

ФЕДЕРАЛЬНОЕ АГЕНТСТВО ПО РЫБОЛОВСТВУ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
ГОСУДАРСТВЕННЫЙ НАУЧНО-ПРОИЗВОДСТВЕННЫЙ ЦЕНТР
РЫБНОГО ХОЗЯЙСТВА

L.I. LITVINENKO,
A.I. LITVINENKO,
E.G. BOIKO

BRINE SHRIMP ARTEMIA IN WESTERN SIBERIA LAKES

Editor in chief
Dr. M.B. Ivanova



NOVOSIBIRSK
«NAUKA»
2009

Л.И. ЛИТВИНЕНКО,
А.И. ЛИТВИНЕНКО,
Е.Г. БОЙКО

АРТЕМИЯ В ОЗЕРАХ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

Ответственный редактор
доктор биологических наук *М.Б. Иванова*



НОВОСИБИРСК
«НАУКА»
2009

УДК 595.32(285.2)(571.1)
ББК 28.691.8
Л64

Литвиненко Л.И. Артемия в озерах Западной Сибири / Л.И. Литвиненко, А.И. Литвиненко, Е.Г. Бойко. — Новосибирск: Наука, 2009. — 304 с.
ISBN 978–5–02–023274–7.

В монографии представлены результаты исследований артемии, проведенных в Сибирском регионе с 1995 по 2004 г. Указано местоположение артемиевых озер, приведены характеристика климата, морфометрия озер, их гидрология, представлена гидрохимическая классификация. Дано подробное описание биоценозов соляных озер, включающее данные по видовому составу фитопланктона, зообентоса и зоопланктона и их продуктивности. Выявлены функциональные зависимости между количеством видов и соленостью воды. Определены границы встречаемости некоторых видов.

Описаны особенности биологии артемий. Приведены результаты многочисленных морфометрических исследований, подробно освещена годовая динамика численности цист и рачков артемий на основе данных по мониторингу, рассмотрены вопросы функционирования экосистем озер: продукция фитопланктона и артемий, питание рачков, роль артемий в самоочищении водоема и другие. Впервые для сибирских популяций опубликованы материалы цитогенетических исследований и ДНК-анализа. Описаны факторы, определяющие плотность рачков и численность цист. Представлены данные по многолетней динамике запасов цист артемий в Сибирском регионе и новая методика определения этих запасов.

Книга представляет интерес для экологов, гидробиологов, рыбоводов, специалистов по использованию природных ресурсов и охране окружающей среды, преподавателей и студентов вузов.

Табл. 82. Ил. 101. Библиогр.: 302 назв.

Рецензенты

академик Россельхозакадемии *В.А. Солошенко*
член-корреспондент РАН *А.В. Балушкин*
доктор сельскохозяйственных наук *А.А. Ростовцев*

Утверждено к печати Ученым советом
Государственного научно-производственного центра рыбного хозяйства

Без объявления

ISBN 978–5–02–023274–7

© Л.И. Литвиненко, А.И. Литвиненко,
Е.Г. Бойко, 2009
© Оформление. «Наука». Сибирская
издательская фирма РАН, 2009

◆

ПРЕДИСЛОВИЕ

Западная Сибирь богата мелководными соляными водоемами, фауна которых зачастую представлена только жаброногими ракообразными рода *Artemia* Leach, 1819. Уникальность этих рачков состоит в их высокой адаптации к неблагоприятным факторам. В среде, где другие животные организмы уже не могут развиваться, артемии «процветают» в монокультуре. Научный интерес к этим организмам вызван их исключительной осморегулирующей способностью, разнообразием физиологических, биохимических и морфологических свойств отдельных популяций, существованием полиплоидии — очень редкого явления в мире животных. Артемию используют в токсикологических экспериментах в качестве тест-объекта.

Помимо научной ценности артемии имеют практическую. Цисты артемию, из которых в любое время можно получить науплиусы, во всем мире признаны лучшим живым стартовым кормом для личинок рыб и ракообразных. Коммерческая ценность рачков связана с тем, что их цисты могут образовывать промысловые скопления.

За более чем вековую историю изучения этих организмов интерес к ним не ослабел, а ареал рачков значительно расширился: помимо естественных путей миграции (перелетными птицами) человек искусственно вселял их в водоемы (например, при производстве соли).

В Западной Сибири артемию начали изучать в 70-е годы XX в. Исследования проводились в основном на озерах Алтайского края, обширный ареал рачков от Урала до Алтая был практически не исследован.

В настоящей книге мы попытаемся восполнить этот пробел и представить не только биогеографию вида, но и, по возможности, все теоретические и практические разработки, касающиеся закономерностей развития популяций артемию, а также вопросы проведения природоохранных мероприятий.

СЛОВАРЬ ТЕРМИНОВ

Амплификация — копирование ДНК.

Вегетационный сезон — период времени от середины апреля до середины октября, составляет для рачков артемий около 180 сут, для планктонных и бентосных цист — с июня (начало откладывания цист рачками) по ноябрь.

Вылупление науплиусов артемий — освобождение науплиусов от оболочки цист. При оптимальных условиях (температура 23–28 °С, освещенность 1000–2000 лк; содержание NaCl 5–35 г/л; NaHCO₃ — 2 г/л; аэрация; рН 8,0–8,5) выклев происходит, как правило, через 20–24 ч.

Гидратированные цисты артемий — цисты с содержанием воды более 50–60 %. Полная гидратация цист наступает после двухчасового выдерживания цист в пресной воде.

Дегидратированные в рассоле цисты артемий — цисты, находящиеся в рассоле и имеющие влажность 20–50 %.

ДНК-профиль (паттерн, бэнд) — полосы на фореграмме, соответствующие отдельным отрезкам ДНК.

ДНК-фингерпринтинг — генетическая дактилоскопия.

Квота — доля от общих допустимых уловов (ОДУ) гидробионтов (например, цист артемий), распределенная между конкретными заготовителями.

Масса сырых цист артемий — масса живых (нативных) цист, прошедших дегидратацию в условиях водоема и имеющих влажность 50–60 %. Коэффициент перевода от сырой массы в сухую зависит от влажности собранных цист и условно принят равным 2.

Науплиусы, ювенальные, предвзрослые и взрослые особи — разные возрастные группы артемий:

- *науплиусы* (науплиальный и метанауплиальный периоды) характеризуются появлением сегментации тела, началом внешнего питания и способностью отфильтровывать частички пищи (обычно имеют размеры от 0,5 до 3,0 мм);
- *ювенальные рачки* (постнауплиальный период) характеризуются удлинением брюшка и туловища, появлением грудных ножек, началом развития боковых сложных глаз (условно принятая длина от 3,1 до 6,0 мм);
- *предвзрослые рачки* (постличиночный период) характеризуются наличием зачаточных генитальных структур, что позволяет различать будущих самцов и самок (обычная длина от 6,1 до 8,0 мм);

- *взрослые рачки* имеют хорошо развитые половые признаки: яйцевой мешок (овисак) у самок, совокупительный орган и крючковые головные хвататели у самцов (обычная длина от 8,1 до 12 мм).
- Нуклеотид** — мономер ДНК, состоящий из азотистого основания, сахара и остатка фосфорной кислоты.
- Общие запасы цист артемий** — суммарная численность (биомасса) цист, находящихся в планктоне, в бентосе, в овисаках самок и береговых скоплениях.
- Общий допустимый улов (ОДУ)** — научно обоснованное промысловое изъятие гидробионтов (цист или биомассы артемий), соответствующее текущему состоянию запасов и определяющее стратегию эксплуатации, направленную на рациональное ведение промысла.
- Поклоение**, или **генерация** — группа особей в популяции с одинаковой степенью родства по отношению к общим предкам, т.е. непосредственное потомство особей предыдущего поколения.
- Помет** — совокупность потомков, одновременно рожденных самкой.
- Популяция** — совокупность особей одного вида, занимающая определенное пространство и воспроизводящая себя в течение большого числа поколений.
- Праймер** — последовательность нуклеотидов.
- Промысловый сезон** — период времени, в течение которого разрешен промысел гидробионтов (цист артемий) в определенном районе определенными орудиями лова.
- Сухие цисты артемий** — высушенные (дегидратированные) на воздухе и имеющие влажность менее 10 %.
- Фореграмма** — фотография полученных профилей ДНК.
- Цисты (диапаузирующие яйца) артемий** — покрытые толстой оболочкой эмбрионы артемий, находящиеся в стадии гастролы, образуемые как в летний, так и в осенний периоды и характеризующиеся высокой устойчивостью к условиям окружающей среды и длительной диапаузой.
- Цитохром** — митохондриальный белок, вовлеченный в электронную транспортную цепочку.
- Электрофорез** — метод, разделяющий молекулы ДНК в электрическом поле.
- Яйца артемий** — покрытые тонкой оболочкой эмбрионы артемий, образуемые самками в летний период и характеризующиеся непродолжительной диапаузой.

◆

СПИСОК УСЛОВНЫХ СОКРАЩЕНИЙ И ОБОЗНАЧЕНИЙ

БПК₅ — биохимическое потребление кислорода за 5 сут

ДНК — дезоксирибонуклеиновая кислота

мтДНК — митохондриальная ДНК

н. п. — нуклеотидные пары

ПДК — предельно допустимая концентрация

ПО — перманганатная окисляемость

ПЦР — полимерная цепная реакция

рРНК — рибосомальная РНК

СО I — цитохромоксидаза I

СО XI — цитохромоксидаза XI

тРНК — транспортная РНК

N — численность организмов

B — биомасса

P — продукция

C — рацион

R — траты на обмен

F — среднепопуляционный показатель плодовитости самок артемий

$F_{ц}$, $F_{я}$, $F_{н}$ — среднепопуляционные показатели числа цист, яиц и науплиусов в овисаке самок соответственно

N/\bar{N} , B/\bar{B} — отношение фактических показателей численности и биомассы к среднесезонным

♀ — самка

♂ — самец

S — площадь озера

$\sum_{и}$ — сумма ионов

M — среднеарифметическое значение

m — ошибка среднеарифметического значения (стандартная ошибка)

σ — стандартное отклонение

C_v — коэффициент вариации

n — количество измерений (объем выборки)

r — коэффициент корреляции

t — нормированное отклонение, критерий Стьюдента

p — уровень значимости, достоверности

R^2 — коэффициент детерминации
 R_s — коэффициент Спирмена корреляции
lim — предельные значения параметра
min — минимальные значения параметра
max — максимальные значения параметра
 tl — длина тела
 al — длина abdomena
 aw — ширина abdomena
 de — расстояние между глазами
 ed — диаметр глаз
 fl — длина фурки
 fw — ширина фурки
 la — длина первой антенны
 hw — ширина головы
 ra — отношение длины abdomena к общей длине тела, %
 $sf-r$ — число щетинок на правой фурке
 $sf-l$ — число щетинок на левой фурке
 c/a — отношение длины цефалоторакса к длине abdomena
 f/a — отношение длины фурки к длине abdomena, %
RAPD — амплификация полиморфной ДНК
PCR — полимеразная цепная реакция
UPGMA — дендрограмма сходства

Глава 1

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ АРТЕМИЙ

1.1. Систематическое положение

В систематическом отношении род артемия (*Artemia*) относится к типу членистоногие (Arthropoda), подтипу жабродышащие (Branchiata), классу ракообразные (Crustacea), подклассу жаброногие раки (Branchiopoda), отряду жаброногие (Anostraca), семейству артемиевые (Artemiidae). Видовая принадлежность артемий до конца не выяснена. Ранее считалось, что существует только один вид — *Artemia salina* (Linn.) — и многочисленные, морфологически отличающиеся друг от друга, расы, которые по способу размножения объединяли в две группы: бисексуальные, или зигогенетические (с самками и самцами), и партеногенетические (одни самки). Партеногенетические расы, в свою очередь, различались набором хромосом: ди-, три-, тетра-, пентаплоиды и даже декаплоиды [Persoone, Sorgeloos, 1980]. Однако из-за географической изоляции биотопов артемий теоретически существовала возможность возникновения разных видов. Более поздние исследования это подтвердили. Эксперименты по скрещиванию позволили обнаружить репродуктивную изоляцию некоторых географических рас [Barigozzi, 1974; Clark, Bowen, 1976; Bowen et al., 1978], что сделало возможным выделить следующие виды:

- *A. salina* Linnaeus 1758 (водоемы Англии и Средиземноморья) = *A. tunisiana* Bowen and Sterling 1978 (водоемы Северной Африки);
- *A. urmiana* Gunther 1900 (водоемы Ирана);
- *A. sinica* Yaneng 1989 (водоемы Центральной и Восточной Азии);
- *A. persimilis* Piccinelli and Prosdocimi 1968 (водоемы Аргентины);
- *A. franciscana* — вид с 2 подвидами: *A. franciscana franciscana* Kellog 1906 (водоемы Америки, Карибских и Тихоокеанских островов); *A. franciscana monica* Verrill 1869 (оз. Моно, США, водоемы Калифорнии);
- *A. tibetiana* Abatzopoulos, Zhang and Sorgeloos 1998 (водоемы Тибета).
- *A. species* Pilla and Beardmore 1994 (водоемы Казахстана).

Биохимические, цитологические и генетические исследования, проведенные позднее, подтвердили разобщенность выделенных видов [Abreu-Grobois, 1987; Pilla, 1992; Pilla, Beardmore, 1994; Gajardo et al., 2001a, b, 2002; Vaxevanis et al., 2004; Bossier et al., 2004].

Партеногенетические расы, не определенные до вида, принято объединять в одну общую группу неопределенных видов — *A. parthenogenetica* (водоемы Европы, Африки, Азии, Австралии) [Barigozzi, 1974; Bowen, Sterling, 1978].

В водоемах России и странах СНГ артемия не идентифицирована до вида, поэтому правильно было бы использовать для бисексуальных рас только обозначение рода *Artemia*, а для партеногенетических — *A. parthenogenetica*. В настоящее время для идентификации российских популяций привлечены все средства современной науки, в том числе и морфометрические, биохимические, кариологические исследования и ДНК-анализ [Бойко, Литвиненко, 2004, 2006; Бойко и др., 2005; Boyko et al., 2004].

Об исключительной пластичности облика артемий известно давно. Еще в 1875 г. В.И. Шманкевичем [Schmankewitsch, 1875] отмечена способность артемий под действием различной солености изменять форму и размеры. Действительно, в зависимости от солености среды артемия образует различные морфологические расы, которые отличаются размерами тела, соотношением длины и ширины абдомена, строением фурки. Эта особенность артемий взята за основу при выделении 4 вариететов [цит.: по Соловов, Студеникина, 1990]: *Artemia salina* var. *mulhausenii* Fisher, *A. s.* var. *arietina* Fischer, *A. s.* var. *principalis* Simon, *A. s.* var. *koppeniana* Fisher. Однако данная классификация вариететов не принята зарубежными учеными.

Идентификация видов артемий очень сложна и основана на использовании морфологических, кариологических, генетических, биохимических методов в совокупности с определением репродуктивных характеристик.

В морфологическом отношении хорошо обособлен вид *A. tibetiana*, представители которого имеют самые большие размеры цист — 330 мкм [Abotzopoulos et al., 1998, 2002]. Самые мелкие цисты (в среднем 220–250 мкм) встречаются у 3 видов — *A. tunisiana* (*A. salina*), *A. persimilis* и *A. franciscana*, несколько больше они (около 255 мкм) у вида *A. sinica*. Два других таксона — *A. urmiana* и *A. parthenogenetica*, имеют близкие размеры цист (280–290 мкм). Все эти отличия касаются также науплиусов, поскольку между размерами цист и науплиусов существует тесная прямая связь [Vanhaecke, Sorgeloos, 1980]. Науплиусы I стадии большинства видов и популяций артемий имеют длину в пределах 400–500 мкм, за исключением науплиусов *A. tibetiana*, длина которых достигает 667 мкм [Abotzopoulos et al., 1998]. В целом размеры цист и науплиусов в партеногенетических и полиплоидных популяциях преобладают над размерами в бисексуальных и диплоидных популяциях. Длина тела полиплоидных взрослых рачков также превышает этот показатель у диплоидных. Однако размеры взрослых половозрелых рачков весьма различаются в пределах одного вида и в большей степени зависят от внешних факторов среды (солености, температуры и др.), чем от генотипа, поэтому данный признак не может приниматься за основу при определении вида.

Использование сканирующего электронного микроскопа позволило выявить некоторые таксономические признаки, отделяющие популяции от других видов рода [Triantaphyllidis et al., 1997a, b; Mura, 2004; Mura, Nagorskaya, 2005]: для *A. salina* (*tunisiana*) — отсутствие бугорка в основании пениса самца; для *A. urmiana* — наличие эктодермальных бугорков в выводковой камере самок.

Признаки, касающиеся формы фронтальных бугорков [Triantaphyllidis et al., 1997a, b; Mura, 2004] и мандибул [Mura, 2004] оказались недостаточно ценными, поскольку изменчивость их была высока.

1.2. Эволюция рода *Artemia*

Артемия является одним из лучших представителей водных организмов, помогающих заполнить промежутки в знании эволюционной и сравнительной биологии артропод [Marco et al., 1991]. Подчеркивая важность этого организма для изучения эволюции, некоторые авторы [Abreu-Grobois, Beardmore, 1982; Marco et al., 1991] называют артемию «водной дрозофилой». Фактически бранхиоподы существуют с девонского периода (около 410 млн лет). Артемия произошла от древнего предка, жившего в Средиземноморской области [Abreu-Grobois, Beardmore, 1982; Abreu-Grobois, 1987]. В то время, согласно геологическим показателям, это было единственное место в мире, где наблюдалась самая высокая соленость, необходимая для процветания артемий [Abreu-Grobois, 1987]. Гипотеза, что Средиземноморье было центром распространения артемий, подтверждается разнообразием типов артемий, в настоящее время найденных в этой области, одновременным существованием партеногенетических и бисексуальных рас, диплоидии и полиплоидии [Gajardo et al., 2002]. Затем артемия расселилась по всему земному шару. Приблизительно 25 млн лет назад произошло разделение популяций Старого и Нового Света. Считается, что *Artemia persimilis* является наиболее примитивным видом, более близким родственником первоначального предка [Perez et al., 1994; Badaracco et al., 1995; Gajardo et al., 2002]. В настоящее время этот вид имеет ограниченный ареал (Аргентина). Это единственный вид, гаплоидное число хромосом которого равно 22, у других видов — 21. Приблизительно 10–12 млн лет назад произошло обособление видов Нового Света (*Artemia franciscana* и *A. persimilis*).

Появление партеногенетических популяций от бисексуальных (линия *Artemia salina*) произошло около 5,4 млн лет назад [Abreu-Grobois, Beardmore, 1982; Perez et al., 1994]. Древность партеногенеза артемий, согласно исследователям [Gajardo et al., 2002], не соответствует тому, что наблюдается у других представителей беспозвоночных, а также позвоночных, где асексуальное воспроизводство весьма редко и более современно. Сохранение этого типа размножения в популяциях Старого Света и отсутствие в популяциях Нового Света вызывает интерес с эволюционной точки зрения.

Артемия обитает в основном в континентальных гипергалинных водоемах и редко — в морских лиманах с соленостью, как правило, выше морской. Между популяциями артемий Старого и Нового Света существует географический барьер для потока генов в виде океанов. Строгая изоляция, однако, отсутствует, поскольку цисты артемий могут распространяться водоплавающими птицами по всему миру. Тем не менее гипергалинные водоемы Нового Света (Южная и Северная Америка) являются природным местом обитания двух видов артемий: *Artemia franciscana* и *A. persimilis*.

В Старом Свете эти виды появились только в результате деятельности человека, в основном выращиваются на предприятиях по производству соли. Географический и, возможно, миграционный барьеры для потока генов между европейскими и азиатскими популяциями отсутствуют. Однако репродуктивная изоляция существует, и об этом свидетельствует наличие как партеногенетических, так и бисексуальных популяций Европы (*Artemia tunisiana* = *A. salina*) и Азии (*Artemia sinica*, *A. urmiana*, *A. tibetiana*, *A. sp.*).

Партеногенетические популяции артемий согласно морфологическим [Hontoria, Amat, 1992; Triantaphyllidis et al., 1997b], цитологическим исследованиям, а также аллозимному анализу белков [Abreu-Grobois, Beardmore, 1982; Abreu-Grobois, 1987; Abatzopoulos et al., 1993] показывают большое разнообразие клонов. Партеногенетические популяции характеризуются разным уровнем пloidности (диплоиды, триплоиды, тетраплоиды, пентаплоиды). Считается, что полиплоидный генотип лучше противостоит стрессовому влиянию окружающей среды. Этим объясняется факт распространения популяций артемий в условиях значительного колебания температуры и солености среды.

В литературе довольно широко освещен факт генетического и морфометрического дифференцирования между популяциями Нового и Старого Света [Abreu-Grobois, 1983, 1987; Pilla, Beardmore, 1994]. Так, генетическая дистанция, по М. Нею [Nei, 1972], между этими популяциями, основанная на изучении 20 локусов белка, имеет размах от 0,74 до 1,5, а между популяциями Азии — от 0,005 до 0,36.

Относительно слабая генетическая дифференциация между азиатскими популяциями требует подтверждения правильности существования видов *A. sinica*, *A. urmiana*, *A. tibetiana*, *A. sp.*

Таким образом, идентификация видов артемий еще не закончена, особенно много неясного в отношении партеногенетических популяций и бисексуальных популяций Азиатского континента, поэтому необходимо продолжить исследования как полевые, так и лабораторные, используя морфологические, кариологические, биохимические и генетические методы анализа.

1.3. Распространение в мире

Галофильные жаброногие ракообразные рода *Artemia* распространены по всему миру — от морских водоемов до континентальных ультрагалинных озер. Единственный континент, где они не встречаются, — это Антарктида. Ареал рачков приурочен к аридной и полуаридной климатическим зонам. В географическом отношении артемиевые водоемы расположены между 56° с. ш. и 55° ю. ш.

Список артемиевых водоемов постоянно пополняется. Так, если в начале XX в. сообщалось о 80 водоемах с артемией, расположенных в 21 стране [Abouyi, 1915], то уже к 1980 г. обнаружено 244 естественных мест обитания артемий [Persoone, Sorgeloos, 1980], а в списках, представленных позже [Manual..., 1986; Vanhaecke et al., 1987], зафиксировано соответствен-



Рис. 1. Распространение артемии в мире [Van Stappen, 2002] с добавлением наших данных по России. Популяции: 1 — неидентифицированные, 2 — партеногенетические, 3 — *A. franciscana*, 4 — *A. salina*, 5 — *A. sinica*; 6, 7 — наши данные по России: 6 — партеногенетические, 7 — *A. sinica*.

Fig. 1. Distribution of *Artemia* in the World [Van Stappen, 2002] with addition of our data on Russia. Population: 1 — unidentified, 2 — parthenogenetic, 3 — *A. franciscana*, 4 — *A. salina*, 5 — *A. sinica*; 6, 7 — our data on Russia: 6 — parthenogenetic, 7 — *A. sinica*.

но 332 и 362 природных водоема, из которых 26 приходились на бывший СССР, в том числе 6 — на Сибирь. Десять лет спустя в сводках Ж. Ван Стаппена [Van Stappen, 1996] и Г. Триантафиллидиса с соавт. [Triantaphyllidis et al., 1998] указывается уже около 500 природных мест обитания артемий, из них в Сибири — 15 озер.

В последних сообщениях Ж. Ван Стаппена [Van Stappen, 2002] описываются 600 биотопов артемий, расположенных на территории 66 стран. По Сибири приводятся сведения о 18 озерах (рис. 1). На Американском континенте преобладают бисексуальные популяции артемий, а в Евразии — партеногенетические, хотя бисексуальные тоже встречаются часто. Разделение партеногенетических и бисексуальных популяций прослеживается также и в широтном направлении. Так, согласно некоторым исследованиям [Gajardo et al., 2002], партеногенетические типы популяций преобладают в низких и высоких широтах (<25 и >40° с. ш.), бисексуальные — в промежуточных широтах (35–40° с. ш.). В некоторых водоемах Европы (Испания) наблюдается замена одного типа размножения другим: зимой и весной при низких показателях солености и температуры — половой, летом и осенью при высоких показателях температуры и солености — партеногенетический [Amat, 1983].

Наряду с естественными местами обитания артемий интродуцируются в искусственно созданные человеком водоемы. Так, при производстве соли артемий используют, во-первых, как организмы, улучшающие качество соли (за счет потребления фитопланктона), во-вторых, как дополнительную высокоценную продукцию.

1.4. Экология и биология

Артемии — это примитивные представители класса ракообразных, адаптированные к экстремальным условиям окружающей среды (высокой солености, низкому содержанию кислорода, значительным колебаниям температуры). В отдельные годы водоемы, где обитают рачки, могут пересыхать или промораживаться, в таких условиях популяции артемий могут существовать благодаря высокой плодовитости и способности сохранять жизненное начало в виде зимних яиц (цист), находящихся в диапаузе и способных поддерживать свою жизнеспособность в течение ряда лет при полном высыхании водоемов. Факт, подтверждающий удивительную жизнеспособность артемий, связан с обнаружением при бурении скважины в районе Большого Соленого озера (штат Юта, США) живых цист, возраст которых достигает 10 тыс. лет. При инкубации этих цист вылупились живые науплиусы [Artemia newsletter..., 1987].

Такая экстраординарность артемий среди царства животных, вероятно, связана с ранним появлением жаброногов (приблизительно 400 млн лет назад). Сохранившиеся окаменелости [Tasch, 1963] свидетельствуют, что эти рачки претерпели только незначительные изменения в морфологическом (вероятно, и в физиологическом, и биохимическом) отношении в течение сотен миллионов лет.

По происхождению артемии — пресноводные организмы, ранее обитавшие в континентальных водоемах. Постепенно, уходя от прессы своих врагов, рачки приспособились к жизни в воде с высоким содержанием солей. В настоящее время диапазон солености среды обитания артемий широк и составляет от 10 до 340 г/л. При этом тоничность внутренней среды рачков остается постоянной и соответствует тоничности жаброногих пресных водоемов, что доказывает происхождение артемий. При солености среды ниже 10‰ рачки осуществляют гиперосмотическую регуляцию и гипоосмотическую, если она выше 10‰. Высокая степень эвригалинности артемий вызвана адаптацией к существованию в осмотически неустойчивой среде, присущей мелководным континентальным водоемам. Независимость солености крови артемий от солености внешней среды связана со способностью рачков выводить из организма поступающие в него соли. Активный транспорт ионов осуществляется в специализированных клетках, расположенных в жабрах и эпителии кишечника. Кроме того, артемии, находясь в гиперосмотической среде, подвергаются осмотической дегидратации. Для компенсации потери воды артемии ежедневно заглатывают воду в объеме 75 % от массы тела и при этом резко сокращают выделение мочи [цит. по: Константинов, 1986].

Известно [Manual..., 1986], что концентрация хлорида натрия 250 г/л и выше оказывает уже токсическое действие на рачков (рис. 2), а при солености 70 г/л и ниже массового развития артемий не наблюдается, так как эти ракообразные не обладают каким-либо анатомическим защитным механизмом от хищников. Кроме того, артемии имеют более продолжительный период созревания (около 16 сут) по сравнению с другими организмами (Rotifera, Cladocera, Copepoda), которые могут сосуществовать совместно с потребителями [Nimura, 1987]. Вероятно, по этой же причине артемии не выдерживают конкуренцию с мирными представителями зоопланктона. Соленость, при которой, как правило, развиваются артемии, является верхним пределом и для хищников, и для фильтраторов. По данным многих авторов [Bhargava et al., 1987; Wear, Haslett, 1987], наиболее благоприятная соленость для артемий лежит в пределах 90–200‰, причем для роста и выживаемости предпочтительна соленость в нижней части этой градации (около 90–170‰), а для производства цист — в верхней части (около 120–200‰).

За многомиллионную историю своего существования эти организмы не смогли приспособиться к возможности вылупления науплиусов из цист в условиях высокой солености, оставаясь, по сути, пресноводными организмами. Для выклева науплиусов из цист для большинства исследованных популяций необходима соленость от 5 до 85–90‰ [Lavens, Sorgeloos, 1987a, b]. Для некоторых популяций ее порог может быть выше, например в оз. Онтарио — 125‰ и оз. Моно — 190‰ [Dana, 1981; Ivanovskii et al., 1981; Thun, Starrett, 1987]. Отсюда для вылупления науплиусов из цист необходимо значительное разбавление рассолов, которое происходит при поступлении пресной воды с дождями, при таянии снега и льда, притока поверхностных вод с берегов и родников. Под действием опресненной

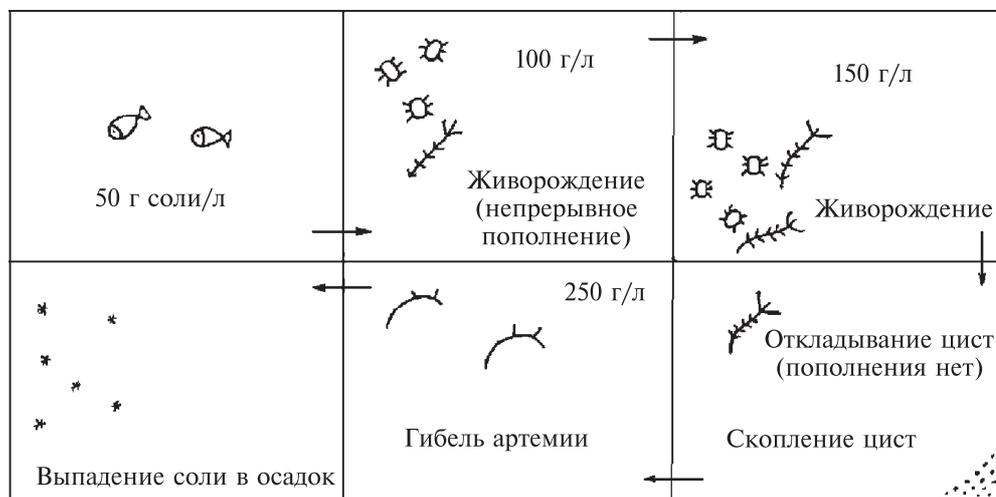


Рис. 2. Схема действия солевого состава воды на природные циклы артемий [по Manual..., 1986].

Fig. 2. Scheme of salinity influence on natural Artemia cycles [on Manual..., 1986].

воды циста гидратируется, ее оболочка разрывается, и рождается живой науплиус. Пресная вода теперь не нужна и даже противопоказана — науплиусы гибнут в ней в течение нескольких часов.

В водоемах с высокой соленостью, благодаря своей исключительной осморегулирующей способности, при отсутствии хищников и пищевых конкурентов артемии развиваются практически в монокультуре, а плотность их контролируется лишь количеством пищи. Как в природных местах обитания, так и в искусственно созданных и интенсивно эксплуатируемых прудах артемии могут достигать плотности 100–500 экз./л и биомассы 20–200 мг/л [Manual..., 1986; Tackaert, Sorgeloos, 1991]. По многолетним данным [Соловов, Студеникина, 1990; Евстигнеев и др., 1997], значения биомассы артемий в озерах юга Западной Сибири находились в пределах 1,43–310,0 г/м³. Однако в небольшом озере (площадью 75 га), расположенном в Челябинской области, при минерализации воды 95,4 г/л зафиксирован случай рекордной для природных водоемов биомассы, равной 715 г/м³ [Инструкция..., 2000].

Фильтрационный аппарат артемий не способен избирательно захватывать лишь съедобные частицы. Артемии относятся к неселективным фильтраторам пищи [Reeve, 1963a], поэтому потребляют как живые организмы (водоросли, бактерии), так и вещества биологического происхождения (детрит) и минеральные частицы. Голодание, даже незначительное, может вызвать их гибель. Ежедневный рацион артемий — около 20 % от массы тела при 28 °С, причем артемии способны поглощать этот рацион из воды, содержащей 35–350 мгС/м³ [Nimura, 1967]. При более высокой концентрации пищи в среде суточный рацион может увеличиваться до

160 % от массы тела [Сущенко, 1964], при этом значительно снижается степень ассимиляции пищи.

Артемии теплолюбивы, оптимальная для разных популяций температура лежит в пределах 20–30 °С [Богатова, 1980; Bhargava et al., 1987; Van Stappen, 2002], но могут существовать и при температуре от 2 до 35–37 °С. Однако некоторые тайландские и вьетнамские расы артемий адаптированы к температуре, близкой к 40 °С [Vos, Tunsutapanit, 1979; Clegg et al., 2001]. По литературным данным, температура воды в местах обитания артемий колеблется в более широких границах: от –3 до 42 °С [Богатова, 1980], а в мелких озерах Причерноморья вода может прогреваться до 38,7–45,9 °С [Вехов, Вехова, 1994]. При температуре ниже 5 °С движение рачков замедляется, при этой температуре они не растут [Reeve, 1963b]. Сроки сезонного появления рачков в водоемах зависят от климата местности. Так, в озерах юга Западной Сибири (рис. 3) и Северного Казахстана артемии появляются, как правило, в середине апреля — начале мая, в водоемах Крыма и Северо-Западного Причерноморья [Воронов, 1973; Олейникова, 1979, 1980; Вехов, Вехова, 1994] — в марте — начале апреля, в глубоководном альпийском озере Моно (Калифорния, США) — в марте при температуре воды 2–8 °С [Thun, Starrett, 1987]. В тропическом и субтропическом климате артемии живут и размножаются круглый год [Lenz, 1987; Lenz, Dana, 1987; Wear, Haslett, 1987]. Удивительна устойчивость науплиусов к низким температурам [Baust, Lawrence, 1970]. В 1–4 М растворах глицерина со скоростью замораживания от 0,1 до 1 °С в минуту отдельные науплиусы в возрасте 4 ч после выклева живут до 8 ч при температуре –30 °С.

Только что выклюнувшиеся науплиусы проявляют положительный фототаксис, по мере роста рачков он меняется на отрицательный. Однако в случае снижения содержания кислорода в воде взрослые рачки реагируют на свет положительно [Watermann, 1961].

Окраска артемий определяется характером потребленной пищи, а также содержанием растворенного в воде кислорода и варьирует от зеленой до красной. Артемии выдерживают значительный дефицит кислорода и могут нормально существовать при снижении его концентрации до 1–2 мг/л. По данным К.А. Воскресенского и И.Ш. Хайдарова [1968], пороговая концентрация кислорода, при которой возникают первые признаки угнетения у науплиусов, ювенальных и взрослых рачков, составляет соответственно 0,30; 0,34 и 0,50 мг/л, летальная — соответственно 0,17; 0,22 и 0,29 мг/л. В анаэробных условиях артемии способны оставаться живыми, по крайней мере, в течение 2 ч [Bernaerts et al., 1985]. Оптимальная концентрация растворенного в воде кислорода для рачков 6–8 мг/л [Богатова, 1980]. В случае недостатка кислорода в крови рачков происходит усиленный синтез гемоглобина, и тело их приобретает красную окраску.

Артемии обладают высокой устойчивостью к загрязнению, в частности к высоким концентрациям сероводорода. Известно, что сероводород для подавляющего большинства гидробионтов смертелен уже в небольших количествах. Для науплиусов, ювенальных и взрослых стадий артемий летальные концентрации сероводорода составляют соответственно 76, 88 и

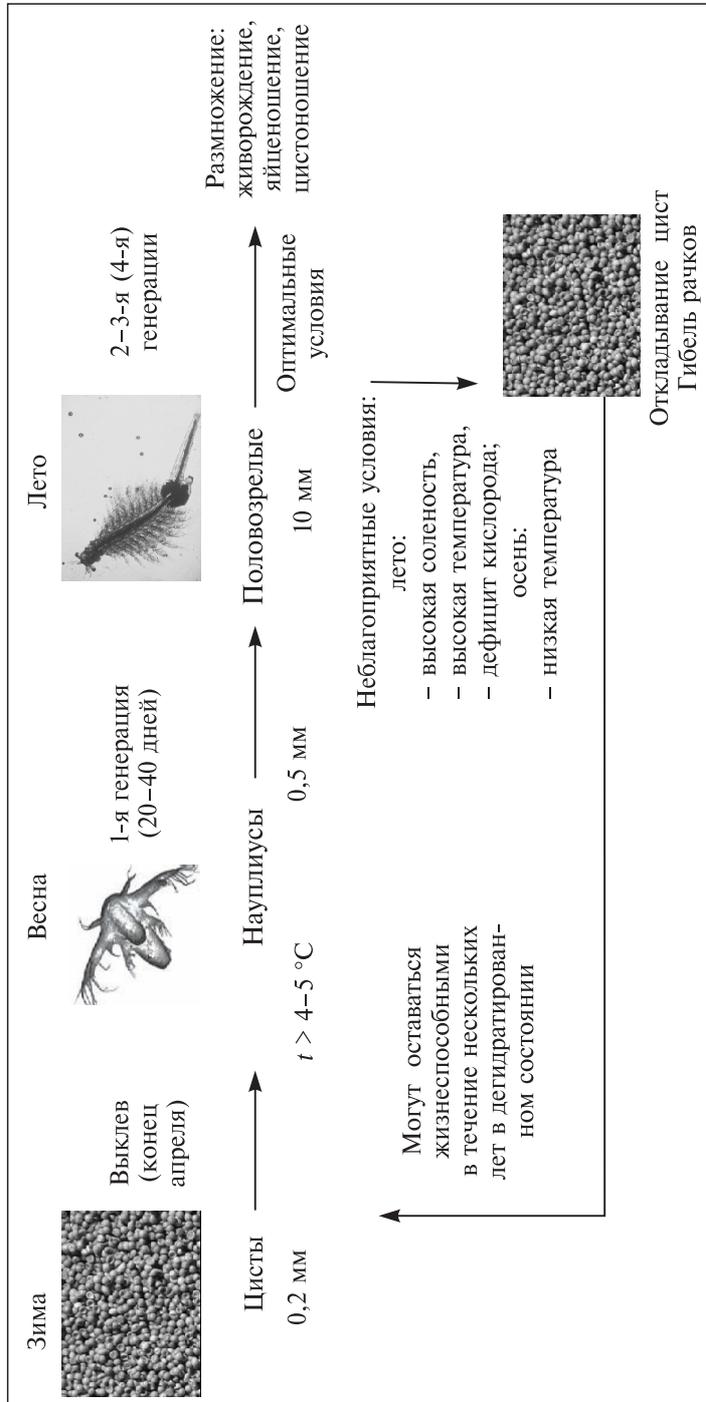


Рис. 3. Схема жизненного цикла артемий в соляных озерах Западной Сибири.

Fig. 3. Scheme of *Artemia* life cycle in Western Siberia salt Lakes.

109 мг/л [Воскресенский, Хайдаров, 1968]. Возможно, еще и этим объясняется отсутствие других гидробионтов в богатых сероводородными илами артемиевых озерах.

Между всеми экологическими факторами среды обитания артемий существует определенная зависимость, одновременно для каждого фактора

Таблица 1. Границы факторов среды, определяющих жизнедеятельность артемий
Table 1. Limit of environmental factors determining ability to *Artemia* live

Фактор среды	Жизненная стадия	Оптимум	
		min	max
Соленость, ‰	Вылупление науплиусов из цист	5 ^А , 30, 39, 30 ¹¹	(15) ¹ , 35 ^А , 40 ¹¹ , 50 ³⁹
	Рачки в условиях: культуры природных	30 ²⁹ , 35 ⁵ , 41, 50 ¹⁴ , 60 ¹² , 13 90 ⁶ , 100 ⁵ , 34	100 ¹⁴ , 170 ⁵ 150 ⁶ , 34, 170 ⁵ , 200 ³⁴
	Цистообразование	90 ³⁸ , 120 ⁹	130 ³⁸ , 200 ³⁵
	Живорождение	50 ¹⁴ , 70 ³⁸ , 80 ⁵ , 120 ⁵	90 ³⁸ , 100 ¹⁴ , 140 ⁵ , 200 ⁵
Температура, °С	Сухие цисты	—	—
	Гидратированные цисты	– 4 ^А	+4 ^А
	Вылупление науплиусов	23 ^А , 25 ³⁹	28 ³⁹ [30] ¹
	Рачки	20 ¹³ , 6, 25 ³⁹ , 38	27 ³⁹ , 30 ⁵ , 32 ³⁸
Кислород, мг/л	Вылупление науплиусов из цист	2 ²⁹ , 39	5 ³⁶
	Рачки	2	5 ³⁶
рН	Вылупление науплиусов	7,5 ²⁹ , 49	8,5 ²⁹ , 49
	Рачки		
Освещенность, Мс	Вылупление науплиусов	500 ²⁸	2000 ²⁸
Корм, млн кл./л	Рачки:		
	дрожжи водоросли	100 ⁵⁰ 10 ⁴¹	500 ⁵⁰ , 1000 ⁴² , 1200 ⁵¹ 200 ⁴¹ , 52
Плотность популяции	Вылупление науплиусов (в сухих цистах, г/л)	4 ³⁷	5 ³³ , 8 ³⁷
	Рачки в условиях: культуры, тыс. экз./л природных, экз./л		

¹ Lavens, Sorgeloos, 1987b. ² Thun, Starrett, 1987. ³ Baust, Lawrence, 1970. ⁴ Lenz, Dana, 1987. ⁵ Wear, Haslett, 1987. ⁶ Bhargara et al., 1987. ⁷ Scelzo, Voglar, 1980. ⁸ Majic, Vukadin, 1987. ⁹ Berthelemy-Okazaki, Hedgecock, 1987. ¹⁰ Perez Rodriguez, 1987. ¹¹ Royan, 1979. ¹² Douillet, 1987. ¹³ Vanhaecke et al., 1984. ¹⁴ Balasundaram, Kumaraguru, 1987. ¹⁵ Leger et al., 1983. ¹⁶ Hinton, 1968. ¹⁷ Miller, McLennan, 1988. ¹⁸ Frankenberg et al., 2000. ¹⁹ Sorgeloos, 1975. ²⁰ Post, Youssef, 1977. ²¹ Vos, Tunsutapanit, 1979. ²² Clegg et al., 2001. ²³ Skoultchi, Morowitz, 1964. ²⁴ Hinton, 1954. ²⁵ Triantaphyllidis et al., 1994. ²⁶ Tobias et al., 1980. ²⁷ Dhont et al., 1993. ²⁸ Vanhaecke et al., 1981. ²⁹ Manual..., 1986. ³⁰ Quynh, Lam, 1987. ³¹ Jumalon, Robles, 1983. ³² Camara, De M. Rocha, 1987. ³³ Bengtson et al., 1991. ³⁴ Tackaert, Sorgeloos, 1991. ³⁵ Sorgeloos, 1983. ³⁶ Lavens, Sorgeloos, 1991. ³⁷ Coleman, 1979. ³⁸ De Los Santos et al., 1979. ³⁹ Богарова, 1980. ⁴⁰ Ивлева, 1969. ⁴¹ Reeve, 1963a. ⁴² Сушения, 1964.

характерны периодические колебания, обусловленные климатическими условиями. Однако репродуктивные границы по основным факторам среды более стабильны (табл. 1), чем для процесса роста. Во всех случаях циклы размножения артемий, как и у других ракообразных [Киселев, 1980], «привязаны» во времени к периодам наилучшей пищевой обеспеченности.

Границы нормального существования		Пределы					
		выживания		размножения		метаболизма	
min	max	min	max	min	max	min	max
						0	[35, 58, 75] ¹ , 85, [125, 190] ¹
20 ¹⁴ 70 ²⁹	250 ²⁹ 250 ²⁹	0 ⁴⁰ , 0,8 ⁴⁴ , 10 ³⁹ , 5 ³	274 ⁷ , 280 ⁵⁴ 300 ¹⁰ , 340 ⁸ , 20	20 ³⁶	260 ⁵		
-25 ^A	25 ^A	-273 ²³	60 ²⁹ , {90 ²⁹ , 100 ^{A,24} , 103 ¹⁶ , 130 ³⁹ }				
-20 ³⁹	-1 ³⁹	-18 ²⁹	40 ²⁹ [49] ¹⁷			4 ²⁹	32 ²⁹
2 ² , 4 ^A , [13 ¹ , 14 ³⁹]	33 [36-37] ²⁵	-30 ³					
15	32	-3 ^{A, 39} , 2 ⁴¹ , 1 ⁵ , 6 ²⁹	35 ²⁹ , 38 ¹⁸ [40 ²¹ , 22], 42 ³⁹	8 ⁵ , 15 ⁴	35		
		<0,6 ⁴⁷					
«0,3-0,5» ⁴⁶ , 1,5 ¹⁹		«0,17-0,29» ⁴⁶					
7 ⁴⁹	9 ⁴⁹	4 ⁴⁹	10 ⁴⁹				
6,5 ³⁶	8 ³⁶						
						20 ²⁸	
2 ³⁷	10 ³⁹		17 ¹⁹				
5 ²⁷ , 4 ⁸ 3 ³² , 10 ³⁰	10 ⁴⁸ , 18 ²⁶ 20 ³⁰ , 50 ³¹						

⁴³ Гусев, 1990. ⁴⁴ Чага, 1976. ⁴⁵ Nimura, 1967. ⁴⁶ Воскресенский, Хайдаров, 1968. ⁴⁷ Van Stappen, 1996. ⁴⁸ Lavens et al., 1986. ⁴⁹ Sato, 1967. ⁵⁰ Coutteau, Sorgeloos, 1989. ⁵¹ Reeve, 1963b. ⁵² Dhont, Lavens, 1996. ⁵³ Вехов, Вехова, 1994. ⁵⁴ Vesnina, 2002.

Примечание. В квадратных скобках — показатели для различных рас и видов артемий; в фигурных — данные при коротком времени экспозиции; в кавычках — данные для разных возрастных стадий рачков.

Note. ^A — own supervision; [] — parameters for different races and species of Artemia; { } — the data at short time of exposition; « » — the data for different age stages of shrimp.

Пределы устойчивости артемий к экстремальным условиям обитания зависят от типа популяции рачков и их приспособляемости к обитанию в конкретных условиях водоемов. Различные популяции имеют несколько отличные показатели выживания и репродукции в конкретных условиях обитания. Можно отметить, что пограничные значения факторов абиотической среды (кислород, температура, соленость, кислотность, освещенность, количество корма, плотность популяции) весьма широки и значительно варьируют в зависимости от стадии развития артемий (см. табл. 1).

1.5. Строение тела рачков, размножение и онтогенез

Тело рачка (рис. 4) имеет продолговатую форму и состоит из трех отделов: головы, груди и брюшка. На голове имеется один непарный глаз, два больших сложных глаза, сидящие на стебельках, антенны, антеннулы и ротовые части (мандибулы и максиллы). Грудной отдел состоит из 11 сегментов, каждый из которых несет пару листовидных ножек. Каждая ножка имеет несколько выростов: 3 экзоподита (выполняют функцию жабр) и 5 эндоподитов (участвуют в плавательных движениях и отфильтровывании пищевых частиц). Брюшко лишено конечностей и состоит из 8 сегментов. Первые 2 сегмента брюшка слиты в один половой сегмент, несущий у самок яйцевой мешок, а у самцов — совокупительный орган. Брюшко заканчивается концевой пластинкой (фуркой), состоящей из 2 ветвей, оперенных щетинками.

В зависимости от солености среды артемии образуют различные морфологические расы, которые различаются размерами тела, соотношением длины и ширины брюшка, строением фурки. Как правило, с увеличением солености возрастает относительная длина абдомена и уменьшается его ширина. При этом происходят редукция фурки и уменьшение количества щетинок на ней (рис. 5).

Артемии раздельнополы. Самцы отличаются наличием пары крючковатых хватателей, расположенных в области головы. Самки артемий легко узнаются по яйцевому мешку. Встречаются как бисексуальные, так и партеногенетические расы. В оз. Урмия (Иран) партеногенетическая раса сосуществует с бисексуальным видом *Artemia urmiana* [Takami, 1989]. Возможна смена одного типа размножения другим, например, смена полового типа размножения, наблюдаемого весной и зимой, на партеногенетический в другие сезоны [Amat, 1983], партеногенетической расы — на раздельнополюю при переносе цист в аквариумы [Чага, 1976], а также при изменении условий кормления: партеногенетический при кормлении микроводорослями и раздельнополюй при кормлении смешанными кормами.

Размножаются артемии живорождением и откладыванием двух типов яиц — с тонкой и толстой оболочками (цисты). Из первых выклев науплиусов происходит сразу после их вымета или через 2–5 сут [Wear, Haslett, 1987], из вторых — после выхода из состояния диапаузы. Науплиусы имеют нерасчлененное тело, окрашенное в оранжевый цвет, который определяется содержанием каротиноидов в гиподерме. Размер науплиусов зависит от размеров яиц (длина тела 0,4–0,6 мм; масса 0,01–0,06 мг). На начальных

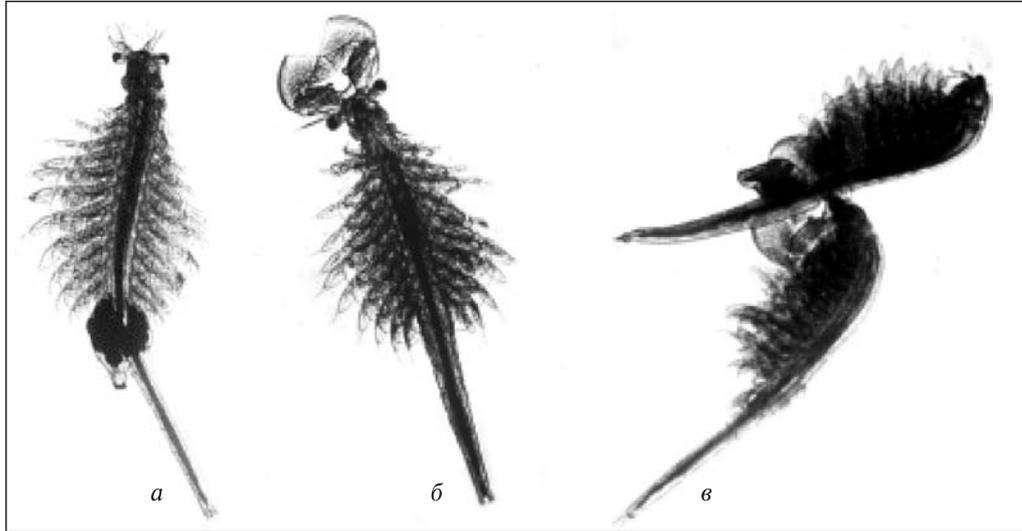


Рис. 4. Жаброногий рачок *Artemia*.

a — самка, *б* — самец, *в* — спаривание, фото из архива артемиевого реферативного центра — ARC, г. Гент, Бельгия.

Fig. 4. *Artemia* shrimp.

a — female, *б* — male, *в* — pairing, photo from the archive Artemia Reference Center, Gent, Belgium.

этапах развития науплиусы быстро растут за счет резервов желтка. Науплиусы I личиночной стадии (рис. 6, *a*) не могут потреблять корм, их пищеварительная система не функционирует, так как рот и анус еще закрыты. Спустя 8–12 ч после первой линьки завершается науплиальный период и личинки артемий переходят в метанауплиальную стадию. У личинок I метанауплиальной стадии (рис. 6, *б*) начинает функционировать пищеварительный тракт и появляется возможность отфильтровывать частицы размером 1–40 мкм. В течение последующих 8–10 дней рачки проходят три следующие метанауплиальные стадии, характеризующиеся различной степенью сегментации тела. После пятой линьки метанауплиальный период заканчивается и начинается ювенальный с 7 стадиями развития (рис. 6, *в*), сопровождающийся преобразованием антенн и развитием торакопод (грудных ножек). После тринадцатой линьки начинается предвзрослый период (рис. 6, *г*), состоящий из пяти стадий развития. Этот период характеризуется развитием

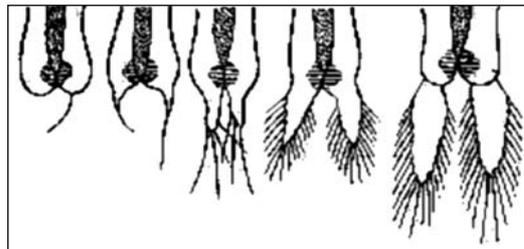


Рис. 5. Изменение фурки артемий под действием солености среды [по Wagler, 1925].

Fig. 5. Change of *Artemia* furca at different salinity [on Wagler, 1925].

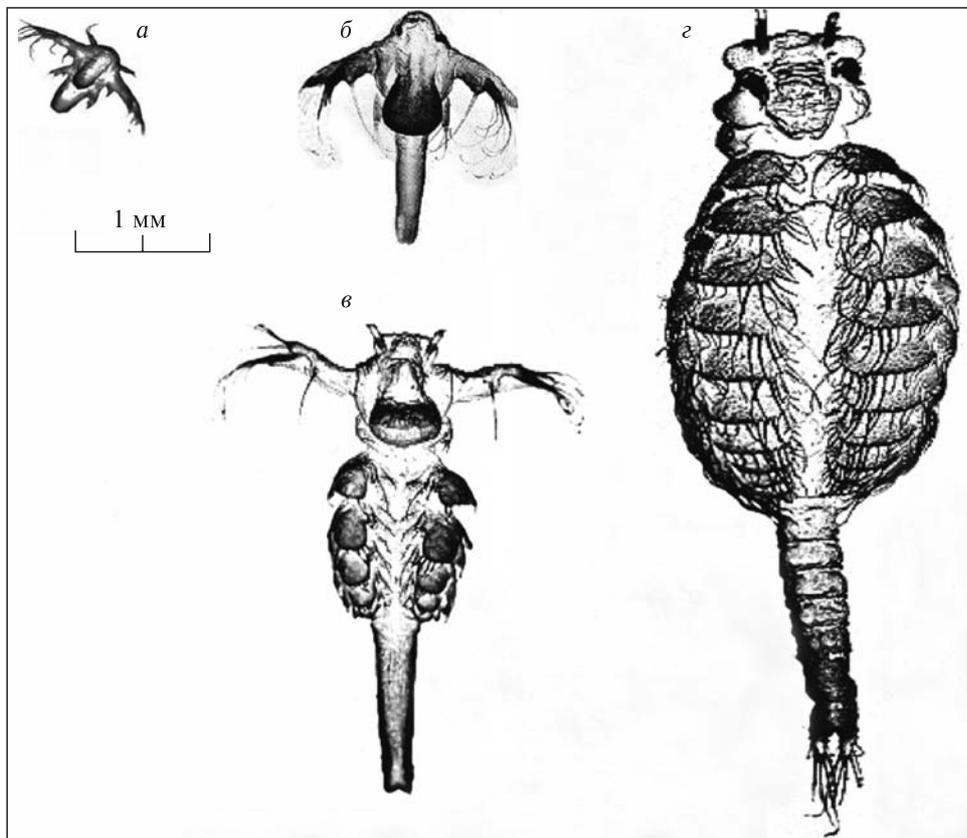


Рис. 6. Стадии развития артемий.

a — науплиус; *б* — метанауплиус; *в* — ювенальная; *г* — предвзрослая [по Schrehardt, 1987].

Fig. 6. Stages of *Artemia* development.

a — nauplius; *б* — metanauplius; *в* — juvenile; *г* — preadult [on Schrehardt, 1987].

у артемий генитальных структур: вторая пара антенн претерпевает половую дифференциацию. У самцов развиваются крючковатые хвататели, в то время как у самок антенны редуцируются в сенсорные придатки (см. рис. 4). При длине рачка 6 мм и более уже можно различить будущих самцов и самок. После семнадцатой линьки завершается постэмбриональное развитие, рачки имеют все половые признаки. Более подробно стадии развития освещены в литературе [Инструкция..., 2000; Criel, 1991].

Рачки становятся половозрелыми в возрасте 20–35 дней при длине тела 8,5–9,5 мм, после чего их дальнейший рост замедляется [Ивлева, 1969]. При оптимальных условиях (условиях культуры) созревание происходит за 8–16 сут [Manual..., 1986], а впервые созревшие самки (*A. franciscana*) имеют длину около 6 мм [Wear, Haslett, 1987]. Некоторые старые особи могут достигать 15–18 мм длины и 6–8 мг массы. Самки некоторых партеногенетических популяций достигали 19–20 мм длины [Manual..., 1986; Lenz,

Browne, 1991], что, вероятно, объясняется явлением полиплоидии. В бисексуальных популяциях рачки при достижении половозрелости начинают образовывать пары. При этом самцы захватывают антеннами генитальный сегмент между передним концом яйцевого мешка и последней парой то-ракопод. По наблюдениям Н.В. Вехова и Т.П. Веховой [1993], сцепки могут состоять как из самки и самца, так и из самки и нескольких самцов.

При культивировании в оптимальных условиях в среднем одна особь может откладывать до 100–300 яиц (или науплиусов) с интервалом от 4 до 11 дней [Manual..., 1986]. В лабораторных экспериментах с различными расами артемий было установлено [Browne et al., 1984], что общее количество потомков, полученных от одной самки, находится в зависимости от расы и отражает комбинацию размеров помета, интервала между пометами и длину репродуктивного периода. Самое незначительное потомство (20–30) отмечено среди бисексуальных рас Старого Света, которые характеризуются коротким репродуктивным периодом (20–40 дней) и относительно коротким интервалом между пометами (3,5–4,8 дней). Партеногенетические самки из Турции и Индии и *A. franciscana* имели самое большое потомство (600–1600) с количеством потомков в одном помете от 50 до 110. Они имели и более продолжительный период репродукции (от 40 до 110 дней), а продолжительность интервала между пометами была равна 4,6–6 дням. По данным Н.Н. Хмелевой [1968], в лабораторных условиях продолжительность жизни самок была равна 3 мес. За этот период при партеногенетическом размножении отмечено 15–18 пометов (в среднем один помет через каждые 5–7 сут), а общее количество потомков (яиц и науплиусов) составило около 900. Опытным путем [Wear, Haslett, 1987] установлено, что на продолжительность жизни рачков и плодовитость оказывают влияние температура и соленость. Так, при умеренной солености (140–260 ‰) и температурах среды 8, 17–26 и 32 °С продолжительность жизни рачков *A. franciscana* составляет соответственно 6, 5 и 2–3 мес, за исключением опыта с самой высокой температурой (32 °С) и соленостью (260 ‰), где рачки погибали в течение 2 дней. При оптимальных значениях температуры (26 °С) и солености (80–200 ‰) число потомков (науплиусов и яиц) составляло около 1000 экз., при увеличении температуры до 32 °С оно уменьшилась до 20–200 (в зависимости от солености). Снижение температуры выращивания ниже оптимума приводило к уменьшению числа потомков. Так, при температуре 17–20 °С число потомков снизилось до 400–1000, при 14 °С — до 300–400, при 8 °С — до 20–200. При солености 260 ‰ и температуре 8 и 32 °С число потомков 0, при температуре 26 °С — 300, при температуре 20 °С — 200, при температуре 14 °С — меньше 100.

В естественных водоемах плодовитость артемий зависит от многих факторов. В тропических и субтропических условиях при круглогодичной вегетации артемий плодовитость рачков небольшая: 1–4 науплиуса в зал. Laysan Lagoon на Гавайях [Lenz, Dana, 1987]; 5–6 — в оз. Boca Chica, Венесуэла [Scelzo, Voglar, 1980], в умеренных широтах при прерывистой на зимовку вегетации рачков относительно высокая: до 130 цист (редко науплиусов) при высокой биомассе фитопланктона в июне в оз. Моно, Калифорния, США [Lenz, 1982], 66 яиц/помет — в Болгарском соленом озере

[Ludskanova, 1974], в Большом Соленом озере [Great Salt Lake] — 30–50 при живорождении и менее 20 — при цистоношении [Lenz, Dana, 1987]. Средние размеры помета для разных популяций артемий лежат в пределах 21–111 яиц/помет [Browne et al., 1984].

Таким образом, как онтогенез артемий, так и ее плодовитость определяются условиями окружающей среды. Менее продуктивные сообщества характерны для водоемов с относительно постоянными условиями среды, более продуктивные — для сообществ, испытывающих ежегодный коллапс (стресс), вызывающий как защитную реакцию от вымирания высокую продукцию цист.

1.6. Особенности воспроизводства

Яйца артемий развиваются в двух трубковидных яичниках, расположенных по обеим сторонам кишечного тракта позади грудных ножек. Созревая, они становятся сферическими и передвигаются в непарный мешок (матку), в который открываются протоки скорлуповых желез. По данным Ф.А. Олейниковой [1980], при экстремальных условиях обитания рачков их скорлуповые железы увеличиваются до 0,1 мм, заполняются темно-коричневым секретом, становятся активными, накапливая гематин, и обволакивают яйца толстой коричневой оболочкой. Самки, при таких условиях обитания, отрождают толстоскорлуповые или диапаузирующие яйца (цисты). При откладывании тонкоскорлуповых яиц железы также увеличиваются, но заполняются секретом грязно-зеленого цвета. В случае живорождения скорлуповые железы имеют небольшие размеры, прозрачны и вытянуты вдоль тела, их протоки слабо просматриваются.

Сухие цисты очень гигроскопичны, в первые часы гидратации их объем увеличивается; при влажности ниже 10 % метаболизм цист полностью прекращается, они становятся инертными и впадают в диапаузу. Только после погружения их в воду двояковогнутые дегидратированные цисты становятся сферическими, и внутри оболочки происходит обратный процесс восстановления прерванного метаболизма эмбриона. Важно отметить, что начало активного метаболизма и разрыв оболочки цист возможны только при полной их гидратации и при достаточном освещении, интенсивность которого является их индивидуальной особенностью и колеблется в пределах от 20 до 2000 лк. Вероятно, способность оболочек поглощать свет определяется их цветом и количеством в них гематина, которые зависят от содержания железа в пище половозрелых рачков [Спекторова, 1984]. Есть мнение, что наличие железа в рационах питания половозрелых рачков активизирует работу скорлуповых желез и является одним из необходимых условий для откладывания цист [Lavens, Sorgeloos, 1984].

Достигшие половой зрелости самки артемий размножаются двуполым и партеногенетическим способами, рождая живых науплиусов или откладывая яйца. 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. Особенно чутко реагируют на изменение

указанных факторов среды скорлуповые железы партеногенетических самок. У самок двуполой рас функционирование желез зависит от оплодотворения яйцевых клеток.

Единого мнения о смене способов размножения артемий пока не существует, чаще всего летом при относительно стабильной солености рапы рачки продуцируют живых науплиусов, а осенью — цисты. По мнению Ф.А. Олейниковой [1980], самки артемий откладывают биологически разнотипные яйца: толстоскорлуповые диапаузирующие летние, тонкоскорлуповые летние и толстоскорлуповые диапаузирующие зимние. Одновременно автор отмечает, что при изучении срезов толстоскорлуповых яиц (летних и зимних) различий в их морфологическом строении не найдено.

П.М. Воронов [1971], наблюдая особенности размножения артемий в стеклянных сосудах, отметил, что отличить тонко- и толстоскорлуповые яйца в яйцевом мешке довольно трудно; после вымета они все имели форму шара и оболочка их сразу становилась клейкой. Яйца плавали или приклеивались к стенкам сосуда; постепенно менялась их окраска — от серой до серебристой или от светло-коричневой до темно-коричневой. Одновременно изменялась структура скорлупы, на одной из ее сторон формировалось углубление (мениск), яйца постепенно дегидратировались, теряли клейкость и опускались на дно. Цвет тонкоскорлуповых яиц почти не менялся, углубление в скорлупе не образовывалось. Согласно П.М. Воронову [1971], вылупление науплиусов из тонкоскорлуповых яиц происходит в течение суток; но часть таких яиц не развивается, их самки выметывают в последнюю очередь; оболочка яиц обесцвечивается до прозрачности и трескается. Содержимое лопнувшего яйца набухает и выходит наружу в виде бесформенной хлопьевидной массы и растворяется.

При высокой солености углубления на яйцах появлялись уже в яйцевом мешке, клейкость таких яиц была значительно слабее, чаще всего они сразу опускались на дно.

Осенью при снижении температуры воды самки откладывают только яйца, весьма отличные от летних; они покрыты толстой скорлупой, составляющей около одной трети массы яйца. Под защитой такой оболочки эмбрионы артемий способны переносить неблагоприятные жизненные условия, полное высыхание водоемов, значительное нагревание и охлаждение почти до абсолютного нуля, действие многих химических реагентов, летальных для всех возрастных групп рачка. В виде таких покоящихся яиц, находящихся на стадии гастрюлы, популяция артемий сохраняется в течение ряда лет, легко переносится ветром, водоплавающими птицами и внезапно возникает в новых озерах при наличии в них благоприятных условий.

Ф.А. Олейникова [1980] определила, что у цист артемий можно выделить три типа диапаузы:

— годовую и многолетнюю диапаузу, которая наступает в весенне-летние месяцы и продолжается год или несколько лет; она проявляется у партеногенетических популяций с непродолжительным периодом жизнедеятельности, дающих только одну генерацию в быстро пересыхающих летом озерах. Биологическая направленность диапаузы этого вида — сохранение вида при неблагоприятных условиях обитания;

— зимняя диапауза наступает в августе — сентябре и продолжается до наступления весеннего периода следующего года; возникает у отложенных самками двуполох и партеногенетических рас толстоскорлуповых яиц при их нахождении в рапе или на берегах водоемов. Биологическая направленность этого вида диапаузы — сохранение численности рачка в водоемах постоянного его обитания;

— летняя диапауза, самая краткосрочная (2–5 нед), наблюдается при кладке самками тонкоскорлуповых яиц. Биологическая направленность — сохранение численности рачков в постоянных водоемах при резко меняющихся на короткий срок условий обитания (температура, содержание кислорода, кормовая база), при которых сохранение популяции в виде науплиусов временно невозможно.

В более поздних публикациях П. Лавенс и П. Соржелос [Lavens, Sorgeloos, 1987a] для различных стадий развития цист предложили использовать следующую терминологию:

— **cryptobiosis** (криптобиоз) — состояние организма, при котором отсутствуют видимые признаки жизни, метаболическая активность становится трудно определяемой, в конце концов метаболизм обратимо прерывается;

— **dormancy** (спячка, покой) — специфическая форма криптобиоза с эндогенным контролем метаболизма и развития (гаструла впадает в это состояние внутри матки рачка независимо от условий среды обитания);

— **quiescence** (неподвижность) — состояние, при котором происходит торможение развития, а среда обитания контролирует метаболизм и развитие, например экстремальные температура, кислород, соленость, высушивание (дальнейший эмбриогенез возможен, когда условия среды будут приемлемыми). Различают типы в зависимости от фактора: ангидриобиоз (недостаток влаги), аноксибиоз (недостаток кислорода), криобиоз (низкая температура).

В предложенный список можно внести так называемые непокоящиеся яйца (*non-dormant*), которые выклеваются сразу после кладки.

Существует несколько гипотез, объясняющих механизм диапаузы. Одна из них основана на регулировании проницаемости оболочек цист в зависимости от их толщины, плотности, микроструктуры, химического состава [Anderson et al., 1970]. Другая гипотеза основана на том, что при расщеплении каротинопротеинов на свободные каротины и протеины прерывается диапауза, а цисты из состояния «*dormancy*» переходят в стадию «*quiescence*» [Dutrieu, 1960]. И, наконец, третья гипотеза [Crowe et al., 1987] основана на изменениях внутренней кислотности среды цист, при которой состояние «*dormancy*» может быть индуцировано внутренней рН, которая превышает физиологическую норму ($\text{pH}_i > 7,9$).

1.7. Причины образования цист

Практическое использование артемий в аквакультуре связано в основном со способностью этих рачков образовывать цисты, которые остаются жизнеспособными в течение длительного времени и в любое время могут

быть использованы для массового получения стартового живого корма в виде науплиусов или декапсулированных цист.

Наибольшие запасы цист артемий зарегистрированы в США, где только в Большом Соленом озере (штат Юта) с 80-х годов XX в. ежегодно добывали от 3 до 10 тыс. т. В небольших количествах заготавливают цисты в Канаде, Таиланде, Вьетнаме и ряде других стран. Большие запасы артемий имеются в водоемах Туркмении, Казахстана, Китая. В водоемах России при благоприятных природно-климатических условиях ежегодно можно добывать до 1,5–2,0 тыс. т.

Причиной появления цист, вероятно, является ухудшение условий окружающей среды (см. рис. 2, 3). Доказательством этому служит тот факт, что в стабильных благоприятных условиях цисты почти не образуются и преобладает живорождение [Lenz, Dana, 1987].

Из множества факторов, способствующих формированию цист, можно выделить наиболее значимые:

- увеличение солености воды выше 150 г/л [Manual..., 1986];
- снижение содержания кислорода ниже летальной границы [Литвиненко, Матвеева, 2001; Manual..., 1986];
- уменьшение и увеличение температуры воды до значений, близких к пределу выживаемости вида [Литвиненко, Матвеева, 2001; Manual..., 1986];
- сокращение светового дня при температуре ниже 25 °С [Berthelemy-Okazaki, Hedgcock, 1987];
- ухудшение трофических условий [Царева, 2004].

Согласно некоторым исследованиям [Dutrieu, 1960], для появления цист необходимым условием является также присутствие водорослей в питании рачков.

1.8. Морфология и метаболизм цист

Принимая во внимание особую значимость цист, несколько подробнее остановимся на их строении (рис. 7). Оболочка цист состоит из трех хорошо различимых слоев: хориона, внешней кутикулярной мембраны и эмбриональной кутикулы [Manual..., 1986]. Внешняя оболочка (хорион) представляет собой твердый слой, пропитанный хитином и гематином, концентрация последнего определяет цвет оболочки (от бледной до темно-коричневой). Основная функция хориона — защита эмбриона от механических повреждений и ультрафиолетовой радиации. Этот слой может быть удален при декапсуляции, при этом жизнеспособность эмбриона сохраняется. Второй альвеолярный слой (кутикулярная мембрана) довольно толстый (до 6–7 мкм), внутри него располагаются соединенные друг с другом полости. Этот слой скорлупы предохраняет эмбрион от проникновения крупных молекул, действует как полупроницаемый барьер и играет главную роль при гидратации или дегидратации цист. Нижний слой — эмбриональная кутикула — развивается в период инкубации, прозрачный и высокоэластичный, отделяет эмбрион от кутикулярной мембраны.

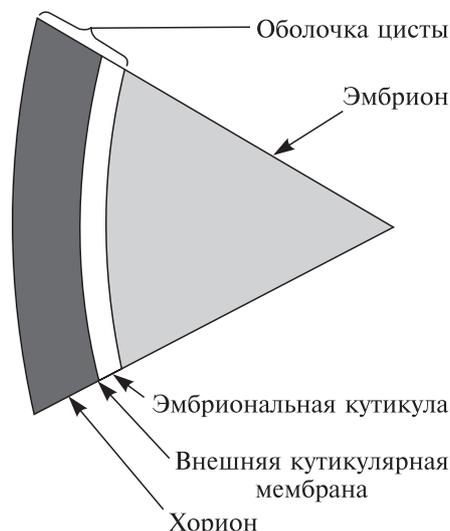


Рис. 7. Схематичная диаграмма ультраструктуры цисты артемий.

Fig. 7. Schematical diagram of Artemia cyst ultrastructure.

Средний диаметр цист из разных популяций составляет 0,22–0,29 мм (0,33 — у *A. tibetiana*), масса сырых цист — 0,006–0,015 мг, сухих — 0,0028–0,0075 мг, масса оболочки — примерно 30 % от массы цисты [А. с. 712065, 1980; Dutrieu, 1960; Manual..., 1986; Abotzopoulos et al., 1998].

Эмбрион диапаузирующего яйца (цисты) находится в стадии недифференцированной гаструлы и полностью неметаболичен при влажности ниже 10 %. При влажности выше 10 % и наличии кислорода (например, присутствующего в воздухе) к эмбриону возвращается жизнеспособность.

Сухие цисты (влажность 2–5 %) очень резистентные, качество их выклева не снижается при хранении в интервалах температур от –273 до 60 °С, при температуре от 60 до 90 °С сухие цисты устойчивы только при краткой экспозиции [Manual..., 1986]. В эксперименте цисты переносят кратковременное нагревание до 130 °С [А. с. 712065, 1980].

Гидратированные цисты имеют очень специфичную температурную толерантность [Manual..., 1986]:

- при температурах ниже –18 и более 40 °С происходит необратимая остановка метаболизма (гибель эмбрионов);
- при температуре от –18 до 4 °С и между 32 и 40 °С происходит обратимая остановка метаболизма;
- при температуре от 4 до 32 °С происходит активный метаболизм (чем выше температура, тем науплиусы вылупляются быстрее, но количество вылупившихся особей остается постоянным).

Влажность гидратированных цист в коммерческих сборах, по нашим данным, находится в пределах 50–65 %.

Удивительная жизнеспособность отмечена у цист с влажностью 36 % и меньше. Согласно Е.Е. Гусеву [1982], единичные цисты сохраняли жизнеспособность при нагревании в течение суток до температуры 140 °С. Проведенные нами эксперименты по температурной толерантности сухих и гидратированных цист сибирских популяций артемий показали, что после экспозиции сухих цист в воде с температурой около 100 °С в течение 2–5 мин вылупление науплиусов снизилось от исходных 70,5 до 3–5 %, а гидратированных цист в течение 2 мин вылупление снизилось от 78,5 до 3,6 %. Более длительная экспозиция привела к полной гибели цист.

Сухие цисты очень гигроскопичны и быстро впитывают воду, т.е. в первые часы объем и масса гидратированных цист увеличиваются больше

чем на 100 %. Начало активного метаболизма возможно только при их полной гидратации (140 % воды), при достаточном освещении и наличии кислорода.

В прил. 1 дана схема развития цист артемий при инкубации до появления науплиусов. Гидратированные цисты не меняют своего диаметра. Сухие цисты, имеющие двояковогнутую форму, через 1–2 ч после помещения их в воду приобретают сферическую форму. Через 15–20 ч гидратации оболочка цист разрывается (стадия «разрыва», или первая эмбриональная стадия — Э-1), и преднауплиус, окруженный внутренней мембраной, становится видимым. Эмбрион покидает оболочку полностью (стадия Э-2, или «зонтика») и висит под пустой оболочкой (внутренняя мембрана еще прикреплена к оболочке). Вылупление, или дифференциация, преднауплиусов в I науплиальную стадию происходит тогда, когда внутренняя мембрана полностью отделяется от пустой оболочки и появляется свободноплавающая личинка артемий.

1.9. Использование артемий в аквакультуре

Использование артемий в аквакультуре началось в 40-х годах XX в. после сообщений о высокой питательной ценности науплиусов [Seale, 1933; Rollefson, 1939]. В настоящее время свежевыклюнувшиеся науплиусы считаются одним из самых лучших живых стартовых кормов для молоди рыб и ракообразных. Это связано:

- с удобством в использовании из-за наличия цист (через сутки от начала инкубации из них можно получить живой корм);
- с неприхотливостью к условиям хранения высушенных цист (хранятся при комнатной температуре до года и больше);
- с высоким содержанием белков, жиров (в том числе полиненасыщенных), незаменимых аминокислот, некоторых витаминов (А, В, С, тиамин, ниацин, рибофлавин и др.), гормонов;
- с малым размером науплиусов и наличием мягкого тонкого наружного скелета.

Помимо науплиусов в аквакультуре для кормления молоди используются декапсулированные цисты. Для кормления более взрослых стадий рыб используют подрощенных рачков артемий. Более подробно эти технологии представлены в «Инструкции по использованию артемий в аквакультуре» [2000]. В последнее десятилетие во всем мире получила распространение методика улучшения пищевых качеств науплиусов и рачков путем обогащения их различными пищевыми биодобавками: необходимыми питательными веществами, пигментами, профилактическими и терапевтическими средствами.

В настоящее время в Западной Сибири имеется несколько предприятий по переработке цист в готовую продукцию с общим объемом выпуска более 1,0 тыс. т/год.

Глава 2

БИОГЕОГРАФИЯ И ХАРАКТЕРИСТИКА ПРИРОДНЫХ МЕСТ ОБИТАНИЯ СИБИРСКИХ ПОПУЛЯЦИЙ АРТЕМИЙ

2.1. Общая географическая характеристика района расположения озер

Ареал артемий в Западной Сибири в пределах Российской Федерации находится между 51–56° с.ш. и 61–82° в.д. и приурочен к аридной зоне степи и частично лесостепи. С запада ареал ограничен восточными склонами Уральского хребта, с востока — западными склонами Алтайских гор и Салаирского кряжа, с севера — линией Барабинск — Тюкалинск — Ишим — Шадринск — Челябинск, на юге продолжается в водоемах Казахстана, расположенных в зоне полупустыни (рис. 8, см. вкл.). Вся эта обширная территория, расположенная в южной части Обь-Иртышского бассейна, включает в себя Челябинскую, Курганскую, Тюменскую, Омскую, Новосибирскую области и Алтайский край. На восточной границе этого ареала в предгорьях Западного Саяна в Хакасии и Туве имеются несколько водоемов с артемией (см. прил. 2).

2.1.1. Рельеф

Рельеф местности представлен наклонными равнинами, сложенными озерно-аллювиальными и делювиальными отложениями песков, лессовидных суглинков и глин неогена и четвертичного периода [Дзенс-Литовский, 1968]. Речная сеть здесь довольно редкая. Характерно большое количество бессточных озер, часть из которых расположена ниже уровня р. Иртыш. Характерной чертой ландшафта является наличие грядообразных возвышенностей (грив), чередующихся с ложбинами. Абсолютная высота между-речных пространств достигает 100–140 м, в Кулундинской равнине — 160–200 м, в Приобском плато — 200–300 м [Агроклиматические ресурсы..., 1971а–в, 1972].

2.1.2. Климат

Исследуемые водоемы находятся в шести обособленных природных комплексах, меридионально вытянутых и расположенных параллельно друг другу:

Предуральское плато до р. Тобол (13 артемиевых озер),
междуречье Тобола и Ишима (18 озер),
междуречье Ишима и Иртыша (1 озеро),
Барабинско-Кулундинская впадина (45 озер),

Приобское плато (2 артемиевых озера),
междуречье Оби и Енисея — район Западного Саяна (4 озера).

Каждая из этих зон имеет черты индивидуального ландшафта и характеризуется определенным погодным комплексом. Например, различия среднеянварской температуры в этих зонах достигают 4°C , среднеиюльской — значительно меньше — $0,6^{\circ}\text{C}$, среднегодовой — $2,4^{\circ}\text{C}$ (см. прил. 3).

В целом данная территория имеет так называемый южно-сибирский погодный комплекс, который, согласно А.П. Слядневу [1965], характеризуется следующими показателями:

- радиационный баланс — $36\text{--}45$ ккал/($\text{см}^2 \cdot \text{год}$);
- испаряемость за год — около 600 мм;
- количество осадков за год — $250\text{--}400$ мм;
- годовой дефицит атмосферных осадков — от 100 до 300 мм;
- сумма температур выше 10°C — $1900\text{--}2400^{\circ}$;
- гидротермический коэффициент — $0,6\text{--}1,2$;
- число дней со снежным покровом — $155\text{--}170$;
- дата образования устойчивого снежного покрова — $1\text{--}11$ ноября;
- дата схода снежного покрова — $16\text{--}21$ апреля;
- летний период (температура выше 15°C) — с $3\text{--}5$ июня по $27\text{--}30$ августа.

В целом климат рассматриваемого региона является континентальным и резко континентальным, согласно агроклиматическому районированию, умеренно-теплым и жарким, с недостаточным увлажнением или засушливым.

В общих чертах климат характеризуется коротким, но теплым или жарким летом, продолжительной холодной зимой. Беспрепятственное проникновение холодных арктических масс воздуха с севера и сухих масс из Казахстана и Средней Азии обуславливает неустойчивость климата. Количество среднегодовых осадков в лесостепной зоне не превышают $350\text{--}400$ мм. В степной зоне выпадает еще меньше осадков — около 300 мм/год. Основная масса осадков приходится на теплую часть года. Количество их заметно увеличивается с мая и достигает максимума в июле, минимум осадков отмечается во второй половине зимы и начале весны. Испарение происходит в основном в теплое время года и превышает количество осадков за этот период в $1,5\text{--}2$ раза. Суммарное испарение на севере лесостепной зоны составляет 350 мм, снижаясь к югу до 300 мм в связи с уменьшением осадков. В степной зоне при высокой испаряемости действительное испарение, лимитированное осадками и почвенной влажностью, уменьшается до $300\text{--}250$ мм, составляя при этом $98\text{--}99\%$ валового увлажнения почвы [Агроклиматические ресурсы, 1971а—в, 1972, 1977].

2.1.3. Почвы и растительность

Почвы представлены выщелоченными черноземами, солончаками и солонцами. Солончаки занимают местами значительные площади, особенно в плоских понижениях и приозерных котловинах. Для растительности ха-

рактарно чередование березово-осиновых «колков» и ковыльно-разнотравных степных участков, в настоящее время большей частью распаханых. На засоленных почвах растительный покров беден и состоит в основном из типчака, полыни и кермека. Леса занимают от 4 до 25 % площади лесостепей, постепенно исчезая при продвижении на юг.

Берега соляных озер заняты солончаковой растительностью, сменяющейся выше солонцовыми злаково-разнотравными лугами, чередующимися с лесными массивами. Н.И. Науменко [2001] выделила на исследуемом нами оз. Медвежье несколько поясов солончаковой растительности в зависимости от степени минерализации грунта. Так, наиболее засоленные участки берега озера лишены высшей растительности. На периодически заливаемых рапой участках обнажаются донные цианобактериальные маты толщиной около 4 мм. Окраска их колеблется от оливково-зеленой до черной. Основу цианобактериального мата составляют нитчатые синезеленые водоросли *Phormidium dimorphum* Lehm., *Ph. jadinianum* Gom., *Lyngbya* sp. Первая полоса высшей растительности представлена ковром солероса, который имеет малые размеры и красноватую окраску в зоне угнетенного роста и более крупные ветвистые побеги и зеленую окраску по мере удаления от кромки воды. На менее засоленных участках солерос сменяется солончаковым разнотравьем с участием разных видов шведки, кермека, галимионе, бескильницы. При дальнейшем рассолении грунта отмечаются солончаковые ассоциации, включающие до 60 видов галофитов и галоксерофитов.

По берегам некоторых соленых озер встречаются заросли тростника, камыша и рогоза.

2.2. Фонд артемиевых озер и их местоположение

2.2.1. Географическое расположение артемиевых озер и их происхождение

Фонд артемиевых озер Западной Сибири весьма значителен и насчитывает около 80 озер. По последним данным, общая акватория артемиевых озер составляет 1567 км². Только в Алтайском крае насчитывается более 30 озер с площадью 1180 км². На порядок меньше акватория Курганской (125 км²), Омской (92 км²) и Новосибирской (99 км²) областей. В Тюменской и Челябинской областях имеются по одному крупному потенциально-артемиевому озеру (временно незаселенные артемией) общей площадью 65 км² и несколько мелких артемиевых озер общей площадью около 5 км² [Литвиненко и др., 2004]. Площадь четырех артемиевых озер, расположенных в Хакасии и Туве, составляет 14,4 км².

По происхождению артемиевые озера региона являются континентальными водоемами, образованными в результате эрозий, выдуваний, карстовых просадок и провалов. Соляные озера юга Западной Сибири занимают бессточные котловины в осадочных породах как новейшего происхождения, так и третичного периода. Верхние пласты пород представлены пес-

ками, супесями и суглинками, подстилающие (более древние) — глинами, содержащими гипс и другие соли. Считается [Дзенс-Литовский, 1968], что происхождение соли в озерах связано с вымыванием солей из соленосных глин, поэтому соли, как бы, являются наследством третичного моря, сохранившимся до нашего времени в глинах.

По донным отложениям озера делятся на иловые, самосадочные и корневые [Дзенс-Литовский, 1968]. Для иловых характерно отсутствие в отложениях мирабилита, галита и природной соды. Поверхностная иловая рапы этих озер по концентрации не достигают насыщения ни одним из периодически осаждаемых минералов. К этой группе принадлежит большинство исследованных озер. В самосадочных озерах происходит новосадка периодически осаждаемого минерала, появляющегося и вновь растворяющегося в течение одного годового цикла (например, оз. Эбейты). Корневые озера помимо новосадки имеют еще и отложения старосадки и корневых солей (например, озера Кучукское и Танатар с корневыми залежами соответственно мирабилита и природной соды).

2.2.2. Морфометрические особенности и гидрологический режим озер

Акватория соляных озер различна: от нескольких до десятков тысяч гектаров. Берега низкие, местами заболоченные, литораль песчаная, но с илистыми наносами. В ультрагалинных озерах при наличии рачков артемий иловые отложения достигают большой мощности и представлены в виде вязкой грязи интенсивно-черного цвета с запахом сероводорода. Такие отложения, как правило, используются в бальнеологических целях (например, оз. Медвежье).

Крупных по площади (более 10 км²) озер — 20, средних (1–10 км²) — 47, все остальные водоемы относятся к малым с площадью менее 1 км². К относительно глубоководным (более 4 м) водоемам можно отнести 1 озеро, озер со средней глубиной 2–3,5 м — 6, все остальные озера относятся к мелководным с глубиной менее 2 м.

В прил. 2 представлены морфометрические показатели основных артемиевых озер и их географические координаты.

Артемиевые озера по типу водообмена, как правило, являются бессточными. В питании континентальных соляных озер решающее значение имеют как атмосферные осадки, так и воды поверхностного и подземного стоков. По сведениям А.И. Дзенс-Литовского [1968], минерализация грунтовых вод в степях Западной Сибири может достигать 40–50 г/л, в почвенных растворах — 300–400 г/л, атмосферные осадки приносят в год: NaCl — 10,5, Na₂SO₄ — 8,5, KCl — 10,5, K₂SO₄ — 8,0, MgCl₂ — 2,5, CaSO₄ — 6,5, CaCl₂ — 2,0, MgSO₄ — 6,0 кг/га. Соотношение элементов в рапе соляных озер зависит от концентрации солей, состава пород озерной котловины, характера донных илов, климатических факторов и др.

Число артемиевых озер в регионе и их акватории зависят от условий водности и могут заметно колебаться в отдельные годы.

Уровень воды равнинных озер Сибири периодически испытывает сильные колебания, вплоть до полного высыхания мелких озер и заметного сокращения размеров и глубин больших. При понижении уровня воды пресные озера становятся солоноватыми, солоноватые — соляными; при повышении происходят обратные процессы. Наиболее неустойчив гидрологический режим малых озер, которые могут быть местом временного обитания артемий. В таких озерах рачки артемий в отдельные годы погибают в связи с распреснением, а популяции сохраняются в виде цист.

2.2.3. Типы озерных котловин

По морфометрии озерных котловин и характеру водного питания озера региона делятся на четыре типа [Литвиненко и др., 2004]:

— водоемы с плоскими и округлыми котловинами с высокими обрывистыми берегами, песчаными грунтами в литорали. Отношение площади озер к площади водосбора колеблется от 0,05 до 0,10; подпитка в основном осуществляется подземным или прибрежными грунтовыми стоками, часто она дополняется за счет донных ключей (например, оз. Большое Яровое);

— водоемы с котловиной неправильной формы, с невысокими берегами, максимальные глубины не превышают 2,0–2,5 м, средние — около 1,0 м. Береговая линия изрезанная, местами заболоченная. Отношение площадей озера и водосбора увеличивается до 0,30; подпитка осуществляется подземным и, в большей степени, поверхностным стоком (большинство озер региона);

— водоемы, питающиеся за счет поверхностного стока и пересыхающие в отдельные годы в середине лета, средняя их глубина около 0,5 м. В этих высокоминерализованных озерах обычно создаются условия (часто достаточно благоприятные) для формирования только одной или двух генераций рачка (например, озера Эбейты и Петуховское);

— водоемы с очень пологой котловиной, питающиеся за счет поверхностного стока, периодически пересыхающие в годы с пониженной водностью. Средняя глубина менее 0,4 м. В таких озерах популяции рачков прекращают свою жизнедеятельность на ряд лет и продолжают существовать в виде захороненных в донном грунте цист.

2.3. Физико-химическая характеристика озер

2.3.1. Гидрохимическая характеристика озер

2.3.1.1. Среднесезонные показатели гидрохимии озер

Артемиевые озера региона по сумме ионов относятся к гипергалинным водоемам. Общая минерализация воды в них в летне-осенний период за время исследований колебалась от 28 до 371 г/л (см. прил. 4). Предельные уровни минерализации, при которой встречались рачки, 34 (Сетово) — 299 г/л (Эбейты) и даже 320 г/л (оз. Кучукское: по данным З.И. Новоселовой и В.А. Новоселова [2000]). В озерах Сиверга и Таузаткуль

артемии отсутствовали при минерализации 28–30 г/л, а в оз. Эбейты — 371 г/л. Все исследованные озера — рапные, оз. Эбейты в засушливые годы — самосадочное. Вода в озерах чистая, прозрачная, иногда желтовато-зеленая (оз. Гашково), с той или иной степенью опалесценции, или молочного цвета (оз. Кулундинское). Опалесценция воды, вызванная присутствием взвешенных мицелл солей, снижалась в некоторых озерах (Малое и Большое Медвежье) от весны к лету.

По составу ионов рассолы артемиевых озер подразделяются на три класса:

- хлоридные (преобладают соли NaCl , MgCl_2 , CaCl_2);
- сульфатные (с высоким содержанием сернокислых солей Na^+ и Mg^{2+});
- карбонатные (содовые с относительно высокой концентрацией HCO_3^- и CO_3^{2-}).

К первому классу относятся рассолы большинства артемиевых озер, в том числе самые крупные в регионе: Большое Яровое, Кулундинское, Медвежье.

Сульфатные озера составляют около 10 % от всех артемиевых озер. К типичным сульфатным озерам принадлежат Эбейты, Куртамышское и три озера из Хакасии, Тувы (Тус, Чедер, Первомайское). Они отличаются наличием в воде значительного содержания легкорастворимых солей, которые кристаллизуются при охлаждении рапы в осенне-зимний период и выпадают в осадок при испарении воды летом.

Карбонатные артемиевые озера среди изученных водоемов не встречены. В Алтайском крае, по данным В.П. Соловова и Т.Л. Студеникиной [1990], к ним относятся озера системы Танатар и Петуховское.

По классификации О.А. Алекина с соавт. [1973], вода большинства исследованных артемиевых озер имеет натриевую группу, по соотношению ионов — III типа ($\text{HCO}_3^- + \text{SO}_4^{2-} < \text{Ca}^{2+} + \text{Mg}^{2+}$, $\text{Cl}^- > \text{Na}^+$). Несколько озер имеет II тип воды, который часто меняется на III и наоборот. Единичные озера имеют I тип (Борки).

Озеро Эбейты характеризуется переходом в течение сезона из одного класса солености в другой (сульфатный ↔ сульфатно-хлоридный ↔ хлоридный), при этом наблюдается интенсивная новосадка солей SO_4^{2+} .

Хлоридный класс со II типом воды ($\text{HCO}_3^- + \text{SO}_4^{2-} > \text{Ca}^{2+} + \text{Mg}^{2+}$) имели за исследованный период озера Эбейты, Ново-Георгиевское, Умрешево, Сетово, Вишняковское, Сульфатное, Собачье, Сиверга, Кулундинское, Машиновое.

Лишь одно озеро из обследованных водоемов имело I тип воды при хлоридном классе. Это озеро Борки. Гидрокарбонатные и карбонатные ионы имели в нем максимальные концентрации среди всех изученных озер.

У двух артемиевых водоемов Невидим и Гашково тип воды переменный. Весной при сильном распреснении озерная рапа имела II тип, к концу лета переходила в III. Данная закономерность наблюдалась в течение нескольких лет.

Хлоридные анионы в озерной рапе большинства озер занимают доминирующее положение. Их концентрация на порядок превышает содержание сульфатных анионов, занимающих вторую позицию в анионном составе. Максимальные значения минерализации озер как раз связаны с высоким содержанием хлора. Причем хлоридные анионы уравнивают катионы как натрия и калия, так и магния. Максимальные концентрации хлоридных анионов в отдельные годы достигали 121, 135 и 185 г/л (соответственно озера Большое и Малое Медвежье, Лаврушино, Эбейты).

Максимальная концентрация сульфатных анионов наблюдалась в оз. Эбейты. В 1997 г. она составила 92 г/л, в 2001 г. — 107, в 2003 г. — 105, в 2004 г. — 88 г/л.

Карбонатные и гидрокарбонатные ионы, по сравнению с другими анионами, имеют незначительные концентрации. Максимальные концентрации гидрокарбонатов и карбонатов отмечены в оз. Куртамышское — 5211 и 1452 мг/л (12 % от суммы ионов) и в оз. Борки — 2581 и 960 мг/л соответственно (5 % от суммы ионов). Гидрокарбонатные ионы в концентрации более 1,0 г/л содержались в воде 11 % обследованных озер.

В катионном составе озерной рапы преобладают ионы натрия и калия. Суммарная концентрация натриевых и калиевых катионов за период наблюдения в разных озерах была от 2,6 (оз. Сиверга) и 7,4–7,7 г/л (озера Таузаткуль и Лаврушино) до 95 (оз. Малиновое) и 123 г/л (оз. Эбейты). Все обследованные артемиевые водоемы имели натриевую группу. Отношение ионов Na^+/K^+ в воде обследованных озер было в пределах от 116 до 311.

Магний занимает вторую позицию в катионном составе рапы озер. Диапазон изменчивости магниевых катионов составил: 59 (оз. Куртамышское) — 20 124 мг/л (оз. Лаврушино).

Содержание ионов кальция, необходимого элемента жизнедеятельности ракообразных, в воде большинства артемиевых озер находилось на достаточно высоком уровне (от 40 до 2876 мг/л) и не могло лимитировать их потребности. Минимальное содержание кальциевых катионов (3 мг/л) было зафиксировано только в воде оз. Куртамышское, максимальное (7916 мг/л) — в оз. Лаврушино и 10 086 мг/л в оз. Солёный Кулат.

Из-за высокого содержания ионов магния вода является очень жесткой (общая жесткость 84–1740 мг-экв/л). Исключение составляли озера Куртамышское и Борки, где общая жесткость составляла соответственно 5 и 15 мг-экв/л, т.е. была значительно ниже.

Кислотность озерной рапы за период исследований лежала у большинства водоемов в слабощелочной области шкалы рН (7,5–8,5). Самые низкие значения рН (6,8–7,1) зафиксированы единично (за отдельную дату) в озерах Вишняковское, Солёный Кулат и Лаврушино, самые высокие (9,1–9,5) — в озерах Борки, Куртамышское, Чедер, Первомайское и Тус. В целом вода озер отличалась хорошей буферной емкостью.

Соотношение главных ионов в воде исследованных озер колебалось в широких пределах (табл. 2) и значительно отличалось от природной морской воды. Так, отношение $\text{Cl}^-/\text{SO}_4^{2-}$ в морской воде равно 7, в воде исследованных озер (по усредненным данным) находилось в пределах 0,47–296,38 и в среднем составляло $13,02 \pm 7,30$ ($C_v = 355$ %). Минимальные зна-

Таблица 2. Отношение концентраций главных ионов в воде исследованных озер (по усредненным данным)

Table 2. Ratio of concentrations of the main ions in water of the investigated lakes (on average data)

Озеро	Cl^-/SO_4^{2-}	$Cl^-/(Na^+ + K^+)$	Mg^{2+}/Ca^{2+}	$(Na^+ + K^+)/(Mg^{2+} + Ca^{2+})$	Na^+/K^+
Малое Медвежье	5,81	1,23	24,01	2,29	230
Большое Медвежье	5,85	1,24	24,15	2,27	270
Невидим	2,87	1,16	32,58	2,07	179
Вишняковское	2,00	0,88	30,93	3,58	116
Актобан	4,78	1,25	22,59	2,10	—
Большое Курейное	6,14	1,36	36,93	1,77	—
Требушинное	4,82	1,42	11,86	1,55	—
Филатово	9,92	1,63	6,78	1,33	—
Гашково	5,04	1,01	25,95	4,11	—
Сетово	4,52	1,05	73,14	3,67	—
Умрешев	2,68	1,18	23,53	1,69	—
Шамеля	5,74	1,18	47,40	3,27	—
Собачье	2,19	0,80	47,93	3,68	—
Лаврушино	23,57	1,94	6,42	1,04	—
Воскресенское	12,23	1,55	4,97	1,49	—
Ново-Георгиевское	5,06	1,00	63,95	5,05	—
Аслыкуль	4,70	1,47	28,82	1,28	—
Чердынское	6,80	1,13	63,08	3,63	—
Борки	2,01	0,66	10,57	31,84	—
Тибизколь	4,34	1,19	81,09	2,16	—
Шашмура	1,96	0,98	26,99	2,29	—
Озеро I	2,38	1,06	38,01	2,13	—
Куртамышское	0,77	0,39	32,41	162,67	—
Соленое 18	9,50	1,40	11,33	1,92	—
Сиверга	3,11	1,08	39,45	4,37	—
Коммунарское	11,46	1,52	8,68	1,63	—
Окуновое	9,39	1,27	28,39	2,69	—
Соленный Кулат	18,19	1,89	5,43	0,98	—
Сосновское	11,84	1,45	49,09	1,79	—
Берсеневское	6,83	1,45	12,00	1,59	—
Октябрьское	6,10	1,35	37,18	1,72	—
Таузаткуль	7,06	1,37	13,91	1,86	—
Большое Яровое	296,38	1,36	36,27	2,49	—
Кулундинское	2,52	0,76	125,74	3,68	—
Малиновое	3,14	0,79	13,25	102,58	—
Ульжай	5,71	1,18	28,02	2,75	—
Эбейты	1,81	0,78	22,43	5,66	311
Тус	0,68	0,67	79,15	1,58	—
Чедер	0,47	0,36	32,40	7,72	—
Первомайское	0,56	0,43	79,17	4,63	—
min	0,47	0,36	4,97	0,98	116
max	296,38	1,94	125,74	162,67	311
<i>M</i>	13,02	1,15	34,65	9,92	221,20
<i>m</i>	7,30	0,06	4,09	4,70	34,12
<i>S_v</i>	355	32	75	300	35
σ	46,19	0,37	25,87	29,70	76,44

чения этого показателя отмечены для озер Хакасии и Тувы (0,47–0,68), максимальные — для оз. Большое Яровое. В более ранних исследованиях (1979–1984 гг.) на этом озере [Соловов, Студеникина, 1990] приводилось соотношение Cl^-/SO_4^{2-} , равное 104,43.

Отношение $\text{Cl}^-/(\text{Na}^+ + \text{K}^+)$ в морской воде равно 1,7. В исследованных озерах этот показатель относительно стабилен (от 0,36 до 1,94) и в среднем составлял $1,15 \pm 0,06$ ($C_v = 32$). Отношение $\text{Mg}^{2+}/\text{Ca}^{2+}$ в морской воде, равное 3,2, в исследованных озерах находилось в пределах 4,97–125,74 и в среднем было равно $34,65 \pm 4,09$ ($C_v = 75$). В пяти озерах (Филатово, Лаврушино, Воскресенское, Коммунарское, Солёный Кулат) это отношение было меньше 10, что свидетельствует об относительно высоком содержании ионов Ca^{2+} . Только в одном озере (Кулундинское) это отношение было больше 100. В более ранних исследованиях (1979–1984 гг.) это отношение было равно 33,3 [Соловов, Студеникина, 1990]. Отношение $(\text{Na}^+ + \text{K}^+) / (\text{Mg}^{2+} + \text{Ca}^{2+})$ в морской воде равно 6,6, в озерах — от 0,98 до 162,67 и в среднем равно $9,92 \pm 4,70$ ($C_v = 300$). В большинстве озёр этот показатель не превышал 8 и только в трёх — Борки, Куртамышское и Малиновое — он был равен соответственно 32, 163 и 103.

О содержании органического вещества в исследуемых озерах судили по перманганатной окисляемости и биохимическому потреблению кислорода в течение 5 сут (БПК₅). Перманганатная окисляемость воды характеризует содержание легкоокисляемого органического вещества. Этот показатель зависит также от содержания хлоридов, поэтому наблюдается четкая корреляция между абсолютным значением перманганатной окисляемости и содержанием ионов хлора.

Диапазон изменения перманганатной окисляемости в артемиевых озерах довольно широк — от 4,0 до 160,0 мгО/л. Значения выше 100 мгО/л зарегистрированы в озерах Малое и Большое Медвежье, Эбейты и Собачье, ниже 10 мгО/л — в озерах Октябрьское и Лаврушино.

Значения БПК₅ коррелируют с перманганатной окисляемостью. За период исследований они колебались от 0,2 (Сетово) до 19,2 мгО₂/л (Солёный Кулат), а для большинства артемиевых озёр — от 2 до 8 мгО₂/л.

Содержание биогенных элементов в артемиевых озерах в большинстве случаев было незначительным и колебалось от аналитического нуля до сотых — десятых долей миллиграмма на литр, лишь в некоторых случаях оно достигало 1 мг/л и выше (табл. 3). Количество азота нитритов в большинстве исследованных озёр было на уровне тысячных и сотых долей миллиграмма азота на литр и лишь в оз. Умрешево (24.05.02) достигала 0,3 мгN/л. По всей видимости, это связано с загрязнением водоема в мае органическими стоками.

Содержание нитратного азота — основного источника биогенов для растений, в большинстве проб находилось в пределах 0–0,35 мгN/л. Концентрация фосфатов в воде минеральных озёр колебалась от 0 (Ульжай) до 4,44 мгP/л (Борки). В большинстве озёр их содержание не превышает десятых долей миллиграмма фосфора на литр. Количество общего железа было в пределах 0,01–2,5 мг/л.

В целом наилучшая обеспеченность биогенным азотом отмечена в озерах Большое Медвежье, Умрешево, Солёный Кулат, биогенным фосфором — в озерах Борки, Эбейты, Ново-Георгиевское, Требушинное, биогенным железом — в озерах Ново-Гергиевское и Требушинное.

Таблица 3. Средние и предельные концентрации биогенных элементов в озерах за период исследования (2002–2004 гг.), мг/л

Table 3. Average and limitary concentrations of biogenic elements in lakes for investigated period (2002–2004), mg/l

Озеро	Показатель	N–NO ₂ ⁻	N–NO ₃ ⁻	PO ₄ ³⁻	Fe _{общ}
1	2	3	4	5	6
Сиверга	<i>M</i>	0,002	0,063	0,339	—
Соленое 18	<i>M</i>	0,004	0,008	0,173	—
Чердынское	min	0,001	0,008	0,250	—
	max	0,008	0,017	0,729	—
	<i>M</i>	0,0023	0,012	0,335	—
Ново-Георгиевское	min	0	0,003	0,063	0,058
	max	0,008	0,029	1,010	2,505
	<i>M</i>	0,0035	0,014	0,541	1,281
Большое Медвежье	min	0	0	0,161	0,071
	max	0,088	0,24	1,500	0,212
	<i>M</i>	0,008	0,023	0,599	0,133
Малое Медвежье	min	0	0	0,186	0,047
	max	0,021	0,105	1,429	0,179
	<i>M</i>	0,005	0,027	0,649	0,106
Филатово	min	0	0	0,098	—
	max	0,003	0,019	0,194	—
	<i>M</i>	0,0015	0,0095	0,141	—
Невидим	min	0	0	0,116	0,232
	max	0,059	0,033	1,161	0,578
	<i>M</i>	0,0095	0,0125	0,412	0,397
Умрешево	min	0,003	0,007	0,123	—
	max	0,3	0,323	0,186	—
	<i>M</i>	0,1515	0,165	0,154	—
Большое Курейное	min	0	0,004	0,106	0,014
	max	0,043	0,053	0,286	0,026
	<i>M</i>	0,017	0,027	0,208	0,02
Требушинное	min	0	0,004	0,197	0,219
	max	0,021	0,037	1,145	1,927
	<i>M</i>	0,008	0,021	0,452	1,073
Собачье	<i>M</i>	0,001	0,007	0,248	—
Вишняковское	min	0	0,008	0,453	0,03
	max	0,033	0,066	1,128	0,062
	<i>M</i>	0,0141	0,024	0,591	0,046
Актобан	min	0	0,007	0,104	—
	max	0,009	0,066	0,413	—
	<i>M</i>	0,0043	0,024	0,254	0,03
Воскресенское	min	0	0,002	0,019	0,036
	max	0,005	0,096	0,067	0,279
	<i>M</i>	0,0028	0,0398	0,043	0,157
Гашково	min	0	0,004	0,446	0,036
	max	0,014	0,013	0,722	0,087
	<i>M</i>	0,0046	0,0081	0,550	0,061
Сетово	<i>M</i>	0	0,005	0,034	—
Борки	min	0	0,003	0,034	—
	max	0,002	0,005	4,440	—
	<i>M</i>	0,001	0,004	2,237	—
Сульфатное	min		0,004	0,092	—
	max		0,016	0,101	—
	<i>M</i>	0	0,01	0,0965	0,033

Окончание табл. 3

1	2	3	4	5	6
Лаврушино	<i>M</i>	0,002	0,001	0,107	—
Аслыкуль	min	0,002	0,001	0,107	—
	max	0,023	0,014	0,116	—
	<i>M</i>	0,0125	0,0075	0,1115	—
Октябрьское Соленый Кулат	<i>M</i>	0	0,004	0,122	—
	min	0,002	0,014	0,03	—
	max	0,033	0,353	0,115	—
Таузаткуль Ульжай	<i>M</i>	0,017	0,139	0,077	—
	<i>M</i>	0	0,008	0,378	—
	min	0	0,004	0	0,012
	max	0,007	0,034	0,304	0,186
	<i>M</i>	0,0031	0,013	0,161	0,114
	min	0	0,007	0,374	0,01
Эбейты	max	0,03	0,139	2,857	0,165
	<i>M</i>	0,011	0,039	1,071	0,073

2.3.1.2. Сезонная динамика солевого состава воды

Состав ионов и общая минерализация воды в артемиевых озерах непрерывно меняются под действием гидрометеорологических условий. Эти изменения по продолжительности действия могут быть циклическими или сезонными и периодическими или климатическими. Как правило, при циклических изменениях наименьшая концентрация солей отмечается в весенний период (во время таяния снега и льда) и наибольшая — в конце лета или зимой. Амплитуда колебаний концентрации рапы в течение годового цикла, по данным А.И. Дзенс-Литовского [1968], достигает более 240 г/л, вместе с тем сильные ливни в течение всего нескольких часов могут снижать ее на 100–170 г/л.

Годовая динамика солевого состава воды, прослеженная на примере нескольких модельных озер (рис. 9) в течение 2001–2004 гг., характеризуется значительным снижением всех ионов в период с марта по апрель (в среднем в 3 раза и более), быстрым восстановлением концентрации всех ионов к маю — июню и относительным постоянством химического состава от июня до февраля. Небольшое повышение минерализации наблюдается в конце августа — начале сентября (или реже зимой), после чего оно вновь снижается за счет разбавления осенней дождевой водой и садки солей, связанной с температурными изменениями. В многоводные годы в период таяния снега в некоторых озерах вода становится практически пресной (слабосоленой). Это наблюдалось в 2002 г. в озерах Ново-Георгиевское, Актобан, Гашково. Но уже к концу апреля минерализация увеличилась с 1,0–3,0 до 11,0–48,0 г/л.

На рис. 9, показывающем динамику солености воды за 4 года, хорошо видно, что соленость высокоминерализованных озер (Эбейты, Малое и Большое Медвежье) в 2001 г. была в основном выше оптимума для развития артемий, в 2002–2004 гг. — в пределах оптимума, у среднеминерализованных озер (Невидим, Вишняковское, Ульжай) она была соответственно в пределах оптимума и ниже его.

Анализ данных по мониторингу за 2001–2004 гг. показал характерную динамику отклонения значений солености с января по декабрь от средне-сезонных показателей (рис. 10). Значения солености наиболее приближены к среднесезонным в июле — августе и ноябре, наименее — в апреле. Вариабельность (см. прил. 5) относительной солености наиболее высока в марте — апреле и сентябре ($C_v > 50\%$), наименее — в июне — июле ($C_v < 10\%$).

По показателю рН вода модельных озер оптимальна для артемий, за исключением озер Большое и Малое Медвежье, где кислотность среды находится на нижней границе оптимума или сдвинута к нейтральной.

Годовая динамика содержания сульфатов несколько отличается от динамики общей минерализации воды. Минимальная концентрация сульфатов наблюдается в зимние месяцы и обусловлена осаждением мирабилита.

В динамике биохимического потребления кислорода (БПК₅) четких закономерностей не обнаружено. Можно отметить лишь тенденцию повышения этого показателя зимой и снижение летом и осенью.

Максимальных значений (от 100 до 160 мгО/л) перманганатная окисляемость достигала в осенне-зимнее время. В остальной период была в основном в пределах 40–70 мгО/л.

Содержание биогенных элементов в водоемах, как правило, имеет сезонную динамику, связанную, прежде всего, с процессом создания и деградации органического вещества. Так, минимальное содержание биогенных веществ наблюдается в воде в период интенсивно идущего процесса фотосинтеза, максимальное — в период отмирания фитопланктона.

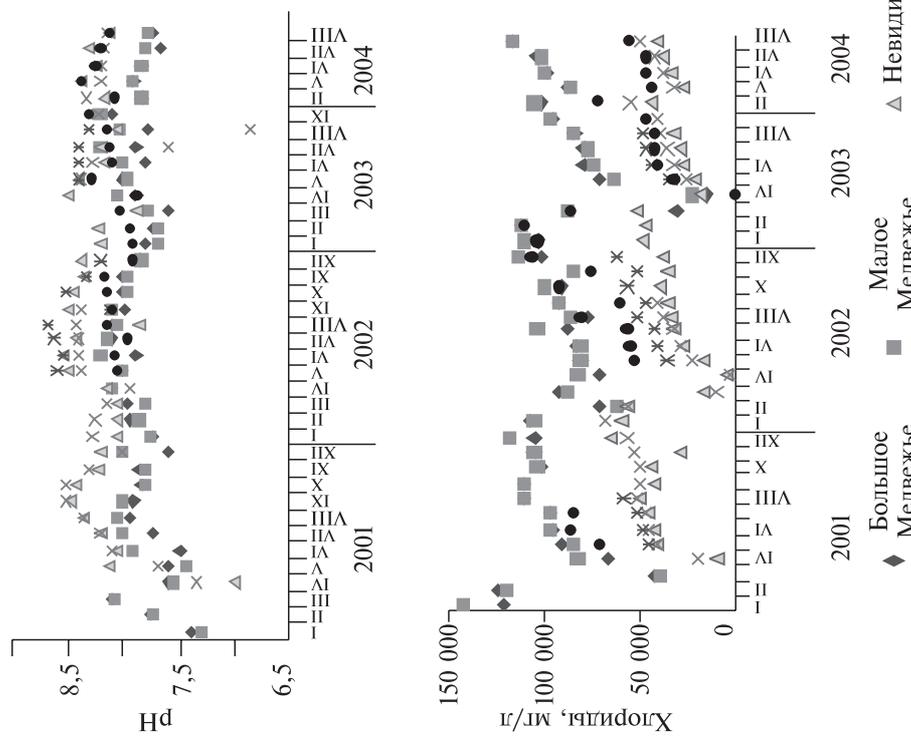
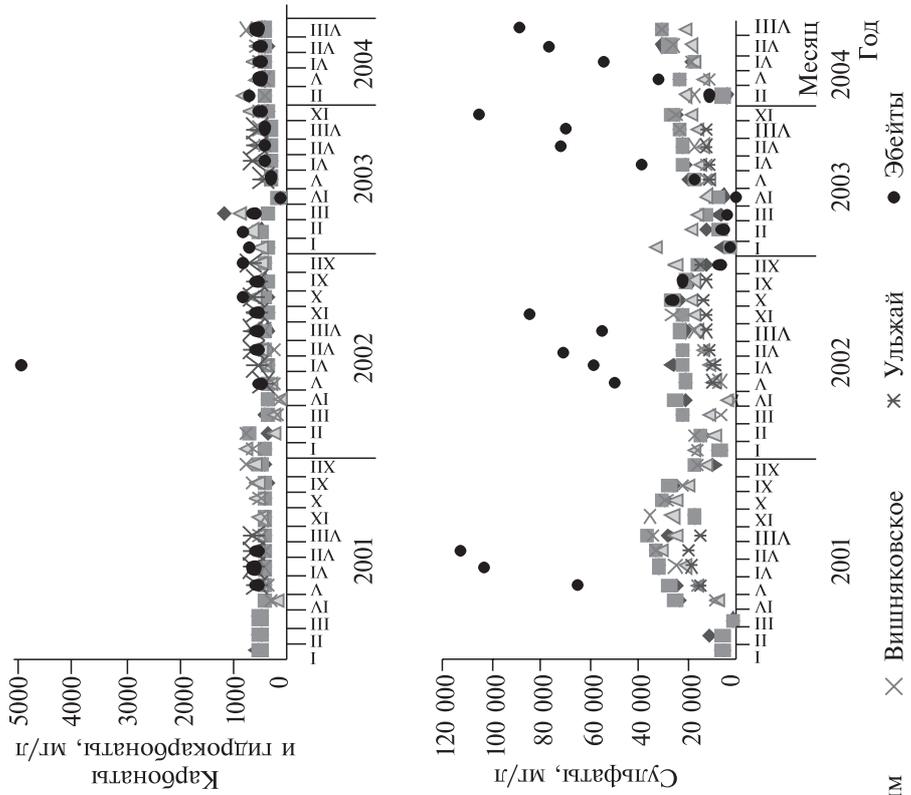
В модельных озерах азот нитратов и нитритов был максимальным с ноября по апрель — май. Летом и осенью в период вегетации фитопланктона содержание азота не превышало 0,02 мг/л в форме нитритов и 0,05 мг/л в форме нитратов.

Отмечается увеличение концентрации фосфатов с декабря по март, снижение — в апреле — мае. В динамике фосфатов в летне-осенний период четких закономерностей не прослеживается.

Содержание биогенного железа в ряде озер в осенний период было высоким (см. табл. 3): в оз. Требушинное оно достигало 1,93 мг/л, а в оз. Ново-Георгиевское имело максимальное значение — 2,51 мг/л, минимальное — 0,01 мг/л — отмечено в оз. Эбейты (03.10.02), причем уже к концу месяца (27.10.02) концентрация общего железа в этом озере была 0,17 мг/л, в сезонной динамике в воде большинства озер отмечено ее увеличение от июня к сентябрю.

2.3.1.3. Межгодовая динамика солевого состава воды

Соленость воды мелководных соляных озер претерпевает значительные межгодовые колебания, связанные с водностью. В Алтайских озерах, по данным З.И. Новоселовой и В.А. Новоселова [2000], минерализация воды в трансгрессивную и регрессивную фазы обводнения имела значения в озерах Кулундинское — 39,0–145,2, Большое Яровое — 135,3–171,8, Малое



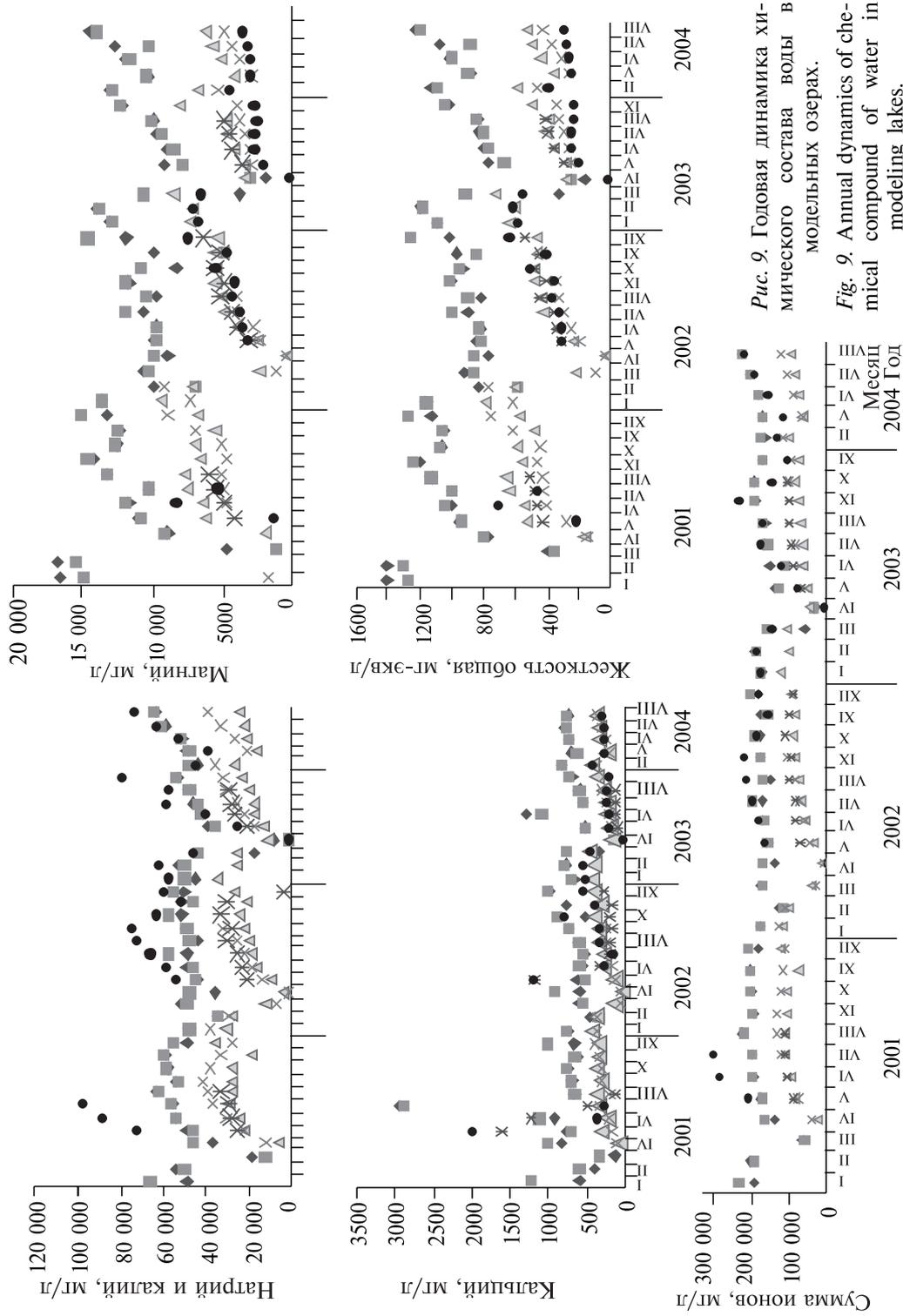


Рис. 9. Годовая динамика химического состава воды в модельных озерах.

Fig. 9. Annual dynamics of chemical compound of water in modeling lakes.

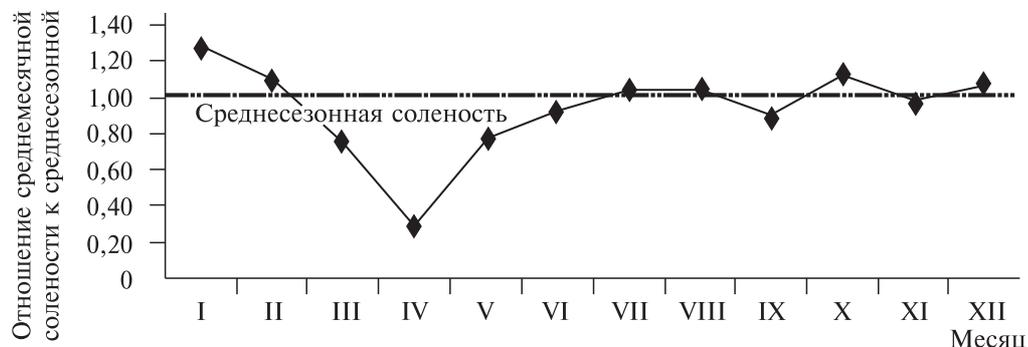


Рис. 10. Изменение солености воды в течение года относительно среднесезонного значения (по данным мониторинга 2000–2004 гг.).

Fig. 10. Change of water salinity in one-year relatively average seasonal values (according to monitoring 2000–2004).

Яровое — 209,8–248,8, Кучукское — 216,4–319,9, Беленькое — 123,9–175,6, и Малиновое — 105,2–311,0 г/л.

За последние 40 лет в Западно-Сибирском регионе можно выделить следующие фазы водности:

— многоводные периоды: 1960–1966, 1971–1974, 1986–1990, 1993–1996, 2001–2003;

— маловодные периоды: 1967–1970, 1975–1985, 1991–1992, 1997–2000.

Межгодовые циклы изменения общей минерализации воды артемиевых озер за период с 1995 по 2004 г. подробно представлены в прил. 6 и на рис. 11. Согласно литературным данным [Озеро Медвежье..., 2001], многоводные (1928, 1950, 1971, 1995) и маловодные (1969, 1975, 1982–1992) годы характеризовались соответственно низким и высоким содержанием солей с разницей в концентрации ионов до 4 раз. За 10-летний период исследований максимальная соленость зафиксирована в 1998 и 2000 гг., минимальная — в 1995 и 2003 гг. С 1995 по 2000 г. минерализация воды в среднем повысилась в 1,7 раза. В 2001–2003 гг. с увеличением водности она вновь снижалась — в среднем по всем озерам соответственно на 14, 44 и 49 %. В 2004 г. соленость воды повысилась до уровня 2001 г.

Необычно высокая водность зарегистрирована в первой половине 2003 г. Об этом свидетельствует факт обнаружения в гиперсоленом оз. Эбейты в весенний период представителей *Gammarus lacustris* G.O. Sars., которые, как правило, в озерах с соленостью более 15 г/л не встречаются. Из-за сильного распреснения большая часть продуктивных ранее озер в 2002–2003 гг. имела соленость воды ниже оптимальной для развития артемий (Ново-Георгиевское, Невидим, Филатово, Большое Курейное, Требушинное, Актобан, Ульжай, Солёный Кулат, Вишняковское). В пределах оптимума была соленость только в высокоминерализованных озерах: Малое и Большое Медвежье, Чердынское и Эбейты.

Гидрохимический анализ за ряд лет показал, что наиболее неустойчив химический состав воды озер весной в период распреснения (табл. 4). Сум-

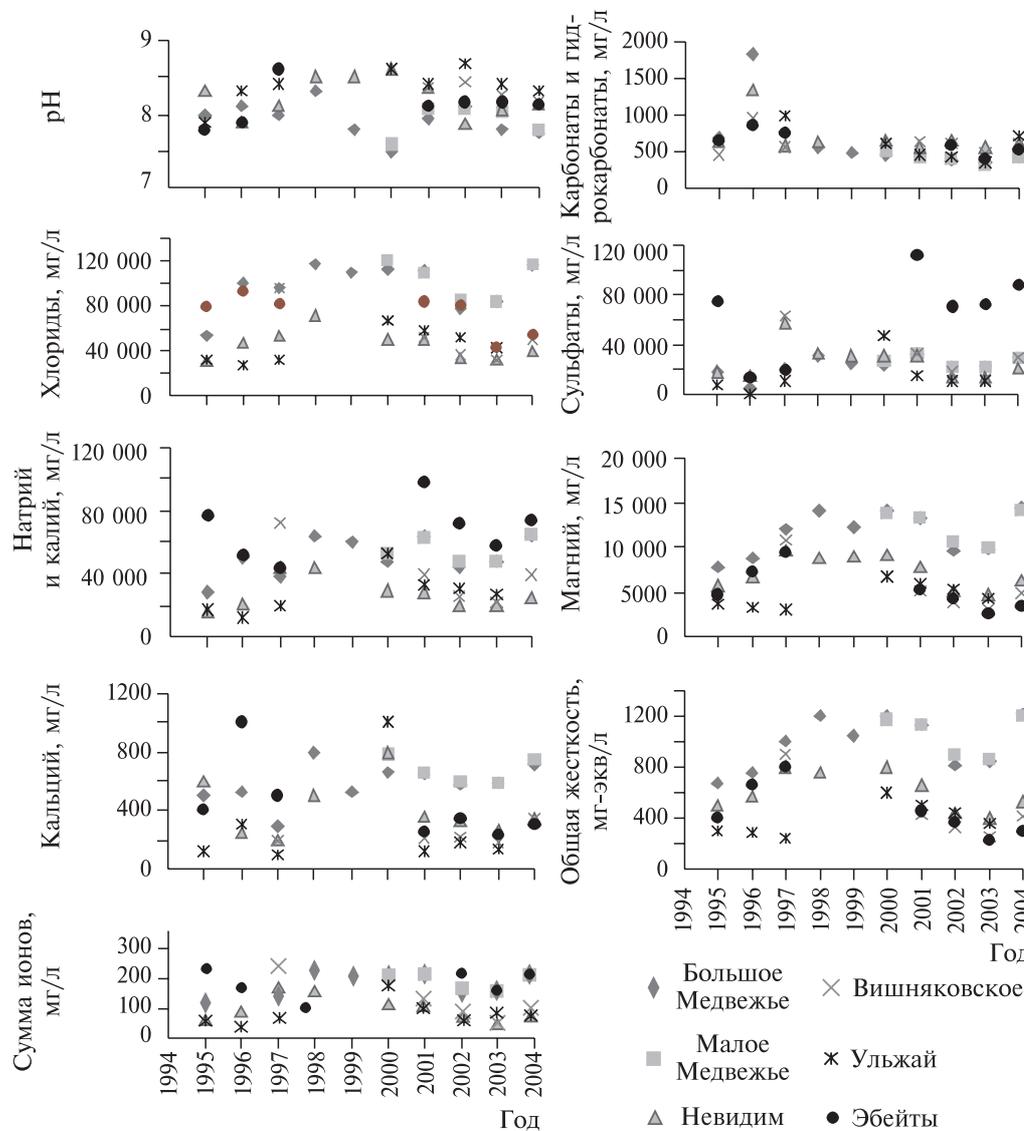


Рис. 11. Многолетние показатели химического состава воды в некоторых модельных озерах (данные за август).

Fig. 11. Long-term parameters of water chemical compound in some model lakes (August data).

ма ионов в этот период отличается от среднемноголетней и максимальной солености, регистрируемой в конце лета, в 1,1–15 раз (в среднем в 3,3 раза), а осенью эти колебания значительно снижаются — соответственно до 1,1–1,7 (в среднем в 1,3) и до 1,0–1,4 раза (в среднем в 1,1 раза).

Таким образом, вода исследованных артемиевых озер высоко минерализована. Сумма ионов в летнюю межень во всех исследованных озерах

Таблица 4. Сезонные изменения общей минерализации воды на примере нескольких озер в 2001–2003 гг., г/л

Table 4. Seasonal changes of water total mineralization on example of several lakes in 2001–2003, g/l

Озеро	Весна (наибольшее распреснение)			Конец лета (максимальная соленость)			Осень		
	Год								
	2001	2002	2003	2001	2002	2003	2001	2002	2003
Ново-Георгиевское	20	1	—	108	71	74	69	70	—
Большое Медвежье	66	137	31	230	192	174	196	159	185
Малое Медвежье	60	118	35	236	194	174	196	157	189
Филатово	100	20	—	137	57	—	102	60	—
Невидим	25	13	44	113	88	76	73	80	—
Большое Курейное	63	8	18	124	64	61	100	64	—
Требушинное	26	12	14	101	57	43	76	57	—
Вишняковское	41	5	59	132	83	96	114	102	101
Актобан	57	2	—	107	62	—	88	70	—
Гашково	—	3	—	84	65	—	84	71	—

была в пределах от 28–30 (Таузаткуль, Сиверга) до 371 г/л (Эбейты). По химическому составу большинство озер относятся к водоемам с водой хлоридного класса натриевой группы III типа. Ряд озер имеет II тип воды, одно — I. У двух озер обнаружен сульфатный класс и у двух озер переменный II–III тип воды.

Высокая минерализация воды артемиевых озер — результат значительного содержания хлоридных, сульфатных, натриевых, магниевых ионов. Она характеризуется высокой жесткостью, связанной в основном с присутствием магниевых катионов, слабощелочной или щелочной реакцией среды, высоким содержанием органических веществ, наличием достаточного для фотосинтеза количества биогенов.

2.3.2. Особенности термического режима озер

Гипергалинные артемиевые озера отличаются большой амплитудой годовой температуры поверхностной рапы. По литературным данным [Дзенс-Литовский, 1968], в соляных озерах Сибири в течение года температура рапы колеблется от –21,5 зимой до 75 °С летом. Амплитуда годовых колебаний озерной рапы, зафиксированная в наших исследованиях, несколько ниже: от –15 до 36 °С и в сумме составляет 51 °С. В табл. 5 представлена годовая динамика среднемесячных значений температуры рапы в исследованных озерах региона за 2000–2004 гг.

В течение вегетационного сезона, который для артемий начинается, как правило, весной — во второй половине апреля, при прогреве озерной рапы до 4–5 °С, и заканчивается осенью (при охлаждении до 4–5 °С) в I декаде октября (в мелководных озерах) и начале ноября (в относительно глубоководных), среднемесячные значения температуры менялись от 5,6 до 24,4 °С (абсолютный размах от 4 до 36 °С). Неблагоприятный период популяции артемий переживают в виде цист. В течение этого периода, ко-

Таблица 5. Годовая динамика среднемесячных значений температуры рапы, растворенного в воде кислорода и прозрачности воды в исследованных мелководных озерах (по данным за 2000–2004 гг.)

Table 5. Annual dynamics of monthly average values of temperature, oxygen dissolved in water and water transparency in investigated shallow lakes (on data for 2000–2004 years)

Месяц	Температура рапы, °С		Содержание кислорода, мг/л		Прозрачность воды, м	
	колебания	средняя	колебания	среднее	колебания	средняя
I	–3–(–14)	–10,1	2,4–8,8	5,1	10–60	35
II	–5–(–15)	–10,2	1,3–7,7	4,0	20–45	34
III	–5–0	–3,3	1,5–14,9	6,5	20–70	42
IV	1–17	9,6	4,5–15,0	7,6	10–65	40
V	2–21	17,1	1,6–9,1	5,3	10–70	41
VI	14–36	23,3	0,8–12,8	5,2	10–110	53
VII	16–32	24,4	1,4–6,9	4,0	10–160	57
VIII	12–29	20,7	1,7–12,3	5,4	10–110	52
IX	12–22	15,9	1,7–12,8	5,2	10–60	44
X	2–12	5,6	1,8–11,2	5,9	25–80	52
XI	3–7	5,0	2,7–9,8	4,6	40–70	55
XII	–5–(–13)	–9,4	1,8–5,8	3,9	20–60	40

торый тянется с ноября по март, среднемесячная температура воды колеблется от 5,0 до –10,2 °С. Самая низкая зафиксированная температура отмечена в феврале и январе (соответственно –14 и –15 °С).

В Западной Сибири количество дней с температурой рапы выше 4–5 °С составляет в среднем 180, в пересчете на градусо-дни — около 2800–3400.

Более высокая температура рапы по отношению к температуре воздуха, наглядно показанная в табл. 6, объясняется особенностями теплоемкости рассолов. В летний период температура рассолов выше температуры воздуха и особенно температуры пресноводных водоемов, как из-за способности рассолов поглощать тепловые лучи лучше пресной воды, так и повышенного поглощения их черными илами. Слой пресной воды, образовавшийся на рапе после дождей, создает своеобразный «парниковый» эффект, сопровождаемый нагреванием нижних слоев рапы. В относительно глубоководных озерах из-за отсутствия конвекции температура на дне может быть ниже 0 °С даже в летний период [Дзенс-Литовский, 1968].

При снижении температуры в осенний и зимний периоды плотность поверхностной рапы увеличивается, и этот слой опускается на дно. Поскольку в соляных водах не действует закон наибольшей плотности воды при 4 °С, свойственный пресным водам, температура рассолов в зимний период может опускаться до –21,7 °С [Дзенс-Литовский, 1968]. В оз. Медвежье наименьшая зафиксированная температура составляла –19 °С [Озеро Медвежье..., 2001], поэтому температура рассолов в зимнее время всегда ниже температуры пресных водоемов, но из-за большой теплоемкости все же выше температуры окружающего воздуха. Известно [Дзенс-Литовский, 1968], что соленость 24,7 % является критической для образования льда. Из исследованных озер такая соленость в зимнее время в некоторые годы наблюдалась в озерах Эбейты и Малое и Большое Медвежье. Причем в

Таблица 6. Динамика среднемесячной температуры рассолов (°С) артемиевых озер за много-летний период

Table 6. Dynamics of monthly average temperature of brines (°C) in Artemia lakes for the long-term period

Озеро	Месяц											
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
<i>Относительно глубоководные озера Алтайского края</i>												
Большое Яровое ¹	—	—	—	6,6	13,4	19,4	21,7	20,7	14,9	9,0	—	—
Кулундинское ¹	—	—	—	11,8	16,3	20,5	21,8	19,1	12,4	4,7	—	—
Температура воздуха ^{2, 3}	-19,7	-18,4	-12,1	-1,3	9,8	20,5	21,8	19,1	12,4	1,0	-9,5	-17,0
	-18,9	-18,2	-10,6	3,0	12,5	18,9	20,8	17,6	11,8	3,0	-7,8	-15,9
<i>Мелководные озера Курганской области</i>												
Средние значения по 24 озерам	-11,3	-10,8	-3,8	10,6	17,0	21,9	24,0	21,1	16,2	5,3	4,7	-9,9
Температура воздуха ^{3, 4}	-17,0	-15,5	-9,0	2,5	11,0	17,0	18,6	16	10,5	2,0	-7,5	-14,5
	-17,7	-16,6	-8,6	4,1	12,6	17,2	19,1	16,3	10,9	2,4	-7,2	-14,3
<i>Мелководные озера Омской области</i>												
Эбейты и Ульжай	-14,0	-10,5	—	2,5	14,2	21,5	24,8	21,9	15,5	5,2	-6,0	—
Температура воздуха ^{3, 5}	-19,2	-18,2	-11,6	0,7	11,3	17,0	19,1	16,4	10,7	1,8	-8,6	-16,3
	-19,0	-17,6	-10,2	2,8	11,4	17,1	18,9	15,8	10,6	1,9	-8,5	-16,0

¹ По данным Алтайского филиала Госрыбцентра. ² Сляднев, 1965. ³ СНИП 23-01-99, 2000. ⁴ География..., 1993. ⁵ Агроклиматические ресурсы, 1971б.

¹ According to Altay branch of Gosrybcentr. ² Сляднев, 1965. ³ СНИП 23-01-99, 2000. ⁴ География..., 1993. ⁵ Агрохимические ресурсы..., 1971б.

2002–2003 гг. она была ниже. Зимой, за счет снижения точки замерзания рассола, артемиевые озера длительное время не покрываются льдом. Ледяной покров, если и образуется, то имеет небольшую толщину (15–20 см) и разрыхленную структуру. При этом рассол остывает в среднем до -10°C . Амплитуда колебаний абсолютных температур в зимнее время равна 10°C . В этот период открытые от снега и льда участки акватории озера наблюдались только в центре озер Медвежье и Эбейты.

В весенний период (март — май) отмечается большой разброс температуры (в целом 26°C): от -5°C в марте до 21°C в мае. Среднемесячные значения температуры в марте еще отрицательные (минус $3,3^{\circ}\text{C}$), в апреле и мае — положительные, соответственно $9,6$ и $17,1^{\circ}\text{C}$. Во второй половине апреля при положительной температуре воды акватория большинства обследованных озер полностью освобождается ото льда и снега.

Абсолютные значения температуры воды в летние месяцы находятся в пределах 12 – 36°C , среднемесячные: в июне — $23,3$, в июле — $24,4$, в августе — $20,7^{\circ}\text{C}$.

В осенний период температура воды значительно снижается и составляет: в сентябре — 12 – 22°C (в среднем $15,9^{\circ}\text{C}$), в октябре — 2 – 12 (в среднем $5,6$), в ноябре — 3 – 7°C (в среднем 5°C).

На рис. 12 представлена годовая динамика среднемесячных значений температуры воды за 2000–2004 гг. во всех исследованных мелководных озерах.

Из рисунка видно, что для всех озер в целом период существования артемий, ограниченный нижним температурным пределом (4–5 °С), длится с середины апреля до конца октября. Период оптимальных для роста и размножения температур приходится на 3 летних месяца. В 2000 г. темпе-

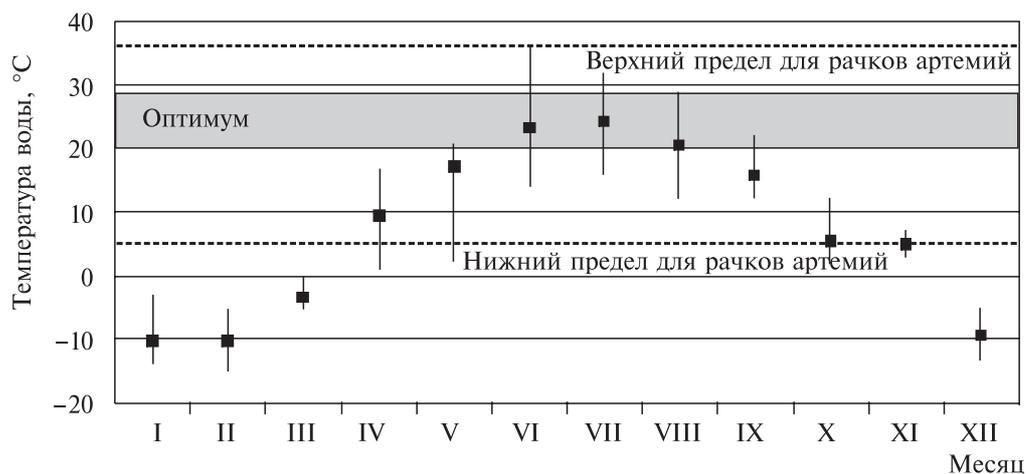


Рис. 12. Годовая динамика среднемесячных значений температуры в исследованных озерах за период с 2000 по 2004 г.

Fig. 12. Annual dynamics of average monthly values of temperature in the investigated lakes for the period from 2000 to 2004.

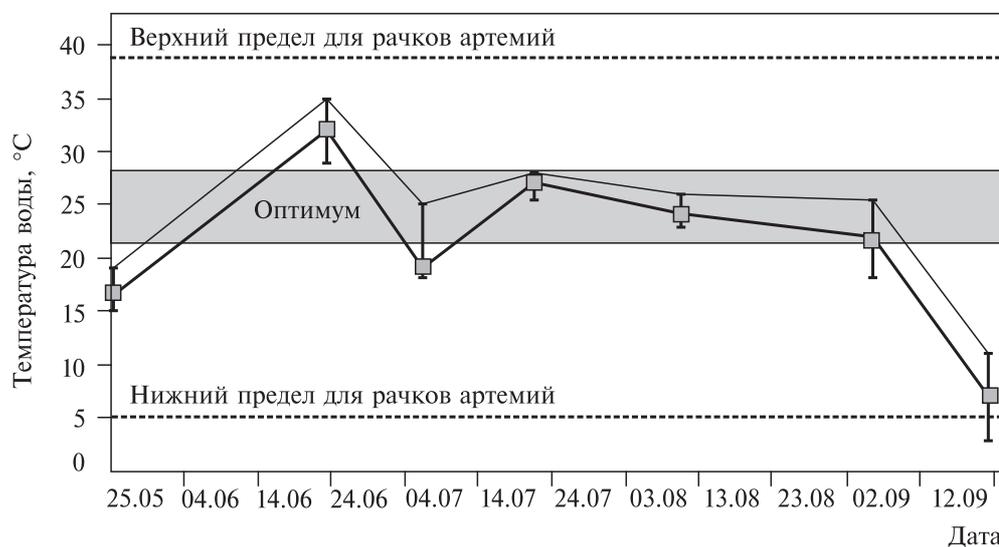


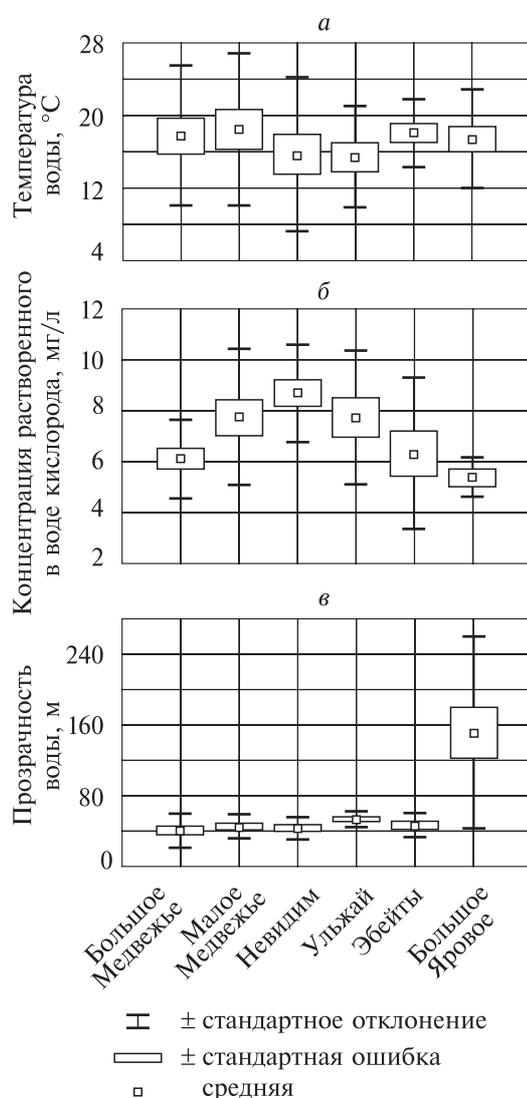
Рис. 13. Суточные изменения температуры воды на оз. Медвежье в 2000 г. в течение вегетационного сезона.

Fig. 13. Daily changes of water temperature in Medveje Lake in 2000 during the vegetative season.

ратура воды в озерах в июне достигла верхнего предела существования рачков.

На рис. 13 показан суточный размах колебаний температуры рапы в оз. Медвежье по данным за 2000 г. Наименьшая температура рапы наблюдалась в предутренние часы, наибольшая — в период с 15 до 18 ч. Максимальный размах колебаний суточной температуры, равный 9 °С, отмечен в сентябре. Относительно постоянная температура характерна для июля и августа (размах не превысил 4 °С).

Температурный режим относительно глубоководного озера Большое Яровое имеет свои особенности. Поверхностный слой рапы этого озера прогревается весной и охлаждается осенью медленнее, чем в мелководных



озерах (см. табл. 6). По данным Алтайского филиала ФГУП «Госрыбцентр» и ООО «Арсал» (от 03.07.01), температурная стратификация отчетливо прослеживается с увеличением глубины. Так, на глубине 0–0,5 м температура была равна 18,9 °С, 2,0 м — 18,3 °С, 3,5–4,0 м — 8,5 °С, 6,0 м — 3,1 °С, 8,0–9,0 м — минус 5,6 °С. Таким образом, в середине лета температура рапы на большой глубине имела отрицательные значения.

Сравнительный анализ температурных данных за 2002 г. показал (рис. 14, а), что температура поверхностного слоя воды в относительно глубоководном оз. Большое Яровое мало отличалась от температуры воды мелководных озер.

2.3.3. Кислородный режим

Известно, что содержание растворенного кислорода в рапе находится в обратной зависимости от солености и температуры. Это

Рис. 14. Среднесезонные значения температуры (а), концентрации растворенного в воде кислорода (б) и прозрачности воды (в) в 2002 г.

Fig. 14. Average seasonal values of temperature (а), concentration of dissolved in water oxygen (б) and transparency of water (в) in 2002.

означает, что с ростом концентрации солей в среде количество растворенного кислорода падает. Так, при температуре 25 °С в среде с соленостью 195 г/л концентрация 100%-го насыщения кислорода составляет 1,4 мг/л (для сравнения: в пресных водах — 8,2 мг/л).

В артемиевых озерах при отрицательных температурах воды в зимний период содержание растворенного в воде кислорода находилось в пределах 1,3–8,8 мг/л, при положительных температурах — 0,8–15,0 мг/л. Снижение содержания кислорода до 0,8 мг/л наблюдалось при прогреве рапы до 36 °С (июнь 2000 г.), а на отдельных станциях — даже до 0 мг/л. Как правило, содержание растворенного в воде кислорода не опускалось ниже 1,3–2,7 мг/л в течение всего года. Максимальное насыщение воды кислородом наблюдалось при наибольшем распреснении в апреле (7,2–15,0 мг/л).

На рис. 15 показано, что годовое содержание растворенного в воде кислорода было выше нижней границы нормального существования рачков (1,5 мгО₂/л). Среднемесячные значения растворенного в воде кислорода в целом за сезон в исследованных озерах были близки к оптимальным для развития и размножения рачков и находились в пределах 4,0 (в июле) — 7,6 (в апреле) мгО₂/л. Таким образом, при максимальном прогреве воды и наибольшей солености содержание растворенного в воде кислорода было минимальным. При наименьшей солености воды и относительно низких температурах среднемесячные значения кислорода были максимальными. Для подтверждения этой закономерности проведен корреляционный анализ, который показал наличие отрицательной достоверной связи средней силы между содержанием растворенного в воде кислорода и соленостью воды ($r = -0,393$, $n = 251$) и отсутствие связи между содержанием кислорода и температурой воды ($r = 0,067$, $n = 251$).

Размах колебаний концентрации растворенного в воде кислорода в течение суток в оз. Медвежье в 2000 г. в мае достигал 3,1 мг/л, в июне — августе — 1,0–2,3 мг/л, в сентябре — 0,7–0,9 мг/л (рис. 16). Сезон 2000 г. ха-

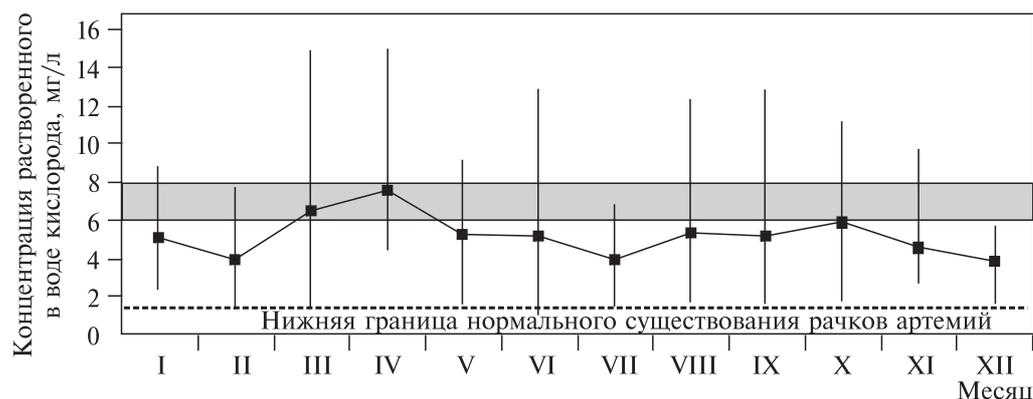


Рис. 15. Годовая динамика среднемесячных значений растворенного в воде озер кислорода за период с 2000 по 2004 г.

Fig. 15. Annual dynamics of average monthly values of dissolved in water oxygen for the period from 2000 to 2004.

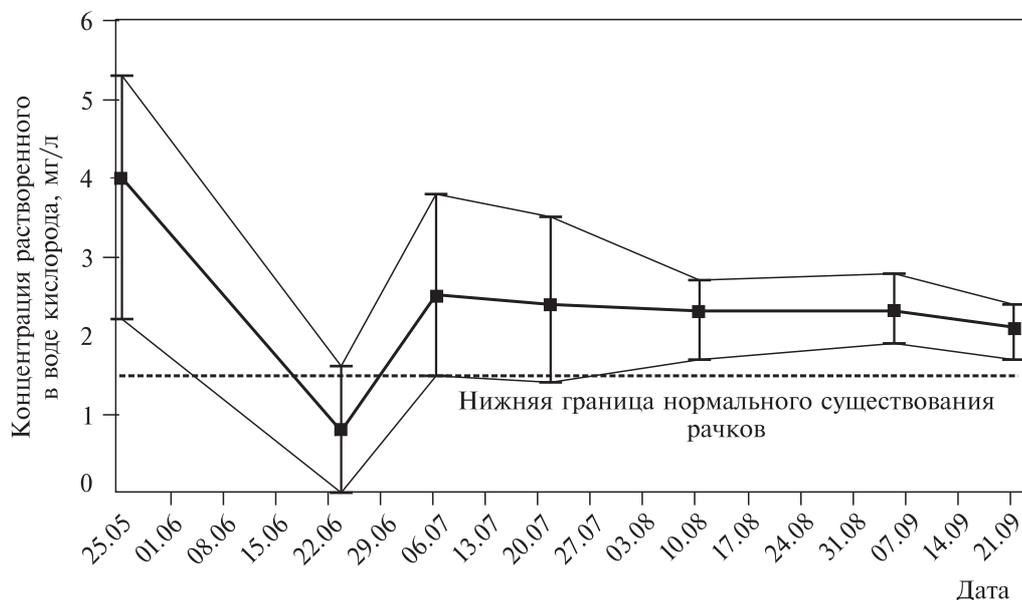


Рис. 16. Суточные изменения растворенного в воде кислорода в оз. Медвежье в 2000 г. в течение вегетационного сезона.

Fig. 16. Daily changes of dissolved in water oxygen in Medveje Lake in 2000 during vegetative season.

рактировался аномальным снижением кислорода в воде озер за пределы границы нормального существования рачков артемий в июне. Такое снижение концентрации кислорода в комплексе с высокими значениями температуры рапы (36°C и выше) привело к их гибели.

В относительно глубоководном оз. Большое Яровое, менее подверженном действию климатических факторов, подобной массовой гибели артемий в середине лета не наблюдалось. Кислородный режим здесь относительно стабильный. По многолетним данным Алтайского филиала ФГУП «Госрыбцентр», наблюдаемое содержание растворенного в воде кислорода находилось в пределах 2,1–6,5 мг/л, степень насыщения воды кислородом колебалась от 25 до 71 %.

Относительная стабильность кислородного режима в глубоководном озере наглядно представлена на рис. 14, б.

2.3.4. Прозрачность воды

Вода в озерах в основном была прозрачной. За весь период исследования прозрачность воды в мелководных озерах была в пределах 10–160 см. Среднемесячные показатели прозрачности равны 34–57 см (рис. 17), средние за сезон — 40–55 см. Если учесть, что глубина большинства мелководных озер составляет, как правило, 50–100 см, то прозрачность зачастую была до дна.

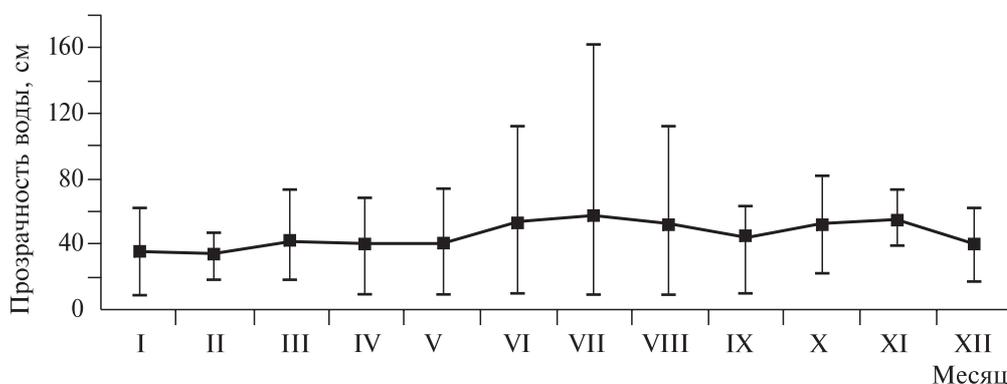


Рис. 17. Среднемесячные значения прозрачности воды в исследованных мелководных озерах.

Fig. 17. Average monthly values of water transparency in investigated shallow lakes.

Прозрачность воды в мелководных озерах с большим количеством органических веществ, скапливающихся на дне, и илов зависит от ветрового перемешивания. В солнечную погоду со слабым ветром вода, как правило, прозрачная. Во время сильного волнения прозрачность снижалась до 10 см. Фитопланктон из-за низкой биомассы не оказывал практически никакого влияния на этот показатель, за исключением тех случаев, когда его биомасса превышала 5 мг/л.

По данным Алтайского филиала ФГУП «Госрыбцентр», прозрачность воды глубоководного оз. Большое Яровое колеблется от 60 до 410 см и в среднем за сезон составляет 80–150 см.

На рис. 14, в представлены средние за сезон (2002 г.) значения прозрачности воды в мелководных озерах и оз. Большое Яровое.

2.4. Гидробиологическая характеристика озер

Материалом послужили результаты полевых гидробиологических исследований и лабораторных экспериментов, проведенных с 1995 по 2004 г. на соляных озерах Курганской, Омской, Челябинской, Тюменской областей, в Хакасии и Туве.

Комплексное обследование озер, включающее изучение абиотических (температура, кислород, состав ионов и прозрачность) и биотических (фитопланктон, зоопланктон и бентос) факторов, на большинстве озер осуществляли с периодичностью от 1 до 3 раз в год. На некоторых озерах региона проведен круглогодичный или сезонный мониторинг состояния популяций артемий.

Пробы зоопланктона и бентоса, как правило, отбирали в период весенней, летней и летне-осенней генераций рачков. На модельных озерах (Большое и Малое Медвежье, Вишняковское, Невидим, Эбейты) в период с мая 2000 г. по декабрь 2003 г. был проведен круглогодичный мониторинг

с частотой отбора проб 1–2 раза в месяц, в период с 2000 по 2004 г. на озерах Большое Курейное, Филатово, Ново-Георгиевское, Актобан, Ульжай, включая модельные в 2004 г. — сезонный мониторинг с частотой отбора проб 1–2 раза в месяц.

Пробы собирали и обрабатывали по общепринятым методикам [Киселев, 1956].

Пробы зоопланктона отбирали планктонной сетью Апштейна (размер ячеек 140 мк) в объеме 50 л или протягиванием от дна до поверхности (в глубоководных озерах) с 3–12 станций в зависимости от площади акватории. Пробы фиксировали 4%-м раствором формалина. При камеральной обработке рачков просчитывали в камере Богорова под биноклем МБС-10, разделяя по возрастным группам: цисты, науплиусы, ювенальные, предвзрослые, взрослые особи (самцы, самки с цистами и без цист). Численность цист и науплиусов просчитывали в 5–10 мл пробы в 2–3 повторностях с последующим пересчетом на весь объем пробы, взрослых особей — в чашках Петри полностью во всей пробе. Индивидуальную массу взрослых рачков определяли прямым взвешиванием на торсионных весах ВТ-500. Данные об индивидуальной массе науплиусов взяты из литературных источников [Хмелева, 1968]. Среднюю массу предварительно очищенных и высушенных в термостате при температуре 35 °С до воздушно-сухой массы цист определяли взвешиванием на аналитических весах Ohaus E02140.

Отбор бентосных проб проводили при помощи дночерпателя с площадью захвата грунта 0,01 м². Для отмывки пробы от грунта использовали мешок из капронового сита (размер ячеек 160 мк). Крупные организмы просчитывали и взвешивали по всей пробе. При камеральной обработке объем пробы доводили до 200–500 мл (в зависимости от ее количества). Численность цист подсчитывали в 2–10 мл в трех повторностях в камере Богорова под биноклем МБС-10.

За сезон для рачков артемий был принят период с середины апреля по середину октября, равный 180 дням, для планктонных и бентосных цист — с июня (начало откладывания цист рачками) по ноябрь. Среднесезонные значения по мониторинговым исследованиям определяли как средневзвешенную величину за весь сезон. Для популяций, в которых пробы отбирались реже (1–4 раза в сезон), данные приводили к среднесезонным путем умножения на коэффициент отклонения фактического параметра от среднего. Эти коэффициенты отклонения были определены по мониторинговым исследованиям за 5-летний период (2000–2004 гг.).

Пробы фитопланктона объемом 1,5–2 л концентрировали методом отстаивания до 10 мл. Сбор и обработку проб проводили по общепринятым методикам с использованием микроскопа Микмед-2 в камерах Горяева и Фукса — Розенталя [Киселев, 1956, 1969; Лаврентьева, Бульон, 1981; Manual..., 1986]. При определении биомассы фитопланктона использовались индивидуальные объемы клеток, рассчитанные нами с учетом геометрической формы и размеров по методу, предложенному И.А. Киселевым [1956]. Удельная масса водорослей была принята равной 1.

2.4.1. Фитопланктон

2.4.1.1. Флористический и структурный состав

Видовой состав фитопланктона соляных озер чрезвычайно беден. За весь период исследований в составе фитопланктона озер выявлено 58 видов и разновидностей, относящихся к 6 отделам водорослей (см. прил. 7, 8). Наиболее разнообразными были зеленые и диатомовые водоросли (22 и 20 таксонов соответственно), синезеленые находились на третьем месте (12 таксонов), меньше всего отмечено динофитовых, криптофитовых и желтозеленых водорослей (по 1–2 таксона).

В экологическом отношении фитопланктон представлен в основном солоновато-водным комплексом широко распространенных, истинно- и факультативно-планктонных видов, относящихся к β -мезосапробам.

Планктон каждого водоема характеризовался определенным комплексом водорослей и насчитывал в целом за сезон (см. прил. 9) от 1 до 15 видов (в среднем $6,06 \pm 0,31$; $C_v = 41,7\%$; $n = 64$). Индекс видового разнообразия по Шеннону был низким и находился в пределах $0,11$ – $2,7$ бит/мг.

Сходство альгофлоры было незначительным в целом для всех озер (35,7%) и имело большой разброс при попарном сравнении озер (18–96%; в среднем $52,4 \pm 0,4$; $n = 325$), что типично также и для альгофлоры пресноводных озер [Экологическая система..., 1985]. Относительно обособленными оказались видовые составы озер Лаврушино и Октябрьское (средние значения коэффициента Серенсена менее 0,4). Наибольшее сходство видового состава отмечено в озерах Собачье, Вишняковское, Актобан и Воскресенское (средние значения коэффициента Серенсена более 0,6).

Основная часть видов встречалась только в 1–2 (62% от всего списочного состава) или в 3–4 озерах (7%). Только 4 вида (*Amphora coffeaeformis*, *Nitzschia angustata*, *Dunaliella salina*, *Dunaliella viridis*) были встречены во всех, с небольшим исключением, озерах (см. прил. 7).

Методом кластерного анализа, по собственным данным (см. прил. 7), выделен большой кластер озер, имевших сходный видовой состав. На расстоянии объединения, равном 3,0, в этот кластер вошли 15 озер (см. прил. 10). Наиболее сходный видовой состав отмечен для озер Большое и Малое Медвежье (расстояние объединения 1,0). На расстоянии объединения от 3,0 до 3,5 к большому кластеру присоединились озера Сиверга, Требушинное, Соленое 18, Октябрьское, Эбейты, Большое Курейное. Самые обособленные видовые составы зарегистрированы в озерах Невидим, Сульфатное и Ульжай.

Фитопланктон озер Кулундинской степи (Алтайский край) отличался некоторым своеобразием. По бедности видового состава наблюдалось сходство с озерами Ишимской степи. В большинстве из них число видов фитопланктона не превышало 10. Особняком стоит самое крупное в регионе оз. Кулундинское, в котором видовой состав водорослей насчитывал 36 видов. Такое обилие объясняется попаданием в озеро водорослей при стоке рек Кулунда и Суетка [Соловов, Студеникина, 1990; Голубых и др., 2000; Соловов и др., 2001; Веснина, 2002; Yasuchenyа, 2002].

Состав видов озер Ишимской и Кулундинской степей весьма различался. По всему списку водорослей общими оказались только 13 видов, при этом коэффициент сходства не превысил 23%. В соляных озерах Кулундинской степи не отмечены такие обычные для озер Ишимской степи виды, как *Dunaliella salina* и *Dunaliella viridis*.

В количественном отношении в фитопланктоне всех озер преобладали, как правило, зеленые водоросли, второе и третье места занимали соответственно диатомовые и синезеленые (рис. 18 и 19).

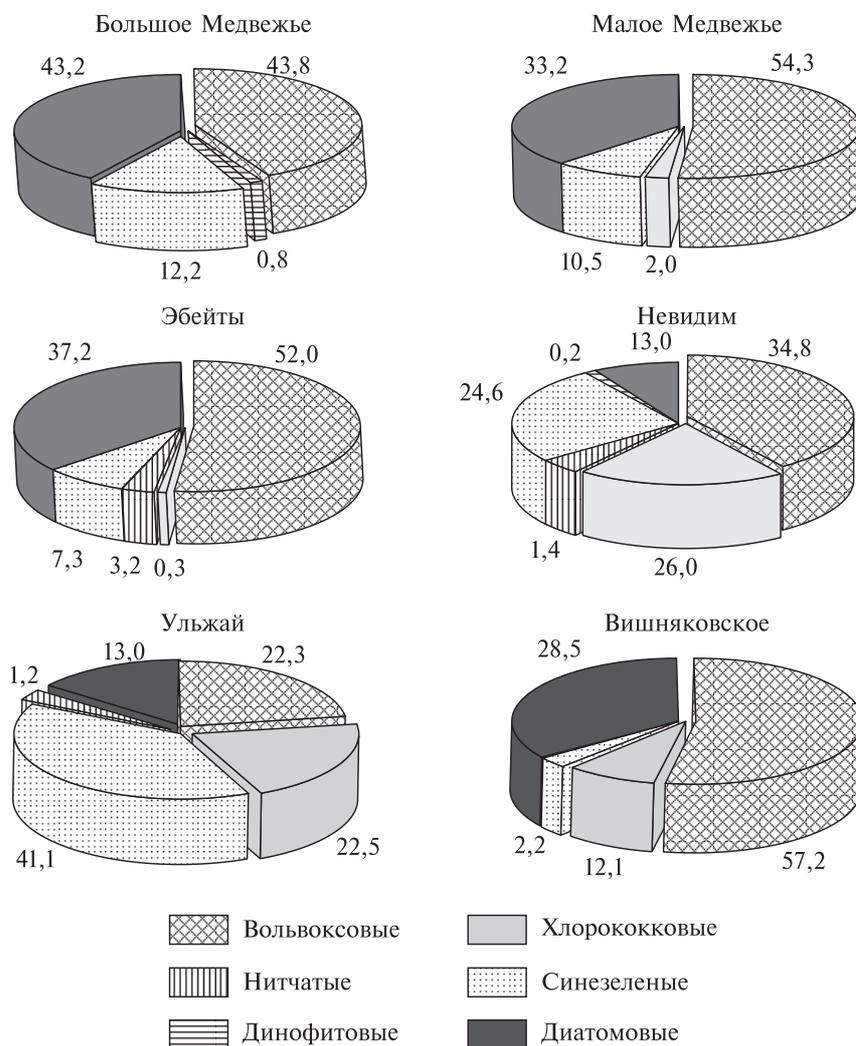
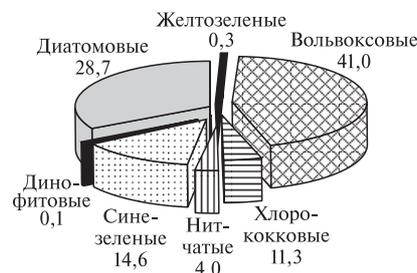


Рис. 18. Доля различных групп водорослей (%) в общей биомассе фитопланктона озер (по многолетним данным в вегетационный период).

Fig. 18. Share of different groups of algae in general biomass of phytoplankton (on the long-term data in vegetative period).

Рис. 19. Доля различных групп водорослей (%) в биомассе фитопланктона в целом для всех модельных озер (по многолетним данным, в вегетационный период).

Fig. 19. Share of different groups of algae (%) in phytoplankton biomass for all model lakes (on long-term data, in vegetative period).



За весь период исследований в фитопланктоне озер в вегетационный сезон по биомассе доминировали зеленые вольвоксовые водоросли из рода *Dunaliella*. Диатомовые водоросли *Nitzshia angustata* и *Amphora coffeaeformis*, как правило, сопутствовали доминантам. Редко среди доминантов были зеленые водоросли — *Schroederia setigera*, *Ankyra judayi*, *Chlamidomonas Reinhardtii*, *Korschikoviella gracilipes*, *Spermatozopsis exsultans*, *Cladophora globulina*, синезеленые — *Oscillatoria limosa*, диатомовые — *Amphora coffeaeformis*, *Nitzschia angustata*. Остальные виды встречались единично.

В фитопланктоне озера Кулундинское в количественном отношении преобладали нитчатые зеленые (*Cladophora glomerata*) и синезеленые (*Lyngbya martensiana*, *Lyngbya aestuarii*, *Lyngbya lutea* [Соловов, Студеникина, 1990; Веснина, 2002]).

В фитопланктоне озера Большое Яровое в разные годы весной доминировал один из видов синезеленых (*Lyngbya lutea*, *Lyngbya limnetica* и *Microcystis* sp.), на смену им приходила зеленая водоросль *Chlorococcum* sp. [Голубых и др., 2000; Соловов и др., 2001; Yasuchenyu, 2002].

2.4.1.2. Размерный состав

Длина клеток зеленых водорослей составляла 6–16 мкм, диатомовых — 10–45 мкм, длина трихомов синезеленых — 25–88 мкм. Таким образом, все встреченные виды в основном относятся к нанопланктону, т.е. имеют размер клеток в пределах 5–50 мкм. Известно [Manual..., 1986], что для питания артемий начиная с науплиальных стадий необходим корм, размеры которого не превышают 50 мкм, поэтому фитопланктон озер по размерному составу доступен для потребления рачкам артемий всех возрастных стадий, а по составу видов еще и высокоценен, так как большинство встреченных видов (диатомовые и зеленые) являются лучшим кормом для артемий [Dobbeleir et al., 1980; D'Agostino, 1980].

Объем клеток фитопланктонных сообществ (см. прил. 9) озер был в пределах 40–1256 мкм³ и в среднем составлял 225,0 ± 1,7 ($n = 75$, $C_v = 84\%$). В расчет не брались размеры клеток *Cladophora globulina*, объем которых составил в среднем 64 214 мкм³.

2.4.1.3. Динамика количественного развития фитопланктона

За период исследований наблюдаемая биомасса фитопланктона в озерах была в пределах 0,003–13,23 мг/л (см. прил. 9). Лишь в одном случае при вегетировании зеленой нитчатой водоросли *Cladophora globulina* биомасса фитопланктона в оз. Сиверга достигла в июне 1995 г. 116,7 мг/л.

Среднесезонные значения биомассы фитопланктона находились в пределах 0,01–11,38 мг/л, численности — 0,02–32,29 млн кл./л. На рис. 20 показаны среднемноголетние значения биомассы фитопланктона, которые свидетельствуют о его низком уровне развития. В целом за вегетационный сезон биомасса фитопланктона редко превышала 1 мг/л, что позволяет отнести эти озера к олиготрофным водоемам. Исключение составили только несколько озер, которые по шкале трофности [Трифенова, 1979; Китаев, 1984] можно отнести к мезотрофным (Ново-Георгиевское, Невидим и Ульжай) и даже эвтрофным (Требушинное и Воскресенское) водоемам. Однако значения биомассы фитопланктона в этих озерах весьма нестабильны (см. рис. 20) и могут различаться в разные годы на порядок.

Глубоководное оз. Большое Яровое по уровню количественного развития микроводорослей относится к олиготрофным водоемам. По данным Алтайского филиала ФГУП «Госрыбцентр», плотность фитопланктона в озере не превышала 5,5 млн кл./л, средняя за сезон биомасса мала и составляла приблизительно 0,02 мг/л. Исключением является 1999 г., когда численность фитопланктона возросла до 22 млн кл./л в июне и до 425 млн кл./л в сентябре [Голубых и др., 2000]. К сожалению, в этой работе не приведены данные по биомассе фитопланктона. Если же судить по доминирующему мелкоклеточному виду *Microcystis* sp., то биомасса водорослей в 1999 г. не превысила уровень, характерный для мезотрофного водоема.

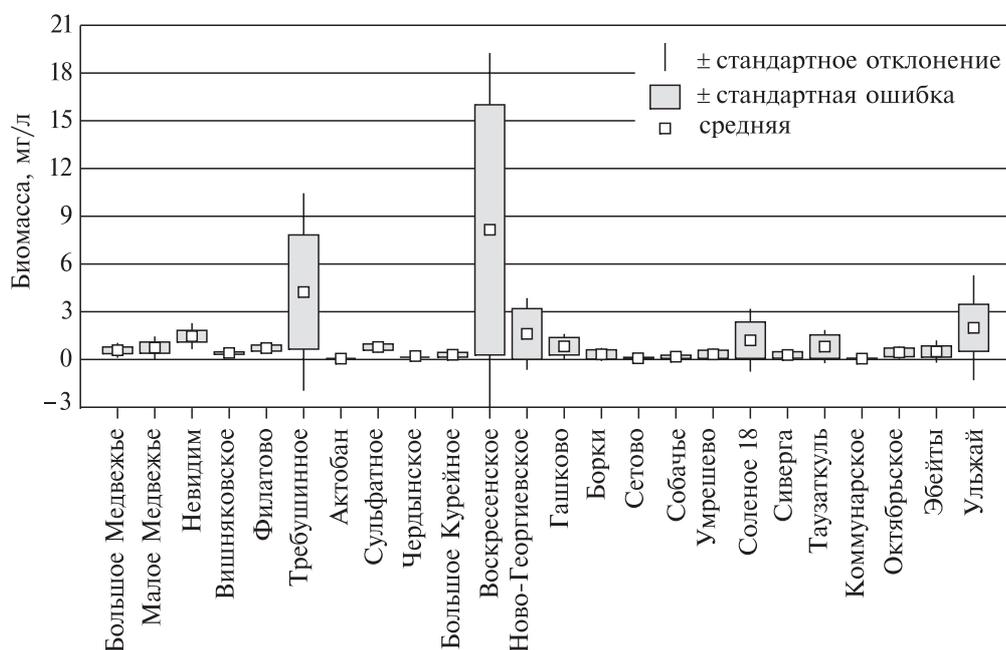


Рис. 20. Среднесезонные значения биомассы фитопланктона в исследованных озерах за ряд лет.

Fig. 20. Average seasonal values of phytoplankton biomass in investigated lakes for some years.

Количественное развитие фитопланктона оз. Кулундинского [Веснина, 2002], а именно численности в пределах 0,3–5,01 млн кл./л (в среднем 1,31) и биомассы — 0,29–9,59 мг/л (в среднем 2,74), свидетельствует о мезотрофном типе этого водоема.

В многолетней динамике развития фитопланктона (см. прил. 11) были отмечены некоторые тенденции изменения его биомассы:

- в 72 % случаев имела пики в весенний период (с апреля по май);
- в 88 % случаев в летние месяцы не поднималась выше 1 мг/л;
- в 71 % случаев в осенние месяцы существенно повышалась;
- в 82 % случаев снижалась до минимума в зимние месяцы (с декабря по февраль).

Представленная годовая динамика биомассы фитопланктона объясняется влиянием нескольких факторов. Максимальные ее значения весной обусловлены отсутствием потребителей фитопланктона и поступлением биогенов с водосборной площади. Последующее за этим резкое снижение плотности водорослей, вероятно, связано с появлением в планктоне эффективных фильтраторов — артемий. Осенний подъем биомассы фитопланктона приходится на период гибели рачков. Исследования фитопланктона в позднеосенний и зимний периоды показали, что, несмотря на снижение температуры воды (до $-10...-15^{\circ}\text{C}$), уменьшение светового дня и образование ледового покрова (в январе — феврале), вегетация микроводорослей продолжалась. Доминирующими видами в зимнем фитопланктоне озер были *Dunaliella salina*, *Dunaliella viridis*, *Schroederia setigera*, *Amphora coffeaeformis* и *Lingbya limnetica*.

Установлено [Дзенс-Литовский, 1968; Teodoresco, 1906], что в некоторых соляных озерах амплитуда годовых температур имеет огромный размах (от $-21,5^{\circ}\text{C}$ зимой до 75°C летом). Круглогодичная вегетация водорослей в таких водоемах, вероятно, связана с исключительной температурной толерантностью доминирующих в планктоне видов рода *Dunaliella*: от -30°C [Масюк, 1973] до 45°C у *Dunaliella salina* [Юркова, 1965] и 50°C у *Dunaliella viridis* [Baas-Becking, Lourens, 1929].

Анализ численности и биомассы водорослей на разных станциях показал, что пространственное распределение фитопланктона по акватории озер неравномерное. Биомасса и численность водорослей на различных станциях за одну дату, как правило, отличалась в 2–6 раз от средних по озеру значений. Коэффициент вариации (C_v) при этом находился в пределах 16–169 и в среднем был равен 72 %, что соответствует высокому уровню изменчивости плотности планктонных водорослей на акватории озер.

2.4.1.4. Первичная продукция фитопланктона

Критерием физиологической активности фитопланктона служат интенсивность выделения и поглощения кислорода водорослями, или интенсивность фотосинтеза и дыхания.

Изучение интенсивности фотосинтеза фитопланктона и деструкции органического вещества проводили путем экспозиции кислородных склянок в озере в течение суток [Винберг, 1960; Бульон, 1983]. *P/B*-коэффици-

енты фитопланктона рассчитаны с учетом того, что эффективная продукция составляет 80 % от валовой, оксикалорийный коэффициент равен 3,38 кал/мг O_2 [Винберг, 1970; Бульон, 1983], калорийность — от 0,6 до 1,0 кал/мг в зависимости от видового состава фитопланктона. Наименьшую калорийность (0,6 кал/мг сырого вещества) использовали в расчетах, если биомасса диатомовых водорослей составляла 100 % от общей, наибольшую (1 кал/мг сырого вещества) брали при удельной массе диатомовых менее 40 %. При 85-, 70-, 55%-м содержании диатомей от общей биомассы калорийность принималась соответственно 0,7, 0,8 и 0,9 кал/мг сырого вещества [Михеева, 1970; Терешенкова, 1983]. При расчетах также были использованы следующие переходные коэффициенты: 3,33 мг O_2 /мгС; 2,15 мгОВ/мгС (ОВ — органическое вещество); 0,3 мгС/мг O_2 и 0,65 мгОВ/мг O_2 [Бульон, 1983].

За период исследований продукция суточного валового фотосинтеза колебалась от 0,01 до 4,40 мг O_2 /л (табл. 7). Максимальные значения наблюдались, как правило, в июле — августе, минимальные — при низкой биомассе и численности водорослей в мае — июне и сентябре. Однако между

Таблица 7. Биомасса фитопланктона (*B*), средний объем клеток водорослей (*V*), валовая продукция (*A*), деструкция планктона (*R*), суточные *A/B*- и *P/B*-коэффициенты в исследованных водоемах

Table 7. Biomass of phytoplankton (*B*), average volume of algae cells (*V*), phytoplankton production (*A*), plankton destruction (*R*), the daily *A/B*- and *P/B*-coefficient in the investigated reservoirs

Дата	Номер станции	<i>B</i> , мг/л	<i>V</i> , мкм ³	<i>A</i>		<i>R</i>		<i>A/R</i>	<i>A/B</i>	<i>P/B</i>	Σ_i
				мг O_2 /(л · сут)							
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10		
<i>Оз. Большое Медвежье</i>											
23.05.2000	1	3,82	225	0,71	2,07	0,34	0,19	0,50	196		
	3	16,58	443	0,58	0,33	1,76	0,03	0,09	196		
23.06.2000	1	0,22	335	0,01	0,3	0,03	0,05	0,14	237		
	2	0,68	197	2,80	1,84	1,52	4,12	11,15	243		
06.07.2000	1	0,53	246	2,04	0,72	2,83	3,84	10,39	243		
	2	0,36	175	0,90	0,80	1,13	2,47	6,69	225		
21.07.2000	1	0,75	172	2,60	1,10	2,36	3,48	9,40	225		
	2	0,11	225	0,31	1,10	0,28	2,74	9,27	199		
10.08.2000	1	0,03	175	0,06	1,02	0,06	1,82	5,46	199		
	2	0,15	182	0,28	0,17	1,65	1,92	5,19	231		
05.09.2000	1	0,22	213	1,81	0,90	2,01	8,38	22,66	231		
	2	0,58	617	0,16	1,92	0,08	0,28	0,75	245		
21.09.2000	1	0,27	223	0,08	2,21	0,04	0,30	0,80	245		
	2	0,28	118	1,00	2,50	0,40	3,55	11,99	220		
04.08.2001	1	0,10	68	0,30	2,30	0,13	2,94	9,94	220		
	2	0,03	78	0,14	2,24	0,64	5,33	14,42	230		
<i>Оз. Малое Медвежье</i>											
23.05.2000	4	9,46	230	1,45	1,40	1,04	0,15	0,41	169		
	5	11,98	319	1,24	1,24	1,00	0,10	0,28	169		
06.07.2000	4	0,88	249	0,32	2,88	0,11	0,36	0,99	246		
	5	1,25	341	3,60	2,40	1,50	2,89	7,82	246		
21.07.2000	4	0,87	189	2,50	1,60	1,56	2,88	7,80	225		
	5	0,59	209	3,01	1,11	2,71	5,12	13,84	225		

Окончание табл. 7

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
10.08.2000	4	0,55	265	3,21	2,01	1,60	5,79	15,67	215
	5	0,50	295	2,50	1,50	1,67	4,96	13,41	215
05.09.2000	4	0,13	209	0,33	1,64	0,20	2,54	6,86	255
	5	0,31	368	1,04	1,71	0,61	3,31	8,96	255
21.09.2000	4	0,24	304	0,24	1,60	0,15	1,01	2,73	247
	5	0,56	439	0,26	1,43	0,18	0,47	1,26	247
21.06.2001	5	0,09	94	1,12	1,92	0,58	2,58	7,81	197
11.07.2001	4	0,03	98	0,10	2,60	0,04	2,94	7,95	199
	5	0,05	74	0,01	1,00	0,01	0,20	0,53	199
04.08.2001	4	0,02	41	0,08	1,40	0,57	4,71	12,72	210
	5	0,06	94	0,14	4,3	0,03	2,37	6,42	210
23.08.2001	4	0,01	333	0,01	0,56	0,02	1,11	5,01	236
<i>Оз. Вишняковское</i>									
02.06.2001	1	0,57	440	0,7	0,3	2,33	1,23	3,33	86
30.06.2001	1	0,17	268	0,38	1,3	0,29	2,22	6,01	125
25.07.2001	1	0,09	119	1,6	1,1	1,45	17,39	4,70	122
<i>Оз. Невидим</i>									
28.06.2001	2	2,81	193	2,0	4,08	0,49	0,71	1,93	95
	3	2,81	193	0,48	0,8	0,60	0,17	0,46	95
02.08.2001	2	4,33	169	1,3	2,5	0,52	0,30	0,81	108
	3	4,33	169	4,4	3,6	1,22	1,02	2,75	108
<i>Оз. Эбейты</i>									
20.05.2001	1	0,08	101	0,4	0,43	0,93	4,94	13,35	210
15.06.2001	1	0,16	81	1,28	2,48	0,52	7,95	21,50	285
<i>M</i>		1,61	226	1,10	1,64	0,87	2,82	6,82	204
<i>min</i>		0,01	41	0,01	0,17	0,01	0,03	0,09	86
<i>max</i>		16,58	617	4,40	4,30	2,83	17,39	22,66	285
σ		3,40	120	1,15	0,96	0,82	3,15	5,87	50
<i>C</i> , %		211	53	104	59	94	112	86	25

биомассой фитопланктона и продукцией суточного фотосинтеза связь очень слабая ($r=0,12$).

Известно [Михеева, 1983], что температурный оптимум большинства водорослей находится в пределах 15–20 °С, лишь у синезеленых водорослей он сдвинут в сторону повышения и находится между 20 и 30 °С. Температурный оптимум у наиболее распространенных видов фитопланктонного сообщества соляных озер *Dunaliella salina* и *Dunaliella viridis* колеблется от 20 до 32 °С [Юркова, 1965] и от 14 до 30 °С [Gibor, 1956] соответственно. Фотосинтетический температурный оптимум у видов рода *Dunaliella* несколько выше и приближается к 35 °С [Wegmann, 1968]. Этим, вероятно, объясняется, что фотосинтетическая активность в середине лета при наибольшем прогреве воды была максимальной даже при незначительной биомассе фитопланктона.

Минимальные значения фотосинтеза наблюдались при сильном прогреве воды в июне 2000 г. (см. табл. 7). Это привело к снижению содержания растворенного в воде кислорода в оз. Большое Медвежье почти до 0 и массовой гибели рачков артемий.

По средним значениям первичной продукции изученные соляные озера можно, согласно шкале трофности [Винберг, 1960; Бульон, 1983; Китаев, 1984], отнести к мезотрофным озерам.

Количество первичной продукции в целом за вегетационный сезон (с апреля по октябрь) достигало 18 (оз. Малое Медвежье, 2001 г.) — 112 мгС/л (оз. Невидим, 2001 г.) и в среднем по исследованным озерам составило $55,1 \pm 12,9$ мгС/л ($\sigma = 34,3$, $C_v = 62\%$, $n = 7$). Эти показатели также характеризуют исследованные озера как мезотрофные (рис. 21).

Деструкция органического вещества, эквивалентно связанная с дыханием всего планктонного сообщества в озере, менялась от 0,17 до

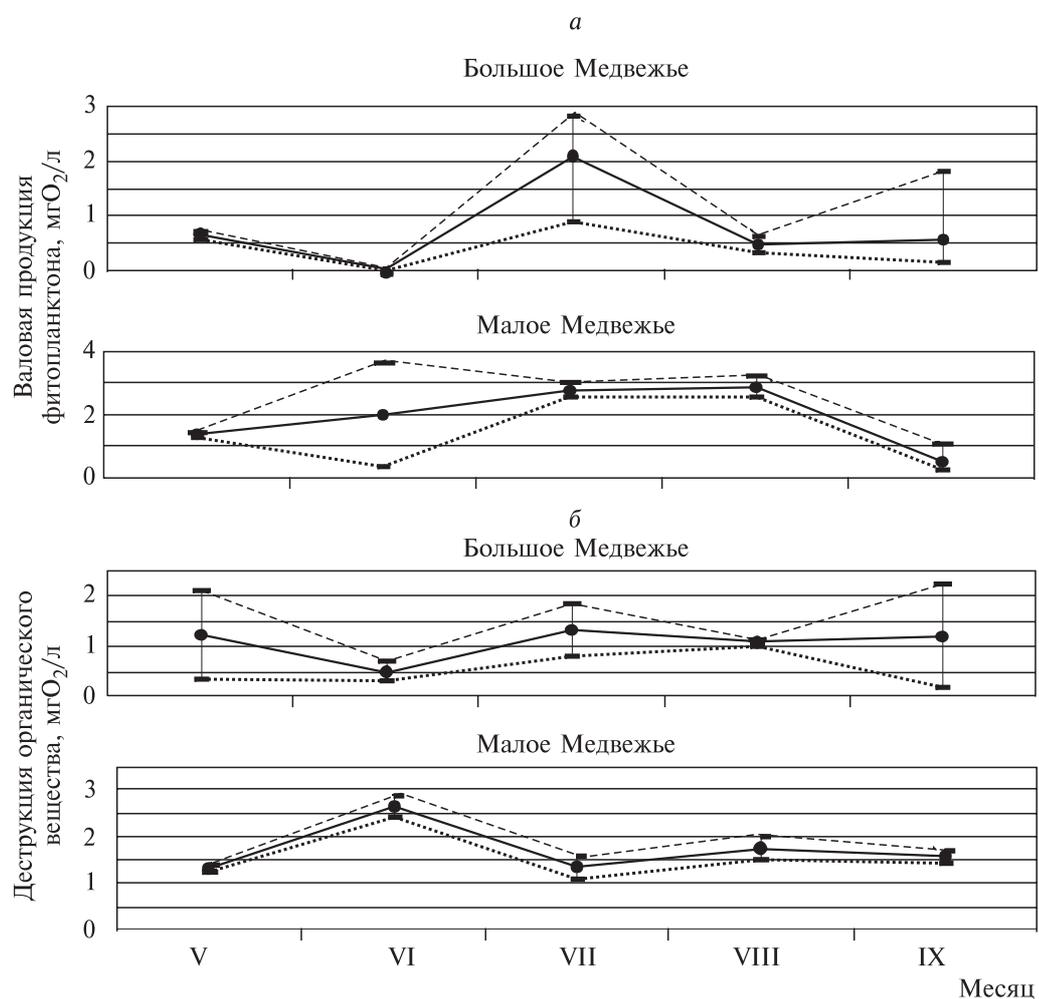


Рис. 21. Сезонная динамика валовой первичной продукции (а) и деструкции органического вещества (б) в озерах Большое и Малое Медвежье в 2000 г.

Fig. 21. Seasonal dynamics of total phytoplankton production (а) and destruction of organic matter (б) in Bolshoe and Maloe Medveje Lakes.

4,30 мгО₂/л (см. табл. 7). В сезонной динамике этого показателя не отмечено каких-либо закономерностей. Можно лишь констатировать, что при снижении интенсивности фотосинтеза в конце сентября, уровень деструкции органического вещества остался прежним и даже несколько увеличился.

Показатель эффективности продукционных процессов, выраженный через соотношение первичной продукции и деструкции органических веществ (A/R), изменялся в пределах 0,01–2,83 (см. табл. 7) и в среднем был меньше 1, что характерно для водоемов, где доля бактерий и их продукция сопоставимы с продукцией фитопланктона [Бульон, 1983].

Анализ функционирования фитопланктона по значениям удельного фотосинтеза (A/B) показал, что альгоценозы исследованных соляных озер ввиду их мелкоклеточности, определенного видового состава (особенно наличия вольвоксовых), а также, вероятно, по причине некоторых физиологических особенностей являются весьма высокопродуктивными. Так, суточные значения A/B -коэффициентов фитопланктона озер находились в пределах 0,03–17,39 и в среднем были равны 2,82 сут⁻¹, P/B -коэффициентов — соответственно в пределах 0,09–22,66 и 6,82 сут⁻¹.

При максимальных значениях P/B -коэффициентов в планктоне преобладали нанопланктонные формы из вольвоксовых и синезеленых водорослей. Коэффициент оборачиваемости биомассы (величина, обратная P/B -коэффициенту) для альгоценозов соляных озер в среднем составляет 0,15 сут. Подобная высокая скорость оборачиваемости биомассы фитопланктона отмечена также в некоторых пресноводных водоемах [Czeczuga, 1960; Jonasson, Kristiansen, 1967], а также в лабораторных исследованиях при выращивании некоторых мелкоклеточных диатомовых [Jorgensen, 1966]. Еще более высокая удельная суточная продукция (11,4–15,6) отмечена для жгутиковых *Chlamydomonas* sp. [Гутельмахер, 1973, 1974].

При анализе коэффициентов парной корреляции показателей функционирования фитопланктона было отмечено наличие слабой положительной связи между соленостью воды и удельным фотосинтезом ($r=0,30$). Кроме того, в наших опытах установлено, что между удельной фотосинтетической активностью водорослей и объемом клеток фитопланктонного сообщества существует обратная связь ($r=-0,40$). Это еще раз подтверждает тот факт, что мелкоклеточные сообщества являются наиболее продуктивными.

Фитопланктон из-за относительно низких значений биомассы, вероятно, не мог существенно влиять на изменение прозрачности. Об этом свидетельствует отсутствие тесной корреляции между этими величинами ($r=0,02-0,15$) на модельных озерах Большое и Малое Медвежье, Невидим и Вишняковское.

Таким образом, фитопланктон соляных озер беден по видовому составу, в экологическом отношении представлен галофилами и мезогалолами, по размерному составу относится к нанопланктону, в количественном отношении имеет низкую плотность, в физиологическом — высокопродуктивен.

2.4.2. Зоопланктон

За период исследований в планктоне соляных озер обнаружено 13 видов, принадлежащих в систематическом отношении к двум типам: членистоногие (Arthropoda) и круглые черви (Nemathelminthes). Из членистоногих — 6 представителей ракообразных (жаброногих — 2, веслоногих — 3, ветвистоусых — 1) и 3 вида личинок насекомых. Из круглых червей были встречены три вида коловраток и один вид нематод (см. прил. 12). Все встреченные виды относятся либо к галобионтам и галофилам (*Artemia*, *Cletocamptus retrogressus*, *Brachionus plicatilis*, личинки *Ephydra*), либо к видам с широкой экологической валентностью и встречаются как в пресных, так и в соленых водоемах. С увеличением солености воды число видов достоверно снижалось (рис. 22), повышалась роль артемий в сообществе и уменьшалась доля в общей биомассе других видов (рис. 23, 24). Вероятно, соленость выше 70–80 г/л является барьером для развития всех сопутствующих видов. Однако единично они встречались и при более высокой солености. Такие виды, как ветвистоусый рачок *Moina mongolica*, коловратки *Brachionus plicatilis* и *Epiphanes* sp., не встречались при солености выше 149 г/л. Встречаемость в озерах веслоногого рачка *Cletocamptus retrogressus* была ограничена соленостью 198 г/л, личинок Chironomidae — 213 г/л, личинок мухи-береговушки (сем. Ephydriidae) — 255 г/л. Крупный жаброногий рачок *Branchinecta media*, предположительно являющийся хищником, не встречался при солености выше 67 г/л и в 1995 г. был зарегистрирован в одном озере (Сиверга), в 2002 г. — в 6 (Сиверга, Филатово, Требушинное, Актобан, Воскресенское, Таузаткуль) и в 2003 г. — в 2 (Требушинное и Актобан). В маловодные годы ареал его значительно сокращался, в многоводные, наоборот, увеличивался. В высокоминерализованных озерах (Эбейты, Большое и Малое Медвежье, Большое Яровое, Малиновое) в

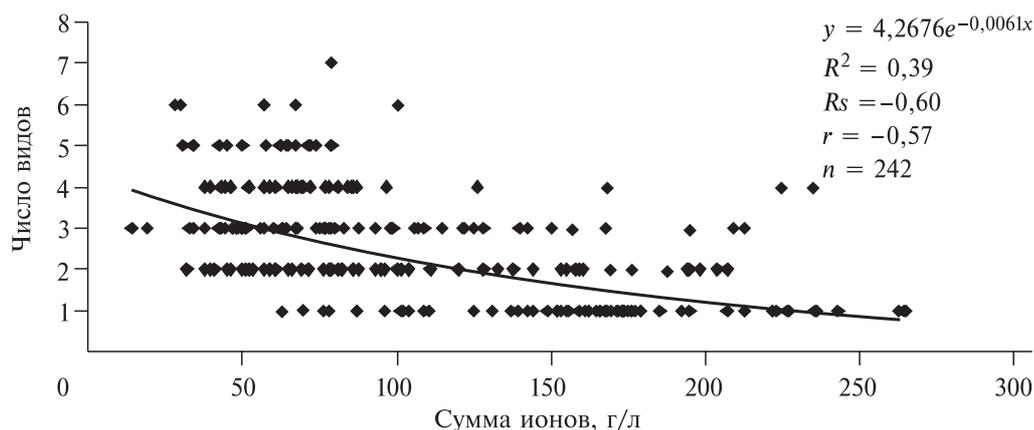


Рис. 22. Зависимость числа видов зоопланктона от солености воды в исследованных озерах за период с 1995 по 2004 г. (по усредненным данным за год).

Fig. 22. Dependence of zooplankton species number from salinity of water in the investigated lakes for the period from 1995 to 2004 (on the average data for one year).

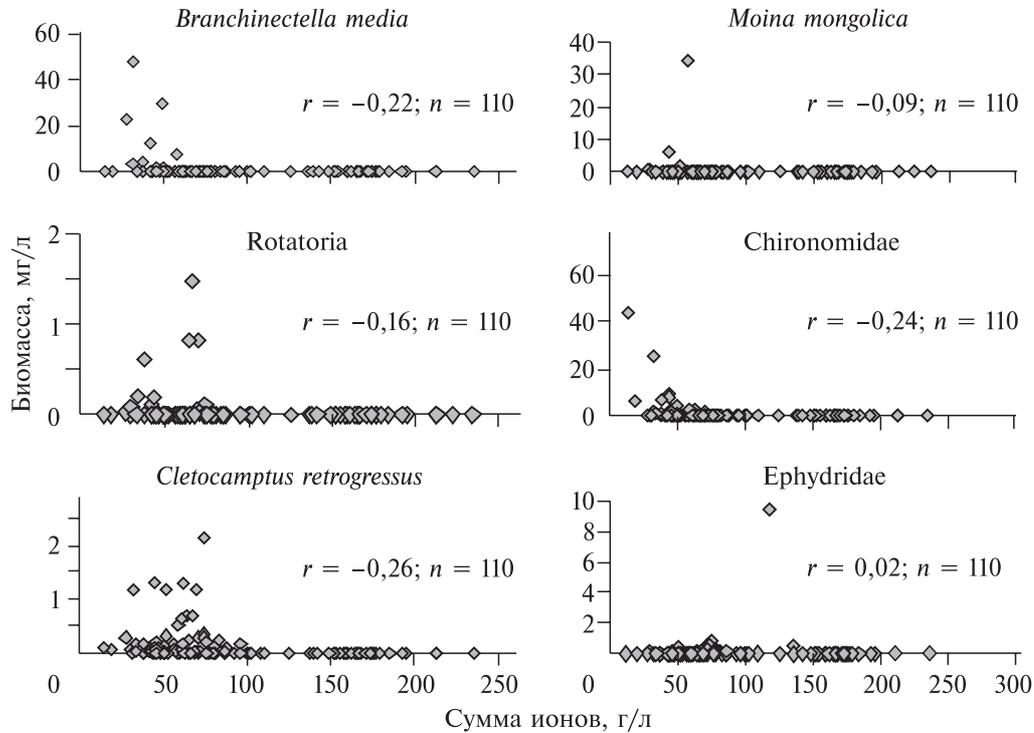


Рис. 23. Биомасса зоопланктона (без артемии) в озерах с различной минерализацией (по данным 1995–2004 гг.).

Fig. 23. Biomass of zooplankton (without Artemia) in lakes with different mineralization of water (according to data during 1995–2004).

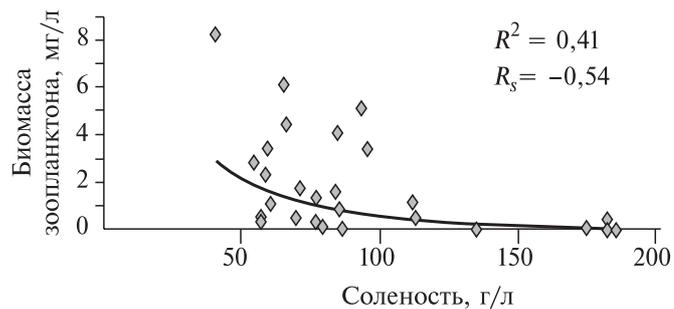


Рис. 24. Соотношение между биомассой зоопланктона (без артемии) и соленостью воды (по среднемноголетним данным).

Fig. 24. Ratio between biomass of zooplankton (without Artemia) and salinity of water (on average annual data).

планктоне присутствовал лишь галобионт из рода *Artemia*, остальные виды, если и встречались, то настолько редко, что можно считать, что артемия в этих озерах развивалась в монокультуре. Максимальная соленость, при которой отмечено наличие рачков артемий, достигала 299 г/л.

Корреляционный анализ между биомассой отдельных видов зоопланктона и соленостью среды показал наличие достоверной отрицательной связи для *Branchinectella media*, *Moina mongolica*, *Cletocamptus retrogressus*, личинок Chironomidae и коловраток и отсутствие достоверной связи для личинок Ephydriidae. Биомасса артемий и численность цист положительно реагировали на увеличение солености до 250 г/л (табл. 8).

По общей минерализации озер и по состоянию популяций артемий все изученные озера были разбиты нами на четыре класса [Литвиненко и др., 2004].

Анализ количественного развития артемий за весь период исследований показал, что в озерах из условно выделенного класса 1 ($\Sigma_{\text{и}} < 70$ г/л, в среднем по всем озерам $\Sigma_{\text{и}} = 51,4 \pm 1,5$ г/л) популяции артемий находятся в угнетенном состоянии из-за большого количества пищевых конкурентов, встречаемость которых составляла 100 %. Максимальная биомасса артемий в этих озерах не поднималась выше 85 г/м³. Средняя биомасса для всех озер этой группы была равна $8,56 \pm 1,36$ г/м³ (рис. 25).

В озерах класса 2 ($\Sigma_{\text{и}} = 71-150$ г/л в среднем по всем озерам $\Sigma_{\text{и}} = 100,1 \pm 2,0$ г/л) зарегистрированы рекордные значения максимальной биомассы рачков (401 г/л в оз. Солёный Кулат). Средние значения биомассы рачков по всем озерам этой группы были равны $32,74 \pm 5,71$ г/м³. Встречаемость пищевых конкурентов артемий (в основном *Cletocamptus retrogressus*, реже — личинки Chironomidae и коловратки) в этой группе озер была в пределах 65–75 %.

В озерах класса 3 ($\Sigma_{\text{и}} = 151-250$ г/л, в среднем по всем озерам $\Sigma_{\text{и}} = 193,4 \pm 2,9$ г/л) артемии развивались в монокультуре. Максимальная биомасса рачков не превышала 202 г/м³. Средние значения биомассы рачков составляли $22,15 \pm 4,23$ г/м³.

Таблица 8. Коэффициенты корреляций Спирмена между соленостью и биомассой различных видов зоопланктона

Table 8. Spearman's coefficients of correlation between salinity and biomass of zooplankton different species

Таксон	Объем выборки	R_s	$t(n-2)$	p
<i>Branchinectella media</i>	255	-0,32	-5,42	1,39E-07
<i>Moina mongolica</i>	252	-0,36	-6,00	6,81E-09
<i>Rotatoria</i>	253	-0,38	-6,42	6,66E-10
<i>Cletocamptus retrogressus</i>	290	-0,56	-11,59	9,34E-26
Личинки Chironomidae	298	-0,54	-10,90	1,77E-23
Личинки Ephydriidae	274	-0,11	-1,79	0,075264*
<i>Artemia</i>	297	0,16	2,69	0,007584
Цисты артемий	305	0,49	9,79	7,74E-20

* Корреляция недостоверна на уровне 0,05.

* Correlation is not significant at level 0,05.

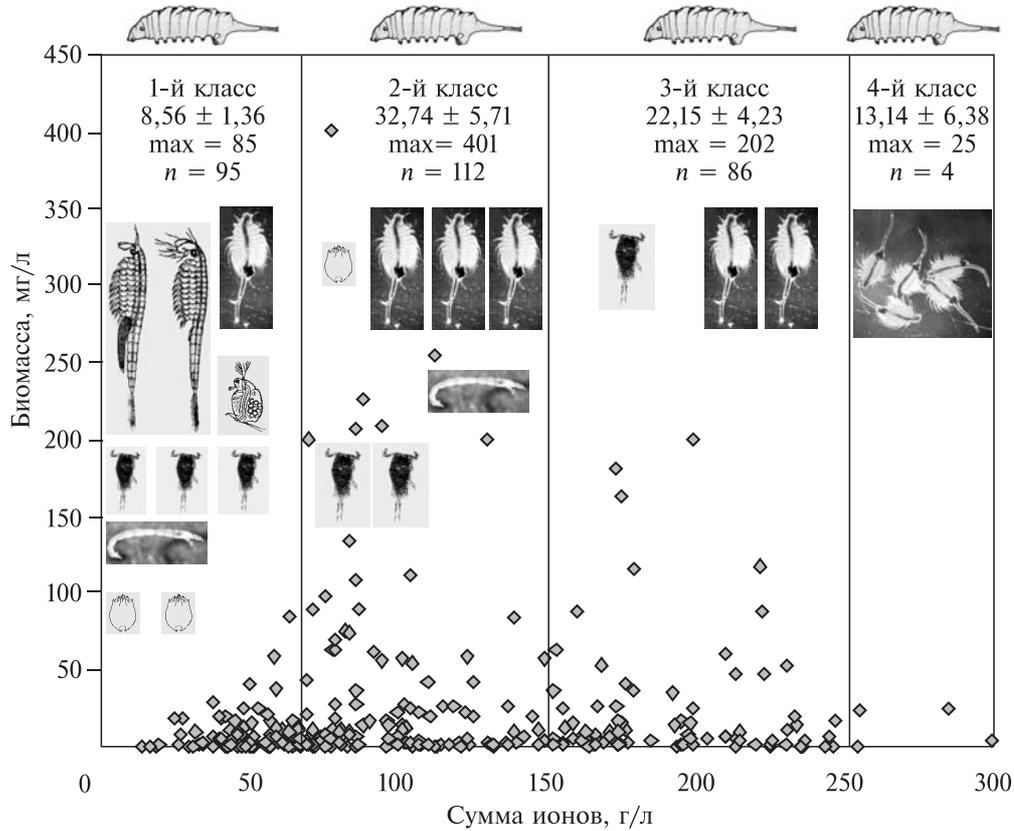


Рис. 25. Биомасса артемии в биоценозах соляных озер с разным уровнем солености.

Fig. 25. Biomass of *Artemia* in biocenosis of lakes with different water salinity.

Озера Эбейты (2001 г.), Малое и Большое Медвежье (2000 г.) отнесены к классу 4. Максимальная биомасса артемий в этот период не превышала 25 г/м^3 . Средние значения биомассы рачков составляли $13,14 \pm 6,38 \text{ г/м}^3$. Озеро Эбейты в 2002–2004 гг. распределилось и перешло в более продуктивный 3-й класс, при этом значения максимальной и средней биомассы артемий увеличились в 2002 г. соответственно в 1,9 и 1,7 раза, в 2003 г. — в 2,8 и 1,1, а в 2004 г. снизились по обеим биомассам в 1,5 раза.

Сравнительный анализ продуктивности артемий в разных классах солености показал, что имеются достоверные различия ($p < 0,05$) между 1-м и 2-м классом и между 1-м и 3-м, различие остальных выборок (1-й — 4-й, 2-й — 3-й, 3-й — 4-й, 2-й — 4-й) недостоверно.

Гипергалинные водоемы, к которым согласно общепринятой международной классификации [Beadle, 1969] относятся озера с соленостью выше 40‰, населены организмами с различной степенью адаптации к солености. Среди них встречаются три группы организмов: галоксены, галофилы и галобионты. Галоксены, попавшие в соленую воду случайно и выжив-

шие в ней, как правило, не дают высокой численности. Обычная соленость, при которой они могут встречаться — 25–30 ‰, предельная — 100 ‰ [Гусев, 1990]. Из нашего списка к ним можно отнести коловраток из родов *Hexarthra* и *Epiphanes*, веслоногого рачка *Diaptomus cyaneus*. Галофилы, преимущественно встречающиеся в воде с соленостью от 25 до 150 ‰ [Гусев, 1990], могут давать вспышку численности. К ним можно отнести *Brachionus plicatilis*, *Arctodiaptomus salinus*, *Cletocamptus retrogressus*, *Moina mongolica*, *Branchinecta media*. Галобионты, существующие только в условиях высокой солености, при солености более 150 ‰, как правило, в отсутствие конкуренции при достаточном количестве пищи могут процветать в монокультуре. Из списка видов к ним можно отнести только 2: артемию и личинку мухи-береговушки семейства Ephydriidae.

Существование обратной зависимости между соленостью (от пресной до гипергалинной) и видовым разнообразием зоопланктона — хорошо известный в науке факт [Иванова, 1990; Веснина, 2002; Carpelan, 1957; Hussainy, 1969; и др.]. В наших исследованиях при малой солености (до 70 ‰) совместно с артемией существовало не более 5 видов, при 70–150 ‰ их число сократилось до 3, выше 150 ‰ в планктоне из фауны существовал только один вид — представитель рода *Artemia*, в литорали встречался другой галобионт — *Ephydra* sp.

По нашим данным, соленостная граница распространения Cladocera находится в районе 150 г/л (130 ‰), Copepoda и личинок Chironomidae — 200 (167), личинок Ephydriidae — 250 (200), *Anostraca* — 300 г/л (230 ‰). Наши исследования позволили расширить представления о границах встречаемости некоторых групп зоопланктона. Так, для представителей Cladocera эта граница не превышала 50–110 ‰, Copepoda — 90–110 ‰ [Иванова, 1990; Moore, 1952; Hammer et al., 1975; Ramdani et al., 2001].

Таким образом, зоопланктон артемиевых озер весьма беден, число видов находится в обратной зависимости от минерализации воды. При солености более 150 ‰ фауна пелагиали озер представлена одним видом — представителем рода *Artemia*. Некоторые виды зоопланктона единично могут встречаться и при более высокой солености.

2.4.3. Зообентос

Зообентос озер был представлен личинками мухи-береговушки семейства Ephydriidae, эфиппиумами ветвистоусого рачка *Moina mongolica* и цистами артемий. Личинки мух-береговушек присутствовали в каждой третьей пробе в количестве от 10 до 200 экз./м², однако в некоторых озерах их численность достигала 500–600 экз./м² (Соленое 18, Гашково, июль, 2000 г.). В 17 % от числа всех озер в бентосе встречались эфиппиумы *Moina mongolica*, численность их при этом была в пределах от 80 до 390 экз./м². Донные цисты артемий встречались во всех озерах почти круглый год, их отсутствие было отмечено лишь в отдельных водоемах в зимние и весенние месяцы. Средняя по станциям численность цист была в пределах от 0 до 18,6 млн экз./м², биомасса — от 0 до 186 г/м². На отдельных станциях численность донных цист достигала 32 млн экз./м², или 320 г/м².

Глава 3

СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ СИБИРСКИХ ПОПУЛЯЦИЙ АРТЕМИЙ НА ОСНОВЕ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ И ГЕНЕТИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Видовая принадлежность артемий Западной Сибири ранее не исследовалась. До начала нового тысячелетия в публикациях отечественных ученых все популяции артемий были причислены к одному виду — *Artemia salina* L., 1758 [Соловов, Студеникина, 1992; Студеникина, 1999; Соловов и др., 1999; и др.]. Однако многочисленные исследования ученых всего мира (сначала морфологические, а также опыты по скрещиванию, позднее цитологические, биохимические и генетические) показали разобщенность видов рода *Artemia*. До полной их идентификации в озерах Западной Сибири мы используем для бисексуальных популяций только название рода *Artemia*, для партеногенетических — *Artemia parthenogenetica*.

3.1. Морфометрические показатели рачков и цист

3.1.1. Морфометрия цист

Практическая ценность цист артемий определяется морфометрическими параметрами. Поскольку их используют в основном в качестве стартового живого корма, то первостепенным параметром является доступность по размерам. Чем меньше цисты, тем меньше размеры науплиусов, тем доступнее корм для личинок разводимых гидробионтов. Наиболее ценными в этом отношении являются мелкие цисты *A. persimilis* и *A. franciscana*. При значительной толщине хориона (защитный внешний слой цист, пропитанный хитином и гематином) мелкие науплиусы могут выклеиваться из относительно крупных цист, поэтому важно знать не только диаметр цист, но и диаметр декапсулированных цист (цист с растворенным хорионом).

Изучение морфометрических параметров цист и науплиусов проведено на 12 сибирских популяциях (см. прил. 13).

Диаметр цист в среднем по популяциям колебался в пределах 241–289 мкм, диаметр декапсулированных цист — 218–264 мкм, толщина хориона — 3,9–12,5 мкм, длина только что выклюнувшихся науплиусов — 432–502 мкм. Сравнительный анализ с литературными данными по исследованным популяциям мира (диаметр цист — 224–320 мкм, диаметр декапсулированных цист — 207–296, толщина хориона — 4,7–11,2, длина науплиусов — 428–517 км) [Vanhaecke, Sorgeloos, 1980; Manual..., 1986] по-

казал, что размеры цист и науплиусов артемий сибирских популяций занимают промежуточное положение, за исключением толщины хориона, значения которой колебались от популяции к популяции в более широких пределах.

Наиболее мелкие цисты и науплиусы обнаружены в популяции оз. Ульжай, наиболее крупные — в оз. Актобан. Корреляция между диаметром цист и толщиной хориона оказалась слабой ($r=0,33$), между диаметром цист и длиной только что вылупившихся науплиусов — сильной положительной ($r=0,80$).

Таким образом, используя литературные данные [Abotzopoulos et al., 1998, 2002], можно заключить, что популяции артемий хорошо обособлены от вида *Artemia tibetiana* с достаточно крупными цистами и науплиусами (до 330 и 667 мкм соответственно) и от видов *Artemia tunisiana (salina)*, *A. persimilis*, *A. franciscana* — с мелкими цистами (в среднем 220–250 мкм).

3.1.2. Морфометрия половозрелых рачков

В качестве исходного материала для морфометрических исследований послужили половозрелые рачки артемий из естественных популяций и искусственно выращенные в лабораторных условиях. Инкубацию цист и выращивание рачков проводили по методике, описанной в «Инструкции по использованию артемий в аквакультуре» [Инструкция..., 2000]. Перед измерением рачков фиксировали в 4%-м растворе формалина. Камеральная обработка выполнена под микроскопом МБС-10, оборудованным окуляр-микрометром.

Анализ проводили по 15 морфометрическим признакам: *tl*, *al*, *cl*, *aw*, *de*, *ed*, *fl*, *fw*, *la*, *hw*, *ra*, *c/a*, *f/a*, *sf-r*, *sf-l*, из которых 13 пластических и 2 меристических (рис. 26).

3.1.2.1. Морфологическая характеристика рачков природных популяций

Исследования проводили в озерах Западной Сибири, Хакасии и Тувы по 8 параметрам (*tl*, *cl*, *al*, *c/a*, *fl*, *sf*, *f/a*, *fw*) с 1995 по 2002 г. Позднее, в период с 2002 по 2004 г. для возможности сравнения с литературными данными других исследователей были добавлены параметры *aw*, *de*, *ed*, *la*, *hw*, *ra* (см. прил. 14). Ежегодно обследовалось от 7 до 29 популяций (в сумме 125). Из всех рассмотренных популяций только 3 оказались бисексуальными (в оз. Танатар из Алтайского края и в двух озерах из Хакасии и Тувы), поэтому основная часть анализа проведена только по половозрелым самкам. Всего промерено более 5 тыс. рачков (не менее 30 из каждой популяции).

Средние значения морфометрических параметров артемий всех изученных сибирских популяций приведены в табл. 9. Наиболее вариабельными (C_v от 38 до 58 %) оказались фуркальные показатели, наименее (C_v от 10 до 13 %) — показатели *tl*, *la*, *de*, *ra*. Распределение изученных параметров в основном оказалось нормальным (рис. 27). Лишь для параметров *al* и *sf* от-

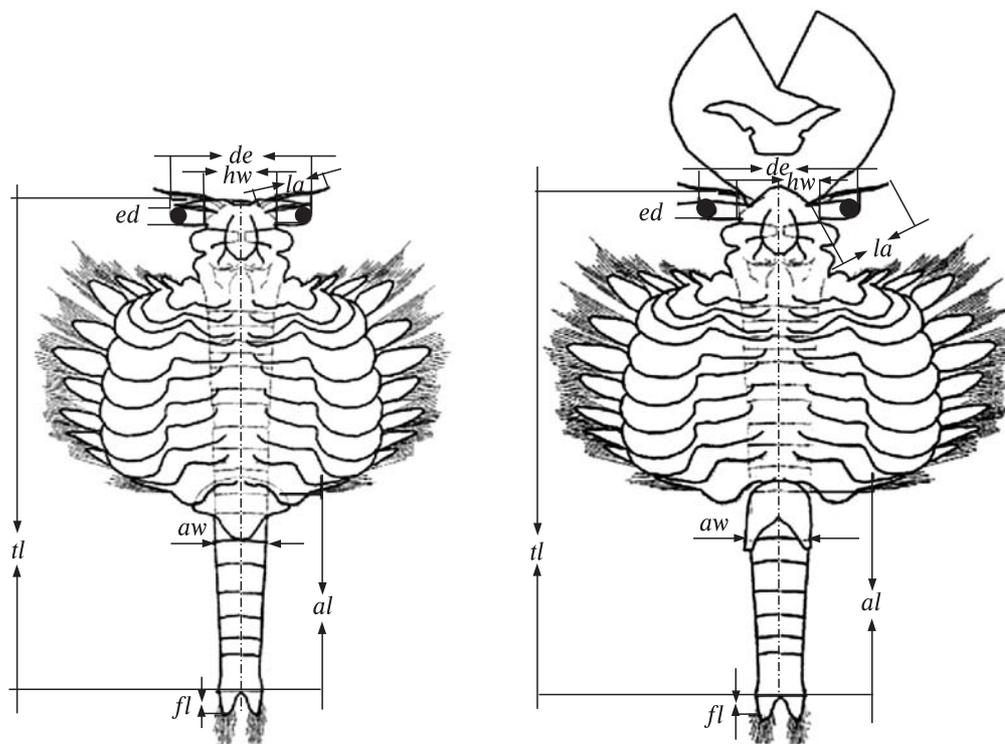


Рис. 26. Схема тела артемии с указанием морфометрических параметров.
Усл. обозн. см. в списке сокращений (с. 9).

Fig. 26. Scheme of Artemia body with the indication of morphometric parameters.
Symbols look in list of reductions (p. 9).

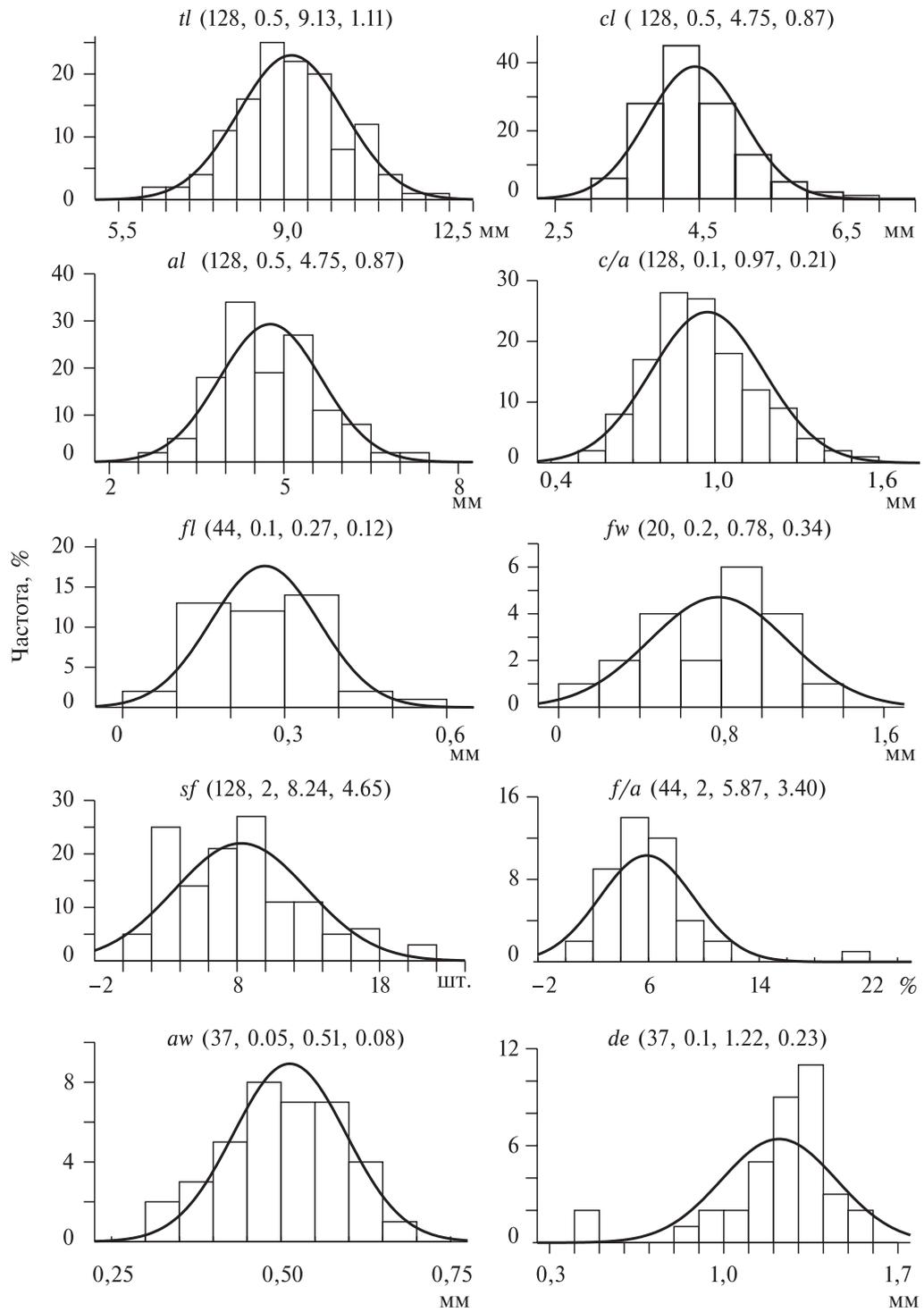
мечена положительная асимметрия, для *de* и *f/a* — отрицательная. В распределении параметров *f/a* и *de* наблюдался положительный эксцесс.

Изучение живых систем предполагает выявление корреляционных взаимосвязей морфометрических признаков не только с различными факторами окружающей среды, но и непосредственно между самими признаками, отношения между которыми неодинаковы. Морфометрические параметры находятся в определенной зависимости друг от друга, при изме-

Таблица 9. Морфометрические параметры рачков сибирских популяций артемий

Table 9. Morphometric parameters of shrimps of Siberian Artemia populations

Параметр	min	max	<i>M</i>	σ	<i>C_v</i> , %	Параметр	min	max	<i>M</i>	σ	<i>C_v</i> , %
<i>tl</i> , мм	6,30	12,28	9,13	1,11	12	<i>aw</i> , мм	0,33	0,68	0,51	0,08	16
<i>cl</i> , мм	3,16	6,77	4,43	0,66	15	<i>de</i> , мм	0,90	1,54	1,24	0,16	13
<i>al</i> , мм	2,70	7,04	4,73	0,84	18	<i>ed</i> , мм	0,11	0,29	0,20	0,04	20
<i>la</i> , мм	0,61	1,00	0,79	0,11	13	<i>sf</i> , шт.	0,15	21,40	8,24	4,65	56
<i>fl</i> , мм	0,08	0,51	0,26	0,10	38	<i>f/a</i> , %	1,34	21,97	5,87	3,40	58
<i>fw</i> , мм	0,10	1,40	0,78	0,34	43	<i>ra</i> , %	35,44	64,12	51,51	5,38	10
<i>hw</i> , мм	0,36	1,01	0,65	0,16	25	<i>c/a</i>	0,56	1,58	0,97	0,21	21



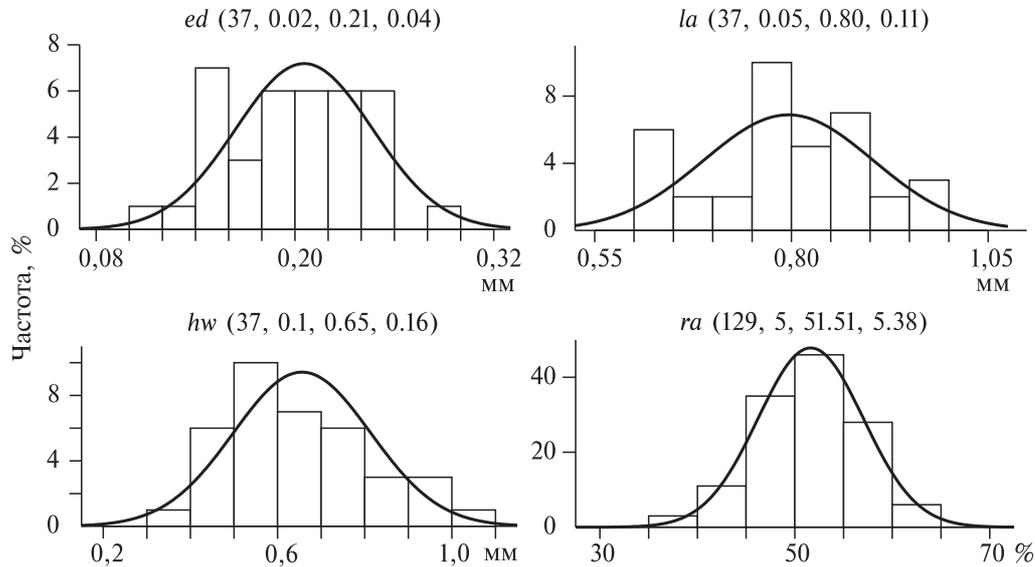


Рис. 27. Гистограммы распределения средних морфометрических показателей половозрелых самок артемии в 29 популяциях в нескольких сезонах.

В скобках: число анализируемых популяций, шаг на гистограмме, средняя, стандартное отклонение.

Fig. 27. Histograms of distribution of average morphometric parameters of Artemia adult females among 29 populations in several seasons.

In brackets: number of analyzed populations, step on the histogram, average, a standard deviation.

нении одних изменяются и другие. Можно выделить группы наиболее сильно или слабо коррелирующих признаков. Нами выполнен расчет парных коэффициентов корреляции между исследованными параметрами артемии.

Корреляционный анализ основных морфометрических параметров артемии представлен в табл. 10. В таблице не приведены индекс c/a (поскольку он в основном соответствует индексу ra) и число щетинок на левой фурке. Между числом фуркальных щетинок на правой и левой фурках существует очень сильная, близкая к функциональной связь ($r=0,95$).

Между анализируемыми признаками обнаружена разная степень сопряженности. Длина тела рачков находится в очень сильной положительной корреляции с длиной абдомена $r=0,91$, в значительной корреляции с длиной цефалоторакса и индекса ra ($r=0,55$ и $0,54$) и в слабой связи с длиной первой антенны ($r=0,44$). Все остальные достоверные связи длины тела с параметрами оказались отрицательными: значительные с индексом f/a ($r=-0,60$), слабые с длиной фурки ($r=-0,40$) и числом щетинок ($r=-0,46$). Корреляционные индексы длины тела с остальными показателями указывают на отсутствие достоверной связи (aw , de , ed , hw).

Близкая к функциональной отмечена связь между длиной фурки и индексом f/a ($r=0,94$).

Сильная связь отмечена между индексом *ra* и рядом показателей: *al* ($r=0,82$), *fl* ($r=-0,73$), *sf-r* ($r=-0,77$) и *f/a* ($r=-0,78$), а также между *f/a* и *al* ($r=-0,73$).

Значительная связь ($r=0,5-0,7$) наблюдается между *cl* и *aw* ($r=0,65$), *cl* и *hw* ($r=0,54$), *al* и *fl* ($r=-0,58$), *al* и *sf-r* ($r=-0,68$), *al* и *f/a* ($r=-0,73$), *fl* и *sf-r* ($r=0,67$), *fl* и *aw* ($r=0,58$), *sf-r* и *f/a* ($r=0,66$), *sf* и *aw* ($r=0,52$), *aw* и *ed* ($r=0,67$), *aw* и *ra* ($r=-0,55$), *la* и *ed* ($r=0,60$).

Отсутствуют связи между показателями: *cl* и *f/a*, *al* и *ed*, *al* и *de*, *al* и *hw*, *sf-r* и *de*, *f/a* и *de*, *f/a* и *la*, *la* и *de*, *ra* и *la*. Остальные связи слабые, есть среди них и недостоверные.

Меньше всех коррелируют с другими признаками параметры *de* и *ed*, соответственно связи достоверны в 8 и 25 % случаях. Больше всех коррелируют с другими признаками *aw* (в 75 % случаев) и ряд показателей: *tl*, *fl*, *sf-r* (в 67 % случаев).

В целом сопряженность признаков между собой оказалась сильной и очень сильной в 53 % от всех сравниваемых пар, слабой — в 35 % и отсутствовала — в 12 %.

В литературе есть данные о наличии положительной связи между длиной тела и длиной первой антенны, а также длиной абдомена, шириной абдомена, шириной головы и фуркальными характеристиками [Pilla, 1992]. Особенность роста рачков исследованных российских популяций артемий заключалась в том, что длина тела отрицательно коррелировала с длиной фурки и числом фуркальных щетинок. Причем последняя закономерность прослеживалась в популяциях рачков в разные вегетационные сезоны.

Таким образом, следует отметить, что корреляционный анализ основных морфометрических показателей рачков исследованных популяций выявил наличие связи между признаками на том или ином уровне. Корреляционные коэффициенты варьировали от 0,00 (длина абдомена и рас-

Таблица 10. Корреляционная матрица морфометрических параметров
Table 10. Correlation matrix of morphometric parameters

Пара-метр	<i>tl</i>	<i>cl</i>	<i>al</i>	<i>fl</i>	<i>sf-r</i>	<i>f/a</i>	<i>aw</i>	<i>de</i>	<i>ed</i>	<i>la</i>	<i>hw</i>	<i>ra</i>
<i>tl</i>	1,00	0,55	0,91	-0,40	-0,46	-0,60	0,14	0,11	0,14	0,44	0,15	0,54
<i>cl</i>		1,00	0,17	0,21	0,25	0,03	0,65	0,25	0,25	0,45	0,54	-0,38
<i>al</i>			1,00	-0,58	-0,68	-0,73	-0,15	0,00	0,03	0,29	-0,08	0,82
<i>fl</i>				1,00	0,67	0,94	0,58	0,14	0,42	0,19	0,26	-0,73
<i>sf-r</i>					1,00	0,66	0,52	0,06	0,28	0,18	0,45	-0,77
<i>f/a</i>						1,00	0,40	0,04	0,27	-0,01	0,15	-0,78
<i>aw</i>							1,00	0,30	0,67	0,45	0,46	-0,55
<i>de</i>								1,00	0,13	0,07	-0,45	-0,12
<i>ed</i>									1,00	0,60	0,12	-0,22
<i>la</i>										1,00	0,41	-0,01
<i>hw</i>											1,00	-0,32
<i>ra</i>												1,00

Примечание. Жирным шрифтом обозначены достоверные связи при $p < 0,05$.
Note. The significant connections are printed with bold type at $p < 0,05$.

стояние между глазами), что означает отсутствие связи, до 0,95 (число щетинок на правой и левой фурках), что означает наличие функциональной корреляции.

Сравнение некоторых показателей роста исследованных нами популяций артемий с данными других авторов показало следующее:

— партеногенетические популяции артемий Югославии [Majić, Vukadin, 1987] при сравнении с популяцией оз. Вишняковское (соленость около 100–120 ‰) оказались схожими по многим признакам, за исключением количества щетинок на фурке;

— партеногенетические популяции рачков из Индии [Basil et al., 1987] имели длину ($9,5 \pm 0,5$ мм), близкую к таковым из сибирских популяций;

— партеногенетические популяции артемий Алтайского края, Крыма и Казахстана [Воронов, 1979; Соловов, Студеникина, 1990] имели близкие значения длины тела и отношения c/a с рачками исследованных нами популяций. Для уменьшения влияния солености сравнение проводили по пяти градациям солености (см. прил. 15). Оказалось, что популяции из Крыма, Казахстана и Алтайского края в 54 % случаев имели сходные с исследованными нами популяциями значения tl и c/a . Однако в озерах Мойнакское и Джарылгач (Крым) и Большое Яровое (Алтайский край) отмечены более высокие показатели tl , а в озерах Северо-Западное (Казахстан) и Кучукское (Алтайский край) — более низкие показатели tl , чем в исследованных нами популяциях. В наших исследованиях значения c/a были выше, чем в озерах Поповское, Джарылгач (Крым) и Большое Яровое (Алтайский край), и ниже, чем в озерах Горбатое и Южное (Казахстан).

Сравнительный анализ партеногенетических популяций Сибири показал, что популяции артемий сильно различаются по морфометрическим признакам даже в пределах одной градации солености. Так, коэффициенты вариаций (C_v) по tl находились в пределах 0,3–18,9 % (в среднем 8,5 %), по c/a — 6,3–43,8 (в среднем 22,6 %).

Анализ морфометрических параметров взрослых рачков артемий в период, охватывающий шесть сезонов (1995–1997, 2000–2002), проводили по пяти показателям: tl , cl , al , c/a , sf . Нами проанализировано 98 случаев (среднепопуляционные значения по сезону). Была поставлена задача по комплексу признаков выявить наличие генеральных совокупностей и объяснить причину их существования. Для ее решения выбран метод кластеризации. Наиболее широко применяется невзвешенный парно-групповой метод, в котором используется арифметическое среднее. Этот метод определяет межкластерное расстояние как среднее всех попарных расстояний между членами двух кластеров [Вейр, 1995]. В качестве интегрирующего анализа нами применен этот метод.

Кластерный анализ (см. прил. 16) показал достаточно большую дистанцию объединения артемий с другим видом жаброногих рачков *Branchinectella media* (оз. Сиверга, 2000 г.). В ходе анализа популяций артемий выявлено два больших кластера — А ($n=72$) и Б ($n=26$) и в каждом кластере — по два подкластера: А₁, А₂ и Б₁, Б₂. Поскольку известно о влиянии солености на пропорции тела артемий, нами были рассчитаны

среднестатистические значения минерализации среды обитания рачков, объединенных в эти кластеры. В кластере А соленость воды была в пределах 38–292 г/л, в среднем 129, $\sigma = 65$; в кластере Б — 28–140 г/л, в среднем 73, $\sigma = 30$. Между этими кластерами отмечены достоверные различия солёности на высоком уровне значимости. В подкластере А₁ средняя солёность равна 184 г/л, $\sigma = 63$; в подкластере А₂ — 98 г/л, $\sigma = 41$. Между этими подкластерами также выявлены достоверные различия солёности на высоком уровне значимости. Выделенные подкластеры в кластере Б слабо и недостоверно различались по солёности: Б₁ — 81,0 г/л, $\sigma = 19$, Б₂ — 72 г/л, $\sigma = 32$. Кроме того, минерализация в озерах из кластера Б достоверно отличалась от подкластеров А₁ и А₂.

Таким образом, анализ кластеров показал наличие трех достоверно отличающихся друг от друга сгруппированных по солёности случаев: первая группа объединяет озера с высокой солёностью (А₁), вторая — со средней (А₂), третья — со слабой (Б). Эти данные подтверждают определяющее влияние солёности на пропорции тела артемий. Кроме того, популяции артемий одного и того же водоема в разные сезоны входили в разные кластеры. В разделении кластеров также не прослеживается влияние географического расположения озер, хотя проанализированные водоемы находятся на значительном удалении друг от друга (от Урала до Алтая).

С 2002 по 2004 г. выполнены мониторинговые исследования морфометрических параметров популяций артемий озер Курганской (Большое и Малое Медвежье, Ново-Георгиевское, Невидим, Чердынское и Большое Курейное) и Омской областей (Ульжай и Эбейты). Классифицируя исследованные модельные озера по значениям общей минерализации и состоянию популяции артемий (разд. 2.4.2), их условно разделили на три группы. К низкоминерализованным с солёностью менее 70 г/л (1-й класс озер) отнесли озера Невидим, Ново-Георгиевское и Большое Курейное, к среднеминерализованным с солёностью 71–150 г/л (2-й класс) — озера Чердынское и Ульжай, к высокоминерализованным (3-й класс) с солёностью 151–250 г/л — Большое и Малое Медвежье и Эбейты.

Если в целом оценить характер изменения признаков за 3 года исследований (см. прил. 17), то можно отметить отсутствие какой-либо закономерности. Однако по большей части наблюдений границы варьирования оказались более широкими во 2-й и 3-й годы исследований. Наблюдала два противоположных направления изменений признаков. Значения длины тела, длины абдомена и индекса *га* характеризовались снижением показателя в 2003 г. (см. прил. 14). Сезонные значения остальных признаков (ширина абдомена, ширина головы, расстояние между глазами, диаметр глаз, число щетинок и длина фурки) оказались, наоборот, выше у рачков в 2003 г. Различия оказались статистически достоверными в большинстве случаев (61 %) (см. прил. 18).

Таким образом, артемии из восьми мониторинговых озер в вегетационный сезон 2003 г. имели наименее вытянутое тело, а также наибольшее число щетинок на фурке и самую длинную фурку.

Среднесезонные значения длины тела и длины абдомена рачков вегетационных сезонов 2002 и 2003 гг. различались недостоверно. В 2004 г. эти

показатели оказалась достоверно выше. Отмечено увеличение числа фуркальных щетинок и длины фурки в 2003 г. Общая минерализация озер в этот вегетационный сезон в целом была ниже по сравнению с 2002 и 2004 гг. Вегетационный сезон 2003 г. характеризовался большей водностью и, следовательно, общая минерализация озер была несколько снижена. Это, вероятно, и отразилось на особенностях роста рачков.

Распределение значений морфометрических показателей артемий из исследованных озер представлено в прил. 19. Озера на гистограмме были расположены согласно убыванию минерализации. За все 3 года исследований четко прослеживалась обратно пропорциональная зависимость между числом фуркальных щетинок и минерализацией озер. Популяции артемий из озер Невидим и Большое Курейное характеризовались максимальным числом щетинок на фурке. Длина тела и длина абдомена, наоборот, имели тенденцию к увеличению при повышении минерализации. Линейные характеристики артемий из озер Малое и Большое Медвежье оказались выше остальных.

Перечисленные закономерности получили подтверждение при расчете средних значений для всех сезонов (см. прил. 19).

На основании полученной морфометрической характеристики различных популяций артемий выполнен кластерный анализ. Полученные дендрограммы сходства позволили более наглядно представить характер изменений признаков в сравниваемых группах животных. Группирование озер по совокупности морфометрических признаков выявило следующую картину.

В 2002 г. артемии восьми исследованных озер образовали три дифференцированные группы (рис. 28). Первый кластер составили популяции артемий из высокоминерализованных озер Малое и Большое Медвежье и Эбейты, второй кластер — популяции рачков из среднеминерализованных озер Ульжай и Чердынское, в третий кластер объединились артемии из низкоминерализованных озер — Большое Курейное, Ново-Георгиевское и Невидим. Таким образом, наблюдалась тенденция к группированию артемий исследованных артемиевых озер согласно принятой нами классификации по степени минерализации воды.

В 2003 г. кластеризация озер происходила подобно 2002 г. (см. рис. 28). Первый кластер образовали популяции артемий из высокоминерализованных озер (Эбейты, Малое и Большое Медвежье). Основу второго кластера составили популяции рачков из среднеминерализованных озер (Чердынское, Ульжай, Ново-Георгиевское), третьего — из среднеминерализованных озер (Большое Курейное и Невидим).

В 2004 г. все озера четко разделились по группам согласно степени минерализации (см. рис. 28). Основу первого кластера составили популяции артемий из высокоминерализованных озер Эбейты, Чердынское, Малое и Большое Медвежье, второго — популяции рачков из среднеминерализованных озер. Артемии из низкоминерализованного озера Большое Курейное оказались наиболее отдаленными от остальных популяций.

Таким образом, проанализировав группирование различных популяций артемий восьми мониторинговых озер юга Западной Сибири на основе морфометрических признаков, выявили тенденцию дифференциации

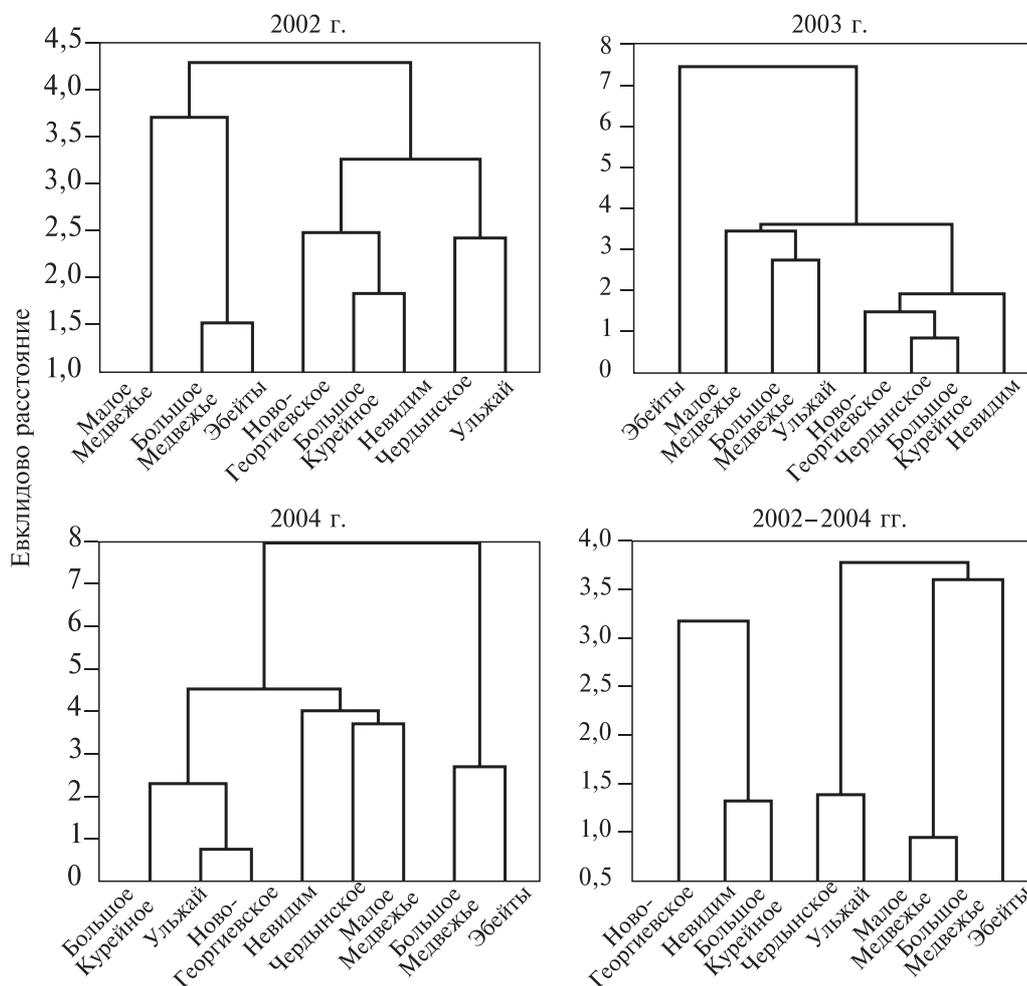


Рис. 28. Дендрограмма сходства, построенная на основе морфометрических характеристик артемий в разные вегетационные сезоны (метод одиночной связи).

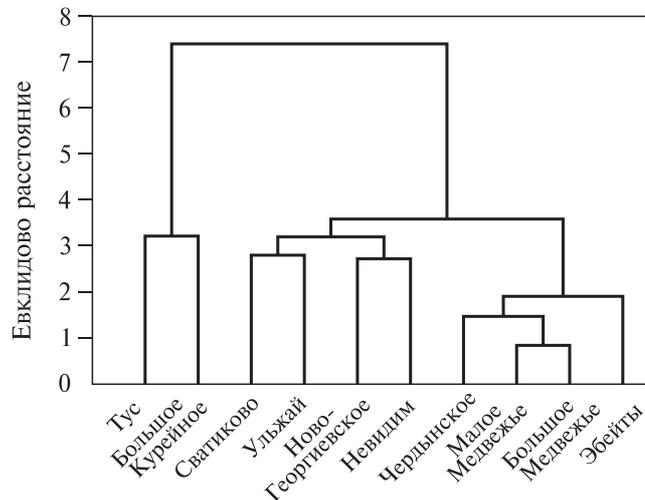
Fig. 28. Dendrogram of similarity constructed on basis of Artemia morphometric characteristics in different vegetative seasons (the method of single connection).

озер согласно суммарной минерализации. Это подтверждает вывод о существенном влиянии солености на рост артемий.

Были выполнены морфометрические измерения двух бисексуальных популяций артемий из Хакасии и Тувы. Это позволило провести сравнительный анализ роста артемий из двух достаточно отдаленных регионов России. В связи с тем что артемии из озер Сватиково и Тус образуют двуполые популяции, а из западно-сибирских озер — однополые, то в сравнительный анализ были вовлечены только самки. Сравнивая показатели роста, отметили, что самки из оз. Сватиково (Тува) оказались крупнее, чем из других исследованных водоемов Сибири. Различия анали-

Рис. 29. Дендрограмма сходства, построенная на основе морфометрических показателей исследованных популяций артемий из озер Хакасии, Тувы, Курганской и Омской областей (метод одиночной связи).

Fig. 29. Dendrogram of similarity constructed on basis morphometric parameters of Artemia investigated populations from lakes of Khakasia, Tuva, Kurgan and Omsk regions (the method of single connection).



зируемых признаков оказались достоверными в 70 % случаев. Различия морфометрических показателей самок оз. Тус (Хакасия) и озер юга Западной Сибири оказались недостоверными.

Кластерный анализ по морфометрическим признакам артемий двух озер Хакасии, Тувы и восьми озер юга Западной Сибири выявил следующее: в один кластер сгруппировались популяции артемий из среднеминерализованного оз. Тус и низкоминерализованного оз. Большое Курейное, артемия сильноминерализованного оз. Сватиково вошла в кластер среднеминерализованных озер (рис. 29).

Популяции артемий из озер Сватиково и Тус должны характеризоваться большей генетической близостью вследствие географической близости и возможного обмена генов. Однако кластерный анализ позволил сделать вывод, что морфометрические показатели рачков в большей степени зависят от паратипической компоненты, а не их генетической конституции.

Кластерный анализ морфометрических показателей самок (по среднесезонным значениям 12 пластических и 2 меристических признаков в течение 4-х лет исследования на 24 озерах, расположенных на территории от Урала до Алтая) показал четкое разделение исследованных озер на три достоверно различающиеся между собой группы согласно степени минерализации водоемов: высоко-, средне- и низкоминерализованные (рис. 30). Первый кластер образовали популяции артемий из озер с соленостью от 63 до 173 г/л, средняя соленость составила $107,00 \pm 9,77$ г/л при коэффициенте вариации 35 %. Второй кластер объединил артемию из озер с минерализацией от 90 до 263 г/л, в среднем — $165,0 \pm 10,71$ г/л с коэффициентом варьирования 27 %. В третий кластер попали популяции артемий из озер с минерализацией от 27 до 90 г/л, в среднем $61,00 \pm 4,48$ г/л, коэффициент вариации составил 27 %.

Полученные закономерности позволили проследить влияние общей минерализации водоемов как основного морфообразующего фактора на рост и развитие гипергалинного рачка.

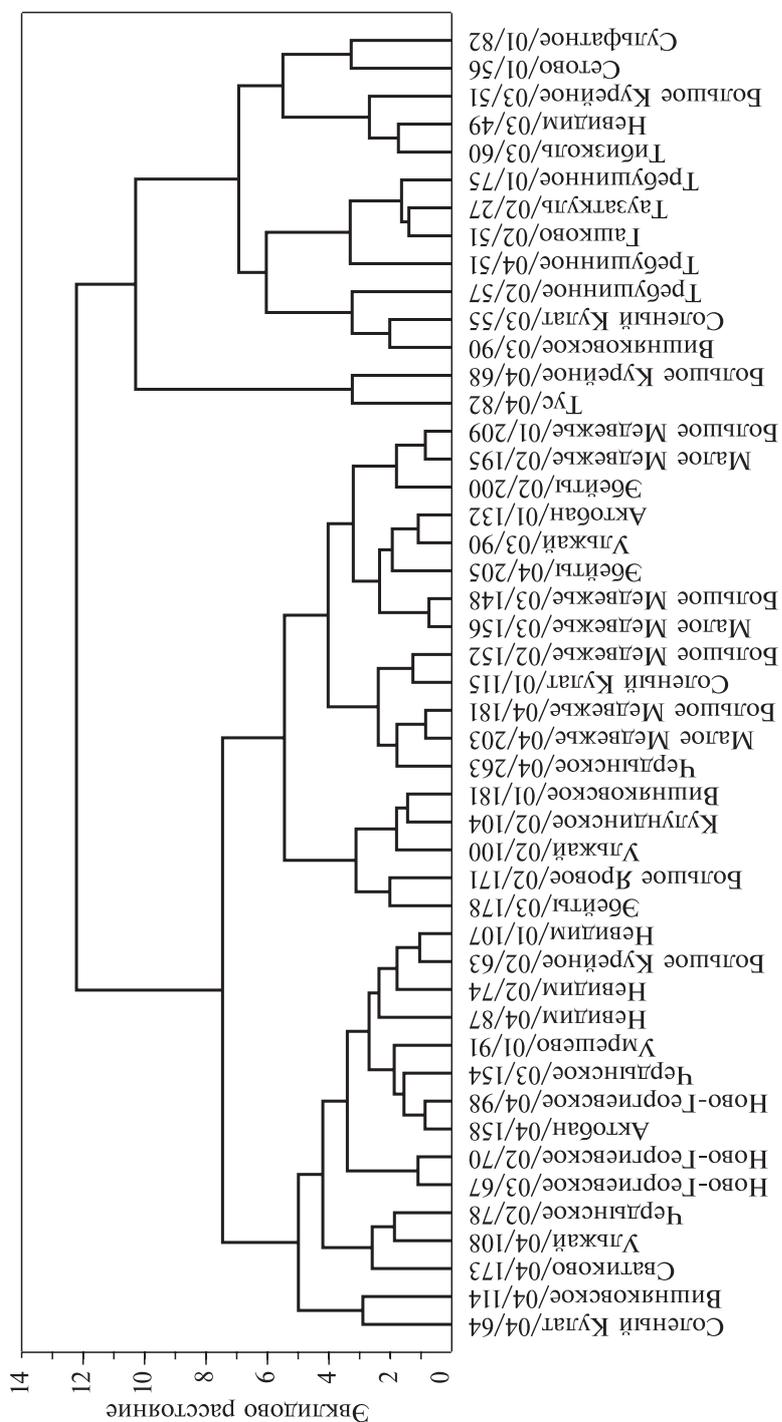


Рис. 30. Дендрограмма сходства, построенная на основе морфометрических данных.

По оси абсцисс — название озера, год исследования, солёность воды (метод парногруппового среднего).

Fig. 30. Dendrogram of similarity constructed on basis morphometric data.

On abscissa axis — the name of the Lake, year of research, salinity of water.

Биотопы, в которых обитают артемии, часто характеризуются экстремальными экологическими условиями. На формирование пропорций тела рачков оказывают влияние многие абиотические факторы, такие как температура, соотношение ионов, содержание кислорода, кислотность и общая минерализация, однако последний фактор многими учеными признан доминирующим.

Проведенный кластерный анализ показал, что группирование исследованных озер по морфометрическим признакам основано на лимитирующем факторе существования артемий — солености. На всех дендрограммах сходства один кластер объединил популяции артемий относительно высокоминерализованных озер, соленость которых варьировала от 151 до 250 г/л. Второй кластер состоял, главным образом, из среднеминерализованных озер, соленость которых изменялась от 71 до 150 г/л. Третий кластер образован относительно низкоминерализованными озерами с соленостью менее 70 г/л. Таким образом, соленость среды, являясь существенным фактором в формировании биоценоза гипергалинного водоема, немаловажное значение имеет и в определении индивидуальных пропорций тела рачков сибирских популяций артемий.

Вышеуказанные закономерности особенно наглядны при группировании озер по степени минерализации в три градации и расчете средних значений для этих градаций (см. прил. 20). Согласно этим данным, особенно четко просматривалась зависимость значений линейных и фуркальных характеристик от общей минерализации воды. Длина тела мало менялась в зависимости от солености. Несколько большие показатели длины абдомена отмечены у артемий из группы высокоминерализованных водоемов. По остальным морфометрическим признакам рачков наблюдалось увеличение значений при меньшей солености воды. В группе высокоминерализованных озер отмечено наименьшее количество щетинок на фурке и наименьшая длина фурки. Меньшая плотность среды, характерная для относительно низкоминерализованных озер, стимулировала увеличение количества щетинок, основная функция которых заключается в поддержании рачков в пелагиали водоемов (см. прил. 20).

Известно, что чем больше площадь тела организма, тем большее сопротивление оно оказывает при погружении в воду. Увеличение самой фурки и числа щетинок на ней является ответом на уменьшение вязкости (плотности) среды при снижении солености воды. Подобного рода факт является весьма распространенным среди водных организмов [Никольский, 1974].

Наличие редких самцов в партеногенетических популяциях и исследование трех бисексуальных популяций (Танатар, Тус, Сватиково) позволили проследить половую изменчивость артемий. Всего проанализировано 37 популяций (см. прил. 21).

Половой диморфизм у артемий выражается в строении второй пары антенн, которые у самцов на определенной стадии развития претерпевают половую дифференциацию и превращаются в крючковатые хвататели. У самок эти антенны редуцируются в сенсорные придатки. Вторая отличия

тельная особенность: у самцов — наличие в задней части туловища парного совокупительного органа, у самок — наличие яйцевого мешка, расположенного сразу после 11-й пары листовидных ножек. Встречаются как бисексуальные, так и партеногенетические расы.

В целом можно отметить (см. прил. 22), что самки заметно отличаются от самцов большими размерами тела, в основном за счет длины абдомена, большей шириной абдомена и головы, большим числом щетинок на фурке. В свою очередь, самцы имеют большее расстояние между глазами, больший диаметр глаз. Соотношение длины фурки и длины абдомена у них также больше, чем у самок. Такие показатели, как длина фурки, длина первой антенны и индекс *ra* у самок и самцов имеют близкие значения.

Различия в пропорциях тела оказались достоверными для следующих параметров: *tl*, *al*, *cl*, *ra*, *ffa*. Недостоверность остальных параметров объясняется малой выборкой (*aw*, *de*, *ed*, *fl*, *la*, *hw*) или значительным коэффициентом вариации (*sf-r*, *hw*).

Известно [Pilla, Beardmore, 1994], что соленость, являясь основным лимитирующим фактором, оказывает наиболее существенное влияние на морфометрические признаки. В ряде работ по морфометрии было показано, что окружающая среда играет важную роль в детерминировании так называемых «форм» артемий. Основным морфообразующим фактором артемий является концентрация солей. Остался открытым вопрос: какие из солей оказывают определяющее влияние на морфометрию рачков, поэтому мы провели корреляционный анализ между морфометрическими показателями как с соленостью воды в целом, так и с составом солей и их соотношением.

Степень корреляции морфометрических признаков артемий и различных условий внешней среды представлена в табл. 11. Анализ проведен по среднесезонным значениям.

Сопоставив значения анализируемых признаков половозрелых самок артемий и соленость воды в озерах в период вылова, получили коэффициенты корреляции r_{xy} между соленостью, содержанием и соотношением ионов (*y*) и основными морфометрическими характеристиками (*x*) артемий.

Такие показатели, как кислотность среды (pH), содержание карбонатов и гидрокарбонатов, концентрация ионов кальция, а также соотношения Cl^-/SO_4^{2-} , Mg^{2+}/Ca^{2+} , $(Mg^{2+} + Ca^{2+})/(Na^+ + K^+)$ и $Cl^-/(Na^+ + K^+)$ не оказывали достоверного влияния на параметры роста рачков.

Не обнаружена достоверная связь ни одного из рассматриваемых факторов с такими параметрами, как ширина фурки (возможно из-за малой выборки, поскольку $n = 19$), длина первой антенны и ширина головы (выборка $n = 37$).

Наибольшее влияние на параметры роста оказали соленость воды (сумма ионов) и ионы, определяющие солевой состав: сумма ионов натрия и калия, хлориды, сульфаты, магний.

Длина тела рачков находилась в слабой положительной связи с жесткостью воды, за счет содержания магния, и с соотношением ионов $Cl^-/(CO_3^{2+} + HCO_3^-)$. Длина цефалоторакса имела слабую положительную связь

Таблица 11. Коэффициенты корреляции между среднесезонными показателями химического состава воды и морфометрическими параметрами половозрелых самок артемий

Table 11. Coefficients of correlation between parameters of chemical compound of water and morphometric parameters of adult Artemia females

Параметры	<i>fw</i>	<i>fl</i>	<i>f/a</i>	<i>aw</i>	<i>de</i>	<i>ed</i>	<i>la</i>	<i>hw</i>	<i>tl</i>	<i>cl</i>	<i>al</i>	<i>c/a</i>	<i>ra</i>	<i>sf</i>
pH	-0,25	0,06	0,09	-0,26	0,00	-0,27	-0,21	-0,12	-0,09	-0,07	-0,08	0,02	-0,01	0,08
CO ₃ ²⁻	-0,17	-0,14	-0,09	0,00	-0,24	-0,06	0,19	0,26	-0,17	-0,10	-0,16	0,09	-0,09	0,14
HCO ₃ ⁻	-0,01	0,00	0,03	-0,11	-0,24	0,05	-0,03	0,07	-0,12	-0,05	-0,13	0,07	-0,05	0,14
Cl ⁻	-0,35	-0,41	-0,48	-0,36	-0,19	-0,06	-0,01	-0,20	0,15	0,01	0,23	-0,17	0,20	-0,53
SO ₄ ²⁻	-0,16	-0,43	-0,37	-0,36	-0,23	-0,15	-0,07	-0,05	-0,04	-0,12	0,04	-0,12	0,12	-0,46
Жесткость общая	-0,26	-0,22	-0,31	-0,14	-0,36	0,19	0,17	0,06	0,24	0,20	0,22	-0,02	0,05	-0,38
Ca ²⁺	0,08	-0,10	-0,14	0,17	0,19	0,23	0,10	-0,07	0,11	0,12	0,06	0,04	-0,03	-0,12
Mg ²⁺	-0,25	-0,21	-0,30	-0,17	-0,39	0,17	0,16	0,07	0,23	0,18	0,20	-0,02	0,04	-0,39
Na ⁺ +K ⁺	-0,30	-0,53	-0,52	-0,49	-0,21	-0,21	-0,13	-0,25	0,03	-0,13	0,17	-0,23	0,25	-0,57
Σu	-0,32	-0,52	-0,54	-0,46	-0,27	-0,13	-0,07	-0,20	0,07	-0,07	0,18	-0,20	0,22	-0,60
Cl ⁻ /(CO ₃ ²⁻ + HCO ₃ ⁻)	-0,11	-0,27	-0,38	-0,24	-0,04	0,00	-0,07	-0,26	0,26	0,07	0,32	-0,19	0,21	-0,38
Cl ⁻ /CO ₄ ²⁻	-0,24	0,16	0,06	-0,18	-0,18	-0,09	-0,26	-0,13	-0,12	-0,04	-0,13	0,07	-0,08	-0,02
SO ₄ ²⁻ /(CO ₃ ²⁻ + HCO ₃ ⁻)	-0,11	-0,41	-0,38	-0,34	-0,09	-0,17	-0,08	-0,17	0,07	-0,08	0,16	-0,18	0,18	-0,49
Mg ²⁺ /Ca ²⁺	-0,03	-0,08	-0,08	-0,24	-0,30	-0,07	-0,03	0,05	-0,03	-0,10	0,03	-0,08	0,09	0,01
(Mg ²⁺ +Ca ²⁺)/(Na ⁺ +K ⁺)	0,13	0,13	0,07	0,22	0,19	0,25	0,03	0,00	0,02	-0,02	0,04	-0,05	0,04	0,10
Cl ⁻ /(Mg ²⁺ +Ca ²⁺)	-0,06	-0,24	-0,24	-0,22	0,19	-0,33	-0,21	-0,25	-0,12	-0,20	-0,01	-0,13	0,15	-0,09
Cl ⁻ /(Na ⁺ +K ⁺)	0,03	0,12	0,05	0,20	0,23	0,22	0,02	-0,03	0,02	-0,02	0,05	-0,06	0,05	0,09

с жесткостью и отрицательную — с соотношением ионов $\text{Cl}^-/(\text{Mg}^{2+} + \text{Ca}^{2+})$, длина абдомена — слабую положительную связь с хлоридами, жесткостью, магнием, соленостью и с соотношением ионов $\text{Cl}^-/(\text{CO}_3^{2+} + \text{HCO}_3^-)$. Длина фурки имела слабую отрицательную связь с хлоридами, сульфатами и с соотношением $\text{SO}_4^{2-}/(\text{CO}_3^{2+} + \text{HCO}_3^-)$ и значительную отрицательную связь с соленостью в целом и с суммой ионов $\text{Na}^+ + \text{K}^+$.

На пропорции тела в сторону увеличения длины абдомена, судя по коэффициентам ra и c/a , положительно влияли хлориды, калий и натрий, сумма ионов в целом и соотношения ионов $\text{Cl}^-/(\text{CO}_3^{2+} + \text{HCO}_3^-)$ и $\text{SO}_4^{2-}/(\text{CO}_3^{2+} + \text{HCO}_3^-)$, но эта связь была слабой. Фуркальный индекс f/a , напротив, находился в более тесной отрицательной связи с хлоридами, сульфатами, магнием, натрием и калием, суммой ионов в целом и соотношениями ионов $\text{Cl}^-/(\text{CO}_3^{2+} + \text{HCO}_3^-)$ и $\text{SO}_4^{2-}/(\text{CO}_3^{2+} + \text{HCO}_3^-)$.

Ширина абдомена отрицательно коррелировала с хлоридами, сульфатами, с суммой ионов $\text{K}^+ + \text{Na}^+$, с соленостью в целом и с соотношением $\text{SO}_4^{2-}/(\text{CO}_3^{2+} + \text{HCO}_3^-)$.

Расстояние между глазами находилось в слабой отрицательной связи с жесткостью воды за счет содержания магния. Единственная достоверная отрицательная связь была обнаружена между диаметром глаз и соотношением ионов $\text{Cl}^-/(\text{Mg}^{2+} + \text{Ca}^{2+})$.

Самые высокие значения рассматриваемых связей относились к числу щетинок на фурке. Этот параметр отрицательно коррелировал почти с половиной анализируемых факторов: Cl^- ($r = -0,53$), SO_4^{2-} ($r = -0,46$), жесткостью ($r = -0,38$), Mg^{2+} ($r = -0,39$), $\text{Na}^+ + \text{K}^+$ ($r = -0,57$), суммой ионов ($r = -0,60$), $\text{Cl}^-/(\text{CO}_3^{2+} + \text{HCO}_3^-)$ ($r = -0,38$), $\text{SO}_4^{2-}/(\text{CO}_3^{2+} + \text{HCO}_3^-)$ ($r = -0,49$).

На рис. 31 показана зависимость между соленостью воды и морфометрическими параметрами, в основном достоверно с ней связанными. На рис. 32 представлены графики значительной (r от 0,5 до 0,7) достоверной связи между компонентами солевого состава и морфометрическими параметрами. Из рисунков видно, что все значительные связи относятся только к фуркальным характеристикам (sf , fl , f/a), с одной стороны, и к солености, сумме ионов натрия и калия и хлоридам — с другой.

Более наглядно влияние солености воды на морфометрические параметры артемий представлены на рис. 33, где все параметры рачков были сгруппированы по сумме ионов воды озер в шести классах: <50, 51–70, 71–130, 131–190, 191–250, >250 г/л. Средние параметры по каждой группе солености характеризуют ее четкую обратную связь с параметрами aw , sf , fl , f/a , hw и положительную связь с индексом ra . Таким образом, наши исследования в некоторой части опровергают широко распространенное мнение [Гаевская, 1916; Соловов, Студеникина, 1990] о том, что размеры половозрелых рачков обратно пропорциональны солености. Согласно нашим данным, между показателями длины рачков и солености среды нет какой-либо достоверной связи. Однако в то же время увеличение солености среды приводит к уменьшению ширины абдомена и головы. Таким образом, с увеличением солености среды обитания форма тела рачков становится более прогонистой.

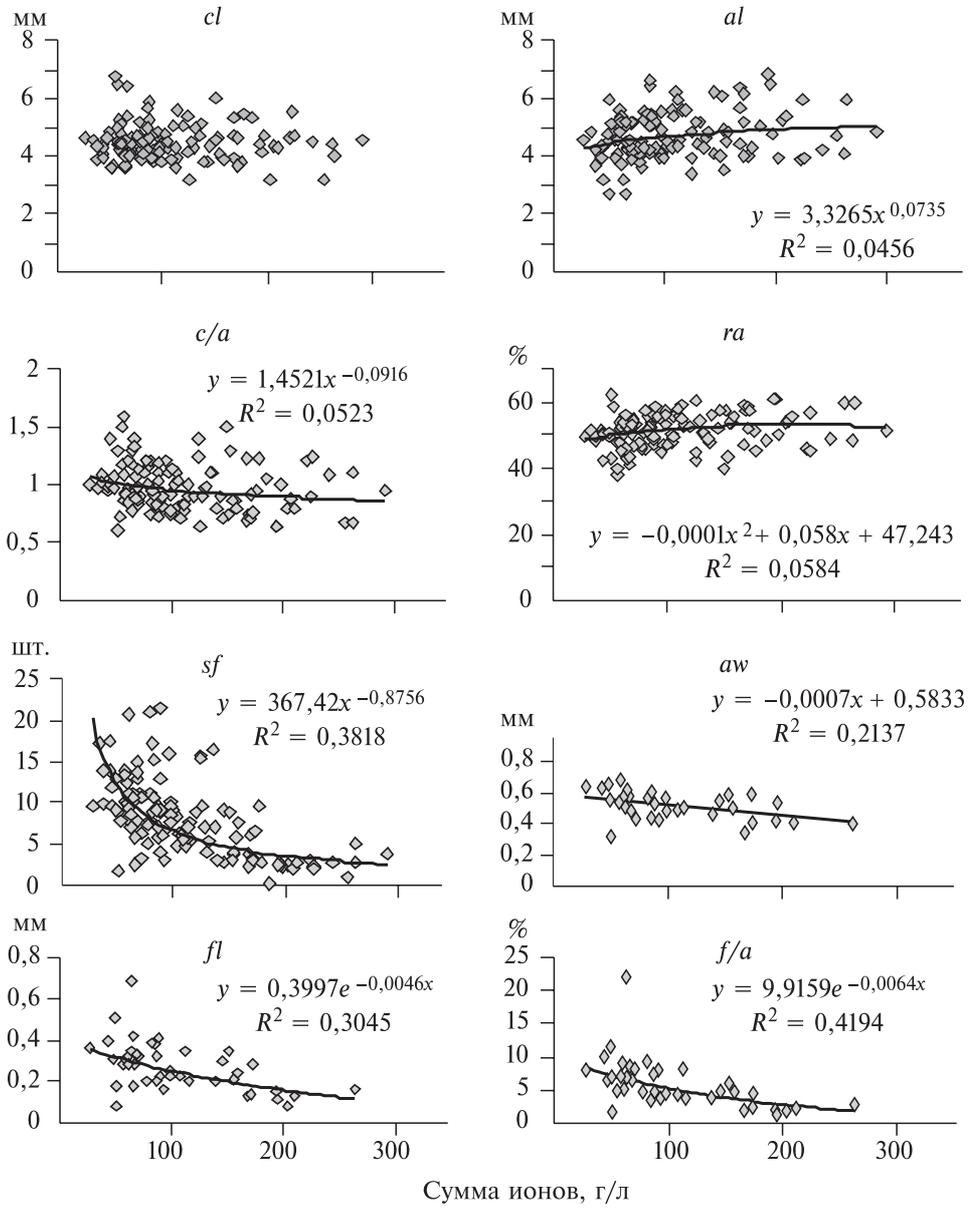


Рис. 31. Зависимость морфометрических параметров рачков артемии от солености воды.

Fig. 31. Dependence of morphometric parameters of *Artemia* shrimps from salinity.

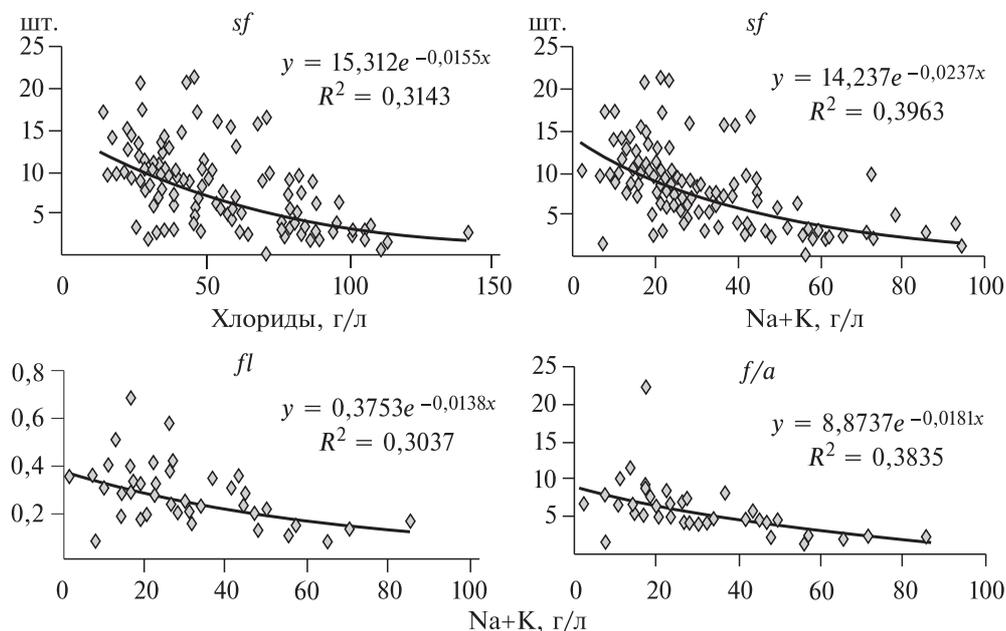


Рис. 32. Зависимости между фуркальными характеристиками (*sf*, *fl*, *f/a*) и ионами хлора, натрия и калия.

Fig. 32. Dependence between furcal characteristics (*sf*, *fl*, *f/a*) and ions of chlorine, sodium and potassium.

Различия в размерах, форме и пропорциях тела хорошо видны на рис. 34, где вместе представлены половозрелые рачки из 6 озер: Невидим, Ново-Георгиевское, Сиверга, Вишняковское, Большое и Малое Медвежье. Соленость в этих озерах в период отбора рачков была равна соответственно 113, 89, 65, 153, 198, 196 г/л. Рачки из озера Невидим отличались длинным абдоменом, рачки из оз. Ново-Георгиевское были самые мелкие, из озера Сиверга и Вишняковское имели сравнительно короткий абдомен и большой яйцевой мешок, из озера Большое и Малое Медвежье — одинаковые пропорции и размеры, отличались от других рачков треугольной формой яйцевого мешка, полностью заполненного цистами. Рачки из разных популяций мало различались по длине тела, за исключением рачков из озера Ново-Георгиевское, заметные отличия наблюдались в строении заднего конца тела. Рачки, обитавшие в воде с высокой соленостью, имели слаборазвитую фурку: ветви фурки были слабо выражены (индекс *f/a* от 2 до 4%), не отчленены от тельсона и имели 2–3 щетинки (Большое и Малое Медвежье, Вишняковское). У рачков из водоемов с меньшей соленостью фурка была хорошо развита: она отчленена от тельсона, длина ее составляла 5–7% длины абдомена (индекс *f/a*), а число щетинок в среднем равно 9–13. Редукция самой фурки и числа щетинок на ней с увеличением солености среды показана на рис. 35.

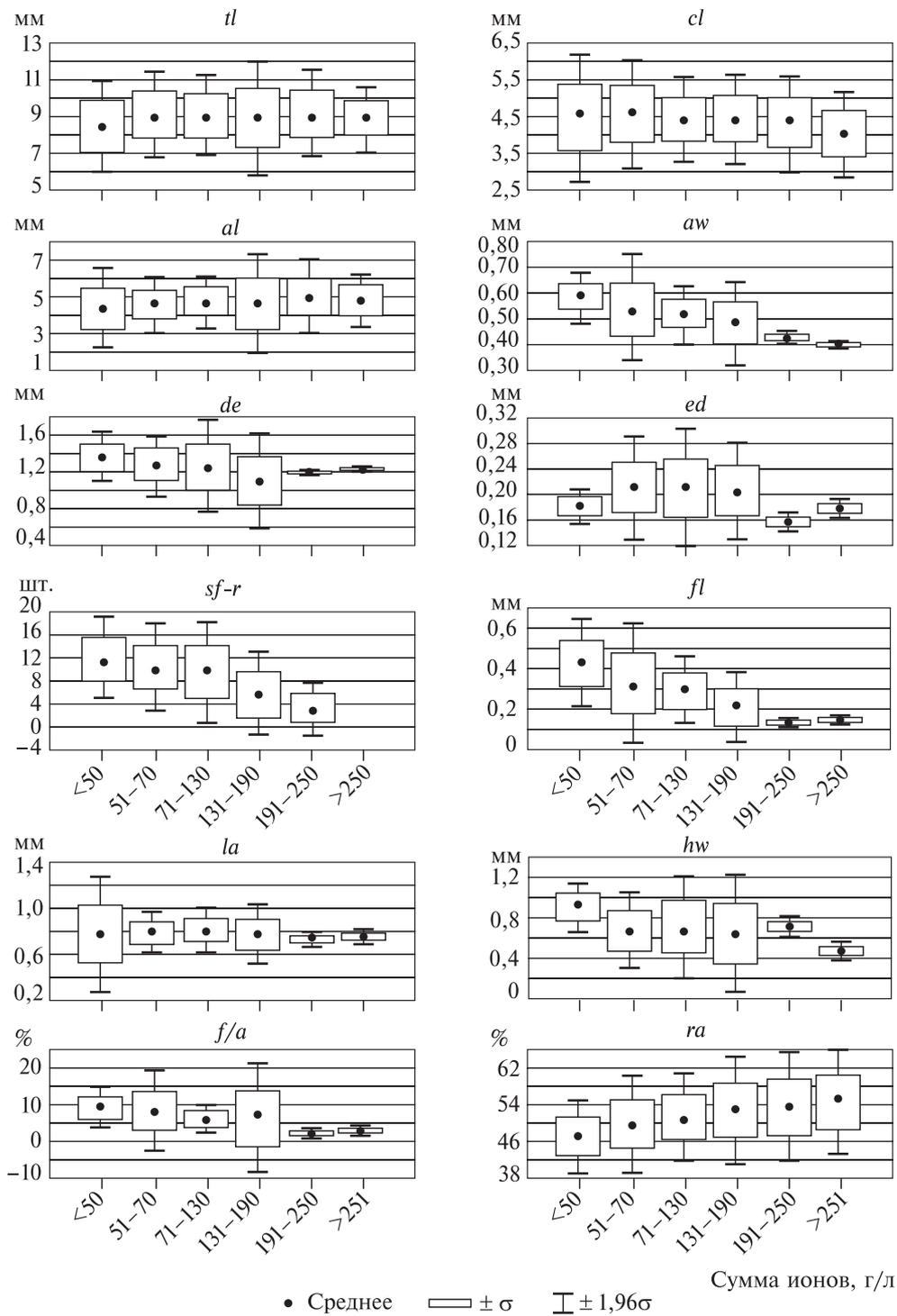


Рис. 33. Средние значения параметров при разной солености среды.

Fig. 33. Average values of parameters at different salinity of environment.

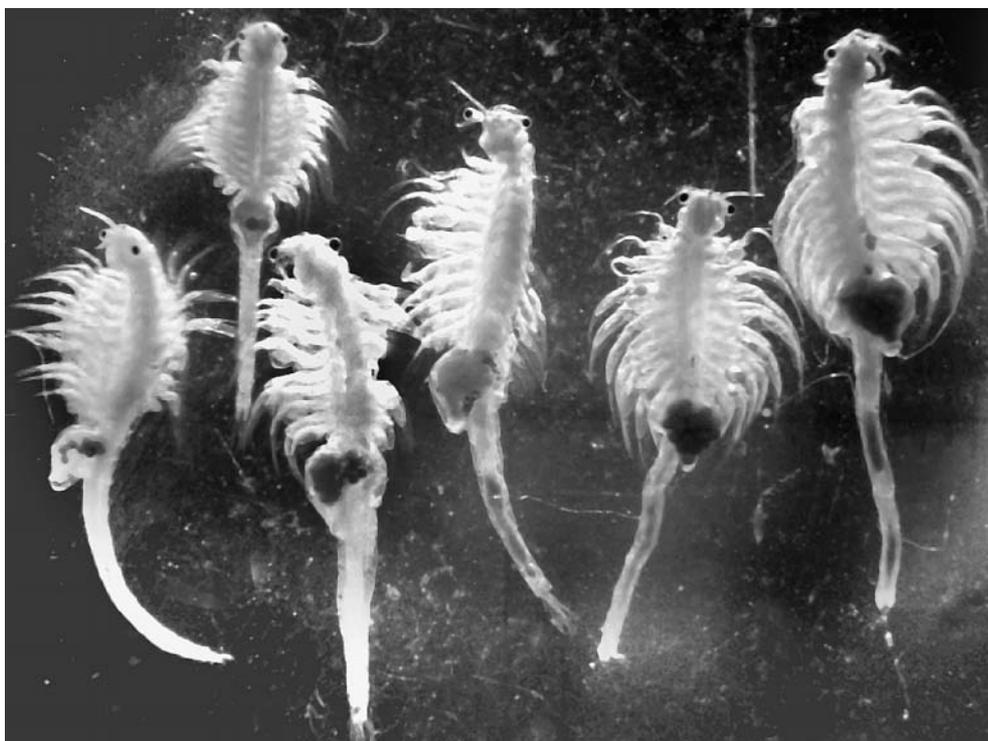


Рис. 34. Строение тела половозрелых рачков артемий из 6 озер с разной соленостью воды (слева — направо): Невидим, Ново-Георгиевское, Сиверга, Вишняковское, Большое Медвежье, Малое Медвежье.

Fig. 34. Structure of *Artemia* adult shrimps from 6 lakes with different salinity (from left — to right): Nevidim, Novo-Georgievskoe, Siverga, Vishnyakovskoe, Bolshoe Medvejie, Maloe Medvejie.

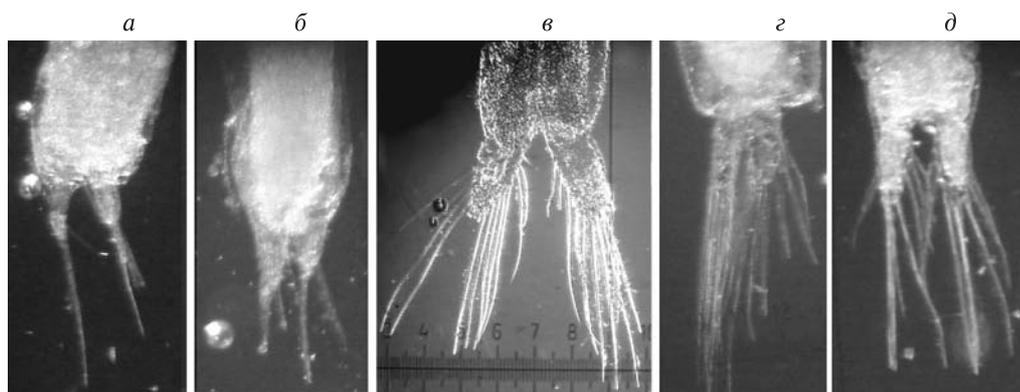


Рис. 35. Строение фурки рачков из озер с разной соленостью воды.

a — Большое Медвежье (198 г/л); *б* — Вишняковское (153 г/л); *в* — Невидим (113 г/л); *г* — Ново-Георгиевское (89 г/л); *д* — Сиверга (65 г/л).

Fig. 35. Structure of *Artemia furca* from lakes with different salinity.

a — Bolshoe Medvejie (198 g/l); *б* — Vishnyakovskoe (153 g/l); *в* — Nevidim (113 g/l); *г* — Novo-Georgievskoe (89 g/l); *д* — Siverga (65 g/l)

3.1.2.2. Морфологическая характеристика рачков, выращенных в искусственных условиях среды

Морфологические исследования сибирских популяций артемий, представленные выше, позволили сделать вывод о том, что соленость среды является главным морфообразующим фактором. В первую очередь, согласно этим исследованиям, а также исследованиям, проведенным нами ранее [Бойко, Кутырева, 2005; Boyko et al., 2002; Litvinenko et al., 2002, 2007], соленость среды обитания оказывает наибольшее влияние на строение фурки и абдомена. Кластерный анализ морфометрических параметров рачков показал, что популяции, удаленные на значительные расстояния (до 2200 км по прямой), объединялись в одну группу согласно солености, а не географическому положению. Поскольку в исследованных нами озерах соленость воды сильно различалась и была в пределах от 34 до 299 г/л, установить наследственную изменчивость фенотипа не представилось возможным. Для идентификации видов и для более эффективного распознавания популяций необходим анализ изменчивости фенотипов в одинаковых условиях солености. Чтобы нивелировать влияние солености на рост и пропорции рачков, были проведены опыты по искусственному выращиванию рачков из цист разных азиатских популяций артемий. Опыты по морфометрическому исследованию искусственно выращенных рачков сибирских популяций артемий ранее не проводились. Прежние исследования, в том числе алтайских ученых [Студеникина, 1986б; Соловов, Студеникина, 1990], касались только естественных популяций.

Были проведены два варианта опытов в одинаковых условиях. В качестве исходного материала для морфометрических исследований послужили половозрелые рачки артемий, выращенные из цист.

Цисты инкубировали в конических сосудах при искусственном освещении (1000 лк), температуре 25 °С, аэрации, в солевом растворе (NaCl — 5 г/л, NaHCO₃ — 2 г/л) в течение 36 ч. Культивирование проведено в стеклянных колбах объемом 2 л в солевом растворе (NaCl — 31,08 г/л, MgSO₄ — 7,74, MgCl₂ — 6,09, CaCl₂ — 1,53, KCl — 0,97, NaHCO₃ — 2,00 г/л) при температуре около 25 °С, аэрации, кормлении микронизированными сухими рисовыми отрубями (по суточной норме от 0,1 мг/особь в начале культивирования до 0,4 мг/особь в конце). Плотность посадки науплиусов — 100 экз./л, по мере роста рачков плотность разреживали до 10–20 экз./л. Рачков, достигших половозрелости, фиксировали в 4%-м растворе формалина. Камеральная обработка выполнена под стереоскопическим микроскопом МБС-10, оборудованным окуляр-микрометром. Число измеренных рачков из каждой популяции — не менее 30 экз.

В первом варианте сравнивали рачков из природных популяций озер Медвежье, Актобан, Кулундинское и Эбейты с рачками, выращенными искусственно из цист, собранных на тех же озерах в тот же сезон, когда были исследованы природные популяции. Во втором варианте опытов сравнивали рачков, выращенных из цист сибирских популяций (Невидим, Кулундинское), казахской (Теке), монгольской (Баян-Тухум) и китайской

популяций (*Artemia sinica*). Цисты из трех последних популяций любезно предоставлены нам сотрудниками Артемиевого реферативного центра (Гентский университет, г. Гент, Бельгия).

Сравнение искусственно выращенных и природных популяций артемий

Сравнительная характеристика морфометрических параметров искусственно выращенных артемий и рачков из естественных водоемов Актобан, Кулундинское, Медвежье, Эбейты с общей минерализацией воды соответственно 95, 104, 193, 264 г/л представлена в табл. 12. Природные популяции артемий из озер имели большие значения длины тела, длины абдомена и индекса *ra* по сравнению с лабораторными. Остальные показатели (*aw*, *de*, *ed*, *sf*, *fl*, *la*, *hw*) оказались выше у культивируемых артемий. В естественных популяциях артемий из озер Медвежье и Эбейты число фуркальных щетинок и длина фурки оказались достоверно меньшими. Анализ достоверности различий морфометрических признаков между выращенными рачками и отобранными из естественной среды показал следующее:

— при попарном сравнении не обнаружены достоверные различия средних выборочных показателей по всем признакам у артемий из озер Актобан и Кулундинское;

— различия двух сравниваемых выборок артемий из оз. Медвежье оказались достоверными в 27 % от числа признаков, вовлеченных в анализ;

— различия морфометрических показателей половозрелых самок артемий из оз. Эбейты оказались достоверными в 91 % от числа пар сравнений.

Таким образом, чем больше отличалась соленость естественной среды от искусственной, тем более существенными были морфометрические различия рачков.

Уровень изменчивости анализируемых признаков артемий в естественных и искусственных условиях оказался незначительным и редко превышал 20 %. Вариация большинства признаков оказалась выше у артемий из естественной среды. Наиболее изменчивыми оказались число щетинок на фурке и длина фурки во всех исследованных популяциях артемий.

Сравнение морфометрических показателей рачков, выращенных в лабораторных условиях, с рачками из естественной среды наглядно продемонстрировало влияние солености на рост. Значительная разница между соленостью воды озер и средой для культивирования, прежде всего, отразилась на фуркальных характеристиках как наиболее чувствительных к солености. Число щетинок и длина фурки оказались выше при искусственном выращивании. Меньшая плотность среды, характерная для вод с меньшей соленостью, стимулировала увеличение количества щетинок для поддержания рачка в толще воды.

В естественных условиях среды одновременно с увеличением длины тела и длины абдомена произошло уменьшение показателей ширины тела (*aw*, *hw*, *de*). Таким образом, артемия в природных условиях имела более вытянутое, прогонистое тело, что, вероятно, связано не только с солено-

Таблица 12. Морфометрические параметры артемий, выращенных в лабораторных условиях (средняя и ошибка средней)

Table 12. Morphometric parameters of *Artemia* breed up in laboratory conditions (average and mistake of average)

Показатель	Озеро			
	Актобан	Кулундинское	Медвежье	Эбейты
	Средняя соленость воды озер в сезон отбора рачков и цист, г/л			
	95	104	193	264
<i>tl</i> , мм	7,44 ± 0,22 (8,70 ± 0,13)*	8,16 ± 0,12 (8,62 ± 0,15)	8,33 ± 0,12 (10,62 ± 0,12)	7,66 ± 0,13** (8,79 ± 0,09)
<i>al</i> , мм	3,77 ± 0,11 (4,83 ± 0,09)	4,34 ± 0,08 (4,62 ± 0,12)	3,97 ± 0,11 (6,45 ± 0,08)	3,87 ± 0,09** (5,14 ± 0,07)
<i>aw</i> , мм	0,51 ± 0,02 (0,50 ± 0,01)	0,50 ± 0,01 (0,43 ± 0,01)	0,60 ± 0,01 (0,44 ± 0,01)	0,53 ± 0,01** (0,40 ± 0,01)
<i>de</i> , мм	1,26 ± 0,04 (1,32 ± 0,03)	1,29 ± 0,02 (1,10 ± 0,02)	1,44 ± 0,02 (1,21 ± 0,02)	1,15 ± 0,02 (1,11 ± 0,01)
<i>ed</i> , мм	0,22 ± 0,01 (0,21 ± 0,001)	0,20 ± 0,01 (0,21 ± 0,01)	0,23 ± 0,01 (0,20 ± 0,001)	0,20 ± 0,01** (0,16 ± 0,001)
<i>sf-r</i> , шт.	10,10 ± 1,27 (7,54 ± 0,28)	7,36 ± 0,34 (3,69 ± 0,42)	13,36 ± 0,24** (2,58 ± 0,13)	7,92 ± 0,24** (3,08 ± 0,12)
<i>sf-l</i> , шт.	10,08 ± 1,23 (7,50 ± 0,030)	7,32 ± 0,35 (3,63 ± 0,42)	13,16 ± 0,27** (2,58 ± 0,11)	7,48 ± 0,23** (3,01 ± 0,14)
<i>fl</i> , мм	0,41 ± 0,06 (0,24 ± 0,01)	0,30 ± 0,01 (0,16 ± 0,01)	0,30 ± 0,01 (0,11 ± 0,01)	0,29 ± 0,01** (0,14 ± 0,01)
<i>la</i> , мм	0,81 ± 0,03 (0,78 ± 0,02)	0,86 ± 0,02 (0,64 ± 0,03)	0,93 ± 0,01 (0,79 ± 0,01)	0,77 ± 0,01** (0,66 ± 0,01)
<i>hw</i> , мм	0,52 ± 0,01 (0,52 ± 0,01)	0,57 ± 0,01 (0,52 ± 0,02)	0,61 ± 0,01 (0,54 ± 0,01)	0,60 ± 0,01** (0,48 ± 0,01)
<i>ra</i> , %	50,28 ± 0,77 (55,45 ± 0,46)	53,10 ± 0,49 (55,70 ± 0,61)	47,6 ± 1,08** (60,84 ± 0,43)	50,28 ± 0,46** (58,39 ± 0,44)

* В скобках указаны значения признаков артемий из естественной среды.

** Различия достоверны ($p < 0,01$).

* Values of parameters from environment are specified in brackets.

** Distinctions are significant ($p < 0,01$).

стью, но и с большей подвижностью рачков в естественных водоемах и характером питания.

В лабораторных условиях соленость и другие факторы (температура, рН, освещение, питание и т.д.) поддерживали на оптимальном уровне для роста рачка, в то время как в природе в пределах одного вегетационного сезона параметры среды изменяются в достаточно широких пределах.

Общая фенотипическая изменчивость складывается из генотипической и паратипической варианс. При искусственном выращивании влияние паратипической или средовой вариансы несколько снижено вследствие поддержания постоянных оптимальных для роста рачка условий. В естественных условиях влияние среды на общую фенотипическую изменчивость рачков достаточно высоко.

Сравнение морфометрических параметров рачков из водоемов Азиатского континента, выращенных в лабораторных условиях

Морфометрический анализ артемий из озер Кулундинское (Россия), Невидим (Россия), Теке (Казахстан), Баян-Тухум (Монголия) и *A. sinica* (Китай), выращенных в лабораторных условиях, представлен в табл. 13.

Уровень изменчивости анализируемых признаков в целом оказался незначительным и редко превышал средний уровень. Наиболее вариабельными оказались длина фурки и число фуркальных щетинок (см. рис. 35). Коэффициент вариации длины фурки изменялся от 8 (Кулундинское) до 24 % (Баян-Тухум), числа фуркальных щетинок — от 24 (Невидим) до 40 % (*A. sinica*). Остальные параметры оказались более стабильными.

В целом морфометрические параметры артемий азиатских популяций в 71 % случаев достоверно различались между собой (см. прил. 23). Артемии озер Баян-Тухум и Кулундинское проявили наибольший уровень различий (все 10 параметров). Наименее различались рачки из озер Теке и Баян-Тухум (по 4 из 10 параметров). Наибольшие различия по отношению ко всем анализируемым популяциям проявили рачки из оз. Кулундинское (83 %), наименьшее — Теке (58 %).

Сравнение морфометрических параметров исследованных российских и зарубежных популяций показало следующее:

- *A. sinica* (Китай) достоверно отличалась от сибирских популяций по 65 % анализируемых пар признаков;
- бисексуальная популяция оз. Баян-Тухум (Монголия) достоверно отличалась от сибирских популяций рачка по 80 % анализируемых пар признаков;
- партеногенетическая популяция оз. Теке (Казахстан) достоверно отличалась от сибирских популяций по 60 % анализируемых пар признаков.

Полученные закономерности получили подтверждение при группировании исследованных популяций методом взвешенного попарного среднего. Данные о степени сходства по морфометрическим показателям исследованных популяций артемий приведены на рис. 36. Анализ дендрограмм сходства показал наличие двух кластеров — первый объединил две популяции артемий сибирских озер (Невидим и Кулундинское), второй составили популяции рачков из озер Теке (Казахстан) и Баян-Тухум (Монголия). К ним примыкает наиболее отдаленная по исследованным морфометрическим параметрам *A. sinica*.

Изучение параметров роста рачков *Artemia* из разных мест обитания при искусственном культивировании позволило сделать вывод о том, что формирование фенотипических особенностей азиатских популяций артемий зависит не только от условий окружающей среды, но и от генетических особенностей самого объекта.

Сравнительный анализ морфометрических показателей искусственно выращенных рачков артемий с литературными данными

Сравнение проведено с бисексуальными популяциями американских видов *Artemia franciscana* и *A. persimilis* [Gajardo et al., 1998] и с партеногенетическими популяциями Китая, Греции, Намибии и Мадагаскара [Abatzo-

Таблица 13. Морфологические параметры рачков, выращенных из цист азиатских популяций артемий ($M \pm m$)
 Table 13. Morphological parameters of shrimps which breed from the Asian populations of *Artemia* cysts ($M \pm m$)

Озеро	<i>tl</i>	<i>al</i>	<i>aw</i>	<i>de</i>	<i>ed</i>	<i>sf-r</i> , шт.	<i>fl</i>	<i>la</i>	<i>hw</i>	<i>ra</i> , %	<i>c/a</i>
Невидим	10,11±0,04	4,85±0,04	0,54±0,01	1,34±0,02	0,24±0,01	9,90±0,42	0,25±0,01	1,02±0,01	0,81±0,01	47,94±0,41	1,09±0,02
	9,8-10,5	4,5-5,1	0,45-0,65	1,2-1,5	0,2-0,25	6,0-14,0	0,2-0,35	0,9-1,15	0,75-0,9	43,7-52,0	0,92-1,29
Кулундинское	8,65±0,08	4,20±0,03	0,50±0,01	1,16±0,02	0,19±0,01	8,23±0,53	0,29±0,01	0,83±0,01	0,65±0,01	48,74±0,63	1,06±0,03
	8,0-9,25	4,0-4,42	0,42-0,55	1,0-1,3	0,15-0,25	2,0-16,0	0,25-0,35	0,72-0,90	0,50-0,80	43,5-54,9	0,82-1,30
Теке	9,10±0,10	4,8±0,07	0,53±0,01	1,35±0,03	0,24±0,01	9,50±0,57	0,28±0,01	0,80±0,01	0,74±0,03	53,05±0,97	0,90±0,04
	7,95-9,90	4,0-5,52	0,43-0,63	0,92-1,62	0,18-0,28	3,0-17,0	0,22-0,38	0,58-0,98	0,47-1,02	40,7-61,3	0,63-1,46
Баян-Гухум	9,00±0,13	4,60±0,10	0,70±0,01	1,38±0,02	0,24±0,01	3,03±0,19	0,24±0,01	1,04±0,02	1,12±0,02	51,35±1,21	0,98±0,04
	7,55-10,59	3,63-5,6	0,58-0,83	1,16-1,66	0,19-0,29	2,0-6,0	0,15-0,35	0,79-1,21	1,00-1,30	40,3-68,6	0,46-1,48
<i>A. sinica</i>	8,56±0,12	4,76±0,09	0,51±0,01	1,21±0,01	0,21±0,01	7,10±0,51	0,20±0,01	0,80±0,02	0,78±0,03	55,77±1,07	0,81±0,04
	7,5-10,0	3,75-6,00	0,43-0,63	1,1-1,41	0,15-0,25	2,0-13,0	0,15-0,25	0,58-0,98	0,55-1,05	41,7-64,4	0,55-1,40

Примечание. Над чертой — средняя с ошибкой, под чертой — пределы колебаний параметра.
 Note. Above line — average with mistake, below line — limits of parameter fluctuations.

poulos et al., 1987; Triantaphyllidis et al., 1996, 1997a].

Сравнение морфометрических параметров артемий из Сибири и из других мест обитания показало, что рачки греческих, китайских и мадагаскарских популяций отличались самыми большими размерами (табл. 14). Основные морфологические показатели — длина тела и длина абдомена — в греческих популяциях были в пределах 12,19–13,77 и 6,44–7,46 мм, в китайских — 11,71–14,1 и 6,2–8,15 мм, в мадагаскарских — 11,53 и 6,33 мм соответственно. Для сравнения: самые крупные искусственно выращенные рачки артемий из оз. Невидим имели среднюю длину 10,1 мм, длину абдомена — 4,85 мм. По длине тела исследованные нами популяции рачков (сибирские, монгольские, казахские и *A. sinica*) оказались наиболее близкими к американским (*A. franciscana* и *A. persimilis*) и африканским популяциям. Но таких мелких размеров половозрелых самок, как 5,98 мм в длину (водоем Piuga), искусственно выращенные рачки изученных нами популяций не имели. Несмотря на сходство в длине тела, пропорции тела азиатских и американских популяций различны. Для последних характерно преобладание длины цефалоторакса над длиной абдомена, об этом свидетельствуют коэффициенты *ra* и *c/a*, равные 38,12–53,37% (в среднем по популяциям 43,86) и 0,87–1,70 (в среднем 1,31). В греческих, китайских и мадагаскарских популяциях, а также у *A. sinica* пропорции тела сдвинуты в сторону преобладания длины абдомена: коэффициенты *ra* — от 51,7 до 57,8% (в среднем 54,1), *c/a* — от 0,73 до 0,94 (в среднем 0,85). Для рачков сибир-

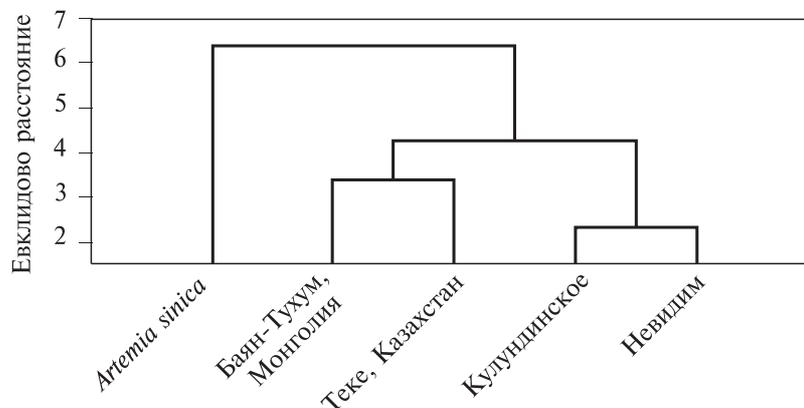


Рис. 36. Дендрограмма сходства морфометрических параметров искусственно выращенных рачков азиатских популяций (метод взвешенного парногруппового среднего).

Fig. 36. Dendrogram of similarity of morphometric parameters of reared shrimps from the Asian populations (the method of weighted pair-group average).

ских популяций характерно равенство длины цефалоторакса и абдомена: индекс ra — от 47,94 до 53,10 % (в среднем 49,60) и c/a — от 0,88 до 1,10 (в среднем 1,02). По этому показателю рачки из Намибии также более близки к сибирским популяциям (ra — 47,83; c/a — 1,09). По всем остальным показателям рачки сибирских популяций занимают промежуточное положение между американскими и группой китайских популяций, за исключением длины фурки, которая имеет близкие значения к китайским популяциям, и числа щетинок, у сибирских популяций этот показатель наибольший.

Сравнение морфометрических параметров в целом проведено с использованием кластерного анализа (рис. 37). Все сравниваемые популяции образовали 2 кластера. Первый объединил американские популяции. Во втором кластере образовались два подкластера: первый объединил китайские, греческие, мадагаскарские и казахстанские популяции, во второй вошли сибирские популяции и популяция из Африки (Намибия). Бисексуальная популяция из Монголии (Баян-Тухум) и *A. sinica* присоединились на некотором удалении к первому подкластеру. В целом, несмотря на большую разницу в морфометрических показателях между рачками сибирских популяций и популяций китайской группы, сибирские оказались ближе к популяциям Востока (Старого Света), чем к популяциям Запада (Нового Света). Морфометрический анализ искусственно выращенных рачков позволил обнаружить различия между исследованными популяциями артемий. Кластерный анализ по морфометрическим показателям рачков выявил дифференциацию всех изученных популяций на две группы по географическому расположению водоемов: первую составили бисексуальные популяции артемий Северной и Южной Америки, вторую — партеногенетические и бисексуальные популяции Азии, Европы и Африки. Искусственно выращенные

Таблица 14. Морфометрические параметры артемий, выращенных из цист различных популяций (по литературным и собственным данным)

Table 14. Morphometric parameters of *Artemia* reared from cysts of different populations cysts (on literary and own data)

Озеро, месторасположение	Аббревиатура	<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>	<i>ra</i> , %	<i>c/a</i>
		мм					шт.	мм				
Кулундинское, 2004, Алтайский край		8,16	4,34	0,5	1,29	0,2	7,36	0,3	0,86	1,13	53,1	0,88
Большое Медвежье, 2004, Курганская область		8,34	3,97	0,6	1,44	0,23	10	0,39	0,93	1,22	47,6	1,1
Актобан, 2004, Курганская область		7,44	3,77	0,51	1,26	0,22	10,1	0,41	0,81	1,04	50,63	0,97
Невидим, 2005, Курганская область		10,11	4,85	0,54	1,34	0,24	9,93	0,25	1,02	0,81	47,94	1,08
Кулундинское, 2005, Алтайский край		8,65	4,2	0,5	1,16	0,19	8,47	0,29	0,83	0,65	48,74	1,06
Теке, 2005, Казахстан		9,1	4,8	0,5	1,35	0,24	9,5	0,28	0,8	0,74	52,75	0,9
Баян-Тухум, 2005, Монголия		9	4,6	0,7	1,38	0,24	6,6	0,24	1,04	1,12	51,11	0,96
<i>Artemia sinica</i> , 2005, Китай		8,53	4,76	0,51	1,21	0,2	7,07	0,2	0,7	0,8	56,12	0,79
San Francisco Bay, США ¹		7,74	2,95	0,69	1,69	0,35	10,95	0,27	0,76	0,94	38,12	1,62
Salgar de Atacama, Чили ¹		6,97	2,58	0,42	1,31	0,27	7,36	0,21	0,7	0,68	38,1	1,7
Buenos Aires, Аргентина ¹		8,28	3,29	0,4	1,46	0,29	3,1	0,18	0,56	0,76	40,27	1,52
Pichilemu, Чили ¹		8,4	4,37	0,42	1,35	0,28	2,88	0,21	0,56	0,77	51,74	0,92
Masau, Бразилия ¹		8,44	3,83	0,62	1,7	0,32	10,16	0,34	0,81	1,02	45,15	1,2
Los Vilos, Чили ¹		7,98	3,53	0,54	1,51	0,31	8,7	0,27	0,87	0,81	44,01	1,26
Rio Grande do Norte, Бразилия ¹		7,56	3,18	0,61	1,42	0,29	11,21	0,27	0,78	0,9	41,94	1,38
Piura, Перу ¹		5,98	2,49	0,48	1,14	0,24	8,55	0,2	0,73	0,65	41,57	1,4
Madagascar, Мадагаскар ²		11,53	6,33	0,66	1,8	0,29	7,9	0,27	1,2	0,93	54,9	0,82
Megalon Embolon, Греция ³	MEM	13,9	7,45	0,84	2,13	0,33	5,19	0,35	1,52	1,13	53,6	0,87
Citros, Греция ³	CIT	13,66	7,46	0,75	1,95	0,3	5,13	0,34	1,45	1,07	54,61	0,83
Polychnitos, Греция ³	POL	13,77	7,4	0,79	2,04	0,3	5,26	0,34	1,46	1,1	53,74	0,86
Kalloni, Греция ³	KAL	12,76	6,96	0,82	1,87	0,3	6,06	0,31	1,31	1,03	54,55	0,83
Aibi Lake, Xinjiang, Китай ³	AIL	13,11	7,08	0,77	1,96	0,32	6,27	0,28	1,35	1,07	54	0,85
Balikum Lake, Xinjiang, Китай ³	BAL	12,55	7,07	0,68	1,8	0,28	7,07	0,25	1,24	0,98	56,33	0,78
Kazakhstan (неизвестный источник) ³	CAT	12,98	6,93	0,79	1,85	0,31	9,53	0,49	1,27	1,01	53,39	0,87
Chengkou, Shandong, Китай ³	CHK	11,71	6,26	0,66	1,88	0,31	8,33	0,34	1,31	0,99	53,46	0,87
Dongjiagon, Liaoning, Китай ³	DOJ	12,23	6,5	0,74	1,79	0,3	8,77	0,37	1,36	0,96	53,15	0,88
Hangu, Tianjin, Китай ³	HAN	12	6,2	0,72	1,77	0,29	8,63	0,36	1,25	0,94	51,67	0,94
Pulandian, Liaoning, China ³	PUL	12,45	6,61	0,71	1,8	0,29	8,73	0,36	1,32	0,96	53,09	0,88
Xuyu, Jiangsu, China ³	XUW	13,73	7,34	0,82	2,24	0,37	6,5	0,35	1,58	1,07	53,46	0,87
Huanghua, Hebei, China ³	HUA	12,99	6,96	0,74	1,97	0,32	7,03	0,35	1,46	1,05	53,58	0,87
Daban Lake, Xinjiang, China ³	DAL	14,1	8,15	0,76	1,93	0,3	6,68	0,33	1,35	1,04	57,8	0,73
Swakopmund, Намибия ³	NAM	9,68	4,63	0,77	1,63	0,27	8,84	0,49	1,2	0,92	47,83	1,09
Все популяции	min	5,98	2,49	0,4	1,14	0,19	2,88	0,18	0,56	0,65	38,1	0,73
	max	14,1	8,15	0,84	2,24	0,37	11,21	0,49	1,58	1,22	57,8	1,7
	Ср.	10,43	5,34	0,64	1,64	0,28	7,746	0,31	1,07	0,95	50,25	1,02
Сибирские популяции	»	8,54	4,23	0,53	1,3	0,22	9,172	0,33	0,89	0,97	49,6	1,02
Американские популяции	»	7,669	3,28	0,52	1,45	0,29	7,864	0,24	0,72	0,82	42,61	1,38
Китайские, греческие, мадагаскарские популяции	»	12,9	6,98	0,75	1,92	0,31	7,139	0,34	1,36	1,02	54,09	0,85

¹ Gajardo et al., 1998.² Triantaphyllidis et al., 1998.³ Triantaphyllidis et al., 1997b.

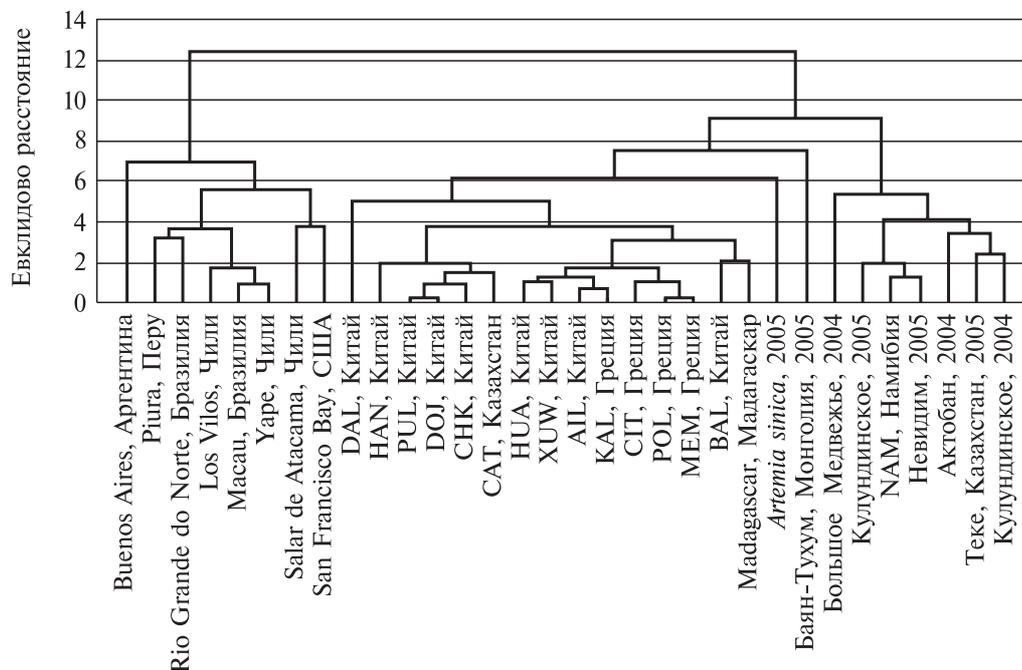


Рис. 37. Дендрограмма сходства морфометрических параметров артемии различных популяций (по собственным и литературным данным, метод взвешенного парно-группового среднего).

Fig. 37. Dendrogram of similarity of morphometric parameters of different populations *Artemia* (on the own and literary data, the method of weighted pair-group average).

рачки из цист сибирских популяций по морфометрическим параметрам образовали общий кластер с азиатской группой популяций.

Таким образом, изучение морфометрических параметров артемий наглядно показало совокупное влияние на фенотип генотипа и условий окружающей среды. Соленость среды обитания, согласно нашим исследованиям и данным многочисленных авторов [Гаевская, 1916; Воронов, 1979; Соловов, Студеникина, 1990; Gilchrist, 1960; Amat, 1980; D'Agostino, 1980; Wear, Haslett, 1987; Triantaphyllidis et al., 1997b, El-Bermawi et al., 2004], является основной причиной морфологических различий природных популяций артемий.

Из всего комплекса морфометрических признаков наиболее информативными параметрами, показывающими влияние солености среды на артемию, являются длина фурки, число щетинок на фурке. Индексами, показывающими влияние генотипа, возможно, могут служить отношение длины абдомена к длине тела и отношение длины цефалоторакса к длине абдомена. Использование этих индексов в некоторой степени позволяет нивелировать влияние экологических факторов на размерные характеристики артемий и сосредоточить внимание на изучении аллометрической изменчивости.

Приведенные выше данные показали невозможность идентифицирования видов артемий только по морфометрическим параметрам, поэтому изучение видовой принадлежности российских популяций артемий должно быть основано не только на использовании морфологических, но и кариологических и генетических методов.

3.2. Цитогенетические исследования

В основу методики получения препаратов хромосом артемий легли работы по цитогенетике отечественных и зарубежных авторов, в частности Ю.А. Митрофанова и др. [1976], Г. Макгрегора и Дж. Варли [1986], А.С. Графодатского и С.И. Раджабли [1998], Е. Пила [Pilla, 1992].

В табл. 15 представлены литературные данные по числу хромосом различных популяций артемий. Диплоидный набор ($2n$) большинства бисексуальных видов составил 42 хромосомы. Исключение составила *A. persimilis*, диплоидный набор которой на 2 хромосомы больше ($2n = 44$).

В пределах партеногенетических форм отмечены разные уровни ploidy: диплоиды ($2n = 42$), триплоиды ($3n = 63$), тетраплоиды ($4n = 84$), пентаплоиды ($5n = 105$).

У некоторых бисексуальных видов, таких как *A. franciscana* и *A. tunisiana*, а также у партеногенетических форм обнаружена анеуплоидия. Не описана анеуплоидия у *A. franciscana monica*, *A. persimilis*, *A. urmiana*, *A. sinica*, *A. tibetiana* [Abreu-Grobois, 1987].

Все из исследованных российских популяций артемий [Митрофанов и др., 1976; Бойко, Саукова, 2002; Бойко и др., 2005; Воуко et al., 2002] относились к партеногенетическим. Таким образом, не исключена возможность наличия трех, четырех или пяти гаплоидных наборов хромосом и анеуплоидии у исследованных популяций из российских водоемов.

С целью изучения особенностей хромосомного набора артемий ряда озер юга Западной Сибири проведен цитогенетический анализ рачков следующих озер: Воскресенское, Собачье, Большое Медвежье, Требушинное, Невидим, Актобан и Большое Курейное (Курганская область), Кулундинское и Боль-

Таблица 15. Хромосомный набор артемий по литературным данным [Abreu-Grobois, 1987]

Table 15. Chromosomal set of *Artemia* on the literary data [Abreu-Grobois, 1987]

Вид	Модальное количество хромосом	Число популяций, содержащих анеуплоидов	Изменчивость по числу хромосом
<i>Бисексуальные</i>			
Новый Свет			
<i>A. franciscana</i>	42	1	21–48
<i>A. monica</i>	42	0	42
<i>A. persimilis</i>	44	0	44
Старый Свет			
<i>A. tunisiana</i>	42	1	42, 44, 46, 48, 50
<i>A. tibetiana</i>	42		
<i>A. sinica</i>	42		
<i>A. urmiana</i>	42	0	42
<i>Партеногенетические</i>			
Диплоиды	42	4	40, 42, 44, 46, 48, 50, 52, 54, 56, 63
Триплоиды	63	3	57, 58, 63–65
Тетраплоиды	84	1	84, 89
Пентаплоиды	105	2	104–111

шое Яровое (Алтайский край), Ульжай и Эбейты (Омская область), Окуневское (Тюменская область). В качестве сравнительных данных использовали ряд литературных источников [Митрофанов и др., 1976, Abatzopoulos et al., 1986].

Определение числа хромосом проводили в соматических клетках. На препаратах наряду с метафазными обнаружено большое количество профазных и интерфазных ядер. Несмотря на то что профазы характеризуется началом спирализации, морфологические особенности хромосом на этой стадии выявить невозможно, поэтому анализу были подвергнуты только метафазные клетки, содержащие полный набор хромосом в поле зрения [Макгрегор, Варли, 1986].

В результате проведенных исследований выполнены цитогенетические описания артемий (табл. 16). При изучении каждой популяции артемий в среднем проанализировано по 5 препаратов хромосом, приготовленных по методике Е. Пилла [Pilla, 1992]. При этом обнаружено разное количество метафаз с правильным расположением хромосом и просмотрено от 16 до 50 метафаз.

Большинство анализированных метафаз содержало по 42 хромосомы (рис. 38). Таким образом, диплоидное число хромосом изученных российских популяций артемий оказалось равным 42. Наряду с нормальным набором хромосом встречались клетки с гаплоидным числом хромосом и с некрратным гаплоидному (рис. 39). Полученные данные (табл. 17) свидетельствуют о наличии вариабельности числа хромосом и анеуплоидии у артемий, обитающих на юге Западной Сибири.

Первый этап описания полного набора хромосом (кариотипирование) заключается в систематизировании хромосом по форме и размерам в убывающем порядке в виде кариограмм. Сопоставление полученных карио-

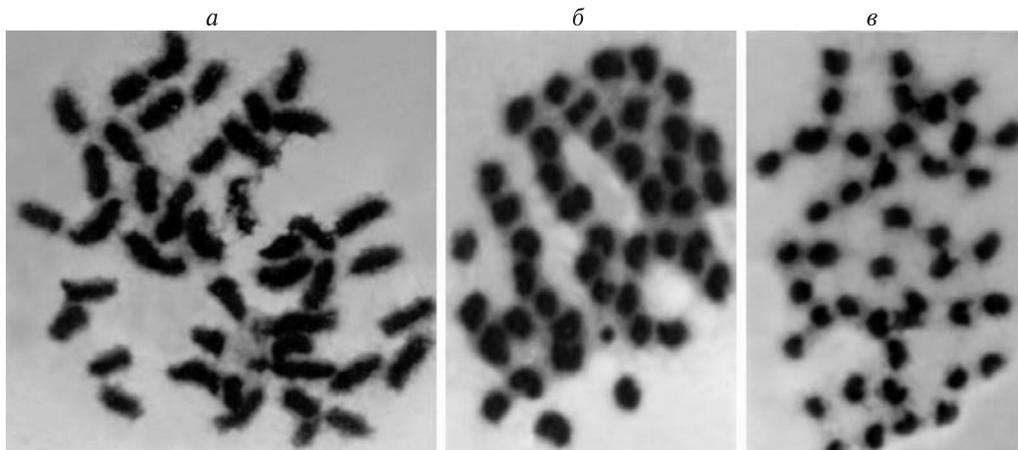


Рис. 38. Метафаза артемий из озер.

a — Эбейты; *б* — Большое Курейное; *в* — Ульжай ($2n=42$).

Fig. 38. Metaphase of *Artemia* from lakes.

a — Ebejty; *б* — Bolshoe Kureynoe; *в* — Uljai ($2n=42$).

Таблица 16. Цитогенетическое описание артемий различных популяций с уровнем ploidy 2n
 Table 16. Cytological description of Artemia of different populations with level of ploidy 2n

Озеро	Репродуктивная модель	Вид	Число		Модалное число хромосом	Число		профаз и метафаз
			хромосом-трупов	клеток		науплиусов	препаратов	
Воскресенское	Партеногенез	Не опр.	1-2	35	42	15	5	30
Собаچه	»	»	1-2	41	42	15	5	30
Медвежье	»	»	1-2	16	42	15	5	30
Ильиней	»	»	1-2	20	42	15	5	30
Невидим	»	»	1-2	32	42	15	5	30
Актобан	»	»	1-2	50	42	15	5	30
Большое Курейное	»	»	1-2	28	42	15	5	30
Кулундинское	»	»	1-2	34	42	15	5	30
Большое Яровое	»	»	1-2	43	42	15	5	30
Ульжай	»	»	1-2	19	42	15	5	30
Эбейты	»	»	1-2	39	42	15	5	30
Окуневское	»	»	1-2	29	42	15	5	30
Баян-Тухум	Бисексуальная	»	1-2	28	42	15	5	30
Карачи ¹	Партеногенез	»	—	28	42	—	—	28
Табчик ¹	Бисексуальная	»	—	88	42	—	—	88
Urtia ²	»	<i>A. urtiana</i>	1-2	50	42	18	8	49
Citros ³	Партеногенез	Не опр.	—	—	42	100	—	—
GSL ³	Бисексуальная	<i>A. franciscana</i>	15,8 ± 0,99	—	42	—	—	—

¹ Митрофанов и др., 1976.

² Pila, 1992.

³ Abatzopoulos et al., 1986.

Таблица 17. Уровень плоидности артемий исследованных сибирских популяций
 Table 17. Level of *Artemia* ploidy of the investigated Siberian populations

Озеро	Всего	Число метафаз с плоидностью							
		20	21	39	40	41	42	43	44
Медвежье	33	$\frac{1}{3}$	$\frac{1}{3}$			$\frac{2}{6,1}$	$\frac{28}{84,9}$	$\frac{1}{3}$	
Ульжай	28					$\frac{1}{3,6}$	$\frac{25}{89,3}$	$\frac{2}{7,1}$	
Большое Курейное	45	$\frac{1}{2,2}$	$\frac{4}{8,9}$				$\frac{40}{88,9}$		
Кулундинское	29		$\frac{2}{6,9}$		$\frac{2}{-6,9}$		$\frac{22}{75,9}$	$\frac{1}{3,4}$	$\frac{2}{6,9}$
Большое Яровое	51			$\frac{2}{3,9}$	$\frac{1}{1,9}$		$\frac{48}{94,2}$		
Эбейты	18					$\frac{1}{5,6}$	$\frac{17}{94,4}$		
Невидим	21		$\frac{1}{4,7}$			$\frac{1}{4,7}$	$\frac{19}{90,6}$		
Требушинное	17						$\frac{17}{100}$		
Актобан	19		$\frac{1}{5,3}$			$\frac{2}{10,5}$	$\frac{16}{84,2}$		
Филатово	20					$\frac{2}{10}$	$\frac{18}{90}$		
Соленый Кулат	24		$\frac{1}{4,2}$				$\frac{23}{95,8}$		

Примечание. Количество метафаз: над чертой — шт., под чертой — %.
 Note. Quantity of metaphase: under line — in absolute size, below line — %.

грамм позволило выявить определенное сходство в числе и морфологии хромосом исследованных популяций рачков. На рис. 40 представлена кариограмма артемий оз. Большое Яровое.

Описание хромосом было несколько затруднено их малыми размерами и диффузным расположением центромер.

Систематизирование хромосом артемий по форме и размерам позволило составить кариограмму. Аутосомы (20 пар) и половые хромосомы (1 пара) были разделены таким образом, что каждой хромосоме соответствовала гомологичная. Анализи-

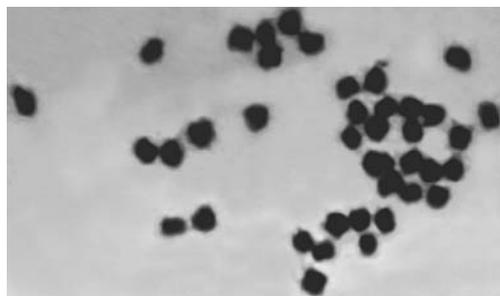


Рис. 39. Анеуплоидия артемий из оз. Большое Яровое ($n = 39$).

Fig. 39. Aneuploidy of *Artemia* from Bolshoe Yarovoe Lake ($n = 39$).

руя полученную кариограмму, можно отметить следующее. По классификации А. Левана [Levan, 1938], все хромосомы являются телоцентрическими. Каждая хромосома состоит из 2 хроматид, соединенных центромерой. При этом центромера смещена к одному из концов хромосомы. При количестве хромосом 42 насчитывается 42 плеча. Центромера визуально не обнаруживается. У партеногенетических артемий отсутствует гетероморфность первой пары хромосом. Пол у артемий определяет первая и самая крупная хромосомная пара [Stefani, 1963]. Отсутствие отбора, стабилизирующего половые различия, по-видимому, привели к исчезновению различий половых хромосом.

Абсолютную длину хромосом не измеряли, так как она зависит от методических приемов приготовления препаратов и может меняться даже в пределах отдельных индивидуумов.

Согласно литературным данным [Митрофанов и др., 1976; Stefani, 1963; Abatzopoulos et al., 1986; Abreu-Grobois, 1987], хромосомы артемий относятся к телоцентрическому типу. Все авторы указывают на небольшие размеры хромосом и диффузные центромеры, а также на наличие хромоцентров. Количество хромоцентров варьирует от 1–2 (*A. urmiana*) до 17 (*A. franciscana*).

Сравнение кариотипов популяций артемий озер Курганской и Новосибирской областей, а также Крыма [Митрофанов и др., 1976] показало наличие существенного сходства с изученными нами популяциями рачка. Это связано не только с количеством хромосом ($2n = 42$), но и с типом хромосом (телоцентрический).

Таким образом, на основе проведенного цитогенетического анализа науплиусов артемий 12 российских популяций составлены кариограммы и

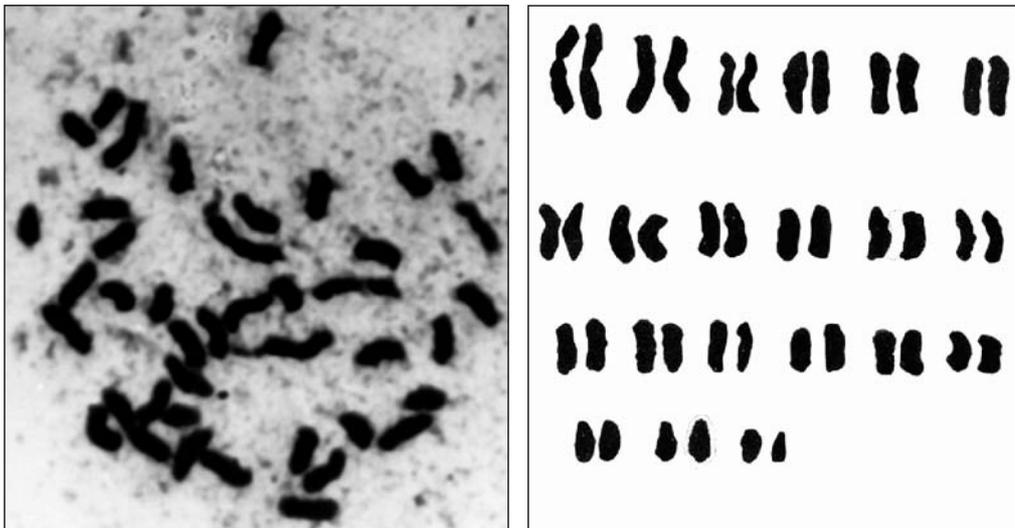


Рис. 40. Кариотип артемии из оз. Большое Яровое.

Fig. 40. Karyotype of Artemia from Bolshoe Yarovoe Lake.

определено число хромосом. Обнаружено сходство в числе, размере и типе хромосом. Все изученные популяции характеризуются одинаковым модальным числом телоцентрических хромосом, равным 42. У некоторых науплиусов артемий встречались анеуплоидные клетки. Эти данные свидетельствуют о возможности некоторой изменчивости числа хромосом у рачков из сибирских популяций.

Относительная приспособленность поли- и диплоидных особей зависит от условий окружающей среды, на изменения которых они реагируют по-разному. Полиплоиды имеют больше преимуществ перед диплоидами в стрессовой ситуации. Например, когда популяция подвергается воздействию летальных температур в короткий период, полиплоиды имеют больше шансов выжить. Вероятно, у полиплоидных артемий развивается серия жизненно важных характеристик, способствующих ее адаптации к окружающей среде. Изученные российские популяции артемий являются партеногенетическими и диплоидными. Вероятно, эволюция артемий шла таким образом, что условия существования рачков в пределах юга Западной Сибири можно рассматривать как далекие от стрессовых. С другой стороны, появление редких самцов в партеногенетических популяциях российской артемии может служить доказательством некоторой нестабильности условий существования и возможного ухудшения условий.

3.3. ДНК-анализ

Почти каждый вид животных подразделяется на большее или меньшее число полностью или частично изолированных популяций — географических подвидов, рас и более мелких групп. Род *Artemia* в этом плане — не исключение. К настоящему времени получено большое количество данных по сайтам рестрикции и последовательностей ДНК, которые можно использовать в популяционно-генетических исследованиях с целью установления родственных взаимоотношений между различными локальностями артемий. Эти исследования основаны на использовании современных методов молекулярной генетики. Целью таксономических исследований является объединение организмов в удобное число групп, имеющих одинаковые признаки, что позволяет классифицировать виды. В эволюционных исследованиях такая классификация дает возможность построить филогению. Подобные построения могут выявить, имеется ли связь между наблюдаемыми филогенетическими взаимоотношениями видов и эволюционными силами [Вейр, 1995]. Полученные результаты помогают ответить на целый ряд вопросов, касающихся филогении, систематики и дифференциации рода *Artemia*. Несмотря на стремительное развитие методов молекулярно-генетического анализа, до сих пор не поставлена точка в установлении взаимоотношений между различными популяциями артемий.

В настоящее время дифференциация рода *Artemia* решается с помощью целого арсенала методов и приемов, само многообразие которых свидетельствует о важности данной проблемы с точки зрения как фундаментальной, так и прикладной науки. Действительно, сведения о популяци-

онной организации являются необходимым элементом теоретических построений, касающихся филогении видов, формирования их современных ареалов, а также важнейшим источником информации при решении вопросов, связанных с рациональной эксплуатацией биологических ресурсов.

Помимо самоочевидных неблагоприятных воздействий, таких как загрязнение среды и разрушение мест обитания водных объектов, по крайней мере, еще один фактор ответствен за сокращение биоразнообразия — нерациональная хозяйственная деятельность, игнорирующая генетическую подразделенность видов и структуру видовых генофондов, т.е. той совокупной наследственной информации, которая в поколениях передается от родителей потомкам и определяет такие важные свойства, как численность, продуктивность, скорость роста и развития, продолжительность индивидуальной жизни, устойчивость к неблагоприятным факторам среды [Динамика..., 2004].

Огромное разнообразие существующих подходов к изучению популяционной дифференциации указывает на отсутствие какого-либо универсального метода, который позволит более точно установить популяционный состав того или иного вида. Прежде всего это связано с пластичностью самих изучаемых биологических структур, а также с ограничениями, присущими как самим методам исследования, так и способам интерпретации получаемых результатов. Отсюда вытекает потребность комплексного анализа популяционной структуры рода *Artemia*, сопоставления результатов применения независимых методов в целях получения достаточно полной и адекватной картины дифференциации.

Генетические методы изучения популяционной структуры вида аналогичны морфологическим, поскольку последние приобретают смысл лишь в том случае, если наблюдаемые различия признаков в той или иной степени наследственно обусловлены. Принципиальное отличие заключается в том, что в рамках популяционно-генетических исследований используются признаки, непосредственно отражающие строение генома — структуры, на уровне которой, в первую очередь, следует ожидать проявления эффектов полной или частичной репродуктивной изоляции.

Генетические методы подразделяются на две группы: биохимическая генетика и молекулярная генетика. До недавнего времени наибольшее развитие имели методы биохимической генетики.

Сейчас наряду с изучением белкового полиморфизма в популяционно-генетических исследованиях широко применяется анализ изменчивости ядерной и митохондриальной ДНК (мтДНК). Методы анализа ДНК, несомненно, обеспечивают получение гораздо более полной картины генетической изменчивости популяций, поскольку нуклеотидные последовательности, кодирующие белки, составляют лишь небольшую часть генома, а методом электрофореза белков выявляется не более 30 % аминокислотных замещений в составе белковых молекул [Hallerman, Beckman, 1988]. Так как преобладающая часть генома не вовлечена в какие-либо известные и важные функции, соответствующие участки некодирующей ДНК обнару-

живают уровни полиморфизма, многократно превосходящие все, что известно о полиморфизме белков [Динамика..., 2004].

Во многих случаях анализ структуры ДНК позволяет обнаружить межвидовые или межпопуляционные генетические различия, не распознаваемые методами электрофореза белков [Smith, McVeagh, 2000]. Несмотря на это, многие ученые придерживаются той точки зрения, что полиморфизм белков и ДНК дополняют друг друга в зависимости от решаемых задач.

Очень важный и широко используемый в изучении полиморфизма ДНК метод полимеразной цепной реакции (PCR) позволяет легко и быстро амплифицировать нужные нуклеотидные последовательности из небольших количеств ДНК животного и растительного происхождения. Идентификация с помощью PCR осуществляется на основании наличия или отсутствия определенного фрагмента ДНК. Все методы идентификации ДНК создают при электрофорезе характерный рисунок полос (генерируют паттерн), демонстрирующий вариабельность генома. Данный метод позволяет проводить в более сжатые сроки изучение генетической изменчивости организмов и расширяет круг решаемых биологических проблем, в том числе установление особенностей дифференциации; анализ генетических различий между популяциями и их адаптивной природы; анализ современного состояния ресурсов и их использования.

Несмотря на явные преимущества генетических методов перед другими в изучении популяционной структуры вида, характер внутривидовой дифференциации и филогенетические связи ряда сложноорганизованных объектов остаются не до конца выясненными. Причин тому много, и не последней из них является отсутствие единой методической основы и несогласованность в интерпретации различными исследователями генетических данных.

Генетическая структура популяций артемий складывается под влиянием биологических особенностей объекта и условий окружающей среды. Формирование генетической структуры природных популяций артемий под воздействием различных факторов не всегда обедняет генофонд, а может и увеличивать изменчивость и соответственно приводить к увеличению расхождения между существующими локальностями.

На данный момент не существует отечественной литературы по оценке генетических различий между различными популяциями артемий. Ведущая роль в решении этого вопроса принадлежит зарубежным ученым [Sun et al., 1999; Abatzopoulos et al., 2002; Xiaomei et al., 2002; и др.]. Необходимость настоящего исследования заключается в определении характера и направления изменений в российских популяциях артемий, а также выявлении характерных молекулярных маркеров. Это позволит не только идентифицировать текущее состояние популяций, но и возможность моделирования их изменений в будущем.

Генетическая паспортизация существующих популяций артемий может быть осуществлена методом ДНК-дактилоскопии в сочетании с мониторингом полиморфности геномов с помощью одного из существующих инструментальных методов, включающего в себя полимеразную цепную

реакцию и последующее автоматизированное разделение амплификатов в капиллярном электрофорезе. В некоторых случаях необходимо определение первичной нуклеотидной последовательности или секвенирование клонированных фрагментов. При достаточно широком охвате популяций все они будут генетически мечеными, что даст возможность объективной оценки такого важного параметра, как родство.

Цель настоящих исследований — идентификация российских популяций артемий в рамках развития мировой базы данных по ДНК-анализу. Представленная работа посвящена экспериментальной разработке молекулярно-генетического тестирования различных популяций артемий. В задачи исследований входило изучение молекулярных маркеров и полиморфизма ядерного и митохондриального геномов; проведение анализа цитохромоксидазы I (COI) митохондриальной ДНК и сравнительного генетического анализа отечественных и зарубежных популяций артемий.

Исследования проведены в лаборатории аквакультуры и Артемиевом реферативном центре при Гентском университете (Бельгия) совместно с бельгийскими учеными на базе CLO-Sea Fisheries Department, а также на базе лаборатории генетической идентификации ВНИРО (г. Москва) при участии В.А. Барминцева и А.А. Волкова.

Материалом для исследований послужили цисты артемий, собранные в естественных соляных водоемах Сибири и Монголии, а также цисты известных видов и неидентифицированных до вида популяций со всего света, любезно предоставленные сотрудниками Артемиевого реферативного центра (Гент, Бельгия). Эксперименты, позволяющие определить степень различий между разными популяциями артемий, проводили по трем разным направлениям: анализ известных фрагментов мтДНК (RFLP-PCR), анализ неизвестных фрагментов геномной ДНК (RAPD-PCR), секвенирование цитохромоксидазы I участков мтДНК.

3.3.1. Полиморфизм длин рестрикционных фрагментов ДНК (RFLP)

Методы, основанные на использовании PCR-анализа и применяемые для молекулярно-генетической идентификации гидробионтов, могут быть условно разделены на две группы. Одна из них включает в себя специфическую амплификацию и анализ последовательностей ДНК [Динамика..., 2004], вторая — амплификацию с помощью случайных праймеров.

Преимущество специфической амплификации ДНК состоит в том, что данный метод менее чувствителен к разнице в условиях реакции и позволяет получать воспроизводимый паттерн ДНК.

Суть метода заключается в амплификации определенного фрагмента ДНК, содержащего анализируемую точечную мутацию с последующим расщеплением его соответствующей рестрикционной эндонуклеазой. По длине фрагментов делают вывод об отсутствии или наличии точечной мутации, а также о гомозиготности или гетерозиготности индивидуума по данному аллелю [Зиновьева и др., 2002].

В том случае, когда должна быть исследована деградированная ДНК, PCR часто проводится на мтДНК из-за ее существенно более высокой копийности относительно последовательностей ядерной ДНК. Кроме того, предполагается, что мтДНК, являющаяся кольцевой молекулой, обладает более высокой устойчивостью к деградации. Для видовой идентификации рыб успешно используется мтДНК: преимущественно ген цитохрома *b* и реже — D-петля [Bossier, 1999]. При этом выбор праймеров, использованных для амплификации фрагментов гена цитохрома *b*, зависит от принадлежности к систематической группе и от степени деградации ДНК. Однако мтДНК достаточно консервативна, что, как правило, не позволяет проводить внутривидовую идентификацию.

Данная методика апробирована на небольшом материале, состоящем из 10 популяций рачков артемий из озер юга Западной Сибири: Кулундинское и Большое Яровое Алтайского края, Филатово, Собачье, Большое Медвежье, Требушинное, Невидим и Большое Курейное Курганской области, Ульжай и Эбейты Омской области.

Исследовали не весь геном, а только его небольшую часть. В качестве дифференцирующего вектора использовали мтДНК, которая представлена всего одной кольцевой молекулой длиной 15 822 н. п. (рис. 41). Состав генов данной молекулы универсален для всех животных [Xiaomei et al., 2002]. Из 38 генов мтДНК 13 кодируют белки, 22 — транспортную РНК (тРНК), 1 ген является некодирующим и наиболее изменчивым, 2 гена кодируют синтез рибосомальной РНК (рРНК). Систематиков главным образом интересуют эти 2 гена, которые являются наиболее консервативными. Для определения филогенетической систематики многие исследователи используют гены, кодирующие синтез рРНК.

На первом этапе выделили и амплифицировали фрагмент мтДНК, включающий два гена рРНК. Полимеразную цепную реакцию провели с помощью трех пар праймеров (12S-R и 16S-R, 12S-SP и 16S-SP, 12S-RL и 16S-FL) и ДНК-полимераз.

PCR-реакция ДНК артемий из оз. Собачье со всеми тремя парами праймеров оказалась нерезультативной (рис. 42). Это, вероятно, связано с тем, что примененные праймеры не узнали участки ДНК артемий данного озера. Для решения данного вопроса необходимо расширить спектр праймеров.

Во всех остальных экспериментах применение первой пары праймеров (12S-R и 16S-F) дало положительные результаты (рис. 43), поэтому не было необходимости использовать остальные праймеры. В результате PCR получены отрезки мтДНК длиной приблизительно 1500 н. п.

В дальнейший анализ были вовлечены фрагменты мтДНК, амплифицированные с помощью первой пары праймеров.

Полученный фрагмент мтДНК, включающий гены 16S рРНК, тРНК-Val, 12S рРНК, был подвергнут рестрикционному анализу (RFLP). Рестрикционное разделение фрагментов ДНК осуществили с помощью пяти рестрикционных энзимов: HaeIII, TaqI, Tsp, HpaII, NdeII (табл. 18). Рестриктазы или эндонуклеазы осуществляют разрезание ДНК. Они вступают

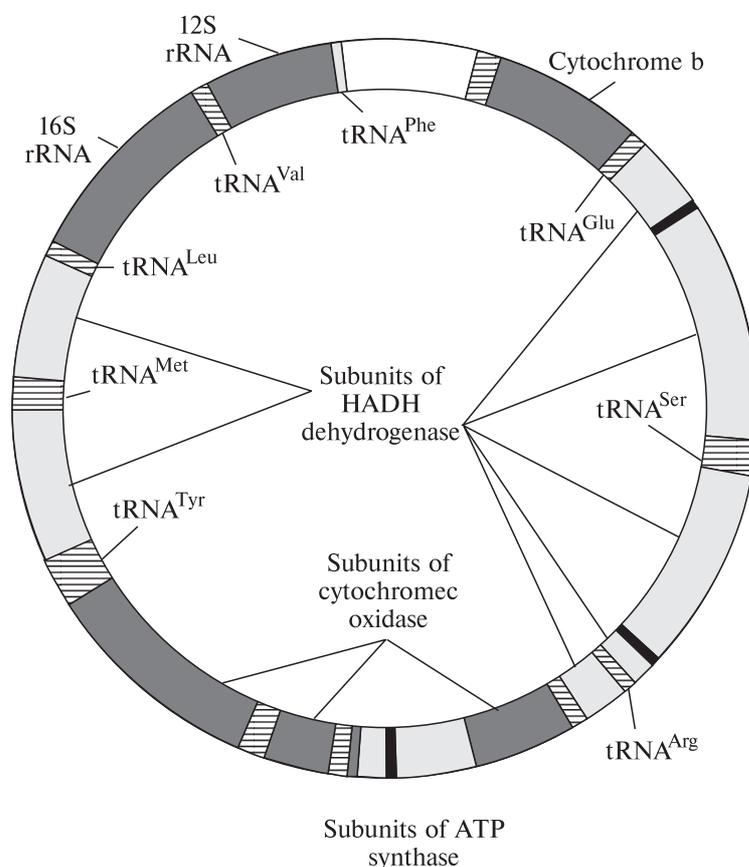
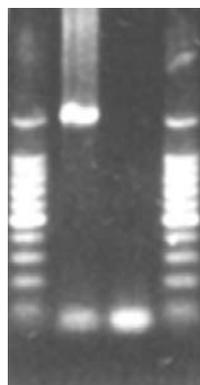


Рис. 41. Схема мтДНК [Xiaomei et al., 2002].
 Fig. 41. Scheme of mtDNA [Xiaomei et al., 2002].

Таблица 18. Результаты проведения RLFP
 Table 18. Results of RLFP

Озеро	Рестрикционный фермент				
	Tsp 5091	HpaII	TaqI	HaeIII	NdeII
Филатово	—	+	+	+	+
Большое Курейное	—	+	+	+	+
Кулундинское	—	+	+	+	+
Собачье	—	—	—	—	—
Ульжай	—	+	+	+	+
Большое Медвежье	—	+	+	+	+
Требушинное	—	+	+	—	+
Эбейты	—	+	+	+	+
Большое Яровое	—	+	+	+	+
Невидим	—	+	+	+	+
<i>A. franciscana</i> № 1286	—	+	+	+	+

Примечание. (—) — нет данных.



1 2

Рис. 42. PCR-реакция с праймерами 12S-R и 16S-R.

1 — *A. franciscana*, 2 — оз. Собачье.

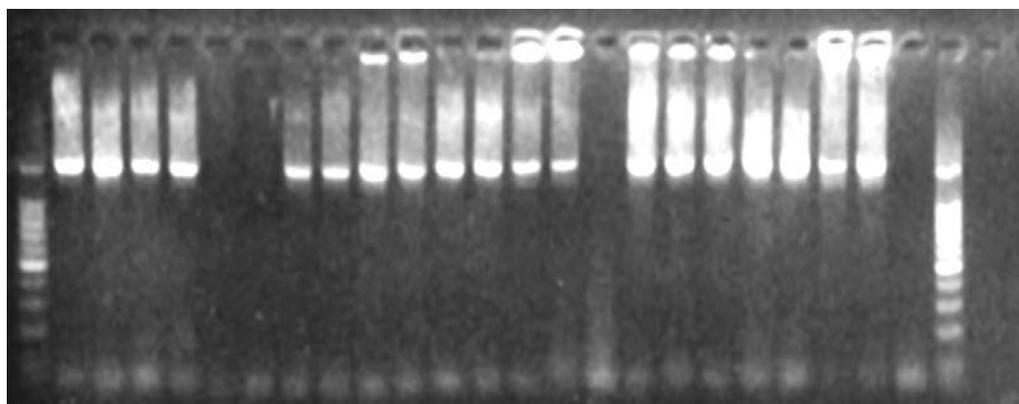
Fig. 42. PCR-reaction with primers 12S-R, 16S-R.

1 — *A. franciscana*, 2 — Sobachie Lake.

в реакцию лишь со специфическими, состоящими из 4–6 пар оснований, деметилированными участками ДНК — сайтами узнавания. При обработке ДНК рестриктазами образуются фрагменты с так называемыми «липкими концами», так как после разрезания двухцепочечной ДНК одна из цепей оказывается на несколько нуклеотидов длиннее другой [Динамика..., 2004].

Анализ продуктов рестрикции различных популяций артемий юга Западной Сибири и *A. franciscana* провели методом гель-электрофореза в 2%-й агарозе. Смесь фрагментов ДНК разделяли в электрическом поле и визуализировали путем окрашивания.

RFLP-спектры продуктов амплификации мтДНК исследованных популяций артемий с рестрикционным ферментом *Hae*III изображены на рис. 44. Идентификация фореграммы показала наличие двух фрагментов ДНК после рестрикции. При сопоставлении со стандартом, используемым для определения количества нуклеотидных пар в фрагментах ДНК (Lader), размеры двух полученных фрагментов ДНК соответствуют приблизительно 1000 и 500 н. п. Таким образом, основное правило RLFP — PCR-анализа



1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19 20 21

Рис. 43. PCR-реакция с праймерами 12S-R и 16S-F.

На дорожках артемия из популяций озер: 1, 2 — Большое Курейное; 3, 4 — Кулундинское; 5, 6 — Собачье; 7, 8 — Ульжай; 9, 10 — Большое Медвежье; 11, 12 — Требушинное; 13, 14 — Филатово; 15 — Большое Яровое; 16, 17 — Невидим; 18, 19 — Эбейты; 20, 21 — *A. franciscana*.

Fig. 43. PCR-reaction with primers 12S-R and 16S-F.

On lines Artemia from populations of lakes: 1, 2 — Bolshoe Kureynoe; 3, 4 — Kulundinskoe; 5, 6 — Sobachie; 7, 8 — Uljai; 9, 10 — Bolshoe Medveje; 11, 12 — Trebushinnoe; 13, 14 — Philatovo; 15 — Bolshoe Yarovoe; 16, 17 — Nevidim; 18, 19 — Ebejty; 20, 21 — *A. franciscana*.

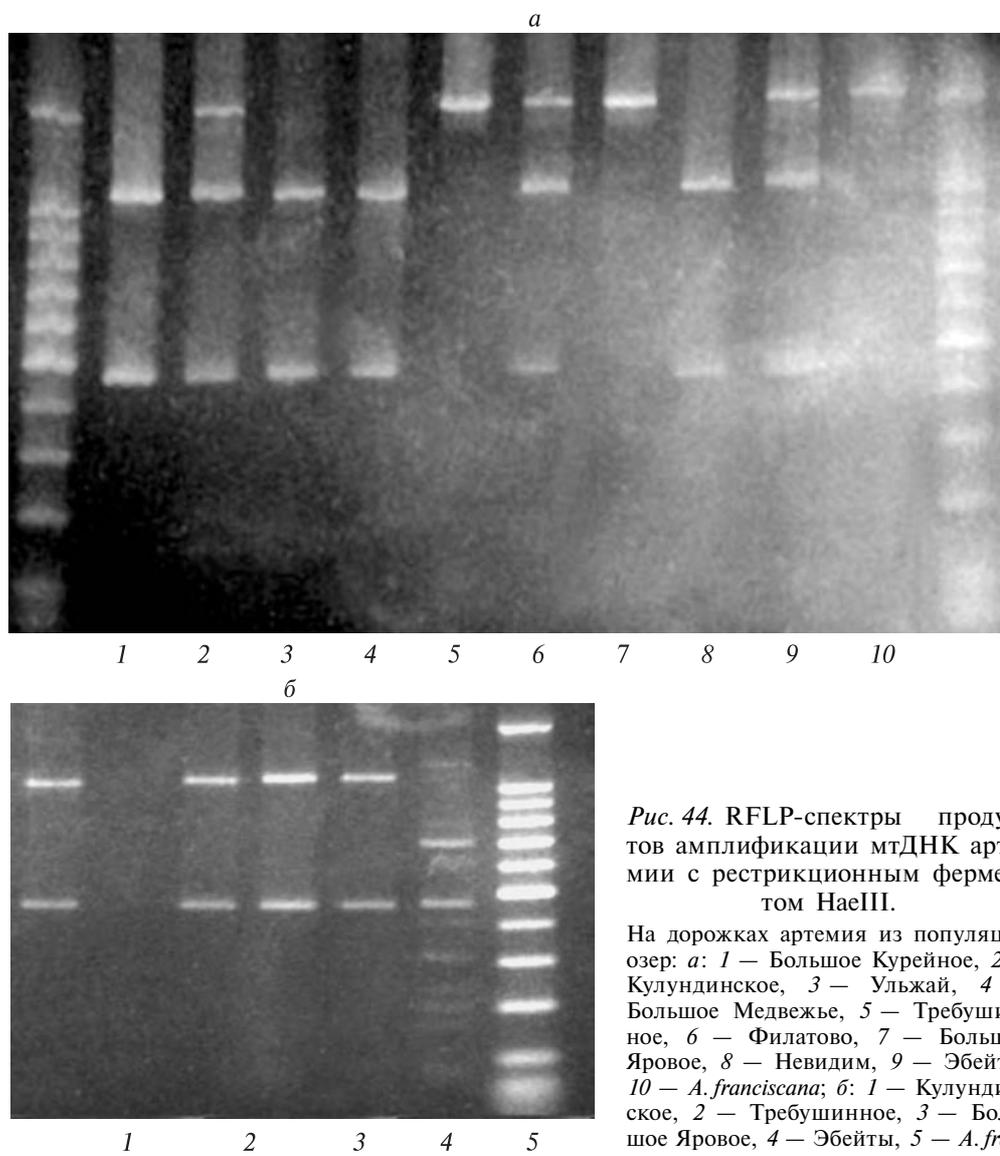


Рис. 44. RFLP-спектры продуктов амплификации мтДНК артемии с рестрикционным ферментом *HaeIII*.

На дорожках артемия из популяций озер: *а*: 1 — Большое Курейное, 2 — Кулундинское, 3 — Ульжай, 4 — Большое Медвежье, 5 — Требушинное, 6 — Филатово, 7 — Большое Яровое, 8 — Невидим, 9 — Эбейты, 10 — *A. franciscana*; *б*: 1 — Кулундинское, 2 — Требушинное, 3 — Большое Яровое, 4 — Эбейты, 5 — *A. franciscana*.

Fig. 44. RFLP-spectrum of amplification products of *Artemia* mtDNA with restriction enzyme *HaeIII*.

On lines *Artemia* from populations of lakes: *a*: 1 — Bolshoe Kureynoe, 2 — Kulundinskoe, 3 — Uljai, 4 — Bolshoe Medvejie, 5 — Trebushinnoe, 6 — Philatovo, 7 — Bolshoe Yarovoe, 8 — Nevidim, 9 — Ebejty, 10 — *A. franciscana*; *б*: 1 — Kulundinskoe, 2 — Trebushinnoe, 3 — Bolshoe Yarovoe, 4 — Ebejty, 5 — *A. franciscana*.

о совпадении размеров фрагментов ДНК после PCR и рестрикции нами получено, так как фрагмент PCR равен 1500 н. п.

В целом рестрикционный анализ PCR-продуктов артемий исследованных озер, полученных с помощью фермента *HaeIII*, показал наличие двух фрагментов рестрикции, за исключением образцов из озер Требушинное и Большое Яровое. Рестрикция фрагмента ДНК артемий из озер Кулундинское и Эбейты прошла с выделением не двух, а трех фрагментов. Длина этих отрезков не соответствует 1500 н. п., поэтому возникла необходимость повторного анализа образцов из этих озер (см. рис. 44, б).

Схема расщепления ДНК и электрофоретического разделения образовавшихся фрагментов после воздействия на мтДНК энзима *HpaII* представлена на рис. 45, а. Выявлено наличие шести фрагментов во всех исследованных образцах российских популяций артемий. Размеры их приблизительно равны 500, 400, 300, 90, 60, 50 н. п.

RFLP-анализ амплифицированных участков ДНК с помощью рестриктазы *TaqI* выявил наличие двух фрагментов, соответствующих 1000 и 500 н. п. (рис. 45, б). Рестрикционный анализ с энзимами *NdeII* (рис. 45, в) и *Tsp* трудноанализируем.

Известно, что полиморфизм ДНК вызывается несколькими причинами: либо точковыми мутациями в виде единичных нуклеотидных замен, либо ошибками при репликации ДНК в виде инсерций или делеций протяженностью от одного до сотен или тысяч нуклеотидов. Определенную роль играют и другие реорганизации ДНК. Все изменения в первичной структуре ДНК ведут к изменениям в длине фрагментов, образующихся под действием рестриктаз [Динамика..., 2004].

Таким образом, проведенный RFLP мтДНК артемий позволил получить фрагменты ДНК разного размера у артемий из озер Кулундинское, Большое Яровое, Филатово, Собачье, Большое Медвежье, Требушинное, Невидим, Большое Курейное, Ульжай и Эбейты, а также *A. franciscana*.

На основании полученных результатов построена дендрограмма сходства, которая иллюстрирует степень сходства между исследованными популяциями артемий. Разработан ряд методов, используемых для обнаружения кластеров, которые были названы последовательными, иерархическими и неперекрывающимися [Вейр, 1995]. Наиболее широко применяется невзвешенный парногрупповой метод (UPGMA), в котором используется среднеарифметическое. Этот метод определяет межкластерное расстояние между членами двух кластеров

RFLP исследованных образцов российских популяций артемий показал наличие генетического сходства, поэтому при построении дендрограммы был взят образец артемий из оз. Большое Медвежье как типичный представитель исследованных озер и использован при построении дендрограммы. Анализируя фрагмент дендрограммы (рис. 46), можно выделить наиболее близкие образцы артемий, кластеризующиеся на уровне 90 % сходства, объединенные в один кластер. Это неидентифицированные популяции артемий из озер Большое Медвежье (Россия) и Урмия (Иран). К ним примыкает образец *A. tibetiana* на уровне 85 %.

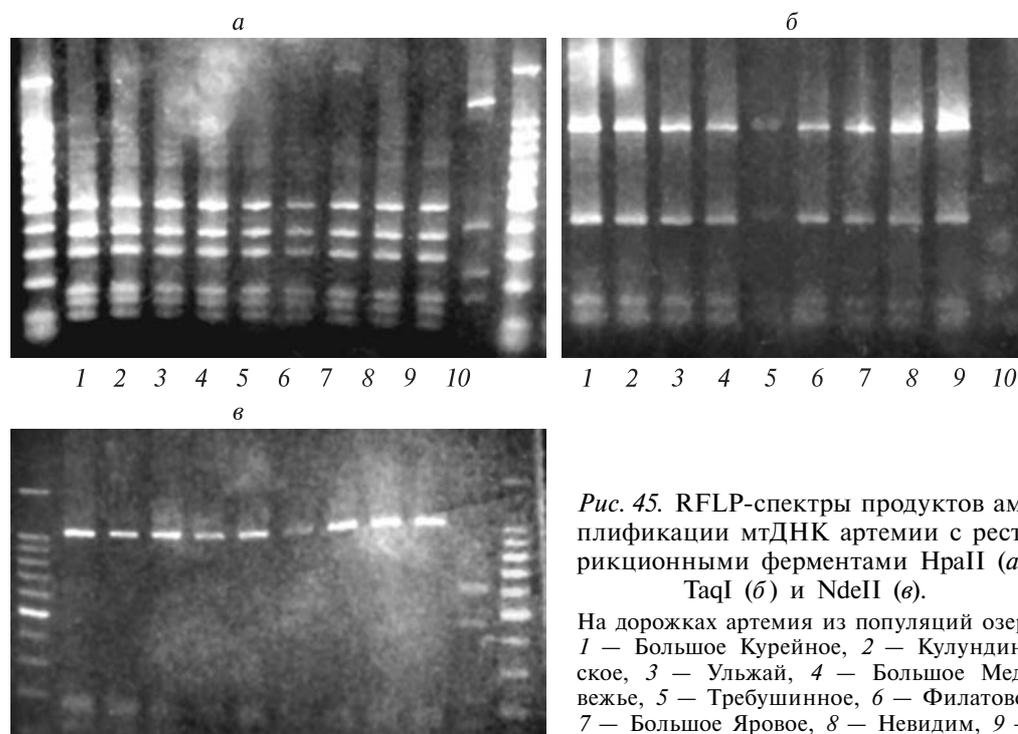


Рис. 45. RFLP-спектры продуктов амплификации мтДНК артемии с рестрикционными ферментами HpaII (а), TaqI (б) и NdeII (в).

На дорожках артемия из популяций озер: 1 — Большое Курейное, 2 — Кулундинское, 3 — Ульжай, 4 — Большое Медвежье, 5 — Требушинное, 6 — Филатово, 7 — Большое Яровое, 8 — Невидим, 9 — Эбейты, 10 — *A. franciscana*.

Fig. 45. RFLP-spectrum of amplification products of *Artemia* mtDNA with restriction enzyme HpaII (a), TaqI (b), NdeII (c).

On lines *Artemia* from populations of lakes: 1 — Bolshoe Kureynoe, 2 — Kulundinskoe, 3 — Uljai, 4 — Bolshoe Medvejie, 5 — Trebushinnoe, 6 — Philatovo, 7 — Bolshoe Yarovoe, 8 — Nevidim, 9 — Ebejty, 10 — *A. franciscana*.

Таким образом, рестрикционный анализ с использованием пяти энзимов — HaeIII, TaqI, Tsp, HpaII, NdeII — российских популяций артемий из озер Кулундинское, Большое Яровое, Филатово, Собачье, Большое Медвежье, Требушинное, Невидим, Большое Курейное, Ульжай и Эбейты выявил отсутствие различий между исследованными популяциями артемий.

3.3.2. Полиморфизм фрагментов ДНК, амплифицированных с помощью произвольных праймеров (RAPD)

Специфическая амплификация ДНК применима только в том случае, если известна, хотя бы частично, последовательность ДНК исследуемого объекта. В противном случае перспективно использовать вторую методику, основанную на случайной амплификации геномной ДНК.

В этом плане одним из наиболее интересных и многообещающих методов характеристики генома исследуемых видов и популяций является метод полимеразной цепной реакции с использованием случайных праймеров, или RAPD (random amplified polymorphic DNA), т.е. амплификация

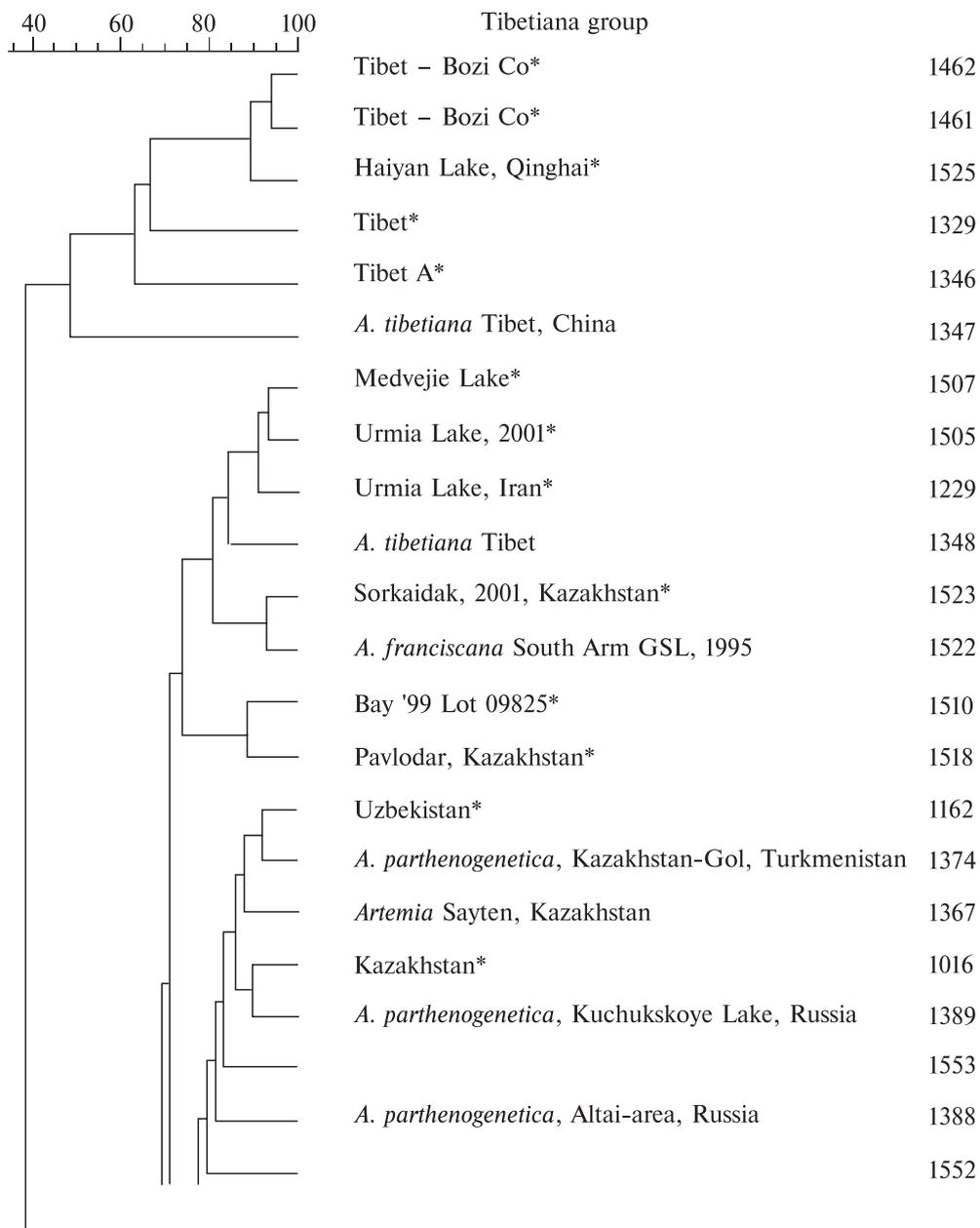


Рис. 46. UPGMA-дендрограмма сходства некоторых российских популяций артемий в группе наиболее сходных групп и видов артемий [Catania et al., 2002].

Fig. 46. UPGMA-dendrogram of similarity of some Russian *Artemia* populations in group of the most similar groups and species of *Artemia* [Catania et al., 2002].

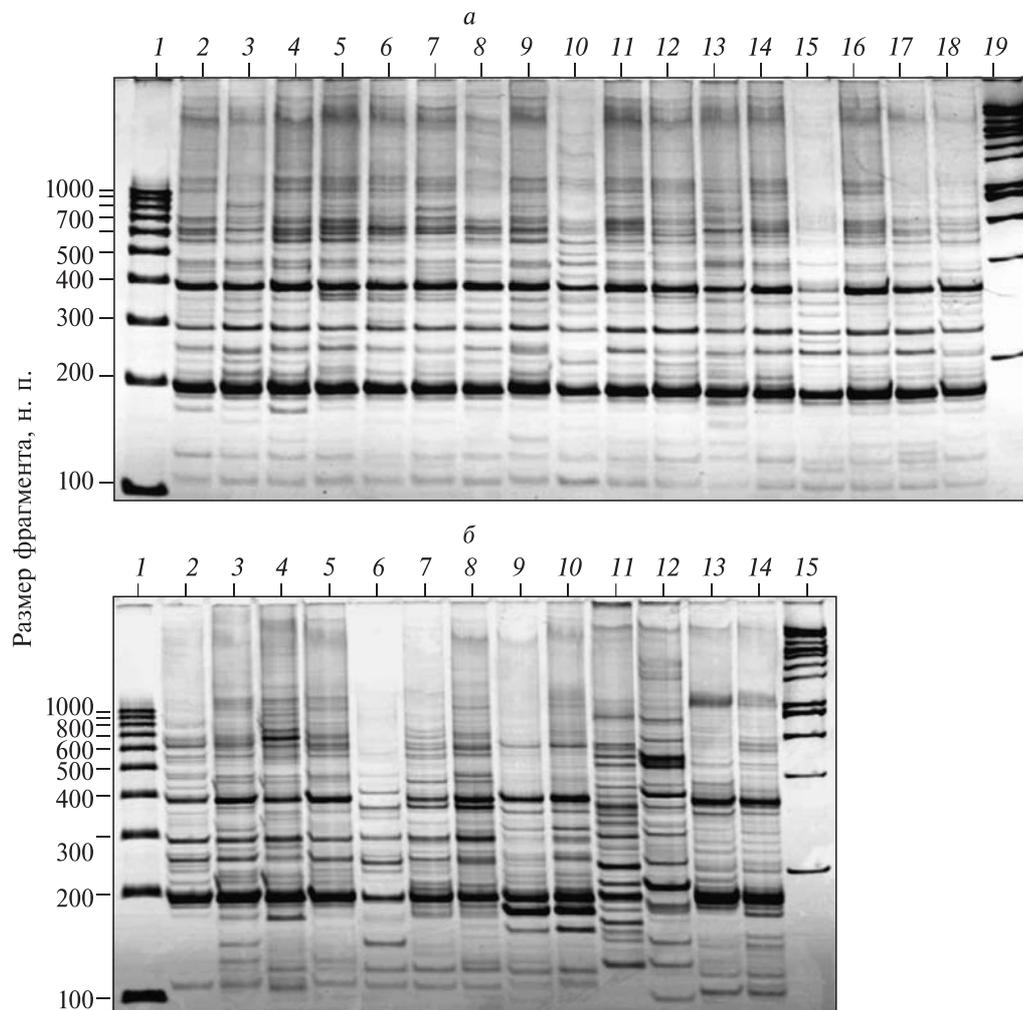
полиморфной ДНК (генетическая дактилоскопия, или ДНК-фингерпринтинг) [Welsh, McClelland, 1990; Williams et al., 1990].

Главное преимущество RAPD состоит в том, что для его применения не требуется предварительного знания о последовательности ДНК. Амплификация в RAPD осуществляется с участием коротких праймеров (10–20 н. п.) с произвольно выбранными последовательностями [Динамика..., 2004], что позволяет синтезировать в каждой реакции до нескольких десятков фрагментов ДНК. Локализация амплифицированных последовательностей в геноме неизвестна, однако полученный набор фрагментов (полос на электрофореze) характерен для каждого исследуемого образца. Число и размер амплифицированных фрагментов зависят от длины и последовательности используемого праймера. Участки связывания праймеров распределяются по геному случайно, а полиморфизм в таких сайтах выражается в наличии или отсутствии соответствующих фрагментов на электрофореze [Williams et al., 1993]. Из-за простоты и быстроты в выполнении процедура RAPD очень эффективна. На наш взгляд, данный метод в настоящий момент — один из наиболее перспективных для популяционных исследований, однако нуждается в стандартизации для получения воспроизводимых результатов между различными лабораториями.

На рис. 47 представлены RAPD-спектры всех исследованных популяций артемий. Амплификация тотальной ДНК с использованием случайных праймеров позволила выявить спектр амплифицированных фрагментов, которые представляют собой некодирующие последовательности в разных областях генома и характеризуются различной степенью вариабельности. Таким образом, RAPD — PCR генерирует спектр с фрагментами как мономорфными для всей проанализированной выборки, так и полиморфными, имеющими различную частоту встречаемости среди исследованных образцов артемий.

При рассмотрении полученных RAPD-спектров выявлено наличие различий между исследованными образцами. Основной задачей при разработке молекулярно-генетической идентификации является создание эталонной коллекции образцов ДНК, что позволяет методом прямых сравнений устанавливать близкородственность или дистантность исследуемого биологического материала. Подобного рода исследования, выполненные по принципам создания соответствующих библиотек с постоянным обновлением, являются исходным материалом для генетической дактилоскопии.

При анализе полученных фореграмм выявлено четкое разграничение между изученными отечественными и зарубежными популяциями артемий. Это проявляется не только в размере, но и в числе амплифицированных фрагментов. Все отечественные образцы характеризуются наличием двух наиболее интенсивных фракций. Подобная закономерность прослеживается у *A. urmiana*, а также у изученных популяций артемий из Монголии, Китая, Туркменистана и Казахстана. RAPD-спектр этих популяций напоминает спектр амплификатов российских популяций. Из общего ряда выделяется *A. tunisiana*, *A. franciscana* и *A. persimilis*. Для них характерно иное число амплификатов.



RAPD-анализ тотальной ДНК российских популяций артемий очень сходен со спектром, полученным для партеногенетической артемии. Это не случайно, если учесть, что все исследованные российские и монгольская популяции — партеногенетические [Бойко и др., 2005; Boyko et al., 2004].

Электрофореграмма RAPD-профилей суммарной ДНК российских популяций артемий с использованием праймера А-01 представлена на рис. 47, а. В целом RAPD-профили оказались сходны. Выявлены два наиболее сильных амплификата, что соответствует двум фрагментам ДНК. Размер данных фракций определяется при сопоставлении с Lader. В наших экспериментах мы использовали Lader 100 bp Molecular Ruler DNA Size Standard (BioRad). Размеры амплифицированных участков ДНК с помощью случайно выбранного праймера выявил наличие двух фрагментов — с 400 и 200 н.п. На электрофореграмме проявились также менее

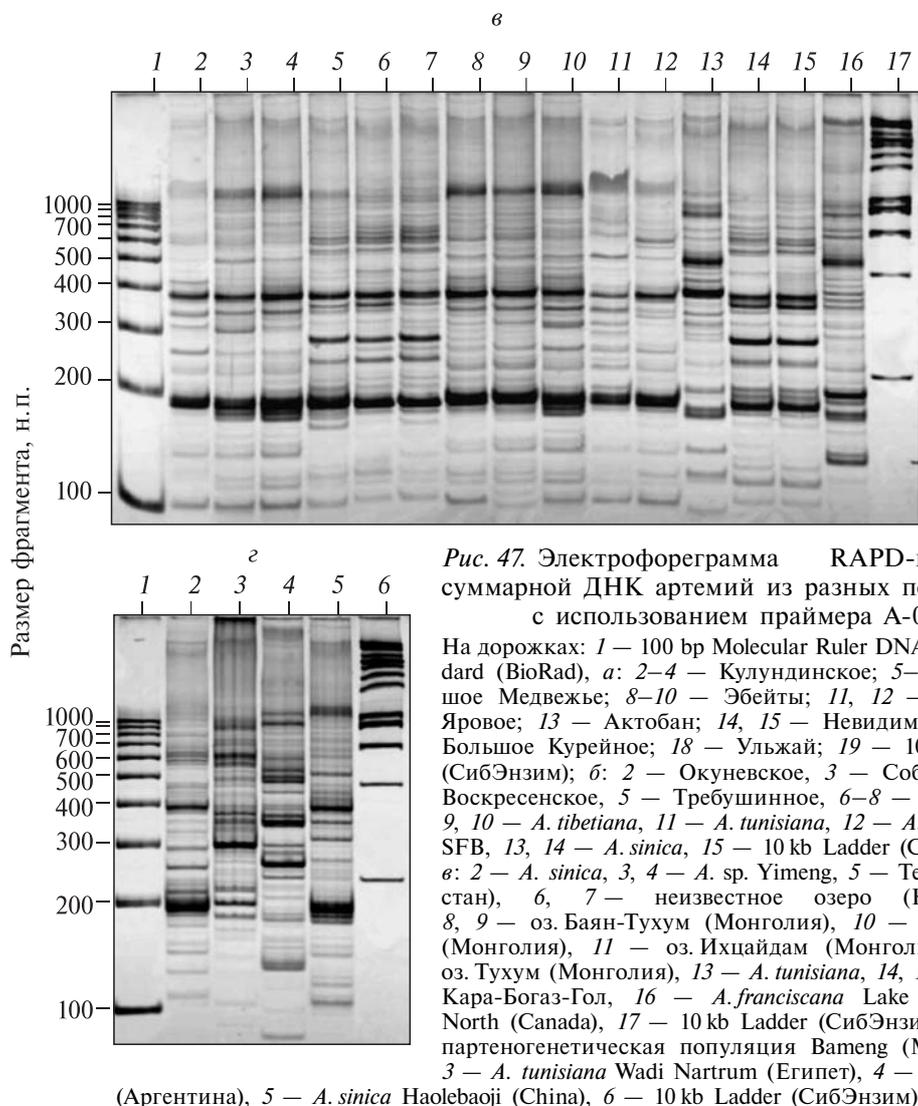


Рис. 47. Электрофореграмма RAPD-профилей суммарной ДНК артемий из разных популяций с использованием праймера А-01.

На дорожках: 1 — 100 bp Molecular Ruler DNA Size Standard (BioRad), а: 2–4 — Кулундинское; 5–7 — Большое Медвежье; 8–10 — Эбейты; 11, 12 — Большое Яровое; 13 — Актобан; 14, 15 — Невидим; 16, 17 — Большое Курейное; 18 — Ульжай; 19 — 10 kb Ladder (СибЭнзим); б: 2 — Окуневское, 3 — Собачье, 4 — Воскресенское, 5 — Требушинное, 6–8 — *A. urmiana*, 9, 10 — *A. tibetiana*, 11 — *A. tunisiana*, 12 — *A. franciscana* SFB, 13, 14 — *A. sinica*, 15 — 10 kb Ladder (СибЭнзим); в: 2 — *A. sinica*, 3, 4 — *A. sp.* Yimeng, 5 — Теке (Казахстан), 6, 7 — неизвестное озеро (Казахстан), 8, 9 — оз. Баян-Тухум (Монголия), 10 — оз. Уайдам (Монголия), 11 — оз. Ихцайдам (Монголия), 12 — оз. Тухум (Монголия), 13 — *A. tunisiana*, 14, 15 — залив Кара-Богаз-Гол, 16 — *A. franciscana* Lake Ingerbright North (Canada), 17 — 10 kb Ladder (СибЭнзим); з: 2 — партеногенетическая популяция Ваменг (Монголия); 3 — *A. tunisiana* Wadi Nartrum (Египет), 4 — *A. persimilis* (Аргентина), 5 — *A. sinica* Наолебаожи (China), 6 — 10 kb Ladder (СибЭнзим).

Fig. 47. Electrophoregram of RAPD-structures of *Artemia* total DNA from different populations with using primer A-01.

On lines: 1 — 100 bp Molecular Ruler DNA Size Standard (BioRad), а: 2–4 — Kulundinskoe; 5–7 — Bolshoe Medvejje; 8–10 — Ebejty; 11, 12 — Bolshoe Yarovoe; 13 — Aktoban; 14, 15 — Nevidim; 16, 17 — Bolshoe Kureynoe; 18 — Uljai; 19 — 10 kb Ladder (СибЭнзим); б: 2 — Okunevskoe, 3 — Sobachie, 4 — Voskresenskoe, 5 — Trebushinnoe, 6–8 — *A. urmiana*, 9, 10 — *A. tibetiana*, 11 — *A. tunisiana*, 12 — *A. franciscana* SFB, 13, 14 — *A. sinica*, 15 — 10 kb Ladder (СибЭнзим); в: 2 — *A. sinica*, 3, 4 — *A. sp.* Yimeng, 5 — Teke (Kazakhstan), 6, 7 — unknown lake of Kazakhstan, 8, 9 — Bayan-Tuhum Lake (Mongolia), 10 — Uajdam Lake (Mongolia), 11 — Ihtsajdam Lake (Mongolia), 12 — Tuhum Lake (Mongolia), 13 — *A. tunisiana*, 14, 15 — Kara-Bogas-Gol Bay, 16 — *A. franciscana* Ingerbright North Lake (Canada), 17 — 10 kb Ladder (СибЭнзим); з: 2 — parthenogenetic population Vameng (Mongolia), 3 — *A. tunisiana* Wadi Nartrum (Египет), 4 — *A. persimilis* (Argentina), 5 — *A. sinica* Naolebaoji (China), 6 — 10 kb Ladder (СибЭнзим).

сильные бэнды. Число их варьирует. Из них особенно выделяются фракции, соответствующие размеру 300 и 260 н. п. в средней части профиля. Именно эти четыре основных амплификата в последующем использованы для сравнительного анализа с другими исследованными популяциями.

На рис. 47, б представлены популяции озер Окуневское, Собачье, Воскресенское и Требушинное, а также *A. urmiana*, *A. tunisiana*, *A. franciscana* и *A. sinica*. На электрофореграмме отчетливо проявилось сходство между партеногенетическими популяциями артемий сибирских озер. Однако из общего ряда несколько выделяется артемия оз. Воскресенское, здесь наблюдается фрагмент размером 650 н. п. Отмечено некоторое сходство полученных профилей российских популяций артемий с *A. urmiana*, *A. tibetiana* и *A. sinica*. Оно проявилось, главным образом, в присутствии амплификатов размером 400 и 300 н. п. у всех этих образцов. *A. urmiana*, *A. tibetiana* и *A. sinica* характеризуется наличием дополнительных полос, не свойственных для российских артемий. У обоих образцов *A. urmiana* наблюдается бэнд размером чуть менее 400 н. п., у образцов *A. tibetiana* имеется дополнительная полоса, соответствующая 180 н. п. RAPD-спектра.

A. sinica отличается от российских популяций менее обозначенными фрагментами в средней части рисунка. Профили *A. franciscana* и *A. tunisiana* отличны от остальных. Отмечено значительное сходство профилей RAPD исследованных популяций Азиатского континента.

Следующая электрофореграмма представлена образцами из Китая, Казахстана, Монголии, Туркменистана и Канады (см. рис. 47, в). Анализ RAPD-профилей показал четкое отличие образцов из Средиземноморья и Северной Америки: *A. tunisiana* и *A. franciscana* соответственно. Следует отметить значительное сходство между некоторыми популяциями Азиатского континента, такими как артемии из водоемов Казахстана и Туркменистана. Похожесть популяций заключается в присутствии фрагментов ДНК одних и тех же длин.

На рис. 47, г изображена электрофореграмма RAPD-профилей четырех исследованных образцов артемий. Амплификация тотальной ДНК позволила выявить последовательности ДНК с разной степенью вариабельности. Таким образом, получены четыре разных профиля ДНК партеногенетических артемий из Монголии, *A. tunisiana* из Египта, *A. sinica* из Китая и *A. persimilis* — из Аргентины. ДНК-спектр партеногенетических артемий очень сходен с характером амплификации российских популяций артемий. Это можно сказать и относительно *A. sinica*.

Проведенный нами RAPD-анализ тотальной ДНК артемий позволил выделить для статистической оценки полиморфные фрагменты из 31 образца, принадлежащего различным популяциям артемий (рис. 48). В данном случае анализ структуры ДНК позволяет обнаружить межпопуляционные генетические различия между исследуемыми образцами. Анализ основывался не на поиске мономорфных генетических маркеров, присущих представителям той или иной популяции, а на выявлении различий по отмеченным фрагментам между популяциями. Полученная картина достаточно вариабельна.

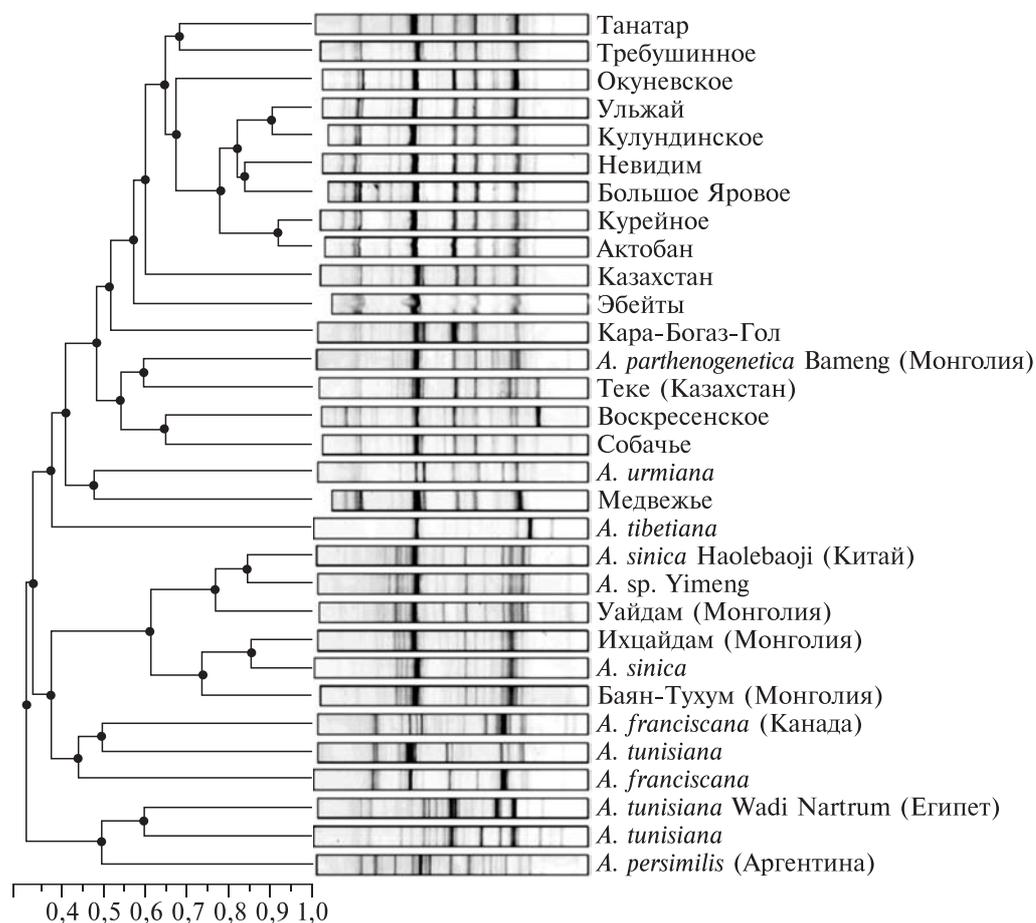


Рис. 48. Дендрограмма генетического сходства RAPD-профилей ДНК с использованием праймера А-01 анализируемых особей артемии, построенная на основании рассчитанных коэффициентов дистанций по Dice с помощью алгоритма кластерного анализа UPGMA (толерантность 20).

Fig. 48. Dendrogram of genetic similarity of RAPD-structures DNA with use of primer A-01 of analyzed Artemia shrimps constructed on the basis of the designed factors of distances on Dice with help of algorithm cluster analysis UPGMA (tolerance 20).

На основании анализа частоты встречаемости полученных профилей построена дендрограмма сходства, более наглядно демонстрирующая родственные взаимоотношения исследованных популяций.

Анализируя объединение в кластеры, можно выделить три группы исследованных образцов артемии. Первый, самый большой, кластер составили российские популяции, объединенные с артемией из Казахстана и Туркменистана. К ним примыкают *A. tibetiana* и *A. urmiana*, а также партеногенетическая популяция из Монголии. Второй кластер образовали по-

пуляции артемий из Монголии и Китая. В аутгруппу выделились *A. persimilis*, *A. tunisiana* и *A. franciscana*.

Идентификация методом RAPD — PCR позволила прямым сравнением профилей установить родственность и дистантность различных популяций артемий. На основании анализа полученной фореграммы RAPD-спектров амплификатов тотальной ДНК исследованных образцов артемий можно констатировать, что все российские популяции относятся к одной группе, в том числе и бисексуальная популяция из оз. Танатар [Boyko et al., 2002]. Этот вывод подтверждают результаты RFLP — PCR-анализа 9 озер юга Западной Сибири (Филатово, Большое Медвежье, Требушинное, Невидим и Большое Курейное Курганской области, Кулундинское и Большое Яровое Алтайского края, Ульжай и Эбейты Омской области), которые выявили сходство данных популяций.

Конечная цель наших исследований — идентификация российской артемии в рамках развития мировой базы данных по ДНК-анализу артемий. Следуя этому направлению, хочется отметить следующее. Как инструмент для определения родственных связей полимеразная цепная реакция является надежным методом. Выявлены генетическая близость артемий из водоемов России, Казахстана, Туркменистана и Монголии, а также их сходство с *A. urmiana* и *A. tibetiana*.

Несмотря на отсутствие четкой корреляции между характером распределения ДНК-фингерпринтов в дендрограмме и географическим расположением исследуемых водоемов, существует тенденция к группированию особей, объединенных географическим фактором. Это указывает на необходимость более масштабного детального анализа, при котором высока вероятность нахождения маркера или группы маркеров, связанных с наличием того или иного качества, которое непосредственно или опосредованно проявляется у каждой отдельной популяции.

3.3.3. Полиморфизм фрагментов ДНК, амплифицированных с помощью произвольных праймеров (А-01, А-09, А-14)

С целью выявления наиболее подходящего праймера для RAPD артемий расширили их спектр. Анализ полученных RAPD-спектров, основанный на присутствии или отсутствии отдельных фракций в каждом спектре, выявил наличие различий между исследованными образцами артемий. Таким образом, методом прямых сравнений установили степень дистантности исследуемого биологического материала.

RAPD-анализ тотальной ДНК артемий позволил выделить для статистической оценки полиморфные фрагменты у представителей 16 образцов, принадлежащих различным популяциям (рис. 49). В данном случае анализ структуры ДНК позволил обнаружить межпопуляционные генетические различия между исследуемыми образцами.

При применении всех трех праймеров получены достаточно сложные RAPD-профили. Каждый образец содержит много бэндов, анализ которых затруднен наличием большого количества слабых паттернов. При анализе

всех трех фореграмм выявилось четкое разграничение между отечественными и зарубежными популяциями артемий. Это проявляется не только в размере, но и в числе амплифицированных фрагментов.

При использовании праймера А-01 профили российских популяций артемий содержат около семи наиболее интенсивных фракций. Подобная закономерность прослеживается у *A. urmiana*, а также у артемий из Монголии, Китая, Туркменистана и Казахстана. RAPD-спектр этих популяций напоминает спектр амплификатов российских популяций. Из общего ряда выделяются *A. tunisiana*, *A. franciscana* и *A. persimilis*. Для них характерен иной паттерн. Полученные RAPD-профили российских популяций артемий из озер Сватиково, Танатар, Большое Медвежье, Эбейты, Большое Яровое, Требушинное оказались сходны.

RAPD-спектр 16 образцов артемий с использованием праймера А-09 выявил сходство всех российских образцов, за исключением артемий из оз. Большое Яровое. Профиль данного образца выделяется из общего ряда. Также следует отметить различие паттернов *A. tunisiana*, *A. franciscana* и *A. persimilis*.

RAPD-профили с использованием праймера А-14 оказались достаточно четкими. Все образцы содержали более пяти бэндов. В зоне коротких отрезков (211–247 н. п.) у них наблюдались бэнды, кроме *A. tunisiana*, *A. franciscana* и *A. persimilis*. Дополнительные фрагменты проявились в зоне 339 н. п. у артемий из озер Большое Яровое, Сватиково, Теке (Казахстан), Баян-Тухум (Монголия), *A. tibetiana*, *A. sinica*. В районе 448 н. п. наблюдаются бэнды у всех образцов, за исключением *A. sinica*, неидентифицированной бисексуальной популяции из оз. Сватиково, а также *A. tunisiana*, *A. franciscana* и *A. persimilis*. Спектр наиболее длинных отрезков оказался более вариабельным. В этой области проявилось много слабых, трудно анализируемых полос.

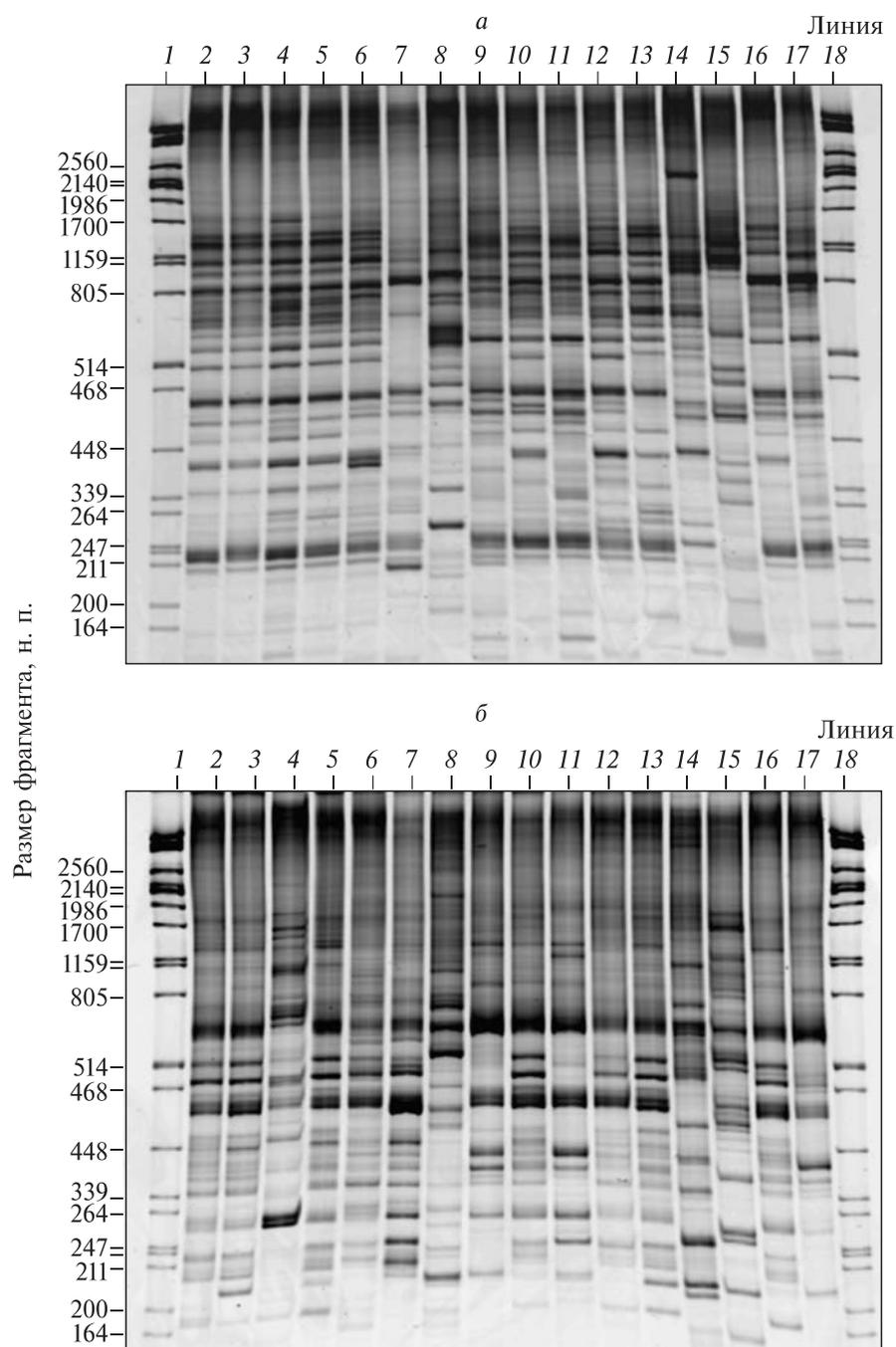
Таким образом, можно отметить сходство RAPD-профилей российских популяций артемий *A. urmiana*, *A. tibetiana* и *A. sinica*. Сходство проявилось главным образом в присутствии амплификатов определенных размеров. Отмечено значительное сходство профилей исследованных популяций Азиатского континента.

Профили *A. franciscana*, *A. persimilis* и *A. tunisiana* отличны от остальных.

При анализе частоты встречаемости выбранных нами фрагментов построены UPGMA-дендрограммы на основе полученных профилей. Они более наглядно демонстрируют родственные взаимоотношения между исследованными популяциями.

Дендрограммы сходства представлены на рис. 50.

Анализируя объединение, можно выделить три кластера исследованных образцов артемий (рис. 50, а). Первый кластер состоит из двух подкластеров, объединенных на уровне индекса сходства 0,60. Один подкластер составили бисексуальные популяции из озер Сватиково (Тува) и Танатар (Алтай), *A. sinica* (Китай), а также популяция из оз. Баян-Тухум (Монголия). Другой подкластер образовали партеногенетические популя-



ции из озер Требушинное, Большое Медвежье, Эбейты, к ним примыкает оз. Теке (Казахстан), данная группа озер объединилась с кластеризованными вместе (индекс сходства равен 0,80) популяциями артемий из озера Большое Яровое и безымянного озера из Монголии, а также *A. urmiana* и популяцией из зал. Кара-Богаз-Гол (Туркменистан) (индекс сходства 0,85). Несколько обособленно стоят *A. tibetiana* и *A. tunisiana*. Третий кластер составляют *A. franciscana* и *A. persimilis*, т.е. виды, обитающие в водоемах Северной и Южной Америки.

На рис. 50, б представлена дендрограмма сходства, построенная на основании профилей, полученных с помощью праймера А-09. Здесь также отмечено существование двух неравнозначных кластеров. Большой кластер состоит из двух подкластеров. Один подкластер образовали бисексуальная популяция артемий из оз. Сватиково и *A. sinica*, а также популяция из оз. Баян-Тухум. Формирование второго подкластера начинается с группирования наиболее генетически близких популяций артемий из оз. Требушинное и партеногенетической популяции из Монголии (индекс генетического сходства 0,90), к ним примыкают последовательно популяции озер Эбейты, Большое Медвежье, Теке (Казахстан), а также кластер Танатар — *A. tibetiana*. В данную группу также входят *A. urmiana*, *A. tunisiana*, артемия из зал. Кара-Богаз-Гол и оз. Большое Яровое. В аутгруппу выделены *A. franciscana* и *A. persimilis*.

На рис. 50, в представлена дендрограмма сходства, построенная на основании профилей, полученных с помощью праймера А-14. Анализ данной дендрограммы показал наличие двух кластеров. Большой кластер состоит из двух подкластеров, к которым примыкает *A. urmiana*. Меньший подкластер объединил в себе артемии российских озер Требушинное, Большое Медвежье, Эбейты и Большое Яровое. Большой подкластер на уровне 0,55 шкалы сходства образовал две группы. Первая состоит из *A. sinica*, неидентифицированных популяций из оз. Баян-Тухум и зал. Кара-Богаз-Гол. Вторая — из неидентифицированных популяций из озер Танатар, Теке, неизвестного озера из Монголии и *A. tibetiana*. Отдельно отстоит артемия оз. Сватиково. Второй кластер объединил в себе *A. franciscana*, *A. tunisiana* и *A. persimilis*.

Рис. 49. RAPD-профили 16 образцов артемии с использованием праймеров А-01 (а), А-09 (б).

Дорожки: 1, 18 — Ladder, 2 — оз. Большое Медвежье, 3 — оз. Эбейты, 4 — оз. Большое Яровое, 5 — оз. Требушинное, 6 — *A. urmiana* (Иран), 7 — *A. tibetiana* (Китай), 8 — *A. franciscana* (SFB), 9 — *A. sinica* (Китай), 10 — оз. Теке (Казахстан), 11 — оз. Баян-Тухум (Монголия), 12 — зал. Кара-Богаз-Гол (Туркменистан), 13 — неизвестное озеро (Монголия), 14 — *A. tunisiana* (Египет), 15 — *A. persimilis* (Аргентина), 16 — оз. Танатар, 17 — оз. Сватиково.

Fig. 49. RAPD-structures of 16 Artemia samples with use of primer A-01 (a), A-09 (b). On lines: 1, 18 — Ladder, 2 — Bolshoe Medvejie Lake, 3 — Ebejty Lake, 4 — Bolshoe Yarovee Lake, 5 — Trebushinnoe Lake, 6 — *A. urmiana* (Iran), 7 — *A. tibetiana* (China), 8 — *A. franciscana* (SFB), 9 — *A. sinica* (China), 10 — Teke Lake (Kazakhstan), 11 — Bayan-Tuhum Lake (Mongolia), 12 — Kara-Bogas-Gol Bay (Turkmenistan), 13 — unknown Lake (Mongolia), 14 — *A. tunisiana* (Egypt), 15 — *A. persimilis* (Argentina), 16 — Tanatar Lake, 17 — Svatikovo Lake.

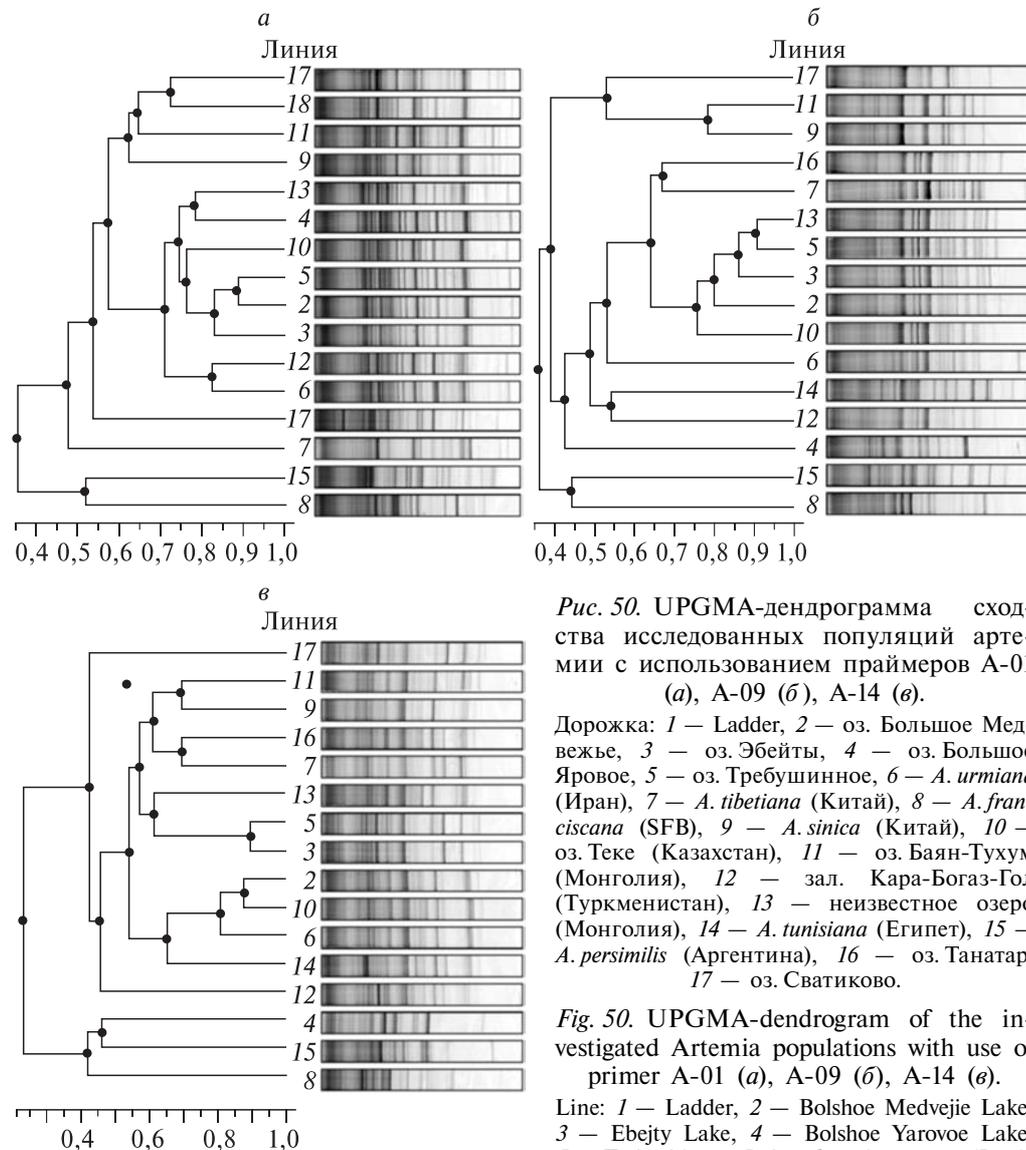


Рис. 50. UPGMA-дендрограмма сходства исследованных популяций артемий с использованием праймеров А-01 (а), А-09 (б), А-14 (в).

Дорожка: 1 — Ladder, 2 — оз. Большое Медвежье, 3 — оз. Эбейты, 4 — оз. Большое Яровое, 5 — оз. Требушинное, 6 — *A. urmiana* (Иран), 7 — *A. tibetiana* (Китай), 8 — *A. franciscana* (SFB), 9 — *A. sinica* (Китай), 10 — оз. Теке (Казахстан), 11 — оз. Баян-Тухум (Монголия), 12 — зал. Кара-Богаз-Гол (Туркменистан), 13 — неизвестное озеро (Монголия), 14 — *A. tunisiana* (Египет), 15 — *A. persimilis* (Аргентина), 16 — оз. Танатар, 17 — оз. Сватиково.

Fig. 50. UPGMA-dendrogram of the investigated *Artemia* populations with use of primer A-01 (a), A-09 (b), A-14 (c).

Line: 1 — Ladder, 2 — Bolshoe Medvejie Lake, 3 — Ebejty Lake, 4 — Bolshoe Yarovoe Lake, 5 — Trebushinnoe Lake, 6 — *A. urmiana* (Iran), 7 — *A. tibetiana* (China), 8 — *A. franciscana*

(SFB), 9 — *A. sinica* (China), 10 — Teke Lake (Kazakhstan), 11 — Bayan-Tuhum Lake (Mongolia), 12 — Kara-Bogas-Gol Bay (Turkmenistan), 13 — unknown Lake (Mongolia), 14 — *A. tunisiana* (Egypt), 15 — *A. persimilis* (Argentina), 16 — Tanatar Lake, 17 — Svatikovo Lake.

Таким образом, все исследованные образцы артемий кластеризованы на основании анализа сходства полученных профилей. Использование трех праймеров дало возможность сравнить результаты, полученные в разных экспериментах. Принцип действия различных праймеров заключался в выделении и амплификации с последующим анализом разных участков

тотальной ДНК артемий. Это нашло подтверждение в наших экспериментах, так как профили одних и тех же озер, полученные с использованием различных праймеров, различаются между собой.

На данном этапе экспериментов сложно выделить наиболее подходящий праймер для анализа тотальной ДНК артемий. На наш взгляд, исходя из полученных фореграмм и дендрограмм сходства, можно отметить праймер А-01, использованный нами ранее. При действии данного праймера на тотальную ДНК артемий наблюдалось наиболее четкое подразделение популяций на отдельные группы. Дифференциация происходила согласно географическому фактору, что подтвердило наши предыдущие результаты. Применение большой группы праймеров дает более полную картину генетической изменчивости исследуемых групп живых организмов, поэтому необходимо увеличить набор праймеров.

Анализ трех дендрограмм показал существование общих тенденций. Во всех случаях аутгруппу составили анализируемые популяции артемий Европы (*A. tunisiana*), Южной (*A. persimilis*) и Северной Америки (*A. franciscana*). Изученные сибирские партеногенетические популяции артемий (озера Эбейты, Большое Яровое, Большое Медвежье, Требушинное) образовали единый кластер. Бисексуальная популяция из оз. Сватиково объединилась с *A. sinica*. Вероятно, они принадлежат к одной группе. Эти заключения подтверждают наши ранние результаты.

Дендрограммы сходства выявили одинаковые закономерности дифференцированного группирования исследованных образцов артемий. Идентификация методом RAPD — PCR позволила прямым сравнением профилей установить родственность и дистантность различных популяций артемий. На основании полученных фореграмм RAPD-спектров амплификатов тотальной ДНК исследованных образцов артемий можно констатировать, что все российские партеногенетические популяции относятся к одной группе, в том числе и бисексуальная популяция из оз. Танатар.

3.3.4. Секвенирование цитохромоксидазы I митохондриальной ДНК

Метод построения кластеров, а также интерпретация кластеров часто носит неоднозначный характер. Идентификация методом RAPD — PCR позволяет прямым сравнением профилей устанавливать родственность и дистантность различных популяций артемий. В этом плане более перспективно построение филогенетической системы рода *Artemia* на основании последовательностей мтДНК-методом установления последовательности нуклеотидов.

В настоящее время анализ последовательности мтДНК считается лидирующим методом при реконструкции филогенетических отношений в таксонах видового и выше рангов. Если RAPD и сходные методы анализа идентифицируют популяционную структуру вида (вплоть до индивидуального генотипирования особи) благодаря сканированию большого числа анонимных локусов ядерной ДНК, то сравнение последовательностей ДНК

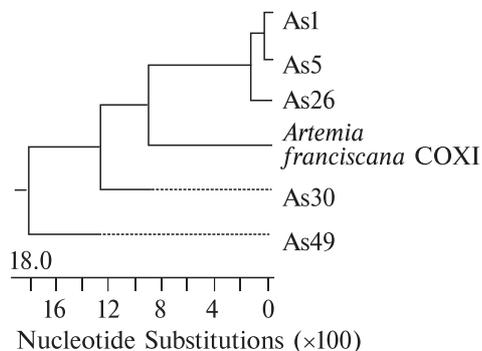


Рис. 51. Предварительный анализ цитохромоксидазы I мтДНК.

Fig. 51. Preliminary analysis of cytochrome oxidase I mtDNA.

позволяет лучше оценить степень дивергенции видов. Таким образом, нами апробирована методика генетического анализа, основанная на определении нуклеотидной последовательности (секвенирование).

В связи с этим для оценки перспективности анализа мтДНК с

целью выяснения филогенетических отношений в роде *Artemia* первоначально нами получены последовательности участка гена цитохромоксидазы I у пяти популяций из оз. Кулундинское (As1) и оз. Большое Медвежье (As5), *A. tibetiana* (As26), *A. persimilis* (As49), *A. sinica* (As30) (рис. 51).

Проведено множественное выравнивание полученных последовательностей, а также участка гена COI из полного митохондриального генома *A. franciscana* (Genebank NC_001620).

Предварительные результаты показывают (рис. 52), что популяции артемий из озер Кулундинское (As1) и Большое Медвежье (As5) практически идентичны. Наиболее близкой к ним оказалась *A. tibetiana* (As26) (2 замены на 100 нуклеотидов, или 2,2 % дивергенции). Между сибирскими популяциями и *A. sinica* (As30) и *A. franciscana* наблюдается 17–19%-я дивергенция, а с наиболее удаленной — *A. persimilis* (As49) — 21%-я.

Привлечение в молекулярно-генетический анализ бисексуальной популяции из оз. Сватиково позволило расширить круг решаемых задач, в частности изучить филогенетические отношения между известными видами артемий и российскими популяциями с бисексуальным типом размножения.

Артемия оз. Сватиково оказалась абсолютно идентичной *A. sinica*, они образовали единый кластер на максимальном уровне сходства. Вторым кластер сформировали изученные популяции артемий из озер Кулундинское, Большое Медвежье и *A. tibetiana*. Наиболее генетически отдаленными оказались *A. franciscana*, *A. persimilis* и *A. tunisiana*.

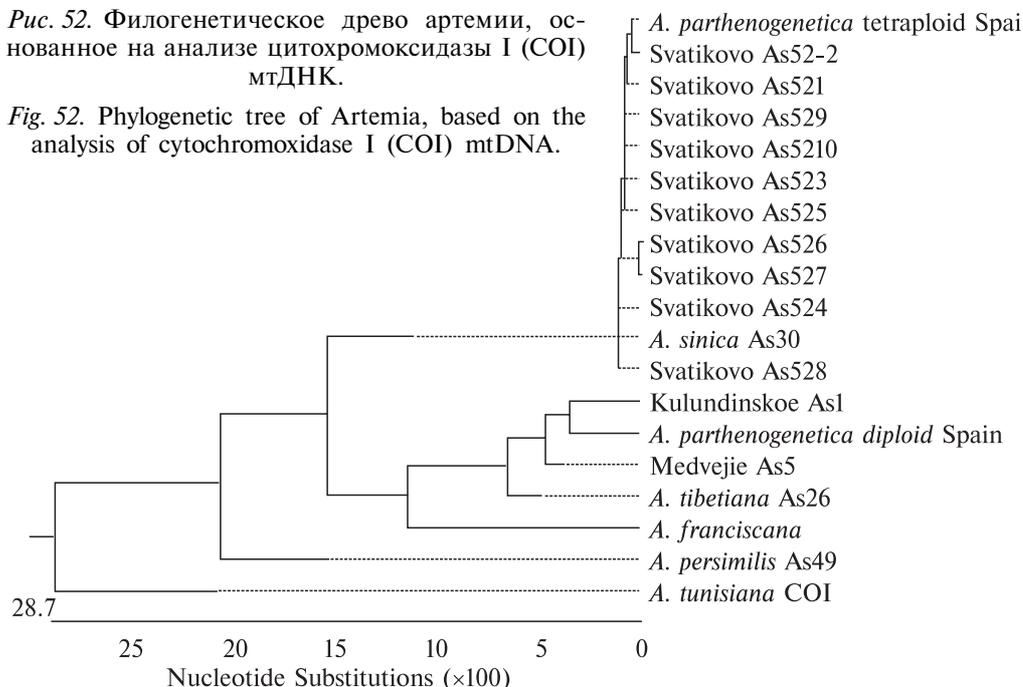
Можно сделать вывод, что виды *A. tibetiana*, *A. sinica*, *A. persimilis* и *A. franciscana* — достаточно обособлены. Согласно нашим данным, бисексуальную артемию из оз. Сватиково можно определить как *A. sinica*. Филогенетические взаимоотношения между различными популяциями артемий требуют дальнейшего анализа.

Можно указать на генетическую близость партеногенетических популяций артемий из России, Казахстана, Туркменистана, Монголии, а также бисексуальных популяций, идентифицированных как *A. urmiana* и *A. tibetiana*.

Таким образом, на основании фореграмм RAPD-спектров амплификатов тотальной ДНК, а также анализа COI мтДНК исследованных образцов

Рис. 52. Филогенетическое древо артемии, основанное на анализе цитохромоксидазы I (COI) мтДНК.

Fig. 52. Phylogenetic tree of *Artemia*, based on the analysis of cytochromoxidase I (COI) mtDNA.



артемий можно констатировать, что все партеногенетические сибирские популяции относятся к одной группе.

Полученные закономерности вполне согласуются с географическим расположением анализируемых озер, а также с биологическими особенностями артемий, в частности с типом размножения (бисексуальный или партеногенетический).

На основании проведенных экспериментов по изучению дифференциации рода *Artemia* с привлечением различных методов генетического анализа можно сделать следующие выводы:

- изучение мтДНК, обладающей рядом свойств (высокая копияность, устойчивость к деградации, универсальность и др.), наиболее перспективно для решения вопроса о дифференциации видов;

- анализ мтДНК методом RFLP — PCR позволяет обнаружить межвидовые и межпопуляционные генетические различия, не распознаваемые другими методами;

- с помощью праймеров 12S-R и 16S-R провели PCR, выделили и амплифицировали фрагмент ДНК артемий 9 российских озер (Филатово, Большое Медвежье, Требушинное, Невидим и Большое Курейное Курганской области, Кулундинское и Большое Яровое Алтайского края, Ульжай и Эбейты Омской области) и *A. franciscana*, включающий приблизительно 1500 н. п.;

- рестрикционный анализ амплифицированных участков ДНК с помощью пяти ферментов (HaeIII, TaqI, Tsp, HpaII, NdeII) позволил выявить

фрагменты разной длины и отсутствие различий между исследованными российскими популяциями артемий из озер Кулундинское, Большое Яровое, Филатово, Собачье, Большое Медвежье, Требушинное, Невидим, Большое Курейное, Ульжай и Эбейты;

— RFLP — PCR показал наличие дифференциации между исследованными образцами российских популяций артемий и *A. franciscana*, обитающей в США;

— анализ тотальной ДНК методом RAPD — PCR позволил выделить для статистической оценки полиморфные фрагменты из 31 образца артемий из разных мест обитания;

— идентификация методом RAPD — PCR путем прямого сравнения профилей позволила установить степень сходства и различий исследованных популяций артемий. Все исследованные партеногенетические образцы сибирских популяций артемий (в том числе бисексуальная из оз. Танатар) принадлежат к одной группе;

— на основании анализа частоты полученных профилей в различных популяциях артемий следует отметить генетическую близость исследованных образцов артемий из водоемов России, Казахстана, Туркменистана и Монголии, *A. urmiana*, *A. sinica* и *A. tibetiana*.

— несмотря на отсутствие четкой корреляции между характером распределения ДНК-фингерпринтов в дендрограмме и географическим расположением водоемов, а также принадлежности к определенному виду, существует тенденция к группированию особей, объединенных географическим фактором;

— анализ дендрограммы сходства, построенной на основании частоты встречаемости выбранных фрагментов, полученных с помощью трех разных праймеров — А-01, А-09 и А-14, выявил одинаковые закономерности дифференцированного группирования исследованных образцов артемий. Аут-группу составили анализируемые популяции артемий Европы (*A. tunisiana*), Южной (*A. persimilis*) и Северной Америки (*A. franciscana*). Все российские партеногенетические популяции артемий (из озер Эбейты, Большое Яровое, Большое Медвежье, Требушинное) образовали единый кластер. Бисексуальная популяция из оз. Сватиково объединилась с *A. sinica*;

— на основании установления последовательностей мтДНК методом последовательности нуклеотидов (секвенирование) выявлено, что артемия оз. Сватиково оказалась абсолютно идентичной *A. sinica*, они образовали единый кластер на максимальном уровне сходства. Бисексуальная популяция оз. Сватиково (Тува) генетически близка *A. sinica*;

— полученные результаты по идентификации российских популяций артемий указывают на необходимость более масштабного анализа, при котором высока вероятность нахождения маркера или группы маркеров, связанных с наличием того или иного качества, которое непосредственно или опосредованно проявляется у каждой отдельной группы. В этой связи считаем изучение филогенетической системы рода *Artemia* на основе последовательностей мтДНК наиболее перспективным.

Глава 4

ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ И ЭКОЛОГИИ АРТЕМИЙ В СИБИРСКИХ БИОТОПАХ

4.1. Размножение, плодовитость и соотношение полов

В половом составе партеногенетических популяций рачков наблюдается явное преобладание самок (в среднем для большинства озер 99,3%), хотя соотношение полов может заметно изменяться даже в одной популяции. Во всех обследованных озерах Курганской, Омской, Челябинской областей популяции артемий представлены партеногенетической расой, причем приблизительно в половине озер популяции артемий состояли только из самок, в остальных отмечено присутствие самцов (0,2–2,2% от общего числа особей). Исключение составили в 2000 г. популяции озер Собачье (20%), в 2001 г. — Большое Курейное (3,6%), Октябрьское (6,7%). По данным Алтайского филиала «Госрыбцентра» в озерах Алтайского края также преобладают партеногенетические расы, однако доля самцов в популяциях некоторых озер выше и достигает в отдельные периоды 7,7% в оз. Ломовое (2001 г.), 29,0% в оз. Йодное (2001 г.), 9% в оз. Большое Яровое (2003 г.), 33% в оз. Малиновое (2002 г.) и даже 75% в оз. Танатар I (2002 г.). В типичных бисексуальных популяциях доля самцов, как правило, всегда превышает 30% (в среднем 42,4%). Так, в оз. Тус (Хакасия) в 2000 г. доля самцов в планктоне составляла 43%, в 2004 г. — 32%; в оз. Сватиково (Тува) в 2000 г. — 58%, в 2004 г. — 36%. Популяцию артемий оз. Танатар, согласно нашим, а также литературным [Студеникина, 1986б] данным, можно отнести к бисексуальной. То же самое относится и к оз. Соленое Алтайского края [Студеникина, 1986б; Соловов, Студеникина, 1990], в котором на протяжении нескольких лет наблюдений обитала двуполовая популяция. В 1981 г. в этом озере отмечено увеличение доли самцов с июня по август с 10 до 67%. В отношении популяции оз. Кулундинское нет определенности. В.П. Соловов и Т.Л. Студеникина [1990] указывают на соотношение здесь самок и самцов в равной пропорции. Однако наши исследования 2002 г. показали абсолютное преобладание самок (доля самцов в популяции была не выше 1%). В последующих публикациях этих авторов (в совместной с нами работе) также отмечено преобладание партеногенеза [Литвиненко и др., 2004].

В озерах региона наибольшая индивидуальная плодовитость артемий составляла 145–150 эмбрионов в яйцевом мешке. Средние значения этого показателя в разные годы в водоемах юга Сибири находились в основном в пределах от 15 до 35 и в среднем по всем исследованным партеногене-

тическим популяциям составляли 22,6, по бисексуальным — 24,6 эмбрионов (см. прил. 24).

Согласно полевым наблюдениям, продолжительность периода созревания сибирских популяций в естественных условиях равна 3–5 нед (4–5 — для весенней генерации, 3–4 — для летней), в условиях культивирования — 2–3 нед.

Летние генерации самок наряду с цистами производили тонкоскорлуповые яйца и науплиусов. В осенней генерации самки с науплиусами в яйцевом мешке отсутствовали, а с тонкоскорлуповыми яйцами встречались в 2 раза реже. В то же время плодовитость самок была в среднем на 40 % выше летних показателей. В целом за сезон доля кладок с цистами составляла 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 было 15,5 цист, 6,4 яиц и 0,2 науплиуса, что составляло соответственно 70, 29 и 1 %.

Плодовитость артемий — величина непостоянная и значительно меняется не только в течение сезона, но и в разные годы (см. прил. 24). Вариабельность этого признака (C_v) в межгодовом аспекте в разных озерах равна 1,9–95,8 и в среднем для всех партеногенетических популяций составляет 55 %, бисексуальных — 31 %, что соответствует сильному уровню изменчивости. Вариабельность полового состава популяций, наоборот, слабая в партеногенетических популяциях (C_v от 0 до 10,2, в среднем — 0,95 %) и немного выше средней в бисексуальных (C_v от 12,7 до 29,6, в среднем — 21 %).

Общее число кладок за жизненный цикл рассчитано по формуле [А. с. 910940..., 1982]:

$$N = 1,35 \left(\frac{l_{\max}}{l_{\min}} \right)^{2,5},$$

где N — общее число кладок; l_{\max} — максимальная в популяции длина половозрелых самок, мм; l_{\min} — минимальная в популяции длина половозрелых самок, мм.

Согласно расчетам, в разных популяциях число кладок за жизненный цикл находилось в пределах 2–10 и в среднем было равно $4,54 \pm 0,37$.

Абсолютные значения индивидуальной массы половозрелых самок с полным овисаком в исследованных озерах колебались в пределах 1,0–12,8 мг, среднепопуляционные значения (прил. 25) — 1,6–11,9 мг (в целом по всем популяциям — $4,18 \pm 0,14$, $n = 121$, $C_v = 38$ %). Абсолютные значения этого показателя в отдельной популяции в течение сезона различались в 1,2–5,3 раза (в среднем в 2,0 раза), среднесезонные в разные годы в одном озере менялись в 1,2–3,1 раза (в среднем в 1,8 раза).

Скорость увеличения массы тела $C_w = \ln(w_2/w_1)/(t_2 - t_1)$, где w_1 и w_2 — масса организма в начале (t_1) и в конце (t_2) рассматриваемого периода, вычисленная за период от вылупления до половозрелой стадии рачков

1-й генерации, для разных популяций в естественных условиях лежит в пределах 0,14–0,20, при культивировании — 0,19–0,37 сут⁻¹. Культивирование проводили при условиях, приближенных к оптимуму ($t = 23\text{--}26\text{ }^{\circ}\text{C}$, соленость — 35‰). Вероятно, чем ближе условия существования к оптимуму, тем быстрее наступает половозрелость при меньшей длине и массе тела. Более высокие показатели скорости соматического роста за первые 9 дней выращивания при аналогичных условиях различных рас Нового и Старого Света приведены в литературе [Lavens, Sorgeloos, 1991]: $C_w = 0,343\text{--}0,485\text{ сут}^{-1}$. По этому показателю более близки к российской популяции водоема Tientsin (Китай), где C_w равна 0,343 при $t = 23\text{ }^{\circ}\text{C}$ и 0,371 сут⁻¹ при $t = 25\text{ }^{\circ}\text{C}$. Причем надо отметить, что мы приводим данные для всего периода выращивания (от 20 до 35 дней), а известно, что значения C_w (при S-образном росте) выше у более молодых стадий как артемий [Заика, 1983], так и ракообразных [Иванова, 1985].

Индивидуальная масса половозрелых самцов в исследованных озерах была приблизительно в 1,4 раза ниже массы самок (см. прил. 25), а ее среднепопуляционные значения были в пределах 1,0–6,6 мг (в среднем $3,03 \pm 0,16$, $n = 54$, $C_v = 39\%$).

Масса свежевыклюнувшихся науплиусов из разных популяций находилась в пределах 0,013–0,018 мг (в среднем 0,015 мг).

Абсолютные размеры цист артемий в исследованных озерах колебались в диаметре от 204 до 372 мкм, среднепопуляционные — от 0,23 до 0,29 мм. В целом для всех популяций этот показатель был равен $0,26 \pm 0,01$, $C_v = 4,3\%$ (см. прил. 26). Диаметр тонкоскорлуповых (летних) яиц составлял 0,19–0,22 мм. Масса сухих цист в среднем была равна 0,0044–0,0068 мг. Сырая масса цист в зависимости от их размеров изменялась от 0,007 до 0,013 мг и в среднем по всем изученным популяциям была равна 0,01 мг.

Таким образом, для естественных популяций артемий сибирского ареала характерно преобладание партеногенеза, преимущественное размножение цистами, относительно невысокие показатели индивидуальной плодовитости, скорости роста массы тела, при этом индивидуальная масса и длина артемий не выходят за пределы, известные в литературе (см. разд. 1.5).

4.2. Особенности динамики плотности популяций артемий в озерах Западной Сибири

4.2.1. Сезонная динамика численности разных возрастных стадий артемий

Вылупление науплиусов артемий из цист в озерах Западной Сибири наблюдается со второй половины апреля при прогреве воды до 4–5 °C. В сезонной динамике численности науплиусов и метанауплиусов наблюдается от одного до трех пиков. Как правило, первый пик регистрируется весной — в апреле — мае. Он самый мощный и достигает в некоторых популяциях высоких значений — 5164 экз./л (оз. Малое Медвежье, 19.04.01)

и 2196 экз./л (оз. Филатово, 24.04.01). В большинстве же случаев этот пик находится в пределах 10–1000 экз./л и в среднем составляет 330 экз./л. Следующие летние (июньский и июльский) пики, обусловленные живорождением, регистрируются не всегда и значительно уступают по мощности первому. Последняя дата, когда науплиусы были зарегистрированы в планктоне в количестве 0,34 экз./л, — 5 октября (оз. Невидим, 2002 г.).

В сезонной динамике ювенальных рачков максимум численности приходится на конец мая и составляет в среднем 25 экз./л. В некоторых озерах их количество достигает 182–197 экз./л (озера Большое и Малое Медвежье, 2001 г.). Второй и третий максимумы наблюдаются редко и не превышают 20 экз./л. Последняя дата, когда в планктоне были зарегистрированы ювенальные рачки в количестве 0,28 экз./л, — 22 сентября (оз. Малое Медвежье, 2000 г.).

Появление предвзрослых и взрослых особей почти во всех озерах приурочено к концу мая — июню. Единично предвзрослые особи встречались уже 8 мая. Для предвзрослых рачков отмечен один протяженный пик численности, охватывающий 2 мес (июнь и июль). Численность особей этой возрастной стадии не превышала 64 экз./л и в среднем (по всем озерам) в этот период приблизительно равна 6 экз./л. В динамике половозрелых самок зафиксировано наличие одного — трех пиков. Максимальные значения численности этих особей (62,6 экз./л) зарегистрированы в 2002 г. (оз. Чердынское). Эти рачки встречаются в планктоне озер до середины октября при температуре воды 3–12 °С. В ноябре 2003 г. в оз. Эбейты зарегистрированы единичные живые рачки при температуре воды –3 °С.

В годовой динамике планктонных и бентосных цист (см. прил. 27, 28) хорошо выражены минимум, приходящийся на зимний период, два максимума для бентосных и два-три для планктонных цист. Абсолютные значения численности планктонных цист лежат в пределах от 0,1 до 3720 экз./л, бентосных цист — от 0 до 18 600 тыс. экз./м². В период минимума численность планктонных цист, как правило, не выше 3 экз./л, бентосных — не выше 400 тыс. экз./м². В редких случаях численность планктонных цист в конце или начале зимнего периода повышается до 102–482 экз./л, бентосных — до 870–2200 тыс. экз./м². Первый максимум численности цист наблюдается в апреле — мае и вызван смывом береговых скоплений цист талыми водами. В некоторых озерах в этот период она имеет наибольшие значения: 2015 (Малое Медвежье, 2001 г.) и даже 3720 (Вишняковское, 2002 г.) экз./л. Численность бентосных цист увеличивается в разных озерах до 580–6000 тыс. экз./м². Количество вылупленных планктонных цист (определенное в лабораторных условиях) в этот период в среднем равно 35 %, бентосных — 16 %.

Второй максимум в планктоне, обусловленный кладкой яиц и цист рачками 2-й генерации, наблюдается, как правило, в июле — августе, третий, обусловленный кладкой цист рачками 2-й и 3-й генераций, наблюдается чаще в октябре — ноябре. По мощности второй пик численности не уступает третьему, а в некоторых популяциях даже преобладает. Числен-

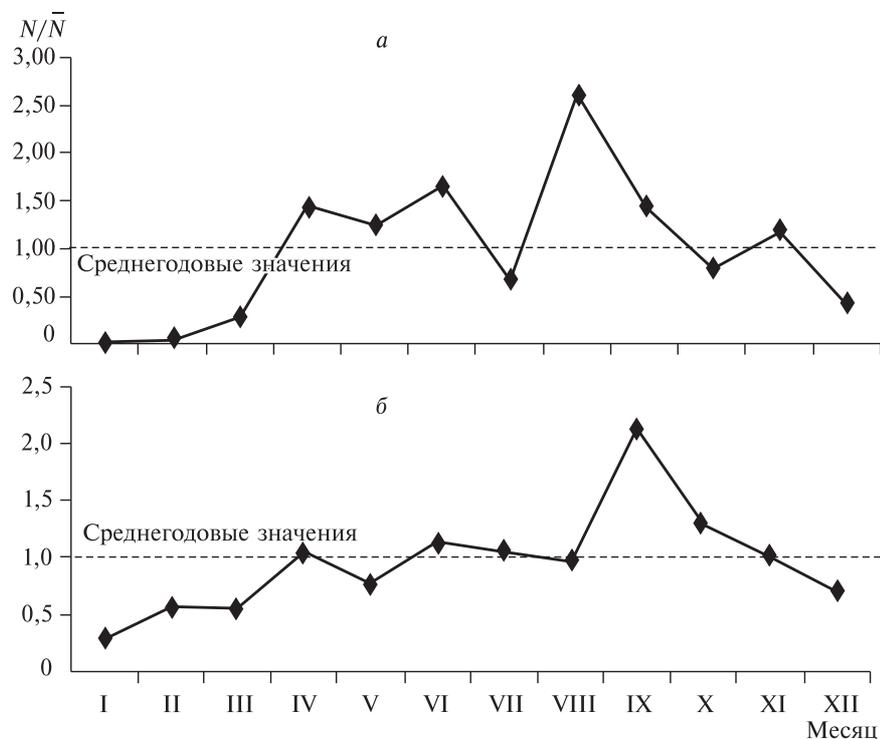


Рис. 53. Годовая динамика отклонений фактической численности планктонных (а) и бентосных (б) цист от средних значений по году (по данным мониторинга за 2000–2004 гг.).

Fig. 53. Annual dynamics of deviations actual number planktonic (a) and benthonic (б) of cysts from average values during one year (according to monitoring for 2000–2004).

Таблица 19. Отношение фактической численности бентосных и планктонных цист к средне-сезонным и среднегодовым значениям в среднем по всем имеющимся данным за каждый месяц
Table 19. Ratio of actual number of benthonic and planktonic cysts to both seasonal and annual mean values on the average on all available data for each month

Месяц	Бентосные цисты						Планктонные цисты					
	По сезону			По году			По сезону			По году		
	<i>M</i>	σ	<i>C_v</i> , %	<i>M</i>	σ	<i>C_v</i> , %	<i>M</i>	σ	<i>C_v</i> , %	<i>M</i>	σ	<i>C_v</i> , %
I				0,26	0,29	113				0,02	0,01	74
II				0,57	0,59	104				0,05	0,12	258
III				0,55	0,61	112				0,27	0,52	191
IV				1,06	1,29	122				1,44	3,17	220
V				0,77	0,97	126				1,23	1,54	125
VI	0,85	0,77	91	1,14	1,18	103	1,04	0,96	92	1,67	1,84	110
VII	0,91	0,54	59	1,06	0,73	69	1,1	1,13	103	0,66	0,49	74
VIII	0,79	0,51	65	0,97	0,73	76	1,64	1,53	94	2,62	2,62	100
IX	1,48	1,05	71	2,13	1,79	84	0,87	0,61	70	1,43	1,17	82
X	1,09	0,8	73	1,28	0,95	74	0,58	0,52	90	0,79	0,97	123
XI	0,86	1,04	122	1,00	1,10	111	0,78	0,96	123	1,17	1,87	160
XII				0,69	0,79	115				0,41	0,47	115

ность планктонных цист в период первого максимума достигает 150–2630 экз./л, второго — 110–1420 экз./л. Показатель вылупления планктонных и бентосных цист, отложенных в летнее время, был в пределах 2–18 % (в среднем 9 %, $n = 14$). Второй максимум в бентосе наблюдается в основном в сентябре. Он самый мощный: до 1900–18 600 тыс. экз./м². Показатель вылупления цист, отложенных в осеннее время, был в пределах 1,8–31,3 % (в среднем 19,9 %, $n = 42$).

Анализ всех имеющихся по мониторингу показателей отклонения фактической численности планктонных и бентосных цист от средней за каждый месяц позволил выявить определенную сезонную и годовую динамику численности цист (табл. 19). Согласно годовой динамике (рис. 53, *а*), максимум численности планктонных цист наблюдается в августе, минимум — в зимние месяцы, небольшое повышение — с апреля по июнь. Наименьшая вариабельность отклонений фактических значений численности цист от среднегодовой зарегистрирована в летние месяцы. Максимум численности бентосных цист наблюдается в сентябре (рис. 53, *б*), минимум — в зимние месяцы, небольшое повышение — в апреле и июне. Наименьшая вариабельность отклонений фактических значений численности цист от среднегодовой — с апреля по август.

4.2.2. Сезонная динамика общей биомассы и численности рачков артемий

В сезонной динамике общей численности рачков (рис. 54) в 57 % популяций отмечено наличие одного максимума, приходящегося на апрель — май (в одном случае — на июнь) и в 43 % — двух максимумов, приходящихся в основном на апрель и июнь-июль. Пик численности в апреле — мае обусловлен науплиусами и ювенальными рачками, в последующие месяцы — предвзрослыми и взрослыми особями.

На пике численность рачков артемий в некоторых модельных озерах достигала значительных размеров: в среднем за апрель — май в 2001 г. — 2739 в оз. Малое Медвежье, 1143 в оз. Вишняковское и 893 экз./л в оз. Невидим.

Процентное соотношение численности разных возрастных стадий артемий на примере двух озер (Большое Медвежье и Невидим) за 3 сезона исследований (2001–2003 гг.) показано в прил. 29. В начале сезона в планктоне преобладают цисты и науплиусы, в мае — ювенальные стадии, с июня по октябрь — предвзрослые и взрослые рачки. Начиная с августа происходит нарастание численности цист в планктоне.

Суммируя все имеющиеся данные по мониторинговым исследованиям, получаем сезонную динамику биомассы и общей численности рачков артемий относительно средних значений (рис. 55). На рисунке видно, что численность рачков артемий в апреле — июне выше среднесезонных значений, в остальные месяцы — ниже. Максимум численности приходится на апрель. С апреля происходит постепенное снижение численности вплоть до конца сезона. Коэффициент вариации численности артемий

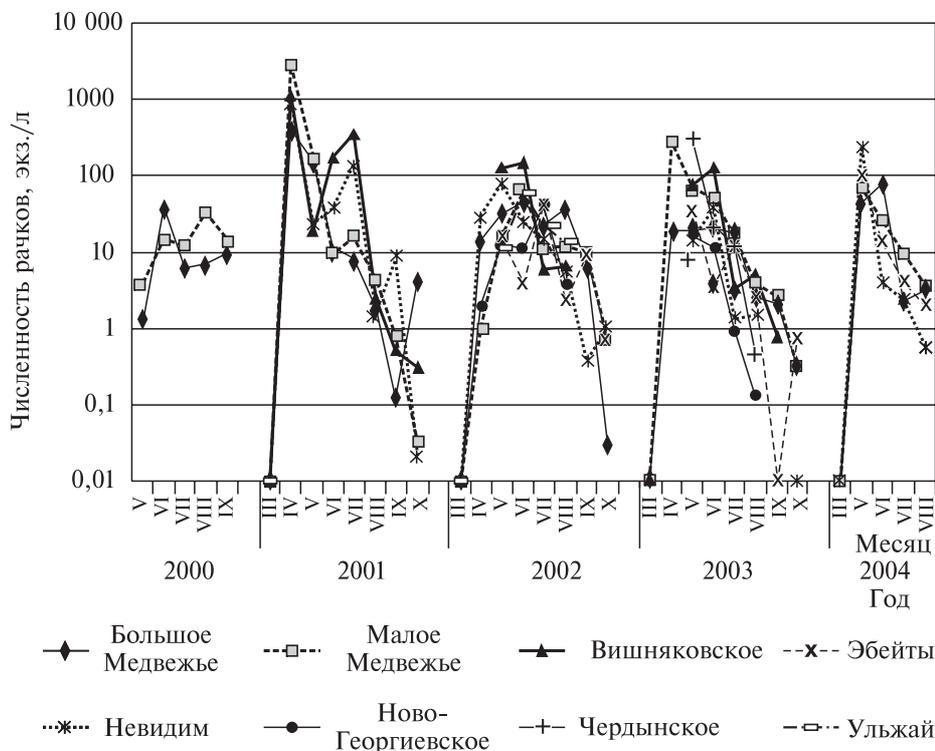


Рис. 54. Сезонная динамика общей численности рачков артемии в модельных озерах.

Fig. 54. Seasonal dynamic of total number of Artemia shrimps in modeling lakes.

(C_v) достаточно высок (табл. 20) и колеблется от 74 (в мае) до 160 % (в августе). Биомасса артемий в мае — июле выше среднесезонных значений, в остальные месяцы, как правило, ниже. Максимум биомассы наблюдается в июне. В августе происходит резкое снижение биомассы, в сентябре наблюдается ее повышение. Коэффициент вариации биомассы артемий (C_v) достаточно высок (см. табл. 20) и колеблется от 67 (в июне) до 156 % (в сентябре).

В сезонной динамике биомассы рачков (рис. 56) в 60 % популяций отмечено наличие одного максимума, приходящегося на июнь — июль и в 40 % — второго максимума, приходящегося в основном на сентябрь. В более 90 % популяций отмечено снижение биомассы артемий в августе. Пик биомассы в мае обусловлен ювенальными рачками, в последующие месяцы — предвзрослыми и взрослыми особями.

На пике биомасса артемий в некоторых модельных озерах достигала высоких значений: 164 мг/л (30.05.2001, оз. Малое Медвежье) и 254 мг/л (18.07.2001, оз. Невидим).

В целом за исследованный период колебания летней биомассы артемий укладываются в амплитуду от 0 до 401 мг/л.

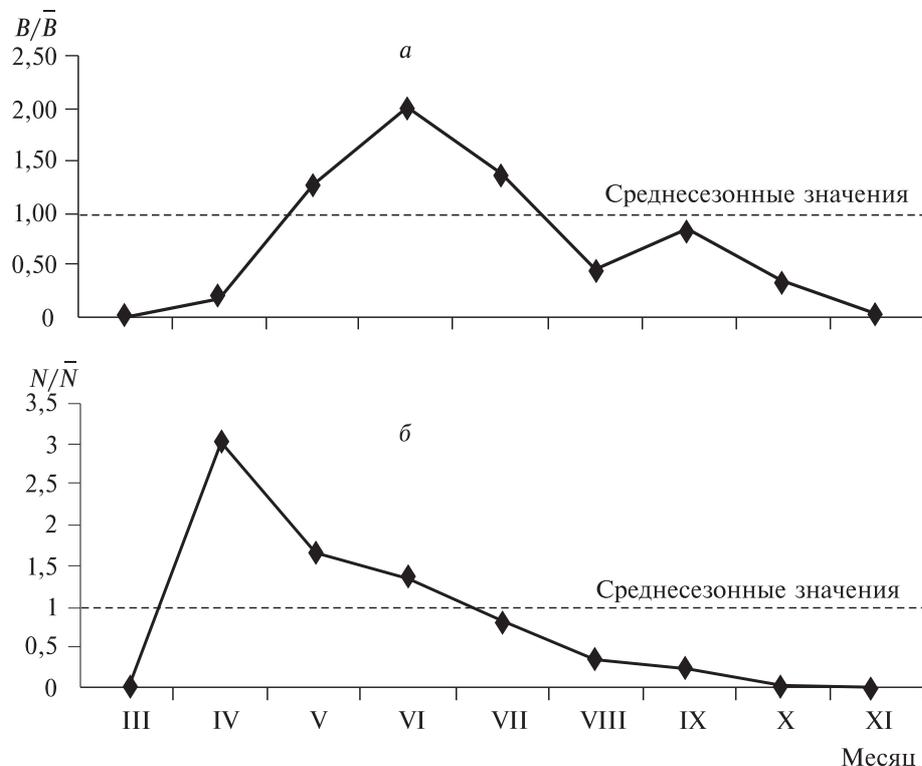


Рис. 55. Сезонная динамика фактической биомассы (а) и численности (б) рачков артемий относительно средних значений (по данным мониторинга 2000–2004 гг.).

Fig. 55. Seasonal dynamic of actual biomass (a) and number (b) of Artemia shrimps concerning average values (according to monitoring 2000–2004).

Таблица 20. Отношение фактической биомассы и численности рачков артемий к среднесезонным значениям в среднем по всем имеющимся мониторинговым данным модельных озер за каждый месяц

Table 20. Ratio of actual biomass and number of Artemia shrimps to seasonal mean values on the average on all available monitoring data of model lakes for each month

Месяц	Биомасса рачков			Численность рачков		
	M	σ	$C_v, \%$	M	σ	$C_v, \%$
I	0	0	0	0	0	0
II	0	0	0	0	0	0
III	0	0	0	0	0	0
IV	0,18	0,23	123	3,03	2,49	82
V	1,27	1,45	114	1,66	1,24	74
VI	2,01	1,34	67	1,36	1,16	85
VII	1,38	1,41	102	0,82	0,92	113
VIII	0,47	0,6	129	0,33	0,52	160
IX	0,84	1,31	156	0,25	0,33	133
X	0,37	0,48	130	0,02	0,03	110
XI	0	0	0	0	0	0
XII	0	0	0	0	0	0

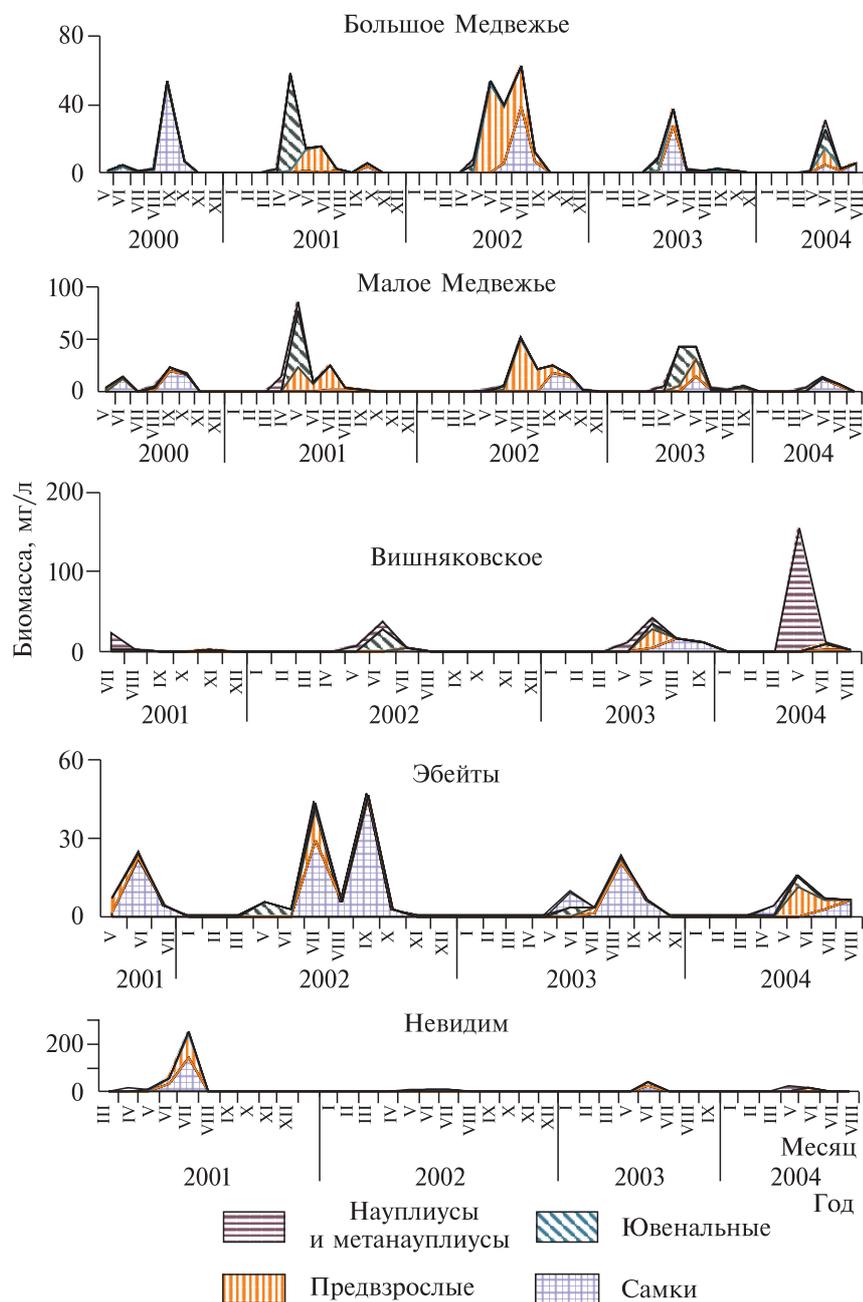


Рис. 56. Динамика биомассы рачков разных возрастных стадий в модельных озерах.

Fig. 56. Dynamics of shrimp biomass of different age stages in modeling lakes.

4.2.3. Выживаемость рачков 1-й генерации

По материалам гидробиологических съемок, проведенных в апреле — мае и июне 2001–2004 гг., рассчитаны коэффициенты выживаемости рачков 1-й генерации по следующей формуле:

$$K = \frac{N}{n} \cdot 100,$$

где N — максимальное число половозрелых, предвзрослых и ювенальных (коэффициент выживаемости ювенальных, с учетом литературных данных [Студеникина, 1991], условно принят за 0,5) особей, экз./л (определение в конце мая — июне); n — число науплиусов, метанауплиусов и цист, способных к вылуплению, экз./л (берется максимальное значение за период с апреля по начало мая).

Выклев бентосных цист, согласно собственным данным (более подробно в гл. 7), принят равным 16 %, планктонных — 35 %.

Анализируя полученные данные (табл. 21), пришли к выводу, что коэффициент выживаемости в разных озерах сильно различается. Он колеблется от 0,2 до 69,4 % и в среднем по всем имеющимся данным равен $15,10 \pm 3,94$ % ($\sigma = 21,2$, $C_v = 141$ %). Коэффициент выживаемости в одном озере в разные годы также непостоянен. Например, в оз. Филатово в 2001 г. он был равен 0,2, а в 2002 г. — 36,6, т.е. разница составляла 183 раза. В других озерах она была в пределах 2,3–30,2 раза.

Между показателями численности науплиусов и выживаемостью (по данным за 4 года) обнаружена отрицательная связь (рис. 57). Таким обра-

Таблица 21. Показатели численности науплиусов и их выживаемости в озерах
Table 21. Indicators of nauplii number and their survival rate in lakes

Озеро	Год исследования	Численность науплиусов 1-го поколения, экз./л	Выживаемость науплиусов, %	Озеро	Год исследования	Численность науплиусов 1-го поколения, экз./л	Выживаемость науплиусов, %
Большое Медвежье	2001	1200	7,9	Умрешево	2002	63	2,4
Малое Медвежье	2001	5554	2,3	Гашково	2002	107	0,3
Невидим	2001	1142	0,7	Эбейты	2002	1230	1,3
Вишняковское	2001	1307	0,8	Ульжай	2002	21	62,8
Большое Курейное	2001	509	2,0	Большое Медвежье	2003	31	67,6
Ильней	2001	118	42	Малое Медвежье	2003	519	9,5
Актобан	2001	120	29	Эбейты	2003	570	0,5
Ново-Георгиевское	2001	1875	3,6	Большое Медвежье	2004	43	8,8
Филатово	2001	3245	0,2	Малое Медвежье	2004	69	2,5
Большое Медвежье	2002	202	17,8	Невидим	2004	243	1,4
Малое Медвежье	2002	92	69,4	Эбейты	2004	95	6,9
Невидим	2002	613	0,6	Min		21	0,2
Вишняковское	2002	1306	2,8	Max		5554	69,4
Ильней	2002	166	6,5	M		790	15,1
Актобан	2002	2142	1,8	σ		1203	21,2
Чердынское	2002	246	29,8	C_v		223	140,7
Ново-Георгиевское	2002	46	20,1	m		152	3,9
Филатово	2002	31	36,6				

Рис. 57. Зависимость между количеством науплиусов 1-й генерации и их выживаемостью.

Fig. 57. Dependence between amount of nauplii of the 1 generation and their survival rate.

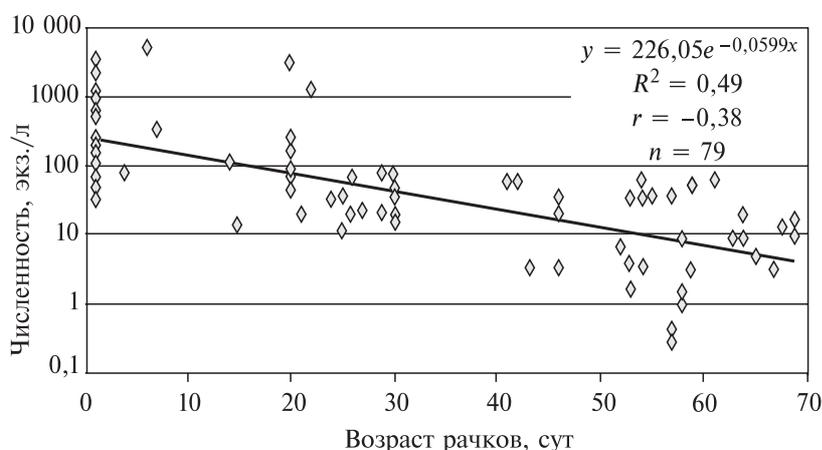
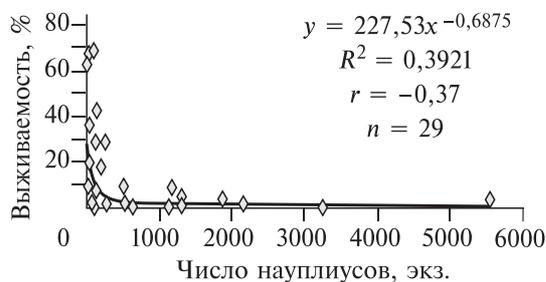


Рис. 58. Динамика выживаемости рачков 1-й генерации в артемиевых озерах Курганской и Омской областей по данным 2001–2004 гг.

Fig. 58. Dynamics of survival rate of Artemia shrimps of 1 generation in lakes of Kurgan and Omsk regions according to data 2001–2004.

зом, чем больше науплиусов выключнулось в озере, тем меньше у них вероятность дожить до половозрелой стадии.

Динамика численности рачков 1-й генерации в артемиевых озерах Курганской и Омской областей, по данным 2001–2004 гг., представлена на рис. 58. Из рисунка видно, что, несмотря на значительное количество науплиусов 1-й генерации, до половозрелости в среднем доживает около 20 особей.

4.2.4. Среднегодовые и среднесезонные показатели плотности популяции

Аналізу были подвергнуты все имеющиеся данные по плотности артемий за 10 лет исследований. Поскольку пробы отбирали не в строго фиксированную дату, а они были взяты в разное время на протяжении сезона, необходимо было привести их к некоторому условно среднему показателю. Для этого на основе мониторинговых исследований, проведенных с 2000 по 2004 г., определены показатели отклонения фактической

биомассы артемий, численность планктонных и бентосных цист от средних значений за сезон и за год по каждому месяцу года (см. табл. 19, 20). Применение этих коэффициентов отклонения позволило использовать для анализа все имеющиеся показатели плотности популяции. Одно-, четырехкратные исследования за сезон были переведены в разряд среднесезонных. Дальнейшее сравнение проведено на уровне средних. Преимущество анализа средних перед анализом данных за отдельную дату связано с устранением действия температурного фактора, определяющего сезонную динамику популяции.

Средняя за сезон численность рачков (см. прил. 30) была в пределах 0 (оз. Требушинное, 1995 и оз. Филатово, 2003) — 1139 экз./л (оз. Вишняковское, 2004 г.). В целом для всех озер она равна $50,7 \pm 10,1$ экз./л ($C_v = 248\%$). Среднемноголетние данные по каждому озеру были в пределах от 2 (оз. Таузаткуль) до 242 (оз. Окуневское). Наиболее перспективные для промысла озера имели численность рачков выше 25 экз./л.

За 10 лет исследований (см. прил. 31) средняя за сезон биомасса артемий в озерах колебалась от менее 0,1 (озера Таузаткуль в 2001 г., Филатово и Требушинное в 2003 г.) до 181 мг/л (оз. Солёный Кулат, 2001 г.) и даже 220 мг/л (оз. Окуневское, 1997 г.). В относительно крупном оз. Сиверга (площадью 52,13 км²) за весь период исследований артемия не обнаружена, однако в небольшом количестве присутствовал другой жаброногий рачок — *Branchinecta media*. По более ранним исследованиям, проведенным сотрудниками СибрыбНИИпроекта в 1978–1979 и 1989 г., плотность популяции артемий в озере резко снижалась в многоводные годы (при солености 25 г/л) и была на среднем уровне (биомасса рачков в августе — 15 мг/л, в октябре — 4 г/л) в маловодные (при солености 66–99 г/л).

Из всех имеющихся данных по среднесезонной биомассе артемий ($r = 144$, см. прил. 31) низкий уровень (ниже 10 мг/л) отмечен в 51 % случаев, средний (10 до 30 мг/л) — в 23, высокий (31–50 мг/л) — в 10 и очень высокий (выше 50 мг/л) — в 16 % случаев. В целом по всем данным за 10 лет исследований среднесезонная биомасса составила $23,8 \pm 2,8$ мг/л ($C_v = 142\%$).

Анализ среднемноголетних значений биомассы артемий 29 озер за 10-летний период показал, что 10 озер (35 %) были низкопродуктивными (биомасса артемий ниже 10 мг/л), 11 озер (38 %) — среднепродуктивными (биомасса 10–30 мг/л), 7 озер (24 %) — высокопродуктивными (биомасса 31–50 мг/л) и 1 озеро (3 %) — очень высокопродуктивное (биомасса более 50 мг/л). Средняя биомасса артемий по 29 озерам составляла $23,3 \pm 5,3$ ($C_v = 122\%$).

Таким образом, два варианта расчета средней биомассы артемий — по всем сезонам всех исследованных озер и по среднемноголетним показателям отдельных озер — дали схожий результат. Этот показатель (23 мг/л), несмотря на высокий коэффициент вариации, можно использовать в прогнозных работах для ориентировочной оценки продуктивности артемиевых озер Западной Сибири.

В модельных озерах среднегодовые показатели численности планктонных цист находились в пределах 106–281 экз./л, среднесезонные — 10–

517 экз./л. Для всех обследованных озер (с пересчетом на коэффициент N_f/N_{cp}) среднесезонные значения имели большой размах — от 0 до 801 экз./л (см. прил. 32). В целом для всех озер этот показатель был равен $129,0 \pm 13,2$ тыс. экз./м³ ($C_v = 126\%$). Наиболее перспективные для промысла имели численность планктонных цист выше 100 экз./л.

Среднегодовые значения численности бентосных цист (в модельных озерах) колебались в пределах 76–3774 тыс. экз./м², среднесезонные (для всех обследованных озер) — 3–7165 тыс. экз./м² (см. прил. 33). В целом для всех озер этот показатель равен 710 ± 116 тыс. экз./м² ($C_v = 156\%$). Озера, наиболее перспективные для промысла, имели численность бентосных цист выше 500 тыс. экз./м².

Уровень изменчивости анализируемых показателей весьма высок, об этом свидетельствует величина C_v , в большинстве случаев превышающая 100 %.

Если условно принять, что средняя глубина всех озер (см. прил. 2) равна 1 м, то на 1 м² площади озера приходится приблизительно 850 тыс. экз. цист, причем 13 % этих цист находится в толще воды, а 87 % лежит на дне. С учетом сырой массы цист на 1 га в среднем по изученным сибирским популяциям артемий находится около 85 кг цист. Этот показатель можно использовать в прогнозных работах для ориентировочной оценки продуктивности артемиевых озер Западной Сибири. Для конкретного озера с известной глубиной ориентировочная продуктивность с 1 га поверхности озера будет равна $85 \cdot H$ (кг), где H — глубина озера (м).

Таким образом, продуктивность цист в сибирских озерах достаточно велика и соответствует урожайности цист в продуктивных биотопах [Persoone, Sorgeloos, 1980; Camara, De Rocha, 1987; Quynh, Lam, 1987], но значительно меньше продуктивности прудов Таиланда — 153 кг/(га·сезон) [Tarnchalanukit, Wongrat, 1987] и Филиппин — 70 кг/(га·мес) в сух. массе [Jumalon et al., 1987]. Однако основная часть цист в мелководных озерах Западной Сибири недоступна для промысла, поскольку находится на дне.

4.2.5. Сезонная динамика плотности популяций артемий в разных по климатическим условиям годам

За пятилетний период (2000–2004 гг.) мониторинговых исследований наиболее аномальным оказался 2000 г., когда из-за повышения температуры до 35–38 °С и снижения растворенного в воде кислорода (до 0 мг/л) в середине июня произошла массовая гибель артемий почти во всех мелководных озерах. Гибель рачков сопровождалась откладкой самками диapaузирующих яиц в таком количестве, что по берегам озера в середине лета образовались промысловые запасы, а в толще воды их было в 4 раза больше, чем в осенних пробах. Однако надо отметить, что вслед за массовой гибелью рачков в озерах установились благоприятные абиотические условия, вплоть до II декады сентября, что позволило популяциям артемий восстановить утраченные ресурсы. Об этом свидетельствует тот факт, что в некоторых озерах сентябрьская биомасса рачков превысила июньскую (см. рис. 56). Восстановление численности популяций, вероятно, объясня-

ется пополнением в результате выклева науплиусов из более резистентных к условиям среды тонкоскорлуповых яиц. Так, в период полной гибели рачков численность науплиусов снизилась лишь в 2 раза.

Климатические условия последующих 3 лет отличались умеренным теплом и повышенным количеством осадков, что приводило к увеличению уровня воды и уменьшению солености. Кислородный режим был относительно благоприятным, а температура не превышала критические значения для артемий. Сезонная динамика имела одно- или двухвершинный характер с некоторым снижением биомассы в августе. Массовых выбросов цист в летний период не наблюдалось.

Анализ уровня продуктивности озер в разные годы показал, что в относительно засушливые годы (2000 и 2001) численность планктонных цист и биомасса рачков были выше более чем в 1,5 раза по сравнению с 2002–2004 гг. Максимум численности бентосных цист приходился на 2001–2002 гг., рачков — на 2001 г.

4.3. Математическое моделирование численности популяций артемий

4.3.1. Моделирование сезонной динамики численности популяций

Для анализа взята типичная популяция артемий, существующая, как правило, без хищников и пищевых конкурентов.

При построении модели использовали данные о средней для всех популяций артемий численности разных возрастных стадий артемий (науплиусы, метанауплиусы, ювенальные, предвзрослые, взрослые). Усредненная кривая была построена путем разбивки всех имеющихся данных на периоды от 1 до 14 и от 15 до 31 числа каждого месяца и нахождения среднего арифметического на каждый период. В результате получены данные (табл. 22), на основе которых построены кривые динамики численности разных возрастных стадий рачков артемий. Таким образом, необходимо найти такую модель численности, которая наилучшим образом соответствовала бы как направленности этих кривых, так и общему среднему уровню численности за весь сезон. Для этого нами выбрана матричная модель Лесли [Уильямсон, 1975; Джефферс, 1981]. При построении модели были сделаны следующие представления:

— в течение сезона популяция артемий имеет до 3–4 генераций с растянутым периодом размножения;

— в этой популяции изменение численности происходит одновременно в результате перехода рачков из одной возрастной стадии в другую, увеличения численности за счет живорождения и уменьшения ее в результате гибели особей;

— вегетационный сезон начинается в середине апреля, заканчивается в середине октября и составляет 180 дней;

— через каждые 7–8 дней происходит переход из одной стадии в другую;

— половая зрелость наступает на 35-е сутки у весенней генерации и на 28-е — у летней;

— выживаемость от науплиусов до метанауплиусов 20 %, от метанауплиусов до ювенальных — 50 %, от ювенальных до предвзрослых и от предвзрослых до взрослых рачков — 80 %, выживаемость взрослых рачков от помета до помета — 50 %;

— помет через каждые 7–8 дней;

— живорождение (науплиусы + яйца) — 5 экз./помет (с учетом выклева науплиусов из яиц), кладка цист — 15 экз./помет.

Для настоящей модели некоторые представления изменили и упростили:

— наступление половой зрелости для всех генераций — 4 нед после рождения науплиуса (28 сут);

— нет фиксированной продолжительности жизни рачков, а заложено постепенное отмирание взрослых рачков.

На основе вышеперечисленных допусков и среднесезонных значений матрица Лесли для популяции артемий имеет следующий вид:

$$A = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 5 \\ 0,2 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0,5 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0,8 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0,8 & 0,5 \end{pmatrix}.$$

Вектор-столбец a_{t_0} , представляющий собой возрастную структуру популяции на начальный период, имеет вид

$$a_{t_0} = \begin{pmatrix} 330 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \end{pmatrix}.$$

Пошаговый расчет (с размером шага 1 нед) приведен на рис. 59. На основе этих данных построен график сезонной динамики численности популяции артемий, который сходен с приведенным графиком динамики

Таблица 22. Среднесезонная численность разных возрастных стадий артемий в определенные периоды сезона, экз./л

Table 22. Average long-term number of different Artemia age stages in definite periods of a season, ind/l

Период	Науплиусы и метанауплиусы	Ювенальные	Предвзрослые	Взрослые
16–30.04	329,71	0,00	0,00	0,00
1–15.05	65,42	0,25	0,02	0,00
16–31.05	26,57	25,25	2,64	0,06
1–15.06	57,57	6,32	6,71	4,55
16–30.06	11,50	3,65	6,63	2,32
1–15.07	7,84	0,50	5,70	5,27
16–31.07	42,94	1,44	7,07	8,09
1–15.08	6,98	0,35	0,69	0,84
16–31.08	1,01	0,19	0,58	1,58
1–15.09	1,04	0,19	0,43	3,12
16–30.09	3,10	0,05	0,77	3,11
1–15.10	0,15	0,01	0,19	0,40
$M_{сезон}$	46,2	3,2	2,6	2,4

Стадия развития	Апрель			Май			Июнь			Июль			Август			Сентябрь			Октябрь			Среднее			
	22	1	7	15	22	1	7	15	22	1	7	15	22	1	7	15	22	1	7	22	1		7		
Науплиусы	330,0	0,0	0,0	0,0	0,0	105,6	52,8	26,4	13,2	6,6	37,1	35,5	26,2	17,3	10,8	17,3	20,0	18,4	14,7	10,8	10,9	11,9	11,8	33,8	
Метанауплиусы	0,0	66,0	0,0	0,0	0,0	0,0	21,1	10,6	5,3	2,6	1,3	7,4	7,1	5,2	3,5	2,2	3,5	4,0	3,7	2,9	2,2	2,2	2,2	2,4	6,7
Ювенальные	0,0	0,0	33,0	0,0	0,0	0,0	0,0	10,6	5,3	2,6	1,3	0,7	3,7	3,6	2,6	1,7	1,1	1,7	2,0	1,8	1,5	1,1	1,1	3,3	3,3
Предвзрослые	0,0	0,0	0,0	26,4	0,0	0,0	0,0	0,0	8,5	4,2	2,1	1,1	0,5	3,0	2,8	2,1	1,4	0,9	1,4	1,6	1,5	1,2	0,9	2,6	2,6
Взрослые	0,0	0,0	0,0	0,0	21,1	10,6	5,3	2,6	1,3	7,4	7,1	5,2	3,5	2,2	3,5	4,0	3,7	2,9	2,2	2,2	2,2	2,4	2,4	2,1	4,0
Цисты						158	79	40	20	111	106	78	52	32	52	60	55	44	32	33	36	35	32		
Накопление цист в популяции					317	475	554	594	614	725	831	910	962	994	1046	1106	1161	1205	1249	1282	1317	1353	1385	987	

Рис. 59. Сезонная численность популяции артемий (в экз./л), рассчитанная по матрице с указанием времени генераций.

Fig. 59. Seasonal number of *Artemia* population (in ind./l) designed on matrix with the indication of generation time.

средних многолетних значений численности. Более детальное сравнение (рис. 60) показало некоторое расхождение в динамике.

Матрица хорошо описывает динамику численности науплиусов и метанауплиусов. Пики и падения в основном совпадают и по времени, и по размерам.

В отношении других возрастных стадий матрица дает кривую, на шаг (неделя) опережающую первый пик, наблюдаемый в естественных условиях. Кроме того, этот максимум в природе выше для ювенальных стадий и ниже для взрослых и предвзрослых. В целом же средние за сезон значения численности разных возрастных стадий рачков сходны (см. рис. 59 и табл. 22).

Согласно представленной матрице, выживаемость рачков до половозрелой стадии составляет 6,4%. Эта цифра ниже среднеарифметической для исследованных популяций модельных озер (см. разд. 4.2.3), но соответствует найденной зависимости численности науплиусов и выживаемости (см. рис. 57).

При выделении периодов генераций использовали наши расчетные данные о пяти пометах (см. разд. 4.1) у каждой самки, в результате максимальная условная продолжительность жизни рачков каждой генерации равна 70 дням. Согласно схеме (см. рис. 59), 1-я генерация рач-

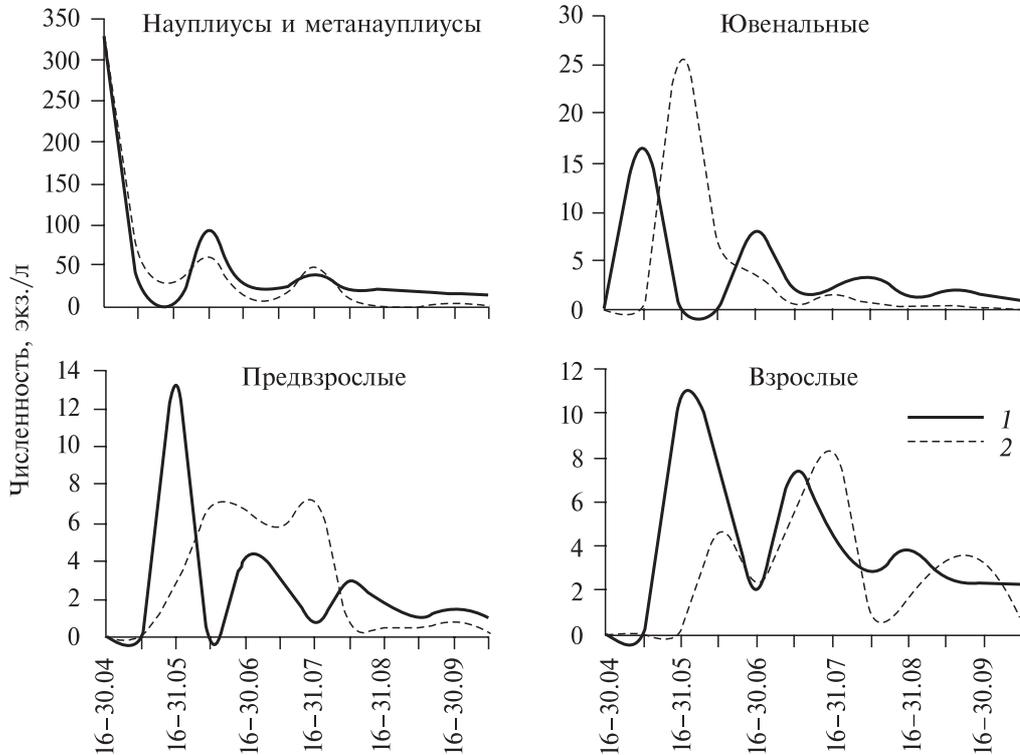


Рис. 60. Сравнение расчетных данных по матрице (1) и среднепопуляционной (2) численности разных возрастных стадий артемий в течение сезона.

Fig. 60. Comparison calculated data on matrix (1) and average-population (2) number of different Artemia age stages during season.

ков начинается в апреле и заканчивается в начале июля, продолжительность жизни 2-й генерации — с начала июня до середины августа, третьей — с I декады июня до конца сентября. Появление рачков 4-й генерации приурочено к середине августа, а при теплой погоде имеется вероятность их появления в конце сентября. Одновременное присутствие в водоеме рачков сразу трех генераций возможно в I декаде июля (1, 2 и 3-й генерации) и в середине августа (2, 3 и 4-й генерации).

В течение сезона помимо живорождения происходят кладки цист и их накопление в озере. Умножив численность половозрелых самок на число цист, откладываемых в каждом помете (см. рис. 59), получаем численность цист в водоеме как на определенную дату, так и в конце сезона. Средняя за сезон численность цист, рассчитанная по матрице, близка к среднепопуляционным значениям.

Таким образом, построение математической модели сезонной динамики численности позволило сделать вывод о правильности наших представлений о сибирских популяциях артемий.

4.3.2. Расчетные динамические характеристики популяции

Для расчета динамических характеристик популяции (выживаемость, рождаемость, смертность, ожидаемая продолжительность жизни, длительность поколения) использовали методику, представленную в работе А.М. Гилярова [1990].

Рождаемость определяется как число особей, рождающихся в популяции за единицу времени. Поскольку артемия размножается и живорождением, и откладыванием яиц и цист, нас интересовали показатели рождаемости как в целом, так и отдельно для науплиусов и яиц (потомков, участвующих в увеличении численности популяции данного сезона) и для цист (потомков, участвующих в формировании численности популяции следующего сезона).

В табл. 23 приведены расчетные показатели выживаемости и рождаемости для популяций артемий. Для удобства использованы матричные данные только для 1-й генерации.

На рис. 61 представлен график зависимости доли доживших особей l_x от возраста x . Вогнутый тип кривой на первом этапе свидетельствует о массовой гибели рачков в начальный период жизни и относительно низкой смертности оставшихся особей. Такой тип кривой выживания широко рас-

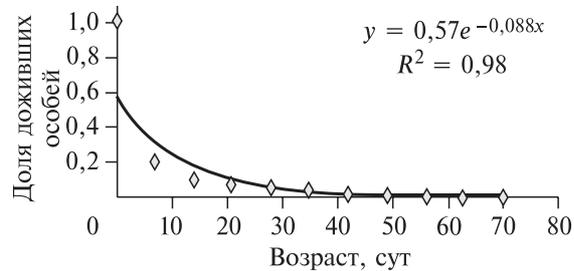
Таблица 23. Расчетные показатели выживания и рождаемости для популяций артемий на примере 1-й генерации

Table 23. Calculated indicators of survival and birth rate for Artemia populations as an example the 1st generation

Показатель	Возраст (x), сут											Всего
	0	7	14	21	28	35	42	49	56	63	70	
Число живых особей в момент учета (n_x)	330	66	33	26,4	21,1	10,6	5,3	2,6	1,3	0,7	0,4	
Доля особей, доживших до начала возрастного интервала x (l_x)	1	0,2	0,1	0,08	0,064	0,032	0,016	0,008	0,004	0,002	0,001	
Число особей, погибших от начала интервала x до начала интервала $x+7$ (dx)	264	33	6,6	5,3	10,5	5,3	2,7	1,3	0,6	0,3		
Смертность в интервале x (qx)	0,80	0,50	0,20	0,20	0,50	0,50	0,51	0,50	0,46	0,43		
Ожидаемая продолжительность жизни особей, доживших до начала интервала (ex), сут	7,0	14,2	18,0	14,6	10,4	10,2	9,8	9,4	8,3	5,5		
Число науплиусов m_x , рожденных от особей, доживших до возрастного интервала ($5 \cdot l_x$)					0,320	0,161	0,080	0,039	0,020	0,011	0,006	0,637
Число цист (M_x), полученных от особей, доживших до возрастного интервала ($15 \cdot l_x$)					0,960	0,482	0,241	0,118	0,059	0,032	0,018	1,91
$M_x + m_x$					1,280	0,642	0,321	0,158	0,079	0,042	0,024	2,547
$(M_x + m_x)x$					35,84	22,48	13,49	7,72	4,41	2,67	1,70	88,32

Рис. 61. Кривая выживания популяции артемий.

Fig. 61. Curve of survival of Artemia population.



пространен в природе и, согласно исследованиям А.М. Гилярова [1990], характерен для планктонных организмов с высокой плодовитостью и отсутствием заботы о потомстве. Ожидаемая продолжительность жизни особей, доживших до начала следующего временного интервала (стадии), меняется с возрастом: сначала она возрастает с 7 до 18 сут (на ювенальной стадии развития рачков), затем падает до 5,5 (см. табл. 23).

Для оценки чистой скорости воспроизводства [Гиляров, 1990] использовали показатель живорожденных потомков (науплиусов, яиц), приходящихся на одну родительскую особь (см. табл. 23). Он оказался меньше 1 ($R_0 = 0,64$), что свидетельствует о снижении численности популяции за одно поколение. Чистая скорость воспроизводства с учетом откладываемых цист уже свидетельствует об увеличении численности популяции ($R_0 = 1,91$), а матрица Лесли принимает другой вид

$$B = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 20 \\ 0,2 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0,5 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0,8 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0,8 & 0,5 \end{pmatrix}.$$

Средняя длительность поколения, рассчитанная по нижеприведенной формуле, согласно методу А.М. Гилярова [1990], была равна $(88,32/1,91)$ 46,2 сут.

$$T = \frac{\sum_{x=1}^{\infty} (M_x + m_x) \cdot x}{R_0},$$

определение показателей M_x , m_x , x дано в табл. 23.

Близкие значения времени генерации (43,12 сут) были получены для алтайских популяций артемий [Соловов, Студеникина, 1990].

Скорость роста популяции артемий можно определить более наглядным способом. На рис. 59 представлена динамика половозрелых особей 1-й генерации. Умножив их количество на размер кладки, получим численность всех произведенных потомков. В пересчете на 1 особь этот показатель составит 2,52 (цист — 1,89, науплиусов — 0,63), поэтому специфическая скорость роста численности популяции артемий ($r = \ln R_0/T = 0,92/46,2$) будет равна 0,02 в сут. Эти значения оказались в 2 раза ниже, чем у артемий, выращенных в экспериментальных условиях [Голу-

бев, 2004]. Данный факт известен и для других организмов [Fenchel, 1974] и объясняется тормозящим действием давления среды.

Относительно длительный период созревания и малая скорость роста популяции артемий, вероятно, объясняют тот факт, что при наличии конкурирующих в питании видов артемий, как правило, находятся в угнетенном состоянии. Тот же факт отмечает в своей работе Я. Нимура [Nimura, 1987]. Однако автор при расчете взял очень высокие показатели рождаемости (1320–1920 потомков на самку), что, вероятно, возможно при оптимальных условиях культивирования, но, как показали наши исследования, маловероятно в природных условиях. Максимальное количество потомков, которое можно получить от 1 самки (при продолжительности жизни до 70 сут), — 100 экз. Только в исключительно редких случаях в яйцевом мешке самок встречается до 150 эмбрионов.

4.3.3. Математическая интерпретация доли возможного изъятия ресурса

Артемия имеет большое промысловое значение, поэтому очень важно выяснить возможное изъятие ресурса из водоема без нанесения вреда популяции. Подобные исследования проведены на двух алтайских озерах [Студеникина, 1991; Соловов, Студеникина, 1992]. Авторы математически обосновали объем изъятия цист артемий, равный 30 % для средних и малых озер и 60 % — для крупных. При расчете авторами не была учтена смертность половозрелых самок в течение жизни, и использованы высокие, на наш взгляд, показатели выживаемости науплиусов.

В нашей методике расчета использована матрица B , поскольку она отражает количество всех произведенных потомков (по 20 потомков в 5 пометах) от 1 особи на примере одной генерации:

$$B = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 100 \\ 0,2 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0,5 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0,8 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0,8 & 0,5 \end{pmatrix}.$$

Главное собственное число (λ) и соответствующий ему собственный вектор данной матрицы (a), вычисленные с помощью итеративной процедуры, равны:

$$\lambda = 1,57,$$

$$a = [1000, 200, 100, 80, 64, 2817].$$

Полученное собственное число матрицы указывает на то, что численность популяции способна возрастать.

Доля возможного изъятия ресурса (H , %) определена по формуле [Джефферс, 1981] с использованием главного собственного числа

$$H = 100 \left(\frac{\lambda - 1}{\lambda} \right) = 100 \left(\frac{1,57 - 1}{1,57} \right) = 36,3.$$

Доля возможного изъятия ресурса, определенная по собственному вектору, имеет близкое значение: $\lambda = \sqrt{2,817} = 1,68$, следовательно, $H = 40,5\%$.

Полученные данные, несмотря на разные исходные показатели выживаемости, оказались близкими к данным алтайских исследователей [Студеникина, 1991; Соловов, Студеникина, 1992], поэтому считаем обоснованным использовать значение изъятия продукции без ущерба для популяции артемий в мелководных озерах в объеме 30–40 %.

Для целей предосторожности, которая требуется в прогнозных работах [Бабаян, 2000] и, учитывая, что при определении норм изъятия других видов зоопланктона используют, как правило, 30 %, мы рекомендуем, пока не проведены более тщательные исследования, опираться при расчете ОДУ биомассы рачков на эту цифру. Надо отметить, что в отношении доли изъятия цист артемий существуют разные мнения: от 25 до 75 % [Студеникина, 1986а, б; 1991; Соловов, Студеникина, 1990, 1992; Евстигнеев и др., 1997].

4.4. Распределение артемий по акватории озера

В литературе известно, что распределение артемий по акватории озер в большей степени обусловлено гидрологическими факторами: температурой воды, колебанием ее солености, освещенностью, перемешиванием водных масс [Олейникова, 1972] и в меньшей степени — пищевым фактором [Макаров, 1984]. Немаловажное значение в распределении артемий должна иметь морфометрия озера, а именно форма котловины. Согласно исследованиям В.П. Соловова и Т.Л. Студеникиной [1990], как в относительно глубоководном оз. Большое Яровое, так и в мелководном оз. Соленое, в течение всего вегетационного сезона наблюдается концентрация науплиусов и младших возрастных групп в прибрежной и мелководной зонах озера. Летом и осенью численность половозрелых рачков выше в открытой части, ближе к центру. При этом численность цист и половозрелых особей в поверхностном слое рапы может колебаться более чем в 10 раз, в меньшей степени изменяется численность науплиусов. Различия в распределении артемий в этих водоемах состоят в том, что в озере Большое Яровое взрослые особи держатся у дна только в литорали, на остальной части они предпочитают слой 10–100 см, а в мелководном озере взрослые предпочитают держаться у дна, образуя скопления в неровностях грунта. Вероятно, эта схема справедлива для всех соляных озер Западной Сибири, в которых из-за мелководности большинства водоемов гидрологические условия приобретают особое значение. Следует подчеркнуть, что особенности распределения рачков и цист имеют решающее значение при репрезентативной оценке ОДУ.

Ниже, на примере акватории трех озер Курганской области, показаны особенности горизонтального распределения рачков (см. прил. 34, 35).

Анализ распределения цист, науплиусов и рачков позволил сделать некоторые важные для определения ОДУ выводы.

Во-первых, распределение всех возрастных стадий артемий в планктоне озер в основном очень неравномерно. Значения отношения максималь-

ной численности особей к средней (N_{\max}/\bar{N}) находятся в пределах 1,0–3,0 (в среднем по всем озерам для цист — 1,83, для науплиусов — 1,96, для рачков — 1,94). В качестве показателя распределения особей в популяции использовали отношение дисперсии к среднему значению численности [Одум, 1986]. Показатель распределения организмов (D) колебался в широких пределах: для цист — от 0,43 до 6442 (в среднем 660), для науплиусов — от 0,4 до 653 (в среднем 120), для рачков — от 0,06 до 205 (в среднем 18). Распределение цист в озерах было равномерным ($D < 1$) в 3,6 % случаев, науплиусов — в 44 %, рачков — в 46 %. Из этого следует, что цисты более подвержены способности образовывать скопления, чем науплиусы и рачки. Большие значения коэффициента вариации (C_v): для цист — в среднем 88 % (пределы колебаний 9–159), науплиусов — 108 % (3–245), для рачков — 105 % (48–182), свидетельствуют о необходимости увеличения в разумных пределах объема выборки, в данном случае станций.

Во-вторых, на распределение цист и науплиусов весной влияют скопления прошлогодних цист. Там, где осенью этих запасов было больше, там и численность цист и проклюнувшихся науплиусов в апреле — мае выше.

В-третьих, на распределение цист летом и осенью большое влияние оказывает направление преобладающих ветров.

В-четвертых, влияние пищевого фактора на распределение рачков старших возрастных стадий (организмов, активно передвигающихся и способных выбирать места обитания) выявить не удалось. Сравнительный анализ биомасс фитопланктона и рачков на одних и тех же станциях не позволил обнаружить каких-либо закономерностей: рачки концентрировались то на станциях с большей плотностью фитопланктона (возможно, из-за активного перемещения рачков в места с лучшими кормовыми условиями), то с меньшей (возможно, из-за выедания фитопланктона рачками).

Анализ вертикального распределения рачков в мелководных озерах (средняя глубина менее 2 м) показал, что половозрелые рачки предпочитают держаться у дна. В озерах со средней глубиной 2–3,5 м наблюдалось относительно равномерное распределение по глубине половозрелых рачков и несколько менее равномерное — ювенальных особей.

Вертикальное распределение артемий в глубоководном озере Большое Яровое [Студеникина, Новоселов, 1998] характеризуется агрегированностью неполовозрелых рачков в толще воды до 2 м, половозрелые рачки по вертикали распределялись более равномерно, но избегали прибрежных зон. Вариабельность численности планктонных цист была в основном незначительной. Во всех типах озер все возрастные группы избегали поверхностного слоя 0–10 см, но активно использовали всю эвфотную зону, предпочитая слой 10–200 см, науплиусы предпочитали верхние слои (от 10 до 40 см от поверхности).

Глава 5

ВЛИЯНИЕ РАЗЛИЧНЫХ ФАКТОРОВ СРЕДЫ НА РАЗВИТИЕ И ПРОДУКТИВНОСТЬ АРТЕМИЙ

5.1. Влияние некоторых основных биотических и абиотических факторов

По своей природе факторы, обуславливающие развитие артемий, делятся на:

— абиотические: физикохимические (свет, температура, мутность, движение воды, метеорологические условия, концентрация растворенных минеральных, органических веществ, содержание газов и др.) и морфометрические (глубина, площадь водоема, форма котловины и др.);

— биотические (кормовая база, паразитизм, хищничество, межвидовая и внутривидовая конкуренция и др.);

— антропогенные (промысел, загрязнение водоемов и др.).

Артемия может существовать только в определенных пределах изменчивости отдельных факторов среды. Экологическая валентность артемий наиболее изучена в отношении температуры, солености и кислорода (см. гл. 1). Влияние света на жизненные функции артемий, вероятно, также может иметь регулирующее значение. Так, согласно исследованиям П. Соржелоса [Sorgeloos, 1979], фотопериод, т.е. длина светового дня, является экологическим сигналом, который блокирует выход науплиусов из цист. Однако четкой зависимости срока вылупления науплиусов 1-й генерации от продолжительности фотопериода не отмечено; видимо, свет оказывает влияние на воспроизводство рачков совместно с другими факторами, прежде всего — с температурой воды и наличием доступного корма.

Из биотических факторов наиболее изучены влияние кормовой базы и конкурентные отношения с другими фильтраторами. Влияние отдельно антропогенных факторов в литературе не освещено. Однако есть мнение, что снижение запасов артемий на Большом Соленом озере (США, штат Юта) было связано с перезаготовкой цист.

Оптимальные и критические показатели различных факторов, как известно, не имеют жестких значений и могут меняться в результате адаптации к определенным условиям среды.

В условиях Западной Сибири такие исследования не проводились, поэтому было интересно выявить наиболее значимые факторы, влияющие на популяции артемий и их направленность действия.

Из всего перечисленного выше многообразия факторов нами было выделено 15 показателей, определяющих, по нашему мнению, количественное развитие популяций артемий. Это соленость воды, кислотность

среды, содержание хлоридов, сульфатов, отношение хлоридов к сульфатам, биомасса зоопланктона, видовое разнообразие зоопланктона, биомасса фитопланктона, биомасса артемий, численность рачков артемий, численность планктонных и бентосных цист, количество цист, яиц и науплиусов в овисаке самок.

В водоемах Сибирского региона температура является главным фактором сезонного развития популяций артемий, вегетация которых ограничена интервалом от 4–5 до 38 °С. Чтобы нивелировать влияние сезонного хода температуры, для анализа были использованы средние за сезон значения всех показателей.

Анализ проводился в двух вариантах:

— первый — по среднемноголетним данным по 30 озерам: $n = 30$ (см. прил. 36);

— второй — по всем имеющимся среднесезонным данным: $n = 144$ (см. прил. 37).

Из анализа были исключены такие показатели, как содержание в воде растворенного кислорода, азота минерального, фосфатов, железа, диаметр цист, масса половозрелых самок артемий. Перечисленные показатели в основном находились в слабой недостоверной связи с остальными параметрами.

В первом и втором (в скобках) вариантах были проанализированы следующие показатели: соленость воды — от 41 до 222 г/л (30–288), значения рН — от 7,6 до 9,1 (7,1–9,2), содержание хлоридов — от 19,7 до 96 г/л (14–141), сульфатов — от 3 до 57 г/л (1–92), биомасса зоопланктона — от 0 до 8,3 мг/л (0–23), число видов зоопланктона — от 1 до 4 (1–6), биомасса фитопланктона — от 0,02 до 6,0 мг/л (0,01–16,6), биомасса рачков артемий — от 1,2 до 61,3 мг/л (0–181), численность рачков артемий — от 2,4 до 211 экз./л (0–960), численность планктонных цист — от 2,3 до 340 экз./л (0–801), бентосных цист — от 0 до 2369 тыс. экз./м² (0–7165), удельное число цист в овисаке самок артемий — от 0 до 28,4 (0–75), яиц — от 0,9 до 51,6 (0–62), науплиусов — от 0 до 2,2 (0–4,4) экз. в овисаке.

В первом варианте коэффициенты линейной корреляции между 15 параметрами оказались достоверными в 53 случаях (25 %) и в 75 случаях (36 %) — при непараметрической корреляции Спирмена. При этом приблизительно половина корреляций были значительными ($r > 0,5$).

Во втором варианте коэффициенты линейной корреляции между 15 параметрами оказались достоверными в 74 случаях (35 %) и в 98 случаях (47 %) — при непараметрической корреляции Спирмена (прил. 38, 39). Причем приблизительно четверть корреляций были значительными ($r > 0,5$).

В прил. 40 и 41 показаны направление и величина векторов коэффициентов корреляций линейной и непараметрической связей для первого и второго вариантов.

Согласно анализу, проведенному двумя путями, биомасса зоопланктона (без артемий) положительно коррелировала с числом видов зоопланктона и отрицательно с соленостью среды, а именно, с содержанием хло-

ридов и сульфатов. Число видов зоопланктона также находилось в отрицательной зависимости с соленостью, хлоридами и сульфатами, а также с показателями плотности популяций артемий (биомассой и численностью рачков артемий и цист). С биомассой фитопланктона из абиотических факторов положительно коррелировали соленость воды (в основном хлориды) и отрицательно — значение рН, из биотических — отрицательно число видов зоопланктона и положительно — основные показатели плотности популяций артемий.

Между числом рачков артемий и биомассой была существенная положительная связь, поэтому направление векторов и их значения в основном были сходны.

Из абиотических факторов биомасса и численность рачков испытывали положительное влияние солености и хлоридов, меньшее — сульфатов, отрицательное — кислотности среды. С такими биотическими факторами, как биомасса и число видов зоопланктона, биомасса и численность артемий были в противоположной зависимости, а с биомассой фитопланктона, численностью планктонных и бентосных цист, удельным числом науплиусов в овисаке — в положительной.

Направление и значения векторов коэффициентов корреляции между 15 параметрами и численностью планктонных и бентосных цист в большинстве случаев совпадали: положительная связь отмечена для солености, хлоридов, сульфатов, показателей плотности популяций артемий, удельного числа цист в овисаке, отрицательная — в отдельных случаях со значениями рН и числом видов зоопланктона.

Между удельным числом цист в овисаке, а также науплиусов в овисаке и соленостью, хлоридами, сульфатами отмечена положительная связь. Число науплиусов в овисаке находилось в отрицательной связи со значениями рН и положительной с показателями плотности сообществ артемий.

Удельное число цист и яиц в овисаке было в противофазе. Число яиц в овисаке находилось в отрицательной связи с показателями солености среды.

Таким образом, в биотопах гипергалинных озер соленость воды не может не оказывать влияния на все продукционные процессы. В наших исследованиях было показано положительное влияние солености на плотность популяций артемий (биомассу и численность рачков; численность планктонных и бентосных цист, число цист и науплиусов в овисаке) и отрицательное — на плотность и разнообразие других видов зоопланктона и число яиц в овисаке самок артемий. Чтобы нивелировать влияние солености и выяснить взаимоотношение факторов друг с другом, были рассчитаны частные коэффициенты корреляции [Лакин, 1990].

Выяснилось, что при устранении влияния солености некоторые связи исчезли, а другие появились (см. прил. 42).

Таким образом, если учесть как частные, так и парные коэффициенты корреляций (см. прил. 38, 39, 42), то можно утверждать следующее:

— биомасса популяции артемий находится в тесной связи с содержанием хлоридов;

— между численностью планктонных и бентосных цист существует тесная положительная связь;

— удельное число яиц в овисаке самок, а также обилие других видов зоопланктона находятся в противофазе с соленостью воды;

— численность рачков в популяциях определяется удельным числом науплиусов в овисаке.

Последнее еще раз доказывает, что пополнение популяций происходит за счет живорождения. Отсутствие связи между удельным числом яиц в овисаке и численностью популяций вызывает сомнение в непосредственном участии яиц в пополнении популяций. Возможно, вылупление из яиц в естественной среде происходит не сразу, как отмечают некоторые авторы [Голубев, 2004] в условиях культуры, а через более длительные периоды.

5.2. Влияние солености на продукционные характеристики артемий

Артемии относятся к гипергалинным рачкам, которые хорошо могут развиваться в естественных морских водоемах, но из-за отсутствия какого-либо анатомического защитного механизма от хищников могут стать легкой добычей для плотоядных животных (рыб, ракообразных, насекомых и др.). Однако, благодаря физиологической адаптации к биотопам с высокой соленостью, артемии приобрели эффективный экологический защитный механизм от хищников. Артемии обладают самой эффективной осморегулирующей системой, которая известна в животном царстве [Croghan, 1958], поэтому там, где артемии процветают, хищники не могут выжить.

Из литературы известно (см. гл. 1), что влияние солености на артемии неоднозначно. Разные диапазоны солености оказывают различное влияние на весь цикл развития артемий — от цисты до взрослой особи, поэтому сделана попытка анализа действия солености воды на отдельные параметры продуктивности артемий. Для анализа использованы три вида данных:

1 — средние многолетние данные по наиболее изученным озерам (выборка для разных показателей от 25 до 42);

2 — среднесезонные данные по всем изученным популяциям (выборка для разных показателей от 90 до 144);

3 — все данные за отдельную дату по всем озерам (выборка для разных показателей от 273 до 514).

5.2.1. Соленость и масса рачков

Между массой половозрелых самок артемий и соленостью воды (рис. 62) обнаружена слабая достоверная отрицательная связь с коэффициентом линейной корреляции $r = -0,17; -0,22; -0,47$ соответственно для всех имеющихся данных по озерам за отдельную дату ($n = 305$), для сезонных значений ($n = 122$) и для среднемноголетних популяционных данных ($n = 42$). Это еще раз подтверждает, что с ростом солености при относительно неменяющейся длине тела рачков (см. разд. 3.1.2.2) прогонистость их увеличивается.

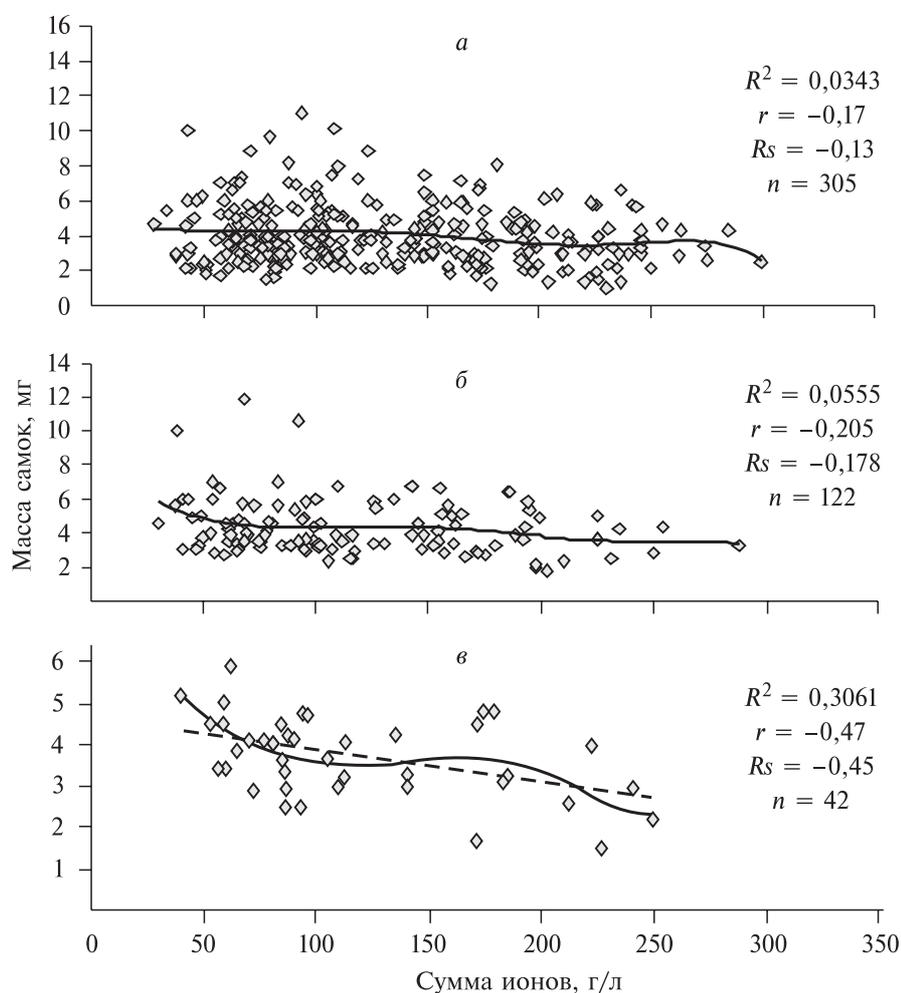


Рис. 62. Соотношение между массой половозрелых самок артемий и соленостью среды.

Данные: *a* — все, *б* — сезонные, *в* — популяционные.

Fig. 62. Ratio between weight of adult Artemia females and salinity of environment.

Data: *a* — all, *б* — seasonal, *в* — population.

5.2.2. Соленость и плодовитость рачков

Рачки артемий размножаются в широких пределах солености: от 20 до 260 ‰ (см. табл. 1), границы оптимума несколько уже и, по данным многочисленных авторов, укладываются в амплитуду от 30 до 170 ‰ в условиях культуры и от 60 до 200 ‰ — в природных условиях. Оптимум для живорождения, как правило, несколько сдвинут в сторону низких значений солености (50–200 ‰ по данным разных авторов), для цистообразования — высоких (120–200 ‰).

Таблица 24. Коэффициенты корреляции и детерминации между соленостью воды и среднепопуляционными показателями плодовитости (F) и числа цист, яиц и науплиусов в овисаке самок ($F_{ц}$, $F_{я}$, $F_{н}$) в трех вариантах анализа

Table 24. Coefficients of correlation and determination between salinity of water and population mean parameters of fertility (F) and cyst numbers, eggs and nauplii in ovisacs of females ($F_{ц}$, $F_{я}$, $F_{н}$) in three variants of analysis

Коэффициенты корреляции и детерминации (функция)	n	$F_{ц}$	$F_{я}$	$F_{н}$	F
r	30	-0,05	-0,29	-0,07	-0,42
	144	0,05	-0,24	-0,04	0,05
	273	0,03	-0,25	-0,03	-0,11
R_s	30	-0,01	-0,19	0,20	-0,32
	144	0,17	-0,12	0,26	0,17
	273	0,08	-0,17	0,03	-0,12
R^2 (линейная)	30	0,00	0,08	0,00	0,17
	144	0,00	0,06	0,00	0,01
	273	0,00	0,06	0,00	0,01
R^2 (логарифмическая)	30	0,00	0,14	0,01	0,22
	144	0,00	0,09	0,00	0,02
	273	0,00	0,11	0,00	0,02
R^2 (полином 2-й степени)	30	0,06	0,17	0,02	0,20
	144	0,00	0,10	0,00	0,02
	273	0,00	0,11	0,00	0,02
R^2 (полином 4-й степени)	30	0,13	0,48	0,03	0,46
	144	0,02	0,16	0,00	0,03
	273	0,01	0,17	0,02	0,03
R^2 (полином 6-й степени)	30	0,25	0,82	0,07	0,64
	144	0,02	0,25	0,03	0,06
	273	0,02	0,19	0,03	0,04

Примечание. Жирным шрифтом обозначены достоверные связи.

Note. Significant connections are printed with bold type at level $p < 0.05$.

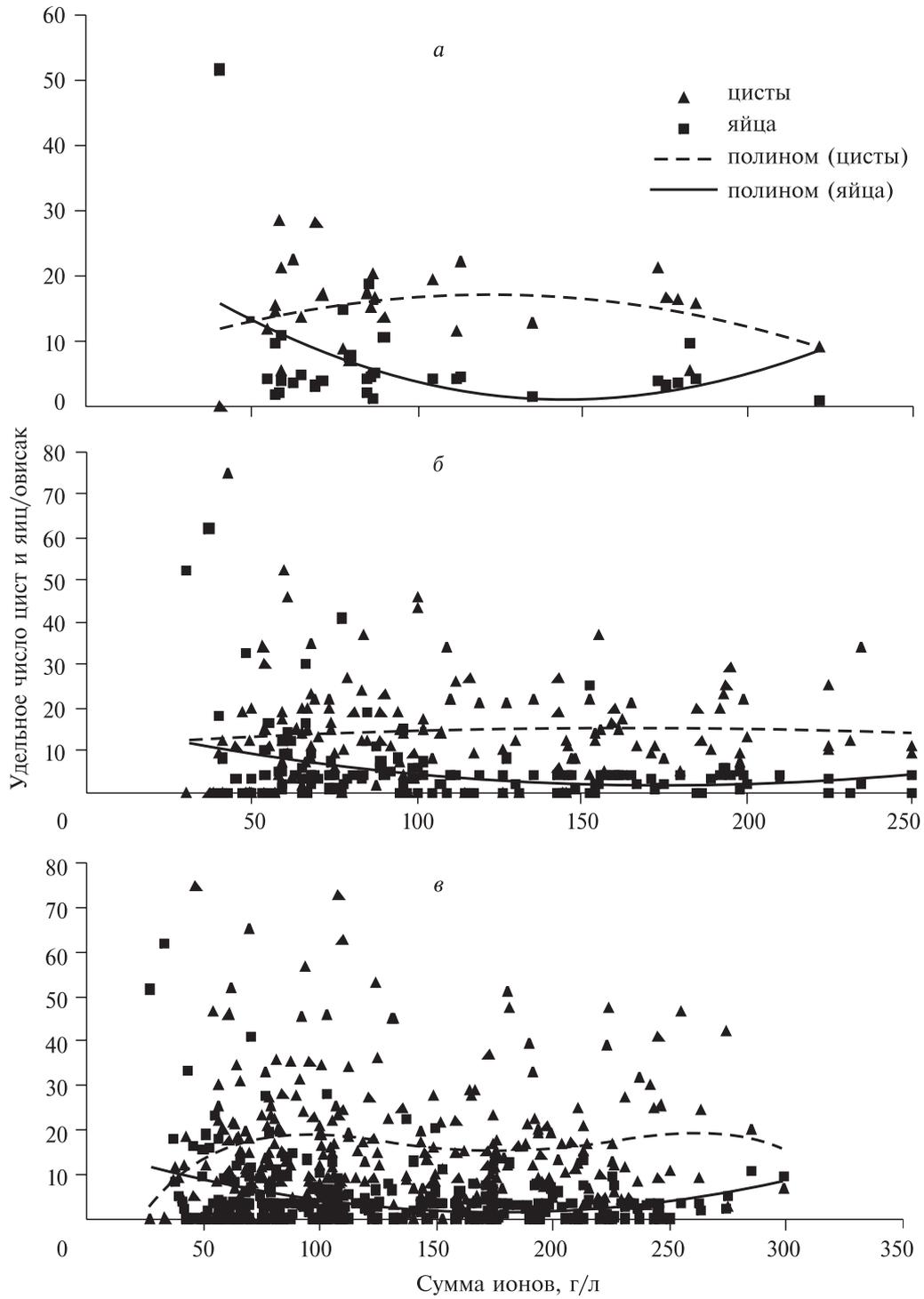
В наших исследованиях все виды размножения зарегистрированы в пределах солености от 30 до 300 г/л. Как было сказано выше, цисто- и яйцеобразование находилось в противофазе (рис. 63). Анализ, проведенный по всем имеющимся данным (по отдельной дате), по сезонам (по средне-сезонным данным) и по средним для 30 озер (по среднемноголетним данным), показал, что образование цист в овисаках самок слабо связано с соленостью в пределах 50–270 г/л. Удельное число яиц в овисаках, наоборот, максимально при солености ниже 50 г/л. В живорождении науплиусами четких закономерностей не обнаружено, но при солености более 220 г/л науплиусы в овисаках почти не встречались. Достоверная отрицательная линейная связь с соленостью обнаружена только для удельного числа яиц в овисаке (табл. 24).

Рис. 63. Среднепопуляционные показатели количества цист и яиц в овисаках самок артемий в зависимости от солености воды.

a — по озерам; b — по сезонам; c — по датам.

Fig. 63. Average population parameters of number of cysts and eggs in ovisacs of Artemia females and salinity of water.

a — on lakes; b — on seasons; c — on dates.



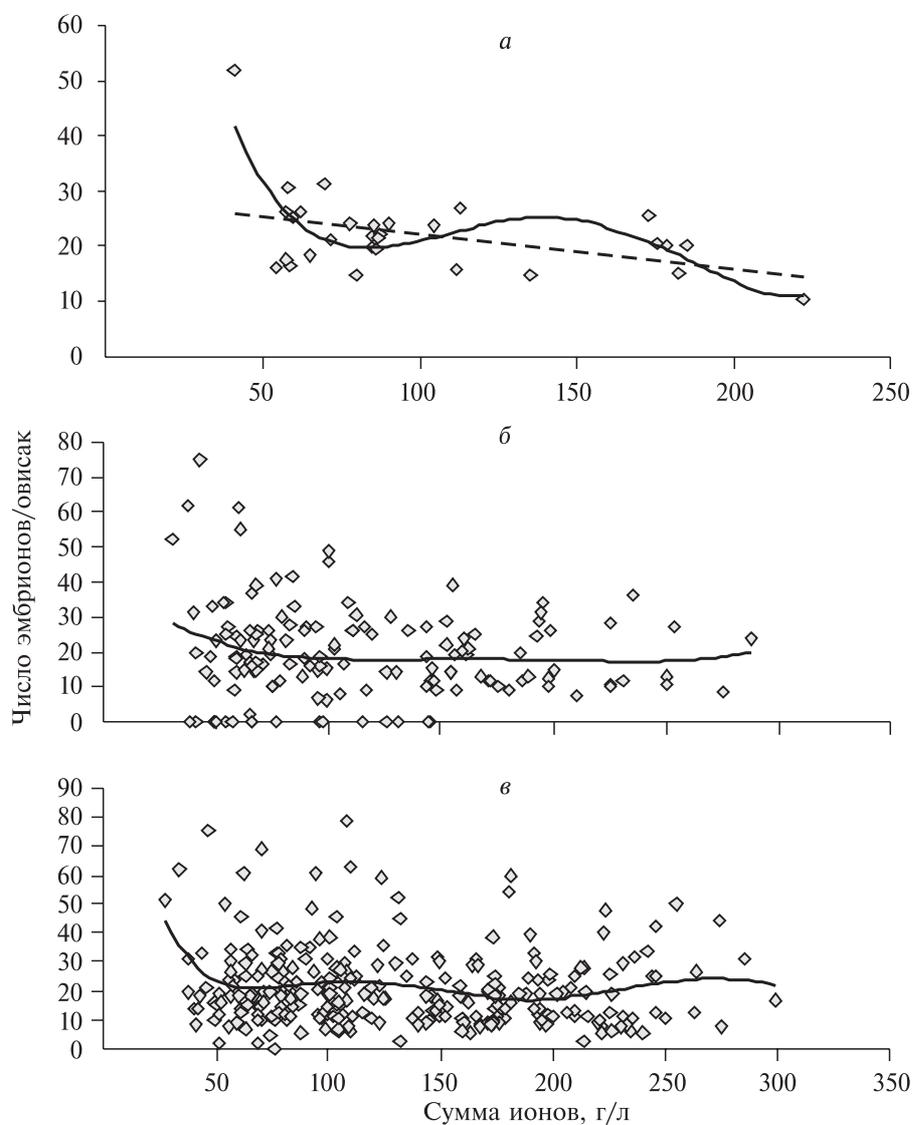


Рис. 64. Суммарное количество всех эмбрионов (цисты, яйца и науплиусы) в овисаке самок.

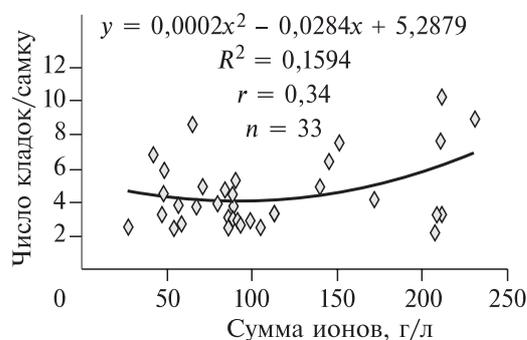
a — по озерам; *б* — по сезонам; *в* — по датам.

Fig. 64. Total amount of all embryos (cysts, eggs and nauplii) in female ovisacs.

a — on lakes; *б* — on seasons; *в* — on dates.

Рис. 65. Зависимость между общим числом кладок на одну самку и соленостью воды.

Fig. 65. Dependence between general number of brood per female and salinity of water.



Анализ зависимости суммарного числа всех эмбрионов в овисаках самок от солености (рис. 64, см. табл. 24) показал, что достоверная отрицательная связь обнаружена только для средних по озерам данным. При использовании усредненных данных по сезонам и отдельным датам такой четкой связи не прослеживается.

Между соленостью воды и количеством кладок, рассчитанных по методике Н.Н. Хмелевой и Ю.Г. Гигиняк [А. с. 910940..., 1982], найдена достоверная положительная связь (рис. 65).

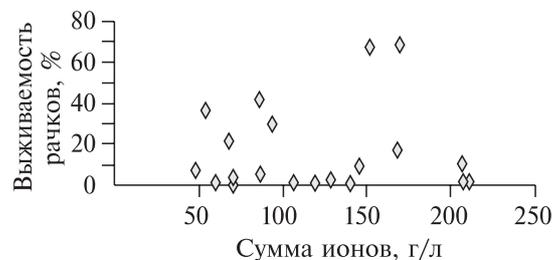
Таким образом, соленость от 50 до 270 г/л благоприятна для образования цист, ниже 50 г/л — яиц, выше 220 г/л живорождение науплиусами почти не встречается, число кладок с ростом солености увеличивается.

5.2.3. Соленость и выживаемость рачков

Между показателями солености воды в озерах и выживаемостью науплиусов артемий до половозрелой стадии достоверная связь не обнаружена (рис. 66). Это противоречит некоторым данным, полученным в условиях культуры. Так, в двух публикациях [Vanhaecke et al., 1984; Douillet, 1987] отмечено, что оптимальной для выживаемости является соленость, близкая к 60 ‰.

5.2.4. Соленость и биомасса

Между соленостью воды и биомассой рачков обнаружена слабая достоверная положительная линейная связь и более сильная непараметрическая, описываемая параболической кривой с перегибом при солености, близкой к 150 г/л (рис. 67). Анализ кривых позволяет сделать вывод об



оптимальной солености для биомассы артемий в пределах от 100 до 200 г/л.

Рис. 66. Выживаемость науплиусов до половозрелой стадии в озерах с разной соленостью.

Fig. 66. Survival rate of nauplii up to adult stages in lakes with different salinity.

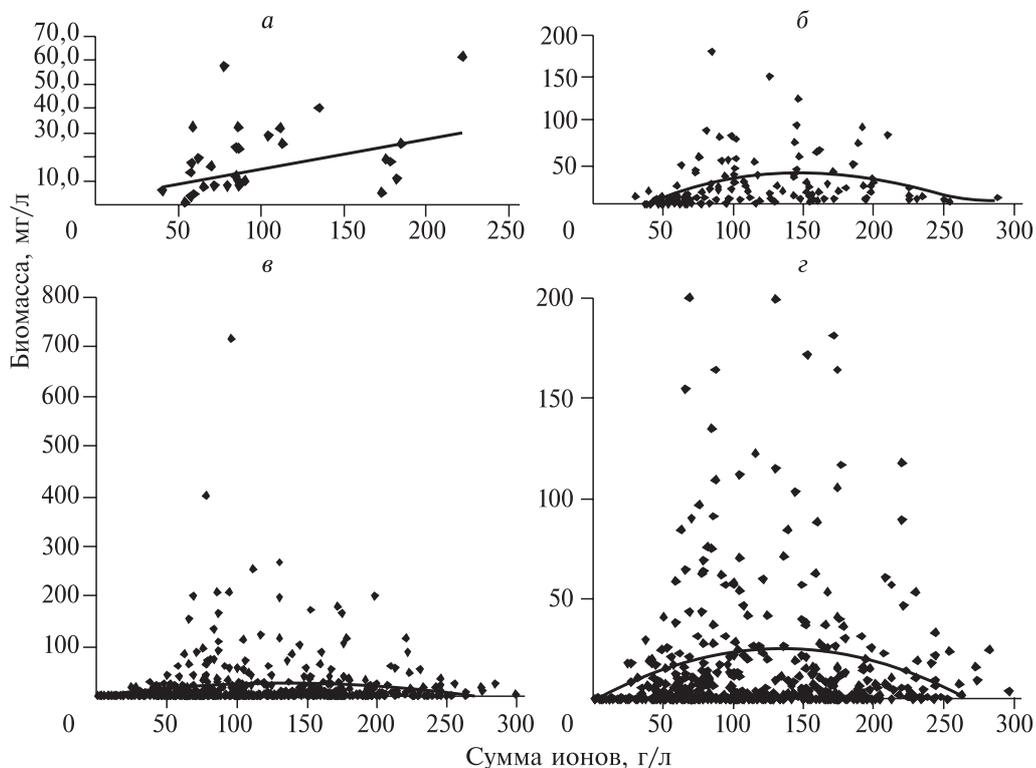


Рис. 67. Биомасса рачков артемии в зависимости от солености.
a — по озерам; *б* — по сезонам; *в* — по датам; *г* — фрагмент графика *в*.

Fig. 67. Dependence of *Artemia* shrimp biomass from salinity.
a — on lakes; *б* — on seasons; *в* and *г* — on dates.

5.2.5. Соленость и численность цист

Между соленостью воды и средней за сезон численностью планктонных цист установлена достоверная положительная линейная связь (табл. 25). Анализ по среднемноголетним данным показал наличие положительной, но недостоверной связи, анализ по всем данным (датам) показал отсутствие связи. При непараметрической связи (Спирмена) все три анализа показали наличие достоверной положительной связи между планктонными цистами и соленостью воды. Более тесно она описывается уравнениями параболы (рис. 68) с вершиной в области солености от 140 до 180 г/л. Согласно этому, с увеличением солености воды от 30 до 140 г/л число цист в толще воды растет и от 180 до 300 г/л — снижается. Этот факт может быть связан как с увеличением продукции цист рачками, так и с изменением их плавучести.

Между среднемноголетней численностью бентосных цист в озерах и соленостью воды обнаружена достоверная положительная линейная зависимость (см. табл. 25). Для сезонов эта связь недостоверна, для всех дан-

Таблица 25. Коэффициенты корреляции и детерминации между соленостью воды и биомассой (B) рачков и численностью (N) цист артемии
 Table 25. Coefficients of correlation and determination between salinity of water and biomass (B) of shrimps and number (N) of *Artemia* cysts

Коэффициенты корреляции и детерминации (функция)	n	B	N		
			планктонные	бентосные	планктонные и бентосные
r	30	0,38	0,26	0,48	0,48
	144	0,19	0,28	0,16*	0,2*
	511	0,02	0,04	0,05**	0,06**
R_s	30	0,45	0,42	0,52	0,54
	144	0,46	0,44	0,28*	0,38*
	511	0,12	0,24	0,06**	0,07**
R^2 (линейная)	30	0,14	0,07	0,23	0,23
	144	0,04	0,08	0,03*	0,04*
	511	0	0	0	0
R^2 (логарифмическая)	30	0,15	0,11	0,24	0,26
	144	0,07	0,1	0,04*	0,06*
	511	0	0	0	0
R^2 (полином 2-й степени)	30	0,14	0,22	0,27	0,29
	144	0,14	0,12	0,09*	0,11*
	51	0,01	0	0	0
R^2 (полином 4-й степени)	30	0,43	0,23	0,32	0,33
	144	0,14	0,13	0,11*	0,13*
	511	0,02	0,02	0,03**	0,03**
R^2 (полином 6-й степени)	30	0,45	0,27	0,36	0,36
	144	0,16	0,16	0,12*	0,13*
	511	0,03	0,03	0,03**	0,04**

Примечание. Жирным шрифтом обозначены достоверные связи на уровне значимости $p < 0,05$.

Note. Significant connections are printed with bold type at level $p < 0,05$.

* $n = 90$.

** $n = 314$.

ных — связи почти нет. Анализ непараметрической зависимости (Спирмена) позволил обнаружить достоверную положительную связь для озер и сезонов, анализ всех данных показал ее отсутствие. Более тесно эта зависимость описывается уравнениями параболы (рис. 69). Перегиб кривой показывает, что максимум численности бентосных цист наблюдается при солености в пределах 160–180 г/л. Уменьшение на дне цист при солености выше 180 г/л, возможно связано с лучшей плавучестью цист при большой солености.

Анализ зависимости между численностью всех цист в экосистеме (планктонных и бентосных) и соленостью воды показал, что все связи аналогичны зависимостям бентосных цист (см. прил. 43), поскольку доля их в сообществе наиболее высока: в среднем около 80 %.

Исходя из вышеизложенного, можно заключить, что анализ влияния солености лучше проводить по среднесезонным и средним по популяциям данным, при которых более 80 % показателей дали достоверную корреляцию. В большинстве случаев (61 %) при третьем ряде данных (по датам)

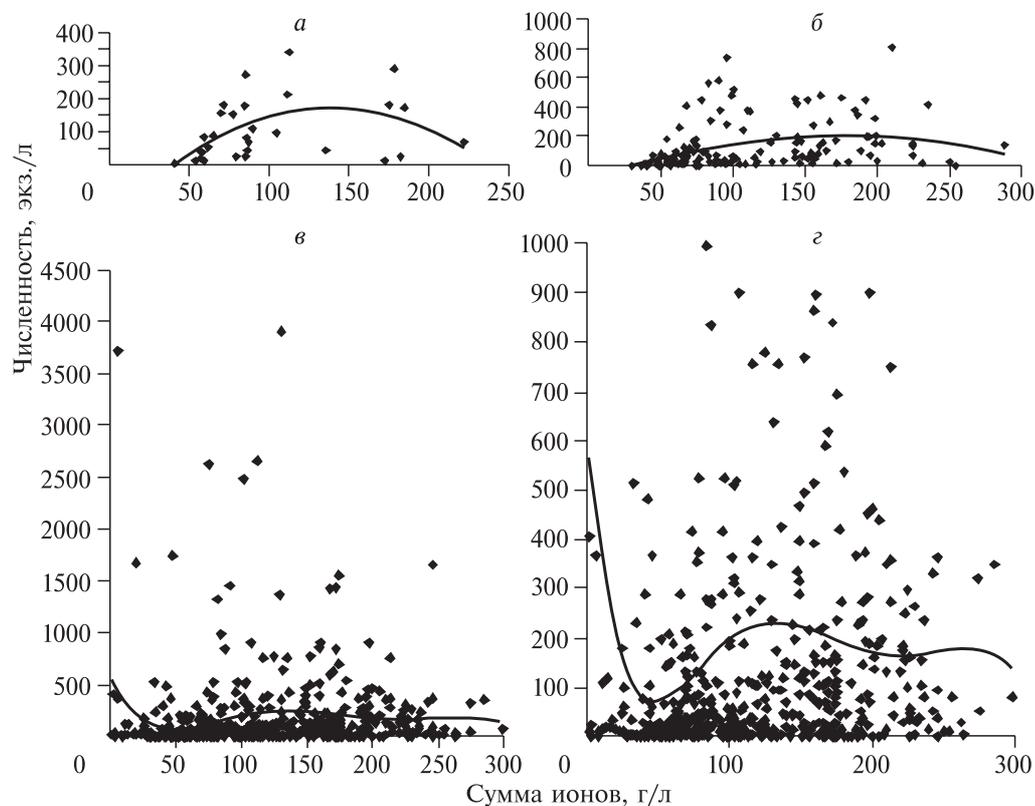


Рис. 68. Зависимость численности планктонных цист от солености.
 а — по озерам; б — по сезонам; в — по датам; з — фрагмент графика в.

Fig. 68. Dependence of planktonic cysts number from salinity.
 а — on lakes; б — on seasons; в and з — on dates.

корреляция отсутствовала или была недостоверной, поэтому дальнейшее исследование влияния солености было проведено только для средних по популяциям и сезонам значений.

5.2.6. Сравнительный анализ биотических и абиотических показателей в разных по солености классах озер

Ранее (см. разд. 2.4.2) было описано ранжирование озер по классам солености в зависимости от наличия конкурентов в питании артемий и токсического действия солености ($\Sigma_{и}$), г/л: 1-й — <70, 2-й — 71–150, 3-й — 151–250, 4-й — >250.

Анализировались среднестатистические показатели 15 параметров биоценозов артемиевых озер (см. прил. 36).

В выборке средних по озерам (первый вариант, $n = 30$) были представлены три класса озер: с 1-го по 3-й (рис. 70), в выборке средних по сезо-

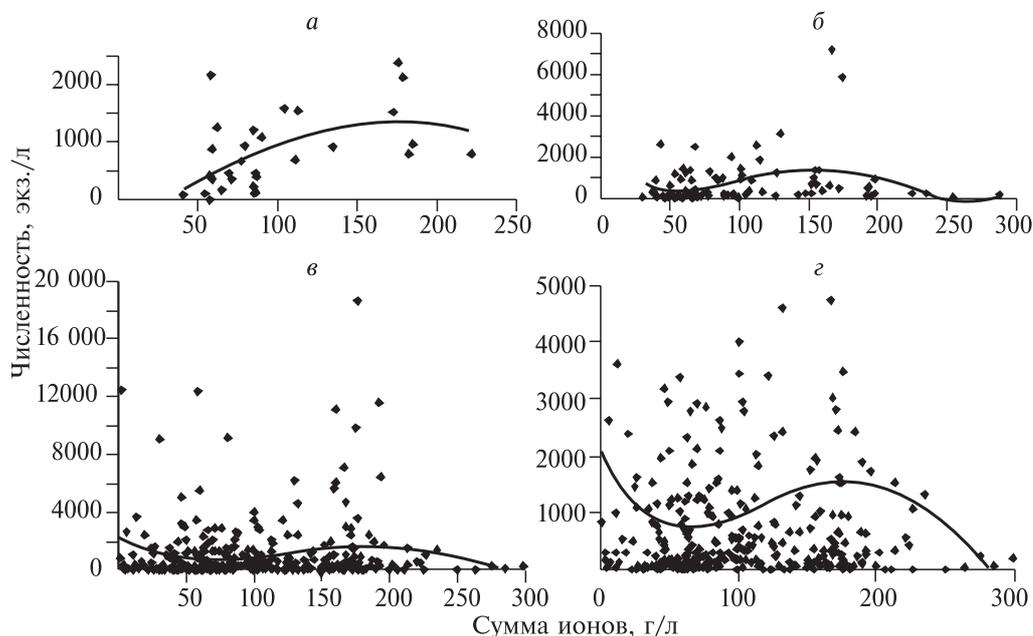


Рис. 69. Зависимость бентосных цист от солености.

a — по озерам; *б* — по сезонам; *в* — по датам; *г* — фрагмент графика *в*.

Fig. 69. Dependence of benthonic cysts from salinity.

a — on lakes; *б* — on seasons; *в* and *г* — on dates.

нам (2-й вариант, $n=144$) были представлены все четыре класса (см. прил. 36, 44). По многим показателям наблюдались достоверные различия между классами (см. прил. 45).

Соленость воды во всех классах достоверно различалась, что и следовало ожидать, поскольку этот показатель был в основе классификации.

Кислотность среды снижалась с увеличением солености, но различия были в основном недостоверны. Сила влияния солености, рассчитанная от отношения факториальной дисперсии к общей [Плохинский, 1961, 1975], на значения рН была равна 28,6 % (табл. 26).

Хлориды пропорционально солености увеличивались, при этом достоверные различия отмечены между всеми классами, за исключением 3-го и 4-го.

Сульфаты, как и хлориды, увеличивались с ростом солености и были максимальными в 3-м и 4-м классах и достоверно отличались от 1-го и 2-го.

Относительная величина Cl^-/SO_4^{2-} имела недостоверные различия между всеми классами.

Таким образом, с увеличением солености увеличивается содержание хлоридов, сульфатов, несколько снижается значение рН. Высокая сила влияния солености (см. табл. 26) на гидрохимические показатели, за ис-

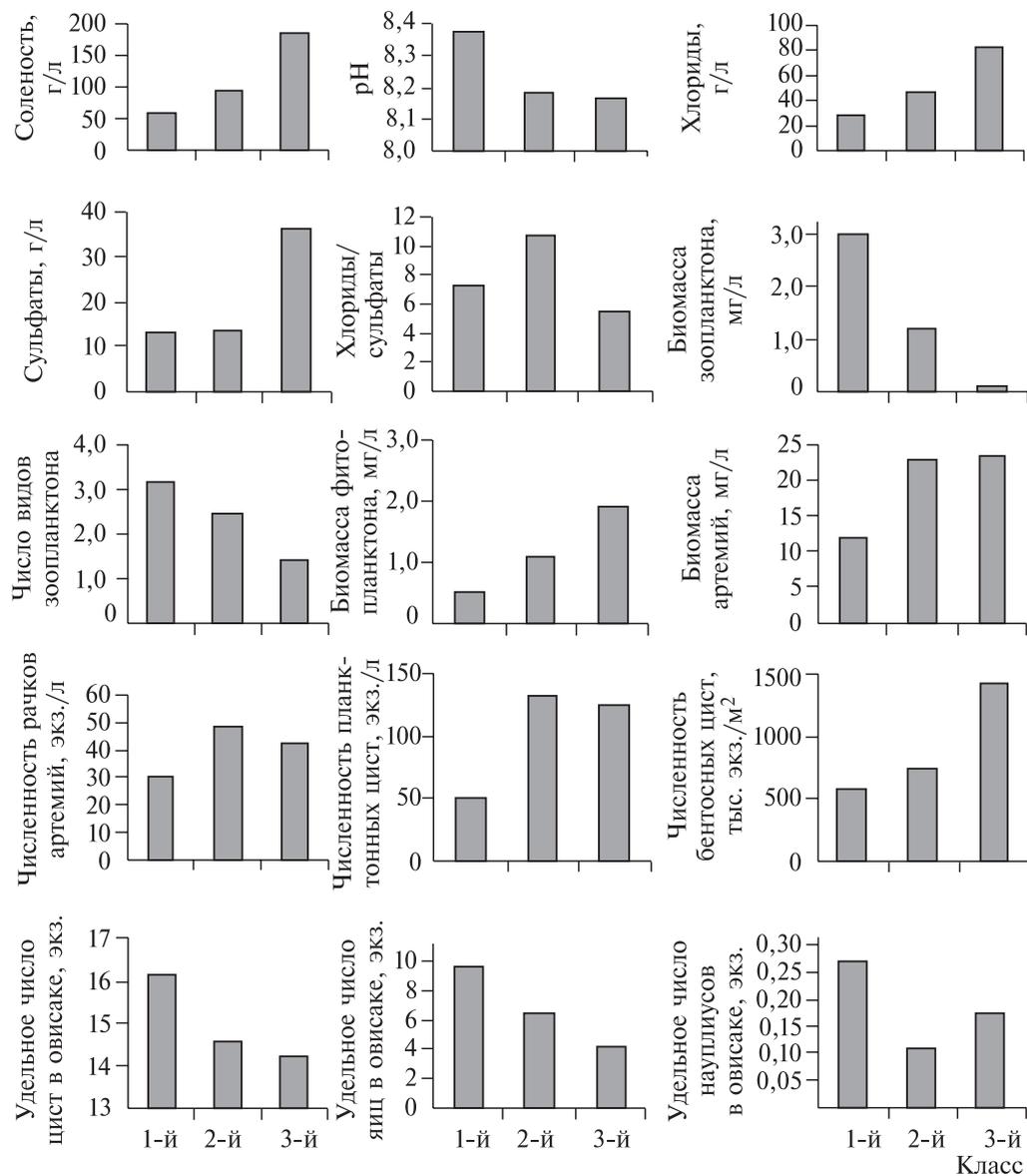


Рис. 70. Схема изменения абиотических и биотических параметров в разных классах озер ($n = 30$).

Fig. 70. Scheme of change of abiotic and biotic parameters in different classes of lakes ($n = 30$).

Таблица 26. Сила влияния солености на некоторые параметры биоценоза соляных озер, %
Table 26. Force of influence of salinity on some parameters biocenosis of salt lakes, %

Параметры	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Сила влияния	98,6	28,6	66,7	44,9	3,7	16,1	39,7	3,3	16,6	2,7	11,7	6,5	0,5	4,7	0,2

Примечание. 1 — Σ_u ; 2 — pH; 3 — Cl^- ; 4 — SO_4^{2-} ; 5 — Cl^-/SO_4^{2-} ; 6 — *B* зоопланктона; 7 — число видов зоопланктона; 8 — *B* фитопланктона; 9 — *B* артемии; 10 — *N* рачков артемии; 11 — *N* планктонных цист; 12 — *N* бентосных цист; 13 — $F_{ц}$, 14 — $F_{я}$, 15 — $F_{н}$. Жирным шрифтом обозначены достоверные показатели при уровне значимости $p < 0,01$.

Note. 1 — Σ_u ; 2 — pH; 3 — Cl^- ; 4 — SO_4^{2-} ; 5 — Cl^-/SO_4^{2-} ; 6 — *B* zooplankton; 7 — number of zooplankton species; 8 — *B* phytoplankton; 9 — *B* Artemia; 10 — *N* Artemia shrimps; 11 — *N* planktonic cysts; 12 — *N* benthonic cysts; 13 — $F_{ц}$, 14 — $F_{я}$, 15 — $F_{н}$. Significant value is designated the fat font at a $p < 0,01$.

ключением относительной величины Cl^-/SO_4^{2+} , объяснима взаимосвязанностью этих факторов.

Биомасса (без учета артемий) и число видов зоопланктона почти во всех классах достоверно снижались с ростом солености. Биомасса зоопланктона на 16,1 % обусловлена влиянием солености, число видов — на 39,7 %.

Биомасса фитопланктона не имела достоверных различий в классах большой выборки ($n = 144$) и была достоверно ниже в 1-м классе, по сравнению с 3-м классом в малой выборке ($n = 30$). Сила влияния солености на биомассу фитопланктона ничтожна и составляла 3,3 %.

Биомасса рачков артемий была максимальной в классах 2 и 3, однако при $n = 30$ различия оказались недостоверными. При $n = 144$ биомасса артемий в классе 2 была максимальной, в классе 3 — несколько ниже. Различия между классами 2 и 3 недостоверны, между классами 2, 3 и 1 — достоверны. Сила влияния солености на биомассу артемий составляла 16,6 %.

Различия в численности рачков во всех классах оказались недостоверными. Сила влияния солености на этот показатель составляла 2,7 %.

Разные показатели силы влияния солености воды на численность и биомассу рачков, вероятно, объясняются тем, что основу численности рачков составляют науплиусы, для выклева которых из цист не нужна большая соленость, основу биомассы рачков составляют более старшие возрастные стадии, а для их роста и развития (а также для сосуществования с видами-конкурентами) нужна более высокая соленость.

Численность планктонных цист максимальна в классах 2 и 3 и достоверно отличается от класса 1. Сила влияния солености равна 11,7 %.

Численность бентосных цист максимальна в классе 3, однако различия при большой выборке недостоверны, при $n = 30$ этот показатель в классе 3 достоверно выше, чем в классах 1 и 2. Сила влияния солености равна 6,5 %.

Удельные числа цист, яиц, науплиусов в овисаках самок во всех классах имели недостоверные различия, сила влияния солености соответственно составляла 0,5; 4,7; 0,2 %.

Проведенные исследования показали, что плотность популяций артемий (биомасса и численность рачков, численность планктонных цист) максимальна в классах 2 и 3 при солености от 70 до 250 г/л. Численность бентосных цист максимальна в классе 3 озер при солености 150–250 г/л. Поскольку основная часть цист находится на дне, то и суммарное число цист в популяциях наибольшее в классе 3. Так как плодовитость рачков мало зависит от солености, то, вероятно, высокая численность цист в популяциях обусловлена увеличением плотности рачков артемий и числа кладок с ростом солености.

Таким образом, увеличение солености воды в озерах:

— приводит к снижению индивидуальной массы тела половозрелых рачков;

— не влияет на количество потомков в кладке, но приводит к снижению живорождения, в том числе уменьшению числа яиц в кладке;

— способствует увеличению числа кладок;

— не влияет на выживаемость рачков;

— увеличивает число цист в планктоне и в бентосе.

Анализ наших данных показал, что плотность сибирских популяций артемий наиболее высока при солености, близкой к 150 ‰, продукция цист — при 150–180 ‰. Наши данные, полученные при анализе полевых исследований, близки к пределам солености, полученным в условиях культуры: 100–170 ‰ — для роста и выживаемости, 120–200 ‰ — для продукции цист [Wear, Haslett, 1987]. Однако они несколько выше пределов, описанных для естественных биотопов: 130–170 ‰ — для продукции цист [Perez Rodriguez, 1987], 90–150 ‰ — для биомассы и продукции цист [Bhargava et al., 1987]. Более широкие пределы оптимума (100–180 ‰) для репродукции указаны для озер Алтайского края [Vesnina, 2002].

5.3. Некоторые закономерности продукции цист артемий

5.3.1. Зависимость запасов цист от биомассы рачков

Для анализа использованы данные за 2000–2003 гг. по 14 озерам (см. прил. 46), расположенным в Курганской, Челябинской и Омской областях.

Корреляционный линейный и непараметрический анализы проведены между показателями биомассы рачков (средняя, максимальная в сезоне, максимальная в 1–3-й генерациях), численности бентосных, планктонных цист и запасами цист в осенний период. Результаты этого анализа (коэффициенты корреляции) приведены в прил. 47 и 48. Всего использовано 35 рядов чисел ($n = 35$). Озера, выбранные для анализа, различались по морфометрическим признакам: площадь их — от 0,5 до 83,3 км², объем «жилой» зоны — от 0,3 до 33,3 млн м³.

Целью этого анализа было определение тех параметров продуктивности популяций артемий, которые с большей долей вероятности предска-

зывали запас цист в осенний период, поэтому для его проведения выбраны следующие параметры:

X_1 — среднесезонная биомасса рачков (признак колеблется от 0,02 до 70,6 г/м³);

X_2 — максимальная в сезоне биомасса рачков (от 0,2 до 253,9 г/м³);

X_3 — максимальная биомасса 1-й генерации (от 0,1 до 207,1 г/м³);

X_4 — » » 2-й » (от 0,2 до 253,9 г/м³);

X_5 — » » 3-й » (от 0,1 до 62,2 г/м³);

X_6 — средняя за сезон численность планктонных цист (от 6 до 560 тыс. экз./м³);

X_7 — средняя за сезон численность бентосных цист (от 101 до 7165 тыс. экз./м³).

Запасы цист в осенний период оценивались по следующим параметрам:

Y_1 — общие запасы на единицу объема воды (признак колеблется от 2,8 до 72,4 г/м³);

Y_2 — общие запасы на единицу площади водоема (от 1,6 до 65,2 г/м²);

Y_3 — запасы без бентосных цист (т.е. доступные для промысла) на единицу объема воды (от 0,05 до 23,0 г/м³);

Y_4 — запасы без бентосных цист (т.е. доступные для промысла) на единицу площади водоема (от 0,02 до 20,7 г/м²).

Прежде всего надо отметить, что между средней и максимальной биомассой (в сезоне и 1-й и 2-й генераций) существует тесная положительная связь (r и R_s от 0,51 до 0,80). Исключение составляют показатели биомассы 3-й генерации, которые достоверно не коррелируют ни с одной из рассматриваемых биомасс.

Следовательно, мощность 1-го и 2-го поколения рачков не оказывает существенного влияния на плотность 3-й генерации, продуцирующей осенние цисты. Вероятно, в этом случае преобладающее воздействие на плотность 3-й генерации оказывает окружающая среда (соленость, температура, содержание кислорода, наличие корма и др.).

Среднесезонная численность планктонных и бентосных цист при линейной корреляции не имела достоверных связей ни с одной биомассой рачков артемий, при непараметрической — численность планктонных цист достоверно связана с биомассой 3-й генерации. Интересно, что 1-я генерация не оказывала влияния на эти показатели, вероятно, в связи с тем, что в ней происходит продуцирование в основном яиц и науплиусов.

Между среднесезонной численностью планктонных и бентосных цист существует достоверная линейная положительная связь ($r = 0,40$).

Общие запасы цист, образованные в осенний период ($Y_1 - Y_4$), положительно коррелируют со всеми значениями X с различной степенью сопряженности, за исключением 1-й генерации. Однако статистически достоверная связь этого показателя установлена для линейных связей ($r = 0,34 - 0,40$) с биомассой 2-й генерации, для непараметрической связи — с биомассой 3-й генерации ($R_s = 0,35 - 0,46$).

Из вышеприведенного можно сделать вывод о том, что существенный вклад в общие осенние промысловые запасы цист вносят 2-я и 3-я (летняя и летне-осенняя) генерации артемий.

Нашими исследованиями установлено, что основная часть запасов цист находится на дне мелководных водоемов и, к сожалению, для промысла недоступна, поэтому важно определить также параметры популяций артемий, которые находятся в сопряженной связи с теми запасами цист, которые доступны для промысла, т.е. находящимися в планктоне. Как показал корреляционный анализ, этот запас цист достоверно не коррелирует с биомассой ни с одной из рассматриваемых генераций ($r = 0,00-0,10$; $R_s = 0,08-0,25$), за исключением биомассы 3-й генерации, однако и эта связь достоверна только для непараметрических связей ($r = 0,12-0,15$; $R_s = 0,46-0,49$).

Таким образом, если общие запасы осенних цист мы можем предсказать с некоторой долей вероятности по биомассе рачков 2-й и 3-й генераций, то запасы осенних цист, доступных для промысла, можно предсказать с определенной долей вероятности только по биомассе рачков 3-й генерации.

Между запасами цист, доступных для промысла (Y_3 и Y_4), и общими запасами цист (Y_1 и Y_2) существует достоверная положительная связь с коэффициентом линейной корреляции от 0,44 до 0,48, непараметрической — от 0,65 до 0,70.

С помощью регрессионного анализа были найдены уравнения, связывающие показатели запасов осенних цист и сопряженных с ними показателей продуктивности популяций артемий (рис. 71). Как видно, на рисунке все связи положительные, т.е. с ростом биомассы рачков 2-й и 3-й генераций запасы цист увеличиваются.

Совместное влияние значений биомассы 2-й и 3-й генераций на запасы цист оценивали двумя способами:

- по линейной регрессии с учетом средней биомассы $(X_4 + X_5)/2$;
- по множественной регрессии.

В результате получили уравнения, достоверные при уровне значимости 5 %:

$$Y_1 = 11,21 + 0,41(X_4 + X_5)/2 \quad (R^2 = 0,27);$$

$$Y_2 = 8,73 + 0,32(X_4 + X_5)/2 \quad (R^2 = 0,22);$$

$$Y_1 = 9,09 + 0,16X_4 + 0,53 \cdot X_5 \quad (R^2 = 0,36);$$

$$Y_2 = 6,56 + 0,12X_4 + 0,50 \cdot X_5 \quad (R^2 = 0,34).$$

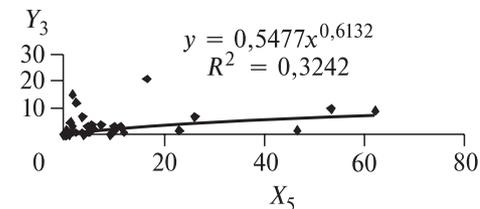
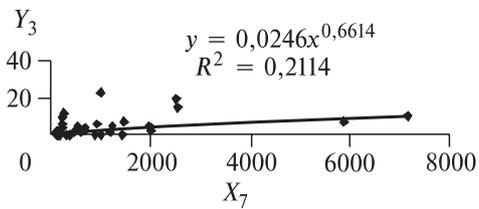
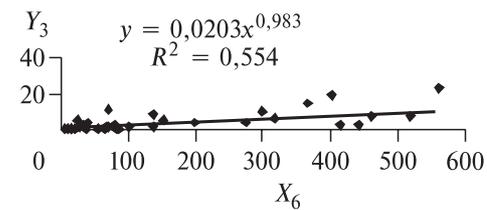
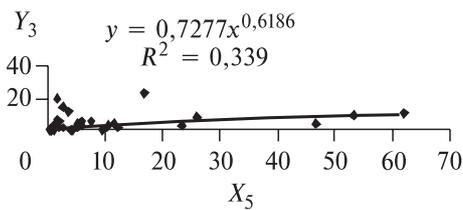
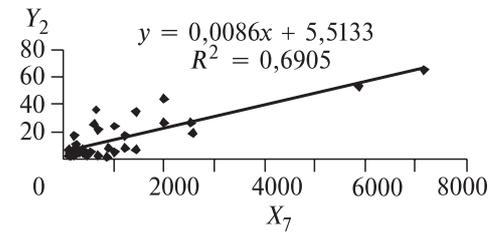
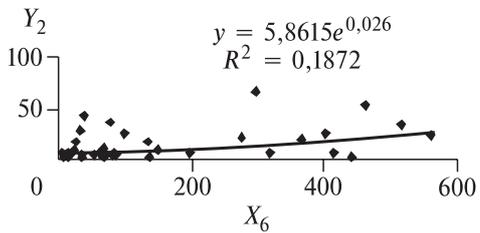
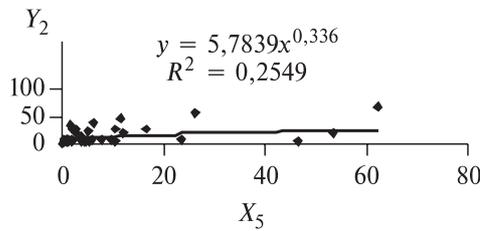
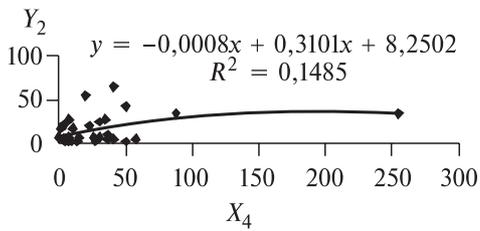
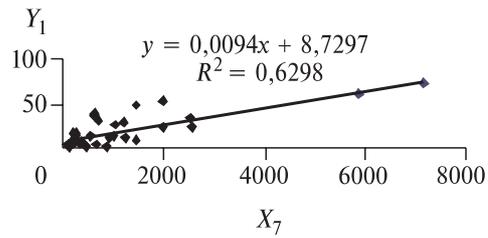
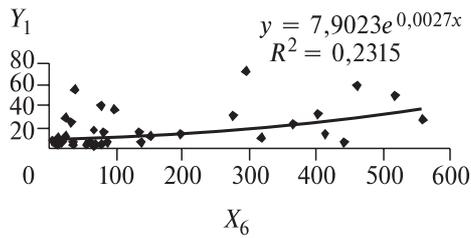
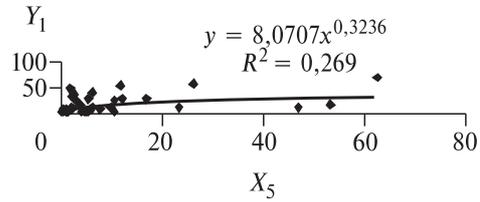
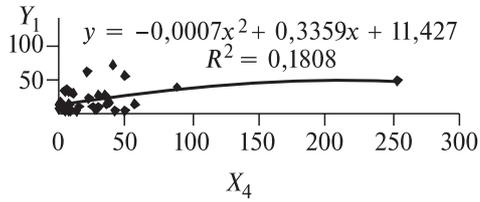
Поскольку запасы цист, доступные для промысла, коррелируют только с биомассой 3-й генерации, то наилучшим образом эту связь описывают степенные уравнения:

$$Y_3 = 0,73 \cdot X_5^{0,62} \quad (R^2 = 0,34);$$

$$Y_4 = 0,55 \cdot X_5^{0,61} \quad (R^2 = 0,30).$$

Рис. 71. Зависимость запасов осенних цист (Y_1-Y_4) от некоторых параметров плотности популяции (X_4-X_7).

Fig. 71. Dependence of autumn cyst stocks (Y_1-Y_4) from some parameters of population density (X_4-X_7).



Полученные коэффициенты корреляции и детерминации свидетельствуют о средней силе связи, при которой треть вариаций общих запасов зависит от варьирования биомассы рачков 2-й и 3-й генераций, для доступных для промысла запасов цист — только от 3-й генерации. Используя приведенные выше формулы, можно с определенной долей вероятности судить об ожидаемых осенью общих запасах цист артемий по биомассе рачков 2-й и 3-й генераций. Поскольку связь между осенними запасами цист, доступными для промысла, и плотностью 2-й генерации не прослеживается, можно заключить, что цисты, отложенные в июле — начале августа, опускаются на дно или выбрасываются на берег.

5.3.2. Зависимость запасов цист от солености воды

В разд. 5.2 показано неоднозначное влияние солености на численность планктонных и бентосных цист. При солености от 30 до 150 г/л существует положительная связь, т.е. с увеличением солености происходит увеличение числа цист в биоценозе, при солености от 150 до 180–250 г/л наблюдается пик численности, при солености более 180–250 г/л между этими показателями наблюдается отрицательная связь.

Установление взаимосвязи между соленостью и осенними запасами цист является важным моментом для оперативного прогноза размера промысла и методики составления прогнозов.

В прил. 49 и 50 показано, что взаимосвязь между запасами цист и соленостью воды является слабой, но достоверной, поэтому в прогнозных исследованиях при отсутствии данных по биомассе артемий можно пользоваться значениями солености, определенными как в июле, так и в августе, т.е. в период вегетации 2-й и 3-й генераций. Параболическая зависимость между запасами цист и соленостью свидетельствует о том, что в озерах с соленостью от 100 до 220 г/л возможно ожидать продукцию всех цист в объеме около 20 г/м², а цист, доступных для промысла, — около 5 г/м².

Глава 6

РОЛЬ АРТЕМИЙ В ЭКОСИСТЕМЕ СОЛЯНОГО ОЗЕРА

6.1. Функционирование экосистемы озера

Мелководные ультрагалинные водоемы юга Западной Сибири отличаются не только высоким уровнем биологической продуктивности, но и накоплением органических веществ на дне водоема с образованием мощного слоя илов.

Схематично функционирование экосистемы типичного артемиевого озера можно представить так:

- фитопланктон синтезирует органическое вещество, используя энергию света и биогенные элементы;
- галофильные бактерии преобразуют солнечную энергию в химическую за счет пурпурного белка бактериородопсина (прообраз хлорофилла) [Константинов, 1986];
- артемия потребляет водоросли, бактерии, детрит, минерализует органическое вещество пищи и выделяет в среду биогенные элементы [Дексбах, 1956; Дексбах, Анферова, 1971];
- отмирая, фитопланктон и артемия, ее фекалии, частично цисты переходят в детрит, оседают на дно;
- бактерии разлагают детрит.

6.1.1. Первичная продукция

Одним из основных источников поступления органического вещества является фотосинтез фитопланктона. Сведения о первичной продукции фитопланктона в соляных озерах, расположенных на разных континентах [Иванова, 1990; Новоселова, Новоселов, 2000; Carpelan, 1957; Mason, 1967; Hammer et al., 1975; Lenz, 1987], свидетельствуют о том, что годовая первичная продукция редко превышает 1000 гС/м^2 . Приводятся лишь отдельные случаи высокой первичной продукции, равной $1000 \text{ гС}/(\text{м}^2 \cdot \text{год})$ в североамериканском оз. Моно [Mason, 1967], $1029 \text{ гС}/(\text{м}^2 \cdot \text{год})$ — в оз. Кулундинское [Новоселова, Новоселов, 2000], $1368 \text{ гС}/(\text{м}^2 \cdot \text{год})$ — в оз. Соленое в Алтайском крае [Соловов, Ясюченя, 2005], $2201 \text{ гС}/(\text{м}^2 \cdot \text{год})$ — в одном из озер Австралии при относительно низкой минерализации $28\text{--}44 \text{ г/л}$ [Иванова, 1990].

В наших исследованиях с помощью кислородно-скляночного метода в 2000 и 2001 гг. изучена первичная продукция на 5 озерах (см. табл. 7, разд. 2.4.1).

Суточная продукция фитопланктона в течение двух сезонов достигала 0,003–0,87 (на отдельных станциях до 1,32) мгС/(л·сут). В оз. Большое Медвежье в 2000 г. она составила 0,27, в 2001 г. — 0,13 мгС/(л·сут), в оз. Малое Медвежье в 2000 г. — 0,50, в 2001 г. — 0,10, в 2001 г. в оз. Вишняковское — 0,27, в оз. Невидим — 0,62, в оз. Эбейты — 0,25 мгС/(л·сут).

Таким образом, значения суточной продукции фитопланктона, согласно шкале трофности [Бульон, 1983; Китаев, 1984], позволяют отнести артемиевые водоемы к мезотрофному типу, а в отдельные сезоны — к олиготрофному (Большое и Малое Медвежье в 2001 г.).

Фитопланктон артемиевых озер функционирует весь год, даже в зимние месяцы биомасса фитопланктона соизмерима с летними показателями (см. прил. 11), поэтому для подсчета годовой продукции мы использовали среднесезонные показатели. В итоге годовая продукция фитопланктона в среднем для всех озер была равна 117 гС/(м²·год), или 1317 ккал/(м²·год), в пересчете на сырую массу органического вещества — 1054 г/м², или около 10 т/га. Этот показатель по шкале трофности соответствует эвтрофному типу озер.

Фитопланктон в артемиевых озерах находится под сильным прессом таких мощных фильтраторов, как артемия. При отмирании рачков происходит увеличение численности фитопланктона, наблюдаемое в осенний период (см. прил. 11).

Деструкция органического вещества, отражающая скорость его минерализации, в артемиевых озерах в среднем равна 180 гС/(м²·год), или 2029 ккал/(м²·год). Таким образом, отношение продукции к деструкции оказалось меньше 1. Это свидетельствует о том, что в биотических процессах озер участвует аллохтонное органическое вещество, а доля бактерий и их продукция в планктоне соизмеримы с продукцией фитопланктона. Отрицательный баланс озер свидетельствует еще и о том, что аллохтонное органическое вещество обеднено относительно углерода биогенными элементами, лимитирующими фотосинтез [Винберг, 1964; Бульон, 1983].

6.1.2. Вторичная продукция

6.1.2.1. Продукция среднестатистической популяции артемий

В прогнозных работах по определению запасов биомассы рачков и цист артемий в озерах целого региона необходимо апеллировать к средним величинам. Методически в этом случае удобно использовать среднестатистические значения показателей продуктивности.

Расчет по средней биомассе и числу ее оборотов

При расчете продукции артемий были взяты литературные данные [Хмелева, 1968] о том, что в 1 мг сух. вещества содержится 5,2 кал, сырого — 0,518 кал, содержание воды в теле рачков — 89 %. Собственные данные: влажность цист 50 %, средняя масса сухих цист 0,005 мг, гидратированных 0,01 мг, следовательно, калорийность 1 цисты равна 0,026 кал, в 1 мг сухих цист — 5,2 кал, сырых цист — 2,6 кал. Последняя цифра согла-

суется с выводом, сделанным для ракообразных М.Б. Ивановой [1983] о том, что энергетический эквивалент яиц при их вымете в 4 раза выше энергетического эквивалента сырой массы тела рачков.

Расчет вторичной продукции можно провести несколькими способами. Первый довольно грубый и неточный метод основан на значениях средней за сезон биомассы и числе генераций за сезон. Средняя для всех озер биомасса рачков равна 23,5 мг/л (см. прил. 31), цист — 8,39 мг/л в сырой массе, которые в сумме составляют 34 кал/л (см. прил. 32, 33). Число генераций за сезон равно 4 (см. гл. 4). В итоге вторичная продукция за сезон в среднем равна 128 г/м², или 136 ккал/м².

Более точным расчет будет, если умножить среднюю биомассу на число ее оборотов в сезон [Заика, 1983]. При этом время оборота равно средней продолжительности жизни популяции, что составляет 46,2 сут (см. разд. 4.3.2). Скорость оборота (величина, обратная времени оборота) будет равна 0,022. Вегетационный сезон длится 180 сут, значит, за сезон биомасса будет «оборачиваться» 4,0 раза. В нашем случае эта цифра близка к числу генераций, поэтому продукция при данном способе расчета будет также равна 128 г/м², или 136 ккал/м².

Расчет по данным матрицы

Данный путь расчета основан на общепринятом представлении, что продукция популяции (P) равна сумме соматической (P_s), генеративной (P_g), экзувиальной (P_{ex}) продукций. Поскольку матрица довольно хорошо описывает динамику среднестатистической популяции артемий, этот расчет и последующие проведены по данным матрицы (см. рис. 59, разд. 4.3). Главная мотивация расчета основана на том, что в течение всего вегетационного сезона все особи будут элиминированы на определенной возрастной стадии. Сумма всех этих особей и будет определять соматическую продукцию популяции. Число элиминированных особей в течение сезона определяли как разность между особями предыдущей и последующей возрастной стадии. Масса элиминированных особей определена по средней многолетней и равна для науплиусов 0,02 мг, метанауплиусов — 0,2, ювенальных — 0,6, предвзрослых — 2, взрослых особей — 4 мг. Несложные расчеты, приведенные в табл. 27, показали, что за вегетационный сезон общая элиминированная биомасса рачков составила 240 мг/л, или 124 ккал/м². При этом 75 % элиминированной биомассы приходится на биомассу взрослых особей. Таким образом, соматическая продукция популяции за вегетационный сезон в среднестатистической популяции артемий составила 124 ккал/м².

Расчет генеративной продукции проведен по данным численности выметанных цист, их массе (см. рис. 59) и энергетическому эквиваленту. Всего за сезон образовано 1385 цист/л. При средней массе гидратированных цист 0,01 мг (при влажности около 50 %), сухой — 0,005 мг общая биомасса цист будет составлять 13,85 мг в сырой массе, или 6,93 мг/л в сухой. Энергетический эквивалент будет составлять 36 ккал/м².

Расчет экзувиальной продукции (за счет линек) проведен по формуле $P_{ex}/P_s = 0,89$ [Хмелева, 1968; Хмелева, Голубев, 1984]. За вегетационный

Таблица 27. Биомасса элиминированных особей в вегетационный сезон, мг/л

Table 27. Biomass of eliminated individuals in vegetative season, mg/l

Даты сезона	Науплиусы	Метанауплиусы	Ювенальные	Предвзрослые	Взрослые
22.04–01.05	5,28	0,00	0,00	0,00	0,00
01.05–07.05	0,00	6,60	0,00	0,00	0,00
01.05–15.05	0,00	0,00	3,96	0,00	0,00
15.05–22.05	0,00	0,00	0,00	10,60	0,00
22.05–01.06	0,00	0,00	0,00	0,00	42,00
01.06–07.06	1,69	0,00	0,00	0,00	21,20
07.06–15.06	0,84	2,10	0,00	0,00	10,80
15.06–22.06	0,42	1,06	1,26	0,00	5,20
22.06–01.07	0,21	0,54	0,66	3,50	2,60
01.07–07.07	0,11	0,26	0,30	1,60	14,80
07.07–15.07	0,59	0,12	0,12	0,90	14,20
15.07–22.07	0,57	0,74	0,12	0,40	10,40
22.07–01.08	0,42	0,70	0,42	0,10	7,00
01.08–07.08	0,28	0,52	0,48	1,20	4,40
07.08–15.08	0,17	0,36	0,30	1,00	7,00
15.08–22.08	0,28	0,22	0,18	0,80	8,00
22.08–01.09	0,32	0,36	0,12	0,70	7,40
01.09–07.09	0,29	0,40	0,18	0,30	5,80
07.09–15.09	0,24	0,34	0,84	0,60	4,40
15.09–22.09	0,17	0,28	0,18	0,60	4,40
22.09–01.10	0,17	0,22	0,60	0,60	4,80
01.10–07.10	0,19	0,22	0,12	0,60	4,80
Итого...	12,24	15,04	9,84	23,50	179,20
Всего...			239,82		

сезон экзувиальная продукция среднестатистической популяции артемий составила 110,4 ккал/м².

Таким образом, общая продукция популяции артемий за вегетационный сезон будет равняться 270,4 ккал/м².

Относительно небольшая генеративная продукция объясняется тем, что часть этой продукции в виде живорожденных науплиусов вошла в соматическую продукцию.

Высокая генеративная продукция, показанная в условиях культуры [Хмелева, 1968; Хмелева, Голубев, 1984], в естественных условиях из-за высокой смертности не наблюдается. Для примера на рис. 72 показана кривая роста самки от науплиуса до взрослой стадии, при условии, что продолжительность жизни ее максимальна, и эта особь за

период жизни успела отложить 5 кладок. Из рисунка видно, что к концу жизни общая продукция всех отрожденных особей без учета смертности в 14 раз выше наблюдаемой в природе продукции.

Другой путь расчета продукции путем вычисления скорости продукции $P'(t)$ за сутки выполняли по результатам наблюдений в момент вре-

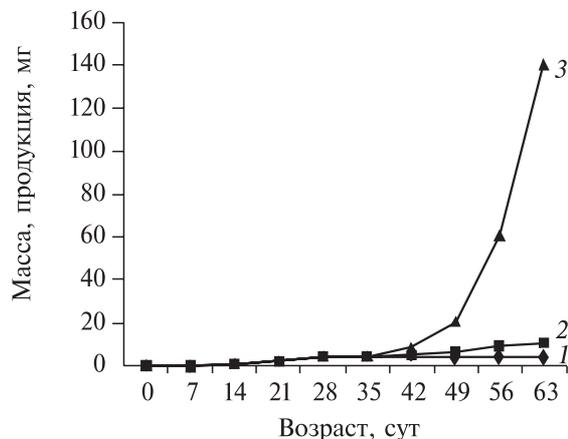


Рис. 72. Рост и продукция самки артемии.

1 — индивидуальный рост; 2 — индивидуальная продукция с учетом массы всех возрастных стадий от рожденных особей и их смертности; 3 — то же, что и предыдущая, но без учета смертности.

Fig. 72. Growth and production of Artemia female.

1 — individuale growth; 2 — individuale production with due regard for mass of all aged stages from individuals which were born and their death; 3 — the same as previous but without due regard for.

мени t по данным численности и массы каждой возрастной группы. Скорость продукции вычисляли по формуле, первоначально представленной в работе Г.А. Печень [1968] и позднее модернизированной М.Б. Ивановой [1985],

$$P'(t) = \sum_{i=1}^n (w_i - w_{i-1})N_i/D_i + w_0N_0/D_0,$$

где w_0, w_i — масса яиц и рачков разных возрастных стадий, мг или кал; D_0, D_i — продолжительность развития возрастной стадии, сут; N_0, N_i — численность яиц и рачков разных возрастных стадий, экз./л; $P = P'(t) \cdot t$, где t — промежуток времени (сут, мес, сезон).

Этот способ предполагает знание длительности каждой возрастной стадии.

Для расчета использованы следующие данные: $D_0, D_1, \dots, D_5 = 7$ сут; $w_0 = 0,01$ мг, $w_1 = 0,02$ мг, $w_2 = 0,2$ мг, $w_3 = 0,6$ мг, $w_4 = 2,0$ мг, $w_5 = 4,0$ мг. Размер кладки 20 яиц. Они взяты из литературных источников [Хмелева, 1968; Хмелева, Голубев, 2004; Schrehardt, 1987; Criel, 1991] и собственных наблюдений [Методические указания..., 2002]. В расчетах было принято, что самки, достигнув взрослой стадии, не увеличивают свою массу.

Расчет продукции представлен в прил. 51. График, построенный по данным этой таблицы (рис. 73), имеет синусоидный характер кривой с постепенным затуханием колебаний. Максимум продукции приходится на период роста ювенальных и предвзрослых стадий. Суммарная продукция за вегетационный сезон при этом способе расчета составит 288 ккал/м². Таким образом, расчеты по второму и третьему способам дают близкие по значению результаты.

Следующий путь расчета проведен на основе физиологического метода по известному балансовому равенству [Винберг, 1968]: продукция = ассимиляция — траты на обмен.

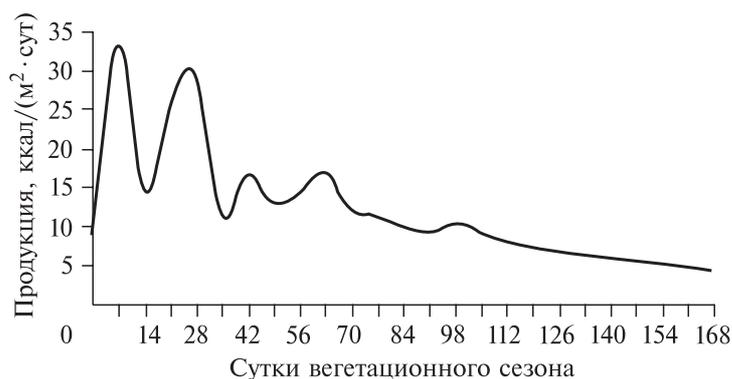


Рис. 73. Изменение суточной скорости продукции популяции артемии в течение вегетационного сезона по данным матрицы.

Fig. 73. Change of twenty-four-hours speed of production of Artemia population during vegetative season according to data of matrix.

Расчет продукции артемий проводили по балансовому уравнению Н.П. Макаровой [1972] при коэффициенте усвояемости пищи (U) 0,8 и при $t = 25^\circ\text{C}$ с учетом, что сухая масса рачков составляет 20 % от сырой:

$$dP/dt = 0,0239w^{0,705} - 0,0118w^{0,688},$$

где P и w — продукция и масса рачков, г сух. массы.

Согласно этой формуле, суточная продукция науплиусов (сырая масса — 0,02 мг, сухая — 0,004 мг), метанауплиусов (соответственно 0,2 и 0,04 мг), ювенальных (0,6 и 0,12 мг), предвзрослых (2,0 и 0,4 мг), взрослых (4,0 и 0,8 мг) будет равна соответственно 0,000223; 0,001182; 0,002617; 0,006245; 0,01030 мг сух. биомассы. Используя данные по численности модели среднестатистической популяции (см. рис. 59), получили сезонную продукцию популяции, равную 14,5 мг/л сух. массы, что соответствует 75,7 ккал/м².

Как видно, полученная продукция приблизительно в 4 раза ниже продукции, рассчитанной вышеперечисленными методами, и в 1,6 раза ниже соматической, рассчитанной по элиминированной биомассе.

Вероятно, методы расчета по элиминированной биомассе и скорости продукции все же более правильные, поэтому в дальнейших расчетах физиологический метод, который, строго говоря, учитывает только скорость соматической продукции, был исключен из расчета продукции.

Сезонный P/B -коэффициент, определяемый как отношение продукции за сезон к средней биомассе для среднестатистической популяции, рассчитанный по элиминированной биомассе и скорости роста, соответственно равен 7,9 и 8,7. Из-за большой разницы в калорийности сырого вещества рачков и яиц считаем более правильным при расчете P/B -коэффициента использовать энергетический эквивалент средней биомассы и продукции.

По данным табл. 22 (см. разд. 4) проведен расчет сезонной продукции по всем озерам по формуле Г.А. Печень [1968], в котором численность науплиусов и метанауплиусов изначально была объединена, поэтому нами внесены соответствующие корректировки. Расчет показал (см. прил. 52), что сезонная продукция среднестатистической популяции артемий при принятом условии равна 340,11 ккал/м². Следовательно, среднее значение P/B равно 10 за сезон. Динамика продукции представляет собой затухающую синусоиду (рис. 74).

Таким образом, согласно расчетам по среднестатистической динамике популяций, сезонные значения P/B -коэффициента артемий в мелководных озерах Западной Сибири находятся в пределах 8–10.

6.1.2.2. Продукция популяций артемий в некоторых модельных озерах

Продукция была рассчитана в двух основных промысловых озерах: Большое Медвежье и Невидим, в течение трех сезонов (2001–2003 гг.). Первое озеро относится к сильноминерализованным водоемам с относительно более стабильным гидрохимическим режимом в сезонном и меж-

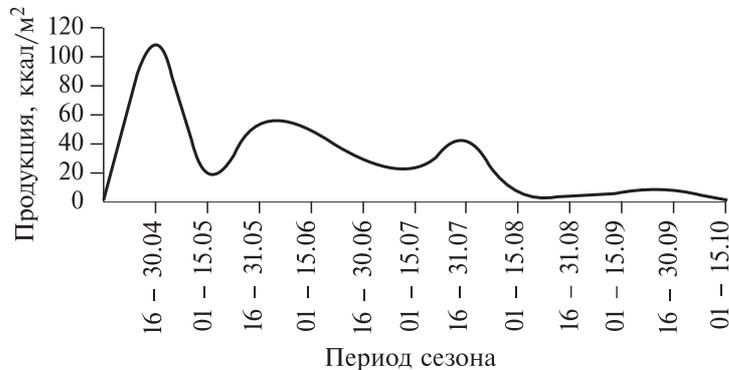


Рис. 74. Динамика продукции артемии по данным среднестатистической популяции.

Fig. 74. Dynamics of Artemia production according to average statistical population.

годовом аспектах, второе в многоводные годы распресняется и переходит в 1-й класс солености, характеризующийся угнетением артемий из-за конкуренции в питании (см. разд. 2.4.2), что наблюдалось в 2002 и 2003 гг.

В целом за 3 года исследований сезонная продукция артемий в этих озерах колебалась от 130 до 596 ккал/м² (97–1008 г/м²) (см. прил. 53). В среднем она оказалась равной в оз. Большое Медвежье 315 ккал/м², а в оз. Невидим — 287 ккал/м² за сезон, в пересчете на сырую биомассу рачков и цист — 305 г/м² (около 3 т/га) и 491 г/м² (около 5 т/га) соответственно.

Полученные значения продукции в исследованных водоемах соизмеримы с продукцией артемий в относительно глубоководном Большом Соленом озере (штат Юта, США), расположенном немного южнее (широта 41°00'N) изученных нами озер. Годовая продукция артемий оценивается там от 100 до 200 г/м² сухой массы [Lenz, 1987], или в переводе на сырую — около 300–700 г/м².

В анализируемых нами озерах наиболее нестабильными были продукция и биомасса рачков в оз. Невидим (C_v от 93 до 114 %). Относительно более стабильными оказались эти показатели в оз. Большое Медвежье (C_v от 51 до 54 %). Наименее вариабельными (C_v 21 и 27 %) оказались коэффициенты P/B (табл. 28): их значения за сезон менялись от 8 до 16 (в оз. Невидим — от 8 до 12, в оз. Большое Медвежье — от 10 до 16), в среднем были равны $11,4 \pm 1,16$.

Максимальная продукция в популяции артемий (рис. 75) наблюдается в мае и июне (63 % случаев), редко — в апреле, июле и августе (по 12 % случаев). Скорость роста плотности популяции наиболее высока в апреле и мае. Во всех случаях увеличению скорости продукции сопутствовало возрастание скорости роста плотности популяции. Средние значения суточных P/B -коэффициентов в апреле равны 0,47, в мае — 0,35, в июне 0,13, в июле — 0,06, в августе — 0,012, в сентябре — 0,008, в октябре — 0,004 сут⁻¹ (рис. 76). Эта динамика особенно хорошо выражена для месяца-

Таблица 28. Среднесезонные значения продукции, биомассы рачков и цист в модельных озерах за 3-летний период

Table 28. Mean seasonal values of production, biomass of shrimps and cysts in model lakes for the three-year period

Год, параметры	Большое Медвежье				Невидим			
	Продукция за сезон	Среднесезонная биомасса		P/B , сезон ⁻¹	Продукция за сезон	Среднесезонная биомасса		P/B , сезон ⁻¹
		рачков	цист			рачков	цист	
	ккал/м ²				ккал/м ²			
2001	364	9,7	12,6	16,3	596	31,5	20,1	11,5
2002	451	16,5	22,4	11,6	132	4,5	12,7	7,7
2003	130	5,2	8,1	9,8	133	4,9	6,8	11,4
M	315	10,5	14,4	12,6	287	13,6	13,2	10,2
σ	166	5,7	7,3	3,4	267	15,5	6,7	2,2
C_v	53	54	51	27	93	114	51	21

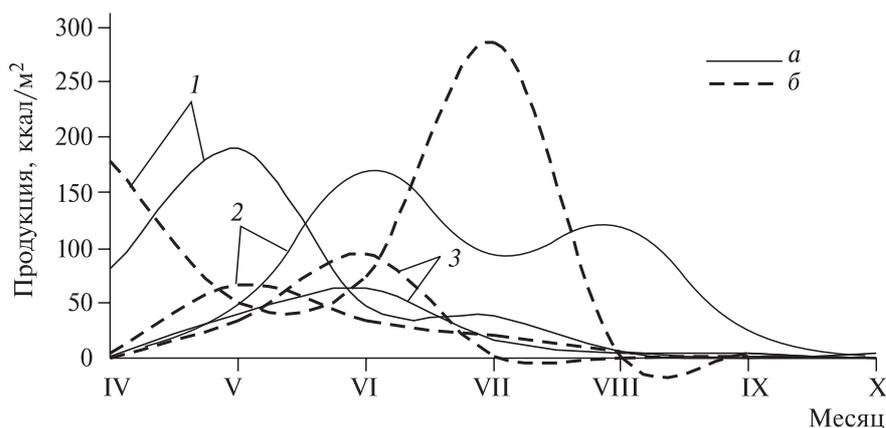


Рис. 75. Динамика продукции популяций артемий в модельных озерах за трехлетний период.

a — Большое Медвежье; b — Невидим; год: 1 — 2001, 2 — 2002, 3 — 2003.

Fig. 75. Dynamics of Artemia population production in model lakes for the three-year period.

a — Bolshoe Medvejie; b — Nevidim; год: 1 — 2001, 2 — 2002, 3 — 2003.

ных P/B -коэффициентов (табл. 29). При сравнении видно, что максимальная скорость роста плотности популяции наблюдается с апреля по июнь, в период преобладания в сообществе быстрорастущих молодых стадий.

Таким образом, в апреле — мае, когда сообщество состоит из науплиусов и метанауплиусов, скорость роста плотности популяций самая высокая. Начиная с июля, когда в сообществе преобладают взрослые стадии, скорость роста снижается до $0,06 \text{ сут}^{-1}$, последующее снижение скорости роста с августа по октябрь, вероятно, связано с влиянием на этот показатель температуры.

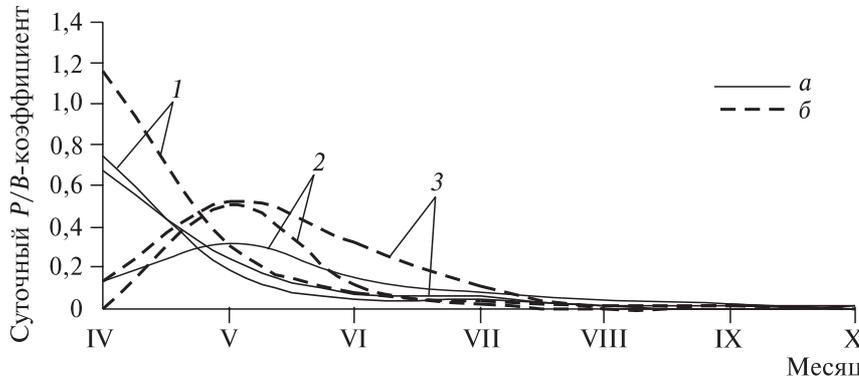


Рис. 76. Сезонная динамика суточных P/B -коэффициентов в модельных озерах за трехлетний период (2001–2003 гг.).

a — Большое Медвежье; b — Невидим; год: 1 — 2001, 2 — 2002, 3 — 2003.

Fig. 76. Seasonal dynamics of daily P/B -coefficients in model lakes for the three-year period (2001–2003).

a — Bolshoe Medveje; b — Nevidim; год: 1 — 2001, 2 — 2002, 3 — 2003.

6.1.2.3. P/B -коэффициент

Для сибирских популяций артемий до сих пор при прогнозных работах принято использовать значение сезонного P/B -коэффициента, равное 3 [Соловов и др., 2001]. Наши результаты показали, что это значение занижено и получено путем грубого расчета.

В наших исследованиях коэффициент P/B , полученный разными способами расчета, находится в пределах 8–11 и в среднем близок 10 за сезон.

Надо отметить, что при определении ОДУ цист артемий значения P/B -коэффициентов не учитываются (методика расчета дана в гл. 7). Для определения ОДУ биомассы рачков артемий используются P/B -коэффициент и средняя биомасса. Поскольку при заготовке рачков используется только соматическая продукция, то важно знать значение P/B -коэффициента для нее в единицах сырой массы (отношение соматической продукции к средней биомассе рачков). Используя данные по всем имеющимся расчетам, получим значения сезонного P/B -коэффициента от 10,2 до 37,0, в среднем $22,3 \pm 2,6$ (суточного — 0,12).

Суточные значения скорости роста массы артемий в зависимости от возраста, приведенные ниже, по данным

Таблица 29. Месячные значения P/B -коэффициентов

Table 29. Monthly values of P/B -coefficients

Месяц	Большое Медвежье			Невидим			M
	Год						
	2001	2002	2003	2001	2002	2003	
IV	11,3	1,9	10,1	17,4	2,1	0,0	7,1
V	5,5	9,6	7,4	9,3	15,8	15,2	10,5
VI	1,4	4,4	2,1	2,3	9,5	3,4	3,9
VII	1,3	2,4	1,7	1,3	3,1	0,5	1,7
VIII	0,2	1,2	0,4	0,3	0,1	0,0	0,4
IX	0,1	0,6	0,4	0,2	0,1	0,1	0,2
X	0,2	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0	0,1

В.Е. Заики [1983], при температуре 25 °С соответствуют средневозрастному составу исследованных нами популяций:

Возраст, сут	5	10	15	20	25
C_w , сут ⁻¹	0,49	0,21	0,12	0,07	0,05

Однако в целях предосторожности, рекомендуемой в прогнозных работах [Бабаян, 2000], считаем на данный момент (пока не отработана технология заготовки биомассы артемий) более приемлемым при определении общих допустимых уловов биомассы артемий (ОДУ) использовать минимально полученное значение сезонного P/B -коэффициента, равное 10, суточного, равное 0,056.

Близкие значения P/B -коэффициентов получены для популяций артемий в водоемах Казахстана: сезонные — от 11,25 до 17,39, суточные — от 0,03 до 0,22 [Матмурадов и др., 2004].

Кроме того, надо отметить, что суточные значения P/B -коэффициента оказались более близкими к значениям, вычисленным для веслоногих рачков, чем для ветвистоусых: так, М.Б. Иванова [1983] приводит средние значения для *Copepoda* $0,07 \pm 0,01$, для *Cladocera* — $0,16 \pm 0,04$. Это еще раз подтверждает факт о низкой конкурентной способности артемий по сравнению с таким ветвистоусым рачком, как *Moina*. И только в условиях высокой солености, при отсутствии конкурентов артемия может хорошо развиваться.

6.1.3. Трансформация энергии и соотношение трофических уровней

Трофическая структура биоценоза артемиевого озера представлена продуцентами, первичными консументами и редуцентами. Продукция артемий составляет для среднестатистического сообщества по разным подсчетам от 20 до 26 % от продукции фитопланктона, что несколько выше значения, соответствующего общему положению экологии: $P_{n+1}/P_n \approx 0,1$ [Одум, 1975] и находится в пределах колебаний (0,16–0,34), установленных для различных водоемов (от чистого озера до загрязненного залива) [Иванова, 1985].

Таблица 30. Соотношение продукции организмов смежных трофических уровней

Table 30. Ratio of organism's production in adjacent trophic levels

Озеро	Год	P_2	P_1	P_2/P_1
Большое Медвежье	2001	364	873	0,42
	2002	451	746	0,60
	2003	130	242	0,54
Невидим	2001	596	1433	0,42
	2002	132	2346	0,06
	2003	133	363	0,37
<i>M</i>		301	1001	0,40

Примечание. P_1 — продукция фитопланктона, P_2 — продукция популяции артемий, ккал/м².

Note. P_1 — production of phytoplankton, P_2 — production of *Artemia* population, kcal/m².

При рассмотрении исследованных нами отдельных популяций (табл. 30) выявлено, что соотношение P_2/P_1 весьма различается (0,06–0,60), и в биоценозах с низкой плотностью артемий фитопланктон, выйдя из-под пресса фильтраторов, получает более высокое развитие.

Возможно, более высокое соотношение двух смежных трофических уровней связано с тем, что в питании артемий помимо фитопланктона участвуют галофильные бактерии, детрит и бентосная микрофлора.

Известно [Иванова, 1985], что значения коэффициента P_2/P_1 практически не зависят от трофности озер и только при очень сильном загрязнении можно ожидать его резкое изменение, причем при значительном поступлении аллохтонной органики соотношение P_2/P_1 возрастает.

6.2. Роль артемий в очищении воды

В гипергалинных озерах рачки артемий являются основными потребителями взвешенного органического вещества, состоящего из водорослей, бактерий и детрита.

Для выяснения роли артемий в самоочищении водоема подсчитана скорость фильтрации воды по отношению рациона рачка к концентрации пищи в воде.

6.2.1. Суточные рационы питания

Поскольку рацион артемий является параболической функцией массы, для расчета рационов рачков разных возрастных стадий использовали формулу зависимости [Сушения, Хмелева, 1967] рациона (C , г сырой массы пищи на особь) от массы (W , г сырой массы тела рачков):

$$C = 0,063 W^{0,705} \text{ г} \cdot \text{сут}^{-1}.$$

Для перевода в энергетический эквивалент использовали значение калорийности пищи, равное 0,6 кал/мг сырого вещества.

В прил. 54 приведен расчет средних за сезон рационов рачков всех возрастных стадий в двух модельных озерах за 3 года исследований. Суммарный для всех рачков суточный рацион был в пределах от 2,0 до 11,2 кал/(л·сут). Среднесуточная продукция артемий в этих же озерах была в пределах от 0,55 до 2,79 кал/(л·сут). Отношение продукции к рациону (P/C) в наших исследованиях было в пределах 0,19–0,45 (в среднем — $0,29 \pm 0,04$, $C_v = 34\%$). Это отношение, получившее название коэффициента роста первого (K_1) порядка [Ивлев, 1939], служит важным показателем продуктивности биоценоза, поскольку показывает степень утилизации пищи на рост, т.е. отношение энергетического выхода в виде продукции артемий к количеству энергии потребленной пищи. Иными словами, полученные данные свидетельствуют о том, что почти 30% потребленной артемией пищи идет на рост. Экологическая эффективность естественных популяций артемий оказалась выше значений K_1 (0,18), полученных в условиях культуры Н.Н. Хмелевой [1968]. Рассчитанные нами значения приближены к максимальным, отмеченным для беспозвоночных в диапазоне 0,30–0,40 [Константинов, 1986]. Возможно, относительно высокие значения K_1 в природе объясняются более низкой обеспеченностью пищей, при которой наблюдается лучшая усвояемость корма. Известно, что при более высокой концентрации пищи в среде суточный рацион артемий может

Таблица 31. Среднесуточные значения рациона, продукции и трат на обмен популяций артемий

Table 31. Daily mean values of diet, production and metabolism of Artemia populations

Год	<i>C</i>	<i>P</i>	<i>T</i>	<i>C/T</i>	<i>T/P</i>	$K_2 P/(T+P)$	$K_1 P/C$	$q = (T+P)/C$
<i>Оз. Большое Медвежье</i>								
2001	4,44	2	1,18	3,76	0,59	0,629	0,450	0,72
2002	8,60	2,2	2,22	3,87	1,01	0,498	0,256	0,51
2003	2,88	0,55	0,74	3,89	1,35	0,426	0,191	0,45
<i>Оз. Невидим</i>								
2001	11,15	2,79	2,92	3,82	1,05	0,489	0,250	0,51
2002	1,95	0,72	0,52	3,75	0,72	0,581	0,369	0,64
2003	2,66	0,59	0,69	3,86	1,17	0,461	0,222	0,48
<i>M</i>	5,28	1,48	1,38	3,83	0,98	0,51	0,29	0,55
σ	3,74	0,97	0,97	0,06	0,28	0,08	0,10	0,10
$C_v, \%$	71	66	71	2	29	15	34	19
<i>m</i>	1,53	0,40	0,40	0,02	0,11	0,03	0,04	0,04

Примечание. *C, P, T* – среднесуточные значения для популяции артемий рациона, продукции и трат на обмен, кал/л; *q* – степень усвоения потребленной пищи.

Note. *C, P, T* – daily average values for diet of Artemia population, production and metabolism cal/l; *q* – degree of assimilation of the consumed food.

увеличиваться до 160 % от массы тела [Сушеня, 1964], при этом значительно снижается степень ассимиляции пищи. Такие относительно высокие показатели эффективности продуцирования у артемий объясняются еще и известной [Алимов, 1989] обратной зависимостью эффективности продуцирования сообщества от их разнообразия. Как уже было показано, в типичных артемиевых озерах (а в качестве модельных были выбраны именно такие) артемии, как правило, развиваются в «монокультуре».

Определенная нами (табл. 31) степень усвояемости пищи у артемий (в среднем $0,55 \pm 0,04$) соответствует этим показателям для различных фильтраторов [Крючкова, 1984; Хмелева, Голубев, 1984]. Подобная усвояемость отмечена для артемий при питании водорослями рода *Dunaliella* [Gibor, 1957] и дрожжевыми клетками [Сушеня, 1964].

6.2.2. Скорость фильтрации воды

В составе пищи рачков были обнаружены фитопланктон и детрит, при этом доля фитопланктона находилась в пределах 5–50 % (в среднем 17 %, $C_v = 94$ %). Чтобы удовлетворить свои суточные потребности в пище, рачки должны потребить 0,17–1,67 кал/(л·сут) фитопланктона, или 0,22–2,09 мг/(л·сут) (при калорийности фитопланктона 0,8 кал/мг) и 0,98–9,48 кал/(л·сут), или 1,95–18,96 мг/(л·сут) детрита (при калорийности 0,5 кал/мг).

Так как количество сестона оценить сложно (расчет по перманганатной окисляемости дает большую погрешность), скорость фильтрации пищи оценивали по содержанию фитопланктона в воде и в суточном рационе рачков, учитывая тот факт, что артемии относятся к неселективным фильтраторам. Для того чтобы потребить 0,22–2,09 мг/(л·сут) фитопланктона при его содержании в толще воды в количестве 0,12–2,16 мг/л, необходимо профильтровать от 560 до 1990 мл воды. В пересчете на биомассу

Таблица 32. Расчет объема фильтрации воды рачками артемий
Table 32. Calculation of volume of filtration Artemia shrimps water

Показатель	Большое Медвежье			Невидим			M	σ	C _v , %
	2001	2002	2003	2001	2002	2003			
Средняя биомасса рачков, мг/л	14,6	24,7	6,3	42,8	3,7	6,5	16,43	13,73	84
Средний суточный рацион популяции артемий (C), кал/л	4,44	8,60	2,88	11,15	1,95	2,66	5,28	3,41	65
Среднесезонная биомасса фитопланктона, мг/л	0,50	0,27	0,12	1,32	2,16	0,16	0,76	0,75	99
Доля фитопланктона в питании:									
%	15	5	6	15	50	8	17	15,50	94
кал	0,67	0,43	0,17	1,67	0,98	0,21	0,69	0,52	75
мг	0,83	0,54	0,22	2,09	1,22	0,27	0,86	0,65	75
Объем фильтрации популяцией, л	1,67	1,99	1,80	1,58	0,56	1,66	1,54	0,46	30
Удельный объем фильтрации, мл/мг	114	81	286	37	152	256	154	90	58

рачков получаем суточную удельную скорость фильтрации в размере от 37 до 286 мл/мг сырой биомассы рачков. Полученные средние значения (табл. 32) удельной скорости фильтрации (154 ± 37 мл/(мг·сут), $C_v = 58\%$) свойственны рачкам мезотрофных водоемов [Гутельмахер, 1983], сходные значения (110–316 мл/(мг·сут)) отмечены для озер Алтайского края [Новоселова и др., 1996].

Таким образом, рачки в сутки отфильтровывают от 60 до 200 % (в среднем 154 %) объема водной массы или весь объем воды озера профильтровывается за 12–40 ч.

Близкие результаты были получены нами ранее (в 2000 г.) для оз. Большое Медвежье [Озеро Медвежье, 2001]. Более слабая скорость фильтрации указана для озер Алтайского края: Кулундинское, Кучукское и Большое Яровое [Новоселова и др., 1996; Студеникина, 1999]. Популяции артемий в этих озерах полностью профильтровывают весь объем воды только соответственно за 3,8, 4,7–5,9 и 1,5–6,4 сут, что можно объяснить более низкой биомассой рачков в этих озерах.

Чрезвычайно большая фильтрационная способность артемий, показанная в наших исследованиях, объясняет высокую прозрачность воды в артемиевых озерах.

6.3. Энергетический баланс

Для оценки роли артемий в биотическом балансе соляных озер был рассчитан энергетический баланс популяций артемий. Для этого помимо данных о продукции (P), суточном рационе (C) необходимо знать траты энергии артемий на обмен (R). Затраты энергии на дыхание определяли по уравнению Н.Н. Хмелевой [1968]:

$$R = 0,344 \cdot W^{0,688},$$

где R — интенсивность дыхания при $t = 20^\circ\text{C}$, мл O_2 /(ч·особь), W — сухая масса, г.

Для перехода к единицам энергии использовали оксикалорийный коэффициент, равный 4,86 кал на 1 мл O_2 .

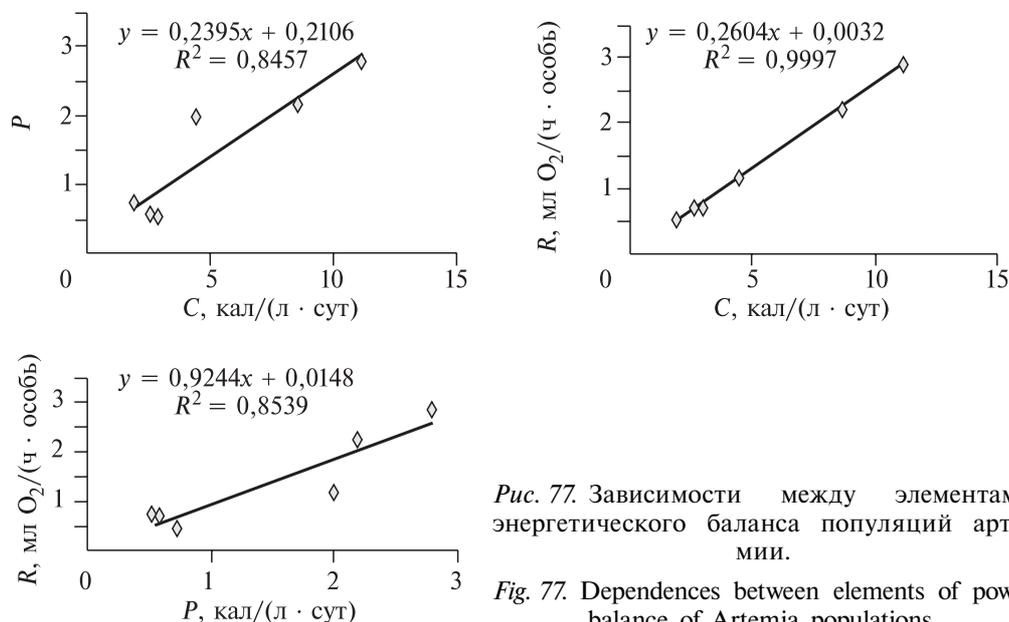


Рис. 77. Зависимости между элементами энергетического баланса популяций артемии.

Fig. 77. Dependences between elements of power balance of Artemia populations.

Согласно этой формуле, суточные траты на дыхание от науплиуса до половозрелой стадии находятся в пределах 0,005–0,20 кал/особь (см. прил. 54). Применительно к отдельным популяциям трех модельных озер за 3 года исследований этот показатель в среднем за сезон был в пределах от 0,52 до 2,92 кал/(л · сут). Существуют тесные зависимости между отдельными элементами энергетического баланса: коэффициент корреляции при попарном сравнении продукции, рациона и трат на дыхание не ниже 0,92 (рис. 77). Низкий уровень изменчивости в разных популяциях имеет показатель C/R (в среднем $3,83 \pm 0,02$, $C_v = 2\%$), изменчивость выше среднего — показатель R/P ($0,98 \pm 0,11$, $C_v = 29\%$). Таким образом, на основе этих данных можно сказать, что рацион почти в 4 раза превышает траты на обмен, траты энергии на продукцию и на обмен сопоставимы.

Важным показателем продуктивности биоценоза служит коэффициент использования ассимилированной энергии на рост: $K_2 = P/(P + R)$. В исследованных нами модельных озерах за три сезона K_2 был в пределах 0,43–0,63 (в среднем $0,51 \pm 0,03$, $C_v = 15\%$). Более низкие значения K_2 (0,36), полученные в исследованиях Н.Н. Хмелевой [1968], возможно, связаны с тем, что культивирование артемии проводилось при более высокой температуре (25 °С), чем в рассматриваемых нами популяциях (21–24 °С). Известно [Константинов, 1986], что у артемии коэффициент K_2 резко снижается с повышением температуры. Таким образом, у артемий из естественных популяций и в условиях культивирования K_2 довольно высок, учитывая тот факт, что в среднем для планктонного сообщества он равен 0,24 с колебаниями от 0,14 до 0,38 [Иванова, 1985], хотя в литературе для различных гидробионтов имеются данные и о более высоких его значениях — до 0,4–0,6 [Методы..., 1968].

Глава 7

ОЦЕНКА КАЧЕСТВА ЦИСТ АРТЕМИЙ И ИХ ПРОМЫСЕЛ

7.1. Экспериментальные исследования качества цист артемий

7.1.1. Количественные показатели вылупления науплиусов из планктонных и бентосных цист артемий в разные сезоны года

Из литературных источников известно [Browne et al., 1984], что количество вылупившихся науплиусов из цист определяется не столько генотипом, сколько факторами среды обитания рачков. Так, обнаружено [Lavens, Sorgeloos, 1987], что при ежесуточном кормлении рачков рисовыми и зерновыми отрубями по норме 15 % от сырой массы количество вылупленных этими самками цист увеличивается на 27 %. К тем же результатам пришли и другие ученые [Tackaert et al., 1987] при использовании в качестве корма живых водорослей. Согласно литературным данным [Versichele, Sorgeloos, 1980; Lavens, Sorgeloos, 1987a], на вылупление слабо влияет температура (испытывали при 20 и 28 °С) и сильно соленость (испытывали при 35, 90 и 180 ‰), максимальное вылупление науплиусов наблюдали при солености воды 90 ‰. Большое влияние на количество вылупившихся цист оказывает технология их заготовки. Наиболее качественными оказались цисты, собираемые с поверхности воды [Lavens, Sorgeloos, 1987a].

Стимулирующим фактором при продуцировании диапаузирующих (зимних) яиц артемий в природе обычно становится температурный фактор при сочетании с повышением концентрации солей. В нашем регионе массовое отмирание рачков и продуцирование цист происходят со второй половины августа и продолжаются до середины сентября.

Некоторая часть цист артемий, даже если их поместить в оптимальные для эмбрионального развития условия, остаются в состоянии диапаузы или обратимо прерванного метаболизма. Вероятно, этот механизм был сформирован как защитная реакция для существования популяции в резко меняющихся условиях жизни.

Как правило, заготовленные и хранящиеся цисты представлены двумя фракциями: находящиеся в диапаузе в неактивированном состоянии (dormancy) и в состоянии покоя, но уже активированные (quiescence). Для того чтобы произошло вылупление науплиусов из диапаузирующих яиц, они должны быть сначала активированы, в то время как вылупление из покоящихся яиц возможно при создании подходящих для инкубации условий. Проведенные нами исследования показали, что эти фракции хорошо

Таблица 33. Вылупление науплиусов из планктонных и бентосных цист в озерах в разные сезоны года, %
Table 33. Nauplii hatching from planktonic and benthonic cysts in lakes in different seasons of the year, %

Озеро	Дата	Цисты	
		планктонные	бентосные
<i>Зима</i>			
Большое Медвежье	26.02.2001	18,9	12,5
Филатово	28.02.2001	10,2	5,3
Актобан	28.02.2001	9,6	6,2
<i>M ± m</i>		12,9 ± 3,0	8,0 ± 4,6
<i>Весна</i>			
Большое Медвежье	19.04.2001	41,2	57,5
	03.05.2001	35,6	1,3
Малое Медвежье	26.04.2001	20	13
	03.05.2001	25,3	18,6
Ново-Георгиевское	21.04.2001	77,6	5,9
Невидим	25.04.2001	50	10,8
Требушинное	25.04.2001	27	2,3
Большое Курейное	25.04.2001	40	40
Ульжай	18.05.2002	17	30,8
Эбейты	18.05.2002	25	10,5
<i>M ± m</i>		35,9 ± 5,7	19,1 ± 2,5
<i>Лето</i>			
Эбейты	23.06.2001	7,2	5,1
	12.07.2001	8,5	6,3
	04.07.2002	21	7
Ново-Георгиевское	04.07.2002	7,1	5,5
Малое Медвежье	04.07.2002	19,9	18,2
Филатово	04.07.2002	30	23,1
Вишняковское	04.07.2002	18,6	16,2
Ульжай	04.07.2002	16,2	15,3
<i>M ± m</i>		15,6 ± 2,9	10,9 ± 2,5
<i>Осень</i>			
Невидим	19.10.1996	16,7	16,9
	24.10.2001	29,3	26
	16.11.2001	27,8	23
Филатово	18.10.1996	17,1	15,2
	15.11.2001	18,4	17,2
Окуневское	30.11.1998	45,5	39,3
Ульжай	22.11.1999	10,5	12
	16.11.2000	4,5	5,3
Эбейты	10.10.2001	3,1	2,2
	09.11.2002	27	19
	26.11.2002	27,2	26,3
Малое Медвежье	25.10.2001	21,4	19,3
	18.11.2001	11	8,9
Большое Медвежье	25.10.2001	14,7	13,2
	17.11.2001	22,4	23,6
Вишняковское	22.10.2001	4,6	2,3
Большое Курейное	14.11.2001	29	31,3
Гашково	13.11.2001	35,8	37,9
Требушинное	15.11.2001	24,9	26,1
Актобан	14.11.2001	32,8	33,8
Умрешево	16.11.2001	5,3	4,9
Ново-Георгиевское	18.11.2001	15,4	15,9
<i>M ± m</i>		19,6 ± 2,4	18,9 ± 2,3

различаются по цвету хориона. После 30-часовой инкубации вылупление науплиусов из светлоокрашенных цист составляло в среднем 96,6 % ($\sigma = 1,0$), из темноокрашенных — 5,1 % ($\sigma = 0,7$). Наличие или отсутствие темных маслянистых пятен на цистах почти не влияло на вылупление науплиусов. Таким образом, цисты с наиболее темной окраской хориона с весьма большой вероятностью являются диапаузирующими. Однако технологий по разделению этих фракций не существует.

Известно, что после активации цист вылупление науплиусов значительно увеличивается. В природных условиях активация цист происходит под действием низких зимних температур.

За все время исследований из цист, взятых непосредственно из водоемов (без хранения и искусственной активации), вылуплялось от 1,3 до 77,6 % науплиусов.

Проанализировав показатели вылупления бентосных и планктонных цист по сезонам года (табл. 33), можно сделать вывод, что самые низкие их значения наблюдаются зимой. Весной происходит резкое увеличение этого показателя как у планктонных, так и у бентосных цист. Вылупление цист, образованных в летнее время, находится на более низком уровне, чем у осен-

них, особенно у весенних цист. Показатели вылупления планктонных цист в весеннее время достоверно выше таковых в летнее и осеннее. Для бентосных цист достоверных различий не обнаружено. Для популяции этот показатель наиболее важен в весеннее время, когда формируется численность рачков 1-й генерации. Как видно из таблицы, вылупление планктонных цист в разных озерах колеблется от 17 до 77,6 % (в среднем 35,9 %), бентосных цист — от 1,3 до 57,5 % (19,1 %).

7.1.2. Определение оптимальных условий инкубации цист сибирских популяций артемий

7.1.2.1. Определение оптимальной солености

Для проведения инкубации на предприятиях аквакультуры, как правило, из-за удобства используется морская вода, соленость которой около 35 ‰. При отсутствии природной морской воды готовят раствор, состоящий из двух основных солей: NaCl и NaHCO₃, т.е. из пищевой неиодированной поваренной соли и соды. Для улучшения буферных способностей раствора и поддержания кислотности среды на оптимальном уровне во всех случаях используют 2 г/л соды. В отношении концентрации NaCl существуют разногласия. Некоторые исследователи [Богатова, 1980; Воронов, 1986; Гусев, 1991] рекомендуют применять раствор, приближенный по солености к морской воде, т.е. NaCl в концентрации 30–35 г/л. В других публикациях [Manual..., 1986] рекомендована более низкая концентрация NaCl, равная 5 г/л. Однако известно [Clegg, 1964], что соленость окружающей среды влияет на внутреннее осмотическое давление в развивающихся цистах.

Показано [Dutrieu, 1960; Clegg, 1964; Manual..., 1986], что цисты артемий содержат значительное количество углеводов в виде трегалозы (17 % от массы). К моменту вылупления науплиуса содержание трегалозы опускается почти до нуля. В процессе аэробного метаболизма основная часть трегалозы превращается в источник энергии — гликоген и глицерин, который аккумулируется внутри наружной кутикулярной мембраны цисты. С повышением солености воды процесс окисления трегалозы сильно замедляется и вместе с этим снижается синтез гликогена, а синтез глицерина резко увеличивается. Повышение уровня этого очень гигроскопичного компонента приводит в дальнейшем к впитыванию эмбрионом воды через наружную кутикулярную мембрану. Осмотическое давление в мембране повышается, достигая критического уровня, и происходит «разрыв» оболочки. Другими словами, метаболизм цист артемий, предшествующий разрыву оболочки, является трегалозо-глицериновой гиперосмотической регулирующей системой. Таким образом, чем выше соленость воды, тем больше глицерина образуется, тем продолжительнее период разрыва оболочки и вылупления, тем меньше запасов энергии содержат науплиусы.

Таким образом, необходимо найти минимальную соленость инкубационной среды, при которой процент вылупления для местных популяций был бы наибольшим. Для этого проведено несколько экспериментов на свежесобранных, неактивированных цистах. Во всех опытах в инкубаци-

онные растворы была добавлена сода в концентрации 2 г/л. Для оценки достоверности результатов подсчет велся в 10-кратной повторности.

В первом эксперименте изучалось влияние NaCl в концентрациях 0 (дистиллированная вода), 1, 5, 10, 20, 35 г/л, во втором — влияние NaCl в концентрациях 5, 15 и 30 г/л, в третьем — влияние NaCl в концентрациях 5 и 30 г/л. Результаты эксперимента представлены в табл. 34.

Анализ данных первого эксперимента показал, что вылупление науплиусов возможно даже в дистиллированной воде (с добавлением соды — 2 г/л), однако данный показатель в этих условиях — самый низкий — 6,8%. Низкое вылупление (1 г/л) наблюдалось также при концентрации NaCl. Различия при этих двух соленостях были недостоверны. Увеличение концентрации NaCl до 5 г/л приводит к увеличению вылупления по сравнению с двумя первыми концентрациями в 3,8–4,9 раза. Последующее увеличение солености среды приводило, как правило, к постепенному увеличению количества вылупившихся науплиусов. При этом различия по этому показателю между концентрациями NaCl от 5 до 35 г/л оказались недостоверными. Самые высокие значения вылупления отмечены при солености 35 г/л (40,1%).

Во втором эксперименте, когда испытывалось влияние трех концентраций NaCl, опыты проводили при температуре 22 и 25 °С. В первом

Таблица 34. Вылупление науплиусов при разной солености инкубационной среды, %

Table 34. Percentage of nauplii hatching at different salinity of incubatory environment, %

Номер опыта	Озеро	Концентрация NaCl, г/л	<i>t</i> , °С	<i>M</i> ± <i>m</i> , %	<i>C_v</i> , %	Различия недостоверны с концентрациями NaCl, г/л
1	Медвежье	0	25	6,8 ± 1,2	42	1
		1	25	8,9 ± 1,4	39	0
		5	25	33,4 ± 1,9	14	10, 20, 35
		10	25	31,5 ± 0,8	7	5, 20, 35
		20	25	37,8 ± 1,0	7	5, 10, 35
		35	25	40,1 ± 2,4	14	5, 10, 20
2	Медвежье	5	22	40,0 ± 1,2	7	
		15	22	36,4 ± 1,2	8	
		30	22	23,8 ± 0,9	10	
		5	25	36,7 ± 0,8	6	15
		15	25	37,7 ± 0,9	6	5
		30	25	33,0 ± 1,0	7	
3	Медвежье	5	25	32,0 ± 5,4	41	30
		30	25	31,5 ± 0,4	3	5
	Невидим	5	25	77,8 ± 1,2	4	30
		30	25	72,9 ± 0,6	2	5
	Невидим	5	22	76,9 ± 0,8	3	
		30	22	68,1 ± 0,6	2	
	Большое Яровое	5	25	58,9 ± 0,9	4	
		30	25	52,2 ± 1,0	5	

случае происходило достоверное снижение вылупления с увеличением концентрации NaCl — от 40,0 % (при 5 г/л) до 23,8 % (при 30 г/л), во втором эти изменения были не столь существенны — от 36,7 % (при 5 г/л) до 33,0 % (при 30 г/л).

В третьем эксперименте, когда испытывали влияние двух концентраций NaCl, опыты проводили с цистами из трех разных популяций при одинаковой температуре — 25 °С, а также с цистами одной популяции, но при температуре 22 и 25 °С. В первом варианте опыта с разными популяциями оказалось, что науплиусы из цист оз. Медвежье почти одинаково вылуплялись при обеих концентрациях NaCl, из оз. Невидим этот показатель был выше при низкой концентрации, однако эти различия недостоверны. Науплиусы из цист популяции оз. Большое Яровое вылуплялись достоверно лучше при концентрации NaCl 5 г/л. Во втором варианте опыта с цистами из популяции оз. Невидим этот показатель был выше при обеих исследуемых температурах при концентрации NaCl 5 г/л, однако различия достоверны были только при температуре 22 °С.

Таким образом, можно заключить, что при отсутствии морской природной воды для инкубации цист артемий в целях экономии лучше использовать раствор солей: 5 г/л NaCl и 2 г/л NaHCO₃, поскольку увеличение концентрации NaCl в растворе существенно не влияет на вылупление науплиусов, а в некоторых случаях даже снижает.

7.1.2.2. Определение оптимальной температуры инкубации

В природе вылупление науплиусов начинается при прогреве воды до 4–5 °С. Большинство исследователей рекомендуют поддерживать температуру в пределах 25–30 °С [Воронов, 1986; Manual..., 1986], мотивируя это тем, что при температуре ниже 25 °С темп вылупления науплиусов замедляется, а выше 33 °С метаболизм необратимо останавливается. Е.Е. Гусев [1991] на основании опытов свидетельствует, что лучшие результаты инкубации наблюдаются при температуре 30–31 °С: вылупление происходит быстрее и бывает более интенсивным. И.Б. Богатова [1980] отмечает, что при массовом получении науплиусов на рыбхозах (по причине климатических особенностей регионов России) температура инкубационного раствора находилась, как правило, в пределах 15–26 °С.

В экспериментах испытывали влияние трех типов температур на вылупление: ниже общепринятого оптимума, в его пределах и выше оптимума (табл. 35).

В первом варианте опытов сравнивали результаты инкубации при температуре 21 и 29 °С (цисты оз. Медвежье), 23 и 27 °С (сухие цисты оз. Большое Яровое), 24 и 28 °С (цисты озер Казахстана). В первых двух случаях результат был лучше при более низкой температуре. В третьем случае анализ данных 14 популяций показал, что вылупление науплиусов при увеличении температуры среды может как увеличиваться, так и снижаться. В целом по всем озерам за 24 ч инкубации оно почти одинаково (40,5 и 41,2 %), за 30 часов различия несколько больше (44,8 и 43,0 %).

Таблица 35. Вылупление науплиусов при разной температуре инкубационной среды, %

Table 35. Nauplii hatching at different temperature of incubatory environment, %

Озеро	t, °C	Время инкубации, ч	
		24	30
Невидим	29	60,8	62,6
	31	36,5	38,1
Медвежье, проба:	1	21	49,7
		29	33,4
	2	25	50,0
		29	34,5
Ульжай	25	35,5	
	29	29,7	
Большое Яровое, сухие цисты	23	77,0	
	27	73,1	
<i>Озера Казахстана</i>			
Неизвестное озеро:	№ 1	24	10,2
		28	19,4
№ 2	24	50,4	
	28	48,2	
№ 3	24	20,4	
	28	17,5	
№ 4	24	40,1	
	28	39,6	
№ 5	24	92,4	
	28	91,4	
№ 6	24	37,2	
	28	39,4	
№ 7	24	52,5	
	28	74,9	
№ 8	24	32,5	
	28	24,5	
№ 9	24	35,9	
	28	24,7	
№ 10	24	44,0	
	28	49,0	
№ 11	24	39,0	
	28	48,4	
№ 12	24	58,8	
	28	49,2	
№ 13	24	49,8	
	28	49,1	
№ 14	24	3,9	
	28	1,5	

Во втором варианте опытов проведено сравнение всхожести цист из двух популяций (озер Медвежье и Ульжай) при температуре 25 и 29 °C. В обоих случаях показатели вылупления были выше при температуре 25 °C.

В третьем варианте испытывали влияние близких высоких температур — 29 и 31 °C (цисты оз. Невидим). Оказалось, что при температуре 31 °C результат инкубации снижается в 1,7 раза.

Таким образом, проведенные исследования позволяют заключить, что для сибирских популяций артемий более благоприятна для инкубации температура воды от 21 до 25 °C. При этом надо учесть, что при более низких температурах (21–23 °C), поскольку происходит задержка темпа вылупления (развития эмбрионов), сроки инкубации лучше продлить до 30 ч.

7.1.2.3. Изучение влияния интенсивности света

Освещение цист, по крайней мере в течение первых часов после их полной гидратации, является одним из главных факторов для получения максимального вылупления науплиусов [Manual..., 1986]. Оптимальная интенсивность света для разных популяций различна и определяется толщиной [Vanhaecke et al., 1981] и цветом оболочки цист [Gilchrist, Green, 1960]. Об этом свидетельствует тот факт, что у декапсулированных цист пороговая интенсивность света значительно снижается, например для цист из залива Сан-Пабло — от 100–500 до 20–100 лк [Vanhaecke et al., 1981]. В методиках по инкубации рекомендуют

для различных популяций различна и определяется толщиной [Vanhaecke et al., 1981] и цветом оболочки цист [Gilchrist, Green, 1960]. Об этом свидетельствует тот факт, что у декапсулированных цист пороговая интенсивность света значительно снижается, например для цист из залива Сан-Пабло — от 100–500 до 20–100 лк [Vanhaecke et al., 1981]. В методиках по инкубации рекомендуют

использовать интенсивность света, равную как 1000 [Lavens, Sorgeloos, 1987a, б], так и 2000 лк [Manual..., 1986].

Чтобы проверить, какая интенсивность света более подходит для местных популяций, в основном имеющих толстую оболочку цист, провели опыты с двумя режимами освещенности — 1000 и 2000 лк.

Опыты, проведенные в нескольких повторностях, показали, что вылупление науплиусов при повышенной освещенности составляло $45,0 \pm 3,7\%$ ($C_v = 20\%$), при пониженной освещенности — $31,9 \pm 1,7$ ($C_v = 13\%$). Различия оказались достоверными на высоком уровне значимости ($p \leq 0,009$).

Таким образом, для улучшения показателей инкубации необходимо обеспечивать интенсивное освещение порядка 2000 лк.

7.1.3. Определение эффективности вылупления науплиусов артемий

Эффективность вылупления (ЭВ) — это число науплиусов, получаемых из 1 г сухих цист, если инкубация проходит при стандартных условиях (24–48 ч, раствор NaCl — 5–35 г/л, NaHCO₃ — 2 г/л, температура 25–29 °С, минимум 1000 лк освещения, pH 8–8,5). Средние значения ЭВ для артемий разных географических рас находятся в пределах 130–270 тыс. экз./г. Лучшая зафиксированная продукция — 300–330 тыс. науплиусов/г цист [Manual..., 1986]. Этот критерий дает представление о чистоте пробы цист и их всхожести и зависит от размеров цист, т.е. чем больше цисты по размерам, тем их меньше в 1 г вещества.

Нами изучена ЭВ цист из трех географических мест: Алтайский край (Большое Яровое), Курганская область и Казахстан (табл. 36).

Число цист в 1 г сухого вещества в изученных популяциях было в пределах 116–199 тыс. экз., что было ближе к нижней границе средних значений для разных географических рас. Это можно объяснить более крупными размерами цист сибирских популяций и особенно цист из Казахстана, число цист в этих популяциях — наименьшее. Эффективность вылупления была в пределах 111–168 тыс. науплиусов/г сухих цист при вылуплении более 75 % и всего 35,5 тыс. науплиусов/г сухих цист при вылуплении 30,6 %. Таким образом, эта величина находится в очень сильной зависимости от качества заготовленных цист.

Таблица 36. Эффективность вылупления науплиусов из цист разных мест обитания

Table 36. Efficiency of nauplii hatching from cysts from different places of habitat

Источник цист артемий	ЭВ, тыс. науплиусов/г сухих цист	Вылупление, %	Число цист, тыс. экз./г сух. вещества
Оз. Большое Яровое	153	87,6	175
Озера Курганской области	111–168	74,5–84,8	168–199
Озера Казахстана	35,5	30,6	116

7.1.4. Определение темпа вылупления

Темп вылупления (ТВ) свидетельствует о периоде времени от начала инкубации (гидратации цист) до освобождения науплиусов от оболочек (вылупление). Важность определения этого показателя связана с тем, что науплиусы артемий используются как стартовый корм для личинок рыб и ракообразных. Науплиусы артемий очень быстро растут, в связи с этим размеры их могут выйти за пределы кормовой доступности, поэтому желательно снимать продукцию как можно в более ранние сроки после максимального вылупления (T_{90} , см. ниже). Из литературных источников известно [Manual..., 1986], что максимальное вылупление науплиусов у разных популяций артемий наблюдается через 18–42 ч от начала инкубации, поэтому желательно экспериментально определить T_{90} .

При изучении темпа вылупления во внимание принимали следующие интервалы времени: T_0 — инкубации до появления первых свободноплавающих науплиусов (для разных популяций, как правило, равно 14–20 ч); T_{10} — инкубации до появления 10 % науплиусов от их суммарного числа (в основном равно 15–21 ч); T_{90} — инкубации до появления 90 % науплиусов от их суммарного числа (в основном равно 20–37 ч); $T_s = T_{90} - T_{10}$ — мера синхронности выклева.

Лучшие зафиксированные результаты $T_s = 4,4–5,0$ ч, средние — в пределах 5,3–10,0 ч [Manual..., 1986].

Известно, что с увеличением температуры метаболические процессы в организмах ускоряются, поэтому следует ожидать, что ТВ будет существенно различаться в зависимости от температуры инкубационной среды.

Для выяснения влияния температуры опыты проводили в двух вариантах: в первом сравнивали ТВ при 22 и 25 °С, во втором — при 25 и 28 °С (рис. 78).

В обоих вариантах даже небольшое снижение температуры (3 °С) приводило к замедлению темпа вылупления. Так, T_0 и T_{10} было на 1–3 ч больше в среде с меньшей температурой. Различия в T_{90} были более существенны и составляли 3–4 ч (табл. 37). Важный для производства живых кормов показатель синхронности выклева T_s находился в пределах 5–10 ч и был меньше при более высокой температуре: разница составила 1–3 ч.

Таблица 37. Показатели темпа выклева цист (ч) трех разных популяций при разной температуре инкубационной среды

Table 37. Parameters of hatching rate (hours) in three different populations at different temperature of the incubatory environment

Источник цист	t , °С	T_0	T_{10}	T_{90}	T_s
Оз. Медвежье	22	10	11	20	9
	25	7	8	16	8
Оз. Солёный Кулат	25	10	12	22	10
	28	9	11	18	7
Малые озера Алтайского края	25	8	9	15	6
	28	6	7	12	5

Таким образом, снижая температуру инкубационной среды до 21–23 °С, можно увеличить вылупление науплиусов из цист местных популяций артемий, однако при этом проигрываем в синхронности вылупления, которая является одним из важных показателей качества цист.

Сравнительный анализ показателей темпа выклева науплиусов из цист, собранных

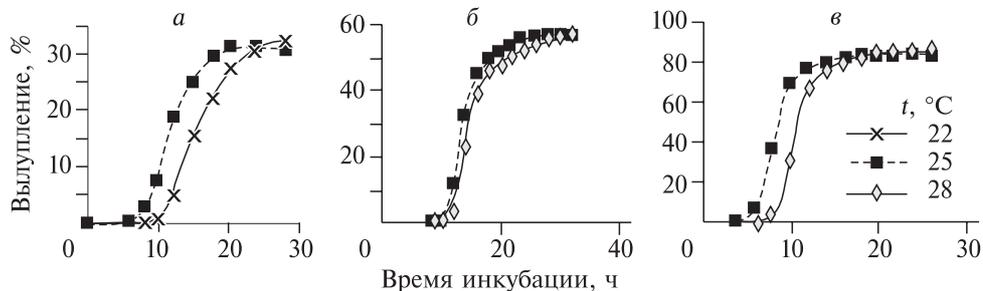


Рис. 78. Темп выклева цист артемий при разной температуре.

Цисты: а — неактивированные из оз. Медвежье (Курганская обл.), б — из оз. Солёный Кулат (Челябинская обл.), в — из малых озёр Алтайского края.

Fig. 78. Rate of Artemia cysts hatching at different temperature.

Cysts: a — inactivated from Medvejie Lake (Kurgan region), б — from Soleniy Kulat Lake (the Chelyabinsk region), в — cysts from small lakes of Altai territory.

из разных популяций (Медвежье, Солёный Кулат, малые озера Алтайского края) при одинаковой температуре (25 °С) показал, что существует значительный разброс показателей (T_0 — от 7 до 10; T_{10} — от 8 до 12; T_{90} — от 15 до 22; T_s — от 6 до 10), а каждой популяции свойствен свой темп выклева. Этот факт свидетельствует о необходимости определения темпа выклева для каждой популяции артемий при промышленном использовании цист.

7.1.5. Методы активации цист

Цисты артемий, собранные в осенний период, как правило, характеризуются низким вылуплением науплиусов. Они находятся в состоянии диапаузы, когда развитие эмбриона приостанавливается на стадии гастрюлы. Только после активации возобновляется их развитие.

Активация цист — главный момент биотехники получения науплиусов артемий. В литературе имеются данные по влиянию на активацию цист таких факторов, как свет [Vanhaecke et al., 1981], постоянное магнитное поле [Танеева, Долгопольская, 1974], ионизирующая радиация [Metalli, Ballardin, 1972], ультрафиолетовые лучи [Богатова, 1980; Nimura, 1968], низкая температура [Воскресенский, Хайдаров, 1967; Воронов, 1976; Богатова, 1980; Vanhaecke, Sorgeloos, 1982], перетирание яиц с песком [Богатова, 1980], повторяющиеся циклы гидратации-дегидратации [Lavens et al., 1986], химические вещества, входящие в состав инкубационного раствора [Воронов, 1976, 1984; Богатова, 1980; Sato, 1966; и др.] и др.

Действие некоторых факторов повышало вылупление науплиусов, например в опытах с бурой, выклев колебался от 9 до 43 %, действие ацетона повышало вылупление науплиусов на 15 %, питьевой соды — на 13 %, проводка цист через пресную и солёную воду (10%-й раствор Na_2SO_4) — на 16–19 %, механическое перетирание с песком — на 13–20 % [Богатова, 1980]. Некоторые факторы оказывали отрицательное влияние на результат инкубации, как, например, ультрафиолетовое излучение.

Результаты этих опытов показали, что испытуемые реагенты не позволяют достигнуть требуемого уровня вылупления науплиусов из цист. В природных условиях активация цист происходит в осенне-зимний период, о чем свидетельствует обильное вылупление науплиусов из цист, собранных ранней весной. В основе одного из способов активации цист лежит имитация природных условий.

7.1.5.1. Хранение цист при отрицательной температуре

Было проведено три эксперимента. Первый (1995–1996 гг.) показал, что замораживание в морозильнике (при температуре от -18 до -25 °С) дегидратированных в насыщенном рассоле NaCl чистых цист через месяц повышает вылупление науплиусов на 8–30 % от исходных значений, через 4 мес — на 43–50 %, через 6 мес — на 70 % [Литвиненко и др., 1996].

Второй эксперимент проведен в 2000–2001 гг. Свежесобранные цисты из разных популяций в осенний период имели различное вылупление науплиусов — от низкого до высокого: в оз. Ульжай — 5 %, в озерах Вишняковское, Воскресенское и

Таблица 38. Показатели вылупления науплиусов из цист при активизирующем действии холода и перекиси водорода

Table 38. Parameters of nauplii hatching from cysts at action of cold and peroxide of hydrogen

Озеро	Дата анализа	Вылупление (%) с активацией	
		холодом (-18 °С)	H ₂ O ₂ (30 мин)
Медвежье	07.12.00	31,0 (0)	51,6
	20.12.00	36,8 (13)	53,2
	03.01.01	40,2 (27)	54,0
Невидим	16.01.01	46,0 (40)	58,3
	07.12.00	72,6 (0)	79,0
	16.01.01	80,7 (40)	89,5
Ново-Георгиевское	07.12.00	55,4 (0)	76,2
	16.01.01	61,8 (40)	90,6
Требушинное	07.12.00	55,9 (0)	78,1
	16.01.01	66,8 (40)	80,9
Вишняковское	07.12.00	21,9 (0)	65,3
	16.01.01	17,6 (40)	56,3
Актобан	07.12.00	79,7 (0)	86,3
	16.01.01	81,0 (40)	87,9
Филатово	07.12.00	64,6 (0)	77,5
	16.01.01	71,3 (40)	85,7
Воскресенское	07.12.00	29,3 (0)	79,5
	16.01.01	49,9 (40)	73,2
Ульжай	06.11.00	4,5 (0)	22,3
	03.01.01	16,7 (48)	28,9
	15.01.01	20,5 (60)	40,3

Примечание. В скобках — число дней от начала опыта.

Note. In brackets — quantity of days from the beginning of experience.

Медвежье — 22–31 %, Ново-Георгиевское и Требушинное — 55–56 %, Филатово, Невидим, Актобан — 65–80 %.

Для активации холодом эти цисты помещали в морозильную камеру при температуре -18 °С. Наблюдения за изменением вылупления науплиусов проводили в течение 40–60 сут. Поскольку цисты изначально были разного качества, то и активация их холодом происходила по-разному (табл. 38). Однако обобщающий анализ этих данных позволил сделать заключение, что через каждые 10 сут хранения цист в морозильнике (при температуре -18 °С) выклев науплиусов увеличивается на 2,6 %, за исключением некоторых проб, например собранных из оз. Вишняковское, где вылупление науплиусов со временем уменьшилось.

Активация цист возможна и при температуре от 0 до 5 °С. В этом случае очень важно соблюсти определенную влажность цист, так как излишняя вода в

них или ее недостаток не позволяет цистам выйти из диапаузы. Для этого цисты выдерживают в 10–12%-м растворе NaCl 1,5–2,0 ч, затем помещают в мешки из газа № 32, которые укладывают в деревянные ящики или полиэтиленовые мешки. Ящики закрывают крышками, а мешки завязывают. В таких условиях активация яиц происходит через 60–80 сут, а выклев достигает 80–90 % [Воронов, 1976].

Активация дегидратированных в рассоле NaCl цист холодом происходит также и при хранении их в естественных зимних условиях при температуре от –10 до –25 °С в мешках под навесом. По нашим данным, вылупление науплиусов из цист при этом за 4 холодных месяца (в условиях Сибири) повышалось от исходных 30 до 60–80 %.

Надо отметить, что активации холодом дегидратированных цист с влажностью меньше 10 % не происходит.

Для определения наилучшего режима хранения цист и одновременной их активации проведен эксперимент. Цисты, собранные в ноябре 2001 г. на оз. Большое Медвежье, первоначально имели «всхожесть» 18 %. Они были заложены на хранение при двух режимах солености и температуры. Всего имелось четыре варианта:

1 — концентрация NaCl 150 г/л, температура 5 °С; 2 — соответственно 150 г/л и –15 °С; 3 — 280 г/л и 5 °С; 4 — 280 г/л и <–15 °С.

Эксперимент длился 6 мес. Результаты эксперимента представлены на рис. 79.

Сравнительный анализ данных эксперимента показал, что активация цист в первом варианте произошла наиболее успешно, несколько ниже результаты в варианте 3, в вариантах 2 и 4 они самые низкие. Между вариантами 1 и 2, 1 и 4, 2 и 3 различия достоверны.

Таким образом, для неактивированных цист температура хранения должна быть около 5 °С. Цисты лучше помещать в раствор NaCl с концентрацией 150 г/л.

7.1.5.2. Активация цист перекисью водорода

При развитии эмбриона от гастролы до науплиуса происходят интенсивные окислительно-восстановительные процессы, при этом эмбрион нуждается в большом количестве кислорода. Обогащения среды кислородом в молекулярной форме недостаточно, поэтому возникает необходимость использования его более активной формы в виде перекиси водорода (H₂O₂). Разработаны два способа обработки им цист [Богатова, 1980; А. с. 712065..., 1980]: воздействие 3%-й перекисью водорода до инкубации и инкубация цист в 0,5–3,5%-м растворе поваренной соли с добавлением 1–3 мг/л 3%-й перекиси водорода. По данным И.Б. Богатовой и З.И. Шмаковой [А. с. 712065..., 1980], оба метода позволяют повысить «всхожесть» сухих цист от исходных 3–5 до 60–80 %.

Наши исследования [Инструкция..., 2000] показали, что перед инкубацией влажные (дегидратированные в рассоле) и замороженные цисты желательно предварительно прогреть при комнатной температуре в течение суток. Дальнейшее выдерживание их в теплой атмосфере может привести

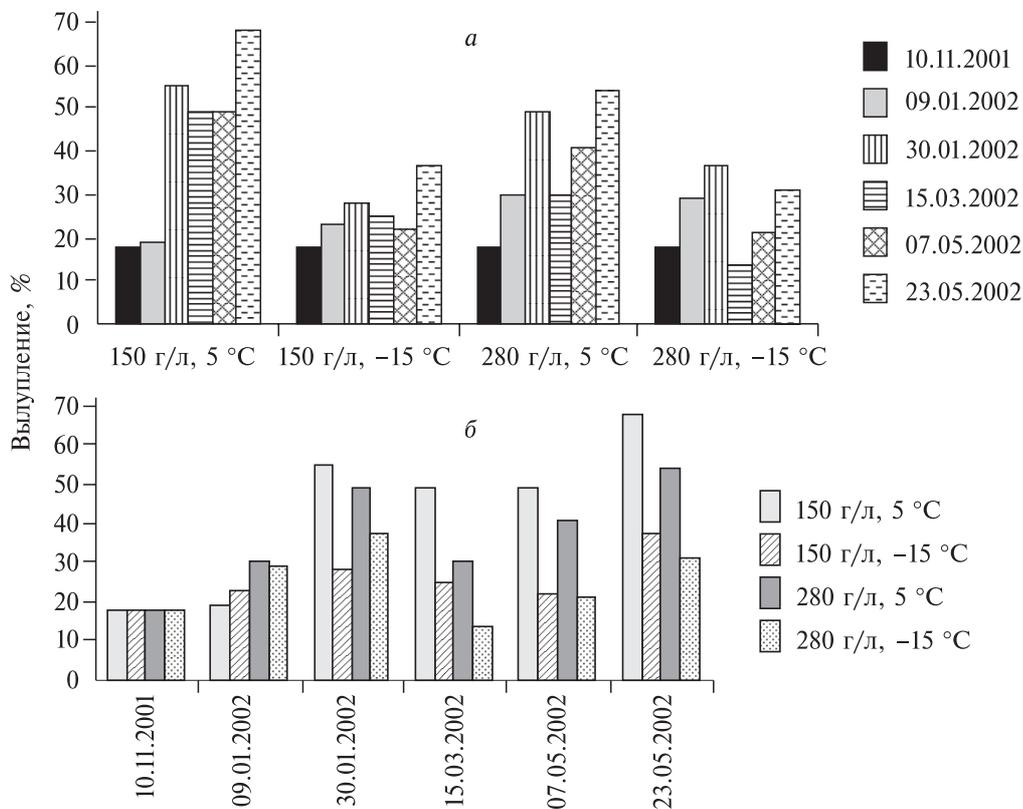


Рис. 79. Результаты эксперимента по выявлению условий хранения цист.

Fig. 79. Results of experiment on revealing of cyst storage conditions.

к некоторому снижению выклева. Сухие же цисты, хранимые при отрицательных температурах, не обязательно выдерживать при комнатной температуре, «всхожесть» их как в первые сутки, так и в последующие дни прогрева менялась незначительно.

Многочисленные опыты по активации с использованием перекиси водорода (табл. 39) показали, что оптимальное время воздействия свежего 3%-го раствора перекиси водорода составляет 15–20 мин, увеличение и снижение этого времени уменьшает вылупление науплиусов. Анализ всех имеющихся данных с перекисью водорода показал, что «всхожесть» цист редко достигает таких высоких значений, которые приводят И.Б. Богатова и З.И. Шмакова [А. с. 712065..., 1980]. В основном при действии перекиси водорода вылупляемость в среднем по всем имеющимся данным (см. прил. 55) увеличивалась в 2,3 раза (в среднем на 26%), а не в 20 раз, как указывают вышеупомянутые авторы.

Однако надо отметить, что при более низком вылуплении, которое наблюдается, как правило, у цист из летних и свежих осенних выбросов, активация перекисью более эффективна (см. прил. 56). Если начальная

«всхожесть» меньше 10 %, то активация перекисью позволяет увеличивать этот показатель в среднем на 37,2 %, или в 10,4 раза. При начальной «всхожести» 10–20 и 20–30 % активация перекисью позволяет увеличивать вылупление на 38,1 %, или соответственно в 3,2 и в 2,6 раза. С увеличением начальной «всхожести» последовательно уменьшается эффективность действия перекиси водорода. Эффективность активации (разность между опытными и контрольными значениями процента вылупления) в градациях до 40 % (I–IV) в основном достоверно отличается от градаций этого показателя более 40 % (V–IX).

Таблица 39. Вылупление науплиусов из цист, собранных из 3 мест обитания, при разной продолжительности действия 3%-й перекиси водорода

Table 39. Nauplii hatching from cysts, collected from 3 places of habitat at different duration of action of 3 % peroxide of hydrogen

Время действия перекиси водорода, мин	Озеро			Оз. Медвежье*, проба	
	Филатово	Невидим	Медвежье	1	2
0 (контроль)	17,1	32,5	35,4	66,9	50,7
10	60,1	48,9	38,9	72,1	50,9
15	65,3	71,5	47,2	73,2	52,6
30	62,5	70,6	52	69,1	31,7
45	54,5	68,4	49,1	70,3	32
60	54,3	64,3	48,3	68,2	32,7

* Цисты прошли активацию холодом. Жирным шрифтом обозначены максимальные показатели.

* Cysts have passed activation by a cold, are printed with bold type the maximal parameters.

7.2. Современное состояние запасов цист артемий и их коммерческий промысел в Западной Сибири с 2000 по 2004 г.

7.2.1. Запасы цист артемий и результаты их заготовки

Промысел цист артемий в Западной Сибири ведется с начала 1970-х годов. В период с 1978 по 1994 г. в Алтайском крае в оз. Большое Яровое ежегодная заготовка цист артемий увеличилась от 13,6 до 269,0 т [Ясученя, 2004]. В Тюменской области за этот период отмечены только два факта заготовки на оз. Сиверга — в 1978 и 1989 гг. в объеме около 25–35 т. Общие запасы цист, определенные в 1989 г. на оз. Медвежье Курганской области, составили 156 т, однако официально заготовку на озерах Курганской и Омской областей до 1995 г. не проводили.

За последнее десятилетие цисты артемий, заготовленные в водоемах юга Западной Сибири, обеспечивают стартовым кормом почти все рыбноводные хозяйства страны, кроме того, значительная их часть отправляется за границу. До 2000 г., согласно литературным данным [Новоселова и др., 2000], общие запасы цист на перспективных водоемах Алтайского края оценивались в разные годы от 0,8 до 3,8 тыс. т.

Динамика заготовки цист артемий с 2000 по 2004 г. (на основании данных официальной статистики) представлена в прил. 57.

В целом по всему региону в 2000 г. в заготовке цист участвовало 16 организаций. На 22 озерах общей площадью 62 925 га добыто максимальное за весь период количество цист — 915 т (53 % квоты) в сырой массе.

В 2001 г. в промысле участвовало наибольшее за рассматриваемый период число организаций — 21. На 30 озерах общей площадью 70 806 га выловлено 865 т (47 % квоты). В 2002 г., из-за снижения коммерческого интереса к запасам российских цист (в результате большого урожая цист на Великом Соленом озере в штате Юта, США), уменьшилось как число организаций-заготовителей (до 9), так и число озер, используемых в промысле (до 12). В итоге заготовлено 684 т (52 % квоты). В 2003 г. на 9 озерах общей площадью 52 420 га поймано 826 т цист, что составляло 67 % от выделенной квоты. В 2004 г. на 17 озерах общей площадью 58 168 га заготовлено 893 т цист, или 58 % от выделенной квоты.

В целом за 5-летний период разведанные годовые запасы цист колебались в пределах 3338–7485 т и в среднем составляли 4856 т. Уровень изменчивости этого признака достаточно велик ($C_v = 32\%$).

За указанный период показатели ОДУ находились в пределах 1571–1976 т (в среднем 1825 т), объемы фактически заготовленного сырья — 684–915 т (837 т). Уровень изменчивости этих показателей (C_v), равный соответственно 9 и 11 %, относится к среднему и, вероятно, больше подходит для заблаговременного прогноза вылова беспозвоночных, чем размер разведанных запасов ($C_v = 32\%$) и объемы выделенных квот ($C_v = 17\%$).

Промысел цист находится в тесной зависимости от потребностей рынка. В приложении 58 показано, что в 2000 и 2001 гг., когда в мире наблюдался дефицит цист артемий, заготовка велась наиболее активно. Интерес к данному биоресурсу сопровождался поиском новых резервов, что привело к увеличению разведанных запасов в 2002 г. Это произошло за счет как открытия новых артемиевых водоемов, так и обнаружения дополнительного резерва запасов — бентосных цист. Однако в этом же году заготовка оказалась минимальной из-за проблем со сбытом сырья. В последующие годы объемы заготовки цист вышли на стабильный уровень более 800 т.

На рис. 80 видно, что среднестатистические объемы заготовки цист почти в 6 раз ниже общих разведанных запасов и в 2 раза ниже ОДУ. Различия между ОДУ и объемами заготовленного сырья можно объяснить, помимо интересов рынка, еще и недостаточной организацией заготовки, особенно на мелководных водоемах, а также проблемами со сбором бен-

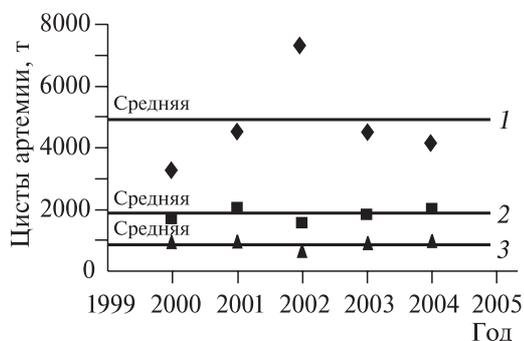


Рис. 80. Тренды показателей ОДУ, запасов цист и результатов промысла цист артемий.

1 — общие запасы цист; 2 — ОДУ; 3 — объем заготовленного сырья.

Fig. 80. Trends of parameters the TAC (total available catch), stocks of cysts and results of Artemia cysts craft.

1 — total stocks of cysts; 2 — total available catch; 3 — volume of caught craft.

тосных цист, объем которых учитывается при определении общих запасов и ОДУ.

В прил. 59 приведены промысловые водоемы Сибири с объемами ежегодных заготовок за 5-летний период. Из 37 приведенных в списке водоемов наиболее важными в промысловом отношении являются Большое Яровое и Кулундинское в Алтайском крае, Эбейты в Омской области, Большое и Малое Медвежье в Курганской. В среднем с 1 га площади всех в целом озер добывается 13 кг/га цист в сырой массе при общих запасах 80 кг/га, что в соответствии с представлениями некоторых исследователей [Persoone, Sorgeloos, 1980] свидетельствует об относительно высоком уровне продуктивности озер.

7.2.2. Сравнительный анализ промысла нынешнего и предыдущего пятилетия

Промысел цист артемий за последние 5 лет значительно вырос (см. прил. 60). Почти вдвое увеличилась акватория озер, на которой велась добыча цист, в основном за счет вовлечения в регулярный промысел новых водоемов и в особенности самого крупного по площади оз. Кулундинское. При этом общие разведанные запасы выросли только наполовину, объем заготовки — на 60 %, ОДУ цист — только на 30 %. Это объясняется тем, что в последнее пятилетие в заготовке эксплуатировались не только высокопродуктивные озера, как, например, Большое Яровое, но и озера средней продуктивности, а также высокопродуктивные мелководные водоемы с большой долей проблематичных для промысла бентосных цист. По этой же причине удельный объем заготовки цист снизился с 17 до 13 кг/га, удельная продуктивность озер — с 135 до 80 кг/га.

7.2.3. Прогноз общих допустимых уловов цист артемий

Существующие в Российской Федерации методы управления ресурсами гидробионтов основаны на определении их общих запасов (с годичной заблаговременностью), доли изъятия и получении разрешения на заготовку после предварительного прохождения государственной экологической экспертизы. Для короткоциклового организма (продолжительность генерации рачков артемий не более 2 мес), а также цист артемий, которые в мелководных озерах, как правило, выбрасываются на берег и быстро гибнут, такой метод управления нерационален и неэффективен, поэтому были предложены два способа управления водными биоресурсами: усовершенствованный традиционный метод определения ОДУ, учитывающий запасы бентосных цист и регламентирующий летнюю заготовку, и совершенно новый, разработанный совместно с бельгийскими и американскими учеными, основанный на недопущении снижения плотности популяций артемий ниже определенного минимального биологически приемлемого уровня. Все эти методики хорошо описаны в литературе [Литвиненко и др., 2002, 2004, 2005]. Коротко представим суть этих методик.

7.2.3.1. Традиционная методика

Методика разработана группой алтайских ученых [Соловов, Студеникина, 1990; Студеникина, 1991; Евстигнеев и др., 1997] в 80–90-х годах прошлого столетия. Суть ее заключалась в определении общих запасов цист на основе гидробиологических исследований в период летне-осенней генерации артемий (середина — конец августа) — для предварительного прогноза и в период отмирания рачков (в октябре) — для уточняющего или окончательного прогноза. При этом в предварительном прогнозе учитывались цисты, находящиеся в толще воды и в овисаках самок, в окончательном — дополнительно в береговых выбросах.

7.2.3.2. Усовершенствованная традиционная методика

Главные отличия усовершенствованной традиционной методики [Литвиненко и др., 2002] от старой заключаются в том, что:

— предусматривается дополнительно выдача предварительного прогноза уловов и обоснование промысла в рамках этого прогноза в летнее время (с июня по сентябрь);

— предварительный прогноз уловов для конкретного промыслового озера базируется на статистическом значении среднего объема общих промысловых запасов цист за последние 3–5 лет, средней биомассы цист в предыдущие годы, численности весенней генерации и сложившегося тренда условий формирования промысловых запасов в год расчета ОДУ;

— в состав общих запасов цист в озере помимо планктонных, береговых и цист в овисаках самок вводятся бентосные цисты.

Подсчет общих запасов цист проводится по четырем составляющим:

а) запас свободноплавающих цист (B_1 , в тоннах сырой массы) определяется по формуле

$$B_1 = V_1 \cdot N_1 \cdot m,$$

где V_1 — объем «жилой» зоны цист, m^3 ; N_1 — численность свободноплавающих цист, экз./ m^3 ; m — масса сырой цисты, т;

б) запас цист, находящихся в овисаках самок (B_2 , в тоннах сырой массы), определяется по формуле

$$B_2 = V_2 \cdot N_2 \cdot R \cdot m,$$

где V_2 — объем «жилой» зоны самок, m^3 ; N_2 — численность половозрелых самок с цистами, экз./ m^3 ; R — плодовитость самок (количество цист в овисаке), экз./особь; m — масса сырой цисты, т;

в) запас цист, находящихся в береговых выбросах (B_3 , в тоннах сырой массы), определяется по формуле

$$B_3 = V_3 \cdot N_3 \cdot p \cdot m,$$

где V_3 — объем берегового выброса цист, m^3 ; N_3 — численность сырых цист в $1 m^3$ объема, экз./ m^3 ; p — чистота выбросов; m — масса сырой цисты, т;

г) запас цист, находящихся на дне водоема (B_4 , в тоннах сырой массы), определяется по формуле

$$B_4 = S \cdot N_4 \cdot m,$$

где S — площадь озера, м²; N_4 — численность донных цист, экз./м²; m — масса сырой цисты, т;

д) общие запасы цист определяются по формуле

$$B = B_1 + B_2 + B_3 + B_4;$$

е) ОДУ цист (в тоннах сырой массы) определяются по формулам:

для крупных озер — $ОДУ = 0,6 \cdot B \cdot (1 + P)$,

для средних — $ОДУ = 0,5 \cdot B \cdot (1 + P)$,

для малых — $ОДУ = 0,4 \cdot B \cdot (1 + P)$,

где 0,4–0,6 — доля (40–60 %) изъятия цист; P — доля примесей в сырье.

При использовании промывочных комплексов, позволяющих добиться снижения содержания примесей до 8 %, показатель $P = 0,08$. В 1 м³ чистого сырья (без примесей) находится 100 млрд экз./м³ цист, что соответствует 900 кг сырой массы.

7.2.3.3. Экспериментальная методика

Принципиальные отличия экспериментальной методики от традиционной схематично показаны в прил. 61.

Эта методика определения ОДУ цист основана на предпосылке о возможности установления минимальной весенней плотности цист или выклюнувшихся науплиусов, которая бы обеспечивала развитие популяции артемий на оптимальном уровне и, как результат этого, максимальный урожай цист. В случае, если численность цист или науплиусов в весенний период будет ниже определенных значений, необходимо вернуть (инокулировать) недостающий объем цист из резервного запаса.

По данным Артемиевского реферативного центра (Гентский университет, Бельгия), подобная методика широко используется в последнее время на Большом Соленом озере (Great Salt Lake), расположенном в штате Юта (США).

На основе анализа выживаемости науплиусов 1-й генерации и роста популяции артемий в течение сезона пороговая концентрация цист в толще воды в весеннее время для этого озера установлена в размере 5,5 экз./л, с учетом выживаемости в зимний период — осенняя плотность цист в планктоне должна быть не менее 21–22 экз./л. В осенний период во время заготовки на этом озере регулярно следят за плотностью планктонных цист и при ее снижении до 22 экз./л заготовку прекращают. Такой метод, позволяющий не создавать резервного запаса цист, вероятно, подходит лишь для крупных глубоководных озер, каким является Большое Соленое.

Учитывая это, данная методика может быть вполне приемлемой для относительно глубоководного озера Алтайского края — Большого Ярового ($S = 67$ км²; $H_{\max} = 9$ м; $h = 4,4$ м).

В случае с мелководными озерами, какими являются почти все артемиевые озера Сибирского региона, осенний контроль плотности планктонных цист малорезультативен, так как основные запасы цист находятся на берегу или на дне.

Отсюда методика для мелких сибирских озер должна быть несколько иной. Суть ее заключается в проведении заготовки цист без каких-либо ограничений в объемах и сроках, но с созданием резервного запаса цист самими заготовителями. Объем этого запаса определяется научными специалистами и согласовывается с инспекцией рыбоохраны и природоохранными службами. При снижении численности цист или науплиусов ниже пороговых значений в весеннее время необходимо проводить инокуляцию из резервных запасов в недостающем объеме.

Для определения минимальной пороговой численности весенних науплиусов в сибирских озерах проведен анализ динамики численности рачков первой генерации в период с апреля по июнь: в 2001–2004 гг. в 14 озерах Курганской и Омской областей (см. разд. 4.2.3). На рис. 58 показано, что, несмотря на значительное (до 5–6 тыс. экз./л) количество науплиусов 1-й генерации, до половозрелости в среднем доживает не более 20 особей/л. Из литературы известно [Manual..., 1986], что для наиболее эффективного функционирования биоценоза артемиевого озера необходимо присутствие от 5 до 20 науплиусов/л воды. Если количество науплиусов больше, то, как правило, наблюдается их гибель вследствие недостатка пищи.

Таким образом, оптимальной для популяции рачка в сибирских биотопах, вероятно, является плотность 20 экз./л науплиусов.

Если учесть, что выклев планктонных цист в весеннее время был равен в среднем 40 % (по данным мониторинга, на озерах Медвежье, Невидим, Вишняковское), то оптимальная плотность цист будет достигать 50 экз./л.

В относительно глубоководном озере Большое Яровое Алтайского края показатели оптимальной численности цист в весенний период, вероятно, будут иными, возможно более близкими к минимальной численности цист, установленной для Большого Соленого озера (США) — 5,5 экз./л.

Принципиально новая методика определения ОДУ цист включает следующие последовательные этапы:

1. Гидробиологическое обследование озера в середине апреля с целью определения количества «живых» цист и вылупившихся науплиусов.
2. Получение разрешения на заготовку цист в летний и осенний период без ограничений.
3. Запрет на заготовку цист в период весеннего вылупления науплиусов (апрель — май).
4. Организация своевременной заготовки и надежного хранения цист.
5. Создание запаса цист для весенней инокуляции (на данном этапе в размере 50 экз./л).
6. Проведение осенью оценки остаточной плотности цист и принятие решения об использовании страхового запаса цист.

7. Гидробиологическое обследование озера в середине апреля — начале мая. При численности «живых» цист менее 50 экз./л или вылупившихся науплиусов менее 20 экз./л — проведение инокуляции цист в мае в недостающем объеме из созданного ранее запаса.

8. Реализация излишков запасенных цист.

Преимущества этого метода заключаются:

а) в максимальном сборе цист и, как следствие, в получении дополнительных доходов как для коммерческих организаций, так и для бюджетов всех уровней;

б) в возможности искусственного управления численностью особей 1-й генерации и, как следствие, улучшении пищевой обеспеченности рачков;

в) в возможности собирать качественные цисты сразу после выброса их на берег, не дожидаясь согласования с разрешающими организациями.

Недостатком этого метода является требование больших трудовых ресурсов и определенной инфраструктуры для хранения запаса цист резерва, определения их качества и, в случае необходимости, проведения инокуляции цист в озеро весной.

Данная методика определения ОДУ предусматривает соблюдение определенных требований:

— проведение ранневесенней гидробиологической съемки для определения весенней плотности цист и науплиусов;

— изучение динамики численности 1-й генерации рачков;

— осуществление контроля над объемом и качеством собранного запаса цист, а так же приловом рачков артемий;

— размещение и хранение (для инокуляций) запаса цист, определение качественных показателей цист (влажности, примесей, вылупления);

— наличие оборудования и персонала для проведения своевременной и эффективной инокуляции цист в озеро.

В период апробации этого метода необходимо проведение мониторинга модельных озер.

Принципиально новая методика определения ОДУ цист артемий [Методические указания..., 2002] одобрена научно-техническим советом Минсельхоза России, утверждена заместителем Министра сельского хозяйства РФ и рекомендована для апробации на нескольких модельных озерах Курганской, Омской областей и Алтайского края.

7.2.4. Заблаговременный прогноз общих допустимых уловов цист артемий

Определение заблаговременного прогноза общих допустимых уловов цист артемий проводится с 2002 г. на основе разработанных Госрыбцентром методик [Методические указания..., 2002; Литвиненко и др., 2004, 2005]. В табл. 40 приведены 5-летние данные прогнозов, выданных с годичной заблаговременностью.

Линии тренда, построенные на основе данных по запасам цист артемий, свидетельствуют об увеличении их запасов и объемов ОДУ с 2002 по 2003 г., связанные с обнаружением дополнительного резерва — бентосных цист. В последующие годы значения ОДУ колеблются вокруг среднего показателя. Согласно этим линиям тренда, прогноз ОДУ на 2007 г. будет в пределах 1600–2000 т (рис. 81, см. рис. 80).

7.2.5. Прогноз общих допустимых уловов биомассы артемий

При расчете изъятия биомассы артемий необходимо знать среднюю за сезон биомассу рачков и P/B -коэффициент. В прил. 31 приведены средне-многолетние значения биомассы артемий по 27 наиболее изученным водоемам. С использованием этих значений биомассы, P/B -коэффициента, равного 10 (разд. 6.1.2.3), доли изъятия, равной 30 % (см. разд. 3.4.3), рассчитаны объемы запасов и ОДУ биомассы артемий.

В табл. 41 приведены ориентировочные данные по объемам ОДУ биомассы рачков в водоемах Западной Сибири, Хакасии и Тувы. Общая биомасса рачков во всех водоемах с учетом продукции составляет около 160 тыс. т. Наиболее продуктивные озера: Кулундинское — 67,7 тыс. т, Большое Яровое — 24,6 тыс. т, Эбейты — 11,2 тыс. т, Горькое (Новоклю-

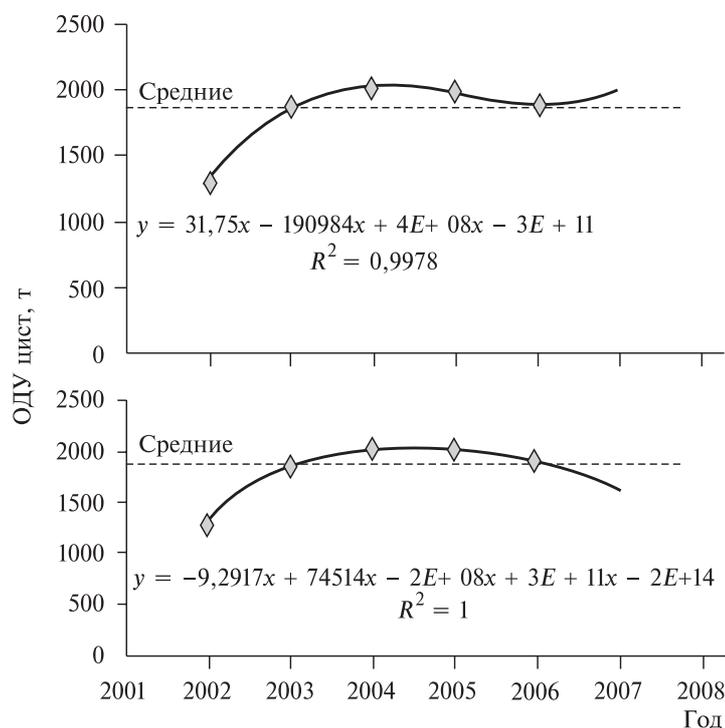


Рис. 81. Линия тренда ОДУ цист артемий с прогнозом на последующие годы.

Fig. 81. Line of trend TAC (total available catch), of Artemia cysts with the forecast following years.

чи) — 8,2 тыс. т, Большое Медвежье — 7,6 тыс. т. При 30%-м изъятии ОДУ по всем представленным в списке озерам составит 48 тыс. т сырой биомассы рачков артемий. Близкие значения (а именно продукция рачков — 126,6 тыс. т, объем возможной заготовки — 44,67 тыс. т) получены при ориентировочной оценке ресурсов артемий в озерах Западной Сибири В.П. Солововым и Т.Л. Студеникиной [1992] при значении *P/B*-коэффициента за вегетационный сезон, равном 3, и объеме изъятия в больших и средних озерах 50 %, в малых озерах — 75 % [Студеникина, 1986а].

Таблица 40. Пятилетние данные по заблаговременному прогнозу ОДУ цист артемий в водоемах Западной Сибири
Table 40. Five-year data on preliminary forecast of *Artemia* cysts TAC (total available catch) in lakes of Western Siberia

Регион	Прогноз ОДУ, т сырой массы				
	2002	2003	2004	2005	2006
Курганская область	335	280	300	365	365
Омская область	19	140	190	195	195
Новосибирская область	50	220	202	202	169
Алтайский край	900	1230	1300	1210	1160
Итого...	1304	1870	1992	1972	1889

Таблица 41. Расчет общих допустимых уловов биомассы рачков артемий в озерах Западной Сибири

Table 41. Calculation total available catch of *Artemia* shrimps biomass in Western Siberia lakes

Озеро	<i>V</i> , млн м ³	Средняя биомасса рачков, г/м ³	Биомасса с учетом продукции	ОДУ
			т	
1	2	3	4	5
<i>Челябинская область</i>				
Таузаткуль	10,08	3,07	309,5	92,8
Соленый Кулат	0,31	46,68	144,7	43,4
Октябрьское	0,14	0,82	1,1	0,3
Коммунарское	0,10	3,20	3,2	1,0
<i>Курганская область</i>				
Лаврушино	0,37	7,37	27,3	8,2
Аслюкуль	1,50	9,81	147,2	44,1
Сульфатное	1,50	34,09	511,4	153,4
Вишняковское	1,76	35,65	627,4	188,2
Тибизколь	0,36	5,99	21,6	6,5
Сетово	1,75	2,40	42,0	12,6
Борки	4,95	3,48	172,3	51,7
Гашково	3,86	13,15	507,6	152,3
Актобан	3,97	28,95	1149,3	344,8
Невидим	5,03	31,41	1579,9	474,0
Требушинное	2,46	17,66	434,4	130,3
Большое Курейное	2,23	38,77	864,6	259,4
Собачье	0,17	7,24	12,3	3,7
Филатово	11,84	12,49	1478,8	443,6
Умрешево	0,96	8,11	77,9	23,4
Воскресенское	0,79	20,93	165,3	49,6
Ново-Георгиевское	2,03	12,66	257,0	77,1
Большое Медвежье	30,64	24,87	7620,2	2286,1
Малое Медвежье	14,48	21,08	3052,4	915,7
Чердынское	1,75	36,98	647,2	194,1

Окончание табл. 41

1	2	3	4	5
<i>Тюменская область</i>				
Сиверга	31,28	0,70	219,0	65,7
Соленое 18 (Окуневское)	0,79	768	600,0	180,0
<i>Омская область</i>				
Эбейты	33,32	33,53	11172,2	3351,7
Ульжай	4,32	23,15	1000,1	300,0
<i>Новосибирская область¹</i>				
Горькое (Царицино)	4,02	9,30	373,9	112,2
Лечебное	1,40	8,00	112,0	33,6
Горькое (Ольховка)	20,00	12,00	2400,0	720,0
Чебаклы	46,50	9,00	4185,0	1255,5
Карачи	1,89	4,60	86,9	26,1
Михайловское	0,90	7,50	67,5	20,3
Горькое (Барабаши)	3,95	0,90	35,6	10,7
Горькое (Новоключи)	6,88	119,00	8187,2	2456,2
Соленое	3,60	1,60	57,6	17,3
Горькое (Конево)	1,68	52,10	875,3	262,6
Островное	5,00	5,30	265,0	79,5
<i>Алтайский край¹</i>				
Большое Яровое ^{2, 4, 5}	306,82	8,00	24545,6	7363,68
Кулак-Сор	1,05	14,50	152,25	45,675
Джюль-Сульды	1,55	11,50	178,25	53,475
Беленькое	1,44	3,50	50,4	15,12
Петухово	6,00	21,50	1290	387
Малое Яровое ²	70,00	3,60	2520	756
Каратал	1,74	2,10	36,54	10,962
Большая Горчина	1,05	1,80	18,9	5,67
Чекуртуз	2,08	2,80	58,24	17,472
Кривая Пучина	2,44	15,30	373,32	111,996
Петуховское	9,80	2,10	205,8	61,74
Джомансор	2,09	1,90	39,71	11,913
Баужансор	6,60	3,70	244,2	73,26
Куричьё ²	7,50	28,20	2115	634,5
Кулундинское ^{2, 3, 4, 6}	720,00	9,40	67 680	20 304
Малиновое ⁷	7,98	14,80	1181,04	354,312
Кучукское ^{3, 4}	235,30	2,60	6117,8	1835,34
Танатар ^{1 2}	9,90	19,10	1890,9	567,27
Соленое (Большое Горькое) ^{2, 5}	0,50	33,00	165	49,5
Мормышанское ²	2,80	20,70	579,6	173,88
<i>Хакасия</i>				
Тус	6,50	10,00	650	195
<i>Тува</i>				
Сватиково	1,10	5,20	57,2	17,2
Итого...			159 641,2	47 892,3

¹⁻⁷ Данные по морфометрии озер и средней биомассе рачков артемии:¹ Литвиненко и др., 2004. ² Студеникина, 1986а. ³ Соловов и др., 1999.⁴ Новоселова и др., 1996. ⁵ Соловов, Студеникина, 1992. ⁶ Веснина, 2002.⁷ Vesnina, 2002.¹⁻⁷ The data on morphometric of Lakes and average Artemia shrimp biomass are taken from references: ¹ Литвиненко, 2004. ² Студеникина, 1986а. ³ Соловов et al., 1999. ⁴ Новоселова et al., 1996. ⁵ Соловов, Студеникина, 1992. ⁶ Веснина, 2002. ⁷ Vesnina, 2002.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Биотопы, в которых встречены живые рачки артемий, отличались широким размахом минерализации — от 34 до 299 г/л. Вода артемиевых озер характеризуется значительным содержанием хлоридных, сульфатных, натриевых, магниевых ионов, высокой жесткостью, от слабощелочной до щелочной реакцией среды, высоким содержанием органических веществ, наличием достаточного для фотосинтеза количества биогенов. Вегетационный сезон для рачков артемий из мелководных озер начинается весной, как правило, во второй половине апреля и заканчивается осенью — в I декаде октября — и составляет в среднем 180 сут (в пересчете на градусо-дни — около 2800–3400). Период оптимальных для роста и размножения температур приходится на три летних месяца. Неблагоприятный период популяция артемий переживает в виде диапаузирующих яиц — цист.

Содержание растворенного в воде кислорода находится в основном выше нижней границы нормального существования рачков (1,5 мгО₂/л), но бывает весьма напряженным при прогреве воды до 30 °С и выше.

Фитопланктон озер беден по видовому составу, в экологическом отношении представлен галофилами и мезогалолами, по размерному составу относится к нанопланктону, в количественном отношении имеет низкую плотность, в физиологическом — высокопродуктивен. Фауна озер также очень бедна и насчитывает не более 13 видов. При солености более 150 г/л артемия, как правило, развивается в монокультуре.

Артемии в озерах Западной Сибири по способу размножения относятся к группе *Artemia parthenogenetica*, что является типичным для популяций Старого Света. В то же время единично отмечаются постоянные и временные бисексуальные популяции.

Размеры цист и науплиусов артемий сибирских популяций мало отличаются от известных природных популяций мира и занимают промежуточное положение в размахе колебаний этих показателей. Половой диморфизм самок и самцов артемий заключается в том, что самки заметно больше самцов, в основном за счет длины абдомена. Самки имеют большую ширину абдомена и головы, большее число щетинок на фурке. В свою очередь, у самцов больше расстояние между глазами, диаметр глаз и длина фурки относительно абдомена.

Наибольшее влияние на морфологию артемий оказывает соленость воды, в том числе ионы натрия, магния, хлоридов и сульфатов. Однако между показателями длины рачков и солености среды не обнаружено какой-либо достоверной связи. Морфометрический анализ артемий выявил определенную тенденцию, связанную с детерминированием значений ряда признаков в зависимости от общей минерализации водоемов. Наиболее подвержено влиянию солености строение фурки и abdomena. При увеличении солености среды происходят редукция щетинок на фурке и уменьшение длины самой фурки, ширины abdomena, расстояния между глазами, диаметра глаз, длины первой антенны и ширины головы. Длина abdomena, а также отношение длины abdomena к длине тела (индекс *ra*) увеличиваются пропорционально солености.

Кластерный анализ по морфометрическим показателям рачков показал четкое разделение исследованных популяций на три достоверно различающихся между собой группы согласно степени минерализации биотопов: высоко-, средне- и низкоминерализованные. Таким образом, морфометрический анализ, являясь одним из критериев для разделения биологических видов, не позволил обнаружить больших различий как между сибирскими популяциями, так и сибирских с другими европейскими и азиатскими популяциями. Популяции, удаленные на значительные расстояния (2200 км по прямой), объединялись в один кластер, согласно солености, а не географическому положению. Сравнительный морфометрический анализ партеногенетических и бисексуальных популяций озер Сватиково и Тус показал, что самки из оз. Сватиково достоверно отличались от остальных партеногенетических популяций, а из озера Тус — не выделялись из общего ряда.

Морфометрический анализ выращенных в условиях эксперимента рачков при одинаковой солености позволил обнаружить различия между исследованными популяциями артемий. Кластерный анализ по показателям роста рачков выявил дифференциацию всех анализируемых популяций (наши и литературные данные) на две группы по географическому расположению водоемов. Первую группу составили бисексуальные популяции артемий Северной и Южной Америки, вторую — партеногенетические и бисексуальные популяции Азии, Европы и Африки. Рачки, выращенные из цист сибирских популяций, по морфометрическим параметрам образовали общий кластер с азиатской группой популяций.

Таким образом, изучение морфометрических параметров артемий наглядно показало совокупное влияние на фенотип генотипа и условий окружающей среды. Из всего комплекса морфометрических признаков наиболее информативными параметрами, показывающими влияние солености среды, служат длина фурки и число щетинок на фурке. Индексами, показывающими влияние генотипа, возможно, могут служить отношение длины abdomena к длине тела и отношение длины цефалоторакса к длине abdomena. Использование этих индексов в некоторой степени позволяет нивелировать влияние экологических факторов на размерные характеристики артемий и сосредоточить внимание на изучении аллометрической изменчивости.

На основании цитогенетического анализа 12 партеногенетических популяций озер юга Западной Сибири установлено диплоидное число хромосом артемий. Оно оказалось равным 42. При этом кроме модального числа с 42 хромосомами у науплиусов артемий встречались единичные клетки с тетраплоидным, гаплоидным и анеуплоидным числами. Эти данные свидетельствуют о возможной изменчивости числа хромосом у российских популяций артемий. При описании кариотипов артемий российских озер обнаружены сходства в числе, размере и типе хромосом с литературными данными [Митрофанов и др., 1976]. Все хромосомы оказались телоцентрическими.

ДНК-анализ позволил установить, что все исследованные образцы российских популяций артемий (в том числе бисексуальная из оз. Танатар) принадлежат к одной группе. Отмечена генетическая близость исследованных образцов цист России, Казахстана, Туркменистана и Монголии, а также *A. urmiana* и *A. tibetiana*, т.е. артемий Азии. В аутгруппу выделились *A. tunisiana* (Средиземноморье), *A. persimilis* (Южная Америка) и *A. franciscana* (Южная и Северная Америка). На основании анализа мтДНК методом установления последовательности нуклеотидов (секвенирование) определено, что артемия бисексуальной популяции оз. Сватиково оказалась абсолютно идентичной *A. sinica*, которые образовали единый кластер на максимальном уровне сходства. Таким образом, популяция оз. Сватиково (Тува) генетически близка *A. sinica*. Полученные результаты по идентификации российских популяций артемий указывают на необходимость более масштабного анализа, при котором высока вероятность нахождения маркера или группы маркеров, связанных с наличием того или иного качества, которое непосредственно или опосредованно проявляется у каждой отдельной группы. В этой связи считаем, что изучение филогенетической системы рода *Artemia* на основе последовательностей мтДНК — наиболее перспективно.

В отличие от популяций Нового Света [Lenz, Dana, 1987] у сибирских популяций артемий нет ярко выраженного живорождения даже в первом помете: доля науплиусов не превышает 7% от общего числа эмбрионов. Это приводит к характерной для сибирских популяций динамике численности: весенний максимум при вылуплении из перезимовавших цист, снижение к середине лета и относительно низкая плотность до конца сезона. Основной способ размножения популяций при помощи цист объясняется также нестабильными условиями существования в мелководных озерах (глубина 0,5–1,0 м) и прерывистостью существования популяций, когда зимний период они переживают в виде цист. Низкое живорождение, вероятно, является результатом природной селекции в условиях меняющихся циклов гидратации и дегидратации, свойственной мелководным водоемам. Теоретически [Lenz, Dana, 1987] в таких популяциях должна ожидать высокая плодовитость. Однако средние значения числа потомков на помет в сибирских популяциях в пределах 15–35 экз. свидетельствуют об умеренной плодовитости, более низкой, чем у партеногенетических рас из Турции и Индии — 50–110 экз./помет [Browne et al., 1984] и из Китая — 44–

50 экз./помет [Quynh, Lam, 1987]. В сибирских популяциях только у отдельных рачков наблюдалась высокая плодовитость — до 145–150 экз./помет.

В сибирских биотопах рачки 1-й генерации созревают за 4–5 нед, что связано с более низкой температурой в весеннее время, в летний период длительность развития генерации — 3–4 нед. Длительность созревания рачков при искусственном выращивании в среднем равна 2–3 нед, что соответствует экспериментально установленной продолжительности созревания — 14–16 дней [Sorgeloos, Persoone, 1975; Nimura, 1987], хотя имеются данные и по более раннему — 10 дней в прудах [Quynh, Lam, 1987] и в культуре [Wear, Haslett, 1987], а также по более позднему созреванию — 19 дней у популяций из Китая [Tobias et al., 1980].

Вылупление науплиусов артемий из цист в озерах Западной Сибири наблюдается со второй половины апреля при прогреве воды до 4–5 °С. В сезонной динамике численности науплиусов и метанауплиусов наблюдается от одного до трех пиков. Как правило, первый пик регистрируется весной — в апреле — мае. Он бывает самым мощным. Появление взрослых и предвзрослых особей почти во всех озерах приурочено к концу мая — июню.

Численность науплиусов 1-й генерации во всех озерах была выше — 20 экз./л., что, по данным некоторых авторов [Quynh, Lam, 1987; Manual..., 1986], вполне достаточно для воспроизводства популяции. Часто наблюдаемая высокая численность науплиусов (в некоторых озерах до 2196 и даже 5164 экз./л) была причиной быстрого подрыва кормовой базы водоема и, как следствие этого, голодной смерти рачков. Вероятно, низкий уровень живорождения объясняется еще и низкой обеспеченностью кормом в перенасыщенных популяциях. Биомасса фитопланктона в этих озерах редко превышала 1 мг/л. Такая связь между количеством корма и способом размножения была отмечена в некоторых работах [D'Agostino, 1980; Quynh, Lam, 1987]. Вероятно, этим объясняется сравнительно низкая выживаемость рачков 1-й генерации. В среднем только 15,1 % рачков доживает до половозрелой стадии.

Обнаруженная нами достоверная отрицательная связь между численностью науплиусов и их выживаемостью, вероятно, объясняется ухудшением кормовых условий в естественных биотопах при высокой плотности населения. Несмотря на высокую численность науплиусов 1-й генерации, до половозрелой стадии доживает, как правило, не более 20 особей/л. Возможно, эта плотность рачков соответствует экологической емкости сибирских водоемов.

В мелководных сибирских озерах основная часть цист находится на дне. Способность цист тонуть отмечена также в оз. Моно [Thun, Starret, 1987] и, вероятно, является довольно распространенным явлением, позволяющем цистам пройти длительную стадию активации на дне водоема, а не на берегу, где существует большая вероятность их гибели. Однако при солености более 180 г/л в сибирских популяциях происходит снижение численности бентосных и увеличение численности планктонных цист, что, вероятно, обусловлено улучшением их плавучести при высокой солености.

Расчеты показали, что при средней глубине всех озер 1 м на 1 м² площади озера приходится приблизительно 850 тыс. цист, причем 13 % этих цист находится в толще воды, а 87 % — лежит на дне. Из этих расчетов следует, что на 1 га площади в среднем по изученным сибирским популяциям артемий ежегодно продуцируется около 85 кг цист. Таким образом, общая масса цист в сибирских озерах достаточно велика. Однако основная часть этих цист недоступна для промысла, поскольку находится на дне.

Анализ среднесезонных значений биомассы артемий 29 озер за 10-летний период показал, что 10 озер (35 %) являются низкопродуктивными (биомасса артемий ниже 10 мг/л), 11 (38 %) — среднепродуктивными (биомасса 10–30 мг/л), 7 озер (24 %) — высокопродуктивными (биомасса 31–50 мг/л) и 1 озеро (3 %) очень высокопродуктивное (биомасса более 50 мг/л). Средняя биомасса артемий по 29 озерам за все годы исследований равна $23,3 \pm 5,3$ мг/л ($C_v = 122$ %).

Анализ факторов, влияющих на плотность популяций артемий, показал, что соленость среды относится к одному из определяющих. Так, обнаружено, что биомасса рачков находится в тесной связи с соленостью, в частности с содержанием хлоридов, а увеличение солености воды в озерах вызывает снижение индивидуальной массы тела рачков за счет увеличения прогонистости тела при неизменной длине, не влияет на количество потомков в кладке, но приводит к снижению живорождения, в том числе уменьшению числа яиц в кладке, увеличивает число кладок и численность планктонных и бентосных цист, не влияет на выживаемость рачков.

Соленость в пределах 100–200 г/л является оптимальной для наращивания биомассы артемий. При солености 140–180 г/л максимальна численность планктонных цист, при 160–180 г/л — бентосных цист. Соленость от 50 до 270 г/л благоприятна для образования цист, ниже 50 г/л — яиц, выше 220 г/л живорождение науплиусами почти не встречается. Наиболее продуктивны озера 2-го и 3-го классов с соленостью воды от 70 до 250 г/л, причем наибольшее число цист в сообществе отмечено в озерах 3-го класса при солености 150–250 г/л.

Анализ численности поколений артемий показал, что мощность 1-го и 2-го поколения рачков не оказывает существенного влияния на плотность 3-й генерации, продуцирующей осенние цисты. Вероятно, в этом случае преобладающее воздействие оказывает окружающая среда (соленость, температура, содержание растворенного кислорода, наличие корма и др.). Отсюда даже если мощность первой генерации очень высока, это не свидетельствует о том, что запасы цист будут большими, часто наоборот, 1-я генерация подрывает кормовую базу для последующих генераций.

Полученные коэффициенты корреляции и детерминации между запасами цист и плотностью генераций свидетельствуют о средней силе связи, при которой общие запасы на 30 % зависят от варьирования биомассы рачков 2-й и 3-й генерации, а запасы, доступные для промысла, — только от плотности 3-й генерации. Таким образом, если общие запасы осенних цист можно предсказать с некоторой долей вероятности по биомассе

рачков 2-й и 3-й генераций, то запасы осенних цист, доступных для промысла, — только по биомассе рачков 3-й генерации.

Для сибирских популяций до сих пор при прогнозных работах было принято использовать значение сезонного *P/V*-коэффициента, равное 3 [Соловов, Подуровский, Ясюченя, 2001]. В наших исследованиях значения *P/V*-коэффициента, полученные разными способами расчета, оказались значительно выше. В связи с этим для расчета ОДУ биомассы рачков сезонный *P/V*-коэффициент рекомендуем принимать 10, суточный — 0,056.

Рачки артемий в сибирских озерах являются активными очистителями воды: в сутки они отфильтровывают в среднем 154 % объема водной массы, или весь объем воды озера профильтровывается за 15,6 ч. Чрезвычайно большая фильтрационная способность артемий объясняет высокую прозрачность воды в артемиевых озерах.

Цисты, непосредственно отобранные с водоемов, имеют различное вылупление — от 1,3 до 77,6 %, причем у планктонных цист в разных озерах оно колеблется от 17 до 77,6 % (в среднем 35,9 %), бентосных цист — от 1,3 до 57,5 % (в среднем 19,1 %).

Опыты по нахождению наиболее оптимальных условий инкубации цист показали, что при отсутствии морской природной воды в целях экономии лучше использовать раствор солей: 5 г/л NaCl и 2 г/л NaHCO₃, поскольку увеличение концентрации NaCl в растворе существенно не увеличивает вылупление науплиусов, а в некоторых случаях даже снижает. Кроме того, для сибирских популяций артемий, а также популяций Казахстана для увеличения вылупления более благоприятна температура воды от 21 до 25 °С. При более низких температурах, поскольку происходит задержка темпа вылупления, сроки инкубации лучше продлить до 30 ч. Однако при снижении температуры инкубационной среды до 21–23 °С синхронность вылупления, являющаяся одним из важных показателей качества цист, также снижается.

Опыты по активации цист холодом показали, что для неактивированных цист температура хранения должна быть около 5 °С, при этом цисты желательно помещать в раствор NaCl с концентрацией 150 г/л.

В целом за 5-летний период исследований в озерах Западной Сибири (2000–2004 гг.) разведанные годовые запасы цист колебались в пределах 3338–7485 т и в среднем составляли 4856 т. За указанный период показатели ОДУ находились в пределах 1571–1976 т (в среднем 1825), объемы фактически заготовленного сырья — 684–915 т (в среднем 837). В среднем с 1 га площади всех в целом озер добывается 13 кг/цист в сырой массе. Промысел цист находится в тесной зависимости от потребностей рынка. С 2000 по 2001 г., когда наблюдался дефицит цист артемий, заготовка велась наиболее активно. В настоящее время ОДУ цист артемий в сырой массе колеблется вокруг среднего показателя 1800 т. Помимо цист артемий большие перспективы связаны с заготовкой биомассы рачков. По ориентировочным расчетам она в водоемах Западной Сибири, Хакасии и Тувы с учетом продукции составляет около 160 тыс. т. При 30%-м изъятии ОДУ составит около 48 тыс. т сырой биомассы рачков артемий.

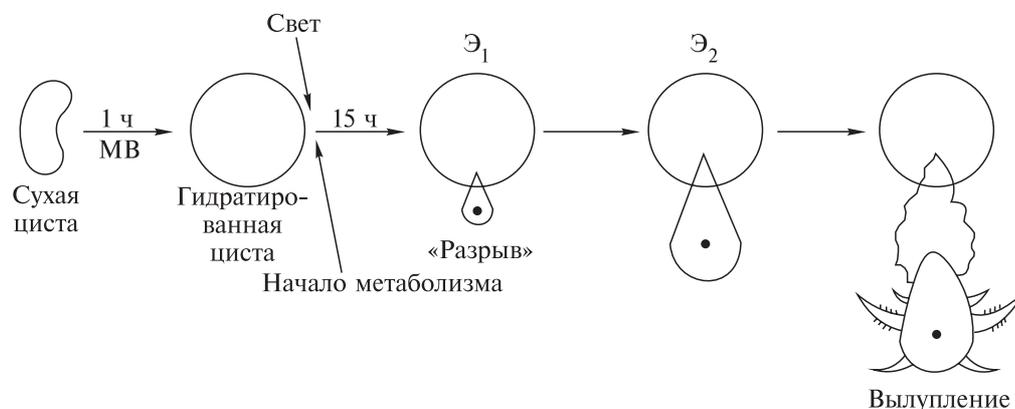
◆

БЛАГОДАРНОСТИ

При изучении артемий нами обобщены и использованы в работе данные и методы многочисленных российских и международных организаций. Ценные советы по определению методик исследований получены от сотрудников Артемиевского реферативного центра и лаборатории аквакультуры (Гентский университет, г. Гент, Бельгия) во главе с профессором П. Соргелосом. Практическая помощь при сборе полевого материала оказана американским ученым Б. Марденом, в генетических исследованиях — доктором П. Босси, который руководил работой в генетическом центре г. Остенде (на базе CLO-Sea Fisheries Department, Бельгия). Большая часть генетических исследований проведена на базе лаборатории генетической идентификации ВНИРО (г. Москва) под руководством В.А. Барминцева. Некоторая часть материала, касающаяся расположения озер и запасов цист в них, предоставлена сотрудниками Алтайского и Новосибирского филиалов ФГУП «Госрыбцентр» (ранее «СибрыбНИИпроект»), а именно В.П. Солововым, Л.В. Весниной, Т.Л. Ясюченя, Л.С. Визер.

Свою искреннюю признательность выражаем всем сотрудникам Госрыбцентра, которые принимали участие в сборе и обработке полевых материалов и в проведении экспериментальных работ.

ПРИЛОЖЕНИЯ



Приложение 1. Развитие артемии при инкубации в морской воде до появления науплиуса [Manual..., 1986].

МВ — морская вода; Э₁ — первая эмбриональная стадия, Э₂ — вторая.

Appendix 1. Development of Artemia at incubation in seawater before occurrence of nauplii [Manual..., 1986].

МВ — seawater; Э₁ — the first stage of embryo, Э₂ — the second stage of embryo.

Приложение 2. Географическое расположение основных артемиевых озер Западной Сибири и их морфометрические характеристики

Appendix 2. Geographical arrangement of the basic Artemia lakes of Western Siberia and their morphometric characteristics

Область (край), озеро	Географические координаты	Площадь, км ²	Глубина, м	
			средняя	max
1	2	3	4	5
Челябинская:				
Таузаткуль	54°25'N—61°53'E	12,6	0,8	1,2
Соленый Кулат	55°00'N—61°57'E	0,52	0,6	1,1
Октябрьское	54°27'N—62°42'E	0,2	0,7	1,2
Коммунарское	54°21'N—62°53'E	0,13	0,8	1,1
Окуновое	54°38'N—63°06'E	0,75	0,8	1,2
Сосновское	54°29'N—62°42'E	1,19	1,5	2,5
Берсенево	55°05'N—62°07'E	1,7	1,0	1,6

Продолжение прил. 2

1	2	3	4	5
Курганская:				
Лаврушино	55°03'N—61°59'E	0,61	0,6	1,0
Аслыкуль	54°58'N—62°07'E	1,5	1,0	1,5
Сульфатное	54°51'N—62°29'E	1,0	1,5	1,8
Вишняковское	54°44'N—63°48'E	2,06	0,8	1,8
Тибизколь	54°46'N—63°41'E	0,52	0,7	1,1
Сетово	54°32'N—64°04'E	0,97	1,8	2,2
Борки	54°25'N—64°13'E	3,81	1,3	2,2
Гашково	54°42'N—64°32'E	3,51	1,1	2,0
Светленькое	55°16'N—66°15'E	0,3	0,5	0,8
Актобан	55°18'N—66°19'E	6,61	0,6	0,7
Невидим	55°08'N—66°55'E	7,18	0,7	1,6
Требушинное	55°02'N—66°56'E	3,08	0,8	1,5
Большое Курейное	54°56'N—66°56'E	3,71	0,6	1,6
Собаچه	54°57'N—66°58'E	0,42	0,4	0,6
Филатово	54°45'N—66°58'E	23,67	0,5	1,1
Умрешево	55°02'N—67°00'E	0,8	1,2	1,8
Воскресенское	55°33'N—67°24'E	1,13	0,7	0,9
Ново-Георгиевское	55°19'N—67°52'E	1,85	1,0	1,5
Большое Медвежье	55°15'N—67°50'E	38,3	0,8	1,3
Малое Медвежье	55°15'N—68°05'E	18,1	0,8	1,2
Частоозерское	55°23'N—68°15'E	1,59	1,1	2,0
Шашмура	54°57'N—67°05'E	2,0	0,7	1,5
Куртамышское	54°38'N—64°32'E	2,42	1,0	1,5
Тюменская:				
Сиверга	55°23'N—68°45'E	52,13	0,6	1,3
Соленое 18 (Окуневское)	55°43'N—68°37'E	0,79	1,0	1,5
Омская:				
Эбейты	54°40'N—71°45'E	83,3	0,4	0,7
Ульжай	54°14'N—75°10'E	8,64	0,5	1,0
Новосибирская:				
Горькое (Царицино)	55°00'N—76°22'E	6,70	0,6	0,7
Лечебное	54°45'N—76°30'E	2,8	0,5	0,9
Горькое (Ольховка)	54°45'N—76°35'E	25,0	0,8	2,0
Чебаклы	54°38'N—76°55'E	31,0	1,5	2,0
Карачи	55°20'N—77°00'E	2,7	0,7	1,0
Михайловское	54°27'N—77°15'E	1,5	0,6	0,7
Горькое (Барабаши)	54°12'N—77°22'E	7,9	0,5	0,7
Горькое (Новоключи)	54°10'N—78°00'E	6,88	1,0	2,5
Соленое	53°28'N—78°05'E	2,0	1,8	2,0
Горькое (Конево)	54°15'N—78°50'E	2,8	0,6	1,2
Островное	54°50'N—78°55'E	10,00	0,5	0,8
Алтайский край				
Большое Яровое	52°50'N—78°41'E	66,7	4,6	9,5
Кулак-Сор	53°15'N—78°13'E	2,1	0,5	1,1
Джульт-Сульды	53°21'N—78°15'E	3,1	0,5	1,1
Бура	52°40'N—78°26'E	4,2	—	—
Беленькое	52°59'N—78°57'E	2,4	0,6	1,2
Петухово	52°06'N—79°09'E	4,0	1,5	2,4
Малое Яровое	53°04'N—79°10'E	35,0	2,0	3,9
Каратал	51°51'N—79°11'E	2,9	0,6	0,9
Большая Горчина	51°56'N—79°11'E	2,1	0,5	0,8
Чекуртуз	52°24'N—79°19'E	5,2	0,4	0,8
Кривая Пучина	52°26'N—79°21'E	6,1	0,4	1,0

Окончание прил. 2

1	2	3	4	5
Петуховское	52°16'N—79°21'E	14,0	0,7	1,0
Джомансор	52°48'N—79°25'E	1,9	1,1	1,5
Баужансор	52°44'N—79°27'E	11,0	0,6	0,9
Куричье	52°42'N—79°29'E	15,0	0,5	0,9
Кулундинское	53°10'N—79°30'E	720,0	2,0	3,6
Дунай	52°03'N—79°30'E	10,2	1,1	2,0
Вшивка	51°46'N—79°39'E	5,8	0,6	1,2
Ломовое	51°43'N—79°42'E	1,4	0,5	0,9
Горнасталево	51°56'N—79°42'E	12,0	0,5	0,8
Малиновое	51°44'N—79°44'E	11,4	0,7	2,3
Бурлинское	53°08'N—79°25'E	31,6	0,9	1,5
Кучукское	52°42'N—79°46'E	181,0	1,3	1,8
Северный Залив	51°43'N—79°47'E	1,5	0,3	0,5
Министрал	51°45'N—79°47'E	0,9	0,3	0,5
Йодное	51°42'N—79°48'E	2,7	0,8	1,5
Левый Близнец	51°44'N—79°49'E	2,0	0,3	0,5
Правый Близнец	51°43'N—79°49'E	1,8	0,3	0,5
Николаев Берег	51°43'N—79°51'E	2,5	0,3	0,6
Танатар 2	52°17'N—80°59'E	2,2	0,7	1,0
Танатар 1	51°37'N—79°53'E	11,0	0,9	1,9
Душное	52°53'N—81°01'E	1,4	1,0	1,9
Соленое (Большое Горькое)	52°30'N—81°15'E	1,0	0,5	1,2
Мормышанское	52°25'N—81°28'E	4,0	0,7	1,4
Хакасия:				
Тус	54°37'N—90°00'E	2,6	2,5	7
Первомайское	54°33'N—90°55'E	4,5	—	—
Тува:				
Сватиково (Дус-Холь)	51°32'N—94°25'E	0,55	2,0	3,4
Чедер	51°15'—94°40'E	6,75	0,8	1,8
Итого:				
по 79 озерам Западной Сибири		1567		
по 4 озерам Хакасии и Тувы		14,4		

Приложение 3. Климатическая характеристика западно-сибирского ареала артемии (в пределах России — от Урала до Алтая) и температурного режима артемиевых озер

Appendix 3. Climatic characteristic of Western Siberian area of Artemia (within the of Russia — from the Ural Mountains to Altai territory) and temperature of water in Artemia lakes

Показатель	Пределы колебаний
Среднегодовая температура*, °C	0,1—1,8
Среднеянварская температура воздуха*, °C	—15,7...—19,7
Среднеиюльская температура воздуха*, °C	18,3—18,9
Сумма температур воздуха более 10 °C	1900—2400
Прогрев воды до 4—5 °C	15—30 апреля
Охлаждение воды до 4—5 °C	1—20 октября
Длительность вегетационного сезона, дней	180
Сумма температур воды более 4—5 °C	2800—3300

* По данным А.П. Сляднева [1965].

* According to A.П. Сляднев [1965].

Приложение 4. Среднепогодные показатели химического состава воды исследованных озер в вегетационный сезон, мг/л
 Appendix 4. Average long-term parameters of chemical water composition of the investigated lakes during vegetative season, mg/l

Озеро	pH	CO ₃ ²⁻	HCO ₃ ⁻	Cl ⁻	SO ₄ ²⁻	Жесткость общая, мг-экв/л	Ca ²⁺	Mg ²⁺	Na ⁺ + K ⁻	Σ _и	БПК ₅ , мгО ₂ /л	ПО, мгО/л
<i>Курганская область</i>												
Малое Медвежье:												
<i>М</i>	8,0	89,2	527	93 002	21701	1006	745	10 852	51 055	176 395	2,8	77,8
min	7,7	25,2	284	62 125	9605	760	400	7873	30 961	115 281	1,4	47,3
max	8,3	162	1078	120 700	30 525	1370	1198	13 703	76 420	235 990	4,1	159
Большое Медвежье:												
<i>М</i>	7,9	87,2	532	92 417	21 400	1005	740	10 842	50 655	176 387	2,6	78,3
min	7,7	23,3	321	61 250	9605	760	400	7873	30 961	115 281	1,6	46,5
max	8,3	162	1078	120 900	29 779	1370	1169	13 454	72 338	235 990	3,2	160
Невидим:												
<i>М</i>	8,3	108	550	49 833	23 512	585	349	6899	29 053	108 371	5,7	48,3
min	7,9	32,4	403	25 114	12 457	344	170	4060	15 155	57 432	3,2	35,4
max	8,6	180	976	79 875	43 227	805	601	9424	49 211	167 051	12,6	65
Вишняковское:												
<i>М</i>	8,2	106	509	65 259	44 263	588	368	6907	50 429	167 840	3,2	46,4
min	6,8	33	272	32 646	12 776	285	190	3350	21 770	71 037	8,9	51,4
max	8,4	228	787	88 750	72 045	850	701	10 093	72 754	244 711	5,2	60,0
Актобан:												
<i>М</i>	8,4	113	389	69 641	19 735	751	638	8744	37 802	137 562	1,4	31,1
min	8,1	40	317	29 994	7118	320	240	3745	16 355	60 356	2,9	39,0
max	8,6	216	451	92 300	29 539	1050	1403	12 494	54 064	186 689	4,5	47,4
Большое Курейное:												
<i>М</i>	8,3	165	678	55 279	12 197	618	343	7687	27 513	103 566	2,4	33,4
min	7,8	63,3	390	29 647	1297	220	140	2432	15 361	57 382	3,1	49,5
max	8,6	258	1267	79 165	21 854	880	601	10 518	41 918	154 637	3,6	61,1
Требушинное:												
<i>М</i>	8,3	63	543	42 666	11 994	544	850	6119	20 347	79 173	1,3	52
min	7,8	0	269	23 430	1633	310	541	3441	11 426	49 264	5,1	68,1
max	8,6	126	1464	54 670	17 291	800	1403	9424	28 950	109 064	10,3	97,0
Филатово:												
<i>М</i>	8	19	236	63 153	8628	813	2113	8699	26 223	108 582	1,1	41,9
min	7,9	2,2	172	29 992	3602	376	1220	3832	13 552	53 183	5,9	51,0
max	8,1	48	415	95 495	14 649	1160	2705	12 951	42 371	167 796	13,1	67,3

Продолжение прил.4

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Гашково:													
<i>М</i>		8,2	98	527	54 108	14 546	369	274	4315	36 384	108 081	2,7	52
min		7,1	0	320	28 411	7848	176	190	2024	19 090	57 941	8,5	54,7
max		8,6	210	671	81 650	21 133	485	401	5758	52 923	162 007	16,8	59,9
Сетово:													
<i>М</i>		8,7	261	931	30 250	9072	222	60	2663	19 579	62 816	0,2	12
min		8,5	0	683	14 038	6661	84	40	965	11 085	33 526	3,5	24,6
max		8,8	480	1061	42 600	12 008	350	92	4237	23 888	78 365	8,4	36,6
Умрешчево:													
<i>М</i>		8,2	132	469	34 657	17 549	492	402	5739	19 947	78 897	0,8	36,4
min		7,7	0	244	25 268	8943	280	66	3365	13 548	52 371	5,3	41,3
max		8,5	492	1061	42 600	24 958	720	802	8269	25 613	100 088	12	44
Шамеля:													
<i>М</i>		8,4	215	699	73 115	17 269	534	221	6356	41 847	141 080	2,3	31
min		7,9	44	400	27 354	5763	280	92	3349	17 598	60 104	4,4	46,8
max		8,9	456	1541	106 500	36 503	850	601	10 250	66 231	212 842	7,4	78,0
Собачье:													
<i>М</i>		8,7	263	703	68 880	42 677	657	269	7824	58 086	178 632	5,7	74,7
min		8,6	88	488	25 619	11 047	240	100	2857	21 770	70 830	3,1	43,6
max		8,8	480	1220	85 200	77 329	870	461	10 300	72 022	242 324	8,3	132
Лаврушино:													
<i>М</i>		7,5	3	158	79 132	4548	1131	2982	11 625	27 636	126 612	1,5	19,5
min		7	0	98	27 585	1368	490	235	4528	7664	43 668	1,2	8
max		8,1	13	244	134 900	9606	1740	7916	20 124	52 017	220 891	1,8	31,1
Воскресенское:													
<i>М</i>		8,2	15,4	172	35 095	3888	426	1433	4318	15 288	60 484	2,0	42,3
min		8,2	9,1	160	24 700	1825	305	1073	3058	10 795	42 446	1,7	35,3
max		8,4	24	196	46 150	5156	565	1804	5776	19 240	77 871	2,6	53
Ново-Георгиевское:													
<i>М</i>		8,8	313	1236	38 075	10 192	212	66	2561	25 902	79 454	5,1	51,3
min		8,7	186	1034	32 986	8669	170	60	2086	23 020	68 134	2,9	47,2
max		8,8	480	1342	42 600	12 540	240	70	2882	27 439	86 060	8,4	53,7
Аслыкуль:													
<i>М</i>		7,9	0,95	396,5	26 828	7734	402,5	270,5	4730	12 356,5	52 317	3	30,8
min		7,8	0	335	18 951	5657	280	180	3295	9069	37 490	3	22
max		8	1,9	458	34 706	9811	525	361	6165	15 644	67 143	3	39,7

1	Окончание прил. 4												
	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	
Таузагкуль: М min max	8,2	40	198	22 151	4251	245	330	2785	10 962	40 720	6,1	25,1	
	7,6	0	122	16 143	1460	180	200	1982	7440	27 623	1,8	16,2	
	8,8	120	256	26 171	7453	297	450	3334	13 808	51 434	12	31,2	
Большое Яровое Кулундинское Малиновое			311	105 000	480	874	468	10 300	52 100	171 700			
	8,5		1717	35 835	19 270	360,5	57	4349	31 854	92 350		59,1	
	8,2		1401	110 670	47 740	38,4	54	434	94 504	254 975		69,4	
Ульжай: М min max	8,3	158,8	533	39 937	9474	365	241	4098	23 006	77 412	2,25	42,3	
	7,9	55,9	384	27 477	576	250	100	2979	121 44	44 763	1,3	33,3	
	8,5	240	732	57 670	17697	500	661	6007	34 634	114 831	3,2	50	
Эбейты: М min max	8,1	57	655	84 755	63 292	543	464	6315	73 736	229 193	4,5	78,3	
	7,8	0	390	39 433	6710	228	205	2650	40 623	130 473	1,6	46,5	
	8,6	150	1098	184 600	106 999	920	1002	11 029	123 234	371 133	7,6	123	
Тус Первомайское	8,5	480	1281	29 820	59 557	800	200	9606	30 291	131 236	6,4	24,0	
	9,1	720	1342	14 200	34 582	200	50	2402	22 218	75 513	8,0	38,4	
Сватиково Челдер	7,7	135	647	95 963	16 426	1190	289	14295	44 978	172 734	2,7	51,5	
	9,3	960	1220	19 880	57 636	200	120	2359	37 076	119 251	6,0	36,0	

Алтайский край

Омская область

Хакасия

Тува

Приложение 5. Показатели отношения фактической солености за месяц к среднесезонным значениям

Appendix 5. Indicators of ratio actual salinity for the month to average seasonal values

Месяц	<i>M</i>	σ	<i>C_v</i>	Месяц	<i>M</i>	σ	<i>C_v</i>	Месяц	<i>M</i>	σ	<i>C_v</i>
I	1,28	0,36	28	V	0,78	0,12	15	IX	0,89	0,51	57
II	1,09	0,28	25	VI	0,92	0,08	9	X	1,12	0,11	10
III	0,75	0,42	56	VII	1,05	0,06	6	XI	0,98	0,16	17
IV	0,29	0,34	116	VIII	1,04	0,20	19	XII	1,07	0,15	14

Приложение 6. Общая минерализация воды (г/л) в озерах за 10-летний период исследований

Appendix 6. Total mineralization of water (g/l) in lakes for the ten years' period of researches

Озеро	Год										<i>M</i>	σ	<i>C_v</i>
	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004			
Большое Медвежье	110	145	143	225	185	225	198	167	165	195	176	37	21
Малое Медвежье		145	143	225	186	235	198	175	156	194	184	33	18
Невидим	75	90	135	159	128	126	101	68	66	79	103	32	32
Вишняковское			199			192	112	68	83	102	126	56	44
Ульжай	54	49	63			143	109	89	92	105	88	32	36
Эбейты	210	144	250				288	193	154	172	202	52	26
Сульфатное	161	147	146	203	171	130	96	61			139	44	32
Соленое 18	83	66				99	97	88			87	13	15
Курейное		81	102	116	126	148	127	55	45	65	96	36	38
Требушинное	47	68	84	96		101	94	50	38	49	70	25	35
Собачье		180	215			231	157	77			172	61	35
Сиверга	64	54			64	115	64	45			68	24	36
Актобан			162		180	171	89	60	57	152	124	54	43
Филатово			73		120	160	152	66	50		104	47	45
Гашково			119	154	119	107	78	53			105	35	34
Сетово			74		73	67	58	37			62	15	25
Умрешево			67		80	95	96	49			77	20	26
Окуневское			91								91		
Лаврушино			176		213		59	48			124	83	67
Соленый Кулат			159	116	178	99	85	66	54	62	102	46	45
Воскресенское						75	67	43			62	17	27
Ново-Георгиевское	77				74	100	100	65	68	95	83	15	18
Сосновское			76								76		
Берсеновское			92		106						99	10	10
Озеро 1						211					211		
Куртамышское							54				54		
Большое Яровое									172		172		
Кулундинское									95		95		
Малиновое									263		263		
Аслыкуль							69	40			55	21	38
Чердынское						189	200	115	117	254	175	59	34
Шашмура						217					217		
Борки						70	61	47			59	12	20
Коммунарское						56	53				55	2	4
Октябрьское						54	65	41			53	12	23
Таузаткуль						41	49	30			40	10	24
Тибизколь							74		59		67	11	16
Тус							133				103	42	41
Сватиково										155	155		0

Примечание. Жирным шрифтом показаны средние по данным мониторинга.

Note. Averages according to monitoring are shown by bold type.

Приложение 8. Число видов водорослей разных отделов в исследованных озерах
 Appendix 8. Algae species number of different departments in the investigated lakes

Водоросли	Сиверга	Солонце 18	Чердынское	Ново-Георгиевское	Большое Мелвжье	Малое Мелвжье	Филатово	Невилем	Урешцево	Большое Курейное	Ильеней	Собаچه	Вишняковское	Актобан	Бокресенское	Ташково	Сетово	Борки	Сульфатное	Лаврушино	Асыккуль	Октябрьское	Кулат	Тазаткуль	Ульжай	Эбейты	
Диатомовые	4 31	3 30	2 29	3 27	4 31	4 29	2 18	6 24	2 22	5 36	3 18	2 29	5 36	3 38	3 38	3 23	2 29	5 31	8 50	4 67	3 60	3 40	3 38	2 40	3 38	4 24	5 42
Зеленые:	6 46	5 50	4 57	6 55	5 38	5 36	6 55	12 48	3 33	7 50	8 47	3 43	7 50	4 50	4 50	8 62	3 43	4 25	7 44	2 33	2 40	3 38	3 40	5 63	8 47	5 42	
вольвоксовые	5 38	3 30	3 43	4 36	4 31	4 29	4 36	8 32	3 33	5 36	6 35	5 29	5 36	3 38	3 38	6 46	3 43	4 25	5 31	1 17	2 40	3 38	2 40	4 25	4 24	3 25	
хлорококковые	0 0	0 0	1 14	2 18	1 8	1 7	2 18	2 8	0 0	2 14	2 12	1 14	2 14	1 13	1 13	1 8	0 0	0 0	2 13	1 17	0 0	0 0	0 0	1 20	4 24	1 8	
нитчатые	1 8	2 20	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	2 8	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	1 8	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	1 13	0 0	1 8	
Синезеленые	3 23	2 20	1 14	2 18	4 31	5 36	3 27	6 24	4 44	1 7	5 29	2 29	2 14	1 13	1 13	2 15	1 14	1 6	1 6	0 0	0 0	0 0	1 13	0 0	4 24	2 17	
Криптофитовые	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	1 4	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	1 14	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	
Динофитовые	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	1 6	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	1 6	0 0	
Желтозеленые	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	1 7	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	1 13	0 0	0 0	0 0	0 0	
Всего видов...	13	10	7	11	13	14	11	25	9	14	17	7	14	8	8	13	7	10	16	6	5	8	5	8	17	12	

Примечание. Над чертой — число видов, под чертой — процентное соотношение от всего числа видов.
 Note. Above line — number of species, below line — percentage ratio.

Приложение 9. Структура фитопланктонного сообщества озер в вегетационный сезон
 Appendix 9. Phytoplankton community structure in lakes during vegetative season

Озеро	Месяц, год	Доминанты и субдоминанты	Число видов	\bar{V} , мг/л ($\frac{\text{min-max}}{\text{среднее}}$)	И, мкм ³	Соотношение биомасс групп водорослей, %						
						Вольвококковые	Хлорококковые	Нитчатые	Синезеленые	Динофитовые	Диатомовые	Желтозеленые
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Большое Мелвежье	VI-VII 1995	<i>Oscillatoria</i> sp., <i>Nitzschia angustata</i>	8	$\frac{0,15-1,18}{0,67}$	119	4	0	0	28	0	68	0
	V-X 2000	<i>Dunaliella salina</i> , <i>D. viridis</i>	11	$\frac{0,09-7,20}{1,33}$	275	77	1	0	1	0	21	0
	IV-X 2001	<i>Dunaliella salina</i> , <i>Lyngbya limnetica</i>	7	$\frac{0,02-2,14}{0,50}$	60	53	3	0	14	0	30	0
	IV-X 2002	<i>Dunaliella salina</i> , <i>Nitzschia angustata</i>	6	$\frac{0,03-1,12}{0,74}$	135	35	0	0	16	0	49	0
	VI-X 2003	<i>Dunaliella salina</i> , <i>Nitzschia angustata</i>	4	$\frac{0,03-0,38}{0,24}$	134	50	0	0	2	0	48	0
	V-X 2000	<i>Dunaliella salina</i> , <i>D. viridis</i>	10	$\frac{0,19-8,12}{1,64}$	314	80	1	0	1	0	18	0
Малое Мелвежье	IV-X 2001	<i>Dunaliella salina</i> , <i>Lyngbya limnetica</i>	7	$\frac{0,03-1,28}{0,35}$	40	67	7	0	13	0	13	0
	IV-X 2002	<i>Dunaliella salina</i> , <i>D. viridis</i>	7	$\frac{0,03-6,22}{0,95}$	148	49	0	0	19	0	32	0
	VI-X 2003	<i>Dunaliella salina</i>	4	$\frac{0,02-0,11}{0,05}$	124	21	0	0	9	0	70	0
	VII-VIII 1995	<i>Dunaliella salina</i> , <i>Spermatozopsis exsultans</i>	15	$\frac{0,17-2,93}{1,55}$	109	28	21	7	14	0	30	0
	VII-VIII 2000	<i>Lyngbya aestuarii</i> , <i>Dunaliella salina</i> , <i>D. viridis</i>	13	$\frac{0,77-3,51}{2,14}$	412	17	0,2	0	75	0,8	7	0

Продолжение прил. 9

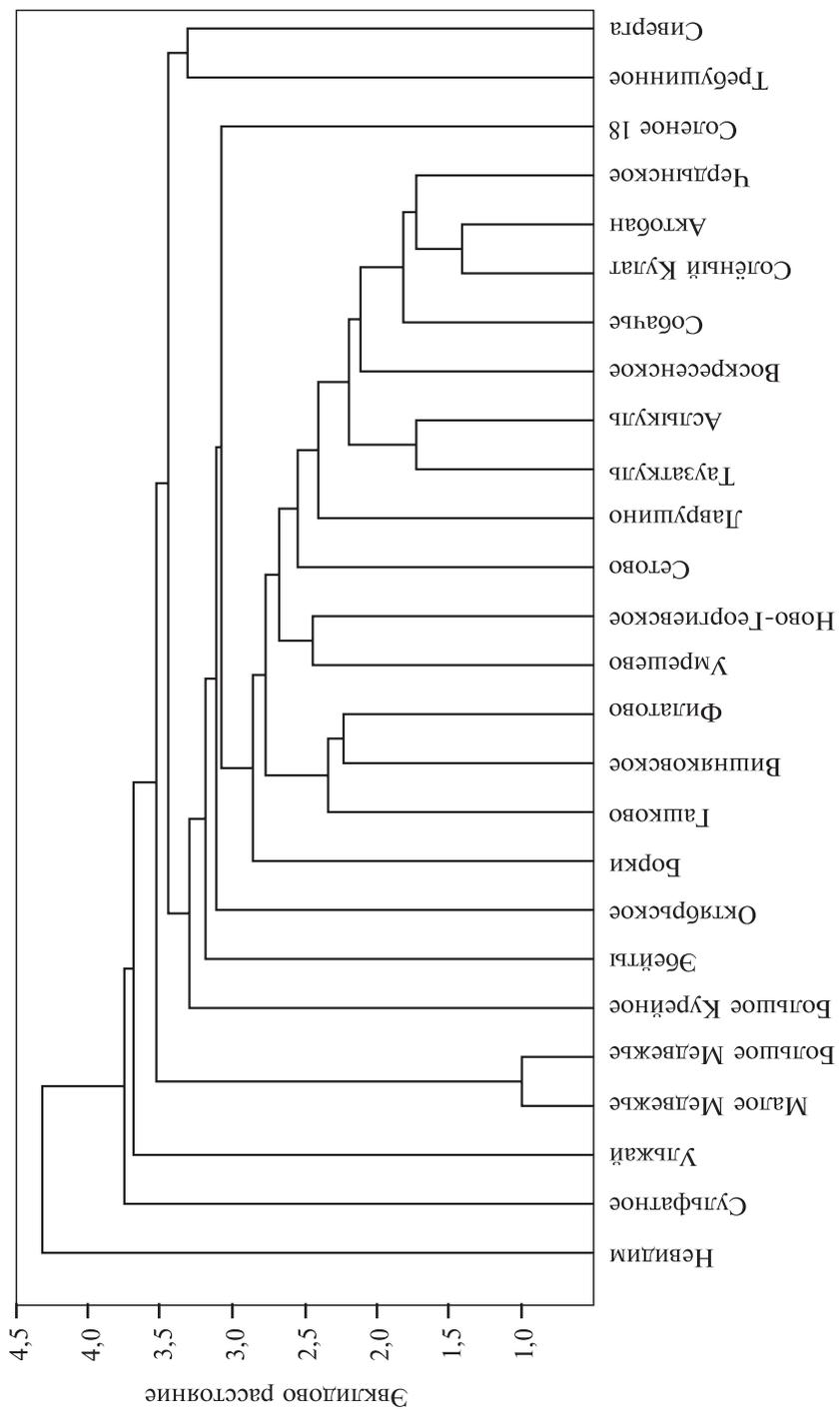
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Невидим	IV-X 2001	<i>Ankyra judayi, Lyngbya limnetica</i>	11	$\frac{0,18-2,81}{1,32}$	110	39	31	0	20	0	10	0
	IV-X 2002	<i>Chlamidomonas Reinhardii, Oscillatoria limosa, Dunaliella salina</i>	12	$\frac{0,003-13,23}{2,16}$	860	68	6	0	14	0	12	0
	VI-X 2003	<i>Schroederia setigera</i>	5	$\frac{0,02-0,45}{0,36}$	66	22	72	0	0	0	6	0
Вишняковское	IV-X 2001	<i>Dunaliella salina, D. viridis</i>	9	$\frac{0,04-0,75}{0,33}$	118	59	24	0	4	0	13	0
	VII, IX 2000	<i>Nitzschia angustata, Dunaliella salina, D. viridis</i>	8	$\frac{0,353-0,612}{0,48}$	266	55,5	0,1	0	0,4	0	44	0
Филагово	VII-VIII 2000	<i>Dunaliella salina, D. viridis</i>	11	$\frac{0,609-1,204}{0,91}$	109	74	0,3	0	7,7	0	18	0
	IV-X 2001	<i>Dunaliella salina, D. viridis</i>	7	$\frac{0,527}{0,35-0,77}$	260	82	0	0	6	0	12	0
Требушинное	VIII 1995	<i>Nitzschia longissima, Dunaliella salina</i>	7	11,38	323	44	5	0	0	1	50	0
	VII-VIII 2000	<i>Dunaliella salina, Lyngbya aestuarii</i>	7	$\frac{0,118-0,124}{0,121}$	360	49	2	0	29	0	20	0
	IV-IX 2001	<i>Dunaliella salina, D. viridis</i>	10	$\frac{0,012-2,550}{1,215}$	169	78	0	0	16	0	6	0
Актобан	VII-VIII 2000	<i>Nitzschia angustata, Dunaliella salina, D. viridis</i>	5	$\frac{0,016-0,104}{0,06}$	211	48	0	0	3	0	49	0
	V-VIII 2001	<i>Nitzschia angustata, Ankyra judayi</i>	6	$\frac{0,031-0,069}{0,045}$	93	17	26	0	17	0	40	0
Сульфатное	VII 1995	<i>Korschikoviella gracilipes</i>	7	1,15	336	5	72	0	0	0	23	0
	VII, IX 2000	<i>Nitzschia longissima, Dunaliella salina, D. viridis</i>	7	$\frac{0,449-1,010}{0,73}$	115	34	5	0	4	0	57	0
	IV-IX 2001	<i>Ankyra judayi</i>	8	$\frac{0,018-1,259}{0,460}$	75	9	87	0	2	0	2	0

Чердынское	VIII 2000	<i>Nitzschia angustata</i>	5	0,22	244	32	0	0	1	0	67	0
	IV–IX 2001	<i>Kirchneriella irregularis</i> , <i>Nitzschia angustata</i>	5	$\frac{0,067-0,302}{0,217}$	41	13	46	0	19	0	22	0
Большое Курейное	VII 1995	<i>Dunaliella salina</i>	5	0,57	353	69	3	0	0	0	38	0
	VII–VIII 2000	<i>Nitzschia angustata</i> , <i>Dunaliella salina</i>	4	$\frac{0,037-0,090}{0,063}$	263	42	0	0	0	0	58	0
	IV–VIII 2001	<i>Dunaliella salina</i> , <i>D. viridis</i>	7	$\frac{0,145-0,534}{0,27}$	77	79	2	0	14	0	4	0
Воскресенское	VII–VIII 2000	<i>Lyngbya aestuarii</i>	8	$\frac{0,131-0,195}{0,16}$	188	21	22	0	36	0	21	0
	VI, IX 2001	<i>Oscillatoria limosa</i>	5	$\frac{0,038-0,534}{0,287}$	220	0	5	0	93	0	2	0
Ново-Георгиев- ское	VII 2000	<i>Amphora coffeaeformis</i>	4	0,01	73	10	0	0	11	0	79	0
	IV–IX 2001	<i>Chlamidomonas Reinhardtii</i>	9	$\frac{0,003-12,26}{3,20}$	521	93	0	0	3	0	4	1
Гашково	VII, IX 2000	<i>Dunaliella salina</i>	5	$\frac{0,114-0,438}{0,28}$	278	59	0	0	4	0	37	0
	VII–X 2001	<i>Ankyra judayi</i> , <i>Dunaliella</i>	9	$\frac{0,895-2,56}{1,379}$	244	17	72	1	1	0	9	0
Борки	VII, IX 2000	<i>Nitzschia angustata</i> , <i>N. obfusa</i> var. <i>nana</i>	5	$\frac{0,44-0,78}{0,61}$	82	8	0	0	6	0	86	0
	VII, IX 2001	<i>Nitzschia thermalis</i>	5	$\frac{0,015-0,038}{0,026}$	283	29	3	0	0	0	68	0
Сегово	VII 2000	<i>Dunaliella salina</i>	3	0,042	296	77	0	0	0	0	23	0
	VII, IX 2001	<i>Spermatozopsis exultans</i>	4	$\frac{0,121-0,160}{0,141}$	57	66	0	0	22	0	12	0
Собацье	VII–VIII 2000	<i>Dunaliella salina</i> , <i>Nitzschia angustata</i>	6	$\frac{0,254-0,283}{0,269}$	213	62	0	0	2	0	36	0

Окончание прил. 9

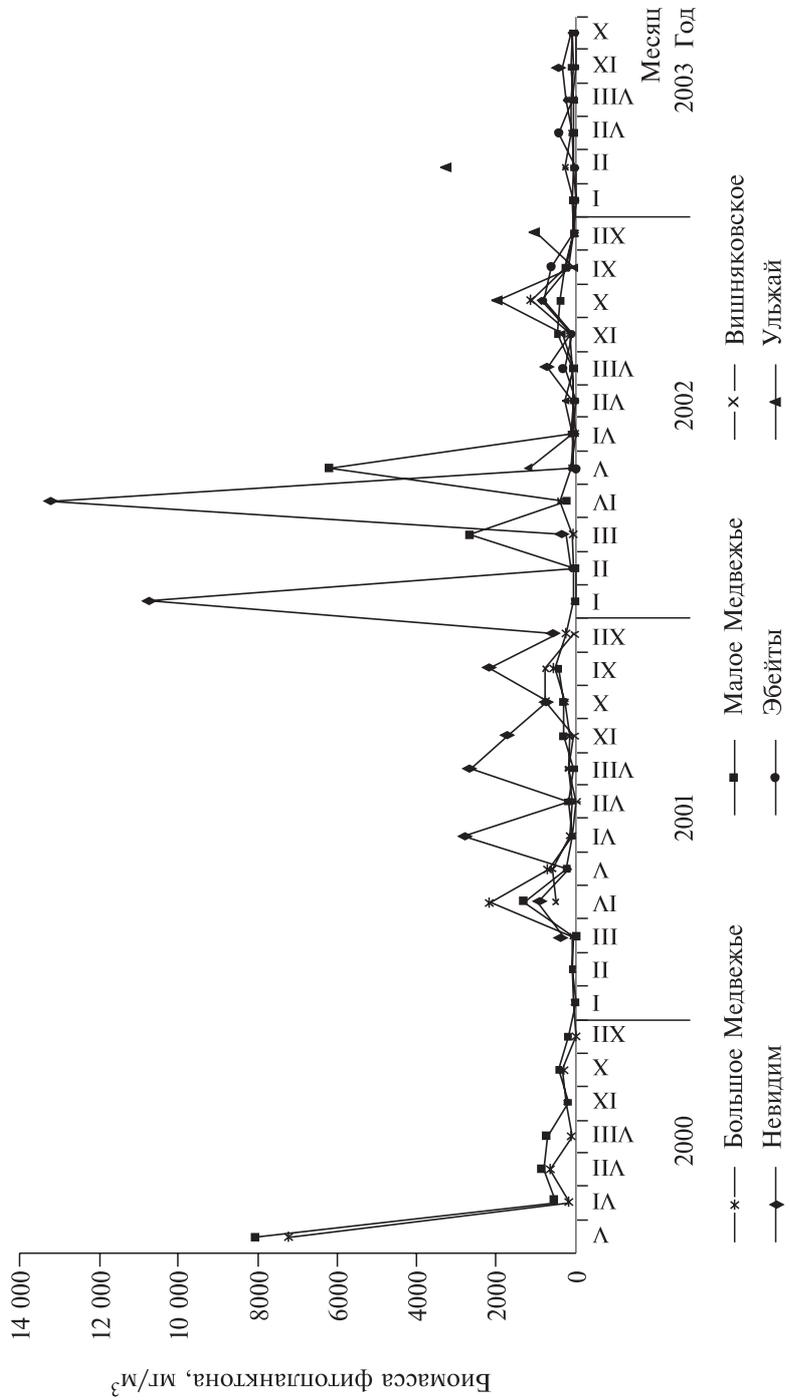
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Собаچه	VI 2001	<i>Dunaliella salina, D. viridis</i>	3	0,067	358	89	0	0	9	0	2	0
№ 1	VII 2000	<i>Dunaliella salina</i>	5	0,056	146	72	0	0	10	0	18	0
Умрешчево	VIII 2000	<i>Lyngbya aestuarii, Dunaliella salina, Amphora coffeaeformis</i>	6	$\frac{0,011-0,135}{0,073}$	124	30	0	0	46	0	24	0
	VI, X 2001	<i>Dunaliella salina, D. viridis</i>	6	$\frac{0,576}{0,115-1,038}$	255	83	0	0	3	0	14	0
Шашмура	VIII 2000	<i>Dunaliella salina, D. viridis</i>	5	0,12	137	96	0	0	1	0	3	0
Куртамышское	VII 2001	<i>Nitzschia angustata</i>	1	0,011	458	0	0	0	0	0	100	0
Аслыкуль	VII, IX 2001	<i>Amphora coffeaeformis, Nitzschia longissima</i>	4	$\frac{0,008-0,041}{0,025}$	255	3	0	0	0	0	97	0
Тибзколь	VII, IX 2001	<i>Анкура judayi, Spermatozopsis exsultans</i>	5	$\frac{0,013-0,029}{0,021}$	127	31	33	0	13	0	23	0
Лаврушино	VII, IX 2001	<i>Анкура judayi, Amphora coffeaeformis</i>	5	$\frac{0,025-0,031}{0,028}$	194	0	42	0	0	0	58	0
Соленое 18	VII 1995	<i>Cladophora globulina, Lyngbya kutzingii</i>	7	3,49	89	0	0	95	1	0	4	0
	VII 2000	<i>Nitzschia angustata, Amphora coffeaeformis</i>	4	0,116	81	25	0	0	1	0	74	0
	V 2001	<i>Dunaliella salina, D. viridis</i>	4	0,022	158	61	0	0	23	0	16	
Сиверга	VII 1995	<i>Cladophora globulina</i>	8	116,7	64214	0	0	99	0	0	1	
	VII 2000	<i>Lyngbya aestuarii</i>	5	0,075	211	32	0	0	68	0	0	
	IV-V 2001	<i>Chlamidomonas Reinhardtii</i>	6	$\frac{0,157-1,120}{0,494}$	266	88	0	0	11	0	1	

Таузаткуль	VII 2000	<i>Dunaliella salina, D. viridis</i>	3	0,069	246	70	0	0	0	0	0	0	0
	VII 2001	<i>Geminellopsis fragilis</i>	3	1,55	48	0	7	83	0	0	0	10	0
Коммунарское	VII 2000	<i>Dunaliella salina, D. viridis</i>	4	0,017	77	60	0	0	18	0	10	0	0
	VII 2001	<i>Oocystis marssonii</i>	4	0,082	345	0	88	0	0	0	22	0	0
Октябрьское	VII 2000	<i>Carteria salina</i>	5	0,167	1256	64	0	0	0	0	18	18	0
	VII 2001	<i>Oscillatoria limosa</i>	5	0,716	139	0,4	0	0	90,6	0	9	0	0
Соленый Кулаг	VII, IX 2001	<i>Ankyra judayi, Dunaliella salina, D. viridis</i>	4	$\frac{0,098-0,413}{0,255}$	214	53	21	0	0	0	26	0	0
Эбейты	VII 1995	<i>Nitzschia frustulum, Synchocystis salina</i>	6	1,55	111	30	1	13	5	0	51	0	0
	V-VII 2001	<i>Dunaliella salina</i>	7	$\frac{0,082-0,179}{0,14}$	80	80	0	0	15	0	5	0	0
	V-X 2002	<i>Dunaliella salina, D. viridis</i>	4	$\frac{0,01-0,80}{0,21}$	56	56	0	0	9	0	45	0	0
	VI-X 2003	<i>Dunaliella salina, Nitzschia angustata</i>	4	$\frac{0,01-0,43}{0,10}$	281	42	0	0	0	0	58	0	0
Ульжай	VII 1995	<i>Nodularia spumigena, Lyngbya aestuarii</i>	10	7,84	562	0	5	0	86	0	3	0	0
	VII-VIII 2000	<i>Ankyra judayi, Dunaliella salina, D. viridis</i>	7	$\frac{0,160-0,342}{0,252}$	180	21	55	0	13	0	11	0	0
	V, VIII 2001	<i>Lyngbya limnetica</i>	5	$\frac{0,087-0,097}{0,092}$	98	58	12	0	30	0	0	0	0
	V-X 2002	<i>Oscillatoria limosa, Ankyra judayi</i>	7	$\frac{0,04-1,95}{0,64}$	355	21	40,8	0	38	0	0,2	0	0
	VI-X 2003	<i>Oscillatoria limosa Dunaliella salina</i>	5	$\frac{0,02-3,29}{1,13}$	519	14	2	0	45	0	39	0	0



Приложение 10. Дендрограмма объединения по видовому составу фитопланктона 26 исследованных озер.

Appendix 10. Dendrogram of associations on specific structure of phytoplankton of 26 investigated lakes.



Приложение 11. Многолетняя динамика биомассы фитопланктона озер.

Appendix 11. Long-term dynamics of phytoplankton biomass.

Приложение 12. Видовой состав зоопланктона в исследованных озерах
 Appendix 12. Specific structure of zooplankton in investigated lakes

Озеро	Ракообразные						Коловратки			Личинки			Нематода	Всего видов	Среднегодовая коленность, г/л
	Жаброногие		Веслоногие				Ветвистоусые			Ephydriidae	Chironomidae	Psephera			
	<i>Artemia</i> Leach.	<i>Branchinella media</i> (Schm.)	<i>Cleocamptus retroversus</i> Schm.,	<i>Diatomus cyaneus</i> Kiefer	<i>Arctodiaptomus salinus</i> (Daday)	<i>Moina mongolica</i> Daday, 1901	<i>Brachionus plicatilis</i> Muller	<i>Hexarthra</i> sp.	<i>Ephyra</i> sp.						
Лаврушино	+		+					+						8	95
Аслыкуль	+		+											3	52
Сульфатное	+		+											6	117
Вишняковское	+		+										+	5	149
Тибизколь	+		+											5	72
Сетово	+		+											6	60
Борки	+		+											6	57
Гашково	+		+											6	91
Светленькое	+		+											4	47*
Актобан	+		+											5	125
Требушинное	+		+											7	74
Невидим	+		+										+	9	105
Большое Курейное	+		+											5	104
Собаچه	+		+											2	179
Филатово	+		+											7	105
Умрешево	+		+											7	78
Воскресенское	+		+											6	61
Ново-Георгиевское	+		+											7	80
Большое Медвежье	+		+										+	5	176

Приложение 13. Морфометрические параметры цист и наулиусов артемий в популяциях некоторых озер Западной Сибири
 Appendix 13. Morphometric parameters of Artemia cysts and nauplii in populations of some lakes of Western Siberia

Название озера	Цисты										Декапсулированные цисты						Толщина хориона, мкм	Выключившиеся наулиусы			
	n	Диаметр, мкм					n	Диаметр, мкм					n	Длина, мкм							
		M ± m	min	max	C _v	δ		M ± m	min	max	C _v	δ		M ± m	min	max		C _v	δ		
Мелвежье	210	257,45 ± 0,97	240	300	5,50	14,10	100	242,26 ± 1,37	216	288	5,66	13,72	7,60	469,4 ± 5,7	384	520	6,65	31,19			
Эбейты	200	256,80 ± 1,73	204	300	6,73	17,29	200	248,92 ± 1,44	192	290	5,79	14,39	3,94	467,8 ± 3,3	396	506	4,91	22,98			
Собаچه	100	270,08 ± 2,16	224	352	7,99	21,61	100	245,04 ± 1,61	192	300	6,57	16,11	12,52	456,2 ± 3,3	440	484	3,94	17,96			
Умрешцево	100	260,88 ± 1,85	228	372	7,08	18,50	100	251,68 ± 1,36	220	304	5,41	13,62	4,60	463,8 ± 4,6	418	492	4,48	20,79			
Требушинное	100	278,40 ± 1,54	240	312	5,51	15,35	100	257,40 ± 1,53	216	288	5,94	15,29	10,50	489,6 ± 4,1	440	550	4,61	22,59			
Ново-Георгиевское	100	272,32 ± 1,89	224	320	6,93	18,89	100	252,16 ± 1,46	208	288	5,78	14,58	10,08	477,3 ± 4,1	440	507	3,85	18,36			
Большое Курейное	210	260,12 ± 1,14	224	320	6,37	16,57	210	237,64 ± 1,14	204	300	6,97	16,57	11,24	486,1 ± 3,5	440	515	3,97	19,31			
Актобан	100	289,12 ± 1,75	256	336	6,05	17,51	100	264,64 ± 1,19	240	288	4,50	11,91	12,24	502,1 ± 4,7	440	550	5,11	25,64			
Невидим	200	266,45 ± 0,98	240	300	5,19	13,82	200	249,34 ± 0,77	224	288	4,35	10,87	8,56	475,4 ± 3,4	418	504	4,44	21,11			
Филатово	100	272,32 ± 1,78	224	320	6,52	17,76	100	254,04 ± 1,96	204	300	7,71	19,60	9,14	470,6 ± 4,2	396	505	4,86	22,85			
Вишняковское	100	264,80 ± 1,57	224	304	5,92	15,65	100	251,88 ± 2,32	210	290	9,19	23,17	6,46	—	—	—	—	—			
Ульжай	100	240,90 ± 1,19	205	290	4,94	11,90	100	218,10 ± 1,09	190	280	4,99	10,9	11,4	432,3 ± 3,7	380	450	3,82	16,51			

Приложение 14. Результаты морфологических исследований артемий артемии с 1995 по 2004 г.
 Appendix 14. Results of morphological researches of Artemia populations from 1995 to 2004 years

Показатель	Год									
	1995	1996	1997	2000	2001	2002	2002*	2003	2004	
n	7	8	11	22	23	29	13	11	14	
Σ _u , г/л	52–204 110,4 ± 19,9	45–233 113,0 ± 21,4	66–263 118,6 ± 16,8	43–242 134,3 ± 12,8	40–292 101,7 ± 12,8	28–275 102,6 ± 11,8	28–210 96,9 ± 16,4	53–156 96,3 ± 12,5	51–264 127,5 ± 16,4	
tl, мм	6,3–11,7 8,47 ± 0,76	7,6–10,9 8,88 ± 0,41	6,3–10,3 8,71 ± 0,34	8,0–10,8 9,18 ± 0,18	7,38–12,28 9,85 ± 0,23	7,25–10,98 8,89 ± 0,16	8,62–10,04 9,44 ± 0,04	6,81–10,58 9,33 ± 0,05	8,52–11,26 9,69 ± 0,06	

<i>al</i> , мм	$\frac{2,7-6,4}{4,36 \pm 0,48}$	$\frac{3,2-4,6}{4,18 \pm 0,16}$	$\frac{2,7-5,1}{3,91 \pm 0,17}$	$\frac{3,89-5,9}{4,55 \pm 0,12}$	$\frac{3,9-7,4}{5,36 \pm 0,17}$	$\frac{3,65-7,04}{4,74 \pm 0,13}$	$\frac{4,08-5,99}{5,19 \pm 0,06}$	$\frac{3,14-6,22}{5,05 \pm 0,04}$	$\frac{4,53-6,85}{5,64 \pm 0,04}$
<i>aw</i> , мм	—	—	—	—	—	—	$\frac{0,29-0,68}{0,47 \pm 0,01}$	$\frac{0,47-0,64}{0,55 \pm 0,003}$	$\frac{0,33-0,61}{0,48 \pm 0,0004}$
<i>de</i> , мм	—	—	—	—	—	—	$\frac{0,86-1,46}{1,25 \pm 0,01}$	$\frac{1,05-1,54}{1,30 \pm 0,01}$	$\frac{0,96-1,53}{1,28 \pm 0,01}$
<i>ed</i> , мм	—	—	—	—	—	—	$\frac{0,10-0,22}{0,16 \pm 0,001}$	$\frac{0,19-0,29}{0,23 \pm 0,002}$	$\frac{0,16-0,26}{0,20 \pm 0,001}$
<i>sf</i> , мм	$\frac{2,6-13,1}{7,53 \pm 1,27}$	$\frac{4,1-14,8}{10,06 \pm 1,20}$	$\frac{2,6-21,4}{12,48 \pm 2,03}$	$\frac{1,5-14,0}{6,57 \pm 0,90}$	$\frac{2,1-13,3}{7,67 \pm 0,55}$	$\frac{1,0-20,7}{9,30 \pm 1,01}$	$\frac{1,29-10,60}{4,41 \pm 0,12}$	$\frac{2,60-11,07}{5,89 \pm 0,17}$	$\frac{1,85-13,60}{5,62 \pm 0,16}$
<i>fl</i> , мм	$\frac{0,08-0,32}{0,20 \pm 0,03}$	—	$\frac{0,18-0,20}{0,19 \pm 0,01}$	—	—	$\frac{0,13-0,51}{0,26 \pm 0,02}$	$\frac{0,13-0,51}{0,24 \pm 0,01}$	$\frac{0,21-0,69}{0,34 \pm 0,01}$	$\frac{0,08-0,35}{0,20 \pm 0,0003}$
<i>la</i> , мм	—	—	—	—	—	—	$\frac{0,56-0,96}{0,79 \pm 0,01}$	$\frac{0,62-1,00}{0,85 \pm 0,01}$	$\frac{0,66-0,90}{0,80 \pm 0,01}$
<i>hw</i> , мм	—	—	—	—	—	—	$\frac{0,46-1,01}{0,54 \pm 0,01}$	$\frac{0,50-0,82}{0,65 \pm 0,004}$	$\frac{0,36-0,64}{0,53 \pm 0,004}$
<i>ra</i> , %	$\frac{42,86-54,71}{50,90 \pm 1,53}$	$\frac{41,28-51,90}{47,26 \pm 1,41}$	$\frac{40,00-49,00}{44,82 \pm 0,87}$	$\frac{35,44-60,25}{49,05 \pm 1,05}$	$\frac{40,09-59,18}{52,80 \pm 0,95}$	$\frac{44,67-64,12}{53,02 \pm 0,81}$	$\frac{47,92-61,10}{54,30 \pm 0,18}$	$\frac{45,28-58,27}{52,95 \pm 0,30}$	$\frac{53,05-62,17}{57,98 \pm 0,19}$
<i>c/a</i>	$\frac{0,8-1,3}{0,99 \pm 0,06}$	$\frac{0,9-1,4}{1,12 \pm 0,07}$	$\frac{1,0-1,5}{1,24 \pm 0,04}$	$\frac{0,64-1,58}{1,05 \pm 0,19}$	$\frac{0,7-1,5}{0,93 \pm 0,04}$	$\frac{0,56-1,14}{0,90 \pm 0,03}$	$\frac{0,63-0,91}{0,80 \pm 0,03}$	$\frac{0,70-1,17}{0,86 \pm 0,06}$	$\frac{0,65-0,88}{0,74 \pm 0,03}$
<i>cl</i>	$\frac{3,2-5,87}{4,25 \pm 0,39}$	$\frac{3,8-6,4}{4,69 \pm 0,30}$	$\frac{3,6-6,0}{4,81 \pm 0,21}$	$\frac{3,18-6,47}{4,68 \pm 0,15}$	$\frac{3,42-6,77}{4,65 \pm 0,14}$	$\frac{3,16-4,96}{4,15 \pm 0,08}$	$\frac{3,80-4,66}{4,15 \pm 0,09}$	$\frac{3,56-4,55}{4,04 \pm 0,14}$	$\frac{3,65-4,41}{4,03 \pm 0,10}$
<i>f/a</i> , %	$\frac{2,1-7,1}{4,9 \pm 0,6}$	—	$\frac{5,0-6,6}{5,8 \pm 0,3}$	—	—	$\frac{2,3-11,4}{5,6 \pm 0,5}$	$\frac{2,28-6,99}{4,21 \pm 0,63}$	$\frac{4,24-22,00}{8,91 \pm 2,00}$	$\frac{1,67-7,20}{3,85 \pm 0,66}$
<i>fw</i>	—	$\frac{0,10-1,40}{0,66 \pm 0,14}$	$\frac{0,30-1,20}{0,88 \pm 0,10}$	—	—	—	—	—	—

Примечание. Над чертой — min — max, под чертой — $M \pm m$.

Note. Above line — min — max, below line — $M \pm m$.

* Исследовано 13 морфометрических показателей.

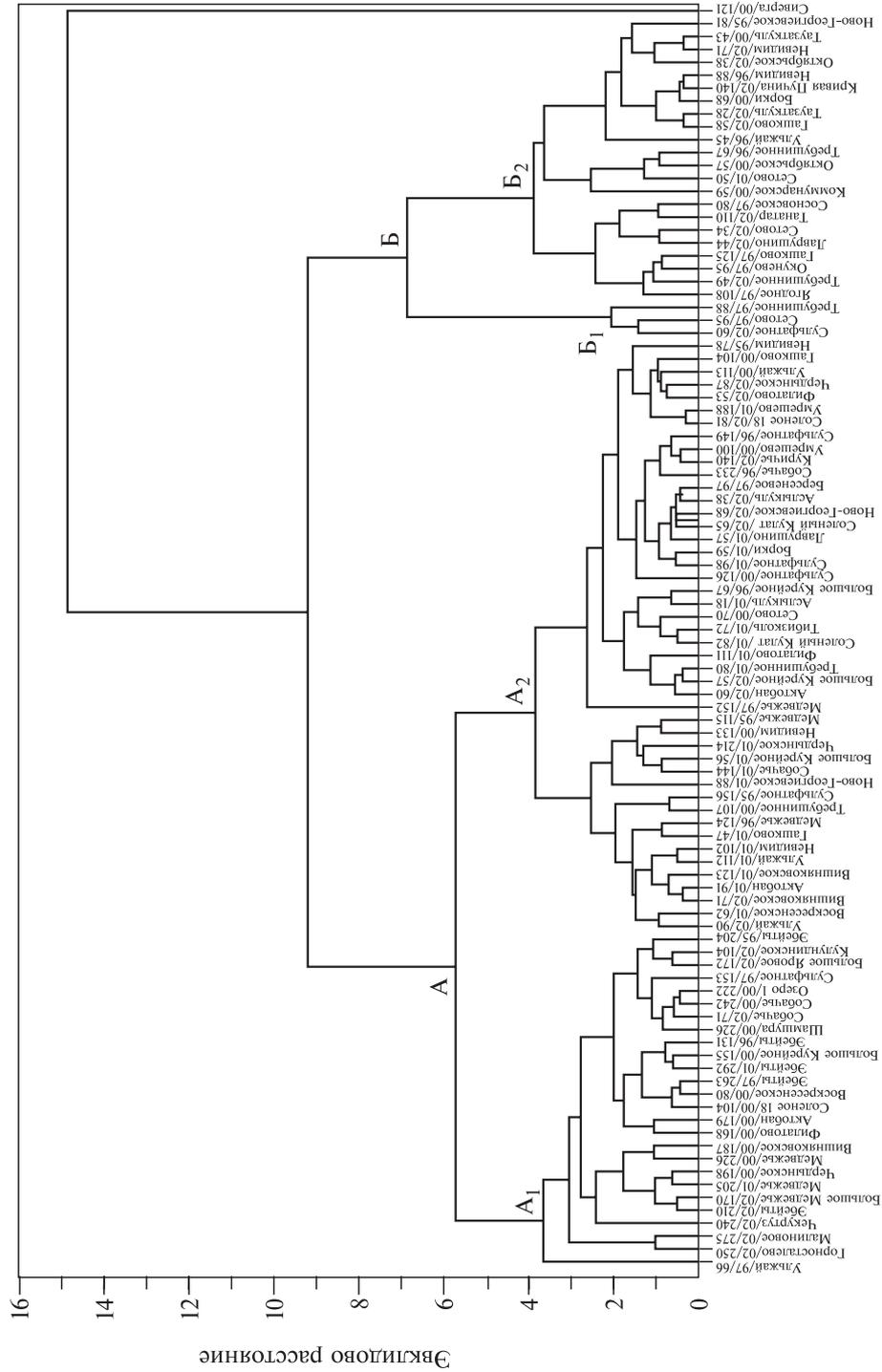
* 13 morphometric parameters are investigated.

Приложение 15. Сравнение среднепопуляционных показателей длины рачков артемии и отношения цефалоторакса к abdomenу, взятых из литературных источников, с данными для популяций исследованных нами озер
 Appendix 15. Comparison of average population parameters of *Artemia shrimps* length and ratio cephalothorax, to abdomen taken from references with our data

Данные	Озеро	Месторасположение	Соленость, ‰	<i>tl</i>	<i>c/a</i>
Литературные Наши	Тонатар* Шекудук* 20 озер	<i>Градиция солености 60–80 ‰</i> Алтайский край » Курганская, Челябинская, Омская области	60–80 60–80 60–80 (70,1 ± 0,4)	9,83 7,07 6,3–10,9 (9,0 ± 0,2)	0,78 0,90 0,83–1,40 (1,06 ± 0,04)
	Литературные Наши	Мойнакское* Соленое* 11 озер	<i>Градиция солености 100–130 ‰</i> Крым Алтайский край Курганская и Челябинская области, Алтайский край	129 130 100–126 (108,5 ± 2,2)	12,30 8,51 8,0–10,70 (9,2 ± 0,3)
Литературные Наши		Северо-Западное** Большое Яровое* Джарылгач** Поповское** Актюбан, Филатово, Медвежье	<i>Градиция солености 160–180 ‰</i> Казахстан Алтайский край Крым » Курганская область	169 180 160 173 168–179 (172,2 ± 3,5)	8,70 11,20 11,03 9,40 9,39 ± 0,2 9,35 ± 9,41
	Литературные Наши	Южное** Малое Яровое* Эбейты Медвежье	<i>Градиция солености, 200 ‰</i> Казахстан Алтайский край Омская область Курганская области	204 200 204–205 (204,5 ± 1,13)	7,32 9,21 7,3–9,6 (8,43 ± 1,13)
Литературные Наши		Горбатое** Кучукское* Мормышанское Эбейты, Горносталево	<i>Градиция солености 250–260 ‰</i> Казахстан Алтайский край » Омская область, Алтайский край	259 250 250 250–263 (256,5 ± 6,5)	7 8,19 6,74 8,5–8,6 (8,54 ± 0,04)

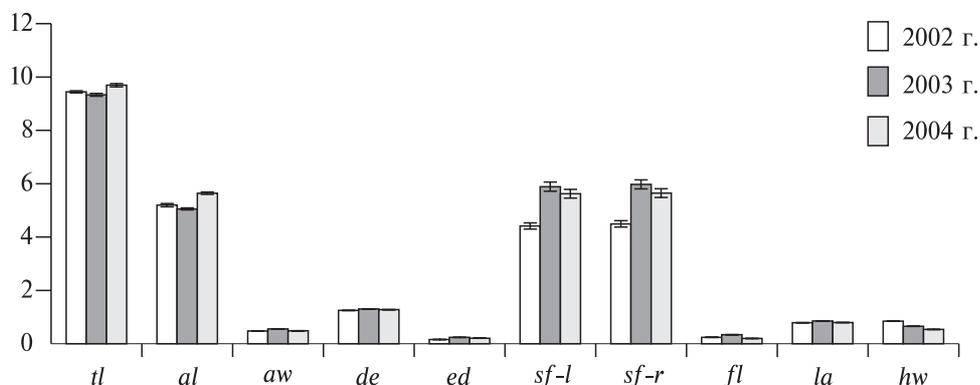
* Соловов, Студеникина, 1990.

** Воронов, 1979.



Приложение 16. Кластеризация популяций артемий по 5 морфометрическим признакам.

Appendix 16. Clustering of *Artemia* populations on 5 morphometric parameters.



Приложение 17. Среднегодовые значения морфометрических признаков в разные вегетационные сезоны.

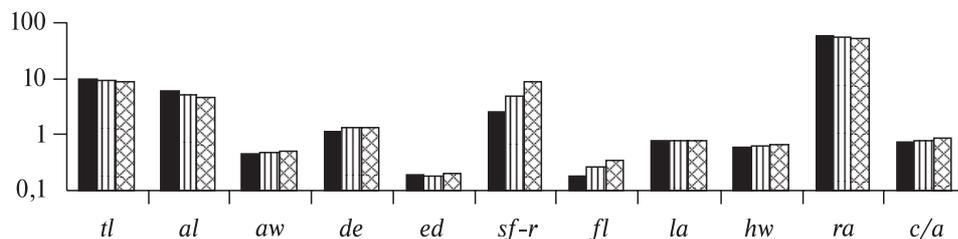
Appendix 17. Average annual values of morphometric parameters during different vegetative seasons.

Приложение 18. Критерий достоверности различий (Стьюдента) среднегодовых значений морфометрических признаков в разные вегетационные сезоны

Appendix 18. Criterion of significance of distinctions (Student) of average annual values of morphometric parameters during different vegetative seasons

Показатель	2002–2003 гг.			2003–2004 гг.			2002–2004 гг.		
	2002–2003 гг.	2003–2004 гг.	2002–2004 гг.	2002–2003 гг.	2003–2004 гг.	2002–2004 гг.	2002–2003 гг.	2003–2004 гг.	2002–2004 гг.
tl, мм	1,61	–2,64	–3,50*	sf-l, шт.	–8,08*	1,27	–5,80*		
al, мм	2,10	–5,19*	–5,90*	fl, мм	–12,16*	4,58*	6,59*		
aw, мм	–11,70*	2,16	–0,88	la, мм	–6,97*	1,39	–0,49		
de, мм	–5,00*	0,58	–2,61	hw, мм	–15,93*	0,72	3,53*		
ed, мм	–33,41*	1,60	–22,08*	ra, %	3,68*	–11,91*	–13,90*		
sf-r, шт.	–8,01*	1,02	–6,18*						

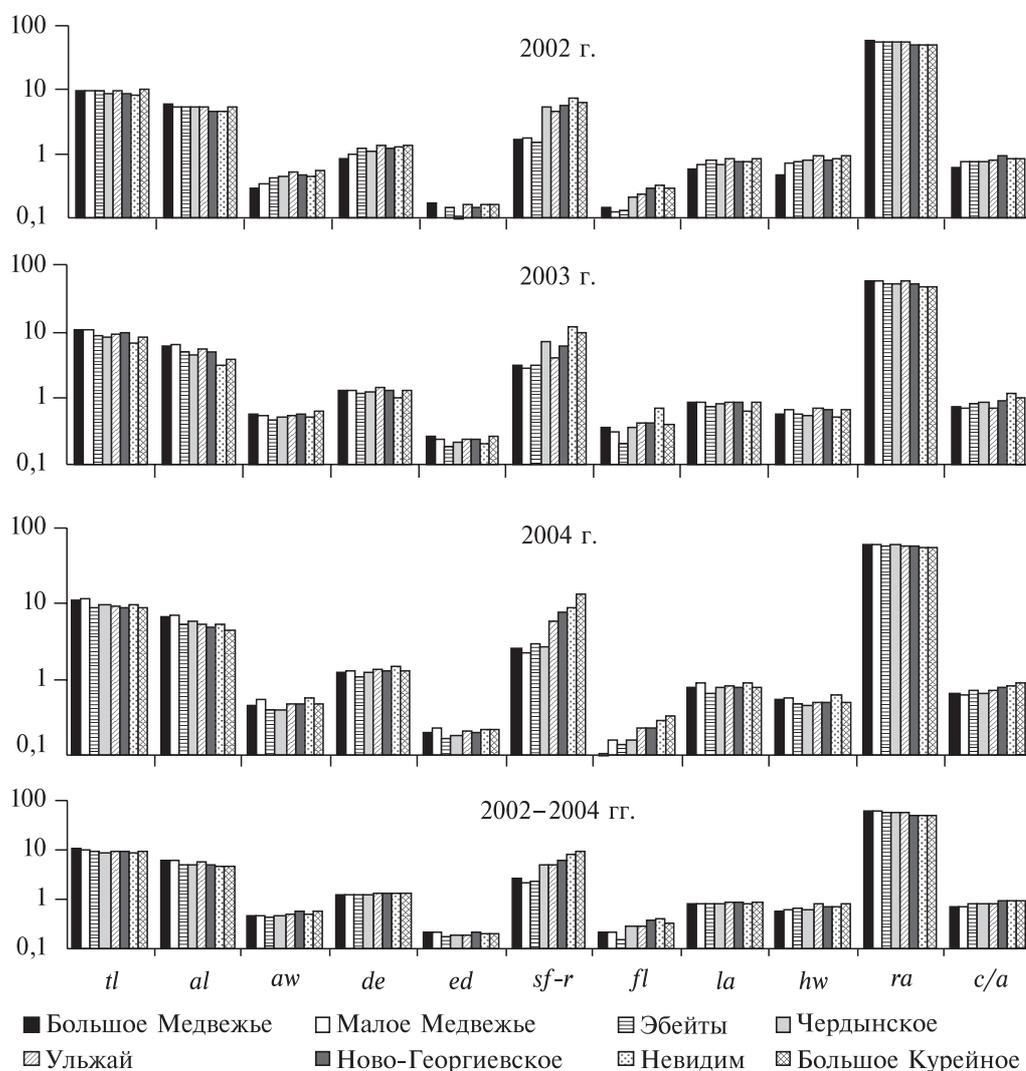
* $p < 0,05$.



■ Высокоминерализованные ▨ Среднеминерализованные ▩ Низкоминерализованные

Приложение 20. Средние значения морфометрических показателей артемий из водоемов, сгруппированных по солености, в вегетационные сезоны 2002–2004 гг.

Appendix 20. Average values of morphometric parameters of Artemia, grouped by salinity during vegetative seasons 2002–2004.



Приложение 19. Морфометрические показатели артемий из разных сибирских популяций в среднем за сезоны 2002–2004 гг. и в среднем за три года исследований.

Appendix 19. Morphometric parameters of *Artemia* from different Siberian populations in average for seasons 2002–2004 and in average for three years of researches.

Приложение 21. Половой диморфизм рачков артемий

Appendix 21. Sexual dimorphism of *Artemia* shrimps

Озеро	Пол	<i>n</i>	Дата	<i>tl</i>	<i>al</i>	<i>aw</i>	<i>de</i>
1	2	3	4	5	6	7	8
Большое Курейное	♂	50	21.08.04	8,51 ± 0,17	4,53 ± 0,11	0,94 ± 0,02	2,54 ± 0,06
		2		6,25 ± 0,15	3,1 ± 0,2	0,85 ± 0,05	2,1 ± 0,20
Большое Медвежье	♂	50	20.08.04	10,07 ± 0,13	6,36 ± 0,11	0,70 ± 0,01	2,19 ± 0,04
		2		6,6 ± 0,10	3,9 ± 0,10	0,95 ± 0,05	2,15 ± 0,05
Тус	♂	30	07.10.04	8,41 ± 0,14	4,31 ± 0,12	0,57 ± 0,02	0,48 ± 0,01
		30		6,18 ± 0,13	3,11 ± 0,10	0,36 ± 0,01	1,27 ± 0,03
Сватиково	♂	30	09.10.04	10,76 ± 0,31	6,14 ± 0,20	0,60 ± 0,01	0,50 ± 0,001
		15		7,54 ± 0,26	4,17 ± 0,19	0,39 ± 0,01	1,49 ± 0,06
Ульжай	♂	84	14.08.02	9,88 ± 0,08	5,47 ± 0,07	0,52 ± 0,01	1,32 ± 0,01
		2		8,4 ± 0,10	4,5 ± 0,1	0,54 ± 0,01	1,86 ± 0,01
Невидим	♂	45	02.08.02	8,64 ± 0,10	4,63 ± 0,08	0,44 ± 0,01	1,25 ± 0,03
		2		8,45 ± 0,05	4,45 ± 0,05	0,40 ± 0,00	1,64 ± 0,01
Таузаткуль	♂	20	16.06.02	9,06 ± 0,19	4,47 ± 0,16	0,62 ± 0,01	1,27 ± 0,02
		3		6,97 ± 0,44	2,72 ± 0,35	0,50 ± 0,05	1,48 ± 0,02
Танатар	♂	2	17.09.02	7,25 ± 0,16	3,75 ± 0,14	—	—
		8		7,83 ± 0,16	3,87 ± 0,23	—	—
Эбейты	♂	393	04.07.02	9,63 ± 0,10	5,37 ± 0,12	—	—
		2		6,45 ± 0,05	3,55 ± 0,06	—	—
Малое Медвежье	♂	199	06.07.02	9,27 ± 0,15	5,62 ± 0,16	—	—
		2		7,85 ± 0,32	4,25 ± 0,29	—	—
Лаврушино	♂	18	14.06.02	8,62 ± 0,13	4,37 ± 0,12	—	—
		10		6,9 ± 0,05	3,03 ± 0,08	—	—
Ново-Георгиевское	♂	90	22.07.02	8,52 ± 0,12	4,35 ± 0,15	—	—
		1		6,7	2,8	—	—
Чердынское	♂	44	25.06.02	9,21 ± 0,26	5,04 ± 0,25	—	—
		1		8,6	4,5	—	—
Малое Медвежье	♂	30	11.07.01	9,75 ± 0,13	5,21 ± 0,10	—	—
		1		7,3	3,8	—	—
Умрешево	♂	30	28.06.01	8,96 ± 0,22	5,01 ± 0,18	—	—
		1		7,2	3,3	—	—
Требушинное	♂	30	27.06.01	8,50 ± 0,10	4,60 ± 0,10	—	—
		3		7,10 ± 0,20	3,00 ± 0,30	—	—
	♂	30	01.09.01	10,92 ± 0,12	5,60 ± 0,10	—	—
		2		8,53 ± 0,32	3,87 ± 0,19	—	—
Вишняковское	♂	30	25.07.01	9,18 ± 0,14	5,07 ± 0,09	—	—
		2		7,40 ± 0,10	3,35 ± 0,05	—	—
Тибизколь	♂	30	03.07.01	10,41 ± 0,23	5,36 ± 0,16	—	—
		3		8,03 ± 0,15	3,50 ± 0,26	—	—
Актобан	♂	30	26.06.01	8,96 ± 0,16	4,95 ± 0,11	—	—
		3		8,15 ± 0,35	3,75 ± 0,05	—	—
Гашково	♂	23	04.07.01	9,15 ± 0,20	4,45 ± 0,14	—	—
		1		7,8	3,1	—	—
Борки	♂	29	03.07.01	9,23 ± 0,54	5,28 ± 0,36	—	—
		1		6,3	2,5	—	—
Сульфатное	♂	30	02.07.01	8,95 ± 0,12	4,76 ± 0,08	—	—
		1		7,9	3,5	—	—
Аслыкуль	♂	22	02.07.01	8,73 ± 0,20	4,53 ± 0,16	—	—
		1		7,1	2,9	—	—
Эбейты	♂	30	15.06.01	9,34 ± 0,21	4,80 ± 0,18	—	—
		2		7,05 ± 0,75	3,30 ± 0,50	—	—
Требушинное	♂	56	27.08.00	8,62 ± 0,95	4,27 ± 0,06	—	—
		3		7,44 ± 0,12	3,75 ± 0,24	—	—

<i>ed</i>	<i>sf-r</i>	<i>fl</i>	<i>la</i>	<i>hw</i>	<i>ra, %</i>	<i>f/a</i>
9	10	11	12	13	14	15
0,43 ± 0,01	13,68 ± 0,29	0,65 ± 0,02	1,53 ± 0,04	1,01 ± 0,02	53,05 ± 0,62	14,76 ± 0,44
0,4 ± 0,00	9,5 ± 2,51	0,55 ± 0,05	1,35 ± 0,05	1,00 ± 0,00	49,55 ± 2,02	17,92 ± 2,78
0,32 ± 0,01	2,31 ± 0,17	0,20 ± 0,02	1,45 ± 0,03	0,87 ± 0,02	63,07 ± 0,52	3,09 ± 0,24
0,4 ± 0,00	2,5 ± 0,50	0,35 ± 0,05	1,15 ± 0,05	1,00 ± 0,00	59,08 ± 0,62	9,01 ± 1,52
0,26 ± 0,01	15,23 ± 0,36	0,39 ± 0,01	0,93 ± 0,02	1,44 ± 0,03	51,07 ± 0,81	9,05 ± 0,24
0,25 ± 0,01	10,5 ± 0,44	0,29 ± 0,03	0,79 ± 0,03	0,50 ± 0,01	50,09 ± 0,93	9,32 ± 0,30
0,25 ± 0,01	6,47 ± 0,35	0,28 ± 0,01	1,00 ± 0,03	1,48 ± 0,04	57,03 ± 0,68	4,56 ± 0,20
0,27 ± 0,01	7,29 ± 0,78	0,24 ± 0,02	0,96 ± 0,05	0,56 ± 0,02	55,02 ± 0,97	5,76 ± 0,38
0,16 ± 0,00	4,57 ± 0,19	0,23 ± 0,01	0,85 ± 0,02	0,92 ± 0,01	55,32 ± 0,40	4,35 ± 0,11
0,35 ± 0,01	5,5 ± 0,050	0,2 ± 0,00	0,85 ± 0,01	1,04 ± 0,01	53,67 ± 0,46	4,44 ± 0,10
0,16 ± 0,00	7,18 ± 0,30	0,32 ± 0,01	0,73 ± 0,02	0,86 ± 0,01	53,42 ± 0,50	6,92 ± 0,28
0,30 ± 0,01	7,50 ± 0,50	0,25 ± 0,01	0,55 ± 0,01	0,95 ± 0,05	52,37 ± 0,57	5,51 ± 0,05
0,17 ± 0,01	6,47 ± 0,38	0,36 ± 0,01	0,61 ± 0,02	0,83 ± 0,02	49,36 ± 1,02	8,17 ± 0,36
0,27 ± 0,02	8,33 ± 0,88	0,28 ± 0,04	0,98 ± 0,07	0,92 ± 0,04	39,18 ± 5,17	10,39 ± 0,90
—	17,3 ± 0,36	0,37 ± 0,03	—	—	51,72 ± 1,23	9,87 ± 0,34
—	13,3 ± 1,00	0,37 ± 0,03	—	—	49,43 ± 0,68	9,56 ± 0,52
—	2,77 ± 0,16	0,13 ± 0,2	—	—	55,76 ± 0,82	2,42 ± 0,24
—	2,60 ± 0,18	0,12 ± 0,01	—	—	55,04 ± 0,65	3,38 ± 0,14
—	2,94 ± 0,33	0,13 ± 0,02	—	—	60,41 ± 0,93	2,32 ± 0,36
—	3,00 ± 0,16	0,12 ± 0,00	—	—	54,14 ± 0,36	2,82 ± 0,60
—	17,42 ± 1,06	—	—	—	50,70 ± 1,12	—
—	17 ± 0,54	—	—	—	43,91 ± 0,69	—
—	10,16 ± 0,33	0,28 ± 0,01	—	—	51,18 ± 0,46	6,44 ± 0,32
—	10	0,27	—	—	41,79	9,64
—	8,04 ± 0,39	0,20 ± 0,02	—	—	54,72 ± 2,35	3,97 ± 0,54
—	8	0,2	—	—	52,33	4,44
—	2,31 ± 0,02	—	—	—	53,44 ± 0,98	—
—	1	—	—	—	52,05	—
—	8,08 ± 0,59	—	—	—	55,92 ± 0,59	—
—	6,5	—	—	—	45,83	—
—	8,00 ± 0,41	—	—	—	54,12 ± 0,56	—
—	9,00 ± 0,00	—	—	—	42,25 ± 0,65	—
—	11,11 ± 0,68	—	—	—	51,28 ± 0,23	—
—	7,83 ± 1,96	—	—	—	45,40 ± 0,89	—
—	5,07 ± 0,67	—	—	—	55,23 ± 0,89	—
—	4,00 ± 2,00	—	—	—	45,27 ± 0,27	—
—	13,00 ± 1,59	—	—	—	51,49 ± 0,51	—
—	12,33 ± 1,88	—	—	—	43,59 ± 0,48	—
—	7,13 ± 0,23	—	—	—	55,25 ± 0,29	—
—	6,25 ± 0,25	—	—	—	46,01 ± 0,46	—
—	6,58 ± 0,89	—	—	—	48,63 ± 0,37	—
—	10	—	—	—	39,74	—
—	8,73 ± 0,49	—	—	—	57,20 ± 1,10	—
—	9	—	—	—	39,68	—
—	8,86 ± 1,349	—	—	—	53,18 ± 0,26	—
—	7	—	—	—	44,3	—
—	6,67 ± 0,49	—	—	—	51,89 ± 0,36	—
—	12	—	—	—	40,85	—
—	3,75 ± 0,51	—	—	—	51,39 ± 0,45	—
—	1	—	—	—	46,81	—
—	6,33 ± 0,48	—	—	—	49,54 ± 1,32	—
—	7,00 ± 1,00	—	—	—	50,40 ± 0,36	—

1	2	3	4	5	6	7	8
Ульжай	O ₃ + O ₃	64	11.07.00	8,60 ± 0,09	4,56 ± 0,10	—	—
		1		9	4,2	—	—
Чердынское		36	18.07.00	9,43 ± 0,21	4,73 ± 0,11	—	—
		3		7,63 ± 0,47	4,21 ± 0,12	—	—
Медвежье		75	07.07.00	10,37 ± 0,16	5,81 ± 0,10	—	—
		2		8,38 ± 0,16	5,16 ± 1,82	—	—
Шамяля		10	06.07.97	8,11 ± 0,12	3,51 ± 0,14	—	—
		6		7,6 ± 0,05	3,52 ± 0,22	—	—
Ульжай		20	20.07.97	6,34 ± 0,14	2,7 ± 0,12	—	—
		1		6,2	2,7	—	—
Эбейты		10	21.07.97	8,52 ± 0,17	4,11 ± 0,16	—	—
		1		6,3	3,47	—	—
Большое Курейное		33	28.06.96	9,71 ± 0,18	4,53 ± 0,15	—	—
		3		8,62 ± 0,42	4,12 ± 0,33	—	—
Невидим		40	19.06.96	8,72 ± 0,15	4,11 ± 0,12	—	—
		6		8,7 ± 0,41	4,1 ± 0,09	—	—
Ульжай		30	29.07.95	6,36 ± 0,19	2,70 ± 0,09	—	—
		2		6,20 ± 0,05	2,70 ± 0,10	—	—
Эбейты		30	26.07.95	7,35 ± 0,24	3,95 ± 0,14	—	—
		4		6,30 ± 0,40	3,47 ± 0,30	—	—
Сульфатное		30	04.07.95	8,67 ± 0,16	4,71 ± 0,10	—	—
		3		7,95 ± 0,75	3,90 ± 0,30	—	—

Приложение 22. Отношение параметров самок к параметрам самцов по 37 популяциям
Appendix 22. Ratio of female parameters to male parameters on 37 populations

Показатель	<i>tl</i>	<i>al</i>	<i>cl</i>	<i>aw</i>	<i>de</i>	<i>ed</i>	<i>sf-r</i>	<i>fl</i>	<i>la</i>	<i>hw</i>	<i>ra</i>	<i>f/a</i>
Min	0,93	0,97	0,84	0,74	0,34	0,46	0,28	0,57	0,62	0,87	0,88	0,34
Max	1,53	2,11	1,56	1,58	1,21	1,30	3,75	1,64	1,33	2,88	1,44	1,38
σ	0,15	0,25	0,17	0,30	0,32	0,30	0,72	0,23	0,23	0,90	0,13	0,22
<i>M</i>	1,21*	1,33*	1,13*	1,18	0,75	0,82	1,15	1,08	1,08	1,44	1,09*	0,89*
<i>m</i>	0,02	0,04	0,03	0,05	0,05	0,05	0,12	0,04	0,04	0,15	0,02	0,04
<i>C_v</i> , %	12	19	15	26	42	37	62	21	21	63	12	25

* Различия достоверны при $p < 0,05$.

* Distinctions are significant at $p < 0,05$.

Приложение 23. Оценка достоверности различий морфометрических показателей рачков из сравниваемых водоемов по значению *t*-критерия Стьюдента

Appendix 23. Estimation of significance of distinctions of shrimps morphometric parameters from compared reservoirs on value *t*-Student criterion

Популяция	Кулундинское	Теке	Баян-Тухум	<i>A. sinica</i>	Популяция	Кулундинское	Теке	Баян-Тухум	<i>A. sinica</i>
1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
<i>ra</i>					<i>fl</i>				
Невидим	-1,23	-4,29	-2,59	-6,56	Невидим	-4,42	-2,41	0,86	4,65
Кулундинское		-3,38	-1,90	-5,93	Кулундинское		1,05	4,09	11,32
Теке			1,08	-2,42	Теке			2,81	8,23
Баян-Тухум				-3,16	Баян-Тухум				3,79

Окончание прил. 21

9	10	11	12	13	14	15
—	7,50 ± 1,52	—	—	—	53,02 ± 0,79	—
—	2	—	—	—	46,67	—
—	2,20 ± 0,20	—	—	—	50,16 ± 0,63	—
—	3,40 ± 0,5	—	—	—	55,06 ± 0,56	—
—	2,05 ± 0,13	—	—	—	56,03 ± 0,86	—
—	2,66 ± 0,88	—	—	—	61,575179	—
—	3,72 ± 0,32	0,08 ± 0,01	—	—	43,21 ± 0,79	2,08 ± 0,30
—	6 ± 0,63	0,07 ± 0,01	—	—	46,05 ± 0,98	1,99 ± 0,46
—	2,63 ± 0,23	0,18 ± 0,03	—	—	42,86 ± 0,56	6,63 ± 0,26
—	9,5	0,19	—	—	43,55	7,04
—	5,13 ± 0,28	0,12 ± 0,02	—	—	48,24 ± 0,97	2,93 ± 0,36
—	4,5	0,11	—	—	55,08	3,17
—	11,05 ± 0,36	0,25 ± 0,01	—	—	46,39 ± 1,20	5,56 ± 0,26
—	14,3 ± 0,77	0,23 ± 0,04	—	—	47,67 ± 2,46	5,61 ± 0,91
—	12,9 ± 0,28	0,21 ± 0,02	—	—	47,13 ± 1,32	5,12 ± 0,25
—	14,2 ± 0,53	0,25 ± 0,01	—	—	47,13 ± 2,31	6,11 ± 0,20
—	8,81 ± 1,30	0,18 ± 0,01	—	—	42,45 ± 1,30	6,63 ± 0,23
—	9,50 ± 0,50	0,19 ± 0,00	—	—	43,55 ± 0,46	7,04 ± 0,19
—	2,56 ± 0,10	0,08 ± 0,01	—	—	53,71 ± 1,75	2,13 ± 0,32
—	4,50 ± 0,50	0,11 ± 0,03	—	—	55,03 ± 3,49	3,17 ± 0,65
—	6,11 ± 0,41	0,23 ± 0,01	—	—	54,33 ± 0,98	4,77 ± 0,29
—	6,00 ± 1,00	0,14 ± 0,04	—	—	49,10 ± 4,63	3,46 ± 0,89

Окончание прил. 23

1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
	<i>tl</i>					<i>de</i>			
Невидим	-18,53	8,92	8,75	12,26	Невидим	7,12	-0,17	-1,11	4,96
Кулундинское		-3,46	-2,57	0,75	Кулундинское		-6,02	-8,69	-2,36
Теке			0,52	3,67	Теке			-0,78	3,87
Баян-Тухум				2,76	Баян-Тухум				6,78
	<i>al</i>					<i>ed</i>			
Невидим	15,22	0,50	2,39	0,89	Невидим	7,53	-0,58	-0,42	5,64
Кулундинское		-7,36	-3,84	-6,10	Кулундинское		-7,20	-6,95	-2,28
Теке			1,73	0,49	Теке			0,00	4,78
Баян-Тухум				1,28	Баян-Тухум				3,73
	<i>aw</i>					<i>la</i>			
Невидим	3,69	0,83	-10,32	1,98	Невидим	13,06	9,77	-0,89	13,33
Кулундинское		-2,09	-16,10	-0,46	Кулундинское		1,81	-8,51	7,40
Теке			-10,31	1,39	Теке			-8,84	3,54
Баян-Тухум				12,63	Баян-Тухум				11,67
	<i>sf-r</i>					<i>hw</i>			
Невидим	2,41	0,58	14,79	4,67	Невидим	9,17	2,21	-16,07	0,70
Кулундинское		-1,62	9,93	1,69	Кулундинское		-2,76	-29,87	-4,32
Теке			11,66	3,99	Теке			-12,59	-1,10
Баян-Тухум				-7,62	Баян-Тухум				-10,51

Примечание. Жирным шрифтом выделены достоверные различия.
 Note. Significant distinctions are printed by bold type.

Приложение 24. Динамика полового состава и плодовитости артемий в партеногенетических и бисексуальных популяциях

Appendix 24. Dynamics of sexual structure and fertility of Artemia in parthenogenetic and bisexual populations

Озеро	Показатель	Год										M	σ	C _v , %
		1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004			
Малое Медвежье	F_{II}	25,7	18,9	28,3	12,9	24,1	36,5	11	10,1	19	30,9	21,7	8,88	40,9
	♀, %	100	100	100	—	100	99,9	100	99,9	100	99,9	100	0,05	0,05
Большое Медвежье	F_{II}	25,7	18,9	28,3	12,9	24,1	28	12,5	13,4	29,4	28,5	22,2	7,05	31,8
	♀, %	100	100	100	—	100	99,8	100	99,9	100	99,9	100	0,07	0,07
Невидим	F_{II}	10,2	26,9	26,1	20,0	—	14,2	24,1	15,5	0	29,9	18,6	9,56	51,5
	♀, %	100	99,5	99,8	99,7	—	96,8	100	98,4	100	100	99,4	1,09	1,09
Сульфатное	F_{II}	21	11,5	15,0	9,3	—	14,6	16,1	22,7	—	—	15,7	4,79	30,4
	♀, %	99,3	100	99,8	100	—	100	99,4	100	—	—	99,8	0,31	0,31
Большое Курейное	F_{II}	4	23,2	21,3	39,2	12,6	9	30,5	26,8	14,2	25,7	20,6	10,7	51,8
	♀, %	100	99,4	99,8	100	99,6	99,6	96,6	99,8	99,8	98,6	99,3	1,04	1,05
Вишняковское	F_{II}	—	—	26,2	12	—	26	30,3	17,5	27,4	22,6	23,1	6,36	27,5
	♀, %	—	—	100	100	—	99,9	100	100	99,7	100	99,9	0,11	0,11
Актобан	F_{II}	—	—	21,3	—	—	12,2	17,8	60,7	—	22	26,8	19,3	72,2
	♀, %	—	—	100	—	—	100	100	100	—	100	100	0	0
Соленое 18	F_{II}	15,7	—	—	—	—	15,6	—	12,9	—	—	14,7	1,59	10,8
	♀, %	100	—	—	—	—	99,9	—	100	—	—	100	0,06	0,06
Гашково	F_{II}	—	—	24,6	20,2	—	16,9	12	34,3	—	—	21,6	8,46	39,2
	♀, %	—	—	98,2	99,7	—	99,7	99,8	100	—	—	99,5	0,73	0,73
Филатово	F_{II}	—	—	25,9	34,9	—	23,4	29,5	16,1	—	—	26	7	27
	♀, %	—	—	99,9	100	—	99,5	100	100	—	—	99,9	0,22	0,22
Требушинное	F_{II}	—	38,5	40,6	21,7	—	14	27	23	0	12	22,1	13,6	61,5
	♀, %	—	100	99,7	99	—	99,7	99,6	100	100	100	99,8	0,35	0,35
Чердынское	F_{II}	—	—	—	—	—	13,4	14,9	29	9,6	26,5	18,7	8,55	45,8
	♀, %	—	—	—	—	—	100	100	100	100	100	100	0	0
Ново-Георгиевское	F_{II}	—	—	—	—	—	45,4	49	16,9	23	7	28,3	18,3	64,6
	♀, %	—	—	—	—	—	98,7	98,9	99,8	97,8	100	99	0,89	0,9
Ульжай	F_{II}	18,7	—	18,5	—	—	10,9	34	25,8	19,2	8	19,3	8,73	45,2
	♀, %	95,8	—	99,9	—	—	100	100	99	100	100	99,2	1,56	1,57
Эбейты	F_{II}	6,7	—	12,8	—	—	—	24,7	28,8	13,3	12	16,4	8,48	51,8
	♀, %	96,8	—	100	—	—	—	99,9	99,7	100	100	99,4	1,28	1,29
Собаچه	F_{II}	—	8,6	—	—	—	11,6	9,1	41	—	—	17,6	15,7	89,1
	♀, %	—	100	—	—	—	80	97,8	99,7	—	—	94,4	9,63	10,2
Воскресенское	F_{II}	—	—	—	—	—	10,4	22,3	75	—	—	35,9	34,4	95,8
	♀, %	—	—	—	—	—	99,9	100	99,9	—	—	99,9	0,06	0,06
Сетово	F_{II}	—	—	18,5	11,5	—	21	8,3	61,8	—	—	24,2	21,6	89,3
	♀, %	—	—	100	100	—	99,8	100	99,7	—	—	99,9	0,14	0,14
Соленый Кулат	F_{II}	—	—	—	6,8	—	6,4	33,2	36,6	25,2	—	21,6	14,3	66,3
	♀, %	—	—	—	99,3	—	100	99,9	99,7	100	100	99,8	0,28	0,28
Всего для партеногенетических популяций...	F_{II}	16,0	20,9	23,6	18,3	20,3	18,3	22,6	29,9	16,4	20,5	22,6	13,0	55,0
	♀, %	99	99,8	99,8	99,7	99,9	98,5	99,6	99,8	99,8	99,9	99,3	1,01	0,95
Тус	F_{II}	—	—	—	—	—	22,2	—	—	—	21,6	21,9	0,4	1,9
	♀, %	—	—	—	—	—	57,0	—	—	—	68,2	62,6	7,9	12,7
Сватиково	F_{II}	—	—	—	—	—	15,7	—	—	—	38,6	27,2	16,2	59,5
	♀, %	—	—	—	—	—	41,6	—	—	—	63,6	52,6	15,6	29,6
Всего для бисексуальных популяций...	F_{II}	—	—	—	—	—	19,0	—	—	—	30,1	24,6	8,3	30,7
	♀, %	—	—	—	—	—	49,3	—	—	—	65,9	57,6	11,7	21,1

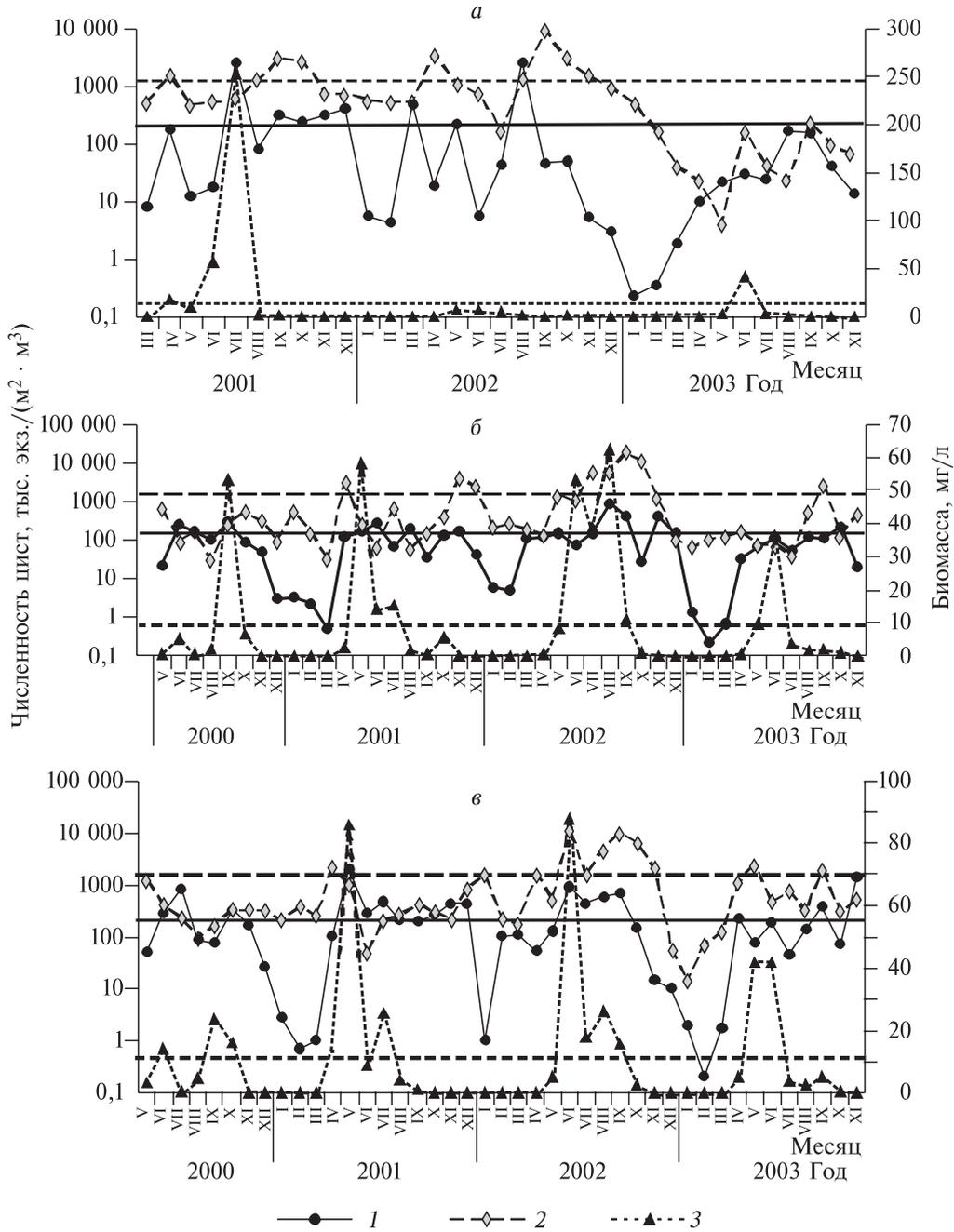
Приложение 25. Среднесезонные показатели массы половозрелых самок и самцов артемий в исследованных популяциях, мг
 Appendix 25. Average seasonal parameters of weight for both *Artemia* adult female and male in investigated populations

Озеро	Самки												Самцы											
	Год												Год											
	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004				
Большое Медвежье	6,8	4,5	6,8	3,7	6,4	5	2	2,6	5,1	5,4					2,8	2	1,5	—	1					
Малое Медвежье	6,8	4,5	6,8	3,7	6,4	4,2	2,1	2,7	5,1	5,8					3	—	2,5	5	4					
Невидим	3,5	5,4	5,9	5,7	3,4	3,4	3,4	3,5	4,8	4,7					2,6	4,4	3,5	—	—					
Сульфатное	3,4	3,0	1,7		3,4	3,6	3,6	4,2	—	—					—	3,5	—	—	—					
Ново-Георгиевское	2,3				6	6	6	2,9	4,5	3					2,7	1	3	4,5	—					
Чердынское		11,9			3,9	7,5	7,5	2,4	2,9	4,3					3,3	—	—	—	—					
Требушинное		3,3		5,8	3,2	4,8	3,7	10	1,8	1,8					2,8	3,9	—	—	—					
Собачье		4,6		3,9	2,4	2,8	3,8	—	—	—				4	1,6	4	3	—	—					
Большое Курейное		4,6		4,1	3,8	5,5	2,8	4,9	—	2,3					2,7	4	—	—	1					
Гашково				4,1	3	4,1	4	—	—	—					3	4	—	—	—					
Вишняковское				2,7	3,6	3,5	3,5	5,6	—	3,3					1,7	2	—	—	—					
Актобан				4,4	2,9	3,3	4,6	—	—	3,3					2,5	—	—	—	—					
Филатово				5,6	2,6	6,6	5,6	—	—	—					—	—	—	—	—					
Сетово				2,8	3,8	3,5	3	—	—	—					—	—	—	—	—					
Борки				4,9	4,9	2,9	—	—	—	—					1,9	2	—	—	—					
Умрешово					3,2	5,7	6	—	—	—					—	—	—	—	—					
Воскресенское					—	3,5	2,2	—	—	—					—	—	2,0	—	—					
Тибизколь					—	2,7	3,3	—	—	—					—	—	1,2	—	—					
Лаврушино					—	4	2,8	—	—	—					—	3	—	—	—					
Аслыкуль					6	5	4,6	—	—	—					—	—	5	—	—					
Таузаткуль					4,3	3,3	3	3	6	3,9					—	—	—	—	—					
Соленый Кулат					7	3,4	3	—	—	—					—	—	—	—	—					
Октябрьское					3,5	—	1,6	—	—	—					3	—	—	—	—					
Соленое 18					3,8	3,8	3,3	3,3	3,5	2,3					4,3	—	—	—	—					
Ульжай					—	—	—	—	—	—					2,8	—	—	—	—					
Эбейты					—	—	—	—	—	—					2,8	—	—	—	—					
Тус					2,7	—	—	—	—	—					1,9	—	—	—	—					
Сватиково					2,5	2,5	—	—	—	—					2	—	—	—	—					
В целом по всем популяциям min — max																								
M					1,6–11,9										1,0–6,6									
σ					4,18										3,03									
C ₁₀ , %					1,59										1,18									
					38										39									

Приложение 26. Среднесезонные показатели диаметра цист артемий в исследованных популяциях

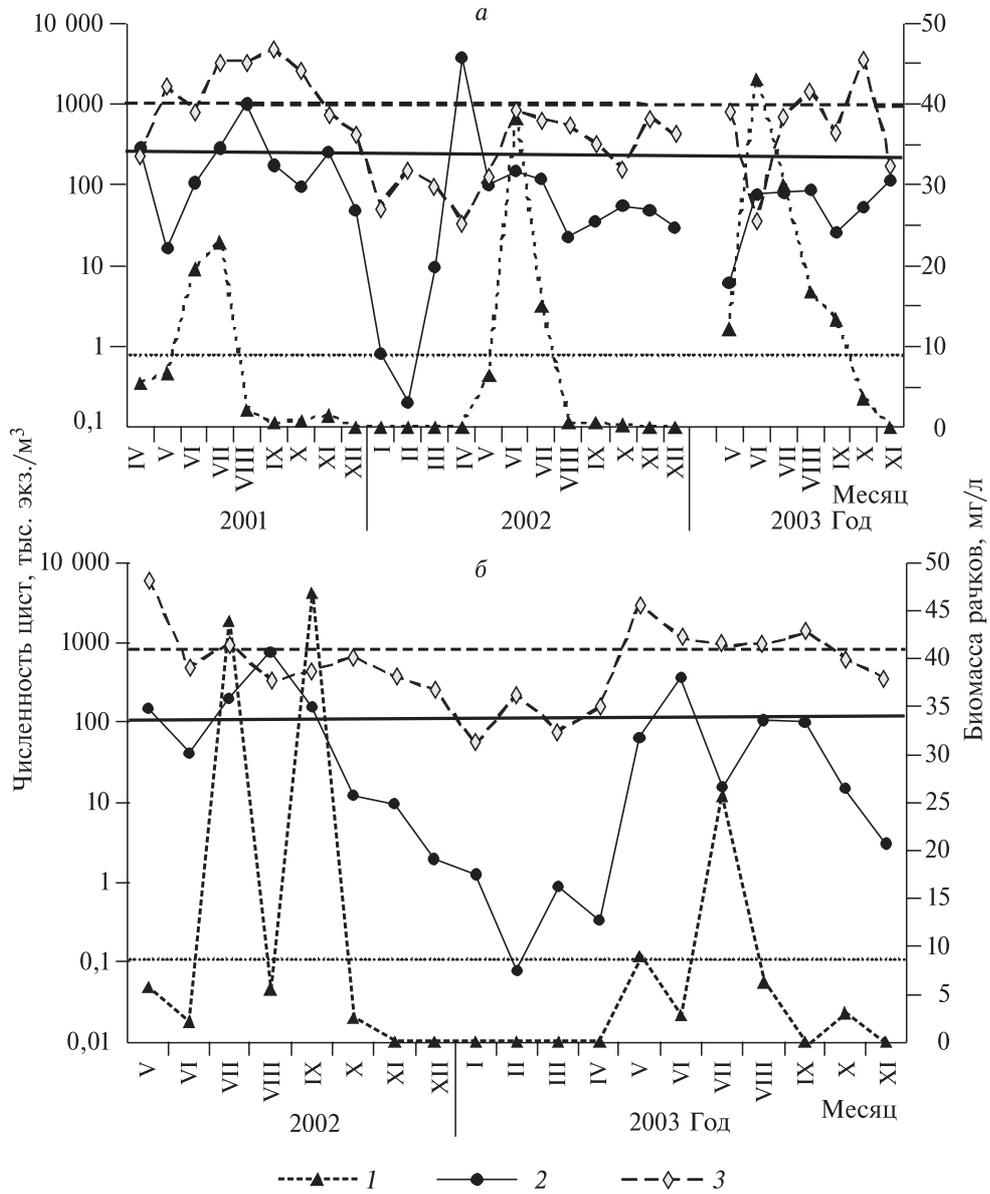
Appendix 26. Average seasonal parameters of Artemia cyst diameter in investigated populations

Озеро	Год								
	1995	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004
Большое Медвежье	0,25	0,25	0,25	0,25	0,25	0,26	0,26	0,25	0,26
Малое Медвежье	0,25	0,25	0,25	0,25	0,25	0,26	0,26	0,25	0,26
Невидим	0,26	0,24			0,27	0,27	0,26	0,27	0,26
Сульфатное	0,24	0,23	0,23		0,26	0,26	0,25	—	
Ново-Георгиевское					0,27	0,27	0,26	0,27	0,26
Чердынское					—	0,26	0,26	0,25	0,26
Требушинное		0,24	0,25		0,26	0,26	0,25	0,26	0,25
Собаچه					0,26	0,27	—	—	
Большое Курейное			0,25		0,25	0,26	0,26	0,25	0,26
Гашково		0,23	0,25		0,25	0,25	0,24	—	
Вишняковское					0,25	0,26	0,26	0,25	0,26
Актобан					0,29	0,29	0,28	—	0,25
Филатово		0,24	0,25		—	0,27	0,26	—	
Сетово		0,23			0,24	0,25	0,25	—	
Борки					—	0,25	0,24	—	
Умрешево			0,23		—	—	0,25	—	
Воскресенское					0,25	0,26	0,25	—	
Тибизколь					—	0,26	—	—	
Лаврушино					—	0,25	0,24	—	
Аслыкуль					—	0,25	0,24	—	
Таузаткуль					—	—	0,25	—	
Соленый Кулат			0,25		—	0,26	0,25	0,26	0,25
Октябрьское					—	—	—	—	
Соленое 18					—	—	0,24	—	
Ульжай		0,23			0,25	0,24	0,25	0,25	0,25
Эбейты	0,25	0,25			—	0,26	0,25	0,25	0,26
Тус									0,26
Сватиково									0,24
В целом по всем популяциям min — max					0,23–0,29				
<i>M</i>					0,26				
σ					0,01				
<i>C_v</i> , %					4,34				



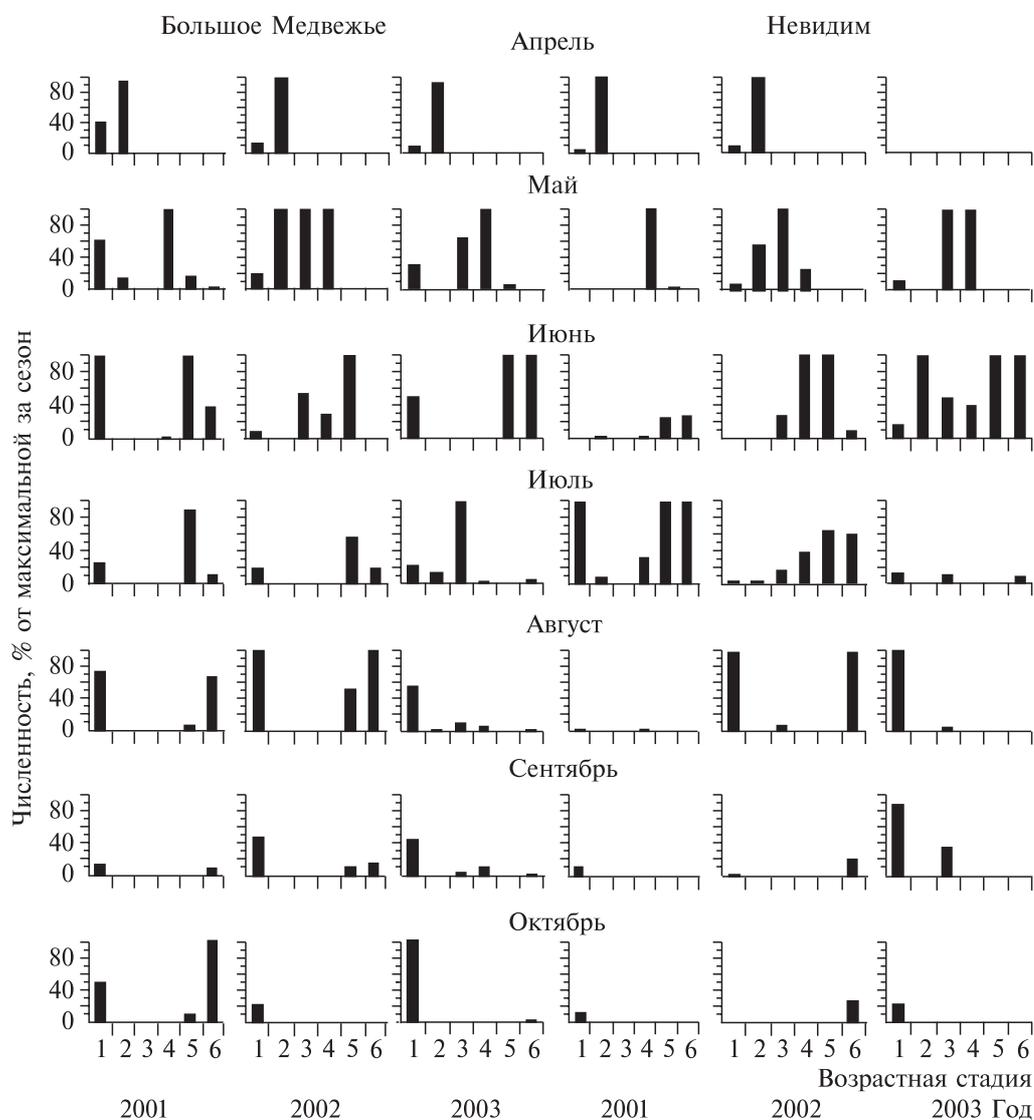
Приложение 27. Численность планктонных (1) и бентосных (2) цист, биомасса артемий (3) в озерах Неvidим (а), Большое Медвежье (б), Малое Медвежье (в).

Appendix 27. Abundance of planktonic (1) and benthonic (2) cysts, biomass of Artemia (3) in lakes Nevidim (a), Bolshoe Medveje (б), Maloe Medveje (в).



Приложение 28. Динамика биомассы рачков артемии (1), численности планктонных (2) и бентосных (3) цист в озерах Вишняковское (а) и Эбейты (б).

Appendix 28. Dynamics of biomass of Artemia shrimps (1), abundance of planktonic (2) and benthonic (3) cysts in lakes Vishnyakovskoe (a) and Ebejty (b).



Приложение 29. Динамика численности разных возрастных стадий артемии в 2001–2003 гг. по популяциям двух озер.

1 — цисты; 2 — науплиусы; 3 — метанауплиусы; 4 — ювенальные; 5 — предвзрослые; 6 — взрослые особи.

Appendix 29. Dynamics of abundance of different *Artemia* age stages through percent from maximal abundance in season according to for 2001–2003 for populations of two lakes.

1 — cysts; 2 — nauplii; 3 — metanauplii; 4 — juvenile; 5 — preadults; 6 — adult individuals.

Приложение 30. Средние за сезон значения численности рачков артемий (по расчетным — с учетом коэффициента N/\bar{N} и мониторинговым данным) за период с 1995 по 2004 г., экз./л
 Appendix 30. Averages seasonal values of abundance of Artemia shrimps (on calculation data — with us of N/\bar{N} coefficient and monitoring data) for the period 1995–2004, ind/l

Название водоемов	Год										M	σ	C _v , %
	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004			
Большое Медвежье	22	148	617	34	6	11	78	22	10	32	98	187	183
Малое Медвежье	16	39	23	15	20	15	586	16	44	27	80	178	222
Невидим	72	59	29	20		44	158	20	8	63	52	39	77
Сульфатное	27	60	81	29		18	15	17			35	25	72
Ново-Георгиевское	2					23	20	14	4,2	1	11	10	90
Чердынское						58	28	33	79	10	42	27	65
Требушинное	0	3	108	28		38	26	19	1	0,5	25	34	138
Собаچه		17				6	5	0,4			7	7	99
Большое Курейное		121	25	1,6	13	6	19	23	5,3	12	25	37	147
Гашково			16	10		30	39	24			24	11	48
Вишняковское			24	33		34	187	71	42	1139	219	410	187
Актобан			48			29	40	36	9	12	29	16	54
Филатово			16	4,2		14	478	11	0		87	192	220
Сетово			4,0	72		27	3,5	4,2			22	30	134
Борки						2,9	5,7	1,8			3	2	59
Умрешево				11		8	8	4,6			8	3	33
Воскресенское						61	7,0	4,0			24	32	134
Тибизколь							6,0		3,5		5	2	37
Лаврушино							9,0	19			14	7	51
Аслькуль							32	385			209	250	120
Таузаткуль						0,2	0,01	5,4			2	3	164
Соленый Кулат				10		33	132	21	5,8	0,2	34	50	147
Октябрьское						3,1	21	1,5			9	11	127
Окуневское			205	279							242	52	22
Соленое 18	0,7	0,12				12	45	6,4			13	19	145
Ульжай	3,1	57	35			24	76	22	42	9,0	33	24	73
Эбейты	130	65	3,6				22	16	9,0	29	39	45	115
Тус						23					27	25	11
Сватиково						14					13	14	5
M _{год}						22	79	32					
В целом													
min						0					2	1	5
max						1139					242	410	222
M						50,7					49	59	103
n						155							
σ						126					65	94	61
C _v , %						248					132	161	59

Примечание. Жирным шрифтом отмечены мониторинговые исследования.
 Note. Monitoring researches are noted by bold type.

Приложение 31. Средние за сезон значения биомассы рачков артемий (по расчетным — с учетом коэффициента B/\bar{B} и мониторинговым данным) за период с 1995 по 2004 г., мг/л
 Appendix 31. Averages seasonal values of biomass of Artemia shrimps (on calculation data — with us of B/\bar{B} coefficient and monitoring data) for the period 1995–2004, mg/l

Озеро	Год										M	σ	C _v , %
	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004			
Большое Медвежье	15	94,2	9,9	19,4	47	9,8	14,6	24,7	6,3	7,8	24,9	25,7	103
Малое Медвежье		40,6	32,5	5,7	48	9	22,1	15,9	11,1	4,8	21,1	14,9	71
Невидим	54,6	79,1	15,2	61		12,2	42,8	3,7	6,5	7,7	31,4	26,7	85
Сульфатное	14,5	57	124,2	29,8		3	5,4	4			34,1	41	120
Ново-Георгиевское	1,4					34,8	25,2	7,6	5,7	1,2	12,7	12,8	101
Чердынское						72,1	25,5	50	34,1	3,2	37	23,2	63
Требушинное		2,1	24	52,8		25,8	33,7	2,5	0,02	0,4	17,7	18,3	104
Собачье		18,6				5,8	4,5	0,1			7,2	6,9	95
Большое Курейное		87,5	76,8	1,5	151,9	6,1	6,3	7,7	6	5,2	38,8	50,9	131
Гашково			3,5	20,1		26,4	13,7	2,1			13,2	9,3	71
Вишняковское			30,9	18		91,6	7,6	12	18	53,9	33,1	30	91
Актобан			64,5			38,3	21	21,6	2,9	25,4	29	19	66
Филатово			40	1,43		3,8	13,5	5,2	0		10,7	15,1	142
Сетово			7,2			0,6	1,2	0,6			2,4	2,8	116
Борки						1,3	8,9	0,2			3,5	3,9	111
Умрешево				23,8		1	6,6	1			8,1	9,4	116
Воскресенское						57	2,9	2,8			20,9	25,5	122
Тибизколь							7,3		4,7		6	1,3	22
Лаврушино							9,4	5,4			7,4	2	27
Аслыкуль							4,8	14,8			9,8	5	51
Таузаткуль						0,5	0,04	8,7			3,1	4	130
Соленый Кулат				1,5		80,8	180,6	10,4	6,4	0,3	46,7	66,1	142
Октябрьское						0,4	2	0,1			0,8	0,8	103
Окуневское			220	89,9							154,9	65	42
Соленое 18	0,9	0,4				17,9	6,5	5,5			6,2	7,1	113
Ульжай	1,4	8,4	46,7			34,2	21,7	16,8	51,5	4,6	23,2	17,9	77
Эбейты	81,9	73	5,2				7,8	21,5	10,8	6,3	29,5	33,3	113
Тус						21,2					37,8	11,8	40
Сватиково						19,7					3,1	11,4	103
M _{год}						23,9	19,1	9,8	11,7	11,6			
В целом						По всем сезонам					По всем озерам		
min						0					0,8	0,8	22
max						220					154,9	66	142
M						23,8					23,3	19	92
n						144						29	
σ						34					28	18	33
C _v , %						142					122	93	36

Примечание. Жирным шрифтом отмечены мониторинговые исследования.
 Note. Monitoring researches are noted by bold type.

Приложение 32. Средние за сезон значения численности планктонных цист артемий (по расчетным — с учетом коэффициента N/\bar{N} и мониторинговым данным) за период 1995–2004 г., экз./л

Appendix 32. Averages seasonal values of abundance of planktonic Artemia cysts (on calculation data — with us of N/\bar{N} coefficient, and monitoring data) for the period 1995–2004, ind/l

Озеро	Год										M	σ	C _v , %
	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004			
Большое Медвежье	373	194	92	72	375	136	151	297	99	74	186	120	64
Малое Медвежье	373	420	452	150	346	414	317	461	275	193	340	107	31
Невидим	132	581	31	75		161	517	403	80	93	230	211	91
Сульфатное	475	165	16	148		202	283	81			196	150	76
Ново-Георгиевское	44					65	63	71	55	12	52	22	42
Чердынское						98	34	52	20	1	41	37	90
Требушинное		72	26	18		38	40	78	6	2	35	28	81
Собаچه		21				16	44	3			21	17	81
Большое Курейное		91		4	157	62	25	36	68	4	56	51	92
Гашково			91	61		244	447	63			181	167	92
Вишняковское			207	62		448	365	86	560	49	254	205	81
Актобан			160			169	69	14	2	46	77	72	94
Филатово			166	2		134	442	10	0		126	171	136
Сетово			2	9		26	17	3			11	10	89
Борки						116	96	5			72	59	82
Умрешево				19		10	735	7			193	362	188
Воскресенское						27	48	24			33	13	40
Тибизколь							182		44		113	98	86
Лаврушино							25	24			25	1	3
Аслыкуль							61	6			34	39	116
Таузаткуль						2	3	2			2	1	25
Соленый Кулат				5		473	303	124	26	7	156	192	123
Октябрьское						13	26	0			13	13	100
Окуневское			378	15							197	257	131
Соленое 18	60					24		4			29	28	97
Ульжай	180	46	260			53	6	37	15	9	76	93	123
Эбейты	801	158	27				138	197	83	18	203	272	134
Тус						10				91	51	57	113
Сватиково						9				16	13	5	40
M _{год}						123	177	84					
В целом													
min						0					2	1	3
max						801					340	362	188
M						129					104	98	88
n						148						29	
σ						162					90	96	39
C _v , %						126					87	97	44

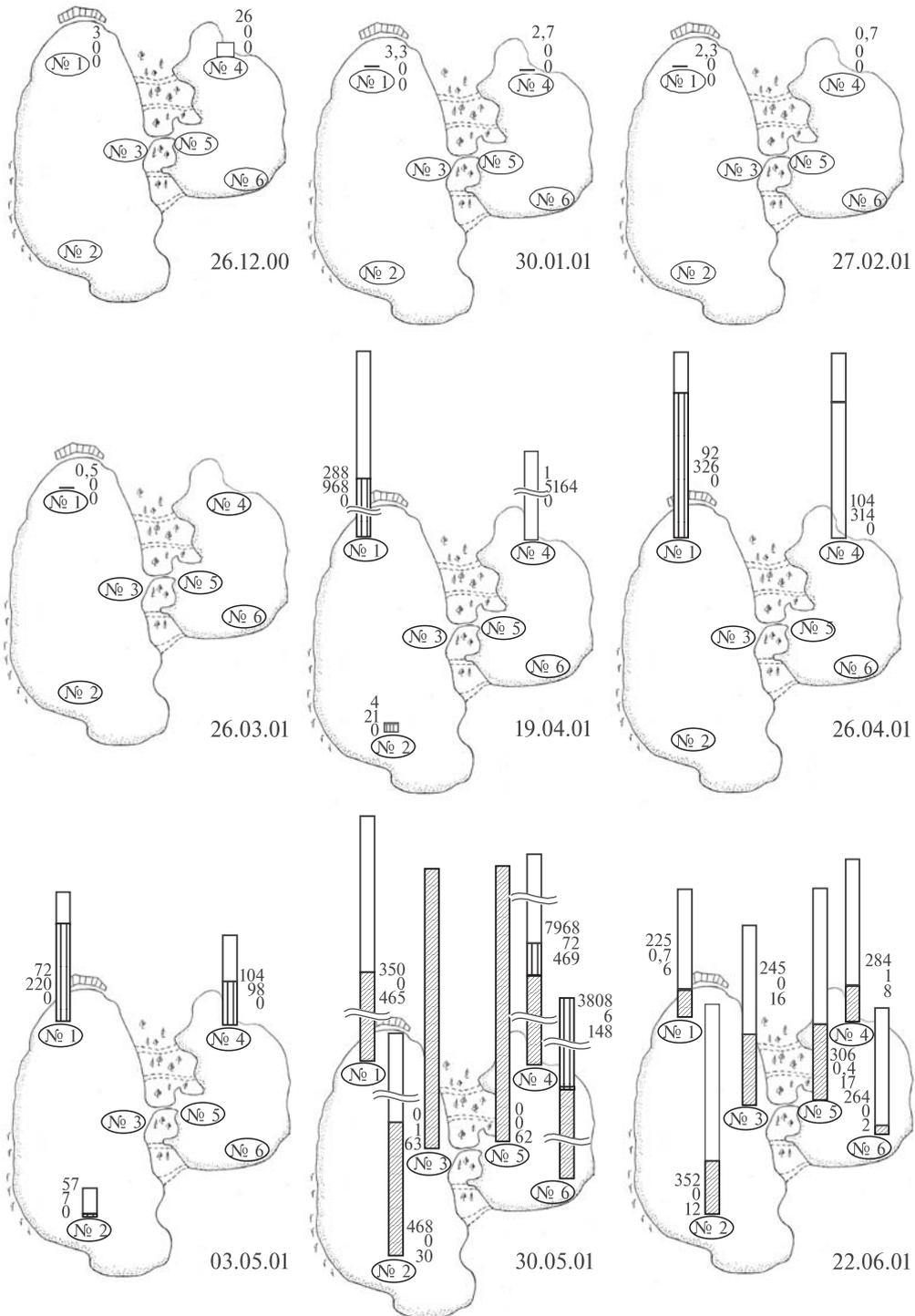
Примечание. Жирным шрифтом отмечены мониторинговые исследования.
Note. Monitoring researches are noted by bold type.

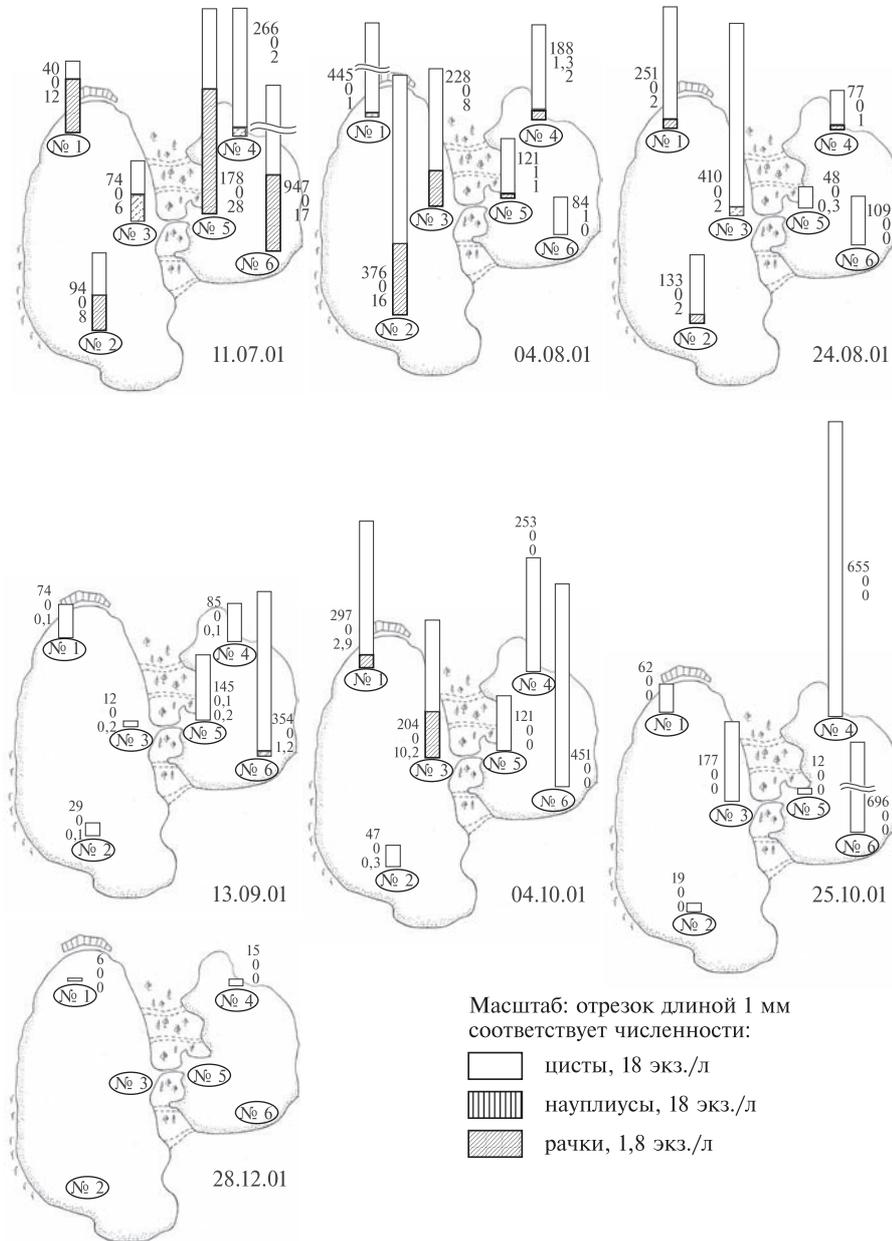
Приложение 33. Средние за сезон значения численности бентосных цист артемий (по расчетным — с учетом коэффициента N/\bar{N} и мониторинговым данным) за период с 2000 по 2004 г., тыс. экз./м²

Appendix 33. Averages seasonal values of abundance of benthonic Artemia cysts (on calculation data — with us of N/\bar{N} coefficient, and monitoring data) for the period 2000–2004, thousand ind/m²

Озеро	Год						σ	C _v , %
	2000	2001	2002	2003	2004	M		
Большое Медвежье	220	919	7165	603	126	2227	3305	148
Малое Медвежье	248	230	5881	688	548	1762	2754	156
Невидим	135	1457	2526	101	1341	1055	1166	111
Вишняковское	121	2555	403	1022	1154	1025	1087	106
Сульфатное	3137		1227			2182	1351	62
Ново-Георгиевское			128	465		297	238	80
Актобан	—	268	1439	127	238	611	720	118
Аслыкуль		171	879			525	501	95
Большое Курейное	280	1233	133	144	1392	448	528	118
Борки	45	396	26			156	208	134
Воскресенское			2620			2620		
Гашково	344	127	109			193	131	68
Лаврушино		78	149			114	50	44
Октябрьское	3	187	66			85	94	110
Сетово	11	908	315			411	456	111
Собачье		1364	315			840	742	88
Соленое 18	15		984			500	685	137
Соленный Кулат	46	876	64	1215	175	550	588	107
Таузаткуль	103	135	66			101	35	34
Тибизколь		268		3		136	187	138
Требушинное	955	1980	640	386	95	990	700	71
Умрешево	194	263	53			170	107	63
Филатово	354	680	871	193		525	307	59
Чердынское			1889	327	32	1108	1105	100
Ульжай	162	873	148	204	180	347	352	101
Эбейты		158	526	996	498	560	420	75
Тус					107	107		
Сватиково					1392	1392		
M _{год}	375	720	1145	462	491			
В целом								
min			3			85	35	34
max			7165			2620	3305	156
M			710			751	713	97
n			90				28	
σ			1105			705	793	33
C _v , %			156			94	111	33

Примечание. Жирным шрифтом отмечены мониторинговые исследования.
Note. Monitoring researches are noted by bold type.



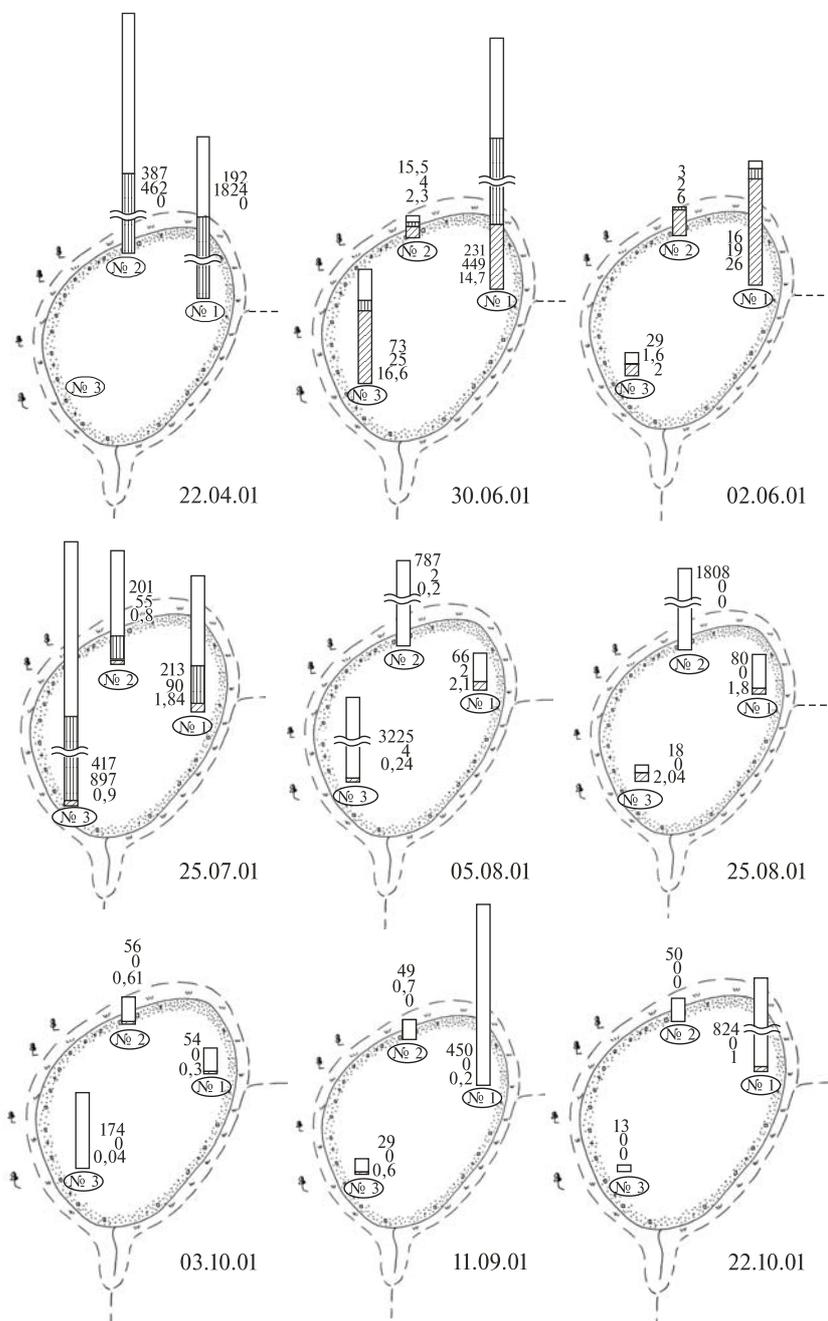


Приложение 34. Пространственно-временное распределение артемии в озерах Большое и Малое Медвежье в 2001 г.

Цифрами обозначена численность (экз./л), соответственно цист, науплиусов, рачков.

Appendix 34. Expanse distribution of *Artemia* in Bolshoe and Maloe Medveje Lake in 2001.

Quantity of cysts, nauplii, shrimps is shown by numbers (ind./l).



Приложение 35. Пространственное распределение артемии в оз. Вишняковское в 2001 г. (усл. обозн. см. в прил. 34).

Appendix 35. Expanse distribution of *Artemia* in Vishnyakovskoe Lake in 2001 (designations are the same, as in appendix 34).

Приложение 36. Среднестатистические показатели некоторых параметров биоценозов артемиевых озер

Appendix 36. Some average statistical parameters of biocenosis of Artemia lakes

Озеро	n	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Малое Медвежье	50	178	8,0	91	23,0	6,1	0,11	1	2,72	17,8	141,4	291,0	2124	16,6	3,5	0,19
Большое Медвежье	50	175	7,9	91	22,9	6,1	0,07	1	4,51	18,7	56,9	181,5	2369	16,8	3,4	0,25
Невидим	39	85	8,3	37	18,8	2,8	1,17	3	1,89	23,8	50,5	271,3	1210	17,4	4,3	0,13
Сульфатное	13	112	8,3	59	11,8	9,5	0,94	2	0,66	32,0	27,3	212,2	685	11,6	4,2	0,09
Требушинное	22	62	8,2	32	9,5	6,9	5,00	3	1,99	19,3	21,2	53,1	1242	22,5	3,5	0,08
Ново-Георгиевское	16	70	8,8	33	8,8	5,5	0,39	3	2,23	15,8	28,4	157,1	454	28,1	3,1	0,00
Большое Курейное	22	87	8,2	46	10,6	15,0	1,49	2	0,22	23,1	22,2	68,6	399	16,6	5,2	0,25
Вишняковское	26	113	8,2	46	26,9	2,7	0,41	2	1,20	25,2	211,2	339,5	1549	22,2	4,6	0,30
Актобан	13	105	8,3	54	14,3	5,3	3,99	2	0,16	28,9	28,9	96,2	1589	19,3	4,2	0,06
Филатово	14	90	7,9	52	7,6	11,1	3,92	2	0,91	10,1	167,6	109,0	1082	13,5	10,6	0,07
Гашково	11	85	8,2	43	11,0	6,2	1,09	2	0,28	12,0	17,7	178,6	238	17,5	2,2	0,09
Чердынское	13	135	8,4	72	13,8	8,1	0,01	1	0,43	40,4	55,2	44,0	926	13,0	1,7	0,05
Эбейты	28	185	8,1	58	57,3	2,3	0,01	1	1,75	25,5	19,1	171,4	953	15,8	4,2	0,02
Ульжай	17	86	8,4	43	12,2	8,8	1,02	3	1,06	32,1	37,2	81,1	456	15,0	4,5	0,04
Озеро 18	6	80	8,1	46	5,9	22,2	0,11	2	1,80	7,8	18,5	24,5	938	7,0	7,7	0,11
Умрешево	8	65	8,1	29	15,0	2,7	5,35	3	0,09	7,4	8,2	86,5	168	13,5	4,9	0,00
Соленый Кулат	10	78	7,6	49	3,0	25,2	0,21	2	5,98	57,8	23,3	154,5	666	8,8	14,9	0,31
Собаچه	7	182	8,8	70	43,5	4,8	0,21	1	0,27	11,0	7,3	24,8	800	5,4	9,5	0,04
Воскресенское	7	58	8,2	34	3,9	12,9	0,98	3	0,22	17,4	8,4	36,9	2163	28,4	2,2	0,04
Тус	3	87	8,4	20	39,1	0,7	0,01	2	0,75	8,0	4,8	44,1	117	20,4	1,2	0,00
Сватиково	2	173	7,7	96	16,4	7,9	0,00	1	2,14	5,2	2,5	11,2	1517	21,4	3,9	0,39
Сетово	6	59	8,6	28	8,4	4,8	2,73	4	0,11	32,2	15,6	12,8	875	5,5	11,1	0,03
Лаврушино	4	86	7,8	54	3,2	26,3	0,87	4	0,03	10,5	11,7	24,9	114	4,8	18,8	0,00
Борки	5	59	9,1	21	14,0	2,1	3,37	3	0,23	4,6	3,8	85,0	346	21,4	3,8	0,06
Озеро 1	3	222	8,5	94	53,3	2,4	0,17	2	0,06	61,3	27,6	70,1	782	9,2	0,9	0,16
Коммунарское	2	57	8,2	33	4,0	12,6	0,48	4	0,02	3,2	17,1	17,7	0	15,5	1,8	0,08
Октябрьское	3	54	8,3	29	6,4	11,0	2,80	4	0,17	1,2	7,3	14,0	113	11,8	4,1	0,18
Аслыкуль	3	57	7,9	29	8,4	4,7	0,38	2	0,02	13,5	186,1	41,9	425	14,6	9,5	2,20
Таузаткуль	3	41	8,2	22	4,3	9,4	8,32	4	0,07	6,1	2,5	2,3	90	0,0	51,6	0,00
Тибизколь	3	72	8,5	35	11,0	4,5	1,63	4	0,02	8,1	2,4	180,1	344	17,2	3,8	0,00

Примечание. n — число исследований; 1 — $\Sigma_{\text{и}}$, г/л; 2 — pH; 3 — Cl^- ; 4 — SO_4^{2-} ; 5 — $\text{Cl}^-/\text{SO}_4^{2-}$; 6 — B зоопланктона, мг/л; 7 — число видов зоопланктона; 8 — B фитопланктона, мг/л; 9 — B артемии, мг/л; 10 — N рачков артемии, экз./л; 11 — N планктонных цист, тыс. экз./м³; 12 — N бентосных цист, тыс. экз./м²; 13 — $F_{\text{и}}$, 14 — $F_{\text{я}}$, 15 — $F_{\text{н}}$.

Note. n — number of researches; 1 — $\Sigma_{\text{и}}$, g/l; 2 — pH; 3 — Cl^- ; 4 — SO_4^{2-} ; 5 — $\text{Cl}^-/\text{SO}_4^{2-}$; 6 — B zooplankton, mg/l; 7 — number of zooplankton species; 8 — B phytoplankton, mg/l; 9 — B Artemia, mg/l; 10 — N Artemia shrimps, ind./l; 11 — N planktonic cysts, th. ind./m³; 12 — N benthonic cysts, th. ind./m²; 13 — $F_{\text{и}}$, 14 — $F_{\text{я}}$, 15 — $F_{\text{н}}$.

Приложение 37. Среднесезонные значения основных параметров биоценозов артемиевых озер
 Appendix 37. Averages seasonal values of basic parameters of biocenosis of Artemia lakes

Озеро	Год		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	
	2		3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	
1	1995	Большое Мелвежье	110	8	62	13	7,7	0,36	2	0,66	15	22	373		22	4	0,18	0,25	6,8	25,7	
		Малое Мелвежье	110	8	62	13	7,7	0,36	2	0,66	15	16	373		22	4	0,18	0,25	6,8	25,7	
		Невидим	75	8,1	38	13	4,4	0,52	5	1,55	54,6	72	132		6	4	0,18	0,26	3,5	25,7	
		Сульфатное	161	8,2	79	21	5,4	0,41	2	1,15	14,5	27	475		15	4	0,18	0,24	3,4	10,2	
		Ново-Георгиевское	77	8,9	46	4	14,5	0,24	3	0,57	1,4	2	44		0	0	0	0,25	2,3		
		Соленое 18	83	8,1	51	5	12,7	0	1	3,48	0,9	0,7	60		12	4	0,18	0,28	7		
		Ульжай	54	8	28	6	6,6	12	2	7,84	1,4	3,1	180		0	0	0	0,21	2,2		
		Эбейты	210	7,9	64	68	1,3	0,12	2	1,55	81,9	130	801		3	4	0,18	0,25	2,4		
		1996	Большое Мелвежье	145	8,1	79	10	16,8	0,53	2		94,2	148	194		12	0	0		4,5	18,9
			Малое Мелвежье	145	8,1	79	10	16,8	0,59	2		40,6	39	420		0	0	0		4,5	18,9
Невидим	90		7,9	44	20	3,3	0,5	3	79,1	59	581		23	4	0,18			5,4	18,9		
Сульфатное	147		8,1	79	11	10,5	0,32	2	57	60	165		8	4	0,18	0,24		3	26,9		
Требушинное	68		7,8	41	5,5	16	19,9	6	2,1	3	72		35	4	0,18			12			
Собаچه	180		8,7	82	11	13	0,05	2	18,6	17	21		5	4	0,18			3,3			
Курейное	81		7,9	49	1	94,5	7,27	2	87,5	121	91		19	4	0,18			4,6	11,5		
Соленое 18	66		8,8	40	2	49,5	0,6	4	0,4	0,12	130		0	0	0						
Ульжай	49		8	28	1	64,8	0,39	5	8,4	57	46		0	0	0						
Эбейты	144		7,9	76	7	52,4	0	1	73	65	158		0	0	0						
1997	Большое Мелвежье	143	8,1	78	21	5,1	0,34	3		9,9	617	92		19	0	0	0,25	6,8	28,3		
	Малое Мелвежье	143	8,1	78	21	5,1	0,5	3		32,5	23	452		27	0	0	0,25	6,8	28,3		
	Невидим	135	8,3	51	43	1,8	0,76	3	15,2	29	31		22	4	0,18	0,24	5,9	28,3			
	Сульфатное	146	7,9	107	6	25	2,47	2	124	81	16		11	4	0,18	0,23	3,5	26,1			
	Требушинное	84	8,4	45	13	6,9	0,42	4	24	108	26		37	4	0,18	0,24	7,8	25,9			
	Курейное	102	8,3	59	11	9,5	0,2	2	76,8	25	130		17	4	0,18			4,6	15,0		
	Гашково	119	8,3	67	11	12,5	3,16	3	3,5	16	91		21	4	0,18	0,23	4,4				
	Вишняковское	199	8	85	51	2,3	0,07	3	30,9	24	207		22	4	0,18			4,9	21,3		
	Актобан	162	8,1	91	21	5,9	0,09	2	64,5	48	160		17	4	0,18	0,25	4,4	26,2			
	Филатово	73	8	47	4	20,3	1,57	3	40	16	166		22	4	0,18	0,24	5,6	24,6			
1998	Сетово	74	8,5	43	7	8,6	0,24	4	7,2	4	2		15	4	0,18	0,23	4,6				
	Ульжай	63	8,1	32	10	4,3	1,55	4	46,7	35	260		15	4	0,18	0,23	4,6				
	Эбейты	250	8,6	82	92	1,2	0	1	5,2	3,6	27		9	4	0,18	0,25	2,8				
	Большое Мелвежье	225	8,3	121	30	5,5	0	1	19,4	34	72		11	0	0	0,25	3,7	12,9			
Малое Мелвежье	225	8,3	121	30	5,5	0	1	5,7	15	150		10	0	0	0,25	3,7	12,9				
Невидим	159	8,5	80	28	4	0,19	3	61	20	75		16	4	0,18	0,22	5,7	12,9				

Окончание прил. 37

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
Вишняковское		112	8,2	45	28	2,5	0,08	1	0,33	7,6	187	365	2555	26	4	0,39	0,26	3,5	30,5
Актобан		89	8,3	41	12	4,6	0,03	1	0,04	21	40	69	268	12	6	0	0,29	3,3	30,3
Филатово		152	7,9	64	12	7,3	0	1	0,53	13,5	478	442	680	4	25	0	0,27	3,3	12,0
Сетово		58	8,6	26	8	4,4	3,56	4	0,14	1,2	3,5	17	908	4	5	0	0,25	6,6	9,1
Борки		61	9,1	21	14	2,1	1,49	3	0,03	8,9	5,7	96	396	46	9	0	0,25	3,5	
Умрешеве		96	7,9	42	17	3,2	1,01	4	0,11	6,6	8	735	263	4	15	0	0,26	5,7	24,7
Воскресенское		67	8,2	34	5	9	0,51	4	0,29	2,9	7	48	2063	20	3	0	0,26	3,5	
Тибизколь		74	8,5	35	11	4,5	1,63	5	0,02	7,3	6	182	268	16	7	0	0,26	3,5	
Лаврушино		59	8,1	33	4	10,5	0,67	5	0,03	9,4	9	25	78	7	12	0	0,25	2,7	
Аслыкуль		69	7,8	35	10	4,8	0,04	2	0,02	4,8	32	61	171	22	4	0	0,25	4	
Таузаткуль		49	8,3	26	7	4,8	1,24	3	1,55	0,04	0,01	3	135	0	0	0	0,26	3,3	22,3
Соленный Кулат		85	8,1	49	5	12,8	0,26	2	0,7	181	132	303	876	12	19	2	0,26	3,4	
Октябрьское		65	8,2	32	11	3,9	0,06	4	0,72	2	21	26	187	2	0	0,45			
Соленое 18		97	8	41	8	6,6	0,01	2	0,02	6,5	45	2	873	34	0	0	0,24	3,8	17,8
Ульжай		109	8,3	51	14	4,9	0,13	2	0,09	21,7	76	6	873	6	0	0	0,26	3,8	49,0
Эбейты		288	8,1	80	59	4,1	0	1	0,39	7,8	22	138	158	17	7	0,1	0,26	3,3	
Большое Медвежье	2002	167	8	84	22	5,2	0,02	1	0,23	24,7	24	297	7165	11	2	0	0,26	2,6	13,4
Малое Медвежье		175	8,1	87	22	5,3	0	1	1,53	15,9	16	461	5881	8	2	0	0,26	2,7	10,1
Невидим		68	8,4	26	12	2,8	0,52	3	1,7	3,7	27	403	2526	11	4	0	0,26	3,5	13,4
Сульфатное		61	8,5	27	11	3,3	2,83	4		4	17	81	1227	9	14	0	0,25	4,2	15,5
Ново-Георгиевское		65	9	24	6	5,2	0,57	2		7,6	14	71	128	14	3	0	0,26	2,9	29,0
Чердынское		115	8,6	41	7	7,8	0	1		50	33	52	1889	0	0	0	0,26	2,4	23,0
Требушинное		50	8	19	5	7	2,13	2		2,5	19	78	640	20	3	0	0,25	3,7	16,1
Собачье		77	8,7	26	20	1,7	0,57	2		0,1	0,4	3	315	0	41	0	0,26	3,8	25,8
Курейное		55	8,4	25	7	5,2	0,41	2		7,7	23	36	133	11	16	0	0,26	2,8	22,7
Гашково		53	8,3	19	6	4,9	0,83	2		2,1	24	63	109	34	0	0	0,24	4	12,9
Вишняковское		68	8,4	29	11	4,1	0,97	2		12	71	86	403	8	9	0	0,26	3,5	26,8
Актобан		60	8,6	29	6	6,4	3,23	4		21,6	36	14	1439	52	9	0	0,28	4,6	17,5
Филатово		66	8,1	28	4	10	7,37	3		5,2	11	10	871	0	16	0	0,26	2,4	34,3
Сетово		37	8,8	14	7	2,9	1,98	5		0,6	4,2	3	315	0	62	0	0,25	5,6	41,0
Борки		47	9,2	15	10	2	9,53	4		0,2	1,8	5	26	19	0	0	0,24	3	
Умрешеве		49	7,8	15	6	3	8,74	3		1	4,6	7	53	0	0	0	0,25		
Воскресенское		43	8,3	25	3	14,3	2,44	3		2,8	4	24	2620	75	0	0	0,25	6	28,8
Лаврушино		48	7,8	28	1	27,3	1,27	4		5,4	19	24	149	0	33	0	0,24	3,3	
Аслыкуль		40	8	19	6	4,5	1,08	2		14,8	385	6	879	9	18	4,4	0,24	2,8	
Таузаткуль		30	7,6	16	1	15	23	6		8,7	5,4	2	66	0	52	0	0,25	4,6	
Соленный Кулат		66	7,6	39	3	19,7	0,28	3		10,4	21	124	64	7	30	0	0,25	3	75,0
Октябрьское		41	8,6	18	6	4,2	8,28	4		0,1	1,5	0	66	12	8	0	0,25	3	

Приложение 38. Корреляционная матрица между среднестатистическими значениями абиотических и биотических параметров артемиевых озер по всем сезонным данным ($n = 144$)

Appendix 38. Correlation matrix between average statistical values of abiotic and biotic parameters of *Artemia* lakes on all season data ($n = 144$)

№ п/п	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
1	1,00	-0,18	0,89	0,71	-0,16	-0,36	-0,65	0,06	0,19	0,09	0,28	0,15	0,07	-0,25	-0,04
2	-0,18	1,00	-0,32	0,06	-0,19	-0,06	0,15	-0,25	-0,19	-0,13	-0,27	-0,02	0,05	-0,04	-0,08
3	0,89	-0,32	1,00	0,40	0,00	-0,34	-0,58	0,14	0,27	0,08	0,26	0,15	0,09	-0,26	-0,03
4	0,71	0,06	0,40	1,00	-0,36	-0,25	-0,42	0,00	0,05	0,04	0,20	0,05	0,03	-0,16	-0,04
5	-0,16	-0,19	0,00	-0,36	1,00	0,10	0,12	0,27	0,21	-0,01	-0,04	-0,02	-0,11	0,02	-0,02
6	-0,36	-0,06	-0,34	-0,25	0,10	1,00	0,49	0,16	-0,15	-0,09	-0,18	-0,12	-0,09	0,21	-0,05
7	-0,65	0,15	-0,58	-0,42	0,12	0,49	1,00	-0,06	-0,23	-0,10	-0,19	-0,15	0,00	0,31	-0,08
8	0,06	-0,25	0,14	0,00	0,27	0,16	-0,06	1,00	-0,12	-0,04	-0,06	-0,09	0,06	0,10	0,08
9	0,19	-0,19	0,27	0,05	0,21	-0,15	-0,23	-0,12	1,00	0,18	0,30	0,06	-0,06	-0,07	0,18
10	0,09	-0,13	0,08	0,04	-0,01	-0,09	-0,10	-0,04	0,18	1,00	0,13	0,06	-0,01	0,05	0,24
11	0,28	-0,27	0,26	0,20	-0,04	-0,18	-0,19	-0,06	0,30	0,13	1,00	0,27	0,02	-0,06	0,04
12	0,15	-0,02	0,15	0,05	-0,02	-0,12	-0,15	-0,09	0,06	0,06	0,27	1,00	0,15	-0,10	0,02
13	0,07	0,05	0,09	0,03	-0,11	-0,09	0,00	0,06	-0,06	-0,01	0,02	0,15	1,00	-0,18	0,01
14	-0,25	-0,04	-0,26	-0,16	0,02	0,21	0,31	0,10	-0,07	0,05	-0,06	-0,10	-0,18	1,00	0,13
15	-0,04	-0,08	-0,03	-0,04	-0,02	-0,05	-0,08	0,08	0,18	0,24	0,04	0,02	0,01	0,13	1,00

Примечание. 1–15 — см. в прил. 36. Жирным шрифтом обозначены достоверные коэффициенты корреляции при $p < 0,05$.

Note. 1–15 are the same, as in appendix 36. Significant coefficients of correlation at $p < 0,05$ are noted by bold type.

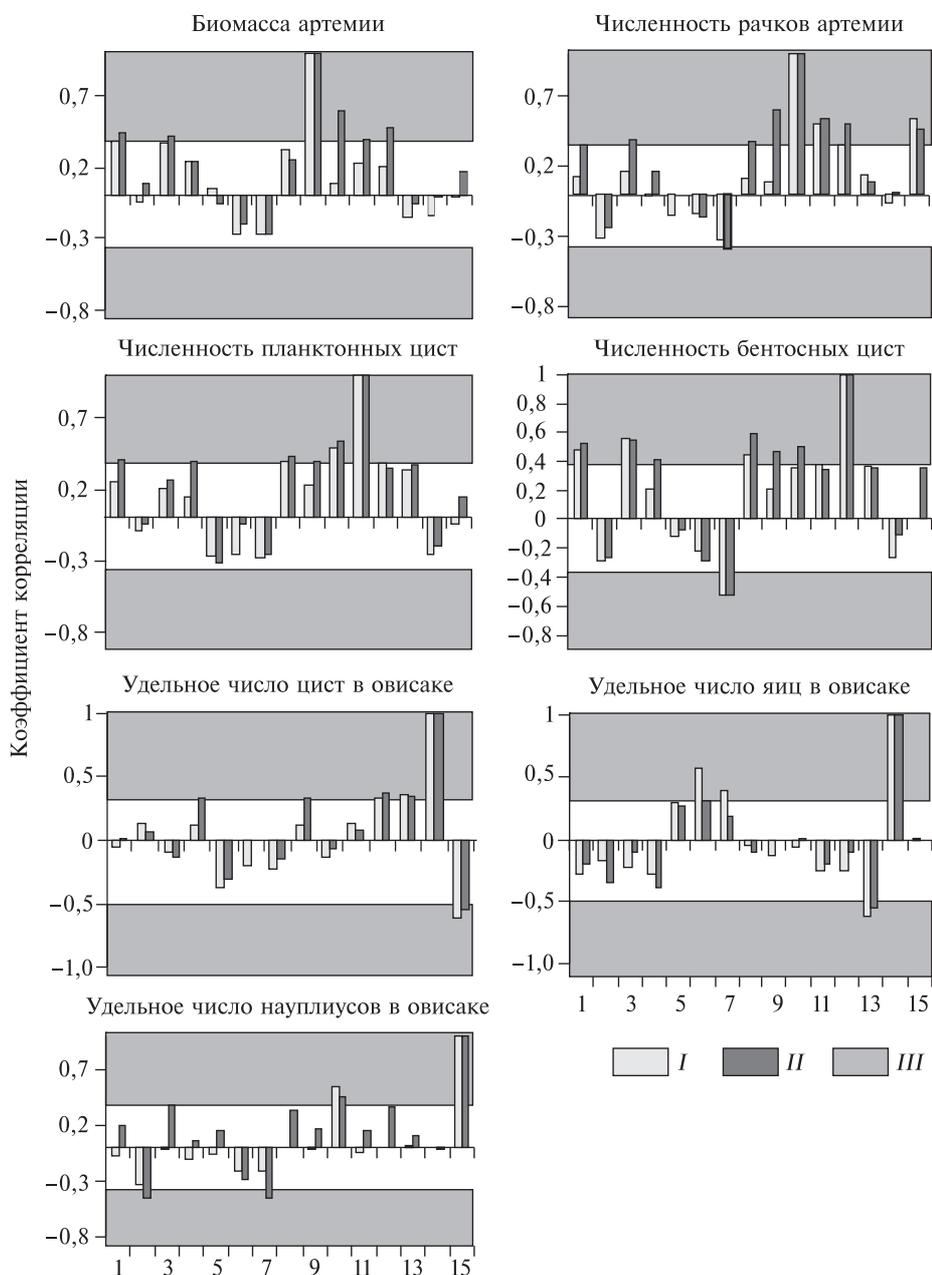
Приложение 39. Матрица коэффициентов корреляции Спирмена между среднестатистическими значениями абиотических и биотических параметров артемиевых озер по всем сезонным данным ($n = 144$)

Appendix 39. Matrix of correlation of Spearman coefficients between average statistical values of abiotic and biotic parameters of Artemia lakes ($n = 144$)

№ п/п	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
1	1,00	-0,18	0,91	0,78	-0,11	-0,68	-0,71	0,12	0,46	0,34	0,43	0,24	0,19	-0,12
2	-0,18	1,00	-0,31	0,01	-0,29	0,14	0,20	-0,31	-0,23	-0,21	-0,30	-0,04	-0,04	-0,05
3	0,91	-0,31	1,00	0,57	0,18	-0,64	-0,62	0,14	0,44	0,30	0,39	0,16	0,18	-0,13
4	0,78	0,01	0,57	1,00	-0,62	-0,51	-0,50	0,07	0,30	0,25	0,36	0,16	0,24	-0,09
5	-0,11	-0,29	0,18	-0,62	1,00	0,01	0,02	0,08	0,05	-0,03	-0,04	-0,03	-0,07	-0,01
6	-0,68	0,14	-0,64	-0,51	0,01	1,00	0,78	0,04	-0,24	-0,17	-0,14	-0,08	-0,07	0,15
7	-0,71	0,20	-0,62	-0,50	0,02	0,78	1,00	0,00	-0,31	-0,28	-0,28	-0,15	-0,03	0,13
8	0,12	-0,31	0,14	0,07	0,08	0,04	0,00	1,00	-0,03	0,10	0,16	0,07	0,06	0,06
9	0,46	-0,23	0,44	0,30	0,05	-0,24	-0,31	-0,03	1,00	0,72	0,48	0,23	0,10	0,08
10	0,34	-0,21	0,30	0,25	-0,03	-0,17	-0,28	0,10	0,72	1,00	0,42	0,32	0,11	0,11
11	0,43	-0,30	0,39	0,36	-0,04	-0,14	-0,28	0,16	0,48	0,42	1,00	0,25	0,20	0,07
12	0,24	-0,04	0,16	0,16	-0,03	-0,08	-0,15	0,07	0,07	0,23	0,32	1,00	0,25	0,19
13	0,19	-0,04	0,18	0,24	-0,07	-0,07	-0,03	0,06	0,10	0,11	0,20	0,16	1,00	0,10
14	-0,12	-0,05	-0,13	-0,09	-0,01	0,15	0,13	0,06	0,08	0,11	0,07	0,16	0,10	1,00
15	0,26	-0,11	0,32	0,18	0,02	-0,05	-0,12	0,12	0,32	0,34	0,33	0,02	0,19	0,24

Примечание. 1–15 — см. в прил. 36. Жирным шрифтом обозначены достоверные коэффициенты корреляции при $p < 0,05$.

Note. 1–15 — are the same, as in appendix 36. Significant coefficients of correlation at $p < 0,05$ are noted by bold type.

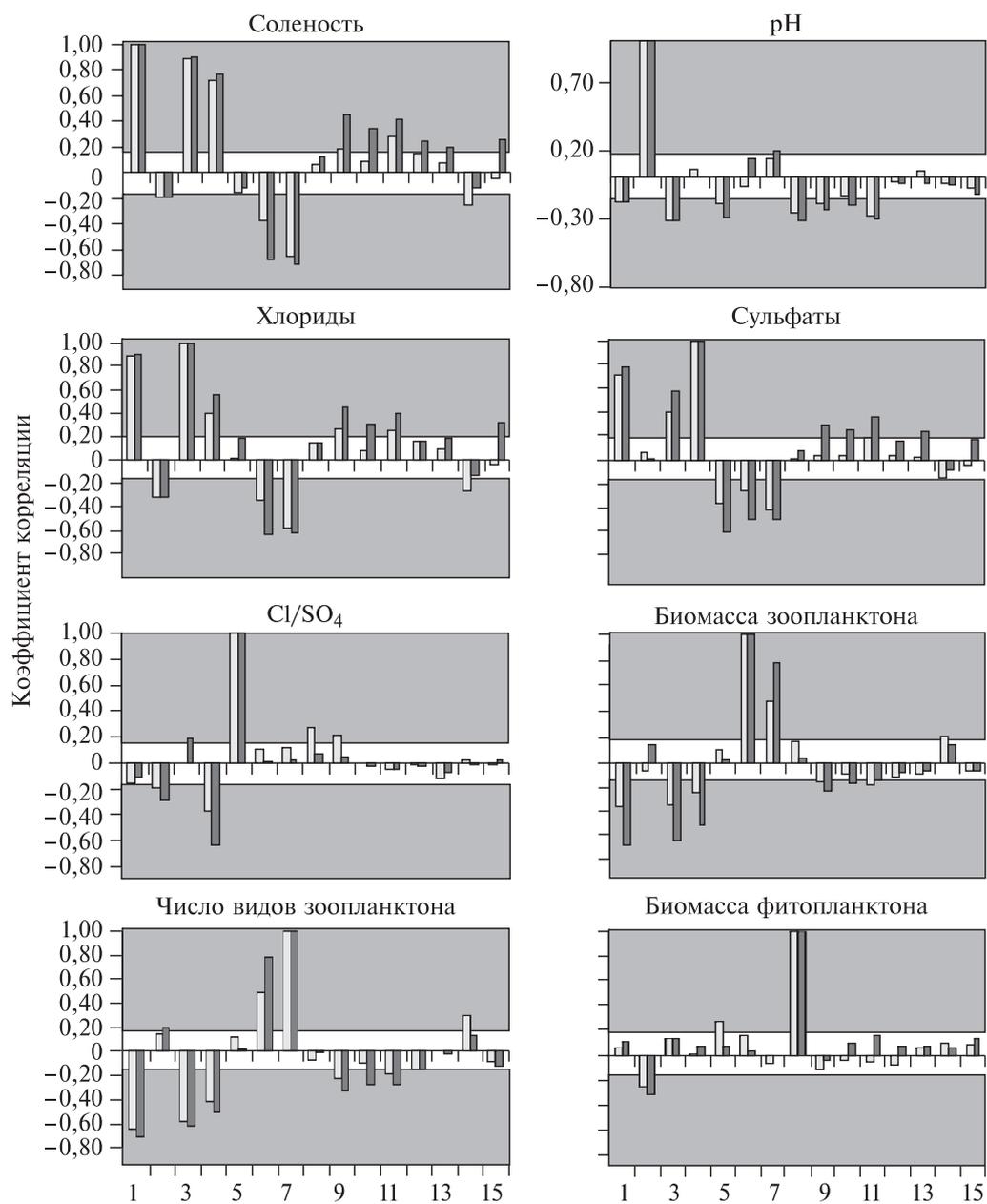


Приложение 40. Значения и направление векторов коэффициентов линейных (*I*) и непараметрических — Спирмена (*II*) корреляций некоторых параметров биоценозов артемиевых озер по всем многолетним данным ($n = 30$).

III — область достоверных данных. 1–15 — см. прил. 36.

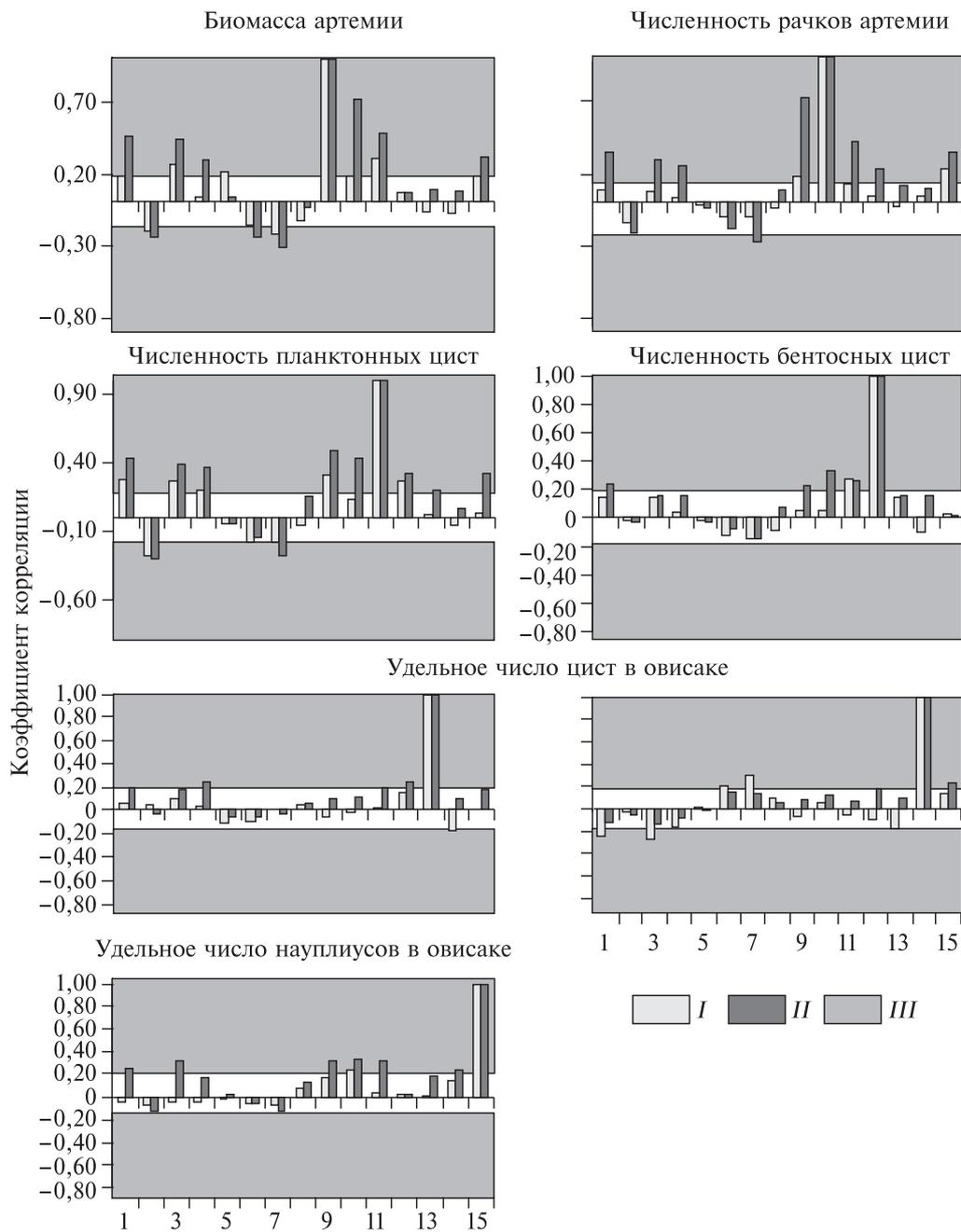
Appendix 40. Meaning and direction vectors of line (*I*) and nonparametric — Spearman's (*II*) coefficients correlations of some biocenosis parameters of Artemia lakes at all long-term data ($n = 30$).

III — area of the authentic data. 1–15 are the same, as in appendix 36.



Приложение 41. Значения и направление векторов коэффициентов линейных (I) и непараметрических — Спирмена (II) корреляций некоторых параметров биоценозов артемиевых озер по всем сезонным данным ($n = 142$).

III — область достоверных данных. 1–15 — см. прил. 36.



Appendix 41. Meaning and direction of vectors of line (I) and nonparametric — Spearman's (II) coefficients correlations of some biocenosis parameters of *Artemia* lakes at all seasonal data ($n = 142$).

III — area of the authentic data. 1–15 are the same, as in appendix 36.

Приложение 42. Частные и парные коэффициенты линейной корреляции
 Appendix 42. Private and pair coefficients of line correlation

Пара- метры	В рачков		N планктонных цист		N бентосных цист		F _ц		F _я		F _н	
	n = 30	n = 144	n = 30	n = 144	n = 30	n = 144	n = 30	n = 144	n = 30	n = 144	n = 30	n = 144
1	0,38 —	0,19 —	0,26 —	0,28 —	0,48 —	0,15 —	-0,05 —	0,07 —	-0,29 —	-0,25 —	-0,07 —	-0,04 —
2	-0,05 -0,01	-0,19 -0,16	-0,1 -0,08	-0,27 -0,23	-0,28 -0,27	-0,02 0,01	0,13 0,13	0,05 0,06	-0,17 -0,21	-0,04 -0,09	-0,33 -0,34	-0,08 -0,09
3	0,37** 0,07	0,27** 0,23**	0,21 -0,06	0,26 0,02	0,56 0,33	0,15 0,04	-0,09 -0,1	0,09 0,06	-0,22 0,1	-0,26 -0,08	-0,02 0,1	-0,03 0,01
4	0,27 -0,04	0,05 -0,12	0,22 0,03	0,2 0	0,16 -0,37	0,05 -0,08	0,01 0,08	0,03 -0,03	-0,27 -0,08	-0,16 0,03	-0,09 -0,06	-0,04 -0,02
5	0,06 0,17	0,21 0,25	-0,28 -0,23	-0,04 0,01	-0,12 0	-0,02 0	-0,37 -0,4	-0,11 -0,1	0,3 0,25	0,02 -0,02	-0,05 -0,07	-0,02 -0,03
6	-0,27 -0,1	-0,15 -0,09	-0,26 -0,16	-0,18 -0,09	-0,22 0,03	-0,12 -0,07	-0,21 -0,27	-0,09 -0,07	0,58** 0,52**	0,21** 0,13	-0,2 -0,27	-0,05 -0,07
7	-0,27 0	-0,23 -0,14	-0,29 -0,16	-0,19 -0,01	-0,52 -0,29	-0,15 -0,07	-0,24 -0,39	0 0,06	0,39** 0,20**	0,31** 0,20**	-0,21 -0,37	-0,08 -0,14
8	0,32 0,25	-0,12 -0,13	0,4 0,36	-0,06 -0,08	0,45 0,39	-0,09 -0,1	0,12 0,14	0,06 0,06	-0,05 0,02	0,1 0,12	0,01 0,03	0,08 0,08

9	$\frac{1}{1}$	$\frac{1}{1}$	$\frac{0,08}{0,04}$	$\frac{0,18}{0,17}$	$\frac{0,23}{0,15}$	$\frac{0,3}{0,26}$	$\frac{0,21}{0,03}$	$\frac{-0,14}{-0,13}$	$\frac{-0,06}{-0,07}$	$\frac{-0,13}{-0,02}$	$\frac{-0,07}{-0,02}$	$\frac{-0,01}{0,02}$	$\frac{0,18}{0,19}$
10	$\frac{0,08}{0,04}$	$\frac{0,18}{0,17}$	$\frac{1}{1}$	$\frac{1}{1}$	$\frac{0,49}{0,48}$	$\frac{0,13}{0,11}$	$\frac{0,35}{0,34}$	$\frac{0,13}{0,14}$	$\frac{-0,01}{-0,02}$	$\frac{-0,06}{-0,03}$	$\frac{0,05}{0,08}$	$\frac{0,54^*}{0,55^*}$	$\frac{0,24^*}{0,24^*}$
11	$\frac{0,23}{0,15}$	$\frac{0,3}{0,26}$	$\frac{0,49}{0,48}$	$\frac{0,13}{0,11}$	$\frac{1}{1}$	$\frac{1}{1}$	$\frac{0,38^{**}}{0,24^{**}}$	$\frac{0,33}{0,36}$	$\frac{0,02}{0}$	$\frac{-0,26}{-0,2}$	$\frac{-0,06}{0,01}$	$\frac{-0,05}{-0,03}$	$\frac{0,04}{0,05}$
12	$\frac{0,21}{0,03}$	$\frac{0,06}{0,03}$	$\frac{0,35}{0,34}$	$\frac{0,06}{0,05}$	$\frac{0,38^{**}}{0,3}$	$\frac{0,27^{**}}{0,24^{**}}$	$\frac{1}{1}$	$\frac{0,36}{0,44}$	$\frac{0,15}{0,14}$	$\frac{-0,26}{-0,14}$	$\frac{-0,1}{-0,07}$	$\frac{0}{0,04}$	$\frac{0,02}{0,03}$
13	$\frac{-0,14}{-0,13}$	$\frac{-0,06}{-0,07}$	$\frac{0,13}{0,14}$	$\frac{0}{-0,02}$	$\frac{0,33}{0,36}$	$\frac{0,02}{0}$	$\frac{0,15}{0,14}$	$\frac{1}{1}$	$\frac{1}{1}$	$\frac{-0,62^*}{-0,66^*}$	$\frac{-0,18^*}{-0,17^*}$	$\frac{0,02}{0,02}$	$\frac{0,01}{0,01}$
14	$\frac{-0,13}{-0,02}$	$\frac{-0,07}{-0,02}$	$\frac{-0,06}{-0,03}$	$\frac{0,05}{0,08}$	$\frac{-0,26}{-0,2}$	$\frac{-0,06}{0,01}$	$\frac{-0,1}{-0,07}$	$\frac{-0,62^*}{-0,66^*}$	$\frac{-0,18^*}{-0,17^*}$	$\frac{1}{1}$	$\frac{1}{1}$	$\frac{0,01}{-0,01}$	$\frac{0,13}{0,12}$
15	$\frac{-0,01}{0,02}$	$\frac{0,18}{0,19}$	$\frac{0,54^*}{0,55^*}$	$\frac{0,24^*}{0,24^*}$	$\frac{-0,05}{-0,03}$	$\frac{0,04}{0,05}$	$\frac{0}{0,04}$	$\frac{0,02}{0,02}$	$\frac{0,01}{0,01}$	$\frac{0,01}{-0,01}$	$\frac{0,13}{0,12}$	$\frac{1}{1}$	$\frac{1}{1}$

Примечание. Параметры 1–15 см. в прил.36. В числителе — парные коэффициенты корреляции, в знаменателе — частные. Жирным шрифтом обозначены достоверные связи при $p < 0,05$.

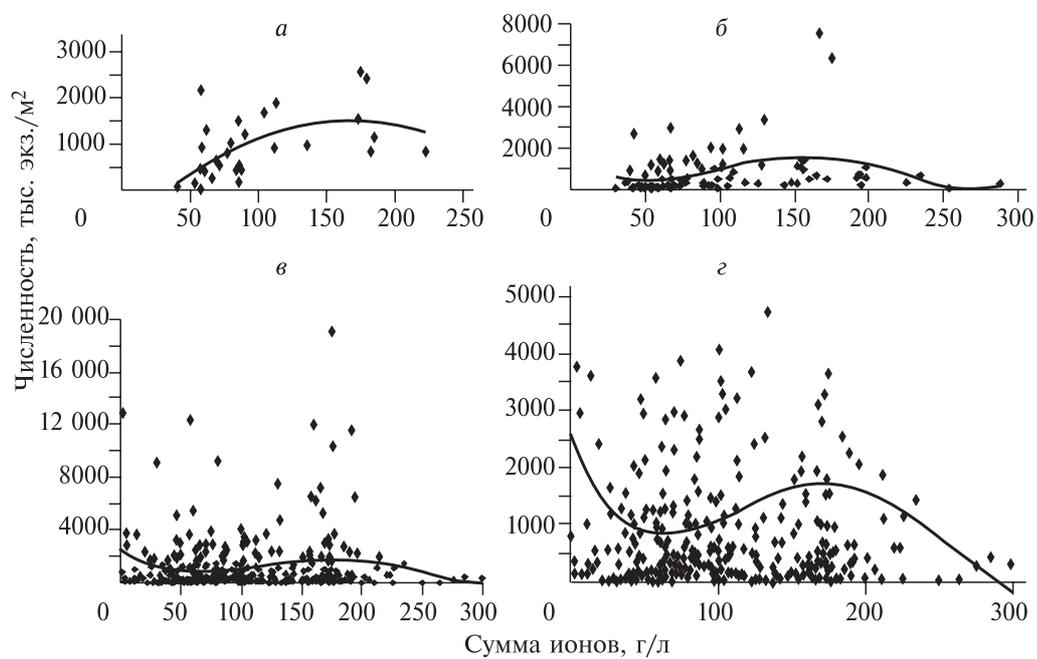
Note. Parameters 1–15 are the same, as in appendix 36. In numerator — pair of coefficients correlation, in denominator — private. Significant coefficients of correlation at $p < 0,05$ are noted by bold type.

* Все 4 коэффициента достоверны.

** 3 коэффициента достоверны.

* All 4 coefficients are significant.

** 3 coefficients are significant.

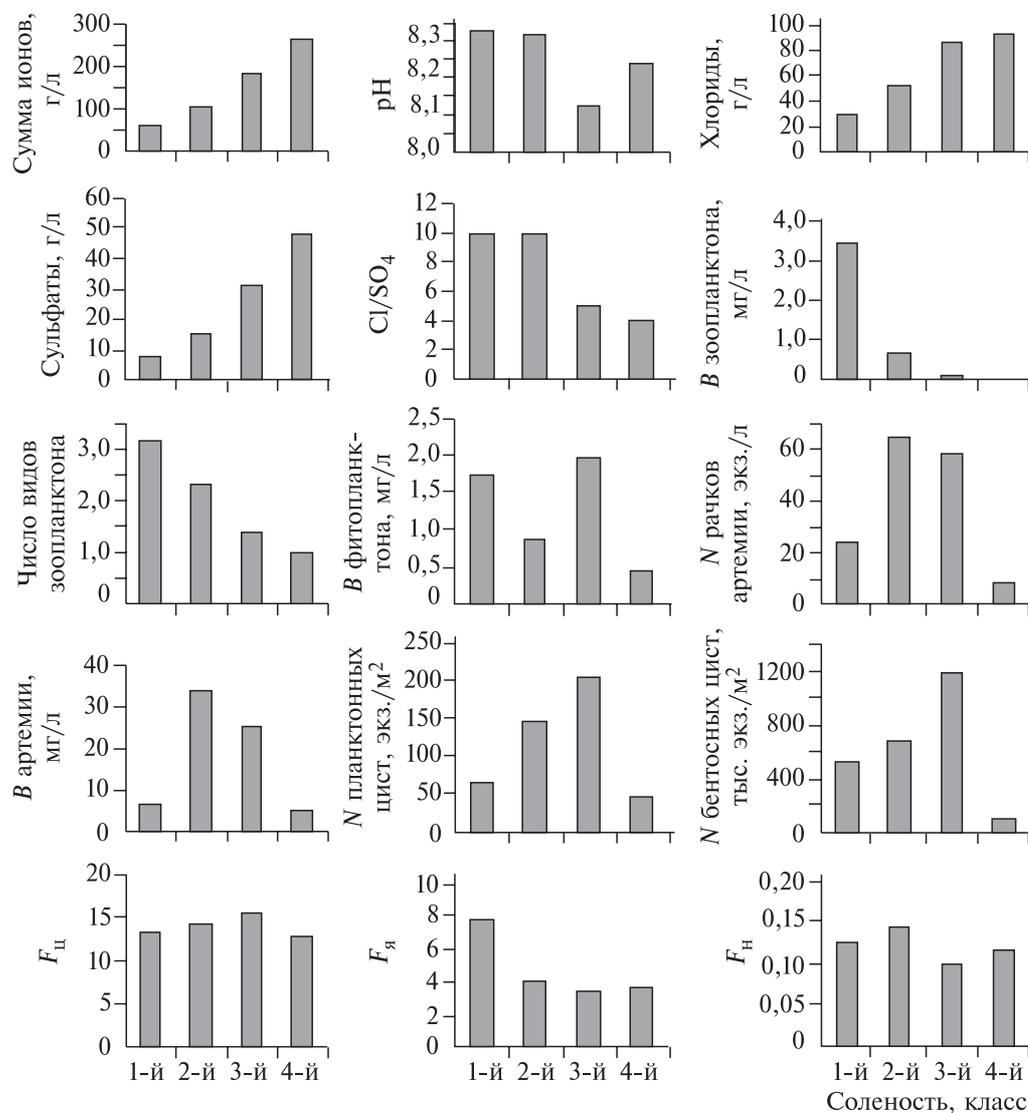


Приложение 43. Зависимость суммарной численности планктонных и бентосных цист от солености.

a — по озерам; *б* — по сезонам; *в* — по датам; *г* — фрагмент графика *в*.

Appendix 43. Dependence of total abundance of planktonic and benthonic cysts from salinity.

a — on lakes; *б* — on seasons; *в*, *г* — on dates.



Приложение 44. Среднестатистические показатели биотических и абиотических параметров биоценозов артемиевых озер ($n = 144$).

Appendix 44. Average statistical indicators of biotic and abiotic parameters of biocenosis of Artemia lakes ($n = 144$).

Приложение 45. Достоверность различий ($p < 0,05$) некоторых абиотических и биотических параметров между классами озер ($n = 30$)

Appendix 45. Significance of distinctions ($p < 0,05$) some abiotic and biotic parameters between classes of the lakes ($n = 30$)

Показатель	Класс озер	M	σ	C_v	Достоверные различия между классами озер
$\Sigma_{ц}$, г/л	1	58,33	7,59	13	1–2
	2	92,76	17,23	19	1–3
	3	185,92	18,10	10	2–3
pH	1	8,37	0,37	4	
	2	8,18	0,26	3	
	3	8,16	0,40	5	
Cl^- , мг/л	1	29,07	4,53	16	1–2
	2	46,71	12,01	26	1–3
	3	83,27	15,46	19	2–3
SO_4^{2-} , мг/л	1	13,01	15,96	123	
	2	13,53	9,61	71	1–3
	3	36,07	17,52	49	2–3
Cl^-/SO_4^{2-}	1	7,24	3,99	55	
	2	10,60	8,46	80	
	3	5,44	1,83	34	
B зоопланктона, мг/л	1	2,98	2,63	88	1–2
	2	1,20	1,28	106	1–3
	3	0,09	0,08	89	
Число видов зоопланктона, шт.	1	3,17	0,60	19	1–2
	2	2,43	0,77	32	1–3
	3	1,42	0,47	33	2–3
B фитопланктона, мг/л	1	0,52	0,85	164	
	2	1,10	1,53	139	1–3
	3	1,91	1,65	87	
B артемии, мг/л	1	12,06	9,51	79	
	2	22,83	14,78	65	
	3	23,25	19,91	86	
N рачков артемии, экз./л	1	29,85	55,48	186	
	2	48,47	62,15	128	
	3	42,47	52,13	123	
N планктонных цист, экз./л	1	50,72	47,48	94	1–2
	2	130,61	96,38	74	
	3	125,01	108,55	87	
N бентосных цист, тыс. экз./м ²	1	587,54	673,97	115	
	2	736,60	494,66	67	1–3
	3	1424,19	695,11	49	2–3
$F_{ц}$	1	16,12	9,21	57	
	2	14,59	5,14	35	
	3	14,20	5,82	41	
$F_{я}$	1	9,57	15,08	158	
	2	6,28	5,12	82	
	3	4,23	2,84	67	
$F_{н}$	1	0,27	0,68	255	
	2	0,11	0,11	99	
	3	0,17	0,14	78	

Приложение 46. Биомасса рачков и численность цист в артемиевых озерах за период исследования
 Appendix 46. Biomass of shrimps and abundance of cysts in Artemia lakes for the period of researches

Озеро; площадь, км ² ; объем водной толщи, млн м ³	1	Сумма ионов, г/л				Биомасса рачков, г/м ³							Средняя за сезон численность цист		Запасы сырых цист в осенний период			
		3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	общие	без бентосных цист	Y ₁	Y ₂	Y ₃	Y ₄
	2	среднесезонная				7	8	9	10	11	12	13	Y ₁	Y ₂	Y ₃	Y ₄		
		июль	август	сентябрь за июль и август	сентябрь												1-й генерация (май – июль) (X ₁)	2-й генерация (июль) (X ₂)
Малое Мелвезье; 18,1; 12,2	2000	235	236	215	225,5	9	23,3	14	0,6	23,3	414	248	13,5	6,7	2,9	1,4		
	2001	198	199	223	211	22,1	163,9	163,9	25,5	7,5	317	230	9,5	6,6	5,5	3,8		
	2002	175	177	167	172	15,9	88	88	20,3	26	461	5881	60	54	7,4	6,6		
Большое Мелвезье; 38,3; 25,8	2003	156	154	171	162,5	11,1	42,1	42,1	4,8	5,1	275	688	30,9	21,7	3,8	2,7		
	2000	225	234	199	216,5	9,8	53,3	4,9	0,9	53,3	136	220	16	17	8,9	9,4		
	2001	198	198	225	211,5	14,6	116,2	116,2	15,5	5,8	151	919	11,2	7,9	5,3	3,7		
Невидим; 7,2; 5,5	2002	167	170	153	161,5	24,7	62,2	53,5	40,4	62,2	297	7165	72,4	65,2	10	9		
	2003	165	160	170	165	6,3	36,7	36,7	5,6	2,5	99	603	35,8	25,1	1,1	0,8		
	2001	101	112	111	111,5	42,8	253,9	56,4	253,9	1,6	517	1457	48,9	34,2	6,8	4,7		
	2002	68	70	75	72,5	3,7	8,2	8,2	7,6	1,8	403	2526	33,2	26,3	19,3	15,3		
	2003	66	63	72	67,5	6,5	41,1	41,1	4,9	0,7	80	101	4	3,2	1,5	1,2		

1	Окончание прил. 46																
	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	
Вишняковское; 2,1; 1,9	2001	112	122	130	126	7,6	22,8	19,6	22,8	2,6	365	2555	23,6	18,9	14,6	11,7	
	2002	68	71	83	77	12	38,1	38,1	5,1	0,5	86	403	5,3	4,8	0,2	0,2	
	2003	83	83	96	89,5	18	43,15	43,15	30	16,6	560	1022	27,1	24,4	23	20,7	
Чердынское; 1,6; 1,8	2001	200	146	193	169,5	25,5	59,4	59,4	35	10,4	34	1994	24,6	27	2,8	3,1	
	2003	117	108	137	122,5	34,1	84,7	84,7	27,7	1	20	327	5,4	5,9	0,06	0,1	
Ново-Георгиевское; 2; 2	2002	65	68	71	69,5	7,6	41,6	16,3	41,6	10,2	71	128	4,7	4,7	1,5	1,5	
	2003	68	68	74	71	5,7	10,6	10,6	7	3,8	55	465	3,2	3,2	0,6	0,6	
Филатово; 23,7; 11,8	2001	152	120	137	128,5	13,5	22,1	12,9	7	1	442	680	5,9	3	2,3	1,1	
	2002	66	54	57	55,5	5,2	18,1	18,1	9	0,1	10	871	3,2	1,6	0,3	0,2	
Курейное; 3,7; 3,2	2001	127	111	124	117,5	6,3	13,4	13,4	8	1,9	25	1233	12,3	7,6	4,8	3	
	2002	55	57	64	60,5	7,7	14,7	14,7	14,1	5,2	36	133	3,6	3,6	0,8	0,8	
	2003	45	51	61	56	6	19,9	19,9	13	4,8	68	144	2,8	2,8	0,7	0,7	
Требушинное; 3,1; 2,7	2001	94	86	101	93,5	33,7	89,8	89,8	50	11,5	40	1980	54,5	43,5	4,1	3,2	
	2002	50	50	57	53,5	2,5	88,4	12,7	88,4	6	78	640	40,1	36	2,3	2,1	
	2003	38	37	43	40	0,02	0,2	0,1	0,2	0,2	6	386	7,6	6,9	0,1	0,1	
Эбейты; 83,3; 33,3	2001	288	299	310	304,5	7,8	24,9	24,9	4,1	—	138	158	6,3	2,5	1	0,4	
	2002	193	203	213	208	21,5	56,9	5,6	56,9	46,7	197	526	13,6	5,4	4,2	1,7	
	2003	154	165	172	168,5	10,8	36,3	9	36,3	9,5	83	996	14,3	5,7	0,4	0,2	
Актобан; 6,6; 4,3	2001	89	93	107	100	21	69,3	69,3	37	3,7	69	268	16,9	10,1	11,3	6,8	
	2002	60	60	62	61	21,6	59,1	59,1	30	0,8	14	1439	9,4	6,6	0,4	0,3	
Ульжай; 8,6; 51,5	2002	89	83	100	91,5	16,8	63,3	63,3	27,8	4,2	37	148	5,6	2,8	0,2	0,1	
	2003	92	91	96	93,5	70,6	207,1	207,1	50	0,6	15	204	4,5	2,2	0,05	0,02	
Гашково; 3,5;3,9 Соленый Кулаг; 0,5; 0,3	2002	53	58	65	61,5	2,1	5,8	5,8	3	0,8	63	109	5,7	6,2	0,5	0,5	
	2003	54	56	66	61	6,4	12,1	9	10	12,1	26	1215	29	17,3	1	0,6	

Приложение 47. Корреляционная матрица между показателями продуктивности популяций артемий ($p < 0,05$, $n = 35$)

Appendix 47. Correlation matrix between parameters of production of Artemia populations ($p < 0,05$, $n = 35$)

Показатель	X_1	X_2	X_3	X_4	X_5	X_6	X_7	Y_1	Y_2	Y_3	Y_4
X_1	1,00	0,80	0,78	0,51	-0,03	0,07	0,12	0,18	0,16	0,01	0,00
X_2	0,80	1,00	0,76	0,74	-0,07	0,22	0,07	0,27	0,24	0,04	0,01
X_3	0,78	0,76	1,00	0,18	-0,13	0,02	0,09	0,08	0,09	-0,01	-0,02
X_4	0,51	0,74	0,18	1,00	-0,07	0,28	0,11	0,40	0,34	0,10	0,07
X_5	-0,03	-0,07	-0,13	-0,07	1,00	0,16	0,27	0,22	0,23	0,12	0,15
X_6	0,07	0,22	0,02	0,28	0,16	1,00	0,40	0,45	0,42	0,68	0,65
X_7	0,12	0,07	0,09	0,11	0,27	0,40	1,00	0,79	0,83	0,40	0,42
Y_1	0,18	0,27	0,08	0,40	0,22	0,45	0,79	1,00	0,98	0,44	0,45
Y_2	0,16	0,24	0,09	0,34	0,23	0,42	0,83	0,98	1,00	0,44	0,48
Y_3	0,01	0,04	-0,01	0,10	0,12	0,68	0,40	0,44	0,44	1,00	0,99
Y_4	0,00	0,01	-0,02	0,07	0,15	0,65	0,42	0,45	0,48	0,99	1,00

Примечание. Жирным шрифтом выделена достоверная связь при 5%-м уровне значимости, обозначения X_1 - X_7 и Y_1 - Y_4 см. в прил. 46.

Note. Significant link at 5%-m level of significance is noted by bold type, designations X_1 - X_7 and Y_1 - Y_4 are given in appendix 46.

Приложение 48. Матрица непараметрических корреляций (Spearman) между показателями продуктивности популяций артемий ($p < 0,05$, $n = 35$)

Appendix 48. Matrix of nonparametric correlations (Spearman) between parameters of production of Artemia populations ($p < 0,05$, $n = 35$)

Показатель	X_1	X_2	X_3	X_4	X_5	X_6	X_7	Y_1	Y_2	Y_3	Y_4
X_1	1,00	0,80	0,73	0,59	0,22	0,16	0,23	0,24	0,16	0,17	0,16
X_2	0,80	1,00	0,76	0,67	0,23	0,19	0,14	0,33	0,29	0,23	0,25
X_3	0,73	0,76	1,00	0,43*	-0,01	0,03	0,13	0,10	0,12	0,08	0,10
X_4	0,59	0,67	0,43*	1,00	0,20	-0,01	0,31	0,29**	0,23**	0,17	0,20
X_5	0,22	0,23	-0,01	0,20	1,00	0,41*	0,15	0,46*	0,35*	0,49*	0,46*
X_6	0,16	0,19	0,03	-0,01	0,41*	1,00	0,25**	0,48	0,37	0,71	0,66
X_7	0,23	0,14	0,13	0,31	0,15	0,25**	1,00	0,71	0,69	0,47	0,47
Y_1	0,24	0,33	0,10	0,29**	0,46	0,48	0,71	1,00	0,92	0,67	0,65
Y_2	0,16	0,29	0,12	0,23**	0,35	0,37	0,69	0,92	1,00	0,66	0,70
Y_3	0,17	0,23	0,08	0,17	0,49	0,71	0,47	0,67	0,66	1,00	0,98
Y_4	0,16	0,25	0,10	0,20	0,46	0,66	0,47	0,65	0,70	0,98	1,00

Примечание. Жирным шрифтом выделена достоверная связь при 5%-м уровне значимости, обозначения X_1 - X_7 и Y_1 - Y_4 см. в прил. 46.

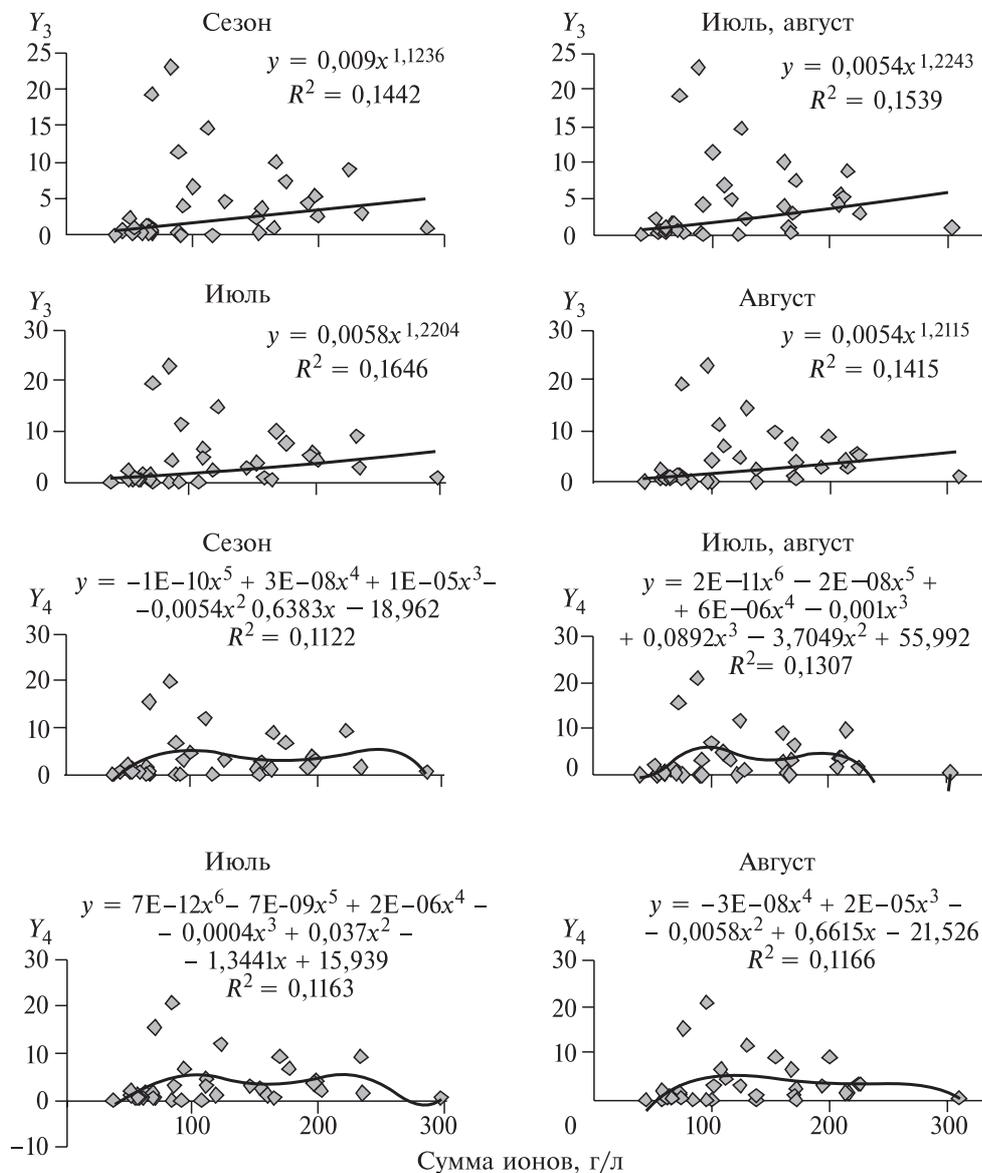
Note. Significant link at 5%-m level of significance is noted by bold type, designations X_1 - X_7 and Y_1 - Y_4 are given in appendix 46.

* Новые достоверные связи.

** Потеря достоверности, по сравнению с линейной корреляцией.

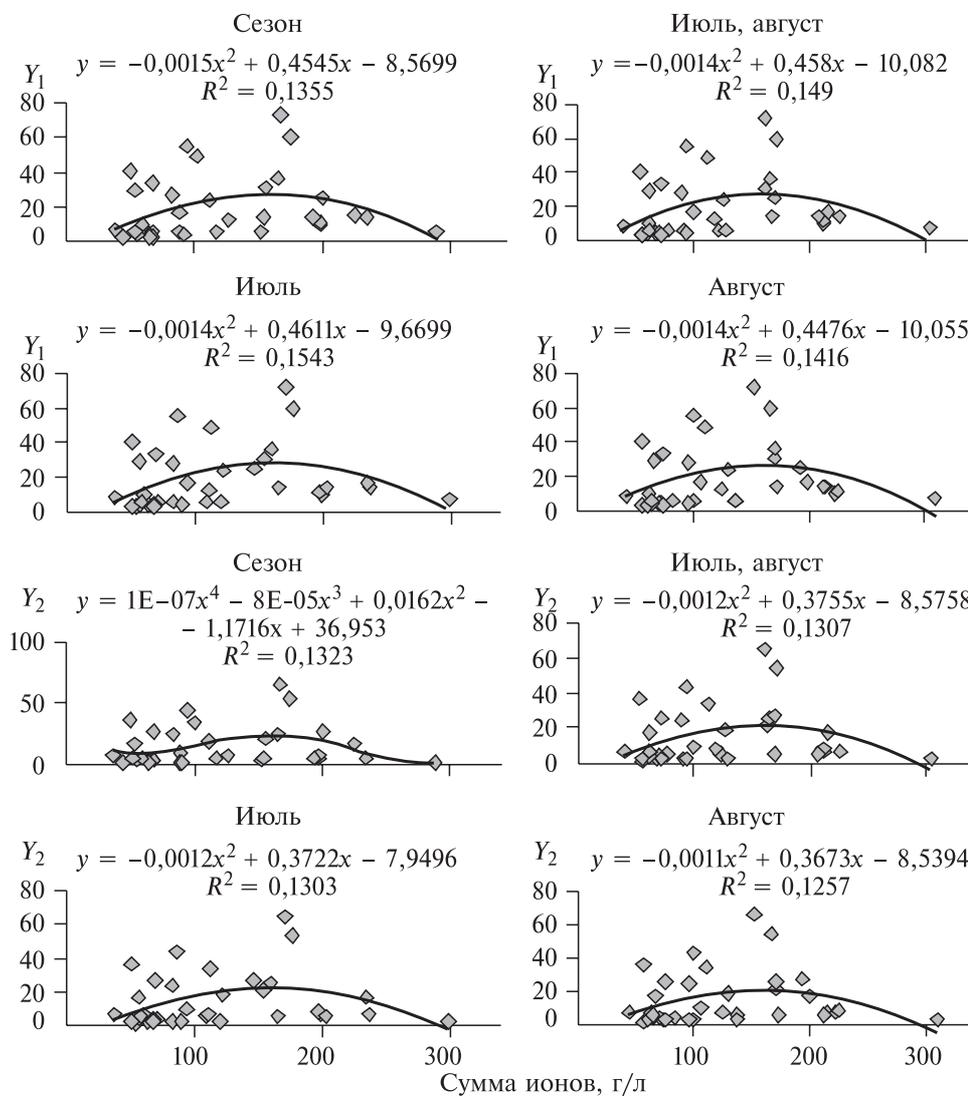
* New significant links.

** Loss of significance, in comparison with linear correlation.



Приложение 49. Достоверные зависимости между соленостью (сезонной, определенной в июле, августе, средней за июль и август) и осенними, доступными для промысла, запасами цист артемии.

Appendix 49. Significant dependences between salinity (seasonal, investigated in July, August, average for July and August) and autumn stocks of Artemia cysts, have been accessible to catching.



Приложение 50. Достоверные зависимости между соленостью (сезонной, определенной в июле, августе, средней за июль и август) и осенними запасами цист артемии.

Appendix 50. Significant dependences between salinity (seasonal, investigated in July, August, average for July and August) and autumn stocks of Artemia cysts.

Приложение 51. Расчет продукции по скорости продукции по данным матрицы (с использованием формулы Г.А. Печень [1968])

Appendix 51. Calculation of production on speed of production according to matrix (with us of Pechen's formula [Печень, 1968])

Период	Продукция за указанный период, ккал/м ²					
	Науплиусы	Метанауплиусы	Ювенальные	Предвзрослые	Генеративная	Общая
22–30.04	32,97	0,00	0,00	0,00	0,00	32,97
01–06.05	0,00	14,65	0,00	0,00	0,00	14,65
07–14.05	0,00	0,00	25,64	0,00	0,00	25,64
15–21.05	0,00	0,00	0,00	29,30	0,00	29,30
22–31.05	0,00	0,00	0,00	0,00	11,76	11,76
01–06.06	10,55	0,00	0,00	0,00	5,91	16,46
07–14.06	5,27	4,68	0,00	0,00	2,95	12,91
15–21.06	2,64	2,35	8,24	0,00	1,45	14,68
22–30.06	1,32	1,18	4,12	9,44	0,72	16,77
01–06.07	0,66	0,58	2,02	4,66	4,12	12,04
07–14.07	3,71	0,29	1,01	2,33	3,96	11,29
15–21.07	3,55	1,64	0,54	1,22	2,90	9,85
22–31.07	2,62	1,58	2,87	0,56	1,95	9,57
01–06.08	1,73	1,15	2,80	3,33	1,23	10,24
07–14.08	1,08	0,78	2,02	3,11	1,95	8,93
15–21.08	1,73	0,49	1,32	2,33	2,23	8,10
22–31.08	2,00	0,78	0,85	1,55	2,06	7,25
01–06.09	1,84	0,89	1,32	1,00	1,62	6,66
07–14.09	1,47	0,82	1,55	1,55	1,23	6,62
15–21.09	1,08	0,64	1,40	1,78	1,23	6,12
22–30.09	1,09	0,49	1,17	1,67	1,34	5,74
01–06.10	1,19	0,49	0,85	1,33	1,34	5,20
07–14.10	1,18	0,53	0,85	1,00	1,17	4,74
Всего...	77,65	34,01	58,59	66,16	51,09	287,49

Приложение 52. Расчет продукции артемии для среднестатистической популяции

Appendix 52. Calculation of Artemia production for average statistical population

Период	Число науплиусов и метанауплиусов, экз./л	Продукция за период от науплиусов до ювенальных, ккал/м ²	Число ювенальных, экз./л	Продукция за период от ювенальных до предвзрослых, ккал/м ²	Число предвзрослых, экз./л	Продукция за период от предвзрослых до взрослых, ккал/м ²	Число взрослых, экз./л	Продукция генеративная, ккал/м ²	Сумма
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
16–30.04	329,71	106,13	0	0	0	0	0	0	106,13
01–15.05	65,42	21,06	0,25	0,39	0,02	0,04	0	0	21,49
16–31.05	26,57	8,55	25,25	39,24	2,64	5,86	0,06	0,07	53,72
01–15.06	57,57	18,53	6,32	9,82	6,71	14,90	4,55	5,07	48,32
16–30.06	11,5	3,70	3,65	5,67	6,63	14,72	2,32	2,59	26,68
01–15.07	7,84	2,52	0,5	0,78	5,7	12,65	5,27	5,87	21,83
16–31.07	42,94	13,82	1,44	2,24	7,07	15,70	8,09	9,01	40,77
01–15.08	6,98	2,25	0,35	0,54	0,69	1,53	0,84	0,94	5,26
16–31.08	1,01	0,33	0,19	0,30	0,58	1,29	1,58	1,76	3,67

Окончание прил. 52

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
01–15.09	1,04	0,33	0,19	0,30	0,43	0,95	3,12	3,48	5,06
16–30.09	3,1	1,00	0,05	0,08	0,77	1,71	3,11	3,47	6,25
01–15.10	0,15	0,05	0,01	0,02	0,19	0,42	0,4	0,45	0,93
Итого за сезон...									340,11

Приложение 53. Расчет продукции и *P/B*-коэффициентов для популяций двух модельных озер за трехлетний период

Appendix 53. Calculation of production and *P/B*-coefficients for populations of two model lakes for three-year period

Год и месяц исследования	Продукция, ккал/(м ² · сут)					Продукция за месяц, ккал/м ²	Биомасса, ккал/м ²		<i>P/B</i> за месяц
	От науплиусов до метанауплиусов	От метанауплиусов до ювенональных	От ювенональных до предвзрослых	От предвзрослых до взрослых	Генеративная		рачков	цист	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Большое Медвежье</i>									
2001:									
IV	82,02	0	0	0	0	82,02	7,26	0	11,3
V	22,70	0	158,51	7,35	0,06	188,62	34,18	0	5,5
VI	0,10	0	4,44	41,20	0,91	46,66	8,67	25,23	1,4
VII	0	0	0	37,25	0,25	37,50	8,39	19,90	1,3
VIII	0,17	0	0	3,11	1,58	4,85	1,94	18,90	0,2
IX	0	0	0	0,13	0,20	0,33	0,36	2,67	0,1
X	0	0	0	2,53	1,19	3,72	2,21	17,44	0,2
Всего за сезон...					4,2	363,37			
Средняя за сезон...							9,71	12,56	16,3
2002:									
IV	1,40	0	0	0	0	1,40	0,75	0,00	1,9
V	2,82	14,13	27,57	0,80	0	45,32	4,74	0,00	9,6
VI	0	7,49	7,96	153,27	0,27	168,99	28,10	10,12	4,4
VII	0	0	0,12	84,54	7,50	92,16	20,92	18,12	2,4
VIII	0	0	0	76,95	42,83	119,78	36,67	64,58	1,2
IX	0	0	0	15,67	7,35	23,03	7,89	33,36	0,6
X	0	0	0	0	0,02	0,02	1,11	16,67	0,0
Всего за сезон...					58,0	450,69			
Средняя за сезон...							16,54	22,42	11,6
2003:									
IV	1,93	0	0	0	0	1,93	0,19	0,00	10,1
V	0	8,53	29,34	1,47	0	39,34	5,34	0,00	7,4
VI	0	0	0	34,8984	28,97	63,87	19,57	10,86	2,1
VII	0,54	13,31	0,92	0,07	1,61	16,46	2,04	7,93	1,7
VIII	0,08	1,43	1,72	0,29	0,49	4,02	1,49	9,88	0,4
IX	0	0,79	3,11	0	0,58	4,48	2,00	10,56	0,4
X	0	0	0	0	0,36	0,36	1,65	19,03	0,0
Всего за сезон...					90,0	130,46			
Средняя за сезон...					51,0	315	5,23	8,12	9,8
Средняя за 3 года...							10,5	14,4	12,6

Окончание прил. 53

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Малое Медвежье</i>									
2001:									
IV	178,42	0	0	0	0	178,42	10,26	0,00	17,4
V	3,46	0	42,49	4,26	0,11	50,32	5,39	0,00	9,3
VI	6,81	0	0,87	46,09	20,10	73,87	29,43	2,28	2,3
VII	26,31	0	12,96	176,93	70,16	286,36	145,30	75,26	1,3
VIII	0,39	0	0,78	0,71	0,56	2,43	0,97	7,74	0,3
IX	3,08	0	0	0,22	0,80	4,10	2,29	23,97	0,2
X	0	0	0	0	0,01	0,01	1,48	22,84	0,0
Всего за сезон...					91,7	595,51			
Средняя за сезон...							31,54	20,11	11,5
2002:									
IV	2,99	0	0	0	0	2,99	1,46	0,00	2,1
V	3,30	61,41	2,86	0	0	67,58	4,27	0,00	15,8
VI	0	17,02	11,16	6,84	0,10	35,12	3,30	0,39	9,5
VII	0,15	9,32	4,27	4,51	0,84	19,09	3,12	2,99	3,1
VIII	0	4,74	0	0	1,404	6,15	14,57	68,46	0,1
IX	0,02	0,15	0	0,09	0,29	0,55	0,51	3,18	0,1
X	0,03	0,08	0	0,01	0,19	0,31	0,45	1,94	0,1
Всего за сезон...					2,8	131,79			
Средняя за сезон...							4,45	12,66	7,7
2003:									
IV	0	0	0	0	0	0,00	0,01	0,00	0,0
V	0	4,92	29,00	0	0	33,92	2,23	0,00	15,2
VI	2,83	2,37	11,66	53,15	24,16	94,16	21,43	6,12	3,4
VII	0	0,44	0	0	1,89	2,34	3,32	1,68	0,5
VIII	0	0,29	0	0	0,16	0,45	1,25	12,66	0,0
IX	0	1,72	0	0,13	0,27	2,12	1,16	18,21	0,1
X	0	0	0	0	0,01	0,01	0,53	3,91	0,0
Всего за сезон...					29,3	133,00			
Средняя за сезон...							4,94	6,77	11,4
Средняя за 3 года...					41,3	286,8	13,6	13,2	10,2

Приложение 54. Расчет среднесезонного рациона и трат на дыхание рачков артемии
Appendix 54. Calculation average seasonal diet and breath metabolism of Artemia shrimps

Параметры	Науплиусы	Метанауплиусы	Ювениальные	Предвзрослые	Взрослые	Среднесуточные значения для популяций артемий
1	2	3	4	5	6	7

Расчет для одной особи

Масса рачков, г сырой массы	0,00002	0,00020	0,00060	0,00200	0,00400	
Суточный рацион, кал/особь	0,018	0,093	0,202	0,473	0,771	
Траты на дыхание, кал/особь	0,005	0,025	0,053	0,122	0,197	

Оз. Большое Медвежье

2001 г.

Численность за сезон, экз./л	66,854	0,000	7,490	3,028	0,344	
Суточный рацион, кал/л	1,230	0,000	1,516	1,432	0,265	4,442
Траты на дыхание, кал/л	0,344	0,000	0,400	0,370	0,068	1,181

Окончание прил. 54

1	2	3	4	5	6	7
2002 г.						
Численность за сезон, экз./л	2,009	3,479	1,639	10,657	3,717	
Суточный рацион, кал/л	0,037	0,324	0,332	5,039	2,865	8,597
Траты на дыхание, кал/л	0,010	0,087	0,087	1,302	0,732	2,219
2003 г.						
Численность за сезон, экз./л	1,604	3,871	1,613	1,182	2,075	
Суточный рацион, кал/л	0,029	0,361	0,326	0,559	1,599	2,875
Траты на дыхание, кал/л	0,008	0,097	0,086	0,144	0,408	0,744
<i>Оз. Невидим</i>						
2001 г.						
Численность за сезон, экз./л	141,889	0,000	2,624	7,343	5,881	
Суточный рацион, кал/л	2,610	0,000	0,531	3,472	4,533	11,147
Траты на дыхание, кал/л	0,729	0,000	0,140	0,897	1,158	2,924
2002 г.						
Численность за сезон, экз./л	3,404	14,930	0,841	0,369	0,193	
Суточный рацион, кал/л	0,063	1,392	0,170	0,174	0,149	1,948
Траты на дыхание, кал/л	0,017	0,374	0,045	0,045	0,038	0,520
2003 г.						
Численность за сезон, экз./л	1,011	1,569	1,869	1,714	1,699	
Суточный рацион, кал/л	0,019	0,146	0,378	0,811	1,309	2,663
Траты на дыхание, кал/л	0,005	0,039	0,100	0,209	0,334	0,688

Приложение 55. Вылупление науплиусов при активации цист 3%-й перекисью водорода в течение 20 мин, %

Appendix 55. Nauplii hatching at activation of cysts by 3 % peroxide of hydrogen within 20 minutes, %

Озеро	Конт-роль (А)	Опыт (Б)	А-Б	А/Б	Озеро	Конт-роль (А)	Опыт (Б)	А-Б	А/Б
1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
Кучукское	36,8	45,6	8,8	1,2	Требушинное,				
Ульжай, проба:					проба:				
1	25,3	56,6	31,3	2,2	1	28,5	70,4	41,9	2,5
2	20,5	29,8	9,3	1,5	2	30,9	77,7	46,8	2,5
3	5,6	41,9	36,3	7,5	3	30,9	73,6	42,7	2,4
Большое Яровое,					4	66,8	80,9	14,1	1,2
проба:					Актобан, проба:				
1**	59,8	84,4	24,6	1,4	1	32,8	55,8	23	1,7
2**	61,8	68,5	6,7	1,1	2	77,6	79,7	2,1	1,0
3**	52,5	68,5	16	1,3	3	63,4	87,9	24,5	1,4
4	39	68,7	29,7	1,8	4	81	81,4	0,4	1,0
Большое Курей-					Умрешево	5,3	72,5	67,2	13,7
ное, проба:					Ново-Георгиев-				
1	55,6	70,2	14,6	1,3	ское, проба:				
2	66,4	75,2	8,8	1,1	1	17,1	64,5	47,4	3,8
3	29	68,9	39,9	2,4	2	57,1	90,2	33,1	1,6
Вишняковское,					3	65	91	26	1,4
проба:					Медвежье, проба:				
1	60,1	69	8,9	1,1	1	22,4	69,3	46,9	3,1
2	21,9	65,3	43,4	3,0	2	27,2	57,6	30,4	2,1

Окончание прил. 55

1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
Вишняковское, проба:					Медвежье, проба:				
3	16,7	30,9	14,2	1,9	3	40,2	54	13,8	1,3
4	17,6	56,3	38,7	3,2	4	27,2	51,6	24,4	1,9
Невидим, проба:					5	32,1	61,5	29,4	1,9
1	31,2	54,4	23,2	1,7	6	46	55	9	1,2
2	22,3	48	25,7	2,2	7	37	41,5	4,5	1,1
3	54,8	56	1,2	1,0	8	40	55,5	15,5	1,4
4	27,8	63,4	35,6	2,3	9*	50,7	54,1	3,4	1,1
5	67,7	78,4	10,7	1,2	Воскресенское, проба:				
6	67,7	78,2	10,5	1,2	1	29,3	79,5	50,2	2,7
7	80,7	89,5	8,8	1,1	2	49,9	73,2	23,3	1,5
8	57,7	72,2	14,5	1,3	Филатово, проба:				
9	74,3	83,4	9,1	1,1	1	70,8	78,2	7,4	1,1
Эбейты, проба:					2	17,5	69,5	52	4,0
1	1,5	20,2	18,7	13,5	3	52,1	73,1	21	1,4
2	44,8	75,6	30,8	1,7	4	46,9	58,9	12	1,3
3	32	69,8	37,8	2,2	5	58,1	65,6	7,5	1,1
4	43	78,3	35,3	1,8	6	41,5	62,7	21,2	1,5
5	41,3	74,6	33,3	1,8	7	59,4	85,7	26,3	1,4
6	49,2	72,3	23,1	1,5	8	52,9	63,4	10,5	1,2
7	27	65	38	2,4	9	70,1	76	5,9	1,1
8	20,8	68,1	47,3	3,3	10	28,3	68,2	39,9	2,4
9	34,1	64,2	30,1	1,9	11***	62,6	47,4	-15,2	0,8
10	39,4	71	31,6	1,8	12***	66,5	62,8	-3,7	0,9
11	20,5	66,5	46	3,2	13***	46	43,1	-2,9	0,9
12	21,3	73,2	51,9	3,4	min			0,4	1,0
13	30	54,3	24,3	1,8	max			67,2	13,7
14	24,6	70	45,4	2,8	M			25,8	2,3
15	36,6	79,8	43,2	2,2	σ			15,5	2,2
16	4,5	31,2	26,7	6,9	C _v , %			60,1	96,4
Гашково	35,8	85	49,2	2,4	m			1,8	0,3

* Цисты, активированные холодом.

** Сухие цисты.

*** Данные не учитывали при расчете средних значений.

* Cysts, activated by cold.

** Dry cysts.

*** Data weren't considered at calculation of average values.

Приложение 56. Зависимость вылупления науплиусов при активации цист 3%-й перекисью водорода в течение 20 мин от градации контрольных показателей выклева, %

Appendix 56. Dependence of nauplii hatching at activation of cysts by 3% peroxide of hydrogen within 20 minutes from gradation of control parameters of hatching, %

Номер градации	Контроль (А)	Опыт (Б)	А-Б	M	σ	C _v , %	Различия достоверны	А/Б	M	σ	C _v , %
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
I	1,5	20,2	18,7	37,2	21,2	57,1	VI-VIII	13,5	10,4	3,7	35,4
	4,5	31,2	26,7								
	5,3	72,5	67,2								
	5,6	41,9	36,3								
II	16,7	30,9	14,2	38,1	16,8	44,2	V-VIII	1,9	3,2	1,0	29,9
	17,1	64,5	47,4								

Продолжение прил. 56

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
II	17,5	69,5	52				V-VIII	4,0			
	17,6	56,3	38,7					3,2			
III	20,5	29,8	9,3	38,1	11,0	29,0	V-IX	1,5	2,6	0,5	21,0
	20,5	66,5	46					3,2			
	20,8	68,1	47,3					3,3			
	21,3	73,2	51,9					3,4			
	21,9	65,3	43,4					3,0			
	22,3	48	25,7					2,2			
	22,4	69,3	46,9					3,1			
	24,6	70	45,4					2,8			
	25,3	56,6	31,3					2,2			
	27	65	38					2,4			
	27,2	57,6	30,4					2,1			
	27,2	51,6	24,4					1,9			
	27,8	63,4	35,6					2,3			
	28,3	68,2	39,9					2,4			
	28,5	70,4	41,9					2,5			
	29	68,9	39,9					2,4			
	29,3	79,5	50,2					2,7			
IV	30	54,3	24,3	29,1	13,8	47,3	VI-IX	2,5	1,9	0,4	21,2
	30,9	77,7	46,8					1,8			
	30,9	73,6	42,7					2,4			
	31,2	54,4	23,2					1,7			
	32	69,8	37,8					2,2			
	32,1	61,5	29,4					1,9			
	32,8	55,8	23					1,7			
	34,1	64,2	30,1					1,9			
	35,8	85	49,2					2,4			
	36,8	45,6	8,8					1,2			
	37	41,5	4,5					1,1			
	39	68,7	29,7					1,8			
	36,6	79,8	43,2					2,2			
	39,4	71	31,6					1,8			
V	40	55,5	15,5	21,7	9,2	42,4	II-III, VIII-IX	1,4	1,5	0,2	14,5
	40,2	54	13,8					1,3			
	41,3	74,6	33,3					1,8			
	41,5	62,7	21,2					1,5			
	43	78,3	35,3					1,8			
	44,8	75,6	30,8					1,7			
	46	55	9					1,2			
	46,9	58,9	12					1,3			
	49,2	72,3	23,1					1,5			
	49,9	73,2	23,3					1,5			
VI	50,7	54,1	3,4	15,7	9,9	63,1	I-IV	1,1	1,3	0,2	13,4
	52,1	73,1	21					1,4			
	52,5	68,5	16					1,3			
	52,9	63,4	10,5					1,2			
	54,8	56	1,2					1,0			
	55,6	70,2	14,6					1,3			
	57,1	90,2	33,1					1,6			
	57,7	72,2	14,5					1,3			
	58,1	65,6	7,5					1,1			
	59,4	85,7	26,3					1,4			
	59,8	84,4	24,6					1,4			

Окончание прил. 56

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
VII	60,1	69	8,9	13,8	7,4	53,7	I–IV	1,1	1,2	0,1	9,5
	61,8	68,5	6,7					1,1			
	63,4	87,9	24,5					1,4			
	65	91	26					1,4			
	66,4	75,2	8,8					1,1			
	66,8	80,9	14,1					1,2			
	67,7	78,4	10,7					1,2			
	67,7	78,2	10,5					1,2			
VIII	70,1	76	5,9	6,1	3,0	48,7	I–V	1,1	1,1	0,0	3,8
	70,8	78,2	7,4					1,1			
	74,3	83,4	9,1					1,1			
	77,6	79,7	2,1					1,0			
IX	80,7	89,5	8,8	4,6	5,9	129,1	III–V	1,1	1,1	0,1	7,0
	81	81,4	0,4					1,0			

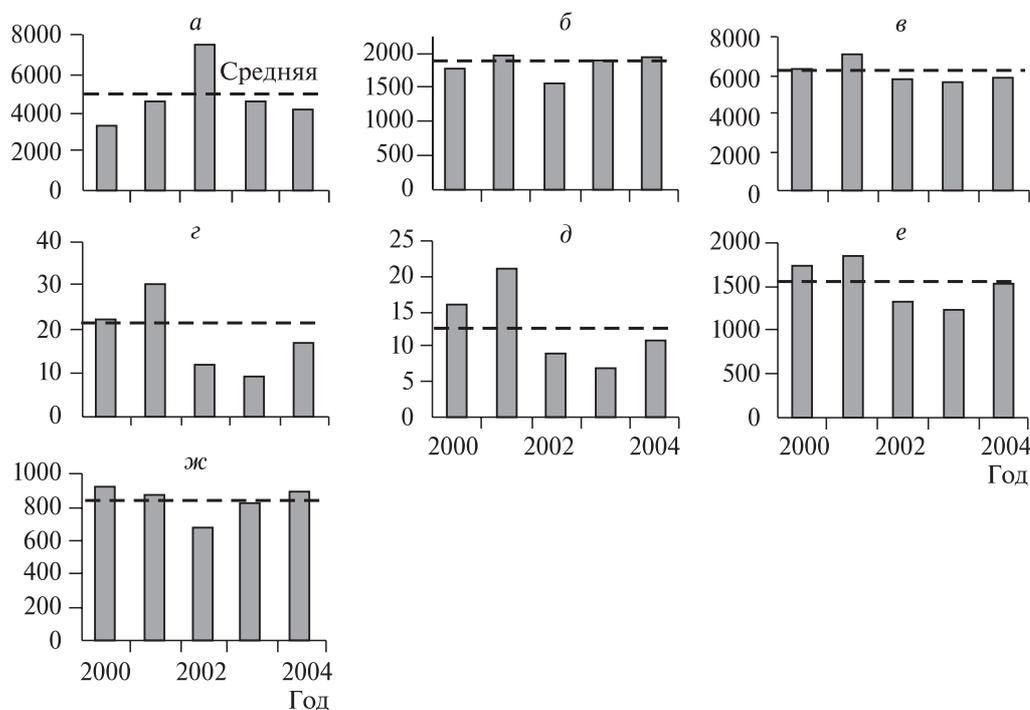
Приложение 57. Промысловая добыча цист в озерах Западной Сибири, т сырой массы
Appendix 57. Commercial catch of cysts in lakes of Western Siberia, in tons of wet weight

Регион	Год	Общие разведанные запасы цист	ОДУ	Общая площадь озер, где велся промысел, га	Число озер	Число организаций-заготовителей	Выделенные квоты	Объем заготовки
		т					т	
1	2	3	4	5	6	7	8	9
Курганская обл.	2000	838	330	10 759	11	6	330	288
	2001	1127	308	9765	7	5	308	126
	2002	3860	335	3966	5	2	145	95
	2003	1497	280	220	1	1	37	21
	2004	1037	300	938	3	1	121	95
	<i>М</i>	1672	310	5130	5	3	188	125
Омская обл.	2000	48	24	864	1	1	24	1
	2001	393	157	864	1	2	62	62
	2002	477	236	8330	1	2	227	88
	2003	498	140	8330	1	2	93	93
	2004	439	180	8330	1	1	140	135
	<i>М</i>	371	147	5344	1	2	109	76
Новосибирская обл.	2000	318	144	4788	3	1	114	37
	2001	544	208	2070	3	3	175	64
	2002	184	74	670	1	1	21	7
	2003	60	220	0	0	0	0	0
	2004	—	202	0	0	0	0	0
	<i>М</i>	277	170	1506	1,4	1	62	22
Алтайский кр.	2000	2104	1246	46 249*	6	7	1252	579
	2001	2567	1303	58 107*	19	11	1303	613
	2002	2964	926	44 450*	5	4	915	494
	2003	2570	1230	46 870*	7	4	1106	712
	2004	2432	1270	48 900*	13	9	1270	663
	<i>М</i>	2527	1195	48 915	10	7	1169	612
Хакасия	2000	21	10	265	1	1	10	10
	2004	10	0	0	0	0	0	0
Тува	2000	8,5	0	0	0	0	0	0
	2004	8,4	0	0	0	0	0	0

Окончание прил. 57

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Итого	2000	3338	1754	62 925	22	16	1730	915
	2001	4631	1976	70 806	30	21	1848	865
	2002	7485	1571	57 416	12	9	1308	684
	2003	4625	1870	52 420	9	7	1236	826
	2004	4203	1952	58 168	17	11	1531	893
	<i>M</i>	4856	1825	60 947	18	13	1530	837
	<i>C_v</i>	32	9	10	46	44	17	11

Примечание. Не учтена мелководная часть оз. Кулундинского.
 Note. The shallow part of Kulundinskoe Lake is not considered.



Приложение 58. Промысловая добыча цист в озерах Западной Сибири за 5-летний период.

a — общие разведанные запасы цист, т; *б* — ОДУ, т; *в* — общая площадь озер, на которых велся промысел, га; *г* — число промысловых озер, шт.; *д* — число организаций-заготовителей; *е* — выделенные квоты, т; *ж* — объем заготовки, т.

Appendix 58. Commercial catch of cysts in lakes of Western Siberia for the five years' period.

a — general reconnoitered stocks of cysts, t; *б* — the TAC (total available catch), t; *в* — total area of lakes which were used for harvest; *г* — number of commercial lakes (pieces); *д* — number of organizations-users of harvest; *е* — allocated quotas, t; *ж* — volume of real catch, t.

Приложение 59. Объемы ежегодных заготовок цист на промысловых озерах с 1999 по 2003 г., т

Appendix 59. Volumes of annual preparations of cysts in commercial lakes within 1999–2003, t

Регион	Название озера	Площадь, га	Год промысла				
			1999	2000	2001	2002	2003
Курганская область	Ново-Георгиевское	203	0	36,9	0	1,3	0
	Невидим	718	0	21,2	18	43,7	0
	Вишняковское	220	0	39,9	8,3	0	21
	Требушинное	308	0	5,9	0	44,4	0
	Филатово	2367	0	20,7	26,3	5,1	0
	Большое Курейное	370	11,3	0,5	0	0	0
	Большое Медвежье	3830	0	92	35,3	0	0
	Малое Медвежье	1810	38	61	35	0	0
	Актобан	661	0	5,3	3,2	0	0
	Чердынское	159	0	2	0,2	0	0
Омская область	Воскресенское	113	0	2,4	0	0	0
	Эбейты	8330	0	0	0	87,5	93
Новосибирская область	Ульжай	864	0	0,9	62	0	0
	Чебаклы	3100	0	8	0	0	0
Новосибирская область	Горькое (р/н Купинский)	790	0	0	46	0	0
	Лечебное	280	0	0	6	0	0
	Островное	1000	0	24	12,04	0	0
	Горькое (д. Новоключи)	688	3	5	0	0	0
	Горькое (д. Царицыно)	670	0	0	0	7	0
Алтайский край	Большое Яровое	6670	420	483	225	359,3	400
	Кулундинское	72 000	108	53	257	45,3	237
		36 000*					
	Малиновое	1140	30	19	35	14,5	15
	Ломовое	140	0	0	7	0	0
	Горносталево	1200	0	20	17	0	0
	Министрал	90	0	0	3	0	0
	Северный Залив	150	0	0	5,5	0	0
	Левый Близнец	200	0	0	7,5	0	0
	Правый Близнец	180	0	0	6,5	0	0
	Балтыбай	20	0	0	0,6	0	0
	Танатар	1100	0	0	11	0	0
	Вшивка	580	0	0	9	0	0
	Большая Горчина	210	0	1,3	1,5	0	0
	Каратал	290	0	3	6	0	0
	Кривая Пучина	800	0	0	2,5	0	20,6
	Петухово	400	0	0	8	2,5	0
	Джюль-Сульды	310	0	0	0,3	0	0
	Другие мелкие озера		0	0	11	72	40
	Хакасия	Тус	265	0	10	0	0

* Площадь без мелководной зоны.

* The area without shallow zone.

Приложение 60. Промысел цист на водоемах Западной Сибири за период с 1995 по 1999 г. (в сравнении с промыслом 2000–2004 гг.)

Appendix 60. Catch of cysts on lakes of Western Siberia for the period 1995–1999 (in comparison with catch within 2000–2004)

Параметры	1995	1996	1997	1998	1999	<i>M</i>	Сравнение с 2000–2004 гг.
Общие запасы цист, т	4311	3879	1498	2566	3439	3139	< 1700 (50)
ОДУ цист, т	1890	1594	566	1070	1913	1407	< 420 (30)
Объем заготовки цист, т	420	414	85	1118	640	535	< 300 (60)
Удельный объем заготовки цист, кг/га	26,6	13,7	8,8	25,1	10,9	17,0	> 4 (30)
Удельная продуктивность озер, кг/га	272,68	128,75	155,88	57,627	58,706	135	> 55 (70)
Суммарная площадь озер, используемых в промысле, га	15 810	30 128	9610	44 528	58 580	31 731	< 29 200 (90)

Примечание. Данные за 1995–1999 гг. по Алтайскому краю взяты из литературы [Новоселова и др., 2000]. В скобках — в процентах.

Note. Data for 1995–1999 years on Altay territory are taken from the literature [Новоселова и др., 2000]. In brackets — in per cent.



Приложение 61. Схема гидробиологических работ по расчету ОДУ цист артемий.

Appendix 61. Scheme of hydrobiological works on calculation of Artemia cyst TAC (total available catch).

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Агроклиматические** ресурсы Алтайского края. — Л.: Гидрометеиздат, 1971а. — 155 с.
- Агроклиматические** ресурсы Омской области. — Л.: Гидрометеиздат, 1971б. — 188 с.
- Агроклиматические** ресурсы Новосибирской области. — Л.: Гидрометеиздат, 1971в. — 155 с.
- Агроклиматические** ресурсы Тюменской области. — Л.: Гидрометеиздат, 1972. — 151 с.
- Агроклиматические** ресурсы Челябинской области. — Л.: Гидрометеиздат, 1977. — 151 с.
- Алекин О.А., Семенов А.Д., Скопинцев Б.А.** Руководство по химическому анализу вод суши. — Л.: Гидрометеиздат, 1973. — 271 с.
- Алимов А.Ф.** Введение в продукционную гидробиологию. — Л.: Гидрометеиздат, 1989. — 152 с.
- А. с. 712065 (СССР).** Способ активации яиц ракообразных / И.Б. Богатова, З.И. Шмакова, опубл. в БИ. — 1980. — № 4.
- А. с. 910940 (СССР).** Способ определения числа пометов у ракообразных / Н.Н. Хмелева, Ю.Г. Гигиняк. — Бюл. — 1982. — № 9.
- Бабаян В.К.** Предосторожный подход к оценке общего допустимого улова (ОДУ). — М.: ВНИРО, 2000. — 192 с.
- Богатова И.Б.** Рыбоводная гидробиология. — М.: Пищ. пром-сть, 1980. — 168 с.
- Бойко Е.Г., Кутырева Е.С.** Особенности роста гипергалинного рачка *Artemia* sp. // АПК в XXI веке: действительность и перспективы: материалы регион. науч. конф. молодых ученых (г. Тюмень, 6–7 декабря 2005 г.). — Тюмень, 2005. — С. 132–138.
- Бойко Е.Г., Литвиненко Л.И.** Характеристика российских популяций артемии: морфометрия, цитогенетика // Аграрная наука на современном этапе: сб. науч. тр., посвящ. 45-летию академии и 60-летию Тюменской обл. — Тюмень, 2004. — С. 47–49.
- Бойко Е.Г., Литвиненко Л.И.** Влияние некоторых экологических факторов на рост гипергалинного рачка *Artemia* юга Западной Сибири // IX съезд Гидробиол. о-ва РАН (г. Тольятти, Россия, 18–22 сентября 2006 г.): тез. докл. — Тольятти: ИЭВР РАН, 2006. — Т. 1. — С. 48.
- Бойко Е.Г., Литвиненко Л.И., Барминцев В.А.** Определение видовой принадлежности артемии ряда озер юга Западной Сибири // Актуальні проблеми аквакультури та рационального використання водних біоресурсів: матеріали Міжнар. наук.-практ. конф. 26–30 вересня 2005 р. м. Київ / за редак. О.М. Третяка. — Київ, 2005. — С. 30–38.
- Бойко Е.Г., Саукова Н.А.** Цитогенетические исследования артемии некоторых озер юга Западной Сибири // Новый взгляд на проблемы АПК (к конференции молодых ученых, декабрь 2002 года). — Тюмень, 2002. — С. 73–76.
- Бульон В.В.** Первичная продукция планктона внутренних водоемов. — Л.: Наука, 1983. — 150 с.

- Вейр Б.** Анализ генетических данных. — М.: Мир, 1995. — 399 с.
- Веснина Л.В.** Зоопланктон озерных экосистем равнины Алтайского края. — Новосибирск: Наука, 2002. — 158 с.
- Вехов Н.В., Вехова Т.П.** Этологические особенности *Artemia salina* (L.) в репродуктивный период // Гидробиол. журн. — 1993. — Т. 29, вып. 6. — С. 29–36.
- Вехов Н.В., Вехова Т.П.** Особенности жизненного цикла *Artemia salina* в мелких пересыхающих озерах (Черноморский заповедник и его окрестности, Украина) // Экология. — 1994. — № 6. — С. 53–61.
- Винберг Г.Г.** Первичная продукция водоемов. — Минск: Изд-во АН БССР, 1960. — 329 с.
- Винберг Г.Г.** Пути количественного исследования роли водных организмов как агентов самоочищения загрязненных вод // Радиоактивные изотопы в гидробиологии и методы санитарной гидробиологии. — М.; Л., 1964. — С. 117–134.
- Винберг Г.Г.** Методы определения продукции водных животных. — Минск: Вышэйш. шк., 1968. — С. 9–19.
- Винберг Г.Г.** Общие особенности экологической системы оз. Дривяты // Биологическая продуктивность эвтрофного озера. — М.: Наука, 1970. — С. 185–196.
- Воронов П.М.** О некоторых особенностях размножения *Artemia salina* // Зоол. журн. — 1971. — Т. 50, вып. 6. — С. 937–938.
- Воронов П.М.** Сезонная численность и биомасса артемии и ее яиц в соленых озерах Крыма // Вопросы рационального морского рыболовства и воспроизводства морских рыб и беспозвоночных. — М.: ВНИРО, 1973. — С. 170–178. — (Тр. ВНИРО; Т. 94).
- Воронов П.М.** Активация яиц *Artemia salina* // Зоол. журн. — 1976. — Т. 150, вып. 4. — С. 521–525.
- Воронов П.М.** Солевой состав воды и изменчивость *Artemia salina* (L.) // Зоол. журн. — 1979. — Т. 58, вып. 2. — С. 175–178.
- Воронов П.М.** Влияние соединений натрия на выклев и выживаемость науплиусов *Artemia salina* L. // Гидробиол. журн. — 1984. — Т. 20, № 1. — С. 93–94.
- Воронов П.М.** Инструкция по заготовке, очистке, активации, инкубации и контролю за жизнеспособностью яиц артемии. — Краснодар, 1986. — 18 с.
- Воскресенский К.А., Хайдаров И.Ш.** Стимуляция выклева науплиев из яиц артемии // Вестн. МГУ. Биология, почвоведение. — 1967. — № 1. — С. 3–11.
- Воскресенский К.А., Хайдаров И.Ш.** Выносимость артемии к концентрации газов, растворенных в воде // Вестн. МГУ. — 1968. — № 1. — С. 22–27.
- Гаевская Н.С.** Изменчивость у *Artemia salina* (L.) // Тр. особой зоол. лаб. АН. — 1916. — Т. 3, сер. 2. — С. 1–37.
- География** Курганской области. — Курган: Парус-М, 1993. — 160 с.
- Гиляров А.М.** Популяционная экология: учеб. пособие. — М.: Изд-во МГУ, 1990. — 191 с.
- Голубев А.П.** Изменчивость количественных параметров роста и воспроизводства у *Artemia* (*Crustacea, Anostraca*) как фактор адаптации к условиям среды и механизм преобразования жизненных циклов // Биоразнообразии артемии в странах СНГ: современное состояние ее запасов и их использование: сб. докл. междунар. науч.-исслед. семинара 17–19 июля 2002 г., Москва. — Тюмень, 2004. — С. 105–115.
- Голубых О.С., Новоселова З.И., Студеникина Т.Л.** Планктон соленых озер степной зоны Алтайского края // Экология и рациональное природопользование на рубеже веков: итоги и перспективы. — Томск: Изд-во Томск. ун-та, 2000. — С. 96–97.
- Графодатский А.С., Раджаби С.И.** Хромосомы сельскохозяйственных и лабораторных млекопитающих. — Новосибирск: Наука, 1998. — 127 с.
- Гусев Е.Е.** Подсушивание и декапсулирование яиц артемии салина // Рыбоводство и рыболовство. — 1982. — № 6. — С. 12–13.
- Гусев Е.Е.** Гипергалинная аквакультура. — М.: Агропромиздат, 1990. — 159 с.
- Гусев Е.Е.** Живой корм — артемия салина: крат. биол. очерк // Рыбн. хоз-во. Информ. материалы. Сер. аквакультура. — 1991. — Вып. 3. — 58 с.

- Гутельмахер Б.Л.** Радиоавтографический метод определения относительного значения отдельных видов водорослей в первичной продукции планктона // Гидробиол. журн. — 1973. — Т. 9, № 1. — С. 103–107.
- Гутельмахер Б.Л.** Относительное значение отдельных видов водорослей в первичной продукции планктона // Гидробиол. журн. — 1974. — Т. 10, № 1. — С. 5–10.
- Гутельмахер Б.Л.** Метаболизм планктона как единого целого (Трофометаболические взаимодействия зоопланктона и фитопланктона): автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Л.: ЗИН АН СССР, 1983. — 31 с.
- Дексбах Н.К.** Биология растительных и животных организмов, участвующих в грязеобразовании // Основы курортологии. — М., 1956. — Т. 1. — С. 441–474.
- Дексбах Н.К., Анферова Л.В.** Рачок артемия и лечебная грязь // Природа. — 1971. — № 3. — С. 79–80.
- Джефферс Дж.** Введение в системный анализ: применение в экологии: пер. с англ. под ред. и с предисл. Ю.М. Сирежева. — М.: Мир, 1981. — 256 с.
- Дзэнс-Литовский А.И.** Соляные озера СССР и их минеральные богатства. — Л.: Недра, 1968. — 119 с.
- Динамика** популяционных генофондов при антропогенных воздействиях / Ю.П. Алтухов, Е.А. Салменкова, О.Л. Курбатова и др. — М.: Наука, 2004. — 618 с.
- Евстигнеев В.В., Подуровский М.А., Соловов В.П.** Основы сырьевой базы гидробионтов. — Барнаул: АлтГТУ, 1997. — 109 с.
- Заика В.Е.** Сравнительная продуктивность гидробионтов. — Киев: Наук. думка, 1983. — 206 с.
- Зиновьева Н.А., Гладырь Е.А., Эрнст Л.К., Брем Г.** Введение в молекулярную генную диагностику сельскохозяйственных животных. — Дубровицы, 2002. — 112 с.
- Иванова М.Б.** Продукция планктонных ракообразных в пресных водах: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Л.: ЗИН АН СССР, 1983. — 29 с.
- Иванова М.Б.** Продукция планктонных ракообразных в пресных водах. — Л.: ЗИН АН СССР, 1985. — 220 с.
- Иванова М.Б.** О зоопланктоне гипергалинных озер // Гидробиол. журн. — 1990. — Т. 25, вып. 5. — С. 3–9.
- Ивлев В.С.** Энергетический баланс карпов // Зоол. журн. — 1939. — Т. 18, № 2. — С. 303–317.
- Ивлева И.В.** Биологические основы и методы массового культивирования кормовых беспозвоночных. — М.: Наука, 1969. — 171 с.
- Инструкция** по использованию артемий в аквакультуре / Л.И. Литвиненко, Ю.Г. Мамонтов, О.В. Иванова и др. — Тюмень, 2000. — 58 с.
- Киселев А.И.** Методы исследования планктона // Жизнь пресных вод СССР. — М.; Л., 1956. — Т. 1, ч. 1. — С. 183–265.
- Киселев А.И.** Планктон морей и континентальных водоемов. — Л.: Наука, 1969. — Т. 1. — 658 с.
- Киселев И.А.** Планктон морей и континентальных водоемов. — Л.: Наука, 1980. — Т. 2: Распределение, сезонная динамика, питание, значение. — 440 с.
- Китаев С.П.** Экологические основы биопродуктивности озер разных природных зон. — М.: Наука, 1984. — 207 с.
- Константинов А.С.** Общая гидробиология. — М.: Высш. шк., 1986. — 472 с.
- Крючкова Н.М.** Роль фильтраторов зоопланктона в трофодинамике пресных вод: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Л.: ЗИН АН СССР, 1984. — 38 с.
- Лаврентьева Г.М., Бульон В.В.** Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресных водоемах: фитопланктон и его продукция. — Л., 1981. — 32 с.
- Лакин Г.Ф.** Биометрия: учеб. пособие для биол. спец. вузов. — М.: Высш. шк., 1990. — 352 с.
- Литвиненко А.И., Литвиненко Л.И., Ягафаров Ф.Н.** Современное состояние запасов артемий в озерах Западной Сибири и некоторые аспекты усовершенствования методов

активации их диапаузирующих яиц // VII съезд Гидробиологического о-ва: материалы съезда. — Казань, 1996. — Т. 2. — С. 43–45.

Литвиненко А.И., Литвиненко Л.И., Соловов В.П. и др. Результаты многолетних исследований и практического использования промысловых водных беспозвоночных Западной Сибири // Проблемы гидробиологии Сибири: материалы всерос. конф. под ред. В.И. Романова. — Томск: Дельтаплан, 2005. — С. 146–164.

Литвиненко А.И., Соргелос П., Марден Б. и др. Новый подход в методах определения общих допустимых уловов (ОДУ) цист артемии в соленых озерах Западной Сибири // Биоразнообразие артемии в странах СНГ: современное состояние ее запасов и их использование: сб. докл. междунар. науч.-исслед. семинара 17–19 июля 2002 г., Москва. — Тюмень: Госрыбцентр, 2004. — С. 29–40.

Литвиненко Л.И., Матвеева Е.П. Особенности биологии жаброногого рачка артемии // Озеро Медвежье. Биологическая продуктивность и комплексное использование природных ресурсов гипергалинного озера / под ред. А.И. Литвиненко. — Тюмень, 2001. — С. 37–42.

Литвиненко Л.И., Литвиненко А.И., Соловов В.П. и др. Биогеография и характеристика природных мест обитания сибирской артемии // Биоразнообразие артемий в странах СНГ: современное состояние ее запасов и их использование: сб. докл. междунар. науч.-исслед. семинара 17–19 июля 2002 г., Москва. — Тюмень, 2004. — С. 3–28.

Макгрегор Г., Варли Дж. Методы работы с хромосомами животных. — М.: Мир, 1986. — 268 с.

Макаров Ю.П. Распределение и динамика численности *Artemia salina* (L.) в Куяльницком лимане // Гидробиол. журн. — 1984. — Т. 20, вып. 3. — С. 17–23.

Макарова Н.П. Балансовое уравнение индивидуальной продукции // Зоол. журн. — 1972. — Т. 51, вып. 10. — С. 1555–1558.

Масюк Н.П. Морфология, систематика, экология, географическое распространение рода *Dunaliella* Teod. и перспективы его практического использования. — Киев: Наук. думка, 1973. — 244 с.

Матмуратов С.А., Стуге Т.С., Лопатин О.Е. Распространение и развитие артемии в соляных озерах Прииртышья Республики Казахстан // Биоразнообразие артемии в странах СНГ: современное состояние ее запасов и их использование: сб. докл. междунар. науч.-исслед. семинара, 17–19 июля 2002 г., Москва. — Тюмень, 2004. — С. 41–51.

Методические указания по определению общих допустимых уловов (ОДУ) цист жаброногого рачка *Artemia* / А.И. Литвиненко, Л.И. Литвиненко, В.П. Соловов, Т.Л. Ясюченя, Л.В. Веснина. — Тюмень, 2002. — 25 с.

Методы определения продукции водных животных / под ред. Г.Г. Винберга. — Минск: Вышэйш. шк., 1968. — 246 с.

Митрофанов Ю.А., Отраднава В.В., Вальвач А.А. Кариотип *Artemia salina* // Цитология. — 1976. — Т. 18, № 2. — С. 233.

Михеева Т.Н. Оценка продукционных возможностей единицы биомассы фитопланктона // Биопродуктивность эвтрофного озера. — М., 1970. — С. 50–70.

Михеева Т.Н. Сукцессия видов в фитопланктоне: определяющие факторы. — Минск, 1983. — 70 с.

Науменко Н.И. Растительность полуостровов, берегов и ближайших окрестностей озера Медвежье // Озеро Медвежье. — Тюмень, 2001. — С. 17–24.

Никольский Г.В. Экология рыб. — М.: Высш. шк., 1974. — 367 с.

Новоселова З.И., Новоселов В.А. Экологический мониторинг соляных аквасистем, испытывающих антропогенную нагрузку // Сиб. экол. журн. — 2000. — Т. 7, № 3. — С. 249–255.

Новоселова З.И., Новоселов В.А., Козик Т.В. Проблемы экологии и рационального природопользования соляных озер Кулунды // Экология и рациональное природопользование на рубеже веков: итоги и перспективы: материалы междунар. конф., 14–17 марта 2000 г. — Томск, 2000. — Т. 1. — С. 146–148.

- Новоселова З.И., Студеникина Т.Л., Новоселов В.А.** Рачок *Artemia salina* L. в соляных озерах и его роль в самоочищении воды // Материалы VII съезда ГБО РАН: тез. докл., Казань, окт. 1996. — Казань, 1996. — Т. 1. — С. 72–74.
- Одум Ю.** Основы экологии. — М.: Мир, 1975. — 740 с.
- Одум Ю.** Экология. — Т. 2. — М.: Мир, 1986. — 376 с.
- Озеро Медвежье.** Биологическая продуктивность и комплексное использование природных ресурсов гипергалинного озера / под ред. А.И. Литвиненко. — Тюмень, 2001. — 64 с.
- Олейникова Ф.А.** К вопросу о размещении рачка артемии в водоемах // Изучение поведения водных беспозвоночных в естественных условиях. — Борок, 1972. — С. 96–97.
- Олейникова Ф.А.** Промысловые виды беспозвоночных азовского бассейна и использование их в рыбоводстве // Морское рыбоводство. — М.: Пищ. пром-сть, 1979. — С. 95–100. — (Тр. ВНИРО; Т. 137).
- Олейникова Ф.А.** *Artemia salina* L. Азово-Черноморского бассейна (морфология, размножение, экология, практическое использование): автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Киев, 1980. — 17 с.
- Печень Г.А.** Графический метод расчета продукции // Методы определения продукции водных животных. — Минск, 1968. — С. 115–120.
- Плохинский Н.А.** Биометрия. — Новосибирск: Изд-во СО АН СССР, 1961. — 364 с.
- Плохинский Н.А.** Спорные вопросы биометрии // Биометрические методы. — М., 1975. — С. 48–62.
- Сляднев А.П.** Географические основы климатического районирования и опыт их применения на юго-востоке Западно-Сибирской равнины // География Западной Сибири. — Новосибирск: Зап.-Сиб. кн. изд-во, 1965. — Т. 1, вып. 21. — С. 3–122.
- СНиП 23-01-99.** Строительная климатология. — М.: Госстрой России, ГУП ЦПП, 2000. — 57 с.
- Соловов В.П., Новоселова З.И., Студеникина Т.Л.** Система гидробиологического мониторинга для оценки популяции рачка *Artemia salina* // Проблемы и перспективы рационального использования рыбных ресурсов Сибири: материалы науч.-практ. конф. — Красноярск, 1999. — С. 333–340.
- Соловов В.П., Подуровский М.А., Ясюченя Т.Л.** Жаброног артемия: история и перспективы использования ресурсов. — Барнаул, 2001. — 144 с.
- Соловов В.П., Студеникина Т.Л.** Рачок артемия в озерах Западной Сибири: морфология, экология, перспективы хозяйственного использования. — Новосибирск: Наука, 1990. — 81 с.
- Соловов В.П., Студеникина Т.Л.** Особенности динамики численности популяции жаброног рачка *Artemia salina* (L.) в озерах юга Западной Сибири и перспективы использования его ресурсов // Гидробиол. журн. — 1992. — Т. 28, № 2. — С. 33–41.
- Соловов В.П., Ясюченя Т.Л.** Поток органического вещества и энергии через популяцию *Artemia salina* (L.) // Проблемы гидробиологии Сибири: Материалы Всерос. конф. Современные проблемы гидробиологии Сибири / под ред. В.И. Романова. — Томск: Дельтаплан, 2005. — С. 241–248.
- Спектрова Л.В.** Обзор зарубежного опыта разведения артемии для использования ее в аквакультуре. — М.: ВНИРО, 1984. — 63 с.
- Студеникина Т.Л.** Артемия в Алтайском крае и ее рыбохозяйственное использование // Вопросы экологии водоемов и интенсификации рыбного хозяйства Сибири / под ред. Б.Г. Иоганзена, А.П. Петлиной. — Томск: Изд-во Томск. ун-та, 1986а. — С. 109–113.
- Студеникина Т.Л.** Биологические особенности рачка *Artemia salina* (L.) соленых озер юга Западной Сибири: автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Новосибирск, 1986б. — 17 с.
- Студеникина Т.Л.** Методика определения запасов артемий // Рыбопродуктивность озер Западной Сибири. — Новосибирск: Наука, 1991. — С. 160–164.
- Студеникина Т.Л.** Особенности биологии рачка *Artemia salina* в условиях соляных озер // Водоемы Алтайского края. — Новосибирск: Наука, 1999. — С. 112–122.

- Студеникина Т.Л., Новоселов В.А.** О распределении рачка артемий в водоемах // Биологическое разнообразие животных Сибири. — Томск, 1998. — С. 243–244.
- Сушеня Л.М.** Количественные закономерности фильтрационного питания *Artemia salina* (L.) // Тр. Севастоп. биол. ст. АН СССР. — 1964. — Т. 15. — С. 434–445.
- Сушеня Л.М., Хмелева Н.Н.** Потребление пищи как функции веса ракообразных // Докл. АН СССР. — 1967. — Т. 176, № 6. — С. 1428–1431.
- Танеева А.И., Долгопольская М.А.** О биологическом действии постоянного магнитного поля (ПМП) на *Artemia salina* L. // Гидробиол. журн. — 1974. — Т. 10, № 4. — С. 63–69.
- Терешенкова Т.В.** Особенности продуцирования фитопланктона малых удобряемых озер Северо-Запада: автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Л., 1983. — 22 с.
- Трифонов И.С.** Состав и продуктивность фитопланктона разнотипных озер Карельского перешейка. — Л.: Наука, 1979. — 168 с.
- Уильямсон М.** Анализ биологических популяций: пер. с англ. под ред. Ю.М. Сирежева. — М.: Мир, 1975. — 271 с.
- Хмелева Н.Н.** Затраты энергии на дыхание, рост и размножение у *Artemia salina* (L.) // Биология моря. — Киев: Наук. думка, 1968. — Вып. 15. — С. 71–98.
- Хмелева Н.Н., Голубев А.П.** Продукция кормовых и промысловых ракообразных (генеративная и экзувиальная). — Минск: Наука и техника, 1984. — 215 с.
- Царева Г.А.** Артемия озера Большое Яровое. Особенности репродуктивных и физиологических характеристик // Биоразнообразие артемий в странах СНГ: современное состояние ее запасов и их использование: сб. докл. междунар. науч.-исслед. семинара (17–19 июля 2002 г., Москва). — Тюмень, 2004. — С. 61–69.
- Чага И.Л.** О возможности культивирования *Artemia salina* L. в Южном Приморье // Изв. ТИНРО. — 1976. — Т. 100. — С. 125–129.
- Экологическая система Нарочанских озер** / под ред. Г.Г. Винберга. — Минск: Университет. изд-во, 1985. — 303 с.
- Юркова Г.Н.** Влияние температурного фактора на *Dunaliella salina* Teod. / Укр. бот. журн. — 1965. — Т. 22, № 6.
- Ясюченя Т.Л.** Хозяйственное использование ресурса рачка артемия в озере Большое Яровое: итоги и перспективы // Биоразнообразие артемий в странах СНГ: современное состояние ее запасов и их использование: сб. докл. междунар. науч.-исслед. семинара 17–19 июля 2002 г., Москва. — Тюмень, 2004. — С. 70–78.
- Abatzopoulos T.J., I. Kappas, P. Bossier, P. Sorgeloos, J.A.** Beardmore Genetic characterization of *Artemia tibetiana* (Crustacea: Anostraca) // Biol. J. Linnean Soc. — 2002. — Vol. 75. — P. 333–344.
- Abatzopoulos Th.J., Kastritsis C.D., Triantaphyllidis C.D.** A study of karyotypes and heterochromatic associations in *Artemia*, with special reference to two N. Greek populations // Genetica. — 1986. — Vol. 71. — P. 3–10.
- Abatzopoulos Th.J., Triantaphyllidis C.D., Kastritsis C.D.** *Artemia* research and its applications — Belgium, 1987. — Vol. 1. — P. 107–114.
- Abatzopoulos T.J., Triantaphyllidis C.D., Kastritsis C.D.** Genetic polymorphism in two parthenogenetic *Artemia* populations from Northern Greece // Hydrobiologia. — 1993. — Vol. 250. — P. 73–80.
- Abatzopoulos T.J., Zhang B., Sorgeloos P.** *Artemia tibetiana*: preliminary characterization of a new *Artemia* species found in Tibet (People's Republic of China) // International Study on *Artemia*. LIX // Internat. J. of Salt Lake Research. — 1998. — Vol. 7. — P. 41–44.
- Abonyi A.** Experimentelle Daten zum Erkennen der *Artemia*-Gattung // Z. wiss. Zool. — 1915. — Bd 14. — S. 95–168.
- Abreu-Grobois F.A.** Population genetics of *Artemia*: Ph.D. Thesis. — Univ. Coll. Swansea, Great Britain, 1983. — 438 p.
- Abreu-Grobois F.A.** A review of the genetics of *Artemia*. *Artemia* Research and Applications // Morphology, Genetics, Strain characterization, Toxicology / eds P. Sorgeloos, D.A. Bengtson, W. Declair, E. Jaspers. — Wetteren, Belgium: Universa Press, 1987. — Vol. 1. — P. 61–99.

- Abreu-Grobois A., Beardmore J.A.** Genetic differentiation and speciation in the brine shrimp *Artemia* // Alan R. Liss. Mechanisms of Speciation / ed. C. Barigozzi. — N.Y., 1982. — P. 345–376.
- Amat Domenech F.** Differentiation in *Artemia* strains for Spain // The Brine Shrimp *Artemia* / eds G. Persoone, P. Sorgeloos, O. Roels, E. Jaspers. — Wetteren, Belgium: Universa Press, 1980. — Vol. 1: Morphology, Genetics, Radiobiology, Toxicology. — P. 19–39.
- Amat F.** Zygogenetic and parthenogenetic *Artemia* in Cadiz sea-side salterns // Marine Ecology Progress Series. — 1983. — Vol. 13. — P. 291–293.
- Anderson E.D., Lochhead J.H., Lochhead M.S., Huebner E.** The origin and structure of the tertiary envelope in thick-shelled eggs of the brine shrimp *Artemia* // J. Ultrastruct. Res. — 1970. — Vol. 32. — P. 497–525.
- Artemia** newsletter: Extreme example of diapause. — 1987. — Vol. 5. — P. 9–10.
- Baas-Becking, Lourens G.M.** Observations on *Dunaliella viridis* Teodoresco // Contribution to Marine Biology. — Stanford: Stanford University Press, 1929. — P. 102–114.
- Badaracco G., Bellorini M., Landsberger N.** Phylogenetic study of bisexual *Artemia* using random amplified polymorphic DNA // J. of Molec. Evolution. — 1995. — Vol. 41. — P. 150–154.
- Balasundaram C., Kumaraguru A.K.** Laboratory studies on growth and reproduction of *Artemia* (Tuticorin strain) // Artemia Research and its Applications / eds P. Sorgeloos, D.A. Bengtson, W. Decleir, E. Jaspers. — Wetteren, Belgium: Universa Press, 1987. — Vol. 3: Ecology, Culturing, Use in Aquaculture. — P. 331–338.
- Barigozzi C.** *Artemia*: A survey of its significance in genetic problems // Evolutionary Biology / eds T. Dobzhansky, M.K. Hecht, W.C. Steere. — N.Y.: Plenum Press, 1974. — Vol. 7. — P. 221–252.
- Basil J.A., Premkumar D.R.D., Lipton A.P., Marian M.P.** *Artemia* in the salt pans of Vedaranyam, southern India // Artemia Research and Applications / eds P. Sorgeloos, D.A. Bengtson, W. Decleir, E. Jaspers. — Wetteren, Belgium: Universa Press, 1987. — Vol. 3. — P. 141.
- Baust I.G., Lawrence A.L.** Freezing tolerance in larval *Artemia* // Brine Shrimp *Artemia*. — Wetteren, Belgium: Universa Press. — 1970. — Vol. 2. — P. 115–122.
- Baxevanis A.D., Triantaphyllidis G.V., Triantaphyllidis A. et al.** *Artemia tibetiana* truth and errors on its species status // INCO-DEV Project on Artemia Biodiversity: Iran international workshop (sep. 21–25, 2004). — Iran: Urmia, 2004. — P. 29–33.
- Beadle R.C.** Osmotic regulation and the adaptation of freshwater animals to inland saline waters // Verh. Intern. Ver. Limnol. — 1969. — Vol. 17. — P. 421–429.
- Beardmore J.A., Abreu-Grobois F.A.** Taxonomy and evolution in the brine shrimp *Artemia* // Protein Polymorphism: Adaptive and Taxonomic Significans. — N.Y.: Academic Press, 1983. — P. 153–164.
- Bengtson D., Leger Ph., Sorgeloos P.** Use of *Artemia* as Food Source // *Artemia* biology / eds R.A. Browne, P. Sorgeloos, C.N.A. Trotman. — CRC Press, 1991. — P. 255–285.
- Bernaerts F., Segers L.** Peersman Comparison of the aerobic and anaerobic metabolism for four strains of *Artemia* // Abstracts Second International Symposium on the Brine Shrimps *Artemia*. Antwerpen, 1–5 Sept. 1985. — Antwerpen, 1985. — P. 18.
- Berthelemy-Okazaki N.J., Hedgecock D.** Effect of environmental factors on cyst formation in the brine shrimp *Artemia* // Artemia Research and its Applications / eds P. Sorgeloos, D.A. Bengtson, W. Decleir, E. Jaspers. — Wetteren, Belgium: Universa Press, 1987. — Vol. 3: Ecology, Culturing, Use in Aquaculture. — P. 167–182.
- Bhargava S.C., Jakher G.R., Saxena M.M., Sinha R.K.** Ecology of *Artemia* in Didwana Salt Lake (India) // Artemia Research and its Applications / eds P. Sorgeloos, D.A. Bengtson, W. Decleir, E. Jaspers. — Wetteren, Belgium: Universa Press, 1987. — Vol. 3: Ecology, Culturing, Use in Aquaculture. — P. 127–133.
- Bossier P.** Authentification of seafood products by DNA patterns. // J. Food Science. — 1999. — Vol. 64, N 2. — P. 189–193.
- Bossier P., Van Stappen G., Haiying Y. et al.** Evaluation of mixed status of Asian *Artemia* populations through RFLP — analysis // INCO-DEV Project on Artemia Biodiver-

- sity. Iran international workshop Urmia, sep. 21–25, 2004. — Iran: Urmia, 2004. — P. 34–36.
- Boyko E., Barmintsev A., Volkov A.** Experimental development of molecular — genetic testing of different *Artemia* populations 2004 // INCO-DEV Project on *Artemia* Biodiversity. Iran international workshop. Urmia, sep. 21–25, 2004. — Iran: Urmia, 2004. — P. 37.
- Boyko E.G., Saucova N.A., Sorgeloos P.** Characterization of *Artemia* populations from Western Siberia: cytogenetics and morphometry // 8th International Conference On Salt Lakes: Abstracts. Zhemchuzhny, Republic of Khakasia, 23–26 July 2002. — Krasnoyarsk: Institute of Biophysics of SB RAS, 2002. — P. 96–97.
- Bowen S.T., Durkin J.P., Sterling G., Clark L.S.** *Artemia* hemoglobins: genetic variation in parthenogenetic and zygotenic populations // Biol. Bull. — 1978. — Vol. 155. — P. 273–287.
- Bowen S.T., Sterling G.** Esterase and malate dehydrogenase isozyme polymorphisms in 15 *Artemia* populations // Comp. Biochem. Physiol. — 1978. — Vol. 61B. — P. 593–595.
- Browne R.A., Sallee S.E., Grosch D.S. et al.** Partitioning genetic and environmental components of reproduction and lifespan in *Artemia* // Ecology. — 1984. — Vol. 65. — P. 949–960.
- Camara M.R., De Medeiros Rocha R.** *Artemia* culture in Brazil: an overview // *Artemia* Research and its Applications / eds P. Sorgeloos, D.A. Bengtson, W. Decler, E. Jaspers. — Wetteren, Belgium: Universa Press, 1987. — Vol. 3: Ecology, Culturing, Use in Aquaculture. — P. 195–199.
- Carpelan L.H.** Hydrobiology of the Alviso salt ponds // Ecology. — 1957. — Vol. 38. — P. 375–390.
- Catania F., Dooms F., Van Stappen G. et al.** A database for *Artemia* authentication // Ghent Global Workshop. 3–5 February. — 2002. — Vol. 5.
- Clark J.W., Bowen S.T.** The genetics of *Artemia salina*. VII. Reproductive isolation // J. Hered. — 1976. — Vol. 67 (6). — P. 385–388.
- Clegg J.S.** The control of emergence and metabolism by external osmotic pressure and the role of free glycerol in developing cysts of *Artemia salina* // I. Exper. Biol. 1964. — Vol. 41, N 4. — P. 879–892.
- Clegg J.S., Hoa N.V., Sorgeloos P.** Thermal tolerance and shock proteins in encysted embryos of *Artemia* from widely different thermal habitats // Hydrobiologia. — 2001. — Vol. 466. — P. 221–229.
- Clegg J.S., Trotman C.N.A.** Physiological and biochemical aspects of *Artemia* ecology // *Artemia*. Basic and applied biology / eds T.J. Abotzopoulos, J.A. Beardmore, J.S. Clegg, P. Sorgeloos. — Kluwer Academic Publishers, 2002. — P. 129–170.
- Coleman D.E.** A preliminary study of the effect of antibiotics on the hatching of *Artemia salina* cysts // International Symposium on the Brine Shrimp *Artemia salina*. Abstracts. Corpus Christi, Texas, USA, august 20–23 1979. — Belgium: *Artemia* Reference Center, State University of Ghent, 1979. — P. 36.
- Collins N.C.** Ecological studies of terminal lakes — their relevance to problems in limnology and population biology // Desert terminal lakes: proceedings international conference on desertic terminal lakes / ed. D.C. Gree. Utah, USA: Utah Water Res. Lab. — Logan, 1977. — P. 411–420.
- Coutteau P., Sorgeloos P.** Feeding of the brine shrimp *Artemia* on yeast: effect of mechanical disturbance, animal density, water quality and light intensity // European Aquaculture Society Spec. Publ. — Belgium: Bredene, 1989. — Vol. 10. — 344 p.
- Criel G.R.J.** Ontogeny of *Artemia* // *Artemia* biology / eds R.A. Browne, P. Sorgeloos, C.N.A. Trotman. — CRC Press, 1991. — P. 155–185.
- Croghan P.C.** The osmotic and ionic regulation of *Artemia salina* (L.) // J. exp. Biol. — 1958. — Vol. 53, N 1. — P. 219–233.
- Crowe J.H., Crowe L.M., Grinkwater L., Busa W.B.** Intracellular pH and anhydrobiosis in *Artemia* cysts // *Artemia* Research and Applications. — 1987. — Vol. 2. — P. 19–40.
- Czeczuga B.** Produkcja pierwotna jezior Rajgrodzkich. Cz. 11. Jezioro Drestwo i Slepce. // Acta Hydrobiol. — 1960. — Vol. 2 (2). — P. 143–152.

- D'Agostino A.S.** The vital requirements of Artemia: physiology and nutrition // The brine shrimp *Artemia* / eds G. Persoone, P. Sorgeloos, O. Roels, E. Jaspers. — Wetteren, Belgium: Universa Press, 1980. — Vol. 2: Physiology, Biochemistry, Molecular Biology. — P. 55–82.
- Dana G.L.** Comparative population ecology of the brine shrimp *Artemia*. MS Thesis. — San Francisco: San Francisco State Univ. — 1981. — 125 p.
- De Los Santos C.S., Sorgeloos P., Lavina E., Bernardino A.** Successful inoculation of *Artemia* and production of cysts in Manmade salterns in the Philippines // International Symposium on the Brine Shrimp *Artemia salina*. Abstracts. Corpus Christi, Texas, USA, august 20–23 1979. — Belgium: Artemia Reference Center, State University of Ghent, 1979. — P. 47.
- Dhont J., Lavens P.** Tank production and use of ongrown *Artemia* // Manual on the production and use of live food for aquaculture / eds P. Lavens, P. Sorgeloos. — FAO Fisheries Technical Paper, 1996. — Vol. 361. — P. 164–195.
- Dhont J., Lavens P., Sorgeloos P.** Preparation and use of *Artemia* as food for shrimp and prawn larvae // CRC Handbook of Mariculture. — 2nd Edition / ed. J.V. Mc Vey. — Florida, USA: CRC Press, Inc., Boca Ration, 1993. — Vol. 1: Crustacean Culture. — P. 61–93.
- Dobbeleir J., Adam N., Bossuyt E. et al.** New aspects of the use of inert diets for high density culturing of brine shrimp // The brine shrimp *Artemia* / eds G. Persoone, P. Sorgeloos, O. Roels, E. Jaspers. — Wetteren, Belgium: Universa Press, 1980. — Vol. 3: Ecology, Culturing, Use in Aquaculture. — P. 165–174.
- Douillet Ph.** Effect of bacteria on the nutrition of the brine shrimp *Artemia* fed on dried diets // *Artemia* Research and Applications / eds P. Sorgeloos, D.A. Bengtson, W. Decler, E. Jaspers. — Wetteren, Belgium: Universa Press, 1987. — Vol. 3: Ecology, Culturing, Use in Aquaculture. — P. 295–308.
- Dutrieu J.** Observations biochimiques et physiologiques sur le developpement d'*Artemia salina* Leach. // Arch. Zool. Exp. Gen. — 1960. — Vol. 99. — S. 1–134.
- El-Bermawi N., Baxevanis A.D., Abatzopoulos T.J. et al.** Salinity effects on survival, growth and morphometry of four Egyptian *Artemia* populations (International study on *Artemia*. LXVII) // *Hydrobiologia*. — 2004. — Vol. 523 (1–3). — P. 175–188.
- Fenchel T.** Intrinsic rate of natural increase: the relationship with body size // *Oecologia*. — 1974. — Vol. 14, N 4. — P. 317–326.
- Frankenberg M.M., Jackson S.A., Clegg J.S.** The heat shock response of adult *Artemia franciscana* // *J. of Thermal Biology*. — 2000. — Vol. 25. — P. 481–490.
- Gajardo G., Abatzopoulos T., Kappas I., Beardmore J.A.** Evolution and speciation // *Artemia*. Basic and applied biology / eds T.J. Abatzopoulos, J.A. Beardmore, J.S. Clegg, P. Sorgeloos. — Kluwer Academic Publishers, 2002. — P. 225–250
- Gajardo G., Beardmore J.A., Sorgeloos P.** Reproduction in the brine shrimp *Artemia*: evolutionary relevance of laboratory cross-fertility tests // *J. Zool. (London)*. — 2001a. — Vol. 253. — P. 25–32.
- Gajardo G., Beardmore J.A., Sorgeloos P.** Genomic relationships between *Artemia franciscana* and *A. persimilis*, inferred from chromocentre numbers // *Heredity*. — 2001b. — Vol. 87. — P. 172–177.
- Gajardo G., Colihueque N., Parraguez M., Sorgeloos P.** International Study on *Artemia* LVIII. Morphologic differentiation and reproductive isolation of *Artemia* populations from South America // *Intern. J. of Salt Lake Research*. — 1998. — Vol. 7. — P. 133–151.
- Gibor A.** The culture of brine algae. // *Biol. Bull.* — 1956. — Vol. 111. — P. 223–229.
- Gibor A.** Conversion of phytoplankton to zooplankton. // *Nature*. — 1957. — Vol. 179. — P. 1304.
- Gilchrist B.M.** Growth and form of the brine shrimp *Artemia salina* (L.) // *Proc. Zool. Soc. ind.* — 1960. — Vol. 134, N 2. — P. 221–235.
- Gilchrist B.M., Green J.** The pigments of *Artemia* // *Proc. Roy. Soc. Ser. B.* — 1960. — Vol. 152. — P. 118–136.
- Hallerman E.M., Beckman J.S.** DNA-level polymorphism as a tool in fisheries science // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* — 1988. — Vol. 45. — P. 1075–1087.

- Hammer U.T., Haynes R.C., Heseltine J.M., Swanson S.M.** The saline lakes of Saskatchewan // Verh. Inter. Ver. Limnol. — 1975. — Vol. 19. — P. 589–598.
- Hinton H.E.** XXVIII — Resistance of the dry eggs of *Artemia salina* (L.) to high temperatures // Ann. and Mag. Natur. History. — 1954. — Vol. 7. — P. 158–160.
- Hinton H.E.** Reversible suspension of metabolism and the origin of life // Proc. Roy. Soc. — 1968. — Vol. 171. — P. 43–57.
- Hontoria F., Amat F.** Morphological characterization of adult *Artemia* (Crustacea, Branchiopoda) from different geographical origins. Mediterranean populations // J. Plankton Res. — 1992. — Vol. 14. — P. 949–959.
- Hussainy S.U.** Ecological studies on some microbiotic of lakes in Western Victoria / ed. Ph.D. Thesis. — Monash. University, Australia, 1969.
- Ivanovskii Y.A., Mitrofanov Y.A., Chaga I.L.** Hatching of nauplii of *Artemia salina* at different salinity and temperature regimes // Sov. J. Mar. Biol. — 1981. — Vol. 6 (4). — P. 202–207.
- Jonasson P.M., Kristiansen J.** Primary and secondary production in lake Esrom // Growth of Chironomus anthracinus in relation to seasonal cycles of phytoplankton and dissolved oxygen // Int. Rev. ges. Hydrobiol. — 1967. — Vol. 52. — P. 163–217.
- Jorgensen E.G.** Photosynthetic activity during the life cycle of synchronous Skeletonema cells // Physiol. plant. — 1966. — Vol. 19. — P. 789–799.
- Jumalon N.A., Estenor D.G., Ogburn D.M.** Commercial production of Artemia in the Philippines // Artemia Research and Applications / eds P. Sorgeloos, D.A. Bengtson, W. Declair, E. Jaspers. — Wetteren, Belgium: Universa Press, 1987. — Vol. 3: Ecology, Culturing, Use in Aquaculture. — P. 231–238.
- Jumalon N.A., Robles R.E.** Sampling and stocking density studies for Artemia production in ponds // Proc. 1st Int. Warm Water Aquacult. Conf. 1983 (Crustaceans). — Bingham Young Univ., Hawaii Campus, USA, 1983. — P. 188–201.
- Lawens P., Sorgeloos P.** Controlled production of Artemia cysts under standart conditions in a recirculating culture system // Aquacultural Eng. — 1984. — Vol. 3. — P. 221–235.
- Lawens P., Sorgeloos P.** The cryptobiotic state of *Artemia* cysts, its diapause deactivation and hatching: a review // Artemia Research and Applications / eds P. Sorgeloos, D.A. Bengtson, W. Declair, E. Jaspers. — Wetteren, Belgium: Universa Press, 1987a. — Vol. 3: Ecology, Culturing, Use in Aquaculture. — P. 27–63.
- Lawens P., Sorgeloos P.** Design, operation, and potential of a culture system for the continuous production of Artemia nauplii // Artemia Research and Applications / eds P. Sorgeloos, D.A. Bengtson, W. Declair, E. Jaspers. — Wetteren, Belgium: Universa Press, 1987b. — Vol. 3: Ecology, Culturing, Use in Aquaculture. — P. 339–345.
- Lawens P., Sorgeloos P.** Production of Artemia in culture tanks // Artemia biology / eds R.A. Browne, P. Sorgeloos, C.N.A. Trotman. — CRC Press, 1991. — P. 317–350.
- Lawens P., Tackaert W., Sorgeloos P.** International Study on Artemia. XLI. The influence of culture conditions and specific diapause deactivation methods on the hatchability of Artemia cysts, produced in a standard culture system // Mar. Ecol. Prog. Ser. — 1986. — Vol. 31. — P. 197–203.
- Leger Ph., Vanhaecke P., Sorgeloos P.** International study on Artemia // XXIV. Cold storage of live Artemia nauplii from various geographical sources — potentials in aquaculture. Aquacult. Eng., 1983. — Vol. 2. — P. 69–78.
- Lenz P.H.** Population studies on Artemia in Mono Lake, California. — Santa Barbara: Ph.D. Thesis. University of California, USA, 1982. — 230 p.
- Lenz P.H.** Ecological studies on Artemia: a review // Artemia Research and Applications / eds P. Sorgeloos, D.A. Bengtson, W. Declair, E. Jaspers. — Wetteren, Belgium: Universa Press, 1987. — Vol. 3: Ecology, Culturing, Use in Aquaculture. — P. 5–18.
- Lenz P.H., Browne R.A.** Ecology of Artemia // Artemia biology / eds R.A. Browne, P. Sorgeloos, C.N.A. Trotman. — CRC Press, 1991. — P. 237–253.
- Lenz P.H., Dana G.L.** Life-cycle studies in Artemia: a comparison between a sub-tropical and a temperate population // Artemia Research and Applications / eds P. Sorgeloos,

- D.A. Bengtson, W. Declair and E. Jaspers. — Wetteren, Belgium: Universa Press, 1987. — Vol. 3: Ecology, Culturing, Use in Aquaculture. — P. 89–100.
- Levan A.** The effect of colchicine on root mitosis in *Allium* // *Heredity*. — 1938. — Vol. 24. — P. 471–486.
- Litvinenko L.I., Kozlov A.V., Kobylina T.E., Bauer D.S.** Salinity of water as a factor to determine the development of the brine shrimp *Artemia* populations in the lakes // 8th international conference on salt lakes: 23–26 July 2002. — Republic of Khakasia, Zhemehuzhny, 2002. — P. 84–85.
- Litvinenko L., Kozlov A., Kovalenko A., Bauer D.** Salinity of water as a factor to determine the development of the brine shrimp *Artemia* populations in the lakes // *Hydrobiologia*. — 2007. — Vol. 576, N 1. — February. — P. 95–101.
- Ludscanova J.** Die Entwicklung von *Artemia salina* L. in den Teichen der Salzgarten von Burgas und Pomorije // *Arch. Hydrobiol.* — 1974. — Vol. 74. — P. 473–478.
- Manual** for the culture and use of brine shrimp in aquaculture / eds P. Sorgeloos, P. Lavens, Ph. Leger et al. — Belgium: Chent universiteit, 1986. — 319 p.
- Marco R., Garesse R., Cruces J., Renart J.** *Artemia* molecular genetics // *Artemia biology* / eds R.A. Browne, P. Sorgeloos, C.N.A. Trotman. — Boca Raton, Florida: CRC Press, 1991. — P. 1–19.
- Mason D.T.** Lymnology of Mono Lake // *California. Univ. Calif. Pub. Zool.* — 1967. — Vol. 83. — P. 1–110.
- Majić A., Vukadin I.** Preliminary report on the brine shrimp (*Artemia*) from Yugoslav saltworks // *Artemia Research and its Applications* / eds P. Sorgeloos, D.A. Bengtson, W. Declair and E. Jaspers. — Wetteren, Belgium: Universa Press, 1987. — Vol. 3: Ecology, Culturing, Use in Aquaculture. — P. 145–149.
- Metalli P., Ballardini E.** Radiobiology of *Artemia*: radiation effects on ploidy // *Curr. Topics Radiat. Res. Quart.* — 1972. — Vol. 7 (2). — P. 181–240.
- Miller D., McLennan A.G.** The heat shock response of the cryptobiotic brine shrimp *Artemia* // II Heat shock proteins / *J. Thermal Biol.* — 1988. — Vol. 13. — P. 125–134.
- Moore J.E.** The Entomostraca of southern Saskatchewan // *Can. J. Zool.* — 1952. — Vol. 30. — P. 410–450.
- Mura G.** General remarks on the usefulness and limits of morphological characters in species separation within the genus *Artemia* // INCO-DEV Project on *Artemia* Biodiversity. Iran international workshop — Sep. 21–25, 2004. — Iran: Urmia, 2004. — P. 70–74.
- Mura G., Nagorskaya L.** Notes on the distribution of the genus *Artemia* in the former USSR countries (Russia and adjacent regions) // *J. of Biol. Res.* — 2005. — Vol. 4. — P. 139–150.
- Nei M.** Genetic distance between populations // *Amer. Naturalist*. — 1972. — Vol. 106. — P. 283–292.
- Nimura Y.** Biology of the brine shrimp // *Nippon Suisan Gakkaishi (Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.)*. — 1967. — P. 690–702.
- Nimura Y.** Note of hatching the cysts of *Artemia* // *Aquaculture*. — 1968. — Vol. 16 (2). — P. 105–115 (in Japanese).
- Nimura Y.** A probable reason why *Artemia* is confined to isolated saline waters // *Artemia Research and its Applications* / eds P. Sorgeloos, D.A. Bengtson, W. Declair, E. Jaspers. — Belgium: Universa Press, Wetteren, 1987. — Vol. 3: Ecology, Culturing, Use in Aquaculture. — P. 77–87.
- Perez M.L., Valverde J.R., Batuecas B. et al.** Speciation in the *Artemia* genus: mitochondrial DNA analysis of bisexual and parthenogenetic brine shrimps // *J. Molec. Evolut.* — 1994. — Vol. 38. — P. 156–168.
- Perez Rodriguez J.M.** Cyst production of *Artemia* in salt ponds in southeastern Spain // *Artemia Research and its Applications* / eds P. Sorgeloos, D.A. Bengtson, W. Declair, E. Jaspers. — Wetteren, Belgium: Universa Press, 1987. — Vol. 3: Ecology, Culturing, Use in Aquaculture. — P. 215.
- Persoone G., Sorgeloos P.** General aspects of the ecology and biogeography of *Artemia* // *The Brine Shrimp Artemia* / eds G. Persoone, P. Sorgeloos, O. Roels and E. Jaspers. — Wette-

- ren, Belgium: Universa Press, 1980. — Vol. 3: Ecology, Culturing, Use in Aquaculture. — P. 3–24.
- Pilla E.J.S.** Genetic differentiation and speciation in Old World *Artemia*: Ph.D. Thesis. — University College of Swansea, U.K., 1992. — 356 p.
- Pilla E.J.S., Beardmore J.A.** Genetic and morphometric differentiation in Old World bisexual species of *Artemia* (the brine shrimp) // *Heredity*. — 1994. — Vol. 84. — P. 47–56.
- Post F.J., Youssef N.N.** A prokaryotic intracellular symbiont of the Great Salt Lake brine shrimp *Artemia salina* (L.) // *Canad. J. Microbiology*. — 1977. — Vol. 23. — P. 1232–1236.
- Quynh V.D., Lam N.N.** Inoculation of *Artemia* in experimental ponds in central Vietnam: an ecological approach and a comparison of three geographical strains // *Artemia Research and its Applications* / eds P. Sorgeloos, D.A. Bengtson, W. Decleir and E. Jaspers. — Wetteren, Belgium: Universa Press, 1987. — Vol. 3: Ecology, Culturing, Use in Aquaculture. — P. 253–269.
- Ramdani M., Elkhiafi N., Flower R.J.** Open water zooplankton communities in North African wetland lakes: the CASSARINA Project // *Aquatic Ecology*. — 2001. — Vol. 35. — P. 319–333.
- Reeve M.R.** The filter-feeding of *Artemia*. II. In suspension of various particles // *J. exp. Biol.* — 1963a. — Vol. 40 (1). — P. 207–214.
- Reeve M.R.** Growth efficiency in *Artemia* under laboratory conditions // *Biol. Bull.* — 1963b. — Vol. 125, N 1. — P. 133–145.
- Rollefsen G.** Artificial rearing of fry of seawater fish. Preliminary communication // *Rapp. P.-v. Reun. Cons. perm. int. Explor. Mer.* — 1939. — P. 109–133.
- Royan J.P.** Influence of salinity and temperature on the hatching of the brine shrimp *Artemia salina* // *Mahasagar*. — 1975. — Vol. 8 (3–4). — P. 183–185.
- Royan J.P.** Laboratory and field studies on an Indian strain of the brine shrimp *Artemia salina* // *Abstracts of International Symposium on the Brine Shrimp Artemia salina*: Abstracts. Corpus Christi, Texas, USA, August 20–23 1979. — Belgium: Artemia Reference Center, State University of Ghent, 1979. — 108 p.
- Sato N.L.** Excystment of the egg of *Artemia salina* in artificial seawater of various conditions // *Gunma J. Med. Sci.* — 1966. — Vol. 15 (2). — P. 102–112.
- Sato N.L.** Enzymatic contribution to the excitement of *Artemia salina* // *Sci Rep. Tohoku Univ.* — 1967. — Vol. 33 (3–4). — P. 319–327.
- Scelzo M.A., Voglar J.F.** Ecological study of the *Artemia* populations in Boca Chica salt lake, Margarita Island, Venezuela // *The Brine Shrimp Artemia* / eds G. Persoone, P. Sorgeloos, O. Roels, E. Jaspers. — Wetteren, Belgium: Universa Press, 1980. — Vol. 3: Ecology, Culturing, Use in Aquaculture. — P. 115–125.
- Schmankewitsch W.I.** Über das Verhältnis der *Artemia salina* Miln-Edw. zur *Artemia salina mulchhausenii* Miln-Edw. und dem genus *Branchipus* Schaff // *Z. wiss. Zool., Suppl.* — 1875. — Bd 25. — S. 103–116.
- Schrehart A.** A scanning electron-microscope study of the post-embryonic development of *Artemia* // *Artemia. Research and its Applications*. — Belgium, 1987. — Vol. 1. — P. 5–33.
- Seale A.** Brine shrimp (*Artemia*) as a satisfactory live food for fishes // *Trans. Amer. Fish. Soc.* — 1933. — Vol. 63. — P. 129–130.
- Skoultchi A.I., Morowitz H.J.** Information storage and survival of biological systems at temperatures near absolute zero // *Yale Journ. of Biology and Medicine*. — 1964. — Vol. 37. — P. 158–163.
- Smith P., McVeagh M.** Allozyme and microsatellite DNA markers of toothfish population structure in the Southern Ocean // *J. Fish Biol.* — 2000. — Vol. 57. — P. 72–83.
- Sorgeloos P.** De invloed van abiotische en biotische factoren op de levenscyclus van het pekelkreeftje *Artemia salina* L.: Ph.D. Thesis, State Univ. — Belgium: Gent State Univ, 1975. — 235 p.
- Sorgeloos P.** The brine shrimp *Artemia salina*: A bottleneck in Mariculture // *FAO Technical Conference on Aquaculture*. — Kyoto, 1979. — P. 321–324.
- Sorgeloos P.** Brine shrimp *Artemia* in costal saltworks: inexpensive source of food for vertically integrated aquaculture // *Aquaculture Magazine*. — 1983. — Vol. 9. — P. 25–27.

- Sorgeloos P., Persoone G.** Technological improvements for the cultivation of invertebrates as food for fishes and crustaceans. II. Hatching and culturing of the brine shrimp *Artemia salina* L. // Aquaculture. — 1975. — Vol. 6. — P. 303–317.
- Stefani K.** Il centromero non localizzazione in *Artemia salina* Leach // Atti Accad. Naz. Lincei, Rend. — 1963. — Vol. 35. — P. 375–378.
- Sun Y., Zhong Y.-Ch., Song W.-Q., Zhang R.-Sh., Chen R.-Y.** Detection of genetic relationships among four *Artemia* species using randomly amplified polymorphic DNA (RAPD) // International J. of Salt Lake Research. — 1999. — Vol. 8. — P. 139–147.
- Takami A.G.** Two strains of *Artemia* in Urmia Lake (Iran) // Artemia Newsletter. — 1989. — Vol. 13. — P. 5.
- Tarnchalanukit W., Wongrat L.** Artemia culture in Thailand // Artemia research and applications / eds P. Sorgeloos, D.A. Bengtson, W. Declair, E. Jaspers. — Wetteren, Belgium: Universa Press. — 1987. — Vol. 3. — P. 201–213.
- Tasch P.** XI Evolution of the *Branchiopoda*. Phylogeny and Evolution of *Crustacea* // Museum of Comparative Zoology, Special Publication. — 1963. — P. 145–157.
- Tackaert W., Vanhaecke P., Sorgeloos P.** Preliminary data on the heritability of some quantitative characteristics in *Artemia* // Artemia research and applications / eds P. Sorgeloos, D.A. Bengtson, W. Declair, E. Jaspers. — Wetteren, Belgium: Universa Press, 1987. — Vol. 1. — P. 241–248.
- Tackaert W., Sorgeloos P.** Semi-intensive culturing in fertilized ponds // *Artemia* biology / eds R.A. Browne, P. Sorgeloos, C.N.A. Trotman. — CRC Press, 1991. — P. 287–315.
- Teodoresco E.C.** Observations morphologiques et biologiques sur le genre *Dunaliella* // Rev. gen. bot. — 1906. — Vol. 19.
- Thun M.A., Starrett G.L.** The effect of cold, hydrated dormancy and salinity on the hatching of *Artemia* cysts from Mono Lake, California, USA // Artemia research and applications / eds P. Sorgeloos, D.A. Bengtson, W. Declair, E. Jaspers. — Wetteren, Belgium: Universa Press, 1987. — Vol. 3. — P. 65–73.
- Tobias W.L., Sorgeloos P., Roels O.A., Sharfstein B.A.** International study on *Artemia*. XIII. A comparison of production data of 17 geographical strains of *Artemia* in the St. Croix artificial upwelling mariculture system // The Brine Shrimp *Artemia* / eds G. Persoone, P. Sorgeloos, O. Roels, E. Jaspers. — Wetteren, Belgium: Universa Press, 1980. — Vol. 3: Ecology, Culturing, Use in Aquaculture. — P. 384–392.
- Triantaphyllidis G.V., Abatzopoulos Th.J., Miasa E., Sorgeloos P.** // Hydrobiologia. — 1996. — Vol. 335. — P. 97–106.
- Triantaphyllidis G.V., Abatzopoulos T.J., Sorgeloos P.** Review of the biogeography of the genus *Artemia* (*Crustacea, Anostraca*) // J. Biogeography. — 1998. — Vol. 25. — P. 213–226.
- Triantaphyllidis G.V., Criel G.R.J., Abatzopoulos T.J., Sorgeloos P.** International Study on *Artemia* LIII. Morphological study of *Artemia* with emphasis to Old World strains. I. Bisexual populations // Hydrobiologia. — 1997a. — Vol. 357. — P. 134–153.
- Triantaphyllidis G.V., Criel G.R.J., Abatzopoulos T.J., Sorgeloos P.** International Study on *Artemia* LIV. Morphological study of *Artemia* with emphasis to Old World strains. II. Parthenogenetic populations // Hydrobiologia. — 1997b. — Vol. 357. — P. 155–163.
- Triantaphyllidis G.V., Pilla E.J.S., Thomas K.M. et al.** International study on *Artemia* LII. Incubation of *Artemia* cyst samples at high temperatures reveals mixed nature with *Artemia franciscana* cysts // J. Experimental Marine Biology and Ecology. — 1994. — Vol. 183. — P. 273–282.
- Van Stappen G.** Introduction, biology and ecology of *Artemia* // Manual on the production and use of live food for aquaculture / eds P. Lavens, P. Sorgeloos. — FAO Fisheries Technical Paper, 1996. — Vol. 361. — P. 79–106.
- Van Stappen G.** Zoogeography *Artemia*. Basic and applied biology / eds T.J. Abatzopoulos, J.A. Beardmore, J.S. Clegg, P. Sorgeloos. — Kluwer Academic Publishers, 2002. — P. 171–224.
- Vanhaecke P., Cooreman A., Sorgeloos P.** International Study on *Artemia*. XV. Effects of light intensity on hatching rate of *Artemia* cysts from different geographical origin // Mar. Ecol. Prod. Ser. — 1981. — Vol. 5 (1). — P. 111–114.

- Vanhaecke P., Siddali S.E., Sorgeloos P.** International study on Artemia. XXXII. Combined effects of temperature and salinity on the survival of Artemia of various geographical origins // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. — 1984. — Vol. 80. — P. 259–275.
- Vanhaecke P., Sorgeloos P.** International Study on Artemia. IV. The biometrics of Artemia strains from different geographical origin // The brine shrimp Artemia / eds G. Persoone, S.P. Sorgeloos, O. Roels, E. Jaspers. — Wetteren, Belgium: Universa Press, 1980. — Vol. 3: Ecology, Culturing, Use in Aquaculture. — P. 393–405.
- Vanhaecke P., Sorgeloos P.** International Study on Artemia. XVIII. The hatching rate of Artemia cysts — A comparative study // Aquacultural Eng. — 1982. — Vol. 1(4). — P. 263–273.
- Vanhaecke P., Tackaert W., Sorgeloos P.** The biogeography of Artemia: an updated review // Artemia Research and its Applications / eds P. Sorgeloos, D.A. Bengtson, W. Declair, E. Jaspers. — Wetteren, Belgium: Universa Press, 1987. — Vol. 1. — P. 129–155.
- Versichele D., Sorgeloos P.** Controlled production of Artemia cysts in batch cultures // The brine shrimp Artemia / eds G. Persoone, P. Sorgeloos, O. Roels, E. Jaspers. — Wetteren, Belgium: Universa Press, 1980. — Vol. 3: Ecology, Culturing, Use in Aquaculture. — P. 231–246.
- Vesnina L.V.** Biota structure of salt lakes of Altai region // 8th International Conference On Salt Lakes: Abstracts, 23–26 July 2002. Zhemchuzhny, Republic of Khakasia. — Krasnoyarsk: Institute of Biophysics of SB RAS, 2002. — P. 84–85.
- Vos J., Tunsutapanit A.** Detailed report on Artemia cysts inoculation in Bangpakong, Chachoengsao Province. — FAO/UNDP Field Document THA/75/008. — 1979.
- Wagler E.** Phyllopoden // Abderhaldens Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden. — 1925. — Abt. 9. — Tl. 2.
- Waterman T.H.** Light sensitivity and vision // The physiology of Crustacea. — N.Y.; London, 1961. — Vol. 2. — P. 1–64.
- Wear R.G., Haslett S.J.** Studies on the biology and ecology of Artemia from Lake Grassmere, New Zealand // Artemia Research and Applications / eds P. Sorgeloos, D.A. Bengtson, W. Declair, E. Jaspers. — Wetteren, Belgium: Universa Press, 1987. — Vol. 3: Ecology, Culturing, Use in Aquaculture. — P. 101–126.
- Wegmann K.** Der Weg des Kohlenstoffs bei der Photosynthese und Dunkelfixierung in *Dunaliella* sp. — Thesis, Tübingen, 1968.
- Welsh J., McClelland M.** Fingerprinting genomes using PCR with arbitrary primers // Nucleic Acids Res. — 1990. — Vol. 18. — P. 7213–7218.
- Williams J.G.K., Hanafey M.K., Rafalski J.A., Tingey S.V.** Genetic analysis using random amplified polymorphic DNA markers // Methods Enzymol. — 1993. — Vol. 218. — P. 704–740.
- Williams J.G.K., Kubelik A.R., Livak K.J. et al.** DNA polymorphisms amplified by arbitrary primers are useful as genetic markers // Nucleic Acids Res. — 1990. — Vol. 18. — P. 6531–6535.
- Xiaomei Wang, Catania F., Dooms F. et al.** A r-DNA-RFLP database for identifying commercial Artemia samples // Advanced research workshop (ARW) «Artemia Biodiversity in the Newly Independent States: Current Global Resources and their Sustainable Exploitation». 17–19 July 2002, Moscow, Russia. — Тюмень, 2002. — P. 51–52.
- Yasuchenyа T.L.** Seasonal biota's variability of a biota of salt lakes of the South of Western Siberia // 8th International Conference On Salt Lakes: Abstracts, 23–26 July 2002. Zhemchuzhny, Republic of Khakasia. — Krasnoyarsk, 2002. — P. 86.

◆

ОГЛАВЛЕНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ	5
СЛОВАРЬ ТЕРМИНОВ	6
СПИСОК УСЛОВНЫХ СОКРАЩЕНИЙ И ОБОЗНАЧЕНИЙ	8
Глава 1	
БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ АРТЕМИЙ	10
1.1. Систематическое положение	10
1.2. Эволюция рода <i>Artemia</i>	12
1.3. Распространение в мире	13
1.4. Экология и биология	15
1.5. Строение тела рачков, размножение и онтогенез	22
1.6. Особенности воспроизводства	26
1.7. Причины образования цист	28
1.8. Морфология и метаболизм цист	29
1.9. Использование артемий в аквакультуре	31
Глава 2	
БИОГЕОГРАФИЯ И ХАРАКТЕРИСТИКА ПРИРОДНЫХ МЕСТ ОБИТАНИЯ СИБИРСКИХ ПОПУЛЯЦИЙ АРТЕМИЙ	32
2.1. Общая географическая характеристика района расположения озер	32
2.1.1. Рельеф	32
2.1.2. Климат	32
2.1.3. Почвы и растительность	33
2.2. Фонд артемиевых озер и их местоположение	34
2.2.1. Географическое расположение артемиевых озер и их происхождение	34
2.2.2. Морфометрические особенности и гидрологический режим озер	35
2.2.3. Типы озерных котловин	36
2.3. Физико-химическая характеристика озер	36
2.3.1. Гидрохимическая характеристика озер	36
2.3.2. Особенности термического режима озер	48
2.3.3. Кислородный режим	52
2.3.4. Прозрачность воды	54
2.4. Гидробиологическая характеристика озер	55
2.4.1. Фитопланктон	57
2.4.2. Зоопланктон	66
2.4.3. Зообентос	70
Глава 3	
СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ СИБИРСКИХ ПОПУЛЯЦИЙ АРТЕМИЙ НА ОСНОВЕ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ И ГЕНЕТИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ	71
3.1. Морфометрические показатели рачков и цист	71
3.1.1. Морфометрия цист	71
3.1.2. Морфометрия половозрелых рачков	72

3.2. Цитогенетические исследования	99
3.3. ДНК-анализ	104
3.3.1. Полиморфизм длин рестрикционных фрагментов ДНК (RFLP)	107
3.3.2. Полиморфизм фрагментов ДНК, амплифицированных с помощью произвольных праймеров (RAPD)	113
3.3.3. Полиморфизм фрагментов ДНК, амплифицированных с помощью произвольных праймеров (A-01, A-09, A-14)	120
3.3.4. Секвенирование цитохромоксидазы I митохондриальной ДНК	125
Глава 4	
ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ И ЭКОЛОГИИ АРТЕМИЙ В СИБИРСКИХ БИОТОПАХ	129
4.1. Размножение, плодовитость и соотношение полов	129
4.2. Особенности динамики плотности популяций артемий в озерах Западной Сибири	131
4.2.1. Сезонная динамика численности разных возрастных стадий артемий	131
4.2.2. Сезонная динамика общей биомассы и численности рачков артемий	134
4.2.3. Выживаемость рачков 1-й генерации	138
4.2.4. Среднегодовые и среднесезонные показатели плотности популяции	139
4.2.5. Сезонная динамика плотности популяций артемий в разных по климатическим условиям годам	141
4.3. Математическое моделирование численности популяций артемий	142
4.3.1. Моделирование сезонной динамики численности популяций	142
4.3.2. Расчетные динамические характеристики популяции	146
4.3.3. Математическая интерпретация доли возможного изъятия ресурса	148
4.4. Распределение артемий по акватории озера	149
Глава 5	
ВЛИЯНИЕ РАЗЛИЧНЫХ ФАКТОРОВ СРЕДЫ НА РАЗВИТИЕ И ПРОДУКТИВНОСТЬ АРТЕМИЙ	151
5.1. Влияние некоторых основных биотических и абиотических факторов	151
5.2. Влияние солености на продукционные характеристики артемий	154
5.2.1. Соленость и масса рачков	154
5.2.2. Соленость и плодовитость рачков	155
5.2.3. Соленость и выживаемость рачков	159
5.2.4. Соленость и биомасса	159
5.2.5. Соленость и численность цист	160
5.2.6. Сравнительный анализ биотических и абиотических показателей в разных по солености классах озер	162
5.3. Некоторые закономерности продуцирования цист артемий	166
5.3.1. Зависимость запасов цист от биомассы рачков	166
5.3.2. Зависимость запасов цист от солености воды	170
Глава 6	
РОЛЬ АРТЕМИЙ В ЭКОСИСТЕМЕ СОЛЯНОГО ОЗЕРА	171
6.1. Функционирование экосистемы озера	171
6.1.1. Первичная продукция	171
6.1.2. Вторичная продукция	172
6.1.3. Трансформация энергии и соотношение трофических уровней	180

6.2. Роль артемий в очищении воды	181
6.2.1. Суточные рационы питания	181
6.2.2. Скорость фильтрации воды	182
6.3. Энергетический баланс	183
Глава 7	
ОЦЕНКА КАЧЕСТВА ЦИСТ АРТЕМИЙ И ИХ ПРОМЫСЕЛ	185
7.1. Экспериментальные исследования качества цист артемий	185
7.1.1. Количественные показатели вылупления науплиусов из планктонных и бентосных цист артемий в разные сезоны года	185
7.1.2. Определение оптимальных условий инкубации цист сибирских популяций артемий	187
7.1.3. Определение эффективности вылупления науплиусов артемий	191
7.1.4. Определение темпа вылупления	192
7.1.5. Методы активации цист	193
7.2. Современное состояние запасов цист артемий и их коммерческий промысел в Западной Сибири с 2000 по 2004 г.	197
7.2.1. Запасы цист артемий и результаты их заготовки	197
7.2.2. Сравнительный анализ промысла нынешнего и предыдущего пятилетия	199
7.2.3. Прогноз общих допустимых уловов цист артемий	199
7.2.4. Заблаговременный прогноз общих допустимых уловов цист артемий	203
7.2.5. Прогноз общих допустимых уловов биомассы артемий	204
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	207
БЛАГОДАРНОСТИ	213
ПРИЛОЖЕНИЯ	214
БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК	288

Научное издание

Литвиненко Людмила Ильинична

Литвиненко Александр Иванович

Бойко Елена Григорьевна

АРТЕМИЯ В ОЗЕРАХ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

Редактор *Т.А. Никитина*. Художественный редактор *Л.В. Матвеева*. Художник *Н.А. Горбунова*.

Технический редактор *Н.М. Остроумова*. Корректоры *И.Л. Малышева, Л.А. Анкушева*.

Оператор электронной верстки *С.К. Рыжкович*

Сдано в набор 00.00.09. Подписано в печать 00.00.09. Бумага ВХИ. Формат 70 x 100 ¹/₁₆. Офсетная печать. Гарнитура Таймс. Усл. печ. л. 00,0. Уч.-изд. л. 00,0. Тираж 000 экз. Заказ № 000.

Сибирская издательская фирма «Наука» РАН. 630200, Новосибирск, ул. Восход, 15.

СП «Наука» РАН. 630077, Новосибирск, ул. Станиславского, 25.