

УДК 595.3(262.83)

РАКООБРАЗНЫЕ АРАЛЬСКОГО МОРЯ

© 2020 г. Н. В. Аладин^а, *, И. С. Плотников^а, А. О. Смуров^а, А. В. Макрушин^б, **

^аЗоологический институт РАН, Санкт-Петербург 199034, Россия

^бИнститут биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
п. Борок 152742, Некоузский р-н, Ярославская обл., Россия

*e-mail: nikolai.aladin@zin.ru

**e-mail: makru@ibiw.yaroslavl.ru

Поступила в редакцию 31.05.2019 г.

После доработки 05.08.2019 г.

Принята к публикации 03.10.2019 г.

На основании литературных данных и проводившихся авторами на протяжении более 30 лет исследований выполнен анализ фауны ракообразных Аральского моря. Рассматриваются ее состав, его изменения, происходившие начиная с 1950-х гг., и отношение составляющих ее видов к фактору солёности. В Арале ракообразные составляют около одной четверти видового разнообразия Метазоа. Они представлены пресноводными, солоноватоводными, морскими видами и галофилами из солёных континентальных водоемов аридной зоны. Первые изменения состава фауны ракообразных Арала произошли еще до его современной регрессии. Они стали результатом намеренного, а также случайного, вселения человеком ряда изначально отсутствовавших видов беспозвоночных и рыб. С 1960-х гг. основной причиной становится быстрое изменение солёности. По мере ее роста видовое разнообразие ракообразных резко снизилось вследствие исчезновения сначала пресноводных, а затем и солоноватоводных видов. После того, когда с падением уровня Аральского моря оно разделилось на 2 части — Малый Арал и Большой Арал, дальнейшая эволюция этих остаточных водоемов шла разнонаправленно. В результате сооружения плотины в бывшем проливе Берга стало возможным снижение солёности Малого Арала и постепенное восстановление фауны ракообразных. Большой Арал к настоящему времени превратился в гипергалинный водоем, в котором обитает только несколько видов ракообразных.

Ключевые слова: Аральское море, ракообразные, солёность, фауна

DOI: 10.31857/S0044513420040030

Аральское море — большое бессточное солёное озеро в пустынной зоне Средней Азии на территории Казахстана и Узбекистана, терминальный водоем рек Сырдарья на северо-востоке и Амударья на юге. В Арале выделяются две главные его части: северная — Малое море или Малый Арал, и южная — Большое море или Большой Арал. Большой Арал включает глубоководную западную впадину, обширную восточную часть и залив Тшебас (Бортник, Чистяева, 1990). Из-за этого Аральское море при снижении уровня может разделяться на несколько остаточных водоемов.

До современной регрессии Арал был солоноватоводным со средней солёностью 10.3‰. На юге и юго-западе Большого моря солёность была снижена благодаря опресняющему влиянию Амударьи. В Малом Арале опресненная зона расположена перед устьем Сырдарьи (Бортник, Чистяева, 1990). Из-за интенсивного испарения и затрудненного водообмена солёность на мелко-

водьях, в заливах восточного побережья и на юго-востоке, в акватории Акпеткинского (Карабайли) архипелага, была повышена и достигала 50‰ и более (Деньгина, 1959; Хусаинова, 1960).

Вода в Аральском море метаморфизирована. Здесь по сравнению с океанической водой доля двухвалентных ионов относительно одновалентных повышена. Преобладавшая в Аральском море солёность ~10‰ лежит в пределах первой барьерной солёности или α -хорогалиникума, для метаморфизированной воды этого водоема составляющему 8–13‰. Этот солёностный интервал представляет собой зону стыка двух основных типов водной фауны — морской и пресноводной, он также является ядром солоноватых вод (Аладин, Плотников, 2013). Благодаря этому в фауне водных беспозвоночных Аральского моря представлены пресноводные, солоноватоводные, морские виды и галофилы из солёных водоемов аридной зоны.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ФАУНЫ РАКООБРАЗНЫХ

В Аральском море ракообразные (Crustacea) составляют около одной четверти видового разнообразия Metazoa. Часть их – недавние вселенцы, появившиеся в этом водоеме в 20 веке. К свободноживущим ракообразным относятся: жаброногие (Branchiopoda) – жаброногии (Sarsostraca, Anostraca) и ветвистоусые (Phyllopoda, Cladocera); веслоногие (Maxillopoda, Copepoda) – отряды Calanoida, Cyclopoida и Harpacticoida; ракушковые (Ostracoda); высшие (Malacostraca) – отряды Amphipoda и, представленные только недавними вселенцами, Mysida и Decapoda. Паразитические ракообразные представлены веслоногими (Copepoda) – отряды Cyclopoida, Siphonostomatoida (= Caligoida) и карпоедами (Branchiura) – отряд Arguloida.

СВОБОДНОЖИВУЩИЕ РАКООБРАЗНЫЕ

Аборигенная фауна

На протяжении длительного времени на Аральском море не проводились специальные фаунистические исследования, и фауна беспозвоночных, включая ракообразных, оставалась недостаточно изученной. Такие исследования были проведены в 1960-х гг., список видов ракообразных, в особенности Ostracoda и Harpacticoida, расширился, и в 1974 г. вышел в свет “Атлас беспозвоночных Аральского моря”. В этом издании были учтены только постоянные обитатели открытого моря и предустьевых районов, и в него не вошли многие сугубо пресноводные виды, которые попадают в Арал со стоком рек (Мордухай-Болтовской, 1974).

Свободноживущие ракообразные Аральского моря принадлежат к трем фаунистическим комплексам. Наиболее богат видами комплекс, включающий широко распространенные виды пресноводного происхождения: эти виды населяют разнообразные пресные и соленые, в том числе и гипергалинные, континентальные водоемы. Следующий комплекс образуют представители морской средиземноморско-атлантической фауны. Третья составляющая фауны Арала – эндемичный солоноватоводный понто-каспийский фаунистический комплекс (Мордухай-Болтовской, 1974).

Всего в составе фауны Аральского моря известно 18 видов ветвистоусых ракообразных, относящихся к 3 отрядам – Stenopoda, Anomopoda и Oнуschoroda и 9 семействам (табл. 1). Кроме планктобентических *Chydorus sphaericus*, *Cornatella rectangula* и *Ilyocryptus agilis*, все они являются планктонными формами. В “Атласе беспозвоночных Аральского моря” (Мордухай-Болтовской, 1974) не упоминаются *Polyphemus pediculus*, впервые встреченный в Арале в 1981 г. (Андреев, 1989), *Podonevadne trigona* (Аладин, Андреев, 1984), а также зарегистрированные во второй половине 1990-х гг. *I. agilis* и *Daphnia galeata* (Стуге, 2001; Stuge, Saduakasova, 2005). Возможно, что некоторые связанные с субстратом виды Cladocera – представители семейств Chydoridae, Iуocryptidae и Macrotrichidae – не были учтены.

Большинство Cladocera Аральского моря (13 видов) относятся к пресноводному комплексу. При своем пресноводном происхождении они способны в различной степени выдерживать осолонение. Широко эвригалинный рачок *Moina mongolica* (Аладин, 1996) представляет в Арале фауну континентальных соленых водоемов, в том числе гипергалинных водоемов степной и аридной зон. Этот комплекс широко представлен также в реках Сырдарья и Амударья и в связанных с ними системах озер (Никольский, Панкратова, 1934; Рылов, Гладков, 1934). По всему морю встречались только *Ceriodaphnia reticulata* и *Cornatella rectangula* (за исключением сильно осолоненных районов) и *M. mongolica*, тогда как распространение остальных ограничено опресненными акваториями перед устьями рек (Мордухай-Болтовской, 1974; Андреев, 1989). Входящие в этот фаунистический комплекс ветвистоусые ракообразные Арала широко распространены в Палеарктике или в Голарктике, а некоторые из них встречаются и в других зоогеографических областях. Так, к тропической и субтропической фауне относится *Ceriodaphnia cornuta* (Мордухай-Болтовской, 1974).

Остальные ветвистоусые ракообразные Аральского моря принадлежат к эндемичному понто-каспийскому фаунистическому комплексу, который здесь представлен пятью видами отряда Oнуschoroda из семейств Podonidae (4 вида) и Cercopagidae (1 вид). Все они населяют открытую часть Арала и не встречаются в сильно осолоненных районах. Самыми многочисленными среди них являются *Podonevadne camptonux* и *Evadne anonus*. Всегда редкими были *P. angusta* (Мордухай-Болтовской, 1974; Андреев, 1989) и неожиданно встреченный в 1981 г. *P. trigona*. Причины появления этого рачка в Арале неизвестны. Он может быть как вселенцем, ранее занесенным попутно при вселении рыб и беспозвоночных из Понто-Каспия, так и аборигеном. Пока соленость еще была низкой, численность этого эвригалинного рачка оставалась недостаточной для его обнаружения, но с осолонением моря и выпадением менее эвригалинных видов он получил конкурентное преимущество (Аладин, Андреев, 1984).

Таблица 1. Сладосета (Branchiopoda, Phyllozoa) Аральского моря

Таксон	Встречаемость				Толерантный диапазон, %	Статус	Распространение
	Опресненные районы	Солоновато-вожные районы	Осолоненные районы	Гипергаинные районы			
Отряд Сипорода Семейство SIDIDAE <i>Diaphanosoma brachyurum</i> Lievin 1848, s. lato	+				0–8?	Аб. И. (1970-е) Р. (1990-е)	Голарктика, тропические Азия и Африка, пресноводный
Отряд Анопорода Семейство CHYDORIDAE <i>Chydorus sphaericus</i> (O. F. Müller 1785), s. lato	+	+			0–12	Аб. И. (1970-е) Р. (1990-е)	Космополит, пресноводный, планктобентический
<i>Coronella rectangula</i> (Sars 1861), s. lato	+	+			0–13?	Аб. И. (1970-е) Р. (1990-е)	Космополит, пресноводный, планктобентический
Семейство BOSMINIDAE <i>Bosmina longirostris</i> (O. F. Müller 1785)	+				0–10	Аб. И. (1970-е) Р. (1990-е)	Космополит. пресноводный
Семейство ILYOCRYPTIDAE <i>Ilyocryptus agilis</i> Kurz 1878	+	+			0–>20	Вс.? (1990-е)	Голарктика, Эфиопская область, пресноводный, планктобентический
Семейство DAPHNIIDAE <i>Daphnia longispina</i> (O. F. Müller 1776)	+				0–12	Аб. И. (1970-е) Р. (1990-е)	Голарктика, пресноводный
<i>Daphnia galeata</i> G. O. Sars 1864	+				0–8?	Вс.? (1990-е)	Голарктика, Неотропика. пресноводный
<i>Ceriodaphnia reticulata</i> (Jurine 1820)	+	+			0–16	Аб. И. (1972-1974) Р. (1990-е)	Голарктика, пресноводный
<i>Ceriodaphnia cornuta</i> G. Sars 1885, s. lato	+				0–13	Аб. И. (1970-е) Р. (1990-е)	Тропики, субтропики, пресноводный
<i>Ceriodaphnia pulchella</i> G. Sars 1862	+				н/д	Аб. И. (1970-е) Р. (1990-е)	Палеарктика, пресноводный
Семейство MOINIDAE <i>Moina mongolica</i> Daday 1888	+	+	+	+	0–97	Аб. И. (1975) Р. (2000-е)	Голарктика, солёные континентальные водоёмы
<i>Moina micrura</i> Kurz 1874, s. lato	+				0–6?	Аб. И. (н/д)	Почти всеветно, пресноводный
Отряд Онухорода Семейство POLYPHEMIDAE <i>Polyphemus pediculus</i> (Linnaeus 1761), s. lato	+				0–8	Аб.? И. (н/д)	Голарктика, пресноводный
Семейство PODONIDAE <i>Podonevadne camptonux</i> (G. Sars 1897)	+	+	+		4–>28	Аб. И. (до 1989) Р. (1990-е)	Эндемик Арала и Каспия
<i>Podonevadne angusta</i> (G. Sars 1902)	+	+	+		6–29	Аб. И. (до 1989) Р. (1990-е)	Эндемик Арала и Каспия
<i>Podonevadne trigona</i> (G. Sars 1897)	+	+	+		0–>26	Аб.? И. (до 1989)	Эндемик Арала(?) и Каспия
<i>Evadne anonux</i> G. Sars 1897	+	+	+		4–30	Аб. И. (до 1989) (1990-е)	Эндемик Понто-Арало-Каспия
Семейство CERCOPAGIDIDAE <i>Cercopagis pengoi aralensis</i> M.-Boltovskoi 1971	+	+			0–>13	Аб. И. (1981)	Эндемичный подвид понто-каспийского <i>Cercopagis pengoi</i> (Ostroumov 1891)

Статус: Аб. – абориген, Вс. – вселенец, И. – исчез, Р. – реинтродукция.

Если все Podonidae избегают сильно опресненные районы, то единственный представитель Cercopagidae в Арале — *Cercopagis pengoi aralensis* — встречался и здесь (Мордухай-Болтовской, 1974). Кроме самого Арала, этот рачок найден также и в оз. Судочье (Аладин, 1996). В отличие от остальных Cladocera, распространение всех Podonidae в бассейне Арала ограничено самим морем, а в Сырдарье, Амударье и озерах связанных с этими реками, их нет.

Среди всех ветвистоусых ракообразных Арала самыми многочисленными были *P. camptonyx*, *E. anonyx*, *Ceriodaphnia reticulata*, *M. mongolica* и *Coronatella rectangula* (Мордухай-Болтовской, 1974).

Все Cladocera являются осморегуляторами. Виды, известные для Арала, способны к гиперосмотической осморегуляции в гипотонической среде, и являются осмоконформерами в гипертонической среде, кроме способных к гипотонической осморегуляции в гипертонической среде *M. mongolica* и всех Podonidae (Аладин, 1996).

Из числа жаброногов (Branchiopoda: Sarsostraca) в Аральском море обитает только представитель фауны гиперсоленых континентальных водоемов галобионт артемия (Anostraca, Artemiidae, *Artemia* Leach 1819). Артемия здесь представлена партеногенетическими клонами (Шарапова и др., 2016), часто объединяемыми под общим названием *Artemia parthenogenetica* Bowen et Sterling 1978. Если в прошлом эти рачки были отмечены только в наиболее осолоненном районе на востоке Большого Арала при солености выше 52‰ (Хусаинова, 1958), то в настоящее время артемия доминирует в зоопланктоне его остаточных водоемов. Являясь хорошими осморегуляторами, эти гипоосмотики способны выдерживать соленость до 350–360‰ (Croghan, 1958, 1958a; Ануфриева, 2014).

Свободноживущие веслоногие ракообразные (Copepoda) Аральского моря относятся к 11 семействам, принадлежащим к 3 отрядам — Calanoida, Cyclopoida и Harpacticoida (табл. 2, 3).

Веслоногие ракообразные отряда Calanoida в фауне Аральского моря представлены только двумя аборигенными видами и одним недавним вселенцем (табл. 2). Все они являются планктонными формами. Распространение аборигенного пресноводного сино-индийского рачка *Phyllodiaptomus blanci* ограничено сильно опресненными районами. Второй абориген — широко эвригаллинный представитель фауны континентальных соленых водоемов Палеарктики *Arctodiaptomus salinus* (Бенинг, 1935) — в прошлом встречался по всему Аралу (Мордухай-Болтовской, 1974). До конца 1950-х гг. этот крупный рачок доминировал в рачковом зоопланктоне (Яблонская, Луко-

нина, 1962), но в дальнейшем его численность многократно снижается, и к 1974 г. он исчезает (Плотников, 2016). Представителя морской средиземноморской фауны *Calanipeda aquaedulcis* вселили в 1965–1970 гг., и этот рачок стал доминирующим видом в зоопланктоне, заняв место исчезнувшего *A. salinus* (Мордухай-Болтовской, 1974; Андреев, 1989; Плотников, 2016).

Все свободноживущие Cyclopoida Аральского моря принадлежат к семейству Cyclopidae (табл. 2). Среди них есть как обитатели пелагиали, так и литоральные виды. К морской фауне относится только *Halicyclops rotundipes aralensis* — широко эвригаллинный подвид средиземноморского *H. rotundipes* Kiefer 1935, обитающего в Средиземном море, а также в заливах и лиманах Черного моря. Этот циклоп встречался по всей акватории Арала, но численность его всегда и везде была низкой. В настоящее время он сохранился только в Малом море. Все остальные Cyclopoida относятся к пресноводному комплексу. Они широко распространены в пресных и осолоненных континентальных водоемах Палеарктики и Голарктики, а некоторые имеют и всесветное распространение (Мордухай-Болтовской, 1974; Плотников, 2016). Большинство из них — типичные пресноводные формы, которые могут жить в Аральском море только в пределах его опресненных районов, куда они также могут попадать со стоком рек. При “нормальной” солености (около 10‰) встречались только *Mesocyclops leuckarti*, реже *Cyclops vicinus* и *Thermocyclops crassus*, а широко эвригаллинный *Megacyclops viridis* был найден и в сильно осолоненном районе при 50‰ (Хусаинова, 1960; Мордухай-Болтовской, 1974; Андреев, 1989). Самым многочисленным циклопом был *Mesocyclops leuckarti*, в прошлом встречавшийся по всему Аралу, кроме сильно осолоненных районов (Мордухай-Болтовской, 1974). Единственный недавний вселенец среди циклопов Арала — это представитель фауны соленых континентальных водоемов, галофил *Apoecyclops dengizicus*, вселившийся в Большой Арал при его превращении в гипергаллинный водоем (Mirabdullayev et al., 2004, 2007).

В составе фауны веслоногих ракообразных Аральского моря известно 15 видов из отряда Harpacticoida, относящихся к 8 семействам (табл. 3). Среди них 3 вида — *Schizopera aralensis*, *S. reducta* и *Enhydrosoma birsteini* — были описаны Боруцким (1971) из Аральского моря как новые виды и пока еще сохраняют статус эндемиков его бассейна. Все найденные в Арале гарпактициды имеют морское происхождение. За исключением аральских эндемиков, они входят в комплекс солоноватоводных видов, представленный также в Каспии, в Азово-Черноморском бассейне, в Сре-

Таблица 2. Calanoïda и Cyclopoida (Maxillozoa, Sorera) Аральского моря

Таксон	Встречаемость				Территориальный диапазон, %	Статус	Распространение
	Опресненные районы	Солоновато-волновые районы	Осолененные районы	Гипергалинные районы			
Отряд Calanoïda Семейство DIARTOMIDAE <i>Arctodiartomus salinus</i> (Daday 1885)	+	+	+	+	0–210 н/д	Аб. И. (1974) Аб. И. (до 1990) Р. (2000–е)	Палеарктика, солёные континентальные водоёмы Сино-Индийская область, Средняя Азия, пресноводный
<i>Phylodiartomus blanci</i> (Guerne et Richard 1896)	+	+	+	+	0.5–56	Вс. (1965–1966, 1970)	Средиземное, Черное, Азовское моря
Семейство PSEUDODIARTOMIDAE <i>Calanipeda aquaedulcis</i> Kritchagin 1873 Отряд Cyclopoida Семейство CYCLOPIDAE Подсемейство HALICYCLOPIDAE <i>Halicyclops rotundipes aralensis</i> Bogutzky 1974	?	+	+	+	0–90	Аб.	Морской. Аральский подвид <i>Halicyclops rotundipes</i> Kiefer 1935
Подсемейство EUCYCLOPIDAE <i>Eucyclops macrurus</i> (G. O. Sars 1863)	+				н/д	Аб. И. (1972–1975)	Голарктика. Пресноводный, заросли макрофитов
<i>Eucyclops serrulatus</i> (Fischer 1851)	+				н/д	Аб. И. (1972–1975)	Космополит. Пресноводный, литораль
<i>Macrocyclus albidus</i> (Jurine 1820)	+				н/д	Аб. И. (1972–1975)	Космополит. Пресноводный, заросли макрофитов
<i>Macrocyclus fuscus</i> (Jurine 1820)	+				н/д	Аб. И. (1972–1975)	Голарктика. Пресноводный, литораль
<i>Tropocyclops prasinus</i> (Fischer 1860)	+				н/д	Аб. И. (1972–1975)	Голарктика. Пресноводный, литораль
Подсемейство CYCLOPIDAE <i>Diacyclops bisetosus</i> (Rehberg 1880)	+				н/д	Аб. И. (1972–1975)	Палеарктика.
<i>Aprocyclops dengizicus</i> (Lepeshkin 1900)	+	+	+	+	до 130	Вс. (2000–е)	Пресноводный, мейобентический
<i>Cyclops strenuus</i> Fischer 1851, s. lato	+				н/д	Аб. И. (1972–1975)	Палеарктика, аридная зона, галофил
<i>Cyclops vicinus</i> Ujjanin 1875	+	+	+	+	н/д	Аб. И. (1972–1975) Р. (2000–е)	Палеарктика. Пресноводный
<i>Megacyclops viridis</i> (Jurine 1820)	+	+	+	+	н/д	Аб.	Голарктика. Пресноводный, литораль Космополит.
<i>Mesocyclops leuckarti</i> (Claus 1857), s. lato	+	+	+	+	0–15	Аб. И. (1972–1975) Р. (1994)	Пресноводный, мейобентический Космополит.
<i>Microcyclops bicolor</i> (G. O. Sars 1863)	+				н/д	Аб. И. (1972–1975)	Пресные и солоноватые озера
<i>Thermocyclops crassus</i> (Fischer 1853)	+				н/д	Аб. И. (1972–1975)	Голарктика. Пресноводный Космополит.
<i>Thermocyclops dybowskii</i> (Lande 1890)	+				н/д	Аб. И. (1972–1975)	Пресноводный, литораль и пелагиаль Палеарктика. Пресноводный, литораль

Статус: Аб. — абортен, Вс. — вселенец, И. — исчез, Р. — реинтродукция.

Таблица 3. Награктиоиды (Maxilloroda, Сорерода) Аральского моря

Таксон	Встречаемость				Толерантный диапазон, %	Статус	Распространение
	Опресненные районы	Солоноватоводные районы	Осолененные районы	Гипергалинные районы			
Семейство ЕСТИНОСОМАТИДАЕ <i>Nalectinosema abraui</i> (Kritchagin 1873)	+	+			До 14–15 (?)	Аб.	Широко распространенный. Солоноватоводный
Семейство ДИОСАЦЦИДАЕ <i>Schizopera aralensis</i> Borutzky 1971	+?	+	+		До 18 (?)	Аб.	Эндемик бассейна Арала
<i>Schizopera jugurtha</i> (Blanchard et Richard 1891)	+?	+	+		До 15 (?)	Аб. И.?	Соленые водоемы Европы, Азии, Африки
<i>Schizopera reducta</i> Borutzky 1971	+?	+	+		До 18 (?)	Аб. И.?	Эндемик бассейна Арала
Семейство АМЕИРИДАЕ <i>Nitocra lacustris</i> (Schmankewitsch 1875)		+	+	+	До 140	Аб.	Почти повсеместно, в континентальных соленых водоемах
<i>Nitocra hibernica</i> (Brady 1880)	+	+	+		До 25 (?)	Аб.	Европа, Средиземное, Черное и Азовское моря. Солоновато- и пресноводный
Семейство САНТНОСАМПТИДАЕ <i>Mesochra aestuarii</i> Gutney 1921	+	+			До 25 (?)	Аб.	Атлантика, Черное и Балтийское моря. Предустьевые пространства и лагуны
Семейство ЛАОРНОТИДАЕ <i>Onychosamptus mohammed</i> (Blanchard et Richard 1891)	+	+	+		До 25 (?)	Аб.	Космополит, солоноватые и опресненные воды
Семейство СЛЕТОДИДАЕ <i>Cletosamptus retrogressus</i> Schmankewitsch 1875	+	+	+	+	До >200	Аб.	Средиземное и Черное моря, соленые озера Средней Азии
<i>Cletosamptus confluens</i> (Schmeil 1894)	+	+	+		До 130	Аб.	Европа, С. Африка, бассейны Черного и Азовского морей. Пресные и солоноватые воды
<i>Limnocletodes behningi</i> Borutzky 1926	+	+	+		?	Аб. И.?	Каспий, Арал, опресненные участки Азово-Черноморского бассейна, поднимается в реки, оз. Иссык-Куль, Сев. Китай
<i>Nannoporus palustris</i> Brady 1880	+	+	+		?	Аб.	Моря северного полушария, Каспий, Арал
<i>Enhydrosoma birsteini</i> Borutzky 1971	+	+	+		?	Аб. И.?	Эндемик бассейна Арала
Семейство ДАРЦУТНОМПСОНИИДАЕ <i>Leptocaris brevicornis</i> (Van Douché 1905)	+	+	+		?	Аб. И.?	В зарослях макрофитов
Семейство ЛЕПТАСТАЦИДАЕ <i>Paraleptastacus spinicauda trisetosus</i> Noodt 1954	+?	+	+	+	?	Аб.	Черное и Аральское моря

Статус: Аб. — абориген, И. — интрод.

диземноморье и в озере Иссык-Куль (Мордухай-Болтовской, 1974).

Три вида аральских гарпактицид — *Nitocra lacustris*, *Cletocamptus retrogressus* и *C. confluens* — широко эвригалинные. Их можно встретить в континентальных гипергалинных водоемах при солености более 100‰ (Мордухай-Болтовской, 1974; Loffler, 1961; Mirabdullayev et al., 2004; Mokievsky, Miljutina, 2011; Шадрин, 2012; Carrasco, Perisinotto, 2012).

Гарпактициды в основном придерживаются придонных слоев, но встречаются и в пелагиали. Эта группа ракообразных, для сбора которых необходимо использовать специальную методику, была и остается недостаточно изученной, и существующий список известных для Арала видов может быть неполным (Мордухай-Болтовской, 1974).

Осморегуляторные способности веслоногих ракообразных Арала не исследовались. Вероятно, они могут быть как осмоконформерами, так и конфогиперосмотиками (Аладин, 1990).

Всего в Аральском море найдено 13 видов ракушковых ракообразных (Ostracoda) из 8 семейств, относящихся к одному отряду Podocoripida (табл. 4) (Мордухай-Болтовской, 1974). Из них 11 видов принадлежат к аборигенной фауне Арала. Еще один вид ракушковых, галобионт *Limnocythere dubiosa*, был указан для фауны Арала (Бронштейн, 1947), но при последующих исследованиях найден не был (Шорников, 1973; Мордухай-Болтовской, 1974). Два оставшихся вида — *Cyprinotus salinus* и *Eucypris mareotica* из семейства Cyprididae — в “Атласе ...” не указаны. Впервые их обнаружили в заливе Большой Сырычеганак Малого моря в 1995 г. при солености ~23‰. По всей видимости, они являются недавними вселенцами и были занесены в Арал из других соленых водоемов путем эолового переноса покоящихся стадий (Аладин и др., 2004).

К пресноводному комплексу можно отнести остракод *Darwinula stevensoni*, *Typhlocypris marchica*, *Cyclocypris laevis*, *Limnocythere inopinata* и *Loxiconchissa immodulata*. Остальные ракушковые Аральского моря относятся к числу солоноватоводных и морских видов.

Самым массовым видом среди остракод Аральского моря всегда был и остается широко эвригалинный *Cyprideis torosa* (Шорников, 1973; Мордухай-Болтовской, 1974). В Арале этот рачок представлен имеющей пресноводное происхождение формой *amphiosmotica*, способной к амфиосмотической регуляции, встречающейся в континентальных водоемах от пресных до гипергалинных. Его соленостный толерантный диапазон — от пресной воды до ~100‰ (Аладин, 1989).

В составе фауны Аральского моря известно 6 видов высших ракообразных (Malacostraca) (табл. 5). Из них единственным аборигеном является только широко эвригалинный представитель понто-каспийской фауны бокоплав *Dikerogammarus aralensis*. До своего исчезновения в 1973 г. он встречался в Арале во всем диапазоне соленостей — от опресненных до гипергалинных районов (Бенинг, 1937; Хусаинова, 1958, 1960; Мордухай-Болтовской, 1972, 1974). В настоящее время этот рачка в Арале нет, но он обитает в озерах, расположенных в нижнем течении Сырдарьи (Плотников, 2016). Все остальные Malacostraca в Аральском море — креветка, мизиды и краб — недавние вселенцы. Их или вселили намеренно, или же занесли попутно при проведении акклиматизационных работ (Карпевич, 1975).

Мизиды, как и бокоплав, представляют в Аральском море понто-каспийскую фауну. Если *Paramysis intermedia* и *P. lacustris* вселили в 1958–1960 гг. из дельты Дона, то *P. ullskyi* был вселен только в водохранилища на Сырдарье и уже оттуда самостоятельно проник в Арал (Кортунова, 1970; Карпевич, 1975). Мизиды эвригалинны, их соленостный толерантный диапазон — от пресной воды до 17–25‰ (Бекмурзаев, 1970).

Креветка *Palaemon elegans* и краб *Rhithropanopeus harrisi tridentata* — представители морской фауны Malacostraca в Арале. Креветка обитает в прибрежье Атлантики, Балтийского, Средиземного, Черного и Азовского морей (Борисов, 2012). Она является широко эвригалинным видом, ее соленостный толерантный диапазон от 5 до >62‰. В Аральское море ее случайно занесли в 1954–1956 гг. Креветка — хороший осморегулятор (Плотников, 2016). Краб — широко эвригалинный обитатель солоноватых и морских вод. Его нативный ареал находится в Мексиканском заливе и на атлантическом побережье Северной Америки. Этот краб является инвазивным видом (Борисов, 2012), и его занесли в Средиземное, Черное, Азовское, Северное, Балтийское моря, а также в Каспий. В Арал краб попал как случайный вселенец в 1970–1971 гг. Он является хорошим осморегулятором. Его соленостный толерантный диапазон — от пресной воды до >56‰ (Bayly, 1972).

По сравнению с другим крупным континентальным соленым водоемом — Каспийским морем — фауна свободноживущих ракообразных Аральского моря очень бедная, и не только по общему числу видов, но и по наличию в ней таксонов более высоких рангов. В аборигенной фауне Арала не представлены не только многие семейства и рода, но и отряды ракообразных. Из числа обитающих в Каспии аборигенных ветвистоусых

Таблица 4. Ostracoda Аральского моря

Таксон	Встречаемость				Толерантный диапазон, %	Статус	Распространение
	Опресненные районы	Солоноватоводные районы	Солоноенные районы	Гипергалинные районы			
Отряд Podocoripida							
Семейство DARWINULIDAE							
<i>Darwinula stvensoni</i> (Brady et Robertson 1870)	+	+?			До >15	Аб. И. (1975–1979)	Космополит; пресноводный
Семейство CANDONIDAE							
<i>Typhlocypris (Typhlocypris) marchica</i> (Hartwig 1899)	+	+			0.2 – >17	Аб. И. (1975–1979)	Палеарктика, пресноводный
Семейство CYPRIDIDAE							
<i>Cyclocypris laevis</i> (O. F. Müller 1776)	+	+			0–19	Аб.	Убиквист, пресные и солоноватые воды
<i>Plesiocypridopsis newtoni</i> (Brady et Robertson 1870)	+	+			0.3–15.7	Аб. И. (1975–1979)	Палеарктика
<i>Cyprinotus salinus</i> (Brady 1868)	?	?	+		0 – >60	Вс.? (до 1995)	Солёные озера, лагуны
<i>Eucypris marconica</i> (Fischer 1855)	?	+?	+	+	1.6–300	Вс.? (до 1995)	
Семейство CYTHERIDEIDAE							
<i>Cyprideis torosa</i> (Jones 1850)	+	+	+	+	0–104	Аб.	Европа, 3. Азия, С. Африка
Семейство LEPTOCYTHERIDAE							
<i>Anniscythere symbula</i> (Livental 1929)	+	+			0–18.3	Аб. И. (1975–1979)	Понто-Каспий, Арал
Семейство HEMICYTHERIDAE							
<i>Tyrrhenocythere annicola donetziensis</i> (Dubowsky 1926)	+	+			0–18.3	Аб.	Солоноватоводный.
Семейство LIMNOCYTHERIDAE							
<i>Limnocythere dubiosa</i> Daday 1903	+	+	+		н/д	Аб.	Малая Азия, Иссык-Куль, Крым, галобонт
<i>Limnocythere inopinata</i> (Baird 1850)	+	+			0–20	Аб.	Палеарктика, пресные и слабосоленые воды
<i>Galolimnocythere aralensis</i> Schornikov 1973	+	+			5–22	Аб.	Аральское море, возможно оз. Шелкар и дельта р. Дон
Семейство LOXOCONCHIDAE							
<i>Loxocochissa (Loxocaspia) immodulata</i> (Stepanaitys 1958)	+	+			н/д	Аб.	Понто-Каспий, Арал

Статус: Аб. – абортен, Вс. – вселенец, И. – исчез.

Таблица 5. Malacostraca Аральского моря

Таксон	Толерантный диапазон, %	Статус	Распространение
Отряд Amphipoda Семейство GAMMARIDAE <i>Dikerogammarus aralensis</i> (Uljanin 1875)	0 – >55.	Аб. – И. (1973)	Понто-Каспий, Арал. морской и солоноватоводный
Отряд Mysida Семейство MYSIDAE <i>Paramysis (Mesomysis) intermedia</i> (Czerniavsky 1882)	0–17	Вс. (1958–1960) И. (1976) Р. (2000-е)	Эндемик Понто-Каспия, солоноватоводный
<i>Paramysis (Serrapalpis) lacustris</i> (Czerniavsky 1882)	0–25	Вс. (1958–1960) И. (1976)	Эндемик Понто-Каспия, солоноватоводный
<i>Paramysis (Metamysis) ullskyi</i> Czerniavsky 1882	0–18	Вс. (1965) И. (1976)	Эндемик Понто-Каспия, солоноватоводный
Отряд Decapoda Семейство PALAEMONIDAE <i>Palaemon elegans</i> Rathke 1837	5 – >62	Вс. (1954–1956)	Атлантика, Балтийское, Средиземное, Черное, Азовское моря
Семейство PANOPEIDAE <i>Rhithropanopeus harrisi tridentata</i> Maitland 1874	0 – >56	Вс. (1970–1971) И. (к концу 1990-х)	Мексиканский залив и тихоокеанское побережье С. Америки

Статус: Аб. – абориген, Вс. – вселенец, И. – исчез, Р. – реинтродукция.

(Cladocera) отряда Onychopoda в Арале нет представителей родов *Cornigerius* и *Caspiavadne*, а род *Cercopagis* представлен только одним видом. Среди веслоногих (Copepoda) отряда Calanoida отсутствуют представители семейств Centropagidae и Temogidae. Из высших ракообразных (Malacostraca) в аборигенной фауне Арала не были представлены такие отряды, как мизиды (Mysida), кумовые (Cumacea), равноногие (Isopoda) и десятиногие (Decapoda). Если в Каспии обитает около 100 видов бокоплавов (Amphipoda), то в Аральском море – только один (Бирштейн и др., 1968; Мордухай-Болтовской, 1974). Если в Каспии преобладают автохтоны, то в Арале – пресноводный комплекс, и понто-каспийцев там очень немного.

В фауне ракообразных Аральского моря были представлены (и в настоящее время присутствуют) гидробионты с различными типами осморегуляции. В ней исходно преобладали (и в настоящее время преобладают) формы, обладающие или активной осморегуляцией, или широкой изоосмией. В ней фактически отсутствовали

только типичные морские и стеногалинные морские организмы.

Вселенцы

Как намеренное, так и случайное вселение людьми в Аральское море исходно отсутствовавших там видов беспозвоночных и рыб стало одной из причин изменений состава фауны этого водоема в 20 веке. Всего за период 1954–1970 гг. специально вселили 4 вида свободноживущих ракообразных и еще 2 вида занесли попутно при проведении плановых акклиматизаций. Если в Каспийское море, после соединения Волги судходными каналами с бассейнами Черного и Балтийского морей, многие чужеродные виды были занесены судами (с балластными водами, в обрастаниях днища) (Aladin et al., 2002; Аладин, Плотников, 2004), то такой путь их вселения в Аральское море, благодаря полной изоляции его бассейна, невозможен.

Креветка *Palaemon elegans* была первым, вселенным в Аральском море при участии людей и

успешно в нем натурализовавшимся, ракообразным. Ее случайно занесли в 1954–1956 гг. при неудачной попытке акклиматизации двух видов кефали из Каспийского моря, где эта креветка тоже является вселенцем. Ее и *P. adspersus* Rathke 1837 в 1930-е гг. занесли в Каспий из Черного моря тоже при вселении этих кефалей. Возможно, что и второй вид креветок тоже попал в Арал, но так и не натурализовался (Хусаинова, 1958; Карпевич, 1975). Впервые *P. elegans* обнаружили в Арале в 1957 г. Креветка быстро распространилась по всему морю (Карпевич, 1975) и, как считается, стала причиной сокращения численности и последующего исчезновения бокоплава *Dikerogammarus aralensis* (Андреева 1989; Аладин, Котов, 1989). Основной пищей креветке служат детрит и водные растения (Мордухай-Болтовской, 1974), но она всеядная и поедает также донных беспозвоночных, включая бокоплавов. Кроме этого, биотопы креветки и бокоплава совпадали, и с ростом численности креветок численность бокоплава стала сокращаться (Малиновская, 1961; Мордухай-Болтовской, 1972), и с 1973 г. он в Арале больше не встречается (Андреева, 1989). Во всяком случае, его исчезновение не могло быть следствием роста солености.

Плановое вселение ракообразных в Аральское море началось в 1958 г. Предварительно были разработаны биологические обоснования акклиматизации ряда видов из бассейнов Азовского и Каспийского морей. Вселять следовало эвритермные, плодовые и потребляющие детрит солоноватоводные и морские формы, более стойкие, чем аборигенные, к ожидавшемуся повышению солености (Карпевич, 1958, 1960, 1960а; Бокова, 1960).

Первыми такими вселенцами в Арале стали реликтовые понто-каспийские мизиды. Эти детритофаги представляют ценный корм для рыб-бентофагов и способны выдерживать соленость до 17–20‰ (Карпевич, 1960, 1960а). Вселение мизид проходило в 1958–1960 гг. Среди отловленных в дельте Дона рачков около 90% составляли *Paramysis lacustris*, остаток состоял из *P. intermedia* и единичных особей *P. (Paramysis) baeri* Czerniavsky 1882 (Карпевич, 1960а). Рачки, перевезенные в 1958 г. в Малый Арал и попавшие из пресной воды сразу в соленость около 10‰, погибли, и только в 1959–1960 гг. высадка мизид в опресненный залив рядом с устьем Сырдарьи была успешной (Галактионова, Бинтинг, 1964; Карпевич, Бокова, 1970; Картунова, 1968). Из этих трех видов натурализовались только *P. lacustris* и *P. intermedia* (Картунова, 1970). Интродукция *P. baeri* не удалась из-за малого числа особей и, возможно, неблагоприятного для этой мизиды термиче-

ского режима, т.к. в относительно холодных водоемах, таких как Арал, лучше выживает *P. intermedia* (Карпевич, Бокова, 1970). В 1964 г. мизид перевезли из Малого моря в один из опресненных заливов Большого Арала (Бекмурзаев, 1965, 1970; Картунова, 1970). В течение второй половины 1960-х гг. *P. intermedia* заселил все побережье Арала, кроме района Акпеткинского архипелага, и почти вытеснил первоначально более многочисленного *P. lacustris*, который сохранился только около устья Сырдарьи. Причиной этого могли быть или недостаточно благоприятные для *P. lacustris* условия в новом биотопе, или же то, что эти более крупные и менее подвижные рачки интенсивнее выедались рыбами (Бекмурзаев, 1970; Карпевич, Бокова, 1970; Картунова, 1968, 1970). Мизиды появились и в Сырдарье, заселив ряд связанных с ней озер в ее нижнем течении. Еще одну мизиду, *Paramysis ullskyi*, обнаружили в Арале в 1965 г., но не там, где вселяли остальных мизид, а около устья Сырдарьи. Этих рачков вселили в 1963 г. в удаленные от моря водохранилища на Сырдарье, откуда они могли самостоятельно мигрировать в Арал (Картунова, 1970).

В Аральском море отсутствовали высокопродуктивные полициклические планктонные ракообразные из Сорерода, такие как *Heteroscope*, *Calanipeda*, *Acartia* и *Centropages*, являющиеся ценным кормом для рыб и образующие большую биомассу. Здесь же более 70% биомассы зоопланктона приходилось на один низкопродуктивный вид — крупного веслоногого рачка, фито-детритофага *Arctodiaptomus salinus* (Карпевич, 1960, 1975), который в Арале моноциклический. Весной перезимовавшие самцы и самки прошлогодней генерации погибали после размножения. Осенью около 90% популяции составляли взрослые особи нового поколения (Луконина, 1960; Яблонская, Луконина, 1962).

Бедность вод Амударьи и Сырдарьи фосфором ведет к его дефициту в водах Аральского моря. Кроме этого, донные диатомовые потребляют образующиеся при минерализации органики биогены, что снижает их возврат в толщу воды. Все это ограничивает продукцию планктонных водорослей. Из-за этого плотность и продуктивность зоопланктона низкие, что сильно ограничивает кормовые ресурсы его потребителей и, в случае вселения планктоноядных рыб не позволяет рассчитывать на их достаточную обеспеченность кормом (Луконина, 1960, 1960а; Яблонская, Луконина, 1962).

Доминирование *A. salinus* в зоопланктоне Арала было возможным только при отсутствии настоящих планктоноядных рыб, кроме малочисленной девятииглой колюшки. Зоопланктон ча-

стично потребляли также шемая, чехонь и молодь рыб (Никольский, 1940; Луконина, 1960, 1960а; Панкратова, 1935; КОРТУНОВА, 1975).

В 1954–1956 гг. в Аральское море при неудавшемся вселении кефалей случайно занесли каспийскую атерину. Тогда же, несмотря на все возражения, вселили настоящего планктофага – балтийскую салаку, и это привело к серьезным негативным последствиям. Оба вселенца натурализовались, их численность быстро увеличивалась (Карпевич, 1975). В результате, главным образом из-за салаки, резко возросла нагрузка на зоопланктон (КОРТУНОВА, 1975). В первую очередь поедались крупные ракообразные – *A. salinus*, *Moina mongolica*, *Ceriodaphnia reticulata* и *Cercopagis pengoi aralensis*. До 1960 г. основной пищей салаки был, как самый многочисленный и наиболее доступный, *A. salinus*, и его количество быстро уменьшалось. К 1961–1963 гг. общая биомасса зоопланктона уменьшилась в 10 раз. Почти исчезли не только *A. salinus*, на долю которого теперь приходилось всего лишь около 1% биомассы зоопланктона, но также *Ceriodaphnia reticulata*, *M. mongolica* и *Cercopagis pengoi aralensis*. В свою очередь, образовавшийся недостаток корма привел к массовой гибели салаки и атерины от истощения зимой 1960–1961 гг., после чего их численность всегда была низкой (Османов, 1961; КОРТУНОВА, Луконина, 1970; КОРТУНОВА, 1975).

Численность и биомасса планктонных ракообразных в Арале продержались на минимуме до середины 1960-х гг. Только ветвистоусый рачок *Podonevadne camptonux* оставался относительно многочисленным. Затем, т.к. фитопланктон недоиспользовался из-за многократного сокращения численности его основного потребителя *A. salinus*, количественные показатели развития зоопланктона стали восстанавливаться. Во второй половине 1960-х гг. выросла численность циклопов, среди которых преобладал *Mesocyclops leuckarti*. Почти исчезнувшие ветвистоусые *Moina mongolica* и *Cercopagis pengoi aralensis* вновь стали обычными. Тем не менее, прежняя биомасса зоопланктона, создававшаяся *A. salinus*, уже не восстановилась (КОРТУНОВА, 1975).

Веслоногого рачка *Calanipeda aquaedulcis* вселяли в Аральское море сначала в 1965–1966 гг. из кубанских лиманов и повторно в 1970 г. из Таганрогского залива Азовского моря. Рачков выпустили в опресняемые заливы на юге Большого Арала и в устье Амударьи (Мордухай-Болтовской, 1972; Карпевич, 1975). Клету 1970 г. они, заселив эти заливы, проникли в Малый Арал. Спустя всего лишь год *C. aquaedulcis*, благодаря высокой плодовитости – 6 генераций в году (Фаломеева, Казахбаев, 1981), расселилась по всему

Аралу, включая акватории Акпеткинского архипелага с соленостью до 15–18‰, и стала доминирующим видом планктонных ракообразных (Дарибаев, 1967; Казахбаев, 1974; Карпевич, 1975; Андреев, 1980, 1989). Этот фильтратор фито-детритофаг оказался сильным конкурентом *Arctodiptomus salinus*, численность которого всего за год вновь резко снизилась, и к 1974 г. он исчез окончательно. По-видимому, *C. aquaedulcis*, как конкурент, также могла быть причиной исчезновения к 1973 г. широко эвригалинного (Аладин, 1996) ветвистоусого рачка *Moina mongolica* (Плотников, 2016).

Вместе с *C. aquaedulcis* в 1970–1971 гг. в Аральское море попали, как показал просмотр проб из транспортировочных пакетов, планктонные личинки нежелательного для вселения, как инвазивный вид (Борисов, 2012), краба *Rhithropanopeus harrisi tridentata* (Мордухай-Болтовской, 1972; Карпевич, 1975). К 1976 г. он заселил весь Большой Арал, но в Малом Арале он так и не появился (Андреев, Андреева, 1988; Андреева, 1989).

В результате плановых и случайных интродукций за период 1954–1971 гг. в Арале появились 6 видов ракообразных, но при этом исчезли 2 аборигенных вида.

СОВРЕМЕННАЯ РЕГРЕССИЯ АРАЛЬСКОГО МОРЯ

Другой и самой существенной причиной изменений в фауне Аральского моря, стала начавшаяся после в 1960-х гг. современная антропогенная регрессия, следствием которой является изменение гидрологического режима и солености воды.

На протяжении нескольких веков состояние Аральского моря оставалось условно стабильным. С 1961 г., главным образом из-за начавшегося увеличения безвозвратного изъятия стока рек, в первую очередь на орошение, а также наступившего периода естественного маловодья, речной сток стал сокращаться, что стало причиной современной антропогенной регрессии. Уровень Арала начал снижаться, а соленость – расти (Бортник, Чистяева, 1990). В течение 1961–1970 гг. высыхание Арала и сопровождавший его рост солености шли медленно, и к 1971 г. средняя соленость повысилась лишь незначительно – на 1.5‰, т.е. до 11.5‰. Аральское море все еще оставалось солоноватоводным. Изменения, произошедшие за это десятилетие в фауне ракообразных, в основном были следствием вселения прежде отсутствовавших видов рыб и беспозвоночных.

В 1970-е гг. началось резкое сокращение стока Амударьи и Сырдарьи и, следовательно, площади

опресненных акваторий. Основным фактором, влияющим на биоту Арала, становится прогрессирующий рост солености. С осолонением до 12–13‰ – верхней границы первой барьерной солености – и последующим переходом через нее Аральское море перестало быть солоноватоводным водоемом. Соленость выше 13‰ становится препятствием для дальнейшего существования видов пресноводного комплекса.

На 1971–1976 гг. приходится первый кризисный период и начинается сокращение видового разнообразия (Плотников и др., 1991). Исчезают пресноводные *Cladocera*. Численность некоторых из них сильно упала еще в начале 1960-х гг. в результате выедания вселенными в Арал рыбами-планктофагами. Из числа населявших открытую часть Арала первой исчезает *Ceriodaphnia reticulata*, а к 1974 г. и более эвригалинная *Coronatella rectangularis*. В результате из числа обитавших в открытой части Аральского моря ветвистоусых ракообразных первый кризисный период пережили только представители понто-каспийского комплекса – *Evadne anonyx*, *Podonevadne* spp. и, ставший редким более чувствительный к дальнейшему осолонению, *Cercopagis pengoi aralensis*.

Во время первого кризиса начинает уменьшаться видовое разнообразие веслоногих ракообразных из *Cyclozoidea* и сокращается их численность. Место исчезнувшего в 1972–1975 гг. прежнего доминанта среди циклопов пресноводного *Mesocyclops leuckarti* занимает морской эвригалинный циклоп *Halicyclops rotundipes aralensis*. Хотя он и встречался по всему морю, но везде его численность была невысокой. Кроме него, этот кризисный период пережили *Megacyclops viridis* и *Diacyclops bisetosus*.

Тогда же, вероятно, могли исчезнуть, как наименее резистентные к повысившейся солености, гарпактициды *Leptocaris brevicornis* и эндемик *Ethyrosoma 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*.

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).

В этот кризис существенно сократилось видовое разнообразие фауны свободноживущих беспозвоночных Аральского моря. Исчезли виды пресноводного происхождения, способные исключительно к гиперосмотической осморегуляции. С их исчезновением преимущество получили способные к гипоосмотической осморегуляции

каспийские и морские эвригалинные (средиземноморско-атлантические) и галофильные виды континентальных вод, а также широко эвригалинные осмоконформеры.

Несмотря на продолжавшийся рост солености, первый кризисный период сменился периодом относительной стабилизации. Необходимо отметить, что эта стабилизация не означала абсолютной неизменности фауны Арала, так в этот период тоже произошли некоторые изменения ее видового состава. Они в значительной степени затронули аральских Ostracoda. Становятся малочисленными и начинают исчезать их аборигенные виды. После 1975 г., но еще до 1980 г., выпали *Darwinula stevensoni*, *Typhlocypris marchica*, *Plesiocypridopsis newtoni* и *Amnicythere cymbula*. Все остальные аборигенные ракушковые, кроме по-прежнему многочисленного *Cyprideis torosa*, исчезли до 1985 г. Переживший первый кризис ветвистоусый рачок *Cercopagis pengoi aralensis* исчезает к 1981 г. (Плотников, 2016).

К 1987 г. соленость Аральского моря повысилась до 27‰, что соответствует нижней границе второй барьерной солености (27–32‰) (Плотников, Aladin, 2011). Перейдя ее, фауна свободноживущих ракообразных этого водоема в конце 1980-х гг. вступила во второй кризисный период (Плотников и др., 1991), во время которого вновь произошло быстрое сокращение ее видового разнообразия.

Исчезли последние, сохранявшиеся в Арале, понто-каспийские ракообразные, к этому времени представленные только семейством Podonidae. Уже в 1988 г., когда соленость достигла 28‰, исчезает *Evadne anonyx*. К 1990 г. перестали встречаться и все виды *Podonevadne*.

Осталось неизвестным, происходили ли в этот кризисный период какие-либо изменения в составе фауны веслоногих ракообразных из Harpacticoida.

Из донных ракообразных этот кризис пережила только аборигенная остракода *Cyprideis torosa*, а из вселенцев сохранились только краб *Rhithropanopeus harrisi tridentata* и креветка *Palaemon elegans*. После второго кризиса еще более обедненная фауна свободноживущих беспозвоночных вступила в следующий период своей относительной стабилизации.

К концу 1980-х гг., в результате продолжавшегося снижения уровня Аральского моря и пересыхания проливов между Малым и Большим Аралом, они превратились в два остаточных водоема с разным гидрологическим режимом. Т.к. сток Сырдарьи в Малый Арал превышал испарение с его поверхности, падение его уровня пре-

кратилось, его состояние стабилизировалось, а избыток воды стал перетекать в Большой Арал. Испарение с его поверхности превышало сток Амударьи и поступление воды из Малого Арала, и он продолжил высыхать и осолоняться (Аладин, Плотников, 1995). С этого времени все изменения в Малом и Большом Арале протекают разнонаправленно.

Вскоре после разделения Арала началось постепенное снижение солености Малого моря, и в 1991 г. в его зоопланктоне (исключая залив Бутакова, где соленость была повышена) вновь появились, по-видимому, из покоящихся яиц, ветвистоусые рачки *Podonevadne camptonux* (Плотников, 1995).

На протяжении 1991–1996 гг. новых изменений состава фауны свободноживущих ракообразных не наблюдалось. В зоопланктоне как Малого, так и Большого Арала самым массовым видом по-прежнему оставался веслоногий рачок *Calanipeda aquaedulcis*. Циклоп *Halicyclops rotundipes aralensis* встречался повсеместно, но был немногочисленным. Высшие ракообразные в этот период были представлены только креветкой *Palaemon elegans* и (только в Большом Арале) крабом *Rhithropanopeus harrisi tridentata* (Филиппов, 1991, 1993, 1994, 1995).

В 1992 г., чтобы, удерживая стекающую в Большой Арал воду, поднять уровень Малого Арала и снизить его соленость, бывший пролив Берга был перекрыт дамбой. В 2004–2005 гг. на замену ей была построена новая капитальная Кокаральская плотина. Это создало все условия не только для сохранения Малого Арала, но и для восстановления его биологического разнообразия (Плотников, 2016).

Значительное снижение средней солености Малого Арала и образование обширной опресненной зоны перед дельтой Сырдарьи сделало возможной естественную реинтродукцию многих видов беспозвоночных, выпавших из фауны Аральского моря при его осолонении. Это – виды, обитающие в Сырдарье и в существующих в ее низовьях озерах, или же виды, имеющие латентные яйца, сохраняющие свою жизнеспособность на протяжении длительного времени.

К настоящему времени (Toman et al., 2015; Plotnikov et al., 2016) в Малом Арале видовое разнообразие свободноживущих ракообразных значительно возросло. Из пресноводных и солоноватоводных ветвистоусых появились *Bosmina longirostris*, *Chydorus sphaericus*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Ceriodaphnia reticulata*, *Podonevadne angusta*, *Evadne anonyx*; из веслоногих ракообразных – *Phyllodiaptomus blanci*, *Cyclops vicinus*, *Mesocyclops leuckarti*, *Megacyclops viridis*. Вернулись из

низовий Сырдарьи и распространились по Малому морю мизиды *Paramysis intermedia*. Этот перечень нельзя считать исчерпывающим. Многие виды из-за малочисленности могли оказаться неучтенными. Неучтенным мог остаться и ряд планктобентических ракообразных. Известно, что из гарпактицид в настоящее время в Малом Арале присутствуют *Halectinosoma abrau*, эндемик *Schizopera aralensis*, *Nitocra lacustris*, *N. hibernica*, *Mesochra aestuarii*, *Onychocamptus mohammed*, *Cletocamptus retrogressus*, *C. confluens*, *Nannopus palustris* (Stuge et al., 1998; Стуге, 2001, 2002; Stuge, Saduakasova, 2005). Сохранился ли эндемик *S. reducta*, остается неизвестным. Сведения о том, имеет ли место реинтродукция исчезнувших из-за осолонения видов остракод, отсутствуют.

При этом в настоящее время не отмечен (Toman et al., 2015; Plotnikov et al., 2016) циклоп *Halicyclops rotundipes aralensis*. Из-за значительного снижения солености он или стал крайне малочисленным, или даже мог выпасть из фауны Малого Арала.

После отделения Большого Аральского моря рост его солености продолжился, и к концу 1990-х гг. оно превратилось в гипергалинный водоем. В ходе этой трансформации фауна свободноживущих беспозвоночных этой обособившейся части моря пережила во второй половине 1990-х гг. очередной кризисный период, связанный с переходом солености его вод через следующую барьерную соленость (γ-хорогалиникум) 47–52‰.

Следствием этого кризиса стало дальнейшее сокращение и так уже уменьшившегося видового разнообразия свободноживущих ракообразных в результате выпадения из фауны Большого Арала большинства видов, переживших предыдущие кризисные периоды. Произошла и смена доминирующих видов. Исчезают неспособные к активной осморегуляции широко эвригалинные гидробионты морского происхождения – осмоконформеры, начали выпадать из фауны и осморегуляторы.

Уже к концу 1990-х гг. в Большом Арале формируется фауна, свойственная гипергалинным водоемам. К 1998 г. исчез доминировавший в зоопланктоне представитель морской фауны – веслоногий рачок *Calanipeda aquaedulcis*. Перестал встречаться последний сохранявшийся в Большом Арале циклоп *Halicyclops rotundipes aralensis*. Из гарпактицид остаются только наиболее галотолерантные виды. Они относятся к аборигенной фауне и могут существовать при солености выше 100‰. Во всяком случае, точно известно, что из трех таких видов сохранился *Cletocamptus retrogressus*, тогда как сведений о возможном нахожде-

нии двух остальных видов — *C. confluens* и *Nitocra lacustris* — нет (Mirabdullayev et al., 2004; Mokievsky, Miljutina, 2011).

Меняется состав фауны Ostracoda. Ракушко-вый рачок *Cyprinotus salinus* исчез еще до 2002 г. Один из наиболее эвригаллиных видов в фауне Арала — *Cyprideis torosa* в 2005 г. все еще встречался (Завьялов и др., 2006) в Западном Большом море. Другой вселенец — широко эвригаллиный галофил ракушковый рачок *Eucypris mareotica* — был обнаружен в танатоценозах как массовый вид в 2005 г. (Аладин, Плотников, 2008).

При превращении Большого Аральского моря в гипергаллиный водоем происходило не только выпадение отдельных видов, но и вселение естественным путем, без участия человека, в первую очередь за счет заноса их покоящихся стадий, ряда отсутствовавших до этого видов свободноживущих беспозвоночных, которые характерны для фауны гипергаллиных водоемов и которые обитают в соленых водоемах Приаралья. В 1996 г. в Большом море был отмечен ветвистоусый рачок *Moina mongolica*. Однако дальнейшее осолонение привело к его исчезновению, и в 2002 г. он в Большом море уже не встречался. В западном Большом Арале в 2004 г. был обнаружен вселившийся естественным путем *Aproscyclops dengizicus* (Mirabdullayev et al., 2004; Аладин, Плотников, 2008).

Превращение Большого Аральского моря в гипергаллиный водоем создало все условия для успешного вселения естественным путем галобионта артемии. В прошлом артемия иногда локально встречалась в Арале, только в его наиболее осолоненных районах с гипергаллиными условиями. Это были култуки на востоке Большого моря (Хусаинова, 1958), а также отделившиеся от моря мелководные заливы, сильно осолонившиеся и превратившиеся в гипергаллиные водоемы, например залив Тастубек Малого моря (Аладин, Филиппов, 1993).

В открытой части Большого Арала артемия была впервые обнаружена в 1998 г., когда соленость воды приблизилась к 60‰ (Жолдасова и др., 1999, 2000; Мусаев и др., 2012). Вселение артемии произошло в результате заноса цист (латентных яиц) этого рачка, по-видимому, путем их эолового переноса из небольших гипергаллиных водоемов Приаралья (Аладин, Плотников и др., 2004). Несомненно, что занос цист артемии в Арал всегда имел место и раньше, но тогда еще не было необходимых условий для образования устойчивой популяции этого рачка. Соленость воды могла быть еще слишком низкой для развития артемии, но и при достаточной солености препятствовали конкуренты — веслоногие рачки фитодетритофаги. Первоначально это был *Arcto-*

diaptomus salinus, а затем сменивший его вселенец *Calanipeda aquaedulcis*. Свою роль играли и рыбы — потребители зоопланктона (атерина, салака), которые быстро и полностью выедали появляющуюся артемию (Мусаев и др., 2012). Условия для образования стабильной популяции *Artemia* возникли только тогда, когда с осолонением Большого Арала из его фауны выпал доминировавший в зоопланктоне ее конкурент *C. aquaedulcis* и окончательно исчезли рыбы. В результате к началу 2000-х гг. *Artemia* стала доминирующей формой свободноживущих планктонных беспозвоночных (Mirabdullayev et al., 2004; Marden 2012) в фауне гипергаллиных остаточных водоемов Большого Аральского моря.

В отличие от глубоководного Западного Большого Аральского моря, ставший мелководным Восточный Большой Арал осолонился сильнее, а в отдельные годы, когда сток Амударьи отсутствовал, он даже почти полностью высыхал. Его фауна свободноживущих ракообразных, по-видимому, представлена только *Artemia* (Аладин, Плотников, 2008), а сведения по донной фауне этой части моря отсутствуют.

ПАЗИТИЧЕСКИЕ РАКООБРАЗНЫЕ

В составе паразитофауны Аральского моря известно 7 видов паразитических ракообразных. Все они являются широко распространенными эктопаразитами пресноводных рыб и в своем жизненном цикле имеют необходимые для расселения и заражения хозяев свободноживущие личиночные стадии (Мордухай-Болтовской, 1974; Османов, Юсупов, 1985).

Из них 6 видов относятся к веслоногим (Copepoda) ракообразным: *Ergasilus sieboldi* Nordmann 1832 (Cyclopoida, Ergasilidae) — паразитирует на жабрах; *Lernaea esocina* Burmeister, 1833 (Cyclopoida, Lernaeidae) — паразитирует на коже и жабрах щуки; *L. cyprinacea* Linnaeus 1758 (Cyclopoida, Lernaeidae) — паразитирует на коже и жабрах карповых рыб; *Lamproglana pulchella* Nordmann 1832 (Cyclopoida, Lernaeidae) — паразитирует на жабрах карповых рыб; *Caligus lacustris* Steenstrup et Lütken 1861 (Caligoida, Caligidae) — паразитирует на коже и жабрах рыб; *Achtheres percarum* Nordmann 1832 (Caligoida, Lernaeopodidae) — паразитирует на жабрах и в ротовой полости щуки, окуня и судака. Карпоеды (Branchiura) представлены одним видом: — *Argulus foliaceus* (Linnaeus 1758) (Arguloida, Argulidae), паразитирующим в жаберной и ротовой полостях, а также на теле рыб.

В Арале отсутствовали многие из представленных в Каспийском море паразитических ракооб-

разных, в частности *Thersitina gasterostei* (Pagenstecher 1861) (Copepoda, Ergasilidae). Обнаруженный только в 1977–1980 гг. у судака *A. percarum*, по всей видимости, исходно отсутствовал в Арале, пока его личинки не были занесены в 1960-е гг. вместе с *Calanipeda aquaedulcis* (Османов, Юсупов, 1985).

Большинство паразитических ракообразных Арала эвригалинные, в первую очередь *E. sieboldi*, *Argulus foliaceus*, *C. lacustris* и *Achtheres percarum*, заражаться которыми рыбы могут и в солоноватой воде. Заражение же *Lernaea* spp. и *Lamproglana pulchella*, личинки которых более стеногалинны, возможно только в пресной воде, т.е. в реках (Османов, 1967, 1971; Османов, Юсупов, 1985).

Основу ихтиофауны Арала составляли аборигенные генеративно-пресноводные виды рыб, основными факторами колебания численности которых являются условия естественного воспроизводства. Для размножения они мигрируют в прибрежье и в реки (Ermakhanov et al., 2012).

Зараженность аральских рыб паразитически-ракообразными начала снижаться в 1960-е гг., не только под непосредственным воздействием растущей солености. Свою роль сыграло и усиление пресса со стороны вселенных в Арал планктофагов, выедавших свободноплавающих личинок. Так, несмотря на его эвригалинность, снизилась зараженность рыб *E. sieboldi* (Османов и др., 1976; Османов, Юсупов, 1985). Падение уровня моря и рост солености ухудшили условия размножения рыб на опресняемых придельтовых нерестилищах. Соленость выше 14‰ губительно сказалась на развитии икры рыб пресноводного происхождения. Рост солености отрицательно влиял и на взрослых рыб. К середине 1970-х гг. полностью нарушилось естественное воспроизводство аборигенных генеративно-пресноводных видов рыб, а к 1980-м гг. эти рыбы в Арале уже не встречались. Они, вместе со своей паразитофауной, обитали только в реках Амударья и Сырдарья, пойменных и дельтовых озерах (Ermakhanov et al., 2012). К концу 1970-х гг. встречаемость паразитических ракообразных в Арале снизилась более чем в 40 раз (Османов, Юсупов, 1985), и вскоре они там исчезли вместе со своими хозяевами.

К настоящему времени благодаря распреснению Малого Аральского моря в него вернулись аборигенные генеративно-пресноводные рыбы (Ermakhanov et al., 2012) вместе со своей паразитофауной. К сожалению, после начала 1980-х гг. и по настоящее время никаких паразитологических исследований на Арале не проводилось. Несмотря на это, нет оснований ожидать, что какие-либо виды паразитических ракообразных могли исчезнуть.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при поддержке ФБГУН Зоологический институт Российской академии наук (ЗИН РАН), тема государственного задания на 2019–2021 гг. АААА-А19-119020690091-0 “Исследования биологического разнообразия и механизмов воздействия антропогенных и естественных факторов на структурно-функциональную организацию экосистем континентальных водоемов. Систематизация биоразнообразия соленых озер и неполносоленых внутренних морей в зоне критической солености, изучение роли солоноватоводных видов в экосистемах”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аладин Н.В., 1989. Особенности осморегуляции у ракушкового ракообразного *Cyprideis torosa* из различных морей СССР // Зоологический журнал. Т. 68. № 7. С. 40–50.
- Аладин Н.В., 1990. Общая характеристика гидробионтов Аральского моря с точки зрения физиологии осморегуляции // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 223. С. 5–18.
- Аладин Н.В., 1991. Танатоценозы исчезающих и отчленившихся заливов Аральского моря // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 237. С. 60–63.
- Аладин Н.В., 1996. Соленостные адаптации Ostracoda и Branchiopoda // Труды Зоологического института РАН. Т. 265. С. 1–206.
- Аладин Н.В., Андреев Н.И., 1984. Влияние солености Аральского моря на изменение состава фауны ветвистоусых ракообразных // Гидробиологический журнал. Т. 20. № 13. С. 23–28.
- Аладин Н.В., Котов С.В., 1989. Естественное состояние экосистемы Аральского моря и ее изменение при антропогенном воздействии // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 199. С. 4–25.
- Аладин Н.В., Плотников И.С., 1995. Высыхание Аральского моря и возможные пути реабилитации и консервации его северной части // Труды Зоологического института РАН. Т. 262. С. 3–16.
- Аладин Н.В., Плотников И.С., 2004. Воздействие видов-вселенцев на биоразнообразие Каспийского моря // Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах (ред. Алимов А.Ф., Богуцкая Н.Г.). М.–СПб.: Товарищество научных изданий КМК. С. 231–242.
- Аладин Н.В., Плотников И.С., 2008. Современная фауна остаточных водоемов, образовавшихся на месте бывшего Аральского моря // Труды Зоологического института РАН. Т. 312. № 1/2. С. 145–154.
- Аладин Н.В., Плотников И.С., 2013. Концепция относительности и множественности зон барьерных соленостей и формы существования гидросферы // Труды Зоологического института РАН. Приложение № 3. С. 7–21.
- Аладин Н.В., Плотников И.С., Смуров А.О., Гонтарь В.И., 2004. Роль чужеродных видов в экосистеме Аральского моря // Биологические инвазии в водных и

- наземных экосистемах (ред. Алимов А.Ф., Богущая Н.Г.). М.—СПб.: Товарищество научных изданий КМК. С. 275—296.
- Аладин Н. В., Филиппов А.А., 1993. К вопросу о сохранении жизнеспособности яиц *Artemia salina* и *Moina mongolica* из донных отложений высохших заливов Аральского моря // Труды Зоологического института РАН. Т. 250. С. 114—120.
- Андреев Н.И., 1980. К вопросу об акклиматизации в Аральском море планктонных беспозвоночных // Итоги и перспективы акклиматизации рыб и беспозвоночных в водоемах СССР: Тезисы докладов (Махачкала, 23—25 сент. 1980 г.). М. С. 130—132.
- Андреев Н.И., 1989. Зоопланктон Аральского моря в начальный период его осолонения // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 199. С. 26—52.
- Андреев Н.И., Андреева С.И., 1988. Краб *Rhithropanopeus harrisi tridentatus* (Decapoda, Xanthidae) в Аральском море // Зоологический журнал. Т. 67. № 1. С. 135—136.
- Андреев Н.И., Андреева С.И., 1990. Зообентос култуков Арала до и после зарегулирования стока рек (к вопросу о положении хорогалинной зоны в Аральском море) // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 223. С. 53—67.
- Андреева С.И., 1989. Макрозообентос Аральского моря в начальный период его осолонения // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 199. С. 53—82.
- Ануфриева Е.В., 2014. Ракообразные гиперсоленых водоемов Крыма: фауна, экология, распространение. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Севастополь: ИНБЮМ. 23 с.
- Балымбетов К.С., 1972. Распространение рачка *Cerco-pagis pengoi* (Ostr.) в Аральском море // Биологические основы рыбного хозяйства водоемов Средней Азии и Казахстана: Тезисы докладов (Фергана, 25—29 сент. 1972 г.). Ташкент—Фергана. С. 50—51.
- Бекмурзаев Б., 1965. Акклиматизация мизид на юге Арала // Вестник Каракалпакского филиала АН УзССР. № 4. С. 36—36.
- Бекмурзаев Б., 1970. Распространение, выживание и дыхание некоторых беспозвоночных юга Арала в воде различной солености // Труды ВНИРО. Т. 76. Вып. 3. С. 185—191.
- Бенинг А.Л., 1934. Гидрологические и гидробиологические материалы к составлению промысловой карты Аральского моря // Труды Аральского отделения ВНИРО. Т. 3. С. 183—205.
- Бенинг А.Л., 1935. Материалы к составлению промысловой карты Аральского моря // Труды Аральского отделения ВНИРО. Т. 4. С. 139—195.
- Бенинг А.Л., 1937. О бентосе заливов Комсомолец (Мертвый Култук) и Кайдак // Труды Каспийской комиссии. Ч. 1. Вып. 1. С. 155—182.
- Бирштейн Я.А., Винградов Л.Г., Кондаков Н.Н., Кун М.С., Астахова Т.В., Романова Н.Н. (ред.), 1968. Атлас беспозвоночных Каспийского моря. М.: Пищевая промышленность. 416 с.
- Бокова Е.Н., 1960. Материалы к биологическому обоснованию акклиматизации некоторых донных беспозвоночных в Аральском море // Труды ВНИРО. Т. 43. Вып. 1. С. 225—235.
- Бондаренко М.В., 1974. Питание массовых копепоид Каспийского моря // Комплексные исследования Каспийского моря. Вып. 4. С. 197—202.
- Борисов Р.Р., 2012. Десятиногие ракообразные (Decapoda) континентальных водоемов Северной Евразии. Актуальные проблемы изучения ракообразных континентальных вод // Сборник лекций и докладов Международной школы-конференции. Ин-т биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН (Борок, 5—9 ноября 2012 г.). Кострома: ООО Костромской печатный дом. С. 7—20.
- Бортник В.И., Чистяева С.П. (ред.), 1990. Аральское море. Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР. Т. 7. Л.: Гидрометеиздат. 196 с.
- Боруцкий Е.В., 1971. Новые виды Соперода, Harpacticoida (Crustacea) из Аральского моря // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. Т. 76. № 3. С. 111—122.
- Бронштейн З.С., 1947. Ostracoda пресных вод. Фауна СССР. Ракообразные. Т. 2. Вып. 1. М.—Л.: Изд-во АН СССР. 339 с.
- Виноградов Л.Г., 1974. Отряд десятиногие, Decapoda // Атлас беспозвоночных Аральского моря. М.: Пищевая промышленность. С. 204—213.
- Галактионова Е.Л., Бинтинг Э.А., 1964. Случаи поимки мизид, акклиматизированных в Аральском море // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. Т. 69. № 2. С. 153—154.
- Гулько А.Ф., Алдакимова А.Я., 1963. Материалы о питании *Calanipeda aquaedulcis* (Crustacea, Calanoida) в Азовском море // Труды АЗНИРХ. Т. 6. С. 8—16.
- Дарибаев А.К., 1967. Опыт акклиматизации мизид и калянипеды в южной части Аральского моря // Гидробиологический журнал. Т. 3. № 4. С. 69—70.
- Деньгина Р.С., 1959. Бентос архипелага Карабайли Аральского моря // Труды лаборатории озероведения АН СССР. Т. 8. С. 23—83.
- Жолдасова И.М., Казахбаев С., Ельбаева М.К., Ембергенова У.С., Любимова С.К. и др., 2000. Обнаружение артемии в открытой части Аральского моря // Доклады АН РУз. № 12. С. 48—50.
- Жолдасова И.М., Павловская Л.П., Ельбаева М.К., 1999. Кардинальные изменения в составе биоты Аральского моря // Узбекский биологический журнал. № 5. С. 68—70.
- Завьялов П.О., Арашкевич А.Г., Грабовский А.Б., Дикарев С.Н., Джалилов Г. и др., 2006. Квазисиноптические экспедиционные исследования в западном и восточном бассейнах Аральского моря (октябрь 2005 г.) // Океанология. Т. 46. № 5. С. 750—754.
- Казахбаев С.К., 1974. Калянипеда в южной части Аральского моря // Гидробиологический журнал. Т. 10. Вып. 1. С. 89—91.

- Карневич А.Ф., 1958. Выживание, размножение и дыхательные мизиды *Mesomysis kowalevskiyi* (*Paramysis lacustris kowalevskiyi* Czern.) в водах солоноватых водоемов СССР // Зоологический журнал. Т. 37. Вып. 8. С. 1121–1135.
- Карневич А.Ф., 1960. Обоснование акклиматизации водных организмов в Аральском море // Труды ВНИРО. Т. 43. Вып. 1. С. 76–115.
- Карневич А.Ф., 1960а. Биологическое обоснование акклиматизации мизид в Аральском море и некоторых других солоноватых водоемах // Труды ВНИРО. Т. 43. Вып. 1. С. 198–218.
- Карневич А.Ф., 1975. Теория и практика акклиматизации водных организмов. М.: Пищевая промышленность. 432 с.
- Карневич А.Ф., Бокова Е.Н., 1970. Влияние климата и биотехники на акклиматизацию мизид каспийского комплекса // Труды ВНИРО. Т. 76. Вып. 3. С. 163–178.
- Кортунова Т.А., 1968. О распространении в Аральском море акклиматизированных мизид и нерейса // Акклиматизация рыб и беспозвоночных в водоемах СССР. М. С. 115–119.
- Кортунова Т.А., 1970. Некоторые данные по акклиматизированным морским беспозвоночным Аральского моря // Труды ВНИРО. Т. 76. Вып. 3. С. 178–184.
- Кортунова Т.А., 1975. Об изменениях в зоопланктоне Аральского моря в 1959–1968 гг. // Зоологический журнал. Т. 54. Вып. 5. С. 657–669.
- Кортунова Т.А., Бурляева А.Ф., Ярыгина Л.Н., 1972. Рачок калянипеда в Аральском море // Рыбное хозяйство. № 7. С. 32–33.
- Кортунова Т.А., Луконина Н.К., 1970. Количественная характеристика зоопланктона Аральского моря // Рыбные ресурсы водоемов Казахстана и их использование. Вып. 6. Алма-Ата. С. 52–60.
- Луконина Н.К., 1960. Динамика популяции *Diaptomus salinus* Dadau в Аральском море // Зоологический журнал. Т. 39. С. 167–187.
- Луконина Н.К., 1960а. Зоопланктон Аральского моря // Труды ВНИРО. Т. 43. Вып. 1. С. 177–197.
- Малиновская А.С., 1961. О биологии креветок, акклиматизированных в Аральском море. // Сборник работ по ихтиологии и гидробиологии, вып. 3. Алма-Ата. С. 113–124.
- Мордохай-Болтовской Ф.Д., 1972. Современное состояние фауны Аральского моря // Гидробиологический журнал. № 3. С. 14–20.
- Мордохай-Болтовской Ф.Д. (ред.), 1974. Атлас беспозвоночных Аральского моря. М.: Пищевая промышленность. 272 с.
- Мусаев А.К., Жолдасова И.М., Мирабдуллаев И.М., Темибеков Р.О., 2012. Развитие ресурсов артемии Аральского моря // Материалы Международной научной конференции “Животный мир Казахстана и сопредельных территорий”, посвященной 80-летию Института зоологии Республики Казахстан. 22–23 ноября 2012 года. Алматы. С. 144–146.
- Никольский Г.В., 1940. Рыбы Аральского моря. М.: Московское общество испытателей природы. 215 с.
- Никольский Г.В., Панкратова В.Я., 1934. Некоторые данные по гидрологии, гидробиологии и ихтиологии Айбугирской котловины (Судочье озеро) // Труды Аральского отделения ВНИРО. Т. 3. С. 153–205.
- Османов С.О., 1967. О составе и происхождении паразитофауны рыб Аральского моря // Вестник Каракалпакского филиала АН УзССР. № 3–4. С. 57–63.
- Османов С.О., 1961. О гибели атерины в Аральском море // Вестник Каракалпакского филиала АН УзССР. Т. 3. № 5. С. 95–96.
- Османов С.О., 1971. Паразиты рыб Узбекистана. Ташкент: Фан. 532 с.
- Османов С.О., Арыстанов Е.А., Убайдуллаев К., Юсупов О.Ю., Теремуратов А.Т., 1976. Вопросы паразитологии Аральского моря. Ташкент: Фан. 200 с.
- Османов С.О., Юсупов О., 1985. Влияние осолонения Аральского моря на паразитофауну рыб // Паразитологический сборник. Т. 33. С. 14–43.
- Панкратова В.Я., 1935. Материалы по питанию рыб Аральского моря // Труды Аральского отделения ВНИРО. Т. 4. С. 199–220.
- Плотников И.С., 1995. Зоопланктон прибрежных вод северной части Аральского моря в современных полигалинных условиях. Дис. ... канд. биол. наук. СПб. 209 с.
- Плотников И.С., 2016. Многолетние изменения фауны свободноживущих водных беспозвоночных Аральского моря. СПб.: ЗИН РАН. 168 с.
- Плотников И.С., Аладин Н.В., Филиппов А.А., 1991. Прошлое и настоящее фауны Аральского моря // Зоологический журнал. Т. 70. № 4. С. 5–15.
- Рылов В.М., Гладков Н.А., 1934. Рыбохозяйственное обследование Камышлыбашских озер. // Труды Аральского отделения ВНИРО. Т. 3. С. 77–152.
- Стуге Т.С., 2001. О весеннем зоопланктоне северо-восточной части Малого Аральского моря // Selevinia. № 1–4. С. 197–198.
- Стуге Т.С., 2002. История исследования зоопланктона Аральского моря гидробиологами Казахстана // Tethys Aqua Zoological Research. V. 1. С. 137–142.
- Фаломеева А.П., Казахбаев С., 1981. Жизненный цикл рачка – *Calanipeda aquaedulcis* Kritschagin, акклиматизированного в южных заливах Аральского моря // Ин-т зоологии АН КазССР. Алма-Атинское отд. ВГБО. Биология водоемов Казахстана. Вып. 3 (Рукопись депонир. в ВИНТИ).
- Филиппов А.А., 1991. Зообентос залива Бутакова Аральского моря в сентябре 1990 г. // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 237. С. 44–49.
- Филиппов А.А., 1993. Зообентос прибрежных вод острова Барсакельмес (Аральское море) в 1991 г. // Труды Зоологического института РАН. Т. 250. С. 64–71.
- Филиппов А.А., 1994. Макрозообентос прибрежных вод северной части Аральского моря в современных

- полигалинных условиях. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб. 24 с.
- Филиппов А.А., 1995. К вопросу о солеустойчивости донных организмов Аральского моря // Труды Зоологического института РАН. Т. 262. С. 65–102.
- Филиппов А.А., Петухов В.А., Комендантов А.Ю., 1993. Зообентос пролива Берга (Аральское море) в мае 1992 г. // Труды Зоологического института РАН. Т. 250. С. 72–80.
- Хусаинова Н.З., 1958. Биологические особенности некоторых массовых донных кормовых беспозвоночных Аральского моря. Алма-Ата. 116 с.
- Хусаинова Н.З., 1960. Култуки восточного побережья Аральского моря и их жизнь // Вестник АН Казахской ССР № 6. С. 34–42.
- Шадрин Н.В., 2012. Ракообразные в гиперсоленых водоемах: специфика существования и адаптации. Актуальные проблемы изучения ракообразных континентальных вод // Сборник лекций и докладов Международной школы-конференции (Ин-т биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН, Борок, 5–9 ноября 2012 г.). Кострома: ООО Костромской печатный дом. С. 316–318.
- Шарапова Л.И., Шалгимбаева Г.М., Исбеков К.Б., Трошина Т.Т., Нуриева Ш.Б., Турсунбаев А.У., 2016. Биологические характеристики и видовая генетическая идентификация популяций артемии в разнотипных водоёмах Казахстана // Наука, техника и образование. № 9 (27). С. 15–25.
- Шорников Е.И., 1973. Остракоды Аральского моря // Зоологический журнал. Т. 52. № 9. С. 1304–1314.
- Яблонская Е.А., Луконина Н.К., 1962. К вопросу о продуктивности Аральского моря // Океанология. Т. 2. Вып. 2. С. 298–304.
- Aladin N.V., Plotnikov I.S., Filippov A.A., 2002. Invaders in the Caspian Sea // Invasive aquatic species of Europe. Distribution, impacts and management. Springer. P. 351–359.
- Aladin N.V., Potts W.T.W., 1992. Changes in the Aral Sea ecosystem during the period 1960–1990 // Hydrobiologia. V. 237. P. 67–79.
- Bayly I.A.E., 1972. Salinity Tolerance and Osmotic Behavior of Animals in Athalassic Saline and Marine Hypersaline Waters // Annual Review of Ecology and Systematics. V. 3. P. 233–268.
- Carrasco N.K., Perissinotto R., 2012. Development of a Halotolerant Community in the St. Lucia Estuary (South Africa) during a hypersaline Phase // PloS one. V. 7. № 1. P. e29927. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0029927>
- Croghan P.C., 1958. The survival of *Artemia salina* (L.) in various media // Journal of Experimental Biology. V. 35. P. 213–218.
- Croghan P.C., 1958a. The osmotic and ionic regulation of *Artemia salina* (L.) // Journal of Experimental Biology. V. 35. P. 219–233.
- Ermakhanov Z.K., Plotnikov I. S., Aladin N.V., Micklin P., 2012. Changes in the Aral Sea ichthyofauna and fishery during the period of ecological crisis // Lakes & Reservoirs: Research and Management. V. 17. P. 3–9. <https://doi.org/10.1111/j.1440-1770.2012.00492.x>
- Löffler H., 1961. Beiträge zur Kenntnis der Iranischen Binnengewässer. II. Regional limnologische Studien mit besonderer Berücksichtigung der Crustaceenfauna // Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie. V. 46. № 3. P. 309–406.
- Marden B., Van Stappen G., Musaev A., Mirabdullayev I., Joldasova I., Sorgeloos P., 2012. Assessment of the production potential of an emerging *Artemia* population in the Uzbek territory of the Aral Sea // Journal of Marine Systems. V. 92. № 1. P. 42–52. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2011.10.004>
- Mirabdullayev I., Abdullaeva L., Musaev A., Zholdasova I., Mustafaeva Z., Jumaniezova N., 2007. Sharp fluctuations in ecosystem parameters of the East Big Aral // Geophysical Research Abstracts. V. 9. P. 772.
- Mirabdullayev I.M., Joldasova I.M., Mustafaeva Z.A., Kazakhbaev S., Lyubimova S.A., Tashmukhamedov B.A., 2004. Succession of the ecosystems of the Aral Sea during its transition from oligohaline to polyhaline water body // Journal of Marine Systems. V. 47. № 1–4. P. 101–107. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2003.12.012>
- Mokievsky V.O., Miljutina M.A., 2011. Nematodes in meiofauna of the Large Aral Sea during the desiccation phase: taxonomic composition and redescription of common species // Russian Journal of Nematology. V. 19. № 1. P. 31–43
- Plotnikov I.S., Aladin N.V., 2011. An overview of hybrid marine and lacustrine seas and saline lakes of the world // Lakes & Reservoirs: Research and Management. V. 16. P. 97–108. <https://doi.org/10.1111/j.1440-1770.2011.00452.x>
- Plotnikov I.S., Ermakhanov Z.K., Aladin N.V., Micklin P., 2016. Modern state of the Small (Northern) Aral Sea fauna // Lakes and Reservoirs: Research and Management. № 21. P. 315–328. <https://doi.org/10.1111/lre.12149>
- Stuge T.S., Saduakasova P.E., 2005. The changes of zooplankton in east part of the Small Aral Sea after building of the dam across Berg strait // Труды Института зоологии. Т. 49. С. 145–151.
- Stuge T.S., Troshina T.T., Sokolov S.B., 1998. The latest information on the Aral Sea zooplankton // Sustainable use of natural resources of Central Asia. Environmental problems of the Aral Sea and surrounding areas. Proceeding of Intern. Scientific Conference. Almaty. P. 125–127.
- Toman M.J., Plotnikov I., Aladin N., Micklin P., Ermakhanov Z., 2015. Biodiversity, the present ecological state of the Aral Sea and its impact on future development // Acta Biologica Slovenica. V. 58. № 1. P. 45–59.

CRUSTACEANS OF THE ARAL SEA**N. V. Aladin^{1, *}, I. S. Plotnikov¹, A. O. Smurov¹, A. V. Makrushin^{2, **}**¹*Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, Saint-Petersburg 199034, Russia*²*Papanin Institute for the Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok 152742, Nekouzskiy district, Yaroslavl region, Russia***e-mail: nikolai.aladin@zin.ru****e-mail: makru@ibiw.yaroslavl.ru*

Based on the literature record and the studies carried out by the authors for more than 30 years, an analysis of the fauna of crustaceans of the Aral Sea is presented. The faunal composition, the changes that have taken place since the 1950's, and the relations to the salinity factor are considered. Crustaceans in the Aral Sea make up about one-quarter of the species diversity of Metazoa. They are represented by freshwater, brackish-water and marine species, as well as halophiles from saline continental waters of the arid zone. The first changes in the composition of the crustacean fauna of the Aral Sea had begun even before its modern regression. They were the result of deliberate, as well as accidental introductions of a number of initially absent species of invertebrates and fish. Since the 1960's, the main cause has lain in the rapid change in salinity. As the salinity increased, the species diversity of the crustaceans sharply decreased due to extinction, first of freshwater and then of brackish-water species. After the level of the Aral Sea fell and it was divided into 2 parts, the Small Aral and the Large Aral, further evolution of these residual water bodies proceeded in different directions. As a result of the construction of a dam in the former Berg Strait, it became possible to decrease the salinity of the Small Aral Sea and gradually restore the crustacean fauna. The Large Aral has now turned into a hyperhaline water body inhabited only by a few species of crustaceans.

Keywords: Aral Sea, crustaceans, salinity, fauna