

С.И. АНДРЕЕВА, Н.И. АНДРЕЕВ

**ЭВОЛЮЦИОННЫЕ
ПРЕОБРАЗОВАНИЯ
ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ
АРАЛЬСКОГО МОРЯ В УСЛОВИЯХ
ЭКОЛОГИЧЕСКОГО КРИЗИСА**

Омск

2003

Омск: Изд-во Омского государственного педагогического университета, 2003. 382 с.

ISBN 5-8268-0672-9

© С.И. Андреева, Н.И. Андреев, 2003

© Омский государственный педагогический университет, 2003

Печатается по решению редакционно-издательского совета ОмГПУ

Рецензенты: доктор биологических наук И.И. Богданов

доктор биологических наук Я.И. Старобогатов

Рассматривается эволюция экосистемы Аральского моря в условиях современного экологического кризиса. Прослежены абиотические причины кризиса, взаимодействие абиотических и биотических факторов, первичные и вторичные изменения биоты в связи с повышением солености и перестройкой трофических цепей.

Рассмотрены эволюционные преобразования двустворок в результате акклиматизации (*Syndosmya*) и в результате осолонения моря (*Cerastoderma*). Смена биотического окружения, изменение направления потока энергии в экосистеме, увеличение скорости продуцирования первичного органического вещества вызвали «взрыв» видообразования. Показана роль барьерных соленостей в видообразовании и формировании фаун.

Табл. 23. Ил. 128. Библиограф. 360 назв.

ВВЕДЕНИЕ

Колоссальные изменения экосистемы Аральского моря не имеют аналогов в современном мире и по результатам сравнимы с эволюционными преобразованиями солоноватых палеоводоемов. Если обратиться к палеонтологическим материалам, то поражает сходство описанных палеонтологами процессов с протекающими в конце XX-го века в Аральском море. Причем, эти процессы имеют универсальный характер. Они присущи в прошлом всему живому нашей планеты, как мезозойским растениям (Красилов, 1986), так и наземным тетраподам ранней и средней юры (Каландадзе, Раутиан, 1992), меловым насекомым (Жерихин, 1992), морским и солоноватоводным кайнозойским моллюскам (Невесская с соавт., 1987, 1989).

В результате современного кризиса экосистемы Аральского моря произошло вымирание флоры и фауны, которое всегда предшествовало взрыву видообразования в геологическом прошлом. Смена типа продуцирования первичного органического вещества, сопровождающаяся повышением трофности водной толщи, обусловила переход анагенетической эволюции экосистемы Аральского моря к этапу, когда ведущая роль принадлежит диверсификационным процессам, в результате развития которых началось частичное восстановление структуры экосистемы.

Воздействие современной регрессии Арала на его фауну является прекрасной моделью процессов, протекавших в геологическом прошлом при регрессиях морских и солоноватых палеоводоемов, а само море представляет собой природную лабораторию для наблюдений за эволюционными процессами в пределах отдельных таксонов и экосистемы в целом. Универсальный характер наблюдаемых преобразований позволяет говорить о современной эволюции экосистемы Арала как модели эволюции биот.

Хозяйственная деятельность человека в последнем столетии превратилась в мощный природообразующий фактор. Ярким примером могут служить вызванные антропогенным влиянием изменения природной среды Приаралья и самого Аральского моря. В результате интродукции 16 видов беспозвоночных и 22 видов рыб коренным образом изменена фауна моря. Переселения промысловых рыб, а также попутная акклиматизация ряда гидробионтов в первой половине двадцатого столетия подорвали кормовую базу местных рыб, резко снизив промысловые уловы. Последовавшее сокращение стока рек в результате интенсификации водохозяйственной деятельности в бассейне Аральского моря и его осолонение сделали водоем непригодным для обитания большинства аборигенных и акклиматизированных видов беспозвоночных и рыб. В течение жизни одного поколения гигантское озеро-море превратилось в два соленых с различными гидролого-гидрохимическими режимами водоема, лишившихся специфических аральских флоры и фауны.

За фауной Арала авторы наблюдают с 1975 г., с того времени, когда снижение уровня Аральского моря и его осолонение лишь немного превышали амплитуду вековых колебаний, в море обитали почти все исконно аральские виды, эвригаллинные и галофильные виды только начинали наращивать свою численность.

В результате мониторинговых наблюдений за двустворчатыми моллюсками Арала обнаружено наличие видообразовательного процесса среди современных эвригаллинных двустворок. Уникальность процессов, протекающих на современном этапе эволюции экосистемы Аральского моря, определяет актуальность исследования, а поскольку для современной эволюционной теории особый интерес представляет изучение эволюции форм и признаков, которые попадают под резко направленное и чрезвычайно интенсивное действие отбора (Тимофеев-Ресовский с соавт., 1977; и др.), авторы решили опубликовать накопленные материалы в виде предлагаемой вниманию монографии.

Публикация данной книги не поддержана Российским фондом фундаментальных исследований.

Авторы считают своим приятным долгом выразить сердечную благодарность В.В. Хлебовичу, чьи работы и консультации имели большое влияние в рамках постановки проблемы и понимания процессов, протекавших в двадцатом столетии в экосистеме Аральского моря, и А.С. Северцову, взявшему на себя труд прочтения одного из первоначальных вариантов данной публикации, чьи замечания способствовали уточнению ряда рассматриваемых положений.

Глава 1.

ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ АРАЛЬСКОГО МОРЯ. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

1.1. История изучения двустворчатых моллюсков Аральского моря

Начальные сведения по фауне Аральского моря были получены попутно с другими исследованиями в период дипломатического и торгового проникновения России в Среднюю Азию. Так, по публикациям девятнадцатого – начала двадцатого века в общем был выявлен видовой состав двустворчатых моллюсков. Для Аральского моря были указаны: *Dreissensia* (=Dreissena) *polymorpha* var. *aralensis* Andr., *Dreissensia polymorpha* var. *obtusecarinata* Andr., *Dreissensia pallasii* Andr., *Dreissensia caspia* Eichw., *Adacna* (=Hypanis) *minima* Ostr., *Adacna vitrea* Eichw., *Adacna laeviuscula* Eichw., *Cardium* (=Cerastoderma) *edule* L. (Basiner, 1848; Мартенс, 1874; Аленицын, 1876; Андрусов, 1897; Остроумов, 1907; Берг, 1908).

В обстоятельной сводке С.А. Сидорова (1929) приведено для Аральского моря и его ближайших окрестностей 37 видов моллюсков, в том числе 13 двустворок, обитавших непосредственно в море: *Dreissensia polymorpha* Pall., *D. polymorpha* var. *aralensis* Andr., *D. polymorpha* var. *obtusecarinata* Andr., *D. pallasii* Andr., *D. caspia* Eichw., *D. rostriformis* Desh., *Adacna minima* Ostr. forma a и forma b, *A. vitrea* Eichw., *Cardium edule* L., *C. edule* var. *lamarcki* Reev, *C. edule* var. *lamarcki* Reev (?).

В определителе моллюсков Советского Союза В.И Жадиным (1952) для Аральского моря приведены *Dreissena polymorpha* var. *aralensis* (Andr.), *D. polymorpha* var. *obtusecarinata* (Andr.), *D. pallasii* (Andr.) и *D. caspia* (Eichw.), *Adacna vitrea* Eichw., *A. laeviuscula* Eichw., *Cardium edule* L.

Исследование животного мира Арала, в основном, как и во время нашей работы на Аральском море, носило чисто прикладной рыбохозяйственный характер и сводилось, за редким исключением, к подсчету численности и биомассы отдельных групп организмов и изучению их распределения по акватории моря в лучшем случае с приведением списка систематических групп, в котором указаны вид или чаще род, без каких-либо описаний и иллюстраций, которые могли бы уточнить видовую принадлежность беспозвоночных (Никитинский, 1933; Бенинг, 1934, 1935; Деньгина, 1957, 1959а, б; Яблонская, 1960; Гаврилов, 1967, 1968, 1972, Картунова, 1967, 1970; и др.).

Работы по биологии и солеустойчивости аральских беспозвоночных (Карпевич, 1964, 1975; Хусаинова, 1958; Бекмурзаев, 1970; и др.) также не сопровождалась видовым описанием и рисунками животных.

Существенным вкладом в изучение фауны Аральского моря явилось издание «Атласа беспозвоночных Аральского моря» (1974), обобщающего всю информацию по фауне беспозвоночных Арала, имевшуюся к началу 1970-х годов, в котором по результатам ревизии аральских моллюсков Я.И. Старобогатовым указано 9 видов и подвидов двустворок: *Hypanis vitrea bergi* Star., *H. minima sidorovi* Star., *H. minima minima* (Ostr.), *Dreissena polymorpha aralensis* (Andr.), *D. p. obtusecarinata* (Andr.), *D. caspia pallasii* (Andr.), *Cerastoderma lamarcki lamarcki* (Reeve), *Cerastoderma umbonatum* (Wood), *Abra* (=Syndosmya) *ovata* (Phil.).

Изменчивость аральских двустворок, как, впрочем, и большинства других групп животного мира этого водоема, практически не исследовалась.

Единственным источником обширной информации по изменчивости аральских *Cerastoderma* являются работы М. Батсона (Bateson, 1889, 1890). Автором исследовался ряд террас соленых озер (Чумышкуль, Джаман-клыч, Джаксы-клыч) по северо-восточному побережью Аральского моря, содержащих раковины *Cerastoderma* (*Cardium edule* в оригинале), при этом было отмечено, что от верхних террас к нижним изменяется форма, толщина и интенсивность окрашивания раковины *Cerastoderma*. У моллюсков удлиняется задняя часть раковины, происходит уплощение раковины и уменьшаются размеры раковин и число ребер с 18–22 на первой террасе до 14–15 на седьмой. Подобные изменения характерны и для *Cerastoderma* (*Cardium edule* в оригинале) из соленых озер Египта (Bateson, 1889).

В обстоятельном труде С.А. Сидорова (1929) при описании видов аральских *Dreissena* основное внимание уделено фактам нахождения вида и описанию систематических отличий. По каждому виду дрейссен даны промеры нескольких экземпляров. Только для *Dreissena polymorpha* из оз. Акчатау (низовья реки Сырдарьи) проанализирован полиморфизм по контуру створок и положению киля. При обсуждении видового состава аральских *Hypanis* размеры моллюсков приведены без указания вида, для *Cerastoderma* дано число ребер и отношение ширины раковины к ее длине.

Н.З. Хусаинова (1958), описывая биологические особенности массовых донных беспозвоночных Арала, не привела конкретных данных по изменчивости аральских двустворчатых моллюсков за исключением общих замечаний. Так, для аральских *Hypanis* дано морфологическое описание без подразделения материала на виды. Для *Cerastoderma* отмечены две формы раковин, различающиеся вытянутостью заднего края, количеством и шириной ребер, положением макушек, отношением высоты раковины к длине и высоты к толщине без приведения цифрового материала. Изучая фауну култуков восточного побережья, Н.З. Хусаинова (1958, 1960) замечает в отношении *Cerastoderma*, что при солености 16–23 ‰ особи мельче, чем в собственно Арале; при перенаселении моллюсками некоторых участков дна отмечались несимметричные створки раковин, либо наличие уродливых раковин с вмятинами и искривлениями.

Я.И. Старобогатовым (1974) при описании видов *Dreissena*, *Hypanis* и *Syndosmya* в «Атласе беспозвоночных Аральского моря» указаны колебания основных морфометрических индексов.

Анализируя публикации по изменчивости двустворчатых моллюсков, следует отметить, что информация довольно скудна, как по изменчивости переживших экологический кризис аральских *Cerastoderma* и *Syndosmya*, так и по изменчивости *Cerastoderma* из других южных морей России. Из доступных литературных источников это работы О.А. Гримма (1876), указывающего количество ребер для каспийских *Cerastoderma*.

Полиморфизм *Cardium* (= *Cerastoderma*) *edule* L. привлекал внимание исследователей с конца XIX века. На основании различий в контурах створок раковин, числе ребер, строении и относительных размерах лигамента, окраске и прочих признаках неоднократно предпринимались попытки разделения этого вида на подвиды и, в последующем, на виды (Vinsent, 1882; Милашевич, 1916; Chavan, 1945; Mars, 1949; Petersen, 1958; Grossu, 1961; Boyden, 1973; Brock, 1978; Бессонов с соавт., 1970; Скарлато, Старобогатов, 1972; и др.). Однако данных по морфометрическому анализу раковин *Cerastoderma* в указанных источниках практически не обнаружено.

Только по *Cerastoderma glaucum* Poiret из Черного моря найдено исследование Т.В. Михайловой (1985), которая приводит морфометрические индексы, констатируя, что отношения линейных размеров раковин почти не зависят от возраста моллюсков и условий обитания и могут быть использованы как видовой признак.

Скудность информации по изменчивости основных морфологических параметров видов рода *Cerastoderma*, вероятно, обусловлена довольно стабильными условиями обитания этих моллюсков в стабильных насыщенных экосистемах, когда все отклонения жестко отменяются отбором. Невысокая вариабельность морфологических признаков переключает внимание исследователей на изменчивость *Cerastoderma* на физиологическом, биохимическом и генетическом уровнях (например: Brock, 1978, 1987, 1989; и др.).

Сведений по эволюционным преобразованиям современных двустворчатых моллюсков Аральского моря в научной литературе не обнаружено, информация о публикациях по генезису двустворок приведена в соответствующих разделах работы.

1.2. Материал и методика

Полиморфизм акклиматизированного в Арале двустворчатого моллюска *Syndosmya segmentum* был отмечен еще в конце 1970-х годов (Андреева, 1980). Проблема изменчивости аральских двустворок вновь четко обозначилась в начале 1990-х годов. После возобновления в 1989 г. исследований экосистемы Аральского моря Казахским НИИ рыбного хозяйства нами

(Андреев, Андреева, 1995б; Андреева, 1996) было обращено внимание на крайний полиморфизм раковин *Cerastoderma*, содержащихся в пробах бентоса. В последней экспедиции на Аральское море в 1994 г. Н.И. Андреевым были проведены специальные сборы с целью изучения изменчивости раковин аральских двустворчатых моллюсков. Опираясь на эти сборы, а также на сохранившиеся количественные пробы бентоса стандартных съемок Аральского моря, сделана попытка реконструкции эволюционных преобразований его двустворчатых моллюсков в условиях современного экологического кризиса.

В общей сложности наблюдения за видовым составом и изменчивостью двустворчатых моллюсков Аральского моря с большими перерывами охватывают период с 1900 по 1994 гг. Для этих целей использованы коллекции: сборы экспедиции Л.С. Берга (1900–1902 гг.), хранящиеся в фондах Зоологического института (ЗИН) РАН; сохранившиеся пробы бентоса весенней стандартной съемки 1965 г. из хранилища Аральского отделения Казахского НИИ рыбного хозяйства (КазНИИРХ), обширные сборы авторов (1976–1982, 1989–1994 гг.) в рейсах по стандартной сетке станций Аральского отделения

КазНИИРХ и в береговых и култучных рейсах (рис. 1.1), а также сборы *Cerastoderma* 1992 г. из залива Тщebas Большого моря, любезно предоставленные А.А. Филипповым.

Динамика численности и биомассы двустворчатых моллюсков и зообентоса в целом до 1963 г. приводится по литературным данным, с 1963 по 1975 гг. по картотеке первичной обработки бентоса из фондов Аральского отделения КазНИИРХ, а с 1976 по 1994 гг. по собственным сборам. В период падения уровня моря и осолонения его вод гидробиологические сборы проводились Аральским отделением

КазНИИРХ ежегодно по постоянной сетке станций, принятой в 1959 г. (рис. 1.1). Располагались станции равномерно по акватории моря от глубины 2.5 и до максимальной. Количество станций в связи с падением уровня моря постепенно уменьшилось со 134 до 54 в 1981 г., когда была в последний раз проведена одновременная съемка всего моря. В 1982 и 1993–1994 гг. проводились съемки только Малого моря, а с 1989 по 1992 гг. в совместных экспедициях с сотрудниками Государственного океанографического института (ГОИН) проведены съемки и Большого моря. Одновременно с отбором гидробиологических проб выполнялись стандартные гидролого-гидрохимические исследования. Сбор и обработка зообентоса проводилась все годы по стандартной методике (Инструкция ..., 1930; Яблонская, 1960, Андреева, 1989; Андреев, Андреева, 1997а). Всего было обработано 756 проб стандартных и прибрежных рейсов 1976–1982, 1989–1994 гг. и проанализировано 2380 карточек первичной обработки бентоса за 1963–1975 гг. из фондов Аральского отделения КазНИИРХ.

Для контрольных выборок использованы массовые сборы моллюсков из различных районов Аральского моря за 1976–1994 гг. (рис. 1.2), а также уцелевшие коллекции экспедиции Л.С. Берга и стандартной съемки 1965 г.

Схемы количественного распределения моллюсков составлены методом прямолинейной интерполяции.

Для сравнения изменчивости *Cerastoderma isthmicum* и *Syndosmya segmentum* из Аральского моря и из других водоемов, а также изменчивости внутри видов рода *Cerastoderma* привлечены сборы из северной части Каспийского моря за 1892, 1897 гг. и сборы экспедиции С.А. Зернова из Черного моря у берегов Болгарии и Румынии за 1911 г. из коллекций ЗИН РАН.

При характеристике раковин моллюсков руководствовались общепринятой терминологией, используемой при изучении морфологии двустворок (Скарлато с соавт., 1990). Исследовались форма раковины, ее окраска, величина апикального угла, степень погружения раковины в грунт, строение замка и отдельных его частей, форма и размеры лигамента и мускулов-замыкателей, конфигурация и ширина мантийной линии, а также ряд счетных и пластических признаков, описываемых ниже.

Для характеристики изменчивости раковин *Cerastoderma* подсчитывалось общее количество ребер, покрывающих раковину, включая слабовозвышающиеся (сглаженные) и еле заметные в виде отпечатка (следовые) ребра, иногда заметные только при изменении освещения, а также количество нормально развитых (возвышающихся) ребер.



Рис. 1.1. Расположение станций сбора зообентоса на Аральском море.

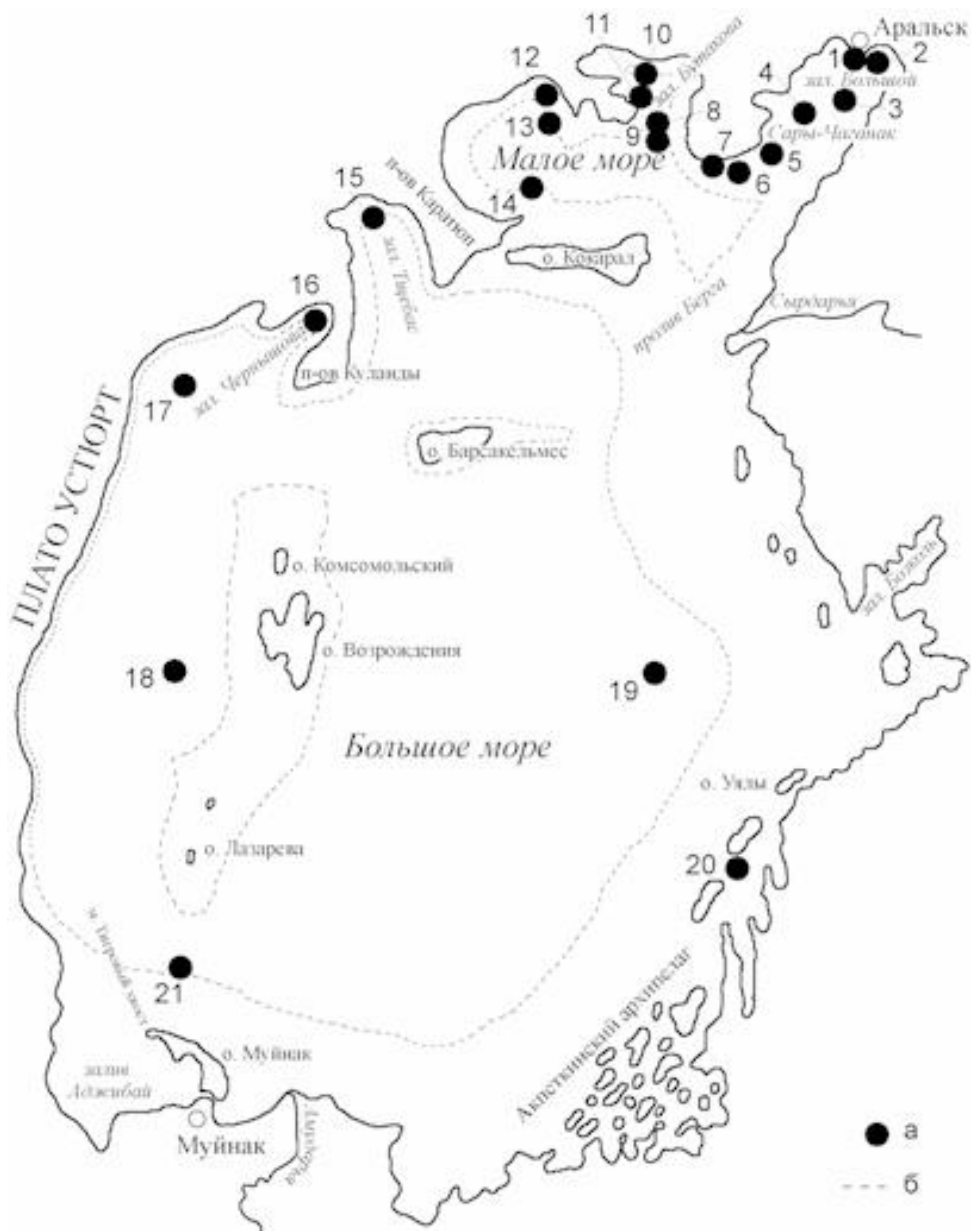


Рис. 1.2. Схема станций контрольных выборок.

а – станции: 1 – Аральская бухта; 2 – побережье залива Сары-Чаганак; 3 – станция 0; 4 – станция 1; 5 – станция 4; 6 – станция 6; 7, 11 – береговые выбросы; 8 – станция 17; 9 – вход в залив Бутакова; 10 – залив Бутакова; 12 – станция 16; 13 – станция 15; 14 – район станции 11; 15 – залив Тщebas; 16 – залив Чернышова; 17 – станция 47; 18 – станция 63; 19 – район станции 59; 20 – район острова Толмачева; 21 район станции 93. б – примерное положение береговой линии в августе 1992 г.

Во второй трети раковин церастодермы нормально развитые ребра обычно имеют одно или два отличающихся по выраженности (высоте, иногда и ширине), ярко окрашенных с разноцветными пятнами ребра. В редких случаях их может не быть. Положение этих ребер, именуемых в дальнейшем «более выраженное ребро (ребра)», значительно варьирует в популяциях аральских сердцевинок и может служить в качестве одного из элементов генетической характеристики популяции. Ребра аральских церастодерм обычно в передней трети раковины покрыты поперечными известковыми чешуйками, в сборах 1989–1994 гг. на створках наряду с чешуйками заметны довольно выступающие конхиолиновые складочки, положение которых весьма изменчиво (рис. 1.3).

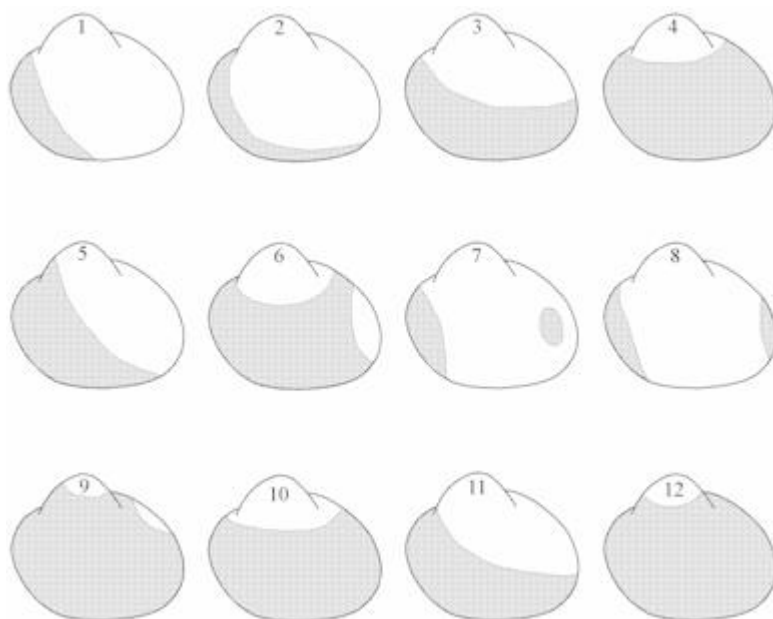


Рис. 1.3. Схема положения чешуек и конхиолиновых складочек на створках *Cerastoderma* Аральского моря (по: Андреева, Андреев, 2000а). Цифрами обозначены типы расположения чешуек и конхиолиновых складочек.

При анализе изменчивости лигамента выделялись такие отделы: выпуклая часть лигамента, расположенная позади макушек, ее хвостообразное продолжение и, иногда, впереди макушек имелось образование в виде продолжения лигамента (передний лигамент). И переднее продолжение лигамента, и хвостообразный придаток обычно имеют отличную от выпуклой части структуру: они представлены обычно слоем слияния (Allen, 1960; и др.) и состоят только из конхиолина, окрашенного в желтый или коричневый всех оттенков янтаря цвет. Выпуклая часть имеет типичное для двустворок строение (Скарлато с соавт., 1990), причем ламеллярный слой просвечивает отдельными полосками, создавая наряду с расширениями и сужениями членистость лигамента.

Изменчивость апикального угла изучалась по рисункам раковин в стандартном положении, полученных при помощи рисовального аппарата (рис. 1.4).

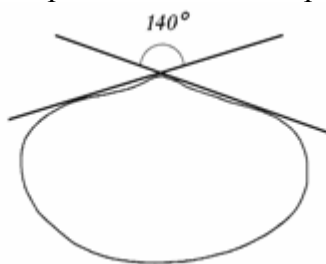


Рис. 1.4. Схема измерения апикального угла двустворок.

Замки аральских *Cerastoderma* и *Syndosmya* чрезвычайно разнообразны, в типичном случае (рис. 1.5) у *Cerastoderma* имеется шесть зубов (два передних латеральных, два кардинальных, два задних латеральных) на правой створке и четыре зуба (передний латеральный, два кардинальных и задний латеральный) на левой, у *S. segmentum* – четыре на правой створке (передний латеральный, два кардинальных и задний латеральный) и один кардинальный на левой.

Глубина погружения раковины в грунт (рис. 1.6) определялась по положению четко выраженной границы обрастаний на части раковины, находящейся вне грунта (1976–1994 гг.), и по следу, оставленному грунтом (1989–1994 гг.) в передней части, погруженной в грунт. В случае погружения раковины в грунт полностью она не несет следов обрастаний. След от погружения раковины в грунт хорошо просматривается лишь на экземплярах длиной более 12–

15 мм, более мелкие экземпляры еще не имеют достаточно хорошо развитых обрастаний и не включались в анализ по данному признаку.

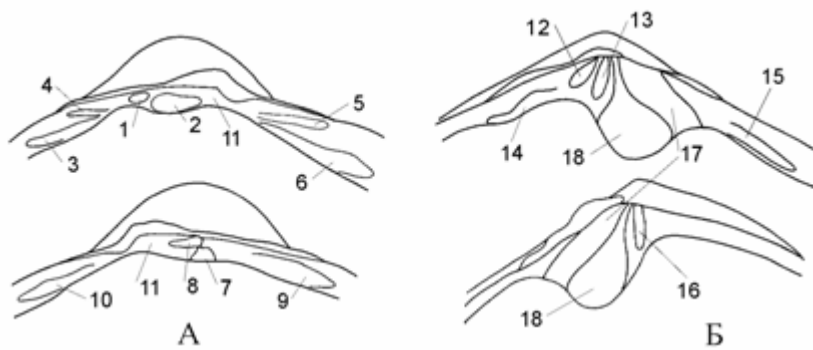


Рис. 1.5. Замок.

На А – *Cerastoderma*: вверху зубы правой створки — кардинальные: 1 – передний (первый), 2 – задний (второй); латеральные: 3 – первый передний, 4 – второй передний, 5 – первый задний, 6 – второй задний. Внизу зубы левой створки — кардинальные: 7 – передний (первый), 8 – задний (второй); латеральные: 9 – передний, 10 – задний. 11 – нимфа. На Б – *Syndosmya*: вверху зубы правой створки — кардинальные: 12 – передний (первый), 13 – задний (второй); латеральные: 14 – передний, 15 – задний. Внизу зубы левой створки: 16 – кардинальный. 17 – нимфа, 18 – ямка внутреннего лигамента.

При анализе формы раковины двустворок использован ряд индексов, вычисленных на основе стандартных и дополнительных промеров (рис. 1.7).

При помощи окуляр-микрометра микроскопа МБС-9 измерялись высота раковины (H), длина раковины (L), выпуклость раковины (B), длина макушек (a), длина лигамента (c), длина выпуклой части лигамента (d), и расстояние (l_1), измеренное по продольной оси раковины от наиболее выпуклой точки переднего края до центрального ребра, проходящего через середину макушек, а также расстояние (l_2), измеренное от перпендикуляра, опущенного из середины макушки на прямую, соединяющую наиболее удаленные точки переднего и заднего края раковины, до наиболее выпуклой точки переднего края раковины.

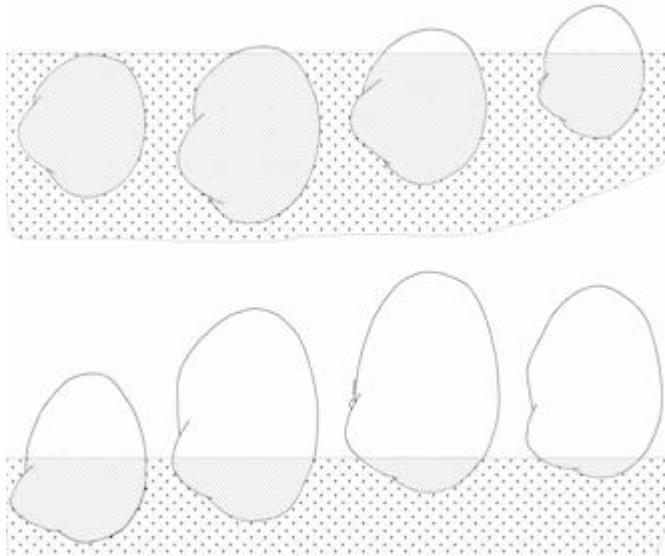


Рис. 1.6. Схема выхода из грунта и смещения макушек к переднему концу раковины у *Cerastoderma* Аральского моря.

В качестве индексов использованы отношения высоты раковины к ее длине (H/L), выпуклости раковины к ее длине (B/L), выпуклости раковины к ее высоте (B/H), длины макушек к длине раковины (a/L), длины макушек к длине лигамента (a/c), длины макушек к длине выступающей части лигамента (a/d), расстояние от переднего края раковины до центрального

ребра к длине раковины (I_1/L), а также положение середины макушек по отношению к переднему краю раковины – (I_2/L). Индекс В/Н является видоспецифическим для ряда двустворчатых моллюсков (Наумов, 1976), по индексу В/L разделены азово-черноморские виды церастодерма (Скарлато, Старобогатов, 1972).

Промеры раковин и рисунки сделаны при помощи микроскопа МБС-9 и модернизированного рисовального аппарата. Сравнение кривизны фронтального сечения створок раковин *Cerastoderma* проведено компараторным методом Я.И. Старобогатова (Логвиненко, Старобогатов, 1971; Скарлато с соавт., 1990).

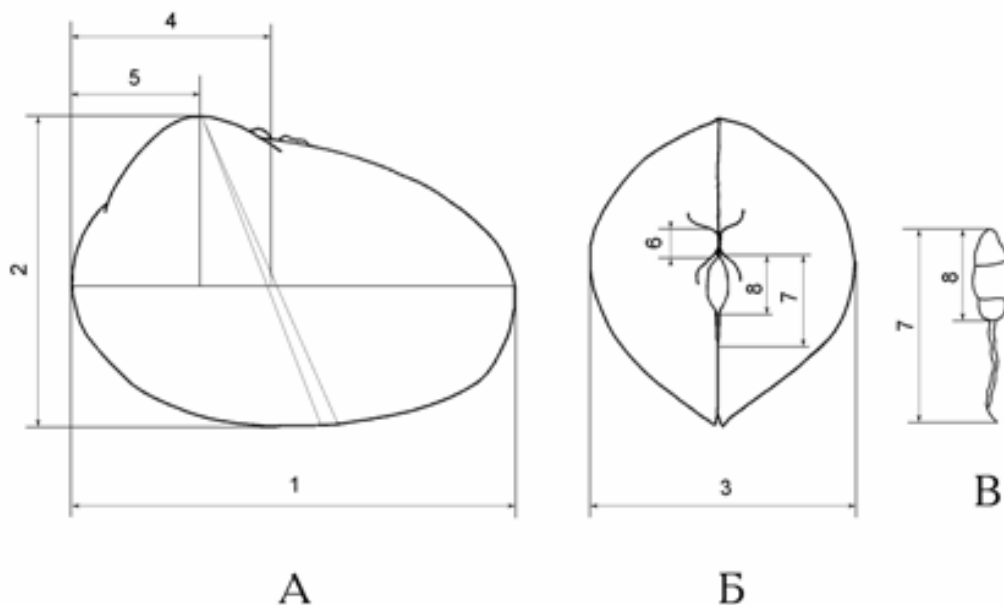


Рис. 1.7. Стандартные промеры раковин.

А – вид спереди, Б – вид сверху, В – лигамент: 1 – длина раковины (L), 2 – высота раковины (H), 3 – выпуклость раковины (B), 4 – расстояние от переднего края до центрального ребра (I_1), 5 – расстояние от переднего края раковины до середины макушек (I_2), 6 – длина макушек (a), 7 – длина лигамента (c), 8 – длина выпуклой части лигамента (d).

Таким образом, характеристика раковин аральских *Cerastoderma* проводилась по 26 признакам, *Syndosmya* по 16, из которых наиболее значимыми для *Cerastoderma* за весь период исследований оказались 20: восемь морфометрических индексов, форма контура створки, степень погружения раковины в грунт, количество ребер (общее и нормально развитых), форма лигамента, строение замка, окраска раковины снаружи и изнутри, положение более выраженного, ярко окрашенного ребра (ребер), симметрия створок, наличие зияния, ширина мантийной линии, для *Syndosmya* – 5: форма створки и лигамента, величина апикального угла, степень изгиба замочной площадки, конфигурация мантийной линии. Анализу было подвергнуто более 1000 экз. *Cerastoderma*, 1400 экз. *Syndosmya* из дночерпательных проб ряда станций стандартной сетки за 1965, 1976–1982, 1989–1994 гг., дополнительных сборов, и из коллекций ЗИН РАН (количественные сборы по *Cerastoderma* 1990 и 1994 гг. обработаны полностью). В целом же за весь период исследований просмотрено около 7500 экз. *Cerastoderma* и 44 тыс. экз. *Syndosmya* в количественных пробах стандартной съемки моря и прибрежных рейсов, 3270 экз. при экспериментальных работах по солеустойчивости аральских *Cerastoderma*, *Syndosmya* и *Dreissena*, а также большое количество раковин из береговых выбросов в различных участках побережья Арала. Объем просмотренного материала по *Dreissena* и *Huynis* из количественных сборов много меньше: 985 и 41 экз. соответственно.

КРАТКАЯ ИСТОРИЯ ФОРМИРОВАНИЯ АРАЛЬСКОГО МОРЯ И ПУТИ ПРОНИКНОВЕНИЯ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ

Изложение истории формирования Аральского моря и его фауны следует предварить словами Д.Д. Квасова (1991): «Сложная история Арала до сих пор не понята до конца» (с. 219). Несмотря на огромное количество статей и книг, посвященных этой проблеме, воззрения на историю формирования Аральского моря и его фауны до сих пор противоречивы и туманны. Различны датировки возникновения и самого водоема и проникновения в Арал отдельных элементов его фауны. Одно несомненно, что основной чертой геологической истории Приаралья является частая смена водоемов с водой различной солености и разного ионного состава.

По материалам последних исследований история современного Аральского моря невелика – оно возникло на рубеже плейстоцена и голоцена, в результате заполнения Арало-Сарыкамышской котловины водами Амударьи и Сырдарьи, достигшими Арала всего лишь около 10 тыс. лет назад (Квасов, 1991). Вся история существования Аральского моря представляет собой серию неоднократно сменявших друг друга трансгрессивных и регрессивных стадий, во время которых наступавшее или отступавшее море имело разную соленость и соответствующую ей биоту. Так, на основании изотопно-кислородного анализа было установлено, что до голоцена на месте центральной котловины существовали небольшие пересыхающие водоемы с резко колеблющейся соленостью. Эта озерно-солончаковая стадия развития Арала сменилась в голоцене стадией, характеризующейся наличием зеленовато-серых морских осадков, характерных для солоноватых водоемов, включающих раковины *Cerastoderma* (Маев с соавт., 1983а, б; Квасов, 1991; Маев, Маева, 1991; Николаев, 1991; и др.).

Довольно значительное повышение уровня по изотопно-кислородным данным происходило между 4.8–3.6 тыс. лет, максимальная регрессия имела место 1600 лет назад, а последняя регрессивная фаза зарегистрирована примерно 600 лет назад. В период максимальной регрессивной стадии в центральной котловине существовал проточный водоем с неоднородной соленостью, сменяющейся по акватории почти от нулевой до нескольких промилле, позволявшей существовать кардидам наряду с доминировавшей пресноводной фауной (Маев, 1983; Николаев, 1991).

До сих пор остается неясным вопрос датировки наиболее древних аральских террас 73 и 53–58 м над уровнем океана. Наиболее обширная трансгрессия Аральского моря с соответствующей ей террасой датируется приблизительно от 8 тыс. лет назад (рубеж раннего и среднего голоцена) до 3610 ± 140 – 4956 ± 100 лет назад (Кесь, 1983; Шнитников 1983; Маев, Маева, 1991; Николаев, 1991; и др.), когда существовал сток по Узбою в Каспий. Датировка этой террасы голоценом основана на присутствии в ее осадках раковин *Cardium edule* L. (вероятно = *Cerastoderma isthmicum*). По мнению П.В. Федорова (1980), эти отложения в Арале могут быть несколько моложе новокаспийских слоев или равны им по возрасту, а проникновение *C. edule* в Арал увязывается с расселением его из Каспия, куда он проник от 4–5 до 5–7 тыс. лет назад (Федоров, 1957, 1983; Артамонов, 1976).

По мнению других исследователей, эта терраса более древняя и датируется поздним плиоценом, возможно апшероном или даже акчагылом (Клейнер, Кравчук, 1966; Кирюхин с соавт., 1966; Кесь, 1969). По данным радиоуглеродного анализа (Пшенин с соавт., 1984), отложения древнеаральской террасы имеют возраст 24820 ± 820 лет.

Анализ наиболее крупных сводок, в которые включены данные по истории видов разных групп организмов, населяющих Арал (Хусаинова, 1957, 1959; Старобогатов, 1970; Шорников, 1973; Мордухай-Болтовской, 1978; Майер, 1979; Иззатуллаев, Старобогатов, 1991; и др.) дает возможность говорить об истоках формирования фауны Арала задолго до возникновения самого Аральского моря. Так, Н.З. Хусаинова (1959) считает, что аральские *Dreissena* и *Hypanis* являются реликтами акчагыльского бассейна. По Я.И. Старобогатову (1970), точных датировок появления этой группы в Арале пока нет; в Каспии же они известны с акчагыла. Позднее З.

Иззатуллаев и Я.И. Старобогатов (1991) указывают, что *Dreissena* и *Hypanis* проникли в Аральскую котловину в апшеронское время и сформировали здесь эндемичные подвиды.

На основе синтеза палеогеографических материалов А.С. Кесь (1969) в жизни Аральского моря выделяет два основных периода – позднплиоценовый и позднплейстоценово-современный, указывая, что уровень водоемов этих периодов был неустойчив, и более высоких отметок (до 73 м) достигал позднплиоценовый бассейн. По Б.И. Пинхасову (1984), в плиоценовое время наиболее обширной являлась апшеронская трансгрессия, достигавшая высоты 73 м над уровнем океана. Судя по последним находкам на территории Казахстана видов моллюсков, обитающих в Аральском море или близких к ним (Старобогатов, Андреева, 1981; Андреева, 1987; Старобогатов, 1994), последним бассейном, в котором продолжала существовать или могла сформироваться фауна, близкая к современной фауне Арала, был позднплиоценовый бассейн. Так, восточная граница исходного ареала *Dreissena polymorpha polymorpha* (Старобогатов, Андреева, 1994) в позднем плиоцене (акчагыле) захватывала восточную границу Туранской низменности и западную границу Казахского мелкосопочника. Расселение *D. p. polymorpha* в восточной части Акчагыльского озера-моря привело к образованию *D. balkhashensis* Star. et Tolst., найденного недавно в ископаемом состоянии в западном Прибалхашье (Старобогатов, 1994), и части дрейссен Аральского бассейна. Основываясь на морфологическом сходстве *D. balkhashensis* с *D. p. aralensis* и *D. obtusecarinata*, а также и вероятном их филогенетическом родстве, можно предполагать разные пути заселения дрейссенами современного Аральского моря. *D. p. aralensis* и *D. obtusecarinata* будучи потомками плиоценовой *D. p. polymorpha* из восточной части ареала являются, вероятнее всего, восточными вселенцами в Аральское море, в то время как для *D. caspia* более вероятен западный путь вселения. Считается (Старобогатов, Андреева, 1994), что образование *D. caspia* на основе одного из подвидов *D. polymorpha* произошло еще в Меотическом море, в Каспийской котловине вид появился в акчагыльское время, а вселение в Арал датируется не позже раннего плейстоцена с образованием там подвида *D. caspia pallasii*.

Моллюски р. *Hypanis* проникли, по З. Иззатуллаеву и Я.И. Старобогатову (1991), в Аральскую котловину в апшероне.

Суждения об истоках и времени проникновения *Cerastoderma* в Аральское море весьма противоречивы. В научной литературе последних лет появились сведения о времени обитания *Cerastoderma* в Аральском бассейне, полученные на основании радиоуглеродного анализа ее ракуши. Для центральной котловины Арала слои с *Cerastoderma* (в оригинале *Cardium edule*) датируются 4846 ± 90 – 4956 ± 100 лет. В более древних горизонтах с преобладанием пресноводной фауны, предположительный возраст которых 12–14 тыс. лет (максимум верх позднего плейстоцена), *Cerastoderma* не встречаются (Маев, Маева, 1991).

Наиболее сложен вопрос о времени обитания *Cerastoderma* в районе древнеаральских террас, датировка которых основывается на присутствии в осадках раковин *Cerastoderma*. Основываясь, как уже указывалось выше, на положении о вселении *Cerastoderma* в Арал из Каспия, или синхронизируя обитание *Cerastoderma* в центральной котловине и на древних террасах, возраст всех осадков, содержащих ракушу *Cerastoderma*, в том числе и этих террас, определяют не старше среднего голоцена (Рубанов, 1977; Маев с соавт., 1983а; Маев, Маева, 1991; Мамедов, 1991а, б; Аладин, 1996; и др.). Г.Н. Пшениным с соавт. (1984) время обитания *Cerastoderma* террасы 73 м над уровнем океана радиоуглеродным методом определено в 24820 ± 820 лет, в то время как Б.И. Пинхасов (1984) террасу 73 м над уровнем океана считает соответствующей апшеронской трансгрессии.

В научной литературе существуют две взаимоисключающие точки зрения на истоки и время проникновения *Cerastoderma* в Арал. Одна из них, основанная на гипотезе Л.С. Берга (1908) о западном пути вселения из Каспия, принимается большинством современных исследователей (Никольский, 1940; Федоров, 1957, 1983; Логвиненко, Старобогатов, 1962, 1964; Артамонов, 1976; Абросов, 1987; Маев, Маева, 1991; и др.).

Вторая точка зрения, вероятно, менее известна широкому кругу исследователей. По гипотезе Н.З. Хусаиновой (1957), *Cerastoderma* Арала – аборигены Арало-Каспийской области, являются

потомками акчагыльских кардиид, вселившимися в Арал во время древнеаральской трансгрессии. Н.З. Хусаинова (1957), основываясь на сообщениях А.Д. Архангельского, Н.П. Луппова, Б.А. Федоровича, высказывает предположение о возможности сохранения этих моллюсков в карстово-суффозионных озерах Сарыкамышской котловины, питавшихся за счет родников, вытекавших из миоценовых отложений, слагавших борта впадин, что подтверждается и более поздними находками А.И. Барановой (1958), однако указывающей западный путь вселения их в Сарыкамыш. Есть также сообщения о находках *Cardium edule* (вероятно, *Cerastoderma isthmicum*) в ряде впадин Южного Устюрта (Эберзин, 1959). Узбой же, по мнению Н.З. Хусаиновой (1957), в период своего функционирования служил путем проникновения некоторых «каспийских» форм, в том числе и *Cerastoderma*, в Каспий из Аральского моря. Некоторые исследователи (Кирюхин с соавт., 1966; Кесь, 1969; Квасов, Трофимец, 1976; и др.) склонны рассматривать *Cerastoderma* Арала, вслед за Н.З. Хусаиновой (1959), в качестве реликтов акчагыльских форм с допущением более раннего (Квасов, Трофимец, 1976) появления этого моллюска в Арале, чем в Каспии.

Вид *Syndosmya segmentum* появился в фауне Арала совсем в недавнее время. Моллюск из Бердянских лиманов Азовского моря в количестве 698 тыс. экз. (Карпевич, 1975) вселялся в Аральское море в 1960, 1961 и 1963 гг. [по Е.Л. Марковой (1975) в ? 1959, 1960 и 1962, 1963 гг.]. Выпуск 1960 г. в опресненный залив Джиды считается неуспешным, в 1961 и 1963 гг. вселение проводилось в заливе Сары-Чаганак, где моллюск и был обнаружен в 1967 г. (Кортунова, 1970; Атлас ..., 1974; и др.). Латентный период при акклиматизации синдосмии был немного короче, чем при акклиматизации этого моллюска в Северном Каспии [вселен в 1947–1948 гг., обнаружен в 1955 г. (Осадчих, 1965)]. Уже в 1967 г. моллюск начинает активно осваивать Малое море (рис. 2.1). Наличие пелагической личинки позволило синдосмии довольно быстро расселиться по дну Аральского моря. Так, в 1968 г. было занято дно залива Сары-Чаганак, в 1971 г. – почти все Малое море и северо-восточная часть Большого моря. В 1972 г. моллюск встречен на большей части акватории, к 1977 г. расселение его в Аральском море завершилось.

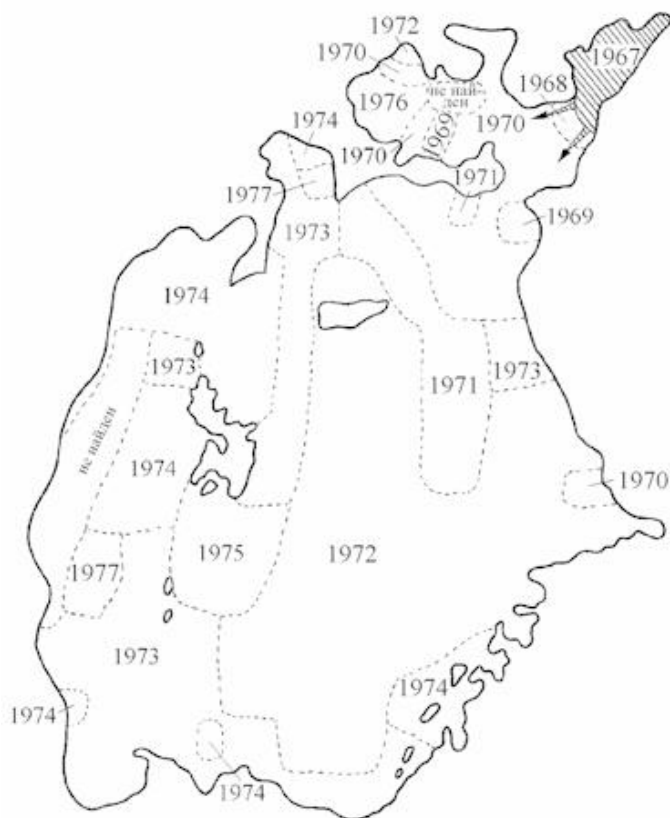


Рис. 2.1. Карта-схема расселения *Syndosmya segmentum* в Аральском море (по: Андреев, Андреева, 1995а). Цифры – годы первого обнаружения вида в данном районе.

Как и в Азовском море, в Арале синдосмия встречалась почти на всех грунтах, наибольшая плотность отмечена также для илистых грунтов. Наиболее благоприятные условия для обитания имелись в районах моря с глубинами 10–20 м, где отмечалась высокая численность и биомасса этого вида (рис. 2.2). Заселению моллюском районов Арала с глубинами более 25 м, вероятно, препятствовало накопление в грунте глубоководной зоны сероводорода, несмотря на отмечаемую способность синдосмии выживать в анаэробных условиях (5–8 дней) и в присутствии сероводорода и аммиака (Воробьев, 1949).

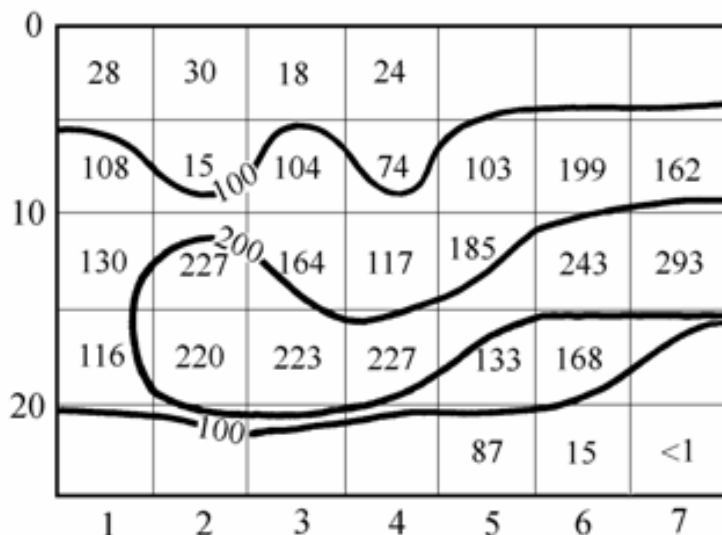


Рис. 2.2. Биомасса (г/м²) *Syndosmya* в зависимости от глубин и грунтов в 1976–1981 гг. (по: Андреев, Андреева, 1997а). По горизонтали — грунты: 1 – коричневый и коричнево-серый илы, 2 – песок, 3 – илистый песок, 4 – песчанистый ил, 5 – серый ил, 6 – темно-серый ил, 7 – черный ил. По вертикали — глубина, м.

Успешному освоению акватории Арала способствовали также такие свойства моллюска, как эвригалинность и эврибионтность. Популяция синдосмии из литоральной зоны южной Бретани обитает при температуре воды 3.5–20° и солености 25–36 ‰ (Denis, 1981). В Аральском море моллюск был встречен в осолоненных районах по всему исследованному диапазону солености от 10 до 40 ‰, температура в местах обитания в летний период времени колебалась от 5.7 до 28.0° (Андреев, Андреева, 1995а). Как и при расселении нереиса (Андреев, Андреева, 1992), здесь определенное влияние на скорость распространения оказывали гидрологические условия (особенно сила и направление течений), слагавшиеся в период нереста и пребывания в планктоне пелагической личинки, однако большое значение имело и наличие подходящего субстрата для оседания личинок.

Итак, подводя итог небольшому экскурсу в прошлое Аральского моря, следует отметить, что и по последним публикациям можно представить только в общем историю этого водоема, а также пути формирования его фауны и время проникновения отдельных элементов. Остается дискуссионным вопрос о времени и водоеме, из которого проникло большинство двустворчатых моллюсков в Аральское море. В научной литературе последних лет преобладает западная гипотеза вселения двустворок в Арал из Каспия (Иззатуллаев, Старобогатов, 1991; Маев, Маева, 1991; Федоров, 1980, 1983; Мамедов, 1991а, б; и др.).

Глава 3.

АРАЛЬСКОЕ МОРЕ КАК СРЕДА ОБИТАНИЯ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ

При описании среды обитания во внимание приняты только наиболее значимые для жизнедеятельности двустворчатых моллюсков параметры экосистемы Аральского моря. Желающих подробно ознакомиться с произошедшими изменениями и современным состоянием экосистемы Аральского моря отсылаем к специализированным сводкам: «Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР: т. 7. Аральское море» (1990) и «Гидрофауна Аральского моря в условиях экологического кризиса» Н.И. Андреева (1999).

3.1. Гидролого-гидрохимический режим

Аральское море – своеобразный водоем. Его главная отличительная черта – отсутствие связи с Мировым океаном, которой не было и в геологическом прошлом моря (Косарев, 1975). Расположено Аральское море на территории двух государств: юго-западная часть лежит в пределах республики Узбекистан, северо-восточная – республики Казахстан.

Согласно О.М. Житомирской (1964), район Аральского моря занимает крайнее северное положение в зоне континентального субтропического климата. Эта территория получает большое количество солнечного тепла. В среднем за год суммарная радиация составляет здесь 5860 МДж/м². Радиационные особенности и положение в глубине обширного азиатского материка вызывают засушливость и континентальность климата.

Атмосферных осадков за год выпадает 100–115 мм. Максимальная температура воздуха летом +43°, минимальная — зимой –36°.

Исходя из целей работы, при описании гидролого-гидрохимического режима Аральского моря был дан режим моря до начала интенсивного водопотребления, отражающий условия существования флоры и фауны до зарегулирования стока рек, и показаны его изменения во время сбора гидробиологического материала для данной работы (по 1994 г. включительно). Период до 1961 г. считается периодом квазистационарного режима Аральского моря.

По данным Р.В. Николаевой (1969), составившей морфометрическое описание Аральского моря при его среднемноголетнем уровне (53.00 м абс.), площадь моря, включая острова, была 68320.5 км²; наибольшая глубина – 69 м, средняя – 16.1 м; площадь водной поверхности – 66085.6 км²; объем водных масс – 1061.6 км³. Длина береговой линии (без островов) превышала 4430 км. Наибольшая длина моря была 424 км, ширина – 292 км. Общее число островов на Арале площадью более 0.01 км² составляло около 1100 с общей площадью 2234.9 км², наиболее крупные острова – Кокарал (311 км²) и Барсакельмес (170 км²).

По строению котловины и некоторым особенностям гидрологического режима Аральское море делят на две части: северо-восточную, отделенную островом Кокарал, называемую Малым морем, и все, что лежит южнее острова Кокарал под названием Большое море. В свою очередь Большое море разделяет подводная гряда от южной оконечности полуострова Куланды через острова Комсомольский, Возрождения, Константин, Лазарева к острову Муйнак. К западу от гряды расположены наиболее глубоководные районы моря, к востоку – большая по площади асимметричная котловина, вытянутая в северном направлении (рис. 3.1).

В юго-восточной части Аральского моря располагался своеобразный Акпеткинский архипелаг, включающий более 500 островов и многочисленные заливы-култуки.

Анализ многолетних колебаний уровня (Львов, 1959, 1964) показал, что в период 1911–1961 гг. средняя многолетняя высота уровня над нулем поста Аральской ГМО была 152.6 см, или 53.06 м над уровнем океана в Балтийской системе отметок. Уровень моря изменялся от года к году с определенной цикличностью, равной 10–11 годам и совпадающей с цикличностью солнечной активности. Амплитуда этих многолетних колебаний уровня не превышала 1 м. При многолетних колебаниях уровня площадь и объем вод Аральского моря изменялись примерно на 5 %, соленость воды практически не изменялась. Помимо многолетних колебаний уровня, Аралу были свойственны вековые колебания, периодичность которых равна примерно 60 годам,

амплитуда — 3–4 м. При вековых колебаниях (прослежены с 1780 г.) площадь моря изменялась на 16 %, объем воды – на 17 %, а соленость могла изменяться на 3 ‰.

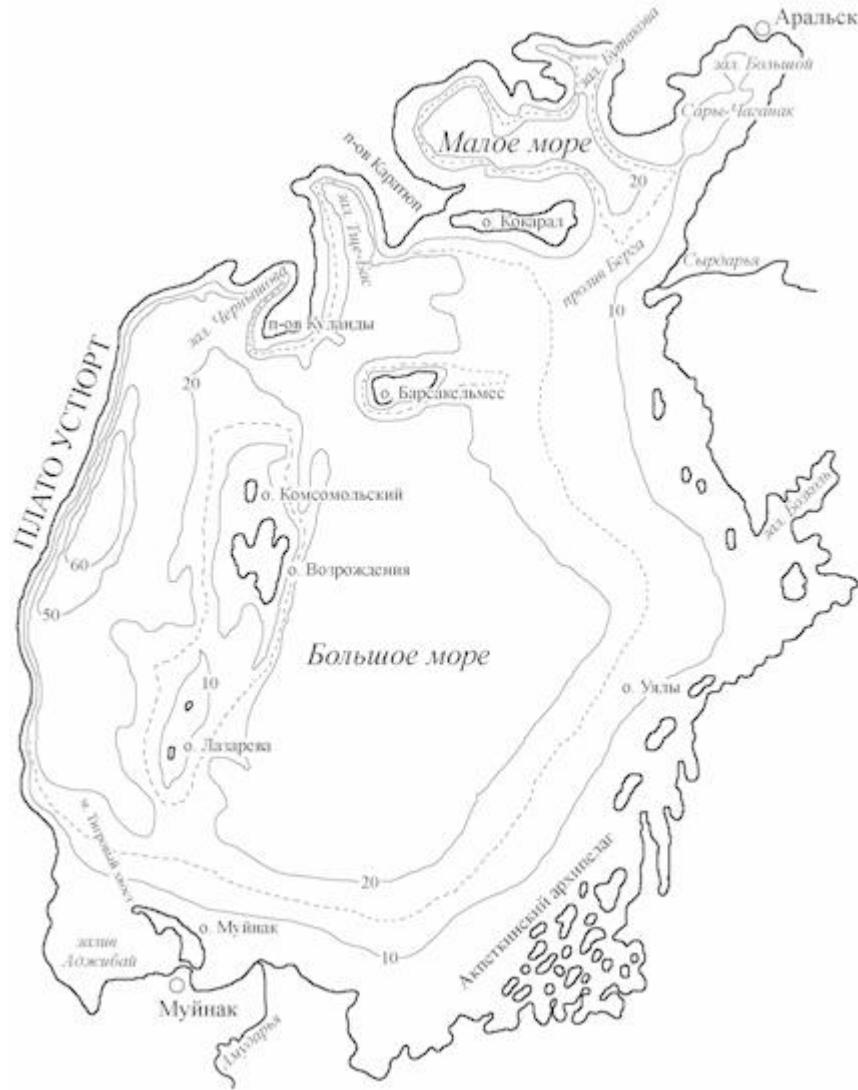


Рис. 3.1. Распределение глубин в Аральском море при отметке уровня 53 м абс. Пунктир – примерное положение береговой линии в августе 1992 г.

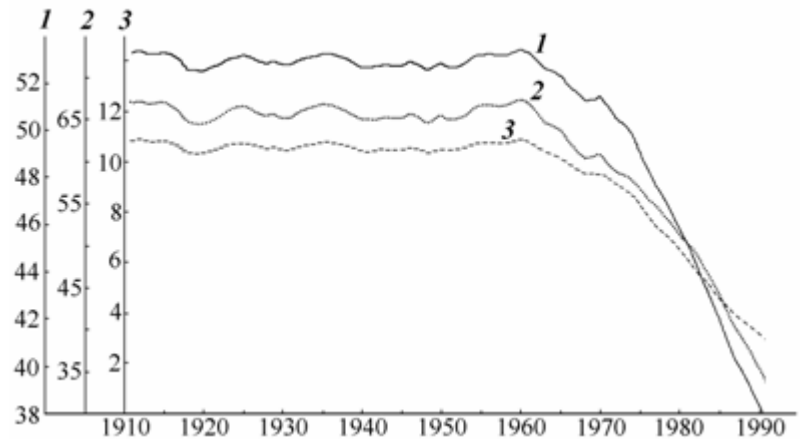


Рис. 3.2. Изменение уровня (1 – м абс.), площади (2 – 10^3 км^2) и объема (3 – 10^2 км^3) Аральского моря (по: Лобов с соавт., 1995).

С 1961 г., в связи с зарегулированием стока рек Амударьи и Сырдарьи, средний годовой уровень моря стал снижаться. Небольшое его повышение произошло лишь после экстремально многоводного 1969 г. (рис. 3.2).

Падение уровня моря заметно ускорилось с 1975 г., если за 1961–1974 гг. уровень понижался в среднем на 27 см в год, то за 1975–1985 гг. на 71 см в год (Каталог ..., 1987; Гидрометеорология ..., 1990). К концу 1989 г. уровень моря снизился до отметки 39.02 м абс., или на 14.4 м по сравнению с его значением за 1960 г. (Перминов с соавт., 1993).

В конце 1987 г. произошло расчленение Аральского моря на две практически обособленные части – Большое и Малое моря. В связи с большими поступлениями вод по р. Сырдарье в Малое море периодически из него происходил сброс воды и солей в Большое море, что по-видимому, привело к некоторому углублению дна в проливе Берга и снижению критической отметки, характеризующей условия разделения Большого и Малого морей до примерно 39.5 м абс. (Цыцарин, 1991; Цыцарин, Бортник, 1991). Если максимальный уровень Малого моря определялся критической отметкой 39.5 м абс., выше которой в нем не могли удерживаться воды, то уровень Большого моря продолжал снижаться и к моменту последней гидробиологической съемки в августе 1992 г. опустился до отметки 37.14 м абс.

В 1989–1992 гг. темпы снижения уровня моря несколько замедлились, что связано с многоводностью последних лет и значительным сокращением испаряющей поверхности.

Большое снижение уровня моря определило изменение морфометрии Арала. К 1993 г. осушилось 45 % его акватории (см. рис. 3.1.), на 70 % сократился объем и на 45 % уменьшилась средняя глубина. Остров Кокарал, разделяющий Малое и Большое моря, соединился с материком. Острова Комсомольский, Возрождения, Константин и обнажившаяся банка Бенинга соединились и образовали единый остров.

Небольшие острова по восточному побережью и Акпеткинский архипелаг оказались на суше и утратили географический смысл. В отдельных местах восточного побережья море отступило более чем на 80 км. Появился ряд новых островов на месте бывших банок. По мере снижения уровня наблюдался быстрый рост песчаных кос от острова Лазарева на юг в направлении бывшего мыса Тигровый хвост и на север к архипелагу Возрождения, а также от острова Барсакельмес в направлении восточного побережья, который привел к обособлению и интенсивному снижению водообмена между центральной частью Большого моря, северной его частью и глубоководной впадиной.

Берега Аральского моря в северо-восточном, северном и северо-западном районах характеризовались лопастной изрезанностью, побережья восточного и южного районов, сформировавшиеся в результате затопления пустынь, были сильно изрезаны (Лымарев, 1967). В результате отступления моря береговая линия восточного, юго-восточного и южного побережий Арала значительно выпрямилась, там полностью исчезли крупные мелководные заливы.

Водный баланс Аральского моря складывается из притока вод Амударьи и Сырдарьи, подземного притока, осадков на поверхности моря и испарения с поверхности моря. Приток вод к Аралу, практически, складывался из стока рек Сырдарьи и Амударьи, дававших 97 % всей воды, получаемой морем. Средний многолетний сток рек до 1961 г. был около 60 км³ в год (Асарин, 1973). Подземный приток, по последним данным, определен в размере 0.2 км³ в год и, обычно, не учитывается в водном балансе Арала (Асарин, 1975). Средняя многолетняя величина осадков на поверхности моря составляет около 130 мм в год, средний многолетний годовой слой испарения с поверхности моря 998 мм (Современный ..., 1972; Бортник, 1990а).

До 1961 г. испарение с поверхности моря уравнивалось поступлением вод Амударьи и Сырдарьи, что обеспечивало относительно стабильный его уровень. В связи с увеличением объемов безвозвратного изъятия стока рек с 1961 г. наблюдалась хорошо выраженная тенденция к увеличению отрицательных значений водного баланса и неуклонное падение уровня моря (Николаева, 1969; Современный ..., 1972; Крицкий с соавт., 1973; Асарин, 1973, 1975; Косарев, 1975; Бортник, 1977а, б, 1978, 1980б, 1983; Micklin, 1988). К 1993 г. падение уровня моря составило почти 16 м.

При оценке естественного и антропоического воздействия на многолетние изменения уровня моря для периода 1961–1985 гг. было установлено, что за счет естественных факторов уровень моря снизился на 2.7 м (23 % от фактического его падения). За счет же антропоических факторов уровень моря снизился еще на 9.2 м (77 %). В результате интенсивного развития хозяйственной деятельности интегральный дефицит поступления речных вод в Аральское море достиг примерно 570 км³ (Бортник, 1990б).

Горизонтальную циркуляцию вод (течения) Аральского моря определяют главным образом ветры над морем и рельеф дна. Кроме того, определенное значение имеет конфигурация береговой линии, плотность вод и распространение речных вод в море. Установлено, что для Аральского моря характерны два основных типа циркуляций: антициклоническая при ветровых полях северных направлений и циклоническая при ветровых полях южных направлений (Симонов, 1954; Косарев, 1975).

Для вод Аральского моря характерен сильный прогрев летом и образование ледяного покрова зимой. Максимальная температура в поверхностных слоях воды (более 26°) наблюдалась в июле в юго-восточной и южной частях моря.

Значительный прогрев поверхностных слоев воды в летний период приводит к увеличению вертикальных градиентов температуры и формированию хорошо выраженного термоклина, верхняя граница которого в западной глубоководной котловине находится на глубине 10–15 м, нижняя — 25–30 м. В центральных районах существенные градиенты наблюдаются до дна. Температура воды придонного слоя воды на глубинах 50–60 м не превышает 3–4° (Гидрометеорология ..., 1990).

Температурный режим Аральского моря в современный период стал более контрастным, произошло постепенное увеличение размаха внутригодовых колебаний температуры для всей толщи вод. Это связано как с постоянным понижением температуры замерзания морских вод по мере повышения ее солености, так и со значительным обмелением моря и уменьшением его теплозапаса. В результате, в зимний период практически вся толща вод выхолаживается до температуры замерзания, а летом – интенсивно прогревается (Гидрометеорология ..., 1990).

Ледовый покров толщиной до 1 м на севере образуется ежегодно, центральные и западные районы моря покрываются сплошным льдом только в суровые зимы. Средняя продолжительность ледового покрова 4–5 месяцев, в суровые зимы до 6 месяцев (Косарев, 1975).

Средняя соленость воды в Аральском море до 1961 г. была около 10.2 ‰ (Степанов, 1907; Бадер, 1934; Успенский, 1950; Блинов, 1956; Соловьева, 1959; Современный ..., 1972; Бортник, 1977а, б; Гидрометеорология ..., 1990). После 1961 г. началось быстрое увеличение солености, продолжающееся в Большом море и в настоящее время, причем рост солености вод моря имел тенденцию к ускорению. Так, за первые 10 лет (1961–1970) она увеличилась на 1.5 ‰, за вторые (1971–1980) – на 5.3 ‰, за третьи (1981–1990) – на 15.1 ‰. Возрастание солености обуславливается в основном уменьшением объема вод моря, так как солевая масса моря устойчива во времени.

Значительную роль в пространственном распределении солености в Аральском море для квазистационарного периода имел сток вод рек Амударьи (для южной и юго-западной части) и Сырдарьи (для северной части). Наименьшая соленость наблюдалась в приустьевых районах моря, максимальная – на восточном мелководье (рис. 3.3), где водные массы перемешивались слабо и преобладающее значение в формировании солености имело испарение (Блинов, 1956; Деньгина, 1959а; Ревина с соавт., 1970). В период нестационарного режима моря сокращение и, в отдельные годы, почти полное прекращение стока обусловило уменьшение, а затем и исчезновение относительно распресненных зон на устьевых взморьях рек Амударьи и Сырдарьи. Максимальные значения солености стали отмечаться в Малом море.

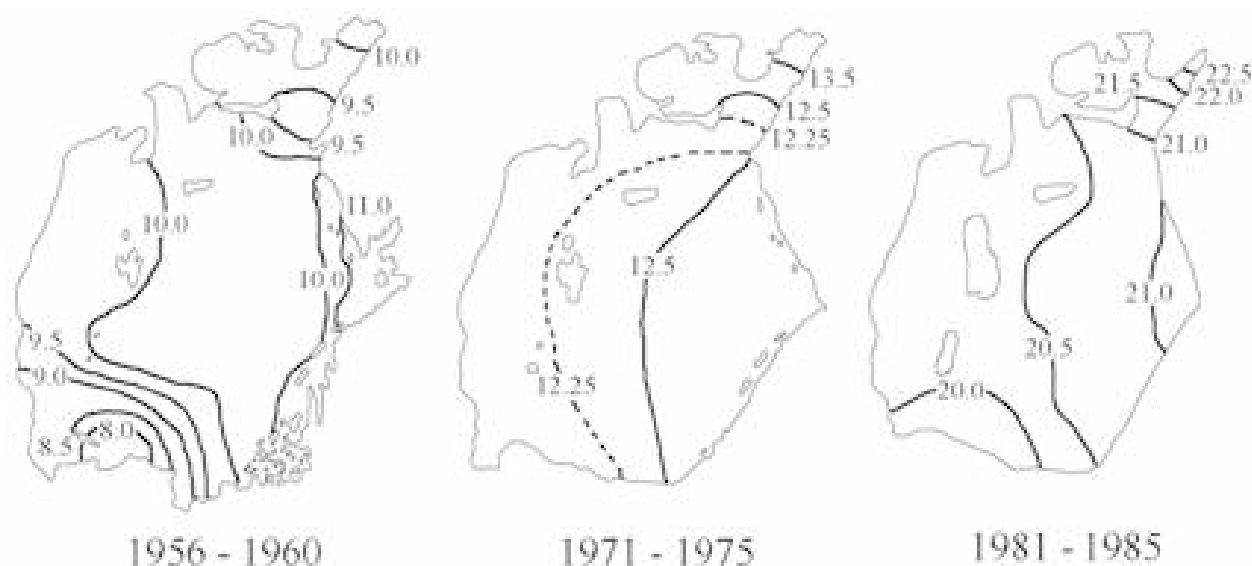


Рис. 3.3. Среднее многолетнее распределение солености на поверхности Аральского моря летом (по: Гидрометеорология ..., 1990), ‰.

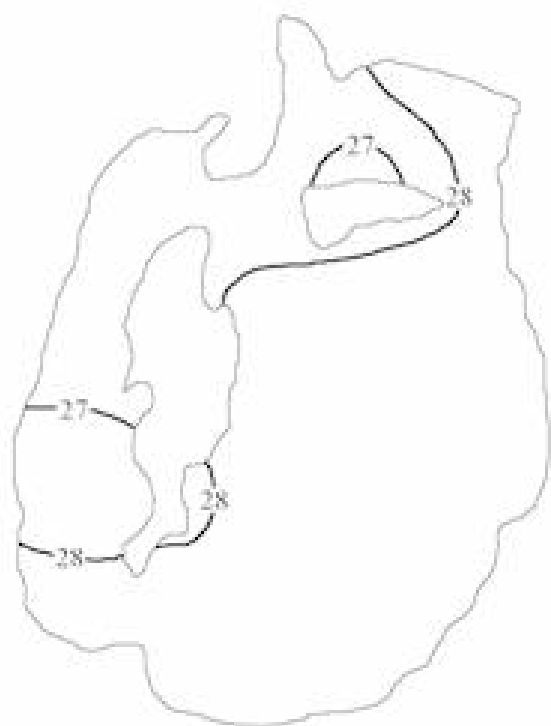
В октябре 1989 г. в открытой части Аральского моря впервые была зарегистрирована соленость более 30 ‰, в сентябре 1990 г. соленость воды в Большом море уже на всей акватории превышала 30 ‰ (Цыцарин, 1991; Цыцарин, Бортник, 1991), а в августе 1992 г. в отдельных участках она превысила 40 ‰. Более интенсивное испарение на мелководьях привело к появлению хорошо выраженных зон максимальной солености у восточного побережья (40.0–40.5 ‰) и его северной части (41.0–41.2 ‰). В последнем районе существенное влияние на рост солености оказывает так же затрудненный водообмен с другими частями моря. Поверхностная соленость в августе 1992 г. в западной глубоководной котловине была в среднем на 3–4 ‰ меньше поверхностной солености в восточной части Большого моря из-за большего объема вод котловины и, следовательно, инерционности их. На юго-западную и южную часть моря оказывали распресняющее влияние воды р. Амударьи (рис. 3.4)

В Большом море в августе 1992 г. изменения солености по вертикали, даже в самом глубоком его районе – западной котловине, были невелики. Соленость там росла от поверхности до дна всего лишь на 0.2–0.8 ‰.

В Малом море в августе 1992 г. зона пониженной солености так же прослеживалась в районах, прилегающих к устью реки. Соленость воды, поступающей по р. Сырдарье, измеренная в 200 м выше впадения реки в море, оказалась равна 1.21 ‰. По сравнению с центральной частью Малого моря несколько повышенная соленость в поверхностном слое воды отмечалась в западной части. Наибольшая же соленость воды была в заливе Бутакова — 39–40 ‰ (рис. 3.5). В этом заливе, связанном с морем узким проливом, соленость с мая по август 1992 г. возросла на 3–4 ‰. Придонная вода в центральной части Малого моря в августе была более чем на 2 ‰ солонее вышележащих слоев. Существование слоя скачка солености, совпадающего по глубине залегания с термоклином, на такой небольшой глубине в конце теплого сезона объясняется пониженной ветровой активностью и значительным распреснением верхних слоев, приводящих к возрастанию плотностной устойчивости всей толщи воды.

Большое море в 1990-х годах значительно опережало в процессе осолонения Малое море. Так, средняя соленость вод Большого моря в августе 1992 г. составила 36.48 ‰, Малого моря – 28.65 ‰, разница 7.83 ‰.

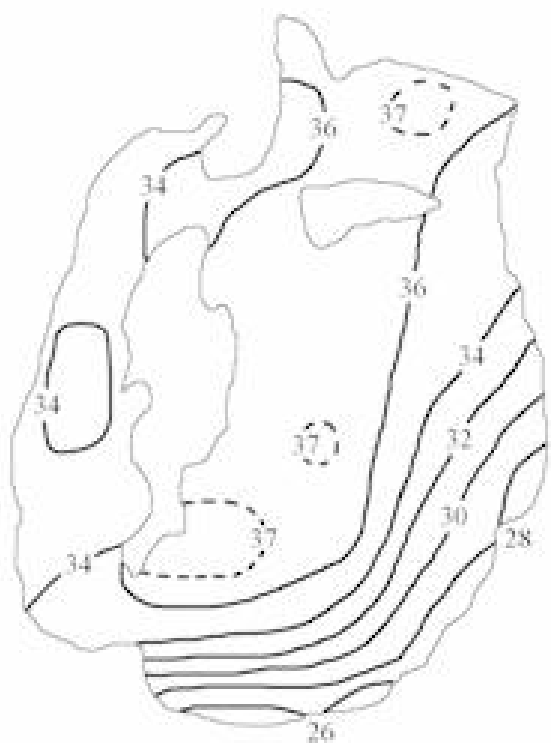
Одновременно с осолонением моря происходило постоянное возрастание условной плотности морских вод, понижение температуры замерзания и снижение температуры наибольшей плотности воды.



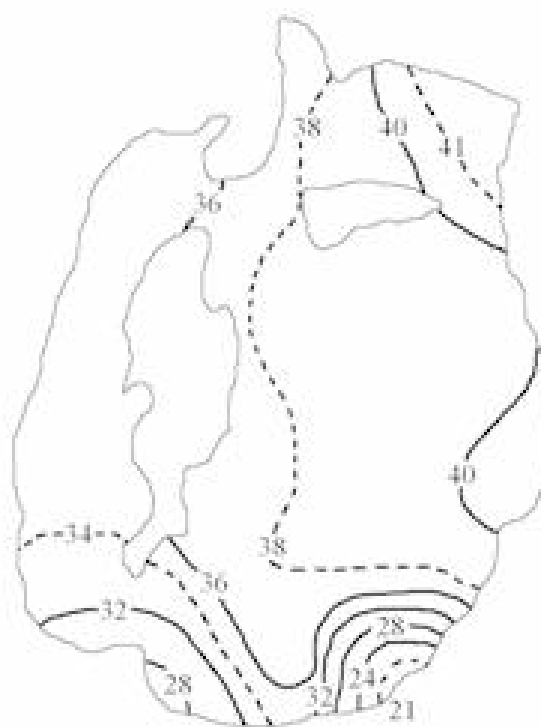
июль 1989 г.



сентябрь 1990 г.



сентябрь 1991 г.



август 1992 г.

Рис. 3.4. Распределение солености на поверхности Большого моря (1989 г. по: Цыцарин, 1991; 1990 г. по: Цыцарин, Бортник, 1991; 1991–1992 гг. по: Цыцарин, Лобов, 1993б), ‰.

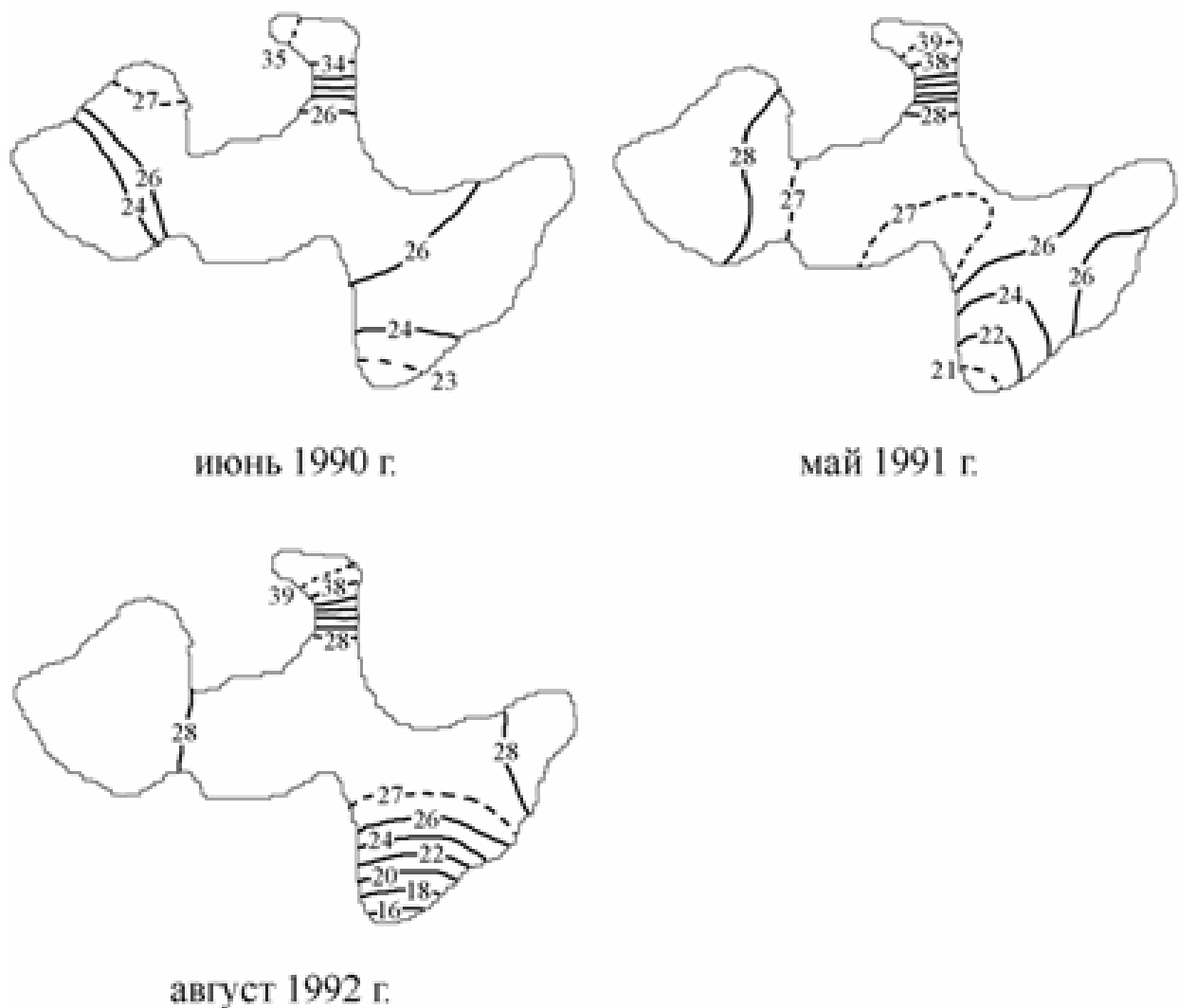


Рис. 3.5. Распределение солености на поверхности Малого моря (по: Лобов, 1994), ‰.

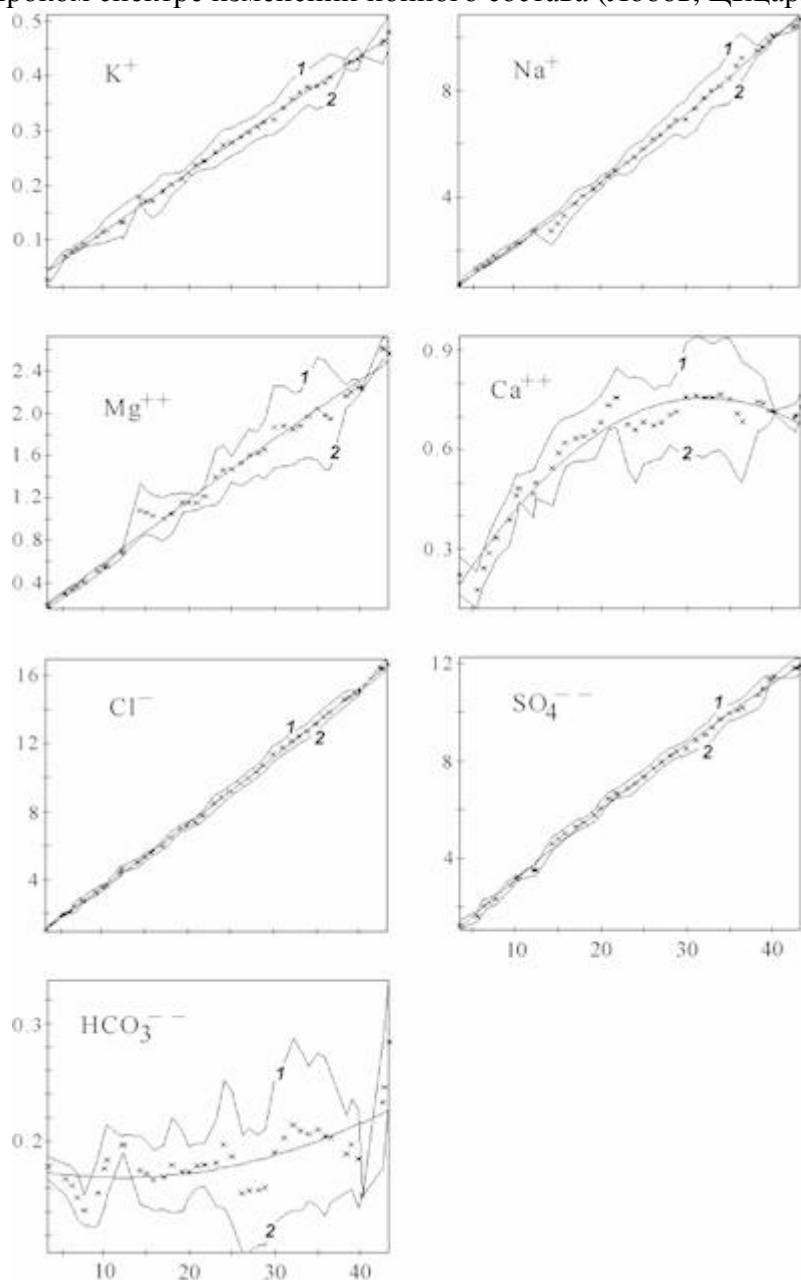
При квазистационарном режиме Аральского моря в нем, как солоноватом водоеме, процесс осенне-зимней конвекции протекал в две стадии. Поскольку для солоноватых вод температура наибольшей плотности выше температуры замерзания, то с началом осеннего выхолаживания вод начиналась первая стадия конвекции, которая продолжалась до достижения перемешанным слоем воды температуры наибольшей плотности. Затем, при дальнейшем охлаждении поверхностного слоя воды до температуры замерзания, плотность воды несколько уменьшалась, создавалась устойчивая стратификация и, несмотря на продолжавшуюся теплоотдачу, глубина конвекции не увеличивалась. При достижении температуры замерзания вод начиналась вторая стадия зимнего конвективного перемешивания, связанная с повышением плотности поверхностных вод в результате осолонения при льдообразовании (Косарев, 1975; Бортник, 1979).

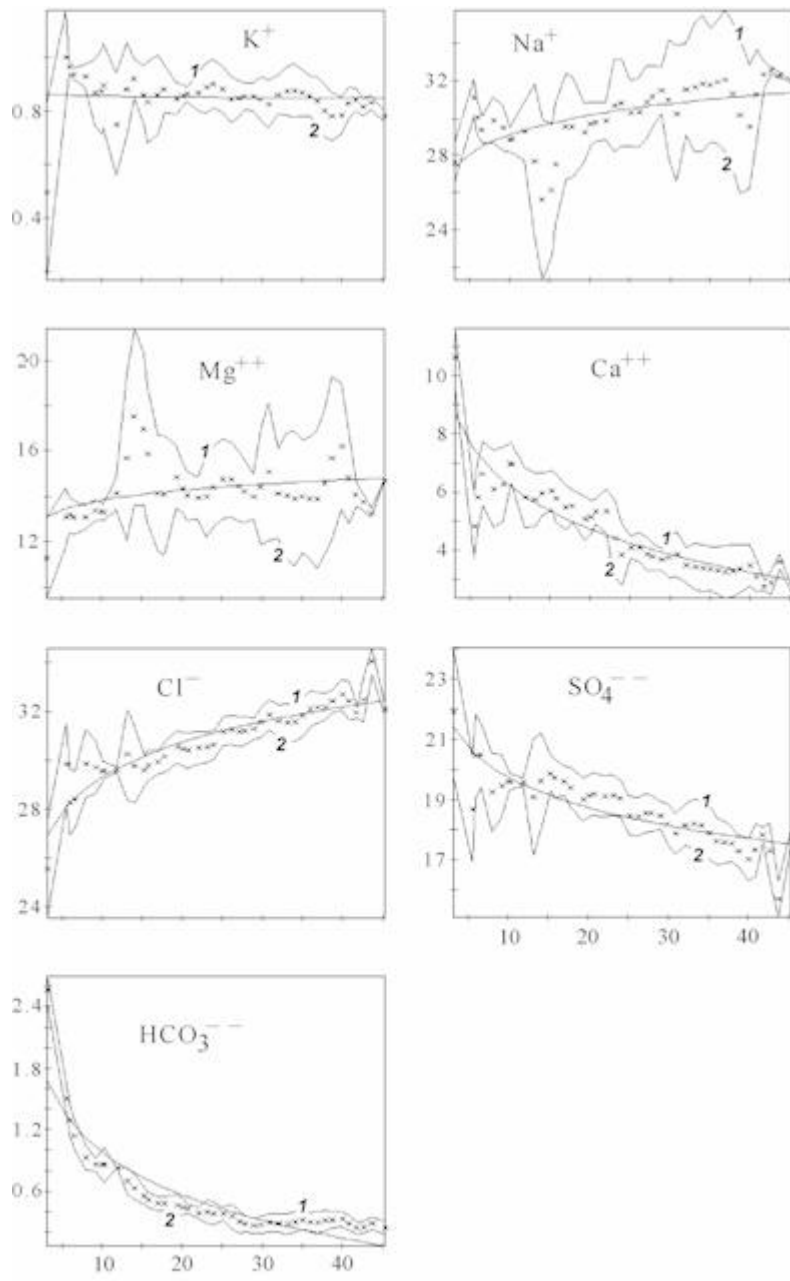
После достижения солености воды в Аральском море 24,7 ‰ температура наибольшей плотности аральских вод стала равна температуре замерзания. Это привело к значительным изменениям характера протекания процесса осенне-зимнего конвективного перемешивания. Конвекция теперь протекает непрерывно в один этап до замерзания воды и появления льда. При этом вся масса вод выхолаживается до значительных отрицательных температур, равных температуре замерзания аральских вод соответствующей солености (Бортник, 1983; Гидрометеорология ..., 1990).

При квазистационарном режиме Аральское море по солевому (ионному) составу воды занимало промежуточное положение между гидрокарбонатно-кальциевыми водами суши и хлоридно-натриевыми водами океана. Но все же вода Арала по соотношению солеобразующих ионов стояла ближе к типичным материковым водам (Блинов, 1956).

Процесс осолонения моря сопровождался метаморфизацией ионного состава за счет выпадения в осадок сульфата кальция, доломита и магнезиального кальцита (Квасов, Трофимец, 1976; Бортник, 1983). Анализ изменения солевого состава вод Аральского моря в разные периоды проводился неоднократно (Друмева, Цыцарин, 1984; Бортник, Буйневич, 1979, 1980; Бортник, Друмева, 1986, 1990; Гидрометеорология ..., 1990; Цыцарин, Лобов, 1994, 1995, Лобов, 1994; и др.).

Ниже приведены изменения абсолютного (рис. 3.6) и относительного (рис. 3.7) содержания основных ионов, связь %-эквивалентных отношений основных ионов к хлору с суммой солей (рис. 3.8) и расчет концентраций гипотетических солей (рис. 3.9) в диапазоне солёности 3–45‰. Для построения графиков был использован специально созданный массив данных о солевом составе вод Аральского моря (Цыцарин, Лобов, 1993а, 1994), обработанный с помощью специализированного пакета компьютерных программ, позволяющего производить расчеты в широком спектре изменений ионного состава (Лобов, Цыцарин, 1993).





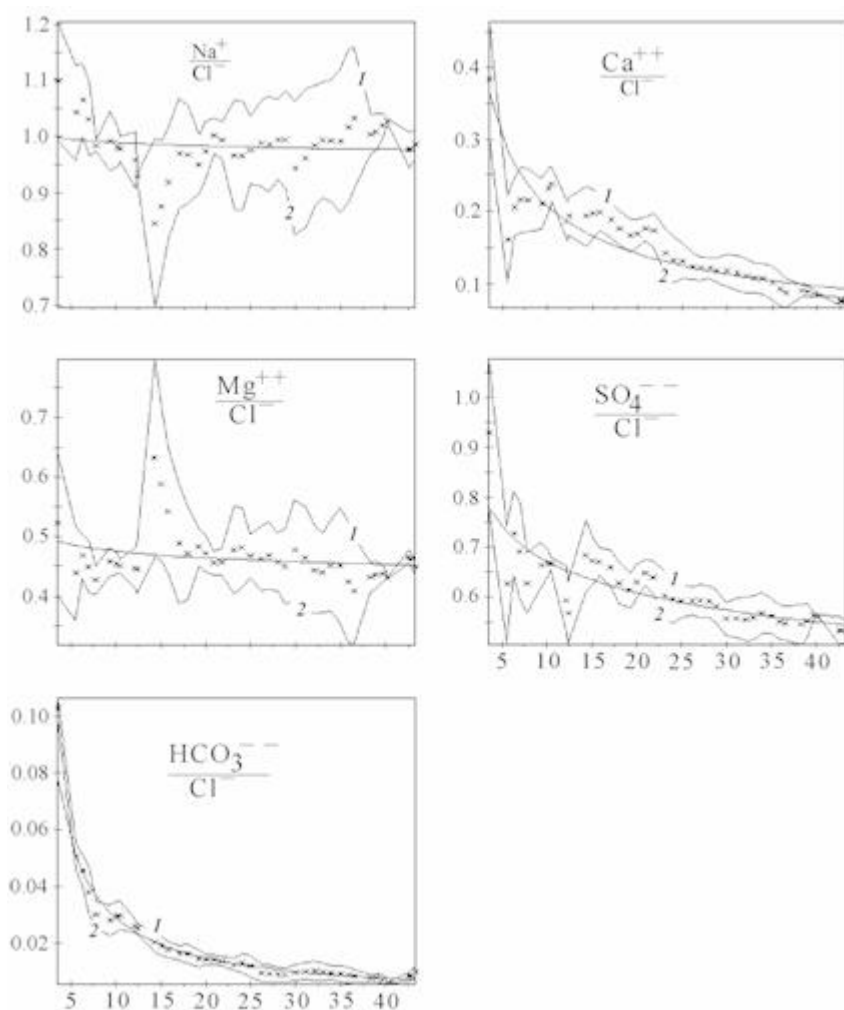
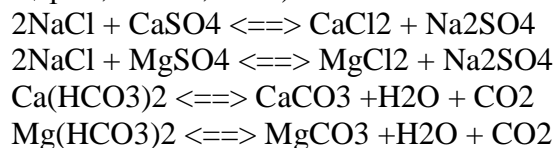
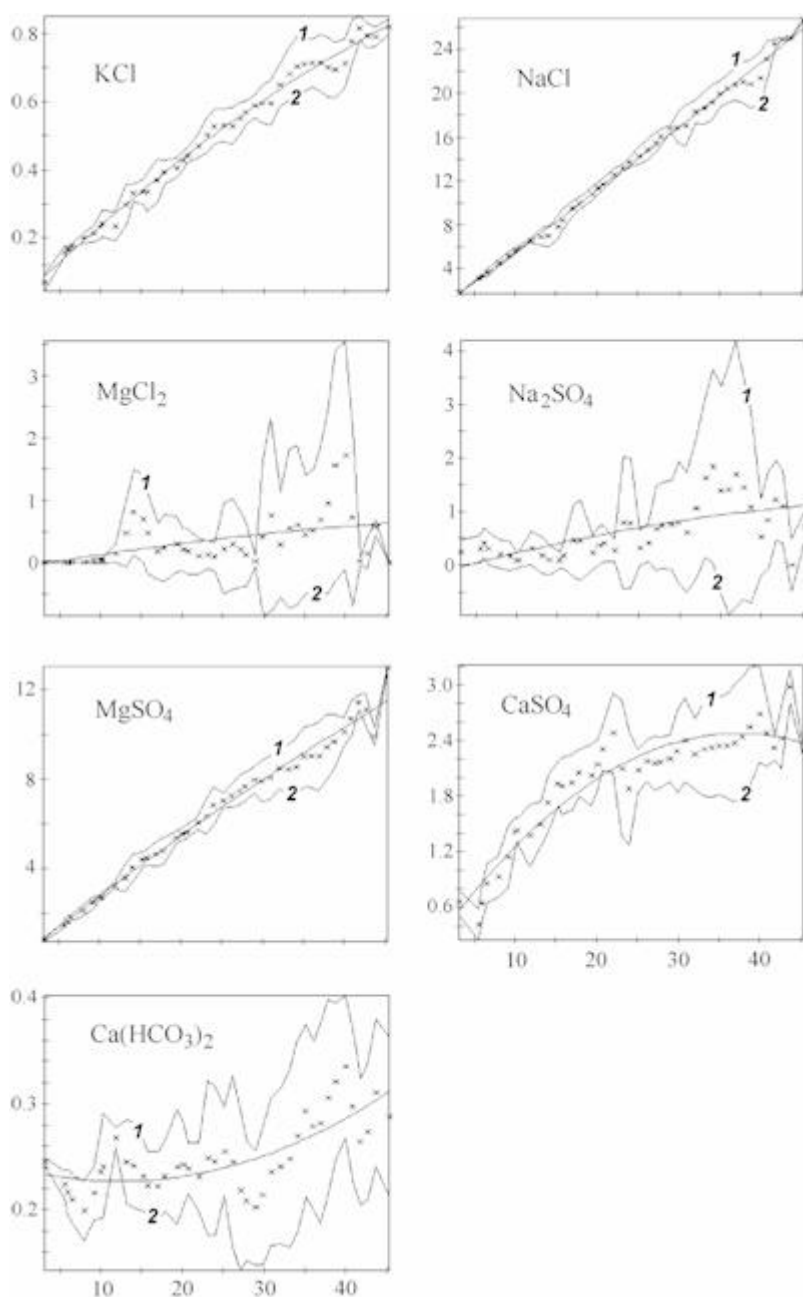


Рис. 3.8. Связь отношений относительных концентраций ионов к хлору (%-экв) с соленостью в воде Аральского моря. По оси абсцисс – соленость, ‰; по оси ординат – отношение ионов к хлору. Крестиком обозначено среднее значение в интервале. 1 и 2 – соответственно верхняя и нижняя границы интервалов $\pm d$.

Увеличение солености воды Аральского моря привело солевую систему моря в состояние насыщения по отношению к некоторым солям. Солевая система потеряла устойчивость – теперь достаточно даже небольших изменений солености, температуры или pH воды, чтобы вызвать осаждение или растворение некоторого количества солей, при одновременных значительных изменениях в химическом составе воды (Цыцарин, Бортник, 1991).

В Аральском море одновременно с ростом общей солености и абсолютного содержания большинства ионов проходила седиментация карбонатов кальция и магния, гипса, которая определила понижение относительного содержания ионов кальция, магния, сульфатов, карбонатов и повышение содержания ионов хлора, натрия и калия, а также приводила к изменению отношения между хлорностью и соленостью (Лобов с соавт., 1995; см. рис. 3.6–3.9). На графиках (см. рис. 3.6–3.9) прослеживаются области изменения монотонности протекающих процессов, видимо соответствующие пороговым концентрациям, при которых наступает насыщение аральской воды очередной солью. При этом наблюдается резкое изменение равновесий в основных солевых системах, присутствующих в большинстве природных вод (Цыцарин, Лобов, 1994):





Установлены значимые уменьшения солезапасаов Большого и Малого морей. Интегральные потери солей Аральского моря с 1978 по 1992 гг. составили за счет потери солей на осушающейся территории – 1.0 млрд. тонн и за счет выпадения в осадок непосредственно в море – 0.6 млрд. тонн (Цыцарин, 1991; Цыцарин, Бортник, 1991; Цыцарин, Лобов, 1994).

Ионный сток рек является основной составляющей приходной части солевого баланса Аральского моря (Гидрометеорология ..., 1990). В 1961–1970 гг., несмотря на сокращение водного стока, суммарный ионный сток в Аральское море несколько увеличился и достиг 26.9 млн. т в год, главным образом за счет резкого, почти вдвое, возрастания общей минерализации вод р. Сырдарьи (табл. 3.1). В условиях дальнейшего сильного уменьшения водного стока суммарный ионный сток в Аральское море снизился в 1971–1980 гг. до 12.3, а в 1981–1985 гг. в среднем до 2.2 млн. т в год. В отдельные годы водный и ионный сток в море полностью отсутствовали. Минерализация вод Амударьи в 1981–1985 гг. в среднем была 1406, а Сырдарьи – 1844 мг/л, то есть по сравнению с периодом 1911–1960 гг. увеличилась соответственно 3.0 и 3.4 раза.

Таблица 3.1 Средняя многолетняя концентрация главных ионов, суммарная минерализация и ионный сток рек Амударья и Сырдарья (по: Гидрометеорология ..., 1990)

Период	Единица измерения	HCO ₃ ⁻	SO ₄ ²⁻	Cl ⁻	Ca ²⁺	Mg ²⁺	Na ⁺ +K ⁺	Суммарная минерализация	Ионный сток, млн т
Амударья									
1911–1960*	мг/л	153,5	104,9	74,1	83,1	11,2	43,7	470,8	17,74
	%**	18,53	16,08	15,39	35,92	7,98	6,10	100,00	-
1961–1970	мг/л	124,8	131,0	85,0	62,0	19,0	61,0	428,8	16,93
	%	14,20	19,30	16,50	21,30	10,5	18,20	100,00	-
1971–1980	мг/л	110,7	243,8	137,9	80,8	25,8	109,2	708,2	8,87
	%	8,34	23,62	18,04	18,45	9,79	21,76	100,00	-
1981–1985	мг/л	145,3	619,3	357,4	127,8	74,2	315,2	1640,4	2,23
	%	4,69	29,43	19,88	12,58	12,03	25,39	100,00	-
Сырдарья									
1911–1960*	мг/л	186,1	164,4	40,3	87,6	20,6	43,8	542,8	6,05
	%	20,04	22,49	7,47	32,27	12,52	5,21	100,00	-
1961–1970	мг/л	179,0	465,4	105,8	92,8	54,0	158,0	1055,0	9,96
	%	9,63	30,89	9,48	14,66	14,04	21,30	100,00	-
1971–1980	мг/л	190,1	579,2	168,1	112,0	76,0	187,1	1312,5	3,59
	%	7,80	30,31	11,90	14,03	15,59	20,37	100,00	-
1981–1985	мг/л	184,5	922,7	187,1	131,1	89,5	328,7	1843,6	-
	%	5,49	34,92	9,59	11,88	13,37	24,75	100,00	-

Примечание: * – по: Блинов, 1956.

** – относительная форма молярной концентрации эквивалентов (% - экв).

Рост минерализации речных вод сопровождался резким изменением их ионного состава. Так, относительное содержание карбонатов в водах Амударья и Сырдарья снизилось в 4 раза, а их абсолютное содержание изменилось незначительно. Относительное уменьшение карбонатов в речном стоке компенсировалось увеличением абсолютного и относительного содержания хлоридов и значительным возрастанием абсолютного и относительного содержания сульфатов. Из катионов при небольшом росте абсолютного содержания кальция его относительное содержание уменьшилось втрое. При существенном росте абсолютного содержания магния его относительное содержание возросло незначительно. Наблюдался значительный рост абсолютного и относительного содержания щелочных металлов, в основном натрия. Таким образом, из гидрокарбонатно-кальциевых воды Амударья и Сырдарья, поступающие в море, трансформировались в сульфатно-натриевые. Возрастание суммарной минерализации речных вод и изменение их количественного состава связано с практически полным зарегулированием и хозяйственным использованием стока рек Амударья и Сырдарья, возрастанием в нем доли сильноминерализованных сбросных и дренажных вод (Гидрометеорология ..., 1990).

Вода Аральского моря до зарегулирования стока рек была бедна основными биогенными элементами (Блинов, 1956), содержание фосфатов в среднем было 1–4 мкг/л при колебаниях от аналитического нуля до 23 мкг/л. Содержание нитритов было близко к нулю, средние концентрации нитратов не превышали 5 мкг/л, содержание аммонийного азота в поверхностном слое достигало 80 мкг/л. Среднее содержание кремнекислоты было 250 мкг/л, минимальные и максимальные концентрации – соответственно 120–800 мкг/л.

Данные о режиме фосфатов, нитритов и кремнекислоты Аральского моря за 1961–1985 гг. были обобщены И.В. Свиридовой (1990). Этот обзор и данные о содержании биогенных элементов в воде Аральского моря в августе 1992 г., были использованы при написании данного раздела.

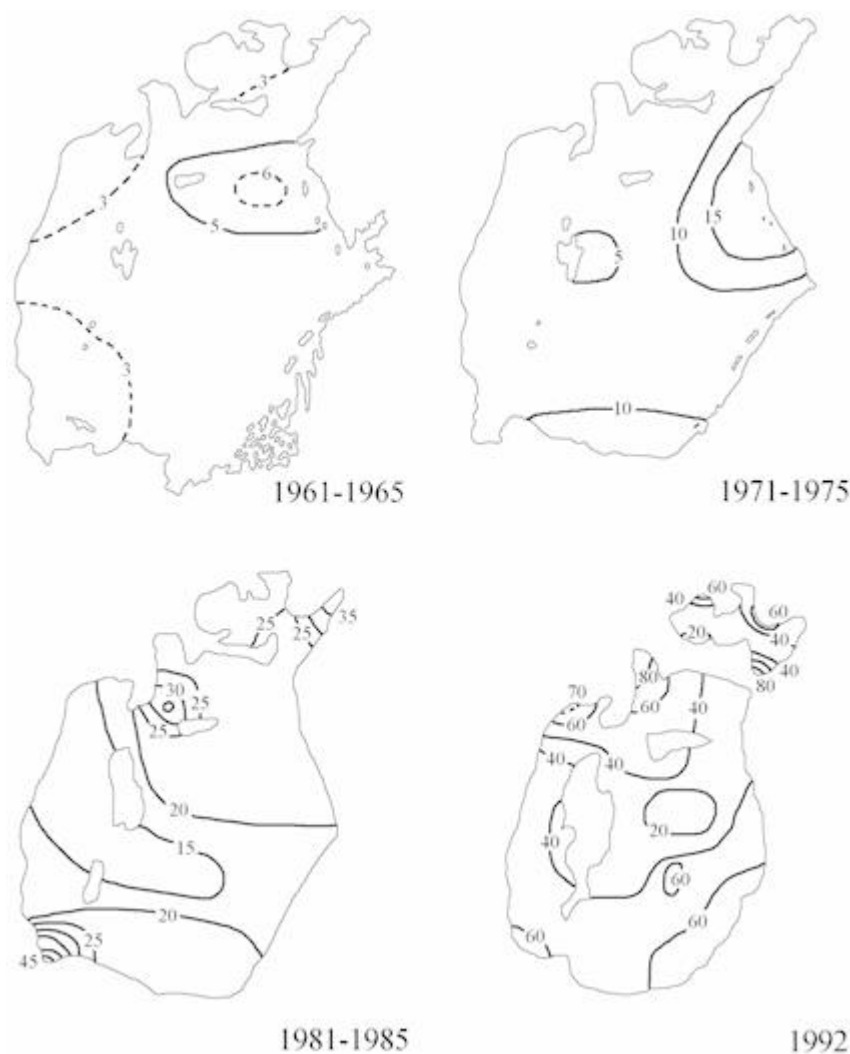


Рис. 3.10. Распределение фосфатов на поверхности Аральского моря (1961–1965, 1971–1975 и 1981–1985 гг. по: Гидрометеорология ..., 1990; 1992 г. по: Лю Хун, 1993), мкг/л.

Фосфаты. В летний период 1961–1965 гг. концентрации фосфатов на поверхности моря были близки к естественным — 1–6 мкг/л, максимальные концентрации наблюдались на северо-востоке Большого моря (рис. 3.10). К периоду 1971–1975 гг. произошло заметное увеличение концентраций фосфатов по сравнению с периодом 1961–1965 гг. На поверхности они изменялись уже от 5 до 18 мкг/л, зоны максимальных и повышенных концентраций (10–18 мкг/л) находились в восточной части Большого моря, на устьевых взморьях Амударьи и Сырдарьи. В последующие годы, особенно в 1981–1985 гг., произошло резкое увеличение средних концентраций фосфатов по всей акватории моря до 15–45 мкг/л.

В августе 1992 г. были отмечены наибольшие концентрации фосфатов за весь рассматриваемый период. Максимальные величины фосфатов отмечались в зоне влияния вод Амударьи и заливе Тщевас.

Нитриты. В 1961–1965 гг. в условиях близких к естественным в Аральском море летом средние концентрации нитритов изменялись в пределах 0.4–2.3 мкг/л (рис. 3.11). Минимальные концентрации нитритов были в центральном районе Большого моря, максимальные – в северо-западной части Большого моря.

В период 1966–1965 гг. отмечалось повсеместное заметное уменьшение содержания нитритов весной и летом.

В летнее время в период 1971–1975 гг. на большей части акватории содержание нитритов было ниже 1.0 мкг/л, опускаясь в отдельных районах до аналитического нуля. Максимальные концентрации нитритов (до 2.5 мкг/л) отмечались в северо-восточной части Большого моря.

В 1976–1980 гг. содержание нитритов в летний период было выше, чем в 1971–1975 гг., а в весенний и осенний периоды нитриты отсутствовали в большинстве районов моря.

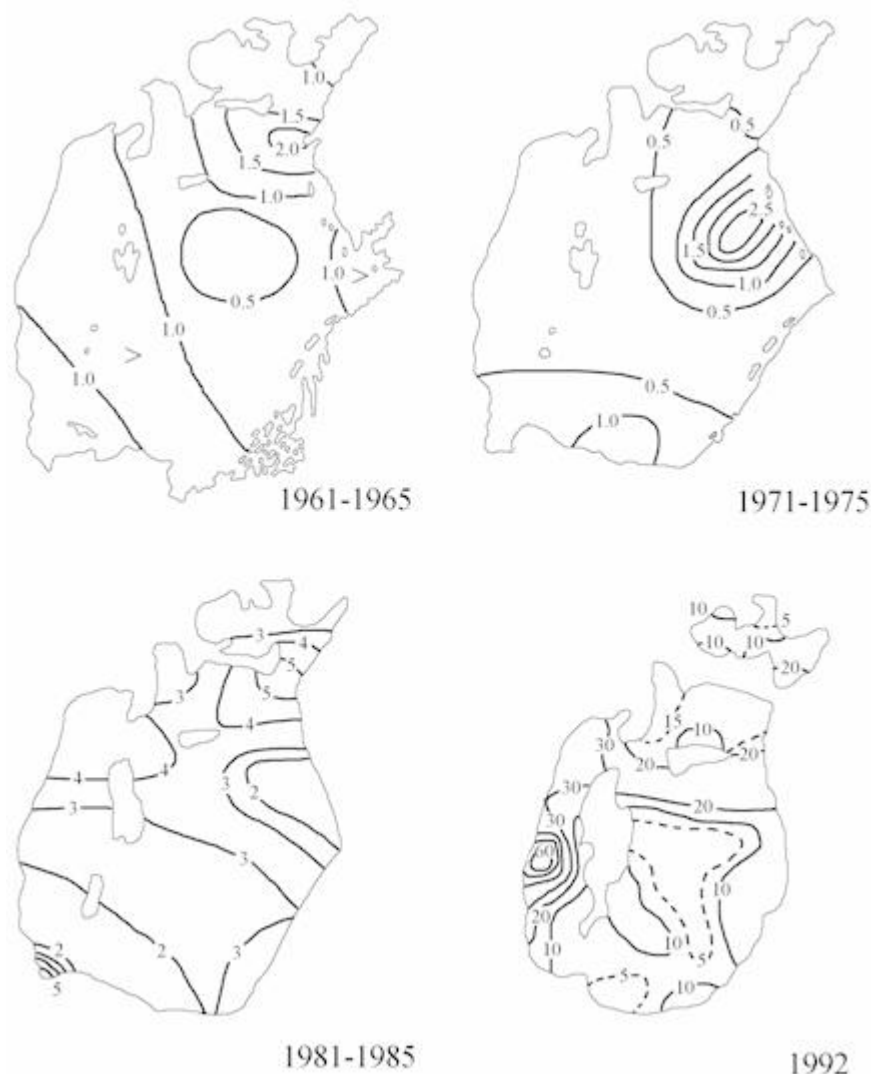


Рис. 3.11. Распределение нитритов на поверхности Аральского моря (1961–1965, 1971–1975 и 1981–1985 гг. по: Гидрометеорология ..., 1990; 1992 г. по: Лю Хун, 1993), мкг/л.

В 1981–1985 гг. концентрации нитритов на поверхности значительно увеличились по сравнению с предшествующими пятилетками. В Малом море концентрации нитритов достигли 3–5 мкг/л.

Содержание нитритов на поверхности Аральского моря в августе 1992 г. изменялось от 5 до 64 мкг/л. Максимальные концентрации были приурочены к западной глубоководной впадине. В Малом море и на большей части акватории Большого моря содержание нитритов было в пределах 5–15 мкг/л (см. рис. 3.11).

Содержание нитратов и аммонийного азота на поверхности Аральского моря по сравнению с квазистационарным периодом также значительно увеличились. Распределение нитратов в августе 1992 г. было схожим с распределением нитритов, но при несколько больших величинах содержания. Максимум нитратов отмечен в западной глубоководной впадине, в районе южнее острова Барсакельмес их концентрации были 35–40 мкг/л, по восточной части Большого моря и большей части Малого моря – 10–20 мкг/л, на взморье Сырдарьи – 25 мкг/л (рис. 3.12А).

Максимум концентраций аммонийного азота был отмечен в районе мыса Изендыарал (160 мкг/л). Повышенное содержание аммонийного азота было характерно для западной глубоководной котловины (124 мкг/л), для зоны распреснения на юго-востоке Большого моря (60–75 мкг/л) и устьевого взморья Сырдарьи (140 мкг/л). В центральной и западной частях Малого моря содержание аммонийного азота было от 60 до 80 мкг/л (рис. 3.12Б).

Кремнекислота. В летнее время 1961–1965 гг. на поверхности концентрации кремнекислоты повышались до сезонного максимума во всех районах моря (рис. 3.13). Это было следствием влияния речного стока. Зоны повышенных концентраций (> 300 мкг/л) отмечались в восточной части Малого моря, на устьевом взморье Сырдарьи, в районе восточных мелководий, а также в юго-западной части Большого моря, где сказывалось влияние стока Амударьи.

В летнее время 1971–1975 гг. на поверхности Аральского моря по сравнению с тем же сезоном предшествующей пятилетки содержание кремнекислоты заметно возросло. Диапазон колебаний по акватории составлял 125–500 мкг/л. Максимальные концентрации находились на севере западного района, минимальные в западной части Малого моря.

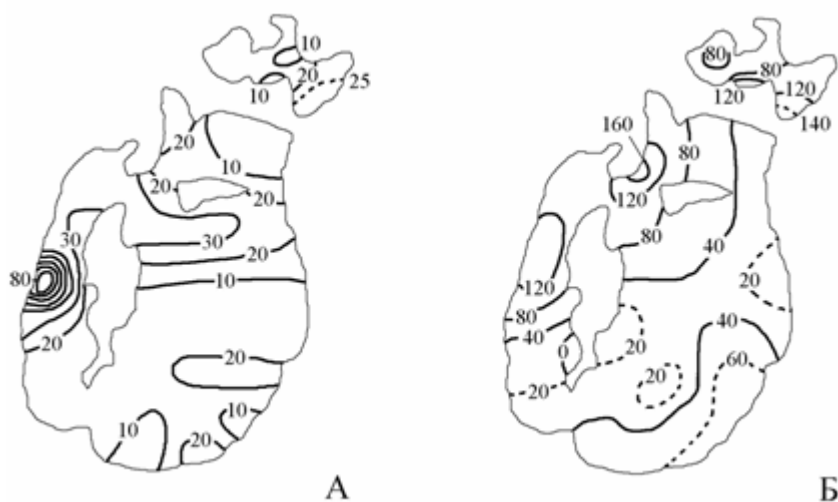


Рис. 3.12. Распределение нитратов (А) и аммонийного азота (Б) на поверхности Аральского моря в 1992 г. (по: Лю Хун, 1993), мкг/л.

В 1966–1970 гг. содержание и распределение кремнекислоты было близко к таковым в 1961–1965 гг.

В 1976–1980 гг. в ряде районов Аральского моря произошли изменения в режиме кремнекислоты, в основном, в сторону резкого увеличения ее концентрации.

В 1981–1985 гг. произошло дальнейшее увеличение концентрации кремнекислоты. Летом на поверхности содержание кремнекислоты в Малом море составляло 1100–1300 мкг/л, на устьевом взморье Сырдарьи – 800 мкг/л, в Аджибайском заливе – 1200 мкг/л. Минимальное (<600 мкг/л) содержание кремнекислоты было в центральном районе Большого моря.

В августе 1992 г. на поверхности Большого моря содержание кремнекислоты колебалось от 168 до 1665 мкг/л. Максимальные ее концентрации были приурочены к распресненной зоне у южного побережья (см. рис. 3.13). Повышенные значения кремнекислоты находились также на мелководьях южной части западной глубоководной котловины и на мелководьях южной части Большого моря. В заливе Тщebas повышенное содержание кремнекислоты (870 мкг/л) объясняется поступлением ее из скважины вместе с пресной водой. Пониженное содержание кремнекислоты отмечалось в водах центральной части Большого моря. В Малом море повышенным содержанием кремнекислоты отличались воды залива Бутакова и, особенно, устьевого взморья Сырдарьи. В западной и центральной частях Малого моря содержание кремнекислоты было относительно низкое – 200–400 мкг/л.

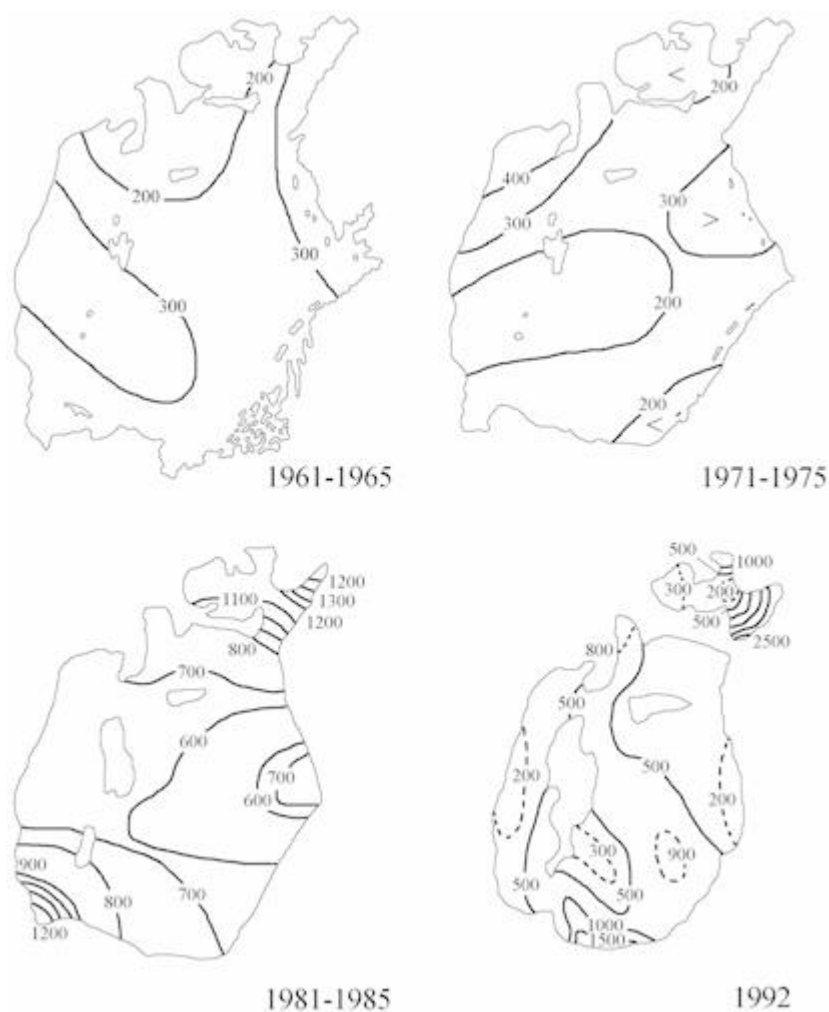


Рис. 3.13. Распределение кремния на поверхности Аральского моря (1961–1965, 1971–1975 и 1981–1985 гг. по: Гидрометеорология ..., 1990; 1992 г. по: Лю Хун, 1993), мкг/л.

Основная составляющая приходной части баланса как растворенных, так и твердых форм биогенных веществ Аральского моря – биогенный сток Амударьи и Сырдарьи (Бруевич, Соловьева, 1957; Максимова с соавт., 1979; Бортник, 1980а).

В результате расширения удобряемых сельскохозяйственных угодий в бассейне Аральского моря в речных водах повысилось содержание растворенных биогенных веществ (табл. 3.2) и в первые годы (1961–1970) даже в условиях сокращения водного стока отмечалось заметное возрастание поступлений всех форм фосфора и азота, тогда как приток кремниевой кислоты остался на прежнем уровне (табл. 3.3). В 1971–1980 гг., несмотря на дальнейший рост концентраций большинства форм биогенных веществ в речном стоке, их приток, из-за прогрессирующего уменьшения водного стока, в Аральское море быстро сокращался. В 1981–1985 гг. в условиях незначительного водного стока приток биогенных веществ снизился до минимальных значений, а в отдельные годы водный сток и сток биогенных веществ в море полностью отсутствовал (Гидрометеорология ..., 1990).

Так же как и для растворенных форм биогенных веществ, в 1961–1970 гг. при существенном сокращении водного стока отмечалось возрастание стока взвешенных форм биогенных веществ из-за возрастания мутности речных вод, главным образом Амударьи, и соответственно поступающего в море твердого стока (табл. 3.4). В 1977–1985 гг. при сохранении примерно тех же концентраций взвешенного вещества в речных водах из-за дальнейшего уменьшения водного стока поступление взвешенных форм биогенных веществ быстро достигло минимальных значений (Гидрометеорология ..., 1990).

Таблица 3.2 Содержание растворенных биогенных веществ в речных водах (по табличным данным из: Гидрометеорология ..., 1990), мг/м³

Период	Водный сток, км ³	P	N	Si
Сырдарья				
1911–1960	14,0	–	1209–1279	4855–5300
1961–1965	9,6	200	2295	5000
1966–1970	10,6	99	1668	5200
1971–1975	5,3	128	2834	4200
1976–1980	0,3	86	2817	4400
Амударья				
1911–1960	43,6	30–33	705–743	4756–4949
1961–1965	30,2	48	890	5800
1966–1970	36,6	48	1132	6000
1971–1975	16,2	27	702	4000
1976–1980	11,3	56	2268	4300
1981–1985	2,0	–	2038	–

Таблица 3.3 Среднее годовое поступление растворенных биогенных веществ в Аральское море (по табличным данным из: Гидрометеорология ..., 1990), тыс. т

Период	Речной сток									Осадки		
	P-PO ₄	Pорг	Pвал	N-NO ₂	N-NO ₃	N-NH ₄	Nмин	Nорг	Nвал	Si	N-NO ₃	N-NH ₄
1911–1960	0,5	1,0	1,05	-	20,9	3,1	24,0	24,7	48,7	288,0	1,8	1,8
1961–1965	1,3	1,9	3,2	0,2	12,6	3,1	15,9	31,1	47,0	231,2	1,5	5,6
1966–1970	1,2	1,4	2,6	0,3	20,0	15,8	36,1	23,3	59,4	296,2	1,6	4,0
1971–1975	0,5	0,5	1,0	0,2	8,2	7,0	15,4	8,6	24,0	115,9	2,9	3,1
1976–1980	0,3	0,4	0,7	0,3	17,7	3,6	21,6	6,6	28,2	48,1	1,9	4,8
1981–1985	–	–	–	<0.1	2,2	0,2	2,4	1,6	4,0	–	2,0	3,4

Высокое абсолютное и относительное содержание кислорода в воде Аральского моря на всех глубинах в течение всего года отмечалось рядом авторов (Бенинг, 1935; Блинов, 1956; Соловьева, 1959; Косарев, 1975; Бортник, Чудаков, 1978), при этом особенностью Арала являлось пересыщение кислородом придонных слоев, за исключением района глубоководной впадины, где на глубинах более 40 м относительное содержание кислорода было чуть меньше 100 %. По мере осолонения моря относительное содержание кислорода в придонных слоях воды глубоководной впадины с обычных 90 % понизилось до 60 % в 1981–1985 гг. (Гидрометеорология ..., 1990). В августе 1992 г., по данным ГОИНа, в придонных слоях глубоководной котловины вновь наблюдалось 90 % относительное содержание кислорода.

Таблица 3.4 Среднее годовое поступление твердых биогенных веществ в Аральское море (по табличным данным из: Гидрометеорология ..., 1990), тыс. т

Период	Речной сток	Атмосферная пыль
--------	-------------	------------------

	P	N	Si	P	N
1911–1960	56,0	82,0	29244	1,7	5,0
1961–1965	61,4	59,3	24287	1,6	4,7
1966–1970	115,5	112,1	45585	1,5	4,4
1971–1975	37,7	36,5	14914	1,4	4,2
1976–1980	14,5	14,3	5750	2,2	6,5
1981–1985	1,5	1,4	588	2,0	5,7

Для всей акватории Аральского моря характерна щелочная реакция среды. До 1961 г. среднее значение рН в зависимости от сезона колебалось от 8.2 до 8.4, достигая на мелководных с повышенной соленостью участках восточного побережья 9 (Блинов, 1956; Соловьева, 1959). В августе 1992 г. средняя величина рН была 8.6 (рис. 3.14).

При квазистационарном режиме в Аральском море, в отличие от других внутренних морей, органическое вещество было в основном аллохтонного происхождения (Максимова, 1973), 53.5 % от общего годового прихода поступало со стоком рек, 42.8 % – продуцировали макрофиты и 3.7 % – фитопланктон. Около 90 % приносимого реками органического вещества поступало во взвешенном состоянии, большая часть его выпадала вблизи устьев рек и выключалось из общего круговорота органического вещества. 62.3 % от общего годового прихода органического вещества оседало в грунт и 36.7 % минерализовалось.

Донные осадки (грунты) Аральского моря формировались за счет взвешенных наносов, выносимых реками, эоловых наносов, а также в результате отмирания и минерализации организмов планктона и бентоса.

До изъятия стока рек в донные отложения моря ежегодно переходило около 130 млн. т осадочных веществ, терригенная часть составляла 85.4 %, хемотропные и биогенные продукты 10.4 и 4.2 % соответственно (Резников, 1976; Хрусталева с соавт., 1977). Причем основу седиментационного материала составляли выносы рек Амударья и Сырдарья (72.3 %), а абразия берегов и эоловые наносы имели меньшее значение.



Рис. 3.14. Распределение рН на поверхности моря летом (1961–1965 гг. по: Гидрометеорология ..., 1990; 1992 г. по: Лю Хун, 1993).

На основании гранулометрического, минералогического состава и условий образования была составлена схема (рис. 3.15) донных осадков Аральского моря (Хрусталева с соавт., 1977). Пески были приурочены в основном к береговой зоне Аральского моря, тем областям, где происходило постоянное взмучивание донных осадков. Оолитовые известковые пески протягивались от банки Бенинга на юг до острова Лазарева, их распространение ограничивалось 20-ти метровой изобатой. Алевритовые илы встречались на восточном мелководье, на различных глубинах придельтовых областей, в открытой части моря, северных заливах и Малом море, располагаясь в зонах, где воздействие волнения на дно крайне ослаблено. Глинистые илы были расположены в придельтовых областях, северных заливах, в открытой части водоема и Малом море. В придельтовых районах зоны распространения глинистых илов были крайне неустойчивы и зависели от сезонности и гидродинамической обстановки. Глинисто-известковые илы были приурочены к западной и центральной глубоководным впадинам, представляли собой полужидкую массу темно-серого или черного цветов часто с запахом сероводорода.

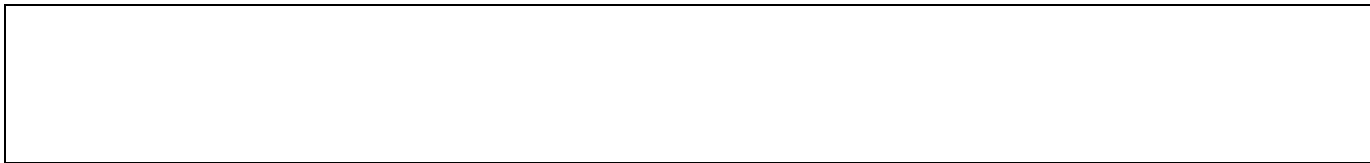


Рис. 3.15. Схема донных осадков Аральского моря (по: Хрусталева с соавт., 1977).

1 - пески; 2 – оолитовые известковые пески; 3 – крупные алевриты; 4 – мелкоалевритовые илы; 5 – глинисто-известковые илы; 6 – глинистые илы дельт, северных заливов и Малого моря.

В практической работе мы оценивали грунты на основании механического состава и по цвету (рис. 3.16). Илистый песок и песчанистый ил соответствовали крупным алевритам и мелкоалевритовым илам. Цвет илов Аральского моря зависит, в основном, от окислительно-восстановительных процессов, протекающих в грунте. При высыхании на воздухе черный или темно-серый илы светлеют и по цвету почти не отличаются от высушенного серого ила. Появление коричнево-серых илов обуславливалось седиментацией осадков, влекомых реками; площади их изменчивы и целиком и полностью зависят от объема стока.



Рис. 3.16. Схема распределения грунтов в Аральском море.

1 – песок, 2 – илистый песок, 3 – песчанистый ил, 4 – коричневый и коричнево-серый илы, 5 – серый ил, 6 – темно-серый ил, 7 – черный ил.

По мере обмеления Аральского моря в центральной глубоководной котловине перестали встречаться темно-серые илы, имевшие уже в 1978 г. ограниченное распространение. Мелководные участки по восточному побережью и возле гряды островов, занятые песками и илистыми песками, осушились. Преобладающими грунтами стали серые илы, резко сократились площади занятые черными и темно-серыми илами. Следует отметить, что при возобновлении исследований в 1989 г. мы на большей части дна Большого моря обнаружили корку соли (1–3 мм), сцементировавшую поверхность грунтов. В ряде случаев корка соли даже препятствовала работе дночерпателя Петерсена, не давая ему погрузиться в грунт. В последующие годы солевая корка как бы ослабла, поверх нее произошла седиментация взвешенных частиц и затруднений с взятием грунта не было.

Регулярные наблюдения за состоянием химического загрязнения вод Аральского моря по сети станций Общегосударственной системы наблюдений Госкомгидромета СССР (см. Бортник, Гейдарова, 1991) проводятся с 1970 г., с перерывом в 1987–1988 гг.

Как отмечают В.Н. Бортник и Н.С. Гейдарова (1991), в начале 1970-х годов к основным источникам загрязнения вод моря относились речные воды Амударьи и Сырдарьи, рыболовный и транспортный флот, Аральский морской порт, Аральский и Муйнакский рыбокомбинаты. С середины 1970-х к началу 1980-х годов, одновременно с резким сокращением стока рек, были введены очистные сооружения на Муйнакском и Аральском рыбокомбинатах, прекратились транспортные перевозки и рыбный промысел, закрылся Аральский морской порт. В 1980-х годах загрязняющие вещества поступали в Аральское море только от небольшого количества оставшихся судов, нерегулярно с речным стоком Сырдарьи и Амударьи, а также с небольшим количеством коллекторно-дренажных вод, доходящих до моря, и при аварийных сбросах вследствие прорыва земляных дамб в нижнем течении Амударьи и Сырдарьи.

Существенное уменьшение поступления в море загрязняющих веществ привело к снижению уровня его загрязнения. Так, по средним показателям загрязняющих веществ (нефтяные углеводороды, фенолы, синтетические поверхностно активные вещества, хлорорганические

пестициды, тяжелые металлы) в 1970–1979 гг. воды Аральского моря классифицировались как "чрезвычайно грязные", в 1980–1986 гг. – как "условно чистые" и в 1989 г. – как "загрязненные". Очевидно, увеличение загрязнения Аральского моря в 1989 г. было обусловлено относительно многоводным 1988 г. (Бортник, Гейдарова, 1991). В начале 1990-х годов Аральское море отличалось меньшим уровнем пестицидного загрязнения по сравнению с многими крупными рыбохозяйственными водоемами Казахстана (Амиргалиев с соавт., 1993).

Таким образом, произошли существенные изменения Аральского моря как среды обитания гидробионтов по сравнению с периодом его квазистационарного режима. Помимо изменения морфометрических характеристик, резко повысилась соленость воды, уменьшилось поступление биогенных элементов, понизилась температура воды в зимний период. Претерпели изменения и воды впадающих рек, из гидрокарбонатно-кальциевых они трансформировались в сульфатно-натриевые, в них возросло содержание биогенных и загрязняющих веществ. По существу Аральское море в современном его состоянии – совершенно иная среда обитания по сравнению с периодом его квазистационарного режима, а в недалеком будущем возможен переход Большого моря в гипергалинный водоем.

3.2. Флора и фауна

Той флоры и той фауны, которые описывались исследователями первой половины XX века (Берг, 1908; Бенинг, 1934, 1935; Никольский, 1940; Яблонская, 1960; Доброхотова, 1971; Пичкилы, 1971, Атлас ..., 1974) как типично аральские, в Аральском море больше нет. Все генеративно-пресноводные и солоноватоводные виды водных растений, беспозвоночных и рыб вымерли, а их место занято небольшим числом интродуцированных эвригалинных морских видов, либо малочисленных ранее аборигенных эвригалинных и галофильных видов, либо вакантно.

Так, в составе фитопланктона в 1995 г. насчитывалось 243 вида (Orlova et al., 1998) против 306, зарегистрированных Л.О. Пичкилы (1971), причем резко изменилось соотношение между отдельными группами водорослей. Из 37 видов макрофитов (Доброхотова, 1971) к середине 1990-х годов сохранилось 5 видов (Orlova et al., 1998): *Zostera noltei* Hornem, *Ruppia cirrhosa* (Petagna) Grande, *Chaetomorpha linum* (Mull.), *Cladophora glomerata* (L.) Kutz., *Cl. fracta* (Mull. ex. Vahl.) Kutz.

В составе зоопланктона на 1992 г. сохранилось 9 видов. Обеднение видового состава зоопланктона Аральского моря в результате осолонения воды в основном произошло при солености 12–14 и 25–28 ‰. Из всего разнообразия видов сохранились: среди коловраток – *Synchaeta vorax* Rouss.; среди ветвистоусых: в более пресном Малом море – *Podonevadne camptonux* (G. Sars), в более соленом Большом море – *Moina mongolica* Daday; среди веслоногих ракообразных – *Calanipeda aquaedulcis* Kritsch., *Halicyclops rotundipes aralensis* Borutzky, *Schizopera aralensis* Borutzky, *Nitocra lacustris* (Schmank.); а также личинки двустворчатых моллюсков – *Syndosmya* и *Cerastoderma*. Основу численности и биомассы зоопланктонного сообщества формируют акклиматизанты: *Calanipeda aquaedulcis* и личинки *Syndosmya* (Андреев, 1999).

В составе ихтиофауны за все годы наблюдений было встречено 33 вида рыб, из которых 13 акклиматизанты. К 1994 г. сохранилось 9 видов: *Clupea harengus membras* Linné, *Atherina boyeri caspia* (Eichw.), *Pungitius platygaster aralensis* (Kessler), *Pomatoschistus caucasicus* (Kawrajsky), *Neogobius melanostomus affinis* (Eichw.), *Neogobius kessleri gorlap* Iljin, *Neogobius fluviatilis pallasi* (Berg), *Proterorhinus marmoratus* (Pallas), *Platichthys flesus luscus* (Pallas), из которых 8 акклиматизанты, причем *Neogobius kessleri gorlap* и *Proterorhinus marmoratus* в последние годы в уловах не отмечались (Андреев, 1999).

Изменения видового состава и количественного развития зообентоса следует рассмотреть более подробно (см. также Андреев, Андреева, 1997а), так как именно на фоне дестабилизации биотического окружения, особенно на дне моря, и произошли события, рассматриваемые в данной работе.

При нормальной солености воды открытого моря в составе зообентоса Арала с 1874 по 1971 гг. было отмечено 7 видов кольчатых червей, 5 – высших ракообразных, 17 – насекомых и 12 видов и подвидов моллюсков (табл. 3.5).

Единственный представитель многощетинковых червей – средиземноморско-атлантический вид *Nereis diversicolor* акклиматизирован в Аральском море в 1960–1961 гг., отмечается в море с 1963 г. (Кортунова, 1968, 1970).

Все малощетинковые черви, встреченные в Аральском море, согласно О.В. Чекановской (1962), широко распространенные виды, свойственные прежде всего пресным водам разного типа, но выдерживающим ту или иную концентрацию солей, некоторые вплоть до океанической солености.

Таблица 3.5 Многолетние изменения видового состава зообентоса открытой части Аральского моря (по: Андреев, Андреева, 1997а)

Вид	1971	1976–1977	1980	1989–1992
<i>Nereis diversicolor</i> O.F. Müller	+	+	+	+
<i>Nais elinguis</i> Müller	+			
<i>Paranais simplex</i> Hrabe	+			
<i>Limnodrilus helveticus</i> Piguët	+			
<i>Potamothenis bavaricus</i> (Oeschm.)	+			
<i>Psammoryctides albicola</i> (Mich.)	+			
<i>Lumbriculus lineatus</i> (Müller)	+			
<i>Paramysis intermedia</i> (Czern.)	+	+		
<i>P. lacustris</i> (Czern.)	+	+		
<i>Dikerogammarus aralensis</i> (Uljan.)	+			
<i>Palaemon elegans</i> Rathke	+	+	+	+
<i>Rhithropanopeus harrisi tridentatus</i> (Maitl.)	+	+	+	+
<i>Agrypnetes crassicornis</i> McL.	+			
<i>Oecetis intima</i> McL.	+	+		
<i>Pelopia villipennis</i> Kieff.	+			
<i>Procladius ferrugineus</i> Kieff.	+			
<i>Cricotopus</i> gr. <i>silvestris</i> F.	+			
<i>Tanytarsus</i> gr. <i>lobatifrons</i> Kieff.	+			
<i>T. gr. gregarius</i> Kieff.	+			
<i>T. gr. lauterborni</i> Kieff.	+			
<i>T. gr. exiguus</i> Joh.	+			
<i>Polypedilum</i> gr. <i>scalaenum</i> Schr.	+			
<i>Cryptochironomus supplicans</i> Meig.	+			
<i>Cr. gr. defectus</i> Kieff.	+			
<i>Cr. gr. viridulus</i> F.	+			
<i>Cr. gr. conjugens</i> Kieff.	+			
<i>Chironomus behningi</i> Goetgh.	+			
<i>Ch. halophilus</i> Kieff.	+	+	+	
<i>Ch. salinarius</i> Kieff.	+	+	+	
<i>Dreissena obtusecarinata</i> (Andr.)	+	+		
<i>D. caspia pallasii</i> (Andr.)	+	+	+	
<i>Cerastoderma rhomboides rhomboides</i> (Lam.)	+	?		
<i>C. isthmicum</i> Issel	+	+	+	+
<i>Hypanis vitrea bergi</i> Star.	+	+		
<i>H. sidorovi</i> Star.	+	+		

<i>H. minima minima</i> (Ostr.)	+	+		
<i>Syndosmya segmentum</i> Reclus	+	+	+	+
<i>Theodoxus pallasi</i> Ldh.	+	+	+	
<i>Caspiohydrobia husainovae</i> Star.	+	+	+	+
<i>C. conica</i> (Logv. et Star.)	+	+	+	+
<i>C. obrutchevi</i> Star. et Andreeva	+	+	+	+
<i>C. convexa</i> (Logv. et Star.)	?	+	+	+
<i>C. kazakhstanica</i> Star. et Andreeva	?	+	+	+
<i>C. aralensis</i> Star. et Andreeva	?	+	+	+
<i>C. nikitinskii</i> Star. et Andreeva	?	+	+	+
<i>C. parva</i> (Logv. et Star.)	?	+	+	+
<i>C. dubia</i> (Logv. et Star.)	?	+	+	+
<i>C. curta</i> (Logv. et Star.)	?	+	+	+
<i>C. gemmata</i> (Kol.)	?	+	+	+
<i>C. nikolskii</i> Star. et Andreeva	?	+	+	
<i>C. bergi</i> Star. et Andreeva	?	+	+	+
<i>C. oviformis</i> (Logv. et Star.)	?	+	+	+
<i>C. subconvexa</i> (Logv. et Star.)	?	+	+	+
<i>C. grimmi</i> (Cless. et W. Dyb.)	?	+	+	+
<i>C. chrysopsis</i> (Kol.)	?	+	+	+
<i>C. cylindrica</i> (Logv. et Star.)	?	+	+	+
<i>C. behningi</i> Star. et Andreeva	?	+	+	+
<i>C. sidorovi</i> Star. et Andreeva	?	+	+	+
<i>C. pavlovskii</i> Star. et Izzat.	?	+	+	+
<i>C. tadzikistanica</i> Star. et Izzat.	?	+	+	+
<i>C. sogdiana</i> Star. et Izzat.	?	+	+	+

Примечание: список видов 1971 г. составлен по: «Атлас ...» (1974); *Ch. salinarius* приведен Р.С. Деньгиной (1959); *C. obrutchevi* описан по сборам 1956 г. (Старобогатов, Андреева, 1981); 1976–1977 и 1980 гг. по: Андреева (1989).

Из высших ракообразных только *Dikerogammarus aralensis* был аборигенным видом. Он, помимо Арала и озер низовьев впадающих в него рек, встречается в Каспии (Романова, 1974). Остальные виды были акклиматизированы: каспийские мизиды *Paramysis intermedia* и *P. lacustris* в 1958–1960 гг., отмечаются с 1961 г. (Галактионова, Бинтинг, 1964); европейско-афри-канская креветка *Palaemon elegans* завезена при интродукции кефали, впервые обнаружена в 1957 г. (Коновалов, 1959); североатлантический краб *Rhithropanopeus harrisi tridentatus* завезен при акклиматизации *Calanipeda aquaedulcis* (Мордухай-Болтовской, 1972), встречен в навигацию 1976 г. (Андреев, Андреева, 1988).

Ручейники в Аральском море были представлены видами, широко распространенными в солоноватых водоемах Европейской части России, Казахстана, Средней Азии и Монголии (Сибирцева, 1974).

Личинки хирономид были представлены в Арале видами пресноводных родов, из которых виды родов *Cricotopus* и *Chironomus* могут встречаться при большом осолонении (Панкратова, 1970).

Среди аральских моллюсков выделяют (Мордухай-Болтовской, 1960, 1978; Яблонская, 1974) группу «каспийских» видов (все *Dreissena*, *Huaniis* и *Theodoxus pallasi*) и группу средиземноморско-атлантических видов (*Cerastoderma* и *Syndosmya segmentum*). Последний вид был вселен в Арал в 1960–1961 и 1963 гг., отмечается с 1967 г. (Кортунова, 1970). Моллюсков рода *Caspiohydrobia*, относившихся ранее к автохтонам Каспия (Мордухай-Болтовской, 1960), теперь считают сформировавшимися в осолоненных водоемах внутренних частей Азии, откуда шло их расселение в Арал и Каспий (Старобогатов, Андреева, 1981; Андреева, 1987).

Таким образом, к моменту резкого падения уровня моря и повышения солености воды, зообентос Аральского моря был представлен небольшим числом наиболее эвригалинных видов пресноводного происхождения, «каспийскими» и средиземноморско-атлантическими видами и видами, сформировавшимися во внутренних частях Азии. Следует подчеркнуть, что массового развития в бентосе достигали пресноводные виды (Chironomidae) и «каспийские» моллюски родов *Dreissena* и *Hypanis* (Никитинский, 1933; Хусаинова, 1954; Яблонская, 1960).

В период начального осолонения Аральского моря (1972–1981 гг.) сокращение стока рек и повышение солености воды неблагоприятно сказалось на пресноводных и солоноватоводных «каспийских» видах, началось их быстрое выпадение из фауны (Андреев с соавт., 1978; Андреева, 1978, 1983; Андреев, Андреева, 1979; Губа, Андреев, Андреева с соавт., 1981). Если по списку видов по состоянию на 1971 г. (см. табл. 3.5) в зообентосе открытого моря при его нормальной солености отмечался 41 вид и подвид, то к 1976–1977 гг., из этого списка сохранилось 20, а к 1980 г. осталось 12 видов. Кроме того, по сборам 1976–1980 гг. для фауны Арала было отмечено еще 20 видов моллюсков рода *Caspihydrobia* (Старобогатов, Андреева, 1981; Андреева, 1987). Нахождение большого числа видов в казалось бы хорошо изученном водоеме связано с расселением моллюсков из удаленных осолоненных заливов, остававшихся слабо исследованными в фаунистическом отношении, в связи с возникновением благоприятных условий обитания при повышении солености воды в море (Андреева, 1984).

В начальный период прогрессирующего осолонения (1982–1988 гг.) из фауны Аральского моря выпали *Dreissena caspia pallasii*, *Theodoxus pallasii*, *Chironomus halophilus*, *Ch. salinarius*, *Caspihydrobia nikolskii*. По сборам зообентоса в Малом море первым исчез *Dreissena caspia pallasii*, затем остальные виды; впрочем, 2 экземпляра длиной около 5 мм ближе не определенных Chironomidae были отловлены в августе 1989 г. в Малом море (Андреев, Андреева, Филиппов, 1990), после чего они перестали встречаться как в Малом, так и в Большом море.

В 1989–1994 гг. в Малом море, помимо упоминавшихся Chironomidae, были встречены только *Nereis diversicolor*, *Syndosmya segmentum*, *Cerastoderma ? isthmicum*, *Palaemon elegans* и 18 видов *Caspihydrobia*: *C. behningi*, *C. oviformis*, *C. kazakhstanica*, *C. husainovae*, *C. tadzikistanica*, *C. aralensis*, *C. obrutchevi*, *C. dubia*, *C. nikitinskii*, *C. convexa*, *C. cylindrica*, *C. chrysopsis*, *C. sidorovi*, *C. pavlovskii*, *C. sogdiana*, *C. gemmata*, *C. parva*, *C. grimmi*; в Большом море в 1989–1992 гг. к ним добавились *Rhithropanopeus harrisi tridentatus*, *Caspihydrobia bergi*, *C. subconvexa*, *C. curta*, *C. conica* (Андреев et al., 1992; Андреев, Андреева, 1996, 1997а).

Как показал проведенный нами (Андреев, Андреева, 1997а) анализ, обеднение видового состава зообентоса Аральского моря в результате осолонения воды (для *Dikerogammarus aralensis*, возможно, и вследствие конкуренции с *Palaemon elegans*) в основном произошло при солености 12–14 и 25–28 ‰. В составе зообентоса остались только эвригалинные виды морского происхождения: *Nereis diversicolor*, *Syndosmya segmentum*, *Cerastoderma ? isthmicum*, *Palaemon elegans*, *Rhithropanopeus harrisi tridentatus* и галофильные виды материковых вод – представители рода *Caspihydrobia*.

Рассматривая все имеющиеся сведения о биомассе зообентоса Арала (табл. 3.6), нетрудно убедиться, что до середины 1960-х годов наблюдалось относительное постоянство как общей биомассы зообентоса, так и биомассы отдельных групп организмов. Небольшие флюктуационные колебания биомассы зообентоса имели достоверную коррелятивную связь с речным стоком, причем при увеличении выноса взвешенных веществ в море происходило увеличение биомассы пелофильных личинок хирономид и уменьшение биомассы видов (*Dreissena*, *Dikerogammarus aralensis*), предпочитающих более плотные грунты (Никольский, Фортунатов, 1950; Яблонская, 1960).

Таблица 3.6 Средняя биомасса зообентоса открытой части Аральского моря летом (по: Андреев, Андреева, 1997а), г/м²

Годы	Nereis	Dikerogammarus	Chironomidae	Dreissena	Hypanis	Cerastoderma	Syndosmya	Theodoxus	Caspihydrobia	Прочие	Всего
1930	–	0,5	4,2	12,1	5,5	0,3	–	–	–	0,3	22,9
1932	–	0,1	2,6	7,8	4,6	0,5	–	0,1	0,4	0,8	16,9
1933	–	0,6	3,8	7,2	6,6	0,4	–	0,2	<0.1	0,4	19,6
1936	–	0,4	5,3	8,3	7,0	–	–	0,2	1,2	0,6	23,0
1937	–	0,1	5,7	7,4	6,3	–	–	0,2	1,2	1,0	21,0
1938	–	0,2	5,4	6,3	6,3	–	–	0,1	1,4	0,3	20,0
1939	–	0,2	4,6	5,4	5,4	–	–	0,1	1,2	0,1	17,0
1940	–	0,1	3,3	3,8	3,8	–	–	0,1	0,9	<0.1	12,0
1946	–	x	x	x	x	x	–	x	x	x	24,4
1948	–	x	x	x	x	x	–	x	x	x	19,4
1954	–	0,2	8,6	8,4	8,2	<0.1	–	0,1	<0.1	0,3	25,8
1956		0,1	10,5	12,0	5,3	0,5		1,4	0,1	<0.1	29,9
1957		<0.1	6,3	3,6	3,9	1,6		<0.1	0,1	<0.1	15,6
1959		x	x	x	x	x		x	x	x	23,1
1960		0,1	9,7	x	x	x		x	x	x	27,9
1961		0,1	8,1	8,0	7,6	1,0		1,0	0,8	0,1	26,7
1962		0,2	12,2	14,9	7,1	3,2		0,4	2,4	0,2	40,6
1963		0,3	5,4	12,6	5,1	3,0		0,2	2,5	0,2	29,3
1964	<0.1	0,1	4,7	6,9	1,5	2,4		0,2	2,0	0,1	17,9
1965	0,2	0,1	3,4	6,1	1,4	2,2		0,5	1,9	0,2	16,0
1966	0,6	<0.1	1,4	3,1	1,5	0,8		0,2	1,7	<0.1	9,3
1967	1,1	<0.1	0,9	2,3	0,2	2,1	0,1	0,1	3,1	<0.1	9,9
1968	2,8	<0.1	0,6	2,8	0,9	3,9	1,1	0,1	2,2	<0.1	14,4
1969	2,3	<0.1	0,5	1,0	0,8	4,3	2,1	<0.1	0,7	<0.1	11,7
1970	5,9	<0.1	0,4	1,0	0,4	3,4	12,1	0,1	1,0	<0.1	24,3
1971	6,5	<0.1	0,3	0,9	1,3	3,1	11,9	0,1	1,6	<0.1	25,7
1972	9,7	<0.1	0,1	1,4	2,0	7,1	11,3	0,1	1,4	<0.1	33,1
1973	7,4		<0.1	0,1	0,6	7,2	15,2	<0.1	0,1		30,6
1974	10,3			0,9	0,5	10,4	30,4	<0.1	0,5		53,0
1975	17,3			3,5	1,0	21,5	62,0	0,1	0,4		105,8
1976	15,5		<0.1	3,5	0,3	23,1	74,4	0,4	2,3	<0.1	119,5
1977	17,8			4,8	0,2	27,5	95,8	0,5	3,9	<0.1	150,5
1978	17,7		<0.1	3,6	0,1	51,6	118,2	0,4	4,4		196,0
1980	11,6		<0.1	0,8		42,3	122,0	1,0	6,4	0,3	184,4
1981	6,0		<0.1	0,1		43,5	93,7	1,1	3,0	<0.1	147,4

Примечание: 1930–1968 гг. по: Яблонская с соавт. (1973), 1969–1980 гг. по: Андреева (1989), 1933 г. – только для Малого моря, 1957 г. – только для южной половины, 1973 г. – только для Большого моря, x – биомасса отдельных групп не определялась.

Первой причиной снижения биомассы аральского зообентоса, так же как и зоопланктона, явились вселенные рыбы. Салака, атерина и 6 видов бычков стали встречаться в море в 1957–1959 гг., а максимальной численности они достигли к 1960–1962 гг. (Карпевич, 1975).

Именно появление огромного количества новых потребителей бентоса привело к тому, что уже в 1961 г. (с этого же года началось резкое сокращение стока рек) наблюдалось значительное снижение биомассы донных организмов на глубинах до 10 м. В последующие годы заметно

уменьшилась биомасса солоноватоводных «каспийских» моллюсков и личинок Chironomidae и в более глубоких районах, а с 1964 г. началось неуклонное снижение общей биомассы зообентоса в целом по морю (Яблонская с соавт., 1973).

В 1967–1968 гг. была отмечена самая низкая биомасса зообентоса за весь период наблюдений за зообентосом Арала. При общем снижении биомассы зообентоса, биомасса эвригалинных Cerastoderma и галофильных Caspionhydrobia не только не снизилась, а наоборот увеличилась, и с 1967 г. динамика биомассы солоноватоводных и пресноводных видов перестала определять динамику общей биомассы зообентоса Аральского моря, руководящая роль перешла к эвригалинным видам.

Увеличение общей биомассы зообентоса в 1968–1974 гг. связано с успешной акклиматизацией эвригалинных видов морского происхождения Nereis diversicolor и Syndosmya segmentum, которые на освоенных участках моря сразу становились преобладающими видами и быстро расселялись по акватории. Уже в 1970 г. биомасса зообентоса была на уровне, предшествующем ее снижению; определять ее стали акклиматизанты (в основном S. segmentum). Суммарная биомасса аборигенных видов в эти годы изменилась мало, но процесс выпадения пресноводных и солоноватоводных видов почти завершился.

Дальнейший рост биомассы зообентоса (1975–1981 гг.) вызван увеличением биомассы всех эвригалинных видов, обитавших к тому времени в Арале. В конце 1970-х годов была зарегистрирована средняя биомасса 196 г/м², что в 8.5 раз превышает среднюю многолетнюю до зарегулирования стока рек. Несомненно, что увеличению биомассы зообентоса способствовало одновременное резкое сокращение численности рыб-бентофагов, отмечаемое Р.М. Лим и Е.Л. Марковой (1981). Тем более, что резкое возрастание численности и биомассы мирных видов в ответ на исключение хищников наблюдалось неоднократно (Holland et al., 1980; Person, 1981; и др.).

В Малом море в 1982, 1985 и 1989–1994 гг. общая численность зообентоса изменялась от 1458 до 13490 экз./м², биомасса – 197.3–321.1 г/м² (табл. 3.7). Обращает на себя внимание устойчиво высокая биомасса зообентоса в Малом море в последние годы. Учитывая неодновременность взятия проб, разница в отдельные годы вряд ли выходит за пределы флюктуационных изменений. Наиболее продуктивной частью Малого моря был залив Бутакова, имевший соленость близкую к 40 ‰. При проведении расширенной съемки залива в июне 1990 г. там была зарегистрирована средняя биомасса 646.0 г/м², при колебаниях от 255.5 до 917.2 г/м² (Андреев, Андреева, 1991а). Еще более высокая более высокая биомасса была в заливе Бутакова в августе 1992 г. На станции 18 стандартной сетки она составила 1037 г/м², в том числе: Cerastoderma ? isthmicum – 652, Syndosmya segmentum – 336, Nereis diversicolor – 40 и Caspionhydrobia – 9 г/м².

Осенью 1989–1991 гг. и в августе 1992 г. численность и биомасса зообентоса в Большом море колебалась от 1898 до 4748 экз./м² и от 108.8 до 323.7 г/м² (табл. 3.8). Следует отметить, что биомасса Caspionhydrobia в Большом море была значительно ниже, чем в Малом.

Таблица 3.7 Средняя численность и биомасса зообентоса Малого моря (по: Андреев, Андреева, 1997а)

Годы	Nereis	Chironomidae	Dreissena	Cerastoderma	Syndosmya	Theodoxus	Caspionhydrobia	Прочие	Всего
Численность, экз./м ²									
Июль-август 1982	1025	1	7	166	2074	205	3125	2	1458
Август 1985	160	–	–	97	1091	22	60	28	1458
Август 1989	1183	1		127	4120		4620		10051
Июнь 1990	1033			196	4605		4192		10026

Май 1991	435			125	3423		1489		5472
----------	-----	--	--	-----	------	--	------	--	------

Май 1992	356	–	–	138	2840	–	1531	–	4865
Август 1992	798	–	–	380	2278	–	2162	–	5618
Июнь 1993	479	–	–	198	6262	–	6560	–	13490
Июнь 1994	400	–	–	66	3979	–	6978	–	11423
Биомасса, г/м ²									
Июль-август 1982	7.9	<0.1	0.7	135.1	167.6	2.6	7.2	<0.1	321.1
Август 1985	3.4	–	–	89.8	103.4	0.5	0.2	0.2	197.5
Август 1989	10.5	<0.1	–	83.2	169.1	–	11.6	–	274.4
Июнь 1990	7.6	–	–	134.3	218.9	–	11.7	–	372.5
Май 1991	5.9	–	–	124.5	169.9	–	6.7	–	307.0
Май 1992	3.2	–	–	75.8	159.9	–	3.2	–	242.1
Август 1992	9.5	–	–	95.2	124.4	–	6.0	–	235.1
Июнь 1993	5.3	–	–	46.7	177.3	–	16.7	–	246.0
Июнь 1994	3.2	–	–	15.8	194.4	–	14.0	–	227.4

Таблица 3.8 Средняя численность и биомасса зообентоса Большого моря (по: Андреев, Андреева, 1997а)

Годы	Nereis	Cerastoderma	Syndosmya	Caspihydrobia	Прочие	Всего
Численность, экз./м ²						
Октябрь 1989	218	73	936	637	34	1898
Сентябрь 1990	414	58	1625	832	2	2931
Сентябрь-октябрь 1991	599	75	2790	1279	5	4748
Август 1992	929	42	2347	896	6	4220
Биомасса, г/м ²						
Октябрь 1989	2.1	43.4	60.9	1.2	1.2	108.8
Сентябрь 1990	2.7	33.8	109.0	1.4	0.3	147.2
Сентябрь-октябрь 1991	6.6	79.1	235.2	2.6	0.2	323.7
Август 1992	10.8	21.9	165.8	2.3	0.2	201.0

Таким образом, к середине 1990-х годов отмечены колоссальные изменения в донной фауне Аральского моря.

Ранее было показано (Андреева, Андреев, 1987, 1990а; Андреев, 1999), что в Аральском море под влиянием осолонения и акклиматизации немногим более чем за 20 лет произошла перестройка солоноватоводных биоценозов в биоценозы, где руководящими стали эвригалинные виды морского происхождения, ранее крайне малочисленные в открытом море или же вселенные в Арал (рис. 3.17, 3.18). Начальный период осолонения и внедрения вселенцев характеризовался наличием большого числа малых по площади биоценозов и их чрезвычайной раздробленностью. По мере стабилизации условий обитания основную часть акватории занимали 2–3 биоценоза, которые, как и до начала нарушения режима моря, характеризовались небольшим числом составляющих видов зообентоса и различались не столько по видовому составу, сколько по количественному соотношению одних и тех же видов.

Рис. 3.17. Замена пресноводной и солоноватоводной “каспийской” фаун на морскую эвригалинную и галофильную в донных биоценозах Аральского моря (по: Андреева, Андреев, 1987). По оси абсцисс – годы; по оси ординат – площадь, %. 1 – биоценозы с доминированием пресноводных и солоноватоводных “каспийских” видов; 2 – пресноводных, солоноватоводных “каспийских”, морских эвригалинных и галофильных; 3 – морских эвригалинных и галофильных; 4 – биоценозы, в которых зообентос не обнаружен.

Столь резкие перестройки биоценозов Аральского моря в 1960–1970-х годах при, в общем-то, небольшом увеличении солености (всего на 6 ‰) были обусловлены переходом экосистемы моря через барьер критической солености (Хлебович, 1965, 1974) или хорогалинную зону (Kinne, 1971), сдвинутую в Арале до солености 12–14 ‰ (Андреев, 1981; Андреев, Андреева, 1981, 1990а), в связи с чем при повышении солености среда оказывалась не только неблагоприятной, а вообще непригодной для жизнедеятельности пресноводных и солоноватоводных каспийских видов. С другой стороны, резкое наращивание численности эвригалинных видов морского происхождения и галофильных видов материковых вод стало возможным только после повышения солености до 12–14 ‰.

Рис. 3.18. Внедрение акклиматизантов в донные биоценозы Аральского моря (по: Андреева, Андреев, 1987). По оси абсцисс – годы; по оси ординат – площадь, %. 1 – биоценозы с доминированием акклиматизантов; 2 – акклиматизантов и аборигенов; 3 – аборигенов; 4 – биоценозы, в которых зообентос не обнаружен.

Итак, к началу-середине 1990-х годов в экосистеме Аральского моря насчитывалось небольшое число эвригалинных и галофильных, в основном интродуцированных, видов при доминировании в количественном отношении единичных форм. Произошла перестройка трофической структуры зоопланктона, зообентоса и ихтиофауны, характеризующаяся практически полным отсутствием хищных форм и определяемая сохранившимся набором видов (Андреев, Андреева 1998б). Но самым существенным изменением в экосистеме Аральского моря явилось изменение типа продуцирования органического вещества и, следовательно, направление потока энергии.

До середины 1970-х годов все исследователи Аральского моря (Берг, 1908; Бенинг, 1934; Никольский, 1940; Карпевич, 1960б; Яблонская, 1960; и др.) отмечали высокую прозрачность аральской воды, обилие макрофитов почти на всей его акватории. Во второй половине 1970-х годов при еще высокой прозрачности воды (в июле 1980 г. максимальная прозрачность была 16 м) нами отмечалось резкое снижение зарослей водных растений (Андреева, 1984; Андреева, Андреев, 1987, 1990а). В начале 1990-х годов наблюдалось снижение прозрачности воды. Так, если ранее была зарегистрирована максимальная прозрачность 24 м для Малого моря и 27 м для Большого (Берг, 1908; Никольский, 1940), то в августе 1992 г. в районе западной глубоководной котловины прозрачность не превышала 9–10 м, в центральной части Большого моря – 5–7 м, в Малом море – 4 м (Андреев, 1999). Макрофиты по станциям стандартной сетки не отмечались, их заросли были сконцентрированы только в прибрежье заливов. Если ранее отмечено 37 видов макрофитов (Доброхотова, 1971), то в начале 1990-х годов – только 4 (Orlova et al., 1998).

Изменение прозрачности воды связано, вероятно, с изменением баланса биогенных элементов и процесса продуцирования первичного органического вещества в этом водоеме. Следует более подробно остановиться на вопросах происхождения и распределения органического вещества в Аральском море, проанализированных А.Ф. Карпевич (1975), опирающейся на материалы Е.А. Яблонской (1960, 1964, 1971) и Э.А. Бервальда (1964).

Развитие фитопланктона в Аральском море всегда было ослаблено из-за недостатка биогенов в водной толще и пресса зоопланктона. Основная масса органического вещества создавалась донной растительностью, на долю которой приходилось 90 % общей биомассы растений, и которая являлась основным потребителем биогенов и поставщиком органического вещества, что являлось важнейшей особенностью экосистемы Аральского моря, отмечаемой многими авторами. На долю первичной продукции, создаваемой в пелагиали, приходилось около 10 % (Карпевич, 1975).

Массовые формы зообентоса питались в основном растительными остатками (детритом), образующимися в результате отмирания макрофитов. Существенным дополнением к их рациону были микрофитобентос и микрофлора (Яблонская, 1964, 1971; Карпевич, 1975).

По происхождению и распределению органического вещества Аральское море являлось антиподом океана и Черного моря. Наиболее мощная пищевая цепь образовывалась за счет донных форм, пелагическая же пищевая цепь была крайне ослаблена (Карпевич, 1975).

Таким образом, если ранее в продуцировании первичного органического вещества ведущую роль играли макрофиты (Яблонская, 1964, 1971; Бервальд, 1964; Карпевич, 1975), покрывавшие почти все дно моря, то в конце 1980-х – начале 1990-х годов первенство перешло к фито- и бактериопланктону и частично к микрофито- и бактериобентосу. По исследованиям начала 1990-х годов (Добрынин, Королева, 1991; Сулялина, Смуров, 1993а, б; Орлова, 1993; Orlova et al., 1998) установлено существенное (примерно, на порядок) возрастание скорости процесса первичного продуцирования по сравнению с данными для летних съемок 1966 и 1968 гг. (Новожилова, 1973) при практически равных величинах деструкции в водной толще.

К началу 1980-х годов после перехода экосистемой моря через соленость 12–14 ‰ в связи с вымиранием большинства донных беспозвоночных произошло нарушение трофической структуры аральского зообентоса (рис. 3.19), сложившаяся трофическая структура донной фауны в большей степени определялась, в отличие от других морей, имеющимся набором видов, а не характером распределения пищи. Позднее, на рубеже солености 25 ‰ вновь происходит обеднение видового состава зообентоса, но общий характер доминирования пищевых группировок практически не изменился (Андреев, Андреева, 1998б). В водоеме преобладали собирающие детритофаги, заселившие и не свойственные ранее им биотопы. Трофическая структура донной фауны продолжала определяться имеющимся набором видов.

К началу 1990-х годов трофическая структура зоопланктона, зообентоса и ихтиофауны характеризовалась практически полным отсутствием хищных форм и определялась оставшимся набором видов. В море сформировались две почти одинаково значимые пищевые цепи: пастбищная и детритная (Андреев, Андреева, 1998б; Андреев, 1999).

Рис. 3.19. Соотношение трофических группировок в зообентосе Аральского моря (по: Андреева, Андреев, 1990б с дополнениями; 1936–1968 гг. — по табличным данным из: Яблонская с соавт., 1973). По оси абсцисс – годы; по оси ординат – биомасса, %. 1 – неподвижные сестонофаги, 2 – подвижные сестонофаги, 3 – собирающие детритофаги, 4 – прочие

Итак, в условиях квазистационарного режима экосистеме Аральского моря была присуща трансформация вещества и энергии в основном через детритную донную пищевую цепь. В последующем при осолонении моря происходило выпадение ряда трофических группировок и даже звеньев пищевых цепей. Одновременно наблюдалось изменение баланса биогенных элементов (Гидрометеорология ..., 1990). К началу 1990-х годов отмечено максимальное содержание биогенных элементов в водах Аральского моря за весь период наблюдений (см. рис. 3.10–3.13), что при выпадении почти всех макрофитов способствовало в последующем резкому возрастанию скорости первичного продуцирования органического вещества в пелагиали.

Таким образом, в результате экологического кризиса, охватившего Аральское море, произошла перестройка структурно-функциональных связей, изменилось направление трансформации вещества и энергии в его экосистеме.

Глава 4. МОЛЛЮСКИ РОДА *DREISSENA* (*DREISSENIDAE*, *BIVALVIA*) АРАЛЬСКОГО МОРЯ

4.1. Видовой состав

На начало двадцатого века для Аральского моря указываются три формы дрейссен: *Dreissensia* (= *Dreissena*) *polymorpha* var. *aralensis* Andr., *Dreissensia polymorpha* var. *obtusecarinata* Andr. и *Dreissensia pallasii* Andr. (Андрусов, 1897; Остроумов, 1907). В последующем Л.С. Берг (1908) приводит еще один вид *Dreissensia caspia* Eichw.

Позднее С.А. Сидоров (1929), по сборам Аральской Научно-Промысловой экспедиции, описывает для этого водоема еще две формы *Dreissensia*, указывая для сильно опресненных районов моря типичную форму *Dreissensia polymorpha* Pall., для районов с более высокой соленостью – *D. polymorpha* var. *aralensis* Andr., *D. polymorpha* var. *obtusecarinata* Andr., *D. pallasii* Andr., *D. caspia* Eichw. и *D. rostriformis* Desh. Последний вид по филогенетическим соображениям показан со знаком вопроса, по систематическим признакам аральские экземпляры не внушали автору сомнений.

Исследователями бентоса Аральского моря в 1930-е годы (Никитинский, 1933; Бенинг, 1934, 1935) вопросы систематики дрейссен специально не рассматривались, информация об их видовом составе противоречива. Изображения моллюсков отсутствуют.

В.И. Жадин (1952) приводит для Аральского моря *Dreissena polymorpha* var. *aralensis* (Andr.), *D. polymorpha* var. *obtusecarinata* (Andr.), *Dreissena pallasii* (Andr.) и *Dreissena caspia* (Eichw.).

Н.З. Хусаинова (1958) указывает, что вопрос о видовом составе дрейссен и вариациях речной дрейссены в Аральском море запутан, поскольку фактически не было специального исследования дрейссен Арала по массовым материалам из разных биотопов моря. Систематизируя многочисленные сборы из разных районов моря за ряд лет, Н.З. Хусаинова (1958) приходит к выводу, что *D. pallasii* обитает в небольших количествах вдоль западной гряды островов (всего собрано 67 экз.), *D. caspia* обнаружена в участках Большого моря, находящихся в стороне от кругового течения, а в Малом море – в точках, где отсутствует влияние вод Сырдарьи. На остальной акватории обитала полиморфная речная дрейссена, отличающаяся от дрейссен дельтовых водоемов, за которой она сохраняет название *D. polymorpha* var. *aralensis* (Andr.), к сожалению не приводя иллюстративного материала. Н.З. Хусаиновой (1958) также отмечена зависимость распространения видов дрейссен от высоты уровня моря и состояния водной толщи. В годы с меньшим уровнем и при сравнительно спокойном состоянии водной толщи большее распространение получал *D. caspia*.

При составлении «Атласа беспозвоночных Аральского моря» для собственно Аральского моря Я.И. Старобогатовым (1974) указаны два вида *Dreissena*, один из них образует два подвида, распространение которых ограничено определенной соленостью воды. Итак, по Я.И. Старобогатову (1974), в опресненных участках, примыкающих к устьям рек, обитал подвид *D. polymorpha aralensis* (Andr.), в прибрежье Арала в зоне зарослей на глубинах до 10–12 м — *D. polymorpha obtusecarinata* (Andr.), начиная с глубин 8–10 м по всему Аралу, часто совместно с *Hypanis minima minima* (Ostr.), – *D. caspia pallasii* (Andr.).

Во второй половине 1970-х лет в Аральском море встречены все, описанные Я.И. Старобогатовым (1974) три формы дрейссен: *D. polymorpha aralensis*, *D. p. obtusecarinata*, *D. caspia pallasii*. Однако факт совместного обитания в одном водоеме подвидов одного вида с пелагической личиночной стадией заставляет усомниться в справедливости их таксономического статуса. Согласно биологической концепции вида статус «подвида» имеют группы географически обособленных популяций вида, из чего следует невозможность существования симпатрических подвидов в пределах единого ареала. Опираясь на современные разработки в вопросах видообразования (Грант, 1980, 1991; Шварц, 1980; Гиляров, 1990; Стегний, 1991; 1993; Шилов, 1998; Градницкий, 2000; и др.), их, скорее всего, следует считать разными видами. Сохраняя за более пресноводной формой, обитающей в настоящее время в дельтовых водоемах

аральских рек, наименование *D. polymorpha aralensis* (Andr.), вымершую *D. polymorpha obtusecarinata* предлагается именовать *D. obtusecarinata* (Andr.).

***Dreissena polymorpha aralensis* (Andr., 1897) (рис. 4.1, 1–3).**

Dreissensia polymorpha var. *aralensis* Andr. Андрусов, 1897; *Dreissena polymorpha aralensis* (Andr.) Старобогатов, 1974.

По Я.И. Старобогатову (1974: 240): «Раковина суженная, удлинённая (высота составляет 0.39–0.50 длины), выпуклая (выпуклость составляет 0.38–0.50 длины и 0.84–0.98 высоты). Наружная поверхность светло-бурая, иногда почти белая с зигзагообразным или концентрическим коричневым или фиолетово-бурым рисунком. Задний конец раковины суженный. Брюшной край обычно вогнутый, реже почти прямой. Спинной край равномерно выгнутый, реже в задней части почти прямой. Макушки узкие. Киль на всем протяжении хорошо заметен, иногда в средней части отодвинут от брюшного края немного дальше, чем у концов раковины. Брюшная поверхность створок с боковой образует прямой или тупой угол. Биссусная выемка развита. Отпечаток заднего мускула-замыкателя почти такой же ширины, как отпечаток ретрактора ноги.

Длина раковины до 25 мм.»

В 1976–1977 гг. подвид единично встречался в зоне бывшего распреснения, в последующем не обнаружен.

***Dreissena obtusecarinata* (Andr., 1897) (рис. 4.1, 4–6).**

Dreissensia polymorpha var. *obtusecarinata* Andr. Андрусов, 1897; *Dreissena polymorpha obtusecarinata* (Andr.) Старобогатов, 1974.

По Я.И. Старобогатову (1974: 240): «Раковина суженная, удлинённая (высота составляет 0.35–0.50 длины), умеренно выпуклая (выпуклость составляет 0.35–0.45 длины и 0.75–1.0 высоты). Наружная поверхность светлая с серо-коричневым или светло-коричневым концентрическим или волнистым рисунком. Брюшной край прямой или слабовогнутый. Спинной край прямой в примакушечной и средней частях, причем в средней части он параллелен брюшному. Макушки узкие. Киль на всем протяжении заметный, закругленный, придвинутый к брюшному краю створки. Брюшная поверхность створок образует с боковой поверхностью прямой или тупой угол. Биссусная выемка заметная, узкая. Отпечаток заднего мускула-замыкателя такой же ширины, как отпечаток ретрактора ноги.

Длина раковины до 17 мм.»

В 1976–1978 гг. вид обитал в зоне зарослей, пятнами встречаясь в западных районах моря, а также возле полуострова Кокарал и острова Барсакельмес. В 1980 г. не обнаружен.

***Dreissena caspia pallasii* (Andr., 1897) (рис. 4.1, 7–9)**

Dreissensia pallasii Andr. Андрусов, 1897; *Dreissensia caspia* Eichw. Сидоров, 1929; *Dreissensia rostriformis* Desh. Сидоров, 1929; *Dreissena caspia pallasii* (Andr.) Старобогатов, 1974.

По Я.И. Старобогатову (1974: 241): «Раковина небольшая, удлинённая (высота составляет 0.38–0.68 длины), выпуклая (выпуклость составляет 0.30–0.56 длины и 0.70–1.00 высоты). Наружная поверхность светлая, часто с коричневыми концентрическими полосами, над килевым перегибом иногда полосы прерваны, и вдоль раковины тянется продольная светлая линия. Спинной край в переднем и среднем участках прямой, причем средний параллелен брюшному краю. Задний край резко закругленный. Брюшной край почти прямой и лишь непосредственно у макушек слегка вогнутый. Киль в передней трети створки сглаженный, дальше – более резкий; он идет почти на всем протяжении на заметном удалении от брюшного края. Биссусная выемка очень узкая, почти незаметная. Отпечаток заднего мускула-замыкателя заметно, а иногда почти вдвое шире отпечатка ретрактора ноги.

Длина раковины до 17 мм.»

Подвид был довольно широко распространен по всему Аралу, поселяясь у основания растений, на ракуше или на раковинах живых моллюсков, практически не формируя друз, на

глубине от 1.5 до 20–25 м. В море отмечен при солености до 22 ‰. В 1980 г. в Малом море и большинстве районов Большого встречался единично, лишь в зоне зарослей вдоль восточного побережья Большого моря, а в 1981 г. и на песчаных грунтах вдоль западной гряды островов, был обычным видом. В 1982 г. присутствовал в бентосных пробах, в 1989 г. – не отмечен.

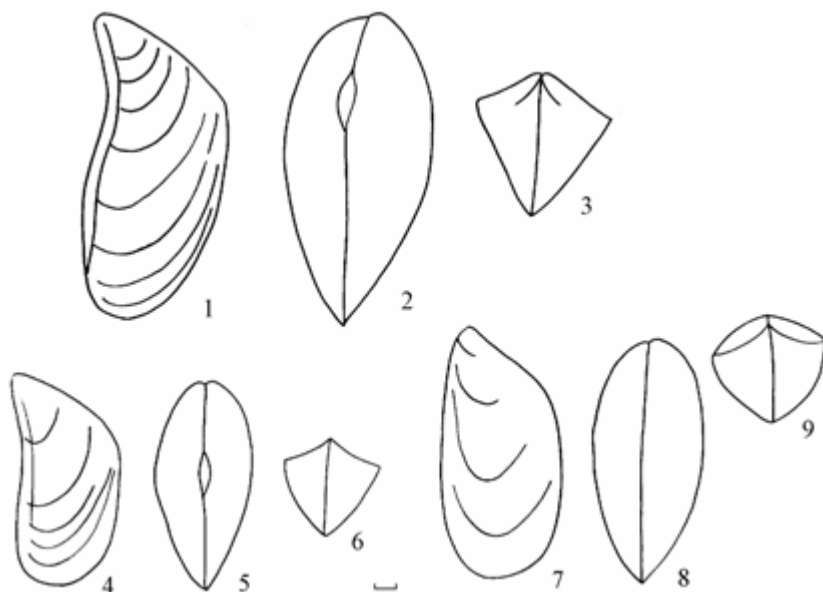


Рис. 4.1. *Dreissena* Аральского моря: *D. polymorpha aralensis* (1–3), *D. obtusecarinata* (4–6), *D. caspia pallasii* (7–9). 1, 4, 7 – вид сбоку; 2, 5, 8 – вид с брюшной стороны; 3, 6, 9 – вид со стороны макушек. Масштаб 1 мм.

4.2. Количественное развитие

Dreissena – доминанты прошлых лет – в 1954–1957 гг. были распространены почти по всей акватории моря на всех грунтах и глубинах (Яблонская, 1960). В середине 1950-х годов дрейссены давали около 35 % общей биомассы зообентоса. Летом 1964 г. их средняя биомасса была лишь немного ниже, чем в 1954, 1956 гг. (см. табл. 3.2), площади их обитания уменьшились. Свободным от дрейссен оказался западный глубоководный район и некоторые прибрежные участки в Большом и Малом морях (рис. 4.2). В 1966 г. происходило дальнейшее уменьшение акватории, заселенной дрейссенами, а также почти повсеместное снижение их биомассы. В 1969 г. наблюдались поселения дрейссен в виде полос по ходу круговых течений от устьев рек. В 1970–1971 гг. произошло расширение ареала, вероятно, связанное с распределяющим влиянием высокого паводка 1969 г.

В 1975–1978 гг. наблюдалась некоторая стабилизация ареала, численности и биомассы дрейссен на уровне 40 экз./м² и 3.5 г/м² соответственно (см. табл. 3.2). В общей биомассе зообентоса доля дрейссен в эти годы не превышала 3.3 %. Преобладать среди дрейссен стал наиболее солевыносливый вид *Dreissena caspia pallasii*, тогда как до начала падения уровня моря преобладал *D. obtusecarinata*. С 1980 г. биомасса дрейссен формировалась только одним видом *D. c. pallasii*.

Однако дальнейшее осолонение моря отрицательно влияет и на *D. caspia pallasii*. Так, уже осенью 1979 г. при солености 20–21 ‰ в заливе Сары-Чаганак, где в предыдущие годы существовал биоценоз *Syndosmya segmentum*+*Dreissena caspia pallasii*, были найдены лишь единичные особи *D. c. pallasii*.

С 1980 г. *Dreissena* существенной роли в зообентосе Аральского моря не имели. Точная дата выпадения последнего вида из фауны моря не известна. При обследовании Малого моря в 1982 г., *D. c. pallasii* еще присутствовал в составе донной фауны, а в 1985 г. уже не отмечался.

Естественно, что катастрофические события, имевшие место при современной регрессии Аральского моря, особенно при переходе через зону критической солености, должны были бы оставить свой отпечаток на морфологии дрейссен, в частности на масштабах их изменчивости. К

сожалению, в 1960-х – первой половине 1970-х годов основными направлениями исследований Аральского отделения КазНИИРХ были рыбохозяйственные и продукционные, а изучение изменчивости беспозвоночных не проводилось. Разрозненные сохранившиеся коллекции за эти годы не содержат достаточного материала для обсуждения этого вопроса. Можно лишь отметить, что *D. p. aralensis* после утраты распределяемых зон во второй половине 1970-х годов выпал из фауны моря, сохраняясь в дельтовых водоемах аральских рек. *D. obtusecarinata*, приуроченный к открытым, не подвергающимся опреснению участкам Арала, при преодолении экосистемой моря зоны критической солености в силу специфики своих осморегуляторных механизмов не справился с изменениями среды обитания и вымер. *D. s. pallasii*, широко распространенный в Арале до 60-х годов двадцатого века (Старобогатов, Андреева, 1994), пережив катастрофическое повышение численности сорных рыб-бентофагов и преодолев барьер критической солености, во второй половине 1970-х лет, наряду с *Cerastoderma*, стал наращивать свою численность и биомассу. Но, поскольку *Dreissena caspia pallasii* может обитать в узком соленостном диапазоне, то при дальнейшем осолонении моря при солености около 24 ‰ вид, как и другие *Dreissena*, выпал из фауны Арала.

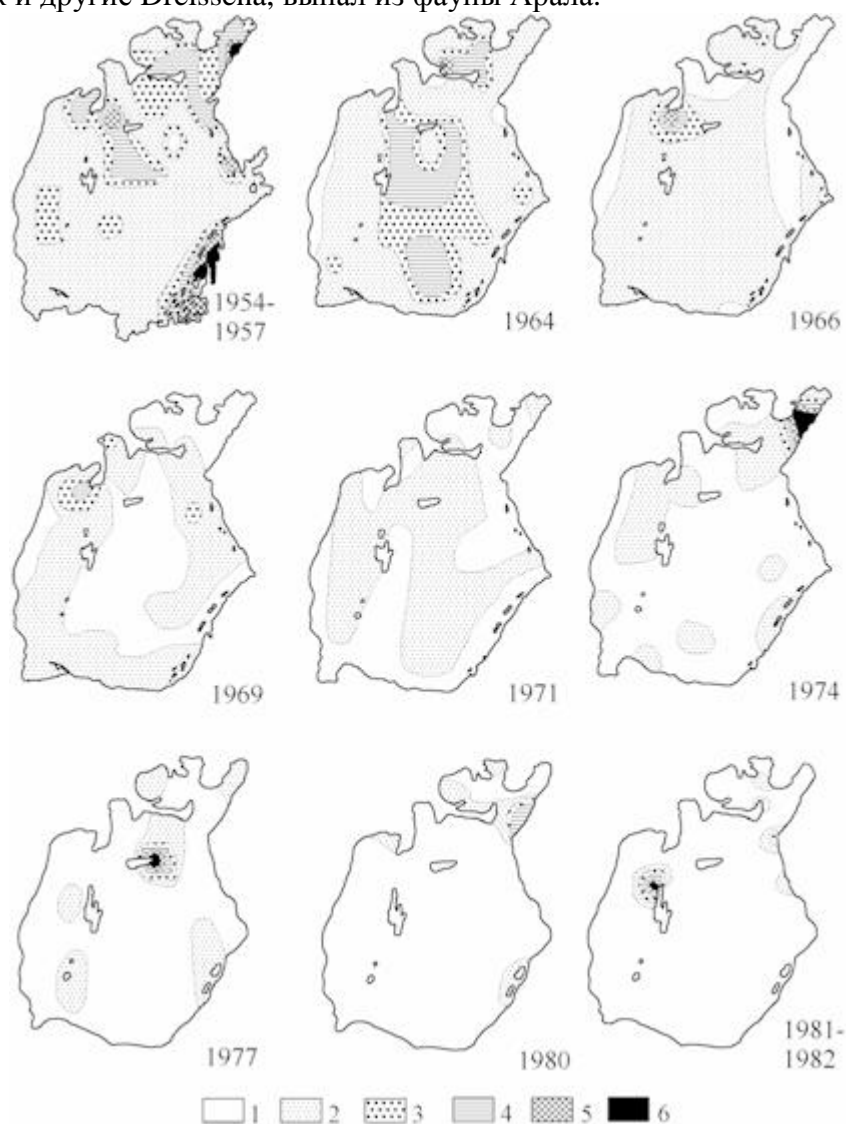


Рис. 4.2. Распределение биомассы *Dreissena* в Аральском море летом (по: Андреев, Андреева, 1997а; 1954–1957 гг. из: Яблонская, 1960). 1 — отсутствует, 2 — 0.1–10.0, 3 — 10.1–20.0, 4 — 20.1–40.0, 5 — 40.1–80.0, 6 — более 80 г/м².

МОЛЛЮСКИ РОДА *HYRANIS* (CARDIIDAE, BIVALVIA) АРАЛЬСКОГО МОРЯ

5.1. Видовой состав

Об обитании моллюсков рода *Hyranis* (= *Adacna*) в Аральском море на начало двадцатого века имеются весьма противоречивые сведения, суммируя которые можно отметить, что систематиками конца девятнадцатого – начала двадцатого века для Аральского моря указывались *Adacna minima* Ostr., *Adacna vitrea* Eichw., *Adacna laeviuscula* Eichw. (Basiner, 1848; Мартенс, 1874; Аленицин, 1876; Остроумов, 1907; Берг, 1908).

После исследований коллекций Аральской Научно-Промысловой экспедиции С.А. Сидоров (1929) для Аральского моря описывает две разновидности *Adacna minima* Ostr., обитающих в соленой воде Арала и в сильно опресненных его участках, а также указывает *Adacna vitrea* Eichw.

В.И. Жадин (1952) для Аральского моря приводит обитание при солености 5–15 ‰ *Adacna vitrea* Eichw. и *Adacna laeviuscula* Eichw.

Н.З. Хусаинова (1958) отмечает трудности выяснения систематической принадлежности аральских *Adacna* из-за большого разнообразия в морфологии раковин. Большинство особей по ее мнению подходило под описание *Adacna minima* Ostr., изредка встречались особи очень сходные с *Adacna vitrea* Eichw., а некоторые экземпляры по форме синуса напоминали *Adacna laeviuscula* Eichw. Каспийского моря.

Я.И. Старобогатовым (1974) для Аральского моря определено два вида *Hyranis* из подрода *Adacna*, один из которых распадается на два подвида: *H. vitrea bergi* Star., *H. minima sidorovi* Star., *H. m. minima* (Ostr.), при этом указано, что *H. m. minima* распространен по всему Аралу на мягких грунтах на глубинах свыше 10–12 м, а *H. m. sidorovi* обитает в прибрежных районах на глубинах до 10 м.

Анализ сохранившихся сборов за май 1965 г. и собственных за 1976–1980 гг. подтверждает наличие в Аральском море трех форм моллюсков рода *Hyranis* (рис. 5.1). Совместное обитание в водоеме двух подвигов одного вида с пелагической личиночной стадией развития и, тем более, их совместное нахождение в одной дночерпательной пробе на станции 31 в мае 1965 г. в свете современной теории видообразования ставит под сомнение таксономический статус этих форм. Предлагается поднять до видового ранга статус *H. minima sidorovi* и именовать его *Hyranis sidorovi* Star., тем более, что все три аральские формы достаточно хорошо различаются формой лигамента (рис. 5.2), считающегося надежным систематическим признаком (Petersen, 1958; Михайлова, 1985).

***Hyranis vitrea bergi* Star., 1974 (рис. 5.1, 1–2)**

Adacna minima Ostr.: Sidorov, 1929 (частью); *Hyranis vitrea bergi* Starobogatov, 1974.

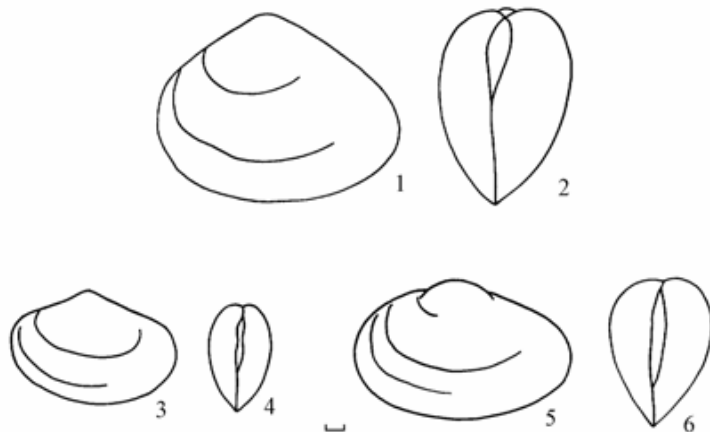


Рис. 5.1. *Hyranis* Аральского моря. 1–2 — *H. vitrea bergi*, 3–4 — *H. minima minima*, 5–6 — *H. sidorovi*. 1, 3, 5 – вид сбоку, 2, 4, 6 – вид сзади. Масштаб 1 мм.

По Я.И. Старобогатову (1974: 245): «Раковина розовая или белая, просвечивающая, тонкостенная, овальная, почти равносторонняя, довольно высокая (высота составляет 0.78–0.85 длины), плоская (выпуклость составляет 0.40–0.50 длины и 0.48–0.60 высоты). Поверхность покрыта частыми, плоскими, сильно сглаженными ребрами. Раковина зияет сзади и спереди. Синус глубокий, достигающий до границы задней трети длины раковины.

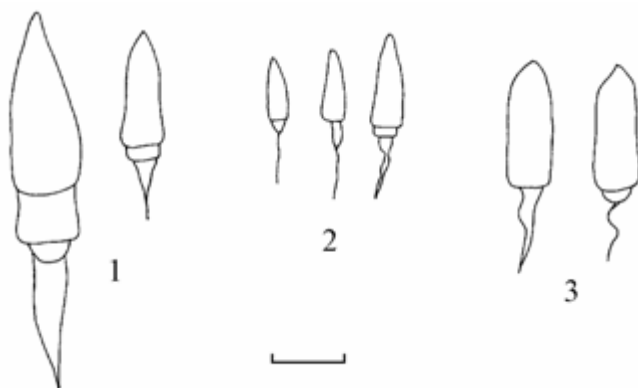


Рис. 5.2. Лигаменты *Hypanis* Аральского моря. 1 – *H. vitrea bergi*, 2 – *H. minima minima*, 3 – *H. sidorovi*. Масштаб 1 мм.

Длина до 20 мм

Подвид очень похож на северокаспийский *H. v. glabra* (Ostr.), от которого отличается более частыми и сглаженными ребрами и несколько более широким синусом. Известен по единичным находкам живых особей в районе дельты Амударьи и пустых раковин на западном берегу Арала, типовое местонахождение: район колодца Кара-Кибир.»

В 1976–1978 гг. *H. v. bergi* единично встречался в северо-западном районе глубоководной впадины на черном иле и вдоль восточного побережья на песчаном грунте на глубинах 12–31 м. С 1980 г. в сборах не отмечался.

***Hypanis minima minima* (Ostr., 1907) (рис. 5.1, 3–4)**

Adacna minima Ostroumoff, 1907; *Adacna minima* Ostr.: Sidorov, 1929 (частью); *Hypanis minima minima* (Ostr.): Starobogatov, 1974.

По Я.И. Старобогатову (1974: 246): «Раковина белая, просвечивающая, очень тонкая, удлиненно-овальная (высота составляет 0.67–0.74 длины), мало выпуклая (выпуклость составляет 0.40–0.50 длины и 0.60–0.70 высоты), однако при сопоставлении боковых контуров более выпуклая, чем *H. vitrea*, сзади зияющая с узкой мало выступающей слегка сдвинутой вперед макушкой. Ребра незаметны, вместо них видны лишь тонкие, радиально расходящиеся от макушки штрихи. Синус широкий и довольно глубокий, достигающий до границы задней трети длины раковины. Рудименты кардинального зуба в правой створке сохраняются.

Длина до 15 мм».

H. m. minima найден в мае 1965 г. на глубине 21.8 и 26 м, на песчаном и черном иле (ст. 42 и ст. 14 соответственно), также на станциях 20 и 31; в июле 1977 г. – в районе полуострова Куланды на глубине 14.3 м на песчаном грунте при солености 14.4 ‰. В последующем не встречен.

***Hypanis sidorovi* Star., 1974 (рис. 5.1, 5–6)**

Adacna laeviuscula Martens, 1874; *Hypanis minima sidorovi* Starobogatov, 1974.

По Я.И. Старобогатову (1974: 246): «Раковина белая, слабо просвечивающая, довольно тонкостенная, удлиненно-овальная (высота составляет 0.68–0.77 длины), мало выпуклая (выпуклость составляет 0.40–0.50 длины и 0.60–0.70 высоты), сзади зияющая, с довольно широкой заметно сдвинутой вперед макушкой. Ребра сильно сглаженные, но заметные. Синус

широкий и довольно глубокий, достигающий до границы задней трети длины раковины. Рудименты кардинального зуба в правой створке сохраняются.

Длина до 20 мм.»

H. sidorovi найден в мае 1965 г. на станциях 35 и 31; в 1976–1977 г. — в северо-западном районе глубоководной впадины в заливе Тщebas и вдоль восточного побережья на песчаном грунте на глубине 12–31 м. В последующие годы не обнаружен.

Итак, в 1970-е годы в Аральском море обитало три вида моллюсков рода *Hupanis*: *H. vitrea bergi*, *H. minima minima*, *H. sidorovi*; один из которых был эндемичен, а два другие сформировали здесь эндемичные подвиды.

5.2 Количественное развитие

Для моллюсков рода гипанис в Аральском море, по наблюдениям Е.А. Яблонской (1960), были благоприятны грунты на всех глубинах открытой части моря за исключением биотопов с возможным дефицитом кислорода. В середине 1950-х годов их доля в общей биомассе зообентоса составляла 17.7–31.7 %. Гипанисы были распространены довольно равномерно по всей акватории моря, лишь в северной части наблюдались скопления с биомассой 20 г/м² и более. Однако уже в 1964–1965 гг. (рис. 5.3) наряду с понижением биомассы этих моллюсков в среднем по водоему наблюдалось сокращение и их ареала, особенно резкое в восточной и западной частях моря. В 1966–1967 гг. распространение гипанисов было в виде отдельных пятен, биомасса снизилась с 8.2 г/м² в 1954 г. до 0.2 г/м² в 1967 г. (см. табл. 3.2). В 1968–1975 гг. наблюдалось небольшое расширение ареала и увеличение средней биомассы гипанисов. В последующие годы, когда средняя соленость воды в море стала приближаться к сублетальной для этой группы видов, численность и биомасса аральских гипанисов быстро снизилась и в 1980 г. в период стандартной съемки не было найдено ни одного экземпляра.

Результатом критической ситуации в донных сообществах Арала, обусловленной массовым размножением в 1960-е годы в прибрежье сорных рыб-вселенцев, явилось резкое снижение с середины 1960-х годов частоты встречаемости и биомассы всех видов *Hupanis*. Восстановление в 1968 г. ареала этих моллюсков вновь сменяется его значительным сокращением уже в следующем году (см. рис. 5.3). В последующем наблюдаются флуктуационные колебания зон обитания *Hupanis*, обусловленные, вероятно, несколько различной солеустойчивостью отдельных видов и неодновременным достижением различных районов моря пороговой для этих видов солености. Наличие пелагической личинки при дестабилизации среды обитания приводит к обитанию видов вне пределов свойственных им зон. Начиная с 1976 г. в сборах по стандартной сетке станций эти моллюски присутствуют лишь единично, постепенно выпадая из фауны Арала. Последним вымирает, судя по находкам, *H. v. bergi*.

В силу своего формирования в пределах олигогалинной водной массы, не обладая физиологическими механизмами, обеспечивающими обитание, а главное размножение, при более высоких соленостях, эти моллюски оказались не способными преодолеть барьер критической солености 12–14 ‰. По имеющимся коллекциям невозможно проследить влияние приближения критической солености на отдельные виды в плане каких-либо морфологических перестроек или возрастания изменчивости. Хотя эти процессы, вероятнее всего, имели место при осолонении моря. Можно отметить лишь наличие уже в 1965 г. наружных дефектов створок почти у всех особей *H. m. minima*, а собранные 9 особей этого подвида на станции 42 имели очень уродливые створки с искривленными макушками.

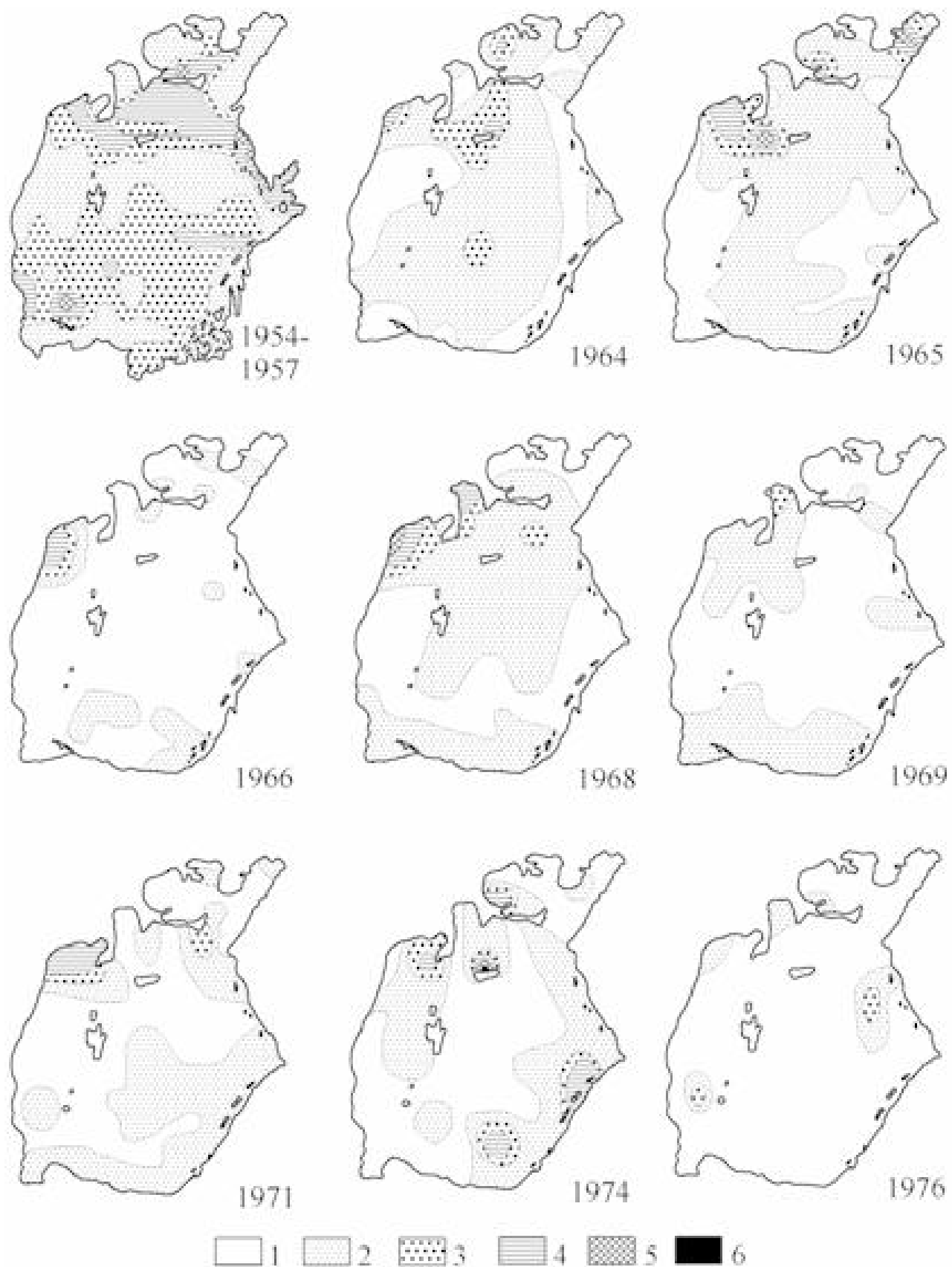


Рис. 5.3. Распределение биомассы *Nuranis* в Аральском море летом (по: Андреева, 1989; 1954–1957 гг. из: Яблонская, 1960). 1 — отсутствует, 2 — 0.1–5, 3 — 5.1–10, 4 — 10.1–20, 5 — 20.1–40, 6 — более 40 г/м².

Глава 6.

МОЛЛЮСКИ РОДА CERASTODERMA (CARDIIDAE, BIVALVIA) АРАЛЬСКОГО МОРЯ И ИЗМЕНЧИВОСТЬ СОВРЕМЕННЫХ CERASTODERMA ЧЕРНОГО, АЗОВСКОГО И КАСПИЙСКОГО МОРЕЙ

6.1. Моллюски рода *Cerastoderma* (Cardiidae, Bivalvia) Аральского моря

6.1.1. Видовой состав

Работ по систематике *Cerastoderma* Аральского моря немного. Это публикации А.А. Остроумова (1907), С.А. Сидорова (1929), Я.И. Старобогатова (1974).

А.А. Остроумов (1907) указывает, по драгировочным материалам Л.С. Берга, для Аральского моря 1 вид *Cardium* (= *Cerastoderma*) *edule* L., подробно останавливаясь на характеристике ребер.

С.А. Сидоров (1929) выделяет среди аральских сердцевидок две основные группы: 1) типичную форму – *Cardium edule* L. и 2) вариант ее – *Cardium edule* var. *lamarcki* Reeve, а также отмечает один нетипичный экземпляр, предполагая, что это новый вариант *Cardium lamarcki* Reeve.

Я.И. Старобогатов (1974) в «Атласе беспозвоночных Аральского моря» – издании, завершающем исследования фауны Аральского моря при его квазистационарном режиме, приводит 2 вида *Cerastoderma*. Первый вид – *Cerastoderma lamarcki* (Reeve), представленный в Аральском море подвидом *Cerastoderma lamarcki lamarcki* (Reeve), обитающим также в Каспии, Азовском, Черном и Средиземном морях и вдоль атлантических берегов Западной Европы. При этом Я.И. Старобогатов (1974) не исключает возможности обособления арало-каспийской формы в самостоятельный подвид. Второй вид – *Cerastoderma umbonatum* (Wood), известный также из Каспия, северных и северо-восточных районов Азовского моря, из Средиземного моря и из соленых озер Африканского побережья.

До выхода в свет «Атласа...» (1974) исследователи бентоса Аральского моря объединяли эти виды под общим названием *Cardium edule* L. (Никитинский, 1933; Бенинг, 1934, 1935; Хусаинова, 1958; Деньгина, 1959а; Яблонская, 1960; и др.).

По последним номенклатурным изысканиям (Кафанов, 1980), для *Cerastoderma lamarcki lamarcki* (Reeve) предложено приоритетное название *Cerastoderma rhomboides rhomboides* (Lam.), для *Cerastoderma umbonatum* (Wood) – *Cerastoderma isthmicum* Issel.

Имеющееся в литературе указание (Russel, 1971) на обитание в Аральском море *Cerastoderma glaucum* (Bruguiere), вероятно, подразумевает обитание здесь вида отличного от *Cerastoderma edule* L., поскольку до выхода «Атласа...» (1974) все исследователи приводили для этого водоема именно *C. edule*.

Таким образом, в истекшем столетии род *Cerastoderma* (Cardiidae, Cardiiformes, Bivalvia) в Аральском море был представлен двумя видами.

***Cerastoderma rhomboides rhomboides* (Lam., 1819) (рис. 6.1 А)**

Cardium edule L. var. *lamarcki* Reeve Сидоров, 1929; *Cerastoderma lamarcki lamarcki* (Reeve) Старобогатов, 1974.

По Я.И. Старобогатову (1974: 243): «Раковина овальная, овально-треугольная или овально-четырёхугольная, обычно относительно тонкостенная, с мало выступающими макушками, заметно сдвинутыми к переднему концу. Спинной край мало изогнут, так что при переходе к переднему и заднему краям обычно заметны сильно закругленные углы. Поверхность покрыта широкими несколько уплощенными (особенно близ брюшного края) ребрами, в задней части раковины более раздвинутыми, чем в передней и средней. Поверхность ребер, особенно передних, покрыта поперечными чешуйками. Замочная площадка обычно довольно узкая; зубы тонкие. Задний кардинальный зуб правой створки имеет вид уплощенного в поперечном сечении клина. Нимфа довольно широкая, на заднем конце косо срезанная. Окраска бурая или буро-фиолетовая, часто с широкими концентрическими полосами, особенно в верхней трети высоты раковины. Длина до 55 мм».

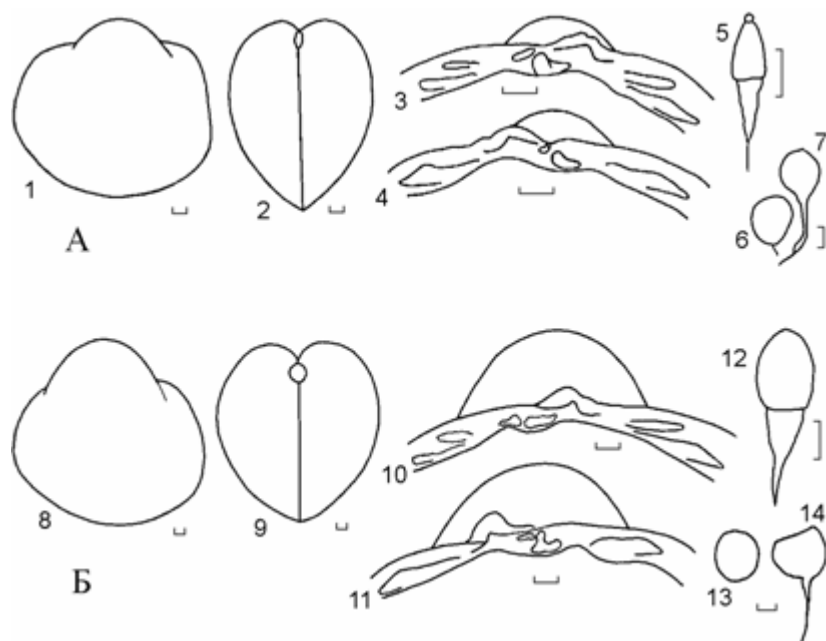


Рис. 6.1. *Cerastoderma* Аральского моря. На А – *C. r. rhomboides*, лагуна на острове Толмачева, 1938 г. (сборы Н.К. Алексеева); на Б – *C. isthmicum*, район острова Акпетки, 1936 г. (сборы Н.К. Алексеева). 1, 8 – вид сбоку; 2, 9 – вид сзади; 3, 10 – замок правой створки; 4, 11 – замок левой створки; 5, 12 – лигамент; 6, 13 – отпечатки передних замыкателей; 7, 14 – отпечатки задних замыкателей. Масштаб 1 мм.

***Cerastoderma isthmicum* Issel, 1869 (рис. 6.1 Б).**

Cardium edule L. Сидоров, 1929, *Cerastoderma umbonatum* (Wood): Старобогатов, 1974.

По Я.И. Старобогатову (1974: 244): «Раковина округлая, овальная или овально-треугольная, обычно толстостенная, более вздутая, чем у предыдущего вида, с сильно выступающими макушками, сдвинутыми к переднему концу.

Спинной край равномерно изогнут так, что углы при переходе к переднему и заднему краям часто почти незаметны. Поверхность покрыта широкими, несколько расставленными округлыми в сечении ребрами, размещенными относительно равномерно. Поверхность ребер, особенно передних, покрыта частыми поперечными чешуйками. Замочная площадка очень узкая, зубы относительно тонкие. Задний кардинальный зуб правой створки имеет вид овального в поперечном сечении клина. Нимфа на заднем конце резко обрывается и подходит к замочной площадке в виде круто падающей вогнутой дуги. Окраска бурая или лиловато-бурая, иногда с широкими концентрическими полосами. Длина до 30 мм».

К началу наших исследований Аральского моря живых *Cerastoderma rhomboides rhomboides* уже не найдено. По Я.И. Старобогатову (1974), *C. r. rhomboides* обитал в прибрежных районах Арала до глубины 10–12 м, а *C. isthmicum* был распространен в осолоненных районах – култуках. Анализ всех имеющихся материалов позволил нам (Андреев, Андреева, 1990а, 1997а) высказать предположение, что до начала осолонения в море был распространен *C. r. rhomboides* – сравнительно редкая форма, а в осолоненных заливах и прилегающих к ним районам обитал *C. isthmicum*. По мере осолонения моря численность *C. r. rhomboides* снижалась, *C. isthmicum* проникал в открытое море. Еще в сборах по стандартной сетке станций за май 1965 г. *C. r. rhomboides* найден на станциях 10, 33, 42, 77, *C. isthmicum* – на станции 14.

В сборах 1976 г. отмечается только *C. isthmicum*. Наличие хорошо сохранившихся уродливых створок и раковин с лигаментом *C. r. rhomboides* в зоне свала глубоководной впадины в конце 1970-х годов позволило сделать заключение о вымирании *C. r. rhomboides* при повышении солености воды Аральского моря (Андреева, 1989).

Таким образом, к началу резких изменений биоты в середине 1970-х годов в собственно Аральском море сохранился один представитель рода *Cerastoderma* – *C. isthmicum*.

6.1.2. Количественное развитие

Моллюски рода *Cerastoderma* характеризовались исследователями донного населения Арала как малочисленная и сравнительно редко встречающаяся форма (Бенинг, 1934, 1935; Хусаинова, 1958; Яблонская, 1960; и др.). Наиболее плотные поселения имелись в мелководной зоне восточного побережья, прилегающей непосредственно к осолоненным районам – култукам и в прибрежье заливов Малого моря. В целом же моллюски были единично распространены по всей акватории Арала (рис. 6.2).

В 1964 г. в ряде районов моря зарегистрировано сокращение площадей, заселенных сердцевидками, несмотря на увеличение как средней биомассы, так и биомассы на отдельных станциях, по сравнению с 1954–1957 гг. В 1966 г. большая часть северного и западного районов и ряд южных участков моря были свободны от поселений сердцевидок, в 1967 г. продолжалось опустошение моря в западном и центральных районах. В 1968 г., как и у других видов, наблюдалось восстановление ареала и повышение средней биомассы. В многоводный 1969 г. и в последующий год вновь наблюдалось опустошение большей части акватории Большого моря, сердцевидки сохранились лишь на некоторых прибрежных станциях, и только в Малом море наблюдалось повышение биомассы этих моллюсков до 40 г/м² и более.

Для того, чтобы разобраться в количественном распределении рода, необходимо вернуться к его видовому составу. Обитающих в Аральском море, как уже указывалось выше, *Cerastoderma rhomboides rhomboides* и *C. isthmicum* обычно определяли как *Cardium edule* L. и относили к эвригалинному средиземноморско-атлантическому комплексу (Зенкевич, 1963; Яблонская, 1974; и др.). По Я.И. Старобогатову (1974), *Cerastoderma rhomboides rhomboides* обитал в прибрежных районах Арала до глубины 10–12 м, а *C. isthmicum* был распространен в осолоненных районах – култуках. Еще Е.А. Яблонская (1960) высказала предположение, что церастодерма находит наиболее благоприятные условия для размножения в соленых култуках восточного и юго-восточного побережий. Налицо явное разделение видов по одному из абиотических факторов – солёности. Вполне реально предположить, что такое положение было и в 1954–1957 гг.: в море был распространен *C. r. rhomboides* – сравнительно редкая форма, а в осолоненных заливах и прилегающих к ним районах обитал *C. isthmicum*. В начальный период осолонения моря снижались численность, биомасса и сокращался ареал *C. r. rhomboides*, в то время как *C. isthmicum* все еще обитал в прилегающих к осолоненным заливам районам. Где-то в 1969–1971 гг. произошло перераспределение "ролей" между видами: первый сохранился лишь в более распресненных районах, а второй, в связи с дальнейшим повышением солёности, постепенно расселился по всей акватории моря.

В пользу данного предположения свидетельствуют сохранившиеся пробы 1965 г., в которых еще в массе присутствовал *C. r. rhomboides*, но уже было довольно много и *C. isthmicum*. Далее, в период летней съемки 1976 г. в зоне свала глубоководной впадины, куда течениями сносится часть ракуши, были встречены в дночерпательных пробах в массе уродливые, хорошей сохранности, с еще заметным лигаментом створки *C. r. rhomboides*. Как уже отмечалось, в 1977–1980 гг. не было встречено ни одной живой особи этого вида. Скорее всего, *C. r. rhomboides* не приспособлен к обитанию в аральской воде повышенной солёности.

На *C. isthmicum* – обитателе осолоненных районов – повышение солёности воды моря сказалось весьма благоприятно. В 1971–1972 гг. началось активное заселение им Аральского моря, постоянное повышение его численности и биомассы (см. табл. 3.6). По мере обмеления моря и уплотнения грунта в результате накопления ракуши и хемогенных осадков проходило освоение глубоководных районов моря. Уже в 1967–1968 гг. при средней биомассе 2.1 и 3.9 г/м² церастодерма стала давать более 20 % общей биомассы зообентоса. К концу 1970-х годов средняя биомасса церастодермы возросла до 42.3–51.6 г/м² при максимальном значении в общей биомассе 43.6 %. Наиболее благоприятны для поселений были песчаные грунты, а также илы с большой примесью ракуши на глубинах до 20 м (Андреев, Андреева, 1997а).

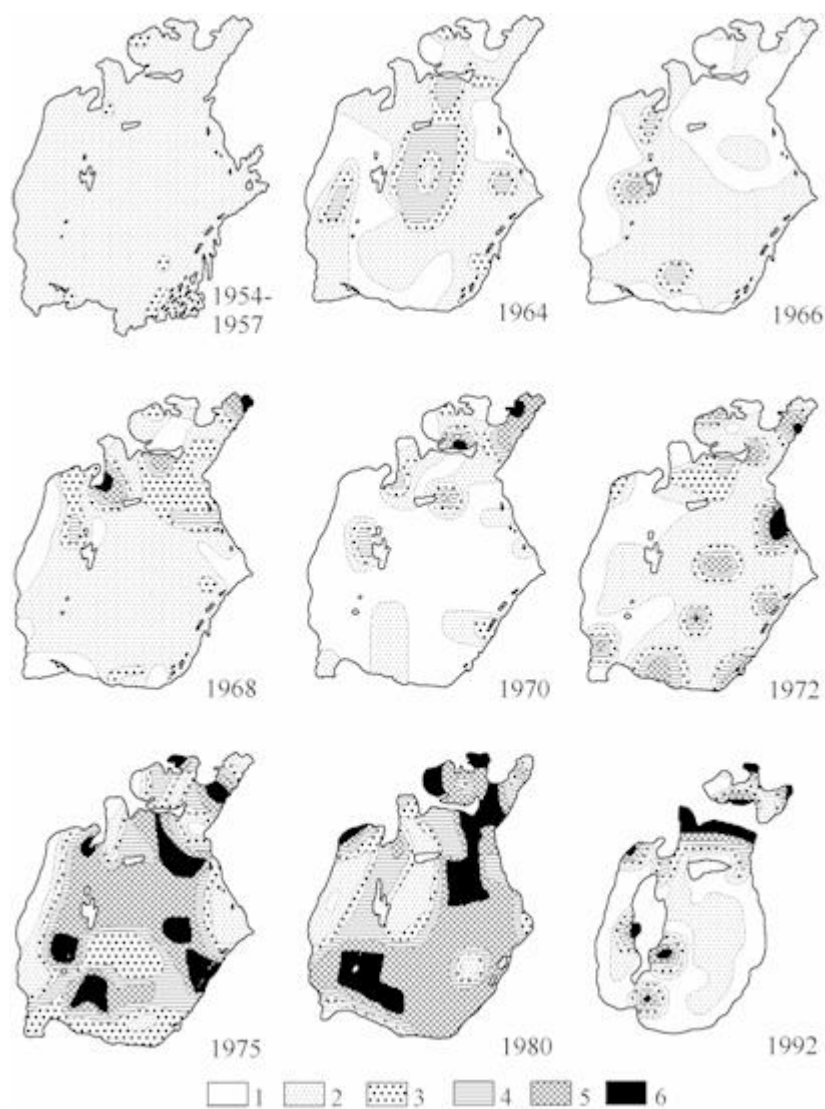


Рис. 6.2. Распределение биомассы *Cerastoderma* в Аральском море летом (по: Андреев, Андреева, 1997а; 1954–1957 гг. из: Яблонская, 1960). 1 — отсутствует, 2 — 0.1–5.0, 3 — 5.1–10.0, 4 — 10.1–20.0, 5 — 20.1–40.0, 6 — более 40 г/м².

В конце 1980-х – начале 1990-х годов средняя биомасса церастодермы в Малом море была более 100 г/м², что составляло примерно 30–40 % от общей биомассы зообентоса. В Большом море биомасса сердцевидки была почти в два раза ниже и составляла около 25 % общей биомассы зообентоса (см. табл. 3.7, 3.8). На отдельных станциях *Cerastoderma* достигали численности 800 экз./м² при биомассе 1482 г/м².

Итак, на протяжении почти всего двадцатого столетия, вплоть до 1970-х годов, моллюски рода *Cerastoderma* в открытой части Аральского моря были редкими видами с низкой численностью и биомассой. С середины 1970-х годов отмечено резкое возрастание количественного развития *Cerastoderma* на фоне осолонения моря и вымирания бентосных беспозвоночных и рыб-бентофагов. В начале 1990-х годов средняя биомасса этих моллюсков превысила их среднюю биомассу до начала 1970-х годов в Большом море почти на порядок, в Малом море — на 1–2 порядка.

6.1.3. Изменчивость раковин *Cerastoderma*

Расселение *Cerastoderma* по открытой части Аральского моря и повышение их численности сопровождалось нарастанием изменчивости раковин. За период исследований *Cerastoderma* Аральского моря изменчивость формы раковины, ее окраски снаружи и изнутри, скульптуры, замка в целом и в строении отдельных зубов, лигамента, а также морфометрических индексов

была колоссальна и подробно рассмотрена в отдельном издании (Андреева, 2000). В этой главе приведена сокращенная информация, необходимая для изложения вопросов эволюционных преобразований аральских двустворок. Особо следует отметить изменчивость скульптуры раковин и строения замка, направленную на снижение массы раковин за счет уменьшения числа и высоты ребер, утончения замочной площадки, ослабления и редукции зубов.

Общее число ребер у *Cerastoderma* в 1976–1994 гг. варьировало от 13 до 28 с преобладанием 19–22 ребер, нормально развитых ребер насчитывалось от 4 до 22 при преобладании 13–15. Наблюдалось смещение центра изменчивости признака в сторону уменьшения общего числа ребер на створках раковин с 21–23 в 1976–1981 гг. до 19–21 в 1994 г. и 17–19 для *Cerastoderma* залива Бутакова в 1993 г. Для числа нормально развитых ребер это смещение еще более выражено, так у *Cerastoderma* в прибрежье острова Толмачева в 1976 г. преимущественно насчитывалось 15–18 нормально развитых ребер, в Малом море в 1994 г. — 12–15, а у *Cerastoderma* залива Бутакова — 10–12 ребер.

Изменчивость замкового аппарата *Cerastoderma* за период исследований также колоссальна как по правой, так и по левой створке. Наряду с различной степенью редукции зубов наблюдались разнообразные новообразования в замке (рис. 6.3), формирование дополнительных зубов и даже второй, а иногда и третьей нимфы (Андреева, 2000б). Спектр изменчивости замкового аппарата чрезвычайно велик, в качестве примера можно рассмотреть некоторые варианты замка левой и правой створки (рис. 6.4, 6.5). В проанализированных выборках моллюсков насчитывалось около 130 вариантов строения замка правой створки. Такие систематические признаки, как набор, величина и форма зубов, имеющие значение при дифференциации вида, рода и даже семейства у двустворок, для моллюсков семейства *Cerastoderma* Аральского моря во второй половине двадцатого века утратили свое значение. Изменчивы замки не отдельных особей в выборках или у моллюсков из определенных районов наблюдений, изменчивы замки всех особей на всех станциях стандартной сетки и во всех дополнительных сборах за 1989–1994 гг. В 1993–1994 гг. практически не найдено особей с типичным для какого-либо вида *Cerastoderma* замком. Если в редких случаях замок одной из створок более или менее соответствовал типовому описанию, то замок другой створки имел серьезные отклонения от типа.

Строение лигамента двустворчатых моллюсков является систематическим признаком (Petersen, 1958; Михайлова, 1985; и др.). У *Cerastoderma* Аральского моря форма, размеры и соотношение отдельных частей лигамента чрезвычайно разнообразны. Выделяются одно- и двучлениковые лигаменты со слабо развитыми хвостообразными придатками и без продолжения впереди макушек (рис. 6.6, 161), такие же с хорошо выраженным хвостообразным придатком (рис. 6.6 256, 260), многочлениковые лигаменты с разной степенью развития хвостообразного придатка (рис. 6.6 269, 230, 255, 252 и др.). Особо следует отметить наиболее сложные по строению четковидные лигаменты, когда хвостообразный придаток развит в виде отдельных, расположенных одно за другим вздутий (рис. 6.6 277, 283, 284).

При анализе выборок 1989–1994 гг. практически можно говорить об индивидуальных особенностях лигамента каждого отдельного моллюска. Достаточно ясно видны различия между лигаментами *Cerastoderma* начала исследований и последних лет. Так, моллюски 1976 г. (см. рис. 6.6 верхний ряд) имели в основном короткие, вздутые лигаменты разнообразной формы с расширенным передним или центральным участком. Число члеников варьировало без учета хвостообразного придатка от 1 до 4, очень редко достигая 6. Моллюскам из сборов 1993–1994 гг. присущи длинные, часто многочлениковые лигаменты с массивным хвостообразным придатком (см. рис. 6.6 средний и нижний ряд). Число члеников варьирует от 3 до 8, достигая в некоторых случаях 14–16. Наличие продолжения лигамента впереди макушек – морфологическая особенность отдельных особей, либо характерная особенность отдельных популяций (Андреева, 2000б). Продолжение лигамента впереди макушек может быть представлено как только слоем слияния, так и иметь типичное для двустворок (Скарлато с соавт., 1990) трехслойное строение.

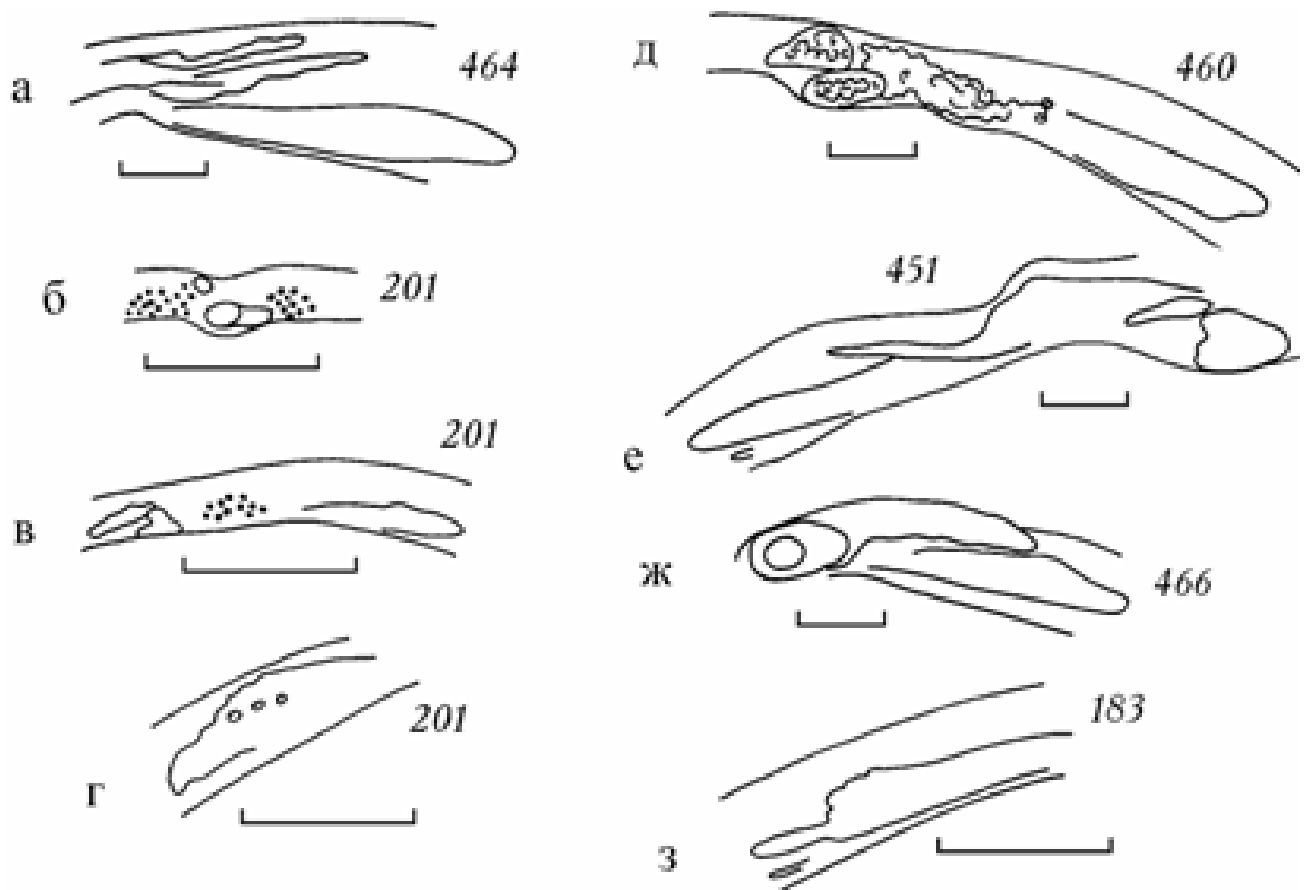


Рис. 6.3. Новообразования в замке *Cerastoderma* Аральского моря (по: Андреева, Андреев, 2000б). а – расщепление 1 заднего латерального зуба на два, б–г – жемчужные образования, д – образование зубовидных коралловых выростов на замочной площадке и кариес основания заднего латерального зуба, е – образование зубовидной пластинки из нимфы, ж – кратероподобные образования на основании 1 заднего латерального зуба, з – расщепление переднего латерального зуба. Цифры – коллекционный номер. Масштаб 1 мм.

Прослеживается корреляция между длиной лигамента, формой и выпуклостью раковины, строением замка. Очень выпуклым, шарообразным раковинам присущи малочлениковые короткие лигаменты без продолжения впереди макушек как в сборах 1976 г., так и 1994 г. Членистые лигаменты с мощным хвостобразным придатком и часто с продолжением лигамента впереди макушек имеются у раковин с серьезными отклонениями в строении замка и с признаками коралловости или кариеса, развитых в значительной степени. Четковидные лигаменты характерны для *Cerastoderma* из залива Бутакова с очень уплощенной раковинной и редуцированным первым задним латеральным зубом.

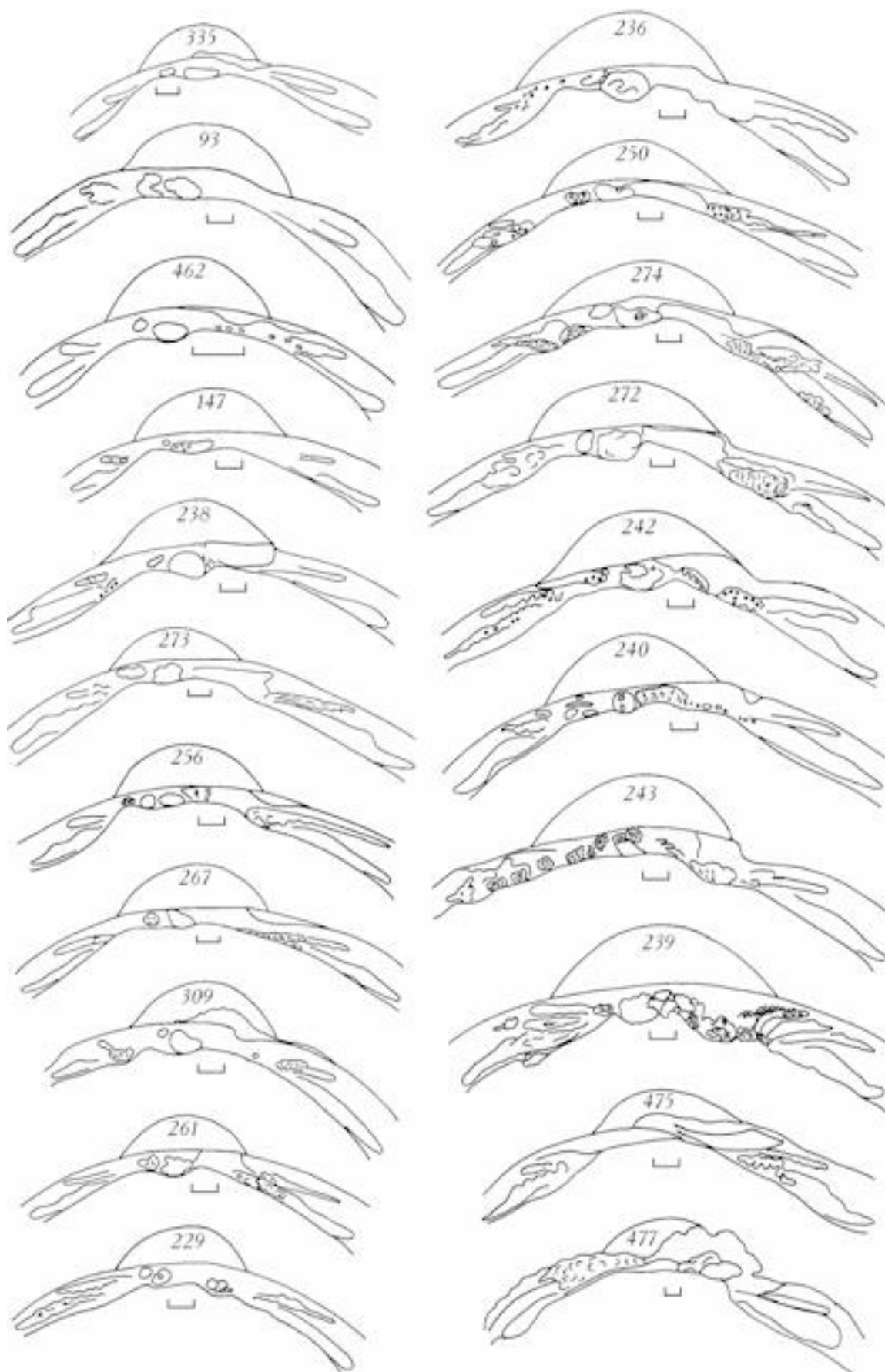


Рис. 6.4. Изменчивость замка правой створки *Cerastoderma* Аральского моря в 1976–1994 гг. Цифры на створке – коллекционный номер. Под номером 335 – эталонный замок. Масштаб 1 мм.

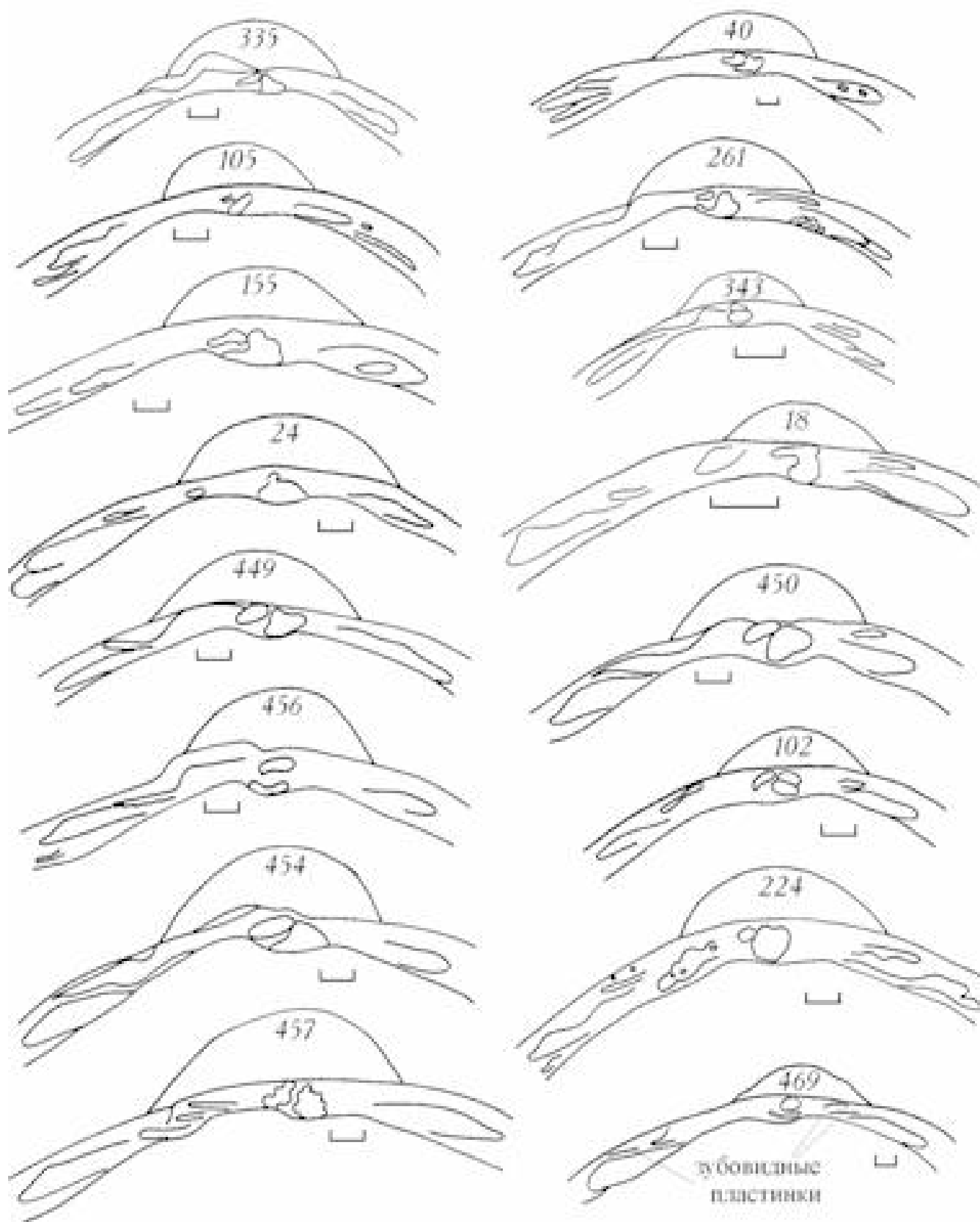


Рис. 6.5. Изменчивость замка левой створки *Cerastoderma* Аральского моря в 1976–1994 гг. Цифры на створке – коллекционный номер. Под номером 335 – эталонный замок. Масштаб 1 мм.

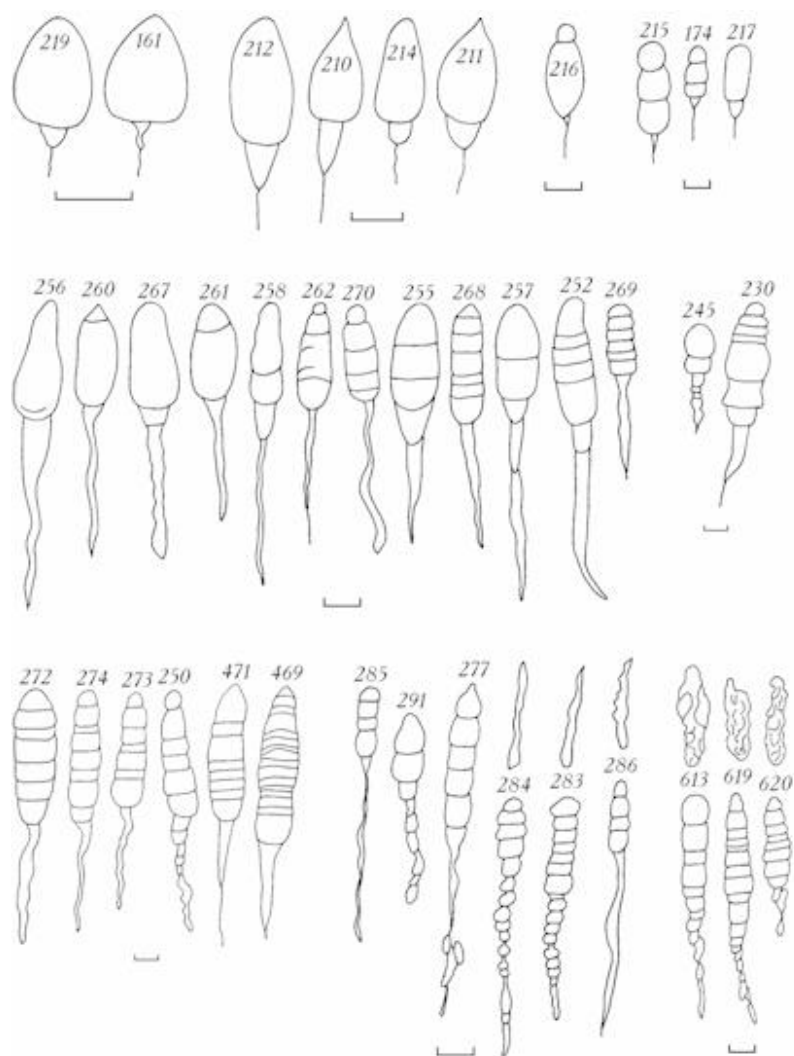


Рис. 6.6. Изменчивость лигамента *Cerastoderma* Аральского моря в 1976–1994 гг. (по: Андреева, Андреев, 2000б). Цифры на лигаменте или над ним – коллекционный номер. Масштаб 1 мм.

Изменчивы не только длина, высота, выпуклость и другие промеры раковин моллюсков из отдельных районов сбора, но и морфометрические индексы, как у отдельных особей из одной пробы, так и средние значения индексов из различных точек в отдельные годы. Так, высота раковины за 1976–1994 гг. у отдельных особей составляла от 0.73 до 1.17 ее длины, выпуклость – от 0.45 до 1.03 ее длины, выпуклость – от 0.55 до 1.24 ее высоты (табл. 6.1) (ПРИМЕЧАНИЕ: ВСЕ ТАБЛИЦЫ ПОМЕЩЕНЫ В КОНЦЕ ГЛАВЫ). Средние значения индексов также изменялись существенно, выходя за пределы межвидовых различий, в частности, для азово-черноморских *Cerastoderma* (Скарлато, Старобогатов, 1972), и, превышая колебания отношения высоты раковины к ее длине и выпуклости раковины к ее высоте, для известных ископаемых видов *Cerastoderma* (Мерклин, 1974). В то же время известно, что габитуальные индексы достаточно постоянны на протяжении всей жизни моллюска, например, для *Cerastoderma* из Баренцева моря коэффициент вариации каждого из них не превышает 5 % (Агарова, 1979). Наибольший размах колебаний у аральских *Cerastoderma* имели отношение выпуклости раковины к ее длине, выпуклости раковины к ее высоте, длины макушек к длине выпуклой части лигамента и длины макушек к общей длине лигамента, при этом максимальные средние значения за разные даты наблюдений в 2–2.5 раза превышали минимальные. Наиболее уклоняющимися от эталонных по своим средним значениям были выборки из залива Сары-

Чаганак со станций № 0 и № 1 1976 г., из залива Тщebas 1992 г., из залива Бутакова 1993 г. и входа в залив Бутакова 1994 г.

Итак, размах изменчивости всех исследованных признаков раковин *Cerastoderma* Аральского моря в начале 1990-х годов был велик, и превышал пределы изменчивости раковин современных азово-черноморских *Cerastoderma* (Скарлато, Старобогатов, 1972), а также ископаемых олигоценовых *Cerastoderma* юга СССР (Мерклин, 1974) и позднечетвертичных *Cerastoderma edule lamarcki* (Reeve) (Невесская, 1965). Некоторые признаки, служащие для видовой диагностики, в сложившейся ситуации утратили свое систематическое значение.

6.1.4. Эталонные материалы *Cerastoderma*

Изменчивость раковин *Cerastoderma* нарастала во времени (Андреева, 2000б). К началу 1990-х годов сформировались группы моллюсков, характеризующиеся определенными признаками. Ниже приводится характеристика наиболее распространенных или наиболее уклоняющихся форм *Cerastoderma*.

6.1.4.1. Эталонные материалы *Cerastoderma isthmicum* 1976 г.

Приступая к работе над бентосом Аральского моря в 1975–1976 гг. (Андреева, 1978; Андреев, Андреева, 1981, 1987), мы имели в открытом море и крупных заливах с хорошим водообменом с морем довольно монотипическую форму *Cerastoderma*. К сожалению в коллекциях были собраны в основном уклоняющиеся от типа особи. Среди сохранившихся материалов найдены несколько экземпляров характеризующих эту форму для 1976–1978 гг. Раковина моллюсков округлая или округло-овальная, толстостенная, сильно вздутая, почти шарообразная (рис. 6.7) с сильно выступающими макушками, расположенными по центру раковины, либо немного смещенными к переднему краю раковины (H/L 0.41, 0.43, 0.48). Высота раковины составляет 0.91–1.02 ее длины, выпуклость — 0.86–1.01 длины раковины и 0.92–1.02 высоты раковины. Лигамент чаще всего малосегментный, короткий (табл. 6.2). Раковины симметричные без зияния. Спинной край изогнут так, что угол при переходе к переднему краю почти не заметен, угол при переходе к заднему краю примерно равен 95–100°.

Поверхность раковины покрыта высокими и довольно широкими ребрами, округлыми или трапециевидными в поперечном сечении. Поверхность передних ребер полностью и средних ребер в самой нижней части покрыта частыми поперечными чешуйками. Общее число ребер колебалось от 18 до 22, нормально развитых от 15 до 18, наиболее выраженное и ярко окрашенное ребро 14, 15, 17 и 14–15 по счету (табл. 6.3–6.5).

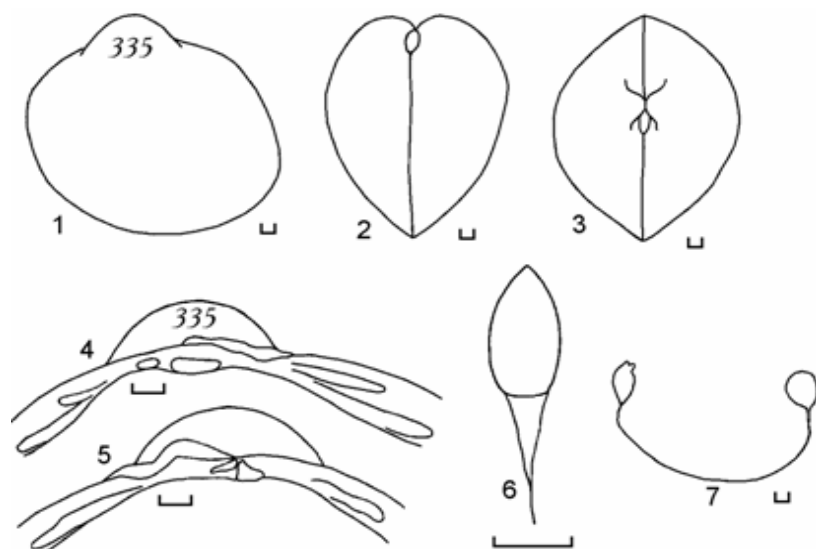


Рис. 6.7. *Cerastoderma isthmicum* (по: Андреева, Андреев, 2000в). 1 – вид сбоку, 2 – вид сзади, 3 – вид сверху, 4 – замок правой створки, 5 – замок левой створки, 6 – лигамент, 7 – отпечатки

мускулов-замыкателей и мантийная линия правой створки. Цифры на створке – коллекционный номер. Масштаб 1 мм.

Из четырех эталонных экземпляров у трех обе створки имели одинаковое число ребер и одинаковое положение наиболее выраженного и ярко окрашенного ребра. У одного экземпляра наблюдалось на правой створке на два ребра больше, чем на левой. Различия в строении створок должны считаться не типичным для аральских церастодерм признаком, хотя в последующие годы при дальнейшем осолонении это явление становится нормой.

Неширокая замочная площадка имеет типичный набор довольно мощных зубов (см. рис. 6.7). Задний кардинальный зуб правой створки, габитус которого обычно используется в качестве систематического признака (Скарлато, Старобогатов 1972; Старобогатов, 1974), обнаруживает ряд вариаций формы от округло-овального и округлого правильной формы до удлинненно-овального и удлинненно-овального, изогнутого в различной степени, из-за чего для данного отрезка времени утрачивает для аральских церастодерм систематическую значимость. Кардинальные зубы левой створки свободны.

Окраска варьирует от чисто белой до желто-коричневой с белым в различных пропорциях и коричнево-бурой. У эталонных экземпляров не просматривается дефектов раковины.

Нормой реакции признаков в морфологии *C. isthmicum* для 1976 г. будем считать признаки эталонных экземпляров, то есть это будут моллюски с шарообразной, сильно вздутой, толстостенной раковиной с выступающими макушками, с коротким простой формы лигаментом, с большим числом ребер (18–22, нормально развитых — 15–18). Эта форма прекрасно адаптирована к почти полному закапыванию на песчаных и песчано-илистых грунтах и питанию, как указывает Н.З. Хусаинова (1958), путем фильтрации из придонных слоев воды, либо взмучиванию наилка на грунте с последующей фильтрацией.

6.1.4.2. Эталонные материалы *Cerastoderma* с округлым контуром створок раковин, район станции 11, 1994 г.

Раковина округлой, несколько неправильной формы с немного удлинненным задним краем (рис. 6.8), толстостенная, сильно вздутая, выпуклость которой составляет 0.68–0.77 длины раковины (см. табл. 6.2), с сильно выступающими макушками, расположенными почти по центру раковины, либо немного смещенными к переднему краю ($11/L = 0.43–0.49$). Раковина часто имеет асимметричные створки и иногда – зияние сзади. Угол при переходе спинного края к переднему чаще всего незаметен, к заднему – 120° и более.

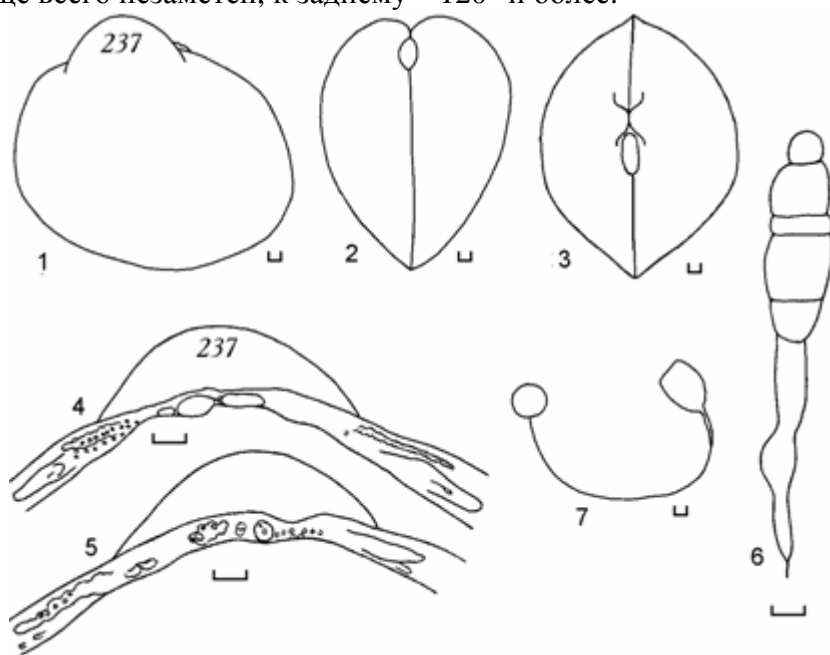


Рис. 6.8. *Cerastoderma* с округлым контуром раковины, станция 11, 1994 г. (по: Андреева, 2000а). 1 – вид сбоку, 2 – вид сзади, 3 – вид сверху, 4 – замок правой створки, 5 – замок левой створки, 6 – лигамент, 7 – отпечатки мускулов-замыкателей и мантийная линия правой створки. Цифры на створке – коллекционный номер. Масштаб 1 мм.

Поверхность раковины покрыта не очень высокими, но довольно широкими ребрами, в передней части раковины округлыми в поперечном сечении, далее трапециевидными, постепенно уплощающимися до следового отпечатка. Поверхность передних ребер и две нижние трети средних покрыты поперечными чешуйками, далее заменяемыми конхиолиновыми складочками. Общее число ребер колебалось от 19 до 21, нормально развитых – от 13 до 16, наиболее выраженное и ярко окрашенное ребро 15, 13–14, 14–15, 15–16, 16–17 по счету, а также может не отмечаться. Для большинства моллюсков отмечено различное число ребер и положение более выраженного и ярко окрашенного ребра на правой и левой створках.

Замочная площадка несколько расширена по сравнению с эталонными экземплярами *Cerastoderma isthmicum* 1976 г., зубы массивные, часто невысокие или уплощенные. Набор зубов типичный для *C. isthmicum*, но сами зубы претерпевают существенные изменения в виде расщепления латеральных, ослабления ряда зубов до рудиментарного состояния, образования на зубах коралловых и жемчужных наростов в разной степени и даже кариеса, могут присутствовать дополнительные зубовидные выросты нимфы и замочной площадки как на левой, так и на правой створке. Замок округлых, более уплощенных раковин (№ 231, 226, 225) меньше подвержен коралловости и кариесу, хотя ряд зубов может находиться в рудиментарном состоянии вплоть до полной редукции. Нимфа гладкая или с признаками коралловости и кариеса. В первом случае она широкая, короткая, с полой выемкой на конце.

Кардинальные зубы левой створки могут быть свободными (43 %), полусросшимися (8 %) и сросшимися (49 %). Второй кардинальный правой створки округлой, часто, вследствие коралловости, неправильной формы.

Окраска раковин серо-голубая различных тонов с узкими желтыми концентрическими полосами на месте «годовых» колец, иногда с коричнево-фиолетовыми пятнами и полосами.

По сравнению с эталонными экземплярами 1976 г., эта форма обнаруживает отличия по ряду индексов (см. табл. 6.2), раковины моллюсков менее выпуклы и обладают более длинным и членистым лигаментом, в выборке встречается больше моллюсков с двумя наиболее выраженными и ярко окрашенными ребрами и меньшим числом нормально развитых ребер.

Таким образом, при сохранении внешнего облика одной жизненной формы моллюски станции 11 в 1994 г. имеют существенные отличия от эталонных 1976 г. в строении замка и лигамента, окраске створок и по другим признакам.

6.1.4.3. Эталонные материалы *Cerastoderma* с немного удлиненным задним краем раковин, район станции 11, 1994 г.

Раковина (рис. 6.9) толстостенная, сильно вздутая, в передней части округлая, в задней – уплощенная и довольно вытянутая с сильно выступающими макушками, расположенными почти по центру раковины, либо смещенными к переднему краю (I1/L 0.38–0.54). Примерно 35 % раковин выборки имеют асимметричные створки и зияние в задней части, иногда наблюдается зияние для ноги. Спинной край раковины изогнут таким образом, что угол при переходе к переднему краю практически незаметен, переход же к заднему краю менее плавен: примерно 35 % выборки имеют угол 120–130°, остальные 170–180°.

Поверхность раковины покрыта такими же, как у предыдущей формы, ребрами, не очень высокими, но довольно широкими, в передней части раковины округлыми в поперечном сечении, далее трапециевидными, постепенно уплощающимися до следового отпечатка. Поверхность передних и средних ребер покрыта поперечными чешуйками, далее сменяемыми конхиолиновыми складочками. От чешуек и складочек свободны обычно лишь макушки раковины. Общее число ребер колеблется от 17 до 22, число нормально развитых – от 11 до 17. Наиболее выраженное ярко окрашенное ребро 15, 17 или 13–14, 14–15 по счету, его может не

быть. У большинства моллюсков отмечается одинаковое положение наиболее выраженного ярко окрашенного ребра на правой и левой створке, при различном числе ребер, причем общее число ребер правой створки, как правило, меньше на одно ребро, чем на левой.

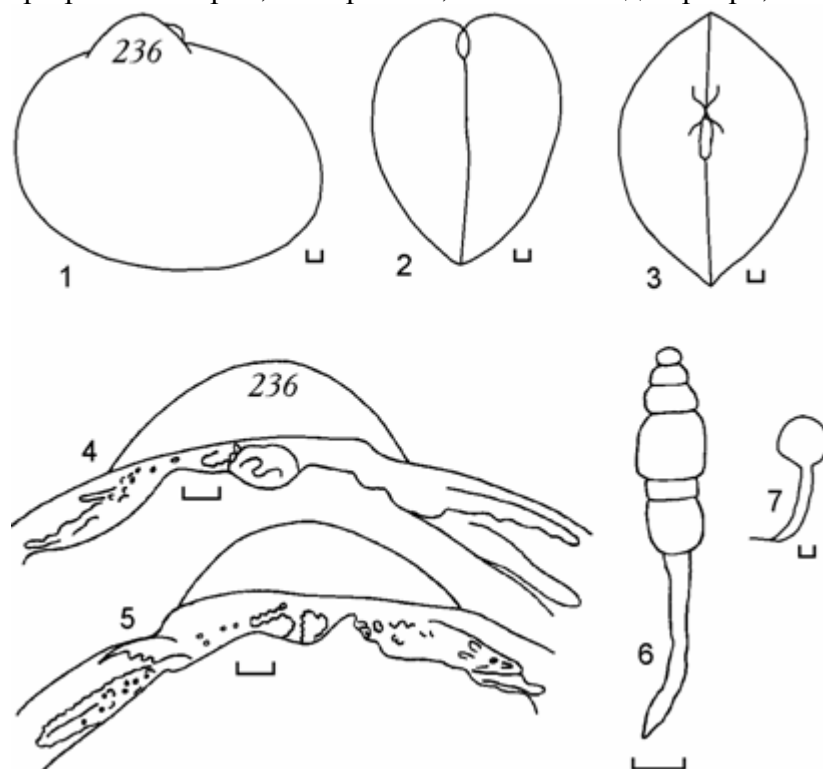


Рис. 6.9. *Cerastoderma* с немного удлинненным задним краем раковины, станция 11, 1994 г. (по: Андреева, 2000б). 1 – вид сбоку, 2 – вид сзади, 3 – вид сверху, 4 – замок правой створки, 5 – замок левой створки, 6 – лигамент, 7 – отпечаток заднего мускула-замыкателя правой створки. Цифры на створке – коллекционный номер. Масштаб 1 мм.

Замочная площадка несколько шире, чем у эталонных экземпляров *C. isthmicum* 1976 г., зубы массивные, часто невысокие или сглаженные. Замочная площадка имеет обычный набор зубов, часть из которых может находиться в рудиментарном состоянии, латеральные могут быть расщеплены. Большая часть зубов всех раковин в выборке имеет жемчужно-коралловые выступы и наросты, развитые в различной степени, вплоть до образования дополнительных зубовидных выростов на нимфе и зубовидных пластинок над латеральными. Примерно у половины раковин выборки замочные площадки подвержены кариесу. Нимфа может быть гладкой, шероховатой, а также с признаками коралловости и кариеса. В первом случае она широкая, удлинённая с резко обрывающимся почти под прямым углом задним краем. Кардинальные левой створки преимущественно свободны. Второй кардинальный правой створки преимущественно (70 %) округлой, часто неправильной формы, реже удлинённо-овальной. Эта группа моллюсков имеет наиболее изменчивую и сложную зубную систему, характеризующуюся образованием дополнительных зубов и зубовидных пластинок.

Раковины темного серо-голубого цвета могут иметь желто-коричневые узкие концентрические полосы, светло-серые, голубые или белые макушки, неполные концентрические полосы фиолетового цвета, распространяющиеся от задней части раковины, коричнево-фиолетовые пятна на макушках и задней части раковины.

Описываемые моллюски, по сравнению с эталонными экземплярами 1976 г. и формой с округлым контуром раковины, имеют раковину, вытянутую в длину, менее выпуклую, чем у эталонных экземпляров, с меньшим числом нормально выраженных ребер. В целом, больше зияющих, асимметричных раковин. Отмечено даже зияние для ноги.

6.1.4.4. Эталонные материалы Cerastoderma с очень удлинённым задним краем раковин и смещёнными макушками, залив Тщebas, 1992 г.

В количественных сборах из залива Тщebas Большого моря 1992 г. обнаружено несколько групп моллюсков, имеющих раковину с очень удлинённым задним краем и различающихся по ряду морфологических признаков (строение лигамента, форма и положение макушек, скульптура и др.) и морфометрическим индексам. Одни из них близки по контуру створки к моллюскам из залива Бутакова или со станции у входа в залив Бутакова Малого моря, описываемых в следующих разделах, но отличаются строением лигамента и формой макушек, другие более сходны по всем признакам.

Анодонтоподобный и обратно мидиеподобный контуры. Раковина этих моллюсков удлинённой (анодонтоподобной или обратно мидиеподобной) формы с очень вытянутым задним краем и смещёнными вперед узкими макушками, уплощенная, тонкостенная (рис. 6.10). Высота раковины составляет 0.73–0.87 ее длины, выпуклость – 0.60–0.72 длины и 0.73–0.90 высоты, у моллюсков с обратно мидиеподобным контуром – 0.80–0.82, 0.65–0.66, 0.80–0.81 соответственно (см. табл. 6.2). Лигамент мощный, членистый, имеющий морщинистое неопределённой формы продолжение впереди макушек (передний лигамент), состоящее из трех типичных слоев, а не только из слоя слияния как у моллюсков из Малого моря. Несимметричная раковина зияет сзади. Спинной край раковины изогнут так, что угол при переходе к переднему и заднему краям почти незаметен, либо в задней части раковины образуется угол примерно 170°.

Поверхность раковины покрыта широкими уплощенными ребрами в передней трети раковины округлыми в поперечном сечении, далее трапециевидными, в задней трети значительно сглаженными вплоть до следового состояния. Ребра в передней половине раковины на 2/3 покрыты поперечными чешуйками, далее переходящими в конхиолиновые складочки. Общее число ребер у моллюсков с анодонтоподобным контуром раковины колеблется от 17 до 22 при 11–16 нормально развитых, имеется два наиболее высоких, ярко окрашенных ребра (см. табл. 6.3–6.5). У моллюсков с обратно мидиеподобной формой раковины (в пробе всего 2 экз.) общее число ребер 19 и 22 при 15 и 16 нормально развитых, высокое ярко окрашенное ребро одно, 15 и 17 по счету.

Неширокая замочная площадка имеет сложную зубную систему. Правая створка имеет обычно два кардинальных зуба. Первый (передний) кардинальный зуб небольшой овальный или округлый в поперечном сечении, второй (задний) – массивный в поперечном сечении удлинённо-овальный, изогнутый в различной степени. Передние латеральные зубы, особенно второй, несколько укорочены по сравнению с задними латеральными. Первый задний латеральный зуб может быть уменьшен в различной степени, вплоть до полной редукции. Нимфа может иметь различную длину и форму, вплоть до удвоения, а также различные образования на поверхности в виде зубовидных пластинок или параллельных углублений.

Замочная площадка левой створки еще в большей степени подвержена перестройке, она обычно подвержена коралловости и кариесу, либо же здесь возникают дополнительные зубовидные образования. Первый (передний) кардинальный зуб мощный в поперечном сечении треугольной формы, обычно окружен коралловыми образованиями. Второй (задний) кардинальный зуб разнообразной формы, часто со следами коралловости и кариеса, как и основания несколько укороченных латеральных зубов. Нимфа различной длины и формы, гладкая или с продольными параллельными невысокими ножевидными или коралловыми образованиями.

Окраска раковин коричнево-серая или светло-коричневая, изнутри – от светло-коричневой до темно-коричневой с белой перламутровой полосой по краю на заднем конце раковины.

Отпечатки передних мускулов-замыкателей типичной формы, задних – неопределённой формы. Мантийная линия в виде неполного овала, сильно расширена от отпечатков задних мускулов-замыкателей до брюшного края.

Таким образом, эти моллюски одни из наиболее уклоняющихся от эталонных 1976 г. по морфометрии раковины, строению лигамента и замкового аппарата.

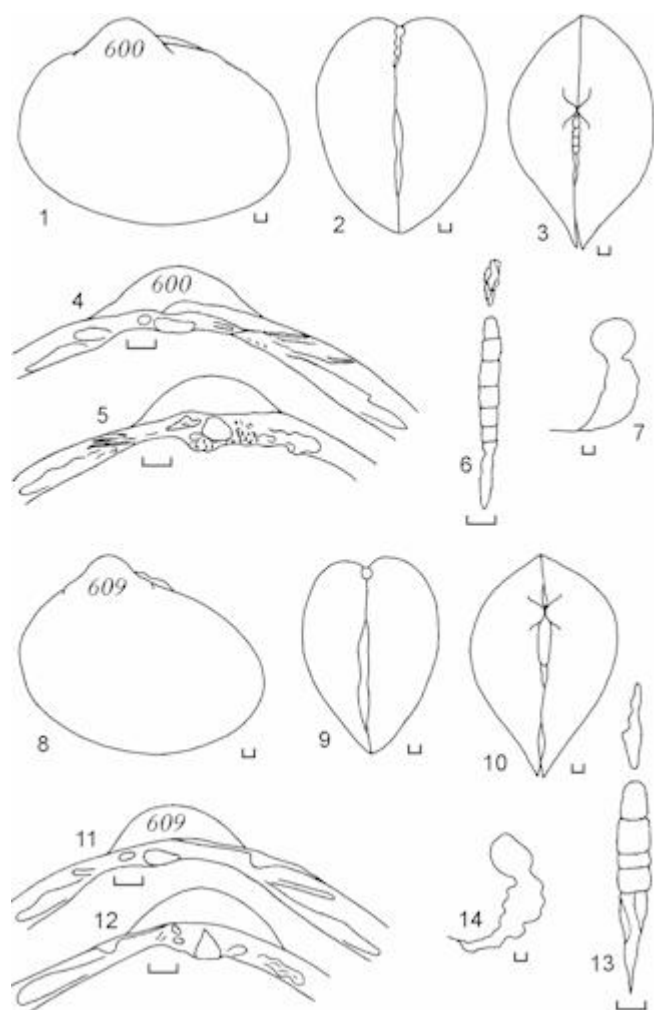


Рис. 6.10. *Cerastoderma* с очень удлинненным задним краем раковины и смещенными вперед макушками, залив Тщербас, 1992 г. (по: Андреева, 2000б). 600 – анодонтотиподобная раковина, 609 – обратно мидиеподобная. 1, 8 – вид сбоку; 2, 9 – вид сзади; 3, 10 – вид сверху; 4, 11 – замок правой створки; 5, 12 – замок левой створки; 6, 13 – лигамент; 7, 14 – отпечаток заднего мускула-замыкателя правой створки. Цифры на створке – коллекционный номер. Масштаб 1 мм.

Удлиненно-овальные контуры 1 и 2. Моллюски имеют удлиненно-овальную раковину с сильно вытянутым задним краем, сходны между собой по контуру створок, но различаются формой макушек и строением лигамента (рис. 6.11).

У моллюсков с удлиненно-овальным контуром 1 макушки широкие, более смещены вперед ($l_1/L - 0.35-0.42$, $l_2/L - 0.25-0.31$). Лигамент длинный членистый с длинным хвостобразным придатком, имеется узкий передний лигамент, состоящий только из слоя слияния.

Моллюски с удлиненно-овальным контуром 2 имеют более узкие и высокие макушки, менее смещены вперед ($l_1/L - 0.40-0.44$, $l_2/L - 0.27-0.34$). Лигамент длинный членистый с длинным членистым хвостобразным придатком и обычно широким морщинистым неопределенной формы продолжением впереди макушек типичного трехслойного строения, но с более тонкими внутренними слоями, чем собственно лигамент.

Раковины обеих групп моллюсков тонкостенные, уплощенные (см. табл. 6.2), обычно несимметричные, с зиянием на заднем конце. Спинной край раковин у обеих групп моллюсков плавно изогнут так, что при переходе к переднему и заднему краям углы почти незаметны, либо задний угол примерно равен 170° .

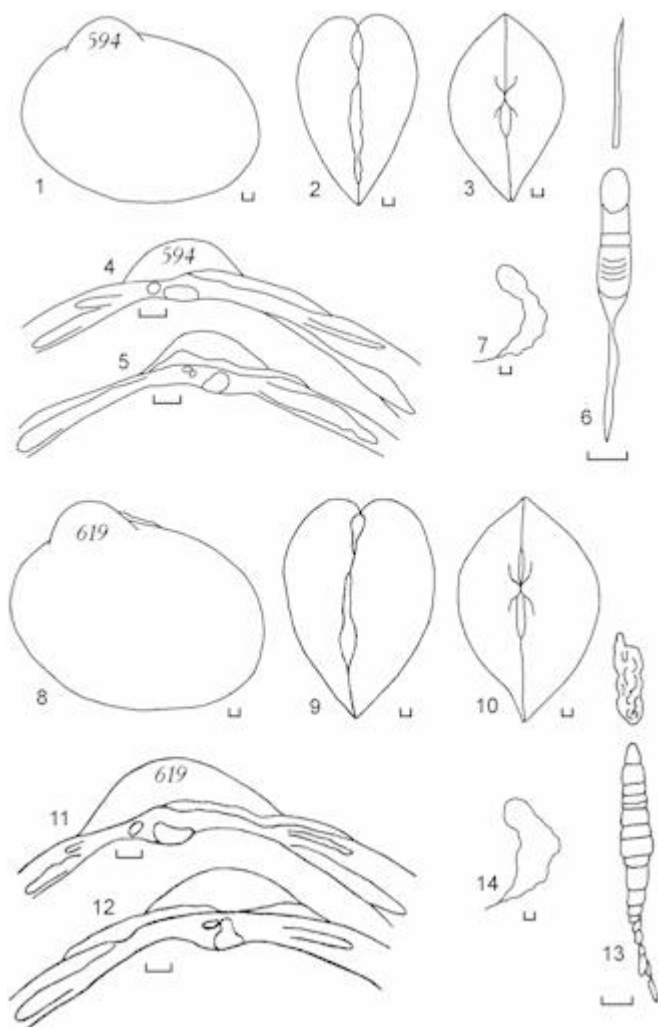


Рис. 6.11. *Cerastoderma* с очень удлинённым задним краем раковины и смещёнными вперед макушками, залив Тщebas, 1992 г. (по: Андреева, 2000б). 594 – удлинённо-овальный контур 1, 619 – удлинённо-овальный контур 2. 1, 8 – вид сбоку; 2, 9 – вид сзади; 3, 10 – вид сверху; 4, 11 – замок правой створки; 5, 12 – замок левой створки; 6, 13 – лигамент; 7, 14 – отпечаток заднего мускула-замыкателя правой створки. Цифры на створке – коллекционный номер. Масштаб 1 мм.

Поверхность раковины покрыта плоскими ребрами, округлыми в поперечном сечении в передней трети раковины, трапециевидными во второй трети и очень плоскими, постепенно еще более уплощающимися до следового отпечатка, в задней трети. Вся раковина, за исключением выступающих частей макушек и у некоторых экземпляров примакушечной области, покрыта как бы линиями нарастания – выступающими складочками конхиолина. В передней трети раковины ребра покрыты крупными чешуйками. Общее число ребер у моллюсков с удлинённо-овальным контуром 1 колебалось от 14 до 19, нормально развитых – 9–11. Наиболее высоких и ярко окрашенных ребер может быть одно (14 или 15 по счету), либо два (11–12 и 13–14 по счету). Общее число ребер у моллюсков с удлинённо-овальным контуром 2 — 17–20 при 11–14 нормально развитых, наиболее высокого и ярко окрашенного ребра может не быть или оно одно – 13, 14, 15, 16 по счету.

У моллюсков с удлинённо-овальным контуром 1 не отмечено наружных дефектов раковин, с удлинённо-овальным контуром 2 – обычны расщепления створок по линиям нарастания.

Замочная площадка моллюсков с удлинённо-овальным контуром 1 по сравнению с эталонными экземплярами 1976 г. узкая почти без изгибов с узкими и тонкими зубами. Замок правой створки обычно имеет длинные тонкие латеральные зубы, второй передний латеральный зуб может быть укорочен. Задний (второй) кардинальный зуб правой створки массивный,

удлиненно-округлый или удлиненно-овальный в поперечном сечении, иногда может быть серповидно изогнут. Нимфа очень длинная с пологой выемкой на конце.

Замок левой створки может иметь типичный набор зубов. Латеральные зубы очень длинные, кардинальные – различной формы, обычно свободны, иногда наблюдается удвоение переднего или заднего кардинального зуба. В нескольких случаях отмечена коралловость кардинальных зубов, нимфы и основания переднего латерального зуба. Нимфа длинная с пологой выемкой на конце.

Окраска раковин серо-голубая, макушки светло-коричневые. Изнутри створки коричневые, более светлого тона в передней части.

Замочная площадка моллюсков с удлиненно-овальным контуром 2 по ширине почти такая же как у эталонных экземпляров 1976 г., но более длинная и пологая с плавными изгибами.

Замок правой створки имеет обычно длинные, мощные основные латеральные зубы. Второй передний и первый задний латеральные зубы сильно ослаблены. Кардинальные зубы обычно развиты хорошо, задний (второй) кардинальный обычно серповидно изогнут. Нимфа очень длинная, как бы удвоенная, с очень пологой выемкой на конце.

Замок левой створки обычно имеет типичный набор хорошо развитых зубов. Латеральные зубы длинные, кардинальные разнообразной формы, всегда свободные. Нимфа очень длинная, как бы удвоенная, с очень пологой выемкой на конце.

Иногда, при гипертрофированном развитии лигамента и коралловости замка, может наблюдаться удвоение нимфы на задней части замочной площадки и даже формирование дополнительной нимфы в передней части замочной площадки.

Окраска раковин серо-голубая с коричневыми пятнами, макушки обычно светло-коричневые. Изнутри створки светло-коричневые, в задней половине коричневые с белой перламутровой полосой по краю створки.

Отпечатки передних мускулов-замыкателей у моллюсков обоих контуров типичной формы, задних – несколько расплывчаты и соединяются с очень расширенной мантийной линией. Мантийная линия в виде неполного овала, сильно расширена от отпечатков задних мускулов-замыкателей до брюшного края по сравнению с отрезком мантийной линии вдоль брюшного края (см. рис. 6.11 7, 14).

Таким образом, в заливе Тщebas в 1992 г. обитали моллюски, несколько сходные по внешнему облику, но имеющие существенные различия по выпуклости и скульптуре раковин, форме макушек, строению лигамента и зубной системы. Наиболее существенным различием, вероятно, следует считать формирование переднего лигамента, имеющего типичное строение, а также различную между группами, но с небольшими вариациями внутри группы скульптуру створок.

6.1.4.5. Эталонные материалы *Cerastoderma* с очень удлиненным задним краем раковин и смещенными макушками, вход в залив Бутакова, 1994 г.

Раковина этих моллюсков удлиненной (анодонтоподобной и обратно мидиеподобной) формы с очень вытянутым задним краем и смещенными вперед широкими макушками, несколько уплощенная, с менее толстыми стенками по сравнению с эталонами 1976 г. Высота раковины у моллюсков с анодонтоподобной раковиной составляет 0.81–0.86 ее длины, выпуклость – 0.60–0.67 длины и 0.72–0.80 высоты, у обратно мидиеподобной – 0.78–0.85, 0.61–0.78 и 0.75–0.98 соответственно (см. табл. 6.2). Лигамент мощный, длинный с высоко выступающей передней частью, членистый. Раковина зияющая сзади, может иметь несимметричные створки. Спинной край раковины изогнут так, что угол при переходе к переднему краю почти незаметен. В задней части анодонтоподобных раковин спиной край может иметь характерный изгиб (рис. 6.12), образующий угол 170° , при опущенном вниз заднем крае угол равен 110° . В целом, изгиб спинного края и положение макушек таково, что моллюск, раскрыв створки, способен находиться в устойчивом вертикальном положении на грунте, опираясь на макушки и передний край.

Поверхность раковины в передней половине покрыта широкими уплощенными ребрами, округлыми в поперечном сечении, далее трапециевидными, постепенно уплощающимися вплоть до следового состояния, или же ребро может быть заметно только в примакушечной части. Примерно пятая часть поверхности раковины в задней части практически свободна от ребер или они прослеживаются только в примакушечной части. Ребра от переднего края на 1/2–1/3 длины раковины покрыты поперечными чешуйками, далее заменяемыми конхиолиновыми складочками. От них свободны только примакушечные участки. Общее число ребер колеблется от 18 до 21 при 11–14 нормально развитых ребрах у анодонтотипных раковин и от 18 до 21 при 9–14 нормально развитых у обратно мидиеподобных. Положение наиболее выраженного и ярко окрашенного ребра различно у обеих форм, у трети особей его может не быть. Примерно у половины моллюсков отмечено различное число ребер и положение ярко окрашенного ребра на правой и левой створках.

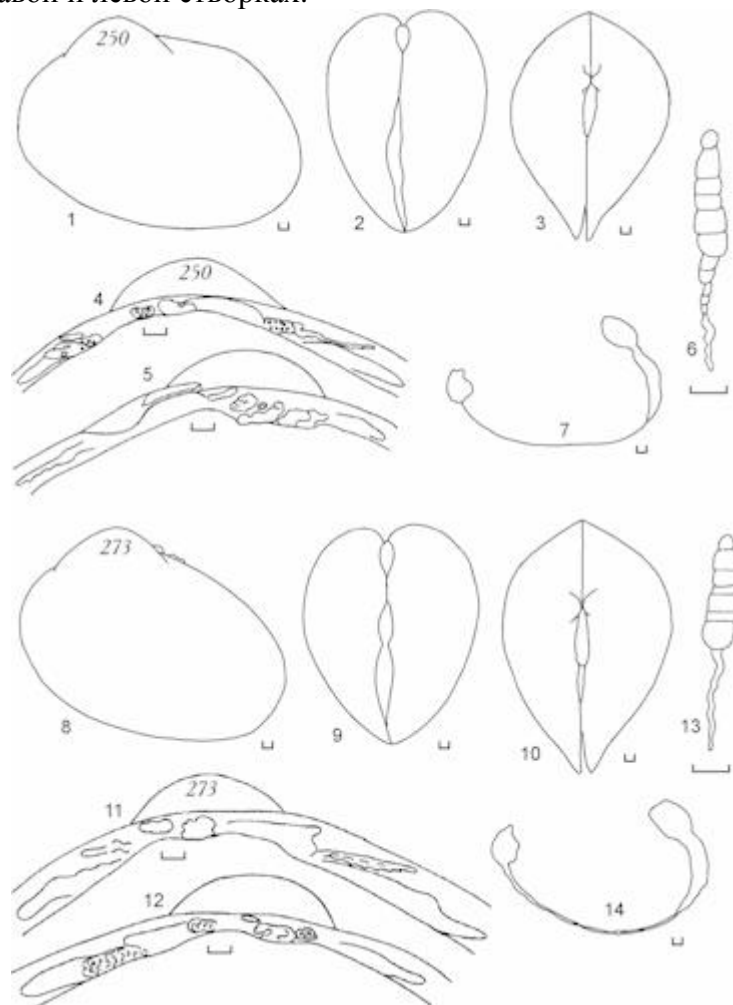


Рис. 6.12. *Cerastoderma* с очень удлиненным задним краем раковины и смещенными вперед макушками, вход в залив Бутакова, 1994 г. (по: Андреева, 2000б). 250 – анодонтотипная раковина, 273 – обратно мидиеподобная. 1, 8 – вид сбоку; 2, 9 – вид сзади; 3, 10 – вид сверху; 4, 11 – замок правой створки; 5, 12 – замок левой створки; 6, 13 – лигамент; 7, 14 – отпечатки мускулов-замыкателей и мантийная линия правой створки. Цифры на створке – коллекционный номер. Масштаб 1 мм.

Неширокая замочная площадка имеет сложную зубную систему. Правая створка несет обычно два кардинальных зуба различного размера и формы, в разной степени подверженных коралловости и кариесу. Второй передний латеральный зуб обычно редуцирован. Его местоположение на замочной площадке и основание первого переднего латерального зуба обычно подвержены в разной степени кариесу. Первый задний латеральный зуб обычно редуцирован, и, как и основание второго заднего латерального зуба, в той или иной степени

подвержен кариесу. Нимфа обычно гладкая, узкая, довольно длинная, разнообразной формы. В типичном случае рабочими остаются лишь вершины основных латеральных зубов и отчасти кардинальные зубы.

Замочная площадка левой створки еще в большей степени подвержена перестройке. Так, она в совокупности с кардинальными и передними латеральными зубами обычно подвержена коралловости и кариесу, либо же здесь возникают дополнительные зубовидные образования. Нимфа обычно гладкая, узкая, довольно длинная, разнообразной формы, может образовывать дополнительную тонкую зубовидную пластинку над задним кардинальным зубом, основание которого может быть подвержено кариесу. Кардинальные зубы левой створки могут быть как сросшимися, так и свободными. В целом, следует отметить, что эти моллюски имеют сложный зубной аппарат, дополняемый конхиолиновыми нитями, прошивающими замочные площадки обеих створок, препятствующими разъединению створок.

Окраска раковины варьирует от однотонной темно-серой до серо-голубой с желтыми узкими концентрическими полосами и коричнево-фиолетовыми пятнами на макушках и в задней части раковины, а также светло-голубой с белыми пятнами в передней части и серо-голубыми макушками и задней частью.

Мантийная линия в виде неполного овала, расширена в области сифонов, не доходит до конца задней части створки.

Таким образом, эти моллюски одни из наиболее уклоняющихся от эталонных 1976 г. как по окраске, морфометрии раковины, строению лигамента и замкового аппарата, так и по положению в грунте.

6.1.4.6. Эталонные материалы *Cerastoderma* с очень удлинённым задним краем раковин и смещёнными макушками, залив Бутакова, 1993 г.

В соединяющемся с морем довольно узким мелководным (глубины около 0.5 м) проливом, крупном, длиной примерно 50 км, шириной от 5 до 15 км заливе Бутакова процесс осолонения и сопутствующие ему процессы метаморфизации ионного состава воды шли опережающими темпами. Так, в июне 1990 г. в заливе зарегистрирована солёность 34.3–35.0 ‰, в прилегающих районах Малого моря 26.1 – 26.4 ‰ (Андреев, 1991). Сформировался крупный по площади изолят со своеобразным и довольно устойчивым режимом (по крайней мере в течение нескольких лет), где рассматриваемые эволюционные процессы также опережали соответствующие события в других районах моря.

К 1990 г. в заливе Бутакова сформировалась своеобразная популяция церастодермы, резко отличающаяся по габитусу и ряду морфологических признаков от обитавших ранее в море церастодерм. Раковина этих моллюсков имеет удлинённо-овальный контур 1 с сильно вытянутым задним краем (рис. 6.13.), иногда опущенным вниз, с мало выступающими макушками, смещёнными к переднему краю раковины ($l_1/L - 0.34-0.46$, $l_2/L - 0.25-0.31$). Раковины тонкостенные, уплощенные: выпуклость раковины составляет 0.45–0.62 ее длины и 0.55–0.73 ее высоты (см. табл. 6.2), обычно симметричные с зиянием на заднем конце. Спинной край плавно изогнут так, что при переходе к заднему и переднему краям углы почти незаметны, либо задний угол примерно равен 150–170°.

Рис. 6.13. *Cerastoderma* с очень удлинённым задним краем раковины, залив Бутакова, 1993 г. (по: Андреева, 2000б). 1 – вид сбоку, 2 – вид сзади, 3 – вид сверху, 4 – замок правой створки, 5 – замок левой створки, 6 – лигамент, 7 – отпечатки мускулов-замыкателей и мантийная линия левой створки. Цифры на створке – коллекционный номер. Масштаб 1 мм.

Поверхность раковины покрыта широкими плоскими ребрами, округлыми в поперечном сечении в передней трети раковины и трапециевидными с острым углом в задней части сечения во второй трети раковины и очень плоскими, постепенно еще более уплощающимися до следового отпечатка, в задней трети. Задняя часть раковины чаще всего лишена ребер. Вся раковина за исключением выступающих частей макушек покрыта как бы линиями нарастания –

выступающими складочками конхиолина. Передние ребра примерно до середины раковины покрыты крупными и довольно высокими чешуйками, размеры и форма последних способствуют парению (удержанию) моллюска в жидком илу. Общее число ребер колебалось от 14 до 19, нормально развитых – 9–14. Наиболее выраженное и ярко окрашенное ребро 14, 12–13, 13–14 и 14–15 по счету, либо его может не быть.

Особии начала 1990-х годов почти не имели дефектов раковин, в 1993–1994 гг. отмечаются небольшие искривления створок обычно в примакушечной части и небольшое расщепление раковины по линиям нарастания. До 1993 г. створки раковин были симметричны и имели обычно одинаковое число ребер и положение ярко окрашенного ребра; в популяции 1993 г. среди описываемой формы моллюсков отмечается смещение его обычно на одно ребро и различное число ребер на обеих створках.

Створки раковин соединены длинным лигаментом (длина макушек составляет 0.20–0.38 длины лигамента) с длинной выпуклой частью (длина макушек от выпуклой части лигамента составляет 0.44–0.83), часто лигамент имеет четковидную форму и продолжение (передний лигамент) впереди макушек, состоящий только из слоя слияния.

Замочная площадка узкая с узкими и тонкими зубами, имеющая существенные отличия от типовой для *C. isthmicum*. Замок правой створки обычно имеет сильно ослабленные второй передний и первый задний латеральные зубы и первый кардинальный зуб вплоть до их рудиментарного или следового состояния, или полной редукции первого заднего латерального зуба. Основные латеральные зубы длинные, длина переднего составляет около 1/3 от длины заднего. Задний (второй) кардинальный зуб правой створки массивный, удлинено-округлый или удлинено-овальный в разной степени серповидно изогнут. Нимфа длинная с полого-округлой выемкой на конце.

Замок левой створки может иметь типичный набор зубов. Задний латеральный зуб длинный, часто с маленькими зубиками у вершины – выступающими замочной площадки. Латеральные зубы обычно хорошо развиты, длина переднего составляет 1/3–1/2 от длины заднего. Первый (передний) кардинальный зуб массивный, хорошо выражен, близкой к треугольной формы. Второй (задний) кардинальный зуб чаще всего редуцирован до еле заметного выступа. Кардинальные зубы обычно свободны. Нимфа длинная с полого-округлой выемкой на конце. В одном случае наблюдалось расщепление обоих латеральных зубов.

Окраска раковин темная, как у мидий, коричнево-бурая под цвет черного ила, изнутри створки окрашены в темно-коричневый цвет, по краю раковины за мантийной линией – белые с перламутровым отливом.

Отпечатки мускулов-замыкателей почти типичной формы. Мантийная линия в виде неполного овала, не заходит в заднюю часть раковины; чаще всего от отпечатков задних мускулов-замыкателей до брюшного края расширена в 3–4 раза по сравнению с отрезком мантийной линии вдоль брюшного края, либо расширена в разной степени на всем своем протяжении (см. рис. 6.13 7).

Таким образом, в заливе Бутакова сформировалась популяция моллюсков, резко отличающаяся по морфометрическим индексам от эталонных *C. isthmicum* 1976 г. Обитает на жидком черном иле благодаря наличию темной уплощенной зияющей раковины с очень удлиненным задним краем, меньшим числом уплощенных ребер, имеющих поперечные чешуйки и конхиолиновые складочки, с облегченной замочной площадкой за счет ослабления и редукции части зубов и усиленным развитием сифонов.

6.2. Изменчивость современных *Cerastoderma* Черного, Азовского и Каспийского морей

При анализе колоссальной изменчивости *C. isthmicum* Аральского моря, рассмотренной выше, закономерно встал вопрос о масштабах изменчивости анализируемых признаков *C. isthmicum* из других мест обитания и масштабах изменчивости этих же признаков у других видов *Cerastoderma* из ближайших к Аральскому морю водоемов. Для ответа на поставленный вопрос

использованы литературные сведения (см. глава 1), материалы коллекций ЗИН РАН по Черному и Каспийскому морям и собственные сборы из береговых выбросов Азовского моря.

6.2.1 Изменчивость *Cerastoderma clodiense* (Renieri) из Черного моря

Cerastoderma clodiense из сборов экспедиции С.А. Зернова в августе 1911 г. (проба из хранилища ЗИН РАН, коллекционный № 48) имели слабо изменчивые раковины с удлинено-овальным контуром створок (рис. 6.14), причем контуры створок всех присутствовавших в пробе моллюсков были практически одинаковы до такой степени, что при наложении контуры одноразмерных особей совпадали полностью, а более мелких или крупных особей казались зарисованными с одного экземпляра при разных увеличениях микроскопа. Задний край раковины несколько вытянут, широкие, мало выступающие макушки немного смещены вперед. Высота раковины составляет 0.74–0.88 ее длины, выпуклость – 0.58–0.76 длины и 0.71–0.88 высоты (табл. 6.6). Маленький, удлинённый лигамент расположен только позади макушек, одинаковой формы для всех экземпляров выборки. Симметричная раковина иногда может иметь небольшое зияние сзади. Спинной край раковины почти прямой и образует тупой угол при переходе в передний край раковины, при переходе в задний край наблюдается угол чаще всего в 130°.

Поверхность раковины покрыта гладкими трапециевидными ребрами, ширина которых незначительно превышает ширину разделяющих их промежутков, сглаженными обычно в передней и задней части раковины. Передние ребра покрыты слабо выраженными довольно тонкими чешуйками или слабыми конхиолиновыми складочками (см. рис. 1.3 3.5). Общее число ребер колеблется от 19 до 24, чаще 19 при 13–18, чаще 13 нормально развитых. Более выраженное яркоокрашенное ребро в 60 % случаев отсутствует, либо является 15, 16, 18 и 16–17 по счету.

Замочная площадка довольно узкая, слабо изогнута, почти не образует характерных для других видов *Cerastoderma* изгибов. Зубной аппарат как левой, так и правой створки имеет типичный набор тонких слабо изменчивых зубов. Так как в пробе имелись в основном разъединенные при предыдущих исследованиях на отдельные створки раковины, то вся изменчивость зубной системы приведена для отдельных створок (рис. 6.14 8-10). На правой створке несколько варьируют размеры второго (заднего) кардинального зуба, на левой – форма и взаиморасположение кардинальных зубов. Недлинная нимфа на заднем конце резко обрывается в виде круто падающей вогнутой дуги. В целом, зубная система *C. clodiense* данной выборки довольно стабильна.

Рис. 6.14. *Cerastoderma clodiense* из Черного моря (по: Андреева, 2000б). 1 – вид сбоку, 2 – вид сзади, 3 – вид сверху, 4 – лигамент, 5 – отпечаток заднего мускула-замыкателя правой створки, 6 – замок правой створки, 7 – замок левой створки, 8 – изменчивость правой створки, 9–10 – изменчивость левой створки. Цифры на створке – коллекционный номер. Масштаб 1 мм.

Окраска раковины преимущественно темная, буровато-оливковая. Изнутри раковины белые с перламутровой полосой по краю створки. Мантийная линия иногда может быть несколько расширена в области сифонов. Моллюски полностью заглублены в грунт, либо возвышаются над его поверхностью не более, чем на 1/6 длины раковины, при этом на заднем конце раковины, чуть выступающем над грунтом, расположены створки раковины усонного рака.

В целом, выборка очень слабо изменчива, раковины почти не имеют внешних дефектов.

6.2.2. Изменчивость *Cerastoderma glaucum* Poiret из Черного моря

Cerastoderma glaucum из сборов С.А. Зернова в августе 1911 г. (проба из хранилища ЗИН РАН, коллекционный № 48) имели раковины округло-овальной или округло-четырёхугольной формы. Контур створок раковин слабо изменчивы (рис. 6.15). Задний край раковины слабо вытянут в длину. Выступающие широкие макушки несколько смещены к переднему концу раковины. Высота раковины составляет 0.83–0.91 ее длины, выпуклость – 0.64–0.73 длины и

0.75–0.86 высоты раковины (см. табл. 6.6). Маленький удлинено-овальный лигамент несколько варьирует по форме. Раковина симметричная, обычно зияющая сзади (80 %). Спинной край раковины слабо дугообразно изогнут, при переходе к переднему и заднему краям образует закругленные углы (задний угол преимущественно 150°).

Поверхность покрыта широкими несколько уплощенными трапециевидными равномерно расставленными ребрами, промежутки между которыми заметно уже самих ребер. Поверхность ребер покрыта поперечными складочками (см. рис. 1.3 3, 5). Общее число ребер колеблется от 19 до 22, чаще 21 при 14–17, чаще 16 нормально выраженных. Более выраженное яркоокрашенное ребро (ребра) либо отсутствуют (50 %), либо являются 16, 17, 18 и 15–16, 16–17 по счету.

Относительно широкая замочная площадка слабо изогнута, зубы довольно мощные. Замковый аппарат правой створки несколько изменчив, варьирует длина и форма второго переднего латерального зуба, а также форма, размеры и положение кардинальных зубов по сравнению с типичным (см. рис. 6.15 13, 15, 16). Вариации кардинальных зубов левой створки незначительны. Нимфа широкая, резко обрывающаяся на заднем конце. В целом, зубная система *C. glaucum* данной выборки довольно стабильна.

Рис. 6.15. *Cerastoderma glaucum* из Черного моря (по: Андреева, 2000б). 1 – вид сбоку, 2 – вид сзади, 3 – вид сверху, 4 – лигамент, 5 – замок правой створки, 6 – замок левой створки, 7 – отпечаток заднего мускула-замыкателя правой створки, 8 – изменчивость створок, 9–12 – изменчивость лигамента, 13, 15–16 – изменчивость правой створки, 14 – изменчивость левой створки. Цифры на створке – коллекционный номер. Масштаб 1 мм.

Окраска раковины белая или буроватая в задней части. Мантийная линия иногда может быть несколько расширена в области сифонов. Раковины не имеют внешних дефектов. Моллюски либо полностью заглублены в грунт, либо задний край раковины немного выступает над грунтом.

В целом, выборка довольно стабильна по всем изученным признакам, хотя обнаруживает несколько большую изменчивость, чем выборка *C. clodiense* из той же пробы.

6.2.3. Изменчивость *Cerastoderma isthmicum* Issel из Черного моря

Cerastoderma isthmicum (проба из хранилища ЗИН РАН, коллекционный № 48) экспедиции С.А. Зернова в августе 1911 г. (рис. 6.16) полностью соответствует описанию в «Определителе фауны Черного и Азовского морей» (Скарлато, Старобогатов, 1972) и сходен по морфометрическим индексам с *C. isthmicum* из Каспийского, Азовского морей и типовыми экземплярами из Аральского моря (см. табл. 6.6, см. табл. 6.1). Общее число ребер 20, нормально развитых – 16, более выраженного яркоокрашенного ребра нет.

6.2.4. Изменчивость *Cerastoderma isthmicum* Issel из Азовского моря

Cerastoderma isthmicum из береговых выбросов Азовского моря в районе станции Голубицкая (август 1985 г.) имели слабо изменчивые раковины с округлым контуром створок (рис. 6.17), с широкими, сильно выступающими макушками, расположенными почти посередине спинного края раковины. Спинной край раковины изогнут таким образом, что углы при переходе к переднему и заднему краям почти незаметны, либо при переходе спинного края в задний образуется угол примерно 100°. Высота раковины составляла 0.85–0.96 ее длины, выпуклость 0.66–0.98 длины и 0.76–1.02 высоты.

Рис. 6.16. *Cerastoderma isthmicum* из Черного моря (по: Андреева, Андреев, 2000д). 1 – вид сбоку, 2 – замок правой створки, 3 – замок левой створки, 4 – лигамент. Цифры на створке – коллекционный номер. Масштаб 1 мм.

Рис. 6.17. *Cerastoderma* из Азовского моря (по: Андреева, 2000б). 429 – *Cerastoderma rhomboides*; 430 – *Cerastoderma isthmicum*: 1 – вид сбоку, 2 – вид сзади, 3 – замок правой створки;

4 – вид сбоку, 5 – вид сзади, 6 – замок правой створки. Цифры на створке – коллекционный номер. Масштаб 1 мм.

В отношении размеров лигамента и симметрии раковины судить по отдельным створкам, которыми представлена выборка, очень сложно, но, принимая во внимание стандартные, близкие к описанным в «Определителе фауны Черного и Азовского морей» (Скарлато, Старобогатов, 1972) признаки, скорее всего следует считать, что и здесь вряд ли имеются отклонения от типа.

Поверхность раковины покрыта широкими, несколько расставленными, округлыми в поперечном сечении ребрами, расположенными относительно равномерно, часто в задней части раковины сглаженными вплоть до следового состояния. Общее число ребер колеблется от 19 до 22 при 15–19 нормально развитых. Более выраженное яркоокрашенное ребро (ребра) обычно двойное 16–17 по счету, либо не наблюдается, редко 16, 17, 18–19.

Замочная площадка довольно широкая с типичным набором довольно массивных зубов. Зубной аппарат правой створки во всех случаях типичен, второй (задний) кардинальный зуб имеет форму округлого в поперечном сечении клина. Зубной аппарат левой створки типичен и лишь в одном случае наблюдалось образование небольшого дополнительного зуба над задним латеральным. Нимфа на заднем конце резко обрывается в виде круто падающей вогнутой дуги.

Окраска раковин разнообразна: от белой с коричневыми пятнами до полностью коричневой или серо-голубой. Окраска створок внутри такая же как снаружи. Мантийная линия не расширена. Примерно 40 % створок раковин имеют наружные дефекты в виде расщепления створок и вмятин на створках. В целом, это одна из наиболее стабильных по всем исследуемым признакам выборок, отвечающая типовым описаниям.

6.2.5. Изменчивость *Cerastoderma rhomboides rhomboides* (Lam.) из Азовского моря

Cerastoderma rhomboides rhomboides из береговых выбросов Азовского моря в районе станции Голубицкая (август 1985 г.) имели слабо изменчивые раковины с удлинено-округлым контуром створок (см. рис. 6.17), с широкими, мало выступающими макушками, расположенными по центру раковины или немного смещенными вперед. Спинной край раковины мало изогнут, при переходе к переднему и заднему краям заметны сильно закругленные углы. Угол при переходе спинного края в задний чаще всего 120–130°. Высота раковины составляет 0.82–0.92 ее длины, выпуклость 0.61–0.79 длины и 0.71–0.96 высоты (см. табл. 6.6). Поскольку в выбросах присутствовали только отдельные створки, говорить о размерах лигамента и симметрии раковины не приходится.

Поверхность раковины покрыта широкими, несколько уплощенными, в задней части раковины более раздвинутыми, ребрами. Общее число ребер 18–22 при 16–19 нормально развитых. Более выраженное яркоокрашенное ребро преимущественно двойное 15–16 по счету, либо 17, 14, 14–15.

Неширокая замочная площадка имеет типичный набор довольно тонких зубов. Зубной аппарат обеих створок во всех случаях типичен, второй (задний) кардинальный зуб правой створки имеет вид овального в поперечном сечении клина. Нимфа довольно широкая, на заднем конце кососрезанная.

Окраска раковин коричнево-бурая либо серо-голубая. Внутри створки окрашены также, как и снаружи. Мантийная линия не расширена. В целом, это одна из стабильных по исследуемым признакам выборок, отвечающая типовым описаниям (Старобогатов, 1974).

6.2.6. Изменчивость *Cerastoderma isthmicum* Issel из Северного Каспия

Cerastoderma isthmicum из Северного Каспия в пробах за 1892 и 1897 гг. из хранилища ЗИН РАН (коллекционный № 22 и 23) имеет шаровидно вздутую раковину с овальным или удлинено-овальным контуром (с немного удлиненным задним краем) створок, очень редко с удлиненным задним краем. Широкие, сильно выступающие макушки расположены по центру раковины либо несколько смещены вперед (рис. 6.18, 6.19). Несмотря на изменчивость контуров створок, основные морфометрические индексы имеют сравнительно небольшой размах

колебаний. Высота раковины составляет 0.83–0.96 ее длины, выпуклость – 0.68–0.85 длины и 0.79–0.93 высоты (см. табл. 6.6). Небольшой лигамент разнообразен по форме, всегда двухчлениковый с округлым или удлинённым первым члеником (рис. 6.20), расположен только позади макушек. Раковина симметричная без зияния.

Рис. 6.18. *Cerastoderma isthmicum* из Каспийского моря (по: Андреева, Андреев, 2000д). 1 – вид сбоку, 2 – вид сзади, 3 – вид сверху, 4 – замок правой створки, 5 – замок левой створки, 6 – лигамент. Цифры на створке – коллекционный номер. Масштаб 1 мм.

Спинной край изогнут так, что углы при переходе к переднему и заднему краям часто почти незаметны, лишь в 44 % случаев имеется угол 110–160° при переходе спинного края в задний.

Поверхность раковины покрыта широкими несколько расставленными округлыми в поперечном сечении ребрами, расположенными относительно равномерно, часто сглаженными вплоть до следового состояния в задней части раковины. Ребра покрыты поперечными невысокими сглаженными чешуйками (см. рис. 1.3 2, 3). Общее число ребер колеблется от 16 до 21 (преимущественно 17 и 19) при 12–17 нормально выраженных (преимущественно 13). Более выраженное яркоокрашенное ребро чаще всего 12–13 либо 13 по счету, может быть 14, 15, 14–15, 15–16, его может и не быть.

Рис. 6.19. Изменчивость створок *Cerastoderma isthmicum* из Каспийского моря (по: Андреева, Андреев, 2000д). Цифры на створке – коллекционный номер. Масштаб 1 мм.

Рис. 6.20. Изменчивость лигамента *Cerastoderma isthmicum* из Каспийского моря (по: Андреева, Андреев, 2000д). Цифры на лигаменте – коллекционный номер. Масштаб 1 мм.

Замочная площадка широкая, довольно изогнутая с типичным набором массивных зубов. В большинстве случаев (76 %) правая и левая створки имеют типичный зубной аппарат (рис. 6.21 558, 564, 565, см. рис. 6.18), в 16 % случаев имеются незначительные отклонения от типа в виде ослабления второго переднего латерального зуба либо второго (заднего) кардинального (рис. 6.21 561, 563). И только по одному случаю (4 %) обнаружены дополнительный латеральный на левой створке (рис. 6.21 562) и проникновение лигамента внутрь замочной площадки с редукцией латеральных зубов (рис. 6.21 570). Короткая и широкая нимфа на заднем конце резко обрывается в виде круто падающей дуги. В целом, замковый аппарат *C. isthmicum* Каспийского моря относительно стабилен.

Окраска раковины преимущественно белая с коричневым пятном на заднем краю створки, только 8 % моллюсков в выборке имели темно-коричневые раковины. Окраска на внутренней стороне створок такая же, как и на наружной. Мантийная линия не расширена. У 20 % моллюсков наблюдались внешние дефекты створок в виде выщерблинок, искривлений створок, вмятин. Моллюски полностью заглублены в грунт, если задний конец раковины (8 % выборки) несколько выступает над грунтом, то заклеен нитями биссуса дрейссен.

В целом, выборка мало изменчива по всем анализируемым признакам.

Итак, моллюски современных видов рода *Cerastoderma* (*C. glaucum*, *C. clodiense*, *C. isthmicum*, *C. rhomboides*) из одного местообитания имеют слабо варьирующие морфометрические индексы и морфологические признаки.

C. isthmicum, обитавшие в Каспийском, Азовском, Черном и Аральском (сборы Л.С. Берга и типовые экземпляры 1976 г.) морях (см. табл. 6.1, 6.6), сходны по морфологическим признакам и имели близкие морфометрические индексы, хотя популяции из разных водоемов довольно различны по генотипам, о чем свидетельствуют разные для всех выборок, но относительно стабильные в пределах одной выборки, положение более выраженного яркоокрашенного ребра (ребер) на раковинах моллюсков, и, в некоторой степени, окраска раковин.

Стабильные условия обитания как в одном водоеме, так и в разных морях, способствовали отбору особей с определенным комплексом признаков, характеризующих данный вид в целом, причем разные популяции имели очень близкие, почти одинаковые морфологические признаки.

Рис. 6.21. Изменчивость замка *Cerastoderma isthmicum* из Каспийского моря (по: Андреева, Андреев, 2000д). Цифры на правой створке – коллекционный номер, под ней левая створка. Масштаб 1 мм.

Таблица 6.1

Морфометрические индексы раковин* *Cerastoderma* из Аральского моря (в числителе – минимальное и максимальное значение признака, в знаменателе – среднее значение) (по: Андреева, Андреев, 2000б с дополнениями)

Место сбора и дата	Отношение							n
	высоты раковины к ее длине	выпуклости раковины к ее длине	выпуклости раковины к ее высоте	расстояния** от переднего конца раковины до центрального ребра к длине раковины	длины макушек к длине раковины	длины макушек к длине выпуклой части лигамента	длины макушек к длине лигамента	
<i>Cerastoderma isthmicum</i>								
Открытое море, 1900 – 1902 гг.	0.89–0.97 0.93±0.04	0.71–0.96 0.83±0.13	0.77–1.06 0.89±0.14	0.48–0.52 0.50±0.02	0.14–0.14 0.14±0.01	0.95–1.00 0.98±0.30	–	5
Открытое море, 1976 г. (эталонные экземпляры)	0.91–1.02 0.95±0.08	0.86–1.01 0.94±0.10	0.92–1.02 0.98±0.07	0.41–0.48 0.45±0.06	0.13–0.21 0.16±0.06	0.71–1.36 1.05±0.55	0.43–1.13 0.74±0.52	4
Прибрежье о.Толмачева, 1976 г.	0.85–1.00 0.92±0.01	0.66–0.88 0.75±0.02	0.69–0.95 0.82±0.02	0.39–0.55 0.48±0.01	0.07–0.16 0.12±0.01	0.45–1.29 0.87±0.08	0.38–1.10 0.68±0.07	31
Залив Сары-Чаганак, июнь 1979 г.	0.86–0.94 0.90±0.03	0.73–0.79 0.77±0.02	0.81–0.91 0.85±0.03	0.39–0.46 0.42±0.02	0.05–0.13 0.09±0.03	0.30–0.91 0.62±0.21	0.16–0.67 0.41±0.22	12
Залив Сары-Чаганак, авг 1979 г.	0.76–0.98 0.87±0.03	0.56–1.03 0.73±0.05	0.59–1.24 0.85±0.07	0.37–0.49 0.42±0.02	0.08–0.16 0.12±0.01	0.40–1.75 0.96±0.15	–	20
Станция 63, 1981 г.	0.81–1.01 0.94±0.04	0.69–0.84 0.74±0.04	0.71–1.03 0.79±0.06	0.37–0.51 0.43±0.03	0.09–0.12 0.11±0.01	0.47–0.75 0.65±0.06	0.30–0.45 0.36±0.03	10
<i>Cerastoderma sp.</i>								
Станция 1, 1976 г.	0.81–0.93 0.88±0.01	0.57–0.71 0.62±0.01	0.63–0.78 0.69±0.01	0.43–0.54 0.49±0.01	0.06–0.12 0.09±0.00	0.40–1.13 0.64±0.06	0.30–0.90 0.47±0.04	31
Станция 0, 1976 г.	0.81–0.88 0.86±0.02	0.63–0.77 0.70±0.04	0.71–0.90 0.82±0.05	0.36–0.49 0.41±0.03	0.10–0.13 0.12±0.01	0.75–1.25 0.99±0.13	0.40–0.50 0.46±0.03	8
Зал. Тшебас, 1992 г.	0.73–0.87 0.82±0.01	0.51–0.72 0.62±0.02	0.64–0.90 0.76±0.02	0.35–0.44 0.41±0.01	0.08–0.14 0.10±0.01	0.40–0.75 0.54±0.04	0.21–0.48 0.33±0.03	26
Зал Бутакова, 1993 г.	0.76–0.91 0.84±0.02	0.45–0.63 0.55±0.02	0.55–0.73 0.66±0.02	0.35–0.46 0.41±0.02	0.05–0.13 0.10±0.01	0.44–0.83 0.66±0.05	0.20–0.40 0.32±0.03	19
Р-н станции 11, 1994 г.	0.75–1.17 0.90±0.03	0.64–0.77 0.69±0.01	0.65–0.95 0.77±0.03	0.38–0.54 0.46±0.01	0.08–0.19 0.11±0.01	0.31–0.80 0.53±0.05	0.29–0.64 0.41±0.04	27
Вход в залив Бутакова, 1994 г.	0.78–0.96 0.86±0.02	0.53–0.77 0.64±0.02	0.62–0.84 0.74±0.02	0.37–0.50 0.43±0.01	0.09–0.17 0.12±0.01	0.55–0.93 0.71±0.04	0.29–0.58 0.40±0.03	25
<i>Cerastoderma rhomboides rhomboides</i>								
Открытое море, 1965 г.	0.87–0.98 0.92±0.04	0.58–0.66 0.62±0.03	0.61–0.73 0.68±0.04	0.43–0.48 0.45±0.02	0.07–0.10 0.09±0.01	0.22–0.75 0.58±0.17	0.25–0.40 0.36±0.05	7
Ракуша, ст 47, 1980 г.	0.77–0.96 0.86±0.02	0.52–0.86 0.69±0.04	0.58–1.03 0.81±0.04	0.35–0.50 0.40±0.01	0.09–0.15 0.12±0.01	0.71–1.11 0.84±0.06	0.40–0.80 0.55±0.10	29

Примечание: * – здесь и далее приведены 95-процентные доверительные интервалы; n – число проанализированных моллюсков, экз.; ** – измерено по продольной оси раковины; n – число проанализированных моллюсков, экз.

Таблица 6.2 Морфометрические индексы раковин Cerastoderma Аральского моря (в числителе – минимальное и максимальное значение признака, в знаменателе – среднее значение) (по: Андреева, Андреев, 2000г)

Место сбора и дата	Отношение								n
	высоты раковины к ее длине	выпуклости раковины к ее		расстояния* от переднего конца раковины до		длины макушек к			
		длине	высоте	центрального ребра к длине раковины	середины макушек к длине раковины	длине раковины	длине выпуклой части лигамента	длине лигамента	
Округлый контур									
Откр море, 1976 г. (эталонные экз-ры)	0.91–1.02 0.95±0.08	0.86–1.01 0.94±0.10	0.92–1.02 0.98±0.07	0.41–0.48 0.45±0.06	0.34–0.43 0.39±0.08	0.13–0.21 0.16±0.06	0.71–1.36 1.05±0.55	0.43–1.13 0.74±0.52	4
Прибр о.Толмачева, 1976 г.	0.91–0.97 0.93±0.02	0.71–0.88 0.78±0.04	0.77–0.95 0.84±0.04	0.39–0.49 0.46±0.02	0.33–0.43 0.38±0.02	0.10–0.14 0.13±0.01	0.63–1.20 0.88±0.14	0.47–1.10 0.77±0.15	10
Станция 63, 1981 г.	0.92–1.01 0.97±0.05	0.71–0.83 0.74±0.07	0.71–0.82 0.77±0.06	0.41–0.47 0.44±0.03	0.31–0.50 0.38±0.09	0.10–0.12 0.11±0.01	0.60–0.73 0.65±0.07	0.35–0.40 0.37±0.03	5
Р-он ст 11, 1994 г.	0.90–1.17 0.98±0.09	0.68–0.77 0.72±0.02	0.65–0.81 0.74±0.06	0.43–0.49 0.46±0.02	0.25–0.41 0.30±0.05	0.10–0.16 0.12±0.02	0.31–0.80 0.50±0.19	0.29–0.64 0.41±0.13	7
Контур с немного удлинённым задним краем									
Прибр о.Толмачева, 1976 г.	0.87–0.98 0.92±0.04	0.69–0.78 0.72±0.03	0.71–0.83 0.79±0.03	0.42–0.49 0.46±0.02	0.29–0.41 0.34±0.04	0.07–0.14 0.11±0.02	0.55–1.15 0.86±0.19	0.38–0.83 0.62±0.12	8
Станция 63, 1981 г.	0.93–0.95 0.94±0.07	0.69–0.73 0.71±0.21	0.74–0.77 0.75±0.17	0.44–0.46 0.45±0.13	0.31–0.33 0.32±0.13	0.09–0.11 0.10±0.14	0.47–0.67 0.57±1.26	0.30–0.33 0.31±0.24	2
Р-он ст 11, 1994 г.	0.75–0.87 0.83±0.04	0.64–0.72 0.68±0.02	0.75–0.95 0.82±0.06	0.38–0.54 0.45±0.04	0.25–0.34 0.29±0.03	0.09–0.14 0.11±0.01	0.46–0.51 0.56±0.07	0.32–0.54 0.41±0.06	9
Контур с очень удлинённым задним краем и смещёнными макушками, в том числе: анодонтотиподобный									
Зв Тщebas, 1992 г.	0.73–0.87 0.82±0.04	0.60–0.72 0.66±0.03	0.73–0.90 0.81±0.05	0.40–0.44 0.42±0.01	0.28–0.35 0.31±0.02	0.09–0.14 0.12±0.01	0.46–0.75 0.57±0.08	0.29–0.48 0.37±0.06	8
Вх в залив Бутакова, 1994 г.	0.81–0.86 0.83±0.02	0.60–0.67 0.64±0.03	0.72–0.80 0.77±0.03	0.38–0.46 0.41±0.04	0.23–0.37 0.30±0.05	0.11–0.15 0.13±0.02	0.60–1.14 0.81±0.20	0.29–0.40 0.35±0.04	6
обратно мидиеподобный									
Зв Тщebas, 1992 г.	0.80–0.82 0.81±0.13	0.65–0.66 0.65±0.07	0.80–0.81 0.80±0.04	0.37–0.43 0.40±0.37	0.27–0.29 0.28±0.09	0.13–0.13 0.13±0.03	0.58–0.67 0.63±0.54	0.34–0.44 0.39±0.61	2
Вх в залив Бутакова, 1994 г.	0.78–0.85 0.80±0.03	0.61–0.78 0.66±0.06	0.75–0.98 0.83±0.09	0.36–0.45 0.40±0.03	0.29–0.35 0.31±0.03	0.12–0.15 0.13±0.01	0.60–0.86 0.67±0.10	0.35–0.40 0.37±0.02	6
удлинённо-овальный									
Зв Тщebas, 1992 г.	0.76–0.84 0.80±0.03	0.51–0.62 0.58±0.05	0.64–0.80 0.73±0.07	0.35–0.42 0.39±0.03	0.25–0.31 0.29±0.03	0.10–0.11 0.11±0.01	0.54–0.75 0.64±0.11	0.32–0.40 0.35±0.04	5
Залив Бутакова, 1993 г.	0.76–0.87 0.83±0.02	0.45–0.62 0.55±0.02	0.55–0.73 0.66±0.03	0.34–0.46 0.40±0.02	0.25–0.31 0.28±0.02	0.05–0.13 0.10±0.01	0.44–0.83 0.65±0.08	0.20–0.38 0.30±0.03	14
удлинённо-овальный 2									
Зв Тщebas, 1992 г.	0.79–0.86 0.82±0.01	0.56–0.67 0.60±0.02	0.68–0.79 0.74±0.02	0.40–0.44 0.42±0.01	0.27–0.34 0.31±0.02	0.08–0.09 0.09±0.00	0.40–0.51 0.46±0.03	0.21–0.33 0.27±0.02	11

Примечание: * – измерено по продольной оси раковины; n – число проанализированных моллюсков, экз.

Таблица 6.3 Общее число ребер на левой створке раковин «эталонных» Cerastoderma Аральского моря, % от общего числа моллюсков (по: Андреева, 2000б)

Место сбора и дата	Число ребер													Число проанализированных створок
	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	28		
Откр море, 1976 г. (эталонные экземпляры)	Округлый контур													
	–	–	–	–	50	25	–	–	25	–	–	–	4	
Прибр о. Толмачева, 1976 г.	–	–	–	–	–	–	–	30	40	20	10	–	10	
Станция 63, 1981 г.	–	–	–	–	–	–	–	33	50	17	–	–	6	
Район станции 11, 1994 г.	–	–	–	–	–	29	14	57	–	–	–	–	7	
Контур с немного удлиненным задним краем														
Прибрежье о. Толмачева, 1976 г.	–	–	–	–	–	–	–	37	37	–	13	13	8	
Станция 63, 1981 г.	–	–	–	–	–	–	–	100	–	–	–	–	2	
Район станции 11, 1994 г.	–	–	–	11	11	22	11	34	11	–	–	–	9	
Контур с очень удлиненным задним краем и смещенными макушками, в том числе: анодонтоподобный														
Залив Тшебас, 1992 г.	–	–	–	25	25	38	–	–	12	–	–	–	8	
Вход в залив Бутакова, 1994 г.	–	–	–	–	33	50	–	17	–	–	–	–	6	
обратно мидиеподобный														
Залив Тшебас, 1992 г.	–	–	–	–	–	50	–	–	50	–	–	–	2	
Вход в залив Бутакова, 1994 г.	–	–	–	–	33	50	–	17	–	–	–	–	6	
удлиненно-овальный 1														
Залив Тшебас, 1992 г.	20	–	20	40	–	20	–	–	–	–	–	–	5	
Залив Бутакова, 1993 г.	7	–	29	14	43	7	–	–	–	–	–	–	14	
удлиненно-овальный 2														
Залив Тшебас, 1992 г.	–	–	–	20	20	30	30	–	–	–	–	–	10	

Таблица 6.4 Число нормальных ребер на левой створке раковин «эталонных» Cerastoderma Аральского моря, % от общего числа моллюсков (по: Андреева, 2000б)

Место сбора и дата	Число ребер												Число проанализированных створок
	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	22		
Округлый контур													
Откр море, 1976 г. (эталон экземпляры)	–	–	–	–	–	–	50	–	25	25	–	–	4
Прибрежье о. Толмачева, 1976 г.	–	–	–	–	10	10	10	20	30	20	–	–	10
Станция 63, 1981 г.	–	–	–	–	–	17	33	33	17	–	–	–	6
Р-он станции 11, 1994 г.	–	–	–	–	29	43	14	14	–	–	–	–	7
Контур с немного удлиненным задним краем													
Прибрежье о. Толмачева, 1976 г.	–	–	–	–	12	–	–	64	12	–	–	12	8
Станция 63, 1981 г.	–	–	–	–	–	50	–	50	–	–	–	–	2
Р-он станции 11, 1994 г.	–	–	11	–	22	34	11	11	11	–	–	–	9
Контур с очень удлиненным задним краем и смещенными макушками, в том числе: анодонтоподобный													
Залив Тшебас, 1992 г.	–	–	12	76	–	–	–	12	–	–	–	–	8
Вх в з-в Бутакова, 1994	–	–	16	34	–	50	–	–	–	–	–	–	6
обратно мидиеподобный													
Залив Тшебас, 1992 г.	–	–	–	–	–	–	50	50	–	–	–	–	2
Вх в з-в Бутакова, 1994.	16	–	36	16	16	16	–	–	–	–	–	–	6

удлиненно-овальный 1												
Залив Тщebas, 1992 г.	20	–	80	–	–	–	–	–	–	–	–	5
Залив Бутакова, 1993 г.	14	14	29	36	–	7	–	–	–	–	–	14
удлиненно-овальный 2												
Залив Тщebas, 1992 г.	–	–	20	10	30	40	–	–	–	–	–	10

Таблица 6.5 Положение наиболее выраженного ярко окрашенного ребра на левой створке раковин «эталонных» *Cerastoderma* Аральского моря, % от общего числа моллюсков (по: Андреева, 2000б)

Место сбора и дата	Порядковый номер ребра (ребер)															Число проанализ створок
	нет ребра	11–12	12–13	13	13–14	14	14–15	15	15–16	16	16–17	17	17–18	18	22	
Округлый контур																
Откр море, 1976 г. (эталон экз)	–	–	–	–	–	25	25	25	–	–	–	25	–	–	–	4
Прибр о. Толмачева, 1976 г.	–	–	–	–	–	–	10	10	20	10	30	–	20	–	–	10
Ст 63, 1981	–	–	–	–	16	–	16	–	16	16	–	–	–	36	–	6
Р-н ст 11, 1994 г.	14	–	–	–	30	–	14	14	14	–	14	–	–	–	–	7
Контур с немного удлиненным задним краем																
Прибр о. Толмачева, 1976 г.	–	–	–	–	–	–	26	–	12	–	38	–	12	–	12	8
Ст 63, 1981	–	–	–	–	–	–	–	–	50	–	–	50	–	–	–	2
Р-н ст 11, 1994 г.	34	–	–	–	11	–	22	11	–	–	–	22	–	–	–	9
Контур с очень удлиненным задним краем и смещенными макушками, в том числе: аноднтоподобный																
З-в Тщebas, 1992 г.	–	–	12	–	63	–	25	–	–	–	–	–	–	–	–	8
Вх в з-в Бутакова, 1994 г.	36	–	–	–	–	–	16	16	16	–	16	–	–	–	–	6
обратно мидиеподобный																
З-в Тщebas, 1992 г.	–	–	–	–	–	–	–	50	–	–	–	50	–	–	–	2
Вх в з-в Бутакова, 1994 г.	33	–	–	–	–	–	33	–	17	17	–	–	–	–	–	6
удлиненно-овальный 1																
З-в Тщebas, 1992 г.	–	20	–	–	40	20	–	20	–	–	–	–	–	–	–	5
З-в Бутакова, 1993 г.	7	–	28	–	29	29	7	–	–	–	–	–	–	–	–	14
удлиненно-овальный 2																
З-в Тщebas, 1992 г.	40	–	–	10	–	20	–	10	–	20	–	–	–	–	–	10

Таблица 6.6 Морфометрические индексы раковин *Cerastoderma* Черного, Азовского и Каспийского морей (в числителе – минимальное и максимальное значение признака, в знаменателе – среднее значение)

Вид	Отношение								n
	высоты раковины к ее длине	выпуклости раковины к ее		расстояния* от переднего конца раковины до		длины макушек к			
		длине	высоте	центрального ребра к длине раковины	середины макушек к длине раковины	длине раковины	длине выпуклой части лигамента	длине лигамента	

Черное море									
C. clodiense	0.74–0.88 0.83±0.03	0.58–0.76 0.66±0.05	0.71–0.88 0.80±0.06	0.34–0.44 0.41±0.02	0.30–0.40 0.34±0.02	0.11–0.14 0.12±0.02	0.74–1.06 0.96±0.17	0.80–0.84 0.83±0.03	10
C. glaucum	0.83–0.91 0.86±0.02	0.64–0.73 0.69±0.02	0.75–0.86 0.80±0.02	0.40–0.46 0.43±0.02	0.36–0.40 0.38±0.01	0.12–0.15 0.13±0.01	0.75–1.42 1.06±0.16	0.52–1.20 0.70±0.14	10
C. isthmicum	0,90	0,72	0,80	0,45	0,42	0,15	1,29	0,88	1
Азовское море									
C. isthmicum	0.85–0.96 0.90±0.02	0.66–0.98 0.79±0.08	0.76–1.02 0.88±0.06	0.36–0.54 0.47±0.03	–	–	–	–	10
C. rhomboides	0.82–0.92 0.87±0.02	0.61–0.79 0.72±0.03	0.71–0.96 0.83±0.05	0.43–0.54 0.49±0.03	0.36–0.46 0.40±0.02	–	–	–	10
Каспийское море									
C. isthmicum	0.83–0.96 0.90±0.01	0.68–0.85 0.77±0.02	0.79–0.93 0.86±0.01	0.39–0.50 0.44±0.01	0.34–0.45 0.40±0.01	0.11–0.17 0.14±0.01	0.71–1.38 1.00±0.07	0.57–1.00 0.81±0.06	25

Примечание: * – измерено по продольной оси раковины; n – число проанализированных моллюсков, экз.

Глава 7.
**МОЛЛЮСКИ РОДА SYNDOSMYA (SCROBICULARIIDAE, BIVALVIA)
АРАЛЬСКОГО МОРЯ
И ИЗМЕНЧИВОСТЬ СОВРЕМЕННЫХ SYNDOSMYA SEGMENTUM
ЧЕРНОГО МОРЯ**

7.1. Моллюски рода *Syndosmya* (Scrobiculariidae, Bivalvia) Аральского моря

7.1.1. Видовой состав

В начале 1960-х годов в Аральское море вселен один представитель рода *Syndosmya* – *S. segmentum* Recluz.

***Syndosmya segmentum* Recluz, 1843**

Syndesmya ovata (Phil.) Кортунова, 1970; *Abra ovata* (Phil.) Старобогатов, 1974.

По Я.И. Старобогатову (1974: 247): «Раковина тонкая, хрупкая, просвечивающая, равностворчатая, округло-треугольная (высота составляет 0.62–0.82 длины), уплощенная (выпуклость составляет 0.38–0.50 длины и 0.50–0.70 высоты).

Передний край округленный, задний суженный. Макушки очень узкие, мало выступающие. Поверхность покрыта тонкими линиями нарастания. Замок в правой створке состоит из двух маленьких кардинальных зубов и двух латеральных, в левой створке один маленький кардинальный зуб, латеральные не развиты.

Длина раковины до 25 мм».

К середине 1970-х годов большая часть акватории Аральского моря была заселена акклиматизантом, при этом поселения *Syndosmya* были чрезвычайно полиморфны по форме раковины, величине апикального угла, форме и строению лигамента, форме замочной площадки и набору зубов, конфигурации мантийной линии и отпечатков мускулов-замыкателей. Достаточно четко выделялись три формы, обитание которых было приурочено, в основном, к определенным типам грунтов (Андреева, 1980, 1999), хотя были нередки совместные находки двух каких-либо форм, а иногда и всех трех в одной дночерпательной пробе.

Подробное описание форм и рисунки приведено в разделе «Эталонные материалы *Syndosmya*», ниже дается таблица для их определения. Для дальнейшего описания формально обозначим их как удлинненно-овальная форма, треугольная форма и овальная форма (рис. 7.1).

Таблица для определения форм *Syndosmya*

1(2). Апикальный угол не менее 140°. удлинненно-овальная форма.

Раковина удлинненно-овальной формы с узкими, мало выступающими макушками. Апикальный угол 140–150°. Лигамент с крупным, округлым первым сегментом, наибольшим по ширине. Примакушечный угол мантийной линии тупой и расположен не выше середины отпечатка переднего мускула-замыкателя.

2(1). Апикальный угол менее 140°.

3(4). Раковина овальной формы овальная форма.

Раковина овальной формы с узкими, мало выступающими макушками. Апикальный угол 130–135°. Ширина члеников лигамента одинакова на протяжении выпуклой части лигамента. Примакушечный угол мантийной линии прямой и расположен не выше верхней границы отпечатка переднего мускула-замыкателя.

4(3). Раковина треугольной формы треугольная форма.

Раковина треугольной формы с узкими, выступающими макушками. Апикальный угол 110–125°. Лигамент небольшой, узкий с маленьким, часто углубленным первым члеником. Примакушечный угол мантийной линии острый и расположен выше верхней границы отпечатка переднего мускула-замыкателя.

Нахождение удлинненно-овальной формы было приурочено, в основном, к мягким грунтам: серому и темно-серому илу центральной части моря и северных заливов, а также коричнево-серому илу в зоне влияния вод Амударьи. Обитание треугольной формы отмечено на песчаных и песчано-ракушечных грунтах, часто с зарослями zostеры, прибрежных районов моря и западной гряды островов. Встречается эта форма, хотя и в меньших количествах, на серых илах с примесью ракуши. Овальная форма найдена почти на всех типах грунтов, за исключением крупнозернистых оолитовых песков и черного ила с запахом сероводорода, однако максимального развития достигает на серых и песчаных илах (рис. 7.2).

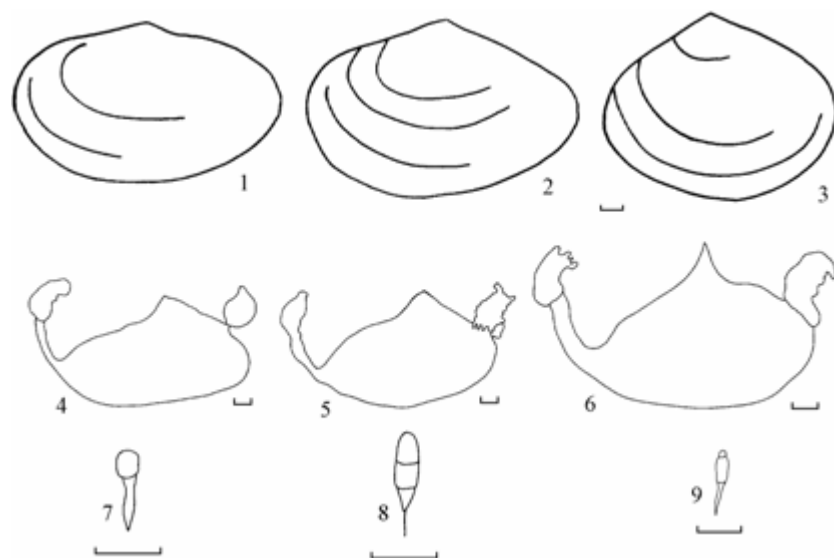


Рис. 7.1. *Syndosmya* Аральского моря (по: Андреева, Андреев, 2001а). Удлинненно-овальная форма: 1 – контур створки, 4 – контур мантийной линии и мускулов-замыкателей, 7 – лигамент; овальная форма: 2 – контур створки, 5 – контур мантийной линии и мускулов-замыкателей, 8 – лигамент; треугольная форма: 3 – контур створки, 6 – контур мантийной линии и мускулов-замыкателей, 9 – лигамент.

Во второй половине 1970-х годов не менее чем на трети станций стандартной съемки моря отмечалось совместное обитание двух каких-либо форм (при этом анализировались только крупные особи размером более 5 мм), а на трех станциях (40, 72, 93) съемки 1978 г. на сером иле были найдены одновременно в одной дночерпательной пробе все три формы *Syndosmya*. В последующие годы также отмечалось совместное обитание всех трех форм, в частности, на станциях 17 и в центре залива Тщebas в 1989 г. При совместном обитании всех трех форм *Syndosmya* максимального развития всегда достигала только одна из форм, вторая имела меньшую численность и биомассу, а третья присутствовала в небольшом количестве, как случайный элемент (табл. 7.1).

Таблица 7.1 Численность и биомасса форм *Syndosmya* при совместном обитании (по: Андреева, Андреев, 2001а)

Год	Станция	Численность, экз./м ²			Биомасса, г/м ²		
		Удлинненно-овальная	Треугольная	Овальная	Удлинненно-овальная	Треугольная	Овальная
1978	40	40	360	1000	7,5	64,5	132,3
1978	72	190	20	530	45,0	6,7	114,1
1978	93	1230	30	190	113,9	12,4	71,3
1989	17	800	40	160	39,3	9,9	36,0

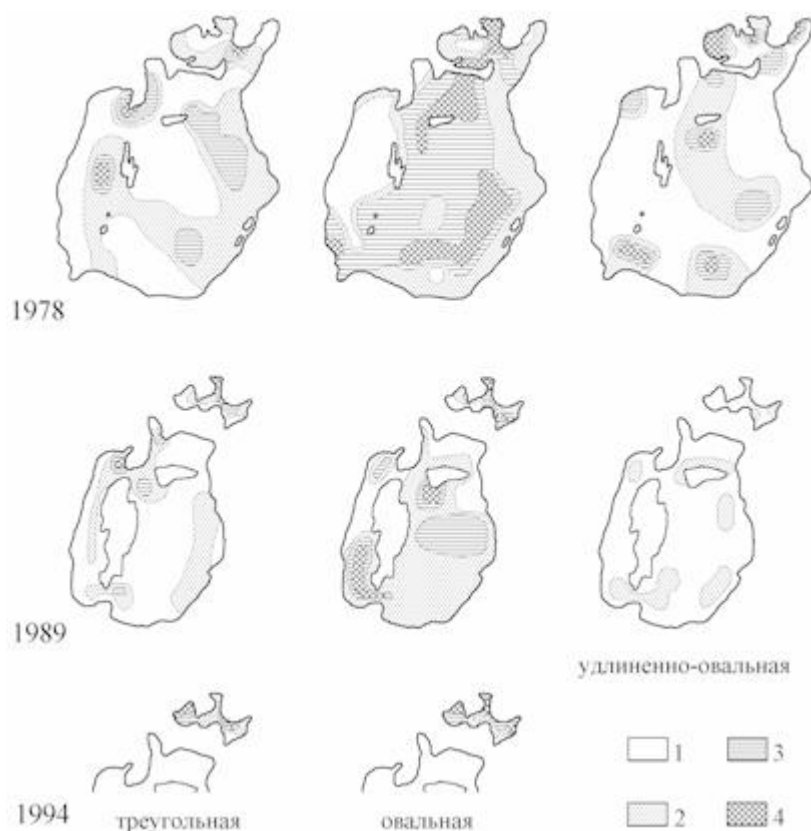


Рис. 7.2. Распределение биомассы форм *Syndosmya* Аральского моря (по: Андреева, Андреев, 2001а). 1 — отсутствует, 2 — меньше 40, 3 — 40.1–100.0, 4 — более 100 г/м².

Формы *Syndosmya* прослеживаются с начала наших исследований над бентосом Аральского моря в 1976 г. (Андреева, 1980) вплоть до последней съемки моря в 1994 г., то есть почти на протяжении двух десятков лет при всех перестройках экосистемы моря.

Для Азовского моря отмечено, что особи *S. segmentum*, обитающие на ракушечнике и иле-ракушечнике, имеют более массивную и толстую раковину, чем особи, живущие в иле (Воробьев, 1949). Н.Л. Чугунов (1926) выделяет особей, живущих на ракушечных грунтах, как экологический вариант *Syndesmya ovata* (= *Syndosmya segmentum*) f. *crassa*. Различия в толщине створок азовских моллюсков являются, скорее всего, проявлением биотопической изменчивости, в то время как длительное, совместное обитание в Аральском море трех форм *Syndosmya*, имеющих хиатус по ряду признаков, вероятно, следует рассматривать как проявление видообразовательного процесса.

7.1.2. Количественное развитие

Недавний акклиматизант – *Syndosmya* – уже в 1968 г. занял значительную часть Малого моря. По мере расселения моллюска происходило нарастание биомассы на освоенной акватории (табл. 7.2, рис. 7.3), а также в среднем по морю (см. табл. 3.2). Повышение солености совпало по времени с расселением *Syndosmya* и благоприятствовало ему. В 1970-х годах зафиксировано быстрое заселение моллюском дна Арала и постоянное нарастание его численности и биомассы. Количественное распределение *Syndosmya* в эти годы во многом сходно с распределением *Cerastoderma isthmicum*, с той лишь разницей, что *C. isthmicum* в первую очередь заселял твердые грунты, а *Syndosmya*, благодаря наличию различных форм (Андреева, 1980) – практически все типы грунтов (см. рис. 2.2).

Таблица 7.2 Численность и биомасса *Syndosmya* в июле –августе на контрольных станциях в Малом море (по: Андреева, Андреев, 2001а)

Год	Численность, экз/м ²			Биомасса, г/м ²		
	Ст 0	Ст 1	Ст 7	Ст 0	Ст 1	Ст 7
1967	345	–	–	14,2	–	–
1968	15	420	–	1,8	51,6	–
1969	5	115	80	0,6	10,6	16,5
1970	195	360	1060	32,4	92,3	133,1
1971	325	160	825	87,8	51,5	156,4
1972	45	275	875	17,0	94,5	142,0
1974	360	445	510	93,0	184,6	98,1
1975	775	1125	685	104,7	175,5	119,7

Доля *Syndosmya* в общей биомассе зообентоса нарастала стремительно: 1968 г. – 7.6, 1969 г. – 17.9, 1970 г. – 49.8, 1974 г. – 57.3, 1976 г. – 62.3 %. С 1974 г. значение биомассы этих моллюсков в общей биомассе зообентоса не опускалось ниже 50 %, достигнув максимума в Большом море в 1992 г. – 82.4 %. Максимальная средняя биомасса *Syndosmya* была зарегистрирована также в Большом море в сентябре 1991 г. – 235.2 г/м². Высоко было значение моллюска и в общей численности, в 1970-х – начале 1980-х годов — 20.6–37.4 %, с середины 1980-х годов — 41.0–74.8 %.

Распределение биомассы форм *Syndosmya* (см. рис. 7.2), в основном, определялось распределением грунтов в море, что наиболее ярко прослеживается на распределении биомассы более специализированных к типам грунтов треугольной и удлинённо-овальной форм. Так, максимальная биомасса треугольной формы *Syndosmya* в июле 1978 г. зарегистрирована на крупнозернистых песках в западной части Большого моря и на илисто-ракушечных грунтах в Малом и вдоль восточного побережья Большого моря. Максимальная биомасса удлинённо-овальной формы *Syndosmya* в июле 1978 г., наоборот, была приурочена к тонкодисперсным, жидким грунтам: коричнево-серому илу в зоне влияния вод Амударьи, темно-серым и реже черным илам в центральной части Большого моря и, в основном, в заливах Малого. Менее специализированная овальная форма *Syndosmya* имела большую биомассу по сравнению с другими формами и больший ареал, при этом максимальная биомасса отмечена в центральных районах Малого и Большого моря с серыми, реже темно-серыми илами. Формирование овальной формой *Syndosmya* биомассы более 100 г/м² на большей площади моря по сравнению с треугольной и удлинённо-овальной формами вовсе не значит, что овальная форма является доминантом в бентосе всех районов Арала. При анализе количественного распределения форм *Syndosmya* в 1978 г. по отдельным станциям выявлено, что на специфических биотопах все формы моллюсков этого вида развиваются в больших количествах. Так, при общей средней численности *Syndosmya* в июле 1978 г. 952 экз./м² и биомассе 118.2 г/м² треугольная форма *Syndosmya* на станции 63 имела численность 1230 экз./м² и биомассу 215.4 г/м², овальная форма *Syndosmya* на станции 10 – 1780 экз./м² и 267.3 г/м², на станции 92 – 1450 экз./м² и 201.6 г/м², удлинённо-овальная форма *Syndosmya* – на станции 1 – 3820 экз./м² и 411 г/м², на станции 14а – 3080 экз./м² и 355.5 г/м². При этом удлинённо-овальная форма, имеющая меньший по площади ареал, чем овальная форма, достигала на отдельных станциях самой большой численности и биомассы среди всех форм, превышая средние более чем в три раза.

Изменение характера грунтов Аральского моря, вследствие седиментации солей, к 1989 г. отрицательно сказалось на распределении удлинённо-овальной формы *Syndosmya*. Произошло резкое сокращение ее ареала, численности и биомассы. Ни на одной из станций не была отмечена биомасса более 40 г/м². В 1994 г. удлинённо-овальная форма в сборах по стандартной сетке станций не обнаружена.

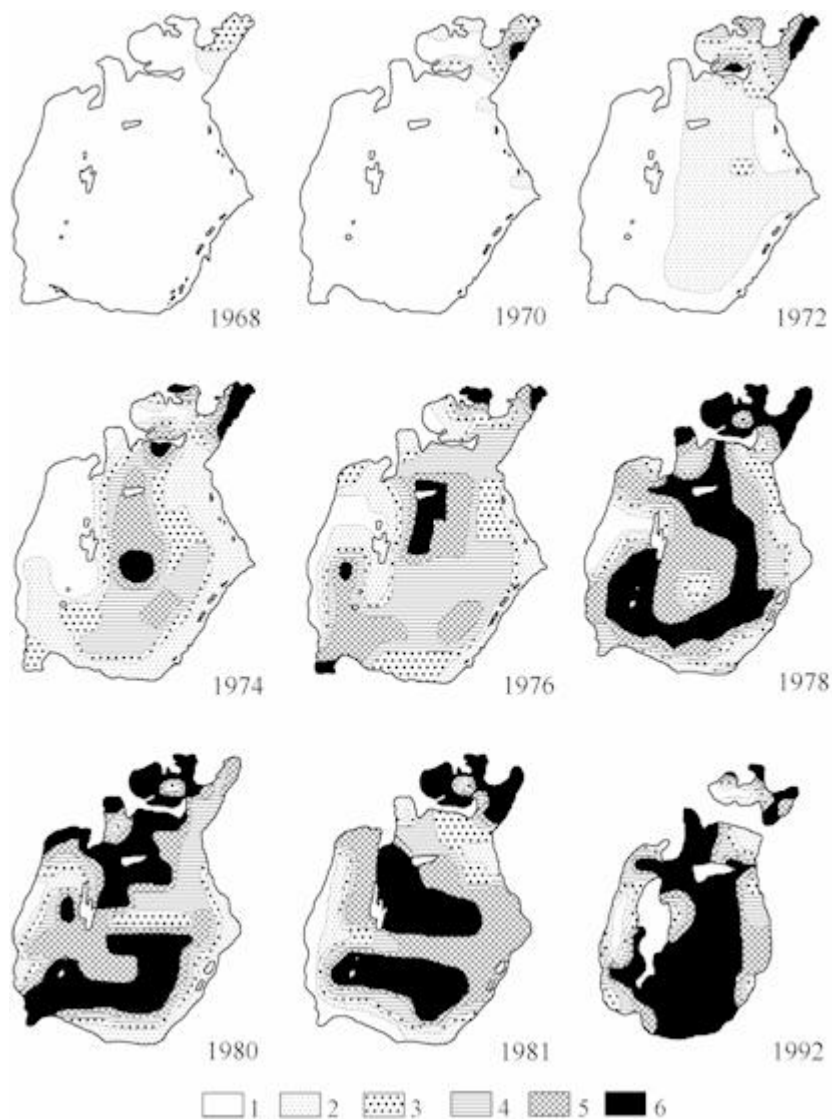


Рис. 7.3. Распределение биомассы *Syndosmya* в Аральском море летом (по: Андреев, Андреева, 1997а). 1 — отсутствует, 2 — 0.1–20.0, 3 — 20.1–40.0, 4 — 40.1–80.0, 5 — 80.1–120.0, 6 — более 120 г/м².

Для треугольной формы *Syndosmya* также к 1989 г. отмечено сокращение ареала, но по-прежнему ее максимальная биомасса приурочена к крупнозернистым песчаным и илисто-ракушечным грунтам, такая же ситуация сохранилась и в 1994 г.

Падение уровня моря позволило овальной форме *Syndosmya* освоить и часть бывших глубоководных районов, которые в 1970-х годах были непригодны для обитания моллюсков из-за специфики гидрологического режима. В то же время на некоторых станциях в северо-восточной части моря этот моллюск не был обнаружен, что, вероятно, обусловлено наличием на дне солевой корки, сцементировавшей грунта в ряде районов моря в 1989 г. В целом, распределение биомассы овальной формы *Syndosmya* в 1989 г. близко к таковому в 1978 г., также наиболее благоприятны для поселений центральные районы Большого моря, в Малом море максимальная биомасса отмечена в заливе Бутакова и на станциях, расположенных ближе к зоне влияния Сырдарьи. В 1994 г. свободными от поселений овальной формы были приустьевой Сыр-дарьинский район, а также и район глубоководной впадины, где, по данным Н.И. Андреева (1999), развивались заморные явления. Максимальная биомасса зарегистрирована в заливах и прилегающих к ним районах.

7.1.3. Изменчивость раковин *Syndosmya*

7.1.3.1. Изменчивость контуров

Акклиматизированный в Аральском море вид *Syndosmya segmentum* уже в первые годы своего обитания обнаруживает значительный полиморфизм по форме створок раковин. В наиболее ранних выборках 1970 г. отмечены моллюски, близкие по форме раковин к удлинненно-овальной форме, треугольной форме и овальной форме. Форма раковин овальной формы наиболее разнообразна, но все раковины близки к эталонным второй половины 1970-х годов. Створки раковин удлинненно-овальной формы и треугольной формы имеют переходный характер от створок овальной формы к эталонным формам второй половины 1970-х годов. В последующие годы, вероятно, отбирались моллюски, специализированные к обитанию на определенных грунтах. С 1976 г. (материалы 1971–1975 гг. на этот признак не анализировались) в Аральском море регистрируется обитание резко отличающихся по контурам створок групп моллюсков, две из которых прослеживаются до конца исследований.

Внутри каждой группы контуров обнаруживается полиморфизм (рис. 7.4–7.6), обусловленный генетической неоднородностью популяции и отчасти биотопической изменчивостью при совместном обитании разных форм. Удлинненно-овальная форма, зарегистрированная в сборах 1970, 1976–1982 и 1989–1990 гг., наибольшую изменчивость контуров створок, в том числе и уродливых, обнаруживала в сборах 1978–1980 гг. после перехода экосистемы моря барьера критической солености.

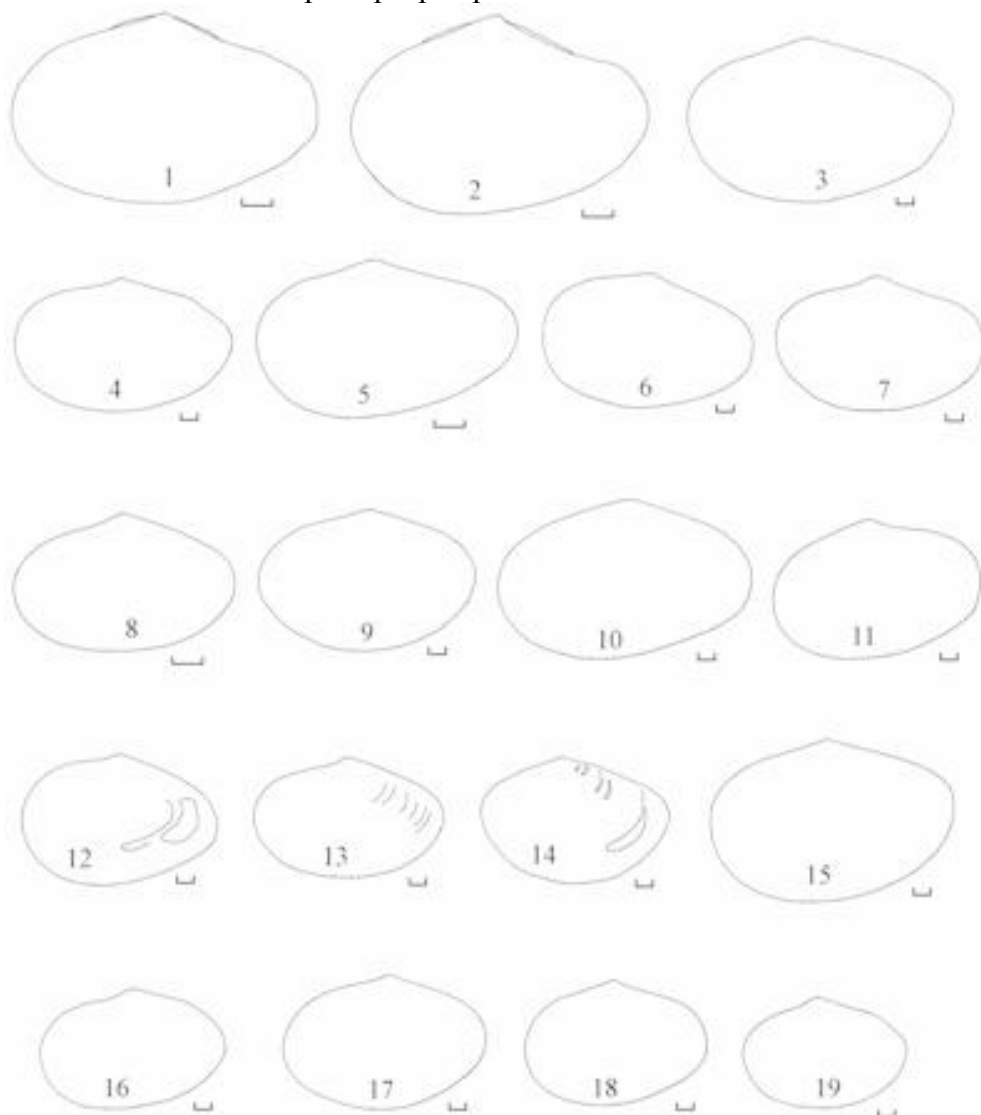


Рис. 7.4. Изменчивость контуров удлиненно-овальной формы *Syndosmya* Аральского моря (по: Андреева, Андреев, 2001а). 1–2 — 1970 г., 3–14 — 1977–1980 гг., 15–19 — 1989–1990 гг. Масштаб 1 мм.

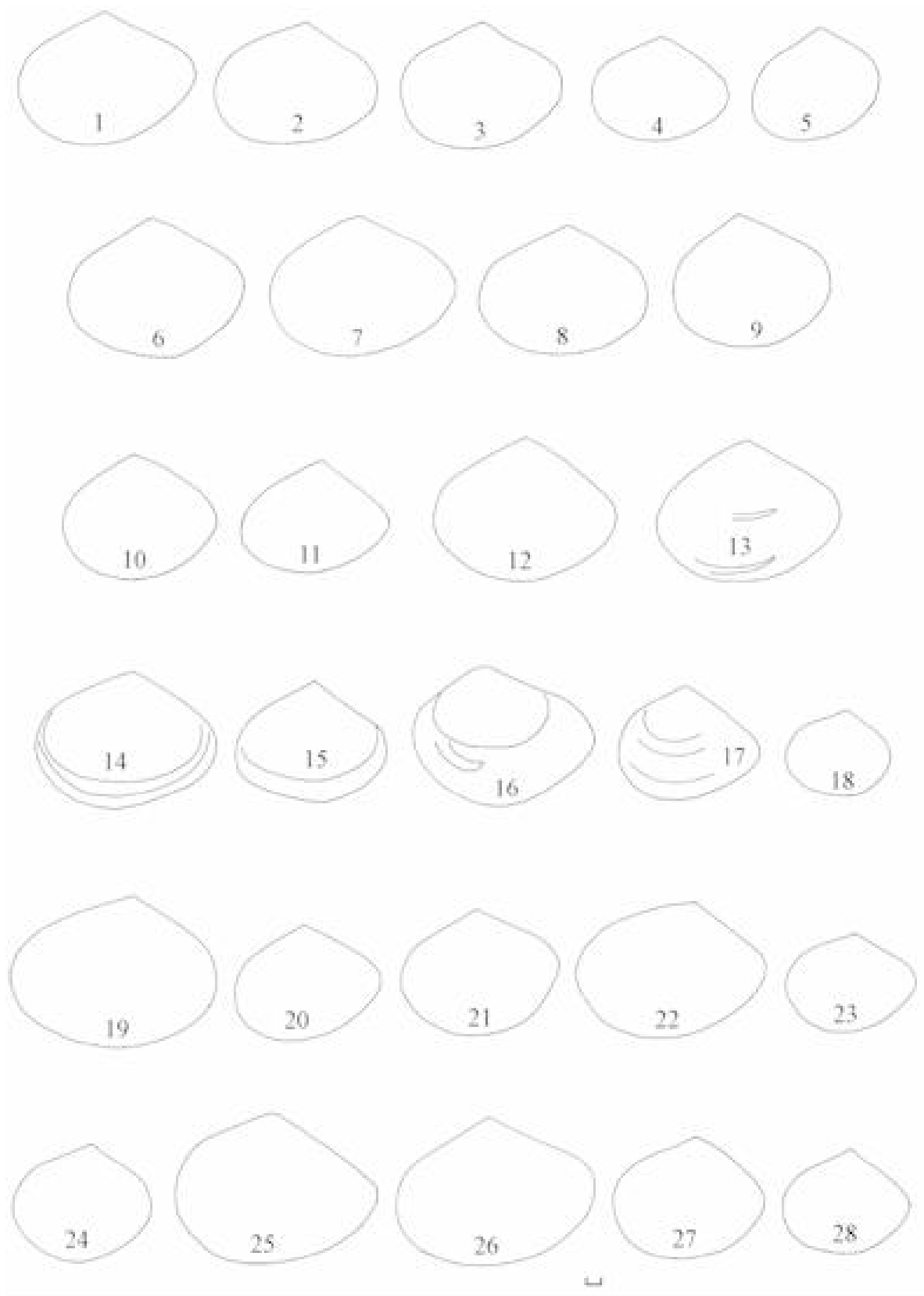


Рис. 7.5. Изменчивость контуров треугольной формы *Syndosmya* Аральского моря (по: Андреева, Андреев, 2001а). 1–5 — 1970 г., 6–19 — 1977–1980 гг., 20–28 — 1989–1994 гг. Масштаб 1 мм.

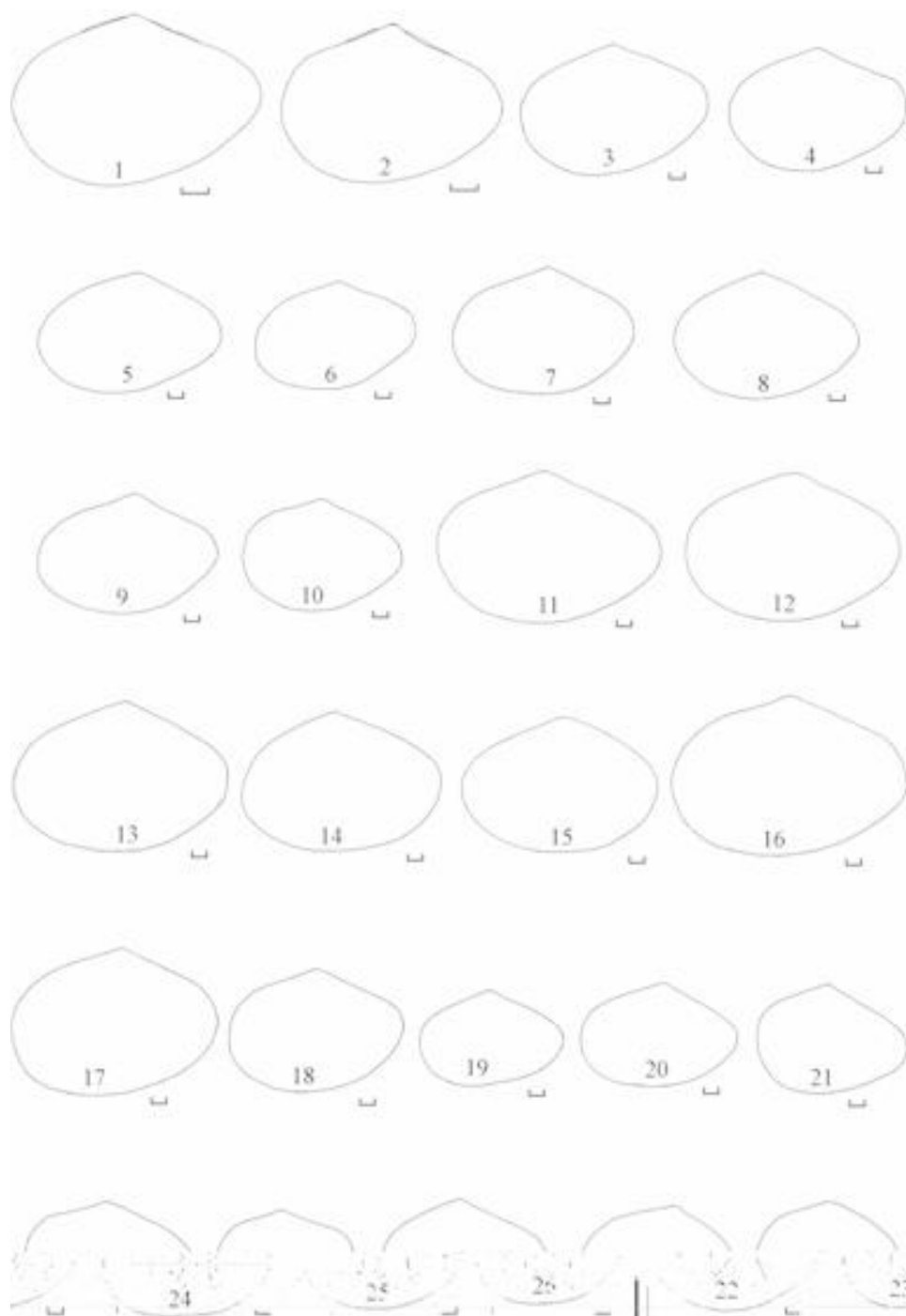


Рис. 7.6. Изменчивость контуров овальной формы *Syndosmya* Аральского моря (по: Андреева, Андреев, 2001а). 1–6 — 1970 г., 7–16 — 1977–1980 гг., 17–26 — 1989–1994 гг. Масштаб 1 мм.

У наиболее консервативной по внешнему облику треугольной формы (в сборах отмечается ежегодно) в этот период также отмечались резко уродливые створки. Большой процент уродливых створок характерен для начала 1990-х годов, когда соленость воды в ряде районов приближалась к барьерной (24–28 ‰) или же к верхней границе толерантного для *Syndosmya* диапазона.

Овальная форма, ежегодно отмечаемая в сборах, обнаруживала наименьшую изменчивость контуров створок вплоть до начала 1990-х годов. Только после выпадения в конце 1980-х годов солей в осадок и образования на дне плотной корки регистрируется большая вариабельность контуров и массовые микроскопические внешние дефекты раковин.

Итак, *Syndosmya* Аральского моря полиморфны по контурам створок раковин. Со второй половины 1970-х годов стабильно регистрируются в пробах бентоса моллюски удлиненно-овальной формы, треугольной формы и овальной формы, обитание которых приурочено к определенному типу грунта. Невооруженным глазом различия по контуру створок видны уже у особей длиной 3 мм. Моллюски внутри форм обнаруживали биотопическую изменчивость, еще более усиливавшуюся при их совместном обитании.

7.1.3.2. Изменчивость замкового аппарата

Строение замка *Syndosmya*, акклиматизированного в Аральском море, очень изменчиво во все годы наблюдений в целом и для отдельных форм. Варьируют набор, конфигурация и размеры зубов. В качестве дополнительных элементов на замочной площадке могут присутствовать различные кораллово-жемчужные образования. Четко выраженных различий в строении зубов у разных форм нет, можно лишь отметить коррелятивную зависимость общего плана строения замка от формы раковины. У удлиненно-овальной формы кардинальные зубы тонкие, маленькие, пластинчатые, латеральные зубы – тонкие, длинные. У овальной формы кардинальные и латеральные зубы хорошо развиты, не слабые. У треугольной формы кардинальные и латеральные зубы более мощные и укороченные, особенно в конце 1980-х – начале 1990-х годов, по сравнению с другими формами. Только форма замочной площадки является стабильной. У удлиненно-овальной формы замочная площадка очень пологая со слабыми изгибами перед и после ямки внутреннего лигамента, вдающейся внутрь раковины. У овальной формы замочная площадка довольно изогнута, а у треугольной формы в этой же области имеются крутые изгибы.

Ярко выраженной закономерности в изменчивости замка во временном аспекте практически нет. Так, для моллюсков удлиненно-овальной формы в 1970 г. характерно два основных набора зубов: с тонкими длинными латеральными на левой створке и без латеральных зубов на правой створке. Число латеральных зубов на правой створке – от двух до четырех, при этом форма их и размеры варьируют в широких пределах. Кардинальные зубы обеих створок, за исключением ряда экземпляров со станции 4 1970 г., маленькие, тонкие, пластинчатые. Эти два набора зубов прослеживаются у моллюсков всех выборок и в последующие годы (рис. 7.7).

В условиях критической солености появляются коралловые образования, форма и размеры кардинальных зубов значительно изменяются вплоть до полной редукции обоих кардинальных правой створки (рис. 7.7 12–13). Число, размеры и конфигурация латеральных зубов в этих условиях очень изменчивы.

При дальнейшем повышении солености наблюдается уменьшение размеров латеральных зубов на обеих створках.

У треугольной формы происходит формирование замочной площадки с характерными крутыми изгибами, которые остаются стабильным систематическим признаком для всего периода исследований. В выборках 1970 г. зарегистрированы, как и для моллюсков удлиненно-овальной формы, замочные площадки с двумя наборами зубов: с латеральными зубами на левой створке и без них (рис. 7.8). В последующем, в выборках вместо латеральных на левой створке могли присутствовать их рудименты; в выборках 1994 г. рудименты латеральных зубов на левой створке имелись лишь у единичных экземпляров, лишь на станции 15 — у половины моллюсков. Во второй половине 1970-х годов конфигурация, размеры и даже число зубов на створках значительно варьируют как у типичных, так и у уродливых экземпляров. В 1989–1990 гг. наблюдалось укорачивание основных латеральных зубов правой створки, редукция латеральных зубов на левой створке и дополнительных латеральных на правой. В выборках 1994 г. моллюски треугольной формы не имели латеральных на левой створке и дополнительных латеральных на правой, все зубы более мощные и развиты сильнее, чем у других форм (рис. 7.8 16).

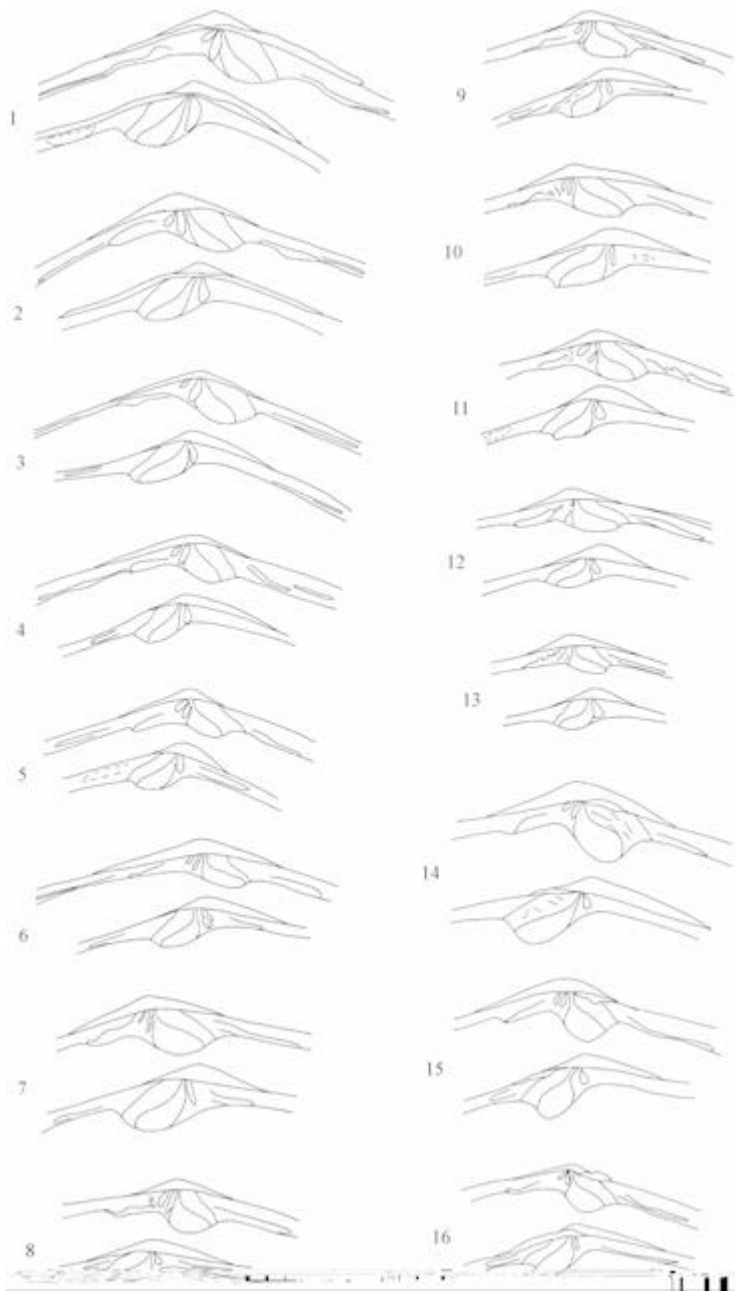


Рис. 7.7. Изменчивость замка удлиненно-овальной формы *Syndosmya* Аральского моря (по: Андреева, Андреев, 2001а). 1–4 — 1970 г., 5–13 — 1977–1980 гг., 14–16 — 1989–1990 гг. Вверху правая створка, под ней левая. Масштаб 1 мм.

Для моллюсков удлиненно-овальной формы в выборке 1970 г. также отмечены замочные площадки с двумя основными наборами зубов, различающиеся наличием или отсутствием латеральных на левой створке, прослеживающиеся в течение всего периода исследований. Форма и размеры небольших, пластинчатых кардинальных зубов на обеих створках были относительно стабильны в течении всего времени наблюдений, за исключением выборки из залива Бутакова 1990 г., где моллюски обитали на жидком иле при максимальной зарегистрированной солености. Набор, размеры и конфигурация латеральных зубов обеих створок варьировали в широких пределах (рис. 7.9). В выборках 1990-х годов латеральные зубы правой створки короче и мощнее, чем в выборках предыдущих лет. Латеральные зубы левой створки в 1990-е годы у основной массы моллюсков редуцированы до небольшого бугорка в задней части замочной площадки.

В целом, замки всех *Syndosmya* очень изменчивы во все годы наблюдений. Проявления коралловости зарегистрированы в выборках 1970, 1980 и 1990 гг. и являются, вероятно,

следствием влияния неблагоприятной солености. В 1970 г. это, скорее всего, реакция на вселение в водоем с водой, резко отличной от азовской; в 1980 г. – реакция на критическую соленость 12–14 ‰; 1990 г. – на барьерную соленость 24–28 ‰. Замки аральских *Syndosmya* значительно отличаются от типового описания для *Syndosmya segmentum* из Азовского и Черного морей (Скарлато, Старобогатов, 1972) и сходны по наличию заднего латерального зуба на левой створке и некоторым другим признакам, с замком других видов *Syndosmya* из Черного моря, обитающих на иных глубинах и, частично, грунтах, чем *S. segmentum* из того же водоема. Постоянное присутствие в выборках ряда лет у части аральских особей двух хорошо развитых латеральных зубов на левой створке и дополнительного латерального на правой выходит за пределы изменчивости замка рода *Syndosmya*.

Строение замка аральских *Syndosmya*, ввиду его колоссальной изменчивости, за исключением степени изогнутости замочной площадки, не может служить систематическим признаком.

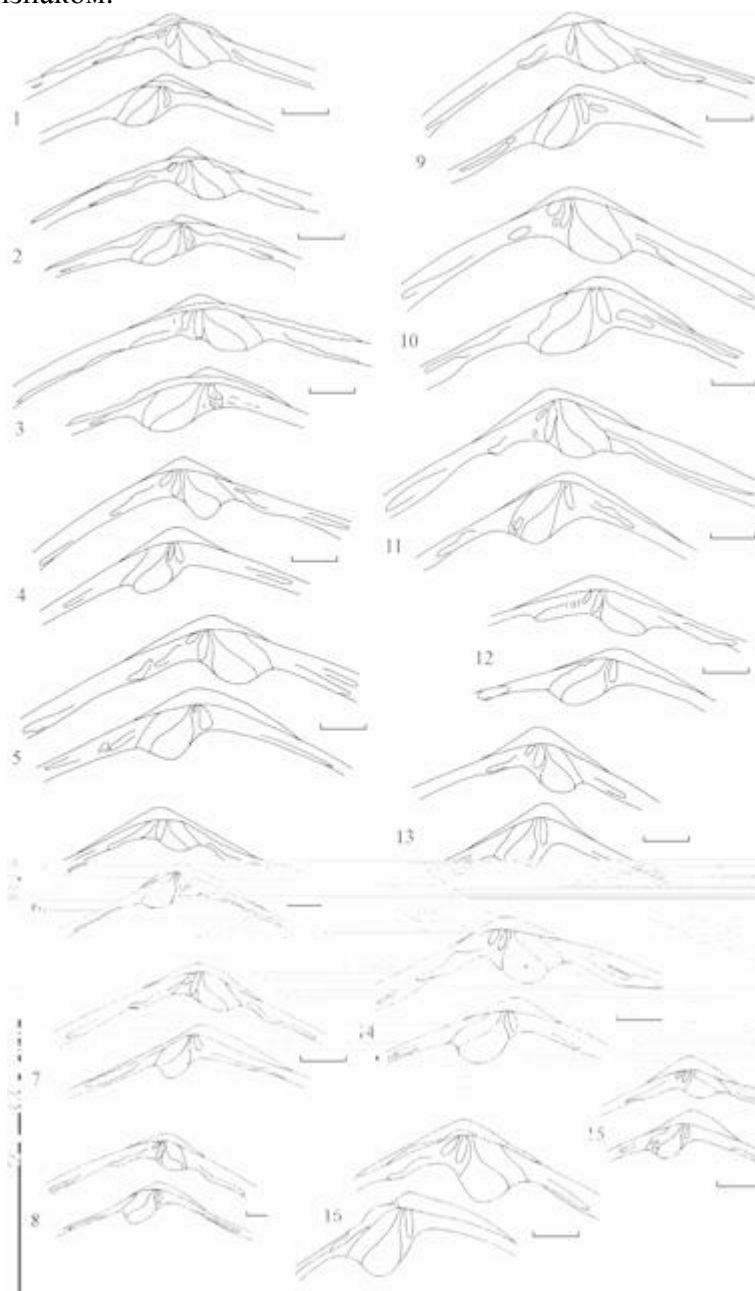
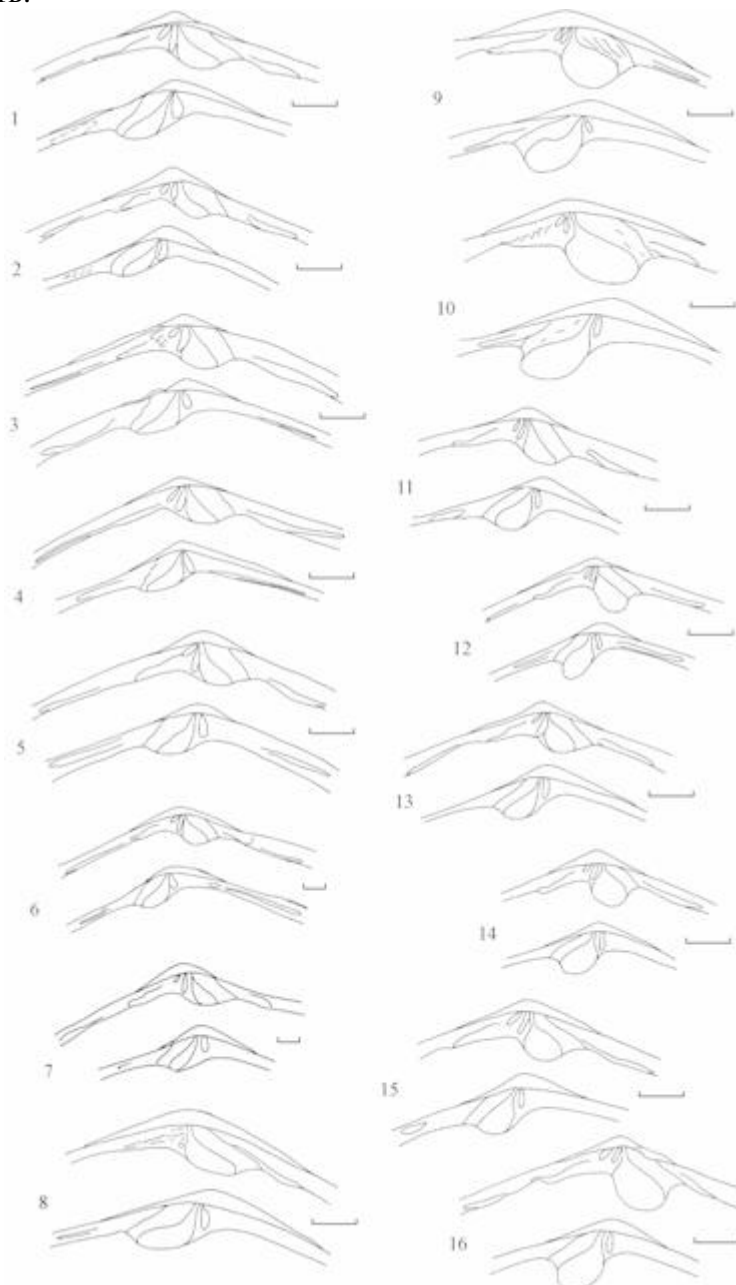


Рис. 7.8. Изменчивость замка треугольной формы *Syndosmya* Аральского моря (по: Андреева, Андреев, 2001а). 1–3 — 1970 г., 4–11 — 1977–1980 гг., 12–16 — 1989–1994 гг. Вверху правая створка, под ней левая. Масштаб 1 мм.

7.1.3.3. Изменчивость лигамента

Форма и размеры лигамента *Syndosmya*, акклиматизированной в Аральском море, существенно варьируют. Наблюдается определенная тенденция изменений лигамента в зависимости от периода исследований и формы моллюска (рис. 7.10–7.12).

Наиболее сложными по строению являются лигаменты моллюсков со станции 4 сборов 1970 г., отнесенные к форме, промежуточной между овальной и треугольной. Лигаменты этих моллюсков имеют высокие, сильно развитые, членистые хвостообразные придатки и передние лигаменты. Лигаменты остальных форм в сборах 1970 г. имеют менее сложное строение, но изменчивость их очень велика. Наблюдаются лигаменты с различной членистостью основной части наружного лигамента и различным развитием хвостообразного придатка. Передний лигамент варьирует по своей форме и размерам, примерно у половины моллюсков его может не быть.



–Рис. 7.9. Изменчивость замка овальной формы *Syndosmya* Аральского моря (по: Андреева, Андреев, 2001а).

1–4 — 1970 г., 5–10 — 1977–1980 гг., 11–16 — 1989–1994 гг. Вверху правая створка, под ней левая. Масштаб 1 мм.

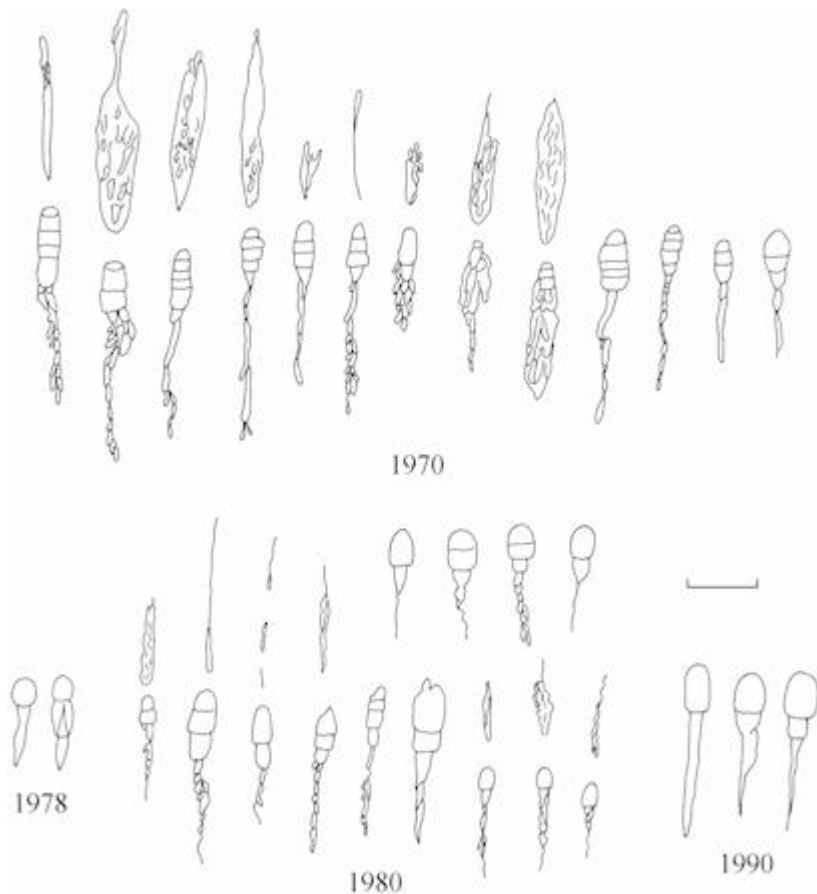


Рис. 7.10. Изменчивость лигамента удлинненно-овальной формы *Syndosmya* Аральского моря (по: Андреева, Андреев, 2001а).

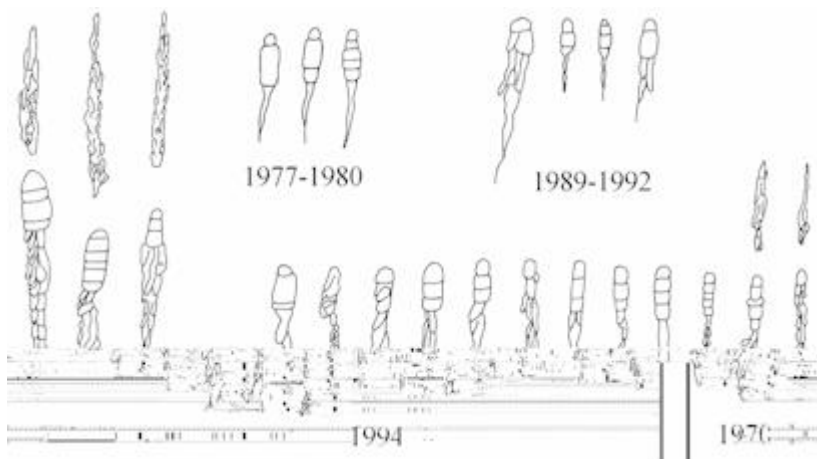


Рис. 7.11. Изменчивость лигамента треугольной формы *Syndosmya* Аральского моря (по: Андреева, Андреев, 2001а).

Для второй половины 1970-х годов, в основном, характерны достаточно стабильные и вполне морфологически определенные лигаменты для всех трех форм моллюсков. Для моллюсков удлинненно-овальной формы характерны одно- и двухсегментные лигаменты с массивным, чаще всего, нечленистым хвостобразным придатком. Первый членик лигамента обычно овальной формы, превышающий по ширине остальные. Для моллюсков треугольной формы характерны небольшие, узкие двух- и трехсегментные лигаменты с маленьким первым сегментом. Моллюски овальной формы имеют одно- и двухсегментные, удлинненно-овальные лигаменты с одинаковыми по ширине сегментами.

В 1980 г. вновь наблюдалась повышенная изменчивость лигамента у удлинненно-овальной и овальной форм. В 1990–1992 гг. увеличивается изменчивость лигаментов, при сохранении у большинства моллюсков внешнего облика лигамента соответствующей формы. В 1994 г. зарегистрировано резкое повышение изменчивости лигаментов у сохранившихся форм за счет увеличения членистости и разрастания хвостобразного придатка. Наибольшие вариации отмечены для треугольной формы; так, у моллюсков со станции 17 (у входа в залив Бутакова, подвергшегося наибольшему осолонению) вновь отмечено появление передних лигаментов.

Таким образом, в 1970–1994 гг. форма и размеры лигамента *Syndosmya*, акклиматизированных в Аральском море, имели пики повышенной изменчивости в первые годы после вселения, в 1980 г. и в последний год наблюдений.

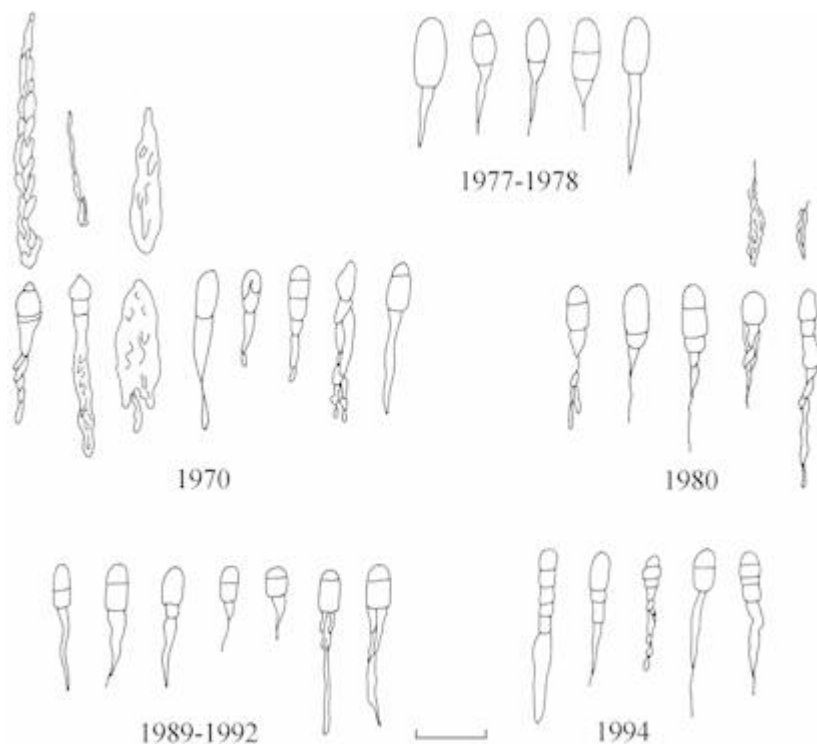


Рис. 7.12. Изменчивость лигамента овальной формы *Syndosmya* Аральского моря (по: Андреева, Андреев, 2001а).

7.1.4. Изменчивость внутренней поверхности створки

7.1.4.1. Изменчивость скульптуры внутренней поверхности створки

В период исследований внутренняя поверхность створки аральских *Syndosmya* ниже замочной площадки имела различное строение. Она могла быть гладкой и фарфоровидной с перламутровым отливом, с более или менее четко выделяющейся мантийной линией и отпечатками мускулов-замыкателей. Очень часто в примакушечной части створки выше примакушечного угла мантийной линии и вокруг, а иногда и на отпечатках замыкателей развивались образования в виде жемчужно-коралловых выступов, наплывов, кратеров, подобные образованиям на замочных площадках *Cerastoderma* (рис. 7.13). Особенно интересно образование гребня в виде ножевидного, длинного выроста, располагающегося от примакушечного угла мантийной линии до отпечатка переднего мускула-замыкателя. Интенсивность его развития может быть различной вплоть до рудимента в виде следовой линии. Утолщение створки в этой зоне может резко уменьшаться, образуя вместо гребня как бы ступеньку. Вырост или ступенька располагаются вдоль линии соприкосновения проекции на сторону нижнего края пищеварительной железы (печени) и границы прикрепления полужабр и ротовых лопастей. Жемчужно-коралловые образования служат, вероятно, для упрочнения раковины. Гребень или ступенька, а в 1994 г. и дополнительная мантийная линия, могут быть

проявлениями дополнительного развития мускулатуры прикрепления полужабр и ротовых лопастей. Причем, на правой створке утолщения и гребень всегда развиты сильнее, чем на левой. Во времени и у моллюсков, принадлежащих к различным формам, эти образования развиты различным образом.

Подобные, очень слабо развитые единичные образования у нескольких моллюсков переходных к удлинненно-овальной форме, были отмечены только в 1970 г. при заглубленном состоянии отпечатков замыкателей. В последующие годы тонкие створки удлинненно-овальной формы изнутри были гладкие со слабыми отпечатками замыкателей.

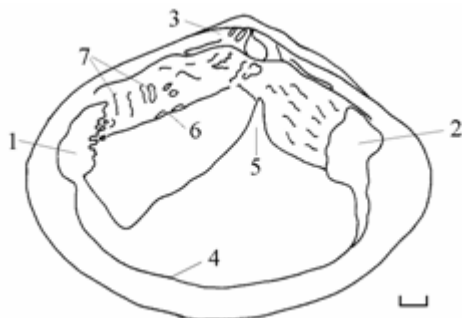


Рис. 7.13. Внутренняя поверхность створки *Syndosmya* Аральского моря. 1 – отпечаток переднего мускула-замыкателя, 2 – отпечаток заднего мускула-замыкателя, 3 – замочная площадка, 4 – мантийная линия, 5 – примакушечный угол мантийной линии, 6 – гребень, 7 – кораллово-жемчужные образования. Масштаб 1 мм.

У моллюсков овальной формы в 1970 г. утолщения были развиты слабо либо в виде единичных выступов. Гребень был развит только у 30 % выборки в виде невысокой линии, разделяющей область проекции на сторону пищеварительной железы и область проекции полужабр и ротовых лопастей. Отпечатки замыкателей были заглублены и окружены небольшим валиком с кораллово-жемчужными образованиями. В 1977–1980 гг. у моллюсков этой формы примакушечная часть створки была утолщена в различной степени. У четверти выборки 1977–1978 гг. имелся гребень в виде острого выступа или ступеньки. В 1980 г. среди моллюсков с утолщением раковины в примакушечной части преобладают особи без четко выраженного гребня. В 1990–1992 гг. в Большом море у 60 % моллюсков, обитающих на типичных для формы серых мягких илах, подобных утолщений и развития гребня не прослеживалось. У моллюсков, обитавших вдоль восточного побережья на более плотных грунтах и при более высокой солености, в примакушечной части створок имелось утолщение, но без развития гребня. У всех моллюсков, независимо от места обитания, отмечено углубление отпечатков замыкателей и развитие в той или иной степени кораллово-жемчужных образований на границах отпечатков. В 1994 г. в Малом море только 25–30 % особей в выборках этой формы имели створки без утолщения. У большинства особей гребень не прослеживался, у единиц – в виде ступеньки. Отпечатки замыкателей у 30–50 % моллюсков в выборках были углублены и окружены коралловыми образованиями.

У моллюсков треугольной формы утолщения створок были развиты сильнее, чем у моллюсков других форм в течение всего периода наблюдений. В пробах 1970 г., когда они имели раковины с контуром, промежуточным между эталонными экземплярами треугольной и овальной форм второй половины 1970-х годов, утолщения в примакушечной части раковины были развиты в такой же степени, как и у моллюсков овальной формы из этой же выборки. В 1977–1980 гг. у всех моллюсков треугольной формы во всех выборках створки раковин были довольно толстыми с очень сильно развитым утолщением в примакушечной части, причем, не менее 90 % выборки имели гребень в виде острого выступа или сильно развитой ступеньки. Створки раковин этой формы по толщине сравнимы со створками одноразмерных сердцевидок, обитавших на этих же станциях. У всех особей отпечатки замыкателей заглублены и окружены сильно выраженными коралловыми выростами. В 1989–1992 гг. створки раковин становятся более тонкими и хрупкими, утолщения в примакушечной части развиты в виде слабых или

единично расположенных наплывов. Примерно половина выборки имела гребень в виде ступеньки или следового отпечатка разной степени выраженности. Отпечатки замыкателей у всех моллюсков заглублены и окружены коралловыми наростами. В выборках 1994 г. из Малого моря сильно утолщенные створки имеют от 5 до 70 % моллюсков. Гребень, в основном, развит в виде следового отпечатка. Отпечатки замыкателей несколько заглублены и окружены коралловым выростами.

Итак, из анализа имеющихся в нашем распоряжении материалов следует, что утолщения створок в примакушечной области у моллюсков треугольной и овальной форм Аральского моря были наиболее развиты во второй половине 1970-х годов, в период, когда крупнозернистые пески занимали еще довольно обширные участки дна моря, а серые илы на многих станциях имели значительную примесь ракуши. Обнажение песчаных, песчано-илистых и илисто-ракушечных грунтов мелководных районов моря, изменение химического состава воды приводит к ослаблению толщины створок в 1989–1992 гг., в том числе и в примакушечной области. Вполне вероятно, что утолщение створок в примакушечной части обусловлено механическим составом грунтов, на которых обитали моллюски. Так, моллюски удлиненно-овальной формы, приспособленной к обитанию на тонкодисперсных жидких черных и темно-серых илах, в наших сборах 1976–1990 гг. подобного утолщения не имели. Максимально же развиты утолщения в этой области у моллюсков треугольной формы, обитавших на крупнозернистых (оолитовых) песках станции 63 и в прибрежье острова Лазарева.

7.1.4.2. Изменчивость мантийной линии и отпечатков мускулов-замыкателей

Для *Syndosmya* Аральского моря в сборах 1970–1994 гг. прослеживается изменение очертаний мантийной линии в зависимости от формы моллюска и периода исследований (рис. 7.14–7.16), а отпечатков мускулов-замыкателей – в зависимости от периода исследований (рис. 7.17–7.19). Так, для 1970 г., когда еще не наблюдалось достаточно четкого разграничения *Syndosmya* на формы, очертания мантийной линии и отпечатков замыкателей сильно варьируют. Отпечатки чаще всего одинаковы на обеих створках, хотя встречаются особи с различными размерами и контурами отпечатков на левой и правой створках. Наблюдаются увеличение извилистости границ отпечатка и изменение его формы за счет, вероятно, развития дополнительных мускульных тяжей. Это явление более характерно для переднего замыкателя моллюсков овальной формы и части особей со станции 16, более сходных с удлиненно-овальной формой. В целом, отпечатки замыкателей моллюсков станции 4 имеют более ровные границы, чем у моллюсков станции 16, за исключением особей, тяготеющих по внешнему облику к треугольной форме.

Рис. 7.14. Изменчивость контура мантийной линии удлиненно-овальной формы *Syndosmya* Аральского моря (по: Андреева, Андреев, 2001а). 1 — 1970 г., 2 — 1977 г., 3–5 — 1980 г., 6 — 1989 г. Масштаб 1 мм.

Для второй половины 1970-х годов характерны слабая изменчивость контуров мантийной линии и их специфика для каждой формы. Достаточно четко выделяется контур мантийной линии треугольной формы, имеющей острый угол в примакушечной части створки, вершина которого располагается выше верхней границы переднего замыкателя или в более редких случаях на ее уровне.

Контур мантийной линии моллюсков удлиненно-овальной и овальной форм более сходны между собой и различаются положением угла в примакушечной части и его размерами. У удлиненно-овальной формы угол тупой и расположен он не выше середины отпечатка переднего замыкателя, в то время как у овальной формы угол прямой и расположен обычно выше середины, но ниже верхней границы отпечатка переднего замыкателя и только в редких случаях на уровне верхней границы отпечатка.

Рис. 7.15. Изменчивость контура мантийной линии треугольной формы *Syndosmya* Аральского моря (по: Андреева, Андреев, 2001а). 1–2 — 1970 г., 3 — 1978 г., 4 — 1980 г., 5 — 1992 г., 6–8 — 1994 г. Масштаб 1 мм.

Рис. 7.16. Изменчивость контура мантийной линии овальной формы *Syndosmya* Аральского моря (по: Андреева, Андреев, 2001а). 1 – 1970 г., 2 – 1978 г., 3 – 1980 г., 4 – 1981 г., 5 – 1990 г., 6 – 1992 г., 7 – 1994 г. Масштаб 1 мм.

Отпечатки мускулов-замыкателей у моллюсков всех форм в этот период имеют чрезвычайно изменчивые и извилистые контуры, вероятно, из-за развития дополнительных мышечных пучков. Границы отпечатков глубоко вдавлены во внутреннюю поверхность створки и часто окружены кораллово-жемчужными образованиями. Подобные образования имеются и внутри отпечатка.

В начале 1980-х годов контуры мантийной линии, в целом, сохраняют специфические особенности форм, но появляются дополнительные изгибы на восходящей и нисходящей ветвях, образующих примакушечный угол. Мускульные отпечатки с извилистыми границами значительно варьируют по размерам и форме и не имеют систематического значения.

Для 1989–1994 гг., в целом, сохраняется специфичность контура мантийной линии для удлинённо-овальной формы и овальной формы, но наблюдаются вариации размеров угла и изгибов ветвей мантийной линии, образующих его. Для треугольной формы в этот период времени типичный контур мантийной линии отмечается довольно редко, обычно наряду со слабо прослеживаемой истинной мантийной линией в передней части створки появляется четкий отпечаток, простирающийся по границе нижнего края пищеварительной железы. След истинной мантийной линии может исчезать совсем. Дополнительная мантийная линия в редких случаях может формировать второй угол в примакушечной части створки или прослеживаться повторной мантийной линией с еще одним примакушечным углом (см. рис. 7.15 6-8).

Рис. 7.17. Изменчивость отпечатка мускулов-замыкателей удлинённо-овальной формы *Syndosmya* Аральского моря (по: Андреева, Андреев, 2001а). 1 — 1970 г., 2–4 — 1977–1980 гг., 5–6 — 1989 г. Закрашено – коралловые образования. Масштаб 1 мм.

Границы отпечатков замыкателей у моллюсков удлинённо-овальной формы и овальной формы в сборах 1989–1990 гг. еще крайне извилисты, у моллюсков треугольной формы происходит стабилизация границ. В 1992 г. стабилизация границ отпечатков характерна для всех моллюсков из Большого моря. В 1994 г. сглаживаются контуры отпечатков замыкателей и для моллюсков из Малого моря, хотя в более осолоненных районах (станции 15 и 16) процесс округления контуров отпечатков более замедлен.

Рис. 7.18. Изменчивость отпечатка мускулов-замыкателей треугольной формы *Syndosmya* Аральского моря (по: Андреева, Андреев, 2001а). 1 — 1970 г., 2 – 7 — 1977–1981 гг., 8–14 — 1989–1994 гг. Закрашено – коралловые образования. Масштаб 1 мм.

Рис. 7.19. Изменчивость отпечатка мускулов-замыкателей овальной формы *Syndosmya* Аральского моря (по: Андреева, Андреев, 2001а). 1 – 2 — 1970 г., 3 – 5 — 1977–1981 гг., 6–10 — 1989–1994 гг. Масштаб 1 мм.

Итак, в 1970-1994 гг. наблюдалось два периода изменчивости мантийной линии, совпадающих с пиками повышения изменчивости наружного лигамента: в первые годы акклиматизации моллюска и в начале 1990-х годов. И в том, и в другом случае наиболее вариабельны эти признаки у моллюсков, принадлежащих к треугольной форме. Максимальная же изменчивость границ контуров мускулов-замыкателей наблюдалась во второй половине 1970–1980-х годов, в период относительной стабильности и формоспецифичности мантийной линии и лигамента.

7.1.5. Размерный состав и морфометрические индексы

В дночерпательных пробах *Syndosmya* из Аральского моря за 1970–1994 гг. отмечены моллюски от 1.0 до 20.2 мм длиной. Максимальная длина моллюсков в 1970 г. была 14.6 мм, в 1977–1978 гг. — 20.2, в 1980 г. — 16.5, 1989 г. — 16.4, в 1994 г. — 14.8. Наибольшую длину имели моллюски овальной формы, наименьшую – треугольной формы (табл. 7.3).

Морфометрические индексы раковин *Syndosmya* довольно изменчивы (табл. 7.4). Наблюдаются различия среди форм *Syndosmya* по отношению высоты раковины к ее длине и выпуклости раковины к ее длине (табл. 7.5–7.7). Так, за весь период наблюдений за *Syndosmya* Аральского моря для удлинненно-овальной формы средние значения этих индексов колебались в пределах 0.70–0.74 и 0.32–0.35, для треугольной формы – 0.78–0.84 и 0.35–0.41, для овальной – 0.75–0.77 и 0.34–0.35 соответственно. В конце 1970-х годов наблюдались наиболее резкие различия форм *Syndosmya* по отношению высоты раковины к ее длине. Так, для удлинненно-овальной формы в 1977 и 1980 гг. – наблюдалось минимальное значение этого индекса, а для треугольной формы – максимальное значение этого индекса за весь период наблюдений. Для овальной формы отношение высоты раковины к ее длине довольно стабильно во времени.

Итак, наиболее четкие различия по морфометрическим индексам среди форм *Syndosmya* характерны для 1977–1978 гг. – времени завершения относительно стабильного периода существования Аральского моря, когда колебания его уровня и солености еще были в пределах вековых.

Таблица 7.3 Промеры раковин *Syndosmya* Аральского моря (в числителе – минимальное и максимальное значение признака, в знаменателе – среднее значение), мм (по: Андреева, Андреев, 2001а)

Год	Длина раковины	Высота раковины	Выпуклость раковины	n
Удлинненно-овальная форма				
1970	9.6–14.6 11.9±0.5	7.0–10.2 8.6±0.4	3.1–4.9 4.0±1.2	28
1977	8.5–14.3 12.4±0.4	5.8–10.4 8.8±0.3	2.3–5.3 4.3±0.2	33
1980	7.8–16.5 12.6±0.8	5.1–11.3 8.9±0.6	2.3–5.7 4.2±0.3	24
1989	5.6–12.6 8.7±0.6	4.2–9.1 6.4±0.5	1.8–4.1 2.8±0.2	30
Треугольная форма				
1970	6.2–13.0 10.5±0.8	4.8–10.6 8.1±0.7	2.1–4.9 3.8±0.4	15
1977– 1978	7.7–13.3 10.7±0.2	6.7–10.7 8.9±0.2	3.0–5.8 4.4±0.1	92
1980	6.2–10.4 8.5±0.7	5.2–8.5 7.1±0.5	2.7–4.3 3.3±0.3	14
1989	6.2–12.6 9.6±0.3	5.0–10.4 7.6±0.2	2.1–4.8 3.4±0.1	73
1994	8.6–14.8 11.5±0.46	6.3–11.8 9.0±0.3	2.9–5.8 4.4±0.2	50
Овальная форма				
1970	6.3–13.3 10.8±0.7	4.5–10.0 8.1±0.6	2.1–4.8 3.7±0.3	30
1977– 1978	9.3–20.2 12.7±0.4	7.2–14.7 9.8±0.3	3.1–7.8 4.6±0.2	97
1989	5.2–16.4 9.4±0.4	4.1–12.8 7.2±0.3	1.7–6.2 3.2±0.2	103
1994	8.9–14.5 11.2±0.6	6.5–10.8 8.5±0.4	2.8–5.3 3.9±0.2	29

Примечание: n – число промеренных моллюсков.

7.1.6. Эталонные материалы *Syndosmya*

При анализе сборов *Syndosmya* из Аральского моря за 1976–1978 гг. было обнаружено, что моллюски отличаются от типовой серии *Syndosmya segmentum*, описанной Я.И. Старобогатовым (1974), и образуют по контуру створок раковин три формы (Андреева, 1980), по внешнему облику сходные с видами *Huraniis*, обитавшими до середины 1970-х годов в Аральском море. Анализ сохранившихся сборов 1970 г., наиболее близких по времени к первому обнаружению (1967 г.) *Syndosmya* в Аральском море, показал, что уже и в этих сборах моллюски полиморфны. Варьирует контур створки, замок, лигамент, отпечатки мускулов-замыкателей (рис. 7.20). Изменчивость замка и лигамента настолько велика, что в качестве систематического признака их строение утрачивает свое значение. По контуру створок моллюски образуют почти непрерывный ряд от удлиненно-овального контура до треугольного, при этом особи из центральной и крайних частей ряда близки к формам, обитавших в Аральском море во второй половине 1970-х годов.

Ниже приведено описание эталонных материалов *Syndosmya* Аральского моря для 1977–1978 гг. – лет, завершающих период квазистационарного состояния моря, и когда уже наблюдалась стабилизация большинства морфологических признаков *Syndosmya*, а также для 1994 г. – года последних сборов *Syndosmya* в условиях резких изменений гидролого-гидрохимического режима моря.

7.1.6.1. Эталонные материалы удлиненно-овальной формы *Syndosmya*, станция 74 стандартной сетки станций, 1977 г.

Раковина тонкостенная, хрупкая, в виде вытянутого овала. Узкие, почти невыступающие макушки могут быть немного смещены к переднему краю раковины. Спинной край изогнут таким образом, что при переходе к переднему и заднему краям раковины углы не заметны (рис. 7.21). Величина апикального угла 140–145°.

Высота раковины составляет 0.69–0.70 ее длины, выпуклость – 0.34–0.36 ее длины и 0.49–0.52 ее высоты.

Наружный лигамент малосегментный, узкий с хорошо выраженным, крупным, округлым, передним сегментом.

Раковина почти симметричная, сильно зияющая спереди и сзади. На гладкой, просвечивающей, бесцветной или белой, ирризирующей поверхности раковины заметны концентрические линии нарастания. Узкая замочная площадка слабо изогнута так, что почти не образуется характерных для *Syndosmya segmentum* изгибов. На правой створке имеется два пластинчатых, маленьких кардинальных зуба, расположенных чаще всего под углом к нижнему краю замочной площадки и не достигающие примерно на треть до него.

Рис. 7.21. Удлиненно-овальная форма *Syndosmya* Аральского моря, станция 74, 1977 г. 1 – вид сбоку, 2 – вид сзади, 3 – вид сверху, 4 – отпечаток переднего мускула замыкателя, 5 – отпечаток заднего мускула замыкателя, 6 – лигамент, 7 – замок правой створки, 8 – замок левой створки. Масштаб 1 мм.

Первый передний латеральный зуб обычно рудиментарен, второй передний и задний латеральные зубы массивные, хорошо развиты. На левой створке – один кардинальный зуб треугольной формы и рудиментарные передний и задний латеральные зубы. Иногда их может не быть. Довольно широкая нимфа повторяет изгибы углубления внутреннего лигамента. Удлиненно-овальный, суженный в верхней части внутренний лигамент серповидно изогнут.

Мантийная линия характерной формы, образует тупой угол в примакушечной части створки, вершина которого расположена ниже верхней границы отпечатка переднего мускула-замыкателя. Углубленные отпечатки мускулов-замыкателей неправильной формы с довольно извилистыми границами могут быть окружены коралловыми образованиями. Передний отпечаток замыкателя уже заднего.

По внешнему облику раковина напоминает *Syndosmya (=Abra) nitida milachevichi* Neveeskaja, указываемую О.А.Скарлато и Я.И. Старобогатовым (1972) для Черного моря.

7.1.6.2. Эталонные материалы треугольной формы *Syndosmya*, станция 63 стандартной сетки станций, 1978 г.

Раковина относительно толстостенная, треугольная или треугольно-овальная. Узкие, заостренные, выступающие макушки расположены почти посередине спинного края раковины. Спинной край изогнут таким образом, что при переходе к переднему и заднему краям образуются закругленные углы (рис. 7.22). Величина апикального угла 112–120°.

Высота раковины составляет 0.74–0.90 ее длины, выпуклость — 0.38–0.46 ее длины и 0.45–0.56 высоты раковины.

Наружный лигамент малосегментный, узкий, его передний сегмент обычно уже последующего.

Раковины почти симметричные, слабо зияющие спереди и сзади. На гладкой поверхности просвечивающей, белой или бесцветной, ирризирующей раковины хорошо прослеживаются концентрические линии нарастания.

Рис. 7.22. Треугольная форма *Syndosmya* Аральского моря, станция 63, 1978 г. Обозначение как на рис. 7.21.

Неширокая замочная площадка довольно круто изогнута, образуя в задней части почти прямой угол. На правой створке имеется два небольших, пластинчатых, кардинальных зуба, расположенных почти перпендикулярно нижнему краю замочной площадки. Передних латеральных зубов обычно два: первый очень тонкий и длинный, второй высокий и довольно массивный. Задний латеральный зуб хорошо выражен, его длина и форма несколько варьируют. На левой створке имеется один небольшой кардинальный зуб и обычно два узких тонких латеральных. Вместо заднего латерального может развиваться невысокий сильно сглаженный зубовидный выступ. Довольно широкая нимфа повторяет изгибы углубления внутреннего лигамента грушевидно изогнутой формы.

Мантийная линия характерной формы образует острый угол в примакушечной части створки, вершина которого расположена выше отпечатка переднего мускула-замыкателя. Отпечатки замыкателей неправильной формы с извилистыми границами, передний уже заднего. Изнутри створки раковины в примакушечной части сильно утолщены за счет кораллово-жемчужных образований в виде наплывов и наростов различной формы. В передней части створки часто наблюдается довольно мощный вырост-гребень, начинающийся на уровне границы переднего замыкателя или чуть ниже и продолжающийся до примакушечного угла мантийной линии.

По внешнему облику моллюски напоминают *Syndosmya segmentum* [= *Abra ovata* (Phil.)] из Черного и Азовского морей, указываемую О.А. Скарлато и Я.И. Старобогатовым (1972).

7.1.6.3. Эталонные материалы овальной формы *Syndosmya*, залив Чернышева, 1978г.

Раковина тонкостенная, удлинненно-овальной формы. Узкие, слабо выступающие макушки смещены к переднему краю раковины. Спинной край изогнут таким образом, что при переходе к переднему и заднему краям образуются слабо заметные углы (рис. 7.23). Величина апикального угла 130–135°.

Рис. 7.23. Овальная форма *Syndosmya* Аральского моря, залив Чернышева, 1978 г. Обозначение как на рис. 7.21.

Высота раковины составляет 0.74–0.79 ее длины, выпуклость — 0.36–0.38 ее длины и 0.47–0.51 ее высоты.

Наружный лигамент малосегментный, удлинненно-овальной формы.

Раковина несимметричная, зияющая спереди и сзади. На гладкой, просвечивающей, бесцветной или белой, ирризирующей поверхности раковины заметны концентрические линии нарастания.

Узкая замочная площадка слабо изогнута. На правой створке имеются два пластинчатых кардинальных зуба, расположенных почти перпендикулярно нижнему краю замочной площадки; передний обычно вдвое меньше заднего. Передних латеральных зуба обычно два, первый рудиментарен. Второй передний и задний латеральные зубы хорошо развиты. На левой створке один кардинальный зуб, достигающий только середины замочной площадки. Латеральных зубов нет или присутствует рудимент заднего. Довольно широкая нимфа повторяет изгибы углубления внутреннего лигамента, который имеет форму суженного в верхней части овала.

Мантийная линия характерной формы, образует почти прямой угол в примакущечной части створки, вершина которого расположена на уровне верхней границы отпечатка переднего мускула-замыкателя или ниже. Отпечатки замыкателей неправильной формы с очень извилистыми границами, передний в два – три раза уже заднего.

Изнутри створки раковины могут быть несколько утолщены из-за коралловых наплывов.

По контуру раковины форма напоминает *Syndosmya* (= *Abra*) *renieri* (Broun) из Черного моря, указываемую О.А. Скарлато и Я.И. Старобогатовым (1972).

7.1.6.4. Эталонные материалы треугольной формы *Syndosmya*, станция 6 стандартной сетки станций, 1994 г.

Раковина тонкостенная, треугольная или треугольно-овальная. Узкие, выступающие макушки расположены почти посередине спинного края раковины. Спинной край раковины изогнут таким образом, что при переходе к переднему и заднему краям образуются закругленные углы (рис. 7.24). Величина апикального угла 122–128°.

Высота раковины 0.71–0.83 ее длины, выпуклость — 0.34–0.42 ее длины и 0.44–0.56 ее высоты.

Наружный лигамент малосегментный, различной длины и формы. Хвостобразный придаток хорошо развит, обычно длиннее выпуклой части лигамента и состоит из члеников разнообразной формы.

Раковина почти симметричная, слабо зияющая спереди и сзади.

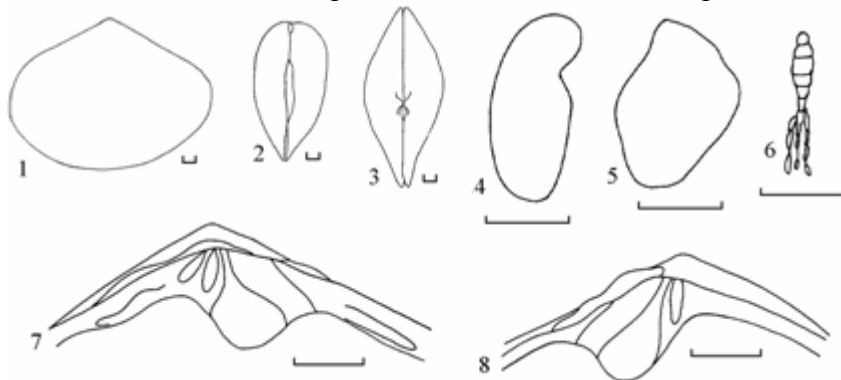


Рис. 7.24. Треугольная форма *Syndosmya* Аральского моря, станция 6, 1994 г. Обозначение как на рис. 7.21.

На гладкой поверхности просвечивающей, белой или бесцветной, ирризирующей раковины хорошо прослеживаются концентрические линии нарастания.

Неширокая замочная площадка круто изогнута. Зубы сравнительно мощные. На правой створке два пластинчатых кардинальных зуба расположены почти перпендикулярно нижнему краю замочной площадки. Имеется по одному укороченному латеральному зубу на передней и задней частях замочной площадки. На левой створке присутствует только один небольшой кардинальный зуб. Довольно широкая нимфа повторяет изгибы углубления внутреннего лигамента, имеющего грушевидную форму.

Мантийная линия характерной формы, образует в примакущечной части створки прямой угол, вершина которого расположена выше отпечатка переднего мускула-замыкателя. У многих (не менее 80 % выборки) раковин в передней части створки прослеживается вторая «мантийная»

линия, располагающаяся выше истинной мантийной линии. В редких случаях (не более 3 % выборки) эта вторая линия образует в примакушечной части створки второй угол, как бы дублируя истинную мантийную линию. Чаще всего в примакушечной части створки наблюдается один угол и слабая, часто прерывистая, истинная мантийная линия, проходящая ниже дублирующей мантийной линии (см. рис. 7.15). Несколько заглубленные отпечатки замыкателей имеют форму неправильного овала с четкими неизвилистыми границами.

По сравнению с этой же формой 1977–1978 гг. у моллюсков сборов 1994 г. более тонкие створки, чаще всего без утолщения в примакушечной части или с очень слабо развитым. Отпечатки мускулов-замыкателей с четкими, неизвилистыми границами. Истинная мантийная линия в передней части створки чаще всего плохо прослеживается. На месте гребня, обычно развивающегося у моллюсков в сборах 1977–1978 гг., располагается линия, участвующая в образовании второй мантийной линии, при этом истинная мантийная линия видна в виде слабого пунктира. Наблюдается также небольшое увеличение апикального угла.

7.1.6.5. Эталонные материалы овальной формы *Syndosmya*, станция 6 стандартной сетки станций, 1994 г.

Раковина тонкостенная, овальной или удлиненно-овальной формы. Узкие, слабо возвышающиеся макушки смещены к переднему краю раковины. Спинной край раковины изогнут таким образом, что при переходе к переднему и заднему краям образуются слабозаметные закругленные углы (рис. 7.25). Величина апикального угла 130–135°.

Высота раковины составляет 0.71–0.77 ее длины, выпуклость — 0.31–0.38 ее длины и 0.43–0.50 ее высоты.

Наружный лигамент малосегментный, разнообразной формы. Число сегментов может варьировать от 1 до 4. Хвостобразный придаток хорошо выражен, обычно длиннее выпуклой части лигамента.

Раковина несимметричная, зияет спереди и сзади. На просвечивающей, гладкой, бесцветной или белой, ирризирующей поверхности раковины заметны концентрические линии нарастания.

Узкая замочная площадка слабо изогнута. На правой створке имеется два пластинчатых кардинальных зуба, расположенных под углом к нижнему краю замочной площадки. Латеральных зубов два, передний мощнее и короче заднего. На левой створке один кардинальный зуб, латеральных нет, иногда в передней части замочной площадки может обнаруживаться небольшое округлое зубовидное возвышение. Неширокая нимфа повторяет изгибы углубления внутреннего лигамента, имеющего чаще всего грушевидную форму.

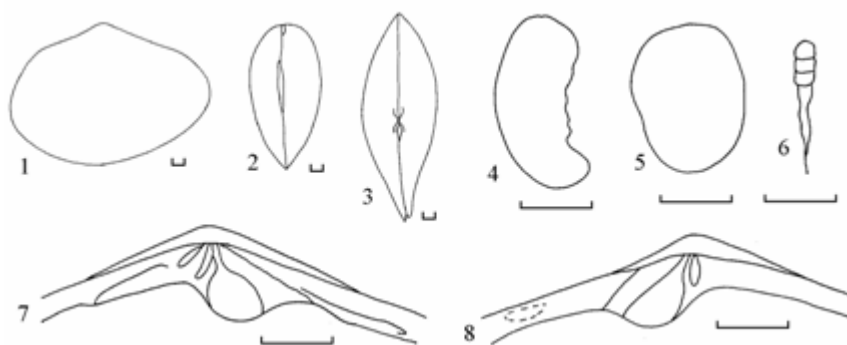


Рис. 7.25. Овальная форма *Syndosmya* Аральского моря, станция 6, 1994 г. Обозначение как на рис. 7.21.

Мантийная линия характерной формы, образует в примакушечной части створки близкий к прямому угол, вершина которого расположена ниже верхней границы отпечатка переднего мускула-замыкателя. Отпечатки замыкателей в виде неправильного овала с неизвилистыми границами, передний уже заднего.

По сравнению с этой же формой 1977–1978 гг. моллюски сборов 1994 г. имеют менее вытянутую в длину раковину, более членистый и разнообразной формы лигамент, более мощные

кардинальные зубы при полной редукции дополнительных латеральных на правой створке и латеральных на левой, округлые отпечатки мускулов-замыкателей.

Итак, судя по эталонным материалам *Syndosmya*, обитавшей в Аральском море, можно утверждать, что с течением времени каждая ее форма претерпевает изменения, четко отражающиеся в морфологии раковины. Эти изменения, вероятнее всего, обусловлены отбором в изменяющихся условиях обитания.

7.1.7. Контрольные выборки *Syndosmya* Аральского моря

Масштабы изменчивости аральских *Syndosmya* по ряду признаков превышают пределы внутривидовой и межвидовой изменчивости для азово-черноморских видов рода. Длительное совместное существование форм с пелагической личиночной стадией развития позволяет предположить наличие видообразовательного процесса. Для подтверждения этого предположения из сохранившихся коллекций были выбраны сборы моллюсков за 1970 г., наиболее близкие по времени к моменту первого обнаружения *Syndosmya* в Аральском море. Контрольные выборки за 1978 г. представляют собой сборы периода, завершающего относительно стабильное существование экосистемы Аральского моря, когда море имело олиготрофную толщу вод и условно постоянный характер грунтов, а колебания уровня и солености еще были в пределах вековых. Выборка из Аральской бухты 1980 г. демонстрирует воздействие на *Syndosmya* барьерной солености 12–14‰. Выборки 1990-х годов представляют собой контрольный временной срез последних наблюдений за *Syndosmya* Арала в период максимальной перестройки его экосистемы.

7.1.7.1. Станция 4 стандартной сетки станций, 1970 г.

Syndosmya, обитавшие в мае 1970 г. на станции 4 на глубине 7 м на сером иле, были довольно разнообразны по контуру створок раковины (рис. 7.26). В выборке имелись моллюски, чьи раковины сходны с раковинами овальной формы (48 %), а также группы моллюсков с раковинами, переходными от овальной формы к удлинено-овальной форме (12 % выборки) и треугольной форме (40 % выборки). В целом, преобладали моллюски овальной формы. Величина апикального угла раковин выборки колебалась от 122° до 135°, у моллюсков овальной формы угол был равен 128–130°, у моллюсков близкой к удлинено-овальной форме — 130–135°, у моллюсков близкой к треугольной форме — 122–128°.

Замки раковин в выборке довольно изменчивы, в первую очередь это касается передних латеральных и кардинальных зубов правой створки, чья форма и размеры значительно варьируют у всех моллюсков (рис. 7.27). Изменчив также и задний латеральный зуб правой створки. На левой створке у всех моллюсков варьируют форма и размеры кардинального зуба, латеральные зубы в большинстве случаев редуцированы и, если присутствуют, то, как правило, рудиментарны. Форма и размеры нимфы изменяются незначительно. У 16 % выборки отмечена коралловость кардинальных зубов, в большей степени характерная для моллюсков с контурами раковины, близкой к треугольной форме.

Морфометрические индексы раковин выборки отличались от типовых, приводимых Я.И. Старобогатовым (1974); моллюски имели более длинные и менее выпуклые раковины. Между выделенными группами имелись небольшие различия по морфометрическим индексам. Так, моллюски формы, близкой к удлинено-овальной, имели самую длинную и плоскую раковину, а моллюски формы, близкой к треугольной – самую вздутую и укороченную (см. табл. 7.5–7.7).

Лигаменты моллюсков этой выборки чрезвычайно изменчивы по форме, размерам, соотношению отдельных частей (рис. 7.28). У 84 % особей развит передний лигамент, степень его развития почти не зависит от коралловости замка, но коррелирует с формой раковины. Наиболее хорошо развиты передние лигаменты у моллюсков переходной формы к треугольной.

Конфигурация мантийной линии довольно изменчива, хотя прослеживается ее специфичность для каждой формы (см. рис. 7.14–7.16). Заглубленные отпечатки замыкателей всех моллюсков окружены единичными коралловыми образованиями или валиками из них. Отпечатки варьируют по форме и, в основном, имеют округлые, почти одинаковые по ширине,

очертания в отличие от азово-черноморской типовой формы, описанной О.А. Скарлато и Я.И. Старобогатовым (1972). Значительного утолщения раковины с внутренней стороны створки не наблюдалось, у 77 % моллюсков в этой области имелось слабо развитое утолщение или утолщение в виде единичных образований. Гребень в виде четкой линии имело 30 % моллюсков.

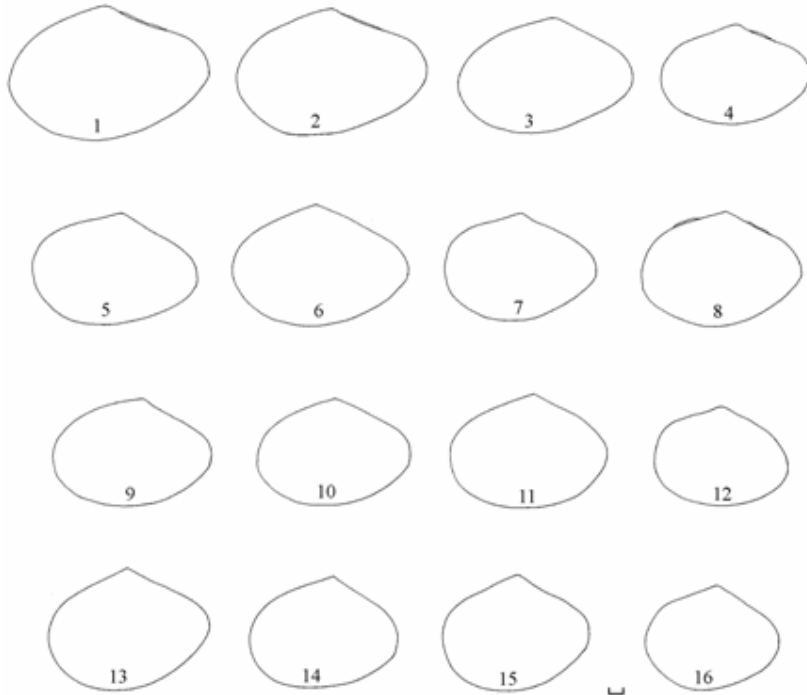


Рис. 7.26. Изменчивость створок *Syndosmya* Аральского моря, станция 4, 1970 г. 1–4 — форма, близкая к удлинённо-овальной; 5–12 — овальная форма; 13–16 — форма, близкая к треугольной. Масштаб 1 мм.

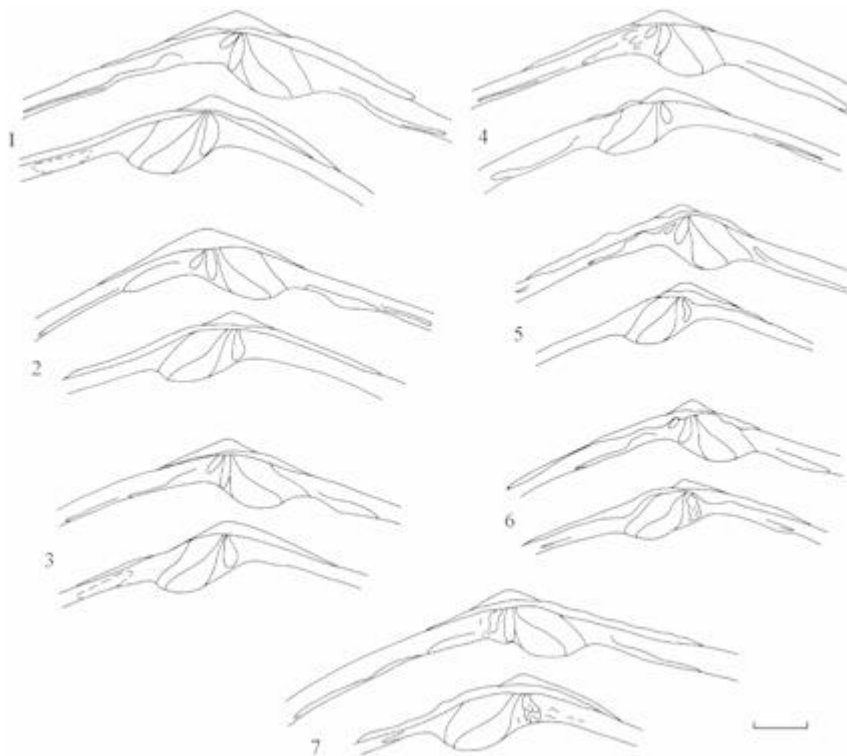


Рис. 7.27. Изменчивость замка *Syndosmya* Аральского моря, станция 4, 1970 г. 1–2 — форма, близкая к удлинённо-овальной; 3–4 — овальная форма; 5–7 — форма, близкая к треугольной. Вверху правая створка, под ней левая. Масштаб 1 мм.

Итак, на четвертый год после первого обнаружения вселенцы на станции 4 сформировали полиморфное по многим признакам поселение. Наблюдалось вычленение переходных форм к формам, обитавшим во второй половине 1970-х годов на определенных типах грунтов. Такие систематические признаки, как замок, форма и размеры лигамента, конфигурация мантийной линии и мускульных отпечатков, вследствие крайней variability для данной выборки утратили систематическое значение.

7.1.7.2. Станция 16 стандартной сетки станций, 1970 г.

На станции 16 в мае 1970 г. на черном иле на глубине 7.3 м были собраны полиморфные *Syndosmya*. Все моллюски имели овальную или удлинненно-овальную раковину (рис. 7.29). В выборке преобладали особи с овальной формой раковины (60 %), сходные по форме с моллюсками овальной формы второй половины 1970-х годов. Моллюсков с контуром створок, переходным к треугольной форме, не обнаружено. Величина апикального угла раковин выборки колебалась от 130° до 140°. У моллюсков овальной формы величина угла была 130–135°, у переходной к удлинненно-овальной форме — 135–140°. Морфометрические индексы отличались от типовых, приведенных Я.И. Старобогатовым (1974); моллюски этой выборки были много площе. Различий по морфометрическим индексам между отдельными группами почти нет, только моллюски формы переходной к удлинненно-овальной имели более длинные лигаменты (см. табл. 7.5, 7.7). Раковины моллюсков в выборке чаще всего неравносторчатые, одна из створок обычно более выпукла, чем другая.

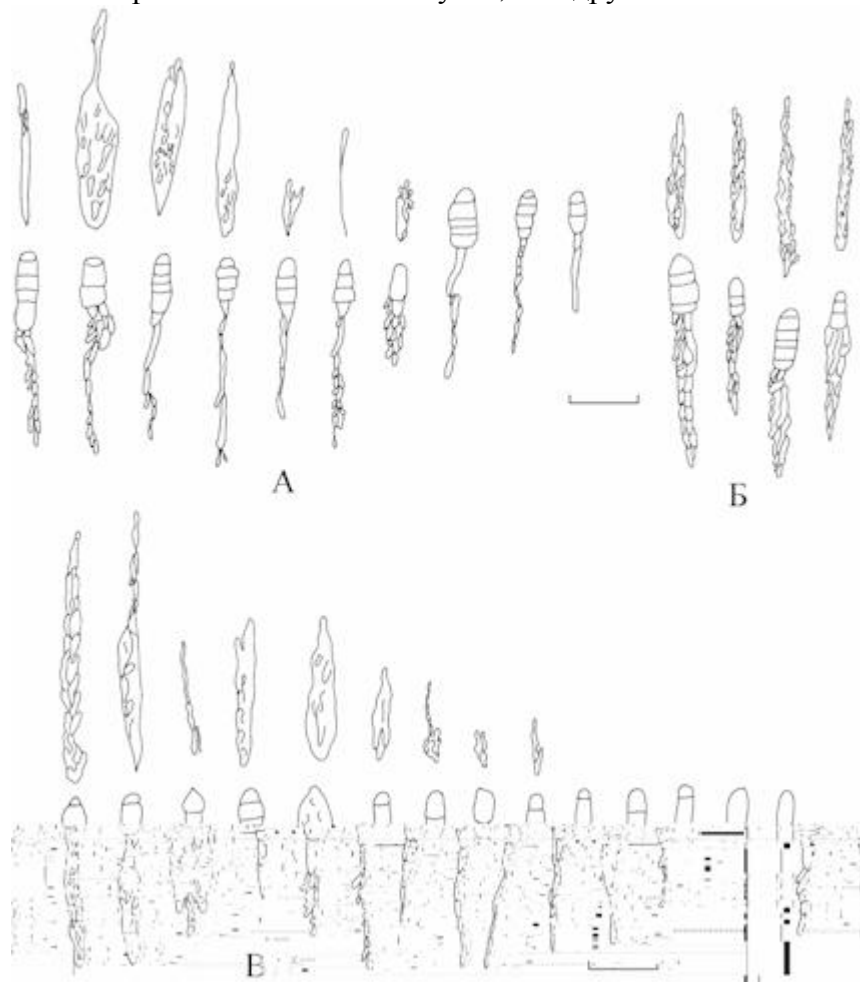


Рис. 7.28. Изменчивость лигамента *Syndosmya* Аральского моря, станция 4, 1970 г. А – форма, близкая к удлинненно-овальной; Б – форма, близкая к треугольной; В – овальная форма. Масштаб 1 мм.

Замки моллюсков этой выборки довольно изменчивы по форме и размерам всех зубов (рис. 7.30), какой-либо определенной зависимости в строении замка от других признаков не отмечено. Следует только отметить, что проявления коралловости, зарегистрированные у 10 % моллюсков, сопровождались увеличением членистости лигамента и образованием мощного переднего лигамента.

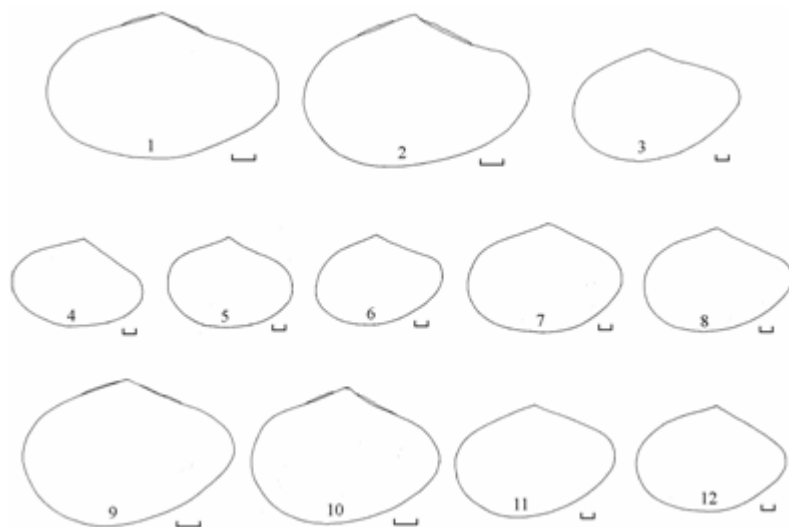


Рис. 7.29. Изменчивость створок *Syndosmya* Аральского моря, станция 16, 1970 г. 1–3 — форма, близкая к удлинненно-овальной; 4–12 — овальная форма. Масштаб 1 мм.

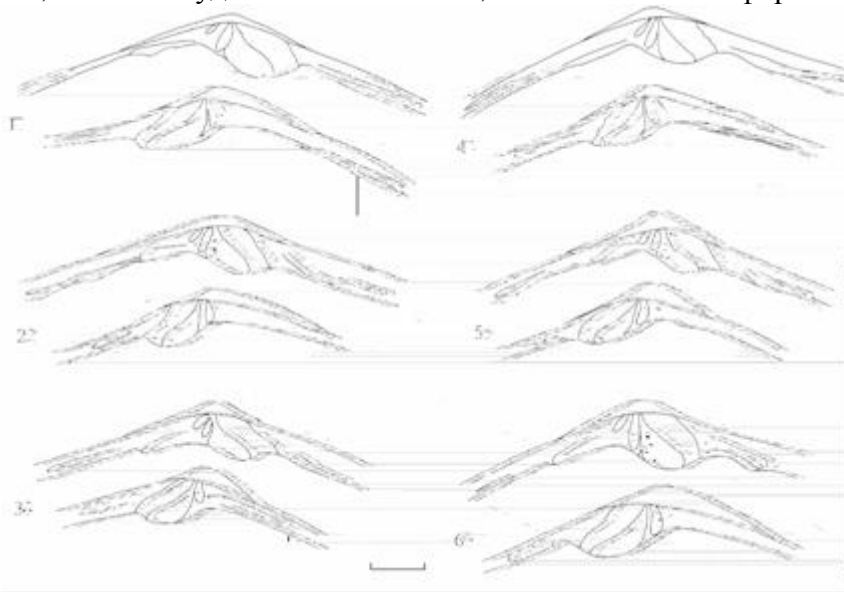


Рис. 7.30. Изменчивость замка *Syndosmya* Аральского моря, станция 16, 1970 г. 1–2 — форма, близкая к удлинненно-овальной; 3–6 — овальная форма. Вверху правая створка, под ней левая. Масштаб 1 мм.

Лигаменты моллюсков в выборке варьируют по форме, размерам и соотношению отдельных частей. Более сложные лигаменты имеют моллюски переходной формы, у них чаще встречается передний лигамент (30 %) и более развиты хвостобразные придатки. У моллюсков овальной формы лигаменты менее изменчивы по размерам и форме, передний лигамент имелся лишь у 9 % выборки (рис. 7.31).

Конфигурация мантийной линии довольно изменчива, но весьма сходна с конфигурацией мантийной линии овальной формы второй половины 1970-х годов. Заглубленные отпечатки замыкателей варьировали по форме, преобладали отпечатки с округлыми контурами. Ширина отпечатков замыкателей различна не только у разных моллюсков, но и на правой и левой створках одной особи. По границам отпечатков развиты коралловые образования в виде слабо

возвышающихся валиков. Утолщение в примакушечной части на внутренней стороне створки у моллюсков выборки развито очень слабо. Оно имелось у всех моллюсков овальной формы чаще всего в виде единичных образований без следов гребня. У большей части моллюсков переходной формы створки изнутри гладкие, единичные утолщения развиты у немногих особей.

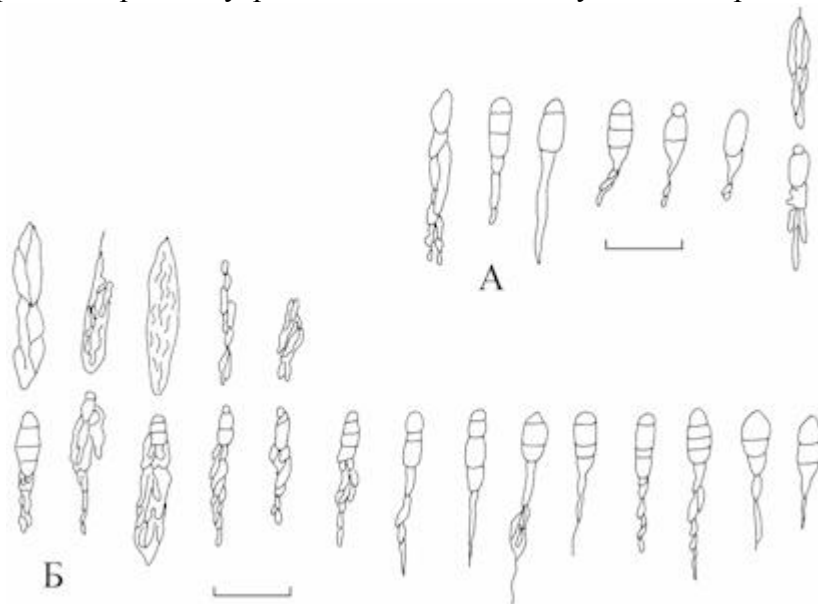


Рис. 7.31. Изменчивость лигамента *Syndosmya* Аральского моря, станция 16, 1970 г. А – овальная форма, Б – форма, близкая к удлиненно-овальной. Масштаб 1 мм.

Станция 16, на которой вид был собран в 1970 г., является одной из наиболее удаленных точек ареала 1970 г. от места выпуска вселенца. На четвертый год после первого обнаружения здесь сформировано полиморфное поселение моллюсков с тенденцией к удлинению заднего края раковины, которое, вероятно, следует рассматривать как приспособление к обитанию на жидких черных и темно-серых илах. В пробе зарегистрированы моллюски только овальной и близкой к удлиненно-овальной форм с весьма изменчивыми контурами створок. Из-за своей изменчивости большинство систематических признаков, характеризующих *S. segmentum* и даже род, для данной выборки утратило свое значение.

Анализ моллюсков из контрольных выборок, взятых на четвертый год после их первого обнаружения в море на различном удалении от места выпуска, дает сходные результаты. Обе выборки крайне полиморфны по всем важнейшим систематическим признакам, из-за чего последние утрачивают свое значение для данного периода времени. Наблюдается тенденция к образованию форм моллюсков, переходных (промежуточных) к формам второй половины 1970-х годов, обитавших на определенных типах грунтов. При этом наблюдаются изменения в пропорциях раковин, сопровождаемые перестройкой зубной системы и лигамента. В данный период времени эти признаки, как и конфигурация мантийной линии и отпечатков замыкателей, определяемая развитием определенных групп мышц, вышли из-под контроля стабилизирующего отбора, о чем свидетельствует их крайняя вариабельность. Особенной изменчивостью отличаются лигамент и мантийная линия, что, вероятно, обусловлено изменениями в процессе формирования раковины и утратой одних, а также развитием других групп мышц мантийной линии.

7.1.7.3. Станция 63 стандартной сетки станций, 1978 г.

В июле 1978 г. на станции 63 на оолитовом, довольно крупнозернистом песке *Syndosmya* обитали совместно с *Cerastoderma* и *Dreissena*. В выборке представлены раковины моллюсков треугольной формы со слабо изменчивыми створками (рис. 7.32). Апикальный угол варьировал от 112° до 120° . Раковины всех моллюсков толстостенные, выпуклые; колебания морфометрических индексов незначительны (см. табл. 7.6).

Замочные площадки моллюсков довольно широкие со сравнительно мощными зубами. Зубная система у всех вскрытых моллюсков довольно стабильна (см. рис. 7.32). Только у одного экземпляра, имевшего форму высокого треугольника, на правой створке отмечено срастание переднего кардинального зуба с латеральным в единый массив, на левой створке – раздвоение кардинального и образование зубовидного выступа (сохранение личиночного признака?) на нижней поверхности замочной площадки.

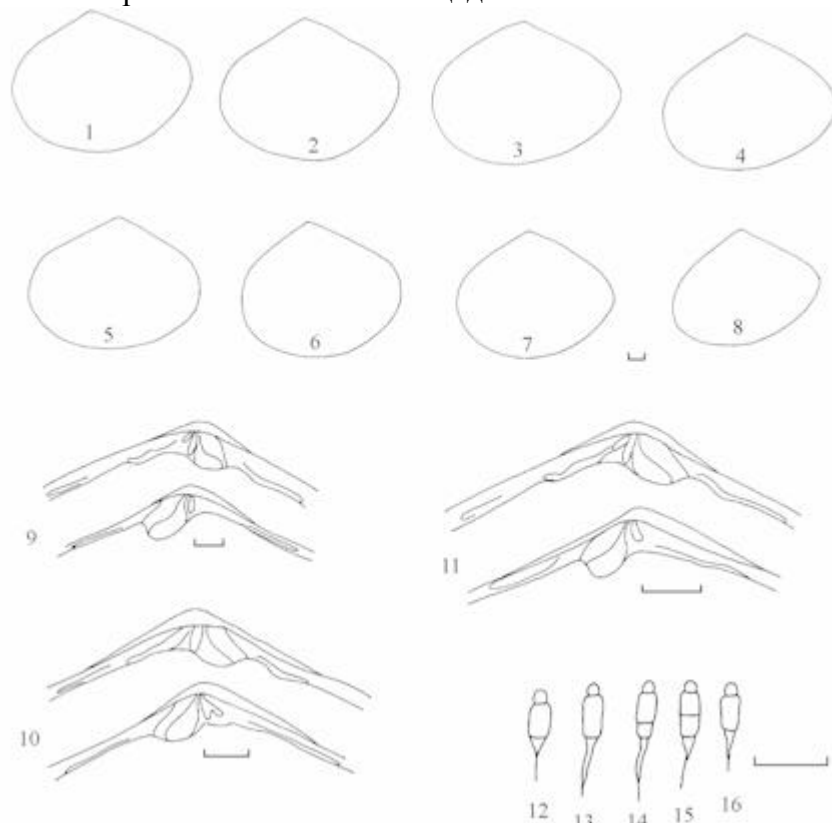


Рис. 7.32. Изменчивость створок (1–8), замка (9–11) и лигамента (12–16) треугольной формы *Syndosmya* Аральского моря, станция 63, 1978 г. Вверху правая створка, под ней левая. Масштаб 1 мм.

Узкие, небольшие лигаменты почти не варьировали по размерам и форме (см. рис. 7.32). Никаких образований, напоминающих передний лигамент, впереди макушек не обнаружено. Внешне раковины довольно однотипны.

Мантийная линия в пределах нормы. Отпечатки мускулов-замыкателей значительно заглублены, очень варьируют по форме, имея извилистые границы, по краям которых развиты кораллово-жемчужные образования. Раковины всех особей в примакушечной части сильно утолщены за счет развития на внутренней поверхности створок всевозможных по размерам и форме кораллово-жемчужных образований. Эти образования занимают примакушечную часть створки, вверху ограниченную замочной площадкой, внизу – нижней границей проекции пищеварительной железы на внутреннюю поверхность створки, примакушечным углом и задней нисходящей ветвью мантийной линии. У 45 % выборки по нижней границе проекции пищеварительной железы сформирован острый, высокий, ножевидный выступ – гребень, еще у 45 % выборки в этом месте примакушечным утолщением образована ступенька и у 10 % выборки имеется следовой отпечаток в виде линии.

В целом, выборка, представленная моллюсками треугольной формы, почти однотипна по форме раковины, строению лигамента, абрису мантийной линии и морфометрическим индексам. Значительно варьируют форма отпечатков замыкателей и скульптура внутренней поверхности створки в примакушечной части раковины.

7.1.7.4. Залив Чернышева, 1978 г.

В заливе Чернышева в 1978 г. на заиленном песке собраны полиморфные *Syndosmya* (рис 7.33), представленные овальной формой (70 %) и треугольной (30 %) формами. Обитание на заиленном песке наложило отпечаток на моллюсков овальной формы, часть из них имеет раковины с укороченной задней частью, приближающей их по внешнему облику к моллюскам треугольной формы, однако лигаменты и контур мантийной линии такие же, как у эталонных экземпляров овальной формы. Величина апикальных углов соответствует эталонным: у овальной формы из залива Чернышева она колебалась от 130° до 135°, у треугольной формы – от 110° до 122°.

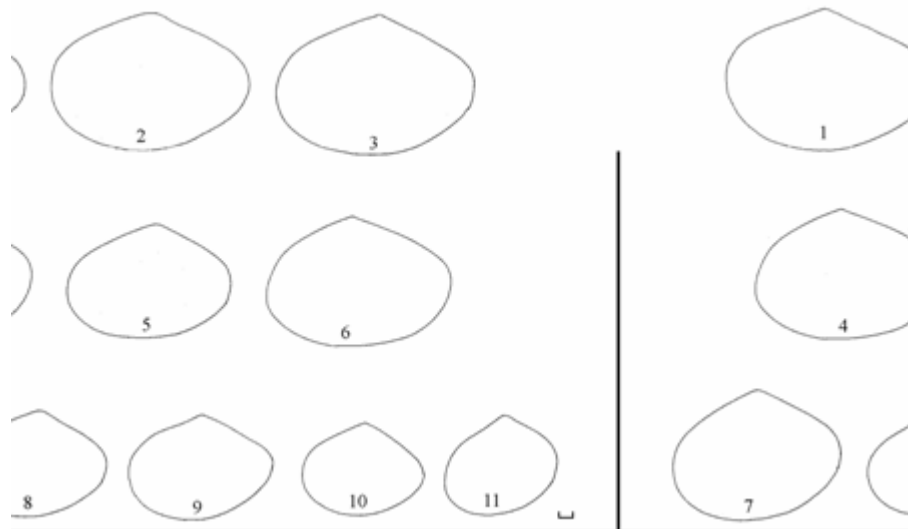


Рис. 7.33. Изменчивость створок *Syndosmya* Аральского моря, залив Чернышева, 1978 г. 1–6 — овальная форма, 7–11 — треугольная форма. Масштаб 1 мм.

По морфометрическим индексам обе формы достоверно различаются лишь степенью выпуклости (см. табл. 7.6, 7.7), что обусловлено, вероятно, проявлением биотопической изменчивости, частично сглаживающей различия.

Замочные площадки различаются характерным для форм изгибом. Набор зубов, их форма и размеры варьируют (рис. 7.34). Для треугольной формы отмечено развитие третьего латерального зуба на правой створке и второго кардинального на левой.

Конфигурация мантийной линии стабильна и соответствует эталонам. Отпечатки замыкателей сильно вдавлены, с извилистыми границами разного размера и формы на обеих створках. У овальной формы границы отпечатков очень извилисты, как на границах отпечатков, так и внутри имеются кораллово-жемчужные образования. В примакушечной части створки обеих форм моллюсков значительно утолщены за счет развития на внутренней стороне кораллово-жемчужных образований.

Лигаменты моллюсков обеих форм относительно стабильны и соответствуют эталонам (рис. 7.35).

В целом, для моллюсков обеих форм из этой выборки характерна при относительной стабильности контура, лигамента, конфигурации мантийной линии изменчивость замка, отпечатков замыкателей и скульптуры в примакушечной части на внутренней стороне поверхности створки.

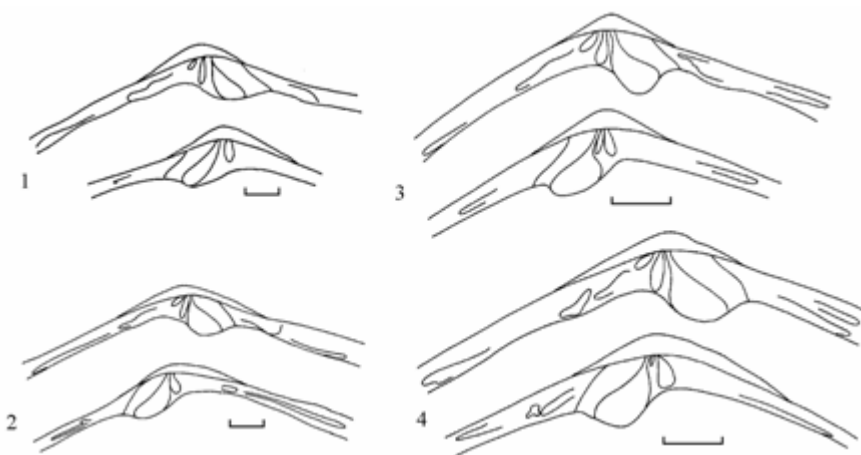


Рис. 7.34. Изменчивость замка *Syndosmya* Аральского моря, залив Чернышева, 1978 г. 1–2 — овальная форма, 3–4 — треугольная форма. Вверху правая створка, под ней левая. Масштаб 1 мм.

7.1.7.5. Аральская бухта, 1980 г.

В мае 1980 г. в Аральской бухте в районе Аральского рыбопромыслового комбината с глубины 2.5 м с темно-серого ила для проведения опытов по солеустойчивости были отловлены при помощи драги моллюски *Syndosmya*. Часть материала была зафиксирована и в последующем использована в качестве данной контрольной выборки. В выборке присутствовали моллюски, относящиеся к удлинено-овальной (75.2 %), овальной (21.7 %) и треугольной (3.1 %) формам.

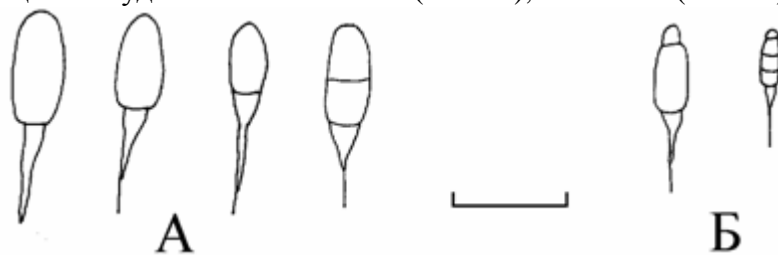


Рис. 7.35. Изменчивость лигамента *Syndosmya* Аральского моря, залив Чернышева, 1978 г. А – овальная форма, Б – треугольная форма. Масштаб 1 мм.

Наиболее многочисленные моллюски удлинено-овальной формы имели в Аральской бухте довольно разнообразные контуры (рис. 7.36). Величина апикального угла у этой формы колебалась от 140° до 150° , при преобладании углов в 140° (40 % выборки) и $145\text{--}148^\circ$ (32 % выборки). При отклонениях раковины от нормы, за счет уродливого развития, величина апикального угла могла снижаться до 138° . Все раковины имели в той или иной степени искривленные створки, 20 % выборки – очень уродливые раковины

Замки моллюсков удлинено-овальной формы различались набором и размерами зубов, наличием различных коралловых образований. У 61 % моллюсков замки были близки к типу (рис. 7.37 1–3) с различной степенью развития латеральных зубов на обеих створках и со слабым проявлением коралловости. У 22 % моллюсков полностью утрачены латеральные зубы левой створки и имеются различные проявления коралловости на левой либо правой створках. У 17 % моллюсков наблюдалась различная степень редукции кардинальных зубов правой створки с развитием на их месте коралловых образований при утрате латеральных зубов левой створки. Примерно у половины моллюсков наблюдалась различная степень коралловости нимфы от шероховатой до образования на нимфе нескольких выступов.

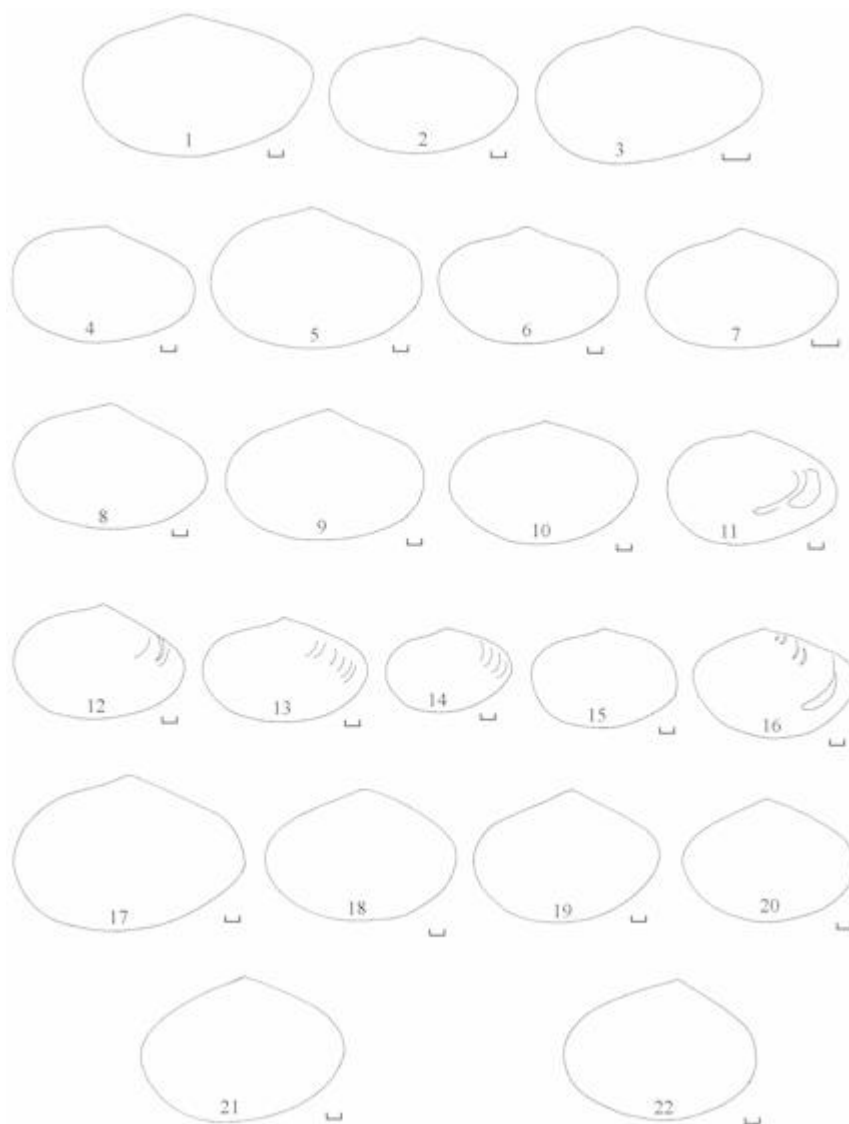


Рис. 7.36. Изменчивость створок *Syndosmya* Аральского моря, Аральская бухта, 1980 г. 1–16 — удлинненно-овальная форма, 17–21 — овальная форма, 22 — треугольная форма. Масштаб 1 мм.

Лигаменты этих моллюсков очень изменчивы по форме и соотношению отдельных частей. У части моллюсков лигаменты близки к типовым или с небольшими разрастаниями хвостобразного придатка. У четверти выборки наблюдалось довольно сильное разрастание хвостобразного придатка, вплоть до четковидного. Примерно у пятой части выборки появляется передний лигамент (рис. 7.38). Наиболее изменчивые лигаменты с хорошо развитым передним лигаментом имели, как правило, моллюски с коралловой нимфой. Коралловые передние латеральные и кардинальные зубы правой створки коррелируют с образованием четковидного хвостобразного придатка. При гладкой нимфе лигаменты в большей степени соответствуют типичным.

Таким образом, лигаменты и замковые аппараты удлинненно-овальной формы имеют высокую степень полиморфизма, причем степень редукции зубов и развития коралловости коррелирует с изменчивостью лигамента и не зависит от уродливости створок раковины.

Мантийная линия удлинненно-овальной формы моллюсков из этой выборки весьма изменчива и имеет своеобразную форму. У 85 % моллюсков она отлична от типа, незамкнута в области сифонов и образует по брюшному краю створки две параллельные линии, верхняя из которых может не доходить до отпечатка переднего замыкателя или быть незамкнутой (см. рис. 7.1, 7.14). Величина тупого примакушечного угла мантийной линии несколько варьирует. Извилистые

отпечатки замыкателей преимущественно чуть вдавлены (60 % выборки) или в виде следа (40 % выборки), у 30 % моллюсков наблюдается развитие вокруг отпечатков кораллово-жемчужных образований.

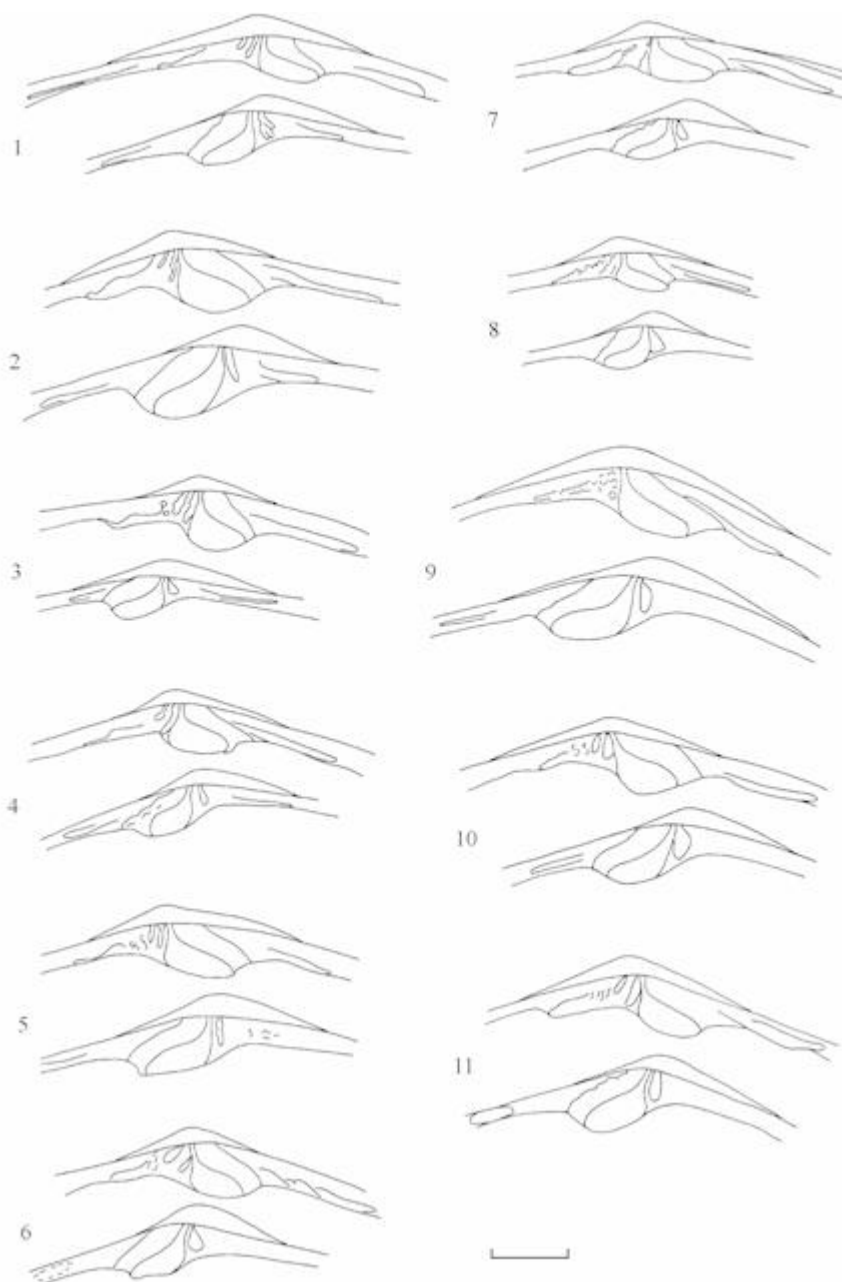


Рис. 7.37. Изменчивость замка *Syndosmya* Аральского моря, Аральская бухта, 1980 г. 1–8 — удлинненно-овальная форма, 9–10 — овальная форма, 11 — треугольная форма. Вверху правая створка, под ней левая. Масштаб 1 мм.

Треугольная форма в выборке была представлена всего одним экземпляром, имевшим типичные для формы контур мантийной линии, лигамент и замок с признаками коралловости. Апикальный угол раковины был немного больше, чем у эталонных экземпляров этой формы. Отпечатки замыкателей углубленные, с извилистыми границами без коралловых образований, в примакушечной части створки имеются единичные утолщения.

Моллюски овальной формы имеют меньшее разнообразие контуров (см. рис. 7.36). Створки раковин всех моллюсков с различными искривлениями и вдавленностями. Апикальный угол равен 130–135° и в одном случае – 140°.

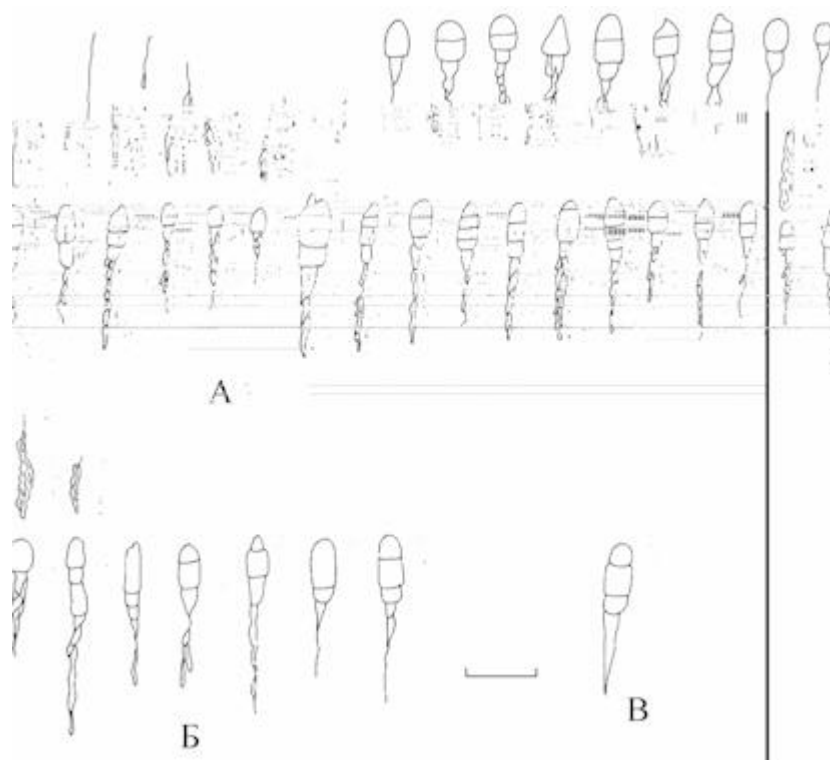


Рис. 7.38. Изменчивость лигамента *Syndosmya* Аральского моря, Аральская бухта, 1980 г. А – удлинненно-овальная форма, Б – овальная форма, В – треугольная форма. Масштаб 1 мм.

Строение замка у моллюсков овальной формы несколько варьировало. Замок с почти типичным набором зубов и признаками коралловости только на правой створке у основания переднего латерального зуба имело 43 % выборки. У 57 % моллюсков передний латеральный и оба кардинальных зуба правой створки были практически утрачены, на их месте развиты разнообразные коралловые образования. На левой створке во всех случаях развит небольшой задний латеральный зуб (см. рис. 7.37).

Лигаменты моллюсков значительно варьировали по размерам и форме, у четверти выборки обнаружен передний лигамент (см. рис. 7.38).

Контур мантийной линии типичен для формы. Отпечатки замыкателей вдавленные с извилистыми границами. У 90 % моллюсков развито слабое примакушечное утолщение створки, на месте гребня расположено незначительное возвышение в виде тонкой линии.

Таким образом, в выборке были представлены моллюски, принадлежащие к трем формам, известным для *Syndosmya* Аральского моря, при численном преобладании удлинненно-овальной формы. Моллюски выборки полиморфны по ряду признаков: контуру створок, мантийной линии и отпечатков замыкателей, лигаменту и замку, почти все имели в той или иной степени искривленные створки, а часть выборки – расщепленные или сильно вдавленные. Замки всех моллюсков отличались значительной изменчивостью с различными проявлениями коралловости. Отпечатки замыкателей с извилистыми границами могли быть вдавлены в различной степени. У части моллюсков в примакушечной части створки наблюдалось слабое утолщение и развитие коралловых образований вокруг отпечатков. Эти образования были больше выражены у моллюсков овальной формы. Форма и развитие отдельных частей лигаментов у всех моллюсков варьировали в широких пределах.

Масштабы изменчивости *Syndosmya* этой выборки аналогичны масштабам изменчивости *Cerastoderma* из залива Сары-Чаганак в августе 1979 г., одним из расширенных заливчиков которого и является Аральская бухта. Развитие *Syndosmya* и *Cerastoderma* происходило летом 1979 г. при солености около 14 ‰, которая для них неблагоприятна: в эксперименте наблюдалось достоверное снижение функций на организменном, тканевом и клеточном уровнях

(Андреев, Андреева, 1983, 1990б). Именно это неблагоприятное воздействие и вызвало повышенную изменчивость раковин моллюсков в анализируемой выборке.

К сожалению, все коллекционные сборы по бентосу Аральского моря в Аральском отделении КазНИИРХ были уничтожены в середине 1970-х годов и в начале 1990-х. Опираясь на разрозненные коллекции и картотеки первичной обработки бентоса, можно попытаться проанализировать состояние популяций *Syndosmya* второй половины 1970-х годов, когда завершилось ее расселение по всей акватории моря и шло наращивание численности и биомассы на освоенных биотопах.

Итак, к этому времени в море обитали три достаточно хорошо различающиеся формы *Syndosmya*, приуроченные к отдельным типам грунтов. При совместном обитании на грунтах, приемлемых для жизнедеятельности нескольких форм, проявление биотопической изменчивости несколько смягчает различия во внешнем облике между формами, не затрагивая форму лигамента и конфигурацию мантийной линии.

В целом, для раковин моллюсков каждой формы этого периода характерна относительная стабильность контура створки, апикального угла, лигамента, изгиба замочной площадки и конфигурации мантийной линии. В то же время число, форма и размеры зубов на обеих створках подвержены значительным колебаниям. Особенно изменчивы такие признаки, как конфигурация и размеры мускулов-замыкателей, степень их углубления в створку, а также интенсивность развития примакущечного утолщения на внутренней стороне створки и кораллово-жемчужных образований вокруг отпечатков замыкателей и даже внутри них. Створки раковин моллюсков овальной формы и треугольной формы толстые, для треугольной формы сравнимы по толщине со створками одноразмерных *Cerastoderma*.

Таким образом, для моллюсков второй половины 1970-х годов при относительной стабильном внешнем облике отмечено значительное варьирование замкового аппарата, формы и размеров отпечатков замыкателей и степени развития скульптуры на внутренней стороне створки.

7.1.7.6. Залив Бутакова, 1990 г.

В июне 1990 г. в заливе Бутакова на глубине 2.5 м на темно-сером иле при солености 34.3 ‰ были собраны полиморфные *Syndosmya* (рис. 7.39), принадлежащие к удлинненно-овальной форме (58.4 %) и овальной форме (41.6 %). Величина апикального угла у удлинненно-овальной формы колебалась от 140° до 150°, преимущественно 145–148°, у овальной формы – от 130° до 138°, преимущественно 135°. Между собой раковины моллюсков обеих форм различались отношением высоты раковины к ее длине (см. табл. 7.5, 7.7). Все раковины имели наружные дефекты в виде вмятин и искривлений створок.

Замочные площадки удлинненно-овальной формы характеризовались пологим изгибом, маленькими пластинчатыми кардинальными зубами на обеих створках (рис. 7.40). Латеральные зубы правой створки укорочены. У 35 % выборки латеральные зубы на левой створке отсутствовали, у 15 % имелись хорошо развитые передний и задний латеральный зубы, у 50 % – только передний латеральный зуб, форма и размеры которого весьма изменчивы. Почти у 80 % выборки нимфа имела шероховатую поверхность или коралловые образования.

Замочные площадки овальной формы тоже с довольно пологими изгибами и некрупными пластинчатыми кардинальными зубами. Латеральные зубы правой створки укорочены, основание переднего зуба у большей части выборки разрушено кораллово-жемчужными образованиями, а сам зуб рудиментарен. На левой створке обычно имелся один латеральный зуб или его рудимент. Нимфа почти всех моллюсков выборки несет следы коралловых преобразований.

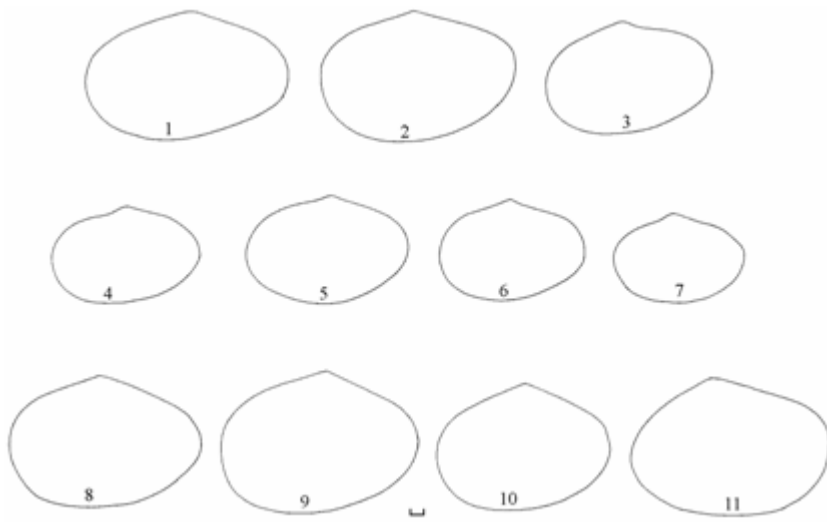


Рис. 7.39. Изменчивость створок *Syndosmya* Аральского моря, залив Бутакова, 1990 г. 1–7 — удлиненно-овальная форма, 8–11 — овальная форма. Масштаб 1 мм.

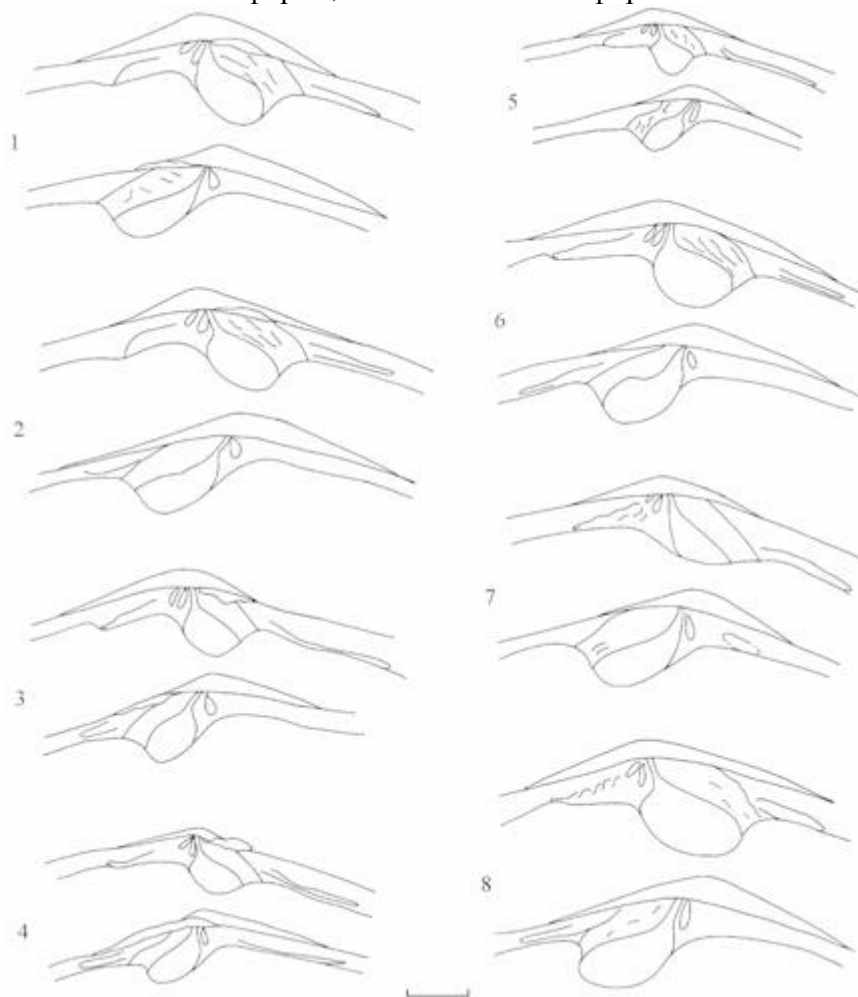


Рис. 7.40. Изменчивость замка *Syndosmya* Аральского моря, залив Бутакова, 1990 г. 1–5 — удлиненно-овальная форма, 6–8 — овальная форма. Вверху правая створка, под ней левая. Масштаб 1 мм.

Лигаменты удлиненно-овальной формы были довольно сходны по размерам и внешнему облику и почти не отличались от эталонных (рис. 7.41). У 70 % моллюсков овальной формы лигаменты также не отличались от эталонных, у остальной части выборки имели отклонения в

виде членистой выпуклой части и членистого хвостообразного придатка. Передний лигамент не встречен ни у одного моллюска.

Рис. 7.41. Изменчивость лигамента *Syndosmya* Аральского моря, залив Бутакова, 1990 г. А – удлинненно-овальная форма, Б – овальная форма. Масштаб 1 мм.

Мантийная линия у обеих форм слабо заметна и не имела существенных отклонений от эталона.

Слабозаметные отпечатки мускулов-замыкателей округлы и с не извилистыми границами. Отпечаток переднего мускула уже отпечатка заднего.

Створки раковин моллюсков обеих форм гладкие изнутри, никаких кораллово-жемчужных образований на внутренней стороне створок не обнаружено.

Таким образом, моллюски удлинненно-овальной и овальной форм, обитавшие в заливе Бутакова на темно-сером иле при солености 34.3 ‰, имели довольно стабильные лигаменты, конфигурацию замочной площадки, мантийной линии и отпечатков мускулов-замыкателей. Изменчивы были только набор, размеры и форма зубов, и несколько варьировали контуры створок. Все моллюски имели наружные дефекты створок.

7.1.7.7. Район станции 59 стандартной сетки станций, 1990 г.

Моллюски собраны у восточного побережья в одном из наиболее осолоненных районов Большого моря. Эта проба характеризует состояние *Syndosmya* при повышенной солености, соленость здесь в период съемки 1990 г. была 32.9 ‰. На глубине 3.5 м на сером иле найдены полиморфные поселения моллюсков (рис. 7.42) овальной (79 %) и треугольной (21 %) форм. В выборке было много моллюсков с расщепленными раковинами. Раковины особей, принадлежащих к треугольной форме, были более уродливы: отмечены вдавливания и даже заворачивание в области сифонов края раковины внутрь. Для моллюсков овальной формы наблюдалось укорачивание переднего либо заднего конца раковины. Величина апикального угла овальной формы была 130–135°, треугольной – 115–122°.

Моллюски овальной и треугольной форм различались между собой по морфометрическим индексам (см. табл. 7.6, 7.7). Моллюски обеих форм менее выпуклые по сравнению с эталонными второй половины 1970-х годов.

Замочные площадки имеют характерные для форм изгибы, хотя набор зубов может несколько варьировать. У овальной формы замок правой створки стабилен, на левой створке может присутствовать передний латеральный зуб. У небольшой части выборки развиты дополнительный передний латеральный зуб на правой створке и оба латеральных зуба на левой. У треугольной формы замок правой створки более изменчив, варьировали форма и размеры латеральных зубов, у части моллюсков утрачен один кардинальный зуб. Замок левой створки стабилен, латеральные зубы рудиментарны (рис. 7.43).

Рис. 7.42. Изменчивость створок *Syndosmya* Аральского моря, район станции 59, 1990 г. 1–8 — овальная форма, 9–11 — треугольная форма. Масштаб 1 мм.

Рис. 7.43. Изменчивость замка *Syndosmya* Аральского моря, район станции 59, 1990 г. 1–2 — овальная форма, 3–4 — треугольная форма. Вверху правая створка, под ней левая. Масштаб 1 мм.

Рис. 7.44. Изменчивость лигамента *Syndosmya* Аральского моря, район станции 59, 1990 г. А – овальная форма, Б – треугольная форма. Масштаб 1 мм.

Лигаменты *Syndosmya* несколько варьировали по размерам и форме. У большей части моллюсков овальной формы наблюдалось разрастание хвостообразного придатка, у моллюсков треугольной формы – изменение формы выпуклой части лигамента и образование неправильной формы хвостообразного придатка (рис. 7.44).

Слабо выраженная мантийная линия обеих форм имела типичные очертания. Отпечатки замыкателей овальной формы округлые, передние уже задних. У 60 % выборки вокруг них имелись коралловые образования. У моллюсков треугольной формы отпечаток переднего замыкателя округлый, заднего – неправильной формы с несколько извилистыми границами, у всех особей возле отпечатков замыкателей развиты кораллово-жемчужные образования.

Створки раковин овальной формы тонкие, очень хрупкие, в примакушечной части на внутренней стороне створки у 60 % выборки имелись слабые утолщения, у остальных в виде единичных образований. Гребня в передней части створки не зарегистрировано. Створки раковин моллюсков треугольной формы тоже тонкие, но менее хрупкие, чем овальной формы. У всех моллюсков этой формы в примакушечной части на внутренней стороне створки развиты кораллово-жемчужные утолщения, причем у половины выборки имелся след от гребня. В целом, створки овальной формы более хрупкие и на них в меньшей степени развиты кораллово-жемчужные образования.

Итак, в условиях повышенной солености в Большом море увеличивается число моллюсков с наружными дефектами раковин. Створки раковин становятся тонкими и хрупкими. Кораллово-жемчужные утолщения в примакушечной части створки развиты в меньшей степени, чем у моллюсков второй половины 1970-х годов.

7.1.7.8. Район станции 93 стандартной сетки станций, 1992 г.

Соленость воды в южной части Большого моря в августе 1992 г. не превышала 30 ‰. На сером иле на глубине 3.5 м были собраны полиморфные *Syndosmya*, принадлежащие к овальной (73 %) и треугольной (27 %) формам, причем моллюски треугольной формы были представлены молодыми особями 6.2–10.6 мм длиной с довольно стабильной формой раковины. Контуры створок овальной формы были более разнообразны (рис. 7.45). Апикальный угол овальной формы колебался в пределах 130–135°, треугольной формы — 110–122°.

Рис. 7.45. Изменчивость створок *Syndosmya* Аральского моря, район станции 93, 1992 г. 1–7 — овальная форма, 8–10 — треугольная форма. Масштаб 1 мм.

Рис. 7.46. Изменчивость замка *Syndosmya* Аральского моря, район станции 93, 1992 г. 1–2 — овальная форма, 3–4 — треугольная форма. Вверху правая створка, под ней левая. Масштаб 1 мм

Раковины обеих форм достоверно отличались между собой по морфометрическим индексам и были менее выпуклыми, чем эталонные экземпляры второй половины 1970-х годов (см. табл. 7.6, 7.7).

Замочные площадки имели изгиб, характерный для форм, и довольно стабильный набор зубов, которые у овальной формы несколько варьировали по форме. На левой створке мог присутствовать рудимент заднего кардинального зуба. У треугольной формы правая створка имела более стабильный по размерам и форме набор зубов, в то время как на левой створке появился небольшой дополнительный кардинальный зуб (рис. 7.46); нимфа с коралловыми образованиями варьировала по размерам и форме.

Лигаменты обеих форм были довольно стабильны, у овальной формы слабо отличались от эталонных второй половины 1970-х годов (рис. 7.47).

Конфигурация мантийной линии овальной формы была близка к эталонной, у треугольной формы, за счет появления второй ветви мантийной линии и утраты отпечатка истинной мантийной линии, формировалась двухвершинная мантийная линия, по контурам напоминающая таковую моллюсков со станции 4 1970 г. Углубленные отпечатки замыкателей со слабо извилистыми границами были окружены кораллово-жемчужными образованиями у всех моллюсков обеих форм. В примакушечной части створки над мантийной линией у всех моллюсков имелось довольно развитое кораллово-жемчужное утолщение, но острых гребней и выступов нет, так как кораллово-жемчужные наплывы плавно сходят на нет. Створки овальной формы были более тонкие и хрупкие, чем створки треугольной формы.

Рис. 7.47. Изменчивость лигамента *Syndosmya* Аральского моря, район станции 93, 1992 г. А – овальная форма, Б – треугольная форма. Масштаб 1 мм.

Рис. 7.48. Уродливые *Syndosmya* восточного побережья Аральского моря, 1992 г. 1, 3 – вид сбоку, 2 – вид сзади. Масштаб 1 мм

Таким образом, в выборке присутствовали моллюски двух форм при преобладании овальной формы, многие из которых имели наружные дефекты раковины. Раковины моллюсков овальной формы более тонкие и хрупкие, с более стабильными признаками и близки к эталонным второй половины 1970-х годов. Раковины треугольной формы менее тонкие и хрупкие, чем раковины овальной формы этой же выборки, имеют большую изменчивость по всем анализируемым признакам и больше уродливых отклонений от нормы. При типичных условиях обитания на мягких серых илах моллюски овальной формы имели слабо изменчивые лигаменты и замки, относительно стабильные очертания мантийной линии и мускулов-замыкателей при несколько варьирующих контурах створок. Раковины моллюсков треугольной формы, обитавших в условиях чуждого им биотопа, имели более изменчивые замки, лигаменты и очертания мантийной линии, отличающиеся от эталонных второй половины 1970-х годов.

В пробах бентоса 1992 г. вдоль восточного побережья Большого моря – района наивысшего осолонения, где в период съемки соленость достигала 39–41 ‰, обнаружено большое число уродливых раковин обеих форм. При этом до 10 % выборки на каждой станции имели деформации раковин, заметные невооруженным глазом (рис. 7.48).

Анализируя выборки моллюсков разных форм, следует отметить, что на типичном грунте *Syndosmya* овальной формы слабо изменчивы по основным признакам и сходны с эталонными экземплярами второй половины 1970-х годов. Для моллюсков треугольной формы, практически утративших в Большом море типичный биотоп из-за обнажения песчаных грунтов, характерна повышенная изменчивость всех анализируемых признаков по сравнению с совместно обитающими моллюсками овальной формы.

7.1.7.9. Станция 6 стандартной сетки станций, 1994 г.

На станции 6 в 1994 г. на глубине 7.4 м на сером иле встречены полиморфные *Syndosmya*, принадлежащие к овальной и треугольной формам. По численности преобладала овальная форма (60 % выборки). Изменчивость контуров створок внутри форм невелика (рис. 7.49). Обращает на себя внимание ослабление различий во внешнем облике моллюсков обеих форм. Так, моллюски треугольной формы стали иметь несколько приподнятую вверх заднюю часть спинного края раковины, из-за чего несколько увеличился апикальный угол (120–128° при преобладании 120–125°). Моллюски овальной формы стали иметь более резко закругленные передний и задний края раковины, несколько приближаясь по контуру к моллюскам треугольной формы. Величина апикального угла у раковин этой формы была 130–135°. Раковины в основном были неравносторчатые: одна из створок была более выпуклой по сравнению с другой.

Рис. 7.49. Изменчивость створок *Syndosmya* Аральского моря, станция 6, 1994 г. 1–4 — овальная форма, 5–10 — треугольная форма. Масштаб 1 мм.

Морфометрические индексы несколько отличались от эталонных 1978 г. Раковины моллюсков треугольной формы были менее высокие и выпуклые, а овальной формы приближались по индексам к раковинам овальной формы 1970 г. (см. табл. 7.6, 7.7).

Замочные площадки моллюсков той и другой формы имели типичные изгибы, однако произошло уменьшение числа зубов. У треугольной формы исчез первый передний латеральный зуб правой створки и оба латеральных зуба левой створки. У овальной формы произошли аналогичные изменения, только на левой створке сохранился рудимент заднего латерального зуба в виде округлого выступа замочной площадки (рис. 7.50). Строение замка в пределах каждой формы моллюсков было стабильным.

Рис. 7.50. Изменчивость замка *Syndosmya* Аральского моря, станция 6, 1994 г. 1 – овальная форма, 2 – треугольная форма. Вверху правая створка, под ней левая. Масштаб 1 мм.

Лигаменты моллюсков обеих форм отличались от типа и варьировали по форме и соотношению отдельных частей (рис. 7.51). Наиболее изменчивы были лигаменты треугольной формы, большинство из которых имело членистые, четковидные, хвостообразные придатки.

Мантийная линия овальной формы по конфигурации была близка к эталонной 1978 г., отличаясь несколько уменьшением примакушечного угла и более слабым отпечатком. Примакушечный угол расположен на уровне верхней границы отпечатка переднего замыкателя. У треугольной формы – всегда выше верхней границы отпечатка. Мантийная линия треугольной формы чаще всего имела двойные очертания в передней части створки и примакушечный угол, по величине приближающийся к прямому; истинная мантийная линия обычно была заметна в виде слабого, прерывистого отпечатка.

Рис. 7.51. Изменчивость лигамента *Syndosmya* Аральского моря, станция 6, 1994 г. А – овальная форма, Б – треугольная форма. Масштаб 1 мм.

Немного заглубленные отпечатки мускулов-замыкателей имели округлые очертания, причем у обеих форм отпечаток переднего замыкателя был уже заднего, что отмечалось для типовых экземпляров всех азово-черноморских видов *Syndosmya* О.А. Скарлато и Я.И. Старобогатовым (1972). Вокруг границ отпечатков кораллово-жемчужные образования имелись у 50 % моллюсков овальной формы и у всех моллюсков треугольной формы.

Примакушечные утолщения на внутренней стороне створки были развиты в различной степени как у моллюсков разных форм, так и у моллюсков внутри одной формы. Только у 25 % моллюсков овальной формы створки изнутри были гладкими, у 40 % выборки отмечены единичные коралловые образования, у 30 % слабые, у остальных сильно развитые. При этом у половины выборки развивался гребень в виде ступеньки или следа. Все моллюски треугольной формы имели утолщение в примакушечной части створок, у 75 % оно было сильно развито, причем 50 % выборки имело хорошо развитый гребень в виде острого выступа или ступеньки, и только у 10 % выборки он не прослеживался.

Итак, моллюски обеих форм со станции 6 в 1994 г., расположенной в сравнительно распресненном районе, имели довольно стабильные контуры створок, зубную систему и отпечатки замыкателей. Из важнейших систематических признаков варьировали форма и размеры лигамента, конфигурация мантийной линии. Наблюдалось сближение очертаний контуров створок обеих форм, а по морфометрическим индексам приближение моллюсков овальной формы к моллюскам из выборки 1970 г.

7.1.7.10. Станция 15 стандартной сетки станций, 1994 г.

На станции 15 в 1994 г. на сером иле на глубине 9.5 м собраны полиморфные *Syndosmya*, принадлежащие к овальной форме и треугольной форме. По численности преобладали моллюски треугольной формы (78 % выборки) со слабо изменчивыми контурами створок (рис. 7.52). Несмотря на меньшую численность, моллюски овальной формы имели более изменчивые контуры створок, при этом у некоторых особей наблюдалось укорочение задней части створки по сравнению с эталоном второй половины 1970-х годов. Моллюски овальной формы имели апикальный угол 130–135°, треугольной формы — 115–128°, при преобладании угла в 122°.

Рис. 7.52. Изменчивость створок *Syndosmya* Аральского моря, станция 15, 1994 г. 1–5 — овальная форма, 6–8 — треугольная форма. Масштаб 1 мм.

По морфологическим индексам моллюски несколько отличались от эталонных, они были менее выпуклы, чем эталонные второй половины 1970-х годов, и треугольная форма имела и менее высокую раковину.

Замочные площадки у моллюсков обеих форм имеют типичные для форм изгибы, зубы в пределах формы слабо изменчивы (рис. 7.53). Для треугольной формы, по сравнению с эталонными экземплярами второй половины 1970-х годов, характерны утрата дополнительных латеральных зубов на правой створке и редукция латеральных зубов на левой створке. У 50 % выборки на левой створке наблюдался невысокий выступ замочной площадки – рудимент заднего латерального зуба. Для овальной формы в большинстве случаев также характерна полная редукция дополнительных латеральных зубов на правой створке и латеральных на левой. У небольшой части выборки (12 %) может проследиваться развитие первого переднего латерального зуба на правой створке. В целом, замки у обеих форм моллюсков на этой станции довольно стабильны.

Рис. 7.53. Изменчивость замка *Syndosmya* Аральского моря, станция 15, 1994 г. 1–2 — овальная форма, 3 — треугольная форма. Вверху правая створка, под ней левая. Масштаб 1 мм.

Рис. 7.54. Изменчивость лигамента *Syndosmya* Аральского моря, станция 15, 1994 г. А – овальная форма, Б – треугольная форма. Масштаб 1 мм.

Лигаменты моллюсков обеих форм очень изменчивы по размерам и форме, причем наибольшей изменчивостью характеризовались лигаменты треугольной формы (рис. 7.54). Если у овальной формы шло увеличение членистости основной части лигамента и разрастание хвостобразного придатка, то у треугольной формы образовывались мощные четковидные хвостобразные придатки.

Мантийная линия всех моллюсков очень изменчива. В передней части створки моллюсков треугольной формы обычно наряду с пунктирной истинной мантийной линией видна четкая дополнительная мантийная линия, проходящая по нижней границе проекции на створку пищеварительной железы, увеличивающая примакушечный угол мантийной линии до прямого; в этих случаях мантийная линия в области сифонов четко не прослеживалась. Иногда можно наблюдать в примакушечной части створки вторую четкую мантийную линию, проходящую, в основном, выше истинной и образующую второй угол. У моллюсков овальной формы мантийная линия ближе к типу, причем у большинства особей слабо прослеживается в области сифонов.

Отпечатки мускулов-замыкателей всех моллюсков более округлые, чем у эталонных экземпляров второй половины 1970-х годов, варьировали по ширине, форме и извилистости границ. Они несколько заглублены и у всех моллюсков окружены коралловыми образованиями. В примакушечной части на внутренней стороне створки, особенно у треугольной формы, развиты коралловые образования в виде сильного утолщения (40 % выборки), более слабого (55 %) и единичных образований (5 %). У всех моллюсков гребень виден достаточно отчетливо в виде небольшого возвышения или следа.

Итак, моллюски станции 15 в 1994 г. полиморфны по контуру створок, лигаментам и конфигурации мантийной линии. Они менее выпуклы, чем эталонные экземпляры второй половины 1970-х годов, и имели изменчивую конфигурацию мантийной линии, что, вероятно, связано с перестройкой мускульной системы мантии.

7.1.7.11. Станция 17 стандартной сетки станций, 1994 г.

На станции 17 в 1994 г., расположенной в одном из наиболее осолоненных районов Малого моря, на сером иле на глубине 5.2 м, обитали полиморфные *Syndosmya* (рис. 7.55). В выборке встречены моллюски овальной формы (82 %) и треугольной формы (18 %). Контур створок моллюсков имели отклонения от типа: и у той, и у другой форм наблюдалось укорочение задней части раковины. Апикальный угол овальной формы равен 130°, треугольной формы — 115–128°, при преобладании угла в 122°.

Морфометрические индексы отличались от эталонных: моллюски были менее выпуклы, причем различий по отношению высоты раковины к ее длине почти не прослеживалось (см. табл. 7.6, 7.7).

Замочные площадки не отличались от таковых у моллюсков со станций 6 и 15 1994 г. ни формой самой площадки, ни формой и расположением зубов. Замки обеих форм стабильны.

Лигаменты варьировали по размерам, форме и соотношению отдельных частей (рис. 7.56). Наиболее изменчивы лигаменты треугольной формы: они отличались большей расчлененностью и появлением переднего лигамента.

Конфигурация мантийной линии моллюсков овальной формы не отличалась от эталонной второй половины 1970-х годов, у моллюсков треугольной формы наблюдалось увеличение примакушечного угла, в остальном отклонений от эталона не прослеживалось.

Рис. 7.55. Изменчивость створок *Syndosmya* Аральского моря, станция 17, 1994 г. 1–5 — овальная форма, 6–8 — треугольная форма. Масштаб 1 мм.

Рис. 7.56. Изменчивость лигамента *Syndosmya* Аральского моря, станция 17, 1994 г. А – овальная форма, Б – треугольная форма. Масштаб 1 мм.

Границы отпечатков треугольной формы округлые, отпечаток переднего мускула-замыкателя уже отпечатка заднего замыкателя, у моллюсков овальной формы – довольно извилисты, но менее разнообразны, чем во второй половине 1970-х годов. Кораллово-жемчужные образования вокруг отпечатков имело 30 % моллюсков овальной формы и 50 % треугольной формы. Утолщение в примакушечной части на внутренней стороне створки было развито слабо: у всех моллюсков овальной формы и у 50 % выборки треугольной формы наблюдались единичные образования, у второй половины выборки треугольной формы – слабые. У моллюсков овальной формы гребня не прослеживалось, у 75 % моллюсков треугольной формы гребень отмечен в виде следа.

Итак, в наиболее осолоненном районе в 1994 г. на сером иле *Syndosmya* были представлены двумя формами при преобладании овальной формы и отличались стабильностью замка, небольшим внутриформенным полиморфизмом по контуру створок, сближением форм по морфометрическим индексам и величине апикального угла, более слабым развитием примакушечного утолщения.

Поселения *Syndosmya* Малого моря в 1994 г. продолжали оставаться полиморфными по ряду признаков. Устойчиво сохранялись при совместном обитании две формы моллюсков: овальная форма и треугольная форма, при существенном преобладании по численности и биомассе на большинстве станций овальной формы, частота встречаемости которой была 86 %. Частота встречаемости треугольной формы – 66 %. Наблюдалось сближение форм по очертаниям створок и морфометрическим индексам. У треугольной формы произошло увеличение апикального угла и уменьшение отношения высоты раковины к ее длине, характеризующее удлиненность створок, что, вероятно, обусловлено новой перестройкой среды обитания. К 1994 г. в Малом море продолжалось резкое сокращение площадей песчаных грунтов, к тому же пески находились в зоне влияния вод Сырдарьи, неблагоприятной для поселения моллюсков. Преобладание илов, вероятно, способствовало дальнейшему отбору соответствующих контуров створок моллюсков.

Распреснение воды и приближение ее солености к барьерной 24–28 ‰ вновь вызвало взрыв изменчивости. В 1994 г. так же, как и в 1970 г., наблюдается значительная вариабельность конфигурации мантийной линии, лигаментов. Эти проявления свидетельствуют о вновь начавшейся перестройке популяций *Syndosmya* Малого моря. Причем, в большей степени реагируют лишившиеся своего биотопа (песчаных грунтов) моллюски треугольной формы, у которых в большей степени проявляется изменчивость как лигамента, так и конфигурации мантийной линии. Для моллюсков этой формы также в большей степени характерно утолщение створок за счет развития кораллово-жемчужных наплывов, выступов и гребней. Так, гладкая

внутренняя поверхность створок для моллюсков треугольной формы не отмечена ни в одной из проанализированных выборок.

Отмечаемая стабильность зубной системы связана, вероятно, с тем, что изменившиеся условия среды для данного признака не выходят за его норму реакции.

Наличие переднего лигамента у моллюсков треугольной формы, обитавших на станции 17, скорее всего, является отзвуком процессов, протекавших в заливе Бутакова в 1991–1992 гг., на выходе из которого и находится станция 17. В эти годы соленость воды в заливе приближалась к четвертой барьерной солености 40–45 ‰, в частности, в августе 1992 г. там была зарегистрирована соленость 39–40 ‰ (Андреев, 1999). Проявлением влияния этой барьерной солености может считаться появление у *Syndosmya*, как и у *Cerastoderma*, передних лигаментов. Так, в сборах 1989 г. передние лигаменты не отмечались даже у чрезвычайно уродливых экземпляров *Syndosmya*, в 1990 г. на станции 18 в заливе Бутакова у одного экземпляра обнаружен слабо развитый передний лигамент в виде длинной узкой полоски. В сборах 1992 г. на станции 17 уже 12 % выборки имели передние лигаменты в виде утолщений периостракума. Доля моллюсков с передними лигаментами в сборах 1994 г. оставалась в пределах 1992 г.

Таким образом, из анализа морфологии раковин контрольных выборок *Syndosmya* из Аральского моря следует, что как сам факт вселения в агрессивную среду (иной ионный состав воды), так и последующие перестройки ионного состава воды по достижении морем критической и барьерных соленостей, вызывают взрыв изменчивости, амплитуда которой постепенно затухает после окончания действия возмущения.

7.2. Изменчивость современных *Syndosmya segmentum* Черного моря

7.2.1. Сборы у берегов Болгарии и Румынии, 1911 г.

Экспедицией С.А. Зернова в августе 1911 г. у берегов Болгарии и Румынии (проба из хранилищ ЗИН РАН, коллекционный № 48) были собраны *Syndosmya segmentum*, обитавшие совместно с *Cerastoderma*. В выборке представлены моллюски с раковинами треугольной, несколько варьирующей формы. Величина апикального угла колебалась от 110° до 122°, с преобладанием 120°. Раковины всех моллюсков относительно толстостенные, выпуклые (табл. 7.8), практически однотипные (рис. 7.57, 7.58). Небольшие лигаменты очень схожи с лигаментами *Syndosmya* треугольной формы из Аральского моря сборов 1977–1978 гг. Довольно изогнутые замочные площадки имели набор, конфигурацию и размеры зубов, соответствующие типовому описанию О.А. Скарлато и Я.И. Старобогатова (1972) для *S. segmentum* из Азовского и Черного морей. Мантийная линия соответствует мантийной линии *Syndosmya* овальной формы из Аральского моря сборов 1977–1978 гг. как по конфигурации в целом, так и по величине угла и его положению относительно отпечатка переднего мускула-замыкателя. Коралловых утолщений и гребнеобразного выступа в примакущечной части створки не обнаружено. Отпечатки мускулов-замыкателей с неизвилистыми границами и не вдавлены внутрь створки. Передний отпечаток уже заднего.

В целом, моллюски выборки соответствуют типовым описаниям *S. segmentum* из Черного и Азовского морей, напоминая по внешнему облику *Syndosmya* треугольной формы из Аральского моря сборов 1977–1978 гг.

7.2.2. Севастопольская бухта

S. segmentum, собранные в Севастопольской бухте (проба из хранилищ ЗИН РАН, коллекционный № 2, дата сбора не указана), имели раковины треугольной (72.4 %) и треугольно-овальной (27.6 %) форм. Величина апикального угла была в пределах 120–128°, при преобладании 123–125°. Раковины всех моллюсков довольно толстостенны и выпуклы (см. табл. 7.8, см. рис. 7.57). Небольшие лигаменты по форме и соотношению отдельных частей такие же, как у *Syndosmya* треугольной формы из Аральского моря в сборах 1977–1978 гг. Форма замочной площадки и набор зубов соответствуют типовым описаниям *S. segmentum* О.А. Скарлато и Я.И. Старобогатова (1972) из Черного и Азовского морей. Мантийная линия напоминает мантийную линию *Syndosmya* овальной формы из Аральского моря в сборах 1977–

1978 гг. как по конфигурации в целом, так и по величине угла, по положению его вершины относительно переднего мускула-замыкателя. У части выборки мантийная линия в области переднего замыкателя почти не прослеживается. По нижнему краю проекции пищеварительной железы прослеживается очень слабый выступ, выше которого располагаются незначительные кораллово-жемчужные образования. Отпечатки мускулов-замыкателей со слабо извилистыми границами почти не вдавлены вглубь створки. Передний отпечаток по ширине почти равен заднему.

Таблица 7.8 Морфометрические индексы раковин *Syndosmya segmentum* из Черного моря (в числителе – минимальное и максимальное значение признака, в знаменателе – среднее значение)

Место сбора	Отношение			n
	высоты раковины к ее длине	выпуклости раковины к ее длине	выпуклости раковины к ее высоте	
У берегов Болгарии и Румынии	0.78–0.87	0.36–0.42	0.44–0.51	23
	0.82±0.01	0.39±0.01	0.48±0.01	
Севастопольская бухта	0.74–0.89	0.37–0.46	0.47–0.57	21
	0.79±0.01	0.41±0.01	0.52±0.01	

n – число проанализированных моллюсков, экз.

В целом, моллюски выборки соответствуют типовым описаниям *S. segmentum* О.А. Скарлато и Я.И. Старобогатова (1972) из Черного и Азовского морей, часть из них по внешнему облику сходна с *Syndosmya* треугольной формы из Аральского моря сборов 1977–1978 гг., часть выборки ближе к *Syndosmya* переходной формы к треугольной из Аральского моря в сборах 1970 г.

Рис. 7.57. *Syndosmya segmentum* Черного моря. А – сборы у берегов Болгарии и Румынии, Б – Севастопольская бухта. 1, 8 — вид сбоку; 2, 9 — замок правой створки; 3, 10 — замок левой створки; 4 — мантийная линия; 5, 13 — лигамент; 6, 11 — отпечаток переднего мускула замыкателя; 7, 12 — отпечаток заднего мускула замыкателя. Масштаб 1 мм.

Рис. 7.58. Изменчивость створок *Syndosmya segmentum* Черного моря. 1–3 — Севастопольская бухта, 4–6 — сборы у берегов Болгарии и Румынии. Масштаб 1 мм.

Итак, черноморские *S. segmentum*, хотя и обнаруживают определенный полиморфизм раковины, обусловленный, вероятнее всего, биотопической изменчивостью, соответствуют типовым описаниям вида и близки по внешнему облику к аральским *Syndosmya* треугольной формы. Конфигурация же мантийной линии, соответствуя типовому описанию (верхний угол прямой), близка к конфигурации мантийной линии *Syndosmya* овальной формы из Аральского моря сборов 1977–1978 гг.

Таблица 7.4 Морфометрические индексы раковин *Syndosmya* из Аральского моря (в числителе – минимальное и максимальное значение признака, в знаменателе – среднее значение) (по: Андреева, Андреев, 2001а)

Год	Отношение						n
	высоты раковины к ее длине	выпукл раковины к ее длине	Выпукл раковины к ее высоте	дл макушек к дл раковины	дл макушек к дл выпукл ч лигамента	длины макушек к длине лигамента	
Удлиненно-овальная форма							
1970*	0.67–0.76	0.26–0.38	0.36–0.51	0.05–0.06** 0.05±0.00	0.75–1.00**	0.27–0.40**	28

	0.73±0.01	0.34±0.01	0.46±0.01		0.98±0.05	0.32±0.02	
1977	0.68–0.73 0.71±0.00	0.27–0.37 0.35±0.01	0.40–0.53 0.49±0.01	–	–	–	33
1980	0.65–0.73 0.70±0.01	0.25–0.38 0.33±0.01	0.35–0.54 0.47±0.02	0.03–0.05 0.04±0.00	0.44–0.80 0.54±0.04	0.22–0.53 0.31±0.03	24
1989	0.70–0.78 0.74±0.01	0.29–0.35 0.32±0.01	0.40–0.46 0.43±0.01	–	–	–	30
Треугольная форма							
1970*	0.74–0.82 0.78±0.01	0.34–0.41 0.36±0.01	0.44–0.51 0.46±0.01	0.04–0.06 0.05±0.00	0.50–1.00 0.75±0.11	0.17–0.35 0.24±0.03	15
1977– 1978	0.74–0.90 0.83±0.01	0.35–0.46 0.41±0.00	0.43–0.56 0.49±0.01	0.05–0.07** 0.06±0.01	1.00–1.17** 1.02±0.04	0.45–0.70** 0.55±0.05	92
1980	0.80–0.86 0.84±0.01	0.35–0.45 0.39±0.02	0.42–0.54 0.47±0.02	–	–	–	14
1989	0.72–0.85 0.79±0.01	0.31–0.43 0.35±0.00	0.41–0.57 0.45±0.01	–	–	–	73
1994	0.65–0.85 0.79±0.01	0.34–0.42 0.38±0.01	0.44–0.56 0.48±0.01	0.03–0.07 0.05±0.00	0.67–1.00 0.93±0.03	0.19–0.58 0.37±0.02	50
Овальная форма							
1970	0.71–0.79 0.75±0.01	0.32–0.38 0.35±0.00	0.44–0.50 0.46±0.01	0.04–0.08 0.05±0.00	0.56–1.00 0.84±0.07	0.18–0.80 0.36±0.06	30
1977– 1978	0.72–0.82 0.77±0.00	0.32–0.40 0.36±0.00	0.41–0.53 0.47±0.00	–	–	–	97
1989	0.71–0.82 0.77±0.00	0.27–0.38 0.34±0.00	0.35–0.49 0.44±0.00	–	–	–	103
1994	0.71–0.80 0.76±0.01	0.31–0.38 0.35±0.01	0.43–0.50 0.46±0.01	0.03–0.06 0.05±0.00	0.71–1.00 0.87±0.04	0.11–0.55 0.33±0.03	29

Примечание: * – промежуточные формы,

** – для 10 экземпляров, n – число проанализированных моллюсков, экз.

Таблица 7.5 Морфометрические индексы раковин *Syndosmya* удлинненно-овальной формы из Аральского моря (в числителе – минимальное и максимальное значение признака, в знаменателе – среднее значение, по: Андреева, Андреев, 2001а)

Место сбора, грунт, год	Отношение						n
	высоты раковины к ее длине	выпуклости раковины к ее длине	выпуклости раковины к ее высоте	длины макушек к длине раковины	дл макушек к дл выпукл ч лигамента	длины макушек к длине лигамента	
Ст 4, серый ил, 1970	0.67–0.76 0.73±0.02	0.33–0.37 0.35±0.01	0.44–0.51 0.47±0.02	0.05–0.06 0.05±0.00	0.75–1.00 0.98±0.06	0.27–0.40 0.32±0.03	10
Ст 16, черный ил, 1970	0.69–0.76 0.72±0.01	0.26–0.38 0.33±0.01	0.36–0.51 0.46±0.01	0.05–0.06 0.06±0.07	1.00–1.00 1.00±0.00	0.35–0.37 0.36±0.12	18
Ст 14, тем-сер ил, 1977	0.70–0.73 0.71±0.01	0.32–0.37 0.35±0.01	0.46–0.53 0.50±0.01	–	–	–	12
Ст 15, тем-сер ил, 1977	0.68–0.72 0.71±0.00	0.27–0.37 0.35±0.01	0.40–0.52 0.49±0.01	–	–	–	21

Аральская бухта, тем-сер ил, 1980	0.65–0.73 0.70±0.01	0.25–0.38 0.33±0.01	0.35–0.54 0.47±0.02	0.03–0.05 0.04±0.00	0.44–0.80 0.54±0.04	0.22–0.53 0.31±0.03	24
Ст 17, сер ил, 1989	0.72–0.78 0.75±0.01	0.31–0.35 0.33±0.01	0.43–0.46 0.44±0.01	–	–	–	10
Р-н ст 75, сер ил, 1989	0.72–0.76 0.74±0.04	0.30–0.32 0.31±0.02	0.42–0.44 0.43±0.03	–	–	–	3
3-в Тшебас, сер ил, 1989	0.72–0.76 0.74±0.02	0.30–0.33 0.32±0.01	0.40–0.45 0.43±0.02	–	–	–	5
Зв Бутакова, тем-сер ил, 1990	0.68–0.73 0.70±0.02	0.31–0.39 0.35±0.02	0.41–0.50 0.50±0.04	0.02–0.04 0.03±0.00	0.36–0.57 0.46±0.06	0.20–0.31 0.26±0.04	7

n – число проанализированных моллюсков, экз.

Таблица 7.6 Морфометрические индексы раковин *Syndosmya* треугольной формы из Аральского моря (в числителе – минимальное и максимальное значение признака, в знаменателе – среднее значение) (по: Андреева, Андреев, 2001а)

Место сбора, грунт, год	Отношение						n
	высоты раковины к ее длине	выпуклости раковины		длины макушек к длине			
		к ее длине	к ее высоте	раковины	выпуклой части лигамента	лигамента	
Ст 4, сер ил, 1970	0.74–0.82 0.78±0.01	0.34–0.41 0.36±0.01	0.44–0.51 0.46±0.01	0.04–0.06 0.05±0.00	0.50–1.00 0.75±0.11	0.17–0.35 0.24±0.03	15
Залив Чернышева, заиленный песок, 1978	0.76–0.79 0.78±0.02	0.40–0.40 0.40±0.00	0.51–0.53 0.52±0.02	–	–	–	4
Остров Лазарева, илистый песок, 1978	0.81–0.84 0.82±0.01	0.40–0.46 0.43±0.04	0.50–0.55 0.53±0.05	–	–	–	6
Станция 34, песок, зостера, 1978	0.80–0.87 0.83±0.01	0.35–0.39 0.37±0.01	0.43–0.47 0.45±0.01	–	–	–	12
Станция 63, песок, 1978	0.74–0.90 0.84±0.01	0.38–0.46 0.42±0.01	0.45–0.56 0.50±0.01	0.05–0.07* 0.06±0.01	1.00–1.17* 1.02±0.04	0.45–0.70* 0.55±0.05	24
Станция 17, илистый песок, 1980	0.80–0.86 0.84±0.01	0.35–0.45 0.39±0.02	0.42–0.54 0.47±0.02	–	–	–	14
Ст 18, серый ил, 1989	0.74–0.82 0.78±0.01	0.33–0.38 0.35±0.01	0.43–0.49 0.45±0.01	–	–	–	21
Рн ст 59, сер ил, 1990	0.79–0.82 0.80±0.04	0.35–0.41 0.38±0.08	0.43–0.50 0.48±0.09	0.03–0.05 0.04±0.01	0.67–1.00 0.83±0.41	0.28–0.33 0.31±0.07	3
Рн ст 86, сер ил, 1989	0.80–0.83 0.81±0.01	0.34–0.38 0.35±0.01	0.41–0.46 0.43±0.01	–	–	–	9
Рн ст 93, сер ил, 1992	0.75–0.79 0.78±0.07	0.32–0.36 0.34±0.05	0.43–0.45 0.44±0.03	0.03–0.05 0.04±0.03	0.60–0.80 0.72±0.26	0.21–0.27 0.24±0.07	3
Ст 6, серый ил, 1994	0.71–0.83 0.77±0.02	0.34–0.42 0.38±0.02	0.44–0.56 0.49±0.02	0.03–0.06 0.05±0.00	0.75–1.00 0.88±0.06	0.19–0.47 0.31±0.05	13

Ст 14, серый ил, 1994	0.78–0.82 0.80±0.01	0.35–0.40 0.38±0.01	0.44–0.52 0.48±0.01	0.04–0.06 0.05±0.00	0.67–1.00 0.91±0.06	0.27–0.58 0.40±0.05	15
Ст 15, серый ил, 1994	0.74–0.85 0.79±0.02	0.36–0.41 0.38±0.01	0.44–0.54 0.48±0.02	0.05–0.06 0.05±0.00	0.71–1.00 0.95±0.05	0.29–0.54 0.37±0.04	15
Ст 17, серый ил, 1994	0.74–0.80 0.77±0.02	0.34–0.40 0.37±0.02	0.44–0.52 0.48±0.03	0.05–0.07 0.06±0.01	0.83–1.00 0.98±0.06	0.25–0.50 0.37±0.09	7
Ст 12, серый ил, 1989	0.76–0.85 0.80±0.01	0.33–0.39 0.36±0.01	0.42–0.48 0.45±0.01	–	–	–	31

n – число проанализированных моллюсков, экз;

* – для 10 экземпляров.

Таблица 7.7 Морфометрические индексы раковин *Syndosmya* овальной формы из Аральского моря (в числителе – минимальное и максимальное значение признака, в знаменателе – среднее значение) (по: Андреева, Андреев, 2001а)

Место сбора, грунт, год	Отношение						n
	высоты раковины к ее длине	выпуклости раковины		длины макушек к длине			
		к ее длине	к ее высоте	раковины	выпуклой части лигамента	лигамента	
Ст 4, сер ил, 1970	0.71–0.79 0.75±0.01	0.32–0.38 0.35±0.01	0.44–0.50 0.46±0.01	0.04–0.08 0.05±0.01	0.56–1.00 0.76±0.08	0.45–0.18 0.28±0.04	19
Ст 16, черн ил, 1970	0.74–0.77 0.74±0.01	0.32–0.35 0.34±0.01	0.44–0.48 0.46±0.01	0.04–0.06 0.05±0.00	0.70–1.00 0.97±0.07	0.33–0.80 0.51±0.11	11
Ст 17, тем-сер ил, 1977	0.72–0.80 0.75±0.01	0.35–0.40 0.37±0.01	0.46–0.53 0.49±0.01	–	–	–	19
Ст 84, сер ил, 1977 весна	0.74–0.85 0.78±0.02	0.35–0.41 0.37±0.01	0.44–0.52 0.48±0.02	0.06–0.11 0.08±0.01	–	0.32–0.58 0.50±0.07	10
Ст 84, сер ил, 1977 осень	0.76–0.81 0.79±0.01	0.33–0.40 0.37±0.01	0.43–0.51 0.47±0.01	–	–	–	17
Зв Чернышева, заил песок, 1978	0.74–0.79 0.76±0.01	0.36–0.38 0.37±0.01	0.47–0.51 0.49±0.01	–	–	–	7
Ст 86, корич-сер ил, 1978	0.74–0.80 0.78±0.01	0.32–0.37 0.36±0.01	0.43–0.49 0.46±0.01	–	–	–	13
Ст 91, корич-сер ил, 1978	0.75–0.82 0.79±0.01	0.33–0.39 0.36±0.01	0.41–0.49 0.46±0.01	–	–	–	28
Аральская бух, тем-сер ил, 1980	0.70–0.78 0.73±0.03	0.27–0.38 0.34±0.03	0.39–0.51 0.47±0.03	0.03–0.04 0.03±0.00	0.42–0.56 0.48±0.05	0.25–0.33 0.27±0.03	7
Ст 18, серый ил, 1989	0.71–0.79 0.75±0.01	0.33–0.36 0.34±0.01	0.44–0.49 0.46±0.01	–	–	–	11
Ст 22, заил песок, 1989	0.73–0.82 0.78±0.01	0.33–0.38 0.35±0.01	0.43–0.48 0.45±0.01	–	–	–	23
Ст 25, заил песок, 1989	0.72–0.79 0.76±0.01	0.27–0.36 0.32±0.01	0.35–0.46 0.42±0.01	–	–	–	22
РН ст 41, чер ил, 1989	0.72–0.76 0.74±0.01	0.30–0.33 0.31±0.01	0.40–0.45 0.43±0.01	–	–	–	9
РН ст 76, сер ил, 1989	0.73–0.78 0.76±0.02	0.32–0.38 0.35±0.02	0.43–0.49 0.63±0.02	–	–	–	8
РН ст 92, корич-серый ил, 1989	0.74–0.81 0.78±0.01	0.30–0.36 0.34±0.01	0.38–0.47 0.43±0.01	–	–	–	30

Зв Бугакова, темно-серый ил, 1990	0.71–0.78 0.74±0.02	0.35–0.38 0.36±0.02	0.46–0.52 0.49±0.03	0.03–0.03 0.03±0.00	0.44–0.50 0.46±0.04	0.22–0.27 0.26±0.04	5
Рн ст 59, сер ил, 1990	0.72–0.77 0.75±0.01	0.32–0.40 0.35±0.01	0.42–0.52 0.47±0.02	0.03–0.05 0.04±0.00	0.40–0.83 0.74±0.10	0.13–0.56 0.33±0.07	11
Рн ст 93, сер ил, 1992	0.71–0.75 0.73±0.01	0.32–0.39 0.35±0.02	0.44–0.52 0.47±0.03	0.03–0.04 0.03±0.00	0.50–0.67 0.65±0.05	0.16–0.31 0.25±0.04	8
Ст 6, сер ил, 1994	0.71–0.77 0.74±0.02	0.31–0.38 0.35±0.02	0.43–0.50 0.47±0.02	0.03–0.05 0.04±0.00	0.71–1.00 0.80±0.09	0.11–0.40 0.31±0.09	3
Ст 14, сер ил, 1994	0.77–0.78 0.78±0.02	0.36–0.38 0.37±0.02	0.47–0.48 0.48±0.02	0.04–0.05 0.04±0.00	0.71–0.83 0.75±0.17	0.29–0.33 0.31±0.06	3
Ст 15, сер ил, 1994	0.74–0.79 0.77±0.01	0.33–0.37 0.35±0.01	0.43–0.48 0.46±0.01	0.04–0.06 0.05±0.00	0.80–1.00 0.97±0.04	0.24–0.55 0.35±0.06	13
Ст 17, сер ил, 1994	0.74–0.80 0.76±0.02	0.34–0.36 0.35±0.01	0.45–0.47 0.46±0.01	0.04–0.06 0.05±0.01	0.71–0.86 0.79±0.07	0.29–0.40 0.34±0.04	6

n – число проанализированных моллюсков, экз.

Глава 8. СОЛЕНОСТНЫЕ БАРЬЕРЫ И ИХ РОЛЬ В ВИДООБРАЗОВАНИИ И ФОРМИРОВАНИИ ФАУН

Особенности распределения одних и тех же или близкородственных видов, в частности, представителей «каспийской» фауны, при разной солености в Азовском, Каспийском и Аральском морях до сих пор не получили удовлетворительного объяснения и вызывают затруднения при рассмотрении эволюции моллюсков этих водоемов (Старобогатов, 1994; Ситникова, Старобогатов, 1999; и др.). При эволюционных построениях постулируется, что при вселении из пресных вод в соленые (замкнутые водоемы) происходит формирование новых видов, при этом механизм действия солености, как изолирующего фактора, не рассматривается (Логвиненко, 1968; Старобогатов, 1970, 1994; Старобогатов, Ситникова, 1992; и др.). Предваряя рассмотрение эволюции двустворок Арала, попытаемся выявить общие закономерности и особенности воздействия вод разной солености Азовского, Каспийского и Аральского морей на их фауну. При этом не лишним будет вспомнить слова Л.А. Зенкевича (1977) «... для каждого водоема потребуется своя собственная классификация, что определяется различиями в составе населения, во всей совокупности современных условий существования (абиотических и биотических) и в условиях геологического прошлого, когда формировалась солоноватоводная фауна» (стр. 273).

В морских гидробиологических работах неоднократно указывалось на соленость воды, как фактор, ограничивающий распространение той или иной фауны: пресноводной, солоноватоводной, морской и гипергалинной (Remane, 1934, 1940; Книпович, 1938; Dahl, 1956; Caspers, 1958; Хлебович, 1962, 1965; и др.). Наиболее подробно был исследован барьер между пресноводной и морской фаунами в водах океанического состава. Соленость 5–8 ‰ получила название «критической солености», и был выявлен универсальный характер барьера, разделяющего два главных типа фаун (Khlebovich, 1968, 1969; Хлебович, 1974). В последующем, для солености океанических вод 5–8 ‰, разделяющей фауны разного происхождения, был предложен О. Кинне (Kinne, 1971) термин «хорохалиникум» (horeo, греч. разделяю), а в русскоязычной литературе закрепился термин «хорогалинная зона» (Хлебович, 1986, 1989; Андреев, Андреева, 1990а).

Н.В. Аладиным (1988), на основании экспериментального изучения соленостных адаптаций Ostracoda и Branchiopoda и сведений об их распространении в природе, было выделено для морских вод пять барьерных соленостей 5–8, 16–20, 26–30, 36–40 и 50–55 ‰, не подтвержденных, за исключением первой, материалами по изменению физико-химических свойств воды в пределах барьеров.

В.В. Хлебович (1989) предложил классификацию морских вод, учитывающую хорогалинную зону (рис. 8.1). Нам (Андреева, Андреев, 2001б) представляется, что предложенная классификация учитывает не все барьеры, существующие при смешении речных и морских вод, в частности, барьер между пресными водами и олигогалинной зоной. Существование такого барьера вытекает из анализа работ по фауне Азовского моря. Так, одни авторы соленость 3–4 ‰ признавали основным ареалом солоноватоводной фауны (Зенкевич, 1959), другие – подчеркивали последовательный переход от чисто пресноводной фауны к фауне содержащей «каспийские» виды и далее к морской фауне (Марковский, 1953, 1954; Григорьев, 1965; Некрасова, 1976, 1977; и др.). Особый характер распределения каспийской фауны в Азово-Черноморском бассейне подчеркивается приводимой Ф.Д. Мордухай-Болтовским (1953, 1960) схемой галопатии (рис. 8.2).

В принимаемой Ф.Д. Мордухай-Болтовским (1960) классификации вод Азовского и Черного морей выделяются границы олигогалинной зоны (табл. 8.1), а Т.Г. Мороз и В.Л. Гильман (1988) разделяют солоноватые воды на относительные (0.5–2.5 ‰), промежуточные (2.5–7.5 с разбивкой на 2 подтипа: 2.5–5.0 и 5.0–7.5 ‰) и абсолютные (7.5–11.0 ‰).

По А.Ф. Карпевич (1960а), распространение пресноводных моллюсков в Азовском море ограничивалось соленостью 2 ‰. Примечательно, что при составлении «Определителя фауны Черного и Азовского морей» (1972) учитывались только виды, обитающие при солености более 2–3 ‰.

Учитывая приведенные выше данные, мы считаем (Андреева, Андреев, 2001б), что пресноводная (s. str.) фауна в Азово-Черноморском бассейне отделена от олигогалинной фауны, населяющей олигогалинные воды, барьерной соленостью 1–2 (3) ‰.

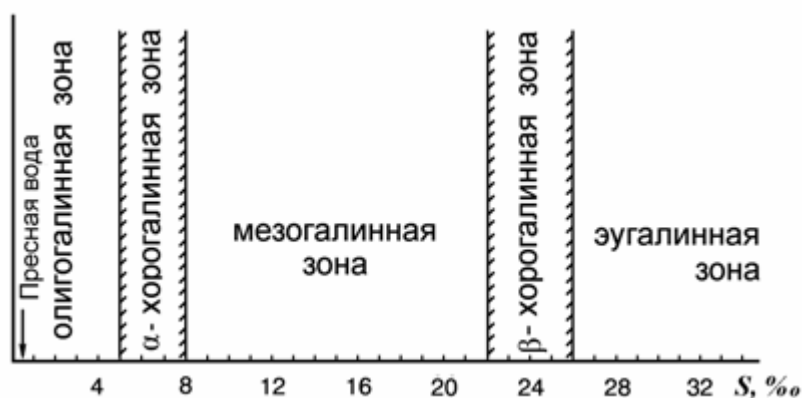


Рис. 8.1. α- и β-хорогалинные зоны в системе классификации вод по солености (по: Хлебович, 1989).

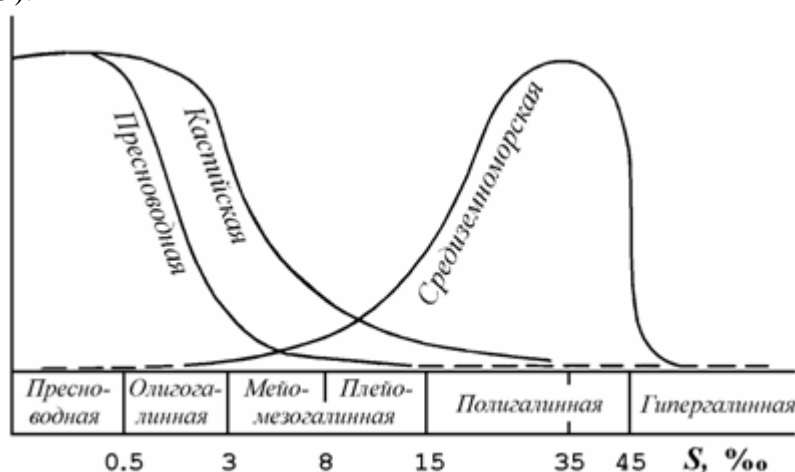


Рис. 8.2. Схема галопатии основных типов водной фауны Азово-Черноморского бассейна (по: Мордухай-Болтовской, 1953). По оси абсцисс – соленость, ‰; по оси ординат – число видов

Следует заметить, что как хорогалинная зона, так и другие барьерные солености выделяются с некоторой долей приближения, поскольку, как уже отмечалось (Андреев, Андреева, 1990а), точное положение этих зон выделить невозможно ни по распространению видов в природе, ни по экспериментальным данным. Наиболее четко положение хорогалинной зоны и, вероятно, других барьерных зон проявляется лишь при значительных изменениях экосистемы водоема в целом в процессе его осолонения.

Таблица 8.1 Схема подразделения солоноватых вод в Понто-Азовском бассейне (по: Мордухай-Болтовской, 1960)

Зона	Подзона	Соленость, ‰
Пресноводная	–	0–0.5
Олигогалинная, или слабосоленоватая	–	0.5–3(2)
Мезогалинная, или собственно солоноватая	Мейомезогалинная, или нижнесолоноватая	3(2)–8(10)
	Плейомезогалинная, или верхнесолоноватая	8(10) – около 15
Полигалинная, или сильно солоноватая	–	Около 15–30

Попытки разграничить воды Каспийского моря по градиенту солености и составу фауны предпринимались неоднократно. Так, Н.Л. Чугуновым (1922, цит. по: Бирштейн, 1945), считавшим соленость определяющим фактором в распределении донной фауны, выделялось для Северного Каспия три зоны:

- 1 – волжское пресноводное предустьевое пространство,
- 2 – солоноватоводная зона с двумя отделами,
- 3 – морская зона с постоянной, относительно высокой соленостью.

Хотя Я.А. Бирштейн (1945) большее значение в распределении донной фауны придавал характеру грунта и связанным с ним факторам – скорости течения и газовому режиму, выделенные им комплексы, населяющие грунты Северного Каспия, имели соленостные границы до 2–3 ‰, 3–7, 5–9, больше 9 и 10–12 ‰.

Обсуждая распределение фауны Каспийского моря по акватории, Л.А. Зенкевич (1977) принял деление его вод на две зоны:

1. Меньше 7–8 ‰. Основной ареал солоноватоводной фауны, приуроченной к меньшей солености, со значительной примесью пресноводных форм.
2. От 7–8 до 13 ‰. Основной ареал солоноватоводной фауны, приуроченной к большей солености, с большей примесью морских иммигрантов.

Позднее Б.М. Логвиненко (1968) зону солености 3–7 ‰, характеризующуюся, по его мнению, в Каспии крайне скудным развитием жизни и, в частности, весьма бедным качественным и количественным составом донной фауны, предложил назвать «полипойкилогалинной зоной», которая по содержанию его работы соответствует хорогалинной зоне вод океанического состава. При этом было указано значение «полипойкилогалинной зоны» как барьера, защищающего вновь возникшие формы при вселении морских организмов в пресные воды.

В 1980-х годах положение хорогалинной зоны в Каспийском море рассматривал Н.В. Аладин (1983, 1989). Опираясь на работу А.Ф. Карпевич (1958), отмечавшую, что в ряду «океаническая вода@каспийская@аральская» наблюдаемое повышение толерантных соленостных диапазонов гидробионтов практически нивелируется по хлорности, он пересчитал первоначально по иону хлора (1983), а затем по иону натрия (1989) положение хорогалинной зоны вод с океаническим составом 5–8 ‰ для каспийских вод. По мнению автора, из-за различий в ионном составе хорогалинная зона в Каспии смещена до солености 7–11 ‰ и более широка, чем в водах океанического состава (рис. 8.3).

Помимо рассмотренных выше работ, во многих исследованиях донной фауны Каспийского моря содержится информация, позволяющая уточнить положение хорогалинной зоны и других барьерных соленостей в Каспийском море. Например, А.А. Шорыгин (1945), рассматривая бентос Северного Каспия, разбивает северо-каспийских двустворчатых моллюсков на три группы.

1. Группа видов, приуроченная к наименьшим соленостям: *Adacna minima* (=Hypanis vitrea glabra), *Adacna plicata* (=Hypanis plicata), *Adacna laeviuscula* (=Hypanis laeviuscula), *Dreissena polymorpha*. Средние солености от 3.68 до 6.18 ‰.

2. Группа видов, приуроченная в наибольшей степени к средним (с точки зрения Северного Каспия) соленостям: *Monodacna edentula* (=Hypanis angusticostata polymorpha), *Monodacna caspia* (=Hypanis caspia) и *Didacna trigonoides*. Средние солености от 8.5 до 10.5 ‰.

3. Группа видов, приуроченная к наивысшим соленостям Северного Каспия: *Didacna barbotdemarnyi*, *Dreissena caspia*, *Mytilaster lineatus*, *Cardium edule* (=Cerastoderma ? isthmicum). Средние солености от 11 до 12 ‰.

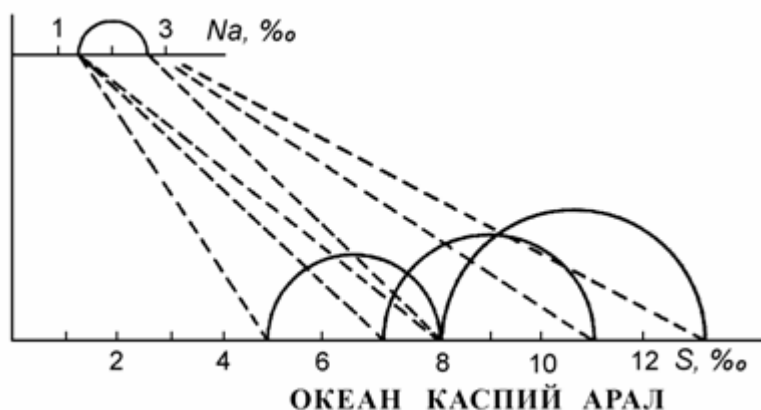


Рис. 8.3. Смещение критической солёности в сторону высоких концентраций в водах Каспийского и Аральского морей по сравнению с водой океаническим составом солей (по: Аладин3, 1989).

По оси абсцисс: внизу – солёность, ‰;верху – концентрация ионов натрия, ‰.

Показательно, что в 1935 г. максимальная биомасса *Dreissena polymorpha* приходилась на солёность 2 ‰ и от 6 до 10 ‰, что, вероятно, соответствует распределению в Северном Каспии ее двух подвидов: пресноводного *D. p. polymorpha* и солоноватоводного *D. p. andrusovi*. Для *Adacna minima* (= *Hypanis vitrea glabra*) — 2–4 ‰. Для наиболее солёнолюбивых видов *Didacna barbotdemarnyi*, *Dreissena caspia*, *Mutilus lineatus*, *Cardium edule* (= *Cerastoderma ? isthmicum*) и *Monodacna caspia* (= *Hypanis caspia*) максимум биомассы приходился на солёность 12–14 ‰. Интерпретация табличных данных А.А. Шорыгина (1945) по другим видам двустворок осложняется наличием у них подвидов, выделенных только в последующем Б.М. Логвиненко и Я.И. Старобогатовым (1968), обитающих при различных солёностях.

Е.А. Яблонская и В.Ф. Осадчих (1973) указывают, что нижняя граница распространения средиземноморских и солёнолюбивых реликтовых моллюсков [церастодермы, митиластера, абры (=синдосмии), дидакны] приурочена к водам солёностью 8–9 ‰ и более. При этом отмечалось, что морские организмы – выходцы и вселенцы из Средиземноморского бассейна наиболее высокую биомассу образуют обычно в западной половине Северного Каспия, где наблюдается постоянный приток среднекаспийских солёных вод и имеется прямой путь для иммиграции личиночных форм из Среднего Каспия, в котором эти организмы имеют широкий ареал и высокую численность.

Л.Г. Виноградов (1959, 1963; цит. по Яблонская, Осадчих, 1973) отмечал, что организмы солоноватого комплекса (моллюски монодакна, дрейссена, дидакна), населяющие районы, несколько удаленные от устьев рек, не переносят ни сильного опреснения, ни сильного осолонения. Поэтому в годы сокращения волжского стока и повышения солёности Северного Каспия биомасса этих видов уменьшается. Интересны и подразделения биоценозов Северного Каспия, предложенные Л.Г. Виноградовым (1959):

1 – пресноводные [пресноводные моллюски, речная дрейссена (= *Dreissena polymorpha polymorpha*), олигохеты, личинки хирономид];

2 – прибрежные и слабосолоноватоводные [адакна (= *Hypanis vitrea glabra*), уралокаспийская форма дрейссены (= *Dreissena polymorpha ? polymorpha*), высшие ракообразные, олигохеты, амфаретиды, личинки хирономид];

3 – солоноватоводные [монодакна (= *Hypanis caspia caspia* и *H. angusticostata*), трехгранная дидакна (= *Didacna trigonoides*), морская форма дрейссены (= *Dreissena polymorpha andrusovi*)];

4 – морские (средиземноморские митиластер, церастодерма, нереис);

5 – солёнолюбивые реликтовые [морская дидакна (= *Didacna longipes*, *Didacna protracta* и *Didacna barbotdemarnyi*), каспийская дрейссена (= *Dreissena caspia*)].

Очень показательна схема распределения кардиид по акватории Каспия, составленная А.Ф. Карпевич (1975) по материалам Я.И. Бирштейна (рис. 8.4), из которой следует, что

распределение кардиид приурочено к определенным зонам солености: от чуть менее 5 до 10 ‰ – *Hypanis minima* (= *Hypanis vitrea glabra*), 10 ‰ и несколько ниже – *Monodacna edentula* (= *Hypanis angusicostata polymorpha*) и *Didacna trigonoides*, в основном 10 ‰ и выше – *Didacna barbotdemarnyi* и *Cerastoderma lamarcki* (= *Cerastoderma ? isthmicum*).

Вселившийся средиземноморский двустворчатый моллюск *Mytilaster lineatus* также преимущественно был распространен при солености не ниже 10 ‰ и положение границ его ареала в Северном Каспии зависело от солености (рис. 8.5).

Учитывая распространение чисто пресноводных видов, ограниченное преимущественно изогалиной 2 ‰, можно предположить, что в Каспийском море помимо хорогалинной зоны, разделяющей эвригалинные виды морского происхождения и олигогалинные виды, существует и барьерная соленость, отделяющая олигогалинную фауну от пресноводной. Как отмечалось выше, точное положение барьерных зон выделить практически невозможно и поэтому берется достаточно широкий диапазон. В Каспийском море хорогалинная зона располагается в области 8–10 ‰, а первая барьерная соленость отделяющая пресноводную фауну (s. str.) от олигогалинной — 2–4 ‰ (Андреева, Андреев, 2001б).

Проведенный на основе литературных данных (Сидоров, 1929; Бенинг, 1934; Деньгина, 1954, 1957, 1959а, б; Хусаинова, 1958, 1960; Яблонская, 1960; и др.) анализ (Андреев, Андреева, 1990а) распределения донной фауны в зависимости от солености для периода, когда условия обитания в Аральском море были близки к среднеголетним, показал, что в собственно море при средней солености около 10 ‰ массовое развитие имели небольшое число видов: *Dreissena obtuscarinata*, моллюски рода *Hypanis* (*H. vitrea bergi*, *H. minima minima*, *H. sidorovi*), *Chironomus behningi*. Доминирующее положение этих видов сохранялось и в опресненных заливах до солености 4–5 ‰, но в култуках, при солености, превышающей соленость открытого моря всего лишь на 2 ‰ (больше 12 ‰), из вышеназванных видов в заметном количестве отмечалась только *Dreissena obtuscarinata*, да и то до солености не более 16 ‰. При солености более 12 ‰ в култуках получали условия для массового развития *Cerastoderma isthmicum*, моллюски рода *Caspihydrobia*, *Theodoxus pallasi*, *Dreissena caspia pallasi*, последняя в узком соленостном диапазоне 12–20 ‰.

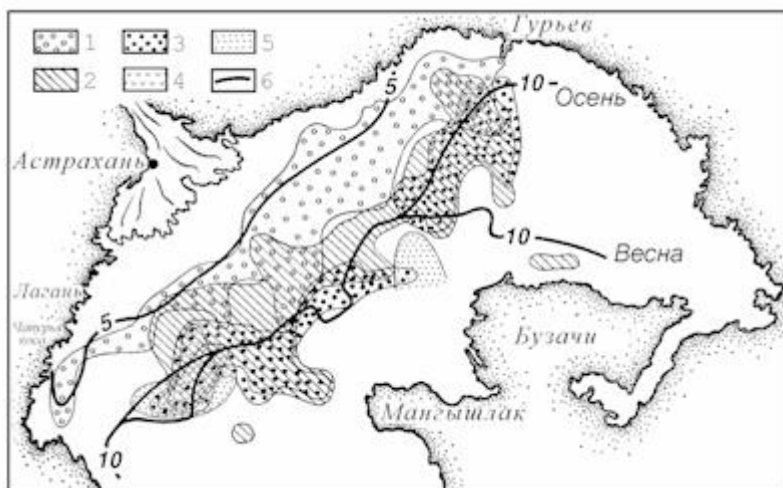


Рис. 8.4. Распределение кардиид в Северном Каспии в зависимости от солености в 1935 г. (по материалам Я.И. Бирштейна, из: Карпевич, 1975). 1 – *Hypanis minima*; 2 – *Monodacna edentula*; 3 – *Didacna trigonoides*; 4 – *D. barbotdemarnyi*; 5 – *Cerastoderma lamarcki*; 6 – изогалины, ‰.

Скачкообразное изменение фауны в култуках Аральского моря, приуроченное к солености воды 12–16, 23–25 и 32 ‰, было отмечено еще Н.З. Хусаиновой (1958). К сожалению ею не были приведены фактические материалы, подтверждающие обоснованность выделенных диапазонов солености, влияющих на качественный состав фауны.

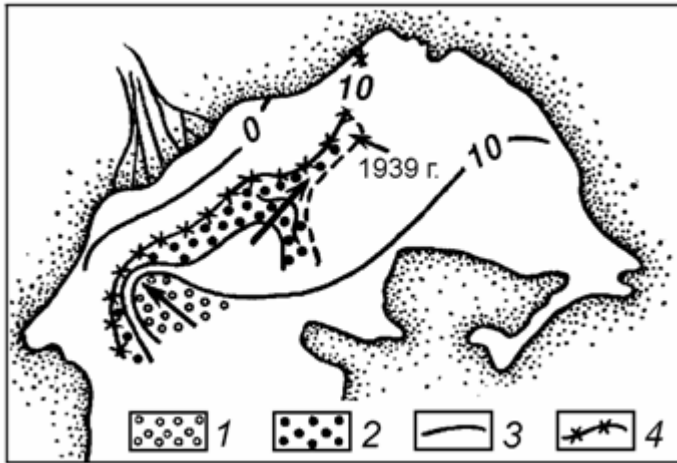


Рис. 8.5. Изменение ареала распространения *Mytilaster lineatus*. с 1932 по 1939 гг. в зависимости от солёности (по: Карпевич, 1975).

1 – 1932 г., 2 – 1939 г. 3 – изогалина 10 ‰ в 1932 г., 4 – изогалина 10 ‰ в 1939 г.

Как показали более поздние исследования (Андреев, 1981; Андреев, Андреева, 1981, 1990а, 1991б), первый из указанных Н.З. Хусаиновой (1958) диапазонов солёности аральской воды, но более узкий — 12–14 ‰, разделяет пресноводную и морскую фауны, соответствуя хорогалинной зоне 5–8 ‰ для вод с океаническим составом солей. Получил подтверждение и второй диапазон солёностей, указанный Н.З. Хусаиновой (1958). Всего для Аральского моря нами (Андреев, Андреева, 1998а, Андреев, 1999) было выделено 4 барьерные солёности: 3–5, 12–14, 24–28 и 40–45 ‰, названных позднее олигогалинным, мезогалинным, эугалинным и гипергалинным барьерами (Андреева, Андреев, 2001б).

Н.В. Аладиным (1990), на базе концепции относительности и множественности зон барьерных солёностей (Аладин, 1988), определено в Аральском море 5 барьерных солёностей: 7–11, 22–28, 36–42, 50–56, 66–77 ‰. Автором (Аладин, 1990) был сделан формальный пересчет концентрации ионов натрия пяти барьерных солёностей морских вод в соответствующую солёность аральских вод и, поскольку, по его мнению, «...именно гидробионты с их осморегуляторными способностями привносят в водные экосистемы эффекты барьерных солёностей» (с. 11), подробно обсуждать выделенные барьеры не имеет смысла. Остановимся лишь на хорогалинной зоне. Получив пересчетом ее значение для вод Аральского моря (см. рис. 8.3) равным 7–11(?) ‰ (Аладин, 1990) или 8–13 ‰ (Аладин, 1983, 1986, 1996) автор считал, что по сравнению с океаническими водами в аральской воде интервал хорогалинной зоны увеличивается с 3 до 5 ‰, не приводя серьезных аргументов в пользу такого увеличения. В этом случае интервал хорогалинной зоны (критической солёности биологических процессов) захватывает период существования экосистемы моря при его квазистационарном режиме Арала в первой половине 20 века, когда наблюдалось процветание фауны, вплоть до размножения почти всех пресноводных рыб при солёности открытого моря (средняя 10.2 ‰). Кризисное же состояние фауны моря документально зарегистрировано (см. глава 3) при приближении вод Арала к солёности 12–14 ‰, а повышенная изменчивость эвригалинных двустворок отмечена после перехода экосистемой моря барьера 12–14 ‰ (см. глава 6–7).

Исследованиями последних лет в области гидрологии и гидрохимии Аральского моря (Гидрометеорология ..., 1990; Цыцарин, Лобов, 1993а, б, 1994, 1995; Лобов, 1994; Лобов с соавт., 1995) выявлено, что в зонах барьерных солёностей изменяются физико-химические свойства его вод.

Олигогалинный барьер 3–5 ‰ ограничивает распространение собственно пресноводной (s. str.) фауны. Наличие этой барьерной солёности и позволило иметь своеобразный, резко отличающийся видовой состав беспозвоночных животных, населяющих Арал.

По данным А.Г. Цыцарина и А.Л. Лобова (1995), в Аральском море барьер между речными и морскими водами в среднем расположен в области значений 2.5 ‰, а его нижняя и верхняя границы соответственно в области 1.5 и 3–4 ‰. В переходной зоне отношение содержания иона кальция и карбонат иона к иону хлора снижается на порядок. Изменение положение границы барьера от 3 (весна) до 2 (лето) и 4 ‰ (осень) обусловлено существенным влиянием температуры воды на растворимость карбоната кальция, а также зависит от содержания карбонатов в речной воде.

Мезогалинный барьер 12–14 ‰ в Аральском море соответствует хорогалинной зоне 5–8 ‰ морских вод с океаническим составом (Андреева, Андреев, 2001б).

В пределах этого барьера начинается метаморфизация вод Арала. Аральская вода была насыщена карбонатом кальция еще при квазистационарном режиме моря при солености 10 ‰ (Блинов, 1956). Небольшое повышение солености воды в 1960-х годах вызвало нарушение равновесия солевой системы моря и началось значительное осаждение солей. Считается, что при концентрации морской воды в период с 1961 по 1970 гг. выпало в осадок 2.39 млн. т карбонатов, а в 1971–1980 гг. — 4.34 млн. т (Гидрометеорология..., 1990). Рост солености в этот период сопровождался ростом абсолютного содержания всех ионов, при этом при солености около 14 ‰ сильно возрастала дисперсия содержания Mg^{2+} и Ca^{2+} (Лобов с соавт., 1995).

Эугалинный барьер 24–28 ‰ (в ранних работах 25–30 ‰) является верхней границей распространения солоноватоводных видов.

На соленость 24.7 ‰ приходится переход вод Аральского моря из класса солоноватых в класс морских, когда температура наибольшей плотности становится равной температуре замерзания. При этой солености происходит принципиальная перестройка зимнего охлаждения водоема от пресного типа к морскому (Цыцарин, Лобов, 1995). Именно в пределах этой барьерной солености наблюдались существенные перестройки солевой системы моря. Так, во второй половине 1980-х годов для солевого состава воды Аральского моря был важен процесс выпадения в осадок $CaSO_4$, так как он привел к уменьшению концентраций Ca^{2+} и SO_4^{2-} и метаморфизации солевого состава. Перестройка солевой системы моря в 1989 г. (средняя соленость примерно 27 ‰) сопровождалась изменением коэффициентов в соотношении хлорности и концентрации HCO_3^- , хлорности и концентрации Ca^{2+} (Лобов, 1994).

Гипергалинный барьер 40–45 ‰ ограничивает распространение видов морского происхождения и является нижней границей распространения для гипергалинных видов.

При солености 40–45 ‰ солевая система Аральского моря в очередной раз переходит в неустойчивое состояние (Цыцарин, Лобов, 1995).

Множественный характер барьеров позволяет предполагать о разграничении ими водной среды обитания на отдельные водные массы со специфическими физико-химическими свойствами (Андреев, Андреева, 1990а, 1998а). Если в пределах барьерных соленостей происходит резкое качественное изменение физико-химических свойств вод моря, то между барьерными соленостями заключены водные массы, характеризующиеся относительной однородностью физико-химических свойств. В пределах водной массы происходит количественное изменение параметров, например, солености, подготавливающее качественный скачок в пределах барьера. Каждую водную массу населяют специфические флора и фауна в соответствии с осморегуляторными возможностями составляющих их видов.

На базе разработанной классификации вод Аральского моря (Андреев, Андреева, 1998а) представляется возможным предложить единую классификацию вод океанического состава, Аральского и Каспийского морей с поправкой на положение барьерных соленостей (рис. 8.6). Помимо указанных водных масс: пресноводной, олигогалинной, мезогалинной и эугалинной, существуют еще гипергалинные и ультрагалинные водные массы и соответственно гипергалинный и ультрагалинный барьеры, но, поскольку по их положению мы не располагаем достаточной информацией, в данной работе они не рассматриваются. Предлагается присвоить барьерным соленостям привычные названия в соответствии с отделяемыми ими водными массами: олигогалинный, мезогалинный, эугалинный, гипергалинный и ультрагалинный барьеры.

Гидрохимические исследования достаточно ясно показывают, что при смешении речных и морских вод в эстуарных зонах возникают барьеры, обусловленные изменением физико-химических свойств воды. Так, удаление главной массы взвешенного материала наблюдается при солености около 2 ‰. К тому же, в речной воде соли, в основном, находятся в виде взвесей, в морской воде при солености более 5 ‰ соли на 98 % – в растворенном состоянии (Гордеев, 1983). При смешении вод в эстуарных зонах прослеживаются все переходные стадии между гидрокарбонатно-кальциевыми и хлоридно-натриевыми водами. Особо резкие изменения относительно содержания основных ионов происходят при солености менее 2 ‰. Преобразование ионного состава вод продолжается до солености 5 ‰, при солености выше 10 ‰ относительное содержание ионов практически не меняется (Цыцарин, Лобов, 1995). Исследования А.К. Виноградова (1986а, б) обнаружили преобразования физико-химических свойств воды и растворов хлористого натрия также в диапазоне солености 22–26 ‰.

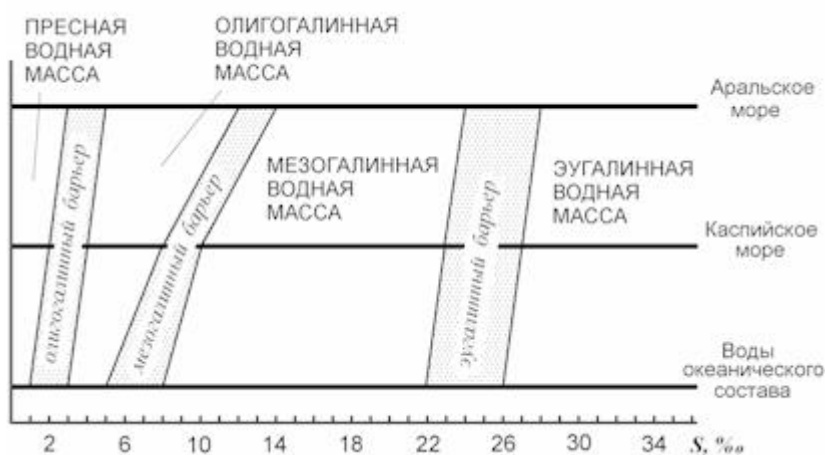


Рис. 8.6. Классификация вод с учетом барьерных соленостей (по: Андреева, Андреев, 2001б). По оси абсцисс– соленость, ‰;

В процессе изменения характера вод суши на морской возникают карбонатный и сульфатный физико-химические барьеры, определяемые достижением предела растворимости солей и имеющие общегеографический характер. Однако, этот процесс в различных морях не полностью тождествен и имеет региональные особенности (Питьева, 1978; Никаноров, Посохов, 1985; Цыцарин, Лобов, 1995).

Исследуя положение физико-химического барьера река – море для Аральского, Азовского морей и северной части Каспийского, А.Г. Цыцарин и А.Л. Лобов (1995) указывают, что для этих объектов нижняя граница переходной зоны расположена в области значений 1.5 ‰ для кальция и 1 ‰ для гидрокарбонатов. Ширина переходной зоны определяется относительным содержанием рассматриваемых ионов в речной и морской воде – чем меньше их значения в реке и больше в море, тем шире переходная зона. Сама зона представляет собой переход от уже метаморфизированных речных вод к морским водам, а с верхней границей переходной зоны совпадает нижняя граница диапазона применимости гипотезы квазипостоянства солевого состава морской воды. Наиболее резко барьер между речными и морскими водами выражен в Таганрогском заливе Азовского моря, где он расположен в области значений 2.0–2.5 ‰ суммы солей. Положение барьера для Северного Каспия составляет 2–4 ‰ суммы солей, а для Арала – от 1.5 до 3–4 ‰.

Универсальным барьером, разделяющим морскую и пресноводную фауны, является зона критической солености, или хорогалинная зона 5–8 ‰ для вод с океаническим составом солей (Хлебович, 1965, 1974; Khlebovich, 1968, 1969, 1990), «...определившая направление развития органического мира в далеком прошлом и ряд существенных свойств современных биохимических и клеточных структур, видовых адаптаций и структуры фаунистических комплексов» (Хлебович, 1974, с. 197). Недавно были вторично описаны процессы,

характеризующие воды в области зоны критической солености под названием «маргинальный фильтр океана» (Лисицын, 1994, цит. по Хлебович, 1996).

Как уже указывалось выше, в пределах барьерных соленостей происходит резкое качественное изменение физико-химических свойств вод моря. Между барьерными соленостями заключены водные массы, характеризующиеся относительной однородностью физико-химических свойств, в то же время в пределах водной массы происходит количественное изменение параметров, например солености, подготавливающее качественный скачок в пределах барьера. Каждую водную массу, которая является специфической ареной жизни (специфической адаптивной зоной), населяют специфические флора и фауна в соответствии с осморегуляторными возможностями составляющих их видов. Населяющие водные массы флора и фауна представляют собой интегральный показатель взаимодействия комплекса абиотических и биотических факторов вдоль оси смешения пресных вод реки, осолоненных вод моря и, там где они есть, высокоминерализованных вод заливов, маршей.

Барьерные солености разделяют определенные адаптивные зоны (=арены жизни), для освоения которых живому необходимо преодолеть ограничивающие их барьеры. Преодоление барьерных соленостей в процессе эволюции жизни в водной среде осуществлялось за счет приобретения и совершенствования разнообразных осморегуляторных механизмов, которые, вероятно, следует рассматривать как морфофизиологические адаптации ароморфного ранга. Разнообразие морфофункциональных адаптаций обеспечивало гидробионтам освоение всего комплекса природных поверхностных вод. В зависимости от особенностей развития морфофизиологических адаптаций как у групп организмов, так и у отдельных видов осваивались соответствующие водные массы или же при совершенных осморегуляторных механизмах – несколько водных масс.

Особое значение барьерные солености должны были иметь при формировании солоноватоводных эндемичных фаун. Ярким подтверждением этого положения служат специфические фауны Аральского и Каспийского морей, а также распространение каспийской фауны в Азово-Черноморском бассейне.

При разработке концепции критической солености В.В. Хлебович (1974) предложил гипотезу о происхождении в далеком прошлом основных форм метаболизма при солености выше критической, но близкой к ней. Основные формы осморегуляции, по-видимому, вырабатывались при переходе через барьер критической солености на пути в ту или иную сторону (рис. 8.7).

Выработка, на базе истинных пойкилоосмотических организмов, гипертонической регуляции позволила многим большим группам животных перейти мезогалинный барьер (=барьер критической солености) и колонизовать пресные воды. Выработка механизмов гиперосмотической регуляции, прежде всего аппаратов активной сорбции Na^+ из среды и реабсорбции его при образовании гипотонической мочи, является одним из центральных моментов эволюции животных. Переход через критическую соленость настолько связан с коренным преобразованием функций и необходимостью выработки принципиально новых органов, что можно представить, что он происходил под влиянием могучего пресса, вероятно, прежде всего биотических отношений (Хлебович, 1974).

Принимая схему эволюции животных В.В. Хлебовича (см. рис. 8.7), обсудим более подробно освоение гидросферы Mollusca с учетом всех барьерных соленостей. Рассматриваемая группа относится к настоящим пойкилоосмотическим организмам с внутренней средой – целомической жидкостью, кровью и пр. При проникновении через барьер критической солености в пресные воды моллюски должны переходить к гиперосмотической регуляции. После преодоления барьера критической солености формируются две обширные группы моллюсков: пресноводные и морские, эволюция которых далее протекала независимо.

Из выделенных водных масс в силу геологических и исторических причин наибольшим постоянством и длительностью существования обладают пресные и эугалинные водные массы. Напротив, олигогалинные и мезогалинные водные массы в геологическом масштабе времени не постоянны и неоднократно могли возникать и исчезать в каком-либо регионе. В связи с чем, наибольшего разнообразия моллюски достигли в пресных и эугалинных водных массах, и

малакофауна этих водных масс является донором для формирования фаун олигогалинных и мезогалинных водных масс.

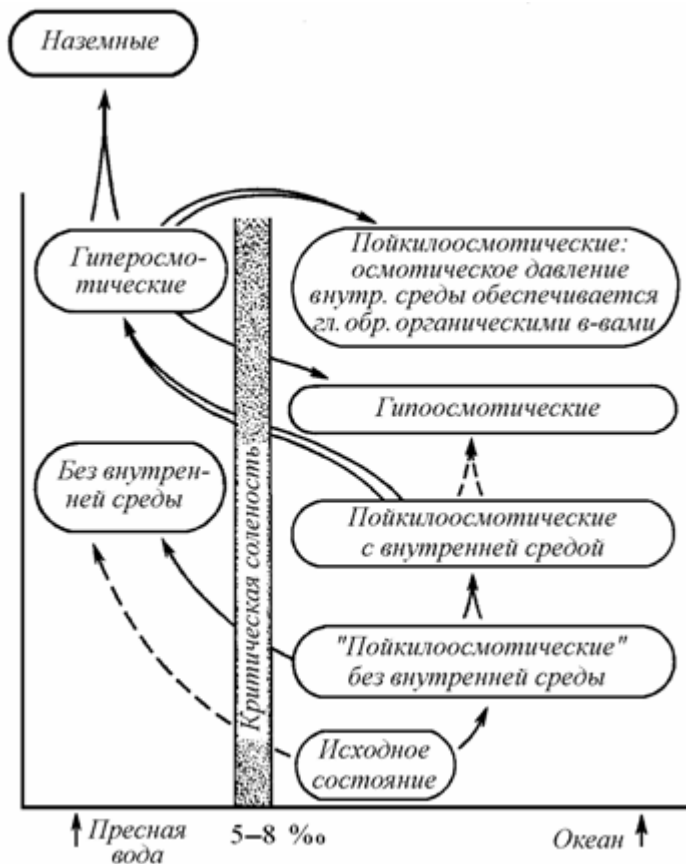


Рис. 8.7. Основные пути эволюции соленостных отношений животных (по: Хлебович, 1974).

Освоение (проникновение в) соседней водной массы могло идти двумя путями. Во-первых, путем выработки эвригалинности, то есть приобретения морфофизиологических адаптаций, позволяющих существовать в условиях широкого соленостного спектра (двух и более водных массах), что особенно важно в условиях непостоянства среды обитания. Во-вторых, после проникновения в соседнюю водную массу в условиях ее постоянства в геологических масштабах времени был возможен путь приобретения стеногалинности или выработки адаптаций для обитания в пределах конкретной водной массы с формированием специфической олигогалинной или мезогалинной фауны, не встречающейся в других водных массах. Присутствие специфической, большей частью эндемичной, олигогалинной или мезогалинной фауны – это свидетельство особых путей развития экосистемы водоема.

Для моллюсков в силу специфики организации все барьерные солености являются трудно преодолимыми, и поэтому их видовой состав резко различается по ту и другую сторону барьерной солености, тогда как пресноводные рыбы свободно преодолевают олигогалинный барьер.

В проявлении феномена барьерных соленостей необходимо учитывать историю формирования фаун. Так, в опытных работах по соленостной резистентности (аральская вода) эвригалинных беспозвоночных разного происхождения (Андреев, Андреева, 1983, 1990б) было прослежено резкое снижение выживаемости в пределах мезогалинного барьера (= хорогалинной зоны) средиземноморско-атлантических видов на клеточном, тканевом и организменном уровне, в то время как эвригалинные обитатели материковых вод не имели достоверного снижения выживаемости в этом диапазоне (рис. 8.8). Более того, в условиях, когда две водные массы имеют достаточно большой объем и существуют в пределах одного водоема длительное в геологических масштабах время и с постепенным переходом одной в другую, то у обитателей

такого водоема вырабатываются морфофизиологические адаптации для свободного преодоления барьерных соленостей.

Наиболее показательны в этом плане представители семейства Podonidae Каспийского моря, выработавшие в процессе эволюции способность к амфиосмотической регуляции гемолимфы, которая позволяет им легко преодолевать мезогалинный барьер. Представители этого семейства в водах океанического состава способны только к гипоосмотической регуляции (Хлебович, Аладин, 1976; Potts, Durning, 1980; Аладин, 1982а, б). При проникновении в Каспий *Pleoris polyphemoides* (Leuck.) менее чем за двадцать лет восстановил амфиосмотическую регуляцию гемолимфы, хотя до этого при обитании в открытых морях демонстрировал как в природе, так и в эксперименте, способность только к гипоосмотической регуляции (Аладин, 1982б, 1986).

При впадении рек в океан переход пресных водных масс в эугалинные обычно совершается быстро, формирующиеся при этом мезогалинные и, особенно, олигогалинные водные массы непостоянны во времени и в пространстве, в связи с чем специфическая мезогалинная и, особенно, олигогалинная фауны либо не развиваются, либо представлены ограниченным числом видов. Олигогалинные и мезогалинные водные массы в этих случаях заселяются эвригалинными видами морского или пресноводного происхождения. Только во внутренних морях: Балтийском, Черном, Азовском или эстуариях, где возникают устойчивые водные массы разной солености, формируются, в той или иной мере, специфические мезогалинная и олигогалинная фауны, впрочем, для олигогалинной фауны и тут условия обитания малоподходящие, в силу чего она представлена небольшим числом видов.

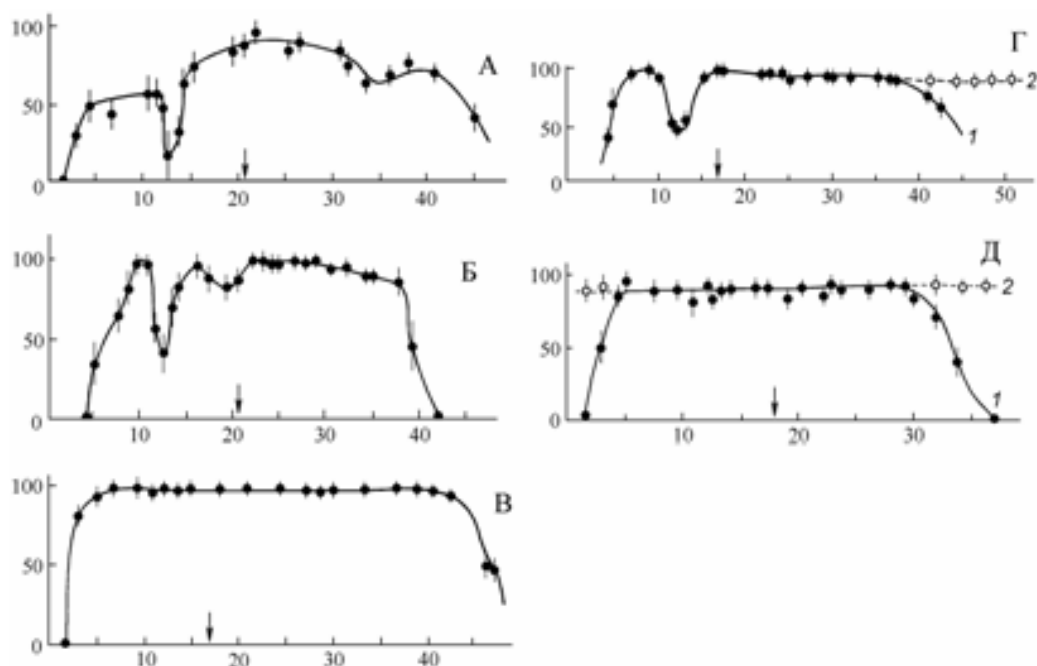


Рис. 8.8. Выживаемость взрослых особей *Nereis diversicolor* (А), *Cerastoderma istmicum* (Б), *Caspihydrobia* sp. (В), *Syndosmya segmentum* (Г) и *Theodoxus pallasi* (Д) в аральской воде различной солености (по: Андреев, Андреева, 1990б).

Стрелка – исходная соленость из мест обитания животных. По оси абсцисс – соленость, ‰; по оси ординат – количество выживших животных на 15 сутки опыта, процент от общего числа: 1 – при прямом переносе, 2 – при ступенчатой акклимации.

Другая картина складывается в континентальных водоемах, не имеющих связи с океаном. Режим этих водоемов обусловлен объемом стока, долговременными климатическими и эрозионными процессами и т. п. Даже самые крупные водоемы в своей истории не только неоднократно испытывали периоды осолонения и опреснения с переходом через соленостные барьеры, но и периоды превращения в гипергалинные водоемы или периоды полного осушения. Тем не менее, только во внутренних водоемах, лишенных связи с океаном, возможно

существование олигогалинных и мезогалинных водных масс длительное время, достаточное для формирования специфической фауны.

Особенностью освоения континентальных водоемов, облегчающей преодоление барьерных соленостей, следует считать однонаправленный процесс вселения из пресных водных масс в олигогалинные, а затем и в мезогалинные водные массы. Вероятное отсутствие конкуренции в первый момент внедрения в следующую водную массу значительно облегчало преодоление барьерных соленостей. С другой стороны, отчленившиеся водоемы с типичной морской фауной в процессе опреснения могли сохранить только небольшое количество видов, способных обитать в олигогалинной или мезогалинной водной массе, на основе которых происходило формирование эндемичных родов и семейств.

Рассмотрим с позиций барьерных соленостей историю формирования фауны моллюсков Азовского, Каспийского и Аральского морей.

Истории формирования фауны водоемов Паратетиса посвящена обширная литература, но до сих пор нет единства мнений (см. Старобогатов, 1970, 1994; Григорьев, Гожик, 1976; Невеская с соавт., 1986; и др.). Не вдаваясь в подробности геологической истории водоемов и смены фаун, отметим лишь, что примерно 15 млн. лет назад сформировалось Нижнесарматское море, протянувшееся от Среднедунайской низменности до Приаралья. Оно имело несколько пониженную, по сравнению с океаном соленость, но было населено нормальной морской фауной. Позже соленость моря постепенно падает, и в Верхнесарматском море, и в обособившемся Паннонском озере-море формируются эндемичные фауны (Старобогатов, 1994). Изолированное от океана развитие фаун солоноватых морей шло более 10 млн. лет.

В четвертичное время соленость воды в Каспийском бассейне не превышала, по мнению Я.И. Старобогатова (1994), солености 12 ‰ (рис. 8.9). В Черноморском бассейне изолированное развитие фауны дважды прерывалось вторжением морских вод. Первый раз около 80 тыс. лет назад с образованием Карагантского моря и второй раз примерно 11–10 тыс. лет назад с образованием современного моря.

	Эвксинский (Черноморский) бассейн	Каспийский бассейн
0	0–5 ‰ Новозексинское о.-м. 15–20 ‰ Карангатское море	3–8 ‰ Хвалынское о.-м.
1	5–12 ‰ Ашейское море	
2	5–8 ‰ Древнеэксинское озеро-море	5–12 ‰ Хазарское озеро-море
3		
4		
5		5–12 ‰ Бакинское озеро-море
6	5–8 ‰ Чаудинское озеро-море	
7		
8		5–12 ‰ Апшеронское озеро-море
9	5–8 ‰ Гурийское озеро-море	
10		

Рис. 8.9. Схема синхронизации водоемов Эвксинской (=Черноморской) и Каспийской котловин в четвертичное время (по: Старобогатов, 1994).

С позиции предлагаемой концепции водных масс при вторжении морских вод мезогалинная специфическая фауна Ашейского, а в последующем и Новоэксинского морей вымирала; олигогалинная фауна имела возможность отступать в эстуарии и устья рек, где частично сохраняется и в настоящее время. Уцелевшие представители понто-каспийской фауны в современных условиях Азовского моря уже не являются олигогалинной (*s. str.*) фауной, поскольку они должны были приспособиться к переживанию более или менее длительного времени в пресных водных массах, приобретя некоторые черты эвригалинности. Тем не менее, представители понто-каспийской фауны обычно занимают промежуточное положение между пресноводной (*s. str.*) и морской фаунами и имеют массовое развитие в олигогалинных водных массах (Марковский, 1953; Мордухай-Болтовской, 1960; Григорьев, 1965).

Считается, что род *Dreissena* сформировался в пресных водах восточного Средиземноморья не позже позднего миоцена, откуда его представители распространились по речным системам Эгейского бассейна и затем проникли в Паннонский бассейн, где вселились в солоноватые воды (Старобогатов, 1994). При этом дрейссены должны были последовательно осваивать пресные, олигогалинные и мезогалинные водные массы, преодолевая олигогалинный и мезогалинный барьеры. Барьерные солёности при этом выступали как надёжный изолирующий фактор в распределении видов по градиенту солёности. Например, в Каспийском море в пресных водных массах обитает *Dreissena polymorpha polymorpha*, в олигогалинных – *D. andrusovi*, в мезогалинных в пределах глубин до 35 м, расходясь по грунтам – *D. caspia caspia* и *D. elata*, на глубинах от 20 до 300 м – *D. rostriformis*. В Аральском море этот ряд представляют *D. p. aralensis* – *D. obtusecarinata* – *D. caspia pallasii*. При преодолении первой барьерной солёности у дрейссен, обладающих плавающей личинкой, длительное время находящейся в водной толще, идет процесс видообразования, но поскольку по ту и другую сторону барьера образ жизни сохраняется практически неизменным, то в строении раковин больших отличий и не наблюдается, изменения затрагивают главным образом только мягкие ткани. Точно ответить на этот вопрос смогут только специальные морфологические и генетические исследования.

В Азово-Черноморском бассейне в связи с вторжением солёных океанских вод и населяющей их фауны все мезогалинные специфические *Dreissena* вымерли, а уцелевшие представители рода обитают в олигогалинных и пресных водных массах.

Обособление подрода *Pontodreissena* связано с освоением водных пространств Паннонского бассейна при переходе с твердых субстратов на мягкие с рассеянными твердыми включениями. В отличие от подрода *Dreissena (s. str.)*, центральный подвид которого *D. polymorpha polymorpha* на протяжении голоценовой истории мог сохраняться в пресных водах, где условия мало менялись, виды подрода *Pontodreissena* могли сохраняться только в гигантских озерах (Старобогатов, 1994).

Очевидно, представители *Pontodreissena* первоначально освоили олигогалинные и мезогалинные водные массы. Лишь в Эвксинском бассейне, где в связи с вторжением морской фауны сохранился единственный представитель *D. bugensis*, который, приобретя черты эвригалинности, осваивает и пресные водные массы.

Регистрируемое в настоящее время проникновение *Dreissena bugensis* в пресные воды (Старобогатов, 1994) является повторным возвращением *Dreissena* в пресные водные массы и должно сопровождаться видообразовательным процессом, если олигогалинные водные массы в Азово-Черноморском бассейне будут более устойчивы во времени и пространстве.

В Каспийском море, где с ачкагыльского времени отмечались колебания уровня от –30 до +70 м, по сравнению с современным (Старобогатов, Ситникова, 1992), напротив, сохранились представители мезогалинной специфической фауны: *D. r. grimmi*, *D. r. pontocaspica*, *D. r. compressa* и *D. r. distincta*. Вероятно, в Каспии помимо колебаний солёности большое значение имели и конкурентные взаимоотношения с представителями подрода *Dreissena (s. str.)*, с

которыми сохранившиеся представители викарируют по вертикали, встречаясь с глубины 20 м, тогда как *Dreissena* (s. str.) заселяют мелководья.

Хотя *D. bugensis* обитает в Черноморском бассейне в пресной и олигогалинной водных массах при солености 5 ‰ и ниже, а подвиды *D. rostriformis* в Каспийском море в мезогалинных водных массах при солености более 10 ‰, с позиций концепции водных масс и учета специфики ионного состава вод морей, представители подрода *Pontodreissena* выстраиваются по градиенту солености в один непрерывный ряд, с разделением по барьерной солености.

Анализ распределения современных солоноватоводных кардиид южных морей обнаруживает существование двух обширных групп, приуроченных к олигогалинным (род *Huранis* частью) и мезогалинным (род *Didacna* и род *Huранis* частью) водным массам. При этом одновременное обитание в водоеме всех представителей обоих родов возможно только при наличии обширных олигогалинной и мезогалинной водных масс, что имеет место в современном Каспии и, вероятно, было характерно для палеоводоемов. В прежние геологические эпохи эти моллюски были распространены гораздо шире и считаются производными морской фауны, освоившими солоноватые (мезогалинные и олигогалинные) воды в неогене, в частности, *Didacna* известны с понтийского времени, *Huранis* – с апшеронского (Колесников, 1939; Старобогатов, 1970; Мерклин, 1974; Григорьев, Гожик, 1976; и др.). В современном Азово-Черноморском бассейне распространение моллюсков рода *Huранis* приурочено к олигогалинным водным массам лиманов, приустьевых районов и солоноватых озер. Чрезвычайно интересным фактом с позиции концепции водных масс является отмечаемое в последнее время расселение в пресные воды *Huранis colorata*.

Вымершая в 1970-е годы фауна *Huранis* Аральского моря обитала только в олигогалинных водных массах, занимавших в первой половине двадцатого века почти всю его акваторию.

Более интересно распространение *Huранis* и *Didacna* в современном Каспии, большую часть акватории которого занимают мезогалинные водные массы, сменяющиеся в Северном Каспии олигогалинными. Практически все *Didacna* приурочены к мезогалинным водным массам, только *Didacna trigonoides* проникает в олигогалинные районы. Среди эндемичных гипанисов выстраивается ряд видов, сменяющих друг друга вдоль градиента солености: в мезогалинных водных массах это, например, *Huранis caspia* и *Huранis angusticostata*, в олигогалинных водных массах *Huранis vitrea glabra*.

Итак, формирование специфической каспийской фауны обусловлено наличием в прежние геологические эпохи специфической арены жизни – мезогалинных и олигогалинных водных масс и преодолением предками современной каспийской фауны мезогалинного барьера (=барьера критической солености). Преодоление этого барьера сопровождалось коренными перестройками не только осморегуляторных механизмов, но и различных морфологических признаков, что достаточно ярко обнаруживают эвригалинные морские виды в условиях современной регрессии Арала. Проникновение в новую адаптивную зону при наличии вакантных лицензий, что явно имело место при смене соленостного режима вследствие вымирания большей части фаун, могло обуславливать взрывной характер видообразования. Осолонение палеоводоемов влекло за собой сокращение объема и протяженности олигогалинных водных масс, сокращение этой специфической арены жизни и, следовательно, вымирание фауны или отступление (проникновение) отдельных форм в другую водную массу.

Показательно видообразование в олигогалинных и мезогалинных водных массах на примере таких специфических пресноводных видов, как легочные катушки рода *Anisus*. Современные *Anisus* обитают в пресных водах (Старобогатов, 1970), исключением являются четыре вида (Старобогатов, Ситникова, 1992), предки которых в отдаленные геологические эпохи, преодолев соленостные барьеры, проникли в олигогалинные, а в последующем и в мезогалинные водные массы. Распространяясь в соответствии с распределением пищевого материала первоначально, вероятно, в мелководных районах этих водных масс, *Anisus* радируют, осваивая затем и глубоководные районы. Изменение солености, перемещение и, вероятно, уничтожение в результате неоднократно повторяющихся природных катаклизмов определенных водных масс вместе с населяющей их фауной привело к разрыву последовательного ряда видов, освоивших

различные глубины в пределах олиго- и мезогалинных водных масс. Anisus в Каспии – это остатки древней запредельно специализированной группы. Иными причинами, нежели вымиранием промежуточных форм при уничтожении водных масс, сложно объяснить разрыв по градиенту солености, захватывающий два барьера, в распределении современных Anisus, обитающих и в пресных водных массах в бассейне современного Каспия, и на глубинах 30–200 м в пределах мезогалинных водных масс моря.

Водоёмы Каспийской котловины (Апшеронское, Бакинское, Хазарское, Хвалынское и Новокаспийское, т.е. то, которое мы называем Каспийским морем) в той или иной мере преемственны по фауне (хотя комплексы родов и видов меняются) Акчагыльскому озеру-морю, в котором появилась богатая эндемичная фауна (Старобогатов, 1970, 1994).

С позиций концепции водных масс ясно, что вымирание специфической фауны той или иной водной массы могло проходить при небольшом повышении солености или кратковременном прекращении стока рек. Например, для Аральского моря, хотя оно и много меньше Каспия, потребовалось повышение средней солености воды менее, чем на 5 % в течение всего 20 лет, чтобы оно полностью утратило специфическую фауну олигогалинных водных масс.

Учитывая значительные колебания уровня палеоводоёмов, занимавших территорию современного Каспия и самого Каспия, нужно отметить, что вымирание специфической фауны той или иной водной массы, вероятно, происходило неоднократно, а при восстановлении водной массы было возможным быстрое проникновение видов из соседних водных масс, сопровождающееся бурным видообразованием.

В Каспийском море за время после хвалынского наиболее пострадала специфическая олигогалинная фауна, поскольку олигогалинные водные массы в нем в этот период занимали относительно небольшое пространство и резко меняли свои объёмы даже в XX веке.

Создается впечатление (см. также Шорыгин, 1945, Мордухай-Болтовской, 1960), что современная мезогалинная фауна является выходцем из олигогалинных водных масс, лишь в недавнем прошлом преодолевшая хорогалинную зону. Как бы там ни было, специфическая мезогалинная фауна Каспийского моря приурочена к наименее минерализованной части мезогалинной водной массы и ее представители не отмечались в осолоненных заливах.

Фауна, существовавшая в гигантских озерах Паннонского, Эвксинского и Каспийского бассейнов, развивалась в условиях строгой изоляции от собственно (*s. str.*) морской фауны. В условиях «островной» изоляции возможны «запредельная специализация» и создание «монстров», которые при встрече с видами, развивавшимися на «магистральных путях эволюции» (Шварц, 1980) проигрывают в конкурентной борьбе. Так, после прорыва морских вод в Азово-Черноморском бассейне немногие уцелевшие представители понто-каспийской фауны оказались вытесненными в олигогалинные водные массы, причем им пришлось освоить и более пресные воды. Последнее обстоятельство позволило двум представителям двухстворчатых моллюсков с пелагической личиночной стадией (*Dreissena bugensis* и *Hupanis colorata*) в 20 веке расселиться в водохранилищах.

Проникновение или вселение морских эвригалинных видов приводит к сокращению ареалов или выпадению отдельных специфических представителей фауны в Каспийском море, последнем хранилище уникальной фауны древних озер-морей. Поэтому необходимо строго регламентировать акклиматизационные работы и максимально оградить Каспий от возможного завоза нежелательных вселенцев.

Предлагаемое деление всей гидросферы на шесть водных масс: пресноводные, олигогалинные, мезогалинные, эугалинные, гипергалинные и ультрагалинные основано на резком изменении физико-химических свойств воды вдоль градиента солености природных вод, к которым гидробионты по мере преодоления соленостных барьеров и освоения соответствующих водных масс должны вырабатывать соответствующие морфофизиологические адаптации. В пределах одной водной массы ареалы гидробионтов могут быть ограничены различными соленостными значениями. Так, в связи с длительным постоянством химического состава вод океана большое количество видов стеногалинны и не выносят даже незначительных колебаний океанических вод. Разумеется, стеногалинная фауна океана не ограничена никакими

соленостными барьерами. Ее стеногалинность обусловлена, вероятно, лицензированием (см. Старобогатов, 1992) в процессе экспансии жизни в океане.

Континентальные водоемы различной минерализации лишены связи с океаном и проникновение пресноводных видов в олигогалинные, а затем и мезогалинные воды происходит при ослабленном ценогическом контроле со стороны немногих специфических видов, длительное время эволюционировавших в мезогалинных или олигогалинных водных массах.

Справедливо мнение В.П. Паули (1954) и Е. Даля (Dahl, 1956), считавших, что бедность фауны солоноватых водоемов обусловлена кратковременностью их существования в геологических временных масштабах. Если бы солоноватые водоемы в неизменном виде существовали периоды времени, соизмеримые со временем существования океана, то их жизнь по разнообразию была бы сравнима с жизнью океана. Так, согласно общей схеме распределения водной фауны в водоемах различной солености? максимальное число видов отмечается при средней солености океана и в пресных водах (рис. 8.10). В лишенных связи с океаном Каспийском и Аральском морях общее число видов меньше, чем в пресных водах, и, чем моложе водоем, тем меньше видов населяет его (рис. 8.11).

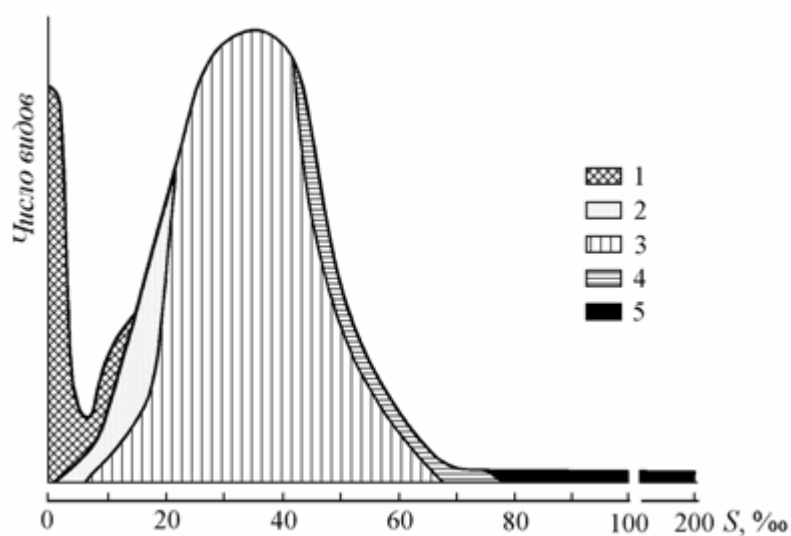


Рис. 8.10. Схема изменения облика водной фауны в водоемах различной солености (по: Хлебович, 1962; с дополнениями Kinne, 1971; из: Бергер, 1986). 1 – пресноводные, 2 – солоноватоводные, 3 – морские, 4 – гипергалинные, 5 – ультрагалинные виды.

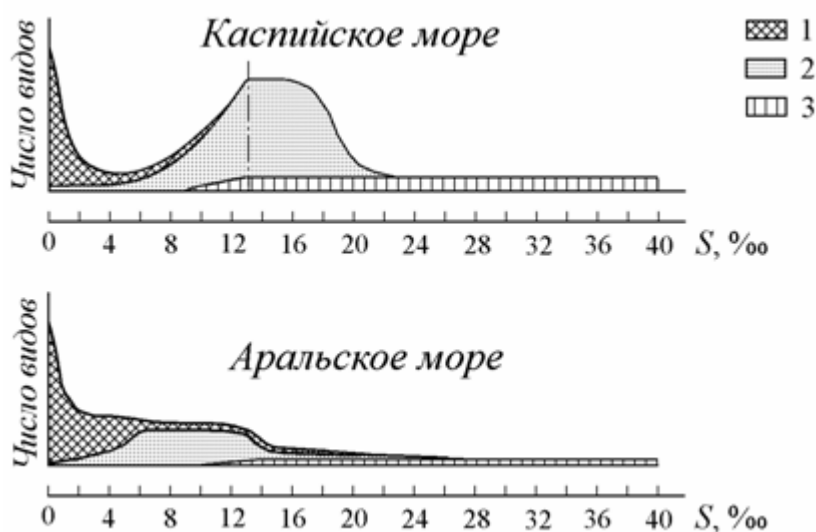


Рис. 8.11. Схема изменения облика водной фауны в Каспийском и Аральском морях (по: Андреева, Андреев, 2001б; левая часть схемы Каспийского моря заимствована из: Зенкевич, 1977). 1 – пресноводные, 2 – солоноватоводные, 3 – морские виды.

Вследствие наличия биотического барьера также затруднено проникновение и пресноводных видов в мезогалинные воды океанического состава при непосредственном впадении рек в океан или открытое море. В этом случае, как уже упоминалось выше, наименее заселенными оказываются олигогалинные водные массы и зона мезогалинного барьера. Первоначально на этот факт обратил внимание А. Ремане (Remane, 1934), а полный анализ распределения числа видов в водах океанического состава, в зависимости от фактора солености, привел В.В. Хлебович (1962, 1974). Признавая, вслед за В.В. Хлебовичем (1974), факт древнего вселения гидробионтов в пресные воды и дальнейшего их независимого развития, мы считаем (Андреева, Андреев, 2001б), что именно насыщенность пресных вод жизнью является в современных условиях мощным биотическим барьером на пути проникновения не только морских видов в пресные воды, но даже видов, длительно эволюционировавших в мезогалинных и олигогалинных водных массах. Для освоения пресных вод в современных условиях должно иметь место исключительное стечение обстоятельств, обеспечивающих проникновение видов. Для *Dreissena bugensis* и *Hypanis colorata*, помимо безусловного приобретения морфофизиологических адаптаций, обеспечивающих обитание в пресных водах, это постройка водохранилищ и завоз (возможно неоднократный) личинок или взрослых особей.

Итак, с одной стороны барьерные солености выступают как изолирующий фактор в распределении живого, препятствуя путем изоляции фаун в пределах определенной водной массы их смешению. Особенно велика роль барьерных соленостей в распределении осмоконформеров с пелагической стадией развития. Для организмов, обладающих более совершенными механизмами осморегуляции, они имеют, за исключением барьера критической солености, меньшее значение. Именно реальное существование барьерных соленостей явилось фактором, обеспечивающим формирование специфических и, часто, эндемичных фаун. С другой стороны, в пределах барьерных соленостей наблюдается резкое изменение физико-химических свойств вод, оказывающих, в частности, на двустворчатых моллюсков воздействие, вероятно, и как мощный мутагенный фактор.

Следует подробнее остановиться на механизмах, обуславливающих действие барьерных соленостей в качестве видообразующего фактора. Как уже отмечалось выше, в пределах соленостных барьеров (в частности для Аральского моря), помимо линейного нарастания солености, происходит скачкообразное изменение физико-химических свойств воды, важнейшим из которых, с точки зрения выживания морских эвригалинных двустворчатых моллюсков, является изменение соотношения ионов.

Установлено, что морские эвригалинные моллюски, являясь осмоконформерами, не способны активно регулировать осмотическое давление внутренней среды. В то же время их эвригалинность в пределах 5–8 — 75–80 ‰ обеспечивается морфофункциональными адаптациями на клеточном уровне. Обобщая литературные материалы и результаты собственных экспериментов, В.Я. Бергер (1976, 1979, 1986) указывает, что механизмы адаптаций морских эвригалинных моллюсков сложны и разнообразны, при этом универсальным механизмом клеточной адаптации к изменению солености среды обитания считается внутриклеточная изоосмическая регуляция, которая достигается как за счет низкомолекулярных азотсодержащих соединений (аминокислоты, таурин, бетаин, триметиламиноксид и др.), так и за счет изменения концентрации неорганических ионов, главным образом ионов натрия, и, вероятно, хлора. Ведущую роль в этих процессах имеет регуляция электролитного состава, обеспечивающая осмотическое выравнивание внутриклеточной и внешней среды.

Для морских эвригалинных моллюсков отмечены существенные перестройки электролитного состава внутри клетки при изменении солености окружающей среды. В частности, для морских моллюсков, впрочем, как и для других животных, характерно высокое содержание внутриклеточного калия, уровень которого снижается весьма незначительно как при акклимации к низкой солености, так и у моллюсков, существующих в солоноватых водоемах. В то время как содержание натрия в клетке варьирует в весьма значительных пределах. Широкое варьирование содержания иона натрия в клетке позволяет рассматривать его в качестве главного агента различных сторон жизнедеятельности клетки при изменении среды, в частности, установлено,

что изменения концентрации ионов натрия могут эффективно влиять на реализацию генетической информации (Хлебович, 1974; Бергер, 1986; и др.). Возможно, с этим связаны, отмечаемые В.Я. Бергером и А.Д. Харазовой (1971, 1977), особенности изменения синтеза РНК и белка в клетках различных тканей моллюсков при смене солености среды. Предполагается (Бергер, 1986), что угнетение биосинтетической деятельности является следствием нарушения конформации, необходимой для нормального функционирования молекул РНК и белков. Можно полагать, что скачкообразное изменение соотношения ионов в пределах барьерных соленостей обуславливает еще более существенное нарушение процессов реализации генетической информации. Доказательством этого положения может служить колоссально возросшая изменчивость эвригалинных двустворчатых моллюсков при преодолении экосистемой Аральского моря барьерных соленостей (Андреева, 2000б).

Итак, изменение солености среды обитания эвригалинных морских моллюсков может эффективно влиять на реализацию генетической информации. На основе наблюдений за морфологической изменчивостью двустворок Аральского моря при повышении солености его вод можно с уверенностью утверждать, что именно резкое изменение физико-химических свойств воды (в том числе и ионного состава) в пределах барьерных соленостей явилось причиной нарушения процессов воспроизводства генетической информации, приведшего к превышению не только внутривидовых, но и межвидовых пределов изменчивости жизненно важных морфологических признаков. Вероятно, эти процессы универсальны для всех водоемов с соответствующей соленостью воды. Так, повышенную ненаправленную изменчивость при гидрологических кризисах (Парамонова, 1971; Невеская с соавт., 1986) обнаруживают сарматские кардииды и другие моллюски морских и солоноватых палеоводоемов.

Таким образом, в силу нарушения воспроизводства генетической информации в пределах соленостных барьеров, последние выступают в качестве факторов, вызывающих взрыв ненаправленной изменчивости двустворчатых моллюсков, благодаря чему появляется массовый материал для эволюционного процесса. С другой стороны, для осмоконформеров все соленостные барьеры являются изолирующим фактором, обеспечивающим их независимую эволюцию в пределах водных масс, отсекаемых соленостными барьерами. Для осморегуляторов наиболее существенным является мезогалинный барьер. Эволюционные процессы, сопровождающие последний гидрологический кризис современного Аральского моря, являются моделью эволюционных преобразований фаун водоемов, существовавших в геологическом прошлом.

Глава 9.

ЭВОЛЮЦИЯ СОВРЕМЕННЫХ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ АРАЛЬСКОГО МОРЯ

Эволюция двустворчатых моллюсков Аральского моря обусловлена эволюцией его экосистемы, которая в свою очередь на современном этапе определяется взаимодействием двух процессов: акклиматизацией гидробионтов и осолонением моря в результате его регрессии. В связи с этим перед обсуждением эволюции двустворчатых моллюсков Аральского моря необходимо предварительно рассмотреть эволюцию экосистемы Аральского моря.

Под эволюцией экосистем, согласно В.В. Жерихину (1994) и А.С. Северцову (1998), понимаются такие преобразования, которые приводят к стабильно воспроизводящимся изменениям их состава и структуры.

9.1. Эволюция экосистемы Аральского моря в условиях экологического кризиса

Еще в начале двадцатого века было обращено внимание на своеобразие и ненасыщенность экосистемы Аральского моря по сравнению с другими южными морями, позволившие говорить о биологической загадке Арала и называть его «патологическим» водоемом (Беклемишев, 1922, 1923). Свообразие экосистемы Арала заключалось в обедненном видовом составе при преобладании генеративно-пресноводных видов, а также отличном от южных морей и океана путем трансформации вещества и энергии (Карпевич, 1975).

В первой половине 20 века, считалось, что вследствие малого разнообразия фауны имеющиеся виды не способны использовать все кормовые ресурсы водоема, в связи с чем его необходимо пополнить ценными промысловыми видами и кормовыми для рыб беспозвоночными. Всего за 1927–1987 гг. в море были целенаправленно вселены или проникли без учета микроскопической флоры и фауны 16 видов беспозвоночных и 22 вида рыб, в результате чего коренным образом была изменена его фауна (Кортунова, 1970; Карпевич, 1975; Маркова, 1975; Андреев, Андреева, 1995а; Андреев с соавт., 1995; Андреев, 1999; и др.).

С 1927 г., когда было проведено первое вселение севрюги (Коновалов, 1959), этап естественной анагенетической эволюции экосистемы Арала сменился интродукционным этапом. Начиная со второй половины 1950-х годов, практически постоянно происходила перестройка структурно-функциональных связей экосистемы моря под воздействием волн расселения и всплеск численности акклиматизантов. В 1956–1961 гг. — расселение и вспышка численности короткоциклических рыб: салаки, атерины, бычков, и ракообразных: креветки и мизид; 1963–1976 гг. — нереис и синдосмии; 1971–1973 гг. — калянипеды; 1976–1985 гг. — голландского краба; 1987–1991 гг. — камбалы-гlossы.

С начала 1960-х годов интродукционный этап в эволюции экосистемы Аральского моря сменился этапом, когда в эволюции моря большую роль стали играть и экзогенные процессы, вызывавшие снижение уровня и осолонение крупного водоема. Главенствующая роль на данном этапе эволюции экосистемы принадлежала повышению солености воды моря, так как для существования большинства исконно аральских, а также и акклиматизированных гидробионтов, соленость воды имела определяющее значение, поскольку превышение верхних границ толерантных диапазонов видов вело к их вымиранию. К началу 1990-х годов резко уменьшилось биоразнообразие. В море сохранилось только 5 видов макрофитов из 37 (Доброхотова, 1971; Orlova et al., 1998), 7 видов зоопланктона из 49, 27 видов зообентоса из 61 и 9 видов рыб из 33 (Андреева, 1989; Андреев, 1999).

Сокращение видового состава носило не плавный характер, а было приурочено к определенным соленостным границам. Так, последствия осолонения воды начали сказываться на фауне Аральского моря с середины 1970-х годов, когда соленость воды в море достигла 12–14 ‰. Именно эта соленость в Аральском море является барьером критической солености (=хорогалинная зона, мезогалинный барьер), разделяющим два главных типа фаун — пресноводную и морскую. Поэтому повышение солености воды всего на 2–4 ‰ вызвало

кардинальные перестройки в фауне моря. Пресноводные эвригалитные виды и каспийские виды, не способные к амфиосмотической регуляции, вымерли, а массовое развитие получили эвригалитные виды морского происхождения и галофильные виды материковых вод. Следующее сокращение видового состава наблюдалось при солености 24–28 ‰, когда выпали солоноватоводные виды и каспийские виды, способные к амфиосмотической регуляции (Андреев, Андреева, 1991б, 1998а; Андреев, 1999).

До 1961 г. интродукционный этап эволюции аральской экосистемы протекал на фоне флюктуационных колебаний основных параметров, свойственных квазистационарному режиму моря. Основным источником поступлений биогенных веществ в Аральское море – основы биологической продуктивности водоема – был речной сток. При этом взвешенные биогенные вещества почти полностью оседали в устьевых областях рек Амударьи и Сырдарьи. Запасы растворенных неорганических форм азота и фосфора в донных отложениях и их поступление в водную толщу были ограничены. Толща вод моря была исключительно бедна биогенными веществами, большая часть моря обладала чертами типичного олиготрофного водоема (Блинов, 1956; Свиридова, 1990; и др.). Для этого состояния экосистемы было характерно преимущественно макрофитное продуцирование первичного органического вещества на фоне высокой прозрачности воды при низкой концентрации биогенов в толще вод. Вертикальное распределение фитопланктона во все сезоны года было аномальным с максимумом видового разнообразия и количественного развития в придонных слоях. Во все сезоны года в фитопланктоне доминировали диатомовые водоросли. Большое значение в продуцировании первичного органического вещества имел и микрофитобентос, поскольку поверхностный слой илов Аральского моря содержал массу микробентических водорослей, состоящих в основном из диатомовых (Яблонская, 1964; Новожилова, Березина, 1970; Пичкилы, 1970; 1971). По исследованиям Е.А. Яблонской (1971) биомасса бентических водорослей была довольно велика и равнялась на разных станциях 5.8–17.2 г/м².

До зарегулирования стока рек, как показала А.Ф. Карпевич (1975), экосистема Аральского моря, являясь антиподом южных морей и океана, характеризовалась наличием мощной детритной и крайне ослабленной пастбищной пищевых цепей.

В период вспышки численности вселенных короткоциклических планктонофагов салаки и атерины формируется новое пелагическое звено, в результате чего происходит почти полное уничтожение аральского зоопланктона, биомасса которого снижается в 10 раз. Размножение пелагических рыб способствовало появлению в открытом море жереха и судака, для которых ранее там не было пищи. Интродукция короткоциклических планктонофагов, бычков, креветки и мизид вызвала изменение соотношения мирных и хищных рыб в экосистеме Арала. Особенно резко реагировали хищники судак и жерех, численность которых ранее сдерживалась из-за недостатка подходящего корма при переходе к хищному питанию. Появление же многочисленных и оптимальных по размеру пищевых организмов повысило выживаемость молоди судака и жереха, в 1960–1970-х годах резко увеличились их уловы (Митрофанов с соавт., 1992; Андреев, Андреева, 1998б; Андреев, 1999). Итак, интродукция короткоциклических рыб, креветки и мизид вызвала перестройку трофической структуры ихтиофауны, увеличив долю хищных рыб. Сходным образом отреагировал и зоопланктон, при снижении общей биомассы резко возросла доля хищных форм. Трофическая структура зообентоса оставалась еще стабильной (Андреев, Андреева, 1998б).

Преобладание макрофитного продуцирования первичного органического вещества сохранялось, вероятно, и на начальном этапе осолонения моря. К сожалению, в архивах нет документов, подтверждающих время вымирания нитчатой водоросли *Vaucheria*, являвшейся одним из массовых продуцентов первичного органического вещества при квазистационарном режиме Аральского моря. Во второй половине 1970-х годов нами живой *Vaucheria* найдено не было, хотя все дно моря, особенно в глубоководных районах, было еще покрыто черным войлоком отмершей *Vaucheria*.

Начиная с весеннего рейса 1976 г., начала наших работ на Аральском море, живой *Vaucheria* найдено не было, напротив, в все дно моря, особенно в глубоководных районах, было покрыто черным войлоком отмершей *Vaucheria*.

Начиная с весеннего рейса 1976 г., начала наших работ на Аральском море, живой *Vaucheria* найдено не было, напротив, в все дно моря, особенно в глубоководных районах, было покрыто черным войлоком отмершей *Vaucheria*.

Обильные заросли макрофитов сохранялись, в основном, вдоль восточного побережья и в заливах (рис. 9.1), в западных районах моря харовые водоросли и *Zostera* встречались на глубинах до 9–10.5 м. Воды моря были прозрачны (максимальная прозрачность в рейсах 1978 и 1980 гг. была 16 м) и бедны биогенными веществами. Грунты были покрыты слоем наилка толщиной от 0.3 до 1.5 см, содержащего микробентические организмы. Уменьшение продукции первичного органического вещества макрофитами, вероятно, на первом этапе частично компенсировалось на большей части акватории первичной продукцией микрофитобентоса, поскольку воды Арала во многих районах были прозрачны до дна. Так, в период стандартной съемки 1978 г. на трети станций воды были прозрачны до дна. Бактериопланктон по-прежнему имел невысокую численность, количество продуцентов первого порядка во второй половине 1970-х лет снизилось в среднем в два раза; наряду с сокращением видового разнообразия микроорганизмов в списках появились типично морские обитатели (Новожилова с соавт., 1981). В конце 1970-х годов изменилось распределение бактерий по горизонтам, на 65,7 % станций стандартной сетки отмечено нарастание биомассы бактериопланктона в придонных слоях, в то время как в 1966 г. подобное явление отмечалось лишь на 38 % станций. Количество и биомасса микробов в иловых отложениях снизилось в среднем в два раза, снизилась и продукция (Новожилова с соавт., 1984). В связи с вымиранием пресноводных и солоноватоводных видов происходит дальнейшая перестройка трофической структуры зоопланктона и ихтиофауны, а также и зообентоса Арала, преобладающей в экосистеме остается детритная пищевая цепь (Андреева, Андреев, 1990б; Андреев, Андреева, 1998б).

Рассматривая эволюцию континентальных водоемов с начала палеозоя, Я.И. Старобогатов (1984) замечает, что их эволюционные изменения напоминают ряд изменения трофности. В эволюции экосистемы Аральского моря также наблюдалось изменение трофности толщи вод, чем и был обусловлен переход к ее диверсификационному этапу. В ходе своего деградиационного развития под разрушающим воздействием экзогенных процессов экосистема Аральского моря достигла этапа, когда в силу изменения гидрологического, гидрохимического и гидробиологического режимов произошла трансформация внутреннего круговорота биогенных веществ. Сопоставление режима биогенных веществ в 1960-е, 1970-е и 1980-е годы свидетельствует о значительном росте их концентраций во всей водной толще моря во все сезоны безледного периода. Резкий и устойчивый рост средних концентраций всех биогенных веществ наблюдался для периода 1981–1985 гг. при ослаблении или прекращении биогенного стока рек. В 1980-е годы первостепенное значение в режиме биогенных веществ стало принадлежать процессам внутреннего круговорота биогенных веществ и обмена на границе вода – дно. При этом регистрируется максимальное содержание биогенов в толще вод за 1961–1985 гг. (Свиридова, 1990).

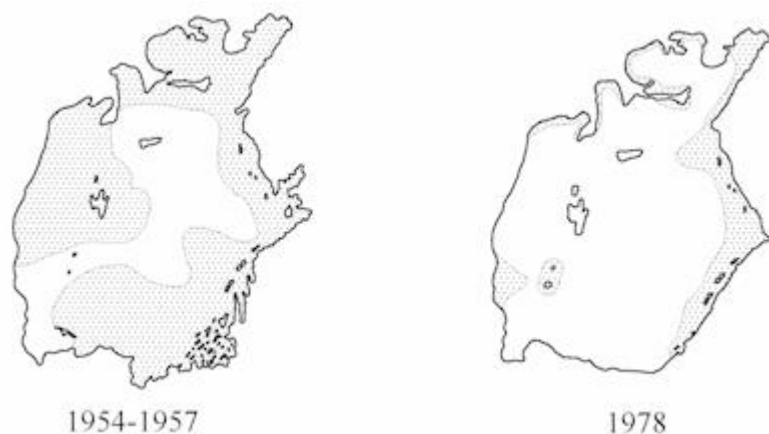


Рис. 9.1. Распределение макрофитов (заштриховано) в Аральском море (1954-1957 гг. по: Яблонская, 1964).

Начавшийся в 1970-х годах процесс выпадения макрофитов завершился в конце 1980-х вымиранием большинства аральских видов. При возобновлении исследований моря в 1989 г. отмечено отсутствие харовых водорослей, резкое сокращение площадей *Zostera* и *Ruppia*, для произрастания которых в Аральском море необходимы были песчаные грунты, обнажившиеся из-за снижения уровня моря. Одновременно наблюдалось резкое снижение прозрачности воды, которая в августе 1992 г. в районе западной глубоководной котловины не превышала 9–10 м, в центральной части Большого моря — 5–7 м, в Малом море – 4 м. Снижение прозрачности воды обусловлено, скорее всего, массовым развитием фитопланктона, численность которого колебалась осенью 1991 г. в заливе Бутакова от 64 до 516 млн. кл./м³, в Малом море от 28 до 236 млн. кл./м³ (Королева, 1993) против 25.2 млн. кл./м³ в среднем по морю в июле 1980 г. (Пичкилы, 1981).

Повышение содержания биогенных веществ в толще вод приводит к резкому увеличению [по данным М.И. Орловой (1993) не менее, чем на порядок] продуцирования первичного органического вещества и усилению пастбищной пищевой цепи, которая становится равноценной детритной или даже более мощной. По типу формирования первичного органического вещества экосистема Аральского моря с начала 1980-х годов стала приближаться к экосистемам южных морей России. В частности, по величинам Р/В коэффициента бактериопланктона А.В. Сулялина и А.О. Смуров (1993б) считают возможным отнести Малое море к водоемам мезотрофного типа.

Итак, к началу 1990-х годов коренным образом изменились флора и фауна Аральского моря, количественное распределение организмов по дну и в толще вод; произошла перестройка трофической структуры зоопланктона, зообентоса и ихтиофауны, а также смена типа продуцирования первичного органического вещества.

С позиций трофической структуры сообществ в первой половине 1980-х годов в экосистеме Арала в силу различной солеустойчивости уцелел случайный набор видов, при этом отдельные трофические группировки были полностью утрачены. В зоопланктоне, зообентосе и ихтиофауне, практически, исчезли все хищники.

До зарегулирования стока рек в донных биоценозах Аральского моря преобладали сестонофаги, в распределении трофических группировок наблюдалась хорошо выраженная зональность (Андреева, Андреев, 1990б), сохранявшаяся до второй половины 1960-х годов. Исследование трофических связей в донных сообществах Аральского моря Е.А. Яблонской (1971, 1976, 1979) показало, что трофическая структура зообентоса Аральского моря оставалась постоянной и в начальный период его осолонения. Аральские двустворки использовали в пищу различные кормовые объекты, расходясь по спектрам питания. При перекрывании спектров питания, например у гипанис и церастодермы, количественное развитие одного из моллюсков при совместном обитании в море в силу конкурентного исключения было крайне невелико.

Исследования питания моллюсков южных морей СССР (Яблонская, 1971, 1976; Yablonskaja, 1979) показали, что состав пищевого комка неподвижных сестонофагов отличен от состава пищевого комка подвижных сестонофагов и собирающих детритофагов. Пища неподвижных сестонофагов, куда относятся аральские дрейссены, сходна с составом водной взвеси и состоит из мелкозернистого детрита и большого количества планктонных водорослей, размер минеральных частиц в пище не превышал 13–27 мкм. В пище собирающих детритофагов (синдосмия) эти компоненты составляли незначительную долю. Основой содержимого кишечника были органо-минеральные скопления, образующиеся в поверхностном слое грунта с минеральными частицами до 75–78 мкм. Состав пищи подвижных сестонофагов (церастодермы и гипанисы), извлекаемой из водной толщи и выдуваемой из осадка имел промежуточный характер; основную массу составлял планктоногенный детрит, мелких планктонных водорослей было значительно меньше, чем у неподвижных сестонофагов.

Со второй половины 1960-х годов проявляется нарушение зональности в распределении трофических группировок аральского зообентоса в связи с изменением ареалов из-за осолонения моря и расселения акклиматизантов (Андреева, Андреев, 1985, 1990б). Последующие критические нарушения гидролого-гидрохимического режима Аральского моря, вызвавшие необратимые изменения в видовом составе и смену пресноводной и солоноватоводной фаун на эвригалинную морскую и галофильную материковых вод, на фоне ограниченного видового состава повлекли за собой перестройку трофической структуры зообентоса. Это явление исключительного порядка, поскольку для трофической структуры морской донной фауны характерна устойчивость и долговечность, ее перестройка происходит лишь под воздействием значительных изменений режима водоема, причем в плане перестройки экосистемы водоема в целом (Кузнецов, 1980).

Итак, причиной перестройки трофической структуры донной фауны Аральского моря послужили его осолонение и сопутствующее вселение собирающих детритофагов, повлекшие за собой сокращение трофических зон сестонофагов и расширение зоны собирающих детритофагов.

Распределение трофических зон в море обуславливается комбинацией ряда факторов, определяющих для донных беспозвоночных условия питания, как-то рельеф дна, характер осадков, гидродинамические процессы и процессы осадконакопления (Кузнецов, 1980; и др.). В Аральском море в этот период распределение трофических зон было обусловлено не гидрологическими и продукционными процессами, а имеющимся видовым составом, поскольку в составе зообентоса к концу 1970-х лет сохранились только собирающие детритофаги и один подвижный сестонофаг. Полностью была утрачена группировка неподвижных сестонофагов, имеющая большое значение в функционировании экосистем других морей и океанического шельфа (Андреева, Андреев, 1990б; Андреев, Андреева, 1998б).

Исследованиями морских экологов было показано (Кузнецов, 1980), что морское донное население в процессе приспособления к использованию послойно распределенных в море форм пищевого материала соответственно распределено по трофическим ярусам. В результате вымирания неподвижных сестонофагов верхний трофический ярус донной фауны в Аральском море оказался свободен. Именно отсутствие неподвижных сестонофагов, располагающихся на грунте или над ним и питающихся из водной толщи, предопределило в сложившихся условиях давление отбора в сторону формирования группы моллюсков, максимально возвышающейся над грунтом и использующих верхний слой доступных донному населению пищевых ресурсов.

Было установлено, что *Cardiidae* обладают наивысшим по сложности развития фильтрующим аппаратом (Purchon, 1968; Newell, 1970), при этом сестонофагия у *Cardium* (*Cerastoderma*) достигла полного развития и получение пищи иным способом для них совершенно исключено (Кузнецов, 1980). Итак, из всех сохранившихся форм зообентоса *Cerastoderma* как типичные облигатные сестонофаги были наиболее специализированной формой, преадаптированной всей своей предшествующей историей к возможности смены стратегии питания в сторону еще большей специализации – переходу к фильтрации только из водной толщи. Именно в силу облигатной сестонофагии при повышении трофности толщи вод и отсутствии конкуренции со

стороны неподвижных сестонофагов часть *Cerastoderma* оказались способными освоить свободную трофическую нишу и заполнить вакантные лицензии экосистемы.

Итак, высвобождение лицензий эпифаунистических моллюсков вследствие вымирания всех дрейссен способствует выходу части популяции инфаунных *Cerastoderma* на поверхность грунта – в новую адаптивную зону. Этот процесс стимулировался еще, вероятно, конкуренцией со стороны инфаунных, пластичных в пищевом отношении *Syndosmya*, имевших очень высокую численность и биомассу. Выход на поверхность грунта осуществлялся постепенно путем смены нескольких поколений моллюсков, хотя в палеонтологических масштабах может считаться скачкообразным.

Ретроспективный анализ изменения фауны по градиенту солености и экспериментальные работы по солеустойчивости аральских гидробионтов позволили нам (Андреев, Андреева, 1981, 1990а, б, 1991б, 1998а; Андреева, Андреев, 1988) определить границы, в которых наблюдаются качественные изменения фауны и флоры, определяемые соленостной резистентностью различных по происхождению видов.

Первый качественный скачок обнаруживается в пределах олигогалинного барьера (соленость 3–5 ‰). Так, в реках, придаточных и дельтовых водоемах Амударьи и Сырдарьи зарегистрирована довольно разнообразная фауна двустворчатых и брюхоногих моллюсков сем. *Unionidae*, *Corbiculidae*, *Pisidiidae*, *Vithyniidae*, *Lymnaeidae*, *Physidae* и *Planorbidae* (Сидоров, 1929; Жадин, 1952; и др.). Однако в открытом море представители этих семейств никогда не были найдены, за исключением сильно опресненных южных заливов (Бенинг, 1934; Деньгина, 1954, 1957; Хусаинова, 1958; и др.). Проникновению их из опресненных приустьевых областей в осолоненные районы препятствовало наличие олигогалинного барьера 3–5 ‰, ограничивающего, в основном, и в настоящее время распространение элементов пресноводной фауны дельтовыми водоемами Сырдарьи и Амударьи. Этот барьер не универсален, он легко преодолим для аральских рыб в силу особенностей их осморегуляторной системы. Для других же групп организмов, в частности для моллюсков, соленость 3–5 ‰ является существенным барьером, препятствующим расселению вышеуказанных семейств моллюсков в более соленые воды. Преодоление этого барьера возможно лишь благодаря совершенствованию или возникновению новых осморегуляторных механизмов. Подобные приобретения, вероятно, являются преобразованиями арогенного ранга, обеспечивающими проникновение групп организмов в солоноватые или соленые воды.

Вторая барьерная соленость 12–14 ‰ (мезогалинный барьер) была границей расселения по акватории Арала представителей солоноватоводной фауны, в том числе и двустворчатых моллюсков рода *Hymanis*, *D. obtusecarinata* и, вероятно, *Cerastoderma rhomboides rhomboides*. Поскольку акватория Аральского моря до начала 1960-х годов представляла собой аномально увеличенную зону смешения, заключенную между барьерами 3–5 и 12–14 ‰, то соответствующим было и расселение гидробионтов. Из двустворок соленостный барьер 12–14 ‰ преодолевал лишь один эвригалинный аборигенный вид – *C. isthmicum*, имевший высокую численность по данным Р.С. Деньгиной (1959а) и Н.З. Хусаиновой (1958) за пределами этого барьера.

Соленость 24–28 ‰ (эугалинный барьер) является границей в распространении солоноватоводных *Dreissena caspia pallasii* и *Theodoxus pallasii*, из других типично аральских видов гидробионтов в мезогалинных водных массах обитали судак и девятииглая колюшка. Из двустворчатых моллюсков этот барьер преодолевают *Cerastoderma* и *Syndosmya*.

Следующий гипергалинный барьер (40–45 ‰) выявлен, в основном, экспериментальным путем. Он совпадает с верхней границей толерантного диапазона средиземноморских представителей аральской фауны, в том числе *Cerastoderma* и *Syndosmya*.

У эвригалинных видов двустворок, преодолевающих указанные барьеры, углубленный морфологический анализ обнаруживает в пределах барьерных зон резко возросшую изменчивость признаков, приобретающую здесь взрывной характер (см. глава 6–7). Агрессивность среды в пределах соленостных барьеров в силу изменения физико-химических свойств воды (см. глава 3) оказывает мощное воздействие, последствием которого при стечении

ряда обстоятельств может стать событие видообразования. Примером служат эволюционные преобразования синдосмии в Аральском море (см. глава 7). На этапе вселения в агрессивную среду при наличии вакантных лицензий видообразовательный процесс идет очень быстрыми темпами. В дальнейшем же при пересечении барьерных соленостей вновь наблюдается чрезвычайная изменчивость морфологических признаков, но вакантных лицензий на уровне инфауны нет и адаптивной радиации не прослеживается.

Именно наличие барьерных соленостей в условиях «глухой» изоляции определяло и определяет специфику фауны Аральского моря и потенции видообразования для определенных этапов существования его экосистемы.

В последнюю регрессию Арала, имевшую место примерно 600 лет назад, в центральной котловине моря существовал проточный водоем, имевший участки с различной соленостью, позволявшие обитать как пресноводным, так и эвригалинным видам (Николаев, 1991). При заполнении котловины Арала пресными водами сохранившиеся виды моллюсков расселялись в соответствии со своими соленостными спектрами. Наличие в прошлом подобных убежищ и монотонность биотопов, скорее всего, и ограничивали видообразовательный процесс тем объемом видов, который когда-то сложился и существовал к началу двадцатого столетия.

Современная регрессия Арала отличается от имевших место в прошлом моря полным отсутствием стока в течение нескольких лет и исключением возможности сохранения солоноватых зон, которые могли бы служить резерватами для переживания стадии осолонения солоноватоводными видами. Формирующиеся в последние годы распресняемые зоны в приустьевом районе Сырдарьи уже не могут служить убежищем специфической аральской олигогалинной фауны, поскольку она вымерла. Здесь возможен только новый этап видообразовательного процесса, при этом кладообразователями, как и в прошлом, вновь могут явиться виды, обитающие в озерах низовьев рек и преодолевшие олигогалинный барьер 3–5 ‰.

Современная регрессия Арала предоставила редчайшую возможность проследить эволюцию экосистемы гигантского озера-моря. Стечение уникальнейших обстоятельств в продолжение короткого периода времени позволило пронаблюдать смену этапа эволюции экосистемы под воздействием экзогенных факторов, оказывавших деградационное влияние, на этап, когда большее значение стали иметь эндогенные факторы, в частности, преобразования процессов первичного продуцирования. Восстановление важнейших структурно-функциональных звеньев экосистемы путем диверсификационных процессов осуществляется в условиях продолжающегося влияния экзогенных факторов.

В определенные периоды времени на биоту Арала, помимо внешних факторов начинают действовать и внутренние, совпадающие с достижением морем в процессе своего осолонения критической и барьерных соленостей. В эти периоды резко возрастает ненаправленная изменчивость.

При отсутствии ценотического контроля, что наблюдалось в Аральском море при вселении *Syndosmya* и экспансии *Cerastoderma* в 1960-е годы и в последующем при выходе *Cerastoderma* на поверхность грунта в 1980-е, на основе массовой ненаправленной изменчивости чрезвычайно быстро отбираются фенотипы, соответствующие уже имеющимся (при вселении) или формирующимся новым условиям обитания. Эта чрезвычайная скорость, с которой «притираются» возникшие фенотипы к новым условиям обитания, создает иллюзию направленного формирования фенотипов средой обитания. Однако, массовая ненаправленная изменчивость среди двустворок Арала (см. глава 6–7) в критические периоды свидетельствует о случайном характере процесса. И только массовое вовлечение в этот процесс двустворок, имеющих колоссальную энергию размножения, способствует успешной работе отбора. Именно массовость материала позволяет сохраняться и размножаться фенотипам (и генотипам), соответствующим новой среде обитания и постепенно (примерно за 10–15 лет), как в случае с эпифаунистическими *Cerastoderma*, выйти в новую адаптивную зону.

Колоссальные изменения экосистемы Аральского моря не имеют аналогов в современном мире и по результатам сравнимы с эволюционными преобразованиями солоноватых водоемов, существовавших в геологическом прошлом. Если обратиться к палеонтологическим материалам,

то поражает сходство описанных палеонтологами процессов с протекающими в конце двадцатого века в Аральском море. Причем, эти процессы имеют универсальный характер. Они присущи в прошлом всему живому нашей планеты, как мезозойским растениям (Красилов, 1986), так и наземным тетраподам ранней и средней юры (Каландадзе, Раутиан, 1992), меловым насекомым (Жерихин, 1992), морским и солоноватоводным кайнозойским моллюскам (Невеская с соавт., 1987, 1989).

Всплеску темпов эволюции всегда предшествует вымирание большей части флоры и фауны. В частности меловой биоценотический кризис начался с изменения растительного покрова суши. Перестройка растительных сообществ повлекла за собой процесс реорганизации по трофическим цепям, который вызвал изменения фауны (Жерихин, 1992; Иванов, 2000). В морских экосистемах резкое изменение физико-химических условий приводило к полной или почти полной гибели фауны морского происхождения. При нарушении стабильности бентосных сообществ изменялась трофическая зональность за счет полного выпадения детритофагов. В этих случаях проявлялась, как правило, потенциально возможная высокая скорость эволюции моллюсков (Невеская, Попов, 1976; Невеская с соавт., 1989), позволявшая восстановить биоту водоемов за счет таксонов, составлявших ранее незначительную ее часть.

Аналогичные явления наблюдались в Аральском море в двадцатом столетии. Видообразовательному процессу предшествовали события вымирания по всей акватории моря (в случае всплеска видообразования эпифаунистических *Cerastoderma*) или же в отдельных районах, совпавших в 1960-е годы с районами вселения *Syndosmya*. Вследствие вымирания изменилась трофическая структура зоопланктона, зообентоса и ихтиофауны. Последовавшая смена типа продуцирования первичного органического вещества, повышение трофности толщи вод, невозможность притока иммигрантов из-за отсутствия связи с морем и наличия соленостных барьеров, для преодоления которых необходимо изменение осморегуляторных механизмов, делали возможным расширение структурно-функциональных связей в экосистеме только за счет диверсификационных процессов.

В связи с регрессией Аральского моря и ускорением сопровождающих ее процессов во второй половине двадцатого столетия скорость эволюции его экосистемы резко возросла. Максимальные темпы эволюционных преобразований всех составляющих экосистемы отмечены со второй половины 1980-х годов. К этому времени из солоноватого водоем превратился в «морской» со специфическим составом солей, пресноводная и солоноватоводная флора и фауна сменились морской и галофильной материковых вод с сопутствующей перестройкой трофической структуры основных составляющих экосистемы и путей трансформации вещества и энергии. Вряд ли представляется возможным в этот период говорить только о деградации экосистемы Аральского моря, судя по факту вымирания солоноватоводной фауны. Если 1960-е годы можно охарактеризовать как этап разрушения экосистемы в ответ на вселение короткоциклических рыб, 1970-е годы – как деградационный этап в ответ на преодоление экосистемой моря зоны критической солености, то в последующем, вероятно, ближе к середине 1980-х годов вследствие трансформации внутреннего круговорота биогенных веществ (см. Свиридова, 1990) начинается процесс усложнения предельно упрощившейся экосистемы. За счет внутренних резервов на фоне колоссального возрастания численности единичных форм идет видообразовательный процесс, поскольку вследствие вымирания большей части фауны освободились многие лицензии, а в результате смены типа продуцирования первичного органического вещества сформировались и новые. Вполне вероятно, что при тщательных фаунистических исследованиях возможны таксономические находки и в других группах организмов.

Таким образом, в результате современного кризиса экосистемы Аральского моря произошло вымирание его пресноводной и солоноватоводной флоры и фауны, всегда предшествовавшее взрыву видообразования в геологическом прошлом. Смена типа продуцирования первичного органического вещества, сопровождающаяся повышением трофности водной толщи, обусловила переход анагенетической эволюции экосистемы Аральского моря к этапу, когда ведущая роль

принадлежит диверсификационным процессам; в результате их развития началось частичное восстановление структуры экосистемы.

Воздействие современной регрессии Арала на его фауну является прекрасной моделью процессов, протекавших в геологическом прошлом при регрессиях морских и солоноватых палеоводоемов, а само море представляет собой природную лабораторию для наблюдений за эволюционными процессами в пределах отдельных таксонов и экосистемы в целом. Универсальный характер наблюдаемых преобразований позволяет говорить о современной эволюции экосистемы Арала как модели эволюции биот.

Изучение эволюции экосистемы Аральского моря в ходе современной регрессии может прояснить значение барьерных соленостей в видообразовании и формировании фаун. Барьерные солености разграничивают водные массы со специфическим составом солей и соотношением ионов, являющиеся специфической ареной жизни. И неважно каким образом формируются водные массы, в процессе ли осолонения или распреснения при гидрологических кризисах палеоводоемов, или же как различной протяженности участки водоема при смешении речных и морских вод. Существенно то, что соленостные барьеры являются зонами, где происходит коренная перестройка физико-химических свойств вод, в частности изменяется соотношение ионов в результате растворения или седиментации солей и пр. В силу чего зона барьерной солености представляет собой агрессивную среду, как по отношению к видам, обитающим до барьера, так и по отношению к эвригалинным видам, обитающим по обе стороны барьера.

Для эвригалинных видов, чьи осморегуляторные механизмы позволяют обитать в водных массах по обе стороны барьера, наступление барьерной солености вследствие развития гидрологического кризиса (распреснение или осолонение среды обитания) или же проникновение в зону барьерной солености (при вытеснении конкурентами) вызывает нарушение процесса воспроизводства генетической информации и резкое увеличение амплитуды изменчивости морфологических признаков. Большая часть особей, что явно из экспериментов по солеустойчивости, в зоне барьерной солености погибает. Как правило, выживает 25–30 % особей любого эвригалинного вида моллюсков, которые и составляют ту немногочисленную часть фауны, способную пережить по наблюдениям палеонтологов гидрологический кризис (Невеская с соавт., 1989) и сформировать в последующем таксоны различного ранга, соответствующие новым условиям обитания. Формирование новых таксонов возможно, как это было указано выше, только при наличии свободных лицензий экосистемы. Вакансии же появляются в результате вымирания фаун, сопровождающего любой гидрологический или биоценотический кризис.

Для видов, границы соленостной толерантности которых не выходят за пределы барьера, барьеры остаются непреодолимой преградой в распространении вдоль градиента солености. В случае наступления гидрологического кризиса они вымирают.

Но иногда, вероятно, в силу колоссального ускорения мутационного процесса и формирования на фоне этого специфических адаптаций появляется возможность проникновения в новую адаптивную зону путем совершенствования осморегуляторных механизмов. Совершенствование осморегуляции позволяет проникнуть за пределы барьера в новую адаптивную зону и при отсутствии конкурентов, что, вероятно, всегда и имело место в геологическом прошлом при освоении формирующихся водных масс (в период гидрологических кризисов или при заполнении котловины в результате повышения стока или миграции русел и дельт рек), ведет к адаптивной радиации внутри водной массы. Хорошим примером могут служить солоноватоводные каспийские моллюски, проникшие, как указывает Я.И. Старобогатов (1970), в апшероне из морских вод в каспийскую котловину и сформировавшие при освоении водных масс Каспия достаточно богатые видами клады. Так, в современном Каспии род *Hydris* насчитывает 12 форм видового и подвидового ранга, *Didacna* – 10. Для Арала – это пресноводные дрейссены. При проникновении какой-то части популяции *Dreissena polymorpha aralensis* за олигогалинный барьер 3–5 ‰ формируется *Dreissena obtuscarinata* с более совершенным осморегуляторным механизмом (если рассматривать его с точки зрения выживания в более соленой среде) по отношению к предковой форме.

Адаптивная радиация при освоении водных масс специфического состава, существующих длительное время, позволяет сформировать специфическую или эндемичную фауну, защищенную от вторжения конкурентов соленостными барьерами. Проникновение за барьерные солености с событиями видообразования возможно, как уже отмечалось, только при наличии вакантных лицензий, в противном случае обитающие в водных массах виды осуществляют ценотический контроль, отсекая все попытки проникновения в данную зону. Чем, вероятно, и обусловлена стабильность как современных эндемичных солоноватоводных фаун, так и районов их обитания. Вторжение морских эвригаллиных видов в зону обитания эндемичной солоноватоводной фауны выше барьерной солености приводит к вымиранию эндемиков или оттеснению их ниже границы барьера.

Таким образом, барьерные солености, ограничивающие водные массы со специфическим составом солей, играют существенное значение в формировании и эволюции водных экосистем. Преодоление барьерных соленостей требует формирования морфо-физиологических адаптаций, не всегда сопровождающихся существенными морфологическими различиями. В случае освоения новым видом сходной экологической ниши морфологические различия с предковыми формами могут быть невелики. При наличии морфо-физиологических адаптаций, позволяющих существовать по обе стороны барьера, барьерная соленость выступает в роли стрессового фактора, ведущего к интенсивному видообразовательному процессу, который при наличии вакантных лицензий в экосистеме завершается не только событием видообразования, но и формированием таксонов более высокого ранга, что неоднократно наблюдалось в геологической истории палеоводоемов. Эволюционные процессы, сопровождающие последний гидрологический кризис современного Аральского моря, являются моделью эволюционных преобразований экосистем водоемов, существовавших в геологическом прошлом.

9.2. Эволюция двустворчатых моллюсков Аральского моря

В течение последнего столетия в состав фауны Аральского моря входили двустворчатые моллюски 4 родов: *Dreissena*, *Hypanis*, *Cerastoderma* и *Syndosmya*, для каждого из которых характерна своя история проникновения в Аральское море и последующая эволюция в этом водоеме.

9.2.1 *Dreissena*

По последним изысканиям (Иззатуллаев, Старобогатов, 1991) моллюски р. *Dreissena* проникли в Аральскую котловину в апшеронское время. Находка еще одного вида *Dreissena balkhashensis* Star. et Tolst. (Старобогатов, 1994) в плиоценовых отложениях западного Прибалхашья очень похожего на *D. polymorpha aralensis* и *D. obtusecarinata* из Аральского бассейна и, вероятно, связанного с ними филогенетически ставит под сомнение датировку проникновения всех дрейссен апшероном. Скорее всего, балхашская и часть аральских дрейссен являются потомками *Dreissena polymorpha*, обитавшей в более древнее время в водных массах, покрывавших территорию от Арала до Балхаша. Потомки пресноводной *D. polymorpha*, осваивая более осолоненные воды дают *D. polymorpha aralensis*, из которого по мере преодоления олигогаллинового барьера 3–5 ‰ формируется *D. obtusecarinata*. Адаптация к освоению во многом одинаковых экологических ниш, различающихся в основном только соленостью воды, оставляет много общих морфологических признаков, обуславливая значительное сходство дрейссен. Наличие соленостного барьера исключало обратное возвращение *D. obtusecarinata* в пресную воду. Сгонно-нагонные явления и течения способствовали проникновению личинок в планктонный период жизни по обе стороны барьера и, возможно, формированию небольшой зоны совместного обитания в приустьевых районах.

D. caspia, вероятно, вселяется в Арал позднее, как указывают З. Иззатуллаев и Я.И. Старобогатов (1991) в апшеронское время и формирует, осваивая осолоненные воды Арала, подвид *D. caspia pallasii*, отличающийся по ряду признаков от номинативного каспийского подвида *D. c. caspia*.

После формирования современного Аральского моря дрейссены заселяли водоем в соответствии со своими соленостными требованиями, занимая сходные ниши, и эволюционировали в пределах определенных градиентов солености как элементы эпифауны. Так, оптимальные соленостные границы по данным эксперимента для *D. p. aralensis* 1–5 ‰ (Андреева, Андреев, 1988), для *D. obtusecarinata* — 5.0–12.3 ‰ (Хусаинова, 1958), для *D. s. pallasi* — 7–27 ‰ (Карпевич, 1975; Андреева, Андреев, 1988).

Позднее на основе синтеза экспериментальных данных и наблюдений в природе было выявлено, что обитание дрейссен в Аральском море четко разграничено соленостными барьерами (Андреев, Андреева, 1998а). Верхней границей распространения *D. p. aralensis* в пределах Аральского моря являлся олигогалинный барьер 3–5 ‰, *D. obtusecarinata* – мезогалинный барьер 12–14 ‰, *D. s. pallasi* – эугалинный барьер 24–28 ‰. Выпадение дрейссен из фауны моря при его осолонении проходило в близких пределах.

На основании обособления ареала *D. obtusecarinata* соленостными барьерами еще раз следует отметить (см. глава 8), что ее необходимо рассматривать как самостоятельный вид, а не подвид *D. polymorpha*, поскольку первая барьерная соленость 3–5 ‰ (олигогалинный барьер) очень важна именно для моллюсков. Этой барьерной соленостью отсекаются все пресноводные (*s. str.*) моллюски, для ее преодоления, вероятно, необходима кардинальная перестройка осморегуляторной системы. Выше этого барьера солености в море развивалась специфическая олигогалинная аральская малакофауна, отсутствовавшая в сопредельных водоемах.

Интересно, что и в Каспийском море еще в начале двадцатого столетия обитал подобный по соленостной толерантности ряд дрейссен: пресноводная *Dr. p. polymorpha* и солоноватоводные *Dr. p. andrusovi* и *Dr. caspia* (Старобогатов, Ситникова, 1992). При этом соленость в местах обитания каспийских дрейссен колебалась в пределах: *Dr. p. polymorpha* – 0–2 ‰, *Dr. p. andrusovi* – 4.5–10.9 ‰, (Карпевич, 1947).

К высказанным ранее предположениям (Старобогатов, Ситникова, 1992; Старобогатов, Андреева, 1994) об эволюции *D. caspia* можно добавить, что формирование этого вида осуществлялось в условиях преодоления двух соленостных барьеров: олигогалинного и мезогалинного барьеров, имеющих в Каспии по сравнению с Аралом в силу специфики ионного состава вод меньшие абсолютные значения. А поскольку мезогалинный барьер является одновременно и хорогалинной зоной, то при солености, превышающей этот барьер, получают преимущество эвригалинные виды морского происхождения. Следовательно, формирование *D. caspia* и ее существование было возможным только в условиях изоляции от вод полносоленых морей и океана. Это предположение подтверждается вселением в Каспий *Mytilaster lineatus* (Gmel.), эвригалинного вида морского происхождения со сходными с *Dreissena* требованиями к субстрату, приведшего по данным Б.М. Логвиненко (1965) к вымиранию *D. caspia*. *D. p. andrusovi* был оттеснен внедрением *Mytilaster* в районы с пониженной соленостью. Причем ареал *Mytilaster* в Северном Каспии по данным А.Ф. Карпевич (1975) претерпевал существенные подвижки, обусловленные перемещением изогалины 10 ‰ при различном объеме стока. Обсуждая эволюционный ряд *D. p. polymorpha*, *D. p. andrusovi* и *D. caspia*, Я.И. Старобогатов и Т.Я. Ситникова (1992) отмечают, что *D. p. andrusovi* сохранился в Северном Каспии при соленостях недоступных конкурентам.

Итак, распространение дрейссен при отсутствии конкурентов определяется возможностями их соленостных адаптаций. Освоение сходных лицензий, различающихся только градиентами солености, дрейссенами Арала оставляет много общих морфологических признаков. Поэтому совершенствование осморегуляторного механизма в процессе проникновения из пресных вод в соленые, скорее всего, следует рассматривать как морфофункциональные преобразования арогенного ранга, слабо затрагивающие морфологию раковины дрейссен.

9.2.2. Нуранис

Моллюски рода Нуранис проникли в Аральскую котловину по данным З. Иззатуллаева и Я.И. Старобогатов (1991) в апшеронское время. После заполнения Аральской котловины водой эволюционируют, осваивая различные по механическому составу грунты. Обитание внутри

грунта определенного механического состава требовало специфических адаптаций, в том числе и разных типов строения раковин, различающихся по толщине и выпуклости створок, величине апикального угла и другим признакам. Градиенты солености в случае с *Huранis* почти не имели значения, поскольку вся акватория Арала, за исключением приустьевых районов и култуков, в соленостном отношении была благоприятна для них, представляя собой единые олигогалинные водные массы. Тем более что по данным Н.З. Хусаиновой (1958) границы выживания аральских гипанисов лежали в пределах солености 4.8–14.0 ‰, по данным А.Ф. Карпевич (1953) — 6–16 ‰.

Адаптивная радиация этих моллюсков сопровождалась формированием таксонов, принадлежащих к разным жизненным формам: *Huранis vitrea bergi* – жизненная форма песчаных грунтов, *H. sidorovi* – илистых грунтов, *H. minima minima* – илисто-песчаных и илисто-ракушечных грунтов.

В силу своего формирования в пределах олигогалинной водной массы, не обладая физиологическими механизмами, обеспечивающими обитание, а главное размножение, при более высоких соленостях, *Huранis* оказались не способными преодолеть барьер критической солености 12–14 ‰, и после осолонение моря более 14 ‰ выпали из фауны.

9.2.3. *Cerastoderma*

Первоначальным изолирующим барьером для *Cerastoderma*, вероятно, следует считать градиент солености, по которому были разделены до конца 1960-х годов популяции *C. rhomboides rhomboides* и *C. isthmicum*.

Обитая в открытом море в условиях жесткого биотического окружении при незначительном числе биотопов (илистые пески, песчанистые илы и илы с ракушей) *C. r. rhomboides* имел серьезную конкуренцию со стороны доминантов-фильтраторов *Dreissena* и *Huранis*. Вероятно, моллюски рода *Huранis* – фильтраторы, использующие сходные пищевые ресурсы, обладая плоской раковиной, были более приспособлены к обитанию на илистых грунтах в погруженном состоянии. Дрейссены же не позволяли осваивать нишу эпифауны, используя раковины церастодермы, возвышающиеся над поверхностью грунта, в качестве субстрата, углубляя их своим весом в ил, чем ухудшали условия дыхания и питания, буквально облепив задний, выступающий над грунтом край раковины церастодермы. Для Каспийского моря есть наблюдения А.И. Разина (Бродская, Неценгевич, 1941) за взаимоотношениями церастодермы и митилястера [*Mytilaster lineatus* (Gmel.)], ведущего сходный с дрейссенами образ жизни. Митилястер, поселяясь на раковинах церастодерм, оплетал биссусом сифоны последних, приводя их к гибели.

Обилие макрофитов, распространенных на большей части акватории Аральского моря – субстрата для дрейссен – давало также преимущества в развитии дрейссенам. Эти факторы лимитировали увеличение численности *C. r. rhomboides*, ограничивая его в рамках малочисленного вида инфауны Аральского моря.

Итак, жесткий ценотический контроль со стороны *Huранis* не давал возможности *C. r. rhomboides* наращивать численность в грунте, а со стороны *Dreissena* отменял все попытки выйти на поверхность грунта, тем самым оставляя *C. r. rhomboides* в рамках вида с низкой численностью и биомассой, что и позволило С.В. Аверинцеву (1936) говорить о вымирании сердцевидок в Арале. Повышенная соленость култуков способствовала поддержанию довольно высокой численности *C. isthmicum* (Хусаинова, 1958), ограничивая его распространение осолоненными районами.

Подвергаясь воздействию различной солености в процессе своего исторического развития в култуках Аральского моря *C. isthmicum* сформировал достаточно эвригалинную популяцию, которая могла являться резервом заселения моря при его осолонении. Преобладание же в култуках песчаных грунтов способствовало формированию морфофункционального типа *Cerastoderma*, обладающих шаровидной раковиной с коротким задним краем, закапывающихся в грунт, а сгонно-нагонные явления, во время которых нам нередко приходилось наблюдать почти полное осушение дна больших прибрежных участков моря на длительное время (иногда более

суток), содействовали его закреплению. Вот почему в открытом море в первые годы экспансии *C. isthmicum*, имел округлые створки раковин или же с немного удлиненным задним краем, полностью погруженные в грунт. Во второй же половине 1970-х годов в прибрежье и особенно в более осолоненных заливах, где резко снизилась численность дрейссены, наблюдалось большее разнообразие контуров створок. Добавились условно равноплечие раковины и с удлиненным задним краем. Все они также были погружены полностью в грунт, лишь у единиц задний край раковины немного возвышался над грунтом, превращаясь в субстрат для оседания дрейссен. Так, в выборке из прибрежья острова Толмачева (май 1976 г.) насчитывалось всего лишь 8 % моллюсков с немного возвышающимся над грунтом краем раковины.

По мере снижения численности дрейссен часть моллюсков получила возможность к выходу на поверхность грунта, за счет освобождения ниши неподвижных сестонофагов. Для церастодерм обозначились три направления выживания. Первое – сохранение типичной округлой формы, приспособленной к обитанию на твердых грунтах и в зоне интенсивной волновой деятельности. Второе – выход на поверхность грунта при смене стратегии питания. Третье – обитание в жидких илах открытого моря. На наш взгляд обитание в жидких илах требует более или менее уплощенной раковины с центральным положением макушек. Такая группа условно равноплечих моллюсков прослеживалась в сборах по 1989 г. включительно и выпала в связи с резким изменением характера грунтов.

Выход церастодерм на поверхность грунта сопровождался значительными перестройками морфологии раковин. Для устойчивого положения на грунте моллюску необходимо три точки опоры, что достигается смещением макушек к переднему краю раковины и уменьшением выпуклости переднего края. Чем ближе к переднему краю расположены макушки, тем менее моллюск погружен в грунт. В последние годы наблюдений (1993–1994) моллюски на илистых грунтах возвышались над грунтом более чем на 2/3–4/5 длины раковины. Линия погружения определялась высотой наилка – наиболее жидкой фракции грунта. Опираясь на макушки и раскрытые створки, моллюск занимал максимально возможное по высоте положение над грунтом. Следует отметить, что это положение крайне неустойчиво и возможно только при раскрытых створках раковины. При приближении аквалангиста моллюск захлопывает створки и падает на бок, так как при закрытых створках не может удерживаться в вертикальном положении.

Начиная с 1990 г., по материалам стандартной сетки станций, доля моллюсков полностью погруженных в грунт не превышала 28 %, а заглубленных менее чем на треть длины раковины было более 50 % выборки. На отдельных станциях все моллюски находились над грунтом, заглубляясь не более чем на 1/5 длины раковины.

Одновременно у ряда особей наблюдалось усиленное развитие сифонов, о чем свидетельствует расширение в разной степени мантийной линии от отпечатка заднего мускула-замыкателя до брюшной части мантийной линии (в области сифонов). В выборке из прибрежья острова Толмачева (1976 г.) доля таких особей составила 24.2 %, на станции 1 (1976 г.) – 90 %, в размерной группе более 14 мм из залива Сары-Чаганак 1979 г. – 47.2 %, в то время как у эталонных экземпляров 1976 г. из открытого моря и моллюсков из сборов Л.С. Берга 1901-1902 гг. мантийная линия не расширена.

В сборах 1989–1990 гг. расширение мантийной линии в области сифонов отмечено у 72.4 % выборки, причем у моллюсков с округлым контуром створок расширения мантийной линии не отмечено. У моллюсков с немного удлиненным задним краем раковины мантийная линия расширена в 60 % случаев, с удлиненным задним краем раковины – в 71.4 %, с очень удлиненным задним краем раковины и с очень удлиненным задним краем раковины и смещенными макушками – в 85.7 %. Для *Cerastoderma* со станции у входа в залив Бутакова в 1994 г. при погружении в грунт более чем на 1/3 длины раковины мантийная линия расширена у 75 %, менее чем на 1/3 – у всех особей.

Таким образом, за 1976–1994 гг. у *Cerastoderma* Аральского моря наблюдалось возрастание доли особей в популяции с расширенной в области сифонов мантийной линией, причем расширение мантийной линии в области сифонов в последние годы наблюдается

преимущественно у особей с удлинённым задним краем раковины, наименее заглублённых в грунт. За этот период произошло формирование нового морфофункционального типа (жизненной формы) при перемещении части популяции *Cerastoderma* из грунта на его поверхность (практически превращение компонента инфауны в компонент эпифауны), сопровождаемого удлинением заднего края раковины и расширением мантийной линии в области сифонов.

За этот же период времени произошло уменьшение доли особей *Cerastoderma* с симметричными раковинами и увеличение – с зияющими раковинами. Так, для выборки 1976 г. в целом моллюсков с симметричными раковинами насчитывалось 70.6 %, в 1990 – 25.9 %, в 1994 – 45.2 %.. Зияющие раковины в 1976 г. встречались единично, в 1990 г. – 32.7 %, в 1994 г. – 63.7 %, причем на отдельных станциях число особей с зияющими раковинами могло существенно превышать среднюю выборки. Так, на станции 1 в 1976 г. особей с зияющими раковинами было – 66.7 %, в заливе Бутакова в 1993 г. – 91.7 %.

Особо следует рассмотреть эволюцию замка *Cerastoderma* в 1976–1994 гг. в Аральском море. Многообразие и изменчивость замковых аппаратов свидетельствует о том, что отбор идет не по линии замка в узком смысле. Отбор направлен на освоение новой для *Cerastoderma* ниши эпифауны: на размещение как можно выше сифонов над грунтом. Для чего последовало изменение конфигурации раковины с целью придания ей устойчивого положения и ее облегчения, то есть уменьшения массы раковины за счет утончения створок и облегчения спинного края двояким путем:

1. За счет ослабления (утончения) зубов до полной редукции некоторых с одновременным удлинением и сегментацией лигамента вплоть до четкообразного и формированием переднего лигамента. Причем наблюдались все варианты изменчивости (перехода) от типичного замка до замка с полной редукцией отдельных зубов, в частности ярко выраженный переход по первому заднему латеральному зубу.

2. За счет замены известкового замка замком с чередованием слоев конхиолина и кальция и дополнительного упрочнения замка путем «прошивания» створок в области замочной площадки многочисленными конхиолиновыми тяжами-нитьями, покрывающими словно слоем мха все элементы замочной площадки и препятствующие раскрытию створок. Возможно, это начальная стадия формирования внутреннего лигамента, сопровождаемая удлинением и сегментацией наружного. Параллельно наблюдается сглаживание – (размывание) выступающих элементов замка, редукция зубов и образование менее выступающих, чем зубы в норме, дополнительных зубовидных образований на нимфе и замочной площадке в области кардинальных зубов – возврат (?) к примитивному предковому равнозубому замку.

Наши наблюдения за изменением замка, положением макушек и конфигурацией створок согласуются с выводами В.В. Анистратенко (1987), указывающего, что у пресноводных двустворок строение зубной системы и положение макушек взаимосвязаны, обеспечивая нарастание раковины единственным возможным путем, и связаны с физической характеристикой среды обитания, к которой приспособлен каждый вид моллюсков

Итак, к началу 1990-х годов в Аральском море сформировались группы *Cerastoderma*, существенно отличающиеся контуром створок раковины, выпуклостью раковины, степенью заглубления раковины в грунт, строением лигамента и замка, расширением мантийной линии в области сифонов, положением более выраженного ребра, общим числом ребер и числом нормально развитых ребер, морфометрическими индексами.

Сравнение контрольных выборок (прибрежье острова Толмачева, май 1976 г.; прибрежье залива Сары-Чаганак, 1989 г.; залив Тщebas, 1992 г.; станция 18 в заливе Бутакова, 1993 г.; район станции 11, 1994 г.; вход в залив Бутакова, 1994 г.) дает наглядное представление о направлении и темпах эволюционного процесса *Cerastoderma* Аральского моря. В целом, эволюция *Cerastoderma* Аральского моря направлена на освоение этими моллюсками всех освобождающихся экологических ниш водоема путем формирования и отбора групп с менее выпуклой раковиной с удлинённым задним краем, облегченной за счет измененного замкового

аппарата и уменьшения числа ребер. За 20–25 лет здесь сформировались формы, расходящиеся по ряду признаков (см. глава 6).

Сравнивая за 1976–1994 гг. выборки обитающих в грунте моллюсков с типичным для *C. isthmicum* округлым контуром, следует отметить изменение морфометрических индексов. Раковины в выборке 1994 г. по сравнению с эталонными 1976 г. достоверно менее выпуклы и имеют более удлинённый лигамент с более длинной выпуклой частью (см. табл. 6.9). Изменилась и скульптура створок: наблюдается уменьшение общего числа ребер и нормально развитых ребер (рис. 9.2).

При сравнении *Cerastoderma* заливов Тшебас, Бутакова и из района входа в залив Бутакова, имеющих удлиненно-овальную, анадонтоподобную и обратно мидиеподобную раковину с *Cerastoderma* с округлым контуром раковины выявлено, что значения ряда морфометрических индексов не перекрываются (см. табл. 6.9). *Cerastoderma* заливов Тшебас и Бутакова, анадонтоподобные и обратно мидиеподобные из района входа в залив Бутакова имеют уплощенные, длинные с вытянутым задним краем раковины со смещенными вперед макушками, длинным лигаментом и меньшим числом ребер вообще и нормально развитых в частности. При сближении между собой по ряду морфометрических индексов эти группы моллюсков отличаются вполне достоверно по выпуклости раковин и величине отношения длины макушек к длине лигамента, а также контурами раковин (Андреева, 2000б).

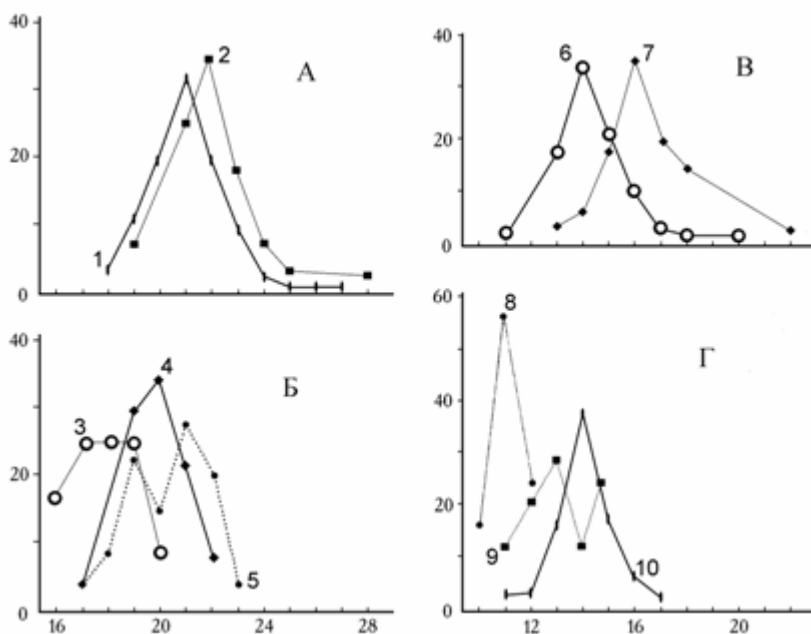


Рис. 9.2. Распределение общего числа ребер (А, Б) и числа нормально развитых ребер (В, Г) на раковинах *Cerastoderma* (по: Андреева, 2000б). 1, 6 – залива Сары-Чаганак, 1979 г.; 2, 7 – побережья о. Толмачева, 1976 г.; 3, 8 – залива Бутакова, 1993 г.; 4, 9 – входа в залив Бутакова, 1994 г.; 5, 10 – станции 11 (песок), 1994г. По оси абсцисс – число ребер, по оси ординат – процент от общего числа особей в выборке.

Итак, при сравнении выборок *Cerastoderma* в ретроспективном плане зарегистрировано изменение основных морфометрических индексов и счетных признаков для моллюсков с типичными контурами раковин – обитателей песчаного грунта, а также вычленение уклоняющихся групп, обитающих вне грунта. То есть, при катастрофическом изменении экосистемы моря выявлены отклонения фенотипических признаков, превышающих норму реакции вида, что свидетельствует о коренной перестройке генофонда *Cerastoderma* Аральского моря. Появились популяции с размахом вариаций по многим признакам, превышающим межвидовые для *Cerastoderma*, в частности, указанные для азово-черноморских и олигоценых из Приаралья видов рода (Скарлато, Старобогатов, 1972; Мерклин, 1974). Причина возможности

яркого проявления эволюционного процесса и увеличения его темпов – изменение биоты Арала вследствие его усыхания (вымирания солоноватоводных видов) и акклиматизации беспозвоночных. Пусковой механизм ускорения эволюционного процесса – переход всей экосистемы моря через мезогалинный барьер (зону критической солености) 12–14 ‰ к концу 1970-х годов и эугалинный барьер 24–28 ‰ в конце 1980-х годов.

С позиций концепции критической солености (Хлебович, 1974) с поправкой на положение хорогалинной зоны в Аральском море объяснимо обитание *C. isthmicum* в прибрежных осолоненных районах и култуках до начала осолонения моря. Частичное воздействие критической и барьерной солености на биоту Арала, имевшее место в култуках, не давало подобного эффекта лишь потому, что основная акватория моря находилась вне этих зон и сформировавшиеся отклонения отменялись стабилизирующим отбором при проникновении их в море, а сами зоны были незначительны по объему и недолговечны вследствие сгонно-нагонных явлений, в результате которых происходило перемешивание и смещение водных масс с различной соленостью.

В целом, *C. isthmicum* Арала способен выдерживать широкий спектр изменения солености с понижением ряда жизненных функций в зоне критической солености (Андреев, Андреева, 1990б) вследствие формирования рода в условиях моря и последующего расселения в солоноватые и соленые водоемы (Скарлато, Старобогатов, 1972; Старобогатов, 1970, 1974). Однако массивное воздействие на популяцию критической солености привело к взрыву изменчивости.

Нахождение яйцеклеток и активация сперматозоидов в агрессивной среде (мезогалинный барьер) приводили к различным отклонениям, а развитие оплодотворенной яйцеклетки (зиготы) в агрессивной среде вело к увеличению уродств, снижению выживаемости молоди и более старших возрастных групп. Выжившие моллюски развивались далее в условиях далеких от оптимальных для вида, о чем свидетельствует процент уродливых особей в выборках.

Принимая во внимание наличие пелагической стадии в жизненном цикле *Cerastoderma*, перемещающейся на десятки километров за планктонный отрезок жизненного цикла и численность этой стадии (численность личинок *Cerastoderma* и *Syndosmya* в 1981 г. достигала 20832 экз./м³, а в мае 1992 г. – 110034 экз./м³ (Андреев, 1989, 1999), следует отметить колоссальные возможности для расселения редких генотипов, возможности их поддержания и размножения в составе популяций.

Таким образом, генофонд *Cerastoderma* второй половины 1970-х годов обладал большим запасом изменчивости. В это же время происходило снижение численности как промысловых, так и непромысловых рыб Арала (Андреев и др., 1995; Андреев, 1999) – потребителей церастодермы на пелагической и донной стадиях жизненного цикла с одной стороны и накопление резервов органики на дне водоема с другой. Огромные пространства дна Аральского моря в середине 1970-х годов были покрыты толстым войлоком остатков нитчатых водорослей, затруднявших нам разборку проб зообентоса, и дополнявших накопленные ранее в толще грунта недоиспользуемые, по мнению А.Ф. Карпевич (1975), запасы органики.

Итак, во второй половине 1970-х годов в Аральском море сложились условия, способствующие выживанию (снижение численности потребителей-рыб) и прокормлению всех переживших критическую соленость особей церастодермы. К этому же периоду относится резкое повышение количественного развития этого вида как в среднем по морю, так и по отдельным зонам, свидетельствующее о вероятном увеличении численности вновь возникающих генотипов.

Наличие в море такого элемента эпифауны как дрейссена в течение всей современной истории Арала было ограничивающим фактором для церастодермы на выход в малейшей степени из грунта. Дрейссены до второй половины 1960-х годов были в составе доминирующих видов зообентоса. На любой выступающий субстрат происходило оседание личинок дрейссен и по мере их развития и роста ухудшались условия дыхания и питания для живых субстратов, вследствие чего при наличии дрейссен в море невозможен был даже частичный подъем раковины других видов моллюсков над грунтом. Во второй половине 1970-х годов при

прогрессирующем осолонении моря *Dreissena obtusecarinata* сменяет малочисленный ранее вид *Dreissena caspia pallasii* и наблюдается вспышка его численности, при этом биомасса дрейссен достигала в среднем по морю 3.5–4.8 г/м² (Андреева, 1989).

Разновременный переход отдельных районов моря через зону критической солености (мезогалинный барьер), в силу различной скорости процесса их осолонения, способствовал постоянному увеличению ненаправленной изменчивости, поставляющей материал для отбора. Вполне возможно, что потомки моллюсков, впервые размножившихся в этой зоне, могли последовательно несколько раз размножиться в зоне критической солености по мере их расселения по акватории водоема и повышения там солености вод до критической.

В конце 1970-х годов отбор все еще был направлен на обитание церастодермы в грунте, хотя и происходит дифференциация аральской популяции церастодермы по отношению к грунтам. Наблюдается вычленение условно равноплечей уплощенной формы на жидких илистых грунтах и формы с удлинённым задним краем – переходных от овальной, шарообразно вздутой к уплощенным.

Выпадение *Dr. c. pallasii* после 1982 г. явилось существенным этапом в эволюции аральских *Cerastoderma*. В результате снятия этого ограничивающего фактора стал возможным выход церастодерм из грунта, тем более что в грунте они стали испытывать жесткий прессинг со стороны *Syndosmya*, обитающей в исходном ареале в условиях насыщенной биоты и адаптированной к подобным факторам. В 1991 г. была зарегистрирована максимальная средняя биомасса синдосмии для Арала – 235 г/м², а ранее в заливе Бутакова средняя – 496.7 г/м² при максимальной – 814.0 г/м². Максимальная численность синдосмии на отдельных станциях в 1990 г. достигала 26560 экз./м² при биомассе 701.2 г/м², церастодермы на этой же станции – 2840 экз./м² при биомассе 175.2 г/м² (Андреев, Андреева, 1991а).

Перерыв в исследованиях (1983–1988 гг.) не позволяет точно датировать массовый выход церастодермы из грунта. При возобновлении исследований в 1989 г. отмечено увеличение изменчивости контуров раковин и количества контуров с удлинённым задним краем. Многие из них, судя по обрастаниям на раковинах, уже находились над грунтом.

1989 г. резко отличается по своим гидролого-гидрохимическим условиям от конца 1970-х – начала 1980-х годов. Помимо возрастания общей солености воды именно на конец 1980-х относится серьезная перестройка солевой системы моря вследствие седиментации карбонатов кальция, магния и гипса (Лобов с соавт., 1995). Летом 1989 г. на поверхности грунта обнаруживалась корка соли, препятствовавшая работе дночерпателя. На заднем конце раковин церастодерм, обитавших между 12 и 9 станциями в 1989 г. в Малом море, имеются крупные кристаллы соли, образующие толстое (до 3 мм) пятно на выступающем над грунтом краю раковины. Это косвенные свидетельства трагедии, постигшей инфауну Арала, возможно, уже в 1987–1988 гг. Оседающие соли, образуя корку, делали невозможным существование в грунте многих организмов бентоса на обширных участках дна. Но продукционные процессы в толще воды продолжались и на корку солей происходила седиментация органики и развивался наилкок, в котором могла существовать осевшая молодь от размножения *Cerastoderma* из других районов моря, где процесс метаморфизации запаздывал. Наличие над коркой соли слоя наилка в 1–1.5 см, позволяло существовать особям церастодермы, фильтруя из придонных слоев воды.

После вымирания подвижных и неподвижных сестонофагов *Cerastoderma* оказались единственной формой в Аральском море способным заполнить освободившуюся арену жизни. При этом давление отбора было направлено на максимально возможный выход этих моллюсков из грунта.

Постепенно формируется совершенно особая жизненная форма моллюсков, не свойственная фауне Арала при его квазистационарном режиме. Эта жизненная форма обладает комплексом особых морфоэкологических адаптаций, как-то облегченная раковина с удлинённым задним краем, интенсивно развитые сифоны и пр., возникших в результате давления отбора при освоении новой арены жизни.

В настоящее время существуют различные концепции понятия «жизненная форма» (Шарова, Свешников, 1988). В данной работе принимается определение «жизненной формы» И.Х.

Шаровой (1981) как «совокупности организмов, занимающих общую экологическую нишу, с комплексом сходных морфологических признаков, возникших в процессе эволюции под влиянием сходных факторов естественного отбора» (с. 23).

Исходя из этого определения, можно утверждать, что в конце 1980-х годов в Аральском море одновременно существовали три жизненные формы *Cerastoderma* на бентосной стадии жизненного цикла, достаточно ясно различающиеся как по ряду морфологических признаков и поведенческих адаптаций, так и по месту обитания.

Жизненная форма, обитающая в песчаном грунте, внешне сходная с эталонными *C. isthmicum* 1976 г. Это моллюски с сильно вздутой округлой раковиной с широкими макушками несколько смещенными вперед. Всего ребер 19–21, нормальных — 13–16. Отношение высоты раковины к ее длине составляло 0.98 ± 0.09 ; отношение выпуклости раковины к ее длине — 0.72 ± 0.02 ; отношение выпуклости раковины к ее высоте — 0.74 ± 0.06 .

Эти моллюски с округлым контуром створок раковин остаются погруженными в грунт, сохраняя и внешний облик и образ жизни, свойственный *C. isthmicum* Аральского моря, в силу двух причин:

1. Это обитание в зоне песчаных грунтов, формирующихся и обычно расположенных в зоне активной волновой деятельности. Перемещение водных масс не способствует отбору на выход моллюсков из грунта, так как положение на грунте при опоре на макушки, передний край раковины и ногу даже при небольшом заглублении в грунт все-таки мало устойчиво, а перекачивание моллюска волнами по дну не является благоприятным фактором для его жизнедеятельности. Итак, волнение в зоне отложения песчаных грунтов – фактор, действующий в сторону отбора особей, зарывающихся в грунт.

2. Биотическое окружение на подобного типа грунтах не оказывает такого давления на *Cerastoderma* как на илесто-песчаных и илистых в силу слабого количественного развития других представителей инфауны. В частности, в прибрежных биоценозах, развивающихся на песках крайне низка численность *Syndosmya* по сравнению с биоценозами, занимающими илистые грунты (Андреева, Андреев, 1990а). Прибрежные песчаные грунты остаются биотопом, где наибольшие преимущества имеют *Cerastoderma* с округлой, толстостенной раковиной, погруженной в грунт, где и сохраняются моллюски внешне близкие к типовым *C. isthmicum* 1976 г., но резко отличающиеся от них по ряду признаков, главнейшие из которых строение замка, лигамента, число ребер на створках и окраска раковины.

Жизненная форма, обитающая в жидком илестом грунте. Это моллюски с уплощенной раковиной, обладающей удлинено-округлыми или овальными створками с центральным положением макушек (условно равноплечий контур). Макушки у моллюсков в разные годы исследований могут быть как довольно широкими, так и узкими. Всего ребер 19–23, нормальных — 11–19. Отношение высоты раковины к ее длине составляло 0.88 ± 0.01 ; отношение выпуклости раковины к ее длине — 0.62 ± 0.01 ; отношение выпуклости раковины к ее высоте — 0.70 ± 0.01 .

Эта жизненная форма илистых грунтов не встречена в сборах после 1989 г.

Эпифаунистическая жизненная форма, обитающая на песчано-илестом или илесто-ракушечном грунте и располагающаяся преимущественно вне грунта (Андреев, Андреева, 1995б, 1997б). У представителей этой жизненной формы изменилось видоспецифическое поведение. Известно, что *Cerastoderma* Аральского, Каспийского и Черного морей (Хусаинова, 1958; Нейферт, 1967; Романова, 1979) находились в грунте и питались, взмучивая и «сдувая» частицы органики с поверхности грунта. Эти же моллюски вышли на поверхность грунта и фильтруют, как и дрейссены, из водной толщи (рис. 9.3). Данная чрезвычайно полиморфная группа моллюсков включает целый букет форм, ряд из которых прослеживается в бентосе различных районов Аральского моря при совместном обитании в течение нескольких лет.

Общим для них является наличие в разной степени уплощенной раковины с очень вытянутым задним краем и сильно смещенными вперед макушками, а также преобразование в различной степени лигамента. Лигамент удлиняется и расчленяется вплоть до четковидного, наряду с типичным для *Cerastoderma* задним лигаментом может формироваться передний лигамент, обычно состоящий только из слоя слияния, но в ряде случаев имеющий типичное

трехслойное строение. В целом, эти моллюски имеют меньшее число ребер, чем моллюски других жизненных форм (общее число ребер от 14 до 22, нормально развитых от 9 до 16). Значения морфометрических индексов в целом отличаются от таковых моллюсков других жизненных форм и имеют значительный размах колебаний, что обусловлено объединением в одну жизненную форму букета достаточно различающихся между собой форм моллюсков (см. глава 6). Эти формы обладают рядом различных жизненно важных морфологических признаков (адаптаций), имеющих систематическое значение для двустворчатых моллюсков, и различаются между собой в большей степени, чем современные виды *Cerastoderma* Черного моря. Причем, не сходны между собой как формы географически изолированные, обитающие в Малом или Большом море, так и формы совместно обитающие, отловленные на небольшом участке акватории, что, по-видимому, позволяет говорить о видообразовательном процессе среди *Cerastoderma* Аральского моря.

Итак, как уже отмечалось выше, вымирание дрейссен и экспансия *Syndosmya segmentum* по акватории Арала с резким наращиванием численности и биомассы акклиматизанта на илистых и илисто-песчаных грунтах явились факторами, способствовавшими отбору части *Cerastoderma* на выход из грунта. Этот процесс занимал незначительный промежуток времени, так как к 1990 г. в заливе Бутакова уже сформировалась популяция существенно отличающаяся по ряду признаков от эталонных *C. isthmicum* 1976 г. и *Cerastoderma* побережья острова Толмачева 1976 г. По коллекциям 1976–1994 гг. имеется возможность проследить все этапы перехода от форм, обитающих в грунте, к формам, максимально находящимся на поверхности.

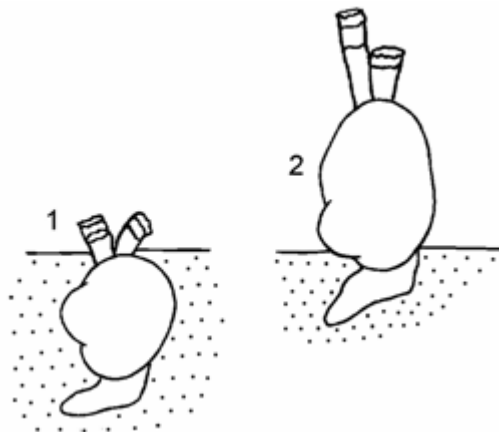


Рис. 9.3. Схема положения *Cerastoderma* в грунте Аральского моря (по: Андреев, Андреева, 1997б с исправлениями). 1 – типичное положение *Cerastoderma isthmicum*, 2 – положение современных *Cerastoderma* вне грунта.

Постепенное вымирание с середины 1970-х годов всех сестонофагов, как инфавуны, так и эпифавуны, за исключением *Cerastoderma*, а также переход экосистемы Арала от макрофитного типа продуцирования органического вещества к микрофитному (за счет фито- и бактериопланктона, микрофитобентоса) стимулировали адаптивную радиацию *Cerastoderma* (рис. 9.4).

Процесс видообразования среди *Cerastoderma* как Малого, так и Большого моря и протекал параллельно. Наблюдается общая канализированность процесса, направленного на выход моллюсков из грунта и освоение адаптивной зоны эпифавуны. В процессе видообразования затронут ряд морфологических признаков, имеющих систематическое значение для *Cerastoderma* и в целом для других таксонов двустворчатых моллюсков. Одним из таких систематических признаков в морфологии раковины является строение и относительные размеры лигамента (Petersen, 1958; Boyden, 1973; Brock, 1978; и др.). В рассматриваемом случае популяции *Cerastoderma* Малого и Большого моря, изолированных водоемов, отличаются друг от друга строением лигамента в большей степени, чем современные виды *Cerastoderma* Черного моря. Так, контрольная выборка залива Тшебас 1992 г. Большого моря при внешнем сходстве контуров створок с контурами контрольных выборок из залива Бутакова 1993 г. и из входа в залив

Бутакова 1994 г. Малого моря имеет существенные отличия в строении лигамента (Андреева, 2000б). Моллюски из Малого моря если и имеют продолжение лигамента впереди макушек, то оно представлено только слоем слияния. Моллюски из залива Тшебас Большого моря всегда имеют продолжение лигамента впереди макушек, причем в ряде случаев это продолжение имеет типичное для двустворчатых моллюсков трехслойное строение с формированием одной или даже двух дополнительных нимф на передней части замочной площадки. Формируется подобие амфидетного лигамента, свойственного архаичным двустворчатым моллюскам (Скарлато и др., 1990).

В сложившейся ситуации все морфологические признаки, как имеющие важное систематическое значение, так и второстепенные, вышли из-под контроля стабилизирующего отбора в такой степени, что в аральских популяциях *Cerastoderma* стали прослеживаться элементы архаичности, свойственные примитивным предковым двустворкам, отстоящим достаточно далеко от современных *Cerastoderma*. Помимо уже отмеченного амфидетного лигамента примером может служить и формирование подобия ктенодонтного замка в контрольной выборке 1994 г. из входа в залив Бутакова.

При разрушении сложившихся биотических связей, однонаправленном изменении основных абиотических факторов и в отсутствие стабилизирующего отбора наблюдается рекапитуляция архаичных признаков, что говорит о разрушении комплекса адаптивно важных признаков и приводит к существенному изменению генетической системы популяции. Наличие в контрольных выборках последних лет из различных частей Арала групп особей со столь существенными расхождениями по важнейшим для двустворок систематическим признакам указывает на взрывной процесс видообразования, затрагивающий, возможно, и макроэволюционный уровень.

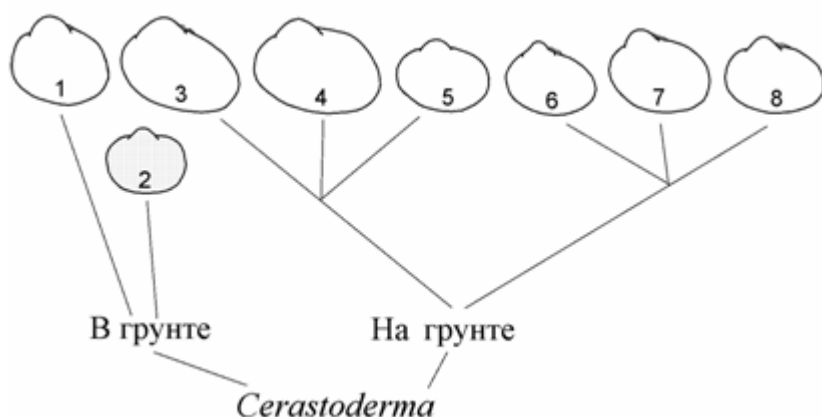


Рис. 9.4. Адаптивная радиация *Cerastoderma* Аральского моря (по: Андреева, 2000б).

1 – моллюски с округлой вздутой раковиной, 2 – моллюски с условно равноплечей уплощенной раковиной (вымерли); 3–8 — моллюски с удлиненным задним краем раковины и смещенными вперед макушками: 3–5 — передний лигамент состоит только из слоя слияния, 6–8 — передний лигамент типичного строения.

Освоение новой арены жизни (прорыв в новую адаптивную зону) обычно сопровождается адаптивной радиацией. Вид, первоначально заселивший новую зону, обычно дает начало разнообразным линиям (Грант, 1980), что и наблюдалось в конце 1980-х – начале 1990-х годов на *Cerastoderma* в Аральском море. И, как отмечает С.С. Шварц (1980), «истинный эволюционный прогресс заключается в создании новой экологической ниши, создающей предпосылки к широкой адаптивной радиации» (с. 250). Выход в новую среду обитания стимулировал дальнейшее развитие различных адаптаций в популяциях *Cerastoderma* Малого и Большого моря, способствующих существованию на грунте. Разнообразие форм *Cerastoderma*, достаточно четко различающихся по морфологическим признакам, занявших нишу эпифауны, вероятно, свидетельствует о начавшейся специализации, основанной по мнению С.С. Шварца

(1980) на ароморфных преобразованиях. И, как указывает С.С. Шварц (1980), для каждого данного вида в данной среде обитания эволюционные возможности ограничены, что совершенно справедливо для *C. isthmicum*, обитающего в песчаном грунте. В случае формирования эпифаунистической жизненной формы *Cerastoderma* наблюдается прогрессивная экспансия в различные биотопы (на илистый песок, песчанистый и ракушечный ил, ил), происходящая на основе формирования новых экологических ниш и ведущая к адаптивной радиации.

Подобный прецедент уже имел место в истории морских водоемов (Невеская с соавт., 1989; Старобогатов, 1994). При освоении пережившими кризис эвригалинными видами и их непосредственными потомками чуждых им ранее экологических ниш [= создание новых экологических ниш по С.С. Шварцу (1980)], наблюдались морфологические изменения, приводившие к становлению видов, сходных с экологически близкими видами. Так, некоторые *Dreissenidae* перешли к жизни в грунте и по форме раковины стали напоминать некоторых инфаунных двустворок. Вероятно, среди *Cerastoderma* Аральского моря при его современной регрессии наблюдаются процессы, тождественные, скорее всего, процессам, имевшим место в геологическом прошлом водоемов нашей планеты.

Почему стало возможным освоение *Cerastoderma* новой адаптивной зоны и, самое главное, почему стала возможной адаптивная радиация? Ответ на этот вопрос следует искать исходя из эоцентрической концепции эволюции. Ее основной постулат гласит, что ни одна видовая популяция не может существовать вне экосистемы (Старобогатов, 1987), и ключевым камнем в этой ситуации является перестройка, эволюция экосистемы Аральского моря, заключающаяся в изменении направления трансформации вещества и потока энергии. В период квазистационарного режима основным поставщиком первичного органического вещества в Аральском море являлись макрофиты. В конце 1980-х – начале 1990-х годов ситуация в корне изменилась. Первенство в продуцировании первичного органического вещества перешло к фито- и бактериопланктону и, частично, к микрофито- и бактериобентосу. При этом произошло существенное (примерно на порядок) возрастание скорости первичного продуцирования (Орлова, 1993), за счет увеличения содержания биогенных элементов в водной толще (Свиридова, 1990). Существенное возрастание скорости первичного продуцирования в водной толще могло, по-видимому, обеспечить формирование достаточно мощной пастбищной пищевой цепи, тем самым изменив направление потока энергии.

Итак, к концу 1980-х годов в экосистеме Аральского моря оказались вакантными лицензии в понимании Я.И. Старобогатова и В.В. Левченко (Левченко, 1984; Старобогатов, 1984, 1985, 1988; Левченко, Старобогатов, 1986, 1990), занимаемые ранее моллюсками рода *Dreissena*, плюс ко всему почти на порядок возросшая скорость продуцирования первичного органического вещества в водной толще стимулировала возможность «открытия» новых лицензий для фильтраторов. А поскольку для жизни, размножения и эволюции наибольшее значение имеют пища и пищевые связи (Шмальгаузен, 1983), то совокупность этих возможностей и «спровоцировала» не только выход на поверхность грунта *Cerastoderma*, но и адаптивную радиацию внутри группы. Тем более, что трофический фактор определяет распределение двустворчатых моллюсков по дну водоема (Кузнецов, 1979, 1980).

Таким образом, повышение солености и снижение численности и биомассы представителей инфауны предоставили возможность к расселению *C. isthmicum* по всей акватории моря. Переход экосистемой моря через зону критической солености вызвал взрыв изменчивости и формирование жизненной формы *Cerastoderma* для илистых грунтов, вымершей в конце 1980-х – начале 1990-х годов. Дальнейшее ослабление ценотического контроля при вымирании эпифаунистических моллюсков и преодоление барьерной солености спровоцировали постепенный выход *Cerastoderma* на поверхность грунта с формированием букета «видов» *in statu nascendi* в пределах эпифаунистической жизненной формы.

Градиенты солености для эволюции *Cerastoderma*, практически не имели значения, так как находились в пределах толерантного диапазона, за исключением периодов преодоления критической и барьерной соленостей, когда происходило увеличение амплитуды изменчивости, вследствие вероятного возрастания темпов мутационного процесса.

Имеющиеся материалы по *Cerastoderma* Аральского моря (по 1994 г. включительно) относятся к начальным этапам взрыва видообразования и дальнейшая судьба возникших форм (групп) зависит от дальнейшей эволюции экосистемы Арала.

Эволюция экосистемы Большого моря с 1961 г. была сопряжена и подчинена прогрессирующему осолонению. Вероятно и дальнейшее осолонение Большого моря вплоть до формирования нескольких остаточных гипергалинных водоемов. Существование *Cerastoderma* в условиях повышающейся солености будет определяться солеустойчивостью формирующихся видов. Возможно, что наряду с отбором на выход из грунта параллельно происходит и отбор на формирование большей солеустойчивости. В условиях эксперимента аральские *Cerastoderma* начала 1990-х годов акклиматизировались до солености 80–90 г/л (Филиппов, 1995; Filippov, Komendantov, 1996). Возможно, что более низкие данные по солеустойчивости *Cerastoderma* Аральского моря, полученные в предыдущие годы (Хусаинова, 1958; Андреев, Андреева, 1990б), объясняются изменениями генофонда.

Эволюция экосистемы Малого моря до отделения его от Большого моря происходила синхронно, причем Малое море в процессе осолонения даже опережало Большое море. После разделения морей небольшого количества вод, поступающих по Сырдарье, стало достаточным для того чтобы осолонение Малого моря остановилось и даже началось небольшое распреснение, чему способствовало и строительство временных дамб в проливе Берга. Очевидно, соленость вод Малого моря будет претерпевать довольно значительные колебания в зависимости от объема стока и надежности дамбы, но, скорее всего, в ближайшие десятилетия соленость его вод будет находиться в пределах толерантного диапазона *Cerastoderma*.

Вероятно, дальнейшая эволюция форм *Cerastoderma* Малого моря будет проходить при солености ниже 25 ‰ и определяться, в большей степени, биотическим окружением. Здесь большую роль могут иметь увеличение запасов бентофага акклиматизанта камбалы-глоссы, в рационе которой *Cerastoderma* составляют существенную долю (Андреев с соавт., 1995).

После вымирания *Dreissena caspia pallasii* и *D. obtusecarinata* дрейссены вряд ли в обозримом будущем могут иметь ограничивающее значение для *Cerastoderma*, так как оставшийся в бассейне Арала подвид *Dreissena polymorpha aralensis* – пресноводная форма, зона обитания которой ограничена низкой соленостью и не совпадает с ареалом *Cerastoderma*. Только после преодоления олигогалинного барьера 3–5 ‰ и формирования более солевых форм подвидов (что, вероятно, уже происходило в истории Арала неоднократно) появится возможность ценотического контроля.

Возможно, отрицательное влияние на формы, тяготеющие к илистым глубоководным биотопам, будут оказывать и расширяющиеся заморные явления в центральных котловинах.

Таким образом, выход инфаунных *Cerastoderma* на поверхность грунта можно рассматривать как эволюционное преобразование, на базе которого наблюдается адаптивная радиация для освоения новой для группы арены жизни. Давление отбора направлено на формирование жизненной формы, обладающей раковиной максимально возвышающейся над грунтом и специализирующейся на питании из максимально удаленных от дна слоев воды. При этом образовался букет форм, обладающих существенными морфологическими отличиями в форме, окраске и скульптуре створок и их симметрии, строении замка, лигамента, наличие зияния и пр. Достоверное значительное изменение габитуса раковин, проявление архаичных и возникновение новых морфологических признаков позволяет говорить о бурно идущем процессе видообразования, и, возможно, о формировании новых надвидовых таксонов. Судя по наблюдениям за *Cerastoderma* Аральского моря в условиях некогерентной фазы эволюции (Красилов, 1986) идет лишь накопление различных форм, существование многих из которых ограничено во времени. И только при вступлении водоема в фазу квазистационарного гидролого-гидрохимического режима при подключении стабилизирующего отбора в условиях обострившейся конкуренции из многообразия форм будет закончено формирование видов, соответствующих предоставленным экосистемой лицензиям.

Несомненно, что сформировавшиеся группы *Cerastoderma* Аральского моря заполнили и будут заполнять в дальнейшем лицензии, предоставляемые экосистемами других морей эпифаунистическим комплексам двустворчатых моллюсков.

9.2.4. *Syndosmya*

Syndosmya были вселены в Арал из Бердянских лиманов Азовского моря в начале 1960-х годов (Карпевич, 1975). Перед интродукцией *Syndosmya segmentum* в Аральское море были проведены экспериментальные работы по определению ее резистентности к аральской воде (Карпевич, 1962, 1964, 1975). Было установлено, что аральская вода соленостью 10–12 ‰ пригодна для жизнедеятельности *S. segmentum*, однако в этой воде наблюдалось удлинение сроков эмбрионального развития, замедление роста эмбрионов и личинок по сравнению с контролем в азовской воде такой же солености. Отставание в выклеве личинок в аральской воде по сравнению с контрольной азовской составляло 4 суток, а в оседании – 5 суток. Также было отмечено, что повышенное содержание иона Ca^{2+} приводит к появлению у личинок синдосмии уродливых недоразвитых раковин (Карпевич, 1964). Для другого азовского двустворчатого моллюска *Lentidium mediterraneum* (= *Corbulomya maotica*) (Costa) в аральской воде соленостью 10–12 ‰ возможны были только начальные стадии замедленного эмбрионального развития, заканчивающиеся гибелью недоразвитых личинок (Карпевич, 1962).

Таким образом, вода Аральского моря по своему химическому составу является неблагоприятной для развития азово-черноморских двустворок, а вселение в Аральское море *S. segmentum* было для этого вида серьезным стрессовым фактором, вызвавшим массовую гибель вселенцев. Видимо поэтому, несмотря на целенаправленные ежегодные поиски вид был обнаружен только в 1967 г., через шесть лет после первого и через четыре лет после повторного вселения в довольно изолированный, небольшой залив Сары-Чаганак, неподалеку от места вселения, причем популяция состояла в основном из мелкоразмерных особей (Кортунова, 1970; Карпевич, 1975). Для сравнения укажем, что полихета *Nereis diversicolor* была обнаружена через два года после первого вселения (Кортунова, 1970). Довольно длительный латентный период для большой партии вселенца (по данным Е.Л. Марковой (1975) около 1 млн. экз.) с колоссальной энергией размножения (7–12 тыс. яиц за одно икротетание для особи среднего размера при порционном размножении) и пелагической личиночной стадией свидетельствует о не достаточно благоприятных условиях новой среды обитания.

Вдобавок следует отметить, что освоение синдосмией в начале 1960-х годов залива Сары-Чаганак происходило при солености воды несколько превышающей среднюю многолетнюю для Аральского моря. Так, по данным ГМО на станции Аральское море, расположенной в заливе Сары-Чаганак, среднегодовая соленость в 1961–1968 гг. колебалась в пределах 10.27–12.07 ‰ (Гидрометеорология ..., 1990). По данным АралКазНИИРХ соленость в месте вселения в августе 1963 г. была 11.8 ‰. В эксперименте было показано (Андреев, Андреева, 1983, 1990б), что в аральской воде соленостью 12–14 ‰ происходит достоверное снижение жизнедеятельности *S. segmentum* до 30–40 % на организменном и тканевом уровнях. Наиболее неблагоприятно воздействие воды соленостью 12–14 ‰ на сперматозоиды, выживаемость которых при такой солености снижалась до 25 %.

Вероятно, воздействие ионного состава на популяцию *S. segmentum* в первые годы после вселения являлось мощнейшим фактором, вызвавшим взрыв изменчивости. Так, анализ популяции синдосмии 1970 г. дает удивительное многообразие по ряду систематических признаков (см. глава 7). В целом материалы выборки 1970 г. выстраиваются в почти непрерывные ряды изменчивости по контуру створок раковин, форме и размеру лигамента, строению замка. Моллюски начальных, центральных и конечных звеньев ряда изменчивости по контуру створок довольно близки по габитусу к формам моллюсков, описанных для Арала второй половины 1970-х лет. В выборке можно найти немногочисленные отдельные экземпляры почти соответствующие по контуру створки раковины и апикальному углу описаниям эталонных форм синдосмии второй половины 1970-х лет. Остальные признаки в выборке довольно изменчивы. Особенно обращает на себя внимание изменчивость лигамента, сравнивая с

изменчивостью лигамента *Cerastoderma* конца 1980-х – начала 1990-х годов при массовом выходе сердцевидок на поверхность грунта.

Итак, вселение синдосмии в залив Сары-Чаганак при неблагоприятном для азово-черноморских двустворок ионном составе воды повлекло за собой значительное повышение изменчивости, которое способствовало возникновению и дальнейшему отбору генотипов, жизнеспособных в аральской воде.

Одновременно с вселением *S. segmentum* началось разрушение экосистемы Аральского моря, вызванное как внешними (сокращение стока), так и внутренними (перестройка биотических отношений в результате акклиматизации гидробионтов) факторами. Расселение вида шло довольно быстрыми темпами (см. рис. 2.1), и, как бы, по свободному дну водоема. Во второй половине 1960-х годов зафиксирована самая низкая биомасса бентоса за весь период изучения бентоса Аральского моря (см. табл. 3.2). В 1966–1968 гг. залив Сары-Чаганак был абсолютно свободен от обитающих в грунте, как и синдосмия, моллюсков р. *Нуранис* и личинок хирономид; в 1968 г. опустошение прослеживалось по всему Малому и большей части Большого моря (Андреева, 1989). Таким образом, в конце 1960-х годов сложились исключительные условия для расселения синдосмии. Колоссальная плодовитость, наличие пелагической стадии развития, освобождающиеся лицензии, запасы органики [по мнению А.Ф. Карпевич (1975), захороненные в грунтах моря], способствовали быстрому расселению и наращиванию численности на вновь освоенных биотопах, а также сохранению в составе популяций всевозможных генотипов. При отсутствии конкуренции со стороны других видов по мере наращивания численности синдосмии происходило ужесточение внутривидовой конкуренции. Так, в 1972 г. при средней численности личинок двустворчатых моллюсков 8454 экз./м³ (Андреев, 1989) в среднем над 1 м² дна в толще воды находилось 109 тыс. личинок. Даже, если очень грубо допустить, что численность личинок синдосмии составляла половину от общей численности двустворчатых моллюсков, то получаем колоссальное количество претендентов на обитание на 1 м² грунта. Если учесть, что средняя численность синдосмии в эти же годы равнялась примерно 200–400 экз./м², то право на дальнейшее существование имела примерно лишь одна личинка из 300, а с учетом продолжительности периода размножения и того, что пик размножения приходится на конец мая – начало июня, а также времени пребывания личинок в пелагиали – одна из 2000. Эти цифры еще более возрастают в мелководных хорошо прогреваемых районах моря, где в теплой воде процессы размножения и развития более ускорены. В последующем численность личинок над 1 м² дна увеличивалась в связи с нарастанием численности взрослых, нерестящихся на дне моря особей (Андреев, Андреева, 1997а).

В условиях все возрастающей внутривидовой конкуренции, вероятно, и произошла специализация групп к определенному типу грунта, поскольку грунты Аральского моря на момент вселения *S. segmentum* были представлены широким для этого вида спектром – от тонкодисперсных жидких черных илов до твердых песчаных и песчано-ракушечных. Очевидно, что освоение всех типов грунтов для инфаунной *S. segmentum* при единой форме раковины было бы невозможно и вряд ли могло быть решено только за счет биотопической изменчивости. К середине 1970-х годов вычленились узкоспециализированные группы, относящиеся к жизненной форме обитателей тонкодисперсных илов (удлиненно-овальная форма), песчаных и песчано-ракушечных грунтов (треугольная форма), и менее специализированная овальная форма – обитатель более плотных илистых и песчано-илистых грунтов.

Итак, эволюция *Syndosmya* на первых этапах после вселения в Аральское море шла аналогично этому процессу среди моллюсков р. *Нуранис*. Потомки особей, выживших в аральской воде, после взрыва изменчивости, расселяясь по, практически, свободному от инфаунных видов зообентоса дну водоема через несколько поколений сформировали, отмечаемые с 1976 г. специализированные группы (формы), соответствующие жизненным формам моллюсков: обитателей песчаного и песчано-ракушечного грунта, илисто-песчаного и илисто-ракушечного грунта, а также илистого грунта. Раковины моллюсков, принадлежащих к этим группам (формам) по внешнему облику поразительно соответствуют раковинам видов *Нуранис*, обитавших на тех же типах грунтов (рис. 9.5). Даже величина апикального угла

колеблется в близких пределах. Очевидно, приспособление к обитанию в грунте определенного механического состава требует соответствующей архитектуры раковины, что достаточно ярко наблюдается на аральских двустворчатках. Так, апикальный угол раковин моллюсков – обитателей песчаных грунтов Аральского моря был равен у *Hypanis vitrea bergi* — 115°, треугольной формы *Syndosmya* — 110–120°, в последние годы до 125°, *S. isthmicum* 1976 г. — 95–118°, *Cerastoderma* с песков в районе 11 станции 1994 г. — 107°. Интересно, что величина апикального угла для *S. isthmicum* из других водоемов колеблется в очень близких пределах: Каспийское море — 95–105°, Азовское — 100–110°, Черное — 103°. Обитавшие в Черном море *Cerastoderma clodiense* и *Cerastoderma glaucum* имели апикальный угол также близкий по величине к таковому обитателей песчаных грунтов Аральского моря — 120° и 110–120° соответственно.

Раковины аральских обитателей илистых и песчано-илистых грунтов отличались большим апикальным углом: *Hypanis minima. minima* — 135°, овальная форма *Syndosmya* — 130–135°, *Cerastoderma* с условно равноплечим контуром со станции 1 в 1976 г. — 130–135°.

У обитателей тонкодисперсных илистых грунтов *H. sidorovi* Star. и удлинненно-овальной формы *Syndosmya* апикальный угол составлял 140° и более.

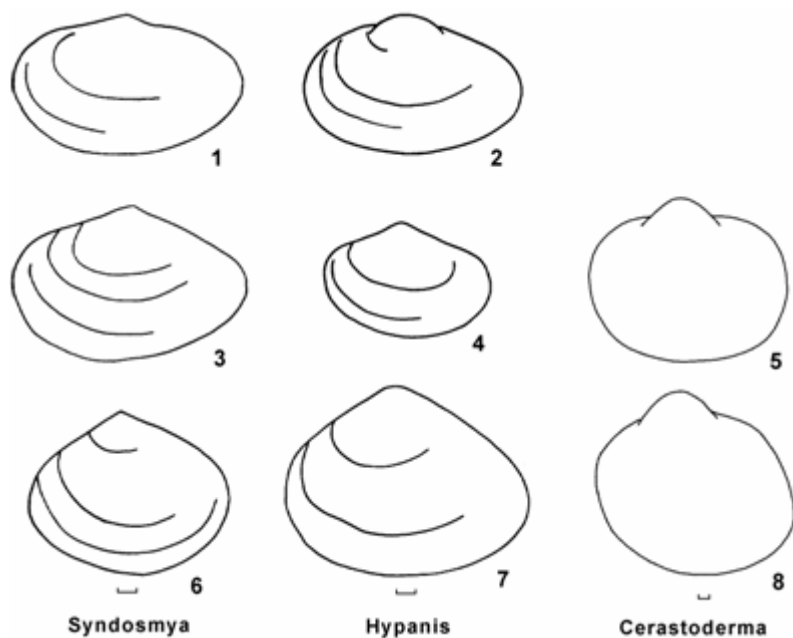


Рис. 9.5. Жизненные формы инфаунных двустворчатых моллюсков Аральского моря.

1, 2 – тонкодисперсных илистых грунтов; 3, 4, 5 – илистых и песчано-илистых грунтов; 6, 7, 8 – илито-ракушечных и песчаных грунтов. Масштаб 1 мм.

Наличие четко выраженных морфологических форм, соответствующих определенным жизненным формам моллюсков, в течение почти двух десятков лет, их совместное нахождение в течение ряда лет на сером иле – грунте в той или иной степени приемлемом для жизнедеятельности любой из форм, а также наличие биотопической изменчивости внутри этих морфологических форм (изменение морфометрических индексов при обитании в разных районах моря), позволяет предположить наличие видообразовательного процесса среди синдосмия, акклиматизированной в Аральском море. В противном случае при наличии пелагической личинки, пребывающей в планктоне от одной недели до полутора месяцев (Гальперина, 1974), изменчивость инфаунной *S. segmentum* должна была бы быть представлена одним непрерывным рядом от треугольного контура раковины до удлинненно-овального, отражающим биотопическую изменчивость.

Исходя из видового описания (Скарлато, Старобогатов, 1972; Старобогатов, 1974) и анализа черноморский популяций *S. segmentum* (см. главу 7), в Аральское море, вероятнее всего, были вселены моллюски по внешнему облику близкие к треугольной форме *Syndosmya* из сборов

1977–1978 гг. Обилие площадей илистых грунтов и тонкодисперсных илов, свободных на период заселения от макрозообентоса, то есть наличие в экосистеме моря вакантных лицензий, способствовало отбору моллюсков с более длинной и менее выпуклой раковиной, завершившемуся созданием еще двух форм *Syndosmya*. Эти формы по внешнему облику и, отчасти по строению замка, напоминали другие виды рода *Syndosmya*, обитающие на илах в Черном море. Иными словами, заполнение вакантных лицензий экосистемы Аральского моря вело к созданию форм – викариатов черноморским видам *Syndosmya*.

Итак, примерно до начала – первой половины 1970-х годов воды Аральского моря представляли собой зону смешения, занимаемую олигогалинными водными массами, заключенными между соленостями 3–5 — 12–14 ‰. На окончание существования описываемой водной массы и пришлось расселение синдосмии и вычленение специализированных форм. Процесс вычленения специализированных форм занял незначительный временной отрезок, поскольку с самого момента вселения в среду специфического ионного состава вид был поставлен в очень жесткие условия выживания. Примерно в начале – середине 1970-х годов начался постепенный и неодновременный переход олигогалинных водных масс Аральского моря в мезогалинные при преодолении отдельными его районами зоны критической солености 12–14 ‰ (мезогалинного барьера).

На фоне этого постепенного процесса в поселениях синдосмии второй половины 1970-х годов при постоянстве внешнего облика раковины и лигамента, контура мантийной линии и изгиба замочной площадки наблюдались значительные вариации набора и формы зубов, контуров отпечатков замыкателей, скульптуры внутренней поверхности створки в примакушечной части раковины. Наиболее лабильны указанные признаки были у треугольной формы. Наименее изменчивой оказалась специализированная к обитанию на тонкодисперсных грунтах удлинненно-овальная форма. Причем, за весь период исследований у моллюсков этой формы не обнаружены утолщения на внутренней стороне створки в примакушечной части за счет разрастания кораллово-жемчужных образований.

Наличие у моллюсков треугольной формы более толстой раковины, сравнимой по толщине с раковинами одноразмерных *Serastoderma*, упрочненной в примакушечной части за счет развития дополнительного ребра жесткости (гребень) и кораллово-жемчужных образований, обусловлено в 1970-е годы, вероятнее всего, избыточным содержанием кальция в водах Аральского моря по сравнению с материнским водоемом и механическим составом грунтов в местах обитания. Приуроченность треугольной формы к крупнозернистым оолитовым пескам (где эти признаки выражены ярче всего) и песчано-ракушечным грунтам, на которых почти не встречаются особи других форм и способствовала отбору моллюсков с наиболее толстыми и упрочненными раковинами. У овальной формы этого же периода времени на илисто-ракушечных грунтах также наблюдаются подобные, но менее ярко выраженные, преобразования раковины.

Итак, длительное, устойчивое существование разных типов грунтов ведет к сохранению в фауне Аральского моря вычленившихся форм синдосмии, из которых обычно совместно встречаются треугольная и овальная или овальная и удлинненно-овальная формы. Иногда возможны находки в одной дночерпательной пробе и всех трех форм вместе. А поскольку «сохранение различий в условиях симпатрии – это естественная проверка и наилучший критерий видового статуса рассматриваемых популяционных систем» (Грант, 1991, с. 208), то налицо событие видообразования среди синдосмия Аральского моря.

В последующем влияние критической и барьерной соленостей в условиях стабильного механического состава грунтов обуславливает повышенную изменчивость только признаков, не связанных с внешним обликом раковины: зубы, отпечатки мускулов-замыкателей, лигаменты. Причем изменчивость лигамента, конфигурации мантийной линии и других признаков выше у более специализированных треугольной и удлинненно-овальной форм.

Переход экосистемой моря через критическую и следующую барьерную солености отражается повышением изменчивости систематических признаков и увеличением количества уродливых форм. Примером могут служить сборы синдосмии из побережья острова Лазарева в июле 1978 г., Аральской бухты в мае 1980 г. Особенно показательны в этом отношении выборка

из Аральской бухты в мае 1980 г., содержащая разные формы синдосмии. Развитие, оседание и рост моллюсков протекал летом 1979 г., и имеющиеся морфологические изменения отражают последствия воздействия критической солености. Причем воздействия критической солености на *Syndosmya* аналогичны воздействиям на *Cerastoderma*, собранных в августе 1979 г. в заливе Сары-Чаганак, ответвлением которого и является Аральская бухта. У тех и у других моллюсков наблюдается повышенная изменчивость морфологических признаков, выходящая за пределы видовой, а для *Syndosmya*, частично повторяющая спектр отклонений, имевших место в 1970 г., в первые годы расселения вида по Аральскому морю.

В 1980-е годы воды Аральского моря постепенно, по мере преодоления зоны критической солености, переходили в водные массы, заключенные между соленостями 12–14 ‰ и 24–28 ‰. В пределах этой водной массы по мере приближения к барьерной солености 24–28 ‰ наблюдается изменение характера грунтов по всей акватории Аральского моря. С одной стороны происходит уплотнение грунтов вследствие выпадения солей в осадок, и даже образование на дне сплошной корки соли, с другой стороны из-за обнажения прибрежных мелководий – резкое уменьшение песчаных грунтов. Катастрофическое изменение грунтов в результате выпадения солей в осадок при дальнейшем осолонении моря в конце 1980-х годов приводит к ухудшению условий обитания для удлиненно-овальной формы, численность которой резко снижается. В сборах 1990 г. эта форма еще единично прослеживается, в сборах 1993–1994 гг. в пробах из Малого моря ее нет (см. рис. 7.2). Сокращение площадей песчаных грунтов влечет за собой снижение численности треугольной формы. Изменение механического состава илистых грунтов в результате седиментации солей вызвало появление разнообразных контуров раковин у *Syndosmya* овальной формы, в частности, раковин с укороченным задним краем, несколько напоминающих раковины *Syndosmya* треугольной формы. В области влияния вод Сырдарьи, наоборот, происходит формирование более жидких грунтов, что вызывает отбор *Syndosmya* треугольной формы с некоторым удлинением заднего края раковины и увеличенным апикальным углом, приближающихся по внешнему облику к раковинам *Syndosmya* овальной формы.

Итак, исчезновение мягких грунтов в результате седиментации солей в конце 1980-х годов повлекло резкое снижение численности и биомассы удлиненно-овальной формы, вероятно вымершей в начале 1990-х годов, как и часть *Cerastoderma* с условно равноплечим контуром створок, обитавших в илистых грунтах. Сокращение площадей песчаных грунтов, также сопровождалось резким снижением численности и биомассы треугольной формы, а изменение характера илистых грунтов приводит к сближению очертаний створок треугольной и овальной форм *Syndosmya*.

Повторное прохождение экосистемы при распреснении Малого моря барьерной солености 24–28 ‰ обуславливает новые перестройки *Syndosmya*. Вновь, как и в первые годы после вселения наблюдается крайняя вариабельность мантийной линии, лигаментов и даже образование у части особей в выборках переднего лигамента. Причем большая изменчивость этих признаков характерна для моллюсков треугольной формы, практически лишившихся типичного биотопа.

Эволюционные изменения акклиматизированного в Аральском море двустворчатого моллюска синдосмия кратко можно представить следующим образом. Перемещение группы особей в водоем с водой, нарушающей ход эмбрионального развития, провоцирует взрыв мутагенеза. Наличие свободных лицензий вследствие вымирания части видов инфауны, высокая энергия размножения, пелагическая личиночная стадия, наличие резервов пищи способствуют сохранению и размножению всех жизнеспособных генотипов. По мере наращивания численности акклиматизантов в отсутствии межвидовой конкуренции (в этот период наблюдалось также резкое снижение запасов рыб-бентофагов вплоть до прекращения промысла) возрастает внутривидовая конкуренция, благодаря чему отбираются формы специализированные к обитанию на специфических биотопах. Не малую роль здесь, вероятно, играет и трофический фактор; вполне возможно, что для разных грунтов характерен свой специфический набор микроорганизмов, в том числе и диатомовых водорослей, входящих по сводке Е.А. Цихон-

Луканиной (1987) в рацион синдосмии. К.А. Воскресенским (1973) была доказана избирательность питания сестонофагов, при этом указано, что получение нужной пищи нужного качества обеспечивают морфофункциональные адаптации к среде обитания.

Эволюция *Syndosmya* в Аральском море протекает в условиях постоянно изменяющегося гидролого-гидрохимического режима и биотического окружения. Небольшой период времени относительно стабильных условий обитания (1967–1979 гг.) после вселения *Syndosmya segmentum* в Аральское море способствовал отбору устойчивых форм, имеющих хиатус по ряду признаков. Преодоление экосистемой моря соленостных барьеров вновь вызывало повышенную изменчивость морфологических признаков, теперь уже внутри форм.

Несмотря на одновременное и аналогичное воздействие критической солености на синдосмию и церастодерму у синдосмии наблюдается менее разнообразный спектр изменчивости, потому что и в первые годы акклиматизации, и при смене биотического окружения после вымирания эпифаунистических видов эволюционные преобразования осуществлялись в пределах одной и той же адаптивной зоны: внутри грунта. После окончания действия критической, а в последующем и барьерной солености наблюдается стабилизация морфологических признаков в пределах нормы, соответствующей определенному типу грунта. Утрата определенного типа грунта ведет к снижению численности и даже вымиранию специализированных форм.

Дальнейшее усыхание Большого моря должно привести к сокращению ареала и снижению численности треугольной формы. Небольшое повышение уровня Малого моря за счет увеличения стока Сырдарьи после 1992 г. позволит сохранить имеющиеся небольшие по площади песчаные биотопы и, следовательно, треугольную форму синдосмии. Для овальной формы синдосмии указанные преобразования не будут иметь значения, поскольку в 1990-е годы илистые грунты преобладали по площади, а градиенты солености продолжают оставаться в пределах толерантного диапазона. Пересечение экосистемами Большого и Малого морей барьерных соленостей при продолжающемся осолонении Большого моря и распреснении Малого вновь вызовет повышенную изменчивость морфологических признаков, амплитуда которой будет затухать после прекращения возмущающего воздействия солености.

Дальнейшее существование синдосмии в Большом море будет определяться темпами осолонения. При достижении пороговой для этих двустворок солености следует ожидать их выпадения из фауны Большого моря.

9.3. О темпах эволюционных преобразований

Видообразование двустворчатых моллюсков в Аральском море шло как в пределах одной адаптивной зоны (*Hipanis*, *Syndosmya* и частью *Cerastoderma*), так и при переходе в другую адаптивную зону (*Cerastoderma* и *Dreissena*).

В пределах одной адаптивной зоны, но занимая различные по механическому составу грунты, возникли виды, относящиеся к различным жизненным формам. Это обитатели песчаных и песчано-ракушечных грунтов: *Cerastoderma* (*C. isthmicum* до второй половины 1970-х лет, *Cerastoderma* частью по 1994 г.), треугольная форма *Syndosmya*, *H. v. bergi*. Обитатели илисто-песчаных и илисто-ракушечных грунтов: *C. r. rhomboides*, овальная форма *Syndosmya*, *H. m. minima*. Обитатели илистых грунтов: *C. isthmicum* (частью: вторая половина 1970-х – конец 1980-х годов), удлинненно-овальная форма *Syndosmya*, *H. sidorovi*.

При переходе в другую адаптивную зону в ходе последующей адаптивной радиации формируется букет «видов», относящихся к эпифаунистической жизненной форме (*Cerastoderma* первой половины 1990-х годов, большей частью). Занимая аналогичные экологические ниши, различающиеся лишь градиентами солености, сформировались *D. p. aralensis* и *D. obtusecarinata*, а также *Dr. s. pallasi* – представители одной эпифаунистической жизненной формы.

Следует подробнее остановиться на скорости эволюционных преобразований двустворок Аральского моря. Хорошо известно, что изменение условий обитания вызывает значительное увеличение изменчивости популяции как в период эволюционных трансформаций ископаемых животных (Невеская, 1967; Невеская с соавт., 1987; Шмальгаузен, 1983; Красилов, 1987;

Расницын, 1987; Williamson, 1981; и др.), так и при экспериментальных образованиях новых форм (Шапошников, 1961; Беляев, 1983; Шварц, 1980; Сапунов, 1983; и др.).

Общеизвестно, что эволюция определяется сменой условий существования как в пространстве, так и во времени. При этом максимальные темпы эволюции определяются оптимальным сочетанием целого ряда факторов, важнейшими из которых по И.И. Шмальгаузену (1983) являются достаточно устойчивая кормовая база, отсутствие острой межвидовой конкуренции, многообразие условий существования и изменения этих условий во времени, отсутствие истребляющих факторов большой силы. «Наличие таких сочетаний дает объяснение явлениям, которые на первый взгляд кажутся парадоксальными» (Шмальгаузен, 1983, с. 339). Как было показано выше, в условиях перестройки экосистемы Аральского моря в 1960-е годы обстоятельства сложились таким уникальнейшим образом, что все важнейшие факторы, способствующие максимальным темпам эволюции, действовали совместно и одновременно, направляя эволюционные преобразования и переселенного вида *S. segmentum* и самостоятельного вселенца из осолоненных районов Арала *S. isthmicum* на освоение всевозможных биотопов моря.

Закономерно возникает вопрос о скорости видообразования и темпах эволюции двустворок Аральского моря. Ответ на него может быть найден в работах палеонтологов последних лет (Жерихин, 1987, 1992; Красилов, 1986; Невеская с соавт., 1987, 1989; и др.) и у Н.В. Тимофеева-Ресовского с соавторами (1973, 1977): на темпы эволюции может влиять и образование большего или меньшего числа экологических ниш в пределах одной и той же адаптивной зоны. Виды у двуполых и перекрестно оплодотворяющихся форм «могут возникать постепенно и медленно, а иногда быстро и «внезапно» (Тимофеев-Ресовский с соавт., 1977, с. 212). Конкретный цифровой материал (например, экспансия *S. isthmicum* в открытое море началась в первой половине 1970-х годов), полученный при изучении двустворок Аральского моря ошеломляет. Однако следует принимать во внимание темпы эволюции самой экосистемы Аральского моря. Немногим более, чем за два десятка лет море из солоноватого водоема превратилось в водоем с высокой, постоянно возрастающей соленостью, с обедненной биотой (при отсутствии ряда типичных для других морей трофических группировок) и измененным типом и скоростью продуцирования первичного органического вещества. Изолированное положение Арала исключало возможности расширения биоразнообразия за счет миграции.

Ситуация с событиями видообразования среди аральских двустворок приобретает более реальные черты в свете появившейся в последнее время информация о скорости видообразования. На основании палеонтологических материалов было показано (Красилов, 1969, 1987), что возможны два типа эволюции живого на Земле. Когерентный тип (т.е. согласованный) – медленная, плавная эволюция происходит в условиях устойчивой структуры сообществ, в условиях острой конкуренции и некогерентный – быстрые, радикальные преобразования в условиях распадающейся экологической системы и ослабленной конкуренции. Причем, в устойчивом сообществе конкуренция – это основной стабилизирующий фактор, ослабление которого в период кризиса может привести к дестабилизации – резкому увеличению размаха изменчивости. «Ослабление конкуренции допускает эволюционное экспериментирование, возникновение макрополиморфизма как основы быстрых эволюционных преобразований. По мере стабилизации условий макрополиморфные популяции, занимающие ряд адаптивных зон, распадаются и дают начало различным линиям адаптивной радиации» (Красилов, 1986, с. 73).

Аналогичные результаты получены при исследовании фаун замыкающихся и полностью замкнутых полуморских и солоноватых кайнозойских бассейнов. На примере этих фаун можно видеть неоднократно повторяющийся процесс адаптивной радиации немногочисленных форм, переживших гидрологический кризис (Невеская с соавт., 1989). Причем, исследования амплитуды изменчивости ископаемых видов моллюсков одних и тех же родов в разных бассейнах показали, что наиболее изменчивы виды, которые дают начало новым видам (Невеская, 1967). Считается также возможным интенсивное симпатрическое видообразование для морских фаун, особенно среди тех групп, для которых характерны пелагические личиночные стадии, поскольку пространственной изоляции между популяциями возникнуть не может. Этот

процесс шел за счет освоения свободных экологических ниш путем как постепенного, так и резкого изменения признаков (Невесская, 1967; Невесская, Попов, 1976; Невесская с соавт., 1987).

При исследовании морских и солоноватоводных кайнозойских моллюсков установлено, что скорость видообразования и появления новых надвидовых таксонов в основном зависела от стабильности бентосных сообществ. При нарушении стабильности изменялась и трофическая зональность за счет полного выпадения моллюсков-детритофагов. Возникновение же новых сообществ создавало условия для быстрой эволюции и возникновения новых эндемичных таксонов родового и даже семейственного ранга. В случае нарушения стабильности сообществ проявлялась потенциально возможная скорость эволюции моллюсков. Наблюдалась «взрывная» эволюция в основе которой лежала незначительная часть таксонов ранее существовавшей биоты (Невесская, 1980; Невесская с соавт., 1989). Также было показано (Жерихин, 1987, 1992), что скорость эволюции в подобных ситуациях (условиях) может быть исключительно высокой – видообразование в течение первых десятков поколений.

Г.Х. Шапошниковым (1961, 1965, 1966) экспериментально доказана возможность быстрых преобразований вида. В его опытах по переносу тлей на другой вид кормового растения через 10–15 поколений получена форма, морфологически отличная и репродуктивно изолированная от исходной. Причем, основные изменения произошли в течение первых 7–10 поколений.

Аральские двустворчатые моллюски *Cerastoderma* и *Syndosmya* также обнаруживают исключительно высокие темпы видообразования. Так, *Cerastoderma* вышли на поверхность грунта в течение 10–15 лет, что соответствует смене примерно такого же числа поколений. К сожалению, скорость образования *Cerastoderma* с условно равноплечей раковиной, обитавших в илистом грунте, установить в настоящее время невозможно из-за уничтожения коллекций стандартных рейсов АралКазНИИРХ за 1960–1970-е годы.

В отношении скорости преобразования *Syndosmya* следует заметить, что уже в контрольной выборке с илов 1970 г. через 7–9 (по данным разных авторов) поколений с момента интродукции вида единично присутствовали моллюски внешне соответствующие эталонным описаниям форм второй половины 1970-х лет. В 1976 г. все три формы были широко распространены в Аральском море. Следовательно, через 13–15 лет со времени вселения *S. segmentum* образовавшиеся формы полностью освоили дно Аральского моря, имея в последствии довольно устойчивые ареалы.

Благодаря быстрой эволюции в фауне Аральского моря сохранялись и видоизмененные предковые формы (треугольная форма *Syndosmya* и инфаунные *Cerastoderma* – обитатели песчаных грунтов) и формы-потомки (овальная и удлинненно-овальная формы *Syndosmya*, условно равноплечая форма *Cerastoderma* и букет эпифаунистических *Cerastoderma*). И только резкое изменение условий обитания ведет к вымиранию части форм потомков (удлинненно-овальная форма *Syndosmya* и условно равноплечая форма *Cerastoderma*), при сохранении части форм-потомков и форм-предков. И если треугольная форма *Syndosmya* несмотря на все преобразования экосистемы Аральского моря сохранила почти все типовые признаки, то *Cerastoderma*, обитающие в песке, соответствуют лишь по габитусу раковин *C. isthmicum*, в то время как окраска и число ребер, лигамент и замок не имеют ничего общего с типовыми описаниями.

Итак, в условиях экологического кризиса *Cerastoderma* бурно эволюционируют с преобразованием во времени и самого предкового вида при сохранении лишь внешнего облика жизненной формы – обитателя песчаных грунтов, отбором группы – обитателей илистых грунтов и формированием букета «видов» при освоении новой адаптивной зоны. Причудливым образом в пределах одной клады переплетается несколько процессов видообразования: анагенетический и аллотопный, а при вступлении эволюции экосистемы моря в диверсификационную стадию, вероятно, подключаются и аrogenные преобразования. Исследования в этом направлении фауны крупных водоемов показали, что различные механизмы видообразования не исключают, а дополняют друг друга (Brooks, 1950; Кожов, 1962;

Старобогатов, Ситникова, 1992; и др.), в этом плане эволюция двустворчатых моллюсков Арала не являются исключением.

В отношении *Syndosmya* имеется наглядный пример, в какой-то мере противоречащий кладистической концепции, по которой кладообразующий вид освобождает арену жизни своим потомкам. Специфика видообразовательного процесса в Аральском море заключается в заполнении вакантных лицензий экосистемы, при сохранении во времени лицензий, занимаемых видами-кладообразователями. В этих условиях (условиях сохранения всех лицензий) возможно одновременное и длительное, даже в геологических масштабах, сосуществование видов-предков и видов-потомков, как и в экосистемах некоторых великих озер, в частности, отмечаемое для Байкала Я.И. Старобогатовым и Т.Я. Ситниковой (1990).

Таким образом, результатом эволюции экосистемы Аральского моря в условиях современного экологического кризиса явилось выщепление форм двустворчатых моллюсков, явно имеющих статус не ниже видового, если судить по морфологическим признакам, которыми оперирует современная систематика двустворчатых моллюсков. Основным механизмом запуска видообразовательного процесса явилось воздействие резкого изменения ионного состава окружающей среды, например, при вселении синдосмии в Аральское море или при переходе его экосистемой критической и барьерных соленостей, проявляющееся в запредельной изменчивости морфологических признаков моллюсков. Формирование новых таксономических единиц происходило подхватыванием и сохранением признаков соответствующих вакантным лицензиям экосистемы. При отсутствии вакансий амплитуда изменчивости признаков по мере прекращения возмущающего действия барьерной солености постепенно затухала.

Олигогалинные водные массы, заключенные между соленостными барьерами 3–5 и 12–14 ‰, представляют собой специфическую арену жизни, в пределах которой в Аральском море сформировалась специфическая солоноватоводная фауна. Причем вся фауна двустворчатых моллюсков была представлена эндемичными формами видового или подвидового ранга. Проникновение в эту арену жизни ни со стороны пресноводной малакофауны, отграниченной олигогалинным барьером (3–5 ‰), ни со стороны морской эвригалинной фауны, отсекающей, вероятно, изогалиной 12 ‰ было невозможно. Подтверждениями могут служить ареалы пресноводных моллюсков Аральского бассейна и распространение *S. isthmicum* в условиях квазистационарного режима и при повышении солености моря. Процветание специфической аральской фауны было возможно только в пределах данной арены жизни, повышение солености воды привело к ее вымиранию.

Итак, эволюция двустворчатых моллюсков Аральского моря предопределена эволюцией его экосистемы. Превышение летальных границ соленостью воды моря вело к вымиранию видов. Достижение критической и барьерных соленостей в процессе осолонения моря для эвригалинных морского происхождения видов сказывалось непредсказуемым размахом фенотипической изменчивости, на основе которой при дальнейшей трансформации экосистемы и наличии лицензий шло видообразование.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Аральское море с 1950-х годов подвергается беспрецедентному антропоическому воздействию. Здесь были проведены широкомасштабные акклиматизационные работы. Вселенцы коренным образом изменили трофические связи в водоеме и вызвали необратимые изменения исторически сложившейся экосистемы. С первой половины 1970-х годов акклиматизанты стали доминировать в зоопланктоне, зообентосе и ихтиофауне. В результате зарегулирования стока рек с 1961 г. началось неуклонное падение уровня моря и повышение солености воды. Отмеченные процессы вызвали события видообразования в Аральском море и ускорение эволюции его экосистемы.

Своеобразие экосистемы Арала в первой половине двадцатого столетия заключалось в обедненном видовом составе при преобладании генеративно-пресноводных видов, а также отличном от южных морей и океана пути трансформации вещества и энергии. Основным источником поступлений биогенных веществ в Аральское море – основы биологической продуктивности водоема – был речной сток. Толща вод моря была исключительно бедна биогенными веществами, большая часть моря обладала чертами типичного олиготрофного водоема.

Для этого состояния экосистемы было характерно преимущественно макрофитное продуцирование первичного органического вещества на фоне высокой прозрачности воды (до 27 м) при низкой концентрации биогенов в толще вод. Вертикальное распределение фитопланктона было аномальным, с максимумом количественного развития в придонных слоях. Большое значение в продуцировании первичного органического вещества имел и микрофитобентос. Экосистема Аральского моря, являясь антиподом южных морей и океана, характеризовалась наличием мощной детритной и крайне ослабленной пастбищной пищевых цепей.

В конце 1980-х годов Аральское море перестало существовать как единый географический объект. Произошло разделение водоема на Малое и Большое моря с индивидуальными гидролого-гидрохимическими режимами, появились различия и в составе фаун. Аральское море, дававшее около 40 тыс. тонн рыбы в год, в начале 1980-х годов полностью утратило рыбохозяйственное значение. К началу 1990-х годов резко уменьшилось биоразнообразие экосистемы.

В фауне двустворчатых моллюсков до 1970-х годов насчитывалось 4 рода, включавших 9 видов и подвидов: *Dreissena polymorpha aralensis*, *Dreissena obtusecarinata*, *Dreissena caspia pallasii*, *Hypanis vitrea bergi*, *Hypanis minima minima*, *Hypanis sidorovi*, *Cerastoderma rhomboides rhomboides*, *Cerastoderma isthmicum*, *Syndosmya segmentum*. При осолонении моря с начала 1960-х годов частота встречаемости и количественное развитие видов *Hypanis* и *Dreissena* непрерывно снижались, в то время как у акклиматизированных *Syndosmya* и эвригаллиных *Cerastoderma* постоянно возрастали по мере их расселения по акватории Аральского моря. С середины 1980-х годов это единственные представители двустворчатых моллюсков в Аральском море.

В условиях осолонения наблюдалась повышенная изменчивость раковин двустворчатых моллюсков. Максимум изменчивости морфологических признаков совпал по времени с переходом экосистемой моря зон критической и барьерных соленостей, у акклиматизанта *Syndosmya* – еще и в начальный период освоения моря.

Перемещение синдосмия в водоем с водой, нарушающей ход эмбрионального развития, спровоцировало взрыв изменчивости. Наличие свободных лицензий вследствие вымирания части видов инфауны, высокая энергия размножения, пелагическая личиночная стадия, наличие резервов пищи способствовали сохранению и размножению всех жизнеспособных генотипов. По мере наращивания численности акклиматизантов в отсутствие межвидовой конкуренции (в этот период наблюдалось также резкое снижение запасов рыб-бентофагов вплоть до прекращения промысла) возрастает внутривидовая конкуренция; вследствие адаптивной радиации отбираются формы, специализированные к обитанию на специфических биотопах. Длительное и устойчивое существование разных типов грунтов ведет к сохранению в фауне моря вычленившихся форм. Влияние критической и барьерных соленостей в условиях стабильного механического состава

грунтов обуславливает повышенную изменчивость только признаков, не связанных с внешним строением раковины: зубов, мускульных отпечатков, лигаментов. Признаки, ответственные за обитание в грунтах определенного механического состава, остаются стабильными.

В 1980-х годах наблюдается существенная перестройка структурно-функциональных связей экосистемы, вызванная трансформацией внутреннего круговорота биогенных веществ. Первостепенное значение в режиме биогенных веществ стало принадлежать процессам внутреннего круговорота биогенных веществ и обмена на границе вода — дно. При этом регистрируется максимальное содержание биогенов в толще вод за 1961–1985 гг. Начавшийся в 1970-х годах процесс выпадения макрофитов завершился в конце 1980-х вымиранием большинства аральских видов. При возобновлении исследований моря в 1989 г. отмечено отсутствие харовых водорослей, резкое сокращение площадей занятых *Zostera* и *Ruppia*, для произрастания которых в Аральском море необходимы были песчаные грунты, обнажившиеся из-за снижения уровня моря. Одновременно наблюдалось резкое снижение прозрачности воды, связанное с увеличением трофности водной толщи. Повышение содержания биогенных веществ в толще вод приводит к резкому увеличению продуцирования первичного органического вещества и усилению пастбищной пищевой цепи, которая становится равноценной детритной или даже более мощной, вследствие чего изменяются пути трансформации вещества и направление потока энергии в экосистеме моря. По типу формирования первичного органического вещества экосистема Аральского моря с начала 1980-х годов стала приближаться к экосистемам южных морей России.

С позиций трофической структуры сообществ к первой половине 1980-х годов в экосистеме Арала в силу различной солеустойчивости уцелел случайный набор видов, при этом отдельные трофические группировки были полностью утрачены. В зоопланктоне, зообентосе и ихтиофауне практически исчезли все хищники. В составе зообентоса сохранились только собирающие детритофаги и один подвижный сестонофаг. Полностью была утрачена группировка неподвижных сестонофагов, имеющая большое значение в функционировании экосистем других морей и океанического шельфа.

Резкое (почти на порядок) увеличение скорости продуцирования первичного органического вещества в водной толще способствовало появлению вакантных лицензий для неподвижных и подвижных сестонофагов. К тому же, вследствие вымирания последнего вида неподвижных сестонофагов происходит дополнительное высвобождение лицензий эпифаунистических моллюсков. При полной изоляции от других морей в Арале возникла парадоксальная ситуация: имелись вакантные лицензии и отсутствовали виды, которые могли бы их заполнить.

В сложившихся условиях изменилось видоспецифическое поведение у части популяции инфаунного обитателя песчаных грунтов *Cerastoderma isthmicum*, перешедшего к обитанию на поверхности грунта. Этому способствовали утрата ценотического контроля со стороны неподвижных сестонофагов к середине 1980-х годов и усилившаяся конкуренция со стороны инфаунного акклиматизанта *Syndosmya segmentum*, пластичного в пищевом отношении и обитающего в исходном ареале в условиях жесточайшей конкуренции. Из всех сохранившихся видов зообентоса *Cerastoderma*, как типичные облигатные сестонофаги, были наиболее специализированными формами, преадаптированными всей своей предшествующей историей к возможности смены стратегии питания в сторону еще большей специализации – переходу к фильтрации только из водной толщи. Именно в силу облигатной сестонофагии при повышении трофности толщи вод и отсутствии конкуренции со стороны неподвижных сестонофагов часть *Cerastoderma* оказались способными освоить свободную трофическую нишу.

Итак, высвобождение лицензий эпифаунистических моллюсков вследствие вымирания всех дрейссен способствует выходу части популяции инфаунных *Cerastoderma* на поверхность грунта – в новую адаптивную зону. Выход *Cerastoderma* в новую адаптивную зону происходил одновременно в различных районах моря и сопровождался рядом преобразований, позволяющих обитать на поверхности грунта и питаться из водной толщи, а не из поверхностного слоя грунта и прилежащего к нему слоя воды.

Освоение новой среды обитания идет за счет адаптивной радиации внутри эпифаунистических *Cerastoderma*. В начале 1990-х годов сформировалось несколько групп, изменчивость по морфологическим признакам между некоторыми из них превышает межвидовую изменчивость современных и ископаемых *Cerastoderma*, а по таким признакам как замок и лигамент – выходит за пределы рода и даже семейства.

Выход на поверхность грунта осуществлялся постепенно в процессе смены нескольких поколений моллюсков, хотя в палеонтологических масштабах может считаться скачкообразным.

Максимальные темпы эволюции определяются оптимальным сочетанием целого ряда факторов, наличие которых по словам И.И. Шмальгаузена (1983) дает объяснение явлениям, которые на первый взгляд кажутся парадоксальными. В условиях перестройки экосистемы Аральского моря в 1960-е годы обстоятельства сложились таким уникальнейшим образом, что все важнейшие факторы, способствующие максимальным темпам эволюции, действовали совместно и одновременно, направляя эволюционные преобразования и переселенного вида *Syndosmya segmentum*, и самостоятельного вселенца из осолоненных районов Арала *Cerastoderma isthmicum* на освоение всевозможных биотопов моря. Особенно важным являлось наличие вакантных лицензий в экосистеме на период повышенной ненаправленной изменчивости, что позволило уже через 10–15 поколений сформироваться довольно изолированным группам моллюсков.

Колоссальные изменения экосистемы Аральского моря не имеют аналогов в современном мире и по результатам сравнимы с эволюционными преобразованиями экосистем солоноватых палеоводоемов. Если обратиться к палеонтологическим материалам, то поражает сходство описанных палеонтологами процессов с протекающими в конце 20-го века в Аральском море. Причем, эти процессы имеют универсальный характер. Они присущи в прошлом всему живому нашей планеты. В результате современного кризиса экосистемы Аральского моря произошло вымирание флоры и фауны, которые всегда предшествовали взрыву видообразования в геологическом прошлом. Смена типа продуцирования первичного органического вещества, сопровождающаяся повышением трофности водной толщи, обусловила переход анагенетической эволюции экосистемы Аральского моря к этапу, когда ведущая роль принадлежит диверсификационным процессам, в результате развития которых началось частичное восстановление структуры экосистемы.

Воздействие современной регрессии Арала на его фауну является прекрасной моделью процессов, протекавших в геологическом прошлом при регрессиях морских и солоноватых палеоводоемов, а само море представляет собой уникальную природную лабораторию для наблюдений за эволюционными процессами в пределах отдельных таксонов и экосистемы в целом. Универсальный характер наблюдаемых преобразований позволяет говорить о современной эволюции экосистемы Арала как модели эволюции биот.

Выводы

1. В результате современной регрессии Аральского моря произошло вымирание пресноводной и солоноватоводной типично аральской флоры и фауны, выпадение ряда трофических группировок и перестройка трофической структуры основных звеньев его экосистемы.

2. По типу формирования первичного органического вещества экосистема Аральского моря с начала 1980-х годов стала приближаться к экосистемам южных морей России. Смена типа продуцирования первичного органического вещества, сопровождающаяся повышением трофности водной толщи, обусловила переход анагенетической эволюции экосистемы Аральского моря к этапу, когда ведущая роль принадлежит диверсификационным процессам, в результате развития которых началось частичное восстановление структуры экосистемы.

3. Отсутствие неподвижных сестонофагов, располагающихся на грунте или над ним и питающихся из водной толщи, предопределило в сложившихся условиях давление отбора в

сторону формирования группы моллюсков, максимально возвышающихся над грунтом и использующих верхний слой доступных донному населению пищевых ресурсов.

4. В силу облигатной сестонофагии при повышении трофности толщи вод и отсутствии конкуренции со стороны неподвижных сестонофагов часть Cerastoderma, преадаптированные всей своей предшествующей историей к возможности смены стратегии питания в сторону еще большей специализации, оказались способными освоить новую адаптивную зону.

5. Механизмами интенсификации темпов эволюционного процесса послужили барьерные солености. В пределах барьерных соленостей, являющихся зонами нарушения воспроизводства генетической информации вследствие скачкообразного изменения физико-химических свойств воды, изменчивость двустворчатых моллюсков имеет «взрывной» характер и при стечении ряда обстоятельств может дать начало процессу видообразования.

6. Барьерные солености разделяют определенные адаптивные зоны (= арены жизни), для освоения которых живому необходимо преодолеть ограничивающие их барьеры. Преодоление барьерных соленостей, или выход в новую адаптивную зону в процессе эволюции жизни в водной среде осуществлялся за счет приобретения и совершенствования разнообразных осморегуляторных механизмов, которые, вероятно, следует рассматривать как морфофизиологические адаптации, на основе которых в результате адаптивной радиации в дальнейшем возможно формирование специфических фаун.

7. Выход за пределы барьерных соленостей в новую адаптивную зону при наличии в экосистеме вакантных лицензий сопровождается формированием таксонов различного ранга. При отсутствии вакансий у видов, имеющих осморегуляторные системы, позволяющие им существовать по обе стороны барьера, по мере затухания возмущающего действия барьерной солености происходит сокращение амплитуды изменчивости признаков.

8. Скорость видообразования у двустворчатых моллюсков Аральского моря определяется скоростью эволюции его экосистемы. Темпы эволюции в критические периоды (переселение в среду с агрессивным ионным составом воды, пересечение критической и барьерных соленостей) велики, при наличии вакантных лицензий видообразование возможно в течение первых десятков поколений.

Литература

- Абросов В.Н.* О видообразовании в озерах. – М.: Наука. – 1987. – 86 с.
- Аверинцев С.В.* Об увеличении кормовой базы для промысловых рыб Аральского моря (в порядке обсуждения) // Рыбн. хоз-во. – 1936. – № 8. – С. 54–55.
- Агарова И.Я.* Некоторые особенности линейного роста двустворчатых моллюсков (на примере одновозрастной популяции *Cerastoderma edule* L.) // Моллюски. Основные результаты их изучения: Автореф. докладов шестого Всесоюзн. совещ. по изучению моллюсков. Сб. 6. Ленинград, 7-9 февр. 1979 г. – Л.: Наука. – 1979. – С. 80–82.
- Аладин Н.В.* Соленостные адаптации и осморегуляторные способности ветвистоусых ракообразных. 1. Формы из открытых морей и океанов // Зоол. журн. – 1982а. – Т. 61, Вып. 3. – С. 341–351.
- Аладин Н.В.* Соленостные адаптации и осморегуляторные способности ветвистоусых ракообразных. 2. Формы из Каспийского и Аральского морей // Зоол. журн. – 1982б. – Т. 61, Вып. 4. – С. 507–514.
- Аладин Н.В.* О смещении барьера критической солености в Каспийском и Аральском морях на примере жаброногих и ракушковых ракообразных // Зоол. журн. – 1983. – Т. 62, Вып. 5. – С. 689–694.
- Аладин Н.В.* Прогнозирование качественного и количественного состава фауны ракушковых и жаброногих ракообразных в морских и континентальных водах с меняющейся соленостью // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. – 1986. – Т. 141. – С. 98–113.
- Аладин Н.В.* Концепция относительности и множественности зон барьерных соленостей // Журн. общ. биол., 1988. Т. 49, № 6. – С. 825–833.
- Аладин Н.В.* Критический характер биологического действия каспийской воды соленостью 7–11 ‰ и аральской воды соленостью 8–13 ‰ // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1989. – Т. 196. – С. 12–21.
- Аладин Н.В.* Общая характеристика гидробионтов Аральского моря с точки зрения физиологии осморегуляции // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1990. – Т. 223. – С. 5–18.
- Аладин Н.В.* Соленостные адаптации Ostracoda и Branchiopoda. – Л.: Наука, 1996. – 206 с.
- Аленицин В.Д.* О моллюсках Аральского моря // Проток. 5 съезда ест.: Варшава, сент. 1876 г. – 1876. С.
- Амиргалиев Н.А., Накупбеков С.Н., Тагаева Ф.Т., Супиева Х.Т.* Оценка современного состояния уровня солевого режима и пестицидного загрязнения Аральского моря // Рыбные ресурсы водоемов Казахстана и их использование. – Алматы. – 1993. – С. 83–87.
- Андреев Н.И.* Некоторые данные о влиянии осолонения воды на фауну беспозвоночных Аральского моря // Биол. основы рыбн. хоз-ва водоемов Ср. Азии и Казахстане: Тез. докл., Балхаш, 22–26 сент. 1981 г. Фрунзе: Илим. – 1981. – С. 219–220.
- Андреев Н.И.* Зоопланктон Аральского моря в начальный период его осолонения // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. – 1989. – Т. 199. – С. 26–52.
- Андреев Н.И.* Зоопланктон залива Бутакова Аральского моря в июне 1990 г. // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. – 1991. – Т. 237. – С. 30–33.
- Андреев Н.И.* Гидрофауна Аральского моря в условиях экологического кризиса. – Омск: Изд-во ОмГПУ, 1999. – 454 с.
- Андреев Н.И., Андреева С.И.* К вопросу о продуктивности Аральского моря // Проблемы экологии Прибайкалья: Тез. докл., Иркутск, 10–13 сент. 1979 г. – Иркутск: Б. и. – 1979. – Вып. 1. – С. 141–142.
- Андреев Н.И., Андреева С.И.* Некоторые закономерности изменения фауны беспозвоночных Аральского моря // IV съезд Всесоюзн. гидробиол. об-ва: Тез. докл., Киев, 1–4 дек. 1981 г. – Киев: Наук. думка, 1981. – Ч. 1. – С. 50–51.
- Андреев Н.И., Андреева С.И.* Выживание моллюска *Abra ovata* (Phil.) в аральской воде различной солености // Биол. основы рыбн. хоз-ва водоемов Ср. Азии и Казахстана: Матер. конф., Ташкент, 27–29 сент. 1983 г. Ташкент: Фан. – 1983. – С. 47–48.

Андреев Н.И., Андреева С.И. Двустворчатые моллюски Аральского моря в условиях его осолонения // Моллюски. Результаты и перспективы их исследований: Автореф. докл. 8 Всесоюзн. совещ. по изучению моллюск., Ленинград, апр. 1987 г. – Л.: Наука. – 1987. – С. 175–176.

Андреев Н.И., Андреева С.И. Краб *Rhithropanopeus harrisi tridentatus* (Decapoda, Xanthidae) в Аральском море // Зоол. журн. – 1988. – Т. 67, Вып. 1. – С. 135–136.

Андреев Н.И., Андреева С.И. Зообентос култуков Арала до и после зарегулирования стока рек (к вопросу о положении хорогалинной зоны в Аральском море) // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. – 1990а. – Т. 223. – С. 53–66.

Андреев Н.И., Андреева С.И. Соленостная резистентность некоторых массовых беспозвоночных Аральского моря // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. – 1990б. – Т. 223. – С. 85–103.

Андреев Н.И., Андреева С.И. Зообентос залива Бутакова Аральского моря в июне 1990 г. и причины бедности его фауны // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. – 1991а. – Т. 237. – С. 40–43.

Андреев Н.И., Андреева С.И. Типология вод Аральского моря на гидробиологической основе // VI съезд Всесоюзн. гидробиол. об-ва: Тез. докл. – Мурманск: Полярная правда. – 1991б. – Т. 2. – С. 36–37.

Андреев Н.И., Андреева С.И. *Nereis diversicolor* O.F. Мyller (Polychaeta: Nereididae) в Аральском море // Многощетинковые черви и их экологическое значение. – СПб. – 1992. – С. 109–115.

Андреев Н.И., Андреева С.И. Акклиматизация беспозвоночных в Аральском море // Рукопись деп. в ВИНТИ РАН. 01.08.95. № 2319–В 95. – Омск. – 1995а. – 43 с.

Андреев Н.И., Андреева С.И. К вопросу о моллюсках рода *Cerastoderma* Аральского моря // Рукопись деп. в ВИНТИ РАН. 20.02.95. № 480–В 95. – Омск. – 1995б. – 10 с.

Андреев Н.И., Андреева С.И. Малакофауна Аральского моря в условиях осолонения // Проблемы гидробиологии континентальных вод и их малакофауна. – СПб. 1996. – С. 5–6.

Андреев Н.И., Андреева С.И. Зообентос Аральского моря в период его регрессии // Рукопись деп. в ВИНТИ РАН. 03.12.97. № 3522–В 97. – Омск. – 1997а. – 46 с.

Андреев Н.И., Андреева С.И. Изменение видоспецифичного поведения *Cerastoderma isthmicum* Issel (Mollusca, Bivalvia, Cardiidae) в Аральском море // Естественные науки и экология. Ежегодник ОмГПУ. – Омск, 1997б. – Вып. 2. – С. 58–62.

Андреев Н.И., Андреева С.И. К классификации вод Аральского моря на гидробиологической основе // Рукопись деп. в ВИНТИ РАН. 24.04.98. № 1318–В 98. – Омск. – 1998а. – 35 с.

Андреев Н.И., Андреева С.И. Трофическая структура зоопланктона, зообентоса и ихтиофауны Аральского моря в период его регрессии // Рукопись деп. в ВИНТИ РАН. № 1317–В 98. – Омск. – 1998б. – 15 с.

Андреев Н.И., Андреева С.И., Балымбетов К.С. и др. К прогнозу изменения абиотических и биотических условий среды Аральского моря под воздействием антропогенных факторов // Биол. основы рыбн. хоз-ва водоемов Ср. Азии и Казахстана: Матер. конф., 1978 г. – Фрунзе: Илим, 1978. – С. 10–12.

Андреев Н.И., Андреева С.И., Филиппов А.А. Зообентос Аральского моря в условиях прогрессирующего осолонения // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. – 1990. – Т. 223. – С. 24–30.

Андреев Н.И., Лим Р.М., Ермаханов З. Акклиматизация рыб в Аральском море // Рукопись деп. в ВИНТИ РАН. 01.08.95. № 2318–В 95. – Омск. – 1995. – 51 с.

Андреева С.И. Зообентос Аральского моря // Биол. основы рыбного хоз-ва водоемов Ср. Азии и Казахстана: Матер. конф., 1978 г. – Фрунзе: Илим. – 1978. – С. 13–14.

Андреева С.И. Об акклиматизации абы в Аральском море // Итоги и персп. аккл. рыб и беспозв. в водоемах СССР: Тез. докл., Махачкала, 23–25 сент. 1980 г. – М.: Б. и. – 1980. – С. 12–13.

Андреева С.И. Макробентофауна Аральского моря в современных условиях // Биол. основы рыбн. хоз-ва водоемов Ср. Азии и Казахстана: Матер. конф., Ташкент, 27–29 сент. 1983 г. – Ташкент: Фан. – 1983. – С. 48–49.

- Андреева С.И. Макробентофауна Аральского моря в условиях его измененного режима: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М., 1984. – 24 с.
- Андреева С.И. Моллюски рода *Caspihydrobia* Starobogatov, 1970 (Gastropoda, Pyrgulidae) водоемов Казахстана // Моллюски. Результаты и перспективы их исследований: Автореф. докл. 8 Всесоюзн. совещ. по изуч. моллюсков, Ленинград, апр. 1987 г. – Л.: Наука, 1987. – С. 178–180.
- Андреева С.И. Макрозообентос Аральского моря в начальный период его осолонения // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. – 1989. – Т. 199. – С. 53–82.
- Андреева С.И. Изменение морфологии раковин церастодермы Аральского моря при его осолонении // Проблемы гидробиологии континентальных вод и их малакофауна. – СПб. 1996. – С. 6–7.
- Андреева С.И. О полиморфизме *Syndosmya segmentum* (Mollusca, Bivalvia) Аральского моря // Водные организмы и экосистемы. – М.: Диалог-МГУ. – 1999. – С. 17.
- Андреева С.И. Новая жизненная форма *Cerastoderma isthmicum* Issel (Mollusca, Bivalvia, Cardiidae) Аральского моря // Естественные науки и экология. Ежегодник ОмГПУ. – Омск. – 2000а. – Вып. 5. – С. 174–184.
- Андреева С.И. Современные *Cerastoderma* (Bivalvia, Cardiidae) Аральского моря. Систематика, изменчивость, эволюция. – Омск: Изд-во ОмГПУ, 2000б. – 240 с.
- Андреева С.И., Андреев Н.И. Влияние осолонения Аральского моря на трофическую структуру бентоса // Кружоворот в-ва и энергии в водоемах: Матер. докл. 6 Всесоюзн. совещ., Лиственичное на Байкале, 4–6 сент. 1985 г. – Иркутск: Б. и., 1985. – Вып. 1. – С. 6–7.
- Андреева С.И., Андреев Н.И. Донные биоценозы Аральского моря при изменении его режима // Гидробиол. журн. – 1987. – Т. 23, № 5. – С. 81–86.
- Андреева С.И., Андреев Н.И. Отношение дрейссен Аральского моря к повышению солености (наблюдения в природе и эксперимент) // Рукопись деп. в КазНИИТИ. 16.08.88. № 2280 Ка 88. – Петропавловск, 1988. – 11 с.
- Андреева С.И., Андреев Н.И. Сукцессионные изменения донных биоценозов Аральского моря // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. – 1990а. – Т. 223. – С. 104–145.
- Андреева С.И., Андреев Н.И. Трофическая структура донных сообществ Аральского моря в условиях его измененного режима // Экология. – 1990б. – № 2. – С. 61–67.
- Андреева С.И., Андреев Н.И. Изменчивость раковин *Cerastoderma isthmicum* (Mollusca, Bivalvia) Аральского моря в условиях экологического кризиса. Сообщение 1. Контур створок, окраска, скульптура // Рукопись деп. в ВИНТИ РАН. – 27.09.00. № 2480–В 00. – Омск. – 2000а. – 30 с.
- Андреева С.И., Андреев Н.И. Изменчивость раковин *Cerastoderma isthmicum* (Mollusca, Bivalvia) Аральского моря в условиях экологического кризиса. Сообщение 2. Замок, лигамент, размерный состав // Рукопись деп. в ВИНТИ РАН. – 27.09.00. № 2481–В 00. – Омск. – 2000б. – 23 с.
- Андреева С.И., Андреев Н.И. Фенотипическая изменчивость *Cerastoderma isthmicum* (Mollusca, Bivalvia) Аральского моря в условиях квазистационарного режима // Рукопись деп. в ВИНТИ РАН. – 27.09.00. № 2482–В 00. – Омск. – 2000в. – 27 с.
- Андреева С.И., Андреев Н.И. Фенотипическая изменчивость *Cerastoderma isthmicum* (Mollusca, Bivalvia) Аральского моря в условиях экологического кризиса // Рукопись деп. в ВИНТИ РАН. – 27.09.00. № 2483–В 00. – Омск. – 2000г. – 55 с.
- Андреева С.И., Андреев Н.И. Изменчивость *Cerastoderma isthmicum* Issel (Mollusca, Bivalvia, Cardiidae) Арала и южных морей России // Естественные науки и экология. Ежегодник ОмГПУ. – Омск. – 2000д. – Вып. 5. – С. 187–196.
- Андреева С.И., Андреев Н.И. Моллюски рода *Syndosmya* (Scrobiculariidae, Bivalvia) Аральского моря // Рукопись деп. в ВИНТИ РАН. – 28.08.01. № 1906–В 01. – Омск. – 2001а. – 44 с.
- Андреева С.И., Андреев Н.И. Роль соленостных барьеров в формировании эндемичных фаун двустворчатых моллюсков // Рукопись деп. в ВИНТИ РАН. – 24.04.01. № 1078–В 01. – Омск. – 2001б. – 39 с.

- Андрусов Н.И. Ископаемые и живущие Dreisseniidae Евразии // Тр. СПб о-ва естествоиспытателей. Отд. геол. и минерал. – 1897. – Т. 25. – 683 с.
- Анистратенко В.В. Соотношение между кривизной фронтального сечения створок и углом между латеральными зубами некоторых сфериид (*Bivalvia*, *Sphaeriidae*) // Моллюски. Результаты и перспективы их исследований: Автореф. докл. 8 Всесоюзн. совещ. по изуч. моллюсков, Ленинград, апр. 1987 г. – Л.: Наука, 1987. – С. 207–209.
- Артамонов В.А. Позднечетвертичные регрессии Каспийского моря по данным биостратиграфических и геоморфологических исследований Дагестанского шельфа Среднего Каспия: Автореф. дис. ... канд. геогр. наук. – М. – 1976. – 26 с.
- Асарин А.Е. Составляющие водного баланса Аральского моря и их влияние на многолетние колебания уровня // Водные ресурсы. – 1973. – № 5. – С. 29–40.
- Асарин А.Е. Водный баланс и ожидаемые уровни Аральского моря: Автореф. дис. ... канд. техн. наук. – Л., 1975. – 24 с.
- Атлас беспозвоночных Аральского моря / Под. ред. Ф.Д. Мордухай-Болтовского и др. – М.: Пищевая промышленность. – 1974. – 272 с.
- Бадер Ф.Ф. Состав воды Аральского моря // Исследование озер СССР. – 1934. – Вып. 6. – С. 5–12.
- Баранова А.И. О новой находке *Cardium edule* L. в Юго-восточном Прикаспии // Геоморфология и палеография. Географический сборник. – 1958. – Вып. 10. – С. 180–183.
- Беклемишев В.Н. Новые данные о фауне Аральского моря // Русский гидробиол. журн. – 1922. – Т. 1, № 9–10. – С. 276–289.
- Беклемишев В.Н. О некоторых видах прибрежных биоценозов Арала // Изв. Биол. н. – и. ин-та и Биол. станции при Пермск. ун-те. – 1923. – Т. 1, Вып. 9–10. – С. 143–148.
- Беляев Д.К. Дестабилизирующий отбор // Развитие эволюционной теории в СССР. – Л.: Наука. – 1983. – С. 266–277.
- Бекмурзаев Б. Распространение, выживание и дыхание некоторых беспозвоночных юга Арала в воде различной солености // Тр. ВНИРО. – 1970. – Вып. 3. – С. 185–191.
- Бенинг Л.А. Гидрологические и гидробиологические материалы к составлению промысловой карты Аральского моря // Тр. Аральского отд. н. – и. ин-та рыбн. хоз-ва и океаногр. – 1934. – Т. 3. – С. 183–205.
- Бенинг А.Л. Материалы к составлению промысловой карты Аральского моря // Тр. Аральского отд. н. – и. ин-та рыбн. хоз-ва и океаногр. – 1935. – Т. 4. – С. 139–198.
- Бервальд Э.А. Пути организации рационального рыбного хозяйства во внутренних водоемах. – Ростов-на-Дону: Изд-во РГУ. – 1964. – 148 с.
- Берг Л.С. Аральское море. Опыт физико-географической монографии // Изв. Туркест. отд. Русск. географ. об-ва. – 1908. – Т. 5, Вып. 9. – С. 1–570.
- Бергер В.Я. Клеточные и молекулярные аспекты соленостных адаптаций эвригалинных пойкилоосмотических беспозвоночных. // Экспериментальная экология морских беспозвоночных. – Владивосток. – 1976. – С. 19–22.
- Бергер В.Я. Морфофункциональные основы эвригалинности морских моллюсков // Журн. общ. биологии. – 1979. – Т. 40, № 1. – С. 93–103.
- Бергер В.Я. Адаптации морских моллюсков к изменениям солености среды. – Л.: Наука, 1986. – 214 с.
- Бергер В.Я., Харазова А.Д. Исследование субстанциальных изменений и синтеза белка в процессе адаптации некоторых беломорских моллюсков к пониженной солености среды // Цитология – 1971. – Т. 13, № 10. – С. 1299–1303.
- Бергер В.Я., Харазова А.Д. Влияние пониженной солености на переход РНК из ядер в цитоплазму клеток ктенидиального эпителия моллюска *Littorina littorea* // Цитология – 1977. – Т. 19, № 2. – С. 233–235.
- Бессонов О.А., Спичак С.К., Кафанов А.И. Межпопуляционная изменчивость и пространственное распространение азовского *Cardium edule* // Океанология – 1970. – Т. 10, Вып. 3. – 529–537.

- Бирштейн Я.А. Годовые изменения бентоса Северного Каспия // Зоол. журн. – 1945. – Т. 24, № 3. – С. 133–147.
- Блинов Л.К. Гидрохимия Аральского моря. – М.: Гидрометеиздат, 1956. – 252 с.
- Бортник В.Н. Современные антропогенные изменения уровня и солености Аральского моря // Метеорология и гидрология. – 1977а. – № 9. – С. 51–55.
- Бортник В.Н. Современные и перспективные изменения уровня и солености Аральского моря // Экспресс-информация, ВНИИГМИ-МЦД. Сер. Океанология. – 1977б. – Вып. 3 (43). – С. 1–8.
- Бортник В.Н. Настоящее и будущее Аральского моря. – Обнинск: Гидрометеиздат, 1978. – 11 с.
- Бортник В.Н. Изменение плотности и вертикальной устойчивости вод Аральского моря // Тр. ГОИН. – 1979. – Вып. 143. – С. 43–48.
- Бортник В.Н. Баланс биогенных элементов Аральского моря при падении его уровня // Вод. ресурсы. – 1980а. – № 5. – С. 140–147.
- Бортник В.Н. Некоторые гидрологические аспекты восстановления рыбохозяйственного значения Аральского моря // Рыбн. хоз-во. – 1980б. – № 9. – С. 56–58.
- Бортник В.Н. Современные и прогнозируемые изменения гидрологических, гидрохимических и гидробиологических условий Аральского моря // Водн. ресурсы. – 1983. – № 5. – С. 3–16.
- Бортник В.Н. Водный баланс // Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР. Т. 7. Аральское море. – Л.: Гидрометеиздат, 1990а. – С. 34–43.
- Бортник В.Н. Многолетние изменения средней солености вод моря и его районов // Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР. Т. 7. Аральское море. – Л.: Гидрометеиздат, 1990б. – С. 77.
- Бортник В.Н., Буйневич Н.А. Современные изменения солевого состава вод Аральского моря // Тр. ГОИН. – 1979. – Вып. 149. С. 107–112.
- Бортник В.Н., Буйневич Н.А. О солевом составе высокосолёных вод Аральского моря // Тр. ГОИН. – 1980. – Вып. 150. С. 85–93.
- Бортник В.Н., Гейдарова Н.С. Динамика уровня химического загрязнения вод Аральского моря // Мониторинг природной среды в бассейне Аральского моря. – С. – П.: Гидрометеиздат. – 1991. С. 98–104.
- Бортник В.Н., Друмева Л.Б. Метаморфизация солевого состава вод Аральского моря при их концентрировании в естественных условиях // Тр. ГОИН. – 1986. – Вып. 168. – С. 53–62.
- Бортник В.Н., Друмева Л.Б. Солевой состав и электрическая проводимость морских вод // Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР. Т. 7. Аральское море. – Л.: Гидрометеиздат, 1990. – С. 100–108.
- Бортник В.Н., Чудаков И.И. Сезонная и многолетняя изменчивость гидрологических и гидрохимических характеристик Аральского моря // Тр. Океаногр. ин-та. – 1978. – Вып. 137. – С. 17–29.
- Бродская В.А., Неценгевич М.Р. Распространение *Mytilaster lineatus* в Каспийском море // Зоол. журн. – 1941. – Т. 20, Вып. 1. – С. 79–99.
- Бруевич С.В., Соловьева Н.Ф. Баланс биогенных элементов Аральского моря и его изменения в связи с гидростроительством // Гидрохим. матер. – 1957. – Т. 26. – С. 25–48.
- Воробьев В.П. Бентос Азовского моря // Тр. Азово-Черноморск. н. – и. морск. рыбн. хоз-ва и океаногр. – 1949. – Вып. 13. – С. 1–193.
- Виноградов А.К. Токсичность высокоминерализованных стоков для морских гидробионтов. – Киев: Наукова Думка. – 1986 а. – 159 с.
- Виноградов А.К. Хорогалинная зона 22–26 ‰ в морских экосистемах // Тезисы докладов 5 съезда ВГБО (Тольятти, 15–19 сент. 1986 г.). – Куйбышев. – 1986 б. – Ч. 1 – С. 64–65.
- Воскресенский К.А. Трофология и биофильтры водоемов // Трофология водных животных, итоги и задачи. – М.: Наука. – 1973. – С. 361–377.

Гаврилов Г.Б. Сравнение средних показателей частоты встречаемости компонентов зообентоса Аральского моря с 1961 по 1965 год // Биол. основы рыбн. хоз-ва респ. Ср. Азии и Казахстана: Тез. докл. – Балхаш. – 1967. – С. 86–87.

Гаврилов Г.Б. Изменения средних показателей биомассы зообентоса Аральского моря по основным компонентам гидрофауны за время с 1961 по 1967 гг. включительно // Тез. докл. конф. по вопросам рыбн. хоз-ва республик Ср. Азии и Казахстана: 16–23 сент. 1968 г. – Фрунзе: Илим, 1968. – С. 38–40.

Гаврилов Г.Б. Значение некоторых акклиматизированных беспозвоночных в зообентосе Аральского моря // Акклиматизация рыб и беспозвоночных в водоемах СССР: Тез. докл. научн. конф. – Фрунзе. – 1972. – С. 190–192.

Галактинова Е.Л., Бинтинг Э.А. Случаи поимки мизид акклиматизированных в Аральском море // Бюлл. МОИП. – 1964. – Вып. 2. – С. 153–154.

Гальперина Г.Е. Личинки двустворчатых моллюсков // Атлас беспозвоночных Аральского моря. – М.: Пищевая промышленность. – 1974. – С. 248 – 252.

Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР: Т. 7. Аральское море / Под ред. В.Н. Бортника и С.П. Чистяковой. – Л.: Гидрометеиздат. – 1990. – 196 с.

Гиляров А.М. Популяционная экология. – М.: Наука, 1990. – 184 с.

Гордеев В.В. Речной сток в океан и черты его геохимии. – М.: Наука. – 1983. – 160 с.

Грант В. Эволюция организмов. – М.: Мир. – 1980. – 407 с.

Грант В. Эволюционный процесс: Критический обзор эволюционной теории. – М.: Мир. – 1991. – 448 с.

Григорьев Б.Ф. Гидробиологическое районирование низовьев Южного Буга по составу и динамике численности донной фауны // Гидробиол. журн. – 1965. – Т. 1, № 5. – С. 20–28.

Григорьев Б.Ф., Гожик П.Ф. Геологическая история Черного моря и происхождение “каспийской” фауны открытых лиманов северо-западного Причерноморья // Гидробиол. журн. – 1976. – Т. 12, № 5. – С. 5–12.

Гримм О.А. Каспийское море и его фауна // Тр. Арало-Каспийской экспедиции. – 1876 – Вып. 2, Тетрадь 1. – СПб. – С. 1–168.

Гродницкий Д.Л. Две теории биологической эволюции. – Красноярск: б/и. – 2000. – 180 с.

Губа И.С., Андреев Н.И., Андреева С.И. и др. Оценка влияния водохозяйственных мероприятий в бассейне Аральского моря на его режим // Природные ресурсы современного Приаралья. – Алма-Ата: Наука, 1981. – С. 36–51.

Деньгина Р.С. Данные по гидрологии и зообентосу Муйнакского залива Аральского моря // Тр. Лабор. озеровед. АН СССР. – 1954. – Т. 3. – С. 47–66.

Деньгина Р.С. Гидробиологическая съемка залива Аджибай Аральского моря в 1953 г. // Тр. Лабор. Озеровед. АН СССР. – 1957. – Т. 4. – С. 306–347.

Деньгина Р.С. Бентос архипелага Карабайли Аральского моря // Тр. Лабор. озеровед. АН СССР. – 1959а. – Т. 8. – С. 23–83.

Деньгина Р.С. Изменение гидрохимических условий в авандельте Амударьи в летний период и динамика биомассы зообентоса // Тр. Лабор. озеровед. АН СССР. – 1959б. – Т. 8. – С. 234–255.

Доброхотова К.В. Некоторые данные о продуктивности гидромакрофитов Аральского моря // Ботан. журн. – 1971. – № 12. – С. 1759–1771.

Добрынин Э.Г., Королева Н.Г. Продукционные и микробиологические процессы в заливе Бутакова Аральского моря // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. – 1991. – Т. 237. – С. 49–59.

Друмева Л.Б., Цыцарин А.Г. Современный солевой состав Азовского и Аральского морей // Метеорология и гидрология. – 1984. – № 3. – С. 112–115.

Жадин В.И. Моллюски пресных вод СССР. – М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1952. – 376 с.

Жерихин В.В. Биоценотическая регуляция эволюции // Палеонтол. журн. – 1987. – № 1. – С. 3–12.

Жерихин В.В. Исторические изменения разнообразия насекомых // Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению: Матер. конф. БИН РАН и ЗИН РАН 14–15 февр. и 14–15 мая 1990 г., Ленинград (СПб), Санкт-Петербург, 1992. – С. 53–65.

- Жерихин В.В. Эволюционная биоценология. Проблема выбора моделей // Экосистемные перестройки в эволюции биосферы. – М.: Наука. – 1994. Вып. 1. – С. 3–12.
- Житомирская О.М. Климатическое описание района Аральского моря. – Л.: Гидрометеорол. изд-во, 1964. – 67 с.
- Зенкевич Л.А. Классификация солоноватых водоемов на примере морей СССР // Изв. АН СССР, Серия геогр.- 1959.- № 2.- С. 3 - 11.
- Зенкевич Л.А. Биология морей СССР. – М.: Изд-во АН СССР. – 1963. – 739 с.
- Зенкевич Л.А. Классификация солоноватых водоемов на примере морей СССР // Избранные труды. Том 1. Биология северных и южных морей СССР. – М: Наука. –1977. – 339 с.
- Иванов В.Д. Меловой биоценотический кризис // Соросовский образовательный журн. – 2000. Т. 6, № 2. – С.69–75.
- Иззатуллаев З.И., Старобогатов Я.И. История Арала по данным по малакофауне // История озер Севан, Иссык-Куль, Балхаш, Зайсан и Арал. (Серия: История озер СССР). – Л.: Наука. – 1991. – С. 259–261.
- Инструкция для сбора и обработки бентоса / Сост. М.М. Брискина. – М. – Л.: Пищепромиздат. – 1930. – 26 с.
- Каландадзе Н.Н., Раутиан А.С. Эвристическая модель эволюции сообщества и его таксономического и экологического разнообразия // Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению: Матер. конф. БИН РАН и ЗИН РАН 14–15 февр. и 14–15 мая 1990 г., Ленинград (СПб), Санкт-Петербург. – 1992. – С. 65–80.
- Карпевич А.Ф. Влияние солевых условий на выживание дрейссен Северного Каспия // Докл. АН СССР. – 1947. – Т. 56, № 3. – С. 305–308.
- Карпевич А.Ф. Состояние кормовой базы южных морей после зарегулирования стока рек // Тр. конф. по вопросам рыбн. хоз-ва. – 1953. – Вып. 1. – С. 124–150.
- Карпевич А.Ф. Выживание, размножение и дыхание мизиды *Mesomysis Kowalewskyi* (*Paramysis lacustris Kowalewskyi Czern.*) в водах солоноватых водоемов СССР (Эколого-физиологическое обоснование акклиматизации мизид в Аральском и Балтийском морях и озере Балхаш). // Зоол. журн. – 1958. – Т. 37, Вып. 8. – С. 1121–1135.
- Карпевич А.Ф. Влияние изменяющегося стока рек и режима Азовского моря на его промысловую и кормовую фауну // Тр. Азовск. н. – и. ин-та рыбн. хоз-ва. – 1960а. – т. 1, Вып. 1. – С. 3–113.
- Карпевич А.Ф. Обоснование акклиматизации водных организмов в Аральском море // Тр. ВНИРО. – 1960б. – Т. 43, Вып. 1. – С. 76–114.
- Карпевич А.Ф. Влияние вод с увеличенным количеством Са на азовских моллюсков (материалы к акклиматизации *Syndesmia ovata* и *Corbulomya maotica* в Аральском море). – Тр. ВГБО. – 1962. – Т. 12. – С. 42–54.
- Карпевич А.Ф. Особенности размножения и роста двустворчатых моллюсков солоноватоводных морей СССР // Экология беспозвоночных южных морей СССР. – М.: Наука, 1964. – С. 3–61.
- Карпевич А.Ф. Теория и практика акклиматизации водных организмов. – М.: Пищевая промышленность. – 1975. – 432 с.
- Каталог наблюдений над уровнем моря. Аральское море. – Алма-Ата: КазУГКС, 1987. – Вып. 4. – 40 с.
- Кафанов А.И. К номенклатуре азово-черноморских *Cardiidae* (*Bivalvia*) // Зоол. журн. 1980. – Т. 59, Вып. 4. – С. 623–626.
- Квасов Д.Д. Общие сведения об Аральском море // История озер Севан, Иссык-куль, Балхаш, Зайсан и Арал. (Серия: история озер СССР). – Л.: Наука. – 1991. – С. 216–219.
- Квасов Д.Д., Трофимец Л.Н. Некоторые вопросы истории Аральского моря // Бюлл. МОИП, отд. геол. – 1976. – Т. 51, Вып. 6. – С. 77–92.
- Кесь А.С. Основные этапы развития Аральского моря // Проблема Аральского моря. – М.: Наука. – 1969. – С. 160–171.

- Кесь А.С. Палеография Аральского моря в позднем плейстоцене и голоцене // Палеография Каспийского и Аральского морей в кайнозое. – Ч. 2. – М.: Наука. – 1983. – С. 103–119.
- Кирюхин Л.Г., Кравчук В.Н., Федоров П.В. Новые данные о террасах Аральского моря // Изв. АН СССР, сер. географ. – 1966. – № 1. – С. 68–72.
- Клейнер Ю.М., Кравчук В.Н. О древней террасе Аральского моря // Изв. высших учебн. заведений. Геология и разведка. – 1966. – № 1.
- Книпович Н.М. Гидрология морей и солоноватых вод. – М.–Л.: Пищепромиздат. – 1938. – 513 с.
- Кожов М.М. Биология озера Байкал. – М: Изд-во АН СССР. – 1962. – 310 с.
- Колесников В.П. К вопросу о происхождении каспийских моллюсков // ДАН СССР. – 1939. Т. 25, вып. 5. – С. 454–456.
- Коновалов П.М. Неудачный опыт акклиматизации кефали // Рыбн. хоз-во. – 1959. – № 3. – С. 20–22.
- Королева Н.Н. Фитопланктон северного участка Аральского моря // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. – 1993. – Т. 250. – С. 52–55.
- Кортунова Т.А. Некоторые результаты акклиматизации кормовых беспозвоночных в Аральское море // Биол. осн. рыбн. хоз-ва респ. Средней Азии и Казахстана: Тез. докл. конф. – Балхаш. – 1967. – С. 170–171.
- Кортунова Т.А. О распространении в Аральском море акклиматизированных мизид и нереиса // Акклиматизация рыб и беспозвоночных в водоемах СССР. – М.: Наука, 1968. – С. 115–119.
- Кортунова Т.А. Некоторые данные по акклиматизированным кормовым беспозвоночным Аральского моря // Тр. ВНИРО. – 1970. – Т. 76, Вып. 3. – С. 178–184.
- Косарев А.Н. Гидрология Каспийского и Аральского морей. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1975. – 271 с.
- Красилов О.А. Филогения и систематика // Проблемы филогении и систематики: Матер. симпозиума. – Владивосток, 1969. – С. 12–30.
- Красилов В.А. Нерешенные проблемы эволюции. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР. – 1986. – 140 с.
- Красилов В.А. Периодичность развития органического мира // Палеонт. журн. – 1987. – №3. – С. 9–15.
- Крицкий С.Н., Менкель М.Ф., Шимельмиц И.Я., Коренистов Д.В. Проблема Аральского моря // Проблемы регулирования и использования водных ресурсов. – М.: Наука, 1973. – С. 4–29.
- Кузнецов А.П. Двустворчатые моллюски в составе морского донного населения и их трофическая классификация // Моллюски. Основные результаты их изучения: Автореф. докладов шестого Всесоюзн. совещ. По изучению моллюсков. Сб. 6. Ленинград, 7-9 февр. 1979 г. Л.: Наука. – 1979. – С. 76–77.
- Кузнецов А.П. Экология донных сообществ шельфовых зон Мирового океана (Трофическая структура морской донной фауны). – М.: Наука. – 1980. – 244 с.
- Левченко В.Ф. О внутренних связях и консервативности структур экосистем // Методологические проблемы эволюционной теории. – Тарту: Изд. АН ЭССР, 1984. – С. 22–23.
- Левченко В.Ф., Старобогатов Я.И. Эволюция экосистем и глобальные экологические катастрофы // Важнейшие биотические события в истории земли. – Таллин: Изд-во АН ЭССР. – 1986. – С. 44–45.
- Левченко В.Ф., Старобогатов Я.И. Сукцессионные изменения и эволюция экосистем (некоторые системы эволюционной экологии) // Журн. общ. биол. – 1990. – Т. 51, №5. – С. 619–631.
- Лим Р.М., Маркова Е.Л. Результаты вселения осетровых и камбалы-гlossы в Аральское море // Рыбное хозяйство. – 1981. – № 9. – С. 25–26.
- Лобов А.Л. Комплексное исследование солевого режима замкнутых и полузамкнутых водоемов на примере Аральского моря: Дисс. ... канд. географ. наук: 11.00.11. – М. – 1994. – 184 с.

- Лобов А.Л., Лю Хун, Цыцарин А.Г. Антропогенная метаморфизация солевого состава вод Аральского моря // Водные ресурсы. – 1995. – Т. 22, № 3. – С. 356–361.
- Лобов А.Л., Цыцарин А.Г. Система экспертного анализа ионных составов природных вод // 15 Менделеевский съезд по общей и прикладной химии: Тез. докл., Минск, 1993. – С. 234–236.
- Логвиненко Б.М. Об изменениях в фауне каспийский моллюсков рода *Dreissena* после вселения *Mytilaster lineatus* (Gmel) // Биол. науки. – 1965. № 4. – С. 14–19.
- Логвиненко Б.М. Полипойкилогалинная зона как экологический барьер для моллюсков // Моллюски и их роль в экосистемах: Автореф. докл. – Л.: Наука. – 1968. – С. 43–44.
- Логвиненко Б.М., Старобогатов Я.И. Малакофауна Каспия и ее зоогеографические связи // Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы, отд. биологии. – 1962. – Т. 67, Вып. 1. – С. 153–154.
- Логвиненко Б.М., Старобогатов Я.И. Малакофауна Каспия и ее зоогеографические связи // Моллюски. Вопросы теоретической и прикладной малакологии. – М.-Л.: Из-во АН СССР. – 1964. – С. 176–185.
- Логвиненко Б.М., Старобогатов Я.И. Моллюски // Атлас беспозвоночных Каспийского моря. – М.: Пищевая промышленность. – 1968. – 416 с.
- Логвиненко Б.М., Старобогатов Я.И. Кривизна фронтального сечения створки как систематический признак у двустворчатых моллюсков // Научн. докл. высш. шк. Биол. науки. – 1971. – № 5. – С. 7–11.
- Лю Хун Изменение природных условий региона Аральского моря в условиях антропогенной нагрузки: Дис. ... канд. географ. наук: 11.00.11. – М., 1993. – 211 с.
- Лымарев В.И. Берега Аральского моря–внутреннего водоема аридной зоны. – Л.: Наука, 1967. – 252 с.
- Львов В.П. Колебания уровня Аральского моря за последние 100 лет // Тр. ГОИН. – 1959. – Вып. 46. – С. 80–114.
- Львов В.П. Вековые и многолетние колебания уровня (водности Аральского моря и их сверхдолгосрочный прогноз по солнечной активности // Рыбные запасы Аральского моря. – Ташкент: Наука, 1964. – С. 21–31.
- Маев Е.Г. Палеография Каспийского и Аральского морей в кайнозое // – М.: Изд-во МГУ. – 1983. – Ч. 2. – 153 с.
- Маев Е.Г., Маева С.А. Донные отложения Арала // История озер Севан, Иссык-куль, Балхаш, Зайсан и Арал. (Серия: история озер СССР). – Л.: Наука. – 1991. – С. 239–243.
- Маев Е. Г., Маева С. А., Николаев С. Д. и др. Разрез донных отложений центральной части Аральского моря // Палеогеография Каспийского и Аральского морей в кайнозое. Ч. 2. – М.: Изд-во МГУ. – 1983а. – С. 119–133.
- Маев Е.Г., Маева С.А., Николаев С.Д., Парунин О.Б. Новые данные по голоценовой истории Аральского моря // Палеография Каспийского и Аральского морей в кайнозое. Ч. 2. – М. – 1983б. – С. 133–144.
- Майер Е.М. Фораминиферы Каспийского и Аральского морей: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М. – 1979. – 24 с.
- Максимова М.П. Особенности баланса органического вещества в южных и северных морях СССР // Тр. ВНИРО. – 1973. – Т. 80, Вып. 3. – С. 7–17.
- Максимова М.П., Бронфман А.М., Катунин Д.Н. и др. Баланс биогенных элементов внутриматериковых морей СССР // Вод. ресурсы. – 1979. – № 1. – С. 23–34.
- Мамедов Э.Д. Археологические данные об истории Арала // История озер Севан, Иссык-куль, Балхаш, Зайсан и Арал. (Серия: история озер СССР). – Л.: Наука. – 1991а. – С. 256–259.
- Мамедов Э.Д. Палеографическая концепция // История озер Севан, Иссык-куль, Балхаш, Зайсан и Арал. (Серия: история озер СССР). – Л.: Наука. – 1991б. – С. 219–222.
- Маркова Е.Л. Результаты акклиматизационных работ, проведенных в Аральском море за период с 1963 по 1971 гг. // Изв. ГОСНИОРХ. – 1975. – Т. 103. – С. 164–168.
- Марковский Ю.М. Фауна беспозвоночных низовьев рек Украины, условия ее существования и пути использования. Ч. 1. Водоемы дельты Днестра и Днестровский лиман. – Киев: Изд. АН УССР. – 1953. – 196 с.

- Марковский Ю.М. Фауна беспозвоночных низовьев рек Украины, условия ее существования и пути использования. Ч. 2. Днепровско-Бугский лиман. – Киев: Изд. АН УССР. – 1954. – 208 с.
- Мартенс. Э. Слизняки. // Путешествие в Туркестан А.П. Федченко. – 1874. – Т. 2, вып. 1. – С. 1–66.
- Мерклин Р.А. Определитель двустворчатых моллюсков олигоцена юга СССР // Тр. Палеонтологического ин-та. – 1974. – Т. 145. – 189 с.
- Милашевич К. О. Моллюски Черного и Азовского морей // Фауна России и сопредельных стран. – 1916. – Вып. 12. С. 1–312.
- Митрофанов В.П., Дукравец Г.М., Сидорова А.Ф. и др. Рыбы Казахстана: В 5 т. Т. 5: Акклиматизация, промысел. – Алма-Ата: Гылым. – 1992. – 464 с.
- Михайлова Т.В. Морфометрический анализ раковины *Cerastoderma glaucum* (Molluska, Bivalbia) // Экология моря. – 1985. – Вып. 20. – С. 73–77.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Экология каспийской фауны в Азово-Черноморском бассейне // Зоол. журн. – 1953. – Т. 32, вып. 2. – С. 203–211.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Каспийская фауна в Азово-Черноморском бассейне. – М. – Л.: Изд-во АН СССР. – 1960. – 286 с.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Современное состояние фауны Аральского моря // Гидробиол. журн. – 1972. – Т., № 3. – С. 14–20.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Состав и распределение Каспийской фауны по современным данным // Тр. Всесоюз. гидробиол. об-ва. – 1978. – Т. 22. – С. 100–139.
- Мороз Т.Г., Гильман В.Л. Типизация солоноватых вод на гидробиологической основе // Гидробиол. журн. – 1988. – Т. 24, № 5. – С. 64–67.
- Наумов А.Д. *Portlandia arctica* (Gray) как ведущая форма арктического комплекса организмов в Белом море: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Л. – 1976. – 23 с.
- Невеская Л.А. Позднечетвертичные двустворчатые моллюски Черного моря, их систематика и экология. – М.: Наука, 1965. – 392 с.
- Невеская Л.А. Вопросы видообразования // Палеонтол. журн. – 1967. – № 4. – С. 17–34.
- Невеская Л.А. Двустворчатые моллюски в биоценозах морей прошлого // Палеонтология и стратиграфия. – М.: Наука, 1980. – С. 80–88.
- Невеская Л.А., Бабак Е.В., Гончарова И.А., Парамонова Н.П., Попов С.В. Гомеоморфные фауны моллюсков позднекайнозойских бассейнов Паратетиса и их происхождение // Осадочная оболочка Земли в пространстве и времени. Стратиграфия и палеонтология. – М.: Наука. – 1989. – С. 63–68.
- Невеская Л.А., Гончарова И.А., Ильина Л.Б. и др. История неогеновых моллюсков Паратетиса. – М.: Наука, 1986. – 208 с.
- Невеская Л.А., Ильина Л.Б., Парамонова Н.П., Попов С.В., Бабак Е.В., Гончарова И.А. Эволюционные преобразования моллюсков в бассейнах различного типа // Палеонтол. журн. – 1987. – № 4. – С. 5–17.
- Невеская Л.А., Попов С.В. Биоценотические связи и некоторые особенности эволюции двустворчатых моллюсков // Тез. 22 сессии Всесоюз. палеонтол. об-ва. – 1976. – Л. – С. 47–48.
- Нейферт А.В. Скорость фильтрации и прохождение пищевого комка у *Cardium edule* (L.) // Донные биоценозы и биология бентосных организмов Черного моря. – Киев: Наукова думка. – 1967. – С. 113–121.
- Некрасова М.Я. О сукцессиях биоценозов Таганрогского залива после зарегулирования стока Дона // Биологические ресурсы Азовского бассейна. – Ростов: Изд-во Ростовск. ун-та, 1976. – С. 35–46.
- Некрасова М.Я. Изменения бентоса Азовского моря под влиянием осолонения // Зоол. журн. – 1977. – 56, вып. 7. – С. 983–988.
- Никаноров А.М. Посохов Е.В. Гидрохимия. – Л.: Гидрометеиздат. – 1985. – 232 с.
- Никитинский В.Я. Количественный учет донной фауны открытых частей Аральского моря // Тр. Аральск. научн. рыбохоз. стан. 1933. – Т. 1. – С. 111–136.

Николаев С.Д. Развитие Арала по изотопно-кислородным данным // История озер Севан, Иссык-куль, Балхаш, Зайсан и Арал. (Серия: история озер СССР). – Л.: Наука, 1991. – С. 246–250.

Николаева Р.В. Основные морфометрические характеристики Аральского моря // Проблема Аральского моря. – М.: Наука, 1969. – С. 25–38.

Никольский Г.В. Рыбы Аральского моря. – М.: Изд-во МОИП. – 1940. – 215 с.

Никольский Г.В., Фортунатов М.А. Ирригационное строительство и рыбное хозяйство Аральского моря // Материалы по ихтиофауне и режиму вод бассейна Аральского моря. – М.: Изд-во МОИП. – 1950. – С. 6–20.

Новожилова М.И. Микробиология Аральского моря. Алма-Ата: Наука. – 1973. – 179 с.

Новожилова М.И., Березина Ф.С. Первичная продукция фитопланктона в Аральском море // Биологические процессы в морских и континентальных водоемах: Тез. докл. 2 съезда ВГБО. – Кишенев. – 1970. – С. 282–283.

Новожилова М.И., Семенченко Г.В., Величко Е.Ф., Мукашев Н.З., Галимбаева Р.Ш. Современное состояние микрофлоры Аральского моря // Биол. основы рыбн. хоз-ва водоемов Ср. Азии и Казахстане: Тез. докл., Балхаш, 22–26 сент. 1981 г. Фрунзе: Илим. – 1981. – С. 350–352.

Новожилова М.И., Семенченко Г.В., Величко Е.Ф., Мукашев Н.З., Галимбаева Р.Ш. Общая численность и биомасса бактерий в Аральском море // Экологические аспекты водной микробиологии. – Новосибирск: Наука. – 1984. – С. 35–42.

Определитель фауны Черного и Азовского морей. Т. 3. Свободноживущие беспозвоночные. – Киев: Наукова думка. – 1972. – 237 с.

Орлова М.И. Материалы к общей оценке продукционно-деструкционных процессов в прибрежной зоне северной части Аральского моря. 1. Итоги полевых наблюдений и экспериментов 1992 г. // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. – 1993. – Т. 250. – С. 21–41.

Осадчих В.Ф. Моллюск *Syndesmia ovata* (Pilippi) в Северном Каспии // Тр. Каспийск. отд. ВНИРО. – 1965. – Т. 20. – С. 35–46.

Остроумов А.А. О моллюсках Аральского моря // Изв. Туркест. отд. Русск. геогр. об-ва. – 1907. – Т. 6, Вып. 7. – С. 20–26.

Панкратова В.Я. Личинки и куколки комаров подсемейства Orthocladiinae фауны СССР (Diptera, Chironomidae=Tendipidae) // Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим институтом АН СССР. – Л.: Наука. – 1970. – Вып. 102. – С. 1–344.

Парамонова Н.П. О систематическом положении сарматских кардиид // Моллюски. Пути, методы и итоги их изучения: Автореф. докл., сб. 4. – Л.: Наука. – 1971. – С. 146–148.

Паули В.Л. К биоценологии солоноватых вод. (Проблема минимума видов солоноватых вод) // Тр. Севастопольск. биол. станции. – 1954. – Т. 8. – С. 147–156.

Перминов В.М., Рева Ю.А., Цыцарин А.Г. Сезонные колебания уровня Аральского моря в современных условиях // Метеорология и гидрология. – 1993. – № 3. – С. 89–95.

Пинхасов Б.И. Неоген-четвертичные отложения и новейшая тектоника Южного Приаралья и Западных Кызылкумов // Ташкент – 1984. – 150 с.

Питьева К.Е. Гидрогеохимия. – М.: Изд. МГУ. – 1978. – 325 с.

Пичкилы Л.О. Динамика численности и биомассы фитопланктона Аральского моря // Гидробиол. журн. – 1970. – Т. 6, № 1. – С. 31–36.

Пичкилы Л.О. Состав и динамика фитопланктона Аральского моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Л. – 1971. – 20 с.

Пичкилы Л.О. Фитопланктона Аральского моря в условиях Антропогенного воздействия // IV съезд Всесоюзн. гидробиол. об-ва: Тез. докл., Киев, 1–4 дек. 1981 г. – Киев: Наук. думка, 1981. – Ч. 1. – С. 142–144.

Попов С.В. Микроструктура раковины // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. – 1990. – Т. 219. – С. 32–36.

Пшенин Г.Н., Стеклеников. А.П., Черкинский А.Е. Происхождение и возраст доголоценовых террас Арала // ДАН АН СССР. – 1984. – Т. 276, № 3. – С. 675–679.

- Расницын А.П. Темпы эволюции и эволюционная теория (гипотеза адаптивного компромисса) // Эволюция и биоценотические кризисы. – М.: Наука. – 1987. – С. 46–63.
- Ревина С.К., Бакум Т.А., Заклинский А.Б. Основные черты распределения солености Аральского моря с 1952 по 1966 гг. // Тр. Океаногр. ин-та. – 1970. – Вып. 101. – С. 80–86.
- Резников С.А. Голоценовые осадки Аральского моря и условия их образования: Автореф. дис. ... канд. геолого-минерал. наук. – Одесса, 1976. – 20 с.
- Романова Н.Н. О взаимоотношении между *Cerastoderma lamarcki* и *Abra ovata* у западного побережья Среднего Каспия // Моллюски. Основные результаты их изучения. Автореф. докладов шестого Всесоюзн. совещ. По изучению моллюсков. Сб. 6. Ленинград, 7-9 февр. 1979 г. Л.: Наука, 1979. – С. 109–110.
- Романова Н.Н. Отряд Бокоплавы, Amphipoda // Атлас беспозвоночных Аральского моря. – М.: Пищев. промышленность, 1974. – С. 202–204.
- Рубанов И.В. Озерно-почвенное соленакопление в Узбекистане – Ташкент: Фан. – 1977. – 157 с.
- Сапунов В.Б. Адаптации к перемене экологических условий и фенотипическая изменчивость тлей // Журн. общ. биол. – 1983. – Т. 44. № 4. – С. 557–567.
- Свиридова И.В. Режим биогенных веществ. Баланс биогенных веществ // Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР. – Л.: Гидрометеиздат, 1990. – Т. 7. Аральское море. – С. 114–140.
- Северцов А.С. Эволюция популяций и эволюция биоценозов // Зоол. журн. – 1998. – Т. 77, № 5. – С. 517–526.
- Сибирцева Л.К. Отряд Ручейники, Trichoptera // Атлас беспозвоночных Аральского моря. – М.: Пищев. промышленность. – 1974. – С. 224–228.
- Сидоров С.А. Моллюски Арала и его ближайших окрестностей // Русск. гидробиол. журн. – 1929. – Т. 8, № 1–3. – С. 13–37.
- Симонов А.И. К вопросу о причинах антициклональной циркуляции вод Аральского моря // Метеорология и гидрохимия. – 1954. – № 2. – С. 50–52.
- Ситникова Т.Я., Старобогатов Я.И. Новый род семейства Pyrgulidae (Gastropoda, Rostellariida) из пресных вод Азово-Черноморского бассейна (в связи с вопросом о понтотаспийских видах в Азово-Черноморском бассейне) // Зоол. журн. – 1999. – Т. 78, № 2. – С. 158–163.
- Скарлато О.А., Старобогатов Я.И. Класс двустворчатые моллюски – Bivalvia // Определитель фауны Черного и Азовского морей. Т. 3. – Киев: Наукова думка. – 1972. – С. 178–249.
- Скарлато О.А., Старобогатов Я.И., Антонов Н.И. Морфология раковины и макроанатомия // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. – 1990. – Т. 219. – С. 4–31.
- Современный и перспективный водный и солевой баланс южных морей СССР / Под ред. А.И. Симонова, Н.П. Гоптарева. – Тр. ГОИН. – 1972. – Т. 108. – 235 с.
- Соловьева Н.Ф. Гидрохимические исследования Аральского моря в 1948 г. // Тр. Лабор. озероведения АН СССР. – 1959. – Т. 8. – С. 3–32.
- Старобогатов Я.И. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов земного шара. – Л.: Наука. – 1970. – 372 с.
- Старобогатов Я.И. Тип Моллюски, Mollusca // Атлас беспозвоночных Аральского моря. – М.: Пищев. промышленность. – 1974. – С. 237–257.
- Старобогатов Я.И. Эволюция экосистем // Методологические проблемы эволюционной теории. – Тарту: Изд. АН ЭССР. – 1984. – С. 70–72.
- Старобогатов Я.И. Проблема видообразования // Итоги науки и техники. Общая геология. – М.: ВИНТИ, 1985. – Т. 20. – с. 1–94.
- Старобогатов Я.И. Рецензия: В.В. Черных «Проблема целостности высших таксонов. Точка зрения палеонтолога» // Зоол. журн. – 1987. – Т. 66, Вып. 7. – С. 1114–1116.
- Старобогатов Я.И. О соотношении между микро- и макроэволюцией // Дарвинизм: история и современность. – Л.: Наука. – 1988. – С. 138–145.

Старобогатов Я.И. Пути формирования биоразнообразия на таксономическом уровне // Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению: Матер. конф. БИН РАН и ЗИН РАН 14–15 февр. и 14–15 мая 1990 г., Ленинград (СПб), Санкт-Петербург, 1992. – С. 94–101.

Старобогатов Я.И. Систематика и палеонтология // Дрейссена: Систематика, экология, практическое значение. – М.: Наука. – 1994. С. 18–46.

Старобогатов Я.И., Андреева С.И. Новые виды моллюсков семейства Purgulidae (Gastropoda, Pectinibranchia) из Аральского моря // Зоол. журн. – 1981. – Т. 60, Вып. 1. – С. 29–35.

Старобогатов Я.И., Андреева С.И. Ареал и его история // Дрейссена: систематика, экология, практическое значение. – М.: Наука. – 1994. – С. 47–55.

Старобогатов Я.И., Ситникова Т.Я. Пути видообразования моллюсков озера Байкал // Журн. общ. биологии. – 1990. – Т. 51, № 4. – С. 499–511.

Старобогатов Я.И., Ситникова Т.Я. Процесс видообразования в гигантских озерах // Экологические исследования Байкала и байкальского региона. – Иркутск: Изд. Иркут. Гос. Ун-та. – 1992. – Ч. 1. – С. 18–53.

Стегний В.Н. Популяционная генетика и эволюция малярийных комаров – Томск: Изд-во Том. ун-та. – 1991 – 136 с.

Стегний В.Н. Архитектоника генома, системные мутации и эволюция – Новосибирск: Изд-во Новосиб. ун-та. – 1993. – 111 с.

Степанов Н.И. Анализ воды Аральского моря // Изв. Туркест. отд. Русск. геогр. об-ва. – 1907. – Т. 6, Вып. 7. – С. 39–41.

Сулялина А.В., Смуров А.О. Состояние бактериопланктона Аральского моря осенью 1991 г. // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. – 1993а. – Т. 250. – С. 104–107.

Сулялина А.В., Смуров О.А. Состояние бактериопланктона Аральского моря в 1992 г. // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. – 1993б. – Т. 250. – С. 108–113.

Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. – М.: Наука, 1977. – 297 с.

Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В. Очерк учения о популяции. – М.: Наука, 1973. – 277 с.

Успенский А.П. К гидрохимии Аральского моря // Изв. Всесоюзн. географ. об-ва. – 1950. – Т. 82, № 1. – С. 59–64.

Федоров П.В. Основные вопросы четвертичной истории Каспийского моря // Тр. Комиссии по изучению четвертичного периода. – 1957. – Вып. 13. – С. 74–79.

Федоров П.В. О некоторых вопросах голоценовой истории Каспия и Арала // Колебания увлажненности Арало-Каспийского региона в голоцене. – М.: Наука. – 1980. – С. 19–22.

Федоров П.В. Некоторые вопросы палеографии Каспия и Арала в позднем плиоцене и плейстоцене // Палеография Каспийского и Аральского морей в кайнозое. – Ч. 1. – М.: Наука, 1983. – С. 3–16.

Филиппов А.А. К вопросу о солеустойчивости донных организмов Аральского моря // Тр. Зоол. ин-та РАН, 1995. – Т. 262. – С. 103–167.

Хлебович В.В. Особенности состава водной фауны в зависимости от солености среды // Журн. общ. биол. – 1962. – Т. 23, № 2. – С. 90–97.

Хлебович В.В. К физиологии эвригалинности: критическая соленость внешней и внутренней среды // Вопросы гидробиологии: Тез. докл. I съезда ВГБО, Москва, 1–6 февр. 1965 г. – М.: Наука, 1965. – С. 440–441.

Хлебович В.В. Критическая соленость биологических процессов. – Л.: Наука. – 1974. – 236 с.

Хлебович В.В. К биологической типологии эстуариев Советского Союза // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. – 1986. – Т. 141. – С. 5–16.

Хлебович В.В. Критическая соленость и хорогалиникум: современный анализ понятий // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. – 1989. – Т. 196. – С. 5–11.

Хлебович В.В. Гидробиологические проблемы арктических эстуариев // VII съезд Гидробиологического общества РАН: Мат. съезда. – Казань: Полиграф. – 1996. – Т. 1. – С. 172–177.

Хлебович В.В., Аладин Н.В. Гипотоническая регуляция у морских ветвистоусых ракообразных *Evadne nordmani* и *Podon leuckarti* // Журн. эвол. биохим. и физиол. – 1976. – Т. 12, № 6. – С. 591–592.

Хрусталеv Ю.П., Резников С.А., Туровский Д.С. Литология и геохимия донных осадков Аральского моря. – Ростов н/Д.: Изд-во Ростовск. ун-та, 1977. – 160 с.

Хусаинова Н.З. Зообентос Аральского моря // Тр. Лабор. Озероведения АН СССР. – 1954. – Т. 3. – С. 77–85.

Хусаинова Н.З. К вопросу о происхождении съедобной сердцеvidки в Аральском море // Уч. Зап. КазГУ. – 1957. – Т. 29. С. 119–131.

Хусаинова Н.З. Биологические особенности некоторых массовых донных кормовых беспозвоночных Аральского моря. – Алма-Ата: Изд-во Казахск. ун-та. – 1958. – 116 с.

Хусаинова Н.З. Генезис донной фауны Аральского моря // Сб. работ по ихтиологии и гидробиологии. – 1959. – Вып. 2. – С. 3–33.

Хусаинова Н.З. Култуки восточного побережья Аральского моря и их жизнь // Вестн. АН КазССР. – 1960. – № 6. – С. 34–42.

Цихон-Луканина Е.А. Трофология водных моллюсков – М.: Наука. – 1987. – 176 с.

Цыцарин А.Г. Современное состояние элементов гидрологического режима Аральского моря // Тр. ГОИН. – 1991. – Вып. 183. – С. 72–92.

Цыцарин А.Г., Бортник В.Н. Современные проблемы Аральского моря и перспективы их решения // Мониторинг природной среды в бассейне Аральского моря. – 1991. – С. 7–28.

Цыцарин А.Г., Лобов А.Л. Изменение ионного состава как фактор антропогенной нагрузки на экосистему морских вод // 15 Менделеевский съезд по общей и прикладной химии: Тез. докл., Минск, 1993а. – С. 365–366.

Цыцарин А.Г., Лобов А.Л. Изменения солевого режима Аральского моря в условиях антропогенного влияния // Рукопись деп. в ВИНТИ РАН. 22.01.93. № 135–В 93. – Москва. – 1993б. – 21 с.

Цыцарин А.Г., Лобов А.Л. Исследование солевого состава воды Аральского моря // Гидрохимические материалы. – 1994. – Т. 3. – С. 79–93.

Цыцарин А.Г., Лобов А.Л. О формировании солевых барьеров в Азовском Каспийском и Аральском морях // Метеорология и гидрология. – 1995. – № 6. – С. 84–94.

Чугунов Н.Л. Предварительные результаты исследования продуктивности Азовского моря // Тр. Аз.-Черн. научн. пром. экспедиции. – 1926. – Вып. 1. – С. 151–188.

Чекановская О.В. Водные малощетинковые черви фауны СССР // Определители по фауне СССР, издаваемые ЗИН АН СССР. – 1962. – Вып. 78. – С. 1–411.

Шапошников Г.Х. Специфичность и возникновение адаптаций к новым хозяевам у тлей (Homoptera, Aphidoidea) в процессе естественного отбора (экспериментальные исследования) // Энтотомол. обозр. – 1961. – Т. 40, № 4. – С. 739–762.

Шапошников Г.Х. Морфологическая дивергенция и конвергенция в эксперименте с тлями (Homoptera, Aphidoidea) // Энтотомол. обозр. – 1965. – Т. 44, № 1. – С. 3–25.

Шапошников Г.Х. Возникновение и утрата репродуктивной изоляции и критерий вида // Энтотомол. обозр. – 1966. – Т. 45, № 1. – С. 3–35.

Шарова И.Х. Жизненные формы жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) // М.: Наука. – 1981. – 360 с.

Шарова И.Х., Свешников В.А. Проблемы экологической морфологии // М.: Знание. – 1988. – 64 с.

Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. – М.: Наука. – 1980. – 278 с.

Шилов И.А. Экология. – М.: Высш. Шк., 1988. – 512 с.

Шмальгаузен И.И. Пути и закономерности эволюционного процесса // Избранные труды. – М.: Наука. – 1983. – 360 с.

Шнитников А.В. Арал в голоцене и природные тенденции его эволюции // Палеография Каспийского и Аральского морей в кайнозое. – М.: Наука. – 1983. – Ч. 2. – С. 106–108.

Шорников Е.И. Остракоды Аральского моря // Зоол. журн. – 1973 – Т. 52, вып. 9. – С. 1304–1314.

- Шорыгин А.А. Изменения количества и состава бентоса Северного Каспия в 1935–1940 гг. // Зоол. журн. – 1945. – Т. 24, вып. 3. – С. 148–160.
- Эберзин А.Г. Схема стратиграфии неогеновых отложений юга СССР // Тр. Совещания по разработке унифицированной стратиграфической шкалы третичных отложений крымско-кавказской области. – 1959. Баку. – С. 41–47.
- Яблонская Е.А. Современное состояние зообентоса Аральского моря // Тр. ВНИРО. – 1960. – Т. 43, Вып. 1. – С. 115–149.
- Яблонская Е.А. К вопросу о значении фитопланктона и фитобентоса в пищевых цепях организмов Аральского моря // Запасы морских растений и их использование. – М.: Наука. – 1964. – С. 71–92.
- Яблонская Е.А. Пищевые цепи населения южных морей // Основы биологической продуктивности океана и ее использование. – М.: Наука. – 1971. – С. 12–31.
- Яблонская Е.А. История вопроса и состав беспозвоночных Аральского моря // Атлас беспозвоночных Аральского моря. – М.: Пищев. промышленность, 1974. – С. 3–8.
- Яблонская Е.А. Исследование трофических связей в донных сообществах южных морей // Ресурсы биосферы (итоги советских исследований по международной биологической программе). – Л.: Наука. – 1976. – Вып. 2. – С. 117–144.
- Яблонская Е.А., Картунова Т.А., Гаврилов Г.Б. Многолетние изменения бентоса Аральского моря // Тр. ВНИРО. – 1973. – Т. 80, Вып. 3. – С. 147–158.
- Яблонская Е.А., Осадчих В.Ф. Изменение кормовой базы бентосоядных рыб Северного Каспия // Тр. ВНИРО. – 1973. – Т.80. – С. 48–72.
- Allen J.A. The ligament of the Lucinacea // Quart. J. Microscop. Sci. – 1960. – Vol. 161. – P. 25–36.
- Andreev N.I., Andreeva S.I., Filippov A.A., Aladin N.V. The fauna of the Aral Sea in 1989. 2. The benthos // Int. J. Salt Lake Res. – 1992. – № 1. – P. 103–110.
- Basiner Th. Naturwissenschaftliche Riese durch Kirgisiensteppe nach Chiva // Beitr. Kennt. Russ. Reiches. – 1848. – Bd. 15.
- Bateson W. On some variations of *Cardium edule*, apparently correlated to the conditions of life // Proceeding of the Royal society of London. – 1889. – Vol. 46. – P. 204–211.
- Bateson W. On some variations of *Cardium edule*, apparently correlated to the conditions of life // Philosophical transaction of the Royal society of London. – 1890. – Vol. 180. – P. 297–330.
- Boyden C.R. Observations on the shell morphology of two species of cockle *Cerastoderma edule* and *C. glaucum* // Zoological Journal of the Linnean Society. – 1973. – Vol. 52, № 4. – P. 269–292.
- Brock V. Morphological and biochemical criteria for the separation of *Cardium glaucum* (Bruguiere) from *Cardium edule* (L.) // Ophelia. – 1978. – Vol. 17, № 2. – P. 207–214.
- Brock V. Genetic relations between the bivalves *Cardium* (*Cerastoderma*) *edule*, *Cardium lamarcki* and *Cardium glaucum*, studied by means of crossed immunoelectrophoresis // Marine Biology. – 1987. – Vol. 93, № 4. – P. 493–498.
- Brock V. Evolution of *Cardium* (*Cerastoderma*) *edule*, *C. lamarcki* and *C. glaucum*: studies of DNA-variation // Marine Biology. – 1989. – Vol. 102, № 4. – P. 505–511.
- Brooks J.L. Speciation in ancient Lakes // Quart. rev. biol. – 1950. – Vol. 25, № 2. – P. 131–176.
- Caspers H. Biologie der Brackwasserzonen im Elbedstuar // Verh. Internat. Ver. Limnol. – 1958. – Bd. 18. – S. 687–698.
- Chavan A. Essai de correlation entre les varietes du *Cardium edule* // Bull. Mus. Hist. Nat. de Marseille. – 1945. – Т. 17, Ser. 2.
- Dahl E. Ecological salinity boundaries in poikilohaline waters // Oikos. – 1956. – Vol. 7, № 1. – P. 1–27.
- Filippov A.A., Komendantov A. Yu. The salinity tolerance of benthic invertebrates of the Aral Sea // Int. J. Salt Lake Res. – 1996. – № 4. – P. 251–263.
- Grossu Alex.V. Variatiile lui *Cardium edule* L. on Marea Neagră // Hidrobiologia. – 1961. – Vol. 3. – P. 177–191.

- Holland A.F., Mountford N.K., Hiegel M.H. et al.* Influence of predation on infaunal abundance in Upper Chesapeake Bay, USA. – *Mar. Biol.* – 1980. – Vol. 57, № 3. – P. 221–235.
- Khlebovich V.V.* Some peculiar features of the hydrochemical regime and the fauna of mesohaline waters // *Marine Biology.* – 1968. – Vol. 2, № 4. – P. 47–49.
- Khlebovich V.V.* Aspects of animal evolution related to critical salinity and internal state // *Marine Biology.* – 1969. – Vol. 2, № 4. – P. 338–345.
- Khlebovich V.V.* Some Physic-chemical and Biological Phenomena in the salinity Gradient // *Limnologica.* – 1990. – Vol. 20, № 1. – P. 5–8.
- Kinne O.* Salinity–Animals–Invertebrates // *Marine Ecology.* – London etc.: Wiley-Interscience, 1971. – Vol. 1, № 2. – Pt. 821–995.
- Mars M.P.* Observations sur les variations de *Cardium edule* L. // *Congres international de zoologie.* 13. Paris. – 1949. – P. 457.
- Micklin P.P.* Desiccation of the Aral Sea: A water management disaster in the Soviet Union // *Science,* 1988. – Vol. 241, № 4870. – P. 1170–1176.
- Newell R.C.* Biology of intertidal animals // Logos Press. – 1970. – 555 p.
- Orlova M.I., Aladin N.B., Filippov A.A., Plotnikov I.S., Smurov A.O., Rusacova O.M., Zhakova L.V., Piriulin D.D.* Living associations of the Northern part of the Aral Sea in 1993-1995 // *Ecological Research and Monitoring of the Aral Sea Deltas. A basis for restoration. UNESCO Aral Sea Project. 1992–1996 Final Scientific Report, UNESCO 1998, Paris.* – P. 95–139.
- Person Lars-Eric.* Were macrobenthic changes induced by thinning out of flatfish stocks in the Baltic proper?–*Ophelia.* – 1981. – Vol. 20. – P. 137-152.
- Petersen G.H.* Distinction between *Cardium edule* L. and *Cardium lamarcki* Reeve // *Nature.* – 1958. – Vol. 181, № 4605. – P. 356–357.
- Potts W.T.W., Durning C.T.* Physiological evolution in the branchiopods // *Comp. Biochem. Physiol.* – 1980. – Vol. 67B. – P. 475–484.
- Purchon R.D.* The biology of the mollusca // Oxford; London; Edinburg; New York: Pergamon Press. – 1968. – 560 p.
- Remane A.* Die Brackwasserfauna // *Zool. Anz. (Suppl.)* – 1934. – Bd. 7. – S. 34–74.
- Remane A.* Einführung in die zoologische Ökologie der Nord- und Ostsee // *Tierwelt der Nord- und Ostsee.* – 1940. – Bd. 34, Teil Ia. – S. 1–238.
- Russell P.Y.C.* A reappraisal of the geographical distributions of the cockles *Cardium edule* L. and *C. glaucum* Bruguiere // *The Journal of Conchology.* – 1971. – Vd. 27, № 4. – P. 225–234.
- Vinsent G.* Description de trois cardiums et de deux peignes nouveaux // *Bruxelles, Weissenbruch.* – 1882. – 10 p.
- Williamson P.G.* Palaeontological documentation of speciation in Cenozoic molluscs from Turkana Basin // *Nature.* – 1981. – V. 293. – P. 437–443.
- Yablonskaya E.A.* Studies of trophic relationships in bottom communities in the southern seas of the USSR // *International Biological Programme 20.* – Cambridge: University Press. – 1979. – P. 285–316.

Н.И.Андреев, С.И.Андреева

СОВРЕМЕННЫЙ КРИЗИС ЭКОСИСТЕМЫ АРАЛЬСКОГО МОРЯ КАК МОДЕЛЬ ЭВОЛЮЦИИ БИОТ

Омский государственный педагогический университет, г. Омск, Россия

(из кн. "Эволюция жизни на земле". Материалы II международного симпозиума 12-15 ноября 2001 г. Томск, 2001. С.41-43)

Аральское море с 1950-х годов подвергается беспрецедентному антропоическому воздействию. Здесь были проведены широкомасштабные акклиматизационные работы; целенаправленно или случайно было завезено 16 видов беспозвоночных и 22 вида рыб. Вселенцы коренным образом изменили трофические связи в водоеме и вызвали необратимые изменения исторически сложившейся экосистемы. С первой половины 1970-х годов акклиматизанты стали доминировать в зоопланктоне, зообентосе и ихтиофауне. В результате зарегулирования стока рек с 1961 г. началось неуклонное падение уровня моря и повышение солености воды (с 10 до 40 % и более в отдельных районах); в конце 1980-х годов Аральское море перестало существовать как единый географический объект. Произошло разделение водоема на Малое и Большое моря с индивидуальными гидролого-гидрохимическими режимами, появились различия и в составе фаун. Аральское море, дававшее около 40 тыс. тонн рыбы в год, в начале 1980-х годов полностью утратило рыбохозяйственное значение. К началу 1990-х годов резко уменьшилось биоразнообразие. В море сохранилось только 5 видов макрофитов из 39 (Доброхотова, 1971; Orlova et al., 1998), 7 видов зоопланктона из 49, 27 видов зообентоса из 61 и 9 видов рыб из 33 (Андреева, 1989; Андреев, 1999).

Своеобразие экосистемы Арала в первой половине XX столетия заключалось в обедненном видовом составе при преобладании генеративно-пресноводных видов, а также отличном от южных морей и океана пути трансформации вещества и энергии (Карпевич, 1975). Основным источником поступлений биогенных веществ в Аральское море - основы биологической продуктивности водоема - был речной сток. При этом взвешенные биогенные вещества почти полностью оседали в устьевых областях рек Амударьи и Сырдарьи. Запасы растворенных неорганических форм азота и фосфора в донных отложениях и их поступление в водную толщу были ограничены. Толща вод моря была исключительно бедна биогенными веществами, большая часть моря обладала чертами типичного олиготрофного водоема (Блинов, 1956; Свиридова, 1990; и др.).

Для этого состояния экосистемы было характерно преимущественно макрофитное продуцирование первичного органического вещества на фоне высокой прозрачности воды (до 27 м) при низкой концентрации биогенов в толще вод. Вертикальное распределение фитопланктона было аномальным с максимумом количественного развития в придонных слоях. Большое значение в продуцировании первичного органического вещества имел и микрофитобентос, поскольку поверхностный слой илов Аральского моря содержал массу микробентических, преимущественно диатомовых, водорослей (Яблонская, 1964).

До зарегулирования стока рек, как показала А.Ф. Карпевич (1975), экосистема Аральского моря, являясь антиподом южных морей и океана, характеризовалась наличием мощной детритной и крайне ослабленной пастбищной пищевых цепей.

В ходе своего деградиационного развития под разрушающим воздействием экзогенных процессов экосистема Аральского моря достигла этапа, когда в силу изменения гидрологического, гидрохимического и гидробиологического режимов произошла трансформация внутреннего круговорота биогенных веществ. Сопоставление режима биогенных веществ в 1960, 1970 и 1980-е годы свидетельствует о значительном росте их концентраций во всей водной толще моря во все сезоны безледного периода. Резкий и устойчивый рост средних концентраций всех биогенных веществ наблюдался для периода 1981-1985 гг. при ослаблении или прекращении биогенного стока рек. В 1980-е годы первостепенное значение в режиме биогенных веществ стало принадлежать процессам внутреннего круговорота биогенных веществ

и обмена на границе вода - дно. При этом регистрируется максимальное содержание биогенов в толще вод за 1961-1985 гг. (Свиридова, 1990).

Начавшийся в 1970-х годах процесс выпадения макрофитов завершился в конце 1980-х вымиранием большинства аральских видов. При возобновлении исследований моря в 1989 г. отмечено отсутствие харовых водорослей, резкое сокращение площадей занятых *Zostera* и *Ruppia*, для произрастания которых в Аральском море необходимы были песчаные грунты, обнажившиеся из-за снижения уровня моря. Одновременно наблюдалось резкое снижение прозрачности воды, которая в августе 1992 г. в районе западной глубоководной котловины не превышала 9-10 м, в центральной части Большого моря - 5-7 м, в Малом море - 4 м. Из-за снижения прозрачности воды первичное органическое вещество продуцируется в основном в пелагиали. Повышение содержания биогенных веществ в толще вод приводит к резкому увеличению [по данным М.И. Орловой (1993) не менее чем на порядок] продуцирования первичного органического вещества и усилению пастбищной пищевой цепи, которая становится равноценной детритной или даже более мощной, вследствие чего изменяются пути трансформации вещества и направление потока энергии в экосистеме моря. По типу формирования первичного органического вещества экосистема Аральского моря с начала 1980-х годов стала приближаться к экосистемам южных морей России.

С позиции трофической структуры сообществ к первой половине 1980-х годов в экосистеме Арала в силу различной солеустойчивости уцелел случайный набор видов, при этом отдельные трофические группировки были полностью утрачены. В зоопланктоне, зообентосе и ихтиофауне, практически, исчезли все хищники. В составе зообентоса сохранились только собирающие детритофаги и один подвижный сестонофаг. Полностью была утрачена группировка неподвижных сестонофагов, имеющая большое значение в функционировании экосистем других морей и океанического шельфа (Андреева, Андреев, 1990; Андреев, 1999).

Резкое (почти на порядок) увеличение скорости продуцирования первичного органического вещества в водной толще способствовало появлению вакантных лицензий для неподвижных и подвижных сестонофагов. К тому же вследствие вымирания последнего вида неподвижных сестонофагов происходит дополнительное высвобождение лицензий эпифаунистических моллюсков. При полной изоляции от других морей в Арале возникла парадоксальная ситуация: имелись вакантные лицензии и отсутствовали виды, которые могли бы их заполнить.

В сложившихся условиях изменилось видоспецифическое поведение у части популяции инфаунного обитателя песчаных грунтов *Cerastoderma isthmicum* Issel, перешедшей к обитанию на поверхности грунта (Андреев, Андреева, 1997). Этому способствовали утрата ценотического контроля со стороны неподвижных сестонофагов к середине 1980-х годов и усилившаяся конкуренция со стороны инфаунного акклиматизанта *Syndosmya segmentum* Reclus, пластичного в пищевом отношении и обитающего в исходном ареале в условиях жесточайшей конкуренции.

Выход *Cerastoderma* в новую адаптивную зону происходил одновременно в различных районах моря и сопровождался рядом ароморфных преобразований, позволяющих обитать на поверхности грунта и питаться из водной толщи, а не из поверхностного слоя грунта и прилежащего к нему слоя воды. Из наиболее существенных изменений морфологии раковины следует отметить новые варианты конфигурации створок с удлинением заднего края раковины и сильным смещением вперед макушек, уплощение раковины, резкое уменьшение числа ребер, изменение строения лигамента и замка.

Освоение новой адаптивной зоны идет за счет адаптивной радиации внутри эпифаунистических *Cerastoderma*. В начале 1990-х годов сформировалось несколько групп, изменчивость между некоторыми из них превышает межвидовую изменчивость современных и ископаемых *Cerastoderma*, а по отдельным морфологическим признакам (замок, лигамент) выходит за пределы рода и даже семейства (Андреева, 2000).

Итак, высвобождение лицензий эпифаунистических моллюсков вследствие их вымирания в условиях изоляции от других морей способствует выходу некоторых инфаунных элементов на поверхность грунта - в новую адаптивную зону. Выход на поверхность грунта осуществлялся

постепенно путем смены нескольких поколений моллюсков, хотя в палеонтологических масштабах может считаться скачкообразным.

Во второй половине XX столетия скорость эволюции экосистемы Аральского моря резко возросла в связи с регрессией моря и ускорением сопровождающих ее процессов. К этому времени из солоноватого водоем превратился в «морской» со специфическим составом солей, пресноводная и солоновато-водная флора и фауна сменились морской и галофильной материковых вод с сопутствующей перестройкой трофической структуры основных составляющих экосистемы и путей трансформации вещества и энергии. Максимальные темпы эволюционных преобразований всех составляющих экосистемы отмечены с начала 1980-х годов, когда, вероятно, и был осуществлен прорыв части *Cerastoderma* в новую адаптивную зону.

Колоссальные изменения экосистемы Аральского моря не имеют аналогов в современном мире и по результатам сравнимы с эволюционными преобразованиями солоноватых палеоводоемов. Если обратиться к палеонтологическим материалам, то поражает сходство описанных палеонтологами процессов с протекающими в конце XX-го века в Аральском море. Причем эти процессы имеют универсальный характер. Они присущи в прошлом всему живому нашей планеты, как мезозойским растениям (Красилов, 1986), так и наземным тетраподам ранней и средней юры (Каландадзе, Раутиан, 1992), меловым насекомым (Жерихин, 1992), морским и солоноватоводным кайнозойским моллюскам (Невеская с соавт., 1987, 1989).

В результате современного кризиса экосистемы Аральского моря произошло вымирание флоры и фауны, которые всегда предшествовали взрыву видообразования в геологическом прошлом. Смена типа продуцирования первичного органического вещества, сопровождающаяся повышением трофности водной толщи, обусловила переход анагенетической эволюции экосистемы Аральского моря к этапу, когда ведущая роль принадлежит диверсификационным процессам, в результате развития которых началось частичное восстановление структуры экосистемы.

Воздействие современной регрессии Арала на его фауну является прекрасной моделью процессов, протекавших в геологическом прошлом при регрессиях морских и солоноватых палеоводоемов, а само море представляет собой природную лабораторию для наблюдений за эволюционными процессами в пределах отдельных таксонов и экосистемы в целом. Универсальный характер наблюдаемых преобразований позволяет говорить о современной эволюции экосистемы Арала как модели эволюции биот.