

Министерство сельского хозяйства Российской Федерации
Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение
высшего образования
«Государственный аграрный университет Северного Зауралья»

На правах рукописи

Разова Любовь Фёдоровна

**ОЦЕНКА БИОЛОГИЧЕСКИХ И РЕПРОДУКТИВНЫХ
ОСОБЕННОСТЕЙ АРТЕМИИ СИБИРСКИХ ПОПУЛЯЦИЙ**

Специальность 03.02.08 – экология (биология)

Диссертация на соискание учёной степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель: д.б.н.

Литвиненко Людмила Ильинична

Тюмень, 2022

Оглавление

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ	4
Введение.....	7
Глава 1 ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	14
1.1 Использование артемии в аквакультуре	14
1.1.1 Использования цист и биомассы рачков в аквакультуре.....	14
1.1.2 Разные способы культивирования артемии	16
1.2 Биология артемии.....	23
1.2.1 Таксономия.....	23
1.2.2 Морфология рачков и цист	24
1.2.3 Жизненный цикл и типы размножения.....	35
1.3 Экология и распространение в природе.....	40
1.3.1 Распространение артемии в мире	40
1.3.2 Распространение в России	41
1.3.3 Устойчивость к абиотическим факторам	42
1.4 Репродуктивные характеристики артемии разных популяций и влияние на них абиотических факторов	46
1.4.1 Природные условия	46
1.4.2 Лабораторные условия.....	49
ГЛАВА 2 КРАТКАЯ ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА МЕСТООБИТАНИЯ СИБИРСКИХ ПОПУЛЯЦИЙ АРТЕМИИ	56
2.1 Озера Тюменской области	56
2.2 Озера Курганской области.....	58
2.3 Озера Омской области	64
2.4 Озера Алтайского края.....	67
2.5 Географические и климатические характеристики мест обитания исследованных популяций артемии.....	70
ГЛАВА 3 МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ.....	76
3.1 Пробоподготовка и морфометрия цист	78
3.2 Инкубация цист	79
3.3 Выращивание рачков	80
3.4 Морфометрия науплиусов и рачков.....	83
3.5 Определение репродуктивных параметров.....	84
3.6 Статистический анализ	85
ГЛАВА 4 РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ.....	86
4.1 Морфометрия цист.....	86
4.1.1 Разработка усовершенствованного метода определения морфометрических параметров цист	86

4.1.2 Диаметр цист.....	88
4.1.3 Диаметр эмбрионов.....	93
4.1.4 Толщина хориона	96
4.1.5 Зависимость морфометрических параметров цист от солености рапы озера.....	99
4.2 Морфометрические показатели рачков, выращенных из цист в лабораторных условиях.....	101
4.2.1 Морфометрия науплиусов.....	101
4.2.2 Морфометрия рачков	103
4.2.3 Влияние солености на морфометрию рачков артемии	110
4.3 Репродуктивные особенности артемии сибирских популяций	113
4.3.1 Влияние солености на выживаемость рачков при культивировании	113
4.3.2 Темп роста рачков артемии	115
4.3.3 Репродуктивные характеристики выращенных рачков.....	116
4.3.4 Репродуктивные особенности сибирских партеногенетических популяций	118
4.3.5 Рейтинг популяций по репродукционным показателям	128
ВЫВОДЫ.....	132
ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ	134
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	135

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ

ТФ – Тюменский филиал ФГБНУ «ВНИРО»

АФ – Алтайский филиал ФГБНУ «ВНИРО»

GSL – Great Salt Lake (Большое Соленое озеро в штате Юта, США)

ВБР – водные биологические ресурсы

GTK – гидротермический коэффициент

ПЖ – продолжительность жизни

РП – репродуктивный период

прРП – предрепродуктивный период, сроки созревания

постРП – пострепродуктивный период

Ц% – процент образования цист от всего количества произведенных самкой артемии потомков

t – температура

°C – градус Цельсия

O_2 – содержание кислорода в воде

N – численность организмов;

B – биомасса;

F – показатель плодовитости самок артемий;

$F_{ц.}, F_{я.}, F_{н.}$ – показатели числа цист, яиц и науплиусов в овисаке самок соответственно;

♀ – самка;

♂ – самец;

S – площадь озера;

ПО – перманганатная окисляемость;

БПК₅ – биохимическое потребление кислорода за 5 сут;

Σ_U – сумма ионов;

СН – озеро Соленое Невидимое (Курганская область, Россия);

БМ – озеро Большое Медвежье (Курганская область, Россия);

ММ – озеро Малое Медвежье (Курганская область, Россия);

СВ – озеро Сорочье (Вишняковское) (Курганская область, Россия);

Г – озеро Гашково (Курганская область, Россия);

С – озеро Сиверга (Тюменская область, Россия);

Э – озеро Эбейты (Омская область, Россия);

У – озеро Ульжай (Омская область, Россия);

БЯ – озеро Большое Яровое (Алтайский край, Россия);

К – озеро Кучукское (Алтайский край, Россия);

GSL – озеро Great Salt Lake (США, штат Юта);

M – среднеарифметическое значение;

m – ошибка среднеарифметического значения (стандартная ошибка);

σ – стандартное отклонение;

SD – стандартное отклонение;

C_v – коэффициент вариации, %;

n – количество измерений (объем выборки);

r – коэффициент линейной корреляции;

t_{st} – нормированное отклонение, критерий Стьюдента;

p – уровень значимости, достоверности;

R^2 – коэффициент детерминации;

min – минимальные значения параметра;

max – максимальные значения параметра;

d – диаметр цист, эмбрионов

tl – длина тела;

al – длина абдомена;

aw – ширина абдомена;

de – расстояние между глазами;

ed – диаметр глаз;

fl – длина фурки;

la – длина первой антенны;

hw – ширина головы;

sf – число щетинок на фурке;

al/tl – отношение длины абдомена к общей длине тела (%);

aw/tl – отношение ширины абдомена к общей длине тела (%);

de/tl – отношение расстояния между глазами к общей длине тела (%);

ed/tl – отношение диаметра глаз к общей длине тела (%);

fl/tl – отношение длины фурки к общей длине тела (%);

la/tl – отношение длины первой антенны к общей длине тела (%);

hw/tl – отношение ширины головы к общей длине тела (%);

Введение

Актуальность темы. Развитие аквакультуры в России и в мире тесно связано с наличием стартовых живых кормов. Цисты жаброногого рачка *Artemia*, из которых в течение суток можно получить науплиусы, во всем мире признаны наилучшим живым стартовым кормом для многих видов рыб и ракообразных (Литвиненко, 2009).

Уникальность артемии как кормового объекта объясняется ее неприхотливостью (рачок распространен в соленых водоемах всего мира), устойчивостью к действию неблагоприятных факторов (сухие цисты не теряют жизнеспособность при температуре от -273°C и, при короткой экспозиции, до $+100^{\circ}\text{C}$). Рачки артемии могут жить и размножаться в условиях низкого содержания кислорода, широких колебаний температуры и солености. Все это позволяет получать биомассу рачков артемии и цист, варьируя условиями содержания и выращивания. Высокое значение науплий артемии, как стартового корма для разных гидробионтов, достигается малыми размерами и питательной ценностью. Кроме того, цисты артемии могут храниться длительное время без потери качества (Руднева, 1991).

Главные поставщики цист артемии на мировой рынок — производители США, Китая, России и Казахстана. Ежегодные объёмы добычи в США варьируют в пределах от 4 до 8 тыс. т сырья, в Китае — от 0,5 до 3,0 тыс. т; объёмы вылова России и Казахстана сопоставимы и составляют от 1 до 2,5 тыс. т для каждой из стран. Таким образом, доля стран Таможенного союза ЕАЭС составляет до 30 % мирового производства живых стартовых кормов. На мировом рынке цист Россия занимает третью позицию после США и Китая. Свыше 90 % российского экспорта приходится на КНР и Таиланд. При этом внутренний спрос на живые стартовые корма не превышает 3–5 % от общего объёма производства (Litvinenko et al., 2015; Справка о ННН-промысле ..., 2017).

С 1980-х годов в течение двух десятилетий наблюдался рост продукции мировой аквакультуры со скоростью 5–10 % в год, что привело к увеличению потребности в цистах артемии. С 2000 г. темпы роста аквакультуры снизились до 3–5 % (ФАО, 2020). Однако если в 80-х годах прошлого столетия ежегодное потребление цист артемии было менее 100 т, то к началу века оно достигло 2000 т в сухой массе и более (Van Stappen et al., 2002).

По последним данным (Sorgeloos, Roubach, 2021), по причине расширения инкубационного производства большего числа видов аквакультуры спрос на цисты артемии продолжает расти, и в настоящее время ежегодное потребление оценивается в 3500–4000 т (сухой массы). Благодаря этим цистам ежегодно выращиваются более 900 миллиардов личинок ракообразных и мальков рыб. В настоящее время промысел цист осуществляется на Большом Соленом озере (штат Юта, США), на нескольких крупных соленых озерах и прибрежных соляных заводах в Азии. В связи с изменением климата континентальные соленые водоемы находятся под постоянной угрозой высыхания. Учитывая, что примерно 90 % нынешней продукции артемии добывается во внутренних соленых озерах, будущее аквакультуры может оказаться под угрозой и требует срочного внимания.

Для решения этих проблем создается под эгидой ФАО международный консорциум ученых и практиков всего мира, в который входит также и Россия. Помимо сохранения биоразнообразия артемии и использования научно-обоснованных принципов для устойчивого сбора природных запасов цист, первоочередными задачами этого консорциума будут: изучение влияния изменения климата на производство артемии; развитие как экстенсивного (пастбищного), так и интенсивного выращивания артемии; исследования, направленные на отбор наиболее устойчивых и продуктивных штаммов; селекция артемии для целей аквакультуры (Sorgeloos, Roubach, 2021).

Высокая стоимость цист, доступность для сбора береговых выбросов, значительная территория, на которой расположены озера, создают предпосылки для нелегального промысла этого ценного вида биоресурсов. Для предотвращения этого российскими учеными предпринимаются попытки популяционной идентификации цист артемии различными методами, в том числе морфологическими.

О важности артемии для аквакультуры России свидетельствуют факты отнесения ее в 2009 г. приказом Росрыболовства № 191 к ценным видам биоресурсов, а в 2019 г. постановлением Правительства РФ № 401 — к стратегически важным ресурсам. В России основные промысловые водоемы сосредоточены на юге Западной Сибири на территории от Урала до Саян. Рассредоточение биоресурсов артемии на значительной площади, а также доступность цист для промысла способствуют нелегальному промыслу.

В связи с этим, разрабатываются, как способы выращивания артемии для получения цист и биомассы рачков в искусственных и естественных условиях (Литвиненко, Куцанов, 2019; Литвиненко и др., 2019, 2021; Sorgeloos et al., 1986; Van Stappen et al., 2019; Camara, 2020; Litvinenko et al., 2021 и др.), так и способы популяционной идентификации (Егоркина и др., 2008; Литвиненко и др., 2018; Vanhaecke, Sorgeloos, 1980; Boyko et al., 2014; Asem et al., 2020; Litvinenko et al., 2021 и др.), в том числе для предотвращения ННН-промысла. При проведении таких работ очень важно знать продукционные и морфологические показатели разных популяций и видов артемии.

Степень разработанности темы исследования. Изучение биологических особенностей природных популяций артемии довольно широко представлено как в зарубежной (Sorgeloos et al., 1986; Van Stappen, 2002; Cohen, 2012; Shadrin et al., 2012; Zheng, Sun, 2013 и др.), так и в отечественной литературе (Соловов, Студеникина, 1990; Веснина, 2002; Литвиненко и др., 2009; Руднева и др., 2020 и др.). Также достаточно полно в зарубежной литературе представлены репродуктивные характеристики

отдельных видов и популяций артемии, полученные в условиях культивирования рачков. По российским популяциям такие данные в основном отсутствуют. Вместе с тем, изучение биологических особенностей сибирских популяций артемии и их репродуктивных характеристик в экспериментальных условиях позволят не только получить новые знания, но и предложить для производства наиболее продуктивные популяции.

Цель исследований – оценка биологических особенностей и репродуктивных характеристик артемии сибирских популяций.

Задачи исследований:

- усовершенствовать методологию по определению морфометрии цист и репродуктивных характеристик рачков артемии при их искусственном выращивании;
- оценить морфологический полиморфизм цист и выращенных рачков; выявить признаки, позволяющие дифференцировать разные популяции;
- определить репродуктивные показатели артемии сибирских популяций;
- определить факторы, влияющие на морфометрию цист, на продукционные показатели и морфометрию выращенных рачков артемии;
- выявить репродуктивные особенности сибирских партеногенетических популяций артемии и сравнить их с бисексуальной американской популяцией;
- составить рейтинг сибирских популяций по репродуктивным характеристикам для использования в аквакультуре.

Научная новизна. Впервые изучены репродуктивные показатели артемии сибирских популяций, выращенной в условиях культуры. Впервые изучена возможность популяционной идентификации по репродуктивным показателям и морфометрии цист и рачков артемии. Впервые определено влияние солености воды озер (местопроисхождения цист) на морфометрические параметры цист и выращенных из цист рачков артемии

сибирских популяций. Составлен рейтинг сибирских популяций по репродуктивным характеристикам артемии.

Теоретическая и практическая значимость работы. Полученные в работе данные по репродуктивным параметрам артемии сибирских популяций, по влиянию солености рапы на морфометрию цист и выращенных рачков вносят определенный вклад в развитие, как продукционной гидробиологии, так и экологии в целом. Получены новые данные по морфометрии рачков и цист артемии из разных популяций, которые послужат исходным материалом при разработке методов популяционной идентификации и дифференциации.

Результаты исследования могут быть использованы при выборе наиболее продуктивного объекта для аквакультуры. Полученные результаты используются в ФГБОУ ВО «ГАУ Северного Зауралья» для направления подготовки 35.03.08 «Водные биоресурсы и аквакультура» по дисциплинам бакалавриата «Гидробиология» и «Промысловые беспозвоночные».

Работа выполнена в рамках государственного задания Тюменского филиала ФГБНУ «ВНИРО» («Госрыбцентр») по прикладным темам «Совершенствование системы регулирования промысла и повышение эффективности использования ресурсов промысловых беспозвоночных гипергалинных водоемов Российской Федерации» и «Разработка технологической документации по выращиванию рачка артемии в условиях Юга России, Республики Крым, Сибири» (№ 076–00005–20 ПР).

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Соленость материнской рапы влияет на некоторые морфометрические параметры цист и рачков артемии, выращенных из цист.
2. Сибирские популяции артемии отличаются от американской (*Artemia franciscana*) отсутствием самцов, низким живорождением, высоким цистообразованием.
3. Внутрипопуляционная изменчивость морфометрических параметров цист в большинстве случаев не позволяет достоверно дифференцировать

популяции по этому признаку, из шести изученных популяций только цисты двух озер отличались по диаметру цист и толщине хориона.

Апробация работы. Результаты исследований докладывались на заседаниях кафедры «Водные биоресурсы и аквакультура» ГАУ Северного Зауралья в 2015–2020 гг., а так же на международных и всероссийских научно-практических конференциях: «Актуальные вопросы науки и хозяйства: новые вызовы и решения» (Тюмень, 2016, 2017, 2018, 2019); на третьей международной школе молодых ученых и специалистов по рыбному хозяйству и экологии (Звенигород, Московская область, апрель 2018). В межвузовском конкурсе выпускных квалификационных работ (Калининград, 2018) было присуждено III место за работу «Экспериментальные исследования биологических особенностей артемии сибирской популяции». Работа была представлена на конкурсе «УМНИК-2019» с темой «Идентификация популяционной принадлежности артемии водоемов России по цистам».

Публикации. По теме диссертации опубликовано 10 работ, в том числе 4 статьи в журналах, включенных в перечень ВАК РФ, 1 статья — в журнале, индексируемом в базе Scopus.

Личный вклад. В основу настоящей работы положены собственные исследования автора, который принимал непосредственное участие в составлении методики проведения опытов; самостоятельно проводил лабораторные исследования и наблюдения; обобщил и проанализировал экспериментальные данные, подготовил публикации, сформулировал выводы и написал текст диссертации.

Объем и структура диссертации. Работа изложена на 172 страницах, состоит из введения, 4 глав, заключения, практических рекомендаций, содержит 25 таблиц, 41 рисунок, приложения. Список литературы включает 190 источников, в том числе 111 иностранных, и 13 электронных ресурсов.

Благодарности. Автор выражает искреннюю благодарность и признательность научному руководителю — доктору биологических наук

Людмиле Ильиничне Литвиненко за помощь и ценные советы, а также сотрудникам лаборатории промысловых беспозвоночных Тюменского филиала ФГБНУ «ВНИРО» («Госрыбцентр») за помощь в отборе проб цист и проведении экспериментов.

Глава 1 ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1 Использование артемии в аквакультуре

1.1.1 Использования цист и биомассы рачков в аквакультуре

Артемия как кормовой объект обладает исключительными свойствами, среди которых выделяются следующие: сухие цисты артемии можно транспортировать в любые районы и получать из них живых науплиусов с помощью простых методов; науплиусы и взрослые особи артемии медленно плавают; артемия имеет мягкие ткани; артемия может быть использована для кормления как морских, так и пресноводных объектов, так как ее науплиусы в течение нескольких часов способны жить в пресной воде; артемия обладает высокой скоростью роста и размножения; артемия обладает полноценным химическим составом с высоким содержанием незаменимых аминокислот, белка, витаминов, гормонов, а также полиненасыщенных жирных кислот, необходимых для роста и развития объектов аква- и марикультуры (Руднева, 1991).

Артемия была известна человеку на протяжении веков, есть достоверные сведения, что в прошлом артемия использовалась в пищу и людьми. Американские индейцы, жившие на берегу Большого Соленого озера в штате Юта, охотно ели артемию. Арабы в долине Нила готовили из нее пасту, напоминающую соленую сельдь. В настоящее время в числе важнейших задач, поставленных перед международным сообществом ученых (Sorgeloos, Roubach, 2021), является изучение возможности использования биомассы артемии в качестве ценного белкового продукта в местных рационах питания человека.

Артемия — излюбленный корм многих водоплавающих птиц, и в частности — фламинго (Соловов, Студеникина, 1990). Использование артемии в качестве корма для личинок культивируемых рыб началось только в 30–40-х годах прошлого века. Первые опыты заготовки цист артемии проводились на Большом Солёном озере (Great Salt Lake) в штате

Юта, США. Объёмы первых заготовок цист составляли около 16 т (Van Stappen, 1996).

Известно, что за рубежом более чем 500 компаний выращивают артемию. Продукция артемиеводства — востребованный товар, имеющий хороший и постоянный рынок сбыта (Ковачева и др., 2019).

При кормлении личинок и молоди различных видов рыб и ракообразных используют покоящиеся (диапаузирующие) яйца (цисты), из которых получают суточные науплиусы артемии (Гунько, Плескачевская, 1962).

Помимо наиболее распространенного кормления науплиусами, практикуется использование сухих декапсулированных цист, биомассы рачков ювенильных и взрослых стадий артемии (Dhert et al., 1997; Vanhaecke et al., 1995; Verreth, Den Bieman, 1987).

Декапсулированные цисты (цисты без оболочки) можно использовать в стартовом кормлении; однако быстрое оседание цист может вызвать их недоступность для планктонных личинок, если цисты не были предварительно высушены. Основным преимуществом таких цист является то, что даже цисты с плохим качеством вылупления могут по-прежнему использоваться в качестве источника пищи. Этот продукт имеет большой потенциал, особенно в производстве декоративных рыб, поскольку дает возможность выращивать личинок высшего качества (Dhert et al., 1997).

О важности артемии и ее цист для аквакультуры свидетельствует и тот факт, что в 2009 г. приказом Росрыболовства № 191 артемия была отнесена к ценным видам биоресурсов, а в апреле 2019 г. постановлением № 401 Правительства Российской Федерации артемия и ее яйца (цисты) вошли в список стратегически важных ресурсов (официальный интернет-портал информации www.pravo.gov.ru 09.04.2019 № 0001201904090013). Кроме этого, Приказом Минсельхоза России от 23 октября 2019 г. № 596 утвержден Перечень особо ценных и ценных видов водных биоресурсов, в который вошли биоресурсы артемии и артемия на стадии цист. Все эти

правовые акты возлагают как ответственность на пользователей ресурсов, так и способствуют снижению незаконного вылова. В связи с этим актуальными являются предложения некоторых ученых о необходимости сопровождать распространяемые партии цист артемии паспортами с указанием не только места и сроков сбора, но и биохимического состава науплиусов, как это принято для сухих кормов (Остроумова, 2014).

1.1.2 Разные способы культивирования артемии

Культивирование артемий развивается по трём основным направлениям:

- получение науплиусов методом инкубации цист для кормления личинок рыб и ракообразных;
- экстенсивное выращивание в прудах и озерах;
- интенсивное выращивание в бассейнах и установках с открытыми или замкнутыми системами водоснабжения.

В середине 50-х годов прошлого века начались первые попытки культивирования артемии для производства цист в регионе залива Сан-Франциско (Ковачева и др., 2019).

С целью экстенсивного получения продукции цист артемии и биомассы рачка специалистами Референтного Центра «Артемия» (г. Гент, Бельгия) был предложен метод заселения (инокуляции) солёных прудов, солеварен и водоёмов-испарителей науплиусами артемии в качестве добавочной продукции при производстве соли. Предприятия, где очищенную соль получают при выращивании артемии, имеют положительный успех в Азии (Тайланд, Филиппины, Бирма, Вьетнам) и Центральной Америке (Коста-Рика). Производство артемии методами аквакультуры существует также в Австралии, Мадагаскаре, Перу, США, Иране, Китае, на Багамских островах и в других странах, однако точные данные об объёмах производства артемии методами аквакультуры в большинстве случаев отсутствуют (Ковачева и др., 2019).

Основными принципами для производства артемии во временных солевых хозяйствах являются (Sorgeloos et al., 1986):

- глубина 40–50 см (лучше увеличить до 70–100 см),
- соленость 100–180 г/дм³;
- отбор подходящих рас, адаптированных к местным условиям или в зависимости от поставленной цели (например, надобность в мелких науплиусах для кормления личинок морских рыб);
- проведение ранней интродукции науплиусов на первой стадии в количестве 5–20 экз./л;
- повышение солености для создания стресса, приводящего к вымету цист.

Ежегодно в мире заготавливается около 200 млн т соли (Sorgeloos et al., 1986). Для промысла соли используется технология выпаривания морской воды в прудах. При отсутствии артемии в прудах с высокой соленостью наблюдается цветение фитопланктона, что приводит к ухудшению условий осаждения соли и к ее загрязнению. Интродукция артемии в такие пруды способствует быстрому очищению воды от фитопланктона. В результате фермеры имеют тройную выгоду: чистую соль, продукцию рачков и цист.

В работах зарубежных авторов (Sorgeloos et al., 1986; Tackaert, Sorgeloos, 1991) подробно освещаются элементы интенсивного выращивания артемии: способы известкования, внесения органических и минеральных удобрений, интродукции, сбор продукции, контроль за качеством. Также приводится способ строительства прудов с учетом водоснабжения, состояния почв.

Использование комплекса органических удобрений позволило получить до 7 т рачков артемии в сырой массе с 1 га пруда при солености 60–80 ‰, при более низкой солености появились хищники (Jumalon et al., 1987).

Эксперимент по выращиванию артемии в соляных прудах Тайланда, оставшихся после разработки подземных соляных месторождений, также

показал перспективность такого выращивания. За 45 дней было получено 20 кг цист (10 кг в сухой массе) на площади пруда 0,25 га (размеры 70 x 35 м, глубина — 20–30 см, начальная солёность 70 ‰). Продуктивность составила 80 кг/га за 1,5 месяца. Авторы рекомендуют выращивание проводить в зимний период, чтобы увеличить продолжительность сухого сезона (Vos, Tunsutapanit, 1979).

Наиболее успешно последний вариант (водоем-испаритель) культивирования развивался во Вьетнаме. Первые работы в дельте Меконга были начаты в 1980-х г., а к 2001 г. площадь производства составляла более 1000 га соляных полей на берегах Винь-Чау и Бак-Лиу. Производительность водоёмов составляла почти 50 т сырых цист (Ноа, 2013).

В Бразилии в выпариваемый пруд (20 га, глубина 35–40 см) вселили науплиусы *Artemia franciscana* Kellogg, 1906 плотностью 3 экз./л. При солёности 100–120 ‰, температуре 38 °С, удобрении птичьим пометом (500 кг/га), мочевиной (50 кг/га), тройным суперфосфатом (15 кг/га) получили продукцию цист (в сухой массе) 1–5 кг/га в месяц, биомассу рачков (в сырой массе) — 400–500 кг/га (Camara, De Medeiros Rocha, 1987).

Интродукция науплиусов артемии *A. franciscana* в выпариваемые пруды на Филиппинах была наиболее успешной при плотности вселения — 50 науплиусов/л (Jumalon, Robles, 1983).

В настоящее время цисты и биомасса рачков артемии могут быть получены практически естественным (экстенсивным) способом в прибрежных солеварнях (Ковачева и др., 2019).

Выращивание артемии в заводских условиях широко освещено в зарубежной литературе (Sorgeloos et al., 1986; Lavens, Sorgeloos, 1987; Lavens, Sorgeloos, 1991; Dhont, Lavens, 1996) и содержит следующие технологии:

- в конструкциях без обновления воды, с аэрацией, при использовании эрлифтов (максимальная плотность 5 тыс. науплиусов/л; получаемая продукция: 5–7 кг/м³ биомассы рачков за две недели культивирования);

- при проточном культивировании при использовании больших запасов минеральной теплой воды (максимальная плотность науплиусов 15–20 тыс. шт./л; получаемая продукция: 25 кг/м³ биомассы рачков за две недели культивирования);

- в условиях УЗВ (максимальная плотность науплиусов 15–20 тыс. шт./л; получаемая продукция: 20 кг/м³ биомассы рачков за две недели культивирования).

Интродукция *A. franciscana* и партеногенетической популяции Mariout в бетонные пруды с водой с разной соленостью 80 и 120 ‰ в условиях Египта (район восточной части Александрии) показали, что у штамма *A. franciscana* соленость не оказала влияние на продуктивность цист, в то время как партеногенетическая популяция при высокой солености дала большую продуктивность. Партеногенетическая популяция (Mariout) имела более высокую выживаемость и продуктивность по сравнению с популяцией *A. franciscana* (El-Bermawi, 2014).

Таким образом, литературные данные свидетельствуют о выращивании артемии в соленых прудах, расположенных в основном в тропической и субтропической зонах. Технологии основаны на выпаривании соли из морской воды, а культивирование артемии в них выполняет две функции: очищение соли и получение дополнительной продукции в виде биомассы рачков и цист. Использование таких технологий на территории России возможно лишь в Черноморско-Каспийском бассейне. Специфика климата Западной Сибири и отсутствие морской воды не позволяет использовать эти технологии.

Аквакультура в России сегодня находится в стадии интенсивного развития. Так, по данным Росрыболовства и Российского рыбопромышленного комплекса (<https://fish.gov.ru/>) в 2020 г. объём её продукции увеличился на 14,6 % по сравнению с предыдущим годом, составив, 328,6 тыс. т. Однако, по экспертной оценке, на данный момент потребность российского рынка в сухих цистах артемии для аквакультуры

ограничена 40–45 т в год, что не превышает 10 % от объёма добычи их в России. При самом оптимистичном прогнозе развития индустриальной аквакультуры, марикультуры рыб и ракообразных потребление цист артемии к 2030 г. не превысит 250 т в год (Ковачева и др., 2019).

В то же время разработка технологий пастбищной аквакультуры артемии в Российской Федерации представляет всё больший интерес, имея в виду перспективы дальнейшего наращивания объёмов производства в аквакультуре (Ковачева и др., 2019).

В 60-е г. прошлого столетия в России рассматривалась возможность культивирования артемии в заводских условиях. Обзор литературных данных (Ивлева, 1969), наряду с суточными рационами артемии в зависимости от концентрации пищи, среды для культивирования, видов водорослей, температуры выращивания содержит опыт выращивания (Нечаев, 1961), в результате которого за 1,5 месяца культивирования были собраны 235 кг артемии в трех бассейнах общей площадью 300 м² при глубине 0,3 м; в среднем в сутки собиралось 50 г/м³ рачков.

В другом опыте (Гуныко, 1962), в цементные бассейны в июне были внесены цисты артемии (по 100 г на 1 м³). 22 июля начался процесс живорождения науплиусов, продолжавшийся по 11 августа. Всего было собрано 0,5 кг/м³ биомассы рачков. При использовании минеральных удобрений, продукция увеличилась в 1,2–2,2 раза.

Известен патент на изобретение (Борисенко, 2007), в котором предусмотрено круглогодичное выращивание артемии с применением различных искусственных емкостей: подготовка и использование среды с близкими к природным характеристикам, внесение в среду цист или науплиусов (личинок) артемии, дополнительная инсоляция емкостей, дополнительная аэрация среды, внесение кормов, минеральных добавок, витаминов. В патенте применяется разомкнуто-замкнутая технология выращивания, обеспечивающая возможность использования как непригодных производственных помещений, так и больших

емкостей — от садков (вместимостью более 0,5 м³) до бассейнов (свыше 1000 м³).

Ввиду низкой рентабельности заводской метод выращивания цист артемии не получил развитие ни в России, ни за границей.

Эксперименты по выращиванию артемии в прудах и природных соленых водоемах России начались еще в 60-х г. прошлого столетия и продолжаются до сих пор.

В Крыму выращивание рачков артемии с целью получения цист проводилось на Сакском и Сивашском солезаводах в 1967 г. в прудах-аккумуляторах в рамках опытных работ. Эффективность выращивания колебалась в широких пределах от 4 до 384 млн цист/л и зависела от конкретных условий среды (Соловов, Подуровский, Ясюченя, 2001).

В соленых водоемах Калмыкии был разработан способ разведения цист артемии, согласно которому в инкубационный раствор, содержащий 25–30 г соли на 1 л воды добавляют цисты артемии в количестве не более 2,5 г цист на 1 л раствора и активатор (аскорбат натрия) в количестве 0,4–0,9 г на 1 л раствора. Дальнейшее разведение артемий проводили в естественных водоемах (Способ разведения цист артемии в соленых водоемах Калмыкии. Патент, 2017). Недостатком способа является то, что при внесении науплиусов в естественный водоем с высокой биомассой артемии эффективность получения дополнительной продукции значительно снижается.

Для водоемов Западной Сибири приводится способ разведения артемии в искусственно созданном пруду площадью 0,01–10 га, соединенным каналом или системой трубопроводов с расположенным на расстоянии 500 м природным водоемом с артемией (Корляков и др., 2017).

Согласно последним разработкам (Litvinenko et al., 2021; Litvinenko, Zenkovich, 2021), экстенсивное выращивание артемии в соленых природных водоемах умеренного климата в промышленных масштабах возможно. Круглогодичный мониторинг популяций артемии (Boyko et al., 2012;

Litvinenko et al., 2013; 2015; 2016), проведенный в течение ряда лет в водоемах Западной Сибири способствовал выявлению особенностей в развитии артемии: прерывистость жизненного цикла рачков в зимний период, мощная первая генерация из вылупившихся цист и низкая численность последующих. Эти данные послужили основой для разработки технологии выращивания артемии в природных водоемах с местными популяциями (Kutsanov, Litvinenko, 2017; Litvinenko et al., 2020 b). Технология предусматривает проведение инкубации цист вблизи природного водоема и выпуск науплиусов непосредственно в рапу озер. Перспективность этого направления культивирования связана с получением дополнительной продукции цист без затрат на увеличение кормовой базы артемии, поскольку в высокопродуктивном водоеме с высокой соленостью после отмирания предыдущих генераций остается большое количество неразложившейся органики.

Результаты полевых экспериментов по выращиванию артемии на нескольких озерах Западной Сибири показали, что от каждого внесенного 1 кг сухих цист можно через 2–3 месяца (июль – сентябрь) получить не менее 12-13 кг цист в сырой массе (Litvinenko et al., 2015; Kutsanov, Litvinenko, 2017; Литвиненко, Куцанов, 2019; Литвиненко и др., 2019; Litvinenko et al., 2020 a; Литвиненко и др., 2021).

Таким образом, в связи с поступательным развитием аквакультуры как в мире, так и в России, потребность в дополнительной продукции цист артемии будет только возрастать; а чтобы предотвратить дефицит цист необходимы исследования в области изучения репродуктивных характеристик сибирских популяций для выявления наиболее продуктивных популяций, которые будут предложены в качестве объекта аквакультуры.

1.2 Биология артемии

1.2.1 Таксономия

Артемия — один из древнейших видов, населяющий гипергалинные водоемы и широко распространенный на всех континентах кроме Антарктиды. По систематическому положению рачок артемия относится к типу членистоногих (*Arthropoda*), подтипу ракообразных (*Crustacea*), классу жаброногих (*Branchiopoda*), подклассу саркострака (*Sarcostraca*), отряду жаброногов (*Anostraca*), подотряду (*Artemiinae*), семейству артемиевые (*Artemiidae*), роду артемия (*Artemia*) (Zhang, 2013).

Видовая принадлежность артемии до конца не выяснена. Иоганн Альберт Шлоссер сделал первое описание артемии в 1755 г. на собранном материале из солнечных солеварен недалеко от Лимингтона, Англия, Великобритания (Kuenen, Baas-Becking, 1938). Ранее считалось, что существуют только один вид *Artemia salina* Linnaeus, 1758 (Persoone, Sorgeloos, 1980). Однако проведенные биохимические, цитологические и генетические исследования, обнаружили разобщенность видов (Abreu-Grobois, 1987; Pilla, 1992; Pilla, Beardmore, 1994). К настоящему времени в соленых водоемах разных стран и континентов выделено несколько видов рода артемии – *Artemia franciscana* Kellogg, 1906; *A. sinica* Cai, 1989; *A. urmiana* Günther, 1899; *A. persimilis* Piccinelli and Prosdocimi, 1968; *A. salina* Linnaeus, 1758; *A. tibetiana* Abatzopoulos, Zhang and Sorgeloos, 1998; *A. species* Pilla and Beardmore, 1994. Партеногенетические расы принято объединять в одну общую группу неопределенных видов: *A. parthenogenetica* Bowen and Sterling, 1978 (Barigozzi, 1974; Bowen, Sterling, 1978; Lavens, Sorgeloos, 1996 и др).

Тем не менее в рыбоводстве при работе с живыми кормами артемию и сейчас часто называют *Artemia salina*, в то время как правильнее было бы ограничиться родовым названием (*Artemia*), если нет конкретных указаний о ее видовой принадлежности. Это касается и артемии из ряда водоемов России и СНГ (Литвиненко и др., 2000).

Позже *A. franciscana*, вследствие интродукции в пруды при производстве соли, а также использования ее в аквакультуре, стала появляться в природных водоемах по всему миру. Об этих инвазиях свидетельствует целый ряд исследований (Amat et al., 2005; Mura et al., 2006). Отличить такие инвазии позволяет генетический анализ (Abatzopoulos et al., 2002; Gajardo et al., 2004; Baxevanis, Kappas, Abatzopoulos, 2006; Munoz et al., 2010).

Вид *A. sinica* представлен в Центральной и Восточной Азии, *A. urmiana* — в Ираке, *A. persimilis* — в Аргентине, *A. parthenogenetica* распространена в Европе, Африке, Австралии, Азии, в том числе и в России (Lavens, Sorgeloos, 1996; Литвиненко и др., 2000). Так же в России встречаются три вида: в водоемах Крыма *A. salina* и *A. urmiana*; в Туве (оз. Сватиково) — *A. sinica* (Литвиненко и др., 2009; Литвиненко и др., 2018).

На необходимость идентификации коммерческих образцов цист артемии было еще указано в 2004 г. (Ксяомей и др., 2004). К этому времени на мировой рынок стали поступать различные виды и расы артемии, как с американского континента, так и из Азии (Западная Сибирь, Казахстан, Туркменистан, Китай). По некоторым характеристикам эти цисты значительно отличались от цист Great Salt Lake (США, Юта), являющихся «стандартом» в аквакультурной практике. Это касается особенностей диапаузы, цвета хориона, биометрии цист и науплиусов, содержания высоконенасыщенных жирных кислот, плавучести, процента и скорости выклева и т.д.

1.2.2 Морфология рачков и цист

Цисты

Ценность артемии определяется ее химическим составом, который характеризуется достаточно высоким содержанием белков, жиров, незаменимых аминокислот и жирных кислот, витаминов, гормонов, других биологически активных соединений (Руднева, 1991).

Цисты артемии в большом количестве содержат железо, связанное с хорионом. У науплиусов этот показатель снижается (Руднева, 1991).

В цистах артемии содержится значительное количество липидов. Основной липидной фракцией в цистах артемии являются триацилглицерины, служащие запасными источниками энергии (Руднева, Щепкина, 1990). В период интенсивного роста, особенно в первые сутки, концентрация липидов снижается в пределах 10–20 % (Sorgeloos, 1980).

Оболочка цист (рисунок 1) имеет три хорошо различимых слоя: хорион, внешняя кутикулярная мембрана и эмбриональная кутикула (Sorgeloos et al., 1986).

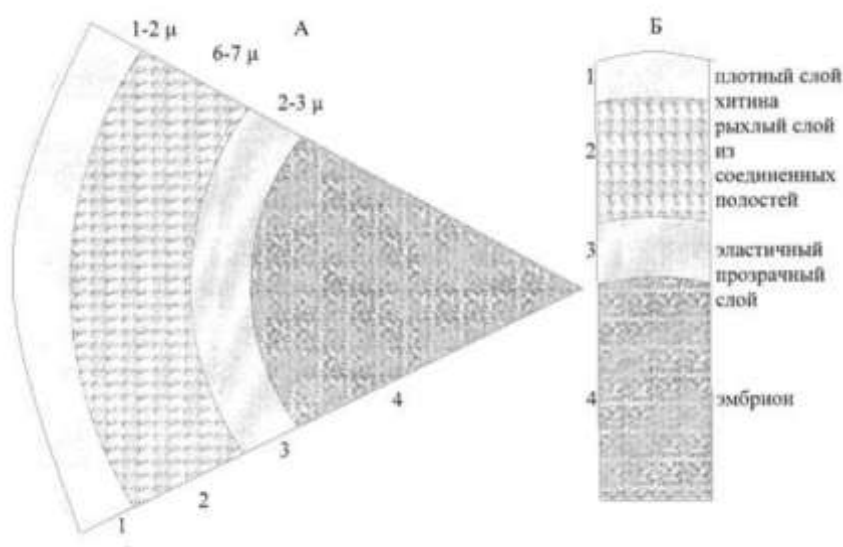


Рисунок 1 – Схема (А) и разрез (Б) структуры цисты артемии: 1 – наружный (кортикальный) слой хориона; 2 – внутренний (альвеолярный) слой хориона; 3 – эмбриональная кутикула; 4 – эмбрион (по Литвиненко и др., 2004).

Хорион — внешняя оболочка, представляющая твердый слой, пропитанный хитином и продуктом распада гемоглобина — гематином, который определяет цвет оболочки (от бледной до темно-коричневой). Внешняя оболочка несет функцию защиты эмбриона от механических повреждений и ультрафиолетовой радиации. Этот слой может быть полностью удален после обработки гипохлоритом, т.е. при декапсуляции,

но при этом эмбрион сохраняет жизнеспособность (Литвиненко и др., 2000; Литвиненко и др., 2009).

Внешняя кутикулярная мембрана (рисунок 2) — это альвеолярная многослойная довольно толстая часть оболочки (до 6–7 мкм), внутри нее располагаются соединенные друг с другом полости. Этот слой скорлупы ограждает эмбрион от проникновения крупных молекул, функционирует как полупроницаемый барьер и исполняет главную роль при гидратации или дегидратации цист (Литвиненко и др., 2009).

Эмбриональная кутикула — самый нижний слой, который развивается во время инкубации. Имеет прозрачную и высокоэластичную структуру и отделяет эмбрион от кутикулярной мембраны. Эмбрион в цисте (рисунок 2) пребывает в стадии недифференцированной гастролы и полностью неметаболичен при влажности ниже 10 %. Если же влажность превышает 10 % и присутствует в достаточном количестве кислород, то к эмбриону возвращается жизнеспособность (Литвиненко и др., 2009).



Рисунок 2 – Дегидратированные (сухие) цисты артемии

Размеры цист артемии неоднородны. Это может быть связано с местом обитания рачков и влиянием экологических факторов (Веснина и др., 2012).

В морфологическом отношении хорошо обособлен вид — *A. tibetiana* с самыми большими размерами цист (до 330 мкм). Самые мелкие цисты (в среднем 220–250 мкм) встречаются у трех видов: *A. salina*, *A. persimilis*, и

A. franciscana. Все остальные виды (*A. urmiana*, *A. sinica* и партеногенетические популяции имеют цисты в основном в пределах 250–280 мкм (Abatzopoulos et al., 1998).

По данным других авторов (Остроумова, 2014), *A. parthenogenetica* производит крупные цисты, *A. salina* — большие цисты с толстым хорионом (оболочкой), *A. franciscana* и *A. persimilis* — маленькие или промежуточные цисты с тонким хорионом.

Бисексуальные виды (*A. urmiana*, *A. sinica*) и партеногенетические популяции (*A. parthenogenetica*) артемий, обитающих в России, трудно поддаются дифференциации по размерам цист, поскольку нет четких разделений. Размерный ряд средне-популяционных показателей диаметра цист укладывается в градацию от 240 до 280 мкм (абсолютные – от 220 до 290 мкм) (Amat, 1980; Литвиненко и др., 2009; Ануфриева, 2014; Клепиков, 2012; Litvinenko et al., 2016; Старовойтова, Бурмистрова, 2017). Более крупные размеры цист для популяций *A. parthenogenetica* в водоемах Большое Яшалтинское и Джама (Калмыкия) приводятся в работе В.И. Ивановой (2013) – в среднем 300 ± 30 мкм (абсолютные значения — от 225 до 370 мкм). Диаметр цист из Алтайского края изменяется от 196 мкм до 213 мкм (Б. Яровое) (Егоркина и др., 2006). Другие авторы считают, что из Алтайских гипергалинных водоемов наименьшими размерами характеризуются цисты артемий из озера Кулундинское. Их диаметр в среднем составляет 220–250 мкм (Веснина и др., 2012). Диаметр цист артемий из Калмыкии сильно варьировал и находился в пределах от 250 до 400 мкм (Овчинников и др., 2015). Для донных отложений водоемов Крыма (Ануфриева, 2014) приведены две размерные группы цист, относящихся к *A. parthenogenetica*: 243 мкм — для диплоидных рас и 279 мкм — для полиплоидных. Все это свидетельствует о генетической неоднородности партеногенетических рас.

Анализ диаметра цист 25 популяций Сибири показал, что более 50 % популяций не идентифицируются по размерам цист; 33 % популяций имеют

более мелкие цисты (240–245 мкм), 14 % — более крупные цисты (265–278 мкм) (Литвиненко и др., 2018).

Диаметр сухих цист крымских артемий составлял в среднем (230 мкм) (Смирнов, Аганесова, 2016). Диаметр цист крымской популяции очень близок к среднему диаметру партеногенетических артемий от разных популяций, собранных в водоемах Алтая (России), Китая и о. Лесбос (Греция). Так, средний диаметр сухих цист колеблется от 230 мкм (Алтай и о. Лесбос, Греция) до 235 мкм (озеро Аиби, Китай) (Голубев, Швецова, 2006). Средняя масса сухих цист из Калмыкии составляла 0,007–0,013 мг (Овчинников и др., 2015).

Толщина хориона в популяциях Западной Сибири колеблется в пределах 3,9–12,9 мкм (Литвиненко и др., 2000; Литвиненко и др., 2009).

У цист артемии из 9 североказахстанских соленых озер толщина хориона колеблется от $4,0 \pm 0,09$ до $8,4 \pm 0,2$ мкм, при диаметре гидратированных цист от 279 до 307 мкм. Наблюдается определенная зависимость между толщиной хориона и соленостью воды в озере. С увеличением солености воды происходит уменьшение толщины хориона (Вольф, 2011).

По мнению некоторых ученых (Vanhaecke, Sorgeloos, 1980), такие показатели, как размеры цист и эмбриона, толщина хориона определяют вид и, за исключением небольших различий, эти признаки являются неизменными в новых условиях среды.

Науплиусы

Науплиусы обладают нерасчлененным телом, имеющим оранжевую окраску, которая определяется содержанием каротиноидов в гиподерме (рисунок 3). На первых этапах развития за счет резервов желтка науплиусы быстро растут. Науплиусы I личиночной стадии, так как их пищеварительная система не функционирует, поскольку рот и анус еще закрыты, не потребляют корм. Через 8–12 ч после первой линьки заканчивается науплиальный период и личинки рачка переходят в

метанауплиальную стадию. В период I метанауплиальной стадии начинает работать пищеварительный тракт и появляется возможность отфильтровывать частицы размером 1–40 мкм. При высоких температурах воды, применяемых во время инкубации цист, только что вылупившиеся науплиусы артемии развиваются до второй личиночной стадии (метанауплиуса II стадии) в течение 6–8 ч, длина науплиусов увеличивается приблизительно на 50 % (Sorgeloos et al., 2001). За 8–10 дней рачки минуют три дальнейшие метанауплиальные стадии, характеризующиеся различной степенью сегментации тела. После 5 линьки начинается ювеноальный период, имеющий 7 стадий развития, во время которого преобразовываются антенны и развиваются торакоподы (грудные ножки).

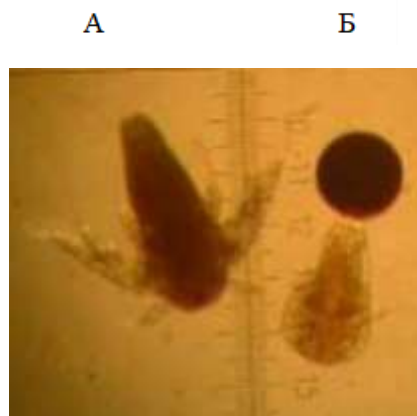


Рисунок 3 – Вылупление науплиусов из цист: А – науплиус 1-ой стадии; Б – стадия «зонтика»

По мнению крымских ученых метанауплиусы, питавшиеся микроводорослью *Gymnodinium wulffii*, имели большую ширину тела, чем питавшиеся *Isochrysis galbana* и *Prorocentrum micans*. Большой размер метанауплиусов при насыщении их микроводорослями *G. wulffii* может снижать возможность их поимки личинками рыб с небольшими размерами рта, и соответственно их не следует использовать для кормления личинок на ранних стадиях развития, в отличие от метанауплиусов, питающихся *I. galbana* и *P. micans* (Смирнов, Аганесова, 2016).

Размерный показатель науплиусов артемии из водоемов разных стран, в том числе России находится в пределах 401–670 мкм (Богатова и др., 1978; Литвиненко и др., 2000). Длина науплиусов *A. tibetiana* достигает 667 мкм, они считаются наиболее крупными (Abatzopoulos, Zhang, Sorgeloos, 1998). Наиболее мелкие науплиусы *A. franciscana* из залива Сан-Франциско (США) — 428 мкм (Lavens, Sorgeloos, 1996). Науплиусы артемий из алтайских популяций (Россия) имеют среднюю длину — 450,3 мкм (Голубев, Шевцова, 2005), а длина науплиусов из озера Мангышлак (Казахстан) — 450 мкм (Богатова и др., 1978). Средние размеры науплиусов сибирских (Литвиненко и др., 2009; Litvinenko et al., 2016) популяций (432–502 мкм) и крымских популяций артемий (484 мкм) оказались сопоставимы с науплиусами артемий из озер Аиби (Китай) (483 мкм); Лесбос (Греция) (493,8 мкм) (Голубев, Шевцова, 2005); Great Salt Lake (США) *A. franciscana* – 486 мкм; Урмия (Иран) *A. urmiana* — 497 мкм (Lavens, Sorgeloos, 1996) и с науплиусами из озера Тамарайкулам (Индия) *A. parthenogenetica* — 493 мкм (John, Abatzopoulos, Marian, 2004).

Индивидуальная масса только что вылупившихся науплиусов из водоемов разных стран, в том числе России (первые 6–8 ч, стадия I) составляет примерно 0,01–0,037 мг (Богатова и др., 1978; Литвиненко и др., 2000). Весовой показатель науплиусов артемии из водоема Мангышлак (Казахстан) составлял в среднем 0,01 мг (Богатова и др., 1978). Масса науплиусов из водоемов Западной Сибири находилась в пределах 0,013–0,018 мг (Литвиненко и др., 2009). Относительно высокие показатели массы науплиусов, приведенные для водоемов Калмыкии (0,17–0,31 мг, в среднем 0,24 мг) (Овчинников и др., 2015), вероятно, объясняются измерением на более поздних стадиях развития.

Длина науплиусов находится под генетическом контролем, на что экспериментально указывают данные некоторых авторов (Shirdhanker, Thomas, 2003). В бисексуальной популяции артемии ими был проведен двунаправленный отбор науплиусов с крайними значениями длины на

протяжении семи поколений. Отбор привел в одном случае к достоверному снижению, в другом — к увеличению длины по сравнению со среднепопуляционной величиной.

Изменчивость морфологических признаков науплиусов артемии под влиянием факторов среды — давно известный факт. К морфологическим различиям могут привести географическая изоляция, которая препятствует переносу генов, экологическая изоляция, которая способствует выработке толерантности к определенному составу и концентрации ионов, и наконец, уровень плоидности. Последнее особенно важно для партеногенетических популяций, так как именно для них установлен полиплоидный ряд. В партеногенетических популяциях встречаются диплоиды ($2n=42$), триплоиды ($3n=63$), тетраплоиды ($4n=84$) и пентаплоиды ($5n=105$). Увеличение числа хромосом приводит к увеличению размера клеток, а это в свою очередь к изменению морфологии, по крайней мере, к увеличению размерных параметров. Нередко в одной популяции могут сосуществовать особи разного уровня плоидности (Triantaphyllidis et al., 1996).

Половые и партеногенетические популяции обладают различной стратегией адаптации к изменяющимся условиям обитания. Если в бисексуальных популяциях основу стратегии составляет гетерозиготность особей, то в партеногенетических — все особи гомозиготны. Возможно, гомозиготизация приводит к образованию в популяциях определенного количества генотипически различных клонов. И если при изменении среды в половых популяциях отбор происходит на уровне генотипов, то в партеногенетических отбор идет на уровне клонов — наиболее приспособленные получают преимущество при размножении (Егоркина и др., 2006).

Предвзрослый период состоит из 5 стадий развития, в свою очередь он начинается после тринадцатой линьки. На этой стадии у жаброногих рачков развиваются генитальные структуры: вторая пара антенн претерпевает половую дифференциацию. У самок антенны преобразуются в сенсорные

придатки, у самцов появляются крючковатые хвататели. Когда размер рачка достигает 6 мм и более уже становятся видны различия по полу. По прошествии 17 линек оканчивается постэмбриональное развитие, артемия имеет половые признаки. Более полно стадии развития приведены в литературе (Criel, 1991; Литвиненко и др., 2000).

Взрослые особи

Артемии становятся половозрелыми в возрасте 20–35 дней при длине тела 8,5–9,5 мм, после чего их дальнейший рост замедляется (Ивлева, 1969). Взрослые особи имеют вытянутую форму тела и достигают длины 10–15 мм (рисунок 4), в отдельных случаях длина взрослых особей достигает 15–18 мм при массе 6–8 мг. В литературе отмечалось, что самки партеногенетических популяций имели длину 19–20 мм (Sorgeloos et al., 1986; Lenz, Browne, 1991).

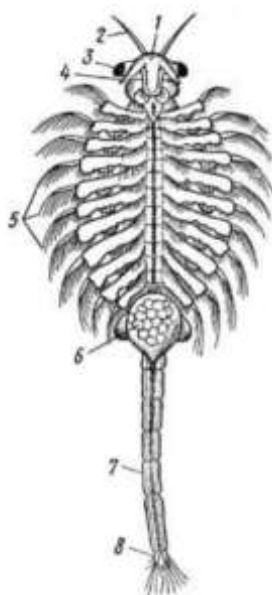


Рисунок 4 – Строение самки артемии (по Евстигнеев и др., 1997):
1 – науплиальный глаз; 2 – антеннулы; 3 – сложные глаза; 4 – антенны; 5 – грудные ножки 6 - яйцевой мешок; 7 – сегменты брюшка; 8 – фурка

Длина тела половозрелых самок из соленых озер Западной Сибири колебалась от 6,3 до 12,3 мм, в среднем по популяциям — от 8,47 до 9,85 мм; масса самок - от 1,0 до 12,8 мг и в среднем составляла $4,8 \pm 0,14$ мг, при этом индивидуальная масса единичных половозрелых самцов была приблизительно в 1,4 раза ниже массы самок и колебалась в пределах 1,0–6,6 мг, составляя в среднем $3,03 \pm 0,16$ мг (Литвиненко и др., 2009).

Длина тела взрослых рачков из соленых озер Калмыкии колебалась от 8,1 до 17,0 мм, большая часть особей имела размеры в пределах 9,25–13,50 мм (Овчинников и др., 2015). Выявлена зависимость средней длины половозрелых особей от гидрологического режима водоемов, формирующихся в различные годы при изменении объемов воды (Овчинников и др., 2015). Масса взрослых рачков из водоемов Калмыкии колебалась от 2,9 до 7,5 мг и в среднем составляла $4,9 \pm 1,1$ мг. Индивидуальная масса половозрелых самцов в озерах Калмыкии была приблизительно в 1,3 раза ниже массы самок и составляла в среднем $3,5 \pm 0,95$ мг (Овчинников и др., 2015).

На теле рачков различают головной, грудной и брюшной отделы. Голова состоит из двух слившихся сегментов, несущих большие, сидящие на стебельках глаза. Следующие три сегмента, также слившиеся между собой, вооружены ротовыми частями. Грудной отдел состоит из 11 сегментов, каждый из которых несет пару листообразно расширенных ножек. Брюшко (абдомен) лишено конечностей и состоит из восьми – девяти сегментов. Последний членик абдомена соединен с фуркой (вилочкой), состоящей из двух удлинённых члеников, усаженных щетинками (Ивлева, 1969).

Половозрелые артемии содержат в своем составе большие количества незаменимых аминокислот, жирных кислот и биологически активных соединений (Sorgeloos, 1980, Литвиненко и др., 2000). В сырых тканях артемии содержится: влаги — 85,20 %, сырого протеина — 6,70 %, общих липидов — 2,00 %, минеральных веществ — 2,42 %, углеводов — 2,92 %. В

сухом виде артемии является высокобелковым кормом (Студеникина, 1986; Руднева, 1991).

Взрослых зрелых особей легко отличить от превзрослых: самки имеют яйцевой мешок (овисак), наполненный яйцами, а у самцов антенны второй пары развиваются в огромные «клещи», служащие для захвата самки при спаривании (Литвиненко и др., 2019).

Индивидуальная плодовитость самок артемий из Калмыкии варьирует в широких пределах: 3–156 экз. цист. Средние размеры яйцевой сумки самок рачков колебались от 0,70x0,50 до 1,50x1,25 мм (Овчинников и др., 2015).

Схожесть внешнего облика и морфометрических параметров рачков, принадлежащих к разным популяциям одного вида и к разным видам, вызывает сложности при видовой и популяционной идентификациях.

Размеры взрослых половозрелых рачков различаются в пределах одного вида и, в большей степени, зависят от солености водоема, чем от генотипа. Поэтому данный признак не может приниматься за основу при определении вида. Проведенные исследования морфометрических параметров рачков из водоемов Азиатского континента, выращенных в лабораторных условиях при одинаковой солености, показали, что формирование фенотипических особенностей бисексуальных и партеногенетических азиатских популяций зависит также от генетических особенностей самого объекта. Кластерный анализ морфометрических данных взрослых рачков артемии, искусственно выращенных из цист, взятых из популяций Азии, Европы, Африки и Америки, показал четкую дифференциацию между американскими и всеми остальными бисексуальными и партеногенетическими популяциями Старого Света. Из всего комплекса морфометрических признаков наиболее информативным, показывающим влияние генотипа, возможно, может служить отношение длины абдомена к длине тела (Литвиненко, Литвиненко, Бойко, 2009).

Использование сканирующего электронного микроскопа позволило выявить некоторые таксономические признаки, отделяющие популяции от других видов рода: для *A. salina* — отсутствие бугорка в основании совокупительного органа самца; *A. urmiana* — наличие эктодермальных бугорков в выводковой камере самок (Mura, 2004; Mura, Nagorskaya, 2005).

1.2.3 Жизненный цикл и типы размножения

Жизненный цикл

Жизненный цикл артемии отличается поразительной изменчивостью, обеспечивающей выживание вида в суровых и нестабильных условиях гипергалинных водоемов (рисунок 5).

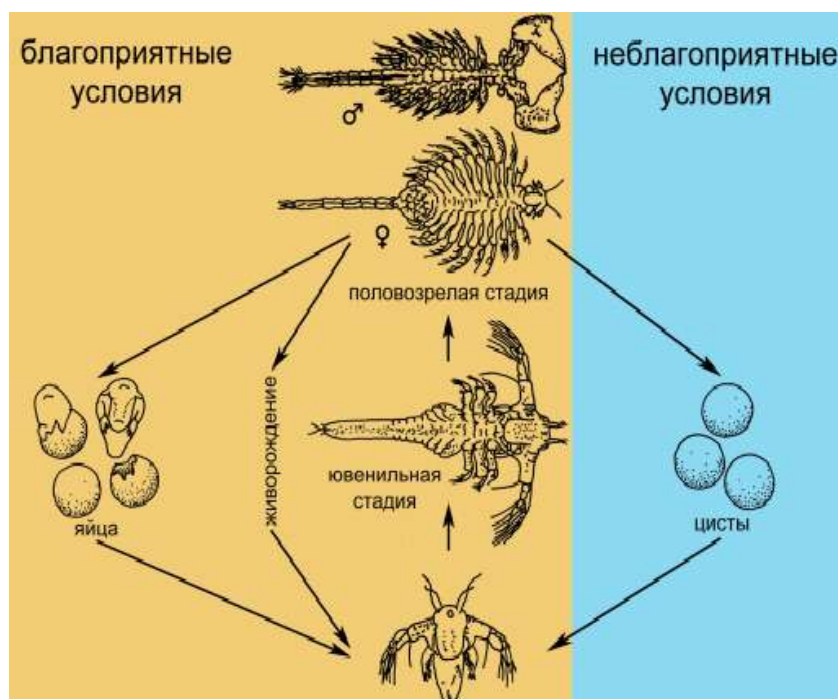


Рисунок 5 – Жизненный цикл артемии (по Литвиненко и др., 2019)

Неблагоприятные условия (отрицательные температуры зимой, повышение солености свыше 300 ‰, пересыхание водоема, кислородное голодание во время заморозов) артемия переживает на стадии цист, содержащих эмбрионы, остановившиеся в развитии на стадии гастролы (Литвиненко и др., 2019). Такие цисты всплывают на поверхность, а затем ветром и волнами прибиваются к берегу. В состоянии диапаузы цисты

могут находиться годами. Птицы и ветер разносят такие цисты на большие расстояния, обеспечивая расселение вида. Часть цист опускается на дно водоема и уходит в осадок, где также они могут находиться годами.

В природе зимнее промерзание является необходимым условием для последующего выхода цист из диапаузы (Sorgeloos et al., 1986). При наступлении благоприятных условий (прогрев воды выше +5 °C, солнечный свет, достаточное содержание кислорода в воде) цисты «пробуждаются», эмбрион в них начинает развиваться и уже через сутки оболочка цисты разрывается, и из нее вылупляется личинка — науплиус. Как правило, массовый выклев цист артемии в гипергалинных водоемах Западно-Сибирского бассейна происходит в середине апреля; в Азово-Черноморском бассейне — в марте — начале апреля (Семик, Ушакова, 2017; Васенко и др., 2021). По мере развития артемия пледовательно проходит онтогенетические стадии личинки-науплиуса, метанауплиуса, ювентильной, предвзрослой и взрослой (зрелой) особи. Как и у всех ракообразных, рост артемии сопровождается линьками; от науплиуса до взрослой стадии особь проходит 14–17 линек. В лабораторных условиях развитие от выклева до взрослой стадии может пройти всего за 8 сут, однако, в естественных водоемах на это требуется больше времени, как правило, от 4 до 6 недель. Весной и летом в сибирских популяциях артемии абсолютно доминируют самки, которые размножаются без оплодотворения (партеногенетически). Каждые 6–7 дней самка продуцирует яйца, которые вызревают в овисаке. Пока условия в водоеме остаются благоприятными для артемии самки размножаются как яйцерождением либо живорождением, так и отрождением цист. При наступлении неблагоприятных условий — продуцируются цисты (Литвиненко и др., 2019).

Ухудшение условий, наблюдаемое при повышении солености при высыхании водоема, при заморе или осеннем похолодании, способствуют массовому продуцированию цист самками, после чего они отмирают. Цисты в овисаке самки быстро достигают автономной фазы, в которой они

развиваются уже независимо от организма самки. Поэтому даже в случае смерти самки цисты в ее овисаке остаются жизнеспособными и после диапаузы дают начало новой генерации рачков.

Таким образом, в жизненном цикле артемии бесполое (партеногенетическое) размножение сочетается с половым, а сам жизненный цикл реализуется в трех вариантах: яйцерождение, живорождение и вымет зимующих цист (Литвиненко и др., 2019).

Типы размножения

Среди существующих популяций жаброногого рачка одни размножаются половым путем, другие — партеногенетически. Среди около 470 описанных популяций артемии 36,0 % размножаются облигатным партеногенезом (Ивлева, 1969). По более поздним данным Ван Стаппена (Van Stappen, 2002), в 600 известных популяциях мира партеногенез отмечен в 34 % популяций. С учетом не отмеченных в этой статье партеногенетических популяций России (Litvinenko et al., 2015) эта доля возросла до 43 %.

Артемия раздельнопола (рисунок 6, 7). Самцы отличаются наличием пары крючковатых хватателей, расположенных в области головы. Они имеют парный семенник, вытянутый в виде трубочек вдоль кишечника (Ивлева, 1969). Самки артемий легко узнаются по яйцевому мешку. Встречаются как бисексуальные, так и состоящие из одних только самок популяции (партеногенетические). Возможна смена состава популяции в зависимости от условий обитания. Размножаются артемии живорождением и откладыванием двух типов яиц — с тонкой (летние яйца) и толстой (цисты) оболочками. Из первых выклев науплиусов происходит сразу после их вымета или через 2–5 сут, из вторых — после выхода из состояния диапаузы (Литвиненко и др., 2009).

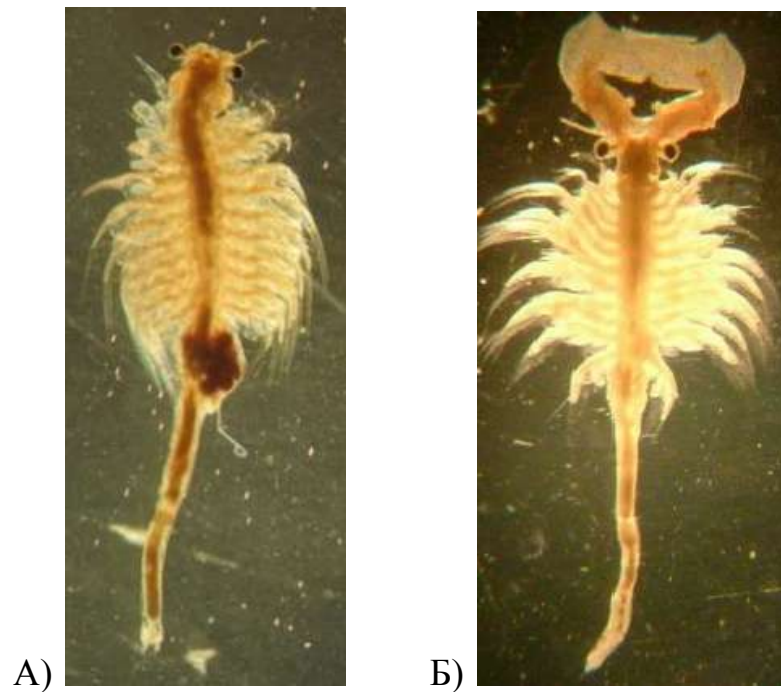


Рисунок 6 – Артемия: самка (А), самец (Б) (по Литвиненко и др., 2019)



Рисунок 7 – Спаривание самки и самца артемии (по Abatzopoulos et al., 2002)

Установлено, что в естественных условиях процессы живорождения или яйценошения зависят от различных сочетаний факторов среды, главными из которых являются соленость, температура, содержание кислорода и условия питания (Соловов, Студеникина, 1990; Егоркина и др. 2006; Литвиненко и др., 2009; Кириллов, 2014).

При оптимальных условиях в среднем одна особь дает до 100–300 яиц (или науплиусов) с интервалом от 4 до 11 дней (Sorgeloos et al., 1986).

В озерах Западной Сибири наибольшая индивидуальная плодовитость артемий составляет 145–150 эмбрионов в яйцевом мешке. Средние значения этого показателя в разные годы в водоемах юга Сибири находятся в основном в пределах от 15 до 35 и в среднем по всем исследованным партеногенетическим популяциям составляют 22,6, по бисексуальным — 24,6 эмбрионов (Литвиненко и др., 2009).

Летние генерации самок наряду с цистами производят тонкоскорлуповые яйца и науплиусов. В осенней генерации самки с науплиусами в яйцевом мешке отсутствуют, а с тонкоскорлуповыми яйцами встречаются в 2 раза реже. В то же время плодовитость самок в среднем на 40 % выше летних показателей. В целом за сезон доля кладок с цистами составляет в среднем по всем популяциям 67,2 % (в среднем 23 цисты в кладке), доля кладок с яйцами – 32 % (в среднем 20 яиц в кладке), доля кладок с науплиусами — 0,8 % (в среднем 19 науплиусов в кладке). В пересчете на всю популяцию в одной кладке 15,5 цист, 6,4 яиц и 0,2 науплиуса, что составляет соответственно 70, 29 и 1 %. Число кладок за жизненный цикл находится в пределах 2–10 и в среднем $4,54 \pm 0,37$ (Литвиненко и др., 2009).

В водоемах Северного Казахстана индивидуальная плодовитость артемии колеблется в широких пределах от 22 до 184 яиц. Средние показатели плодовитости составляют от 43 до 81 яиц. Высокая плодовитость артемии способствует выживанию популяций рачка (Вольф, 2011).

Проведенные исследования свидетельствуют о положительной и достаточно высокой степени сопряженности показателей плодовитости и длины самок артемии (Вольф, 2011).

В водоемах юга Западной Сибири большинство популяций жаброногого рачка относятся к партеногенетической расе, исключения

составляют сообщества в озерах Танатар, Соленое и Петуховское, в которых наблюдаются бисексуальные расы (Соловов, Студеникина, 1990). Способ размножения оказывает разностороннее воздействие на количественные параметры жизненного цикла рачка, а также на соотношение полов и разных типов кладок (Голубев, 2004).

1.3 Экология и распространение в природе

1.3.1 Распространение артемии в мире

Артемия наиболее известна среди жаброногих раков, обитает на планете уже 195 млн лет (Садчиков, 2008, 2009). Эти ракообразные встречается в гипергалинных внутренних водоемах и морских заливах всех континентов, за исключением Антарктиды. Диапазон минерализации водоемов, в которых может развиваться артемия, очень широк: от 40 ‰ до 340 ‰. На севере распространение артемии ограничено широтой 56° с.ш.; на юге — 41° ю.ш. (Литвиненко и др., 2019).

Список артемиевых водоемов постоянно пополняется. В сводке за 2002г. (Van Stappen, 2002) описываются 600 водоемов, населенных артемией, расположенных на территории 66 стран, в том числе в России — 29 водоемов. В сводке за 2015 г. (Litvinenko et al., 2015) говорится уже о 900 артемиевых водоемов, в том числе по России, включая Крым, — более 110 водоемов (рисунок 8).

Вид *A. salina* обитает в водоемах Средиземноморья, наибольшие запасы *A. franciscana* содержатся в водоемах Америки, в частности в Великом соленом озере (Great Salt Lake, штат Юта), являющемся главным поставщиком цист артемии для мировой аквакультуры. Вид *A. sinica* представлен в Центральной и Восточной Азии, *A. tibetiana* — на Тибете, *A. urmiana* — в Иране и Крыму (Шадрин, 2011), *A. persimilis* — в Аргентине. *A. parthenogenetica* распространена в Европе, Африке, Австралии, Азии, в том числе и в России (Lavens, Sorgeloos, 1996;

Литвиненко и др., 2000; 2009; Shadrin, Anufrieva, 2012; Litvinenko et al., 2016; 2020 a).

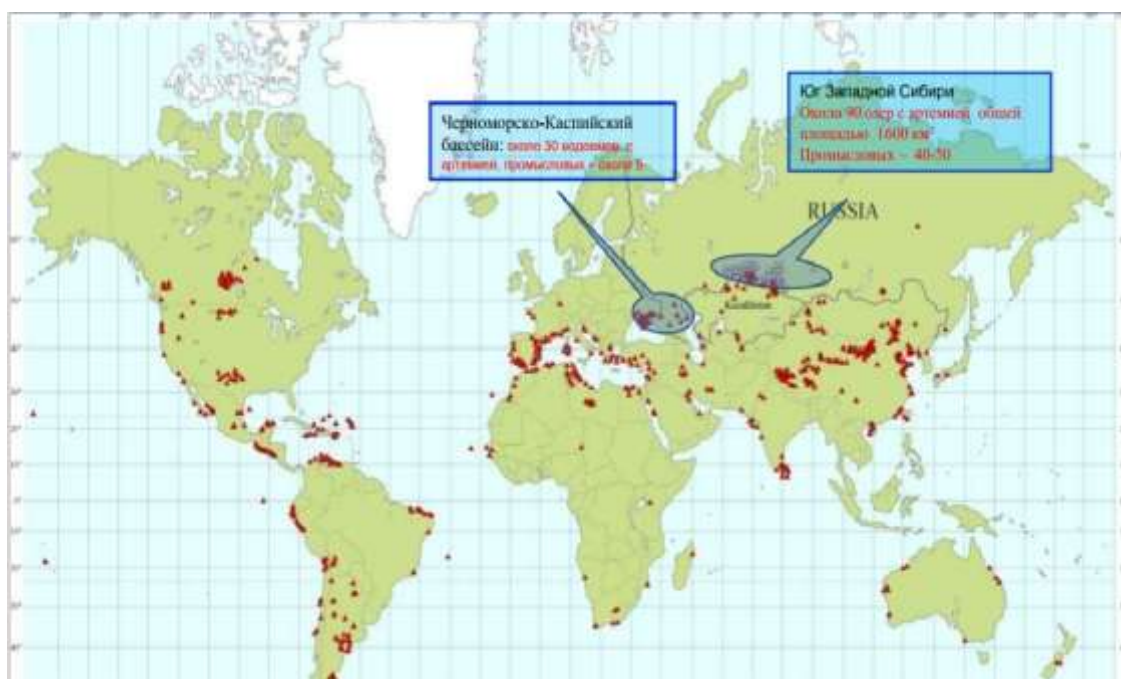


Рисунок 8 – Распространение артемии в мире (по Litvinenko et al., 2015)

1.3.2 Распространение в России

В России ареал артемии приурочен к водоемам засушливой зоны степи и лесостепи Сибири, мелководным пересыхающим заливам и лиманам Каспийского, Азовского и Черного морей (Литвиненко и др., 2019).

В Западной Сибири имеется множество мелководных с соленостью от 28 до 371 г/дм³ озер пригодных для обитания рачков. Их фонд значителен и по последним данным насчитывает около 100 водоемов (Литвиненко и др., 2019). Количество соляных озер в регионе, их акватория и фонд зависят от условий водности и могут заметно колебаться в отдельные годы. Рачки, обитающие в соляных озерах Западной Сибири, представлены в основном самками, иногда в пробах обнаруживаются редкие самцы (Litvinenko, Boyko, 2008; Бойко, 2011). Вегетационный сезон для рачков артемии в условиях Западной Сибири начинается в середине апреля (при прогреве температуры воды до 5 °С) и заканчивается в середине октября (при

снижении температуры воды до 5 °C), то есть составляет 180 дней (Litvinenko et al., 2016).

В Крыму насчитывается более 300 озер, большинство из которых являются солеными и гиперсолеными; ряд озер имеет важное промысловое значение. Их ценность заключается в нахождении здесь таких видов биоресурсов, как артемия и хирономиды, эксплуатируемых с 2002–2004 гг. (Боровская и др., 2020). Наиболее крупный водоем – залив Сиваш, вегетационный сезон для артемии в котором составляет 240 дней (Руднева, 2004).

1.3.3 Устойчивость к абиотическим факторам

Артемия хорошо адаптирована к неблагоприятным факторам среды, поэтому расселилась по всему земному шару и образовала популяции высокой численности (Литвиненко, 2007). Границы жизнедеятельности артемии находятся в зависимости от абиотических факторов среды: температуры, минерализации воды, содержания кислорода и др. (Веснина, 2020 б).

Соленость

Общая минерализация воды является основным фактором для обитателей галинных и гипергалинных водоемов (Киселев, 1969). Популяции артемии, живущие в специфических для них биотопах, имеют разные пределы толерантности к абиотическим условиям (Sorgeloos, 1973).

Эвригалинные свойства этого вида связаны с высокоразвитой способностью к осморегуляции. По отношению к внешней среде кровь артемии почти всегда гипотонична. С увеличением концентрации солей в воде повышается и внутреннее осмотическое давление, однако это повышение оказывается несоразмерно более низким, чем в среде. Так, например, при солености 150 ‰ и выше гемолимфа артемий становится лишь немного концентрированнее, чем морская вода (35 ‰) (Croghan, 1958). При солености внешней среды ниже 10 ‰ кровь артемий оказывается

гиперосмотичной к среде. Важную роль в осморегулярных процессах играют жабры (экзоподиты) и кишечник. Эпителий экзоподитов способен к интенсивной экскреции солей в гиперосмотической среде и поглощению их в случае опреснения среды. Стенки кишечника осуществляют регуляцию водного баланса (Prosser, Brown, 1962).

В гипергалинных водоемах Западной Сибири, где отмечены популяции артемии, сумма солей колеблется в широких пределах (от 30,0 до 417,0 г/дм³). (Litvinenko et al, 2013), при крайне низкой и высокой солености популяция сохраняется в водоеме в виде цист; живые рачки были отмечены при солености 34-370 г/дм³.

В весенний период наблюдается понижение минерализации за счет талых вод. В летние месяцы, благодаря повышенной инсоляции и преобладанию процесса испарения, уровень воды в большинстве озер снижается, что приводит к повышению концентрации солей рапы. Уровенный режим большинства гипергалинных озер непостоянен, подвержен значительным колебаниям, вплоть до полного высыхания мелких водоемов и заметного сокращения площадей и глубин больших (Веснина, 2020 а).

По литературным данным (Wear, Haslett, 1987; Bhargava et al., 1987; Tackaert, Sorgeloos, 1991; Litvinenko et al., 2007; Литвиненко и др., 2009; Веснина, 2020 (б) и др.), наиболее благоприятная соленость для артемии лежит в пределах 90,0–200,0 г/дм³, причем для роста и развития рачков предпочтительная соленость в нижней части этой градации, для производства цист – в верхней. Для вылупления науплиусов в весенний период необходимо опреснение рассолов до 5,0–90,0 г/дм³ за счет атмосферных осадков, а также притока талых и грунтовых вод (Веснина, 2020 б).

Температура

Артемия относится к летним формам, так как развитие их яиц, рост и созревание рачков происходит при умеренных и высоких температурах.

Вместе с тем вид существует в широких температурных границах (Ивлева, 1969). Рачка артемию следует считать теплолюбивым видом, у которого термофильность особо четко проявляется в процессе воспроизводства. Если половозрелые особи выдерживают широкий диапазон колебания температуры (2,0–37 °C), т.е. обладают некоторым свойством эвритермности, то для воспроизводства необходим строго определенный температурный диапазон в пределах 20–30 °C (Веснина, 2020 б).

При избыточных концентрациях фито- и бактериопланктона и повышении температуры возникает эвтрофирование, сопровождающееся появлением гипо- и аноксических зон, что приводит к гибели обитателей водоема (Руднева и др., 2020).

Сухие цисты с влажностью от 2 до 5 % очень резистентны к действию как высоких, так и низких температур. Так, согласно литературным данным (Sorgeloos et al., 1986), качество их и жизнеспособность не снижаются при хранении при температуре от -273 °C до +60 °C, а при температуре от 60 до 90 °C сухие цисты устойчивы только при краткой экспозиции. В исследованиях других авторов (Ивлева, 1969) указывается устойчивость цист при нагревании даже выше 100 °C при краткой экспозиции.

Кислород

Изменение содержания кислорода в среде не оказывает заметного влияния на дыхание жаброногов. Синтезируемый рачками гемоглобин обеспечивает интенсивное поглощение кислорода из воды даже при его низких концентрациях (до 1–2 мгO₂/л). В этом случае рачки приобретают красный цвет (Gilchrist, 1954; Dutrieu, 1960). С ростом температуры скорость потребления кислорода повышается в большей степени у рачков ранних стадий развития по сравнению с половозрелыми. Оптимальная концентрация растворенного в воде кислорода для многих ракообразных составляет 6,0–8,0 мг/л, но рачки артемии благоприятно развиваются и при более низких значениях: 2,0–5,0 мг/л (Lavens, Sorgeloos, 1991).

Согласно литературным данным (Садчиков, 2008, 2009; Литвиненко и др., 2009), артемия способна выдержать значительный дефицит кислорода и нормально существует в пределах $1\text{--}2\text{ мг/дм}^3$ при нижней летальной границе $0,17\text{ мг/дм}^3$. Оптимальное содержание кислорода для молоди артемии составляет около $6\text{--}8\text{ мг/дм}^3$.

Свет

Рачки обладают четко выраженной чувствительностью к свету, которая связана с наличием сложных глаз. С помощью глаз они ориентируются на свет, плавая в толще воды на спине. В кожном покрове рачков нет светочувствительных клеток. При удалении глаз артемия перестает реагировать на свет, теряет ориентацию и плавает в различных положениях, часто спиной вверх (Waterman, 1961).

Как и все жаброноги, артемия по-разному относится к свету в течение онтогенеза. Только что вылупившиеся науплиусы проявляют положительный фототаксис. По мере роста обнаруживается отрицательная реакция на свет. Отношение к свету также существенно меняется в зависимости от длительности пребывания рачков в световых или затемненных условиях. Продолжительное существование на свету вызывает у них стремление переместиться в затемненные участки и наоборот. Значительное воздействие на световую реакцию оказывают химические условия среды. Взрослые рачки положительно реагируют на свет, когда содержание кислорода в воде сильно понижается. Науплиусы артемии проявляют отрицательный фототаксис при значительном опреснении воды, тогда как взрослые особи не изменяют своего отношения к свету в широких пределах концентрации солей (Wolvekamp, Watermann, 1961).

1.4 Репродуктивные характеристики артемии разных популяций и влияние на них абиотических факторов

1.4.1 Природные условия

Абиотические факторы, в частности соленость и температура, в гипергалинных водоемах оказывает существенное влияние на репродуктивные показатели артемии. Рачки артемии не живут при температуре ниже 5 °С. Оптимальная температура для них 25–27 °С. Температуру выше 30 °С артемия переносит легко и может существовать даже при 35–37 °С (Ивлева, 1969). Некоторые культивируемые в прудах тайландские и вьетнамские популяции *A. franciscana* адаптированы к температуре 40 °С (Vos, Tunsutapanit, 1979). При 10 °С рост артемии замедляется и прекращается на 11-й день жизни (Садчиков, 2008, 2009).

По данным некоторых авторов (Browne et al., 1988), температура 15 °С близка к нижнему температурному пределу для успешного воспроизводства артемии. Причем вид *Artemia salina* лучше адаптирован к низкой температуре (15 °С) по сравнению с другими видами, хотя *A. persimilis* и *A. franciscana* так же могут воспроизводиться при 15 °С (Browne, Wanigasekera, 2000). Это показано в исследовании новозеландской популяции *A. franciscana*, в которой был обнаружен быстрый рост популяции в естественных условиях при 15 °С (Wear, Haslett, 1986; Wear et al., 1986). Относительно высокая выживаемость, обнаружена для *A. parthenogenetica* при 15 °С (Browne, Wanigasekera, 2000).

К важнейшим факторам среды, определяющим продолжительность жизненного цикла поколения, относятся взаимосвязанные факторы солености и водности. Особое влияние абиотических факторов сказывается на завершающем этапе репродуктивного периода популяции. Продолжительность жизни последнего поколения артемии закономерно снижается с увеличением солености в экосистеме озера. Достаточно динамичным популяционным показателем в экосистемах Северного Казахстана является число поколений артемии в конкретный год. В озерах

Северного Казахстана отмечено наличие от одного до четырех поколений артемии за вегетационный период. В маловодные годы наблюдается рождения от одного до двух поколений. В наиболее засушливые годы в озерах с минерализацией воды более 200 г/дм^3 рождается только одно поколение весенне-летнего сезона. В многоводные благоприятные годы с длительными вегетационным периодом, пониженной соленостью и высокой биомассой фитопланктона рождается до трех-четырех поколений (Вольф, 2011).

Многолетний мониторинг сибирских популяций артемии (Литвиненко и др., 2009; Litvinenko et al., 2016; Веснина 2020 а) показал, что плодовитость артемии – величина непостоянная и значительно меняется в течение сезона и в разные годы.

В водоемах умеренного климата и, в частности, на юге Западной Сибири сезон развития рачков, длящийся в среднем 180 дней, начинается в весеннее время при прогреве воды до 5°C и заканчивается осенью при охлаждении воды до 5°C . Оптимальные температуры для роста и развития рачков ($20\text{--}30^\circ\text{C}$) наблюдаются в летние месяцы. В мелководных минерализованных водоемах решающим фактором в период развития рачков становится соленость воды. Соленость в пределах $100\text{--}200 \text{ г/дм}^3$ — оптимальна для наращивания биомассы рачков артемии; в пределах $150\text{--}250 \text{ г/дм}^3$ — оптимальна для образования цист. Между количественными показателями популяций артемии (биомасса рачков, численность цист в планктоне и бентосе) из разных водоемов и соленостью воды существует параболическая связь с максимумом продуктивности при солености $150\text{--}180 \text{ г/дм}^3$ (Литвиненко и др., 2009; Litvinenko et al., 2013).

За сезон в водоемах Западной Сибири как правило проходят 3 генерации артемии. Половая зрелость наступает на 35 сут — у весенней генерации и на 28 сут — у летней. Рачки размножаются как цистами, так и живорождением (науплиусы+яйца). Средние репродуктивные показатели рачков сибирских популяций: 5 кладок через каждые 7–8 дней, в каждой

кладке в среднем 20 эмбрионов, из них 15 — цист, 5 — науплиусов и яиц; (Литвиненко и др., 2009).

Минимальные значения плодовитости отмечались при критических значениях солености воды для выживаемости рачков, максимальные — при 150–160 и 250 г/кг. «Перекрытие» границ солености обусловлено специфичностью каждого биотопа и разными пределами толерантности к сложившимся абиотическим условиям. Качественное содержимое овисаков самок артемии зависит от температурного режима и количества градусодней (Веснина и др., 1999).

Зависимость между средней плодовитостью артемии (y) и температурой воды за вегетационный период (x) выражается уравнением: $y = -11,3657 + 2,4214x$ ($r=0,66$). Между средней плодовитостью и минерализацией воды также выявлена положительная достоверная связь ($r=0,42$) (Овчинников и др., 2015).

Уровень кислорода находится в отрицательной зависимости с соленостью и температурой, а низкий уровень кислорода неблагоприятно влияет на жизнедеятельность артемии (Varo et al., 1993; Barata et al., 1996 a, b). Поэтому влияние этих факторов сложно и неоднозначно.

В озерах Западной Сибири артемия встречалась при солености от 28 до 371 г/дм³ (Литвиненко и др., 2009); в озерах Канады — от 2,4 до 370 ‰ (Van Stappen, 2002). Причем, согласно литературным данным (Sorgeloos et al., 1986): при солености ниже 70 г/дм³ и выше 250 г/дм³ рачки встречаются единично по причине конкуренции со стороны других гидробионтов (при низкой солености) и токсического действия соли (при высокой солености). Так, в водоеме (Salin de Giraud, Франция) с соленостью воды меньше 80 ‰, плотность *A. parthenogenetica* была низкой (MacDonald and Browne, 1989). Результаты некоторых исследований (Triantaphyllidis et al., 1995) показывают, что помимо хищничества, также и физиологические ограничения не позволяют артемии постоянно населять воды с соленостью <50 ‰, это также подтверждается относительно низким уровнем

воспроизводства при солености <50 ‰ в лабораторных условиях при отсутствии конкурентов в питании.

В бассейне Средиземного моря полиплоидные популяции *A. parthenogenetica* встречаются на более высоких широтах, чем диплоидная половая *A. salina*, диплоидные партеногенетические популяции обычно встречаются во внутренних солончаках и в соленых озерах, где ионные пропорции часто значительно отличаются от морской воды (Amat, 1980; Browne and MacDonald, 1982; Zhang, Lefcort, 1991; Barata et al., 1995, 1996 b). Большинство авторов относят это распределение к более высокой выживаемости и плодовитости полиплоидных партеногенетических популяций при экстремальных температурах (Zhang and Lefcort, 1991; Browne, 1992, 1993; Zhang and King, 1993). Данные некоторых авторов (Barata et al., 1996 b) демонстрируют, что полиплоидные партеногенетическая артемия из Испании имеют более широкий диапазон температурной толерантности, чем диплоидные половые и партеногенетические испанские популяции.

Немаловажную роль в репродуктивных показателях артемии играют кормность водоема, в частности видовой и количественный состав фитопланктона, а также бактериопланктона. Анализ качества цист, собранных в водоемах с различными условиями обитания рачков, свидетельствует, что более благоприятные для кормности и размножения обстоятельства способствуют появлению лучшего потомства. В многоводные годы с благоприятными условиями обитания самки откладывают цисты с более высокими потенциальными возможностями будущего поколения (Вольф, 2011).

1.4.2 Лабораторные условия

Изучение артемии в полевых условиях не всегда дает четкие представления о влиянии тех или иных факторов на репродуктивные

показатели популяций. В условиях культуры возможно вычленение отдельных факторов. Чаще всего в литературе встречается одно- и двухфакторный анализ, реже — анализ по трем факторам: соленость, температура, популяция (раса, вид), единично - анализ репродуктивных характеристик в разных генерациях артемии.

В лабораторных исследованиях установлено, что оптимальная соленость для *A. parthenogenetica* из оз. Тангу (Китай) составляет от 60 до 100 ‰ (Triantaphyllidis et al., 1995). Позже при исследовании этой же популяции *A. parthenogenetica* (Тангу) было показано, что она успешно воспроизводится при солености от 35 до 180 ‰ и при температуре 25 °C (Browne, Wanigasekera, 2000).

Для видов *A. sinica* и *A. salina* в одних исследованиях (Vanhaecke et al., 1984) сообщалось о высокой выживаемости при температуре 25 °C и солености 60 ‰, в других (Browne, Wanigasekera, 2000), при аналогичных условиях, но для иных популяций — выживаемость равнялась нулю. *A. salina*, по-видимому, адаптирована к холоду и не переносят низкую соленость (60 ‰) при любой температуре (Browne and MacDonald, 1982).

Согласно литературным данным (Triantaphyllidis et al., 1998), *A. persimilis* имеет широкий диапазон устойчивости к температуре и солености, среднюю продуктивность и короткий дорепродуктивный период. Этот факт удивителен, учитывая компактный географический ареал *A. persimilis* (несколько соленых озер в районе Гранд Пампас (Хильдаго) в Аргентине. В связи с этим, авторы (Browne, Wanigasekera, 2000) делают предположение, что сезонные или суточные колебания температуры и солености в этих озерах значительны.

Воздействие солености на *A. monica* (подвид *A. franciscana*) — единственный вид макрозообентоса озера Моно (Канада) было протестировано в диапазоне солености 76–179 г/дм³ (Dana, Lenz, 1986). Оказалось, что предел солеустойчивости для рачков *A. monica* находится в пределах 159–179 г/дм³. Такая соленость вызывала уменьшение размеров

взрослых особей, сокращение темпа роста, продолжительности жизни и размеров кладки (выводка), увеличению смертности, отсутствию вылупления цист при солености 159 г/дм³ и больше.

В лабораторных опытах по определению процента вылупления науплиусов из цист сибирских популяций артемии при солености инкубационного раствора от 0 до 240 ‰ (Литвиненко, Куцанов, 2013) было показано, что наилучшие результаты вылупления зарегистрированы при солености от 1 до 50 ‰. При повышении концентрации солей до 100 ‰ науплиусы не вылуплялись, максимальная выживаемость (50 %) науплиусов в природной воде на 72 ч опыта после вылупления отмечалась при солености от 15 до 104 ‰, в искусственно созданном растворе – максимум выживаемости (30%) при солености 0,4–15 ‰.

Более высокие концентрации солености до 60-80 ‰ для инкубации цист артемии рекомендованы и использованы в других публикациях (Садчиков, 2008; Костромин, 2016).

Наилучшие показатели как выживаемости, так и скорости роста были обнаружены у мексиканской популяции *A. franciscana* (Тихоокеанского побережья) при солености 100–120 г/дм³. Когда мексиканские популяции культивировали при солености 40 г/дм³, гибель организмов на ювенильной стадии составила 100 %. При солености 80 г/дм³ показатели выживаемости и роста были ниже, чем при культивировании от 100 до 120 г/дм³ (Castro et al., 2010; Castro, 2011). В другом опыте (Velasco et al., 2018) выращивание в культуре четырех мексиканских популяций *A. franciscana* из внутренних водоемов, а также из прибрежных вод Тихого океана при солености от 80 до 140 г/дм³, температуре 25 °С, освещении, аэрации и кормлении сопровождалось увеличением выживаемости и репродуктивных характеристик с увеличением солености во всех популяциях.

Цикл исследований влияния солености и температуры на выживаемость различных популяций (рас, видов) артемии (Vanhaecke et al., 1984); позволил выявить общие границы солености от 40 до 110 ‰ и

температуры от 20 до 27 °С. Однако период эксперимента был ограничен 9 сут, то есть был завершен до достижения репродуктивного периода. На основе полученных данных (Sorgeloos et al., 1986) были рекомендованы к использованию в аквакультуре в УЗВ популяции *A. franciscana*, обитающие в заливе Сан-Франциско (Калифорния, США), Great Salt Lake (Юта, США), в озерах Чаплин (Канада), Макау (Бразилия), Галеразамба (Колумбия), залив Шарк (Австралия) и *A. parthenogenetica*, обитающая в озере Тиентсин (Китай).

Для более успешного и устойчивого воспроизводства артемии рекомендованы к испытанию (Browne, Wanigasekera, 2000) не только комбинации температура – соленость, но и показатели чистого коэффициента воспроизводства ($R_0 \geq 1$) и коэффициента прироста ($r \geq 0$). Поэтому эксперименты должны включать такие показатели, как 21-дневная выживаемость, продолжительность жизненного цикла, плодовитость и другие.

По литературным данным, где обсуждается влияние солености культивируемой среды в диапазоне 35–60 г/дм³ на выживаемость рачков разных видов и популяций (Browne, Wanigasekera, 2000; Hammer, Hurlbert, 1992; Agh et al., 2008; Abatzopoulos et al., 2006), авторы приходят к выводу, что выживаемость находится в интервале от 0–24 %. Более высокие показатели выживаемости (более 60 %) отмечены для популяции из Египта, выращенной при солености 35 г/дм³ (El-Bermawi et al., 2004). Выживаемость на 17 сут опыта, равная 39 %, зафиксирована при выращивании *A. tibetiana* при солености 35 г/дм³ и температуре 21 °С, при солености 80 г/дм³ выживаемость была в 2,4 раза ниже (Van Stappen et al., 2003).

Для производства цист для мексиканской популяции *A. franciscana* экспериментально установлена оптимальная соленость в пределах 100–120 г/дм³ (Castro et al., 2013). Созревание рачков популяции *A. franciscana* было достигнуто в минимальное время при солености ниже 100 г/дм³ (Agh et al., 2008).

Число кладок на одну самку в мексиканской популяции (*A. franciscana*), выращенных в лабораторных условиях, составило 7 при солености 80 г/дм³ и 16 при солености 140 г/дм³ (Velasco et al., 2018). Эта репродуктивная характеристика согласно многим авторам (Browne et al., 1984; Agh et al., 2008; Bowen et al., 1988; Baxevanis et al., 2004) значительно колеблется. Так, у *A. franciscana* число кладок при солености 90 г/дм³ было в пределах 4–14 (Browne et al., 1984); при солености 70–80 г/дм³ — 6 кладок на самку (Bowen et al., 1988); при солености 120 г/дм³ — 2 кладки (Baxevanis et al., 2004). У других видов артемии, таких как *A. tunisiana* описано от 4 до 7 кладок на одну самку при солености 90 г/дм³ (Browne et al., 1984), 6 кладок у *A. urmiana* при солености 50 г/дм³ (Agh et al., 2008) и 1 кладка при солености 150 г/дм³ (Agh et al., 2008); от 9 кладок у диплоидной до 15 кладок у полиплоидной *A. parthenogenetica* при солености 90 ‰ (Brown et al., 1991).

Что касается интервала между кладками для *A. franciscana* (мексиканская популяция), этот показатель в экспериментах составил от 2 до 5 дней при солености 100 г/дм³ и 3 дня при других концентрациях солености (Velasco et al., 2018). Для артемии *A. urmiana* интервал между кладками составил 4–5 дней при солености 75–175 г/дм³ (Agh et al., 2008). Интервал между кладками для *A. parthenogenetica* составил от 5 дней для диплоидной до 6 дней для полиплоидной артемии при 90 ‰ (Brown et al., 1991). У партеногенетических популяций интервал между кладками составил 7 дней при солености 120 г/дм³; у *A. franciscana* — 4 дня при солености 90 ‰. Согласно авторам (Browne et al., 1984), разный интервал между кладками объясняется различной продолжительностью светового дня, это способствует восстановлению самок и, следовательно, позволяет производить больше кладок и тем самым повышать продуктивность.

В экспериментах с ливийской популяцией *A. salina* (Abu Kammash) были протестированы 3 солености: 100, 140 и 180 ‰ (El-Magsodi et al., 2005). Оказалось, что репродуктивные показатели: количество эмбрионов в

кладке (41,35–45,30), число кладок на самку (5,10–5,95), число дней между кладками (5,88–6,10), предрепродуктивный период (24,25–26,10 дней), репродуктивный период (27,16–30,20), пострепродуктивный период (8,12–10,15), общее количество потомков на самку (239–247), продолжительность жизненного цикла (61,38–64,60 дней) колебались в незначительных пределах и различия были статистически недостоверны.

При рассмотрении количественных аспектов вариабельности основных параметров жизненных циклов артемии (размеров особей, длительности отдельных стадий развития, плодовитости и т.д.) в популяциях из Крыма и Алтая при двуполом размножении и партеногенезе было установлено, что наиболее важным параметром в механизмах преобразования жизненных циклов является длительность ювенильного периода (Голубев, 2004). Это дает возможность проведения селекционных работ с разными линиями артемии по этому параметру.

В работах, посвященных изучению репродуктивных параметров в разных генерациях *A. salina* (Sellami et al., 2021) отмечено отсутствие значимых различий в количестве кладок и дней между кладками, при этом наблюдалось увеличение живорождения от 1-ой генерации до 4-ой. Авторы делают вывод о том, что при снижении солености в среде культивирования по сравнению с соленостью материнского водоема следует ожидать адаптацию к новой среде в виде увеличения живорождения, что приведет в последующих поколениях к увеличению биомассы рачков, при этом производство цист снизится.

Таким образом, многочисленные исследования показали, что существует некоторая пластичность репродуктивных функций артемии, обусловленная факторами окружающей среды. В соответствии с вышесказанным, был сделан вывод о том, что процессы размножения артемии и, в частности, процессы образования цист генетически регулируются, по крайней мере частично связаны со степенью

гетерозиготности самок, производящих потомство (Gajardo, Beardmore, 1989; Ben Naceur et al., 2009).

ГЛАВА 2 КРАТКАЯ ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА МЕСТООБИТАНИЯ СИБИРСКИХ ПОПУЛЯЦИЙ АРТЕМИИ

2.1 Озера Тюменской области

Тюменская область — субъект Российской Федерации, расположенный на юге Западной Сибири. Входит в состав Уральского федерального округа и Западно-Сибирского экономического района.

Климат умеренный — в центре и на юге. Средняя температура января колеблется от -15°C в Тюмени до -47°C на севере области. Продолжительность морозного периода составляет от 130 в Тюмени до 210 дней в году (https://ru.wikipedia.org/wiki/Тюменская_область).

Сиверга

Сиверга — горько-солёное озеро, расположенное на границе Казахстана и России, в Кызылжарском районе Северо-Казахстанской области и Бердюжском и Казанском районах Тюменской области (рисунок 9).

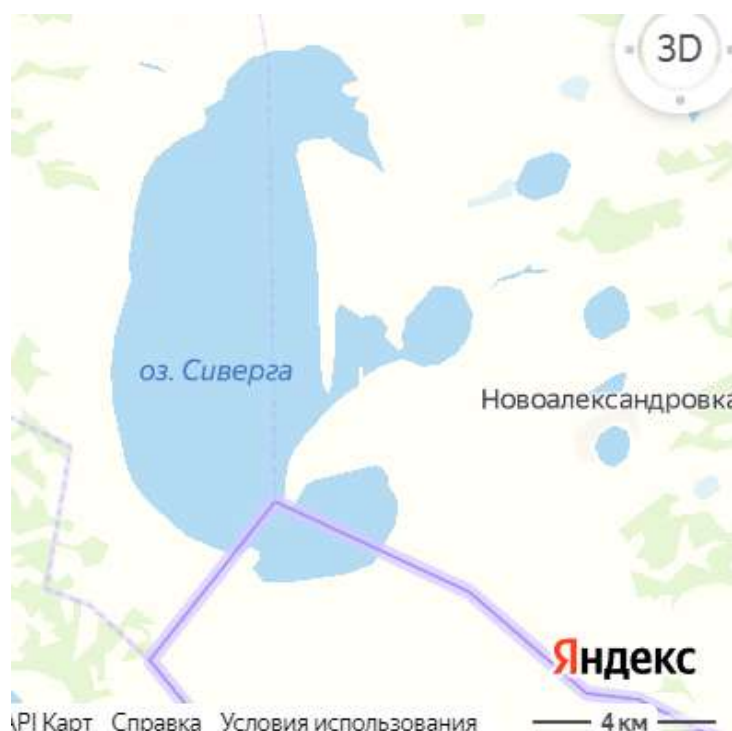


Рисунок 9 – озеро Сиверга (Яндекс.Карты)

Акватория озера с 2002 г. является особо охраняемой природной территорией (ООПТ) регионального значения

Площадь поверхности озера составляет 52 км². Средняя глубина — 0,6 м, максимальная глубина — 1,3 м (таблица 1). Наибольшая длина озера — 12 км, наибольшая ширина — 5 км. Длина береговой линии составляет 53 км. Озеро расположено на высоте 118 м над уровнем моря (<https://ru.wikipedia.org/wiki/Сиверга>).

Таблица 1 – Географическое расположение артемиевых озер Западной Сибири и их некоторые характеристики (по Литвиненко и др., 2019)

Условные обозначе- ния озер	Название озера, количество станций	Географические координаты	Площадь, км ²	Глубина, м	
				сред- няя	макси- мальна
Курганская область					
СН	Соленое-Невидимое	55°08'09″N–66°54'56″E	7,18	0,7	1,6
БМ	Большое Медвежье	55°15'00″N–67°50'00″E	38,3	0,8	1,3
ММ	Малое Медвежье	55°15'00″N–68°05'00″E	18,1	0,8	1,2
СВ	Сорочье (Вишняковское)	54°44'48″N–63°48'51″E	2,2	0,8	1,8
Г	Гашково	54°42'00″N–64°32'00″E	3,51	0,9	2
Тюменская область					
С	Сиверга	55°23'38″N–68°45'55″E	52,13	0,6	1,3
Омская область					
Э	Эбейты	54°40'00″N–71°45'00″E	83,3	0,8	1,1
У	Ульжай	54°14'10″N–75°10'32″E	8,64	0,6	1,0
Алтайский край					
БЯ	Большое Яровое	52°52'12″N–78°36'45″E	66,7	4,4	8
К	Кучукское	52°41'00″N–79°46'00″E	181	1,2	3

Соленость воды в озере Сиверга колеблется в разные годы в пределах 42–115 г/дм³ (таблица 2). Среди растворённых элементов в воде озера

отмечены бром, бор, литий, магний; в донных осадках содержатся цирконий, иттербий, иттрий, никель (<https://ru.wikipedia.org/wiki/Сиверга>).

Таблица 2 – Соленость воды в местах обитания исследованных популяций артемии в период 2000–2019 гг. (по данным ТФ)

Годы	Обозначения озер									
	БМ	ММ	СН	СВ	У	Э	С	Г	БЯ	К
2000	225	235	126	192	143	-	115	107	-	-
2001	198	198	101	112	109	288	64	78	-	-
2002	167	175	68	68	89	193	45	53	172	-
2003	165	156	66	83	92	154	-	-	-	-
2004	195	194	79	102	105	172	-	-	-	-
2005	184	181	75	93	77	141	-	-	-	-
2006	200	207	95	124	-	169	70	-	-	268
2007	182	173	101	118	72	125	54	-	-	-
2008	197	198	130	142	100	159	80	-	-	-
2009	254	261	147	213	105	229	83	102	-	-
2010	293	304	185	279	91	263	102	134	-	-
2011	293	321	175	319	136	247	90	137	-	-
2012	290	315	148	371	235	396	86	155	-	-
2013	207	204	117	244	226	344	74	156	-	-
2014	218	220	147	356	142	131	81	172	-	-
2015	188	198	112	263	125	229	66	146	-	-
2016	129	124	92	183	78	82	50	107	-	-
2017	168	164	52	230	107	135	42	132	-	-
2018	185	176	60	301	92	128	54	141	150	223
2019	182	204	60	291	81	103	51	164	-	-
средняя	206	210	107	204	116	194	71	127	161	246

2.2 Озера Курганской области

Курганская область — субъект Российской Федерации, расположенный в южной части Западно-Сибирской равнины, в бассейне рек Тобола и Исети. На юге граничит с Казахстаном.

Рельеф области равнинный, со слабым наклоном на северо-восток. Расположение Курганской области в глубине огромного континента определяет её климат как континентальный. Она удалена от теплых морей Атлантического океана, отгорожена с запада Уральским хребтом, находится близко от центра материка, совершенно открыта с северной стороны и очень мало защищена с юга. Поэтому на территорию области легко проникают как арктические холодные массы, так и теплые сухие — из

степей Казахстана, что ведёт к неустойчивым метеорологическим условиям. Большое влияние на климат оказывают континентальные воздушные массы умеренных широт, приходящие из Восточной Сибири. Самым холодным месяцем является январь (в среднем -18°C), самым теплым — июль ($+19^{\circ}\text{C}$). Годовая амплитуда между самой низкой и самой высокой температурами в области отмечена в 1943 г. (в январе -50°C , в июле $+41^{\circ}\text{C}$), а в июле 2012 г. около $+50^{\circ}\text{C}$. Среднегодовое количество осадков по области составляет 300–400 мм, но значительно колеблется по отдельным годам. Минимальное количество осадков выпало в 1952 г. (182 мм). В области насчитывается более 3 тысяч озёр. Из общего количества озёр 88,5 % — пресные, 9 % — солёные, 2,5 % — горько-солёные.

Некоторые из них по минералогическим свойствам воды и наличию лечебных грязей не уступают лучшим российским и мировым аналогам (https://ru.wikipedia.org/wiki/Курганская_область).

Сорочье (Вишняковское)

Озеро расположено в Целинном и Альменьевском районах Курганской области, в 1,5 км к югу от деревни Вишняково. Площадь водного зеркала — 2,2 км² (см. таблицу 1), озеро овальной формы, слегка вытянутое с севера на юг (рисунок 10 А).

Берега пологие, в западной части озера — крутые, высотой 6–8 м, песчано-глинистые, поросшие камышом. Береговая линия длиной около 5 км слабо изрезана и доступна для транспорта по всему периметру. В южной части озера расположен небольшой овраг. Литораль, в основном, топкая, состоящая из глины и ила, лишь в северной части озера имеется хорошо развитая песчаная литораль, простирающаяся в глубь озера.

Сорочье (Вишняковское) мелководное, бессточное, максимальная глубина не превышает 1,8 м, средняя глубина 0,9 м (География Курганской области, 1993).



Рисунок 10 – Озера Сорочье (А), Соленое Невидимое (Б) (Яндекс.Карты)

Окружающая местность представляет собой эрозионно-аккумулятивную равнину с пологими увалами, многочисленными плоскими впадинами, с близкими выходами морских осадочных пород, богатых хлористыми, карбонатными и сульфатными солями. Климат этой зоны континентальный с коротким жарким летом и продолжительной холодной зимой. Величина среднегодовых осадков не превышает 350 мм, а испаряемость 450 мм. В весенне-летний сезон испарение превышает осадки в два-три раза. Почвы района представлены выщелоченными черноземами, солонцами, солончаками. Для растительности характерно чередование березово-осиновых «колков» и разнотравных степных участков (География Курганской области, 1993).

Соленость воды в озере Сорочье (Вишняковское) колеблется в разные годы в пределах 68–371 г/дм³ (см. таблицу 2).

Вода озера высокоминерализована, по классификации О.А. Алекина имеет хлоридный класс, натриевую группу, по соотношению анионов и катионов, относится к третьему типу: $(\text{HCO}_3^- + \text{SO}_4^{2-} < \text{Ca}^{2+} + \text{Mg}^{2+}$ или Cl^-

$>\text{Na}^+$), обладает щелочной реакцией среды, с хорошими буферными свойствами, высокой перманганатной окисляемостью (Приложение А).

Соленое-Невидимое

Озеро расположено на границе Лебяжьевского и Макушинского районов Курганской области, в 3 км юго-западнее села Золотое.

Площадь водного зеркала 7,18 км² (см. таблицу 1), озеро продолговатой неправильной формы с изрезанными краями, вытянуто с севера на юг (см. рисунок 10 Б).

Берега низкие, местами заболоченные. Береговая линия слабо изчерчена. Береговая линия длиной 10,5 км доступна для транспорта по всему периметру. В южной части озера расположен мелководный залив с заболоченными прибрежными участками. Западный и северо-восточный берега высотой до 6–20 м. В северной и северо-восточной частях озера имеется хорошо развитая песчаная литораль. Соленое-Невидимое мелководное, бессточное, максимальная глубина не превышает 1,6 м, средняя глубина 0,7 м (География Курганской области, 1993).

Окружающая местность представляет собой эрозионно-аккумулятивную равнину с пологими увалами, многочисленными плоскими впадинами, с близкими выходами морских осадочных пород, богатых хлористыми, карбонатными и сульфатными солями. Климат этой зоны континентальный с коротким жарким летом и продолжительной холодной зимой. Величина среднегодовых осадков не превышает 350 мм, а испаряемость 450 мм. В весенне-летний сезон испарение превышает осадки в два–три раза. Почвы района представлены выщелоченными черноземами, солонцами, солончаками. Для растительности характерно чередование березово-осиновых «колков» и разнотравных степных участков (География Курганской области, 1993).

Соленость воды в озере Соленое Невидимое меняется в разные годы от 52 до 185 г/дм³ (см. табл 2).

Вода озера Соленое Невидимое высокоминерализована, по классификации О.А. Алекина, имеет хлоридный класс, натриевую группу, по соотношению анионов и катионов, относится к третьему типу: ($\text{HCO}_3^- + \text{SO}_4^{2-} < \text{Ca}^{2+} + \text{Mg}^{2+}$ или $\text{Cl}^- > \text{Na}^+$), обладает щелочной реакцией среды, с хорошими буферными свойствами, высокой перманганатной окисляемостью. Вода озера очень жесткая (общая жесткость 34–442 мг-экв./дм³). Общая жесткость представлена в основном магниевой жесткостью (Приложение А).

Большое и Малое Медвежье

Озеро расположено в Петуховском районе Курганской области, в 9 км от районного центра и в 200 км от Кургана, состоит из двух почти изолированных водоемов (Малое Медвежье и Большое Медвежье), соединяющихся протокой в центральной части (рисунок 11).



Рисунок 11 – Большое и Малое Медвежье (Яндекс.Карты)

Площадь водного зеркала озера Большое Медвежье — 38,3 км²; Малое Медвежье — 18,1 км². Средняя глубины 0,8 м, максимальная не превышает 1,3 м (см. таблицу 1).

Внутригодовые колебания уровня воды составляют 20–30 см. Озеро бессточное. Береговая линия слабо изрезана, ее длина при низком уровне

воды составляет около 50 км, при высоком — 60 км. В южной и юго-западной части озера коренной берег крутой, обрывистый, покрытый древесной растительностью. На отдельных участках прибрежная полоса покрыта зарослями тростника. В озере находятся 6 островов, которые фактически делят его на два озера — Большое Медвежье и Малое Медвежье. Полуострова и острова, расчленяющие озера Большое Медвежье и Малое Медвежье, покрыты смешанным лесом (липа, осина, береза, сосна, кустарник). Рельеф дна озера ровный, без резких понижений и западин. Берега топкие, сильно заиленные. Мощность иловых отложений достигает 0,6–0,8 м. Илы интенсивно черного цвета, высокоминерализованные, богатые органическими соединениями и микроэлементами, обладают высокими целебными свойствами и используются в лечебных целях. На северном берегу озера Большое Медвежье расположен курорт «Медвежье» (https://ru.wikipedia.org/wiki/Большое_медвежье_озеро).

Большое Медвежье и Малое Медвежье является гипергалинным водоемом с относительно устойчивым гидрохимическим составом. Среднесезонные значения солености в разные годы колебались в Большом Медвежье в пределах 129–293 г/дм³, в Малом Медвежье — 124–321 г/дм³ (см. таблицу 2).

Гашково

Озеро Гашково расположено в Куртамышском районе Курганской области.

Площадь водного зеркала 3,51 км², средняя глубина 1,1 м, максимальная — 2,0 м (см. таблицу 1). Озеро неправильной формы, в западной части озера находится большой залив (рисунок 12).



Рисунок 12 – Озеро Гашково (Яндекс.Карты)

Берега чистые, песчаные, макрофитов и нитчатых водорослей мало. Дно песчанно-илистое, в основном, плотное. Окружающая местность представляет собой эрозионно-аккумулятивную равнину с пологими увалами, многочисленными плоскими впадинами, с близкими выходами морских осадочных пород, богатых хлористыми, карбонатными и сульфатными солями. Климат этой зоны континентальный с коротким жарким летом и продолжительной холодной зимой. Величина среднегодовых осадков не превышает 350 мм, а испаряемость 450 мм. В весенне-летний сезон испарение превышает осадки в два-три раза. Почвы района представлены выщелоченными черноземами, солонцами, солончаками. Для растительности характерно чередование березово-осиновых «колков» и разнотравных степных участков (География Курганской области, 1993).

Соленость воды в озере Гашково колеблется в разные годы от 53–172 г/дм³ (см. таблицу 2). По классификации О.А. Алекина вода имеет хлоридный класс, натриевую группу. По соотношению анионов и катионов тип воды смешанный: II или III. Вода очень жесткая, имеет слабо-щелочную реакцию и содержит большое количество органического вещества (Приложение А).

2.3 Озера Омской области

Омская область — субъект Российской Федерации на юго-западе Сибири, входит в состав Сибирского федерального округа и Западно-Сибирского экономического района. Граничит с Казахстаном на юге, с Тюменской областью на западе и севере, Новосибирской и Томской областями на востоке.

Климат области континентальный и резко континентальный. Средняя температура января от -19 до -20 °C, июля от +17 до +18 °C в северной части, +19 °C на юге. Распределение осадков происходит неравномерно: на севере — 400–500 мм, на крайнем юге области — менее 300 мм (https://ru.wikipedia.org/wiki/Омская_область).

Эбейты

Эбейты — самое большое солёное озеро Омской области, расположено на юго-западе региона на стыке границ трёх районов — Москаленского, Полтавского и Исилькульского. Обладает огромными запасами лечебных грязей. Длина озера, по данным разных исследователей, составляет от 12 до 13,9 км, ширина — от 7 до 11,7 км, окружность — 34 км. Озеро Эбейты расположено в теплом, недостаточно увлажненном районе. Сумма положительных температур составляет 2000–2100°. Сумма осадков в вегетационный сезон составляет в среднем 165–210 мм, но один раз в 10 лет она может снижаться в 2 раза. Продолжительность дня в летние месяцы равна 15-17 ч. Средняя месячная температура воздуха в июле 19–19,5 °C. В летний период преобладают северо-западные, а в остальные сезоны года — юго-западные ветры. В 1979 г. озеро Эбейты объявлено водным памятником природы (<https://ru.wikipedia.org/wiki/Эбейты>).

Продолжительность периода с температурой воздуха выше 5 °C (нижний предел существования рачков) в районе озера Эбейты равна 160–165 дней.

Площадь составляет 83,3 км². Средняя глубина — 0,8 м. Максимальная глубина — 1,1 м (см. таблицу 1).

Озеро почти правильной овальной формы, вытянутое с севера на юг (рисунок 13 А). Берега заболоченные. На восточном и северо-восточном побережье на расстоянии 200 м от уреза воды расположены заросли макрофитов.

Вода озера Эбейты имеет хлоридный класс, натриевую группу, второй тип, содержит значительное количество сульфатных и магниевых ионов, обладает высокой жесткостью и перманганатной окисляемостью, имеет щелочную реакцию среды (Приложение А).

Среднесезонные показатели солености рапы из-за мелководности озера колеблются в значительных пределах от 82 до 396 г/дм³ (см. таблицу 2).

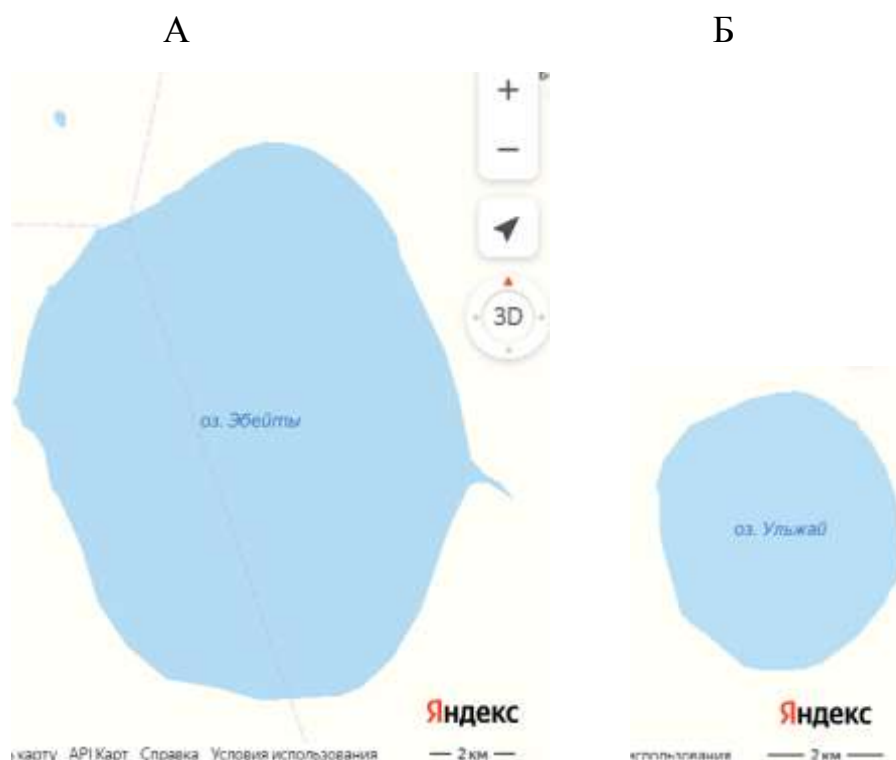


Рисунок 13 – Озера Омской области: Эбейты (А); Ульжай (Б) (Яндекс.Карты)

Ульжай

Озеро Ульжай расположено на юге Омской области на территории Черлакского района, в 25 километрах к северо-востоку от посёлка Черлак, в

северо-западной части Курумбельской степи. Озеро мелкое. В многоводный 1986 г. средняя глубина озера увеличилась до 2,1 метра (<https://ru.wikipedia.org/wik/Ульжай>).

Озеро имеет овальную форму, слегка вытянутую с севера на юг (см. рисунок 13Б). Площадь водного зеркала составляет 8,64 км². Средняя глубина — 0,6 м, максимальная — 1,0 м (см. таблицу 1).

Урез воды окаймлён прибрежным песком, переходящим в плотное дно, которое практически по всей площади покрыто слоем ила. Глубина залегания грязей — от 1 до 2 м. Приблизительная площадь озёрного дна, покрытого грязью, составляет 9,27 км² (Карпунин и др., 1998).

Вода озера Ульжай высокоминерализованная с высокой жесткостью, с щелочной реакцией среды, по классификации О.А. Алекина имеет хлоридный класс, натриевую группу. Соотношение ионов и катионов ($\text{HCO}_3 + \text{SO}_4^{2-} < \text{Ca}^{2+} + \text{Mg}^{2+}$ или $\text{Cl}^- > \text{Na}^+$) относит ее к III типу (Приложение А).

Преобладающими солями являются хлористый натрий (около 74,7 %), сульфат магния (около 15,7 %) и хлорид магния (8–9 %). Имеется незначительное количество сульфата и бикарбоната кальция (не более 0,5 %) (Лукьяненко и др., 2002).

Средняя минерализация в разные годы изменяется от 49 г/дм³ до 235 г/дм³ (Литвиненко и др., 2019).

2.4 Озера Алтайского края

Алтайский край — субъект Российской Федерации. Входит в Сибирский федеральный округ, является частью Западно-Сибирского экономического района. Граничит с Республикой Алтай, Новосибирской, Кемеровской областями России, Павлодарской и Восточно-Казахстанской областями Республики Казахстан.

Климат существенно неоднородный, что обусловлено многообразием географических условий. Предгорная и приобская части края имеют

умеренный климат, переходный к резко континентальному, который формируется в результате частой смены воздушных масс, поступающих из Атлантики, Арктики, Восточной Сибири и Средней Азии. Среднегодовые температуры — положительные, от $+0,5$ до $+2$ °С. Средние максимальные температуры июля $+26 - +28$ °С, экстремальные достигают $+40 - +42$ °С. Средние минимальные температуры января $-20 - -24$ °С, абсолютный зимний минимум $-50 - -55$ °С. Безморозный период продолжается около 120 дней. Наиболее сухой и жаркой является западная равнинная часть. Здесь климат местами резко континентальный. К востоку и юго-востоку происходит увеличение осадков от 230 мм до 600–700 мм в год. Среднегодовая температура повышается к юго-западу края. Благодаря наличию горного барьера на юго-востоке региона господствующий западно-восточный перенос воздушных масс приобретает юго-западное направление. В летние месяцы часты северные ветры. В 20–45 % случаев скорость ветров юго-западного и западного направлений превышает 6 м/с. В степных районах края с усилением ветра связано возникновение суховеев. В зимние месяцы в периоды с активной циклонической деятельностью в крае повсеместно отмечаются метели, повторяемость которых 30–50 дней в году (Ревякин, Пушкарев, 1989).

Большое Яровое

Большое Яровое — бессточное горько-солёное озеро, расположенное на западе Алтайского края, имеет овальную форму вытянутую с северо-запада на юго-восток (рисунок 14А).

Озеро располагается в западной части Кулундинской равнины на высоте 80 м над уровнем моря, в 7 км южнее города Славгород. К северному берегу озера вплотную прилегает город Яровое, на восточном — расположена деревня Куатовка. В разных источниках приводятся значения площади озера от 53 до 70 км², что связано непостоянством водного зеркала из-за цикличности режима увлажнения региона. Длина — 11,5 км, максимальная ширина — 8,4 км. Площадь водосборного бассейна —

1210 км². Урез воды находится на высоте 79–80 м над уровнем моря, максимальная глубина — 8 метров. Размах колебаний уровня Большого Ярового 0,8 м. Дно сложено илом с прослойками мирабилита. Озеро окружает плоская равнина, на которой практически нет деревьев. Берега озера высокие, южная и юго-западная части изрезаны оврагами. Питание в озере снеговое. Большое Яровое — глубочайшее озеро Кулундинской степи. Причем дно озера — это наиболее низкие отметки поверхности Кулундинской степи: 73 м над уровнем моря. По этой причине солёное озеро Большое Яровое является самой низкой точкой Алтайского края. Со временем солёность воды снижается, озеро опресняется (https://ru.wikipedia.org/wiki/Большое_Яровое). Площадь озера составляет 66,7 км², средняя глубина 4,4 м, максимальная — 8 м. Солёность воды меняется по годам в пределах от 135–204 г/дм³ (Литвиненко и др., 2019).

А



Б



Рисунок 14 – Озера Алтайского края: Большое Яровое (А) озеро Кучукское (Б) (Яндекс.Карты)

Кучукское

Кучукское — горько-солёное озеро, расположенное в Благовещенском районе Алтайского края. Озеро овальной формы вытянуто с севера на юг (рисунок 14 Б).

Озеро расположено на высоте 98,4 м над уровнем моря, площадь 166 км², длина 20 км, ширина 13 км, глубина 2,3. Питание снеговое; зимой не замерзает. Площадь водосбора 3240 км. С востока впадает река Кучук, с юга — ручей Солоновка. С востока имеется сток из близлежащего озера Кривое. Береговая линия озера ровная, небольшие заливы имеются лишь при впадении речек Кучук и Солоновка. Озеро представляет собой палеозалив Кулундинского озера, с которым сейчас соединено протокой. Между озёрами построена водорегулирующая плотина для подачи в озеро Кучукское воды из озера Кулундинское для обогащения его солями. На дне присутствуют залежи мирабилита слоем до 3,5 м. В 1960 г. вблизи озера создано крупное предприятие химической отрасли Кучуксульфат. В производстве используется сырьё, которое добывается из естественной рапы озера. Ближайшие населённые пункты: посёлки Благовещенка, Степное Озеро и Байгамут (<https://ru.wikipedia.org/wiki/Кучукское>).

Площадь озера 181 км², средняя глубина — 1,2 м, максимальная — 3 м (см. таблицу 1). Солёность воды в разные годы колеблется в пределах 216–320 г/дм³ (Литвиненко и др., 2019).

2.5 Географические и климатические характеристики мест обитания исследованных популяций артемии

Рассматриваемые в исследовании популяции артемии обитают в озерах, расположенных на территории Западной Сибири от Урала до Алтая (таблица 1, рисунок 15). Расстояние между наиболее удалёнными озерами по прямой составляет 1080 км. Озера из Омской области и Алтайского края (Эбейты, Ульжай, Большое Яровое и Кучукское), находящиеся на долготе 71–79°, находятся восточнее остальных 6 озёр, территориально расположенных близко на долготе (63–68°). Южнее всех расположены озера

Большое Яровое и Кучукское. Из рассматриваемых озер к самому крупному по площади относится Кучукское (166 км²), а наиболее глубокому — Большое Яровое (средняя глубина — 4,4 м, максимальная — 8 м). Площадь остальных озер находилась в пределах 2,2–83,3 км², средняя глубина — 0,4–2,3 м.

Известно (Литвиненко и др., 2018), что соленость воды в мелководных гипергалинных озерах меняется не только в течение сезона, но и в разные годы и в большой степени зависит, как от температурных условий, так и выпадения осадков. Одним из наиболее информативных показателей климатических условий является гидротермический коэффициент (ГТК) увлажнения Селянинова, вычисляемый по формуле: $K = R \cdot 10 / \sum t$, где R — сумма осадков в миллиметрах за период с температурами выше + 10 °С, $\sum t$ — сумма температур в градусах Цельсия (°С) за то же время.

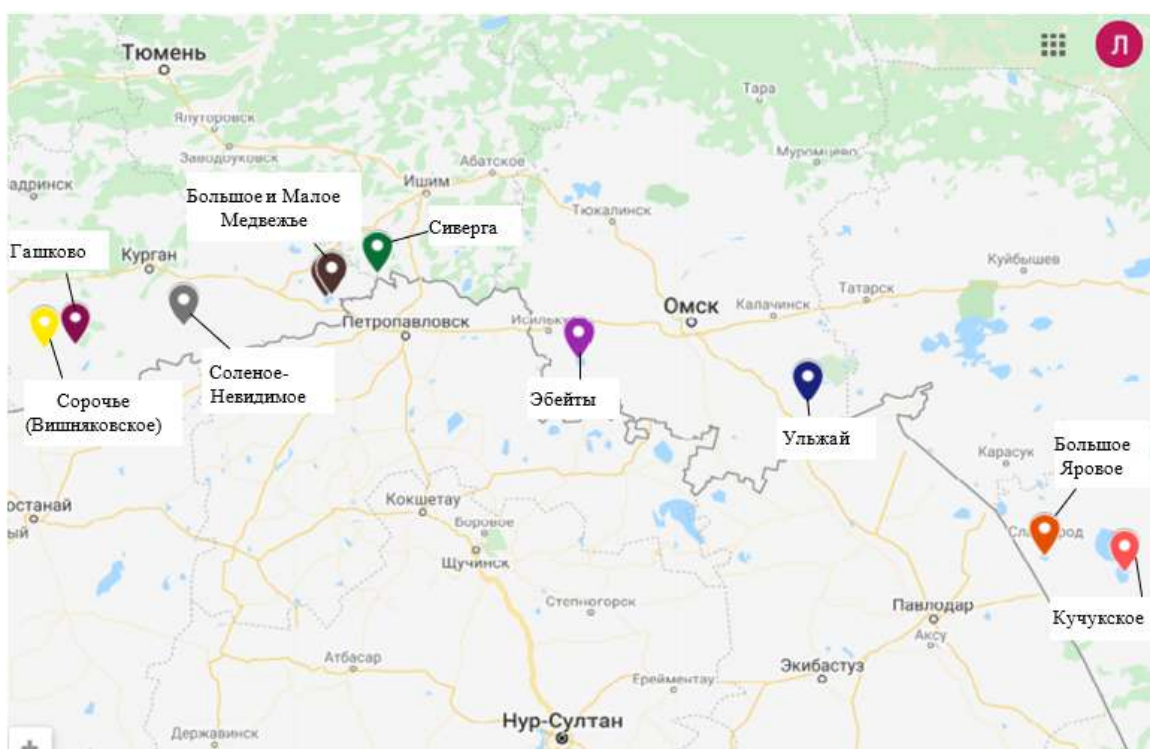


Рисунок 15 – Расположение озер — мест обитаний исследованных популяций артемии

Согласно этому коэффициенту выделяются следующие зоны:

- избыточного увлажнения, или зона дренажа ($ГТК > 1,3$);

- обеспеченного увлажнения (1,0–1,3);
- засушливая (0,7–1,0);
- сухая (0,5–0,7);
- ирригации (ГТК < 0,5) (https://ru.wikipedia.org/wiki/Гидротермический_коэффициент_увлажнения_Селянинова).

В окрестностях озера Сиверга в 2010–2012 гг. выпало меньшее за последние два десятка лет количество осадков, при этом количество дней с повышенной температурой воздуха было выше среднего, это привело к повышению солености воды. Так, в 2010–2012 гг. соленость была в пределах 86–107 г/дм³, что на 10–50 г/дм³ больше, чем в другие сезоны в период с 2001 по 2018 гг. (Литвиненко и др., 2018). В последующем за засушливым периодом 2013 г. соленость была на 12 г/дм³ меньше, чем в 2012 г. В соответствии с погодными условиями ГТК в озере Сиверга в 2012 г. составил 0,5, в 2013 г. — 1,2.

Такой же пример можно наблюдать в озере Большое Медвежье за 2016 г., ГТК = 1,1 (обеспеченного увлажнения), минерализация в 2016 г. была минимальной. Все остальные озера входят в категорию засушливых территорий (таблица 3).

Многолетний мониторинг солености воды гипергалинных озер Западной Сибири (Литвиненко и др., 2018) позволил выделить, на основе разработанной авторами методики, мало-, средне- и многоводные годы. Исследованные популяции (см. таблицу 3) развивались как в условиях многоводного (Большое Медвежье, 2016 и 2017 гг., Малое Медвежье, 2017 г., Эбейты, 2008, 2017 г.); средневодного (Сиверга, 2013; Сорочье, 2009; соленое Невидимое, 2015; Малое Медвежье, 2013, 2014, 2015; Большое Медвежье, 2008, 2014, 2019; Гашково, 2015, 2017; Ульжай, 2009, 2015, 2017, 2018; Эбейты 2009, 2015; Большое Яровое, 2016) и маловодного года (Сиверга, 2012; Сорочье, 2015; Соленое Невидимое 2009, 2011, 2012, Малое Медвежье 2009, 2011; Большое Медвежье 2009–2012, Ульжай 2012, 2013; Эбейты 2011, 2013).

Таблица 3 – Абиотические условия в исследуемые периоды на территории расположения озер (<https://berdyuzhe.nuipogoda.ru/>)

Название озера	Год	Температура воздуха, °С			ГТК	Соленость и водность*
		t _{min}	t _{max}	t _{средняя}		(по Литвиненко и др., 2018)
Тюменская область						
Сиверга	2012	-19,9	21,3	2,7	0,5	86
	2013	-17,1	19,2	3-15	1,2	74
Сорочье	2009	-17,4	18,5	2,8	0,5	213
	2015	-14,2	21,2	3,5	0,9	263
Соленое-Невидимое	2009	-18,0	19,1	1,1	0,6	147
	2011	-17,6	20,1	2,5	1,0	175
	2012	-16,6	22,3	3,6	0,3	148
	2014	-14,6	20,3	3,3	1,0	147
	2015	-15	20,1	2,55	0,93	112
Малое Медвежье	2009	-21,0	19,1	0,5	0,6	261
	2011	-15,6	21,5	1,2	1,1	321
	2013	-16,7	20,8	2,3	0,8	204
	2014	-16,3	20,6	1,5	1,1	220
	2015	-15,6	22,3	2,0	1,0	198
	2017	-15,6	18,6	3,0	0,8	164
Большое Медвежье	2008	-20	17,5	3,3	0,8	197
	2009	-18,0	19,1	0,6	0,6	254
	2010	-19,3	20,7	0,9	0,4	293
	2011	-15,6	21,5	1,7	1,1	293
	2012	-17,6	21,5	2,6	0,3	290
	2014	-16,3	20,6	3,2	1,1	218
	2016	-18,6	21,3	3,0	1,1	129
	2017	-15,6	18,6	3,0	0,8	168
Гашково	2015	-15,5	22,1	2,7	1,0	146
	2017	-16,3	20,1	1,7	0,9	132
	2019	-16	22	3	0,81	165**
	Омская область					
Ульжай	2009	-16,8	15,6	0,6	1,7	105
	2012	-15,6	25,6	1,5	0,5	235
	2013	-17,9	16,8	2,9	1	226
	2015	-20,1	20,3	3,0	0,9	125
	2017	-15	22	3,3	0,9	107
	2018	-21	18,5	2,4	0,9	92
Эбейты	2008	-15,6	18,9	2,5	0,7	159
	2009	-15,3	16,6	3,2	1,8	229
	2011	-13,9	19,0	0,9	0,9	247
	2013	-16,6	17,6	1,9	1	344
	2015	-19,8	20,0	2,9	1	229
	2018	-22	17,5	2,3	0,9	129
Алтайский край						

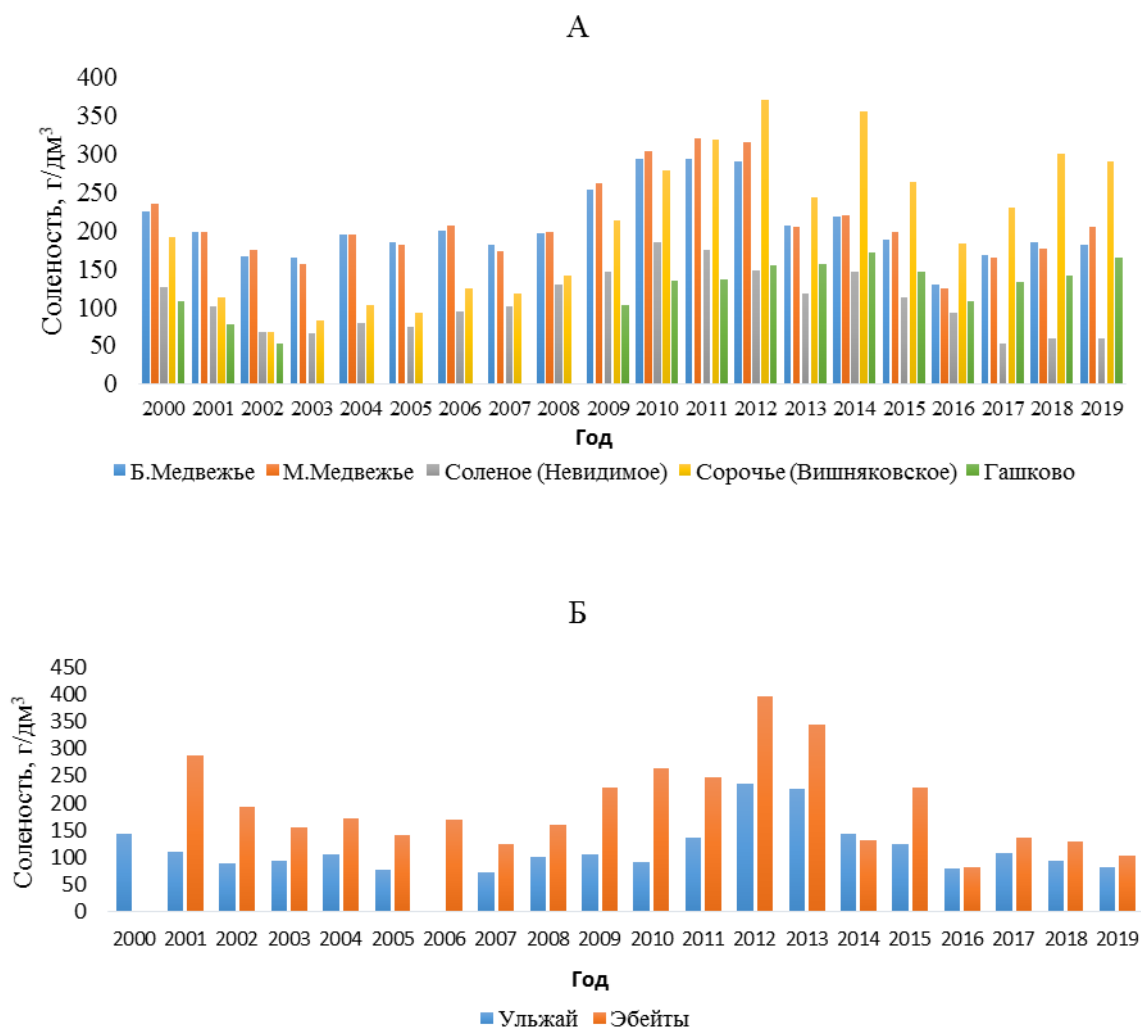
Большое Яровое	2016	-10,2	16,8	3,3	0,9	164**
	2017	-15	19	2	1,2	
Кучукское	2017	-17	19	1	1,3	

Примечание: *

129
112
263

 Многоводный
Средневодный
Маловодный год
**— по данным ТФ и АФ

Наиболее соленые озера - Кучукское, Большое Медвежье, Малое Медвежье, Сорочье и Эбейты со средней соленостью около 216 г/дм³ (194–268 г/дм³). Наименьшая соленость воды у озера Сиверга (около 70 г/дм³). Минерализация озер Соленое-Невидимое, Ульжай, Гашково и Большое Яровое имеет средние значения (от 107 до 161 г/дм³) (см. таблицу 2, рисунок 16).



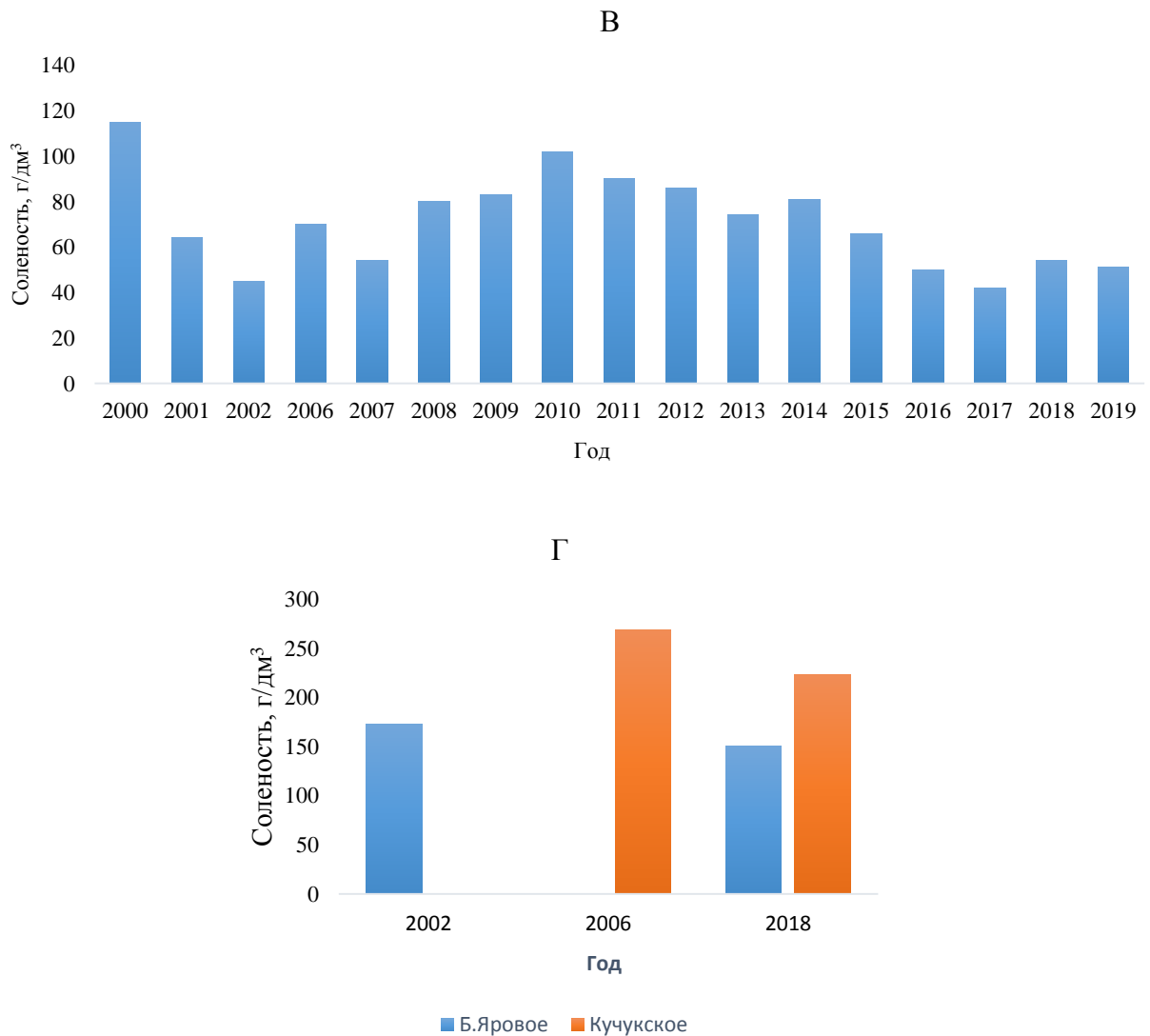


Рисунок 16 – Соленость озер в разные годы в озерах А – Курганской области, Б – Омской области, В – Тюменской области (Сиверга), Г – Алтайского края (по данным ТФ)

Таким образом, исследованные популяции артемии характеризовались значительным разнообразием мест обитания, связанным как с морфометрическими характеристиками водоемов (площадь и глубина), и климатическими факторами (температура и осадки), так и соленостью, а также химическим составом воды.

ГЛАВА 3 МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом для исследования послужили пробы сухих цист артемии сибирских партеногенетических популяций и артемии бисексуальной популяции *Artemia franciscana* (США, Graet Salt Lake) из банка цист лаборатории промысловых беспозвоночных Тюменского филиала ФГБНУ «ВНИРО», отобранные в разные годы и хранящиеся при температуре 5 °С в темноте в закрытых сосудах без доступа кислорода.

Схема проведения исследовательских работ и сроки выполнения отдельных этапов представлены на рисунке 17 и в таблице 4.



Рисунок 17 – Схема проведенных исследований

Таблица 4 – Методы и условия лабораторных исследований

Название опыта и метода	Характеристика опыта	Сроки проведения	Результат
Разработка методики приготовления препаратов для морфологических исследований цист	Использовали 4 метода: р-р Люголя; электромагнитное излучение; $t_{\text{воды}} = 100^{\circ}\text{C}$; $t_{\text{воздуха}} = 90^{\circ}\text{C}$	2017–2018 гг..	Предложен метод прекращения метаболизма воздействием р-ра Люголя или $t_{\text{воды}} = 100^{\circ}\text{C}$
Определение морфометрических параметров цист	Исследованы 6 популяций	2018–2019 гг.	Выявлены границы изменчивости диаметра цист и эмбрионов, толщины хориона
Определение размеров науплиусов 1 стадии	Инкубация цист и получение науплиусов 8 популяций	2017–2021 гг.	Выявлена изменчивость длины науплиусов
Определение морфометрических параметров половозрелых рачков	Культивирование артемии из 9 популяций до половозрелой стадии, определение 9 параметров	2017–2021 гг.	Выявлены пределы изменчивости признаков, показано влияние на них солености материнского водоема
Определение репродуктивных параметров самок артемии	Культивирование рачков 10 популяций	2017–2021 гг.	Выявлены наиболее продуктивные популяции для выращивания цист и биомассы рачков
Определение особенностей размножения сибирских популяций	Культивирование рачков бисексуальной американской популяции и двух партеногенетических сибирских популяций	2015–2016 гг.	Выявлены отличительные особенности
Определение возможности популяционной идентификации по морфометрическим параметрам цист и рачков	Проведен статистический и кластерный анализ имеющихся данных по морфометрии	2019–2021 гг.	Выявлены некоторые параметры, позволяющие дифференцировать отдельные популяции

Объектами исследования послужили популяции артемии из озер Тюменской (Сиверга), Курганской (Большое Медвежье, Малое Медвежье, Соленое-Невидимое, Сорочье-Вишняковское, Гашково), Омской (Эбейты, Ульжай) областей и Алтайского края (Большое Яровое, Кучукское), Great Salt Lake (США штат Юта). Данные озера имеют различные характеристики по солености и химическому составу воды.

Видовой статус артемии сибирских популяций не определен. В Западной Сибири, неопределенные до вида популяции, условно объединены под общим названием *Artemia parthenogenetica* Bowen & Sterling, 1978.

3.1 Пробоподготовка и морфометрия цист

Материалом послужили цисты артемии, отобранные на озерах Западной Сибири в разные годы. При исследовании морфометрии цист было обнаружено изменение их диаметра во времени, которое, вероятно, было обусловлено метаболизмом живых цист. Стояла задача: прекратить метаболизм наиболее приемлемым способом. Для этого были проведены исследования с неактивированными цистами сибирской популяции из озера Большое Медвежье Курганской области. Цисты перед экспериментом гидратировали (выдерживали в пресной воде около 1 ч), затем через 10 мин, 2 ч и 1 сут выдерживания их в воде измеряли диаметр цист, эмбрионов и толщину хориона. Чтобы полностью остановить метаболизм в цистах, приводящий к искажению их размеров, были проведены опыты с воздействием 1%-ного раствора Люголя в течение 18 ч (в темноте), электромагнитного излучения микроволновой печи (700 Вт, 10 мин) и температуры воды 100 °С (цисты заливали кипятком), температуры воздуха 90 °С (цисты помещали во влагомер на 10 мин). Для определения процента живых цист, пробу инкубировали в чашках Петри и определяли процент вылупления науплиусов. Далее проводили промеры после 10 мин, 2 ч и 1 сут выдерживания их в пресной воде комнатной температуры. Диаметр

эмбриона измеряли после декапсуляции, толщину хориона определяли как разность между диаметром цист и эмбрионов, поделенную пополам.

Выборка диаметра цист, диаметра эмбриона и толщины хориона в каждой пробе составила 100 промеров. Измерения проводили при помощи стереоскопа Альтами СМ0870.

Для исследования морфометрических параметров цист использованы пробы из 6 озер двух областей России: Курганская область (Большое Медвежье, Малое Медвежье, Соленое Невидимое, Гашково) и Омская область (Ульжай, Эбейты) в периоды с 2008 до 2018 гг. Итоговое количество проб — 31 ед.

3.2 Инкубация цист

Инкубации были подвергнуты цисты, отобранные в период 2009–2019 гг., из десяти популяций озер четырех субъектов Федерации России: Курганская область (Большое Медвежье, Малое Медвежье, Соленое Невидимое, Гашково, Сорочье (Вишняковское)), Омская область (Ульжай, Эбейты), Тюменская область (Сиверга) и Алтайский край (Б. Яровое, Кучукское). Итоговое количество проб 19 ед.

Для инкубации помещали 2,5 г цист артемии в конусовидный сосуд объемом 1 л, заполненный раствором (20 г/дм^3 морской соли и 2 г/дм^3 пищевой соды). Соду использовали для увеличения буферной способности среды при инкубации цист при высоких плотностях и для гарантии, что уровень pH не опустится ниже 8,0 (Литвиненко и др., 2000). Для наилучшего вылупления в инкубационный сосуд добавляли 3 %-ный раствор перекиси водорода в количестве 0,6 мл/л.

Инкубацию проводили 24–36 ч при температуре 25–30 °C, при постоянном освещении и аэрации. Свет играет значительную роль в процессе вылупления науплиусов из цист и особенно необходим в течение первых часов после гидратации для начала эмбрионального развития. Максимальный результат можно получить при непрерывном освещении

люминесцентными лампами (1000–2000 люкс на водную поверхность). Инкубацию проводили при искусственном освещении лампами дневного света, установленными близко к водной поверхности, согласно инструкции (Литвиненко и др., 2000).

Процент вылупления науплиусов из цист определяли по разработанным методикам (Sorgeloos et al., 1986; Литвиненко и др., 2000).

Процент вылупления – это количество науплиусов, которое может быть получено из 100 полноценных (содержащих в себе эмбрионы) цист. Последовательность определения процента вылупления, была следующая:

а) через час после начала инкубации стеклянной пипеткой отобрали 3–10 проб объемом 1 мл;

б) каждую пробу с цистами перенесли в камеру Богорова. Подсчитали количество цист в пробах (C_i), используя бинокуляр и вычислили среднее число (C);

в) через 24 ч отобрали из инкубатора 3–10 проб по 1 мл и поместили в камеру Богорова и подсчитали под бинокуляром количество науплиусов (n_i). При подсчете стадии «зонтика» не учитывали. Вычислили среднее число (n);

г) рассчитали средний процент вылупления (стандартное отклонение должно быть не более 5%) по формуле: $x = n * 100 / C$.

3.3 Выращивание рачков

После массового вылупления из цист науплиусы пересаживали в 3-х литровые емкости, заполненные отстоянной водопроводной водой при минерализации 100 г/дм³ (NaCl (морская соль) – 55 г/дм³, NaCl (хч) – 15 г/дм³, MgSO₄ – 11,9 г/дм³, NaHCO₃ – 10 г/дм³, CaCl₂ – 4,5 г/дм³, KCl – 3,6 г/дм³) и 150 г/дм³ (NaCl (морская соль) – 93 г/дм³, NaCl (хч) – 21,1 г/дм³, MgSO₄ – 21 г/дм³, NaHCO₃ – 9 г/дм³, CaCl₂ – 3 г/дм³, KCl – 2,9 г/дм³).

Плотность посадки составляла 5–10 тыс. науплиусов/л. Для этого из инкубатора отбирали 60–300 мл (в зависимости от процента вылупления)

инкубационной среды с науплиусами и помещали в емкость для культивирования. Выращивание проводили при постоянной аэрации воды и температуре 25–27 °С. С первого дня выращивания регулярно вносили корм в виде перемолотого риса (по норме 1 г/дм³), чередуя с внесением 10 мл/л суспензии зеленых протококковых водорослей *Scenedesmus quadricauda* (Turp.) Vreb (плотностью около 2 млн кл./мл).

На 10 сут проводили полный морфологический анализ, который повторяли через каждые 3-е сут.

После созревания рачки были рассажены по 3 самки и 2 самца (при наличии) на одну емкость. Всего 15 емкостей по 200 мл каждая. Раствор для малых емкостей готовили из раствора 3-х литровой емкости (где находились вылупившиеся науплиусы) с добавлением свежего раствора, приготовленного по представленному выше методу в соотношении 50 %:50 %.

Питательные среды для водорослей готовили на дистиллированной воде. Навеску каждого вещества растворяли в небольшом количестве воды, а затем растворы сливали в одну емкость в порядке расположения реактивов в таблице 5 (чтобы избежать выпадения осадка) и доливали воду до соответствующего объема.

Раствор микроэлементов готовили отдельно. Перед посевом водорослей в 1л питательной среды вносили 1мл раствора микроэлементов. Среда Тамия перед посевом водорослей разбавляли дистиллированной водой в 3–5 раз (Федеральный реестр, 2007).

Таблица 5 – Состав используемых питательных сред для культивирования водорослей

Реактивы	Содержание веществ, г/дм ³	
	Тамия	Прага
KNO ₃	5,00	0,100
K ₂ HPO ₄	-	0,100
KH ₂ PO ₄	1,25	-
MgSO ₄ · 7H ₂ O	2,50	0,010
FeSO ₄ · 7H ₂ O	0,003	-
FeCl ₃ · 6H ₂ O	-	0,001
Раствор микроэлементов*	1 мл	1 мл

Примечание: *H₃BO₃ — 2,86; MnCl₂·4H₂O — 1,81; ZnSO₄·7H₂O — 0,222 г/дм³; MoO₃ — 17,64; NH₄VO₃ — 22,96 мг/л

Посев водорослей производили из альгологически чистой культуры, которую выращивали в стерильных условиях. Культуру водорослей вносили в питательную среду в количестве, дающем светло-зеленое окрашивание. Исходная концентрация около 2 тыс. кл./мл.

Культивировали водоросли в плоскодонных колбах при круглосуточном освещении лампами дневного света 3000 лк и постоянном продувании культуры воздухом с помощью микрокомпрессоров. Через 7–10 сут, когда окраска культуры водорослей становилась интенсивно зеленой, сосуды с водорослями помещали в холодильник. По мере надобности кормили рачков этим раствором (рисунок 18) (Федеральный реестр, 2007).



Рисунок 18 – Культура водорослей *Scenedesmus quadricauda* (Turp.) Breb, используемая для кормления рачков

3.4 Морфометрия науплиусов и рачков

Определение длины науплиусов проводили у только что проклюнувшихся и свободно плавающих (отделившихся от цист) личинок артемии, которые в дальнейшем по тексту обозначены как науплиусы 1 стадии.

Морфометрический анализ рачков был проведен на рачках 15 проб (Сорочье (Вишняковское) 2009, 2015; Большое Медвежье, 2016, 2017, 2019; Малое Медвежье, 2017; Эбейты 2018; Ульжай, 2015, 2018; Сиверга 2012, 2013; Гашково, 2019; Большое Яровое, 2016; 2017; Кучукское, 2017). Морфометрию рачков изучали на 45 самках с каждой пробы; из проб Большое Яровое, 2016; Большое Медвежье, 2017; Ульжай, 2015; Кучукское, 2017 количество самок было 20 шт. Итоговое количество исследуемых самок – 575 шт.

В течение выращивания на каждые третьи сутки измеряли длину рачков. Морфометрический анализ (рисунок 19) рачков артемии, достигших половозрелости, проводили по 9 признакам, из которых 8 пластических и один меристический: длина тела (tl), длина абдомена (al), ширина абдомена (aw), расстояние между глазами (de), диаметр глаз (ed), длина фурки (fl), длина первой антенны (la), ширина головы (hw), диаметр цисты (d цист), число щетинок на фурке (sf , шт.).

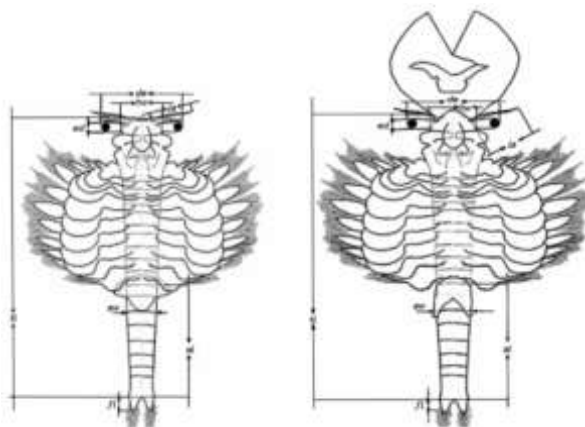


Рисунок 19 – Схема тела артемии с указанием морфометрических параметров (по Литвиненко и др., 2009)

3.5 Определение репродуктивных параметров

Определение репродуктивных параметров производили с помощью стереоскопического микроскопа МБС-10. Отфильтрованный с помощью сита с мелкой ячейкой раствор с содержимым (цисты, яйца и науплиусы) пересаживали в отдельную емкость. Брали определенное количество выборки, помещали в камеру Богорова и производили подсчет. Такой же подсчет репродуктивных параметров (яиц, цист и науплиусов) производили и из яйцевых мешков умерших самок.

В 16 пробах (Сиверга 2012, 2013; Сорочье 2009, 2015; Большое Медвежье 2016, 2017, 2019; Ульжай 2015, 2018; Эбейты, 2018; Гашково 2019; Большое Яровое, 2016, 2017; Кучукское, 2017; Соленое Невидимое, 2015; Great Salt Lake, 2016) был проведен анализ следующих репродуктивных показателей самок артемии:

- продолжительность жизни (ПЖ), сут;
- продолжительности репродуктивного периода (РП), сут;
- скорости созревания или продолжительность предрепродуктивного периода (прРП), сут;
- продолжительность пострепродуктивного периода (постРП), сут;
- количество потомков на самку, экз.;
- процент отрождения цист или цистообразования, %.

Индивидуальная плодовитость самок исследована на 893 особях.

Относительная скорость роста длины тела рачков (C_L) до достижения ими половозрелой стадии определяли по формуле И. И. Шмальгаузена и С. Броди (Козлов, Абрамович, 1982):

$$\overline{C_L} = \frac{\ln L_2 - \ln L_1}{t_2 - t_1}, \text{ где}$$

L_2 – длина половозрелого рачка, мкм;

L_1 – длина науплиусов 1 стадии, мкм;

t_2 – количество суток до достижения половозрелости;

t_1 – количество суток равное 0 (начало эксперимента).

В таблице 6 приведен объем исследованного материала.

Таблица 6 – Объем исследованного материала

Показатели	Количество популяций	Количество проб	Количество особей
Морфометрия цист для методики	1	15	1500
Морфометрия цист	6	31	3100
Морфометрия науплиусов 1 стадии	8	12	340
Морфометрия рачков	9	15	575
Плодовитость самок	10	16	893
Итого	11*	62	4568

Примечание: *популяции озер: Сиверга; Сорочье (Вишняковское); Большое Медвежье; Малое Медвежье; Эбейты; Ульжай; Гашково; Соленое Невидимое; Большое Яровое; Кучукское; GSL.

3.6 Статистический анализ

Статистический анализ проводили по общепринятым методикам (Лакин, 1990). При анализе использовались: средняя арифметическая (M), минимальные (min) и максимальные (max) значения признаков, ошибка средней арифметической (m), коэффициент вариации (Cv , %), стандартное отклонение (SD ; σ), выборка (n), коэффициент корреляции (r). Достоверность различий выборок оценивали по критерию Стьюдента (t_{st}) при уровне значимости $p \leq 0,05$, $p \leq 0,005$. Расчет всех числовых показателей произведен в программах Microsoft Excel. Кластерный анализ проведен в программе Statistica 13.3.

ГЛАВА 4 РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

4.1 Морфометрия цист

4.1.1 Разработка усовершенствованного метода определения морфометрических параметров цист

По мнению некоторых ученых (Vanhaecke, Sorgeloos, 1980) размеры цист и эмбрионов, толщина хориона определяют вид и, за исключением небольших различий, эти признаки являются неизменными в новых условиях среды. Практические исследования, проведенные позже показали сложность как в определении видов артемии по этим показателям, так и отдельных популяций. Сложность заключалась не только в значительном внутривидовом варьировании морфометрических показателей (Литвиненко и др., 2021), но и отсутствии четких методических подходов в определении размеров цист.

Из литературы известно (Sorgeloos et al., 1986), что полностью гидратированные цисты не меняют своего размера, поэтому в методиках определения морфометрии цист предлагается через 1–2 часа гидратации определять морфометрические показатели (Lavens; Sorgeloos, 1996; Старовойтова, Бурмистрова, 2017 и др.).

Для проверки этого утверждения были проведены исследования с неактивированными цистами сибирской популяции из оз. Медвежье Курганской области. Цисты перед экспериментом гидратировали (выдерживали в пресной воде около 1 ч), затем: через 10 мин, 2 ч и 1 сут выдерживания их в воде (опыт 1, 2, 3) измеряли диаметр цист, диаметр эмбрионов и толщину хориона.

Как видно из таблицы 7, в контроле размер гидратированных цист цист в течение суток увеличивался; вылупление науплиусов из этих цист через сутки составило 32,2 %.

Таблица 7 – Результаты экспериментов по воздействию различных факторов на диаметр и состояние гидратированных цист

№ опыта	Период времени нахождения в воде	Выклев, %	n	Диаметр гидратированных цист,мкм		
				M±m	min-max	CV, %
	Контроль					
1	10 мин.	32,2±1,4	100	255,08±1,44	224-280	5,66
2	2 часа		100	264,32±1,68	210-294	6,36
3	1 сутки		100	275,94±1,78	210-308	6,46
	Горячая вода (100 °С)					
1	10 мин.	1,9±0,9	100	264,32±1,17	238-294	4,41
2	2 часа		100	268,38±1,44	224-294	5,35
3	1 сутки		100	269,64±1,43	238-308	5,3
	Электромагнитное излучение					
1	10 мин.	(цисты потрескались) 1,4±1,0	100	259,84±1,28	224-280	4,92
2	2 часа		100	263,06±1,45	224-294	5,52
3	1 сутки		100	265,44±1,43	224-294	5,4
	Горячий воздух (90 °С)					
1	10 мин.	28,2±1,9	100	265,72±1,52	224-294	5,7
2	2 часа		100	264,88±1,19	238-280	4,49
3	1 сутки		100	273,84±1,02	238-294	3,73
	1%-ный раствор Люголя					
1	10 мин.	0	100	256,72±2,07	224-308	7,93
2	2 часа		100	259,1±1,58	224-308	5,94
3	1 сутки		100	260,3±1,65	224-294	6,22

Для полного прекращения метаболизма в цистах, приводящего к искажению их размеров, было испытано (рисунок 20, см. таблица 7) кратковременное воздействие горячей (кипящей) водой с температурой около 100 °С; воздействие электромагнитным излучением; воздействие горячим воздухом (90 °С) и воздействие на цисты 1%-ным раствором Люголя

В результате воздействия сухим горячим воздухом вылупление цист составило 28,2±1,9 %, горячей водой — 1,9±0,9 %, электромагнитным излучением — 1,4±1,0 % (цисты потрескались), раствором Люголя — 0 %.

Анализ показателей достоверности различий диаметра цист при воздействии различными факторами, представленными в Приложении Б,

показал, что в контроле различия диаметра цист в опытах достоверны; при воздействии горячей водой — достоверны пары опытов: 1–2, 1–3; в эксперименте с электромагнитным излучением – достоверны пары: 1–3; при воздействии горячим воздухом — достоверны пары: 1–3, 2–3; при воздействии Люголем — все различия недостоверны (Разова и др., 2019).

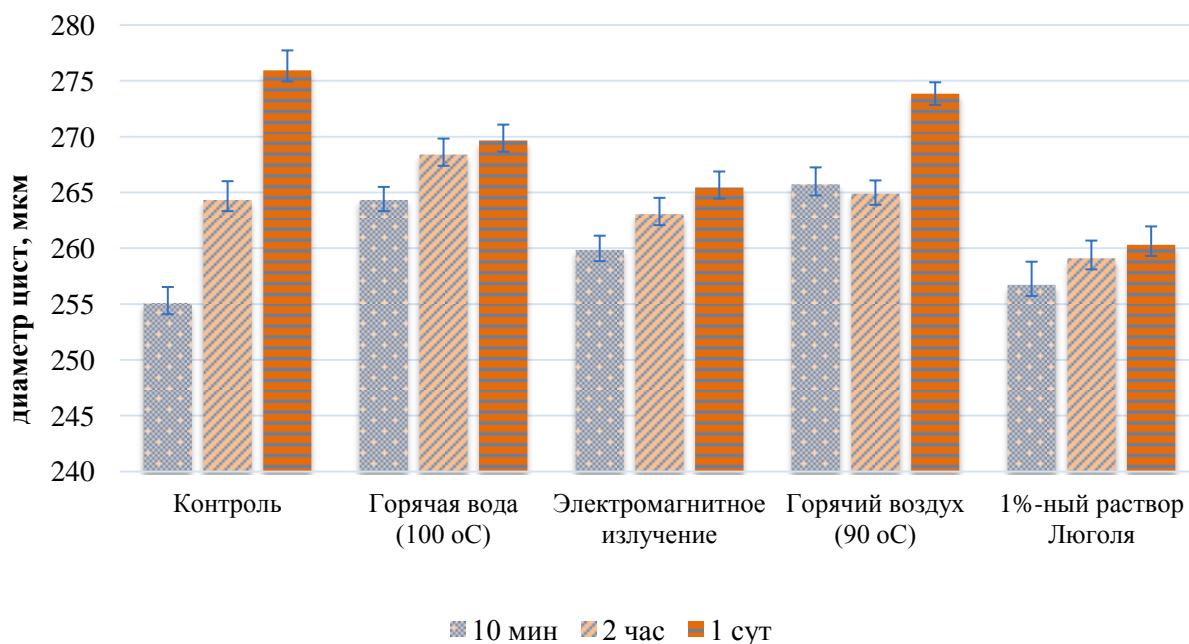


Рисунок 20 – Изменение диаметра цист артемии при воздействии различными факторами

Таким образом, при пробоподготовке следует использовать 1-ный раствор Люголя, который в отличие от других факторов воздействия полностью прекращает метаболизм в цистах, не повреждает оболочку цист и не приводит к искажению результатов измерения во времени.

4.1.2 Диаметр цист

Абсолютные значения диаметра цист шести исследованных популяций в разные годы находились в пределах 210–392 мкм (таблица 8; рисунок 21). В разные годы средний диаметр цист (рисунок 22) в озерах варьировал от $248,5 \pm 1,2$ (Гашково, 2015 г.) до $276,64 \pm 1,63$ мкм (Эбейты, 2009 г.).

Таблица 8 – Диаметр гидратированных цист, мкм

Название озера	№	Год	М	Мода	∂	m	Cv, %	Предельные значения, min–max
У	1	2009	274,12	280	15,69	1,57	5,74	210–392
	2	2012	270,62	266	17,24	1,72	6,37	
	3	2013	264,60	266	12,82	1,28	4,84	
	4	2015	265,58	266	16,46	1,65	6,2	
	5	2017	261,10	266	19,00	1,90	7,25	
	М		267,20					
Э	6	2008	274,26	280	17,13	1,71	6,25	224–336
	7	2009	276,64	280	16,3	1,63	5,9	
	8	2011	266,56	280	14,2	1,42	5,33	
	9	2013	264,46	266	15,4	1,54	5,82	
	100	2015	261,66	266	18,42	1,84	7,04	
	М		268,72					
БМ	11	2008	257,74	252	13,8	1,38	5,35	210–308
	12	2009	258,72	252	17,29	1,73	6,7	
	13	2010	265,16	266	15,13	1,51	5,71	
	14	2011	256,62	252	15,8	1,60	6,16	
	15	2012	255,64	252	15,5	1,55	6,1	
	16	2014	262,78	266	12,72	1,27	4,84	
	М		259,44					
ММ	17	2009	254,10	252	15,6	1,60	6,14	224–308
	18	2011	254,80	252	14,1	1,41	5,52	
	19	2013	260,40	266	13,35	1,33	5,13	
	20	2014	267,40	266	14,6	1,50	5,44	
	21	2015.1	270,10	266	11,65	1,20	4,31	
	22	2015.2	259,84	252	14,4	1,44	5,54	
	23	2017	269,40	280	17,7	1,80	6,6	
	М		262,29					
СН	24	2009	271,60	266	12,74	1,30	4,7	224–308
	25	2011	266,30	266	16,65	1,70	6,3	
	26	2012	272,86	266	14,14	1,41	5,9	
	27	2014	258,60	266	13,12	1,31	5,1	
	28	2015	271,46	280	14,74	1,50	5,43	
	М		268,16					
Г	29	2015	248,50	238	11,7	1,20	4,7	210–280
	30	2017	256,34	266	14,6	1,46	5,7	
	31	2018	254,10	266	14,81	1,48	5,83	
	М		252,98					

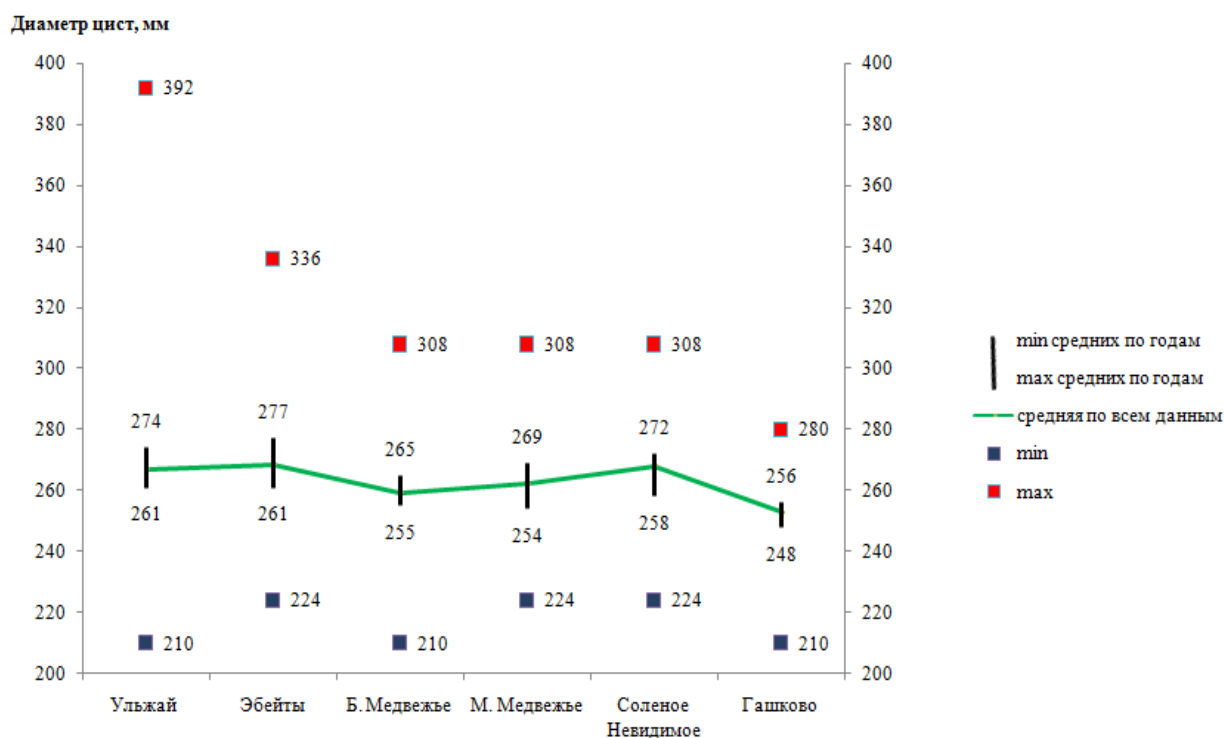


Рисунок 21 – Диаметр гидратированных цист в популяциях озер за ряд лет

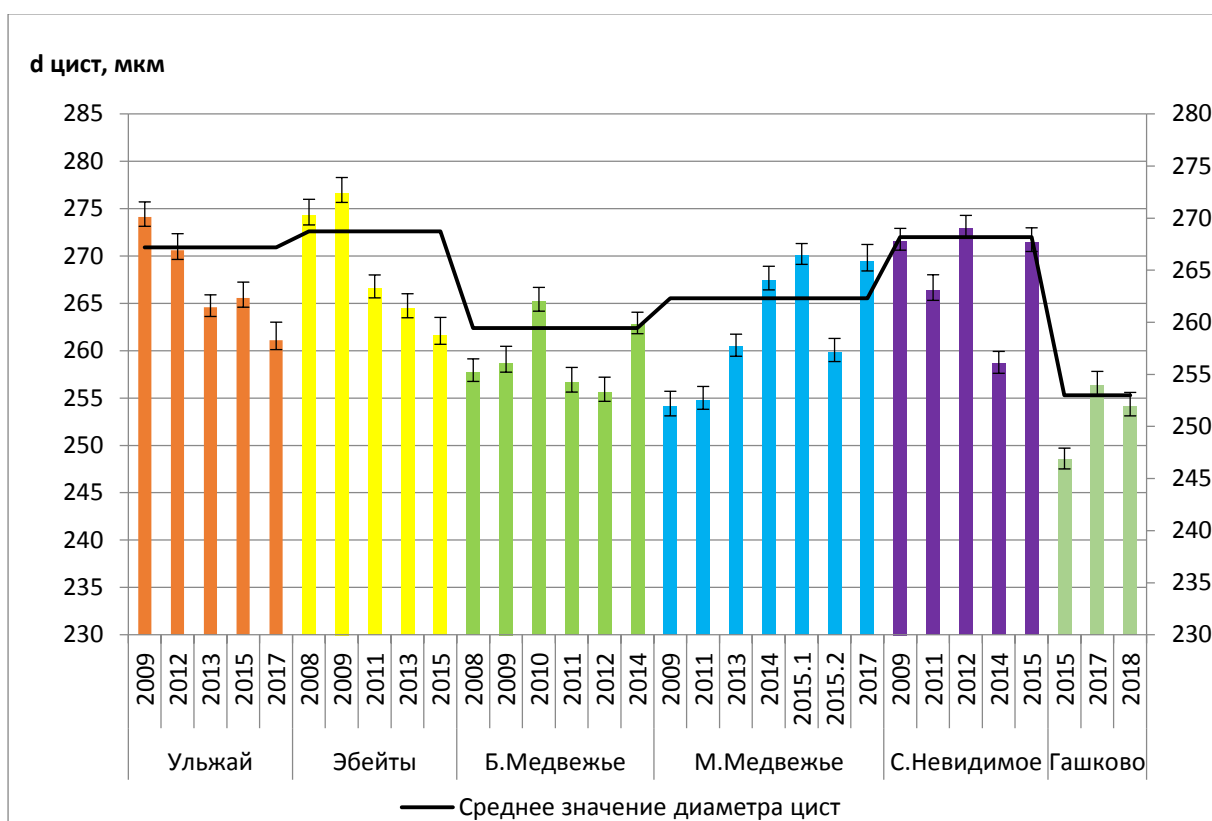


Рисунок 22 – Внутрипопуляционная и межпопуляционная изменчивость диаметра гидратированных цист за ряд лет и стандартное отклонение от среднего значения по всему массиву данных

При сравнении среднего диаметра цист по всем изучаемым озерам в целом за все годы выяснилось, что более мелкие цисты находятся в озере Гашково — $252,98 \pm 2,02$ мкм. Средние размеры отмечены в озерах Большое Медвежье — $259,40 \pm 1,88$ мкм, Малое Медвежье — $262,29 \pm 3,62$ мкм. Наиболее крупные размеры цист артемии отмечены в озерах Ульжай — $267,2 \pm 2,58$ мкм, Эбейты — $268,72 \pm 3,22$ и Соленое-Невидимое — $268,16 \pm 2,96$ мкм (см. рисунок 21 и 22). По этим показателям цисты озера Гашково на высоком уровне значимости ($p=0,01$) достоверно отличались от цист трех озер (Ульжай, Эбейты и Соленое Невидимое), на уровне значимости $p=0,05$ — от остальных озер.

Внутрипопуляционные различия (разность максимальных и минимальных значений) среднего диаметра цист в разные годы исследования составляют для озер Ульжай — 13,02, Эбейты — 15,00, Малое Медвежье — 15,30, Соленое Невидимое — 14,26 мкм. В других озерах эти показатели несколько ниже: Большое Медвежье — 9,52, Гашково — 7,84 мкм (таблица 9). Коэффициент вариации не превышал 7,25 % (см. таблицу 8). По классификации Г.Н. Зайцева (1991) подобное варьирование относится к однородной выборке.

На гистограмме частот встречаемости (приложение В), видно, что диаметр цист артемии в одном озере в разные годы величина непостоянная. Распределение частот встречаемости нормальное, одновершинное, в основном симметричное.

Таблица 9 – Размах колебаний средних значений параметров цист из разных популяций, мкм

№	Название озера	Диаметр цист	Диаметр эмбриона	Толщина хориона
1	Ульжай	261,1–274,12	245,14–262,64	3,29–9,73
2	Эбейты	261,66–276,64	238,7–251,02	10,5–16,87
3	Большое Медвежье	255,64–265,16	240,8–246,12	5,81–10,29
4	Малое Медвежье	254,1–269,4	236,96–249,9	5,11–10,22
5	Соленое Невидимое	258,6–272,86	244,44–255,64	7,0–13,51
6	Гашково	248,5–256,34	236,5–242,34	6,02–7,0

Оценка достоверности различий диаметра цист между популяциями по критерию Стьюдента показала, что цисты озера Гашково и Малое Медвежье достоверно отличаются от всех других цист (таблица 10). Отсутствие достоверных различий отмечено для пар: цисты озера Эбейты–Ульжай, С.Невидимое–Ульжай и С.Невидимое–Эбейты.

Таблица 10 – Оценка достоверности различий морфометрических параметров цист разных популяций по значению критерия Стьюдента (t-критерия)

Название озера	Выборка, n	У	Э	БМ	ММ	СН
Диаметр цист						
Ульжай	500					
Эбейты	500	1,25				
Б.Медвежье	600	8,38	9,30			
М.Медвежье	700	5,50	6,59	3,27		
С.Невидимое	500	1,74	0,54	9,39	6,49	
Гашково	300	13,35	14,61	6,28	9,21	14,29
Диаметр эмбриона						
Ульжай	500					
Эбейты	500	8,39				
Б.Медвежье	600	9,00	0,58			
М.Медвежье	700	8,01	1,53	2,23		
С.Невидимое	500	3,11	5,62	6,33	4,92	
Гашково	300	12,40	3,02	3,57	6,42	10,5
Толщина хориона						
Ульжай	500					
Эбейты	500	3,26				
Б. Медвежье	600	0,75	3,22			
М.Медвежье	700	1,07	2,86	0,43		
С.Невидимое	500	1,39	1,61	0,94	0,65	
Гашково	300	0,36	5,11	1,98	2,54	2,15

Приложение — жирным шрифтом отмечены достоверные различия при $P=0,05$

4.1.3 Диаметр эмбрионов

Абсолютные значения диаметра эмбриона в исследованных популяциях были в пределах 196–294 мкм (рисунок 23). В разные годы (таблица 11) средний диаметр эмбрионов в озерах варьировал от $236,5 \pm 1,03$ (Гашково, 2015 г.) до $262,64 \pm 1,52$ мкм (Ульжай, 2009 г.).

Таблица 11 – Диаметр декапсулированных цист, мкм

Название озера	№	Год	М	Мода	$\bar{\sigma}$	m	Cv, %	Предельные значения, min–max
У	1	2009	262,64	266	15,2	1,52	5,8	196–294
	2	2012	251,44	252	13,63	1,4	5,42	
	3	2013	245,14	238	16,23	1,62	6,62	
	4	2015	252,14	252	15,0	1,5	6,0	
	5	2017	254,52	252	12,64	1,3	4,97	
	М		253,18					
Э	6	2008	251,02	252	15,1	1,51	6,0	210–280
	7	2009	242,9	252	19,13	2,0	7,9	
	8	2011	243,9	238	13,74	1,4	5,65	
	9	2013	243,5	252	13,91	1,4	5,72	
	10	2015	238,7	238	15,1	1,51	6,31	
	М		244,00					
БМ	11	2008	246,12	238	17,6	1,6	7,15	210–294
	12	2009	241,4	238	12,12	1,21	5,02	
	13	2010	244,6	238	18,1	1,81	7,4	
	14	2011	240,8	238	9,33	0,93	3,88	
	15	2012	243,32	238	11,74	1,17	4,82	
	16	2014	243,52	238	27,19	2,72	11,17	
	М		243,29					
ММ	17	2009	243,88	238	10,37	1,04	4,25	210–280
	18	2011	236,6	238	11,17	1,12	4,72	
	19	2013	239,96	238	14,5	1,45	6,04	
	20	2014	249,2	238	13,5	1,35	5,42	
	21	2015.1	249,9	252	13,7	1,37	5,48	
	22	2015.2	247,1	252	11,84	1,2	4,8	
	23	2017	249,76	238	13,6	1,4	5,45	
	М		245,2					
СН	24	2009	255,64	252	13,6	1,36	5,31	210–280
	25	2011	252,14	252	12,7	1,27	5,02	
	26	2012	248,36	238	13,73	1,4	5,53	
	27	2014	244,6	238	10,04	1,004	4,1	

Г	28	2015	244,44	238	11,5	1,15	4,71	196–266
	M		249,04					
	29	2015	236,5	238	10,32	1,03	4,4	
	30	2017	242,34	252	10,1	1,01	4,2	
	31	2018	240,8	238	12,6	1,26	5,23	
	M		239,88					

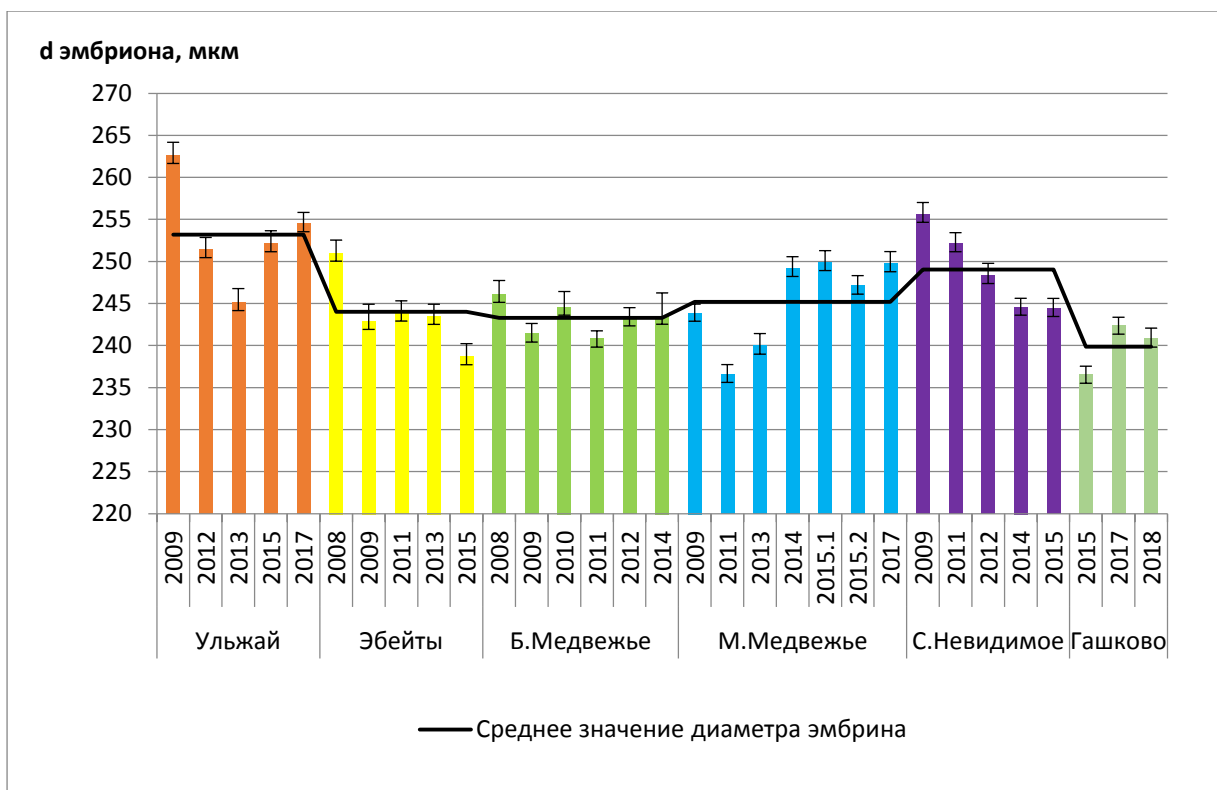


Рисунок 23 – Диаметр декапсулированных цист артемии и стандартное отклонение от среднего значения по всему массиву данных

При сравнении среднего диаметра эмбриона по всем изучаемым озерам в целом за все годы (рисунок 24) выяснилось, что более мелкие эмбрионы находятся в озере Гашково — $239,88 \pm 1,51$ мкм. Наиболее крупные размеры эмбриона артемии отмечены в озере Ульжай — $253,18 \pm 3,16$ мкм.

Коэффициент вариации диаметра декапсулированных цист в разных пробах не превышал 7,9 %, что, согласно классификации Г.Н. Зайцева (1991), свидетельствует об однородной выборке, кроме значений для цист из озера Большое Медвежье (2014 г.) — 11,17 %, что свидетельствует о средней степени однородности (таблица 11).

Согласно гистограмме частот встречаемости (приложение Г), диаметр декапсулированных цист артемии в одном озере в разные годы величина непостоянная. Распределение частот встречаемости нормальное, одновершинное, в основном симметричное.

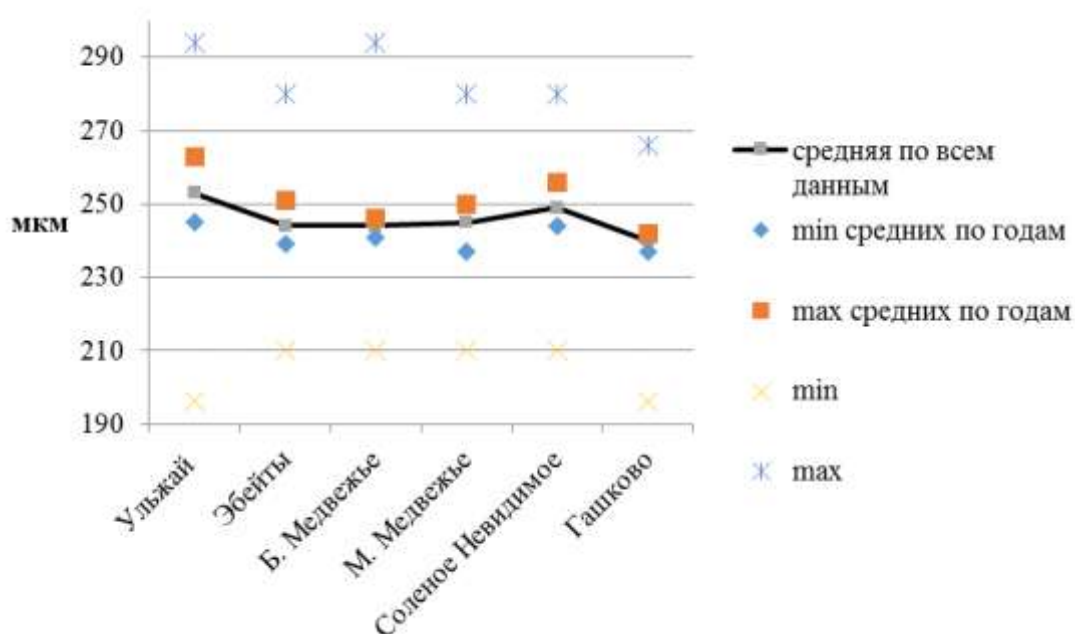


Рисунок 24 — Диаметр декапсулированных цист (эмбрионов) в 6 озерах в среднем за ряд лет

Максимальные значения диаметра эмбриона отмечены в цистах из озера Ульжай (263 мкм). Наиболее встречаемый диаметр эмбриона в озере Эбейты — 243 мкм. Многократная встречаемость диаметров эмбриона в озерах Большое Медвежье составляет 246 и 241 мкм, Малое Медвежье — 250 мкм. Диапазон по частоте встречаемости диаметра эмбриона в озере Солёное Невидимое составляет (от 244 до 256 мкм). Наименьший диаметр эмбриона по частоте встречаемости из озера Гашково, не превышает — 242 мкм (рисунок 23).

Анализ частот встречаемости размерных признаков (приложения Б и В) диаметра цист и эмбрионов показал схожесть в распределении признаков, что не позволило идентифицировать популяции по этому показателю.

Разность между минимальным и максимальным значениями диаметра эмбриона составляла от 11,2 (Соленое Невидимое) до 17,5 мкм (Ульжай). Внутрипопуляционный размах варьирования признака в других озерах несколько ниже и составлял Большое Медвежье — 5,32, Гашково — 5,84 мкм (см. таблицу 9).

Анализ достоверности различий между популяциями по диаметру эмбриона показал, что все популяции достоверно различаются между собой за исключением пар: Эбейты-Большое Медвежье и Эбейты-Малое Медвежье (см. таблицу 10).

4.1.4 Толщина хориона

По всему массиву полученных данных из популяций артемии исследованных озер в разные годы (рисунок 25) наименьшая толщина хориона цист составила 3,29 мкм (Ульжай, 2017 г.), наибольшая — 16,87 мкм (Эбейты, 2009 г.). Среднепопуляционные значения этого показателя (рисунок 26) были в пределах от $6,56 \pm 0,25$ мкм (Гашково) и $7,01 \pm 1,36$ мкм (Ульжай) до $12,43 \pm 1,26$ мкм (Эбейты). Промежуточные средние значения толщины хориона наблюдались у цист из озера Большое и Малое Медвежье и Соленое Невидимое (таблица 12).

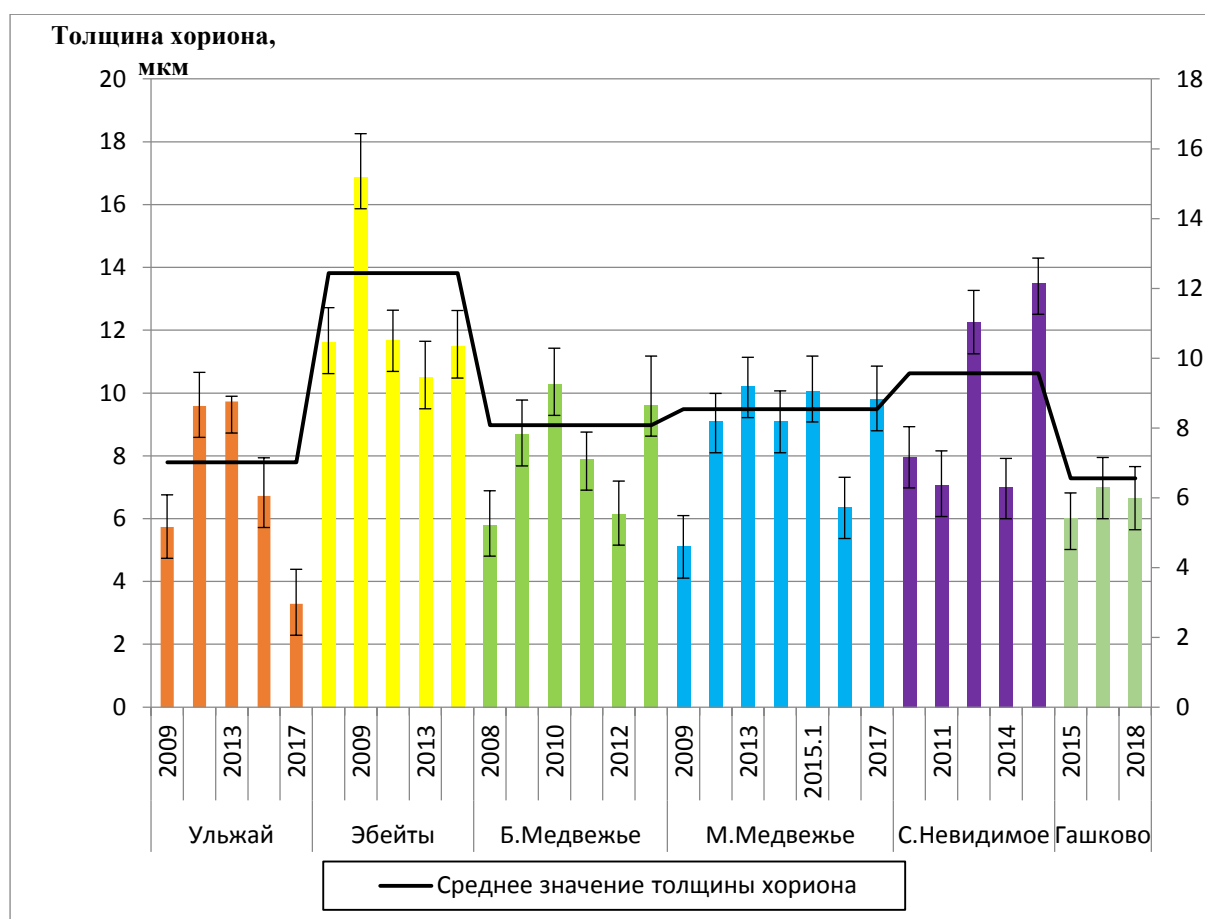


Рисунок 25 – Толщина хориона цист исследованных популяций и стандартное отклонение среднего значения по всему массиву данных

Таблица 12 – Толщина хориона

Название озера	№	Год	М
Ульжай	1	2009	5,74
	2	2012	9,59
	3	2013	9,73
	4	2015	6,72
	5	2017	3,29
	М		7,01
Эбейты	6	2008	11,62
	7	2009	16,87
	8	2011	11,69
	9	2013	10,5
	10	2015	11,48
	М		12,43
Б.Медвежье	11	2008	5,81
	12	2009	8,68
	13	2010	10,29
	14	2011	7,91
	15	2012	6,16

	16	2014	9,63
	М		8,08
М.Медвежье	17	2009	5,11
	18	2011	9,1
	19	2013	10,22
	20	2014	9,1
	21	2015.1	10,08
	22	2015.2	6,37
	23	2017	9,8
	М		8,54
С.Невидимое	24	2009	7,98
	25	2011	7,07
	26	2012	12,25
	27	2014	13,51
	28	2015	7,0
	М		9,56
Гашково	29	2015	6,02
	30	2017	7,0
	31	2018	6,65
	\bar{X}		6,56

Различия между минимальными и максимальными значениями толщины хориона (см. таблицу 9) в озере Гашково составляли 0,98. Внутрипопуляционный размах варьирования признака в других озерах несколько выше, различия максимальных и минимальных значений составляли от 4,48 (Большое Медвежье) до 6,51 мкм (Соленое Невидимое).

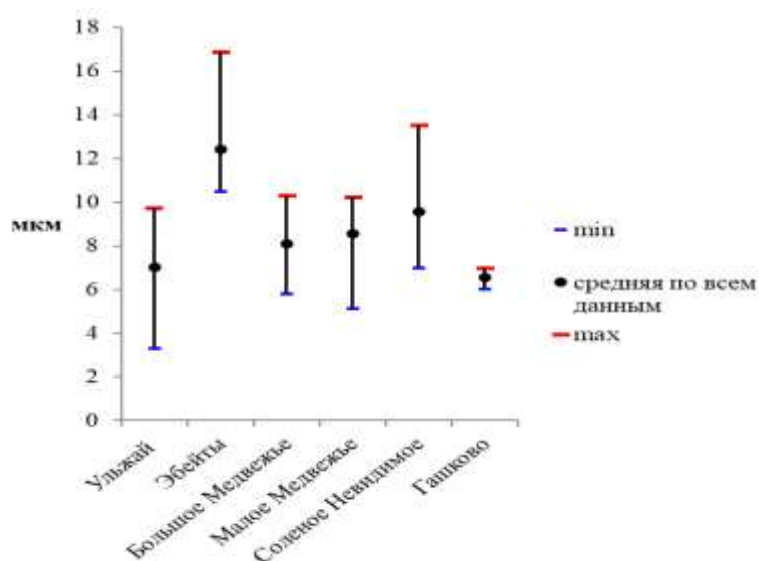


Рисунок 26 – Толщина хориона цист в популяциях озер за ряд лет

Толщина хориона цист из озера Эбейты достоверно была выше, чем у всех других анализируемых популяций (см. таблицу 10), за исключением популяции озера С.Невидимое. Также хорион озера Гашково был достоверно меньше, чем хорион озера М.Медвежье.

Таким образом, среди изученных популяций артемии цисты озера Гашково отличаются более мелкими размерами, цисты озера Эбейты наибольшей толщиной хориона.

4.1.5 Зависимость морфометрических параметров цист от солености рапы озера

Известно (Гаевская, 1916; Воронов, 1979; Vanhaecke et al., 1984; Соловов, Студеникина, 1990; Litvinenko et al., 2007; Litvinenko, Boiko, 2008; Ронжина, 2009; Boyko et al., 2012; Litvinenko et al., 2016; 2021; Бойко и др., 2016 и др.), что соленость воды оказывает большое влияние на рост и размножение рачков артемии, как в природной, так и в культуральной среде.

Для определения зависимости морфометрических параметров цист от солености были использованы данные, представленные в таблице 13.

Таблица 13 – Морфометрические параметры цист и соленость рапы озер

Название озер	год	Соленость, г/дм ³	Диаметр цист, мкм	Диаметр эмбрионов, мкм	Толщина хориона, мкм
Ульжай	2009	105	274,1	262,6	5,75
	2012	235	269,6	251,4	9,1
	2013	226	264,6	245,1	9,75
	2015	125	265,6	252,1	6,75
	2017	107	262,1	254,5	3,8
Эбейты	2008	159	274,3	251	11,65
	2009	229	276,6	242,9	16,85
	2011	247	266,6	243,2	11,7
	2013	344	264,5	243,5	10,5
	2015	229	261,7	238,7	11,5
Б.Медвежье	2008	197	257,7	246,1	5,8
	2009	254	258,7	241,4	8,65

	2010	293	265,2	244,6	10,3
	2011	293	256,6	240,8	7,9
	2012	290	255,6	243,3	6,15
	2014	218	262,8	246	8,4
М.Медвежье	2009	261	254,1	243,9	5,1
	2011	321	254,8	236,6	9,1
	2013	204	260,4	240	10,2
	2014	220	267,4	249,2	9,1
	2015.1	198	270,1	249,9	10,1
	2015.2	198	259,8	247,1	6,35
	2017	164	269,4	249,7	9,85
Невидимое	2009	147	271,6	255,6	8
	2011	175	266,3	252,1	7,1
	2012	148	272,9	248,4	12,25
	2014	147	271,5	244,4	13,55
	2015	112	258,6	244,6	7
Гашково	2015	146	248,5	236,5	6
	2017	132	256,3	242,3	7
	2018	141	254,1	240,8	6,65
Коэффициент корреляции с соленостью			-0,21	-0,5	0,25

Корреляционный анализ между соленостью воды и морфометрическими параметрами цист исследованных популяций (рисунок 27) показал наличие:

- слабой отрицательной связи с диаметром цист ($r = -0,21$);
- слабой положительной связи с толщиной хориона ($r = 0,25$);
- статистически достоверной средней силы отрицательной связи — с диаметром эмбрионов ($r = -0,5$) при уровне значимости $p \leq 0,05$.

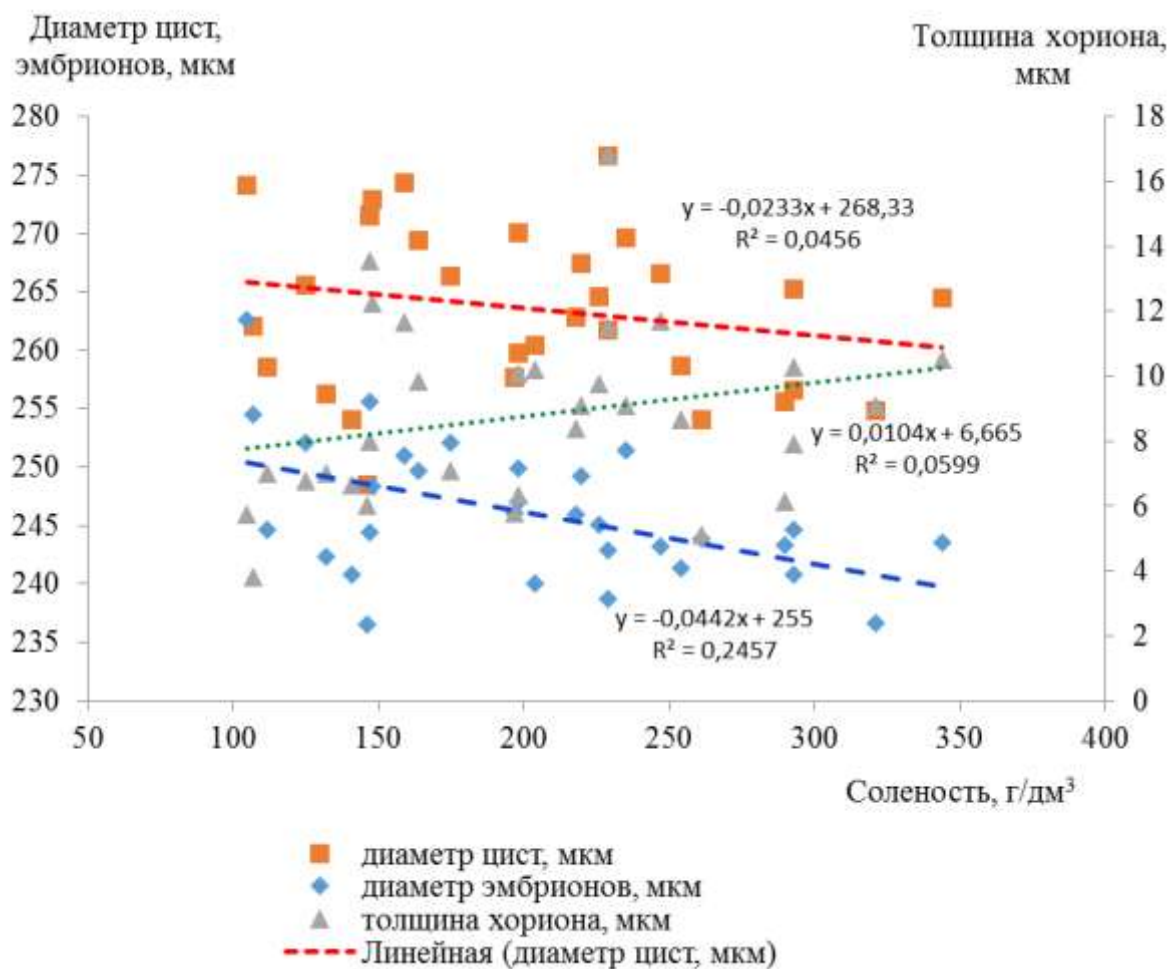


Рисунок 27 — Зависимость морфометрических параметров цист от солености рапы озера (места происхождения цист)

Таким образом, соленость рапы озер оказывает определенное влияние на морфометрические параметры цист.

4.2 Морфометрические показатели рачков, выращенных из цист в лабораторных условиях

4.2.1 Морфометрия науплиусов

Изучение показателей длины только что выклюнувшихся науплиусов из цист, отобранных в озерах Соленое-Невидимое (2015 г.), Большое Медвежье (2017 г., 2019 г.), Малое Медвежье (2017 г.), Ульжай (2015 г., 2018 г.), Эбейты (2018 г.), Гашково (2019 г.), Б. Яровое (2017 г.), Кучукское (2017 г.) позволило установить, что средне-популяционные показатели

длины науплиусов находились в пределах $0,43 \pm 0,01$ мм (Ульжай, 2015 г.) — $0,51 \pm 0,02$ мм (Кучукское, 2017) и $0,51 \pm 0,004$ мм (Б.Медвежье, 2019) (таблица 14, рисунок 28). Причем длина науплиусов, вылупившихся из цист, отобранных на озере Ульжай в 2015 г., достоверно была ниже всех других показателей, в том числе и этого же озера в 2018 г.

Таблица 14 – Длина науплиусов 1 стадии

№	Название озера	Год	n	Длина науплиусов, мм $M \pm m$	Различия достоверны при $p < 0,005$
1	С. Невидимое	2015.1*	25	$0,49 \pm 0,010$	7
2	С. Невидимое	2015.2*	25	$0,49 \pm 0,004$	5, 7
3	Б. Медвежье	2017	30	$0,48 \pm 0,004$	5,7
4	Б. Медвежье	2019.1*	25	$0,49 \pm 0,004$	7
5	Б. Медвежье	2019.2*	25	$0,51 \pm 0,004$	3, 2, 6,7
6	М. Медвежье	2017	30	$0,48 \pm 0,010$	5,7
7	Ульжай	2015	30	$0,43 \pm 0,010$	1,2,3,4,5,6,8,9,10,11,12
8	Ульжай	2018	30	$0,50 \pm 0,003$	7
9	Эбейты	2018	30	$0,49 \pm 0,010$	7
10	Гашково	2019	30	$0,50 \pm 0,010$	7
11	Б. Яровое	2017	30	$0,50 \pm 0,010$	7
12	Кучукское	2017	30	$0,51 \pm 0,020$	7

Примечание: * — разные пробы одного года сбора

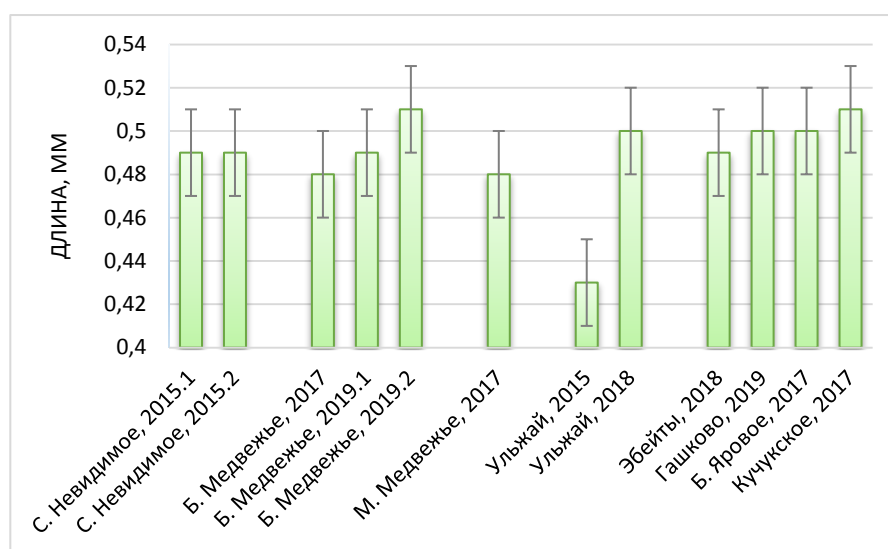


Рисунок 28 – Длина науплиусов, выращенных из цист, отобранных на разных озерах в разные годы

4.2.2 Морфометрия рачков

Морфометрические показатели половозрелых самок артемии представлены в таблице 15, графически они приведены на рисунок 29. Средние по пробам значения длины рачков колебалась в пределах 8,3–11,6 мм.

Сравнение морфометрических параметров рачков из разных популяций, показало, что наибольшая длина тела (tl) отмечена для рачков из озера Сиверга (2012 г.) — 11,6 мм, наименьшая из озера Большое Яровое (2016 г.) — 8,34 мм. Наибольшая длина абдомена (al) — у артемии из озера Гашково (2019 г.) — 6,46 мм, а наименьшая — у артемии из озера Большое Медвежье (2017 г.) — 4,43 мм. Ширина абдомена (aw) рачков изменялась от 0,47 (оз. Эбейты, 2018 г. и оз. Ульжай, 2018 г.) до 0,69 мм (оз. Сиверга, 2012 г.).

Таблица 15 – Морфометрические параметры рачков исследованных популяций (мм, шт.)

Название озера,	<i>n</i>	<i>tl</i>	<i>al</i>	<i>aw</i>	<i>de</i>	<i>ed</i>	<i>sf</i>	<i>fl</i>	<i>la</i>	<i>hw</i>
СВ, 2009	45	9,46±0,09	5,38±0,07	0,53±0,01	1,37±0,02	0,24±0,01	7,31±0,28	0,30±0,02	0,91±0,02	0,64±0,01
СВ, 2015	45	9,28±0,12	5,24±0,07	0,54±0,01	1,36±0,02	0,24±0,01	7,19±0,51	0,27±0,01	0,96±0,02	0,59±0,01
БМ, 2016*	45	8,67±0,30	4,77±0,27	0,48±0,02	1,23±0,04	0,25±0,01	7,84±0,49	0,24±0,02	0,69±0,04	0,52±0,02
БМ, 2017*	20	9,27±0,64	4,43±0,35	0,63±0,03	1,48±0,04	0,23±0,02	9,00±0,00	0,20±0,01	0,92±0,07	0,62±0,02
БМ, 2019	45	9,77±0,23	4,86±0,22	0,50±0,01	1,34±0,04	0,30±0,004	5,73±0,66	0,21±0,01	0,89±0,03	0,50±0,02
ММ, 2017	45	9,50±0,31	4,96±0,41	0,58±0,04	1,48±0,01	0,23±0,01	10,60±0,4	0,26±0,01	0,86±0,03	0,63±0,03
Э, 2018	45	9,70±0,16	5,70±0,10	0,47±0,01	1,38±0,02	0,24±0,01	5,54±0,51	0,19±0,01	0,88±0,03	0,55±0,02
У, 2015	20	9,55±0,26	5,02±0,14	0,56±0,03	1,45±0,03	0,24±0,01	10,70±0,45	0,30±0,01	0,91±0,02	0,64±0,03
У, 2018	45	9,54±0,15	5,73±0,13	0,47±0,01	1,45±0,02	0,26±0,01	4,00±0,46	0,29±0,01	0,92±0,02	0,50±0,02
С, 2012	45	11,6±0,17	5,73±0,13	0,69±0,02	1,52±0,02	0,26±0,01	7,08±0,40	0,24±0,03	0,87±0,03	0,69±0,01
С, 2013	45	10,4±0,14	5,46±0,10	0,59±0,02	1,41±0,02	0,25±0,01	5,33±0,58	0,25±0,01	0,95±0,03	0,57±0,01
Г, 2019	45	10,5±0,17	6,46±1,01	0,53±0,01	1,51±0,02	0,26±0,01	3,30±0,37	0,15±0,01	0,87±0,03	0,59±0,02
БЯ, 2016*	20	8,34±0,22	4,47±0,19	0,51±0,02	1,26±0,03	0,24±0,01	7,71±0,55	0,28±0,02	0,74±0,03	0,51±0,02
БЯ, 2017	45	9,08±0,17	5,07±0,12	0,54±0,01	1,41±0,02	0,26±0,01	5,80±0,47	0,27±0,01	0,80±0,02	0,57±0,01
К, 2017	20	9,49±0,23	5,61±0,21	0,56±0,01	1,55±0,03	0,27±0,01	6,00±0,50	0,27±0,01	0,84±0,02	0,62±0,01
Средние по пробам (<i>n</i> =15)										
<i>M</i>		9,61	5,26	0,55	1,41	0,25	6,88	0,25	0,87	0,58
<i>co</i>		0,78	0,54	0,06	0,09	0,02	2,13	0,04	0,07	0,06
<i>m</i>		0,21	0,15	0,02	0,02	0,00	0,57	0,01	0,02	0,02
<i>Cv, %</i>		8	10	11	7	7	31	18	9	10

Примечание: жирным шрифтом показаны максимальные величины, серым — минимальные, * - выращивание при солености 150 г/дм³.

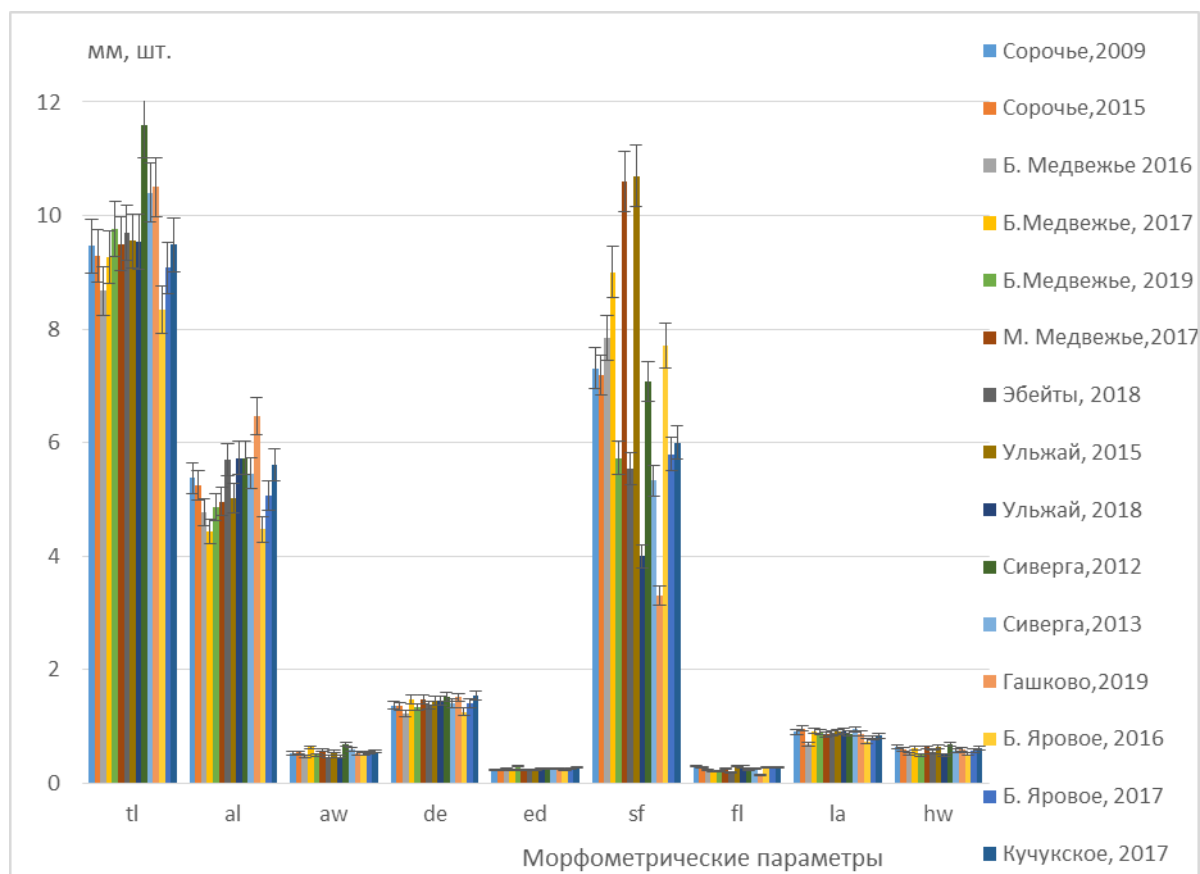


Рисунок 29 – Морфометрические параметры рачков артемии из разных популяций

Наибольшее расстояние между глазами (*de*) наблюдалось у рачков из озера Кучукское (2017 г.) — 1,55 мм, а наименьшее из озера Большое Медвежье (2017 г.) — 1,23 мм; наибольший диаметр глаз (*ed*) — у рачков из озера Большое Медвежье — 2019 г. (0,3 мм), наименьший — у рачков озер Большое Медвежье (2017 г.) и Малое Медвежье (2017 г.) — 0,23 мм.

Артемия из озера Гашково (2019 г.) характеризовалась наименьшим числом фуркальных щетинок (*sf*) — 3,3 шт., у рачков из озера Ульжай (2015 г.) наибольшее число щетинок на фурке (*sf*) — 10,7 шт. Самой короткой фуркой (*fl*) отличались рачки из озера Гашково 2019 г. — 0,15 мм, самой длинной — из озер Сорочье (2009) и Ульжай (2015) — 0,30 мм. Длина антенны (*la*) варьировала от 0,69 (озеро Большое Медвежье, 2016 г.) до 0,96 мм (озеро Сорочье, 2015 г.), ширина головы (*hw*) — от 0,5 (озеро Большое

Медвежье, 2019 г. и озеро Ульжай, 2018 г.) до 0,69 мм (озеро Сиверга, 2012 г.).

Статистический анализ средних значений морфометрических параметров рачков (см. таблицу 15), показал незначительную вариабельность признаков (7–9 %) по длине рачков, диаметру глаз и расстоянию между глазами, по длине антенны; среднюю вариабельность (10–18 %) — по длине абдомена, ширине абдомена, длине фурки, ширине головы и значительную вариабельность (31 %) — по числу щетинок на фурке. Поскольку вариабельность во всех случаях не превысила 33 %, то все рассмотренные совокупности признаков являются однородными, а их средние — значимы.

Оценка достоверности различий по всему массиву морфометрических параметров рачков, представленное в Приложении Д, показала, что в среднем доля достоверных различий составляет 50,1 %, при этом достоверных внутрипопуляционных различий — 38,3 %, межпопуляционных — 51,0 %.

Для популяционной дифференциации из изученных параметров были выбраны те, достоверность внутрипопуляционных различий которых была значительно меньше межпопуляционных (рисунок 30): длина фурки (*fl*), количество щетинок на фурке (*sf*). На второе место по дифференцирующим признаком были отнесены: длина абдомена (*al*), длина антенны (*la*), ширина абдомена (*aw*). Внутрипопуляционная вариабельность остальных показателей сопоставима с межпопуляционной, а в некоторых случаях даже превышает ее.

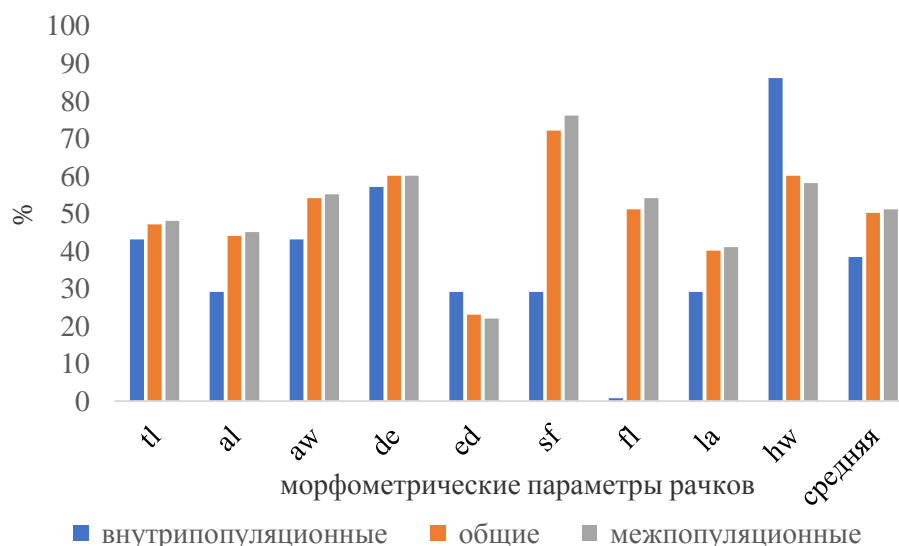


Рисунок 30 – Процент достоверных различий морфометрических параметров рачков артемии

Таким образом, по дифференцирующим признакам морфометрические параметры рачков располагаются в следующей последовательности:

$$fl > sf > al > la > aw.$$

Из литературных данных (Литвиненко и др., 2009) известно, что относительные величины более информативны для оценки влияния генотипа на облик рачков. Сравнительный анализ для относительных величин (al/tl , aw/tl , de/tl , ed/tl , fl/tl , la/tl , hw/tl), выраженных в процентах, показал малую вариабельность этих признаков для озера Сорочье в разные годы сбора и несколько большую вариабельность для озера Сиверга. Популяция озера Ульжай отличается большей длиной и меньшей шириной абдомена, относительно длины тела. Популяция озера Большое Медвежье отличается наименьшей относительно длины тела длиной абдомена. Морфометрические параметры популяций артемии озера Эбейты находятся в среднем диапазоне рассматриваемых величин. Популяция озера Сиверга характеризовалась малой длиной фурки относительно длины тела. Относительные морфометрические показатели к длине тела рачков из озера Большое Яровое, отображают минимальные значения. Популяция озера

Гашково обладает меньшей шириной абдомена и малой длиной фурки относительно тела (таблица 16).

Таблица 16 – Относительные величины морфометрических показателей (%)

Название озера, год	al/tl	aw/tl	de/tl	ed/tl	fl/tl	la/tl	hw/tl
СВ, 2009	56,87	5,60	14,48	2,54	3,17	9,62	6,77
СВ, 2015	56,47	5,71	14,38	2,54	2,85	10,15	6,24
БМ, 2016	55,02	5,07	13,00	2,64	2,54	7,29	5,50
БМ, 2017	47,79	6,66	15,64	2,43	2,11	9,73	6,55
БМ, 2019	49,74	5,29	14,16	3,17	2,22	9,41	5,29
ММ, 2017	52,21	6,13	15,64	2,43	2,75	9,09	6,66
Э, 2018	58,76	4,97	14,59	2,54	2,01	9,30	5,81
У, 2015	52,57	5,92	15,33	2,54	3,17	9,62	6,77
У, 2018	60,06	4,97	15,33	2,75	3,07	9,73	5,29
С, 2012	49,40	7,29	16,07	2,75	2,54	9,20	7,29
С, 2013	52,50	6,24	14,90	2,64	2,64	10,04	6,03
Г, 2019	61,52	5,60	15,96	2,75	1,59	9,20	6,24
БЯ, 2016	53,60	5,39	13,32	2,54	2,96	7,82	5,39
БЯ, 2017	55,84	5,95	15,53	2,86	2,97	8,81	6,28
К, 2017	59,11	5,90		2,85	2,85	8,85	6,53
Средние по пробам ($n=15$)							
<i>M</i>	54,76	5,78	14,98	2,66	2,63	9,19	6,18
<i>co</i>	4,12	0,64	0,98	0,20	0,47	0,78	0,61
<i>m</i>	1,10	0,17	0,26	0,05	0,12	0,21	0,16
<i>Cv, %</i>	8	11	7	7	18	8	10

Примечание: серым обозначены минимальные значения, черным — максимальные

Статистический анализ средних значений относительных величин морфометрических параметров рачков (см. таблицу 16), показал незначительную вариабельность признаков (7–8 %) по относительной длине абдомена и антенны, относительному диаметру глаз и расстоянию между глазами; среднюю вариабельность (10–18 %) — по остальным анализируемым признакам. Поскольку вариабельность во всех случаях не превысила 33 %, то все рассмотренные совокупности признаков являются однородными, а их средние — значимы.

Оценка достоверности различий по всему массиву относительных значений морфометрических параметров рачков, представленное в Приложении Е, показала, что в среднем доля достоверных различий

составляет 72,4 %, при этом достоверных внутрипопуляционных различий — 79,6 %, межпопуляционных — 71,9 %, то есть в отличие от абсолютных значений — внутрипопуляционные различия оказались выше межпопуляционных.

Для популяционной дифференциации из изученных параметров может быть использован только параметр fl/tl , внутрипопуляционная изменчивость которого меньше межпопуляционной (рисунок 31).

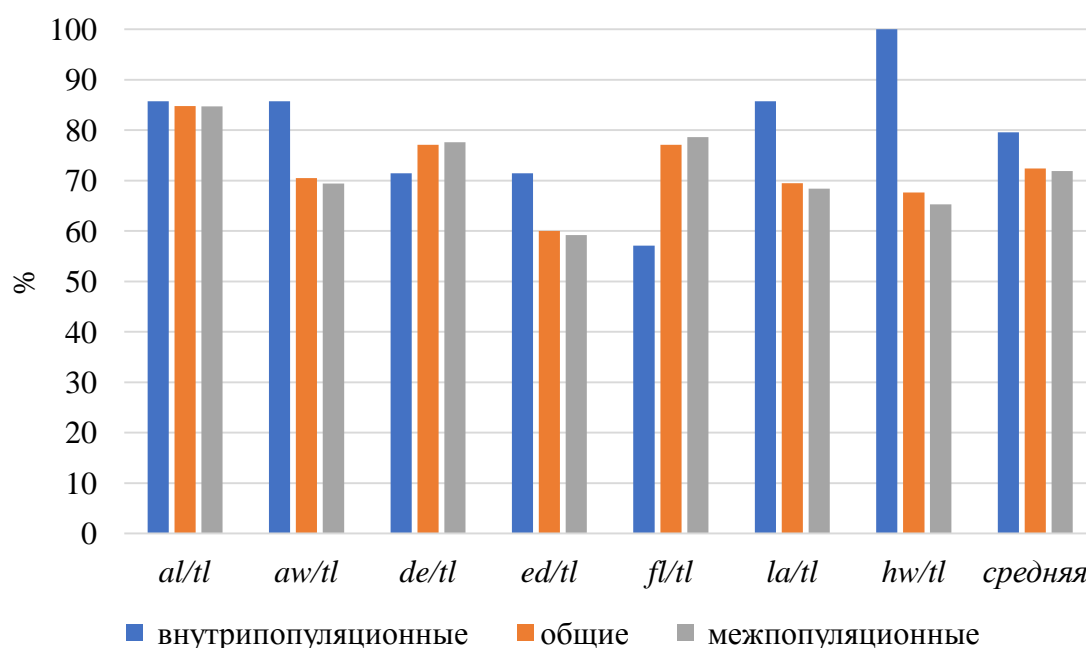


Рисунок 31 – Процент достоверных различий относительных величин морфометрических параметров рачков артемии

Таким образом, анализ абсолютных и относительных величин морфометрических параметров рачков показал их значительную внутрипопуляционную вариабельность, которая затрудняет четко дифференцировать популяции по этим признакам. Морфологические параметры (fl , sf , al , la , aw , fl/tl), внутрипопуляционные различия которых меньше межпопуляционных, являются наиболее перспективными для этих целей.

4.2.3 Влияние солености на морфометрию рачков артемии

Известно (Гаевская, 1916; Соловов, Студеникина, 1992; Litvinenko, Boyko, 2008; Boyko et al., 2012), что минерализация воды влияет как на морфометрические параметры рачков, так и в целом на численность и биомассу артемии, для которых оптимальные значения солености лежат в пределах 100–200 г/дм³. Для того чтобы устранить этот фактор, сравнение проводилось для рачков, выращенных в одинаковых условиях солености (100 г/дм³). В таблице 17 представлены данные по морфометрии рачков сибирских партеногенетических популяций, выращенных при солености 100 г/дм³. Корреляционный анализ морфометрических параметров и солености материнского водоема показал, что длина тела (*tl*) выращенных рачков находится в достоверной сильной отрицательной связи с соленостью ($r = -0,76$), для ширины абдомена (*aw*) и расстояния между глаз (*de*) отмечена средняя отрицательная связь с соленостью ($r = -0,62$ и $r = -0,67$, соответственно).

Таблица 17 – Средне-популяционные морфометрические параметры выращенных рачков артемии (мм, *sf* — шт.) в зависимости с соленостью рапы материнского озера

Название озера, год	<i>tl</i>	<i>al</i>	<i>aw</i>	<i>de</i>	<i>ed</i>	<i>sf</i>	<i>fl</i>	<i>la</i>	<i>hw</i>	Σu , г/дм ³
СВ, 2009	9,46	5,38	0,53	1,37	0,24	7,31	0,30	0,91	0,64	213
СВ, 2015	9,28	5,24	0,54	1,36	0,24	7,19	0,27	0,96	0,59	263
БМ, 2017	9,27	4,43	0,63	1,48	0,23	9,0	0,20	0,92	0,62	168
Э, 2017	9,50	4,96	0,58	1,48	0,23	10,6	0,26	0,86	0,63	135
У, 2015	9,55	5,02	0,56	1,45	0,24	10,7	0,30	0,91	0,64	125
С, 2012	11,63	5,73	0,69	1,52	0,26	7,08	0,24	0,87	0,69	86
С, 2013	10,4	5,46	0,59	1,41	0,25	5,33	0,25	0,95	0,57	74
Корреляция с соленостью, <i>r</i>	-0,76*	-0,25	-0,62	-0,67	-0,48	0,04	0,25	0,40	-0,22	

Примечание: * — достоверная связь

Для оценки совокупности морфометрических параметров был проведен кластерный анализ (рисунок 32), который показал наличие обособленного кластера А, образованного популяцией оз. Сиверга (2012 и

2013 гг.) с наименьшей соленостью природного водоема (74–86 г/дм³) и кластера Б, который в свою очередь делится на подкластеры Б₁ (Ульжай 2015 и 2017 гг., соленость 125–135 г/дм³), подкластер Б₂ (Сорочье (Вишняковское) 2009 и 2015 гг., соленость 213–263 г/дм³) и подкластер Б₃ (Большое Медвежье 2017 г., соленость 168 г/дм³).

Таким образом, рачки артемии, выращенные из цист при одинаковой солености несут информацию об условиях обитания, при которых они были сформированы.

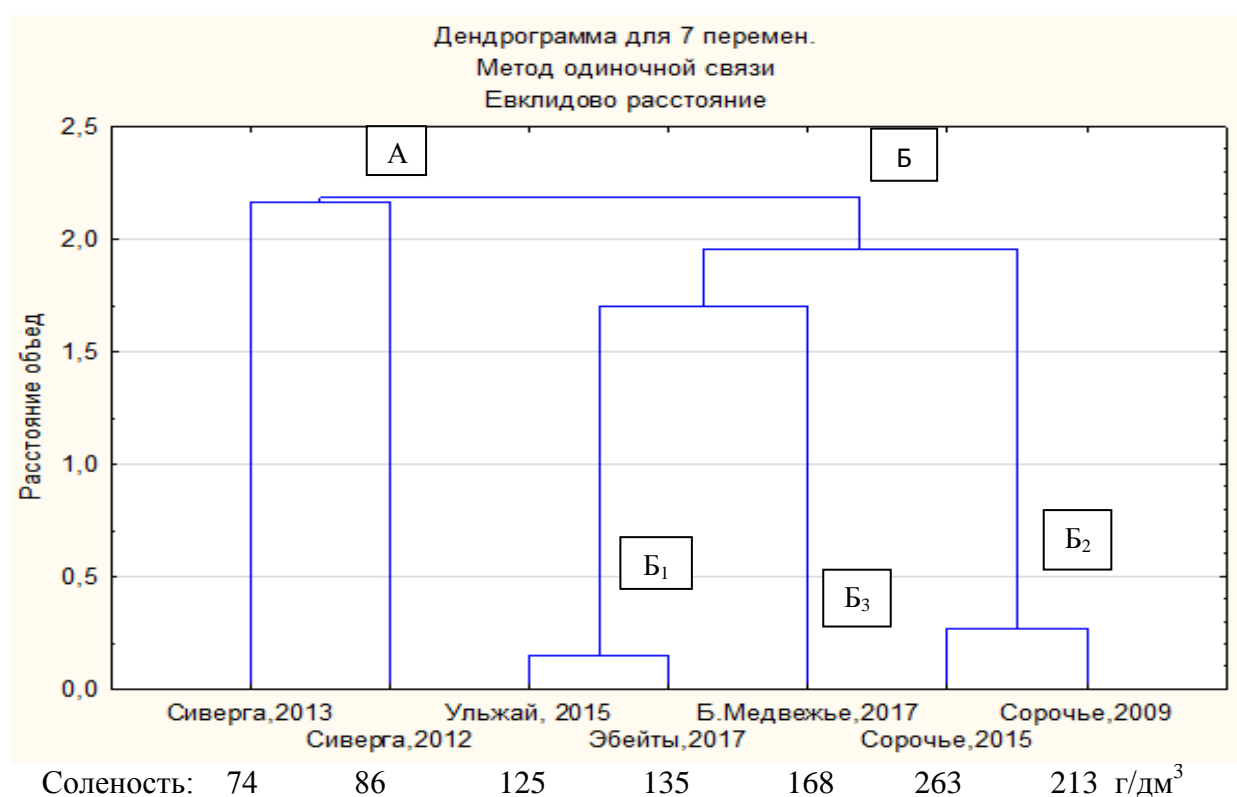


Рисунок 32 – Кластерный анализ морфометрических данных выращенных рачков из цист разных западносибирских популяций

Дендрограмма сходства (рисунок 33), построенная с привлечением литературных данных (таблица 18) по морфометрии выращенных рачков 1-ой генерации, показала, что американская популяция выделилась в отдельный кластер, к подкластеру Б₃ — (Большое Медвежье, 2017 г.) (рисунок 28) присоединились популяция озер Большое Яровое (2016 г.) и

Большое Медвежье (2016 г.) со сходной соленостью природной рапы 150–160 г·л⁻¹. Поскольку размеры рачков последующих генераций имели тенденцию к снижению, то можно предположить, что фенотип артемии, несущий информацию о среде, в которой были сформированы цисты, проявляется в 1-ой генерации и частично — во второй.

Таблица 18 – Средние данные по морфометрии, использованные в кластерном анализе

Название озера, год	<i>tl</i>	<i>al</i>	<i>aw</i>	<i>de</i>	<i>ed</i>	<i>sf</i>	<i>fl</i>	<i>la</i>	<i>hw</i>
СВ, 2009	9,46	5,38	0,53	1,37	0,24	7,31	0,30	0,91	0,64
СВ, 2015	9,28	5,24	0,54	1,36	0,24	7,19	0,27	0,96	0,59
БМ, 2017	9,27	4,43	0,63	1,48	0,23	9,0	0,20	0,92	0,62
Э, 2017	9,50	4,96	0,58	1,48	0,23	10,6	0,26	0,86	0,63
У, 2015	9,55	5,02	0,56	1,45	0,24	10,7	0,30	0,91	0,64
С, 2012	11,63	5,73	0,69	1,52	0,26	7,08	0,24	0,87	0,69
С, 2013	10,4	5,46	0,59	1,41	0,25	5,33	0,25	0,9	0,57
БМ, 2016 1-ая ген.	9,53	5,54	0,52	1,32	0,26	8,9	0,27	0,85	0,55
БЯ, 2016 1-ая ген.	9,24	5,10	0,54	1,45	0,24	8,8	0,35	0,95	0,50
<i>A. franciscana</i> 1-ая ген.	7,13	3,32	0,46	1,25	0,27	7,8	0,19	0,73	0,47

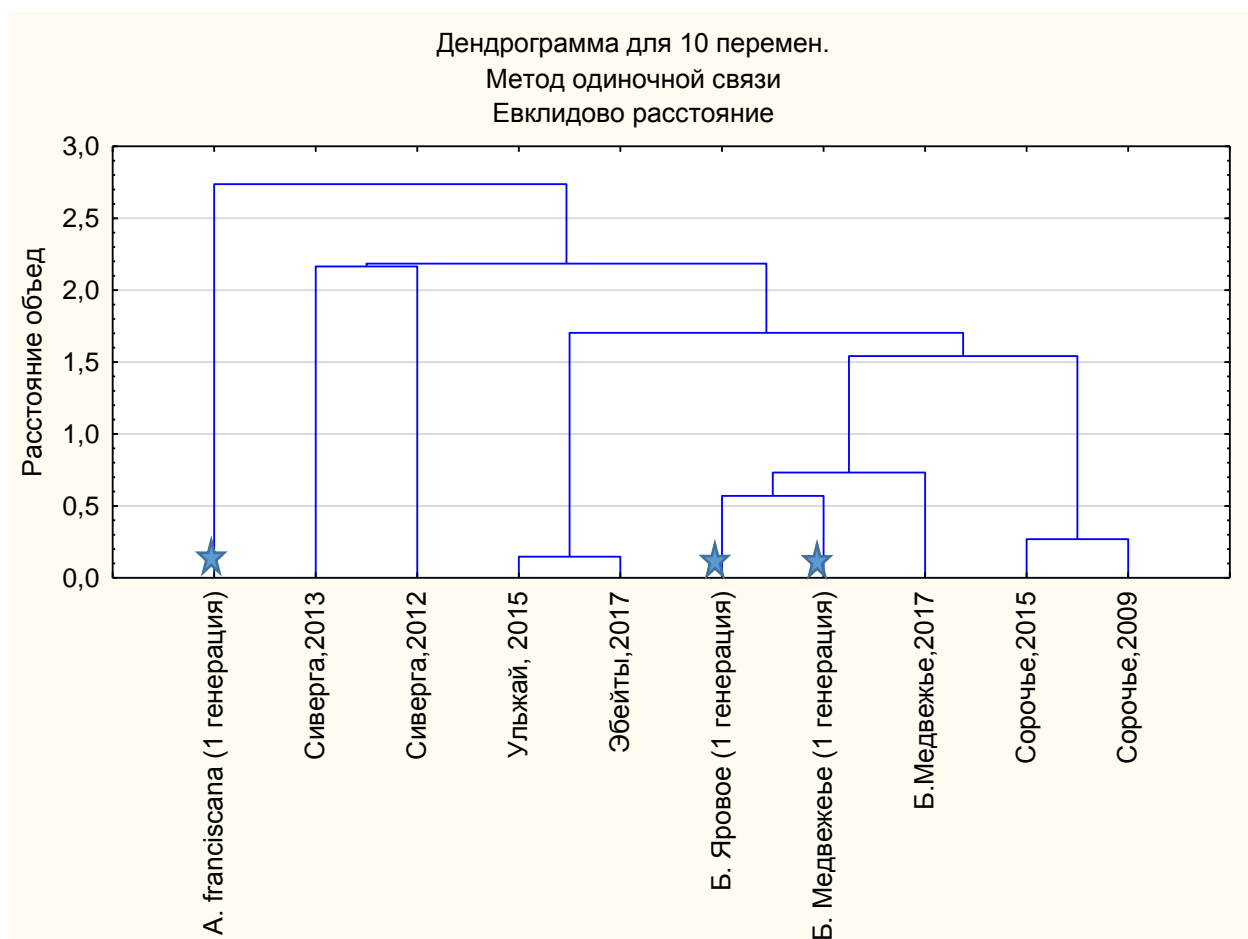


Рисунок 33 – Дендрограмма морфометрических параметров выращенных рачков, с привлеченными литературными данными (звездочки) (по Litvinenko et al., 2021)

4.3 Репродуктивные особенности артемии сибирских популяций

4.3.1 Влияние солености на выживаемость рачков при культивировании

Эксперименты по выращиванию рачков, проведенные на 16 пробах цист из 10 популяций Западной Сибири (Тюменская, Курганская и Омская области и Алтайский край) в разные годы сбора и одной из американской популяции (США, штат Юта, озеро Great Salt Lake), показали, что выращивание в культуре при солености 150 г/дм^3 приводит к гибели рачков на ранних стадиях и только в трех популяциях (Great Salt Lake, 2016; Большое Медвежье, 2016; Большое Яровое, 2016) рачки достигли зрелых стадий. Поэтому дальнейшее выращивание проводилось при солености

среды 100 г/дм^3 . Эксперимент, проведенный с популяциями озер Сиверга (2012 и 2013 гг.); Сорочье (2009 и 2015 гг.); Соленое Невидимое (2015 г.); Ульжай (2017 и 2018 гг.); Большое Медвежье (2016, 2017 и 2019 гг.); Малое Медвежье (2017 г.); Эбейты, (2018 г.); Гашково (2019 гг.); Большое Яровое (2016 и 2017 гг.) при солёности выращивания 100 г/дм^3 , показал, что максимальная длительность жизни рачков составила 72 сут, в остальных вариантах продолжительность жизни была в пределах 47–69 сут. (рисунок 34).

Средняя ПЖ самок артемии исследованных популяций при выращивании в растворе с солёностью 100 г/дм^3 составила $57,89 \pm 3,34$ сут, в растворе с солёностью 150 г/дм^3 — $44,86 \pm 5,48$ сут. Различия оказались недостоверными.

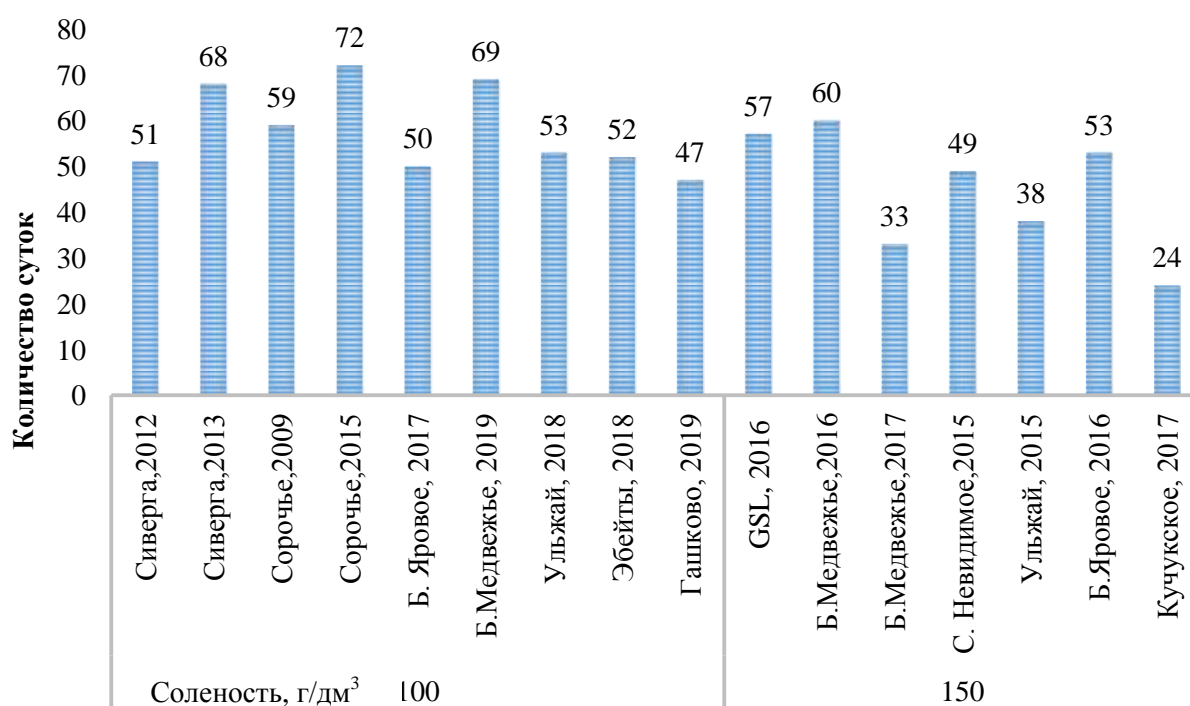


Рисунок 34 – Продолжительность жизни артемии в лабораторных условиях при солёности 100 и 150 г/дм^3

Таким образом, более высокая солёность приводила к снижению ПЖ, снижению скорости линейного роста рачков (см. таблицу 19) и к более позднему созреванию (см. таблицу 20). При этом важный показатель РП

составил 30,1 сут при солености 100 г/дм³ и всего 16,9 сут при солености 150 г/дм³.

Учитывая полученные данные, а также то, что при более высокой солености рачки 25 % исследованных популяций погибли сразу после достижения зрелости, рекомендуем для дальнейших исследований продуктивных показателей популяций использовать соленость 100 г/дм³.

4.3.2 Темп роста рачков артемии

Выращивание рачков при разной солености среды: 100 и 150 г/дм³ показало, что при более низкой солености половозрелость наступала раньше (на 23–25 сут), при более высокой солености — на 30–37 сут, то есть позже на неделю и больше. На рисунке 35 сплошной линией показаны кривые роста рачков разных популяций при солености 150 г/дм³, пунктирной — при солености 100 г/дм³.

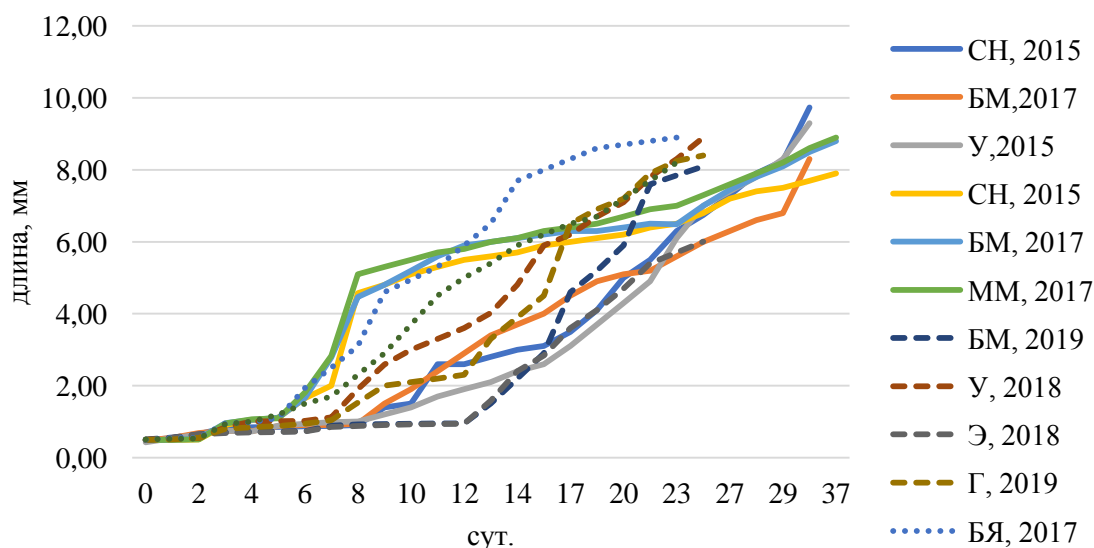


Рисунок 35 – Темп роста длины рачков до половозрелой стадии

Относительная (удельная) скорость роста длины тела рачков, рассчитанная по уравнению И.И. Шмальгаузена и С. Броди (Козлов,

Абрамович, 1982), была при солености среды выращивания 150 г/дм^3 в пределах $0,075\text{--}0,096$ (в среднем $0,085\pm 0,004$); при солености среды выращивания 100 г/дм^3 — $0,100\text{--}0,125$ (в среднем $0,113\pm 0,004$) (таблица 19). Между средними обнаружены достоверные различия на высоком уровне значимости ($p<0,01$).

Таблица 19 – Скорость линейного роста рачков артемии разных популяций, выращиваемых при разной солености среды

Соленость среды выращивания, г/дм^3	Популяции озер	Относительная скорость роста, C_L
150 г/дм^3	СН, 2015	0,093
	БМ, 2017	0,088
	У, 2015	0,096
	СН, 2015	0,075
	БМ, 2017	0,078
	ММ, 2017	0,078
100 г/дм^3	БМ, 2019	0,111
	У, 2018	0,115
	Э, 2018	0,100
	Г, 2019	0,113
	БЯ, 2017	0,125

Из таблицы видно, что скорость роста рачков артемии из цист популяции озера Большое Медвежье, отобранных в 2017 г. ($0,078\text{--}0,088$) была ниже, чем в 2019 г. ($0,111$). Скорость роста рачков артемии из цист популяции озера Ульжай, отобранных в 2015 г. ($0,096$) была ниже, чем в 2018 г. ($0,115$). Все эти данные еще раз свидетельствуют о необходимости проведения сравнительного анализа при одной солености среды во время выращивания. В данном случае — при 100 г/дм^3 , поскольку при такой солености выживаемость артемии при культивировании в большинстве случаев выше (см. разделы ниже) (Приложение Ж).

4.3.3 Репродуктивные характеристики выращенных рачков

Анализ всех имеющихся данных по продуктивности популяций, с учетом важных для культивирования параметров (сроков созревания рачков

— предрепродуктивный период, продолжительности репродуктивного периода, количества потомства) представлен в таблице 20.

Продолжительность жизни (ПЖ) рачков в изученных популяциях (без учета выращенных при солености 150 г/дм³) была в пределах 47–72 сут. Максимальная продолжительность отмечена для популяции озера Сорочье (Вишняковское) (2015 г.), минимальная — для Гашково (2019 г.).

Опыт показал, что предрепродуктивный период (сроки созревания) была в пределах 17–52 сут. Артемия из озера Большое Медвежье (2019 г.) достигла половозрелости раньше всех — на 17 сут. Самое позднее созревание наблюдалось у артемии из озера Сорочье (2015 г.) — 52 сут.

Репродуктивный период (РП) составил 20–44 сут. Продолжительность РП у самок из озера Сорочье (2015 г.) в опыте составила 20 сут. У популяции из озера Большое Медвежье (2019 г.), продолжительность РП составила 44 сут.

Таблица 20 – Репродуктивные показатели исследованных популяций артемии

Популяции (названия озер, год отбора проб цист)	n	ПЖ, сут	прП, сут	РП, сут	Потомков на самку, экз.	Ц%
Сиверга, 2012	87	51±1,1	18±0,2	33±1,5	198,2	35,6
Сиверга, 2013	86	68±1,6	38±0,1	30±0,6	132,4	40,4
Сорочье, 2009	76	59±2	23±0,1	36±1,1	122,7	62,4
Сорочье, 2015	81	72±0,9	52±0,2	20±1	85,9	91,3
С.Невидимое, 2015***	23	49±1,5	31±0,05	-	-	-
Ульжай, 2015***	21	38±1,9	38±0,1	-	-	-
Б.Медвежье, 2017***	25	33±2,1	33±0,3	-	-	-
Кучукское, 2017***	25	24±0,9	-	-	-	-
Б.Медвежье, 2019	78	69±1,6	17±0,4	44±0,8	100,2	55,1
Ульжай, 2018	72	53±0,5	19±0,05	30±0,1	89,4	51
Эбейты, 2018	69	52±1,6	25±0,07	26±0,9	82,5	44,8
Гашково, 2019	62	47±1,9	21±0,1	22±0,6	70,4	45,1
GSL*, 2016***	71	57±2,2	17±0,1	39±0,7	94	49
Б.Медвежье, 2016***	63	60±0,8	16±0,3	44±1,3	91	53
Б.Яровое, 2016***	62	53±1,4	18±0,05	35±1	103	21
Б. Яровое, 2017	86	50±1,2	20±0,08	30±0,3	85,9	36
<i>M</i>	61,69	52,19	25,56	32,42	104,63	48,7

<i>m</i>	-	3,31	2,63	1,99	8,80	4,3
<i>Cy, %</i>	-	25	40	24	33	32
Литературные данные**						
Сибирские популяции	в природе	-	46-70	28-35	18	100
	в культуре	-	-	14-21	-	-

Примечание: * — GSL (Great Salt Lake), ** — Литвиненко и др., 2009, *** — выращивание при солености 150 г/дм³.

Расчетное количество потомков от одной самки варьировало от 70 до 198 экз. Для популяции Гашково (2019 г.) количество потомков было 70 экз., для популяции Сиверги (2012 г.) — 198 экз.

Процент цистообразования, рассчитанный для всего количества произведенных потомков, был в пределах от 21 % до 91 %. Максимальные значения этого показателя были у артемии из озера Сорочье (2015 г.) — 91,3 % и минимальные — у популяции из озера Большое Яровое (2016 г.) — 21 %, то есть показатель различался более, чем в 4 раза.

Сравнительный анализ полученных данных с литературными данными по репродуктивным показателям артемии в природных условиях (Литвиненко и др., 2009) показал, что ПЖ выращенных рачков близка к природным показателям, но имеет большую амплитуду колебаний; сроки созревания и РП в среднем выше, чем в природе; количество потомков на самку близко к природным показателям, цистообразование — в 1,4 раза ниже, чем в природе. Последний показатель объясняется тем, что литературные данные приводятся по популяциям, имеющим промысловое значение, как поставщики цист. Соленость среды в таких популяциях как правило выше 100 г/дм³, а значит и процессы цистообразования у самок проходят интенсивнее других способов размножения.

4.3.4 Репродуктивные особенности сибирских партеногенетических популяций

Сравнительный анализ репродуктивных показателей партеногенетических и бисексуальных популяций проводился при

выращивании рачков из цист, отобранных в озерах: Большое Медвежье (Курганская область, Россия), Большое Яровое (Алтайский край, Россия) и Great Salt Lake (GSL), штат Юта, США. Анализируются эксперименты, проведенные в 2015 и 2016 гг. (см. таблицу 21)

Бисексуальная популяция артемии из GSL относится к виду *A. franciscana*. Используемые в сравнительном анализе сибирские популяции относятся к группе неопределенных до вида популяций, размножающихся партеногенетически — *A. parthenogenetica*.

Озера России: Большое Медвежье и Большое Яровое отличаются глубиной, первое — относится к мелководным озерам (средняя глубина — 0,8 м), второе — к относительно глубоководным (средняя глубина 4,4 м). Средняя глубина GSL — 4,5–7,5 м.

Половой состав артемии в разных генерациях

Изучение полового состава *A. franciscana* в разных генерациях показало, что соотношение самки : самцы в первой генерации было 50:50 и 60:40, во второй генерации — 57:43, в третьей — 50:50.

В эксперименте с артемией из озера Большое Яровое во 2-й генерации обнаружен только 1 самец (рисунок 36), все остальные — были самки.

Таким образом, партеногенетические популяции во всех исследованных генерациях рожают самок (самцы редки), соотношение полов в бисексуальной популяции приближено к 1:1 с небольшими колебаниями.

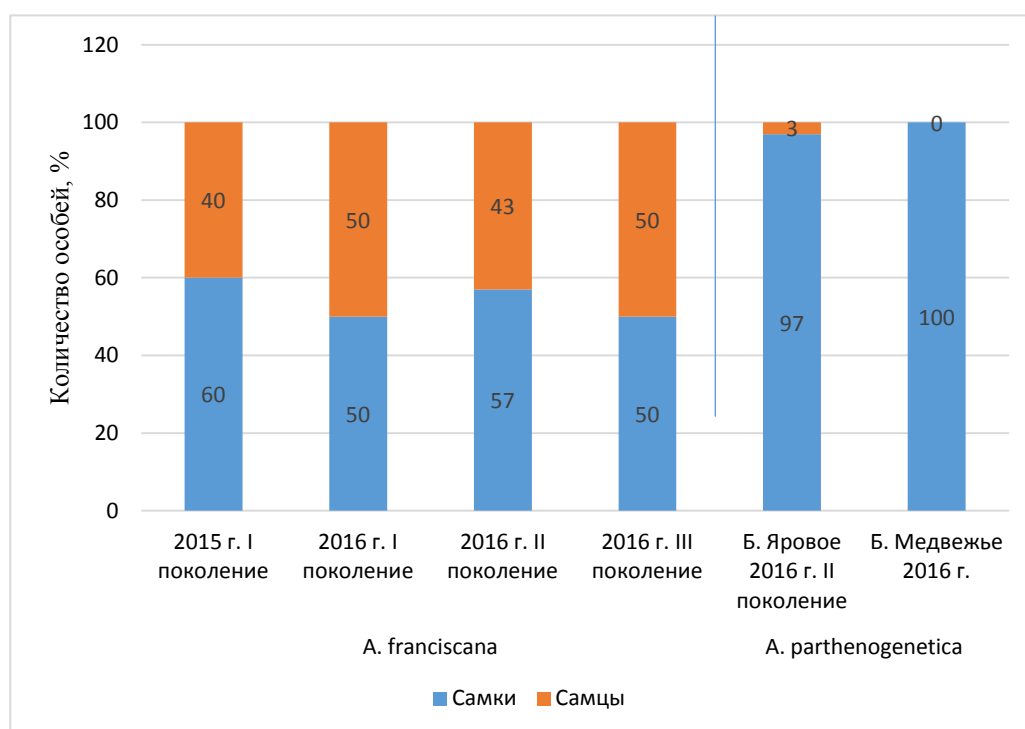


Рисунок 36 – Половой состав *A. franciscana* и *A. parthenogenetica* в разных генерациях за 2015–2016 гг. (по Разова, Литвиненко, 2018)

Репродуктивные показатели партеногенетических и бисексуальных популяций

Одним из важных показателей является сроки созревания рачков (предрепродуктивный период). В эксперименте оказалось, что артемия из озера Большое Медвежье созрела раньше всех — на 16-е сут. Самое позднее созревание наблюдалось у артемии из озера Большое Яровое, рачки из Great Salt Lake созрели на 17 сут.

Сравнение с литературными данными, представленное в таблице 21 показало, что другие виды артемии становятся половозрелыми на 16–43-е сут.

Таблица 21 – Репродуктивные характеристики и продолжительность жизни различных видов артемии

Характеристики	<i>A.sinica</i>	<i>A.urmiana</i>	<i>A.salina</i>		<i>A.persimilis</i>	<i>A. franciscana</i>			<i>A. parthenogenetica</i>		
	Юньчен Китай ¹	оз.Урмия, Иран ²	Арьяна, Тунис ³	Тунис ³	Идалго, Аргентина ³	GSL ³	(San Francis- co Bay) ⁴	Наши данные ⁵	диплоидная Кадис, Испания ¹	полиплоидная Измир, Турция ¹	сибирские популяции ⁶
Число потомков в одной кладке	55,89	43,21	20,69	27,76	80,37	111,37		13,4	52,42	80,66	23
Число кладок у самки	5,50	7,20	7,80	5,65	3,91	13,64		7	11,42	13,84	5
Число потомков у самки в день	11,53	13,85	4,68	8,80	31,58	27,77		2,6	10,45	13,68	3,3
Число дней между кладками	5,76	4,30	4,76	4,10	2,90	4,07		4	5,18	5,95	7
Ц%	64,81	58,25	89,27	92,21	44,12	18,43		49,4	49,09	15,18	67
Общее число потомков у самки	337	341	159	161	293	1057	1620	94	645	1160	100
Число дней прРП	32,50	31,25	32,45	38,3	35,09	31,62	16	17	43,42	40,26	28
Число дней РП	28,90	38,45	39,30	25,9	12,18	47,56	23	36	64,79	82,0	18
Число дней постРП	5,80	0,00	11,90	12,0	5,64	7,88		4	7,9	4,42	0
ПЖ	68,20	69,70	82,65	76,1	57,69	87,06	70	57	111,61	126,68	46

Примечание: литературные данные:

¹ - выращивание при солености около 90 ‰ (Browne et al., 1991);² - выращивание при 100 ‰ (Pador, 1995; Triantaphyllidis et al., 1995);³ - выращивание при 90 ‰ (Browne et al., 1984);⁴ - Yoshihachiro, 1987;⁵ - выращивание при 150 г/дм³;⁶ - литературные данные по естественным водоемам Западной Сибири (Литвиненко и др., 2009).

Подсчет эмбрионов, в частности науплиусов, яиц и цист, рожденных от одной самки, показал, что *A. franciscana* отрождает в большом количестве науплиусов. Количество цист и яиц динамично увеличиваются с каждым последующим поколением (рисунок 37).

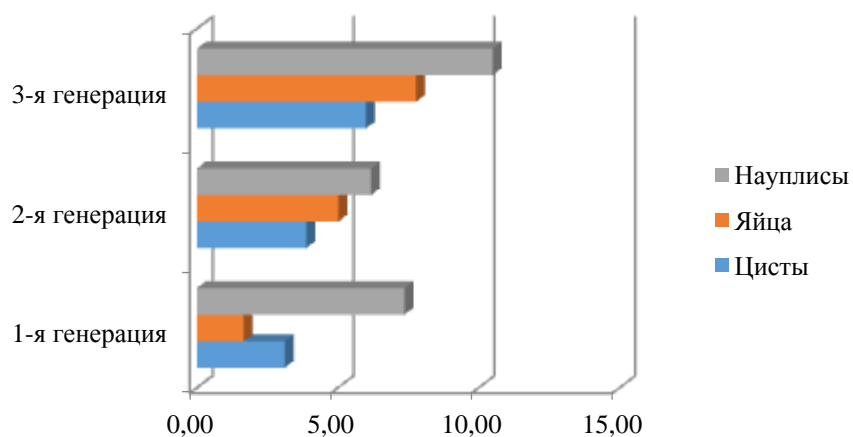


Рисунок 37 – Индивидуальная плодовитость артемии из озера GSL

Сибирские популяции *A. parthenogenetica*, напротив, отрождают в большем количестве яйца и цисты, чем науплисы (рисунок 38).

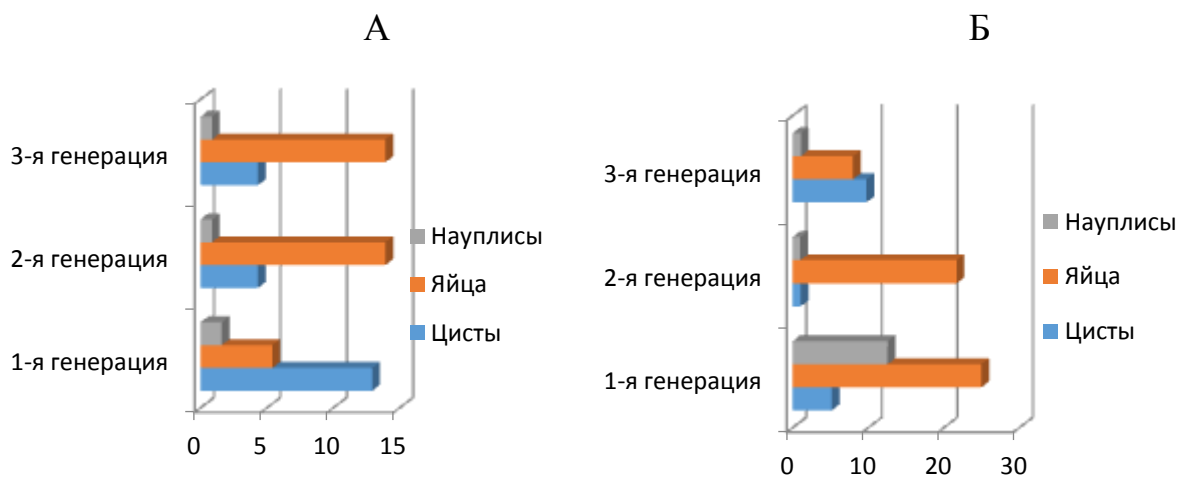


Рисунок 38 – Индивидуальная плодовитость артемии из озера Большое Медвежье (А) и Большое Яровое (Б)

На рисунке 39 представлены суммарные показатели плодовитости артемии из разных популяций, из которых видно, что для сибирских популяций свойственен низкий процент живорождения науплиусами, по

сравнению с американской. Цисты в большем количестве производятся артемией 1-ой генерации оз. Большое Медвежье. Яйца производятся в большем количестве 1 и 2-ой генерациями популяции артемии оз. Большое Медвежье и 2-ой генерацией оз. Большое Яровое.

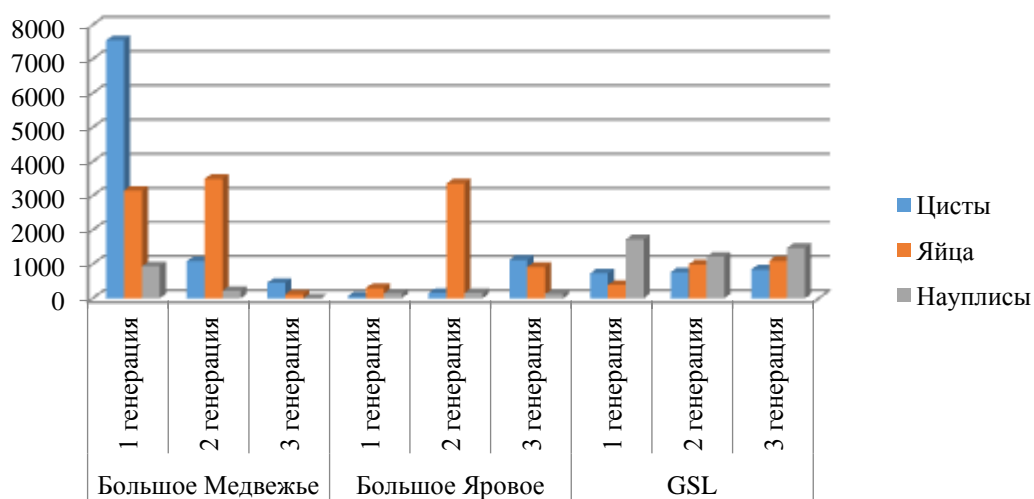


Рисунок 39 – Суммарные показатели плодовитости артемии по экспериментам 2016 г.

При проведении лабораторных исследований за 2015 г. в среднем от 45 самок *A. franciscana* было получено за весь период наблюдений $199,6 \pm 30,6$ цист и $204,6 \pm 23,7$ науплиусов. В среднем на одну кладку приходилось 4,4 цист и 4,5 науплиусов.

В 2016 г. количество науплиусов в одной кладке *A. franciscana* было почти в 2 раза больше. Цисты и яйца у *A. parthenogenetica* отрождались больше, чем науплисы (таблица 22).

В лабораторных исследованиях у *A. franciscana* в расчете на одну самку количество потомков (сумма цист и науплиусов) в одной кладке составило 8,9–12,34 экз., а у *A. parthenogenetica* 25,8–28,46 экз., если следовать этим данным популяция *A. parthenogenetica* более продуктивная, чем популяция *A. franciscana*.

Количество кладок за весь период жизни у *A. franciscana* было 7–8, а у *A. parthenogenetica* — 3–6. Согласно литературным источникам (см.

таблицу 21), у других видов и популяций этот показатель изменяется от 3 до 13 кладок.

Таблица 22 – Индивидуальная плодовитость артемии из популяций с разным типом размножения по данным экспериментов 2015 и 2016 гг.

Параметры, объекты		<i>A. franciscana</i>		<i>A. parthenogenetica</i>	
		2015 г.	2016 г.	2016 г.	
		GSL		Б. Медвежье	Б. Яровое
Самки	Сумма	45	191	283	94
Цисты	В среднем на самок	199,6±30,6	782±1,88	3029,67±3,68	449,33±0,93
	Cv	43,4	7,45	129,6	130,51
	В среднем на одну кладку	4,4	4,33	15,85	5,33
Науплиусы	В среднем на самок	204,6±23,7	1478±2,85	385,67±0,79	145±0,35
	Cv	73,3	17,12	127,24	10,94
	В среднем на одну кладку	4,5	8,01	0,83	4,9
Яйца	В среднем на самок	-	827±1,39	2257,33±7,09	1527,67±1,61
	Cv	-	46,01	82,35	106,1
	В среднем на одну кладку	-	4,82	9,12	18,23
Общее количество потомков	В среднем на одну кладку	-	17,16	25,8	28,46

Расчетное количество потомков от одной самки в один день составило 2,6. Для популяции GSL количество дней между кладками было 4 за 2015 г. и 7 — за 2016 г., то есть этот показатель увеличился в 2 раза. Количество дней между кладками для рачка из озера Большое Медвежье составляло 15, а для Большого Ярового — 10.

Процент цистообразования, рассчитанный для всего количества произведенных потомков, был равен у *A. franciscana* за 2015 г. — 49,4 % и за 2016 г. — 25,33 %, то есть показатель уменьшился почти в 2 раза. Процент цистообразования в самок оз. Большое Медвежье был 61,4 %, а в озере Большое Яровое — 18,7 %. По сравнению с литературными данными

по другим видам артемии и популяциям (см. таблицу 21), у которых этот показатель был от 15,2 до 89,2 %, данные, полученные в наших исследованиях, характеризуются промежуточными значениями.

В среднем от одной самки было получено 94 потомка. В литературе (см. таблицу 21) для различных видов артемии количество потомков от одной самки за жизненный цикл указано от 100 до 1620 потомков.

Продолжительность РП у самок *A. franciscana* за 2015 г. в опыте составила 36 сут., за 2016 г. — 39 сут. У популяции *A. parthenogenetica*, а именно у артемии из озера Большое Медвежье, продолжительность РП составила 44 сут., Большое Яровое — 35 сут. В других источниках (см. таблицу 21) у американских популяций, она варьирует от 23 (Yoshihachiro, 1987) до 47 сут (Browne et al., 1984), *A. parthenogenetica* — от 18 (Литвиненко и др., 2009) до 82 сут (Browne et al., 1991).

При благоприятных условиях в начале каждой генерации преобладало живорождение, к концу жизни, возможно, из-за ухудшения условий, самки отрождали цисты. Таким образом, при неблагоприятных условиях происходит отрождение цист. Количество цист, яиц и науплиусов достигает пика примерно в середине репродуктивного периода, затем постепенно снижается (рисунок 40, 41).

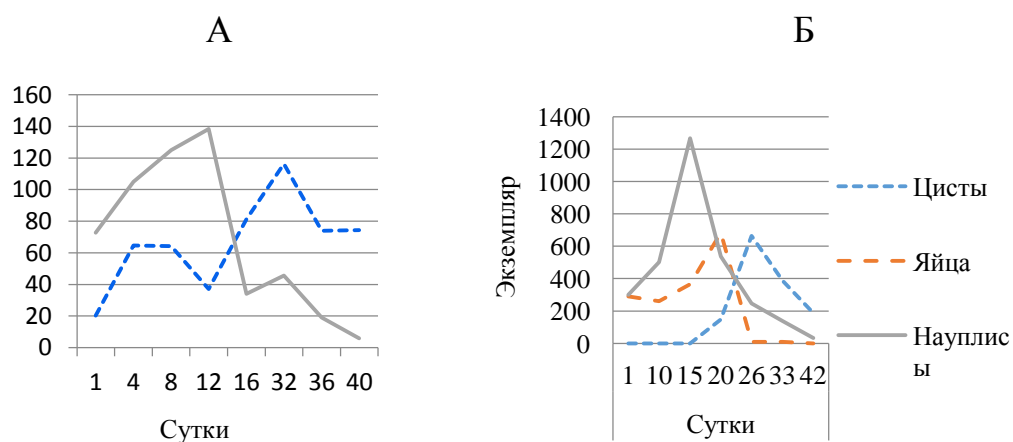
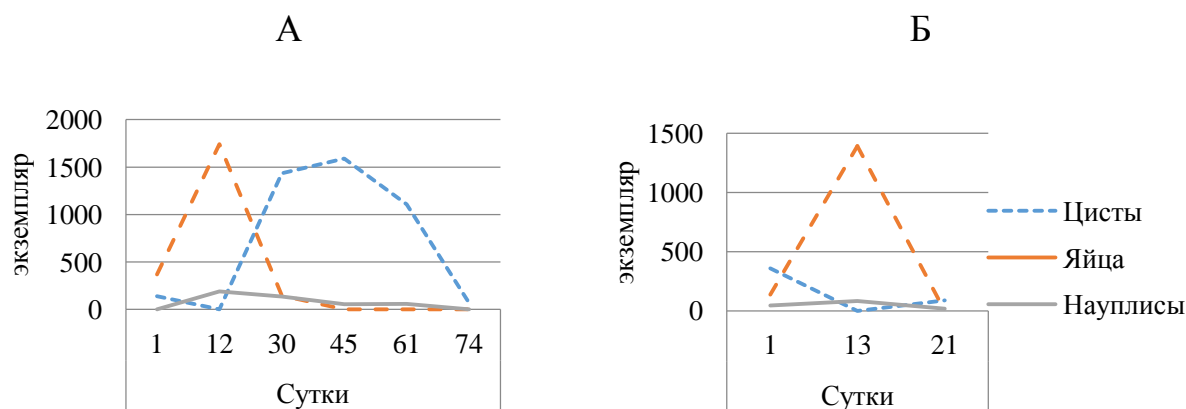


Рисунок 40 – Динамика плодовитости артемии *A. franciscana*:
А – 2015 г., Б – 2016 г.



Продолжительность жизни рачков артемии партеногенетических и бисексуальных популяций в лабораторных условиях

В экспериментах, проведенные в 2016 г., изучалась продолжительность жизни трех генераций. Опыт показал, что продолжительность жизни артемии из озера Большое Медвежье в среднем больше, чем артемии из озера Большое Яровое и GSL. Показатель продолжительности жизни у артемии из озера Большое Яровое с каждой генерацией уменьшался, а у артемии из GSL, наоборот, в 3-й генерации продолжительность жизни оказалась выше, чем в 1 и 2-й генерации (рисунок 42) (Разова и др., 2017).

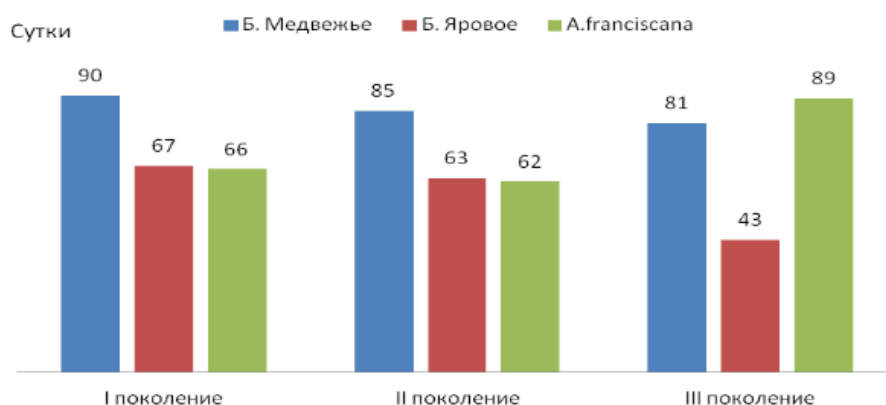


Рисунок 42 – Продолжительность жизни *A. parthenogenetica* и *A. franciscana* (2015 г.) (Разова и др., 2017)

*Адаптационные свойства артемии разных популяций при резком изменении
солёности*

В экспериментах была выяснена выживаемость науплиусов в условиях резкого изменения солёности при переносе суточных науплиусов из инкубационной среды с солёностью 20 г/дм³ в среду для культивирования с солёностью 150 г/дм³. Оказалось, что выживаемость науплиусов из сибирских популяций в первый день резко снижается до 36–38 %, а американских – остается на высоком уровне (91 %). На 9 сут опыта выживаемость для изученных популяций была близкой и равна 17–21 % (таблица 23, рисунок 41) (Разова и др., 2017).

Таблица 23 – Выживаемость артемии при резком изменении солёности среды, % (Разова и др., 2017)

Название озера	1 день	3 день	5 день	7 день	9 день
GSL (2015 г.)	90,59±2,29	77,25±5,82	44,44±5,56	33,33±9,46	16,67±16,67
Б. Медвежье	38,89±5,56	36,7±6,12	29,2±7,02	25,6±11,1	21,36±9,36
Б. Яровое	35,88±9,46	30,1±9	28,3±10,1	20,2±13,6	17,36±11,3

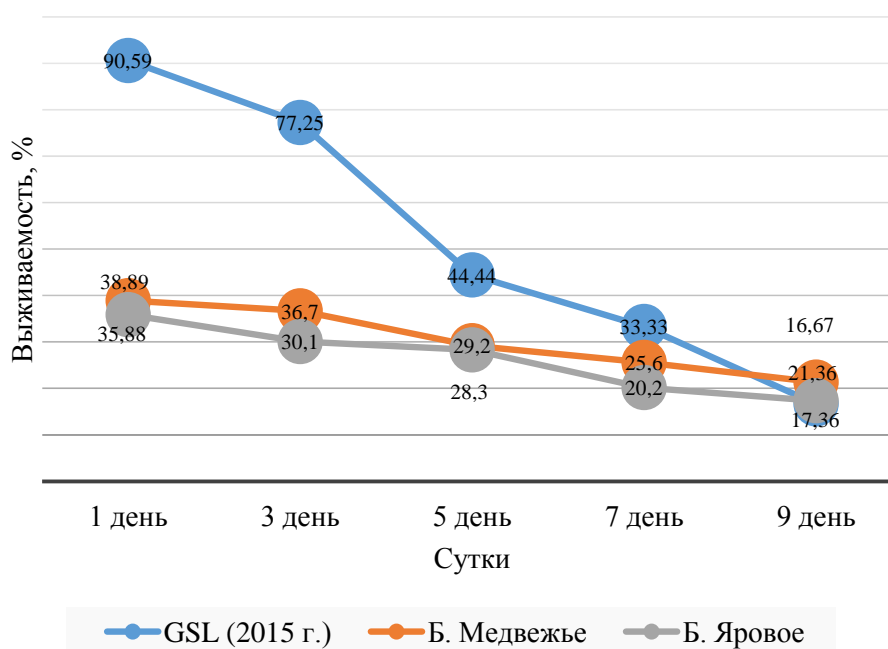


Рисунок – 41 Выживаемость артемии (%) при резком изменении солёности среды в течение первых 9 сут. выращивания (Разова и др., 2017)

Таким образом, сравнительный анализ с американской бисексуальной популяцией и литературными данными свидетельствует о том, что для сибирских популяций характерно более раннее созревание, меньшее количество кладок на самку и большая продолжительность между кладками, низкий процент живорождения, более высокий показатель продуктивности цист, особенно в популяции мелководного водоема (на примере озера Большое Медвежье), более высокая продолжительность жизни в мелководном озере, низкая выживаемость науплиусов при резком изменении солености воды в первые 7 дней.

Таким образом, можно выделить следующие особенности сибирских популяций артемии:

- более раннее созревание самок в мелководном озере Большое Медвежье, и более позднее — в глубоководном озере Большое Яровое;
- абсолютное преобладание партеногенетического способа размножения;
- плодовитость артемии в основном выражена цистами и яйцами, процент живорождения низкий, цистообразование наиболее высокое в популяции артемии мелководного водоема;
- относительно высокая продолжительность жизни в мелководном озере Большое Медвежье и низкая — в глубоководном озере Большое Яровое;
- снижение продолжительности жизни от первой к третьей генерации;
- более низкая толерантность к резкому изменению солености у науплиусов сибирской популяции, чем у американской популяции в первый день и выравнивание этого показателя к 9 дню.

4.3.5 Рейтинг популяций по репродукционным показателям

Для выбора наиболее продуктивной популяции был составлен рейтинг озер по данным таблицы 20. Из анализа были исключены эксперименты, где отсутствовали некоторые анализируемые показатели.

Рейтинг популяций по продукционным качествам выстраивался из основных критериев:

- наибольшая ПЖ;
- наименьшие сроки созревания (наименьший прРП);
- наибольшая продолжительность РП;
- максимальное количество потомков на одну самку;
- процент цистообразования (наибольший – для получения цист; наименьший – для получения биомассы рачков).

Первое место (1 ед.) по каждому критерию присваивалось за лучшие показатели, последнее — за худшие (8–11 ед. для разных критериев). Общий рейтинг составлялся по усредненным значениям всех анализируемых критериев (таблица 24).

Таблица 24 – Рейтинг озер по репродуктивным показателям артемии, ед.

Названия озер, год	ПЖ, сут.	прРП, сут.	РП, сут.	Потомков на самку, шт.	Ц%		Среднее по всем показателям		Общий рейтинг	
					цисты	рачки	цисты	рачки	цисты	рачки
С,2012	9	3	5	1	10	2	5,6	4	6	3
С,2013	3	8	6	2	9	3	5,6	4,4	6	5
СВ,2009	5	7	3	3	2	9	4,0	5,4	3	6
СВ,2015	1	9	9	9	1	10	5,8	7,6	6	8
БМ,2016	4	1	1	7	4	7	3,4	4	2	3
БМ,2019	2	2	1	5	3	8	2,6	3,6	1	1
У, 2018	7	4	6	8	6	6	6,2	6,2	7	6
Э, 2018	8	8	7	10	8	4	8,2	7,4	9	7
Г, 2019	11	6	8	11	8	4	8,8	8	10	9
БЯ, 2016	7	3	4	4	6	1	4,8	3,8	5	2
БЯ, 2017	10	5	6	9	5	2	7,0	6,4	8	7
GSL,2016	6	2	2	6	7	5	4,6	4,2	4	4

Согласно этому рейтингу наиболее продуктивная для производства цист и рачков популяция обитает в озере Большое Медвежье, для производства рачков — в озере Большое Яровое и Сиверга. Популяция

артемии из GSL, массово используемая для аквакультуры во всем мире, оказалась в этом рейтинге только на 4-ой позиции.

Поскольку соленость среды выращивания может оказать влияние на рейтинговые показатели, дополнительно был сделан расчет при солености среды 100 г/дм³ и 150 г/дм³ (таблица 25).

Таблица 25 – Рейтинг озер по репродуктивным показателям артемии, ед.

Названия озер, год	ПЖ, сут.	прРП, сут.	РП, сут.	Потомков на самку, шт.	Ц%		Среднее по всем показателям		Общий рейтинг	
					цисты	рачки	цисты	рачки	цисты	рачки
100 г/дм ³										
С,2012	7	2	3	1	9	1	4,4	2,8	4	1
С,2013	3	8	4	2	7	3	4,8	4	5	3
СВ,2009	4	6	2	3	2	8	3,4	4,6	2	4
СВ,2015	1	9	7	6	1	9	4,8	6,4	5	7
БЯ, 2017	8	4	4	6	8	2	6	4,8	6	5
БМ,2019	2	1	1	4	3	7	2,2	3	1	2
У, 2018	5	3	4	5	4	6	4,2	4,6	3	4
Э, 2018	6	7	5	7	6	4	6,2	5,8	7	6
Г, 2019	9	5	6	8	5	5	6,6	6,6	8	8
150 г/дм ³										
БЯ, 2016	3	3	3	1	3	1	2,6	2,2	3	3
БМ,2016	1	1	1	3	1	3	1,4	1,8	1	1
GSL,2016	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2

Результаты показали, что во всех способах расчета – на первом месте стоит популяция озера Б.Медвежье.

Предложенная в данном исследовании методика расчета рейтинга может быть применена ко всем популяциям артемии при наличии репродуктивных показателей. Поскольку соленость среды выращивания влияет на показатели репродуктивности, необходимо все последующие эксперименты проводить при солености 100 г/дм³.

Лабораторные исследования показали, что цисты GSL, являющиеся стандартом качества для использования в мировой аквакультуре, в данном рейтинге уступили сибирской популяции. Возможно, это можно объяснить

тем, что популяции артемии в мелководных водоемах, постоянно обитающие в стрессовых условиях, прошли естественный отбор на выживаемость и продуктивность.

ВЫВОДЫ

В результате проведенных исследований по изучению биологических особенностей и репродуктивных характеристик артемии сибирских популяций можно сделать следующие выводы:

1. Для достоверности и сравнимости результатов определение морфометрических параметров цист должно проводиться на гидратированных цистах, подвергнувшихся фиксации 1 %-ным раствором Люголя; определение репродуктивных параметров рачков артемии – при солености среды 100 г/дм³.

2. Абсолютные значения диаметра цист, эмбрионов и толщины хориона исследованных популяций находились в пределах: 210–392 мкм, 196–294 мкм, 3,29–16,87 мкм, соответственно; средние по популяциям значения - в пределах: $252,98 \pm 2,02$ (Гашково) — $271,60 \pm 1,30$ мкм (Соленое Невидимое); $239,88 \pm 1,51$ (Гашково) — $253,18 \pm 3,16$ мкм (Ульжай); $6,56 \pm 0,25$ мкм (Гашково) — $12,43 \pm 1,26$ мкм (Эбейты). Толщина хориона цист из озера Эбейты достоверно выше, чем у всех других анализируемых популяций. Размеры цист из озера Гашково были достоверно ниже размеров цист других популяций.

3. Анализ абсолютных и относительных величин морфометрических параметров рачков показал их значительную внутривнутрипопуляционную вариабельность, которая затрудняет четко дифференцировать популяции по этим признакам. Морфологические параметры (*fl*, *sf*, *al*, *la*, *aw*, *fl/tl*), внутривнутрипопуляционные различия которых меньше межпопуляционных, являются наиболее перспективными для этих целей. При популяционной дифференциации по морфометрическим параметрам выращенных рачков следует использовать кластерный анализ, который объединяет в кластеры популяции с близкой соленостью материнской рапы.

4. Репродуктивные показатели выращенных из цист рачков разных сибирских популяций колебались в пределах: продолжительность жизни —

47–72 сут (в среднем $55,1 \pm 2,5$), сроки созревания — 17–52 сут ($28,4 \pm 2,8$), длительность репродуктивного периода — 20–44 сут ($32,4 \pm 2,0$), количество потомков от одной самки — 70–198 экз. ($106,3 \pm 8,8$), процент цистообразования — 21–91,3 % ($49,9 \pm 4,4$).

5. На продукционные характеристики оказывает влияние не только принадлежность к той или иной популяции, но и соленость среды обитания. Между морфометрическими параметрами цист и соленостью рапы озер, в которых проходило формирование цист, была обнаружена статистически достоверная умеренная отрицательная связь с диаметром эмбрионов ($r = -0,5$) и сильная достоверная связь между длиной выращенных рачков и соленостью материнской рапы ($r = -0,76$). Относительная скорость роста длины тела рачков артемии, выращенной при солености среды 100 г/дм^3 была достоверно выше, чем при солености 150 г/дм^3 .

6. Сравнительный анализ репродуктивных показателей с *A. franciscana* и литературными данными по другим популяциям мира показал, что сибирские популяции характеризуется более ранним созреванием самок в мелководном озере Большое Медвежье, и более поздним — в глубоководном озере Большое Яровое; абсолютным преобладанием партеногенетического способа размножения; низким живорождением, более высоким цистообразованием, особенно в мелководных водоемах. Для сибирских популяций отмечено снижение продолжительности жизни от первой к третьей генерации, а у американской — наоборот, увеличение.

7. Рейтинг продуктивных показателей исследованных популяций артемии показал, что для получения продукции цист наилучшей является популяция озера Большое Медвежье, для получения биомассы рачков — популяции озер Большое Медвежье, Большое Яровое и Сиверга.

ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ

1. Для точного измерения морфометрических параметров цист артемии необходимо сначала полностью гидратировать сухие цисты в течение 2 ч, затем зафиксировать (прекратить метаболизм в цистах) 1 %-ным раствором Люголя.

2. Для сравнимости репродуктивных параметров артемии разных популяций проводить культивирование рачков при солености среды 100 г/дм³, как наиболее оптимальной для этих целей.

3. Сибирские популяции артемии из озер Большое Медвежье, Большое Яровое и Сиверга, обладающие относительно высокими репродуктивными качествами, рекомендованы к использованию для выращивания как в искусственной, так и в естественной среде.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Ануфриева, Е.В. Ракообразные гиперсоленых водоемов Крыма: фауна, экология, распространение: автореф дис. ... канд. биолг. наук : 03.02.10 / Ануфриева Елена Валерьевна. – С., 2014. – 23 с.
2. Алекин, О.А. Основы гидрохимии : учебное пособие / О.А. Алекина. – Л. : Гидрометеиздат, 1970. – 443 с.
3. Богатова, И.Б. Инкубация яиц *Artemia salina* в промышленных масштабах / И.Б. Богатова, Н.В. Печников, З.И. Шмакова // освоение теплых вод энергетических объектов для интенсивного рыбоводства // Материалы научной конференции. – Киев: Наукова думка. – 1978. – С. 245–248.
4. Бойко, Е.Г. Динамика изменения морфометрических параметров рачков рода *Artemia* озера Медвежье Курганской области / Е.Г. Бойко // Аграрный вестник Урала. – 2011. – №1 (80). – С. 21–23.
5. Бойко, Е.Г. Сравнительная морфометрическая характеристика рачков рода *Artemia* уральских и западносибирских популяций в годы с разной водностью / Е.Г. Бойко, Л.И. Литвиненко, А.И. Литвиненко // Агропродовольственная политика России. – 2016. – № 12 (60). – С. 63–70.
6. Борисенко, Н. П. Способ промышленного производства артемии в искусственных резервуарах с использованием разомкнуто-замкнутой технологии / Н.П. Борисенко. – 2007. – Патент РФ № 2312494 (Россия). Бюлл. изобретений № 35.
7. Боровская, Р.В. Современное состояние среды обитания промысловых беспозвоночных гипергалинных озер Крыма / Р.В. Боровская, С.С. Жугайло, М.Н. Пугач, Э.Н. Аджиумеров, Д.О. Кривогуз // Водные биоресурсы и среда обитания. – 2020. – Т. 3, № 4. – С. 35–49.
8. Васенко, В.И. Гидроминеральные, гидробиологические и рекреационные ресурсы западного побережье Крыма / В.И. Васенко, И.И. Руднева, В.В. Чабан, Д.А. Станкевич, В.В. Соколовский // Труды Крымской Академии Наук. Симферополь. – 2021. – С. 45–60.

9. Веснина, Л.В. Зоопланктон озерных экосистем равнины Алтайского края / Л.В. Веснина. – Новосибирск : Наука. Сиб. предприятие РАН, 2002. – 158 с.
10. Веснина, Л.В. Условия формирования популяций артемии и их продукционные показатели в разнотипных гипергалинных озерах Алтайского края / Л.В. Веснина // «Инновации и продовольственная безопасность». – 2020 (а). – № 4 (30). – С. 87–100.
11. Веснина, Л.В. Состояние популяции галофильного рачка артемии как основа формирования сырьевой базы гипергалинных озер Алтая / Л.В. Веснина // Технологии пищевой и перерабатывающей промышленности АПК-продукты здорового питания. – 2020 (б). – № 4. – С. 88–96.
12. Веснина, Л.В. Водоемы Алтайского края: биологическая продуктивность и перспективы использования / Л.В. Веснина, В.Б. Журавлев, В.А. Новоселов и др. – Новосибирск : Наука. Сиб. предприятие РАН, 1999. – 285 с.
13. Веснина, Л.В. Оценка качества цист и перспектива их инокуляции в гипергалинные озера Алтайского края / Л.В. Веснина, Р.А. Клепиков, Г.В. Пермяков, Т.О. Ронжина // Рыбоводство и рыбное хозяйство. – 2012. – № 4. – С. 15–21.
14. Вольф, Л.А. Экологические особенности жабраногого рачка (*Artemia parthenogenetica* Barigozzi, 1974) в соленых водоемах Северного Казахстана (республика Казахстан) : дис. ... канд. биол. наук : 03.02.08 / Вольф Людмила Александровна. – О., 2011. – 23 с.
15. Воронов, П.М. Солевой состав и изменчивость *Artemia salina* (L.) / П.М. Воронов // Зоологический журнал. – 1979. – Т. 58, вып. 2. – С. 175–178.
16. Гаевская, Н.С. Изменчивость у *Artemia salina* / Н.С. Гаевская // Тр, особ, зоол. лаб. акад. наук. – 1916. – сер. 2. – С. 3–37.
17. География Курганской области. – Курган : Парус-М. – 1993. – 160 с.
18. Голубев, А. П. Изменчивость количественных параметров роста и воспроизводства у *Artemia* (Crustacea, Anostraca) как фактор адаптации к

условиям среды и механизм преобразования жизненных циклов / А.П. Голубев // Биоразнообразие артемии в странах СНГ: современное состояние ее запасов и их использование: сб. докл. междунар. науч.-исслед. семинара. – Тюмень. – 2004. – С. 105–115.

19. Голубев, А.П. Морфометрическая характеристика яиц и науплиусов из партеногенетических и двуполых популяций жаброногих раков рода *Artemia* / А.П. Голубев, С.Н. Шевцова // экологические проблемы XXI века: материалы 5-ой междунар. научн. конф. Минск. – 2005. – С. 193–194.

20. Голубев, А.П. Биометрическая характеристика размеров цист в популяциях жаброногих рачков рода *Artemia* с разной плоидностью / А.П. Голубев, Шевцова С.Н. // Сахаровские чтения 2006 года: экологические проблемы XXI века: материалы 6-ой Междунар. научн. конф. Минск. – 2006. – С. 300–303.

21. Гунько, А.Ф. Способы повышения мощности осетроводных заводов путём управления температурных режимов при инкубации икры и использования артемии как корма для осетровой молоди. Промышленное разведение *Artemia salina* для кормления осетровой молоди в бассейнах / А.Ф. Гунько // Воспроизводство рыбных запасов азовского моря. Тр. АзНИИРХ. — 1962. – вып.5. С. 73–96.

22. Гунько, А.Ф. Результаты применения артемии для питания молоди осетровых / А.Ф. Гунько, Т.Г. Плескачевская // Вопросы ихтиологии. – 1962. – Т. 2. вып. 2. – С. 220–228.

23. Зайцев, Г.Н. Математический анализ биологических данных / Г.Н. Зайцев. – М. : Наука, 1991. – 184 с.

24. Евстигнеев, В.В. Основы сырьевой базы гидробионтов : Учебно-методическое пособие / В.В. Евстигнеев, М.А. Подуровский, В.П. Соловов. – Барнаул : АлтГТУ, 1997. – 109 с.

25. Егоркина, Г.И. Сравнительный анализ популяций артемии в озерах Обь-Иртышского междуречья по морфометрическим признакам цист и

науплиусов / Г.И. Егоркина, В.В. Кириллов, Е.К. Павлова, Н.С. Романова // Ползуновский вестник. – 2006. – С. 360–364.

26. Егоркина, Г.И. К вопросу об идентификации партеногенетических популяций артемии в сибирском регионе / Г.И. Егоркина, Е.К. Павлова, А.Л. Верещагин, Н.В. Бычин, В.В. Кириллов, Н.С. Романова // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. – 2008. – №6 (44). – С.44–47.

27. Иванова, В.И. Экологическое состояние и генезис биоты гипергалинных водоемов Калмыкии : автореф. дис. ... канд.биол.наук : 03.02.08 / Иванова Вера Ивановна. – С., 2013. – 19 с.

28. Ивлева, И.В. Биологические основы и методы массового культивирования кормовых беспозвоночных / И.В. Ивлева. – М. : Наука, 1969. – 171 с.

29. Карпунин, А.М. Геологические памятники природы России / А.М. Карпунин, С.В. Мамонов, О.А. Мироненко, А.Р. Соколов. – С-П, 1998. – 165 с.

30. Кириллов, В.В. Методика аквакультуры жаброногого рачка артемии в соленых озерах России : отчет о НИР ИВЭП СО РАН / Новосибирск-Барнаул, 2014. – 48 с.

31. Киселев, И. А. Планктон морей и континентальных водоемов. Вводные и общие вопросы планктологии / И.А. Киселев. – М. : Наука, 1969. – Т. 1. – 440 с.

32. Клепиков, Р.А. Цисты рачка *Artemia* Leach, 1819 в гипергалинных озерах Алтайского края : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.02.10 / Клепиков Роман Анатольевич. – Н. : НГАУ, 2012. – 23 с.

33. Ковачева, Н.П. Современное состояние и перспективы развития аквакультуры артемии в России / Н.П. Ковачева, Л.И. Литвиненко, Е.М. Саенко, А.В. Жигин, Н.В. Кряхова, А.М. Сёмик // Труды ВНИРО. – 2019. – Т. 178. – С. 150–171.

34. Козлов, В.И. Краткий словарь рыбовода / В.И. Козлов, Л.С. Абрамович. – М. : Россельхозиздат, 1982. – 160 с.
35. Корляков, К.А. Способ пастбищного культивирования и разведения артемии / Корляков К.А., Шапошников В.В., Лопатин Л.Л., Лопатин И.Л. – 2017. – Патент РФ № 2629669 (Россия). Бюлл. изобретений №25.
36. Костромин, Е.А. Влияние факторов среды (соленость, температура, освещение) на инкубацию *Artemia salina* в эксперименте / Е.А. Костромин // Известия Санкт-Петербургского государственного аграрного университета. – 2016. – № 42. – С. 164–168.
37. Ксяомей, В. Идентификация коммерческих образцов цист галофильного рачка *Artemia* методом RFLP анализа митохондриальной RDNA / В. Ксяомей, Ф. Катанья, Ф. Думс, Ж. Ван Стаппен, Э. Нассенс, П. Соргелос, П. Босси // Сборник докладов международного научно-исследовательского семинара «Биоразнообразие артемий в странах СНГ: современное состояние ее запасов и их использование», Тюмень : ФГУП Госрыбцентр. – 2004. – С. 155–158.
38. Лакин, Г. Ф. Биометрия. / Г.Ф. Лакин. – М. : Высшая школа, 1990. – 352 с.
39. Литвиненко, Л.И. Гиперсоленые озера Западной Сибири как среда обитания галофильного рачка артемии / Л.И. Литвиненко // Рыбное хозяйство. – 2007. – № 6. – С. 93–98.
40. Литвиненко, Л.И. Жаброногие рачки рода *Artemia* Leach, 1819 в гипергалинных водоемах Западной Сибири (география, биоразнообразие, экология, биология и практическое использование) : автореф. дис. ... докт. биол. наук : 03.00.16 / Литвиненко Людмила Ильинична. – П., 2009. – 46 с.
41. Литвиненко, Л.И. Методические рекомендации по оценке запаса и прогнозированию рекомендованного объема добычи (вылова) артемии / Л.И. Литвиненко, В.А. Бизиков, Н.П. Ковачева, Е.М. Саенко, Л.В. Веснина, К.В. Куцанов, А. М. Семик, А.В. Паршин-Чудин. – Москва : из-во ВНИРО, 2019. – 48 с.

42. Литвиненко, Л.И. К вопросу идентификации популяционной принадлежности артемии водоемов России по цистам / Л.И. Литвиненко, Е.Г. Бойко, К.В. Куцанов, А.Г. Герасимов, Л.Ф. Разова, М.А. Побединцева, А.И. Литвиненко // Вестник рыбохозяйственной науки. Тюмень. – 2018. – Т. 5, № 1(17). – С. 4–25.

43. Литвиненко, Л.И. Результаты экспериментальных работ по выращиванию артемии в условиях природных гипергалинных водоемов / Л.И. Литвиненко, Н.П. Ковачева, К.В. Куцанов, И.М. Глухих, А.Г. Герасимов, Л.Ф. Разова, Н.В. Кряхова // Вестник рыбохозяйственной науки. – Тюмень: Тюменский филиал ФГБНУ «ВНИРО». – 2019. – Т. 6. № 4 (24). – С. 87–101.

44. Литвиненко, Л.И. Выживаемость и вылупление науплиусов артемии сибирских популяций при разной солености / Л.И. Литвиненко, К.В. Куцанов // Сибирский вестник сельскохозяйственной науки. – 2013. – № 5 (234). – С. 51–55.

45. Литвиненко, Л.И., Куцанов, К.В. Способ увеличения продукции цист артемии в гипергалинных озерах / Л.И. Литвиненко, К.В. Куцанов. – Патент RU 2 688 378 C1 (дата регистрации 21.05.2019) Бюл. № 15. – 10 с.

46. Литвиненко, Л.И. Результаты экспериментальных работ по инкубации цист и вселению науплиусов артемии в природный водоем с соленостью 150 ‰ / Л.И. Литвиненко, К.В. Куцанов, Н.П. Ковачева, И.М. Глухих, А.Г. Герасимов, Е.В. Бражников // Сборник материалов Научно-практической конференции аспирантов и молодых ученых «Новый взгляд на развитие аграрной науки», Тюмень: ГАУ Северного Зауралья. – 2021. – С. 218–223.

47. Литвиненко, Л.И. Внутри- и межпопуляционная изменчивость цист и взрослых стадий артемии (*Branchiopoda: Anostraca*) в сибирских популяциях (морфометрия) / Л.И. Литвиненко, К.В. Куцанов, Л.Ф. Разова, А.Ш. Гадиадуллина, А.Г. Герасимов, Е.В. Бражников // Морской биологический журнал. – 2021. – Т. 6, № 2. – С. 33–51.

48. Литвиненко, Л.И. Артемия в озерах Западной Сибири / Л.И. Литвиненко, А.И. Литвиненко, Е.Г. Бойко. – Новосибирск : Наука, 2009. – 304 с.

49. Литвиненко, Л.И. Влияние изменения климата на запасы цист артемии в озерах Западной Сибири / Л.И. Литвиненко, А.И. Литвиненко, Е.Г. Бойко, К.В. Куцанов, А.Г. Герасимов, Л.Ф. Разова // Рыбное хозяйство. М. : ЦУРЭН. – 2018. – Т. 6. – С. 52–59.

50. Литвиненко, Л.И. Биогеография и характеристика природных мест обитания сибирской артемии / Л.И. Литвиненко, А.И. Литвиненко, В.П. Соловов и др. // Биоразнообразие артемий в странах СНГ: современное состояние ее запасов и их использование: сб. докл. междунар. науч.-исслед. Тюмень : Госрыбцентр. – 2004. – С. 3–28.

51. Литвиненко, Л.И. Инструкция по использованию артемии в аквакультуре / Л.И. Литвиненко, Ю.П. Мамонтов, О.В. Иванов, А.И. Литвиненко, М.С. Чебанов. – Тюмень : СибрыбНИИпроект, 2000. – 58 с.

52. Лукьяненко, Д. Ф. Курортные ресурсы Омской области, их использование и охрана / Д. Ф. Лукьяненко, А. Г. Патюков, Л. И. Сукач, М. Е. Матусов // Успехи современного естествознания. – 2002. – № 6. – 60 с.

53. Нечаев, П.И. Ценный корм для молоди осетровых / П.И. Нечаев. – Рыбное хозяйство. – 1961. – №6. – С. 34–45.

54. Овчинников, А.С. Особенности экосистем соленых водоемов Калмыкии / А.С. Овчинников, В.В. Бородычев, Э.Б. Дедова, В.И. Иванова // Известия Нижневолжского агроунивер. комплекса : наука и высшее профес. образование. – 2015. – №4 (40). – С. 10–21.

55. Остроумова, И.Н. Особенности биохимического состава и размеров науплиусов артемии как стартового корма для личинок рыб / И.Н. Остроумова // Рыбоводство и рыбное хозяйство. – 2014. – С. 55–61.

56. Разова, Л.Ф. Некоторые биологические особенности артемии сибирской популяций / Л.Ф. Разова, Л.И. Литвиненко, О.А. Ципилова //

Современные научно-практические решения в АПК, Тюмень. – 2017. – С. 344–351.

57. Разова, Л.Ф. Репродукционные особенности артемии сибирских популяций / Л.Ф. Разова, Л.И. Литвиненко // II Всерос. (нац.) научн.-практ. конф. Современные научно-практические решения в АПК / ГАУ Северного Зауралья. сб. статей. Тюмень. – 2018. – С. 249–258.

58. Разова, Л.Ф. Изменение выживаемости и диаметра гидратированных цист артемии под действием высоких температур и электромагнитных излучений / Л.Ф. Разова, Л.И. Литвиненко, К.В. Куцанов, А.Г. Герасимов // XII съезд гидробиологического общества при Российской академии наук. – 2019. – С. 396–398.

59. Ревякин, В.С. География Алтайского края / В.С. Ревякин, В.М. Пушкарёв // Барнаул : Алт. книж. изд-во, – 1989. – 134 с.

60. Ронжина, Т.О. Динамика численности популяции галофильного рачка *Artemia* sp. в гипергалинных озерах юга Западной Сибири : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.16 / Ронжина Татьяна Олеговна. – Н., 2009. – 19 с.

61. Руднева, И.И. Артемия. Перспективы использования в народном хозяйстве / И.И. Руднева. – Киев : Наукова думка, 1991. – 132 с.

62. Руднева, И.И. Артемия – важнейший компонент гипергалинных водоемов юга Украины и Крыма / И.И. Руднева // "Биоразнообразие артемии в странах СНГ: современное состояние ее запасов и их использование". Сборник докладов международного научно-исследовательского семинара, Тюмень: ФГУП "Госрыбцентр". – 2004. – С.79–93.

63. Руднева, И.И. Особенности биогенной миграции азота и фосфора в соленых пересыхающих озерах крыма / И.И. Руднева, И.Н. Залевская, В.Г. Шайда, Г.Н. Меметлаева, А.В. Щерба // Геохимия, У: инст. геохимии и анал. хим. им. В.И. Вернадского РАН, Рос. акад. наук. – 2020. – Т. 65, № 10. – С. 984–997.

64. Руднева И.И. Влияние гидрометеорологических факторов на экологическое состояние гиперсоленого Сакского озера (Крым) в период 2017–2018 гг. / И.И. Руднева, В.В. Чабан, М.А. Голуб, В.Г. Шайда, А.В. Щерба // Трансформация экосистем. – 2020. – №3 (3). – С. 110–124.

65. Руднева, И.И. Химический состав цист артемии из различных источников / И.И. Руднева, А.М. Щепкина // Журнал Рыбное хозяйство корма и кормление. – 1990. – №5. – С. 59–60.

66. Садчиков, А.П. Биотехнология культивирования водных беспозвоночных / А.П. Садчиков . – М.: Изд-во Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, МАКС Пресс, 2008. – 160 с.

67. Садчиков, А.П. Культивирование водных и наземных беспозвоночных (принципы и методы) / А.П. Садчиков. – М.: Изд-во Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, МАКС Пресс, 2009. – 272 с.

68. Семик, А.М. Современное состояние запасов жаброногого рачка артемии (*Artemia salina* L.) в соленых озерах Республики Крым / А.М. Семик, А.О. Ушаков // Труды ЮгНИРО. – 2017. – Т. 54. – С. 137–141.

69. Смирнов, Д. Ю. Морфологические характеристики цист и науплиусов крымских артемий *Artemia spp.* (*Branchiopoda: Anostraca*) / Д.Ю. Смирнова, Л.О. Аганесова // Морские биологические исследования: достижения и перспективы : в 3-х Т. : сб. материалов Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием, приуроч. к 145-летию Севастопольской биологической станции, Севастополь. – 2016. – Т. 3. – С. 436–438.

70. Соловов, М.А. Жаброног артемия: история и перспективы использования ресурсов / М.А. Соловов, Т.Л. Подуровский, Т.Л. Ясюченя // Барнаул, 2001. – 144 с.

71. Соловов, В. П. Рачок артемия в озерах Западной Сибири: морфология, экология, перспективы хозяйственного использования / В. П.

Соловов, Т. Л. Студеникина // Новосибирск: Наука. сиб. отд-ние, 1990. – 81 с.

72. Соловов, В.П. Особенности динамики численности популяции жаброногого рачка *Artemia salina* (L) в озерах юга Западной Сибири и перспективы использования его ресурсов / В.П. Соловов, Т.Л. Студеникина // Гидробиологический журнал. – 1992. – № 2. Т. 28. – 33 с.

73. Способ разведения цист артемии в соленых водоемах Калмыкии. – 2017. – Патент РФ № 2015126521 (Россия).

74. Справка о ННН-промысле артемии и предложения по его пресечению. 2017. Доступно через: <http://varpe.org/analytics/spravka-o-nnn-promysleartemii-i-predlozheniya-po-ego-presecheniyu>. 16.10.2017.

75. Старовойтова, Д.А. Размеры цист популяций артемии разнотипных озер Кулундинской низменности / Д.А. Старовойтова, О.С. Бурмистрова // Известия АО РГО. – 2017. – № 4 (47). – С. 84–92.

76. Студеникина, Т.Л. Биологические особенности рачка *Artemia salina* (L.) соленых озер юга Западной Сибири / Т.Л. Студеникина. – Новосибирск, 1986. – 17 с.

77. ФАО. Состояние мирового рыболовства и аквакультуры. Меры по повышению устойчивости [<https://doi.org/10.4060/ca9229ru>.], Рим, ФАО. – 2020. – 205 с.

78. Федеральный реестр.1.39.2007.03222. Методика определения токсичности воды и водных вытяжек из почв, осадков сточных вод, отходов по смертности и изменению плодовитости дафний., 2007. – С. 10–11.

79. Шадрин, Н.В. Исследование жизни в гиперсоленых водоемах / Н.В. Шадрин // Очерки истории Севастопольской биологической станции Института биологии южных морей (1871–2011) // Севастополь: ЭКОСИ Гидрофизика. – 2011. – С. 316–327.

80. Abatzopoulos, T.J., *Artemia* sites in Iran / T.J. Abatzopoulos, N Agh, G. V. Stappen, R.S.M. Razavi, P. Sorgeloos // Journal Marine Biological Association, UK. –2006. – 86(2). – P. 229–307.

81. Abatzopoulos, T.J. Quality evaluation of *Artemia urmiana* Gunther (Urmia Lake, Iran) with especial emphasis on its particular cyst characteristics / T.J. Abatzopoulos, A.D. Baxevanis, G.V. Triantaphyllidis, G. Criel, E.L. Pador, G.V. Stappen, et al. // International Study on Artemia, LXIX. Aquaculture. – 2006. – 254. – P. 442–454.

82. Abatzopoulos, Th. J. *ARTEMIA: Basic and Applied Biology* / Th.J. Abatzopoulos, J.A. Beardmore, J.S. Clegg, P. Sorgeloos. – Kluwer Academic Publishers, The Netherlands, 2002. – 37 p.

83. Abatzopoulos, T.J. Genetic characterization of *Artemia tibetiana* (Crustacea: Anostraca) / T.J. Abatzopoulos, I. Kappas, P. Bossier, P. Sorgeloos, J.A. Beardmore // *Biological journal of the linnean society*. – 2002. – Vol. 75. – P. 333–344.

84. Abatzopoulos, T.J. *Artemia tibetiana*: Preliminary characterization of a new *Artemia* species found in Tibet (People's Republic of China) / T.J. Abatzopoulos, B. Zhang, P. Sorgeloos // International Study on Artemia. International Journal of Salt Lake Research 7. – 1998. – P. 41–44.

85. Abreu-Grobois, A.F. A review of the genetics of *Artemia*. / A.F. Abreu-Grobois // Volume 1. Morphology, Genetics, Strain characterization, Toxicology. Universa Press, Wetteren, Belgium. – 1987. – P. 61–99.

86. Agh, N.G. Effects of salinity on survival, growth, reproductive and life span characteristics of *Artemia* populations from Urmia Lake and neighboring lagoons / N.G. Agh, G.V. Stappen, P. Bossier, H. Sepehri, V. Lofti, S.M.R. Rouhani et al. // Pakistan Journal of Biological Science. – 2008. – 11. – P. 164–172.

87. Amat, D. F. Differentiation in *Artemia* strains for Spain / D. F. Amat // Vol. 1. Morphology, Genetics, Radiobiology, Toxicology. – Belgium : Universa Press, Wetteren. – 1980. – P. 19–39.

88. Amat, F. The American brine shrimp as an exotic invasive species in the Western Mediterranean / F. Amat, F. Hontoria, O. Ruiz, J.G. Andy, M.I. Sanchez,

J. Figuerola, H. Francisco, L. Capdevila-Arguelles, B. Zilletti // Biological Invasions. – 2005. – 7(1). – P. 37–47.

89. Asem, A. An overview on the nomenclatural and phylogenetic problems of native Asian brine shrimps of the genus *Artemia* Leach, 1819 (Crustacea, Anostraca) / A. Asem, A. Eimanifar, N. Rastegar-Pouyani, F. Hontoria, S. De Vos, G.V. Stappen, S.-C. Sun. // ZooKeys. – 2020. – P. 1–15.

90. Barata, C. Life history, resting egg formation, and hatching may explain the temporal-geographical distribution of *Artemia* strains in the Mediterranean basin / C. Barata, F. Hontoria, F. Amat, // Hydrobiologia 298. – 1995. – P. 295–305.

91. Barata, C. Competition between sexual and parthenogenetic *Artemia*: temperature and strain effects / C. Barata, F. Hontoria, F. Amat, R.A. Browne // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 196. – 1996 (a). – P. 313–328.

92. Barata, C. Demographic parameters of sexual and parthenogenetic *Artemia*: temperature and strain effects / C. Barata, F. Hontoria, F. Amat, R.A. Browne // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 196. – 1996 (b). – P. 329–340.

93. Barigozzi, C. *Artemia*: A survey of its significance in genetic problems / C. Barigozzi // Evolutionary Biology / eds T. Dobzhansky, M.K. Hecht, W.C. Steere. – N.Y.: Plenum Press, 1974. – Vol. 7. – P. 221–252.

94. Baxevanis, A.D. Salinity effects on maturation, reproductive and life span characteristics of four Egyptian *Artemia* populations / A.D. Baxevanis, N. El-Bermawi, T.J. Abatzopoulos, P. Sorgeloos // International Study on *Artemia* LXVIII. Hydrobiologia. – 2004. – 513. – P. 87–100.

95. Baxevanis, A.D. Molecular phylogenetics and asexuality in the brine shrimp *Artemia* / A.D. Baxevanis, I. Kappas, T.J. Abatzopoulos // Mol Phylogenet Evol. – 2006. – Sep. 40(3) – P. 724–738.

96. Bhargava, S.C. Ecology of *Artemia* in Didwana Salt Lake (India) / S.C. Bhargava, G.R. Jakher, M.M. Saxena, R.K. Sinha // Belgium : Universa Press, Wetteren. – 1987. – P. 127–133.

97. Ben Naceur, H. Ecobiological survey of the brine shrimp *Artemia salina* from Sabkhet El Adhibet (south-east Tunisia) / H. Ben Naceur, A. Ben Rejeb Jenhani, M.S. Romdhane // J. Mar. Biolog. Assoc. U.K. – 2009. – 89. – P. 1109–1116.
98. Bowen, S.T. *Artemia* habitats: ion concentrations tolerated by one superspecies / S.T. Bowen, M.R. Buoncristiani, J.R. Carl // Hydrobiologia. – 1988. – 158. – P. 201–214.
99. Bowen, S.T. Esterase and malate dehydrogenase isozyme polymorphisms in 15 *Artemia* populations / S.T. Bowen, G. Sterling // Comparative Biochemistry and physiology 61. – 1978. – P. 593–595.
100. Boyko, E.G. Specific features of the biology of *Artemia* in lakes of the Urals and Western Siberia / E.G. Boyko, L.I. Litvinenko, K.V. Kutsanov, M.A. Gabdullin // Russian Journal of Ecology. – 2012. – vol. 43, no. 4. – P. 333–340.
101. Boyko, E.G. The Biodiversity of Shrimp Genus *Artemia* from Russian Lakes: Morphometric, Cytogenetics and DNA-analysis / E.G. Boyko, L.I. Litvinenko, A.I. Litvinenko // Acta Geologica Sinica (English Edition)-Journal of the Geological Society of China – Abstract of the 12th International Conference on Salt Lake Research, Beijing, China. – 2014. – Vol.88 (suppl.1). – P.58–60.
102. Browne, R.A. Effects of temperature and relative fitness of sexual and asexual brine shrimp *Artemia* / R.A. Browne, L.E. Davis, S.E. Sallee, // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. – 1988. – 124. – P. 1–20.
103. Browne, R.A. Population genetics and ecology of *Artemia*: insights into parthenogenetic reproduction / R.A. Browne // Trends in Ecology & Evolution. – 1992. – 7 (7). – P. 232–237.
104. Browne, R.A. Sex and the single brine shrimp / R.A. Browne // Natural History. – 1993. – 102 (5). – P. 34–39.
105. Browne, R.A. Biogeography of the brine shrimp, *Artemia*: distribution of parthenogenetic and sexual populations / R.A. Browne, G.H. MacDonald // J. Biogeogr. – 1982. – 9. – P. 333–338.

106. Browne, R.A. Partitioning genetic and environmental components of reproduction and lifespan in *Artemia* / R.A. Browne, S.E. Sallee, D.S. Grosch, W.O. Segreti, S.M. Purser // *Ecology*. – 1984. – 65 (3). – P. 949–960.
107. Browne, R.A. Combined effects of salinity and temperature on survival and reproduction of five species of *Artemia* / R.A. Browne, G. Wanigasekera // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. – 2000. – 244. – P. 29–44.
108. Browne, R.A. Ecological, physiological and genetic divergence of sexual and asexual (diploid and polyploidy) brine shrimp (*Artemia*) / R.A. Browne, G. Wanigasekara, S. Simonek, D. Brownlee, G. Eiband, J. Cowan, // *Advances in Ecology*. – 1991. – 1. – P. 41–52.
109. Camara, M.R. After the gold rush: A review of *Artemia* cyst production in northeastern Brazil / M.R. Camara // *Aquaculture Reports Volume 17*. – 2020. – P. 1–6.
110. Camara, M.R. *Artemia* culture in Brazil: an overview / M.R. Camara, R. De Medeiros Rocha // Belgium: Universa Press, Wetteren. – 1987. – P. 195–199.
111. Castro, M.J. Efecto de la salinidad en la supervivencia, crecimiento y características reproductivas de 13 poblaciones mexicanas de *Artemia franciscana* / M.J. Castro // Doctoral thesis, Universidad Autonoma Metropolitana, Mexico, 2011. – P. 98.
112. Castro, M.J. Potencial reproductivo de seis poblaciones mexicanas de *Artemia franciscana* Kellogg, 1906 cultivadas en laboratorio a 100 y 120 UPS / M.J. Castro, B.T. Castro, F.J.L. Arredondo, H.L.L. Hernandez, M.G. Castro, A.R. De Lara, D.M.C. Monroy // *BIOCYT*. – 2010. – 3(10). – P. 145–158.
113. Castro, M.J. Salinity effects on the reproductive patterns of five coastal Pacific *Artemia franciscana* strains from Mexico / M.J. Castro, M.G. Castro, R. Bridi, C.D. De Oliveira // *International Journal of Science and Knowledge*. – 2013. – 2:(1). – P. 26–33.

114. Cohen, R. G. Review of the biogeography of *Artemia* Leach, 1819 (Crustacea: Anostraca) in Argentina / R.G. Cohen // Int. J. *Artemia* Biol., 2. – 2012. – P. 9–23.
115. Criel, G.R.J. Ontogeny of *Artemia* / G.R.J. Criel // *Artemia* biology CRC Press, Boca Raton, Florida. –1991. – P. 155–185.
116. Croghan, P.C. The osmotic and ionic regulation of *Artemia salina* (L.) / P.C. Croghan // J. Exper. Biol., v. 35. – 1958. – P. 219–233.
117. Dana, G.L. Effects of increasing salinity on an *Artemia* population from mono lake / G.L. Dana, P.H. Lenz // California. Oecologia, 68. – 1986. – P. 428–436.
118. Dhert, Ph. Production, disinfection and evaluation for aquaculture applications of rotifer resting eggs from Bohai Bay, P.R. of China / Ph. Dhert, K. Schoeters, P. Vermeulen, J. Sun, S. Gao, Z. Shang, X. Naihong, H. Van Duffel, P. Sorgeloos // Aquaculture International 5. – 1997. – P. 105–112.
119. Dhont, J., Lavens P. Tank production and use of on grown *Artemia* / J.Dhont, P. Lavens // FAO Fisheries Technical Paper. – 1996. – 361. – P. 164–195.
120. Dutrieu, J. Observations biochimiques et physiologiques sur le developpement d'*Artemia salina* Leach / J. Dutrieu // Archives de zoologie experimental et generale, 99. – 1960. – P. 1–134.
121. El-Bermawi, N. Responses of *Artemia franciscana* and Egyptian parthenogenetica *Artemia* from Wadi Mariout lake to West Alexandria conditions / N. El-Bermawi // Egyptian J. Nutrition and Feeds. – 2014. – 17 (3). – P. 501–510.
122. El-Bermawi, N. Salinity effects on survival, growth and morphometry of four Egyptian *Artemia* populations / N. El-Bermawi, A.D. Baxevanis, T.J. Abatzopoulos, G. Van Stappen, P. Sorgeloos // International Study on Artemia. LXVII. Hydrobiologia. –2004. – 523. –P. 175–188.
123. EI-Magsodi, M.O. Reproductive and lifespan characteristics of *Artemia* from Libyan Abu Kammash sabkha / M.O. EI-Magsodi, H.M. EI-Ghebli,

M.A. Enbaya, M. Hamza; U.A. Drebika, P. Sorgeloos // Libyan journal of marine science. – 2005. – 10. – P. 1–8.

124. Gajardo, G.M. Ability to switch reproductive mode in *Artemia* is related to maternal heterozygosity / G.M. Gajardo, J.A. Beardmore, // Mar. Ecol. Prog. Ser. 55. – 1989. – P. 191–195.

125. Gajardo, G. Species identification of Chilean *Artemia* populations based on mitochondrial DNA RFLP analysis / G. Gajardo, J. Crespo, A. Triantafyllidis, A. Tzika, A.D. Baxevanis, I. Kappas, T.J. Abatzopoulos // Journal of Biogeography. – 2004. – 31(4). – P. 547–555.

126. Gilchrist, B.M. Haemoglobin in *Artemia* / B.M. Gilchrist // Proc. Roy. Soc., Series B, v. 143. – 1954. – P. 136–146.

127. Hammer, U.T. Is the absence of *Artemia* determined by the presence of predators or by lower salinity in some saline waters? / U.T. Hammer, S.H. Hurlbert // Management. NHRI Symposium series 7 (Environment), Saskatoon, Canada. – 1992. – P. 91–102.

128. Hoa, N.V. Farming of the brine-shrimp *Artemia franciscana* in Vietnam salt ponds / N.V. Hoa. – Scholars' Press, 2013. – 200 p.

129. John, C.J. Characterization of a new *parthenogenetic Artemia* population from Thamaraikulam, India / C.J. John, T.J. Abatzopoulos, P.M. Marian // J. of Biolog. Res. – 2004. – v. 2. – P. 63–74.

130. Jumalon, N.A. Commercial production of *Artemia* in the Philippines / N.A. Jumalon, D.G. Estenor, D.M. Ogburn // Belgium: Universa Press, Wetteren. – 1987. – P. 231–238.

131. Jumalon, N.A. Sampling and stocking density studies for *Artemia* production in ponds / N.A. Jumalon, R.E. Robles // Conference on warm Water Aquaculture-Crustacea. – 1983. – P. 188–201.

132. Kuenen, D.J. Historical notes on *Artemia salina* (L.) / D.J. Kuenen, L.G.M. Baas-Becking // Zool Meden, Leiden, 20. – 1938. – P. 222–230.

133. Kutsanov, K.V. Experimental study of increasing the bioproductivity of salt lakes by introduction of *Artemia* nauplii / K.V. Kutsanov, L.I. Litvinenko

// 13-th Intern. Conf. on Salt Lake research (ICSLR2017). Abstracts. Ulan- Ude: Buryatskii GU. – 2017. – 120 p.

134. Lavens, P. Design, operation, and potential of a culture system for the continuous production of *Artemia* nauplii / P. Lavens, P. Sorgeloos // Belgium : Universa Press, Wetteren. – 1987. – P. 339–345.

135. Lavens, P. Production of *Artemia* in culture tanks / P. Lavens, P. Sorgeloos // *Artemia* biology - CRC Press. – 1991. – P. 317–350.

136. Lavens, P. Manual on the production and use of live food for aquaculture / P. Lavens, P. Sorgeloos // FAO Fisheries Technical Paper. – 1996. – № 361. – 295 p.

137. Lenz, P.H. Ecology of *Artemia* / P.H. Lenz, R.A. Browne // *Artemia* biology – CRC Press. – 1991. – P. 237–253.

138. Litvinenko, L.I. The Morphological Characteristics of *Artemia* Shrimps from Siberian Populations / L.I. Litvinenko, E.G. Boyko // *Inland Water Biology*. – 2008. – Vol.1, № 1. – P. 37–45.

139. Litvinenko, L.I. Salinity of water as a factor to determine the development of the brine shrimp *Artemia* populations in the lakes / L.I. Litvinenko, A. Kozlov, A.I. Kovalenko, D. Bauer // *Hydrobiologia*. – 2007. – V. 576, № 1. – P. 95–101.

140. Litvinenko, L.I. Experimental studies to increase the natural resources of brine shrimp *Artemia* in hyperhaline reservoirs / L.I. Litvinenko, A.I. Litvinenko, E.G. Boiko, M.A. Korentovich, P.A. Zenkovich // *IOP Conf. Series : Earth and Environmental Science*. – 2021. – № 937. – P. 1–14.

141. Litvinenko, L.I. Intra- and interpopulation variability of cysts and adults of *Artemia* (Branchiopoda: Anostraca) in Siberian populations (morphometry) / L.I. Litvinenko, K.V. Kutsanov, L.F. Razova, A.Sh. Gadiadullina, A.G. Gerasimov, E.V. Brazhnikov // *Marine Biological Journal*. – 2021. – 6(2). – P. 33–51.

142. Litvinenko, L.I. Brine shrimp *Artemia* in Western Siberia lakes / L.I. Litvinenko, A.I. Litvinenko, E.G. Boyko. – Novosibirsk, 2016. – 295 p.

143. Litvinenko, L.I. Increase production of *Artemia* cysts in hypersaline lakes of the temperate climate zone by inoculation of nauplii / L.I. Litvinenko, A.I. Litvinenko, E.G. Boyko, M.A. Korentovich // International Journal of Advanced Science and Technology. – 2020. – Vol. 29, No. 4s. – P. 2532–2542.
144. Litvinenko, L.I. Effect of environmental factors on the structure and functioning of biocoenoses of hyperhaline water reservoirs in the south of Western Siberia / L.I. Litvinenko, A.I. Litvinenko, E.G. Boiko, K.V. Kutsanov // Contemporary problems of ecology. – 2013. – Vol. 6. No. 3. – P. 252–261.
145. Litvinenko, L.I. *Artemia* cyst production in Russia / L.I. Litvinenko, A.I. Litvinenko, E.G. Boiko, K.V. Kutsanov // Chinese Journal of Oceanology and Limnology. – 2015. – Vol. 33. No. 6. – P. 1436–1450.
146. Litvinenko, L.I. The Effects of *Artemia* Cyst Harvesting on the Salt Lake Ecosystem / L.I. Litvinenko, A.I. Litvinenko, E.G. Boiko, K.V. Kutsanov, M.A. Korentovich // Journal of Siberian Federal University. Biology. – 2020. – 13(4). – P. 348–367.
147. Litvinenko, L.I. Features of *Artemia* Cultivation in Lakes with different salinity / L.I. Litvinenko, P.A. Zenkovich // Study of aquatic and terrestrial ecosystems: history and contemporary state. – 2021. – P. 623–624.
148. MacDonald, G.H. Population dynamics of an asexual brine shrimp *Artemia* population / G.H. MacDonald, R.A. Browne // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. – 1989. – № 133. – P. 169–188.
149. Munoz, J. Evolutionary origin and phylogeography of the diploid obligate parthenogen *Artemia parthenogenetica* (Branchiopoda: Anostraca) / J. Munoz, A. Gomez, A.J. Green, J. Figuerola, F. Amat, C. Rico // PLoS One. – 2010. – 5(8). – P. 1–9.
150. Mura, G. Structure and Functioning of the «Egg Bank» of a Fairy Shrimp in a Temporary Pool: *Chirocephalus ruffoi* from Pollino National Park (Southern Italy) as a Case Study / G. Mura // Internat. Rev. Hydrobiol. – 2004. – № 89. – P. 35–50.

151. Mura, G. Morphological and molecular data reveal the presence of the invasive *Artemia franciscana* in Margherita di Savoia salterns (Italy) / G. Mura, I. Kappas, A. D. Baxevanis, S. Moscatello, Q.D'Amico, G. M. Lopez, F. Hontoria, F. Amat, T.J. Abatzopoulos // International Review of Hydrobiology. – 2006. – № 91. – P. 539–554.
152. Mura, G. Notes on the distribution of the genus *Artemia* in the former USSR countries (Russia and adjacent regions) / G. Mura, L. Nagorskaya // J. Biol. Res. 4. – 2005. – P. 139–150.
153. Pador, E. Characterization of the *Artemia urmiana* Gunther 1900 from lake Urmia, Iran / E. Pador // M.Sc. Thesis. Vrije Universiteit Brussel and Laboratory of Aquaculture and *Artemia* Reference Center, University of Ghent, Belgium. – 1995. – 61 p.
154. Persoone, G. The Brine Shrimp *Artemia* / G. Persoone, P. Sorgeloos // Universa Press, Wetteren, Belgium. – 1980. – 3. – P. 3–24.
155. Pilla, E.J.S. Genetic differentiation and speciation in old world *Artemia* / E.J.S. Pilla // Ph. P. thesis. Swansea. – 1992. – 356 p.
156. Pilla, E.J.S. Genetic and morphometric differentiation in Old World bisexual species of *Artemia* (the brine shrimp) / E.J.S. Pilla, J.A. Beardmore // Heredity. – 1994. – P. 47–56.
157. Prosser, C.L. Comparative animal physiology / C.L. Prosser, F.A. Brown // Philadelphia : London, – 1962. – 688 p.
158. Sellami, I. Reproductive performance in successive generations of the brine shrimp *Artemia salina* (Crustacea: Anostraca) from the Sebkha of Sidi El Hani (Tunisia) / I. Sellami, H. Ben Naceur, A. Kacem // Animal Reproduction Science. – 2021. – P. 1-8.
159. Shadrin, N. Review of the biogeography of *Artemia* Leach, 1819 (Crustacea: Anostraca) in Russia / N. Shadrin, E. Anufriieva // International Journal of Artemia Biology. – 2012. – 2(1). – P. 51–61.

160. Shirdhanker, M.M. Response to bidirectional selection for naupliar length in *Artemia franciscana* / M.M. Shirdhanker, P.S. Thomas // Aquaculture Research, – 2003. – V. 34. – 535 p.
161. Sorgeloos, P. High density culturing of the brine shrimp, *Artemia salina* L. / P. Sorgeloos // Aquaculture. – 1973. – № 1. – P. 385–391.
162. Sorgeloos, P. The use of *Artemia* in aquaculture / P. Sorgeloos // The brine shrimp *Artemia*. – Wetteren : Univ. press. – 1980. – V. 3. – P. 393–396.
163. Sorgeloos, P. Use of the brine shrimp, *Artemia* spp., in marine fish larviculture / P. Sorgeloos, P. Dhert, P. Candreva // Aquaculture 200. – 2001. – P. 147–159 .
164. Sorgeloos, P. Manual for the culture and use of brine shrimp in aquaculture / P. Sorgeloos, P. Lavens, Ph. Leger, W. Tackaert, D. Versichele. – Belgium, Ghent : State University, 1986. – 319 p.
165. Sorgeloos, P. Past, present and future scenarios for SDG-aligned brine shrimp *Artemia* aquaculture / P. Sorgeloos, R. Roubach // FAO AQUACULTURE NEWS. – 2021. – № 63. – P.55–56.
166. Tackaert, W. Semi-intensive culturing in fertilized ponds / W. Tackaert, P. Sorgeloos // *Artemia* biology, CRC Press. – 1991. – P. 287–315.
167. Trintaphyllidis, G.V. International Study on *Artemia* L 6. Characterization of two *Artemia* populations from Namibia and Madagascar: cytogenetics, biometry, characteristics and fatty acid profiles / G.V. Trintaphyllidis, T.J. Abatzopoulos, E. Miasa, P. Sorgeloos // Hydrobiologia. – 1996. – 335. – P. 97–106.
168. Triantaphyllidis, G.V. Review of the biogeography of the genus *Artemia* (Crustacea, Anostraca) / G.V. Triantaphyllidis, T.J. Abatzopoulos, P. Sorgeloos // J. Biogeogr. – 1998. – № 25. – P. 213–226.
169. Triantaphyllidis, G.V. International study on *Artemia* XLIX. Salinity effect on survival, maturity, growth, biometrics, reproductive and lifespan characteristics of bisexual and a parthenogenetic populations of *Artemia* / G.V.

Triantaphyllidis, K. Poulapoulou, T.J. Abatzopoulos, C.A. Pinto Perez, P. Sorgeloos // *Hydrobiologia*. – 1995. – 302. P. 215–227.

170. Vanhaecke, P. The use of decapsulated cysts of the brine shrimp *Artemia salina* as direct food for carp *Cyprinus carpio* larvae / P. Vanhaecke, L. De Vrieze, W. Tackaer, P. Sorgeloos // *J. World Aquacult. Soc.* – 1995. – № 21. – P. 257–262.

171. Vanhaecke, P. International study on *Artemia*. XXII. Combined effects of temperature and salinity on the survival of *Artemia* of various geographical origin / P. Vanhaecke, S.E. Siddal, P. Sorgeloos // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* – 1984. – № 98. – P. 167–183.

172. Vanhaecke, P. International Study on *Artemia* IV. The biometrics of *Artemia* strains from different geographical origin / P. Vanhaecke, P. Sorgeloos // *The Brine Shrimp Artemia*. – 1980. – V. 3. – P. 393–405.

173. Van Stappen, G. *Artemia*. Intriduction, biology and ecology of *Artemia* / G. Van Stappen // *Manual on the production and use of live food for aquaculture*. FAO : Rome. – 1996. – 306 p.

174. Van Stappen, G. Zoogeography *Artemia*. Basic and applied biology / G. Van Stappen // *Kluwer Academic Publishers*. – 2002. – P. 171–224.

175. Van Stappen, G. Review on integrated production of the brine shrimp *Artemia* in solar salt ponds / G. Van Stappen, L. Sui, H. Van Nguyen, M. Tamtin, B. Nyonje, R. Renato de Medeiros, P. Sorgeloos, G. Gajardo // *Reviews in aquaculture*. – 2019. – P. 1054–1071.

176. Van Stappen, G. Characterization of high-altitude *Artemia* populations from the Qinghai-Tibet Plateau, PR China / G. Van Stappen, L. Sui, N. Xin, P. Sorgeloos // *Hydrobiologia*. – 2003. – 500. – P. 179–192.

177. Varo, I. Comparative study of the effects of temperature, salinity, and oxygen tension on the rates of oxygen consumption of nauplii of different strains of *Artemia* / I. Varo, A.C. Taylor, F. Amat // *Marine Biology (Berlin)*. – 1993. – 117. – P. 623–628.

178. Velasco, S.J. Effect of different salinities on the survival and reproductive characteristics of populations of *Artemia franciscana* Kellogg, 1906 from coastal and Inland waters / S.J. Velasco, O.D. Retana, M.J. Castro, M.G. Castro, C.A.E. Castro // Journal of Entomology and Zoology Studies. – 2018. – 6(2). – P. 1090–1096.

179. Verreth, J. Quantitative feed requirements of African catfish (*Clarias gariepinus* Burchell) larvae fed with decapsulated cysts of *Artemia*: I. The effect of temperature and feeding level / J. Verreth, H. Den Bieman // Aquaculture, Issues 1-4. – 1987. – V. 63. – P. 251–267.

180. Vos, J. Detailed report on *Artemia* cysts inoculation in Bangpakong, Chachoengsao Province / J. Vos, A. Tunsutapanit // FAO, UNDP Field Document THA, 1979. – 43 p.

181. Waterman, T.H. Light sensitivity and vision / T.H. Waterman // The physiology of Crustacea, N.Y., London. – 1961. – V. II. – P. 1–64.

182. Wear, R.G. Effects of temperature and salinity on the biology of *Artemia franciscana* (Kellogg) from Lake Grassmere, New Zealand. 1 Growth and mortality / R.G. Wear, S.J. Haslett // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. – 1986. – № 98. – P. 153–166.

183. Wear, R.G. Effects of temperature and salinity on the biology of *Artemia franciscana* (Kellogg) from Lake Grassmere, New Zealand. 2 Maturation, fecundity, and generation times / R.G. Wear, S.J. Haslett, N.K. Alexander // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. – 1986. – № 98. – P. 167–183.

184. Wear, R.G. Studies on the biology and ecology of *Artemia* from Lake Grassmere, New Zealand / R.G. Wear, S.J. Haslett // Belgium : Universa Press, Wetteren. – 1987. – P. 101–126.

185. Wolvekamp, H.P. Respiration / H.P. Wolvekamp, T.H. Watermann // The physiology of Crustacea. – 1961. – № 1. – P. 35–100.

186. Yoshihachiro, N. A probable reason why *Artemia* is confined to isolated saline waters / N. Yoshihachiro // *Artemia* research and its applications. – 1987. – P. 77–78.

187. Zhang, L. The effects of ploidy level on the thermal distributions of brine shrimp *Artemia parthenogenetic* and its ecological implications / L. Zhang, H. Lefcort // *Heredity*. – 1991. – № 6. – P. 445–452.

188. Zhang, L. Life history divergence of sympatric diploid and polyploid populations of brine shrimp *Artemia parthenogenetica* / L. Zhang, C.E. King // *Oecologia*. – 1993. – 93 (2). – P. 177–183.

189. Zhang, Z. Q. Phylum Arthropoda / Z. Q. Zhang // *Animal Biodiversity: An Outline of Higher-level Classification and Survey of Taxonomic Richness*. – Auckland, New Zealand : Magnolia Press. – 2013. – V. 3703, № 1. – P. 17–26.

190. Zheng, B. Review of the biogeography of *Artemia* Leach, 1819 (Crustacea: Anostraca) in China / B. Zheng, S.C. Sun // *J. Artemia Biol.* – 2013. – № 3. – P. 20–50.

Интернет:

1. <https://www.pravo.gov.ru>
2. <https://fish.gov.ru/>
3. https://ru.wikipedia.org/wiki/Тюменская_область
4. <https://ru.wikipedia.org/wiki/Сиверга>
5. https://ru.wikipedia.org/wiki/Курганская_область
6. https://ru.wikipedia.org/wiki/Большое_Медвежье_озеро
7. https://ru.wikipedia.org/wiki/Омская_область
8. <https://ru.wikipedia.org/wiki/Эбейты>
9. <https://ru.wikipedia.org/wiki/Ульжай>
10. https://ru.wikipedia.org/wiki/Большое_Яровое
11. <https://ru.wikipedia.org/wiki/Кучукское>
12. https://ru.wikipedia.org/wiki/Гидротермический_коэффициент_увлажнения_Селянинова
13. <https://berdyuzhe.nuipogoda.ru/>

Приложение А – Химический состав воды артемиевых озер, мг/дм³ (по данным ТФ)

Озеро	Год	рН	Цвет ность, град.	CO ₃ ²⁻	HCO ₃ ⁻	SO ₄ ⁻²	Cl ⁻	Жесткость общ., ммоль/дм ³ экв.	Ca ⁺²	Mg ⁺²	Na ⁺ +K ⁺	Σ _{ион.}	БПК ₅ , мгО ₂ /дм ³	ПО	Класс группа тип
Курганская область															
СН	2015	8,59	9	90	403	25552	49630	820	301	9781	26918	112675	7,34	57,12	Cl ^{Na} _{III}
БМ	2016	8,25	22	45	300	53050	12888	901	750	10992	45536	129000	15,2	47	Cl ^{Na} _{III}
	2017	8,30	5	75	311	85080	22814	860	850	9934	48542	167606	13,77	48,00	Cl ^{Na} _{III}
	2019	7,79	61	39	299	24687	87820	934	680	10937	50461	174905	14,2	49	Cl ^{Na} _{III}
ММ	2017	8,34	5	93	281	84371	21172	840	673	9798	47724	164112	6,92	48,00	Cl ^{Na} _{III}
СВ	2009	8,01	21	69	628	49279	86290	585	428	6806	69301	212844	6,5	73,4	Cl ^{Na} _{III}
	2015	8,22	20	108	647	67530	102096	900	361	10716	81605	263063	44,05	92,4	Cl ^{Na} _{III}
Г	2019	8,04	18	25	638	32084	65354	604	522	7274	61970	177200	53	156	Cl ^{Na} _{II}
Тюменская область															
С	2012	8,5	15	232	846	8483	45740	433	122	51943	25300	85917	10,4	65,2	Cl ^{Na} _{III}
	2013	8,1	12	160	750	10950	5630	500	245	50366	24536	74000	12,6	50,3	Cl ^{Na} _{III}
Омская область															
Э	2018	8,66	25	96	439	50648	32309	200	433	2168	42631	135024	2,76	42,43	Cl ^{Na} _{II}
У	2015	8,25	15	96	714	50694	11133	440	241	5200	29681	125356	4,5	26,4	Cl ^{Na} _{III}
	2018	8,2	12	90	650	45569	15023	350	302	6050	30586	92000	3,2	30,6	Cl ^{Na} _{III}
Алтайский край															
БЯ	2016	8	13	40	403	7500	97488	904	640	10607	53593	1500000	5,6	50	Cl ^{Na} _{III}
К	2017	8,1				47042,1	132268,5								

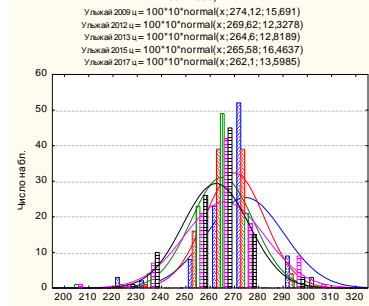
Приложение Б – Значение критерия Стьюдента (t-критерия) по диаметру гидратированных цист

Метод прекращения метаболизма эмбриона	Период времени нахождения в воде	Контроль		Электромагнитное излучение			1% - ный раствор Люголя			Горячая вода (100 °С)			Горячий воздух (90 °С)		
		2 ч	1 сут	10 мин	2 ч	1 сут	10 мин	2 ч	1 сут	10 мин	2 ч	1 сут	10 мин	2 ч	1 сут
		d гидротированных цист													
Контроль	10 мин	4,18	9,11	2,47	3,90	5,10	0,65	1,88	2,38	4,99	6,54	7,18	5,09	5,25	10,63
	2 ч		4,75	2,12	0,57	0,51	2,85	2,26	1,71	0,00	1,84	2,41	0,62	0,27	4,84
	1 сут			7,35	5,61	4,59	7,04	7,08	6,44	5,46	3,31	2,76	4,37	5,17	1,02
Электромагнитное излучение	10 мин				1,66	2,91	1,28	0,36	0,22	2,59	4,44	5,11	2,97	2,89	8,55
	2 ч					1,17	2,51	1,85	1,25	0,68	2,60	3,23	1,27	0,97	6,07
	1 сут						3,46	2,97	2,35	0,61	1,45	2,07	0,13	0,30	4,77
1% - ный раствор Люголя	10 мин							0,91	1,35	3,20	4,63	5,13	3,51	3,42	7,41
	2 ч								0,52	2,66	4,35	4,95	3,02	2,92	7,84
	1 сут									1,99	3,69	4,27	2,42	2,25	6,97
Горячая вода (100 °С)	10 мин										2,20	2,88	0,73	0,34	6,15
	2 ч											0,62	1,27	1,88	3,10
	1 сут												1,88	2,56	2,39
Горячий воздух (90 °С)	10 мин													0,44	4,44
	2 ч														5,72

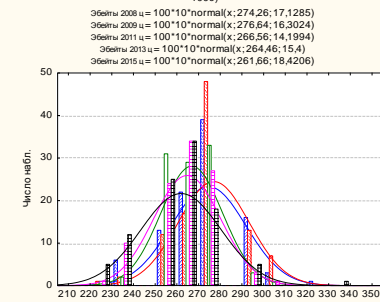
Примечание: жирным шрифтом обозначены достоверный различия по $p \leq 0,05$

Приложение В – Гистограммы распределения диаметра цист по частоте встречаемости

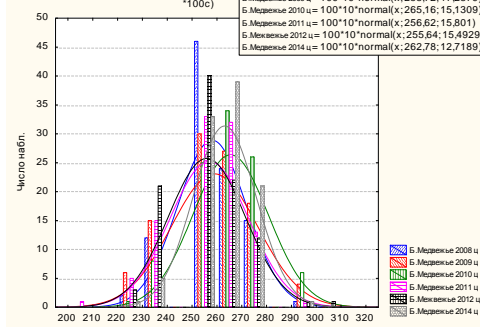
Гистограмма (Таблица данных 1 в Таблица в статистике по диаметру цист 35v*100с)



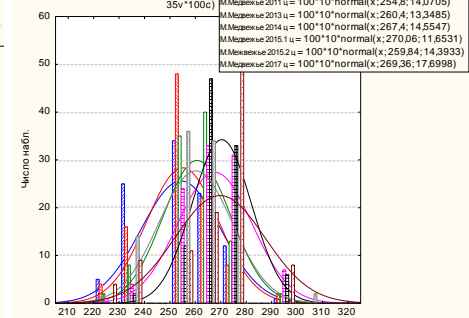
Гистограмма (Таблица данных 1 в Таблица в статистике по диаметру цист 35v*100с)



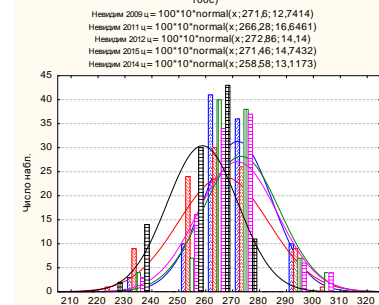
Гистограмма (Таблица данных 1 в Таблица в статистике по диаметру цист 35v*100с)



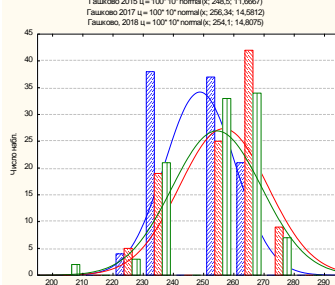
Гистограмма (Таблица данных 1 в Таблица в статистике по диаметру цист 35v*100с)



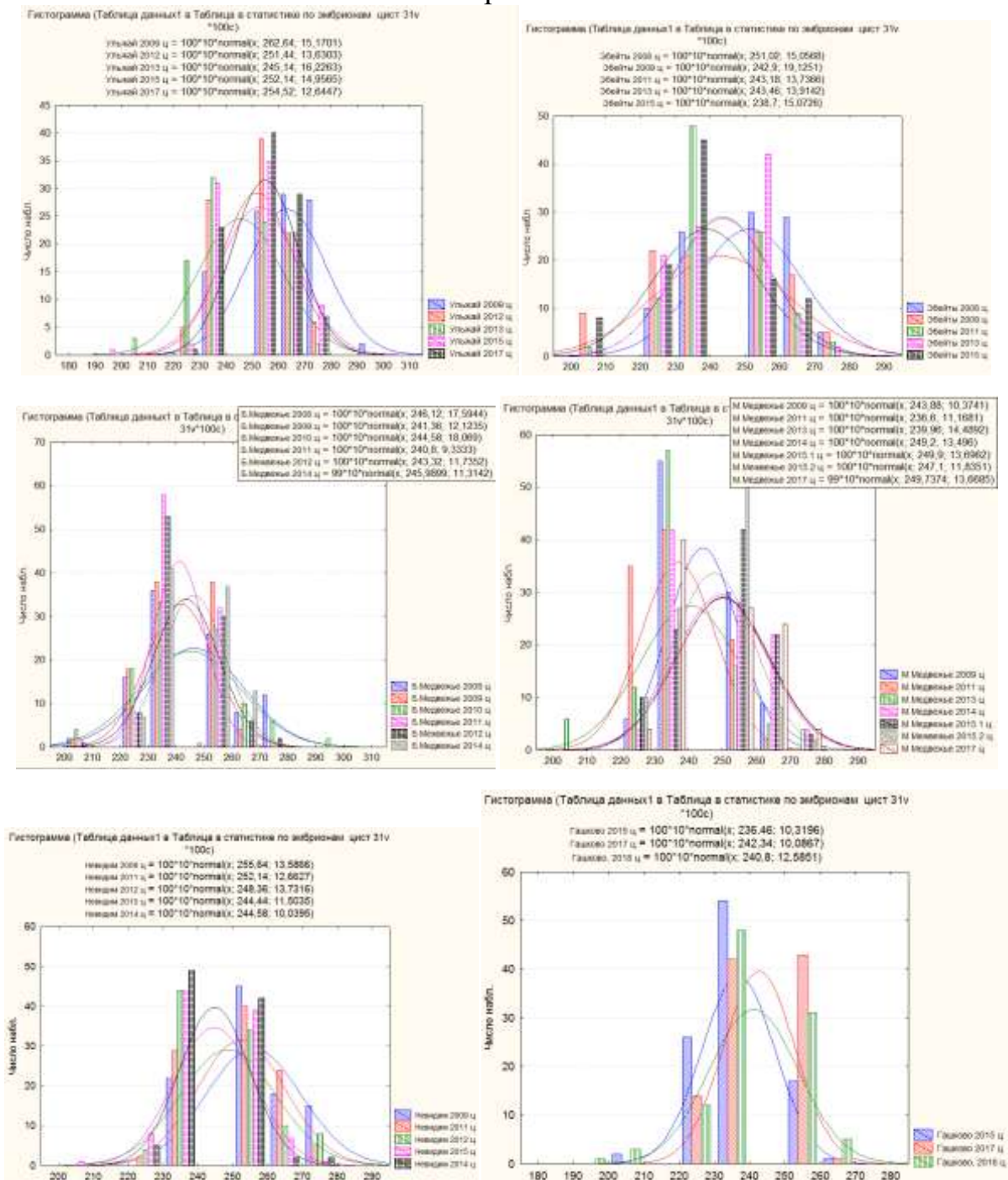
Гистограмма (Таблица данных 1 в Таблица в статистике по диаметру цист 35v*100с)



Гистограмма (Таблица данных 1 в Таблица в статистике по диаметру цист 35v*100с)



Приложение Г – Гистограммы распределения диаметра декапсулированных цист по частоте встречаемости



Приложение Д – Значение критерия Стьюдента (t-критерия) по морфометрическим параметрам взрослых особей

Название озера	СВ,2009	СВ,2015	БМ, 2016	БМ,2017	БМ, 2019	ММ,2017	Э, 2018	У,2015	У,2018	С,2012	С,2013	Г,2019	БЯ,2016	БЯ,2017
tl														
СВ, 2015	1,20													
БМ, 2016	2,52	1,89												
БМ, 2017	0,29	0,02	0,85											
БМ, 2019	1,26	1,89	2,91	0,74										
ММ, 2017	0,12	0,66	1,92	0,32	0,70									
Э, 2018	1,31	2,10	3,03	0,65	0,25	0,57								
У, 2015	0,33	0,94	2,22	0,41	0,63	0,12	0,49							
У, 2018	0,46	1,35	2,59	0,41	0,84	0,12	0,03	0,03						
С, 2012	11,13	11,15	8,50	3,52	6,40	5,94	9,09	6,60	9,09					
С, 2013	5,65	6,07	5,23	1,72	2,34	2,65	5,45	2,88	4,19	5,45				
Г, 2019	5,41	5,86	5,31	1,86	2,55	2,83	0,45	3,06	4,23	4,58	0,45			
БЯ, 2016	4,71	3,75	0,89	1,37	4,49	3,05	7,77	3,55	4,51	11,73	7,90	7,77		
БЯ, 2017	1,98	0,96	1,19	0,29	2,41	1,19	2,66	2,66	1,51	2,03	10,48	5,99	5,91	
К, 2017	0,12	0,81	2,17	0,32	0,86	0,03	1,43	1,43	0,17	0,18	7,38	3,38	3,53	1,43
al														
СВ, 2015	1,41													
БМ, 2016	2,19	1,69												
БМ, 2017	2,66	2,27	0,77											
БМ, 2019	2,25	1,65	0,26	1,04										
ММ, 2017	1,01	0,67	0,39	0,98	0,21									
Э, 2018	2,37	3,32	3,20	3,48	3,40	1,79								
У, 2015	2,30	1,41	0,82	1,57	0,61	0,14	3,72							
У, 2018	2,37	3,32	3,20	3,48	3,40	1,79	0,00	3,72						
С, 2012	2,37	3,32	3,20	3,48	3,40	1,79	0,00	3,72	0,00					
С, 2013	0,66	1,80	2,40	2,83	2,48	1,18	1,65	2,56	1,65	1,65				
Г, 2019	1,07	1,21	1,62	1,90	1,55	1,38	0,72	1,41	0,72	0,72	0,99			
БЯ, 2016	4,49	3,80	0,91	0,10	1,34	1,08	5,47	2,33	5,47	5,47	4,61	1,94		

БЯ, 2017	2,23	1,22	1,02	1,73	0,84	0,26	3,73	0,27	3,73	3,73	2,50	1,37	2,67	
К, 2017	1,04	1,67	2,46	2,89	2,47	1,41	0,49	2,34	0,49	0,49	0,64	0,82	4,03	2,23
aw														
СВ, 2015	0,71													
БМ, 2016	2,24	2,68												
БМ, 2017	3,16	2,85	4,16											
БМ, 2019	2,12	2,83	0,89	4,11										
ММ, 2017	1,21	0,97	2,24	1,00	1,94									
Э, 2018	4,24	4,95	0,45	5,06	2,12	2,67								
У, 2015	0,95	0,63	2,22	1,65	1,90	0,40	2,85							
У, 2018	4,24	4,95	0,45	5,06	2,12	2,67	0,00	2,85						
С, 2012	7,16	6,71	7,42	1,66	8,50	2,46	9,84	3,61	9,84					
С, 2013	2,68	2,24	3,89	1,11	4,02	0,22	5,37	0,83	5,37	3,54				
Г, 2019	0,00	0,71	2,24	3,16	2,12	1,21	4,24	0,95	4,24	7,16	2,68			
БЯ, 2016	0,89	1,34	1,06	3,33	0,45	1,57	1,79	1,39	1,79	6,36	2,83	0,89		
БЯ, 2017	0,89	1,34	1,06	3,33	0,45	1,57	1,79	1,39	1,79	6,36	2,83	0,89	0,00	
К, 2017	0,71	0,00	2,68	2,85	2,83	0,97	4,95	0,63	4,95	6,71	2,24	0,71	1,34	1,34
de														
СВ, 2015	0,35													
БМ, 2016	3,13	2,91												
БМ, 2017	2,46	2,68	4,42											
БМ, 2019	0,67	0,45	1,94	2,47										
ММ, 2017	4,92	5,37	6,06	0,00	3,40									
Э, 2018	0,35	0,71	3,35	2,24	0,89	4,47								
У, 2015	2,22	2,50	4,40	0,60	2,20	0,95	1,94							
У, 2018	2,83	3,18	4,92	0,67	2,46	1,34	2,47	0,00						
С, 2012	5,30	5,66	6,48	0,89	4,02	1,79	4,95	1,94	2,47					
С, 2013	1,41	1,77	4,02	1,57	1,57	3,13	1,06	1,11	1,41	3,89				
Г, 2019	4,95	5,30	6,26	0,67	3,80	1,34	4,60	1,66	2,12	0,35	3,54			
БЯ, 2016	3,05	2,77	0,60	4,40	1,60	6,96	3,33	4,48	5,27	7,21	4,16	6,93		

БЯ, 2017	1,41	1,77	4,02	1,57	1,57	3,13	1,06	1,11	1,41	3,89	0,00	3,54	4,16	
К, 2017	4,99	5,27	6,40	1,40	4,20	2,21	4,71	2,36	2,77	0,83	3,88	1,11	6,84	3,88
ed														
СВ, 2015	0,00													
БМ, 2016	0,71	0,71												
БМ, 2017	0,45	0,45	0,89											
БМ, 2019	5,57	5,57	4,64	3,43										
ММ, 2017	0,71	0,71	1,41	0,00	6,50									
Э, 2018	0,00	0,00	0,71	0,45	5,57	0,71								
У, 2015	0,00	0,00	0,71	0,45	5,57	0,71	0,00							
У, 2018	1,41	1,41	0,71	1,34	3,71	2,12	1,41	1,41						
С, 2012	1,41	1,41	0,71	1,34	3,71	2,12	1,41	1,41	0,00					
С, 2013	0,71	0,71	0,00	0,89	4,64	1,41	0,71	0,71	0,71	0,71				
Г, 2019	1,41	1,41	0,71	1,34	3,71	2,12	1,41	1,41	0,00	0,00	0,71			
БЯ, 2016	0,00	0,00	0,71	0,45	5,57	0,71	0,00	0,00	1,41	1,41	0,71	1,41		
БЯ, 2017	1,41	1,41	0,71	1,34	3,71	2,12	1,41	1,41	0,00	0,00	0,71	1,41	1,41	
К, 2017	2,12	2,12	1,41	1,79	2,79	2,83	2,12	2,12	0,71	0,71	1,41	0,71	2,12	0,71
sf														
СВ, 2015	0,21													
БМ, 2016	0,94	0,92												
БМ, 2017	6,04	3,55	2,37											
БМ, 2019	2,20	1,75	2,57	4,95										
ММ, 2017	6,74	5,26	4,36	4,00	6,31									
Э, 2018	3,04	2,26	3,25	6,78	0,23	7,81								
У, 2015	6,40	5,16	4,30	3,78	6,22	0,17	7,59							
У, 2018	6,15	4,64	5,71	10,87	2,15	10,83	2,24	10,41						
С, 2012	0,47	0,17	1,20	4,80	1,75	6,22	2,38	6,01	5,05					
С, 2013	3,07	2,41	3,31	6,33	0,46	7,48	0,27	7,32	1,80	2,48				
Г, 2019	8,64	6,17	7,39	15,41	3,21	13,40	3,56	12,70	1,19	6,94	2,95			
БЯ, 2016	0,65	0,69	0,18	2,35	2,30	4,25	2,89	4,21	5,17	0,93	2,98	6,65		

БЯ, 2017	2,76	2,00	3,00	6,81	0,09	7,78	0,37	7,53	2,74	2,07	0,63	4,18	2,64	
К, 2017	2,29	1,67	2,63	6,00	0,33	7,18	0,64	6,99	2,94	1,69	0,87	4,34	2,30	0,29
fl														
СВ, 2015	1,34													
БМ, 2016	2,12	1,34												
БМ, 2017	4,47	4,95	1,79											
БМ, 2019	4,02	4,24	1,34	0,71										
ММ, 2017	1,79	0,71	0,89	4,24	3,54									
Э, 2018	4,92	5,66	2,24	0,71	1,41	4,95								
У, 2015	0,00	2,12	2,68	7,07	6,36	2,83	7,78							
У, 2018	0,45	1,41	2,24	6,36	5,66	2,12	7,07	0,71						
С, 2012	1,66	0,95	0,00	1,26	0,95	0,63	1,58	1,90	1,58					
С, 2013	2,24	1,41	0,45	3,54	2,83	0,71	4,24	3,54	2,83	0,32				
Г, 2019	6,71	8,49	4,02	3,54	4,24	7,78	2,83	10,61	9,90	2,85	7,07			
БЯ, 2016	0,71	0,45	1,41	3,58	3,13	0,89	4,02	0,89	0,45	1,11	1,34	5,81		
БЯ, 2017	1,34	0,00	1,34	4,95	4,24	0,71	5,66	2,12	1,41	0,95	1,41	8,49	0,45	
К, 2017	1,34	0,00	1,34	4,95	4,24	0,71	5,66	2,12	1,41	0,95	1,41	8,49	0,45	0,00
la														
СВ, 2015	1,77													
БМ, 2016	4,92	6,04												
БМ, 2017	0,14	0,55	2,85											
БМ, 2019	0,55	1,94	4,00	0,39										
ММ, 2017	1,39	2,77	3,40	0,79	0,71									
Э, 2018	1,06	2,83	4,25	0,55	0,28	0,55								
У, 2015	0,00	1,77	4,92	0,14	0,55	1,39	1,06							
У, 2018	0,35	1,41	5,14	0,00	0,83	1,66	1,41	0,35						
С, 2012	1,11	2,50	3,60	0,66	0,47	0,24	0,28	1,11	1,39					
С, 2013	1,11	0,28	5,20	0,39	1,41	2,12	1,94	1,11	0,83	1,89				
Г, 2019	1,11	2,50	3,60	0,66	0,47	0,24	0,28	1,11	1,39	0,00	1,89			
БЯ, 2016	4,71	6,10	1,00	2,36	3,54	2,83	3,88	4,71	4,99	3,06	4,95	3,06		

БЯ, 2017	3,89	5,66	2,46	1,65	2,50	1,66	2,83	3,89	4,24	1,94	4,16	1,94	1,66	
К, 2017	2,47	4,24	3,35	1,10	1,39	0,55	1,41	2,47	2,83	0,83	3,05	0,83	2,77	1,41
hw														
СВ, 2015	3,54													
БМ, 2016	5,37	3,13												
БМ, 2017	0,89	1,34	3,54											
БМ, 2019	6,26	4,02	0,71	4,24										
ММ, 2017	0,32	1,26	3,05	0,28	3,61									
Э, 2018	4,02	1,79	1,06	2,47	1,77	2,22								
У, 2015	0,00	1,58	3,33	0,55	3,88	0,24	2,50							
У, 2018	6,26	4,02	0,71	4,24	0,00	3,61	1,77	3,88						
С, 2012	3,54	7,07	7,60	3,13	8,50	1,90	6,26	1,58	8,50					
С, 2013	4,95	1,41	2,24	2,24	3,13	1,90	0,89	2,21	3,13	8,49				
Г, 2019	2,24	0,00	2,47	1,06	3,18	1,11	1,41	1,39	3,18	4,47	0,89			
БЯ, 2016	5,81	3,58	0,35	3,89	0,35	3,33	1,41	3,61	0,35	8,05	2,68	2,83		
БЯ, 2017	4,95	1,41	2,24	2,24	3,13	1,90	0,89	2,21	3,13	8,49	0,00	0,89	2,68	
К, 2017	0,89	1,34	3,54	0,00	4,24	0,28	2,47	0,55	4,24	3,13	2,24	1,06	3,89	2,24

Примечание: жирным шрифтом обозначены достоверные различия при $p \leq 0,05$

Приложение Е – Значение критерия Стьюдента (t-критерия) по относительным величинам морфометрических параметров взрослых особей

Название озера, год	СВ, 2015	БМ, 2016	БМ, 2017	БМ, 2019	ММ, 2017	Э, 2018	У, 2015	У, 2018	С, 2012	С, 2013	Г, 2019	БЯ, 2016	БЯ, 2017	К, 2017
al/tl														
СВ,2009	1,18	3,07	7,02	4,19	11,26	7,99	7,54	3,02	8,13	10,56	5,03	4,82	1,36	2,55
СВ,2015		2,61	6,42	3,97	4,16	8,56	7,80	3,54	3,30	13,04	5,80	4,57	0,80	3,27
БМ, 2016			3,01	3,02	5,20	4,61	3,65	4,42	10,65	4,74	6,55	1,86	0,99	4,34
БМ, 2017				7,20	7,52	4,54	9,70	9,89	5,70	7,08	6,04	5,32	5,44	5,40
БМ, 2019					1,42	4,55	1,60	5,32	0,42	1,56	6,35	2,15	3,38	5,08
ММ,2017						3,15	0,76	7,24	9,19	0,71	10,35	2,23	5,13	8,26
Э, 2018							12,26	13,89	9,31	13,39	7,04	12,37	13,88	15,66
У, 2015								6,52	6,69	0,30	9,14	1,37	4,03	7,08
У, 2018									9,89	7,02	0,91	5,42	3,50	0,92
С,2012										9,69	13,60	7,02	9,34	11,81
С,2013											10,07	1,85	4,79	7,96
Г,2019												7,61	5,24	2,13
БЯ, 2016													2,52	5,55
БЯ, 2017														3,12
aw/tl														
СВ,2009	2,81	5,06	14,68	3,49	6,52	4,65	1,67	7,38	3,88	0,96	5,26	1,36	3,53	3,07
СВ,2015		7,96	13,16	5,07	4,23	2,77	0,40	11,02	1,57	1,22	8,24	3,28	1,50	1,02
БМ, 2016			18,49	0,36	11,11	8,48	4,30	1,48	8,38	5,17	0,10	2,38	7,56	7,13
БМ, 2017				11,70	8,48	6,71	5,49	2,69	9,81	11,01	8,94	11,49	8,35	8,81
БМ, 2019					7,12	6,24	3,83	0,52	5,70	3,86	0,30	2,06	5,50	5,21
ММ,2017						0,30	1,47	14,36	2,11	4,32	11,42	5,84	1,67	2,14
Э, 2018							1,18	10,42	1,36	3,28	8,66	4,80	1,12	1,50
У, 2015								5,22	0,37	1,03	4,37	2,34	0,44	0,18

У, 2018									10,89	6,95	1,40	3,65	9,54	9,08
С,2012										2,33	8,61	4,10	0,14	0,29
С,2013											5,32	1,95	2,23	1,84
Г,2019												2,48	7,74	7,30
БЯ, 2016													3,91	3,56
БЯ, 2017														0,40
de/tl														
СВ,2009	1,45	6,97	6,96	3,06	5,49	5,85	4,47	3,51	13,14	9,33	0,34	7,27	4,97	5,76
СВ,2015		8,06	6,58	3,81	5,03	5,40	3,87	2,96	8,14	13,87	1,19	8,98	4,48	5,38
БМ, 2016			10,65	2,47	9,63	9,99	9,33	8,04	0,28	2,56	5,49	1,36	9,23	9,37
БМ, 2017				7,55	1,62	1,64	3,75	2,92	13,37	11,48	6,14	10,88	2,00	0,04
БМ, 2019					6,38	6,59	5,49	4,98	2,88	0,94	2,39	1,58	6,01	6,73
ММ,2017						0,04	2,05	1,41	12,62	10,51	4,76	9,84	0,40	1,39
Э, 2018							2,19	1,49	13,46	11,23	4,98	10,34	0,45	1,39
У, 2015								0,34	4,69	11,79	3,54	9,97	1,57	3,15
У, 2018									10,33	8,26	3,16	7,96	1,02	2,55
С,2012										5,29	7,45	1,76	12,08	11,01
С,2013											5,00	1,35	9,96	9,42
Г,2019												5,05	4,34	5,31
БЯ, 2016													9,38	9,27
БЯ, 2017														1,72
ed/tl														
СВ,2009	1,62	1,86	1,01	0,74	2,40	1,89	1,73	2,93	9,60	3,85	1,93	0,28	7,00	7,62
СВ,2015		0,13	2,69	2,05	3,65	2,96	2,96	1,77	10,91	5,35	3,20	1,25	5,03	5,35
БМ, 2016			3,05	2,25	3,91	3,14	3,18	1,73	12,14	5,88	3,44	1,36	5,22	5,63
БМ, 2017				0,01	1,75	1,32	1,06	3,67	9,66	3,16	1,25	0,28	8,65	9,70
БМ, 2019					1,44	1,15	0,89	3,19	6,30	2,29	1,03	0,24	6,38	6,66
ММ,2017						0,11	0,52	4,41	4,34	0,55	0,42	1,36	8,00	8,40

Э, 2018							0,35	3,87	3,62	0,58	0,25	1,16	6,56	6,73
У, 2015								3,88	4,83	1,14	0,11	0,94	7,14	7,45
У, 2018									8,79	5,48	4,07	2,40	1,65	1,57
С,2012										5,51	4,93	4,59	8,54	2,27
С,2013											1,05	1,91	11,30	12,64
Г,2019												1,04	7,57	7,94
БЯ, 2016													4,36	4,38
БЯ, 2017														0,27
fl/tl														
СВ,2009	8,88	4,90	3,32	1,97	10,82	10,75	9,08	9,45	3,35	5,37	4,47	10,66	10,21	9,53
СВ,2015		3,37	8,47	6,32	2,65	2,82	0,01	0,02	12,27	5,72	12,37	0,62	0,52	1,51
БМ, 2016			3,67	2,76	1,94	1,80	3,42	3,54	7,87	1,37	8,41	3,39	3,35	2,50
БМ, 2017				0,04	9,78	2,10	8,75	9,30	11,04	4,63	9,47	11,96	10,90	10,32
БМ, 2019					6,08	5,96	6,43	6,65	4,92	2,17	5,77	7,01	6,83	6,05
ММ,2017						0,40	2,72	2,92	10,01	6,47	6,36	2,86	2,74	1,36
Э, 2018							2,90	3,10	10,23	6,34	6,36	3,12	2,97	1,60
У, 2015								0,04	12,62	5,87	12,65	0,62	0,52	1,53
У, 2018									13,24	6,18	13,15	0,69	0,58	1,63
С,2012										11,02	1,94	6,14	5,12	4,80
С,2013											10,46	6,99	6,61	5,66
Г,2019												5,09	14,43	13,98
БЯ, 2016													0,10	1,16
БЯ, 2017														1,20
la/tl														
СВ,2009	3,17	8,75	1,91	1,29	2,12	1,08	0,43	0,01	9,01	2,40	5,42	5,93	2,91	3,50
СВ,2015		13,89	1,49	3,46	5,73	3,75	4,08	3,57	5,50	8,01	10,31	9,47	6,24	8,81
БМ, 2016			12,07	5,06	6,57	6,36	8,93	9,44	0,69	8,32	3,80	1,69	5,14	6,62
БМ, 2017				2,66	4,35	2,74	2,62	2,12	13,14	5,70	8,50	8,22	5,01	6,72

БМ, 2019					0,25	0,34	1,03	1,35	4,85	0,14	2,51	3,38	0,96	0,96
ММ,2017						0,73	1,84	2,29	6,58	0,22	3,15	4,06	0,95	1,02
Э, 2018							0,77	1,15	6,27	0,66	3,42	4,25	1,51	1,64
У, 2015								0,48	9,31	2,12	5,40	5,87	2,69	3,33
У, 2018									9,91	2,72	5,92	6,29	3,11	3,90
С,2012										8,90	3,52	1,24	4,97	6,80
С,2013											4,25	4,90	1,32	1,67
Г,2019												1,51	1,90	2,64
БЯ, 2016													2,98	3,68
БЯ, 2017														0,15
hw/tl														
СВ,2009	3,80	12,99	0,08	10,31	0,37	1,08	0,20	7,73	8,79	6,14	7,23	7,10	2,56	1,04
СВ,2015		8,18	2,08	7,53	1,63	2,58	2,35	4,48	4,28	9,64	4,60	5,03	0,47	0,85
БМ, 2016			6,91	2,01	6,44	11,11	8,47	2,07	4,14	0,00	0,91	0,57	4,33	5,31
БМ, 2017				7,28	0,34	0,63	0,20	4,93	4,58	7,27	5,13	5,57	1,98	0,86
БМ, 2019					6,89	9,37	8,27	3,35	4,78	2,15	2,34	0,91	5,11	5,96
ММ,2017						0,18	0,19	4,51	4,12	6,77	4,75	5,23	1,64	0,54
Э, 2018							0,51	6,64	7,14	13,31	6,38	6,46	1,96	0,51
У, 2015								5,71	5,55	9,21	5,76	6,07	2,06	0,78
У, 2018									1,17	2,28	0,74	1,83	2,58	3,62
С,2012										4,94	1,82	2,78	1,99	3,15
С,2013											0,97	0,60	4,55	5,55
Г,2019												1,12	2,97	3,93
БЯ, 2016													3,67	4,51
БЯ, 2017														1,03

Примечание: жирным шрифтом обозначены достоверные различия при $p \leq 0,05$; серым обозначены внутрипопуляционные различия

Приложение Ж – Темп роста артемии (длина рачков в мм)

Название озера, год	Эксперимент №1, даты																
	03.02	04.02	05.02	06.02	07.02	08.02	09.02	10.02	11.02	13.02	15.02	18.02	21.02	25.02	28.02	04.03	07.03
СН, 2015*	0,49± 0,01	0,54± 0,01	0,66± 0,01	0,83± 0,01	0,84± 0,01	0,85± 0,01	0,87± 0,02	0,88± 0,02	0,91± 0,01	1,5± 0,02	2,6± 0,03	3,1± 0,1	4,09± 0,1	5,45± 0,1	6,74± 0,2	8,26± 0,1	9,73
БМ, 2017*	0,48± 0,004	0,55± 0,01	0,68± 0,01	0,75± 0,01	0,74± 0,01	0,88± 0,01	0,91± 0,01	0,91± 0,01	0,94± 0,02	1,9± 0,03	2,87±0,01	4,02± 0,02	4,89± 0,04	5,2± 0,03	5,98± 0,2	6,8± 0,1	8,3± 0,1
У, 2015*	0,43± 0,01	0,54± 0,01	0,64± 0,01	0,75± 0,01	0,73± 0,01	0,89± 0,02	0,94± 0,02	0,99± 0,02	1,02± 0,02	1,4± 0,03	1,9± 0,02	2,62± 0,03	3,7± 0,1	4,9± 0,1	7,02± 0,2	8,33± 0,1	9,3± 0,1
Эксперимент №2, даты																	
	02.04	03.04	04.04	05.04	06.04	07.04	08.04	09.04	10.04	14.04	20.04	25.04	29.04	09.05	14.05	22.05	27.05
СН, 2015*	0,49± 0,004	0,49± 0,01	0,51± 0,01	0,91± 0,01	1,04± 0,02	1,11± 0,01	1,65± 0,06	2± 0,1	4,57± 0,1	5,5± 0,1	6,1± 0,02	6,5± 0,1	7,2± 0,05	7,9± 0,1	8,3± 0,2	9,9±	10,1
БМ, 2017*	0,49± 0,004	0,5± 0,01	0,52± 0,01	0,96± 0,01	1,05± 0,02	1,11± 0,01	1,66± 0,06	2,78± 0,1	4,47± 0,1	5,9± 0,1	6,3± 0,1	6,49± 0,1	7,45± 0,3	8,8± 0,5	9,4± 0,2	10,4± 0,2	10,65± 0,2
ММ, 2017	0,48± 0,01	0,5± 0,01	0,51± 0,01	0,95± 0,02	1,07± 0,02	1,09± 0,01	1,81± 0,07	2,83± 0,1	5,1± 0,1	5,8± 0,02	6,5± 0,3	7,0± 0,06	7,6± 0,1	8,9± 0,02	9,3± 0,03	10,1± 0,1	10,8± 0,5
Эксперимент №3, даты																	
	27.02	28.02	29.02	01.03	04.03	05.03	06.03	07.03	10.03	11.03	13.03	15.03	18.03	20.03	23.03	26.03	04.04
БМ, 2019	0,51± 0,004	0,56± 0,02	0,66± 0,01	0,77± 0,02	0,74± 0,01	0,89± 0,03	0,92± 0,02	0,93± 0,01	0,95± 0,02	1,5± 0,03	2,9± 0,01	4,6± 0,02	5,9± 0,04	7,6± 0,01	8,1± 0,1	8,9± 0,02	9,5± 0,03
У, 2018	0,5± 0,003	0,53± 0,004	0,54± 0,01	0,84± 0,01	1,02± 0,02	1,12± 0,02	1,9± 0,12	2,59± 0,1	3,6± 0,1	4,02± 0,1	5,9± 0,2	6,2± 0,03	7,1± 0,06	7,8± 0,01	8,9± 0,04	9,2± 0,02	9,9± 0,04
Э, 2018	0,49± 0,01	0,55± 0,01	0,65± 0,01	0,68± 0,01	0,63± 0,01	0,85± 0,01	0,88± 0,01	0,91± 0,02	0,94± 0,02	1,58± 0,03	2,84± 0,03	3,6± 0,02	4,7± 0,03	5,4± 0,03	6,01± 0,07	7,2± 0,02	10,1± 0,1
Г, 2019	0,5± 0,01	0,51± 0,01	0,55± 0,03	0,80± 0,01	0,94± 0,01	1,04± 0,02	1,53± 0,04	2± 0,1	2,3± 0,1	3,3± 0,1	4,5± 0,1	6,5± 0,1	7,2± 0,1	7,9± 0,05	8,4± 0,05	9,6± 0,02	10,4± 0,01
Эксперимент №4, даты																	
	02.08.	03.08	04.08	05.08	06.08	07.08	08.08	09.08	10.08	11.08	13.08	16.08	20.08	25.08	02.09	10.09	12.09

БЯ, 2017	0,5± 0,01	0,55± 0,01	0,55± 0,01	0,95± 0,02	0,99± 0,02	1,1± 0,03	1,94± 0,08	2,5± 0,1	3,05± 0,1	4,6± 0,02	5,3± 0,05	7,7± 0,2	8,6± 0,1	8,9± 0,1	9± 0,02	9±0,2	9,3± 0,03
К, 2017	0,51± 0,02	0,52± 0,02	0,53± 0,01	0,93± 0,01	1,0±0,05	1,2±0,01	1,5±0,02	1,7±0,06	2,3±0,01	2,9± 0,1	4,54± 0,5	5,9± 0,05	6,7± 0,1	8,2± 0,01	8,9± 0,1	9,3± 0,06	10± 0,03

Примечание - жирный шрифт – длина половозрелых самок, * - выращивание при солености 150 г/дм³.