecological Research*. 2011. Vol. 26, iss. 3. P. 649–658. <https://doi.org/10.1007/s11284-011-0825-4>
- Zhang Z. Q. Animal biodiversity: An update of classification and diversity in 2013 // *Zootaxa*. 2013. Vol. 3703, no. 1. P. 5–11. <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3703.1.3>
- Zhang Z. Q. Contributions of Zootaxa to biodiversity discovery: an overview of the first twenty years // *Zootaxa*. 2021. Vol. 4979, no. 1. P. 6–16. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4979.1.3>
- Zhao W., He Z. H. Biological and ecological features of inland saline waters in North Hebei, China // *International Journal Salt Lake Research*. 1999. Vol. 8, iss. 3. P. 267–285. <https://doi.org/10.1007/BF02449936>
- Zheng M. *An Introduction to Saline Lakes on the Qinghai-Tibet Plateau*. Boston, MA : Kluwer, 1997. 294 p.
- Zheng M. On salinology // *Hydrobiologia*. 2001. Vol. 466, iss. 1-3. P. 339–347. <https://doi.org/10.1023/A:1014550625866>
- Zheng M. *Saline Lakes and Salt Basin Deposits in China – Selected works of Zheng Mianping*. Beijing : Science Press, 2014. 321p.

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие авторов	5
ГЛАВА 1. ЖИЗНЬ, ЕЕ РАЗНООБРАЗИЕ И ПРЕДЕЛЫ РАСПРОСТРАНЕНИЯ НА ЗЕМЛЕ	7
1.1. Что такое жизнь?	7
1.2. Таксономическое разнообразие живых организмов	10
1.3. Функциональное разнообразие организмов	12
1.4. Что лимитирует распространение жизни на нашей планете?	14
1.5. Разнообразие экстремальных местообитаний	19
ГЛАВА 2. ГИПЕРСОЛЕННЫЕ ВОДЫ И ИХ ОСОБЕННОСТИ, КАК СРЕДЫ ОБИТАНИЯ.....	21
2.1. Зачем изучать жизнь в гиперсоленых водах?.....	21
2.2. Типы, происхождение, разнообразие и распространение гиперсоленых местообитаний	23
2.2.1. Подводные глубоководные гиперсоленые озера в донных понижениях морей и океанов.....	23
2.2.2. Подземные воды	23
2.2.3. Морские льды	24
2.2.4. Подледные гиперсоленые озера.....	25
2.2.5. Морские и внутренние поверхностные гиперсоленые воды	25
2.3. Соотношение ионов. Химические типы соленых вод.....	29
2.4. Особенности гиперсоленых вод как среды обитания. Влияние солености на абиотическую среду	32
2.4.1. Соленость и характеристики термического режима	32
2.4.2. Растворимость газов	34
2.4.3. Растворимость солей.....	36
2.4.4. Соленость и pH.....	36
2.4.5. Соленость и испарение	36
2.4.6. Соленость и особенности протекания геохимических процессов	37
2.4.7. Вариабельность абиотических параметров	38
2.5. Примеры изученных гиперсоленых водоемов.....	38
2.5.1. Гиперсоленые водоемы России.....	38
2.5.1.1. Гиперсоленые водоемы Крыма.....	38
2.5.1.2. Гиперсоленые озера Прибайкалья.....	42
2.5.2. Гиперсоленые озера Китая	45
2.5.3. Гиперсоленые озера Египта	49
ГЛАВА 3. АВТОТРОФНОЕ ЗВЕНО ЭКОСИСТЕМ ГИПЕРСОЛЕННЫХ ВОД....	53
3.1. Механизмы поступления энергии в экосистемы и разнообразие первичных продуцентов.....	53
3.2. Уровень продукции первичного органического вещества.....	58
3.3. Влияние солености на продукцию в гиперсоленых водоемах	59
3.4. Влияние солености на биохимический состав продуцируемой биомассы автотрофов.....	61

ГЛАВА 4. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ГЕТЕРОТРОФНОГО ЗВЕНА ЭКОСИСТЕМ ГИПЕРСОЛЕННЫХ ВОД	63
4.1. Сложность гетеротрофного звена	63
4.2. Разнообразие гетеротрофных прокариот в гиперсоленых местообитаниях	63
4.3. Вирусы в экосистемах гиперсоленых вод	66
4.4. Одноклеточные гетеротрофные эукариоты в гиперсоленых местообитаниях	67
ГЛАВА 5. ЖИВОТНЫЕ КАК СОСТАВНАЯ ЧАСТЬ ГЕТЕРОТРОФНОГО ЗВЕНА ЭКОСИСТЕМ ГИПЕРСОЛЕННЫХ ВОД	73
5.1. Глобальное разнообразие животных в градиенте солености	73
5.1.1. Биоразнообразие и факторы его определяющие	73
5.1.2. Таксономическое разнообразие свободноживущих животных в градиенте солености	74
5.1.3. Глобальное разнообразие паразитических животных в градиенте солености	87
5.1.4. Соотношение количества видов свободноживущих и паразитических животных	88
5.1.5. Глобальное vs локальное разнообразие животных в градиенте солености	89
5.2. Количественное развитие животных в гиперсоленых водах	91
ГЛАВА 6. ЭЛЕМЕНТЫ ЭКОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ ГИПЕРСОЛЕННЫХ МЕСТООБИТАНИЙ	95
6.1. Эколого-физиологические аспекты влияния солености на животных	95
6.1.1. Факторы, определяющие галотолерантность и распространение животных в гиперсоленых водоемах	95
6.1.2. Соленость и элементы энергетического баланса	99
6.1.2.1. Соленость и траты на обмен	99
6.1.2.2. Соленость и рацион	102
6.1.2.3. Влияние солености на рост и дефинитивный размер	104
6.2. Соленость и пространственное распределение животных в водоеме	106
6.2.1. Существование в водоемах	106
6.2.2. Горизонтальная структура зооценоза в водоеме	108
6.2.3. Вертикальная структура зооценоза в водоеме	110
6.3. Временная изменчивость видовой структуры и численности животных	112
ГЛАВА 7. РОЛЬ ЖИВОТНЫХ В ЭКОСИСТЕМАХ	115
7.1. Животные в системе биотических связей	115
7.2. Трофические сети в градиенте солености	120
7.3. Влияние животных на среду обитания и круговорот элементов	122
7.3.1. Влияние жаброногого рачка <i>Artemia</i>	123
7.3.2. Влияние <i>Ostracoda</i>	124
7.3.3. Влияние животных на потоки кислорода и углерода	125
ГЛАВА 8. ОБЩИЕ ОСОБЕННОСТИ ЭКОСИСТЕМ ЭКСТРЕМАЛЬНЫХ МЕСТООБИТАНИЙ: СУЩЕСТВУЮТ ЛИ ОНИ?	128
8.1. Адаптации	128
8.2. Экосистемы экстремальных местообитаний	130
Список литературы	134

Научное издание

**Ануфриева Елена Валерьевна
Шадрин Николай Васильевич**

**ЖИЗНЬ В ЭКСТРЕМАЛЬНОЙ СРЕДЕ
ЖИВОТНЫЕ В ЭКОСИСТЕМАХ ГИПЕРСОЛЕННЫХ ВОД**

Корректор: *Шадрина С. Н.*
Дизайн обложки: *Майборода Д. И.*
Вёрстка: *ООО «КМК»*

М.: Товарищество научных изданий КМК, 2023, 184 с.
Отпечатано в ООО «Галлея-Принт»
Москва, 5-я Кабельная ул., 2Б.

Подписано в печать 21.03.2023
Формат 70х100/16. Печать цифровая.
Бумага офсетная. Гарнитура Arial
Усл.-печ. л. 24.1. Тираж 300 экз. Заказ № 648



Елена Валерьевна Ануфриева, доктор биологических наук, основатель и руководитель лаборатории экстремальных экосистем ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН». Лауреат Премии и медали РАН для молодых ученых, Международной премии Отто Кинне для молодых ученых-экологов, Премии Международного общества по изучению соленых озер имени В. Вильямса и Премий ИНБЮМ для молодых ученых имени В. А. Водяницкого. Участник экспедиций в Крыму, Бурятии, Северном Кавказе, Иране, Китае. Член Совета директоров Международного общества по изучению соленых озер. Основные интересы связаны с изучением жизни в экстремальной среде, а также разнообразия и экологии ракообразных, в первую очередь Cyclopoidea.



Николай Васильевич Шадрин, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник той же лаборатории. Заслуженный деятель науки и техники Крыма, кандидат в мастера спорта по альпинизму. Организатор и участник около 100 экспедиций. Председатель Крымского отделения Гидробиологического общества при РАН, член Совета директоров Международного общества по изучению соленых озер (с 2014 по 2021 гг.). Область интересов включает большой спектр вопросов: общую гидробиологию, теоретическую экологию, экологическую физиологию и т. д.