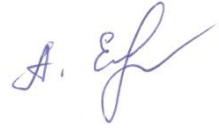


*На правах рукописи*



АНУФРИЕВА ЕЛЕНА ВАЛЕРЬЕВНА

**РАЗНООБРАЗИЕ И РОЛЬ ЖИВОТНЫХ В СТРУКТУРЕ,  
ФУНКЦИОНИРОВАНИИ И ДИНАМИКЕ ЭКОСИСТЕМ  
ГИПЕРСОЛЕННЫХ ВОД**

1.5.16 – гидробиология

Автореферат  
диссертации на соискание ученой степени  
доктора биологических наук

Севастополь – 2022

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Федеральном исследовательском центре «Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН», г. Севастополь

**Официальные оппоненты:**

**Тимофеев Максим Анатольевич**

доктор биологических наук, директор Научно-исследовательского института биологии ФГБОУ ВО «Иркутский государственный университет», заведующий лабораторией «Стресс-физиологии и перспективных биотехнологий», профессор кафедры гидробиологии и зоологии беспозвоночных биолого-почвенного факультета Иркутского государственного университета, г. Иркутск

**Зинченко Татьяна Дмитриевна**

доктор биологических наук, профессор, главный научный сотрудник, и.о. заведующего лабораторией экологии малых рек Института экологии Волжского бассейна Российской академии наук – филиала Федерального государственного бюджетного учреждения науки Самарского федерального исследовательского центра Российской академии наук, г. Тольятти

**Курашов Евгений Александрович**

доктор биологических наук, профессор, ведущий научный сотрудник, заведующий лабораторией гидробиологии Института озераведения Российской академии наук – обособленного структурного подразделения Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Санкт-Петербургский Федеральный исследовательский центр Российской академии наук», г. Санкт-Петербург

**Ведущая организация:**

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Зоологический институт Российской академии наук, г. Санкт-Петербург

Защита состоится «18» октября 2022 года в 10<sup>00</sup> часов на заседании диссертационного совета 24.1.034.01 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институте биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН по адресу: 152742, Ярославская обл., Некоузский район, п. Борок, д. 109. Тел./факс: +7 (48547) 24042, e-mail: dissovet@ibiw.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина Российской академии наук по адресу: 152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, п. Борок, д. 109. и на сайте <http://www.ibiw.ru>.

Автореферат разослан «\_\_\_» \_\_\_\_\_ 2022 г.

Ученый секретарь  
Диссертационного совета  
доктор биологических наук



Л.Г.Корнева

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

### **Актуальность темы исследования и степень ее разработанности.**

Гиперсолёные водоемы встречаются по всему миру, включая Антарктиду, большинство из них расположены в аридных и семиаридных зонах (Zheng, 2014). Несмотря на суровость среды, многие гиперсолёные озера демонстрируют высокую биологическую продуктивность, являются важной частью биосферы и имеют большую экологическую и социально-экономическую ценность (Ivanova, 1994; Zheng, 2001). 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, что и обуславливает актуальность и целесообразность данного исследования. Изучение гиперсолёных водоемов необходимо для расширения и углубления фундаментальных концепций различных областей биологии. В том числе и для астробиологии, так как в настоящее время наиболее вероятными местообитаниями внеземной жизни считаются гиперсолёные подледные водоемы планеты Марс, спутника Юпитера Европы и спутника Сатурна Энцелада (Hickman, 2003; Parro et al., 2011; Coustenis, Encenaz, 2013; Lauro et al., 2020; Perl, Baxter, 2020).

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 прочих водных экосистем. Для длительного устойчивого существования человечества необходимо создание научных инструментов прогнозирования их возможной динамики.

Во многих регионах планеты наблюдается тренд увеличения солёности водоемов, что ведет к росту числа гиперсолёных озер (Williams, 2001; Shadrin et al., 2015b; Berdugo et al., 2020; Yao et al., 2020) и делает необходимым их эффективное вовлечение в хозяйственную деятельность людей. Животные – важный элемент гетеротрофного звена экосистем гиперсолёных вод, поэтому задача изучения закономерностей формирования их видового разнообразия в таких водоемах является актуальной.

Сейчас одними из наиболее жизненно важных проблем растущего человечества являются нехватка пресной воды и продовольствия (FAO et al., 2015; WWAP, 2015). Решить данные проблемы возможно, в том числе за счет устойчивого оптимального использования водных ресурсов с первоочередным развитием аквакультуры в солёных и гиперсолёных водоемах (Rozema, Flowers, 2008; Duarte et al., 2009; FAO, 2020; Shadrin, Anufriieva, 2016; Anufriieva, 2018). Это снизит аквакультурную нагрузку на пресные воды и уменьшит их эвтрофирование. Развитие аквакультуры в

гиперсоленых озерах является актуальной и крайне важной фундаментально-прикладной задачей глобального масштаба.

Актуальность данного исследования определяется тем, что:

1. в последнее время происходит резкая аридизация климата ряда регионов, что приводит к возникновению новых гиперсоленых водоемов и увеличению их суммарной роли в биосфере и деятельности людей;

2. гиперсоленые водоемы являются недостаточно изученными, несмотря на их экологическую, социальную и экономическую ценность, в частности, более глубокого исследования требуют вопросы, связанные с их фаунистическим разнообразием, экологией и экосистемной ролью животных;

3. их изучение важно для различных разделов биологии, так как они входят в число наиболее экстремальных биотопов планеты, и обитающая в них биота обладает уникальными адаптациями;

4. их исследование необходимо для понимания общих пределов и механизмов устойчивости, а также возможности перехода экосистем водоемов в новые состояния, что будет содействовать разработке научных инструментов прогнозирования изменений водных экосистем в целом;

5. они обладают ценными биологическими ресурсами и высоким потенциалом для развития аквакультуры, поэтому существует необходимость разработки стратегии и технологий их многоцелевого устойчивого использования и создания научных основ развития полиаквакультуры, что чрезвычайно важно для аридных зон.

**Цель работы:** дать интегральную оценку разнообразия и роли животных в формировании структуры, функционировании и динамике экосистем гиперсоленых водоемов.

**Задачи исследования:**

1. Интегрально охарактеризовать гиперсоленые воды как специфическую полиэкстремальную среду обитания организмов.

2. Дать обобщенное описание первичного продукционного звена в экосистемах гиперсоленых вод как элемента среды животных.

3. Обобщить собственные и литературные данные о разнообразии и функциональной роли одноклеточных гетеротрофов, обитающих в гиперсоленых водоемах.

4. На основании глобального обзора фауны гиперсоленых водоемов, проанализировать и количественно описать зависимость таксономического богатства свободноживущих и паразитических животных от солености.

5. Интегрально охарактеризовать эколого-физиологические закономерности влияния солености на пространственное распределение и временную динамику численности животных, их биотические связи и функциональную роль в экосистемах гиперсоленых водоемов.

6. Оценить перспективы и пути возможного рационального использования ресурсов фауны гиперсоленых водоемов, в первую очередь, для развития аквакультуры.

**Научная новизна работы:**

1. Впервые обобщены данные об абиотических и биотических особенностях гиперсоленых вод как полиэкстремальной среды обитания животных, что существенно углубляет понимание влияния изменений солености на состояние и динамику экосистем гиперсоленых вод.

2. Впервые сделан глобальный обзор таксономического разнообразия протист, свободноживущих и паразитических животных, обитающих в гиперсоленых водоемах, количественно описана зависимость видового богатства различных таксонов от солености, что расширяет возможности прогноза динамики фаунистического разнообразия в условиях изменения солености водоемов.

3. Впервые показано, что в диапазоне 35–120 г/л биотические взаимодействия (кормовая база, хищничество, конкуренция), концентрация кислорода и другие факторы часто играют более важную роль, чем соленость. Это вносит существенный вклад в понимание взаимосвязи биотических и абиотических факторов в формировании структуры фаунистического разнообразия в разных диапазонах солености.

4. Впервые на основе балансово-энергетического подхода представлен целостный взгляд на характер и механизмы влияния солености на структуру, пространственное распределение и временную динамику зооценоза гиперсоленых водоемов. Показано, что, как правило, рост солености выше комфортного значения ведет к уменьшению рациона и увеличению трат на обмен. Полученные результаты углубляют представления о механизмах, обуславливающих отклик популяций и сообществ животных на изменения солености.

5. Впервые показано, что у животных-осмоконформеров диапазон галотолерантности определяется не только физиологическими особенностями вида, но в значительной степени зависит от условий питания, т. е. от концентрации пищевых объектов и количества осмолитов в их биомассе. Это расширяет понимание причин неодинакового верхнего предела галотолерантности видов в разных водоемах.

6. Обобщение данных по влиянию животных на физико-химические параметры и процессы в гиперсоленых водоемах, в частности, на прозрачность воды, вертикальный градиент температуры, геохимические циклы элементов и др., углубляет представления о механизмах взаимосвязи биологических и абиотических элементов водных экосистем.

7. Показано, что существуют общие тренды изменения трофических цепей в градиенте солености. С увеличением солености уменьшается: длина трофических цепей; количество видов, приходящихся на одно трофическое звено; средний размер животных, как в популяциях отдельных видов, так и в зооценозе в целом. Место хищников в цепи занимают всеядные беспозвоночные животные. Эти результаты вносят вклад в понимание

влияния абиотических факторов на структурно-функциональные особенности сообществ, обитающих в экстремальной среде.

8. Впервые показано, что с увеличением солености выше 50 г/л растет доля бентосных животных, переходящих к существованию в водной толще, что существенно расширяет представление о влиянии солености на жизненные стратегии видов животных гиперсоленых вод.

9. Впервые дана интегральная оценка перспектив и возможных путей рационального использования ресурсов фауны гиперсоленых водоемов, в первую очередь, для развития аквакультуры. Определены перспективные виды животных разных таксонов (Anostraca, Anomopoda, Calanoida, Harpacticoida, Cyclopoidea, Amphipoda, Decapoda, Chironomidae, Pisces), которые могут быть использованы для аквакультуры.

#### **Положения, выносимые на защиту:**

1. Гиперсоленые водоемы, как среда обитания животных, полиэкстремальны по своей природе: увеличение солености ведет к росту диапазона суточных колебаний температуры, уменьшению растворимости кислорода, большей вероятности наступления аноксических явлений и т.д.

2. С ростом солености фаунистическое разнообразие на всех таксономических уровнях убывает, при этом численность отдельных видов часто бывает очень высока. Средний размер животных, как в отдельных популяциях, так и в зооценозах в целом, с ростом солености уменьшается.

3. В диапазоне от 35 до 120 г/л соленость не является основным фактором, влияющим на видовую структуру, часто более важную роль играют биотические взаимодействия (кормовая база, хищничество, конкуренция), концентрация кислорода и другие факторы. Соленость выше этого предела является основным экологическим фильтром, определяющим видовой состав зооценозов.

4. Верхний предел солености, при котором могут существовать разные виды животных, определяется биоэнергетическими ограничениями, т.е. соотношением необходимых затрат на обмен и возможностью получения энергии из пищи. Таким образом, наибольшая соленость, при которой может существовать вид, зависит как от физиологических особенностей вида, так и от условий питания. Траты на обмен с увеличением солености растут, а возможный рацион при этом снижается, поэтому верхний соленостный лимит для видов уменьшается с ухудшением условий питания.

**Теоретическое и практическое значение работы.** Работа вносит вклад в понимание общих закономерностей структуры, функционирования и динамики уникальных гиперсоленых экосистем, механизмов, обеспечивающих их высокий адаптационный потенциал и трансформируемость. Анализ собственных и накопленных в литературе данных позволил установить общий тип зависимости видового разнообразия разных таксонов животных от солености, что необходимо для оценки потенциально возможных пределов изменений зооценозов в ответ на

изменения солености. При этом дано обоснование зависимости верхнего предела соленостной толерантности видов от условий питания, а не только от их физиологических особенностей, что объясняет разную реакцию видов на одинаковые изменения солености. Показано, что пресс хищников может сужать диапазон соленостной галотолерантности видов в природе. Убедительно показано, что опосредованное влияние солености через среду обитания (кислородный режим, кормовая база, хищничество, конкуренция) на структуру и динамику популяций животных часто более значимо, чем ее прямое воздействие на физиологические процессы в организме. Этот вывод позволяет глубже понять взаимодействие различных факторов в динамике популяций животных в экосистемах. Результаты работы углубляют и расширяют представления о взаимосвязи влияния биотических и абиотических факторов на трансформацию экосистем в ответ на резкие изменения солености.

Полученные результаты могут быть использованы для прогноза возможных изменений водных экосистем при климатических и антропогенных воздействиях, которые вызывают существенные колебания солености. Они будут содействовать созданию научных основ сохранения и многоцелевого рационального использования биологических ресурсов при развитии аквакультуры гиперсоленых водоемов. Результаты исследования могут быть востребованы для разработки технологий использования рассолов, образующихся при опреснении морской воды, в целях развития аквакультуры. Это обуславливает особую практическую значимость данного исследования в условиях аридизации климата, роста дефицита пресной воды и увеличения количества гиперсоленых водоемов. Результаты исследований были использованы при создании ООПТ регионального значения Республики Крым – заказник «Каламитский» и при написании Красной книги Республики Крым (Красная, 2015), а также используются в курсах лекций для аспирантов ИнБЮМ «Избранные главы экологии водоемов», «Экологическая физиология гидробионтов» и могут быть использованы в курсах лекций по гидробиологии, экологии, зоологии, основам аквакультуры для студентов и аспирантов.

**Апробация работы.** Основные результаты диссертационной работы были представлены автором в виде устных или стендовых докладов на всероссийских и международных симпозиумах, конференциях, съездах, форумах и совещаниях. Некоторые из них: Международная конференция к 100-летию со дня рождения академика А.В. Жирмунского «Морская биология в 21 веке: достижения и перспективы развития» (Владивосток, Россия, 2021), Международная конференция «10th International Shallow Lakes Conference» (Натал, Бразилия, 2021), Международная конференция, к 150-летию СБС – ИнБЮМ им. А.О. Ковалевского и 45-летию НИС «Профессор Водяницкий» «Изучение водных и наземных экосистем: история и современность» (Севастополь, Россия, 2021), Форум молодых ученых стран ШОС (Хайдарабад, Индия, 2020), 4-ый Форум молодых ученых стран БРИКС

(Рио-де-Жанейро, Бразилия, 2019), XII Съезд Гидробиологического общества при РАН (Петрозаводск, Россия, 2019), Международная конференция и выставка «Asian Pacific Aquaculture 2019: Aquaculture for Health, Wealth and Happiness» (Ченнаи, Индия, 2019), Международная конференция «3rd Global Congress on Plant Biology and Biotechnology» (Сингапур, 2019), II Международная конференция «Озера Евразии: проблемы и пути их решения» (Казань, Россия, 2019), Международная конференция «13th International Conference on Salt Lake Research» (Улан-Удэ, Россия, 2017), Международная научная школа «Advanced International Training Course on Salt Lakes and Salts» (Тяньцзинь, Китай, 2017), Объединенный пленум Научного совета по гидробиологии и ихтиологии РАН, Гидробиологического общества при РАН и Межведомственной ихтиологической комиссии «Трофические взаимодействия в водных экосистемах» (Москва, Россия, 2017), V Международная научная конференция «Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды» (Минск–Нарочь, Беларусь, 2016), XIX ежегодный научный семинар «Чтения памяти К.М. Дерюгина» (Санкт-Петербург, Россия, 2016), 5-я Международная конференция памяти выдающегося гидробиолога, члена-корреспондента АН СССР, профессора Г.Г. Винберга. «Функционирование и динамика водных экосистем в условиях климатических изменений и антропогенных воздействий» (Санкт-Петербург, Россия, 2015), Научные чтения, посвященные 100-летию со дня рождения члена-корреспондента АН УССР, профессора В.Н. Грезе (1915–1988) «Биоразнообразие и продуктивность водных экосистем» (Севастополь, Россия, 2015), Международная научно-практическая конференция «Творческое наследие Н.Я. Данилевского и его значение для научной мысли России и Крыма» (Симферополь, Россия, 2015), Международная конференция «12th International Conference on Salt Lake Research» (Пекин, Китай, 2014), расширенный семинар лаборатории систематики и зоогеографии Музея и Института зоологии ПАН (Варшава, Польша, 2013), расширенный семинар лаборатории ресурсов соленых озер и окружающей среды Института минеральных ресурсов КАГН (Пекин, Китай), Международная конференция «7th Arctic Frontiers conference “Geopolitics & Marine Production in a Changing Arctic”» (Тромсе, Норвегия, 2013), Международный симпозиум «International Symposium on the CoННО (Connectivity of Hills, Humans and Oceans) “Integrated Ecosystem Management from Hill to Ocean”» (Киото, Япония, 2013), Международная научная конференция «40 лет природному заповеднику Мыс Мартьян» (Ялта, Украина, 2013); Международная конференция «First International Conference on Larviculture in Iran and International Workshop on Replacement of Fish Meal/Oil with Plant Sources in Aquatic Feed “Iran-Larvi 2012”» (Кередж, Иран, 2012), международная конференция «International Conference on Urmia Lake Crisis» (Урмия, Иран, 2012), Международная школа-конференция «Актуальные проблемы изучения ракообразных континентальных вод» (Борок, Россия, 2012) и др.



**Связь работы с плановыми исследованиями и научными программами.** Диссертационная работа выполнена в ФИЦ ИнБЮМ в рамках фундаментальных научных исследований по темам госзадания «Изучение особенностей структуры и динамики экосистем соленых озер и лагун в условиях климатической изменчивости и антропогенной нагрузки для создания научных основ их рационального использования» (№ 121041500203-3); «Функциональные, метаболические и токсикологические аспекты существования гидробионтов и их популяций в биотопах с различным физико-химическим режимом» (№ АААА-А18-118021490093-4) и при частичной поддержке гранта РФФ № 18-16-00001 «Разработка биологических и геохимических основ развития аквакультуры в гиперсоленых озерах и лагунах Крыма», грантов РФФИ: № 18-35-00007 «Исследование разнообразия и роли животных (Ostracoda и Nematoda) в трофических сетях и циклах элементов (Ca, Sr, Mg, Mn, Fe) в экстремальных экосистемах гиперсоленых водоемов Крыма» и № 16-05-00134 «Биогеохимические процессы, определяющие радиохемозоологическое и экотоксикологическое состояние соленых озер Крыма и возможности использования их биоресурсов».

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 85 научных работ, из них 62 в изданиях, рекомендованных ВАК.

**Структура и объем диссертации.** Диссертационная работа изложена на 349 страницах, содержит 51 рисунок и 8 таблиц, состоит из введения, семи глав, заключения, выводов, списка литературы и трех приложений. Список литературы включает 848 работ, из них 647 – на иностранных языках.

**Личный вклад.** В ходе выполнения работы автор лично участвовала в планировании и проведении экспедиционных и экспериментальных исследований, в определении целей и задач работы, в сборе проб и проведении наблюдений, постановке экспериментов, обработке большей части (не менее 80%) собранных проб, статистической обработке данных, анализе и интерпретации полученных результатов, написании статей. Основные положения и выводы сделаны и сформулированы соискателем самостоятельно, как и написание текста диссертации.

**Благодарности.** Автор приносит искреннюю благодарность Н.В. Шадрину за всестороннюю помощь и ценные советы на всех этапах работы. Автор благодарен за помощь в проведении полевых и экспериментальных работ, за содействие в идентификации различных групп организмов, за поддержку и ценные советы сотрудникам ФИЦ ИнБЮМ: О.Ю. Еремину, А.В. Празукину, Ю.М. Корнийчук, Е.А. Галаговец, О.А. Акимовой, Д.С. Балычевой, Л.В. Бондаренко, И.В. Вдович, В.Е. Гиригосову, В.А. Гринцову, И.Е. Драпун, Ю.А. Загородней, Е.А. Колесниковой, Е.В. Лисицкой, И.Ю. Прусовой, Т.Н. Ревковой, В.И. Рябушко, Н.Г. Сергеевой, А.А. Солдатову, В.А. Тимофееву, В.А. Яковенко, Н.Ю. Мирзоевой, С.И. Архиповой, Д.Б. Евтушенко, А.А. Короткову, Н.В. Кравченко, О.Н.

Мирошниченко, И.Н. Мосейченко, В.Н. Поповичеву, В.Ю. Проскурнину, И.Г. Сидорову, А.П. Стецюк, Н.Н. Терещенко и коллегам из других учреждений: А.А. Латушкину (ФИЦ МГИ РАН), Н.Н. Дьякову (СО ФГБУ «ГОИН»), А.О. Плотникову (ИКВС УрО РАН), В.Р. Алексееву и Л.Ф. Литвинчук (ЗИН РАН), А.И. Бажоре (ИНОЗ РАН), В.П. Белякову (РГПУ им. А.И. Герцена), А.А. Котову (ИПЭЭ РАН), С.Н. Шадринной (БИН РАН), М. Жену (Институт минеральных ресурсов, Китай), Ф. Марроне (Университет Палермо, Италия), Ф. Амату (Институт аквакультуры «Торре-де-ла-Саль», Испания), М.К. Холинской (Музей и институт зоологии, Польша), Г.М. Эль-Шабрави и М.Е. Гохеру (Национальный институт океанографии и рыболовства, Египет).

## ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### ГЛАВА 1. ГИПЕРСОЛЕННЫЕ МЕСТООБИТАНИЯ И ИХ ОСОБЕННОСТИ

В главе приводится обзор особенностей гиперсолёных вод как среды обитания. Рассмотрены основные типы известных гиперсолёных биотопов: подводные глубоководные гиперсолёные озера в донных понижениях морей и океанов; подземные воды; морские льды; подледные гиперсолёные озера; поверхностные гиперсолёные воды (лагуны, эстуарии, заливы, лужи, прибойные ванны, мангровые водно-болотные угодья, озера, реки, ручьи). Описаны химические типы солёных вод.

Гиперсолёные воды характеризуются набором факторов, отличающих их от других водоемов и делающих полиэкстремальными. С увеличением солёности уменьшается **теплоёмкость** среды, обуславливая больший диапазон изменчивости температуры, чем в пресноводных или морских водоемах (Shadrin, 2018a). **Теплопроводность** раствора также уменьшается с ростом солёности (Shadrin, 2018a), что ведет к выраженным градиентам температуры (Cohen et al., 1977a; Празукин и др., 2008; Shadrin, 2018a). С увеличением солёности понижается **температура точки замерзания** воды, а **температура кипения**, наоборот, несколько увеличивается (Данильченко, Познизовский, 1954), т.е. вода может находиться в жидком состоянии при более широком диапазоне температур. С ростом солёности уменьшается **растворимость кислорода** и коэффициент диффузии кислорода в воде (Shadrin, 2018a). В гиперсолёных озерах наблюдается высокий диапазон суточных колебаний концентрации кислорода и пространственный градиент, что способствует формированию придонных аноксических зон (Shadrin, Anufrieva, 2013a; Shadrin et al., 2018). **Растворимость твердых веществ** зависит от солёности, с ростом солёности увеличивается растворимость соединений стронция, мышьяка, ртути и других токсичных соединений (Познизовский, 1965; Hollibaugh et al., 2005; Li et al., 2015; Шадрин,

Ануфриева, 2018б; Mirzoeva et al., 2020). Протекание ряда геохимических процессов тоже зависит от солености (Mirzoeva et al., 2020; Shadrin et al., 2020a, b, 2021a), как и распределение элементов между водой и донными отложениями (Понизовский, 1965; Mirzoeva et al., 2020). Высокая соленость обуславливает повышенный перенос Hg в водоемы из атмосферы – основного источника поступления в них ртути (Mason, Gill, 2005). Существует положительная корреляция между концентрацией взвешенных частиц и соленостью в гиперсоленых водах (Shadrin et al., 2019d). Комплексаия различных катионов с глинистыми частицами и органическим веществом также зависит от солености (Mirzoeva et al., 2020). Соленость может влиять и на токсичность различных соединений, например Hg, для ракообразных (Okasako, Siegel, 1980; Jones, Wurtsbaugh, 2014; Johnson et al., 2015; Boyd et al., 2017).

Таким образом, соленость определяет многие абиотические характеристики водоемов и особенности протекания в них геохимических процессов. Не только соленость, но и другие абиотические факторы в гиперсоленых водах находятся в области значений, дискомфортных для жизнедеятельности животных, что делает существование большинства видов невозможным, а у оставшихся видов угнетаются рост, развитие и размножение. Существует высокая суточная и пространственная вариабельность абиотических параметров в гиперсоленых водах, что увеличивает количество микрониз в экосистемах.

## **ГЛАВА 2 ПЕРВИЧНОЕ ПРОДУКЦИОННОЕ ЗВЕНО ЭКОСИСТЕМ ГИПЕРСОЛЕННЫХ ВОД**

В главе рассмотрены особенности первично-продукционного звена в гиперсоленых водах как основы для существования в них животных. 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 (Заварзин, 2004; Ogen, 2011; Шадрин, 2013; Шадрин и др., 2017). В них существуют три типа фототрофии (протонная помпа, аноксигенный и оксигенный фотосинтез) и разнообразные хемосинтетические механизмы (Заварзин, 2004; Ogen, 2011; Шадрин, 2013), они кратко рассмотрены в главе. Каждый механизм поступления энергии характеризуется своим диапазоном и оптимумом абиотических факторов. Диапазоны солености, при которых работают разные механизмы поступления энергии в водные экосистемы, частично перекрываются (Заварзин, 2004; Ogen, 2011; Шадрин, 2013).

Гиперсоленые водоемы, являясь одними из наиболее негостеприимных местообитаний на планете, часто характеризуются чрезвычайно высокой первичной продукцией (ПП) в разных регионах (Cohen et al., 1977b; Hammer,

1981; Jellison, Melack, 1988; Oren, 2009; Asencio, 2013; Schagerl, 2016). Как в экстремальных гиперсоленых местообитаниях формируется высочайшая первичная продукция? В главе 2 предложено возможное объяснение этого парадокса (Шадрин, Ануфриева, 2018). Высокий уровень ПП отмечен, в частности, 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/м<sup>2</sup>/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/м<sup>2</sup>/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/м<sup>2</sup>/день (Герасименко и др., 1989; Шадрин и др., 2008б). В гиперсоленых водоемах других регионов отмечали и более высокие значения ПП (Cohen et al., 1977b; Hammer, 1981; Jellison, Melack, 1988; Oren, 2009; Asencio, 2013; Schagerl, 2016). Обобщая существующие данные, можно предположить наличие нелинейной зависимости ПП от солености, которая может быть описана куполообразной кривой с максимумом при 60–120 г/л. Ее параметры в каждом конкретном случае будут определяться уникальной совокупностью действующих факторов, а не только соленостью.

В главе 2 рассмотрены особенности состава первичной продукции в гиперсоленых водах. 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 на поддержании в клетках достаточных концентраций совместимых органических веществ, называемых осмолитами (Заварзин, 2004; 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 более чем 50% (Ben-Amotz et al., 1982; Деткова, Болтянская, 2007; Chen, Jiang, 2009). Организмы более высоких трофических уровней получают возможность использования их для осмоадаптации (Yancey et al., 2010; Athamena et al., 2011; Anufrieva, 2015; Shadrin et al., 2017). У первичных продуцентов 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; Goh et al., 2010; Steele et al., 2014; Rossi, De Philippis, 2015). Увеличение выделения части ПП в виде экзополимеров ведет к увеличению содержания растворенного органического вещества (РОВ) с ростом солености, что отмечено в заливе Сиваш (Shadrin et al., 2019d). Увеличение концентрации РОВ, повышает значение осмотрофных цепей в сообществе (Шадрин, Ануфриева, 2018б). Особенности формирования ПП в гиперсоленых местообитаниях определяют особенности функционирования гетеротрофного звена экосистем.

Таким образом, в гиперсоленых водах первичное продукционное звено диверсифицировано в большей степени, чем в пресных и морских водоемах. В гиперсоленых водоемах первичная продукция чрезвычайно высока из-за ряда их абиотических особенностей (высокая концентрация фосфора, ускоренный круговорот биогенов и т.д.). В создаваемой в гиперсоленых водоемах первичной продукции существенную роль играют вещества, которые необходимы для осмоадаптаций первичных продуцентов.

### ГЛАВА 3 ОДНОКЛЕТОЧНЫЕ ГЕТЕРОТРОФЫ В ЭКОСИСТЕМАХ ГИПЕРСОЛЕННЫХ ВОД

Гетеротрофное звено играет важную роль в биологическом круговороте химических элементов, функционировании и динамике экосистем (Ивлев, 1964; Заварзин, 2004; Остапеня и др., 2012; Wurtsbaugh, Jones, 2012; Голубков, 2013; Шадрин, Ануфриева, 2018в). Оно 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 (Ивлев, 1964, 1977; Gul'bin, Shadrin, 1991; Oren, 2002с; Заварзин, 2004; Михеев, 2006; Раднагуруева и др., 2012; Шадрин, Ануфриева, 2018в).

В главе рассмотрены общие закономерности строения и функционирования блока одноклеточных гетеротрофов как элемента среды животных. Гетеротрофные археи и эубактерии различных фил являются обычным компонентом экосистем гиперсоленых водоемов во всем диапазоне солености. Их таксономическое разнообразие изучено в разных типах местообитаний, включая такие полиэкстремальные, как гиперсоленые бескислородные озера на дне морей и воды подповерхностной биосферы (Ward et al., 2004; Onstott et al., 2009; Murray et al., 2012; Merlino et al., 2018).

Ранее считалось, что только два рода гетеротрофных бактерий (*Halobacterium* Elazari-Volcani, 1957 и *Halococcus* Schoor, 1935) способны существовать в местообитаниях с высочайшей соленостью (Bogowitzka, 1981). В настоящее время найдено значительно большее их разнообразие (Воробьева, 2007; Andrei et al., 2012; Oren, 2017, 2018b). 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). С ростом солености доля архей в разнообразии и численности всех прокариот увеличивается (Ventosa et al., 2015).

Количество реализуемых типов метаболизма уменьшается с ростом солености (Oren, 2011). 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, и 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.

Метаболическое разнообразие прокариотных гетеротрофов в гиперсоленой среде также велико и включает аэробных и анаэробных гетеротрофов, в том числе ферментеров, денитрификаторов, сульфатредукторов и метаногенов. 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 (Oren, 2011, 2018b; Раднагуруева и др., 2012; Ventosa et al., 2015). Все бактерии по способу питания относятся к осмотрофам, т.е. могут питаться только растворенным органическим веществом. Это 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). Их численность при невысокой солености лимитируется, прежде всего, малым количеством РОВ, при более высокой солености – хищничеством фаготрофов, а при высочайшей солености сама соленость является лимитирующим фактором.

Вирусы являются внеклеточной формой жизни, они способны размножаться только внутри живых клеток организмов хозяев (Сбойчаков и др., 2017). В гиперсоленых водоемах вирусы характеризуются большим генетическим разнообразием, часть которого еще не выявлена (Atanasova et al., 2012; Santos et al., 2012; Ventosa et al., 2015). В них отмечены самые высокие концентрации вирусов из когда-либо найденных в любых водоемах: до  $> 10^9$  вирусоподобных частиц в мл (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).

Гетеротрофные протисты – полифилетическая группа таксонов, относящихся, по современным представлениям, к нескольким мегатаксонам (суперцарствам) одноклеточных эукариотных организмов. Основными мегатаксонами/кладами гетеротрофных эукариот являются Amoebozoa, Opisthokonta, SAR, Excavata (Adl et al., 2012, 2019). До 1970-х годов только несколько видов гетеротрофных простейших были найдены в гиперсоленых

водах планеты (всего около 38 видов), а к 2005 г. их количество выросло примерно до 200 видов (Hauer, Rogerson, 2005).

В главе 3 автором обобщены литературные данные о разнообразии одноклеточных гетеротрофных Eukaryota гиперсоленых вод. 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. Суммированные нами данные позволили установить общее количество видов в разных интервалах солености от 35 до 400 г/л. 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 гиперсоленых водоемах, с ростом солености уменьшается во всех супер-группах.

Высокое таксономическое разнообразие одноклеточных гетеротрофных эукариот наблюдается во всем диапазоне солености (Alexander et al., 2009; Triadó-Margarit, Casamayor, 2013; Harding, Simpson, 2018). Одноклеточные гетеротрофы-эукариоты могут не только получать необходимые осмолиты, потребляя автотрофных жертв, но и самостоятельно их синтезировать (Gunde-Cimerman, Zalar, 2014; Harding, Simpson, 2018). Функциональное разнообразие одноклеточных эукариот в гиперсоленых водах высоко, но не за счет разнообразия метаболических путей, как у прокариот, а за счет разнообразия механизмов и способов получения органического вещества. Большинство одноклеточных гетеротрофных эукариотных организмов относятся к фаготрофам, т.е. они способны потреблять частицы и живые клетки. Среди них имеются и осмотрофы, которые способны потреблять только РОВ. Фаготрофы характеризуются большим разнообразием пищевого поведения, многие из них потребляют бактерий, архей, микроводоросли, других протистов, но есть виды, в рацион которых входят и животные (Anderson et al., 1979; Sanders, Wickham, 1993; El-Shabrawy et al., 2018). Виды планктонных фораминифер, обитающие в гиперсоленых водах, способны потреблять в пищу и мелких животных – копепод и коловраток (Anderson et al., 1979; El-Shabrawy et al., 2018). Одноклеточные фаготрофы часто демонстрируют очень высокую численность: в гиперсоленых озерах Крыма суммарная численность инфузорий доходит до  $15,0 \times 10^7$  клеток/м<sup>3</sup> (Павловская и др., 2009), фораминифер – до  $3,6 \times 10^4$  клеток/м<sup>3</sup> (Загородняя и др., 2008), миксотрофных динофлагеллят – до  $11,0 \times 10^{13}$  клеток/м<sup>3</sup> (Сеничева и др., 2008). Флагелляты рода *Colpodella* Cienkowski, 1865 массово присутствуют даже в условиях насыщающих концентраций солей, достигая высокой численности, например, до  $20,0 \times 10^7$  клеток/м<sup>3</sup> в озере Тирелл (Австралия) при солености более 300 г/л (Heidelberg et al., 2013). При этом популяция *Colpodella* выедала существенную долю продукции прокариот и *Dunaliella* (Heidelberg et al., 2013). В экосистемах гиперсоленых водоемов функциональная роль одноклеточных фаготрофов разнообразна и велика. Они, среди прочего,

связывают бактериальную петлю, в которую включен и вирусный шунт, с животными (Копылов, Косолапов, 2011; Heidelberg et al., 2013).

Как видим, несмотря на наличие общего тренда убывания количества таксонов с ростом солености, в целом таксономическое и функциональное разнообразие, как и численность, одноклеточных гетеротрофов в гиперсоленых водах высоко. В экосистемах гиперсоленых вод и жизни животных одноклеточные гетеротрофы играют важные разнообразные роли (пищевые объекты, хищники, паразиты, эпибионты).

## ГЛАВА 4 МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ СОБСТВЕННЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ

При проведении исследований использовали системный подход и большой набор методов и методик. Прделанная работа включала три основных блока: полевые исследования, эксперименты, обобщение и анализ собственных и литературных данных.

**Полевые исследования.** Материалом для написания диссертации послужили результаты собственных многолетних (2011–2020 гг.) исследований и литературные данные. Основные полевые работы проводили на 55 гиперсоленых озерах и прудах Крыма (Shadrin, Anufrieva, 2013a; Anufrieva et al., 2014; Shadrin et al., 2017, 2019e и др.), заливе Азовского моря Сиваш (Шадрин и др., 2016; Drapun et al., 2017; Shadrin et al., 2018, 2019c, d; Anufrieva, Shadrin, 2020), кроме этого автор приняла участие в изучении гиперсоленых водоемов Китая (озеро Дангксин Ко и озеро Юньчэн) и Египта (озеро Карун, лагуна Бардавил, озеро Мэджик) (Шадрин и др., 2015; El-Shabrawy et al., 2015, 2018; Jia et al., 2015a; Ануфриева и др., 2016; Shadrin et al., 2016; Anufrieva et al., 2018b, 2020). Всего было собрано, обработано и проанализировано более 1000 проб зоопланктона, бентоса, матов зеленых нитчатых водорослей, из них более 800 проб – лично автором (Shadrin, Anufrieva, 2013a; Anufrieva et al., 2014; Shadrin et al., 2017, 2018, 2019b, d; Шадрин и др., 2018, 2020; Prazukin et al., 2018; Ануфриева и др., 2019a).

Количественные пробы зоопланктона отбирали путем фильтрации 50–100 л воды через сеть Апштейна с размером ячеек 110 мкм. Бентосные пробы отбирали бентосной трубкой диаметром 5 см. Пробы плавучих матов зеленых нитчатых водорослей отбирали с площади 0,25 м<sup>2</sup>. Пробы фиксировали 4% раствором формалина. Дальнейшую обработку материала проводили в лаборатории. Таксономическое положение организмов приведено в соответствии с базами данных WoRMS, GBIF, NeMys, AlgaeBase, ALA. Параллельно с отбором проб определяли соленость с помощью портативного рефрактометра WZ212, температуру и pH с помощью электронного pH метра РНН-830. Концентрацию общего взвешенного вещества и растворенного органического вещества мерили с помощью биофизического зондирующего комплекса «Кондор» (Сергеева и др., 2014; Shadrin et al., 2018).

Геохимический фон изучали в воде и донных отложениях 16 гиперсоленых озер Крыма и залива Сиваш. Определяли содержание



стабильных изотопов ( ${}^7\text{Li}$ ,  ${}^9\text{Be}$ ,  ${}^{11}\text{B}$ ,  ${}^{24}\text{Mg}$ ,  ${}^{27}\text{Al}$ ,  ${}^{39}\text{K}$ ,  ${}^{44}\text{Ca}$ ,  ${}^{49}\text{Ti}$ ,  ${}^{52}\text{Cr}$ ,  ${}^{51}\text{V}$ ,  ${}^{55}\text{Mn}$ ,  ${}^{57}\text{Fe}$ ,  ${}^{59}\text{Co}$ ,  ${}^{60}\text{Ni}$ ,  ${}^{65}\text{Cu}$ ,  ${}^{66}\text{Zn}$ ,  ${}^{75}\text{As}$ ,  ${}^{78}\text{Se}$ ,  ${}^{88}\text{Sr}$ ,  ${}^{98}\text{Mo}$ ,  ${}^{107}\text{Ag}$ ,  ${}^{114}\text{Cd}$ ,  ${}^{121}\text{Sb}$ ,  ${}^{137}\text{Ba}$ ,  ${}^{202}\text{Hg}$ ,  ${}^{205}\text{Tl}$ ,  ${}^{207}\text{Pb}$ ), природных ( ${}^{226}\text{Ra}$ ,  ${}^{40}\text{K}$ ,  ${}^{210}\text{Pb}$ ,  ${}^{234}\text{Th}$ ,  ${}^{238}\text{U}$ ,  ${}^{232}\text{Th}$ ,  ${}^{210}\text{Po}$ ) и искусственных ( ${}^{90}\text{Sr}$  и  ${}^{137}\text{Cs}$ ) радионуклидов (работа выполнена совместно с сотрудниками отдела радиационной и химической биологии ФИЦ ИнБЮМ, руководитель отдела Н.Ю. Мирзоева) (Mirzoeva et al., 2020; Shadrin et al., 2020a, b, 2021a).

**Эксперименты.** Эксперименты с модельными видами животных были направлены на изучение: питания, двигательной активности, полового поведения, влияния солености и радиации на показатели жизнедеятельности, выхода молоди из покоящихся стадий донных отложений. Материалы и методы проведения всех экспериментов подробно приведены в опубликованных статьях (Ануфриева, Шадрин, 2014; Anufrieva, Shadrin, 2014 b, c; Мирзоева и др., 2018; Shadrin et al., 2015a, 2019e, 2020c, d).

Статистическую обработку данных осуществляли в соответствии с общепринятыми методами (Урбах, 1964; Рокицкий, 1973; Лакин, 1990). Основные расчеты выполнены с использованием пакетов прикладных программ MS Excel 2007 и STATISTICA.

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

**5.1 Глобальное разнообразие свободноживущих животных в градиенте солености.** Животные – важный элемент гетеротрофного звена экосистем. Изучение закономерностей формирования и поддержания их видового разнообразия является необходимым условием понимания функционирования экосистем (Алимов и др., 2013; Mori et al., 2013; Oliver et al., 2015). Видовое разнообразие животных определяется рядом факторов, многие из которых (уровень первичной продукции, температура, размер водоема и т.д.) являются общими для всех водных экосистем (Алимов, 2006a; Алимов и др., 2013). Положительно влияя на продуктивность экосистем, количество видов существенным образом определяет и их трофическую структуру (Downing, Leibold, 2002). Устойчивый круговорот веществ может осуществляться только при необходимом видовом богатстве (Алимов, 2006a). В экосистемах существует оптимальный для определенного уровня первичной продукции уровень разнообразия (Букварева, Алещенко, 2005; Алимов и др., 2013), который соответствует минимальной вероятности вымирания экосистемы (Букварева, Алещенко, 2005; Алимов и др., 2013).

Соленость относится к факторам, которые в максимальной степени влияют на видовое разнообразие экосистем (Baуly, 1972; Хлебович, 1974; Алимов и др., 2013). В настоящее время зависимость видового разнообразия животных от солености хорошо изучена в пресноводных и морских водоемах (Хлебович, 2012; Хлебович, Аладин, 2010; Алимов и др., 2013). В отношении гиперсоленых вод, несмотря на многочисленные исследования (Hammer,

1986; Pinder et al., 2002, 2005; Timms, 2009), вопрос зависимости видового разнообразия животных от солености 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. На рисунке 1 представлена общая динамика описания новых видов ракообразных в гиперсоленых водах Крыма с 1870 г. (Федченко, 1870) по 2020 г. (Кулагин, 1888; Anufriieva, Shadrin, 2018 и др.). Интенсивные исследования, проведенные с участием автора с 2011 г. по 2020 г., увеличили количество найденных видов животных в гиперсоленых водоемах Крыма почти в три раза: Crustacea с 39 до 64 видов (Рисунок 1), Nematoda с 8 до 60, 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). Большое количество новых работ сделало необходимым создание современного обзора с анализом данных о видовом разнообразии животных гиперсоленых вод и влиянии на него солености.

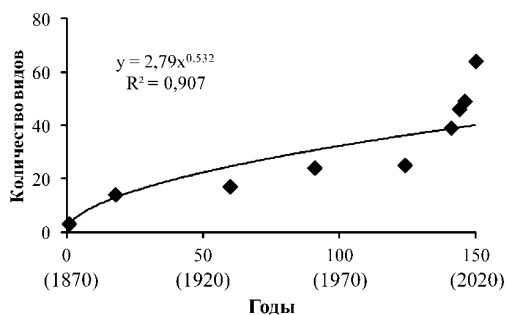


Рисунок 1. Временная динамика увеличения количества описанных видов ракообразных, найденных в гиперсоленых водоемах Крыма

Автором были обобщены данные более 200 работ, посвященных таксономическому разнообразию животных гиперсоленых вод в разных регионах и собственные многолетние данные. В гиперсоленых местообитаниях мира к настоящему времени суммарно отмечены представители 12 типов, 25 классов, 83 отрядов, 455 родов, 809 видов свободноживущих животных. 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 (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 солёности в диапазоне от 35 до 100 г/л, при дальнейшем увеличении солёности количество типов уменьшается и при самой высокой концентрации солей отмечены лишь Arthropoda. Как видно из рисунка 2, скорость уменьшения количества классов выше, чем типов.

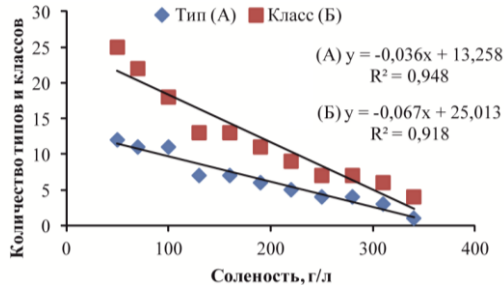


Рисунок 2. Зависимость количества типов и классов животных от солёности в глобальном масштабе

Количество классов, отрядов, родов и видов с ростом солёности уменьшается (Рисунок 3). При увеличении солёности на 30 г/л (размер одного интервала) в среднем количество типов уменьшается на 19%, классов – на 16%, отрядов – на 24%, родов – на 34%, видов – на 35%. Количество видов в роду во всех интервалах солёности в среднем равно 1,6.

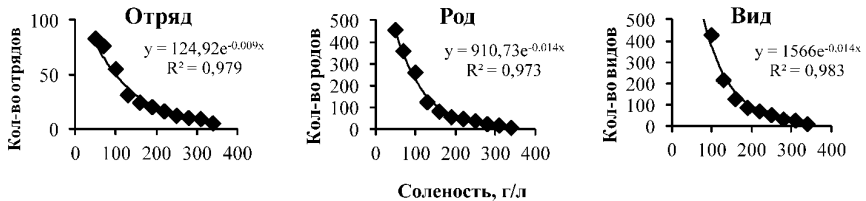


Рисунок 3. Зависимость количества отрядов, родов и видов животных от солёности

Рассмотрены не только обобщенные тренды изменений всех таксонов животных, но и проанализировано, как это происходит в разных типах животных (Cnidaria, Stenophora, Platyhelminthes, Xenacoelomorpha, Nematoda, Kinorhyncha, Rotifera, Annelida, Bryozoa, Arthropoda, Mollusca, Chordata (Pisces)). Ниже приведен пример для типа Arthropoda.

**Тип Arthropoda.** Количество классов, отрядов, родов и видов экспоненциально уменьшалось с ростом солености (Рисунок 4).

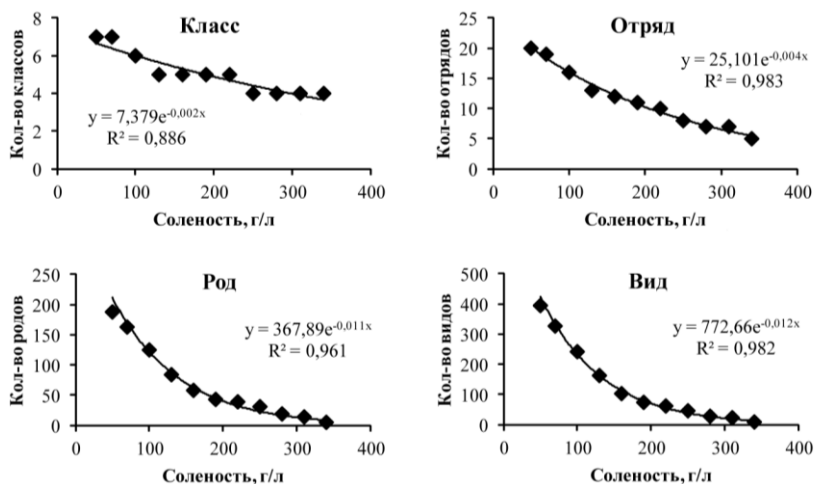


Рисунок 4. Зависимость количества классов, отрядов, родов и видов типа Arthropoda от солености

При увеличении солености на 30 г/л количество классов уменьшалось в среднем на 5%, отрядов – на 13%, родов – на 29%, видов – на 30%. Среднее количество видов в роду во всем интервале солености составляло 1,8 и постепенно достоверно убывало с ростом солености с 2,1 до 1,5.

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

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

**Подтип Crustacea.** С ростом солености количество классов и отрядов убывало линейно, а родов и видов – экспоненциально (Рисунок 5). При увеличении солености на 30 г/л количество классов уменьшалось в среднем на 4%, отрядов – на 11%, родов – на 29%, видов – на 29%. Среднее количество видов в роду во всем интервале солености составляло 1,9, варьируя от 2,1 до 1,6, не было единого тренда изменения этого показателя.

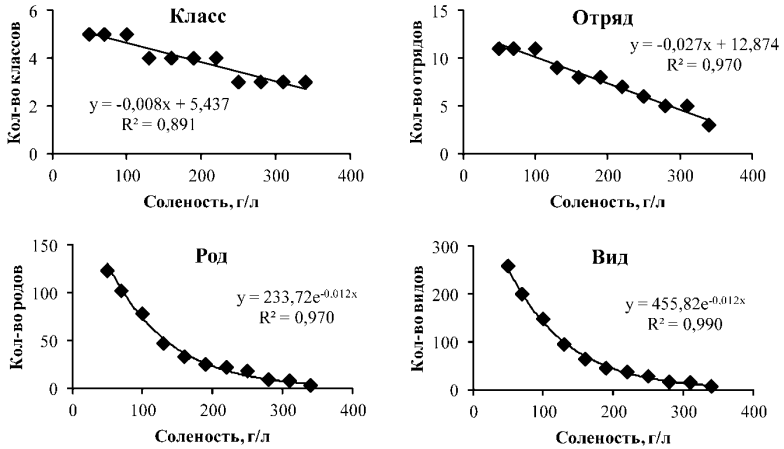


Рисунок 5. Зависимость количества классов, отрядов, родов и видов подтипа Crustacea от солености

Более детально рассмотрим каждый класс подтипа Crustacea.

*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 6).

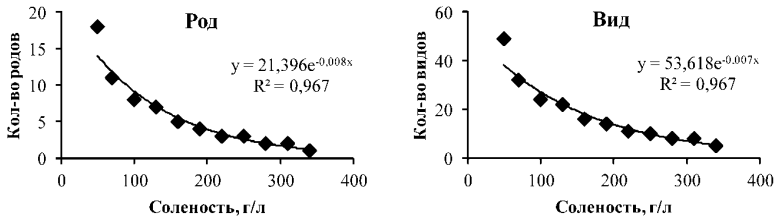


Рисунок 6. Зависимость количества родов и видов класса Branchiopoda от солености

При увеличении солености на 30 г/л количество родов уменьшалось в среднем на 24%, видов – на 20%. Среднее количество видов в роду во всем интервале солености составляло 3,5, при этом значение достоверно возрастало с ростом солености от 2,7 до 5,0 (Рисунок 7). Количество видов Anomopoda сильно убывало с ростом солености, и при солености выше 220 г/л оставался только один вид *Moina salina* Daday, 1888. Для Anostraca количество видов мало менялось, особенно в родах *Artemia* и *Parartemia*.

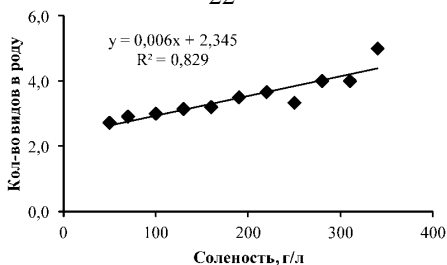


Рисунок 7. Зависимость среднего количества видов в роду у Branchiopoda от солёности

*Класс Hexanauplia (подкласс Copepoda)*. В диапазоне солёности от 35 до 310 г/л отмечено 3 отряда, Calanoida, Cyclopoidea и Harpacticoida; при солёности выше 310 г/л – 1 отряд Harpacticoida. Количество родов и видов экспоненциально уменьшалось с ростом солёности (Рисунок 8).

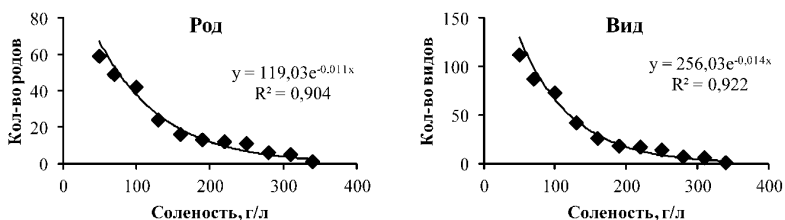


Рисунок 8. Зависимость количества родов и видов Copepoda от солёности

При увеличении солёности на 30 г/л количество родов уменьшалось в среднем на 28%, видов – на 32%. Среднее количество видов в роду во всем интервале солёности составляло 1,48 и достоверно убывало с ростом солёности с 1,90 до 1,00 (Рисунок 9). При солёности от 310 до 360 г/л отмечали только один вид *Cletocamptus retrogressus* Shmankevitch, 1875.

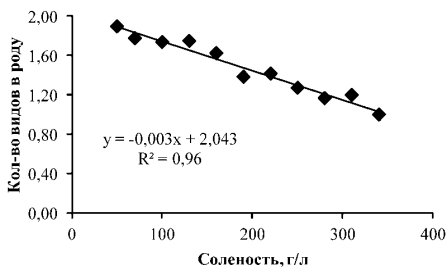


Рисунок 9. Зависимость среднего количества видов в роду у Copepoda от солёности

*Класс Malacostraca.* С ростом солености количество отрядов убывало линейно, а родов и видов – экспоненциально (Рисунок 10). При увеличении солености на 30 г/л количество родов уменьшалось в среднем на 38%, видов – на 42%. В диапазоне солености от 35 до 130 г/л среднее количество видов в роду уменьшалось с ростом солености от 1,6 до 1 вида, а при более высокой солености от 130 до 220 г/л оставался один вид *Gammarus aequicauda* (Martynov, 1931).

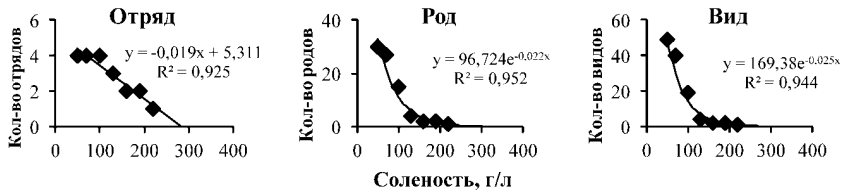


Рисунок 10. Зависимость количества отрядов, родов и видов класса Malacostraca от солености

*Класс Thecostraca.* В диапазоне солености от 35 до 80 г/л встречено всего три вида 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 11). При увеличении солености на 30 г/л количество родов уменьшалось в среднем на 18%, видов – на 27%. В диапазоне солености от 35 до 250 г/л среднее количество видов в роду уменьшалось с ростом солености от 3,3 до 1 вида, а при солености от 251 до 325 г/л оставался один вид *Eucypris mareotica* (Fischer, 1855).

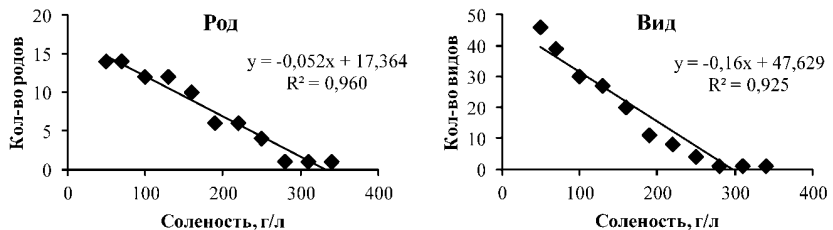


Рисунок 11. Зависимость количества родов и видов класса Ostracoda от солености

*Подтип Hexapoda.* Во всем диапазоне солености отмечен только один класс Insecta. Количество отрядов, родов и видов экспоненциально уменьшалось с ростом солености (Рисунок 12). С ростом солености на 30 г/л количество отрядов уменьшалось в среднем на 12%, родов – на 27%, видов –

на 31%. Среднее количество видов в роду во всем интервале солёности составляло 1,6 и достоверно убывало с ростом солёности от 2,11 до 1,00 (Рисунок 13).

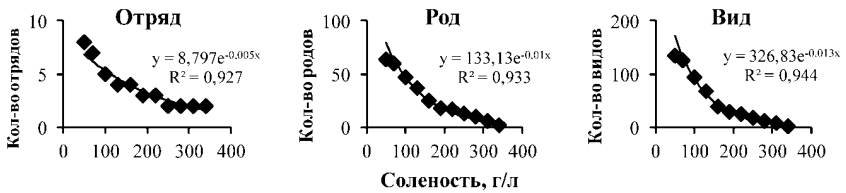


Рисунок 12. Зависимость количества отрядов, родов и видов подтипа Нехарода от солёности

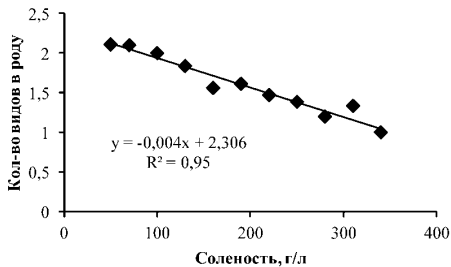


Рисунок 13. Зависимость среднего количества видов в роду у Нехарода от солёности

Общее количество отрядов, родов и видов Crustacea во всех интервалах солёности было выше, чем таковых Нехарода: количество отрядов в среднем выше в 2,2 раза, родов – в 1,4 раза, видов – в 1,8 раз.

Вклад представителей всех типов в общее фаунистическое разнообразие гиперсолёных вод уменьшается с ростом солёности, кроме типа Arthropoda, их вклад увеличивается с 49 до 100% (Рисунок 14).

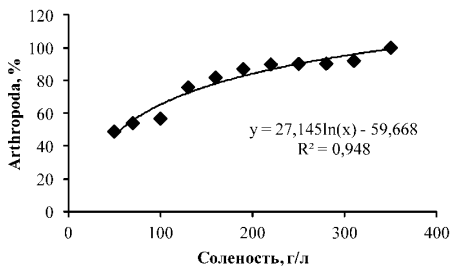


Рисунок 14. Зависимость доли видов Arthropoda в общем видовом разнообразии животных от солёности



Полученные результаты позволяют оценить общие тренды изменения суммарного таксономического разнообразия животных и его структуры с ростом солености, дополняя известные закономерности изменений фауны в диапазоне солености от 0 до 35 г/л (Хлебович, 1974; Хлебович, Аладин, 2010). Эти данные могут помочь повысить эффективность прогнозирования изменений структуры фауны водоемов, происходящих в ответ на колебания соленостного режима водоемов.

**5.2 Глобальное разнообразие паразитических животных в градиенте солености.** Обобщение автором литературных данных, посвященных разнообразию паразитических животных в гиперсоленых водах, позволило установить, что в них суммарно отмечены представители 4 типов, 6 классов, 9 отрядов, 40 родов, 57 видов. 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. Если они имеют свободноживущую стадию и попадают в хозяина из внешней среды, то соленость, вероятно, является важным фактором. Если же хозяин заглатывает личинок вместе с предыдущим хозяином, то соленость среды влияет очень опосредованно. Дальнейший анализ проведен автором совместно для обеих групп.

С ростом солености до 190 г/л достоверно ( $p = 0,005$ ) уменьшается количество типов, классов и отрядов 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 15).

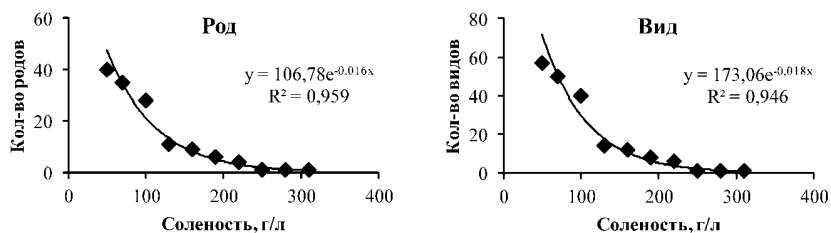


Рисунок 15. Зависимость количества родов и видов паразитических животных от солености

Таким образом, при увеличении солености на 30 г/л количество родов и видов в среднем уменьшилось на 28%. В диапазоне солености от 35 до 220 г/л среднее количество видов в роду составило 1,39 и не зависело от солености, а при более высокой солености 287 г/л остался только один вид *Flamingolepis liguloides* (Gervais, 1847).

**5.3 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 раза 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 больше, чем паразитических. При солености более 160 г/л остается один отряд паразитов цестоды отряда Cyclophyllidea. В диапазоне солености от 35 до 220 г/л количество родов свободноживущих животных в среднем в 10,1 раз выше, чем паразитических, и практически не зависит от солености. При солености более 220 г/л встречаются только цестоды рода *Flamingolepis*. В диапазоне солености от 35 до 220 г/л количество видов свободноживущих животных в среднем в 12,1 раз выше, чем паразитических, и практически не зависит от солености. При солености более 220 г/л остается один вид паразитов – цестода *F. liguloides*. Анализ данных обзорной статьи о количестве видов Copepoda в пресных водах мира показал, что в общем видовом разнообразии виды-паразиты (отряда Siphonostomatoida) составляют 1,4% (Boxshall, Defaye, 2008). Всего в гиперсоленых водах мира существует 112 видов свободноживущих Copepoda и 5 видов паразитических копепод из отряда Siphonostomatoida. Паразитические виды составляют 4,5% от общего числа видов копепод. Этот показатель в 3,3 раза выше, чем в пресных водах.

Следовательно, можно предположить, что в гиперсоленых водах при оценке общего обилия видов без учета паразитических форм, полученные величины будут занижены примерно на 8%.

**5.4 Глобальное и локальное разнообразие животных в градиенте солености.** На всех пространственных масштабах разнообразие животных меняется с ростом солености в гиперсоленых водах (Williams et al., 1990; Pinder et al., 2005; Балущкина и др., 2009; Belmonte et al., 2012; Anufrieva, Shadrin, 2018). С уменьшением пространственного масштаба уменьшается общее количество видов во всех интервалах солености, но тренд остается одинаковым, коэффициенты корреляции достоверны на уровне 0,0001 (Рисунок 16).

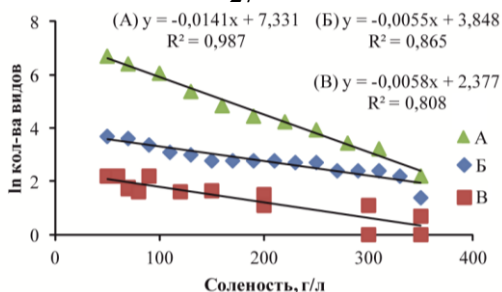


Рисунок 16. Зависимость количества видов от солености на разных пространственных масштабах (А – глобальный масштаб, Б – в гиперсоленых водах Крыма, В – в отдельно взятом крымском гиперсоленом озере)

### 5.5 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 (Zhao, He, 1999; Evagelopoulou et al., 2008; Mokievsky, Miljutina, 2011; Shadrin, Anufrieva, 2013a; El-Shabrawy et al., 2015). Например, в гиперсоленой лагуне Бардавилль (Египет) суммарная численность копепод в планктоне в 90 раз выше, чем в прилегающих районах Средиземного моря (Anufrieva et al., 2018b). При росте солености до определенного значения численность массовых видов увеличивается, а при дальнейшем увеличении солености численность начинает убывать (Barnes, Wurtsbaugh, 2015; Ануфриева, 2016; Ануфриева и др., 2019а). Значение солености, при котором наблюдается максимум численности разных видов, обитающих в гиперсоленых водах, колеблется от 50 до 160 г/л.

С ростом солености доля бентосных животных в общей численности животных уменьшается, а планктонных – увеличивается (Балушкина и др., 2009; Шадрин, Ануфриева, 2018б). Многие донные животные (Nagracicoida, Ostracoda, личинки Chironomidae и др.) при солености 50–70 г/л начинают переходить к планктонному образу жизни (Shadrin et al., 2017, 2019с). Численность рыб и беспозвоночных животных, с ростом солености до определенного значения может увеличиваться. Например, в лагуне Лагартос (Мексика) в той ее части, где соленость была 35–40 г/л, суммарная численность рыб доходила до 47 экз./100 м<sup>2</sup>, а в части с соленостью 90 г/л – до 539 экз./100 м<sup>2</sup> (Peralta-Meixueiro, Vega-Cendejas, 2011). Очевидно, что на распределение животных в градиенте солености влияют и другие факторы.

Таким образом, разнообразие таксонов всех уровней убывает с ростом солености на всех пространственных масштабах. Количественно эта закономерность для таксонов разных уровней проявляется несколько по-разному. Суммарное глобальное разнообразие видов с увеличением солености убывает несколько сильнее, чем в отдельном водоеме, что

вероятно, объясняется наличием большого количества широко распространенных видов среди супергалотолерантных животных. Уменьшение количества паразитических видов с ростом солености происходит быстрее, чем свободноживущих.

## ГЛАВА 6 ЭКОЛОГИЯ ЖИВОТНЫХ ГИПЕРСОЛЕННЫХ МЕСТООБИТАНИЙ

Зооценоз, интегрируя отклики на всех уровнях организации, реагирует на соленость, влияние которой осуществляется как непосредственно на особь, так и опосредовано через влияние на среду. В главе рассмотрены основные пути и механизмы этого влияния.

### 6.1 Эколого-физиологические аспекты влияния солености на животных.

**6.1.1 Факторы, определяющие галотолерантность и распространение животных в гиперсоленых водоемах.** Используя балансово-энергетический подход (Заика, 1985; Шадрин, 2011; Алимов и др., 2013), обобщенно проанализировано прямое влияние солености на животных и их популяции. В отличие от одноклеточных организмов, у животных реализуются два разных механизма осмоадаптации (Хлебович, 1974; Аладин, 1990; Rivera-Ingraham, Lignot, 2017). Животные-осморегуляторы активно регулируют концентрацию солей в жидкостях тела на организменном уровне, а осмоконформеры, как и одноклеточные, осуществляют осмоадаптацию на клеточном уровне, создавая в клетках высокие концентрации осмолитов.

Чем больше соленость отклоняется от оптимальной, тем выше траты на осморегуляцию и общее потребление кислорода (Kokkinn, 1986; Ern et al., 2014; Rivera-Ingraham, Lignot, 2017). Затраты энергии на осморегуляцию могут составлять от 1 до 50% общих энергетических затрат (Ern et al., 2014; Weaver et al., 2016). Животные-осмоконформеры могут сами синтезировать разные вещества-осмолиты или использовать осмолиты, созданные первичными продуцентами (Patrick, Bradley, 2000; Yancey, 2001; Anufriieva, 2015; Rivera-Ingraham et al., 2016). Их использование животными – наименее энергозатратный механизм осмоадаптации (Yancey et al., 2010). В одном и том же таксоне могут быть как осмоконформеры, так и осморегуляторы (Farmer, 1980; Aladin, Potts, 1996; Svetlichny et al., 2012). Активная регуляция является более эффективным механизмом, но требует больших затрат энергии, чем осмоконформность (Rivera-Ingraham, Lignot, 2017).

Для существования организма должно выполняться следующее соотношение (Заика, 1985; Шадрин, 2011; Алимов и др., 2013):

$$R \leq A, \tag{1}$$

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

Уравнение (1) показывает, что у животных, как и у одноклеточных (Oren, 2011), верхний предел солености будет определяться

биоэнергетическими ограничениями. Возможность существования при определенной солености зависит от способности животных получать достаточное количество энергии для компенсации всех трат энергии, включая и на осмотическую адаптацию. В уравнении (1) суммарные траты на обмен ( $R$ ) в значительной степени зависят от эколого-физиологических особенностей вида, а ассимилированная из пищи энергия ( $A$ ) определяется также концентрацией и биохимическим составом пищи (Шадрин, Ануфриева, 2018б). Копеподы *Arctodiaptomus salinus* (Daday, 1885) при высокой концентрации микроводорослей выживали при увеличении солености до 140–150 г/л, а в сосудах, где было меньше микроводорослей, – лишь до 80 г/л (Ануфриева, Шадрин, 2014). Подобное показано и для представителей других таксонов животных (Rippingale, Hodgkin, 1977; Swanson, 1998; Kang, King, 2012; Vieira Junior et al., 2020). Соленость, влияя на ПП, в значительной степени обуславливает структурно-функциональные характеристики зооценоза. Чем выше первичная продукция, тем выше и продуктивность более высоких трофических уровней (Бульон, Винберг, 1981; Алимов и др., 2013). Поэтому в высокопродуктивных гиперсоленых водах часто наблюдаются высокие значения биомассы и продукции животных.

Абсолютный верхний предел солености для видов задается биоэнергетическими ограничениями. Соленость является 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 (Hedgpeth, 1959; Hammer, 1986; Williams, 1998; Anufrieva, Shadrin, 2018). Однако в диапазоне от 35 до 120 г/л соленость не является основным фактором, определяющим видовое разнообразие, а биотические отношения часто играют более важную роль (Williams, 1998; Шадрин, Ануфриева, 2018б; Anufrieva, Shadrin, 2018).

Из этого следует, что у животных верхний предел солености будет определяться биоэнергетическими ограничениями, т.е. возможностью животных получать достаточное количество энергии для компенсации всех трат энергии, включая и на осмотическую адаптацию.

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

$$P = A - R, \quad (2)$$

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

Эксперименты показали, что нет единой зависимости интенсивности обмена  $R$  от солености у животных (Gonzalez et al., 2005; Shock et al., 2009; Svetlichny et al., 2010; Rivera-Ingraham, Lignot, 2017; Ern, Esbaugh, 2018). Эта связь – видоспецифична, и на вид этой зависимости влияют разные факторы.

Энергозатраты на осморегуляцию у животных с активной **осморегуляцией** будут расти с увеличением осмотического градиента (Rivera-Ingraham, Lignot, 2017; Ern, Esbaugh, 2018 и др.). Увеличение трат энергии в период акклимации, в том числе и к новой солености, является известным 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). У осморегуляторов имеется общий тренд увеличения трат на осморегуляцию с ростом солености, но его проявления видо- и местоспецифичны.

У **осмоконформеров** зависимость трат на осмоадаптацию от солености не столь очевидна, как у осморегуляторов. В клетках животных всегда в значительных количествах присутствуют органические осмолиты, играя важную роль в объемном гомеостазе (Чеботарева, 2007). Осмолиты могут накапливаться в клетках животных за счет расщепления сложных молекул на более простые или поступать с пищей (глицерол, бетаин и т. д.) (Yancey, 2001; Yoder et al., 2006; Renault et al., 2016). Некоторые животные-осмоконформеры могут получать осмолиты, поглощая их из РОВ. При повышении солености первичные продуценты интенсифицируют синтез осмолитов, и их доля в биомассе растет (глава 2). 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).

Важной составляющей общего обмена животных являются траты на движение, которые могут превышать сумму всех остальных составляющих общего обмена в несколько раз (Rosewarne et al., 2016; Svetlichny et al., 2017; Hernández-Sandoval et al., 2018). Эти траты определяются характером и интенсивностью двигательной активности животного, которая, в том числе, зависит и от солености. Двигательная активность несколько уменьшается с ростом солености выше оптимальной (Swanson, 1998; McAllen, Taylor, 2001; Zhang et al., 2007; Michalec et al., 2012). В наших исследованиях средняя скорость движения науплиусов и метанауплиусов *Artemia* (длина 0,6–1,5 мм) при солености 70 г/л была на 20% больше, чем при 145 г/л, а для взрослых рачков (длина 9–10 мм) различия составляли 30% (Anufrieva, Shadrin, 2014c).

В опытах с артемией не обнаружили значимой зависимости максимальной скорости движения от солености (Anufrieva, Shadrin, 2014c). Это можно объяснить тем, что, хотя сопротивление жидкости увеличивается с соленостью, препятствуя поступательному движению рачка, из-за этого же сопротивления механизм гребли рачков становится более эффективным (Alexander, 2003; Anufrieva, Shadrin, 2014c). Вероятно, энергетическая эффективность движения рачков практически не зависит от солености, а суммарные траты на движение увеличиваются. Возможность получения необходимого рациона уменьшается. Существует 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). С ростом солености у высокогалотолерантного вида рыб *Atherinella brasiliensis* (Quoy & Gaimard, 1854) в пищевом комке существенно уменьшается доля потребленных животных и увеличивается объем съеденной растительной пищи. Потребление животной пищи требует больших затрат энергии, чем растительной.

Зависимость ассимилированной энергии от концентрации пищевых объектов можно представить следующим образом (Shadrin et al., 2020c):

$$A = \alpha \times C = W_p / (T_1 + T_2), \quad (3)$$

где  $A$  – ассимилированная из пищи энергия,  $\alpha$  – усвояемость пищи,  $C$  – рацион,  $W_p$  – масса (калорийное содержание пищевого объекта),  $T_1$  – среднее время эффективного поиска пищевого объекта,  $T_2$  – среднее время обработки одного пищевого объекта.

Только при высокой концентрации пищевых объектов необходимо учитывать  $T_2$ , в большинстве природных ситуаций допустимо, что  $T_2$  значительно меньше  $T_1$  и этим показателем можно пренебречь (Shadrin et al., 2020c).  $T_1 = 1/\alpha \times V \times n$ , где  $\alpha$  – усвояемость пищи,  $V$  – скорость движения животного,  $n$  – концентрация пищевых объектов.

Тогда уравнение (3) можно записать следующим образом

$$C = W_p \times \alpha \times V \times n, \quad (4)$$

Из уравнения (4) следует, что с уменьшением средней скорости движения рацион будет уменьшаться. Двигательная активность с ростом солености уменьшается (McAllen, Taylor, 2001; Zhang et al., 2007; Michalec et al., 2012), т.е. рост солености будет вести к уменьшению рациона при одинаковой концентрации пищевых объектов. Энергия может также ассимилироваться из ПОВ (Anderson, Stephens, 1969; Хайлов, Ерохин, 1978; Комендантов, Хлебович, 1989), концентрация которого высока в гиперсоленой среде (глава 2). С увеличением солености увеличивается интенсивность потребления ПОВ (Stephens, 1968; Siebers, Bulnheim, 1977).

Максимально возможная соленость, при которой получаемый рацион не будет меньше трат на обмен, будет увеличиваться с ростом концентрации пищи в среде (уравнение 4). В гиперсоленых условиях нередко наблюдаются очень высокие концентрации первичных продуцентов и их одноклеточных потребителей, что может маскировать угнетающий эффект роста солености на рацион животных. Именно энергетические причины определяют галотолерантность животного, хотя действие других факторов среды может модифицировать проявление влияния солености.

Зависимость продукции (суммарно соматической и генеративной) от обмена и ассимилированной части рациона может быть записана в виде

уравнения (2) (Заика, 1985; Шадрин, 2011; Алимов и др., 2013). С ростом солености идет увеличение трат на обмен и уменьшение рациона. Исходя из этого, можно уверенно утверждать, что существует общая тенденция убывания продукции с увеличением солености выше оптимальной, что и подтверждено экспериментально (Normant, Lamprecht, 2006; Barnes, Wurtsbaugh, 2015). Дефинитивная масса определяется суммарной продукцией (суточных приростов массы) за время развития, и дефинитивный размер будет определяться влиянием солености на рост и развитие. При увеличении солености выше оптимальной длительность развития животных разных таксонов обратно коррелирует с соленостью (Kinne, Kinne, 1962; Kokkin, 1986; Papadopoulos et al., 2006; Cartier et al., 2011)

Дефинитивный размер существенно уменьшается с увеличением солености, происходит уменьшение средней массы животных в популяциях и сообществах (Carbonnel, 1983; Herbst, 2006; Anufrieva, Shadrin, 2014a; Barnes, Wurtsbaugh, 2015; Weaver et al., 2016; Shadrin et al., 2019a). Эксперименты с мезокосмами показали, что с ростом солености размер животных убывал (Barnes, Wurtsbaugh, 2015): масса самок *Artemia* в среднем уменьшалась от 0,68 до 0,23 мг, то есть почти в 3 раза. Сходная зависимость отмечена и для личинок *Ephydra* sp.: средняя масса уменьшалась от 1,1 до 0,6 мг, почти в 2 раза. Увеличение продолжительности развития при повышении солености не компенсирует уменьшение интенсивности роста. Зависимость среднего размера тела от солености не всегда является линейной (Rokneddine, 2004; Anufrieva, Shadrin, 2014a).

С увеличением солености максимально возможный размер животного будет уменьшаться. Это уменьшение будет выражено тем сильнее, чем концентрация пищи будет ниже. Из всего этого следует, что уменьшение массы тела позволяет виду существовать в более широких диапазонах солености и концентрации пищи. Этим можно частично объяснить и тот факт, что с ростом солености из сообщества в первую очередь «выпадают» крупноразмерные виды (Плотников, 2016; Shadrin et al., 2019d).

Таким образом, с увеличением солености выше определенного значения траты на обмен увеличиваются, а размер рациона и скорость роста уменьшаются. Увеличение продолжительности развития при повышении солености не компенсирует уменьшение интенсивности роста, за счет чего средний размер тела уменьшается.

## **6.2 Соленость и пространственное распределение животных в водоеме.**

Соленость может рассматриваться как своеобразный экологический фильтр, определяющий возможность существования вида в водоеме, и жесткость действия фильтра усиливается с ростом солености (Шадрин, Ануфриева, 2018б; Anufrieva, Shadrin, 2018; Shadrin et al., 2019b). В целом прямое и опосредованное влияние солености проявляется через взаимодействие факторов, которое можно представить в виде составленной автором схемы (Рисунок 17).



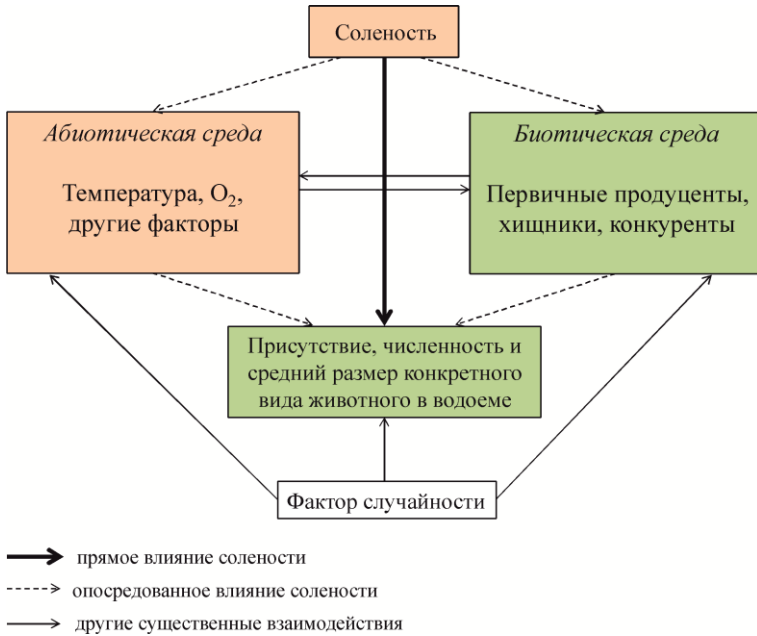


Рисунок 17. Прямое и опосредованное влияние солености на присутствие, численность и средний размер конкретного вида животного в водоеме

Соленость сама по себе не определяет того, будет ли данный вид существовать в конкретном водоеме. В тоже время соленость 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 в наших исследованиях (Рисунки 18, 19).

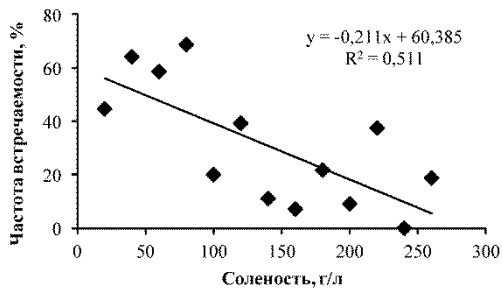


Рисунок 18. Зависимость частоты встречаемости остракоды *Eucypris mareotica* от солености в гиперсоленых водоемах Крыма (Ануфриева и др., 2019)

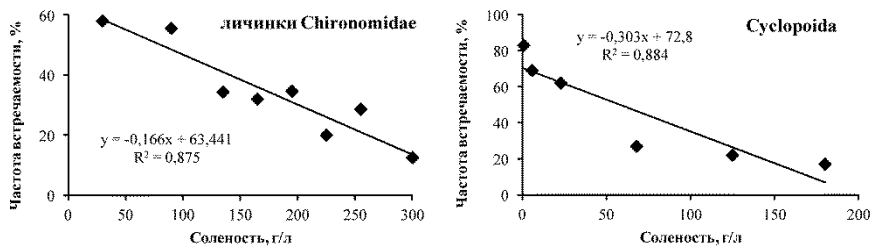


Рисунок 19. Зависимость частоты встречаемости личинок Chironomidae (Shadrin et al., 2017) и Cyclopoida (Ануфриева, 2016) от солености в гиперсоленых водоемах Крыма

Популяции животных распределены в водоеме неравномерно, имеется довольно выраженная горизонтальная и вертикальная структура.

**Горизонтальная структура.** Существуют закономерности распределения животных в градиенте солености. Это, например, видно в гиперсоленом заливе Сиваш (Азовское море), где соленость меняется с севера к югу от 30–40 до 100–110 г/л (Sergeeva et al., 2019; Shadrin et al., 2019c, d; Anufrieva, Shadrin, 2020). С увеличением солености происходит уменьшение общего числа видов животных и нелинейные изменения количественных характеристик численности сообществ и популяций. Мейобентос и макробентос по-разному реагируют на градиент солености, что ведет к уменьшению средних размеров бентосных животных. Отмечены существенные различия в откликах разных таксонов мейобентоса (Shadrin et al., 2019c).

Подобная закономерность показана и для многих других эстуариев и лагун разных регионов в широком диапазоне солености (Carrasco, Perissinotto, 2012; Hossain et al., 2017a, b; Anufrieva et al., 2018b). В лагуне Лагартос (Мексика) количество видов рыб при солености 35–40 г/л составляло 37–40 видов, при солености 60 г/л – 26 видов и при солености 90 г/л – 13 видов (Peralta-Meixueiro, Vega-Cendejas, 2011). В то же время в этой лагуне самая высокая численность рыб (539 экз./100 м<sup>2</sup>) была отмечена при солености 90 г/л, в районе с соленостью 60 г/л она составляла 17 экз./100 м<sup>2</sup>, а с соленостью 35–40 г/л колебалась от 23 до 47 экз./100 м<sup>2</sup>. Резкое уменьшение количества видов рыб с ростом солености выше 40–50 г/л отмечено и в других подобных водных системах (Hedgpeth, 1967; Whitfield et al., 2006). Соленость 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 роста солености 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 солености 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. Соленость может влиять на различные характеристики среды (глава 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). Частота возникновения и продолжительность таких событий может влиять на распределение животных значительно сильнее, чем высокая соленость сама по себе. Распределение видов в градиенте солености может определяться присутствием популяций хищников, которое будет зависеть от их галотолерантности. В заливе Сиваш и озерах Крыма наличие популяции артемии 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; Anufriieva, Shadrin, 2020).

Соленость приобретает критическое значение для вида при достижении 70–220 г/л; у разных видов животных будет свое значение (Barnes, Wurtsbaugh, 2015). Зависимость распределения животных от солености не может быть описана в общем виде, необходимо анализировать конкретные уникальные ситуации. Можно лишь утверждать, что с ростом солености все большее число видов достигает своего критического уровня солености.

**Вертикальная структура.** 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 максимумам концентрации пищевых объектов. Верхний пик связан с повышенной концентрацией фитопланктона, а нижний – пурпурных бактерий. Подобные закономерности вертикального распределения различных возрастных стадий *Artemia* отмечены и в Аральском море (Arashkevich et al., 2009). Эксперименты в высоких (2 м) стратифицированных мезокосмах показали близкие закономерности, молодь часто концентрировалась в верхнем 2 см слое, а взрослые артемии – над хемоклином (Jones, Wurtsbaugh, 2014). Рачки при этом были распределены агрегировано, их «стайки» часто ныряли в

аноксидный слой для питания, так как там концентрация взвешенного органического вещества была в 20–60 раз больше. Артемии в стратифицированной водной толще концентрируются либо у поверхности, либо на границе с аноксидным слоем, где больше пищевых объектов.

Опыты показали, что рост солености ведет к значительному уменьшению вертикальной составляющей движения взрослых *Artemia* (Anufriieva, Shadrin, 2014c). При 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 80% всего времени. Наблюдения за поведением *Artemia* в неглубоких гиперсоленых лужах с развитой донной биопленкой показали, что они концентрируются у дна (Anufriieva, Shadrin, 2014c). Существенное влияние на вертикальное и биотопическое распределение животных в гиперсоленых водоемах Крыма 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 гипоксидные или аноксидные 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.

Таким образом, наличие и распределение видов животных в гиперсоленых водах может определяться соленостью как непосредственно – через ее влияние на физиологическое состояние и двигательную активность животных, так и опосредованно, через влияние солености на абиотические и биотические характеристики среды (Рисунок 17). Распределение животных в гиперсоленых водах, как и в любых других, определяется всей совокупностью действующих факторов, включая фактор случайности. При этом роль и соотношение различных причин в определенной степени зависят от солености.

**6.3 Временная изменчивость видовой структуры и численности животных.** В мелководных гиперсоленых озерах и лагунах соленость 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 широких пределах (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 1, где автором суммированы данные многолетних исследований.

Среди изменений солености можно выделить природные флуктуации и вызванные антропогенной деятельностью (Голубков и др., 2018; Шадрин и др., 2018; Anufriieva, Shadrin, 2020). При этом в широких пределах флуктуируют и другие факторы. Экосистема с ее планктонными и бентосными трофическими сетями сложным образом реагирует на

взаимодействие солёности, температуры и доступности пищевых ресурсов. Это, в частности, показано при анализе многолетней (1994–2018 гг.) динамики экосистемы Большого солёного озера в США (Barrett, Belovsky, 2020). Видовая структура менялась в меньшей степени, чем можно было ожидать при учете только колебаний солёности от 82 до 175 г/л.

Таблица 1. Пределы временной изменчивости солёности в некоторых гиперсолёных озерах Крыма в период с 2004 по 2020 гг.

Озеро/лагуна	Координаты	Солёность, 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

Флуктуации солёности часто приводят к существенной трансформации видовой структуры и биотических отношений, как в водоемах Крыма (Shadrin, Anufrieva, 2013a; Anufrieva, Shadrin, 2020; Anufrieva et al., 2022), так и в водоемах других регионов (Wurtsbaugh, Berry, 1990; Carrasco, Perissinotto, 2012; Anufrieva et al., 2018b; Barrett, Belovsky, 2020). При этом некоторые массовые галотолерантные виды присутствуют в экосистеме в широком диапазоне солёности, но частота их встречаемости и общая численность меняются в широких пределах (Ануфриева, 2016; Shadrin et al., 2017; 2019e; Ануфриева и др., 2019a). Многие виды животных в изменчивых гиперсолёных водоемах в активном состоянии присутствуют очень ограниченное время, когда достигают высочайшей численности, эффективно используя подходящее солёностное «окно» (Ануфриева, Шадрин, 2014; Ануфриева, 2016; Загородняя и др., 2018; Ануфриева и др., 2019a). Основную часть времени многие виды животных могут находиться в покоящемся состоянии, переживая неподходящие условия среды (Shadrin et al., 2015a). Сохраняющиеся в донных отложениях покоящиеся стадии являются памятью экосистемы, которая обеспечивает «сглаживание» резких изменений биотической структуры водоемов (Shadrin et al., 2015a; Shadrin, 2018c).

Следовательно, флуктуации солёности, влияя на животных прямо и опосредованно, приводят к существенной трансформации видовой структуры зооценоза и биотических отношений.

**6.4 Животные в системе биотических связей.** Относясь к гетеротрофному звену, животные характеризуются большим разнообразием биотических связей. 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 (Gao et al., 2017; Anufrieva et al., 2018b; El-Shabrawy et al., 2018; Lopes-dos-Santos et al., 2019; Shadrin et al., 2019e). 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) и для копепод *Leptodiptomus connexus* (Light, 1938), *A. salinus* (Overmann et al., 1999; Tolomeev et al., 2010).

У большинства изученных видов животных широкий пищевой спектр (Belgrano et al., 2005; Gascuel et al., 2005). Например, у остракоды *E. mareotica*, в рацион входят бактерии, планктонные и эпибионтные водоросли, грибы, инфузории, представители различных групп животных (Anufrieva et al., 2018a, c). Не менее широк пищевой спектр у амфиподы *G. aequicauda*; в его состав входят водоросли, детрит, разноразмерные животные, включая планктонные виды размером от 1,0 до 10,0 мм и бентосные от 0,5 до 10,0 мм (Shadrin et al., 2019e; Shadrin et al., 2020c, d, 2021b). Состав рациона вида может существенно различаться 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). Нами 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., 2021b).

**Отношения типа «хищник–жертва»** довольно неплохо изучены в гиперсоленых водах (Por, 1980; Wurtsbaugh, Berry, 1990; Carrasco, Perissinotto, 2012; Голубков и др., 2018; Шадрин, Ануфриева, 2018b; Shadrin et al., 2020c, d, 2021b). Принципиальных отличий от других водоемов в организации системы «хищник–жертва» в гиперсоленых водах нет. При этом в гиперсоленых 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 нашим данным, это в первую очередь амфипода *G. aequicauda* (Shadrin et al., 2019c,d,e; 2021c,d) и остракода *E. mareotica* (Anufrieva 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; Anufrieva, Shadrin, 2020; Shadrin et al., 2019e, 2020c, d). Примеры из собственных исследований даны на рисунках 20–21. Условием существования жертв (например, артемий) при прессе хищников является их большая галотолерантность, способность лучше переносить флуктуации солености.

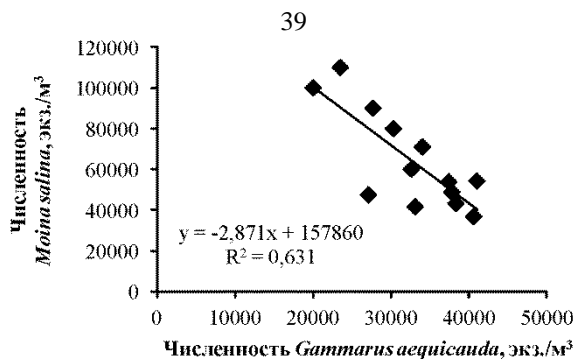


Рисунок 20. Корреляционная зависимость между численностью *Moina salina* и *Gammarus aequicauda* в крымском гиперсоленом озере Мойнаки в июле–августе 2018 г. (Shadrin et al., 2020d)

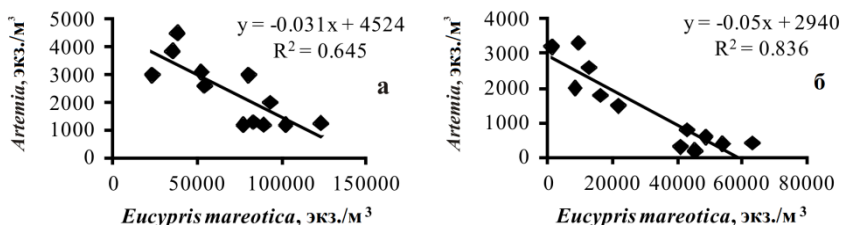


Рисунок 21. Связь между численностью популяций *Eucypris mareotica* и *Artemia* в озере Мойнаки: а – май–сентябрь 1998 г.; б – май–август 1999 г. (Shadrin et al., 2019e)

**Отношения «паразит–хозяин».** Несмотря на небольшое разнообразие животных-паразитов в гиперсоленых водах, они могут играть важную функциональную роль, как и в других водоемах. Например, цестода *Confluarina 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). Заражение цестодами может повышать устойчивость *Artemia* к токсикантам. В экспериментах в широком диапазоне концентраций мышьяка смертность рачков с паразитами (9 видов цестод) была значительно ниже, чем незараженных (Sanchez et al., 2016b).

Другие виды Platyhelminthes и Acanthocephala оказывают не менее существенное влияние на биохимический состав и функциональные характеристики артемий и гаммарусов (Cézilly et al., 2000; Thomas et al., 2010;

Sanchez et al., 2016a). Цесто́ды, при интенсивном заражении артемий и гаммарусов, приводят к смене их окраски с белой на красную. Красные рачки выедаются птицами в несколько раз эффективнее (Cézilly et al., 2000; Sanchez et al., 2009; Thomas et al., 2010).

**Эпибионты животных**, существуя на поверхности своих хозяев, могут ощутимо влиять на поведение этих хозяев, их энергетический баланс, выживаемость, роль в экосистемах (Ковалева, 1983; Weissman et al., 1993; Gilbert, Schröder, 2003; Visse, 2007). В гиперсоленых водоемах Крыма отмечено массовое развитие двух видов сидячих инфузорий – *Acineta (Acinetides) infundibuliformis* (Wang et Nie, 1933) (Phyllopharyngea) и *Cothurnia maritima* Ehrenberg, 1838 (Oligohymenophorea) – на 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. Исследование микробиомов кишечника разных видов животных в гиперсоленой среде по-настоящему еще не начато, появляются первые статьи, касающиеся только *Artemia* spp. (Nougué et al., 2015; Quiroz et al., 2015). Эти исследования показали разнообразие микробиома артемий (Proteobacteria, Bacteroidetes, Firmicutes, Actinobacteria и Cyanobacteria) и его важную функциональную роль.

Таким образом, в гиперсоленых, как и в других, водоемах животные часто играют ключевую роль в трофических сетях. При этом, так как видовое разнообразие животных с ростом солености уменьшается, то роль отдельных видов увеличивается. Полученные данные важны для развития общих концепций водной экологии, а также для оптимизации использования биоресурсов и развития аквакультуры гиперсоленых водоемов.

### **6.5 Влияние животных на среду обитания и круговорот элементов.**

*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, снижая их концентрацию во много раз (Wurtsbaugh, Berry, 1990; Wurtsbaugh, 1992; Балущкина 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, в 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).

Ярким примером влияния вселения артемий на преобразование всех компонент экосистемы является результат совместных с китайскими учеными исследований, проведенных на высокогорном тибетском озере Дангксин Ко (Рисунок 22).



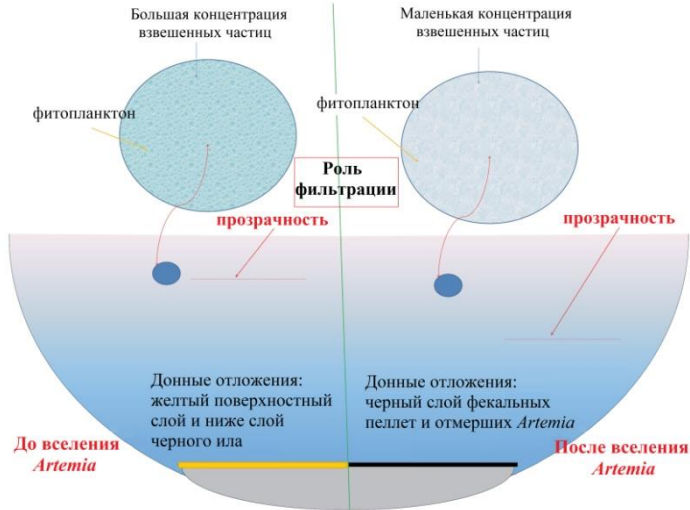


Рисунок 22. Результаты вселения *Artemia sinica* в высокогорное (4 475 м над уровнем моря) тибетское озеро Дангксин Ко (Jia et al., 2015a)

В периоды массового развития остракоды *E. mareotica* существенным образом влияют на концентрацию кальция в воде (Ануфриева и др., 2019a, б), при максимальной численности рачков до более 80% всего кальция водной толщи было аккумулировано в биомассе рачков.

Таким образом, суммирование собственных и литературных данных показало, что массовые виды животных, например, *Artemia* spp. и *Eucypris mareotica*, способны ощутимо влиять на различные параметры среды и круговорот элементов в гиперсоленых водоемах. Знание механизмов и пределов воздействия животных на среду необходимо для прогнозирования отклика экосистем на различные вмешательства и для организации рационального природопользования.

## ГЛАВА 7 РАЦИОНАЛЬНОЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ГИПЕРСОЛЕННЫХ ВОДОЕМОВ

Развитие аквакультуры в гиперсоленых водоемах – перспективный способ использования их биологических ресурсов, который может приносить прибыль в дополнение к производству соли и использованию грязи. В главе 7 дан обзор примеров рационального использования гиперсоленых водоемов в аквакультуре (Zheng, 2014; Shadrin et al., 2016; Shaalan et al., 2018), рассмотрены возможные пути ее развития. Приведен список перспективных видов животных для использования в аквакультуре гиперсоленых вод, он включает представителей следующих таксонов: Anostraca, Anomopoda, Calanoida, Cyclopoida, Harpacticoida, Amphipoda, Decapoda, Chironomidae, Pisces.

## ВЫВОДЫ

1. Гиперсолёные воды являются полиэкстремальными местообитаниями, где солёность, влияя прямо или косвенно на различные абиотические и биотические параметры среды, в значительной степени обуславливает особенности структуры, функционирования и динамики их экосистем.

2. Первичная продукция в гиперсолёных озерах и лагунах может быть очень высокой (до 56 гС/м<sup>2</sup>/день). Соотношение вклада в нее оксигенного, аноксигенного фотосинтеза и бактериородопсиновой помпы зависит от солёности. В синтезируемой биомассе доля веществ-осмолитов увеличивается с ростом солёности и может достигать до более чем 50% биомассы.

3. Среди одноклеточных гетеротрофов в гиперсолёных местообитаниях к настоящему времени отмечено множество групп прокариот, а также 276 видов эукариот: Amoebozoa – 8 видов, Opisthokonta – 18 видов, Excavata – 31 вид, Sar – 219 видов. Верхний предел солёности для встречаемости Amoebozoa – 230 г/л, Opisthokonta – 400 г/л, Excavata – 360 г/л, Sar – 370 г/л. Количество таксонов одноклеточных гетеротрофов с ростом солёности убывает, но их численность в гиперсолёных водах всегда высока.

4. В гиперсолёных местообитаниях к настоящему времени отмечено 12 типов, 25 классов, 83 отряда, 455 родов, 809 видов свободноживущих животных и 4 типа, 6 классов, 9 отрядов, 40 родов, 57 видов паразитических животных. Вклад представителей всех типов животных в общее фаунистическое разнообразие уменьшается с ростом солёности, кроме Arthropoda, доля которых увеличивается с 49 до 100%.

5. Количество таксонов всех рангов с увеличением солёности убывает. На основе анализа литературных данных определены верхние пределы галотолерантности для представителей различных типов свободноживущих животных: Cnidaria, Stenophora, Xenacoelomorpha, Bryozoa – 100 г/л, Annelida – 160 г/л, Platyhelminthes – 190 г/л, Chordata (Pisces) – 220 г/л, Nematoda – 280 г/л, Kinorhyncha – 50 г/л, Rotifera, Mollusca – 310 г/л, Arthropoda – 400 г/л и паразитических животных: Acanthocephala – 75 г/л, Platyhelminthes – 287 г/л, Nematoda – 150 г/л, Arthropoda – 75 г/л.

6. Высокогалотолерантные виды животных могут достигать высокой численности (больше, чем в пресноводных и морских экосистемах) с максимумом при солёности 50–160 г/л. С ростом солёности выше определенного значения доля крупноразмерных видов в сообществе, продукционный потенциал популяций и максимально возможный размер животных в них уменьшаются.

7. В водоемах зависимость количества видов животных от солёности в диапазоне 35–120 г/л может существенно модифицироваться и маскироваться действием других абиотических и биотических факторов. Солёность

однозначно не определяет наличие или отсутствие вида в экосистеме, но существенно влияет на вероятность его присутствия.

8. У животных обмен с увеличением солености выше определенного значения растёт, а возможный рацион при этом снижается. Верхний предел солености для существования организма определяется соотношением необходимых затрат на обмен и возможностью получения энергии из пищи, т.е. с ростом обеспеченности пищей верхний предел галотолерантности может увеличиваться.

9. Отмечены виды животных разных групп: Anostraca, Anomopoda, Calanoida, Cyclopoida, Harpacticoida, Amphipoda, Decapoda, Chironomidae, Pisces, перспективные для использования в аквакультуре гиперсоленых водоемов.

## СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

### Работы, опубликованные в изданиях, рекомендованных ВАК

1. **Ануфриева Е. В.** Cyclopoida в гиперсоленых водоемах Крыма и мира: разнообразие, влияние факторов среды, экологическая роль // Журнал Сибирского федерального университета. Серия Биология. 2016. Т. 9, № 4. С. 398–408.

2. **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.

3. Шадрин Н. В., Сергеева Н. Г., Латушкин А. А., Колесникова Е. А., Киприянова Л. М., **Ануфриева Е. В.,** Чепыженко А. А. Трансформация залива Сиваш (Азовское море) в условиях роста солености: изменения мейобентоса и других компонент экосистемы (2013-2015 гг.) // Журнал Сибирского федерального университета. Серия Биология. 2016. Т. 9, № 4. С. 452–466.

4. **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.

5. 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. 202–212.

6. 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.

7. 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.

8. 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. 2018. № 4. С. 54–62.
9. Шадрин Н. В., **Ануфриева Е. В.** Экосистемы гиперсоленых водоемов: структура и трофические связи // Журнал общей биологии. 2018. Т. 79, № 6. С. 418–427.
10. Шадрин Н. В., **Ануфриева Е. В.** Экосистемная роль пространственно-временной неоднородности в питании планктонных ракообразных // Экосистемы. 2018. Вып. 14 (44). С. 120–129.
11. 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.
12. **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. 2019. № 2. С. 42–49.
13. 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.
14. 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.
15. Шадрин Н. В., **Ануфриева Е. В.** Менеджмент окружающей среды и экология водоемов в поисках ответов на вызовы времени // Экосистемы. 2021. Вып. 25 (55). С. 30–40.
16. 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. 2013. Vol. 13, iss. 4. P. 603–611.
17. **Anufriieva E.** Copepods in hypersaline waters worldwide: diversity, environmental, social, and economic roles // Acta Geologica Sinica. 2014. Vol. 88, suppl. 1. P. 43–45.
18. **Anufriieva 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, no. 1. P. 109–130.
19. **Anufriieva E. V.**, Shadrin N. V. Factors determining the average body size of geographically separated *Arctodiaptomus salinus* (Daday, 1885) populations // Zoological Research. 2014. Vol. 35, no. 2. P. 132–141.
20. **Anufriieva E.**, Shadrin N. Resting stages of crustaceans in the Crimean hypersaline lakes (Ukraine) and their ecological role // Acta Geologica Sinica. 2014. Vol. 88, suppl. 1. P. 46–49.

21. **Anufriieva E. V.**, Shadrin N. V. The swimming behavior of *Artemia* (Anostraca): new experimental and observational data // *Zoology*. 2014. Vol. 117, iss. 6. P. 415–421.
22. El-Shabrawy G., Gohar M., Germoush M., **Anufriieva E.**, Shadrin N. Long-term changes in the saline Lake Qarun (Egypt) // *Acta Geologica Sinica*. 2014. Vol. 88, suppl. 1. P. 180–182.
23. Jia Q., **Anufriieva E.**, Liu S., Liu X., Kong F., Zheng M., Shadrin N. Results of an international introduction of *Artemia sinica* in the high-altitude Tibetan Lake Dangxiong Co: On a base of surveys in 2011 and 2013 // *Acta Geologica Sinica*. 2014. Vol. 88, suppl. 1. P. 74–76.
24. **Anufriieva 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.
25. **Anufriieva E. V.**, Shadrin N. V. Morphometric variability of *Arctodiaptomus salinus* (Copepoda) in the Mediterranean-Black Sea region // *Zoological Research*. 2015. Vol. 36, no. 6. P. 328–336.
26. El-Shabrawy G. M., **Anufriieva 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, iss. 6. P. 1368–1377.
27. 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*. 2015. Vol. 33, iss. 6. P. 1451–1460.
28. 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*. 2015. Vol. 33, iss. 6. P. 1362–1367.
29. **Anufriieva E. V.**, Shadrin N. V. First record of *Ranatra linearis* (Hemiptera, Nepidae) in hypersaline water bodies of the Crimea // *Hydrobiological Journal*. 2016. Vol. 52, iss. 2. P. 56–60
30. 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.).
31. 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.
32. 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.
33. 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.

34. **Anufriieva 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*. 2018. Vol. 17. P. 100–104.
35. **Anufriieva 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*. 2018. Vol. 47, iss. 3. P. 219–229.
36. **Anufriieva E. V.**, Vdodovich I. V., Shadrin N. V. First data on predation of *Eucypris mareotica* (Crustacea, Ostracoda) in hypersaline waters // *Food Webs*. 2018. Vol. 16. P. e00090.
37. **Anufriieva E. V.**, Shadrin N. V. Diversity of fauna in Crimean hypersaline water bodies // *Journal of Siberian Federal University. Biology*. 2018. Vol. 11, no. 4. P. 294–305.
38. **Anufriieva E. V.**, Shadrin N. V. Extreme hydrological events destabilize aquatic ecosystems and open doors for alien species // *Quaternary International*. 2018. Vol. 475. P. 11–15.
39. El-Shabrawy G. M., **Anufriieva 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.
40. 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.
41. 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.
42. 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*. 2019. Vol. 48, iss. 4. P. 305–315.
43. 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*. 2019. No. 420. Art. no. 3 (7 p.).
44. 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 and Management of Aquatic Ecosystems*. 2019. No. 420. Art. no. 36 (14 p.).
45. 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*. 2019. Vol. 154. Art. no. 101811 (9 p.).

46. Shadrin N., Yakovenko V., **Anufrieva E.** Suppression of *Artemia* spp. (Crustacea, Anostraca) populations by predators in the Crimean hypersaline lakes: A review of the evidence // *International Review of Hydrobiology*. 2019. Vol. 104, iss. 1-2. P. 5–13.
47. **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.
48. **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.).
49. Mirzoeva N., Shadrin N., Arkhipova S., Miroshnichenko O., Kravchenko N., **Anufrieva E.** Does Salinity Affect the Distribution of the Artificial Radionuclides <sup>90</sup>Sr and <sup>137</sup>Cs in Water of the Saline Lakes? A Case of the Crimean Peninsula // *Water*. 2020. Vol. 12, iss. 2. Article no. 349 (15 p.).
50. Prazukin A. V., **Anufrieva E. V.**, Shadrin N. V. Is biomass of filamentous green algae *Cladophora* spp. (Chlorophyta, Ulvophyceae) an unlimited cheap and valuable resource for medicine and pharmacology? A review // *Reviews in Aquaculture*. 2020. Vol. 12, iss. 4. P. 2493–2510.
51. 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.
52. Shadrin N., Mirzoeva N., Kravchenko N., Miroshnichenko O., Tereshchenko N., **Anufrieva E.** Trace elements in the bottom sediments of the Crimean saline lakes. Is it possible to explain their concentration variability? // *Water*. 2020. Vol. 12, iss. 9. Article no. 2364 (15 p.).
53. Shadrin N., Mirzoeva N., Sidorov I., Korotkov A., **Anufrieva E.** Natural radionuclides in bottom sediments of the saline lakes. What factors determine their concentration? // *Environmental Earth Sciences*. 2020. Vol. 79, iss. 8. Article no. 168 (12 p.).
54. Shadrin N., Yakovenko V., **Anufrieva E.** Behavior of *Gammarus aequicauda* (Crustacea, Amphipoda) during predation on *Artemia* (Crustacea, Anostraca): New experimental results // *International Review of Hydrobiology*. 2020. Vol. 105, iss. 5-6. P. 143–150.
55. Shadrin N., Yakovenko V., **Anufrieva E.** *Gammarus aequicauda* and *Moina salina* in the Crimean saline waters: New experimental and field data on their trophic relation // *Aquaculture Research*. 2020. Vol. 51, iss. 8. P. 3091–3099.
56. Prazukin A., Shadrin N., Balycheva D., Firsov Y., Lee R., **Anufrieva 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.
57. Shadrin N., Balycheva D., **Anufrieva E.** Microphytobenthos in the hypersaline water bodies, the case of Bay Sivash (Crimea): Is salinity the main

determinant of species composition? // *Water*. 2021. Vol. 13, iss. 11. Article no. 1542 (17 p.).

58. 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*. 2021. Vol. 28, iss. 22. P. 28704–28712.

59. 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*. 2021. Vol. 52, iss. 4. P. 1705–1714.

60. 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*. 2021. Vol. 335, iss. 6. P. 572–582.

61. 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*. 2021. Vol. 177. Art. no. 102121 (7 p.).

62. Anufriieva 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*. 2022. Vol. 14, iss. 3. Article no. 403 (17 p.).