



УДК 574.5

АЛЬТЕРНАТИВНЫЕ УСТОЙЧИВЫЕ СОСТОЯНИЯ ОЗЕРНЫХ ЭКОСИСТЕМ И КРИТИЧЕСКИЕ СОЛЕНОСТИ: ЕСТЬ ЛИ ЖЕСТКАЯ СВЯЗЬ?

Н.В. Шадрин

Институт биологии южных морей Национальной академии наук Украины, ул. Нахимова 2, 99011 Севастополь, Украина; e-mail: snickolai@yandex.ru

РЕЗЮМЕ

Биологические/экологические системы всех уровней – от молекулярного до экосистемного, как правило, имеют не одно, а несколько устойчивых альтернативных состояний. Осознание этого – суть новой парадигмы в биологии и экологии взамен той, что рассматривает биологические/экологические системы как имеющие одну точку глобальной устойчивости, а все изменения системы – лишь флуктуации вокруг этой точки. Рассмотрены примеры этого для разных уровней организации. Основное внимание уделено альтернативным устойчивым состояниям экосистем гиперсоленых озер Крыма. С позиций множественности устойчивых состояний экосистем анализируется хорошо известная зависимость: «соленость – число видов». Показано наличие двух аспектов этой зависимости – число видов одного устойчивого состояния экосистемы и суммарное число видов всех реализуемых состояниях экосистемы при колебаниях солености.

Ключевые слова: альтернативные фенотипы, гиперсоленые озера, множественность устойчивых состояний, спящее биоразнообразие

ALTERNATIVE STABLE STATES OF LAKE ECOSYSTEMS AND CRITICAL SALINITIES: IS THERE A RIGID CONNECTION?

N. V. Shadrin

Institute of Biology of the Southern Seas of the National Academy of Sciences of Ukraine, Nakhimov Str. 2, 99011 Sevastopol, Ukraine; e-mail: snickolai@yandex.ru

ABSTRACT

The biological / ecological systems at all levels – from molecular to ecosystem, as a rule, have not one but several alternative stable states. Realization of this is the essence of a new paradigm in biology and ecology, instead of one that considers the biological / ecological systems as having one point of global stability, and all changes of the system – only the fluctuations around this point. Some examples of this at different levels of the organization are represented. The focus is on alternative stable states of ecosystems of the Crimean hypersaline lakes. The well-known dependence «salinity-number of species» was analyzed from the standpoint of a multiplicity of stable states of ecosystems. It is shown that there are two aspects of this relationship – the number of species of one state of the ecosystem and the total number of species of all ecosystem stable states, which realized with fluctuations of salinity.

Key words: alternative phenotypes, hypersaline lakes, multiplicity of stable states, sleeping biodiversity

ВВЕДЕНИЕ

Биологические/экологические системы всех уровней – от молекулярного до экосистемного, как и социальные системы, как правило, имеют

не одно, а несколько устойчивых альтернативных состояний (Scheffer et al., 2009). Это показано экспериментально, а также неизбежно следует и из общих положений теории диссипативных структур (Пригожин, Стенгерс, 2003) и синерге-

тики (Хакен, 2003). Осознание этого – суть новой парадигмы в биологии и экологии взамен той, что рассматривает биологические/экологические системы как имеющие одну точку глобальной устойчивости, а все изменения системы – лишь флуктуации вокруг этой точки (Шадрин, 2012). Путь к новой парадигме был тернист и долог; нельзя утверждать, что и сейчас она осознается и принимается всеми биологами/экологами, однако обсуждение этого не входит в задачи статьи.

Одним из первых шагов в биологии к осознанию множественности устойчивых состояний, вероятно, следует считать пионерские работы одесского биолога В. Шманкевича (Schmankewitsch, 1876), показавшего, что при разных соленостях развиваются различные морфологические формы жаброногого рачка. Несколько позже это было подтверждено блестящими работами ряда исследователей (Гаевская, 1914; Anikin, 1898). Среди широкого круга биологов более известными являются классические исследования Б.П. Уварова. В 1913–1923 гг. он обнаружил, что из яиц, отложенных *Locusta migratoria*, развивались особи, выглядявшие как типичные представители другого вида саранчи, как тогда считалось, *Locusta danica*, – но это не разные виды, а сильно различающиеся по внешнему облику разные формы одного вида – он назвал их «фазами» (Uvarov, 1923). К настоящему времени показано наличие альтернативных фенотипов у многих видов организмов, относящихся к различным крупным таксонам (Хлебович, 2009; Czesny et al., 2012 и др.).

К середине 40 гг. XX века понятие устойчивых альтернативных состояний клеток стало использоваться рядом крупных биологов, включая, например, нобелевского лауреата М. Дельбрюка (Уоддингтон, 1970). Выдающийся биолог-теоретик К. Уоддингтон (1947, 1970) в первой половине XX века сформулировал центральную для эпигенетики проблему следующим образом: как из одной зародышевой клетки, т.е. из единого генотипа, устойчиво образуется разнообразие клеток многоклеточных животных? Индивидуальное развитие организма он представил как каскад бифуркаций и выбор траекторий развития, или креодов. «Фенотип можно представить в виде ветвящейся системы траекторий, распространяющихся в фазовом пространстве вдоль временной оси» (Уоддингтон, 1970). К. Уоддингтон также предложил термин «креод» – устойчивая траектория инди-

видуального развития – реализации генотипа в фенотип. В генотипе есть возможность развития по нескольким креодам. Выбор одного из креодов зависит от всего набора факторов внешней среды, как абиотических, так и биотических.

В.В. Хлебович (2009), развивая идею дискретных адаптивных норм/фенотипических окон – альтернативных креодов развития, суммировал многочисленные данные, показывающие, как наличие или отсутствие в среде хищников влияет на «выбор» жертвой (при неизменном генотипе) креода развития. Это показано для широкого спектра организмов – от одноклеточных до рыб. Для дафний изучены и генетические регуляторные механизмы этого (Miyakawa et al., 2010). Способны влиять на выбор траекторий развития, в частности, и симбионты/паразиты (Gilbert, 2005).

Наличие альтернативных путей экспрессии генов, обеспечивающих реализацию альтернативных креодов развития, показано в настоящее время у многих групп организмов (Корочкин, 1999; Патрушев, 2000; Paez et al., 2011; Czesny et al., 2012). Точки бифуркации в процессе экспрессии того или иного гена/комплекса генов находятся на разных этапах экспрессии – альтернативный сплайсинг (Nilsen, Graveley, 2010), взаимодействие энхансера и инсулятора (Krivega, Dean, 2011) и др. Один из возможных механизмов эпигенетического контроля фенотипа основан на переключении режима функционирования бистабильных генетических сетей, способных поддерживать два альтернативных уровня экспрессии генов даже в одних и тех же условиях (Ступак, Е.Э., Ступак, И.В., 2010).

Первым упоминанием о возможности альтернативных состояний водных экосистем является, вероятно, работа Г.Г. Винберга (1928). Проведя двухлетние исследования Попова пруда, он констатировал, что его экосистема в 1926 г. была принципиально другой по сравнению с 1925 г. Позднее возможность альтернативных состояний сообществ/экосистем была показана на математических моделях (Lewontin, 1969), а в последние два десятилетия альтернативные состояния экосистем все чаще обнаруживают и в природе – для различных морских донных сообществ, коралловых рифов, лесов, пустынь и т.д. (Dent et al., 2002; Petraitis et al., 2009). Наиболее четко это прослежено для мелководных эвтрофных озер, где описаны и механизмы переключения из одного

состояния в другое (Scheffer, 2001; Jackson, 2003). Подобные переходы из одного состояния в другое характерны и для гиперсоленых озер Крыма (Шадрин, 2010).

Соленость может выступать важным фактором, определяющим выбор того или иного альтернативного креода развития в рамках одного генотипа, что показано для разных групп организмов (Бергер и др., 1970; Czesny et al., 2012 и др.). Прекрасный пример влияния солености на экспрессию генов и выбор траектории развития – *Artemia*, у которой морфологический облик и функциональное состояние довольно сильно меняются в зависимости от солености, при которой происходит развитие (Гаевская, 1914; Neira et al., 1978; Zhu et al., 2007).

При изменениях солености могут происходить переключения в плане не только смены креодов развития, но и использования разных механизмов энергообеспечения, осморегуляции, размножения, экспрессии генов и др. (Вахеванис et al., 1995; Oren, 2005; Alyabyev et al., 2007; etc.). О механизмах влияния солености на экспрессию генов и переключения метаболических путей прокариот уже известно довольно много (Ермилова, 2007). Для некоторых галотолерантных эвкариотных организмов, например, зеленой водоросли *Dunaliella salina* (Liska et al., 2004; Katz et al., 2007), *Artemia* (Zhu et al., 2007; MacRae, 2010), также показаны некоторые генетико-молекулярные механизмы этого.

Критические солености для развития особи можно понимать как точки переключения с одного креода развития на другой (онтогенетические) или с одного функционального состояния на другое (функциональные), однако с этой точки зрения вопрос все еще слабо изучен. Можно привести много примеров того, как соленость влияет на выбор из множества устойчивых состояний реализации генотипа и функционирования особей и популяций. Мы этого делать не будем, а перейдем к основной теме статьи – озерным экосистемам, а именно – к уникальным экосистемам гиперсоленых озер Крыма.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ГИПЕРСОЛЕННЫХ ОЗЕР КРЫМА

К настоящему времени описанию экосистем гиперсоленых озер Крыма посвящено достаточно

много работ (Загородняя и др., 2008; Шадрин, 2008, 2010; Балущкина и др., 2009; Павловская и др., 2009; Шадрин и др., 2010; Shadrin, 2009 и др.); не повторяя их, сделаем попытку кратко суммировать эти работы.

Гиперсоленые водоемы Крыма (общим количеством более 50) относятся к мелководным полимиксным водоемам, которые характеризуются высокой пространственно-временной изменчивостью, имеют ярко выраженные как структурные, так и функциональные особенности. Рассматривая видовую структуру сообществ этих водоемов, следует отметить следующие особенности:

1. Довольно высокое общее биологическое разнообразие, которое в каждый момент времени представлено довольно небольшим числом видов, находящихся в активном состоянии (реализованное биоразнообразие). «Спящее» биоразнообразие (покоящиеся стадии) – большинство видов – ожидает подходящего «окна» для своей реализации – перехода в активное состояние. В каждый момент в таких озерах реализуется не более 40% видов микроводорослей, инфузорий, животных.

2. Количество реализованных видов убывает с ростом солености водоемов.

3. По мере роста солености доля прокариотных организмов (зубактерий и архей) в суммарном реализованном биоразнообразии увеличивается, как и в общей численности и биомассе организмов.

Не менее выражены и функциональные особенности этих экосистем, начиная с процесса первичного продуцирования. Структура первичного продуцирования гиперсоленых водоемов сложна и изменчива. Если в случае «нормальных» (морских, пресноводных, солоноватоводных) экосистем мы можем считать, что основной энергетический вход в экосистему обеспечивают только оксигенные фототрофы, то для гиперсоленых водоемов такое допущение не всегда соответствует реальности. Энергетический вход в их экосистемы обеспечивают три группы фототрофов и большое разнообразие хемолитотрофов (Заварзин, 2003; Шлегель и др., 2005). В гиперсоленых водоемах реализуются три типа фототрофии, при которых используются три разных группы пигментов: 1) светозависимая протонная помпа с использованием бактериородопсина – галобактерии (археи). Механизм действует при самых высоких соленостях; 2) аноксигенный фотосинтез с использованием бактериохлорофиллов – зеленые бактерии,

пурпурные бактерии и гелиобактерии. При этом в качестве донора протонов используется не вода, а другие вещества (например, у пурпурных бактерий – сероводород, с выделением не кислорода, а серы); 3) кислородный фотосинтез с использованием хлорофиллов – цианобактерии, водоросли, цветковые растения. Кислородный фотосинтез дает в большинстве случаев основной вклад в первичную продукцию (ПП) и гиперсоленых озер.

Каждый из типов фотосинтеза имеет свои диапазоны различных факторов, в которых он эффективно работает. Диапазоны эти частично перекрываются, поэтому различные типы могут реализовываться одновременно. Например, нередко при достаточно высоких соленостях в озерах Крыма одновременно реализуются все три типа фототрофии. Кислородный и аноксигенный фотосинтезы по вкладу в первичную продукцию планктона озер могут быть равными. В матах зеленых нитчатых водорослей доля пурпурных бактерий обычно увеличивается от весны к осени. В отдельных озерах в некоторые годы пурпурные водоросли в матах начинают с середины лета доминировать, создавая основную долю ПП. В целом соотношение различных типов фототрофии при смене условий в озерах все еще очень плохо изучено. Проблема соотношения в энергетическом входе в экосистему различных первичных продуцентов – кислородного и аноксигенного фотосинтеза, хемосинтеза – в целом выходит далеко за пределы изучения гиперсоленых озер. В частности, известно, что в Черном море в переходной зоне интенсивно развиваются пурпурные бактерии, а в сипах – литотрофные хемосинтетики. Рассматривая роль аноксигенного фотосинтеза в водоемах, следует помнить, что для его протекания необходимая минимальная интенсивность света примерно в 4 раза меньше, чем для кислородного. Вклад бактериородопсиновой помпы в общую ПП количественно в озерах не оценен, но галобактерии при высоких соленостях массово развиваются, их доля увеличивается с ростом солености. Высокие концентрации бактериородопсина придают воде розовато-сливовый цвет, а возле озер в это время ощущается явственный фиалковый запах, что, например, характерно летом в отдельные годы для Кояшского озера (Керченский п-ов). В это время в воде под микроскопом нередко наблюдаются только кристаллоподобные квадратные клетки *Haloquadratum walsbyi* (Halobacteriales).

Использование ПП гетеротрофными организмами также имеет свои особенности. Приспособление к гиперсоленным условиям требует значительного синтеза специфических веществ, так называемых *совместимых веществ* (осмолитов) (Заварзин, 2003; Grant, 2004). Значительную долю в ПП составляют глицерол, бетаины и другие органические осмолиты, предохраняющие клетки от осмотического стресса при высокой солености и высыхании. С увеличением солености увеличивается доля ПП, выделяемой в виде экзополисахаридов, которая может достигать более 70% всех синтезируемых углеводов, а в пресных и морских водах в виде экзометаболитов выделяется не более 5–10% ПП. Это ведет к тому, что большая часть продукции может потребляться при высоких соленостях только осмотротрофными гетеротрофами. Здесь следует сделать оговорку, что термин осмотротрофия не совсем корректен (на что автору указал В.Я. Бергер), т.к. «*осмотротрофия (осмотротрофность) – поглощение питательных веществ непосредственно через плазматическую мембрану (по осмотическому градиенту)*». На самом же деле процесс поглощения растворенных органических веществ не является чисто пассивным, в нем участвуют процессы активного переноса. Большая доля экзометаболитов в общей ПП обуславливает специфику гетеротрофного звена в экосистемах гиперсоленых водоемов: основная доля ПП гетеротрофами используется через осмотротрофные трофические цепи, а не через фаготрофные, как в пресноводных или морских водоемах. Следует также отметить, что по сравнению с пресноводными озерами и морями в донных осадках гиперсоленых водоемов захоранивается очень большая доля ПП – до 95%.

АЛЬТЕРНАТИВНЫЕ УСТОЙЧИВЫЕ СОСТОЯНИЯ ЭКОСИСТЕМ ОЗЕР

В мелководных соленых озерах Крыма соленость изменяется в очень широких пределах. В некоторых озерах за период наших наблюдений (2000–2011) она менялась от 15 до 410‰ (Шадрин, 2008). Наблюдения показывают, что экосистемы гиперсоленых озер имеют несколько точек устойчивости с различающейся видовой и функциональной структурой (Шадрин, 2010). Сравнивая одно и то же озеро в разные годы, нельзя не удивиться тому, насколько оно меня-

ется, насколько изменчива в нем биотическая структура! При этом неизбежно встает вопрос: на основании каких характеристик можно выделять дискретные альтернативные устойчивые состояния экосистем? Очевидно, что вопрос выделения дискретных альтернативных устойчивых состояний озерных экосистем может решаться с использованием различных подходов. На взгляд автора, целесообразней всего выделять альтернативные состояния на основе различий в структуре энергетического входа в экосистему. Всего, используя этот подход, можно выделить до 10–12 наблюдавшихся альтернативных устойчивых состояний экосистем.

Ведущими в формировании ПП могут быть совершенно разные сообщества. Можно выделить следующие основные устойчивые фототрофные группировки, которые реализуются в разные годы в один и тот же сезон, часто при одинаковых режимах солености и температуры: 1) фитопланктон при разных пропорциях оксигенных и аноксигенных фототрофов; 2) фитопланктон с доминированием галобактерий (архей); 3) плавучие маты зеленых нитчатых водорослей; 4) заросли цветкового растения рупии, часто с обростом зеленых нитчатых водорослей; 5) донные альгобактериальные биопленки; 6) донные маты с преобладанием пурпурных бактерий.

Наблюдая в экосистеме переключения с одного типа энергетического входа на другой при изменениях солености, легко сделать вывод, что соленость – единственный фактор, определяющий эти переключения. Критические солености, при которых происходят эти переключения, являются точками невозврата (ТР – tipping point) (Шадрин, 2012). Переходя через них, озерная экосистема не может не перескочить в новое альтернативное состояние, но то состояние, в которое может перескочить система, однозначно не задано, система может «выбрать» одно из возможных. В тоже время нельзя указать точное значение критической солености, разделяющей два разных альтернативных состояния. Эти два момента обусловлены следующим:

1. Значение ТР (для солености) зависит от направления, в котором изменяется соленость, – убывание или возрастание. Наблюдается подобие петли гистерезиса, т. е. можно сказать, что экосистема в некотором смысле имеет память. Одним из элементов этой памяти является «спящее»

биоразнообразие – покоящиеся стадии различных организмов, которые имеются у большинства видов – обитателей гиперсоленых водоемов.

2. Сообщество может переключаться не во все другие альтернативные состояния, а только в подготовленные предыдущим функционированием (например, переключение в состояние матов с доминированием пурпурных бактерий возможно только после накопления достаточной массы нитчатых зеленых водорослей).

3. Переключения в целом детерминируются многофакторным воздействием; действие других факторов (не солености) может модифицировать отклик сообщества на изменение солености.

4. Нет строгой детерминированности переключения в одно конкретное состояние и из-за факторов, чисто случайных по отношению к отклику сообщества на изменение солености (например, ветровое воздействие может способствовать выходу из донных осадков, взбаламучивая их, цист тех или иных видов, или же обеспечивать занос разных видов с аэропланктоном).

Многолетние исследования Бакальского озера показали, что от направления преобладающих летних ветров зависят условия протекания процессов у дна и в донных осадках (Загородняя и др., 2008). При одних ветрах условия будут окислительные, а при других – восстановительные, что обуславливает и слоистость донных осадков – чередование черных и серых слоев. Таким образом, донные осадки могут рассматриваться как архив записей о переключении функционирования озерных экосистем из одного альтернативного состояния в другое. Строгой периодичности в чередовании черных и серых полос в осадках не наблюдается.

В целом, исходя из вышесказанного, можно, вероятно, заключить, что переходы из одного квазиустойчивого состояния в другое в определенной степени случайны. Соленость определяет границы возможного, но не определяет однозначно выбор реализуемого состояния. Взаимодействие различных биотических и абиотических факторов обуславливает конкретный «выбор» состояния экосистемой. Не определяет однозначно соленость и существование в озерах отдельных видов. Например, жаброногий рачок артемия встречается в водоемах в отсутствие других животных при соленостях от 10 до 350‰, однако, когда массово присутствуют другие жи-

вотные, он обитает лишь при соленостях выше 60–130‰ (Шадрин, Ануфриева, 2012; Sultana et al., 2011).

СОЛЕННОСТЬ И ЧИСЛО ВИДОВ: АЛЬТЕРНАТИВНЫЙ ВЗГЛЯД

Хорошо известна зависимость Ремане – Хлебовича – Кинне «соленость – число видов» (Хлебович, 1974), однако встает вопрос: закономерность какого уровня она отображает – физиологического, экологического, биогеографического? Не вдаваясь в глубокий анализ вопроса, отметим, что в изученных нами водоемах вся биота представлена в двух состояниях – активном и «спящем». В каждом из состояний экосистемы активна меньшая часть общего биоразнообразия – до 30–40% (Шадрин, 2010). Отсюда следует вывод, что, рассматривая эту зависимость на экосистемном, а тем более биогеографическом уровнях, нельзя использовать значения средней солености или солености на данный момент, равно как нельзя брать во внимание только активное биоразнообразие. Анализируя зависимость, необходимо четко представлять, с чем мы имеем дело в каждом конкретном случае, – с видовым разнообразием одного конкретного альтернативного состояния экосистемы или же с суммой разнообразий всех устойчивых состояний экосистемы.

Для иллюстрации этого рассмотрим гипотетический пример, близкий к реальности: сравним два озера, у которых средняя соленость равна 35‰, но у одного она колеблется в пределах 30–40‰, а у другого – 15–250‰. Обобщая результаты наших исследований, можно примерно определить видовое разнообразие эвкариотных организмов в обоих случаях. В первом случае будет, скорей всего, наблюдаться одно устойчивое состояние с разнообразием около 100 видов, во втором – разнообразие отдельного устойчивого состояния будет колебаться в пределах 10–90 видов, при этом 5–10 альтернативных устойчивых состояний будет реализовываться с суммарным разнообразием 250–350 видов.

Рассмотрим также реальный пример (Павловская и др., 2009): в Херсонесском озере, расположенном возле Севастополя, за 2 года изучения всего отмечены 24 вида планктонных аэробных инфузорий (в анаэробных условиях под плавающими матами инфузории массово развивались, но

мы не смогли их идентифицировать), а в каждом периоде изучения – лишь 2–8 видов. Соленость в озере в этот период изменялась от 30 до 200‰.

Оба примера демонстрируют важность вопроса, сформулированного выше, для любых исследований, связанных с анализом зависимости числа видов от солености.

Вероятно, новый этап в развитии понимания взаимосвязи числа видов и солености на экосистемном и биогеографическом уровне связан с учетом, как минимум, трех моментов: 1) учет множественности альтернативных состояний экосистем; 2) использованием при анализе зависимости не только средних соленостей, но и характеристик их изменчивости – диапазона и характера изменчивости; 3) учет степени пространственной гетерогенности (по солености) экосистемы/рассматриваемой акватории.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Множественность устойчивых альтернативных состояний биологических/экологических систем – неопровержимый факт, и с ним нельзя не считаться ни в теоретических изысканиях, ни в менеджменте окружающей среды – стратегии и тактике выживания человечества в меняющемся мире. Учитывая общее биоразнообразие, нельзя игнорировать «спящую» его часть – спящие гены и спящие виды. С позиций множественности устойчивых состояний экосистем зависимость «соленость – число видов» имеет два аспекта: число видов одного устойчивого состояния экосистемы и суммарное число видов всех реализуемых состояний экосистемы при колебаниях солености. Гиперсоленые озера с широким диапазоном изменений солености – прекрасный экспериментальный полигон для изучения причин и механизмов переключения в реализации различных альтернативных устойчивых состояний экологических/биологических систем.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарен всем, кто многие годы изучает с ним уникальные озера Крыма, в первую очередь – О.Ю. Еремину и, конечно, – В.В. Хлебовичу за многолетнюю дружбу и создание повода для написания данной статьи.

ЛИТЕРАТУРА

- Балушкина Е.В., Голубков, С.М., Голубков М.С., Литвинчук Л.Ф. и Шадрин Н.В. 2009. Влияние абиотических и биотических факторов на структурно-функциональную организацию экосистем соленых озер Крыма. *Журн. общ. биол.*, 70(6): 504–514.
- Бергер В.Я., Луканин В.В. и Хлебович В.В. 1970. Действие актиномицина D на способность личинок *Aurelia aurita* и *Ephera vineta* к акклимации при изменении солености среды. *Журн. эволюц. биохимии и физиол.*, 6: 636–638.
- Винберг Г.Г. 1928. Планктонологические и физико-химические исследования Попова пруда. // С.Н. Скадовский (ред.) Применение методов физической химии к изучению биологии пресных вод. Москва: Ин-т народного здравоохранения, с. 352–364.
- Гаевская Н. 1914. Изменчивость у *Artemia Salina*, Известия Императорской Академии Наук, VI серия, 8(16): 1158–1159.
- Ермилова Е.В. 2007. Молекулярные аспекты адаптации прокариот. С.-Петербургского университета, Санкт-Петербург: СПбГУ, 298 с.
- Заварзин Г.А. 2003. Лекции по природоведческой микробиологии. Москва: Наука, 348 с.
- Загородняя Ю.А., Батогова Е.А. и Шадрин Н.В. 2008. Многолетние трансформации планктона в гипергалинном Бакальском озере (Крым) при колебаниях солености. *Морск. экол. журн.*, 7(4): 41–50.
- Корочкин Л.И. 1999. Введение в генетику развития. Москва: Наука, 254 с.
- Павловская Т.М., Празукин А.В. и Шадрин Н.В. 2009. Сезонные явления в сообществе инфузорий гиперсоленого озера Херсонесское (Крым). *Морск. экол. журн.*, 8(2): 53–63.
- Патрушев Л.И. 2000. Экспрессия генов. Москва: Наука, 830 с.
- Пригожин И. и Стенгерс И. 2003. Порядок из хаоса. Новый диалог человека с природой. Москва: Едиториал УРСС, 312 с.
- Ступак Е.Э. и Ступак И.В. 2010. Переключение фенотипов клеток *Escherichia coli*, содержащих циклические дигенные системы с отрицательными обратными связями, при изменении условий культивирования. *Генетика*, 46(5): 610–615.
- Уоддингтон К. 1947. Организаторы и гены. Москва: Иностран. лит-ра, 240 с.
- Уоддингтон К.Х. 1970. Основные биологические концепции. // К.Х. Уоддингтон (ред.) На пути к теоретической биологии. I. Прологомены. Москва: Мир, с. 11–38.
- Хакен Г. 2003. Тайны природы. Синергетика: учение о взаимодействии. Москва–Ижевск, Ин-т комп. иссл., 320 с.
- Хлебович В.В. 1974. Критическая соленость биологических процессов. Ленинград: Наука, 236 с.
- Хлебович В.В. 2009. Дискретные адаптивные нормы: механизмы и роль в эволюции. // А.Ф. Алимов и С.Д. Степаньянц (ред.) Вид и видообразование. Анализ новых взглядов и тенденций. *Труды Зоологического института РАН. Приложение 1*: с. 219–231.
- Шадрин Н.В. 2008. Гиперсоленые озера Крыма: общие особенности. В кн.: Ю.Н. Токарев, З.З. Финенко и Н.В. Шадрин (ред.) Микроводоросли Черного моря: проблемы сохранения биоразнообразия и биотехнологического использования. Севастополь: Экокси-гидрофизика, с. 85–93.
- Шадрин Н.В. 2010. Особенности экосистем гиперсоленых озер Крыма и новая экосистемная парадигма. *Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету ім. Володимира Гнатюка*. Серія: Біологія, 4(45): 102–106.
- Шадрин Н.В. 2012. Динамика экосистем и эволюция: множественность устойчивых состояний и точки опрокидывания / невозврата. Необходимость нового понимания. *Морской экол. журн.*, 11(2), в печати.
- Шадрин Н.В., Загородняя Ю.А. и Батогова Е.А. 2010. Биоразнообразие гиперсоленых озер Крыма: проблемы изучения, сохранения и перспективы использования. // Труды Международной научно-практической конференции «Биоразнообразие и устойчивое развитие» (Крым, Симферополь, 19–22 мая 2010 г.). Симферополь: 178–181.
- Шлегель Г., Ленгелер Й. и Древис Г. (Ред.) 2005. Современная микробиология. Прокариоты. Том 1 Москва: Мир, 656 с.
- Alyabyev, A.Ju., Loseva N.L., Gordon, L.Kh., Andreyeva, I.N., Rachimova G.G., Tribunskih V.I., Ponomareva A.A. and Kemp R.B. 2007. The effect of changes in salinity on the energy yielding processes of *Chlorella vulgaris* and *Dunaliella maritima* cells. *Thermochimica Acta*, 458: 65–70.
- Anikin W.P. 1898. Einige biologische Beobachtungen über die Crustacean der Gattung *Artemia*. *Zool. Zbl.*, 6: 757–760.
- Baxevanis A.D., El-Bermawi N., Abatzopoulos T.J. and Sorgeloos P. 1995. International study on *Artemia* XLIX. Salinity effects on survival, maturity, growth, biometrics, reproductive and lifespan characteristics of a bisexual and a parthenogenetic population of *Artemia*. *Hydrobiologia*, 302(3): 215–227.
- Czesny S., Epifanio J. and Michalak P. 2012. Genetic Divergence between Freshwater and Marine Morphs of Alewife (*Alosa pseudoharengus*): A 'Next-Generation' Sequencing Analysis. *PLoS ONE*, 7(3): 31803. doi:10.1371/journal.pone.0031803
- Dent C.L., Cumming G.S. and Carpenter S.R. 2002. Multiple states in river lake ecosystems. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 357(1421): 635–645.

- Gilbert S.F. 2005.** Mechanisms for the environmental regulation of gene expression: Ecological aspects of animal development; *J. Biosci.*, **30**: 65–74.
- Grant W.D. 2004.** Life at low water activity. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, **359**: 1249–1267.
- Heipa J., Moensa L. and Kondo M. 1978.** Effect of concentrations of salt and oxygen on the synthesis of extracellular hemoglobins during development of *Artemia salina*. *Developmental Biology*, **63**(1): 247–251.
- Jackson L. 2003.** Macrophyte-dominated and turbid states of shallow lakes: Evidence from Alberta lakes. *Ecosystems*, **6**: 213–223.
- Katz A., Waridel P., Shevchenko A. and Pick U. 2007.** Salt-induced Changes in the Plasma Membrane Proteome of the Halotolerant Alga *Dunaliella salina* as Revealed by Blue Native Gel Electrophoresis and Nano-LC-MS/MS Analysis. *Molecular & Cellular Proteomics*, **6**: 1459–1472.
- Krivega I. and Dean A. 2011.** Enhancer and promoter interactions—long distance calls. *Current Opinion in Genetics and Development*, **22**: 1–7.
- Lewontin R.C. 1969.** Meaning of stability. In: O.M. Woodwell and H.H. Smith (Eds.) *Diversity and stability in ecological systems* (Brookhaven Symposia in Biology, № 22). Brookhaven Laboratory, New York: P. 13–24.
- Liska A.J., Shevchenko A., Pick U. and Katz A. 2004.** Enhanced photosynthesis and redox energy production contribute to salinity tolerance in *Dunaliella* as revealed by homology-based proteomics. *Plant Physiol.*, **136**: 2806–2817.
- MacRae T.H. 2010.** Gene expression, metabolic regulation and stress tolerance during diapause. *Cellular and Molecular Life Sciences*, **67** (14): 2405–2424.
- Miyakawa H., Imai M., Sugimoto N., Ishikawa Y., Ishikawa A., Ishigaki H., Okada Y., Miyazaki S., Koshikawa S., Cornette R. and Miura T. 2010.** Gene up-regulation in response to predator kairomones in the water flea, *Daphnia pulex*. *BMC Developmental Biology*, **10**:45 doi:10.1186/1471-213X-10-45
- Nilsen T.W. and Graveley B.R. 2010.** Expansion of the eukaryotic proteome by alternative splicing. *Nature*, **463**: 457–463.
- Oren A. 2005.** A hundred years of *Dunaliella* research: 1905–2005. *Saline Systems*, **1**(2): <http://www.saline-systems.org/content/1/1/2>
- Paez D.J., Brisson-Bonenfant C., Rossignol O., Guderley H.E., Bernatchez L. and Dodson J.J. 2011.** Alternative developmental pathways and the propensity to migrate: a case study in the Atlantic salmon. *J. Evol. Biology*, **24**: 245–255.
- Petraitis P.S., Methratta E.T. and Rhile E.C. 2009.** Experimental confirmation of multiple community states in marine ecosystems. *Oecologia*, **161**(1): 139–48.
- Scheffer M. 2001.** Alternative attractors of shallow lakes. *The Scientific World*, **1**: 254–263.
- Scheffer M., Bascompte J. and Brock W.A. 2009.** Early-warning signals for critical transitions// *Nature*, **461**: 53–59.
- Schmankewitsch M.W.J. 1876.** On the relations of *Artemia salina* and *Artemia Mühlhausenii*, and on the genus *Branchipus*. *J. Natural History, seria. 4*, **17**(99): 256–258.
- Shadrin N.V. 2009.** The Crimean hypersaline lakes: towards development of scientific basis of integrated sustainable management. 13th World Lake Conference, Wuhan (China): <http://www.ilec.or.jp/eg/wlc/wlc13/wlc13papers1.html>; http://wldb.ilec.or.jp/data/ilec/WLC13_Papers/S12/s12-1.pdf
- Shadrin N.V. and Anufrieva E.V. 2012.** Notes on the biogeography of *Artemia* in Russia. *Int. J. Artemia Biology*, **2**(1), in press.
- Sultana R., Kazmi Q.B., Nasir M., Amir F., Ali W. and Shadrin N.V. 2011.** *Indomysis annandalei* W. Tattersall, 1914 (Mysidacea: Mysidae) from Pakistan coastal waters – eurythermal and euryhaline opossum shrimp. *Marine Ecological J.* **10**(3): 57–66.
- Uvarov B.P. 1923.** Notes on Locusts of Economic Importance, with some new Data on the Periodicity of Locust Invasion. *Bulletin of Entomological Res.*, **14**: 31–39.
- Zhu X.-J.; Feng C.-Z.; Dai Z.-M.; Zhang R.-C. and Yang W.-J. 2007.** AMPK alpha subunit gene characterization in *Artemia* and expression during development and in response to stress. *Stress*, **10**(1): 53–63.