

Morphological and genetic features of crustaceans *Artemia parthenogenetica* and *A. tibetiana* (Crustacea, Anostraca) in different-type hypersaline lakes in the south of Western Siberia

Bezmaternykh D.M.*^{ORCID}, Vesnina L.V.^{ORCID}, Lassyi M.V.^{ORCID}, Vesnin Yu.A.^{ORCID}, Ryabova K.K.^{ORCID}

Institute for Water and Environmental Problems, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 1, Molodezhnaya St., Barnaul, 656038, Russia

ABSTRACT. We studied modern morphological features of parthenogenetic and bisexual *Artemia* populations from 10 different-type hypersaline lakes in the south of Western Siberia (Altai Krai). DNA barcoding of these populations revealed two *Artemia* species: *Artemia parthenogenetica* Barigozzi, 1974 and *A. tibetiana* (Abatzopoulos et al., 1998). The studies were conducted monthly from July to September 2025. Principal component analysis indicated differences in the hydrochemical composition of brine (water) of lakes inhabited by parthenogenetic and bisexual *Artemia* populations. Comparative analysis of morphological features suggested that females of *A. parthenogenetica* and *A. tibetiana* significantly differed in mean values (14 of 16 traits). Cluster analysis of 12 plastic and 4 meristic characters of *A. parthenogenetica* females demonstrated splitting of its population into three groups with different structural features of the furca: length (*fl*), number (*sf*), and length of setae (*sl*). The Spearman correlation index establishes significant statistical correlations between the morphological features of *A. parthenogenetica* and *A. tibetiana* and main environmental factors, i.e. salinity and water temperature.

Keywords: Altai Krai, salt lakes, branchiopods, populations, morphometric characteristics, salinity, environmental factors, DNA barcoding

For citation: Bezmaternykh D.M., Vesnina L.V., Lassyi M.V., Vesnin Yu.A., Ryabova K.K. Morphological and genetic features of crustaceans *Artemia parthenogenetica* and *A. tibetiana* (Crustacea, Anostraca) in different-type hypersaline lakes in the south of Western Siberia // Limnology and Freshwater Biology. 2026. - № 2. - P. 103-129. DOI: 10.31951/2658-3518-2026-A-2-103

1. Introduction

Artemia populations are found in natural and artificial salt waterbodies of tropical, subtropical, and temperate climate zones (Persoone and Sorgeloos, 1980). New habitats of this crustacean are discovered annually. However, some previously described populations of crustaceans have disappeared because of significantly increasing/decreasing water salinity (Vanhaecke et al., 1987; Triantaphyllidis et al., 1994; Van Stappen, 2002). Physiological adaptations of branchiopods to high salinity provide an effective ecological protection from predators due to much better osmoregulation, as well as the ability to synthesize respiratory pigments under low oxygen concentrations in water and to produce diapausing cysts under adverse environmental conditions (Vanhaecke et al., 1987; Van Stappen et al., 2024).

Widespread distribution of *Artemia* in isolated habitats characterized by varying ecological conditions led to the existence of numerous geographically separated and genetically distinct populations of a single species (Triantaphyllidis et al., 1994). In particular, the presence of parthenogenetic *Artemia* populations with diploid (2n), triploid (3n), tetraploid (4n) and pentaploid (5n) sets of chromosomes resulted in significant genotypic and phenotypic diversity. Some of these characteristics (nutritional value of cysts and nauplii) are subject to inter-seasonal and inter-annual variability. Other traits (cyst diameter, growth rate, and resistance to high temperatures) are relatively constant, indicating long-term adaptation to the specific living conditions of *Artemia* (Triantaphyllidis et al., 1994; Van Stappen, 2002).

Currently, the genus *Artemia* Leach, 1819 includes the following species distributed in Eurasia (Pilla and

*Corresponding author. E-mail address: bezmater@iwep.ru (D.M. Bezmaternykh)

Received: January 14, 2026;

Accepted after revised: April 07, 2026;

Available online: April 24, 2026

© Author(s) 2026. This work is distributed under the Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License.



Beardmore, 1994; Beardmore et al., 1994; Browne and Bowen, 1991; Sainz-Escudero et al., 2021): *A. salina* (Linnaeus, 1758): Lymington, England (now extinct), the Mediterranean (formerly *A. tunisiana* (Bowen and Sterling, 1978); *A. urmiana* (Gunther, 1990): Iran (Lake Urmia), the Crimea; *A. sinica* (Cai, 1989): central and eastern China; *A. tibetiana* (Abatzopoulos et al., 1998): Lake Lagkor Ko, Tibet, China; *A. sorgeloosi* (Asem et al., 2023): Haiyan Lake, Tibet, China; and *Artemia amati* (Asem et al., 2023): Kazakhstan. Numerous parthenogenetic populations of *Artemia* found in Europe, Africa, Asia, and Australia are usually grouped under the species name *A. parthenogenetica* (Barigozzi, 1974; Bowen and Sterling, 1978).

The aim of the work was to study the modern morphological and genetic characteristics of parthenogenetic and bisexual populations in different-type hypersaline lakes in the south of Western Siberia.

2. Materials and methods

The study involved 1,021 *Artemia* specimens from 10 different-type hypersaline lakes in the south of Western Siberia (Fig. 1). Sampling for morphometric analysis was conducted monthly from July to September 2025 according to the generally accepted methods and recommendations (Manual..., 1992). Samples were collected manually using a hydrobiological net. The material was fixed in 4% formalin. Samples were processed in a Petri dish under an MBS-10 binocular microscope equipped with an ocular-micrometer. A total of 720

female adult crustaceans (561 specimens of *A. parthenogenetica* and 159 specimens of *A. tibetiana*), including 301 males of *A. tibetiana*, were measured. During sampling in the lakes with parthenogenetic *Artemia* populations, males were recorded only sporadically, which is insufficient for statistical analysis.

Brine temperature was measured using a hydrological thermometer in the surface layer (at a depth of at least 0.2 m), and brine salinity—by an optical device, a portable ATAGO refractometer (Kenco Instruments Co., USA), in the surface layer (at a depth of at least 0.2 m). Water samples for hydrochemical analysis— anions and cations (CO_3^{2-} , HCO_3^- , Cl^- , SO_4^{2-} , Ca^{2+} , Mg^{2+} , and $\text{Na}^+ + \text{K}^+$)—were collected by standard methods (Manual..., 2009; 2012) from the surface water layer (1.5 L in plastic containers). Hydrochemical samples were processed in the Laboratory of Biogeochemistry at Institute for Water and Environmental Problems, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences (IWEP SB RAS).

Based on the analysis of images from the “Resurs-P No. 4” and “Resurs-P No. 5” satellites, the water surface areas of the study hypersaline lakes were estimated for the period from April to October 2025. Images were taken in cloudless weather (cloud level <10%). For analysis, we employed the open-source Roscosmos Geoportal (URL: <https://gptl.ru/>), while, for depth measurements, we used a hydrological sounding. Some results of measurements and chemical analysis are given in Table 1.

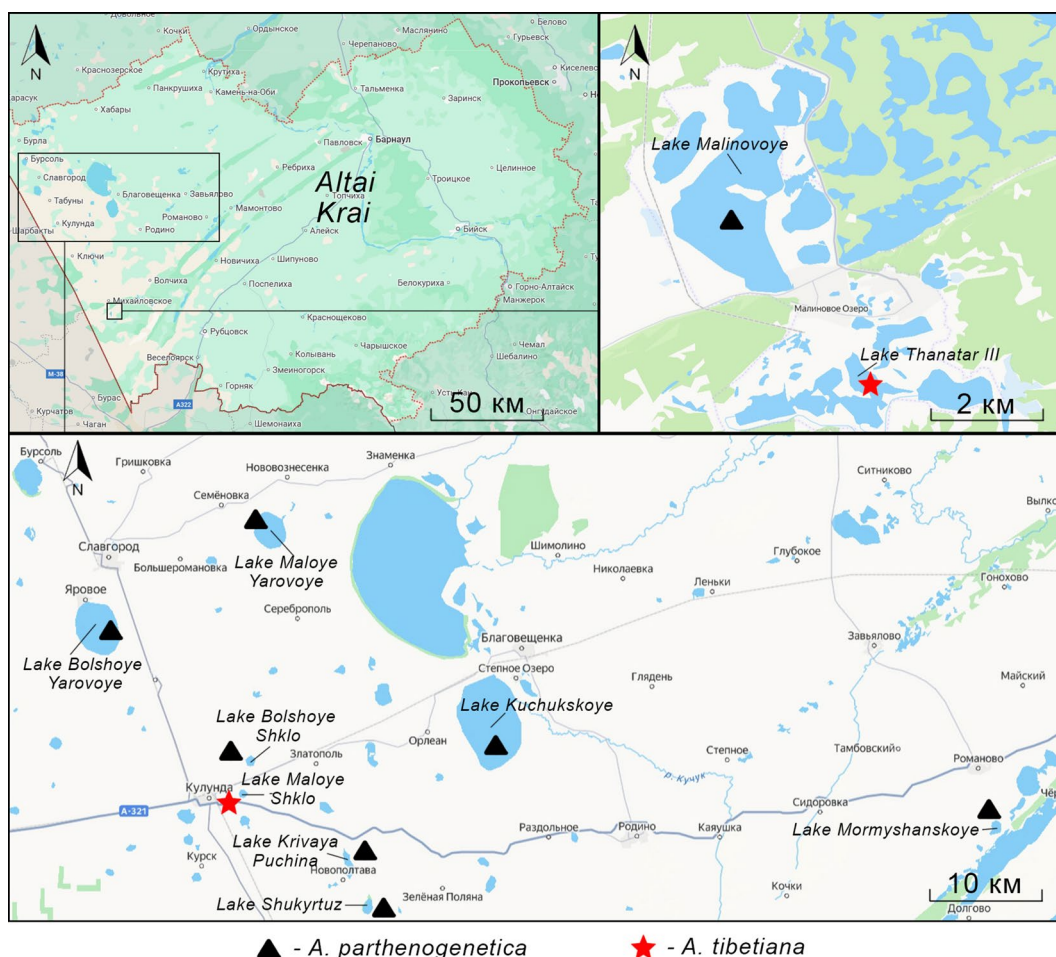


Fig.1. Study lakes and distribution of parthenogenetic and bisexual populations of *Artemia* in the south of Western Siberia.

Table 1. Main study characteristics of hypersaline lakes in the south of Western Siberia in 2025.

Lake	Geographic coordinates	Area (min–max), km ²	Maximum depth (lim), m	Salinity (min–max), g/L
Bolshoye Shklo	52°37'53" N 79°04'02" E	3.4–3.6	1.8–2.0	65.7–91.3
Bolshoye Yarovoye	52°52'09" N 78°36'53" E	73.0–74.2	7.3–10.5	140.0–160.0
Krivaya Puchina	52°26'33" N 79°21'31" E	6.2–7.4	0.4–0.5	101.2–150.0
Kuchukskoye	52°42'06" N 79°46'40" E	174.6–175.7	2.4–2.9	210.9–250.0
Malinovoye	51°42'10" N 79°44'49" E	9.3–11.1	1.5–1.7	160.0–188.2
Maloye Shklo	52°34'20" N 79°02'47" E	2.1–2.5	1.1–1.3	45.9–140.0
Maloye Yarovoye	53°02'39" N 79°07'37" E	36.4–37.1	4.0–4.9	150.0–180.0
Mormyshanskoye	52°30'39" N 81°16'25" E	5.9–7.9	0.9–1.2	150.0–220.0
Thanatar III	51°39'18" N 79°47' 39" E	0.8–1.0	1.6–1.9	100.0–161.6
Shukyrtuz	52°22'06" N 79°24'54" E	5.2–5.5	0.7–0.9	177.6–220.0

For morphometric analysis, **plastic** characters were measured in adult females and males of *Artemia* (Fig. 2): *tl*–total body length, *al*–abdomen length, *aw*–abdomen width, *de*–distance between eyes, *ed*–eye diameter, *la*–first antenna length, *hw*–head width, *cl*–cephalothorax length, *fl*–length of furcal branch, *sl*–length of setae on furca; in males: *ml*–second antenna length, *mw*–second antenna width, as well as **meristic** characters: *sf*–number of setae on furca, ratio of cephalothorax to abdomen length (*cl/al*), ratio of abdomen to body length (*al/tl*), and ratio of furca to abdomen length (*fl/al*) (Vesnina and Vasilyeva, 2019).

Species identification of *Artemia* was implemented through DNA barcoding. The material for DNA identification was fixed in 96% ethyl alcohol and analyzed at

the Department of Biotechnology of the South Siberian Botanical Garden of Altai State University. Sequencing of 30 samples was performed in two to four replicates for each lake. Total DNA from the sample was isolated using the Diamond DNA Plant kit (Altaibiotech LLC, Russia) according to the manufacturer's protocol. For species identification in the samples, a fragment of the mtDNA COI gene was amplified using polymerase chain reaction (PCR) and primer pairs–forward LCO-1490 (GGTCAACAAATCATAAAGATATTGG) and reverse HCO-2198 (TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA) (Folmer et al., 1994). PCR was conducted in a 50 µL reaction mixture with the commercial BioMaster HS-TaqPCR-Color (2×) amplification kit (Biolabmix, Russia) in the following composition per sample: 25 µL

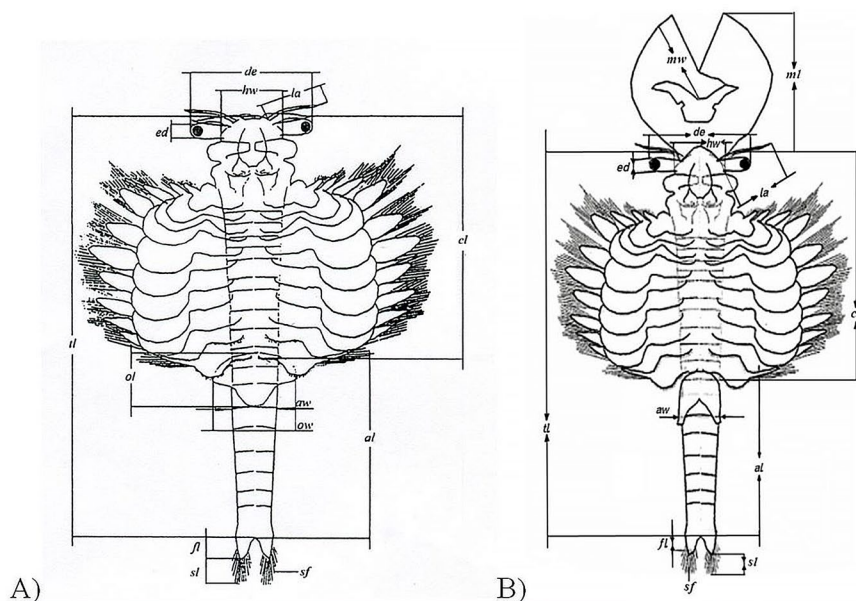


Fig.2. Scheme of morphometric measurements in *Artemia* females (A) and males (B). (Vesnina and Vasilyeva, 2019): *tl*–total body length, *al*–abdomen length, *aw*–abdomen width, *de*–distance between eyes, *ed*–eye diameter, *la*–length of the first antenna, *hw*–head width, *cl*–cephalothorax length, *fl*–length of furcal branch, *sf*–number of setae on furca, *sl*–length of setae on furca; *ml*–length of the second antenna, *mw*–width of the second antenna.

of ready-made PCR mixture (Biolabmix, Novosibirsk), 21 μL of $\text{d}_2\text{H}_2\text{O}$, 1 μL of 10 μM of the corresponding primers, 2 μL of DNA.

Amplification was carried out in a MyCycler thermocycler (Bio-Rad, USA) using the following cycles: an initial denaturation cycle at 94°C for 60 sec, followed by 35 cycles at 94°C for 30 sec, primer annealing at 45°C for 90 sec, extension at 72°C for 60 sec, and final extension at 72°C for 300 sec (Lobo et al., 2013).

Amplification products were separated on a 1.3% agarose gel in a horizontal electrophoresis chamber in TAE-buffer at 220 V using ethidium bromide, and their visualization was performed under transmitted UV light using the Gel Doc XR gel documentation system (Bio-Rad, USA). To determine the length of amplified fragments, we used DNA markers (Biolabmix, Novosibirsk).

MAXLIFE Magnet DNA magnetic particles (MBM-Diagnostics, Russia) were used for purification of PCR-products before sequencing with an ABI Prism 3130xl automated sequencer in accordance with the manufacturer's protocol. Final sequences were analyzed via the MEGA 11 program (Tamura et al., 2021).

To visualize the similarity of the nucleotide sequences of the mtDNA COI gene fragment in the studied samples, we constructed a dendrogram with all sequences of the species *A. parthenogenetica* and *A. tibetiana*, which was published in the GenBank database, NCBI (National Center for Biotechnology Information). Duplicate haplogroups were removed from the dendrogram. Sequences of closely related species, *A. urmiana*, served as an outgroup. Sequences were aligned by the MUSCLE algorithm (Edgar, 2004) implemented in the MEGA X program (Kumar et al., 2018). For selecting the nucleotide substitution model and constructing the dendrogram, the IQ-TREE web server with a bootstrap

parameter value of 10,000 was employed. The dendrogram construction strategy was Maximum Likelihood (ML).

For statistical processing of the obtained data, we applied MS Excel 2013 and PAST 4 (Hammer et al., 2001) software packages, including such methods as Kruskal-Wallis test (*H*), Spearman's rank correlation coefficient (*r*), cluster analysis, and linear approximation with the coefficient of determination (R^2).

3. Results

3.1. Variability of morphometric traits in females of *A. parthenogenetica* and *A. tibetiana* in different lakes

In terms of water salinity, all studied lakes are hypersaline water bodies. This indicator ranges from 45.9 (Maloye Shklo) to 210.9 g/L (Kuchukskoye). In terms of predominant anions, they are classified as hydrocarbonate (Tanatar III), sulfate (Mormyshanskoye), and chloride (Bolshoye Shklo, Bolshoye Yarovoye, Krivaya Puchina, Kulundinskoye, Kuchukskoye, Malinovoye, Maloye Shklo, Maloye Yarovoye, and Shukyrtuz) (Nikonorov, 1989).

Waters in the study lakes of sulfate and chloride types are neutral in terms of the hydrogen potential, i.e. slightly alkaline (pH=7.5–8.8), and waters of the bicarbonate type–alkaline (pH=9.8).

Water temperature in July fluctuated from 19.1 (Tanatar III) up to 27.0°C (Maloye Yarovoye); in August—from 16.6 (Tanatar III) to 26.8°C (Kuchukskoye); and in September—from 11.7 (Kuchukskoye) to 18.3°C (Krivaya Puchina).

In 2025, DNA barcoding (Table 2) allowed us to identify two species of *Artemia* in the stud-

Table 2. Results of DNA barcoding of *Artemia* spp. from lakes in the south of Western Siberia.

Lake	GenBank No. NCBI	% compliance	% sequence overlap
<i>A. parthenogenetica</i>			
Bolshoye Shklo	MT791796.1	96.83–100	99
Bolshoye Yarovoye	PV017298.1	99.70	94
	MT791796.1	100	91
	MT791710.1	99.85–100	100
Krivaya Puchina	PV017298.1	99.70	100
	MT791796.1	100	99
Kulundinskoye	MT791796.1	100	99
	MT791710.1	99.70	100
Kuchukskoye	MT791796.1	99.85	99
Malinovoye	MT791796.1	99.85–100	99
	MT791710.1	99.85	100
Maloye Yarovoye	MT791796.1	99.85	99
	MT791710.1	99.70	100
Mormyshanskoye	MT791796.1	99.55–100	91–99
Shukyrtuz	MT791796.1	99.85–100	99
<i>A. tibetiana</i>			
Maloye Shklo	MT 791825.1	98.94–99.25	99–100
Tanatar III	MT 791825.1	99.40–99.70	99

ied hypersaline lakes in the south of Western Siberia (Fig. 3): *A. parthenogenetica* (Bolshoye Shklo, Bolshoye Yarovoye, Krivaya Puchina, Kuchukskoye, Malinovoye, Maloye Yarovoye, Mormyshanskoye, and Shukyrtuz) and *A. tibetiana* (Maloye Shklo, and Tanatar III). *A. tibetiana* was previously determined as *Artemia* sp. (Vesnina et al., 2025).

The dendrogram of samples' similarity was constructed through the UPGMA method: unweighted pair group method using arithmetic averages with a bootstrap parameter value of 10,000 (Fig. 3). The dendrogram presents a combination of the studied samples from lakes Bolshoye Shklo, Bolshoye Yarovoye, Krivaya Puchina, Kulundinskoye, Kuchukskoye, Malinovoye, Maloye Yarovoye, Mormyshanskoye, and Shukyrtuz with *A. parthenogenetica* samples. Specimens from lakes

Maloye Shklo and Tanatar III are combined in a separate clade with *A. tibetiana*.

Previous research suggests that *A. tibetiana* is a polyphyletic group (Maccari et al., 2013; Eimanifar et al., 2014; Asem et al., 2020). The studied populations from lakes in the south of Western Siberia belong to the western lineage (Pang et al., 2024). Sequences of the bisexual species, *A. sorgeloosi*, form a clearly differentiated clade, thereby confirming its species status (Asem et al., 2023). Chinese *A. sinica* and American *A. franciscana* occupy a terminal position, also forming separate clusters.

According to our data, *A. parthenogenetica* was found in seven chloride lakes and in one sulfate lake, while *A. tibetiana* was detected in one chloride lake and one hydrocarbonate lake.

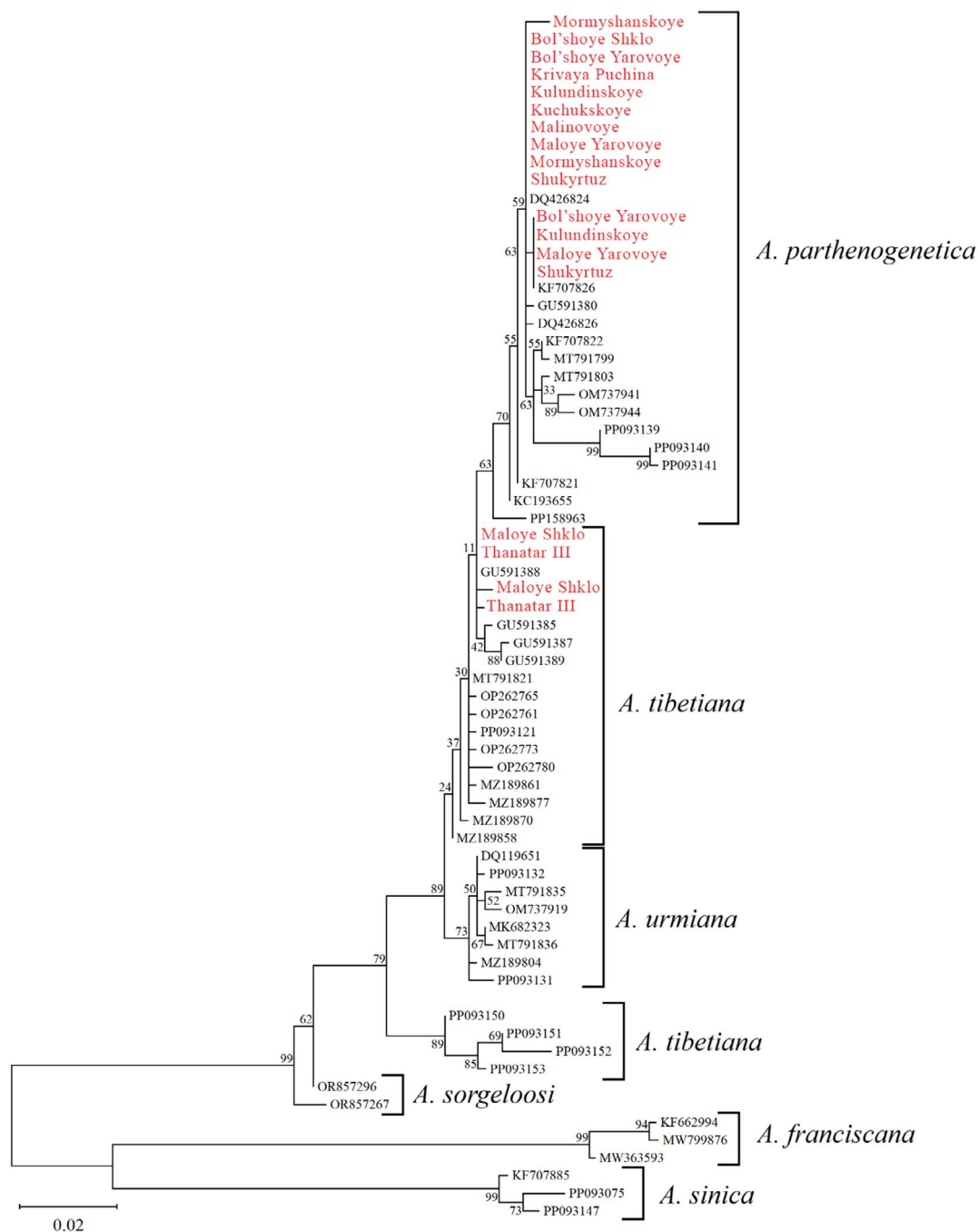


Fig.3. Dendrogram of the studied *Artemia* spp. populations and genetically similar samples from NCBI based on the COI gene fragment. Populations from lakes in the south of Western Siberia studied in 2025 are highlighted in red.

In 2025, the most variable indicators of furcal characters in *A. parthenogenetica* were identified in Lake Kuchukskoye: furca length (*fl*)–40.94%, number of setae on furcae (*sf*)–31.15%, and length of setae on furcae (*sl*)–34.24%.

The *A. parthenogenetica* crustaceans from Lake Bolshoye Yarovoye have the highest average values of morphometric parameters (7 out of 14 traits): total body length (*tl*), cephalothorax length (*cl*), abdomen width (*aw*), distance between eyes (*de*), eye diameter (*ed*), length of the first antenna (*la*), and head width (*hw*) (Table 3, Fig. 4). The lowest average values of morphometric parameters (12 out of 14) were recorded in lakes Bolshoye Shklo, Kuchukskoye, and Shukyrtuz: total body length (*tl*), abdomen length (*al*), cephalothorax length (*cl*), ratio of cephalothorax length to abdomen length (*cl/al*), ratio of abdomen length to body length (*al/tl*), distance between eyes (*de*), length of the first antenna (*la*), head width (*hw*), furcae length (*fl*), number of setae on furcae (*sf*), length of setae on furcae (*sl*), and ratio of furcae length to abdomen length (*fl/al*).

Crustaceans of Tanatar III demonstrate the highest average values of morphometric features in *A. tibetiana* (12 out of 14 signs); the smallest–in crustaceans of Lake Maloye Shklo: total body length (*tl*), cephalo-

thorax length (*cl*), abdomen length (*al*), abdomen width (*aw*), distance between eyes (*de*), eye diameter (*ed*), length of first antenna (*la*), head width (*hw*), furcae length (*fl*), number of setae on furcae (*sf*), length of setae on furcae (*sl*), and ratio of furcae length to abdomen length (*fl/al*).

3.2. Variability of morphometric features in males of *A. tibetiana* in different lakes

The results of a comparison of plastic and meristic characters of *A. tibetiana* mature males reveal that the specimens from Lake Tanatar III are taller than those from Lake Maloye Shklo in body length (*tl*: $H=95.14$, $p<0.01$), cephalothorax (*cl*: $H=89.28$, $p<0.01$), length (*al*: $H=56.28$, $p<0.01$) and width (*aw*: $H=73.21$, $p<0.01$) of abdomen, length of the second antenna (*ml*: $H=103.50$, $p<0.01$), maximum (*mw* (*max*): $H=91.26$, $p<0.01$) and minimum length of the second antenna (*mw* (*min*): $H=88.09$, $p<0.01$), distance between eyes (*de*: $H=95.85$, $p<0.01$), eye diameter (*ed*: $H=92.91$, $p<0.01$), length of the first antenna (*la*: $H=92.02$, $p<0.01$), head width (*hw*: $H=103.50$, $p<0.01$), length of furcae (*fl*: $H=92.70$, $p<0.01$), length of setae on furcae (*sl*: $H=52.77$, $p<0.01$), number of setae on furcae (*sf*: $H=66.08$, $p<0.01$), and ratio

Table 3. Morphometric features of females of *A. parthenogenetica* and *A. tibetiana* in hypersaline lakes in the south of Western Siberia.

Character (Fig. 2)	<i>A. parthenogenetica</i>		<i>A. tibetiana</i>	
	Max, $M \pm SE$	Min, $M \pm SE$	Max, $M \pm SE$	Min, $M \pm SE$
<i>tl</i> , mm	11.51 \pm 0.17 (Maloye Yarovoye)	8.27 \pm 0.10 (Bolshoye Shklo)	10.01 \pm 0.17 (Tanatar III)	8.24 \pm 0.08 (Maloye Shklo)
<i>al</i> , mm	7.11 \pm 0.09 (Shukyrtuz)	4.13 \pm 0.07 (Bolshoye Shklo)	5.38 \pm 0.14 (Tanatar III)	4.35 \pm 0.06 (Maloye Shklo)
<i>cl</i> , mm	4.95 \pm 0.08 (Bolshoye Yarovoye)	3.84 \pm 0.04 (Mormishanskoye)	4.38 \pm 0.06 (Tanatar III)	3.68 \pm 0.04 (Maloye Shklo)
<i>aw</i> , mm	0.56 \pm 0.01 (Bolshoye Yarovoye)	0.37 \pm 0.00 (Mormishanskoye)	0.47 \pm 0.01 (Tanatar III)	0.40 \pm 0.01 (Maloye Shklo)
<i>cl/al</i>	0.95 \pm 0.01 (Bolshoye Shklo)	0.56 \pm 0.01 (Shukyrtuz)	0.86 \pm 0.01 (Maloye Shklo)	0.84 \pm 0.02 (Tanatar III)
<i>al/tl</i>	0.695 \pm 0.021 (Kuchukskoye)	0.498 \pm 0.003 (Bolshoye Shklo)	0.53 \pm 0.01 (Tanatar III)	0.53 \pm 0.00 (Maloye Shklo)
<i>de</i> , mm	1.64 \pm 0.03 (Bolshoye Yarovoye)	1.16 \pm 0.01 (Shukyrtuz)	1.50 \pm 0.02 (Tanatar III)	1.15 \pm 0.02 (Maloye Shklo)
<i>ed</i> , mm	0.30 \pm 0.01 (Bolshoye Yarovoye)	0.23 \pm 0.00 (Mormishanskoye)	0.29 \pm 0.00 (Tanatar III)	0.22 \pm 0.00 (Maloye Shklo)
<i>la</i> , mm	1.05 \pm 0.03 (Bolshoye Yarovoye)	0.71 \pm 0.01 (Shukyrtuz)	1.05 \pm 0.02 (Tanatar III)	0.75 \pm 0.02 (Maloye Shklo)
<i>hw</i> , mm	0.78 \pm 0.01 (Bolshoye Yarovoye)	0.62 \pm 0.01 (Shukyrtuz)	0.88 \pm 0.01 (Tanatar III)	0.69 \pm 0.01 (Maloye Shklo)
<i>fl</i> , mm	0.28 \pm 0.01 (Krivaya Puchina)	0.05 \pm 0.00 (Kuchukskoye)	0.32 \pm 0.01 (Tanatar III)	0.22 \pm 0.01 (Maloye Shklo)
<i>sf</i> , pcs.	9.98 \pm 0.43 (Krivaya Puchina)	0.48 \pm 0.06 (Kuchukskoye)	10.26 \pm 0.35 (Tanatar III)	6.53 \pm 0.26 (Maloye Shklo)
<i>sl</i> , mm	0.67 \pm 0.02 (Bolshoye Shklo)	0.23 \pm 0.01 (Kuchukskoye)	0.69 \pm 0.02 (Tanatar III)	0.58 \pm 0.02 (Maloye Shklo)
<i>fl/al</i>	0.070 \pm 0.002 (Bolshoye Shklo)	0.008 \pm 0.001 (Kuchukskoye)	0.061 \pm 0.002 (Tanatar III)	0.052 \pm 0.001 (Maloye Shklo)

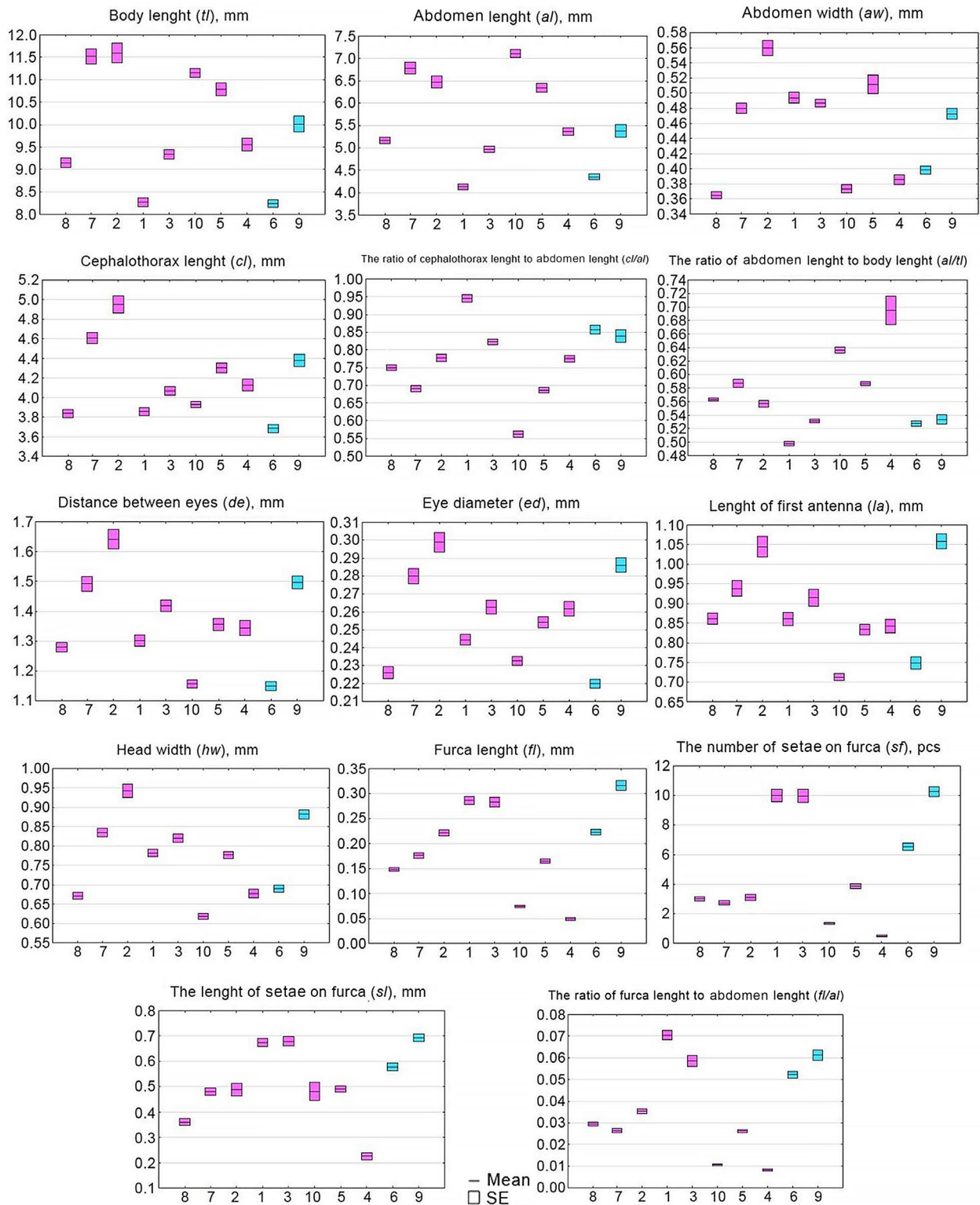


Fig.4. Morphometric features of mature females of *A. parthenogenetica* (pink) and *A. tibetiana* (blue) in the study lakes (2025): 1–Bolshoye Shklo, 2–Bolshoye Yarovoje, 3–Krivaya Puchina, 4–Kuchukskoye, 5–Malinovoye, 6–Maloye Shklo, 7–Maloye Yarovoje, 8–Mormyshanskoye, 9–Tanatar III, and 10–Shukyrtuz; Mean–average value; and SE–standard error.

of furca length to abdomen length (fl/al : $H=128.50$, $p<0.01$). Based on 13 plastic and 2 meristic characters, males of *A. tibetiana* from Lake Thanatar III have larger body proportions compared to those from Lake Maloye Shklo (Fig. 5).

The meristic character of *A. tibetiana* males from Lake Maloye Shklo is higher than that for males from Lake Tanatar III by the ratio of abdomen length to body length (al/tl : $H=4.31$, $p<0.05$). The ratio of cepha-

lothorax length to abdomen length (cl/al : $H=0.93$, $p>0.05$) in males of *A. tibetiana* does not differ. Thus, based on one meristic character, males of *A. tibetiana* from Lake Maloye Shklo have a larger body size compared to those from Lake Tanatar III. Equivalence of meristic characters (ratio of cephalothorax length to abdomen length (cl/al)) morphologically unites males of bisexual species.

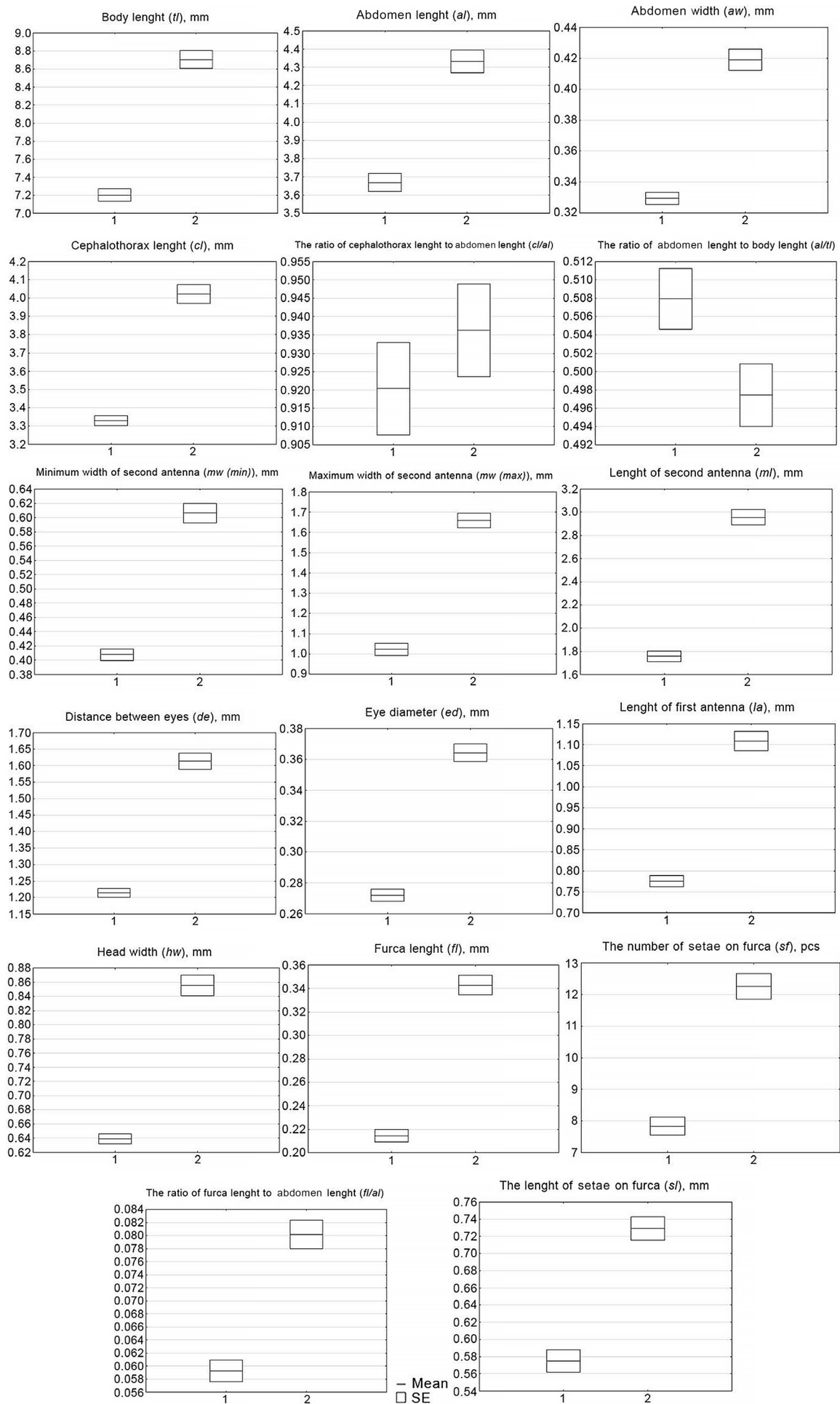


Fig.5. Morphometric features of *A. tibetiana* mature males in the study lakes (2025): 1–Maloye Shklo; 2–Tanatar III; Mean–average value; and SE–standard error.

3.3. Comparative analysis of morphological features of females and males of *A. parthenogenetica* and *A. tibetiana*

Comparative analysis of the variability of morphometric features in different species of mature females of *A. parthenogenetica* and *A. tibetiana* spp. enables us to identify the features of individual body parts (Fig. 6). Plastic and meristic characters of *A. parthenogenetica*

females are higher than of *A. tibetiana* ones in terms of body length (tl : $H=69.28$, $p<0.01$), cephalothorax (cl : $H=21.22$, $p<0.01$), length (al : $H=86.79$, $p<0.01$) and width (aw : $H=14.78$, $p<0.01$) of abdomen, distance between eyes (de : $H=13.28$, $p<0.01$), eye diameter (ed : $H=11.35$, $p<0.05$), and ratio of abdomen length to body length (al/tl : $H=79.75$, $p<0.01$). Based on six plastic and one meristic characters, females of *A. parthenogenetica* have a larger body proportions than females of *A. tibetiana*.

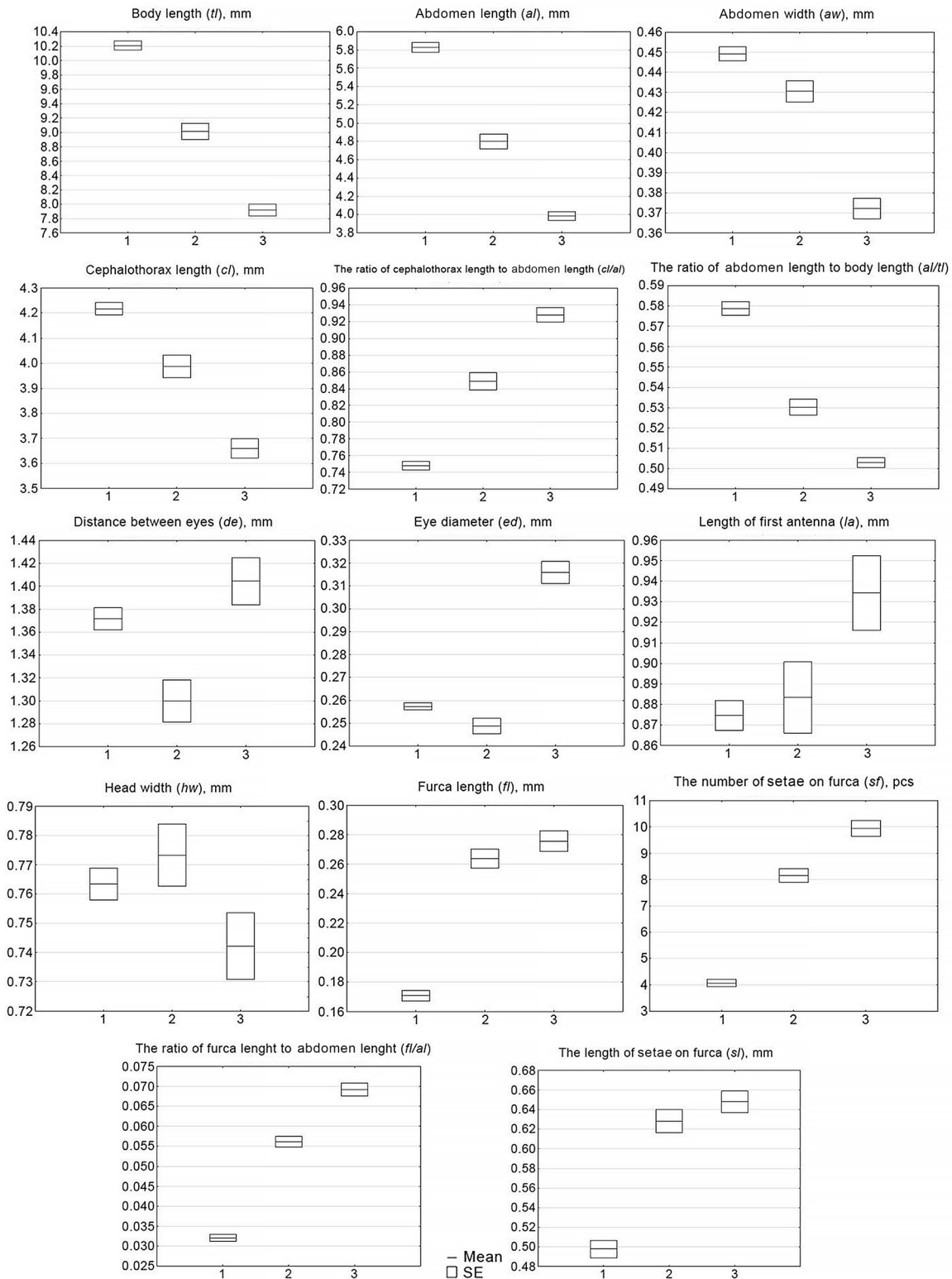


Fig.6. Morphometric features of mature females and males of *A. parthenogenetica* and *A. tibetiana* in the study lakes (2025): 1–females of *A. parthenogenetica*; 2–females of *A. tibetiana*; 3–males of *A. tibetiana*; Mean–average value; and SE–standard error.

However, plastic and meristic characters of *A. tibetiana* females are higher than for *A. parthenogenetica* females by furcae length (fl : $H=113.80$, $p<0.01$), length of setae on furcae (sl : $H=43.12$, $p<0.01$), number of setae on furcae (sf : $H=154.90$, $p<0.01$), ratio of cephalothorax to abdomen length (cl/al : $H=58.20$, $p<0.01$), and ratio of furcae to abdomen length (fl/al : $H=158.80$, $p<0.01$). In females, length of the first antenna (la : $H=0.05$, $p>0.05$) and head width (hw : $H=0.01$, $p>0.05$) do not differ significantly. Thus, based on two plastic and three meristic signs, females of *A. tibetiana* have a larger body size than females of *A. parthenogenetica*. Equivalence of plastic characters (length of the first antenna (la) and head width (hw)) morphologically unites parthenogenetic and bisexual species.

Comparison of plastic and meristic indices of mature females and males of *A. tibetiana* indicates that females of *A. tibetiana* have a larger body length than males of *A. tibetiana* (tl : $H=52.31$, $p<0.01$), cephalothorax (cl : $H=31.31$, $p<0.01$), length (al : $H=69.36$, $p<0.01$) and width (aw : $H=55.97$, $p<0.01$) of abdomen, length of the first antenna (la : $H=4.51$, $p<0.05$), head width (hw : $H=6.95$, $p<0.01$), and ratio of abdomen length to body length (al/tl : $H=39.44$, $p<0.01$). According to six plastic characters and one meristic character, females of *A. tibetiana* are distinguished by larger body proportions than males of *A. tibetiana*.

At the same time, plastic and meristic characters of *A. tibetiana* males are greater than in *A. tibetiana* females in terms of distance between eyes (de : $H=10.31$, $p<0.01$), eye diameter (ed : $H=93.32$, $p<0.01$), number of setae on furcae (sf : $H=19.66$, $p<0.01$), ratio of cephalothorax length to abdomen length (cl/al : $H=36.47$, $p<0.01$), and furca length to abdomen length (fl/al : $H=35.44$, $p<0.01$). Furcae length (fl : $H=0.74$, $p>0.05$) and length of setae on furcae (sl : $H=1.21$, $p>0.05$) of *A. tibetiana* males and females do not differ. Based on two plastic and three meristic characters, *A. tibetiana* males have a larger

body size than *A. tibetiana* females. Equivalence of plastic characters (furca length (fl) and furca setae length (sl)) morphologically unites females and males of bisexual species.

In our opinion, water salinity, varying from 45.9 (Lake Maloye Shklo) to 210.9 g/l (Lake Kuchukskoye), mainly affects the studied plastic and meristic characters of *A. parthenogenetica* and *A. tibetiana*. Changes in water salinity affect body proportions.

4. Discussion

Obviously, studies of *Artemia* morphometric traits must take into account such factors as brine salinity and temperature. Based on the relationship between plastic/meristic characters and the mentioned factors, there are some general conclusions for populations of the *A. parthenogenetica* crustaceans (at a significance level of $p<0.05$) (Table 4):

- when salinity increases, setae on the furca (sf) reduce along with their length (sl) and the length of the furca itself (fl);
- abdomen length (al) and ratio of abdomen length to body length (al/tl) proportionally increase with salinity;
- ratio of cephalothorax length to abdomen length (cl/al), furca length to abdomen length (fl/al), abdomen width (aw), length of the first antenna (la), and head width (hw) negatively correlate with salinity.

With the rise in brine temperature, cephalothorax length (cl) and distance between eyes (de) in the *A. parthenogenetica* populations reduce.

Owing to a small sample size because of the detection of *A. tibetiana* populations only in two lakes, we applied other methods for statistical analysis. Based on the Kruskal-Wallis criterion (H), the compared data on the average brine salinity in Lake Maloye Shklo

Table 4. Correlation analysis of plastic and meristic characters of *A. parthenogenetica* based on abiotic factors

Character	r	R ²	Dependency equation
Brine salinity, g/L			
Abdomen length (al)	0.41	0.24	$y=0.0094x + 4.3428$
Abdomen width (aw)	-0.67	0.35	$y=-0.0008x + 0.5901$
Length of the first antenna (la)	-0.43	0.11	$y=-0.0007x + 0.9885$
Head width (hw)	-0.53	0.22	$y=-0.001x + 0.9262$
Length of furrows (fl)	-0.82	0.59	$y=-0.0011x + 0.3492$
Length of setae on furcae (sl)	-0.59	0.30	$y=-0.0018x + 0.7715$
Number of setae on furcae (sf)	-0.75	0.44	$y=-0.0401x + 10.31$
Ratio of cephalothorax length to abdomen length (cl/al)	-0.70	0.46	$y=-0.0013x + 0.9627$
Ratio of abdomen length to body length (al/tl)	0.86	0.63	$y=0.001x + 0.431$
Ratio of furcae length to abdomen length (fl/al)	-0.87	0.63	$y=-0.0003x + 0.077$
Brine temperature, °C			
Cephalothorax length (cl)	-0.42	0.18	$y=-0.0435x + 5.1284$
Distance between eyes (de)	-0.39	0.15	$y=-0.0156x + 1.7005$

Note: r is the Spearman correlation coefficient, and R² is the approximation coefficient.

(45.9 ± 13.8 g/l) and Lake Tanatar III (161.6 ± 48.5 g/l) demonstrate a reliable difference ($p < 0.05$). Brine temperatures in the study lakes (Lake Maloye Shklo: $21.4 \pm 1.4^\circ\text{C}$; Lake Tanatar III: $16.0 \pm 1.2^\circ\text{C}$) also differ significantly ($p < 0.05$).

Thus, with an increase in brine salinity by 115.7 g/L and a decrease in its temperature by 5.4°C , the morphometric characteristics of females and males of *A. tibetiana* change:

- body parameters of females and males increase: body length (*tl*), abdomen length (*al*), abdomen width (*aw*), and cephalothorax length (*cl*);
- size characteristics of the head in females and males increase: distance between eyes (*de*), eye diameter (*ed*), length of the first antenna (*la*), and head width (*hw*);
- furca parameters in females and males increase: furca length (*fl*), number of setae on furcae (*sf*), and length of setae on furcae (*sl*);
- ratio of abdomen length to body length (*al/tl*) in males decreases;
- size of the second antenna in males increases: length of the second antenna (*ml*), maximum and minimum width of the second antenna (*mw (max)* and *mw (min)*).

Cluster analysis of 12 plastic and 4 meristic characters of *A. parthenogenetica* females, based on the average seasonal values, demonstrates that populations are split into three groups with different brine salinity and furcal indicators (Fig. 7).

A separate group is formed by the *Artemia* population from lakes Bolshoye Shklo and Krivaya Puchina, crustaceans of which are characterized by the highest furcal indices in contrast to other water bodies (furca length (*fl*), number of setae on furcae (*sf*), and length of setae on furcae (*sl*)) (see Fig. 4). The average salinity of brine in the first group of lakes is 109.9 ± 7.1 g/L. The second group combines the *Artemia* populations from lakes Kuchukskoye and Mormyshanskoye. The length of setae on the furcae (*sl*) of crustaceans of this group is the shortest in comparison with other lakes. The average salinity of this group reaches 219.1 ± 8.0 g/L. The third group involves the populations of lakes Bolshoye Yarovoye, Maloye Yarovoye, Malinovoeye, and Shukyrtyuz, crustaceans of which are characterized by similar setae lengths on furcae (*sl*) and differ significantly from those in other lake groups. The average salinity of brine in this group is 170.2 ± 2.8 g/L.

As shown above, we have studied the hypersaline lakes (in the south of Western Siberia) characterized by various abiotic factors affecting the vital activity of aquatic organisms. Fluctuations in temperature and salinity of lake brine influence the dynamics of quantitative indicators and differences in morphometric traits of *Artemia*, as shown in previous studies (Vesnina et al., 2023; Vesnina and Bezmaternykh, 2023; Litvinenko et al., 2024). Excessively high or low salinity of brine is manifested as inhibition of growth, development, and reproduction of *Artemia* (Vesnina et al., 2011). When brine salinity alters, not only morphology but

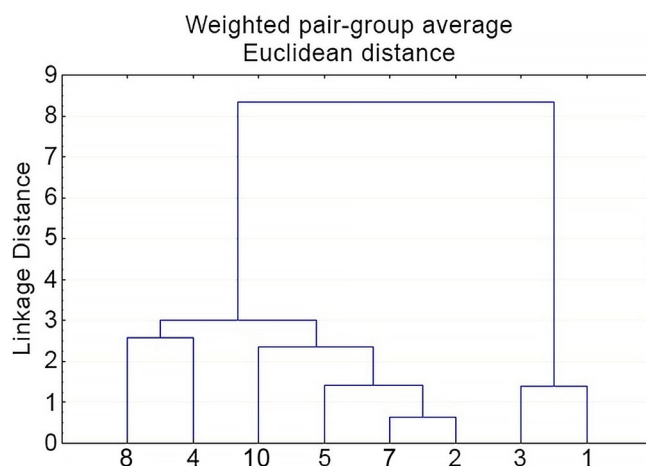


Fig. 7. Dendrogram of similarity of morphometric parameters in *A. parthenogenetica* females of the studied populations from hypersaline lakes in the south of Western Siberia (single linkage method): 1–Bolshoye Shklo; 2–Bolshoye Yarovoye; 3–Krivaya Puchina; 4–Kuchukskoye; 5–Malinovoeye; 7–Maloye Yarovoye; 8–Mormyshanskoye; and 10–Shukyrtyuz.

also reproductive characteristics and sex ratio change (Vesnina et al., 2012; Syomik et al., 2024).

Artemia is distinguished by high ecological plasticity: the species can change its size and shape depending on external factors, among which a salt concentration in water is essential (Nobile et al., 2020; Forneck et al., 2021; Van Stappen et al., 2020; Thirunavukkarasu et al., 2024). At the same time, the morphometric characters of *Artemia* are studied worldwide for differentiation and identification of species (Naganawa and Mura, 2017; Asem et al., 2020; Sainz-Escudero et al., 2021). Furthermore, the morphometric differences between individuals or populations of the same species may be due to genotypic variation (Thirunavukkarasu et al., 2021). Our data fully confirm these findings. We have revealed distinct changes in morphometric features of both studied *Artemia* species across a gradient of key environmental factors, as well as interspecific and interpopulation differences that significantly complicate taxonomic diagnosis based on morphological features.

Similar patterns were stated in previous studies. They demonstrated the differences in morphological features in some populations found in different geographic areas, particularly in the coastal areas of India, China, Europe, and Africa (Thirunavukkarasu et al., 2022; Thirunavukkarasu et al., 2021; Ruebhart et al., 2008). Scientists from India and Taiwan discovered six morphotypes of *Artemia* based on their morphometric characters (Maniatsi et al., 2009). Similar to our case, differences in morphometric parameters were revealed between females and males of *Artemia* from North America and the Caribbean coast of Colombia (Van Stappen et al., 2024). Obviously, our investigations and previous studies of morphological and size-weight characteristics of *Artemia* in different-type lakes in the south of Western Siberia are not sufficient for reliable differentiation of *Artemia* populations of various species (Litvinenko et al., 2024; Vesnina et al., 2025).

The analysis of plastic and meristic characters of mature *Artemia* specimens from different-type hypersaline lakes in Altai Krai confirms that furcal indices are the most variable characteristics in *Artemia* females (Vesnina et al., 2025).

5. Conclusions

We studied modern morphological features of parthenogenetic and bisexual populations of *Artemia* in 10 different hyperhaline lakes in the south of Western Siberia. DNA barcoding allowed us to identify two species of *Artemia* in the studied hyperhaline lakes of Altai Krai: *A. parthenogenetica* and *A. tibetiana*. *A. parthenogenetica* was found in chloride (Bolshoye Shklo, Bolshoye Yarovoye, Krivaya Puchina, Kuchukskoye, Malinovoye, Maloye Yarovoye, and Shukyrtuz) and sulfate (Mormishanskoye) lakes, while *A. tibetiana*—in the chloride (Maloye Shklo) and hydrocarbonate lakes (Tanatar III).

The comparative analysis of morphological features demonstrated that females of *A. parthenogenetica* and *A. tibetiana* have significant differences in the average values (14 out of 16 traits studied): body length, abdomen length, ratio of abdomen length to body length, abdomen width, distance between eyes, eye diameter, cephalothorax length, ratio of cephalothorax length to abdomen length, furcal branch length, number of setae on furca, length of setae on furca, and ratio of furca length to abdomen length.

The analysis of 12 plastic and 4 meristic characters in *A. parthenogenetica* females revealed the splitting of its populations into three groups, which differ in the furca structure: length, number of setae, and setae length. The Spearman correlation index demonstrated strong statistical relationships between the morphological traits of *A. parthenogenetica* and *A. tibetiana* and main environmental factors, i.e. brine salinity and temperature.

Acknowledgements

The research was supported by the Russian Science Foundation grant No. 25-26-00148 (<https://rscf.ru/en/project/25-26-00148/>).

Conflict of interest

The authors declare no conflict of financial or personal interest.

References

Asem A., Eimanifar A., Rastegar-Pouyani N. et al. 2020. An overview on the nomenclatural and phylogenetic problems of native Asian brine shrimps of the genus *Artemia* Leach, 1819 (Crustacea, Anostraca). *Zookeys* 902: 1.

Asem A., Yang C., Eimanifar A. et al. 2023. Phylogenetic analysis of problematic Asian species of *Artemia* Leach, 1819 (Crustacea, Anostraca), with the descriptions of two new species. *Journal of Crustacean Biology* 83(1): 1–25. DOI: [10.1093/jcbiol/ruad002](https://doi.org/10.1093/jcbiol/ruad002)

Beardmore J.A., Pilla E.J., Thomas K.M. 1994. Genetic

variation in *Artemia*: speciation, reproductive mode and potential for exploitation. In: Gajardo G., Coutteau P. (Eds.), *Book of Abstracts of Contributions*. Puerto Montt.

Browne R.A., Bowen S.T. 1991. Taxonomy and population genetics of *Artemia*. In: Browne R.A., Sorgeloos P., Trotman C.N.A. (Eds.), *Artemia Biology*. Boston: CRC Press, pp. 221–235.

Edgar R.C. 2004. MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acids Research* 32(5): 1792. DOI: [10.1093/nar/gkh340](https://doi.org/10.1093/nar/gkh340)

Eimanifar A., Van Stappen G., Marden B. et al. 2014. *Artemia* biodiversity in Asia with the focus on the phylogeography of the introduced American species *Artemia franciscana* Kellogg, 1906. *Molecular Phylogenetics Evolution* 79: 392–403.

Folmer O., Black M., Hoeh W. et al. 1994. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. *Molecular Marine Biology and Biotechnology* 3(5): 294–299.

Forneck S.C., Dutra F.M., de Camargo M.P. et al. 2021. Aquaculture facilities drive the introduction and establishment of non-native *Oreochromis niloticus* populations in Neotropical streams. *Hydrobiologia* 848(9): 1955–1966. DOI: [10.1007/s10750-020-04430-8](https://doi.org/10.1007/s10750-020-04430-8)

Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaentologia Electronica*.

Kumar S., Stecher G., Li M. et al. 2018. MEGA X: Molecular evolutionary genetics analysis across computing platforms. *Molecular Phylogenetics Evolution* 35: 1547. DOI: [10.1093/molbev/msy096](https://doi.org/10.1093/molbev/msy096)

Litvinenko L.I., Korentovich M.A., Boyko E.G. et al. 2024. *Artemia* in the hypersaline water bodies of Russia (geography, biodiversity, ecology, biology, and practical use). Tyumen: GAU Severnogo Zaural'ya. (in Russian)

Lobo J., Costa P., Teixeira M. et al. 2013. Enhanced primers for amplification of DNA barcodes from a broad range of marine metazoans. *BMC ecology* 13: 1.

Maccari M., Amat F., Gómez A. 2013. Origin and Genetic Diversity of Diploid Parthenogenetic *Artemia* in Eurasia. *PLoS ONE* 8(12): e83348.

Maniatsi S., Baxevanis A.D., Abatzopoulos T.J. 2009. The intron 2 of p26 gene: a novel genetic marker for discriminating the two most commercially important *Artemia franciscana* subspecies. *Journal of Biological Research* 11: 73–82. DOI: [10.3390/ijms10125455](https://doi.org/10.3390/ijms10125455)

Manual for the Chemical Analysis of Land Surface Waters. Part 1. 2009. In: Boeva L.V. (Ed.). Rostov-on-Don. (in Russian)

Manual for the Chemical Analysis of Land Surface Waters. Part 2. 2012. In: Boeva L.V. (Ed.). Rostov-on-Don. (in Russian)

Manual on Hydrobiological Monitoring of Freshwater Ecosystems. 1992. SPb.: Gidrometeoizdat. (in Russian)

Naganawa H., Mura G. 2017. Two new cryptic species of *Artemia* (Brachiopoda, Anostraca) from Mongolia and the possibility of invasion and disturbance by the aquaculture industry in East Asia. *Crustaceana* 90(14): 1679–1698. DOI: [10.1163/15685403-00003744](https://doi.org/10.1163/15685403-00003744)

Nikonorov A.M. 1989. Handbook of Hydrochemistry. Leningrad: Gidrometeoizdat. (in Russian)

Nobile A.B., Cunico A.M., Vitule J.R. et al. 2020. Status and recommendations for sustainable freshwater aquaculture in Brazil. *Reviews in Aquaculture* 12(3): 1495–1517. DOI: [10.1111/raq.12393](https://doi.org/10.1111/raq.12393)

Pang H., Zheng K., Wang W. et al. 2024. The Morphological Differentiation and Evolutionary Origins of *Artemia* in China. *Diversity* 16(3): 144.

Persoon G., Sorgeloos P. 1980. General aspects of

the ecology and biogeography of *Artemia*. In: Persoone G., Sorgeloos P., Roels O., Jaspers E. (Eds.). *The brine shrimp Artemia. Ecology, culturing, use in aquaculture 3*: Universa Press, Wetteren, Belgium, pp. 3–24.

Pilla E.J.S., Beardmore J.A. 1994. Genetic and morphometric differentiation in Old World bisexual species of the brine shrimp (*Artemia*). *Heredity* 72: 47–56. DOI: [10.1038/hdy.1994.97](https://doi.org/10.1038/hdy.1994.97)

Ruebhart D.R., Cock I.E., Shaw G.R. 2008. Invasive character of the brine shrimp *Artemia franciscana* Kellogg 1906 (Branchiopoda: Anostraca) and its potential impact on Australian inland hypersaline waters. *Marine & Freshwater Research* 59(7): 587–595. DOI: [10.1071/MF07221](https://doi.org/10.1071/MF07221)

Sainz-Escudero L., López-Estrada E.K., Rodríguez-Flores P.C. et al. 2021. Settling taxonomic and nomenclatural problems in brine shrimps, *Artemia* (Crustacea: Branchiopoda: Anostraca), by integrating mitogenomics, marker discordances and nomenclature rules. *PeerJ*: 62. DOI: [10.7717/peerj.10865](https://doi.org/10.7717/peerj.10865)

Syomik A.M., Zamyatina E.A., Parshin-Chudin A.V. et al. 2024. Comparative analysis of the population of the *Artemia* genus in the hypersaline lakes of Crimea based on morphometric characteristics. *Rybovodstvo i rybnoe hozyajstvo [Fish farming and fisheries]* 12: 862–875. DOI: [10.33920/sel-09-2412-03](https://doi.org/10.33920/sel-09-2412-03) (in Russian)

Tamura K., Stecher G., Kumar S. 2021. MEGA11: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 11. *Molecular Biology and Evolution* 38(7): 3022. DOI: [10.1093/molbev/msab120](https://doi.org/10.1093/molbev/msab120)

Thirunavukkarasu S., Karunasagar G., Munuswamy N. 2021. Genetic diversity and population structure of *Artemia franciscana* from southeast coast of India. *Journal of Sea Research* 178: 102127. DOI: [10.1016/j.seares.2021.102127](https://doi.org/10.1016/j.seares.2021.102127)

Thirunavukkarasu S., Karunasagar G., Munuswamy N. 2022. Morphometric and phylogenetic analysis of morphotypes in *Artemia franciscana* Kellogg, 1906 (Crustacea: Anostraca). *Regional Studies in Marine Science* 54: 102411. DOI: [10.1016/j.rsma.2022.102411](https://doi.org/10.1016/j.rsma.2022.102411)

Thirunavukkarasu S., Murugan G., Hwang J.-S. et al. 2024. Morphology and morphometry of morphotypes in the population of *Artemia franciscana* (Kellogg, 1906) from salt-erns of the southeastern coast of India. *Heliyon* 10(1): 1–13. DOI: [10.1016/j.heliyon.2024.e29796](https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2024.e29796)

Triantaphyllidis G.V., Zhang B., Zhu L. et al. 1994. International Study on *Artemia*. L. Review of the literature on *Artemia* from salt lakes in the People's Republic of China. *International Journal of Salt Lake Research* 3: 1–12. DOI: [10.1007/BF01990645](https://doi.org/10.1007/BF01990645)

Van Stappen G. 2002. Chapter IV. Zoogeography. In: Abatzopoulos T.J., Beardmore J.A., Clegg J.S., Sorgeloos P.

(Eds.), *Artemia: Basic and applied biology*. Dordrecht, the Netherlands, Kluwer Academic Publishers, pp. 286.

Van Stappen G., Sorgeloos P., Rombaut G. 2024. Manual on *Artemia* production and use. FAO Fisheries and Aquaculture Technical Papers. Rome. DOI: [10.4060/cd0313en](https://doi.org/10.4060/cd0313en)

Van Stappen G., Sui L., Hoa V.N. et al. 2020. Review on integrated production of the brine shrimp *Artemia* in solar salt ponds. *Reviews in Aquaculture* 12(2): 1054–1071. DOI: [10.1111/raq.12371](https://doi.org/10.1111/raq.12371)

Vanhaecke P., Tackaert W., Sorgeloos P. 1987. The biogeography of *Artemia*: an updated review. In: Sorgeloos P., Bengtson D.A., Decler W. et al. (Eds.), *Artemia research and Its applications. Morphology, genetics, strain characterisation, toxicology*. Wetteren, Belgium, Universa Press.

Vesnina L.V., Bezmaternykh D.M. 2023. Influence of Environmental Factors on the Dynamics of Zooplankton in Lake Kulunda (Western Siberia). *Russian Journal of Ecology* 54(3): 243–250. DOI: [10.1134/S1067413623030086](https://doi.org/10.1134/S1067413623030086)

Vesnina L.V., Bezmaternykh D.M., Lassyi M.V. et al. 2025. Morphometric Characteristics and DNA Barcoding of Branchiopod Crustaceans of the Genus *Artemia* (Crustacea: Anostraca) from the Lakes of the Kulunda Lowland of Altai Krai. *Inland Water Biology* 18(5): 980–990. DOI: [10.1134/S1995082925600978](https://doi.org/10.1134/S1995082925600978)

Vesnina L.V., Ronzhina T.O., Permyakova G.V. et al. 2011. Altai Starter Feeds: Yesterday, Today, and Tomorrow. *Akvakul'tura central'noj i vostochnoj Evropy: nastoyashchee i budushchee [Proceedings of the II International Scientific Conference Aquaculture in Central and Eastern Europe: Present and Future]*: 48–53. (in Russian)

Vesnina L.V., Ronzhina T.O., Permyakova G.V. et al. 2012. Technology for producing starter feed from *Artemia* from the salt lakes of the Altai krai. *Rybovodstvo i rybnoe hozyajstvo [Fish farming and fisheries]* 3: 52–59. (in Russian)

Vesnina L.V., Vasileva A.S. 2019. The current state of the *Artemia* population during the desalination of hypersaline lakes (Lake Kulundinskoye as an example). *Vodnye biore-sursy, akvakul'tura i ekologiya vodoemov [Proceedings of the IV International Scientific Conference Aquatic biological resources, aquaculture, and water ecology]* 6: 108–118. (in Russian)

Vesnina L.V., Vesnin Yu.A., Romanova N.S. et al. 2023. The role of brackish-water fauna and the state of the biore-sources of the hypersaline Kulundinskoye Lake ecosystem in the transgression phase (Altai Krai) *Rybnoe hozyajstvo [Fisheries]* 2: 65–72. (in Russian)

Морфологические и генетические особенности рачков *Artemia parthenogenetica* и *A. tibetiana* (Crustacea, Anostraca) в разнотипных гипергалинных озерах юга Западной Сибири

Безматерных Д.М.*^{ORCID}, Веснина Л.В.^{ORCID}, Лассый М.В.^{ORCID}, Веснин Ю.А.^{ORCID}, Рябова К.К.^{ORCID}

Институт водных и экологических проблем Сибирского отделения Российской академии наук, ул. Молодежная, 1, Барнаул, 656038, Россия

АННОТАЦИЯ. Изучены современные морфологические характеристики партеногенетических и двуполых популяций артемии в 10 разнотипных гипергалинных озерах юга Западной Сибири (Алтайский край). ДНК-баркодинг этих популяций позволил выявить два вида артемии: *Artemia parthenogenetica* Barigozzi, 1974 и *A. tibetiana* (Abatzopoulos et al., 1998). Исследования проводили ежемесячно, с июля по сентябрь 2025 г. С помощью метода главных компонент показаны различия гидрохимического состава рапы озер, в которых обитают партеногенетические и двуполые популяции артемии. Сравнительный анализ морфологических признаков показал, что самки *A. parthenogenetica* и *A. tibetiana* имеют значимые отличия средних величин – 14 из 16 признаков. Кластерный анализ 12 пластических и 4 меристических признаков самок *A. parthenogenetica* показал, что её популяции разделяются на 3 группы, которые различаются особенностями строения фурки: длиной (f_l), количеством щетинок (sf), длиной щетинок (sl). Индекс корреляции Спирмена выявил значимые статистические зависимости морфологических признаков *A. parthenogenetica* и *A. tibetiana* от основных экологических факторов – минерализации и температуры рапы.

Ключевые слова: Алтайский край, соленые озера, жаброногие рачки, популяции, морфометрические признаки, минерализация, экологические факторы, ДНК-баркодинг

Для цитирования: Безматерных Д.М., Веснина Л.В., Лассый М.В., Веснин Ю.А., Рябова К.К. Морфологические и генетические особенности рачков *Artemia parthenogenetica* и *A. tibetiana* (Crustacea, Anostraca) в разнотипных гипергалинных озерах юга Западной Сибири // Limnology and Freshwater Biology. 2026. - № 2. - С. 103-129. DOI: 10.31951/2658-3518-2026-A-2-103

1. Введение

Популяции артемии обнаружены как в естественных, так и в искусственных соленых водоемах тропических, субтропических и умеренных климатических зон (Persoone and Sorgeloos, 1980). Ежегодно выявляются новые места обитания этого рачка. При этом некоторые ранее описанные популяции рачков исчезли из-за значительного повышения или понижения минерализации рапы (Vanhaecke et al., 1987; Triantaphyllidis et al., 1994; Van Stappen, 2002). Физиологические адаптации жаброногов к высокой солености обеспечивают эффективную экологическую защиту от хищников, поскольку они обладают

более эффективной осморегуляцией; способностью синтезировать дыхательные пигменты при низком содержании кислорода в рапе; способностью производить диапаузирующие цисты при негативных условиях среды обитания (Vanhaecke et al., 1987; Van Stappen et al., 2024).

Широкое распространение артемии в изолированных местообитаниях, характеризующихся различными экологическими условиями, привело к существованию многочисленных географически разделенных и генетически различающихся популяций одного вида (Triantaphyllidis et al., 1994). В частности, наличие партеногенетических популяций артемии с ди-, три-, тетра- и пентаплоидией

*Автор для переписки. Адрес e-mail: bezmater@iwep.ru (Д.М. Безматерных)

Поступила: 14 января 2026;

Принята после доработки: 07 апреля 2026;

Опубликована online: 24 апреля 2026

© Автор(ы) 2026. Эта работа распространяется под международной лицензией Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0.



привело к большому генотипическому и фенотипическому разнообразию. Некоторые из этих характеристик (пищевая ценность цист и науплий) подвержены межсезонной и межгодовой изменчивости. Другие признаки (диаметр цист, скорость роста, устойчивость к высокой температуре) относительно постоянны и являются проявлением долговременной адаптации к особым условиям обитания артемии (*Triantaphyllidis et al., 1994; Van Stappen, 2002*).

В настоящее время род *Artemia* Leach, 1819 включает следующие виды, распространенные в Евразии (*Pilla and Beardmore, 1994; Beardmore et al., 1994; Browne and Bowen, 1991; Sainz-Escudero et al., 2021*): *A. salina* (Linnaeus, 1758): Лимингтон, Англия (ныне вымерший), Средиземноморье (в прошлом называлась *A. tunisiana* (*Bowen and Sterling, 1978*); *A. urmiana* (*Gunther, 1990*): Иран (озеро Урмия), Крым; *A. sinica* (*Cai, 1989*): центральный и восточный Китай; *A. tibetiana* (*Abatzopoulos et al., 1998*): озеро Лагкор Ко, Тибет, Китай; *A. sorgeloosi* (*Asem et al., 2023*): озеро Хайян, Тибет, Китай; *Artemia amati* (*Asem et al., 2023*): Казахстан. Многочисленные партеногенетические популяции артемии, встречающиеся в Европе, Африке, Азии и Австралии, обычно объединяются под названием вида *A. parthenogenetica* (*Barigozzi, 1974; Bowen and Sterling, 1978*).

Целью работы было изучение современных морфологических и генетических характеристик

партеногенетических и двуполых популяций в разнотипных гипергалинных озерах юга Западной Сибири.

2. Материалы и методы

Объектом исследования послужили 1021 экземпляр жаброногого рачка *Artemia* с 10 разнотипных гипергалинных озер юга Западной Сибири (Рис. 1). Отбор проб на морфометрический анализ рачка артемии проводили ежемесячно в период с июля по сентябрь 2025 г. по общепринятым методикам и рекомендациям (*Руководство..., 1992*). Пробы отбирали вручную с помощью гидробиологического сачка. Материал фиксировали 4%-ным формалином. Пробы обрабатывали в чашке Петри под бинокляром МБС-10, оборудованным окуляр-микроскопом. Всего было промерено 720 самок взрослого рачка, в том числе 561 экземпляр *A. parthenogenetica* и 159 экземпляров *A. tibetiana*, а также 301 самец *A. tibetiana*. При отборе проб в озерах с партеногенетическими популяциями артемии самцы регистрировалась единично, что недостаточно для статистического анализа.

Температура рапы измерялась с помощью гидрологического термометра в поверхностном слое (на глубине не менее 0,2 м); минерализация рапы – с помощью оптического прибора – портатив-

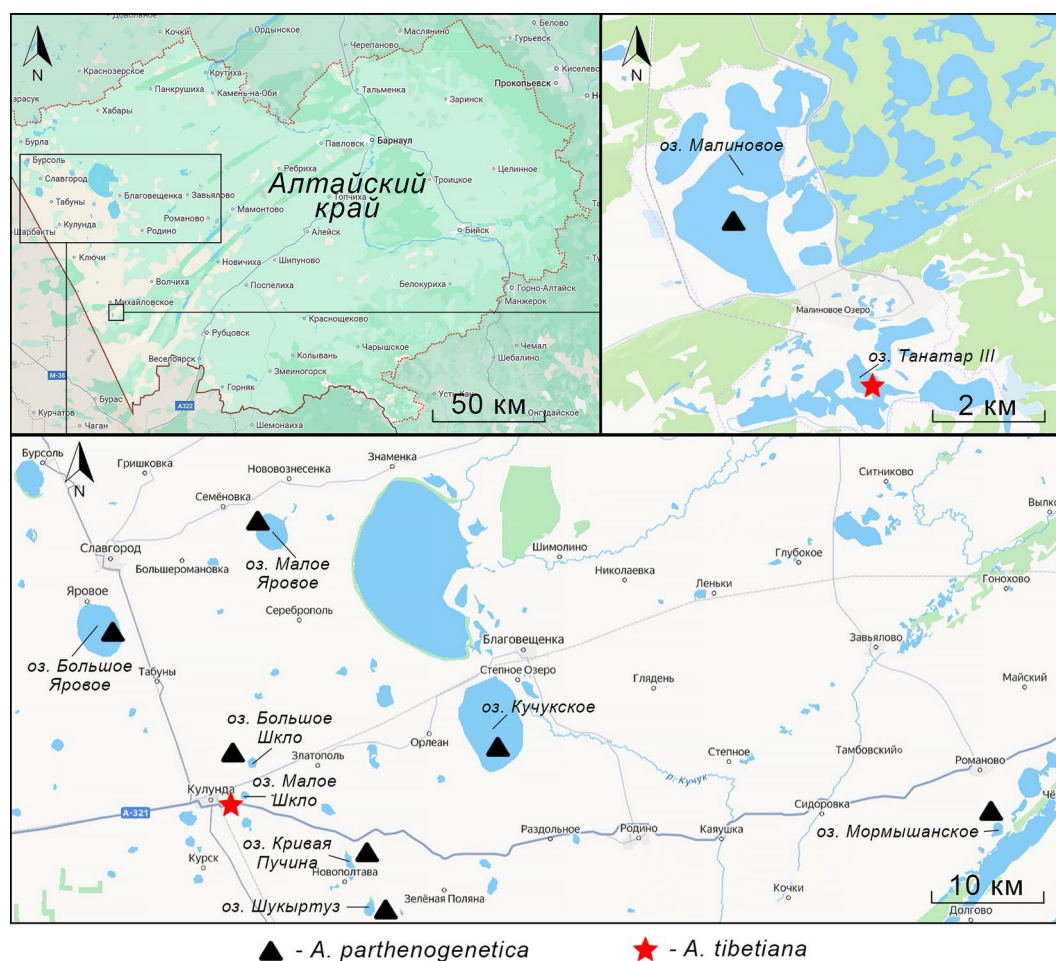


Рис.1. Изученные озера и распространение партеногенетических и двуполых популяций рачка *Artemia* юга Западной Сибири.

ного рефрактометра ATAGO (Kenco Instruments Co., USA) в поверхностном слое (на глубине не менее 0,2 м). Пробы воды для гидрохимического анализа – анионов и катионов (CO_3^{2-} , HCO_3^- , Cl^- , SO_4^{2-} , Ca^{2+} , Mg^{2+} , $\text{Na}^+ + \text{K}^+$), отбирали стандартными методами (Руководство..., 2009; 2012) из приповерхностного слоя воды (по 1,5 л в пластиковую тару). Камеральная обработка гидрохимических проб выполнена в Лаборатории биогеохимии ИВЭП СО РАН.

На основе анализа космоснимков, полученных спутниками «Ресурс-П» №4 и «Ресурс-П» №5, оценены площади водной поверхности исследуемых гипергалинных озер в период с апреля по октябрь 2025 г. Использованы снимки, сделанные в безоблачную погоду (уровень облачности менее 10%). Анализ проводился через открытый источник Геопортала Роскосмоса (URL: <https://gptl.ru/>). Измерение глубины исследуемых озер осуществлялось с помощью гидрологического лота. Некоторые результаты измерений и химического анализа представлены в Таблице 1.

Для морфометрического анализа у взрослых самок и самцов рачка артемии измеряли **пластические** признаки (Рис. 2): *tl* – общую длину тела, *al* – длину абдомена, *aw* – ширину абдомена, *de* – расстояние между глазами, *ed* – диаметр глаза, *la* – длину первой антенны, *hw* – ширину головы, *cl* – длину цефалоторакса, *fl* – длину фуркальной ветви, *sl* – длину щетинок на фурке; у самцов: *ml* – длину второй антенны, *mw* – ширину второй антенны, и **меристические** признаки: *sf* – количество щетинок на фурке, отношение длины цефалоторакса к длине абдомена (*cl/al*), отношение длины абдомена к длине тела (*al/tl*), отношение длины фурки к длине абдомена (*fl/al*) (Веснина и Васильева, 2019).

Видовую идентификацию рачка артемии проводили с помощью ДНК-баркодинга. Материал для ДНК-идентификации фиксировали 96%-ным этиловым спиртом. Анализ проводили в Отделе биотехнологий Южно-Сибирского ботанического сада Алтайского государственного университета. Для каждого озера секвенирование выполняли в двух-четырёх повторностях, общее число исследованных образцов составило 30. Тотальную ДНК из пробы выделяли с использованием набора Diamond DNA Plantkit (ООО «Алтайбиотех», Россия) по протоколу фирмы-изготовителя. Для видовой идентификации образцов амплифицировали фрагмент гена COI мтДНК с помощью полимеразной цепной реакции (ПЦР) и использованием пар праймеров – прямой LCO-1490 (GGTCAACAATCATAAAGATATTGG) и обратный HCO-2198 (TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAAATCA) (Folmer et al., 1994). ПЦР проводили в 50 мкл реакционной смеси с применением коммерческого набора для амплификации БиоМастер HS-ТaqПЦР-Color (2×) (Биолабмикс, Россия) в следующем составе на один образец: 25 мкл готовой PCR-смеси (ООО «Биолабмикс», Новосибирск), 21 мкл ddH_2O , по 1 мкл 10 мкМ соответствующих праймеров, 2 мкл ДНК.

Амплификацию проводили на амплификаторе MyCycler (Bio-Rad, USA) по следующей программе: начальная денатурация при 94°C – 60 с; 35 циклов с денатурацией при 94°C – 30 с, отжиг праймеров при 45°C – 90 с, элонгация при 72°C – 60 с; финальная элонгация при 72°C – 300 с (Lobo et al., 2013).

Продукты амплификации разделяли в 1.3%-ном агарозном геле в горизонтальной электрофорезной камере в TAE-буфере при 220V с при-

Таблица 1. Основные характеристики исследованных гипергалинных озер юга Западной Сибири в 2025 г.

Озеро	Географические координаты	Площадь (min–max), км ²	Максимальная глубина (lim), м	Минерализация (min–max), г/л
Большое Шкло	52°37'53" N 79°04'02" E	3,4–3,6	1,8–2,0	65,7–91,3
Большое Яровое	52°52'09" N 78°36'53" E	73,0–74,2	7,3–10,5	140,0–160,0
Кривая Пучина	52°26'33" N 79°21'31" E	6,2–7,4	0,4–0,5	101,2–150,0
Кучукское	52°42'06" N 79°46'40" E	174,6–175,7	2,4–2,9	210,9–250,0
Малиновое	51°42'10" N 79°44'49" E	9,3–11,1	1,5–1,7	160,0–188,2
Малое Шкло	52°34'20" N 79°02'47" E	2,1–2,5	1,1–1,3	45,9–140,0
Малое Яровое	53°02'39" N 79°07'37" E	36,4–37,1	4,0–4,9	150,0–180,0
Мормышанское	52°30'39" N 81°16'25" E	5,9–7,9	0,9–1,2	150,0–220,0
Танатар III	51°39'18" N 79°47'39" E	0,8–1,0	1,6–1,9	100,0–161,6
Шукыртуз	52°22'06" N 79°24'54" E	5,2–5,5	0,7–0,9	177,6–220,0

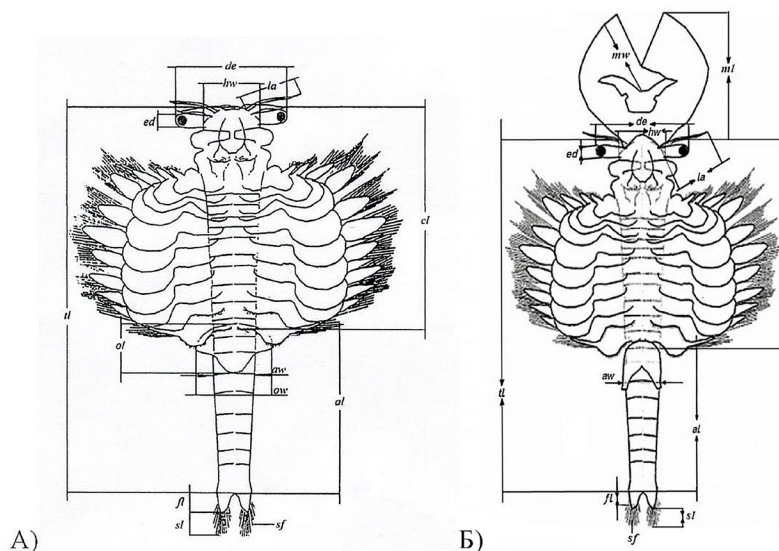


Рис.2. Схема морфометрических измерений самок (А) и самцов (Б) рачка *Artemia* spp. (Веснина и Васильева, 2019): *tl* – общая длина тела, *al* – длина abdomen, *aw* – ширина abdomen, *de* – расстояние между глазами, *ed* – диаметр глаза, *la* – длина первой антенны, *hw* – ширина головы, *cl* – длина цефалоторакса, *fl* – длина фуркальной ветви, *sf* – количество щетинок на фурке, *sl* – длина щетинок на фурке; *ml* – длина второй антенны, *mw* – ширина второй антенны.

менением бромистого этидия. Визуализацию продуктов амплификации проводили в проходящем УФ-излучении с помощью системы геле-документирования Gel Doc XR (Bio-Rad, USA). Для определения длины амплифицированных фрагментов использовали ДНК-маркеры (ООО «Биолабмикс», Новосибирск).

Очистку ПЦР-продукта перед секвенированием проводили с помощью магнитных частиц MAXLIFE Magnet DNA (MBM-Диагностик, Россия) по протоколу фирмы-изготовителя. Для секвенирования использовали автоматический секвенатор ABI Prism 3130xl. Полученные последовательности анализировали с помощью программы MEGA 11 (Tamura et al., 2021).

Для визуализации схожести нуклеотидных последовательностей фрагмента гена COI мтДНК изучаемых образцов была построена дендрограмма, включающая все последовательности видов *A. parthenogenetica* и *A. tibetiana*, опубликованные в базе данных GenBank NCBI (National Center for Biotechnology Information). Повторяющиеся гаплогруппы удаляли из дендрограммы. В качестве внешней группы использовали последовательности близкородственного вида *A. urmiana*. Выравнивание участка проводили с помощью алгоритма MUSCLE (Edgar, 2004), реализованного в программе MEGA X (Kumar et al., 2018). Для подбора модели нуклеотидных замен и построения дендрограммы использовали веб-сервер IQ-TREE со значением параметра бутстрэпа 10000. Стратегия построения дендрограммы – Maximum Likelihood (ML).

Статистическая обработка полученных данных проводилась с помощью пакетов компьютерных программ MS Excel – 2013 и PAST – 4 (Hammer et al., 2001). Используются следующие методы: критерий Краскела-Уоллиса (*H*), коэффициент ранговой корреляции Спирмена (*r*), кластерный анализ, линейная аппроксимация с коэффициентом детерминации (*R*²).

3. Результаты

3.1. Изменчивость морфометрических признаков у самок *A. parthenogenetica* и *A. tibetiana* в различных озерах

Все изученные озера по величине солености воды относились к гипергалинным. Величина их солености колебалась от 45,9 (оз. Малое Шкло) до 210,9 г/л (оз. Кучукское). По преобладающим анионам гипергалинные озера относились к 3 типам (Никонов, 1989): гидрокарбонатные (Танатар III), сульфатные (Мормышанское) и хлоридные (Большое Шкло, Большое Яровое, Кривая Пучина, Кулундинское, Кучукское, Малиновое, Малое Шкло, Малое Яровое, Шукуртуз).

Вода исследуемых озер сульфатного и хлоридного типов по величине водородного потенциала была нейтральной – слабощелочной (pH = 7,5–8,8), а гидрокарбонатного типа – щелочной (pH = 9,8).

Температура воды в июле изменялась от 19,1 (оз. Танатар III) до 27,0°C (оз. Малое Яровое); в августе – от 16,6 (оз. Танатар III) до 26,8°C (оз. Кучукское); в сентябре – от 11,7 (оз. Кучукское) до 18,3°C (оз. Кривая Пучина).

В 2025 г. использование ДНК-баркодинга (Таблица 2) позволило определить в изученных гипергалинных озерах юга Западной Сибири два вида артемии (Рис. 3): *A. parthenogenetica* (Большое Шкло, Большое Яровое, Кривая Пучина, Кучукское, Малиновое, Малое Яровое, Мормышанское, Шукуртуз) и *A. tibetiana* (Малое Шкло, Танатар III). *A. tibetiana* ранее нами определялась как *Artemia* sp. (Vesnina et al., 2025).

Дендрограмма сходства образцов была построена методом UPGMA: невзвешенной попарной группировки с усреднением (unweighted pair group method using arithmetic averages) со значением параметра бутстрэпа 10000 (Рис. 3). На дендрограмме прослеживается объединение изу-

Таблица 2. Результаты ДНК-баркодинга *Artemia* spp. из озер юга Западной Сибири.

Озеро	№ GenBank NCBI	% соответствия	% перекрытия последовательностей
<i>A. parthenogenetica</i>			
Большое Шкло	MT791796.1	96,83–100	99
Большое Яровое	PV017298.1	99,70	94
	MT791796.1	100	91
	MT791710.1	99,85–100	100
Кривая Пучина	PV017298.1	99,70	100
	MT791796.1	100	99
Кулундинское	MT791796.1	100	99
	MT791710.1	99,70	100
Кучукское	MT791796.1	99,85	99
Малиновое	MT791796.1	99,85–100	99
	MT791710.1	99,85	100
Малое Яровое	MT791796.1	99,85	99
	MT791710.1	99,70	100
Мормышанское	MT791796.1	99,55–100	91–99
Шукыртуз	MT791796.1	99,85–100	99
<i>A. tibetiana</i>			
Малое Шкло	MT791825.1	98,94–99,25	99–100
Танатар III	MT791825.1	99,40–99,70	99

ченных образцов из озер Большое Шкло, Большое Яровое, Кривая Пучина, Кулундинское, Кучукское, Малиновое, Малое Яровое, Мормышанское, Шукыртуз с образцами *A. parthenogenetica*. Пробы из озер Малое Шкло и Танатар III объединены в отдельном кладе с *A. tibetiana*.

Как показали предыдущие исследования, *A. tibetiana* является полифилетической группой (Maccari et al., 2013; Eimanifar et al., 2014; Asem et al., 2020). Изученные популяции озер юга Западной Сибири принадлежат к западной линии (Pang et al., 2024). Последовательности двуполого вида *A. sorgeloosi* образуют четко дифференцированную кладу, что подтверждает его видовой статус (Asem et al., 2023). Китайская *A. sinica* и американская *A. franciscana* занимают терминальное положение, также образуя отдельные кластеры.

По нашим данным *A. parthenogenetica* выявлена в семи озерах хлоридного типа минерализации и в одном озере сульфатного типа, в то время как *A. tibetiana* встречена в одном хлоридном и в одном гидрокарбонатном озере.

В 2025 г. самые вариабельные показатели по фуркальным признакам *A. parthenogenetica* были выявлены в оз. Кучукское: длина фурки (*fl*) – 40,94 %, количество щетинок на фурках (*sf*) – 31,15 %, длина щетинок на фурках (*sl*) – 34,24 %.

Наибольшими средними значениями морфометрических показателей *A. parthenogenetica* обладают рачки из озера Большое Яровое – по 7 признакам из 14: общей длине тела (*tl*), длине цефалоторакса (*cl*), ширине абдомена (*aw*), расстоянию между глазами (*de*), диаметру глаза (*ed*), длине первой антенны (*la*), ширине головы (*hw*) (Таблица 3,

Рис. 4). Наименьшие средние значения морфометрических показателей (12 признаков из 14) зарегистрированы в озерах Большое Шкло, Кучукское, Шукыртуз по общей длине тела (*tl*), длине абдомена (*al*), длине цефалоторакса (*cl*), отношению длины цефалоторакса к длине абдомена (*cl/al*), отношению длины абдомена к длине тела (*al/tl*), расстоянию между глазами (*de*), длине первой антенны (*la*), ширине головы (*hw*), длине фурок (*fl*), количеству щетинок на фурках (*sf*), длине щетинок на фурках (*sl*), отношению длины фурки к длине абдомена (*fl/al*).

Наибольшими средними значениями морфометрических показателей *A. tibetiana* (12 признаков из 14) обладают рачки озера Танатар III, наименьшими – рачки озера Малое Шкло: общая длина тела (*tl*), длина цефалоторакса (*cl*), длина абдомена (*al*), ширина абдомена (*aw*), расстояние между глазами (*de*), диаметр глаза (*ed*), длина первой антенны (*la*), ширина головы (*hw*), длина фурок (*fl*), количество щетинок на фурках (*sf*), длина щетинок на фурках (*sl*), отношение длины фурки к длине абдомена (*fl/al*).

3.2. Изменчивость морфометрических признаков у самцов *A. tibetiana* в различных озерах

Результаты сравнения пластических и меристических показателей половозрелых самцов *A. tibetiana* показали, что самцы оз. Танатар III выше таковых самцов оз. Малое Шкло по длине тела (*tl*: $H=95,14$, $p<0,01$), цефалоторакса (*cl*: $H=89,28$,

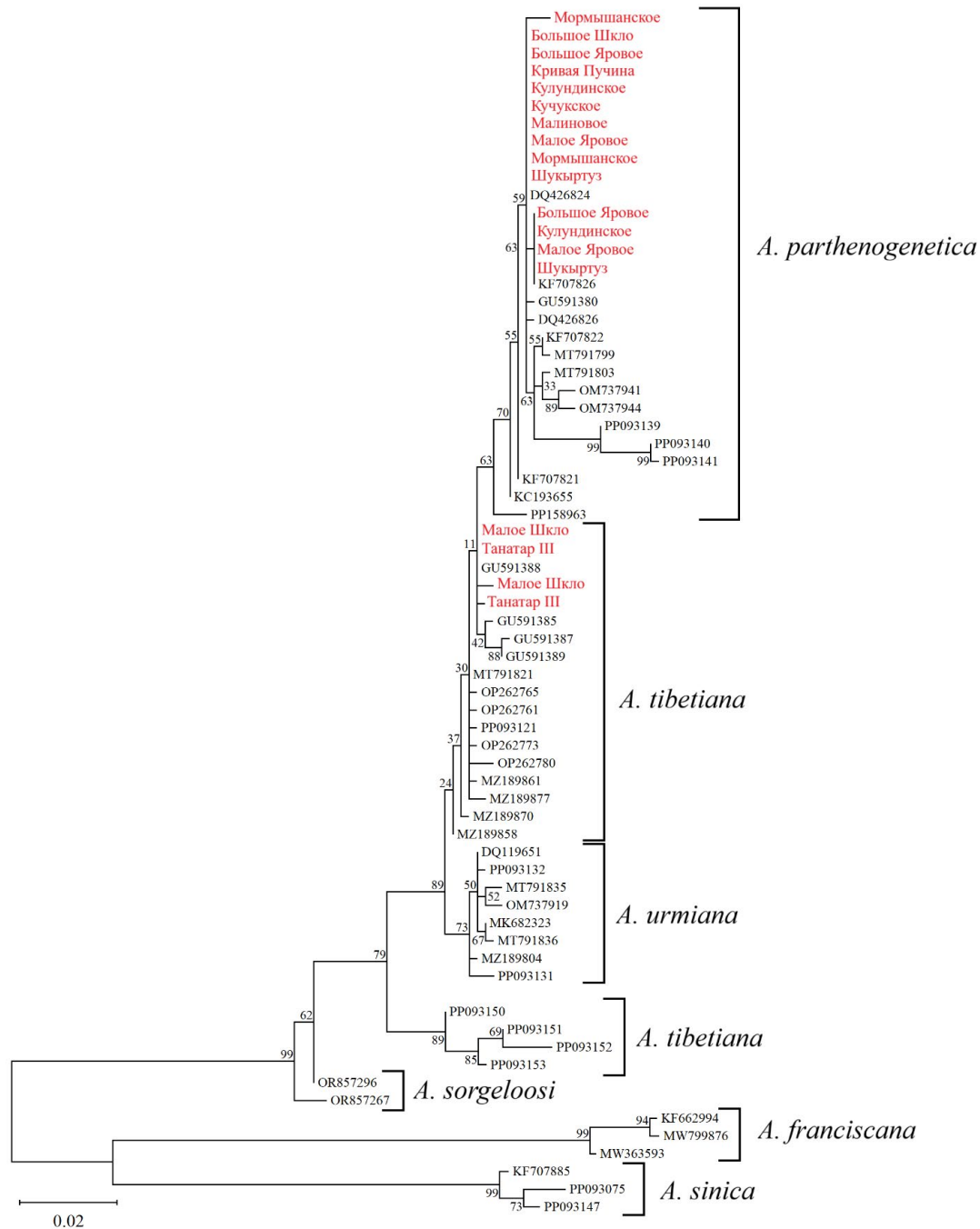


Рис.3. Дендрограмма изученных популяций *Artemia* spp. и генетически схожих образцов из NCBI на основе фрагмента гена COI. Популяции из изученных в 2025 г. озер юга Западной Сибири выделены красным.

$p < 0,01$), длине (al : $H = 56,28$, $p < 0,01$) и ширине (aw : $H = 73,21$, $p < 0,01$) абдомена, длине второй антенны (ml : $H = 103,50$, $p < 0,01$), максимальной (mw (max): $H = 91,26$, $p < 0,01$) и минимальной длине второй антенны (mw (min): $H = 88,09$, $p < 0,01$), расстоянию между глазами (de : $H = 95,85$, $p < 0,01$), диаметру глаза (ed : $H = 92,91$, $p < 0,01$), длине первой антенны (la : $H = 92,02$, $p < 0,01$), ширине головы (hw : $H = 103,50$, $p < 0,01$), длине фурок (fl : $H = 92,70$, $p < 0,01$), длине щетинок на фурках (sl : $H = 52,77$, $p < 0,01$), количеству щетинок на фурках (sf : $H = 66,08$, $p < 0,01$) и отношению длины фурки к длине абдомена (fl/al : $H = 128,50$, $p < 0,01$). Таким образом, самцы *A. tibetiana* оз. Танатар III имеют более крупные пропорции тела по сравнению с сам-

цами оз. Малое Шкло на основании 13 пластических и 2 меристических признаков (Рис. 5).

Однако, меристический признак самцов *A. tibetiana* оз. Малое Шкло выше таковых у самцов из оз. Танатар III по отношению длины абдомена к длине тела (al/tl : $H = 4,31$, $p < 0,05$). Отношение длины цефалоторакса к длине абдомена (cl/al : $H = 0,93$, $p > 0,05$) между самцами *A. tibetiana* не имело отличия. Таким образом, самцы *A. tibetiana* оз. Малое Шкло имеют более крупные пропорции тела по сравнению с самцами оз. Танатар III на основании 1 меристического признака. Равнозначность меристического признака (отношение длины цефалоторакса к длине абдомена (cl/al)) объединяет морфологически самцов двуполовых видов.

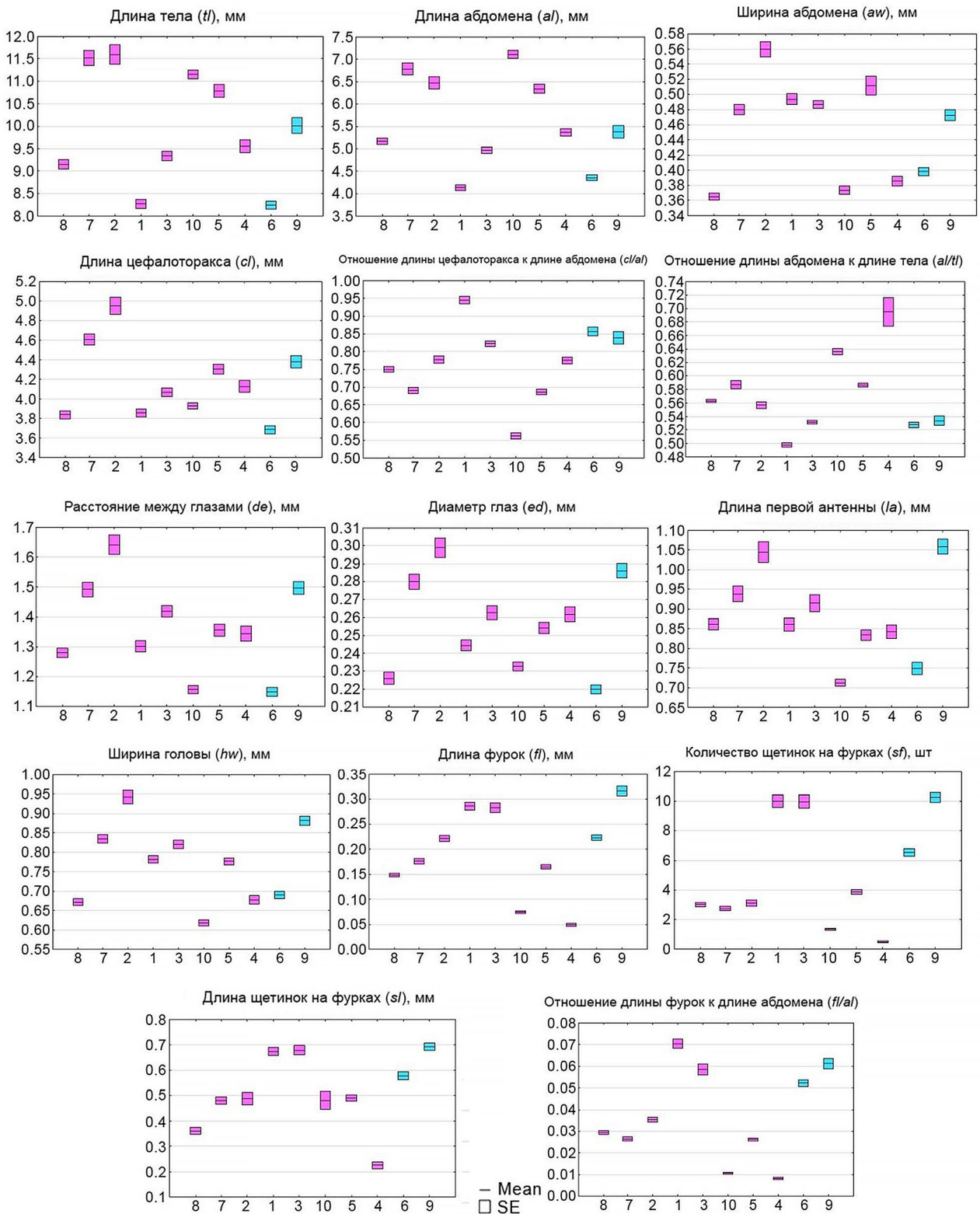


Рис.4. Морфометрические признаки половозрелых самок *A. parthenogenetica* (розовый цвет) и *A. tibetiana* (голубой цвет) в исследованных озерах, 2025 г.: 1 – Большое Шкло, 2 – Большое Яровое, 3 – Кривая Пучина, 4 – Кучукское, 5 – Малиновое, 6 – Малое Шкло, 7– Малое Яровое, 8 – Мормышанское, 9 – Танатар III, 10 – Шукыртуз; Mean – среднее значение; SE – стандартная ошибка.

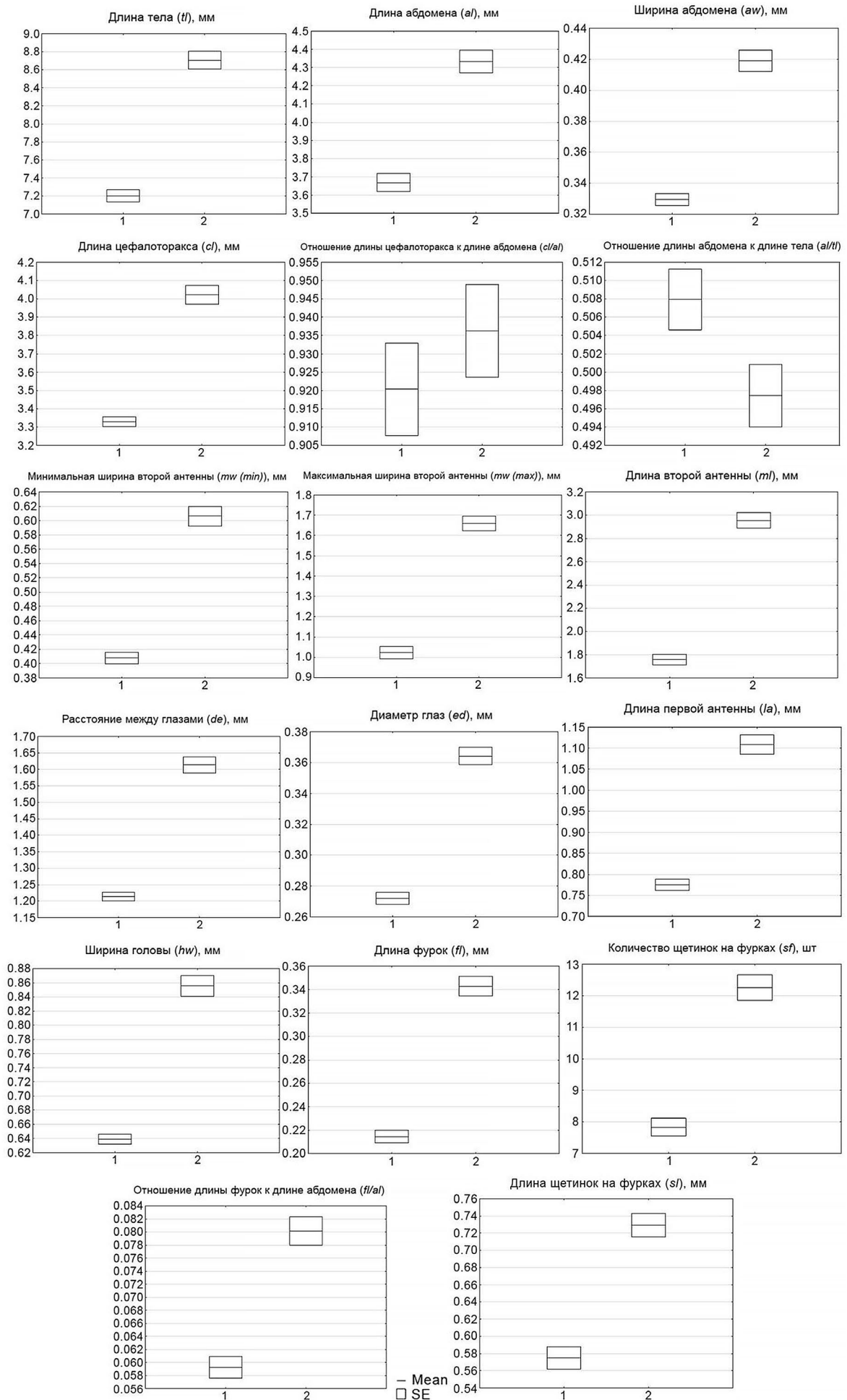


Рис.5. Морфометрические признаки половозрелых самцов *A. tibetiana* в исследованных озерах, 2025 г.: 1 – Малое Шкло; 2 – Танатар III; Mean – среднее значение; SE – стандартная ошибка.

Таблица 3. Морфометрические признаки самок *A. parthenogenetica* и *A. tibetiana* в гипергалинных озерах юга Западной Сибири.

Признак (рис. 2)	<i>A. parthenogenetica</i>		<i>A. tibetiana</i>	
	Max, $M \pm SE$	Min, $M \pm SE$	Max, $M \pm SE$	Min, $M \pm SE$
<i>tl</i> , мм	11,51 ± 0,17 (Малое Яровое)	8,27 ± 0,10 (Большое Шкло)	10,01 ± 0,17 (Танатар III)	8,24 ± 0,08 (Малое Шкло)
<i>al</i> , мм	7,11 ± 0,09 (Шукыртуз)	4,13 ± 0,07 (Большое Шкло)	5,38 ± 0,14 (Танатар III)	4,35 ± 0,06 (Малое Шкло)
<i>cl</i> , мм	4,95 ± 0,08 (Большое Яровое)	3,84 ± 0,04 (Мормышанское)	4,38 ± 0,06 (Танатар III)	3,68 ± 0,04 (Малое Шкло)
<i>aw</i> , мм	0,56 ± 0,01 (Большое Яровое)	0,37 ± 0,00 (Мормышанское)	0,47 ± 0,01 (Танатар III)	0,40 ± 0,01 (Малое Шкло)
<i>cl/al</i>	0,95 ± 0,01 (Большое Шкло)	0,56 ± 0,01 (Шукыртуз)	0,86 ± 0,01 (Малое Шкло)	0,84 ± 0,02 (Танатар III)
<i>al/tl</i>	0,695 ± 0,021 (Кучукское)	0,498 ± 0,003 (Большое Шкло)	0,53 ± 0,01 (Танатар III)	0,53 ± 0,00 (Малое Шкло)
<i>de</i> , мм	1,64 ± 0,03 (Большое Яровое)	1,16 ± 0,01 (Шукыртуз)	1,50 ± 0,02 (Танатар III)	1,15 ± 0,02 (Малое Шкло)
<i>ed</i> , мм	0,30 ± 0,01 (Большое Яровое)	0,23 ± 0,00 (Мормышанское)	0,29 ± 0,00 (Танатар III)	0,22 ± 0,00 (Малое Шкло)
<i>la</i> , мм	1,05 ± 0,03 (Большое Яровое)	0,71 ± 0,01 (Шукыртуз)	1,05 ± 0,02 (Танатар III)	0,75 ± 0,02 (Малое Шкло)
<i>hw</i> , мм	0,78 ± 0,01 (Большое Яровое)	0,62 ± 0,01 (Шукыртуз)	0,88 ± 0,01 (Танатар III)	0,69 ± 0,01 (Малое Шкло)
<i>fl</i> , мм	0,28 ± 0,01 (Кривая Пучина)	0,05 ± 0,00 (Кучукское)	0,32 ± 0,01 (Танатар III)	0,22 ± 0,01 (Малое Шкло)
<i>sf</i> , шт,	9,98 ± 0,43 (Кривая Пучина)	0,48 ± 0,06 (Кучукское)	10,26 ± 0,35 (Танатар III)	6,53 ± 0,26 (Малое Шкло)
<i>sl</i> , мм	0,67 ± 0,02 (Большое Шкло)	0,23 ± 0,01 (Кучукское)	0,69 ± 0,02 (Танатар III)	0,58 ± 0,02 (Малое Шкло)
<i>fl/al</i>	0,070 ± 0,002 (Большое Шкло)	0,008 ± 0,001 (Кучукское)	0,061 ± 0,002 (Танатар III)	0,052 ± 0,001 (Малое Шкло)

3.3. Сравнительный анализ морфологических признаков самок и самцов *A. parthenogenetica* и *A. tibetiana*

Сравнительный анализ изменчивости морфометрических признаков у разных видов половозрелых самок *A. parthenogenetica* и *A. tibetiana* позволил выявить особенности отдельных частей тела (Рис. 6). Пластические и меристические признаки самок *A. parthenogenetica* выше таковых у самок *A. tibetiana* по длине тела (*tl*: $H=69,28$, $p < 0,01$), цефалоторакса (*cl*: $H=21,22$, $p < 0,01$), длине (*al*: $H=86,79$, $p < 0,01$) и ширине (*aw*: $H=14,78$, $p < 0,01$) абдомена, расстоянию между глазами (*de*: $H=13,28$, $p < 0,01$), диаметру глаз (*ed*: $H=11,35$, $p < 0,05$) и отношению длины абдомена к длине тела (*al/tl*: $H=79,75$, $p < 0,01$). Таким образом, самки *A. parthenogenetica* имеют более крупные пропорции тела по сравнению с самками *A. tibetiana* на основании 6 пластических и 1 меристического признака.

Однако пластические и меристические признаки самок *A. tibetiana* выше таковых у самок *A. parthenogenetica* по длине фурок (*fl*: $H=113,80$, $p < 0,01$), длине щетинок на фурках (*sl*: $H=43,12$, $p < 0,01$), количеству щетинок на фурках (*sf*: $H=154,90$, $p < 0,01$), отношению длины цефалото-

ракса к длине абдомена (*cl/al*: $H=58,20$, $p < 0,01$) и длины фурки к длине абдомена (*fl/al*: $H=158,80$, $p < 0,01$). Длина первой антенны (*la*: $H=0,05$, $p > 0,05$) и ширина головы (*hw*: $H=0,01$, $p > 0,05$) между самками не имели значительного отличия. Таким образом, самки *A. tibetiana* имеют более крупные пропорции тела по сравнению с самками *A. parthenogenetica* на основании 2 пластических и 3 меристических признаков. Равнозначность пластических признаков (длина первой антенны (*la*) и ширина головы (*hw*)) объединяют морфологически партеногенетических и двуполых видов.

Результаты сравнения пластических и меристических показателей половозрелых самок и самцов *A. tibetiana* показали, что самки *A. tibetiana* больше самцов *A. tibetiana* по длине тела (*tl*: $H=52,31$, $p < 0,01$), цефалоторакса (*cl*: $H=31,31$, $p < 0,01$), длине (*al*: $H=69,36$, $p < 0,01$) и ширине (*aw*: $H=55,97$, $p < 0,01$) абдомена, длине первой антенны (*la*: $H=4,51$, $p < 0,05$), ширине головы (*hw*: $H=6,95$, $p < 0,01$) и отношению длины абдомена к длине тела (*al/tl*: $H=39,44$, $p < 0,01$). Таким образом, самки *A. tibetiana* имеют более крупные пропорции тела по сравнению с самцами *A. tibetiana* на основании 6 пластических и 1 меристического признака.

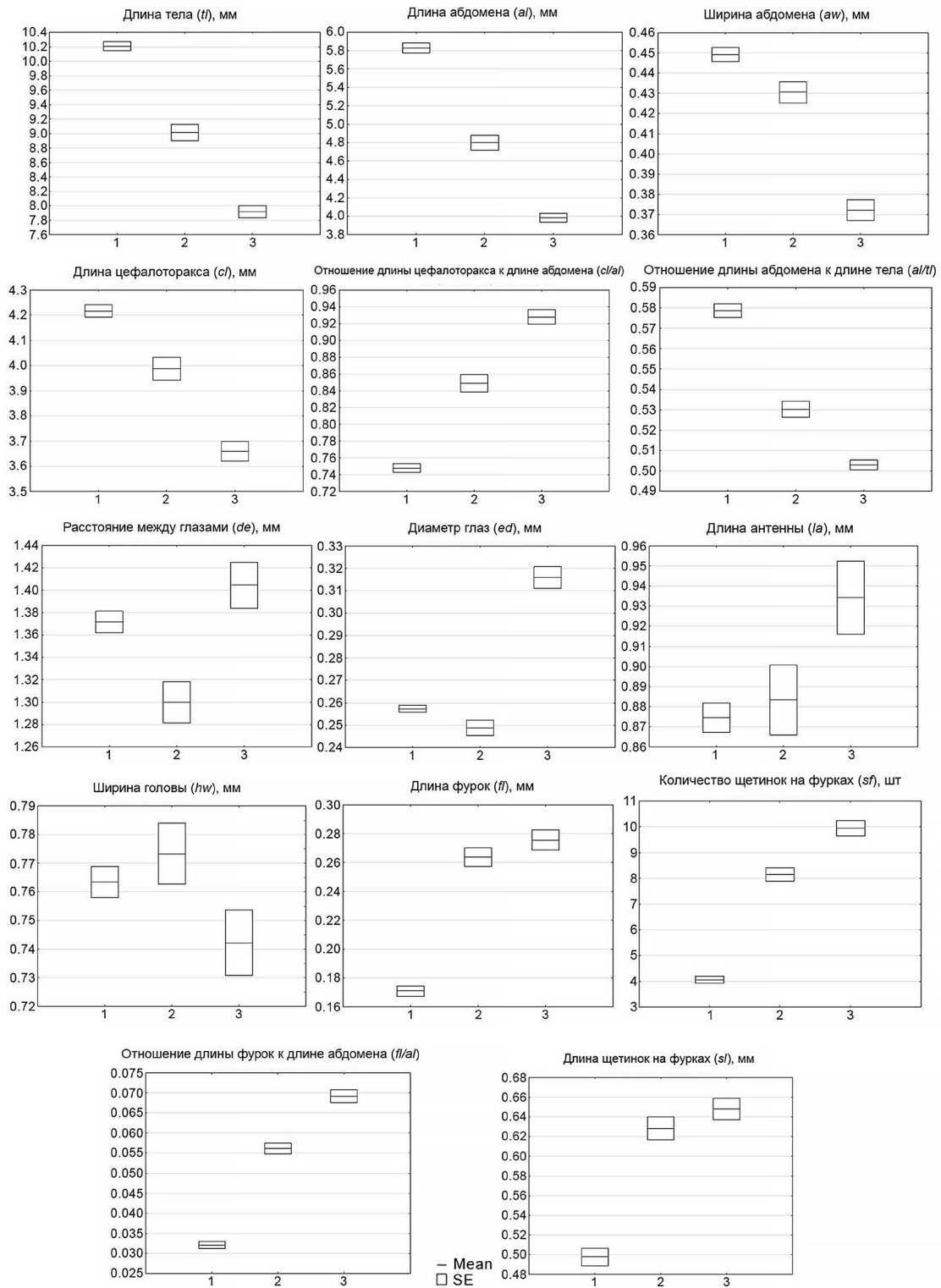


Рис.6. Морфометрические признаки половозрелых самок и самцов рачка *A. parthenogenetica* и *A. tibetiana* в исследованных озерах, 2025 г.: 1 – самки *A. parthenogenetica*; 2 – самки *A. tibetiana*; 3 – самцы *A. tibetiana*; Mean – среднее значение; SE – стандартная ошибка.

Однако пластические и меристические признаки самцов *A. tibetiana* выше таковых самок *A. tibetiana* по расстоянию между глазами (de : $H=10,31$, $p<0,01$), диаметру глаз (ed : $H=93,32$, $p<0,01$), количеству щетинок на фурках (sf : $H=19,66$, $p<0,01$), отношению длины цефалоторакса к длине живота (cl/al : $H=36,47$, $p<0,01$), длине фурки к длине живота (fl/al : $H=35,44$, $p<0,01$). Длина фурок (fl : $H=0,74$, $p>0,05$) и длина

щетинок на фурках (sl : $H=1,21$, $p>0,05$) самок и самцов *A. tibetiana* не имели отличия. Таким образом, самцы *A. tibetiana* имеют более крупные пропорции тела по сравнению с самками *A. tibetiana* на основании 2 пластических и 3 меристических признаков. Равнозначность пластических признаков (длина фурки (fl) и длина щетинок на фурках (sl)) объединяют морфологически самок и самцов двуполовых видов.

По нашему мнению, изученные нами пластические и меристические признаки *A. parthenogenetica* и *A. tibetiana* в основном изменялись под воздействием минерализации рапы в исследуемых озерах, которая менялась от 45,9 (оз. Малое Шкло) до 210,9 г/л (оз. Кучукское). Отмечено, что изменения солености воды сказываются на пропорциях тела.

4. Обсуждение

Очевидно, что для понимания особенностей формирования морфометрических признаков артемии, необходимо рассматривать ее развитие во взаимосвязи с факторами минерализации и температуры рапы. Характер связей пластических и меристических признаков с этими факторами позволяет сделать ряд общих выводов для популяций рачка *A. parthenogenetica* (при уровне значимости $p < 0,05$) (Таблица 4):

- при увеличении минерализации происходит редукция щетинок на фурке (sf) с уменьшением их длины (sl) и уменьшение длины самой фурки (fl);
- длина абдомена (al) и отношение длины абдомена к длине тела (al/tl) увеличиваются пропорционально солености;
- отношение длины цефалоторакса к длине абдомена (cl/al), длины фурок к длине абдомена (fl/al), ширина абдомена (aw), длина первой антенны (la) и ширина головы (hw) отрицательно коррелируют с минерализацией.

При увеличении температуры рапы в исследованный период происходит уменьшение длины цефалоторакса (cl) и расстояния между глазами (de) в популяциях рачка *A. parthenogenetica*.

Поскольку популяции *A. tibetiana* отмечены только в двух озерах, из-за малой выборки для

статистического анализа были использованы другие методы. Сравнение средних данных минерализации рапы оз. Малое Шкло ($45,9 \pm 13,8$ г/л) и оз. Танатар III ($161,6 \pm 48,5$ г/л) по критерию Краскела-Уоллиса (H) показало достоверное различие ($p < 0,05$). Температура рапы рассматриваемых озер (оз. Малое Шкло: $21,4 \pm 1,4$ °C; оз. Танатар III: $16,0 \pm 1,2$ °C) также значимо отличалась ($p < 0,05$).

Таким образом, при увеличении минерализации рапы на 115,7 г/л и уменьшении ее температуры на 5,4 °C изменились морфометрические признаки самок и самцов рачка *A. tibetiana*:

- увеличались параметры тела самок и самцов: длина тела (tl), длина абдомена (al), ширина абдомена (aw), длина цефалоторакса (cl);
- увеличались размерные характеристики головы самок и самцов: расстояние между глазами (de), диаметр глаза (ed), длина первой антенны (la), ширина головы (hw);
- увеличались показатели фурок самок и самцов: длина фурки (fl), количество щетинок на фурках (sf), длина щетинок на фурках (sl);
- уменьшилось отношение длины абдомена к длине тела (al/tl) самцов;
- увеличались размеры второй антенны самцов: длина второй антенны (ml), максимальная и минимальная ширина второй антенны (mw (max), mw (min)).

Кластерный анализ 12 пластических и 4 меристических признаков самок *A. parthenogenetica* по среднесезонным значениям показал принадлежность популяций к 3 группам, различающимся по минерализации рапы, а также по особенностям фуркальных показателей (Рис. 7).

Отдельная группа образована популяцией артемии из озер Большое Шкло и Кривая Пучина.

Таблица 4. Корреляционный анализ пластических и меристических признаков *A. parthenogenetica* по абиотическим факторам.

Признак	r	R ²	Уравнение зависимости
Минерализация рапы, г/л			
Длина абдомена (al)	0,41	0,24	$y = 0,0094x + 4,3428$
Ширина абдомена (aw)	-0,67	0,35	$y = -0,0008x + 0,5901$
Длина первой антенны (la)	-0,43	0,11	$y = -0,0007x + 0,9885$
Ширина головы (hw)	-0,53	0,22	$y = -0,001x + 0,9262$
Длина фурок (fl)	-0,82	0,59	$y = -0,0011x + 0,3492$
Длина щетинок на фурках (sl)	-0,59	0,30	$y = -0,0018x + 0,7715$
Количество щетинок на фурках (sf)	-0,75	0,44	$y = -0,0401x + 10,31$
Отношение длин цефалоторакса к длине абдомена (cl/al)	-0,70	0,46	$y = -0,0013x + 0,9627$
Отношение длины абдомена к длине тела (al/tl)	0,86	0,63	$y = 0,001x + 0,431$
Отношение длины фурок к длине абдомена (fl/al)	-0,87	0,63	$y = -0,0003x + 0,077$
Температура рапы, °C			
Длина цефалоторакса (cl)	-0,42	0,18	$y = -0,0435x + 5,1284$
Расстояние между глазами (de)	-0,39	0,15	$y = -0,0156x + 1,7005$

Примечание: r – коэффициент корреляции Спирмена, R² – коэффициент аппроксимации.

Рачки, обитающие в этих озерах, характеризуются наиболее высокими фуркальными показателями по сравнению с остальными озерами (длина фурок (fl), количество щетинок на фурках (sf), длина щетинок на фурках (sl)) (см. Рис. 4). Средняя минерализация рапы первой группы озер составляет 109.9 ± 7.1 г/л. Вторая группа объединила популяции артемии озер Кучукское и Мормышанское. Длина щетинок на фурках (sl) рачков этой группы самая короткая по сравнению с остальными озерами. Средняя минерализация этой группы озер составляет $219,1 \pm 8,0$ г/л. Третья группа образована популяциями артемии из озер Большое Яровое, Малое Яровое, Малиновое, Шукыртуз. Рачки этих озер характеризуются схожей между собой длиной щетинок на фурках (sl), которая значительно отличается от таковых остальных групп озер. Средняя минерализация рапы этой группы озер составила $170,2 \pm 2,8$ г/л.

Как было показано выше, изученные нами гипергалинные озера юга Западной Сибири характеризуются различными абиотическими факторами, которые оказывают воздействие на жизнедеятельность гидробионтов. Изменение температуры и минерализации рапы в озерах оказывает воздействие на динамику численных показателей, а также различий морфометрических признаков артемии, что было отмечено в ранее проведенных исследованиях (Веснина и др., 2023; Vesnina and Bezmaternykh, 2023; Литвиненко и др., 2024). Слишком высокая или низкая минерализация рапы проявляется в угнетении роста, развития и размножения артемии (Веснина и др., 2011). При изменении минерализации рапы меняется не только морфология, но и особенности размножения и соотношение полов (Веснина и др., 2012; Семик и др., 2024).

Как известно, артемия характеризуется высокой экологической пластичностью и может менять свои размеры и форму в зависимости от внешних факторов, основным из которых многие исследователи считают концентрацию солей в воде (Nobile et al., 2020; Forneck et al., 2021; Van Stappen et al., 2020; Thirunavukkarasu et al., 2024). При этом морфометрические признаки артемии изучаются во всем мире для дифференциации и идентификации видов (Naganawa and Mura, 2017; Asem et al., 2020; Sainz-Escudero et al., 2021). Кроме того, эти морфометрические различия между особями или популяциями одного и того же вида могут быть обусловлены генотипической изменчивостью (Thirunavukkarasu et al., 2021). Наши данные полностью подтверждают эти выводы. Выявлены как явные изменения морфометрических признаков обоих изученных видов артемии по градиенту важнейших экологических факторов, так межвидовые и межпопуляционные отличия, которые существенно осложняют таксономическую диагностику по морфологическим признакам.

Подобные закономерности отмечены в ранее проведенных исследованиях, которые показали различия морфологических признаков ряда популяций, обнаруженных в разных географических районах, особенно в прибрежных районах Индии, Китая, Европы и Африки (Thirunavukkarasu et al.,

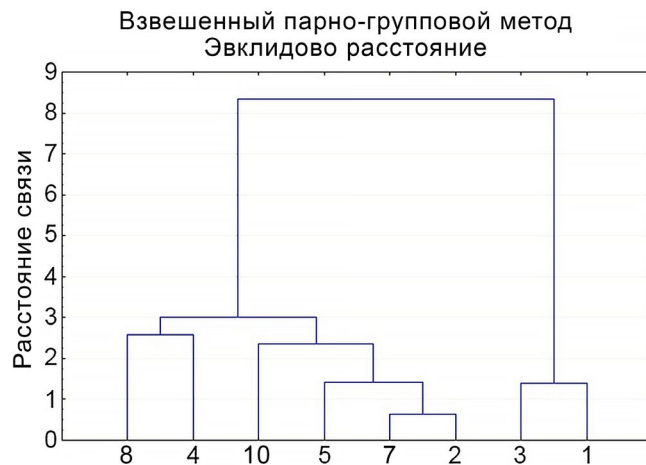


Рис. 7. Дендрограмма сходства комплекса морфометрических показателей самок исследованных популяций *A. parthenogenetica* из гипергалинных озер юга Западной Сибири (метод одиночной связи): 1 – Большое Шкло; 2 – Большое Яровое; 3 – Кривая Пучина; 4 – Кучукское; 5 – Малиновое; 7 – Малое Яровое; 8 – Мормышанское; 10 – Шукыртуз.

2022; Thirunavukkarasu et al., 2021; Ruebhart et al., 2008). Авторы из Индии и Тайваня на основе изучения их морфометрических признаков обнаружили 6 морфотипов артемии (Maniatsi et al., 2009). По морфометрическим показателям так же, как и в нашем случае, были выявлены отличия самок и самцов артемии Северной Америки и Карибского побережья Колумбии (Van Stappen et al., 2024). Очевидно, наших и ранее проведенных исследований морфологических и размерно-весовых характеристик артемии из разнотипных озер юга Западной Сибири пока недостаточно для достоверной дифференциации популяций артемии разных видов (Литвиненко и др., 2024; Vesnina et al., 2025).

Выполненный анализ пластических и меристических признаков половозрелых особей артемии из разнотипных гипергалинных озер Алтайского края подтвердил, что наиболее вариабельными признаками у самок рачка артемии являются фуркальные показатели (Vesnina et al., 2025).

5. Выводы

Изучены современные морфологические характеристики партеногенетических и двуполых популяций артемии в 10 разнотипных гипергалинных озерах юга Западной Сибири. Использование ДНК-баркодинга позволило определить в изученных гипергалинных озерах Алтайского края два вида артемии: *A. parthenogenetica* и *A. tibetiana*. В хлоридных (Большое Шкло, Большое Яровое, Кривая Пучина, Кучукское, Малиновое, Малое Яровое, Шукыртуз) и сульфатном (Мормышанское) озерах выявлена *A. parthenogenetica*, а в хлоридном (Малое Шкло) и в гидрокарбонатном (Танатар III) – *A. tibetiana*.

Сравнительный анализ морфологических признаков показал, что самки *A. parthenogenetica* и

A. tibetiana имеют значимые отличия средних величин – 14 из 16 изученных признаков: длина тела, длина абдомена, отношение длины абдомена к длине тела, ширина абдомена, расстояние между глазами, диаметр глаза, длина цефалоторакса, отношение длины цефалоторакса к длине абдомена, длина фуркальной ветви, количество щетинок на фурке, длина щетинок на фурке, отношение длины фурки к длине абдомена.

Анализ 12 пластических и 4 меристических признаков самок *A. parthenogenetica* показал, что её популяции разделяются на 3 группы, различающиеся особенностями строения фурки: длиной, количеством щетинок, длиной щетинок. Индекс корреляции Спирмена выявил значимые статистические зависимости морфологических признаков *A. parthenogenetica* и *A. tibetiana* от основных экологических факторов – минерализации и температуры рапы.

Благодарности

Работа выполнена в рамках гранта Российского научного фонда, проект №25-26-00148 (<https://rscf.ru/en/project/25-26-00148/>).

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта финансовых и личных интересов.

Список литературы

Веснина Л.В., Васильева А.С. 2019. Современное состояние популяции рачка артемии в период опреснения гипергалинных озер (на примере озера Кулундинское). Водные биоресурсы, аквакультура и экология водоемов: материалы VII Международной научной конференции 6: 108–118.

Веснина Л.В., Веснин Ю.А., Романова Н.С. и др. 2023. Роль солоноватоводной фауны и состояние биоресурса экосистемы гипергалинного озера Кулундинское в фазе трансгрессии (Алтайский край). Рыбное хозяйство 2: 65–72.

Веснина Л.В., Ронжина Т.О., Пермякова Г.В. и др. 2011. Алтайские стартовые корма: вчера, сегодня, завтра. В: Аквакультура центральной и восточной Европы: настоящее и будущее: материалы II Международной научной конференции, С. 48–53.

Веснина Л.В., Ронжина Т.О., Пермякова Г.В. и др. 2012. Технология получения стартовых кормов из артемии соленых озер Алтайского края. Рыбоводство и рыбное хозяйство 3: 52–59.

Литвиненко Л.И., Корентович М.А., Бойко Е.Г. и др. 2024. Артемия в гипергалинных водоемах России (география, биоразнообразие, экология, биология и практическое использование). Тюмень: ГАУ Северного Зауралья.

Никонов А.М. 1989. Справочник по гидрохимии. Л.: Гидрометеиздат.

Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем. 1992. СПб.: Гидрометеиздат.

Руководство по химическому анализу поверхностных вод суши. Часть 1. 2009. В: Боева Л.В. (ред.). Ростов-на-Дону.

Руководство по химическому анализу поверх-

ностных вод суши. Часть 2. 2012. В: Боева Л.В. (ред.). Ростов-на-Дону.

Семик А.М., Замятина Е.А., Паршин-Чудин А.В. и др. 2024. Сравнительный анализ популяции жаброногого рачка рода *Artemia* в гипергалинных озерах Крыма по морфометрическим признакам. Рыбоводство и рыбное хозяйство 12: 862–875. DOI: [10.33920/sel-09-2412-03](https://doi.org/10.33920/sel-09-2412-03)

Asem A., Eimanifar A., Rastegar-Pouyani N. et al. 2020. An overview on the nomenclatural and phylogenetic problems of native Asian brine shrimps of the genus *Artemia* Leach, 1819 (Crustacea, Anostraca). Zookeys 902: 1.

Asem A., Yang C., Eimanifar A. et al. 2023. Phylogenetic analysis of problematic Asian species of *Artemia* Leach, 1819 (Crustacea, Anostraca), with the descriptions of two new species. Journal of Crustacean Biology 83(1): 1–25. DOI: [10.1093/jcbl/ruad002](https://doi.org/10.1093/jcbl/ruad002)

Beardmore J.A., Pilla E.J., Thomas K.M. 1994. Genetic variation in *Artemia*: speciation, reproductive mode and potential for exploitation. In: Gajardo G., Coutteau P. (Eds.), Book of Abstracts of Contributions. Puerto Montt.

Browne R.A., Bowen S.T. 1991. Taxonomy and population genetics of *Artemia*. In: Browne R.A., Sorgeloos P., Trotman C.N.A. (Eds.), *Artemia* Biology. Boston: CRC Press, pp. 221–235.

Edgar R.C. 2004. MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. Nucleic Acids Research 32(5): 1792. DOI: [10.1093/nar/gkh340](https://doi.org/10.1093/nar/gkh340)

Eimanifar A., Van Stappen G., Marden B. et al. 2014. *Artemia* biodiversity in Asia with the focus on the phylogeography of the introduced American species *Artemia franciscana* Kellogg, 1906. Molecular Phylogenetics Evolution 79: 392–403.

Folmer O., Black M., Hoeh W. et al. 1994. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. Molecular Marine Biology and Biotechnology 3(5): 294–299.

Forneck S.C., Dutra F.M., de Camargo M.P. et al. 2021. Aquaculture facilities drive the introduction and establishment of non-native *Oreochromis niloticus* populations in Neotropical streams. Hydrobiologia 848(9): 1955–1966. DOI: [10.1007/s10750-020-04430-8](https://doi.org/10.1007/s10750-020-04430-8)

Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. Palaeontologia Electronica.

Kumar S., Stecher G., Li M. et al. 2018. MEGA X: Molecular evolutionary genetics analysis across computing platforms. Molecular Phylogenetics Evolution 35: 1547. DOI: [10.1093/molbev/msy096](https://doi.org/10.1093/molbev/msy096)

Lobo J., Costa P., Teixeira M. et al. 2013. Enhanced primers for amplification of DNA barcodes from a broad range of marine metazoans. BMC ecology 13: 1.

Maccari M., Amat F., Gómez A. 2013. Origin and Genetic Diversity of Diploid Parthenogenetic *Artemia* in Eurasia. PLoS ONE 8(12): e83348.

Maniatsi S., Baxevanis A.D., Abatzopoulos T.J. 2009. The intron 2 of p26 gene: a novel genetic marker for discriminating the two most commercially important *Artemia franciscana* subspecies. Journal of Biological Research 11: 73–82. DOI: [10.3390/ijms10125455](https://doi.org/10.3390/ijms10125455)

Naganawa H., Mura G. 2017. Two new cryptic species of *Artemia* (Brachiopoda, Anostraca) from Mongolia and the possibility of invasion and disturbance by the aquaculture industry in East Asia. Crustaceana 90(14): 1679–1698. DOI: [10.1163/15685403-00003744](https://doi.org/10.1163/15685403-00003744)

Nobile A.B., Cunico A.M., Vitule J.R. et al. 2020. Status and recommendations for sustainable freshwater aquaculture in Brazil. Reviews in Aquaculture 12(3): 1495–1517. DOI: [10.1111/raq.12393](https://doi.org/10.1111/raq.12393)

Pang H., Zheng K., Wang W. et al. 2024. The Morphological

Differentiation and Evolutionary Origins of *Artemia* in China. *Diversity* 16(3): 144.

Persoone G., Sorgeloos P. 1980. General aspects of the ecology and biogeography of *Artemia*. In: Persoone G., Sorgeloos P., Roels O., Jaspers E. (Eds.). *The brine shrimp Artemia*. Ecology, culturing, use in aquaculture 3: Universa Press, Wetteren, Belgium, pp. 3–24.

Pilla E.J.S., Beardmore J.A. 1994. Genetic and morphometric differentiation in Old World bisexual species of the brine shrimp (*Artemia*). *Heredity* 72: 47–56. DOI: [10.1038/hdy.1994.97](https://doi.org/10.1038/hdy.1994.97)

Ruebhart D.R., Cock I.E., Shaw G.R. 2008. Invasive character of the brine shrimp *Artemia franciscana* Kellogg 1906 (Branchiopoda: Anostraca) and its potential impact on Australian inland hypersaline waters. *Marine & Freshwater Research* 59(7): 587–595. DOI: [10.1071/MF07221](https://doi.org/10.1071/MF07221)

Sainz-Escudero L., López-Estrada E.K., Rodríguez-Flores P.C. et al. 2021. Settling taxonomic and nomenclatural problems in brine shrimps, *Artemia* (Crustacea: Branchiopoda: Anostraca), by integrating mitogenomics, marker discordances and nomenclature rules. *PeerJ*: 62. DOI: [10.7717/peerj.10865](https://doi.org/10.7717/peerj.10865)

Tamura K., Stecher G., Kumar S. 2021. MEGA11: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 11. *Molecular Biology and Evolution* 38(7): 3022. DOI: [10.1093/molbev/msab120](https://doi.org/10.1093/molbev/msab120)

Thirunavukkarasu S., Karunasakaran G., Munuswamy N. 2021. Genetic diversity and population structure of *Artemia franciscana* from southeast coast of India. *Journal of Sea Research* 178: 102127. DOI: [10.1016/j.seares.2021.102127](https://doi.org/10.1016/j.seares.2021.102127)

Thirunavukkarasu S., Karunasakaran G., Munuswamy N. 2022. Morphometric and phylogenetic analysis of morphotypes in *Artemia franciscana* Kellogg, 1906 (Crustacea: Anostraca). *Regional Studies in Marine Science* 54: 102411. DOI: [10.1016/j.rsma.2022.102411](https://doi.org/10.1016/j.rsma.2022.102411)

Thirunavukkarasu S., Murugan G., Hwang J.-S. et al. 2024. Morphology and morphometry of morphotypes in

the population of *Artemia franciscana* (Kellogg, 1906) from salterns of the southeastern coast of India. *Heliyon* 10(1): 1–13. DOI: [10.1016/j.heliyon.2024.e29796](https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2024.e29796)

Triantaphyllidis G.V., Zhang B., Zhu L. et al. 1994. International Study on *Artemia*. L. Review of the literature on *Artemia* from salt lakes in the People's Republic of China. *International Journal of Salt Lake Research* 3: 1–12. DOI: [10.1007/BF01990645](https://doi.org/10.1007/BF01990645)

Van Stappen G. 2002. Chapter IV. Zoogeography. In: Abatzopoulos T.J., Beardmore J.A., Clegg J.S., Sorgeloos P. (Eds.), *Artemia: Basic and applied biology*. Dordrecht, the Netherlands, Kluwer Academic Publishers, pp. 286.

Van Stappen G., Sorgeloos P., Rombaut G. 2024. Manual on *Artemia* production and use. FAO Fisheries and Aquaculture Technical Papers. Rome. DOI: [10.4060/cd0313en](https://doi.org/10.4060/cd0313en)

Van Stappen G., Sui L., Hoa V.N. et al. 2020. Review on integrated production of the brine shrimp *Artemia* in solar salt ponds. *Reviews in Aquaculture* 12(2): 1054–1071. DOI: [10.1111/raq.12371](https://doi.org/10.1111/raq.12371)

Vanhaecke P., Tackaert W., Sorgeloos P. 1987. The biogeography of *Artemia*: an updated review. In: Sorgeloos P., Bengtson D.A., Declerck W. et al. (Eds.), *Artemia* research and its applications. Morphology, genetics, strain characterisation, toxicology. Wetteren, Belgium, Universa Press.

Vesnina L.V., Bezmaternykh D.M. 2023. Influence of Environmental Factors on the Dynamics of Zooplankton in Lake Kulunda (Western Siberia). *Russian Journal of Ecology* 54(3): 243–250. DOI: [10.1134/S1067413623030086](https://doi.org/10.1134/S1067413623030086)

Vesnina L.V., Bezmaternykh D.M., Lassyi M.V. et al. 2025. Morphometric Characteristics and DNA Barcoding of Branchiopod Crustaceans of the Genus *Artemia* (Crustacea: Anostraca) from the Lakes of the Kulunda Lowland of Altai Krai. *Inland Water Biology* 18(5): 980–990. DOI: [10.1134/S1995082925600978](https://doi.org/10.1134/S1995082925600978)