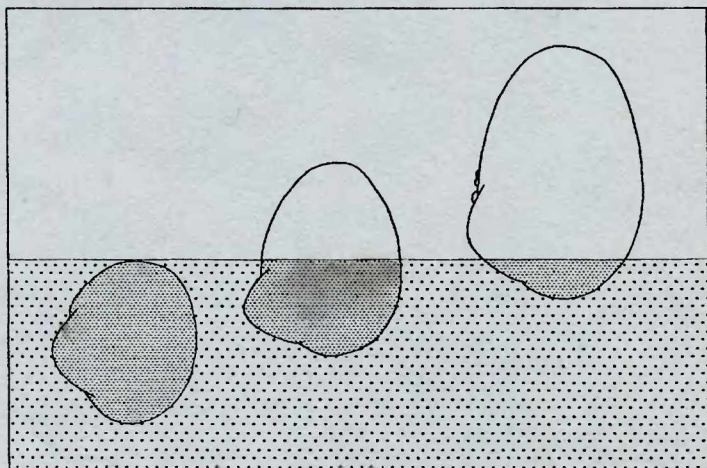


С.И. АНДРЕЕВА

**СОВРЕМЕННЫЕ CERASTODERMA
(BIVALVIA, CARDIIDAE)
АРАЛЬСКОГО МОРЯ**

Систематика, изменчивость, эволюция



Министерство образования Российской Федерации
Омский государственный педагогический университет

С.И. АНДРЕЕВА

СОВРЕМЕННЫЕ
CERASTODERMA (BIVALVIA, CARDIIDAE)
АРАЛЬСКОГО МОРЯ

Систематика, изменчивость, эволюция

Омск – 2000

УДК 594 (262.9)
ББК 28.691.9 (992)
А655

Печатается по решению редакци-
онно-издательского совета ОмГПУ

MINISTRY OF EDUCATION OF THE RUSSIAN FEDERATION
Omsk State Pedagogical University

S. I. Andreeva

RECENT CERASTODERMA (BIVALVIA, CARDIIDAE)
OF THE ARAL SEA
Systematics, Variation, Evolution

Андреева С.И. Современные *Cerastoderma* (Bivalvia, Cardiidae) Аральского моря: Систематика, изменчивость, эволюция. Омск: Изд-во Омского государственного педагогического университета, 2000. 240 с. ISBN 5-8268-0416-5

Рассматриваются видовой состав, изменчивость и эволюция *Cerastoderma* Аральского моря в условиях экологического кризиса. Показано, что в конце 70-х годов резко возросла изменчивость единственного выжившего вида *Cerastoderma isthmicum*, которая к середине 90-х годов стала превышать межвидовую изменчивость современных азово-черноморских, а также олигоценовых *Cerastoderma* Приаралья. Особое внимание уделено влиянию меняющихся абиотических и биотических составляющих экосистемы на пищевую стратегию и поведение моллюсков. Ослабление ценотического контроля позволило части *Cerastoderma* выйти на поверхность грунта и сформировать новую эпифаунистическую жизненную форму, включающую ряд групп (форм). Изменение направления потока энергии в экосистеме, увеличение скорости продуцирования первичного органического вещества в водной толще, наряду со сменой биотического окружения вызвало «взрыв» видообразования среди *Cerastoderma*, затрагивающий, вероятно, и макроэволюционный уровень. Табл. 31. Ил. 84. Библиограф. 171 назв.

Рецензенты:

доктор биологических наук И.И. Богданов

доктор биологических наук Я.И. Старобогатов

Отпечатано с оригинал-макета, предоставленного автором

ISBN 5-8268-0416-5

© С.И. Андреева, 2000

© Омский государственный педагогический университет, 2000

ВВЕДЕНИЕ

Время и пути проникновения современных *Cerastoderma* в Аральское море до сих пор неясны. В литературе последних лет широко распространено суждение о западном пути заселения Аральского моря. Считается, что эти моллюски проникли по Узбою из Каспийского моря от 2–3 до 5–7 тыс. лет назад (Федоров, 1980, 1983; Маев, Маева, 1991; Мамедов, 1991а, б; и др.).

При составлении «Атласа беспозвоночных Аральского моря» монографии, подводящей итог фаунистическим исследованиям для квазистационарного режима моря, Я.И. Старобогатовым (1974) были указаны два представителя рода *Cerastoderma*, обитавшие в море. Один из них *C. rhomboides rhomboides* (Lam.) (= *C. lamarcki lamarcki* (Reeve)) обитал, в основном, в прибрежных районах до глубины 10–12 м, другой – *C. isthmicum* Issel (= *C. umbonatum* (Wood)) держался преимущественно в осолоненных заливах или вблизи них.

Фауна Аральского моря, в том числе и моллюски рода *Cerastoderma*, во второй половине 20 века подверглись мощному воздействию хозяйственной деятельности человека. В результате безвозвратного изъятия вод рек Сырдарьи и Амударьи на орошение средняя соленость воды в море увеличилась с 10.2 ‰ (1961г.) до 36.5 ‰ в августе 1992 г. (в этот год была проведена последняя полная гидрологическая съемка) в Большом море и 28.7 ‰ в Малом море. Уровень моря понизился почти на 16 м, а его площадь сократилась на 45 %. С 1987 г. Аральское море как единый географический объект более не существует. В связи с осушением пролива Берга образовались два водоема с различными гидролого-гидрохимическими режимами: Большое море и Малое море (более подробно см.: Гидрометеорология ..., 1990; Цыцарин, Бортник, 1991; Цыцарин, Лобов, 1994, Лобов с соавт., 1995). В этот водоем было вселено 38 видов беспозвоночных и рыб из которых натурализовалось

собственно в море 9 видов беспозвоночных и 8 видов рыб. Акклиматизанты стали доминировать во всех звеньях экосистемы (Карпевич, 1975; Андреев, Андреева, 1995а; Андреев и др., 1995; Андреев, 1999).

Изменение гидролого-гидрохимического режима моря отрицательно сказалось на биоразнообразии. Видовой состав зоопланктона открытого моря сократился с 49 видов для квазистационарного периода до 9 видов в начале 90-х годов, зообентоса – с 61 вида и подвида до 27, рыб – с 33 видов до 9 (Андреев, 1999).

В результате акклиматизации гидробионтов и выпадения отдельных трофических группировок вследствие осолонения моря произошла трансформация пищевых цепей, сформировались пастбищные пищевые цепи (Андреева, Андреев, 1990б; Андреев, Андреева, 1998б; Андреев, 1999). Такие резкие изменения среды обитания, в том числе и биотического окружения, не могли не повлечь изменений в количественном развитии, поведении и морфологии у ряда видов. Так, моллюски рода *Cerastoderma*, встречавшиеся единично в открытом море в первой половине 20 века, перешли в начале в категорию обычных, а затем и доминирующих видов; их средняя биомасса возросла с 0.1–1.6 г/м² в 1930–1957 гг. до 108.8–323.7 г/м² в Большом море в 1989–1992 гг. и 124.4–218.9 г/м² в Малом море в 1990–1994 гг.

Начиная с 1975 г. автор работал над проблемами продуктивности и солеустойчивости донных беспозвоночных Аральского моря, в том числе и *C. isthmicum*, проводя сборы бентоса в экспедициях Аральского отделения КазНИИРХ по Аральскому морю, либо обрабатывая сборы его сотрудников с привлечением фондовых материалов Аральского отделения КазНИИРХ. Именно, обработка одним исследователем последовательных сборов бентоса Аральского моря за длительное время позволила установить нестабильность морфологических признаков у некоторых видов и провести специальные изыскания.

Так, при изучении морфологии раковин *Cerastoderma* Аральского моря из многолетних сборов второй половины 20 века по ряду признаков была выявлена колоссальная изменчивость во времени и пространстве, выходящая за рамки внутривидовой и даже межвидовой изменчивости современных видов рода *Cerastoderma* Каспийского, Азовского и Черного морей, что позволяет говорить о существенных эволюци-

онных преобразованиях среди современных *Cerastoderma* Арала. Более того, стечение уникальнейших обстоятельств в течение короткого временного отрезка позволило пронаблюдать, возможно, очень близкие явления, которые могли иметь место ранее неоднократно в геологической истории бывших «южных морей СССР». На глазах одного поколения исследователей произошли события, обычно занимавшие в истории нашей планеты не менее сотен и тысяч лет.

Последствия экологического кризиса, охватившего экосистему Аральского моря, сравнимы с процессами, описываемыми палеонтологами (Невесская, Попов, 1976; Невесская с соавт., 1987, 1989; и др.) для водоемов, существовавших на территории «южных морей СССР».

Аналізу изменчивости *Cerastoderma* Аральского моря, а также причин ее вызвавших и приведших к процессам видообразования в современных условиях и посвящена данная работа.

В связи с тем, что в процессе подготовки рукописи к печати автор неоднократно сталкивался с полным невосприятием эволюционных процессов, имеющих место в Аральском море, в частности темпов эволюционных преобразований, в монографию, возможно, излишне подробно включены первичные материалы, на основе которых сделаны публикуемые обобщения.

Автор считает приятным долгом выразить благодарность Н.И. Андрееву, оказавшему неоценимую помощь в сборе материала и обсуждении ряда положений работы.

Данная работа не поддержана Российским фондом фундаментальных исследований.

Глава 1. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ИЗМЕНЧИВОСТИ *CERASTODERMA* АРАЛЬСКОГО МОРЯ. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

1.1. История изучения изменчивости *Cerastoderma* Аральского моря

Изменчивость и эволюция аральских *Cerastoderma*, как, впрочем, и большинства других групп животного мира этого водоема, практически не исследованы. Если по систематике *Cerastoderma* имеются работы С.А. Сидорова (1929) и Я.И. Старобогатова (1974), то по изменчивости современных сердцевидок из Аральского моря практически нет сведений.

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

Конкретно по изменчивости *Cerastoderma* из Аральского моря помимо процитированных выше работ М. Бетсона (Bateson, 1889, 1890) некоторые сведения можно почерпнуть у Н.З. Хусаиновой (1958, 1960). Изучая фауну култуков восточного побережья, она замечает в отношении церастодермы, что при солености 16–23 ‰ особи мельче,

чем в собственно Арале; при перенаселении моллюсками некоторых участков дна отмечались несимметричные створки раковин, либо наличие уродливых раковин с вмятинами и искривлениями.

Исследование животного мира Арала в последующем, как и во время нашей работы на Аральском море, носило чисто прикладной рыбохозяйственный характер и сводилось за редким исключением к подсчету численности и биомассы отдельных групп организмов.

Следует отметить, что информация довольно скудна не только по изменчивости аральских *Cerastoderma*, но и по изменчивости *Cerastoderma* из других водоемов. Из доступных литературных источников это работы О.А. Гримма (1876), указывающего количество ребер для каспийских *Cerastoderma*.

Полиморфизм *Cardium edule* L. привлекал внимание исследователей с конца 19 века. На основании различий в контурах створок раковин, числе ребер, строении и относительных размерах лигамента, окраске и прочих признаках неоднократно предпринимались попытки разделения этого вида на подвиды и, в последующем, на виды (Vinsent, 1882; Милашевич, 1916; Chavan, 1945; Mars, 1949; Petersen, 1958; Grossu, 1961; Boyden, 1973; Brock, 1978; Бессонов с соавт., 1970; Скарлато, Старобогатов, 1972; и др.). Однако данных по морфометрическому анализу раковин *Cerastoderma* в указанных источниках практически не обнаружено.

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

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

1.2. Материал и методика

В общей сложности наблюдения за видовым составом и изменчивостью *Cerastoderma* Аральского моря с большими перерывами охватывают период с 1900 по 1994 гг. Для этих целей использованы сохранившиеся коллекции: сборы экспедиции Л.С. Берга (1900–1902 гг.), хранящиеся в фондах Зоологического института (ЗИН) РАН; сохранившиеся пробы бентоса весенней стандартной съемки 1965 г. из хранилища Аральского отделения Казахского НИИ рыбного хозяйства (КазНИИРХ), обширные сборы автора (1976–1980 гг.) и Н.И. Андреева (1981–1982; 1989–1994 гг.), а также пробы 1992 г. из залива Тшебас Большого моря, любезно предоставленные А.А. Филипповым.

Динамика численности и биомассы *Cerastoderma* и зообентоса в целом до 1963 г. приводится по литературным данным, с 1963 по 1975 гг. по картотеке первичной обработки бентоса из фондов Аральского отделения КазНИИРХ, а с 1976 по 1994 гг. по собственным сборам и сборам Н.И. Андреева. В период падения уровня моря и осолонения его вод гидробиологические сборы проводились Аральским отделением КазНИИРХ ежегодно по постоянной сетке станций, принятой в 1959 г. Располагались станции равномерно по акватории моря от глубины 2.5 и до максимальной. Количество станций в связи с падением уровня моря постепенно уменьшилось со 134 до 54 в 1981 г., когда была в последний раз проведена одновременная съемка всего моря. В 1982 и 1993–1994 гг. проводились съемки только Малого моря, а с 1989 по 1992 гг. в совместных экспедициях с сотрудниками Государственного океанографического института (ГОИН) проведены съемки и Большого моря. Одновременно с отбором гидробиологических проб проводились гидролого-гидрохимические исследования. Сбор и обработка зообентоса проводилась все годы по стандартной методике (Инструкция ..., 1930; Яблонская, 1960, Андреева, 1989; Андреев, 1999).

Для контрольных выборок использованы массовые сборы *Cerastoderma* из различных районов Аральского моря за 1976–1994 гг. (рис. 1.1), а также уцелевшие коллекции экспедиции Л.С. Берга и стандартной съемки 1965 г.

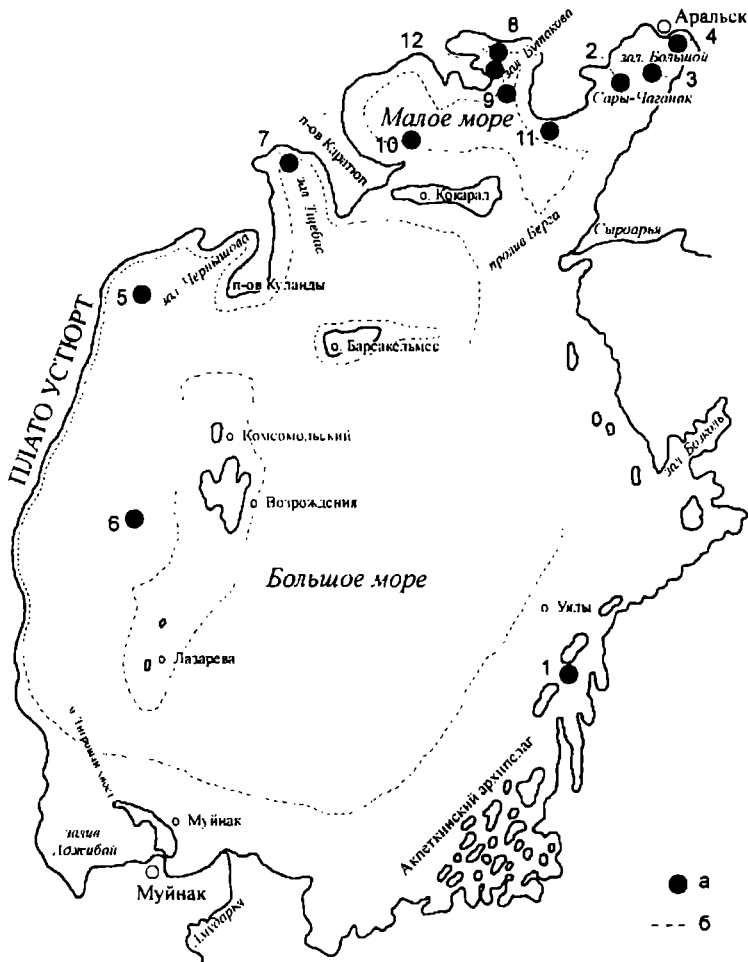


Рис. 1.1. Схема станций контрольных выборок (по: Андреева, Андреев, 2000а).

а – станции: 1 – район острова Толмачева, 2 – станция 1 стандартной съемки, 3 – станция 0 стандартной съемки, 4 – побережье залива Сары-Чаганак, 5 – станция 47 стандартной съемки, 6 – станция 63 стандартной съемки, 7 – залив Тшебас, 8 – залив Бутакова, 9 – вход в залив Бутакова, 10 – район станции 11 стандартной съемки, 11–12 – береговые выбросы; б – примерное положение береговой линии в августе 1992 г.

Схемы количественного распределения *Cerastoderma* составлены методом прямолинейной интерполяции.

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

При характеристике раковин церастодерма руководствовались общепринятой терминологией, используемой при изучении морфологии двустворок (Скарлато с соавт., 1990). Исследовались форма раковины, ее окраска (фоновая окраска, наличие полос, пятен, окраска макушек, узор на макушках), степень погружения раковины в грунт, строение замка и отдельных его частей, форма и размеры мускулов-замыкателей, ширина мантийной линии, а также ряд счетных и пластических признаков, описываемых ниже.

Для характеристики изменчивости раковин подсчитывалось общее количество ребер, покрывающих раковину, включая слабовозвышающиеся (сглаженные) и еле заметные в виде отпечатка (следовые) ребра, иногда заметные только при изменении освещения, а также количество нормально развитых (возвышающихся) ребер. Во второй трети раковин церастодермы нормально развитые ребра обычно имеют одно или два отличающихся по выраженности (высоте, иногда и ширине), ярко окрашенных с разноцветными пятнами ребра. В редких случаях их может не быть. Положение этих ребер, именуемых в дальнейшем «более выраженное ребро (ребра)», значительно варьирует в популяциях аральских сердцевидок и может служить в качестве одного из элементов генетической характеристики популяции. Ребра аральских церастодерм обычно в передней трети раковины покрыты поперечными известковыми чешуйками, в сборах 1989–1994 гг. на створках наряду с чешуйками заметны довольно выступающие конхиолиновые складочки, положение которых весьма изменчиво (рис. 1.2). Из-за различного числа ребер или положения резко выраженного, ярко окрашенного ребра (ребер) на правой и левой створках у ряда моллюсков р. *Cerastoderma* Аральского моря изменчивость скульптуры изучалась только по левой створке раковины. Если для анализа привлекались

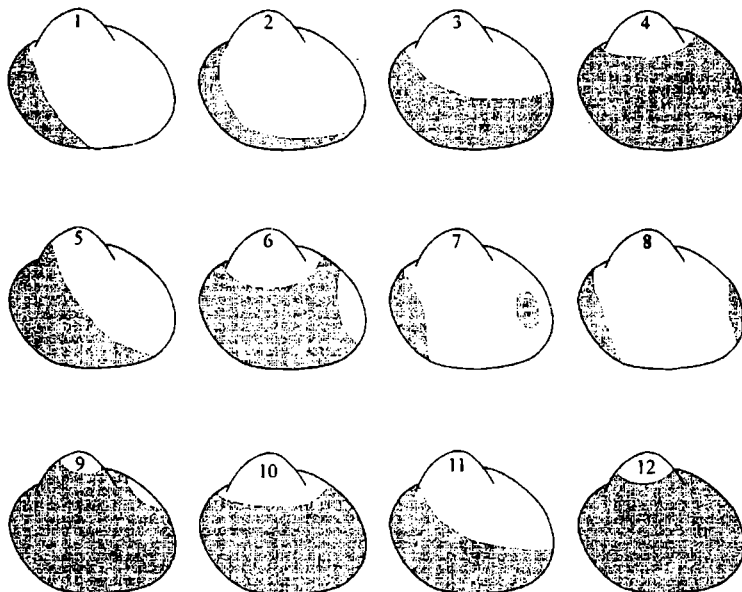


Рис. 1.2. Схема положения чешуек и конхиолиновых складочек на створках *Cerastoderma* Аральского моря (по: Андреева, Андреев, 2000а).

Цифрами обозначены типы расположения чешуек и конхиолиновых складочек.

правые створки раковин, то использование этих данных оговаривается по месту приведения.

В качестве особенностей строения аральских церастодерм в 1981–1994 гг. следует отметить наличие зияния – щели между створками в задней части раковины. Иногда зияние может иметься на брюшной стороне, ближе к передней части раковины (для выставления ноги) или спереди (рис. 1.3А).

Для аральских церастодерм в 1976–1994 гг. отмечено неравномерное развитие створок, выражающееся в различной кривизне правой и левой створок, различном числе ребер, различном положении более выраженного и ярко окрашенного ребра (ребер) на правой и левой створках. Могут иметь место такие варианты кривизны створок (рис.

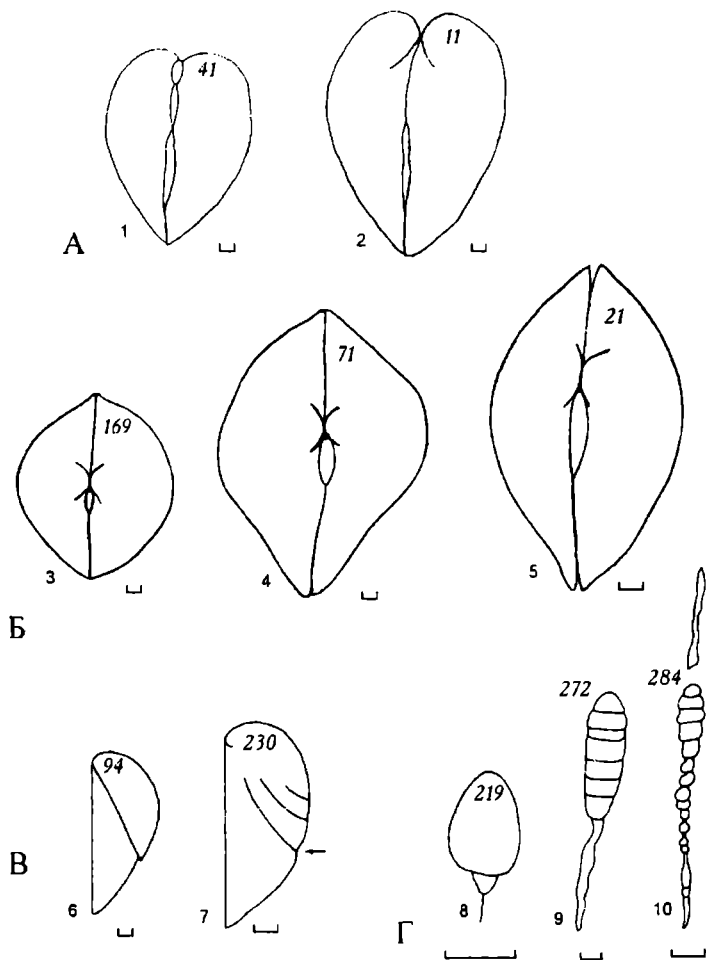


Рис. 1.3. Особенности строения раковин *Cerastoderma* Аральского моря (по: Андреева, Андреев, 2000а).

На А — зияние: 1 - вид сзади (станция 22, 1991 г.), 2 - вид спереди (станция 12, 1991 г.); на Б --- симметрия: 3 - симметричная раковина, 4-5 - асимметричные раковины; на В - дефекты: 6 - расщепление створки, 7 - вмятина (показана стрелкой), по которой искривлены ребра; на Г — лигамент: 8-10 крайние варианты членистости. Цифры курсивом - коллекционные номера. Масштаб 1 мм.

1.3Б): обе створки практически одинаковой кривизны (симметричная раковина), правая створка более выпуклая, чем левая, или же имеет более резкий изгиб у заднего края при виде сверху (прямая асимметрия) и наоборот, левая створка более выпуклая, чем правая или же имеет более резкий изгиб у заднего края при виде сверху (обратная асимметрия). Раковины могут иметь различные дефекты (рис. 1.3В): искривление и расщепление створок, вмятины и др.

При анализе изменчивости лигамента выделялись такие отделы: выпуклая часть лигамента, расположенная позади макушек, ее хвостобразное продолжение и иногда впереди макушек имелось образование в виде продолжения лигамента (передний лигамент). И переднее продолжение лигамента, и хвостобразный придаток обычно имеют отличную от выпуклой части структуру: они представлены слоем слияния (Allen, 1960; и др.) и состоят только из конхиолина, окрашенного в желтый или коричневый всех оттенков янтаря цвет. Выпуклая часть имеет типичное для двустворок строение (Скарлато с соавт., 1990), причем ламеллярный слой просвечивает отдельными полосками, создавая наряду с расширениями и сужениями членистость лигамента (рис. 1.3Г). В контрольной выборке из залива Тщebas 1992 г. присутствовали моллюски с передним продолжением лигамента, имевшим типичную трехслойную структуру.

Замки аральских *Cerastoderma* чрезвычайно разнообразны, в типичном случае (рис. 1.4) имеется шесть зубов (два передних латеральных, два кардинальных, два задних латеральных) на правой створке и четыре зуба (передний латеральный, два кардинальных и задний латеральный) на левой.

Глубина погружения раковины в грунт (рис. 1.5) определялась по положению четко выраженной границе обрастаний на части раковины, находящейся вне грунта (1976–1994 гг.), и по следу, оставленному грунтом (1989–1994 гг.) в передней части, погруженной в грунт. В случае погружения раковины в грунт полностью она не несет следов обрастаний. След от погружения раковины в грунт хорошо просматривается лишь на экземплярах длиной более 12–15 мм, более мелкие экземпляры еще не имеют достаточно хорошо развитых обрастаний и не включались в анализ по данному признаку.

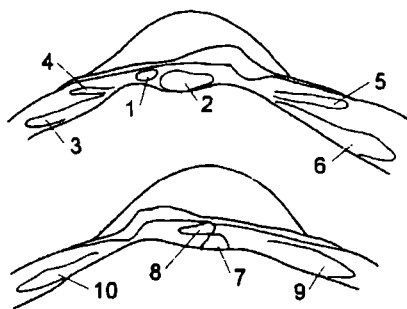


Рис. 1.4. Замок *Cerastoderma*.

Вверху зубы правой створки — кардинальные: 1 — передний (первый), 2 — задний (второй); латеральные: 3 — первый передний, 4 — второй передний, 5 — первый задний, 6 — второй задний. Внизу зубы левой створки — кардинальные: 7 — передний (первый), 8 — задний (второй); латеральные: 9 — передний, 10 — задний.

При анализе формы раковины церастодермы использован ряд индексов, вычисленных на основе стандартных и дополнительных размеров (рис. 1.6). При помощи окуляр-микрометра микроскопа МБС-9 измерялись высота раковины (H), длина раковины (L), выпуклость раковины (B), длина макушек (a), длина лигамента (c), длина выпуклой части лигамента (d), и расстояние (l_1), измеренное по продольной оси раковины от наиболее выпуклой точки переднего края до центрального ребра, проходящего через середину макушек, а также расстояние (l_2), измеренное от перпендикуляра, опущенного из середины макушки на прямую, соединяющую наиболее удаленные точки переднего и заднего края раковины, до наиболее выпуклой точки переднего края раковины.

В качестве индексов использованы отношения высоты раковины к ее длине (H/L), выпуклости раковины к ее длине (B/L), выпуклости раковины к ее высоте (B/H), длины макушек к длине раковины (a/L), длины макушек к длине лигамента (a/c), длины макушек к длине выступающей части лигамента (a/d), расстояние от переднего края раковины до центрального ребра к длине раковины (l_1/L), а также положе-

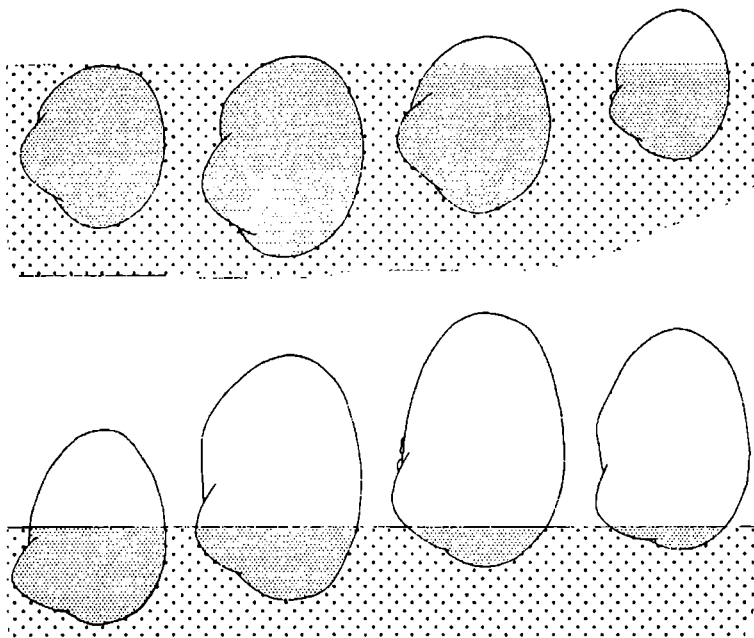


Рис. 1.5. Схема выхода из грунта и смещения макушек к переднему концу раковины у *Cerastoderma* Аральского моря.

ние середины макушек по отношению к переднему краю раковины - (l_2/L). Индекс B/H является видоспецифическим для ряда двустворчатых моллюсков (Наумов, 1976), по индексу B/L разделены азово-черноморские виды церастодерма (Скарлато, Старобогатов, 1972).

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

Таким образом, характеристика раковин аральских *Cerastoderma* проводилась по 26 признакам, из которых наиболее значимыми за весь период исследований оказались 20: восемь морфометрических индексов, форма контура створки, степень погружения раковины в грунт,

количество ребер (общее и нормально развитых), форма лигамента, строение замка, окраска раковины снаружи и изнутри, положение более выраженного, ярко окрашенного ребра (ребер), симметрия створок, наличие зияния, ширина мантийной линии. Анализу было подвергнуто вместе с материалами береговых выбросов более 1000 моллюсков, по всем 26 признакам – 739 моллюсков из дночерпательных проб ряда станций стандартной сетки за 1965, 1976, 1981, 1982, 1989–1994 гг. (пробы 1990 и 1994 гг. обработаны полностью), дополнительных сборов и из коллекций ЗИН РАН. В целом же за весь период исследований просмотрено около 7500 экз. *Cerastoderma* в количественных пробах стандартной съемки моря и прибрежных рейсов, 1500 экз. при экспериментальных работах по солеустойчивости аральских *Cerastoderma* и большое количество раковин из береговых выбросов в различных участках побережья Арала.

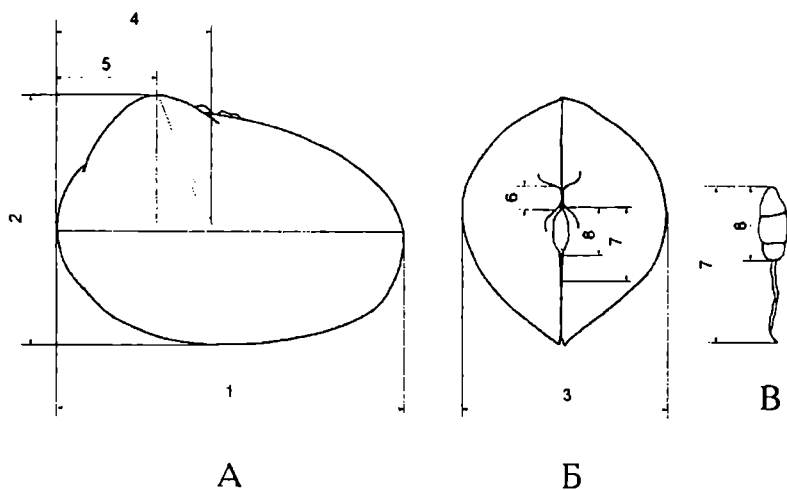


Рис. 1.6. Стандартные промеры раковин *Cerastoderma*. А – вид спереди. Б – вид сверху, В – лигумент: 1 – длина раковины (L), 2 – высота раковины (H), 3 – выпуклость раковины (B), 4 – расстояние от переднего края до центрального ребра (l_1), 5 – расстояние от переднего края раковины до середины макушек (l_2), 6 – длина макушек (a), 7 – длина лигамента (c), 8 – длина выпуклой части лигамента (d).

Глава 2. АРАЛЬСКОЕ МОРЕ КАК СРЕДА ОБИТАНИЯ *CERASTODERMA*

К середине 90-х годов экосистема Аральского моря существенно изменилась. В начале 90-х годов Аральское море как единый географический объект уже не существовало. С 1987 г. часть его котловины занимали два отдельных водоема с различными гидролого-гидрохимическими режимами: на севере располагался меньший по площади водоем – Малое море, южнее – Большое море.

Той флоры и той фауны, описываемых как типично аральские исследователями конца девятнадцатого – первой половины двадцатого века, в Аральском море больше нет; все генеративно пресноводные и солоноватоводные виды водных растений, беспозвоночных и рыб вымерли, а их место занято небольшим числом интродуцированных эвригаллиных морских видов, либо малочисленных ранее аборигенных эвригаллиных и галофильных видов, либо вакантно.

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

В составе ихтиофауны за все годы наблюдений было встречено 33 вида рыб, из которых 13 акклиматизанты. К 1994 г. сохранилось 9 видов: *Clupea harengus membras* Linné, *Atherina boyeri caspia* (Eichw.), *Pungitius platygaster aralensis* (Kessler), *Pomatoschistus caucasicus* (Kawrajsky), *Neogobius melanostomus affinis* (Eichw.), *Neogobius kessleri gorlap* Iljin, *Neogobius fluviatilis pallasi* (Berg), *Proterorhinus marmoratus*

(Pallas), *Platichthys flesus luscus* (Pallas), из которых 8 акклиматизанты, причем *Neogobius kessleri gorlap* и *Proterorhinus marmoratus* в последние годы в уловах не отмечались (Андреев, 1999).

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

При нормальной солености воды открытого моря в составе зообентоса Арала с 1874 по 1971 г. было отмечено 7 видов кольчатых червей, 5 – высших ракообразных, 17 – насекомых и 12 видов и подвигов моллюсков (табл. 2.1).

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

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

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

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

Таблица 2.1

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

Вид	1971	1976-1977	1980	1989-1992
<i>Nereis diversicolor</i> O.F. Müller	+	+	+	+
<i>Nais elinguis</i> Müller	+	-	-	-
<i>Paranais simplex</i> Hrabec	+	-	-	-
<i>Limnodrilus helveticus</i> Piguet	+	-	-	-
<i>Potamothenix bavaricus</i> (Oeschm.)	+	-	-	-
<i>Psammoryctides albicola</i> (Mich.)	+	-	-	-
<i>Lumbriculus lineatus</i> (Müller)	+	-	-	-
<i>Paramysis intermedia</i> (Czern.)	+	+	-	-
<i>P. lacustris</i> (Czern.)	+	+	-	-
<i>Dikerogammarus aralensis</i> (Uljan.)	+	-	-	-
<i>Palaemon elegans</i> Rathke	+	+	+	+
<i>Rhithropanopeus harrisi tridentatus</i> (Matl.)	+	+	+	+
<i>Agrypnetes crassicornis</i> McL.	+	-	-	-
<i>Oecetis intima</i> McL.	+	+	-	-
<i>Pelopia villipennis</i> Kieff.	+	-	-	-
<i>Procladius ferrugineus</i> Kieff.	+	-	-	-
<i>Cricotopus gr. silvestris</i> F.	+	-	-	-
<i>Tanytarsus gr. lobatifrons</i> Kieff.	+	-	-	-
<i>T. gr. gregarius</i> Kieff.	+	-	-	-
<i>T. gr. lauterborni</i> Kieff.	+	-	-	-
<i>T. gr. exiguus</i> Joh.	+	-	-	-
<i>Polypedilum gr. scalaenum</i> Schr.	+	-	-	-
<i>Cryptochironomus supplicans</i> Meig.	+	-	-	-
<i>Cr. gr. defectus</i> Kieff.	+	-	-	-
<i>Cr. gr. viridulus</i> F.	+	-	-	-
<i>Cr. gr. conjugens</i> Kieff.	+	-	-	-
<i>Chironomus behningi</i> Goetgh.	+	-	-	-
<i>Ch. halophilus</i> Kieff.	+	+	+	-
<i>Ch. salinarius</i> Kieff.	+	+	+	-
<i>Dreissena polymorpha obtusecarinata</i> (Andr.)	+	-	-	-
<i>Dr. caspia pallasi</i> (Andr.)	+	+	+	-

Окончание табл. 2.1

Вид	1971	1976-1977	1980	1989-1992
<i>Cerastoderma rhomboides rhomboides</i> (Lam.)	+	?	-	-
<i>C. isthmicum</i> Issel	+	+	+	+
<i>Hypanis vitrea bergi</i> Star.	+	+	-	-
<i>H. minima sidorovi</i> Star.	+	+	-	-
<i>H. m. minima</i> (Ostr.)	+	+	-	-
<i>Syndosmya segmentum</i> Reclus	+	+	+	+
<i>Theodoxus pallasi</i> Ldh.	+	+	+	-
<i>Caspiohydrobia husainovae</i> Star.	+	+	+	+
<i>C. conica</i> (Logv. et Star.)	+	+	+	+
<i>C. obrutchevi</i> Star. et Andreeva	+	+	+	+
<i>C. convexa</i> (Logv. et Star.)	?	+	+	+
<i>C. kazakhstanica</i> Star. et Andreeva	?	+	+	+
<i>C. aralensis</i> Star. et Andreeva	?	+	+	+
<i>C. nikitinskii</i> Star. et Andreeva	?	+	+	+
<i>C. parva</i> (Logv. et Star.)	?	+	+	+
<i>C. dubia</i> (Logv. et Star.)	?	+	+	+
<i>C. curta</i> (Logv. et Star.)	?	+	+	+
<i>C. gemmata</i> (Kol.)	?	+	+	+
<i>C. nikolskii</i> Star. et Andreeva	?	+	+	-
<i>C. bergi</i> Star. et Andreeva	?	+	+	+
<i>C. oviformis</i> (Logv. et Star.)	?	+	+	+
<i>C. subconvexa</i> (Logv. et Star.)	?	+	+	+
<i>C. grimmi</i> (Cless. et W. Dyb.)	?	+	+	+
<i>C. chrysopsis</i> (Kol.)	?	+	+	+
<i>C. cylindrica</i> (Logv. et Star.)	?	+	+	+
<i>C. behningi</i> Star. et Andreeva	?	+	+	+
<i>C. sidorovi</i> Star. et Andreeva	?	+	+	+
<i>C. pavlovskii</i> Star. et Izzat.	?	+	+	+
<i>C. tadzikistanica</i> Star. et Izzat.	?	+	+	+
<i>C. sogdiana</i> Star. et Izzat.	?	+	+	+

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

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

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

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

В период начального осолонения Аральского моря (1972–1981 гг.) сокращение стока рек и повышение солености воды неблагоприятно сказалось на пресноводных и солоноватоводных «каспийских» видах, началось их быстрое выпадение из фауны (Андреев с соавт., 1978; Андреева, 1978, 1983; Андреев, Андреева, 1979; Губа, Андреев, Андреева с соавт., 1981). Если по списку видов по состоянию на 1971 г. (см. табл. 2.1) в зообентосе открытого моря при его нормальной солености отмечался 41 вид и подвид, то к 1976–1977 гг., из этого списка сохранилось 20, а к 1980 г. осталось 12 видов. Кроме того, по сборам 1976–1980 гг. для фауны Арала было отмечено еще 20 видов моллюсков рода *Caspiohydrobia* (Старобогатов, Андреева, 1981; Андреева, 1987). Нахождение большого числа видов в казалось бы хорошо изученном водоеме связано с расселением моллюсков из удаленных осолоненных

заливов, остававшихся слабо исследованными в фаунистическом отношении, в связи с возникновением благоприятных условий обитания при повышении солености воды в море (Андреева, 1984).

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

В 1989–1994 гг. в Малом море, помимо упоминавшихся Chironomidae, были встречены только *Nereis diversicolor*, *Syndosmya segmentum*, *Cerastoderma ? isthmicum*, *Palaemon elegans* и 18 видов *Caspiohydrobia*: *C. behningi*, *C. oviformis*, *C. kazakhstanica*, *C. husainovae*, *C. tadzikistanica*, *C. aralensis*, *C. obrutchevi*, *C. dubia*, *C. nikitinskii*, *C. convexa*, *C. cylindrica*, *C. chrysopsis*, *C. sidorovi*, *C. pavlovskii*, *C. sogdiana*, *C. gemmata*, *C. parva*, *C. grimmi*; в Большом море в 1989–1992 гг. к ним добавились *Rhithropanopeus harrisi tridentatus*, *Caspiohydrobia bergi*, *C. subconvexa*, *C. curta*, *C. conica*. (Андреев с соавт., 1990; Андреев, Андреева, 1996, 1997а).

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

Рассматривая все имеющиеся сведения о биомассе зообентоса Арала (табл. 2.2), нетрудно убедиться, что до середины 60-х годов наблюдалось относительное постоянство как общей биомассы зообентоса, так и биомассы отдельных групп организмов. Небольшие флюктуационные колебания биомассы зообентоса имели достоверную корреля-

Таблица 2.2

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

Годы	Nereis	Dikogammarus	Chironomidae	Dreissena	Hyranis	Cerastoderma	Syndosmua	Theodoxus	Caspiohydrobia	Прочие	Всего
1930	-	0.5	4.2	12.1	5.5	0.3	-	-	-	0.3	22.9
1932	-	0.1	2.6	7.8	4.6	0.5	-	0.1	0.4	0.8	16.9
1933	-	0.6	3.8	7.2	6.6	0.4	-	0.2	<0.1	0.4	19.6
1936	-	0.4	5.3	8.3	7.0	-	-	0.2	1.2	0.6	23.0
1937	-	0.1	5.7	7.4	6.3	-	-	0.2	1.2	1.0	21.0
1938	-	0.2	5.4	6.3	6.3	-	-	0.1	1.4	0.3	20.0
1939	-	0.2	4.6	5.4	5.4	-	-	0.1	1.2	0.1	17.0
1940	-	0.1	3.3	3.8	3.8	-	-	0.1	0.9	<0.1	12.0
1946	-	x	x	x	x	x	-	x	x	x	24.4
1948	-	x	x	x	x	x	-	x	x	x	19.4
1954	-	0.2	8.6	8.4	8.2	<0.1	-	0.1	<0.1	0.3	25.8
1956	-	0.1	10.5	12.0	5.3	0.5	-	1.4	0.1	<0.1	29.9
1957	-	<0.1	6.3	3.6	3.9	1.6	-	<0.1	0.1	<0.1	15.6
1959	-	x	x	x	x	x	-	x	x	x	23.1
1960	-	0.1	9.7	x	x	x	-	x	x	x	27.9
1961	-	0.1	8.1	8.0	7.6	1.0	-	1.0	0.8	0.1	26.7
1962	-	0.2	12.2	14.9	7.1	3.2	-	0.4	2.4	0.2	40.6
1963	-	0.3	5.4	12.6	5.1	3.0	-	0.2	2.5	0.2	29.3

Окончание табл. 2.2

Годы	Nereis	Dikro-gammarus	Chirono-midae	Dreis-sena	Hyranis	Cerasto-derma	Syndos-пуа	Theodoxus	Caspiohyd-robria	Прочие	Всего
1964	<0.1	0.1	4.7	6.9	1.5	2.4	—	0.2	2.0	0.1	17.9
1965	0.2	0.1	3.4	6.1	1.4	2.2	—	0.5	1.9	0.2	16.0
1966	0.6	<0.1	1.4	3.1	1.5	0.8	—	0.2	1.7	<0.1	9.3
1967	1.1	<0.1	0.9	2.3	0.2	2.1	0.1	0.1	3.1	<0.1	9.9
1968	2.8	<0.1	0.6	2.8	0.9	3.9	1.1	0.1	2.2	<0.1	14.4
1969	2.3	<0.1	0.5	1.0	0.8	4.3	2.1	<0.1	0.7	<0.1	11.7
1970	5.9	<0.1	0.4	1.0	0.4	3.4	12.1	0.1	1.0	<0.1	24.3
1971	6.5	<0.1	0.3	0.9	1.3	3.1	11.9	0.1	1.6	<0.1	25.7
1972	9.7	<0.1	0.1	1.4	2.0	7.1	11.3	0.1	1.4	<0.1	33.1
1973	7.4	—	<0.1	0.1	0.6	7.2	15.2	<0.1	0.1	—	30.6
1974	10.3	—	—	0.9	0.5	10.4	30.4	<0.1	0.5	—	53.0
1975	17.3	—	—	3.5	1.0	21.5	62.0	0.1	0.4	—	105.8
1976	15.5	—	<0.1	3.5	0.3	23.1	74.4	0.4	2.3	<0.1	119.5
1977	17.8	—	—	4.8	0.2	27.5	95.8	0.5	3.9	<0.1	150.5
1978	17.7	—	<0.1	3.6	0.1	51.6	118.2	0.4	4.4	—	196.0
1980	11.6	—	<0.1	0.8	—	42.3	122.0	1.0	6.4	0.3	184.4
1981	6.0	—	<0.1	0.1	—	43.5	93.7	1.1	3.0	<0.1	147.4

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

тивную связь с речным стоком, причем при увеличении выноса взвешенных веществ в море происходило увеличение биомассы пелофильных личинок хирономид и уменьшение биомассы видов (*Dreissena*, *Dikerogammarus aralensis*), предпочитающих более плотные грунты (Никольский, Фортунатов, 1950; Яблонская, 1960).

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

Именно, появление огромного количества новых потребителей бентоса привело к тому, что уже в 1961 г. (с этого же года началось резкое сокращение стока рек) наблюдалось значительное снижение биомассы донных организмов на глубинах до 10 м. В последующие годы заметно уменьшилась биомасса солоноватоводных «каспийских» моллюсков и личинок Chironomidae и в более глубоких районах, а с 1964 г. началось неуклонное снижение общей биомассы зообентоса в целом по морю (Яблонская с соавт., 1973).

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

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

Дальнейший рост биомассы зообентоса (1975–1981 гг.) вызван увеличением биомассы всех эвригалинных видов, обитавших к тому времени на Арале. В конце 70-х годов была зарегистрирована средняя биомасса 196 г/м², что в 8.5 раз превышает среднюю многолетнюю до зарегулирования стока рек. Несомненно, что увеличению биомассы зообентоса способствовало одновременное резкое сокращение численности рыб-бентофагов, отмечаемое Р.М. Лим и Е.Л. Марковой (1981). Тем более, что резкое возрастание численности и биомассы мирных видов в ответ на исключение хищников наблюдалось неоднократно (Holland et al., 1980; Person, 1981; и др.).

В Малом море в 1982, 1985 и 1989–1994 гг. общая численность зообентоса изменялась от 1458 до 13490 экз./м², биомасса – 197.3–321.1 г/м² (табл. 2.3). Обращает на себя внимание устойчиво высокая биомасса зообентоса в Малом море в последние годы. Учитывая неодновременность взятия проб разница в отдельные годы вряд ли выходит за пределы флюктуационных изменений. Наиболее продуктивной частью Малого моря был залив Бутакова, имевший соленость близкую к 40 ‰. При проведении расширенной съемки залива в июне 1990 г. там была зарегистрирована средняя биомасса 646.0 г/м², при колебаниях от 255.5 до 917.2 г/м² (Андреев, Андреева, 1991а). Еще более высокая биомасса была в заливе Бутакова в августе 1992 г. На станции 18 стандартной сетки она составила 1037 г/м², в том числе: *Cerastoderma ? isthmicum* – 652, *Syndosmya segmentum* – 336, *Nereis diversicolor* – 40 и *Caspihydrobia* – 9 г/м².

Осенью 1989–1991 гг. и в августе 1992 г. численность и биомасса зообентоса в Большом море колебалась от 1898 до 4748 экз./м² и от 108.8 до 323.7 г/м² (табл. 2.4). Следует отметить, что биомасса *Caspihydrobia* в Большом море была значительно ниже, чем в Малом.

Таким образом, к середине 90-х годов отмечены колоссальные изменения в донной фауне Аральского моря.

Ранее было показано (Андреева, Андреев, 1987, 1990а; Андреев, 1999), что в Аральском море под влиянием осолонения и акклиматизации немногим более чем за 20 лет произошла перестройка солоноватоводных биоценозов в биоценозы, где руководящими стали эвригалинные виды морского происхождения, ранее крайне малочисленные в

Таблица 2.3
Средняя численность и биомасса зообентоса Малого моря (по: Андреев, Андреева, 1997а)

Годы	Nereis	Chironomidae	Dreissena	Cerastoderma	Synostosua	Theodoxus	Саспиоид-гобия	Прочие	Всего
Численность, экз./м ²									
Июль-август 1982	1025	1	7	166	2074	205	3125	2	6605
Август 1985	160	-	-	97	1091	22	60	28	1458
Август 1989	1183	1	-	127	4120	-	4620	-	10051
Июнь 1990	1033	-	-	196	4605	-	4192	-	10026
Май 1991	435	-	-	125	3423	-	1489	-	5472
Май 1992	356	-	-	138	2840	-	1531	-	4865
Август 1992	798	-	-	380	2278	-	2162	-	5618
Июнь 1993	479	-	-	198	6262	-	6560	-	13490
Июнь 1994	400	-	-	66	3979	-	6978	-	11423
Биомасса, г/м ²									
Июль-август 1982	7.9	<0.1	0.7	135.1	167.6	2.6	7.2	<0.1	321.1
Август 1985	3.4	-	-	89.8	103.4	0.5	0.2	0.2	197.5
Август 1989	10.5	<0.1	-	83.2	169.1	-	11.6	-	274.4
Июнь 1990	7.6	-	-	134.3	218.9	-	11.7	-	372.5
Май 1991	5.9	-	-	124.5	169.9	-	6.7	-	307.0
Май 1992	3.2	-	-	75.8	159.9	-	3.2	-	242.1
Август 1992	9.5	-	-	95.2	124.4	-	6.0	-	235.1
Июнь 1993	5.3	-	-	46.7	177.3	-	16.7	-	246.0
Июнь 1994	3.2	-	-	15.8	194.4	-	14.0	-	227.4

открытом море или же вселенные в Арал. Начальный период осолонения и внедрения вселенцев характеризовался наличием большого числа малых по площади биоценозов и их чрезвычайной раздробленностью. По мере стабилизации условий обитания основную часть акватории занимали 2–3 биоценоза, которые, как и до начала нарушения режима моря, характеризовались небольшим числом составляющих видов зообентоса и различались не столько по видовому составу, сколько по количественному соотношению одних и тех же видов.

Таблица 2.4

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

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

Столь резкие перестройки биоценозов Аральского моря в 60–70-х годах при, в общем-то, небольшом увеличении солености (всего на 6‰) были обусловлены переходом экосистемы моря через барьер критической солености (Хлебович, 1965, 1974) или хорогалинную зону (Киппе, 1971), сдвинутую в Арале до солености 12–14‰ (Андреев, 1981; Андреев, Андреева, 1981, 1990а; Аладин, 1983), в связи с чем при повышении солености среда оказывалась не только неблагоприятной, а вообще непригодной для жизнедеятельности пресноводных и солоноватоводных каспийских видов. С другой стороны, резкое наращивание численности эвригалинных видов морского происхождения и

галофильных видов материковых вод стало возможным только после повышения солености до 12–14 ‰.

Итак, к началу-середине 90-х годов в экосистеме Аральского моря насчитывалось небольшое число эвригалинных и галофильных, в основном интродуцированных, видов при доминировании в количественном отношении единичных форм. Произошла перестройка трофической структуры зоопланктона, зообентоса и ихтиофауны, характеризующаяся практически полным отсутствием хищных форм и определяемая сохранившимся набором видов (Андреев, Андреева 1998). Но самым существенным изменением в экосистеме Аральского моря явилось изменение типа продуцирования органического вещества и, следовательно, направление потока энергии.

До середины 70-х годов все исследователи Аральского моря (Берг, 1908; Бенинг, 1934; Никольский, 1940; Карпевич, 1960; Яблонская, 1960; и др.) отмечали высокую прозрачность аральской воды, обилие макрофитов почти на всей его акватории. Во второй половине 70-х годов при еще высокой прозрачности воды (в июле 1980 г. максимальная прозрачность была 16 м) нами отмечалось резкое снижение зарослей водных растений (Андреева, 1984; Андреева, Андреев, 1987, 1990а). В начале 90-х годов наблюдалось снижение прозрачности воды. Так, если ранее была зарегистрирована максимальная прозрачность 24 м для Малого моря и 27 м для Большого (Берг, 1908; Никольский, 1940), то в августе 1992 г. в районе западной глубоководной котловины прозрачность не превышала 9–10 м, в центральной части Большого моря – 5–7 м, в Малом море – 4 м (Андреев, 1999). Макрофиты по станциям стандартной сетки не отмечались, их заросли были сконцентрированы только в прибрежье заливов. Если ранее отмечено 39 видов макрофитов (Доброхотова, 1971), то в начале 90-х годов – только 4 (Orlova et al., 1998).

Изменение прозрачности воды связано, вероятно, с изменением баланса биогенных элементов и процесса продуцирования первичного органического вещества в этом водоеме. Следует более подробно остановиться на вопросах происхождения и распределения органического вещества в Аральском море, проанализированных А.Ф. Карпевич

(1975), опирающейся на материалы Е.А. Яблонской (1960, 1964, 1971) и Э.А. Бервальда (1964).

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

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

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

Таким образом, если ранее в продуцировании первичного органического вещества ведущую роль играли макрофиты (Яблонская, 1964, 1971; Бервальд, 1964; Карпевич, 1975), покрывавшие почти все дно моря, то в конце 80-х – начале 90-х годов первенство перешло к фито- и бактериопланктону и частично к микрофито- и бактериобентосу, что подтверждается специальными исследованиями 1992 года М.И. Орловой (Орлова, 1993; Orlova et al., 1998), констатирующими существенное (примерно, на порядок) возрастание скорости процесса первичного продуцирования по сравнению с данными М.Н. Новожиловой (1973) для летних съемок 1966 и 1968 гг. при практически равных величинах деструкции в водной толще, и данными других исследователей (Добрынин, Королева, 1991; Сулялина, Смуров, 1993).

К началу 80-х годов после перехода экосистемой моря через соленость 12-14 ‰ в связи с вымиранием большинства донных беспозвоночных произошло нарушение трофической структуры аральского зообентоса, сложившаяся трофическая структура донной фауны в

большей степени определялась в отличие от других морей имеющимся набором видов, а не характером распределения пищи. Позднее, на рубеже солености 25 ‰ вновь происходит обеднение видового состава зообентоса, но общий характер доминирования пищевых группировок практически не изменился (Андреев, Андреева, 1998б). В водоеме преобладали собирающие детритофаги, заселившие и не свойственные ранее им биотопы. Трофическая структура донной фауны продолжала определяться имеющимся набором видов.

К началу 90-х годов трофическая структура зоопланктона, зообентоса и ихтиофауны характеризовалось практически полным отсутствием хищных форм и определялась оставшимся набором видов. В море сформировались две почти одинаково значимые пищевые цепи: пастбищная и детритная (Андреев, Андреева, 1998б; Андреев, 1999).

Итак, в условиях квазистационарного режима экосистеме Аральского моря была присуща трансформация вещества и энергии, в основном, через детритную донную пищевую цепь. В конце 50-х — в начале 60-х годов в результате акклиматизации гидробионтов была сформирована почти равноценная пелагическая пастбищная цепь. В последующем при осолонение моря происходило выпадение ряда трофических группировок и даже звеньев пищевых цепей. Одновременно наблюдалось изменение баланса биогенных элементов (Гидрометеорология ..., 1990). К началу 90-х годов отмечено максимальное содержание биогенных элементов в водах Аральского моря за весь период наблюдений (Свиридова, 1990), что при выпадении почти всех макрофитов способствовало в последующем резкому возрастанию скорости первичного продуцирования органического вещества в пелагиали.

Таким образом, в результате экологического кризиса, охватившего Аральское море, изменилось направление трансформации вещества и энергии в его экосистеме.

Глава 3. ВИДОВОЙ СОСТАВ И КОЛИЧЕСТВЕННОЕ РАЗВИТИЕ *CERASTODERMA* АРАЛЬСКОГО МОРЯ

3.1. Видовой состав

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

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

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

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

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

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

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

Таким образом, в истекшем столетии род *Cerastoderma* (Cardiidae, Cardiiformes, Bivalvia) в Аральском море был представлен двумя видами: *Cerastoderma rhomboides rhomboides* (Lam.) [= *Cardium edule* L. var. *lamarcki* Reev., (Сидоров, 1929), *Cerastoderma lamarcki lamarcki* (Reeve) (Старобогатов, 1974)] и *Cerastoderma isthmicum* Issel [= *Cardium edule* L. (Сидоров, 1929), *Cerastoderma umbonatum* (Wood) (Старобогатов, 1974)].

К началу наших исследований *Cerastoderma rhomboides rhomboides* уже не встречался в море. По Я.И. Старобогатову (1974) *C. r. rhomboides* обитал в прибрежных районах Арала до глубины 10–12 м, а *C. isthmicum* был распространен в осолоненных районах – култуках. Анализ всех имеющихся материалов позволил нам (Андреев, Андреева, 1990, 1997) высказать предположение, что до начала осолонения в море был распространен *C. r. rhomboides* – сравнительно редкая форма, а в осолоненных заливах и прилегающих к ним районам обитал *C. isthmicum*. По мере осолонения моря численность *C. r. rhomboides* снижалась, *C. isthmicum* проникал в открытое море. Еще в сборах по стандартной сетке станций за май 1965 г. *C. r. rhomboides* найден на станциях 10, 33, 42, 77, *C. isthmicum* – на станции 14 (рис. 3.1).

В сборах 1976 г. отмечается только *C. isthmicum*. Наличие хорошо сохранившихся уродливых створок и раковин с лигаментом *C. r. rhomboides* в зоне свала глубоководной впадины в конце 70-х годов позволило сделать заключение о вымирании *C. r. rhomboides* при повышении солености воды Аральского моря (Андреева, 1989).

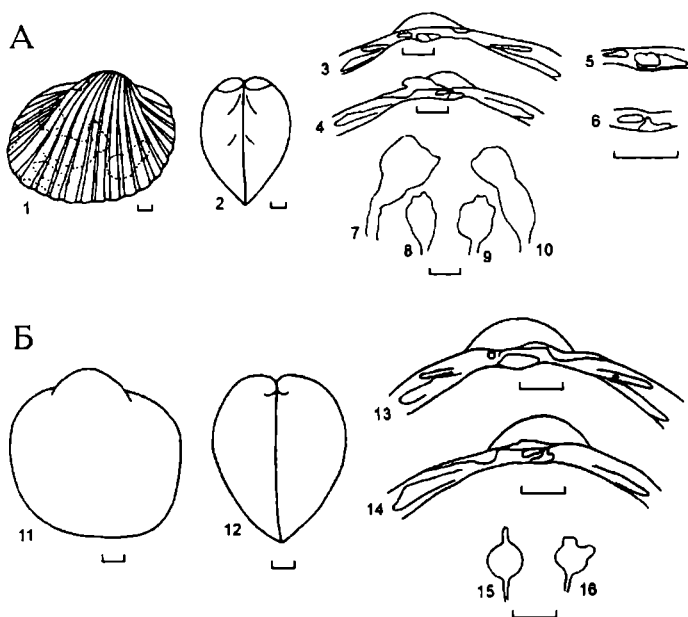


Рис. 3.1. *Cerastoderma* Аральского моря.

На А – *C. r. rhomboides*, станция 33, 1965 г.; на Б – *C. isthmicum*, станция 14, 1965 г.: 1, 11 – вид сбоку (пунктир – следы прикрепления дрейссены); 2, 12 – вид сзади; 3, 13 – замок правой створки; 4, 14 – замок левой створки; 5 – кардинальные зубы правой створки, 6 – кардинальные зубы левой створки; 7, 10, 16 – отпечатки задних замыкателей; 8, 9, 15 – отпечатки передних замыкателей. Масштаб 1 мм.

Таким образом, к началу резких изменений биоты в середине 70-х годов в Аральском море сохранился один представитель рода *Cerastoderma* – *C. isthmicum*.

3.2. Количественное развитие

Моллюски рода *Cerastoderma* характеризовались исследователями донного населения Арала как малочисленная и сравнительно редко встречающаяся форма (Бенинг, 1934, 1935; Хусаинова, 1958; Яблонская, 1960; и др.). Наиболее плотные поселения имелись в мелководной зоне восточного побережья, прилегающей непосредственно к осолоненным районам – култукам и в прибрежье заливов Малого моря. В целом же моллюски были единично распространены по всей акватории Арала (рис. 3.2).

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

Для того, чтобы разобраться в количественном распределении рода необходимо вернуться к его видовому составу. Обитающих в Аральском море, как уже указывалось выше, *Cerastoderma rhomboides rhomboides* и *C. isthmicum* обычно определяли как *Cardium edule* L. и относили к эвригалинному средиземноморско-атлантическому комплексу (Зенкевич, 1963; Яблонская, 1974; и др.). По Я.И. Старобогатову (1974) *Cerastoderma rhomboides rhomboides* обитал в прибрежных районах Арала до глубины 10–12 м, а *C. isthmicum* был распространен в осолоненных районах – култуках. Еще Е.А. Яблонская (1960) высказала предположение, что церастодерма находит наиболее благоприятные условия для размножения в соленых култуках восточного и юго-

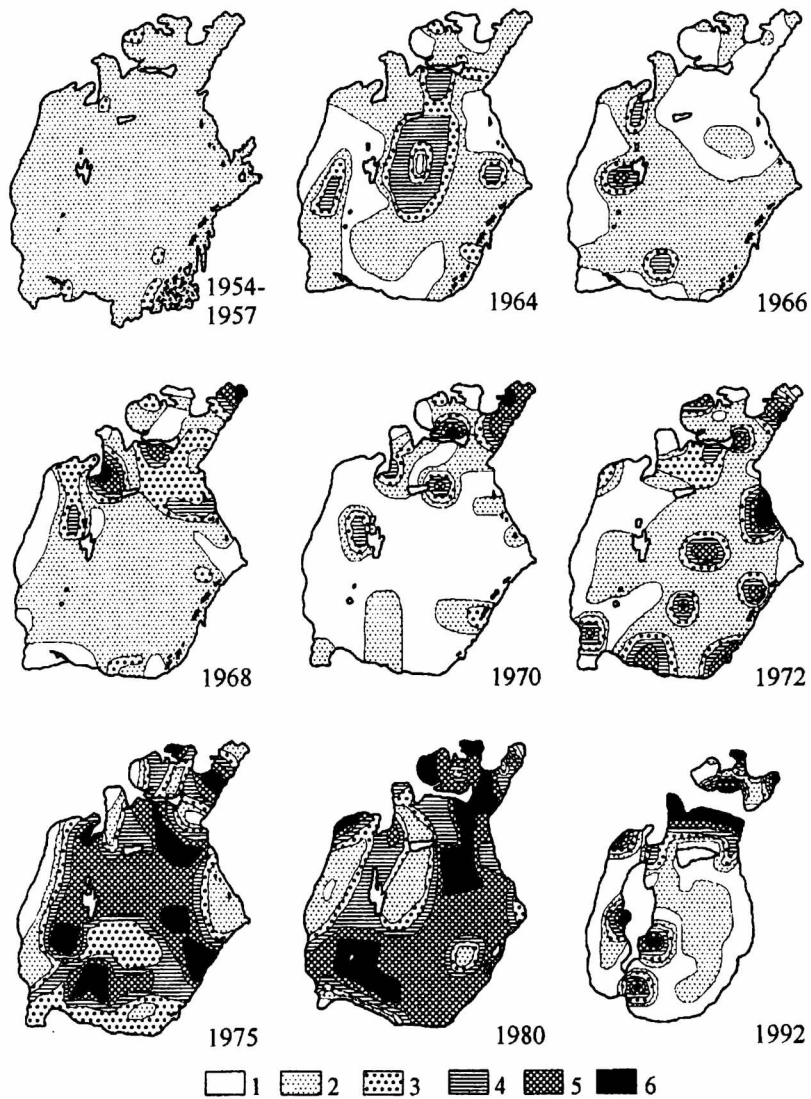


Рис. 3.2. Распределение биомассы *Cerastoderma* в Аральском море летом (по: Андреев, Андреева, 1997а; 1954–1957 гг. из: Яблонская, 1960):

1 — отсутствует, 2 — 0.1–5, 3 — 5.1–10, 4 — 10.1–20, 5 — 20.1–40, 6 — более 40 г/м².

восточного побережий. Налицо явное разделение видов по одному из абиотических факторов – солености. Вполне реально предположить, что такое положение было и в 1954–1957 гг.: в море был распространен *C. r. rhomboides* – сравнительно редкая форма, а в осолоненных заливах и прилегающих к ним районам обитал *C. isthmicum*. В начальный период осолонения моря снижались численность, биомасса и сокращался ареал *C. r. rhomboides*, в то время как *C. isthmicum* все еще обитал в прилегающих к осолоненным заливам районам. Где-то в 1969–1971 гг. произошло перераспределение "ролей" между видами: первый сохранился лишь в более распресненных районах, а второй, в связи с дальнейшим повышением солености, постепенно расселился по всей акватории моря.

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

На *C. isthmicum* – обитателя осолоненных районов – повышение солености воды моря сказалось весьма благоприятно. В 1971–1972 гг. началось активное заселение им Аральского моря, постоянное повышение его численности и биомассы (см. табл. 2.2). По мере обмеления моря и уплотнения грунта в результате накопления ракуши и хемогенных осадков проходило освоение глубоководных районов моря. Уже в 1967–1968 гг. при средней биомассе 2.1 и 3.9 г/м² церастодерма стала давать более 20 % общей биомассы зообентоса. К концу 70-х годов средняя биомасса церастодермы возросла до 42.3–51.6 г/м² при максимальном значении в общей биомассе 43.6 %. Наиболее благоприятны

для поселений были песчаные грунты, а также илы с большой примесью ракуши на глубинах до 20 м (Андреев, Андреева, 1997а).

В конце 80-х начале 90-х годов средняя биомасса церастодермы (см. табл. 2.3, 2.4) в Малом море была более 100 г/м², что составляло примерно 30–40 % от общей биомассы зообентоса. В Большом море биомасса сердцевидки была почти в два раза ниже и составляла около 25 % общей биомассы зообентоса. На отдельных станциях *Cerastoderma* достигали численности 800 экз./м² при биомассе 1482 г/м².

Итак, на протяжении почти всего двадцатого столетия, вплоть до 70-х годов, моллюски рода *Cerastoderma* в открытой части Аральского моря были редкими видами с низкой численностью и биомассой. С середины 70-х годов отмечено резкое возрастание количественного развития *Cerastoderma* на фоне осолонения моря и вымирания бентосных беспозвоночных и рыб-бентофагов. В начале 90-х годов средняя биомасса этих моллюсков превысила их среднюю биомассу до начала 70-х годов в Большом море почти на порядок, в Малом море – на 1–2 порядка.

Глава 4. ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАКОВИН *CERASTODERMA* АРАЛЬСКОГО МОРЯ

4.1. Изменчивость контуров

При анализе формы раковин и контуров створок сборов *Cerastoderma* за 1976–1994 гг. обнаруживается колоссальная изменчивость. Так, для 1976 г. выявлено 29 типов контуров, причем большинство из них (83 %) имеют моллюски, обитавшие в заливе Сары-Чаганак или у острова Толмачева, в условиях опережающего осолонения. Собственно в море встречено 5 типов контуров. В 1989 г. – 34, в 1993–1994 гг. – 38. Все обилие контуров хорошо укладывается в рамки нескольких групп для моллюсков, обитавших в определенные сроки осолонения моря на определенных грунтах. В пределах каждой из этих групп также наблюдается существенная изменчивость.

Первая группа моллюсков (16 типов контуров) имеет округлый контур створок шарообразно вздутой раковины с более или менее сглаженными углами при переходе спинного края в передний и задний, если имеется угол заднего плеча, то он обычно равен 95–100° (рис. 4.1). Широкие макушки, обычно сильно выступающие, расположены почти по центру раковины. Значения морфометрических индексов раковин колеблются в довольно широких пределах в разные годы исследований. Раковины идеально приспособлены к обитанию, зарываясь полностью в твердый грунт (песок и илистый песок), в зоне течения (волнобоя). Собраны в 1976–1994 гг.

Вторая группа моллюсков (16 типов контуров) обладает также сильно вздутой раковиной округлой формы с немного удлиненным задним краем (рис. 4.2). Угол при переходе спинного края в задний хорошо выражен и обычно равен 100–120°. Макушки относительно широкие, чаще всего сильно выступающие, расположены по центру, либо смещены к переднему краю раковины. Значения морфометриче-

ских индексов раковин, в зависимости от года исследований, также колеблются в довольно широких пределах. Раковины приспособлены к обитанию на твердых грунтах в зоне течения (волнобоя) и являются переходной формой от округлого контура к контуру с удлинненным задним краем. Встречены в сборах 1976–1994 гг.

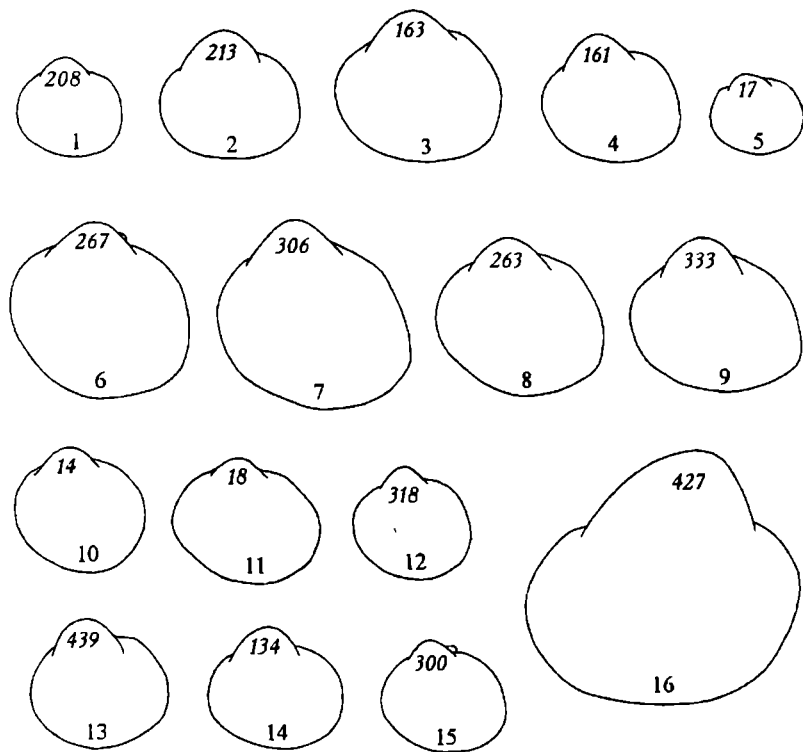


Рис. 4.1. Изменчивость створок *Cerastoderma* Аральского моря. Округлый контур (по: Андреева, Андреев, 2000а).

Цифры на створке: вверху – коллекционный номер, внизу – номер контура.

Третья группа моллюсков (20 типов контуров) имеет раковину с удлинненным в разной степени задним краем (рис. 4.3). Раковина может быть несколько уплощенной либо в разной степени вздутой. Углы при переходе спинного края в передний и задний выражены в различной

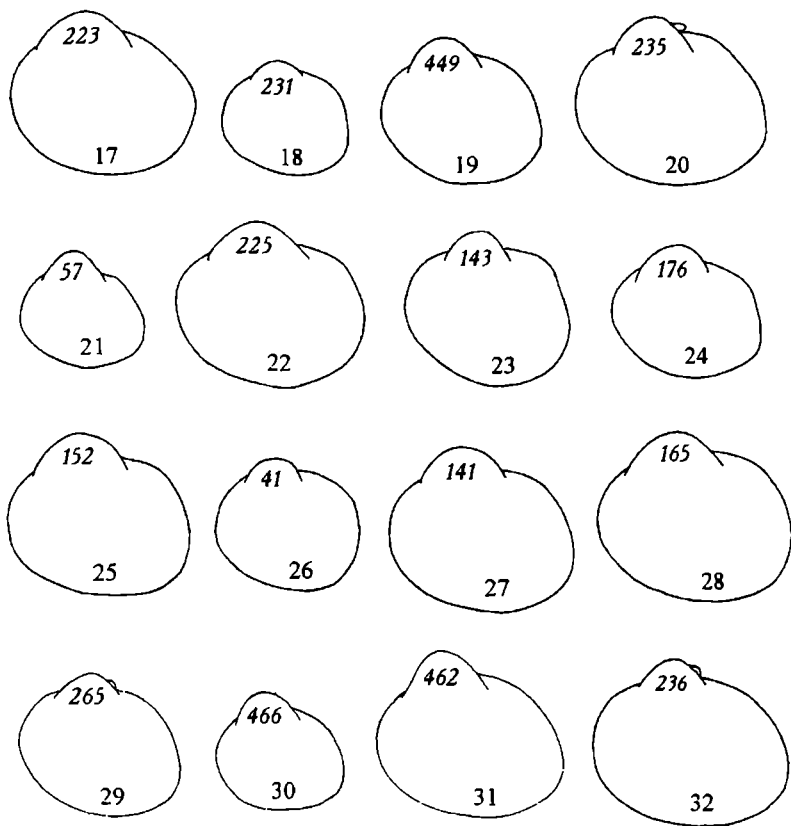


Рис. 4.2. Изменчивость створок *Cerastoderma* Аральского моря. Контур с немного удлинненным задним краем (по: Андреева, Андреев, 2000а).

Цифры на створке: сверху – коллекционный номер, внизу – номер контура.

степени, угол заднего плеча чаще всего – в пределах $140\text{--}170^\circ$; широкие, сильно выступающие макушки обычно смещены в различной степени к переднему краю раковины. В сборах, начиная с 1976 г., отмечаются особи этой группы с настолько смещенными вперед макушками, что они способны сохранять устойчивое вертикальное положение при опоре на передний край раковины и макушки – предпосылка к возможному переходу к жизни на поверхности грунта. Это наиболее

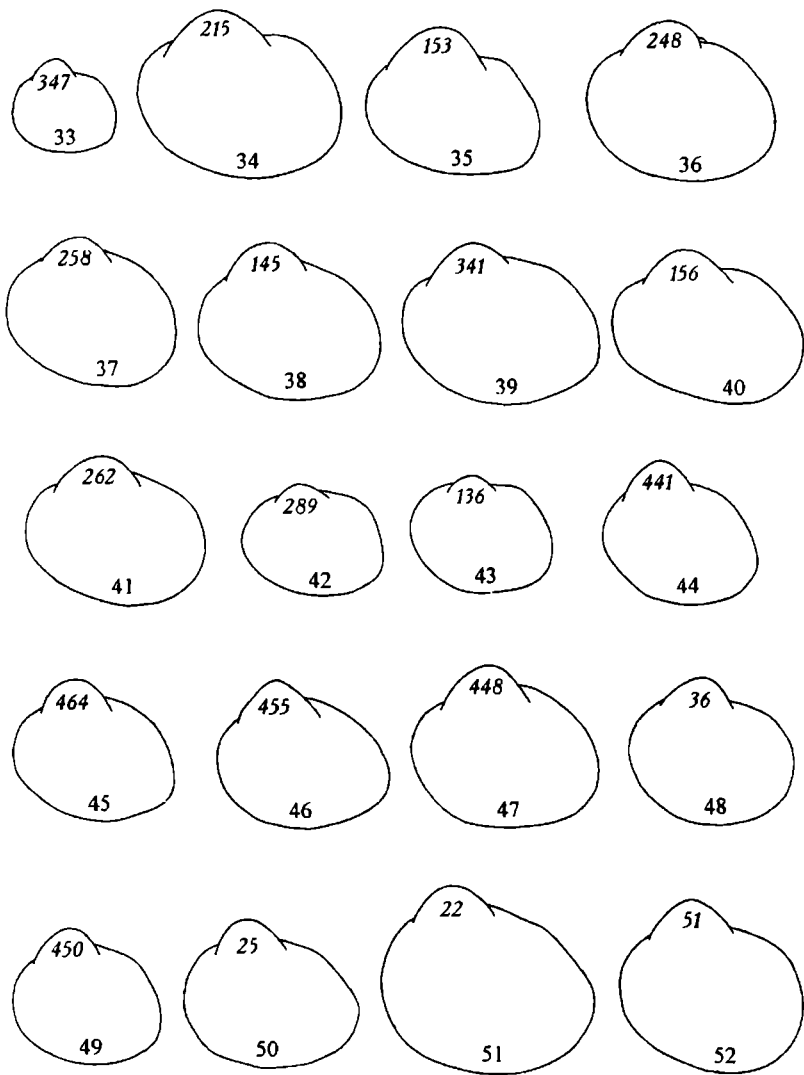


Рис. 4.3. Изменчивость створок *Cerastoderma* Аральского моря. Контур с удлинённым задним краем (по: Андреева, Андреев, 2000а). Цифры на створке: сверху – коллекционный номер, внизу – номер контура.

полиморфный тип контура, поэтому морфометрические индексы варьируют в широких пределах даже в сборах одного года. Раковины приспособлены к обитанию как зарывшись в грунт, так и в различной степени приподнимая задний край над грунтом, вплоть до выхода на грунт, при слегка углубленном переднем крае, о чем свидетельствуют обрастания раковины. Группа представлена в сборах 1976–1994 гг.

Четвертая, менее многочисленная (13 типов контуров) группа моллюсков, с очень удлинённым задним краем и смещёнными вперед макушками. Раковина может быть вздутой в различной степени, либо уплощенной в передней половине и всегда уплощена в задней части. Спинной край раковин этой группы моллюсков за макушками в несколько раз длиннее спинного края раковины перед макушками и изогнут различным образом, образуя углы чаще всего в пределах 150–170°. Моллюски сборов 1989–1990 гг. имели сильно смещённые к переднему краю раковины широкие или относительно узкие, но сильно выступающие макушки, в сборах 1992–1994 гг. – широкие и сглаженные (менее выступающие) макушки. Несмотря на разнообразие форм (рис. 4.4), почти все моллюски способны сохранять устойчивое вертикальное положение при опоре на передний край раковины и макушки. Морфометрические индексы варьируют в достаточно широких пределах. Судя по обрастаниям на раковинах и наблюдениям в природе, моллюски этой группы обитают на грунте, немного заглубляясь передним концом в грунт и опираясь на макушки. Данная группа моллюсков зарегистрирована в сборах 1989–1994 гг.

Пятая, тоже немногочисленная (11 типов контуров), группа моллюсков имеет уплощенную в различной степени удлинённо-овальную раковину с очень удлинённым задним краем (рис. 4.5). Спинной край раковины обычно слабо изогнут и почти не образует углов при переходе в передний и задний. Макушки раковин сборов до девяностых годов широкие, выступающие в различной степени, в последующем – более узкие и мало выступающие, уже в начальный период наблюдений имеют смещённое к переднему концу положение. Эта группа моллюсков обитает на илистых грунтах, а моллюски за коллекционными померами 90–94 найдены на жидких темно-серых илах. Наибольшее разнообразие контуров отмечено для 1989–1994 гг.

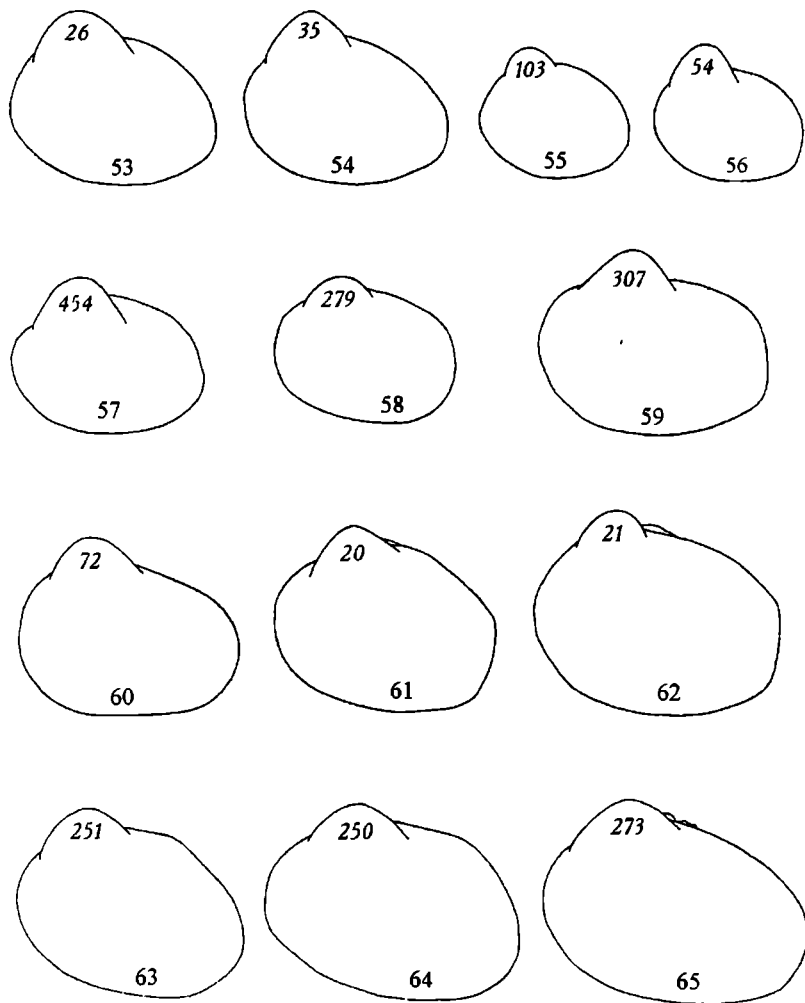


Рис. 4.4. Изменчивость створок *Cerastoderma* Аральского моря. Контур с очень удлиненным задним краем и смещенными макушками (по: Андреева, Андреев, 2000а).

Цифры на створке: сверху – коллекционный номер, внизу – номер контура.

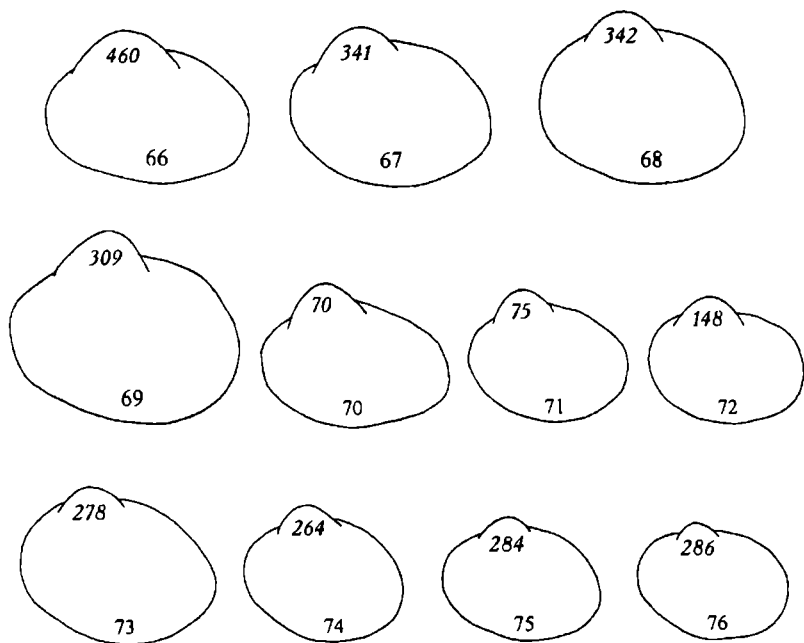


Рис. 4.5. Изменчивость створок *Cerastoderma* Аральского моря. Контур с очень удлиненным задним краем (по: Андреева, Андреев, 2000а).

Цифры на створке: сверху – коллекционный номер, внизу – номер контура.

Шестая группа моллюсков (13 типов условно равноплечих контуров) имеет уплощенную в различной степени овальную немного вытянутую раковину. Обычно хорошо выражены углы при переходе спинного края раковины в передний и задний. Макушки либо широкие, но слабо выступающие, либо относительно узкие, расположенные практически по центру раковины (рис. 4.6). Эта группа моллюсков встречается на илистых грунтах различных типов в сборах 1976–1989 гг. Причем ряд контуров во временном аспекте прослеживается лишь до 1979–1981 гг. (табл. 4.1).

И последняя, седьмая группа моллюсков (11 типов контуров) имеет уродливые раковины, либо раковины уклоняющейся нетипичной

формы (рис. 4.7). Внимания заслуживают лишь два контура № 91, отмечаемый для 1979, 1990 и 1991 гг., и № 95 – для 1990 и 1994 гг.

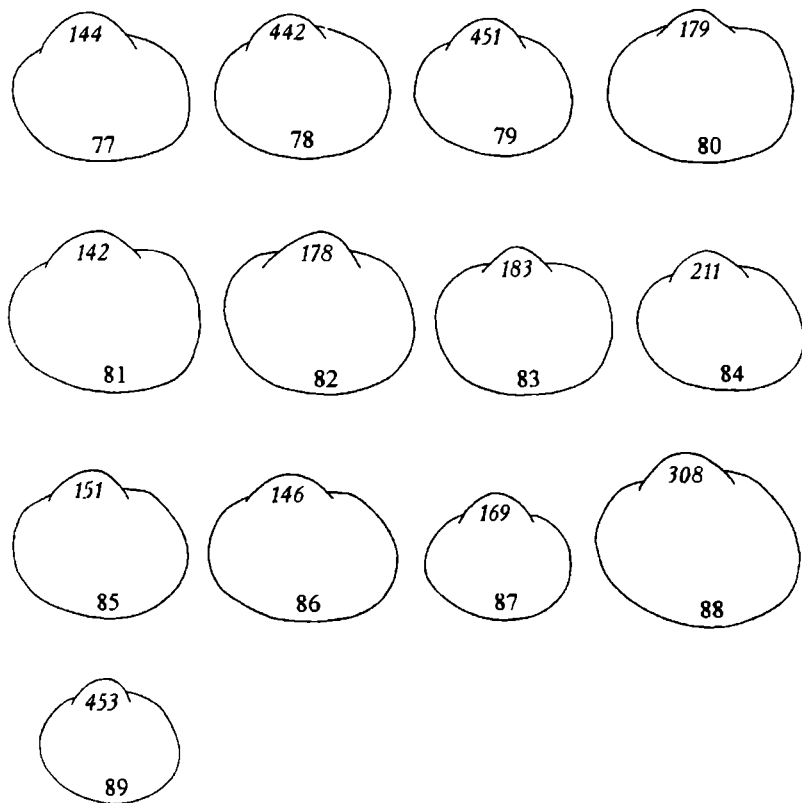


Рис. 4.6. Изменчивость створок *Cerastoderma* Аральского моря. Условно равноплечий контур (по: Андреева, Андреев, 2000а).

Цифры на створке: сверху – коллекционный номер, внизу – номер контура.

Таким образом, в начальный период наблюдений *Cerastoderma isthmicum* открытого моря в Арале имели небольшое число контуров, приуроченных к обитанию в основном на твердых грунтах. В осолоненных районах побережья обилие типов контуров возрастало, так только для северо-восточного побережья залива Сары-Чаганак отме-

Таблица 4.1

Встречаемость типов контуров раковин *Cerastoderma* в Аральском море (по: Андреева, Андреев, 2000а)

Номер контура	1976	1979	1981-1982	1989	1990	1991-1992	1993-1994
Округлый							
1	+	--	-	-	--	-	+
2	+	--	+	-	-	-	-
3	+	-	+	-	-	-	+
4	+	-	+	-	-	-	-
5	-	-	-	-	-	+	-
6	-	-	-	-	+	-	+
7	+	-	+	+	+	-	-
8	+	-	+	-	-	-	+
9	+	-	-	-	-	-	-
10	-	-	-	-	-	+	-
11	-	-	-	-	-	+	-
12	-	-	+	-	-	--	-
13	+	-	+	-	-	-	-
14	+	-	-	-	-	-	-
15	-	-	-	-	-	-	+
16	+	-	-	-	-	-	-
С немного удлиненным задним краем							
17	-	-	-	-	-	-	+
18	-	-	-	-	-	+	+
19	-	--	+	+	+	-	-
20	-	-	+	-	-	-	+
21	-	-	+	-	-	-	-
22	-	-	-	-	-	+	+
23	-	+	+	-	-	-	-
24	+	-	-	+	+	-	-

Продолжение табл. 4.1

Номер контура	1976	1979	1981–1982	1989	1990	1991–1992	1993–1994
25	–	+	–	–	–	–	–
26	–	–	–	+	–	+	–
27	+	+	+	–	–	+	–
28	+	+	+	+	+	–	+
29	–	+	–	–	–	–	+
30	–	–	–	–	–	+	+
31	+	–	–	+	–	–	–
32	–	–	–	–	+	–	+
С удлинением задним краем							
33	+	–	–	–	–	–	–
34	+	–	–	–	–	–	–
35	–	+	–	–	–	–	–
36	–	–	–	–	–	–	+
37	–	–	+	+	–	+	+
38	–	+	+	+	–	–	+
39	–	+	+	–	–	–	–
40	+	+	+	–	–	–	–
41	–	–	–	–	–	+	+
42	–	–	–	–	–	–	+
43	–	–	–	+	–	–	–
44	–	–	–	+	+	–	–
45	–	+	+	+	+	–	+
46	–	–	+	+	–	–	+
47	–	–	–	+	–	–	–
48	–	+	–	–	–	–	–
49	+	–	–	+	–	–	–
50	–	+	–	+	–	–	–
51	–	–	–	+	–	–	–

Продолжение табл. 4.1

Номер контура	1976	1979	1981– 1982	1989	1990	1991– 1992	1993– 1994
52	–	–	+	–	–	+	+
С очень удлинённым задним краем и смещёнными макушками							
53	–	–	+	–	–	–	+
54	–	–	–	+	–	–	–
55	–	–	–	+	–	–	–
56	–	–	–	–	+	–	–
57	–	–	+	+	+	–	+
58	–	–	–	+	+	+	+
59	–	–	–	–	+	–	–
60	–	–	–	–	+	–	–
61	–	–	–	+	–	–	–
62	–	–	–	+	–	–	–
63	–	–	–	+	+	–	+
64	–	–	–	+	–	+	+
65	–	–	–	+	+	+	+
С очень удлинённым задним краем							
66	–	–	–	+	–	+	–
67	+	–	–	–	–	–	–
68	+	–	–	–	–	–	–
69	–	–	–	–	+	–	+
70	–	–	–	–	+	–	–
71	–	–	–	–	+	–	–
72	–	+	–	+	+	+	–
73	–	–	–	+	+	–	+
74	–	–	+	+	–	+	+
75	–	–	–	+	+	+	+
76	–	–	–	–	–	+	+

Окончание табл. 4.1

Номер контура	1976	1979	1981 - 1982	1989	1990	1991-1992	1993-1994
Условно равноплечий							
77	-	+	-	-	-	-	-
78	-	-	-	+	-	-	-
79	+	-	+	+	-	-	-
80	+	-	-	-	-	-	-
81	-	+	+	-	-	-	-
82	+	-	-	-	-	-	-
83	+	-	-	-	-	-	-
84	+	-	-	-	-	-	-
85	+	+	-	-	-	-	-
86	-	+	-	-	-	-	-
87	+	-	-	-	-	-	-
88	+	-	-	-	-	-	-
89	-	-	-	+	-	-	-
Нетипичный							
90	-	-	-	-	-	-	+
91	-	+	-	-	+	+	-
92	-	+	-	-	-	-	-
93	-	-	-	-	-	-	+
94	+	-	-	+	-	-	-
95	-	-	-	-	+	-	+
96	-	-	+	-	-	-	-
97	-	-	-	-	-	-	+
98	-	-	-	-	-	-	+
99	-	-	-	-	-	-	+
100	-	-	-	-	-	-	+
Всего контуров	29	19	26	34	23	20	39

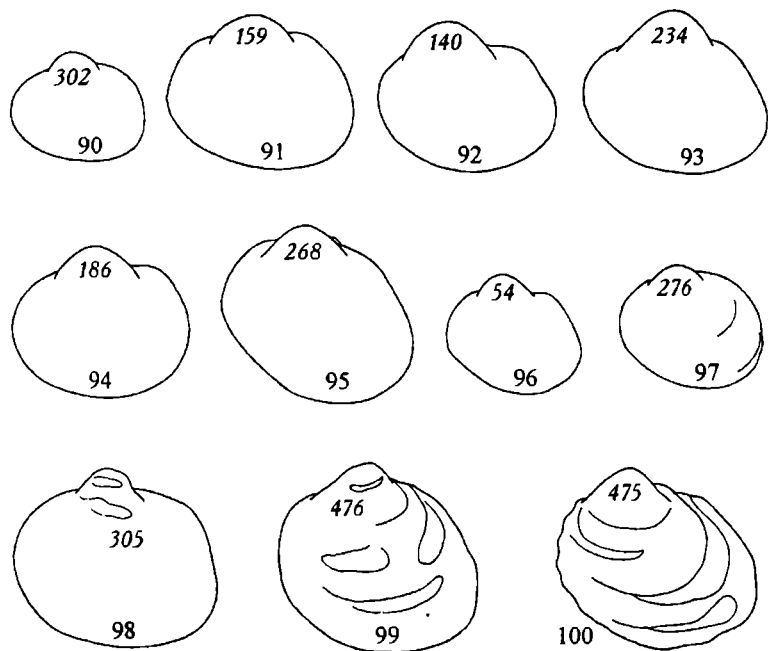


Рис. 4.7. Изменчивость створок *Cerastoderma* Аральского моря. Уклоняющиеся контуры. (по: Андреева, Андреев, 2000а).

Цифры на створке: сверху – коллекционный номер, внизу – номер контура.

чено 19 форм контуров. В 1989 г. найдено 34 типа контуров, 1990 г. (обработаны полностью все весенние и летние дночерпательные сборы по стандартной сетке станций) – 23 типа, 1993–1994 гг. – 39 типов только для Малого моря. Итак, вспышка формообразования среди *C. isthmicum* зарегистрирована в начальный период осолонения при солености 13–14 %, затем в 1989 г. при солености 24–28 %, и в 1993–1994 гг. при распреснении Малого моря.

4.2. Изменчивость окраски раковин

Окраска раковин церастодерм Аральского моря чрезвычайно изменчива. В начальный период исследований фоновая окраска створок

варьировала от чисто белой, либо желтоватой до желтой, коричневой всех оттенков, коричневой с чередованием буро-фиолетовых полос различных оттенков, или же наоборот, буро-фиолетовой с чередованием коричневых полос. Раковина могла быть окрашена почти полностью в белый цвет, либо иметь различные варианты чередования разного количества концентрических полос различной протяженности: от темной полосы, простирающейся по 1/3 брюшного края раковины до темно-окрашенной задней части раковины и выходящих оттуда концентрических полос различной протяженности и оттенков. Также раковины могли быть полностью окрашены в коричневый фон различных оттенков, по которому располагались более темные и светлые полосы различной протяженности. К этим вариантам прибавляются варианты с белыми, желтыми или светло-коричневыми макушками и (или) примакушечной областью. По светлоокрашенным макушкам может прослеживаться узор из пятен, составляющих разное количество параллельных или зигзагообразных полос, либо сетку. Было выделено 18 типов основной окраски створок, но в последующем для схематизации анализа все типы окрасок были объединены в две группы: светло- и темноокрашенные раковины. Окраска раковин церастодерм этого периода повторяла типы окраски песчаного, каменистого или илистого с коричневым наилком дна моря.

В 90-х годах наблюдалось еще большее разнообразие окраски: описанные типы окраски стали встречаться довольно редко, но к ним добавилась окраска в темно-коричнево-бурый цвет, близкий к черному (под цвет черного ила) и варианты серо-голубой окраски, насчитывающей еще около двух десятков вариантов от полностью серо-голубой раковины, серо-голубой с узкими желто-коричневыми концентрическими полосами до серо-голубой со светло-серыми и белыми макушками и (или) примакушечной областью, либо с коричнево-фиолетовыми пятнами на макушках и в передней либо задней частях раковины. Также встречались светлоокрашенные (до белого) раковины с голубыми макушками и задней частью, находящейся над грунтом, либо серо-голубые раковины со светло-коричневыми макушками. Изменилась и окраска створок изнутри. Если ранее изнутри створки были окрашены также как и снаружи, чуть светлее или темнее, то в популя-

циях 1993–1994 гг. почти все раковины изнутри окрашены в темно-коричневый цвет, а в районе и после мантийной линии, ближе к краю раковины в белый, часто с перламутровым отливом, либо вся раковина изнутри белая, иногда с перламутровым отливом.

Появление перламутровой окраски на внутренней поверхности створок связано, скорее всего, с изменением микроструктуры раковины. Общеизвестно, что микроструктурой раковины в частности обусловлен перламутровый блеск створок ряда двустворчатых моллюсков. Причем, по мнению С.В. Попова (1992) своеобразная микроструктура раковины характерна для отдельных отрядов и семейств двустворок.

Смену внешнего окрашивания створок раковин следует увязывать с изменениями в функционировании цитохромов (Попов, 1992) при смене цвета грунтов моря, заселяемых церастодермами. Если в 1976–1982 гг., как уже упоминалось выше, это были песчаные грунты различной окраски от светлых до желто-коричневых и ракушечные илы с коричневым наилком, то в 1989–1994 гг. помимо песчаных грунтов – серо-голубые глинистые илы, либо в крупных заливах и на глубинах – черные илы.

Таким образом, за период наблюдений с 1976 по 1994 гг. отмечена крайняя вариабельность окраски створок аральских церастодерм, прослежена смена окраски створок как снаружи, так и изнутри, обусловленная, скорее всего изменениями микроструктуры раковин, а также изменениями ряда реакций, связанных с функционированием цитохромов.

4.3. Изменчивость скульптуры раковины

Створки раковин *Cerastoderma* Аральского моря снаружи покрыты ребрами различной в поперечном сечении формы, разной высоты и протяженности. Обычно створки в передней части раковины покрыты округлыми в поперечном сечении ребрами, в средней – трапециевидными, либо во второй половине средней части треугольными со смещенной вершиной треугольника к боковой задней грани. Очень редко встречаются треугольные ребра с центральным положением вершины

треугольника. Так при анализе раковин береговых выбросов первой террасы в районе 12 станции было встречено 5.1 % раковин всего лишь с одним подобным ребром. Треугольные ребра обычны для *Cerastoderma rhomboides rhomboides* Аральского моря. Их наличие у *C. isthmicum* в море в 1976–1980 гг. и у *Cerastoderma* в 90-х годов может быть следствием гибридизации между видами *Cerastoderma* в 50–60-е годы при экспансии *C. isthmicum* в открытое море при изменении условий обитания. Задняя часть створки обычно покрыта сглаженными и (или) же следовыми, видимыми в виде почти не возвышающихся над поверхностью створки отпечатков, ребрами, которые прослеживаются как на 1/2–1/3 высоты раковины, так и до брюшного края раковины. Между ребрами в задней части раковины могут быть промежутки различной протяженности, лишенные ребер. Иногда присутствуют ребра, ширина которых вдвое и даже втрое превышает ширину остальных ребер, либо, наоборот, вдвое или втрое уже.

Ребра церастодерм Аральского моря покрыты довольно выступающими известковыми чешуйками и конхиолиновыми складочками, которые располагаются только на передних ребрах, или передних ребрах и узкой или широкой полосой по брюшному краю раковины, или покрывая почти всю раковину за исключением кончиков макушек и кончика заднего края раковины (см. рис. 1.2). В целом по морю, в годы наших исследований преобладали моллюски с тремя типами положения чешуек (3, 5, 6 см. рис. 1.2). И если для раковин моллюсков 1976–1982 гг., обитающих на песчаных грунтах, преобладали первые два типа положения чешуек (1, 2 см. рис. 1.2), то у обитателей илистых грунтов 90-х годов – другие типы положения чешуек и складочек (3, 4, 6 см. рис. 1.2). В выбросах первой террасы в районе 12 станции среди шарообразно вздутых раковин преобладали раковины (60 % выборки) с первым и пятым положением чешуек и складочек, среди раковин с удлиненным задним краем – с третьим и шестым (60 % выборки).

Выступающие на ребрах чешуйки служат, вероятно, для облегчения закоривания моллюска в грунте, и для песчаных грунтов вполне удачным является положение чешуек 1, 2 и 5 (см. рис. 1.2). Переход к обитанию на жидких грунтах должен был обеспечиваться системой, препятствующей погружению моллюска в жидкий грунт наряду с

уменьшением его массы, поэтому происходит распределение топорщащихся чешуек по возможно большей поверхности раковины и с одновременной заменой массивных известковых чешуй более легкими конхиолиновыми складочками, покрывающими не только поверхность ребер, но и межреберные промежутки.

Общее число ребер в популяциях церастодермы 1976–1994 гг. варьировало от 13 до 28 с преобладанием 19–22 ребер (табл. 4.2), нормально развитых ребер насчитывалось от 4 до 22 при преобладании 13–15. В отдельные годы в разных районах моря число ребер варьировало в более узких пределах, оказываясь смещенным в какую-либо часть спектра изменчивости (табл. 4.3, 4.4).

Положение одного или двух более высоких, резко выделяющихся яркой окраской, ребер также значительно варьирует (табл. 4.5). Для отдельных популяций и в разные годы этот признак имеет меньший размах колебаний и обычно его значения также смещены в какую-либо часть спектра изменчивости (табл. 4.6).

В целом, следует отметить колоссальнейшую изменчивость этих признаков в 1976–1994 гг., а также смещение центра изменчивости в сторону уменьшения общего числа ребер на створках раковин с 21–23 в 1976–1981 гг. до 19–21 в 1994 г. и 17–19 для *Cerastoderma* залива Бутакова в 1993 г. Для числа нормально развитых ребер это смещение еще более выражено, так у *Cerastoderma* в прибрежье острова Толмачева в 1976 г. преимущественно насчитывалось 15–18 нормально развитых ребер, в Малом море в 1994 г. – 12–15, а для *Cerastoderma* залива Бутакова – 10–12 ребер.

4.4. Изменчивость замкового аппарата

Изменчивость замкового аппарата *Cerastoderma* за период исследований колоссальна как по правой, так и по левой створке. Если вариации «типового» замка правой створки с ослаблением первого кардинального, равнозначными кардинальными, с усилением второго переднего и первого заднего латерального (рис. 4.8) еще можно рассматривать как норму реакции одного вида в пределах освоения разных

типов грунтов и зон солености, то рассматриваемые ниже варианты явно выходят за пределы нормы реакции вида.

Таблица 4.2

Число ребер на левой створке раковин *Cerastoderma* Аральского моря в 1976–1994 гг. (по: Андреева, Андреев, 2000а)

Число ребер	% от общего числа моллюсков	Число нормальных ребер	% от общего числа моллюсков
13	0.2	4	0.2
14	0.8	5	0.2
15	1.8	6	0.6
16	2.7	7	–
17	4.3	8	1.0
18	8.8	9	–
19	15.6	10	2.5
20	18.4	11	7.3
21	24.7	12	10.4
22	15.6	13	15.8
23	5.0	14	23.9
24	1.1	15	21.3
25	0.4	16	8.5
26	0.2	17	3.8
27	0.2	18	2.3
28	0.2	19	1.5
п	490	20	0.5
		21	–
		22	0.2
		п	480

Примечание: п – число проанализированных моллюсков, экз.

Имеет место ослабление второго переднего и первого заднего латеральных зубов вплоть до их рудиментарного состояния и полной редукции того или другого, или обоих одновременно (рис. 4.9, 4.10). Наблюдаемые плавные переходы от почти нормально развитых латеральных зубов к их полной редукции свидетельствуют о множествен-

Таблица 4.3

Общее число ребер на левой створке раковин *Cerastoderma* Аральского моря,
% от общего числа моллюсков (по: Андреева, Андреев, 2000а)

Число ребер	<i>Cerastoderma rhomboides rhomboides</i>				<i>Cerastoderma ishmiscum</i>						<i>Cerastoderma</i> spp.?				
	Стация 47, ракуша	Съемка 1965 г.	Район о. Толмаче-ва, 1976 г.	Стация 0, 1976 г.	Стация 1, 1976 г.	Залив Са-ры-Чаганак, 1979 г.	Стация 63, 1981 г.	Залив Тшебас, 1992 г.	Залив Бутакова, 1993 г.	Вход в за-лив Бутако-ва, 1994 г.	Район станции II, 1994 г.				
11	-	12.5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
13	3.6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
14	7.1	12.5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
15	25.0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
16	17.9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
17	14.3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
18	21.4	12.5	-	50.0	-	-	2.7	-	-	-	-	-	-	-	-
19	7.1	50.0	7.1	37.5	6.9	11.0	19.2	-	-	-	-	-	-	-	-
20	-	12.5	-	-	17.2	19.2	-	-	-	-	-	-	-	-	-
21	3.6	-	25.0	12.5	41.5	33.5	40.0	-	-	-	-	-	-	-	-
22	-	-	35.7	-	24.1	19.9	50.0	-	-	-	-	-	-	-	-
23	-	-	17.9	-	10.3	9.6	10.0	-	-	-	-	-	-	-	-
24	-	-	7.1	-	-	2.0	-	-	-	-	-	-	-	-	-
25	-	-	3.6	-	-	0.7	-	-	-	-	-	-	-	-	-
26	-	-	-	-	-	0.7	-	-	-	-	-	-	-	-	-
27	-	-	-	-	-	0.7	-	-	-	-	-	-	-	-	-
28	-	-	3.6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
n	28	8	28	8	30	146	10	28	11	24	26				

Примечание: n – число проанализированных створок, экз.

Таблица 4.4

Число нормальных ребер на левой створке раковин *Cerastoderma* Аральского моря,
% от общего числа моллюсков (по: Андреева, Андреев, 2000а)

Число ребер	<i>Cerastoderma rhomboides rhomboides</i>			<i>Cerastoderma isthmicum</i>						<i>Cerastoderma</i> spp.?			
	Станция 47, ракуша	Съемка 1965 г.	Район о. Толмаче-ва, 1976 г.	Станция 0, 1976 г.	Станция 1, 1976 г.	Залив Са-ры-Чатанак, 1979 г.	Станция 63, 1981 г.	Залив Тшебас, 1992 г.	Залив Бутакова, 1993 г.	Вход в за-лив Бутако-ва, 1994 г.	Район станции 11, 1994 г.		
5	3.5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
7	6.9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
8	10.3	12.5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
9	10.3	12.5	-	-	-	-	-	3.6	-	-	-	-	-
10	31.0	-	-	-	-	-	-	3.6	18.2	-	-	-	-
11	17.2	25.0	-	37.5	3.3	0.7	-	24.9	63.6	12.5	3.8	-	-
12	13.9	-	-	-	-	8.2	-	32.1	18.2	20.8	3.8	-	-
13	6.9	12.5	-	37.5	23.3	17.8	-	14.3	-	29.2	23.1	-	-
14	-	-	-	-	23.3	34.9	30.0	14.3	-	12.5	38.5	-	-
15	-	25.0	-	25.0	23.3	21.2	40.0	3.6	-	25.0	19.3	-	-
16	-	12.5	-	-	10.0	10.3	20.0	3.6	-	-	7.7	-	-
17	-	-	-	-	-	3.4	10.0	-	-	-	3.8	-	-
18	-	-	-	-	6.8	1.4	-	-	-	-	-	-	-
19	-	-	-	-	10.0	-	-	-	-	-	-	-	-
20	-	-	-	-	-	2.1	-	-	-	-	-	-	-
22	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
n	28	8	28	8	30	146	10	28	11	24	26	-	-

Примечание: n – число проанализированных створок, экз.

ном генном контроле данного признака и о частичном включении или исключении контролирующих генов в различных условиях обитания *Cerastoderma*. Форма и размеры второго (заднего) кардинального зуба правой створки настолько изменчивы, что для данного отрезка времени утрачивают свое систематическое значение.

Таблица 4.5

Положение наиболее выраженного ярко окрашенного ребра на левой створке раковин *Cerastoderma* Аральского моря в 1976–1994 гг. (по: Андреева, Андреев, 2000а)

Порядковый номер ребра (ребер)	% от общего числа моллюсков	Порядковый номер ребра (ребер)	% от общего числа моллюсков
11–14	0.2	16–17	8.9
12	0.6	17	6.0
12–13	6.0	17–18	2.0
13	1.4	18	1.6
13–14	12.4	20–21	0.2
14	8.6	21	0.2
14–15	10.2	22	0.2
15	11.5	Нет ребра	3.6
15–16	13.9	n	502
16	12.5		

Примечание: n – число проанализированных створок, экз.

Параллельно с описанным явлением наблюдается ослабление первого (переднего) кардинального зуба, в редких случаях – обоих кардинальных, либо перемещение первого кардинального в необычное положение, вплоть до положения над передним латеральным (см. рис. 4.9 332, 129).

В качестве отклонений от нормы замка правой створки отмечено умножение числа кардинальных зубов за счет образования дополнительных зубовидных выростов нимфы или замочной площадки, расположения первого кардинального над вторым (рис. 4.11 52, 465) с одновременным образованием дополнительного второго переднего кардинального, либо слиянием обоих кардинальных в единый массив (см.

Таблица 4.6
 Положение более выраженного ребра на левой створке раковин *Cerastoderma* Аральского моря,
 % от общего числа моллюсков (по: Андреева, Андреев, 2000а)

Порядко- вый номер ребра (ребер)	<i>Cerastoderma rhomboides rhomboides</i>			<i>Cerastoderma isthmicum</i>					<i>Cerastoderma spp.?</i>			
	Станция 47, ракуша	Съемка 1965 г.	Район о. Толмаче- ва, 1976 г.	Стан- ция 0, 1976 г.	Стан- ция 1, 1976 г.	Залив Са- ры-Чага- нак, 1979 г.	Стан- ция 63, 1981 г.	Залив Тшебас, 1992 г.	Залив Бутакова, 1993 г.	Вход в залив Бутакова, 1994 г.	Район станции 11, 1994 г.	
Нет	-	-	-	-	-	1.4	10.0	14.3	-	-	19.2	
ребра												
11-12	4.4	-	-	-	-	-	-	3.6	-	-	-	
12	4.4	12.5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
12-13	13.0	-	-	25.0	-	0.7	-	3.6	9.1	-	-	
13	17.4	12.5	-	12.5	3.3	-	-	7.1	-	-	-	
13-14	21.6	-	3.3	25.0	-	4.8	10.0	25.0	63.6	4.0	15.5	
14	13.0	25.0	3.3	-	-	4.8	-	10.7	27.3	-	19.2	
14-15	17.4	25.0	10.0	12.5	12.9	7.5	10.0	10.7	-	28.0	7.7	
15	4.4	12.5	10.0	-	19.3	13.0	-	14.3	-	12.0	19.2	
15-16	-	-	20.0	12.5	29.0	13.0	10.0	-	-	28.0	3.8	
16	-	-	6.7	12.5	12.9	21.9	20.0	7.1	-	8.0	7.7	
16-17	-	-	30.1	-	12.9	13.0	-	-	-	16.0	7.7	
17	4.4	-	-	-	9.7	11.0	20.0	3.6	-	4.0	-	
17-18	-	12.5	10.0	-	-	4.8	-	-	-	-	-	
18	-	-	3.3	-	-	2.0	20.0	-	-	-	-	

Окончание табл. 4.6

Порядковый номер ребра (ребер)	<i>Cerastoderma rhomboides rhomboides</i>		<i>Cerastoderma isthmicum</i>					<i>Cerastoderma spp.?</i>				
	Станция 47, ракушка	Съемка 1965 г.	Район о. Толмачева, 1976 г.	Станция 0, 1976 г.	Станция 1, 1976 г.	Залив Сары-Чагары, 1979 г. нав.	Станция 63, 1981 г.	Залив Тшебас, 1992 г.	Залив Бутакова, 1993 г.	Вход в залив Бутакова, 1994 г.	Район станции 11, 1994 г.	
18-19	-	-	-	-	-	0.7	-	-	-	-	-	
20-21	-	-	-	-	-	0.7	-	-	-	-	-	
21	-	-	3.3	-	-	-	-	-	-	-	-	
21-22	-	-	-	-	-	0.7	-	-	-	-	-	
n	23	8	30	8	31	146	10	28	11	25	26	

Примечание: n – число проанализированных створок, экз.

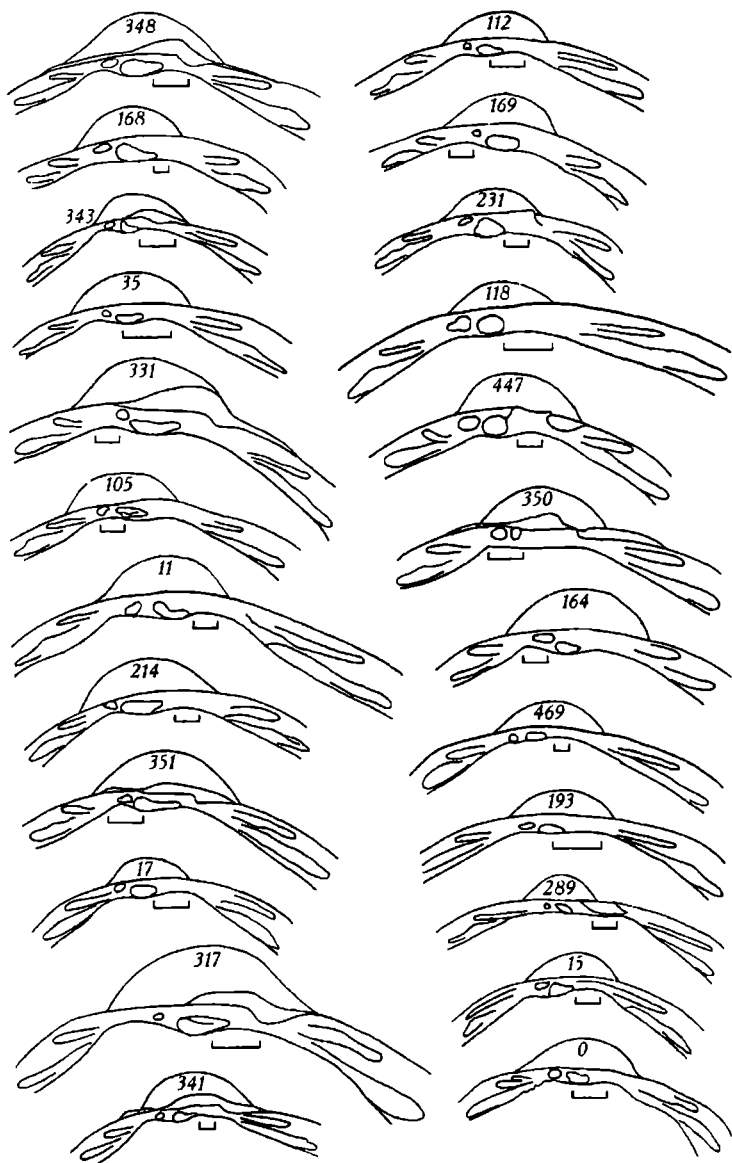
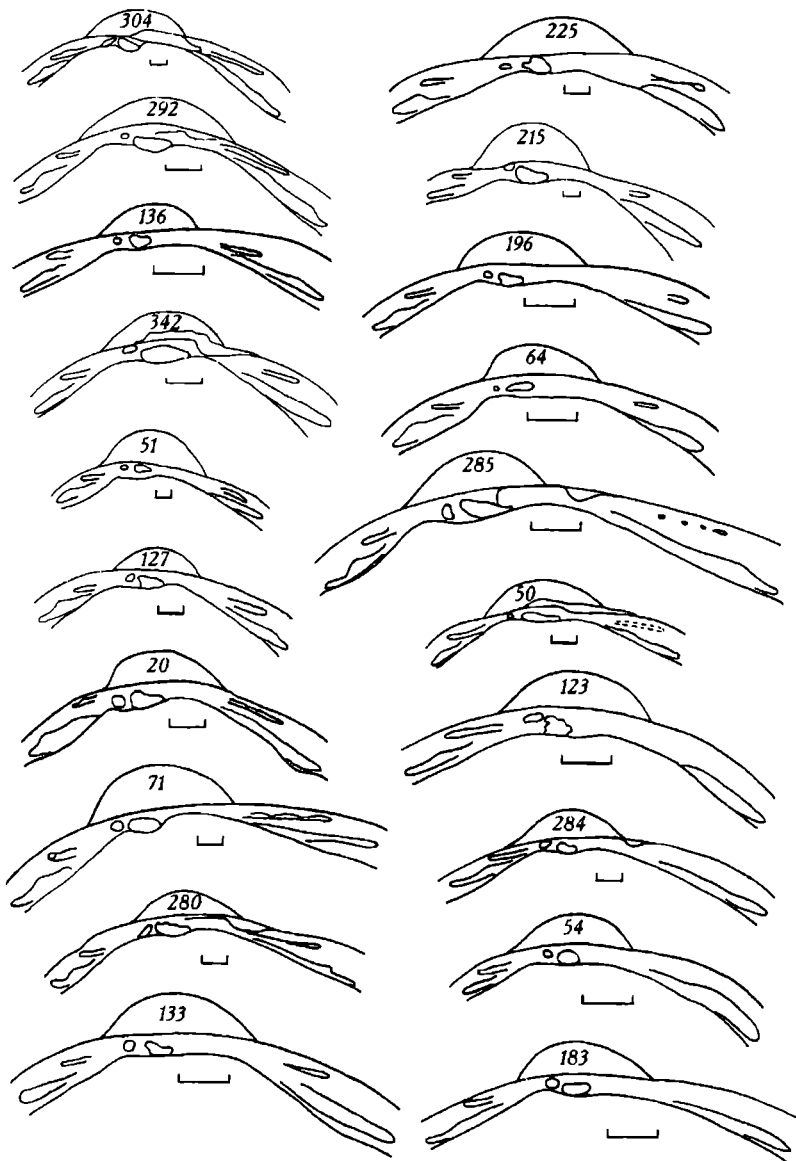


Рис. 4.8. Варианты типичного замка правой створки *Cerastoderma* Аральского моря в 1976–1994 гг. (по: Андреева, Андреев, 2000б).

Цифры на створке – коллекционный номер. Масштаб 1 мм.



Начало рис. 4.9

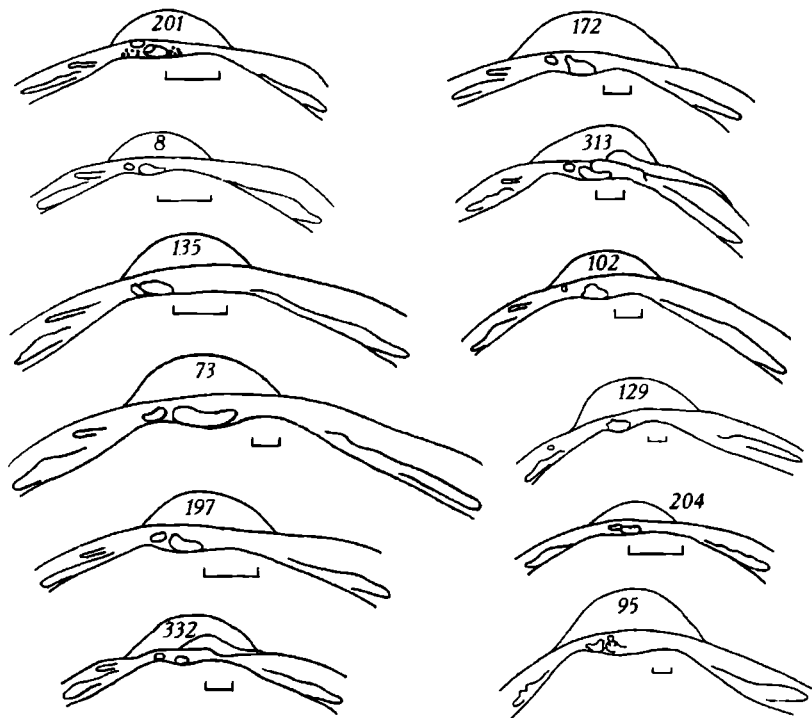


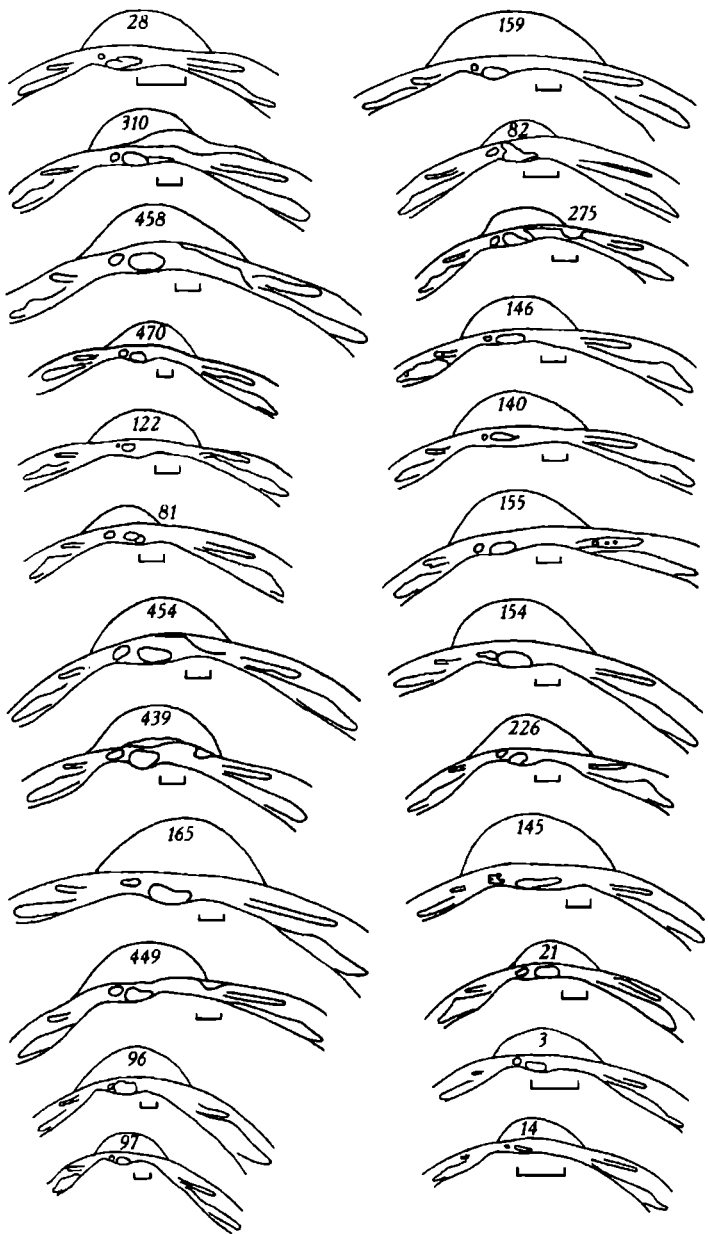
Рис. 4.9. Изменчивость замка правой створки *Cerastoderma* Аральского моря в 1976–1994 гг. Ослабление 2 переднего латерального зуба и 1 заднего латерального зуба вплоть до полной редукции 1 заднего латерального (по: Андреева, Андреев, 2000б).

Цифры на створке – коллекционный номер. Масштаб 1 мм.

рис. 4.11 53, 286), либо полная утрата первого кардинального с одновременной редукцией второго переднего и первого заднего латеральных зубов (см. рис. 4.11 276).

Следует отметить и еще одно интересное отклонение – это образование дополнительно (третьего) заднего латерального зуба или зубовидной пластинки над или под первым латеральным как выроста нимфы или расщепления первого заднего латерального (рис. 4.12 а, е).

Особо следует обсудить такие отклонения от нормы как коралловость, жемчужность и кариес зубов и замочной площадки. Под корал-



Начало рис. 4.10

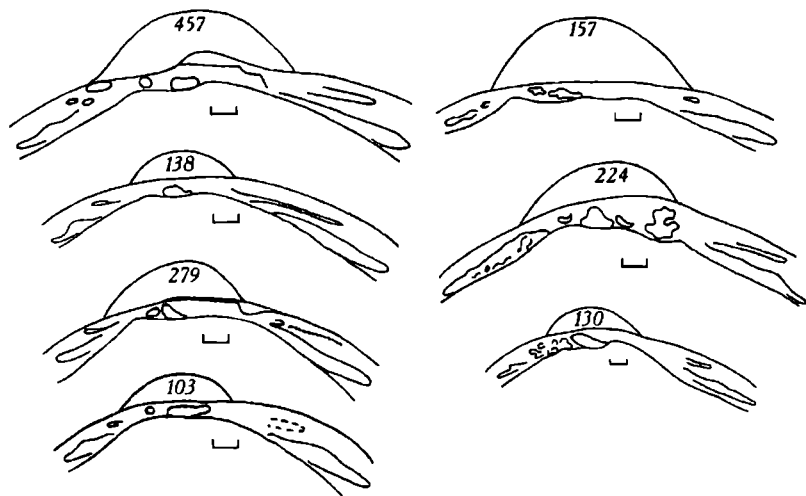


Рис. 4.10. Изменчивость замка правой створки *Cerastoderma* Аральского моря в 1976–1994 гг. Ослабление 2 переднего латерального зуба и 1 заднего латерального зуба вплоть до полной редукции 2 переднего латерального (по: Андреева, Андреев, 2000б).

Цифры на створке – коллекционный номер. Масштаб 1 мм.

ловостью мы понимаем расщепление и образование выростов, бугорков на зубах и замочной площадке по внешнему виду напоминающие веточки скелетов коралловых полипов. Под жемчужностью зубов и замочной площадки – появление округлых, иногда с перламутровым отливом образований, похожих на жемчужины различной формы (рис. 4.12 б–г, з) Кариезом называем в простейших случаях потемнение, окрашивание в коричневый цвет обычно белых или желтоватых частей зубов и замочной площадки с элементами эрозии. Чаще всего имеет место потемнение оснований латеральных зубов, реже – потемнение кардинальных и частей замочной площадки. В более сложных случаях наблюдается разрушение зубов, нимфы либо участков замочной площадки за счет изменения их структуры (рис. 4.12 д). Если в типичном состоянии описываемые части замка имеют довольно однородную структуру, ближе к кристаллической на изломе, что хорошо заметно при обламывании зубов, то в состоянии кариеза наблюдается их сло-

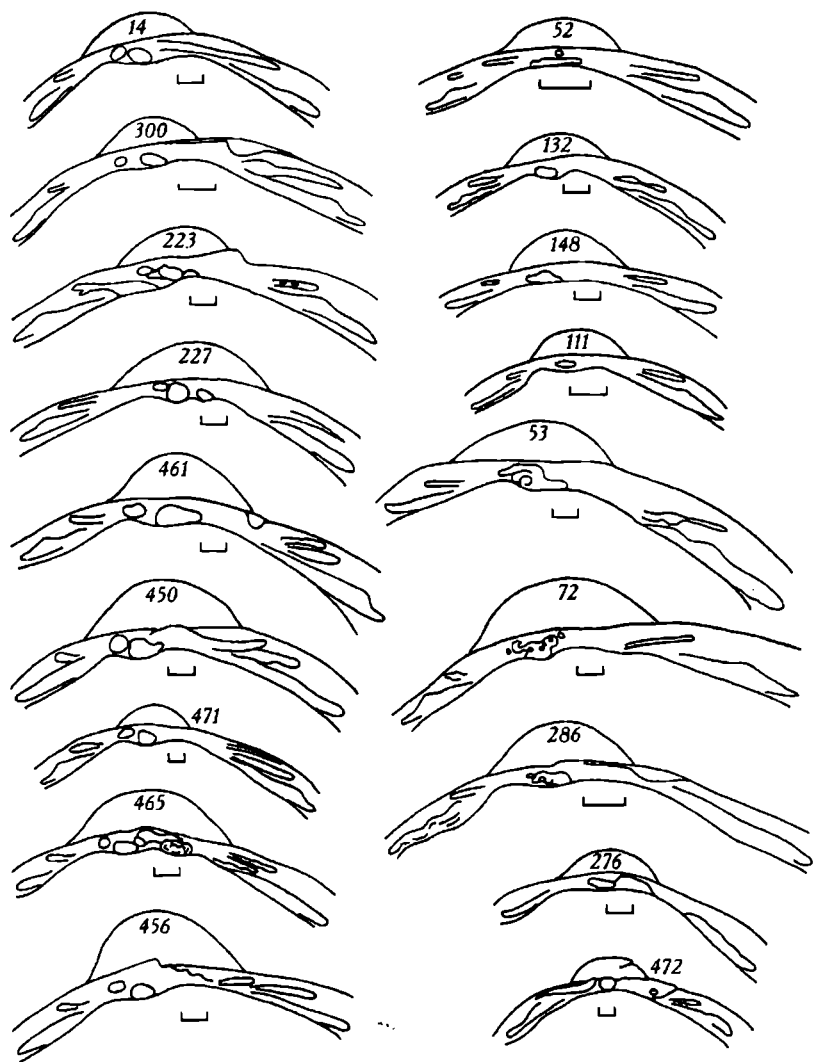


Рис. 4.11. Изменчивость замка правой створки *Cerastoderma* Аральского моря в 1976–1994 гг. Отклонения. (по: Андреева, Андреев, 20006).

Цифры на створке – коллекционный номер. Масштаб 1 мм.

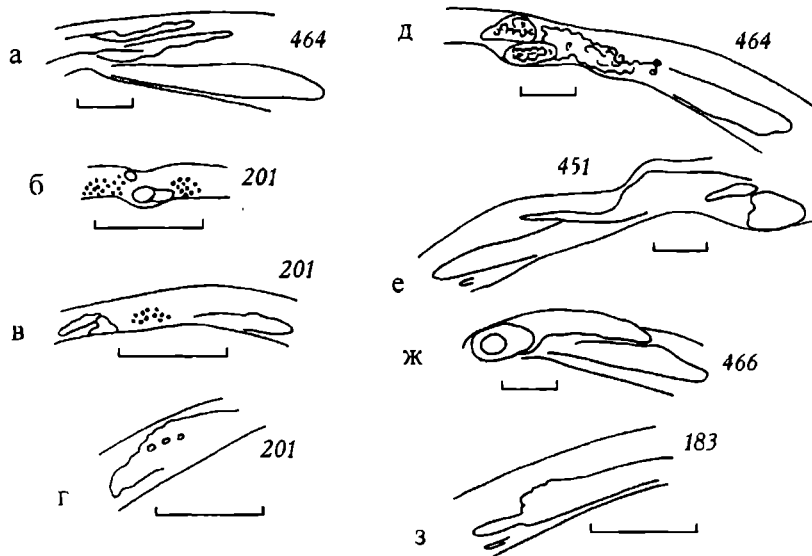


Рис. 4.12. Новообразования в замке *Cerastoderma* Аральского моря (по: Андреева, Андреев, 2000б).

а - расщепление 1 заднего латерального зуба на два, б-г - жемчужные образования, д - образование зубовидных коралловых выростов на замочной площадке и кариес основания заднего латерального зуба, е - образование зубовидной пластинки из нимфы, ж - кратероподобные образования на основании 1 заднего латерального зуба, з - расщепление переднего латерального зуба. Цифры - коллекционный номер. Масштаб 1 мм.

стая структура, причем слои соединений кальция перемежаются со слоями вещества, похожего на конхиолиновый (органический) наружный слой раковины, который часто образует как бы бахрому на створках в области сифонов. Эти слоистые структуры имеют обычно разбухшие очертания (рис. 4.13 229, 274, 272) и непрочны, так слой соединений кальция очень легко повреждается препаровальной иглой, слущивается, обнажая подлежащий конхиолиновый слой, под которым в свою очередь вновь располагается слой соединений кальция, сменяемый далее слоем конхиолина. Причем конхиолиновые тяжи пронизывают замочные площадки обеих створок, переходя с одной на дру-

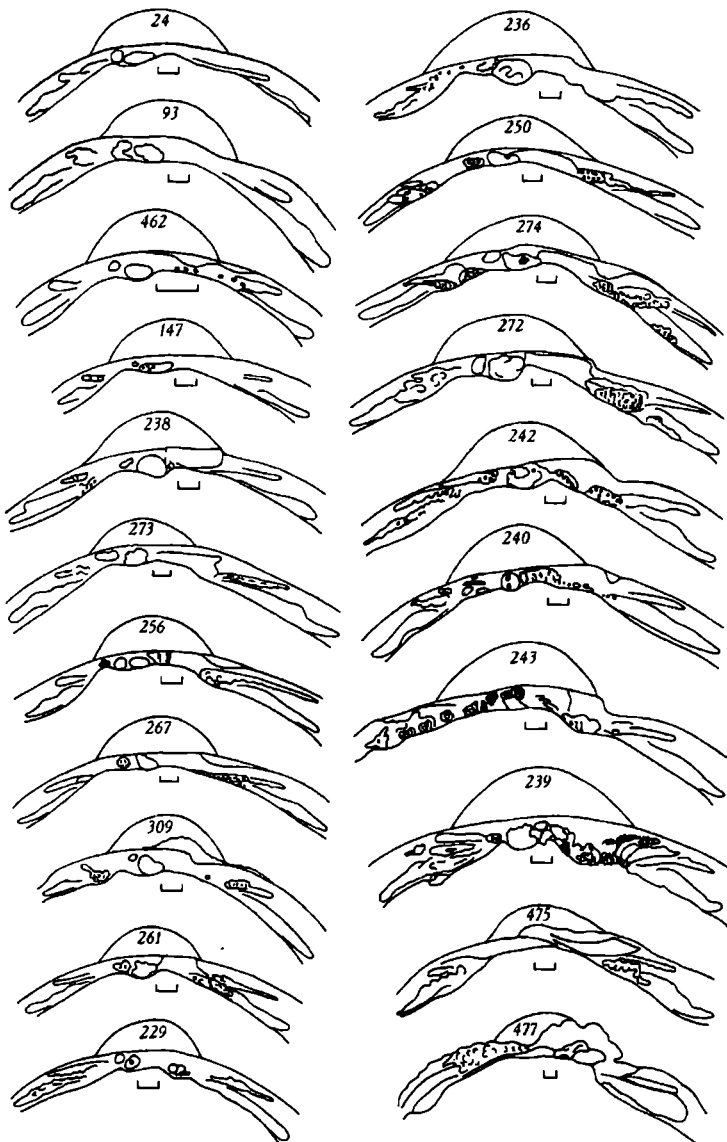


Рис. 4.13. Изменчивость замка правой створки *Cerastoderma* Аральского моря в 1976–1994 гг. Жемчужность и коралловость (по: Андреева, Андреев, 2000б).

Цифры на створке – коллекционный номер. Масштаб 1 мм.

гую и соединяясь с конхиолиновыми тяжами лигамента, препятствуя разъединению створок, что особенно ярко выражено в сборах моллюсков 1994 г. Формирование внутреннего лигамента? При обработке этих сборов створки раковин разъединялись с большим трудом, замочные площадки и зубы были сплошь покрыты конхиолиновыми волокнистыми образованиями в такой степени, что для рассмотрения строения зубов эти образования приходилось снимать пинцетом или препаровальной иглой, поначалу даже повреждая верхний слой соединений кальция.

Жемчужность и коралловость зубов первоначально в незначительной степени и очень редко были отмечены у *Cerastoderma* в конце 70-х годов, кариес – в начале 80-х; обычными, даже преобладающими эти явления становятся в 90-х годах, особенно – в 1994 г. В наиболее ярко выраженных случаях эти явления приводят к разрушению и полной перестройке замочного аппарата моллюсков (рис. 4.13, 475, 477). Иногда проявляется как бы возврат к примитивным предковым формам замков, встречающимся у *Bivalvia* (Скарлато с соавт., 1990), например образование ряда почти одинаковых зубовидных выростов на замочной площадке (по типу нукулоидного замка) или образование веера дополнительных латеральных зубов (рис. 4.13, 243, 239). Интересно и образование кратерообразных выступов на зубах и замочной площадке (см. рис. 4.12 ж) иногда обнаруживаемое на правой или левой створках.

Если вместе с типовыми наиболее интересными вариаций замка правой створки насчитывается примерно 130, то изменчивость левой створки несколько меньше. В типичном случае левая створка имеет 4 зуба: два хорошо развитых длинных латеральных и два кардинальных, с более массивным первым (передним) кардинальным. Форма и размеры латеральных зубов могут несколько варьировать (рис. 4.14). Форма, размеры и положение друг относительно друга кардинальных зубов чрезвычайно разнообразны (рис. 4.15) вплоть до полной их редукции и для описываемого периода не могут иметь систематического значения. Отмечено рудиментарное состояние и редукция второго (заднего) кардинального, иногда в таких случаях функции зуба на себя может принимать нимфа, имея зубовидную форму (рис 4.16 11). Очень редко на-

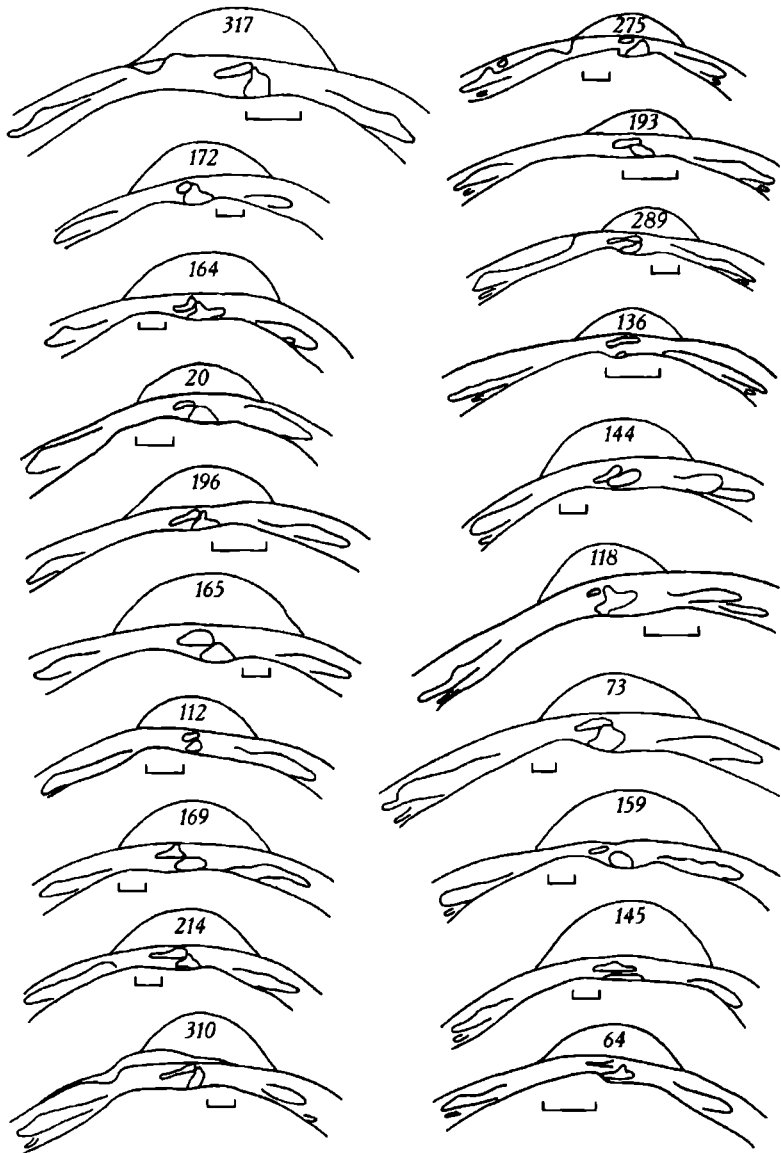


Рис. 4.14. Варианты типичного замка левой створки *Cerastoderma* Аральского моря в 1976–1994 гг. (по: Андреева, Андреев, 2000б).

Цифры на створке – коллекционный номер. Масштаб 1 мм.

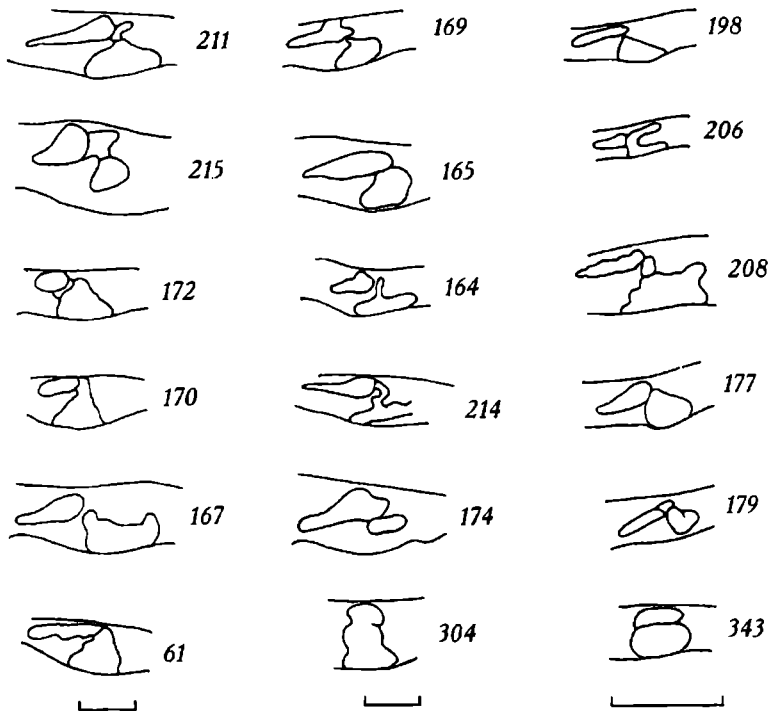


Рис. 4.15. Изменчивость кардинальных зубов левой створки *Cerastoderma* Аральского моря в 1976–1994 гг. (по: Андреева, Андреев, 20006).

Цифры – коллекционный номер. Масштаб 1 мм.

блюдается полная утрата обоих кардинальных или образование на их месте углубления (рис. 4.16 148).

Изменчивость замкового аппарата *Cerastoderma* из Аральского моря за 1976–1994 гг. превышает различия в зубной системе известных палеонтологам видов *Cerastoderma* (Парамонова, 1971; Мерклин, 1974).

У вершины латеральных зубов от смыкания с вершинами латеральных зубов правой створки могут образовываться впадинки (ямки), к наружи от них могут развиваться складочки в виде небольших зуби-

ков (см. рис. 4.14 310), которые могут трансформироваться в нижние дополнительные латеральные зубы (см. рис. 4.14 144, 118). Иногда зубики обнаруживаются только у вершины заднего латерального (см. рис. 4.14 73, 159).

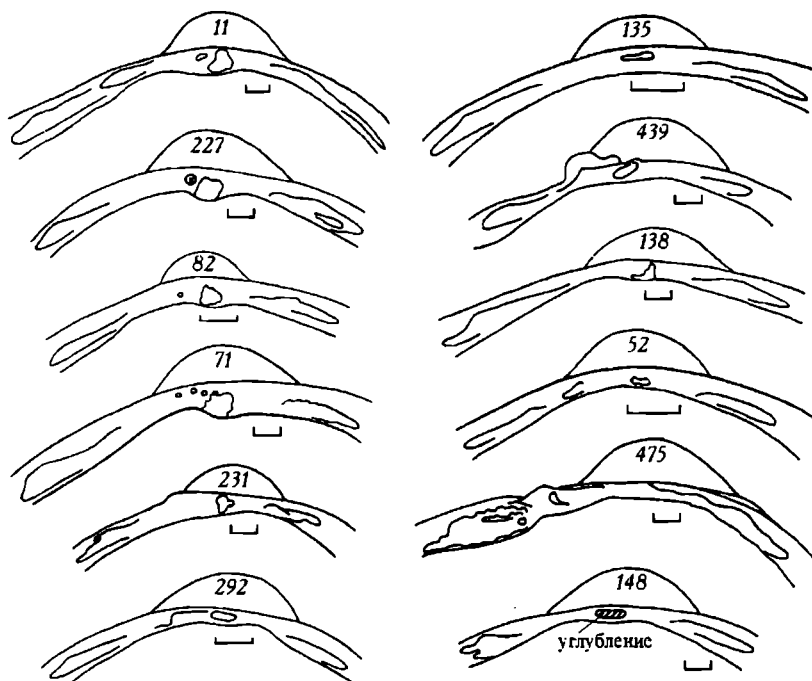


Рис. 4.16. Изменчивость замка левой створки *Cerastoderma* Аральского моря в 1976–1994 гг. Ослабление кардинальных зубов до их полной редукции (по: Андреева, Андреев, 2000б).

Цифры на створке – коллекционный номер. Масштаб 1 мм.

Разнообразны в наших сборах варианты расщепления как переднего, так и заднего латеральных зубов левой створки (рис. 4.17), образования дополнительных латеральных зубов в качестве выростов нимфы (рис. 4.18 450, 454), либо расщепления латерального зуба (рис. 4.18 40), либо его расщепления на два последовательно расположенных на замочной площадке (рис. 4.18 155). Причем, развитие дополнительных

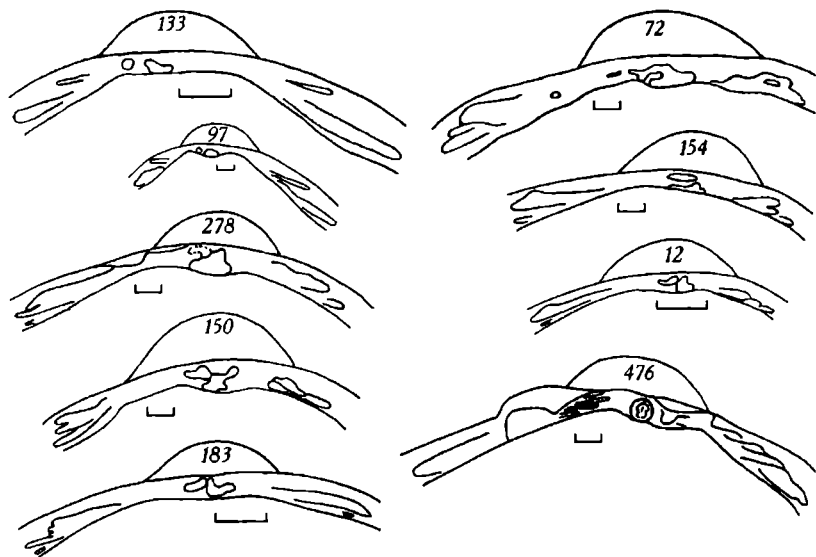


Рис. 4.17. Изменчивость замка левой створки *Cerastoderma* Аральского моря в 1976–1994 гг. Расщепление латеральных зубов (по: Андреева, Андреев, 2000б).

Цифры на створке – коллекционный номер. Масштаб 1 мм.

латеральных зубов на левой створке может достигать такой степени, что она бывает неотличима от правой. Это не инверсия зубов, отмечаемая для двустворок (Скарлато с соавт., 1990), а явление другого порядка, так как дополнительные зубы на левой створке развиваются при нормальном зубном аппарате правой створки, либо при наличии на правой створке также дополнительных латеральных зубов и при редукции на правой створке второго переднего латерального зуба (рис. 4.19 224, 450).

В сборах также присутствуют створки с дополнительными кардинальными зубами, разного размера и формы (рис. 4.20 А). Явления коралловости, жемчужности и кариеса зубов и замочной площадки также имеют место и на левой створке, причем наиболее ярко выражены также в 1994 г. Обращает на себя внимание множественная расчленен-

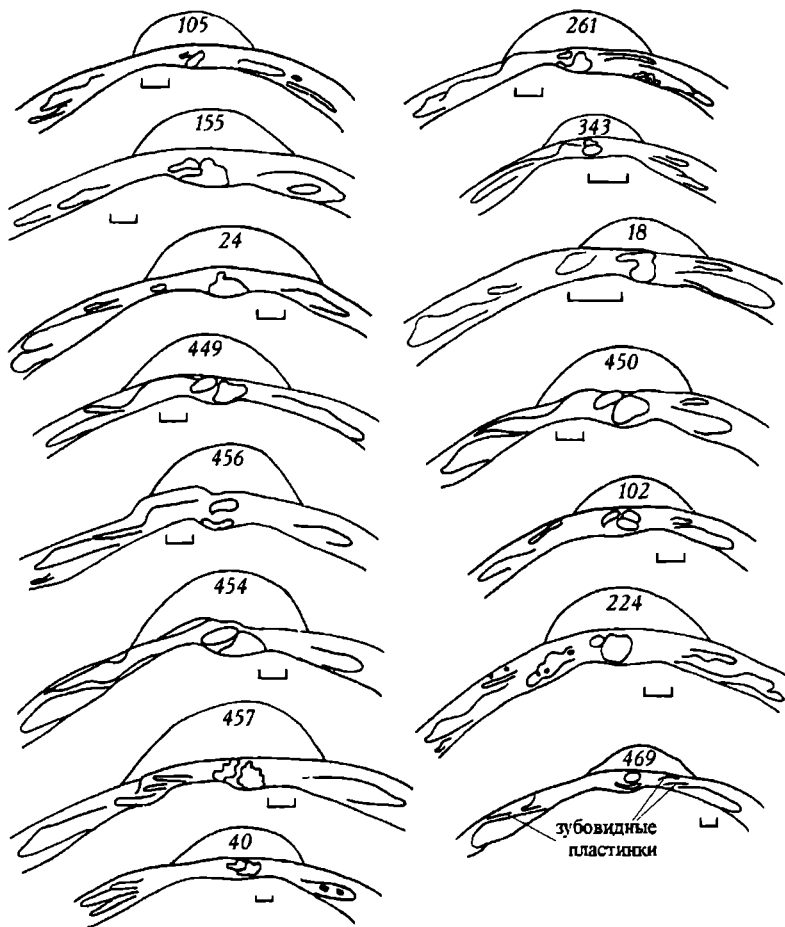


Рис. 4.18. Изменчивость замка левой створки *Cerastoderma* Аральского моря в 1976–1994 гг. Образование дополнительных латеральных зубов (по: Андреева, Андреев, 2000б).

Цифры на створке – коллекционный номер. Масштаб 1 мм.

ность замочной площадки всевозможными выступами, буграми и зубовидными пластинками (рис. 4.20 Б, см. рис. 4.19 457)

Иногда (см. рис. 4.19 95) развито только по одному латеральному на обеих створках спереди и сзади.

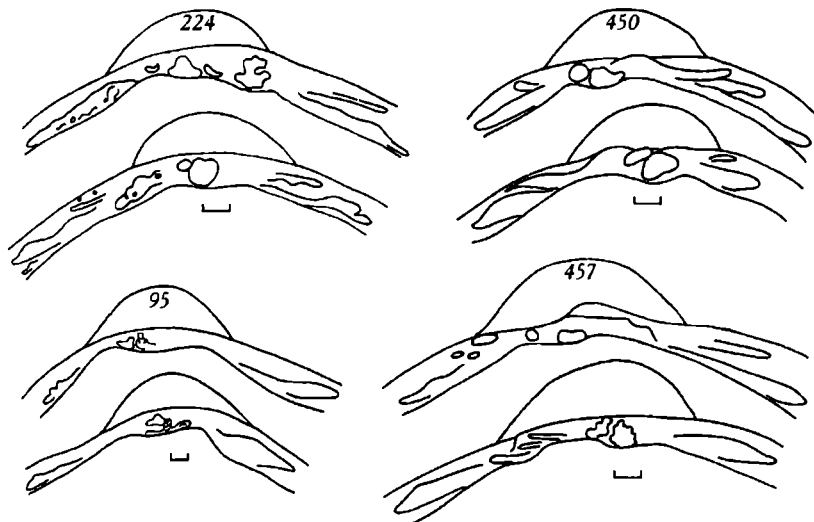


Рис. 4.19. Изменчивость замка *Cerastoderma* Аральского моря в 1976–1994 гг. (по: Андреева, Андреев, 2000б).

Цифры на правой створке – коллекционный номер, под ней левая створка. Масштаб 1 мм.

4.5. Изменчивость лигамента

Форма, размеры и соотношение отдельных частей лигамента *Cerastoderma* Аральского моря чрезвычайно разнообразно. Выделяются одно- и двучлениковые лигаменты со слабо развитыми хвостообразными придатками и без продолжения впереди макушек (рис. 4.21, 161), такие же с хорошо выраженным хвостообразным придатком (рис. 4.21 256, 260), многочлениковые лигаменты с разной степенью развития хвостообразного придатка (рис. 4.21 269, 230, 255, 252 и др.). Особо следует отметить наиболее сложные по строению четковидные лигаменты, когда хвостообразный придаток развит в виде отдельных, расположенных одно за другим вздутый (рис. 4.21 277, 283, 284).

Практически можно говорить об индивидуальных особенностях лигамента каждого отдельного моллюска. К сожалению эти особенно-

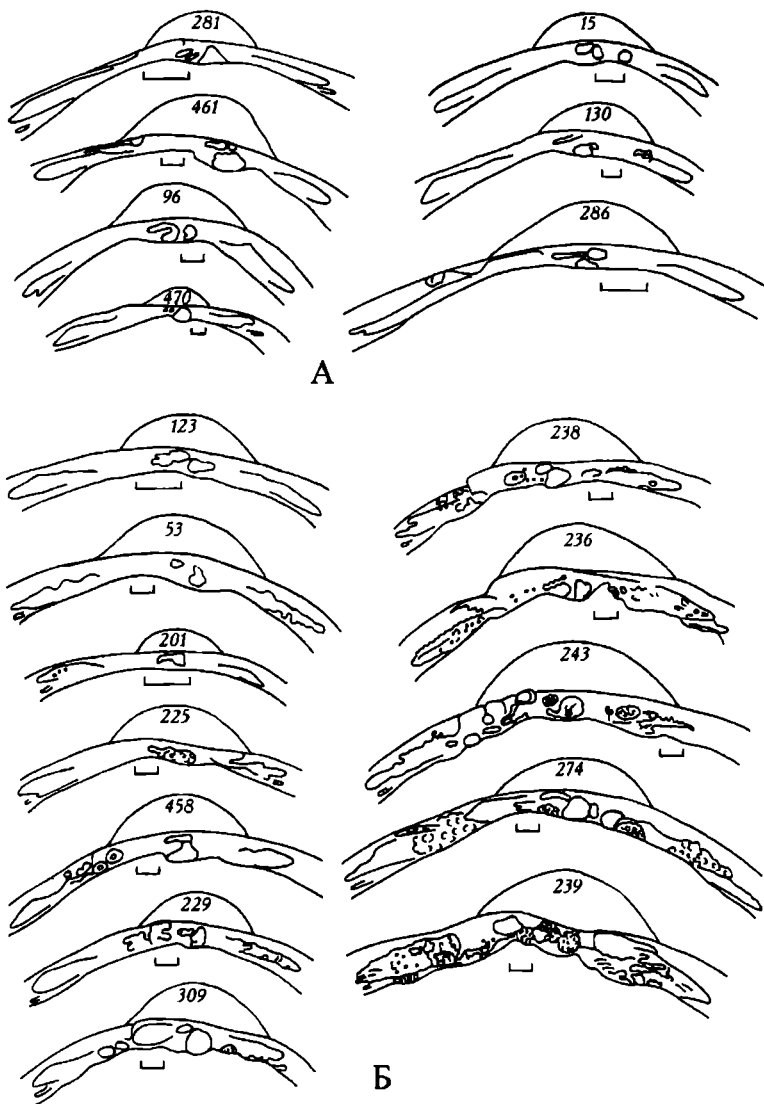


Рис. 4.20. Изменчивость замка левой створки *Cerastoderma* Аральского моря в 1976–1994 гг. (по: Андреева, Андреев, 2000б).

На А – формирование дополнительных кардинальных зубов, на Б – жемчужность и коралловость. Цифры на створке – коллекционный номер. Масштаб 1 мм.

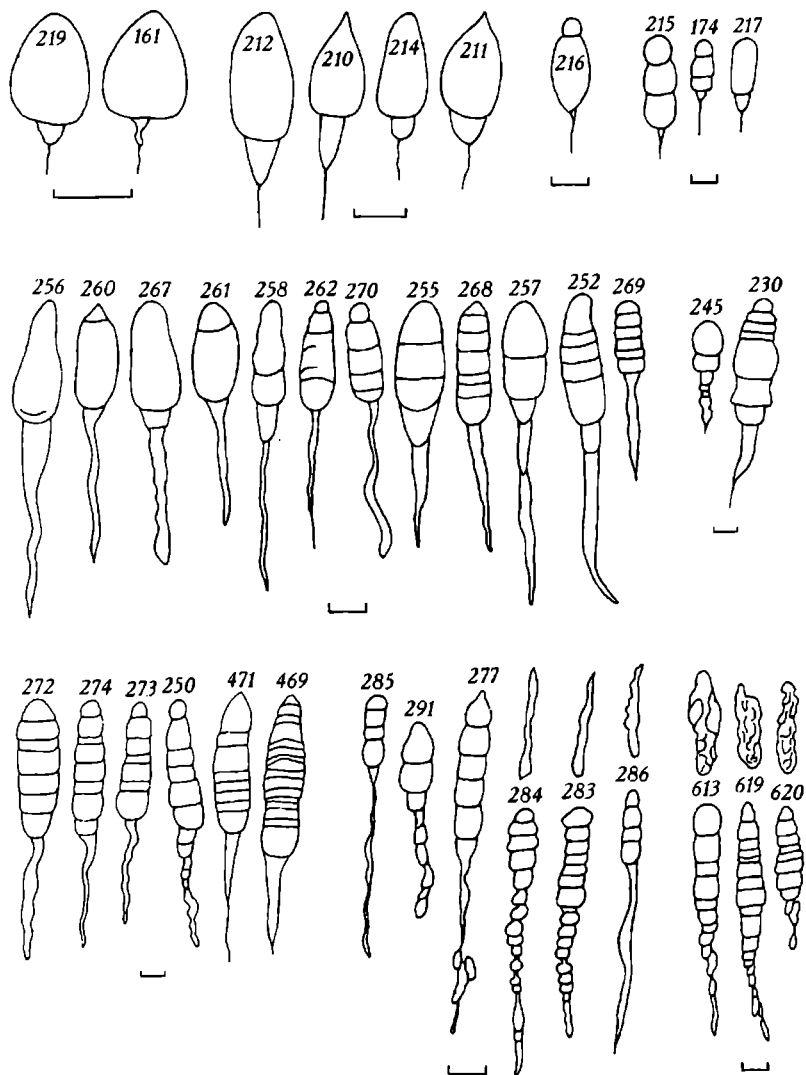


Рис. 4.21. Изменчивость лигамента *Cerastoderma* Аральского моря в 1976–1994 гг. (по: Андреева, Андреев, 2000б).
 Цифры на лигаменте или над ним – коллекционный номер. Масштаб 1 мм.

сти были выявлены не в самом начале морфологического анализа и для ряда раковин восстановить отдельные аспекты изменчивости лигамента уже невозможно. Но даже по неполным материалам достаточно ясно видны различия между лигаментами *Cerastoderma* начала исследований и последних лет. Так моллюски 1976 г. (см. рис. 4.21 верхний ряд) имели в основном короткие, вздутые лигаменты разнообразной формы с расширенным передним или центральным участком. Число члеников варьировало без учета хвостообразного придатка от 1 до 4, очень редко достигая 6. Наличие продолжения лигамента впереди макушек (передний лигамент) – характерная особенность отдельных популяций тех лет. Причем, продолжение лигамента впереди макушек может быть представлено как только слоем слияния, так и иметь типичное для двустворок (Скарлато с соавт., 1990) трехслойное строение, что характерно для моллюсков из залива Тшебас Большого моря 1992 г. В этих случаях наблюдается образование еще одной, иногда даже двух дополнительных нимф. Моллюскам из сборов 1993–1994 гг. присущи длинные, часто многочлениковые лигаменты с массивным хвостообразным придатком (см. рис. 4.21 средний и нижний ряд). Число члеников варьирует от 3 до 8, достигая в некоторых случаях 14–16. Наличие продолжения лигамента впереди макушек – морфологическая особенность отдельных особей.

Прослеживается корреляция между длиной лигамента, формой и выпуклостью раковины, строением замка. Эта зависимость будет подробнее рассматриваться в последующих разделах, здесь же отметим только, что очень выпуклым шарообразным раковинам присущи мало-члениковые короткие лигаменты без продолжения впереди макушек как в сборах 1976 г., так и – 1994 г. Членистые лигаменты с мощным хвостообразным придатком и часто с продолжением лигамента впереди макушек имеются у раковин с серьезными отклонениями в строении замка: с признаками коралловости или кариеса, развитых в значительной степени. Четковидные лигаменты характерны для *Cerastoderma* из залива Бутакова с очень уплощенной раковинной и редуцированным первым задним латеральным зубом.

4.6. Размерный состав и морфометрические индексы

Размерный состав церастодермы в 1976–1994 гг. различен. В начальный период наших исследований в дночерпательных пробах встречались особи длиной от 1.0 мм до 20.3 мм, в прибрежье при сборе руками – до 23.2 мм. В 90-х годах в дночерпательных пробах отмечены моллюски длиной от 1.0 мм до 20.5 мм, при сборе руками – до 26.5 мм. В целом, размерный состав выборки зависит от времени сбора материала и места сбора: в сезон размножения и осенью в сборах преобладали мелкоразмерные особи, весной до массового оседания моллюски крупных размеров.

Длина, высота и ширина (выпуклость) раковин из различных районов значительно варьировали (табл. 4.7).

Изменчивы не только длина, высота, выпуклость и другие параметры раковин моллюсков из отдельных районов сбора, но и морфометрические индексы, как у отдельных особей из одной пробы, так и средние значения индексов из различных точек в отдельные годы. Так высота раковины за 1976–1994 гг. у отдельных особей составляла от 0.73 до 1.17 ее длины, выпуклость – от 0.45 до 1.03 ее длины, выпуклость – от 0.55 до 1.24 ее высоты (табл. 4.8). Средние значения индексов так же изменялись существенно, выходя за пределы межвидовых различий, в частности для азово-черноморских *Cerastoderma* (Скарлато, Старобогатов, 1972) и превышая колебания отношения высоты раковины к ее длине и выпуклости раковины к ее высоте для известных ископаемых видов *Cerastoderma* (Мерклин, 1974). В то же время известно, что габитуальные индексы достаточно постоянны на протяжении всей жизни моллюска, например, для *Cerastoderma* из Баренцева моря коэффициент вариации каждого из них не превышает 5 % (Агарова, 1979). Наибольший размах колебаний имели отношение выпуклости раковины к ее длине, выпуклости раковины к ее высоте, длины макушек к длине выпуклой части лигамента и длины макушек к общей длине лигамента, при этом максимальные средние значения за разные даты наблюдений в 2–2.5 раза превышали минимальные. Наиболее уклоняющимися от эталонных по своим средним значениям были выборки из залива Сары-Чаганак со станций №0 и №1 1976 г., из залива

Тщебас 1992 г., из залива Бутакова 1993 г. и входа в залив Бутакова 1994 г.

Таблица 4.7

Промеры раковин *Cerastoderma* Аральского моря (в числителе – минимальное и максимальное значение признака, в знаменателе – среднее значение), мм (по: Андреева, Андреев, 2000а)

Место сбора и дата	Длина раковины	Высота раковины	Выпуклость раковины	Длина макушек	Длина лигамента	n
Открытое море, 1976 г. (эталонные экземпляры)	$\frac{15.4-29.5}{19.7 \pm 10.5}$	$\frac{15.4-27.6}{18.7 \pm 9.5}$	$\frac{14.6-28.2}{18.4 \pm 10.4}$	$\frac{2.2-6.2}{3.4 \pm 3.1}$	$\frac{3.3-5.5}{4.5 \pm 1.6}$	4
Прибрежье о. Толмачева, 1976 г.	$\frac{4.6-23.2}{15.8 \pm 1.4}$	$\frac{3.9-22.1}{14.6 \pm 1.4}$	$\frac{3.4-18.7}{11.9 \pm 1.2}$	$\frac{0.7-3.1}{1.9 \pm 0.2}$	$\frac{0.7-5.5}{2.9 \pm 0.4}$	31
Станция 1, 1976 г.	$\frac{6.2-15.0}{9.4 \pm 0.6}$	$\frac{5.3-13.5}{8.3 \pm 0.6}$	$\frac{3.7-10.6}{5.8 \pm 0.5}$	$\frac{0.5-1.5}{0.8 \pm 0.1}$	$\frac{1.0-2.5}{1.8 \pm 0.1}$	31
Станция 0, 1976 г.	$\frac{11.7-15.6}{13.9 \pm 0.9}$	$\frac{10.3-13.2}{11.9 \pm 0.8}$	$\frac{7.3-10.6}{9.7 \pm 0.9}$	$\frac{1.5-1.8}{1.6 \pm 0.1}$	$\frac{2.9-4.0}{3.5 \pm 0.3}$	8
Залив Сары-Чаганак, июнь 1979 г.	$\frac{14.8-19.6}{17.2 \pm 2.0}$	$\frac{13.5-18.3}{15.5 \pm 1.7}$	$\frac{11.5-15.4}{13.2 \pm 1.5}$	$\frac{0.9-2.6}{1.5 \pm 0.6}$	$\frac{2.7-5.9}{4.2 \pm 1.2}$	12
Залив Сары-Чаганак, август 1979 г.	$\frac{16.1-20.1}{18.3 \pm 0.5}$	$\frac{13.2-18.1}{15.8 \pm 0.6}$	$\frac{9.2-18.7}{13.5 \pm 0.9}$	$\frac{1.5-2.9}{2.1 \pm 0.2}$	$\frac{2.0-4.4}{3.2 \pm 0.3}$	20
Станция 63, 1981 г.	$\frac{7.4-20.3}{14.7 \pm 2.8}$	$\frac{7.0-18.9}{13.8 \pm 2.6}$	$\frac{5.1-15.6}{11.0 \pm 2.4}$	$\frac{0.9-2.4}{1.6 \pm 0.3}$	$\frac{2.0-7.3}{4.7 \pm 1.1}$	10
Залив Тщебас, 1992 г.	$\frac{15.2-23.0}{18.3 \pm 0.9}$	$\frac{12.1-19.0}{15.0 \pm 0.8}$	$\frac{7.8-14.6}{11.4 \pm 0.7}$	$\frac{1.3-2.9}{1.9 \pm 0.2}$	$\frac{4.0-8.6}{5.9 \pm 0.4}$	26
Залив Бутакова, 1993 г.	$\frac{11.2-20.5}{16.2 \pm 1.6}$	$\frac{9.2-17.8}{13.7 \pm 1.4}$	$\frac{6.2-11.3}{9.0 \pm 1.0}$	$\frac{1.1-2.2}{1.8 \pm 0.2}$	$\frac{2.8-7.3}{5.5 \pm 1.0}$	12
Район станции 11, 1994 г.	$\frac{12.2-25.8}{19.9 \pm 1.2}$	$\frac{11.3-22.0}{17.8 \pm 1.0}$	$\frac{8.3-17.2}{13.8 \pm 0.8}$	$\frac{1.0-2.9}{2.2 \pm 0.1}$	$\frac{2.5-7.3}{5.5 \pm 0.5}$	27
Вход в залив Бутакова, 1994 г.	$\frac{15.4-26.5}{20.0 \pm 1.4}$	$\frac{13.2-22.0}{17.2 \pm 1.1}$	$\frac{9.2-17.4}{12.8 \pm 0.9}$	$\frac{1.7-3.7}{2.5 \pm 0.2}$	$\frac{4.0-10.1}{6.3 \pm 0.7}$	25

Примечание: здесь и далее приведены 95-процентные доверительные интервалы.

Таблица 4.8

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

Место сбора и дата	Отношение						n
	высоты раковины к ее длине	выпуклости раковины к ее длине	выпуклости раковины к ее высоте	расстояния* от переднего конца раковины до центрального ребра к длине раковины	длины макушек к длине раковины	длины макушек к длине лигаменты	
<i>Cerastoderma isthmicum</i>							
Открытое море, 1900 – 1902 гг.	0.89–0.97	0.71–0.96	0.77–1.06	0.48–0.52	0.14–0.14	0.95–1.00	5
	0.93±0.04	0.83±0.13	0.89±0.14	0.50±0.02	0.14±0.01	0.98±0.30	
Открытое море, 1976 г. (эталонные экземпляры)	0.91–1.02	0.86–1.01	0.92–1.02	0.41–0.48	0.13–0.21	0.71–1.36	4
	0.95±0.08	0.94±0.10	0.98±0.07	0.45±0.06	0.16±0.06	1.05±0.55	
Прибрежье о. Толмачева, 1976 г.	0.85–1.00	0.66–0.88	0.69–0.95	0.39–0.55	0.07–0.16	0.45–1.29	31
	0.92±0.01	0.75±0.02	0.82±0.02	0.48±0.01	0.12±0.01	0.87±0.08	
Станция 1, 1976 г.	0.81–0.93	0.57–0.71	0.63–0.78	0.43–0.54	0.06–0.12	0.40–1.13	31
	0.88±0.01	0.62±0.01	0.69±0.01	0.49±0.01	0.09±0.00	0.64±0.06	
Станция 0, 1976 г.	0.81–0.88	0.63–0.77	0.71–0.90	0.36–0.49	0.10–0.13	0.75–1.25	8
	0.86±0.02	0.70±0.04	0.82±0.05	0.41±0.03	0.12±0.01	0.99±0.13	
Залив Сары-Чатанак, июнь 1979 г.	0.86–0.94	0.73–0.79	0.81–0.91	0.39–0.46	0.05–0.13	0.30–0.91	12
	0.90±0.03	0.77±0.02	0.85±0.03	0.42±0.02	0.09±0.03	0.62±0.21	
Залив Сары-Чатанак, август 1979 г.	0.76–0.98	0.56–1.03	0.59–1.24	0.37–0.49	0.08–0.16	0.40–1.75	20
	0.87±0.03	0.73±0.05	0.85±0.07	0.42±0.02	0.12±0.01	0.96±0.15	

Продолжение табл. 4.8

Место сбора и дата	Отношение						п
	высоты раковины к ее длине	выпуклости раковины к ее длине	выпуклости раковины к ее высоте	расстояния* от переднего конца раковины до центрального ребра к длине раковины	длины макушек к длине раковины	длины макушек к длине лигамента	
Станция 63, 1981 г.	$\frac{0.81-1.01}{0.94 \pm 0.04}$	$\frac{0.69-0.84}{0.74 \pm 0.04}$	$\frac{0.71-1.03}{0.79 \pm 0.06}$	$\frac{0.37-0.51}{0.43 \pm 0.03}$	$\frac{0.09-0.12}{0.11 \pm 0.01}$	$\frac{0.47-0.75}{0.65 \pm 0.06}$	10
Залив Тщebas, 1992 г.	$\frac{0.73-0.87}{0.82 \pm 0.01}$	$\frac{0.51-0.72}{0.62 \pm 0.02}$	$\frac{0.64-0.90}{0.76 \pm 0.02}$	$\frac{0.35-0.44}{0.41 \pm 0.01}$	$\frac{0.08-0.14}{0.10 \pm 0.01}$	$\frac{0.40-0.75}{0.54 \pm 0.04}$	26
Залив Бутакова, 1993 г.	$\frac{0.76-0.91}{0.84 \pm 0.02}$	$\frac{0.45-0.63}{0.55 \pm 0.02}$	$\frac{0.55-0.73}{0.66 \pm 0.02}$	$\frac{0.35-0.46}{0.41 \pm 0.02}$	$\frac{0.05-0.13}{0.10 \pm 0.01}$	$\frac{0.44-0.83}{0.66 \pm 0.05}$	19
Район станции 11, 1994 г.	$\frac{0.75-1.17}{0.90 \pm 0.03}$	$\frac{0.64-0.77}{0.69 \pm 0.01}$	$\frac{0.65-0.95}{0.77 \pm 0.03}$	$\frac{0.38-0.54}{0.46 \pm 0.01}$	$\frac{0.08-0.19}{0.11 \pm 0.01}$	$\frac{0.31-0.80}{0.53 \pm 0.05}$	27
Вход в залив Бутакова, 1994 г.	$\frac{0.78-0.96}{0.86 \pm 0.02}$	$\frac{0.53-0.77}{0.64 \pm 0.02}$	$\frac{0.62-0.84}{0.74 \pm 0.02}$	$\frac{0.37-0.50}{0.43 \pm 0.01}$	$\frac{0.09-0.17}{0.12 \pm 0.01}$	$\frac{0.55-0.93}{0.71 \pm 0.04}$	25
<i>Cerastoderma rhomboides rhomboides</i>							
Открытое море, 1965 г.	$\frac{0.87-0.98}{0.92 \pm 0.04}$	$\frac{0.58-0.66}{0.62 \pm 0.03}$	$\frac{0.61-0.73}{0.68 \pm 0.04}$	$\frac{0.43-0.48}{0.45 \pm 0.02}$	$\frac{0.07-0.10}{0.09 \pm 0.01}$	$\frac{0.22-0.75}{0.58 \pm 0.17}$	7
Ракуша, станция 47, 1980 г.	$\frac{0.77-0.96}{0.86 \pm 0.02}$	$\frac{0.52-0.86}{0.69 \pm 0.04}$	$\frac{0.58-1.03}{0.81 \pm 0.04}$	$\frac{0.35-0.50}{0.40 \pm 0.01}$	$\frac{0.09-0.15}{0.12 \pm 0.01}$	$\frac{0.71-1.11}{0.84 \pm 0.06}$	29

Примечание: * — измерено по продольной оси раковины;

п — число проанализированных моллюсков, экз.

Глава 5. ЭТАЛОННЫЕ МАТЕРИАЛЫ

С учетом большой изменчивости *Cerastoderma* по всем изученным признакам во времени, а в последующем и в пространстве невозможно объединение всех материалов в одну выборку. В связи с этим ниже приводится характеристика наиболее распространенных или наиболее уклоняющихся форм *Cerastoderma* для определенных периодов времени.

5.1. Эталонные материалы *Cerastoderma isthmicum* 1976 г.

Приступая к работе над бентосом Аральского моря в 1975–1976 гг. (Андреева, 1978; Андреев, Андреева, 1981, 1987), мы имели в открытом море и крупных заливах с хорошим водообменом с морем довольно монотипическую форму *Cerastoderma*, которую можно охарактеризовать эталонными экземплярами, хранящимися в личной коллекции моллюсков Казахстана (№ 333, 427, 337, 335). Раковина этих экземпляров округлая или округло-овальная, толстостенная, сильно вздутая, почти шарообразная (рис. 5.1) с сильно выступающими макушками, расположенными по центру раковины, либо немного смещенными к переднему краю раковины (l/L 0.41, 0.43, 0.48). Высота раковины составляет 0.91–1.02 ее длины, выпуклость – 0.86–1.01 длины раковины и 0.92–1.02 высоты раковины. Лигамент чаще всего малосегментный, короткий его общая длина составляет 0.43–1.13 длины макушек, выпуклая часть – 0.71–1.36 (табл. 5.1). Раковины симметричны без зияния. Спинной край изогнут так, что угол при переходе к переднему краю почти не заметен, угол при переходе к заднему краю примерно равен 95–100°.

Поверхность раковины покрыта высокими и довольно широкими ребрами, округлыми или трапециевидными в поперечном сечении. Поверхность передних ребер полностью и средних ребер в самой ниж-

Таблица 5.1

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

Место сбора и дата	Отношение										п
	высоты раковины к ее длине		выпуклости раковины к ее		расстояния* от переднего конца раковины до		длины макушек к				
	длине	высоте	длине	высоте	центрального ребра к длине раковины	средины макушек к длине раковины	длине раковины	длине выпуклой части лигамента	длине лигамента		
Открытое море, 1976 г. (эталонные экземпляры)	0.91–1.02	0.86–1.01	0.92–1.02	0.41–0.48	0.34–0.43	0.13–0.21	0.71–1.36	0.43–1.13	4		
	0.95±0.08	0.94±0.10	0.98±0.07	0.45±0.06	0.39±0.08	0.16±0.06	1.05±0.55	0.74±0.52			
Прибрежье о. Голдмачева, 1976 г.	0.91–0.97	0.71–0.88	0.77–0.95	0.39–0.49	0.33–0.43	0.10–0.14	0.63–1.20	0.47–1.10	10		
	0.93±0.02	0.78±0.04	0.84±0.04	0.46±0.02	0.38±0.02	0.13±0.01	0.88±0.14	0.77±0.15			
Станция 63, 1981 г.	0.92–1.01	0.71–0.83	0.71–0.82	0.41–0.47	0.31–0.50	0.10–0.12	0.60–0.73	0.35–0.40	5		
	0.97±0.05	0.74±0.07	0.77±0.06	0.44±0.03	0.38±0.09	0.11±0.01	0.65±0.07	0.37±0.03			
Район станции 11, 1994 г.	0.90–1.17	0.68–0.77	0.65–0.81	0.43–0.49	0.25–0.41	0.10–0.16	0.31–0.80	0.29–0.64	7		
	0.98±0.09	0.72±0.02	0.74±0.06	0.46±0.02	0.30±0.05	0.12±0.02	0.50±0.19	0.41±0.13			
Округлый контур											
Контур с немного удлиненным задним краем											
Прибрежье о. Голдмачева, 1976 г.	0.87–0.98	0.69–0.78	0.71–0.83	0.42–0.49	0.29–0.41	0.07–0.14	0.55–1.15	0.38–0.83	8		
	0.92±0.04	0.72±0.03	0.79±0.03	0.46±0.02	0.34±0.04	0.11±0.02	0.86±0.19	0.62±0.12			
Станция 63, 1981 г.	0.93–0.95	0.69–0.73	0.74–0.77	0.44–0.46	0.31–0.33	0.09–0.11	0.47–0.67	0.30–0.33	2		
	0.94±0.07	0.71±0.21	0.75±0.17	0.45±0.13	0.32±0.13	0.10±0.14	0.57±1.26	0.31±0.24			

Продолжение табл. 5.1

Место сбора и дата	Отношение										п
	высоты раковины к ее длине		выпуклости раковины к ее высоте		расстояния* от переднего конца раковины до		длины макушек к				
	длине	высоте	длине	высоте	центрального ребра к длине раковины	средины макушек к длине раковины	длине раковины	длине выпуклой части лигамента	длине лигамента		
Район станции 11, 1994 г.	$\frac{0.75-0.87}{0.83 \pm 0.04}$	$\frac{0.64-0.72}{0.68 \pm 0.02}$	$\frac{0.75-0.95}{0.82 \pm 0.06}$	$\frac{0.38-0.54}{0.45 \pm 0.04}$	$\frac{0.25-0.34}{0.29 \pm 0.03}$	$\frac{0.09-0.14}{0.11 \pm 0.01}$	$\frac{0.46-0.51}{0.56 \pm 0.07}$	$\frac{0.32-0.54}{0.41 \pm 0.06}$			9
Контур с очень удлиненным задним краем и смещенными макушками, в том числе: анадонтоподобный											
Залив Тщebas, 1992 г.	$\frac{0.73-0.87}{0.82 \pm 0.04}$	$\frac{0.60-0.72}{0.66 \pm 0.03}$	$\frac{0.73-0.90}{0.81 \pm 0.05}$	$\frac{0.40-0.44}{0.42 \pm 0.01}$	$\frac{0.28-0.35}{0.31 \pm 0.02}$	$\frac{0.09-0.14}{0.12 \pm 0.01}$	$\frac{0.46-0.75}{0.57 \pm 0.080}$	$\frac{0.29-0.48}{0.37 \pm 0.06}$			8
Вход в залив Бутакова, 1994 г.	$\frac{0.81-0.86}{0.83 \pm 0.02}$	$\frac{0.60-0.67}{0.64 \pm 0.03}$	$\frac{0.72-0.80}{0.77 \pm 0.03}$	$\frac{0.38-0.46}{0.41 \pm 0.04}$	$\frac{0.23-0.37}{0.30 \pm 0.05}$	$\frac{0.11-0.15}{0.13 \pm 0.02}$	$\frac{0.60-1.14}{0.81 \pm 0.20}$	$\frac{0.29-0.40}{0.35 \pm 0.04}$			6
обратно мидиеподобный											
Залив Тщebas, 1992 г.	$\frac{0.80-0.82}{0.81 \pm 0.13}$	$\frac{0.65-0.66}{0.65 \pm 0.07}$	$\frac{0.80-0.81}{0.80 \pm 0.04}$	$\frac{0.37-0.43}{0.40 \pm 0.37}$	$\frac{0.27-0.29}{0.28 \pm 0.09}$	$\frac{0.13-0.13}{0.13 \pm 0.03}$	$\frac{0.58-0.67}{0.63 \pm 0.54}$	$\frac{0.34-0.44}{0.39 \pm 0.61}$			2
Вход в залив Бутакова, 1994 г.	$\frac{0.78-0.85}{0.80 \pm 0.03}$	$\frac{0.61-0.78}{0.66 \pm 0.06}$	$\frac{0.75-0.98}{0.83 \pm 0.09}$	$\frac{0.36-0.45}{0.40 \pm 0.03}$	$\frac{0.29-0.35}{0.31 \pm 0.03}$	$\frac{0.12-0.15}{0.13 \pm 0.01}$	$\frac{0.60-0.86}{0.67 \pm 0.10}$	$\frac{0.35-0.40}{0.37 \pm 0.02}$			6

Окончание табл. 5.1

Место сбора и дата	Отношение										п
	высоты раковины к ее длине		выпуклости раковины к ее		расстояния* от переднего конца раковины до		длины макушек к				
	длине	высоте	длине	высоте	центрального ребра к длине раковины	середины макушек к длине раковины	длине раковины	длине выпуклой части лигамента	длине лигамента		
удлиненно-овальный 1											
Залив Тщebas, 1992 г.	$\frac{0.76-0.84}{0.80 \pm 0.03}$	$\frac{0.51-0.62}{0.58 \pm 0.05}$	$\frac{0.64-0.80}{0.73 \pm 0.07}$	$\frac{0.35-0.42}{0.39 \pm 0.03}$	$\frac{0.25-0.31}{0.29 \pm 0.03}$	$\frac{0.10-0.11}{0.11 \pm 0.01}$	$\frac{0.54-0.75}{0.64 \pm 0.11}$	$\frac{0.32-0.40}{0.35 \pm 0.04}$			5
	$\frac{0.76-0.87}{0.83 \pm 0.02}$	$\frac{0.45-0.62}{0.55 \pm 0.02}$	$\frac{0.55-0.73}{0.66 \pm 0.03}$	$\frac{0.34-0.46}{0.40 \pm 0.02}$	$\frac{0.25-0.31}{0.28 \pm 0.02}$	$\frac{0.05-0.13}{0.10 \pm 0.01}$	$\frac{0.44-0.83}{0.65 \pm 0.08}$	$\frac{0.20-0.38}{0.30 \pm 0.03}$			14
удлиненно-овальный 2											
Залив Тщebas, 1992 г.	$\frac{0.79-0.86}{0.82 \pm 0.01}$	$\frac{0.56-0.67}{0.60 \pm 0.02}$	$\frac{0.68-0.79}{0.74 \pm 0.02}$	$\frac{0.40-0.44}{0.42 \pm 0.01}$	$\frac{0.27-0.34}{0.31 \pm 0.02}$	$\frac{0.08-0.09}{0.09 \pm 0.00}$	$\frac{0.40-0.51}{0.46 \pm 0.03}$	$\frac{0.21-0.33}{0.27 \pm 0.02}$			11

Примечание: * – измерено по продольной оси раковины;

п – число проанализированных моллюсков, экз.

ней части покрыта частыми поперечными чешуйками. Общее число ребер колебалось от 18 до 22, нормально развитых от 15 до 18, наиболее выраженное и ярко окрашенное ребро 14, 15, 17 и 14–15 по счету (табл. 5.2, 5.3, 5.4).

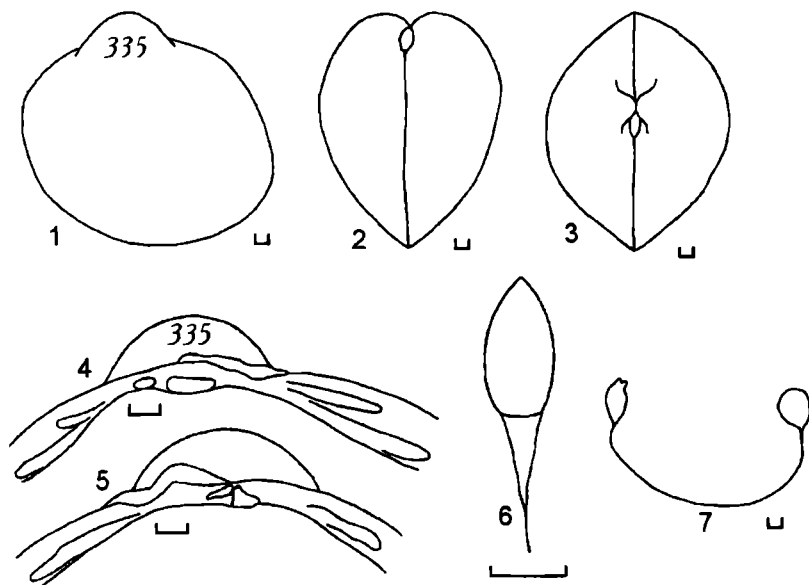


Рис. 5.1. *Cerastoderma isthmicum* (по: Андреева, Андреев, 2000в).

1 – вид сбоку, 2 – вид сзади, 3 – вид сверху, 4 – замок правой створки, 5 – замок левой створки, 6 – лигамент, 7 – отпечатки мускулов-замыкателей и мантийная линия правой створки. Цифры на створке – коллекционный номер. Масштаб 1 мм.

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

Таблица 5.2

Общее число рабер на левой створке раковин «эталонных» *Cerastoderma* Аральского моря,
% от общего числа моллюсков

Место сбора и дата	Число рабер													Число проанализированных створок
	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	28		
Округлый контур														
Открытое море, 1976 г. (эталонные экземпляры)	-	-	-	-	50	25	-	-	25	-	-	-	-	4
Прибрежье о.Толмачева, 1976 г.	-	-	-	-	-	-	-	30	40	20	10	-	-	10
Станция 63, 1981 г.	-	-	-	-	-	-	-	33	50	17	-	-	-	6
Район станции 11, 1994 г.	-	-	-	-	-	29	14	57	-	-	-	-	-	7
Контур с немного удлиненным задним краем														
Прибрежье о.Толмачева, 1976 г.	-	-	-	-	-	-	-	37	37	-	13	13	-	8
Станция 63, 1981 г.	-	-	-	-	-	-	-	100	-	-	-	-	-	2
Район станции 11, 1994 г.	-	-	-	11	11	22	11	34	11	-	-	-	-	9

Место сбора и дата	Число ребер													Число проанализированных створок
	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	28		
Контур с очень удлиненным задним краем и смещенными макушками, в том числе:														
анадонтотоподобный														
Залив Тшебас, 1992 г.	-	-	-	25	25	38	-	-	12	-	-	-	-	8
Вход в залив Бутакова, 1994 г.	-	-	-	-	33	50	-	17	-	-	-	-	-	6
обратно мидиеподобный														
Залив Тшебас, 1992 г.	-	-	-	-	-	50	-	-	50	-	-	-	-	2
Вход в залив Бутакова, 1994 г.	-	-	-	-	33	50	-	17	-	-	-	-	-	6
удлиненно-овальный 1														
Залив Тшебас, 1992 г.	20	-	20	40	-	20	-	-	-	-	-	-	-	5
Залив Бутакова, 1993 г.	7	-	29	14	43	7	-	-	-	-	-	-	-	14
удлиненно-овальный 2														
Залив Тшебас, 1992 г.	-	-	-	20	20	30	30	-	-	-	-	-	-	10

Таблица 5.3
Число нормальных рабер на левой створке раковин «эталонных» *Cerastoderma Аральского моря,*
% от общего числа моллюсков

Место сбора и дата	Число рабер											Число проанализированных створок
	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	22	
Округлый контур												
Открытое море, 1976 г. (эталонные экземпляры)	-	-	-	-	-	-	50	-	25	25	-	4
Прибрежье о. Толмачева, 1976 г.	-	-	-	10	10	10	20	20	30	20	-	10
Станция 63, 1981 г.	-	-	-	-	17	33	33	33	17	-	-	6
Район станции 11, 1994 г.	-	-	-	-	29	43	14	14	-	-	-	7
Контур с немного удлинненным задним краем												
Прибрежье о. Толмачева, 1976 г.	-	-	-	-	12	-	-	64	12	-	12	8
Станция 63, 1981 г.	-	-	-	-	-	50	-	50	-	-	-	2
Район станции 11, 1994 г.	-	-	11	-	22	34	11	11	11	-	-	9

Окончание табл. 5.3

Место сбора и дата	Число ребер											Число проанализированных створок		
	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	22			
Контур с очень удлиненным задним краем и смещенными макушками, в том числе:														
анадонтотоподобный														
Залив Тщebas, 1992 г.	-	-	12	76	-	-	-	12	-	-	-	-	-	8
Вход в залив Бутакова, 1994 г.	-	-	16	34	-	50	-	-	-	-	-	-	-	6
обратно мидиеподобный														
Залив Тщebas, 1992 г.	-	-	-	-	-	-	50	50	-	-	-	-	-	2
Вход в залив Бутакова, 1994 г.	16	-	36	16	16	16	-	-	-	-	-	-	-	6
удлиненно-овальный 1														
Залив Тщebas, 1992 г.	20	-	80	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5
Залив Бутакова, 1993 г.	14	14	29	36	-	7	-	-	-	-	-	-	-	14
удлиненно-овальный 2														
Залив Тщebas, 1992 г.	-	-	20	10	30	40	-	-	-	-	-	-	-	10

Таблица 5.4

Положение наиболее выраженного ярко окрашенного ребра на левой створке раковин «эталонных»
Cerastoderma Аральского моря, % от общего числа моллюсков

Место сбора и дата	Порядковый номер ребра (ребер)											Число про- анализиро- ванных створок				
	нет ребра	11-12	12-13	13	13-14	14	14-15	15	15-16	16	16-17		17	17-18	18	22
		Округлый контур														
Открытое море, 1976 г. (эталонные экземпляры)	-	-	-	-	-	25	25	25	-	-	-	25	-	-	-	4
Прибрежье о. Толмачева, 1976 г.	-	-	-	-	-	-	10	10	20	10	30	-	20	-	-	10
Станция 63, 1981 г.	-	-	-	-	16	-	16	-	16	16	-	-	-	36	-	6
Район станции 11, 1994 г.	14	-	-	-	30	-	14	14	14	14	-	14	-	-	-	7
Контур с немного удлиненным задним краем																
Прибрежье о. Толмачева, 1976 г.	-	-	-	-	-	-	26	-	12	-	38	-	12	-	12	8
Станция 63, 1981 г.	-	-	-	-	-	-	-	-	50	-	-	-	50	-	-	2
Район станции 11, 1994 г.	34	-	-	-	11	-	22	11	-	-	-	22	-	-	-	9

Окончание табл. 5.4

Место сбора и дата	Порядковый номер ребра (ребер)										Число про- анализиро- ванных створок					
	нет ребра	11-12	12-13	13	13-14	14	14-15	15	15-16	16		16-17	17	17-18	18	22
Залив Тшебас, 1992 г. Вход в залив Бутакова, 1994 г.	36	-	-	12	-	63	-	25	-	-	-	-	-	-	-	8
Залив Тшебас, 1992 г. Вход в залив Бутакова, 1994 г.	33	-	-	-	-	-	-	50	-	-	-	50	-	-	-	2
Залив Тшебас, 1992 г. Залив Бутакова, 1993 г.	7	20	-	28	-	40	20	20	-	29	29	7	-	-	-	14
Залив Тшебас, 1992 г.	40	-	-	10	-	20	-	10	-	20	-	20	-	-	-	10

Контур с очень удлиненным задним краем и смещенными макушками, в том числе:

анадонтотипоидный

обратно мидиелоподобный

удлиненно-овальный 1

удлиненно-овальный 2

Неширокая замочная площадка имеет типичный набор довольно мощных зубов (см. рис. 5.1). Задний кардинальный зуб правой створки, габитус которого обычно используется в качестве систематического признака (Скарлато, Старобогатов 1972; Старобогатов, 1974), обнаруживает ряд вариаций формы от округло-овального и округлого правильной формы до удлинненно-овального и удлинненно-овального, изогнутого в различной степени, из-за чего для данного отрезка времени утрачивает для аральских церастодерм систематическую значимость. Кардинальные зубы левой створки свободны.

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

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

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

Раковина округлой, несколько неправильной формы с немного удлинненным задним краем (рис. 5.2), толстостенная, сильно вздутая, выпуклость которой составляет 0.68–0.77 длины раковины (см. табл. 5.1), с сильно выступающими макушками, расположенными почти по центру раковины, либо немного смещенными к переднему краю (l_1/L – 0.43–0.49). Раковина часто имеет асимметричные створки и иногда – зияние сзади. Угол при переходе спинного края к переднему чаще всего незаметен, к заднему – 120° и более.

Поверхность раковины покрыта не очень высокими, но довольно широкими ребрами, в передней части раковины округлыми в попереч-

ном сечении, далее трапецевидными, постепенно уплощающимися до следового отпечатка. Поверхность передних ребер и две нижние трети средних покрыты поперечными чешуйками, далее заменяемыми конхиолиновыми складочками. Общее число ребер колебалось от 19 до 21, нормально развитых – от 13 до 16, наиболее выраженное и ярко окрашенное ребро 15, 13–14, 14–15, 15–16, 16–17 по счету, а также может не отмечаться. Для большинства моллюсков отмечено различное число ребер и положение более выраженного и ярко окрашенного ребра на правой и левой створках.

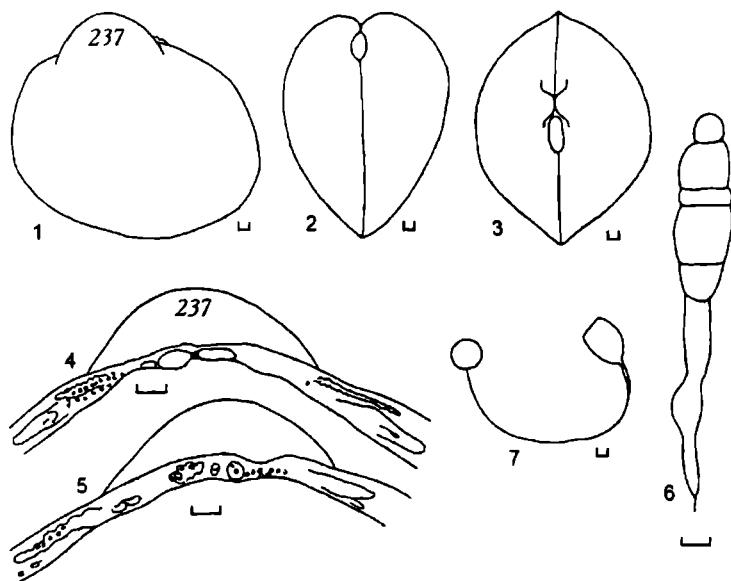


Рис. 5.2. *Cerastoderma* с округлым контуром раковины, станция 11, 1994 г.

1 – вид сбоку, 2 – вид сзади, 3 – вид сверху, 4 – замок правой створки, 5 – замок левой створки, 6 – лигамент, 7 – отпечатки мускулов-замыкателей и мантийная линия правой створки. Цифры на створке – коллекционный номер. Масштаб 1 мм.

Замочная площадка несколько расширена по сравнению с эталонными экземплярами *Cerastoderma isthmicum* 1976 г., зубы массивные,

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

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

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

По сравнению с эталонными экземплярами 1976 г. эта форма обнаруживает отличия по ряду индексов (см. табл. 5.1), раковины моллюсков менее выпуклы и обладают более длинным и членистым лигаментом, в выборке встречается больше моллюсков с двумя наиболее выраженными и ярко окрашенными ребрами и меньшим числом нормально развитых ребер.

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

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

Раковина (рис. 5.3) толстостенная, сильно вздутая, в передней части округлая, в задней – уплощенная и довольно вытянутая с сильно

выступающими макушками, расположенными почти по центру раковины, либо смещенными к переднему краю (l_1/L 0.38–0.54). Примерно 35 % раковин выборки имеют асимметричные створки и зияние в задней части, иногда наблюдается зияние для ноги. Спинной край раковины изогнут таким образом, что угол при переходе к переднему краю практически незаметен, переход же к заднему краю менее плавен: примерно 35 % выборки имеют угол 120–130°, остальные 170–180°.

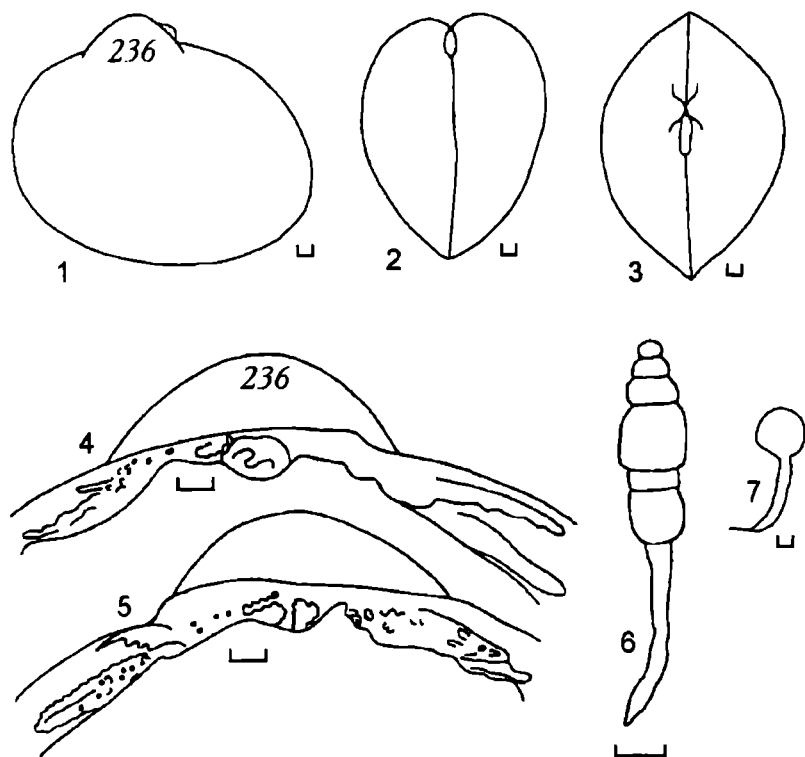


Рис. 5.3. *Cerastoderma* с немного удлиненным задним краем раковины, станция 11, 1994 г.

1 – вид сбоку, 2 – вид сзали, 3 – вид сверху, 4 – замок правой створки, 5 – замок левой створки, 6 – лигамент, 7 – отпечаток заднего мускула-замыкателя и мангйная линия правой створки. Цифры на створке – коллекционный номер. Масштаб 1 мм.

Поверхность раковины покрыта такими же, как у предыдущей формы, ребрами, не очень высокими, но довольно широкими, в передней части раковины округлыми в поперечном сечении, далее трапециевидными, постепенно уплощающимися до следового отпечатка. Поверхность передних и средних ребер покрыта поперечными чешуйками, далее сменяемыми конхиолиновыми складочками. От чешуек и складочек свободны обычно лишь макушки раковины. Общее число ребер колеблется от 17 до 22, число нормально развитых – от 11 до 17. Наиболее выраженное ярко окрашенное ребро 15, 17 или 13–14, 14–15 по счету, его может не быть. У большинства моллюсков отмечается одинаковое положение наиболее выраженного ярко окрашенного ребра на правой и левой створке, при различном числе ребер, причем общее число ребер правой створки, как правило, меньше на одно ребро чем на левой.

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

Раковины темного серо-голубого цвета могут иметь желто-коричневые узкие концентрические полосы, светло-серые, голубые или белые макушки, неполные концентрические полосы фиолетового цвета,

распространяющиеся от задней части раковины, коричнево-фиолетовые пятна на макушках и задней части раковины.

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

5.4. Эталонные материалы *Cerastoderma* с очень удлинённым задним краем раковин и смещёнными макушками, залив Тщёбас, 1992 г.

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

5.4.1. Анодонтоподобный и обратно мидиеподобный контуры

Раковина этих моллюсков удлинённой (анодонтоподобной или обратно мидиеподобной) формы с очень вытянутым задним краем и смещёнными вперед узкими макушками, уплощённая, тонкостенная (рис. 5.4). Высота раковины составляет 0.73–0.87 ее длины, выпуклость – 0.60–0.72 длины и 0.73–0.90 высоты, у моллюсков с обратно мидиеподобным контуром – 0.80–0.82, 0.65–0.66, 0.80–0.81 соответственно (см. табл. 5.1). Лигамент мощный, членистый, имеющий морщи-

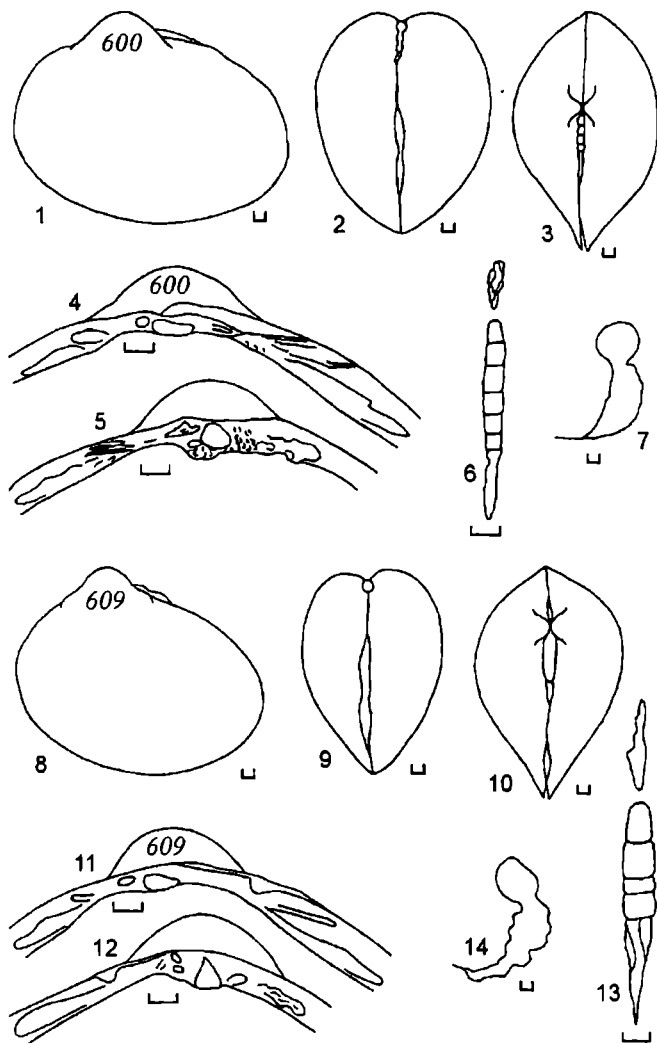


Рис. 5.4. *Cerastoderma* с очень удлиненным задним краем раковины и смещенными вперед макушками, залив Тшебас, 1992 г.

600 – анодонтоподобная раковина, 609 – обратно мидисе подобная. 1, 8 – вид сбоку; 2, 9 – вид сзади; 3, 10 – вид сверху; 4, 11 – замок правой створки; 5, 12 – замок левой створки; 6, 13 – лигамент; 7, 14 – отпечаток заднего мускула-закрывателя и мантийная линия правой створки. Цифры на створке – коллекционный номер. Масштаб 1 мм.

щинистое неопределенной формы продолжение впереди макушек (передний лигамент), состоящее из трех типичных слоев, а не только из слоя слияния как у моллюсков из Малого моря. Несимметричная раковина зиет сзади. Спинной край раковины изогнут так, что угол при переходе к переднему и заднему краям почти незаметен, либо в задней части раковины образуется угол примерно 170° .

Поверхность раковины покрыта широкими уплощенными ребрами в передней трети раковины округлыми в поперечном сечении, далее трапециевидными, в задней трети значительно сглаженными вплоть до следового состояния. Ребра в передней половине раковины на $2/3$ покрыты поперечными чешуйками, далее переходящими в конхиолиновые складочки. Общее число ребер у моллюсков с анодонтотипичным контуром раковины колеблется от 17 до 22 при 11–16 нормально развитых, имеется два наиболее высоких, ярко окрашенных ребра (см. табл. 5.2–5.4). У моллюсков с обратно мидиеподобной формой раковины (в пробе всего 2 экз.) общее число ребер 19 и 22 при 15 и 16 нормально развитых, высокое ярко окрашенное ребро одно, 15 и 17 по счету.

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

Замочная площадка левой створки еще в большей степени подвержена перестройке, она обычно подвержена коралловости и кариесу, либо же здесь возникают дополнительные зубовидные образования. Первый (передний) кардинальный зуб мощный в поперечном сечении треугольной формы, обычно окружен коралловыми образованиями. Второй (задний) кардинальный зуб разнообразной формы, часто со

следами коралловости и кариеса, как и основания несколько укороченных латеральных зубов. Нимфа различной длины и формы, гладкая или с продольными параллельными невысокими ножевидными или коралловыми образованиями.

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

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

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

5.4.2. Удлиненно-овальные контуры 1 и 2

Моллюски имеют удлиненно-овальную раковину с сильно вытянутым задним краем, сходны между собой по контуру створок, но различаются формой макушек и строением лигамента (рис. 5.5).

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

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

Раковины обеих групп моллюсков тонкостенные, уплощенные (см. табл. 5.1), обычно несимметричные с зиянием на заднем конце. Спинной край раковин у обеих групп моллюсков плавно изогнут так,

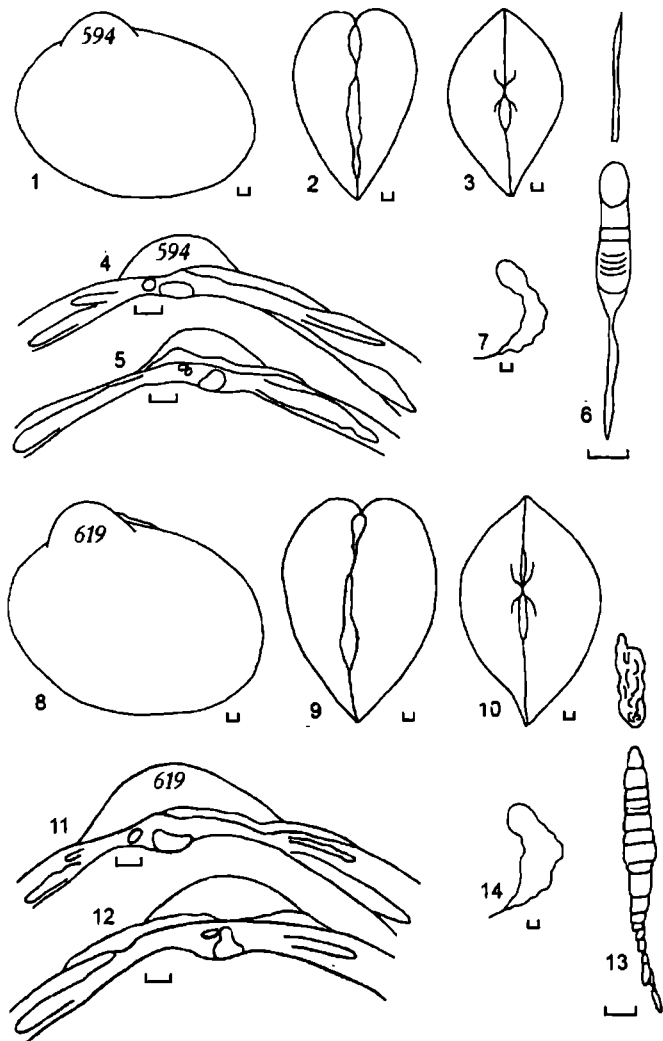


Рис. 5.5. *Cerastoderma* с очень удлиненным задним краем раковины и смещенными вперед макушками, залив Тшебас, 1992 г.
 594 – удлиненно-овальный контур 1, 619 – удлиненно-овальный контур 2.
 1, 8 – вид сбоку; 2, 9 – вид сзади; 3, 10 – вид сверху; 4, 11 – замок правой створки; 5, 12 – замок левой створки; 6, 13 – лигамент; 7, 14 – отпечаток заднего мускула-замыкателя и мантийная линия правой створки. Цифры на створке – коллекционный номер. Масштаб 1 мм.

что при переходе к переднему и заднему краям углы почти незаметны, либо задний угол примерно равен 170° .

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

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

Замочная площадка моллюсков с удлинненно-овальным контуром 1 по сравнению с эталонными экземплярами 1976 г. узкая почти без изгибов с узкими и тонкими зубами. Замок правой створки обычно имеет длинные тонкие латеральные зубы, второй передний латеральный зуб может быть укорочен. Задний (второй) кардинальный зуб правой створки массивный, удлинненно-округлый или удлинненно-овальный в поперечном сечении, иногда может быть серповидно изогнут. Нимфа очень длинная с пологой выемкой на конце.

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

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

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

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

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

Иногда, при гипертрофированном развитии переднего и заднего лигамента, коралловости замка может наблюдаться удвоение нимфы на заднем конце замочной площадки и даже формирование дополнительной нимфы на переднем конце замочной площадки.

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

Отпечатки передних мускулов – замыкателей у моллюсков обоих контуров типичной формы, задних – несколько расплывчаты и соединяются с очень расширенной мантийной линией. Мантийная линия в виде неполного овала, сильно расширена от отпечатков задних мускулов-замыкателей до брюшного края по сравнению с отрезком мантийной линии вдоль брюшного края (см. рис. 5.5 7, 14).

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

5.5. Эталонные материалы *Cerastoderma* с очень удлинённым задним краем раковин и смещёнными макушками, вход в залив Бутакова, 1994 г.

Раковина этих моллюсков удлинённой (анодонтоподобной и обратно мидиеподобной) формы с очень вытянутым задним краем и смещёнными вперед широкими макушками, несколько уплощённая, с менее толстыми стенками по сравнению с эталонами 1976 г. Высота раковины у моллюсков с анодонтоподобной раковиной составляет 0.81–0.86 ее длины, выпуклость – 0.60–0.67 длины и 0.72–0.80 высоты, у обратно мидиеподобной – 0.78–0.85, 0.61–0.78 и 0.75–0.98 соответственно (см. табл. 5.1). Лигамент мощный, длинный с высоко выступающей передней частью, членистый. Раковина зияющая сзади, может иметь несимметричные створки. Спинной край раковины изогнут так, что угол при переходе к переднему краю почти незаметен. В задней части анодонтоподобных раковин спиной край может иметь характерный изгиб (рис. 5.6), образующий угол 170° , при опущенном вниз заднем крае угол равен 110° . В целом, изгиб спинного края и положение макушек таково, что раковина способна находиться в устойчивом вертикальном положении на грунте, опираясь на макушки и передний край.

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

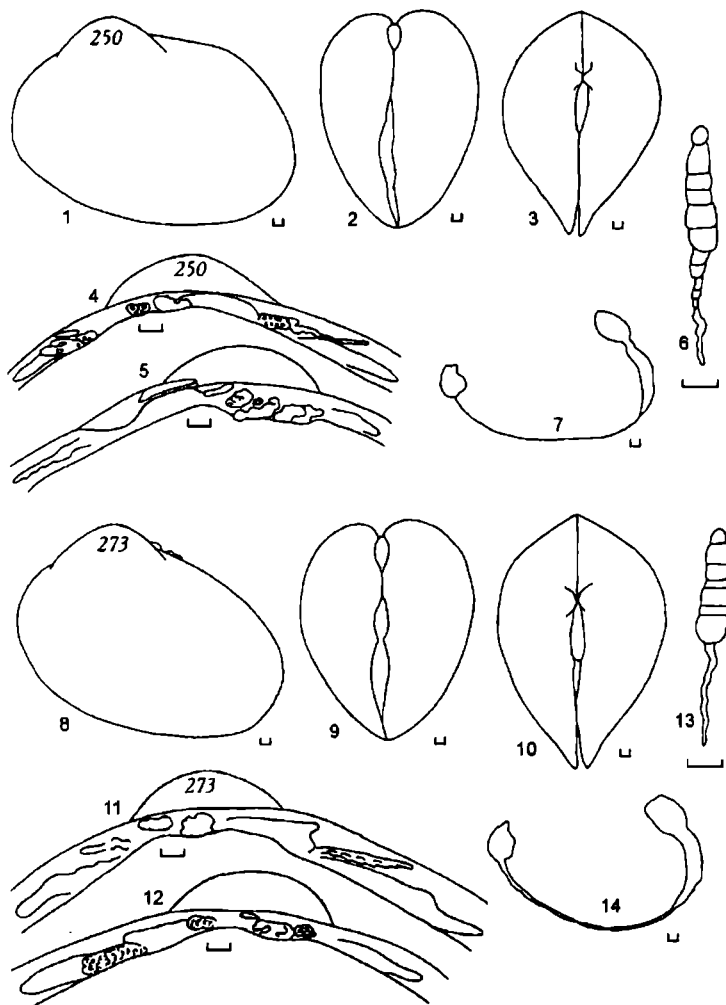


Рис. 5.6. *Cerastoderma* с очень удлиненным задним краем раковины и смещенными вперед макушками, вход в залив Бутакова, 1994 г.

250 – анодонтоподобная раковина, 273 – обратно мидиеподобная. 1, 8 – вид сбоку; 2, 9 – вид сзади; 3, 10 – вид сверху; 4, 11 – замок правой створки; 5, 12 – замок левой створки; 6, 13 – лигамент; 7, 14 – отпечатки мускулов-замыкателей и мангрийная линия правой створки. Цифры на створке – коллекционный номер. Масштаб 1 мм.

ти особей его может не быть. Примерно у половины моллюсков отмечено различное число ребер и положение ярко окрашенного ребра на правой и левой створках.

Неширокая замочная площадка имеет сложную зубную систему. Правая створка имеет обычно два кардинальных зуба различного размера и формы, в разной степени подверженных коралловости и кариесу. Второй передний латеральный зуб обычно редуцирован. Его местоположение на замочной площадке и основание первого переднего латерального зуба обычно подвержены в разной степени кариесу. Первый задний латеральный зуб обычно редуцирован, и, как и основание второго заднего латерального зуба, в той или иной степени подвержен кариесу. Нимфа обычно гладкая, узкая, довольно длинная, разнообразной формы. Рабочими остаются обычно лишь вершины основных латеральных зубов и отчасти кардинальные зубы.

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

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

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

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

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

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

К 1990 г. в заливе Бутакова сформировалась своеобразная популяция церастодермы, резко отличающаяся по габитусу и ряду морфологических признаков от обитавших ранее в море церастодерм. Раковина этих моллюсков имеет удлинённо-овальный контур с сильно вытянутым задним краем (рис. 5.7), иногда опущенным вниз, с мало выступающими макушками, смещёнными к переднему краю раковины ($l_1/L - 0.34-0.46$, $l_2/L - 0.25-0.31$). Раковины тонкостенные, уплощённые: выпуклость раковины составляет 0.45–0.62 ее длины и – 0.55–0.73 ее высоты (см. табл. 5.1), обычно симметричные с зиянием на заднем конце. Спинной край плавно изогнут так, что при переходе к заднему и переднему краям углы почти незаметны, либо задний угол примерно равен 150–170°.

Поверхность раковины покрыта широкими плоскими ребрами, округлыми в поперечном сечении в передней трети раковины и трапециевидными с острым углом в задней части сечения во второй трети раковины и очень плоскими, постепенно еще более уплощающимися до следового отпечатка, в задней трети. Задняя часть раковины ближе

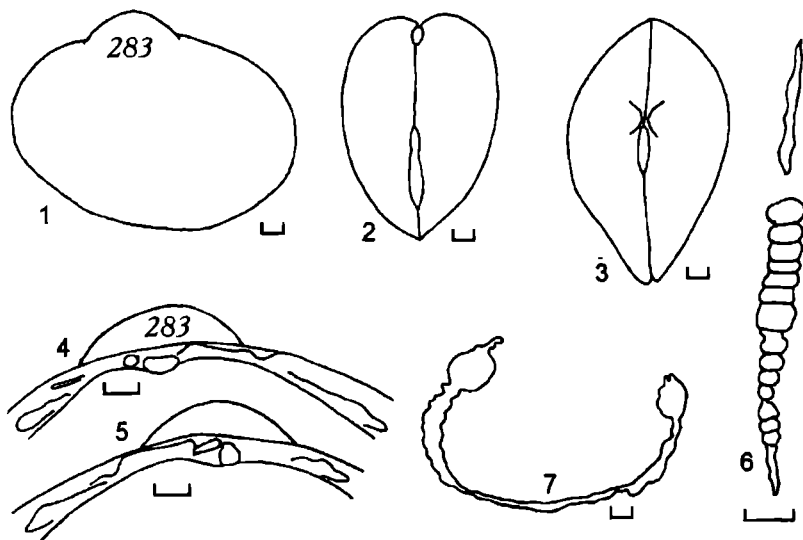


Рис. 5.7. *Cerastoderma* с очень удлиненным задним краем раковины, залив Бутакова, 1993 г.

1 – вид сбоку, 2 – вид сзади, 3 – вид сверху, 4 – замок правой створки, 5 – замок левой створки, 6 – лигамент, 7 – отпечатки мускулов-замыкателей и мантийная линия левой створки. Цифры на створке – коллекционный номер. Масштаб 1 мм.

к спинному краю чаще всего лишена ребер. Вся раковина за исключением выступающих частей макушек покрыта как бы линиями нарастания – выступающими складочками конхиолина. Передние ребра примерно до середины раковины покрыты крупными и довольно высокими чешуйками, размеры и форма последних способствуют парению (удержанию) моллюска в жидком илу. Общее число ребер колебалось от 14 до 19, нормально развитых – 9–14. Наиболее выраженное и ярко окрашенное ребро 14, 12–13, 13–14 и 14–15 по счету, либо его может не быть.

Особи начала 90-х годов почти не имели дефектов раковин, в 1993–1994 гг. отмечаются небольшие искривления створок обычно в примакушечной части и небольшое расщепление раковины по линиям нарастания. До 1993 г. створки раковин были симметричны и имели

обычно одинаковое число ребер и положение ярко окрашенного ребра; в популяции 1993 г. среди описываемой формы моллюсков отмечается смещение его обычно на одно ребро и различное число ребер на обеих створках.

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

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

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

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

Отпечатки мускулов-замыкателей почти типичной формы. Мантийная линия в виде неполного овала, не заходит в заднюю часть раковины, чаще всего расширена в 3–4 раза от отпечатков задних муску-

лов-замыкателей до брюшного края по сравнению с отрезком мантийной линии вдоль брюшного края, вероятно, вследствие усиленного развития сифонов, либо расширена в разной степени на всем своем протяжении (см. рис. 5.7 7).

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

Глава 6. КОНТРОЛЬНЫЕ ВЫБОРКИ *CERASTODERMA* АРАЛЬСКОГО МОРЯ

Масштабы изменчивости *Cerastoderma* Аральского моря, выявленные при возобновлении исследований его фауны в 1989–1994 гг., оказались неожиданными, поэтому специальных сборов в предшествующие годы не проводилось. К тому же, обычно моллюски рода *Cerastoderma* в дночерпательных пробах стандартной сетки станций присутствовали в небольшом количестве, что затрудняет анализ состояния популяций во временном аспекте. К сожалению, большинство сборов предыдущих лет не сохранилось и в нашем распоряжении, помимо качественных сборов последних лет (см. рис. 1.1), оказалось лишь несколько обильных дночерпательных проб и отдельные, случайно уцелевшие, качественные пробы, которые могут служить контрольными срезами эволюции *Cerastoderma* Аральского моря

6.1. Сборы экспедиции Берга 1900–1902 гг.

В сборах экспедиции Л.С. Берга 1900–1902 гг. из хранилища ЗИН РАН *Cerastoderma* представлены несколькими экземплярами: одна створка *C. rhomboides rhomboides*, четыре створки и одна полная раковина *C. isthmicum*. Разрозненные створки собраны драгой в районе о. Николая (о. Возрождения), из залива Джидели и одна створка и один моллюск из бухты у г. Аральска.

В основном все створки *C. isthmicum* имели округлый контур (рис. 6.1), за исключением одного экземпляра с немного вытянутым задним краем. Широкие, выступающие макушки расположены почти по центру раковины. Положение чешуек и конхиолиновых складочек довольно различно. Створки имели 20–23 ребра при 15–18 нормально развитых, у трех экземпляров не было более выраженных, ярко окрашенных ребер, у двух других – 15–16 и 16–17 ребра по счету.

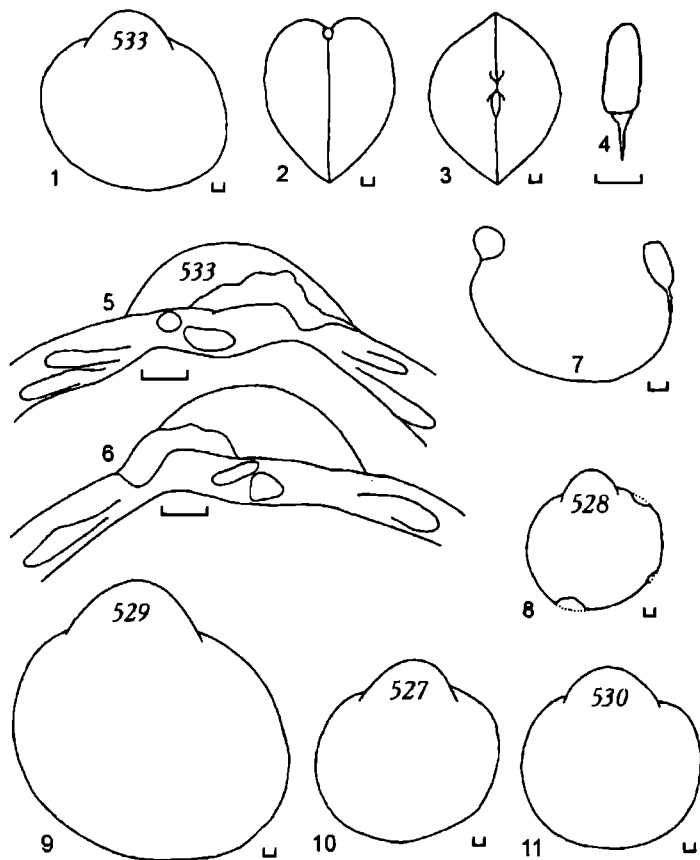


Рис. 6.1. *Cerastoderma isthmicum* из Аральского моря, сборы экспедиции Л.С. Берга (по: Андреева, Андреев, 2000в).

1 – вид сбоку, 2 – вид сзади, 3 – вид сверху, 4 – лигамент, 5 – замок правой створки, 6 – замок левой створки, 7 – отпечатки мускулов-замыкателей и мажтийная линия правой створки, 8–11 – изменчивость створок. Цифры на створке – коллекционный номер. Масштаб 1 мм.

Основные морфометрические индексы раковин довольно близки к эталонным 1976 г. (см. табл. 4.8).

Замки правой и левой створок всех экземпляров имели типичное для *C. isthmicum* строение. О строении лигаментов по разрозненным

створкам судить сложно, но целая раковина имела лигамент, сходный с лигаментом эталонных экземпляров 1976 г., без продолжения впереди макушек. Мускульные отпечатки типичны, мантийная линия не расширена.

У трех экземпляров не отмечено наружных дефектов раковины, у двух – слабое искривление ребер. Раковина полного экземпляра симметричная с одинаковой скульптурой обеих створок, без зияния.

Все раковины светло окрашены.

Таким образом, *C. isthmicum* в сборах экспедиции Л.С. Берга представлены экземплярами, близкими к эталонным 1976 г., и не имеют существенных различий между собой.

6.2. Прибрежье острова Толмачева

В прибрежье острова Толмачева в мае 1976 г. на песчаном грунте на глубине 1.5–2.0 м обитали моллюски, имеющие довольно разнообразные контуры раковины (рис. 6.2). Отмечено девять вариаций контуров, причем распределение контуров в выборке было довольно разнообразным (от 1 до 7 раковин на контур). Большая часть выборки (32.2 %) имеет близкий к типичному для *Cerastoderma isthmicum* контур, хотя у некоторых раковин заметен при переходе спинного края раковины в задний угол, составляющий 100–110°; 29.0 % выборки имеют условно равноплечий контур раковины, но с сильно выступающими макушками. Округлых контуров с немного удлинненным задним краем насчитывается в выборке 25.8 % и 8.2 % выборки имеют контур с довольно вытянутым задним краем. Все особи обладают вздутой раковиной, выпуклость которой составляет 0.75 ± 0.02 длины раковины при колебаниях 0.66–0.88 и 0.82 ± 0.02 высоты раковины при колебаниях 0.69–0.95 (см. табл. 4.8). Причем минимальные значения индексов имел только один экземпляр выборки (2.7 %). Особых отличий по морфометрическим индексам между моллюсками с разными контурами не прослеживается, за исключением группы с условно равноплечим контуром (табл. 6.1).

Таблица 6.1

**Морфометрические индексы раковин *Segastoderma* прибрежья о. Толмачева Аральского моря
(в числителе – минимальное и максимальное значение признака, в знаменателе – среднее значение)
(по: Андреева, Андреев, 2000в)**

Контур	Отношение						n	
	высоты раковины к ее длине	выпуклости раковины к ее длине	выпуклости раковины к ее высоте	расстояния* от переднего конца раковины до центрального ребра к длине раковины	длины макушек к длине раковины	длины макушек к длине выпуклой части лигамента		длины макушек к длине лигамента
Округлый	$\frac{0.91-0.97}{0.93\pm 0.02}$	$\frac{0.71-0.88}{0.78\pm 0.04}$	$\frac{0.77-0.95}{0.84\pm 0.04}$	$\frac{0.39-0.49}{0.46\pm 0.02}$	$\frac{0.10-0.14}{0.13\pm 0.01}$	$\frac{0.63-1.20}{0.88\pm 0.14}$	$\frac{0.47-1.10}{0.77\pm 0.15}$	10
С немного удлиненным задним краем	$\frac{0.87-0.98}{0.92\pm 0.04}$	$\frac{0.69-0.78}{0.72\pm 0.03}$	$\frac{0.71-0.83}{0.79\pm 0.03}$	$\frac{0.42-0.49}{0.46\pm 0.02}$	$\frac{0.07-0.14}{0.11\pm 0.02}$	$\frac{0.55-1.15}{0.86\pm 0.19}$	$\frac{0.38-0.83}{0.62\pm 0.12}$	8
Условно равноплечий	$\frac{0.85-0.96}{0.91\pm 0.02}$	$\frac{0.70-0.79}{0.75\pm 0.02}$	$\frac{0.78-0.89}{0.83\pm 0.03}$	$\frac{0.50-0.55}{0.52\pm 0.01}$	$\frac{0.10-0.16}{0.13\pm 0.02}$	$\frac{0.75-1.00}{0.90\pm 0.10}$	$\frac{0.48-1.00}{0.70\pm 0.15}$	9

Примечание: * – измерено по продольной оси раковины;

n – число проанализированных моллюсков, экз.

Таким образом, в выборке насчитывается четыре группы контуров, причем четвертая, самая малочисленная группа, довольно четко отличается от остальных удлиненной задней частью раковины.

Окраска моллюсков варьирует от чисто белой до коричневой с фиолетово-лиловыми полосами или пятнами с различными переходами между ними и сочетаниями цветов; всего встречено 12 вариантов окраски. В выборке преобладают темноокрашенные раковины (до 59.2 %).

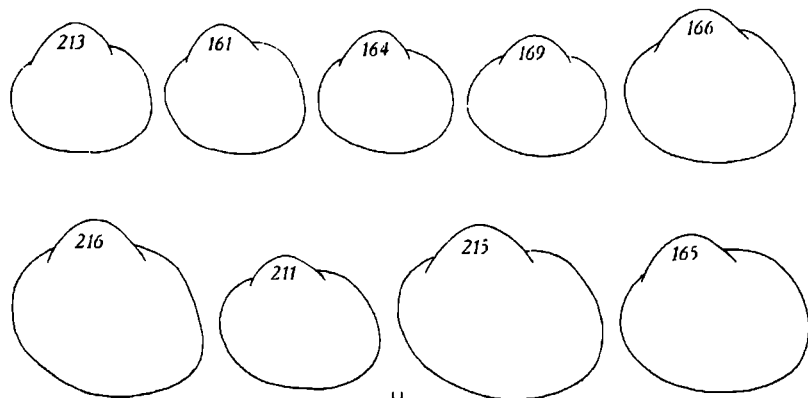


Рис. 6.2. Изменчивость створок *Cerastoderma* из побережья о. Толмачева Аральского моря, май 1976 г. (по: Андреева, Андреев, 2000в).

Цифры на створке – коллекционный номер. Масштаб 1 мм.

Число ребер у моллюсков значительно варьировало от 19 до 28 при преобладании 21–22, нормально развитых – от 13 до 22. Наиболее выраженное и ярко окрашенное ребро могло быть одиночным (14, 15, 16, 18, 21 по счету) или двойным (13–14, 14–15, 15–16, 16–17, 17–18 по счету) с преобладанием двойного 15–16 и 16–17 по счету (см. табл. 4.3, 4.4, 4.6). Определенной зависимости числа ребер и положения наиболее выраженного и ярко окрашенного ребра от типа контура не прослеживается. Расположение чешуек и конхиолиновых складочек очень сильно варьирует от 1 до 7, 9, 10 типов с преобладанием 5 (30 %) и 6 (16.7 %) типов (см. рис. 1.2).

В передней и задней частях раковины перед и между ребрами, а также позади них часто имеются участки без ребер. Такие участки имеет почти половина раковин в выборке, причем зависимости от формы контура не прослеживается. Наличие свободных от ребер участков коррелирует с окраской раковины и положением наиболее выраженного и ярко окрашенного ребра. Это преимущественно светлоокрашенные раковины с наиболее выраженными и ярко окрашенными 15–16 и 16–17 ребрами.

Форма и членистость лигамента варьируют незначительно по сравнению с изменчивостью этого признака за весь период исследований (рис. 6.3). Зависимости формы и членистости лигамента от типа контура раковины практически не прослеживается. Преобладают двухсегментные лигаменты; трех- и четырехсегментные лигаменты принадлежат раковинам с нарушениями в строении, как-то: удвоение ребер, уродливое расщепление раковины, инверсия размеров кардинальных зубов и пр. Треть выборки имели очень небольшое продолжение лигамента перед макушками – передний лигамент, состоящий из слабо развитого слоя слияния.

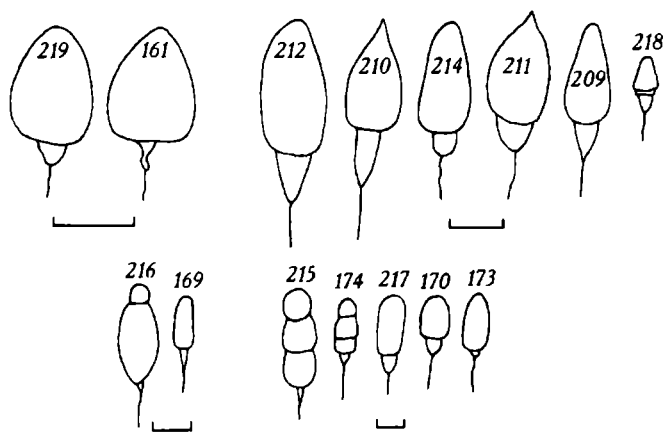


Рис. 6.3. Изменчивость лигамента *Cerastoderma* из побережья о Толмачева Аральского моря, май 1976 г. (по: Андреева, Андреев 2000в).

Цифры на лигаменте или над ним – коллекционный номер. Масштаб 1 мм.

Типичный замок, то есть с полным набором зубов и определенными пропорциями в размерах и форме зубов имеют 55.2 % моллюсков. Цветовые вариации раковин с таким замком очень широки: от чисто белой раковины (6.9 %) до полностью коричневой или коричневой с лилово-фиолетовыми полосами (6.9 %), с преобладанием темноокрашенных раковин, как и в популяции в целом. Наиболее выраженное и яркоокрашенное ребро могло быть одиночным (14–18 и 22 по счету) или двойным (14–15 — 17–18 по счету) с преобладанием двойного 15–16 и 16–17 по счету (27.6 % выборки). Общее число ребер варьирует от 19 до 24 с преобладанием 21–22 ребер (41.4 %). Число нормально выраженных, высоких ребер – от 13 до 18 с преобладанием 15–16 ребер (37.9 %).

Отклонения от типичного замка (рис. 6.4) имеют 44.8 % моллюсков с теми же цветовыми вариациями раковин и с преобладанием темноокрашенных раковин. У этих моллюсков в основном два наиболее выраженных и яркоокрашенных ребра (92.3 % выборки) с преобладанием 15–16 и 16–17 ребра по счету (46.2 %), как и при типичном зубном аппарате. Число нормально развитых ребер от 15 до 18, чаще встречается 15 ребер, общее число ребер – от 19 до 25 с преобладанием 22–23 (61.5 %). Наиболее часто встречающиеся отклонения от типичного замка – это ослабление второго переднего и первого заднего латерального зубов правой створки в различных пропорциях (38.5 %), ослабление первого кардинального зуба правой створки (46.2 %), ослабление первого кардинального зуба левой створки (15.4 %), смещение кардинальных зубов (15.4 %), ослабление кардинальных зубов левой створки (7.7 %), редукция первого заднего латерального зуба правой створки и формирование дополнительного латерального зуба на левой створке (7.7 %). Эти отклонения могут встречаться в различных сочетаниях. Следует также отметить изменчивость формы второго (заднего) кардинального зуба правой створки, в 64.4 % случаев он имеет удлинненно-овальную, часто серповидно изогнутую проекцию, в 23.9 % – округлую и в 11.7 % – промежуточную между первыми двумя.

Выборка представлена разноразмерными экземплярами длиной от 4.6 до 23.2 мм (см. табл. 4.7), значения основных морфометрических

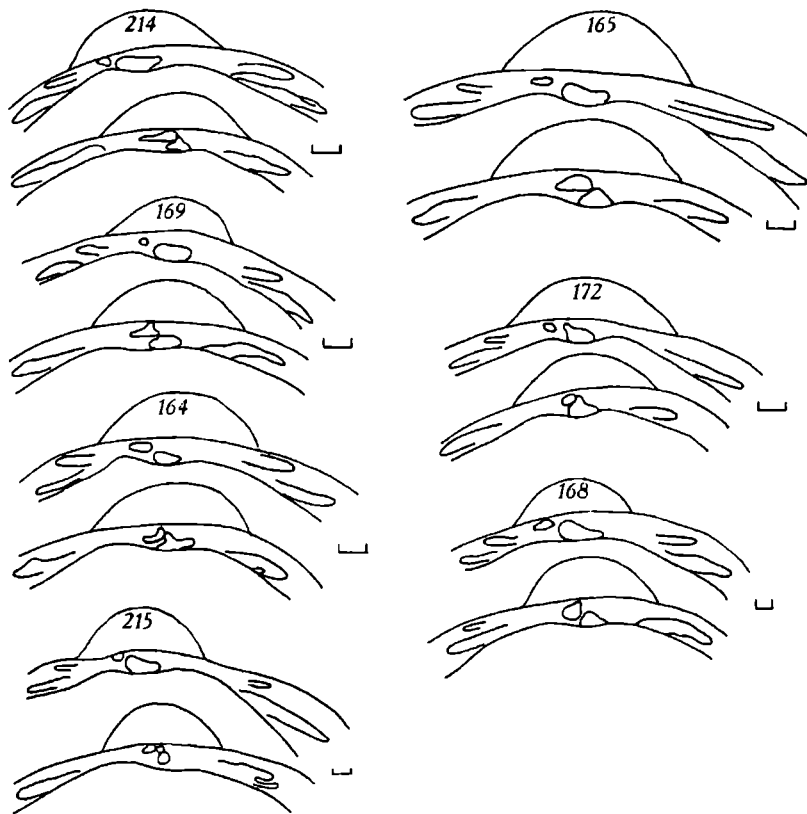


Рис. 6.4. Изменчивость замка *Cerastoderma* из побережья о. Толмачева Аральского моря, май 1976 г. (по: Андреева, Андреев, 2000в). Цифры на правой створке – коллекционный номер, под ней левая створка. Масштаб 1 мм.

индексов несколько отличаются от таковых эталонных экземпляров, поскольку моллюски побережья острова Толмачева менее выпуклы (см. табл. 4.8). Значительный размах колебаний имеют два показателя: отношение длины макушек к выпуклой части лигамента и отношение длины макушек к длине всего лигамента. По величине последнего показателя выборка распадается на две группы: с длинным лигаментом (0.38–0.66) и коротким (0.69–1.10). Причем зависимости значений этого показателя от окраски раковины, числа ребер, расположения наибо-

лее выраженного и ярко окрашенного ребра, расположения чешуек на ребрах, зубного аппарата, типа уродств раковин не обнаружено.

Обращает на себя внимание довольно большой процент моллюсков с различными дефектами раковин (48.3 %), из них 31 % имели незначительные дефекты раковин, 17.3 % – существенные отклонения во внешнем строении раковин: – это удвоение ширины ребра (6.9 %), искривления ребер (10.4 %), причем соотношение цветовых вариаций в популяции среди моллюсков с отклонениями раковины от нормы и раковинами без уродств примерно одинаково (2 светлых : 3 темных).

Следует обсудить зависимость степени срастания кардинальных зубов левой створки от других морфологических признаков. Соотношение моллюсков со сросшимися, полусросшимися и свободными кардинальными левой створки в выборке примерно одинаково: около трети выборки. По цветовым вариациям моллюски распределялись следующим образом: свободные зубы имели преимущественно светлоокрашенные моллюски (5 : 3), полусросшиеся – только темноокрашенные, сросшиеся – преимущественно темноокрашенные (1 : 2). В отношении положения наиболее выраженного и ярко окрашенного ребра по имеющимся материалам судить трудно, можно отметить лишь, что сросшиеся кардинальные зубы имеют моллюски с преобладанием двойного наиболее выраженного и ярко окрашенного 16–17 ребра.

При сросшихся кардинальных зубах у моллюсков преобладают особи с 16 нормальными ребрами, при свободных – 17, при полусросшихся – 14–16 нормальных ребер. Зависимости общего количества ребер на створках от степени срастания зубов практически не прослеживается.

В целом следует отметить полиморфизм практически по всем рассматриваемым признакам. Изменчива и форма мантийной линии: у 24.2 % выборки она расширена, начиная от заднего мускула-замыкателя до брюшного края раковины, различным образом. Более или менее стабильными признаками моллюсков побережья острова Толмачева является вздутая раковина с массивными, выдающимися макушками и положение ее в грунте. 92 % раковин выборки погружены в грунт полностью, у 8 % раковина чуть выступает из грунта. В последнем

случае вся, находящаяся над грунтом часть раковины заклеена нитями биссуса дрейссен.

6.3. Станция 1 стандартной сетки станций

Моллюски, обитавшие в центре залива Сары-Чаганак в 1976 г. на станции 1, имели более уплощенную, у большинства с почти центральным положением более узких макушек, раковину, чем моллюски из других районов моря (см. табл. 4.8). В выборке преобладали раковины с овально-удлиненным и с удлиненным почти равноплечим контурами (рис. 6.5). Округлые контуры были представлены единично. Раковины имели короткие, простые, двучленные (84.7 %), трехчленные (3.4 %) и четырехчленные (11.9 %) лигаменты (рис. 6.6)

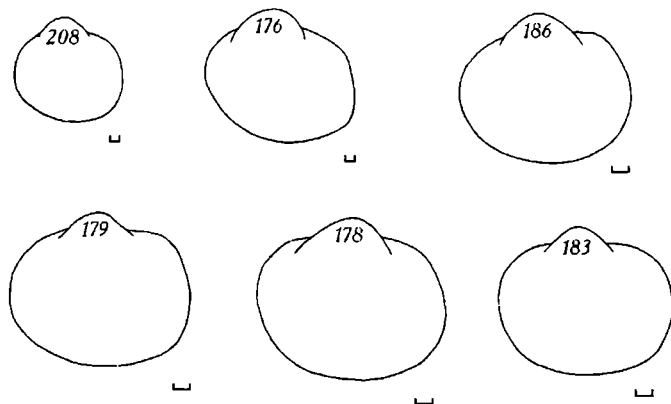


Рис. 6.5. Изменчивость створок *Cerastoderma* Аральского моря, станция 1, 1976 г. (по: Андреева, Андреев, 2000в).

Цифры на створке – коллекционный номер. Масштаб 1 мм.

Раковины имели от 19 до 23 ребер с преобладанием 20–22 ребер. Нормально развитых ребер было от 11 до 19, с преобладанием 13–15 ребер. Положение наиболее выраженного и яркоокрашенного ребра различно (см. табл. 4.3, 4.4, 4.6). Переднее плечо при переходе спинного края раковины в передний имело чуть более половины моллюсков,

заднее – все, причем преобладали моллюски с углом заднего плеча примерно 100° (62 % выборки).

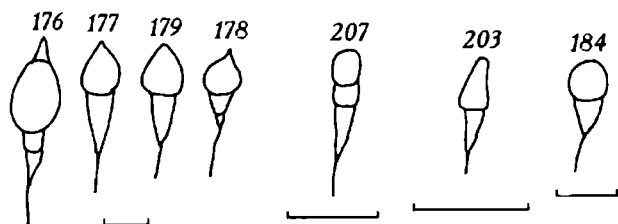


Рис. 6.6. Изменчивость лигамента *Cerastoderma* из Аральского моря, станция 1, 1976 г.

Цифры над лигаментом – коллекционный номер. Масштаб 1 мм.

В выборке преобладали светлоокрашенные особи, даже среди темноокрашенных моллюсков было больше раковин со светлыми макушками и примакушечной областью.

Почти типичный зубной аппарат с небольшими отклонениями имело всего лишь 20.4 % выборки. У остальных моллюсков наблюдались разнообразные отклонения в строении замка, вплоть до того, что небольшая группа (10.2 %) полностью утратила первый задний и второй передний латеральные зубы правой створки. Эти моллюски имели удлинённые контуры.

Для моллюсков с удлинёнными контурами присущи также наряду с редукцией первого заднего латерального правой створки коралловость и расщепление переднего латерального зуба левой створки. Впервые для церастодермы Аральского моря отмечены коралловость зубов и жемчужные наросты на зубах и замочной площадке для особи с наиболее удлинённым контуром (рис. 6.7 183, 201).

Кардинальные зубы левой створки были сросшимися у 77.5 % выборки, свободными – 15.5, полусросшимися – 7 % выборки. Среди моллюсков со сросшимися кардинальными зубами преобладали светлоокрашенные особи, наиболее выраженное и ярко окрашенное ребро (ребра) обычно 15 и 15–16 по счету. Для моллюсков со свободными и

полусросшимися кардинальными зубами левой створки закономерность расположения наиболее выраженного и ярко окрашенного ребра не прослеживается.

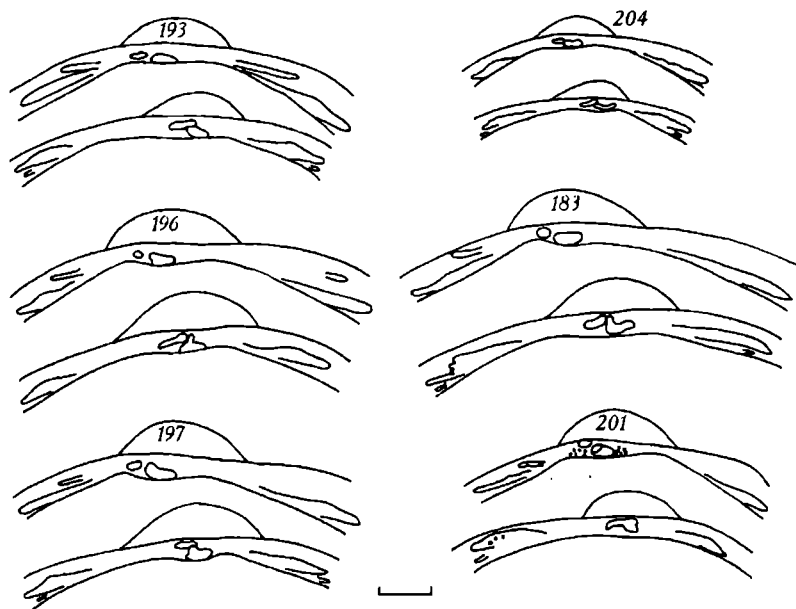


Рис. 6.7. Изменчивость замка *Cerastoderma* Аральского моря, станция 1, 1976 г. (по: Андреева, Андреев, 2000в).

Цифры на правой створке – коллекционный номер, под ней левая створка. Масштаб 1 мм.

Задний кардинальный зуб правой створки значительно варьировал по форме: у 61 % выборки он имел круглую или округло-овальную форму, у 39 % – удлиненную почти серповидно изогнутую.

Итак, судя по сборам на станции 1, зубной аппарат *Cerastoderma* из центра залива Сары-Чаганак подвергся перестройке, в равной степени отмечены отклонения от нормы для всех типов контуров, но наиболее существенные изменения присутствуют у особей с удлиненно-овальными контурами, а срастание кардинальных зубов левой створки более характерны для светлоокрашенных особей.

Вся выборка имела раковины с различными внешними дефектами: вмятинами, искривлением ребер, выщерблинами, расщеплением створок раковины, удвоением в ширину ребер, наиболее уродливыми были преимущественно светлые и белые раковины.

Внешние дефекты в данном случае сопровождалась изменениями зубного аппарата: ослаблением в различных вариантах кардинальных зубов и редукцией или ослаблением первого заднего латерального зуба правой створки.

Раковины всех моллюсков полностью погружены в грунт, у 73,3 % отмечено расширение мантийной линии в области сифонов.

В целом, моллюски этой станции, отличающиеся по индексам от *Cerastoderma isthmicum* Аральского моря 1976 г. других станций в сторону уплощения раковины и снижения ее высоты (см. табл. 4.8), обитали в заливе, где процессы осолонения по сравнению с открытым морем шли опережающими темпами. Очевидно, эта совокупность моллюсков прошла первой через зону критической солености 12–14 ‰, что вызвало существенные изменения в морфологии раковин.

6.4. Станция 0 стандартной сетки станций

При обработке зообентоса в 1976 г. в качестве отклонений от типа были отложены и сохранились все экземпляры *Cerastoderma* со станции 0 в заливе Сары-Чаганак 1976 г. Моллюски, обитавшие там при несколько повышенной солености по сравнению с основной акваторией моря, имели уплощенную и удлинненную раковину (рис. 6.8) с более смещенными вперед, менее широкими и выпуклыми макушками, чем эталонные и более длинным лигаментом (см. табл. 4.8). Лигамент членистый, с длинным тонким хвостообразным придатком и продолжением впереди макушек, состоящими только из слоя слияния (рис. 6.9). Эти еще толстостенные раковины приспособлены к обитанию на илах и полностью погружены в грунт. Мантийная линия в области сифонов расширена у 90 % моллюсков. Общее число ребер колебалось от 18 до 21 при 11–15 нормально развитых. Расположение наиболее выраженного и ярко окрашенного ребра достаточно широко варьировало,

преобладали двойные 12–13 и 13–14 по счету. В положении чешуек преобладали 5 (45.5 %) и 6 (27.3 %) тип (см. рис. 1.2). Примерно у 75 % особей наблюдалось различное число ребер или положение наиболее выраженного и ярко окрашенного ребра на правой и левой створках, 75 % имели расщепление раковины в виде ступеньки, а 25 % только вмятины и выщерблипы. У большинства особей наблюдалось небольшое зияние в задней части раковины. Зубной аппарат был типичен (рис. 6.10 348), лишь у двух экземпляров наблюдалось ослабление некоторых зубов правой створки (рис. 6.10 350, 351). Форма заднего кардинального зуба варьировала в широких пределах: от круглого, овального, удлинненно-овального до почти серповидно изогнутого. Раковины светло-коричневые или светло-коричневые с белыми макушками.



Рис. 6.8. Изменчивость створок *Cerastoderma* Аральского моря, станция 0, 1976 г. (по: Андреева, Андреев, 2000в).

Цифры на створке – коллекционный номер. Масштаб 1 мм.

6.5. Залив Сары-Чаганак

В прибрежье залива Сыры-Чаганак в августе 1979 г. был собран массовый разноразмерный материал. Обмен водными массами при сгонно-нагонных явлениях, ведущий к обогащению *Cerastoderma* залива личинками от нереста моллюсков из различных районов моря, а также одновременный нерест моллюсков залива и одновременное оседание личинок дают широкую изменчивость по ряду признаков, проанализированную по формально выделенным размерным группам. Моллюски выборки различаются контурами створок раковин, замками, скульптурой створок и др. признаками, причем полиморфизм об-

наружен как при сравнении размерных групп между собой, так и внутри каждой размерной группы.

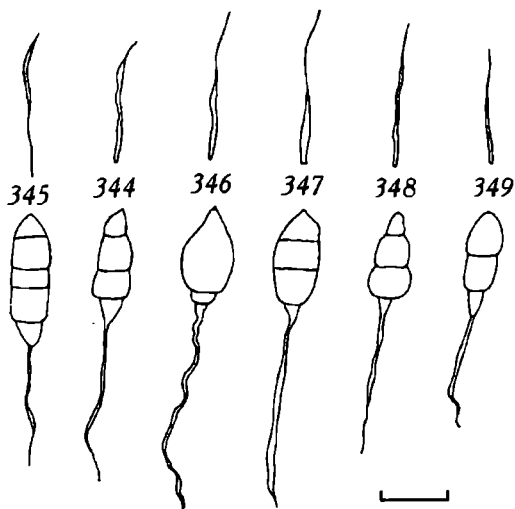


Рис. 6.9. Изменчивость лигамента *Cerastoderma* из Аральского моря, станция 0, 1976 г. (по: Андреева, Андреев, 2000в).

Цифры над лигаментом – коллекционный номер. Масштаб 1 мм.

Выделяются пять групп контуров створок раковин: с немного удлиненным задним краем (рис. 6.11 1, 3, 4) уклоняющиеся от типичного контура (5, 13), условно равноплечие (2, 7, 8, 9) и с удлиненным задним краем раковины (6, 10, 11), с очень удлиненным задним краем (12), причем не встречены моллюски с типичным округлым контуром, характерным для эталонных *Cerastoderma* 1976 г.

Если по типам контуров изменчивость выше среди крупноразмерных моллюсков (табл. 6.2), то по строению замкового аппарата (рис. 6.12) как правой, так и левой створки изменчивость выше самой маленькой размерной группы (8.1–10 мм). Доля типичных замков левой створки с уменьшением размера возрастает, у всех групп сохраняется большой процент замков с ослабленным вторым кардинальным зубом. Доля типичных замков правой створки во всех размерных группах меньше, чем левой; для моллюсков длиной более 10 мм чаще встреча-

ется ослабление второго переднего и первого заднего латеральных зубов в разных пропорциях и тоже в совокупности с ослаблением обоих кардинальных зубов. Для моллюсков размером 8.1–10 мм чаще всего отмечается редукция первого заднего латерального зуба и ослабление первого или второго кардинальных (табл. 6.3, 6.4).

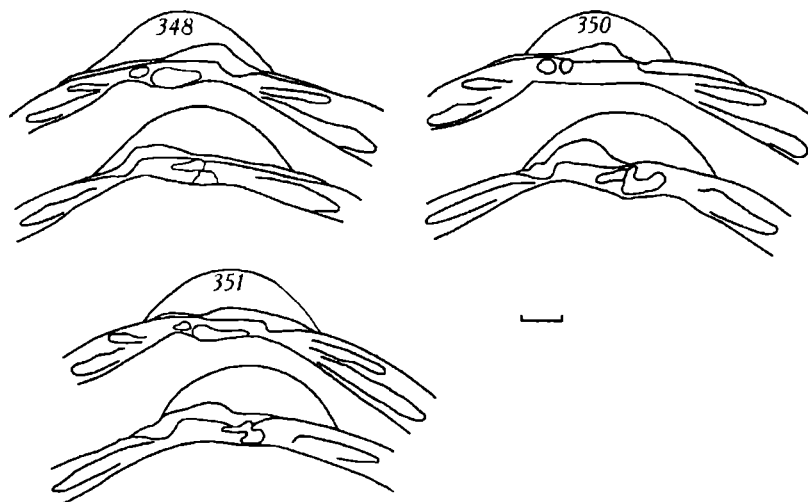


Рис. 6.10. Изменчивость замка *Cerastoderma* Аральского моря, станция 0, 1976 г. (по: Андреева, Андреев, 2000в). Цифры на правой створке -- коллекционный номер, под ней левая створка. Масштаб 1 мм.

Обращает на себя внимание очень высокая вариабельность в расположении более выраженного ребра как в выборке в целом, так и среди размерных групп. Пресобладание в расположении более выраженного ребра отмечено для всех размерных групп (табл. 6.5), процент одиночных более выраженных ребер резко различен для всех размерных групп. Аналогично варьируют и такие признаки как общее число ребер и число нормальных ребер.

При исследовании *Cerastoderma* залива Сары-Чаганак в августе 1979 г. поражает большой процент уродливых раковин, так среди моллюсков более 18 мм длиной насчитывается 40 % дефектных раковин

более 14 мм – 35 %, среди 10.1–12 мм и 8.1–10 мм – 63.2 и 64 % соответственно (табл. 6.6). Причем, при любом соотношении светлых и темных раковин в выборке среди уродов обычно преобладают моллюски со светлоокрашенными раковинами за исключением случаев удвоения ребер, довольно редко встречающегося дефекта (табл. 6.7).

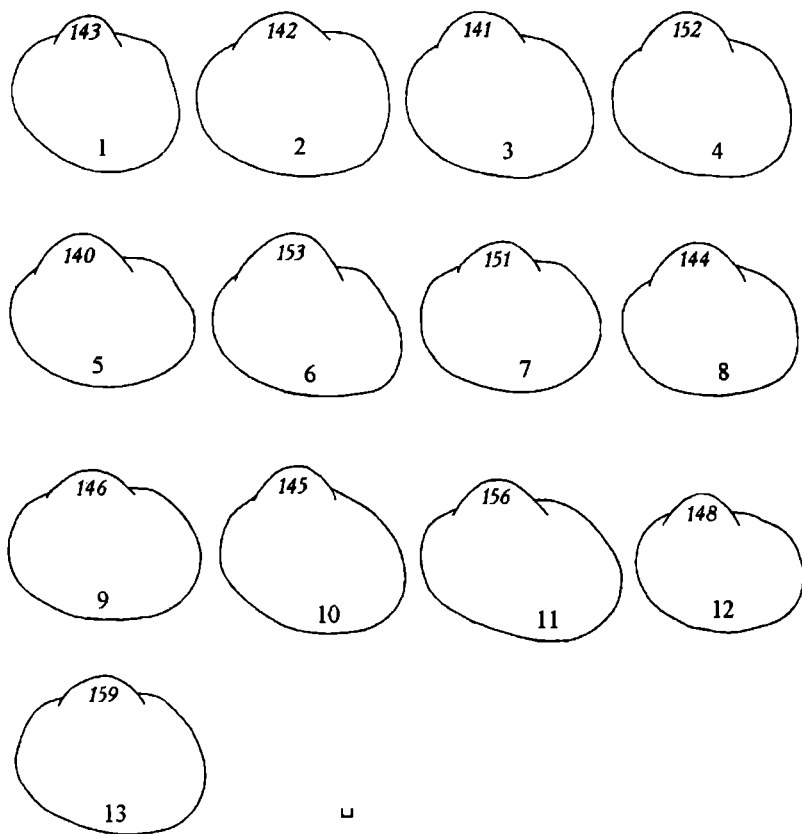


Рис. 6.11. Изменчивость створок *Cerastoderma* залива Сары-Чаган Аральского моря, 1979 г. (по: Андреева, Андреев, 2000г).

Цифры на створках: сверху – коллекционный номер, внизу — номер контура. Масштаб 1 мм.

Таблица 6.2

Встречаемость контуров раковин *Cerastoderma* залива Сары-Чаганак Аральского моря в 1979 г., % (по: Андреева, Андреев, 2000г)

Контур по рис. 6 11	Длина раковины, мм		
	8.1-10	10.1-12	> 14.1
1	16.5	8.1	5.0
2	4.7	–	5.0
3	20.0	27.0	5.0
4	3.5	–	10.0
5	–	–	10.0
6	–	–	5.0
7	25.9	13.5	5.0
8	12.9	8.1	5.0
9	10.6	13.5	10.0
10	–	2.8	10.0
11	–	–	14.0
12	5.9		10.0
13	–	27.0	5.0
Число проанализированных створок, экз.	88	38	20

Итак, *Cerastoderma* залива Сары-Чаганак в августе 1979 г. проявляют значительную изменчивость как в выборке в целом, так и внутри каждой размерной группы и между размерными группами. При анализе признаков внутри размерных групп в большинстве случаев выявлена зависимость как счетных, так и пластических признаков от формы контура створок раковины и стросния замка (табл. 6.8–6.12). Самым существенным отличием данной выборки от выборок 1976 г. является отсутствие эталонного контура *Cerastoderma isthmicum* 1976 г. и обилие моллюсков с удлинненным в различной степени задним краем.

Для данной выборки отмечено изменение положения моллюсков в грунте. В отличие от прошлых лет полностью погруженных в грунт раковин длиной более 14 мм не найдено, 10 % выборки погружены почти полностью в грунт, 25 % – на две трети длины раковины и 25 %

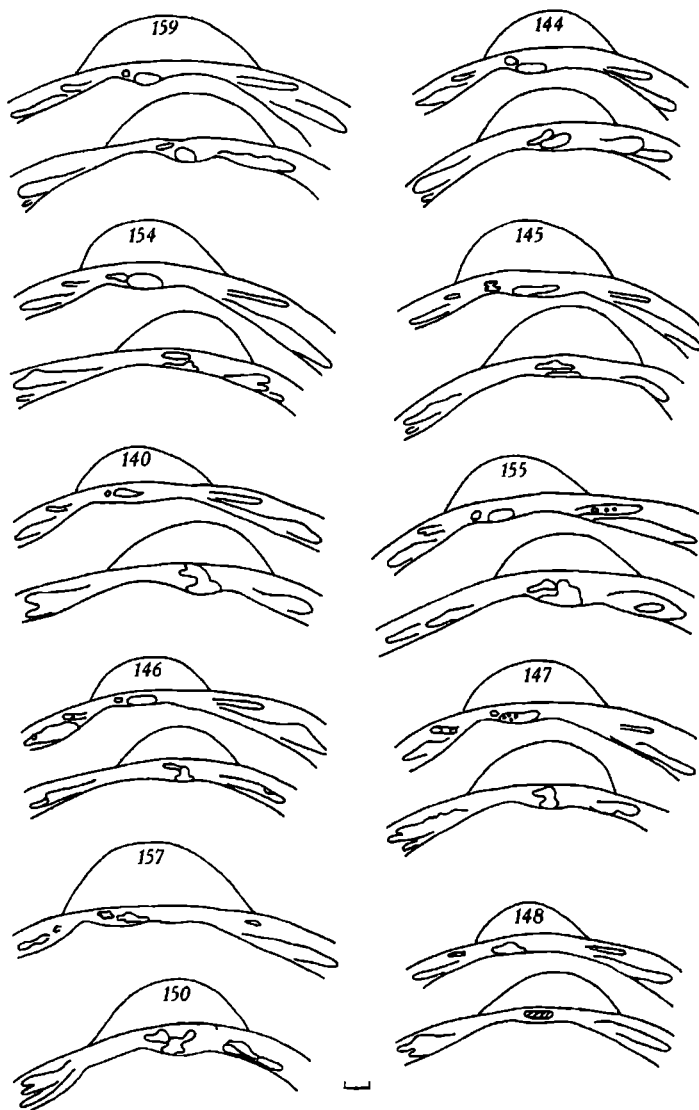


Рис. 6.12. Изменчивость замка *Cerastoderma* залива Сары-Чаганак Аральского моря, 1979 г. (по: Андреева, Андреев, 2000г).

157 – правая створка, 150 – левая створка; на остальных цифры на правой створке – коллекционный номер, под ней левая створка. Масштаб 1 мм.

не менее, чем наполовину, но не более чем на две трети длины раковины. 40 % раковин имеют обрастания в виде неправильных пятен на макушках и средней части раковины.

Таблица 6.3

Варианты замков правой створки *Cerastoderma* залива Сары-Чаган Аральского моря в 1979 г., % (по: Андреева, Андреев, 2000г)

Замок	Длина раковины, мм		
	8.1-10	10.1-12	> 14.1
Типичный	23.6	12.8	21.3
Ослабление 2 переднего и 1 заднего латеральных зубов	–	48.8	15.8
Редукция 1 заднего латерального зуба	29.2	10.3	5.2
Ослабление обоих кардинальных, 2 переднего и 1 заднего латеральных зубов	–	7.6	42.1
Ослабление 1 кардинального зуба	16.9	20.5	–
Ослабление 2 кардинального зуба	14.0	–	5.2
Ослабление обоих кардинальных и редукция 1 заднего латерального зубов	3.9	–	–
Редукция 1 кардинального и 1 заднего латерального зубов	10.1	–	–
Редукция 1 кардинального, 2 переднего и 1 заднего латерального зубов	2.3	–	–
Коралловость и жемчужность зубов	–	–	10.4
Число проанализированных створок, экз.	89	39	19

Таким образом, при изменении биотического окружения (в 1979 г в заливе не найдены дрейссены) увеличивается изменчивость раковин и появляются моллюски, только частично зарывающиеся в грунт.

6.6. Станция 63 стандартной сетки станций

Cerastoderma на этой станции в 1981г. обитали на заиленном песке на глубине 11.2 м при обилии *Dreissena caspia*. Совместное обитание двух видов показывает значение дрейссен в жизни кардиид.

Таблица 6.4

Варианты замков левой створки *Cerastoderma* залива Сары-Чаганак Аральского моря в 1979 г., % (по: Андреева, Андреев, 2000г)

Замок	Длина раковины, мм		
	8.1-10	10.1-12	> 14.1
Типичный	52.9	43.6	27.8
Ослабление обоих кардинальных и переднего латерального зубов	4.9	12.4	—
Редукция 2 кардинального и ослабление переднего латерального зубов	7.1	5.2	—
Редукция 2 кардинального и расщепление переднего латерального зубов	1.3	7.9	—
Ослабление 2 кардинального зуба	22.8	17.8	16.6
Ослабление 1 кардинального и расщепление переднего латерального зубов	—	7.9	5.6
Ослабление 1 кардинального и расщепление переднего и заднего латерального зубов	—	2.6	11.2
Расщепление переднего латерального зуба	—	2.6	—
Ослабление переднего латерального зуба	3.7	—	—
Редукция переднего латерального зуба	3.7	—	—
Ослабление обоих кардинальных зубов	2.3	—	16.6
Ослабление заднего латерального зуба	1.3	—	5.6
Коралловость и жемчужность зубов	—	—	16.6
Число проанализированных створок, экз.	88	38	18

В выборке представлены раковины (рис. 6.13) с округлым контуром створок (60.0 %), с небольшим удлинением заднего края (20.0 %) и с удлиненным задним краем (20.0 %). О каких-либо различиях между раковинами различных контуров по числу ребер, степени изгиба спинного края, расположению чешуек судить трудно, поскольку размах колебаний признаков мал (см. табл. 4.8). Следует отметить лишь более плавный изгиб спинного края при переходе в задний край у ра-

Таблица 6.5
Число ребер и положение более выраженного ребра на левой створке раковин *Cerastoderma* залива Сары-Чатанак Аральского моря в 1979 г., % от общего числа створок (по: Андреева, Андреев, 2000г)

Положение более выраженного ребра				Общее число ребер				Число нормальных ребер			
Порядковый номер ребра (ребер)	Длина раковины, мм			Число ребер	Длина раковины, мм			Число ребер	Длина раковины, мм		
	8.1-10	10.1-12	16.1-20		8.1-10	10.1-12	16.1-20		8.1-10	10.1-12	16.1-20
12-13	1.15	-	-	18	4.76	-	-	11	1.16	-	-
13-14	-	15.38	5.00	19	9.52	17.95	5.00	12	8.14	12.82	-
14	6.90	-	5.00	20	20.24	23.08	5.00	13	22.09	17.95	-
14-15	1.15	23.08	5.00	21	42.86	25.64	15.00	14	41.86	30.77	15.00
15	20.69	-	5.00	22	16.67	20.51	30.00	15	17.44	38.46	5.00
15-16	10.34	23.08	5.00	23	5.95	10.26	20.0	16	9.31	-	30.00
16	34.48	2.56	5.00	24	-	2.56	10.00	17	-	-	25.00
16-17	6.90	28.21	10.00	25	-	-	5.00	18	-	-	10.00
17	10.34	7.69	20.00	26	-	-	5.00	20	-	-	15.00
17-18	6.90	-	5.00	28	-	-	5.00				
18	1.15	-	10.00								
18-19	-	-	5.00								
20-21	-	-	5.00								
21-22	-	-	5.00								
Нет ребра	-	-	10.00								
п	87	39	20	п	86	39	20	п	86	39	20

Примечание: п - число проанализированных створок

Таблица 6.6

Встречаемость дефектов раковин *Cerastoderma* залива Сары-Чаганак Аральского моря в 1979 г., % (по: Андреева, Андреев, 2000г)

Тип дефекта	Длина раковины, мм	
	8,1-10	10,1-12
Расщепление створки	–	13.2
Искривление ребер	10.1	31.6
Вмятины	42.7	7.9
Искривление ребер и вмятины	10.1	7.9
Ребро двойной ширины	1.1	2.6
Без дефектов	36.0	36.8
Количество проанализированных моллюсков, экз.	89	39

Таблица 6.7

Встречаемость светлоокрашенных раковин *Cerastoderma* залива Сары-Чаганак Аральского моря в 1979 г. (по: Андреева, Андреев, 2000г)

Тип дефекта	Длина раковины, мм			
	8,1-10		10,1-12	
	Всего моллюсков, экз.	% светлоокрашенных	Всего моллюсков, экз.	% светлоокрашенных
Расщепление створки	–	–	5	60.0
Искривление ребер	9	55.6	14	16.7
Вмятины	39	63.2	3	–
Искривление ребер и вмятины	9	55.6	3	66.6
Ребро двойной ширины	2	–	1	–
Без дефектов	30	43.3	13	30.7
Количество проанализированных моллюсков, экз.	89	55.1	39	26.3

ковин с удлинённым задним краем. Особых различий нет и в значениях морфометрических индексов для всех типов контуров, за исключением моллюсков с удлинённым задним краем раковины, которые имеют более длинные и выпуклые раковины с более смещёнными вперед макушками и более длинным лигаментом.

Таблица 6.8

Морфометрические индексы раковин *Cerastoderma* залива Сары-Чаганак Аральского моря в 1979 г. (в числителе – минимальное и максимальное значение признака, в знаменателе – среднее значение) (по: Андреева, Андреев, 2000г)

Замок	Отношения				п
	высоты раковины к ее длине	выпуклости раковины к		длины макушек к длине лигамента	
		ее длине	ее высоте		
Длина раковины 10.1–12 мм					
Типичный	$\frac{0.86-0.94}{0.90 \pm 0.04}$	$\frac{0.69-0.75}{0.72 \pm 0.03}$	$\frac{0.78-0.85}{0.80 \pm 0.03}$	–	5
Ослабление 1 кардинального зуба	$\frac{0.87-0.93}{0.91 \pm 0.02}$	$\frac{0.64-0.80}{0.74 \pm 0.04}$	$\frac{0.70-0.86}{0.82 \pm 0.05}$	–	8
Ослабление 2 переднего и 1 заднего латеральных зубов правой створки	$\frac{0.84-0.95}{0.89 \pm 0.01}$	$\frac{0.71-0.90}{0.77 \pm 0.02}$	$\frac{0.81-0.98}{0.87 \pm 0.03}$	–	18
Длина раковины более 14 мм					
Типичный	$\frac{0.88-0.98}{0.93 \pm 0.03}$	$\frac{0.63-0.79}{0.73 \pm 0.06}$	$\frac{0.71-0.85}{0.79 \pm 0.06}$	$\frac{0.57-0.71}{0.64 \pm 0.06}$	6
Ослабление обоих кардинальных, 2 переднего и 1 заднего латеральных зубов правой створки	$\frac{0.79-0.93}{0.86 \pm 0.17}$	$\frac{0.78-0.79}{0.79 \pm 0.01}$	$\frac{0.85-1.00}{0.92 \pm 0.19}$	$\frac{0.65-0.70}{0.68 \pm 0.07}$	8
Коралловость и жемчужность зубов	$\frac{0.76-0.89}{0.83 \pm 0.06}$	$\frac{0.67-1.03}{0.78 \pm 0.18}$	$\frac{0.78-1.24}{0.94 \pm 0.23}$	$\frac{0.35-1.07}{0.71 \pm 0.37}$	5

Примечание: п – число проанализированных моллюсков, экз.

Таблица 6.9

Число ребер на правой* створке раковин *Serastoderma* залива Сары-Чаганак Аральского моря
длиною 8.1–10.0 мм в августе 1979 г., % от общего числа моллюсков (по: Андреев, Андреев, 2000г)

Число ребер	Контур по рисунку 6.11												
	1	2	3	4	7	8	9	12	типичный	с ослаблением 1 кардинального зуба	с редуцией 1 заднего латерального зуба	с ослаблением 2 кардинального зуба	
	Общее число ребер												
18	–	–	11.1	–	5.3	–	–	–	–	–	–	4.8	9.1
19	21.4	–	5.7	–	5.3	–	22.2	25.0	15.0	6.7	–	14.3	9.1
20	21.4	–	38.7	–	26.3	–	–	–	25.0	26.7	–	9.5	–
21	42.9	75.0	27.8	33.3	47.3	30.0	33.4	25.0	50.0	26.7	–	23.8	54.5
22	14.3	25.0	16.7	66.7	10.5	50.0	22.2	25.0	5.0	20.0	–	28.6	18.2
23	–	–	–	–	5.3	20.0	22.2	25.0	5.0	13.2	–	19.0	–
25	–	–	–	–	–	–	–	–	–	6.7	–	–	9.1
	Число нормальных ребер												
11	–	–	–	–	5.3	–	–	–	–	6.7	–	4.8	–
12	14.3	–	11.1	–	–	–	–	25.0	5.0	6.7	–	–	–
13	28.6	–	27.8	–	36.8	10.0	22.2	–	10.0	13.3	–	9.5	27.3
14	35.7	75.0	38.9	33.3	31.6	20.0	33.3	25.0	55.0	26.6	–	23.8	27.3
15	7.1	–	22.2	66.7	21.1	50.0	11.2	25.0	20.0	33.3	–	47.6	27.2
16	14.3	25.0	–	–	5.3	20.0	33.3	25.0	10.0	6.7	–	14.3	9.1
17	–	–	–	–	–	–	–	–	–	6.7	–	–	9.1
n	14	4	18	3	19	10	9	4	20	15	–	21	11

Примечание: * – число ребер на правой и левой створках совпадают; n – число проанализированных створок, экз.

Таблица 6.10

Число ребер на правой* створке раковин *Cerastoderma* залива Сары-Чаганак Аральского моря длиной 10.1–12.0 мм в августе 1979 г., % от общего числа моллюсков (по: Андреева, Андреев, 2000г)

Число ребер	Контур по рисунку 6.11		Замок правой створки		
	8+9+10	3+13	типичный	с ослаблением 1 кардинального зуба	с ослаблением 2 переднего и 1 заднего латеральных зубов
Общее число ребер					
19	12.5	21.0	–		16.6
20	50.0	10.5	20.0	37.5	27.8
21		42.2	40.0	12.5	27.8
22	25.0	21.0	40.0	25.0	27.8
23	12.5	5.3	–	12.5	–
24	–	–	–	12.5	–
Число нормальных ребер					
12	12.5	5.3	–	–	16.7
13	–	21.0	20.0	12.5	11.1
14	50.0	42.1	20.0	25.0	44.4
15	37.5	31.6	60.0	62.5	27.8
n	8	19	5	8	18

Примечание: * – число ребер на правой и левой створках совпадают;
n – число проанализированных створок, экз.

В целом, выборка внешне довольно однотипна, преобладают выпуклые округлые раковины, обычно симметричные (70 %) и в разной степени зияющие (70 %) с хорошо выраженным углом (90–100°, 130°) при переходе спинного края в задний. В положении чешуек и конхиолиновых складочек на ребрах преобладает 5 и 6 тип (см. рис. 1.2). Цветовая гамма раковин разнообразна: от чисто белой с узким коричневым пятном-полоской в области сифонов до полностью коричнево-фиолетовой. Изнутри створки имеют такое же, как и снаружи, но более яркое окрашивание.

Таблица 6.11

Положение более выраженного ребра на правой* створке раковин *Serastoderma* залива Сары-Чаганак Аральского моря длиной 8.1–10.0 мм в августе 1979 г., % от общего числа моллюсков
(по: Андреева, Андреев, 2000г)

Порядковый номер ребра (ребер)	Контур по рисунку 6.11												Замок правой створки			
	1	2	3	4	7	8	9	12	ти-пич-ный	с ослаблением 1 кардинального зуба	с редукцией 1 заднего латерального зуба	с ослаблением 2 кардинального зуба				
13-14	-	-	-	-	5.3	-	-	-	-	5.0	-	-	6.7	-	-	-
14	14.3	-	11.0	-	-	-	-	-	-	5.0	-	9.5	-	9.5	-	-
14-15	-	-	-	-	5.3	-	-	-	-	5.0	-	9.5	13.3	9.5	18.2	-
15	21.4	-	22.2	-	26.3	10.0	11.1	-	-	10.0	-	-	-	-	9.1	-
15-16	7.1	25.0	5.7	33.3	10.5	20.0	-	-	-	35.0	-	26.7	26.7	9.5	27.2	-
16	43.0	50.0	44.0	-	26.3	10.0	44.5	50.0	10.0	-	-	-	-	19.1	18.2	-
16-17	-	-	5.7	66.7	10.5	-	11.1	25.0	5.0	-	-	33.3	33.3	19.1	18.2	-
17	7.1	-	5.7	-	10.5	40.0	11.1	-	5.0	-	-	-	-	19.1	-	-
17-18	7.1	25.0	-	-	-	20.0	22.2	-	5.0	-	-	13.3	13.3	4.7	-	-
18	-	-	-	-	5.3	-	-	25.0	5.0	-	-	6.7	6.7	9.5	9.1	-
Нет ребра	-	-	5.7	-	-	-	-	-	10.0	-	-	-	-	-	-	-
п	14	4	18	3	19	10	9	4	20	15	21	11	15	21	11	11

Примечание: * – число ребер на правой и левой створках совпадают; п – число проанализированных створок, экз.

Таблица 6.12

Положение более выраженного ребра на правой* створке раковин *Cerastoderma* залива Сары-Чаганак Аральского моря длиной 10.1–12.0 мм в августе 1979 г., % от общего числа моллюсков (по: Андреева, Андреев, 2000г)

Порядковый номер ребра (ребер)	Контур по рисунку 6.11		Замок правой створки		
	8+9+10	3+13	типичный	с ослаблением 1 кардинального зуба	с ослаблением 2 переднего и 1 заднего латеральных зубов
13--14	12.5	10.5	–	–	27.8
14-15	25.0	15.8	20.0	12.5	22.2
15–16	25.0	31.6	20.0	25.5	27.8
16--17	12.5	42.1	20.0	62.5	22.2
17	–	–	40.0	–	–
n	8	19	5	8	18

Примечание: * – положение более выраженного ребра на правой и левой створках совпадают;

n – число проанализированных створок, экз.

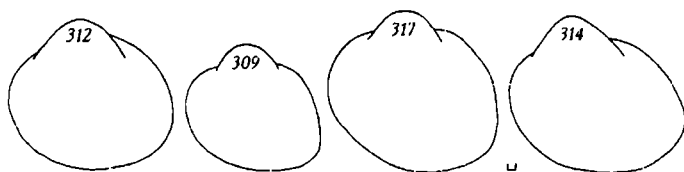


Рис. 6.13. Изменчивость створок *Cerastoderma* Аральского моря, станция 63, 1981 г.

Цифры на створке – коллекционный номер. Масштаб 1 мм.

Довольно велико число раковин с внешними дефектами. Лишь 40 % выборки имеют раковины без отклонений во внешнем строении, однако все они различны по скульптуре правой и левой створок: числу ребер, положению более выраженного ребра. Из всей выборки (10 экз.) лишь одна раковина имела одинаковое положение более выраженного

ребра на правой и левой створке, две — одинаковое число нормально развитых ребер и две — одинаковое общее число ребер; причем нет ни одной раковины с полностью одинаковой скульптурой обеих створок, если совпадает положение более выраженного ребра, то различно число ребер и наоборот. Обычно на левой створке на 1–2 ребра больше, в этих случаях всегда больше на 1 нормально развитое ребро. У 20 % выборки наблюдалось на одной из створок удвоение ребра в ширину, у 40 % — расщепление раковины, сопровождающееся искривлением ребер.

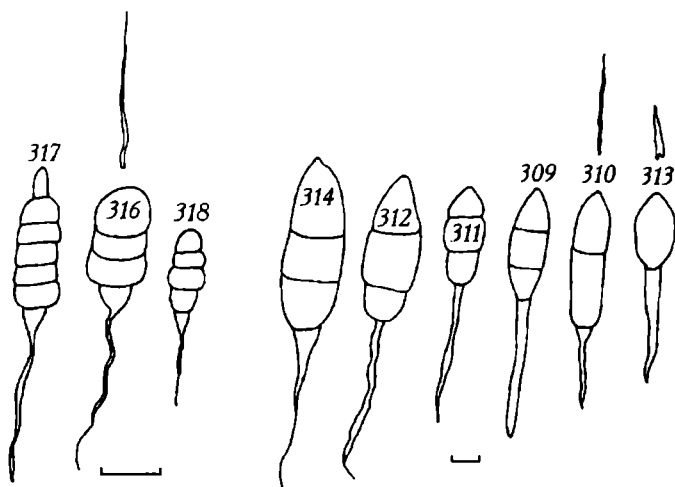


Рис. 6.14. Изменчивость лигамента *Cerastoderma* Аральского моря, станция 63, 1981 г. (по: Андреева, Андреев, 2000г)
Цифры над лигаментом или на лигаменте -- коллекционный номер. Масштаб 1 мм.

Форма и длина лигамента довольно разнообразны, у 80 % выборки в различной степени развито переднее продолжение лигамента (на рис. 6.14 показаны только очень хорошо выраженные). Определенной зависимости длины и формы лигамента от других признаков не обнаружено.

У 70 % моллюсков наблюдается в различной степени расширение мантийной линии ниже заднего мускула-замыкателя до брюшного края раковины.

Зубной аппарат в большей степени изменчив (рис. 6.15), чем форма раковины. Типичный замок левой створки имеют 80 % выборки, у 20 % ослаблены кардинальные зубы, из них у 10 % ослаблен передний латеральный зуб. В 70 % случаев наблюдается срастание кардинальных зубов. Вариации замка правой створки более существенны. Лишь 30 % створок имеют типичный замок, у 20 % наблюдается ослабление первого (переднего) кардинального зуба, у 20 % – ослабление второго переднего и первого заднего латеральных зубов, у 20 % – редуцирован первый задний латеральный зуб, у 10 % – кариес. У 80 % выборки наблюдается серповидно изогнутый в разной степени второй (задний) кардинальный зуб правой створки, у 10 % – овальный и у 10 % при кариесе замка – промежуточный округло-овальный. Между всеми рассмотренными выше признаками взаимозависимость не прослеживается.

По положению моллюска в грунте отмечены три степени заглупления раковин: 40 % раковин полностью зарыты в грунт, 40 % погружены более чем наполовину и 20 % – только наполовину. У моллюсков полностью погруженных в грунт на раковинах нет остатков биссуса – следов прикрепления дрейссен, у частично погруженных вся, находящаяся над грунтом, поверхность обеих створок буквально заклеена биссусом (рис. 6.16).

Итак, *Cerastoderma* станции 63, обитающие в 1981 г. в условиях почти типичного биотического окружения (обилие дрейссен) и на типичном грунте, не смотря на полиморфизм по многим признакам (окраска и скульптура створок, строение замка и лигамента) внешне практически мономорфны: раковины близки по форме контура створок и основным морфометрическим индексам и заглуплены в основном более чем наполовину в грунт. Следовательно, в условиях стабильного биотического окружения, не смотря на увеличение солености и переход через хорогалинную зону, отбором сохраняются генотипы с набором генов, определяющих внешнее сходство с типовыми *Cerastoderma*

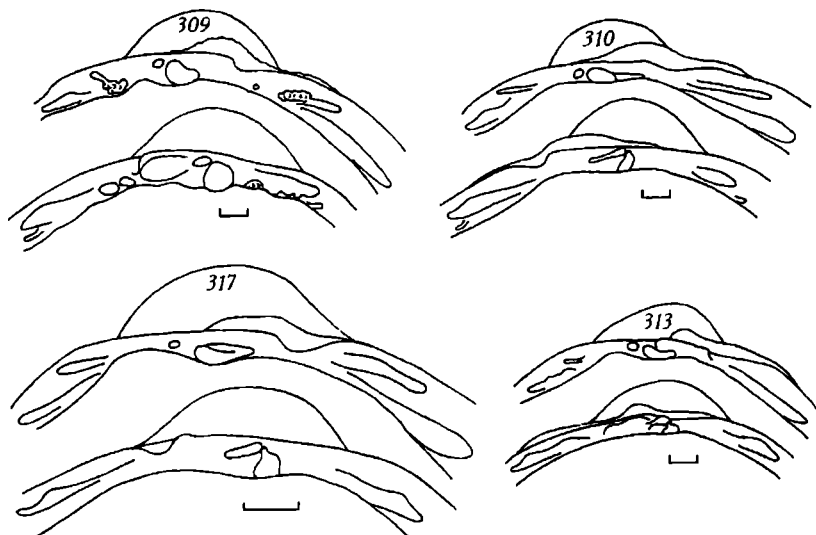


Рис. 6.15. Изменчивость замка *Cerastoderma* Аральского моря, станция 63, 1981 г. (по: Андреева, Андреев, 2000г).

Цифры на правой створке – коллекционный номер, под ней левая створка. Масштаб 1 мм.

1976 г., в то время как в условиях изменившегося биотического окружения, например залив Сары-Чаганак 1979 г., практически нет полобных геногипов.

6.7. Залив Тщсбас

В заливе Тщсбас в 1992 г. на илистых грунтах на глубине от 3 до 6 м встречено три группы контуров створок раковин: с удлинненным задним краем (3.4 %), с очень удлинненным задним краем (6.8 %) и очень удлинненным задним краем и смещенными вперед в разной степени макушками (89.8 %). Моллюсков, сходных с эталонными *Cerastoderma* 1976 г. не найдено. Среди последней группы наблюдался значительный полиморфизм (рис. 6.17): имелись особи, близкие по форме к описываемым из залива Бутакова 1993 г., анодонтотипичным и обратно

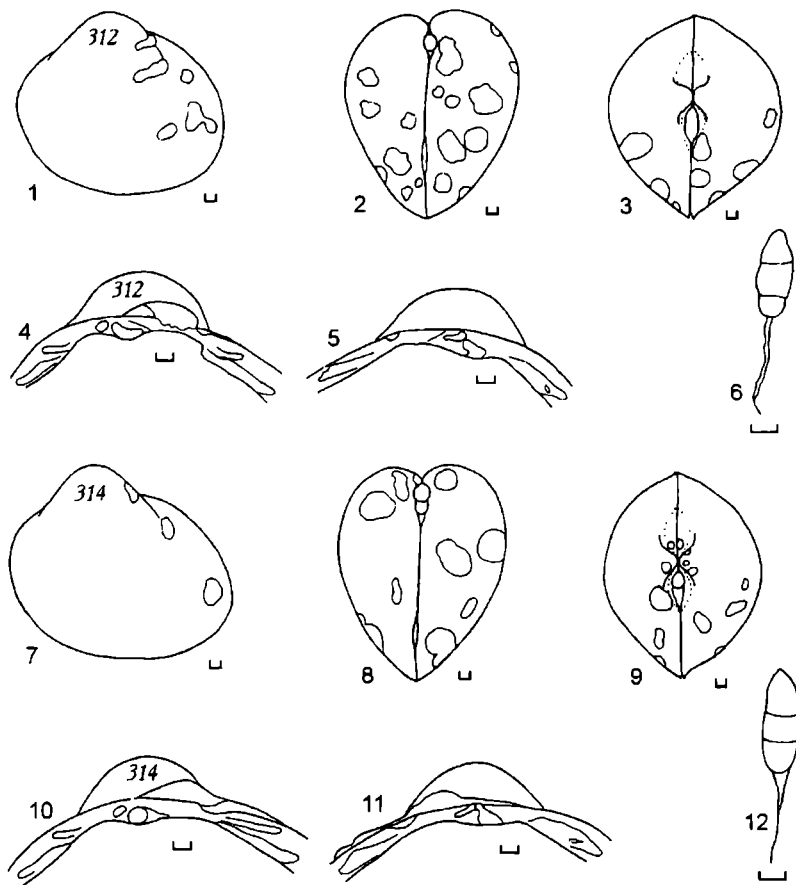


Рис. 6.16. Изменчивость раковин *Cerastoderma* Аральского моря, станция 63, 1981 г. (по: Андреева, Андреев, 2000г).

1, 7 – вид сбоку; 2, 8 – вид сзади; 3,9 – вид сверху; 4,10 – замок правой створки; 5, 11 – замок левой створки; 6, 12 – лигамент. Пятна на раковинах следы прикрепления дрейссен. Цифры на створках – коллекционный номер. Масштаб 1 мм.

мидиеподобным со станции у входа в залив Бутакова 1994 г. Внутри каждой из этих групп отмечены особи с широкими и узкими макушками. Поскольку почти вся выборка представлена моллюсками, имеющи-

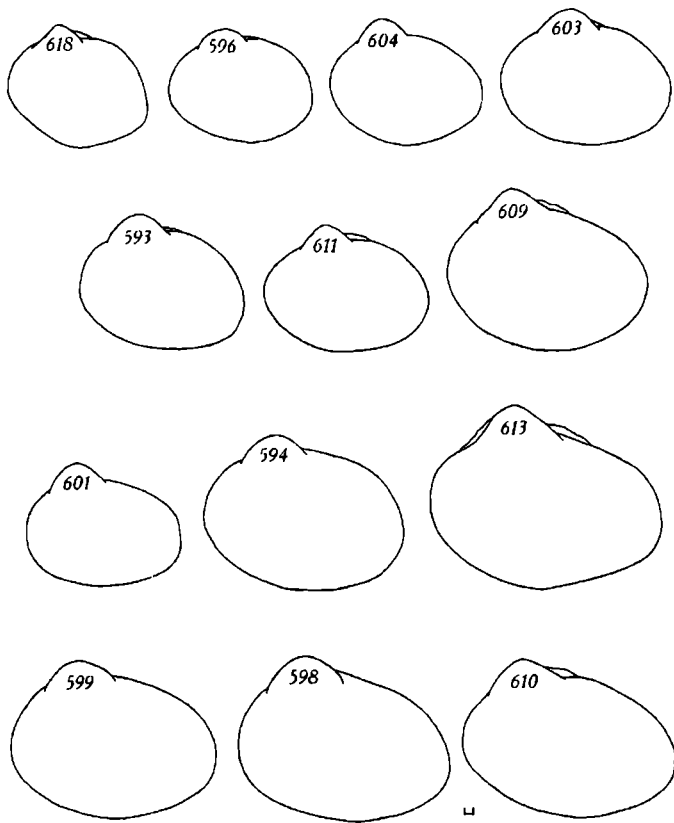


Рис. 6.17. Изменчивость створок *Cerastoderma* Аральского моря, залив Тшебас, 1992 г. (по: Андреева, Андреев, 2000г).

Цифры на створке – коллекционный номер. Масштаб 1 мм.

ми раковину с очень удлинненным задним краем и смещенными в той или иной мере вперед макушками, то морфометрический анализ проведен только на формах внутри этой группы контуров. Выявлены существенные различия морфометрических индексов у моллюсков, имеющих различную форму раковины (см. табл. 5.1), они также различаются по числу ребер и положению более выраженного ребра. Так, для моллюсков с анодонтоподобными раковинами характерны, в основном, два более выраженных ребра 13-14 и 14-15 по счету. Всего

ребер – 17–19 при 11–12 нормально развитых. У моллюсков с узкими макушками по форме раковины близких к моллюскам из залива Бутакова, одно более выраженное ребро 13, 14, 15 или 16 по счету, либо его может не быть. Общее число ребер – 17–20 при 11–14 нормально развитых. У моллюсков с широкими макушками, по форме раковины близких к моллюскам из залива Бутакова, может быть различно расположенные одно или два более выраженных ребра. Общее число ребер – 14–19 при 9–11 нормально развитых. Почти все моллюски (96.4 %) имеют зияющую сзади раковину. Более двух третей раковин асимметричны: с более выпуклой левой или правой створкой. Более половины раковин с внешними дефектами, в основном, это расщепление створок по линиям нарастания. Положение чешуек и конхиолиновых складочек довольно различно (см. рис. 1.2 4, 6, 10, 11, 12), при этом 11 тип отмечен только для широкомакушечных раковин, сходных с раковинами из залива Бутакова.

Форма и длина лигамента, длина его хвостобразного придатка чрезвычайно изменчивы (рис. 6.18). Встречаются как нерасчлененные, малочленистые лигаменты, так и членистые, длинные и даже четковидные. У всех моллюсков в той или иной степени развит передний лигамент, состоящий либо только из слоя слияния, либо (60.4 % выборки) имеющий типичное трехслойное строение, как и задний. Форма и длина его также значительно варьируют. По сравнению с передними лигаментами *Cerastoderma* из Малого моря эти образования, в основном, более широки, массивны и выпуклы, часто с морщинистой или четкообразной скульптурой. Поскольку строение и относительные размеры лигамента для двустворок являются важным систематическим признаком (Petersen, 1958; Brock, 1978; Михайлова, 1985 и др.), то подобные различия указывают на видообразовательный процесс среди *Cerastoderma* залива.

Раковины преимущественно серо-голубого цвета с коричневыми макушками, либо серо-голубые с белым и коричневым, а 17 % выборки окрашены в коричневый цвет. Изнутри створки имеют различное окрашивание: повторяющее наружное, либо коричневое с широкой белой перламутровой окантовкой по краю створки, либо белое с перламутровым отливом и коричневыми пятнами.

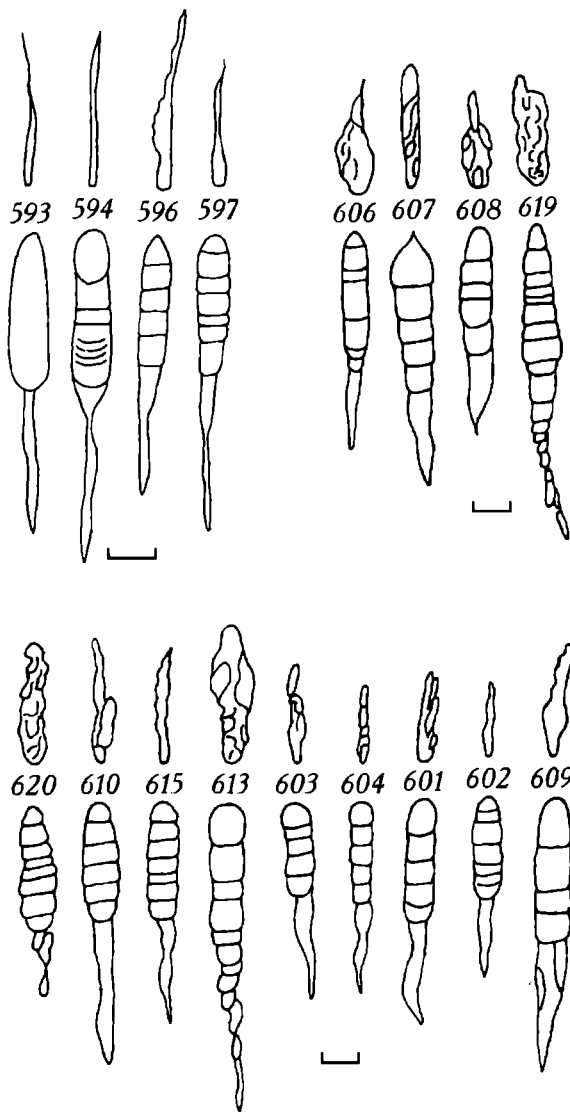


Рис. 6.18. Изменчивость лигамента *Cerastoderma* Аральского моря, залив Тщebas, 1992 г. (по: Андреева, Андреев, 2000г).

Цифры над лигаментом – коллекционный номер. Масштаб 1 мм.

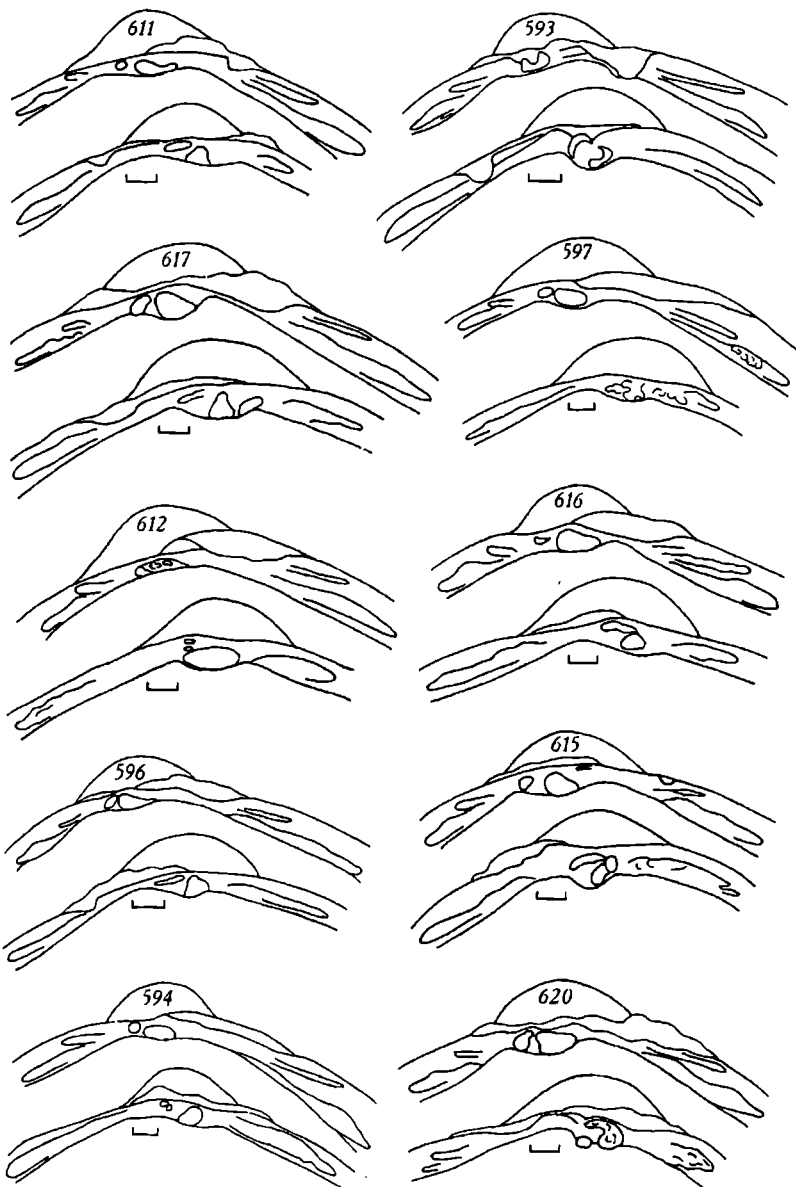
Раковины погружены в грунт не более чем на 1/3 своей длины, при этом мантийная линия расширена в области сифонов у всех моллюсков.

Замок моллюсков из анализируемой выборки чрезвычайно изменчив (рис. 6.19). Большинство раковин имеет замок с существенными отклонениями от типичного замка *Cerastoderma isthmicum*. Чаще всего это изменение размеров и формы зубов, появление дополнительных элементов на нимфе и замочной площадке, коралловость зубов. В целом, зубная система ослаблена, зубы тонкие (за исключением второго кардинального правой створки); второй передний и первый задний латеральный зубы правой створки обычно укорочены и истончены, очень редко их может не быть, первый кардинальный зуб правой створки и второй кардинальный зуб левой створки обычно малы, в ряде случаев расщеплены, либо отсутствуют. Нимфа может иметь различное строение, чаще всего она узкая длинная с округлой выемкой на заднем конце. Иногда в связи с развитием очень длинного заднего лигамента может формироваться подобие удвоенной нимфы, а в некоторых случаях при формировании мощного трехслойного переднего лигамента наблюдается одновременное развитие трех нимф на правой створке и двух на левой (рис. 6.19 619, 613).

Замки отмеченных выше форм моллюсков сходны между собой внутри одной формы и имеют отличия у разных форм. Так, замки формы, сходной с описываемой из залива Бутакова 1993 г., ослаблены с тонкими длинными латеральными зубами и узкой длинной нимфой. Иногда отмечаются коралловые зубы. Существенных различий в зубных системах моллюсков этой формы с широкими и узкими макушками на имеющемся материале не отмечено.

У форм с анодонтподобной раковиной (рис. 6.19 600, 601, 606, 607) основные латеральные зубы длинные, второй передний и первый задний латеральный правой створки значительно ослаблены вплоть до полной редукции обоих. Обычны различные формы коралловости и кариеса, образование дополнительных зубов и зубовидных выростов.

Для моллюсков с обратно мидиеподобной раковиной характерно наиболее сложная зубная система. Замки в значительной степени подвержены коралловости и кариесу, наблюдается образование дополни-



Начало рис. 6.19.

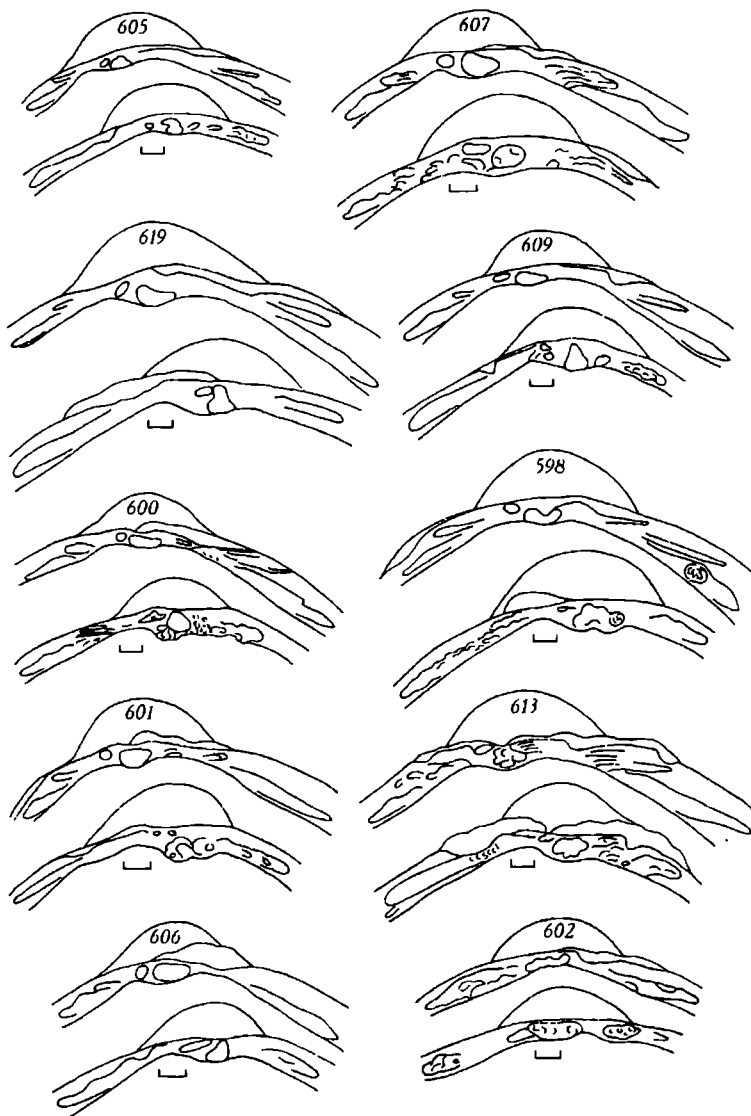


Рис. 6.19. Изменчивость замка *Cerastoderma* Аральского моря, залив Тшебас, 1992 г. (по: Андреева, Андреев, 2000г).
 Цифры на правой створке -- коллекционный номер, под ней левая створка.
 Масштаб 1 мм.

тельных зубовидных пластинок из нимфы, а также удвоение и утроение нимф в связи с удлинением заднего лигамента и формированием мощного переднего, либо сглаживание кардинальных зубов или образование на их месте плоского кораллового массива с уплощением остальных зубов (рис. 6.19 602, 613).

Таким образом, *Cerastoderma* залива Тшебас довольно разнородны по внешнему облику, строению замка и лигамента, выделено несколько форм, отличающихся рядом морфологических признаков. Раковины моллюсков возвышаются не менее, чем наполовину над грунтом и резко отличны от эталонных экземпляров 1976 г. иной формой створок, зубным аппаратом и лигаментом.

6.8. Район станции 11 стандартной сетки станций

В 1994 г. в районе станции 11 среди *Cerastoderma*, обитавшей на песке на глубине 1.5–2 м., отмечены разнообразные контуры створок раковин (рис. 6.20), объединяемые в четыре основных группы: округлые (25.9 %), с немного удлинённым задним краем (33.3 %), с удлинённым задним краем (22.2 %) и переходные или отклоняющиеся (18.6 %). В целом в выборке преобладали моллюски с близкими к округлым контурами, но с 6 (37.1 %) и 3 (25.9 %) типом положения чешуек и конхиолиновых складочек (см. рис. 1.2), более характерными для обитателей илистых грунтов.

Различий или каких-либо особенностей во внешнем облике раковины для групп контуров не прослеживается ни в положении более выраженного ребра, ни в количестве ребер, ни в положении чешуек, ни в окраске. Отмечены лишь отличия по некоторым морфометрическим индексам (табл. 6.13).

Полной противоположностью форме раковины являются замочные площадки обеих створок; вариации настолько велики, что трудно подобрать даже два более или менее сходных замка, наблюдаются наибольшие отклонения от типа за весь период исследований (рис. 4.21).

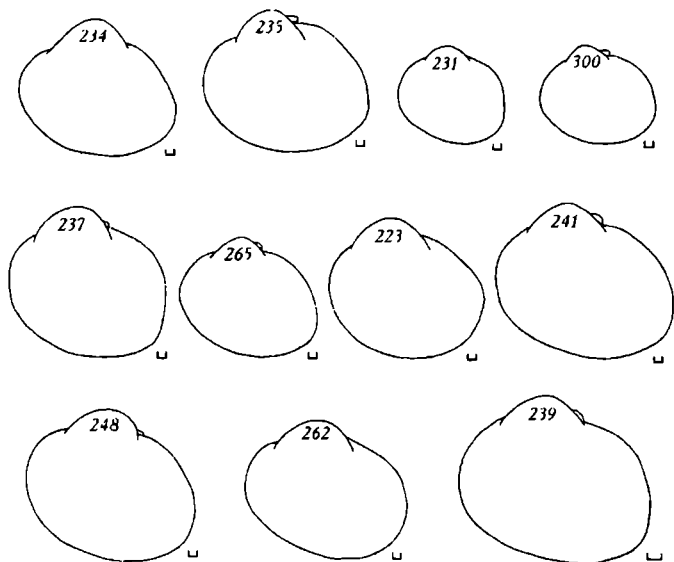


Рис. 6.20. Изменчивость створок *Cerastoderma* Аральского моря, район станции 11, 1994 г. (по: Андреева, Андреев, 2000г).

Цифры на створке – коллекционный номер. Масштаб 1 мм.

В выборке нет ни одной раковины с замком, соответствующим замку эталонных *Cerastoderma isthmicum* 1976 г., найден один экземпляр, у которого правая створка близка к эталонной, левая же имеет серьезные отклонения (рис. 6.21 231). Более половины выборки имеют сильнейшие проявления коралловости и кариеса. О срастании кардинальных левой створки и форме второго (заднего) кардинального правой створки в данном случае говорить не приходится, поскольку на фоне общей перестройки и разрушения зубной системы эти признаки не заметны.

Однако, ярко выраженной зависимости степени перестройки зубного аппарата от формы раковины нет.

Моллюски из данной популяции имеют крайне разнообразную форму и размеры лиганента, причем у всей выборки присутствует в разной степени выраженное переднее продолжение лиганента, у 11.1 %

Таблица 6.13

**Морфометрические индексы раковин *Cerastoderma* района станции 11 Аральского моря
(в числителе – минимальное и максимальное значение признака, в знаменателе – среднее значение)
(по: Андреева, Андреев, 2000г)**

Контур	Отношение						n	
	высоты раковины к ее длине	выпуклости раковины к ее длине	выпуклости раковины к ее высоте	расстояний* от переднего конца раковины до центрального ребра к длине раковины	длины макушек к длине раковины	длины макушек к длине лигамента		
Округлый	$\frac{0.90-1.17}{0.98 \pm 0.09}$	$\frac{0.68-0.77}{0.72 \pm 0.02}$	$\frac{0.65-0.81}{0.74 \pm 0.06}$	$\frac{0.43-0.49}{0.46 \pm 0.02}$	$\frac{0.10-0.16}{0.12 \pm 0.02}$	$\frac{0.31-0.80}{0.50 \pm 0.19}$	$\frac{0.29-0.64}{0.41 \pm 0.13}$	7
С немного удлиненным задним краем	$\frac{0.75-0.87}{0.83 \pm 0.04}$	$\frac{0.64-0.72}{0.68 \pm 0.02}$	$\frac{0.75-0.95}{0.82 \pm 0.06}$	$\frac{0.38-0.54}{0.45 \pm 0.04}$	$\frac{0.09-0.14}{0.11 \pm 0.01}$	$\frac{0.46-0.51}{0.56 \pm 0.07}$	$\frac{0.32-0.54}{0.41 \pm 0.06}$	9
С удлиненным задним краем	$\frac{0.90-0.91}{0.91 \pm 0.01}$	$\frac{0.66-0.69}{0.68 \pm 0.01}$	$\frac{0.73-0.77}{0.75 \pm 0.02}$	$\frac{0.44-0.48}{0.46 \pm 0.01}$	$\frac{0.10-0.13}{0.11 \pm 0.01}$	$\frac{0.45-0.67}{0.54 \pm 0.09}$	$\frac{0.33-0.60}{0.42 \pm 0.11}$	6

Примечание: * – измерено по продольной оси раковины;

n – число проанализированных моллюсков, экз.

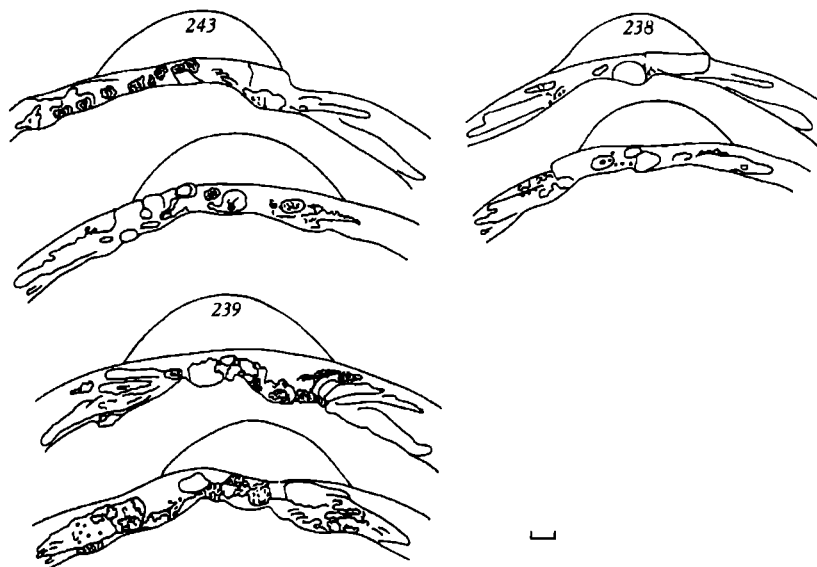


Рис. 6.21. Изменчивость замка *Cerastoderma* Аральского моря, район станции 11, 1994 г. (по: Андреева, Андреев, 2000г). Цифры на правой створке – коллекционный номер, под ней левая створка. Масштаб 1 мм.

он ярко выражен (рис. 6.22, переднее продолжение лигаменты не показано). Членистость лигаменты не зависит от формы раковины, однако, прослеживается довольно хорошо выраженная зависимость длины и членистости лигаменты от сложности строения замка (рис. 6.23). Наиболее длинным и членистым лигаменты соответствуют наиболее сложные замочные площадки, характеризующиеся по сравнению с замочными площадками *C. isthmicum* расчлененностью и сглаженностью зубов. Причем тяжи конхиолинового вещества сплошь пронизывают замочные площадки обеих створок, формируя подобие внутреннего лигаменты из конхиолиновых тяжей.

Мышечные отпечатки и мантийная линия у большинства раковин типичной для *Cerastoderma isthmicum* формы, хотя довольно часто встречается расширение мантийной линии в области заднего мускула-замыкателя (45.8 %). Причем это отклонение встречается как у рако-

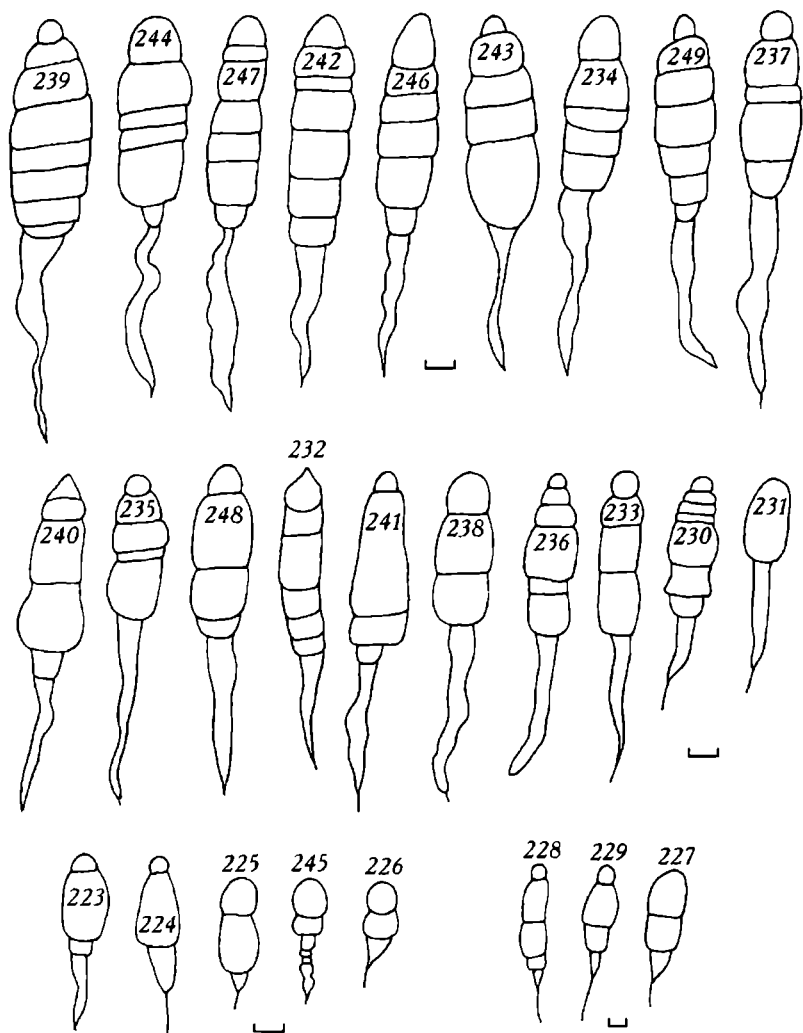
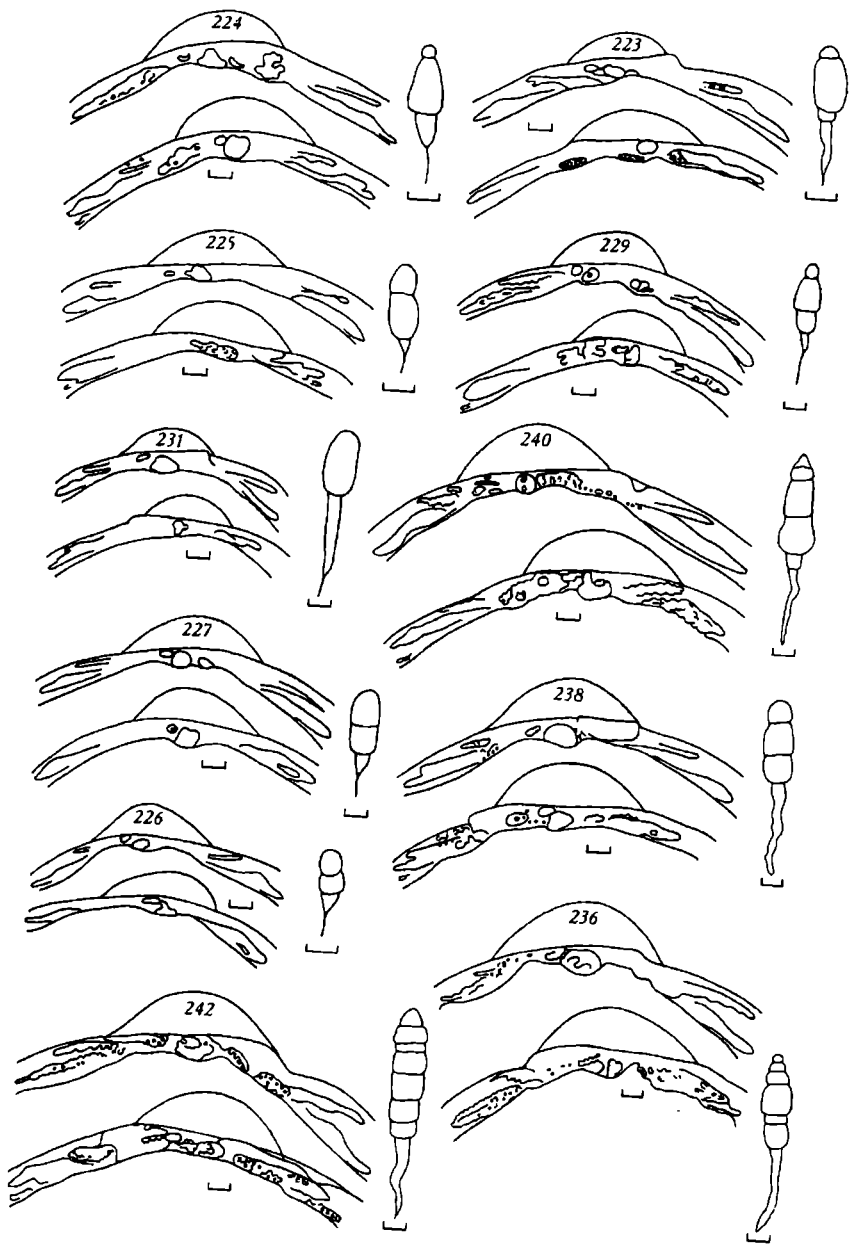


Рис. 6.22. Изменчивость лигамента *Cerastoderma* Аральского моря, район станции 11, 1994 г. (по: Андреева, Андреев, 2000г).

Цифры над лигаментом или на лигаменте – коллекционный номер. Масштаб 1 мм.



Начало рис. 6.23

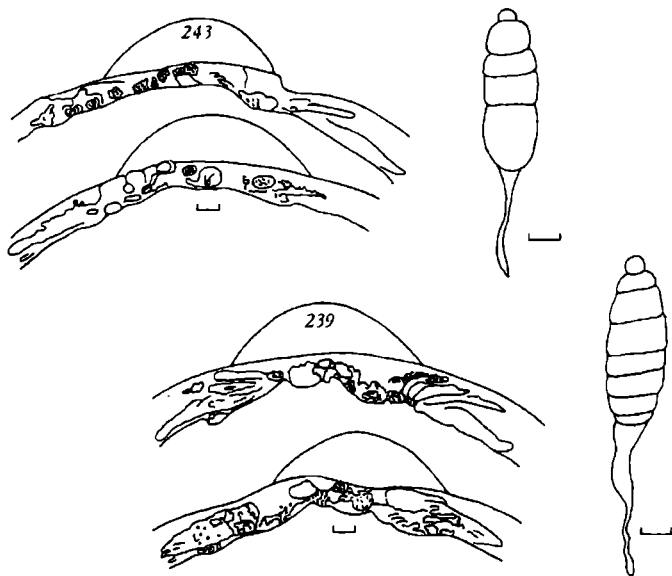


Рис. 6.23. Замок и лигамент *Cerastoderma* Аральского моря, район станции 11, 1994 г. (по: Андреева, Андреев, 2000г). Цифры на правой створке – коллекционный номер, под ней левая створка, справа лигамент. Масштаб 1 мм.

вин с округлым контуром, так и у раковин с удлинённым задним краем. Для этого признака прослеживается вектор отбора в направлении расширения мантийной линии у моллюсков с удлинённым задним краем. Так, лишь четверть створок раковин округлых контуров и с немного удлинённым задним краем имеют расширенную мантийную линию, в то время как у раковин с удлинённым задним краем мантийная линия расширена в 9 случаях из 10.

В целом выборка характеризуется относительно стабильной формой раковины, преобладанием округлых контуров с несколько удлинённым задним краем. По остальным признакам наблюдается значительный разброс. У половины моллюсков имеется разного размера зияние в задней части раковины и единично – зияние для ноги. Также в выборке наблюдается различное положение более выраженного реб-

ра и число ребер, как общее, так и нормально развитых, на правой и левой створках. Эти различия могут касаться одновременно всех трех анализируемых признаков или быть в различных сочетаниях. Раковин с одинаковой скульптурой створок насчитывается лишь 23.3 % выборки. Многие раковины (80.9 %) имеют уродства. Наиболее обычными отклонениями являются искривления ребер (59.3 %), вмятины на створках раковин (29.6 %), искривления створок (22.2 %), расщепление створок (14.8 %). Эти дефекты часто встречаются совместно. Для наиболее массовых контуров створок уродства распределяются следующим образом: для округлых раковин характерны расщепления створок, сопровождаемые вмятинами или искривлениями ребер. Для раковин с немного удлинённым задним краем присущи, в основном, искривления ребер, для раковин с удлинённым задним краем - вмятины по линиям нарастания, дополняемые искривлением ребер. Среди моллюсков с этими типами контуров найдено всего по одному моллюску с раковиной не имеющей дефектов.

Преобладает серо-голубая окраска раковин в разных вариантах, единично отмечены, обычно встречающиеся в 70–80-е годы, почти белые раковины и раковины с чередованием светлых и темных коричневых полос.

Таким образом, при сохранении довольно однотипной по форме раковины, близкой к эталонным раковинам 1976 г., моллюски района станции 11 имеют вариации скульптуры створок и лигаменты, резко отличающиеся от лигаментов моллюсков из сборов 1976–1981 гг., кардинальным образом измененный зубной аппарат и иную окраску раковин, а также у половины выборки наблюдается расширение мантийной линии в области сифонов.

6.9. Вход в залив Бутакова

В районе входа в залив Бутакова в 1994 г. на илистом грунте на глубине 1.5–2.0 м встречено шесть групп контуров раковин: округлые (12.5 %), с немного удлинённым задним краем (20.8 %), уклоняющейся формы (8.3 %), с удлинённым задним краем (20.8 %), с очень удлинённым

ным задним краем (16.7 %) и очень удлинённым задним краем и смещёнными макушками (20.8 %). В целом, преобладают моллюски, имеющие раковины с удлинённым в разной степени задним краем. Внутри каждой группы контуров значителен полиморфизм (рис. 6.24), что обуславливается местообитанием моллюсков. Положение на входе в залив способствует оседанию личинок из разных районов моря: при сгонно-нагонных явлениях возможен обмен личинками из залива Бутакова, а также из других районов Малого моря.

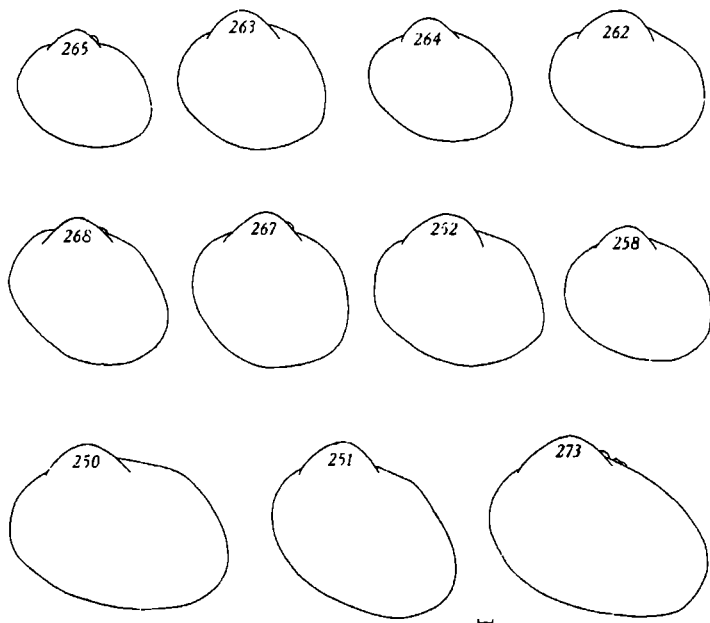


Рис. 6.24. Изменчивость створок *Cerastoderma* Аральского моря, вход в залив Бутакова, 1994 г. (по: Андреева, Андреев, 2000г).

Цифры на створке – коллекционный номер. Масштаб 1 мм.

Выявить какие-либо различия между раковинами различных контуров по количеству ребер и положению более выраженного ребра, степени изгиба спинного края раковины очень сложно из-за небольшого объема столь полиморфной выборки, однако отмечено, что у близких по форме контуров положение более выраженного ребра и общее

количество ребер или количество нормально развитых одинаковы, или близки хотя бы по одной из створок.

Раковины из различных групп контуров различаются между собой по основным морфометрическим индексам (табл. 6.14). 83.3 % раковин выборки имеют зияющую сзади раковину, причем все раковины с удлиненным в различной степени задним краем зияют сзади, а одна из раковин с очень удлиненным задним краем и смещенными вперед макушками имеет зияние и для ноги.

Чуть больше половины раковин асимметричны, имеют более выпуклую левую или правую створку. Наблюдается асимметрия и по скульптуре створок, так лишь 12.5 % раковин имеют створки с одинаковым общим числом ребер и нормально развитых ребер, положением более выраженного ребра.

Велика в выборке и доля раковин с различными внешними дефектами. Только четверть выборки имели раковины без дефектов, в том числе лишь 12.5 % имели одинаковое положение более выраженного ребра и 8.3 % одинаковую скульптуру обеих створок. Положение чешуек и конхиолиновых складочек довольно различно (см. рис. 1.2 1, 2, 3, 5, 6, 12), при преобладании в выборке 5 типа (54.2 %).

Форма и длина лигамента, а также длина его хвостообразного придатка чрезвычайно изменчивы. Встречаются как простые нерасчлененные, малочленистые лигаменты, так и членистые, длинные и даже четковидные. У всех моллюсков в той или иной степени развит передний лигамент (на рис. 6.25 он не показан).

Раковины преимущественно окрашены в серо-голубые с белым тона, иногда с неполными концентрическими лиловыми или коричневыми полосами или пятнами. Преобладают светлоокрашенные раковины с серо-голубыми макушками и задней частью, либо серо-голубой задней частью. Единично встречаются светло-желтые раковины с более или менее темной задней частью раковины и неполными концентрическими полосами. Изнутри створки коричневые с широкой белой перламутровой окантовкой по краю створки, либо полностью белые с перламутровым отливом и коричневыми, разнообразными по форме пятнами.

Таблица 6.14

Морфометрические индексы раковин *Serastoderma* района входа в залив Бутакова Аральского моря (в числителе – минимальное и максимальное значение признака, в знаменателе – среднее значение) (по: Андреева, Андреев, 2000г)

Конгур	Отношение						п
	высоты раковины к ее длине	выпуклости раковины к ее длине	выпуклости раковины к ее высоте	расстояния* от переднего конца раковины до центрального ребра к длине раковины	длины макушек к длине раковины	длины макушек к длине лигамента	
Округлый	$\frac{0.78-0.96}{0.87 \pm 0.21}$	$\frac{0.64-0.69}{0.66 \pm 0.07}$	$\frac{0.72-0.81}{0.76 \pm 0.12}$	$\frac{0.37-0.46}{0.43 \pm 0.12}$	$\frac{0.11-0.13}{0.12 \pm 0.03}$	$\frac{0.61-0.75}{0.70 \pm 0.20}$	3
С лемного удлиненным задним краем	$\frac{0.86-0.91}{0.88 \pm 0.03}$	$\frac{0.65-0.70}{0.67 \pm 0.04}$	$\frac{0.75-0.78}{0.76 \pm 0.03}$	$\frac{0.41-0.49}{0.44 \pm 0.05}$	$\frac{0.12-0.13}{0.12 \pm 0.00}$	$\frac{0.67-0.80}{0.73 \pm 0.10}$	4
С удлиненным задним краем	$\frac{0.83-0.88}{0.86 \pm 0.02}$	$\frac{0.53-0.66}{0.61 \pm 0.06}$	$\frac{0.62-0.76}{0.71 \pm 0.07}$	$\frac{0.41-0.47}{0.43 \pm 0.03}$	$\frac{0.09-0.13}{0.11 \pm 0.02}$	$\frac{0.55-0.93}{0.72 \pm 0.21}$	5
С очень удлиненным задним краем	$\frac{0.85-0.91}{0.88 \pm 0.06}$	$\frac{0.59-0.64}{0.61 \pm 0.04}$	$\frac{0.69-0.70}{0.70 \pm 0.01}$	$\frac{0.42-0.47}{0.44 \pm 0.04}$	$\frac{0.11-0.13}{0.11 \pm 0.02}$	$\frac{0.60-0.84}{0.72 \pm 0.17}$	4
С очень удлиненным задним краем и смещенными макушками	$\frac{0.75-0.84}{0.82 \pm 0.03}$	$\frac{0.60-0.67}{0.64 \pm 0.04}$	$\frac{0.72-0.82}{0.77 \pm 0.05}$	$\frac{0.38-0.46}{0.41 \pm 0.04}$	$\frac{0.11-0.14}{0.13 \pm 0.02}$	$\frac{0.60-0.80}{0.66 \pm 0.10}$	5

Примечание: * – измерено по продольной оси раковины;

п – число проанализированных моллюсков, экз.

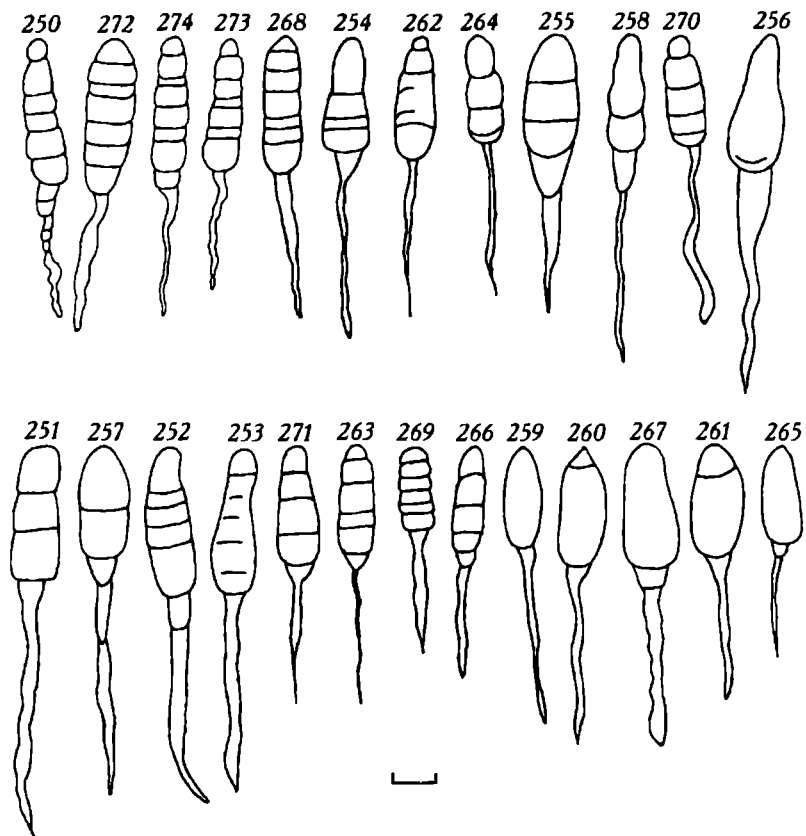


Рис. 6.25. Изменчивость лигамента *Cerastoderma* Аральского моря, вход в залив Бутакова, 1994 г. (по: Андреева, Андреев, 2000г).

Цифры над лигаментом – коллекционный номер. Масштаб 1 мм.

По степени погружения раковин в грунт выделяются 3 группы: чуть более половины моллюсков практически располагается над грунтом, опираясь на макушки и передний край раковины, четверть – погружены в грунт передним концом раковины до середины макушек, остальные – от половины до двух третей раковины. Наименее погружены в грунт раковины с очень удлиненным задним краем и смещенными макушками и раковины с очень удлиненным задним краем.

Достаточно четко прослеживается зависимость ширины отпечатка мантийной линии в области сифонов (от заднего мускула-замыкателя до брюшного края) от степени погружения моллюсков в грунт. Все раковины, находящиеся на поверхности или слегка заглубленные в грунт, имеют расширенную мантийную линию, тогда как среди заглубленных в грунт более чем на треть длины раковины 25–50 % не имеют расширения.

Замок моллюсков из анализируемой выборки чрезвычайно изменчив (рис. 6.26). Из 25 вскрытых раковин не найдено ни одной с замком соответствующим типичному замку *Cerastoderma isthmicum*, все имеют какие-либо отклонения как по правой, так и по левой створке или на обеих одновременно. Чаще всего это коралловость и кариес зубов, изменение размера и формы зубов, появлению дополнительных элементов на нимфе и замочной площадке. У многих моллюсков замочные площадки створок соединены между собой конхиолиновыми нитями, препятствующими разъединению створок. О форме заднего (второго) кардинального зуба правой створки, а также степени срастания кардинальных зубов левой створки в целом для выборки судить сложно из-за наличия большого числа кариесных и коралловых замочных площадок. У раковин с удлинненным задним краем более значительны перестройки замочных площадок и зубов, сильнее выражены коралловость и кариес.

Для анализируемой выборки характерна зависимость строения и длины лигамента от строения зубного аппарата, и, отчасти -- от формы контура. Наименее сегментированные лигаменты имеют моллюски с округлыми контурами раковин и с небольшим удлинением заднего края, при этом зубная система менее подвержена перестройке (рис. 6.26 а-в). Правая створка имеет полный набор зубов с разной степенью рудиментарности первого (переднего) кардинального зуба, но он всегда присутствует. Первый задний латеральный зуб чаще всего ножевидной (серповидной) формы, имеются очаги кариеса у оснований латеральных зубов либо на нимфе. Для левой створки характерно в разной степени развитие кариеса от незначительных очагов до (единственный случай) довольно сильного поражения оснований латераль-

ных зубов. Иногда могут присутствовать дополнительные ножевидные выросты над передним латеральным зубом.

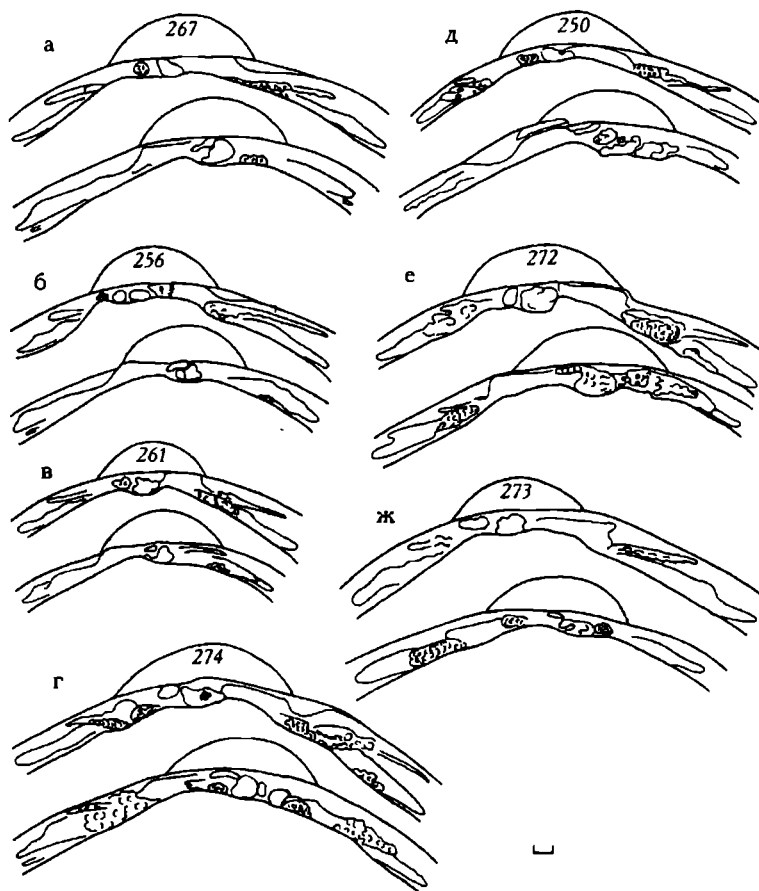


Рис. 6.26. Изменчивость замка *Cerastoderma* Аральского моря, вход в залив Бутакова, 1994 г. (по: Андреева, Андреев, 2000г).

а–в — замки раковин с короткими лигаменентами, г–ж — замки раковин с длинными лигаменентами. Цифры на правой створке – коллекционный номер, под ней левая створка. Масштаб 1 мм.

Наиболее длинные и сегментированные лигаменты имеют раковины с очень удлинённым задним краем и сложной зубной системой (рис. 6.26 г-ж). Правая створка характеризуется коралловостью кардинальных зубов, кариесными основаниями передних и задних латеральных зубов, рудиментарными вторым передним и первым задним латеральными зубами, как правило, в виде очень тонких ножевидных пластинок или выростов. На левой створке в разных местах замочной площадки от основания передних латеральных зубов до основания второго заднего латерального зуба имеются дополнительные кариесные выросты.

У раковин с округлым неправильной формы контуром и длинным сегментированным лигаментом наблюдаются дополнительные образования на нимфе или из нимфы (зубы, складочки), удвоение нимфы, а также большое (не менее 3—4) количество углублений на латеральных зубах. Обычно углубления обнаруживаются у вершины латеральных зубов на замочной площадке и только в редких случаях по одному на основных латеральных зубах (рис. 6.27).

В наибольшей степени прослеживается корреляция длины и членистости лигамента от положения раковины в грунте. Так членистые длинные, четковидные и длинные малочленистые лигаменты имеют раковины, располагающиеся над грунтом.

Положение моллюска по отношению к грунту определяет возможности фильтрации из разных горизонтов водной толщи. При менее заглубленном в грунт положении доступны более удаленные от дна слои водной толщи. Для более устойчивого положения над грунтом, вероятно, необходимо уменьшение массы раковины за счёт облегчения замочной площадки вследствие кариеса - замены известковых образований слоистыми известково-конхиолиновыми. Налицо корреляция всех наблюдаемых изменений и отклонений в морфологии *Cerastoderma* с изменением типа питания -- переходом при положении вне грунта на пастбищные цепи питания.

Таким образом, поспеления *Cerastoderma* у входа в залив Бугакова довольно разнородны по внешнему облику, строению замка и лигамента, степени заглубления раковины в грунт. Все собранные моллюски по сравнению с эталонными экземплярами *C. isthmicum* 1976 г.

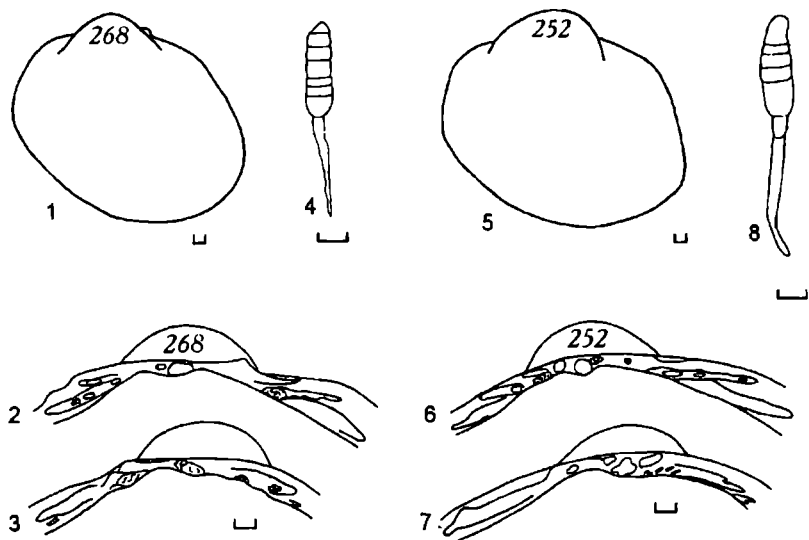


Рис. 6.27. Контур (1, 5), замок правой створки (2, 6), замок левой створки (3, 7) и лигамент (4, 8) *Cerastoderma* Аральского моря, вход в залив Бутакова, 1994 г. (по: Андреева, Андреев, 2000г).

Цифры на створке – коллекционный номер. Масштаб 1 мм.

ведут иной образ жизни, находясь преимущественно над грунтом, и имея резко отличную внешне раковину, зубной аппарат и лигамент. Внешне сходная с эталонными экземплярами *C. isthmicum* 1976 г., малочисленная в выборке группа моллюсков имеет также иные зубной аппарат, лигамент, окраску раковины и другие признаки.

6.10. Залив Бутакова

Моллюски из дночерпательных проб, взятых в 1993 г. на сером иле с глубины 4.0 м, имеют уплощенные раковины. Большинство (58.3 %) выборки составляли моллюски с удлинненно-овальной уплощенной раковиной (рис. 6.28 в-з). Раковины темные, окрашены в серо-голубой цвет с темно-коричневыми или фиолетовыми пятнами или

полностью темно-коричневые. Подобные раковины отмечаются в сборах в заливе с конца 80-х годов.

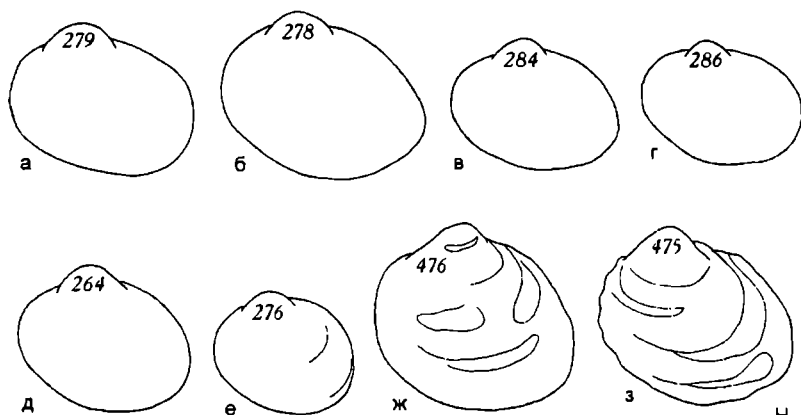


Рис. 6.28. Изменчивость створок *Cerastoderma* залива Бутакова Аральского моря (по: Андреева, Андреев, 2000г).

а-е — сборы 1993 г.; ж-з — береговые выбросы 1994 г. Цифры на створке — коллекционный номер. Масштаб 1 мм.

В целом, выборка имеет наиболее стабильные признаки из всех сборов в Аральском море за последние десятилетия. Это наиболее плоские моллюски со смещенными вперед макушками, наиболее длинным лигаментом и меньшим числом ребер (см. табл. 4.8), зияющей, обычно симметричной раковиной. Лишь у четверти раковин более выпукла левая створка. Однако часто встречается разное число ребер или положение более выраженного ребра на левой и правой створке, обычно на левой створке на 1 ребро больше. Положение чешуек и конхиолиновых складочек соответствовало 1, 3, 4 и 5 типам (см. рис. 1.2) при доминировании 3 типа (46.2 %).

Выборка характеризуется наличием облегченной замочной площадки (рис. 6.29) с нижеследующими особенностями развития зубов. Правая створка обычно имеет ослабленные или редуцированные второй передний латеральный и первый (передний) кардинальный зубы,

ослабленный вплоть до следового отпечатка или полной редукции первый задний латеральный зуб (рис. 6.30А). Иногда подобное состояние зубов может дополняться искривлением основных латеральных зубов, коралловостью зубов и возникновением дополнительных зубо-видных выступов на замочной площадке или слиянием кардинальных.

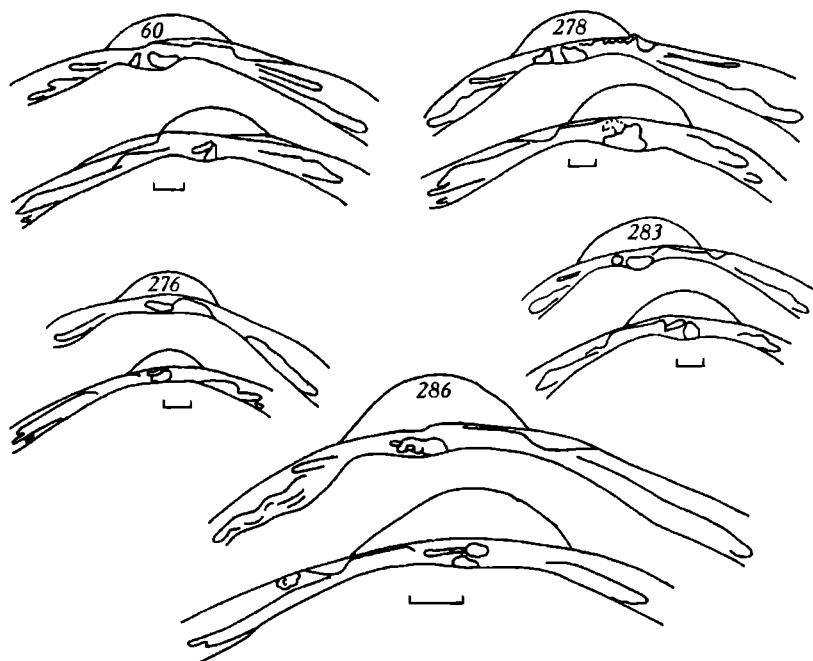


Рис. 6.29. Изменчивость замка *Cerastoderma* залива Бутакова Аральского моря, 1993г. (по: Андреева, Андреев, 2000г). Цифры на правой створке – коллекционный номер, под ней левая створка. Масштаб 1 мм.

Левая створка в редких случаях имеет типичный набор зубов, который может сопровождаться расщеплением латеральных (рис. 6.30Б). Чаще всего наблюдается ослабление вплоть до рудимента второго (заднего) кардинального зуба, которое также может сопровождаться расщеплением латеральных. Сросшиеся кардинальные имеют треть

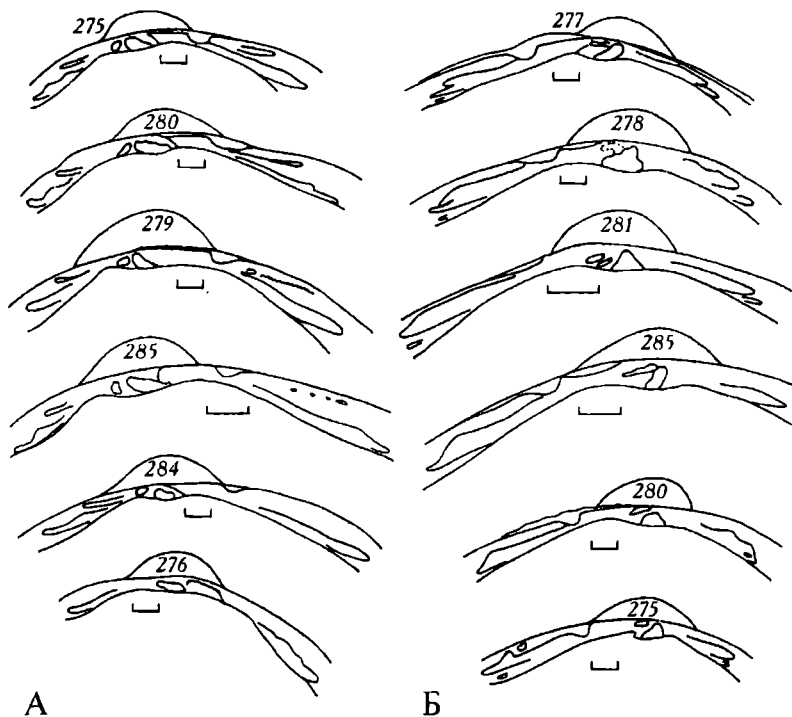


Рис. 6.30. Морфологические ряды зубов правой (А) и левой (Б) створок *Cerastoderma* залива Бутакова Аральского моря, 1993г. (по: Андреева, Андреев, 2000г).

Цифры на створке – коллекционный номер. Масштаб 1 мм.

моллюсков. Иногда могут иметь место дополнительные зубовидные выступы, коралловость переднего латерального и второго (заднего) кардинального зуба, срастание кардинальных в единый массив без границ зубов. Отклонения на левой створке сопровождаются изменениями зубного аппарата правой створки: в случае слияния кардинальных зубов – коралловостью нимфы, в случае расщепления латеральных и редукции первого (переднего) кардинального – слиянием кардинальных правой. Какой-либо зависимости строения зубной системы от окраски раковины, числа ребер, расположения более выраженного ребра, наличия внешних дефектов раковины не отмечено.

В целом, замки данной популяции находятся в стадии становления и имеются все переходы от замка с полным набором зубов до замка, утратившего по одному латеральному зубу в передней и задней частях замочной площадки и имеющего один кардинальный зуб. Ясно прослеживается эволюционное направление на облегчение раковины. Своеобразно строение лигамента (рис. 6.31). В выборке преобладают моллюски с четырехчленным лигаментом с длинным нечленистым окончанием (48.3 %). Длинный четковидный лигамент из семи – пятнадцати члеников имеет третья часть раковин выборки.

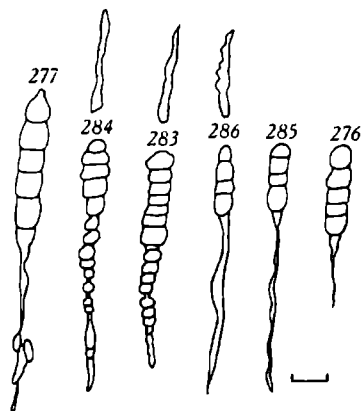


Рис. 6.31. Изменчивость лигамента *Cerastoderma* залива Бутакова Аральского моря, 1993г. (по: Андреева, Андреев, 2000г).

Цифры над лигаментом – коллекционный номер. Масштаб 1 мм.

Наблюдается зависимость длины и формы лигамента от контура раковины, окраски, а также замкового аппарата правой створки. Наиболее длинный четковидный лигамент имеют темно-коричневые раковины удлинненно-овальной формы с вытянутым задним краем и ослабленными или рудиментарными вторым передним латеральным и первым (передним) кардинальным зубами, а также рудиментарным или редуцированным первым задним латеральным. Почти половина моллюсков имеет дополнительно передний лигамент.

В выборке много моллюсков (84 %) с внешними дефектами раковин: искривлением ребер, расщеплением створок, вмятинами на створках и даже удвоением ребер в ширину. Раковины без дефектов имеют различное число ребер на правой и левой створках.

В выбросах на берегу залива были найдены очень уродливые, «смятые» раковины (3.8 % выборки) по своему уродству сходные с уродливыми створками *Cerastoderma rhomboides rhomboides* из ракуши со станции 47, 1980 г. (см. рис. 6.28 ж, з). В то время как в более ранних выбросах первой террасы в районе станции 12 не найдено ни одной подобной раковины. Кроме того подобная пустая раковина обнаружена в дночерпательной пробе 1993 г., а также живой моллюск с сильно уклоняющейся от нормы раковиной (см. рис. 6.28 е).

Уродливые, «смятые» раковины имели замочные площадки, сходные по нарушениям с замочными площадками ракуши *C. r. rhomboides* станции 47. Очевидно, при приближении солености аральской воды к верхним пределам толерантного диапазона [в июне 1990 г. соленость воды в заливе достигала 35 ‰ (Андреев, 1991)] для *Cerastoderma* и в том и в другом случае усиливается интенсивность мутагенеза и появляются чрезвычайные уродства, мало совместимые с жизнью. Так, уроды станции 47 имели преобладающие размеры 10–14 мм, уроды из залива Бутакова – 10–16 мм.

Итак, к началу 90-х годов в заливе Бутакова сформировалась своеобразная популяция моллюсков, приспособленная к обитанию на жидком илистом грунте, резко отличающаяся по своим морфометрическим индексам и другим признакам от типовых экземпляров *C. isthmicum* и *Cerastoderma* из других районов Аральского моря, охваченных нашими исследованиями. Очевидно, приближение солености к верхней границе (38 ‰) толерантного диапазона для *Cerastoderma isthmicum* (Андреев, Андреева, 1990б), не смотря на довольно широкие пределы, достигнутые при ступенчатой акклимации *Cerastoderma* к повышенной солености (Филиппов, 1995; Filippov, Komendantov, 1996) ведет к появлению уродливых раковин. Подобное явление наблюдалось в начале 70-х годов, когда осолонение моря достигло верхней границы солености, пригодной для существования *C. r. rhomboides*.

В 1992 г. в Малом море зарегистрирована максимальная за все годы исследований соленость. С 1993 г. в связи с отделением дамбой Малого моря от Большого в проливе Берга, началось распреснение Малого моря и процесс изменения среды пошел в обратную сторону. В 1993–1994 гг. происходило распреснение и залива Бутакова, отмечено также, что черные илы залива стали уплотняться и приобретать серый цвет. Водобмен залива и Малого моря в процессе стонно-нагонных явлений ведет к обогащению *Cerastoderma* залива генотипами, сформировавшимися в других районах Малого моря и наоборот. Так в 1994 г. на 18 станции, расположенной в центре залива Бутакова, собраны моллюски, чьи раковины были серо-голубого цвета с коричневыми пятнами и полосами, а на станции у входа в залив Бутакова и на станции 12 найдены моллюски с контурами створок, свойственными популяции залива.

6.11. *Cerastoderma rhomboides rhomboides* 1965 г.

В бентосных пробах стандартной съемки за май 1965 г. со станций 10, 77 и 42 определены 8 экземпляров *C. r. rhomboides*, створки которых совпали по кривой фронтального сечения со створками этого же вида, собранными на берегу Азовского моря в районе станицы Голубицкой. Раковина этих моллюсков овальная или удлинненно-овальная, уплощенная с мало выступающими макушками, расположенными почти по центру раковины или смещенными к переднему краю раковины. Контур створок большинства раковин напоминали контуры раковин аральских гипанисов (рис. 6.32), все раковины имели спинной край, довольно резко изгибающийся при переходе в передний и многие в задний край, так что образовывались как бы плечи с хорошо заметными углами, при этом угол заднего плеча преимущественно составлял 95–100°. 25 % моллюсков имели асимметричную раковину. Зияние не отмечено.

Раковины покрыты более сглаженными по сравнению с *C. isthmis* ребрами, ряд центральных ребер имели в поперечном сечении треугольную форму. Всего ребер насчитывалось от 11 до 20, преиму-

шественно 19; нормально выраженных 8–16. В 62.5 % случаев более выраженное ребро было одиночным 12, 13, 14 и 15 по счету, у остальных особей двойным 14–15 и 17–18 (см. табл. 4.3, 4.4, 4.6). В передней части раковины ребра покрыты известковыми чешуйками по пятому типу (см. рис. 1.2).

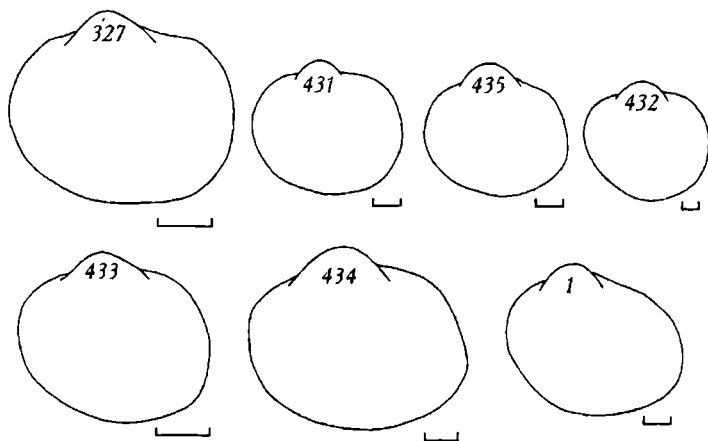


Рис. 6.32. Изменчивость створок *Cerastoderma rhomboides rhomboides* Аральского моря, 1965 г.

Цифры на створке – коллекционный номер. Масштаб 1 мм.

Лигамент чаще всего трех- четырехсегментный, длинный, его общая длина составляет 0.25–0.40 длины макушек (см. табл. 4.8) иногда с продолжением впереди макушек (рис. 6.33).

Замковый аппарат исследованных экземпляров близок к описанному Я.И. Старобогатовым (1974) для *C. r. rhomboides* из Аральского моря и *C. r. rhomboides* из Азовского в районе станицы Голубицкой. На правой створке у отдельных экземпляров наблюдалось уменьшение первого кардинального зуба, ослабление и редукция первого заднего латерального и ослабление второго переднего латерального. На левой створке особых отклонений от типа не обнаружено. Кардинальные зубы левой створки могут быть свободными либо сросшимися (рис. 6.34).

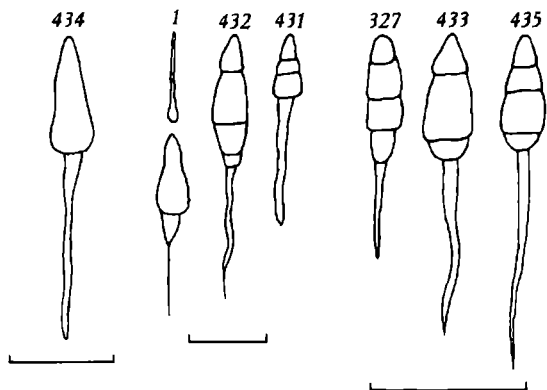


Рис. 6.33. Изменчивость лигамента *Cerastoderma rhomboides rhomboides* Аральского моря, 1965 г.

Цифры над лигаментом – коллекционный номер. Масштаб 1 мм.

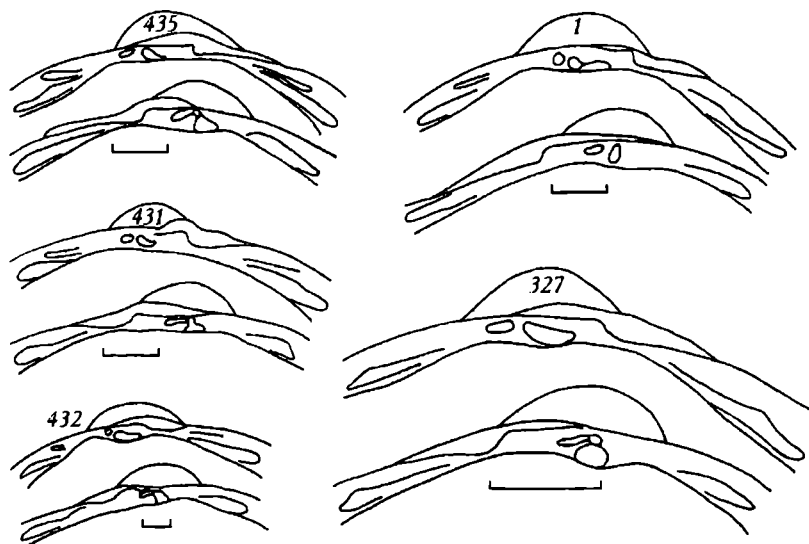


Рис. 6.34. Изменчивость замка *Cerastoderma rhomboides rhomboides* Аральского моря, 1965 г.

Цифры на правой створке – коллекционный номер, под ней левая створка. Масштаб 1 мм.

В целом следует отметить, что аральской популяции *C. r. rhomboides* середины 60-х годов был характерен полиморфизм по контурам створок раковин и другим морфологическим признакам.

Приспособлениями к обитанию на илистых грунтах (откуда сборы 1965 г.) являлось уплощение раковины, вытягивание заднего края раковины, что упомянуто в качестве основных критериев при описании вида (Старобогатов, 1974), по сравнению с *C. isthmicum*, а также сглаживание ребер и уменьшение их числа. Особо следует отметить ослабление и редукцию первого заднего латерального зуба, что приводило к облегчению заднего края раковины.

6.12. Ракуша *Cerastoderma rhomboides rhomboides*, станция 47.

В период стандартной съемки 1980 г. на станции 47, расположенной у входа в залив Чернышева, в районе наиболее запаздывающего отклика на изменение гидролого-гидрохимического режима, на глубине 27,7 м была собрана ракуша *Cerastoderma rhomboides rhomboides* хорошей сохранности. Створки имели разнообразные контуры (рис. 6.35), но преобладали гипанисоподобные формы. Все без исключения створки и раковины были уродливыми, имели различные вмятины и искривления, развитые до такой степени, что створка казалась смятой от макушек до брюшного края, искривления ребер, расщепления створок по линиям нарастания так, что образовывались ступеньки в прямом либо обратном направлении. Многие створки имели уховидно-зогнутый задний край, если рассматривать раковину сверху. Створки в передней части раковины покрыты невысокими, округлыми в поперечном сечении ребрами, далее треугольными, либо трапециевидными и в задней части – округлыми, сильно сглаженными. Чешуйки на ребрах правой створки занимали все передние ребра и более половины центральных ребер (см. рис. 1.2 5, 6). На левой створке преобладало такое же положение чешуек, но встречалось и расположение чешуек только на передних ребрах и по низу ребер (рис. 1.2 1,2). Длина створок колебалась от 8.4 мм до 18.8 мм с преобладанием размера 10–14 мм. Имелись две целые раковины с членистыми длинными

лигаментами (рис. 6.36 Б). В выборке преобладали темноокрашенные створки (5:1). Общее число ребер колебалось от 13 до 21, с преобладанием 15–18 ребер; нормально развитых ребер насчитывалось от 5 до 13, с преобладанием 10–12 ребер. (см. табл. 4.3, 4.4, 4.6). Переднее плечо имели 86 % створок в выборке, заднее – 89 %, преобладали особи с углом заднего плеча от 120 до 170 (69 %).

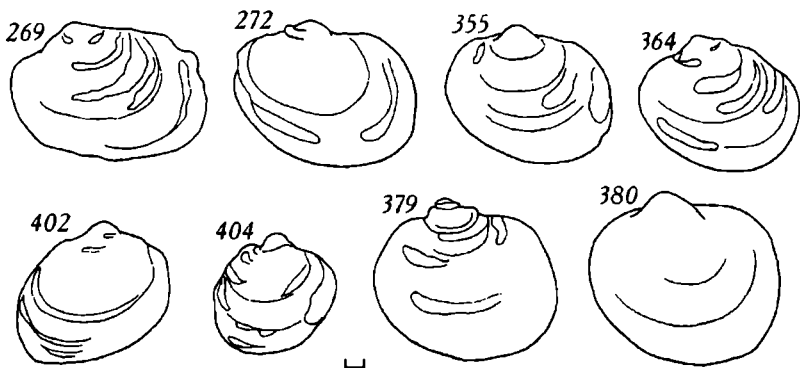


Рис. 6.35. Изменчивость створок *Cerastoderma rhomboides rhomboides* Аральского моря, станция 47, 1980 г. (ракуша).

Цифры над створкой – коллекционный номер. Масштаб 1 мм.

Замочные площадки обеих створок были искажены в различной степени, наблюдалась редукция, смещение, срастание зубов. При срастании и сглаживании кардинальных зубов роль зуба принимает на себя нимфа, проворачиваясь и выпячиваясь внутрь раковины в виде зуба, либо край створки, заворачиваясь внутрь (рис. 6.36 А, В).

Судя по имеющимся материалам, *C. r. rhomboides* угасал при переходе экосистемой моря через зону критической солености параллельно с моллюсками рода *Huinanis*. При осолонении моря при подходе к зоне 12–14 % происходило нарушение эмбрионального развития этого вида, выжившие особи имели небольшие размеры (не более 19 мм), чрезвычайно уродливые раковины с чрезвычайно уродливыми замковыми аппаратами. При дальнейшем осолонении моря этот солоновато-

водный вид выпал из фауны моря, не преодолев барьера критической солености.

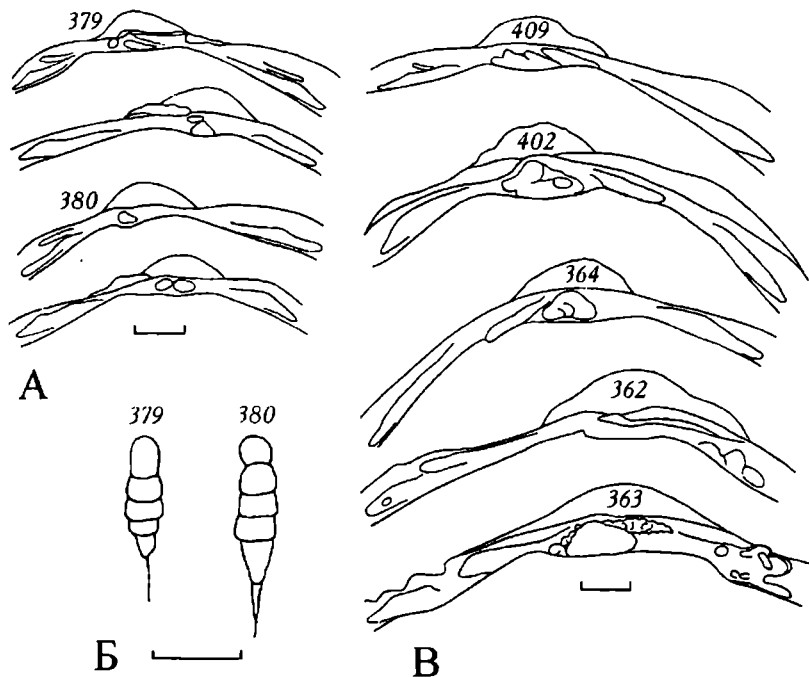


Рис. 6.36. Изменчивость лигамента и замка *Cerastoderma rhomboides rhomboides* Аральского моря, станция 47, 1980 г. (ракуша). На А – цифры на правой створке – коллекционный номер, под ней левая створка; на Б – лигамент; на В: 402, 409 – правая створка, 362, 363, 364 – левая створка. Масштаб 1 мм.

Глава 7. ИЗМЕНЧИВОСТЬ СОВРЕМЕННЫХ *CERASTODERMA* ЧЕРНОГО, АЗОВСКОГО И КАСПИЙСКОГО МОРЕЙ

При анализе колоссальной изменчивости *C. isthmicum* Аральского моря, рассмотренной выше, закономерно встал вопрос о масштабах изменчивости анализируемых признаков *C. isthmicum* из других мест обитания и масштабах изменчивости этих же признаков у других видов *Cerastoderma* из ближайших к Аральскому морю водоемов. Для ответа на поставленный вопрос использованы литературные сведения (см. глава 2), материалы коллекций ЗИН РАН по Черному и Каспийскому морям и собственные сборы из береговых выбросов Азовского моря.

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

C. clodiense из сборов экспедиции С.А. Зернова в августе 1911 г. (проба из хранилища ЗИН РАН, коллекционный № 48) имели слабо изменчивые раковины с удлинненно-овальным контуром створок (рис. 7.1), причем контуры створок всех присутствовавших в пробе моллюсков были практически одинаковы до такой степени, что при наложении контуры одноразмерных особей совпадали полностью, а более мелких или крупных особей казались зарисованными с одного экземпляра при разных увеличениях микроскопа. Задний край раковины несколько вытянут, широкие мало выступающие макушки немного смещены вперед. Высота раковины составляет 0.74–0.88 ее длины, выпуклость – 0.58–0.76 длины и 0.71–0.88 высоты (табл. 7.1). Маленький, удлинненный лигамент распрощен только позади макушек, одинаковой формы для всех экземпляров выборки. Симметричная раковина иногда может иметь небольшое зияние сзади. Спинной край раковины

почти прямой и образует тупой угол при переходе в передний край раковины, при переходе в задний край наблюдается угол чаще всего в 130° .

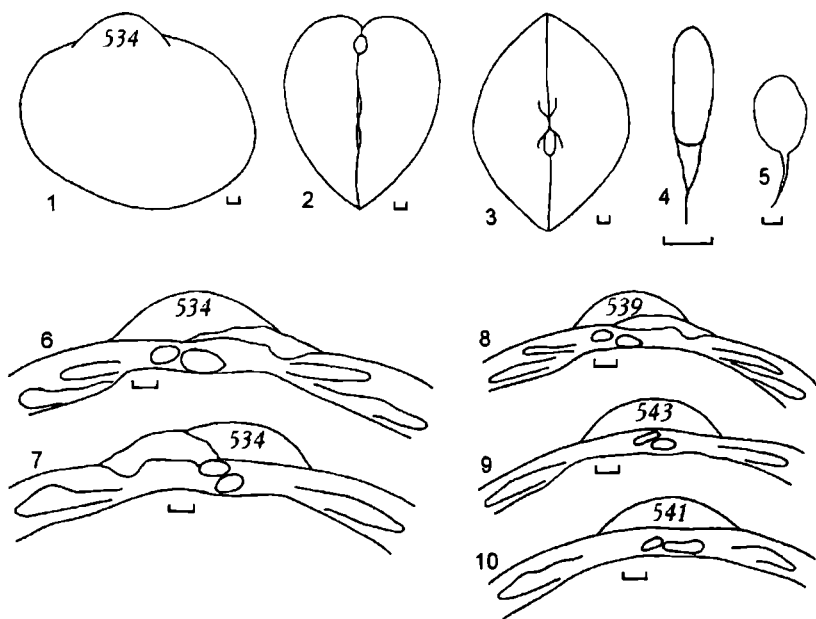


Рис. 7.1. *Cerastoderma clodiense* из Черного моря.

1 – вид сбоку, 2 – вид сзали, 3 – вид сверху, 4 – лигамент, 5 – отпечаток заднего мускула-замыкателя и мантийная линия правой створки, 6 – замок правой створки, 7 – замок левой створки, 8 – изменчивость правой створки, 9–10 – изменчивость левой створки. Цифры на створке – коллекционный номер. Масштаб 1 мм.

Поверхность раковины покрыта гладкими трапециевидными ребрами, ширина которых незначительно превышает ширину разделяющих их промежутков, сглаженными обычно в передней и задней части раковины. Передние ребра покрыты слабо выраженными довольно тонкими чешуйками или слабыми конхиолиновыми складочками (см. рис. 1.2 3.5). Общее число ребер колеблется от 19 до 24, чаще 19 при

Таблица 7.1

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

Вид	Отношение										n
	высоты раковины к ее длине		выпуклости раковины к ее длине		расстояния* от переднего конца раковины до		длины макушек к				
	длине	высоте	центральное ребра к длине раковины	средины макушек к длине раковины	длине раковины	длине выпуклой части лигамента	длине лигамента	длине			
Черное море											
<i>C. clodiense</i>	$\frac{0.74-0.88}{0.83 \pm 0.03}$	$\frac{0.58-0.76}{0.66 \pm 0.05}$	$\frac{0.71-0.88}{0.80 \pm 0.06}$	$\frac{0.34-0.44}{0.41 \pm 0.02}$	$\frac{0.30-0.40}{0.34 \pm 0.02}$	$\frac{0.11-0.14}{0.12 \pm 0.02}$	$\frac{0.74-1.06}{0.96 \pm 0.17}$	$\frac{0.80-0.84}{0.83 \pm 0.03}$	10		
<i>C. glaucum</i>	$\frac{0.83-0.91}{0.86 \pm 0.02}$	$\frac{0.64-0.73}{0.69 \pm 0.02}$	$\frac{0.75-0.86}{0.80 \pm 0.02}$	$\frac{0.40-0.46}{0.43 \pm 0.02}$	$\frac{0.36-0.40}{0.38 \pm 0.01}$	$\frac{0.12-0.15}{0.13 \pm 0.01}$	$\frac{0.75-1.42}{1.06 \pm 0.16}$	$\frac{0.52-1.20}{0.70 \pm 0.14}$	10		
<i>C. isthmicum</i>	0.90	0.72	0.80	0.45	0.42	0.15	1.29	0.88	1		
Азовское море											
<i>C. isthmicum</i>	$\frac{0.85-0.96}{0.90 \pm 0.02}$	$\frac{0.66-0.98}{0.79 \pm 0.08}$	$\frac{0.76-1.02}{0.88 \pm 0.06}$	$\frac{0.36-0.54}{0.47 \pm 0.03}$	—	—	—	—	10		
<i>C. rhomboides</i>	$\frac{0.82-0.92}{0.87 \pm 0.02}$	$\frac{0.61-0.79}{0.72 \pm 0.03}$	$\frac{0.71-0.96}{0.83 \pm 0.05}$	$\frac{0.43-0.54}{0.49 \pm 0.03}$	$\frac{0.36-0.46}{0.40 \pm 0.02}$	—	—	—	10		
Каспийское море											
<i>C. isthmicum</i>	$\frac{0.83-0.96}{0.90 \pm 0.01}$	$\frac{0.68-0.85}{0.77 \pm 0.02}$	$\frac{0.79-0.93}{0.86 \pm 0.01}$	$\frac{0.39-0.50}{0.44 \pm 0.01}$	$\frac{0.34-0.45}{0.40 \pm 0.01}$	$\frac{0.11-0.17}{0.14 \pm 0.01}$	$\frac{0.71-1.38}{1.00 \pm 0.07}$	$\frac{0.57-1.00}{0.81 \pm 0.06}$	25		

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

13–18, чаще 13 нормально развитых. Более выраженное ребро в 60 % случаев отсутствует, либо является 15, 16, 18 и 16–17 по счету.

Замочная площадка довольно узкая, слабо изогнута, почти не образует характерных для других видов *Cerastoderma* изгибов. Зубной аппарат как левой, так и правой створки имеет типичный набор тонких слабо изменчивых зубов. Так как в пробе имелись в основном разьединенные при предыдущих исследованиях на отдельные створки раковины, то вся изменчивость зубной системы приведена для отдельных створок (рис. 7.1 8-10). На правой створке несколько варьируют размеры второго (заднего) кардинального зуба, на левой – форма и взаиморасположение кардинальных зубов. Недлинная нимфа на заднем конце резко обрывается в виде круто падающей вогнутой дуги. В целом, зубная система *C. clodiense* данной выборки довольно стабильна.

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

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

7.2. Изменчивость *Cerastoderma glaucum* Poiret из Черного моря

C. glaucum из сборов С.А. Зернова в августе 1911 г. (проба из хранилища ЗИН РАН, коллекционный № 48) имели раковины округло-овальной или округло-четырёхугольной формы. Контур створок раковин слабо изменчивы (рис. 7.2). Задний край раковины слабо вытянут в длину. Выступающие широкие макушки несколько смещены к переднему концу раковины. Высота раковины составляет 0.83–0.91 ее длины, выпуклость – 0.64–0.73 длины и 0.75–0.86 высоты раковины (см. табл. 7.1). Маленький удлинённо-овальный лигамент несколько

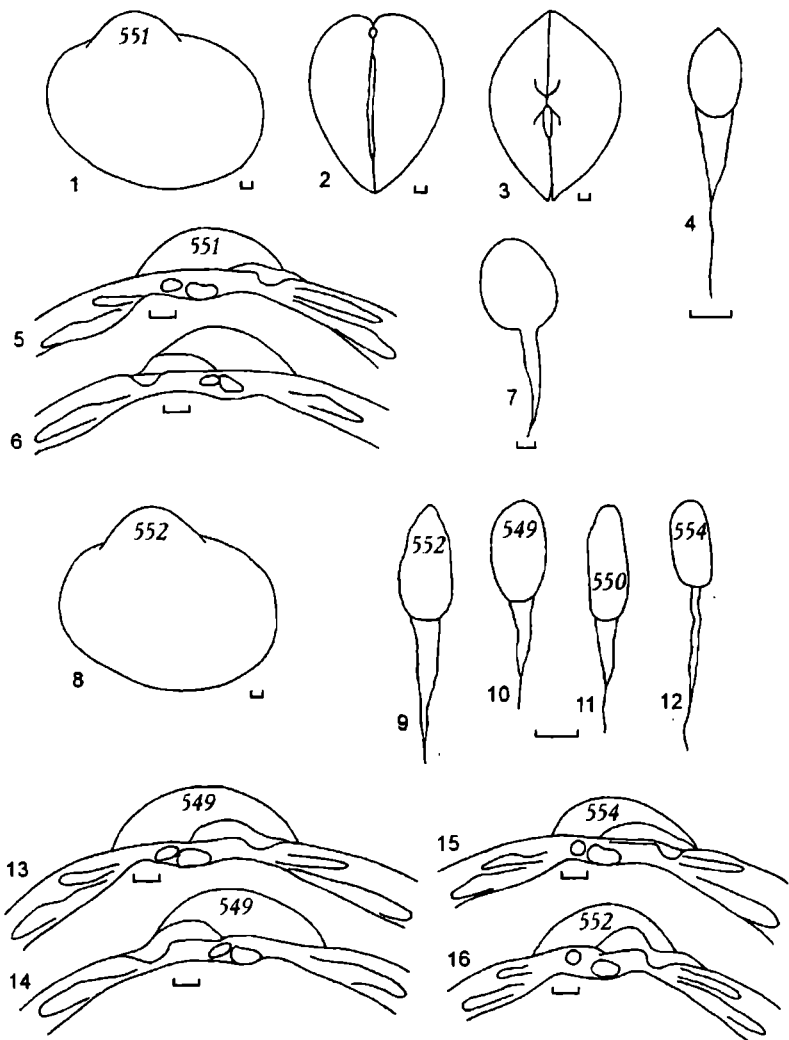


Рис. 7.2. *Cerastoderma glaucum* из Черного моря.

1 – вид сбоку, 2 – вид сзади, 3 – вид сверху, 4 – лигамент, 5 – замок правой створки, 6 – замок левой створки, 7 – отпечаток заднего мускула-замыкателя и мантийная линия правой створки, 8 – изменчивость створок, 9–12 – изменчивость лигамента. 13, 15–16 – изменчивость правой створки, 14 – изменчивость левой створки. Цифры на створке – коллекционный номер. Масштаб 1 мм.

варьирует по форме. Раковина симметричная, обычно зияющая сзади (80 %). Спинной край раковины слабо дугообразно изогнут, при переходе к переднему и заднему краям образует закругленные углы (задний угол преимущественно 150°).

Поверхность покрыта широкими несколько уплощенными трапециевидными равномерно расставленными ребрами, промежутки между которыми заметно уже самих ребер. Поверхность ребер покрыта поперечными складочками (см. рис. 1. 2 3, 5). Общее число ребер колеблется от 19 до 22, чаще 21 при 14–17, чаще 16 нормально выраженных. Более выраженное ребро (ребра) либо отсутствуют (50 %), либо являются 16, 17, 18 и 15–16, 16–17 по счету.

Относительно широкая замочная площадка слабо изогнута, зубы довольно мощные. Замковый аппарат правой створки несколько изменчив, варьирует длина и форма второго переднего латерального зуба, а также форма, размеры и положение кардинальных зубов по сравнению с типичным (рис. 7.2 13, 15, 16). Вариации кардинальных зубов левой створки незначительны. Нимфа широкая резко обрывающаяся на заднем конце. В целом, зубная система *C. glaucum* данной выборки довольно стабильна.

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

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

7.3. Изменчивость *Cerastoderma isthmicum* Issel из Черного моря

C. isthmicum (проба из хранилища ЗИН РАН, коллекционный № 48) экспедиции С.А. Зернова в августе 1911 г. (рис. 7.3) полностью соответствует описанию в «Определителе фауны Черного и Азовского

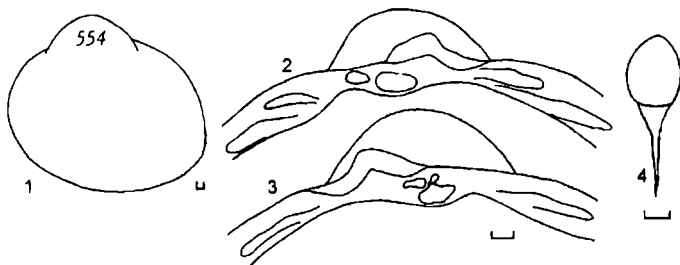


Рис. 7.3. *Cerastoderma isthmicum* из Черного моря.

1 – вид сбоку, 2 – замок правой створки, 3 – замок левой створки. 4 – лигамент. Цифры на створке – коллекционный номер. Масштаб 1 мм.

морей» (Скарлато, Старобогатов, 1972) и сходен по морфометрическим индексам с *C. isthmicum* из Каспийского, Азовского морей и типовыми экземплярами из Аральского моря (см. табл. 7.1, см. табл. 4.8). Общее число ребер 20, нормально развитых – 16, более выраженного ребра нет.

7.4. Изменчивость *Cerastoderma isthmicum* из Азовского моря

C. isthmicum из береговых выбросов Азовского моря в районе станции Голубицкая (август 1985 г.) имели слабо изменчивые раковины с округлым контуром створок (рис. 7.4), с широкими сильно выступающими макушками, расположенными почти посередине спинного края раковины. Спинной край раковины изогнут таким образом, что углы при переходе к переднему и заднему краям почти незаметны, либо при переходе спинного края в задний образуется угол примерно 100° . Высота раковины составляла 0,85–0,96 ее длины, выпуклость 0,66–0,98 длины и 0,76–1,02 высоты.

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

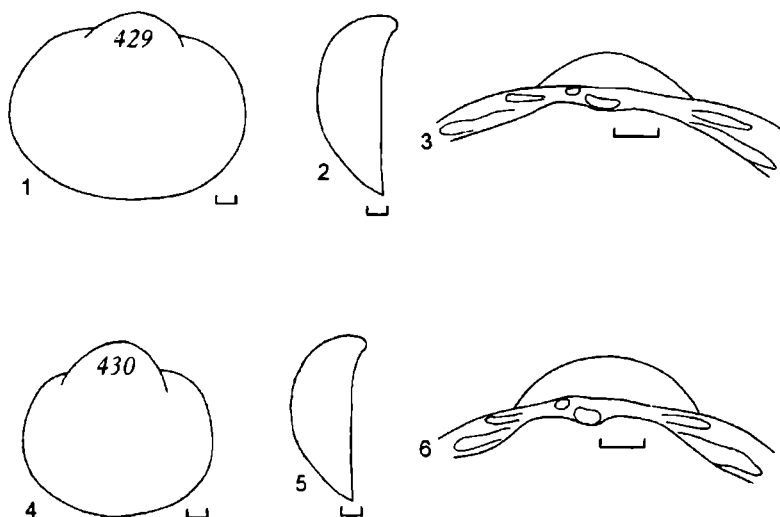


Рис. 7.4. *Cerastoderma* из Азовского моря.

429 – *Cerastoderma rhomboides rhomboides*: 1 – вид сбоку, 2 – вид сзади, 3 – замок правой створки; 430 – *Cerastoderma isthmicum*: 4 – вид сбоку, 5 – вид сзади, 6 – замок правой створки. Цифры на створке – коллекционный номер. Масштаб 1 мм.

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

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

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

7.5. Изменчивость *Cerastoderma rhomboides rhomboides* (Reeve) из Азовского моря

С. г. rhomboides из береговых выбросов Азовского моря в районе станции Голубицкая (август 1985 г.) имели слабо изменчивые раковины с удлинненно-округлым контуром створок (см. рис. 7.4), с широкими мало выступающими макушками, расположенными по центру раковины или немного смещенными вперед. Спинной край раковины мало изогнут, при переходе к переднему и заднему краям заметны сильно закругленные углы. Угол при переходе спинного края в задний чаще всего 120–130°. Высота раковины составляет 0.82–0.92 ее длины, выпуклость 0.61–0.79 длины и 0.71–0.96 высоты (см. табл. 7.1). Поскольку в выбросах присутствовали только отдельные створки говорить о размерах лигамента и симметрии раковины не приходится.

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

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

Окраска раковин коричнево-бурая либо серо-голубая. Внутри створки окрашены также, как и снаружи. Мантийная линия не расши-

рена. В целом, это одна из стабильных по исследуемым признакам выборок, отвечающая типовым описаниям (Старобогатов, 1974).

7.6. Изменчивость *Cerastoderma isthmicum* Issel из Северного Каспия

C. isthmicum из Северного Каспия в пробах за 1892 и 1897 гг. из хранилища ЗИН РАН (коллекционный № 22 и 23) имеет шаровидно вздутую раковину с овальным или удлинено-овальным контуром (с немного удлинённым задним краем) створок, очень редко с удлинённым задним краем. Широкие, сильно выступающие макушки расположены по центру раковины, либо несколько смещены вперед (рис. 7.5, 7.6). Не смотря на изменчивость контуров створок основные морфометрические индексы имеют сравнительно небольшой размах колебаний. Высота раковины составляет 0.83–0.96 ее длины, выпуклость -- 0.68–0.85 длины и 0.79–0.93 высоты (см. табл. 7.1). Небольшой лигамент разнообразен по форме, всегда двухчлениковый с округлым или удлинённым первым члеником (рис. 7.7), расположен только позади макушек. Раковина симметричная без зияния.

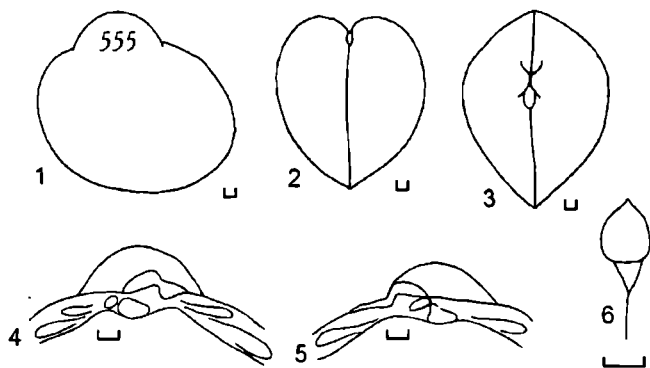


Рис. 7.5. *Cerastoderma isthmicum* из Каспийского моря.

1 -- вид сбоку, 2 -- вид сзади, 3 -- вид сверху, 4 -- замок правой створки, 5 -- замок левой створки, 6 -- лигамент. Цифры на створке -- коллекционный номер. Масштаб 1 мм.

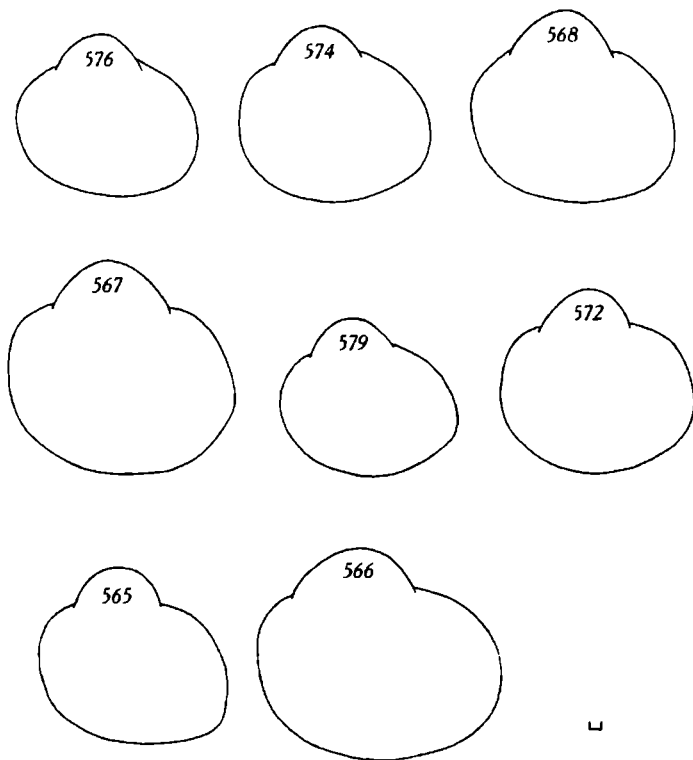


Рис. 7.6. Изменчивость створок *Cerastoderma isthmicum* из Каспийского моря.

Цифры на створке – коллекционный номер. Масштаб 1 мм.

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

Поверхность раковины покрыта широкими несколько расставленными округлыми в поперечном сечении ребрами, расположенными относительно равномерно, часто сглаженными вплоть до следового состояния в задней части раковины. Ребра покрыты поперечными невысокими сглаженными чешуйками (см. рис. 1.2 2, 3). Общее число ребер колеблется от 16 до 21 (преимущественно 17 и 19) при 12–17

нормально выраженных (преимущественно 13). Более выраженное ребро чаще всего 12–13 либо 13 по счету, может быть 14, 15, 14–15, 15–16, его может и не быть.

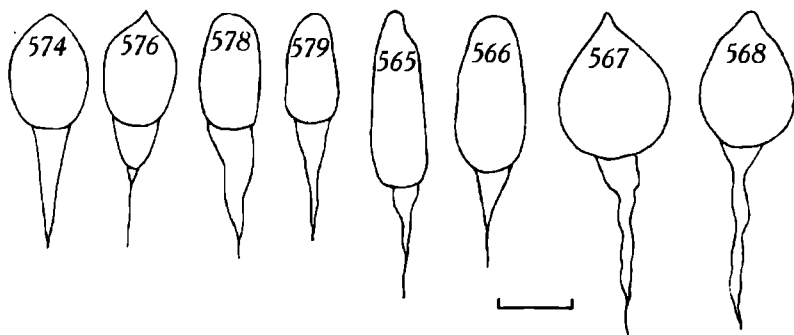


Рис. 7.7. Изменчивость лигамента *Cerastoderma isthmicum* из Каспийского моря.

Цифры на лигаменте – коллекционный номер. Масштаб 1 мм.

Замочная площадка широкая, довольно изогнутая с типичным набором массивных зубов. В большинстве случаев (76 %) правая и левая створки имеют типичный зубной аппарат (рис. 7.8 558, 564, 565, см. рис. 7.5), в 16 % случаев имеются незначительные отклонения от типа в виде ослабления второго переднего латерального зуба, либо второго (заднего) кардинального (рис. 7.8 561, 563). И только по одному случаю (4 %) обнаружены дополнительный латеральный на левой створке (рис. 7.8 562) и проникновение лигамента внутрь замочной площадки с редукцией латеральных зубов (рис. 7.8 570). Короткая и широкая нимфа на заднем конце резко обрывается в виде круто падающей дуги. В целом, замковый аппарат *C. isthmicum* Каспийского моря относительно стабилен.

Окраска раковины преимущественно белая с коричневым пятном на заднем краю створки, только 8 % моллюсков в выборке имели темно-коричневые раковины. Окраска на внутренней стороне створок такая же, как и на наружной. Мантийная линия не расширена. У 20 % моллюсков наблюдались внешние дефекты створок в виде выщербли-

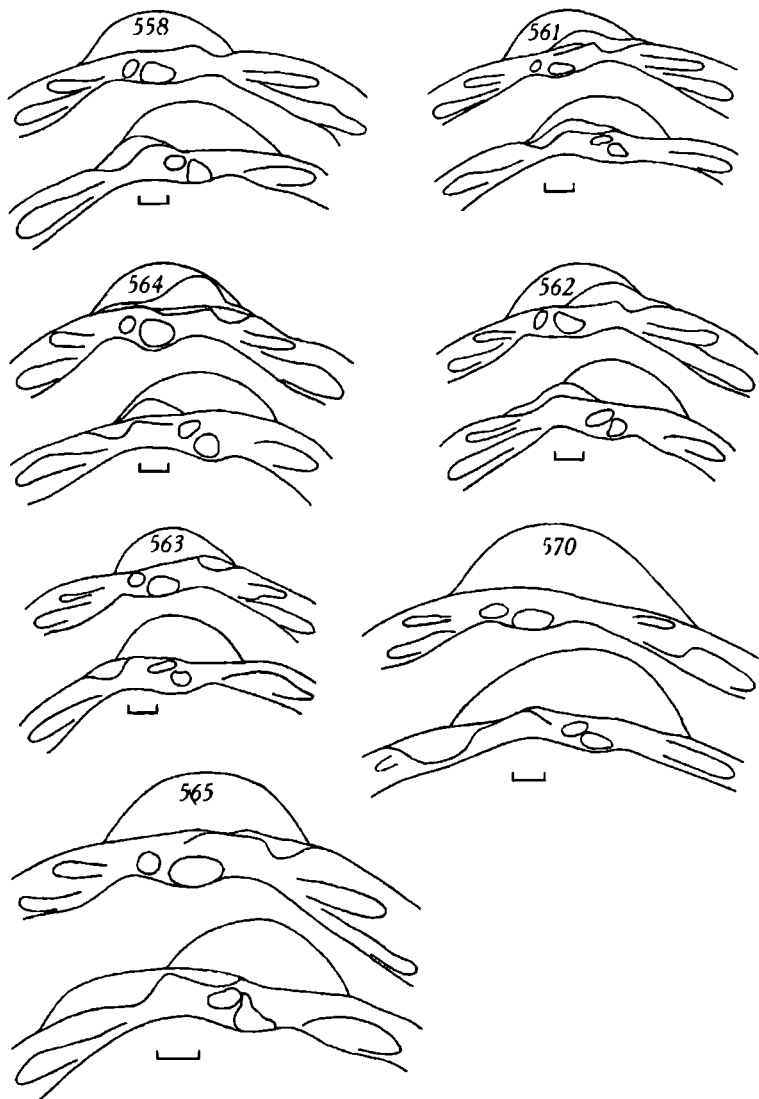


Рис. 7.8. Изменчивость замка *Cerastoderma isthmicum* из Каспийского моря.

Цифры на правой створке – коллекционный номер, под ней левая створка. Масштаб 1 мм.

нок, искривлений створок, вмятин. Моллюски полностью заглублены в грунт, если задний конец раковины (8 % выборки) несколько выступает над грунтом, то заклеен нитями биссуса дрейссен.

В целом выборка мало изменчива по всем анализируемым признакам.

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

C. isthmicum, обитавшие в Каспийском, Азовском, Черном и Аральском (сборы Л.С. Берга и типовые экземпляры 1976 г.) морях (см. табл. 4.8, 7.1), сходны по морфологическим признакам и имели близкие морфометрические индексы, хотя популяции из разных водоемов довольно различны по генотипам, о чем свидетельствуют разные для всех выборок, но относительно стабильные в пределах одной выборки положение более выраженного ребра (ребер) на раковинах моллюсков, и, в некоторой степени, окраска раковин.

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

Глава 8. ЭВОЛЮЦИЯ CERASTODERMA АРАЛЬСКОГО МОРЯ

8.1. История формирования Аральского моря и пути проникновения *Cerastoderma*

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

По материалам последних исследований история современного Аральского моря невелика – оно возникло на рубеже плейстоцена и голоцена, в результате заполнения Арало-Сарыкамышской котловины водами Амударьи и Сырдарьи, достигшими Арала всего лишь около 10 тыс. лет назад (Квасов, 1991). Вся история существования Аральского моря представляет собой серию неоднократно сменявших друг друга трансгрессивных и регрессивных стадий, во время которых наступавшее или отступавшее море имело разную соленость и соответствующую ей биоту. Так на основании изотопно-кислородного анализа было установлено, что до голоцена на месте центральной котловины существовали небольшие пересыхающие водоемы с резко колеблю-

шейся соленостью. Эта озерно-солончаковая стадия развития Арала сменилась в голоцене стадией, характеризуемой наличием зеленовато-серых морских осадков, характерных для солоноватых водоемов, включающих раковины *Cerastoderma* (Квасов, 1991; Маев, Маева, 1991; Мамедов, 1991а, б; Николаев, 1991; и др.).

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

Наиболее обширная трансгрессия Аральского моря с соответствующей ей древнеаральской террасой, описанной еще Л.С. Бергом (1908), датируется приблизительно от 8 тыс. лет назад (рубеж раннего и среднего голоцена) до 3610 ± 140 – 4956 ± 100 лет назад (Кесь, 1983; Шнитников 1983; Маев, Маева, 1991; Николаев, 1991; и др.), когда существовал сток по Узбою в Каспий. Датировка этой террасы голоценом основана на присутствии в ее осадках раковин *Cardium edule* L. (вероятно = *Cerastoderma isthmicum*). По мнению П.В. Федорова (1980) эти отложения в Арале могут быть несколько моложе новокаспийских слоев или равны им по возрасту, а проникновение *C. edule* в Арал увязывается с расселением его из Каспия, куда он проник от 4–5 до 5–7 тыс. лет назад (Федоров, 1957, 1983; Артамонов, 1976).

По мнению других исследователей, в частности по данным радиоуглеродного анализа (Пшенин с соавт., 1984, цит. по: Мамедов, 1991а) эти отложения имеют возраст 24820 ± 820 лет. Разногласия в датировке этой террасы связаны с неопределенностью времени вселения *Cerastoderma* в Арал, что отмечается в любой работе по истории Аральского моря и его фауны.

Суждения о истоках и времени проникновения *Cerastoderma* в Аральское море весьма противоречивы. Существуют две взаимоисключающие точки зрения. Одна – основана на гипотезе Л.С. Берга

(1908) о западном пути вселения из Каспия, принимаемая большинством современных исследователей (Никольский, 1940; Федоров, 1957, 1983; Логвиненко, Старобогатов, 1962, 1964; Артамонов, 1976; Абросов, 1987; и др.).

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

Итак, подводя итог небольшому экскурсу в прошлое Аральского моря, следует отметить, что по последним публикациям можно представить только в общем историю этого водоема, пути формирования его фауны и время проникновения отдельных элементов. Остается дискуссионным вопрос о времени и водоеме, из которого проникли *Cerastoderma* в Аральское море. В литературных источниках последних лет преобладает западная гипотеза их вселения в Арал из Каспия (Маев, Маева, 1991; Федоров, 1980, 1983; Мамедов, 1991 а, б; и др.), датируемого от 2–3 до 5–7 тыс. лет назад.

8.2. Эволюционные преобразования *Cerastoderma* Аральского моря

Все исследователи животного мира Аральского моря отмечали, что в открытом море *Cerastoderma* являлись редкими видами с невысокой численностью и биомассой, только в прибрежной песчаной зоне и в култуках при повышенной солености они встречались в больших количествах (Беклемишев, 1923; Никитинский, 1933; Хусаинова, 1958; Деньгина, 1959; Яблонская, 1960 и др.), что соответствовало распространению отдельных видов (см. глава 3).

Обитая в открытом море в условиях жесткого биотического окружения при незначительном числе биотопов (илистые пески, песчанистые илы и илы с ракушей) *Cerastoderma rhomboides rhomboides* имел серьезную конкуренцию со стороны доминантов-фильтраторов *Dreissena* и *Hypanis*. Вероятно, моллюски рода *Hypanis* – фильтраторы, использующие те же пищевые ресурсы, что и *C. r. rhomboides*, обладая плоской раковиной, были более приспособлены к обитанию на илистых грунтах в погруженном состоянии. Дрейссены же не позволяли осваивать нишу эпифауны, используя раковины церастодермы, возвышающиеся над поверхностью грунта, в качестве субстрата, углубляя их своим весом в ил, чем ухудшали условия дыхания с одной стороны, с другой стороны, буквально облепив задний, выступающий над грунтом край раковины, использовали ту же кормовую базу, ухудшая условия питания церастодермы. Для Каспийского моря есть наблюдения А.И. Разина (Бродская, Нецепевич, 1941) за взаимоотношениями церастодермы и митилястера [*Mytilaster lineatus* (Gmel.)], ведущего сходный с дрейссенами образ жизни. Митилястер, поселяясь на раковинах церастодерм, оплетал биссусом сифоны последних, приводя их к гибели.

Обилие макрофитов, распространенных на большей части акватории Аральского моря – субстрата для дрейссен – давало также преимущества в развитии дрейссенам. Эти факторы лимитировали увеличение численности *C. r. rhomboides*, ограничивая его в рамках малочисленного вида инфауны Аральского моря.

Подвергаясь воздействию различной солености в процессе своего исторического развития в култуках Аральского моря *Cerastoderma isthmicum* сформировал достаточно эвригалинную популяцию, которая могла являться резервом заселения моря при его осолонении. Преобладание же в култуках песчаных грунтов способствовало формированию морфофункционального типа *Cerastoderma*, обладающих шаровидной раковиной с коротким задним краем, закапывающихся в грунт, а сгонно-нагонные явления, во время которых нам нередко приходилось наблюдать почти полное осушение дна больших прибрежных участков моря на длительное время (иногда более суток), содействовали его закреплению. Вот почему в открытом море в первые годы экспансии *C. isthmicum*, имел округлые створки раковин или же с немного удлинненным задним краем, полностью погруженные в грунт. Но, во второй половине 70-х годов в прибрежье и особенно в более осолоненных заливах, где резко снизилась численность дрейссены наблюдалось большее разнообразие контуров створок. Добавились условно равноплечие раковины и с удлинненным задним краем. Все они также были погружены полностью в грунт, лишь у единиц задний край раковины немного возвышался над грунтом, превращаясь в субстрат для оседания дрейссен (рис. 8.1). Так в выборке из прибрежья острова Толмачева (май 1976 г.) насчитывалось всего лишь 8 % моллюсков с немного возвышающимся над грунтом краем раковины.

По мере снижения численности дрейссен часть моллюсков получила возможность к выходу на поверхность грунта, за счет освобождения ниши неподвижных сестонофагов. Для церасгодерм обозначились три направления выживания. Первое – сохранение типичной округлой формы, приспособленной к обитанию на твердых грунтах и в зоне интенсивной волновой деятельности. Второе – выход на поверхность грунта при смене стратегии питания. Третье – обитание в жидких илах открытого моря. На наш взгляд обитание в жидких илах требует более или менее уплощенной раковины с центральным положением макушек. Такая группа условно равноплечих моллюсков прослеживалась в сборах по 1989 г. включительно и выпала в связи с резким изменением характера грунтов.

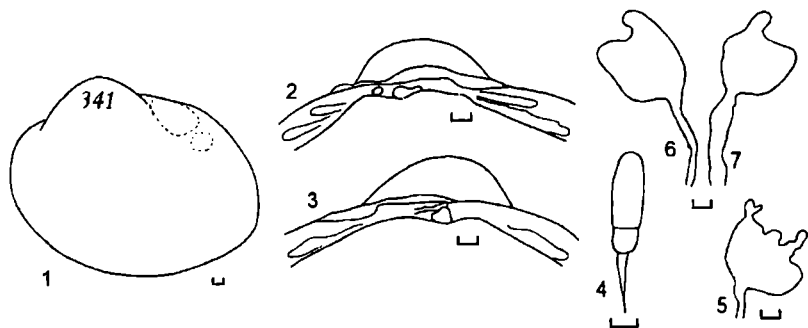


Рис. 8.1. *Cerastoderma isthmicum* Аральского моря, станция 17, 1976 г.

1 - вид сбоку (пунктир - следы прикрепления дрейссен), 2 - замок правой створки, 3 - замок левой створки, 4 - лигамент, 5 - отпечаток переднего мускула замыкателя правой створки (левой - аналогичен), 6 - отпечаток заднего мускула замыкателя правой створки, 7 - отпечаток заднего мускула замыкателя левой створки. Цифры на створке - коллекционный номер. Масштаб 1 мм.

Выход церастодерм на поверхность грунта сопровождался значительными перестройками морфологии раковин. Для устойчивого положения на грунте моллюску необходимо три точки опоры, что достигается смещением макушек к переднему краю раковины и уменьшением выпуклости переднего края. Чем ближе к переднему краю расположены макушки, тем менее моллюск погружен в грунт. В последние годы наблюдений (1993-1994) моллюски на илистых грунтах возвышались над грунтом более чем на $2/3-4/5$ длины раковины. Линия погружения определялась высотой наилка - наиболее жидкой фракции грунта. Опираясь на макушки и раскрытые створки, моллюск занимал максимально возможное по высоте положение над грунтом. Следует отметить, что это положение крайне неустойчиво и возможно только при раскрытых створках раковины. При приближении аквалангиста моллюск захлопывает створки и падает на бок, так как при закрытых створках не может удерживаться в вертикальном положении.

Начиная с 1990 г., по материалам стандартной сетки станций, доля моллюсков полностью погруженных в грунт не превышала 28 %, а заглубленных менее чем на треть длины раковины было более 50 %

выборки. На отдельных станциях все моллюски находились над грунтом, заглубляясь не более чем на 1/5 длины раковины.

Одновременно у ряда особей наблюдалось усиленное развитие сифонов, о чем свидетельствует расширение в разной степени мантийной линии от отпечатка заднего мускула-замыкателя до брюшной части мантийной линии (в области сифонов). В выборке из побережья острова Толмачева (1976 г.) доля таких особей составила 24.2 %, на станции 1 (1976 г.) – 90 %, в размерной группе более 14 мм из залива Сары-Чеганак 1979 г. – 47.2 %, в то время как у эталонных экземпляров 1976 г. из открытого моря и моллюсков из сборов Л.С. Берга 1901-1902 гг. мантийная линия не расширена.

В сборах 1989–1990 гг. расширение мантийной линии в области сифонов отмечено у 72.4 % выборки, причем у моллюсков с округлым контуром створок расширения мантийной линии не отмечено. У моллюсков с немного удлинённым задним краем раковины мантийная линия расширена в 60 % случаев, с удлинённым задним краем раковины – в 71.4 %, с очень удлинённым задним краем раковины и с очень удлинённым задним краем раковины и смещёнными макушками – в 85.7 %. Для *Cerastoderma* со станции у входа в залив Бутакова в 1994 г. при погружении в грунт менее чем на 1/3 длины раковины мантийная линия расширена у всех особей, более чем на 1/3 – у 75 %.

Таким образом, за 1976–1994 гг. у *Cerastoderma* Аральского моря наблюдалось возрастание доли особей в популяции с расширенной в области сифонов мантийной линией. Расширение мантийной линии в области сифонов в последние годы наблюдается преимущественно у особей с удлинённым задним краем раковины, наименее заглублённых в грунт. За этот период произошло формирование нового морфофункционального типа (жизненной формы) при перемещении части популяции *Cerastoderma* из грунта на его поверхность (практически превращение компонента инфауны в компонент эпифауны), сопровождаемого удлинением заднего края раковины и расширением мантийной линии в области сифонов.

За этот же период времени произошло уменьшение доли особей *Cerastoderma* с симметричными раковинами и увеличение – с зияющими раковинами. Так, для выборки 1976 г. в целом моллюсков с

симметричными раковинами насчитывалось 70.6 %, в 1990 – 25.9 %, в 1994 – 45.2 %.. Зияющие раковины в 1976 г. встречались единично, в 1990 г. – 32.7 %, в 1994 г. – 63.7 %, причем на отдельных станциях число особей с зияющими раковинами могло существенно превышать среднюю выборки. Так на станции 1 в 1976 г. особей с зияющими раковинами было – 66.7 %, в заливе Бутакова в 1993 г. – 91.7 %.

Особо следует рассмотреть эволюцию замка *Cerastoderma* в 1976–1994 гг. в Аральском море. Многообразие и изменчивость замковых аппаратов свидетельствует о том, что отбор идет не по линии замка в узком смысле. Отбор направлен на освоение новой для *Cerastoderma* ниши эпифауны: на размещение как можно выше сифонов над грунтом. Для чего последовало изменение конфигурации раковины с целью придания ей устойчивого положения и ее облегчения, то есть уменьшения массы раковины за счет утончения створок и облегчения спинового края двояким путем:

1. За счет ослабления (утончения) зубов до полной редукции некоторых с одновременным удлинением и сегментацией лигамента вплоть до четкообразного и формированием переднего лигамента. Причем наблюдались все варианты изменчивости (перехода) от типичного замка до замка с полной редукцией отдельных зубов, в частности ярко выраженный переход по первому заднему латеральному зубу.

2. За счет замены известкового замка замком с чередованием слоев конхиолина и кальция и дополнительного упрочнения замка путем «прошивания» створок в области замочной площадки многочисленными конхиолиновыми тяжами-нитьями, покрывающими словно слоем мха все элементы замочной площадки и препятствующие раскрытию створок. Возможно, это начальная стадия формирования внутреннего лигамента, сопровождаемая удлинением и сегментацией наружного. Параллельно наблюдается сглаживание – (размывание) выступающих элементов замка, редукция зубов и образование менее выступающих, чем зубы в норме, дополнительных зубовидных образований на нимфе и замочной площадке в области кардинальных зубов – возврат (?) к примитивному предковому равнозубому замку.

Наши наблюдения за изменением замка, положением макушек и конфигурацией створок согласуются с выводами В.В. Анистратенко (1987), указывающего, что у пресноводных двустворок строение зубной системы и положение макушек взаимозависимы, обеспечивают нарастание раковины единственно возможным путем и связаны с физической характеристикой среды обитания, к которой приспособлен каждый вид моллюсков

Итак, к началу 90-х годов в Аральском море сформировались группы *Cerastoderma*, существенно отличающиеся контуром створок раковины, выпуклостью раковины, степенью заглупления раковины в грунт, строением лигамента и замка, расширением мантийной линии в области сифонов, положением более выраженного ребра, общим числом ребер и числом нормально развитых ребер, морфометрическими индексами.

Сравнение контрольных выборок (прибрежье острова Толмачева, май 1976 г.; прибрежье залива Сары-Чаганак, 1989 г.; залив Тшебас 1992 г.; станция 18 в заливе Бутакова 1993 г.; район станции 11, 1994 г.; вход в залив Бутакова, 1994 г.) дает наглядное представление о направлении и темпах эволюционного процесса *Cerastoderma* Аральского моря. В целом, эволюция *Cerastoderma* Аральского моря направлена на освоение этими моллюсками всех освобождающихся экологических ниш водоема путем формирования и отбора групп с менее выпуклой раковинной с удлиненным задним краем, облегченной за счет измененного замкового аппарата и уменьшения числа ребер (рис. 8.2). За 20–25 лет здесь сформировались формы, расходящиеся по ряду признаков (см. главу 5).

Сравнивая за 1976–1994 гг. выборки обитающих в грунте моллюсков с типичным для *C. isthmicum* округлым контуром, следует отметить изменение морфометрических индексов. Раковины в выборке 1994 г. по сравнению с эталонными 1976 г. достоверно менее выпуклы и имеют более удлиненный лигамент с более длинной выпуклой частью (см. табл. 5.1). Изменилась и скульптура створок: наблюдается уменьшение общего числа ребер и нормально развитых ребер (см. табл. 5.2, 5.4).

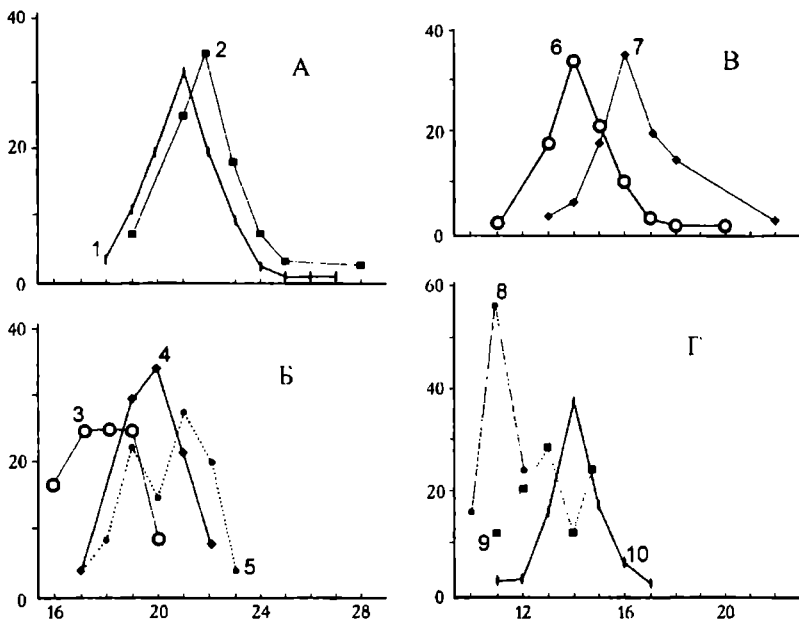


Рис. 8.2. Распределение общего числа ребер (А, В) и числа нормально развитых ребер (В, Г) на раковинах *Cerastoderma*. 1, 6 – залива Сары-Чаганак, 1979 г.; 2, 7 – побережья о. Толмачева, 1976 г.; 3, 8 – залива Бутакова, 1993 г.; 4, 9 – входа в залив Бутакова, 1994 г.; 5, 10 – станции 11 (песок), 1994 г. По оси абсцисс – число ребер, по оси ординат – процент от общего числа особей в выборке.

При сравнении *Cerastoderma* заливов Тшебас, Бутакова и из района входа в залив Бутакова, имеющих удлиненно-овальную, анадонтоподобную и обратно мидиеподобную раковину с *Cerastoderma* с округлым контуром раковины выявлено, что значения ряда морфометрических индексов не перекрываются (см. табл. 5.1). *Cerastoderma* заливов Тшебас и Бутакова, анадонтоподобные и обратно мидиеподобные из района входа в залив Бутакова имеют уплощенные, длинные с вытянутым задним краем раковины со смещенными вперед макушками, длинным лигаментом и меньшим числом ребер вообще и нормально развитых в частности. При сближении между собой по ряду морфо-

метрических индексов эти группы моллюсков отличаются вполне достоверно по выпуклости раковин и величине отношения длины макушек к длине лигамента, а также контурами раковин.

Итак, при сравнении выборок *Cerastoderma* в ретроспективном плане зарегистрировано изменение основных морфометрических индексов и счетных признаков для моллюсков с типичными контурами раковин – обитателей песчаного грунта, а также наблюдалось вычленение уклоняющихся групп, обитающих вне грунта. То есть, при катастрофическом изменении моря как среды обитания выявлены отклонения фенотипических признаков, превышающих норму реакции вида, что свидетельствует о коренной перестройке генофонда *Cerastoderma* Аральского моря. Появились популяции с размахом вариаций по многим признакам, превышающим межвидовые для *Cerastoderma*, в частности, указанные для азово-черноморских и олигоценовых из Приаралья видов рода (Скарлато, Старобогатов, 1972; Мерклин, 1974). Причина возможности яркого проявления эволюционного процесса и увеличения его темпов – изменение биоты Арала вследствие его усыхания (вымирания солоноватоводных видов) и акклиматизации беспозвоночных. Пусковой механизм ускорения эволюционного процесса – переход всей экосистемы моря через хорогалинную зону (зону критической солености) 12–14 ‰ к концу 70-х годов и барьерную 24–28 ‰ в конце 80-х годов.

Хорогалинная зона (Khlebovich, 1969, 1990; Kinne, 1971) является фаунистической границей в распространении пресноводных и морских животных, представляя собой также разграничивающий барьер для разнообразных физиологических процессов, включая клеточные и биохимические реакции (Хлебович, 1965, 1974). В водах океанического состава хорогалинная зона соответствует солености 5–8 ‰ (Хлебович, 1974; Khlebovich, 1990), в Аральском море она сдвинута до значений 12–14 ‰ (Андреев, Андреева, 1981, 1990а, 1991б). В пределах солености 12–14 ‰ происходит резкое снижение жизнестойкости гидробионтов на организменном, тканевом и клеточном уровнях (Андреев, Андреева, 1990б). Барьерная соленость 24–28 ‰ в Аральском море – граница распространения солоноватоводных видов пресноводного происхождения и каспийских видов, способных к амфиосмотической регуля-

ции гемолимфы (Андреев, Андреева, 1998а; Андреев, 1999). С позиций концепции критической солености (Хлебович, 1974) с поправкой на положение хорогалинной зоны в Аральском море объяснимо обитание *C. isthmicum* в прибрежных осолоненных районах и култуках до начала осолонения моря. Частичное воздействие критической и барьерной солености на биоту Арала, имевшее место в култуках, не давало подобного эффекта лишь потому, что основная акватория моря находилась вне этих зон и сформировавшиеся отклонения (мутации) отменялись стабилизирующим отбором при проникновении их в море, а сами зоны были незначительны по объему и недолговечны вследствие сгонно-нагонных явлений, в результате которых происходило перемешивание и смещение водных масс с различной соленостью.

В целом, *C. isthmicum* Арала способен выдерживать широкий спектр изменения солености с понижением ряда жизненных функций в зоне критической солености (Андреев, Андреева, 1990б) вследствие формирования рода в условиях моря и последующего расселения в солоноватые и соленые водоемы (Скарлато, Старобогатов, 1972; Старобогатов, 1970, 1974). Однако массивное воздействие на популяцию критической солености привело к взрыву мутационной изменчивости, что впервые отмечено на *Cerastoderma* со станций 0 и 1 в 1976 г. в заливе Сары-Чаганак.

Нахождение яйцеклеток и активация сперматозоидов в агрессивной среде (хорогалинная зона) приводили к различным мутациям, а развитие оплодотворенной яйцеклетки (зиготы) в агрессивной среде вело к увеличению уродств, снижению выживаемости молоди и более старших возрастных групп. Выжившие моллюски развивались далее в условиях далеких от оптимальных для вида, о чем свидетельствует процент уродливых особей в выборках.

Принимая во внимание наличие пелагической стадии в жизненном цикле *Cerastoderma*, перемещающейся на десятки километров за планктонный отрезок жизненного цикла и численность этой стадии (численность личинок *Cerastoderma* и *Syndosmya* в 1981 г. достигала 20832 экз./м³, а в мае 1992 г. – 110034 экз./м³ (Андреев, 1989, 1997), следует отметить колоссальные возможности для расселения редких

генотипов, возможности их поддержания и размножения в составе популяций.

Таким образом, генофонд *Cerastoderma* второй половины 70-х годов обладал большим запасом мутационной изменчивости. В это же время происходило снижение численности как промысловых, так и непромысловых рыб Арала (Андреев и др., 1995; Андреев, 1999) – потребителей церастодермы на пелагической и донной стадиях жизненного цикла с одной стороны и накопление резервов органики на дне водоема с другой. Огромные пространства дна Аральского моря в середине 70-х годов были покрыты толстым войлоком остатков нитчатых водорослей, затруднявших нам разборку проб зообентоса, и дополнявших накопленные ранее в толще грунта недоиспользуемые, по мнению А.Ф. Карпевич (1975), запасы органики.

Итак, во второй половине 70-х годов в Аральском море сложились условия, способствующие выживанию (снижение численности потребителей-рыб) и прокормлению всех переживших критическую соленость особей церастодермы, несущих явные и скрытые мутации. К этому же периоду относится резкое повышение количественного развития этого вида как в среднем по морю, так и по отдельным зонам, свидетельствующее о вероятном увеличении численности вновь возникающих генотипов.

Наличие в море такого элемента эпифауны как дрейссена в течение всей современной истории Арала было ограничивающим фактором для церастодермы на выход в малейшей степени из грунта. Дрейссены до второй половины 60-х годов были в составе доминирующих видов зообентоса. На любой выступающий субстрат происходило оседание личинок дрейссен и по мере их развития и роста ухудшались условия дыхания и питания для живых субстратов, вследствие чего при наличии дрейссен в море невозможен был даже частичный подъем раковины других видов моллюсков над грунтом. Во второй половине 70-х годов при прогрессирующем осолонении моря *Dreissena polymorpha obtusecarinata* сменяет малочисленный ранее вид *Dreissena caspia pallasii* и наблюдается вспышка его численности, при этом биомасса дрейссен достигала в среднем по морю 3.5–4.8 г/м² (Андреева, 1989).

Разновременный переход отдельных районов моря через зону критической солености, в силу различной скорости процесса их осолонения, способствовал постоянной резко возросшей скорости мутационного процесса, поставляющего материал для отбора. Вполне возможно, что потомки моллюсков, впервые размножившихся в этой зоне, могли последовательно несколько раз размножиться в зоне критической солености по мере их расселения по акватории водоема и достижения там критической солености.

В конце 70-х годов отбор все еще был направлен на обитание церастодермы в грунте, хотя и происходит дифференциация аральской популяции церастодермы по отношению к грунтам. Наблюдается вычленение условно равноплечей уплощенной формы на жидких илистых грунтах и формы с удлиненным задним краем – переходных от овальной, шарообразно вздутой к уплощенной.

Выпадение *Dr. c. pallasi* после 1982 г. явилось существенным этапом в эволюции аральских *Cerastoderma*. В результате снятия этого ограничивающего фактора стал возможным выход церастодерм из грунта, тем более что в грунте они стали испытывать жесткий пресинг со стороны *Syndosmya*, обитающей в исходном ареале в условиях насыщенной биоты и адаптированной к подобным факторам. В 1991 г. была зарегистрирована максимальная средняя биомасса синдосмии для Арала – 235 г/м², а ранее в заливе Бутакова средняя – 496.7 г/м² при максимальной – 814.0 г/м². Максимальная численность синдосмии на отдельных станциях в 1990 г. достигала 26560 экз./м² при биомассе 701.2 г/м², церастодермы на этой же станции – 2840 экз./м² при биомассе 175.2 г/м² (Андреев, Андреева, 1991а).

Перерыв в исследованиях (1983–1988 гг.) не позволяет точно датировать массовый выход церастодермы из грунта. При возобновлении исследований в 1989 г. отмечено увеличение изменчивости контуров раковин и их количества среди группы контуров с удлиненным задним краем. Многие из них, судя по обрастаниям на раковинах, уже находились над грунтом.

1989 г. резко отличается по своим гидролого-гидрохимическим условиям от конца 70-х – начала 80-х годов. Помимо возрастания общей солености воды именно на конец 80-х относится серьезная пере-

стройка солевой системы моря вследствие седиментации карбонатов кальция, магния и гипса (Лобов с соавт., 1995). Летом 1989 г., по сообщению Н.И. Андреева (1999), на поверхности грунта обнаруживалась корка соли, препятствовавшая работе дночерпателя. На заднем конце раковин *Cerastoderm*, обитавших между 13 и 9 станциями в 1989 г. в Малом море, имеются крупные кристаллы соли, образующие толстое (до 3 мм) пятно на выступающем над грунтом краю раковины. Это косвенные свидетельства трагедии, постигшей инфауну Арала, возможно, уже в 1987–1988 гг. Оседающие соли делали невозможным существование в грунте многих организмов бентоса на обширных участках дна. Но продукционные процессы в толще воды продолжались и на корку солей происходила седиментация органики и развивался наил, в котором могла существовать осевшая молодь от размножения *Cerastoderma* из других районов моря, где процесс метаморфизации запаздывал. Наличие над коркой соли слоя наилка в 1–1.5 см, позволяло существовать особям *cerastodermy*, фильтруя из придонных слоев воды.

После вымирания подвижных и неподвижных сестонофагов *C. isthmicum* оказался единственным видом в Аральском море способным заполнить освободившуюся арену жизни. При этом давление отбора было направлено на максимально возможный выход этих моллюсков из грунта.

Постепенно формируется совершенно особая жизненная форма моллюсков, не свойственная фауне Арала при его квазистационарном режиме, которую следует рассматривать, по мнению Ф.Н. Правдина (1971), как результат действия естественного отбора в определенных условиях среды, отразившегося во внешнем облике животного. Эта жизненная форма обладает комплексом особых морфоэкологических адаптаций, как-то облегченная раковина с удлинненным задним краем, интенсивно развитые сифоны и пр., возникших в результате давления отбора при освоении новой арены жизни.

В настоящее время существуют различные концепции понятия «жизненная форма» (Шарова, Свешников, 1988). В данной работе принимается определение «жизненной формы» И.Х. Шаровой (1981) как «совокупности организмов, занимающих общую экологическую

нишу, с комплексом сходных морфологических признаков, возникших в процессе эволюции под влиянием сходных факторов естественного отбора» (с. 23).

Исходя из этого определения, можно утверждать, что в конце 80-х годов в Аральском море одновременно существовали три жизненные формы *Cerastoderma* на бентосной стадии жизненного цикла, достаточно ясно различающиеся как по ряду морфологических признаков и поведенческих адаптаций, так и по месту обитания.

Жизненная форма, обитающая в песчаном грунте, внешне сходная с эталонными *C. isthmicum* 1976 г. Это моллюски с сильно вздутой округлой раковиной с широкими макушками несколько смещенными вперед. Всего ребер 19–21, нормальных – 13–16. Отношение высоты раковины к ее длине составляло 0.98 ± 0.09 ; отношение выпуклости раковины к ее длине составляло 0.72 ± 0.02 ; отношение выпуклости раковины к ее высоте составляло 0.74 ± 0.06 .

Эти моллюски с округлым контуром створок раковин остаются погруженными в грунт, сохраняя и внешний облик и образ жизни, свойственный *C. isthmicum* Аральского моря, в силу двух причин:

1. Это обитание в зоне песчаных грунтов, формирующихся и обычно расположенных в зоне активной волновой деятельности. Перемещение водных масс не способствует отбору на выход моллюсков из грунта, так как положение на грунте при опоре на макушки, передний край раковины и ногу даже при небольшом заглублении в грунт все-таки мало устойчиво, а перекачивание моллюска волнами по дну не является благоприятным фактором для его жизнедеятельности. Итак, волнение в зоне отложения песчаных грунтов – фактор, действующий в сторону отбора особей, зарывающихся в грунт.

2. Биотическое окружение на подобного типа грунтах не оказывает такого давления на *Cerastoderma* как на илисто-песчаных и илистых в силу слабого количественного развития других представителей инфуауны. В частности, в прибрежных биоценозах, развивающихся на песках крайне низка численность *Syndosmya segmentum* по сравнению с биоценозами, занимающими илистые грунты (Андреева, Андреев, 1990а). Прибрежные песчаные грунты остаются биотопом, где наибольшие преимущества имеют *Cerastoderma* с округлой, толстостен-

ной раковиной, погруженной в грунт, где и сохраняются моллюски внешне близкие к типовым *C. isthmicum* 1976 г., но резко отличающиеся от них по ряду признаков, главнейшие из которых строение замка, лигамента, число ребер на створках и окраска раковины.

Жизненная форма, обитающая в жидком илистом грунте. Это моллюски с уплощенной раковиной, обладающей удлинненно-округлыми или овальными створками с центральным положением макушек (условно равноплечий контур). Макушки у моллюсков в разные годы исследований могут быть как довольно широкими, так и узкими. Всего ребер 19–23, нормальных · 11–19. Отношение высоты раковины к ее длине составляло 0.88 ± 0.01 ; отношение выпуклости раковины к ее длине составляло 0.62 ± 0.01 ; отношение выпуклости раковины к ее высоте составляло 0.70 ± 0.01 .

Эта жизненная форма илистых грунтов не встречена в сборах после 1989 г.

Эпифаунистическая жизненная форма, обитающая на песчано-илистом или илисто-ракушечном грунте и располагающаяся преимущественно вне грунта (Андреев, Андреева, 1995б, 1997б). У представителей этой жизненной формы изменилось видоспецифическое поведение. Известно, что *Cerastoderma* Аральского и Каспийского морей (Хусаинова, 1958; Романова, 1979) находились в грунте и питались, взмучивая и «сдувая» частицы органики с поверхности грунта. Эти же моллюски вышли на поверхность грунта и фильтруют, как и дрейссены, из водной толщи (рис. 8.3). Данная чрезвычайно полиморфная группа моллюсков включает целый букет форм, ряд из которых прослеживается в бентосе различных районов Аральского моря при совместном обитании в течение нескольких лет. Общим для них является наличие в разной степени уплощенной раковины с очень вытянутым задним краем и сильно смещенными вперед макушками, преобразование в различной степени лигамента. Лигамент удлиняется и расчленяется вплоть до четковидного, наряду с типичным для *Cerastoderma* задним лигаментом может формироваться передний лигамент, обычно состоящий только из слоя слияния, но в ряде случаев имеющий типичное трехслойное строение. В целом, эти моллюски имеют меньшее число ребер, чем моллюски других жизненных форм (общее число

ребер от 14 до 22, нормально развитых от 9 до 16). Значения морфометрических индексов в целом отличаются от таковых моллюсков других жизненных форм и имеют значительный размах колебаний, что обусловлено объединением в одну жизненную форму букета достаточно различающихся между собой форм моллюсков (см. глава 5). Эти формы обладают рядом различных жизненно важных морфологических признаков (адаптаций), имеющих систематическое значение для двустворчатых моллюсков, и различаются между собой в большей степени, чем современные виды *Cerastoderma* Черного моря. Причем, не сходны между собой как формы географически изолированные, обитающие в Малом или Большом море, так и формы совместно обитающие, отловленные на небольшом участке акватории, что, по-видимому, позволяет говорить о видообразовательном процессе среди *Cerastoderma* Аральского моря.

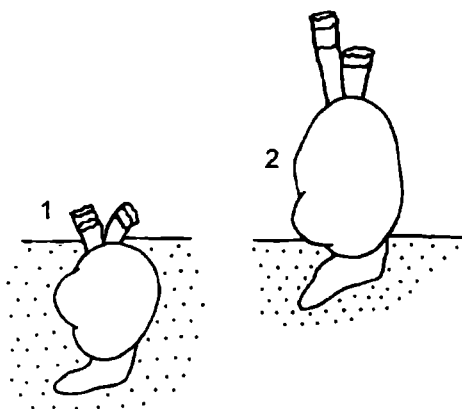


Рис. 8.3. Схема положения *Cerastoderma* в грунте Аральского моря (по: Андреев, Андреева, 1997б с исправлениями).

1 – типичное положение *Cerastoderma isthmicum*, 2 – положение современных *Cerastoderma* вне грунта.

Итак, как уже отмечалось выше, вымирание дрейссен и экспансия *Syndosmya segmentum* по акватории Арала с резким наращиванием численности и биомассы акклиматизанта на илистых и илисто-

песчаных грунтах явились факторами, способствовавшими отбору части *Cerastoderma* на выход из грунта. Этот процесс занимал незначительный промежуток времени, так как к 1990 г. в заливе Бутакова уже сформировалась популяция существенно отличающаяся по ряду признаков от эталонных *C. isthmicum* 1976 г. и *Cerastoderma* прибрежья острова Толмачева 1976 г. По коллекциям 1976–1994 гг. имеется возможность проследить все этапы перехода от форм, обитающих в грунте, к формам, максимально находящимся на поверхности.

Постепенное вымирание с середины 70-х годов всех сестонофагов, как инфауны, так и эпифауны, за исключением *Cerastoderma*, а также переход экосистемы Арала из макрофитного типа продуцирования органического вещества в микрофитный (за счет фито- и бактериопланктона, микрофитобентоса) стимулировали адаптивную радиацию *Cerastoderma* (рис. 8.4).

Процесс видообразования среди *Cerastoderma* как Малого, так и Большого моря и протекал параллельно. Наблюдается общая канализованность процесса, направленного на выход моллюсков из грунта и освоение адаптивной зоны эпифауны. В процессе видообразования затронут ряд морфологических признаков, имеющих систематическое значение для *Cerastoderma* и в целом для других таксонов двустворчатых моллюсков. Одним из таких систематических признаков в морфологии раковины является строение и относительные размеры лигамента (Petcrsen, 1958; Boyden, 1973; Brock, 1978; и др.). В рассматриваемом случае популяции *Cerastoderma* Малого и Большого моря, изолированных водоемов, отличаются друг от друга строением лигамента в большей степени, чем современные виды *Cerastoderma* Черного моря (см. глава 7). Так, контрольная выборка залива Тшебас 1992 г. Большого моря при внешнем сходстве контуров створок с контурами контрольных выборок из залива Бутакова 1993 г. и из входа в залив Бутакова 1994 г. Малого моря имеет существенные отличия в строении лигамента. Моллюски из Малого моря если и имеют продолжение лигамента впереди макушек, то оно представлено только слоем слияния. Моллюски из залива Тшебас Большого моря всегда имеют продолжение лигамента впереди макушек, причем в ряде случаев это продолжение имеет типичное для двустворчатых моллюсков трехслойное

строение с формированием одной или даже двух дополнительных нимф на передней части замочной площадки (см. глава 6). Формируется подобие амфидетного лигамента, свойственного архаичным двустворчатым моллюскам (Скарлато и др., 1990).

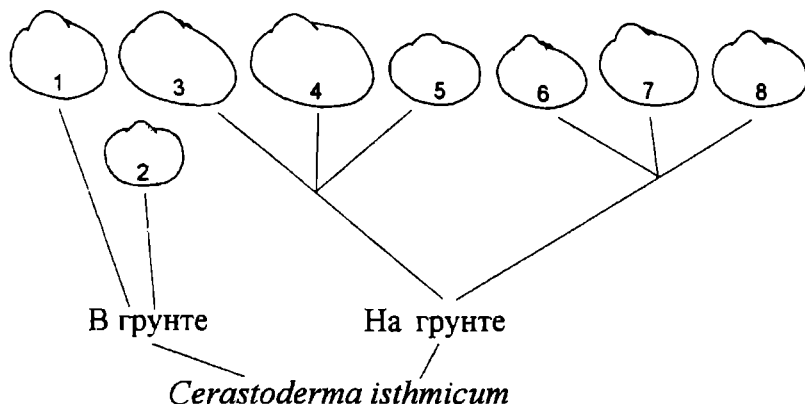


Рис. 8.4. Адаптивная радиация *Cerastoderma* Аральского моря.

1 – моллюски с округлой вздутой раковиной, 2 – моллюски с условно равноплечей уплощенной раковиной (вымерли); 3–8 — моллюски с удлиненным задним краем раковины и смещенными вперед макушками: 3–5 — передний лигамент состоит только из слоя слияния, 6–8 — передний лигамент типичного строения.

В сложившейся ситуации все морфологические признаки, как имеющие важное систематическое значение, так и второстепенные, вышли из-под контроля стабилизирующего отбора в такой степени, что в аральских популяциях *Cerastoderma* стали проследиваться элементы архаичности, свойственные примитивным предковым двустворкам, отстоящим достаточно далеко от современных *Cerastoderma*. Помимо уже отмеченного амфидетного лигамента примером может служить и формирование подобия ктенодонтного замка в контрольной выборке 1994 г. из входа в залив Бутакова.

При разрушении сложившихся биотических связей, односторонним изменением основных абиотических факторов и в отсутствие

стабилизирующего отбора наблюдается рекапитуляция архаичных признаков, что говорит о разрушении комплекса адаптивно важных признаков и приводит к существенному изменению генетической системы популяции. Наличие в контрольных выборках последних лет из различных частей Арала групп особей со столь существенными расхождениями по важнейшим для двустворок систематическим признакам указывает на взрывной процесс видообразования, затрагивающий, возможно, и макроэволюционный уровень.

Освоение новой арены жизни (прорыв в новую адаптивную зону) обычно сопровождается адаптивной радиацией. Вид, первоначально заселивший новую зону, обычно дает начало разнообразным линиям (Грант, 1980), что и наблюдалось в конце 80-х – начале 90-х годов на *Cerastoderma* в Аральском море. И, как отмечает С.С. Шварц (1980), «истинный эволюционный прогресс заключается в создании новой экологической ниши, создающей предпосылки к широкой адаптивной радиации» (с. 250). Выход в новую среду обитания стимулировал дальнейшее развитие различных адаптаций в популяциях *Cerastoderma* Малого и Большого моря, способствующих существованию на грунте. Разнообразие форм *Cerastoderma*, достаточно четко различающихся по морфологическим признакам, занявших нишу эпифауны, вероятно, свидетельствует о начавшейся специализации, основанной по мнению С.С. Шварца (1980) на ароморфных преобразованиях. И, как указывает С.С. Шварц (1980), для каждого данного вида в данной среде обитания эволюционные возможности ограничены, что совершенно справедливо для *C. isthmicum*, обитающего в песчаном грунте. В случае формирования эпифаунистической жизненной формы *Cerastoderma* наблюдается прогрессивная экспансия в различные биотопы (на илистый песок, песчанистый и ракушечный ил, ил), происходящая на основе формирования новых экологических ниш и ведущая к адаптивной радиации.

Подобный прецедент уже имел место в истории морских водоемов (Невесская с соавт., 1989; Старобогатов, 1994). При освоении пережившими кризис эвригалинными видами и их непосредственными потомками чуждых им ранее экологических ниш [= создание новых экологических ниш по С.С. Шварцу (1980)], наблюдались морфологические изменения, приводившие к становлению видов, сходных с эко-

логически близкими видами. Так, некоторые *Dreissena* перешли к жизни в грунте и по форме раковины стали напоминать некоторых инфузорных двустворок.

Почему стало возможным освоение *Cerastoderma* новой адаптивной зоны и, самое главное, почему стала возможной адаптивная радиация? Ответ на этот вопрос следует искать исходя из эоцентрической концепции эволюции. Ее основной постулат гласит, что ни одна видовая популяция не может существовать вне экосистемы (Старобогатов, 1987), и ключевым камнем в этой ситуации является перестройка, эволюция экосистемы Аральского моря, заключающаяся в изменении направления трансформации вещества и энергии. В период квазистационарного режима основным поставщиком первичного органического вещества в Аральском море являлись макрофиты. Как отмечает А.Ф. Карпевич (1975), по происхождению и распределению органического вещества Аральское море являлось антиподом океана и Черного моря, причем пелагическая пищевая цепь в нем была крайне ослаблена. В конце 80-х – начале 90-х годов ситуация в корне изменилась. Первенство в продуцировании первичного органического вещества перешло к фито- и бактериопланктону и, частично, к микрофито- и бактериобентосу. При этом произошло существенное (примерно на порядок) возрастание скорости первичного продуцирования (Орлова, 1993), за счет увеличения содержания биогенных элементов в водной толще (Свиридова, 1990). Существенное возрастание скорости первичного продуцирования в водной толще могло, по-видимому, обеспечить формирование достаточно мощной пастбищной пищевой цепи, тем самым изменив направление потока энергии.

Таким образом, к концу 80-х годов в экосистеме Аральского моря оказались вакантными лицензии в понимании Я.И. Старобогатова (1984, 1985, 1988) и В.В. Левченко (1984), занимаемые ранее моллюсками рода *Dreissena*, плюс ко всему почти на порядок возросшая скорость продуцирования первичного органического вещества в водной толще стимулировала возможность «открытия» новых лицензий для фильтраторов. А поскольку для жизни, размножения и эволюции наибольшее значение имеют пища и пищевые связи (Шмальгаузен, 1983), то совокупность этих возможностей и «спровоцировала» не только

выход на поверхность грунта *Cerastoderma*, но и адаптивную радиацию внутри группы. Тем более, что трофический фактор определяет распределение двустворчатых моллюсков по дну водоема (Кузнецов, 1979, 1980).

Закономерно возникает вопрос о скорости видообразования и темпах эволюции *Cerastoderma* Аральского моря. Ответ на него может быть найден в работах палеонтологов последних лет (Жерихин, 1987, 1992; Красилов, 1986; Невеская с соавт., 1987, 1989; и др.) и у Н.В. Тимофеева-Ресовского с соавторами (1973, 1977): на темпы эволюции может влиять и образование большего или меньшего числа экологических ниш в пределах одной и той же адаптивной зоны. Виды у двулопых и перекрестно оплодотворяющихся форм «могут возникать постепенно и медленно, а иногда быстро и «внезапно» (Тимофеев-Ресовский с соавт., 1977, с. 212). Конкретный цифровой материал (экспансия *Cerastoderma isthmicum* в открытое море началась в первой половине 70-х годов), полученный при изучении *Cerastoderma* Аральского моря ошеломляет. Однако следует принимать во внимание темпы эволюции самой экосистемы Аральского моря. Немногим более, чем за два десятка лет море из солоноватого водоема превратилось в водоем с высокой, постоянно возрастающей соленостью, с обедненной биотой (при отсутствии ряда типичных для других морей трофических группировок) и измененным типом и скоростью продуцирования первичного органического вещества. При этом небольшое число видов зообентоса имело постоянно возрастающую численность и биомассу, значения которых более чем на один – два порядка в среднем превышали средние при квазистационарном режиме моря. Изолированное положение Арала исключало возможности расширения биоразнообразия за счет миграции.

Аналогов регистрируемых в Аральском море в настоящее время процессов на земном шаре, скорее всего, нет; их, вероятно, следует искать в геологическом прошлом. Если обратиться к палеонтологическим материалам, то поражает сходство описанных палеонтологами процессов с протекающими в конце 20-го века в Аральском море. Причем, эти процессы имеют универсальный характер. Они присущи в прошлом всему живому нашей планеты, как мезозойским растениям

(Красилов, 1986), так и наземным тетраподам ранней и средней юры (Каландадзе, Раутиан, 1992), меловым насекомым (Жерихин, 1992), морским и солоноватоводным кайнозойским моллюскам (Невесская с соавт., 1987, 1989).

На основании палеонтологических материалов было показано (Красилов, 1969, 1987), что возможны два типа эволюции живого на Земле. Когерентный тип (т.е. согласованный) – медленная, плавная эволюция происходит в условиях устойчивой структуры сообществ, в условиях острой конкуренции и некогерентный – быстрые, радикальные преобразования в условиях распадающейся экологической системы и ослабленной конкуренции. Причем, в устойчивом сообществе конкуренция – это основной стабилизирующий фактор, ослабление которого в период кризиса может привести к дестабилизации – резкому увеличению размаха изменчивости. «Ослабление конкуренции допускает эволюционное экспериментирование, возникновение макрополиморфизма как основы быстрых эволюционных преобразований. По мере стабилизации условий макрополиморфные популяции, занимающие ряд адаптивных зон, распадаются и дают начало различным линиям адаптивной радиации» (Красилов, 1986, с. 73).

Аналогичные результаты получены при исследовании фаун замкнутых и полностью замкнутых полуморских и солоноватых кайнозойских бассейнов. На примере этих фаун можно видеть неоднократно повторяющийся процесс адаптивной радиации немногочисленных форм, переживших гидрологический кризис (Невесская с соавт., 1989). Причем, исследования амплитуды изменчивости ископаемых видов моллюсков одних и тех же родов в разных бассейнах показали, что наиболее изменчивы виды, которые дают начало новым видам (Невесская, 1967). Считается также возможным интенсивное симпатрическое видообразование для морских фаун, особенно среди тех групп, для которых характерны пелагические личиночные стадии, поскольку пространственной изоляции между популяциями возникнуть не может. Этот процесс шел за счет освоения свободных экологических ниш путем как постепенного, так и резкого изменения признаков (Невесская, 1967; Невесская, Попов, 1976; Невесская с соавт., 1987).

При исследовании морских и солоноватоводных кайнозойских моллюсков установлено, что скорость видообразования и появления новых надвидовых таксонов в основном зависела от стабильности бентосных сообществ. При нарушении стабильности изменялась и трофическая зональность за счет полного выпадения моллюсков-детритофагов. Возникновение же новых сообществ создавали условия для быстрой эволюции и возникновения новых эндемичных таксонов родового и даже семейственного ранга. В случае нарушения стабильности сообществ проявлялась потенциально возможная скорость эволюции моллюсков. Наблюдалась «взрывная» эволюция в основе которой лежала незначительная часть таксонов ранее существовавшей биоты (Невесская, 1980; Невесская с соавт., 1989). Также было показано (Жерихин, 1987, 1992), что скорость эволюции в подобных ситуациях (условиях) может быть исключительно высокой – видообразование в течение первых десятков поколений. Вероятно, среди *Cerastoderma* Аральского моря при его современной регрессии наблюдаются процессы, тождественные, скорее всего, процессам, имевшим место в геологическом прошлом осолоненных водоемов нашей планеты.

Имеющиеся материалы по *Cerastoderma* Аральского моря (по 1994 г. включительно) относятся к начальным этапам взрыва видообразования и дальнейшая судьба возникших форм (групп) зависит от дальнейшей эволюции экосистемы Арала.

Эволюция экосистемы Большого моря с 1961 г. была сопряжена и подчинена прогрессирующему осолонению. Вероятно и дальнейшее осолонение Большого моря вплоть до формирования нескольких остаточных гипергалинных водоемов. Существование *Cerastoderma* в условиях повышающейся солености будет определяться солеустойчивостью формирующихся видов. Возможно, что наряду с отбором на выход из грунта параллельно происходит и отбор на формирование большей солеустойчивости. В условиях эксперимента аральские *Cerastoderma* начала 90-х годов акклимировались до солености 80–90 г/л (Филиппов, 1995; Filippov, Komendantov, 1996). Возможно, что более низкие данные по солеустойчивости *Cerastoderma* Аральского моря, полученные в предыдущие годы (Хусаинова, 1958; Андреев, Андреева, 1990б), объясняются изменениями генофонда.

Эволюция экосистемы Малого моря до отделения его от Большого моря происходила синхронно, причем Малое море в процессе осолонения даже опережало Большое море. После разделения морей небольшого количества вод, поступающих по Сырдарье, стало достаточным для того чтобы осолонение Малого моря остановилось и даже началось небольшое распреснение, чему способствовало и строительство временных дамб в проливе Берга. Очевидно, соленость вод Малого моря будет претерпевать довольно значительные колебания в зависимости от объема стока и надежности дамбы, но, скорее всего, в ближайшие десятилетия соленость его вод будет находиться в пределах толерантного диапазона *Cerastoderma*.

Вероятно, дальнейшая эволюция форм *Cerastoderma* Малого моря будет проходить при солености ниже 25 ‰ и определяться, в большей степени, биотическим окружением. Здесь большую роль могут иметь увеличение запасов бентофага акклиматизанта камбалы-глоссы, в рационе которой *Cerastoderma* составляют существенную долю (Андреев с соавт., 1995).

После вымирания *Dreissena caspia pallasii* и *D. polymorpha obtusecarinata* дрейссены вряд ли в обозримом будущем могут иметь ограничивающее значение для *Cerastoderma*, так как оставшийся в бассейне Арала подвид *Dreissena polymorpha aralensis* – пресноводная форма, зона обитания которой ограничена низкой соленостью и не совпадает с ареалом *Cerastoderma*. Только после преодоления барьерной солености 3–5 ‰ (Андреев, Андреева, 1991а, б) и формирования более солевыносливого подвида (что, вероятно, уже происходило в истории Арала неоднократно) при солености до 12–14 ‰ появится возможность ценотического контроля.

Возможно, отрицательное влияние на формы тяготеющие к илистым глубоководным биотопам будут оказывать и, отмеченные Н.И. Андреевым (1999), расширяющиеся заморные явления в центральных котловинах.

Таким образом, переход инфаунных *Cerastoderma* в новую адаптивную зону можно рассматривать как ароморфное преобразование, на базе которого наблюдается адаптивная радиация для освоения новой для группы арены жизни. Давление отбора направлено на формирова-

ние жизненной формы, обладающей раковиной максимально возвышающейся над грунтом и специализирующейся на питании из максимально удаленных от дна слоев воды. При этом образовался букет форм, обладающих существенными морфологическими отличиями в форме, окраске и скульптуре створок и их симметрии, строении замка, лигамента, наличии зияния и пр. Достоверное значительное изменение габитуса раковин (морфометрических индексов), проявление архаичных и возникновение новых морфологических признаков позволяет говорить о бурно идущем процессе видообразования, и, возможно, о формировании новых надвидовых таксонов. Судя по наблюдениям за *Cerastoderma* Аральского моря в условиях некогерентной фазы эволюции идет лишь накопление различных форм, существование многих из которых ограничено во времени. И только при вступлении водосма в фазу квазистационарного гидролого-гидрохимического режима при подключении стабилизирующего отбора в условиях обострившейся конкуренции из многообразия форм будет закончено формирование видов, соответствующих предоставленным экосистемой лицензиям.

Несомненно, что сформировавшиеся группы *Cerastoderma* Аральского моря заполнили и будут заполнять в дальнейшем лицензии, предоставляемые экосистемами других морей эпифаунистическим комплексам двустворчатых моллюсков.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Экологический кризис, развившийся в бассейне Аральского моря в результате неумеренной водохозяйственной деятельности, затронул все звенья экосистемы Арала. Падение уровня к 1993 г. почти на 16 м, осушение 45 % акватории, разделение в 1987 г. единого географического объекта на два водоема с различными гидролого-гидрохимическими режимами, возрастание солёности в среднем до 36.48 ‰ в августе 1992 г. в Большом море и до 28.65 ‰ в Малом, вымирание генеративно-пресноводной и солоноватоводной фауны – все это веки разраставшегося экологического кризиса. Обеднение видового состава, смена фаунистических комплексов, перестройка пищевых цепей из-за вымирания отдельных трофических группировок и даже звеньев в экосистеме моря, переход самой экосистемой из макрофитного типа продуцирования органического вещества в микрофитный и, следовательно, изменение направления потока энергии в экосистеме способствовали совмещению в течение короткого временного отрезка уникальнейших обстоятельств (условий), вероятно, имевших место ранее неоднократно в геологической истории бывших «южных морей СССР». На глазах одного поколения исследователей произошли процессы, занимавшие в истории нашей планеты периоды в сотни и тысячи лет. Последствия экологического кризиса, охватившего экосистему Аральского моря, сравнимы с процессами, описываемыми палеонтологами для водоемов, существовавших на территории «южных морей СССР».

В результате осолонения моря произошло колоссальное обеднение биоты и, самое главное, ослабление ценотического контроля в экосистеме. Эпифаунистические моллюски вымерли, лицензии, занимаемые ими ранее, оказались вакантны.

При осолонении моря живой составляющей его экосистемы пришлось преодолеть зону критической солёности или хорогалинную зону 12–14 ‰ и несколько барьерных солёностей. Для *Cerastoderma* хо-

рогоалинная зона явилась существенным мутагенным фактором; потомки особей, преодолевших этот барьер, отличались широкой изменчивостью многих жизненно важных признаков, как имеющих существенное систематическое значение, так и второстепенных. Поскольку преодоление хорогалинной зоны в целом по акватории моря занимало сравнительно длительный промежуток времени, в силу неодновременного достижения разными районами моря этой солёности, то популяция подвергалась воздействию критической солёности неоднократно.

Избыток пищи, характеризующий ранее бенталь Аральского моря, и резкое снижение численности рыб, в том числе и потребителей *Cerastoderma*, способствовало нарастанию численности и биомассы последних, на 1–2 порядка превышающих количественное развитие в начале – середине 70-х годов. Сложившиеся условия обеспечили выживание и размножение всех разнообразных генотипов, тем самым значительно расширив генофонд популяции.

Существенное увеличение скорости продуцирования первичного органического вещества в водной толще повысило обеспеченность фильтраторов пищей, способствуя, вероятно, появлению дополнительных для них лицензий. Вымирание эпифаунистических моллюсков также освободило лицензии, занимаемые ранее фильтраторами эпифауны. Наличие свободной арены жизни стимулировало выход *Cerastoderma* из грунта. Эпифаунистические *Cerastoderma* из различных районов моря имеют существенные морфологические отличия, причем вариации морфологических признаков превышают межвидовую изменчивость внутри рода для олигоценовых *Cerastoderma* Приаралья и современных *Cerastoderma* из Черного и Азовского морей.

Таким образом, ослабление ценотического контроля, освобождение и формирование дополнительных лицензий для фильтраторов вследствие изменения направления трансформации вещества и энергии в Аральском море, конкуренция со стороны пластичного в пищевом отношении акклиматизанта *Syndosmya segmentum*, в массе развивавшемся в грунте, способствовали отбору на выход из грунта части популяции *Cerastoderma isthmicum*, сформировавших новые для этих моллюсков жизненные формы.

К середине 90-х годов в Аральском море сохранились две жизненные формы *Cerastoderma*. Первая жизненная форма обитает в песчаном грунте и сходна по биологии и внешнему облику с *C. ishmicum*, обитавшем в Аральском море в начале – середине 70-х годов. Хотя эти *Cerastoderma* достоверно отличаются от эталонных по ряду морфологических признаков, но занимают в экосистеме тоже место и используют те же пищевые ресурсы, что и эталонные *Cerastoderma* 1976 г. Вторая жизненная форма ранее в 20-ом веке для Аральского моря не отмечалась, поскольку возможность ее формирования исключалась ценотическим контролем со стороны эпифаунистических элементов экосистемы.

Эта жизненная форма включает ряд групп (форм), обитающих на грунте и отличающихся между собой более, чем современные виды *Cerastoderma* из Черного моря. Можно утверждать, что уже сейчас существуют механизмы репродуктивной изоляции между группами *Cerastoderma*, в противном случае при наличии пелагической личиночной стадии различия между ними не должны были бы быть столь устойчивы во времени. Вероятно, это формирующиеся симпатрические «молодые» виды, поскольку ряд групп встречается совместно в пробах из различных районов в течении нескольких лет подряд. Назвать их «настоящими», окончательно оформленными видами пока нельзя, поскольку происходит постоянное изменение гидролого-гидрохимического режима моря. Только после стабилизации абиотических составляющих экосистемы при подключении стабилизирующего отбора, в условиях конкуренции произойдет завершение адаптивной радиации формированием узкоспециализированных видов с константными признаками.

ЛИТЕРАТУРА

- Абросов В.Н. О видообразовании в озерах. – М.: Наука. – 1987. – 86 с.
- Агарова И.Я. Некоторые особенности линейного роста двустворчатых моллюсков (на примере одновозрастной популяции *Cerastoderma edule* L.) // Моллюски. Основные результаты их изучения: Автореф. докладов шестого Всесоюз. совещ. по изучению моллюсков. Сб. 6. Ленинград, 7-9 февр. 1979 г. – Л.: Наука. – 1979. – С. 80–82.
- Аладин Н.В. О смещении барьера критической солености в Каспийском и Аральском морях на примере жаброногих и ракушковых ракообразных // Зоол. журн. – 1983. – Т. 62, Вып. 5. – С. 689–694.
- Андреев Н.И. Некоторые данные о влиянии осолонения воды на фауну беспозвоночных Аральского моря // Биол. основы рыбн. хоз-ва водоемов Ср. Азии и Казахстане: Тез. докл., Балхаш, 22–26 сент. 1981 г. Фрунзе: Илим. – 1981. – С. 219–220.
- Андреев Н.И. Зоопланктон Аральского моря в начальный период его осолонения // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. – 1989. – Т. 199. – С. 26–52.
- Андреев Н.И. Зоопланктон залива Бутакова Аральского моря в июне 1990 г. // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. – 1991. – Т. 237. – С. 30–33.
- Андреев Н.И. Гидрофауна Аральского моря в условиях экологического кризиса. – Омск: Изд-во ОмГПУ, 1999. – 454 с.
- Андреев Н.И., Андреева С.И. К вопросу о продуктивности Аральского моря // Проблемы экологии Прибайкалья: Тез. докл., Иркутск, 10–13 сент. 1979 г. – Иркутск: Б. и. – 1979. – Вып. 1. – С. 141–142.
- Андреев Н.И., Андреева С.И. Некоторые закономерности изменения фауны беспозвоночных Аральского моря // IV съезд Всесоюз. гидробиол. об-ва: Тез. докл., Киев, 1–4 дек. 1981 г. – Киев: Наук. думка, 1981. – Ч. 1. – С. 50–51.
- Андреев Н.И., Андреева С.И. Двустворчатые моллюски Аральского моря в условиях его осолонения // Моллюски. Результаты и перспективы их исследований: Автореф. докл. 8 Всесоюз. совещ. по изучению моллюск., Ленинград, апр. 1987 г. – Л.: Наука. – 1987. – С. 175–176.
- Андреев Н.И., Андреева С.И. Краб *Rhithropanopeus harrisi tridentatus* (Decapoda, Xanthidae) в Аральском море // Зоол. журн. – 1988. – Т. 67. Вып. 1. – С. 135–136.

- Андреев Н.И., Андреева С.И. Зообентос култуков Арала до и после зарегулирования стока рек (к вопросу о положении хорогоалинной зоны в Аральском море) // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. – 1990а. – Т. 223. – С. 53–66.
- Андреев Н.И., Андреева С.И. Соленостная резистентность некоторых массовых беспозвоночных Аральского моря // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. – 1990б. – Т. 223. – С. 85–103.
- Андреев Н.И., Андреева С.И. Зообентос залива Бутакова Аральского моря в июне 1990 г. и причины бедности его фауны // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. – 1991а. – Т. 237. – С. 40–43.
- Андреев Н.И., Андреева С.И. Типология вод Аральского моря на гидробиологической основе // VI съезд Всесоюзн. гидробиол. об-ва: Тез. докл. – Мурманск: Полярная правда. – 1991б. – Т. 2. – С. 36–37.
- Андреев Н.И., Андреева С.И. Акклиматизация беспозвоночных в Аральском море // Рукопись деп. в ВИНТИ РАН. 01.08.95. № 2319–В 95. – Омск. – 1995а. – 43 с.
- Андреев Н.И., Андреева С.И. К вопросу о моллюсках рода *Cerastoderma* Аральского моря // Рукопись деп. в ВИНТИ РАН. 20.02.95. № 480–В 95. – Омск. – 1995б. – 10 с.
- Андреев Н.И., Андреева С.И. Малакофауна Аральского моря в условиях осолонения // Проблемы гидробиологии континентальных вод и их малакофауна. – СПб. 1996. – С. 5–6.
- Андреев Н.И., Андреева С.И. Зообентос Аральского моря в период его регрессии // Рукопись деп. в ВИНТИ РАН. 03.12.97. № 3522–В 97. – Омск. – 1997а. – 46 с.
- Андреев Н.И., Андреева С.И. Изменение видоспецифичного поведения *Cerastoderma isthmicum* Issel (Mollusca, Bivalvia, Cardiidae) в Аральском море // Естественные науки и экология. Ежегодник ОмГПУ. – Омск, 1997б. – Вып. 2. – С. 58–62.
- Андреев Н.И., Андреева С.И. К классификации вод Аральского моря на гидробиологической основе // Рукопись деп. в ВИНТИ РАН. 24.04.98. № 1318–В 98. – Омск. – 1998а. – 35 с.
- Андреев Н.И., Андреева С.И. Трофическая структура зоопланктона, зообентоса и ихтиофауны Аральского моря в период его регрессии // Рукопись деп. в ВИНТИ РАН. № 1317–В 98. – Омск. – 1998б. – 15 с.
- Андреев Н.И., Андреева С.И., Балымбетов К.С. и др. К прогнозу изменения абиотических и биотических условий среды Аральского моря под воздействием антрополических факторов // Биол. основы рыбн. хоз-ва

- водоемов Ср. Азии и Казахстана: Матер. конф., 1978 г. – Фрунзе: Илим, 1978. – С. 10–12.
- Андреев Н.И., Андреева С.И., Филиппов А.А. Зообентос Аральского моря в условиях прогрессирующего осолонения // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. – 1990. – Т. 223. – С. 24–30.
- Андреев Н.И., Лим Р.М., Ермаханов З. Акклиматизация рыб в Аральском море // Рукопись деп. в ВИНТИ РАН. 01.08.95. № 2318–В 95. – Омск. – 1995. – 51 с.
- Андреева С.И. Зообентос Аральского моря // Биол. основы рыбного хозяйства водоемов Ср. Азии и Казахстана: Матер. конф., 1978 г. – Фрунзе: Илим. – 1978. – С. 13–14.
- Андреева С.И. Макробентофауна Аральского моря в современных условиях // Биол. основы рыбн. хозяйства водоемов Ср. Азии и Казахстана: Матер. конф., Ташкент, 27–29 сент. 1983 г. – Ташкент: Фан. – 1983. – С. 48–49.
- Андреева С.И. Макробентофауна Аральского моря в условиях его измененного режима: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М., 1984. – 24 с.
- Андреева С.И. Моллюски рода *Caspihydrobia* Starobogatov, 1970 (Gastropoda, Purgulidae) водоемов Казахстана // Моллюски. Результаты и перспективы их исследований: Автореф. докл. 8 Всесоюзн. совещ. по изуч. моллюсков, Ленинград, апр. 1987 г. – Л.: Наука, 1987. – С. 178–180.
- Андреева С.И. Макрозообентос Аральского моря в начальный период его осолонения // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. – 1989. – Т. 199. – С. 53–82.
- Андреева С.И., Андреев Н.И. Донные биоценозы Аральского моря при изменении его режима // Гидробиол. журн. – 1987. – Т. 23, № 5. – С. 81–86.
- Андреева С.И., Андреев Н.И. Сукцессионные изменения донных биоценозов Аральского моря // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. – 1990а. – Т. 223. – С. 104–145.
- Андреева С.И., Андреев Н.И. Трофическая структура донных сообществ Аральского моря в условиях его измененного режима // Экология. – 1990б. – № 2. – С. 61–67.
- Андреева С.И., Андреев Н.И. Изменчивость раковин *Cerastoderma isthmicum* (Mollusca, Bivalvia) Аральского моря в условиях экологического кризиса. Сообщение 1. Контур створок, окраска, скульптура // Рукопись деп. в ВИНТИ РАН. – 27.09.00. № 2480–В 00. – Омск. – 2000а. – 30 с.

- Адресва С.И., Андреев Н.И. Изменчивость раковин *Cerastoderma isthmicum* (Mollusca, Bivalvia) Аральского моря в условиях экологического кризиса. Сообщение 2. Замок, лигамент, размерный состав // Рукопись деп. в ВИНТИ РАН. – 27.09.00. № 2481–В 00. – Омск. – 2000б. – 23 с.
- Андреева С.И., Андреев Н.И. Фенотипическая изменчивость *Cerastoderma isthmicum* (Mollusca, Bivalvia) Аральского моря в условиях квазистационарного режима // Рукопись деп. в ВИНТИ РАН. – 27.09.00. № 2482–В 00. – Омск. – 2000в. – 27 с.
- Андреева С.И., Андреев Н.И. Фенотипическая изменчивость *Cerastoderma isthmicum* (Mollusca, Bivalvia) Аральского моря в условиях экологического кризиса // Рукопись деп. в ВИНТИ РАН. – 27.09.00. № 2483–В 00. – Омск. – 2000г. – 55 с.
- Анистратенко В.В. Соотношение между кривизной фронтального сечения створок и углом между латеральными зубами некоторых сферейд (*Bivalvia*, *Sphaeriidae*) // Моллюски. Результаты и перспективы их исследований: Автореф. докл. 8 Всесоюз. совещ. по изуч. моллюсков, Ленинград, апр. 1987 г. – Л.: Наука, 1987. – С. 207–209.
- Артамонов В.А. Позднечетвертичные регрессии Каспийского моря по данным биостратиграфических и геоморфологических исследований Дагестанского шельфа Среднего Каспия: Автореф. дис. ... канд. геогр. наук. – М. – 1976. – 26 с.
- Атлас беспозвоночных Аральского моря / Под. ред. Ф.Д. Мордухай-Болтовского и др. – М.: Пищевая промышленность. – 1974. – 272 с.
- Баранова А.И. О новой находке *Cardium edule* L. в Юго-восточном Прикаспии // Геоморфология и палеография. Географический сборник. – 1958. – Вып. 10. – С. 180–183.
- Беклемишев В.Н. О некоторых видах прибрежных биоценозов Арала // Изв. Биол. н. – и. ин-та и Биол. станции при Пермск. ун-те. – 1923. – Т. 1, Вып. 9–10. – С. 143–148.
- Бенинг Л.А. Гидрологические и гидробиологические материалы к составлению промысловой карты Аральского моря // Тр. Аральского отд. н. – и. ин-та рыбн. хоз-ва и океаногр. – 1934. – Т. 3. – С. 183–205.
- Бенинг А.Л. Материалы к составлению промысловой карты Аральского моря // Тр. Аральского отд. н. – и. ин-та рыбн. хоз-ва и океаногр. – 1935. – Т. 4. – С. 139–198.
- Бервальд Э.А. Пути организации рационального рыбного хозяйства во внутренних водоемах. – Ростов-на-Дону: Изд-во РГУ. – 1964. – 148 с.

- Берг Л.С. Аральское море. Опыт физико-географической монографии // Изв. Туркест. отд. Русск. географ. об-ва. – 1908. – Т. 5, Вып. 9. – С. 1–570.
- Бессонов О.А., Спичак С.К., Кафанов А.И. Межпопуляционная изменчивость и пространственное распространение азовского *Cardium edule* // Океанология – 1970. – Т. 10, Вып. 3. – 529–537.
- Бродская В.А., Неценевич М.Р. Распространение *Mytilaster lineatus* в Каспийском море // Зоол. журн. – 1941. – Т. 20, Вып. 1. – С. 79–99.
- Галактионова Е.Л., Бинтинг Э.А. Случаи поймки мизид акклиматизированных в Аральском море // Бюлл. МОИП. – 1964. – Вып. 2. – С. 153–154.
- Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР: Т. 7. Аральское море / Под ред. В.Н. Бортника и С.П. Чистяковой. – Л.: Гидрометеоздат. – 1990. – 196 с.
- Грант В. Эволюция организмов. – М.: Мир. – 1980. – 407 с.
- Гримм О.А. Каспийское море и его фауна // Тр. Арало-Каспийской экспедиции. – 1876 – Вып. 2, Тетрадь 1. – СПб. – С. 1–168.
- Губа И.С., Андреев Н.И., Андреева С.И. и др. Оценка влияния водохозяйственных мероприятий в бассейне Аральского моря на его режим // Природные ресурсы современного Приаралья. – Алма-Ата: Наука. 1981. – С. 36–51.
- Деньгина Р.С. Бентос архипелага Карабайли Аральского моря // Тр. Лабор. озеровед. АН СССР. – 1959. – Т. 8. – С. 23–83.
- Доброхотова К.В. Некоторые данные о продуктивности гидромакрофитов Аральского моря // Ботан. журн. – 1971. – № 12. – С. 1759–1771.
- Добрынин Э.Г., Королева Н.Г. Продукционные и микробиологические процессы в заливе Бутакова Аральского моря // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. – 1991. – Т. 237. – С. 49–59.
- Зенкевич Л.А. Биология морей СССР. – М.: Изд-во АН СССР. – 1963. – 739 с.
- Жерихин В.В. Биоценотическая регуляция эволюции // Палеонтол. журн. – 1987. – № 1. – С. 3–12.
- Жерихин В.В. Исторические изменения разнообразия насекомых // Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению: Матер. конф. БИН РАН и ЗИН РАН 14–15 февр. и 14–15 мая 1990 г., Ленинград (СПб), Санкт-Петербург, 1992. – С. 53–65.
- Инструкция для сбора и обработки бентоса / Сост. М.М. Брискина. – М. – Л.: Пищепромиздат. – 1930. – 26 с.

- Каландадзе Н.Н., Раутиан А.С. Эвристическая модель эволюции сообщества и его таксономического и экологического разнообразия // Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению: Матер. конф. БИН РАН и ЗИН РАН 14–15 февр. и 14–15 мая 1990 г., Ленинград (СПб), Санкт-Петербург. – 1992. – С. 65–80.
- Каревич А.Ф. Обоснование акклиматизации водных организмов в Аральском море // Тр. ВНИРО. – 1960. – Т. 43, Вып. 1. – С. 76–114.
- Каревич А.Ф. Теория и практика акклиматизации водных организмов. – М.: Пищевая промышленность. – 1975. – 432 с.
- Кафанов А.И. К номенклатуре азово-черноморских *Cardiidae* (*Bivalvia*) // Зоол. журн. 1980. – Т. 59, Вып. 4. – С. 623–626.
- Квасов Д.Д. Общие сведения об Аральском море // История озер Севан, Иссык-куль, Балхаш, Зайсан и Арал. (Серия: история озер СССР). – Л.: Наука. – 1991. – С. 216–219.
- Квасов Д.Д., Трофимец Л.Н. Некоторые вопросы истории Аральского моря // Бюлл. МОИП, отд. геол. – 1976. – Т. 51, Вып. 6. – С. 77–92.
- Кесь А.С. Основные этапы развития Аральского моря // Проблема Аральского моря. – М.: Наука. – 1969. – С. 160–171.
- Кесь А.С. Палеогеография Аральского моря в позднем плейстоцене и голоцене // Палеогеография Каспийского и Аральского морей в кайнозое. – Ч. 2. – М.: Наука. – 1983. – С. 103–119.
- Коновалов П.М. Неудачный опыт акклиматизации кефали // Рыбн. хозяйство. – 1959. – № 3. – С. 20–22.
- Кортунова Т.А. О распространении в Аральском море акклиматизированных мизид и переиса // Акклиматизация рыб и беспозвоночных в водоемах СССР. – М.: Наука, 1968. – С. 115–119.
- Кортунова Т.А. Некоторые данные по акклиматизированным кормовым беспозвоночным Аральского моря // Тр. ВНИРО. – 1970. – Т. 76, Вып. 3. – С. 178–184.
- Красилов О.А. Филогения и систематика // Проблемы филогении и систематики: Матер. симпозиума. – Владивосток, 1969. – С. 12–30.
- Красилов В.А. Нерешенные проблемы эволюции. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР. – 1986. – 140 с.
- Красилов В.А. Периодичность развития органического мира // Палеонт. журн. – 1987. – №3. – С. 9–15.
- Кузнецов А.П. Двустворчатые моллюски в составе морского донного населения и их трофическая классификация // Моллюски. Основные результаты их изучения: Автореф. докладов шестого Всесоюз. совещ.

- По изучению моллюсков. Сб. 6. Ленинград, 7-9 февр. 1979 г. Л.: Наука. – 1979. – С. 76–77.
- Кузнецов А.П. Экология донных сообществ шельфовых зон Мирового океана (Трофическая структура морской донной фауны). – М.: Наука. – 1980. – 244 с.
- Левченко В.Ф. О внутренних связях и консервативности структур экосистем // Методологические проблемы эволюционной теории. – Тарту: Изд. АН ЭССР, 1984. – С. 22–23.
- Лим Р.М., Маркова Е.Л. Результаты вселения осетровых и камбалы-гlossы в Аральское море // Рыбное хозяйство. – 1981. – № 9. – С. 25–26.
- Лобов А.Л., Лю Хун, Цыцарин А.Г. Антропогенная метаморфизация солевого состава вод Аральского моря // Водные ресурсы. – 1995. – Т. 22. № 3. – С. 356–361.
- Логвиненко Б.М., Старобогатов Я.И. Малакофауна Каспия и ее зоогеографические связи // Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы, отд. биологии. 1962. – Т. 67, Вып. 1. – С. 153–154.
- Логвиненко Б.М., Старобогатов Я.И. Малакофауны Каспия и ее зоогеографические связи // Моллюски. Вопросы теоретической и прикладной малакологии. – М.-Л.: Из-во АН СССР. – 1964. – С. 176–185.
- Логвиненко Б.М., Старобогатов Я.И. Кривизна фронтального сечения створки как систематический признак у двустворчатых моллюсков // Научн. докл. высш. шк. Биол. науки. – 1971. – № 5. – С. 7–11.
- Маев Е.Г., Маева С.А. Донные отложения Арала // История озер Севан, Иссык-куль, Балхаш, Зайсан и Арал. (Серия: история озер СССР). – Л.: Наука. – 1991. – С. 239–243.
- Мамедов Э.Д. Археологические данные об истории Арала // История озер Севан, Иссык-куль, Балхаш, Зайсан и Арал. (Серия: история озер СССР). – Л.: Наука. – 1991а. – С. 256–259.
- Мамедов Э.Д. Палеографическая концепция // История озер Севан, Иссык-куль, Балхаш, Зайсан и Арал. (Серия: история озер СССР). – Л.: Наука. – 1991б. – С. 219–222.
- Мерклин Р.А. Определитель двустворчатых моллюсков олигоцена юга СССР // Тр. Палеонтологического ин-та. – 1974. – Т. 145. – 189 с.
- Милашевич К. О. Моллюски Черного и Азовского морей // Фауна России и сопредельных стран. – 1916. – Вып. 12. С. 1–312.
- Михайлова Т.В. Морфометрический анализ раковины *Cerastoderma glaucum* (Molluska, Bivalbia) // Экология моря. – 1985. – Вып. 20. – С. 73–77.

- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Каспийская фауна в Азово-Черноморском бассейне. – М. – Л.: Изд-во АН СССР. – 1960. – 286 с.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Современное состояние фауны Аральского моря // Гидробиол. журн. – 1972. – Т., № 3. – С. 14–20.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Состав и распределение Каспийской фауны по современным данным // Тр. Всесоюзн. гидробиол. об-ва. – 1978. – Т. 22. – С. 100–139.
- Наумов А.Д. *Portlandia arctica* (Gray) как ведущая форма арктического комплекса организмов в Белом море: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Л. – 1976. – 23 с.
- Невесская Л.А. Вопросы видообразования // Палеонтол. журн. – 1967. – № 4. – С. 17–34.
- Невесская Л.А. Двустворчатые моллюски в биоценозах морей прошлого // Палеонтология и стратиграфия. – М.: Наука, 1980. – С. 80–88.
- Невесская Л.А., Бабак Е.В., Гончарова И.А., Парамонова Н.П., Попов С.В. Гомеоморфные фауны моллюсков позднекайнозойских бассейнов Паратетиса и их происхождение // Осадочная оболочка Земли в пространстве и времени. Стратиграфия и палеонтология. – М.: Наука. – 1989. – С. 63–68.
- Невесская Л.А., Ильина Л.Б., Парамонова Н.П., Попов С.В., Бабак Е.В., Гончарова И.А. Эволюционные преобразования моллюсков в бассейнах различного типа // Палеонтол. журн. – 1987. – № 4. – С. 5–17.
- Невесская Л.А., Попов С.В. Биоценогические связи и некоторые особенности эволюции двустворчатых моллюсков // Тез. 22 сессии Всесоюзн. палеонтол. об-ва. – 1976. – Л. – С. 47–48.
- Никитинский В.Я. Количественный учет донной фауны открытых частей Аральского моря // Тр. Аральск. научн. рыбохоз. стан. 1933. – Т. 1. – С. 111–136.
- Николаев С.Д. Развитие Арала по изотопно-кислородным данным // История озер Севан, Иссык-куль, Балхаш, Зайсан и Арал. (Серия: история озер СССР). – Л.: Наука, 1991. – С. 246–250.
- Никольский Г.В. Рыбы Аральского моря. – М.: Изд-во МОИП. – 1940. – 215 с.
- Никольский Г.В., Фортунатов М.А. Ирригационное строительство и рыбное хозяйство Аральского моря // Материалы по ихтиофауне и режиму вод бассейна Аральского моря. – М.: Изд-во МОИП. – 1950. – С. 6–20.
- Новожилова М.И. Микробиология Аральского моря. Алма-Ата: Наука. –

1973. – 179 с.

- Орлова М.И. Материалы к общей оценке продукционно-деструкционных процессов в прибрежной зоне северной части Аральского моря. 1. Итоги полевых наблюдений и экспериментов 1992 г. // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. – 1993. – Т. 250. – С. 21–41.
- Остроумов А.А. О моллюсках Аральского моря // Изв. Туркест. отд. Русск. геогр. об-ва. – 1907. – Т. 6, Вып. 7. – С. 20–26.
- Панкратова В.Я. Личинки и куколки комаров подсемейства Orthoclaidiinae фауны СССР (Diptera, Chironomidae=Tendipidae) // Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим институтом АН СССР. – Л.: Наука. – 1970. – Вып. 102. – С. 1–344.
- Парамонова Н.П. О систематическом положении сарматских кардиид // Моллюски. Пути, методы и итоги их изучения: Автореф. докл., сб. 4. – Л.: Наука. – 1971. – С. 146–148.
- Попов С.В. Микроструктура раковины // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. – 1990. – Т. 219. – С. 32–36.
- Правдин Ф.Н. Жизненные формы у животных и принципы их классификации // Докл. Моск. об-ва испыт. Природы. Зоология и ботаника, 1967 и 1968 гг. – М.: МГУ, 1971.
- Романова Н.Н. Отряд Бокоплавы, Amphipoda // Атлас беспозвоночных Аральского моря. – М.: Пищев. промышленность, 1974. – С. 202–204.
- Романова Н.Н. О взаимоотношении между Cerastoderma lamarcki и Abra ovata у западного побережья Среднего Каспия // Моллюски. Основные результаты их изучения. Автореф. докладов шестого Всесоюзн. совещ. По изучению моллюсков. Сб. 6. Ленинград, 7-9 февр. 1979 г. Л.: Наука, 1979. – С. 109–110.
- Свиридова И.В. Режим биогенных веществ. Баланс биогенных веществ // Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР. – Л.: Гидрометеиздат, 1990. – Т. 7. Аральское море. – С. 114–140.
- Сибирцева Л.К. Отряд Ручейники, Trichoptera // Атлас беспозвоночных Аральского моря. – М.: Пищев. промышленность. – 1974. – С. 224–228.
- Сидоров С.А. Моллюски Арала и его ближайших окрестностей // Русск. гидробиол. журн. – 1929. – Т. 8, № 1–3. – С. 13–37.
- Скарлато О.А., Старобогатов Я.И. Класс двустворчатые моллюски – Bivalvia // Определитель фауны Черного и Азовского морей. Т. 3. – Киев: Наукова думка. – 1972. – С. 178–249.
- Скарлато О.А., Старобогатов Я.И., Антонов Н.И. Морфология раковины и

- макроанатомия // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. – 1990. – Т. 219. – С. 4–31.
- Старобогатов Я.И. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов земного шара. – Л.: Наука. – 1970. – 372 с.
- Старобогатов Я.И. Тип Моллюски, Molluska // Атлас беспозвоночных Аральского моря. – М.: Пищев. промышленность. – 1974. – С. 237–257.
- Старобогатов Я.И. Эволюция экосистем // Методологические проблемы эволюционной теории. – Тарту: Изд. АН ЭССР. – 1984. – С. 70–72.
- Старобогатов Я.И. Проблема видообразования // Итоги науки и техники. Общая геология. – М.: ВИНТИ, 1985. – Т. 20. – с. 1–94.
- Старобогатов Я.И. Рецензия: В.В. Черных «Проблема целостности высших таксонов. Точка зрения палеонтолога» // Зоол. журн. – 1987. – Т. 66, Вып. 7. – С. 1114–1116.
- Старобогатов Я.И. О соотношении между микро- и макроэволюцией // Дарвинизм: история и современность. – Л.: Наука. – 1988. – С. 138–145.
- Старобогатов Я.И. Систематика и палеонтология // Дрейссена: Систематика, экология, практическое значение. – М.: Наука. – 1994. С. 18–46.
- Старобогатов Я.И., Андреева С.И. Новые виды моллюсков семейства Ruggulidae (Gastropoda, Pectinibranchia) из Аральского моря // Зоол. журн. – 1981. – Т. 60, Вып. 1. – С. 29–35.
- Сулялина А.В., Смуров А.О. Состояние бактериопланктона Аральского моря осенью 1992 г. // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. – 1993. – Т. 250. – С. 104–107.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. – М.: Наука, 1977. – 297 с.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В. Очерк учения о популяции. – М.: Наука, 1973. – 277 с.
- Федоров П.В. Основные вопросы четвертичной истории Каспийского моря // Тр. Комиссии по изучению четвертичного периода. – 1957. – Вып. 13. – С. 74–79.
- Федоров В.П. О некоторых вопросах голоценовой истории Каспия и Арала // Колебания увлажненности Арало-Каспийского региона в голоцене. – М.: Наука. – 1980. – С. 19–22.
- Федоров П.В. Некоторые вопросы палеографии Каспия и Арала в позднем плиоцене и плейстоцене // Палеография Каспийского и Аральско-

- гоморей в кайнозое. – Ч. 1. – М.: Наука, 1983. – С. 3–16.
- Филиппов А.А. К вопросу о солеустойчивости донных организмов Аральского моря // Тр. Зоол. ин-та РАН, 1995. – Т. 262. – С. 103–167.
- Хлебович В.В. К физиологии эвригалинности: критическая соленость внешней и внутренней среды // Вопросы гидробиологии: Тез. докл. I съезда ВГБО, Москва, 1–6 февр. 1965 г. – М.: Наука. – 1965. – С. 440–441.
- Хлебович В.В. Критическая соленость биологических процессов. – Л.: Наука. – 1974. – 236 с.
- Хусаинова Н.З. Зообентос Аральского моря // Тр. Лабор. Озероведения АН СССР. – 1954. – Т. 3. – С. 77–85.
- Хусаинова Н.З. К вопросу о происхождении съедобной сердцевидки в Аральском море // Уч. Зап. КазГУ. – 1957. – Т. 29. С. 119–131.
- Хусаинова Н.З. Биологические особенности некоторых массовых донных кормовых беспозвоночных Аральского моря. – Алма-Ата: Изд-во Казахск. ун-та. – 1958. – 116 с.
- Хусаинова Н.З. Генезис донной фауны Аральского моря // Сб. работ по ихтиологии и гидробиологии. – 1959. – Вып. 2. – С. 3–33.
- Хусаинова Н.З. Култуки восточного побережья Аральского моря и их жизнь // Вестн. АН КазССР. – 1960. – № 6. – С. 34–42.
- Цышарин А.Г., Бортник В.Н. Современные проблемы Аральского моря и перспективы их решения // Мониторинг природной среды в бассейне Аральского моря. – 1991. – С. 7–28.
- Цышарин А.Г., Лобов А.Л. Исследование солевого состава воды Аральского моря // Гидрохимические материалы. – 1994. – Т. 111. – С. 79–93.
- Чекановская О.В. Водные малощетинковые черви фауны СССР // Определители по фауне СССР, издаваемые ЗИН АН СССР. – 1962. – Вып. 78. – С. 1–411.
- Шарова И.Х. Жизненные формы жужелиц (Coleoptera, Carabidae) // М.: Наука. – 1981. – 360 с.
- Шарова И.Х., Свешников В.А. Проблемы экологической морфологии // М.: Знание. – 1988. – 64 с.
- Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. – М.: Наука. – 1980. – 278 с.
- Шмальгаузен И.И. Пути и закономерности эволюционного процесса // Избранные труды. – М.: Наука. – 1983. – 360 с.
- Шнитников А.В. Арал в голоцене и природные тенденции его эволюции // Палеография Каспийского и Аральского морей в кайнозое. – М.: Нау-

- ка. – 1983. – Ч. 2. – С. 106–108.
- Эберзин А.Г. Схема стратиграфии неогеновых отложений юга СССР // Тр. Совещания по разработке унифицированной стратиграфической шкалы третичных отложений крымско-кавказской области. – 1959. Баку. – С. 41–47.
- Яблонская Е.А. Современное состояние зообентоса Аральского моря // Тр. ВНИРО. – 1960. – Т. 43, Вып. 1. – С. 115–149.
- Яблонская Е.А. К вопросу о значении фитопланктона и фитобентоса в пищевых цепях организмов Аральского моря // Запасы морских растений и их использование. – М.: Наука. – 1964. – С. 71–92.
- Яблонская Е.А. Пищевые цепи населения южных морей // Основы биологической продуктивности океана и ее использование. – М.: Наука. – 1971. – С. 12–31.
- Яблонская Е.А. История вопроса и состав беспозвоночных Аральского моря // Атлас беспозвоночных Аральского моря. – М.: Пищев. промышленность, 1974. – С. 3–8.
- Яблонская Е.А., Коргунова Т.А. Гаврилов Г.Б. Многолетние изменения бентоса Аральского моря // Тр. ВНИРО. – 1973. – Т. 80, Вып. 3. – С. 147–158.
- Allen J.A. The ligament of the *Lucinacea* // Quart. J. Microscop. Sci. – 1960. – Vol. 161. – P. 25–36.
- Bateson W. On some variations of *Cardium edule*, apparently correlated to the conditions of life // Proceeding of the Royal society of London. – 1889. – Vol. 46. – P. 204–211.
- Bateson W. On some variations of *Cardium edule*, apparently correlated to the conditions of life // Philosophical transaction of the Royal society of London. – 1890. – Vol. 180. – P. 297–330.
- Boyden C.R. Observations on the shell morphology of two species of cockle *Cerastoderma edule* and *C. glaucum* // Zoological Journal of the Linnean Society. – 1973. – Vol. 52, № 4. – P. 269–292.
- Brock V. Morphological and biochemical criteria for the separation of *Cardium glaucum* (Bruguier) from *Cardium edule* (L.) // *Ophelia*. – 1978. – Vol. 17, № 2. – P. 207–214.
- Brock V. Genetic relations between the bivalves *Cardium* (*Cerastoderma*) *edule*, *Cardium lamarcki* and *Cardium glaucum*, studied by means of crossed immunoelectrophoresis // *Marine Biology*. – 1987. – Vol. 93, № 4. – P. 493–498.
- Brock V. Evolution of *Cardium* (*Cerastoderma*) *edule*, *C. lamarcki* and *C. glaucum*

- cum: studies of DNA-variation // *Marine Biology*. – 1989. – Vol. 102, № 4. – P. 505–511.
- Chavan A. Essai de corrélation entre les variétés du *Cardium edule* // *Bull. Mus. Hist. Nat. de Marseille*. – 1945. – T. 17, Ser. 2.
- Filippov A.A., Komendantov A. Yu. The salinity tolerance of benthic invertebrates of the Aral Sea // *Int. J. Salt Lake Res.* – 1996. – № 4. – P. 251–263.
- Grossu Alex.V. Varietile lui *Cardium edule* L. în Marea Neagră // *Hidrobiologia*. – 1961. – Vol. 3. – P. 177–191.
- Holland A.F., Mountford N.K., Hiegel M.H. et al. Influence of predation on infaunal abundance in Upper Chesapeake Bay, USA. – *Mar. Biol.* – 1980. – Vol. 57, № 3. – P. 221–235.
- Khlebovich V.V. Aspects of animal evolution related to critical salinity and internal state // *Marine Biology*. – 1969. – Vol. 2, № 4. – P. 338–345.
- Khlebovich V.V. Some Physic-chemical and Biological Phenomena in the salinity Gradient // *Limnologica*. – 1990. – Vol. 20, № 1. – P. 5–8.
- Kinne O. Salinity–Animals–Invertebrates // *Marine Ecology*. – London etc.: Wiley-Interscience, 1971. – Vol. 1, № 2. – Pt. 821–995.
- Mars M.P. Observations sur les variations de *Cardium edule* L. // *Congres international de zoologie*. 13. Paris. – 1949. – P. 457.
- Orlova M.I., Aladin N.B., Filippov A.A., Plotnikov I.S., Smurov A.O., Ruscova O.M., Zhakova L.V., Piriulin D.D. Living associations of the Northern part of the Aral Sea in 1993–1995 // *Ecological Research and Monitoring of the Aral Sea Deltas. A basis for restoration. UNESCO Aral Sea Project. 1992–1996 Final Scientific Report, UNESCO 1998, Paris*. – P. 95–139.
- Person Lars-Eric. Were macrobenthic changes induced by thinning out of flatfish stocks in the Baltics proper?–*Ophelia*. – 1981. – Vol. 20. – P. 137–152.
- Petersen G.H. Distinction between *Cardium edule* L. and *Cardium lamarckii* Reeve // *Nature*. – 1958. – Vol. 181, № 4605. – P. 356–357.
- Russell P.Y.C. A reappraisal of the geographical distributions of the cockles *Cardium edule* L. and *C. glaucum* Bruguiere // *The Journal of Conchology*. – 1971. – Vd. 27, № 4. – P. 225–234.
- Vinsent G. Description de trois cardiums et de deux peignes nouveaux // *Bruxelles, Weissenbruch*. – 1882. – 10 p.

SUMMARY

At the second half of the 20th century, there was an ecological crisis as a result of immoderate antropic actions in the Aral Sea basin. It impacted all the ecosystem links of the Aral Sea. From 1960 to 1993, the sea level came down to 16 meters, the water saltness increased almost in 4 times, and area of water was decreased by 45 per cent. Even at the initial period of sea salinization there was a quick extinction of fresh- and brackish-water flora and fauna. Brackish-water biocenoses were changed into sea biocenoses. From the end of the 1970s as a result of extinction of some trophic groups there was a reduction of trophic chains and redistribution of the energy stream.

At the background of abrupt change of gidrological regime and sufficient impoverishment of the Aral Sea biota we are interested in the life of *Cerastoderma* that underwent all the environmental changes.

Under conditions of ecological crisis we examined species composition, changeability and evolution of the Aral Sea *Cerastoderma*. At the end of the 1970s it was showed that the changeability of the only survived species *Cerastoderma isthmicum* abruptly increased. By the middle of the 1990s it exceeded the interspecific changeability of recent *Cerastoderma* in the Black Sea and in the Sea of Azov and of Oligocene *Cerastoderma* of the Priaralie. Special attention was payed to the influence of changing abiotic and biotic part of ecosystem on the trophic strategy and mollusks behavior. Because of the weakening of biocenotics control, the part of *Cerastoderma* could come to the surface of the bottom and organize new cpifauna life-form which include the number of groups (forms) with reliable differences in the series of systematic indications (form of hinge and ligament, color of valve outside and inside, morphometric index of the shells). The redistribution of the energy stream in ecosystem, the speed increase of pelagium production along with the alteration biotic environment caused among *Cerastoderma* the explosive speciation that touched macroevolution level.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	3
Глава 1. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ИЗМЕНЧИВОСТИ <i>CERASTODERMA</i> АРАЛЬСКОГО МОРЯ. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА	6
1.1. История изучения изменчивости <i>Cerastoderma</i> Аральского моря.	6
1.2. Материал и методика.	8
Глава 2. АРАЛЬСКОЕ МОРЕ КАК СРЕДА ОБИТАНИЯ <i>CERASTODERMA</i>	17
Глава 3. ВИДОВОЙ СОСТАВ И КОЛИЧЕСТВЕННОЕ РАЗВИТИЕ <i>CERASTODERMA</i> АРАЛЬСКОГО МОРЯ.....	32
3.1. Видовой состав	32
3.2. Количественное развитие	35
Глава 4. ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАКОВИН <i>CERASTODERMA</i> АРАЛЬСКОГО МОРЯ.....	39
4.1. Изменчивость контуров.	39
4.2. Изменчивость окраски раковин.	51
4.3. Изменчивость скульптуры раковины.	53
4.4. Изменчивость замкового аппарата	55
4.5. Изменчивость лигамента.	76
4.6. Размерный состав и морфометрические индексы	80
Глава 5. ЭТАЛОННЫЕ МАТЕРИАЛЫ.	84
5.1. Эталонные материалы <i>Cerastoderma isthmicum</i> 1976 г. ...	84
5.2. Эталонные материалы <i>Cerastoderma</i> с округлым контуром створок раковин, район станции 11, 1994 г. ...	95
5.3. Эталонные материалы <i>Cerastoderma</i> с немного удлиненным задним краем раковин, район	

станции 11, 1994 г.	97
5.4. Эталонные материалы <i>Cerastoderma</i> с очень удлиненным задним краем раковин и смещенными макушками, залив Тщebas, 1992 г.	100
5.4.1. Анодонтоподобный и обратно мидиеподобный контуры.	100
5.4.2. Удлиненно-овальные контуры 1 и 2.	103
5.5. Эталонные материалы <i>Cerastoderma</i> с очень удлиненным задним краем раковин и смещенными макушками, вход в залив Бутакова, 1994 г.	107
5.6. Эталонные материалы <i>Cerastoderma</i> с очень удлиненным задним краем раковин и смещенными макушками, залив Бутакова, 1993 г.	110
Глава 6. КОНТРОЛЬНЫЕ ВЫБОРКИ CERASTODERMA	
АРАЛЬСКОГО МОРЯ	114
6.1. Сборы экспедиции Берга 1900–1902 гг.	114
6.2. Прибрежье острова Толмачева.	116
6.3. Станция 1 стандартной сетки станций.	123
6.4. Станция 0 стандартной сетки станций.	126
6.5. Залив Сары-Чаганак.	127
6.6. Станция 63 стандартной сетки станций.	133
6.7. Залив Тщebas.	144
6.8. Район станции 11 стандартной сетки станций.	152
6.9. Вход в залив Бутакова.	160
6.10. Залив Бутакова.	168
6.11. <i>Cerastoderma rhomboides rhomboides</i> 1965 г.	174
6.12. Ракуша <i>Cerastoderma rhomboides rhomboides</i> , станция 47.	177
Глава 7. ИЗМЕНЧИВОСТЬ СОВРЕМЕННЫХ CERASTODERMA ЧЕРНОГО, АЗОВСКОГО И КАСПИЙСКОГО МОРЕЙ.	180
7.1 Изменчивость <i>Cerastoderma clodiense</i> (Renieri) из Черного моря.	180

7.2. Изменчивость <i>Cerastoderma glaucum</i> Poiret из Черного моря.	183
7.3. Изменчивость <i>Cerastoderma isthmicum</i> Issel из Черного моря.	185
7.4. Изменчивость <i>Cerastoderma isthmicum</i> из Азовского моря.	186
7.5. Изменчивость <i>Cerastoderma rhomboides rhomboides</i> (Reeve) из Азовского моря.	188
7.6. Изменчивость <i>Cerastoderma isthmicum</i> Issel из Северного Каспия.	189
Глава 8. ЭВОЛЮЦИЯ <i>CERASTODERMA</i> АРАЛЬСКОГО МОРЯ	194
8.1. История формирования Аральского моря и пути проникновения <i>Cerastoderma</i>	194
8.2. Эволюционные преобразования <i>Cerastoderma</i> Аральского моря	197
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	221
ЛИТЕРАТУРА	224

Светлана Иосифовна Андреева

Современные *Cerastoderma* (*Bivalvia*, *Cardiidae*)

Аральского моря

Систематика, изменчивость, эволюция

Отпечатано с оригинал-макета, предоставленного автором

Лицензия на издательскую деятельность ЛР №020074

Подписано в печать 17.11.2000 Формат 60x84/16

Бумага офсетная.

Ризография

Усл. печ. л. 15

Уч.-изд. л. 14

Тираж 100 экз.

Заказ S-017

Издательство ОмГПУ. 644099,

Омск, наб.Тухачевского, 14.