

На правах рукописи

Плотников Игорь Светозарович

ФАУНА СВОБОДНОЖИВУЩИХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ
АРАЛЬСКОГО МОРЯ И ЕЕ МНОГОЛЕТНИЕ ИЗМЕНЕНИЯ ПОД
ВЛИЯНИЕМ АНТРОПОГЕННЫХ ФАКТОРОВ

1.5.12 – зоология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук



САНКТ-ПЕТЕРБУРГ – 2021

Общая характеристика работы

Актуальность проблемы. Расположенное в аридной зоне Центральной Азии Аральское море является бессточным соленым озером. В прошлом оно было одним из крупнейших континентальных водоемов, уступая по площади водного зеркала только Каспию и Великим североамериканским озерам. Уровень и соленость Аральского моря, как и других водоемов аридной зоны, находятся в тесной зависимости от его водного баланса, который нестабилен и зависит не только от климата, но и от антропогенных факторов. Изначально гидрологический режим Аральского моря управлялся местными климатическими факторами, влиявшими на сток питающих его рек.

На протяжении длительного времени состояние Аральского моря оставалось условно стабильным, колебания уровня были небольшими, и соленость не менялась. Современная регрессия Аральского моря началась в 1961 г. Ее причиной стал экстенсивный рост орошаемых посевных площадей в бассейнах Сырдарьи и Амударьи. Резкое увеличение объемов изъятия стока рек Амударьи и Сырдарьи на нужды орошаемого земледелия нарушило сохранявшееся на протяжении длительного времени равновесие между приходной и расходной составляющими водного баланса. Утрата этого хрупкого равновесия и привела к современной регрессии Арала, сопровождающейся быстрым ростом солености вод этого континентального водоема. В результате он превратился в комплекс остаточных водоемов с различным уровнем и соленостью.

Современная антропогенная регрессия Арала имела катастрофические последствия, как для природы, так и для населения. Рост солености привел к утрате и так не столь высокого биоразнообразия в результате вымирания большинства составлявших его фауну видов. К 1990 г. в Арале сохранялись обитали только организмы, способные существовать в полигалинных условиях. Еще раньше прекратилось имевшее большое значение для местной экономики коммерческое рыболовство. Высыхание Аральского моря также вызвало множество серьезных проблем со здоровьем местного населения из-за переносимой по воздуху соленой пыли.

В 1992 г. в проливе Берга была построена дамба, чтобы, удерживая в Малом Арале поступающую из Сырдарьи воду, повысить его уровень и снизить его соленость. В 2005 г. это сооружение было заменено надежной плотиной, благодаря которой удалось быстро восстановить биоту Малого Арала. По мере снижения солености, виды, исчезнувшие во время кризиса, вызванного регрессией, обратно вселялись в Арал естественным путем. Восстановилось и промышленное рыболовство.

С аналогичными проблемами сейчас сталкиваются и другие бессточные озера, такие как озеро Балхаш в Казахстане, Большое Соленое озеро в США и озеро Урмия в Иране. Кризис Аральского моря показал, что может произойти с озером Балхаш, если своевременно не принять меры.

Нам предоставлена возможность наблюдать процесс быстрой антропогенной трансформации гигантского водоема – Аральского моря. Изучение этого процесса, несомненно, имеет большой научный и практический интерес. Человек непреднамеренно поставил еще невиданный по своему масштабу длительный эксперимент над этим водоемом и прилегающим к нему регионом. Арал можно рассматривать как огромную природной лабораторию, в которой можно наблюдать и исследовать весь комплекс негативных последствий непродуманного вмешательства человека в естественный режим уникального континентального водоема.

Цели и задачи исследования. Цель работы – исследование фауны свободноживущих беспозвоночных Аральского моря и ее изменений в 1950-х – 2000-х гг. вследствие вселения человеком новых видов и антропогенной регрессии водоема, сопровождавшейся быстрым падением уровня, осолонением и разделением на остаточные водоемы.

Для достижения поставленной цели решались следующие задачи:

- Изучение видового состава свободноживущих беспозвоночных Аральского моря как до его современной регрессии и осолонения, так и в остаточных водоемах, в которые оно превратилось в результате этой регрессии.
- Анализ изменений фауны свободноживущих беспозвоночных Арала в аспекте соленостных адаптаций, соленостной резистентности и осморегуляторных способностей составляющих ее видов.
- Выявление закономерностей изменения видового состава беспозвоночных Аральского моря, вызванного ростом его солености.
- Определение изменений видового состава свободноживущих беспозвоночных Малого Арала при стабилизации и последующем снижении его солености.
- Определение изменений видового состава фауны свободноживущих беспозвоночных Большого Арала в ходе его превращения в гипергалинный водоем.
- Исследование роли плановых и случайных интродукций чужеродных видов беспозвоночных и рыб в изменении видового состава свободноживущих беспозвоночных Арала.
- Прогноз изменений видового состава беспозвоночных остаточных водоемов, образовавшихся в результате современной регрессии Арала, при разных сценариях дальнейшего возможного изменения минерализации воды.

Научная новизна и теоретическое значение работы. Впервые собраны и обобщены все доступные сведения о всех известных видах свободноживущих беспозвоночных в составе фауны Аральского моря за период с конца XIX века по настоящее время. Даны сведения об их первом обнаружении в Арале. Для многих ведущих видов рассматриваются их отношение к фактору солености и их осморегуляторные способности. Впервые изучен процесс восстановления видового разнообразия фауны Малого Арала в условиях снижения минерализации воды за счет видов беспозвоночных, выпавших при осолонении моря, но обитающих в р. Сырдарье и озерах в ее нижнем течении. Впервые изучены изменения в фауне свободноживущих беспозвоночных Большого Арала при его превращении в группу остаточных гипергалинных водоемов. Впервые выполнен прогноз вероятных дальнейших изменений видового разнообразия свободноживущих беспозвоночных применительно к различным возможным сценариям изменения гидрологического режима остаточных водоемов Арала и солености их вод. Сохранившийся в Аральском филиале КазНИРХ архив первичных материалов обработки собранных по стандартной сетке станций проб зоопланктона (за 1969–1981 гг.), и зообентоса (за 1963–1977 гг.) был занесен в специально разработанную для этой цели электронную базу данных. Для анализа и визуализации этих данных были созданы оригинальные компьютерные программы. Изучение изменений, произошедших в фауне свободноживущих беспозвоночных Аральского моря вследствие вызванной деятельностью человека современной регрессии этого водоема и связанного с ней быстрого роста солености, имеет большое теоретическое значение. Полученные результаты позволяют лучше понять закономерности процесса изменения видового разнообразия свободноживущих беспозвоночных, в том числе от исходного состава фауны, в других соленых континентальных водоемах как при увеличении их солености, так и при ее снижении.

Практическая значимость работы. Результаты наблюдений, выполненных на Аральском море, могут быть использованы для изучения и реабилитации других соленых озер, испытывающих осолонение. Исследование процесса снижения видового разнообразия свободноживущих беспозвоночных в Арале дает ключ к изучению аналогичных процессов на других бессточных минерализованных водоемах Африки, Америки, Австралии, Азии и южной Европы. Данные наблюдений за восстановлением видового разнообразия после постройки регулирующей плотины могут служить основой для будущих прогнозов реабилитации кормовых баз промысловых беспозвоночных и рыб.

Основные положения, выносимые на защиту. Изменение фауны беспозвоночных высыхающего и осолоняющегося аридного внутриконтинентального водоема происходит в направлении ее обеднения при чередовании относительно спокойных и продолжительных периодов, когда видовое разнообразие остается относительно стабильным, и сравнительно коротких кризисных периодов, во время которых оно резко и быстро снижается. Кризисные для биоразнообразия периоды наступают при изменении солености воды в определенных сравнительно узких интервалах барьерных (хорогалинных) соленостей.

1. Для пресноводных и солоноватоводных видов пресноводного происхождения, способных исключительно к гиперосмотической регуляции, критической является соленость 12–14‰; предел существования солоноватоводных видов каспийского происхождения, способных к амфиосмотической регуляции со слабо выраженной гипоосмотической регуляцией – 23–25‰; виды морского происхождения неспособные к активной осморегуляции и являющиеся осмоконформерами не переживают соленость воды выше 80–100‰.
2. Степень сокращения видового разнообразия при осолонении водоема зависит не только от достигнутой солености, но и от представленности групп видов различного происхождения. В случае Аральского моря это снижение было катастрофическим из-за преобладания в его фауне пресноводных и солоноватоводных видов беспозвоночных.
3. При снижении солености бессточного водоема аридной зоны возможно естественное восстановление биологического разнообразия фауны беспозвоночных при наличии в его бассейне водоемов-рефигиумов.

Личный вклад диссертанта. Автором на основании анализа имеющихся в его распоряжении материалов и литературы проанализирован состав фауны свободноживущих беспозвоночных Аральского моря и ее многолетние изменения под влиянием антропогенных факторов. На примере Аральского моря сформирована концепция о нелинейном, неравномерном изменении фауны соленых континентальных водоемов при их осолонении. В основу диссертационной работы положены материалы около 1000 проб зоопланктона и зообентоса, собранных автором и около 200 проб, собранных для него коллегами по лаборатории во время 16 экспедиций и полевых выездов на Аральское море в течение 21 года (1990–2011 гг.). Также использованы любезно предоставленные руководством Аральского филиала КазНИРХ (г. Аральск, Казахстан) архивные первичные материалы обработки собранных по стандартной сетке станций проб зоопланктона (за 1969–1981 гг.), и зообентоса (за 1963–1977 гг.). Эти первичные архивные данные по 2985 пробам были введены в электронные базы: зоопланктон – полностью автором, а зообентос – совместно с А.А. Филипповым. Лично автором также было специально создано оригинальное программное обеспечение для работы с обеими базами, включая анализ содержащихся в них данных. Палеолимнологический анализ фоссилизированных остатков производился по коротким колонкам (до 2 м), отобраным совместно с коллегами по лаборатории. Кроме этого, сотрудники ВСЕГЕИ передали в нашу лабораторию для обработки колонки донных грунтов, отобранные гравитационными трубками в 1990 г. В рамках проекта INTAS CLIMAN автор участвовал в отборе и анализе длинных колонок (более 2 м) донных грунтов, отобранных в 2002 г. Кроме этого, в полевых выездах автор участвовал в сборе поверхностных танатоценозов на полосе осушки, которые анализировались по годам с шагом не более 1–2 лет. Всего было проанализировано свыше 500 танатоценозов, охватывающих период с 1961 г. по 2011 г.

Работа выполнялась в рамках плановых тем Лаборатории солоноватоводной гидробиологии Зоологического института РАН, ОБН РАН, РФФИ и международных проектов: UNESCO Aral Sea Project, INTAS Aral-30 Holocene climatic variability and evolution of human settlement in the Aral Sea Basin “CLIMAN”, INTAS Aral Sea 2000-1053 Monitoring of the Aral Sea level fluctuations and consequences on Lacustrine and Riverine Ecosystems.

Апробация работы. Основные результаты исследования были доложены автором лично или его соавторами на отчетных научных сессиях ЗИН РАН (2004, 2006, 2007, 2008, 2009 гг.), на Чтениях памяти К.М. Дерюгина (2008 г.), на международных конференциях: NATO ARW, Leige, Belgium, May 8-10, 2003; World Water Week in Stokholm, August 10-16, 2003; 5th ICEF, 23-27 March 2003, Zurich; 10th World Lakes Conference, June 22-26, 2003, Chicago; SIL XXIX Congress, Lahti, Finland, 8-14 August 2004; 11th World Lake Conference, October 31 – November 4, 2005, Nairobi, Kenya; Экстремальные гидрологические события в Арало-Каспийском регионе, Москва, 19–20 октября 2006; World Water Week in Stokholm, August 20-26, 2006; Environmental Problems of Central Asia and Their Economic, Social and Security Impacts 01-05 October, 2007, Tashkent, Uzbekistan; The 10th International Conference on Salt Lake Research, Salt Lake City, Utah, USA, May 12-16, 2008; World Water Forum 5, Istanbul, March 16-22, 2009; International Conference Aral '09 (13-15 October, Saint Petersburg); 13th World Lake Conference. November 1-5, 2009, Wuhan, China; International Scientific Conference Soil stability in ecologically and socially vulnerable regions, June 10-12, 2009, Perloja, Lithuania; Научно-практическая конференция, посвященная 70-летию Барсакельмесского заповедника, 10-15 сентября 2009 г., Аральск, Казахстан; Современные проблемы рационального использования водных ресурсов в Казахстане, 8-9 октября 2010 г., Тараз, Казахстан; 14th World Lake Conference, 31 October - 4 November, 2011, Austin, Texas USA; 2-й Международной конференции по проблемам Аральского моря (15-18 ноября 2019 г., Санкт-Петербург); 14th Online International Conference of the ISSLR on inland salt lakes, 18-22 October 2021, Murcia, Spain.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 79 работ, среди которых: 39 – в рецензируемых научных изданиях по списку ВАК, 34 – в различных не рецензируемых отечественных и зарубежных изданиях, одна монография на русском языке, одна глава в коллективной монографии на русском языке и 4 главы в коллективных монографиях на английском языке.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, 9 глав, заключения, выводов и списка литературы. Основное содержание работы изложено на 310 страницах текста, содержит 3 таблицы и 86 рисунков. Список литературы включает 298 работ, из них 74 – на иностранных языках.

Благодарности. Автор выражает искреннюю признательность и глубокую благодарность коллегам, оказавшим ему помощь во время выполнения данной работы: всем сотрудникам лаборатории солоноватоводной биологии и других подразделений ЗИН РАН, а также сотрудникам других научных учреждений, без советов и поддержки которых данная работа не могла бы быть выполнена.

Содержание работы

Глава 1. Материал и методика

Полевые работы и сбор материала на Аральском море проводились в 1990–2011 гг. во время работы экспедиций и полевых выездов Лаборатории солоноватоводной биологии Зоологического института РАН в конце весны – начале лета, в конце лета и начале осени.

Для сбора зоопланктона применялась планктонная сеть Апштейна из газа № 74 и диаметром 38 см, а для сбора зообентоса – дночерпатель Петерсена с площадью захвата 0.025 м². Фиксация собранного зоопланктона и зообентоса и последующая обработка проб делались по общепринятым методикам. Определялся видовой и количественный состав зоопланктонных проб. Биомасса зоопланктона для каждой станции определялась путем ее расчета по численности гидробионтов с использованием величин восстановленных весов.

Всего в период 1990–2011 гг. сбор проб зоопланктона и зообентоса производился в 5 районах Большого Аральского моря и в 7 районах Малого моря.

Для последующего анализа предоставленных Аральским филиалом КазНИИРХ сохранившихся первичных материалов обработки проб зоопланктона и зообентоса эти данные были введены в электронную базу. Для работы с этой базой использовалось специально разработанное автором оригинальное программное обеспечение.

Одним из методов изучения недавнего прошлого фауны Аральского моря является анализ танатоценозов на обсохшем бывшем дне. Они представлены хорошо сохраняющимися остатками гидробионтов.

Определение соленостных толерантных диапазонов ракообразных производилось в опытах. Определение осмотических параметров гемолимфы ракообразных осуществляли с помощью микрокриоскопической методики (Аладин и др., 1986) на микрокриоскопе системы Виноградова и Бобовича (Виноградов, Бобович, 1980). Полученные данные обрабатываются статистически.

Глава 2. История изучения Аральского моря

Вплоть до XIX века Аральское море оставалось почти неизученным во всех отношениях, даже как географический объект. Даже не существовало сколь-нибудь достоверной его карты. Науке до 1820-х гг. ничего не было известно и об обитателях это водоема, пока в Россию не был доставлен экземпляр аральского шипа (*Acipenser nudiventris*), по которому был описан этот вид осетровых рыб. Что касается беспозвоночных Арала, то какие-либо сведения о них отсутствовали.

Начало изучению Аральского моря положила в 1848–1849 гг. экспедиция под руководством А.И. Бутакова. За два сезона была выполнена общая рекогносцировка Арала, сделаны промеры глубин, описаны берега и острова, проведены астрономические определения, метеорологические наблюдения, изучена ледовая обстановка. В результате была составлена и издана первая карта Аральского моря и сделано первое его описание. Экспедиция Бутакова собрала и естественно-научные коллекции, в том числе моллюсков (Берг, 1908).

Во второй половине XIX века знания об Аральском море, в том числе и об его биоте, понемногу пополняются. В 1857 г. Н.А. Северцов и И.Г. Борщов собрали палеонтологические материалы и коллекцию водорослей. В 1858–1859 гг. Северцов обнаружил, что за десятилетие после экспедиции Бутакова уровень Арала понизился. В 1868 г. А.П. Федченко впервые собрал не только моллюсков, но и бокоплавов, паразитических рачков и пиявок. По этим сборам В.Н. Ульянин (1875) описал новый вид бокоплавов *Dikerogammarus aralensis*. В 1871 г. впервые был сделан химический анализ воды из Арала. В 1874 г. В.Д. Аленицын собрал коллекции, включавшие моллюсков, некоторых ракообразных и личинок хирономид. Тогда же Северцов отметил, что уровень Арала продолжает снижаться, и нашел признаки его непостоянства в прошлом. В 1881 г. О.А. Гримм обобщил известные к тому времени сведения о видовом составе фауны Арала и опубликовал заметку об истории Аральского моря. В 1897 г. Н.И. Андрусов, изучив сборы моллюсков рода *Dreissena*, описал подвиды *D. polymorpha aralensis*, *D. p. obtusicarinata*, и новый вид *D. pallasii* (Берг, 1908). К концу XIX столетия в составе фауны Арала были известны всего лишь около 30 видов, в основном рыбы, а из беспозвоночных – только моллюски и несколько видов членистоногих (Яблонская, 1974). Планктонная фауна, за некоторыми исключениями, все еще оставалась неизвестной.

Первое комплексное, охватившее всю его биоту, исследование Аральского моря связано с именем Л.С. Берга. В 1900–1902 и в 1906 гг. он провел географические, гидрологические, метеорологические наблюдения и собрал геологические, ботанические и зоологические коллекции (Берг, 1908). В обработке собранных Бергом материалов участвовал целый ряд специалистов (Зернов, 1903; Минкевич, 1903; Мейснер, 1908; Ostenfeld, 1908; Остроумов, 1907). В результате значительно расширился список фауны

Арала, включивший 44 вида свободноживущих беспозвоночных (Берг, 1908). Зернов (1903) уделил внимание связи видового состава и пространственного зоопланктона распределения с соленостью воды. Остроумов (1907) пополнил список моллюсков, добавив к нему *Dreissena caspia* и описанный им новый вид *Adacna minima*. В своей монографии Берг (1908) затронул и вопрос о происхождении фауны Аральского моря. Сделанные ими измерения уровня Арала показали, что его падение сменилось подъемом. Результаты всех, как собственных, так и прошлых, исследований Арала Берг обобщил в изданной в 1908 г. книге «Аральское море. Опыт физико-географической монографии».

После длительного перерыва изучение фауны Аральского моря возобновилось в 1920-е годы. В 1920 г. В.Н. Беклемишев исследовал оставшиеся совершенно неизученными сообщества мейобентоса и обрастаний. В них он встретил целый ряд видов водных беспозвоночных, относящихся к группам, прежде неизвестным для Арала, описав 10 новых видов ресничных червей. Беклемишевым также рассматривалась и проблема генезиса фауны Аральского моря (Беклемишев, 1922, 1923). В 1920-е годы был выполнен еще ряд исследований фауны Арала. Коллекции моллюсков были обработаны С.А. Сидоровым (1929). Фауна Copepoda изучалась Е.В. Боруцким (Borutzky, 1927). Аральских Nematoda впервые исследовал И.Н. Филиппев (Filipjev, 1927). Зоопланктон изучался Г.С. Карзинкиным (1924) и М.А. Виркетис (1927).

Для проведения систематических исследований, необходимых для рационального использования рыбных запасов Арала, в 1929 г. была основана Аральская рыбохозяйственная станция. На этой базе в 1930-х гг. под руководством А.Л. Бенинга были выполнены широкомасштабные комплексные исследования, включавшие и гидробиологическую съемку всей акватории моря (Бенинг, 1934, 1935), что позволило расширить список известных для Арала видов водных беспозвоночных до 60 видов.

Прерванное войной изучение Аральского моря и его фауны возобновились в 1946 г. Исследования, выполненные до начала современной регрессии Арала (Деньгина, 1959а, 1959б; Луконина, 1960а, 1960б; Хусаинова, 1951, 1954, 1958, 1960; Яблонская, 1960а, 1960б, 1961; Яблонская, Луконина, 1962; Дарибаев, 1966б), принесли много новых сведений о фауне свободноживущих беспозвоночных Арала.

Важное значение для изучения влияния повышенной солености на фауну беспозвоночных Аральского моря имели исследования мелководных осолоненных заливов (култуков) восточного побережья и района Акпеткинского (Карабайли) архипелага (Хусаинова, 1958, 1960; Деньгина, 1959а; Андреев, Андреева, 1990а). Эти акватории послужили «природной лабораторией» для изучения отношения обитателей Аральского моря к фактору солености водной среды, что позволило сделать первый прогноз изменений в его фауне при повышении солености, во многом подтвердившийся дальнейшими событиями.

Фаунистические исследования 1960-х годов добавили много новых данных по составу фауны беспозвоночных Арала. Существующие видовые списки очень значительно расширились, в первую очередь по простейшим, коловраткам, остракодам и хирономидам. Были пересмотрены и некоторые прежние определения обитавших в Арале беспозвоночных. Результаты этих исследований были обобщены в «Атласе беспозвоночных Аральского моря» (1975).

В 1970-х – 1990-х гг., когда в фауне Аральского моря происходили вызванные осолонением серьезные изменения, большой объем исследований был выполнен Н.И. Андреевым и С.И. Андреевой.

С 1980-х годов условия для проведения исследований на Аральском море ухудшаются. Из-за значительного падения уровня и отступления береговой линии стало невозможным функционирование портов. Прекращение судоходства сделало невозможным дальнейшее продолжение съемок по стандартной сетке станций. Если на Малом Арале сохранялась возможность проведения регулярных исследований только с использованием лодок, то на Большом Арале регулярные исследовательские работы

прекращаются. Другим фактором, затрудняющим проведение работ на Аральском море, стала расширяющаяся полоса обсохшего илистого дна с топкой полосой вдоль уреза воды. Это сильно затруднило, а во многих местах даже сделало практически невозможным доступ с берега к воде кроме ограниченного числа участков побережья. Ситуацию осложнили и обширные мелководья с топким илистым дном.

В 1980–1990-х гг. экспериментально изучали осморегуляторные способности и определяли толерантные диапазоны у ряда массовых видов беспозвоночных из Аральского моря (Аладин, 1996; Андреев, Андреева, 1983, 1990; Филиппов, 1995).

В 1990-е – 2000-е гг. исследования фауны Аральского моря велись Лабораторией солоноватоводной гидробиологии ЗИН РАН, а также учеными из Казахстана и Узбекистана. С 2003 г. исследования на Большом Арале велись Институтом Океанологии РАН, сотрудниками которого, помимо большого объема данных по гидрографии и гидрологии, были собраны новые материалы по фауне беспозвоночных (Завьялов и др., 2006; Mirabdullayev et al., 2004, 2007; Zavialov et al., 2009; Mokievsky, 2009; Arashkevich et al., 2009).

Глава 3. География и гидрология Аральского моря

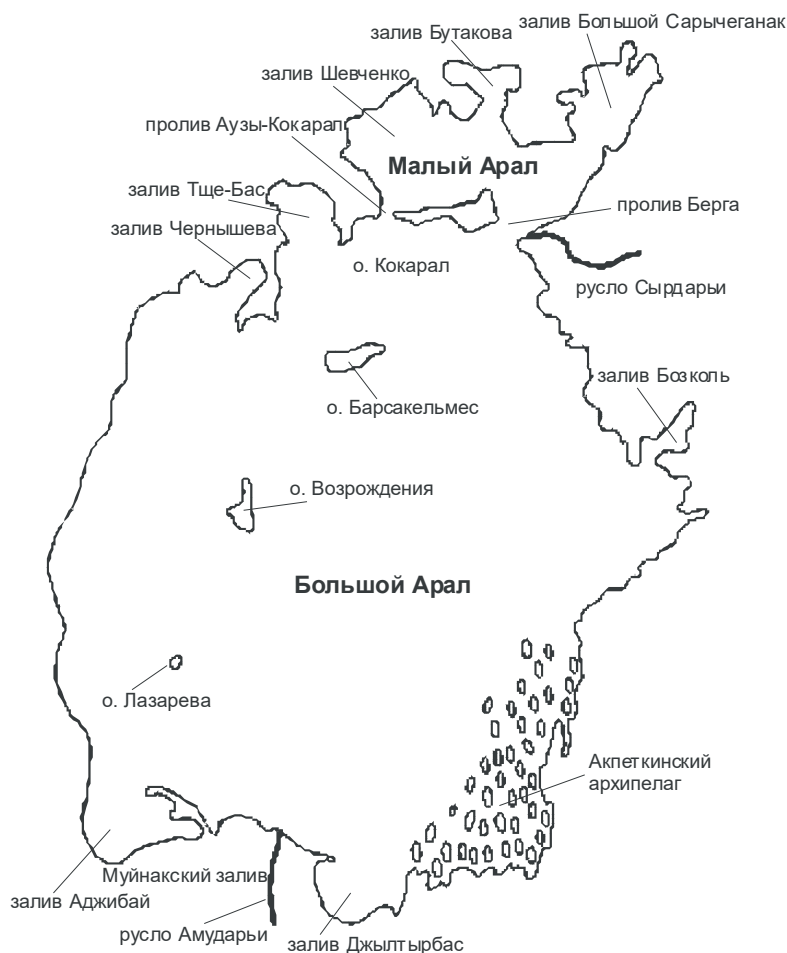


Рис. 3.1. Аральское море до современной антропогенной регрессии.

Аральское море расположено в пустынной зоне Средней Азии на территории Казахстана и Узбекистана. В это бессточное соленое озеро впадают только две реки – Сырдарья на северо-востоке и Амударья на юге. Впадина, которую заполняют воды Арала, состоит из ряда меньших, разного размера и глубины котловин. В первую очередь выделяют две относительно обособленные главные части: меньшую северную – Малое море или Малый Арал, и большую южную – Большое море или Большой Арал. Их разделял вытянутый в широтном направлении остров Кокарал. В единый водоем эти части моря

связывали 2 пролива: на западе – узкий и мелководный пролив Аузы-Кокарал, а на востоке – широкий и глубокий пролив Берга (рис. 3.1). В свою очередь, котловины Большого и Малого морей включают в себя несколько меньших. При такой морфологической структуре занимаемой Аральским морем впадины (Бортник, Чистяева, 1990), снижение его уровня неизбежно ведет к естественному превращению единого водоема в группу остаточных водоемов, многие из которых в дальнейшем могут полностью высохнуть.

До 1960 г. уровень Арала держался на отметке +53.4 м, площадь достигала 67499 км² при объеме 1089 км³ и средней глубине 16.1 м. Площадь Малого моря составляла 6118 км², объем – 82 км³, при средней глубине 13.5 м, максимальная глубина достигала 29.5 м. В Малом Арале, кроме основной акватории, выделялись три больших залива, занимавшие свои котловины – Шевченко, Бутакова, Большой Сары-Чеганак, и несколько небольших, сейчас полностью высохших (рис. 3.1). Площадь Большого Арала составляла 61381 км², объем – 1007 км³, средняя глубина – 16.5 м. Большой Арал превосходил Малый Арал (и по площади, и по объему) примерно в 10 раз. Большое море подразделялось тянущейся в меридиональном направлении подводной грядой на глубоководную желобообразную западную часть (максимальная глубина 69 м), обширный восточный бассейн (максимальная глубина 28 м) с пологими восточными и юго-восточными склонами и занимающий свою котловину залив Тщebas (максимальная глубина 28 м) в северо-западном углу. К наиболее крупным заливам Большого Аральского моря также относятся залив Чернышева и, уже исчезнувшие, Аджибай, Муйнакский, Рыбацкий и Джилтырбас (Бортник, Чистяева, 1990).

Кроме острова Кокарал на Аральском море существовал еще целый ряд крупных островов – Барсакельмес, Возрождения, Комсомольский и Лазарева на Большом море. Несколько сотен небольших и совсем мелких островов, отделенных друг от друга мелководными проливами – Акпеткинский (Карабайли) архипелаг, находилось на юго-востоке Большого моря (Бортник, Чистяева, 1990).

Воды Аральского моря отличаются своей высокой прозрачностью – до 27 м. Прозрачность воды убывает от глубоководных районов в сторону мелководий. Наименьшая прозрачность воды имеет место перед устьями рек, воды которых несут большое количество взвесей. Но при смешении речной воды и соленой приносимая реками взвесь очень быстро коагулирует и оседает на дно моря вблизи речных устьев. Другой причиной очень высокой прозрачности вод моря является относительно слабое развитие фитопланктона (Бортник, Чистяева, 1990).

До 1960-х годов, в течение всего года (за исключением мелководных дельтовых районов, култуков и заливов восточного побережья) вся водная толща открытого моря характеризовалась высоким насыщением кислородом – примерно 6.7–7.7 мл/л. Кроме того, из-за развитой донной растительности, имело место перенасыщение кислородом придонных слоев воды. Эти особенности газового режима в первую очередь были связаны с высокой прозрачностью вод моря, благоприятными для развития донной растительности малыми глубинами и относительной бедностью пелагиали планктоном и органическими веществами. Все это обуславливало ограниченный расход растворенного кислорода на окислительные процессы, связанные с деструкцией органического вещества. Высокое содержание кислорода в глубоководном районе моря было результатом обогащения глубинных вод кислородом при осенне-зимнем конвективном перемешивании (Бортник, Чистяева, 1990). В настоящее время насыщение воды Малого Арала кислородом по-прежнему высокое – в среднем 8.5 мг/дм³ (Toman et al., 2015). В Большом Арале кислородосодержащий слой теперь ограничен глубинами до 15 м. Ниже содержание растворенного кислорода быстро снижается, и с глубины 20 м он отсутствует, и вода насыщается сероводородом (Завьялов и др., 2012).

Основным источником поступления биогенных элементов в Аральское море является речной сток, однако воды Амударьи и Сырдарьи из-за их ледникового происхождения несут мало питательных солей, органических частиц и коллоидов. Высокая прозрачность вод моря благоприятствует развитию донной растительности, которая и

потребляла основную массу биогенов, и на долю фитопланктона оставалось сравнительно небольшое их количество при обилии кремнекислоты и солей кальция. Бедность вод Арала биогенными элементами, замедленный темп и не вполне благоприятные пути их использования приводят к пониженной кормности этого водоема (Карпевич, 1960а, 1975; Яблонская, 1960б).

Практически всю площадь дна Аральского моря занимали и по-прежнему занимают различные илы. Песчаные грунты располагались до современной регрессии в прибрежной зоне, и на меридиональной подводной гряде в Большом море (Бортник, Чистяева, 1990), но с падением уровня моря почти все они к настоящему времени оказались в зоне осушки.

Водный баланс Аральского моря как бессточного водоема складывается из речного стока, атмосферных осадков, притока подземных вод – приходная составляющая, и испарения с поверхности водного зеркала, а также фильтрации вод в берега и дно – расходная составляющая.

Сток Сырдарьи и Амударьи в Аральское море зависит от их естественной водности и, так как бассейны этих рек с древности являются районами развитого орошения, от безвозвратного изъятия воды. В 1950-х гг. вследствие значительного расширения орошаемых площадей, создания водохранилищ на Сырдарье и забора воды из Амударьи в Каракумский канал оно начало быстро расти. Хотя к 1960 г. оно и увеличилось значительно, снижения притока речных вод в Арал еще не произошло, так как водные ресурсы Амударьи и Сырдарьи в те годы были больше, чем прежде, а рост забора воды частично компенсировали уменьшение русловых потерь и внутригодовое перераспределение речного стока после зарегулирования рек. К 1960-м гг. компенсационные возможности быстро исчерпались, и дальнейший рост безвозвратного изъятия речного стока вместе с наступившим естественным маловодьем привели к резкому снижению притока речных вод в Арал. В 1974 г. прекратился сток Сырдарьи в Арал из-за перекрытия ее русла в низовье глухими плотинами и практически полного разбора ее вод. В 1982 г. прекратился сброс вод Амударьи по ее основному руслу (немного воды поступало по другим ее протокам и через системы озер), и в отдельные годы ее воды могли не доходить до Арала. В 1981–1985 гг. речной сток в среднем составлял всего лишь 3.6% от его среднего многолетнего значения при условно стабильном состоянии моря. Антропогенным фактором было обусловлено примерно 80% снижения притока речных вод, а остальная часть – естественной маловодностью (Бортник, Чистяева, 1990).

Количество атмосферных осадков, выпадающих на поверхность Аральского моря за год, невелико – ~13 см. Средний многолетний годовой слой испарения с поверхности моря значителен ~1 м. Надежных данных о подземной составляющей водного баланса Аральского моря нет, и большинство исследователей считает, что она невелика, и при расчетах ее не учитывают (Бортник, Чистяева, 1990).

По составу растворенных солей вода Аральского моря сильно отличается от океанической – она сильно метаморфизирована. Доля двухвалентных ионов (гидрокарбонаты, кальций магний и сульфаты) в ней существенно повышена относительно одновалентных ионов (натрий и хлор), что отражает солевой состав слабо минерализованных вод Амударьи и Сырдарьи. Соленость вод Арала определяется, главным образом, соотношением объемов речного стока, атмосферных осадков и испарения. До 1961 г. средняя соленость составляла 10.3‰. Особенности соленостного режима отдельных районов связаны с их географическим положением, морфометрическими особенностями, удаленностью от устьевых районов, циркуляцией вод и интенсивностью водообмена с открытым морем. Она была понижена в акваториях, подверженных опресняющему воздействию речного стока (Бортник, Чистяева, 1990). На мелководьях, в заливах восточного побережья и в районе Акпеткинского (Карабайли) архипелага, где из-за интенсивного испарения летом и затрудненного водообмена с открытым морем соленость была повышена и могла доходить до 47–50‰ (Деньгина, 1959а; Хусаинова, 1958, 1960).

Уровень Аральского моря как бессточного терминального водоема непостоянен. Природа многолетних циклов изменения уровня Арала связана с многолетними циклами изменения речного стока. В период 1911–1960 гг., при примерном равенстве приходной и расходной составляющих водного баланса, уровень держался около отметки +53 м (Бортник, Чистяева, 1990). Условно стабильное состояние Арала сохранялось до 1961 г., когда испарение превысило сумму приходных составляющих водного баланса. С этого времени водный баланс стал отрицательным, и началось высыхание моря. Быстрее всего береговая линия отступала в восточных, юго-восточных и южных мелководных районах (Бортник, Чистяева, 1990). Соленость воды (Рис. 3.2) начала расти: сначала медленно, но с увеличением скорости падения уровня моря, осолонение ускорилось. В 1980-х гг., с дальнейшим сокращением и затем почти полным прекращением притока речных вод, исчезли опресненные зоны перед устьями Амударьи и Сырдарьи (Бортник, Чистяева, 1990).

Во второй половине 1980-х годов сток Амударьи в Арал оставался незначительным. Были ликвидированы плотины в низовье Сырдарьи, и ее воды снова потекли в Малое море. Поступление речной воды и атмосферных осадков в Малый Арал превышало испарение, и избыток воды беспрепятственно перетекал в Большой Арал. К 1988–1989 гг. уровень Аральского моря снизился настолько, что пересох связывавший Малый и Большой Арал пролив Берга (пролив Аузы-Кокарал пересох еще до 1970 г.), и оно разделилось на два терминальных водоема. Началось его постепенное превращение в систему остаточных водоемов с разным гидрологическим режимом. Средняя соленость моря к этому времени достигла 30‰ (Рис. 3.2.) (Аладин, Плотников, 2008).

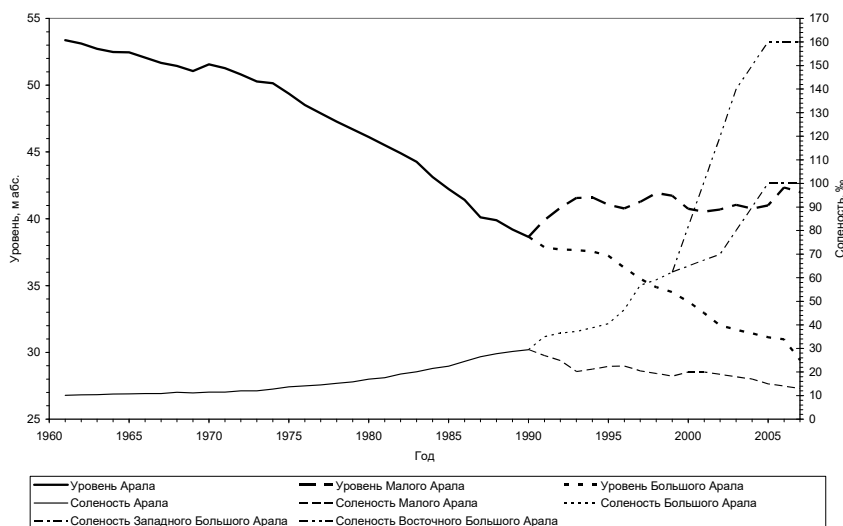


Рис. 3.2. Изменение уровня и солености Аральского моря (из: Аладин, Плотников, 2008).

С разделением Арала падение уровня Малого моря благодаря его положительному водному балансу остановилось. Его соленость начала постепенно снижаться. Высыхание Большого Арала продолжалось, и его уровень упал ниже уровня Малого Арала. Весной 1990 г., при сезонном увеличении стока Сырдарьи, уровень отделившегося Малого моря повысился, и избыток воды стал переливаться в Большое море. В результате вымывания отложений, заполнявших бывший искусственный судоходный фарватер в проливе Берга, на этом месте возник канал, по которому в Большой Арал беспрепятственно уходила масса воды. Возникла вероятность дальнейшего углубления канала и размыва естественной преграды, что создало опасность возобновления падения уровня Малого моря. В 1992 г. по предложению сотрудников Лаборатории солоноватоводной гидробиологии Зоологического института РАН пролив Берга перегородили невысокой дамбой, остановившей сток воды. Уровень Малого Арала поднялся более чем на 1 м. Но при этом несколько ускорились падение уровня Большого Арала и рост его солености (Аладин, Плотников, 1995). Из-за отсутствия водопропускного устройства дамба была ненадежной, ее ежегодно прорывало

при весеннем подъеме уровня Малого моря, и до 1999 г. ее восстанавливали. В 2004–2005 гг. на ее месте построили капитальную Кокаральскую плотину, имеющую водопропускное устройство и поддерживающую безопасный уровень Малого моря +42–43 м (Аладин, Плотников, 2008).

К осени 2011 г. снижение солености Малого Арала достигло 8‰, в обособленном заливе Бутакова она была немного выше – 11‰, а около расположенной вблизи от устья Сырдарьи Кокаральской плотины соленость была снижена до 6.3‰. Малое море вновь стало солоноватоводным водоемом.

Существует возможность дальнейшего увеличения объема воды и площади Малого Аральского моря за счет воды, сейчас сбрасываемой через плотину в направлении Большого Арала, и которая частично теряется в солончаках на месте его обсохшего дна. Есть два варианта решения этой задачи.

Основной вариант предполагает постройку в горле залива Большой Сарычеганак плотины с водосбросом и прокладку водоподводящего канала от гидроузла Аклак на Сырдарье. Если реализовать этот проект, то Малое море станет каскадом из двух, отличающихся своими соленостными условиями, водоемов с различным гидрологическим режимом. Залив превратится в слабо солоноватый проточный водоем, уровень которого будет выше уровня основной части Малого моря. Общая площадь Малого Арала увеличится, больше воды будет расходоваться на испарение, сократится сброс воды через Кокаральскую плотину, и остановится дальнейшее снижение его солености.

Другой вариант предполагает реконструкцию Кокаральской плотины с увеличением ее высоты и, по возможности, создание дополнительного регулирующего гидроузла в давно пересохшем проливе Аузы-Кокарал. В результате повысится уровень и увеличится площадь всего Малого Арала. Это также позволит уменьшить сток из Малого Арала и стабилизировать соленость.

Из-за остающегося отрицательным водного баланса уровень Большого моря продолжает снижаться и растет соленость. К концу 1990-х гг. оно превратилось в гипергалинный водоем. В 2000 г. соленость превысила 60‰, а к 2004 г. достигла ~100‰. К концу 1990-х гг. оно распалось на Западный и Восточный Большой Арал, теперь соединенные только узкой протокой (Завьялов и др., 2006). С 2000 г. рост солености в мелководном восточном бассейне стал опережать ее увеличение в глубоководном западном бассейне. К 2006 г. отделился залив Тщebas. При весеннем сбросе воды из Малого Арала пересохшая северная оконечность восточного бассейна на время затопляется, и связь с этим заливом на время восстанавливается (Аладин, Плотников, 2008). К концу 2009 г. Восточный Большой Арал, соленость которого уже превышала 200‰, почти полностью высох из-за отсутствия попусков воды из зарегулированной Амударьи. Но в неожиданно многоводном 2010 г. в него поступил большой объем воды из Амударьи, а также и из Малого Арала, и он на время частично восстановился. В дальнейшем, попуски из Амударьи повторились в 2015 и 2017 гг. Того количества воды, которое достигает остаточных водоемов Большого Арала, недостаточно для их стабилизации. Уровень Западного Большого Арала продолжает снижаться, и в 2015 г. от него начала отчленяться его северная оконечность – залив Чернышева.

Глава 4. Свободноживущие беспозвоночные Аральского моря и теория осморегуляции водных животных

Один из ведущих абиотических факторов водной среды, воздействующих на гидробионтов, это соленость.

В гидросфере Земли прослеживаются 4 основные области: пресноводная, солоноватоводная, морская и гипергалинная. Между этими основными областями существуют 3 переходные зоны. Согласно основным принципам концепции относительности и множественности зон барьерных соленостей (Аладин, 1988) были предложены следующие приблизительные границы основных и промежуточных

соленостных зон (Рис. 4.1) как для океанических вод, так и для континентальных на примере каспийских и аральских вод (Aladin, Plotnikov, 2009).

Среди морских и континентальных водных масс существуют обширные акватории с меняющимся соленостным режимом, при этом соленость очень часто выступает в качестве лимитирующего фактора, ограничивающего распространение гидробионтов.

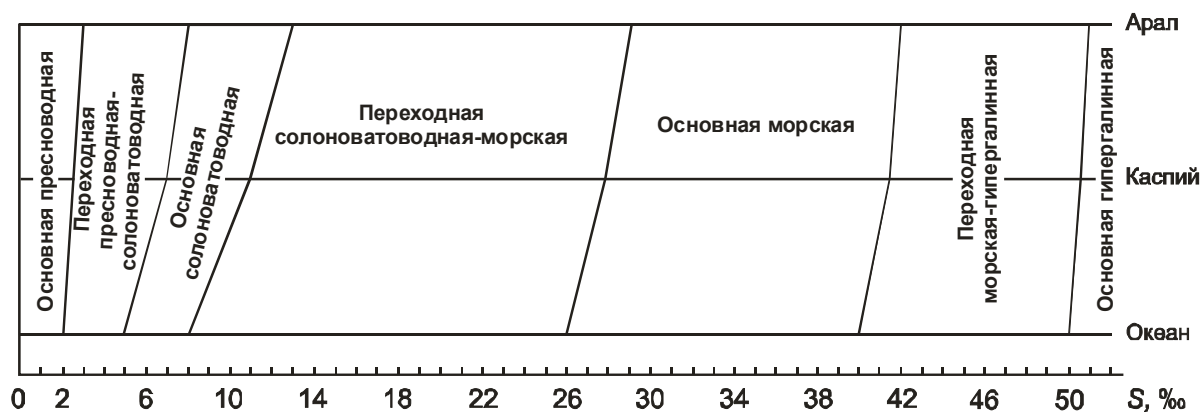


Рис. 4.1. Соленостные зоны и их границы.

По: Plotnikov, Aladin, 2011

Изучение осморегуляторных способностей гидробионтов позволило установить типы осмотических отношений внутренней среды водных организмов с окружающей средой и экспериментально определить размах соленостных толерантных диапазонов (Аладин, 1996).

Оценка роли соленостного фактора базируется на основных положениях концепции относительности и множественности зон барьерных соленостей, которая была сформулирована Н.В. Аладиным более 20 лет тому назад в рамках школы В.В. Хлебовича (Аладин, 1986а, 1986б; 1988). Эта концепция основывается на двух основных положениях:

1. Зоны барьерных соленостей, с одной стороны, относительно степени совершенства осморегуляторных способностей гидробионтов, а с другой – химическому составу вод.
2. Зон барьерных соленостей несколько, и по своей значимости они неравноценны.

Положение и размах интервалов барьерных соленостей не могут зависеть только от физико-химических свойств водной среды. Значения барьерных соленостей могут изменяться, следуя эволюции соленостных адаптаций и осморегуляторных способностей гидробионтов.

Многочисленными исследованиями был установлен критический характер биологического действия солености 5-8‰ для океанических вод. Соленость порядка 5–8‰ представляет собой универсальный барьер, при переходе через который меняется ряд существенных биологических свойств на разных уровнях биологической интеграции. Данный интервал соленостей получил название «критическая соленость», и он также известен как «хорогалиникум» (Хлебович, 1974).

Проведившиеся в прошлом полевые исследования показали, что в Каспии и Арале, континентальных (аталассных) соленых водоемах, граница распространения пресноводной и морской фаун приходится на солености более высокие, чем 5–8‰ в океанических (талассных) водах (Беклемишев, 1922; Карпевич, 1953а, 1958; Мордухай-Болтовской, 1960). Экспериментальное изучение толерантных диапазонов ракушковых и жаброногих ракообразных показало, что в Каспийском и Аральском морях барьер критической солености смещен с 5–8‰ в сторону высоких соленостей и расширен. В Арале эта зона приходится на диапазон 8–13‰. В этих континентальных водоемах воды сильно метаморфизированы, в особенности в Арале. Но если сопоставить верхние границы хорогалиникума по содержанию одновалентных ионов, то они оказываются

эквивалентными (Аладин, 1983, 1996). Можно видеть (рис. 4.2), что основная солоноватоводная зона приходится на диапазон соленостей, соответствующий критической солености.

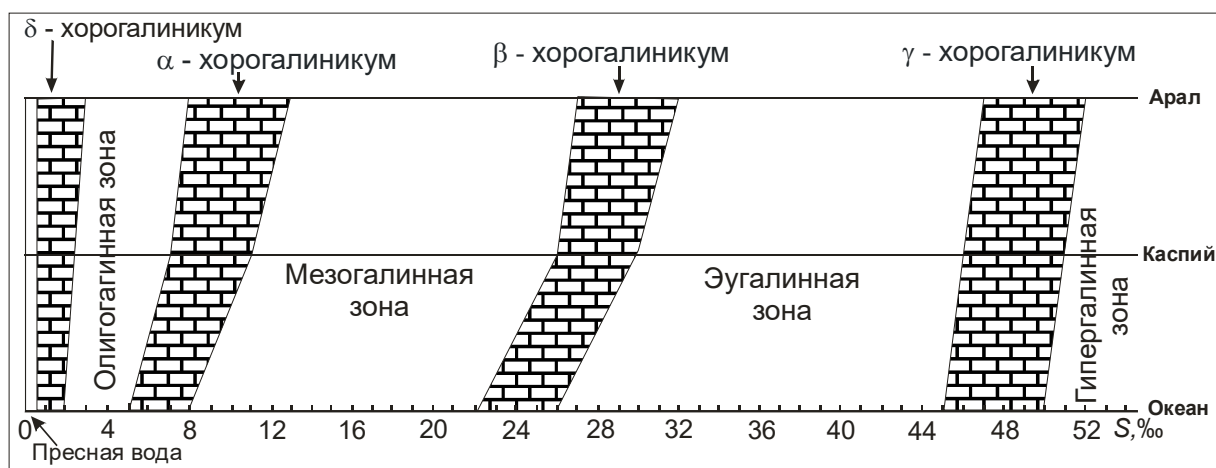


Рис. 4.2. Положение барьерных соленостей или хорогалиникумов.
По: Plotnikov, Aladin, 2011

Первая барьерная соленость или α -хорогалиникум считается зоной стыка двух основных типов водной фауны – морской и пресноводной, она также является ядром солоноватых вод (Хлебович, 1974). Первая барьерная соленость морских вод отражает максимальный уровень совершенствования осмоконформности и становление способности к гиперосмотической регуляции, а первая барьерная соленость континентальных вод – становление способности к гипоосмотической регуляции и попытку возврата к вторичной осмоконформности. В континентальных водах первая барьерная соленость является непреодолимым препятствием для гиперосмотиков I порядка, и ее преодолевают только амфиосмотики II–IV порядка. Гиперосмотики II порядка и амфиосмотики I порядка выдерживают осолонение, но лишь в пределах этой барьерной солености.

Кроме первой барьерной солености или α -хорогалиникума существует еще несколько неравнозначных (рис. 4.2). Вторая барьерная соленость или β -хорогалиникум является нижним пределом распространения осмоконформеров I порядка и верхней границей распространения конфогиперосмотиков II порядка. Третья барьерная соленость или γ -хорогалиникум отражает максимальный уровень совершенствования осмоконформности у конфогиперосмотиков I порядка и предел способности к гипоосмотической регуляции гемолимфы у гипоосмотиков.

Из-за отличия химического состава воды Аральского моря от океанического, положение β -хорогалиникума и γ -хорогалиникума тоже смещено в сторону высоких соленостей но меньше чем в случае первой барьерной солености. Интервал солености 27–32‰ соответствует β -хорогалиникуму, а 47–52‰ – γ -хорогалиникуму.

В Аральском море были выражены все эти 3 барьерные солености, и исходно были представлены соленостные зоны от пресноводной до переходной солоноватоводной-морской (рис. 4.3).

В Арале до начала его современной регрессии зона с соленостью, соответствующей α -хорогалиникуму занимала примерно 90% от всей площади. Зоны с соленостями соответствующими β -хорогалиникуму и γ -хорогалиникуму присутствовали в осолоненных районах и в сумме занимали менее 0.01% общей площади водоема.

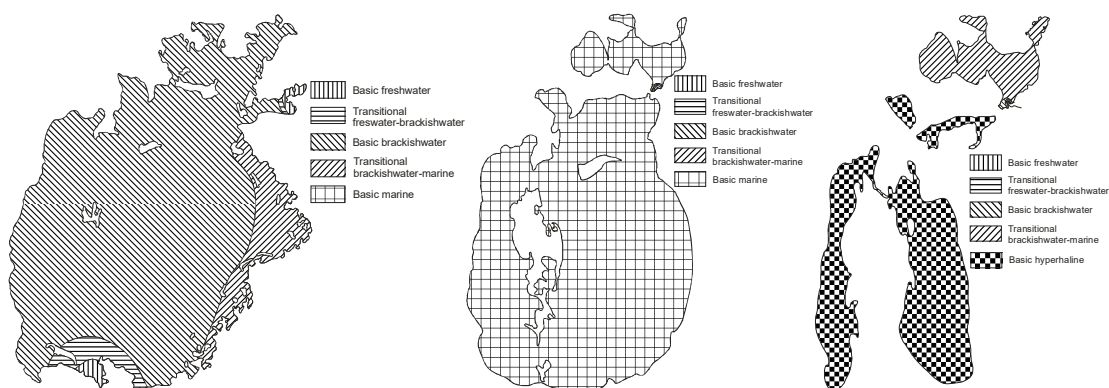


Рис 4.3. Соленостные зоны в Аральском море в 1960, 1989 и в 2006 гг.
Из:Plotnikov, Aladin, 2011.

В Аральском море были представлены гидробионты с различными типами осморегуляции. В его фауне преобладали и преобладают имеющих внутреннюю среду гидробионты, способные к активной осморегуляции или широкой изоосмии. До начала современной регрессии и осолонения Арал был солоноватоводным континентальным водоемом, и в нем были широко распространены следующие группы гидробионтов:

- эвригалинные морские организмы (осмоконформеры III порядка);
- широко эвригалинные морские организмы (конфогиперосмотики I порядка);
- солоноватоводные гидробионты морского происхождения (конфогиперосмотики II порядка);
- пресноводные организмы, обитающие в эстуариях рек (гиперосмотики I порядка);
- солоноватоводные гидробионты пресноводного происхождения (гиперосмотики II порядка или вторичные конфогиперосмотики);
- некоторые каспийские солоноватоводные организмы (амфиосмотики I порядка);
- эвригалинные гидробионты пресноводного происхождения (амфиосмотики III порядка);
- широко эвригалинные гидробионты пресноводного происхождения (амфиосмотики IV порядка).
- эвригалинные морские организмы пресноводного происхождения (гипоосмотики).

В Аральском море фактически отсутствовали только стеногалинные морские организмы (осмоконформеры I–II порядков) а также эвригалинные австралийские гидробионты пресноводного происхождения (амфиосмотики II порядка).

В результате осолонения и разделения из-за падения уровня на месте Аральского моря к настоящему времени образовались остаточные водоемы с разными соленостными условиями. В настоящее время в Арале из трех барьерных соленостей представлен только альфа-хорогалиникум и только в Малом (северном) море.

Из-за искусственного или естественного вселения новых видов и выпадения аборигенных видов вследствие осолонения, изменился состав населяющих Арал гидробионтов.

В настоящее время в Малом (северном) Арале распространены следующие группы гидробионтов:

- эвригалинные морские организмы (осмоконформеры III порядка);
- широко эвригалинные морские организмы (конфогиперосмотики I порядка);
- солоноватоводные гидробионты морского происхождения (конфогиперосмотики II порядка);
- солоноватоводные гидробионты пресноводного происхождения (гиперосмотики II порядка или вторичные конфогиперосмотики);

- некоторые каспийские солоноватоводные организмы (амфиосмотики I порядка), в Балтийском море они являются вселенцами;
- эвригалинные гидробионты пресноводного происхождения (амфиосмотики III порядка);
- широко эвригалинные гидробионты пресноводного происхождения (амфиосмотики IV порядка);
- эвригалинные морские организмы пресноводного происхождения (гипоосмотики).

Из Малого Арала исчезли пресноводные организмы (гиперосмотики I порядка). В результате снижения солености Малого Арала, начавшейся после разделения единого водоема и постройки плотины в проливе Берга, сперва преобладающей стала не морская, а переходная солоноватоводная-морская соленостная зона. К настоящему времени здесь преобладает уже основная солоноватоводная соленостная зона

Глава 5. Аборигенная фауна Аральского моря

Аборигенная (т.е. без учета недавних вселенцев) фауна свободноживущих беспозвоночных Аральского моря, в сравнении с таковой крупнейшего континентального соленого водоема – Каспийского моря, крайне бедная, и не только по общему числу видов с подвидами. В Арале совершенно не был представлен целый ряд присутствующих в аборигенной фауне Каспия высших таксонов беспозвоночных: отсутствовали губки (Porifera), внутрипорошицевые (Carnptozoa), многощетинковые черви (Polychaeta) (Атлас

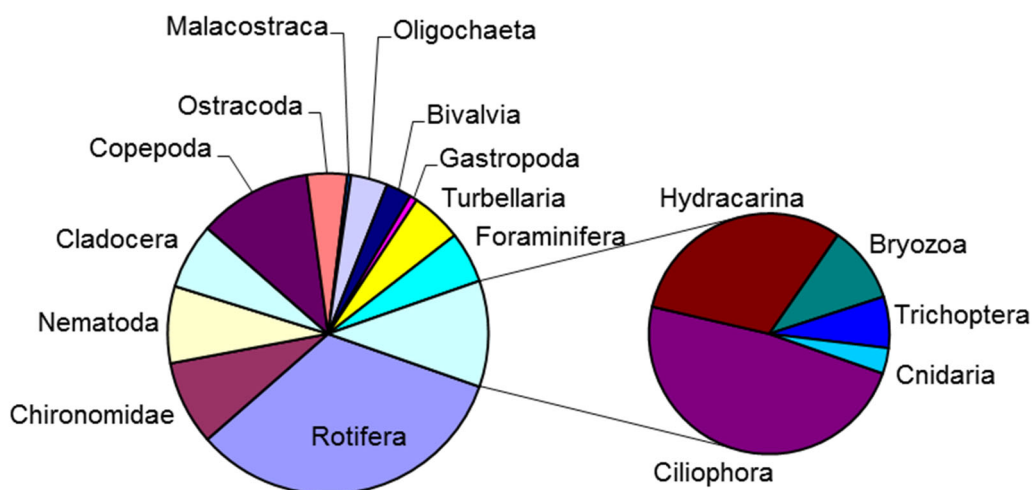


Рисунок 5.1. Состав аборигенной фауны Аральского моря по систематическим группам.

..., 1968; Атлас ..., 1974).

Из ветвистоусых ракообразных (Cladocera) отряда Onychopoda в Арале, в отличие от Каспия, отсутствовали представители родов *Cornigerius* и *Caspievadne*, а род *Cercopagis* был представлен только одним видом. Среди веслоногих ракообразных (Copepoda) отряда Calanoida не было представителей семейств Centropagidae и Temoridae. Из высших ракообразных (Crustacea, Malacostraca) в аборигенной фауне Арала отсутствовали мизиды (Mysida), кумовые (Cumacea), равноногие (Isopoda) и десятиногие (Decapoda). Если в Каспийском море найдено около 100 видов бокоплавов (Amphipoda), то здесь только один (Атлас ..., 1968; Атлас ..., 1974).

Аборигенная малакофауна Аральского моря тоже очень бедная. В Арале полностью отсутствуют такие, характерные для фауны Каспийского моря, где они представлены большим числом эндемичных понто-каспийских видов, рода брюхоногих моллюсков (Gastropoda), как *Andrusovia*, *Caspia*, *Pseudoamnicola*, *Pyrgula*, *Tenellia* и *Turricaspia*. Если в

Каспии обитает 2 вида *Theodoxus*, то здесь только один. Если в Каспии насчитывается 24 вида двустворчатых моллюсков (*Bivalvia*) семейства *Cardiidae* (рода *Adacna*, *Cerastoderma*, *Didacna* и *Hypanis*), то в фауне Арала из них насчитывается (без учета подвидов) всего лишь 4 вида (и только из родов *Adacna* и *Cerastoderma*). Семейство *Dreissenidae* в Каспии представлено 9-ю видами рода *Dreissena*, тогда как в Аральском море этих двустворок только 3 вида и подвида (Атлас ..., 1968; Атлас ..., 1974; Определитель ..., 2013).

В аборигенной фауне беспозвоночных Аральского моря (Рис. 5.1) наибольшим числом видов и подвидов были представлены *Rotifera* – 55 видов и *Crustacea* – 56 видов: *Cladocera* – 14, *Copepoda* – 30, *Ostracoda* – 11, *Malacostraca* – 1. За ними следуют *Nematoda* – не менее 20 видов, личинки *Insecta*: *Chironomidae* – 18 таксонов и *Trichoptera* – 2 вида; ресничные черви (*Acoela*, *Rhabditophora* и *Turbellaria*) – 12 видов, *Foraminifera* – 11 видов и подвидов, *Ciliophora* – более 10 видов, *Mollusca* – 10 видов и подвидов, *Oligochaeta* – 10 видов, водяные клещи – 6 видов, *Bryozoa* – 3 вида, *Cnidaria* – 1 вид (Плотников, 2016). В.Н. Беклемишев (1922) нашел в 1920 г. в заливе Большой Сарычеганак немуртин (Nemertea) *Prostoma* sp. и гастротриху (*Gastrotricha*) – *Chaetonotus maximus* Ehrenberg, однако в дальнейшем их никто в Арале не встречал.

Аральское море – сравнительно молодое, оно образовалось как терминальный водоем рек Амударьи и Сырдарьи, его возраст не превышает 20 тысяч лет (Boomer et al., 2000; Burr et al., 2019), и с самого начала оно изолировано от других водных бассейнов. В отличие от Каспия, фауна которого включает большое число эндемиков, в Арале из числа обитающих в нем свободноживущих беспозвоночных только несколько их видов (помимо эндемичных подвидов) не найдены за пределами его бассейна и считаются аральскими эндемиками. Это: 2 вида ресничных червей – *Kirgisella forcipata* Beklemischev, *Gieysztoria bergi* (Beklemischev); 3 вида гарпактицид – *Schizopera aralensis* Borutzky, *S. reducta* Borutzky и *Enhydrosoma birsteini* Borutzky; мшанка *Victorella bergi* Abrikosov (Мамкаев, 1974; Боруцкий, 1974; Зевина, 1974; <http://www.marinespecies.org>). Первоначально считавшаяся эндемиком Арала турбеллярия *Phonorhynchoides flagellatus* Beklemischev (Мамкаев, 1974) уже найдена в Черном море (<http://www.marinespecies.org>). Нельзя исключить, что статус и остальных, пока еще считающихся аральскими эндемиками, видов тоже может измениться.

На уровне подвидов эндемичны: циклоп *Halicyclops rotundipes aralensis* Borutzky и двустворчатые аралокаспийские моллюски – *Dreissena polymorpha aralensis* (Andrusov), *D. p. obtusecarinata* (Andrusov), *D. caspia pallasi* (Andrusov), *Adacna minima minima* (Ostroumoff), *A. m. sidorovi* Starobogatov.

По своему происхождению аборигенная фауна свободноживущих беспозвоночных Аральского моря гетерогенна (Яблонская, 1974) и в ней представлены три фаунистических комплекса.

1. Комплекс широко распространенных в Палеарктике, Голарктике, а также всесветно, видов имеющих пресноводное происхождение и населяющих разнообразные континентальные водоемы, не только пресные, но и соленые, а в ряде случаев и гипергалинные. В Арале он наиболее богат видами и преобладал до современной регрессии. По подсчетам Е.А. Яблонской (1974) на него приходилось ~3/4 видовой разнообразия свободноживущих беспозвоночных. К нему относятся, в первую очередь, все *Oligochaeta*, большинство *Rotifera*, все *Cladocera*, за исключением *Podonidae* и *Cercopagididae*, почти все *Cyclopoida*, личинки насекомых, водяные клещи и часть видов из других групп беспозвоночных. Из брюхоногих моллюсков (*Gastropoda*), по-видимому, сюда же можно отнести *Ecrobia grimmii* (Clessin in W. Dybowski). В своем большинстве представители этого комплекса принадлежат к пресноводной фауне.
2. Следующей по богатству видами составляющей фауны Аральского моря является эндемичный солоноватоводный понто-каспийский фаунистический комплекс. К нему принадлежит большинство *Foraminifera*, коловратка *Trichocerca caspica* (Tschugunoff), все ветвистоусые ракообразные из *Podonidae* и *Cercopagididae*,

бокоплав *Dikerogammarus aralensis*, брюхоногий моллюск *Theodoxus pallasi* Lindholm, двустворчатые моллюски *Adacna* spp. и *Dreissena* spp., мшанка *Victorella bergi*. На долю этого комплекса приходилось >15% (Яблонская, 1974) видов свободноживущих беспозвоночных.

3. Морской средиземноморско-атлантический фаунистический комплекс представлен в Арале небольшим числом видов и подвидов. К нему относятся остальные Foraminifera и плоские черви, частично коловратки, среди Copepoda один вид циклопов (Cyclopoida) – *Halicyclops rotundipes aralensis* Borutzky и многие гарпактициды (Haracticoida), 2 вида *Cerastoderma* из Bivalvia, мшанка *Amathia imbricata* (Adams). Этот комплекс составлял только несколько процентов (Яблонская, 1974) всего видового разнообразия свободноживущих беспозвоночных Арала.

Так как в Аральском море наибольшим числом видов была представлена пресноводная фауна, то и самое высокое видовое разнообразие планктонных беспозвоночных было приурочено к районам, опресняемым стоком рек. По мере продвижения к открытой части моря с ее «нормальной» (10.3‰) соленостью оно снижалось из-за выпадения наименее эвригалинных форм. Среди планктонных беспозвоночных Аральского моря можно выделить по их отношению к солености три группы видов (Андреев, 1989).

1. Обитатели открытой части моря при его «нормальной» солености, составлявшие основу зоопланктона Аральского моря. Среди коловраток массового развития достигали только (Кутикова, 1974) *Synchaeta vorax* Rousselet, *S. tremula* (Müller), *Brachionus plicatilis* Müller, и *Keratella tropica* (Apstein). Из ветвистоусых ракообразных массовыми были 3 представителя понто-каспийской фауны: *Cercopagis pengoi aralensis* M.-Boltovskoi, *Evadne anonyx* G. Sars и *Podonevadne camptonux* (G. Sars), встречавшиеся по всему Аралу кроме его опресненных и сильно осолоненных районов. Относящиеся к пресноводному комплексу *Ceriodaphnia reticulata* (Jurine), *Coronatella rectangula* (G. Sars) и *Moina mongolica* Daday встречались повсеместно, но нигде не были многочисленными, хотя могли происходить вспышки их численности (Мордухай-Болтовской, 1974; Андреев, 1989). Населяющий соленые континентальные водоемы представитель отряда Calanoida веслоногий рачок *Arctodiaptomus salinus* (Daday) был до вселения в Арал планктоноядных рыб самым массовым видом среди всех планктонных ракообразных (Луконина, 1960а). Из числа циклопов массовым видом был только пресноводный *Mesocyclops leuckarti* (Claus) (Боруцкий, 1974).
2. Выдерживающие небольшое осолонение обитатели преимущественно пресных вод. Они – постоянные обитатели Арала и встречаются в основном в его опресненных районах. К ним относятся большая часть видов коловраток. Из Cladocera к этой группе принадлежали такие пресноводные виды, как (Андреев, 1989): *Diaphanosoma brachiurum* Lievin, *Ceriodaphnia cornuta* G. Sars, *C. pulchella* G. Sars, *Daphnia longispina* (O.F. Müller), *Moina micrura* Kurz, *Chidorus sphaericus* (O.F. Müller), *Bosmina longirostris* (O.F. Müller), *Polyphemus pediculus* (Linné), а из Copepoda представитель пресноводных Calanoida *Phyllodiaptomus blanci* (Guerne et Richard) встречавшийся в Арале только в опресненных придельтовых районах (Боруцкий, 1974; Андреев, 1989).
3. Разнообразные пресноводные виды, которые выносятся в Аральское море со стоком Амударьи и Сырдарьи, и их распространение ограничено только сильно опресненными придельтовыми районами. К ним принадлежат такие виды коловраток, как *Brachionus rubens* Ehrenberg, *Colurella obtusa* (Gosse) и некоторые другие (Кутикова 1974). Из веслоногих ракообразных сюда можно отнести остальных пресноводных Cyclopoida (Боруцкий, 1974).

В донной фауне Аральского моря были представлены все 3 фаунистических комплекса – и пресноводные, и каспийские солоноватоводные, и морские виды беспозвоночных. Из 12 известных для Арала видов ресничных червей чаще всего встречались только 2: широко распространенный морской вид *Macrostomum hystricinum* Beklemishev и обычный в пресных, солоноватых и морских водах *Gyatrix hermaphroditus* Ehrenberg (Мамкаев, 1974). Из 10 видов *Oligochaeta* были многочисленными и встречались по всему морю только широко распространенные в пресных и солоноватых водах *Psammoryctides albicola* (Michaelson) и *Paranais simplex* Hrabe (Гаврилов, Семерной, 1974). Основу аборигенной малакофауны Арала составляли солоноватоводные понто-каспийские двустворки *Dreissena polymorpha aralensis* (Andrusov), *D. p. obtusicarinata* (Andrusov), *D. caspia pallasii* (Andrusov), *Adacna minima* Ostroumov, *A. vitrea* (Eichwald). Морские двустворчатые моллюски рода *Cerastoderma* были представлены двумя видами, обитавшими в Аральском море отдельно друг от друга (Старобогатов, 1974). Если *Cerastoderma* sp. А населяла открытую часть моря, то распространение *C. glaucum*, было локальным, ограниченным култуками на востоке моря (Хусаинова, 1958; Деньгина, 1959а; Яблонская, 1960а, 1960; Яблонская и др., 1973; Андреева, 1989). Брюхоногий моллюск *Theodoxus pallasii*, хотя и был широко распространен в Арале, нигде массовым видом не был (Яблонская 1960а; Яблонская и др., 1973). Второй вид брюхоногих моллюсков, *Ecrobia grimmi*, встречался по всему морю, но исходно был многочисленным только в осолоненных районах (Хусаинова, 1958; Деньгина, 1959а; Яблонская, 1960а, 1960б). Личинки Chironomidae были в Арале одной из основных составляющих его донной фауны и встречались почти по всей акватории. Из них (Белянина, Константинов, 1974) самым широко распространенным и массовым был *Chironomus behningi* Goetghebuer (Яблонская, 1960а, 1960б). Ракообразные были представлены в донной фауне понто-каспийским бокоплавом *Dikerogammarus aralensis* (Uljanin), 11 видами остракод, из которых самым распространенным и единственным массовым был *Cyprideis torosa* (Jones) (Шорников, 1973, 1974), и 15 видами солоноватоводных и морских гарпактицид (Борущкий, 1974).

Глава 6. Вселение человеком чужеродных видов в Аральское море

Причиной первых изменений в фауне Аральского моря было пока еще не изменение его гидрологического режима, а намеренное или случайное попутное вселение человеком новых видов беспозвоночных и рыб.

Впервые вопрос о целесообразности и необходимости реконструкции фауны Аральского моря путем вселения кормовых видов беспозвоночных поставили Зенкевич и Бирштейн (1934, 1937), не допуская вселения нежелательных видов. В результате был предложен целый ряд потенциальных акклиматизантов из Азово-Черноморского бассейна, Балтики и дальневосточных морей (Бенинг, 1936; Аверинцев, 1936; Зенкевич и Бирштейн, 1937; Зенкевич, 1938а,б; Зенкевич, 1947; Ильин, 1954). Наиболее значительный вклад в теоретические основы акклиматизации водных организмов и обоснование ее необходимости для Аральского моря принадлежит Карпевич (1947, 1948, 1953а,б, 1960а,б,в, 1975, 1986).

Необходимость вселения новых видов обосновывалась тем, что в Аральском море отсутствовали многие высокопродуктивные формы кормовых беспозвоночных, а также и тем, что запланированное гидростроительство и экстенсивное развитие ирригации неизбежно приведут к сокращению речного стока, и, как следствие, к солёности вод Арала. Уже небольшое ее повышение должно было повлечь за собой существенные изменения в его фауне. Составлявшие ее основу солоноватоводные и пресноводные виды по мере повышения солёности должны были постепенно исчезнуть, неизбежно приведя к утрате Аральским морем его значения для рыбного хозяйства. Потому было необходимо заранее

начать формирование солеустойчивой биоты путем акклиматизации подходящих эвригалинных видов (Карпевич, 1953а,б, 1960а,в, 1975).

План реконструкции фауны Аральского моря предполагал сначала укрепить фитопланктон, затем зоопланктон и зообентос. И только после этого можно было пополнять ихтиофауну. Из рыб следовало вселять бентофагов и хищников, тогда как вселение планктофагов было возможным только после вселения высокопродуктивных видов планктонных беспозвоночных. При этом следовало не допускать попутного заноса нежелательных видов. Основываясь на анализе экосистемы Арала, Карпевич предложила для вселения ряд видов планктонных водорослей, планктонных и донных беспозвоночных и рыб. Из планктонных беспозвоночных были рекомендованы высокопродуктивные солоноватоводные и морские виды, которые должны были заменить или дополнить представленные в Арале виды пресноводного происхождения (Карпевич, 1960а, 1975). Однако в ходе начавшегося в середине 1950-х годов вселения гидробионтов в Аральское море этим рекомендациям не следовали. Возможность негативных последствий не принималась во внимание. Рекомендованный порядок вселения не соблюдался. Попутно с плановыми акклиматизантами в Арал были занесены и случайные вселенцы, в их числе и заведомо нежелательные.

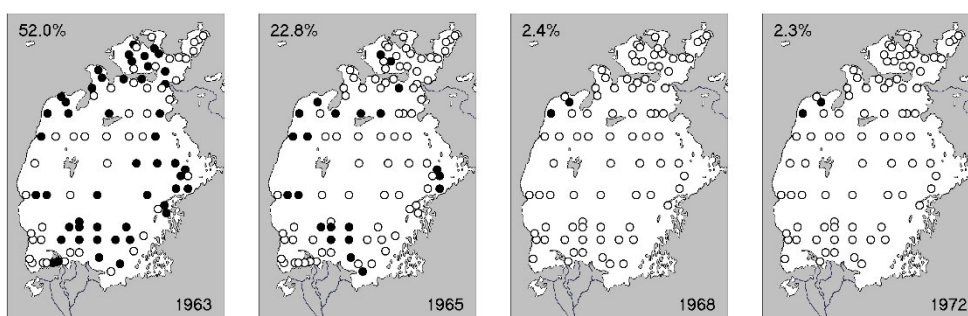


Рис. 6.1. Исчезновение бокоплава *Dikerogammarus aralensis*.

Первым вселенным в Аральском море свободноживущим беспозвоночным стала попутно занесенная при неудавшейся попытке акклиматизации каспийских кефалей креветка *Palaemon elegans* Rathke (Хусаинова, 1958; Малиновская, 1961; Картунова, 1970; Карпевич 1975). Считается, что именно креветка, в рацион которой входил и бокоплав *Dikerogammarus aralensis*, стала причиной исчезновения последнего (Малиновская, 1961; Мордухай-Болтовской, 1972; Андреева, 1989; Aladin, Potts, 1992). В 1964 г. началось снижение численности бокоплава, и с 1973 г. он в самом Арале не встречается (Рис. 6.1) (Андреева, 1989). Его исчезновение не могло быть вызвано осолонением, так как в сильно осолоненных районах моря он жил при солености до 50‰ (Хусаинова, 1960; Деньгина, 1959а).

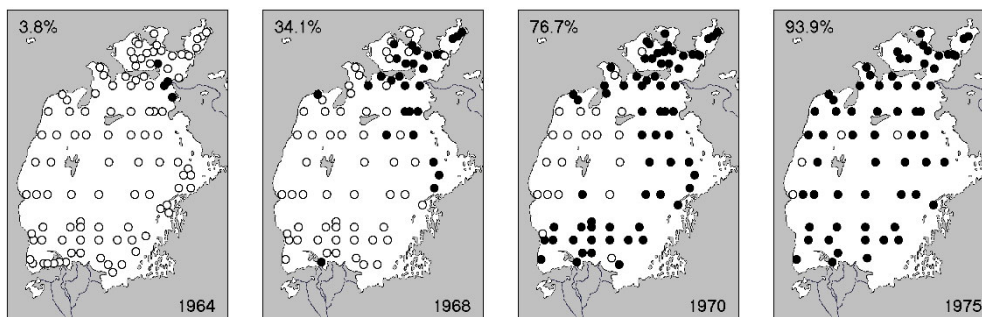


Рис. 6.2. Расселение многощетинкового червя *Hediste diversicolor*.

Плановое вселение беспозвоночных в Арал началось в 1958 г. после предварительной разработки биологического обоснования и биотехники. Были выбраны

преимущественно солоноватоводные и морские виды, более стойкие к ожидавшемуся повышению солености, чем аборигенные виды (Карпевич, 1958а,б; 1960а,б; Бокова, 1958, 1960; Киселева, 1960; Чекунова, 1960).

Первыми плановыми вселенцами стали реликтовые солоноватоводные понто-каспийские мизиды, вселение которых Арал проходило в 1958–1960 гг. Отловленные в дельте Дона три вида мизид: *Paramysis (Serrapalpis) lacustris* (Czerniavsky), *P. (Mesomysis) intermedia* (Czerniavsky) и *P. (P.) baeri* Czerniavsky, сперва были выпущены в заливе Большой Сарычеганак с соленостью около 10‰, но там они все погибли. И только высадка мизид в опресненном заливе у устья Сырдарьи стала успешной. Из трех видов натурализовались только *P. (M.) intermedia* и *P. (S.) lacustris*. Если в течение первых лет преобладал *P. (S.) lacustris*, то во второй половине 1960-х гг. его сменил *P. (M.) intermedia*. В дальнейшем в Арал самостоятельно проник из водохранилищ в верховьях Сырдарьи *P. (Metamysis) ullskyi* (Czerniavsky) (Бекмурзаев, 1970; Карпевич, Бокова, 1970; Кортунуова, 1970).

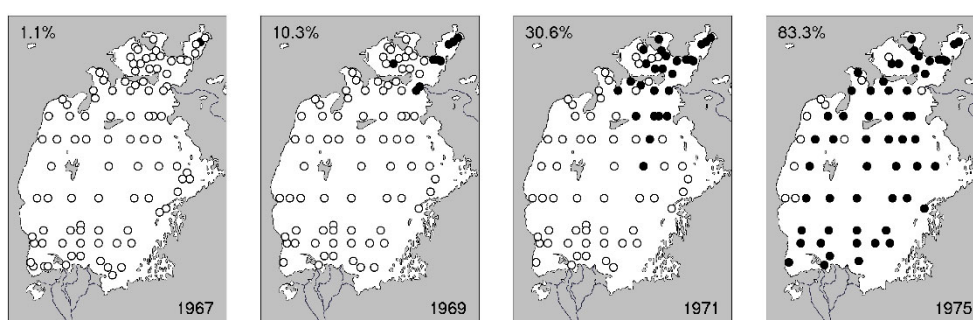


Рис. 6.3. Расселение двустворчатого моллюска *Abra segmentum*.

Вторым плановым вселенцем стала средиземноморско-атлантическая эвригалинная полихета *Hediste diversicolor* (O.F. Müller), завезенная в 1960–1961 гг. из Бердянских лиманов Азовского моря. Быстро заселив Малый Арал, этот многощетинковый червь проник в 1965 г. в Большой Арал, и к середине 1970-х годов расселился по всему морю (Рис. 6.2) (Карпевич, 1975; Андреева, 1989).

В 1960, 1961 и 1963 гг. в Аральское море вселяли из Таганрогского залива и Бердянских лиманов Азовского моря средиземноморско-атлантического двустворчатого моллюска *Abra segmentum* (Recluz). Первая попытка (1960 г.) вселения в опресненный залив Джиды Малого Арала была неудачной. В 1961 и 1963 гг. этих моллюсков успешно вселили в залив Большой Сарычеганак с соленостью 10.2‰, и к середине 1970-х гг. они расселился по всему морю, став основным компонентом донной фауны (Кортунуова 1970; Карпевич 1975; Андреева, 1978) (Рис. 6.3). В результате *A. segmentum* стала основным компонентом зообентоса.

При вселении в Аральское море промысловых рыб попутно вселили ряд нежелательных непромысловых видов. При вселении кефалей попутно занесли 6 видов бычков, из которых успешно натурализовались 3 вида, атерину *Atherina boyeri caspia* Eichwald и рыбу-иглу *Syngnatus abaster caspius* Eichwald (Карпевич 1975). В 1954–1956 гг. в Арал без достаточного обоснования вселили планктофага – балтийскую салаку *Clupea harengus membras* (Linnaeus). С их появлением в Арале резко возросла нагрузка на зоопланктон. Резерв корма был быстро исчерпан и была подорвана основа для его воспроизводства (Яблонская, Луконина, 1962а,б; Кортунуова, 1975; Карпевич, 1975). В результате выедания планктофагами сильнее всего сократилась численность крупных планктонных ракообразных, в первую очередь крупного рачка *Arctodiaptomus salinus* отличающегося низкой плодовитостью и растянутым жизненным циклом. Из Cladocera к середине 1960-х годов сравнительно многочисленным оставался только *Podonevadne camptonux*.

К 1961 г. биоразнообразие фауны Аральского моря несколько увеличилось за счет плановых и случайных вселенцев. Но при этом снизилась численность ряда аборигенных видов беспозвоночных. В итоге акклиматизационные мероприятия, проведенные к этому моменту, в целом не оправдали ожиданий, а в ряде случаев даже нанесли вред.

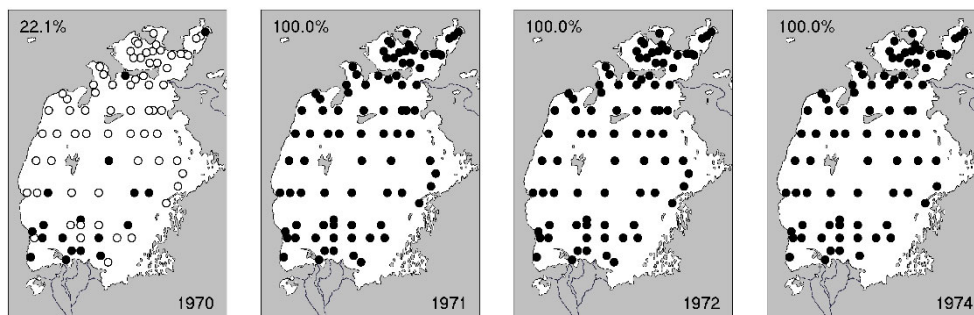


Рис. 6.4. Расселение *Calanipeda aquaedulcis*.

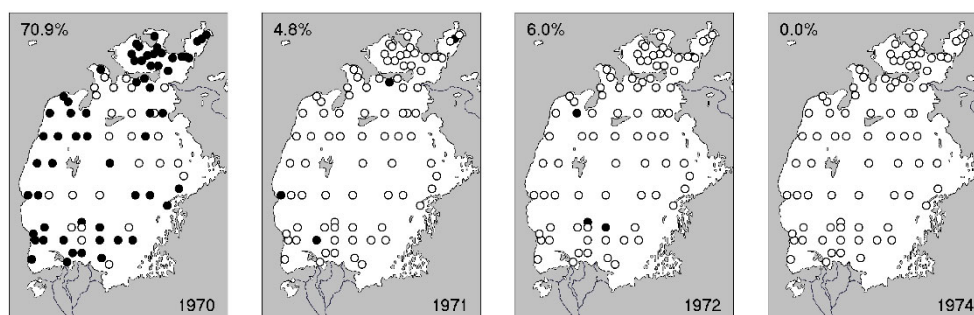


Рис. 6.5. Распространение *Arctodiaptomus salinus*.

Начавшиеся антропогенная регрессия и рост солености Арала сделали настоящим необходимым вселение эвригалинных видов для поддержания и сохранения его рыбохозяйственного значения. В середине и в конце 1960-х, а также в начале 1970-х годов, для восстановления нарушенного планктонного сообщества вселяли планктонных ракообразных. Средиземноморско-атлантического фито-детритофага *C. aquaedulcis* вселяли дважды. В 1965 и 1966 гг. *C. aquaedulcis* из кубанских лиманов, а в 1970 г. из Таганрогского залива, перевозили на юг Большого Арала. За 1971–1972 гг., благодаря своей высокой плодовитости, *C. aquaedulcis* быстро расселилась по всему морю и вошла в число доминирующих в зоопланктоне видов (Казахбаев, 1972, 1974; Карпевич, 1975; Андреев, 1989) быстро и окончательно вытеснив к 1974 г. прежнего доминанта *Arctodiaptomus salinus* (Рис. 6.4, 6.5, 6.6).

Случайно занесенный на стадии планктонной личинки при вселении *C. aquaedulcis* в Аральское море в 1970 г. эвригалинный краб *Rhithropanopeus harrisi tridentata* (Карпевич, 1975; Мордухай-Болтовской 1972) к 1976 г. широко расселился по Большому, но так и не проник в Малый Арал Аралу (Андреев, Андреева, 1988). Что не позволило крабу, в отличие от калянипеды, попасть из Большого моря в Малое море, неясно. Можно предложить следующее объяснение. Так как личинки краба разносятся течениями, то его дальнейшее расселение должно было следовать в первую очередь их направлению. Вероятно, краб распространялся в направлении пролива Берга существенно медленнее, чем *C. aquaedulcis*. К тому времени, когда он достиг этого района, собственный водный баланс Малого Арала уже стал слегка положительным, и течение в проливе было направлено в Большой Арал, препятствовать проникновению личинок краба в Малый Арал, и он так и не смог заселить всё Аральское море.

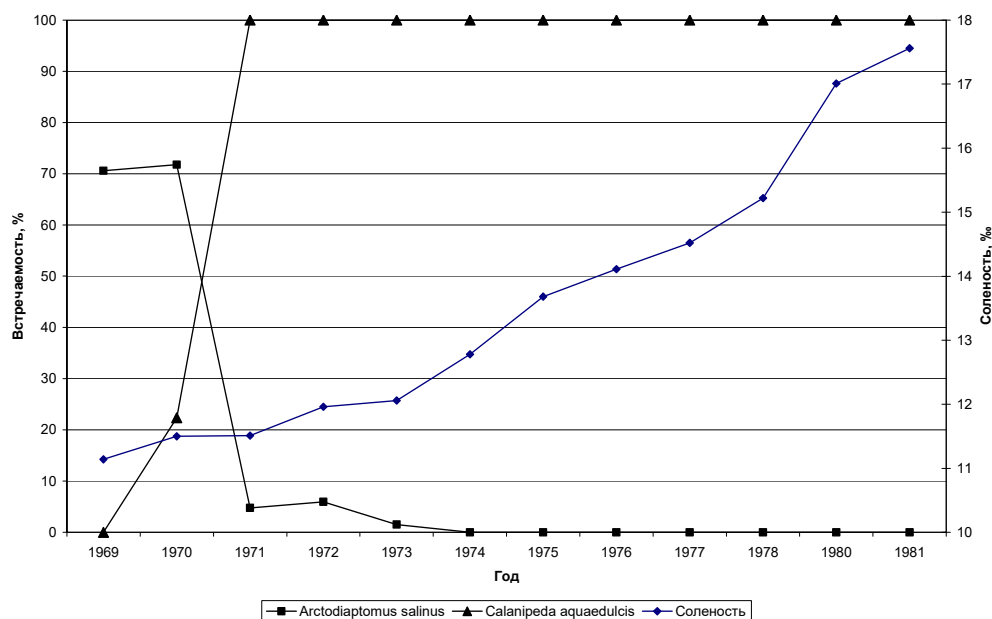


Рис. 6.6. Встречаемость *Calanipeda aquaedulcis* и *Arctodiaptomus salinus* (стандартная сетка станций).

Вселение эвригалинных морских планктонных и бентосных видов беспозвоночных стало примером продуманной и успешной интродукции. *Hediste diversicolor*, *Abra segmentum* и *Calanipeda aquaedulcis* вошли в число доминирующих видов фауны Аральского моря и, благодаря своей высокой эвригалинности, благополучно пережили дальнейшее осолонение Малого Арала. Напротив, практически все натурализовавшиеся случайные вселенцы оказали негативное влияние на фауну и экосистему Аральского моря.

Глава 7. Изменения в фауне свободноживущих беспозвоночных Аральского моря, связанные с изменением его солености

Второй и главной причиной изменений в фауне Аральского моря, стала начавшаяся после 1960 г. его современная антропогенная регрессия. С этого времени ведущим фактором, который определяет всё биоразнообразие этого водоема, становится меняющаяся соленость его вод.

Существующие доступные многолетние данные по встречаемости, численности и биомассе отдельных видов свободноживущих беспозвоночных в Аральском море, которые позволяют установить с достаточной точностью время их исчезновения или появления, к сожалению, отличаются неполнотой. Они ограничены небольшим числом самых массовых и легко идентифицируемых видов Metazoa. В первую очередь, это – виды, и их число невелико, обитающие в открытом море и отдельно учитывавшиеся в планктонных и бентосных пробах, которые в прошлом регулярно собирали на стандартной сетке станций по всему Аралу. Это – коловратки рода *Synchaeta* (без определения до вида); многощетинковый червь *Hediste diversicolor*; ветвистоусые рачки *Moina mongolica*, *Podonevadne camptonyx*, *P. angusta*, *P. trigona*, *Evadne anonyx* и *Cercopagis pengoi aralensis*; веслоногие рачки *Arctodiaptomus salinus* и *Calanipeda aquaedulcis*; бокоплав *Dikerogammarus aralensis*; двустворчатые моллюски *Dreissena* spp., *Cerastoderma* spp., *Adacna* spp. (все без определения до вида) и *Abra segmentum*; брюхоногие моллюски *Ecrobia grimmii* и *Theodoxus pallasi*. Что же касается олигохет, циклопов и хирономид, то такие данные по ним практически отсутствуют. Также нет сведений по тем группам, которых собирают отдельно с применением специальных методов.

Но и при значительном дефиците данных в ряде случаев возможна приблизительная реконструкция последовательности выпадения или появления отдельных видов из фауны

Аральского моря при изменении его солености. Для этого могут использоваться экспериментальные данные по солеустойчивости конкретных видов. Также возможна ее приблизительная оценка на основе данных по их встречаемости в сильно осолоненных районах Арала, а также при различной солености в других водоемах. Данные по недавнему прошлому фауны остракод и моллюсков можно получить при изучении танатоценозов (Аладин, 1991).

За 1961–1970 гг. средняя соленость Арала увеличилась только на 1.5‰, и к 1971 г. она достигла 11.5‰ (рис. 3.2). На этом начальном этапе изменения, происходившие в фауне свободноживущих беспозвоночных, были, в первую очередь, следствием с вселением новых видов беспозвоночных и рыб, и только частично вызваны повышением солености.

В 1963 г. началось быстрое уменьшение общей встречаемости, численности и биомассы личинок Chironomidae, и к 1971 г. они снизились многократно. При этом в течение этого десятилетия изменений видового состава их фауны не наблюдалось (Андреева, 1989). Нет достаточных оснований связывать это с небольшим увеличением солености (она еще не превысила верхнюю границу 1-й барьерной солености 8–13‰), если большинство видов личинок хирономид обитало в осолоненных районах Арала при 20‰ и выше (Деньгина, 1959а; Андреева, 1989). По-видимому, основную роль в исчезновении личинок хирономид сыграл вселенный в 1960–1961 гг. многощетинковый червь *Hediste diversicolor*, который стал не только их конкурентом, но и непосредственно использовал их в пищу. Произошло именно то, чего ожидала А.Ф. Карпевич (1960, 1975) от вселения этой полихеты в Арал, обосновывая его целесообразность. По мере своего расселения нерис выедал личинок хирономид, и к 1974 г., когда он расселился по всему морю, этот процесс завершился.

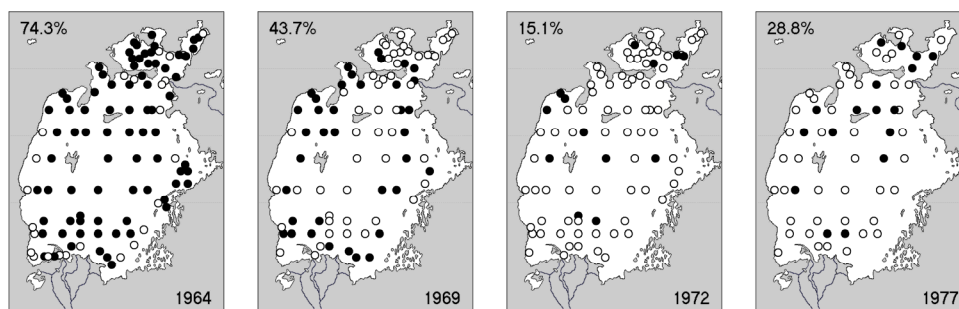


Рис. 7.1. Изменение встречаемости двустворчатых моллюсков *Dreissena* spp.

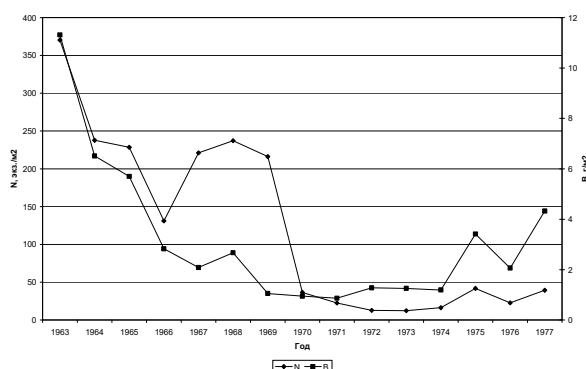


Рис. 7.2. Средние плотность поселения (N) и биомасса (B) двустворчатых моллюсков *Dreissena* spp.

В рассматриваемый период произошло снижение общих численности и биомассы трех форм двустворчатых моллюсков рода *Dreissena* (рис. 7.1, 7.2) – гиперосмотиков-I и II. Эти показатели уменьшились к 1970 г. примерно в 10 раз. Снизилась и встречаемость этих двустворок. Из-за отсутствия данных по отдельным видам дрейссен неизвестно, в какой степени это отразилось на каждом из них. Во всяком случае, повышение солености и

сокращение опресненных зон должны были сказаться на обитавшей там менее резистентной к солености *D. polymorpha aralensis*, но не должны были отразиться на более резистентных (Деньгина, 1959а; Андреева, 1989) *D. p. obtusicarinata* и *D. caspia pallasii*.

К 1970 г. быстро уменьшились на порядок суммарные численность и биомасса двустворчатых моллюсков рода *Adacna* (рис. 7.3, 7.4) (Андреева, Андреев, 1987; Андреева, 1989). Снизилась и их встречаемость. Как и в случае с *Dreissena*, остается неизвестным, в какой степени это коснулось каждого из видов и подвидов этих двустворок. Во второй половине 1960-х гг. наблюдалось сокращение ареала двустворок *Cerastoderma* sp. А (рис.

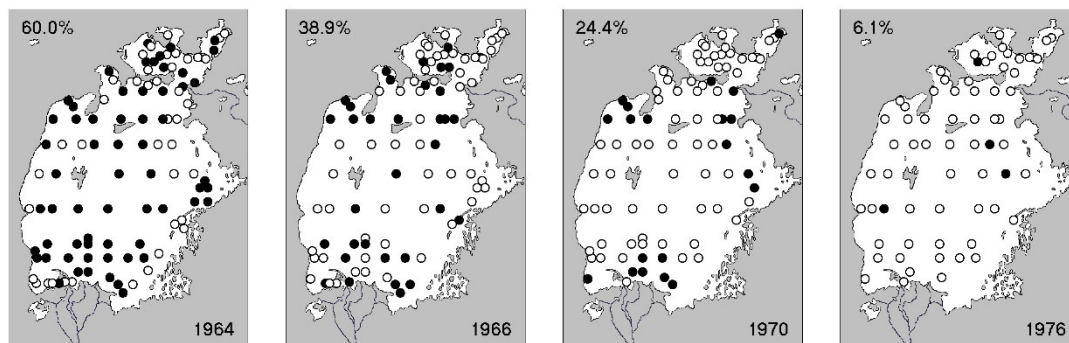


Рис. 7.3. Распространение двустворчатых моллюсков *Adacna* spp.

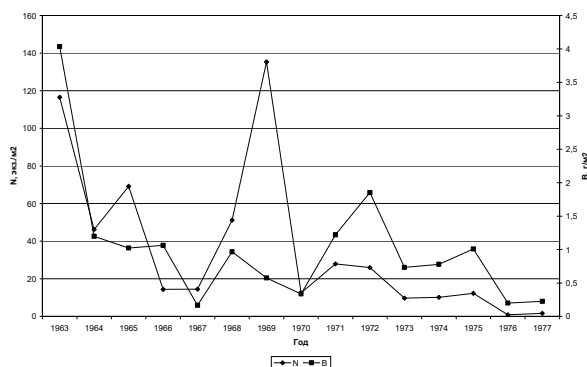


Рис. 7.4. Средние плотность поселения (N) и биомасса (B) двустворчатых моллюсков *Adacna* spp.

7.6) (Андреева, 1989). После 1965 г. произошло резкое и быстрое сокращение ареала, численности и биомассы, в первую очередь из-за сокращения площадей плотных грунтов (Андреева, 1978), брюхоногого моллюска *Theodoxus pallasii*, и уже к 1967 г. они уменьшились многократно. Снизилась и его встречаемость (рис. 7.5).

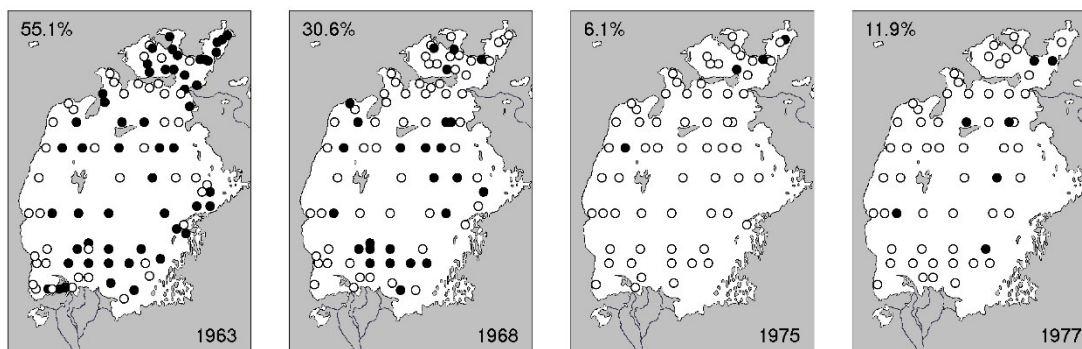


Рис. 7.5. Распространение брюхоногого моллюска *Theodoxus pallasii*.

В данный период видимых изменений в фауне аральских Ostracoda не произошло. Во-первых, тогда Шорниковым (1974) была изучена их фауна. Во-вторых, это подтверждает состав танатоценозов, относящихся к 1960, 1965 и 1970 гг. (Аладин, 1991).

Незначительный рост солености Арала пока еще не отражался на видовом составе его зоопланктона.

В 1970-х гг. скорости осолонения Аральского моря и падения его уровня возросли (рис. 3.2). С 1974 г. сток Амударьи и Сырдарьи резко сокращается, увеличивая дефицит водного баланса, и регрессия ускоряется. Если до 1971 г. изменения в фауне свободноживущих беспозвоночных моря были, в первую очередь, следствием вселения чужеродных видов беспозвоночных и рыб, то теперь основным фактором становится неуклонный рост его солености. При достижении соленостью верхней границей первой барьерной солености 12–13‰ (α -хорогалиникум) и последующем переходе через нее фауна свободноживущих беспозвоночных Арала проходит в 1971–1976 гг. через первый кризисный период (Плотников и др., 1991). Вместо солоноватоводной соленостной зоны становится преобладающей переходная солоноватоводная-морская соленостная зона. Превысившая 13‰ соленость становится препятствием для дальнейшего существования пресноводных видов происхождения.

В этот первый кризисный начинает сокращаться видовое разнообразие фауны свободноживущих беспозвоночных Арала вследствие выпадения гиперосмотиков-I и II – гидробионтов пресноводного происхождения. В результате исчезла самая богатая видами пресноводная составляющая этой фауны, до этого широко представленная в солоноватоводной открытой части моря.

Первыми из зоопланктона исчезли виды, выносившиеся в море реками, и обитатели его полностью опресненных участков моря. За ними последовали виды, развивавшиеся и при небольшом осолонении. Последними стали исчезать виды, обитавшие в Арале при его нормальной солености (Андреев, 1989).

К концу этого кризисного периода сильно сократилось видовое разнообразие коловраток, населявших открытые районы Арала. Среди сохранившихся их видов массовое развитие по всему морю наблюдалось лишь у *Synchaeta vorax*, *S. cecilia* Rousset и *S. gyrina* Hood. Распространение остальных коловраток или было локальным, или они везде были немногочисленными. Из них более или менее часто встречались только *Brachionus plicatilis* Müller, *B. caliciflorus* и *Notholca squamula* (Андреев, 1983, 1989).

Сократилось видовое разнообразие и ветвистоусых ракообразных. Из числа открытого моря исчезли пресноводные гиперосмотики-II – сначала *Ceriodaphnia reticulata*, а к 1974 г. и более эвригалинная *Coronatella rectangula*. В результате из числа обитавших в открытой части Аральского моря ветвистоусых ракообразных первый кризисный период пережили только представители понто-каспийского комплекса – амфиосмотики *Evadne anonyx*, *Podonevadne* spp. и, ставший редким более чувствительный к дальнейшему осолонению, и гиперосмотик-II *Cercopagis pengoi aralensis* (Плотников, 2016; Аладин и др., 2020).

Начинает уменьшаться видовое разнообразие веслоногих ракообразных из Cyclopoidea и сокращается их численность. Место исчезнувшего в 1972–1975 гг. прежнего доминанта среди циклопов пресноводного гиперосмотика-I *Mesocyclops leuckarti* занимает морской эвригалинный циклоп конфоигиперосмотик-I *Halicyclops rotundipes aralensis*. Хотя он и встречался по всему морю, но везде его численность была невысокой. Кроме него, этот кризисный период пережили конфоигиперосмотик-II *Megacyclops viridis* и *Diacyclops bisetosus*. Тогда же, вероятно, могли исчезнуть, как наименее резистентные к повысившейся солености, гиперосмотики-I – гарпактициды *Leptocaris brevicornis* и эндемик *Enhydrosoma birsteini*. Во всяком случае, их находок в Арале с этого времени неизвестно. В 1975 г. в Аральском море видовой состав фауны Ostracoda оставался прежним. Как и раньше, доминировал *Cyprideis torosa* (Плотников, 2016; Аладин и др., 2020). К концу первого

кризисного периода все мизиды выпали из фауны Аральского моря (Андреева, 1989), но сохранились в реках Амударья и Сырдарья и в их дельтах (Филиппов и др., 1993).

Дальнейший рост солености неодинаково влиял на разные виды и подвиды двустворчатых моллюсков рода *Dreissena*. С одной стороны, он был неблагоприятным уже не только для *Dreissena polymorpha aralensis*, но становится таковым и для *D. p. obtusecarinata*, численность которой тоже снижается, и в 1978–1979 гг. они исчезли. Если *D. p. aralensis* обитает в реках и связанных с ними озерах, то распространение *D. p. obtusecarinata* было ограничено только Аралом, она вымерла. С другой стороны, это создало условия для повышения численности более галофильной *D. caspia pallasi*, выдерживающей соленость до 17–20‰ (Деньгина, 1959а; Андреева, 1989). В результате в 1974–1976 гг. в Арале наблюдалась некоторая временная стабилизация ареала дрейссен, и даже увеличение их общей численности (рис. 7.1, 7.2).

Численность обитавших в море двустворчатых моллюсков рода *Adacna*, уменьшившаяся в 1960-е гг., продолжала снижаться под влиянием растущей солености (Андреева, Андреев 1987; Андреева, 1989), сокращался и их ареал (рис. 7.3, 7.4). Все они – *Adacna vitrea bergi* Starobogatov, *A. minima minima* (Ostroumoff) и *A. m. sidorovi* Starobogatov – полностью вымерли в Арале в 1978–1979 гг. (Андреев, Андреева, 1981; Андреева, 1989).

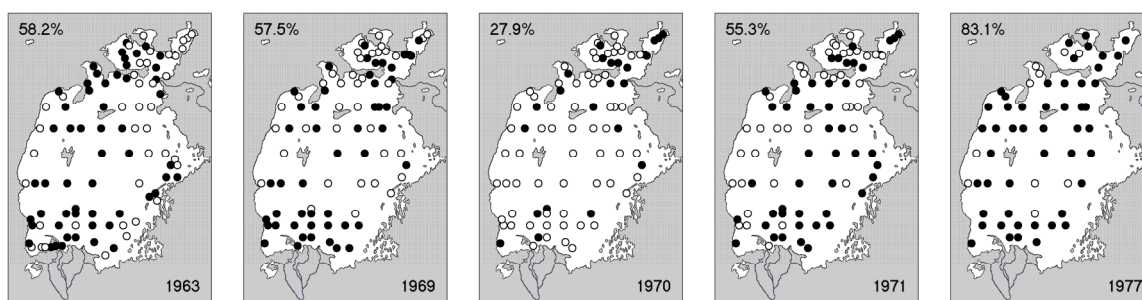


Рис. 7.6. Встречаемость двустворчатых моллюсков *Cerastoderma* spp.

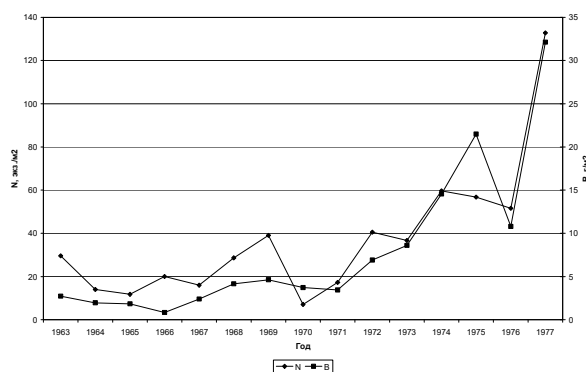


Рис. 7.7. Средние плотность поселения (*N*) и биомасса (*B*) двустворчатых моллюсков *Cerastoderma* spp.

Продолжавшийся рост солености Аральского моря вел к дальнейшему сокращению ареала и снижению численности двустворчатого моллюска *Cerastoderma* sp. А, начавшимся в 1960-е гг., и, наоборот, был благоприятным для *C. glaucum*. С 1971 г., более эвригалинная *C. glaucum* активно расселяется (рис. 7.6) из сильнее осолоненных восточных районов по всей акватории моря. С 1978 г., когда соленость достигла 15‰ (рис. 3.2), *Cerastoderma* sp. А в Арале уже не встречался, ее сменила *C. glaucum* ставшая многочисленнее (рис. 7.7) своего предшественника (Андреева, Андреев, 1987; Андреева, 1989).

Переход через 1-ю критическую соленость благоприятствовал (как и снижение численности моллюсков *Dreissena* spp. и *Adacna* spp.) недавнему вселенцу эвригалинному

двустворчатому моллюску *Abra segmentum* и галофильным гастроподам конфогиперосмотикам-I *Ecrobia grimmi*, и их численность росла (Андреева, 1989).

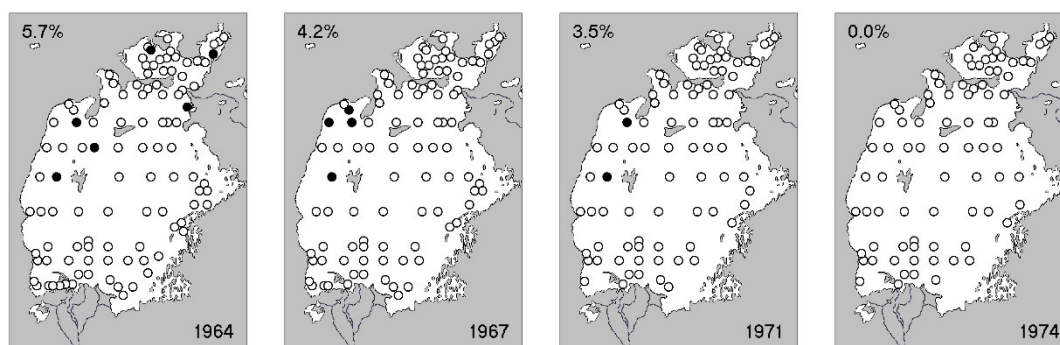


Рис. 7.8. Распространение Oligochaeta.

С 1973 г., когда соленость Аральского моря достигла 12‰, в пробах перестали встречаться Oligochaeta (рис. 7.8), которые никогда не были многочисленными. Нельзя исключить, что их исчезновению мог способствовать недавний вселенец – полихета *Hediste diversicolor*. Большинство Chironomidae к 1974 г. уже исчезли из основной акватории, и только в осолоненных заливах восточного побережья сохранялись выдерживающие соленость свыше 36‰ (Деньгина, 1959а) галофильные *Chironomus salinarius* (Kieffer) и *Ch. halophilus* Kieffer (Андреева, 1989). К концу первого кризисного периода из Арала исчезли все мизиды (Андреев, Андреева, 1981), но они сохранились в реках Амударье и Сырдарье и их дельтах (Филиппов и др., 1993).

Вероятнее всего, что во время первого кризиса видовой состав фауны Ostracoda не изменился (Аладин и др., 2020). В относящихся к 1975 г. танатоценозах (Аладин, 1991) по-прежнему преобладали створки раковин амфиосмотика-IV *Cyprideis torosa*. Отсутствие в них раковин гиперосмотиков-II *Limnocythere inopinata*, *Cyclocypris laevis* и *Plesiocypridopsis newtoni* еще не дает достаточных оснований считать, что эти остракоды могли совсем исчезнуть, т.к. все они способны жить и при более высокой солености (Аладин, 1996). Вероятнее всего, это связано с их крайней малочисленностью в Арале.

В этот кризис резко уменьшилось видовое разнообразие фауны свободноживущих беспозвоночных Аральского моря. Исчезли виды пресноводного происхождения, способные исключительно к гиперосмотической осморегуляции – гиперосмотики-I и часть гиперосмотиков-II. Сохранились и получили преимущество гидробионты способные к гипоосмотической осморегуляции, амфиосмотики и гипоосмотики – каспийские и морские (средиземноморско-атлантические) эвригалитные и галофильные виды континентальных вод, а также широко эвригалитные осмоконформеры.

При продолжающемся росте солености первый кризисный период сменился периодом относительной стабилизации. Необходимо отметить, что эта стабилизация не означала абсолютной неизменности фауны Арала, т.к. тогда тоже имели место некоторые изменения ее видового состава. В этот период вымерла *Dreissena caspia pallasii*, последний сохранявшийся в Арале и наиболее солеустойчивый вид дрейссены (Плотников, 2016). Переживший первый кризис и ставший редким понто-каспийский ветвистоусый рачок *Cercopagis pengoi aralensis* (рис. 7.9) вымирает в начале этого периода, и с 1981 г. в бассейне Аральского моря он больше не встречается (Балымбетов, 1972). Изменения произошли и в фауне. Исчезли все виды Ostracoda, кроме по-прежнему многочисленного широко эвригалитного *Cyprideis torosa* (Плотников, 2016; Аладин и др., 2020).

Самым многочисленным видом Cladocera был *P. camptonux*, реже и в меньшем количестве встречается *Evadne anonyx*. Из представителей Copepoda самым многочисленным видом с 1971 г. становится недавний вселенец, конфогиперосмотик-I *Calanipeda aquaedulcis*, занявший место вытесненного им *Arctodiaptomus salinus*.

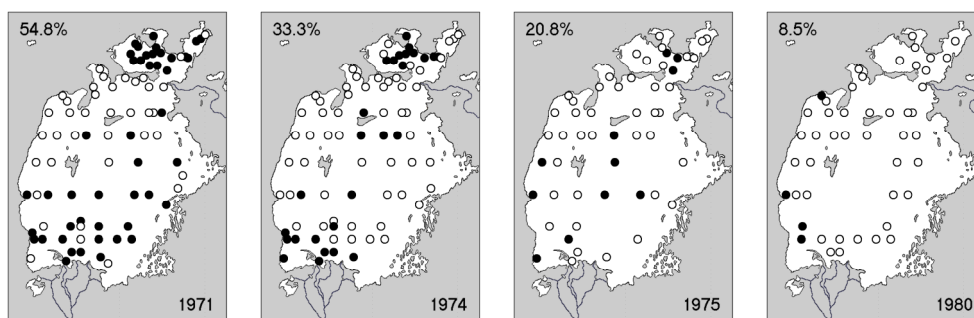


Рис. 7.9. Исчезновение *Cercopagis pengoi aralensis*.

Эвригалинный циклоп *Halicyclops rotundipes aralensis*, хотя и встречался по всему морю, но везде его численность была невысокой. Иногда в зоопланктоне отмечался гиперосмотик-II *Diacyclops bisetosus* (Rehberg).

К 1980 г. ведущими формами в макрозообентосе из аборигенных видов становятся эвригалинный средиземноморско-атлантический двустворчатый моллюск *Cerastoderma glaucum* и представитель галофильной фауны континентальных водоемов брюхоногий моллюск *Ecrobia grimmi*, а среди вселенцев эвригалинные средиземноморско-атлантические виды – многощетинковый червь *Hediste diversicolor* и двустворчатый моллюск *Abra segmentum* (Проскурина, 1979; Андреева, 1983, 1989; Андреев, Андреева, 1987).

К 1987 г. соленость Аральского моря возросла до 27‰ (Рис. 3.2), что соответствует для его вод нижней границе второй барьерной солености или β -хорогалиникума (27–32‰) (Aladin, Plotnikov, 2011). При переходе через нее фауна свободноживущих беспозвоночных вступила во второй кризисный период (Плотников и др., 1991), во время которого произошло очередное быстрое сокращение ее видового разнообразия. Исчезли последние сохранявшиеся в Арале понто-каспийские виды, к этому времени представленные в его фауне свободноживущих беспозвоночных только способными к амфиосмотической регуляции со слабо выраженной гипоосмотической регуляцией ветвистоусыми рачками из семейства Podonidae. В 1988 г., когда соленость достигла 28‰, исчезает *Evadne anonyx*. К 1990 г. исчезли и все виды *Podonevadne*.

После второго кризисного периода Преобладающей в Арале становится основная морская соленостная зона. Из числа аборигенных видов Metazoa в зоопланктоне моря сохранялись: коловратки *Synchaeta* spp., *Notholca squamula*, *N. acuminata*, *Keratella quadrata*, *Brachionus plicatilis*, *B. quadridentatus* и, вероятно, еще несколько редких и малочисленных видов; веслоногие ракообразные *Calanipeda aquaedulcis* и *Halicyclops rotundipes aralensis* и *Megacyclops viridis*, а также несколько видов Harpacticoida, в частности *Schizopera aralensis*, *Nitocra lacustris*, *Halectinosoma abrau*, *Cletocamptus retrogressus*, *C. confluens*. Из аборигенных видов донной фауны этот кризис пережили только двустворчатый моллюск *Cerastoderma glaucum*, брюхоногие моллюски *Ecrobia grimmi* и остракода *Cyprideis torosa*, а из вселенцев сохранились только конфогиперосмотики-I – полихета *Hediste diversicolor*, двустворчатый моллюск *Abra segmentum*, краб *Rhithropanopeus harrisi* и гипоосмотик креветка *Palaemon elegans*. Помимо этих, учитывавшихся в сборах планктона и бентоса групп, оба кризиса пережили многие, если не все, виды нематод, в пользу чего свидетельствует их наличие в превратившемся в гипергалинный водоем Большом Арале. Кроме них, не могли выпасть все виды фораминифер и ресничных червей. Известно, что из них сохранились фораминиферы *Birsteiniolla macrostoma*, *Discorinopsis aguayoi* (Bermúdez), *Hanzawaia trochospiralis* (Mayer), *Ammonia beccarii caspica* Stschedrina, *Elphidium shochinae* Mayer, *Mayerella brotzkajae* (Mayer) и ресничный червь *Archaphanostoma agile* (Jensen) (Филиппов и др., 1993; Stuge et al., 1998; Mokievsky, 2009; Mokievsky, Miljutina, 2011).

После второго кризисного периода еще более обедненная фауна Аральского моря вступила в следующий второй период своей относительной стабилизации. В ней остались преимущественно морские и эвригалинные виды морского происхождения, а также эвригалинные галофилы из континентальных вод.

Вскоре после разделения Арала, в 1991 г., еще до постройки первой плотины, когда уже началось снижение солености Малого моря (Рис. 3.2), в его планктоне были найдены ветвистоусые рачки *Podonevadne camptonux*. Они могли появиться из покоящихся яиц (Плотников, 1995). В дальнейшем, на протяжении 1991–1996 гг., каких либо новых изменений видового состава фауны свободноживущих водных беспозвоночных Аральского моря не наблюдалось (Плотников, 2016). В 1999 г. в Малом Арале вновь были отмечены личинки Chironomidae (Aladin et al., 2000a), не встречавшиеся с середины 1970-х гг. В 1995 г. в заливе Большой Сырычеганак был найден широко эвригалинный ракушковый рачок *Cyprinotus salinus* (Brady) (Orlova et al., 1996; Аладин и др., 2004) до этого неизвестный для Арала. Неизвестно, является ли он аборигеном, или же появился в результате аутоинтродукции. Остается неизвестным, сохранились ли в Аральском море мшанки, т.к. после 1960-х и до 2000-х гг. таких исследований не было. В 2004 г. обнаружить мшанок в Малом Арале не удалось (В.И. Гонтарь, личное сообщение). Нельзя полностью исключить, что два пресноводных вида – *Amathia imbricata aralensis* и *Plumatella fungosa*, встречавшиеся в опресненных районах, могли сохраниться в дельте Сырдарьи. Не исключено, что и *Victorella bergi* могла пережить осолонение и сохраниться в Малом Арале. Эта мшанка встречалась в Арале не только при солености 10‰, но и в култуках при повышенной солености (Деньгина, 1959а). Нет сведений о том, какие конкретно виды ресничных червей и нематод сохранились к тому времени в фауне Арала.

После разделения Аральского моря и постройки Кокаральской плотины соленость Малого Арала снизилась. Преобладающими в нем стали сперва переходная солоноватоводная-морская, затем основная солоноватоводная и, наконец, появилась переходная пресноводная-солоноватоводная соленостные зона. Значительное снижение средней солености и образование обширной сильно опресненной зоны около устья Сырдарьи и плотины создало условия для естественной реинтродукции многих видов беспозвоночных, ранее выпавших из фауны при осолонении моря. Это – виды, обитающие в Сырдарье и в озерах в ее низовьях, а также виды, имеющие латентные яйца, сохраняющие свою жизнеспособность на протяжении длительного времени.

В настоящее время (Toman et al., 2015; Plotnikov et al., 2016) в Малом Арале вновь появились такие пресноводные виды коловраток, как *Filinia longiseta*, *Asplanchna priodonta* Gosse, *Brachionus calyciflorus*. Увеличилось биоразнообразие планктонных ракообразных. Вернулись ветвистоусые ракообразные *Bosmina longirostris*, *Chydorus sphaericus*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Ceriodaphnia reticulata*, *Podonevadne angusta*, веслоногие ракообразные *Phyllodiatomus blanci*, *Cyclops vicinus*, *Mesocyclops leuckarti*. Следует отметить, что в настоящее время не отмечен веслоногий рачок *Halicyclops rotundipes aralensis*; из-за значительного снижения солености он стал или крайне малочисленным, или даже мог выпасть из фауны. Из низовий Сырдарьи стали расселяться по Малому морю мизиды; известно о находке *Paramysis intermedia* в заливе Шевченко. Идет реинтродукция двустворчатого моллюска *Dreissena polymorpha aralensis* в опресненную приустьевую зону моря. Вновь появился брюхоногий моллюск *Theodoxus pallasii* (Krupa et al., 2019; Krupa, Grishaeva, 2019). Увеличилось видовое разнообразие личинок хирономид. Из них отмечены *Chironomus behningi* Goetghebuer, *Ch. plumosus* (Linnaeus), *Glyptotendipes gripecoveni* Kieffer, *Cryptochironomus* sp., *Cladotanytarsus* sp., *Tanytarsus vilipennis* (Kieffer), *Tanytarsus* sp. (Toman et al., 2015; Plotnikov et al., 2016). Этот перечень не является исчерпывающим, так как многие виды из-за своей малочисленности могли не попасть в пробы.

С превращением отделившегося Большого Арала в гипергалинный водоем его фауна свободноживущих беспозвоночных во второй половине 1990-х гг. пережила очередной кризисный период (рис. 3.2), связанный с переходом солености через следующую

барьерную соленость (γ -хорогалиникум) 47–52‰ и последующим ее ростом. Большой Арал заняла сперва переходная морская-гипергалинная, а затем и основная гипергалинная соленостная зона (Плотников, 2016).

Следствием этого кризиса стало дальнейшее сокращение и так уже сильно уменьшившегося видового разнообразия из-за выпадения большинства видов, переживших предыдущие кризисы. Произошла и смена доминирующих видов. Исчезли неспособные к активной осморегуляции широко эвригалинные гидробионты морского происхождения – осмоконформеры-III, из числа осморегуляторов начали выпадать из фауны Арала конфогиперосмотики-I, амфиосмотики и гипоосмотики. К настоящему времени фауна остаточных водоемов Большого Арала стала такой, какая свойственна гипергалинным водоемам (Плотников, 2016).

К 1998 г. исчезли доминировавшие в зоопланктоне представители морской фауны – рачок *Calanipeda aquaedulcis* (конфогиперосмотик-I) и коловратки *Synchaeta* spp. Большинство малочисленных видов коловраток к этому времени тоже исчезло. Перестал встречаться циклоп *Halicyclops rotundipes aralensis* (конфогиперосмотик-I). Исчезает большинство переживших первые два кризиса гарпактицид, остаются только наиболее галотолерантные виды, которые могут существовать при солености >100‰. Точно известно о *Cletocamptus retrogressus*, но сведений о нахождении еще двух таких видов – *C. confluens* и *Nitocra lacustris* – нет (Mirabdullayev et al., 2004; Mokievsky, Miljutina, 2011). В прошлом малочисленные коловратки *Hexarthra fennica* и *Brachionus plicatilis* становятся к началу 2000-х гг. сравнительно многочисленными (Аладин, Плотников, 2008), однако в дальнейшем их больше не находили (Завьялов и др., 2012).

Состав донной фауны Большого Арала существенно изменился. К 2001 г. исчезли полихета *Hediste diversicolor* (конфогиперосмотик-I) и двустворчатый моллюск *Cerastoderma glaucum* (осмоконформер-III). Доминировавший в макрозообентосе двустворчатый моллюск *Abra segmentum* (конфогиперосмотик-I) не встречается с 2004 г. (Mirabdullayev et al., 2004; Курбаниязов и др., 2009; Mokievsky, Miljutina, 2011; Завьялов и др., 2006, 2012; Сапожников, Калинина, 2018). Нам тоже не удалось обнаружить этих моллюсков в 2004 г. В 2000-х гг. брюхоногий моллюск *Ecrobia grimmeri* (гиперосмотик-III / вторичный конфогиперосмотик-II) в Большом Арале уже не встречался (Аладин, Плотников, 2008; Завьялов и др., 2012; Плотников, 2013), он исчез во 2-й половине 1990-х гг., но, когда конкретно это произошло, остается неизвестным. Меняется состав фауны Ostracoda. Ракушковый рачок *Cyprinotus salinus* (конфогиперосмотик-II) исчез еще до 2002 г. Один из наиболее эвригалинных аборигенных видов – *Cyprideis torosa* (амфиосмотик-IV) в 2005 г. все еще встречался (Завьялов и др., 2006) в Западном Большом море.

В Западном Большом Арале сохранились фораминиферы. Пока известно о находке только *Birsteiniolla macrostoma*. Также представлены и ресничные черви (Mokievsky, 2009; Mokievsky, Miljutina, 2011), из которых идентифицирован оказавшийся широко эвригалинным аборигенный *Archaphanostoma agile* (Jensen), но могли сохраниться и некоторые другие их виды (Аладин, Плотников, 2008). В большом количестве встречаются нематоды. В 2003 г. найдены *Thalassomonhystera parva* (Bastian), *Monhystera* spp., *Ethmolaimus multipapillatus* Paramonov, *Enoplolaimus* sp., *Chromadorina* sp., *Dichromadora* sp., *Hypodontolaimus* sp., *Microlaimus* sp., *Sphaerolaimus* spp., *Alaimella* sp. Из них наиболее многочисленными были первые 3 (Mokievsky, Miljutina, 2011). Вероятно, этот список не является исчерпывающим. В нем отсутствует ряд ранее известных для Арала видов нематод, и он включает виды, прежде не указанные. Слабая изученность аборигенной фауны нематод не позволяет установить, изменилась ли она при осолонении Большого Арала, и вселились ли прежде отсутствовавшие их виды.

При превращении Большого Арала в гипергалинный водоем в него из гипергалинных водоемов Приаралья естественным путем вселились несколько галотолерантных видов беспозвоночных. В 1996 г. вновь появился ветвистоусый рачок

Moina mongolica (амфиосмотик-IV), но из-за дальнейшего роста солености он исчез к 2002 г. (Mirabdullayev et al., 2004; Аладин, Плотников, 2008). Другой такой вселенец, широко эвригалинный галофил ракушковый рачок *Eucypris mareotica* (Fischer) (амфиосмотик-IV), судя по нахождению его панцирей в танатоценозах, вселился не позже 2005 г. (Аладин, Плотников, 2008). К 2004 г. появляется галофильная копепода *Aposyclops dengizicus* (Lepeschkin) (Mirabdullayev et al., 2004, 2007). С 2002 г. в Большом Арале в большом количестве встречаются личинки галофильной хирономиды *Baeotendipes noctivaga* (Kieffer), ставшие доминирующим в зообентосе видом (Завьялов и др., 2006, 2012; Mokievsky, Miljutina, 2011).

С превращением Большого Аральского моря в гипергалинный водоем создались все условия для успешного вселения естественным путем галобионта – жаброногого рачка *Artemia* (гипоосмотик), представленного здесь исключительно партеногенетическими популяциями (клонами), традиционно объединяемыми под одним общим названием – *A. parthenogenetica* Bowen et Sterling. В прошлом артемия иногда встречалась в Арале, но только в наиболее осолоненных местах с гипергалинными условиями – култуки (Хусаинова, 1958), а также отчленившиеся от моря и превратившиеся в гипергалинные водоемы мелководные заливы (Аладин, Филиппов, 1993). В Большом Арале артемия появилась только тогда, когда его соленость достигла ~58‰. Там ее впервые обнаружили в 1998 г. (Жолдасова и др., 1999, 2000; Мусаев и др., 2012). Вселение артемии произошло в результате заноса ее цист (латентных яиц), по-видимому, путем эолового переноса из других гипергалинных водоемов Приаралья (Аладин, Плотников и др., 2004). Занос цист артемии в открытую часть Арала имел место и раньше, но тогда еще не было необходимых условий для образования ее устойчивой популяции. Соленость воды могла быть слишком низкой для развития артемии, но и при достаточной солености препятствием являлись конкуренты – веслоногие рачки-фитодетритофаги. Первоначально *Arctodiaptomus salinus*, а затем *Calanipeda aquaedulcis*. Не последнюю роль играло и наличие рыб потреблявших зоопланктон, которые быстро и полностью выедали появляющуюся артемию (Мусаев и др., 2012). Необходимые для успешной аутоинтродукции *Artemia* условия появились только с исчезновением *C. aquaedulcis*. Росту численности вселившейся артемии способствовал неблагоприятный для ихтиофауны рост солености. Численность последних, еще сохранившихся, но уже немногочисленных атерины и акклиматизированной камбалы-глоссы сокращалась, и они окончательно исчезли к 2006 г. (Мусаев и др., 2012). В начале 2000-х гг. артемия уже доминирует в планктоне гипергалинных остаточных водоемов Большого (Мирабдуллаев и др., 2008; Marden et al., 2012).

Глава 8. Изменение фауны свободноживущих беспозвоночных голоценового Арала по данным палеоолимологического анализа фоссилизированных остатков

Как показывают исследования, Аральское море не всегда было таким, как оно изображалось на географических картах. Об изменчивости уровня и размеров Арала известно давно. Еще в средневековых арабских документах содержатся упоминания об его обмелении и изменении направления стока одной из питающих его рек – Амударьи.

История Арала – это история его регрессий и трансгрессий. На протяжении плейстоцена и начала голоцена уровень и соленость Аральского моря управлялись только местными климатическими факторами, которые вызывали изменения речного стока. В дальнейшем главным фактором стала деятельность человека: через орошение, войны, экономические и политические решения он стал влиять на уровень и соленость Аральского моря больше, чем природа.

Жители древнего Хорезма с античных времен управляли стоком Амударьи в Арал и Сарыкамыш. Люди могли заставить реку течь или в Арал, или в Сарыкамыш и далее по Узбою в Каспий, или же в оба водоема одновременно. Контроль над Амударьей можно

было поддерживать только в периоды относительной социальной стабильности. Социальные потрясения в регионе вели к утрате контроля над рекой, и она по воле случая поворачивала в том или ином направлении. Сырдарья при этом всегда впадала в Арал.

На протяжении последних 2000 лет, еще до современной антропогенной регрессии, Арал пережил две, сравнимые с ней по своим масштабам (уровень моря опускался до отметки +29 м), сменявшихся трансгрессиями. Их датировка основывается на геолого-геоморфологических, археологических данных и на результатах исследования фоссилизированных остатков гидробионтов в донных отложениях. Первая регрессия датируется примерно временем I век до н.э. – IV век до н.э. Вторая, средневековая, регрессия, пришедшаяся на XII–XV века, датируется точнее, и о ней имеются документальные свидетельства ее современников (Krivonogov et al., 2010, 2014).

Так как регрессии Аральского моря сопровождаются повышением солености, а трансгрессии – ее снижением, то это отражалось на составе фауны. Его изменение можно проследить по остаткам таких гидробионтов, обладающих хорошо сохраняющимися раковинами и карапаксами, как моллюски и остракоды. Если известен диапазон соленостей, в котором возможно существование конкретного вида, то существует возможность с большей или меньшей точностью определить соленость, при которой жила данная особь. Если при этом возможно определение возраста этих остатков, то тогда можно привязать изменение солености к временной шкале.

Анализ изменения видового состава остракод донных отложений, взятых со дна Арала и охватывающих последние 2000 лет, показал (Keyser, Pint, Smurov, неопубликованные данные) неравномерность распределения 7 видов остракод *Cyprideis torosa*, *Limnocythere inopinata*, *Amnicythere cymbula*, *Limnocythere aralensis*, *Thyrrenocythere amnicola*, *Loxococonchissa immodulata* и *Typhlocypris marchica* по глубине колонок. Из этих видов постоянным компонентом в колонках является только широко эвригалинный *Cyprideis torosa*. Горизонты, где доминировали *C. torosa* и *Limnocythere inopinata*, соответствовали солености выше 25‰. Доминирование *Amnicythere cymbula* и *Limnocythere aralensis* соответствовало солености 10–25‰. Доминирование *Thyrrenocythere amnicola*, *Loxococonchissa immodulata* и *Typhlocypris marchica* указывало на соленость ниже 10‰. Радиоуглеродный анализ показал, что слои с максимальным доминированием *Cyprideis torosa* датируются временем около 875 г., когда соленость Арала была высокой, а уровень – низким, как сейчас. Анализ также показал снижение солености около 1000 г. и снова высокую соленость в 1220 г., которая сохранялась до 1573 г.

Изучение изменения видового состава моллюсков по глубине колонок донных отложений, взятых со дна Арала, показало (Filippov, Riedel, 2009), как изменялась соленость в ходе чередовавшихся трансгрессий и регрессий на протяжении последней тысячи лет. Наиболее постоянным элементом в этих отложениях являются *Ecrobia grimmeri*.

Эти же исследователи (Filippov, Riedel, 2009) обнаружили в нижних частях колонок донных отложений раковины солоноватоводного брюхоногого моллюска каспийского эндемика *Turricaspia spica* (Eichwald). Ранее Я.И. Старобогатов (1974) утверждал, что встречающиеся в Арале пустые раковинки этого вида происходят из не имеющих отношения к современному морю четвертичных или верхнеплиоценовых отложений и были оттуда вымыты и переотложены. По данным Филиппова и Риделя (Filippov, Riedel, 2009) раковинки *T. spica* присутствовали в кернах, начиная с самых древних слоев, но только до слоя, соответствующего, согласно их датировке по изотопам углерода и кислорода в соответствующих участках колонки, примерно 1300–1350 гг. н.э. По их мнению, эти раковины были не переотложены из обнажений древних пород, а принадлежат реально жившим в это время в Арале моллюскам. Следовательно, *T. spica* действительно обитала здесь, по их датировке, до середины XIV века, и, вероятно, вымерла примерно в это время из-за сильного снижения солености до почти пресноводных условий. Тогда же из-за низкой солености, как они полагают, исчез и двустворчатый моллюск *Adacna minima*. Эти авторы считают, что в дальнейшем, около 1350–1400 гг. по их датировке, соленость вновь

начала расти в результате снижения притока пресной воды, продолжавшегося до 1500–1550 гг. Об этом свидетельствует распространение предпочитающих более высокую соленость моллюсков *E. grimmi* и *Cerastoderma glaucum* при снижении численности *Dreissena* spp., предпочитающей пониженную соленость. По мнению этих авторов, около 1500 г. по их датировке в Арале вновь появляется *A. minima*, возможно, вселившись при участии человека (Filippov, Riedel, 2009). Следует отметить, что есть сильные сомнения в правильности всех данных датировок (Krivonogov et al., 2014).

Выполненное с участием автора исследование танатоценозов Ostracoda из двух кернов донных отложений Малого Арала (Aladin et al., 2000b) показало неравномерность распределения отдельных видов этих рачков по глубине отложений. Это тоже показывает, что на протяжении того времени, когда происходило накопление этого слоя донных осадков, соленость Малого Арала, как и Большого Арала, не была постоянной, и в прошлом она как повышалась, так и понижалась.

Эти исследования танатоценов остракод и моллюсков из позднеголоценовых отложений со дна Аральского моря свидетельствуют о его неоднократных регрессиях, сравнимых с современной регрессией, сменявшихся трансгрессиями.

Глава 9. Будущее фауны свободноживущих беспозвоночных остаточных водоемов Аральского моря

В настоящее время Аральское море представляет собой комплекс из четырех остаточных водоемов: солоноватоводный Малый Арал и оставшиеся от Большого Арала 3 его части, превратившиеся в гипергалинные водоемы – западный и восточный бассейны, и залив Тщebas. Будущее фауны свободноживущих беспозвоночных этих остаточных водоемов Арала будет определять их гидрологический режим, и, в первую очередь, как изменится и какой станет в дальнейшем соленость их вод.

Уровень Малого Аральского моря после зарегулирования плотиной в проливе Берга повысился и стабилизировался. Соленость вод этого остаточного водоема, благодаря его положительному водному балансу и сезонной проточности (в зимне-весеннее время), постепенно снижалась. К настоящему времени ее среднее значение стало даже ниже, чем до современной регрессии. Теперь в Малом море преобладает не основная солоноватоводная (8–13‰) соленостная зона, как это было до 1960-х гг., а переходная пресноводная-солоноватоводная (3–8‰) соленостная зона. Вблизи устья Сырдарьи соленость снижена вплоть до величин, соответствующих основной пресноводной (до 3‰) соленостной зоне, тогда как в заливах Большой Сарычеганак и Бутакова она выше и соответствует основной солоноватоводной зоне.

Снижение солености Малого Арала создало условия для роста видового разнообразия его фауны в результате естественной реинтродукции многих видов беспозвоночных, исчезнувших при осолонении моря.

Обратное вселение планктонных беспозвоночных (пресноводные и солоноватоводные коловратки, ветвистоусые и веслоногие рачки) может происходить различными путями из водоемов, играющих роль рефугиумов. Их покоящиеся стадии могут быть занесены водоплавающими птицами или ветром с пресных или солоноватых водоемов Приаралья. Возможен и непосредственный вынос этих организмов со стоком Сырдарьи. Вселение донных беспозвоночных, неспособных к миграции, возможно при наличии у них планктонных личинок, как в случае населяющей эти рефугиумы (Старобогатов, 1974) *Dreissena polymorpha aralensis* (остальные виды *Dreissena* и все виды *Adacna* там отсутствуют), путем выноса таких личинок с речным стоком. Вагильные виды донных беспозвоночных могут мигрировать из низовий Сырдарьи, где они обитают, в Малый Арал и расселяться по нему. В случае личинок насекомых (хирономиды и другие двукрылые, ручейники) они появляются просто за счет откладки яиц, и затем для возможности их дальнейшего развития необходима только приемлемая соленость.

Затруднять обратное вселение видов, являющихся важными кормовыми объектами, могут уже вернувшиеся в Малый Арал питающиеся ими рыбы.

При существующем сейчас гидрологическом режиме Малого Арала его соленость, благодаря сезонной проточности, будет продолжать свое снижение до тех пор, пока не установится равновесие между поступлением солей с речным стоком и их выносом с водой через Кокаральскую плотину. Какой в итоге станет соленость, будет зависеть от объемов поступающего в море речного стока.

Дальнейшее снижение солености Малого Арала может вызвать новые изменения в составе фауны свободноживущих беспозвоночных. Наступит новый кризис, и исчезнет ряд видов, не способных выжить в новых условиях.

Если распреснение моря до солености, соответствующей основной пресноводной зоне, никак не отразится на пресноводных видах беспозвоночных, то оно негативно скажется на морских видах и выходцах из осолоненных водоемов аридной зоны, которым благоприятствовало осолонение Арала, а также и на солоноватоводных видах, вплоть до их исчезновения.

Распреснение основной акватории Малого Арала <7‰ приведет к выпадению отсюда аборигенного морского двустворчатого моллюска *Cerastoderma glaucum*; при солености <6‰ из основной акватории моря могут исчезнуть выходцы из осолоненных водоемов аридной зоны брюхоногие моллюски *Ecrobia grimmi*. Эти моллюски уже стали малочисленными. При солености <5‰, могут исчезнуть морской двустворчатый моллюск *Abra segmentum*, креветка *Palaemon elegans* и многощетинковый червь *Hediste diversicolor*. Хотя этот широко эвригалинный вид является физиологически пресноводным, и взрослые особи могут жить в пресной воде, для его размножения нужна соленость не менее 4–5‰ (Хлебович, 1996). Исчезновение или хотя бы очень сильное снижение численности креветки создаст возможность заселение моря бокоплавом *Dikerogammarus aralensis* путем его миграции из Сырдарьи.

Сильное распреснение Малого Арала неблагоприятно для морских коловраток, например, *Synchaeta* spp. Солености <4–6‰ станет причиной исчезновения таких представителей понто-каспийской фауны, как ветвистоусые рачки семейства Podonidae. Исчезнут *Podonevadne camptonux*, *P. angusta* и *Evadne anonyx*, но при этом может остаться *P. trigona*, т.к. есть данные (Аладин, 1982а), что этот рачок может жить и в пресной воде. При солености <5‰ могут существовать все известные для Арала аборигенные остракоды, кроме *Limnocythere aralensis*. Низкая соленость будет благоприятна для пресноводных, но не для галофильных хирономид.

Сильное распреснение Малого Арала будет неблагоприятным для морских и галофильных веслоногих ракообразных, и в нем останутся только пресноводные и широко эвригалинные виды: из Calanoida *Calanipeda aquaedulcis* и *Phyllodiaptomus blanci*. Из Cyclopoidea исчезнет *Halicyclops rotundipes aralensis*, но останутся все остальные виды, т.к. они пресноводные. Среди Naupacticoida останутся только те виды, которые встречаются и в пресных водах: вероятнее всего, *Halectinosoma abrau*, *Nitocra hibernica*, *Onychocamptus mohammed*, *Limnocletodes behningi*, *Nannopus palustris*. По всей видимости, должны выпасть из фауны все Foraminifera. Из известных для фауны Малого Арала видов инфузорий могут исчезнуть *Tintinnopsis meuneri*, *T. cylindrata*, *T. tubulosa*, *Metacylis mediterranea*, *Condylostoma patens*. Из всех видов ресничных червей, вероятнее всего (если они пережили осолонение Арала), могут остаться два *Gyratrix hermaphroditus* и *Placorhynchus octaculeatus*. Что касается нематод, то в этом случае какой-либо прогноз проблематичен из-за недостатка необходимых для этого сведений.

Если снижение солености вод Малого Арала ниже 4–7‰ не распространится на обособленные заливы Бутакова и Большой Сарычеганак, то в таком случае морские и каспийские виды, сохранившись там как в рефугиумах, не исчезнут окончательно из фауны моря.

Существует возможность дальнейшего увеличения объема и площади Малого Аральского моря за счет того количества воды, которая сейчас сбрасывается через плотину в бывшем проливе Берга в направлении Большого Арала.

Если будет реализован проект, предполагающий создание в горле залива Большой Сарычеганак плотины с водосбросом в основную акваторию Малого Арала и прокладку канала от гидроузла Аклак для подачи части стока Сырдарьи в этот залив, то Малое море станет каскадом из двух водоемов с различным гидрологическим режимом, отличающихся соленостными условиями. На месте обводненного залива возникнет проточный водоем, занятый основной пресноводной зоной. В этом почти пресноводном (соленость <2‰) Большом Сарычеганак за счет выноса в него гидробионтов из Сырдарьи сформируется фауна пресноводного типа. Имеющиеся там морские, солоноватоводные организмы и выходцы из осолоненных водоемов аридной зоны должны исчезнуть. Основная часть Малого моря останется солоноватоводной (какой станет ее соленость, будет зависеть от величины стока Сырдарьи).

Если реализовать альтернативный проект, предполагающий только реконструкцию плотины в проливе Берга с увеличением ее высоты, то тогда повысится уровень и увеличится площадь всего Малого Арала. В этом случае все Малое море будет солоноватоводным с опресненной зоной перед дельтой Сырдарьи.

Реализация любого из этих двух вариантов позволит остановить распреснение Малого Арала (и даже несколько повысить его соленость по сравнению с современной) и предотвратит новые изменения его фауны.

Возможный прогноз будущей фауны свободноживущих водных беспозвоночных трех гипергалинных водоемов, оставшихся от Большого Аральского моря, совсем иной, чем для Малого Арала.

Несмотря на значительное сокращение водного зеркала, их водный баланс остается отрицательным. Западный Большой Арал и бывший зал. Тщebas получают небольшое количество воды из атмосферных осадков, и, по-видимому, заметную долю в их водном балансе теперь составляет подземный сток со стороны обрыва плато Устюрт. Помимо этого, Тщebas получает часть воды, стекающей из Малого Арала. Сток Амударьи в отдельные годы поступает в Восточный Большой Арал и на время обводняет его, и через протоку подпитывает Западный Большой Арал. При отсутствии стока Амударьи нельзя рассчитывать на скорую стабилизацию уровня и солености остаточных водоемов Большого Аральского моря и, тем более, на снижение солености.

Если ничего не будет сделано для остановки дальнейшего роста солености Западного Большого Арала и Тщebasа, то начнется сокращение видового разнообразия их и так уже бедной галотолерантной фауны. Дольше могут выдержать осолонение гарпактициды *Cletocamptus confluens* (~130‰), *Nitocra lacustris* (~140‰) и *C. retrogressus* (~200‰). Циклоп *Apocyclops dengizicus* может выпасть при солености >130‰. При солености >290‰ возможно исчезновение ракушкового рачка *Eucypris mareotica*. Выпадения личинок хирономиды *Baeotendipes noctivaga* можно ожидать при 250‰. Исчезнут и галофильные инфузории: *Frontonia marina* – при солености >130‰, а *Fabrea salina* – при ~230‰. Тогда в фауне этих остаточных в результате может остаться только *Artemia*, выдерживающая соленость до 350‰. Если соленость превысит верхнюю границу соленостного толерантного диапазона артемии, то эти остаточные водоемы превратятся в подобие Мертвого моря (Oren et al., 2010). Во всяком случае, то, как реально изменится фауна, будет зависеть от того, до какого предела дойдет осолонение Западного Большого Арала и Тщebasа, когда установится равновесие их водных балансов.

Фауна свободноживущих беспозвоночных Восточного Большого Арала, представленная до его высыхания (вероятнее всего, только *Artemia*), может восстановиться и после ее гибели при осолонении выше 300–350‰, или после очередного высыхания. Это произойдет, когда в очередной раз этот остаточный водоем получит воду из Амударьи.

Источником для восстановления популяции артемии станут цисты, оставшиеся на обсохшем его дне или же заносимые ветром с других гипергалинных водоемов.

Таким образом, будут возможны четыре формы существования фауны свободноживущих беспозвоночных в остаточных водоемах Аральского моря.

1. Фауна, представленная пресноводными видами. Существовать такая фауна может в Малом Арале или только в его заливе Большой Сарычеганак.

2. Фауна с преобладанием эвригалинных пресноводных, солоноватоводных и морских видов. Такая фауна была в Арале до его осолонения. Ее существование возможно в Малом Арале, если он не превратится в почти пресноводный водоем.

3. Фауна, в которой преобладают морские виды. Такая форма существования фауны будет возможна только в бывшем заливе Тщebas Большого Арала и при очень маловероятном условии, что он будет получать достаточный объем стока из Малого Арала для своего опреснения.

4. Фауна, в которой преобладают (или представлены) только гипергалинные виды. Такая фауна может продолжать свое существование в Западном и Восточном Большом Арале и в бывшем заливе Тщebas при сохранении уже существующих в них соленостных условий.

Заключение

С 1950-х гг. фауна свободноживущих беспозвоночных Аральского моря находится в нестабильном состоянии. За прошедший с этого времени период в ней произошли под влиянием антропогенных факторов очень существенные изменения.

Одним из них, является вселение чужеродных видов гидробионтов, проводившееся с целью повышения его рыбопродуктивности. Эти работы начались еще до начала его антропогенной регрессии. Выбор вселенцев не всегда был достаточно обоснованным, и в ряде случаев работа по их вселению велась не на должном уровне. Кроме намеренно вселявшихся видов, в Арале появились и попутно занесенные вселенцы. Не всегда был достигнут желаемый результат. Из-за того, что в числе вселенцев были нежелательные виды, нарушился баланс в его экосистеме, что привело к негативно отразилось на фауне Арала.

Деятельность человека также привела и к изменению гидрологического режима этого очень уязвимого водоема, остававшегося стабильным на протяжении нескольких столетий. Увеличение безвозвратного забора на орошение стока рек, являющихся главным источником воды для этого бессточного соленого озера, стало основной причиной его современной регрессии, сопровождающейся с начала 1960-х гг. ростом солености его вод. Следствием осолонения Арала стало катастрофическое уменьшение биоразнообразия.

Изменения в фауне Арала, вызванные его осолонением моря, происходили неравномерно, нелинейно. Наиболее резкими они были в кризисные периоды, связаны с переходом через очередную барьерную соленость (хорогалиникум), сменявшиеся периодами относительной стабильности. Первый такой кризисный период пришелся на 1971–1976 гг., когда соленость Арала превысила верхнюю границу первой барьерной солености – 13‰. В результате исчезли пресноводные и солоноватоводные виды свободноживущих беспозвоночных пресноводного происхождения, способные исключительно к гиперосмотической регуляции. В 1986–1989 гг., когда соленость моря достигла величин второй барьерной солености 27–32‰, фауна свободноживущих беспозвоночных пережила второй кризисный период. Исчезли солоноватоводные виды свободноживущих беспозвоночных каспийского происхождения. За этим кризисом следовал очередной период относительной стабильности.

К 1989 г. Аральское море в результате продолжавшегося падения уровня разделилось на 2 водоема с различным гидрологическим режимом и, как следствие,

различной судьбой: Малый (Северный) Арал и Большой (Южный) Арал. Малый Арал приобрел положительный водный баланс.

Плотина между этими частями моря, построенная в проливе Берга, создала условия для сохранения и последующей реабилитации Малого Арала. Его уровень повысился и стала снижаться соленость, что сделало возможным постепенное восстановление утраченного биоразнообразия. В этот остаточный водоем стали возвращаться представители солоноватоводной фауны. По мере снижения солености началась естественная реинтродукция и представителей пресноводной фауны.

Большой Арал сохранил отрицательный водный баланс и продолжил высыхать и осолоняться, и к настоящему времени он распался на остаточные водоемы. В конце 1990-х – начале 2000-х гг. фауна пережила очередной кризисный период. Когда соленость достигла величин третьей барьерной солености 47–52‰ и далее ее превысила, стали исчезать морские виды морского происхождения. К концу 1990-х гг. Большой Арал превратился в гипергалинный водоем, населенный небольшим числом представителей фауны гипергалинных вод. Если не принять меры для прекращения дальнейшего роста солености остаточных водоемов Большого Арала, то начнется сокращение видового разнообразия и так уже их крайне бедной фауны, вплоть до ее полной утраты. Тогда остатки Большого Арала превратятся в подобие Мертвого моря.

Выводы

1. Фауна свободноживущих беспозвоночных Аральского моря в период до появления первых вселенцев и начала его осолонения включала более 200 видов. Из их числа ракообразные составляли до 30%, коловратки – до 40%, моллюски – менее 5%, остракоды, ресничные черви и олигохеты – примерно по 5%, личинки хирономид – менее 10%.
2. В результате намеренного и случайного попутного вселения человеком в Арал беспозвоночных в его фауне появилось 8 новых видов: 4 вида донных ракообразных, 2 вида планктонных ракообразных и по одному виду моллюсков и многощетинковых червей.
3. Намеренное и случайное попутное вселение человеком в Аральское море чужеродных видов беспозвоночных, с одной стороны, увеличило видовое разнообразие его фауны, и, с другой стороны, привело к нежелательным последствиям, став причиной исчезновения двух аборигенных видов ракообразных. Вселение рыб, как намеренное, так и попутное при плановых акклиматизациях, по сравнению с ростом солености Арала, на видовом разнообразии фауны свободноживущих беспозвоночных не отразилось, но повлияло, еще до начала осолонения моря, на его экосистему, вызвав изменение структуры зоопланктонного сообщества.
4. При падении уровня воды и осолонении изменение фауны беспозвоночных Аральского моря проходило скачкообразно путем чередования относительно спокойных периодов, для которых характерно постоянство видового состава, и кризисов при переходе солености через хорогалиникумы, в ходе которых небольшое изменение минерализации сопровождается резким изменением видового состава.
5. Выделено 3 кризисных периода (1971–1976 гг. когда соленость превысила 12–14‰; 1986–1989 гг. когда соленость превысила 23–25‰; конец 1990-х – начало 2000-х гг. когда соленость превысила 52‰) и 2 спокойных периода между кризисными. В первый кризисный период исчезли пресноводные виды свободноживущих беспозвоночных. Во второй исчезли каспийские солоноватоводные виды. В третий исчезли все виды морского происхождения.
6. До современной регрессии и сопровождающего ее осолонения Наибольшим числом видов (более 75%) в Аральском море была представлена фауна континентальных

- водоемов; понто-каспийская солоноватоводная фауна составляла менее 15%; морская фауна – примерно 5%.
7. Катастрофическое снижение видового разнообразия фауны беспозвоночных Аральского моря при его осолонении обусловлено преобладанием в ней пресноводных и солоноватоводных видов.
 8. Изменение видового состава беспозвоночных континентального соленого водоема – Малого Арала – при его опреснении (до 10‰ и ниже) происходит в порядке, обратном выпадению видов при осолонении за счет видов, поступающих из нижнего течения р. Сырдарьи и озер ее бассейна. В результате возвращения пресноводных и солоноватоводных видов наиболее значительно выросло разнообразие коловраток, ракообразных и хирономид.
 9. С превращением Большого Арала в группу остаточных гипергалинных водоемов почти полностью в его фауне сохранилось только небольшое число наиболее галотолерантных аборигенных видов свободноживущих беспозвоночных (преимущественно нематод) и естественным путем вселились несколько прежде отсутствовавших галофильных видов.

Список публикаций по теме диссертации

Работы, опубликованные в рецензируемых научных изданиях и в изданиях, входящих в перечень ВАК

1. Андреев Н.И., Плотников И.С. Зоопланктон Аральского моря в условиях прогрессирующего осолонения // Труды Зоологического института АН СССР, 1990. Т. 223. С. 19–23.
2. Плотников И.С., Аладин Н.В., Филиппов А.А. Прошлое и настоящее фауны Аральского моря // Зоологический журнал, 1991. Т. 70. № 4. С. 5–15.
3. Плотников И.С. Зоопланктон залива Бутакова Аральского моря в сентябре 1990 г. // Труды Зоологического института АН СССР, 1991. Т. 237. С. 34–39.
4. Аладин Н.В., Плотников И.С., Филиппов А.А. Изменение экосистемы Аральского моря в результате антропогенного воздействия // Гидробиологический журнал, 1992. Т. 28. № 2. С. 3–11.
5. Плотников И.С. Зоопланктон Аральского моря в мае 1991 года на примере прибрежной зоны острова Барсакельмес // Труды Зоологического института РАН, 1993а. Т. 250. С. 38–41.
6. Плотников И.С. Зоопланктон Аральского моря (Малое море и залив Бутакова) в сентябре 1991 г. // Труды Зоологического института РАН, 1993б. Т. 250. С. 42–44.
7. Плотников И.С. Зоопланктон Аральского моря в 1992 г. // Труды Зоологического института РАН, 1993. Т. 250. С. 46–51.
8. Аладин Н.В., Плотников И.С. Изменения уровня Аральского моря: Палеолимнологические и археологические доказательства // Труды Зоологического института РАН, 1994. Т. 262. С. 17–46.
9. Аладин Н.В., Плотников И.С. Высыхание Аральского моря и возможные пути реабилитации и консервации его северной части // Труды Зоологического института, 1994. Т. 262. С. 3–16.
10. Плотников И.С. Зоопланктон Аральского моря (Малое Аральское море) в условиях стабилизации его режима // Труды Зоологического института, 1994в. Т. 262. С. 167–173.
11. Филиппов А.А., Орлова М.И., Русакова О.М., Жакова Л.В., Плотников И.С., Смуров А.О., Аладин Н.В. Планктон и бентос залива Большой Сырчеганак // Русский гидробиологический журнал, 1998. № 4. С. 15–32.
12. Плотников И.С. Изменение видового состава фауны свободноживущих беспозвоночных (Metazoa) Аральского моря. // Труды Зоологического института РАН, 2013. Приложение №3. С. 41–54.

13. Аладин Н.В., **Плотников И.С.** Концепция относительности и множественности зон барьерных солёностей и формы существования гидросферы // Труды Зоологического института РАН, 2013. Приложение №3. С. 7–21.
14. Миклин Ф., Аладин Н.В., **Плотников И.С.**, Ермаханов З.К. Возможное будущее остаточных водоемов Аральского моря и их фауны // Труды Зоологического института РАН, 2016. Т. 320, № 2, С. 221–244.
15. Аладин Н.В., **Плотников И.С.** Современная фауна остаточных водоемов, образовавшихся на месте бывшего Аральского моря // Труды Зоологического института РАН, 2008. Т. 312 (1/2). С. 145–154.
16. Аладин Н.В., Ермаханов З.К., Миклин Ф., **Плотников И.С.** Каким может быть будущее Аральского моря? // Природа, 2017. № 9, С. 26–39.
17. Аладин Н.В., **Плотников И.С.**, Смуров А.О., Макрушин А.В. Ракообразные Аральского моря // Зоологический журнал, 2020. Т. 99(6). С. 622–640.
18. Аладин Н.В., **Плотников И.С.**, Смуров А.О. Моллюски Аральского моря // Зоологический журнал, 2021. Т. 100. № 12. С. 1–22.
19. Каримов Б.К., Аладин Н.В., **Плотников И.С.**, Кайзер Д. Состояние и возможное будущее Аральского моря и гидроэкосистем южного Приаралья в антропоцене // Казахский национальный университет имени Аль-Фараби. Вестник. Серия экологическая, 2020. № 1 (62). С. 4–16.
20. Andreev N.I., **Plotnikov I.S.**, Aladin N.V. The fauna of the Aral Sea in 1989. 2. The zooplankton // International Journal of Salt Lake Research, 1992. V. 1. P. 111–116.
21. Aladin N.V., **Plotnikov I.S.** Large saline lakes of former USSR: a summary review // Hydrobiologia, 1993. Vol. 267. P. 1–12.
22. Aladin N. V., **Plotnikov I. S.**, Potts W. T. W. The Aral Sea desiccation and possible ways of rehabilitating and conserving its Northern part // Environmetrics, 1995. V. 6. № 1. P. 17–29.
23. Aladin N.V., Filippov A.A., **Plotnikov I.S.**, Orlova M.I., Williams W.D. Changes in the structure and function of biological communities in the Aral Sea, with particular reference to the northern part (Small Aral Sea), 1985–1994: A review // International Journal of Salt Lake Research, 1998 V. 7. № 4. P. 301–343.
24. Aladin N.V., Potts W.T.W., **Plotnikov I.S.**, Filippov A.A., Orlova M.I. Recent changes in the hydrobiology of the Aral Sea // Chemistry and Ecology, 1999. V. 15. № 4. P. 235–272.
25. Boomer I., Aladin N.V., **Plotnikov I.S.**, Whatley R. The Palaeolimnology of the Aral Sea: A Review // Quaternary Science Reviews, 2000. V. 19. № 13. P. 1259–1278.
26. Aladin N.V., **Plotnikov I.S.**, Zhamoida V. Palaeolimnology and palaeosalinity of the Aral Sea during the Holocene as indicated by ostracod deposits // Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie: Verhandlungen, 2000. V. 27. P. 2605–2608.
27. Aladin N.V., Micklin P., **Plotnikov I.S.**, Piriulin D.D., Smurov A.O., Gontar' V.I., Zhakova L.V. The Aral Sea and its rehabilitation // Proceedings of Zoological Institute Russian Academy of Sciences. 2004. V. 300. P. 5–32.
28. Letolle R., Aladin N., **Plotnikov I.**, Boroffka N.G.O. The future chemical evolution of the Aral Sea from 2000 to the years 2050 // Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change, 2005. V. 10. P. 51–70.
29. Aladin N.V., Crétaux J.-F., **Plotnikov I.S.**, Kouraev A.V., Smurov A.O., Cazenave A., Egorov A.N., Papa F. Modern hydro-biological state of the Small Aral Sea // Environmetrics, 2005. V. 16. P. 375–392.
30. Aladin N., Micklin Ph., Keyser D., **Plotnikov I.**, Letolle R., Smurov A., Cretaux J.-F. Results of Aral Sea studies // Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie: Verhandlungen, 2006. V. 29, № 5. P. 2271–2275.
31. Létolle R., Micklin P., Aladin N., **Plotnikov I.** Uzboy and the Aral regressions: A hydrological approach // Quaternary International, 2007. V. 173. P. 125–136.

32. Oren A., **Plotnikov I.S.**, Sokolov S.B., Aladin N.V. The Aral Sea and the Dead Sea: Disparate lakes with similar histories // *Lakes & Reservoirs: Research and Management*, 2010. V. 15. P. 223–236.
33. Aladin N.V., **Plotnikov I.S.** Hybrid marine/lacustrine seas and saline lakes of the world // *Lakes & Reservoirs: Research and Management*, 2011. V. 16. P. 97–108
34. Toman M.J., **Plotnikov I.**, Aladin N., Micklin P., Ermakhanov Z. Biodiversity, the present ecological state of the Aral Sea and its impact on future development // *Acta Biologica Slovenica*, 2015. V. 58. № 1. P. 45–59.
35. Aladin N.V., Micklin Ph., **Plotnikov I.S.** The Partial Restoration of the Aral Sea and the Biological, Socio-Economic and Health Conditions in the Region // *Человеческий капитал и профессиональное образование*, 2016. № 3 (19). С. 62–73.
36. **Plotnikov I.S.**, Ermakhanov Z.K., Aladin N.V., Micklin P. Modern state of the Small (Northern) Aral Sea fauna // *Lakes and Reservoirs: Research and Management*, 2016. V. 21. № 4. P. 315–328.
37. Aladin N.V., Chida T., Chuikov Yu.S., Ermakhanov Z.K., Kawabata Y., Kubota J., Micklin P., **Plotnikov I.S.**, Smurov A.O., Zaitzev V.F. The history and future of the biological resources of the Caspian and the Aral Seas // *Journal of Oceanology and Limnology*, 2018. V. 36. № 6. P. 2061–2084.
38. Aladin N.V., Gontar V.I., Zhakova L.V., **Plotnikov I.S.**, Smurov A.O., Rzymyski P., Klimaszyk P. The zoocenosis of the Aral Sea: six decades of fast-paced change // *Environmental Science and Pollution Research*, 2019. V. 26. P. 2228–2237.
39. **Plotnikov I.S.**, Aladin N.V., Mossin J. and Høeg J.T. Crustacean Fauna of the Aral Sea and its Relation to Ichthyofauna During the Modern Regression Crisis and Efforts at Restoration // *Zoological Studies*, 2021. V. 60:25.

Монография и главы в монографиях

40. Аладин Н.В., **Плотников И.С.**, Смуров А.О., Гонтарь В.И. Роль чужеродных видов в экосистеме Аральского моря // *Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах*. – М.-СПб: КМК. – 2004. – С. 275–296.
41. **Плотников И.С.** Многолетние изменения фауны свободноживущих водных беспозвоночных Аральского моря. – СПб: ЗИН РАН. – 2016. – 168 с.
42. **Plotnikov I.S.**, Aladin N.V., Ermakhanov Z.K., Zhakova L.V. Biological dynamics of the Aral Sea before its modern decline (1900–1960) // *The Aral Sea*. – Springer, Berlin, Heidelberg, 2014. – P. 41–76.
43. **Plotnikov I.S.**, Aladin N.V., Ermakhanov Z.K., Zhakova L.V. The new aquatic biology of the Aral Sea // *The Aral Sea*. – Springer, Berlin, Heidelberg, 2014. – P. 137–169.
44. **Plotnikov I.S.**, Aladin N.V. The biological future of the Aral Sea // *The Aral Sea*. – Springer, Berlin, Heidelberg, 2014. – P. 355–359.
45. Micklin P., Aladin N.V., Chida T., Boroffka N., **Plotnikov I.S.**, Krivonogov S. and White K. The Aral Sea: A Story of Devastation and Partial Recovery of a Large Lake // *Large Asian Lakes in a Changing World. Natural State and Human Impact*; Mischke, S., Ed. – 2020. – P. 109–141.

Работы, опубликованные в других изданиях

46. Аладин Н.В., Филиппов А.А., **Плотников И.С.**, Егоров А.Н. Современное экологическое состояние Малого Аральского моря // *Физическая география океана и океаническое природопользование на пороге XXI века*. Калининград, 2000. С. 79–90.
47. Аладин Н.В., **Плотников И.С.**, Смуров А.О., Гонтарь В.И. Изменение фауны гидробионтов Аральского моря в XX веке и в начале XXI века // *Перспективы устойчивого использования биологических ресурсов водоемов Приаралья*.

- Общественное объединение «Арал-Тенизи». Материалы международного семинара 26 марта 2003 г. Алматы, 2004. С. 9–19.
48. Аладин Н.В., Миклин Ф., **Плотников И.С.**, Смуров А.О., Гонтарь В.И. Изменение биоты Аральского моря во второй половине XX и в начале XXI века // Исполнительный Комитет Международного Фонда спасения Арала. «Арал-2003». Душанбе, 2004. С. 85–127.
 49. Аладин Н.В., **Плотников И.С.**, Смуров А.О., Пирюлин Д.Д., Жакова Л.В., Гонтарь В.И. Исходное и современное состояние Аральского моря // Материалы молодежных школ (г. Азов, октябрь 2005 г.), 2005. С. 6–24.
 50. Аладин Н., Миклин П., **Плотников И.**, Кейсер Д., Пирюлин Д., Смирнов А., Крето Ж.-Ф., Егоров А., Балаторе Т., Каримов Б., Ермаханов З., Борофка Н. Биоразнообразие Аральского моря и возможные пути реабилитации и стабилизации оставшегося водоема // Экстремальные гидрологические события в Арало-Каспийском регионе. Труды Международной научной конференции, 2006. С. 201–205.
 51. **Плотников И.С.**, Аладин Н.В. Динамика фауны свободноживущих беспозвоночных Аральского моря // Биологическое разнообразие водных беспозвоночных в континентальных водоемах. – СПб: ЗИН РАН, 2011. С. 137–156.
 52. **Плотников И.С.**, Аладин Н.В., Филиппов А.А. Создание рабочей базы данных зоопланктона и зообентоса по материалам Аральского филиала ТОО «КазНИИРХ» // VIII Невский международный экологический конгресс: дополнительные материалы: сборник докладов. – СПб: Секретариат Совета Межпарламентской Ассамблеи государств – участников СНГ, 2017. С. 172–179.
 53. Аладин Н.В., Гонтарь В.И., Жакова Л.В., **Плотников И.С.**, Смуров А.О. Каким может быть будущее Аральского моря // VIII Невский международный экологический конгресс: дополнительные материалы: сборник докладов. – СПб. Секретариат Совета Межпарламентской Ассамблеи государств – участников СНГ, 2017. С. 8–15.
 54. Аладин Н.В., Чида Т., Крето Ж.-Ф., Ермаханов З.К., Жоллибеков Б., Миклин Ф., **Плотников И.С.**, Егоров А.Н. Современные проблемы и возможное будущее Аральского моря // Ученые записки РГГМУ, 2017. № 48. С. 41–54.
 55. Аладин Н.В., Гонтарь В.И., Жакова Л.В., **Плотников И.С.**, Смуров А.О. Перспективы биоразнообразия Аральского моря // Сборник материалов международной конференции «Совместные действия по смягчению последствий аральской катастрофы: новые подходы, инновационные решения и инвестиции» (Ташкент 7-8 июня 2018 г.). 2018. С. 114–118.
 56. Аладин Н.В., **Плотников И.С.**, Ермаханов З.К. Водные ресурсы Северного Аральского моря и пути рационального использования речного стока реки Сырдарья в современных условиях. История строительства и эксплуатации Кокаральской плотины в проливе Берга // Материалы международной научно-практической конференции «Уркумбаевские чтения», «водные ресурсы и пути их рационального использования в современных условиях». 2012. С. 15–22.
 57. **Plotnikov I.S.**, Aladin N.V., Philippov A.A. The past and present Aral Sea fauna // Scripta Technica Inc. 1991. P. 33–44.
 58. Aladin N.V., **Plotnikov I.S.**, Orlova M.I., Filippov A.A., Smurov A.O., Piriulin D.D., Rusakova O.M. and Zhakova L.V. Changes in the form and biota of the Aral Sea over time // NATO ASI Series, Partnership Sub-Series, 2. Environment – vol. 12. The Aral Sea basin, 1996. P. 33–55.
 59. Orlova M.I., Aladin N.V., Filippov A.A., **Plotnikov I.S.**, Smurov A.O., Rusakova 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. A Basis for Restoration. UNESCO Aral Sea Project 1992-1995 Final Scientific Report, 1998. P. 95–148.

60. Aladin N., **Plotnikov I.**, Filippov A. Biodiversity of the Aral Sea in Holocene: past, present and future // Jashenko R., Kosali T., Pachikin K., Ishida N., Aronov B. (Eds.), Sustainable Use of Natural Resources of Central Asia. Proceedings of International Scientific Conference, Almaty, September 9-11, 1997, Almaty, Tethys, 1998. P. 135–141.
61. Aladin N.V., **Plotnikov I.S.**, Filippov A.A. Hydrology and Ecology of the Aral Sea // Kerstin Lindahl Kiessling (Ed.) Alleviating the Consequences of an Ecological Catastrophe. Conference on the Aral Sea – Women, Children, Health and Environment. Parliament Building, Stockholm, Rikspan, 23-24 April 1998. Swedish UNIFEM Committee, 1999. P. 27–41.
62. Aladin N.V., Filippov A.A., **Plotnikov I.S.**, Egorov A.N., Piriulin D.D., Smurov A.O. Modern ecological state of the Small Aral Sea // Ecological research and monitoring of the Aral Sea deltas. A basis for restoration. Book 2. UNESCO Aral Sea Project. 1997-1999 Final Scientific Report, 2000. P. 73–81.
63. Aladin N.V., Filippov A.A., **Plotnikov I.S.** Zoobenthos and zooplankton of the Northern Aral Sea and possible ways of the ecosystem rehabilitation // Lake Issyk-Kul: Its natural environment. NATO Science Series. IV. Earth and Environmental Sciences – vol. 13, 2002. P. 181–190.
64. Aladin N.V., **Plotnikov I.S.**, Letolle R. Hydrobiology of the Aral Sea // Dying and Dead Seas. NATO ARW/ASI Series, Kluwer Publ., Dordrecht, 2003. P. 125–158.
65. Aladin N.V., Micklin Ph.T., **Plotnikov I.S.** Past, present and future of the Aral Sea: Lessons learned from ecological disaster // Aral-2003. Published by Executive Committee of International Fund for Saving Aral Sea. Dushanbe, 2004. P. 85–127.
66. Aladin N.V., **Plotnikov I.S.**, Piriulin D.D., Smurov A.O., Egorov A.N., Gontar' V.I., Dubenskaya G.I., Zhakova L.V. Changing of Aral Sea fauna during last 40 years // Гумбольдт-Коллег. Использование географических информационных систем и симуляционных моделей для исследования и принятия решений в бассейнах рек Центральной Азии. Международная Конференция. Tashkent, Uzbekistan. July 6–10, 2004. P. 87–90.
67. Aladin N., Micklin P., **Plotnikov I.** Biodiversity of the Aral Sea and its importance to the possible ways of rehabilitating and conserving its remnant water bodies // NATO Science for Peace and Security Series – C: Environmental Security. Environmental Problems of Central Asia and their Economic, Social and Security Impacts. Edited by Jiaguo Qi, Kyle T. Evered. Springer, 2008. P. 73–98.
68. Aladin N.V., **Plotnikov I.S.**, Micklin P., Ballatore T. The Aral Sea: water level, salinity and long-term changes in biological communities of an endangered ecosystem – past, present and future // Saline lakes around the world: unique systems with unique values, 2008. P. 177–183.
69. Aladin N., **Plotnikov I.**, Ballatore T., Micklin P.. Biodiversity of the Aral Sea and Possible Ways of Rehabilitating and Conserving its Remnant Water Bodies // Proceedings of Taal2007: The 12th World Lake Conference, 2008. P. 382–391.
70. Aladin N., **Plotnikov I.**, Ballatore T., Micklin P. Review of Technical Interventions to Restore the Northern Aral Sea // Japan International Cooperation Agency: Study Reports: Country and Regional Study Reports: Central Asia and Caucasus, 2008. Vol. 4.
71. Aladin N., **Plotnikov I.**, Ballatore T., Micklin P. Biodiversity loss in a saline lake ecosystem: Effects of introduced species and salinization in the Aral Sea // Japan International Cooperation Agency: Study Reports: Country and Regional Study Reports: Central Asia and Caucasus, 2008. Vol. 4.
72. Aladin N.V., **Plotnikov I.S.** Environmental Problems of hybrid marine/lacustrine seas and lakes (Aral Sea and Baltic Sea taken as example) // Soil stability in ecologically vulnerable regions. International Scientific Conference, June 10–12, Perloja, Lithuania, 2009. P. 19–23.

73. Aladin N.V., **Plotnikov I.S.** 2009. Hybrid marine/lacustrine seas and saline lakes of the world // 13th World Lake Conference (WLC13) in Wuhan, CHINA, 2009. http://wldb.ilec.or.jp/data/ilec/WLC13_Papers/S12/s12-2.pdf
74. **Plotnikov I.** Transformation of Aquatic Animal Biodiversity of the Aral Sea. It is not Dying – Just Transforming in Accordance with Available Water and its Salinity // 14th World Lake Conference, October 31 – November 4, 2011, Austin, Texas USA. Abstracts. P. 121.
75. **Plotnikov I.** Palaeoenvironmental Reconstruction of the Aral Sea using Ostracod Shells // 14th World Lake Conference, October 31 – November 4, 2011, Austin, Texas USA. Abstracts. P. 121–122.
76. **Plotnikov I.S.**, Aladin N.V., Keyser. D and Ermakhanov Z.K. Transformation of aquatic animal biodiversity in the Aral Sea. It is not dying, but transforming in accordance with water availability and its salinity // Towards a Sustainable Society in Central Asia: An Historical Perspective on the Future. 2012. P. 1–26.
77. Aladin N., **Plotnikov I.**, Micklin P. 20 years anniversary (1992–2012) of the construction of the first earthen dike in Berg's strait of the Aral Sea (Kazakhstan). // SILnews, 2012. V. 61. P. 5–7.
78. Aladin N., **Plotnikov I.** Restoration of the Northern Aral Sea with the help of Kokaral dike // International conference of Urmia Lake, challenges and solutions, Dec. 8-10, 2012.
79. Aladin N., Micklin P., Ermakhanov Z., **Plotnikov I.** Development of ILBM platform for Transboundary Lake Aral // SIL News, 2014. V. 65. P. 8–10.