

УДК 595.33(285.32)(477.75)

ФАКТОР СОЛЕННОСТИ КАК ЛИМИТИРУЮЩИЙ ПОТЕНЦИАЛЬНОЕ ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ БОГАТСТВО РАКООБРАЗНЫХ В ЭКОСИСТЕМАХ ГИПЕРСОЛЕННЫХ ВОДОЕМОВ МИРА (ОБЗОР)

© 2023 г. Е. В. Ануфриева^{a, b, *}, Н. В. Шадрин^{a, b}

^aИнститут биологии южных морей им. А.О. Ковалевского Российской академии наук, Севастополь, Россия

^bСевастопольский государственный университет, Севастополь, Россия

*e-mail: lena_anufrieva@mail.ru

Поступила в редакцию 10.10.2022 г.

После доработки 27.03.2023 г.

Принята к публикации 20.05.2023 г.

Ракообразные (Crustacea) — одна из наиболее разнообразных и успешных групп в биосфере, освоившая помимо пресноводных и морских, также различные экстремальные местообитания. На основе собственных данных и >200 литературных источников на примере гиперсоленых вод проанализировано как степень экстремальности среды может ограничивать потенциальное таксономическое богатство ракообразных. Показано, что с ростом солёности количество классов и отрядов подтипа Crustacea убывает линейно, родов и видов — экспоненциально. С увеличением солёности среды вклад видов Arthropoda в общее видовое богатство животных гиперсоленых вод увеличивается с 49 до 100%, вклад видов Crustacea в общее видовое богатство Arthropoda растёт с 66 до 78%, вклад Branchiopoda в видовое богатство Crustacea — с 19 до 71%. В гиперсоленых водоёмах Крыма с солёностью в диапазоне от 35 до 120 г/л видовое богатство и состав фауны определяет совокупность прежде всего биотических факторов. Солёность играет важную роль и становится жестким экологическим фильтром лишь при более высоких значениях (>100–120 г/л).

Ключевые слова: Crustacea, таксономическое богатство, солёность, гиперсоленые воды, экологические фильтры

DOI: 10.31857/S0320965223050030, EDN: COENQN

ВВЕДЕНИЕ

Ракообразные (Crustacea Brünnich, 1772) — одна из наиболее разнообразных и успешных групп в биосфере. Они представлены парафилетической группой, в которой объединены таксоны “традиционных ракообразных”. В то же время, в некоторых современных системах таксоны Arthropoda и Crustacea вообще не используются, например (Schram, Koenemann, 2021). Эти вопросы сейчас находятся на стадии обсуждения, поэтому авторы придерживаются традиционной системы (Brusca, Brusca, 2003). Ее представители помимо “обычных” смогли освоить различные экстремальные местообитания, среди которых не только наземные и морские, но и подземные — пещеры, грунтовые и артезианские воды (Pesce, 1981; Bayliss, Laybourn-Parry, 1995; Karanovic, 2005; Турбанов, 2015; Benvenuto et al., 2015; Marin, 2017; Sha et al., 2018). Ракообразные — одна из наиболее

богатых видами групп, существующих в сообществах “черных курильщиков” (Ramirez-Llodra et al., 2007; Pedersen et al., 2010; Ivanenko et al., 2011; Benvenuto et al., 2015). Жизнь в подземных водах и сообществах “черных курильщиков” выработала у ряда видов комплекс приспособлений, включая использование биомассы хемолитотрофов (альтернативного источника энергии), не связанной с фотосинтезом (Dov, 2007; Benvenuto et al., 2015). Среди обитателей этих местообитаний есть истинные экстремофилы, которые не способны существовать в “нормальной” среде.

Ракообразные существуют в биотопах с очень высокой температурой. Например, высшие раки *Thermosbaena mirabilis* Monod, 1924 (Malacostraca, Thermosbaenacea) живут в горячих источниках при 46–48°C, встречаются до 70°C (Bruun, 1940; Dumont, 1978), *Thermosphaeroma smithi* Bowman, 1981 (Malacostraca, Isopoda) обитает при температуре до 44°C (Bowman, 1981). Виды ракушковых ракообразных *Thermopsis thermothermophila* Külköylüoglu, Meisch and Rust, 2003 (Külköylüoglu et al., 2003), *Heterocypris balnearia* (Moniez, 1893) и

Сокращения: ЭФ — экологический фильтр; CV — коэффициент вариации; *p* — уровень значимости; *R* — коэффициент корреляции, *R*² — коэффициент детерминации.

H. sabirae Gülen, 1985 (Klie, 1939; Gülen, 1985) обитают при температуре до 51–54°C. Есть и другие виды ракообразных, способные существовать при температуре >40°C (Laprida et al., 2006; Benvenuto et al., 2015). Следует отметить, что нет истинно термофильных видов. Все виды, найденные при >35°C, живут и при более низких температурах, где наблюдается оптимум их развития. Ракообразными освоены местообитания с высокими концентрациями различных токсичных веществ, например, в оз. Моно (США) жаброногий рак *Artemia monica* Verrill, 1869 (Anostraca) найден при концентрации мышьяка в тысячи раз большей, чем допустимо для подавляющего большинства видов животных (Oremland et al., 2004). Некоторые виды Copepoda (Haracticoida, Cyclopoida, Calanoida), Amphipoda (Gammaridae, Hyperiidae), Mysida и Decapoda живут в поровых гиперсоленых водах морских льдов Арктики и Антарктики (Arndt, Swadling, 2006; Arrigo, 2014). Это возможно, так как с ростом солености понижается точка замерзания воды, и рассол, уменьшаясь в объеме, может оставаться жидким до –35°C (Шадрин, Ануфриева, 2018).

С ростом солености не только понижается точка замерзания воды, также уменьшается растворимость кислорода и увеличивается растворимость ряда токсических веществ (Шадрин, Ануфриева, 2018). С увеличением солености убывает теплоемкость рапы, это приводит к тому, что в гиперсоленых водоемах ее температура может достигать 50–55°C (Шадрин, Ануфриева, 2018). Эти и другие особенности делают гиперсоленые воды полиэкстремальными по своей природе. В настоящее время зависимость видового богатства животных от солености хорошо изучена в пресноводных и морских водоемах (Хлебович, 1974, 2012; Хлебович, Аладин, 2010; Алимов и др., 2013). Для гиперсоленых вод, несмотря на многочисленные исследования (Moore, 1952; Hedgpeth, 1959; Hammer, 1986; Britton, Johnson, 1987; Zhao, He, 1999; Pinder et al., 2005; Timms, 2009), вопрос зависимости видового богатства животных от солености все еще остается недостаточно изученным. Последний обзор (Sacco et al., 2021) показал, что в гиперсоленых водах мира суммарное количество всех таксонов убывает с ростом солености >35 г/л. Влияние солености на видовое богатство неодинаково в разных таксонах. Например, в разнотипных водоемах Средиземноморского региона с ростом солености доля ракообразных в общем видовом обилии увеличивается, а насекомых, наоборот, уменьшается (Voix et al., 2007).

Цель работы — выявить, как соленость в гиперсоленом диапазоне может ограничивать таксономическое богатство ракообразных; проверить две ранее сформулированные гипотезы: первая — с ростом солености увеличивается вклад ракообразных в общее видовое богатство беспоз-

воночных водоемов, вторая — зависимость видового богатства от солености воды достаточно надежно аппроксимируется регрессионными уравнениями, но параметры уравнений неодинаковы для разных таксонов ракообразных.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Кроме результатов собственных исследований фауны гиперсоленых водоемов, использованы данные из 203 источников, найденные, прежде всего, через поисковую систему Google Scholar <https://scholar.google.com> (Ануфриева, 2022). При поиске применяли различные сочетания ключевых терминов “гиперсоленый/гипергалинный” + “название таксона”, например “Ракообразные”, “Копеподы” и др. В результате получены данные по видам ракообразных в разнотипных гиперсоленых местообитаниях (озерах, лагунах, прудах, эстуариях и др.) всех континентов (за исключением Антарктиды) в >300 водоемах мира (Ануфриева, 2022). Данные авторов по количеству видов во всех найденных типах животных для разных диапазонов солености опубликованы ранее с картой по основным регионам исследований гиперсоленых вод (Sacco et al., 2021).

При анализе данных использовали обычные статистические подходы. Расчет средних, коэффициентов вариации CV , корреляции R , детерминации R^2 , уровней значимости p и параметров уравнений регрессии проводили в MS Excel 2007. При расчете параметров уравнений были использованы данные по 259 видам ракообразных.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Суммарно в мире в диапазоне солености от 35 до 50 г/л найдены животные, относящиеся к 12 типам, 25 классам, 83 отрядам, 455 родам и 809 видам (Sacco et al., 2021). До 49% всех этих видов относится к типу Arthropoda (Crustacea и Insecta). Анализ всего массива имеющихся данных показал, что с ростом солености число классов и отрядов подтипа Crustacea убывает линейно, родов и видов — экспоненциально (рис. 1). При увеличении солености на 30 г/л число классов ракообразных уменьшается в среднем на 4% ($CV = 0.100$), отрядов — на 11% ($CV = 0.142$), родов — на 29% ($CV = 0.239$), видов — на 29% ($CV = 0.186$). Среднее число видов в роде во всем интервале солености составляло ~2 ($CV = 0.110$). Не выявлено единого тренда изменения этого показателя с ростом солености.

Класс Branchiopoda. В диапазоне солености от 35 до 250 г/л отмечено два отряда Anostraca и Anomipoda (надотряд Cladocera), при солености от 251 до >310 г/л — один отряд Anostraca. Число родов и видов экспоненциально уменьшается с ростом солености (рис. 2). Показатель экспоненты для родов — (–0.008), для видов — (–0.007) (рис. 2а–2в),

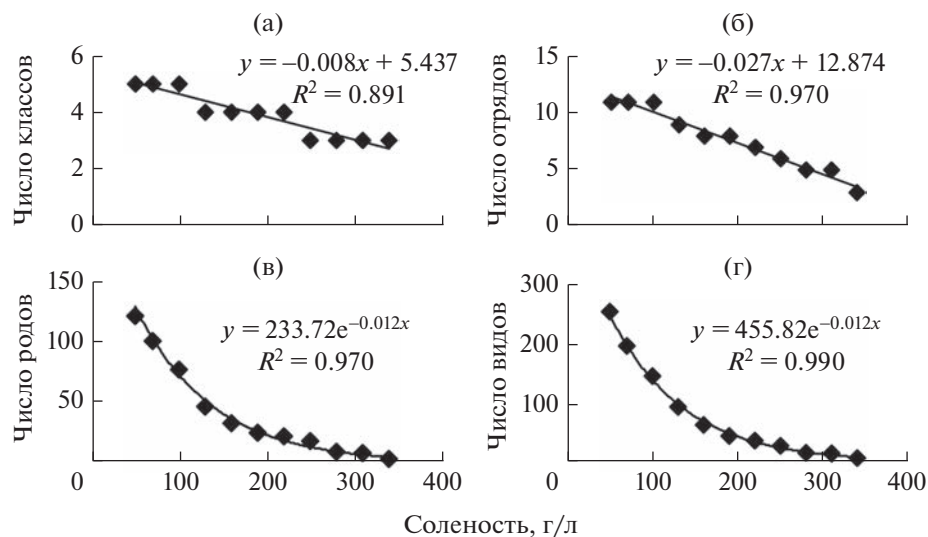


Рис. 1. Зависимость числа классов (а), отрядов (б), родов (в) и видов (г) подтипа Crustacea от солености (по данным для 259 видов).

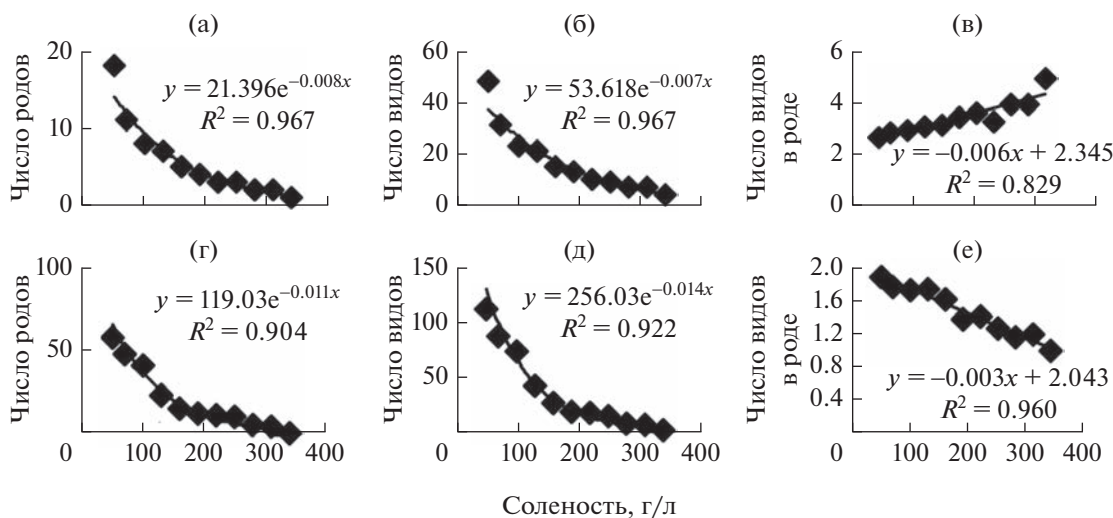


Рис. 2. Зависимость числа родов (а, г), видов (б, д) и среднего числа видов в роде (в, е) от солености у Branchiopoda (а–в) (по данным для 49 видов) и Copepoda (г–е) (по данным для 112 видов).

т.е. с ростом солености уменьшение числа родов и видов почти одинаково. При увеличении солености на 30 г/л число родов уменьшается в среднем на 24% ($CV = 0.210$), видов — на 20% ($CV = 0.150$). Расчет показал, что среднее число видов в роде во всем интервале солености достигает 3.5 ($CV = 0.186$), при этом значение достоверно возрастает с ростом солености от трех до пяти (рис. 2а–2в). Такой необычный вид зависимости связан с тем, что число родов убывает несколько быстрее, чем видов. Следует заметить, что если число видов Anomopoda сильно убывает с ростом солености и при солености >220 г/л остается только один вид *Moina salina* Daday, 1888, то для Anos-

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

Класс Copepoda. В диапазоне солености 35–310 г/л отмечено три отряда (Calanoida, Cyclopoida и Harpacticoida), при солености >310 г/л — один отряд (Harpacticoida). Число родов и видов экспоненциально уменьшается с ростом солености (рис. 2г–2е). При увеличении солености на 30 г/л число родов снижается в среднем на 28% ($CV = 0.315$), видов — на 32% ($CV = 0.335$). Расчет показал, что среднее число видов в роде во всем интервале солености составляет 1.5 ($CV = 0.202$), и постепенно достоверно убывает при росте солености с двух видов до одного (рис. 2г–2е). При со-

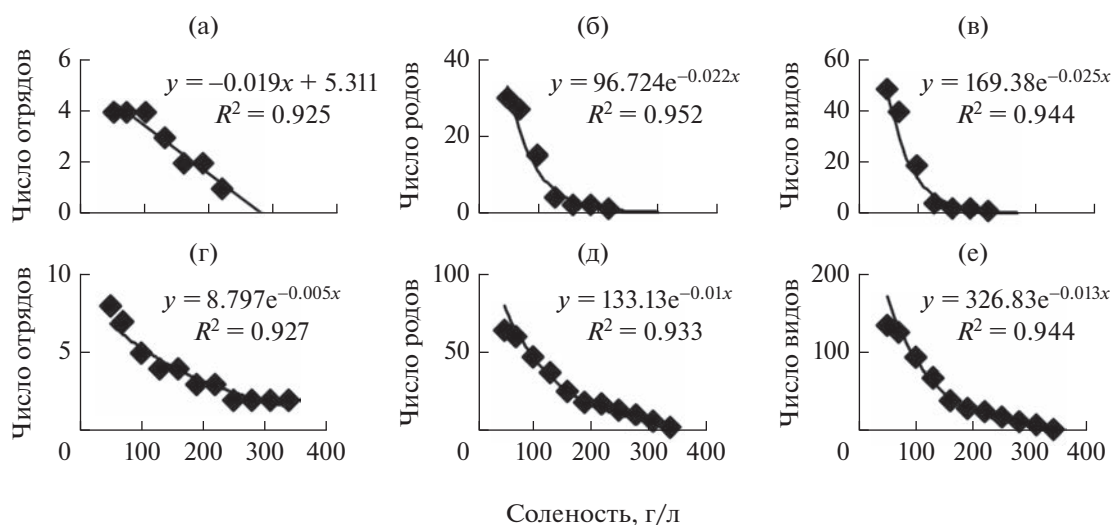


Рис. 3. Зависимость числа отрядов (а, г), родов (б, д) и видов (в, е) от солености класса Malacostraca (а–в) (по данным для 49 видов) и подтипа Нехарода (г–е) (по данным для 135 видов).

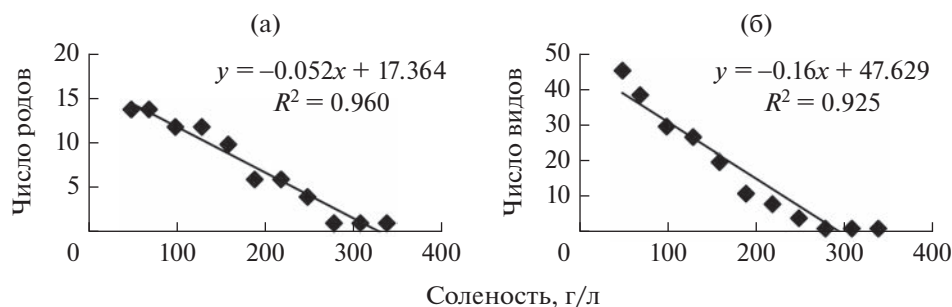


Рис. 4. Зависимость числа родов (а) и видов (б) класса Ostracoda от солености (по данным для 46 видов).

лености от 310 до 360 г/л отмечен только один вид *Cletocampus retrogressus* Shmankevitch, 1875 (водоемы Европы и Азии).

Класс Malacostraca. С ростом солености число отрядов убывает линейно, а родов и видов — экспоненциально (рис. 3а–3в). При увеличении солености на 30 г/л число родов снижается в среднем на 38% ($CV = 0.445$), видов — на 42% ($CV = 0.480$). В диапазоне солености от 35 до 130 г/л среднее число видов в роде уменьшается с ростом солености от двух до одного ($R = 0.991$; $p = 0.0005$), при более высокой солености до 200 г/л остается лишь один вид *Gammarus aequicauda* (Martynov, 1931).

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

Класс Ostracoda. Во всем диапазоне солености отмечен один отряд Podocoripoda. С ростом солености число родов убывает линейно, видов — экспоненциально (рис. 4).

При увеличении солености на 30 г/л число родов уменьшается в среднем на 18% ($CV = 0.304$), видов — на 27% ($CV = 0.325$). В диапазоне солености 35–250 г/л среднее число видов в роде снижается при росте солености от трех до одного вида ($R = 0.99$; $p = 0.0005$), а при более высокой солености 221–325 г/л остается один вид *Eucypris mareotica* (Fischer, 1855).

Подтип Нехарода. Во всем диапазоне солености отмечен только один класс Insecta. Число отрядов, родов и видов экспоненциально уменьшается с ростом солености (рис. 3г–3е). Общее число отрядов, родов и видов Crustacea во всех интервалах солености превышает таковых Нехарода: число отрядов в среднем в 2.2 раза ($CV = 0.237$), родов — в 1.4 раза ($CV = 0.174$), видов — в 1.8 раз ($CV = 0.343$).

Приведенные данные убедительно подтверждают гипотезу, что зависимость количества видов от солености воды может быть достаточно надежно описана регрессионными уравнениями, но их параметры при этом неодинаковы для разных

Таблица 1. Вклад представителей разных таксонов в видовое богатство животных гиперсоленых вод

Таксон	Соленость, г/л										
	35–50	51–70	71–100	101–130	131–160	161–190	191–220	221–250	251–280	281–310	>310
Вклад Arthropoda в общее число всех видов животных, %											
Arthropoda	49	54	57	76	82	87	90	90	90	92	100
Вклад отдельных подтипов Arthropoda в общее число видов Arthropoda, %											
Chelicerata	<1	<1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Crustacea	66	61	61	58	62	61	60	61	57	65	78
Hexapoda	34	39	39	42	38	39	40	39	43	35	22
Вклад отдельных классов Crustacea в общее число всех видов Crustacea, %											
Branchiopoda	19	16	16	23	25	31	30	36	50	53	71
Copepoda	43	44	49	44	41	40	46	50	44	40	14
Malacostraca	19	20	13	4	3	4	3	0	0	0	0
Thecostraca	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Ostracada	18	20	20	28	31	24	22	14	6	7	14

таксонов ракообразных. С увеличением солёности меняется вклад различных таксонов в общее видовое богатство фауны (табл. 1).

С ростом солёности вклад видов Arthropoda в общее видовое богатство животных гиперсоленых вод, как и предполагалось (гипотеза 1), увеличивается с 49 до 100%; вклад видов Crustacea в общее видовое богатство Arthropoda растёт с 66 до 78%, вклад Branchiopoda в видовое богатство Crustacea — с 19 до 71%. Из этого можно сделать вывод, что существуют определённые закономерности изменения не только общего видового богатства животных, в частности ракообразных, с ростом солёности, но и структуры фауны. Один из факторов, обеспечивающих успех ракообразных в гиперсоленых водоемах, — наличие покоящихся стадий, которые могут сохранять жизнеспособность в несовместимые с активной жизнью периоды (Shadrin et al., 2015).

Соленость надо рассматривать как ЭФ (environmental filter). ЭФ — неслучайные факторы, которые сужают диапазон возможных вариантов наборов видов (Chessman, Royal, 2004; Díaz et al., 2007; Shadrin et al., 2019). Состав локальных сообществ может меняться по двум основным причинам: возможность попадания видов в водоем в результате расселения и наличие фильтрующего отбора комплексом абиотических и биотических факторов экосистемы (Menéndez-Serra et al., 2023). Процессы пассивного и активного расселения случайны, часто зависят от редких климатических событий (Anufrieva, Shadrin, 2018). Наличие ЭФ ограничивает возможность существования того или иного вида в конкретном водоеме и ведет к формированию более предсказуемого видового состава (Kraft et al., 2015). Реализация такой возможности в конкретном водоеме опреде-

ляется всей совокупностью абиотических и биотических факторов. В относительно комфортной морской и пресноводной среде биотические отношения играют основную роль (Ивлев, 1955; Дгебуадзе и др., 2008). В относительно экстремальных условиях фактор, обеспечивающий экстремальность среды, начинает играть роль жесткого ЭФ, существенно ограничивая возможные варианты видового состава (Shadrin et al., 2019; Chen et al., 2022). Так, в гиперсоленых водоемах Крыма в диапазоне 35–120 г/л солёность не выступает основным фактором, определяющим видовое богатство и состав фауны, в его роли выступает совокупность всех других факторов (температурный режим, концентрация кислорода и др.), прежде всего, биотических (продуктивность водоема, хищничество, конкуренция и др.). И только при более высоких значениях сама солёность начинает играть роль жесткого ЭФ (Шадрин, Ануфриева, 2018; Shadrin et al., 2019; Anufrieva et al., 2022).

Проведенный количественный анализ зависимости видового богатства от солёности в гиперсоленых водоемах для трех пространственных масштабов/шкал (конкретный водоем, водоемы Крыма, глобальный) показал, что наиболее высокий коэффициент детерминации был для глобального масштаба, наименьший — для конкретного водоема (рис. 5). Следовательно, связь числа видов с солёностью, ее роль как ЭФ, убывает с уменьшением пространственного масштаба. Это является общей закономерностью: чем на большей пространственной шкале рассматривается видовой пул организмов, тем большую роль играют ЭФ при его формировании (Chessman, Royal, 2004; Chalmardrier et al., 2013). Например, рассмотрим соотношение регионального и локаль-

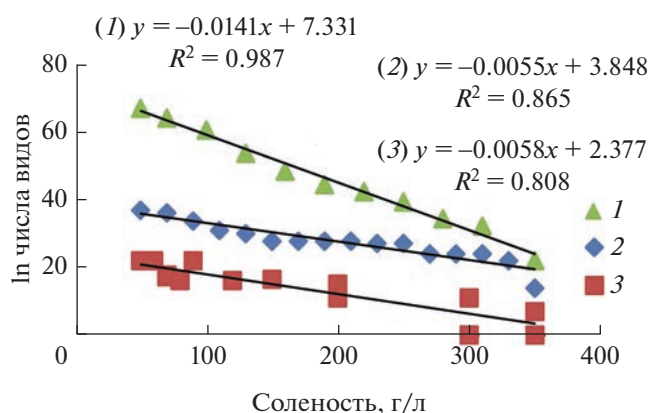


Рис. 5. Зависимость числа видов от солености на разных пространственных масштабах (1 – глобальный масштаб, 2 – все гиперсолёные водоемы Крыма, 3 – в отдельно взятом крымском гиперсолёном озере).

ного масштабов. Можно сказать, что происходит как бы фильтрация видов из регионального пула в отдельные сообщества водоемов (Сухих, Лазарева, 2022).

В этом случае, наряду с ЭФ, существенную роль начинают играть сложившиеся биотические отношения в данном конкретном водоеме (Leibold et al., 2010; Bello et al., 2013; Bruno et al., 2016).

Выводы. Рост солености выше 35 г/л уменьшает комфортность среды, действуя как фильтр, ограничивающий состав видов, которые могут существовать в водоеме. С ростом солености потенциальное таксономическое богатство уменьшается. Обе заявленные в целях работы гипотезы подтвердились. В каждом отдельном водоеме при солености < 120 г/л отбор видов из этого потенциально возможного набора зависит, в первую очередь, от биотических отношений, а также совокупности абиотических факторов (температуры, концентрации кислорода и др.).

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Библиографический поиск и написание статьи выполнены в рамках государственного задания Федерального исследовательского центра Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН № 121041500203-3, статистические расчеты проведены в рамках программы Приоритет-2030 Севастопольского государственного университета (стратегический проект № 3), № НИОКТР 121121700318-1.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алимов А.Ф., Богатов В.В., Голубков С.М. 2013. Продукционная гидробиология. СПб: Наука.
Ануфриева Е.В. 2022. Разнообразие и роль животных в структуре, функционировании и динамике экосистем гиперсолёных вод: Дис. ... докт. биол. наук.

Севастополь: Ин-т биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН. 349 с.
Дегубадзе Ю.Ю., Фенева И.Ю., Айбулатов Д.Н. 2008. Роль биотических взаимоотношений в динамике сообществ ветвистоусых ракообразных // Успехи соврем. биологии. Т. 128. № 2. С. 160.
Ивлев В.С. 1955. Экспериментальная экология питания рыб. Москва: Пищепромиздат.
Сухих Н.М., Лазарева В.И. 2022. Первые результаты молекулярно-генетического анализа европейского вселенца *Eurytemora velox* (Crustacea, Calanoida) // Биология внутр. вод. Т. 15. № 2. С. 205. <https://doi.org/10.31857/S0320965222020140>
Турбанов И.С. 2015. Обзор подземной фауны равноногих ракообразных (Crustacea, Isopoda) Кавказа. Биоразнообразие. Биоконсервация. Биомониторинг: Сб. матер. II Междунар. науч.-практ. конф. (14–16 октября 2015 г.). Майкоп: Изд-во АГУ. С. 82.
Хлебович В.В. 1974. Критическая соленость биологических процессов. Л.: Наука.
Хлебович В.В. 2012. Очерки экологии особи. Санкт-Петербург: Зоол. ин-т РАН.
Хлебович В.В., Аладин Н.В. 2010. Фактор солености в жизни животных // Вестник РАН. Т. 80. № 5–6. С. 527.
Шадрин Н.В., Ануфриева Е.В. 2018. Экосистемы гиперсолёных водоемов: структура и трофические связи // Журн. общ. биологии. Т. 79. № 6. С. 418.
Anufrieva E.V., Shadrin N.V. 2018. Extreme hydrological events destabilize aquatic ecosystems and open doors for alien species // Quat. Int. V. 475. P. 11.
Anufrieva E., Kolesnikova E., Revkova T. et al. 2022. Human-induced sharp salinity changes in the world's largest hypersaline lagoon bay Sivash (Crimea) and their effects on the ecosystem // Water. V. 14. Iss. 3. Article no. 403 (17 p.).
Arndt C.E., Swadling K.M. 2006. Crustacea in Arctic and Antarctic Sea ice: distribution, diet and life history strategies // Adv. Mar. Biol. V. 51. P. 197.
Arrigo K.R. 2014. Sea ice ecosystems // Ann. Rev. Mar. Sci. V. 6. P. 439.
Bayliss P.R., Laybourn-Parry J. 1995. Seasonal abundance and size variation in Antarctic populations of the cladoceran *Daphniopsis studei* // Antarct. Sci. V. 7. Iss. 4. P. 393.
Bello F.D., Lavorel S., Lavergne S. et al. 2013. Hierarchical effects of environmental filters on the functional structure of plant communities: a case study in the French Alps // Ecography. V. 36. Iss. 3. P. 393.
Benvenuto C., Knott B., Weeks S. 2015. Crustaceans of extreme environments // Lifestyles and Feeding Biol. Oxford: Oxford Univ. Press. P. 379.
Boix D., Gascón S., Sala J. et al. 2007. Patterns of composition and species richness of crustaceans and aquatic insects along environmental gradients in Mediterranean water bodies // Pond Conservation in Europe. Dordrecht: Springer. P. 53.
Bowman T.E. 1981. *Thermosphaeroma milleri* and *T. smithi*, new sphaeromatid isopod crustaceans from hot springs in Chihuahua, Mexico, with a review of the genus // J. Crustac. Biol. V. 1. Iss. 1. P. 105.
Britton R.H., Johnson A.R. 1987. An ecological account of a Mediterranean salina: the Salin de Giraud, Camargue (S. France) // Biol. Conserv. V. 42. Iss. 3. P. 185.

- Bruno D., Gutiérrez—Cánovas C., Sánchez—Fernández D. et al. 2016. Impacts of environmental filters on functional redundancy in riparian vegetation // *J. Appl. Ecol.* V. 53. Iss. 3. P. 846.
- Brusca R.C., Brusca G.J. 2003. Phylum Arthropoda: Crustacea // *Invertebrates. Massachusetts: Sinauer Associates.* P. 511.
- Bruun A.F. 1940. Observations on *Thermosbaena mirabilis* Monod from the hot springs of El-Hamma, Tunisia // *Vidensk. Medd. Dansk naturh. Foren.* V. 103. P. 493.
- Chalmandrier L., Münkemüller T., Gallien L. et al. 2013. A family of null models to distinguish between environmental filtering and biotic interactions in functional diversity patterns // *J. Veg. Sci.* V. 24. Iss. 5. P. 853.
- Chen X., Li Z., Boda P. et al. 2022. Environmental filtering in the dry season and spatial structuring in the wet: different fish community assembly rules revealed in a large subtropical floodplain lake // *Environ. Sci. Pollut. Res.* V. 29. P. 69875.
- Chessman B.C., Royal M.J. 2004. Bioassessment without reference sites: use of environmental filters to predict natural assemblages of river macroinvertebrates // *J. North Am. Benthol. Soc.* V. 23. № 3. P. 599.
- Díaz S., Lavorel S., Chapin F.S. et al. 2007. Functional diversity – at the crossroads between ecosystem functioning and environmental filters // *Terrestrial ecosystems in a changing world.* Heidelberg: Springer. P. 81.
- Dov F. 2007. Ophel: a groundwater biome based on chemoautotrophic resources. The global significance of the Ayyalon cave finds, Israel // *Hydrobiologia.* V. 592. P. 1.
- Dumont H.J. 1978. *Thermosbaena mirabilis* Monod, 1924: situation actuelle de la population du biotope-type et proposition de mesures à prendre (Crustacea, Pancarida, Thermosbaenacea) // *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat., Zool.* 3ième sér. V. 512. № 41. P. 43.
- Gülen D. 1985. The species and distribution of the group Podocopa (Ostracoda: Crustacea) in the freshwaters of western Anatolia // *Istanbul Üniversitesi Fen Fakültesi Mecmuası Seri B50.* P. 65.
- Hammer U.T. 1986. Saline lake ecosystems of the world. Dordrecht: Dr. W. Junk Publ.
- Hedgpeth J.W. 1959. Some preliminary considerations of the biology of inland mineral waters // *Archivio di Oceanografia e Limnologia.* V. 11. P. 111.
- Ivanenko V., Ferrari F.D., Defaye D. et al. 2011. Description, distribution and microhabitats of a new species of Tisbe (Copepoda: Harpacticoida: Tisbidae) from a deep-sea hydrothermal vent field at the Mid-Atlantic Ridge (37 degrees N, Lucky Strike) // *Cah. Biol. Mar.* V. 52. № 1. P. 89.
- Karanovic I. 2005. A new Candoninae genus (Crustacea: Ostracoda) from subterranean waters of Queensland, with a cladistic analysis of the tribe Candonopsini // *Mem. Queensl. Mus.* V. 50. № 2. P. 303.
- Klie W. 1939. Zur Kenntnis von *Cypris balnearia* Moniez (Ostracoda) // *Zool. Anz.* V. 126. P. 298.
- Kraft N.J., Adler P.B., Godoy O. et al. Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor // *Funct. Ecol.* V. 29. Iss. 5. P. 592.
- Külköylüoğlu O., Meisch C., Rust R.W. 2003. *Thermopsis thermophila* n. gen. n. sp. from hot springs in Nevada, U.S.A. (Crustacea, Ostracoda) // *Hydrobiologia.* V. 499. P. 113.
- Laprida C., Díaz A., Ratto N. 2006. Ostracods (Crustacea) from thermal waters, southern Altiplano, Argentina // *Micropaleontology.* V. 52. № 2. P. 177.
- Leibold M.A., Economo E.P., Peres-Neto P. 2010. Metacomunity phylogenetics: separating the roles of environmental filters and historical biogeography // *Ecol. Lett.* V. 13. Iss. 10. P. 1290.
- Marin I. 2017. *Troglocaris (Xiphocaridinella) kumistavi* sp. nov., a new species of stygobiotic atyid shrimp (Crustacea: Decapoda: Atyidae) from Kumistavi Cave, Imereti, Western Georgia, Caucasus // *Zootaxa.* V. 4311. № 4. P. 576.
- Menéndez-Serra M., Ontiveros V.J., Cáliz J. et al. 2023. Understanding stochastic and deterministic assembly processes in microbial communities along temporal, spatial and environmental scales // *Mol. Ecol.* <https://doi.org/10.1111/mec.16842>
- Moore J.E. 1952. The Entomostraca of southern Saskatchewan // *Can. J. Zool.* V. 30. № 6. P. 410.
- Oremland R.S., Stolz J.F., Hollibaugh J.T. 2004. The microbial arsenic cycle in Mono Lake, California // *FEMS Microbiol. Ecol.* V. 48. Iss. 1. P. 15.
- Pedersen R.B., Rapp H.T., Thorseth I.H. et al. 2010. Discovery of a black smoker vent field and vent fauna at the Arctic Mid-Ocean Ridge // *Nat. Commun.* V. 1. P. 1.
- Pesce G.L. 1981. Some harpacticoids from subterranean waters of Greece (Crustacea: Copepoda) // *Ital. J. Zool.* V. 48. Iss. 3–4. P. 263.
- Pinder A.M., Halse S.A., McRae J.M., Shiel R.J. 2005. Occurrence of aquatic invertebrates of the wheatbelt region of Western Australia in relation to salinity // *Hydrobiologia.* V. 543. Iss. 1. P. 1.
- Ramirez-Llodra E., Shank T.M., German C.R. 2007. Biodiversity and biogeography of hydrothermal vent species: thirty years of discovery and investigations // *Oceanography.* V. 20. № 1. P. 30.
- Sacco M., White N.E., Harrod C. et al. 2021. Salt to conserve: a review on the ecology and preservation of hypersaline ecosystems // *Biol. Rev.* V. 96. Iss. 6. P. 2828.
- Schram F.R., Koenemann S. 2021. Evolution and Phylogeny of Pancrustacea: A Story of Scientific Method. Oxford: Oxford Univ. Press.
- Sha Z., Wang Y. 2018. Phylogenetic position of Alvinocarididae (Crustacea: Decapoda: Caridea): New insights into the origin and evolutionary history of the hydrothermal vent alvinocarid shrimps // *Deep Sea Res. Part I Oceanogr. Res. Pap.* V. 141. P. 93.
- Shadrin N.V., Anufrieva E.V., Amat F., Eremin O.Y. 2015. Dormant stages of crustaceans as a mechanism of propagation in the extreme and unpredictable environment in the Crimean hypersaline lakes // *Chin. J. Oceanol. Limnol.* V. 33. № 33. P. 1362.
- Shadrin N.V., Belyakov V.P., Bazhova A.I., Anufrieva E.V. 2019. The role of salinity as an environmental filtering factor in the determination of the Diptera taxonomic composition in the Crimean waters // *Knowl. Manag. Aquat. Ecosyst.* № 420. Article no. 3 (7 p.).
- Timms B.V. 2009. Study of the saline lakes of the Esperance Hinterland, Western Australia, with special reference to the roles of acidity and episodicity // *Nat. Res. Environ.* Iss. V. 15. № 1. P. 215.
- Zhao W., He Z.H. 1999. Biological and ecological features of inland saline waters in North Hebei, China // *Int. J. Salt Lake Res.* V. 8. Iss. 3. P. 267.

Salinity as a Factor Limiting the Crustacean Potential Taxonomic Richness in the World's Hypersaline Water Ecosystems: a Review

E. V. Anufrieva^{1, 2, *} and N. V. Shadrin^{1, 2}

¹*Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas, Russian Academy of Sciences, Sevastopol, Russia*

²*Sevastopol State University, Sevastopol, Russia*

**e-mail: lena_anufrieva@mail.ru*

Crustaceans are one of the biosphere's most diverse and successful groups, also inhabiting various extreme habitats. Summing up our data and 203 literary sources, we analyzed how the degree of environmental extremeness can limit the potential taxonomic richness of crustaceans using the example of hypersaline waters. An analysis showed that, with an increase in salinity, the number of classes and orders of the Crustacea sub-type decreased linearly, while the number of genera and species decreased exponentially. It has been established that with an increase in environmental salinity, the contribution of Arthropoda species to the total species richness of animals in hypersaline waters increases from 49 to 100%, the gift of Crustacea species to the total species richness of Arthropoda increases from 66 to 78%, and the contribution of Branchiopoda to the species richness of Crustacea from 19 to 71%. In the Crimean hypersaline water bodies, in the range from 35 to 120 g/L, salinity is not the main factor determining the species richness and composition of the fauna, the combination of all other factors, primarily biotic ones, plays a more critical role. Only at higher values, salinity itself begins to play the role of a hard-environmental filter. Salinity growing above 35 g/L reduces the comfort of the environment for animals and filters out the pool of species that can exist in the ecosystem. In particular water bodies, the realization of this possibility depends not only on salinity but also on the existing biotic relationships and the entire set of abiotic factors.

Keywords: Crustacea, taxonomic richness, salinity, hypersaline waters, environmental filters