



УДК 574.2+574.52

КОНЦЕПЦИЯ ОТНОСИТЕЛЬНОСТИ И МНОЖЕСТВЕННОСТИ ЗОН БАРЬЕРНЫХ СОЛЁНОСТЕЙ И ФОРМЫ СУЩЕСТВОВАНИЯ ГИДРОСФЕРЫ

Н.В. Аладин и И.С. Плотников

Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб. 1, 199034 Санкт-Петербург, Россия;
e-mail: aral@zin.ru

РЕЗЮМЕ

В статье рассматриваются концепция относительности и множественности зон барьерных соленостей и основанное на ней представление о соленостных зонах гидросферы Земли. С этих позиций рассмотрен ряд неполносоленых морей и соленых континентальных водоемов.

Ключевые слова: барьерная соленость, осморегуляция, соленость, фауна

THE CONCEPT OF RELATIVITY AND PLURALITY OF BARRIER SALINITY ZONES AND FORMS OF EXISTENCE OF THE HYDROSPHERE

N. V. Aladin and I. S. Plotnikov

Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, Universitetskaya Emb. 1, 199034 St. Petersburg, Russia;
e-mail: aral@zin.ru

ABSTRACT

The paper provides overview of the concept of relativity and plurality of barrier salinity zones and based on it notion about the Earth's hydrosphere salinity zones. From this viewpoint it is considered a number of not full-saline seas and continental water bodies.

Key words: barrier salinity, osmoregulation, salinity, fauna

Гидросфера нашей планеты состоит из основных трех частей: твердой (лед, снег и др.), жидкой (моря, озера, реки и др.) и газообразной (облака, пар и др.). Жидкая часть гидросферы условно подразделяется на стоячие (*lentic waters*) и текучие (*lotic waters*) воды. Стоячие воды, в свою очередь, условно подразделяются на морские (талассные) и континентальные (аталассные). Текучие воды (преимущественно реки) являются исключительно континентальными, однако и в морях есть постоянные течения.

Соленость воды – один из ведущих абиотических факторов внешней среды, воздействующих на гидробионтов. Выяснение особенностей отно-

шения водных животных и растений к этому фактору важно для понимания как аутэкологических, так и синэкологических закономерностей.

В начале 1960-х гг. Владислав Вильгельмович Хлебович сформулировал основные положения теории критической солености, которая в дальнейшем была подробно изложена в его монографии «Критическая соленость биологических процессов» (1974). В дальнейшем в рамках школы В.В. Хлебовича более 20 лет тому назад была сформулирована концепция относительности и множественности зон барьерных соленостей. Эта концепция (Аладин, 1988) включает два основных положения:

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

Выявление в гидросфере зон барьерных соленостей в первую очередь предполагает изучение осморегуляторных способностей гидробионтов. Это включает выявление типов осмотических отношений внутренней среды водных организмов с окружающей средой, экспериментальное определение соленостных толерантных диапазонов и анализ сведений о соленостных границах распространения гидробионтов в водной среде.

С позиций физиологии осморегуляции гидробионты подразделяются на осморегуляторов и на неспособных к осморегуляции осмоконформеров. У осмоконформеров имеет место изоосмия внешней и внутренней среды. Они относятся к первичноморским формам. Осморегуляторы подразделяются на конфогиперосмотиков, гиперосмотиков, амфиосмотиков и гипоосмотиков (Аладин, 1988, 1996) (рис. 2).

Конфогиперосмотики являются гидробионтами морского происхождения, и они сочетают осмоконформность при высоких соленостях с гиперосмотической регуляцией внутренней среды при низких соленостях.

Гиперосмотики являются гидробионтами пресноводного происхождения. Они способны поддерживать общую осмотическую концентрацию внутри организма на более высоком уровне, чем во внешней среде, что необходимо для жизни в воде с низкой минерализацией.

Амфиосмотики представляют собой гидробионтов, сочетающих гиперосмотическую регуляцию при низкой солености с гипоосмотической регуляцией при высокой солености. Это – самый совершенный тип осморегуляции, так как при нем обеспечивается широкая эвригалинность при одновременном поддержании относительного осмотического гомеостаза.

Осмоконформеры – большинство современных первично морских гидробионтов: Coelenterata, большинство Polychaeta, Pogonophora, Mollusca, Arthropoda, Echinodermata и т. д. Конфогиперосмотики – большинство современных первичноморских эвригалинных гидробионтов:

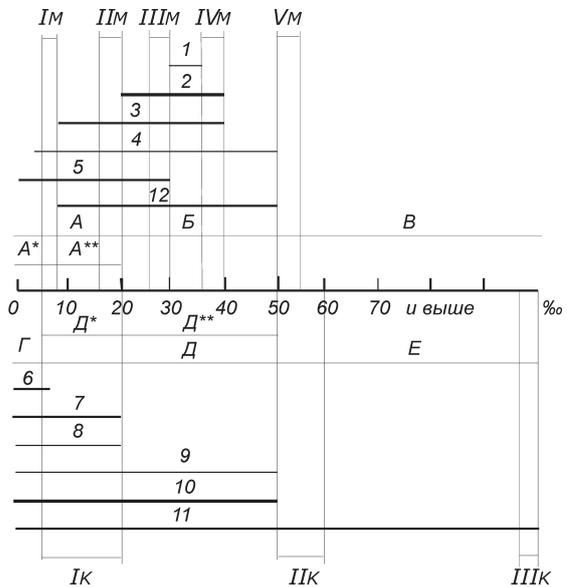


Рис. 1. Зоны барьерных соленостей и соленостные толерантные диапазоны гидробионтов из морских и континентальных вод (по: Аладин, 1988). *Осевая линия* – соленость, ‰; выше осевой линии указаны соленостные толерантные диапазоны обитателей морских вод; ниже осевой линии – континентальных вод. Осмоконформеры: 1 – I порядка, 2 – II порядка, 3 – III порядка; конфогиперосмотики: 4 – I порядка, 5 – II порядка; 6 – гиперосмотики I порядка, 7 – гиперосмотики II порядка или вторичные конфогиперосмотики; амфиосмотики: 8 – I порядка, 9 – II порядка, 10 – III порядка, 11 – IV порядка; 12 – гипоосмотики; барьерные солености морских вод: I_м – первая, 5–8‰, II_м – вторая, 16–20‰, III_м – третья, 26–30‰, IV_м – четвертая, 36–40‰, V_м – пятая, 50–55‰; барьерные солености континентальных вод: I_к – первая, 5–20‰, II_к – вторая, 50–60‰, III_к – третья, 100–300‰ и выше; А – морские солоноватые воды; А* – до «критической солености» 5–8‰, А** – после «критической солености» 5–8‰, Б – типичные морские воды, В – морские гипергалинные воды, Г – пресные воды, Д – континентальные солоноватые воды, Д* – в зоне «критической солености» 5–20‰, Д** – после «критической солености» 5–20‰, Е – континентальные гипергалинные воды.

Fig. 1. Barrier salinity zones and salinity tolerant ranges of hydrobionts from marine and continental waters (by: Аладин, 1988). *Axis* – salinity, ‰; over axis there are indicated salinity tolerant ranges marine waters inhabitants; below axis – continental waters. Osmoconformers: 1 – I degree, 2 – II degree, 3 – III degree; confohyperosmotics: 4 – I degree, 5 – II degree; 6 – hyperosmotics I degree, 7 – hyperosmotics II degree or secondary confohyperosmotics; amphiosmotics: 8 – I degree, 9 – II degree, 10 – III degree, 11 – IV degree; 12 – hypoosmotics; barrier salinities of marine waters: I_m – first, 5–8‰, II_m – second, 16–20‰, III_m – third, 26–30‰, IV_m – fourth, 36–40‰, V_m – fifth, 50–55‰; barrier salinities of continental waters: I_k – first, 5–20‰, II_k – second, 50–60‰, III_k – third, 100–300‰ and more; А – marine brackish waters; А* – before “critical salinity” 5–8‰, А** – after “critical salinity” 5–8‰, Б – typical marine waters, В – marine hyperhaline waters, Г – fresh waters, Д – continental brackish waters, Д* – in the zone of “critical salinity” 5–20‰, Д** – after “critical salinity” 5–20‰, Е – continental hyperhaline waters.

Таблица 1. Положение барьерных солёностей или хорогалиникумов.

Table 2. Characteristic of barrier salinity zones or horohalinicums.

Барьерная солёность	Океан	Каспий	Арал
α-хорогалиникум (солончатые воды)	5–8‰	7–11‰	8–13‰
β- хорогалиникум (полигалинные воды)	22–26‰	26–30‰	27–32‰
γ- хорогалиникум (гипергалинные воды)	45–50‰	46–51‰	47–52‰
δ- хорогалиникум (пресные воды)	0.5–2‰	0.5–2.5‰	0.5–3‰

Polychaeta, Gastropoda, Crustacea, и т.д. Гиперосмотики – большинство современных пресноводных гидробионтов: Oligochaeta, Rotatoria, Mollusca, Crustacea, Insecta, пресноводные рыбы, и т.д. Амфиосмотики – некоторые Crustacea, ряд Insecta, анадромные рыбы. Гипоосмотики – некоторые вторично морские Crustacea, большинство современных вторично морских рыб.

Всего в рамках концепции относительности и множественности зон барьерных солёностей выделяются 12 типов (рис. 3) осмоконформеров и осморегуляторов (Аладин, 1988, 1996).

А. Осмоконформеры:

- 1) I порядка – стеногалинные морские гидробионты;
- 2) II порядка – морские гидробионты;
- 3) III порядка – эвригалинные морские гидробионты.

В. Конфогиперосмотики:

- 1) I порядка – широко эвригалинные морские гидробионты;
- 2) II порядка – солонатоводные гидробионты морского происхождения, они обладают более совершенной гиперосмотической регуляцией при суженном диапазоне изоосмии.

С. Гиперосмотики:

- 1) I порядка – пресноводные гидробионты;
- 2) II порядка или вторичные конфогиперосмотики – солонатоводные гидробионты пресноводного происхождения, у них имеет место восстановление способности к вторичной осмоконформности при высокой солёности.

Д. Амфиосмотики:

- 1) I порядка – некоторые каспийские солонатоводные гидробионты;

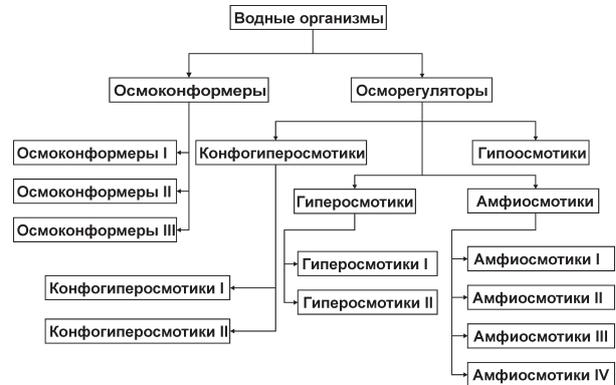


Рис. 2. Классификация осмоконформеров и осморегуляторов.
Fig. 2. Classification of osmoconformers and osmoregulators.

- 2) II порядка – некоторые эвригалинные австралийские гидробионты пресноводного происхождения;
- 3) III порядка – эвригалинные гидробионты пресноводного происхождения;
- 4) IV порядка – широко эвригалинные гидробионты пресноводного происхождения.

Е. Гипоосмотики – эвригалинные морские гидробионты пресноводного происхождения.

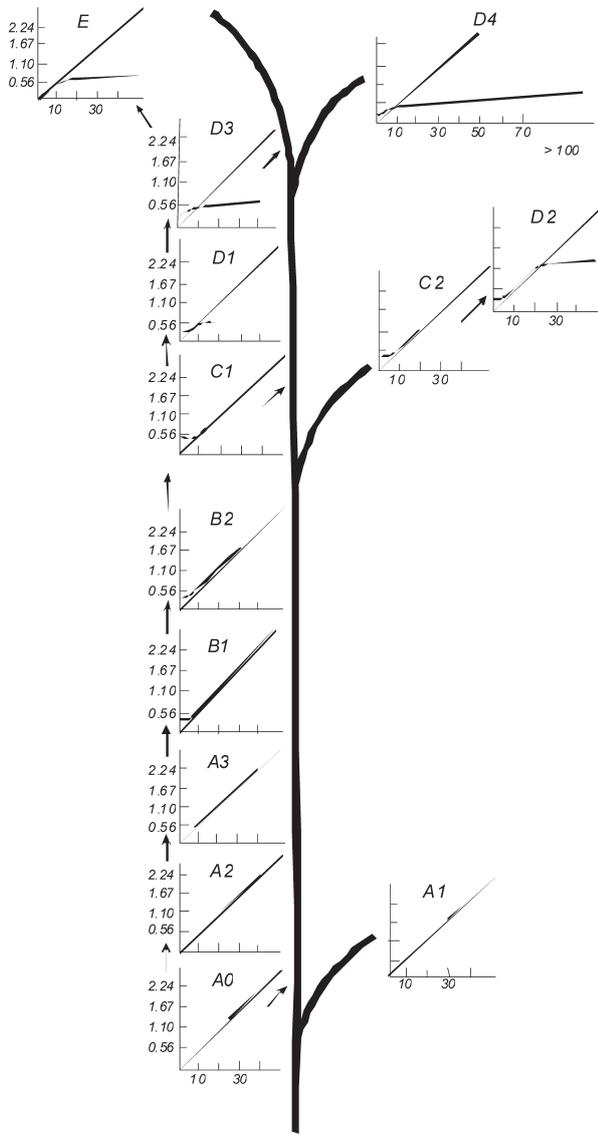
По типам осморегуляции гидробионтов можно сгруппировать (по их происхождению) в две большие группы, а каждую из этих двух групп, в свою очередь, можно разделить на экологические подгруппы.

1. Гидробионты морского происхождения:

- а) морские гидробионты: А1 – стеногалинные морские гидробионты (осмоконформеры I), А2 – морские гидробионты (осмоконформеры II), А3 – эвригалинные морские гидробионты (осмоконформеры III), В1 – широко эвригалинные морские гидробионты (конфогиперосмотики I);
- б) солонатоводные гидробионты морского происхождения: В2 – солонатоводные гидробионты морского происхождения (конфогиперосмотики II).

2. Гидробионты континентального происхождения:

- а) пресноводные гидробионты: С1 – пресноводные гидробионты (гиперосмотики I);
- б) солонатоводные гидробионты из континентальных вод: С2 – солонатоводные гидробионты пресноводного происхождения (гиперосмотики II или вторичные конфогиперосмотики II).



росмотики), D1 – некоторые каспийские солоноватоводные гидробионты (амфиосмотики I); в) гидробионты из гипергалинных вод: D2 – некоторые эвригалинные австралийские гидробионты пресноводного происхождения (амфиосмотики II), D3 – эвригалинные гидробионты пресноводного происхождения (амфиосмотики III), D4 – широко эвригалинные гидробионты пресноводного происхождения (амфиосмотики IV); г) эвригалинные морские гидробионты пресноводного происхождения: E – эвригалинные морские гидробионты пресноводного происхождения (гипоосмотики).

Многочисленными исследованиями был установлен для океанических вод критический характер биологического действия солёности 5–8‰. Эта солёность представляет собой универсальный барьер, при переходе через который меняется ряд существенных биологических свойств на разных уровнях биологической интеграции, и она является верхней границей распространения пресноводной фауны и нижней границей распространения морской фауны. Данный солёностный интервал получил название «критическая солёность», и он также известен как «хорогалиникум». Эта первая барьерная солёность (или α -хорогалиникум) считается зоной стыка двух основных типов водной фауны – морской и пресноводной, она также является ядром солоноватых вод (Remane, 1934; Хлебович, 1974). Эту барьерную солёность можно еще назвать *барьерной солёностью Ремане–Хлебовича*. Кроме первой барьерной солёности или α -хорогалиникума, существует еще несколько неравнозначных барьерных солёностей (см. табл. 1, рис. 4).

Рис. 3. Эволюция известных типов осморегуляции (по: Аладин, 1996): A0 – гипотетический осмоконформный предок, A1 – стеногалинные морские гидробионты (осмоконформеры I), A2 – морские гидробионты (осмоконформеры II), A3 – эвригалинные морские гидробионты (осмоконформеры III), B1 – широко эвригалинные морские гидробионты (конфогиперосмотики I), B2 – солоноватоводные гидробионты морского происхождения (конфогиперосмотики II), C1 – пресноводные гидробионты (гиперосмотики I), C2 – солоноватоводные гидробионты пресноводного происхождения (гиперосмотики II или вторичные конфогиперосмотики), D1 – некоторые каспийские солоноватоводные гидробионты (амфиосмотики I), D2 – некоторые эвригалинные австралийские гидробионты пресноводного происхождения (амфиосмотики II), D3 – эвригалинные гидробионты пресноводного происхождения (амфиосмотики III), D4 – широко эвригалинные гидробионты пресноводного происхождения (амфиосмотики IV), E – эвригалинные морские гидробионты пресноводного происхождения (гипоосмотики).

Fig. 3. Evolution of all known types of osmoregulation (by: Аладин, 1996): A0 – hypothetic ancestral osmoconformer; A1 – stenohaline marine hydrobionts (osmoconformers I); A2 – marine hydrobionts (osmoconformers II); A3 – euryhaline marine hydrobionts (osmoconformers III); B1 – widely euryhaline marine hydrobionts (confohyperosmotics I); B2 – brackish water hydrobionts of marine origin (confohyperosmotics II); C1 – freshwater hydrobionts (hyperosmotics I); C2 – brackish water hydrobionts of freshwater origin (hyperosmotics II or secondary confohyperosmotics); D1 – some Caspian brackish water hydrobionts (amphiosmotics I); D2 – some euryhaline Australian hydrobionts of freshwater origin (amphiosmotics II); D3 – euryhaline hydrobionts of freshwater origin (amphiosmotics III); D4 – widely euryhaline hydrobionts of freshwater origin (amphiosmotics IV); E – euryhaline marine hydrobionts of freshwater origin (hypoosmotics).

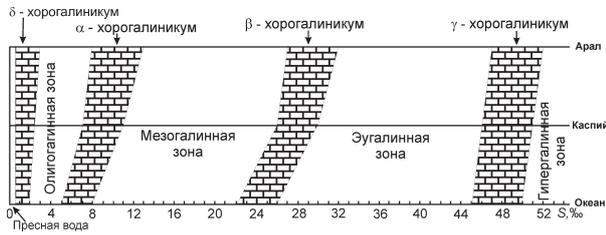


Рис. 4. Положение зон барьерных солёностей или хорогалиникумов.

Fig.4. Position of barrier salinity zones or horohalines.

Для гидробионтов морского происхождения первая барьерная солёность отражает максимальный уровень совершенствования осмоконформности и становление способности к гиперосмотической регуляции, а для гидробионтов пресноводного происхождения – становление способности к гипоосмотической регуляции и попытку возврата к вторичной осмоконформности. В континентальных водах первая барьерная солёность является непреодолимым препятствием для гиперосмотиков I порядка, и ее преодолевают только гиперосмотики II порядка и амфиосмотики I–IV порядков.

Вторая барьерная солёность (или β-хорогалиникум) является нижним пределом распространения осмоконформеров I порядка и верхней границей распространения конфо-гиперосмотиков II порядка и амфиосмотиков I порядка. Эту барьерную солёность можно еще назвать *барьерной солёностью Сергея Зернова – Александра Голикова* (Зернов, 1934).

Следующая барьерная солёность (или γ-хорогалиникум) отделяет обитателей полносолёных вод от обитателей гипергалинных вод, имеющих очень низкое биоразнообразие. Эту барьерную солёность можно еще назвать *барьерной солёностью Вильяма Вильямса* (Williams, 1998).

Еще одна барьерная солёность (или δ-хорогалиникум) разделяет пресные и солоноватые воды. Он является барьером для проникновения пресноводных организмов в солоноватые воды и верхней границей распространения стеногалинных пресноводных видов. Эту барьерную солёность можно еще назвать *барьерной солёностью Арвида Ярвекюльга* (Ярвекюльг, 1979).

Предлагается выделить еще две барьерных солёности, которые представляют собой границы, в пределах которых возможно существование гидробионтов. Их истинные значения

должны быть уточнены для жизненных форм в активном состоянии и для покоящихся стадий. ε-хорогалиникум (0–0.001‰) является нижней границей распространения гидробионтов в пресной воде. ζ-хорогалиникум (>350‰) является верхней границей распространения гидробионтов в гипергалинных водах. Эти две барьерные солёности пока еще нельзя связать с конкретными именами исследователей. Их изучение еще только начинается.

На мартовской конференции по Балтийскому морю в Ростке наши немецкие коллеги (Steffen Bleich, Martin Powilleit, Torsten Seifert, Gerhard Graf) отметили наличие еще нескольких барьерных солёностей (29.5‰, 18.5‰, 10‰, 7.5‰ и 4.5‰), что также свидетельствует о справедливости нашего подхода. Возможно, что в ближайшем будущем ряд барьерных солёностей будет найден и в весьма узком диапазоне пресных вод. Завоевание гидробионтами диапазона солёностей от 1‰ до почти дистиллированной воды было столь же сложным, как и завоевание гипергалинных вод. Не вызывает сомнения, что важно точно определить как нижнюю, так и верхнюю барьерные солёности, ограничивающие распространение гидробионтов в гидросфере.

В континентальных водах положение барьерных солёностей может быть смещено в сторону более высоких значений. Выполненные в прошлом полевые исследования показали, что в Каспии и Арале граница распространения пресноводной и морской фауны приходится на солёности более высокие, чем 5–8‰ (Беклемишев, 1922; Карпевич, 1953, 1958; Мордухай-Болтовской, 1960).

Экспериментальное изучение осморегуляторных способностей и толерантных диапазонов ракушковых и жаброногих ракообразных также показало, что в этих континентальных водоемах барьер критической солёности смещен с 5–8‰ в сторону высоких солёностей и расширен. В Каспии ему соответствует диапазон солёности от 7 до 11‰, а в Арале она смещена еще больше – к 8–3‰ (см. табл. 1, рис. 5). В этих водоемах воды сильно метаморфизированы, доля двухвалентных ионов в них повышена по сравнению с водами океанического ионного состава, в особенности в Арале, но если сопоставить верхние границы хорогалиникума по содержанию одновалентных ионов, в частности по хлорности (см. рис. 5), то они оказываются эквивалентными (Аладин, 1983, 1996).

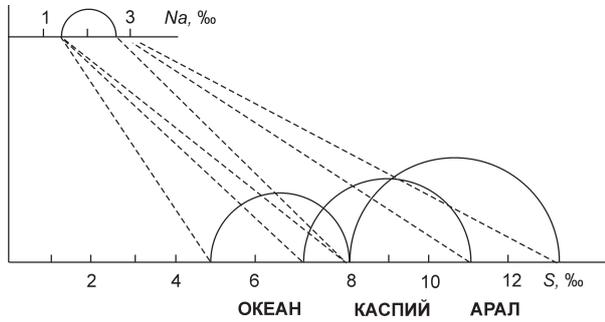


Рис. 5. Смещение критической солёности (α -хорогалиникум) в сторону высоких концентраций в водах Каспийского и Аральского морей по сравнению с водой с океаническим составом солей.

Fig. 5. Critical salinity (α -horohalinity) shift to higher concentrations in waters of Caspian and Aral Seas as compared with oceanic water.

В гидросфере Земли прослеживаются 4 области: пресноводная, солоноватоводная, морская и гипергалинная. Между этими четырьмя основными областями существуют 3 переходные зоны. Согласно основным принципам концепции относительности и множественности зон барьерных солёностей (Аладин, 1988) были предложены (Plotnikov and Aladin, 2011) следующие приблизительные границы основных и промежуточных зон солёностных зон (табл. 2, рис. 6) не только для океанических (талассных) вод, но и для континентальных (аталассных) на примере Каспийского и Аральского морей. Границы между этими солёностными зонами располагаются в пределах рассмотренных барьерных солёностей.

Морская солёностная зона занимает более 95% поверхности гидросферы. Пресноводная зона занимает менее 3%, в то время как солоноватоводная и гипергалинная солёностные зоны занимают примерно по 0.5% каждая. Переходные солёностные зоны занимают менее чем по 0.5% каждая. Доли всех солёностных зон в рассматриваемых морях и

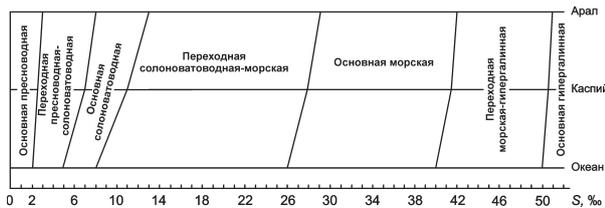


Рис. 6. Солёностные зоны гидросферы и их границы.

Fig. 6. Salinity zones of hydrosphere and their ranges.

Таблица 2. Границы солёностных зон.

Table 2. Ranges of salinity zones.

Зоны	Океан	Каспий	Арал
Основная пресноводная	0–2‰	0–2.5‰	0–3‰
Переходная пресноводная-солоноватоводная	2–5‰	2.5–7‰	3–8‰
Основная солоноватоводная	5–8‰	7–11‰	8–13‰
Переходная солоноватоводная-морская	8–26‰	11–28‰	13–29‰
Основная морская	26–40‰	28–41‰	29–42‰
Переходная морская-гипергалинная	40–50‰	41–50.5‰	42–51‰
Основная гипергалинная	> 50‰	> 50.5‰	> 51‰

солёных озерах представлены на рис. 7. Можно видеть (см. табл. 2, рис. 6), что основная солоноватоводная зона приходится на диапазон солёностей, соответствующий критической солёности.

В прошедшие геологические эпохи часто доминировали морские воды, но вполне вероятно, что солоноватоводные и гипергалинные континентальные акватории могли занимать площади большие, чем в настоящее время. В палеозое, мезозое и кайнозое пресноводные акватории меняли свою площадь и, возможно, даже уступали по площади солоноватоводным. Существует предположение, что в палеозое и мезозое континентальные солоноватые воды по площади превосходили пресные. Только в кайнозое лидерство на континентах перешло к чисто пресноводным эпиконтинентальным водоемам.

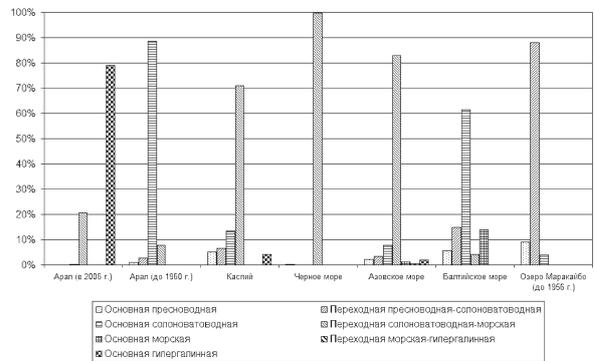


Рис. 7. Доля площадей солёностных зон.

Fig. 7. Percentage of areas of different salinity zones.

Морские солоноватые воды в основном присутствуют в эстуариях и авандельтах рек, впадающих в Мировой океан. Определенное количество данных имеется для следующих рек: Нил, Миссисипи, Амазонка, Янцзы, Обь, Хуанхэ, Парана, Меконг, Амур, Лена, Конго, Нигер, Енисей, Инд, Ганг и др. Химический состав морских солоноватых вод весьма близок к составу полносоленых океанических вод, что облегчает сравнение между различными акваториями.

Континентальные солоноватые воды более разнообразны по своему химическому составу. Только внутренние континентальные моря, которые из-за их низкой солености относят к континентальным солоноватым водам, имеют океанический состав солей (Балтика, Азов, Черное, Маракайбо). Соленые озера, утратившие связь с мировым океаном или не имевшие его никогда, условно подразделяются на несколько групп: хлоридные (накапливается поваренная соль), сульфатные (накапливается мирабилит), карбонатные (накапливается сода) и ряд других, включая промежуточные типы. По мере осолонения континентальные солоноватые воды могут переходить из одной группы в другую.

В ноябре 2007 г. в рамках 12-й Всемирной конференции по озерам в г. Джайпур (Индия) одним из нас (Н.В. Аладин) в соавторстве с М. Накамура (Япония) было высказано предложение выделять гибридные стоячие водные объекты (*hybrid lentic water bodies*) в число которых входят Балтика, Азовское море и крупнейшее внутреннее море-озеро Южной Америки – Маракайбо.

Во всех этих трех водоемах имеет место взаимопроникновение морских (соленых) и континентальных (пресных) вод, и они резко отличаются от других водоемов нашей планеты. Все указанные три водных объекта в недавнем прошлом были озерами, которые естественным образом утратили свой озерный статус (прорыв Босфора, затопление датских проливов и др.) или искусственным путем (углубление протоки у оз. Маракайбо). Крупнейшее в мире озеро – Каспийское море – в прошлом тоже имело связь с Мировым океаном, но в настоящее время эта связь потеряна, и солоноватоводная зона занимает только 13% акватории. Только Балтийское море и прежнее Аральское море были главными местами скопления солоноватых вод (62% и 89% соответственно) на нашей планете. Но есть много соленых озер, которые не связаны

с Мировым океаном, а также существуют гибридные озерные/морские моря, в которых соленость воды плавно изменяется от пресной до морской и, в некоторых случаях, даже до гипергалинной (Plotnikov and Aladin, 2011). Рассмотрим некоторые из таких озер и гибридных морей.

В Черном, Белом, Баренцевом, Японском морях зоны критических солёностей α , β , γ и δ занимают менее 1% от их общей площади. В связи с этим основные акватории Белого и Черного морей нельзя рассматривать как гибридные стоячие солоноватоводные объекты.

Балтийское море – молодое, и в ледниковый период оно было гляциальным озером. Это (существовавшее на его месте) озеро, приобрело связь с Мировым океаном только недавно. Балтийское море до сих пор сохраняет много озерных черт. Реки играют важную роль в его водном балансе. Это – полузакрытый, сравнительно мелкий, солоноватоводный водоем с плавным градиентом солености и уникальной флорой и фауной.

Биоразнообразие Балтийского моря относительно низкое, но при этом оно по-своему уникально. Оно сформировалось в послеледниковое время, и имеет очень неоднородный состав. Оно состоит из трех основных компонентов: морского, пресноводного и солоноватоводного (*sensu stricta*). К первой группе относится основная часть биоты Балтийского моря. Она включает в себя реликты предыдущего геологического периода и иммигрантов из отдаленных морских водоемов. Вторая группа включает большое число обитателей Балтийского моря, которые проникли с притоком пресной воды. Третья группа представлена большим числом видов и разделяется на две подгруппы:

1. Древние солоноватоводные арктические реликты, образовавшиеся в ледниковое время в относительно пресной акватории Арктического бассейна, которые мигрировали в Балтийское море в послеледниковое время с северо-востока и востока, возможно, через пресные воды.

2. Солоноватоводные виды, возникшие из пресноводных.

В Балтийском море можно различить все четыре основные и три промежуточные солёностные зоны (рис. 8).

Пресноводная зона в Балтийском море занимает устья рек и обширные площади прилегающих к ним мелководных заливов. Районами с наиболее

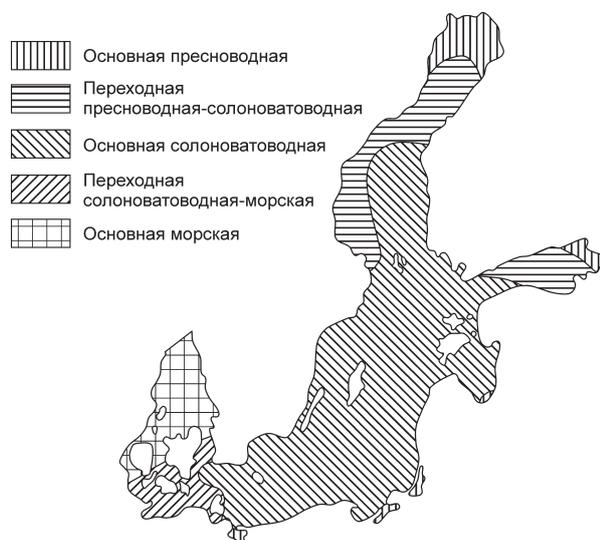


Рис. 8. Соленостные зоны в Балтийском море.

Fig. 8. Salinity zones of the Baltic Sea.

выраженными пресноводными условиями являются Финский и Ботнический заливы. Площадь, занимаемая в Балтийском море пресноводной зоной, небольшая: всего лишь 6% от общей площади моря. Отсутствие в Балтийском море выраженных приливов и отливов способствует стабильному существованию δ -хорогалиникума (0.5–2‰). Эта барьерная соленость отделяет пресноводные экосистемы от солоноватоводных и хорошо различима в восточной части Финского залива и северной части Ботнического залива. Яркими примерами являются Вислинский и Куршский заливы, которые разделены этой барьерной соленостью на пресноводную и солоноватоводную зоны. В юго-восточной части Рижского залива, на которую постоянно влияет речной сток, зона δ -хорогалиникума также хорошо различима. δ -хорогалиникум является барьером для вселившихся в Балтийское море пресноводных организмов.

Солоноватоводная зона и α -хорогалиникум занимают собственно Балтийское море, Ботническое море, море Архипелага и Рижский залив. Эта пограничная зона занимает большую часть Балтийского моря (около 62% его акватории). Соленость здесь варьирует от 5‰ до 8‰, и ее принято считать нормальной соленостью Балтики. В Балтийском море α -хорогалиникум занимают солоноватоводные экосистемы, наиболее бедные по числу представленных в них видов. В этой зоне

обитает около 700 видов рыб, свободно живущих беспозвоночных и растений (за исключением бактерий, простейших и мелких многоклеточных). Некоторые из них являются потомками обитателей ледникового озера в ледниковый период, существовавшего на месте современного моря.

Зона β -хорогалиникума занимает самую глубокую часть Балтийского моря (с глубинами до 500 м) и расположена в западной части Балтийского моря и в восточных водах датских проливов, на которые сильно влияет приток полностью соленых вод из Северного моря. Соленость здесь колеблется от 22‰ до 26‰. Хотя площадь этой зоны составляет лишь около 4% от общей площади Балтийского моря, количество видов рыб, свободно живущих беспозвоночных и растений (за исключением бактерий, простейших и мелких многоклеточных) здесь составляет около 3000.

γ -хорогалиникум (45–50‰) в основной части Балтийского моря не найден. На самом деле, он находится за пределами Балтийского моря. Его можно найти в скальных ваннах или на соленых мелководьях, называемых «соленые марши». Гипергалинные экосистемы можно назвать *сезонными экосистемами*, которые образуются в летний период, когда испарение является наиболее сильным. Эта барьерная соленость отделяет обитателей полносоленой балтийской морской воды от обитателей гипергалинных вод, где максимальное число видов растений и животных (в том числе одноклеточных) не превышает 100.

На протяжении первой половины XX века Аральское море представляло собой расположенный в аридной зоне единый терминальный водоем двух питающих его рек. Его основная часть была солоноватоводной (рис. 9) со специфическими аборигенными солоноватоводными экосистемами. Снижение уровня и увеличение солености воды Арала (рис. 10) началось в 1960 г. В результате из-за структуры его котловины море начало разделяться на несколько остаточных водоемов. В 1988–1989 гг., после того как уровень воды снизился на 13 м, Аральское море распалось на два полигалинных терминальных озера соленостью 30‰ и с морскими экосистемами – Большой и Малый Арал (см. рис. 9).

Из-за увеличения солености в фауне сохранились только широко эвригалинные аборигенные и интродуцированные виды. Ихтиофауна состояла из вселенцев морского происхождения. Промыш-

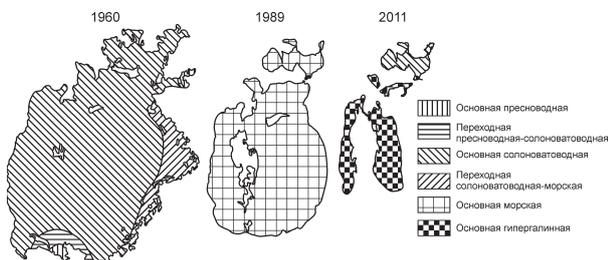


Рис. 9. Солёностные зоны в Аральском море в 1960, 1989 и в 2011 гг.

Fig. 9. Salinity zones of the Aral Sea in 1960, 1989 and 2011.

ленное рыболовство было почти полностью утрачено (Micklin and Aladin, 2008).

Весной 1990 г. уровень воды в Малом Арале повысился, в результате чего возник сток воды в Большой Арал. Существовала угроза того, что устье питающей его Сырдарьи сместится к Большому Аралу. В августе 1992 г. в проливе Берга была построена земляная дамба. Увеличение солёности Малого Арала прекратилось, и она стала снижаться, что начало благоприятно влиять на его фауну. Основную морскую солёностную зону сменила переходная солонатоводная-морская. В апреле 1999 г. шторм разрушил дамбу. Строительство новой капитальной дамбы началось в 2004 г. и завершилось осенью 2005 г.

Снижение солёности Малого Арала продолжалось, и к настоящему времени она в большей части его акватории достигла 8‰ (Micklin, неопубл. данные). Малое море обратно превратилось в солонатоводный водоем с преобладанием солонатоводной солёностной зоны. Приплатинный район из-за близости устья Сырдарьи занимает переходная пресноводная-солонатоводная солёностная зона. Из Сырдарьи в Малый Арал возвращаются пресноводные промысловые виды рыб, возрождается промышленное рыболовство.

После разделения Аральского моря рост солёности воды и снижение уровня в Большом Арале ускорились. Большой Арал разделился на Западный и Восточный Арал и залив Тше-Бас (см. рис. 9). Солёность в восточном бассейне растет быстрее, чем в западном бассейне. В конце 1990-х годов Большой Арал превращается в гипергалинный водоем со специфической фауной. В него естественным путем вселяются несколько видов беспозвоночных, обитающих в соленых водоемах Приаралья. Доминирующим видом в его зооплан-

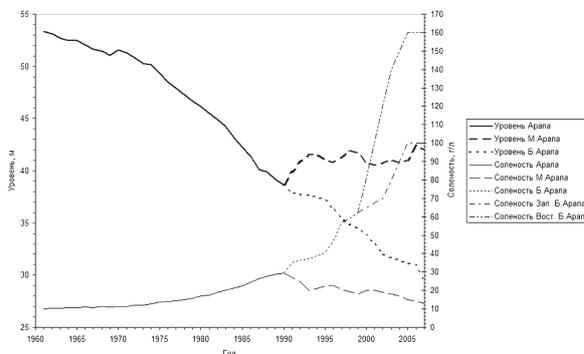


Рис. 10. Изменение уровня и солёности Аральского моря.

Fig. 10. The Aral Sea level and salinity changing.

ктоне становится рачок *Artemia parthenogenetica* (Аладин и Плотников, 2008; Аладин и др., 2008).

Прежние солонатоводные экосистемы Аральского моря исчезли из-за его осолонения. Арал был самым большим гибридным морским/озерным водоемом аталасского типа. Балтийское море было самым большим гибридным морским/озерным водоемом таласского типа. Если солонатоводные экосистемы занимают до 60% уникального Балтийского моря, то в Аральском море они занимали до 90% его акватории (табл. 3).

Азовское море является полузакрытым, мелководным, соленым водоемом с плавным градиентом солёности, подобным таковому в Балтийском море. Керченский пролив соединяет его с Черным морем. Только две крупные реки – Дон и Кубань – впадают в Азовское море. В Азовском море можно различить все четыре основные и три промежуточные солёностные зоны, которые имеют те же границы, что и в Балтийском море (Аладин и др., 2005).

Пресноводные солёностные зоны в Азовском море находятся возле устьев Дона и Кубани. Отсутствие в Азовском море выраженных приливов и отливов вносит свой вклад в устойчивое существование d-хорогалиникума. Эта зона барьерной солёности выражена в восточной части Таганрогского залива и в устье р. Кубань. Солонатоводная зона и a-хорогалиникум занимают западную часть Таганрогского залива. Большая часть Азовского моря занята переходной солонатоводно-морской солёностной зоной. Другие солёностные зоны и хорогалиникумы можно найти в Азовском море только в мелководном заливе Сиваш. Суще-

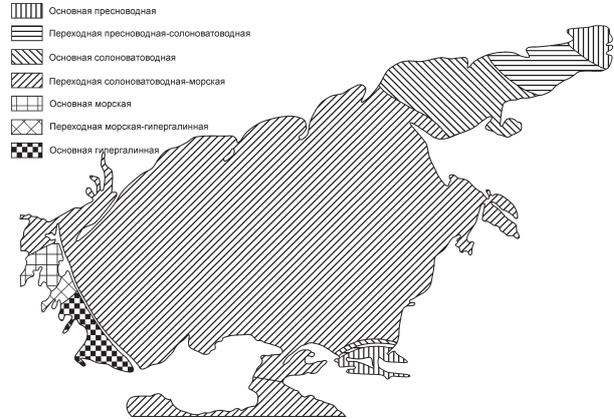
Таблица 3. Доля площадей, занятых барьерными соленостями (хорогалиникумами).**Table 3.** Percentage of areas of different barrier salinity zones (horohalincums).

Море / озеро	Хорогалиникумы			
	α	β	γ	δ
Балтийское море	62%	4%	< 0.01%	6%
Черное море	0.02%	< 0.01%	< 0.01%	0.2%
Азовское море	7%	1%	1%	< 2%
Каспийское море	13%	< 0.01%	< 0.01%	5%
Аральское море до 1960 г.	88%	< 0.01%	< 0.01%	до 1%
Аральское море в 2006 г. (только Малый Арал)	1%	–	–	< 0.1%

ствуется выраженный градиент солености в этом заливе с гипергалинными условиями в верхнем слое воды (рис. 11).

Каспийское море, расположенное между Европой и Азией, является крупнейшим терминальным озером на Земле. Хотя Каспийское море является континентальным водоемом, оно имеет океаническое происхождение, являясь остатком Паратетиса – залива древнего океана Тетис. Его соленость объясняется происхождением от этого древнего океана. Около 6 млн. лет назад Понтийское озеро было разделено на Верхнее Понтийское озеро, занимавшее котловину Черного моря, и полностью изолированное Бабаджанское озеро, занимавшее только Южно-Каспийскую котловину. С того времени Каспийское море существует как отдельный бассейн. Каспийское море претерпело ряд трансгрессий и регрессий, сопровождавшихся значительным уменьшением солености или ее увеличением. Современное Каспийское море образовалось около 5–7 тыс. лет назад (Аладин и Плотников, 2000а).

Каспийское море занимает обширную и глубокую континентальную депрессию. Его современный уровень ниже уровня океана на 27–28 м (Фролов, 2003; Болгов и др., 2007; Румянцев и Трапезников, 2008). С точки зрения морфологии и физико-географических условий Каспийское

**Рис. 11.** Соленостные зоны в Азовском море.**Fig. 11.** Salinity zones of the Sea of Azov.

море делится на Северный, Средний и Южный Каспий и изолированный залив Кара-Богаз-Гол (Добровольский и др., 1969; Байдин и Косарев, 1986). Средняя и южная части Каспийского имеют характер истинного моря, в то время как его северная часть является на самом деле обширным эстуарием впадающих в него рек.

Максимальная глубина Каспийского моря – 1025 м, а его средняя глубина составляет 208 м. Северная часть Каспийского моря неглубокая, ее средняя глубина – 4 м, а максимальная глубина не превышает 25 м (Николаева, 1971; Байдин и Косарев, 1986). У восточного побережья находится мелкий гипергалинный залив Кара-Богаз-Гол, соединенный с основной акваторией моря узким (5.5–11 км) проливом. Уровень воды в этом заливе на несколько метров ниже, чем в самом Каспии. Существует постоянный сток воды из моря в залив, где она быстро испаряется.

В Каспийское море впадают 30 рек, а его водосборная площадь составляет около 3.5 млн. км². Водный баланс Каспийского моря состоит из речного стока, атмосферных осадков, испарения и оттока воды в залив Кара-Богаз-Гол. Основным источником воды для Каспия является р. Волга, обеспечивающая почти 80% от ее общего притока. Поступление воды, однако, почти полностью уравновешивается испарением, сток в Кара-Богаз-Гол составляет только 5% от ее притока (Байдин и Косарев, 1986).

Уровень воды в Каспийском море непостоянен. До 1917 г. уровень моря был относительно

стабильным. Между 1917 и 1925 гг. уровень снизился с отметки -25.82 м до -26.26 м. К 1930 г. он немного поднялся до отметки -26.06 м. За этим последовало медленное снижение уровня, ускорившееся после 1933 г. К 1941 г. уровень моря достиг отметки -27.88 м. Он вновь стабилизировался на отметке -27.96 м. Новое снижение уровня воды началось в 1949 г. и продолжалось до 1977 г., когда была достигнута отметка -29.03 м. Однако в 1978 г. начался быстрый подъем уровня воды. В 1995 г. уровень Каспия стабилизировался на отметке -26.61 м, затем он начал медленно понижаться и к 2002 г. упал до отметки -27.15 м (Михайлов и Повалишникова, 1998; Михайлов и др., 1998). Изменение объемов речного стока и видимого испарения считается основной причиной этого изменения уровня Каспия, хотя геологические, климатические и антропогенные факторы также считаются имеющими значение (Михайлов и Повалишникова, 1998; Фролов, 2003; Болгов и др., 2007).

Средняя солёность воды Каспийского моря составляет $12.7-12.8\%$. Максимальная солёность (не считая залива Кара-Богаз-Гол) наблюдается у восточного побережья, где она достигает 13.2% , тогда как минимальная солёность $1-2\%$ наблюдается на северо-западе моря. Каспийская вода имеет довольно низкое содержание ионов натрия и хлора, при этом она богаче кальцием, магнием и сульфат ионами из-за значительного времени изоляции от Мирового океана и от метаморфизации под влиянием речного стока (Пахомова и Затучная, 1966; Николаева, 1971).

Самая низкая солёность наблюдается в Северном Каспии, в среднем $5-10\%$. Рядом с дельтами Волги, Урала и Терека солёность до $2-4\%$. В авандельтах рек солёность ниже 0.5% . В мелководных районах, у восточного побережья Северного Каспия, солёность воды выше среднего значения. Здесь в мелководных заливах солёность может достигать 30% и выше. Солёность Среднего Каспийского моря составляет 12.7% , в то время как в Южном Каспии она составляет 13% (Зенкевич, 1963; Николаева, 1971). Самая высокая солёность наблюдается в заливе Кара-Богаз-Гол. В результате интенсивного испарения минерализация его воды $300-350\%$ и выше. С Каспийской водой в залив поступает большой объем солей, из-за чего Кара-Богаз-Гол играет роль «опреснителя». Испарение воды и естественное осаждение солей

привело к большим скоплениям соли на дне залива (Пахомова и Затучная, 1966; Николаева, 1971).

В Каспийском море есть все четыре основные и три промежуточные солёностные зоны и все барьерные солёности, имеющие границы, специфичные для солевого состава его воды (рис. 12). Пресноводная зона занимает обширную акваторию у дельты Волги в Северном Каспии и небольшие участки около устьев других крупных рек. В этой части моря существует градиент солёности и представлены переходная пресноводно-солонатоводная и основная солонатоводная солёностные зоны. Средний и Южный Каспий принадлежат к переходной солонатоводно-морской солёностной зоне. Морская и переходная морская-гипергалинная солёностные зоны существуют в усеченном градиенте солёности у входа в залив Кара-Богаз-Гол. Остальная часть этого залива относится к гипергалинной зоне.

Биоразнообразие Каспийского моря примерно в 2.5 раза ниже, чем в Черном море, и в 5 раз ниже, чем в Баренцевом море (Зенкевич, 1963). Солёность слишком высока для настоящей пресноводной фауны и флоры и слишком низка для настоящих морских видов. По своему происхождению его современная фауна в основном неогеновая. Современное биоразнообразие Каспийского моря отражает сложную историю трансгрессий и регрессий Полеокаспия и связано с его опреснением

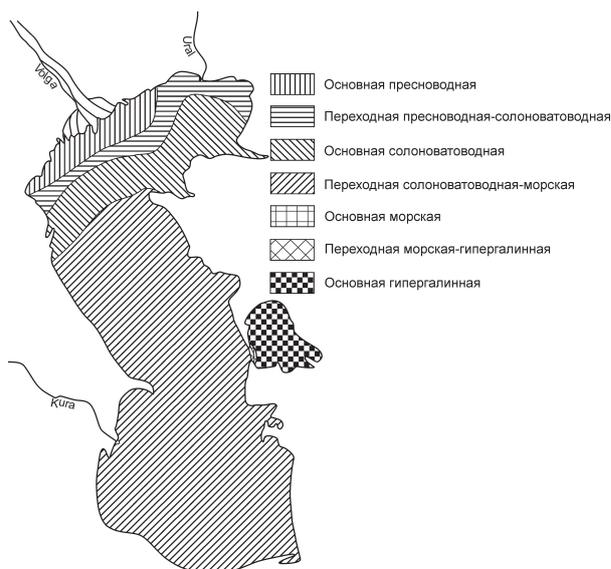


Рис. 12. Солёностные зоны в Каспийском море.

Fig. 12. Salinity zones of the Caspian Sea.

и осолонением. В Каспийском море обитает более 500 видов растений и 854 видов животных различного происхождения. Видообразование в Каспийском море создало в целом высокий уровень эндемизма (примерно 42–46%).

Оз. Балхаш является терминальным озером в пустынной части восточного Казахстана. Его площадь изменяется с изменением его уровня в пределах 17000–22000 км². Протяженность озера с востока на запад достигает 588–614 км, ширина – 9–19 км в восточной части и 74 км – в западной части. Его максимальная глубина в 1960 г. была 27 м. Впадающая в озеро (в его западной части) р. Или дает около 80% от общего годового притока воды. Остальные реки впадают в восточную часть озера. Обе части оз. Балхаш являются относительно независимыми водными системами и соединены мелким и узким проливом Узун-Арал. В результате разделения оз. Балхаш на две неравных части при основном объеме речного стока в его западную часть соленость в западной части озера очень низкая (1.1‰) и выше в его восточной части (4.3‰ и выше). Минерализованные воды оз. Балхаш отличаются по своему ионному составу от вод Каспия и Арала (Алекин, 1984).

Западную часть оз. Балхаш занимает пресноводная соленостная зона. Восточный Балхаш относится к переходной пресноводной-солонатоводной соленостной зоне (рис. 13). Их разделяет δ -хорогалиникум. В западной части озера преобладают пресноводные и эвригалинные гидробионты, однако в восточном Балхаше пресноводные организмы исчезают (Алекин, 1984).

Мы не работали экспериментально с обитателями вод данного озера. На рис. 13 использованы наши наблюдения над обитателями Арала. Мы применили тот же подход к определению соленостных зон, однако, учитывая работы Н.З. Хусиновой и А.Ф. Карпевич, не исключено, что эти зоны в данном озере могут быть смещены в сторону еще больших соленостей, чем в Арале.

Расширение орошаемых площадей началось в 1967 г., а заполнение Капчагайского водохранилища на р. Или началось еще в 1960 г. В результате увеличения забора воды уровень оз. Балхаш снизился, и соленость несколько повысилась. Продолжающееся снижение уровня может привести к полной деградации экосистемы бассейна, как это наблюдается в бассейне Аральского моря (Абросов, 1973; Тарасов, 1961).

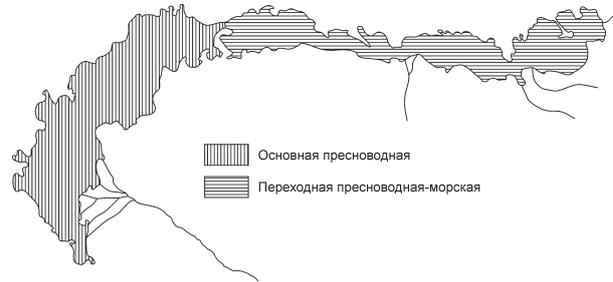


Рис. 13. Соленостные зоны в оз. Балхаш.

Fig. 13. Salinity zones of Balkhash Lake.

Система Маракайбо расположена на северо-западе Венесуэлы. Она состоит из оз. Маракайбо и соединяющего озеро с Венесуэльским заливом естественного канала, состоящего из пролива Маракайбо и залива Таблазо. Протяженность оз. Маракайбо с севера на юг составляет 150 км, а наибольшая его ширина достигает 120 км. При площади 12000 км² оз. Маракайбо имеет среднюю глубину 26 м при максимальной глубине 34 м. В озеро впадают 30 рек, а сток осуществляется только через пролив Маракайбо. Его длина – 40 км и средняя ширина – 7.7 км. В этом проливе существует градиент солености. Мелководный (средняя глубина 3 м) залив Таблазо соединяет пролив Маракайбо с Венесуэльским заливом. Его связь с Венесуэльским заливом ограничена двумя небольшими проходами между островами (Parra-Pardi, 1983; Bautista et al., 1997; Laval et al., 2003, 2005).

До 1956 г. разбавленная морская вода проникала в оз. Маракайбо только в сухой сезон. Во время сезона дождей залив Таблазо и устье Запара предотвращали приток разбавленной морской воды в озеро (Laval et al., 2003, 2005). Соленость в оз. Маракайбо была низкой, и в нем наблюдались только основная пресноводная и переходная пресноводная-солонатоводная соленостные зоны (рис. 14). Таким образом, в этом водоеме можно было найти только δ -хорогалиникум. В 1956 г. через пролив Маракайбо и залив Таблазо был проложен судоходный канал глубиной 14 м и протяженностью 100 км, что увеличило приток морской воды в озеро из Венесуэльского залива. Это привело к устойчивой стратификации солености в оз. Маракайбо (Laval et al., 2003, 2005), повышению общей минерализации и появлению солонатоводной соленостной зоны и α -хорогалиникума (рис. 14).

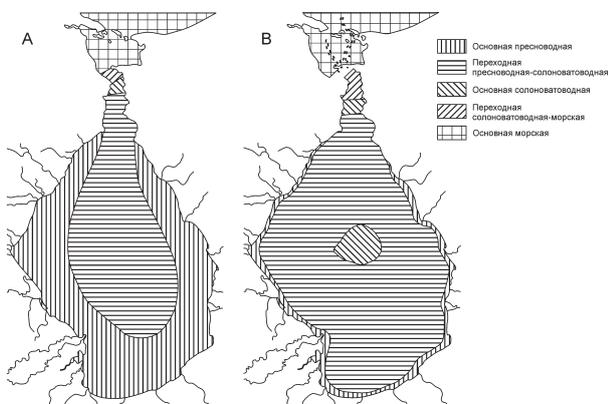


Рис. 14. Солёностные зоны в оз. Маракайбо.
 Fig. 14. Salinity zones of Lake Maracaibo.

В заключение позвольте остановиться на некоторых эволюционных моментах. Считается, что до начала Ордовика жизнь присутствовала только в океанических водах. Таким образом, барьерные солёности для данного геологического времени можно выделять только в атлантических водах. Атлантические воды в тот период были еще безжизненны, и говорить о барьерных солёностях в них бессмысленно. Кембрийские атлантические воды были заселены трилобитами, брахиоподами, моноплакофорными моллюсками, хиолитидами и археоциатами. Однако уже в позднепалеозойских морях доминировали криноидеи, иглокожие, брахиоподы, граптолиты, табуляты, кораллы-ругозы, т.е. мир морских беспозвоночных был весьма представительным, и мы предполагаем, что в Ордовике в океанических водах были, как минимум, 3 барьерных солёности: α -, β - и γ -хорогалиникумы. Что касается допалеозойских времен, то в Архее и Протерозое в океанических водах, возможно, была только одна барьерная солёность (α -хорогалиникум).

Однако вышеизложенные соображения в настоящее время активно пересматриваются, т.к. ряд авторов (А.Ю. Розанов, Ю.В. Наточин) считает, что жизнь зародилась много раньше, как раз в атлантических водах. Речь идет о небольших осолоненных или даже гипергалинных водоемах, образовавшихся на еще не остывшей Земле. Дно этих древних водоемов напоминало современные керамические плитки, которыми покрывают космические аппараты многообразного использования, и это дно хорошо защищало возникав-

шую жизнь от губительного тепла земных недр. Учитывая эти воззрения, можно предположить, что не морские, а солёноватые воды, или даже гипергалинные, были колыбелью жизни. Таким образом, требуются новые данные для построения новых гипотез о наличии барьерных солёностей в атлантических водах.

В конце Ордовика жизнь покинула атлантические воды и, по-видимому, вновь проникла в атлантические. Процесс начали растения, и уже в Силуре беспозвоночные последовали за растениями, а в позднем Девоне – и позвоночные. Таким образом, говорить о барьерных солёностях в атлантических водах можно, только начиная с Ордовика. Максимальное число барьерных солёностей в атлантических водах, по-видимому, стало проявляться с Кайнозоя. В качестве примера можно привести древний Каспий. К этому времени сформировалась специфическая фауна континентальных солёноватых вод.

Все изложенное выше убедительно свидетельствует о том, что в XX веке сформировалось новое направление в биологической науке. Его, на наш взгляд, можно назвать *осморегуляторной аквабиологией*. Отцами-основателями этого нового направления в биологической науке следует считать Адольфа Ремане, Владислава Хлебовича и Отто Кинне. Этим трем выдающимся зоологам удалось показать, что имеются несколько форм существования современной гидросферы нашей планеты – пресноводная, солёноватоводная, морская и гипергалинная, которые разделены особыми пограничными солёностями. Именно эти всемирно известные ученые сформулировали перечисленные ниже закономерности, которые продолжают подтверждаться всеми современными исследователями:

1. Биоразнообразие неполносолёных морей значительно ниже такового полносолёных морей.
2. Биоразнообразие солёных озёр значительно ниже такового пресноводных озёр.
3. Солёноватоводные виды реально существуют, хотя их число сильно уступает таковому морских и пресноводных видов.
4. При анализе биоразнообразия всех типов морей и озёр надо обязательно учитывать и немногочисленные гипергалинные виды, которые обитают в литоральных ваннах скалистых берегов и солёных маршах мелководий.

5. Научные взгляды Ремане–Хлебовича–Кинне не противоречат современным данным зоологов, изучающих биоразнообразие Metazoa всех типов морей и озёр.

ЛИТЕРАТУРА

- Абросов В.Н.** 1973. Озеро Балхаш. – Л.: Наука. 180 с.
- Аладин Н.В.** 1983. О смещении барьера критической солености в Каспийском и Аральском морях на примере жаброногих и ракушковых ракообразных. *Зоологический журнал*, 62(5): 689–694.
- Аладин Н.В.** 1988. Концепция относительности и множественности зон барьерных соленостей. *Журнал общей биологии*, 49(6): 825–833.
- Аладин Н.В.** 1989. Критический характер биологического действия каспийской воды соленостью 7–11‰ и аральской воды соленостью 8–13‰. *Труды Зоологического института АН СССР*, 196: 12–21.
- Аладин Н.В.** 1996. Соленостные адаптации Ostracoda и Branchiopoda. *Труды Зоологического института РАН*, 265: 1–206.
- Аладин Н.В. и Плотников И.С.** 2000а. Палеолимнология и палеогалинность Каспия и предшествующих ему водоемов за последние 15 миллионов лет. *Каспийский плавучий университет. Научный бюллетень*, 1: 51–64.
- Аладин Н.В. и Плотников И.С.** 2000б. Угроза крупномасштабной экологической катастрофа на Каспийском море. *Вестник Каспия*, 4: 112–126.
- Аладин Н.В. и Плотников И.С.** 2004. Воздействие видов-вселенцев на биоразнообразие Каспийского моря. // Алимов А.Ф., Богуцкая Н.Г. (ред.) Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. – М.–СПб: КМК. с. 231–242.
- Аладин Н.В. и Плотников И.С.** 2008. Современная фауна остаточных водоемов, образовавшихся на месте бывшего Аральского моря. *Труды Зоологического института РАН*, 312(1/2): 145–154.
- Алекин О.А. (ред.)** 1984. Природные ресурсы больших озер СССР и вероятные их изменения. – Л.: Наука. 286 с.
- Байдин С. и Косарев А.** 1986. Каспийское море. Гидрология и гидрохимия. – М.: Наука. 262 с.
- Беклемишев В.Н.** 1922. Новые данные о фауне Аральского моря. *Русский гидробиологический журнал*, 1(9–10): 276–288.
- Болгов М.В., Красножон Г.Ф. и Любушин А.А.** 2007. Каспийское море: экстремальные гидрологические события. – М.: Наука. 381 с.
- Добровольский А.Д., Косарев А.Н. и Леонтьева О.К. (ред.)** 1969. Каспийское море. – М.: МГУ. 264 с.
- Зенкевич Л.А.** 1963. Биология морей СССР. – М.: Наука. 740 с.
- Зернов С.А.** 1934. Общая гидробиология. – Л.-М. 504 с.
- Карпевич А.Ф.** 1953. Отношение двустворчатых моллюсков Северного Каспия и Арала к изменению солености среды: Автореферат диссертации доктора биологических наук. – М. 20 с.
- Михайлов В.Н. и Повалишников Е.С.** 1998. Еще раз о причинах изменений уровня Каспийского моря в XX веке. *Вестник МГУ, сер. 5, география*, 3: 35–38.
- Михайлов В.Н., Рычагов В.Н. и Повалишников Е.С.** 1998. Являются ли недавний подъем уровня Каспийского моря и его последствия природной катастрофой? *Вестник РФФИ*, 4: 51–60.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д.** 1960. Каспийская фауна в Азовско-Черноморском бассейне. –М.-Л. 298 с.
- Николаева Р.В.** 1971. Новые морфометрические характеристики Каспийского моря. *Бюллетень Московского общества испытателей природы, отделение геологическое*, 1: 143–242.
- Пахомова А.С. и Затучная В.М.** 1966. Гидрохимия Каспийского моря. – Л.: Гидрометеиздат. 342 с.
- Румянцев В.А. и Трапезников Ю.А.** 2008. Стохастическое моделирование гидрологических процессов. – СПб.: Наука. 152 с.
- Тарасов М.Н.** 1961. Гидрохимия озера Балхаш. – М.: Гидрометеиздат. 226 с.
- Фролов А.В.** 2003. Моделирование многолетних колебаний уровня Каспийского моря: теория и приложения. – М.: ГЕОС. 174 с.
- Хлебович В.В.** 1974. Критическая соленость биологических процессов. – Л.: Наука. 235 с.
- Ярвекюльг А.А.** 1979. Донная фауна восточной части Балтийского моря: Состав и экология распределения. – Таллин: Валгус. 382 с.
- Aladin N.V., Plotnikov I.S. and Filippov A.A.** 2002. Invaders in the Caspian Sea. In: Leppäkoski E., Gollash S. and Olenin S. (eds.) Invasive Aquatic Species of Europe. Distribution, Impacts and Management. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht / Boston / London: 351–359.
- Aladin N.V. and Plotnikov I.S.** 2004. Hydrobiology of the Caspian Sea. In: Dying and Dead Seas. NATO ARW / ASI Series. Kluwer Publ., Dordrecht: 185–226.
- Aladin N.V., Plotnikov I.S., Piriulin D.D. and Zhakova L.V.** 2005. The experience of using the concept of relativity and plurality of barrier Salinity Zones in the Sea of Azov. In: Matishov G.G. (ed.) “Complex hydrobiological databases: resources, technologies and utilization”, “Adaptations of hydrobionts”: materials of youth schools (Azov, October 2005). SSC RAS, Rostov-on-Don: 129–140.
- Aladin N., Micklin P. and Plotnikov I.** 2008. Biodiversity of the Aral Sea and its importance to the possible ways of rehabilitating and conserving its remnant water bodies. In: Qi J., Evered K.T. (eds.) NATO Science

- for Peace and Security Series – C: Environmental Security. Environmental Problems of Central Asia and their Economic, Social and Security Impacts. Springer, Dordrecht: 73–98.
- Bautista S., Cruz J., Rincon A. and Torres N. 1997.** Proceso de Salinizacion en el Lago de Maracaibo. Inst. para la Conserv. de Maracaibo, Maracaibo, Venezuela, 109 p.
- Laval B., Imberger J. and Findikakis A.N. 2003.** Mass transport between a semi-enclosed basin and the Ocean: Maracaibo System. *Journal of Geophysical Research*, **108**(C7): 1–27.
- Laval B.E., Imberger J. and Findikakis A.N. 2005.** Dynamics of a large tropical lake: Lake Maracaibo. *Aquatic Sciences*, **67**: 337–349.
- Micklin P. and Aladin N. 2008.** Reclaiming the Aral Sea. *Scientific American*, April: 64–71.
- Parra-Pardi G. 1983.** Cone-shaped hypolimnion and local reactor as outstanding features in eutrophication of Lake Maracaibo. *Journal of Great Lakes Research*, **9**: 439–451.
- Plotnikov I.S., Aladin N.V. 2011.** An overview of hybrid marine and lacustrine seas and saline lakes of the world. *Lakes & Reservoirs: Research and Management*, **16**: 97–108.
- Remane A. 1934.** Die Brackwasserfauna. *Zool. Anz. (Suppl)*, **7**: 34–74.
- Williams W.D. 1998.** Management of Inland Saline Waters. Guidelines of lake management, Vol. 6. ILEC, Shiga, 108 p.