

Recent near-shore ostracod fauna of the Caspian Sea

Original Article

LIMNOLOGY
FRESHWATER
BIOLOGYTkach A.A.*^{ORCID}

Laboratory of Pleistocene Paleogeography, Faculty of Geography, Lomonosov Moscow State University, Leninskie Gory 1a, Moscow, 119991, Russia

ABSTRACT. The work is based on the E.A. Gofman's collection of recent ostracods. Here we present summarized data on our results of studying 45 near-shore sampling sites and previously published data, which were the first one to investigate the distribution of recent ostracods in the Caspian Sea and to discuss the influence of such factors as bottom sediments type, water temperature and salinity. Overall, distribution of the ostracods in the Caspian Sea shows a remarkable depth control. The near-shore ostracod assemblage of the Caspian Sea indicates shallow water conditions. Predominant species tolerates temperature and salinity seasonal changes. In northern area assemblage is dominated by *Cyprideis torosa* and contains abundant euryhaline species tolerant to reduced salinity ranges reflecting the river influence, significant temperature changes and unstable hydrological regime. In the Central and Southern Caspian Sea, the assemblage is mostly represented by the *Tyrrhenocythere amnicola donetzensis* and other stenohaline species. The analysis of the recent near-shore ostracods of the Caspian Sea allows to conclude that salinity, along with water depth, are the leading factors determining the composition of ostracod assemblages.

Keywords: Ostracoda, Holocene, brackish-water environment, Ponto-Caspian, Caspian Sea

For citation: Tkach A.A. Recent near-shore ostracod fauna of the Caspian Sea // Limnology and Freshwater Biology. 2024. - № 3. - P. 142-156. DOI: 10.31951/2658-3518-2024-A-3-142

1. Introduction

The Caspian Sea is the largest enclosed water body in the world. As a Paratethyan remnant it is assumed that many of the modern ostracod species in the Caspian Sea originated from marginal marine environments during the late Neogene (Boomer et al., 2005). The Caspian ostracod fauna of marine origin is constituted by representatives of Leptocytheridae, Hemicytheridae, Loxoconchidae and Xestoleberididae, however, none of them can be assigned to original genera of these families since the endemic taxa have been formed there on the level of genera (with the only exception – *C. torosa*) (Schornikov, 2011b) due to significant paleogeographical events, geographical isolation and unique brackish-water habitat (Mandelstam et al., 1962; Svitoch, 1991; Rychagov, 1997; Yanina, 2012, etc.). Despite the high-amplitude changes in the sea-level of the Caspian Sea during the Quaternary, its deep-water areas retained a certain volume of water even during regressive episodes and must have acted as refugia (Boomer, 2012).

However, during a highstands, an exchange of fauna occurred – for example, as a result of the connection between the Caspian and the Black Seas through the Manych Strait (Jones and Simmons, 1996; Rögl, 1999; Popov et al., 2006). Some researchers are of the opinion that only coastal shallow-water populations migrated to Azov-Black Sea basin through the Manych Strait. Specimens of deep-water populations could not migrate through a shallow straight (e.g., Schornikov, 2017) that existed at different times in the Quaternary history of the Caspian Sea (Svitoch et al., 2011; Semikolennykh, 2022). Others find a greater similarity between the shallow-water assemblages of the Caspian Sea and the fauna of the Aral Sea; between the deep-water assemblages of the Caspian Sea and the Black Sea (e.g., Boomer, 2012). In total, 26 species of Caspian origin were identified in late Pleistocene and Holocene sediments of the Azov-Black seas, 17 species occurred alive in the river deltas, bays and estuaries (Schornikov, 2011a). The same work notes that three Caspian species invaded in the Aral Sea. They inhabited

*Corresponding author.

E-mail address: alinaberdnikowa@yandex.ru (A.A. Tkach)

Received: May 04, 2024; **Accepted:** May 29, 2024;

Available online: June 19, 2024

© Author(s) 2024. This work is distributed under the Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License.



that area in the 60s of the 20th century, but now only *C. torosa* remains in the Aral Sea.

We encountered some difficulties when attempting to arrive at a homogeneous picture of the ostracod distribution in the Caspian Sea. One of the greatest problems was the retention of open nomenclature for many of the taxa. About 350 species of ostracods are known from the Pliocene and Post-Pliocene deposits of the Caspian basin area. However, most of them are difficult to determine, since it frequently remains uncertain which taxon the authors of publications meant under a certain name (Schornikov, 2011b). The abundance of taxonomic problems is discussed in detail in the Schornikov's work (2017), the following factors were noted as their main reasons of the incorrect identifications: many species were described repeatedly by different researchers and published independently; different forms were described as different species. It is extremely difficult to revise the majority of ostracod species of the Caspian Basin, since the reports and collections, which were the basis for the initial descriptions have been lost or appeared inaccessible. New sampling of sediment from the bottom of the Caspian Sea without equipping large interdisciplinary expeditions, the closedness and fragmentation of available drilling materials for various reasons (like implementation of commercial projects, the search for oil and gas, the conflict of interests of different countries in the Caspian region) still hinder work in this direction, especially for small research groups. Therefore, the Gofman's collection is of great importance. It is the result of the Institute of Geology and Development of Fuels work, devoted to the study of the ecology of ostracods and foraminifera in brackish and freshwater basins. Later, E.A. Gofman was forced to study the stratigraphy of the Jurassic deposits of Mangyshlak, leaving work on the Caspian ostracods unfinished and providing a report (Gofman, 1966) focused on identifying the most favorable conditions for the particular species, as well as determining the habitats of various species of ostracods. As a result, the work with the unique collection material was not completed; some samples needed additional elaboration. In particular, the issues of freshwater ostracods distribution and shallow-water zone along the eastern shore of the Caspian Sea were not covered (Gofman, 1966).

Nowadays, according to the latest estimates the Caspian Sea ostracod fauna is now known to comprise more than 70 species, however only for 16 the soft parts were described (Schornikov, 2011b). Saidova (2014) found 61 species in modern sediments of the Caspian Sea. According to earlier works by Naidina (1968), 23 species of ostracods were found alive in the Caspian Sea. According to Gofman (1966) more than 80 species of ostracods live in the Caspian Sea, 57 of them were identified and 39 were described there in detail. It was noted that to compile the report, data was used from 300 sampling sites from the entire Caspian Sea area (Gofman, 1966). Although for this study we used specimens from the collection that were identified as living by Gofman, we were not convinced that the studied shells were alive at the time of collection.

No soft parts (appendages and other internal organs) preservation was established. Unfortunately, due to the lack of illustrations, it is sometimes difficult to determine which taxa were actually described by Gofman (1966). In addition, certain names have been changed in some cases since the time of publication. For example, Schornikov (1964) considered *Graviacypris* as a junior synonym of *Candona* and, since *Candona elongata* Schweyer would have been a junior homonym of *Candona elongata* Herrick, 1879, he changed its name to *Candona schweyeri* (Boomer et al., 2010; Spadi et al., 2019).

This work is a continuation of the distribution and ecology researches of the modern ostracod species in the Caspian Sea initiated by Gofman (1966). Here an attempt was made to expand our knowledge of the distribution and ecology of some modern ostracod species in the Caspian Sea, however, due to the difficulties and limitations mentioned above, the focus of the work was only on the species that are most widely represented in the studied samples, and those species that was able to be determined unambiguously. Thus, the presented generalization is based on the results of the author's study of the Gofman's collection and analysis of a number of publications devoted to ostracods of the Caspian basin. It should be noted that the current work mainly meets the paleogeographic interests of the Caspian region studying, since the information provided can be used to understand the environmental changes corresponding to the time of sediments accumulation in which the described ostracod species could be found.

2. Materials and methods

The present study is based on the E.A. Gofman's collection of recent ostracods, completed during the spring season in 1964, which is now being stored at the Laboratory of Pleistocene Paleogeography, Faculty of Geography, Lomonosov Moscow State University. There are no analogues to this collection, containing ostracod shells of the entire Caspian Sea area.

According to Gofman (1966), a total of 900 samples were initially taken from 300 sampling sites (three samples from each site), but the author received significantly reduced collection. Over the past decades, some of the samples were partially or completely lost, therefore, the quantitative analysis in this study was replaced by a qualitative one. As large areas of the Caspian Sea are shallow, especially in the northern part of the sea nearby Russian shore, we studied the near-shore zone. It includes sampling sites, where water depth is less than 50 m. A total of 45 near-shore sampling sites were studied, where the largest number of ostracod shells have been preserved (Fig. 1, 2).

Ostracods from the bottom sediments of the Caspian Sea (upper ~0–5 cm) were collected during the summer seasons of 1961–1963 with a bottom sampler. For the collection each dry sediment sample weight was 100 g by Gofman. These samples were washed with tap water through a 63 μm sieve, the remaining > 63 μm -size fraction was air-dried. Using a binocular microscope, ostracod shells were hand-picked from

the dried sediment using a fine-tipped brush and transferred to a slide (Krantz-Cells or micro-cells). These shell samples (valves or carapaces) preserved in the collection were studied in the current work.

Here we present summarized data on our results of studying 45 near-shore sampling sites (Fig. 1) combined with published data, which was the first one to investigate the distribution of recent ostracods in the Caspian Sea and to discuss the influence of such factors as bottom sediments type, water temperature and salinity (Gofman, 1966; Schornikov, 1973; Yassini, 1986; Chekhovskaya et al., 2014). For each sampling site water depth, mean annual bottom water temperature and salinity at the time of sampling are available. This data is presented in Fig. 2, 3, 4.

3. Results and Discussion

Following the geographical features (Fig. 2, 3, 4), the samples are combined into three groups – Northern Caspian (Fig. 1, points 1-24, 28, 31, 41, 46-47), Western Caspian (Fig. 1, points 25, 32-40, 42-44), Eastern and Southern Caspian (Fig. 1, points 26-27, 29-30, 45). Since it is impossible to give an exact quantitative assessment, to indicate the frequency the following indexes were used: a – “abundant” for numerous shells of a certain species, c – for “common”, r – for “rare”, s – for “single”. Three coastal ostracod assemblages have been identified (Table 1).

The *C. torosa* assemblage – was identified in the waters of the Northern Caspian Sea. The influence of Volga is significant near its delta, which can be seen at sampling sites 7, 10, 13. Shells of *D. stevensoni* is numerous here – this species is mostly coincided with the stream beds and the river mouths, and inhabits depths up to 8 m with salinity below 7‰ (Fig. 3). *D. stevensoni* is an euryhaline and eurythermal species (Gandolfi et al., 2001), which probably explains its wide occurrence at sampling sites, where seasonal changes in water temperature can reach 24 °C (Gofman, 1966). Shells of freshwater *I. bradyi*, *L. inopinata*, *Cypridopsis* sp. and *Candoninae* spp. were also found at the indicated sampling sites. According to Bronshtein (1947), who described the habitats for the freshwater and slightly brackish species representatives, *I. bradyi* prefers puddles and river oxbows from which it is being transported to rivers. *L. inopinata* inhabits freshwater and brackish-water basins. The occurrence of *D. stevensoni* decreases away from Volga delta area, and *C. torosa* dominates in the assemblage. This trend is slightly less pronounced near the mouth of the Ural River (sampling sites 1, 9, 14). Similar patterns were noted earlier (Naidina, 1968).

The highest abundance of *C. torosa* was noted in the Northern Caspian Sea. It is a highly euryhaline species, occurring from fresh to hyper-

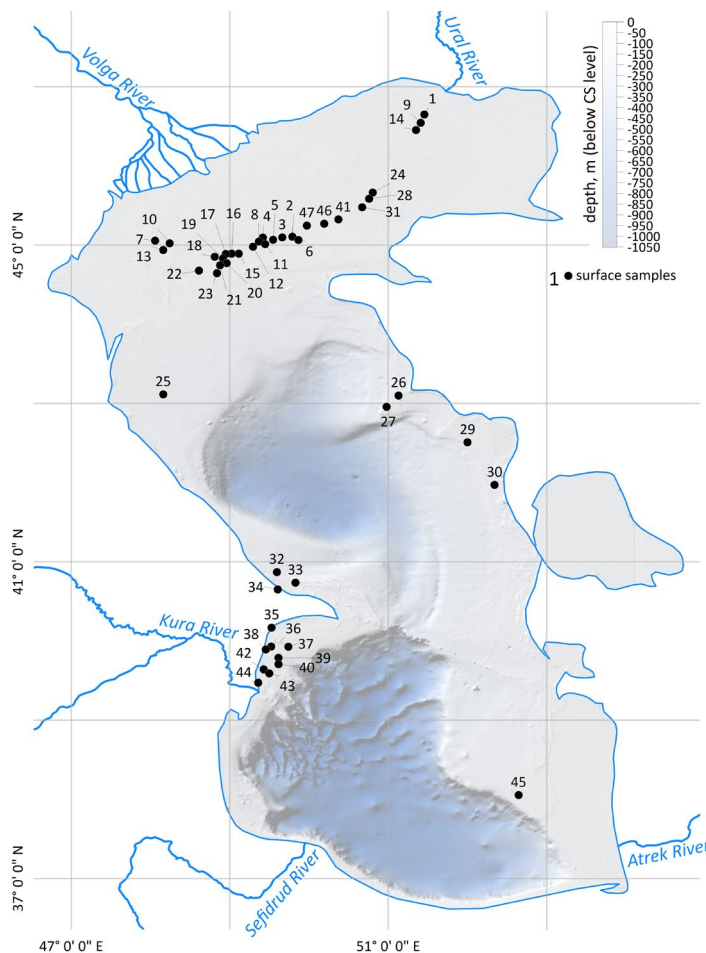


Fig.1. Location of the studied sampling sites.

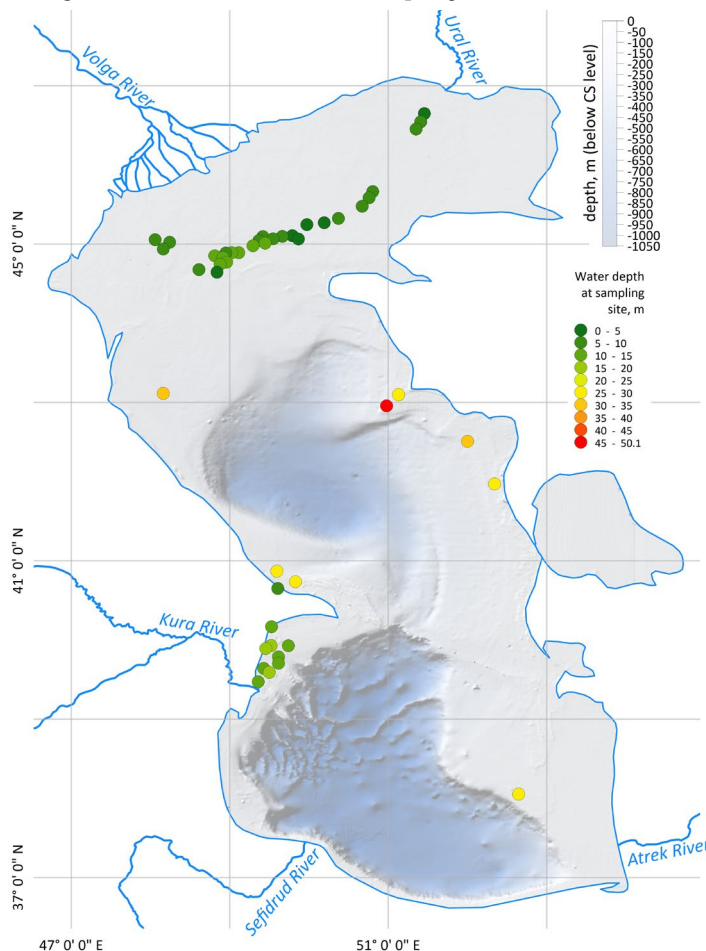


Fig.2. Water depth at the sampling sites.

haline water in Europe, western Asia, and North Africa. According to Gofman (1966), Yassini (1986), Boomer et al. (2005), Chekhovskaya et al. (2014), Berdnikova et al. (2023) etc. in the Caspian Sea this species was recorded at numerous sites at water depth from 0.2 m to 250 m (usually shallower than 50–60 m) across the whole sea area. However, maximum abundance corresponds to 3–5 m depths (sometimes reaching almost 90% of the total assemblage), and decreases with depth. Population peaks were also obtained in the transitional zone from marine to freshwater conditions – owing to its strong hypoosmotic regulation capacity, it is abundant in such environments, where marine species cannot survive due to low salinity, whereas freshwater species cannot survive due to high salinity. In the Aral Sea it is dominant species of shell crustaceans (Schornikov, 1973). Studies by Aladin (1993) showed that *C. torosa* from the White and Barents Seas has marine origin, while its form from the Baltic, Black, Azov, Caspian and Aral seas has freshwater origin.

The high abundance of *C. torosa* in the studied samples in areas of high temperature variability (up to 24 °C), where average annual salinity values differ by 10‰ or more (Fig. 3), may be associated with the large amount of nutrients, since the mixing zone of brackish and fresh waters, rich in zooplankton and phytoplankton, is the most productive. According to Schornikov (1973) *C. torosa* became euryhaline under favorable conditions during colonization of the non-marine basins, which differs greatly from marine conditions. However, as a result, the competitive advantage was lost in marine basins, where the marine fauna is more or less represented in full volume. *C. torosa* becomes abundant in the northern near-shore part of the Caspian Sea with its unstable hydrological regime. Presumably the maximum abundance reaches because of wide salinity range and better adaptability in such conditions. Although *C. torosa* tolerates changes in salinity, it disappears off the eastern coast, where a higher mean annual salinity is observed (Fig. 3).

Almost all species of this assemblage are tolerant to wide changes in salinity – they are able to live both in marine conditions and at low salinity – for example, in estuaries with a salinity up to 5‰ in association with freshwater species. For example, *A. longa* and *A. cymbula* were also found in estuaries in the Black Sea at depths up to 5 m (Zenina et al., 2017). Shallow-water areas of the Caspian Sea are characterized by significant seasonal fluctuations of temperature as well. The species adapt well to changes in temperature, which allows them to live in such conditions. Frequent findings of *C. gracilis*, *E. baquana* and *L. gibboides* only at sampling sites remoted from the large river deltas (sites 12, 15, 22, etc.) allow to conclude that although the species gen-

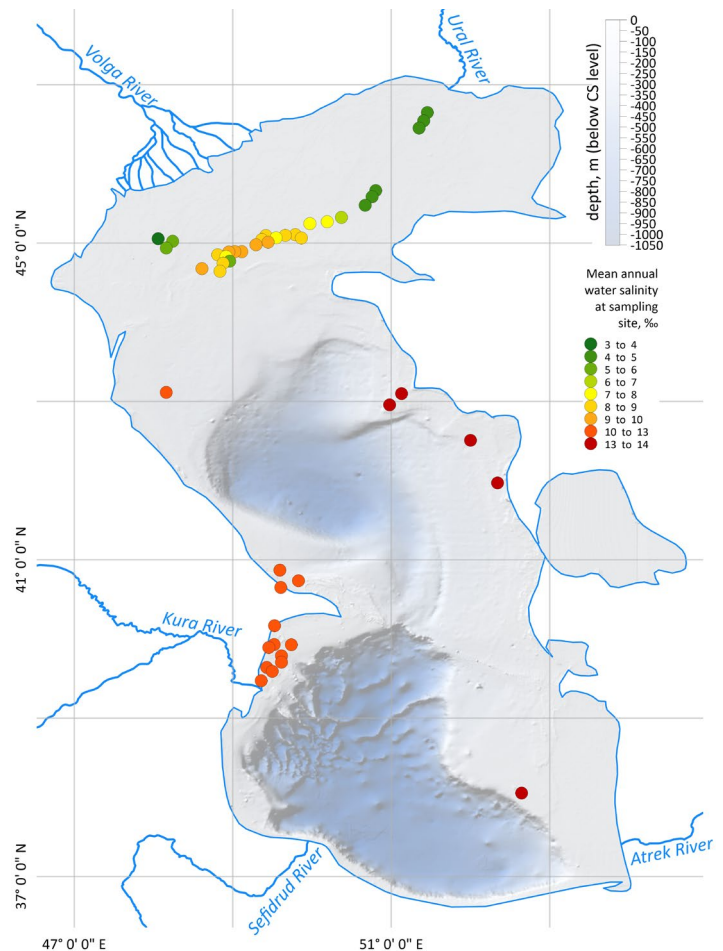


Fig.3. Mean annual bottom water salinity at the sampling sites.

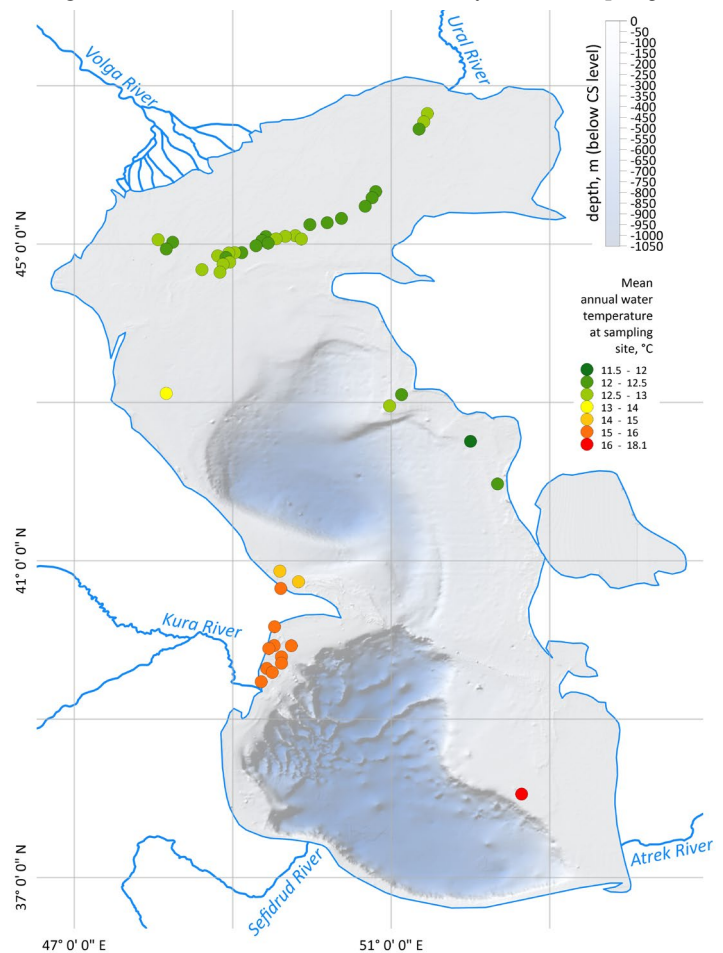


Fig.4. Mean annual bottom water temperature at the sampling sites.

Caspian Sea, especially its eastern area (Yassini, 1986). The species *C. bogatschovi* inhabits waters with a salinity 12.5–13.25‰; it prefers shelf environments with depths of about 60–200 m (rare findings were noted at depths of less than 30 m and 200–315 m) (Gofman, 1966; Boomer et al., 2005; Chekhovskaya et al., 2014). *L. gibboides* – common for the Eastern Caspian – was found in the Northern Caspian only at depths deeper than 15 m (Fig. 2), probably due to the fact that this species prefers greater depths and/or more saline environment. Findings of various *Leptocythere* sp. are also common along with rare finds of *A. caspia*, *E. bosqueti*, *E. virgata* and *Xestoleberis* sp. Single shells of *E. baquana* and *A.? quinquetuberculata* were found in sample from the site 45 (Fig. 1). Their widespread presence was previously noted in the Caspian Sea, as well as in the Dniester estuary and the Don delta (Naidina, 1968), however, according to the current research, these species are more often found in brackish water environments.

Along the western coast of the Central Caspian species with a thick shell, practically not sculptured, were noted. Such a variability may be related to the higher energy environment (wave action), intense bottom water currents, as well as frequent severe storms in this region. There are no freshwater species in the assemblage mainly due to the absence of large rivers in the area. Although, the smaller number of studied sample sites, compared to the Northern and Western Caspian Sea, should be noted.

The results presented allow to conclude that the recent ostracod fauna of the Caspian Sea changes with distance from the coast with increasing depths in accordance with changes in the bottom water temperature and salinity. In the shallow Northern Caspian Sea, partially frozen in winter and warmed up to 24 °C in summer (Gofman, 1966), samples were taken from depths of up to 20 m (Fig. 2), the mean annual salinity does not exceed 10‰ (Fig. 3) and changes significantly as the influence of fresh water from river runoff weakens. The ostracod assemblage here is represented by species that adapt well to changes in temperature and salinity. Despite the predominance of the species *T. amnicola donetziensis* in the assemblages of the Western, Eastern and Southern Caspian Sea, their composition differs along with water parameters at the sampling sites. The east and south part of the Caspian Sea are areas of the highest salinity (13–14‰) (Fig. 3), although mean annual bottom water temperature here is lower than in the western zone – about 11–13 °C (Fig. 4) (up to 5 °C in winter and 19 °C in summer in the Middle Caspian, up to 11 °C in winter and 25 °C in summer at sampling site 45) (Gofman, 1966). Here we found more thermophilic and stenohaline species. Moreover, due to the greater depth of sampling (25–50 m, Fig. 2), single shells of deep-sea Caspian species were noted here (e.g., *B. dorsoarcuata*), which inhabits depths above 50 m (Gofman, 1966; Yassini, 1986; Boomer et al., 2005; Tkach et al., 2024)).

The assemblage described for the western part of the Caspian Sea, although slightly different in some components to the north and to the south of the

Absheron Peninsula, contains both representatives of the North Caspian community (especially in shallow-water areas) and species most often presented in samples from the eastern part of the sea. Such pattern could be explained by larger depth range of sampling in the Western Caspian (from 0–5 to 35 m), and by different distances of sampling sites from the large river mouths. The analysis of the recent near-shore ostracods of the Caspian Sea allows to conclude that salinity, along with water depth, are the leading factors determining the composition of ostracod assemblages.

4. Conclusions

Distribution of the ostracods in the Caspian Sea shows a remarkable depth control. Overall, the near-shore ostracod assemblage of the Caspian Sea indicates shallow water conditions. The low salinity of the greater part of the near-shore Caspian Sea has forced development of the brackish-fresh water forms. The corresponding near-shore assemblages (e.g. North Caspian) is dominated by *C. torosa* and contains abundant euryhaline species tolerant to reduced salinities, high temperature changes and unstable hydrological regime. At the same time near-shore assemblages of Central and Southern Caspian areas are represented mostly by stenohaline ostracod species, reflecting the unique brackish-water environment of the Caspian Sea.

5. Acknowledgments

This research was funded by Government assignment «Paleogeographical reconstructions of natural geosystems and forecast of their future changes» №121051100135-0. The author is grateful to Maria Zenina for her help and counseling.

Conflict of interests

The authors declare no conflicts of interest.

References

- Aladin N.V. 1993. Salinity tolerance, morphology and physiology of the osmoregulatory organ in Ostracoda with special reference to Ostracoda from the Aral Sea. In: Jones P.J., McKenzie K.G. (Ed.), *Ostracoda in the Earth and Life Sciences*. Rotterdam, pp. 87-403.
- Berdnikova A., Lysenko E., Makshaev R. et al. 2023. Multidisciplinary Study of the Rybachya Core in the North Caspian Sea during the Holocene. *Diversity* 15(2): 150. DOI: [10.3390/d15020150](https://doi.org/10.3390/d15020150)
- Boomer I., von Grafenstein U., Guichard F. et al. 2005. Modern and Holocene sublittoral ostracod assemblages (Crustacea) from the Caspian Sea: A unique brackish, deep-water environment. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 225: 173-186. DOI: [10.1016/j.palaeo.2004.10.023](https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2004.10.023)
- Boomer I., Guichard F., Lericolais G. 2010. Late Pleistocene to Recent ostracod assemblages from the western Black Sea. *Journal of Micropalaeontology* 29: 119-133. DOI: [10.1144/0262-821X10-003](https://doi.org/10.1144/0262-821X10-003)

- Boomer I. 2012. Ostracoda as indicator of climatic and human-influenced changes in the late Quaternary of the Ponto-Caspian Region (Aral, Caspian and Black Seas). *Developments in Quaternary Science* 17: 205-215. DOI: [10.1016/B978-0-444-53636-5.00012-3](https://doi.org/10.1016/B978-0-444-53636-5.00012-3)
- Bronshstein Z.S. 1947. Fauna of USSR. Vol. 2: Crustacean, No. 1: Freshwater Ostracoda. Moscow: Academy of Sciences of Soviet Union. (in Russian)
- Chekhovskaya M.P., Stepanova A.Yu., Khusid T.A. et al. 2014. Late pleistocene-holocene ostracod assemblages of the Northern Caspian Sea shelf. *Oceanology* 54: 212-221. DOI: [10.1134/S0001437014020040](https://doi.org/10.1134/S0001437014020040)
- Gandolfi A., Todeschi E.B.A., Rossi V. et al. 2001. Life history traits in *Darwinula stevensoni* (Crustacea: Ostracoda) from Southern European populations under controlled conditions and their relationship with genetic features. *Journal of Limnology* 60(1): 1-10. DOI: [10.4081/jlimnol.2001.1](https://doi.org/10.4081/jlimnol.2001.1)
- Gofman E.A. 1966. Ecology of Modern and New-Caspian Ostracodes. Moscow: Nauka. (in Russian)
- Jones R., Simmons M. 1996. A review of the stratigraphy of Eastern Paratethys (Oligocene–Holocene). *Bulletin of the British Museum (Natural History). Geology* 52 (1): 25-49.
- Mandelstam M.I., Markova L.P., Rozyeva T.R. et al. 1962. Ostracoda of the Pliocene and Post-Pliocene Deposits of Turkmenistan. Ashkhabad: Iz-vo AN TSSR. (in Russian)
- Naidina N.N. 1968. Podocopida (Order). Ostracoda. In: Birshtein Ya.A., Vinogradova L.G., Kondakova N.N. et al. (Eds.), Atlas of invertebrates of the Caspian Sea. Moscow: Pishchevaya promyshlennost. (in Russian)
- Popov S.V., Shcherba I.G., Ilyina L.B. et al. 2006. Late Miocene to Pliocene palaeogeography of the Paratethys and its relation to the Mediterranean. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 238: 91-106. DOI: [10.1016/j.palaeo.2006.03.020](https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2006.03.020)
- Rögl F. 1999. Mediterranean and Paratethys, facts and hypotheses of an Oligocene to Miocene Palaeogeography (Short Overview). *Geologica Carpathica* 50: 339-349.
- Rychagov G.I. 1997. Pleistocene history of the Caspian Sea. Moscow: Moscow State University Publishing House. (in Russian)
- Saidova Kh.M. 2014. Ostracod communities of the Caspian Sea. *Okeanologiya [Oceanology]* 54(3): 349-356. (in Russian)
- Schornikov E.I. 1973. Ostracoda of the Aral Sea. *Zoologichesky zhurnal [Zoological Journal]* 52(9): 1304-1313. (in Russian)
- Schornikov E.I. 2011. Problems of studying Ostracoda of the Caspian basin. *Joannea Geologie und Paläontologie* 11: 177-179.
- Schornikov E.I. 2011. Ostracoda of the Caspian origin in the Azov-Black seas basin. *Joannea Geologie und Paläontologie* 11: 180-184.
- Schornikov E.I. 2017. Taxonomic notes on ostracods of the Ponto-Caspian basin. *Paleontologichesky zhurnal [Journal of Paleontology]* 5: 56-63. (in Russian)
- Semikolennykh D.V. 2022. Paleogeography of the Ponto-Caspian straits in the Late Pleistocene. Cand. Sc. Dissertation, Institute of Geography RAS, Moscow, Russia. (in Russian)
- Spadi M., Gliozzi E., Boomer I. et al. 2019. Taxonomic harmonization of Neogene and Quaternary can-donid genera (Crustacea, Ostracoda) of the Paratethys. *Journal of Systematic Palaeontology* 17(13): 1-34. DOI: [10.1080/14772019.2018.1545708](https://doi.org/10.1080/14772019.2018.1545708)
- Svitoch A.A. 1991. Fluctuations in the level of the Caspian Sea in the Pleistocene (classification and systematic description). In: Shcherbakov F.A., Svitoch A.A. (Ed.), Paleogeography and geomorphology of the Caspian region in the Pleistocene. Moscow, pp. 5-100. (in Russian)
- Svitoch A.A., Yanina T.A., Makshaev R.R. et al. 2011. The role of the Manych Straits in the history of the Ponto-Caspian basins. In: Geology of Seas and Oceans: Proceedings of the XIX International Conference (School) on Marine Geology, pp. 366-368. (in Russian)
- Tkach A.A., Tkach N.T., Zenina M.A. 2024. Stable oxygen isotopes in modern ostracods from the Caspian Sea. *Journal of Paleolimnology*. DOI: [10.1007/s10933-024-00321-3](https://doi.org/10.1007/s10933-024-00321-3)
- Yanina T.A. 2012. Neopleistocene of the Ponto-Caspian: biostratigraphy, paleogeography, correlation. Moscow: Moscow University Publishing House. (in Russian)
- Yassini I. 1986. Ecology, paleoecology and stratigraphy of ostracods from Late Pliocene and Quaternary deposits of the south Caspian Sea region in north Iran. In: McKenzie K.G. (Ed.), *Shallow Tethys 2*. Rotterdam, pp. 475-497.
- Zenina M.A., Ivanova E.V., Bradley L.R. et al. 2017. Origin, migration pathways, and paleoenvironmental significance of Holocene ostracod records from the northeastern Black Sea shelf. *Quaternary Research* 87 (1): 49-65. DOI: [10.1017/qua.2016.2](https://doi.org/10.1017/qua.2016.2)

Современный прибрежный комплекс остракод Каспийского моря

Оригинальная статья

LIMNOLOGY
FRESHWATER
BIOLOGYТкач А.А.*^{ORCID}

Лаборатория новейших отложений и палеогеографии плейстоцена, Географический факультет, МГУ им. М.В. Ломоносова, Ленинские горы 1а, Москва, 119991, Россия

АННОТАЦИЯ. Работа основана на материалах изучения коллекции современных остракод Е.А. Гофман. В статье представлено обобщение результатов исследования проб из 45 точек в прибрежной части Каспия и ранее опубликованных данных из работ, положивших начало изучению современных сообществ остракод в Каспийском море и их связи с типом донных отложений, температурой и соленостью воды. Также приведены сведения об экологии видов остракод, раковины которых наиболее часто встречаются в изученных пробах. В целом современный состав фауны остракод Каспийского моря изменяется по мере удаления от берега с возрастанием глубины. Прибрежный комплекс остракод Каспия, главным образом, представлен мелководными видами, которые хорошо переносят сезонные изменения температуры и солености. В северной области в комплексе доминирует *Cyprideis torosa* и присутствуют эвригалинные виды, способные переносить перепады температуры и существенное опреснение – тем самым комплекс отражает влияние впадающих рек и нестабильный гидрологический режим. В Среднем и Южном Каспии в комплексе доминирует *Tyrrhenocythere amnicola donetziensis* и преобладают стеногалинные виды. В целом, проведенный анализ состава прибрежных сообществ Каспийского моря позволяет заключить, что соленость воды наряду с глубиной моря являются ведущими параметрами, определяющими состав комплексов остракод.

Ключевые слова: остракоды, голоцен, солонатоводная среда, Понто-Каспий, Каспийское море

Для цитирования: Ткач А.А. Современный прибрежный комплекс остракод Каспийского моря // Limnology and Freshwater Biology. 2024. - № 3. - С. 142-156. DOI: [10.31951/2658-3518-2024-A-3-142](https://doi.org/10.31951/2658-3518-2024-A-3-142)

1. Введение

Каспийское море является крупнейшим в мире замкнутым водоемом. Предполагается, что многие виды остракод, населяющие Каспийское море являются наследием Паратетиса (Boomer et al., 2005), однако они значительно отличаются от своих океанических предков – в основном фауну остракод морского происхождения в Каспии составляют представители семейств Leptocytheridae, Hemicocytheridae, Loxosconchidae и Xestoleberididae, которые однако не могут быть обоснованно отнесены к оригинальным родам этих семейств, поскольку на родовом уровне сформировались эндемичные таксоны (исключение составляет лишь вид *C. torosa*) (Schornikov, 2011b), что объясняется существенными палеогеографическими перестройками, периодами длительной географической изоляции и установлением уникаль-

ного солонатоводного режима (Мандельштам и др., 1962; Свиточ, 1991; Рычагов, 1997; Янина, 2012 и др.). Несмотря на высокоамплитудные изменения уровня Каспийского моря в четвертичное время, его глубоководные районы сохраняли определенный объем воды даже в периоды самых глубоких регрессий, тем самым выступая в роли рефугиумов (Boomer, 2012). Однако в периоды высокого стояния уровня Каспия происходил обмен фауной – например, в результате установления связи с Чёрным морем по Манычскому проливу (Jones and Simmons, 1996; Rögl, 1999; Popov et al., 2006). Одни исследователи (Шорников, 2017) придерживаются мнения, согласно которому экземпляры глубоководной популяции Каспийского моря не могли проникать через мелководные проливы, существовавшие в разное время четвертичной истории Каспия (Свиточ и др., 2011; Семиколенных, 2022), в то время как

*Автор для переписки.

Адрес e-mail: alinaberdnikowa@yandex.ru (А.А. Ткач)

Поступила: 04 мая 2024; Принята: 29 мая 2024;

Опубликована online: 19 июня 2024

© Автор(ы) 2024. Эта работа распространяется под международной лицензией Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0.



прибрежные мелководные популяции мигрировали в Азово-Черноморский бассейн через Манычский пролив (Шорников, 2017). Другие (Boomer, 2012) обнаруживают большее сходство мелководных комплексов Каспийского моря с фауной Арала, а глубоководных комплексов Каспия – с Черным морем, объясняя это общностью палеогеографического развития последних. Всего Е.И. Шорниковым (2011а) было выделено 26 видов остракод каспийского генезиса в рамках работы с плейстоценовыми и голоценовыми отложениями Азово-Черноморского бассейна, только 17 из которых обнаружены им живыми в современных условиях, как правило, в дельтах рек, заливах и лиманах. В той же работе отмечается, что три каспийских инвазивных вида также обнаруживались в Аральском море в 60-х годах XX столетия, где сегодня сохранился лишь эвригалинный вид *S. torosa*.

Формирование целостной картины распространения остракод и их экологии в Каспийском море крайне важно для палеогеографической интерпретации материалов бурения, но сопряжено с серьезными трудностями. Одной из наиболее важных проблем является отсутствие единства мнений относительно систематики остракод Каспийского моря. Из плиоцен-плейстоценовых отложений Каспийского региона известно около 350 видов остракод, большинство из которых определить затруднительно, поскольку зачастую неясно, какой в действительности таксон авторы различных публикаций имели в виду под тем или иным названием (Schornikov, 2011b). Обилие таксономических ошибок подробно рассмотрено в работе Е.И. Шорникова (2017), в качестве их основных причин отмечены следующие факторы: многие виды описывались повторно разными исследователями и независимо публиковались; различия в степени развития структур, выраженности макроскульптуры раковин у отдельных особей принимались за видовые признаки, то есть различные формы описывались как разные виды. Ревизовать большинство видов остракод Каспийского бассейна на текущем этапе изучения крайне затруднительно, поскольку отчеты и коллекции, на основании которых были составлены первоначальные описания, утрачены или труднодоступны. Отбор новых образцов осадка со дна Каспийского моря без снаряжения крупных междисциплинарных экспедиций, закрытость и разрозненность имеющихся материалов бурения в силу разных причин, будь то реализация коммерческих проектов, поиск полезных ископаемых, конфликт интересов разных стран Каспийского региона, по сей день сковывают работы в этом направлении, в особенности, для малых исследовательских групп. На этом фоне особую ценность представляет имеющаяся в распоряжении автора коллекция микрофауны Каспийского моря Е.А. Гофман, которая является результатом работ сотрудников Института геологии и разработки горючих ископаемых, посвященных изучению экологии остракод и фораминифер в солоноватоводных и пресноводных бассейнах. В связи с изменением тематики работ

Е.А. Гофман была вынуждена приступить к изучению стратиграфии юрских отложений Мангышлака, раньше времени оставив работу по Каспию и представив отчет (Гофман, 1966), сосредоточенный на выявлении условий, являющихся наиболее благоприятными для расселения того или иного вида, а также на определении ареалов обитания различных видов остракод. В результате, работа с уникальным фактическим материалом не была полностью завершена, остались пробы, которые нуждались в дополнительной проработке. В частности, в ископаемой публикации неосвещенным оказался вопрос распространения пресноводных остракод (Гофман, 1966). Из-за нехватки времени Е.А. Гофман также не удалось изучить остракод, живущих в зоне мелководья вдоль восточного берега Каспия (Гофман, 1966).

Сегодня, по последним оценкам (Schornikov, 2011b), в Каспийском море живет порядка 70 видов остракод, лишь у 16 из которых были описаны мягкие ткани. Х.М. Саидовой (2014) в современных осадках Каспия обнаружен 61 вид. Согласно более ранним работам Н.Н. Найдиной (1968), 23 вида остракод было обнаружено в Каспийском море в живом состоянии. По данным Е.А. Гофман (1966) в Каспийском море живет более 80 видов остракод, 57 из них были определены в работе (Гофман, 1966), и 39 – детально описаны. Также в вышеупомянутой работе отмечено, что для составления отчета использовались данные по 300 точкам со всей акватории Каспийского моря, в которых были обнаружены живые остракоды, однако в рамках данного исследования наличия мягких тканей установлено не было. К сожалению, ввиду отсутствия иллюстраций, определить, какие таксоны в действительности были описаны, порой затруднительно. Кроме того, с момента публикации видовые и родовые названия в некоторых случаях были изменены. Например, Е.И. Шорников показал, что живые экземпляры *Graviacypris elongata* имеют признаки рода *Candona*, и переименовал вид в *Candona schweyerei* Schornikov, 1964 (Boomer et al., 2010; Spadi et al., 2019).

В настоящем исследовании предпринята попытка расширить существующие к настоящему моменту представления о распространении и экологии современных видов остракод в Каспийском море, однако в силу отмеченных выше сложностей и ограничений, в фокусе работы оказались лишь виды, наиболее широко представленные в изученных пробах, и те виды, которые удалось однозначно определить. Таким образом, представленное обобщение основано на результатах авторского изучения коллекции Е.А. Гофман и анализа ряда публикаций, посвященных остракодам Каспийского бассейна. Следует отметить, что проведенная работа, в первую очередь, отвечает палеогеографическим интересам изучения Каспийского региона, поскольку приведенные сведения могут быть использованы для понимания природных обстановок, соответствующих времени накопления толщ осадков, в которых встречаются описанные виды остракод.

2. Материалы и методы

В основу работы положено изучение раковин и створок остракод из коллекции Е.А. Гофман, собранной весной 1964 г. и в настоящий момент находящейся на хранении в научно-исследовательской лаборатории новейших отложений и палеогеографии плейстоцена Географического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова. Аналогов данной коллекции, содержащей раковины и створки остракод со всего Каспия, на сегодняшний день не было создано.

Согласно данным отчета (Гофман, 1966), всего изначально было отобрано 900 проб из 300 точек их отбора (по три пробы из каждой точки), однако в распоряжение автора коллекция попала в значительно сокращенном виде. За прошедшие с момента сбора коллекции Е.А. Гофман десятилетия часть проб была частично или целиком утеряна, поэтому за неимением достоверно установленной выборки количественный анализ в рамках данного исследования заменен качественным. Поскольку значимая часть акватории Каспийского моря мелководна (особенно Северный Каспий), фокус данного исследования направлен на изучение прибрежной территории, в которую включен анализ видового состава остракод из тех точек отбора проб, глубина моря в которых составляет менее 50 м. Для этого были отобраны пробы наилучшей сохранности – те, в которых сохранилось наибольшее число раковин остракод. Всего было изучено 45 прибрежных точек отбора проб (Рис. 1, 2).

Поверхностные отложения дна Каспийского моря (верхний ~0–5 см слой, из которого впоследствии была собрана коллекция современных остракод, изучавшаяся в данной работе) были отобраны преимущественно дночерпателями или грунтовыми ударными трубками в летние сезоны 1961–1963 гг. Микрофаунистический анализ Е.А. Гофман проводила на 100 г сухого осадка. В случаях, когда навеска по какой-либо причине отличалась, производился перерасчет на 100 г. После взвешивания образца осуществлялась промывка водопроводной водой на ситах 63 мкм, полученный осадок полностью высушивался, после чего при помощи бинокля раковины и створки остракод вручную отобраны из осадка с помощью кисточки с тонким концом в камеры Кранца (*Krantz-Cells, microcells*) для последующего их изучения и хранения. К сожалению, как было упомянуто ранее, не весь исходный материал, с которым работала Е.А. Гофман, вошел в коллекцию и имелся в распоряжении автора. В рамках данной работы изучались раковины и створки, сохранившиеся в коллекции.

Для каждой точки отбора проб имеются среднегодовые показатели температуры

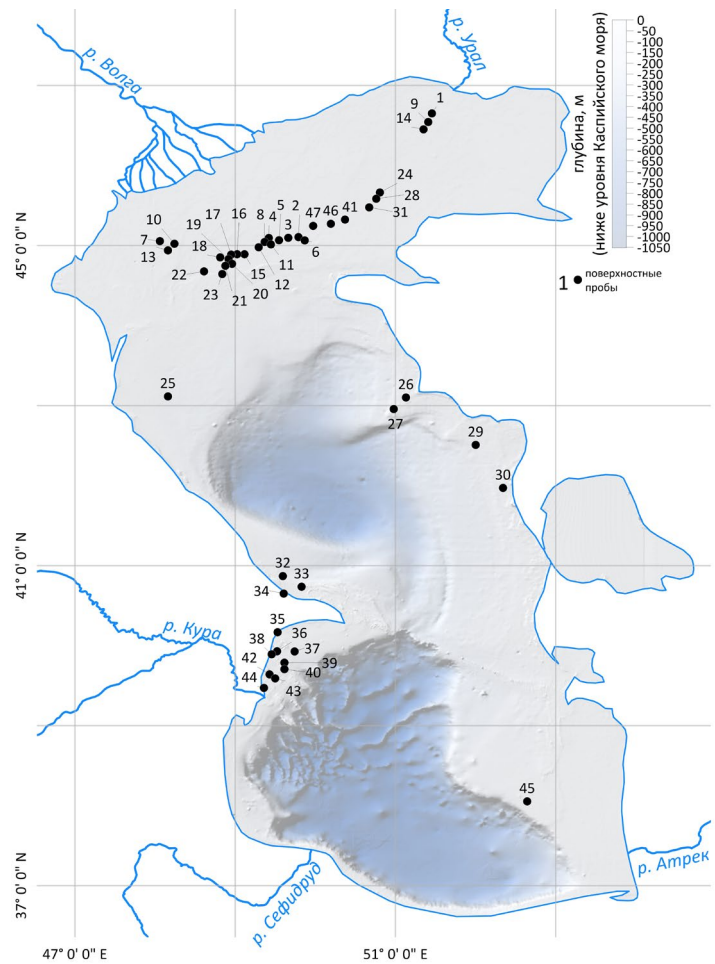


Рис.1. Местоположение изученных точек отбора проб.

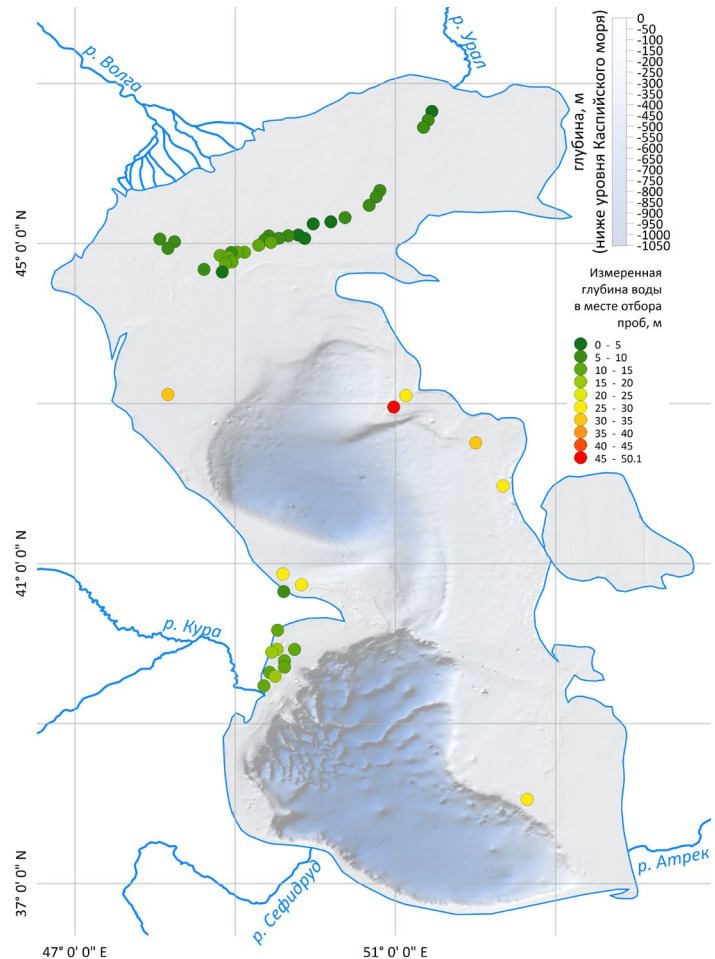


Рис.2. Глубина воды в точках отбора проб.

и солености придонного слоя воды в момент отбора проб, а также данные о глубине моря. Для 45 точек, изученных в настоящем исследовании, эти сведения представлены на Рис. 2, 3, 4.

3. Результаты и их обсуждение

В соответствии с физико-географическими параметрами (Рис. 2, 3, 4) пробы объединены в три группы – Северный Каспий (Рис. 1, точки 1-24, 28, 31, 41, 46-47), Западный Каспий (Рис. 1, точки 25, 32-40, 42-44), Восточный и Южный Каспий (Рис. 1, точки 26-27, 29-30, 45). Поскольку точной количественной оценки привести невозможно, для обозначения частоты встречаемости раковин тех или иных видов в пробах из трех физико-географических регионов использованы условные характеристики (а – от англ. «abundant» многочисленные находки раковин вида, с – «common» частые, r – «rare» редкие, s – «single» единичные). Выявлено три прибрежных сообщества остракод (Таблица 1).

Сообщество *S. torosa* выявлено в акватории Северного Каспия. Вблизи дельты Волги (в точках 7, 10, 13) ярко прослеживается влияние на сообщество пресных вод. Здесь особенно многочисленны находки раковин вида *D. stevensoni*. Этот вид космополит, на изученной акватории приурочен преимущественно к устьям рек, населяет глубины до 8 м при солености до 7‰ (Рис. 3). В целом *D. stevensoni* отличается повышенной устойчивостью к изменениям температуры и солености воды в широком диапазоне (Gandolfi et al., 2001), что, вероятно, и объясняет ее широкую встречаемость в точках отбора проб, где сезонные изменения температуры воды могут достигать 24 °С (Гофман, 1966). Также в указанных точках отбора проб встречены раковины пресноводных видов *I. bradyi*, *L. inopinata*, *Cypridopsis* sp. и *Candoninae* spp. По данным З.С. Бронштейна (1947), описавшего местообитания представителей пресноводных и слабосоленоватых сообществ, *I. bradyi* предпочитает лужи и старицы, откуда зачастую распространяется в реки. В свою очередь, *L. inopinata* также населяет пресноводные и солоноватоводные водоемы. По мере удаления от придельтовых участков встречаемость раковин *D. stevensoni* сокращается, в комплексе доминирует *S. torosa*. Чуть менее выражена эта тенденция вблизи устья р. Урал (точки 1, 9, 14). Похожая закономерность изменения состава остракод отмечалась ранее Н.Н. Найдиной (1968).

Наиболее многочисленны в Северном Каспии находки раковин вида *S. torosa*. Это широко эвригалитный вид, встречающийся от пресных до гипергалитных вод Европы, Западной Азии и Северной Африки. По дан-

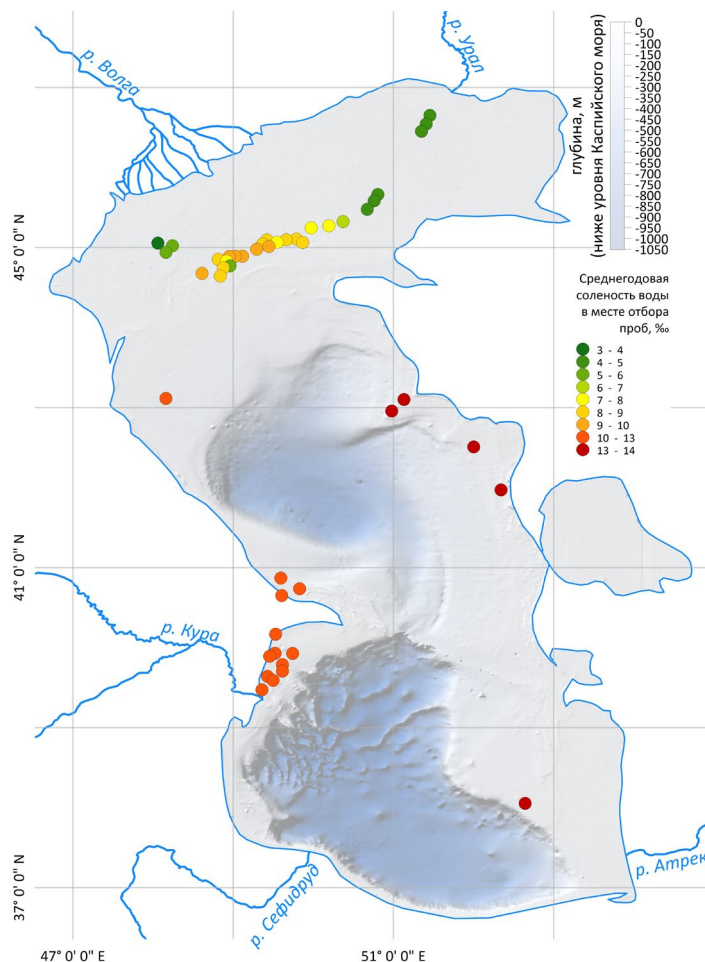


Рис.3. Среднегодовая соленость придонного слоя воды в точках отбора проб.

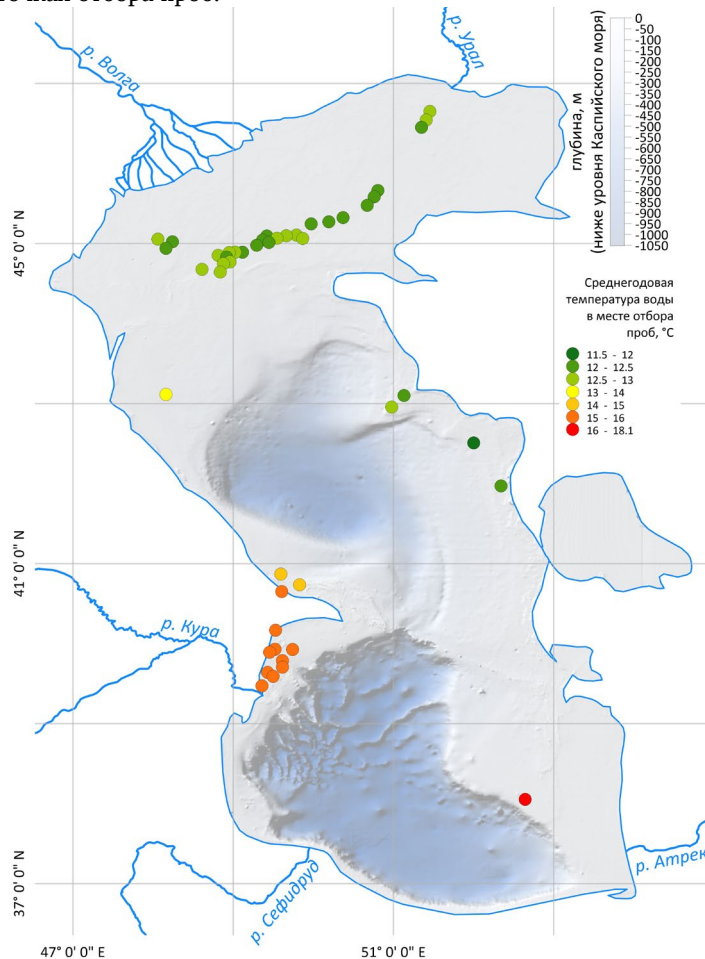


Рис.4. Среднегодовая температура придонного слоя воды в точках отбора проб.

Состав комплекса остракод в целом демонстрирует масштабы влияния Волги на Северный Каспий, а также сезонной изменчивости водной среды.

В сообществе *T. amnicola donetziensis*, обнаруженном в акватории Западного Каспия, широко представлены также вид *C. torosa* (Таблица 1). Вид *T. amnicola donetziensis* крайне широко встречается в Каспийском море на глубинах менее 90–100 м и формирует сообщества на глубинах менее 30 м при солености от 4 до 13.5‰ (Ткач et al., 2024). Помимо Каспия, он отмечался в Черном и Азовском морях при солености менее 5‰, а также в солоноватых и пресноводных озерах Прикаспийской низменности и в районе Маньчского пролива (Шорников, 1973; Zenina et al., 2017). Данный вид хорошо переносит сезонные изменения температуры и солености. В Северном и Среднем Каспии встречены как взрослые особи, так и ювенильные экземпляры. Кроме того, практически во всех исследованных пробах обнаружены раковины видов *C. bogatschovi*, *Camptocypria* sp., *A. striatocostata*, *A. caspia*, *A.? quinquetuberculata* и *E. virgata*. Раковины вида *E. virgata* в целом часто встречаются в пробах коллекции Е.А. Гофман (Таблица 1). На изученных в настоящей работе участках вид населяет литоральную зону и глубины, как правило, менее 30 м, то есть зону, для которой характерны наибольшие сезонные колебания температуры воды и солености. Живые виды были обнаружены М.А. Зениной в Северном Каспии в 2013 году при температуре воды 25.4–27 °С, солености 10.02–12.01‰ и рН 7.30–8.33. На илистых осадках вид, как правило, немногочислен, преобладает на песчаных субстратах (Ткач et al., 2024). Также вид *E. virgata* был обнаружен в Азово-Черноморском регионе в устьях рек, лиманах и озерах с соленостью менее 5‰ (Zenina et al., 2017).

Реже в рассматриваемом сообществе (Таблица 1) встречаются *E. bosqueti* и *E. baquana* (хотя находки последнего вида часты в точках 32, 37 и 39), а также *H.? azerbaijanica*. В Западном Каспии также были обнаружены единичные экземпляры *A. longa* и *C. schweyeri* (в точках 32, 33, 34), *C. gracilis* (в точках 36, 38, 42) и *L. gibboides* (в точках 32, 33) – вид, характерный для глубин до 90–100 м, предпочитающий грубые грунты, соленость 10.5–13.5‰ и температуры от 4.5 до 15 °С, выдерживающий динамичные гидрологические условия и опреснение до 7‰ (Гофман, 1966; Yassini, 1986).

Сообщество *T. amnicola donetziensis*, выявленное в акватории Восточного и Южного Каспия, несколько отличается от охарактеризованного выше сообщества на западе (Таблица 1). Здесь практически исчезает *C. torosa* и комплекс, помимо *T. amnicola donetziensis*, представлен преимущественно стеногалинными видами вроде *P.? naphthoscholana*, *L. gibboides*, *Camptocypria* sp. и *C. bogatschovi*. Первый в целом широко распространен в Среднем и Южном Каспии, особенно его восточной периферии (Yassini, 1986), а последний, как правило, населяет воды с соленостью около 12.5–13.25‰, в целом вид предпочитает шельфовые обстановки с глубинами порядка

60–200 м (редкие находки отмечены на глубинах менее 30 м и 200–315 м) (Гофман, 1966; Boomer et al., 2005; Chekhovskaya et al., 2014). В свою очередь, вид *L. gibboides*, часто встречаемый в пробах из Восточной акватории Каспия, в Северном Каспии был обнаружен лишь на глубинах свыше 15 м (Рис. 2), что, вероятно, обусловлено тем фактом, что этот вид предпочитает большие глубины и/или более соленую воду. Нередки и находки различных *Leptocythere* sp. В изученных пробах из Восточной акватории также отмечены редкие находки раковин *A. caspia*, *E. bosqueti*, *E. virgata* и *Xestoleberis* sp. Единичные *E. baquana* и *A.? quinquetuberculata* были обнаружены в Южном Каспии в точке 45 (Рис. 1). Н.Н. Найдина (1968) отмечала ранее их повсеместное присутствие в Каспийском море, а также в Днестровском лимане и дельте Дона, однако по данным автора эти виды чаще встречаются в солоноватоводной среде.

В целом вдоль восточного побережья Среднего Каспия отмечены виды с уплотненной, практически не скульптурированной раковиной, что может объясняться характером грунта, более интенсивными волновым воздействием и придонными течениями, а также частыми сильными штормами в этом регионе. В комплексе отсутствуют пресноводные виды, преобладают остракоды, характерные для солоноватоводных условий Каспия, главным образом, из-за отсутствия здесь крупных рек, оказывающих опресняющее воздействие. Однако следует отметить, что в указанной части акватории изучено меньшее количество точек отбора проб по сравнению с Северным и Западным Каспием.

Приведенные результаты позволяют заключить, что современный состав фауны остракод Каспийского моря изменяется по мере удаления от берега с возрастанием глубин в соответствии с изменениями температуры и солености придонной толщи воды. В мелководном Северном Каспии, замерзающим зимой и прогревающимся до 24 °С летом (Гофман, 1966), где пробы отобраны с глубин до 20 м (Рис. 2), среднегодовая соленость, как правило, не превышает 10‰ (Рис. 3) и существенно изменяется по мере ослабления влияния пресных вод речного стока, сообщество остракод представлено видами, которые хорошо приспосабливаются к изменениям температурного режима и в большей или меньшей степени толерантны к изменению солености. Несмотря на преобладание в сообществах Западного, Восточного и Южного Каспия вида *T. amnicola donetziensis*, их состав, как и характеристики водной среды в точках отбора изученных проб, отличаются. Восток и юг Каспия – это участки наиболее высокой солености, достигающей 13–14‰ (Рис. 3), хотя среднегодовые температуры здесь ниже, чем на западном участке (Рис. 4), порядка 11–13 °С (до 5 °С зимой и 19 °С летом в Среднем Каспии, до 11 °С зимой и 25 °С летом в точке 45 (Гофман, 1966)). Это также область обнаружения наибольшего числа раковин более теплолюбивых и стеногалинных видов. Более того, в силу большей глубины отбора проб (25–50 м, Рис. 2)

здесь отмечены единичные находки глубоководных Каспийских видов, например, *B. dorsoarcuata*, которые населяют глубины свыше 50 м (Гофман, 1966; Yassini, 1986; Boomer et al., 2005; Tkach et al., 2024). В свою очередь, сообщество, описанное для западного участка Каспийского моря, хотя незначительно отличается по составу некоторых компонентов к северу и югу от Апшеронского полуострова, содержит как представителей сообщества Северного Каспия (особенно, на мелководных участках), так и виды, чаще всего присутствующие в пробах из восточной акватории. Вероятно, это обусловлено большим глубинным диапазоном отбора проб в Западном Каспии: с глубин от 0–5 до 35 м, а также разной удаленностью точек отбора проб от мест впадения крупных рек. В целом, проведенный анализ состава прибрежных сообществ Каспийского моря позволяет заключить, что соленость воды наряду с глубиной моря являются ведущими параметрами, определяющими состав комплексов остракод.

4. Заключение

Анализ многочисленных проб из коллекции Е.А. Гофман позволяет проследить характер изменений в составе современного микрофаунистического комплекса остракод в Каспийском море в пространстве – по мере удаления от берега с возрастанием глубины. В целом описаны остракоды, характерные для мелководных условий. Низкая соленость большей части изученной акватории Каспия до глубин 50 м обусловила широкое развитие видов, толерантных к заметному опреснению. Так, в акватории Северного Каспия доминирует вид *S. torosa* и наблюдается присутствие многочисленных эвригаллиных видов, устойчивых к пониженной солености, высоким температурным изменениям и нестабильному гидрологическому режиму. В то же время прибрежные комплексы Среднего и Южного Каспия представлены более стеногаллиными видами остракод, отражающими уникальную солоноватоводную среду Каспийского моря.

Благодарности

Работа выполнена в рамках ГЗ «Палеогеографические реконструкции природных геосистем и прогнозирование их изменений» №121051100135-0. Автор глубоко благодарен к.б.н. М.А. Зениной за ее помощь и многочисленные консультации.

Конфликт интересов

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

Список литературы

Бронштейн З.С. 1947. Фауна СССР. Т. 2. Вып. 1. Ракообразные. Ostracoda пресных вод. Москва: Изд-во АН СССР.

Гофман Е.А. 1966. Экология современных и новокаспийских остракод Каспийского моря. Москва: Наука.

Мандельштам М.И., Маркова Л.П., Розьева Т.Р. и др. 1962. Остракоды плиоценовых и постплиоценовых отложений Туркменистана. Ашхабад: Изд-во АН Туркменской ССР.

Найдина Н.Н. 1968. Отряд ракушковые. Ostracoda. В: Бирштейн Я.А., Виноградова Л.Г., Кондакова Н.Н. и др. (ред.), Атлас беспозвоночных Каспийского моря. Москва, С. 187-213.

Рычагов Г.И. 1997. Плейстоценовая история Каспийского моря. Москва: Изд-во МГУ.

Саидова Х.М. 2014. Сообщества остракод Каспийского моря. Океанология 54(3): 349-356.

Свиточ А.А. 1991. Колебания уровня Каспийского моря в плейстоцене (классификация и систематическое описание). В: Щербаков Ф.А., Свиточ А.А. (Ред.), Палеогеография и геоморфология Каспийского региона в плейстоцене. Москва, С. 5-100.

Свиточ А.А., Янина Т.А., Макшаев Р.Р. и др. 2011. Роль проливов Маныча в истории Понто-Каспийских бассейнов. В: Геология морей и океанов: Материалы XIX Международной конференции (Школы) по морской геологии, С. 366-368.

Семиколенных Д.В. 2022. Палеогеография проливов Понто-Каспия в позднем плейстоцене. Кандидатская диссертация, Институт географии РАН, Москва, Россия.

Шорников Е.И. 1973. Остракоды Аральского моря. Зоологический журнал 52(9): 1304-1313.

Шорников Е.И. 2017. Таксономические замечания в отношении остракод Понто-Каспийского бассейна. Палеонтологический журнал 5: 56-63.

Янина Т.А. 2012. Неоплейстоцен Понто-Каспия: био-стратиграфия, палеогеография, корреляция. Москва: Изд-во Московского университета.

Aladin N.V. 1993. Salinity tolerance, morphology and physiology of the osmoregulatory organ in Ostracoda with special reference to Ostracoda from the Aral Sea. In: Jones P.J., McKenzie K.G. (Ed.), Ostracoda in the Earth and Life Sciences. Rotterdam, pp. 87-403.

Berdnikova A., Lysenko E., Makshaev R. et al. 2023. Multidisciplinary Study of the Rybachya Core in the North Caspian Sea during the Holocene. Diversity 15(2): 150. DOI: [10.3390/d15020150](https://doi.org/10.3390/d15020150)

Boomer I., von Grafenstein U., Guichard F. et al. 2005. Modern and Holocene sublittoral ostracod assemblages (Crustacea) from the Caspian Sea: A unique brackish, deep-water environment. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 225: 173-186. DOI: [10.1016/j.palaeo.2004.10.023](https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2004.10.023)

Boomer I., Guichard F., Lericolais G. 2010. Late Pleistocene to Recent ostracod assemblages from the western Black Sea. Journal of Micropalaeontology 29: 119-133. DOI: [10.1144/0262-821X10-003](https://doi.org/10.1144/0262-821X10-003)

Boomer I. 2012. Ostracoda as indicator of climatic and human-influenced changes in the late Quaternary of the Ponto-Caspian Region (Aral, Caspian and Black Seas). Developments in Quaternary Science 17: 205-215. DOI: [10.1016/B978-0-444-53636-5.00012-3](https://doi.org/10.1016/B978-0-444-53636-5.00012-3)

Chekhovskaya M.P., Stepanova A.Yu., Khusid T.A. et al. 2014. Late pleistocene-holocene ostracod assemblages of the Northern Caspian Sea shelf. Oceanology 54: 212-221. DOI: [10.1134/S0001437014020040](https://doi.org/10.1134/S0001437014020040)

Gandolfi A., Todeschi E.B.A., Rossi V. et al. 2001. Life history traits in *Darwinula stevensoni* (Crustacea: Ostracoda) from Southern European populations under controlled conditions and their relationship with genetic features. Journal of Limnology 60(1): 1-10. DOI: [10.4081/jlimnol.2001.1](https://doi.org/10.4081/jlimnol.2001.1)

Jones R., Simmons M. 1996. A review of the stratigraphy of Eastern Paratethys (Oligocene–Holocene). *Bulletin of the British Museum (Natural History). Geology* 52 (1): 25-49.

Popov S.V., Shcherba I.G., Ilyina L.B. et al. 2006. Late Miocene to Pliocene palaeogeography of the Paratethys and its relation to the Mediterranean. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 238: 91-106. DOI: [10.1016/j.palaeo.2006.03.020](https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2006.03.020)

Rögl F. 1999. Mediterranean and Paratethys, facts and hypotheses of an Oligocene to Miocene Palaeogeography (Short Overview). *Geologica Carpathica* 50: 339-349.

Schornikov E.I. 2011. Problems of studying Ostracoda of the Caspian basin. *Joannea Geologie und Paläontologie* 11: 177-179.

Schornikov E.I. 2011. Ostracoda of the Caspian origin in the Azov-Black seas basin. *Joannea Geologie und Paläontologie* 11: 180-184.

Spadi M., Gliozzi E., Boomer I. et al. 2019. Taxonomic harmonization of Neogene and Quaternary candonid genera (Crustacea, Ostracoda) of the Paratethys. *Journal of Systematic Palaeontology* 17(13): 1-34. DOI: [10.1080/14772019.2018.1545708](https://doi.org/10.1080/14772019.2018.1545708)

Tkach A.A., Tkach N.T., Zenina M.A. 2024. Stable oxygen isotopes in modern ostracods from the Caspian Sea. *Journal of Paleolimnology*. DOI: [10.1007/s10933-024-00321-3](https://doi.org/10.1007/s10933-024-00321-3)

Yassini I. 1986. Ecology, paleoecology and stratigraphy of ostracods from Late Pliocene and Quaternary deposits of the south Caspian Sea region in north Iran. In: McKenzie K.G. (Ed.), *Shallow Tethys 2*. Wagga Wagga, pp. 475-497.

Zenina M.A., Ivanova E.V., Bradley L.R. et al. 2017. Origin, migration pathways, and paleoenvironmental significance of Holocene ostracod records from the northeastern Black Sea shelf. *Quaternary Research* 87 (1): 49-65. DOI: [10.1017/qua.2016.2](https://doi.org/10.1017/qua.2016.2)